

K. Mengel y E.A. Kirkby

4ta. Edición

1ra. en español

PRINCIPIOS DE NUTRICION VEGETAL



Instituto Internacional de la Potasa
Basilea, Suiza - 2000

Principios de Nutrición Vegetal

Dr. Konrad Mengel
Profesor in Plant Nutrition, Justus Liebig University,
Giessen/Federal republic of Germany

Ernest A. Kirkby
Serior Lecturer in Plan Sciences, Department of Plant
Sciences,
The University, Leeds/England

4ta. Edición
1ra. Edición en español

Traducido por
Ing. Agr. Ricardo J. Melgar, Ph D.



Instituto Internacional del Potasio
P.O. Box 1609
CH-4001 Basilea/Suiza
2000

©Todos los derechos permitidos por: Instituto Internacional
de la Potasa

P.O. Box 1609
CH-4001
Basilea/Suiza
Phone: (41) 61 261 29 22/24
Telefax: (41) 61 261 29 25

Diseño y diagramación: Sra. Nidia Lobertti, INTA Pergamino

Impreso en la EEA INTA Pergamino (B) Argentina

PREFACIO

(4^{ta}. edición)

Las tres ediciones anteriores de «Principios de Nutrición Vegetal» fueron altamente exitosas. No solo se vendieron bien, una consideración primaria tanto para los autores como para el editor, sino también que se demostró un considerable interés en el trabajo. Se realizaron traducciones a varios idiomas y ahora el libro se usa a nivel mundial como un libro de texto ya sea en inglés o traducido. Los revisores por ejemplo también fueron principalmente amables y constructivos en sus comentarios. Estuvimos por lo tanto alentados para preparar una nueva edición actualizada del texto a la fecha, de nuevo con el objetivo de producir un libro que los estudiantes encuentren fácil de leer y entender.

En esta nueva edición el arreglo de los contenidos se ha retenido ya que probó ser satisfactoria en ediciones anteriores. Como antes también las disciplinas científicas de ciencia del suelo, bioquímica, fisiología vegetal, ecología, agronomía, se han centrado en el tema principal de la nutrición vegetal. En esta versión nueva revisada y actualizada se ha puesto un énfasis algo más fuerte en problemas ecológicos, de acuerdo a los últimos desarrollos.

Estamos profundamente agradecidos a amigos y colegas por sus consejos y en particular agradecido al Profesor Sun Xi y al Sr. Rao Li-Hua, de la Universidad Agrícola de Hangshou, en la República Popular China y al Profesor Ch. Hecht-Buchholz y a la Sra. Ursula Ortmann de la Universidad Técnica de Berlín por ofrecer nuevas fotografías.

Deseamos expresar nuestras gracias a la Sra. Helga Mengel quien nos sostuvo mucha ayuda para la preparación del manuscrito tan importante en la producción de un libro de esta clase y para la Sra. Edith Hutzfeld que preparó las figuras. También agradecemos al editor el Instituto Internacional de la Potasa.

Uno de nosotros «E.A.K.» queda profundamente agradecido a la Society of Fellows de la Universidad de Durham por la oportunidad de pasar 9 meses en un retiro de estudios en la Universidad colega y en el departamento de Botánica, durante ese tiempo fueron efectuadas algunas de las revisiones de la 4^{ta} edición.

Giessen y Leeds, Septiembre 1987 K.MENGEL E.A. KIRKBY

PREFACIO

(1^{ra}. edición)

La supervivencia del hombre, siempre ha sido dependiente de la vida de las plantas como fuente de alimento, materias primas y energía. Esto descansa en la habilidad de plantas verdes transformar la energía de la luz en energía química. En el proceso de la fotosíntesis, el las bajas concentraciones de bióxido de carbono de la atmósfera son acumuladas por las plantas y convertidas en azúcares. Esta es la base de la síntesis de los vitales materias primas natural incluyendo almidón, fibras, aceites vegetales, gomas así como un vasto arreglo de compuestos orgánicos algunos de los cuales, como de aminoácidos esenciales, ácidos grasos esenciales y vitaminas son indispensables en la dieta de los mamíferos. Es este proceso fotosintético también que explica el almacenamiento de la energía mundial de los combustibles fósiles de los que depende tan significativamente el hombre.

El incremento de la población mundial está ahora confrontado por una mayor escasez de productos de las plantas, y hay una mayor necesidad de producir cultivos de más altas rendimiento y calidad. Un aspecto importante de la producción vegetal es que la alta productividad puede solamente lograrse en plantas que están alimentadas adecuadamente. Este es el objetivo de este libro presentar los «Principios de Nutrición Vegetal» que puede aplicarse en la producción mayor y mejor de productos para alimento y otros. Esta es, entonces, la fuerza que puse del libro, proveer información ayudar resolver problemas prácticos. En lo que a esto respecta endosamos la visión del gran microbiólogo francés, Louis Pasteur que una vez dijo que no hay Ciencia Aplicada sino solo la aplicación del conocimiento científico, del pensamiento y la técnica a problemas prácticos».

El tema de la nutrición de las plantas concernió con la provisión de plantas con nutrientes así como la absorción de nutriente y su distribución en las plantas. La nutrición de las plantas está claramente muy estrechamente relacionado con metabolismo de planta. Así en un sentido mas amplio la asimilación de nutrientes, sus funciones metabólicas y su contribución al crecimiento y producción de rendimientos también puede considerarse como parte de la nutrición vegetal. El lado práctico de la nutrición vegetal es aplicación de fertilizantes. Estos son los principales temas de este libro.

El libro presenta un amplio espectro de tópicos que atraviesan los límites de la Ciencia del Suelo, Fisiología y Bioquímica vegetales. Somos suficientemente optimistas para creer que tal amplio tratamiento proveerá un mejor entendimiento de la Nutrición Vegetal, aunque estamos seguros que un libro de este alcance y para los propósitos por los que se utilizará, alguna simplificación es inevitable. En nuestra opinión, esto es justificable para que puede presentarse un claro escena a los y que puede ser entendido por los estudiantes.

La obra es esencialmente un libro de texto para estudiantes de agricultura, horticultura e ingeniería forestal. Además, debería también servir como guía a todos aquellos que están interesados en ciencias de las plantas y producción de cultivos. Por esta razón, se cita más literatura que la generalmente encontrada en libros texto para estudiantes. En vista del vasto número de trabajos científicos producidos en la última década no es posible presentar un relevamiento detallado de la literatura de todos los tópicos que son

discutidos. No obstante, creemos que las referencias citadas proveerá una útil introducción a aquellos que intentan estudiar un tópico particular en más detalle. En las referencias citatorias, elegimos deliberadamente literatura de diferentes países para mostrar la extensión de la actividad de investigación y para presentar una amplia imagen mundial del tema.

Nos gustaría expresar nuestra gratitud a todo aquellos personas que nos ayudaran a completar este libro. Estamos endeudados al Sr. D.R. Holdford, Sr. W.N. Townsend y Dr. P.B. Tinker que tuvo la poco envidiable tarea de leer las secciones del libro en su primera propuesta. Sus comentarios estimulantes y valiosos sugerencias fueron de lo m,as apreciadas. Estamos también agradecidos al Dr. F.E. Sanders y al Profesor. H.W. Woolhouse por sus útiles discusiones.

Un número de autores fueron muy gentiles de permitirnos utilizar sus fotografías originales. Estos incluyeron Dr. H. Ahmed y Dr. H. E. Evans; Profesor. S.A. Barber; Dr. M. Beck; Dr. J.A. Becking; Dr. J.B. Bole; Dr. C. Bould; Profesor E. Brandenburg; Dr. P.C. De Kock; Dr. A.P. Draycott; Dr. D.B. Fisher; Profesor W. Gertel; Dr. D. Kramer; Dr. O. Machold y Dr. G. Scholz; Dr. G. Mix; Dr. P. Ruckebauer; Dr. F.E. Sanders; Dr. G. Trolldenier; Dr. H.P. Pissarek; Dr. C.B. Shear y Dr. B. Walter.

Unas de las más tareas arduas y consumidoras de tiempo en la producción de un libro es la de la preparación del manuscrito. Especiales gracias son por lo tanto para la Señorita R. Gerke y a la Sra. J. Andrew por mecanografiar y para la Sra. K. Mengel que se preocupó mucho en el trabajo de este libro revisando el orden de la selección de literatura.

Deberíamos también agradecer al Instituto Internacional de la Potasa acceder en el formato del libro, y publicar así el libro Rápidamente.

Giessen y Leeds, 1978 K. MENGEL E.A. KIRKBY

CONTENIDO

	Página
Capítulo 1: LA NUTRICIÓN VEGETAL	11
1.1 Definiciones y Clasificación	11
1.2 Funciones Generales	14
1.3 Contenido Mineral de los Tejidos Vegetales	18
Capítulo 2: EL SUELO COMO MEDIO NUTRITIVO VEGETAL	25
2.1 Propiedades Físico-Químicas Importantes	25
2.2 Características importantes del suelo	37
2.3 Factores Relativos a la Disponibilidad de Nutrientes	60
2.4 Determinación de la Disponibilidad de Nutrientes	84
Capítulo 3: ABSORCIÓN Y ASIMILACIÓN DE NUTRIENTES	101
3.1 Absorción de Iones y Estado Iónico de las Plantas	101
3.2 Fotosíntesis y Asimilación de CO ₂	130
3.3 Asimilación del Nitrógeno y del Azufre	151
Capítulo 4: RELACIONES HÍDRICAS DE LAS PLANTAS	169
4.1 Procesos Básicos de las Relaciones Hídricas de las Plantas	169
4.2 Balance Hídrico	176
4.3 Transporte de Larga Distancia	187
4.4 Aspectos Fisiológicos del Estrés Hídrico	201
4.5 Aspecto Prácticos del Estrés Hídrico	206
4.6 Salinidad	209
Capítulo 5: NUTRICIÓN Y CRECIMIENTO DE LAS PLANTAS	217
5.1 Estados de Crecimiento Esenciales y Componentes de Rendimiento.	217
5.2 Nutrición y Respuesta del Rendimiento	238
5.3 Asimilación de CO ₂ , concentración de CO ₂ e intensidad lumínica	239
Capítulo 6: APLICACIÓN DE FERTILIZANTES	267
6.1 Reciclado de Nutrientes	267
6.2 Fertilizantes minerales, abonos y técnicas de fertilización	281
6.3 Aspectos generales de la aplicación de fertilizantes	293

	Página
Capítulo 7: NITRÓGENO	305
7.1 Nitrógeno en el Suelo y su Disponibilidad	305
7.2 Nitrógeno en Fisiología Vegetal	322
7.3 Aplicación de Fertilizantes Nitrogenados y Producción de Cultivos	329
Capítulo 8: AZUFRE	339
8.1 Azufre en el Suelo y su Disponibilidad	339
8.2 Azufre en Fisiología Vegetal	341
8.3 Azufre en la Producción de Cultivos	350
Capítulo 9: FÓSFORO	355
9.1 Fósforo en el Suelo	355
9.2 Fósforo en Fisiología Vegetal	364
9.3 Fósforo en la Producción de Cultivos	369
Capítulo 10: POTASIO	377
10.1 Potasio en el Suelo	377
10.2 Potasio en Fisiología Vegetal	383
10.3 Potasio en la Producción de Cultivos	393
Capítulo 11: CALCIO	401
11.1 Calcio en el Suelo	401
11.2 Calcio en Fisiología Vegetal	407
11.3 Calcio en la Producción de Cultivos	417
Capítulo 12: MAGNESIO	425
12.1 Magnesio en el Suelo	425
12.2 Magnesio en Fisiología Vegetal	426
12.3 Magnesio en la Producción de Cultivos	431
Capítulo 13: HIERRO	435
13.1 Hierro en el Suelo	435
13.2 Hierro en Fisiología Vegetal	437
13.3 Hierro en la Producción de Cultivos	444

8 Principios de Nutrición Vegetal

	Página
Capítulo 14: MANGANESO	453
14.1 Manganeseo en el Suelo	453
14.2 Manganeseo en Fisiología Vegetal	455
14.3 Manganeseo en la Producción de Cultivos	461
Capítulo 15: ZINC	463
15.1 Zinc en el Suelo	463
15.2 Zinc en Fisiología Vegetal	464
15.3 Zinc en la Producción de Cultivos	470
Capítulo 16: COBRE	473
7.1 Cobre en el Suelo	473
7.2 Cobre en Fisiología Vegetal	474
7.3 Cobre en la Producción de Cultivos	481
Capítulo 17: MOLIBDENO	485
17.1 Molibdeno en el Suelo	485
17.2 Molibdeno en Fisiología Vegetal	486
17.3 Molibdeno en la Producción de Cultivos	490
Capítulo 18: BORO	493
18.1 Boro en el Suelo	493
18.2 Boro en Fisiología Vegetal	495
18.3 Boro en la Producción de Cultivos	501
Capítulo 19: OTROS ELEMENTOS DE IMPORTANCIA	505
19.1 Cloro	505
19.2 Sílice	508
19.3 Cobalto	512
19.4 Vanadio	518
Capítulo 20: ELEMENTOS CON EFECTOS TÓXICOS	519
20.1 Yodo	519
20.2 Bromo	520

	Página
20.3 Flúor	521
20.4 Aluminio	522
20.5 Níquel	524
20.6 Cromo	525
20.7 Selenio	526
20.8 Plomo	527
20.9 Cadmio	529
 LECTURA GENERAL	 533
 REFERENCIAS	 535

LA NUTRICIÓN VEGETAL

1.1 Definiciones y Clasificación

Un detalle sobresaliente de la vida es la capacidad de las células vivas para tomar sustancias del ambiente y usarlas ya sea para la síntesis de sus componentes celulares o como fuente de energía. La nutrición puede definirse como el suministro y la absorción de compuestos químicos necesarios para el crecimiento y el metabolismo; y los nutrientes como los compuestos químicos requeridos por un organismo. Los mecanismos por el cual los nutrientes se convierten en material celular o suministran energía son llamados procesos metabólicos. El término metabolismo comprende una serie de variadas reacciones que ocurren en una célula viva para mantener la vida y el crecimiento. Así, la nutrición y el metabolismo están cercanamente relacionados entre sí.

Los nutrientes esenciales requeridos por las plantas superiores son exclusivamente de naturaleza inorgánica. Este requerimiento exclusivo de nutrientes inorgánicos por las plantas superiores básicamente los distingue del hombre, de los animales y un sinnúmero de microorganismos que adicionalmente necesitan compuestos orgánicos. Para que un elemento sea considerado un nutriente esencial de las plantas deben satisfacerse tres criterios:

- 1) Una deficiencia de este elemento hace imposible a la planta completar su ciclo de vida;
- 2) La deficiencia es específica para el elemento en cuestión;
- 3) El elemento está directamente implicado en la nutrición de la planta. Por ejemplo como constituyente de un metabolito esencial requerido para la acción de un sistema enzimático.

Basados en estos criterios propuestos por Arnold y Stout (1939), los elementos químicos siguientes son conocidos actualmente como elementos esenciales para las plantas superiores:

Carbono	C	Potasio	K	Zinc	Zn
Hidrógeno	H	Calcio	Ca	Molibdeno	Mo
Oxígeno	O	Magnesio	Mg	Boro	B
Nitrógeno	N	Hierro	Fe	Cloro	Cl
Fósforo	P	Manganeso	Mn	(Sodio)	Na
Azufre	S	Cobre	Cu	(Silicio)	Si
				(Cobalto)	Co

El sodio, el Si y el Co no han sido establecidos como esenciales elementos para todas las plantas superiores, por eso estos son elementos mostrados entre paréntesis. En el caso del sodio hay ciertas especies vegetales, particularmente las quenopodiáceas y otras especies adaptadas a condiciones salinas, que absorben este elemento en cantidades relativamente altas. El sodio tiene un efecto benéfico y en algunos casos es esencial; lo mismo ocurre con el sílice, un nutriente esencial para el arroz. El cloro es la mas reciente adición a la lista de elementos esenciales para el crecimiento de todas las plantas superiores Broyer et al (1954). La lista de elementos esenciales mostrada arriba puede no ser completa para las plantas superiores. Para algunos microorganismos aún pueden ejemplificarse que otros elementos son esenciales, por ejemplo el vanadio (V) como ha sido recientemente demostrado (Nicholas, 1961).

Los nutrientes vegetales pueden dividirse en macronutrientes y micronutrientes. Las plantas necesitan los macronutrientes en cantidades relativamente elevadas. El contenido del N como macronutriente en los tejidos de las plantas por ejemplo, es superior en varios miles de veces al contenido del micronutriente Zinc. Bajo esta clasificación, basada en la cantidad del contenido de los elementos en el material vegetal pueden definirse como macronutrientes los siguientes elementos: C, N, H, O, S, P, K, Ca, Mg, Na y Si. Los micronutrientes son: Fe, Mn, Cu, Zn, Mo, B y Cl. Esta división de los nutrientes vegetales en macro y micronutrientes es algo arbitraria y en muchos casos las diferencias entre los macro y micronutrientes son considerablemente menores que en los ejemplos citados arriba. El contenido de magnesio y hierro en los tejidos de las plantas por ejemplo, es tan alto como el contenido de azufre y magnesio. La concentración de micronutrientes es a menudo en exceso de sus requerimientos fisiológicos. Esto es frecuente en el caso del manganeso, demostrando que los contenidos de nutrientes en los órganos de las plantas (hojas, tallos, frutos y raíces) proveen escasa indicación de las cantidades necesarias de los nutrientes para cumplir sus procesos fisiológicos y bioquímicos. Las plantas aún contienen grandes concentraciones de elementos no esenciales algunos de los cuales pueden ser tóxicos (Aluminio, Níquel, Selenio y Flúor).

Tabla 1.1. **Clasificación de los nutrientes vegetales.**

ELEMENTO NUTRITIVO	ABSORCIÓN	FUNCIÓN BIOQUÍMICA
1er. grupo C, H, O, N, S.	En forma de CO_2 , HCO_3^- , H_2O , O_2 , NO_3^- , NH_4^+ , N_2 , SO_4^{2-} , SO_2 . Los iones de la solución de suelo y los gases de la atmósfera.	Constituyentes primarios del material orgánico. Elementos esenciales de grupos atómicos implicados en procesos enzimáticos. Asimilación por reacciones oxido-reducción.
2do. grupo P, B, Si.	En forma de fosfatos, ácido bórico o boratos, los silicatos de la solución de suelo.	Esterificación con grupos alcohol nativos de las plantas. Los ésteres de fosfato están implicados en reacciones de transferencia de energía.
3er. grupo K, Na, Mg, Ca, Mn, Cl.	En forma de iones de la solución de suelo.	Funciones no específicas que establecen potenciales osmóticos. Reacciones más específicas donde el ion efectúa la conformación óptima de una enzima-proteína (activación enzimática) Enlace de participantes de reacciones, Balanceo de aniones. Controladores de la permeabilidad de membrana y electro potenciales.
4to. grupo Fe, Cu, Zn, Mo.	En forma de iones o quelatos de la solución de suelo.	Presentes predominantemente en forma de quelatos incorporado a grupos prostéticos. Permiten el transporte de electrones por cambio de valencia.

Desde el punto de vista fisiológico resulta difícil justificar la clasificación de los nutrientes de las plantas en micro y macronutrientes dependiendo de la concentración de los elementos en los tejidos de las plantas. La clasificación de los nutrientes de las plantas de acuerdo a su comportamiento bioquímico y función fisiológica parece ser más apropiada. Adoptando un esquema de base fisiológica una posible clasificación de los nutrientes de las plantas se da en la Tabla 1.1. El grupo 1 incluye los principales constituyentes del material orgánico de las plantas C, H, O, N y S. El C es absorbido como CO_2 de la atmósfera y posiblemente en la forma de COH_3 de la solución del suelo. Estos compuestos son adsorbidos o asimilados por procesos de carboxilación o por la formación de grupos carboxílicos. Esta asimilación del C es acompañando por la asimilación del O. Pero no solo el C sino el CO_2 y el HCO_3 son metabolizados. El H es absorbido en la forma de agua de la solución del suelo ó en condiciones húmedas, directamente desde la atmósfera. En el proceso de la fotosíntesis, el H_2O se reduce a H (fotólisis). Este se transfiere por una serie de pasos a compuestos orgánicos que resultan en la reducción del nicotinamida - adenin dinucleótido (NADP^+) a la forma reducida (NADPH). Este es una

co-enzima muy importante, de significancia universal en los procesos de oxido-reducción, a medida que el H del NADPH se transfiere a un gran número de compuestos diferentes. Las plantas absorben N como nitrato o amonio desde la solución del suelo, o como amoníaco gaseoso (NH_3) y N_2 desde la atmósfera. Este último proceso, llamado fijación del nitrógeno (N_2) molecular, depende de la presencia de microorganismos específicos, de los cuales *Rizhobium* o Actinomicetes se asocian simbióticamente a las plantas superiores. El N del NO_3 se asimila por un proceso de reducción y seguida de una subsecuente aminación. La asimilación del N amoniacal también implica un proceso de aminación. La incorporación del N desde el N_2 molecular depende de una reducción inicial del N_2 al NH_3 , que es nuevamente metabolizada por un proceso de aminación. La asimilación del azufre del sulfato es análoga a la incorporación del N-nitrato, por ejemplo, la reducción del sulfato al grupo SH. El azufre S no solo se absorbe desde la solución del suelo en forma de sulfato, sino que también puede ser absorbido en la forma SO_2 desde la atmósfera. Las reacciones que resultan de la incorporación del C, H, N, O y S en las moléculas orgánicas son procesos fisiológicos fundamentales del metabolismo de las plantas. Estos serán descritos en mayor detalle mas adelante. En este contexto es necesario solamente mencionar que los principales constituyentes del material orgánico de las plantas son asimilados por reacciones fisiológicas complejas y en estos aspectos difieren de los otros nutrientes vegetales.

El fósforo, B y Si constituyen otros grupo de elementos que muestran similitudes en su comportamiento bioquímico. Todos son adsorbidos como iones inorgánicos o como ácidos y ocurren como tales en las células de las plantas o están unidos principalmente a los grupos hidróxilos de azúcares formando ésteres de fosfato, boratos o de silicatos.

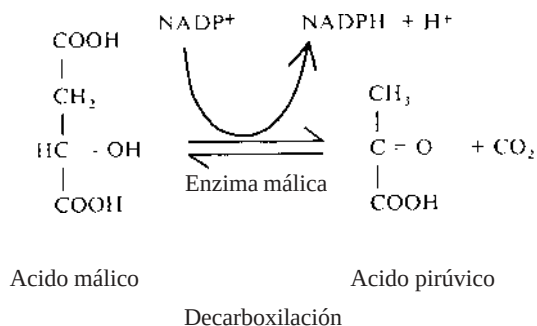
El tercer grupo de nutrientes de las plantas está compuesto por K, Na, Ca, Mg, Mn y Cl. Estos elementos son adsorbidos directamente desde la solución del suelo en sus formas iónicas. Ellos están presentes en las células vegetales libres en estado iónico, o adsorbidos a aniones orgánicos que no difunden, como por ejemplo la adsorción de Ca^+ por los grupos carboxílicos de pectinas. El magnesio también aparece fuertemente unido a la molécula de clorofila. Aquí el ion Mg está quelatado, unido por uniones covalentes y coordinadas. El término quelato se discute mas ampliamente en la página 16. En este aspecto el Mg se asemeja mas a los elementos del cuarto grupo: Fe, Cu, Zn y Mo, elementos predominantemente presentes como quelatos en las plantas. Esta división entre el tercer y cuarto grupo no es muy clara para el Mg el Mn y el Ca, ya que éstos pueden estar también quelatados.

1.2. Funciones Generales

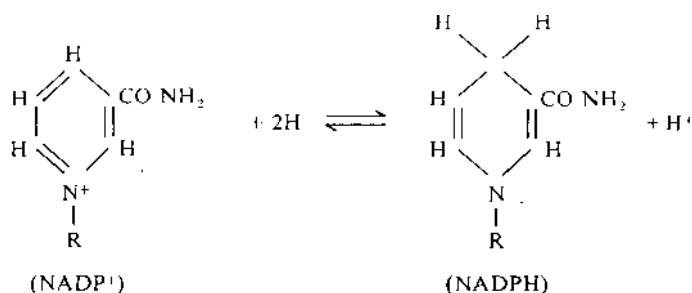
Tal como se describió precedentemente el C, H, O, N y S son constituyentes del material orgánico. Así también sin embargo están implicados en procesos inorgánicos. El C y el O principalmente como componentes de grupos carboxílicos, el H y O en procesos de oxido-reducción, el N en formas $\text{NH}_2\text{-NH}$ y aún N y S en la forma de grupos SH. Son por lo tanto reactivos en procesos bioquímicos fundamentales. Algunos procesos generales de las reacciones implicadas están explicadas mas abajo.

El C es asimilado por las plantas bajo la forma de CO_2 por un proceso llamado carboxilación y provee el mecanismo básico por el cual el CO_2 se fija en el proceso de la fotosíntesis (ver pág. 148). El proceso inverso por el cual el CO_2 se libera, es también muy conocido en bioquímica, como descarboxilación. Un ejemplo de la descarboxilación es la liberación del CO_2 del ácido málico para

formar el ácido pirúvico. Este proceso está catalizado por la enzima málica. También se requiere una co-enzima, la nicotinamida adenin-dinucleótido fosfato NADPH, que es reducida en la reacción.

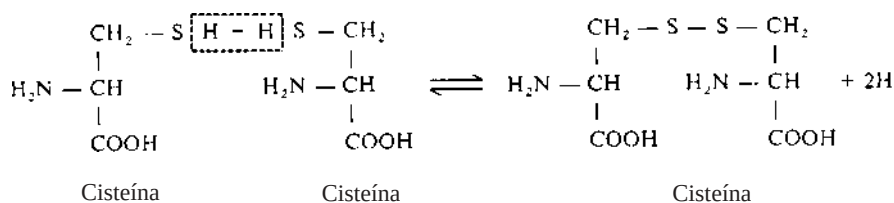


El equilibrio de esta reacción es fuertemente en dirección a favor de la formación del ácido pirúvico. Dos átomos de H del ácido málico son transferidos en la reacción. Uno pasa para reducir la co-enzima NADP⁺ y el otro aparece como protón (H⁺). El componente activo de la co-enzima es la nicotinamida. Las formas oxidadas y reducidas están mostradas abajo:



Este ejemplo de carboxilación también demuestra la participación del átomo de N en el proceso enzimático. Todas las enzimas y co-enzimas contienen N.

El grupo SH puede estar también implicado en los procesos de oxido-reducción. Las siguientes ecuaciones muestran las reacciones de dos grupos de SH de dos moléculas de cisteína que resultan en la síntesis de una molécula de cistina, un compuesto caracterizado por la presencia de un puente S-S. En la reacción la molécula de cisteína se oxida a medida que se remueven dos átomos de H. El grupo S-S es muy común en las proteínas, sirviendo de unión entre las cadenas de polipéptidas (ver pág. 389).



El tercer y cuarto grupo de nutrientes vegetales (Tabla 1.1) tiene funciones iónico celulares no específicas, tales como establecer potenciales osmóticos en los orgánulos de las células o mantener el balance iónico. Además estos nutrientes pueden llevar a cabo funciones específicas. En una excelente trabajo de revisión, Clarkson y Hanson (1980) han adoptado un sistema en el cual este tercer y cuarto grupo de nutrientes de nuestra clasificación funcional está dividido en cuatro categorías. Estas son:

- 1) Mecanismos de control y desencadenamiento (Na^+ , K^+ , Ca^{2+} y Cl^-) al controlar los potenciales osmóticos, la permeabilidad de las membranas, los electropotenciales y la conductancia.
- 2) Influencia estructural (K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , Mn^{2+}), al unir moléculas orgánicas particularmente moléculas de enzimas y así alterar su conformación.
- 3) Formación de ácidos de Lewis (Mg^{2+} , Ca^{2+} , Mn^{2+} , Fe^{2+} , Cu^{2+} , Zn^{2+}). Estos iones son capaces de aceptar un par de electrones y así catalizar o polarizar grupos reactivos.
- 4) Reacciones redox (Cu^{2+} , Fe^{2+} , Mn^{2+}). Estos iones son componentes esenciales de grupos prostéticos que pueden efectuar transferencias de electrones.

El calcio y el Mg tienen una mas bien alta afinidad con grupos carboxílicos y fosfatos, mientras que los metales de transición (Fe, Zn, Cu, Mn) son atraídos mas específicamente por el N y el S. Debido a que el Ca^{2+} puede sustituir mas fácilmente su agua de hidratación, puede reaccionar con una variedad de ligandos mas fuertemente que el Mg^{2+} . Cuando se une a una molécula orgánica el Mg forma típicamente una fuerte reacción geométrica con el grupo pirofosfato de la co-enzima adenosin-trifosfato (ATP) para formar el complejo ATP- Mg^{2+} que luego se une a la proteína de la enzima. El Mg puede también complejarse con la co-enzima adenosin-difosfato (ADP), aunque la afinidad del ATP con el Mg es mucho mas alta. En algunas reacciones el complejo Mn-ATP-2 es mas activo que Mg-ATP-2. En la mayoría de las reacciones enzimáticas en la cual el ATP actúa como un donante de fosfato, el Mg-ATP-2 aparenta ser la forma activa de la co-enzima (Figura 1.1).

El último grupo de nutrientes de las plantas (Tabla 1.1) son los metales pesados. Estos se dan a menudo en las formas quelatadas en la planta. Un átomo de metal quelatado es aquel que está unido a un compuesto orgánico (ligando) por una o mas uniones, así se forma una estructura de anillos. La Figura 1.2 muestra un ejemplo. El Ca^{2+} se une a un etilen-diamin-tetraacetato (EDTA) de una forma tal que los dos grupos carboxílicos del ácido unen el Ca^{2+} por uniones electrostáticas mientras que se forman dos uniones coordinadas entre el Ca^{2+} y los dos átomos de N. Se forma un complejo muy estable que es altamente soluble en agua y relativamente estable a los cambios de pH.

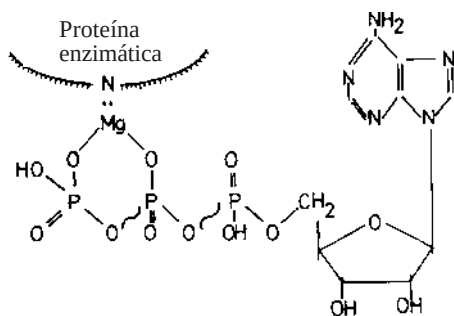


Fig. 1.1 Puente de una enzima con ATP por un átomo de magnesio.

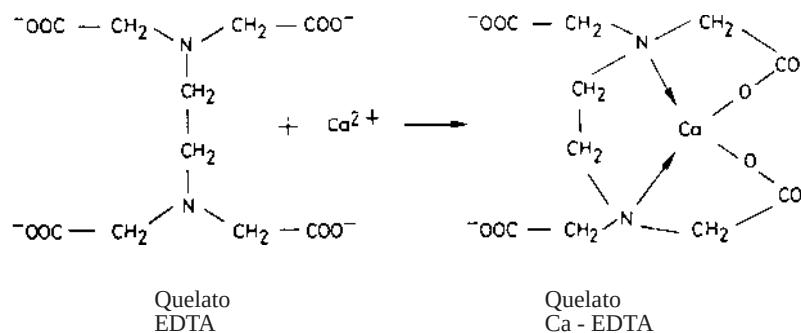
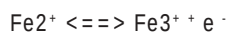


Fig. 1.2. Quelatación del Ca^{2+} por el etilen diamin tetraacetato (EDTA).

Los quelatos mas importantes que ocurren naturalmente en las plantas son aquellos del grupo haem y la clorofila. El grupo haem es una porfirina férrica. El hierro está unido a dos átomos de N por dos anillos pirróles por uniones coordinadas y los dos átomos remanentes de N de los dos anillos pirrólicos de la estructura porfirina por uniones covalentes (Figura 1.3). El grupo haem forma el grupo prostético de un cierto numero de enzimas (catalasa, peroxidasa y citocromo oxidasa). El hierro presente en la mitad haem puede cambiar su valencia de Fe^{2+} a Fe^{3+} .



Esto permite la transferencia de electrones, principio funcional del grupo prostético. En el estado reducido (Fe^{II}) el grupo es llamado haem y en la forma oxidada (Fe^{III}) haemina. Otros átomos metálicos como Cu, Co y Mo también funcionan en los sistemas enzimáticos en una forma análoga a la descrita para el Fe.

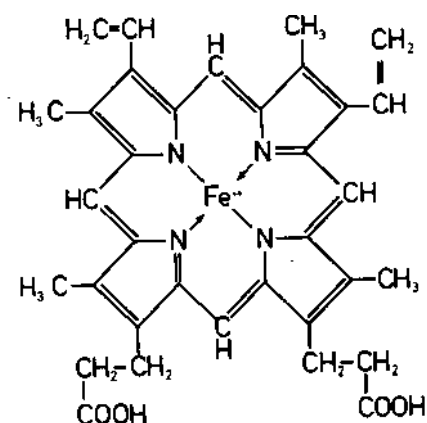


Fig. 1.3 Estructura del complejo haem.

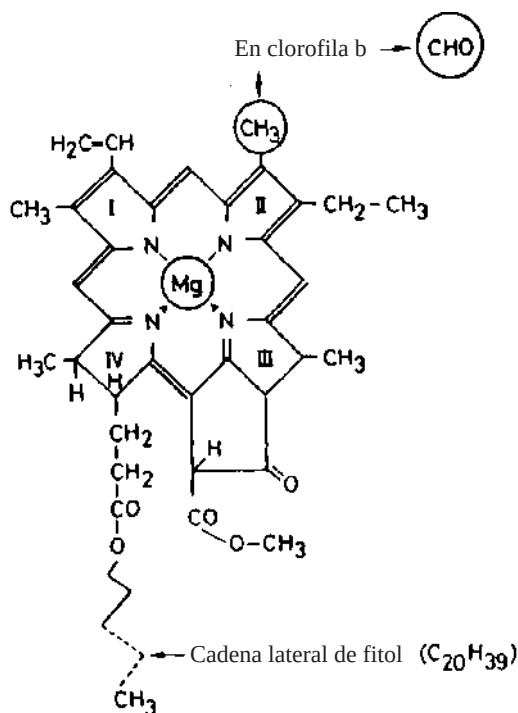


Fig. 1.4 Una molécula de clorofila. En la clorofila b el grupo CH_3 es substituido por un grupo CHO . Los cuatro anillos pirrólicos están indicados por I, II, III, y IV.

La estructura de la clorofila es análoga a la estructura haem (Figura 1.4). El Mg está unido a los átomos N de una estructura porfirina por dos uniones covalentes y dos coordinadas. La clorofila tiene una función de vital importancia para el metabolismo de las plantas en el sentido que el complejo orgánico es capaz de la transmisión de electrones si es excitada por la luz. Esta es la base del proceso fundamental de la fotosíntesis.

Es probable que los metales pesados sean predominantemente absorbidos del suelo bajo la forma de quelatos. La quelatación en la vecindad de las raíces o aún en la superficie de las raíces, probablemente juegue un rol preponderante en su disponibilidad.

1.3 Contenido Mineral del Material Vegetal

El material constituyente de las plantas es materia orgánica, agua y minerales. Las cantidades relativas de estos componentes pueden variar, pero en el material de plantas verdes el agua está siempre presente en la proporción mas alta y los minerales en la mas baja. El porcentaje de distribución de estos tres compuestos es en el siguiente orden de magnitud:

Agua 70 %
Material orgánico 27%
Minerales 3%

Datos mas detallados que muestran el contenido de agua en materiales vegetales están presentados en la Tabla 1.2. Los minerales comprenden solo una porción comparativamente pequeña de la materia seca. Sin embargo son de una extrema importancia ya que permiten a la planta construir el material orgánico (fotosíntesis). El contenido mineral de las plantas y sus órganos son por lo tanto de significancia fisiológica y práctica.

Tabla 1.2 **Contenido de agua de varios tejidos y materiales vegetales en % de su peso fresco.**

Material vegetal verde joven	90 - 95
Raíces jóvenes	92 - 93
Hojas maduras	75 - 85
Paja madura de cereales	15 - 20
Heno	15
Grano de cereales	10 - 16
Semilla de colza	7 - 10
Frutos de tomate	92 - 93
Naranjas	86 - 90
Manzanas	74 - 81
Frutas de banano	73 - 78
Tubérculos de patata	75 - 80
Raíces de remolacha azucarera	75 - 80

El principal factor que controla el contenido mineral de las plantas es el potencial de adsorción de nutrientes los diferentes minerales, que propio de cada especie y fijado genéticamente. Este detalle toma en cuenta el hecho que el contenido de N y K del material de plantas verdes es cerca de 10 veces mas alto que el del P y el Mg, que a su vez es 100 a 1000 veces mas alto que el contenido de micronutrientes. Este patrón general ocurre en todas las plantas superiores. Dentro de las especies vegetales sin embargo existen considerables diferencias en su contenido mineral, que a su vez es también determinado genéticamente. Esta cuestión fue estudiada por Collander (1941) que cultivó 20 especies diferentes de plantas en la misma solución de nutrientes, determinando luego la resultante concentración mineral de las plantas. Así encontró que el contenido de K no difería significativamente dentro de las especies pero si existían diferencias marcadas entre los contenidos de Ca, Mg, y Si; las mayores diferencias inter-específicas fueron encontradas con el Na y el Mn. Las especies vegetales con alto potencial de absorción para estos nutrientes minerales (*Atriplex hortense* y *Vicia* para el sodio y *Lactuca* y *Pisum* para el Mn), en los casos extremos tenían 60 veces mas Na o Mn que aquellas especies de plantas con baja absorción de estos dos nutrientes (*Fagopyrum* y *Zea* para el Na, *Salicornia* y *Nicotiana* para el Mn).

Frecuentemente ha sido observado que la relación entre los cationes bivalentes a los monovalentes es mas alta en las monocotiledóneas que en las dicotiledóneas. El Ca ocurre principalmente en el material de la pared celular (apoplasto) con solo muy baja concentración de Ca en el citoplasma (Williamson y Ashley, 1982). Debido a la capacidad de intercambio catiónico entre el material de la pared celular de las dicotiledóneas es usualmente mucho mas alto que las monocotiledóneas puede suponerse que la absorción mas alta de Ca por las dicotiledóneas está relacionado a la capacidad mas alta de intercambio catiónico. Hay fuertes indicadores que al menos el control del transporte de los iones bivalentes de las plantas depende de alguna forma del intercambio catiónico de los tejidos de las plantas (van de Geijn y Petit 1979).

El segundo factor que controla el contenido mineral de las plantas es la disponibilidad de los nutrientes en el medio nutritivo. La concentración de un nutriente mineral en las plantas aumenta en la forma de una curva de saturación a medida que se incrementa la disponibilidad del nutriente en el medio (ver Figura 225 Pág. 106). La relación entre disponibilidad de un nutriente en el medio de cultivo y el contenido de nutrientes en las plantas es usado en los métodos de análisis foliares y de plantas para diagnosticar la disponibilidad de ese nutriente en el suelo. Este tema se discute con mas detalle mas adelante, (Pág.103). La planta necesita que cada nutriente esté en un cierto nivel en sus tejidos y si éstos no son suministrados la planta muere. El nivel crítico es diferente para cada nivel de nutriente vegetal. Claramente los micronutrientes están en concentraciones muchas mas altas que los macronutrientes.

El contenido mineral de nutrientes difiere considerablemente entre los diferentes órganos de las plantas. Generalmente las partes vegetativas como hojas, tallos y raíces varían muestran una mayor variación que la concentración en la composición mineral de las frutas, tubérculos y semillas. La planta suministra a sus frutos y semillas el material orgánico a expensas de otros órganos de las plantas resultando así en pequeñas variaciones de sus contenidos minerales en los tejidos reproductivos o de almacenaje. Se demuestra esta relación para el Mg en la Figura 1.5. Se muestra que con el aumento de la disponibilidad del Mg en el suelo, el contenido de Mg en la paja se afecta mucho mas que el contenido de Mg en el grano (Schreiber 1949). La misma relación se comprueba también para otros nutrientes vegetales (P, N, K, Fe, Ca).

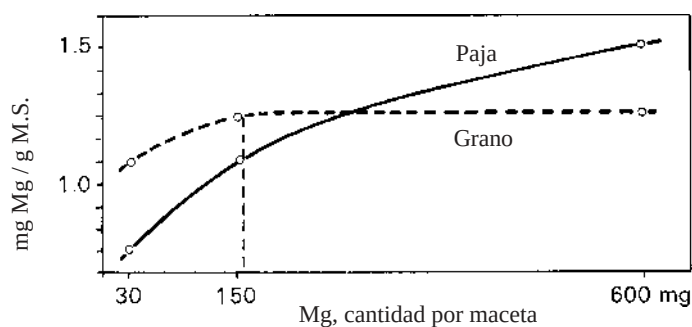


Figura 1.5 . Efecto del suministro creciente de Mg sobre el contenido de Mg de grano y paja de cereal (Después de Schreiber, 1949).

El contenido mineral de las plantas también depende mucho de la edad del tejido. Las plantas y los tejidos mas jóvenes contienen mas N, K y P, mientras que en las plantas y los tejidos mas maduros a menudo son observados tenores mas altos de Ca, Mn, Fe y B (Smith 1962), siempre y cuando que el contenido mineral está expresado sobre la base de materia seca. La variación típica en el contenido de N, P y K durante el período de crecimiento de un cereal se muestra en la Figura 1.6. En las primeras semanas del período de crecimiento, el contenido de nutrientes aumenta, debido a una absorción relativa mas alta de nutrientes, comparada con su tasa de crecimiento. A medida que se completa el estadio de macollaje, la comienza una tasa de crecimiento mas alta con la elongación del tallo o encañazón. El vigoroso crecimiento causa una dramática reducción en el contenido mineral de las plantas por efecto de dilución. Una vez que las espigas están completamente desarrolladas solo existen escasos cambios en el contenido de N, P y K en relación a la planta completa. Dentro de la planta misma sin embargo, ocurren cambios considerables entre los tejidos, ya que durante el período de maduración altos contenidos de N y P son translocados desde las hojas y tallos al grano.

El contenido mineral de las plantas se expresa generalmente en la base de peso seco, donde el material vegetal fresco se seca a 105 °C hasta que toda el agua ha sido removida, por ej. 4 % de K en la materia seca ó 3 mg/g de materia seca o 27 ppm de Mn en materia seca. El término ppm significa partes por millón, por ej. 27 partes de Mn (peso) por 1.000.000 partes (peso) de materia seca. A veces se usan mg por gramo o mg por kg en lugar de ppm. Esta terminología se aplica cuando se miden pequeñas cantidades como en el caso de los micronutrientes. Para el caso de macronutrientes el contenido mineral usualmente se expresa en porcentaje, o en mg por g de material vegetal. La Tabla 1.3 presenta un relevamiento del contenido mineral de varias plantas y órganos vegetales. Las cifras mostradas aquí son nada mas que una simple guía. El contenido mineral puede variar considerablemente según las condiciones de absorción y otros factores, incluidos los mencionados precedentemente.



Figura 1.6. Contenidos de N, P y K en cebada durante el período de crecimiento, (luego de Scharrer y Mengel, 1960).

Para propósitos prácticos como el cálculo de la absorción total de nutrientes de un cultivo, o el uso de análisis de plantas como herramienta de diagnóstico de la disponibilidad de nutrientes en el suelo, el contenido mineral basado en la materia seca es lo mas apropiado. Para estudios fisiológicos, sin embargo, es a menudo mas conveniente expresar el contenido de nutrientes en las plantas en términos de materia fresca en forma de milimoles (mM) o miliequivalentes (meq), ej. 25 meq Ca por kg de materia fresca. Esto puede dar una impresión mas realista de la concentración mineral actual de una célula vegetal. También es particularmente útil cuando se expresa la concentración de moléculas, tales como aminoácidos libres, ácidos orgánicos y azúcares. Además al usar la concentración del material fresco y expresar sus valores en mM o meq, a menudo es mas fácil reconocer las relaciones fisiológicas. Un ejemplo como tal es el efecto de la edad en el contenido mineral en los tejidos de las plantas. Generalmente el contenido de agua es mas alto en los tejidos jóvenes. Los tejidos vegetales jóvenes son así no tan ricos en N, P y K como a menudo se expresa en los análisis de materia seca. Jungk (1970) mostró que en el caso de *Sinapsis alba* el contenido de K^+ y NO_3^- basado en el peso

fresco permanecía aproximadamente constante a través del ciclo de crecimiento, siempre y cuando las plantas estuvieran suficientemente provistas con estos dos nutrientes. Resultados similares que muestran la constancia de la concentración de K^+ al expresarlas sobre la base de peso fresco, han sido descritos por Leigh y Johnston (1983). En experimentos con plantas de cebada observaron que mientras el K^+ en la materia seca generalmente declinaba durante el crecimiento, la concentración de K^+ en el tejido fresco permanecía razonablemente constante, en el orden de 200 mmol por kg de tejido fresco.

Tabla 1.3. **Contenido mineral de diferentes materiales vegetales.** (Mengel, 1979. Pag 209).

Elemento	Puntas de Cebada en el macollaje	Granos de cebada	Paja de cebada	Colza en estado vegetativo
. mg g ⁻¹ MS				
N	39	17	4.5	56
P	4.4	4.3	1.2	4.9
S	3.2	2.8	3.3	9.3
Cl	15	2.7	14	12
K	43	6.4	14	46
Na	5.3	0.2	3.0	1.3
Ca	9.4	2.2	9.0	29
Mg	2.1	1.2	1.0	2.0
Si	3.5	1.8	3.3	3.4
. mg g ⁻¹ MS				
Fe	74	53	85	550
Mn	130	80	50	250
Cu	7	3	2.3	7
B	6	1.1	7	35
Mo	2	1.6	1.0	-

Recientes evidencias indican la ocurrencia de patrones típicos de distribución de iones orgánicos dentro de las células vegetales (Glass y Siddiqi 1984). En el citoplasma existen marcadas diferencias en la concentración de los cationes individuales. La concentración de K^+ es alta, en el orden de 100 mmol. La concentración correspondiente de Mg está en el rango de 1 a 4 mmol mientras que la de Ca^{2+} es extremadamente menor, inferior a 1 mmol. La concentración celular de los aniones inorgánicos (Cl^- , NO_3^- , fosfatos) son bajas y en el orden de los 5 a 10 mM. Aquí los aniones se almacenan principalmente en la vacuola, proveyendo reservas de nutrientes (NO_3^- , fosfatos) y funcionando como reguladores osmóticos (Cl^- , SO_4^{2-}). La vacuola es también el principal sitio de almacenamiento del Na^+ .

Los órganos de la planta difieren considerablemente en su contenido de agua. los frutos carnosos por ejemplo contienen mucho mas agua que las semillas o granos. Comparaciones del contenido mineral de material seco de tejidos que difieren considerablemente en su contenido de agua deben considerarse con precaución.

22 La Nutrición Vegetal

Lectura general

CLARKSON, D.T. and HANSON, J.B.: The mineral nutrition of higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31,239-298 (1980)

EPSTEIN, E.: *Mineral Nutrition of Plants: Principles and Perspectives*. John Wiley & Sons, Inc., New York, London, Sydney, Toronto 1972

FLEMING, G.A.: Mineral composition of herbage. In 'Chemistry and Biochemistry of Herbage' (G.W. Butler and R.W. Bailey, eds.) pp. 529-566. Academic Press, London, New York, San Francisco 1973

GAUCH, H.G.: *Inorganic Plant Nutrition*. Dowden Hutchinson and Ross Inc. Stroudsburg, Pa. USA 1972

HEWITT, E.J. and SMITH, T.A.: *Plant Mineral Nutrition*. English University Press Ltd. London, 1975

LAUCHLI, A. and BIELESKI, R.L.: *Encyclopedia of Plant Physiology*, Vol. 12, *Inorganic Plant Nutrition* New Series. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York 1982

SUTCLIFFE, J.F. and BAKER, D.: *Plants and Mineral Salts*. Edward Arnold 1981

WALLACE, A.: *Current Topics in Plant Nutrition*, Department of Agric. Sciences, U. C. L. A. Los Angeles, California, USA 1966

EL SUELO COMO MEDIO NUTRITIVO VEGETAL

2.1 Propiedades Físico-Químicas Importantes

2.1.1 Generalidades

El suelo es un medio heterogéneo que puede considerarse como compuesto por tres fases principales: una sólida, una líquida y una gaseosa. Las tres fases influyen el suministro de nutrientes a las raíces de las plantas. La fase sólida puede ser vista como el principal reservorio de nutrientes. Las partículas inorgánicas de la fase sólida contienen nutrientes catiónicos tales como K, Na, Ca, Mg, Mn, Zn y Cu mientras que las partículas orgánicas de esta fase proveen la principal reserva de N, y en una extensión algo menor, de P y S. La fase líquida de la solución de suelo es la principal responsable del transporte de nutrientes en el suelo, por ejemplo de llevar los nutrientes desde varios puntos dentro de la fase sólida hacia las raíces. Los nutrientes transportados por la fase líquida están presentes principalmente en su forma iónica, juntamente con el O_2 y el CO_2 también están disueltos en la solución de suelo. La fase gaseosa del suelo participa en el intercambio gaseoso que ocurre entre los numerosos organismos vivos del suelo (raíces de las plantas, hongos, bacterias y animales) y la atmósfera. El proceso de intercambio gaseoso resulta en el suministro de O_2 a los organismos vivos del suelo y la remoción del CO_2 producido por la respiración desde la atmósfera del suelo. Los nutrientes en las fase líquida, sólida y gaseosa están muy relacionados entre sí. Estas relaciones y sus efectos en la disponibilidad de nutrientes son considerados en mas detalle en este capítulo.

2.1.2 Adsorción e Intercambio Catiónico

Las partículas coloidales del suelo son principalmente portadoras de cargas negativas. La carga negativa en la superficie de las arcillas minerales proviene fundamentalmente del reemplazo isomórfico de los cationes en la estructura cristalina, donde los cationes trivalentes son sustituidos por cationes

El Suelo como Medio Nutritivo Vegetal 25

bivalentes. Las cargas negativas también pueden resultar de la disociación del H^+ de ácidos débiles. Este último mecanismo es particularmente importante en la generación de sitios con carga negativa en las partículas orgánicas del suelo.

La superficie cargada negativamente de estas varias partículas de suelo atraen los cationes como Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^+ y K^+ así como el Al^{3+} , sitios cargados positivamente de los óxidos de Al ($[Al(OH)_2]^+$, $AlOH^{2+}$) y Mn^{2+} . Los cationes electrostáticamente adsorbidos en las superficies con carga negativa² de las partículas, que se mueven dispersas en una solución electrolítica, están sujetos tanto a fuerzas de intercambio interiónico (coulómbicas) como a fuerzas cinéticas. Las fuerzas interiónicas tienden a unir el catión firmemente a la superficie de arcilla. Por otra parte, las fuerzas cinéticas derivadas del movimiento térmico, tienden a disociar los cationes de la superficie. Como resultado de estas dos fuerzas se establece un gradiente de potencial eléctrico cerca de la superficie de la arcilla. En el equilibrio, resulta un patrón de distribución característico de los iones entre la estructura de látice de la arcilla, los cationes intercambiables y la solución de suelo (Figura 2.1). En la vecindad inmediata de la superficie cargada negativamente, existe una alta concentración de cationes, mientras que la concentración aniónica es aproximadamente cero. Esta región se conoce como capa Stern. A medida que aumenta la distancia desde la superficie coloidal, la concentración catiónica disminuye rápidamente al principio y luego asintóticamente en la dirección de la solución de suelo, donde la concentración de cationes y aniones es aproximadamente igual. De forma recíproca, la concentración aniónica aumenta desde la superficie hacia la solución de suelo. Estos efectos se muestran en la parte inferior de la figura 2.1. La doble capa así descrita arriba, contiene un exceso de cationes y se extiende desde la superficie cargada negativamente hacia la solución de suelo. Este fenómeno se conoce como la capa de Gouy-Chapman debido a que fue descrito primeramente por estos dos autores (Gouy, 1910; Chapman, 1913). A veces también se refiere como la doble capa difusa. Su espesor aproximado, desde la superficie de arcilla a la solución libre, está entre 5 a 10 nm.

El equilibrio entre los iones de la doble capa difusa y la solución libre es dinámico. Así los iones de la solución libre están en un rápido y cambiante equilibrio con los iones de la doble capa de Gouy y Chapman. Cuando la concentración mas externa se diluye, algunos iones de la doble capa difunden hacia la solución libre recuperando un nuevo equilibrio. La dilución progresiva finalmente conduce a un punto al cual la solución externa está libre de iones y la totalidad de cationes adsorbidos en la superficie son equivalentes a la superficie negativamente cargada. Este proceso ocurre cuando un catión intercambiador agregado en una solución salina se lixivia con agua. El exceso de cationes y aniones es arrastrado y excluido resultando finalmente, solo aquellos cationes retenidos en cantidad que es equivalente a la cantidad de cargas negativa, es decir, de la capacidad de intercambio catiónico.

Los cationes adsorbidos de la forma así descrita, pueden ser desplazados por otras especies catiónicas. Este proceso reversible usualmente ocurre entre la fase sólida y líquida del suelo y se llama intercambio catiónico. El principio de este proceso de intercambio estequiométrico se muestra en la Figura 2.2 donde un catión Ca^{2+} , es reemplazado por dos iones K^+ ; generalmente todas las especies catiónicas pueden intercambiarse entre ellas de esta manera, pero el grado en el cual un catión puede reemplazar a otro depende de la fuerza de retención del catión adsorbido. De acuerdo a las leyes de Coulomb las fuerzas interiónicas será mas fuerte según mas cercanos estén los iones entre si, y varía inversamente al cuadrado de la distancia entre las cargas. La unión es así mas fuerte cuando mas alta sea la carga de los iones. Esto significa que los iones trivalentes están mas fuertemente unidos que los bivalentes, y a su vez éstos mas que los monovalentes. Esta preferencia aumenta según mas diluido esté el sistema y mas alta sea la densidad de carga de la arcilla. Además el grado al cual se hidrata una

ion también influencia la fuerza de unión. Un catión hidratado puede no ser atraído fuertemente a la superficie con carga negativa de la arcilla a causa de la presencia de su escudo de moléculas de hidratación. Cationes mas pequeños tiene escudos de hidratación mas gruesos, es decir, tienen la mayor densidad de carga y por lo tanto no están tan fuertemente unidos a las partículas de arcilla. La tabla 2.1 muestra el diámetro de varios cationes en su forma hidratadas y no hidratadas. Los iones H^+ no conforman las reglas de tamaño del ion e hidratación, principalmente a causa de que inducen a la rotura de la estructura de las arcillas, con la consecuente cesión de iones Al^{3+} al medio edáfico; el H^+ así parece comportarse apenas como un catión trivalente hidratado.

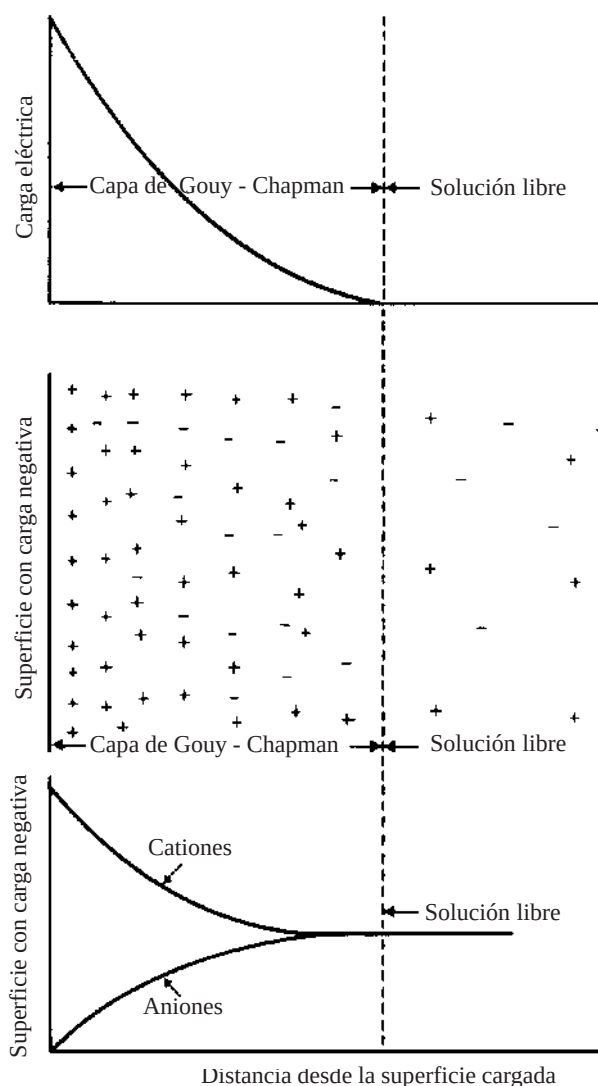


Figura 2.1. Disminución del campo eléctrico al aumentar la distancia desde una superficie con carga y el patrón resultante de distribución de iones (Modelo de Gouy Chapman).

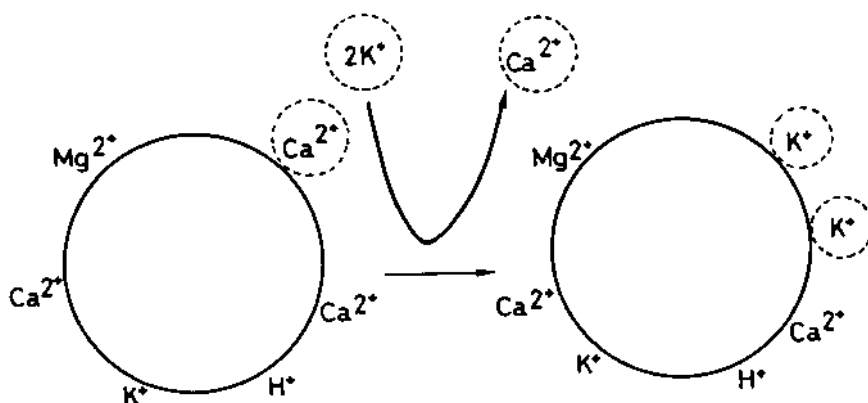
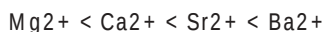
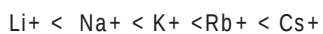


Figura 2.2. Principios del intercambio catiónico. El Ca^{2+} es reemplazado por 2 K

Tabla 2.1. **Diámetro (nm) de cationes hidratados y no hidratados**

	Hidratado	No hidratado
Rb ⁺	0.51	0.30
K ⁺	0.53	0.27
NH ⁺	0.54	0.29
Na ⁺	0.76	0.20
Li ⁺	1.00	0.15
Mg ²⁺	0.64	0.16
Ca ²⁺	0.56	0.21

Las especies catiónicas que solamente son débilmente adsorbidas, pueden fácilmente ser intercambiadas por otras especies, y viceversa. Así, el poder relativo de reemplazo de una especie catiónica en particular depende de la fuerza de su unión. La siguiente secuencia de facilidad de reemplazo relativo fue establecido por Hofmeister (secuencia catiónica de Hofmeister)




 Aumento en el poder relativo de reemplazo
 Disminución del grado de hidratación

Esta regla no se aplica universalmente debido a que la estructura del mineral de arcilla también afecta la fuerza de retención. Esto se cumple particularmente para la adsorción de potasio. Schachtschabel (1940) investigó la cesión del amonio de varios minerales de origen por la acción de diferentes cloruros, y observaron la siguiente secuencia de facilidad relativa para el desplazamiento de cationes.

Caolinita	$\text{Na}^+ < \text{H}^+ < \text{K}^+ < \text{Mg}^{2+} < \text{Ca}^{2+}$
Montmorillonita	$\text{Na}^+ < \text{K}^+ < \text{H}^+ < \text{Mg}^{2+} < \text{Ca}^{2+}$
Micas	$\text{Na}^+ < \text{Mg}^{2+} < \text{Ca}^{2+} < \text{K}^+ < \text{H}^+$
Acido húmico	$\text{Na}^+ < \text{K}^+ < \text{Mg}^{2+} < \text{Ca}^{2+} < \text{H}^+$

Aumentan la capacidad relativa de desplazamiento del amonio ➔

Este ejemplo demuestra que el K^+ está mas fuertemente adsorbido por las micas que lo predecible según su valencia y grado de hidratación. De una forma similar otros minerales de arcilla 2:1 (illita, vermiculita) pueden también adsorber K^+ y NH_4^+ mas bien específicamente. Esto se considerará en mas detalle en la página 431.

El poder relativo de reemplazo de una especie catiónica por otra depende no solo de la naturaleza de las especies en cuestión sino también en su concentración, o mas precisamente de las actividades de los iones presentes. Por simplicidad se consideran nada mas que concentraciones. Debe recordarse, sin embargo, que antes que las concentraciones deben tomarse las actividades de los iones para aplicar en reacciones de intercambio y condiciones de equilibrio entre iones libres y adsorbidos. Cuando la concentración de los iones es baja, se aproximan a sus actividades. A altas concentraciones sin embargo, ocurren desvíos del comportamiento predicho en soluciones ideales. La presión osmótica por ejemplo es mas baja que la predicha cuando se toman concentraciones para el cálculo. Tales desvíos resultan de las fuerzas interiónicas y a la formación de iones disociados en la solución bajo condiciones de altas concentraciones. La concentración es por lo tanto corregida por un factor (coeficiente de actividad que es siempre, 1). La relación es expresada por la ecuación:

$$a = f \cdot c$$

donde

a = actividad
 c = concentración
 f = coeficiente de actividad

El coeficiente de actividad así disminuye a medida que aumenta la fuerza ionica de la solución.

La influencia de la creciente actividad o concentración en el reemplazo de un catión por otro puede considerarse por referencia a un sistema simple donde una especie catiónica que satura completamente una partícula coloidal se reemplaza por una creciente concentración de otra especie catiónica en la solución nadante. Si el K^+ es el ion originalmente saturante del coloide y Ca^{2+} el ion reemplazante, la relación entre la adsorción de Ca^{2+} , la desorción de K^+ y la actividad de Ca puede representarse en la figura 2.3. Es claro así que a medida que aumenta la concentración o actividad de los Ca^{2+} libres, la adsorción de Ca^{2+} también aumenta en la forma de una curva de saturación o curva de intercambio. Esta puede describirse de otra forma diciendo que cuanto mas baja sea la fuerza reemplazante de un ion mas grande será su poder relativo de reemplazo en relación a su concentración. Esta relación entre actividad y adsorción se refleja en la curva asintótica mostrada, que es aplicable a todas los procesos de adsorción catiónica.

En el ejemplo citado precedentemente un catión monovalente K^+ fue reemplazado por un catión bivalente Ca^{2+} , en otras palabras un catión fuertemente unido, Ca^{2+} , reemplazó un catión menos fuertemente unido, K^+ . El proceso de intercambio ocurre debido al hecho que tanto las fuerzas cinéticas como las electrostáticas actuaron sobre los iones. Como ya se discutió siempre que no haya

sitios específicos de adsorción en la superficie cargada, la fuerza de unión dependerá de la valencia y su grado de hidratación. Esto es cierto donde el comportamiento promedio de un gran número de iones sea considerado. El poder relativo de reemplazo de un único ion, sin embargo, depende de su energía cinética. Esta no es la misma para todos los iones de una especie dada. Cuando un gran número de iones está presente, la distribución de la energía sigue la curva de distribución energética de Maxwell. Esto significa que para especie catiónica dada, ocurre una pequeña proporción de la llamada alta energía de los cationes que así puede tener lugar en reacciones de intercambio no abiertas al resto de los cationes. Así, el proceso de intercambio catiónico la distribución de energía de los cationes es de particular importancia dado que permite el reemplazo de cationes mas fuertemente unidos por aquellos que en promedio son mas débilmente retenidos. Así el Ca^{2+} puede ser reemplazado del mineral de arcilla ó intercambiador catiónico, por un catión monovalente altamente hidratado tal como Na^+ , si fuera que el Na^+ está siempre presente a un nivel de energía suficientemente alto para reemplazar el Ca^{2+} . En orden de alcanzar un reemplazo completo de los cationes unidos mas firmemente, se requieren porciones mas grandes de cationes mas débilmente unidas. Este es el principio que subyace en la regeneración de una columna de intercambio catiónico, donde la columna se trata con un gran exceso del ion de una especie catiónica reemplazante, por lo tanto la alta energía de los cationes está siempre presente en exceso. En este contexto debe recordarse que los cationes no están unidos firmemente a la superficie pero están presentes como una capa difusa que facilita el proceso de intercambio basado en el nivel de energía individual de los cationes.

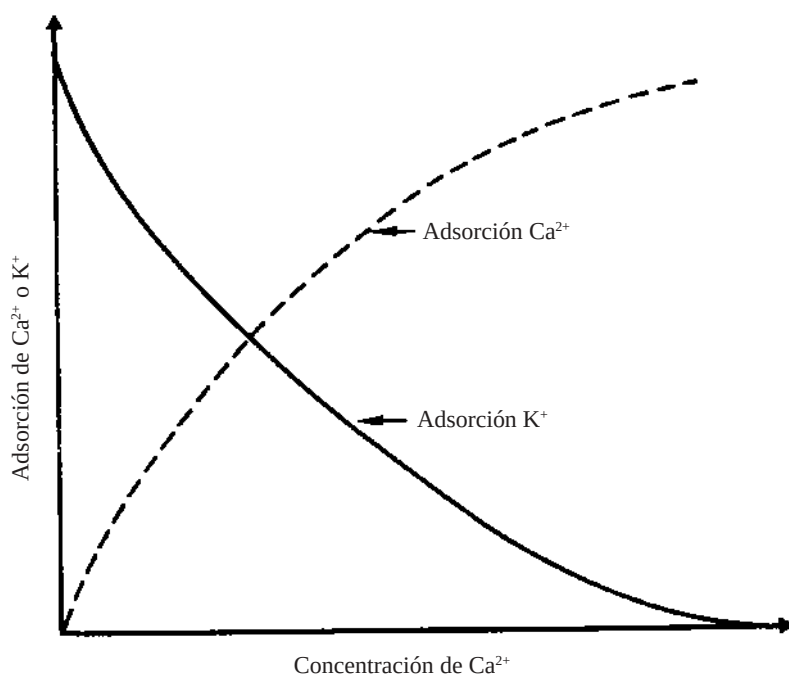
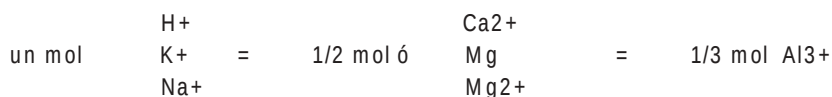


Figura 2.3. Relación entre la concentración creciente de Ca^{2+} , la adsorción de Ca^{2+} y la desorción de K^+ .

La llamada así capacidad de intercambio catiónico se expresa como una medida de la cantidad de moles de carga positiva por unidad de masa. Esta puede expresarse en unidades SI en términos de centimoles de carga positiva por kg de suelo (cm/kg) ver Brady 1984. Si un suelo tiene una capacidad

de intercambio catiónico de 20 cmol/kg significa que puede absorber e intercambiar 20 cmoles de H por cualquier otro catión univalente (K+ ó Na+). Para un catión bivalente tal como Ca2+ ó Mg2+, este valor es la mitad de la cifra mencionada, (10 cmoles), ya que la adsorción y el intercambio se efectúan en base de equivalentes químicos. Para un ion trivalente este valor es un tercio. Así



La capacidad de intercambio catiónico puede medirse sin necesidad de estimar la cantidad de elementos individuales que intervienen, y su determinación es frecuente en análisis de suelo.

Muchos autores aún expresan la capacidad de intercambio catiónico en términos de meq/100 g de suelo, debido a que 1 meq/100 g de suelo es igual a un cmol de carga positiva (ó negativa) por kg de suelo; el valor numérico expresada en meq cada 100 g de suelo y el cmol/kg son iguales. Debería observarse, sin embargo que para mantenerse estrictamente dentro de las unidades SI, la CIC debería expresarse como mmol/kg.

El intercambio catiónico se subdivide comúnmente según si puede ser básico ó ácido. Los cationes básicos incluyen Na+, K+, Mg2+ y Ca2+, y los ácidos son H+, Al3+. Si

$$\text{CIC} = \text{S} + \text{H}$$

donde

CIC= Capacidad de Intercambio Catiónico, centimoles kg-1

S = Total de Bases Intercambiables, centimoles kg-1 de suelo (Na+, K+, Mg2+, Ca2+)

H = Acidez Intercambiable, centimoles kg-1 de suelo (Al3+, H+).

El término porcentaje de bases se usa muchas veces. Este representa el total de bases intercambiables expresado como un porcentaje de la capacidad de intercambio catiónico.

A medida que la proporción de arcilla en el suelo aumenta el sistema del suelo se vuelve mas disperso, aumentado el área de la superficie total de las partículas de suelo. Esto significa que un suelo rico en minerales de arcilla es capaz de absorber mas agua y cationes que un suelo bajo en arcilla. Los suelos ricos en arcilla tienen una capacidad de intercambio catiónica mas alta y mayor capacidad de retención de agua que los suelos bajos en arcilla. Los valores de capacidad de intercambio catiónico varían considerablemente. Brady (1974) da valores entre 2 cmoles/kg en suelos arenosos a 57,5 cmoles/kg de suelos arcillosos. Valores entre 10 y 20 cmoles/kg son comunes.

2.1.3 La ecuación de Gapon

La ecuación de Gapon (1933), es una de las ecuaciones mejor conocidas que describen cuantitativamente el intercambio catiónico mono y bivalente. Puede describirse como sigue:

$$\frac{C_{ads}^{+}}{C_{c}^{+}} = k \frac{a_{c}^{+}}{a_{c}^{2+}} ;$$

$$\frac{C_{ads}^{2+}}{C_{c}^{2+}} = V \frac{a_{c}^{2+}}{a_{c}^{+}}$$

donde

$\frac{C_{ads}^{+}}{C_{c}^{+}}$, $\frac{C_{ads}^{2+}}{C_{c}^{2+}}$ = Cationes adsorbidos monovalentes y bivalentes respectivamente

$\frac{a_{c}^{+}}{a_{c}^{2+}}$, $\frac{a_{c}^{2+}}{a_{c}^{+}}$ = Actividad de los cationes mono y bivalentes respectivamente

AR = Relación de actividades entre dos especies catiónicas en la solución de equilibrio. Para especies catiónicas mono y bivalentes, este es el cociente de actividad del catión monovalente sobre la raíz cuadrada de la actividad del catión bivalente.

k = coeficiente de Gapon o coeficiente de selectividad.

Esta ecuación permite que la relación entre las cantidades de cationes adsorbidas se relacionan al cociente de actividades. El valor de k es una medida con la cual C^{+} se adsorbe en comparación con C^{2+} . Este podría ejemplificar la relación K^{+}/Ca^{2+} o K^{+}/Mg^{2+} . Para un sistema determinado de intercambio k es constante dentro de ciertos límites, varios autores usaron la ecuación para describir cuantitativamente las relaciones entre los cationes en las formas adsorbidas y en una solución de equilibrio (Bolt, 1955; Lagerwerff y Bolt, 1959; Ehlers et al, 1968). El uso de la ecuación de Gapon por parte del Laboratorio de Salinidad de Suelos de Estados Unidos para la expresión de los estudios de intercambio catiónico en suelos salinos y alcalinos también significa que la ecuación se ajusta bastante bien para la predicción de los iones adsorbidos en la composición de la solución edáfica de estos suelos (Fried y Broeshart, 1969).

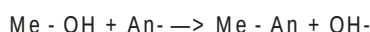
Originalmente se sostuvo que k debería ser constante. Este valor sin embargo depende de un número de factores que incluye el grado de saturación catiónico del mineral de arcilla y su densidad de carga (Schwertmann, 1962). También es considerablemente influido por la estructura del mineral de arcilla y la presencia de sitios de unión específicos. Tales sitios específicos particularmente relacionan la unión del K^{+} y NH_4^{+} a los minerales de arcilla 2:1. Por ejemplo donde K^{+} está adsorbido a sitios específicos, la «constante» de Gapon k para la relación de intercambio K^{+}/Ca^{2+} y K^{+}/Mg^{2+} es mas alta (ver pag.431).

2.1.4 Adsorción aniónica

La capacidad de adsorción aniónica de la mayoría de los suelos agrícolas es relativamente pequeña comparada con la capacidad de adsorción catiónica. Sin embargo un cierto número de minerales del suelo así como también las partículas coloides amorfas, son capaces de adsorber aniones muy fuertemente. Estos componentes que adsorben aniones incluyen hidróxidos de Fe y óxidos de Al

(hematita, goetita, gibsita, hidróxidos amorfos), minerales de arcilla 1:1, minerales de arcilla 2:1, complejos orgánicos de Fe y Al y carbonatos de Ca. La superficie de los grupos AlOH y FeOH son sitios particularmente importantes de adsorción aniónica que ocurren tanto en complejos orgánicos e inorgánicos, por ejemplo ácidos húmicos y fúlvicos. Los suelos ricos en óxidos e hidróxidos con alta superficie específica son particularmente eficientes en la adsorción aniónica.

Se distinguen dos clases de adsorción, el intercambio de ligandos con grupos OH, y la adsorción de grupos protonados (Parfitt, 1978). Los grupos de ligandos pueden ser descritos en una forma muy simplificada por la ecuación:



La adsorción de fosfatos y sulfatos por óxidos de Fe- y Al, así también por minerales de arcilla, pueden ocurrir en dos pasos, una adsorción mononuclear seguida por una binuclear. El principio de esta clase de adsorción se muestra en la figura 2.4.

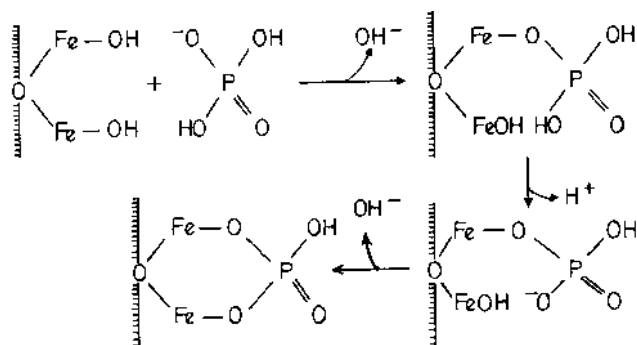
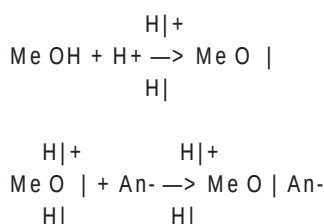


Figura 2.4 Adsorción de fosfatos en la superficie de óxidos de Fe. En el primer paso ocurre la adsorción mononuclear y en el segundo la binuclear.

En el primer paso el H_2PO_4^- se adsorbe por intercambio de un OH^- de la superficie de adsorción (Hingston et al, 1974; Parfitt y Smart, 1978). El fosfato así adsorbido puede luego disociarse en un protón y luego intercambiarse por un nuevo OH^- de la superficie. El puente de unión de la superficie binuclear de los fosfatos implica una muy fuerte adsorción, dejándolo escasamente disponible para las plantas (Barekzai y Mengel, 1985). De las reacciones mostradas en la Figura 2.4 puede verse que la adsorción binuclear de un H_2PO_4^- resulta en una cesión neta de un OH^- . Esto significa que la reacción es dependiente del pH siendo favorecida por condiciones de bajo pH; viceversa, el alto pH resulta en una cesión del H_2PO_4^- . Estudios de espectroscopía infrarroja (Nanzio y Watanabe, 1982) revelaron que la adsorción de fósforo en la goetita es binuclear sobre un amplio rango de pH desde 3.3 hasta 11.9. La cantidad de fosfato adsorbido también depende de la superficie específica de los minerales, tal como ha sido demostrado por Lin et al (1983) para la gibsita, goetita y caolinita. Debido a que la adsorción y desorción del fosfato son dependientes del pH, un aumento del pH, por ejemplo por encalado, puede resultar en un aumento en la disponibilidad del fosfato (Haynes, 1982).

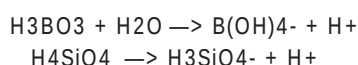
El segundo mecanismo de adsorción, que es el de la adsorción de los grupos protonados, ocurre bajo condiciones de bajos pH's. Aquí los grupos OH^- pueden volverse protonados (positivamente cargados) permitiendo por lo tanto la adsorción aniónica por interacción electrostática.



Los dos procesos de intercambio de ligandos y protonación son extremadamente dependientes del pH, aumentando cuando la concentración de H^+ aumenta. Las capacidades mas altas de intercambio aniónico se encuentran así en suelos ácidos, ricos en hidróxidos de Fe y óxidos de Al, en minerales de arcilla, o en ambos.

Los dos mecanismos descritos arriba para la adsorción aniónica difieren en especificidad aniónica. La adsorción aniónica a los grupos protonados implica principalmente interacción electrostática y como tal es casi totalmente inespecífica. El intercambio de ligandos por otro lado, está asociado con una interacción química, donde el anión se coordina a un ion metálico; por esta razón es mucho mas específica a un determinado anión. La pronunciada especificidad en las reacciones de intercambio de ligandos es responsable por las marcadas diferencias en la capacidad de adsorción de los suelos para aniones específicos. Los fosfatos que se adsorben principalmente por intercambio de ligandos, son aniones muy fuertemente adsorbidos. Por otro lado en el caso de los nitratos y cloruros, donde los intercambio de ligandos juegan un escaso rol si es que lo juegan, estos aniones se adsorben muy débilmente. Parfitt (1978) menciona un orden de selectividad probable de adsorción aniónica de un suelo: fosfato > arsenato > selenito = molibdato > sulfato = fluoruro > cloruro > nitrato.

Otros aniones además de los mencionados arriba pueden participar en las reacciones de intercambio. Bajo condiciones de pH elevado los ácidos bóricos y silícico pueden formar aniones.



Además algunos aniones orgánicos pueden competir en la adsorción.

La ecuación de Langmuir se usa frecuentemente para describir relaciones cuantitativas en relación aniónica. Se expresa matemáticamente como:

$$\frac{A}{A_{\max}} = \frac{K \cdot c}{1 + Kc}$$

donde

A = cantidad de ion adsorbido

$A_{\max}$ = La máxima cantidad adsorbida

c = concentración de la solución

K = constante relacionada a la energía de adsorción, que es mas alta cuanto mas alta es la adsorción.

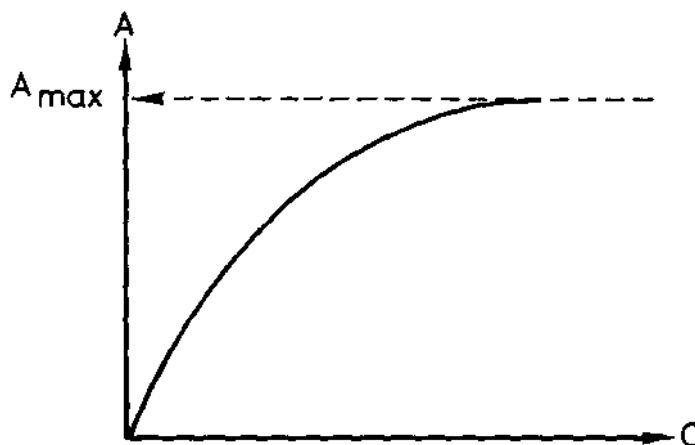


Figura 2.5. Relación entre la concentración de la solución (c) y la adsorción (A) de acuerdo a la ecuación de Langmuir.

Esta relación se muestra gráficamente en la figura 2.5. La ecuación no sigue completamente la adsorción aniónica real por partículas de suelo debido a que el modelo de Langmuir fue derivado de la adsorción de un gas monomolecular a una superficie sólida. En la adsorción aniónica, participan tanto las partículas cargadas como la superficie cargada. La adsorción está asociada a reacciones químicas. El proceso de adsorción es también dependiente del pH y de las condiciones salinas, y estos factores afectan tanto el $A_{\max}$ como K (Bowden et al, 1977). Como medida aproximada, sin embargo, la ecuación de Langmuir es una valiosa herramienta para cuantificar los procesos de adsorción aniónica y ha sido usada por un gran número de autores, incluyendo Holford y Mattingly (1975) quienes estudiaron la adsorción de fosfatos en superficies de calcita.

2.1.5 Adsorción de agua

Las moléculas dipolares también se encuentran unidas a la superficie de las partículas. Las fuerzas que efectúan la adsorción son las de van der Waal. Por lo tanto esta clase de adsorción difiere fundamentalmente de la adsorción catiónica o aniónica a las superficies cargadas, debido a que las moléculas adsorbidas no están tan fuertemente unidas y no hay una fuerte equivalencia entre las superficies cargadas y la cantidad de moléculas adsorbidas. Esto indica la ausencia de intercambio cuantitativo entre las moléculas libres y las adsorbidas. Un ejemplo de este tipo ha sido mencionado en la adsorción de las moléculas de agua por superficies cargadas en el proceso de hidratación de iones (ver pág. 28).

El ejemplo mas importante de la adsorción de esta clase es la adsorción de agua a partículas varias, tales como minerales de arcilla, materia orgánica del suelo o complejos de proteínas en las células. La molécula de agua es simétrica; es una molécula bipolar que tiene una zona negativa o un lado asociado con el átomo de oxígeno, y una zona positiva asociado con los dos átomos de H+. Una superficie negativamente cargada como la de un mineral de arcilla atrae los sitios positivos de la molécula de agua y las une fuertemente a su superficie. La primer capa monomolecular adsorbida de moléculas de agua así expone otra superficie cargada negativamente. Esto nuevamente atrae mas

moléculas de agua formando una serie de capas de agua sobre la superficie de arcilla. Esta capa de agua en contacto directo con la superficie es la mas fuertemente unida. La fuerza de adsorción disminuye a medida que se acorta la distancia entre la capa de agua y la superficie adsorbida.

De esta forma se construyen películas de agua unidas a las partículas de suelo y a las partículas de células vivas. La presión (potencial agua) por el cual la primer monocapa de agua se une a la superficie puede llegar a -10^5 a -10^6 kPa.

La adsorción molecular del agua es dependiente de la temperatura. Cuanto mas alta sea la temperatura, mayor energía termal puede transferirse a las moléculas adsorbidas. Al aumentar la temperatura hasta un punto determinado, la energía se vuelve lo suficientemente alta para disociar las moléculas de la superficie adsorbente en la fase de vapor. Esta es la razón por la cual los suelos se secan mas rápidamente cuando las temperaturas son mas altas. En este aspecto la adsorción molecular difiere de la adsorción ionica, que mas bien independiente de cambios en la temperatura bajo las condiciones imperantes en el suelo.

2.1.6 Sistemas coloidales

Todos los procesos descritos arriba, explican reacciones de partículas difusibles (moléculas, iones) y sus superficies. La significancia de estas reacciones de superficie es mayor cuanto mayor es la superficie del área expuesta. La relación entre el área de la superficie y el volumen de un material dependen de su grado de dispersión. Partículas mas pequeñas exponen un área relativamente mas grande. En sistemas constituidos por partículas extremadamente pequeñas, las fuerzas de superficie juegan un rol predominante. Tales sistemas son llamados coloidales, donde las partículas tienen un diámetro de 0,1 a 10 μ m. La principal característica de un sistema coloidal no es la composición de las partículas, sino mas bien el grado en el que estas partículas están dispersas. Un sistema coloidal consiste en una fase dispersa, compuesta de pequeñas partículas, y un medio de dispersión, que puede ser un gas ó líquido. En los suelos, los sistemas coloidales son principalmente minerales de arcilla dispersos en agua. El agua es también el medio de dispersión del tejido vegetal pero en este caso, las proteínas y los polisacáridos representan la fase dispersa. En los sistemas coloidales, cuando las partículas de la fase dispersa son discretas y están homogéneamente dispersos en el medio de dispersión, el sistema se llama 'sol'. Si la fase dispersa está en estado coagulado se lo llama 'gel'. En muchos casos los sistemas coloidales son reversibles. Esto significa que pueden convertirse de sol a gel y viceversa.

Las partículas coloidales en un sistema sol están todas cargadas negativamente o positivamente, de modo tal que las partículas individuales se repelen electrostáticamente unas a otras. Así, la fase dispersa puede permanecer en suspensión y el sistema no coagula. En un sistema con el agua como medio de dispersión, las partículas están rodeadas por su escudo de hidratación a causa de sus cargas eléctricas, y así previenen su coagulación. Como regla las partículas cargadas negativamente pueden neutralizarse por el agregado de cationes y particularmente por la adición de H^+ . Las partículas coloidales cargadas positivamente pueden neutralizarse por el agregado de aniones, y especialmente por OH^- . Tan pronto como la carga de las partículas se neutraliza, éstas pierden su agua de hidratación, se agregan unas a otras y ocurre la coagulación del sistema. Este tipo de reacción implica que la estabilidad de un sol depende del pH del medio circundante. Otras especies iónicas son capaces de coagular los sistemas coloidales. La extensión de la coagulación depende de la valencia y el grado de hidratación

de las especies iónicas implicadas. Como se describió, en los sistemas acuosos, los iones se adsorben en forma hidratada. Los iones altamente hidratados, por ej. Na^+ , no pueden unirse muy cercanamente a la superficie de una partícula coloidal a causa del escudo de hidratación del ion; la capa de agua de la superficie de la partícula previene el acercamiento de cargas opuestas. El efecto neutralizante entre los iones y la superficie cargada es así débil. La partícula coloidal por lo tanto retiene una cantidad relativamente alta de su carga y por esta razón repele otras partículas coloidales y no ocurre la coagulación.

En contraste, iones con valencia mas alta y un escudo de hidratación mas delgado, por ejemplo Ca^{2+} , se unen muy próximo a la superficie cargada. Los iones tienden a neutralizar las partículas coloidales y perder su agua de hidratación, tendiendo a la coagulación y formándose un sistema gel. Estos procesos toman lugar en el suelo y juegan un rol muy importante en la formación de la estructura del suelo (ver pág. 43). Cuando los iones de Ca^{2+} son removidos por lixiviación o intercambiados por otras especies iónicas como ocurre en el suelo, el gel se cambia al estado de sol. Esta transición del estado de gel a una condición de sol se llama peptización (deriva de pepsina, que efectúa la coagulación de las proteínas en el estómago). Como ya se indicó un aumento en la valencia favorece la coagulación. De acuerdo a Schulze-Hardy la capacidad relativa de coagulación del $\text{Na}^+:\text{Ca}^{2+}:\text{Al}^{3+}$ es de una relación 1:20:350. La coagulación también aumenta a concentraciones iónicas mas altas. Esto significa que aún los iones que no coagulan fácilmente pueden inducir la coagulación si están presentes en concentraciones relativamente altas. Esto ocurre porque la alta concentración ionica en la vecindad de la superficie de las partículas coloidales disturba el agua de hidratación de la superficie, pudiendo inducir la neutralización. Por esta razón las proteínas pueden ser coaguladas por el $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$.

2.2 Características importantes del suelo

2.2.1 Textura del suelo y minerales de arcilla

La fase sólida de un suelo se compone de partículas orgánicas e inorgánicas. La fracción inorgánica consiste en partículas de diferentes tamaños, con rangos que van desde la arcilla ($< 2 \text{ mm}$), al limo ($2 \text{ mm} - 50 \text{ mm}$) a la arena ($50 \text{ mm} - 2 \text{ mm}$) a grava ($2 \text{ mm} - 2 \text{ cm}$) y a rocas. Las proporciones relativa de estas partículas determinan la textura de un suelo dado. Esta propiedad del suelo es de extrema importancia en la determinación del comportamiento físico del suelo (ver pág. 44). Además está muy cercanamente relacionada al estado y disponibilidad de nutrientes, debido a que muchos nutrientes vegetales, como por ej. K^+ , Mg^{2+} , fosfatos, están presentes principalmente en la fracción arcilla.

Los mas importantes minerales de arcilla son los capas cristalinas de silicatos. La construcción básica en bloque de estos minerales son los tetraedros y octaedros (ver figura 2.6). Los tetraedros unidos juntos en el mismo plano, forman una hoja tetraédrica; y de manera análoga los octaedros forman una hoja octaédrica. Los tetraedros consisten en cuatro átomos de O^- , empaquetados cerradamente, igualmente espaciados rodeados por un átomo central que usualmente es sílice (Si). Se forma así, una estructura piramidal. La estructura octaédrica (estructura de 8 caras) está hecha de 6 grupos OH^- coordinados alrededor de un catión central. Generalmente el centro de un octaedro es ocupado por un Al^{3+} aunque también el Mg^{2+} y Fe^{2+} pueden estar en el centro del octaedro. A veces este átomo central puede estar ausente.

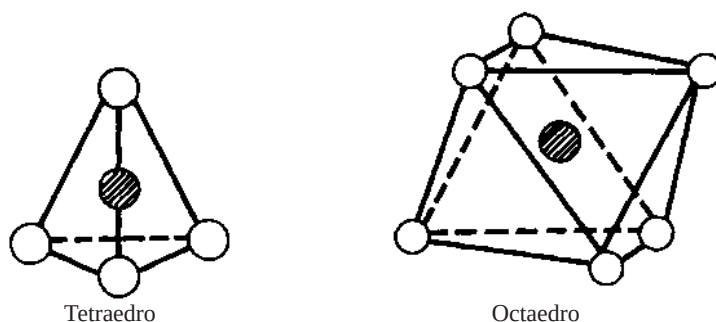


Figura 2.6. Tetraedros y octaedros, elementos estructurales de los minerales de arcilla.

Los tres tipos principales de silicatos están representados por la caolinita, la mica y la esmectita. El mineral de arcilla de la caolinita está hecho de una capa tetraédrica alternando con una capa octaédrica; por lo tanto se llaman cristales de láti­ces del tipo 1:1 (ver figura 2.7). Las dos capas forman una capa

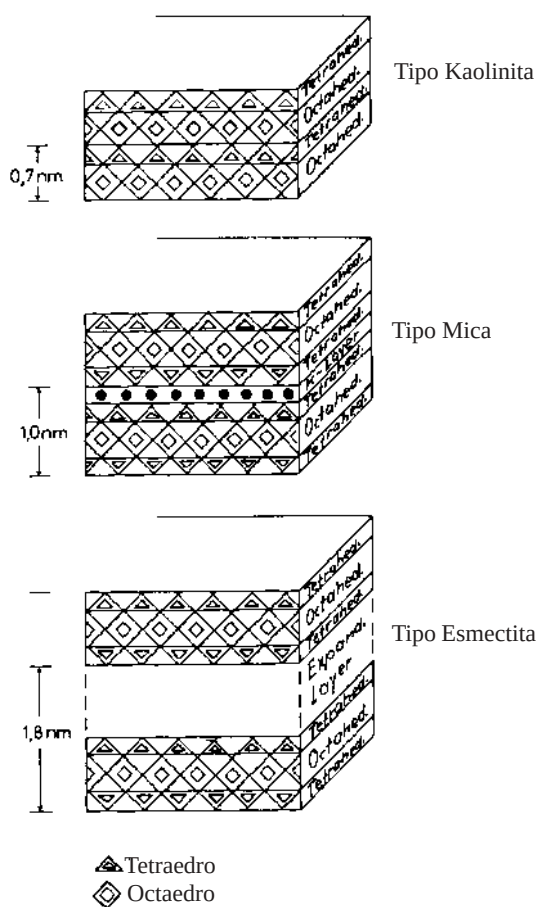


Figura 2.7. Presentación esquemática de tres tipos de minerales de arcilla.

unidad con espaciamento basal entre las unidades de 0,72 mm. Las capas tetraédricas y octaédricas están unidas fuertemente una a otra por átomos de O⁻ mutuamente compartidos, siendo cada uno fuertemente unido al próximo por uniones oxígeno-oxidrilo. Hay escasas posibilidades de expansión y el agua y los cationes no pueden moverse entre las unidades.

Las micas difieren de las caolinitas por que las subcapas de unidades están hechas de dos capas tetraédricas con una capa octaédrica unida entre ellas (ver figura 2.7) por átomos de oxígeno mutuamente compartidos. La estructura es típica de los minerales de arcilla 2:1. Una alta carga negativa se da en la capa tetraédrica que se compensa por un átomo de K⁺. Este K⁺ que está presente en forma no hidratada, une las capas fuertemente, formando un componente integral de la mica. El espaciamento basal entre las capas de unidades es 1,0 mm.

El grupo de las esmectitas (montmorillonitas) tiene una estructura 2:1. Las capas unitarias, sin embargo, están unidas débilmente por cationes hidratados, especialmente Ca²⁺. El agua y los cationes pueden adsorberse fácilmente sobre estas superficies interiores y el mineral puede contraerse y expandirse por un espaciamento basal que va entre 1 y 4 mm. El área de la superficie interior de estos grupos minerales excede la superficie externa. El espaciamento basal de un Ca²⁺ totalmente hidratado que se da predominantemente en los suelos es de 1,9 mm.

Otros minerales de arcilla 2:1 incluyen la vermiculita (ver figura 10.1) con una distancia entre capas de 1,4 mm y la illita. La illita deriva de las micas y se relaciona cercanamente a ellas. Las illitas no tienen una estructura homogénea. Una gran parte del mineral puede tener una estructura similar a la de las micas, en las que las capas unitarias están unidas fuertemente entre ellas por K⁺. Sin embargo, en los bordes y dentro del mineral las capas pueden expandirse formando zonas de bordes (ver figura 10.2) donde se adsorben otros cationes diferentes del K⁺ (Schroeder, 1978). El área de la superficie interior es comparativamente mas pequeña que el grupo de las esmectitas. Las propiedades de los tres tipos principales de silicatos se muestra en la tabla 2.2.

Tabla 2.2 **Propiedades comparativas de tres tipos principales de arcillas de silicatos** (después de Brady, 1974).

Propiedades	Tipos de arcillas		
	Esmectita	Illita	Caolinita
Tamaño (mm)	0.01-1.0	0.1-2.0	0.1-5.0
Forma	Irregular	Irregular	Hexagonal
	escamas	escamas	cristales
Superficie específica(m ² g ⁻¹)	700-800	100-120	5-20
Superficie externa	Alta	Media	Baja
Superficie interna	Muy alta	Media	—
Cohesión, plasticidad	Alta	Media	Baja
Capacidad de expansión	Alta	Media	Baja
Capacidad Intercambio Catiónico (cmol kg ⁻¹)	80-100	15-40	3-15

La carga negativa de los minerales de arcilla resulta de la sustitución isomórfica que ocurre cuando por ejemplo un Mg^{2+} reemplaza a un Al^{3+} en la capa octaédrica. Además, los bordes del cristal exponen cargas negativas que pueden a su vez representar valencias insatisfechas en los bordes rotos de las capas de octaédricas y tetraédricas de los cristales.

Los alófanos son un ejemplo de partículas de arcillas amorfas y constituyen un importante fracción de la arcilla en los andosoles. Al igual que la caolinita los alófanos solo tienen superficies exteriores, y la adsorción catiónica no es específica. Tanto los alófanos como los minerales caolíníticos tienen cantidades mas bien altas de Al en relación al contenido de Si, induciendo una fuerte adsorción de fosfatos en los suelos ricos en esta clase de minerales de arcilla.

La adsorción catiónica de los suelos resulta no solo de las partículas inorgánicas sino también de la materia orgánica (ácidos húmicos). Los sitios del intercambio catiónico de la materia orgánica son principalmente grupos fenólicos y carboxílicos (Schnitzer y Skinner, 1965). Estos grupos, cuando están presentes en la forma disociada, son capaces de adsorber cationes. La adsorción no es específica y sigue la secuencia catiónica de Hofmeister (ver pag. 29). Por lo tanto los cationes bivalentes son absorbidos con preferencia a los monovalentes. En este aspecto el comportamiento del H^{+} es excepcional a causa de que la unión del H^{+} a estos grupos representa la formación de una unión química. La capacidad de intercambio catiónico de los ácidos húmicos están en el rango de los 200 a 400 cmol/kg. Comparado con las capacidades de los minerales de arcilla, parecen ser muy altas. Esta capacidad de intercambio sin embargo, se basa en el peso del material, y como la densidad de la materia orgánica es considerablemente menor que la de los minerales de arcilla, los suelos orgánicos no siempre tienen la misma capacidad de intercambio catiónico de los suelos ricos en arcilla. En los suelos minerales húmicos, cerca del 50 % de su capacidad de intercambio es de la contribución de la materia orgánica en la capa superficial, como se muestra en la tabla 2.3. Sin embargo los niveles de la materia orgánica del suelo pueden diferir considerablemente dependiendo del tipo de suelo y condiciones climáticas prevalecientes. Así, la contribución de la materia orgánica en la capacidad de intercambio catiónico de los suelos puede variar substancialmente entre suelos.

ánica basada en peso

Tabla 2.3 **Contenido de materia orgánica en varios tipos de suelos**

Tipos de suelo	% Materia orgánica basada en peso
Suelo mineral	< 2 %
Suelo húmico	2 - 15 %
Turba anmoor	15 - 30 %
Suelos de turba	> 30 %

2.2.2 Estructura del suelo

La estructura del suelo puede definirse como el arreglo de las partículas de suelo en grupos o agregados (Brady, 1974). La capacidad de un suelo para formar agregados, la forma y tamaño de estos agregados y la estabilidad de los agregados producidos esta muy relacionada con el contenido de partículas coloidales del suelo. Los suelos de texturas livianas bajos en coloides de suelo no tienen casi estructura, dado que el material del tamaño de la arena gruesa no forma agregados.

Cuanto mas alto sea el contenido de arcilla mas importante será la estructura del suelo. Los minerales de arcilla que adsorben agua causan expansión del suelo. La dilatación y contracción depende de la disponibilidad de agua. Así los suelos arcillosos se dilatan en condiciones mas húmedas y se contraen bajo condiciones mas secas, produciendo rajaduras y fisuras en el perfil. Este comportamiento es típico de los suelos ricos en montmorillonita dado que el mineral de arcilla adsorbe rápidamente agua. Un ejemplo de los suelos en los cuales se da la dilatación y contracción de la arcillas durante el secado ocurre en las típicas tierras negras tropicales (Vertisoles, N. del T.). Estos suelos tienen un alto contenido de arcilla que consiste casi exclusivamente de montmorillonita. En la estación húmeda se dilatan y se vuelven muy pegajosos, mientras que en la estación seca se secan de tal forma que se vuelven duros como piedra y se rajan. A pesar del alto contenido de nutrientes de estos suelos, la estructura pobre limita el potencial agrícola debido a la dificultad de laboreo. (Foto 2.1).



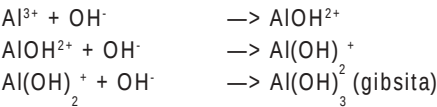
Foto 2.1. Dilatación y resquebrajaduras de tierras negras algodonereras de la India.

La forma y el tamaño de partículas depende en gran parte del tipo de mineral de arcilla presente en el suelo. Las arcillas montmorilloníticas tienden a producir estructuras prismáticas angulares mientras que las caoliníticas y los óxidos e hidróxidos, están asociados con agregados mas granulares.

La estabilidad de los agregados depende principalmente de los cationes absorbidos en la superficie del coloide. Una pobre estructura ocurre cuando ion dominante en el complejo de intercambio es el sodio, debido a que éste tiene un efecto dispersante y previene la agregación de las partículas de suelo. Como se señalaba en la página 39, los cationes bivalentes son muy efectivos para efectuar la coagulación de las partículas de suelo, por este proceso partículas mas pequeñas se unen formando agregados estables de diferentes tamaños. Estos agregados de una estructura que contiene una alta proporción de espacios porosos, que puede ocuparse por aire o agua. Cuando entre el 40 al 50 % del volumen del suelo consiste en espacios porosos, el suelo se considera con una buena estructura para el crecimiento vegetal. Tal suelo es capaz de almacenar agua y aire y ser muy fácilmente penetrado por las raíces de las plantas.

En la estructura del suelo el Ca juega un rol importante debido a que su poder floculante contribuye a la formación de agregados estables con los minerales de arcilla. En combinación con los ácidos húmicos y los minerales de arcilla, el Ca forma complejos estables organo-minerales (Schachtschabel, 1967). Esta es la razón por la cual la saturación de Ca en un suelo montmorillonítico debería estar entre un 60 y 80 % de su capacidad de intercambio. El valor correspondiente para los suelos caolíníticos es solo cerca del 20 % (Broyer y Stout, 1959). Estos suelos contienen generalmente cantidades substanciales de óxidos e hidróxidos que a menudo son mas efectivos que el Ca en la floculación de las partículas coloidales.

La saturación catiónica de los coloides del suelo depende mucho del tipo de suelo y las condiciones climáticas prevalecientes. Esta relación se muestra en la tabla 2.4, donde la saturación catiónica se compara en tres tipos diferentes de suelo. En los suelos alcalinos, los coloides de suelo están muy saturados por una alta proporción de cationes alcalinos y en particular por el sodio. Tales suelos tienen una estructura pobre (ver página 65). La saturación catiónica del suelo chernozénico representa una situación ideal donde el Ca es el catión dominante. La estructura particularmente buena de estos suelos, granular migajosa, es bien conocida. En el podzol el H⁺ y el Al³⁺ están presentes en exceso de otras especies catiónicas. Al neutralizar estos suelos con OH⁻, el Al³⁺ se comporta igual que el H⁺ debido a que éste neutraliza el OH⁻ de la siguiente forma:



La alta saturación de H⁺ demostrada por el podzol en la Tabla 2.4 y es mas probablemente un artificio obtenido por la titulación y probablemente indica que los sitios negativos en los coloides del suelo están altamente saturados con Al³⁺ y especies catiónicas de hidroxil Al.

Tabla 2.4 **Proporciones porcentuales de varios cationes saturantes de coloides del suelo de diferentes tipos de suelo.** (Hoagland, 1948).

Suelos	Clima	Na+	K+	Mg2+	Ca2+	H+
Suelo alcalino	Arido	30	15	20	35	0
Chernozem	Semiárido	2	7	14	73	4
Podzol	Húmedo	Trazas	3	10	20	67

La estructura del suelo también depende de la cubierta vegetal. Bajo condiciones de pasturas permanentes se da una muy buena estructura. Esto es resultante del efecto del alto contenido de materia orgánica y de la fauna del suelo. En este aspecto las lombrices contribuyen favorablemente en la formación de agregados estables. Los suelos arables tienen a menudo valores mas bajos de materia orgánica y escasa fauna del suelo, por esta razón a menudo tienen una estructura mas pobre. Una discusión muy útil sobre la estructura del suelo ha sido presentada por Crompton (1958).

2.2.3 Agua del suelo

La disponibilidad de agua para las plantas depende de dos factores principales del suelo: el contenido total de agua y su distribución dentro del perfil del suelo, y la fuerza a la que el agua se une a las partículas del suelo. El grado al que el agua se une a las partículas del suelo, se expresa como tensión de agua del suelo o en la moderna terminología como potencial agua de suelo. La tensión del agua es generalmente medida en términos de pF. Bajo este concepto la succión se expresa en términos de altura, en cm, de una columna de agua; siendo su presión igual a la succión. Así, una columna alta está asociada con una fuerte succión. El valor pF es igual al logaritmo decimal de la altura de la columna de agua medida en cm. Una columna de agua de 10 cm tiene un valor de pF de 1. Los valores de pF son positivos en contraste con los valores de potencial agua, usualmente negativos.

El concepto de potencial agua ha sido introducido como una herramienta básica para describir el estado y movimiento del agua. El concepto es particularmente útil para uniformizar las relaciones de agua en el suelo y en las plantas. Se considerará en mas detalle en la pág. 194. En este contexto solo se necesita mencionar que el potencial agua de un suelo depende principalmente de la adsorción del agua (fuerzas matriciales), y que además en los suelos salinos debe considerarse la concentración electrolítica de la solución de suelo (fuerza osmótica). El agua en estado libre tiene un potencial de agua alto, éste se deprime cuando el agua se adsorbe o cuando hay solutos que diluyen la «concentración» del agua. El agua fluye siempre desde un punto mas alto hacia un valor de potencial mas bajo.

En la terminología moderna el Pascal (Pa) es la unidad de presión $1 \text{ bar} = 10^5$; $1 \text{ Pascal } 10^2$; $1 \text{ kPa} = 0.1 \text{ MPa}$. Esta unidad es nombrada así en honor al filósofo francés Blas Pascal, quien fue uno de los primeros en medir la presión atmosférica. Las mediciones de potencial agua en el suelo se expresan usualmente en términos de kPa, mientras que en tejidos vegetales se usan MPa. El agua pura a la presión atmosférica tiene por definición un potencial de agua de 0 Pa. El agua unida a una tensión de $pF = 3$ (una presión de succión de $1 \text{ bar}: 1 \text{ kg/cm}^2$) es equivalente a un potencial agua de -100 kPa . Los valores comunes de potencial agua en los suelos oscilan entre -10 a -100 kPa . La relación entre pF y kPa está dada por la siguiente ecuación:

$$10^{pF-1} = -kPa$$

En gran parte el suministro de agua a las plantas está regulado por la retención y el movimiento de agua en suelo. Como ya se describió, la capacidad de retención de agua depende del contenido de los coloides orgánicos e inorgánicos. Aumenta a medida que el contenido de estos coloides aumenta. El agua puede estar retenida por poros de pequeño y mediano tamaño. Así la estructura del suelo afecta directamente la capacidad de retención de agua en el suelo. Veihmeyer y Hendrickson (1931) definieron el término capacidad de campo como la 'cantidad de agua mantenida en el suelo luego que un exceso del agua gravitacional haya drenado y después que la tasa de movilidad hacia abajo del agua haya disminuido significativamente'. La técnica de medir la capacidad de campo es saturar completamente el suelo con agua de tal modo que todos los poros estén llenos de agua, luego se permite drenar al suelo por un período entre de 2 a 3 días, bajo condiciones donde no ocurra evaporación. La cantidad de agua remanente en el suelo representa la capacidad de campo. Esta se expresa así como un porcentaje de agua del peso seco o del volumen del suelo. Si por ejemplo el suelo contiene 200 g de agua por kg de suelo seco, la capacidad de campo es de un 20 %. Para suelos orgánicos es preferible la medición en relación al volumen debido a la mayor capacidad de retención de agua y la baja densidad de los suelos secos. La capacidad de campo da una indicación del potencial de almace-

namiento del agua del suelo, y corresponde a la capacidad de éste de suministrar a la planta con agua durante la estación seca.

El suministro de agua a las plantas no depende solo de la capacidad de campo, sino también de la fuerza con la cual el agua se adsorbe a las partículas del suelo como ya se reveló en la pág. 37. La película de agua directamente adyacente a la superficie adsorbente puede estar unido por fuerzas muy elevadas: 10^6 kPa. La fuerza de unión del agua se llama tensión hídrica o tensión de succión, debido al hecho que el agua está en realidad 'succionada' a la superficie de las partículas del suelo. El agua a la capacidad de campo incluye agua adsorbida y el agua mantenida en los poros capilares del suelo. Esta última fracción se llama también agua capilar y la intensidad por la cual se mantiene adsorbida depende del diámetro de los poros. A medida que el diámetro disminuye, el agua unida, ó la tensión de succión, se vuelve mas fuerte (Tabla 2.5). Los poros con diámetro mayor a 0.05 mm son demasiado grandes para retener agua, luego que el suelo ha sido llevado a capacidad de campo, y por lo tanto son llamados poros no capilares. Las fuerzas que unen el agua capilar están relacionadas a la adsorción de moléculas de agua a las paredes de los poros y las fuerzas cohesivas por la cual las moléculas de agua se atraen unas a otras. Como resultado de las fuerzas de cohesión y de adsorción, el agua en el suelo puede ascender de la misma forma que el agua en un tubo capilar. La altura del capilar aumenta a medida que el diámetro del capilar se vuelve mas pequeño. La altura de este ascenso capilar del agua es de particular importancia en el suministro de agua a las plantas, especialmente cuando el agua tiene que transportarse desde las capas mas profundas del suelo.

Tabla 2.5. **Relaciones entre el diámetro de los poros del suelo y la tensión de succión del agua mantenida en los poros.** (De Boodt y de Leenheer, 1955).

Tamaño de poros	Diámetro, mm	Potencial agua, kPa
Grueso	> 50	> 6.3
Medios	50 - 10	- 6.3 a -31
Finos	10 - 0.2	- 31 a -159
Muy Finos	< 0.2	< - 159

Las plantas que crecen en el suelo absorben primeramente agua débilmente unida. Esta es la fracción con la tensión mas baja (valores mas bajos de pF) a la que está mayormente disponible. A medida que el agua es absorbida, el agua remanente en el suelo se vuelve progresivamente menos disponible debido a que es mas fuertemente retenida en el suelo. Así a medida que el suelo se seca declina la disponibilidad de agua. Finalmente se alcanza un punto al que el agua se mantiene tan fuertemente unida por adsorción, que las raíces de las plantas no son capaces de utilizarla, comenzando así a secarse las plantas. El potencial agua al que comienzan a observarse la marchitez se llamada punto de marchitez. Puede distinguirse un punto de marchitez temporaria de un punto de marchitez permanente. En el primer caso las plantas son capaces de recuperarse cuando el agua se suministra nuevamente al suelo, mientras que cuando se alcanza el punto de marchitez permanente, la marchitez es irreversible y la planta se muere. El punto de marchitez no puede ser definirse precisamente en términos de potencial agua ó contenido de agua del suelo. Generalmente sin embargo para muchas especies vegetales, el punto de marchitez permanente se alcanza cuando el potencial agua está en el orden de los -1000 a 1500 kPa. El valor exacto depende de la especie y de las condiciones ambientales.

El agua unida por fuerzas de potencial agua menores entre -1000 y -1500 kPa no está disponible para las plantas. La máxima cantidad de agua disponible que un suelo puede contener es así la diferencia entre el agua retenida a la capacidad de campo y la fracción de agua retenida por fuerzas superiores a -1000 kPa. Es claro así que los suelos que contienen altas cantidades de arcilla y por lo tanto una alta superficie específica con capacidad de adsorción, también contienen cantidades apreciables de agua indisponible para las plantas.

La relación entre el contenido de agua (%) y el potencial agua en kPa se muestra en la Figura 2.8 para un suelo arcilloso y para otro franco limoso. En el suelo arcilloso la caída del potencial agua de -20 a -80 kPa, está asociada solo a una pequeña disminución en el contenido de agua del suelo. Aún a potenciales de agua muy bajos del orden de -1500 kPa (punto de marchitez) 26 % del agua está indisponible para las plantas. Para el suelo franco limoso la relación entre cantidad de agua en el suelo y el potencial de agua es bastante diferente. La caída en el potencial agua está acompañada por una sustancial disminución del contenido de agua en el suelo, y cuando el potencial agua es de -1500 kPa, el contenido de agua alcanza solamente al 8 %. Esto demuestra que el agua en los suelos franco limosos puede ser extraída por absorción de las plantas a un grado mucho mas elevado que en los suelos arcillosos (Heatherly y Russel, 1979).

La cantidad de agua disponible que puede almacenarse en los suelos es el agua retenida entre el punto de marchitez permanente (-1500 kPa) y la capacidad de campo (-10 kPa). De la Figura 2.8 puede calcularse que la capacidad de almacenamiento de agua disponible es mucho mas alta en un suelo franco limoso que en un suelo arcilloso. En este último la capacidad total de almacenamiento de agua es elevada pero solo una pequeña porción del agua almacenada está disponible para las plantas. En los suelos arenosos es a la inversa, la capacidad de almacenamiento es baja pero la mayor parte del agua almacenada está disponible.

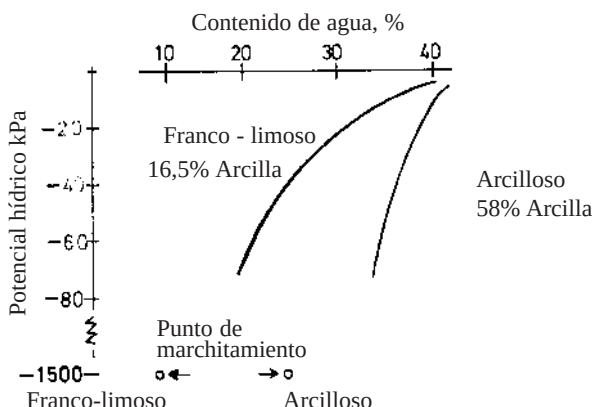


Figura 2.8. Relación entre contenido de agua (%) y potencial agua (bar) de un suelo arcilloso y un suelo franco limoso (De acuerdo datos de Heatherly y Russell, 1979).

Además del contenido de agua y la tensión de agua en el suelo, el movimiento del agua también juega un papel muy importante en el suministro de agua para las plantas. El movimiento hacia abajo es causado por la fuerza de gravedad. Ocurre solo cuando los niveles las capas superiores del suelo tienen un contenido de agua mas alto que la capacidad de campo. Este movimiento hacia abajo

realiza el lavado de los nutrientes hacia capas de suelo sub-superficiales y fuera del perfil. Este exceso de agua no es normalmente de gran importancia en la nutrición vegetal. El movimiento hacia arriba del agua en estado líquido en el suelo es la resultante de las fuerzas capilares. Generalmente en los suelos de textura gruesa una fracción sustancial de los poros son de gran diámetro, mientras que en suelos de textura fina hay una alta proporción de poros pequeños. El ascenso del agua efectuado por los poros mas grandes es generalmente mas rápido, pero la altura a la que el agua se levanta es mas bien baja que en los suelos que contienen poros pequeños. Estas relaciones fueron observada por Wollny (1885) en el siglo pasado.

Este descubrimiento es de gran importancia práctica. Los suelos de estructura media son capaces de transportar agua desde la napa hídrica fluctuante a niveles superiores del suelo mas fácilmente que en los suelos arenosos. Por otra parte en los suelos de textura mas fina (arcillosos), el ascenso capilar del agua fluctuante es a menudo tan pequeño que es incapaz de satisfacer la demanda de agua de las plantas. A causa del ascenso del agua capilar en los suelos de estructura media, napas de agua relativamente profundas pueden formar parte del reservorio de agua de un cultivo que crece en estos suelos.

El suministro de agua para las plantas solo se vuelve crítico cuando el estado hídrico del suelo se ubica por debajo de la capacidad de campo. La cantidad de agua que se vuelve accesible a las plantas bajo estas condiciones por intercepción de las raíces en su camino hacia abajo es baja en relación a la demanda total. El agua por lo tanto debe transportarse a las raíces de las plantas. Así, el ascenso capilar y el movimiento lateral del agua debido a la acción capilar son de gran importancia.

2.2.4 Atmósfera del suelo

La composición del aire del suelo difiere de la atmósfera. El nivel de CO_2 de la atmósfera en volumen es cerca de 0.03 % mientras que en el suelo éste mas alto, en el orden de 0.2 al 1% en las capas superficiales. El aire del suelo contiene también un menor contenido de O_2 , cerca de 20.3%, en relación al 20.99% de la atmósfera. Los niveles mas altos de CO_2 son el resultado de la respiración de los organismos vivos, que consumen oxígeno y liberan CO_2 . Esto revela que el oxígeno es esencial para la atmósfera del suelo. La respiración de las raíces de las plantas depende en gran parte del suministro de oxígeno del aire del suelo. La respiración provee de energía para varios procesos metabólicos, incluyendo la absorción activa de iones por las raíces. Sin embargo, la presión parcial de oxígeno requerida por el metabolismo de las raíces puede ser considerablemente mas baja que la de la atmósfera. Así, Hopkins (1950), demostró que la absorción de nutrientes por plantas de tomate se detuvo solo cuando el nivel de oxígeno en el medio radicular fue inferior al 10 %.

La falta de O_2 puede afectar directamente el metabolismo de los carbohidratos en las raíces; la degradación oxidativa de los azúcares se deprime y se produce etanol por fermentación (Kandler, 1958). El etanol tiene un efecto depresivo en el crecimiento de las plantas y puede provocar una considerable disminución del rendimiento de los cultivos (Erikson y Van Doren, 1960). La deficiencia de oxígeno en las raíces también detiene la síntesis de fitohormonas tales como las citoquininas y las giberelinas.

El suministro de O_2 a las raíces y otros organismos aeróbicos del suelo no solo depende del contenido de oxígeno de la atmósfera del suelo, sino también del volumen de volumen de aire total

presente en el suelo. La cantidad de aire total de suelo disminuye a medida que la cantidad de agua del suelo aumenta, de modo que el aire que normalmente ocupa los poros del suelo es gradualmente reemplazado por agua. Así un incremento del contenido de agua de un suelo deprime los procesos aeróbicos y favorece los anaeróbicos.

Bajo condiciones anaeróbicas puede acumularse el producto final del metabolismo de los microorganismos anaeróbicos. Estos metabolitos anaeróbicos finales incluyen sustancias tóxicas para las plantas superiores tales como etileno, metano, sulfuro de hidrógeno, cianuro, ácido butírico y un cierto número de otros ácidos grasos. Las plantas afectadas por estas toxinas detienen su crecimiento y a menudo muestran síntomas de marchitez. El efecto depresivo en el crecimiento de las plantas como consecuencia de un drenaje pobre es más severo que el que podría atribuirse a una simple falta de oxígeno. Revisiones muy útiles acerca del crecimiento de las plantas y las relaciones entre nutrientes en suelos inundados y sumergidos han sido publicadas por Marshner (1962), y Ponnampetuma (1972).

Las especies vegetales difieren en su capacidad de enfrentarse a condiciones de pobre aeración en el suelo (Letey et al, 1961). Según Crawford (1967), algunas especies de plantas que medran en ambientes pantanosos son capaces de tolerar condiciones de pobre aeración al utilizar caminos fermentativos que minimizan la producción de etanol. Esta explicación puede cuestionarse por los descubrimientos de Smith y Rees (1979), que llevaron a cabo detalladas investigaciones sobre los caminos de fermentación de carbohidratos en las raíces de las plantas de ambientes pantanosos. En arroz y otras especies vegetales se da una forma de adaptación que han demostrado Barret et al (1962), éstos investigadores compararon en plantas de arroz y cebada, la capacidad de transportar O_2 atmosférico, a través de las hojas y los tallos hacia las raíces. Encontraron que las plantas de arroz son mucho más eficientes en este proceso, observándose una proporción más alta de espacios llenos de aire en las raíces de esta especie. Las raíces del arroz eran también capaces de excretar el oxígeno hacia el medio externo. Este es un fenómeno importante en razón de que induce una rizósfera aeróbica y protege así a las raíces de las plantas de las toxinas anaeróbicas. Según Barklet (1961), la habilidad de las plantas terrestres de tolerar condiciones de suelos reducidos está ligada a la capacidad de la raíz de oxidar su rizósfera por medio del oxígeno translocado desde las partes superiores hacia las raíces.

Las condiciones reductoras en el suelo afectan muchos procesos orgánicos y biológicos y tienen por lo tanto, un impacto importante en el crecimiento de las plantas. Un ejemplo útil para mostrar los variados procesos implicados en los suelos inundados se observa en los suelos arroceros. Por esta razón se describen en algún detalle.

Una medida de las condiciones reductoras de los suelos sumergidos puede expresarse por el potencial redox; éste se regula por la concentración de sustancias reducidas y oxidadas, según la siguiente ecuación:

$$E = E_o + \frac{R.T}{nF} \ln \frac{(Ox)}{(Red)}$$

donde

(Ox): es la concentración de sustancias oxidadas

(Red): la concentración de sustancias reducidas

R: la constante de los gases

T: la temperatura absoluta

Eo: el potencial redox estándar

F: la constante de Faraday

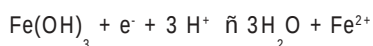
Eo es iguala E, si (Ox) y (Red) son iguales

n: Valencia

El potencial redox de los suelos se mide generalmente usando un electrodo de platino con un electrodo de referencia y se expresa en términos de voltaje. A menudo el potencial así medido se denomina 'Eh' antes que 'E'. En la terminología moderna el término pe se usa para denominar el potencial redox de los suelos inundados (Savant y De Datta, 1982). El término «pe» es análogo al «pH», siendo el logaritmo decimal negativo de la actividad del e⁻. En sistemas fuertemente oxidados, la actividad del e⁻ es baja, de modo que el pe es alto y positivo. Así, en las capas superiores de los suelos arroceros son frecuentes valores de pe entre 2 y 4, mientras que en las capas sub-superficiales, donde prevalecen condiciones reductoras, el valor de pe está en el orden de -2 a -3, indicativo de una alta actividad de electrones. El potencial redox expresado como E en voltios, puede convertirse en pe usando la ecuación:

$$\frac{E(\text{voltios})}{0.0591} = pe$$

De la ecuación precedente, del potencial redox (E), puede verse que el potencial disminuye a medida que la concentración de sustancias reducidas aumenta en relación a la concentración de sustancias oxidadas. Un bajo potencial indica entonces un alto poder reductor, o un exceso de e⁻ (electrones) para efectuar la reducción; en cambio, un alto potencial redox indica falta de electrones. En presencia de O₂ prevalecen altos potenciales redox, (+ 0.33 V), debido al hecho de que el O₂ es un poderoso oxidante que conduce a la oxidación del C, H, N, S, Mn, Fe, formando los correspondientes óxidos (CO₂, H₂O, NO₃⁻, SO₄²⁻, Fe₂O₃ y MnO₂). Durante el período de sumergencia el suelo tiende a la reducción, y los óxidos mencionados son reducidos (Ponnamperuma, 1972). Esta reducción está a menudo ligada al 'consumo' de H⁺ como se muestra en el siguiente ejemplo:



Principalmente por esta razón es que durante el período de sumergencia aumenta el pH de los suelos ácidos. El potencial redox de los suelos arroceros generalmente está en el orden de +0.6 a -0.2 voltios (Takai et al, 1957).

Para cultivar arroz, se mantiene sumergidos los suelos con varios centímetros de agua. Tan pronto como se inunda el suelo, éste adquiere condiciones anaeróbicas y comienza una secuencia específica de reacciones, en virtud de las cuales pueden determinarse dos estados. Estos dos estadios se muestran en la Tabla 2.6, con sus pasos individuales indicados. La anaerobiosis comienza con la desaparición del O₂ y con la reducción microbiana del NO₃⁻ a N₂ y a N₂O. El Mn y el Fe son reducidos a Mn²⁺ y Fe²⁺, respectivamente, correspondiendo a una leve depresión del potencial redox del suelo. La reducción del Fe^{III} es en gran medida un proceso biológico llevado a cabo por microorganismos que

usan los óxidos férricos como aceptores de electrones para la respiración (Munch y Ottow, 1983). Los óxidos amorfos son reducidos preferencialmente, aunque también se utilizan las formas cristalinas, tales como la goetita, hematita y lepidocrocita. La reducción del ion férrico es un proceso análogo a la reducción del NO₃⁻, que son utilizados como aceptores de electrones en la respiración bacteriana. Este primer estado de reducción no es depresivo para las plantas de arroz, siempre y cuando las concentraciones de iones Fe²⁺ y Mn²⁺ no alcancen niveles tóxicos. El segundo estado de reducción está asociado con una caída sustancial del potencial redox, indicando que se han producido sustancias reductoras. En este estado el sulfato se reduce a sulfuro (ver pág. 389) y, a potenciales redox aun mas bajos, se forman H₂ y metano. La acumulación de sustancias tóxicas adicionales, tales como ácido butírico y otros ácidos² grasos también se da con estos bajos potenciales redox.

Tabla 2.6: **Pasos del metabolismo microbiano de los suelos inundados** (Takai et al, 1957).

Pasos	Reacción principal	Potencial redox inicial (Voltios)
<i>Primer estadio</i>		
1ro.	Desaparición del O ₂	+0.6 ~ +0.5
2do.	Reducción de nitratos ²	+0.6 ~ + 0.5
3ro.	Formación de Mn ²⁺	+0.6 ~ + 0.5
4to.	Formación de Fe ²⁺	+0.5 ~ + 0.3
<i>Segundo estadio</i>		
5to.	Formación de sulfuro	0 ~ - 0.19
	Reducción de sulfato	
6to.	Formación de H ⁺	-0.15 ~ - 0.22
7mo.	Formación de CH ₄	-0.15 ~ - 0.19

Este segundo estadio podría evitarse en el cultivo de arroz. Los suelos a los que se incorporó materia orgánica o que tienen abundancia natural de ésta, están muy predispuestos a bajos potenciales redox, debido al hecho de que la materia orgánica favorece el crecimiento y el metabolismo de los microorganismos anaeróbicos (Ponnamperuma, 1965). Los bajos potenciales redox pueden conducir a niveles altos de concentración de Fe²⁺ siendo peligrosos para el arroz al inducir el «bronceado» una enfermedad conocida como sofocación o «toxicidad de hierro» (N.del T.) (ver pág. 54). Las plantas afectadas con toxicidad por Fe se caracterizan por tener extremadamente altos contenidos de Fe (290 a 1.000 mg/g de peso seco); así como también altos contenidos de Mn, (1000 mg/g de peso seco). Los suelos donde se da esta clase de toxicidad de Fe a menudo tienen una baja capacidad de intercambio catiónico, y son pobres en Ca y K. La aparición de esta enfermedad depende del «poder oxidante» de las raíces del arroz. Este poder oxidante resulta de la excreción de oxígeno que induce un aumento del potencial redox en la rizósfera, y por lo tanto una disminución de la cantidad de ion ferroso. El ion férrico se precipita parcialmente como óxido de Fe en la superficie de la raíz, dándole a ésta un color pardo rojizo, indicativo de raíces saludables. Bajo condiciones anaeróbicas el Sulfuro de Fe se precipita en la superficie de las raíces, que se vuelven negras, como se muestra en la Foto 2.2. Según Trollenier, 1973, el poder oxidativo de las raíces de arroz depende del suministro de K al cultivo. La toxicidad de hierro está así a menudo asociada a la deficiencia de K. Según Ottow et al., 1983, el pH del suelo y el contenido de Fe activo, que es la fracción de suelo que puede ser fácilmente reducida u oxidada, no está relacionada a la ocurrencia de la enfermedad.

En los suelos arroceros puede observarse un perfil característico, que se muestra como diagrama en la Figura 2.9. En la parte superior del suelo inundado hay una fina zona con un espesor máximo de 1 cm. Esta se conoce como la capa oxidada, debido a que las condiciones aeróbicas prevalecen debido a la difusión del oxígeno del agua. Esta capa es de color rojizo, porque el Fe está presente principalmente bajo la forma férrica. La tendencia a la oxidación también se indica por un alto potencial redox, ($> +0.4$ V), y el N está presente como NO_3^- . Por debajo de esta capa hay una zona mas profunda exclusivamente anaeróbica, de color gris azulado³ por la presencia del ion ferroso. Aquí el NO_3^- originado en la capa oxidada se reduce a N_2 u óxidos de N. A medida que los compuestos son³ volátiles, pueden perderse del sistema, esta es² la razón porque los fertilizantes a base de NO_3^- no se recomiendan para suelos arroceros (Matsubayashi et al., 1963). El N amoniacal, ya sea proveni³ga del fertilizante, o producido durante la descomposición de los compuestos orgánicos nitrogenados, también puede perderse por denitrificación. Patrick y Reddy, 1977 demostraron que el NH_4^+ puede difundir desde las capas inferiores a la fina capa oxidada de la superficie, donde puede oxidarse⁴ a NO_3^- . Si el NO_3^- luego se transporta a la zona reducida mas profunda, puede denitrificarse y así perderse³. En este p³roceso la difusión del NH_4^+ en el suelo sería el paso limitante (Reddy y Rao, 1983).

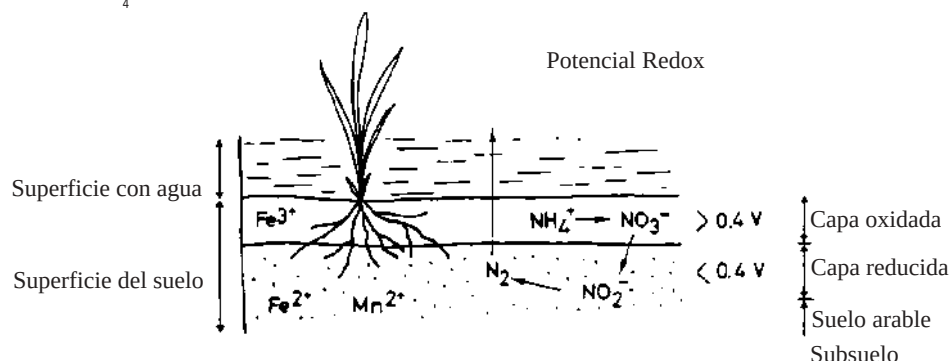


Figura 2.9: Perfil de un suelo arrocer sumergido (Matsubayashi, 1973).

La sumergencia también influye en la disponibilidad de otros nutrientes de las plantas, además del N (Ponnamperuma, 1978). Generalmente la disponibilidad de fosfatos aumenta, debido a la cesión parcial de los fosfatos ocluidos luego de la reducción del férrico a ferroso, en la superficie del óxido férrico, y también parcialmente por la hidrólisis del mismo óxido férrico. Además la sumergencia promueve la descomposición del inositol hexafosfato (Dalal, 1978). El contenido de cationes solubles aumenta debido al mayor intercambio catiónico inducido por los Fe^{+} y Mn^{+} solubles. El sulfuro de hidrógeno formado bajo condiciones reductoras forma precipitados² (sulfuros²) de Fe, Cu, Zn y Mn, y por lo tanto afecta la disponibilidad de estos nutrientes. Por la formación del sulfuro de Fe las plantas se protegen de niveles tóxicos de Fe^{2+} . La formación de sulfuros no tiene mayor influencia en la disponibilidad de S, dado que los sulfuros se oxidan en la rizósfera por la acción bacteriana (Ponnamperuma, 1972). Como se mencionó, la inundación resulta en un aumento del pH del suelo. Los suelos calcáreos y sódicos, sin embargo, disminuyen su pH cuando se sumergen; este decrecimiento del pH es producto de la disolución del CO_2 . Acumulaciones altas de CO_2 pueden ser tóxicas para la planta de arroz (Cho y Ponnamperuma, 1971). Según Mikkelsen et al., 1978, la variación del pH del agua de inundación muestra un ritmo diurno. Durante el día, pueden alcanzarse valores de pH tan altos como 10, mientras que por la noche es común observar una caída de dos unidades de pH. Se supone que el aumento diurno del pH se debe a la absorción de CO_2 por las algas; tales valores altos de pH durante el día pueden conducir a pérdidas de NH_4^+ por volatilización², especialmente favorecidas por vientos y altas temperaturas (Savant y De Datta, 1982).



Foto 2.2: Parte superior, raíces normales de arroz creciendo bajo un óptimo potencial redox. Parte inferior, raíces de arroz afectadas por un potencial redox demasiado bajo, y raíces laterales cubiertas de sulfuro de Fe. (Foto: Trolldenier).

2.2.5 pH del suelo

La concentración de H^+ de los suelos, así como la de los líquidos fisiológicos, es generalmente muy baja; por esta razón se expresa en términos de pH. El pH se define como el logaritmo de la recíproca de la concentración de ion H^+ de una solución. Puede expresarse matemáticamente como:

$$pH = \log \{ 1 / [H^+] \}$$

donde H^+ es la concentración de iones H^+ en moles por litro de solución. La escala de pH es logarítmica, oscilando desde 0 a 14. En esta escala, 7 representa la neutralidad, donde la concentración de H^+ es igual a la de OH^- . Por debajo de 7 representa acidez, donde la concentración de H^+ es superior a la de OH^- ; y por encima de 7 es a la inversa, representando alcalinidad. Por cada unidad de disminución de pH hay diez veces mas iones H^+ y diez veces menos iones OH^- .

En el suelo debe distinguirse entre la acidez actual, que es la concentración de H^+ de la solución del suelo, y la acidez potencial, que incluye también a los iones H^+ adsorbidos a los coloides del suelo. La acidez actual puede determinarse fácilmente por la medición del pH de la solución del suelo; la determinación de la acidez potencial incluye, además, el intercambio de los iones H^+ adsorbidos por otras especies catiónicas antes de la medición del pH. Generalmente el valor de pH de los suelos se determina en agua o en KCl o en extracto de $CaCl_2$. En los últimos dos casos, los iones adsorbidos en los coloides son reemplazados por K^+ o Ca^{2+} respectivamente.

Además de la acidez actual, es importante la capacidad reguladora (buffer) de un suelo. Los iones hidrógeno producidos por los variados procesos en el suelo son tamponizados por las partículas coloidales del suelo. El proceso de tamponización se muestra en la Figura 2.10. Los iones H^+ se intercambian por otras especies catiónicas adsorbidas en los coloides del suelo; es claro así que los suelos ricos en coloides inorgánicos y orgánicos tienen una alta capacidad de tamponización para el H^+ , siempre que exista una alta capacidad de intercambio catiónico y que esté saturada con especies catiónicas diferentes de H^+ .

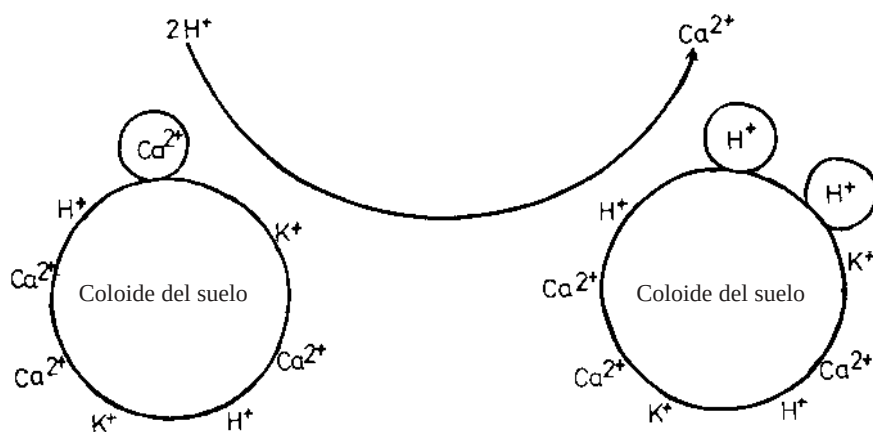
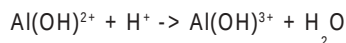
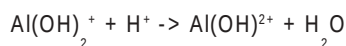
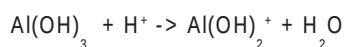


Figura 2.10: Principio de la bufferización del H^+ . Dos H^+ se intercambian por otras especies catiónicas.

La concentración de H^+ de una solución de suelo tiene un efecto pronunciado sobre los constituyentes del suelo, especialmente sobre los minerales, microorganismos y sobre las raíces de las plantas. Concentraciones altas de H^+ favorecen la temperización de los minerales, resultando en la liberación de iones varios tales como K^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+} , Mn^{2+} , Cu^{2+} y Al^{3+} . La solubilidad de las sales, incluyendo carbonatos, sulfatos y fosfatos, es mas alta en el rango de pH mas bajo. La liberación del Al de formas variadas de minerales de arcilla también depende en gran medida del pH. El pH del suelo controla la cesión de Al por varios minerales de arcilla así como la disolución de compuestos hidroxí aluminicos en el suelo (Bache, 1985). Esto se muestra para la gibsita en las siguientes ecuaciones:



La relación entre el pH del suelo y el Al soluble se muestra en la Figura 2.11, a partir de los resultados de Lathwell y Peech, (1964). Según Moore (1974), las especies iónicas dominantes de Al son Al^{3+} y AlOH^{2+} , mientras que la concentración de Al(OH)_2^+ es extremadamente baja (Jackson, 1963).

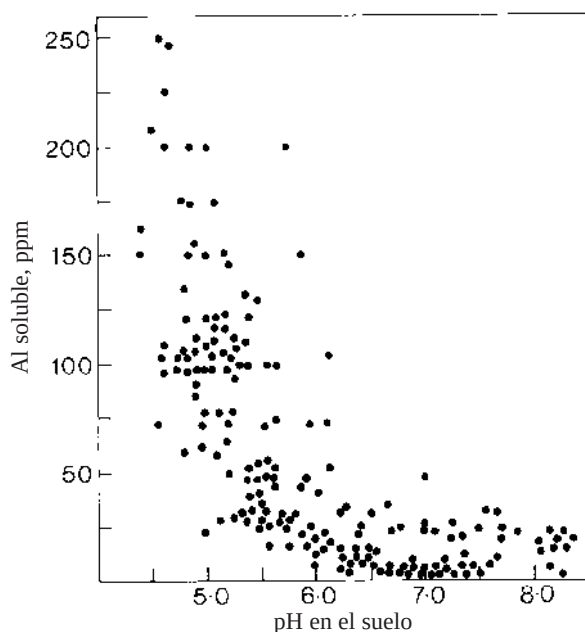


Figura 2.11: Relación entre el pH del suelo y Al soluble (Lathwell y Peech, 1964).

El Al(OH)^{2+} es mucho más tóxico para las plantas que el Al^{3+} ; por esta razón la toxicidad por aluminio depende mucho del pH del suelo, siendo más elevada a pH 4.5 que a pH 4.0, debido a que la concentración de AlOH^{2+} a pH 4.5 es cerca del doble de la concentración a pH 4.0 (Moore, 1974). Este efecto del pH en la disolución del Al(OH)_3 en iones Al^{3+} y Al(OH)^{2+} se muestra en la Figura 2.12. La relación entre pH y toxicidad del Al se muestra en la Tabla 2.7 del trabajo de Moore (1974), donde la longitud de las raíces indica el grado de toxicidad del Al.

En ausencia de Al en la solución del suelo, las raíces crecieron bien en un amplio rango de condiciones de pH bajo estudio, de 4.0 a 4.7. Al aumentar la concentración de Al en el medio, se deprimió el crecimiento de las raíces para todas las concentraciones de Al, pero la depresión del crecimiento fue mayor a pH más alto, donde la concentración de Al(OH)^{2+} había aumentado (ver figura 2.12). En muchos suelos minerales de pH bajo no es tanto la concentración de iones H^+ lo que causa el efecto tóxico, sino la concentración de Al(OH)^{2+} . La concentración de esta última especie también

depende de la cantidad de compuestos de Al presentes en el suelo. Estas son bajas en los suelos orgánicos; por esta razón es que en tales suelos, las plantas pueden crecer bien aun bajo condiciones de bajos pH's, entre 4.0 y 5.0. Por otro parte, suelos franco-limosos o arcillosos ricos en compuestos de Al, deberían cultivarse en condiciones de pH alto (6.5-7.5), para de deprimir la solubilidad del Al.

Tabla 2.7: **Elongación de la raíz primaria de plantas jóvenes de trigo en 72 horas, en relación a la concentración de Al y al pH de la solución nutritiva. Longitud de raíces en mm** (Moore, 1974).

pH	0 ppm Al	2 ppm Al	4 ppm Al	6 ppm Al
4.0	85	41	20	7
4.2	89	36	7	2
4.3	88	31	0	0
4.5	81	2	0	0
4.7	87	38+	31+	25+

+ Precipitación del Al en la solución nutritiva.

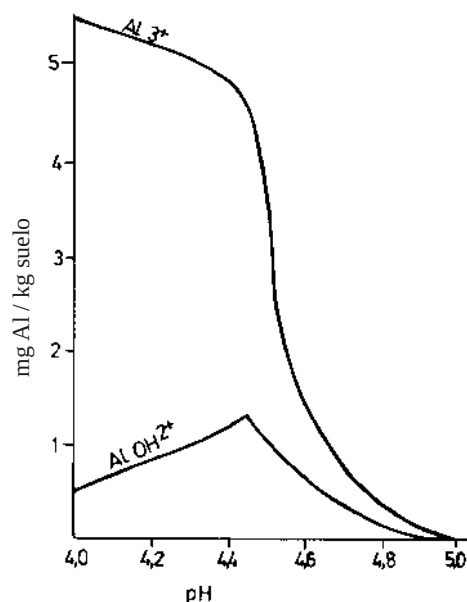


Figura 2.12: Solubilidad de $\text{Al}(\text{OH})_3$ en relación al pH; total de Al: 6 mg/kg de Al (datos adaptados de Moore, 1974).

La toxicidad por Al afecta primariamente al crecimiento de las raíces. Los variados desórdenes fisiológicos relacionados con la toxicidad por Al se consideran en la pág. 593. La sensibilidad al Al

puede variar considerablemente entre las distintas especies vegetales y aún dentro de los cultivares de una misma especie. Algunas especies son capaces de excluir al Al o secuestrarlo (Foy et al., 1978), mientras que otras pueden absorber iones Al en el mucílago de las puntas de la raíz (Horst et al., 1982). De acuerdo con investigaciones de Grimme (1983) el aluminio (probablemente como $\text{Al}(\text{OH})^{2+}$), deprime muy específicamente la absorción de Mg^{2+} en cebada, mientras que la absorción de K^+ y Ca^{2+} apenas fue afectada.

En los suelos orgánicos particularmente, el pH no debería aumentarse demasiado, dado que estos suelos por naturaleza son pobres en un número de nutrientes vegetales cuya disponibilidad es restringida bajo condiciones de pH alto (Lucas y Davis, 1961). Este es especialmente el caso del fosfato, boratos, Mn, Cu y Zn, como puede verse en la Figura 2.13.

El pH del suelo también influye en la actividad de los microorganismos de suelo. Generalmente, en el rango de pH más bajo, (< 5.5), los hongos dominan en el suelo y en la rizósfera, mientras que en los niveles de pH más altos las bacterias son más abundantes (Trolldenier, 1971). La nitrificación del N-NH_4 y del HNO_3 , realizada por *Nitrosomonas* y *Nitrobacter*, depende considerablemente del pH del suelo, dado que estas bacterias prefieren condiciones de suelo más bien neutras. En suelos fuertemente ácidos el contenido natural de nitratos es extremadamente bajo. La fijación de N molecular por microorganismos libres del suelo (*Azotobacter* y *Chlostridium*) o simbióticos (*Rhizobium* y *Actinomyces*), así como las bacterias denitrificadoras son también favorecidos por condiciones de pH del suelo más bien neutras. Las especies de *Beijerinckia*, importantes fijadores libres de N en los suelos tropicales, son menos sensibles a los niveles bajos de pH.

El pH del citoplasma de las células vegetales está en el orden de 7.0 a 7.5, mientras que el pH del líquido vacuolar es generalmente más bajo, dentro del rango de 5.0 (Smith y Raven, 1979). El pH levemente ácido se usa normalmente en cultivos en solución, preferible a las soluciones neutras o alcalinas. El hecho que las plantas respondan favorablemente a pH's más elevados en el medio edáfico, se debe a que otros efectos secundarios positivos dependen del aumento del pH; esto incluye una disminución de la toxicidad de Al o Mn, o un incremento de la disponibilidad de P o Mo.

La tasa de absorción de varios nutrientes vegetales también depende del pH. Generalmente los aniones, incluyendo nitratos y fosfatos, se absorben a una tasa más alta dentro de rangos de pH más bajos. En el caso del fosfato, el pH regula la relación $\text{HPO}_4/\text{HPO}_4^{2-}$ de la solución del suelo; este mecanismo también tiene importancia en la absorción de los fosfatos⁴ (ver pag. 411). Las tasas de absorción de los cationes parecen ser más altas en el rango más neutro de pH (Arnon et al., 1942). A niveles de pH muy bajos, (< 3.0), se dañan las membranas de las células que se vuelven más permeables. Esto resulta en una pérdida de nutrientes, en particular de K^+ (Murphy, 1959), que difunden fuera de las células de las raíces hacia la solución edáfica. Este efecto depresivo de las concentraciones altas de H^+ en las membranas biológicas puede contrarrestarse por el Ca^{2+} (Jacobson et al., 1960). Las relaciones entre el pH del suelo, la absorción de nutrientes, y la fisiología vegetal han sido discutidas por Rorison (1980).

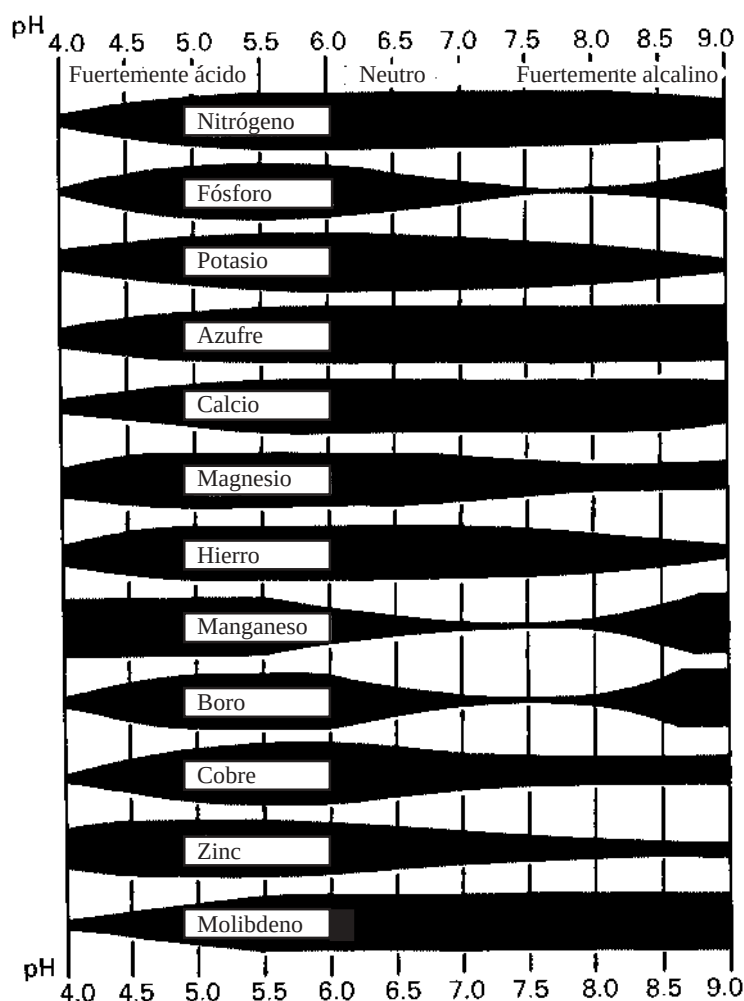


Figura 2.13: Influencia del pH en la disponibilidad de nutrientes vegetales en suelos orgánicos; las partes mas anchas de las zonas sombreadas indican la máxima disponibilidad (Lucas y Davis, 1961).

Las diferentes especies vegetales son capaces de contrarrestar en variado grado las diferencias en la concentración de H^+ en la solución del suelo y los efectos que estos cambios de pH inducen en el suelo (Hackett, 1964). En consecuencia, el rango de pH óptimo para el crecimiento difiere según el cultivo; el límite de pH presentado en la Tabla 2.8 solo sirve como una guía aproximada. Existe una variación considerable entre los efectos según las especies y cultivares, y según la influencia de las condiciones climáticas y edáficas. El rango óptimo de pH de la Tabla 2.8 proviene de datos de zonas templadas (Klapp, 1951). El rango de pH aparenta ser mas bien amplio, pero debería recordarse que a menudo no es el pH del suelo en si mismo lo que limita el crecimiento, sino uno o mas factores secundarios dependientes del pH. Un ejemplo de esta clase de relación se muestra muy bien en un trabajo de Evers, que investigó el crecimiento de *Picea* en relación al pH y a la forma de nutrición

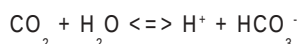
nitrogenada en el medio nutritivo. Encontró que *Picea*, de crecimiento normalmente pobre en suelos ácidos, desarrollaba muy bien cultivada en solución a pH tan bajo como 3.3, siempre que a las plantas le fueran suministrado abundante provisión de nitratos. Bajo condiciones naturales, en suelos fuertemente ácidos, la producción de NO_3^- es inhibida. Puede concluirse por lo tanto, que la ausencia de NO_3^- fue la causa del crecimiento pobre³ de *Picea* en los suelos ácidos.

Tabla 2.8: Rangos óptimos de pH (En extracto de CIK) de varias especies vegetales cultivadas según Klapp (1951).

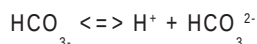
Cultivos	Rango de pH
Alfalfa	6.5-7.4
Cebada	5.3-7.4
Remolacha azucarera	6.4-7.4
Trébol (<i>Trifolium pratense</i>)	5.3-7.4
Trigo	4.1-7.4
Arvejas (<i>Pisum sativum</i>)	5.3-7.4
Cebada	4.0-7.0
Papa	4.1-7.4
Centeno (<i>Secale cereale</i>)	4.1-7.4
Lupino	4.1-5.5

El pH del suelo puede corregirse con la adición de productos que disminuyen la concentración de H^+ . El tratamiento mas común es el encalado de los suelos. El tema se trata con mas detalle en la pag. 474.

La mayor parte de los suelos desarrollados en climas templados tienden a volverse ácidos. La producción de H^+ resulta principalmente de la descomposición de la materia orgánica del suelo. El esquema de la Figura 2.14 muestra el principal proceso de producción de H^+ . El CO_2 producido por la descomposición microbiana de la materia orgánica se equilibra con el agua del suelo² formando así H^+ y HCO_3^- . El equilibrio

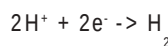


depende mucho del pH del suelo. Al aumentar el pH el equilibrio se desplaza en favor de la producción de H^+ ; en suelos alcalinos, el HCO_3^- puede aún disociarse produciendo H^+ adicional.



Por otro lado, bajo condiciones mas ácidas ($\text{pH} < 5.2$), difícilmente se produzca H^+ por la generación de CO_2 , debido a que el equilibrio se desplaza en favor del CO_2 .

La descomposición microbiana de la materia orgánica también produce NH_3 y H_2S ; estos dos compuestos pueden oxidarse en el suelo a ácidos fuertes inorgánicos, nítrico y sulfúrico,² y deprimir el pH del suelo. El SO_2 y NO_2 atmosférico también pueden inducir una acidificación del suelo, como se muestra en la Figura 2.14. En los suelos inundados, el exceso relativo de electrones resulta en la reducción de la concentración de H^+ , según la reacción global siguiente:



Este proceso conduce a un aumento del pH, debido a que consume H^+ (Ponnamperuma, 1972). La oxidación de Fe^{2+} a Fe^{3+} se asocia con la producción de H^+ (ver Figura 2.14) resultando en acidificación.

Además de los procesos mencionados precedentemente, las raíces de las plantas pueden influir en el pH del suelo, excretando H^+ o HCO_3^- . Esto es de particular importancia en la rizósfera, es decir en el suelo en directa vecindad con la raíz, dado que pueden influirse procesos químicos y biológicos en esta zona. Las raíces de las leguminosas que fijan N liberan grandes cantidades de H^+ en razón de la mayor absorción de cationes en relación a la de los aniones (Mengel y Steffens, 1982).

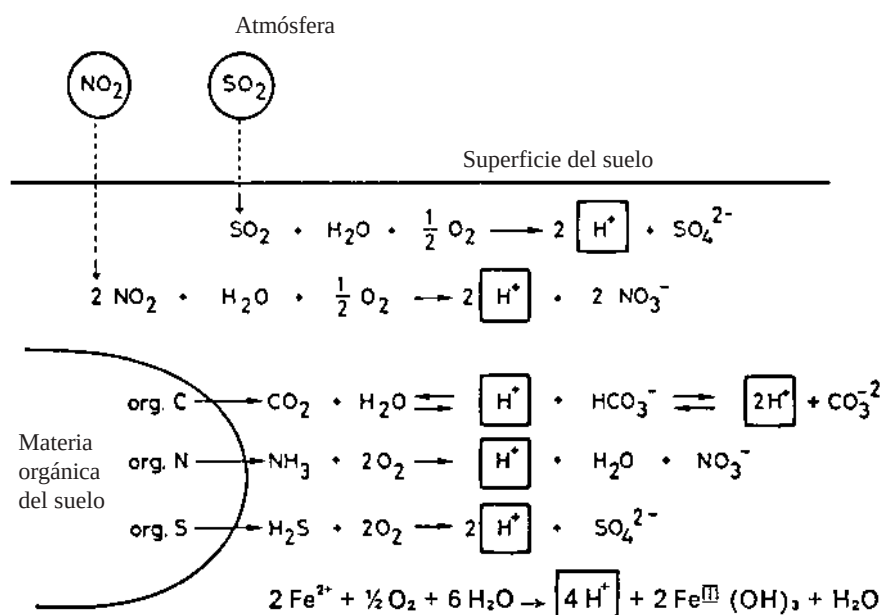


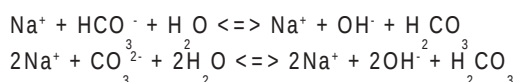
Figura 2.14: Fuentes de acidificación del suelo. Fe^{2+} o Fe^{3+} indican iones Fe bivalentes o trivalentes en solución, mientras que Fe^{II} o Fe^{III} indican iones Fe bivalentes o trivalentes en un complejo.

2.2.6 Salinidad

La salinidad del suelo es un problema mundial. Los hábitats salinos se caracterizan por un exceso de sales inorgánicas y se encuentran principalmente en regiones áridas o semiáridas. Bajo estas condiciones, las sales se acumulan en las capas superiores del suelo. Esta acumulación resulta usualmente de la evapotranspiración causando un ascenso de las aguas sub-superficiales, que a menudo contienen sales. Este efecto es particularmente marcado donde el agua subterránea está cerca de la superficie, situación típica de las depresiones o en los terrenos encharcables. La acumulación de sales en los suelos provoca un pobre desarrollo de los cultivos y tanto el rendimiento como la calidad de las cosechas se ven disminuidos. Este problema y la tolerancia de los cultivos a las sales ha sido revisado por Flowers et al., 1977.

Pueden distinguirse dos tipos principales de suelos halomórficos o afectados por las sales: los suelos salinos (solonchak), y los suelos alcalinos (solonetz). Los suelos salinos contienen un exceso de sales neutras, como cloruros y sulfatos, de Na y de Mg; algunas veces también se acumulan nitratos (Charley y McGarity, 1964). Según Giskin y Majdan, 1969, la acumulación de nitratos ocurre cuando se drenan suelos orgánicos; el exceso de oxígeno induce una vigorosa mineralización microbiana del N orgánico, pudiendo así acumularse cantidades substanciales de nitratos en suelos de regiones áridas. En períodos secos, los suelos salinos a menudo muestran eflorescencias blancas de sales en su superficie; por esta razón son también conocidos como suelos alcali-blancos. La alta acumulación de sales neutras significa que el componente de arcilla del suelo mineral está muy floculado, de modo que generalmente resulta una buena estructura de suelo, uniforme en todo el perfil.

En un estado mas avanzado de lixiviación, cuando algunas sales han sido lavadas hacia abajo en el perfil, la presencia de mas de 15 % de Na intercambiable puede inducir considerables cambios en el desarrollo del suelo y a la formación de un suelo alcalino. Estos últimos tienen un pH mas bien alto, 7.5 a 10.0, resultado principalmente de la presencia de CO_3Na_2 y CO_3HNa , que puede ser hidrolizados y formar así mas OH^- .



La mayor fuente de CO_3Na_2 y CO_3HNa se origina de la producción de CO_2 por los microorganismos del suelo y por las raíces, aumentando la concentración de iones carbonato y bicarbonato. Cuando en los sitios de intercambio se hallan cantidades importantes de Na, éste puede volver a la solución del suelo y, por lo tanto, pueden formarse CO_3Na_2 y CO_3HNa . Estas condiciones de pH alto del suelo y presencia de concentraciones relativamente bajas de sales, conducen a la defloculación de la arcilla y de la materia orgánica. La estructura se vuelve inestable en agua; los suelos tienen color negro debido a la dispersión de las partículas húmicas, conociéndose entonces como suelos alcali-negros. El movimiento de arcilla hacia abajo del perfil, resulta en la formación de un pan en el horizonte B, volviéndose un horizonte compacto e impidiendo la profundización de las raíces (Szabolcs, 1971). Los suelos alcali-negros tienen una muy pobre estructura, siendo muy pegajosos cuando están húmedos y formando cascotes muy duro e intrabajables cuando se secan. Estos factores, junto con las altos niveles de pH son los efectos primarios que resultan en un pobre crecimiento de los cultivos. El sodio y los carbonatos son los iones mas abundantes en el perfil, (Raikov, 1971).

La concentración total de iones de una solución de suelo de un suelo salino o alcalino, puede alcanzar un nivel tal que induzca la plasmólisis de las células de las raíces vegetales. Las radículas de las semillas en germinación son particularmente muy sensibles a altas concentraciones iónicas de la solución de suelo. Una desventaja adicional de la alta concentración de sales en la solución del suelo es la alta presión osmótica resultante, que une las partículas de agua y las vuelve menos disponibles para las raíces de las plantas. El mecanismo de la unión osmótica del agua del suelo está explicado en la pag. 238, junto con otros aspectos fisiológicos de la salinidad. La composición ionica de la solución edáfica de estos suelos afectados por sales está normalmente desbalanceada en relación a los requerimientos del crecimiento normal de las plantas; mostrando bajos niveles de Ca^{2+} y K^+ . Pueden ocurrir concentraciones tóxicas de otras especies iónicas, tales como boratos y posiblemente bicarbonatos, cloruros, Na^+ y Mg^{2+} . Bajo condiciones mas anaeróbicas, los iones Fe^{2+} y sulfuros pueden alcanzar niveles tóxicos. Varias medidas pueden adoptarse para mejorar los suelos salinos, que son discutidas en la pag. 475.

Usualmente el grado de salinidad se mide en el extracto acuoso de un suelo por su conductividad eléctrica, y se expresa en mmhos/cm, que es la recíproca de la resistencia eléctrica. Cuanto mas alta es la concentración de sales de un extracto de suelo, mas alta es su conductividad eléctrica. Los suelos afectados por sales usualmente muestran conductividades del rango de 2 a 20 mmhos/cm en sus extractos saturados. En los Estados Unidos un valor de 4 mmhos/cm se considera crítico para los cultivos. Los problemas de salinidad son habituales donde se aplica riego en suelos impermeables; todas las aguas de riego contienen sales y éstas pueden permanecer en las capas superiores del suelo acumulándose. En este aspecto, los suelos mas livianos son mas fáciles de manejar a causa de su alta permeabilidad. Para los suelos de textura mas pesada a menudo es necesario proveerle drenajes artificiales junto con el riego. Discusiones interesantes acerca de los suelos halomórficos y los problemas asociados a la salinidad han sido presentados por Szabolcs, (1971), y Poljakoff-Mayber y Gale, (1975).

2.3 Factores Relativos a la Disponibilidad de Nutrientes

2.3.1 Generalidades

El término disponibilidad de nutrientes se usa a menudo en nutrición vegetal, aún cuando puede ser mal definido. En una forma simple puede considerarse como la fracción de nutrientes de un suelo que está accesible para las plantas. El término disponibilidad de nutrientes implica definir el estado físico y químico del nutriente en el suelo así como sus relaciones con las raíces de las plantas conectadas al metabolismo vegetal. Por esta razón, en cierto sentido, la cantidad de un nutriente en un suelo no puede medirse y expresarse en términos cuantitativos. Sin embargo es necesario conocer los factores y sus relaciones causales que contribuyen a la disponibilidad del nutriente.

2.3.2 Intercepción e intercambio de contacto

Una pregunta importante en la disponibilidad de nutrientes es responder si los nutrientes necesarios son transportados a las raíces de las plantas o si ellos pueden quedar en contacto con las raíces a medida que éstas se dirigen hacia abajo en el suelo. Este último proceso se llama intersección radicular. Una teoría que fue mantenida por muchos años, sosteniendo el concepto de intercepción radicular para la absorción de los iones fue la teoría del intercambio de contacto propuesta por Jenny y Overstreet, (1938). Se proponía que un contacto próximo entre la superficie de las raíces y los coloides del suelo permitía el intercambio directo del H^+ liberado por las raíces de las plantas, con varios cationes adsorbidos a las partículas coloidales del suelo. Se argumentaba que por la cesión del H^+ producido por el metabolismo vegetal, las raíces de las plantas serían capaces de arrancar y movilizar los nutrientes catiónicos adsorbidos a los minerales de arcilla. Este proceso de intercambio de contacto fue propuesto como el primer paso en la absorción de los cationes por las plantas. Sin duda los iones H^+ son liberados por las raíces de las plantas y pueden intercambiarse con los cationes adsorbidos en las fracciones del suelo. La cuestión es si el proceso contribuye en un modo preponderante en la disponibilidad de nutrientes y si el intercambio de contacto es en un todo importante para el proceso de absorción iónica de las plantas.

La Figura 2.15 muestra el sitio y las dimensiones del intercambio de contacto en relación con la pared celular y la membrana plasmática de las células de la raíz. Puede verse inmediatamente que solo los cationes de la superficie mas externa de la pared celular pueden intercambiarse con los cationes adsorbidos a las fracciones minerales. Por intercambio del H^+ de la pared celular, el K^+ puede movilizarse desde un mineral de arcilla, como se indica en la Figura 2.15. Aun si esto ocurriera, el K^+ intercambiado está todavía en la superficie mas externa de la pared celular; esto es demasiado lejos del sitio verdadero de absorción iónica, que se da en la membrana plasmática (plasmalema), situado alrededor de 1000 nm de distancia del punto de contacto e intercambio. No hay ninguna evidencia de que el K^+ sea capaz de moverse a lo largo de la pared celular por otros procesos adicionales de intercambio.

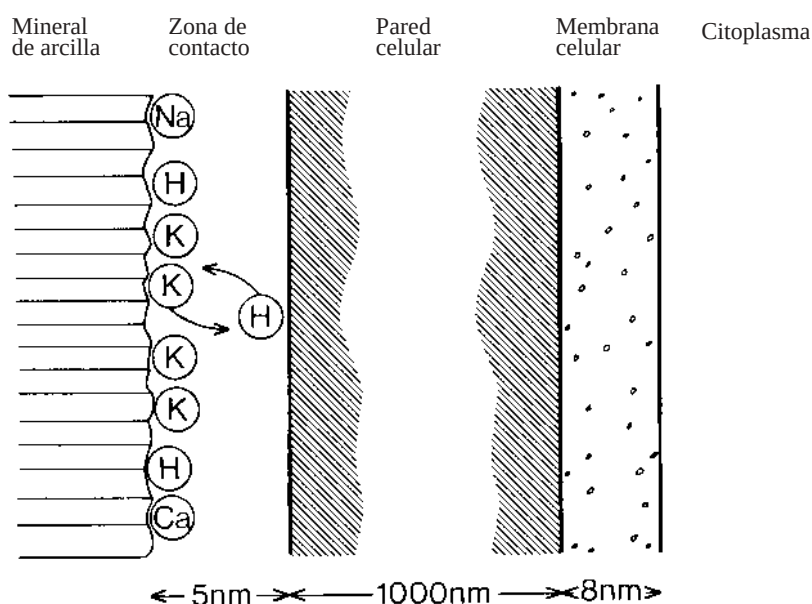


Figura 2.15: Intercambio de contacto de cationes entre un mineral de arcilla y una célula epidérmica de la raíz; se muestran las dimensiones implicadas.

En comparación con el tamaño de los iones inorgánicos, la pared celular es inmensa. Una pared celular totalmente desarrollada es una estructura rígida y relativamente gruesa que normalmente contiene canales llenos de la solución del suelo. Estos canales casi ciertamente constituyen la ruta mas accesible hacia la membrana plasmática y la pared celular. Parece probable, sin embargo, que el K^+ y otros cationes actúen balanceando con su carga el transporte aniónico con el movimiento de intercambio, siendo de poca importancia relativa.

Generalmente la cantidad de nutrientes que está en contacto directo con las raíces de las plantas (intercepción), es pequeña en comparación con la demanda del total de nutrientes; esto es particularmente cierto para nutrientes requeridos en altas cantidades (Barber et al., 1963). Por esta razón el flujo de masa y la difusión, antes que la intercepción, son largamente los procesos mas importantes por los cuales las raíces de las plantas reciben los nutrientes. Este punto de vista es sostenido por los datos de Drew y Nye, (1969), que encontraron que solo un 6 % del total de K^+

demandado por *Lolium perennis* fue suministrado por el volumen del suelo en la inmediata vecindad de un cilindro de pelo radicular; el restante 94% tuvo, por lo tanto, que originarse mas allá de los límites del pelo radicular y, por lo tanto, debió haber sido transportado hacia la raíz.

2.3.3 Flujo de masa y difusión

Los nutrientes en el suelo pueden transportarse por dos mecanismos diferentes: flujo de masa y difusión. El flujo de masa ocurre cuando los solutos son transportados por el flujo convectivo del agua del suelo hacia las raíces de la plantas. La cantidad de nutrientes que alcanzan la raíz depende así de la velocidad de flujo de agua o del consumo de agua de la planta y del promedio de la concentración de nutrientes en el agua. El nivel de un nutriente en la directa proximidad de la raíz puede aumentarse, deprimirse o mantenerse constante, dependiendo del balance entre la velocidad de su suministro a la raíz por el flujo de masa y la tasa de absorción por la raíz.

La difusión se da cuando un ion se transporta desde un punto mas alto a un punto mas bajo de concentración por medio del movimiento termal. La difusión se hace efectiva cuando la concentración en la proximidad de la raíz es mas alta o mas baja que aquella de la solución circundante; se dirige hacia la raíz cuando la concentración en la superficie de la raíz disminuye y se aleja de la raíz cuando ésta es superior. La difusión sigue la Primera Ley de Fick:

$$F = - D \cdot \frac{dc}{dx}$$

donde

F = Es la velocidad de difusión: La cantidad difundida por unidad transversal de sección y por unidad de tiempo.

dc/dx = Es el gradiente de concentración; c = Es la concentración,

D = Es el coeficiente de difusión y x = Es la distancia.

Si la concentración C se expresa en Mol por m^3 y la distancia x en metros, el coeficiente de difusión esta expresado en $m^2 \text{ seg}^{-1}$.

Las raíces de las plantas al absorber nutrientes del suelo adyacente crean un gradiente hacia el cual difunden los nutrientes (Drew et al., 1969). La extracción de nutrientes depende del balance entre el suministro del suelo y la demanda de la planta. Un requerimiento elevado por parte de las plantas o un alto «poder absorbente» de la raíz, como ha sido denominado por Nye (1968), produce un fuerte gradiente. Esto efecto indica que la raíz misma y su metabolismo influyen sobre la disponibilidad de nutrientes.

Siendo la difusión el proceso principal que transporta los nutrientes a la superficie de la raíz, la cantidad de nutrientes absorbidos por la raíz puede describirse aproximadamente por la ecuación siguiente (Drew et al., 1969):

$$Q = 2 p \cdot a \cdot a \cdot e \cdot t$$

donde:

Q = Es la cantidad de nutriente absorbido por cm de raíz;

a = Es el radio de la raíz en cm;

a = es el poder absorbente de nutrientes de la raíz en cm de raíz;

e = Es la concentración promedio de nutrientes en la superficie de la raíz;

t = Es el tiempo de absorción de nutrientes.

La concentración de nutrientes (c) en la superficie de la raíz puede cambiar. Al comienzo del período de absorción (t) puede ser relativamente alta e ir declinando gradualmente. La velocidad de disminución depende de la capacidad del suelo para reponer la solución del suelo con nutrientes. Esta capacidad de reposición de nutrientes se refiere como la capacidad reguladora de nutrientes y se discute con mas detalle en el punto 2.3.5. En este contexto se necesita solamente entender que el término e , concentración promedio de nutrientes en la superficie radicular, no solo depende de la concentración total de nutrientes en el suelo sino también de la capacidad reguladora de nutrientes. Un suelo de alta capacidad reguladora es mas capaz de mantener una alta concentración de nutrientes en la superficie de la raíz que un suelo con baja capacidad reguladora de nutrientes.

El término a (poder absorbente de la raíz), representa la proporción de nutriente absorbido en relación al flujo total de nutrientes hacia la superficie radicular. Este poder absorbente de la raíz no es constante, siendo muy dependiente del metabolismo de la raíz y del estado nutricional de la planta (Barber, 1979).

Los nutrientes rápidamente absorbidos por la raíces de las plantas, y que están normalmente presentes en la solución del suelo en bajas concentraciones, como NH_4^+ , K^+ y los fosfatos, son transportados a las raíces principalmente por difusión. La contribución del flujo de masa al transporte de estos nutrientes puede calcularse como el producto de la concentración de la solución y la velocidad de transpiración. Los valores resultantes son demasiado bajos como para cubrir la demanda de cualquiera de estos elementos (Barber et al., 1963). La difusión es también el proceso dominante cuando la velocidad de transpiración es muy baja.

El flujo de masa juega un importante rol para aquellos nutrientes presentes en elevadas concentraciones y cuando la transpiración es alta. Bajo estas condiciones, una cantidad considerable de agua se transporta hacia la raíz arrastrando varios solutos. Ocasionalmente los iones se acumulan y pueden concentrarse alrededor de las raíces como ocurre con el Ca^{2+} (Barber, 1974). En el caso del NO_3^- el transporte puede darse por flujo de masa o por difusión. Las investigaciones de Strebel et al. (1983), en remolacha azucarera, demostraron que en condiciones de campo, al comienzo del período de crecimiento, el flujo de masa es la vía de transporte principal de los nitratos hacia las raíces; en los últimos estados de crecimiento, cuando la concentración de nitratos en el suelo es baja, la difusión se vuelve el proceso dominante.

Si la velocidad de absorción de nutrientes es mas alta que la velocidad de transporte hacia las raíces, se produce una depresión en la concentración nutrientes alrededor de la raíz. Este fenómeno es típico en K^+ y fosfatos (Lewis y Quirk, 1967; Bhat y Nye, 1974). Un patrón de la depresión resultante de la difusión se muestra en la Foto 2.3. En este experimento del trabajo de Barber, (1968), se realizó un estudio de la absorción del radioisótopo Rb-86 desde el suelo por raíces de maíz. El rubidio (Rb) y el K^+ tienen propiedades químicas muy semejantes, de modo que la foto puede tomarse como para ilustrar

el comportamiento del K^+ . Una fotografía del crecimiento radicular se muestra a la izquierda de la Foto 2.3, con la correspondiente autorradiografía a la derecha. Las áreas mas claras de la autorradiografía muestran la depresión del Rb marcado que sigue el patrón de crecimiento de la raíz. Las líneas oscuras indican la acumulación del Rb-86 en la raíz.

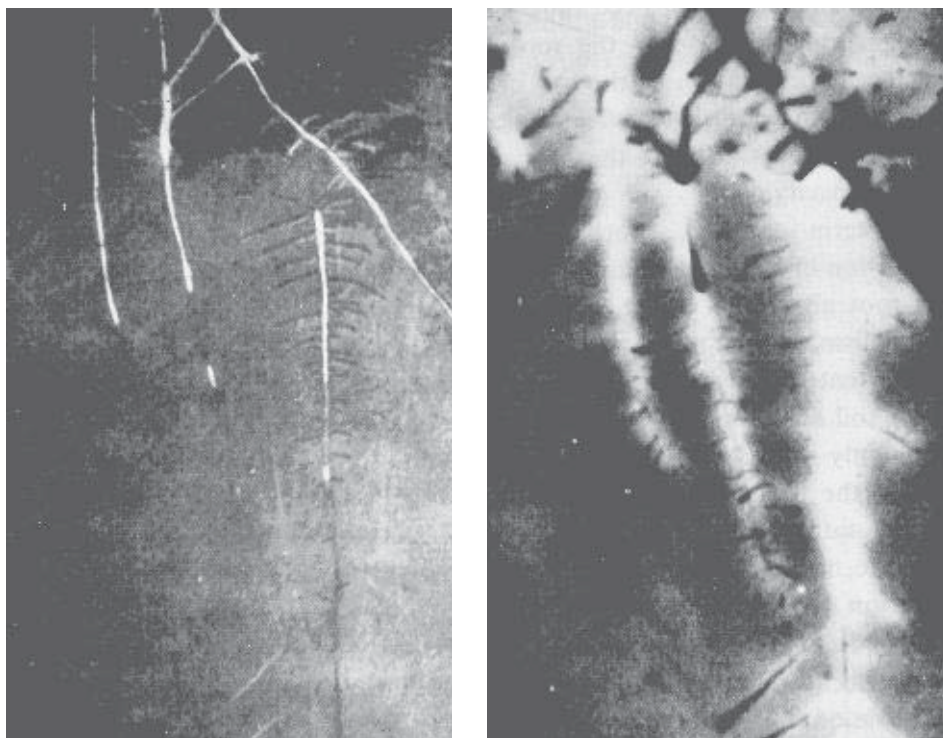


Foto 2.3: Fotografía (izquierda) y autorradiografía (derecha) que muestran el efecto de las raíces de maíz sobre la distribución del Rb-86 en el suelo. Las áreas mas claras muestran la depresión del Rb alrededor de las raíces de maíz. (Foto: Barber).

La depresión relativa del nutriente disminuye con el aumento de la distancia a la superficie de las raíces (Lewis y Quirk, 1967). Esto se muestra en la figura 2.16 para dos suelos con alto y bajo nivel de nutrientes. Se demuestra que el suelo con niveles de concentración de nutrientes mas altos tiene un gradiente de concentración mas agudo y, por lo tanto, la velocidad de difusión hacia las raíces es mayor. El alto nivel de nutrientes en el suelo produce una concentración mas alta en la superficie de las raíces, provocando a su vez una absorción mas rápida permitiendo que se mantenga al desarrollar un gradiente mas elevado. La zona de depresión alrededor de la raíz puede a menudo extenderse en los suelos bien provistos de nutrientes, debido a que el nivel de nutrientes mas alto frecuentemente implica un mayor gradiente de concentración. Esto se muestra en la Figura 2.16 y ha sido claramente demostrado para el fosfato por Lewis y Quirk, (1967). En la Figura 2.16 es evidente también que podría distinguirse entre la concentración de nutrientes en la superficie de las raíces y la concentración de nutrientes en la solución del suelo. La concentración de nutrientes en la superficie radicular controla directamente la absorción de nutrientes, como se ha demostrado para la absorción del K^+ por plantas jóvenes de maíz (Claassen y Barber, 1976). Hendriks et al., (1981), al estudiar la depresión de fosfato alrededor de raíces de maíz, encontró que las raíces tenían una zona de depresión cercana a 1.6 mm

de extensión desde el pelo radicular, resultando el doble de la longitud de los pelos radiculares (0.7 mm). La concentración de fósforo en la superficie de las raíces fue aproximadamente de 1 mmol, un valor cerca de 40 veces menor que la concentración de fósforo en la solución del suelo. Para el K^+ la zona de depresión se extiende mas lejos de la superficie radicular que en el caso del fósforo. Claassen et al., (1981), midieron la extensión de la depresión de K^+ encontrando entre 3 a 5 mm alrededor de las raíces de maíz, con concentraciones de K^+ cerca de la superficie radicular de alrededor de 2 mmoles (Claassen y Jungk, 1982). La concentración de NH_4^+ puede también deprimirse alrededor de las raíces, como demostraron Liu y Sheng, (1981), en raíces⁴ de arroz. La depresión es particularmente evidente en suelos inundados, donde el NH_4^+ es la fuente principal de N.

El coeficiente de difusión para un ion en el suelo depende de un cierto número de factores, de los cuales la humedad del suelo es el mas importante. Según Nye, (1979), el coeficiente de difusión puede describirse por la siguiente ecuación:

$$D = D_s \cdot q \cdot f_s \cdot \frac{dC_s}{dC} + D_e$$

Donde:

D_s = Es el coeficiente de difusión del ion en la fase acuosa;

q = Es la fracción del volumen del suelo ocupada por la solución, que ofrece la sección transversal para la difusión;

f_s = Es el factor de impedancia;

C_s = Es la concentración del ion en la solución de suelo;

C = Es la concentración total del ion en el sistema del suelo;

D_e = Es un «término de exceso» que describe la movilidad del ion a lo largo de las superficies absorbentes.

En el sistema edáfico difusión superficial no juega un papel muy importante, de modo tal que el termino D_e puede ser despreciado en la mayoría de los casos. De la ecuación surge que la fracción del volumen del suelo llena con la solución es de particular importancia en la determinación del coeficiente de difusión. A medida que el suelo se seca ocurre una drástica reducción de la sección transversal útil para la difusión (q) y por lo tanto de la velocidad de difusión. El factor de impedancia representa la tortuosidad del camino a lo largo del cual difunden los solutos para alcanzar las raíces. El secado del sistema hace el camino difícil por ser mas tortuoso, de modo que el valor de f_s también disminuye. Este valor se aproxima a cero cuando la difusión se realiza solamente en una película monomolecular de agua en el sistema edáfico. La importancia de la humedad del suelo en la determinación de la velocidad de difusión de un ion puede apreciarse al observar que la caída del potencial agua desde -10 a -1000 kPa puede estar asociada a una disminución de 100 veces en el producto de $q \cdot f_s$. El término C_s indica la concentración de iones en la solución del suelo y C la concentración total de una especie ionica, directa o indirectamente relacionada al transporte de iones. Así, C representa las fracciones edáficas de un ion en particular que puede equilibrarse con el ion en la solución. Para el K^+ , el K intercambiable describe el término C y para el fósforo éste describe la fracción de fosfatos adsorbidos. El término dC_s/dC es la recíproca del poder regulador. De ésta relación se concluye que el coeficiente de difusión de un ion disminuye a medida que aumenta el poder regulador. La Tabla 2.9 muestra algunos coeficientes de difusión de iones en diferentes sistemas.

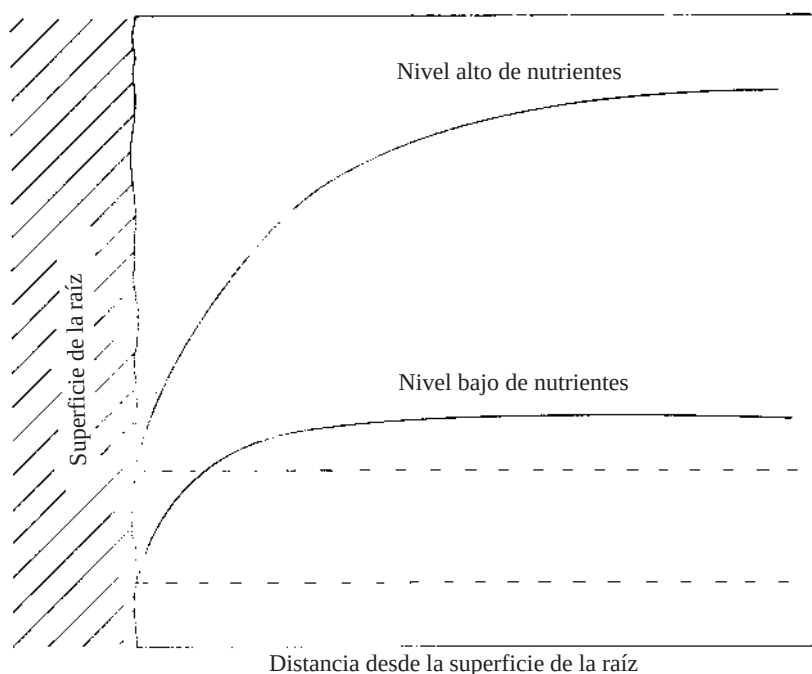


Figura 2.16. Patrón de depresión de la concentración de nutrientes en la vecindad inmediata de la raíz para un suelo con alto y bajo nivel de nutrientes en el suelo.

Tabla 2.9: **Coefficiente de difusión de algunas especies iónicas en diferentes sistemas** (Nye, 1979).

iones en agua	0.5 a 2.0×10^{-9}	$\text{m}^2 \text{s}^{-1}$
Cl^- y NO_3^- en suelos húmedos	10^{-10}	$\text{m}^2 \text{s}^{-1}$
H_2PO_4^- en suelos húmedos	10^{-11} a 10^{-12}	$\text{m}^2 \text{s}^{-1}$
K^+ liberado de micas	10^{-19}	$\text{m}^2 \text{s}^{-1}$
Intercambio catiónico entre posiciones intercapas y solución externas	10^{-13}	$\text{m}^2 \text{s}^{-1}$

En los suelos secos los coeficientes de difusión pueden ser entre 10 a 100 veces inferiores a los suelos húmedos. Los fosfatos debido a que pueden adsorberse en las partículas del suelo, son relativamente inmóviles, y su coeficiente de difusión es por lo tanto considerablemente mas bajo que el del NO_3^- o el del Cl^- . Lo mismo ocurre para el K^+ , donde el coeficiente de difusión disminuye cuando mas alta sea la capacidad de intercambio catiónico de un suelo. La liberación del K^+ por micas o illitas, así como la liberación de cationes de las intercapas de los minerales de arcillas 2:1, es dependiente del intercambio y la difusión. La tasa de difusión ionica en las intercapas es mucho mas baja que en otros sistemas de suelos (ver Tabla 2.9) dado que las distancias de difusión son mas cortas; sin embargo movimientos apreciables de cationes pueden liberarse desde los sitios de las intercapas. Esta liberación depende también de la humedad del suelo, como han demostrado Scherer y Mengel, (1981), para el NH_4^+ intercalar de los suelos aluviales y originados de loes. Los coeficientes de difusión de los iones en el ápoplasto (el espacio libre) de las raíces de las plantas, están en el orden de $10^{-10} \text{ m}^2 \text{s}^{-1}$, siendo similar a los coeficientes de difusión de NO_3^- en suelos húmedos.

Valores bajos de potencial agua afectan la difusión iónica aún cuando la disponibilidad de agua es todavía adecuada para el crecimiento normal de las plantas. Por esta razón en los períodos secos, la escasa movilidad de los nutrientes puede ser factor limitante del crecimiento, antes que el efecto directo de la disponibilidad de agua. Discusiones muy útiles acerca del movimiento de los iones en el suelo han sido presentadas por Nye, (1966); Brewster y Tinker, (1972), y Barber, (1974).

2.3.4 Solución del suelo

La movilidad de los nutrientes en el suelo depende considerablemente de la concentración de los nutrientes en la solución del suelo. Como ya se mostró en la Figura 2.16, la tasa de difusión hacia las raíces es generalmente mas rápida cuanto mas alta es la concentración de los nutrientes en la solución del suelo.

La solución del suelo no es homogénea ya que puede diferir en su concentración y composición cuando a medida que el agua que llene los espacios, los poros del suelo no estén completamente conectados entre sí. La composición y la concentración de la solución del suelo también depende de la humedad del suelo. En un suelo húmedo, a capacidad de campo, la solución del suelo está diluida, y a medida que el suelo se seca la solución se vuelve mas concentrada. Algunas de las especies iónicas pueden alcanzar concentraciones mas altas que su producto de solubilidad y pueden precipitar. El calcio, sulfatos y fosfatos son particularmente susceptibles. Para comparar soluciones del suelo éstas deben basarse en niveles de humedad de suelo equivalentes; usualmente se toma como base la capacidad de campo (Richards, 1941; Magistad et al., 1945; Adams, 1974).

La concentración de especies catiónicas y aniónicas de la solución del suelo en el extracto saturado de agua pueden diferir ampliamente dependiendo de las propiedades del suelo. Generalmente la concentración de fosfatos es muy baja, las de Ca^{2+} y Mg^{2+} son medias, y las de K^+ altas. Frecuentemente el NO_3^- es otro anión presente en altas concentraciones, a menudo en niveles que equiparan la suma del K^+ y el Mg^{2+} (Larsen y Widdowson, 1968). La concentración de NO_3^- en la solución del suelo puede variar considerablemente según las condiciones ambientales, debido a que el NO_3^- libre no está tamponado (ver punto 7.1.9). Los nitratos son también rápidamente absorbidos por las raíces de las plantas y pueden ser fácilmente lixiviados hacia las capas profundas del suelo. Por estas razones la concentración de NO_3^- en la solución del suelo está sujeta a rápidas fluctuaciones.

La Tabla 2.10 muestra las concentraciones de varios nutrientes encontradas en extractos saturados acuosos (Fried y Shapiro, 1961). Es obvio que estas concentraciones varían ampliamente, especialmente para Mg^{2+} , Na^+ , sulfatos y cloruros, ya que se encuentran valores extremadamente altos de estos iones en suelos afectados por salinidad. Generalmente los suelos ácidos tienen concentraciones iónicas bajas en relación a los suelos mas neutros. La fuerza iónica de la solución del suelo puede ser mas bien alta, especialmente a medida que los suelos se secan, de modo que antes que las concentraciones, deberían considerarse las actividades iónicas (ver punto 2.1.3) (Adams, 1974).

Tabla 2.10: **Concentraciones iónicas en la solución del suelo (extracto acuoso saturado) en mM** (Fried y Shapiro, 1961).

Elemento	Rango en todos los suelos	Suelo ácido	Suelo calcáreo
Ca	0.5-38	3.4	14
Mg	0.7-100	1.9	7
K	0.2 10	0.7	1
Na	0.4-150	1.0	29
N	0.16-55	12.1	13
P	<0.001-1	0.007	<0.03
S	<0.1-150	0.5	24
Cl	0.2-230	1.1	20

2.3.5 Intensidad y cantidad

Las plantas deben ser adecuada y abundantemente suministradas de nutrientes durante el período completo de crecimiento. Por esta razón las concentraciones de los nutrientes en la solución del suelo deben mantenerse a niveles satisfactorios para el crecimiento vegetal. La disponibilidad de nutrientes depende por lo tanto no solo de la concentración de nutrientes en la solución del suelo en un determinado momento sino también de la capacidad del suelo para mantener esa concentración de nutrientes. Esta capacidad de un suelo de amortiguar las concentraciones de los nutrientes de la solución del suelo es otro importante factor adicional que influye en la disponibilidad de nutrientes.

Generalmente, aquellos nutrientes requeridos por las plantas en cantidades elevadas están presentes en la solución del suelo en relativamente pequeñas concentraciones. Este es particularmente el caso del fosfato y el K^+ . Un cálculo en base al área, indica que la solución del suelo contiene entre 0.5 y 1.0 kg de P/ha y entre 10 y 30 kg de K/ha, mientras que la demanda total de estos nutrientes por un cultivo es considerablemente mas alta. Un cultivo de cereal requiere cerca de 20 kg de P/ha y 100 kg/ha de K; a medida que el cultivo crece en un suelo con las condiciones descritas, no necesariamente indican que el P o el K se vuelven deficientes, sino que demuestran que la remoción de estos nutrientes de la solución del suelo por los cultivos deben acompañarse por una sustancial reposición proveniente de la fase sólida del suelo.

Así deben distinguirse dos componentes de los nutrientes en el suelo: el factor cantidad (Q), que representa la cantidad de nutriente disponible, y el factor intensidad (I), que refleja la fuerza de la retención del nutriente en el suelo. En su concepto mas simplificado el factor intensidad es la concentración del nutriente en la solución del suelo. El concepto de intensidad y cantidad de nutrientes fue primeramente propuesto por Schofield, (1955), quien comparó la disponibilidad del fosfato con la disponibilidad del agua del suelo. La disponibilidad del agua del suelo depende no solo de la cantidad total de agua presente en el suelo sino mas bien de la fuerza con la cual el agua es retenida por las partículas del suelo. Esto es cierto para los fosfatos y también para otros nutrientes vegetales.

Los factores intensidad y cantidad de los nutrientes están inter relacionados; la principal relación se muestra en la Figura 2.17. Los conceptos generales mostrados en la figura son la base de muchos de los útiles trabajos que E.G. Williams (1970) presentó de los fosfatos en el suelo. Durante

varios años este estudio condujo a un mucho mejor entendimiento del comportamiento de los fosfatos en el suelo y su disponibilidad para las plantas.

Las raíces de las plantas son dependientes de la intensidad de los nutrientes ó la concentración de los mismos en la solución del suelo. Esta se regula usualmente por un reservorio mucho mas grande de nutrientes fácilmente intercambiables o solubles. Generalmente éste representa el componente principal del factor cantidad; sin embargo, ésta no siempre es la situación dominante, ya que a veces los nutrientes que se liberan desde una forma menos disponible, a veces resultan ser la fuente principal del suministro de nutrientes.

La extensión en que este proceso ocurre no solo depende del nutriente en particular; las condiciones del suelo tales como la temperatura, la aireación y el nivel de humedad son también importantes. El factor cantidad es, por lo tanto, mucho mas dependiente de las condiciones climáticas y edáficas. Además también depende del volumen de suelo que ocupan las raíces. Esto significa obviamente que todos los factores que influyen en la distribución de las raíces en el perfil contribuyen al factor cantidad.

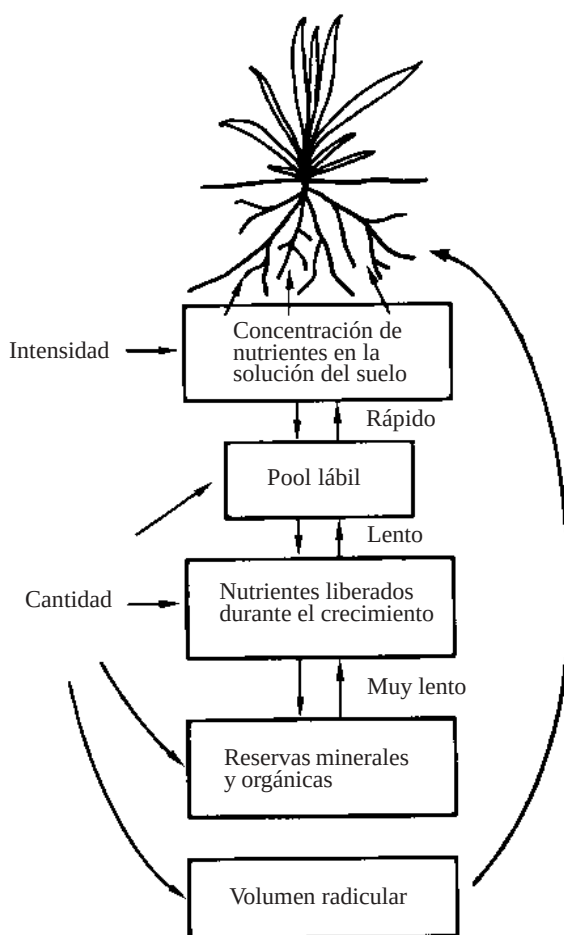


Figura 2.17: Intensidad, cantidad y fuentes de nutrientes (E.G. Williams).

Otro factor importante en la disponibilidad de nutrientes es la capacidad del suelo para mantener la intensidad de nutrientes o concentración de nutrientes en la solución del suelo. Este factor de regulación ó amortiguación indica como varían el factor cantidad y el factor intensidad. En la Figura 2.18 la cantidad de K^+ se grafica como una función de la intensidad para dos suelos de diferente capacidad de adsorción de K^+ , denominados suelo A y suelo B. Para ambos suelos, un aumento en la intensidad de K^+ (concentración en la solución del suelo), está acompañado de un aumento de la cantidad de K^+ . El suelo A muestra un aumento mas agudo de la pendiente que el suelo B; donde cantidades iguales de K fueron removidas de ambos suelos por las plantas, resultan en una disminución similar en la cantidad de K^+ , indicado por el DQ de la figura. La reducción subsecuente de la intensidad difiere considerablemente para ambos suelos (compare DI con DI en la Figura 2.18). El ejemplo demuestra que los dos suelos difieren en su capacidad de reponer el K^+ de la solución del suelo; el suelo A tiene mayor capacidad para mantener la concentración de K^+ en la solución del suelo y es, por lo tanto, mejor amortiguador que el suelo B. En términos cuantitativos la capacidad reguladora ó amortiguadora se expresa como el cociente entre DQ/DI .

$$B_K = \frac{DQ}{DI}$$

Donde B_K es la capacidad amortiguadora para K^+ . Cuanto mas alto sea el cociente DQ/DI mayor será la capacidad amortiguadora del suelo.

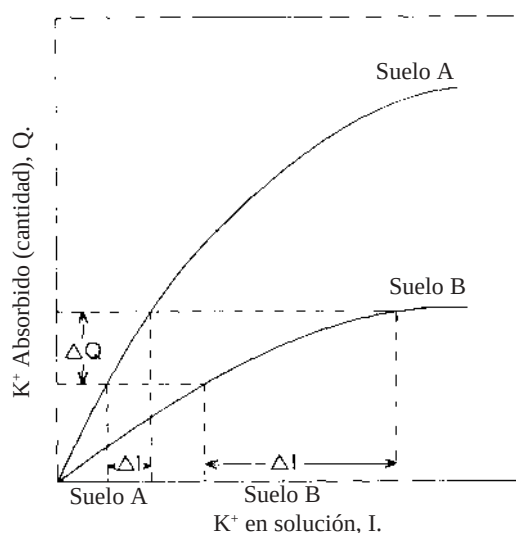


Figura 2.18. Relación entre la intensidad de K^+ y la cantidad de K^+ para dos suelos con diferentes capacidades de adsorción; (Suelo A: alta; suelo B: baja).

Generalmente la velocidad de absorción de K^+ por las raíces es mas alta que el flujo de difusión del K^+ hacia las raíces (ver punto 2.3.3). La concentración de K^+ en la superficie de las raíces puede así declinar durante el período de absorción. Esta caída de la concentración de K^+ depende de la capacidad amortiguadora del suelo para K^+ , que probablemente es alta en razón de que el K^+ se reemplaza eficientemente en la solución del suelo; por otro lado, en suelos con una pobre capacidad amortiguadora,

la concentración de K^+ en la superficie de la raíz puede disminuir considerablemente durante el período de crecimiento. Para un óptimo crecimiento de las plantas, la concentración de nutrientes en la solución del suelo debería mantenerse por encima de un cierto nivel. Esta concentración puede ser llamada nivel crítico; a medida que la concentración se hace mas baja que este valor, se produce una disminución del rendimiento. Mengel y Busch, (1982), demostraron que el nivel crítico de K^+ en la solución del suelo está relacionado con la capacidad reguladora de K^+ . La concentración crítica es mas alta si es mas baja la capacidad reguladora de K^+ .

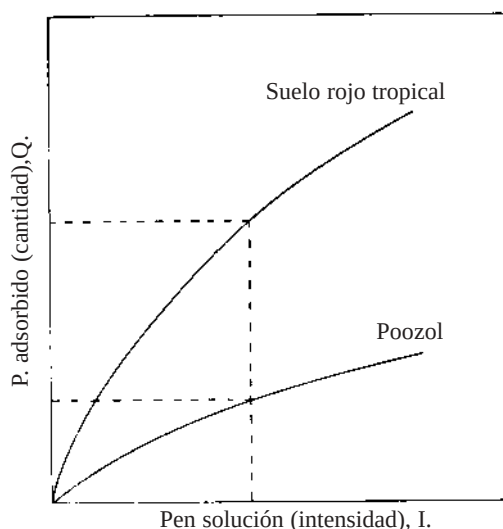


Figura 2.19: Isotermas de absorción de fosfatos para dos suelos que difieren ampliamente en su habilidad para adsorber fosfatos.

Como ya se mencionó, los conceptos de cantidad e intensidad son útiles en los estudios de fosfatos del suelo. Los suelos pueden diferir mucho en su capacidad para adsorber fosfatos. Así, un suelo rojo tropical (Oxisol) puede adsorber generalmente enormes cantidades de fosfatos, mientras que el potencial de adsorción de los podzoles es mucho mas bajo. La figura 2.19. muestra las isotermas de adsorción de fosfatos de dos suelos. Puede observarse que el suelo rojo tropical adsorbe una cantidad mucho mas alta de fosfatos que el podzol para mantener una misma concentración de en la solución de equilibrio. Se deduce por lo tanteo que los suelos con una alta capacidad de adsorción de fosfatos deberían contener mucho mas fosfato adsorbido que los suelos arenosos y que los suelos orgánicos para mantener una intensidad satisfactoria de fosfatos. La relación entre el fosfato adsorbido y la concentración del ion en la solución del suelo usualmente representa la capacidad reguladora de fosfatos. La cantidad de fosfatos que puede ser absorbida por las plantas depende mucho de la capacidad reguladora como demostraron Olsen y Watanabe, (1970); Holford, (1976), y Nair y Mengel, (1984).

El concepto de cantidad e intensidad también puede aplicarse al NH^+ , pero no al suministro de NO_3^- . Mayormente, la cantidad mas alta de N del suelo esta presente bajo la forma orgánica; esta se convierte biologicamente en NO_3^- , que se mantiene muy débilmente en el suelo. La concentración de NO_3^- de la solución del suelo no está tamponada y la distinción entre cantidad e intensidad es irrelevante.

2.3.6 Crecimiento de las raíces y morfología

Las raíces tienen tres funciones principales: anclar la planta al suelo, absorber y translocar agua y nutrientes, y sintetizar fitohormonas y otros compuestos orgánicos. En el contexto que aquí se considerará, la absorción del agua y los nutrientes es de particular interés. La capacidad de las plantas de explorar el suelo en busca de agua y nutrientes depende en mucho de la morfología de la raíz. Este término comprende la profundidad de las raíces, la ramificación de las mismas, el número de pelos radiculares, las puntas de la raíz, etc. La morfología de la raíz está genéticamente controlada, pero también está influida por factores ambientales. Las monocotiledóneas y dicotiledóneas difieren fundamentalmente en el crecimiento y morfología de sus raíces. En las dicotiledóneas, se forma una raíz principal en los estados iniciales, que se extiende profundamente en el suelo y desarrolla raíces laterales. En las monocotiledóneas, especialmente en las gramíneas, las raíces laterales se desarrollan a partir de las raíces seminales pocos días después de la germinación y poco a poco forman un denso sistema radicular con numerosas raíces finas. Mengel y Steffens, (1985), compararon *Lolium perennis* con *Trifolium repens* cultivadas bajo condiciones de campo, y encontraron que la mayoría de los parámetros radiculares, incluyendo longitud radicular y densidad, fueron más elevados para *Lolium* que para *Trifolium*. Esto fue particularmente cierto para la longitud de la raíz, siendo las raíces de *Lolium* de 4 a 6 veces más largas que las de *Trifolium*.

La profundidad radicular también difiere considerablemente entre especies; así las plantas perennes generalmente poseen raíces más profundas que las anuales. Para los cultivos agrícolas, una profundidad de 50 cm a 1 m es común, aunque algunas especies pueden tener profundidades de raíz de 2 m o más. El crecimiento, la morfología y la profundidad de las raíces son influidos por factores externos, especialmente por la atmósfera del suelo, la impedancia mecánica y el estado nutricional de la planta; estos temas han sido considerados por Drew y Goss, (1973). Estos autores demostraron que el suministro de O_2 es esencial para el crecimiento y el metabolismo radicular y que una baja presión parcial de O_2 , alrededor de 5 kPa, generalmente es suficiente para el desarrollo normal de las raíces. Algo del O_2 requerido puede tomarse de la atmósfera por las hojas y luego transportarse a las raíces (Greenwood, 1971). Condiciones anaeróbicas en el suelo pueden no solo afectar el suministro de O_2 a las raíces sino también inducir la formación de sustancias tóxicas que inhiban el crecimiento radicular, conduciendo a severos daños radiculares. Tales sustancias tóxicas incluyen el etileno y ácidos grasos volátiles.

La impedancia mecánica puede restringir considerablemente el crecimiento radicular (Schuurman, 1971). Generalmente las raíces siguen los poros y fisuras del suelo en su crecimiento; en este proceso las raíces deben agrandar algunos poros del suelo que al principio son más pequeños que ellas. Las puntas radiculares deben entonces desplazar partículas de suelo. Esto ocurre solo si la impedancia mecánica del suelo no es excesiva; de otra forma las raíces no son capaces de penetrar las capas del suelo (Drew y Goss, 1973).

El crecimiento radicular no suele restringirse por falta de agua, siempre y cuando el ésta sea suministrada a la punta de la raíz por otras partes de la planta. Generalmente las raíces crecen mejor en suelos secos que en suelos húmedos (Mengel y Casper, 1981). La proliferación radicular depende mucho de la distribución de nutrientes vegetales en el suelo. Se ha observado un mejor crecimiento radicular en las zonas que rodean a los gránulos de fertilizantes (Blanchard y Caldwell, 1966). Un ejemplo de tal efecto se muestra en la Figura 2.20, extraída de un trabajo de Drew y Goss, (1973). En

este experimento de cultivo en solución nutritiva, todo el sistema radicular recibió una solución completa, pero solo la zona central recibió 1.0 mM de nitratos; en las partes superior e inferior la concentración de NO_3^- fue de solo 0.1 mM. El suministro mas alto de NO_3^- resultó en una marcada proliferación de raíces³, pero ésta estuvo restringida a la zona media, donde habían sido provistos los niveles mas altos de NO_3^- . Concentraciones excesivamente altas de sales en el suelo, pueden sin embargo, restringir el crecimiento³ radicular o aun detenerlo. En particular las raíces son sensibles a las altas concentraciones de NH_3 (Bennett y Adams, 1970).

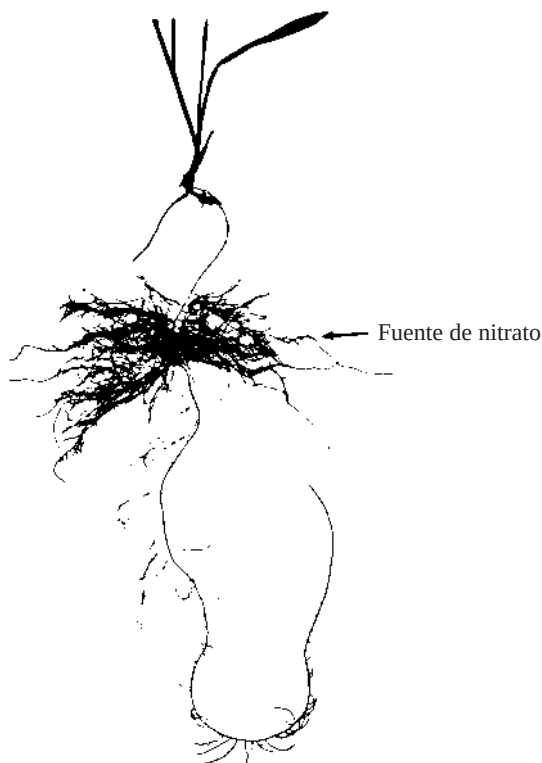


Figura 2.20: Efecto del suministro localizado de nitratos en el crecimiento de las raíces laterales de Cebada (Foto: M.C. Drew).

En los cultivos anuales, la proporción mas alta de raíces se encuentra en las capas superiores del suelo, entre 0 y 20 cm de profundidad. La densidad radicular disminuye con la profundidad del suelo, como muestra la figura 2.21, en maíz cultivado en dos sitios diferentes. De la figura también se desprende que la masa radicular fue mucho mas elevada en un suelo pardo podzólico franco limoso, en comparación con un pelosol franco-arcilloso. Esta diferencia en densidad radicular coincide con el volumen de poros aéreos del suelo, que fue de cerca del 13% en la capa superior del suelo pardo podzólico, y por lo tanto, mas del doble que el volumen de poros aéreos de la capa superior del pelosol. Mohr, (1978), sugiere que, especialmente en los gley y pseudo-gley, el volumen de poros aéreos es un factor limitante del crecimiento radicular, mientras que en los suelos bien aireados el volumen de los poros no restringe la proliferación de las raíces.

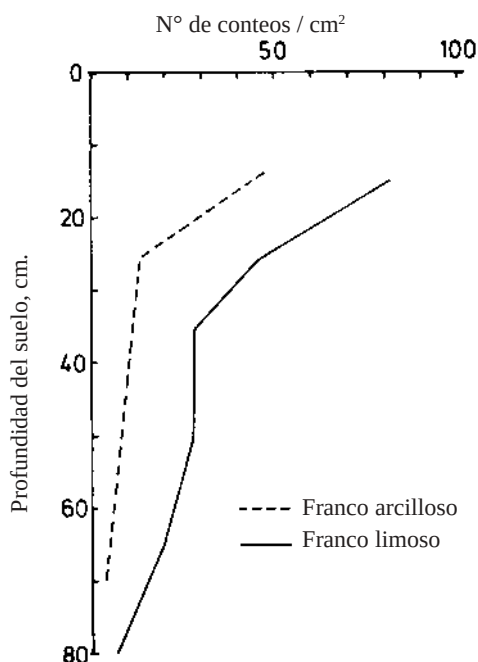


Figura 2.21: Densidad radicular de maíz cultivado en un suelo franco limoso, con un alto volumen de poros aéreos, y en un franco arcilloso, con un bajo volumen de poros. La densidad fue medida por medio de isótopos y se refiere en numero de conteos (Mohr, 1978).

Los parámetros de medida del sistema radicular, tales como la masa de raíces, la longitud, la superficie y la densidad radicular, son de variada importancia. El peso de las raíces es generalmente un parámetro pobre, debido a la influencia de las raíces gruesas y viejas, que influyen en el peso, pero tienen un rol secundario en la absorción de agua y nutrientes. La densidad radicular es un parámetro mucho mas importante; ésta es la longitud de las raíces, en cm, por unidad de volumen de suelo (cm³).

$$Lv = 2 \bar{n}$$

donde Lv = es la densidad radicular y $\bar{n}$ el promedio aritmético del numero de raíces interceptados por unidad de área de un plano por los tres planos principales. Si por ejemplo el numero de ejes radiculares interceptados es de 6, 8 y 4 por cm², la densidad radicular es igual a 12. La densidad radicular tiene una considerable influencia en suelos escasos de agua y de nutrientes. En los sistemas radiculares densos las zonas de absorción deprimida de agua y nutrientes se superponen, lo que implica la competencia entre raíces vecinas por los nutrientes disponibles; mientras que las zonas de depresión para K^+ y NH_4^+ son cerca de 10 veces mas altas que las de fosfatos; la absorción de K^+ y NH_4^+ es mas afectada por la competencia de raíces vecinas que la absorción de fosfatos. Así, Newman y Andrews, (1973), encontraron que un sistema radicular denso, provisto de un limitado volumen de suelo, disminuyó la absorción de K^+ por parte de plantas jóvenes de trigo en mayor grado que la absorción de fosfatos.

Otro importante parámetro radicular es la longitud, definida como el largo total de las raíces por unidad de superficie de suelo, siendo:

$$La = \frac{\text{Longitud total de raíces (cm)}}{\text{Superficie de suelo (cm}^2\text{)}}$$

A partir de este valor puede calcularse el promedio de la superficie radicular, si se conoce el promedio del diámetro radicular. En forma análoga al índice de área foliar, la superficie radicular por unidad de superficie del suelo ha sido denominada por Barley, (1970), como «Índice de Área Radicular. El tipo de suelo puede afectar considerablemente el crecimiento de los cultivos y la morfología de las raíces. Esto se muestra en la Tabla 2.11, donde varios parámetros de raíces de trigo se comparan en condiciones de campo, en diferentes tipos de suelos.

Tabla 2.11. **Parámetros radiculares de trigo de invierno, cultivado a campo** (Rex, 1984).

Tipo de suelo	Longitud de raíz km/m ² superficie de suelo	Densidad de raíces cm de raíz por cm ³ de suelo	Profundidad de raíces cm
Tierra parda (Inceptisol)	8.7	2.8	45
Pardo gris podsólico (Luvisol)	21.3	4.8	100
Pseudogley	12.4	4.0	45

Además de la longitud y densidad radicular, el número de puntas radiculares es también importante, debido a que algunos nutrientes vegetales, como Ca²⁺, Mg²⁺ y Fe²⁺, son absorbidos principalmente por los tejidos radiculares jóvenes, donde las paredes celulares de la endodermis no están suberizadas aún (Clarkson y Sanderson, 1978; Clarkson y Hanson, 1980).

Los pelos radiculares son de particular importancia a causa del contacto que mantienen entre el suelo y las raíces (ver Figura 4.5), formando así un continuo acuoso entre el suelo y los tejidos radiculares. Según Champion y Barley, (1969), los pelos radiculares son capaces de penetrar arcillas moderadamente resistentes, contribuyendo así a la exploración de nutrientes entre las partículas de suelo menos accesibles. Los pelos radiculares juegan un rol particular para los nutrientes que son transportados a lo largo de las raíces por difusión. Itho y Barber, (1986), reportaron que la contribución de los pelos radiculares a la absorción de fosfatos depende de su longitud; en algunas especies, tales como trigo, lechuga y zanahoria, con pelos radiculares relativamente cortos, tuvieron escasa influencia. En las especies con pelos radiculares largos, incluyendo tomate y *Salsola kali*, los pelos radiculares jugaron un rol importante en la absorción de fosfatos. La vida útil de los pelos radiculares y su densidad pueden diferir considerablemente entre especies. Generalmente los pelos radiculares colapsan en pocos días, pero pueden persistir por períodos largos, especialmente en las gramíneas. Puede haber diferencia en la densidad de los pelos radiculares entre cultivares de una misma especie (Bole, 1973) como se muestra en la Foto 2.4. El cultivar de trigo mostrado en la sección C de la foto tiene una densidad de pelos radiculares alrededor de 4 veces mayor que la de los cultivares de la sección A.

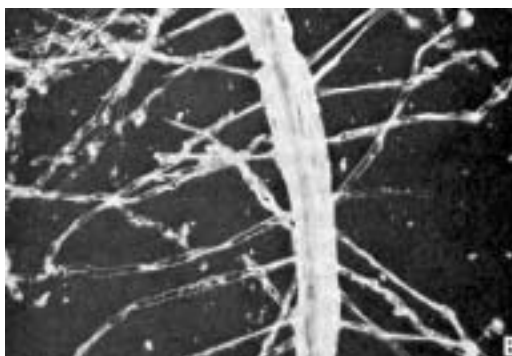
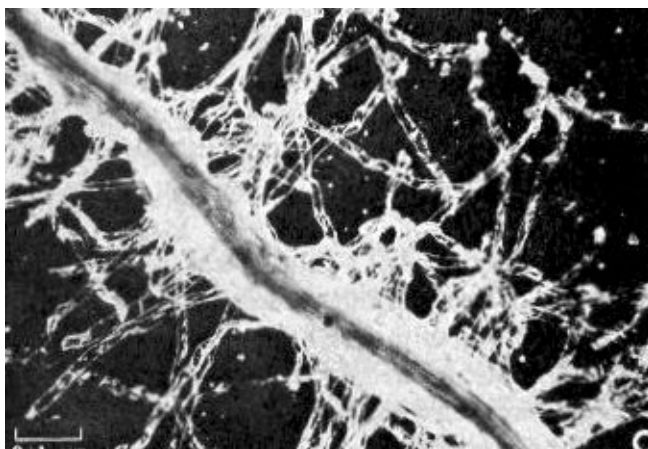


Foto 2.4: Densidad de pelos radiculares en tres cultivares diferentes de Trigo; A) Chino de Primavera: 20 pelos radiculares/mm; B) Sustitución cromosómica en línea: 35 pelos radiculares/mm; C) S-615 (80 pelos radiculares/mm; (Foto: Bole).



El potencial de adsorción de nutrientes de un sistema radicular, (raíces por número de plantas o raíces por unidad de superficie de suelo) generalmente exceden en mucho los requerimientos nutricionales de las plantas. Una porción pequeña del total del sistema radicular es capaz de absorber el agua y los nutrientes requeridos para el desarrollo de la planta, siempre y cuando esta porción radicular sea abundantemente suministrada con nutrientes y agua, tal como fue mostrado por Maertens (1973) para maíz, siendo lo mismo probablemente verdadero para otras especies cultivadas (Drew y Goss 1973). El potencial relativamente alto de adsorción de nutrientes de los sistemas radiculares capacitan a la planta a absorber adecuadas cantidades de nutrientes aún bajo condiciones donde los niveles de nutrientes accesibles en el suelo sea bajo. Debe tenerse presente que bajo condiciones de

campo es improbable que la superficie total del sistema radicular esté en contacto directo con la solución de suelo. El contacto de la superficie de las raíces con la solución de suelo está principalmente restringida a las áreas donde los poros del suelo se extienden hacia la superficie radicular. Esto implica que en un momento dado, solo una parte del sistema radicular absorbe agua y nutrientes.

Si se considera que la demanda de nutrientes por las plantas por unidad del sistema radicular, (p. ej. por unidad de longitud de raíz) es obvio que la planta joven es la que tiene requerimientos nutricionales mas alto. Estas preguntas han sido estudiadas por Mengel y Barber (1974) con maíz bajo condiciones de campo. Los resultados mas importantes son mostrados en la tabla 2.12. Puede observarse en esta tabla que los requerimientos nutricionales por m de longitud radicular y por día fueron especialmente altos en los estados iniciales de crecimiento y rápidamente decrecían a medida que el cultivo se desarrollaba.

Resultados similares han sido reportadas por Adepetu y Akapa (1977) quienes encontraron que la velocidad de adsorción para P y K (adsorción por m de raíz) en caupí (*Vigna unguiculata*) fue entre 4 a 5 veces mas alta en plantas de 5 días de edad en comparación con plantas de 30 días. Vincent et al (1979) también encontró que las velocidades de adsorción de K⁺ de puntas de raíz de soja fueron mucho mas altas en el estado vegetativo de la planta que comparado con el estado reproductivo. De estas observaciones es claro que las plantas mas jóvenes en particular necesitan absorber cantidades altas de nutrientes por unidad de longitud radicular y por esta razón las plantas jóvenes requieren relativamente altos niveles de nutrientes disponibles en el suelo.

Tabla 2.12. Requerimientos de nutrientes del maíz por unidad de longitud de raíz en relación a la edad de las plantas (Mengel y Barber, 1974)

Edad de las plantas en días	N	P	K	Ca	Mg
	mmol/m long. raíz/día.....				
20	227	11.3	53	14.4	13.8
30	32	0.9	12.4	5.2	1.6
40	19	0.86	8.0	0.56	0.90
50	11	0.66	4.8	0.37	0.78
60	5.7	0.37	1.6	0.20	0.56
100	4.2	0.23	0.2	0.08	0.29

Los estudios de raíz no son fáciles de realizar debido a que la medición de los sistemas de raíces y los parámetros son complicados. Bohm (1978) describió y comentó de las varias técnicas por los cuales los sistemas radiculares son medidos bajo condiciones de campo. Un método interesante para medir el crecimiento de las raíces y sistemas radiculares han sido desarrollados por Sanders y Brown (1978) donde un duodenoscopio fibra óptica altamente refinada se usa para observar y fotografiar el patrón de desarrollo radicular en un perfil de suelo.

2.3.7 Exudación radicular y rizósfera

La vecindad inmediata de la superficie radicular de las plantas es de particular importancia para el ciclo biológico y disponibilidad de los nutrientes. Esta parte del suelo directamente influida por las raíces se llama rizósfera y se extiende en el suelo entre 1 y 2 mm desde la superficie radicular. El efecto de la raíz en el medio del suelo adyacente es especialmente afectado por la exudación de sustancias orgánicas e inorgánicas. El material orgánico proviene de la descamación del material radicular y también de exudación radicular directa (Hale y More, 1979). A medida que las raíces empujan hacia abajo en el suelo, parte de sus tejidos externos son descamados y descompuestos por autólisis o por los microorganismos. El total de carbono orgánico así cedido al medio edáfico es considerable. Uno de estos estudios fue llevado a cabo por Sauerbeck y Johnen (1976) quienes investigaron el crecimiento radicular y la descomposición en experimentos en macetas con plantas de crucíferas y de trigo suministradas con ^{14}C marcado (C-14). El suelo usado fue un franco arenoso. A la madurez del trigo, la biomasa de raíces² todavía presente en el suelo contabilizaba cerca del 30 % del total de C trasladado de las partes aéreas a las raíces. Del restante 70 %, cerca del 20 % fue liberado en la forma CO_2 por la respiración radicular. Así, cerca del 50 % de C orgánico trasladado de las partes aéreas² a la raíz fue cedido en forma de C orgánico al suelo durante el período total de crecimiento. Estas y otras observaciones similares indican que las raíces de las plantas transfieren grandes cantidades de materia orgánica al suelo. Este material orgánico es fácilmente descompuesto por microorganismos del suelo.

El descamado radicular se considera la principal fuente de C liberado por las raíces. Además, la producción de los mucílagos contribuye significativamente a la transferencia de C orgánico de las raíces al suelo. El mucílago es una capa de material granular y fibrilar que cubre la superficie y pelos de las raíces. Este material viscoso consiste principalmente de polisacáridos con galactosa, fucosa y ácidos urónicos como las partes monoméricas mas importantes de su estructura (Paul et al, 1975). Las investigaciones de Paul y Jones (1975, 1976) consolidaron los conocimientos relativos a este tema; al determinar estudiando el mucílago de las puntas radiculares de plantas de maíz, que los polisacáridos se producen en las puntas de los pelos radiculares. Se cree que las dictiosomas son los sitios de la síntesis polisacáridos y que estos microcuerpos están relacionados con el transporte y las secreciones de polisacáridos.

Las bacterias pueden alimentarse del material mucilaginoso excretado por las raíces. Como se muestra en la foto 2.5 del trabajo de Guckert et al (1975), las bacterias están embebidas en el mucílago y pueden disolver los polisacáridos por enzimas líticas. El mucílago es capaz de adsorber minerales de arcilla (Breisch et al, 1975) y efectuar así un contacto cercano entre las raíces y el suelo, con el mucílago llenando los espacios entre las raíces y la superficie del suelo. Este contacto cercano es de mucha importancia para el suministro de agua y nutrientes. Si por ejemplo una planta se mueve de un lugar a otro, el contacto cercano formado por el mucílago entre los pelos radiculares y las partículas de suelo son destruidas. En el trasplante, la planta tiene que restablecer el desarrollo de nuevos pelos radiculares. El período siguiente al trasplante es crítico así debido a la ausencia de un contacto cercano entre las raíces y el suelo.

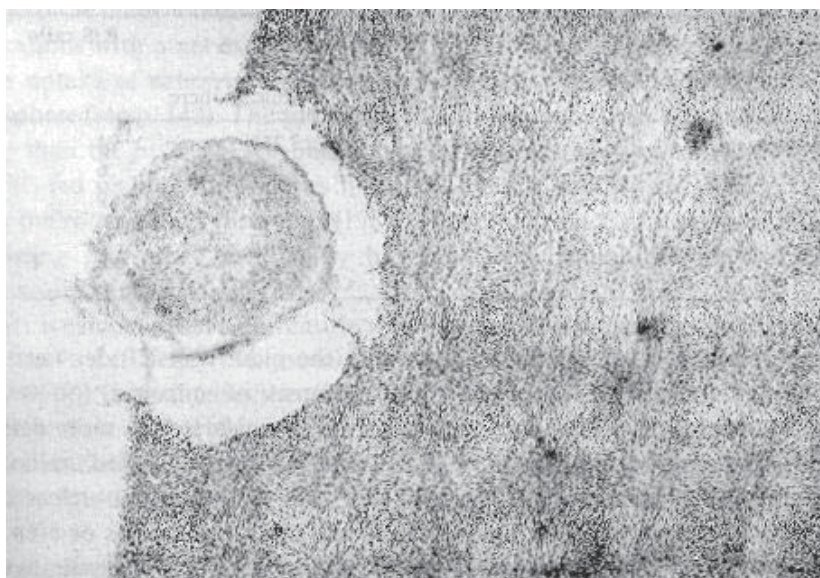


Foto 2.5. Bacteria embebida en la capa viscosa de una raíz. La sustancia viscosa (mucílago) ha sido disuelta alrededor de la bacteria. (Micrografía Electrónica: Guckert, Breisch y Reisinger).

Además de la excreción polisacárida, las raíces exudan un número variado de otros compuestos orgánicos, de los cuales los aminoácidos, azúcares y ácidos orgánicos son los que ocurren mas frecuentemente. Esta liberación de compuestos por los pelos radiculares son de directa importancia para los microorganismos que viven en la rizósfera dado que éstos se alimentan de los materiales orgánicos exudados. La actividad microbiana en la rizósfera es en gran medida dependiente del metabolismo vegetal. Las plantas que crecen en condiciones favorables por ejemplo, translocan cantidades de fotosintatos a las raíces, de modo que la actividad metabólica de las raíces es alta y la rizósfera está bien alimentada con compuestos orgánicos carbonados.

El enriquecimiento de la rizósfera con compuestos orgánicos (azúcares, aminoácidos), que pueden ser rápidamente utilizados por los microbios, resulta en una densidad microbiana considerablemente alta en la rizósfera en comparación con el resto del volumen edáfico. La densidad microbiana de la rizósfera puede ser hasta 100 veces mas alta que la del suelo (R= Rizósfera, S= Total del suelo) (Katznelson, 1946). La Tabla 2.13 muestra la relación R/S y la densidad bacteriana en suelo libre de raíces y en la rizósfera para un cierto número de cultivos (Rovira y Davey, 1974).

Tabla 2.13. **Recuento de colonias bacterianas en la rizósfera de plantas cultivadas y en un suelo libre de raíces** (Rovira y Davey, 1974).

Cultivo	Colonias contadas 10 ⁶ g ⁻¹ suelo		Relación R/S
	Sin raíces	Rizósfera	
Trébol rojo	134	3.255	24
Avena	184	1.090	6
Lino	184	1.015	6
Trigo	120	710	6
Maíz	184	614	3
Cebada	140	505	3

Los microbios fijadores de N² viven en asociación cercana con las raíces de las plantas. Bajo condiciones favorables éstos pueden² fijar considerables cantidades de N² (Neyra y Dobereiner, 1977). Este punto en particular se considera con mas detalle en el punto 7.1.2.² Las bacterias amonificadoras producen NH³ a partir de aminoácidos exudados y de las proteínas presentes en los restos de las células vegetales³. El NH³ liberado así puede ser readsorbido por la planta, incorporarse en la biomasa microbiana o fijarse por³ los minerales de arcilla. Las bacterias denitrificadoras producen compuestos volátiles de N bajo condiciones anaeróbicas (ver punto 7.1.5.). Especies de *Nitrosomonas* y *Nitrobacter* que producen nitritos o nitratos respectivamente son menos frecuentes en la vecindad de las raíces (Rovira y Davey, 1974). Ahora existen nuevas evidencias que la nitrificación puede inhibirse en la rizósfera de algunas especies vegetales, especialmente gramíneas y arbóreas. Este proceso es de particular importancia en el suministro de N a estas especies (Rovira et al, 1983).

La cuestión sobre si los microorganismos de la rizósfera son fuertes competidores con las raíces de las plantas por los nutrientes inorgánicos a sido materia de controversia. Barber y Frankenburg (1971) sostienen que bajo condiciones de baja disponibilidad de fosfatos los microorganismos pueden competir exitosamente con las raíces de las plantas por el fosfato presente en el suelo. Epstein (1972) sostiene que el mecanismo competitivo de los microorganismos de la rizósfera es despreciable. De acuerdo a Barber y Lynch (1977) cerca de 200 mg de biomasa bacteriana están asociados con 1 g de biomasa de raíces. Dado que cerca del 90 % del fosfato presente en las plantas ocurre en sus partes aéreas, estas bacterias pueden contar con solo el 2 % del requerimiento de fosfato en relación a los requerimientos de las plantas. Por lo tanto las bacterias no aparentan ser competidores importantes de la adsorción de fosfatos por parte de las plantas. Si los compuestos orgánicos tales como ácidos y quelatos producidos por los organismos de la rizósfera tienen una influencia significativa en la disolución y disponibilidad de nutrientes es todavía una pregunta sin respuesta. Puede suponerse que nutrientes tales como Fe, Cu y Zn al menos, al estar quelatados por compuestos orgánicos producidos por microorganismos, se vuelven mas disponibles para las plantas superiores (Lindsay, 1974).

El pH de la rizósfera es muy dependiente de la forma de suministro de N de las plantas. Las plantas suministradas con NO⁻-N adsorben mas aniones inorgánicos que cationes, con una excreción neta de iones OH⁻ (HCO⁻). Para³ plantas suministradas con NH⁺ la adsorción de cationes es mas alta que la de aniones, resultando un flujo neto de H⁺ en la rizósfera (ver punto 3.1.9.). Así, el pH de la rizósfera puede ser hasta una unidad mas alta que el resto del suelo para plantas suministradas con NO⁻-N y una unidad mas baja para plantas suministradas con NH⁺. Para las leguminosas que fijan N² también existe una caída similar en el pH en la vecindad de las raíces (Steffens, 1981). La importancia² de estos cambios de pH influncian la disponibilidad de fosfatos tal como fue convincentemente demostrada por Riley y Barber (1971).

Existen evidencias que la disminución del pH de la rizósfera es inducida por las plantas que sufren deficiencias de Fe (Marschner, 1983) y de P (Hedley et al, 1983). En ambos casos hay un cambio favorable en la adsorción de aniones sobre los cationes y la caída del pH en la rizósfera incrementa la disponibilidad de ambos nutrientes. El mecanismo de esta respuesta a la deficiencia de Fe está discutida en la punto 13.2.3. No está claro sin embargo, porqué la deficiencia de P debería resultar en una disminución en el pH de la rizósfera.

La exudación de ácidos orgánicos pueden también ser de importancia en el aumento de la disponibilidad de nutrientes y particularmente de fosfatos. Moghimi et al (1978) fueron capaces de aislar 2 keto-gluconato de la rizósfera de raíces de trigo en cantidades que podrían solubilizar conside-

rables cantidades de fosfatos de hidroxiapatitas. Este fenómeno aparenta ser un efecto directo de los ácidos orgánicos en la disponibilidad de fosfatos por la disminución del pH de la rizósfera. Además, los ácidos orgánicos pueden aumentar la disponibilidad de fosfatos por la desorción del fosfato de la superficie de los sesquióxidos por intercambio aniónico, y por un incremento en la movilización de fosfatos por la quelación de fosfatos de Fe, Al o ambos. Gardner et al (1983) reportó que las raíces proteoides del lupino blanco liberaban citrato sugiriendo que este sea responsable del aumento de la disponibilidad de fosfato para las plantas. Los autores argumentan que debido a que el lupino blanco tiene un sistema de raíces proteoides mas gruesa y de baja área superficial, el mecanismo por el cual el citrato aumenta la disponibilidad de fosfato es aumentando la velocidad al cual el fosfato alcanza la superficie radicular. Postulan que el citrato exudado por las raíces reacciona en el suelo para formar polímeros hidroxifosfato férricos que difunden a la superficie radicular. Aquí al reducirse el Fe^{III} a Fe^{II} , citrato libera el fosfato y es adsorbido por las raíces. El citrato actuaría así como un transportador que moviliza el fosfato del Fe en la adquisición del P de la rizósfera.

También la exudación de ácidos orgánicos aparenta ser de particular importancia en la solubilización del MnO_2 del suelo. Jauregui y Reisenauer (1982) sugirieron que el MnO_2 es reducido por el malato exudado². La quelatación del Mn^{2+} producido previene la reoxidación e incrementa la movilidad del Mn^{2+} en la rizósfera.

2.3.8 Micorrizas

Los hongos micorrizales ocurren en cercana asociación de las raíces de las plantas. Estos hongos pueden dividirse en dos grupos: las micorrizas ectotróficas y endotróficas. Las micorrizas ectotróficas cubren las raíces y las raicillas con un grueso manto de hifas. Esto se muestra en la foto 2.6 para las raíces de *Pinus silvestris* (Trolldenier, 1971). El escudo fungoso se desparrama entre las células corticales de las raíces permitiendo así un contacto cercano del hongo con la planta. Estos hongos que pertenecen a los *Basidiomycetes*, son dependientes de los carbohidratos suministrados por las raíces. Ha sido demostrado que los fotosintatos marcados con C-14 son rápidamente translocados no solo a las raíces sino también al escudo e hifas del hongo micorrizal (Harley, 1971). Principalmente los carbohidratos como sucrosa, obtenidos de las plantas huéspedes, son rápidamente convertidos en azúcares típicamente fungosos tales como trealosa o manitol. De esta forma el carbono orgánico es atrapado debido a que estos azúcares son pobremente reasimilados por las raíces de las plantas. Ha sido demostrado que el transporte de asimilatos de las partes aéreas de las plantas hacia las raíces es mas alta en plantas infectadas con micorrizas que en las plantas no infectadas. Las micorrizas son así un destino adicional de los fotosintatos.

El escudo grueso de hifas que cubre a las raíces favorece la adsorción de agua y nutrientes inorgánicos, especialmente fosfatos, debido a que agrandan efectivamente el área específica de las raíces en contacto directo con el suelo. Las finas hifas micorrizales (con un diámetro de 2-4 μm) son capaces de penetrar los poros del suelo no accesibles a los pelos radiculares, con un diámetro cinco veces mas grande que el diámetro de las hifas (Schlechte, 1976). De acuerdo a Gerdemann (1974) las raíces infectadas viven mas que las no infectadas. Las raicillas laterales mas finas, que tienen una vida muy corta y permanecen sin ramificarse en condiciones no infectadas, responden a la infección micorrizal ramificándose y creciendo por períodos mas largos de tiempo. De esta forma las micorrizas asisten a las raíces para explorar el suelo por agua y nutrientes. A sido demostrado que los fosfatos adsorbidos

por las hifas son transferibles a la raíz huésped. El hongo puede también acumular nutrientes y suministrarlos a la plantas en períodos de baja disponibilidad de nutrientes. Aparentemente así que la planta huésped suministra a la micorriza con fotosintatos, y el hongo a su vez suministra a la planta con nutrientes inorgánicos.

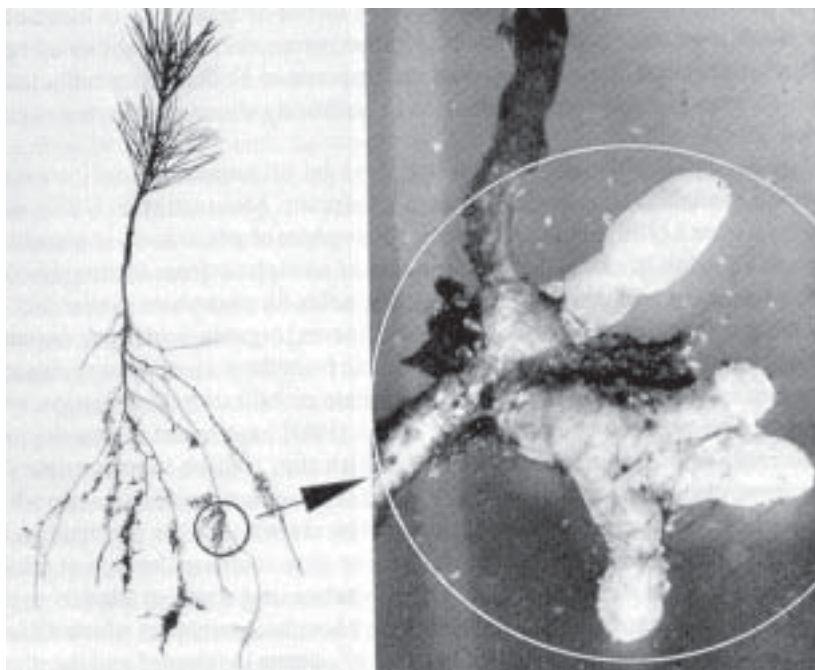


Foto 2.6. Plantas jóvenes de *Pinus silvestris* con micorriza (Izquierda), manto de hifas alrededor de la punta radicular (derecha). (Trolldenier, 1971).

Las micorrizas ectotróficas se encuentran principalmente en raíces de árboles y arbustos y son de importancia económica para el cultivo de especies forestales. Numerosas investigaciones han demostrado que las micorrizas ectotróficas promueven el crecimiento de las raíces cuando crecen en suelos de baja disponibilidad de fosfatos. Hay casos en que las micorrizas son esenciales para el crecimiento. Así han demostrado que las especies de *Pinus* y *Picea* plantados en suelos orgánicos recientemente drenados solo crecen cuando las raíces fueron infectadas con micorrizas apropiadas (Schlechte, 1976). Observaciones similares fueron realizadas por Henderson y Stone (1970).

Los hongos de las micorrizas endotróficas son miembros de los *Phycomycetes* y *Basidiomycetes*. Las hifas de estos hongos, en contraste con aquellos de las micorrizas ectotróficas, penetran las células del córtex radicular formando una red hifal interna. Algunas hifas también se extienden en el suelo (ver fotos 9.1b y 9.1c). Para muchas especies vegetales incluyendo la mayoría de las cultivadas, el tipo dominante de infección fungosa es la de micorriza vesículo arbuscular (VAP). Este nombre deriva de la ocurrencia de dos tipos de estructuras características de la infección, vesículas y arbuscúlos (Harley, 1971). Estos hongos *Phycomycetes* pertenecen a la familia *Endogonaceae*. Una representación diagramática de las micorrizas vesículo arbusculares se muestra en la figura 2.22. El hongo puede considerarse como un sistema de dos fases, con un micelio en el córtex conectado con un micelio externo en la rizósfera y suelo. La figura muestra la hifa penetrando el córtex al producir una serie de

ramas tanto fuera como dentro de las células corticales. Se muestra también la presencia de estructuras con apariencia de arbustos en diferentes estados de desarrollo, llamadas arbuscúlos (*arbuscula*, del latín = arbusto). Estas estructuras son similares a la haustoria pero están reproducidos por ramificaciones dicotómicas de la hifa. El segundo tipo de estructura es la vesícula (*vesícula*, del latín = pequeña vejiga) que puede estar formada por la hinchazón de la hifa y puede ocurrir dentro o entre las células. Un ejemplo de esta estructura de pared gruesa se muestra en la figura 2.22. Las vesículas externas también se desarrollan en las hifas externas.

La asociación entre el hongo y el huésped está bien coordinada. Las raíces jóvenes activas no muestran signos de daño cuando están infectadas. En realidad las raíces vivas son esenciales para el desarrollo de estos hongos (Hayman, 1980). En principio la relación simbiótica entre el huésped y el hongo es la misma que aquella entre la micorriza ectotrófica y la planta huésped; la planta huésped suministra al hongo con algún compuesto orgánico carbonado y el hongo asiste a la raíz en explorar el suelo por agua y nutrientes inorgánicos. La relación es de particular importancia para la nutrición fosfatada debido a que zonas de depresión del nivel de fosfatos pueden ocurrir rápidamente alrededor de las raíces de las plantas (ver punto 2.3.3.). La red de hifas se extiende desde la raíz al suelo, al igual que con las ectomicorizas, agrandan la superficie de contacto entre el suelo y el conjunto raíz y hongo, facilitando así una velocidad mas elevada de adsorción de fosfatos. Esto se ha demostrado por Sanders y Tinker (1973) para cebolla. Los resultados de Cress et al (1979) también indican la posibilidad de que la velocidad de adsorción de fosfatos por las hifas pueden ser mas elevadas que las de la raíz. La traslocación del fosfato en las hifas aparenta ser rápida, según investigaciones de Cox et al (1980) con micorizas de cebolla, el fosfato se trasloca en forma de pequeños gránulos de polifosfatos por la corriente citoplasmática. El fosfato adsorbido por el hongo proviene del fosfato mas inmediatamente disponible del suelo (ver punto 9.1.1.). El hongo micorrizal puede adsorber fosfato de formas menos solubles (Tinker, 1984), que pueden ser de particular importancia en los suelos ácidos tropicales. Las plantas con sistemas radiculares de baja superficie específica, con raíces carnosas y pocos pelos radiculares, obtienen mas fosfato de la asociación radicular vesiculo arbusculares. Estas plantas incluyen a las cebollas, cítricos y viñedos. Las micorizas vesiculo arbusculares aparentan ser de particular importancia para especies leguminosas debido a que su presencia puede mejorar la fijación de N en una simbiosis tripartita. Mosse et al, (1976) demostraron que el trébol no nodulaba en suelos deficientes en P a menos que fueran micorizados. A medida que aumenta la adsorción de P las micorizas pueden aumentar también la adsorción de otros elementos incluyendo el Co, Mo, Cu y Fe; todos los cuales están relacionados en la fijación de N. Esto puede explicar los resultados de El-Hassanin y Lynd (1985) quienes encontraron que la infección² de *Vicia faba* con el hongo micorrizal *Glomus fasciculatum* incrementó considerablemente la fijación de N₂, la nodulación y la actividad de la nitrogenasa.

La mayoría de las especies cultivadas, excepto aquellas de la familia de las brassicas y la remolacha azucarera (*Chenopodiaceae*) tienen micorizas VA. La infección es amplia en las Leguminosas y las Gramíneas y así son encontradas en las pasturas y leguminosas forrajeras, en maíz, trigo, cebada y muchas hortalizas. Cultivos perennes tales como café, cacao, palma aceitera, papaya y caucho son conocidos por su fuerte infección micorrizal (Hayman, 1980). Se cree que la cassia (mandioca, yuca, N. del T.) es una asociada obligada con una micorriza vesiculo arbuscular, y por esta razón es capaz de crecer razonablemente bien aún en suelos deficientes en P.

Existe la posibilidad que la inoculación de cultivos con aislaciones apropiadas de hongos micorrizales pueda resultar en significativos incrementos de rendimientos. Se esperan que los mejores resultados ocurran en suelos deficientes en P o en suelos que fijen fosfatos en cantidades elevadas por ej. los suelos ferralíticos tropicales.

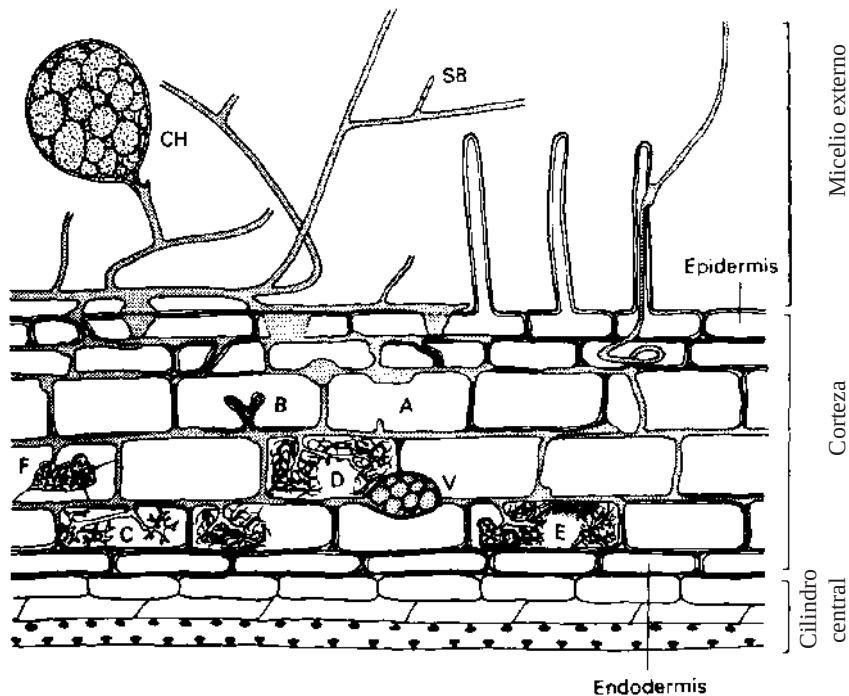


Figura 2.22. Diagrama esquemático de la asociación de hongos micorrizales vesículo arbusculares y una raíz vegetal. El micelio externo sostiene grandes Clamydosporos (CH) y ramas laterales septadas ocasionales (SB). La infección de la planta puede ocurrir a través de los pelos radiculares o entre las células epidérmicas. La arbusculación en un estado progresivo de desarrollo y senescencia se muestra en la figura (A-F) así como también la vesícula (V). Para evitar confusión las paredes celulares de las raíces no se indican cuando subyacen las hifas del hongo (de un dibujo de F.E. Sanders, p. 129. Plant Root Systems, de R. Scott Russell 1977. Por cortesía de The McGraw Hill Book C

2.4 Determinación de la Disponibilidad de Nutrientes

2.4.1 Generalidades

Aún desde que el hombre comenzó a cultivar el suelo era bien conocido que los suelos diferían ampliamente en su fertilidad. El entendimiento de los factores que subyacen en el fenómeno de fertilidad del suelo o la capacidad de un suelo para producir el crecimiento de las plantas ha sido por lo tanto de interés hace ya largo tiempo. Recientemente sin embargo se ha vuelto mas y mas evidente que la fertilidad de suelo depende tanto de las condiciones físicas como químicas del suelo. El descubrimiento, hecho en el siglo 19, que las plantas recibían la mayor parte de sus constituyentes desde el suelo, reveló que uno de los componentes de la fertilidad edáfica es el contenido de los nutrientes

presentes en el suelo. Como ya se discutió en detalle sin embargo, el contenido total de nutrientes vegetales en el suelo no es de importancia primaria en este aspecto, sino mas bien el contenido de nutrientes fácilmente solubles y accesibles. La determinación de la variación de nutrientes disponibles es efectuada por varias técnicas. Estas difieren básicamente en principio y tres estrategias muy diferentes son provistas por el análisis de suelo, el análisis de tejidos vegetales y los experimentos de cultivo, tanto a campo como en macetas.

2.4.2 Muestreo de suelo e interpretación de análisis de suelo

Todos los métodos analíticos dependen mucho del cuidadoso muestreo del suelo, debido a que el contenido de nutrientes de un suelo puede diferir marcadamente no solo en el mismo perfil sino también en el mismo horizonte. Para un suelo dado deben recogerse suficientes sub-muestras para tener una muestra representativa. Esto es particularmente cierto para determinar la disponibilidad de N, dado que el contenido de N de un suelo puede diferir de un sitio a otro. Para la determinación de fosfato y de K, se consideran suficiente unas veinticinco sub-muestras por ha para obtener una muestra representativa (Hanotiaux, 1966).

Para interpretar los datos analíticos debería considerarse también la densidad aparente del suelo. El factor mas importante que influye en esto parámetro es el contenido de materia orgánica. Generalmente cuanto mas alto es el contenido de materia orgánica en un suelo, mas baja será su densidad. Para un suelo orgánico por ejemplo, 100 g de suelo implican un volumen considerablemente mas alto que para un suelo inorgánico. La cantidad de nutrientes disponibles determinados por un método de extracción en base al peso, debe referirse a un volumen de suelo mayor. Debe por lo tanto cuidarse por lo tanto cuando se comparan nutrientes disponibles de un suelo orgánico con otro inorgánico. Para solucionar estos cálculos mas dificultosos, los nutrientes disponibles a menudo se expresan en base a la unidad de área, ej. kg de K⁺ ó P por ha. Para el cálculo solo se considera necesario los primeros 20 a 30 cm.

Hay otras dificultades para la interpretación de los datos analíticos de los suelos. Los datos numéricos solos no son suficientes para determinar lo que constituye la pobre fertilidad de un suelo para un nutriente particular. Lo mismo también se sostiene para estimar el nivel crítico, el valor por encima del cual los rendimientos no aumentan a resultas de aplicar cantidades adicionales de fertilizantes. En general cantidades inferiores a 50 ppm de P soluble ó 80 ppm de K⁺ intercambiable son indicadores de suelos capaces de dar respuestas significativas a la aplicación del nutriente apropiado. Las respuestas a los fertilizantes pueden obtenerse sin embargo, en suelos con contenidos superiores de P y de K⁺ disponible a los valores mostrados antes. Dependen fuertemente de otros factores edáficos, en particular el tipo y textura de suelo. las recomendaciones de fertilización deberían basarse no solo en los datos analíticos sino también en la clase y tipo de suelo sobre el que se aplican fertilizantes.

Como ya se discutió es necesario distinguir entre intensidad y cantidad de nutrientes (ver punto 2.3.5.). Desafortunadamente la mayor parte de los resultados analíticos de suelo dan resultados que son dependientes de ambos conceptos. En casos extremos dos suelos pueden tener la misma cantidad de fosfato disponible, tal como se determina por un método en particular; pero tanto la intensidad de fosfato como la medida de cantidad puede diferir considerablemente. Por esta razón la aplicación de

fertilizante fosfatado puede dar respuestas muy diferentes en los dos suelos descritos. Lo mismo también es cierto para K. Por lo tanto debe considerarse las medidas de cantidad y de intensidad de nutrientes.

Otro aspecto importante que debería considerarse en la disponibilidad de nutrientes es la diferencia de requerimientos de nutrientes entre cultivos. Cultivos de altos rendimientos y sistemas de cultivo intensivo, resultan en una demanda mayor de nutrientes al suelo, en particular de fosfato y K. Especialmente es el caso donde se aplican altos niveles de N. Las diferencias entre niveles de nutrientes para las especies se consideran en el punto 6.1.2.

La disponibilidad de nutrientes está relacionado a factores físico-químicos tales como la concentración de nutrientes en la solución del suelo, poder amortiguador, y humedad del suelo y así como parámetros biológicos como parámetros de biomasa de raíces o actividad microbiana del suelo. Silber-Bush y Barber (1983a, 1983b) al evaluar la importancia de varios factores por un modelo mecánico matemático mostraron que tanto para la adsorción de el fosfato y de K^+ , factores biológicos tales como longitud de raíz y radio radicular fueron tan importantes como los factores físico-químicos. Para la adsorción de fosfatos se encontró el siguiente orden de importancia: longitud radicular > concentración de fosfato en el volumen de solución de suelo > radio radicular > poder regulador (buffer) de fosfato > coeficiente de difusión. Estas estimaciones y predicciones de factores biológicos son difíciles de obtener y debe recordarse siempre que la determinación de los factores físico-químicos pueden dar solo una indicación de la disponibilidad de nutrientes en los sistemas suelo-planta-raíz.

2.4.3 Estimación de cationes

En la mayoría de los métodos de análisis de suelo, la estimación de nutrientes disponibles implica el tratamiento del suelo con un extractante adecuado para remover una fracción fácilmente accesible de nutrientes. Este es el caso para los nutrientes catiónicos. Para estos nutrientes la fracción accesible en el suelo se conforma por cationes que estén disueltos en la solución de suelo ó que estén adsorbidos en complejos de intercambio orgánicos e inorgánicos. La mayor proporción está en la forma intercambiable. Por esta razón la determinación de cationes disponibles se basa en el análisis de cationes intercambiables. Los extractante usados poseen un exceso de una especie catiónica capaz de intercambiarse con otros cationes adsorbidos. El principio se aplica en la determinación de K^+ y Mg^{2+} intercambiable en el suelo. Usando este tipo de extracción, una alta proporción de la cantidad intercambiable total y casi todo lo disuelto en la solución del suelo pueden ser extraídos del suelo y por lo tanto determinarse en el extracto. Esta estimación da una indicación del factor de cantidad del nutriente específico. Un número de extractantes diferentes se usan en varios métodos pero el principio es el mismo. Frecuentemente el acetato o cloruro de NH_4^+ , son empleados en la determinación de K^+ y Mg^{2+} intercambiable. El K^+ intercambiable sin embargo ⁴⁺ es a menudo no un parámetro satisfactorio para medir la disponibilidad de K^+ debido a que además del K^+ intercambiable, la fracción no intercambiable de K^+ juega un rol importante en el suministro de K a las plantas. Debido a que este K^+ no intercambiable puede extraerse con ácidos diluidos, en los países bajos el K^+ disponible se determina en extractos de suelo con HCl 0,1 M. Este extractante remueve el K^+ intercambiable y también disuelve algo del K^+ no intercambiable (K interlamina). Este método se usa predominantemente en Alemania para la determinación de K^+ disponible, y se basa en la extracción del suelo con una solución ácida de lactato de Ca. El extractante es una solución 0,025 M de lactato de Ca llevado a pH 3,6 con ClH (Egner, 1955; Riehm, 1959). El Mg^{2+} disponible usualmente se determina por la extracción con 0,0125 M $CaCl_2$

(Schachtschabel, 1954). Detalles de varios métodos y extractantes usados para determinar cationes intercambiables pueden encontrarse en libros estándares para análisis químico de suelos (Jackson, 1958; Hesse, 1971).

2.4.4 Estimación de fosfatos

La determinación del P disponible en el suelo es complicada debido a que están presentes fosfatos de variada disponibilidad. En contraste con los nutrientes catiónicos disponibles, el fosfato disponible no solo es una medida del fosfato intercambiable sino también de la solubilidad de los fosfatos del suelo. El fosfato mas importante del suelo son los fosfatos de Ca, los fosfatos adsorbidos en los coloides del suelo y los fosfatos orgánicos. La elección de un método adecuado para determinar el fosfato disponible en un suelo dado, depende de la forma de fosfato dominante en el suelo. En suelos ácidos y neutros un rango amplio de extractantes se han usados. Incluyen el método de Bray ($\text{NH}_4\text{F} + \text{HCl}$, pH 3,5) el método de Truog ($\text{NH}_4\text{SO}_4 + \text{H}_2\text{SO}_4$; pH 3) y el método de lactato de Ca (pH 3,7).⁴ Tales extractantes ácidos son inadecuados² para suelos que contienen apatita debido a que reaccionan con ésta. Es el caso de suelos calcáreos o suelos fertilizados con fosfatos apatíticos. Para tales suelos el método de Olsen (NaHCO_3 , pH 8,5), Morgan (acetato de Na + ácido acético, pH 4,8) o el método CAL (lactato de Ca + acetato de Ca + ácido acético, pH 4,1) es mas adecuado (Olsen et al, 1954), (Schuller, 1969). Estos extractantes con pH mas altos (pH >4) son especialmente efectivos al efectuar la liberación del fosfato adsorbido.

La extracción del fosfato del suelo por agua ha probado ser una herramienta útil en la determinación de fosfato en el suelo. De acuerdo a investigaciones de Van der Paauw (1962,, 1969) es aparente que este método difícilmente es afectado por el tipo de suelo (contenido de humus, cal, arcilla y valor de pH). Obigbesan (1970) indica que la intensidad de fosfato es frecuentemente una medida mas satisfactoria de la disponibilidad de fosfatos que otras estimaciones. Esto se sustenta en los hallazgos de Williams y Knight (1963) quienes analizaron una selección de diferentes suelos usando varios extractantes. Extractantes suaves de pH intermedio con períodos de extracción mas bien cortos, son por lo tanto mas indicativos de la intensidad que de cantidad, y dieron las correlaciones mas altas con los rendimientos. Las medidas de intensidad son particularmente útiles en los suelos agrícolas, enriquecidos en fosfatos, donde la concentración de fosfatos en la solución de suelo puede ser sostenida con una alta capacidad de fosfato. El factor intensidad es también importante en relación al crecimiento inicial y en los cultivos de crecimiento muy rápido y altamente respondedores tales como las papas.

Otro método para determinar el fosfato disponible en el suelo para las plantas ha sido extraer los iones fosfatos usando una resina sintética intercambio aniónico. Los resultados han sido correlacionados bastante bien de P de las plantas (Sibbesen, 1978), y Bache y Ireland, 1980). La razón probable por la cual estos métodos dan mayor correlación con la adsorción de P que otros métodos usando extractantes simples es que la resina de intercambio puede simular mas satisfactoriamente el poder adsorbente de una raíz. Sibbesen (1977) también estudio la desorción de fosfatos que contenían resinas inmersas en suspensión de suelo. El uso de varios extractantes y sus méritos en la estimación de fósforo disponible ha sido discutido en detalle por Hesse (1971).

2.4.5 Técnicas trazadoras

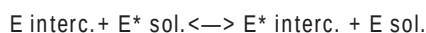
Hace unos treinta años se desarrolló una nueva herramienta para determinar los nutrientes disponibles en el suelo con la ayuda de elementos radiactivos. Esta técnica es particularmente aplicable a elementos que participan en la nutrición vegetal con isótopos radioactivos adecuados tales como P-32 y Ca-45, cuya vida media y emisión radioactiva son tales que permite seguir su destino en el suelo. El principio de estos métodos se basa en que al agregar al suelo un isótopo radioactivo éste se equilibra con la fracción estable del mismo elemento, accesible para las plantas. Esta fracción rápidamente disponible («labile pool») incluye nutrientes que están en la solución de suelo o pueden pasarse a ella inmediatamente. Por ejemplo cuando el fosfato radioactivo se agrega a una suspensión de suelo, éste se mezclará con el fosfato del suelo intercambiándose con los coloides y los fosfatos sólidos, tales como los de Ca, y los fosfatos adsorbidos. Eventualmente se alcanzará un equilibrio isotópico. El estudio de disponibilidad de nutrientes y particularmente del P ha sido ampliamente posible con la ayuda de observaciones de dilución y de intercambio de isótopos bajo condiciones de equilibrio.

Si una solución de sustancia radioactiva se agrega a una solución de la misma sustancia no marcada, al alcanzarse el equilibrio, la relación entre átomos marcados y sin marcar será constante través de todo el sistema. Puede expresarse por la ecuación siguiente:

$$\frac{\text{Total de sustancia sin marcar}}{\text{Total de sustancia marcada}} = \frac{\text{Sustancia sin marcar en la muestra}}{\text{Sustancia marcada en la muestra}}$$

El proceso se llama dilución isotópica y ofrece una herramienta muy simple para medir la cantidad total de una sustancia sin marcar. Es necesario solamente agregar una cantidad conocida de la forma marcada y retirar una muestra para su análisis luego del equilibrio.

Cuando se estudia el suelo, como se señaló anteriormente existe tanto una fase líquida como una fase sólida cargada, esto significa que están implicados tanto procesos de dilución y de intercambio. Para una superficie donde los iones están en un constante intercambio con iones químicamente idénticos en una solución, la adición de un isótopo a la misma solución se explica por la siguiente ecuación:



donde E es un ion y E* su isótopo

En el equilibrio:

$$\frac{E^* \text{ interc.}}{E^* \text{ sol.}} = \frac{E \text{ interc.}}{E \text{ sol.}}$$

Donde E interc. es el ion intercambiable y E sol. es el ion en solución.

Este principio fue desarrollado para la determinación de la disponibilidad de fósforo en el suelo por McAuliffe et al (1947). Si en la ecuación de arriba se sustituye E por P, la reacción se hace:

$$\begin{array}{ccc} \text{P-32 interc.} & & \text{P-31 interc.} \\ & = & \\ \text{P-32 sol.} & & \text{P-31 sol.} \end{array}$$

Usando esta ecuación la cantidad de P-31 intercambiable puede calcularse ya que los otros términos pueden determinarse experimentalmente. El P-31 (solución) y P-32 (solución) son las concentraciones del fosfato estable y fosfato radioactivo respectivamente en la solución del suelo después que se ha alcanzado el equilibrio entre las formas de fosfato isotópico y estable. El término P-32 (intercambiable) es igual a la diferencia entre la cantidad de P-32 agregado a la suspensión de suelo y la cantidad en la solución en el equilibrio.

McAuliffe et al (1947) usó esta técnica para estimar lo que describió como «superficie fosfática» ya que mantenía el punto de vista que los estadios más rápidos en una dilución isotópica de una suspensión de suelo, solamente implica a los fosfatos sobre la superficie de partículas sólidas. El trabajo fue ampliado por Russell et al (1954) quién desarrolló un método rápido de laboratorio para estimar la disponibilidad de fosfatos. Estos autores no hicieron presunciones concernientes al origen de fósforo lábil. Se tuvo en cuenta que el equilibrio isotópico nunca se alcanza totalmente en condiciones de laboratorio, reconociendo en cambio que luego de algún tiempo esta disminuye considerablemente. Por lo tanto estos investigadores eligieron un tiempo arbitrario de 48 horas para agitar la suspensión en suelo con fosfatos radioactivos, estimando el total de fosfato intercambiable, que luego llamaron E o valor de intercambio.

La estimación de nutrientes intercambiables por las técnicas de dilución isotópica no son usadas solamente para el caso del fosfato. También se aplican igualmente a otros nutrientes, como los realizados para determinar el K⁺ disponible con el uso del K⁺ isotópico (Graham y Campbell, 1968), aunque la corta vida media de este isótopo la limita como un método adecuado.

Un método adicional para determinar la disponibilidad de fosfatos con la ayuda de P-32 fue hecha por Larsen (1952). Lo hizo siguiendo la actividad específica del fosfato adsorbido por un cultivo testigo crecido en un suelo marcado. En este método el suelo se mezcla perfectamente con un marcador libre de P-32 presente como fosfato soluble. Se usa normalmente ryegrass como cultivo testigo, de modo de poder realizar varios cortes durante el período de crecimiento permitiendo así que ocurra la dilución isotópica.

Usando la ecuación de dilución isotópica puede calcularse un valor L (lábil)

$$L = [(Co/C) - 1] * X$$

donde Co y C son las actividades específicas del fósforo aplicado en el suelo y en la planta respectivamente, y X la cantidad de fósforo agregado. En la práctica se encontró que el valor L es independiente de la cantidad de P agregado, volviéndose independiente al tiempo y sugiriendo que el equilibrio isotópico se había alcanzado durante el período de crecimiento. El valor L en si mismo es una medida de la cantidad total de fósforo disponible en el suelo para las plantas. Fue definido como 'la cantidad de P en el suelo y en la solución de suelo al alcanzarse el equilibrio isotópico, que es intercambiable con

los iones ortofosfatos agregados al suelo, medida por la planta cultivada en el sistema' (Larsen, 1967). En principio el concepto de los valores E y L son los mismos. Ambas son una medida de cantidad del fósforo lábil pero mientras que el valor E se calcula a partir de una estimación química de la solución de suelo, para el valor L se usa la planta. Esto se considera por la alta correlación entre ambas estimaciones. Como ya lo señaló Larsen (1967), las estimaciones no son idénticas, ya que el intercambio isotópico ocurre bajo diferentes condiciones ambientales para determinar E y L. El valor E se refiere a la superficie de una partícula de suelo donde no hubo remoción de fósforo. Para el valor L el suelo está a una humedad por debajo de la capacidad de campo, que resulta en algo de remoción de fosfato, pudiendo causar diluciones mas extensas que en el intercambio isotópico solo. Ambos procedimientos se han usados por un número de autores en años recientes (Larsen y Cooke, 1961), Larson y Sutton (1963), Nuttall et al (1967), Ozbek (1969). Las diferencias conceptuales entre los valores de E y L se han discutido muy detalladamente por Fried (1964) y Larsen (1967).

El valor L da la mejor medida del factor cantidad. En el campo depende del volumen de suelo efectivamente utilizado por las raíces de las plantas, profundidad de suelo, condiciones físicas en el perfil y la cantidad de distribución de humedad (Williams, 1970).

2.4.6 Técnica de electro-filtración (Técnica EUF)

Esta técnica ha sido recientemente desarrollada por Németh y colaboradores, por la cual pueden obtenerse diferentes fracciones de un nutriente del suelo y permitiendo distinguir entre la intensidad (concentración en la solución del suelo) y la cantidad de nutriente (nutrientes intercambiables y mas fácilmente solubles). El concepto de esta técnica sigue las investigaciones iniciales de Kötthen (1933); el principio de este método se basa en el uso de un campo eléctrico para separar las fracciones de nutrientes de una suspensión de suelo. Durante la separación, el voltaje se aumenta de 50 a 400 voltios, aumentando así la fuerza por el cual los nutrientes de las plantas son desorbidos de las partículas de suelo. La primera fracción correlaciona significativamente con la concentración de nutrientes de la solución del suelo y por lo tanto representa el factor intensidad. Los nutrientes obtenidos a un voltaje más elevado correlacionan con los nutrientes intercambiables y fácilmente solubles. Una curva típica de desorción EUF para K^+ se muestra en la figura 2.23. El primer pico, que ocurre después de 10 minutos (200 V) indica el K^+ fácilmente desorbible, y pertenece principalmente a la solución del suelo K^+ y el K^+ desorbido de posiciones no específicas, (posiciones p). El segundo pico que ocurre después de 35 minutos (400 V) es indicador del K^+ en posiciones interlaminares liberado de los minerales de arcilla 2:1 (Németh, 1979). En investigación es más recientes Németh et al, 1979) encontraron que cuando se efectúa la desorción a temperaturas más elevadas (80 °C) además de la liberación de NO^- y de NH^+ , algo del N orgánico también se recupera por el método de electro-ultrafiltración.³ Esta fracción particular del N aparenta ser la más fácilmente mineralizada por los microorganismos de suelo y por lo tanto indicadora del poder suministrador de N del suelo (Németh, 1983). Este método para determinar el N disponible se usa especialmente para el cultivo de remolacha azucarera en Austria y Alemania. Wiklicky et al (1983) probaron la técnica EUF para diagnosticar el N disponible en numerosos experimentos de campo y encontraron una alta y significativa correlación negativa ($r = -0.86^{***}$), entre el N extraíble por EUF y la respuesta al fertilizante nitrogenado del rendimiento de azúcar. Wanasuria et al (1981) reportó que en suelos arrozceros inundados, el K^+ extraíble por EUF fue mejor indicador de la disponibilidad de K^+ que el K^+ intercambiable. La técnica de EUF y su aplicación ha sido descrita por Németh (1979).

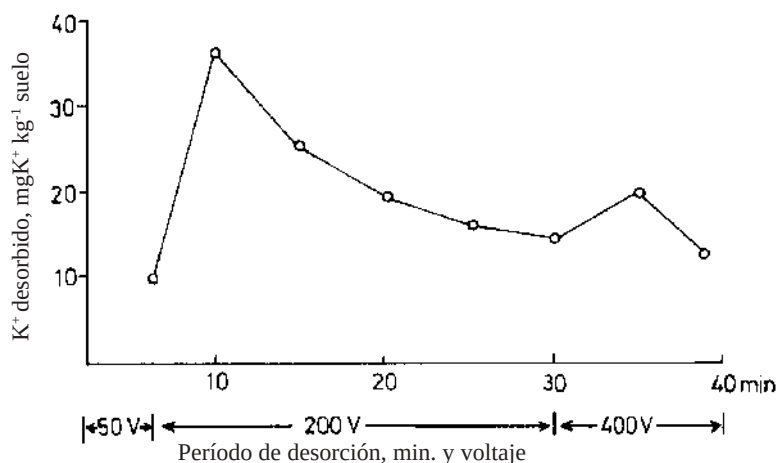


Figura 2.23. Curva de absorción EUF para K⁺ (Németh, 1979).

2.4.7 Estimación del nitrógeno disponible

Un suelo mineral fértil contiene cerca de 7000 kg de N ha en el perfil explorado por las raíces. Cerca de 1500 kg están presentes en forma de NH⁺ interlaminar y el resto es más o menos N orgánico. Sólo entre el 10 al 20 % de la fracción orgánica⁴ es N hidrolizable (Campbell, 1978) que puede ser mineralizado. La mayor parte del N orgánico está en las fracciones de ácidos húmicos y fúlvicos y por lo tanto estable y difícilmente afectado por los microbios del suelo. Del total del N orgánico hidrolizable sólo el 75 % es recuperado por mineralización neta. Este porcentaje de liberación neta puede variar considerablemente. Los métodos de incubación para medir el N disponible en el suelo, tales como la técnica de incubación anaeróbica de Waring y Bremer, (1964) y el análisis de incubación de Ellenbergs, (1964) que se realiza en el campo, dan frecuentemente velocidades de mineralización de N mucho más altas que las que ocurren en condiciones de campo. Hasta ahora el método EUF provee la técnica más realista para estimar la capacidad de mineralización de N del suelo. Además del N orgánico, la liberación del NH⁺ interlaminar puede significar una fuente importante de N para el crecimiento de los cultivos (van Praag⁴ et al, 1980; Mengel y Scherer, 1981).

La determinación del contenido de nitratos en el perfil radicular de los suelos se ha usado exitosamente por varios autores como una medida de N disponible (Soper y Huang, 1962; Borst y Mulder, 1971). En años recientes esta técnica se ha aplicado ampliamente en Alemania por Wehrmann y colaboradores para estimar el N disponible para trigo de invierno. Las muestras de suelo son recogidas al comienzo de la primavera (Febrero-marzo, en el hemisferio norte N. del T.) del perfil radicular que puede ser hasta de una profundidad de un metro; las muestras frescas, (cerca de 150 gramos de suelo no seco), se extraen con 600 ml de NaCl + CaCl (1 N + 0,1 N) por un período de una hora. Este procedimiento extrae los nitratos y se intercambia² el NH⁺ no específicamente absorbido. Se determinan las dos fracciones de N. Generalmente el nitrato es⁴ por lejos la fracción más abundante y sólo cuando se han realizado aplicaciones de abonos orgánicos, en particular de estiércoles, las cantidades encontradas de NH⁺ son más elevadas. Las cantidades de NH⁺ y de NO³⁻ se calculan sobre la base de

superficie unitaria, considerando el contenido de agua en la muestra de suelo, la compactación del suelo y la profundidad radicular. La cantidad de N disponible así obtenida se expresa en kg de N/ha (Scharpf y Wehrmann, 1975) y se usa como base para hacer las recomendaciones de fertilización de N. Numerosos experimentos de campo llevados a cabo por Wehrmann y Scharpf (1979) demostraron que a las cantidades de N disponibles así encontradas al principio de la primavera, deben sumarse una aplicación de N de modo tal que la suma de ambas, N disponible y N aplicado esté entre 120 y 140 kg de N/ha. Esta cantidad garantiza un óptimo suministro de N durante el estadio de crecimiento vegetativo del trigo invernal bajo las condiciones de cultivo en Alemania. Además de estas aplicaciones iniciales de N, se recomienda un tratamiento adicional entre 40 a 60 kg/ha de N para los estadios posteriores de crecimiento. Esta técnica de estimar el N mineral en el perfil del suelo al principio de la primavera se conoce como el 'método N-min'. Esta ha probado ser una herramienta útil para estimar el N disponible y actualmente se aplica extensivamente en Alemania y Holanda. Sólo en suelos que mineralizan elevadas cantidades de N (> 30 kg N/ha) durante la primavera y en los comienzos del verano, la técnica no es tan adecuada como base para realizar recomendaciones de fertilización con nitrógeno. En los suelos arroceros inundados, el NH_4^+ es la fracción más importante de N para el cultivo del arroz. En estos suelos el NH_4^+ intercambiable es un indicador confiable de la disponibilidad de N (Schön et al, 1985)

2.4.8 Análisis de plantas, análisis foliares y de tejidos

El análisis del material vegetal representa otra estrategia para determinar la disponibilidad de nutrientes de los suelos. Esta técnica se basa en el concepto que el contenido de un determinado nutriente en la planta es más alto a medida que aumenta su disponibilidad en el suelo. El método fue desarrollado por Lundergårdh (1945) hace más de cincuenta años. En principio el concepto es adecuado debido a que los nutrientes existentes en la planta originariamente deben haber estado disponibles en el suelo. Desafortunadamente sin embargo, esta técnica tiene sus desventajas, ya que el contenido mineral de la planta, no sólo depende de la disponibilidad de nutrientes del suelo sino que está afectado por varios otros factores que serán discutidos mas adelante con mas detalle.

Existe una relación básica entre el contenido de nutrientes de una planta y el crecimiento o rendimiento de una planta, que se muestra en la Figura 2.24 (Smith, 1962). Cuando el contenido de nutrientes o la concentración en el tejido vegetal es muy baja, la velocidad de crecimiento también es baja. A medida que la velocidad de crecimiento aumenta el contenido de nutrientes disminuye, brevemente al principio debido a la dilución efectuada por la producción más elevada de material vegetal; en la próxima etapa la velocidad de crecimiento mejora sin un cambio marcado en el contenido de nutriente. A medida que aumenta la disponibilidad de nutrientes, la velocidad de crecimiento y el contenido de nutrientes aumentan hasta que se alcanza un nivel llamado crítico. Mejoras adicionales en la disponibilidad de nutrientes no tienen efectos significativos en la velocidad de crecimiento, mientras que si aumenta el contenido de nutrientes. Para fines prácticos el punto de importancia es el nivel crítico, por encima del cual no existen aumentos de rendimientos resultantes de un aumento en el contenido de nutrientes.

El suministro de niveles extremadamente altos de nutrientes si bien resultan en altos contenidos de nutrientes, disminuyen el crecimiento. La Figura 2.24 muestra los diferentes estadios del con-

tenido de nutrientes, que corresponden a deficiencias severas, deficiencias leves, consumo de lujo y rango tóxico.

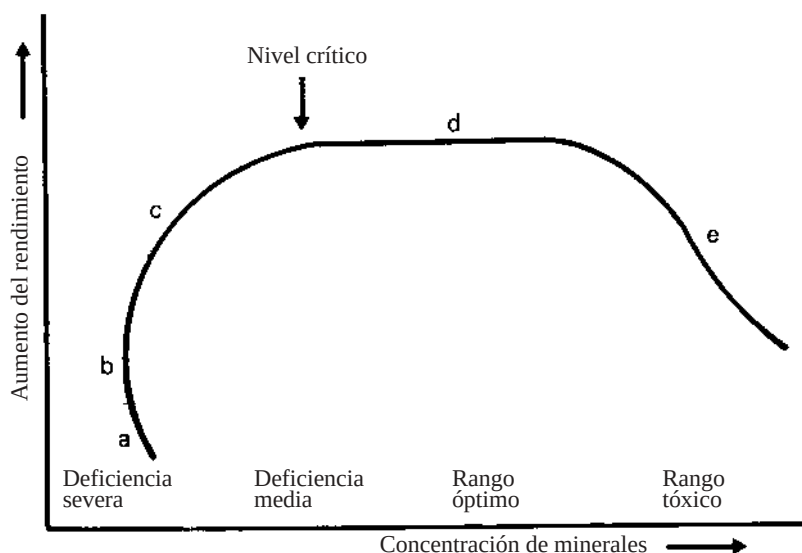


Figura 2.24. Relación entre el contenido de nutriente de los tejidos y el crecimiento de la planta (Smith, 1962).

El contenido de nutrientes de una planta o un tejido vegetal no sólo refleja la disponibilidad de éste en el suelo, ya que también es afectada por otros factores tales como la clase de órgano o tejido vegetal, la edad de la planta y el suministro de planta con otros nutrientes. Un contenido de 0.2 % de P en la materia seca de la paja de cereales, por ejemplo, puede tomarse como un contenido muy alto de P. El mismo contenido en una planta joven podría ser demasiado bajo para asegurar un crecimiento óptimo. Un contenido de K^+ de 0.6 % en el grano de la cebada es considerado como alto; el mismo contenido en las partes vegetativas podría ser demasiado bajo para un buen crecimiento. Estos ejemplos demuestran que para el análisis de la planta o tejido, también deben considerarse la edad de la planta y el órgano vegetal en cuestión. Sin hacerlo es imposible hacer comparaciones entre muestras de diferentes sitios en relación a recomendaciones de fertilización.

Generalmente los contenidos de N, P y K disminuyen con la edad de la planta u órgano vegetal mientras que el contenido de Ca, Mg, Mn y B a menudo aumentan (Tabla 2.14). Las hojas jóvenes muestran por lo tanto contenidos relativamente altos de N, P y K, mientras que las hojas más viejas es común observar una acumulación de Ca. Por esta razón, las muestras de hojas para su análisis deben ser de la misma edad fisiológica u originados del mismo punto de inserción en el tallo.

Tabla 2.14. **Tendencia de los contenidos minerales en relación a la edad del tejido vegetal** (Smith, 1962).

Planta	Decrece con edad	Aumenta con la edad
Manzana	N, P, K	Ca, Mg
Arándanos	P	Ca, Mg
Citrus	N, P, K, Cu, Zn	Ca, Mg, Mn, Fe, Al, B
Citrus (Frutas)	N, P, K, Mg	Ca
Higos	N, P, K	Ca, Mg
Duraznos	N, P, K, Cu, Zn	Ca, Mg, Mn, Fe, Al, B
Pinos	K	Ca
Hortalizas	N, P, K	Ca

En contraste con el análisis de suelo, el análisis de tejido o de hoja reflejan las condiciones de absorción de nutrientes del suelo. Por ejemplo, a medida que la absorción de varios nutrientes de las plantas dependen de la respiración radicular, la baja absorción de nutrientes puede resultar de un suelo pobremente aireado. Por otra parte una óptima condición de humedad favorece el suministro de nutrientes hacia las raíces y por lo tanto la absorción de éstos. El alto contenido resultante de nutrientes en la planta encontrado bajo tales condiciones puede por lo tanto resultar primariamente de la óptima condición de absorción y en un menor grado del alto contenido de nutrientes en el suelo (Friis-Nielsen, 1966). Un alto contenido de un nutriente en la planta puede también resultar en un inadecuado suministro de otro nutriente. Una deficiencia de N por ejemplo, puede resultar en la acumulación de otros nutrientes vegetales, ya que la deficiencia de N tiene un mayor efecto sobre la velocidad de crecimiento que sobre la absorción de nutrientes. Para interpretar el análisis de planta deben considerarse relaciones antagonísticas y sinérgicas entre nutrientes. Un efecto antagonístico es aquél donde la absorción de un nutriente se restringe por otro nutriente. Una relación sinérgica es el efecto inverso, donde la absorción de un nutriente es mejorada por otro. La naturaleza entre el antagonismo y el sinergismo se discute con más detalle en el punto 3.1.8.

En la mayoría de los casos los análisis de hoja u otros tejidos correlacionan bastante bien con los análisis del suelo (Hipp y Thomas, 1968), sosteniéndose por lo tanto que el análisis foliar puede reemplazar el análisis del suelo y viceversa. Como ya se discutió, sin embargo, el análisis foliar o de otros tejidos también reflejan condiciones de absorción. Una diferencia adicional entre ambas técnicas es el hecho que las relaciones entre los contenidos de nutrientes y su disponibilidad generalmente siguen una curva asintótica, como se muestra en la figura 2.25. Esto significa que por encima de un nivel crítico de nutriente en la planta, sólo pueden ocurrir pequeños campos en el contenido de nutrientes, aún a pesar de haber marcados aumentos en la disponibilidad de nutrientes en el suelo. De esto resulta que los análisis foliares o de otros tejidos son particularmente útiles en el rango de la baja disponibilidad de nutrientes. En el rango más alto de disponibilidad sin embargo, el análisis vegetal no es tan sensible, siendo más apropiadas las técnicas del análisis de suelo.

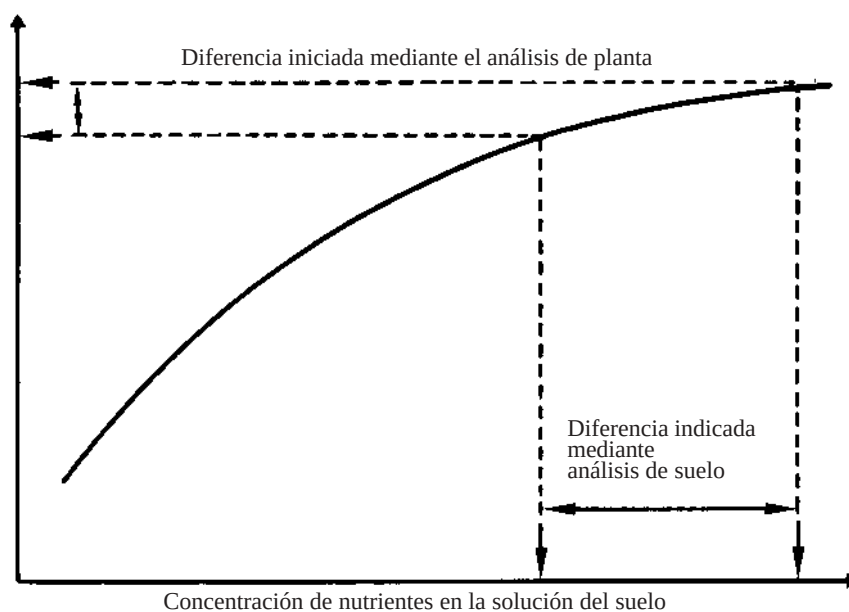


Figura 2.25. Relación entre el contenido de nutrientes en la solución del suelo y el contenido de nutrientes en la planta.

Tabla 2.15. **Estimaciones del estado nutricional de la hoja de la espiga de maíz en estado de floración**, (Christensen citado por Gollmick et al, 1970).

Elemento	En % en la materia seca				
	Deficiente	Bajo	Adecuado	Alto	Exceso
N	< 2.0	2.0-2.5	2.5-3.5	>3.5	
P	<0.1	0.1-0.2	0.2-0.5	0.5-0.8	>0.8
K	<1.0	1.0-1.5	1.5-3.0	3.0-5.5	>5.5
Ca	<0.1	0.1-0.2	0.2-1.0	>1.0	
Mg	<0.1	0.1-0.2	0.2-1.0	>1.0	
	En % en la materia seca				
	Deficiente	Bajo	Adecuado	Alto	Exceso
Mn	<10	10-20	20-200	200-350	> 350
Fe	<10	10	10-300	300-550	
B	<2	3-5	6-40	40-55	> 55
Cu	<2	3-5	6-50	50-70	> 70
Zn	<15	15-20	20-70	70-150	>150

Indudablemente el análisis de plantas proveen una herramienta valiosa para la determinación del estado nutricional de varios cultivos, siempre y cuando también se consideren los factores mencionados, como el tejido específico, la edad de la planta y el suministro con otros nutrientes. El detalle esencial del análisis foliar está en la determinación del nivel crítico, por encima del cual no ocurre crecimiento adicional (Figura 2.24). Esto se estableció bien en numerosas investigaciones durante la década pasada para varios cultivos y nutrientes (Clement y Hopper, 1968; Loué, 1968, 1975; Finck, 1968; Ward y Miller, 1969; Ulrich y Fong, 1969; Gollmick et al, 1970). La tabla 2.15 por ejemplo, muestra el contenido de varios nutrientes en hojas de maíz (Gollmick et al, 1970). Aún para la misma especie vegetal los niveles críticos puede diferir. Tales resultados pueden originarse del amplio rango de condiciones ambientales bajo las cuales se establecieron estos niveles críticos. Generalmente la tendencia indica que a medida que aumenta la intensidad de cultivo se requieren niveles críticos más elevados.

El análisis de tejido foliar provee un medio muy útil para determinar el estado nutricional de las plantaciones perennes tales como árboles frutales, viñedos, teales, árboles forestales (Baule y Fricker, 1970) y de varios cultivos perennes, (Turner y Barkus, 1974). Dado que estas plantas se cultivan por varios años y aún décadas, en los mismos sitios y bajo las mismas condiciones climáticas, los niveles críticos son más fácilmente establecidos que para los cultivos anuales. Para manzanos, tales valores críticos están bien establecidos, mostrándose en la tabla 2.16, el rango de los contenidos minerales de hojas de manzano (Neubert et al, 1970). Debe enfatizarse sin embargo, que aún variedades de la misma especie, pueden mostrar considerables diferencias en los niveles críticos (Chapman, 1966; Bar-Akiva, 1970). Se han publicado un buen número de textos útiles que tratan el análisis de plantas en relación con el diagnóstico de los estados nutricionales de los cultivos (Chapman, 1966; Gollmick et al, 1970; Kozma, 1975; Bergmann y Neubert, 1976).

Tabla 2.16. Estimación del rango de nutrientes en hojas de manzanos. Muestreados en la base de los nuevos tallos (Neubert et al, 1970).

Elemento	En % en la materia seca		
	Bajo	Adecuado	Alto
N	< 1.8	1.8-2.4	>2.4
P	< 0.15	0.15-0.30	>0.30
K	< 1.2	1.2- 1.8	>1.8
Ca	< 1.0	1.0-1.5	>1.5
Mg	< 0.25	0.25-0.40	>0.4
	En % en la materia seca		
	Bajo	Adecuado	Alto
B	< 25	25-50	> 50
Cu	< 5	5-12	> 12
Mn	< 35	35-105	> 105
Zn	< 25	25-50	> 50
Fe	< 50	50-150	> 150

Como se han señalado antes, el uso del análisis del suelo para estimar el N disponible presenta un número de dificultades. Es por esta razón que el análisis de tejido para N es de especial interés. Ulrich y colaboradores en California han llevado a cabo numerosas investigaciones para probar si el contenido de nutrientes en los pecíolos de la remolacha azucarera puede servir como guía para evaluar la nutrición de N de este cultivo (Ulrich et al, 1967). La determinación de 'valores críticos' del contenido de nitratos es difícil, porque el contenido de NO_3^- en el suelo puede variar considerablemente, aún en cortos períodos. El contenido de nitratos en los pecíolos de la remolacha azucarera también disminuye con el aumento de la edad. Ulrich y Hills, (1973) reportan sin embargo que para lograr un crecimiento satisfactorio, las hojas mas recientemente desarrolladas de remolacha azucarera, deben contener cerca de 0.1 % de N como nitrato en los pecíolos.

Un método interesante para la determinación del estado nutricional de N en la planta fue propuesto por Bar-Akiva y Sternbaum, (1965). El concepto de este método está basado en el hecho de que la actividad de nitrato-reductasa depende de la presencia de nitratos en la célula. Por esta razón, hojas suministradas abundantemente con nitratos tienen una alta actividad nitrato-reductasa y viceversa. El ensayo enzimático de nitrato-reductasa como así se llama esta técnica, mide la actividad inicial de nitrato-reductasa en una muestra de hoja y la actividad reductasa inducida resultante de la adición de nitrato a una muestra comparativa. Cuanto más alta es la actividad inducida en comparación con la actividad inicial, más pobre es el suministro de nitrato en la planta tratada. El suministro de nitrato es inadecuado si la actividad inducida de nitrato-reductasa es mayor que 1.5 veces la actividad inicial. La relación actividad inducida/actividad inicial (cociente nitrato-reductasa) sirve por lo tanto como una medida del estado nutricional de N de la planta. En los cultivos pobremente suministrados con N, se han encontrado relaciones más altas que 10. Es interesante que Bar-Akiva (1970) haya observado que una relación de 1.5 puede ser considerada como óptima para especies tan diferentes como citrus y ryegrass. Otros métodos en los cuales se usaron evaluaciones de la actividad de las enzimas como una medida del estado nutricional de las plantas incluye la actividad del ácido-fosfatasa para fosfato (Besford, 1980), piruvato-kinasa para K^+ y Mg^{2+} y la ácido ascórbico-oxidasa para Cu (Bouma, 1983).

Algunas técnicas usan el contenido total de nutrientes absorbidos por las plantas como un indicador del estado de fertilidad del suelo. En el método de Neubauer se cultiva centeno por un período de 2 semanas en una mezcla de arena cuarzosa y el suelo en investigación. La cantidad de K y P absorbidas del suelo por plantas jóvenes en un período determinado sirve como una medida del estado nutricional de ese suelo, (Neubauer y Schneider, 1932). Cantidades más altas que 20 mg de K y 3 mg de P por 100 g de suelo son consideradas un nivel satisfactorio.

El método de Mitscherlich también usa una mezcla de arena cuarzosa y suelo, pero las plantas se cultivan en macetas más grandes y por períodos más largos que con el método de Neubauer. La disponibilidad de nutrientes del suelo se calcula (Mitscherlich, 1954) de acuerdo a la ecuación de Mitscherlich a partir de los incrementos de rendimiento producidos por el nutriente en consideración (ver punto 5.2.4).

2.4.9 Métodos microbiológicos

Los métodos microbiológicos también se usan para determinar la disponibilidad de nutrientes en los suelos. En este caso se usa un hongo en lugar de una planta superior. Esta técnica se ha usado particularmente en la determinación de disponibilidad de micronutrientes tales como Fe, Cu, Zn y Mo.

Una solución nutritiva deficiente en un nutriente en particular, se agrega al suelo bajo estudio. La suspensión del suelo se infesta luego con un microorganismo, usualmente *Aspergillus niger*, y se incuba por varios días a temperatura constante. El crecimiento del hongo se estima por el peso del micelio producido, y se usa como una medida de la disponibilidad de nutrientes, (Stapp y Wetter, 1953; Nicholas, 1960).

Lectura General

BARLEY, K.P.: The configuration of the root system in relation to nutrient uptake. Adv. Agron. 22, 195-201 (1970).

BAVER, L.D., GARDNER, W.H. and GARDNER, W. R.: Soil Physics. John Wiley and Sons, Inc., New York, London, Sydney and Toronto 1972.

BEAR, F. E.: Chemistry of the Soil. Van Nostrand Reinhold Comp., 1969.

BERGMANN, W. and NEUBERT, P.: (G) Plant Diagnosis and Plant Analysis. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1976.

BOHN, H.L., MCNEAL, B.L. and O'CONNOR, G.: Soil Chemistry. Wiley, New York, London, Sydney and Toronto 1979.

BOLT, G.H. and BRUGGERT, M.G. M.: Soil Chemistry. Part A: Basic Elements. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam and New York, 1976.

BURESH, R.J., CASSELMAN, M.E. and PATRICK, W.H., jr.: Nitrogen fixation in flooded soil systems, a review. Adv. Agron. 33, 150-192 (1980).

CARSON, E.W., Ed.: The Plant Root and Its Environment, Univ. Press of Virginia. Charlottesville, USA, 1974.

GREENLAND, D.J. and HAVES, M.H.B. Eds.: The Chemistry of Soil Constituents. Wiley. New York, London, Sydney, Toronto 1978.

GREENLAND, D.J. and HAYES, M.H.B. Eds.: Chemistry of Soil Processes, Wiley, New York, London, Sydney and Toronto 1981.

HALE, M.G. and MOORE, L.D.: Factors affecting root exudation I: 1970-1978. Adv. Agron 31, 93-124 (1979).

HARLEY, J.L. and RUSSELL, R.S.: The Soil-Root Interface. Academic Press London. New York, San Francisco 1979.

HESS, P.R.: A Textbook of Soil Chemical Analysis. John Murray, London 1971.

HEWIT, E.J. and SMITH, T.A.: Plant Mineral Nutrition. English Univ. Press, 1975.

JENNY, M.: The Soil Resource. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York 1981.

- KOZMA, P. (F): The Control of the Mineral Nutrition of Crop Plants. 3rd European and Mediterranean Coloqu., Akademiai Kiado, Budapest 1975.
- MARSHALL, T.J. and HOLMES, J.W.: Soil Physics. Cambridge, 1979.
- NEMETH, K.: The availability of nutrients in the soil as determined by electro-ultrafiltration (EUF) Adv. Agron. 31, 155-188 (1979).
- NYE, P.H.: Diffusion of ions and uncharged solutes in soils and soil clays. Adv. Agron. 31, 225-272 (1979).
- NYE, P.H. and TINKER, P.B.: Solute Movement in the Soil-Root System. Blackwell, Oxford 1977.
- PARFITT, R.L.: Anion adsorption by soils and soil materials. Adv. Agron. 30. 1-50 (1978).
- PONNAMPERUMA, F.N.: The chemistry of submerged soils. Adv. Agron, 24. 29-96 (1972) RUSSELL, E.W.: Soil conditions and Plant Growth. Longmans, London 1973.
- RUSSELL, R.S.: Plant Root Systems: Their Function and Interaction with the Soil. McGraw- Hill Book Company, London, 1977.
- SCHEFFER, F. and SCHACHTSCHABEL, P. (13): Textbook of Soil Science. F. Enke Verlag, Stuttgart, 1976.
- SCHLICHTING, E. and SCHWERTMANN, U. (G): Pseudogley and Gley, Verlag Chemic, Weirheim, 1973.
- TAYLOR, H.M, and KLEPPER, B.: The role of rooting characteristics in the supply of water to plants. Adv. Agron.30, 99-128 (1978).
- TINKER, P.B. Ed.: Soils and Agriculture. Critical Reports on Applied Chemistry. Vol. 2. Soc.Chem. Ind. Blackwell, Oxford 1980.
- TORREY, J.G. and CLARKSON, D.T.: Eds.: Development and Function of Roots. Academic Press, London, New York, San Francisco 1975.
- TOWNSEND, W.N.: An Introduction to the Scientific Study of the Soil. Edward Arnold, London1973.
- WALSH, L.M. and BEATON, J.D.: Soil Testing and Plant Analysis, Soil Sci. Soc. of America Inc., Madison, Wisconsin, USA, 1973.
- WHITE, R.E.: Introduction to the Principles and Practice of Soil Science. Blackwell, Oxford 1979.
- (F). = TEXTO ORIGINAL EN FRANCES
(G) = TEXTO ORIGINAL EN ALEMAN

ABSORCION Y ASIMILACION DE NUTRIENTES

3.1 Absorción de Iones y Estado Iónico de las Plantas

3.1.1. La célula vegetal

Antes de describir la variedad de procesos de absorción y asimilación de nutrientes parece más apropiado dar una versión simplificada de la célula vegetal, desde que los dos capítulos previos trataron primariamente de materiales inorgánicos. La absorción de iones puede considerarse como un proceso de límites donde el dominio inorgánico impacta en el mundo vivo. La célula es la unidad viable de materia viva más pequeña. La Figura 3.1. muestra un diagrama muy simplificado que representa una célula del mesófilo mostrando los orgánulos más importantes. La estructura de la pared celular está hecha de sustancias pépticas y celulosas. la celulosa tiende que agregarse para formar estructuras como cadenas conocidas como microfibrillas. El espacio inter-microfibrillar permite la entrada de agua, aire y partículas de solutos en la pared celular. La membrana plasmática o plasmalema es el límite de membrana entre el citoplasma y la pared celular; el tonoplasto es la membrana que separa el citoplasma de la vacuola. La membrana y sus estructuras serán consideradas más adelante con más detalle. Ubicado dentro del citoplasma están los más importantes orgánulos de la célula. Estos incluyen el núcleo, los cloroplastos y las mitocondrias. Los cloroplastos son los orgánulos donde toma lugar la conversión de la energía lumínica, y la asimilación del CO_2 . En las mitocondrias las enzimas están presentes controlando varios pasos del ciclo del ácido tricarbóxico, la respiración y el metabolismo de los ácidos grasos. Los ribosomas son estructuras supramoleculares compuestas de ácido nucléico ribosomal y proteínas que permiten la síntesis de polipéptidos a partir de aminoácidos libres. Muchos de estos ribosomas están adheridos al retículo endoplasmático (RE). Este es el sistema de membranas de la hoja doblada que permite desarrollar una serie de canales de membranas para el transporte de

Contenido

que a menudo conducen de una célula a otra. Se las considera como la ruta más importante en el transporte simplástico (Lüttge 1983). El RE con los ribosomas adheridos se denomina RE rugoso en contraste con el RE liso que no tiene ribosomas. La principal función del RE es producir materiales que se usan en la síntesis de las membranas, por ejemplo, la membrana plasmática, (Lodish y Rothman, 1979). Las células están conectadas entre sí por los plasmodesmos y las conexiones plasmáticas continuas que ocurren entre las células de un tejido son llamadas simplasma. Las vacuolas contienen una solución acuosa consistente principalmente en iones inorgánicos, así como sustancias orgánicas de bajo peso molecular, tales como ácidos orgánicos, aminoácidos y azúcares. También pueden estar presentes pigmentos, CO_2 y O_2 disueltos. La vacuola tiene una función importante en la economía del agua de la célula, así como proveer un sitio para la separación de agua y de productos finales del metabolismo. También sirve como depósito de almacenamiento, por ejemplo, azúcares, nitratos y fosfatos.

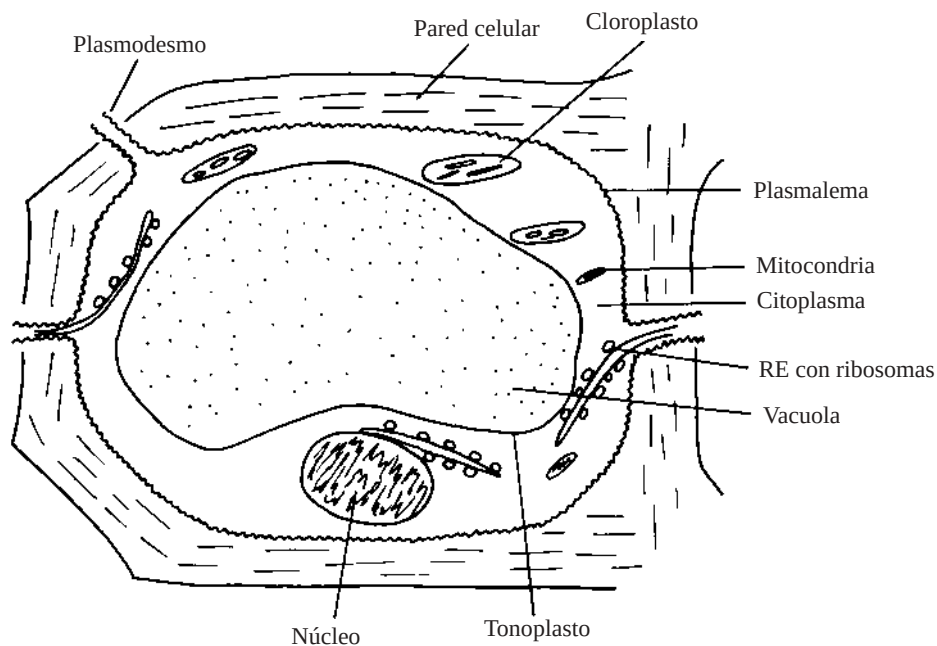


Figura 3.1. Representación simplificada de una célula del mesófilo (no a escala).

El tamaño de las células vivas varía considerablemente para especies vegetales y diferentes tejidos. Las células del mesófilo y las células del tejido del córtex radicular son cerca de 20 a 100 micrones (mm) de largo. El diámetro de los cloroplastos y los plástidos están en el rango de los 8 mm mientras que las mitocondrias tienen cerca de 1 mm y el de los ribosomas 23 nm ($1 \text{ mm} = 10^3 \text{ nm}$). Comparado con estos orgánulos el tamaño de las sustancias de bajo peso molecular aparentan ser más bien pequeñas. El diámetro de una molécula de sucrosa es un mm, el de una molécula de glucosa es 0.6 nm y los variados iones inorgánicos en sus formas hidratadas tienen diámetros del orden del 0.5 a 1.0 nm. Estas cifras son dadas simplemente para indicar el minúsculo tamaño de los iones inorgánicos en comparación con los diferentes orgánulos de las células.

Contenido

Los orgánulos de las células, tales como núcleos, cloroplastos, plastos y mitocondrias, así también como las vacuolas, están rodeados de membranas, que son barreras muy efectivas para las sustancias solubles en agua y por lo tanto compartimentalizan las células. Esta compartimentalización es esencial para el funcionamiento normal de la célula, dado que los distintos procesos bioquímicos ocurren dentro de los distintos orgánulos (Oaks y Bidwell, 1970). Entender los mecanismos de transporte por el cual las sustancias orgánicas e inorgánicas son transferidas entre los distintos compartimientos de las células es por lo tanto de particular importancia. En este contexto también debe considerarse el transporte de los nutrientes inorgánicos desde el medio exterior, la solución del suelo, al citoplasma de las células. La membrana que forma el límite de la célula al medio externo es el plasmalema. Es esta membrana y no la pared celular la que representa la barrera efectiva para la absorción de todos los iones y moléculas disueltas en el medio acuoso externo. El importante proceso de absorción iónica puede por lo tanto considerarse básicamente como un transporte iónico a través del plasmalema o en el sentido más amplio, un fenómeno de transporte iónico a través de membranas biológicas.

3.1.2. Membranas

Para un entendimiento más acabado del proceso esencial de absorción de iones se requiere un conocimiento de la estructura y propiedades de las membranas biológicas. Revisiones útiles en este tema han sido publicadas por Branton y Drenth (1972), Clarkson, (1977), Walker (1976), Lodish y Rothman (1979). Las membranas biológicas consisten en moléculas de proteínas y de lípidos aproximadamente en proporciones iguales y son cerca de 7 a 10 nm de espesor. Por décadas la estructura de sandwich de proteínas y lípidos, propuesta por Danielli y Davson (1935) fue considerada como el modelo de estructura universal de una membrana biológica. El modelo consistía en dos capas moleculares de lípidos en los cuales las terminales hidrofóbicas de sus ácidos grasos estaban orientadas hacia adentro, unas hacia otras. Los dos límites exteriores de las capas de lípidos estaban cubiertas por una capa de proteínas. Se argumentaba que este tipo de estructura podría servir bien como barrera a causa de que la capa de proteínas mejoraría la rigidez, y la fracción lipídica prevendría la penetración de la membrana por partículas hidrofóbicas incluyendo iones inorgánicos.

Ahora se acepta en general que la estructura de membrana es más intrincada que la descrita arriba. De acuerdo con Singer (1972), las membranas biológicas consisten en moléculas anfifílicas. El término anfifílico indica la presencia de regiones tanto hidrofílicas (grupos OH, grupos NH₂, grupos fosfatos y grupos carboxílicos) y regiones hidrofóbicas (cadenas hidrocarbonadas) en la membrana. Los lípidos y proteínas están así unidas por uniones electrostáticas, puentes de H y por uniones hidrofóbicas. Básicamente las membranas biológicas consisten principalmente de una doble capa lipídica compuesta por lípidos anfifílicos. Un ejemplo típico de tal lípido es la fosfatidil-etanolamina. Esta molécula tiene dos colas lipídicas (cadenas hidrocarbonadas) y una cabeza hidrofílica, el complejo amino fosfato. La parte hidrofóbica de la molécula también lleva cargas negativa y positivas bajo las condiciones de pH fisiológico. Resultados experimentales recientes indican que el eje de la mitad glicerol descansa verticalmente al plano de la membrana y que la cadena de ácidos grasos en la posición C-2 está localizada en la superficie de la fase lipídica de la membrana (Seelig, 1980). La posición C-3 se proyecta fuera de la membrana en la fase acuosa, (Figura 3.2). Los grupos fosfatos cargados negativamente pueden unirse a los cationes, que probablemente influyen en la conformación de los lípidos y la permeabilidad de la membrana. El calcio es de particular importancia para el mantenimiento de la estabilidad de la membrana ya que hace de puente entre los fosfatos cargados negativamente. Esto se muestra en la Figura 3.2. La monocapa lipídica

Contenido

amifílicas orientadas de tal forma que las cabezas forman un plano. En la doble capa las colas están orientadas unas hacia otras (Ver figura 3.2.), con cada monocapa lipídica representando un líquido de dos dimensiones. La bicapa no es simétrica de modo que se dan diferentes tipos de lípidos en las capas superiores e inferiores. Las proteínas están embebidas dentro de la bicapa, (Lodish y Rothman, 1979), y éstas generalmente protruden hacia ambos lados de la membrana. Las proteínas dentro de la membrana son de naturaleza hidrofóbica mientras que las mitades de proteínas que se proyectan fuera de la membrana son hidrofílicas.

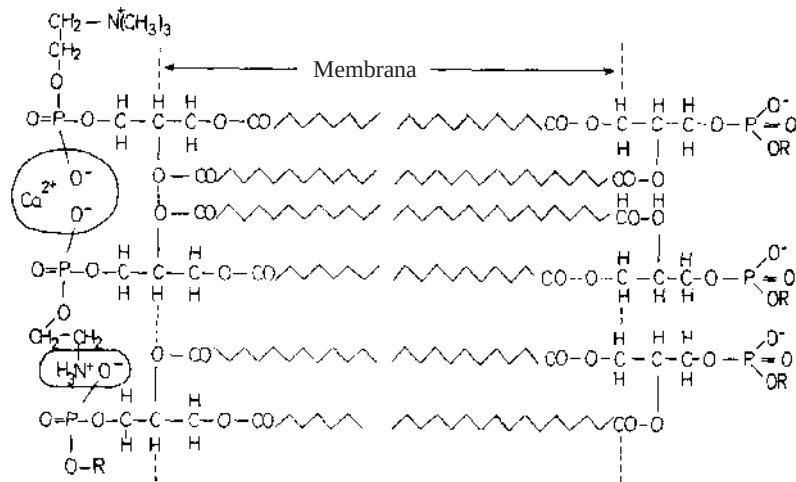


Figura 3.2. Representación esquemática de una membrana bicapa.

Las proteínas orientada hacia el citoplasma generalmente unen proteínas adicionales (proteínas asociadas) y las proteínas que se proyectan hacia afuera de las células se asocian generalmente con carbohidratos, (Ver figura 3.3). La composición promedio de las membranas es cerca de 55 % de proteínas (proteínas estructurales y enzimo-proteínas de transporte), 40 % de lípidos y 5 % de carbohidratos.

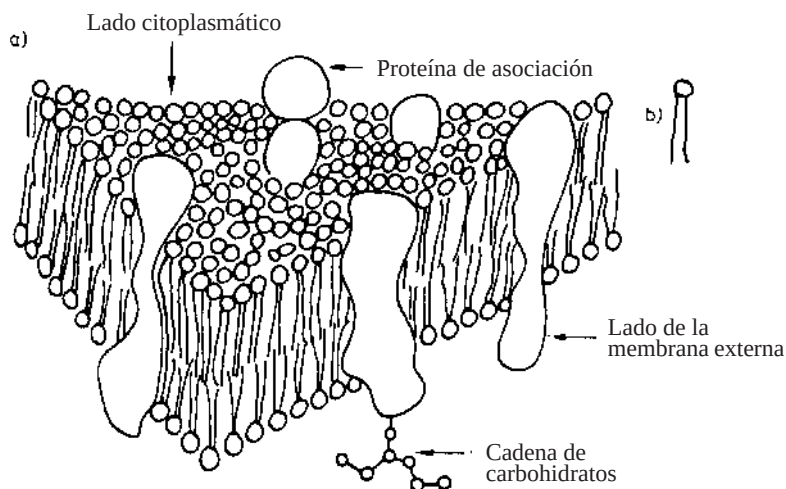


Figura 3.3. a) Sección de la membrana
b) Símbolo para una molécula de la membrana lipídica

Los lípidos en las membranas biológicas tienen principalmente una función de barrera que previenen la difusión de los solutos hidrofílicos a través de la membrana, por ejemplo iones inorgánicos, aminoácidos y azúcares. Las proteínas no solo tienen una función estructural sino que frecuentemente son enzimas y por lo tanto responsables de reacciones bioquímicas. Las proteínas que se extienden fuera de la membrana forman canales de proteínas de un lado hacia otro. Tales canales pueden ser de importancia para el pasaje de pequeñas partículas hidrofílicas tales como moléculas de agua e iones inorgánicos, (Walker, 1976). En las membranas biológicas el arreglo estructural y las secuencias de proteínas enzimáticas son de gran significancia en importantes procesos fisiológicos tal como la fotosíntesis y la respiración. La membrana interior de los cloroplastos (membrana tilacoide) contiene así más de cuarenta proteínas diferentes. Además de moléculas de clorofila libres se han aislado cinco complejos proteínicos diferentes de clorofila (Miller, 1979). Del lado periplasmático de la membrana tilacoide, (lado adyacente al estroma del cloroplasto, ver punto 3.2.3), una molécula de proteína más bien grande se ha detectado, que se cree es una ATPase. Como se discute en las próximas secciones la enzima ATPase juega un rol vital en los procesos de transporte de membrana. Debería destacarse que las membranas biológicas tienen una alta tasa de renovación. Así la vida media de la fosfatidyl colina es alrededor de 14 horas y el período de vida media de las proteínas de las membranas están en un rango entre 12 y 384 horas (Rensing y Cornelius, 1980). La composición de ácidos grasos de la membrana lipídica difieren entre las especies vegetales; estando también muy afectados por factores ambientales y en particular la temperatura. Esta propiedad de las membranas de responder a factores ambientales es esencial para su función y se llama fluidez. Un ejemplo de esto puede describirse en los hallazgos de Ashworth et al, (1981) que cultivó raíces de trigo a temperaturas descendiendo desde 25 °C hasta 10 °C. A medida que la temperatura caía, la proporción de ácido linoleico (18:2) en las raíces decrecía de 50 a 33 %, mientras que la de ácido linolénico (18:3) aumentaba de 21 a 39 %. Se cree que un cambio de esta clase en la composición de ácidos grasos mantiene la fluidez de la membrana en respuesta a los cambios de temperatura.

Los más importantes lípidos de las membranas biológicas son los fosfolípidos, glicolípidos y esteroides. Los glicolípidos predominan en la membrana exterior de los cloroplastos, (Heber y Heldt, 1981). Los esfingolípidos son importantes componentes de las membranas animales pero probablemente no tienen mayor importancia en las membranas vegetales, (Morré, 1975). De acuerdo a Van Deenen (1972), la permeabilidad de las membranas, a los iones hidrofílicos y las moléculas depende del componente de ácidos grasos. Las cadenas hidrocarbonadas largas y saturadas, reducen la permeabilidad mientras que las cadenas hidrocarbonadas insaturadas aflojan la estructura y aumentando así la permeabilidad de la membrana. A medida que la proporción de esteroides aumenta, la permeabilidad de la membrana decrece considerablemente. Los grupos fosfatos de los fosfolípidos pueden unirse a grupos NH^+ de proteínas por fuerzas electrostáticas. Además los grupos fosfatos puede unirse por puentes de Ca^{2+} a un grupo carboxílico de proteínas. En un medio ácido el Ca^{2+} es reemplazado por el H^+ , rompiéndose esta unión y aumentando así dramáticamente la permeabilidad de la membrana. Este efecto es de importancia para las membranas vegetales como se discutirá con más detalles en el punto 3.1.7. Para el entendimiento de las siguientes secciones que cubren la absorción y el transporte de iones es importante tener en cuenta el hecho que las membranas biológicas no son completamente impermeables, permitiendo la difusión de iones hidrofílicos y moléculas. El grado de permeabilidad depende de los componentes que constituyen las membranas. Además las enzimas presentes en las membranas biológicas pueden estar implicadas directa o indirectamente en el transporte de iones y de moléculas a través de la membrana.

3.1.3. Ionóforas y transportadores

Actualmente se acepta que en general las membranas biológicas contienen moléculas llamadas ionóforas que juegan un rol crucial en el transporte de iones a través de la membrana. La existencia de tales ionóforas en las membranas biológicas tienen todavía que probarse, si bien existe una evidencia considerable acerca de su participación a partir de los hallazgos en experimentos con membranas artificiales. Las ionóforas son moléculas orgánicas con un peso molecular en el rango de 200 ó 2.000 capaces de formar complejos liposolubles con cationes polares, (Pressman, 1976). En tales complejos los cationes son mantenidos dentro de la molécula orgánica por uniones dipolares con los átomos de oxígeno de los grupos carbonil, carboxil, alcohólicos y éteres. Esta unión es similar a aquella que ocurre en la solvatación (tipo de unión química que se forma entre un soluto y el solvente, N.del T.) de los cationes en agua. Por ejemplo, el átomo de oxígeno de las moléculas de agua que se absorben a un catión es un tipo similar al átomo de oxígeno de un complejo catión-ionófora. En la figura 3.4 se muestra el arreglo estructural bien conocido que ocurre naturalmente en la ionófora valinomicina producida por las especies de *Streptomyces*. La molécula tiene una estructura regular. El K^+ en el centro de la molécula, está rodeado y unido por 6 átomos de oxígeno de los grupos carbonil de una estructura perimetral que forma un anillo. Este anillo está constituido de tres secuencias, constituyendo cada una de residuos de lactato, valina, isohidroxi valeriato y valina. Los grupos lipofílicos están orientados hacia el medio externo, lo que constituye la molécula en liposoluble y móvil dentro de la membrana.

La tendencia de un catión a formar un complejo con la ionófora aumenta a medida que cae su energía de hidratación debido a que las moléculas de agua absorbidas son reemplazadas por átomos de oxígeno en la ionófora durante la formación del complejo. En este aspecto hay una crucial diferencia entre el K^+ y el Na^+ : va que el Na^+ tiene una energía de hidratación de 400 kJ mol^{-1} , mientras que la del

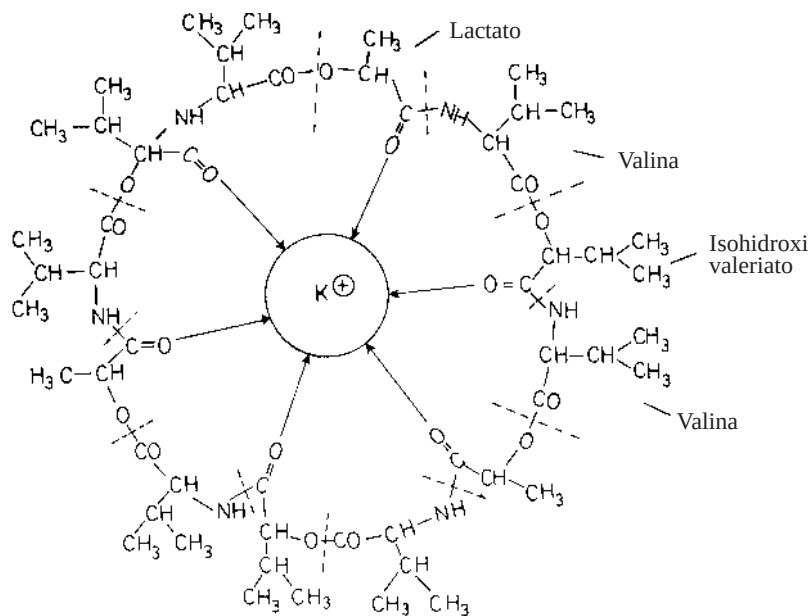


Figura 3.4. Estructura del complejo valinomicina K. La molécula consiste en tres secuencias de lactato, valina-isohidroxi valeriato y valina.

K^+ es de 315 kJ mol^{-1} . Gracias a esta diferencia en energía de hidratación, la selectividad de la valinomicina para el K^+ es cerca de 10.000 veces más elevada que aquella para el Na^+ . Esta habilidad bien conocida de las células vivas de discriminar entre el K^+ y el Na^+ probablemente depende de este tipo de unión selectiva. En este contexto también es de interés mencionar que la unión selectiva del K^+ en las interláminas de las micas y los illitas está básicamente relacionada al mismo mecanismo. Los átomos de oxígeno de la capa tetraédrica son capaces de reemplazar las moléculas de agua en el K^+ hidratado, efectuando así una fuerte unión entre el K^+ y el mineral. Las moléculas de agua asociadas con el Na^+ son mantenidas unidas más fuertemente que aquellas unidas al K^+ y no pueden ser reemplazadas por átomos de oxígeno en la capa tetraédrica. Así por esta razón el Na^+ no se absorbe selectivamente por las illitas y las micas.

Uno puede distinguir entre las ionóforas neutras y las carboxílicas. Las primeras sirven como transportadores a través de las membranas biológicas mientras que las ionóforas carboxílicas efectúan un intercambio catión/ H^+ como resultado de sus grupos carboxílicos. Los depsipéptidos son ionóforas neutras, siendo sus monómeros aminoácidos e hidroxi ácidos. Ejemplos de este grupo son las ionóforas discutidas arriba, valinomicina y eniatina. De acuerdo Dobler et al, (1969) el complejo K^+ eniatina es un disco cargado con un exterior lipofílico con potasio localizado en el centro. Otro grupo importante de ionóforas, la nactina macrotetrálida, son ésteres cíclicos que son producidas por especies de *Actinomicetes*. El complejo nonactina se describe como una bola con un exterior lipofílico resultante de los grupos metil (Figura 3.5), el K^+ está localizado en el centro de la bola y rodeado por ocho átomos de oxígeno, (Kilbourn et al, 1967). Tanto los complejos eniatina- K^+ y nonactina K^+ poseen las dos importantes características necesarias para una molécula transportadora: un sitio específico de unión y propiedades lipofílicas. De particular importancia es la molécula A-gramicidina que consiste en 15 aminoácidos hidrofóbicos formando un espiral. Dos moléculas de gramicidina-A pueden formar un túnel de un diámetro de cerca de 4 nm a través de la membrana, permitiendo el pasaje selectivo de cationes. Algunas de las más importantes ionóforas se listan en la tabla 3.1.

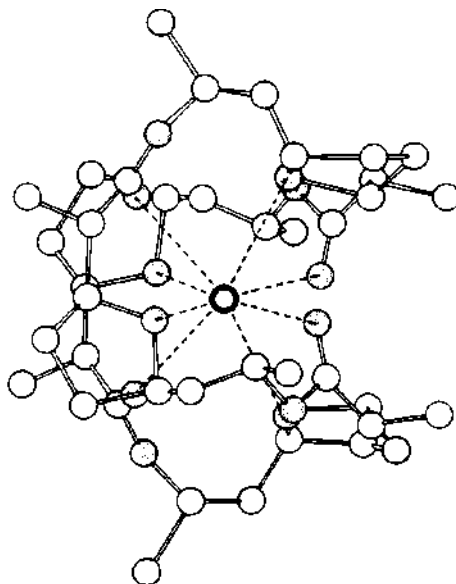


Figura 3.5. El complejo nonactina- K^+ . Los átomos de carbono están representados por círculos abiertos, los de oxígeno por círculos sombreados y el K^+ por el círculo destacado (Kilbourn et al 1967).

Tabla 3.1. **Ionóforas y sus importantes características** (Pressman 1976).

	Peso molecular	Selectividad	Selectividad K/Na
Valinomicina	1110	$K^+ > NH_4^+ > Na^+$	17000
Eniatina	639	$K^+ > Na^+ > Ca^{2+} > Mg^{2+}$	2.8
Nonactina	736	$NH_4^+ > K^+ > Na^+$	16
Nigericina	724	$K^+ \gg Na^+$	45
X 537 A	590	$K^+ > Na^+ > Ca^{2+} > Mg^{2+}$	3.0
Gramicidina A	1700	$H^+ > NH_4^+ > K^+ > Na^+$	

Las ionóforas tales como las valinomicina o eniatinas pueden funcionar como transportadores para acarrear cationes a través de la membrana. El mecanismo por el cual se cree que ocurre el transporte se muestra en la figura 3.6. En el lado exterior de la membrana, el ión hidrofílico se une a la ionófora lipofílica para formar un complejo lipofílico. Este complejo se difunde a través de la membrana para liberar el ión en el lado interior de la membrana, dejando la ionófora libre para difundir de vuelta al lado exterior del complejo con otro catión. Como ya se discutió, las ionóforas son muy específicas para cada catión en particular, de modo que se efectúa un transporte selectivo de cationes. La dirección del transporte sigue un gradiente electroquímico (Ver punto 3.1.6), de modo que tanto el eflujo como el influjo pueden ser efectuados por transportadores.

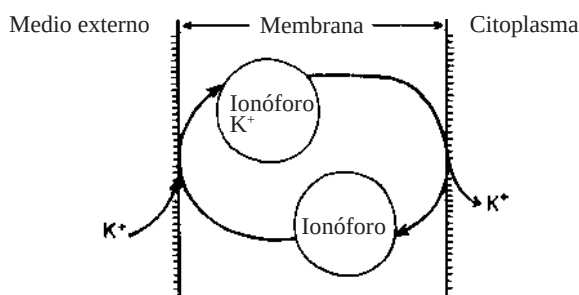


Figura 3.6. Transporte del K^+ a lo largo de una membrana mediada por una ionófora.

3.1.4. Absorción de iones y metabolismo

Hoagland y sus colaboradores efectuaron experimentos que tuvieron por lejos, una gran significancia en todas las investigaciones subsecuente de absorción iónica por las plantas (Hoagland 1948). Al experimentar con algas de agua dulce *Nitella* y el alga de agua salada *Valonia*, encontraron que la concentración de iones de la vacuola de estas dos algas, no se correspondían con las concentraciones de las algas respectivas en su ambientes nutricional (Figura 3.7). En la vacuola del *Nitella* varias especies catiónicas, y en particular K^+ y Cl^- , estaban en concentraciones considerablemente altas. La misma situación se daba para *Valonia* con la excepción del Na^+ , donde la concentración era mas alta en el agua de mar que en la vacuola. De estos hallazgos se extrajeron las siguientes importan-

1. Las plantas son capaces de absorber iones selectivamente. Así el K^+ que en el agua que la rodea, está en la concentración más baja de todos los cationes, es el catión que se acumula en mayor grado, por lejos, en la vacuola de *Nitella*. Por otro lado, la concentración de Na^+ en la vacuola de *Valonia* se mantiene a un nivel relativamente bajo aún cuando la concentración de Na^+ en el agua marina es mas alta. Estos resultados mantienen el concepto que las células vegetales pueden absorber ciertas dosis de cationes de estos ambientes y transportarlas en el interior de las células, mientras que otras especies iónicas son excluidas de las células de la misma forma. Este fenómeno se llama absorción selectiva de iones.
2. Otra conclusión fundamental es el hecho de que las concentraciones de varias especies iónicas son considerablemente más altas en las vacuolas que en el medio externo. Esto indica que la acumulación ha tenido lugar en contra de un gradiente de concentración.
3. Un aspecto adicional importante para considerar de estos resultados, es el hecho de que el proceso de absorción en sí mismo requiere energía. Y esta energía es generada por el metabolismo celular.

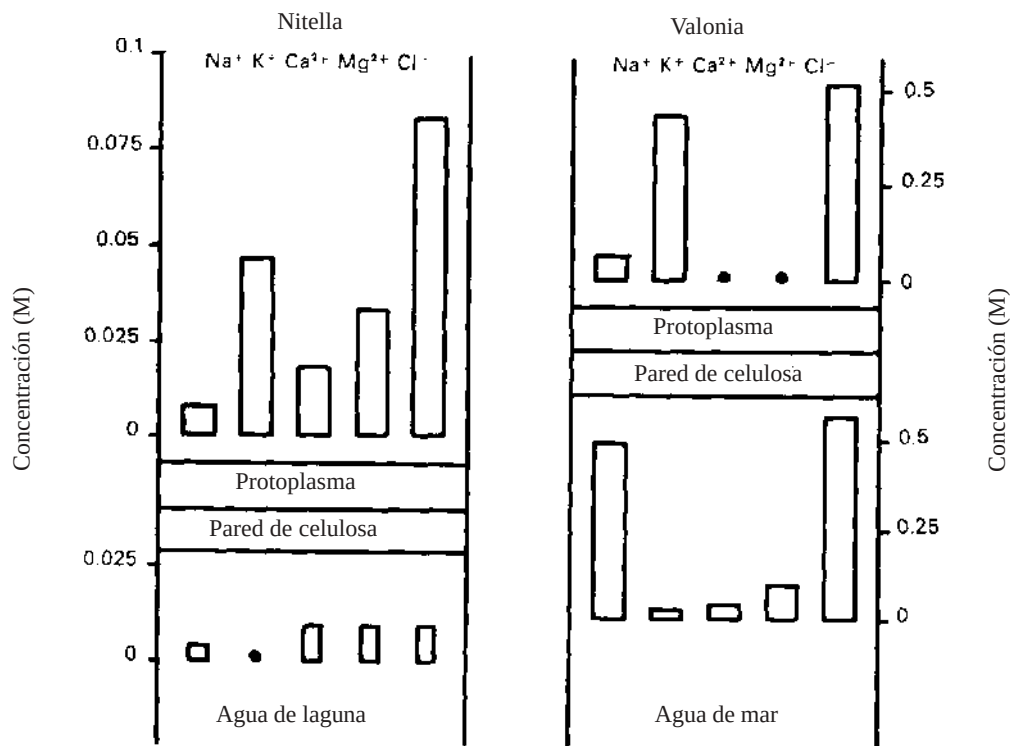
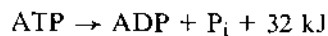
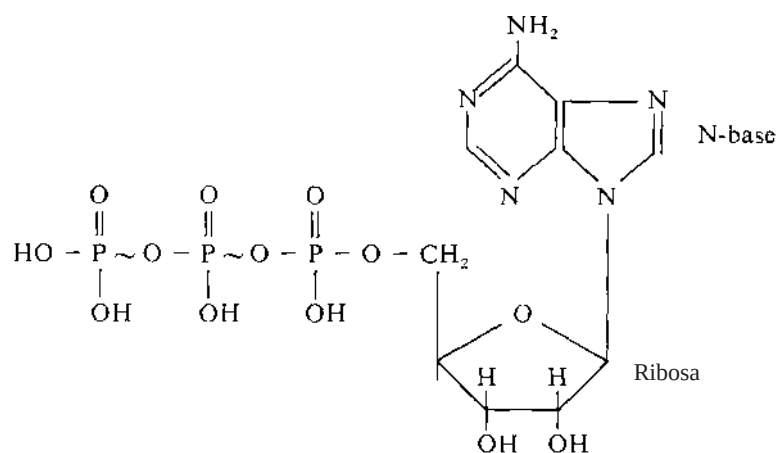


Figura. 3.7. Concentración de iones en la vacuola de *Nitella* y *Valonia* en relación con la concentración de iones en el medio externo, (Hoagland, 1948).

En los organismos aeróbicos la respiración está directamente relacionada a la absorción de iones. La figura 3.8 del trabajo de Hopkins (1956) demuestra que el suministro de O_2 es esencial para la absorción de P por raíces de cebada. Lo mismo se aplica a otros nutrientes vegetales. Se comprueba que la absorción de nutrientes aumenta simultáneamente con el aumento en el contenido de carbohidratos de la raíz, debido a que los carbohidratos actúan como fuente de energía para la absorción de iones durante la respiración. También es de interés notar que la tensión de O_2 , al cual se alcanza la absorción máxima de fosfatos es más bien baja (2 ó 3 %).

La mayor función fisiológica de la respiración en la síntesis del adenosin trifosfato (ATP) del adenosin difosfato (ADP) y del fosfato inorgánico. Todos los procesos bioquímicos que necesitan energía incluyen la síntesis de moléculas y la absorción y el transporte de algunas especies iónicas, dependiendo del suministro del ATP o compuestos análogos. El ATP consiste en adenina, (base-N) ribosa (pentosa) y tres grupos fosfato.

Los grupos fosfatos están unidos unos a otros por uniones ricas en energía que están indicados por el símbolo (~). Esta es una unión de alta energía y durante la hidrólisis libera cerca de 32 kJ por mol de ATP.



ADP = Adenosin difosfato

P_i = Fosfato inorgánico

El ATP no sólo es sintetizado durante la respiración (fosforilación oxidativa) sino también en el camino glicolítico (fosforilación anaeróbica) y en la fotosíntesis, (Ver punto 3.2.3.).

Como se señaló arriba el ATP aparenta proveer la energía al proceso de absorción de iones. Así, cuando se previene la formación de ATP, como por ejemplo por inhibidores o desacopladores del tipo CO , CN^- , 2-4 dinitrofenol (DNP), o arseniato, se inhibe la absorción de iones. En las raíces la respiración provee la principal fuente de ATP pero en los tejidos de las puntas verdes la foto-fosforilación (ver punto 3.2.3) también suministra ATP para el mecanismo dependiente de energía de la absorción de iones. Esta es la razón por la cual la luz puede aumentar directamente la absorción de

Contenido

tejidos fotosintéticamente activos, tal como fue demostrado por varios autores (Jeschke, 1967; Nobel 1970). Ahora se acepta generalmente que la absorción de iones está asociada con la actividad de la ATPase. La ATPase es una membrana unida a una enzima que divide el ATP en ADP + P, proveyendo así energía para el proceso de absorción. El principio de este mecanismo está considerado mas adelante. Hay corrientemente dos direcciones principales de pensamiento concernientes a la absorción metabólicamente activa, aunque no necesariamente independientes. Uno visualiza la absorción en términos de conducción por un transportador y es conocido como teoría del transportador. El otro destaca la importancia de una bomba de iones a través de la membrana. Estos dos conceptos son considerados seguidamente.

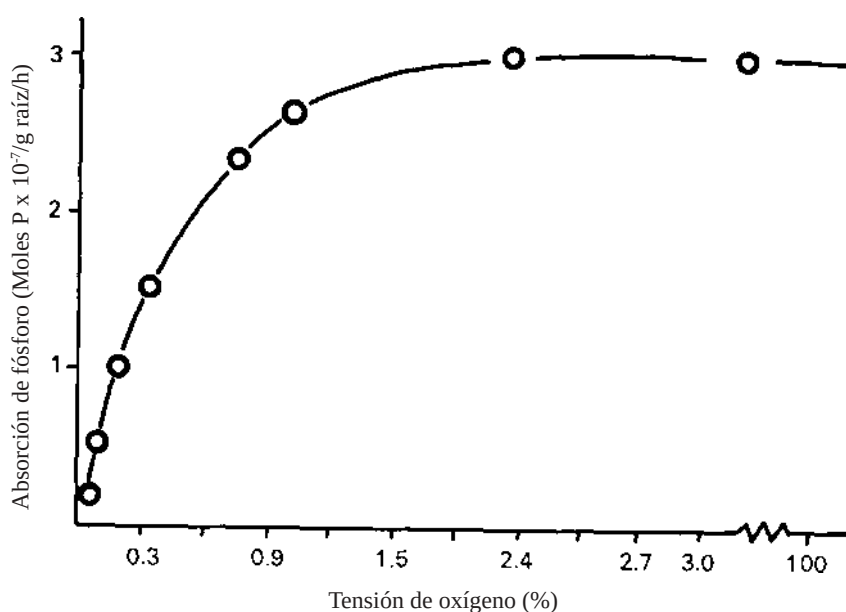


Figura 3.8. Tasa de absorción de fosfato por raíces de cebada excisadas en relación a la tensión de O₂ (Hopkins, 1956).

3.1.5. La bomba de iones y el ATPase

Se ha propuesto un mecanismo de bombeo de iones para considerar la dependencia de la energía del transporte de iones a través de las membranas animales. Las células animales frecuentemente contienen concentraciones relativamente altas de K⁺ y de Cl⁻, mientras que la solución externa es alta en Na⁺. Un ejemplo típico de esta clase de distribución de iones está en la sangre. Los eritrocitos contienen niveles altos de K⁺ y bajas concentraciones de Na⁺. En el plasma ocurre a la inversa, la distribución asimétrica del Na⁺ y del K⁺ ha sido atribuida a la actividad de la enzima ATPase. El ATPase es un grupo de enzimas capaces de dividir el ATP en ADP y fosfato inorgánico. En las células animales el mecanismo de bombeo de iones se cree que se debe a una membrana unida a una proteína que consiste en un ATPase y una glicoproteína. Se supone que la hidrólisis de este ATP resulta en un cambio de la conformación de la proteína que efectúa el transporte de cationes a través de la membrana.

Contenido

Las membranas de plasma de ATPase de las plantas, hongos y bacterias son estimulados por las Fusicocinas, un glucósido-diterpeno producido por el hongo *Fusicoccum amygdali* Del. (Marre 1979). Se supone que la fusicocina activa el ATPase al inducir un cambio conformacional de la enzima. La membrana de ATPase tiene un pH óptimo de 6, es estimulado por el K^+ (Briskin y Poole 1984) e inhibido por el vanadato (Gallagher y Leonard 1982). Ahora se acepta generalmente que en las membranas de las células vegetales la unión de ATPase y la plasmalema son los responsables de la carga negativa de las células. Esta carga negativa es un detalle universal de todas las células vegetales y puede compararse a representar el ATP como la fuente universal de energía (Mitchell 1978). Un esquema hipotético que muestra el posible mecanismo del ATPase se explica en la figura 3.9.

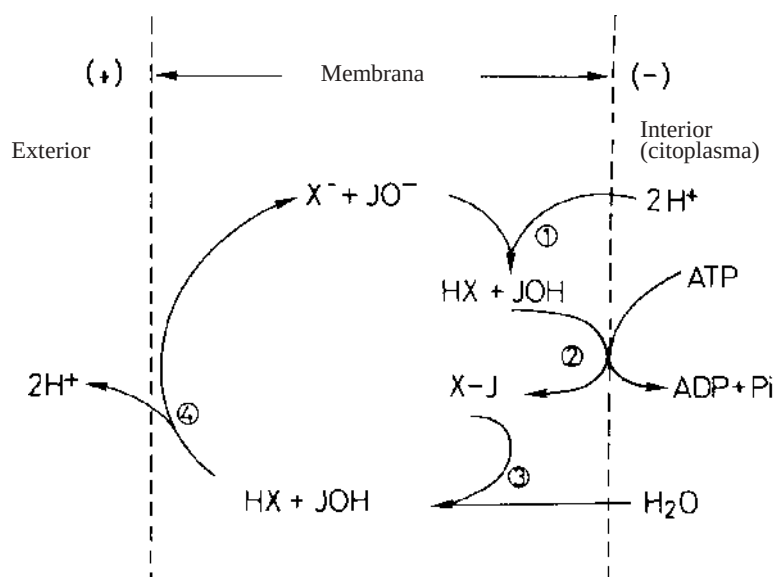


Figura 3.9. Esquema hipotético del bombeo de iones H^+ bombeando $2H^+$ por cada 1 ATP hacia fuera de la célula.

La enzima induce un gradiente de pH a través de la membrana al bombear iones H^+ hacia fuera de la célula. Por este proceso la célula se vuelve mas negativa y mas alcalina en comparación con el medio externo. El potencial así incrementado consiste en un componente químico y otro eléctrico, que puede ser descrito por la siguiente ecuación (Poole 1978).

$$pmf = DpH + DI$$

donde

pmf = Es la fuerza motriz de los protones o el gradiente electroquímico de iones H^+ a través de la membrana.

DpH = Diferencia en la concentración de H^+ a ambos lados de la membrana

I = Diferencia de potencial eléctrico a través de la membrana.

Contenido

La fuerza motriz del protón ($=pmf$) es la fuerza por la cual los protones son transportados en contra de un gradiente electroquímico a través de la membrana. El proceso de transporte tiene todas las características de un transporte activo, que puede considerarse mas adelante en mayor detalle. La energía requerida deriva del ATP, y se ha demostrado que el potencial del bombeo del H^+ (protón) es directamente dependiente del suministro de ATP. Se supone que la extrusión de $2H^+$ consume una molécula de ATP. Básicamente la bomba de protones induce un gradiente de pH a través de la membrana y es el mecanismo reverso de éste para producir ATP en la membrana tilacoide de los cloroplastos o en las membranas interiores de las mitocondrias (ver punto 3.2.3). El principio de bombeo de protones como se demuestra en el esquema hipotético en la figura 3.9, está muy relacionado al proceso de fosforilación quimiosmótico propuesto por Mitchell (1966). El paso 1 muestra la reacción de una membrana hipotética de moléculas móviles X^- y JO^- con $2H^+$ desde el citoplasma. El producto resultante HX y JOH induce la hidrólisis de ATP (reacción 2) por la formación de un complejo $X-J$. El complejo es hidrolizado (reacción 3) en dos componentes HX y JOH que son desprotonados en el lado externo de la membrana (reacción 4). X^- y JO^- son así reformados y el nuevo ciclo puede recomenzar. El resultado neto de esta secuencia de reacciones es la transferencia de $2H^+$ a través de la membrana asociada con la hidrólisis de una molécula de ATP. Por este proceso el potencial electroquímico aumenta a través de la membrana estando el lado interior de la membrana mas cargado negativamente con respecto a la parte exterior. Los cationes en el lado externo de la membrana son así atraídos dentro de la célula y esta entrada de cationes dentro del citoplasma polariza el potencial de membrana. Esta clase de absorción de cationes depende mucho de la permeabilidad de membrana que a su vez difiere según las distintas especies catiónicas. Teniendo en mente la posibilidad que ionóforas tales como la valinomycin pueden permitir una difusión selectiva de especies catiónicas (ver punto 3.1.3), el sistema ATPase operando en asociación con las ionóforas puede inducir una adsorción selectiva de cationes. La difusión selectiva de este tipo también se conoce como difusión facilitada. Los hallazgos experimentales de Ratner y Jacoby (1976) son consistentes con el punto de vista que la alta tasa de adsorción de K^+ por las células vegetales pueden ser explicadas en términos de una difusión facilitada y conducidas del K^+ por la ATPase. Tal mecanismo de adsorción es un proceso 'cuesta abajo'. También hay evidencias que el K^+ se absorbe en un proceso 'cuesta arriba' por un proceso que será discutido en otra sección.

La adsorción de aniones no puede ser explicada por un proceso 'cuesta abajo' porque en este caso las cargas negativas deben moverse hacia dentro de la célula, que está cargada negativamente. Se supone así sin embargo que los aniones del medio externo pueden ser adsorbidos en intercambio con el OH^- ó HCO_3^- . Hodges (1973) propuso un modelo hipotético para tomar en cuenta tanto la adsorción de cationes ó aniones de las células vegetales. El modelo, en la figura 3.10, muestra un ATPase y un transportador de aniones. El ATPase deja el citoplasma mas alcalino, y el OH^- citoplásmico conduce el transportador de aniones. Los iones hidroxilos son así excretados y los aniones, por ejemplo SO_4^{2-} son adsorbidos por la célula. No está todavía completamente claro si el ATPase está implicado directamente en una adsorción activa de aniones (Poole 1978).

Thibaud y Grignon (1981) experimentando con raíces de maíz encontraron que la adsorción de aniones de NO_3^- fue cerca de dos veces mas alta que la liberación de OH^- . Además de la fusicocina, que se conoce como estimulante del ATPase (Marre 1979), los autores concluyeron que para promover la adsorción de NO_3^- , la absorción de NO_3^- estaría directamente asociada con la actividad del ATPase. La absorción de NO_3^- estaría entonces relacionada a un sistema inducible, dado que cuando las plantas no han tenido un contacto previo con el NO_3^- , requieren un cierto período de espera para que comience la absorción de NO_3^- (Thibaud y Grignon 1981). Se sugiere que

Contenido

se requiere para la síntesis de proteínas de membrana, que están implicadas en el proceso de absorción de NO_3^- .

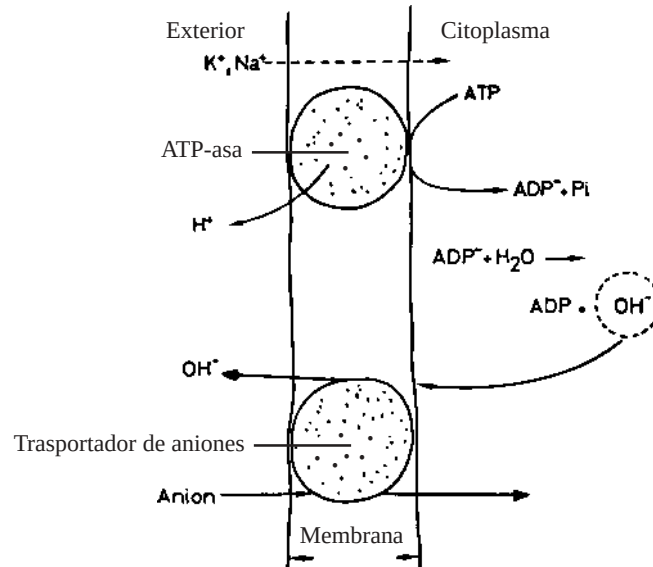


Figura 3.10. Modelo de una bomba de cationes conducida por un ATPase acoplada con un transportador de aniones (modificado por Hodges 1973).

Actualmente hay un interés creciente en la posibilidad que los aniones puedan atravesar la membrana plasmática en forma de complejos protonados. Se argumenta que tales complejos podrían estar formados por el H^+ que surge del ATPase. Estos complejos positivamente cargados pueden seguir así un gradiente de electropotencial hacia dentro del citoplasma. Esto podría por supuesto representar un efecto directo del ATPase en la adsorción de aniones. La evidencia por tal co-transporte H^+ /aniones ha sido sugerido por Ullrich-Eberius et al (1981): quienes observaron la despolarización de membrana cuando la *Lemna gibba* absorbía fosfato.

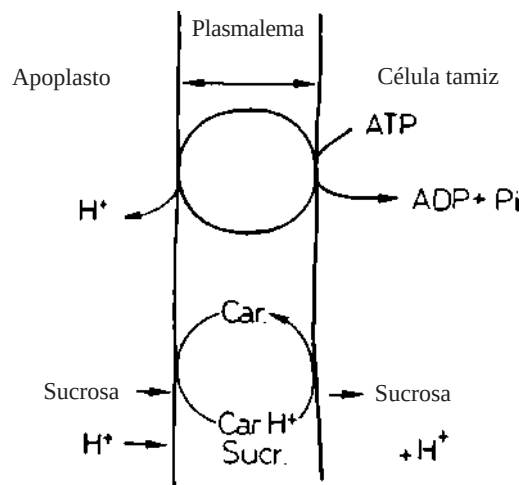


Figura 3.11 Esquema de un co-transporte de protón-sucrosa conducido por el ATPase.

La importancia universal del ATPase para el transporte de membrana es también evidente desde el hecho que el ATPase efectúa el transporte de membrana de azúcares y aminoácidos. El mecanismo por el cual este proceso podría ocurrir fue propuesto por Giaquinta (1977) y se muestra en la figura 3.11 para el floema cargado con sucrosa. La bomba de H^+ (ATPase) provee un medio ácido en el apoplasto que permitiría la protonación de un hipotético transportador de sucrosa, el que en su forma protonada transporta la sucrosa a través del plasmalema hacia dentro de la célula. Los resultados de Komor y Tanner (1974) con *Chlorella* indican que la afinidad del transportador de azúcar con el azúcar aumenta cerca de 100 veces por la protonación. El esquema hipotético mostrado en la figura 3.11 se sostiene por la evidencia experimental de Giaquinta (1979), quien encontró que la toxina del hongo fusiococina estimulaba la bomba de H^+ , así como la acumulación activa de sucrosa en el tejido foliar de la remolacha azucarera.

Servaites et al (1979) al estudiar la absorción de aminoácidos en el floema de plantas de soja, sugirieron que los aminoácidos también son transportados hacia dentro de la célula por un transportador conducido por un ATPase. El transportador de aminoácidos sin embargo, difiere del transportador de sucrosa. La importancia general del límite de membrana ATPase para el transporte de membrana se señala por la abundancia de ATPase en las fracciones de membranas vegetales, tal como fue reportado por varios autores (Leonard y Hodges, 1973; Fisher et al, 1970; Balke y Hodges, 1975; Erdei et al, 1979; Travis y Booz, 1979).

3.1.6 Transporte activo y pasivo

Los iones en solución están sujetos a dos fuerzas físicas principales; una proviene de un gradiente de potencial químico y otra de un gradiente de potencial eléctrico (Dainty 1962). Los iones se mueven a favor del gradiente de potencial p.ej. de una concentración mas alta a una mas baja. Para que los iones se muevan por causa de un gradiente eléctrico los cationes deben ser atraídos a un electropotencial negativo, mientras que los aniones deben ser atraídos a un electropotencial positivo. Como se ha mostrado precedentemente las células vivas están cargadas negativamente en comparación con el medio externo. Por esta razón el pasaje de iones a través del plasmalema o del tonoplasto debe considerarse en relación al gradiente de potencial eléctrico prevalente, así como el gradiente de concentración entre la 'solución externa' (medio) y la 'solución interna' (citoplasma). La 'difusión facilitada de cationes' como se discutió precedentemente es un ejemplo típico donde los cationes se mueven a favor de un gradiente eléctrico. El movimiento neto de los cationes hacia el interior termina tan pronto se alcanza el equilibrio entre las fuerzas conductoras cinéticas y eléctricas. Este equilibrio se describe por la ecuación de Nerst. Puede considerarse el caso simple de una solución acuosa de KCl que está dividida por una membrana permeable a ambos iones, K^+ y Cl^- . Asumiendo que el potencial eléctrico a través de la membrana es E , el equilibrio para K^+ y Cl^- se alcanza tan pronto la concentración de ambos iones en los dos lados de la membrana satisface la ecuación de Nerst. Esta puede ser descrita como sigue:

$$f_i - f_o = E = \frac{RT}{z.F} \cdot \ln \frac{[K^+]_o}{[K^+]_i} = \frac{RT}{z.F} \cdot \ln \frac{[Cl^-]_i}{[Cl^-]_o}$$

f = carga eléctrica del medio interno e.j. citoplasma
 f^i = carga eléctrica del medio externo e.j. solución de nutrientes
 R = constante de los gases
 T = temperatura absoluta
 F = constante de Faraday
 z = valencia de los iones

El subíndice i y o designan la solución interna y externa, los valores entre $[\]$ indican la concentración, mas específicamente las actividades, de los iones en cuestión. De esta ecuación se deriva que cuando $E < 0$ (la célula está negativamente cargada) y el término $[K^+]/[K^+]$ debe ser < 1 . Esto significa que en condiciones de equilibrio se da una acumulación de K^+ en la solución interna. También sigue luego que el término $[Cl^-]/[Cl^-]$ debe ser < 1 . Esto implica que bajo condiciones de equilibrio la concentración de Cl^- en el medio externo es mas alta que en la solución interna. Así aparece que la concentración de cationes en el citoplasma puede ser varias veces mas alta que la solución externa sin requerir un transporte 'cuesta arriba', de los cationes, por e.j. el transporte en contra de un gradiente electroquímico. Si por e.j. la concentración de K^+ en la solución interna es 10 veces mas alta que la solución externa el termino $\log [K^+]/[K^+] = -1$. La diferencia correspondiente de potencial eléctrico es - 58 mV (Dainty 1962). Para las células vivas - 58 mV es una diferencia de potencial eléctrico mas bien pequeño. Este ejemplo muestra que tanto el K^+ como otras especies catiónicas, pueden acumularse considerablemente en las células solamente por fuerzas físicas. Solamente, cuando la concentración es mas alta que aquella bajo la condición de equilibrio, debe haber ocurrido un transporte 'cuesta arriba' es decir, en contra de un gradiente electroquímico. En un sentido estrictamente termodinámico solo el transporte en contra de un gradiente electroquímico se denomina transporte activo, mientras que un transporte pasivo es aquel 'cuesta abajo', es decir, a favor de un gradiente electroquímico. Un transporte activo necesita una energía adicional y no puede ser efectuado solamente por fuerzas cinéticas o eléctricas (Etherton, 1963; Etherton y Higinbotham, 1961).

Para probar si una especie iónica se ha movido activa o pasivamente dentro de la célula, deben medirse las concentraciones de la especie iónica en particular en el medio externo y en la célula así como también el electropotencial (E_m) entre la célula y el medio externo. Esto puede efectuarse con un microelectrodo. Al sustituir las concentraciones de los iones medidos en la ecuación de Nerst, puede calcularse la diferencia de potencial eléctrico (E_{cal}). Donde E_m designa el potencial medido, la diferencia entre E_m y E_{cal} indica si ha ocurrido un transporte activo o pasivo.

$$E_m - E_{cal} = E_d$$

E_d es la fuerza conductora motriz. Un valor negativo de E_d para los cationes indica una absorción pasiva mientras que un valor positivo indica una absorción activa. Para los aniones es a la inversa, un valor negativo es indicador de un transporte activo y un valor positivo es un transporte pasivo. Debe recordarse que para probar si una especie iónica ha sido transportada activa o pasivamente solamente es válido si se han mantenido las condiciones de equilibrio en el sistema. A menudo esto es difícil de alcanzar cuando se estudian plantas enteras, ya que los brotes de las plantas representan un destino muy fuerte para los iones absorbidos por las raíces.

Spanswick y Williams (1964) midieron las diferencias de electropotencial y las concentraciones de iones en el medio externo y dentro de la célula de *Nitella*. Los datos de este experimento se muestran en la tabla 3.2. Para el Na^+ en el equilibrio, una diferencia de potencial de -67 mV

Contenido

suficientes para que prevalezcan las concentraciones de Na^+ . Cuando aumentó la diferencia de potencial eléctrico (-138 mV) la absorción de Na^+ fue pasiva. Para alcanzar la condición de equilibrio de K^+ se requirió una diferencia de potencial eléctrico de -179 mV. Cuando disminuyó la diferencia de potencial medido (-138 mV) la absorción de K^+ fue activa. Para mantener el equilibrio para Cl^- debería haber una diferencia de potencial de +99 mV (célula cargada positivamente) a las concentraciones medidas de Cl^- . A medida que el potencial eléctrico disminuía considerablemente, el Cl^- podría haber sido adsorbido activamente.

Tabla 3.2. **Diferencias medidas (E_m) y calculadas (E_{cal}) de electropotencial y las resultantes fuerzas motrices transportadoras (E_d). Los datos se refieren a un experimento con *Nitella translucens* (Spanswick y Williams, 1964).**

Especie iónica	(E_m)	(E_{cal})	(E_d)	Tipo de absorción
Na^+	-138	-67	-71	pasiva
K^+	-138	-179	+41	activa
Cl^-	-138	+99	-237	activa

El hecho que las células vivas están siempre negativamente cargadas implica que los aniones están mas sujetos a intercambios activos que los cationes. Donde la concentración de los aniones de la célula sea superior a la del medio externo tiene que haber ocurrido absorción activa. Los principales aniones NO_3^- , Cl^- , SO_4^{2-} y H_2PO_4^- son acumulados todos aparentemente en contra de los gradientes electroquímicos (Higinbotham 1973). La figura 3.12 muestra los resultados de puntas de raíz de poroto mungo (*Phaseolus aureus*) donde los valores medidos de absorción de Cl^- se comparan con los valores calculados de absorción del Cl^- derivados de las condiciones de equilibrio de Nerst (Gerson y Poole 1972). Cuando las concentraciones medidas de Cl^- eran varias veces mas altas que los valores calculados, se concluía que el Cl^- debía haber sido adsorbido activamente.

Para los cationes la situación es bastante diferente. Debido a que la células están cargadas negativamente, los cationes pueden acumularse en la célula por fuerzas meramente físicas, no metabólicas. Higinbotham (1973) cita varios experimentos indicando que las concentraciones de Na^+ , Ca^{2+} , y Mg^{2+} en células vegetales no exceden los niveles de equilibrio físico, habiendo por lo tanto sido absorbidas pasivamente. Solo en el caso del K^+ se han obtenido datos experimentales que indicarían una absorción activa. Los resultados mostrados en la tabla 3.2 proveen evidencias de esta clase. Una demostración adicional de transporte activo de K^+ ha sido provisto por Davis y Higinbotham (1976) quienes probaron que el K^+ fue transportado en contra de un gradiente electroquímico desde las células del parénquima hacia dentro de los tubos xilemáticos de raíces de maíz. Datos experimentales de Lin y Hanson (1976) también proveen evidencias que el K^+ fue adsorbido activamente por las raíces de maíz.

Basado en recientes resultados experimentales, Cheeseman y Hanson (1979) sugieren que en el rango de concentraciones bajas de K^+ (<0,5 mM), el K^+ se transporta activamente en la célula por el ATPase, mientras que a concentraciones mas altas, la absorción de K^+ es pasiva. La absorción pasiva es inducida por un electropotencial creado por el bombeo de H^+ que se supone está localizado en la membrana ATPase. De acuerdo a Cheeseman y Hanson (1979) el mecanismo de absorción activa de K^+ se suprime a concentraciones elevadas de K^+ . Observaciones similares

Contenido

Glass y Dunlop (1978). Los problemas de transporte de iones a través de las membranas vegetales han sido discutidos por Lüttge y Higinbotham (1979) en una valiosa monografía.

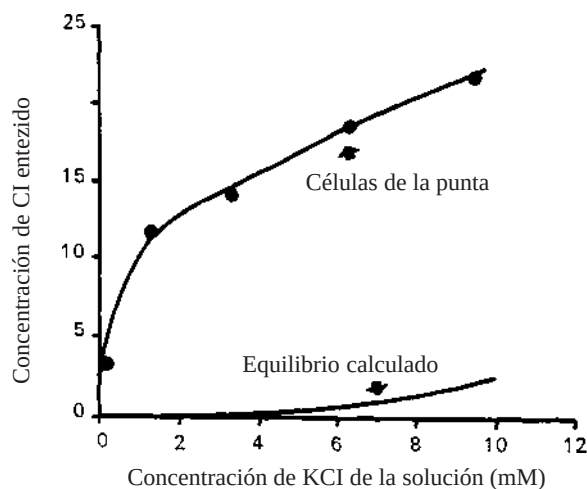


Figura 3.12. Concentración de cloruros en las puntas de raíces de poroto mungo comparada con concentraciones máximas que podrían deberse al equilibrio calculado de difusión (Gerson y Poole, 1972).

3.1.7 Permeabilidad de membrana

El movimiento pasivo de los iones a través de las membranas depende del gradiente electroquímico prevalente a través de ésta y puede tomar lugar en cualquier dirección. Las membranas permiten así un influjo y eflujo de iones. La velocidad de estos flujos depende de la permeabilidad de membrana. Esta se define como la cantidad de iones que pueden transportarse a través de la superficie de membrana por unidad de tiempo. Es conocido que las membranas difieren en su permeabilidad a los iones inorgánicos. En las mitocondrias por e.j. la membrana externa es altamente permeable mientras que la membrana interna presenta una barrera considerable a los iones inorgánicos. Cram (1973) reportó, que para el Cl⁻ el plasmalema de raíces de maíz es mucho mas permeable que el tonoplasto. Como se discutirá en el punto 4.3.4, la permeabilidad de la membrana externa de los tonoplastos juega un papel principal en metabolismo y energía de los carbohidratos.

Los factores exógenos también pueden afectar la permeabilidad de la membrana. La permeabilidad de las membranas a los compuestos hidrofílicos depende así de manera considerable de la concentración de H⁺ y Ca²⁺ en el medio adyacente. Jacobson et al (1950) encontró al experimentar con raíces jóvenes de cebada, que a valores de pH de 4,5 ocurren pérdidas de K⁺. Resultados similares han sido reportados por otros investigadores, y que conducen a la conclusión que el H⁺ incrementa la permeabilidad de membrana. El efecto del H⁺ se contrarresta por el Ca²⁺ (Marschner et al, 1966), que es mas efectivo en el rango mas bajo de pH del medio. Muchos investigadores demostraron que el Ca²⁺ se requiere para mantener la integridad de la membrana (Caldwell y Haug, 1982). Esto se efectúa por el Ca unido a membranas biológicas como ocurre cuando hace de puente entre los grupos de los lípidos de las membrana (ver figura 3.2), o cuando satisface los sitios aniónicos de la

Contenido

las membranas. La interacción del Ca^{2+} y el H^+ es un ejemplo clásico de antagonismo de iones, donde dos especies iónicas pueden actuar en formas directamente opuestas. Si el Ca^{2+} de la membrana se remueve por intercambio con el H^+ (Mengel y Helal, 1967) o usando quelatos (Van Steveninck, 1965) la permeabilidad de la membrana aumenta considerablemente, ocurriendo pérdida de iones y compuestos de bajo peso molecular.

En este contexto debería considerarse otro fenómeno conocido como efecto Viets. En experimentos con raíces de cebada cortadas Viets (1944) encontró que la presencia de Ca en el medio externo estimulaba la absorción de K^+ y también de bromuro. Otros cationes multivalentes como Mg^{2+} , Sr^{2+} , Ba^{2+} y aún Al^{3+} tenían efectos similares pero menos pronunciados. De manera interesante, sin embargo el Ca^{2+} de las raíces no influenció en la absorción de K^+ . La presencia de Ca^{2+} u otros cationes mencionados arriba fueron necesarios en la solución externa. Estos hallazgos sugieren que la influencia del Ca^{2+} sobre el límite externo entre la solución nutritiva y el plasmalema era la responsable del efecto Viets y no el metabolismo de la célula. De acuerdo a investigaciones de Mengel y Helal (1967), el Ca^{2+} afecta el eflujo y no el influjo del K^+ y fósforo. La deficiencia de Ca^{2+} en la solución externa o en los límites de la célula resulta en velocidades de eflujo mas altas. Siendo la absorción neta la resultante entre la diferencia del influjo y eflujo, una concentración suficientemente alta de Ca^{2+} en el medio externo no solamente disminuye las tasas de eflujo sino que simultáneamente aumenta la absorción neta de iones. La interpretación del efecto Viet en este caso es que el Ca^{2+} decrece la permeabilidad de membrana y favorece la retención de iones. Este punto de vista está de acuerdo a interpretaciones mas recientes de Hanson (1984) sobre el efecto del Ca^{2+} en las membranas. Estos investigador sugirió que cuando el Ca^{2+} se compleja con ligandos de superficie de la membrana, éste «tensa» las membranas haciéndolas mas hidrofóbicas, cerrando los canales acuosos y restringiendo el influjo pasivo de los cationes. Se favorece así la absorción de cationes que se unen a los transportadores al sustituir los ligandos de O para el agua de hidratación, como es el caso del K^+ . La absorción de aniones también se promueve principalmente a causa de que la carga negativa repulsiva en la membrana del plasma está escudada por el Ca^{2+} . La concentración de Ca^{2+} de una solución nutritiva necesaria para una permeabilidad normal, adecuada de la membrana celular, es mas bien baja (cerca de 10^{-4} M). Este nivel está considerablemente por debajo de los niveles de Ca^{2+} encontrados normalmente en la solución de suelo (ver punto 2.3.4). El efecto Viets no juega por lo tanto un rol principal en la mayoría de los suelos siempre y cuando el pH de los suelos no sea demasiado bajo. Eso hace improbable que una falta de Ca^{2+} en la solución de suelo pueda ser responsable de pérdidas de nutrientes en las raíces de las plantas.

El plasmalema es particularmente permeable al K^+ probablemente a causa del alto contenido en ionóforas que se unen al K^+ . Por esta razón el alto nivel de K^+ de la célula depende de sus cargas negativas, que son provistas por el bombeo continuo de H^+ desde la célula. El potencial de membrana (carga negativa de la célula) depende directamente del ATP suministrado por la célula (Bentrup 1980), siendo cerca de 20% del consumo total de energía de una célula la cantidad requerida por la actividad del ATPase (Spanswick 1981). La inhibición de la respiración deprime la síntesis del ATP, que a su vez realiza la despolarización de la membrana plasmática. Eso significa disminuir la capacidad de retención de las células para los cationes. Esta es la razón por la cual las raíces de las plantas liberan rápidamente altas cantidades de K^+ cuando están sujetas a condiciones anaeróbicas (Marschner et al, 1966; Mengel y Pflüger, 1972).

También se evidencia la alta permeabilidad de las membranas plasmáticas de las plantas al K^+ a partir del cambio del potencial de membrana inducido por un cambio de la

Contenido

solución externa. Este efecto se muestra en la figura 3.13 de un trabajo de Mengel y Schubert (1985). Reemplazando el K^+ contenido en la solución nutritiva por H_2O resulta en una inmediata polarización de la membrana (cambiando de -120 a -180 mV). Este efecto² se explica por el cambio en la concentración de K^+ . Tan pronto como se remueve el K^+ de la solución externa se establece un nuevo equilibrio para el K^+ al difundir el K^+ hacia fuera de la célula. Esta pérdida de carga positiva de la célula polariza la membrana (aumenta la carga negativa de la célula). Esta diferencia adicional de potencial eléctrico se llama potencial de difusión. La medida de electropotencial comprende así dos componentes: uno que resulta de la bomba electrogénica (ATPase) y otra de la difusión.

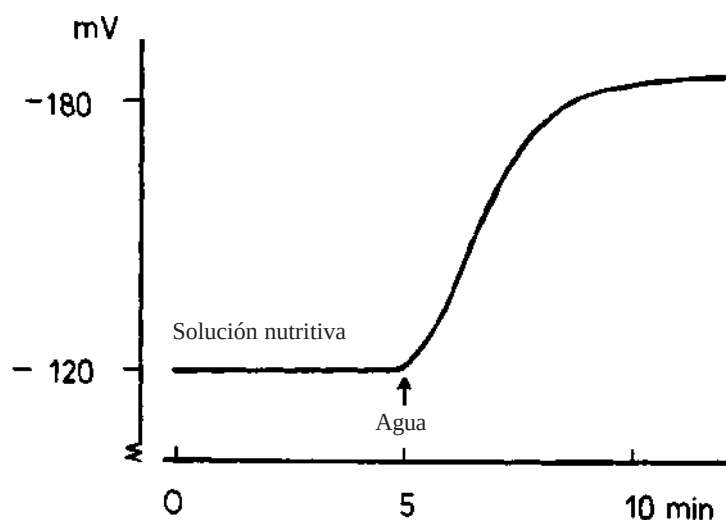


Figura 3.13. Efecto del reemplazo de la solución externa por agua en el potencial de membrana (Mengel y Schubert 1985).

3.1.8 Competencia de iones, antagonismo y sinergismo

La absorción de cationes es un proceso aproximadamente no específico, dependiendo principalmente de las especies catiónicas en el medio nutritivo y en algunos casos también en la permeabilidad específica de la membrana a una especie catiónica en particular (difusión facilitada). Por estas razones puede ocurrir una competencia no específica entre las especies catiónicas por las cargas negativas de la célula. Esto se evidencia en frecuentes observaciones hechas donde la suma total de cationes de una planta o tejido individual vegetal cambia muy poco, aun cuando se dan variaciones relativamente altas en los niveles de los cationes individuales en el medio nutritivo. Aumentando el suministro de una especie catiónica en el medio externo pueden deprimirse los niveles de otros cationes dentro de la planta. La tabla 3.3 muestra un ejemplo típico de esta clase. Al aumentar el nivel de aplicación de Mg a la planta de girasol resultó en una disminución del Na y del Ca, así como un aumento correspondiente de Mg, y manteniendo así una suma aproximadamente constante del total de cationes en todos los tratamientos. En los resultados mostrados de estos experimentos, el contenido de K no disminuyó por las aplicaciones de Mg, aunque esto se ha observado frecuentemente en otros trabajos. El mismo patrón se da cuando aumenta el suministro de un nutriente catiónico primario. La regla es lo tanto que al aumentar el suministro de una catión resulta en la disminución de otros

Contenido

relación se llama antagonismo catiónico, aunque no se usa en el sentido clásico del término, que implica que el efecto de dos especies de cationes es mutuamente opuestas.

Tabla 3.3. **Efecto del aumento de la aplicación de Mg en otros cationes en plantas de girasol** (Scharrer y Jung 1955).

	K	Na	Ca	Mg	Suma
	me/100 g MS				
Mg ₁	49	4	4	49	144
Mg ₂	57	3	31	61	152
Mg ₃	57	2	23	68	150

Como se mencionó antes la célula produce equivalentes aniónicos que atraen y retienen los cationes no específicamente. Esta atracción puede parecer paralela a una carrera por la absorción de los distintos cationes. El catión absorbida mas rápidamente neutralizará la especie aniónica equivalente primero, reduciendo así la carga electrostática para los demás cationes. La tasa de absorción depende de la concentración de los cationes individuales en la solución nutritiva y también del mecanismo de absorción. El potasio, que se absorbe rápidamente por las células, ya sea activamente o por difusión facilitada compite fuertemente por la absorción de otros cationes. En ausencia de K⁺ en la solución nutritiva la absorción de otros cationes mejora debido a que la competencia por la absorción es menos severa. La relación se muestra en la tabla 3.4 a partir de un experimento de Forster y Mengel (1969), donde se cultivaron plantas de cebada en una solución nutritiva completa. En uno de los tratamientos, el K⁺ fue retirado de la solución nutritiva por 8 días durante el período de crecimiento. Después de este tiempo se determinó el contenido de cationes en las raíces y el tallo en muestras de ambos tratamientos (control y suministro interrumpido). Como se muestra en la tabla 3.4 la interrupción en el suministro de K⁺ resultó en una caída dramática en los niveles de K en las raíces y partes aéreas mientras que los contenidos de Ca, Mg y Na aumentaron considerablemente. El contenido total de los 4 cationes no se afectó significativamente por la interrupción de K⁺, indicando que deficiencias equivalentes de K⁺ fueron mas o menos suplementadas por los otros cationes. Estos cationes, sin embargo, no fueron capaces de sustituir otras funciones fisiológicas del K⁺. Los datos de rendimientos de la tabla 3.4 muestran que la interrupción en el suministro de K⁺, durante el estado de macollaje, resultó en una disminución significativa en el rendimiento de granos.

Con respecto a la absorción aniónica los efectos antagonistas son menos comunes, aunque la absorción del Cl⁻, SO₄²⁻ y H₂PO₄⁻ puede estimularse cuando la absorción de NO₃⁻ se deprime fuertemente (Kirkby y Knight 1977).⁴ El antagonismo mas común entre los iones es el de NO₃⁻ y Cl⁻. Un suministro alto de Cl⁻ en el medio nutritivo disminuye la absorción de nitratos y viceversa. Estos efectos son particularmente marcados en las plantas que acumulan NO₃⁻ y Cl⁻ tal como las *Chenopodiáceas*. Wehrmann y Hähndel (1984) reportaron que la absorción del NO₃⁻ de espinaca fue fuertemente deprimida por efecto del Cl⁻.

Tabla 3.4 **El efecto de la interrupción en el suministro de K⁺ en el contenido de cationes de plantas jóvenes de cebada; período de interrupción 8 días** (Forster y Mengel 1969).

	Raíces		Tallos	
	Control	Interr.	Control	Interr.
	 me/100 g de MS			
K	157	28	170	152
Ca.....	9	12	24	66
Mg.....	36	74	54	21
Na.....	3	78	trazas	12
Total	205	192	248	251
Rendimiento de grano (g/maceta) Control 108				
Interr. 86 ***				

Las interacciones iónicas descritas arriba se han interpretado como un efecto de reemplazo no específico y no como un proceso de competencia de transportadores. Esto no implica que no ocurran mecanismos competitivos de transporte en la absorción. Se acepta generalmente que especies aniónicas muy relacionadas como el K⁺ y Rb⁺ ó el Ca²⁺ y Sr²⁺ compiten por el mismo sitio de transporte, en algunos casos, hasta es similar el patrón de distribución dentro de las plantas (Mengel y Heald, 1955; Michael, 1959). Otros pares similares de iones incluyen el SO²⁻ y el SeO²⁻ (Leggett y Epstein, 1956), ó el fosfato y arsenato (Michael y Marschner, 1958). Estas interacciones proveen un fuerte argumento para la existencia de transportadores, o al menos sitios específicos de unión para que puedan competir los iones relacionados. Gracias al comportamiento similar del k⁺ y del Rb⁺ el isótopo radioactivo de este último (Rb-86) se ha usado a menudo en experimentos marcados por radioisótopos ya que los isótopos del K no tiene una media vida tan larga. Ahora se conoce, sin embargo, que el comportamiento del K⁺ y Rb⁺ no era tan similar como se creía anteriormente (West y Pitman, 1967; Maas y Leggett, 1968).

3.1.9 Absorción de iones y acumulación de aniones inorgánicos

El hecho que las células de las plantas están cargadas negativamente en comparación con el medio externo implica que contienen un exceso de equivalentes negativos. Este exceso, sin embargo, es extremadamente pequeño aún cuando las diferencias de electropotencial son altas, del orden de los 200 mV. El exceso de equivalentes de aniones es tan pequeño, que no puede medirse por métodos analíticos, sino por la medición del electropotencial celular. La suma total de equivalentes aniónicos en una célula o en un tejido es virtualmente igual a la suma total de cationes.

La tasa de absorción de nutrientes difiere según los iones. Algunos iones tales como NO⁻, K⁺ y NH⁺ y Cl⁻ son adsorbidos rápidamente mientras que la absorción de otros como el Ca²⁺ y el SO²⁻ es más lenta. Estas diferencias en las velocidades de absorción significa que las plantas remueven cationes y aniones del medio nutritivo en cantidades desiguales. Estos desbalances en la absorción de cationes y aniones son compensados en la planta por la acumulación o degradación de aniones ácidos orgánicos y en particular el malato. En el medio nutritivo el balance iónico se mantenido por la acumulación del H⁺ o del OH⁻ (HCO₃⁻) (Kirkby, 1969).

Contenido

Los conceptos discutidos precedentemente están ilustrados por los datos muy interesantes y conclusivos de Hiatt (1967) mostrados en la tabla 3.5. Raíces jóvenes de cebada fueron incubadas en tiempos relativamente cortos en soluciones de KSO_4 , KCl o CaCl_2 .

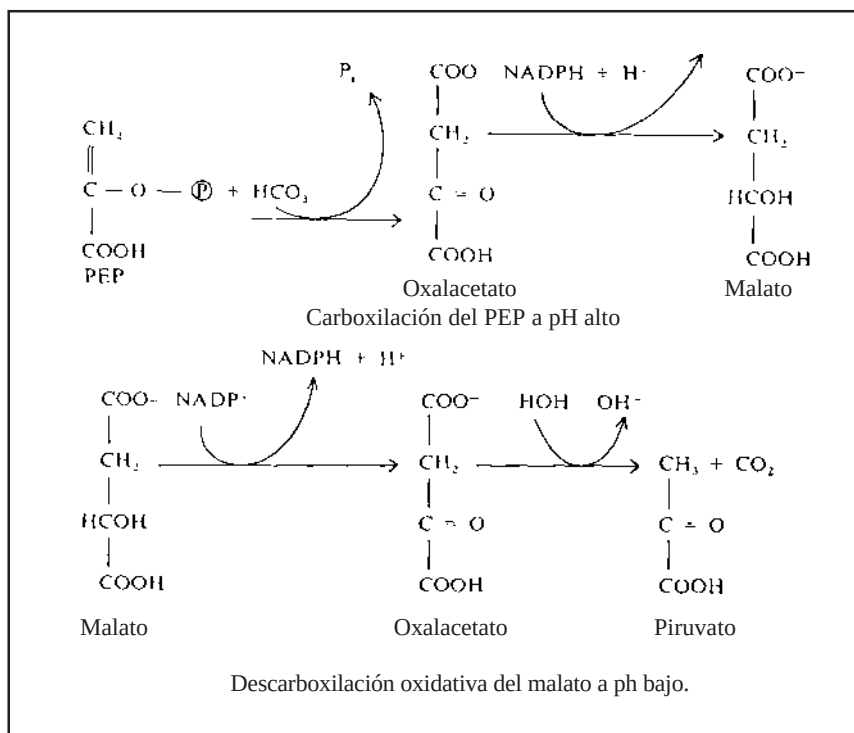
Tabla 3.5 **Relaciones entre absorción de cationes, absorción de aniones, cambios en los contenidos aniones orgánicos, y asimilación de CO_2 en raíces jóvenes de cebada** (Hiatt, 1967).

Nutrientes (1 me/l)	Absorción de cationes en me/g		Absorción de aniones	Cambio en los equiv.aniones organ.	Rel.As de ^{14}C
KSO_4	17	< 1	+15.1	145	
KCl	28	29	- 0.2	100	
CaCl_2	< 1	15	- 9.7	60	

Las raíces tratadas con KSO_4 absorbieron K^+ a una tasa mucho mas elevada que el SO_4^{2-} , de modo que la absorción de cationes excedió a la de aniones (excreción de H^+ dentro de la solución nutritiva). El déficit en equivalente aniónico de las raíces fue compensada por el aumento en la acumulación de aniones orgánicos. Esta acumulación también se reflejó en una alta tasa de asimilación de CO_2 , indicadora de un aumento de la síntesis orgánica ácida. En el tratamiento con CaCl_2 ocurrió una situación contraria. Aquí la absorción de Cl^- excedió por lejos la absorción de Ca^{2+} (excreción de HCO_3^- dentro del medio nutritivo) resultando en una absorción en exceso de aniones inorgánicos dentro de la célula. Este exceso fue contrarrestado por una reducción en la tasa de asimilación del CO_2 y claramente también por una degradación mas alta de aniones orgánicos. En el tratamiento con KCl , la absorción de K^+ y de Cl^- se dio a velocidades similares (pequeños cambios de pH en el medio nutritivo) de modo que el nivel de aniones orgánicos en las raíces apenas cambió levemente, y la tasa de asimilación del CO_2 no fue relativamente afectada.

Para entender las razones del rol del malato como un anión compensador en el tejido vegetal es necesario saber algo de la bioquímica del ácido málico. Al pH levemente ácido de la mayor parte de la savia celular (5-6), el ácido málico está presente casi exclusivamente en forma disociada como un anión bivalente. Lo mismo también puede darse en el citoplasma, donde el pH es usualmente algo mas alto que en la vacuola (Smith y Raven, 1976). Existen evidencias de la ocurrencia de compartimientos separados para el malato en las mitocondrias, citoplasma y en las vacuolas metabólicas. La mayor parte del malato, sin embargo, aparenta acumularse en la vacuola asociada con los cationes inorgánicos, mientras que los procesos metabólicos están por lejos asociados con el citoplasma (Osmond 1976). La síntesis y degradación del malato toma lugar en el citoplasma y aparenta estar controlado por los cambios de pH celular como será mostrado mas adelante (Davies 1973). Un incremento de pH activa el PEP carboxilasa el cual sintetiza oxalacetato del PEP al consumir HCO_3^- ó $\text{CO}_2 + \text{OH}^-$. El oxalacetato puede así reducirse a malato y acumularse. En ese sentido el pH promueve el proceso reverso llamado descarboxilación oxidativa del malato al activar la enzima málica. Este 'pH stat' como Davies lo ha llamado, es una sintonía fina que permite a la célula soportar fluctuaciones de pH en su citoplasma. En particular la carboxilación es capaz de contrarrestar la producción de OH^- por las células por la formación de malatos (ver Smith y Raven, 1979). Las reacciones están presentadas abajo, siendo el oxalacetato mostrado como un posible intermediario fugaz en la descarboxilación oxidativa.

Contenido



La dependencia de la acumulación de malato en el pH celular explica los resultados de Hiatt (1967) mostrados en la tabla 3.5. En el caso del SO_4^{2-} la absorción mas rápida del K^+ que del SO_4^{2-} induce el intercambio del H^+ desde las raíces. Así aumenta el pH en el tejido radicular acumulándose el malato. En ese sentido, cuando se aplica el CaCl_2 a las raíces, la absorción aniónica excede a la absorción catiónica. El HCO_3^- es excretado de las raíces, el pH celular disminuye y la concentración de malato cae.

La forma y niveles de la nutrición nitrogenada pueden influir considerablemente en el balance de aniones y cationes de las plantas (Jungk, 1967; Kurvits y Kirby, 1980). Las plantas alimentadas con N-NO_3^- generalmente absorben un exceso de aniones y el medio nutritivo en que crecen se vuelve alcalino (Kirby y Mengel, 1967). La asimilación de NO_3^- después de la absorción produce un efecto alcalinizador en la planta y por lo tanto una acumulación de iones orgánicos (ver punto 3.3.2). Algunas de las cargas de la asimilación del NO_3^- pueden aparecer también en el medio nutritivo como HCO_3^- , en intercambio por la absorción de aniones en exceso.

En muchas especies vegetales la transferencia de carga por asimilación de NO_3^- puede considerarse debida a la acumulación de aniones orgánicos en la planta (Dijkshoorn et al, 1968). Al aumentar el nivel de la nutrición del NO_3^- se estimula la síntesis de aniones orgánicos y por lo tanto la acumulación de cationes. Esto está demostrado en los datos de Kirby y Knight (1967) para plantas de tomate que se muestran en la figura 3.14.

Contenido

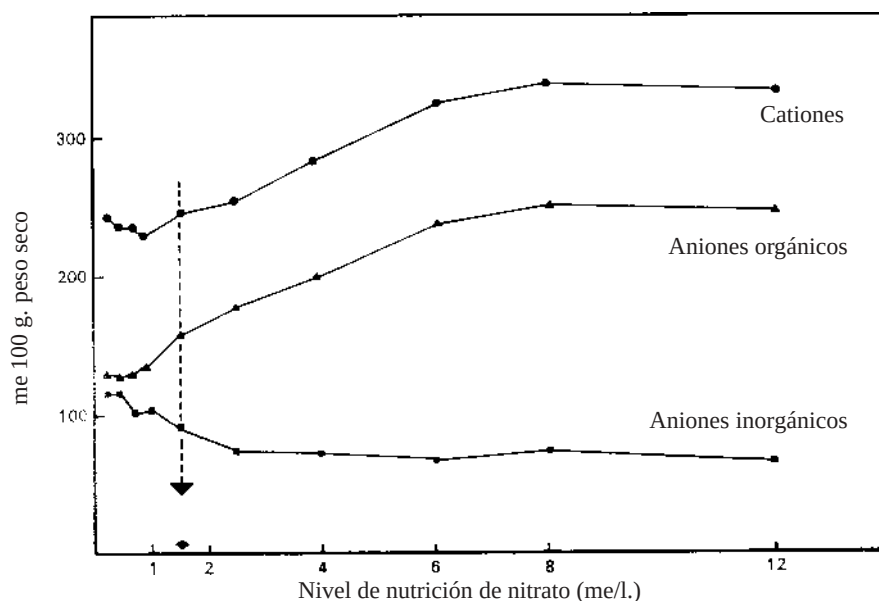


Figura 3.14 Influencia del nivel de nitrato en la acumulación de cationes, aniones de ácidos orgánicos y aniones inorgánicos en plantas de tomate (Kirkby y Knight, 1977).

Aunque el nivel de cationes en la solución nutritiva se mantuvo constante, la concentración de cationes y aniones orgánicos aumentó dramáticamente en respuesta a la nutrición de NO_3^- . Al aumentar los niveles de nutrición de NO_3^- se estimuló la tasa de absorción y traslocación hacia arriba del NO_3^- y de los cationes balanceadores.³ Con la subsiguiente reducción del NO_3^- en la parte superior de la planta, los aniones orgánicos se acumularon para balancear los cationes cargados que originalmente acompañaron a los iones NO_3^- .

Los datos de Blevins et al (1974) así como los de Kirkby y Knight (1977) son indicadores que la absorción activa del nitrato inducen una absorción (simporte) de cationes. La absorción de nitratos, sin embargo, puede también ocurrir en intercambio por el OH^- sin una absorción de cationes, tal como se ha mostrado por Kirkby y Armstrong (1980) en plantas de aceite de ricino (*Ricinus communis*). Este intercambio de $\text{NO}_3^-/\text{OH}^-$ (antiporte) también aparece como dominante en las gramíneas, donde la absorción de aniones es cerca del doble de la de cationes (Kirkby, 1974).

De la discusión precedente es claro que las plantas que se alimentan con N-NO_3^- contienen altos niveles de cationes y aniones orgánicos. En contraste las plantas suministradas con N-NH_4^+ a menudo contienen concentraciones más bajas de cationes inorgánicos (Ca, Mg, K) y aniones orgánicos, mientras que los elementos adsorbidos como aniones (S, P, Cl) están presentes en altas concentraciones (Coic et al, 1962). Esto se ilustra en la tabla 3.6 mostrando el balance catiónico-aniónico en hojas de mostaza blanca que crecían con N-NO_3^- ó N-NH_4^+ como fuente nitrogenada (Kirkby, 1968).

Tabla 3.6 **Influencia de la forma de nutrición nitrogenada en el balance catión-anión en hojas de mostaza blanca** (Kirkby, 1968).

Cationes						Aniones						
Ca	Mg	K	Na	Total		NO ₃	H ₂ PO ₄	SO ₄	Cl	Ac.	Org	Total
..... me / 100 g de MS												
NO	107	28	81	5	221	1	26	25	25	162	239	
NH ₄ ⁺	72	22	40	7	141	1	25	25	31	54	136	

El mecanismo de absorción del N-NH₄⁺ no está todavía completamente entendido. De acuerdo a datos experimentales de DeJaegere y Neirinckx (1978), así como los de Munn y Jackson (1978), el NH₄⁺ se absorbe en intercambio con el H⁺. Este hallazgo es consistente con la observación bien conocida que usando N-NH₄⁺ como fuente nitrogenada resulta en una acidificación del medio nutritivo (Kirkby y Mengel, 1967).⁴ Trabajos de investigación de Heber et al (1974) con cloroplastos, sin embargo, han conducido a la conclusión que es mas bien el NH₄⁺ antes que el NH₄⁺ el que se transporta a través de la membrana externa de los cloroplastos. El NH₄⁺ puede desprotonarse en la membrana plasmática y así poder atravesar la membrana dejando atrás un H⁺ por cada molécula de NH₄⁺ absorbida. Por supuesto, la desprotonización como intercambio de H⁺ podría también acidificar el medio radicular. Si el N-NH₄⁺ fuera adsorbido principalmente como NH₄⁺ y no en su forma iónica, no sería esperable que participe en la competencia catiónica. Esta falta de competencia por el N-NH₄⁺ ha sido observado por Mengel et al (1976), quien reportó que la absorción del N-NH₄⁺ por plantas jóvenes de arroz no era afectada competitivamente por la concentración de K⁺ en el medio nutritivo.

Por otro lado, Scherer et al (1984) encontró que la absorción de NH₄⁺ por plantas de tabaco se deprimió por la presencia de K⁺. Debido que el Km (ver sección siguiente) para la absorción de NH₄⁺ se duplicaba en presencia de K⁺ podría ser probable la competencia por un transportador en común. Como se mostró en la tabla 3.1 algunas ionóforas son altamente selectivas para el NH₄⁺ así como para el K⁺. Siendo así posible la competencia entre el NH₄⁺ y el K⁺. Los resultados de Van Beusichem y Neeteson (1982) son consistentes con el punto de vista de la competencia que se da entre el K⁺ y el NH₄⁺. Estos autores encontraron que el maíz y la remolacha azucarera cuando crecen con urea como fuente nitrogenada absorben mas K⁺ que cuando se suministra NH₄⁺ como fuente nitrogenada.

El balance catión-anión es de particular importancia entre las leguminosas, ya que son dependientes del N molecular fijado por las bacterias *Rhizobium*. Bajo tales condiciones la absorción catiónica excede por lejos la absorción aniónica. El exceso de absorción catiónica se balancea en el medio nutritivo por la secreción de H⁺ por las raíces, y en la planta por la acumulación de iones orgánicos (Israel y Jackson, 1978). De acuerdo a estos hallazgos Hauter y Steffens (1985) también reportaron concentraciones similares de ácidos orgánicos en plantas de trébol rojo suministradas con N₂ fijado simbióticamente ó con N-NO₃⁻. Como podría esperarse, se observaron marcadas diferencias en los cambios de pH del medio nutritivo. Con la nutrición de NO₃⁻ el pH apenas disminuyó mientras que en las plantas noduladas el pH no caía considerablemente. Las leguminosas que fijan N₂ molecular pueden deprimir marcadamente el pH del suelo. Nyatasanga y Pierre (1973) demostraron que para un cultivo de alfalfa fijando nitrógeno y produciendo 10 t ha⁻¹ de materia seca, se requerían 126 ha⁻¹ para neutralizar la acidez del suelo resultante.

3.1.10 Relaciones entre las tasas de absorción y la concentración de iones en la solución nutritiva

La velocidad con que se absorben los iones depende de su concentración en el medio nutritivo. Esta relación no es lineal sino que sigue una curva asintótica (ver Figura 3.15). Epstein y Hagen (1952) unieron el proceso del transporte a través de una membrana intermediado por transportador, a la de la enzima catalítica de un sustrato. La cinética de Michaelis-Menten ha sido por lo tanto aplicada a los procesos de absorción de iones. El ion absorbido se compara con el sustrato y el transportador con una enzima. Este proceso está expresado gráficamente en la Figura 3.15 y matemáticamente como

$$I = \frac{I_{\max} \cdot C}{K_m + C}$$

donde

I= influjo (tasa de absorción)

I_{max}= influjo máximo (tasa máxima de absorción)

K_m= constante de Michaelis y Mentel; es una medida de concentración

C= Concentración del ion en solución sobre la superficie radicular.

cuando

$I = 1/2 I_{\max}$. Este valor es característico para un ión en particular que está atravesando una membrana específica. La concentración (c) requerida para alcanzar $1/2 I_{\max}$, es igual a la constante de Michaelis-Mentel.

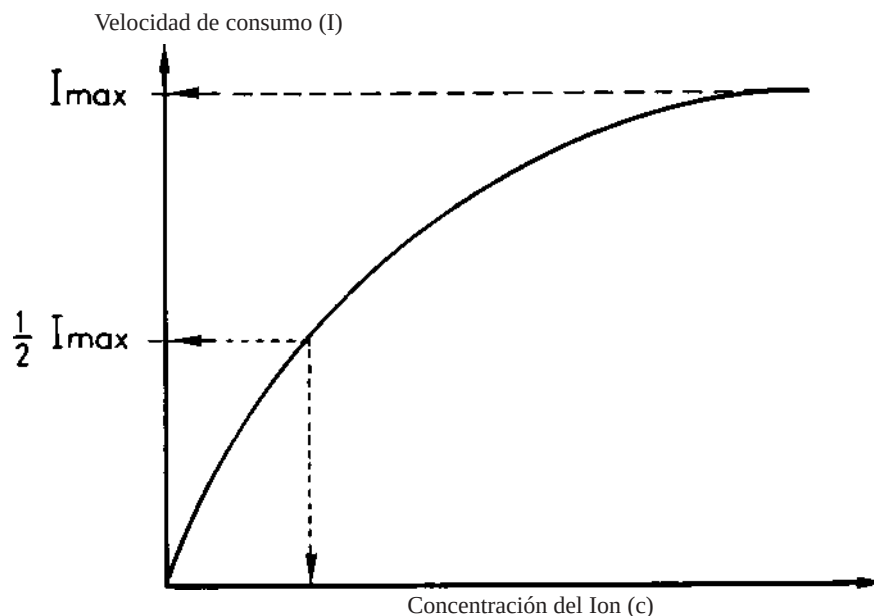


Figura 3.15. Relación entre la concentración de iones y la velocidad de absorción

Barber (1979) ha usado una forma modificada de la ecuación precedente para describir la absorción de iones por raíces intactas de maíz. Este toma en cuenta que la absorción neta de una especie iónica es el resultado final del influjo y del eflujo. Cuando se deja que las plantas extraigan todos los nutrientes de la solución de modo que el influjo neto, I_n es igual a cero, existe una concentración mínima C_{min} en la solución. A esta concentración el influjo y el eflujo son iguales. Mientras el C_{min} no sea igual a cero pero $I_n = 0$, entonces la ecuación precedente se modifica de la siguiente manera:

$$I_n = \frac{I_{max} (C - C_{min})}{K_m + (C - C_{min})}$$

Se obtuvieron isotermas de absorción que describen la demanda de un nutriente en relación a la concentración de la solución, al medir la velocidad de agotamiento de la solución que alimenta las plantas (Claassen y Barber 1976). Al medir el C_{min} y usando la ecuación modificada también es posible determinar I_n , el influjo neto.

La concentración C_{min} es baja ($< 5 \text{ mM}$) en general y depende de la condición metabólica. El término I_{max} no es una constante y como muestran Claassen y Barber (1976) para el K^+ , depende mucho del estado de K^+ en la planta. Cuanto mas alto es el contenido de K^+ en las plantas, mas bajo es el valor de I_{max} .

Algunas características de la absorción de NO_3^- , $H_2PO_4^-$ y K^+ se muestran en la tabla 3.7. Los datos de esta tabla probablemente estén relacionados con la absorción activa de iones. Los valores mas bajos de $H_2PO_4^-$ reflejan los requerimientos mas bajos de la planta para este ion, en relación al NO_3^- o el K^+ . Además estos bajos valores también indican que por las concentraciones mucho mas bajas de $H_2PO_4^-$ en relación al NO_3^- ó al K^+ que se encuentran normalmente en la solución de suelo (ver punto 2.3.4), se necesita una eficiencia mas alta para la absorción de fosfatos para satisfacer la demanda de las plantas.

Tabla 3.7 **Características de influjo de raíces de maíz de 18 días creciendo en una solución nutritiva** (Barber 1979).

Nutriente	I_{max} $\mu\text{Mol, cm}^{-1}, \text{s}^{-1}$	K_m mM	C_{min} mM
NO_3^-	1.0	12	4
$H_2PO_4^-$	0.4	3	0.2
K^+	2.0	17	2

3.1.11 Desarrollo en la absorción de iones

El sistema radicular intacto de una planta expone una superficie muy grande de su área al suelo (ver punto 2.3.6). Cuanto de esta superficie es capaz de absorber iones es una importante pregunta en nutrición vegetal, y que solo recientemente ha sido investigada. Claramente es de gran interés conocer que partes de las raíces absorben y traslocan nutrientes y cuales son las diferencias en el movimiento entre los nutrientes en este aspecto.

Contenido

Investigaciones en estos tópicos han sido desarrollados por Clarkson y sus colegas en Inglaterra. La técnica básica empleada por estos autores ha sido exponer una pequeña sección de la raíz de una planta intacta ante un trazador radioactivo mientras se suministra al resto de la raíz de la planta con la misma solución pero sin la fuente radioactiva. Esto se ha alcanzado al pasar el trazador radioactivo a través de un tubo plástico con una incisión conteniendo la sección radicular. De tales estudios fue posible investigar la absorción de una serie de nutrientes en diferentes secciones radiculares de una planta intacta. Varios hallazgos importantes han resultado de tales experimentos, probablemente los mas importantes son aquellos que relatan que los iones difieren considerablemente en su comportamiento individual. Experimentos con cebada y raíces de mostraron que el movimiento del Ca^{2+} a los tallos está restringido a las partes mas jóvenes de la raíz mientras que la absorción de K^+ y de fosfato, el movimiento radial a través de la raíz y su transporte hacia los tallos toma lugar fácilmente a través de todo el largo de la raíz. La diferencia básica del comportamiento del Ca^{2+} por un lado y el K^+ y el fosfato por el otro puede ser explicado en términos de estructura molecular, y especialmente en el desarrollo de la endodermis. Estos hechos, así como los caminos apoplásticos y simplásticos son considerados mas adelante en detalle en el punto 4.2.2.

Las evidencias que el K^+ y el fosfato se absorben en toda la extensión radicular sugieren que estos iones se mueven vía simplasto. Por otro lado así como la absorción de Ca^{2+} y su traslocación está localizada en la región de la punta de la raíz, indica que el Ca^{2+} sigue el camino apoplástico. Claramente, si este fuera el caso el movimiento radial del Ca^{2+} desde el córtex al tallo debería restringirse progresivamente a medida que la endodermis se vuelve mas suberizada. Evidencias de esta clase han sido provistas por Robards et al (1973).

La significancia del trabajo de Clarkson es que estableció claramente la relación entre la absorción de iones y la estructura radicular. Además, el uso de plantas intactas ha permitido considerar la fuerte posibilidad que el transporte entre la parte aérea y la raíz podrían proveer de un mensaje para coordinar las actividad de la raíz con la demanda del tallo. Estos mensajes pueden ser hormonales (ver Clarkson y Hanson, 1980). Además de estos hechos, sin embargo, el control de la absorción del NO_3^- puede depender del HCO_3^- proveniente del intercambio del HCO_3^- que deriva de la asimilación del NO_3^- en los tallos. Esto se ha establecido recientemente en plantas de ricino (Kirkby y Armstrong, 1980). Las relaciones parte aérea-raíz fueron ya sea ignoradas o no apreciadas en muchas investigaciones iniciales de estudios de absorción de iones, donde los investigadores usaban raíces cortadas o discos.

Otro aspecto en los estudios en la absorción de iones que ha recibido considerablemente atención es el uso de soluciones diluidas de nutrientes. En los estudios mas clásicos, de experimentos de soluciones nutritivas estáticas, la concentración de iones en particular el fosfato y el K^+ son usualmente muy en exceso a las encontradas en la solución del suelo (ver punto 2.3.4). En estos experimentos podían ocurrir demasiadas fluctuaciones de nutrientes y disminuciones, siendo de este modo muy difícil la interpretación de los resultados. El uso de soluciones nutritivas con concentraciones de iones bajas pero mantenidas constantemente simula la solución de suelo. Aquí un continuo suministro de iones reemplaza aquellos removidos por las raíces como resultado de la demanda de nutrientes creado por el crecimiento del vegetal. Esta técnica de monitorear los iones muy cercanamente a las raíces, relacionando estos valores a la absorción de nutrientes y el crecimiento vegetal permite lograr un equilibrio dinámico que puede estudiarse. Tales experimentos revelaron que las raíces de las plantas son extremadamente eficientes en la absorción de K^+ (Wild et al, 1974), NO_3^- (Clement et al, 1978), y otros iones (ver Clarkson y Hanson, 1980). Queda ahora pendiente relacionar estos hallazgos con el sistema suelo-planta en el campo.

3.2 Fotosíntesis y Asimilación de CO₂

3.2.1 Generalidades

La nutrición se ha definido ya como el suministro de un organismo con sus materias esenciales. Para todos los animales y la mayor parte de los microorganismos este alimento no solo contiene los elementos orgánicos esenciales sino también la fuente de una energía química por la cual se satisfacen las demandas de energía de los organismos. Para las plantas verdes la situación es bien diferente dado que las fuentes de nutrientes, CO₂, H₂O y iones inorgánicos, son de bajo estado energético y por lo tanto no son capaces de satisfacer los requerimientos energéticos de las plantas. La asimilación de estos nutrientes inorgánicos determina que necesiten energía. En las plantas verdes este requerimiento se satisface primariamente por la absorción de la luz. Esta habilidad única de las plantas verdes de absorber energía lumínica y convertirla en energía química es uno de los procesos biológicos mas importantes. Todos los otros organismos con excepción de unos pocos microorganismos, dependen de esta conversión energética.

La conversión de la energía lumínica en energía química se relaciona cercanamente a la conversión de CO₂ en compuestos orgánicos. Por décadas ambas reacciones: conversión de energía y fijación de CO₂ fueron tomadas como una única reacción compleja descrita por la ecuación:



Ahora se hace una clara distinción entre la conversión energética y la asimilación de CO₂. En la terminología moderna, la palabra fotosíntesis se aplica a procesos donde un sistema de pigmentos absorbe radiaciones electromagnéticas y las convierte en formas químicas de energía, que están disponibles para el crecimiento en un ambiente en particular.

3.2.2 Absorción de luz y flujo de electrones

En las plantas superiores la absorción de la luz se efectúa por la clorofila y los carotenoides (Figura 3.16). Estos son constituyentes del grana lamellae (tilacoides) de los cloroplastos (foto 4.4). El detalle único de estos pigmentos es la habilidad de absorber luz y convertirla en energía química. Otras partículas coloreadas son también capaces de absorción lumínica pero la energía se disipa ya sea como calor o como luz en forma de fluorescencia o fosforescencia.

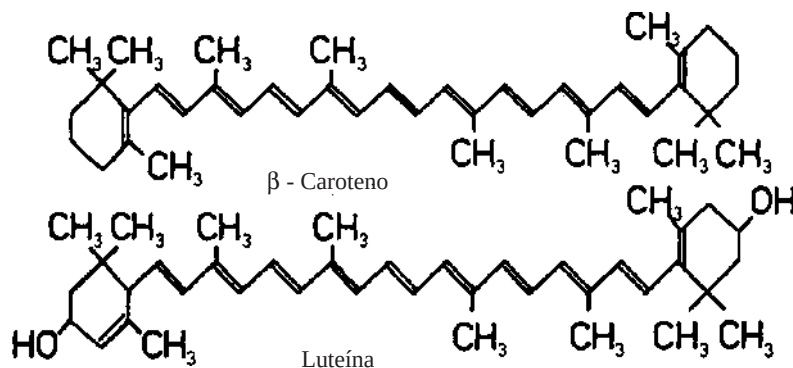
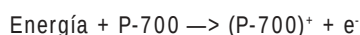


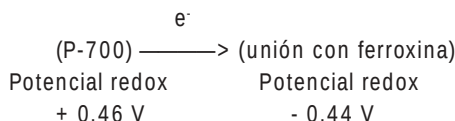
Figura 3.16 Estructura molecular de los carotenoides, b-caroteno y luteína.

El proceso básico en la fotosíntesis es la absorción de la luz por pigmentos que inducen un flujo de electrones (energía cinética), que se convierte en energía química. Las formas últimas de energía química en que termina este proceso son el ATP y NADPH. En las plantas superiores dos fotosistemas son responsables de esta conversión de energía; los fotosistemas I y II. Estas dos unidades fotosintéticas consisten en cerca de 400 moléculas de clorofila y pigmentos adicionales tales como carotenos y carotenoides. En algunas algas también están presentes las ficobilinas que funcionan como absorbentes de luz. Las funciones de estos pigmentos consiste en absorber esta energía lumínica y transformarla por resonancia inductiva en una molécula especial de clorofila, que tiene una función única en este fotosistema. En el fotosistema I esta molécula particular de clorofila se conoce como pigmento 700 (= P-700) que tiene su máximo de absorción a 700 nm. El P-700 difiere del resto de las moléculas de clorofila en que tiene su máximo de absorción a una longitud de onda algo mas larga. La energía lumínica absorbida por los carotenos, carotenoides, clorofila b y por las molécula de clorofila 'normal' en el fotosistema I se transfiere al P-700 de modo de inducir la emisión de un electrón.



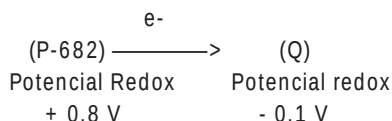
Este es el proceso básico que inicia el flujo de electrones. El pigmento en la unidad fotosintética actúa así como un túnel dirigiendo la energía absorbida a una molécula P-700. Este proceso efectúa la oxidación del P-700 y libera un electrón.

Se supone que el aceptor de electrones en este proceso particular está unido a la ferredoxina. Su potencial redox estándar es bajo (- 0.44 V) en comparación con el del P-700 (+ 0.46). El electrón eyectado del P-700 tiene así que moverse en contra de un gradiente de potencial.



Este transporte 'cuesta arriba' requiere energía que últimamente deriva de la energía lumínica absorbida por los pigmentos del fotosistema I.

El fotosistema II funciona de manera análoga al fotosistema I. En el fotosistema II el emisor de electrones también es una molécula de clorofila a, pero en este caso la absorción máxima es a 682 nm. Se conoce como P-682. El aceptor de electrones del P 682 se designa normalmente como Q (= estrujador) debido al hecho que su presencia 'estruja' la fluorescencia. Se supone que el aceptor primario del fotosistema II es una plastoquinona (Amesz, 1977). Como el potencial redox estándar del P-682 es + 0.8 V, la transferencia de electrones del P-682 a Q también es un proceso 'cuesta arriba' que requiere energía, por la luz absorbida por los pigmentos del fotosistema II.



En las plantas superiores estos dos fotosistemas funcionan en serie y son componentes de un camino de transporte de electrones desde el agua al NADP⁺. Esto significa que el

Contenido

$$2\text{H}_2\text{O} \longrightarrow 4\text{H}^+ + 4\text{e}^- + \text{O}_2$$

Diagram illustrating the electron transport chain in photosynthesis, showing the flow of electrons (e^-) and the standard redox potential (V) on the left axis.

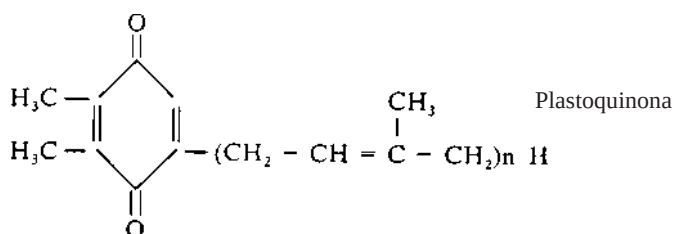
The components and their approximate redox potentials are:

- H_2O (oxidized to $2H^+ + \frac{1}{2}O_2$)
- Mn** (Manganese)
- P680** (Photosystem II)
- Q** (Quinone)
- PQ** (Plastoquinone)
- Cytochr. b_6/f PC** (Cytochrome complex)
- P700** (Photosystem I)
- Sol. ferredoxina** (Soluble ferredoxin)
- HNO_2** (Nitrite)
- O_2** (Oxygen)
- $NADP^+$** (Nicotinamide adenine dinucleotide phosphate)

The flow of electrons is indicated by arrows:

- Electrons flow from H_2O to **Mn** and **P680**.
- Electrons flow from **P680** to **Q** and then to **PQ**.
- Electrons flow from **PQ** to **Cytochr. b_6/f PC** and then to **P700**.
- Electrons flow from **P700** to **Sol. ferredoxina**.
- Electrons flow from **Sol. ferredoxina** to **HNO_2** and **$NADP^+$** .
- Electrons flow from **Sol. ferredoxina** to **O_2** .
- Electrons flow from **P700** back to **Q** (cyclic electron flow).

Los electrones suministrados por el H₂O son transferidos al P-682 como ya se ha descrito, y luego pasan a un compuesto Q con un potencial redox mas negativo. Desde Q (supuestamente una quinona) los electrones se mueven energéticamente 'cuesta abajo' siguiendo el creciente potencial redox de la plastoquinona, citocromo b/ o complejo citocromo f, plastocianina y P-700 como se muestra en la Figura 3.17.



La plastocianina es una proteína ácida que contiene dos átomos de cobre por molécula. Se la llama 'proteína azul'. Desde el P-700 se da un transporte adicional 'cuesta arriba' como ya se indicó llevando los electrones desde un potencial redox + 0,46 V a un potencial redox - 0,44 V. Estos dos transportes 'cuesta arriba' de la cadena de transporte fotosintética de electrones el P-700 y P-682 están indicados por las flechas verticales en la Figura 3.17. A causa del patrón zigzagante de este esquema también se lo conoce como el esquema Z.

Se supone que el aceptor de electrones del P-700 está unido a una ferredoxina. Los electrones son luego transferidos a una ferredoxina soluble. Las ferredoxinas son proteínas estables Fe-S. Como puede verse en la Figura 3.18, el Fe está coordinado a los átomos de S de la cisteína y también al S inorgánico. Es improbable así que los citocromos, ferredoxina Fe no esté presente en la forma haem. Boardman (1975) reporta que los cloroplastos contienen una forma soluble de ferredoxina y una ó mas membranas unidas a la ferredoxina. La forma soluble tiene un peso molecular de 12000 y contiene dos átomos de Fe y dos átomos de sulfuro inorgánico por molécula (Arnon 1967).

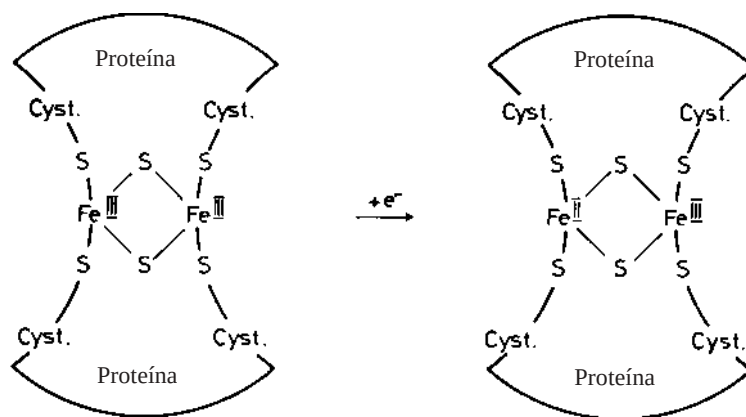


Figura 3.18. Modelo propuesto del modelo Fe-S en la ferredoxina soluble, a la izquierda la forma oxidada y a la derecha la forma reducida.

En la forma oxidada los átomos de Fe están presentes como Fe^{III} mientras que en la forma reducida los átomos de Fe están como Fe^{II}. La ferredoxina soluble actúa así como un transportador de electrones. Los electrones unidos así a la ferredoxina pueden reciclarse a la plastoquinona induciendo un flujo cíclico de electrones que produce la 'fosforilación cíclica'. Este proceso será considerado en la sección próxima.

La ferredoxina es el primer compuesto redox estable de la cadena fotosintética de transporte de electrones. Su potencial redox negativo (- 0.43 V) significa que puede reducir varias sustancias tales como el NADP⁺, nitritos, O₂, sulfatos y proteínas haem (ver Figura 3.19). En el curso normal de transporte fotosintético de electrones la ferredoxina se oxida enzimáticamente por la ferredoxina NADP reductasa que reduce el NADP⁺ a NADPH. El transporte de electrones en la cadena fotosintética de transporte de electrones termina así con la reducción del NADP⁺ a NADPH. En esta forma reducida la coenzima nicotinamida adenina dinucleótida (=NADP⁺= NADPH oxidado = forma reducida) representa un potencial de nivel de energía mas alto.

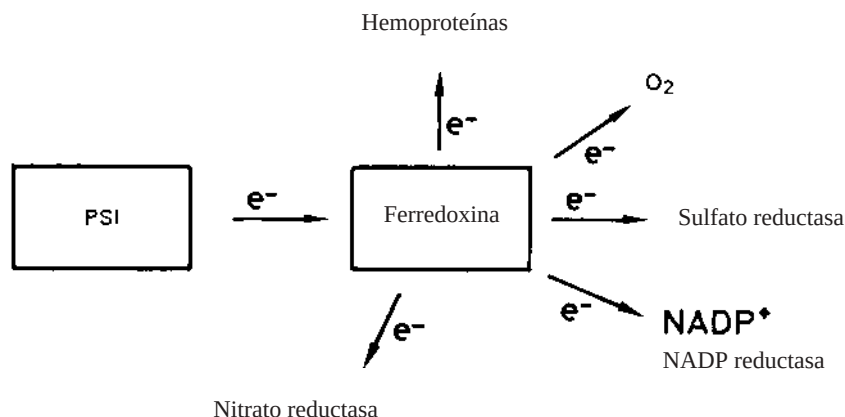


Figura 3.19 Posibles aceptores de electrones de la ferredoxina.

A medida que los electrones reducen $NADP^+$ a $NADPH$ originados del H_2O , el proceso total de esta reducción se describe por la ecuación:



Este proceso endergónico requiere aproximadamente 220 kJ Mol^{-1} por $NADPH$ producido. La energía es provista por la energía lumínica atrapada por los fotosistemas I y II. Se supone que la eyección de un electrón (un evento fotoquímico) del P-700 así como del P-682 requiere un fotón cada uno. Siendo que la reducción del $NADP^+$ requiere 2 electrones se necesita un total de 4 fotones. Un mol de fotones (= 1 Einstein= mol de fotón) de luz roja a una longitud de onda de 680 nm tiene un contenido de energía cercano a 176 kJ. De aquí que la energía total de 4 fotones moles absorben una cantidad de 704 kJ. Esta cantidad de energía excede el total de energía química producido por procesos fotosintéticos. El total de energía química producida es la suma de la energía requerida para la producción del $NADPH$ (220 kJ) y la síntesis de ATP (32 kJ). De aquí que el esquema Z es energéticamente posible, permitiendo una pérdida razonable en la conversión de la energía lumínica en energía química (Walker 1970).

La cadena fotosintética de transporte de e^- , como se muestra en la Figura 3.17, provee solamente un esquema de las reacciones que toman lugar en el proceso. Los detalles son más complicados y aún necesitan ser dilucidados. Se acepta actualmente que en general la cadena comprende tres complejos supramoleculares de membrana ... (Haehnel 1984). Estos son los complejos fotosistema II, el citocromo b, complejo f y el complejo fotosistema I. El complejo fotosistema II consiste en varios polipéptidos a los cuales están unidas las clorofilas y carotinas. Contiene quinonas y probablemente dímeros Mn^{III}/Mn^{IV} implicados en la fotólisis (oxidación del H_2O). El citocromo b, complejo f comprende polipéptidos con citocromos adheridos y proteínas FeS_2 que también están relacionadas en el transporte de e^- . El transporte de electrones entre el fotosistema II y el citocromo b, complejo f está unido por la plastoquinona, que está en cantidades abundantes en las membranas tilacoides. El fotosistema I comprende varios polipéptidos a los cuales están adheridos las moléculas de clorofila y unidas a ferredoxinas con centros FeS_2 .

Contenido

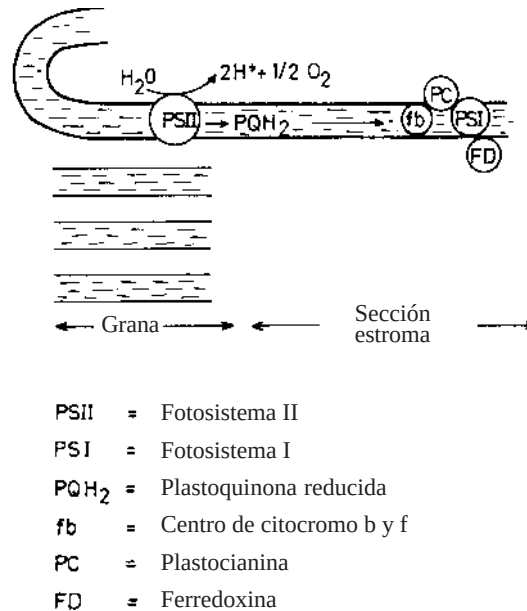


Figura 3.20 Arreglo de fotosistemas I y II y otros sistemas redox en la membrana tilacoide.

El problema real para entender la cadena de transporte de e^- de la fotosíntesis es el hecho que el fotosistema I y II no están conectados tan cercanamente como se muestra en la Figura 3.17. Ellas funcionan en series, aunque el arreglo espacial de ambos sistemas no favorece a tal proceso. La membrana interna del cloroplasto (membrana tilacoide) tiene secciones donde la membrana está compartimentada formando la grana. Otras secciones se dan cuando solo una única membrana simple está presente (sección estroma). Actualmente existe mucha evidencia que el fotosistema II está localizado en la tilacoide compartimentada (grana) mientras que el fotosistema I está en la tilacoide estromática (Haehndel 1984). El transporte de electrones entre ambos sistemas está mediado por la plastoquinona que se cree es fácilmente móvil en la membrana tilacoide (Figura 3.20).

3.2.3 Fotofosforilación

En la conversión de energía fotosintética, la luz induce un flujo de electrones capaz de proveer la energía necesaria para la síntesis del ATP y la reducción del NADP^+ . Ambas coenzimas contienen energía química originalmente atrapada en forma de luz por los pigmentos de los cloroplastos.

Se han propuesto tres hipótesis diferentes para considerar el mecanismo del transporte acoplado de electrones y la síntesis de ATP (= fotofosforilación). En el primero, la hipótesis química, se supone que hay una reacción directa entre los transportadores de electrones de la cadena fotosintética de transporte de electrones y las enzimas sintetizadora ATP, en la cual se forman compuestos intermedios de alta energía. En la segunda hipótesis, ó conformacional, se sugiere que el flujo de electrones conduce a un cambio conformacional de la proteína de la enzima efectivamente. **Contenido**

ADP al ATP. La tercera, que ahora es la hipótesis aceptada mas generalmente, es la que puso en boga Mitchell (1961, 1966, 1978). Mitchell propuso que el flujo de electrones a través del sistema de moléculas transportadoras ya vista en la sección precedente, empuja los protones (H^+) a través de la membrana de los cloroplastos. Esto resulta en un gradiente electroquímico de protones a través de la membrana. El gradiente contiene dos componentes, una concentración de H^+ y un potencial eléctrico. La diferencia de potencial electroquímico (pmf =fuerza motriz de los protones) del gradiente puede ser así descrita como:

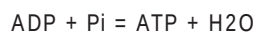
$$pmf = DH^+ + Df$$

donde

DH^+ = gradiente de protones a través de la membrana

Df = gradiente eléctrico a través de la membrana

La fuerza motriz de los protones provee la energía para la síntesis de ATP la cual es la reversa de la reacción ATPase (ver punto 3.1.5.) (Jagendorff 1977).



La hipótesis quimiosmótica ahora está bien respaldada por evidencias experimentales. La relación entre flujo de electrones y la formación de un gradiente de protones ha sido especialmente bien documentada. Portis y McCarty (1974) también han demostrado que la tasa de fosforilación en los cloroplastos depende críticamente de la magnitud de gradiente de pH a través de la membrana tilacoide.

El mecanismo por el cual el transporte de electrones es capaz de inducir un gradiente de protones depende de la naturaleza de los componentes de transporte de electrones y su localización en la membrana. La figura 3.21 muestra tal arreglo. La separación de los protones se efectúa si un transportador de H (plastoquinona) reacciona con un transportador de electrones. Este el caso cuando el fotosistema II transfiere el e^- a la plastoquinona. La reducción de la plastoquinona requiere $e^- + H^+$:

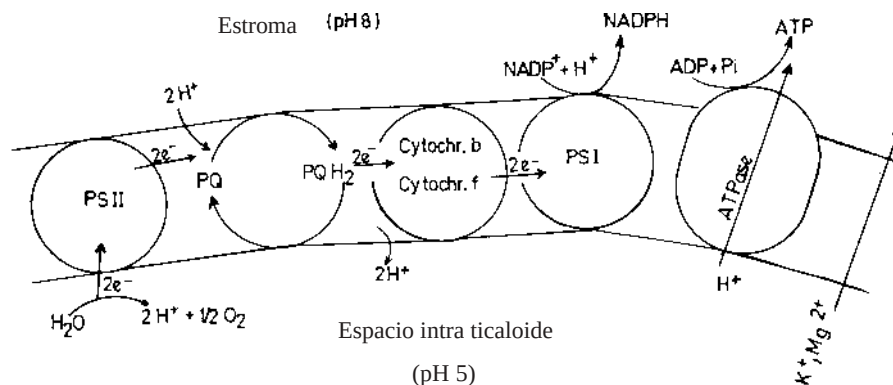
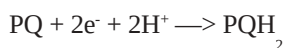


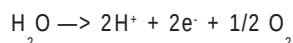
Figura 3.21 Acoplamiento del flujo de electrones, separación de protones y síntesis en la membrana tilacoide.

Contenido

Así el H^+ en esta reacción se extrae del estroma. La reducción del citocromo b, complejo f requiere solo e^- . Así cuando se reduce por la plastoquinona (PQH_2), el H^+ se libera y se secreta dentro del espacio intratilacoide.

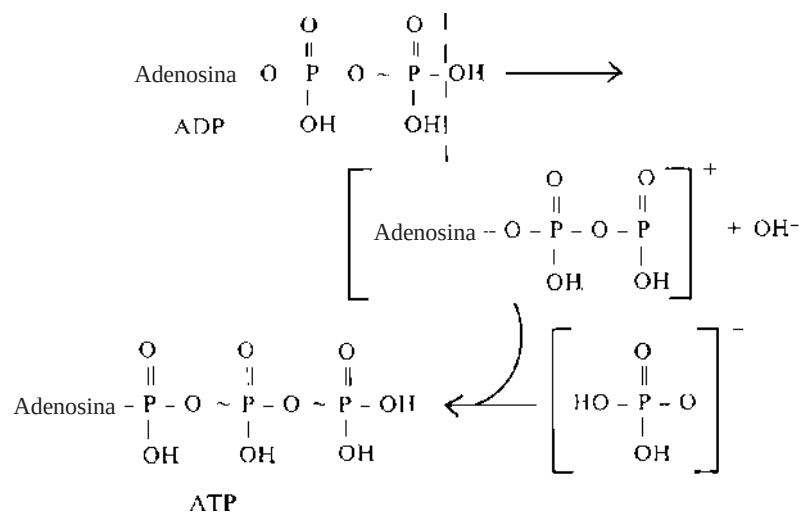


Este proceso deja el estroma alcalino y el espacio intratilacoide ácido. La acidificación adicional de este espacio intratilacoide es efectuado por la fotólisis del H_2O .



El medio alcalino en el estroma favorece la formación de ATP por el ATPase, que aparenta localizarse en proyecciones parecidas a botones de la membrana en la matriz (ver figura 3.21). Jagendorf (1977) sugiere que el gradiente de protones a través de la membrana permite a la enzima dividir el ADP en OH^- y el catión ADP^+ , el cual reacciona espontáneamente con el fosfato inorgánico para formar ATP. El OH^- se libera dentro del espacio interior.

La disociación del ADP en ADP^+ y OH^- se favorece por el pH mas bajo del compartimiento interior tilacoide, dado que el OH^- formado se neutraliza por el exceso de H^+ . La síntesis de ATP descarga así un electropotencial y un gradiente de pH a través de la membrana. De acuerdo con el esquema mostrado abajo la síntesis de una molécula de ATP 'consume' un H^+ . Hay mucha evidencia experimental, sin embargo, que no es consistente con que H^+/ATP tenga una relación de unidad, sino que indica mas bien una relación de $2H^+$ ó aún $3 H^+$ por cada ATP producido (Jagendorff 1977). Si el sistema ATPase es como el representado en la Figura 3.21 podría esperarse una relación de $2H^+/ATP$. Desde un punto de vista termodinámico se ha sugerido una relación de 3 ó 4 H^+/ATP .



El gradiente de protones a través de las membranas tilacoides puede considerarse como un almacenamiento de energía libre con un componente químico ($D H^+$) y un componente eléctrico ($D f$). Medir este último componente es difícil. No solo difieren considerablemente los gradientes observados de potencial (10 a 100 mV) sino también existe ciertas dudas acerca de los resultados obtenidos. Generalmente se supone que $D H^+$ es mas importante que $D f$ para la síntesis

Contenido

El gradiente de potencial también depende del contraflujo de cationes (antiporte) inducidos por la secreción del H^+ de la parte interior de la tilacoide. Así la luz no solo dispara un flujo de electrones en la membrana y una separación de protones sino también un flujo de cationes en el estroma (Pflüger 1974). Este antitransporte de cationes tiene significancia fisiológica, dado que previene el establecimiento de un potencial eléctrico (> 350 mV) demasiado alto a través de la membrana, que podría ser detrimental para el sistema. La presencia de un alto electropotencial podría también ejercer una contrapresión e impedir así el flujo de electrones. El flujo de electrones es controlado por la relación ATP/ADP en el estroma; una relación alta impide, y una relación baja promueve la formación de ADP ajustando así la fotofosforilación a las demandas fisiológicas. El actual proceso enzimático de formación de ATP no está todavía bien entendido y es muy posible que además de un gradiente de protones, la conformación de proteínas enzimáticas puede jugar un rol en la fosforilación del ADP.

Un pre-requisito esencial para la hipótesis quimiosmótica es la existencia de un gradiente de protones a través de la membrana. Este puede ser efectuado por un transporte de electrones del agua al NADP⁺ que se muestra en esquema de la Figura 3.17. Además de este flujo 'linear' de electrones, puede ocurrir sin embargo, un flujo 'cíclico' de electrones. En este caso la unión ferredoxina reduce la plastoquinona (PQ), que una vez mas suministra electrones a la cadena fotosintética de transporte de electrones (ver figura 3.17). El transporte de electrones de la plastoquinona al citocromo resulta en una separación de protones y levantando así un electropotencial a través de la membrana. Este flujo cíclico de electrones produce lo que se llama fosforilación cíclica. Durante el flujo cíclico de electrones no se produce ningún ADPH. Este sistema puede ajustarse a los requerimientos fisiológicos (Arnon 1977). Raghavendra y Das (1978) reportaron que la relación fosforilación cíclica /no cíclica aumenta cuando aumenta la intensidad de la luz. Esto sugiere que bajo una alta condición de intensidad lumínica el consumo de NADPH es limitado debido a la falta de CO_2 y requiriendo así mas ATP.

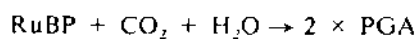
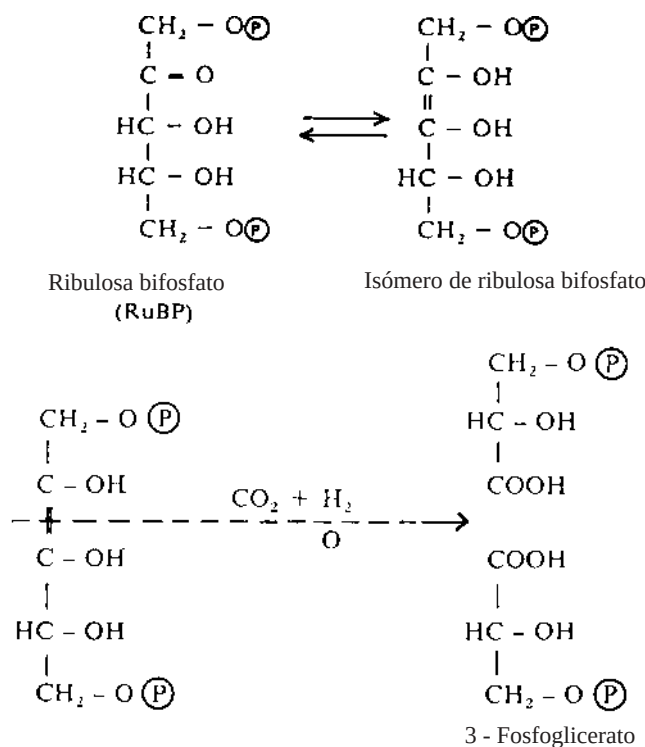
La fosforilación oxidativa en las mitocondrias se efectúa por un mecanismo análogo. En la respiración como en la fotosíntesis, el flujo de electrones ocurre a lo largo del gradiente electropotencial construido por un cierto número de sistemas redox. Como el flujo de electrones en la respiración está acoplado con la síntesis de ATP y por el consumo de oxígeno, se lo llama fosforilación oxidativa. Ambos procesos de fosforilación pueden desacoplarse por un cierto número de productos químicos. El desacoplador mejor conocido de la fosforilación oxidativa es el 2,4 dinitrofenol (2,4 DNP), otros desacopladores son: arsenato, ouabain y ácidos grasos de cadena larga (Stoner et al, 1964). La fosforilación se desacopla por un grupo de reactivo que incluye el NH_3 y las aminas alifáticas. Estos compuestos químicos no afectan directamente el transporte de electrones, pero inhiben la síntesis de ATP. Este efecto depende probablemente de la capacidad de estos compuestos de disminuir el gradiente de concentración de H^+ a través de la membrana al aumentar la permeabilidad de membrana al H^+ .

3.2.4 Asimilación de CO_2 y ciclo de Calvin

La asimilación del CO_2 fotosintético es el proceso primario por el cual el C inorgánico se convierte en formas inorgánicas atrápando simultáneamente energía producida por la reacción de la luz en la fotosíntesis. La asimilación del CO_2 es de importancia primordial para la producción de material orgánico, así como también para el almacenamiento de energía en forma química. El CO_2 se asimila por la carboxilación de la ribulosa bífosfato (RuBP). El proceso actual es mas complicado que el presentado en el esquema de abajo (Akazawa 1979). La reacción total muestra que además de un CO_2 , una molécula de agua es aceptada por la RuBP y requerida para la síntesis de 2 m

Contenido

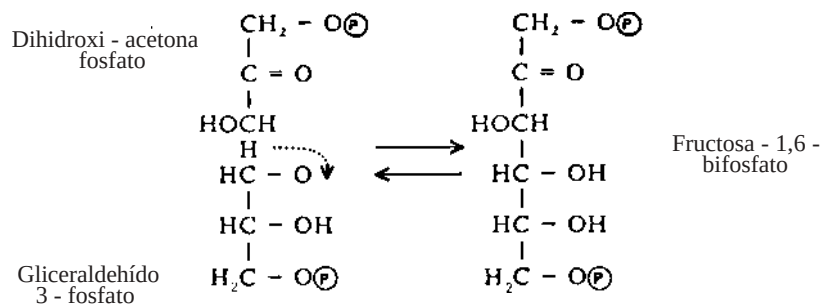
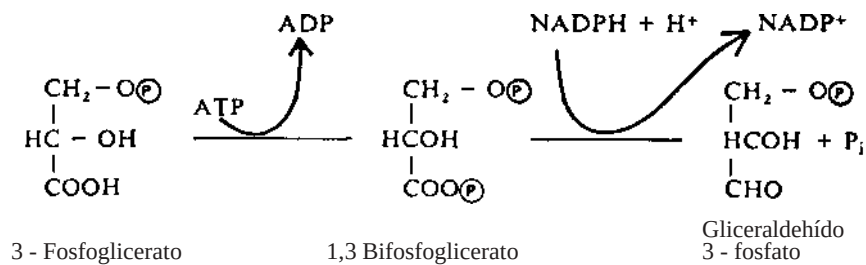
fosfoglicerato (= PGA). De acuerdo a Cooper et al (1969) el CO_2 antes que el HCO_3^- es aceptado por la RuBP. Por un largo tiempo la actividad y el K_m de la enzima catalizadora RuBP carboxilasa parecía ser demasiado bajo para la tasa de asimilación del CO_2 medida en vivo. Investigaciones mas recientes, sin embargo, han demostrado que la actividad depende mucho del pH y la concentración del Mg^{2+} en el estroma (Bassham 1979).



Como se muestra en la Figura 3.21 la reacción fotosintética de la luz dispara la absorción del Mg^{2+} en el estroma en intercambio por el H^+ , proveyendo así condiciones óptimas para la carboxilasa RuBP. Las actividades obtenidas bajo estas condiciones están de acuerdo con las tasas de CO_2 encontradas en vivo (Kelly et al 1976). La reacción de carboxilación es una reacción exergónica y por lo tanto no requiere energía adicional. La carboxilasa RuBP cataliza el primer paso de la secuencia cíclica de reacciones que fue dilucidado por Calvin y sus colaboradores (Calvin 1956), (Bassham y Calvin 1957). Todas las enzimas que catalizan los variados pasos de este ciclo están localizados en los estromas de los cloroplastos.

Los dos pasos siguientes a la reacción de carboxilación requieren energía en forma de ATP y NADPH y es en este momento del proceso de asimilación del CO_2 que se requieren los productos formados durante la reacción lumínica (ver Figura 3.21). El fosfoglicerato (PGA) se reduce a gliceraldehído 3-fosfato. Como en esta reacción consume energía el fosfoglicerato debería estar cargado con energía antes que la reacción pueda proceder. Esta reacción inicial es efectuada por el ATP. El 1,3 bifosfoglicerato así sintetizado luego se reduce por NADPH a gliceraldehído 3-fosfato. Esta es el primer azúcar (triosa fosfato), sintetizada en la secuencia de reacciones de la asimilación d

Contenido



El gliceraldehído 3-fosfato es un producto primario en la síntesis de los azúcares. Esta molécula es rápidamente convertida a su isómero, hidroxiacetona fosfato, y en la presencia de aldolasa ambas moléculas reaccionan para formar fructosa-1,6-bifosfato una hexosa fosforilada.

La fructosa-1,6-bifosfato es un precursor de otras hexosas incluyendo la glucosa y sus polímeros. Así puede seguir una serie directa de reacciones conduciendo a la asimilación del CO_2 vía triosa fosfato a la fructosa-1,6-bifosfato y todos los demás carbohidratos. Algunos de estos compuestos tales como el almidón, la sucrosa y la inulina son compuestos de almacenamiento de energía, mientras que otros como la celulosa, hemicelulosa y pectinas juegan un rol significativo como constituyentes de las estructuras celulares. La triosa fosfato puede usarse para síntesis de carbohidratos requeridos en el metabolismo, o en la regeneración del aceptor de CO_2 , la ribulosa difosfato. La secuencia de reacción por las cuales la ribulosa difosfato se regenera se conoce como el ciclo de Calvin. Este se muestra en la Figura 3.22. La regeneración es un complejo proceso donde están implicados fosfato azúcares con diferente número de átomos de C. Siguiendo la serie de reacciones indicadas en el paso (1) de la Figura 3.22 puede observarse que dos moléculas triofosfato se condensan para formar una molécula fructosa difosfato, la cual al dividirse el grupo fosfato se transforma en fructosa monofosfato. En la reacción indicada por (2) una molécula triosa fosfato reacciona con el monofosfato fructosa para formar tetrosa fosfato y fosfato pentosa (xilosefosfato). El tetrosefosfato (fosfato eritrosa) y una molécula adicional de fosfato triosa se condensan para formar heptosa bifosfato (sedoheptulosa bifosfato) como se indica en (3). El grupo fosfato se divide en heptosa bifosfato formando así una heptosa monofosfato. Este reacciona con una molécula adicional de triosa fosfato como se muestra en la reacción (4) para dar dos pentosas fosfatos (xilosa fosfato y ribosa fosfato). Todos estos pasos de reacciones e

Contenido

resultan en la formación de pentosa fosfato, que una vez mas se convierte en el isómero ribulosa monofosfato. Así en el ciclo de la reacción total, 5 triosa fosfatos se convierten en 3 pentosa fosfatos. Estos son fosforilados por el ATP formando así el aceptor primario CO_2 ribulosa bifosfato.

El proceso tal puede ser descrito como:

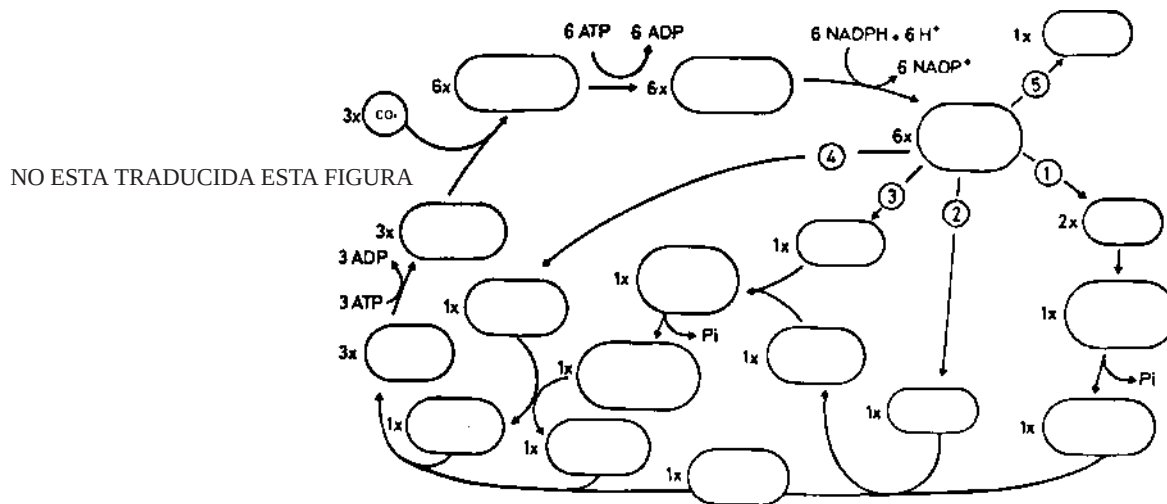
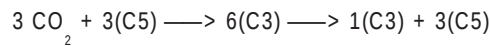


Figura 3.22 El ciclo de Calvin

Esta asimilación de 3 moléculas de CO_2 requiere 9 moléculas de ATP y 6 moléculas de NADPH. Así para la asimilación de una molécula de CO_2 , se necesitan 3 moléculas de ATP y 2 de NADPH. Esto demuestra que el proceso requiere más ATP que NADPH. Para suministrar esta relación deben ocurrir tanto la fosforilación cíclica como la no cíclica, ya que una fosforilación no cíclica, solo supe ATP/NADPH en una relación 1:1 (Figura 3.21). La fosforilación cíclica se ajusta a la relación requerida ATP/NADPH en el ciclo de reducción del C.

Los niveles de NADPH y ATP regulan el ciclo de Calvin. En la oscuridad las concentraciones de NADPH y ATP en los cloroplastos bajan de modo tal que la reducción del 3-fosfoglicerato no solo se detiene, sino también toma lugar una reacción reversa llamada la oxidación de la triosa fosfato a 3-fosfoglicerato (Lendzian y Bassham, 1976). Bajo condiciones de oscuridad la fructosa bifosfato fosfatasa y sedoheptulosa bifosfato fosfatasa también son inactivadas. El ciclo de Calvin así se bloquea. Si la luz desaparece se observa la aparición inmediata del 6-fosfogluconato. Este es un importante intermediario del llamado ciclo oxidativo pentosa fosfato, en la cual la hexosa fosfato se degrada y eventualmente se forman intermediarios del camino glicolato (ver mas adelante). Las condiciones de oscuridad inician el proceso de respiración y se oxida el almidón acumulado en los cloroplastos, mientras que bajo condiciones lumínicas algo de la triosa fosfato se convierte en almidón y se almacena en el cloroplasto. A la inversa del ciclo oxidativo pentosa fosfato (ciclo OPP), el ciclo de Calvin se caracteriza por un paso de reducción y por lo tanto se llama ciclo reductivo pentosa

Contenido

3.2.5 Fotorespiración y el camino glicolato

No toda la energía y el poder reductor producido en el camino fotosintético descrito precedentemente puede ser totalmente utilizado por las plantas. Se ha demostrado que aunque haya una absorción neta de CO_2 por las plantas verdes, ocurre un eflujo de CO_2 que es mayor en la luz que en la oscuridad. El eflujo de CO_2 es acompañada por una absorción estimulada de O_2 . La respiración estimulada por la luz se llama fotorespiración.

El camino C (camino glicolato) en el proceso de la fotorespiración se muestra en la Figura 3.23. Los pasos individuales de esta secuencia de reacciones han sido revisados por Tolbert (1979). La ribulosa bifosfato carboxilasa (RuBP), la enzima responsable por la asimilación del CO_2 , también es la primera enzima del camino del glicolato (= camino C); además de su función carboxilante, esta enzima también es una oxigenasa. Puede oxidar la RuBP especialmente bajo condiciones donde el O_2 está presente en abundantes cantidades y el CO_2 sólo en bajas concentraciones. Se supone que el CO_2 y el O_2 compiten por el mismo centro reactivo de la RuBP carboxilasa-oxigenasa; este centro es un residuo de lisina (Lorimer, 1981).

Como se muestra en la figura 3.23, el primer paso (reacción 1) es la partición de la RuBP en fosfoglicolato y fosfoglicerato; este paso es una reacción de oxigenasa y consume una molécula de O_2 por cada división de molécula de RuBP. El fosfoglicerato resultante es un metabolito del ciclo de Calvin y puede reducirse a fosfato 3 gliceraldehído. Este fosfoglicolato se convierte en glicolato por una fosfatasa que divide el fosfato inorgánico (Reacción 2). El glicolato formado así puede liberarse por el cloroplasto y entrar en un peroxisoma; los peroxisomas son microcuerpos frecuentemente asociados con los cloroplastos y separados del citoplasma por una membrana. Los peroxisomas contienen varias enzimas, incluyendo oxidasas y catalasas. En el peroxisoma el glicolato está oxidado a glioxilato por una oxidasa-glicolato (Reacción 3); esta reacción consume una molécula de O_2 y produce una molécula de H_2O_2 por cada molécula oxidada de glicolato. El H_2O_2 formado se divide en media molécula de O_2 y una de H_2O por una catalasa (Reacción 4). El glioxilato es así aminado por una aminotransferasa y convertido en glicina (Reacción 5). La glicina así formada puede ser transferida a una mitocondria donde está sujeta a una descarboxilación oxidativa; ésta es una reacción compleja que puede ser subdividida en varios pasos. En el primer paso (Reacción 6a) la glicina es oxidada (deshidrogenada) por una glicina-deshidrogenasa formando el correspondiente imino-ácido; en un segundo paso (Reacción 6b) el imino-ácido es desaminado y el amonio es liberado, formándose una molécula de glioxilato. El compuesto C-2 es así dividido en dos compuestos C-1: CO y $=\text{CH-OH}$, por descarboxilación (Reacción 6c). El radical $=\text{CH-OH}$ es transferido al ácido tetrahidrofólico (THFA), una co-enzima implicada en la transferencia de grupos C-1 (Reacción 6d). El THFA transfiere este grupo C-1 (hidroximetil) a una molécula adicional de glicina, formándose así serina (Reacción 7). La serina puede convertirse luego por una serie de pasos en fosfoglicerato que puede ser absorbido por el ciclo de Calvin.

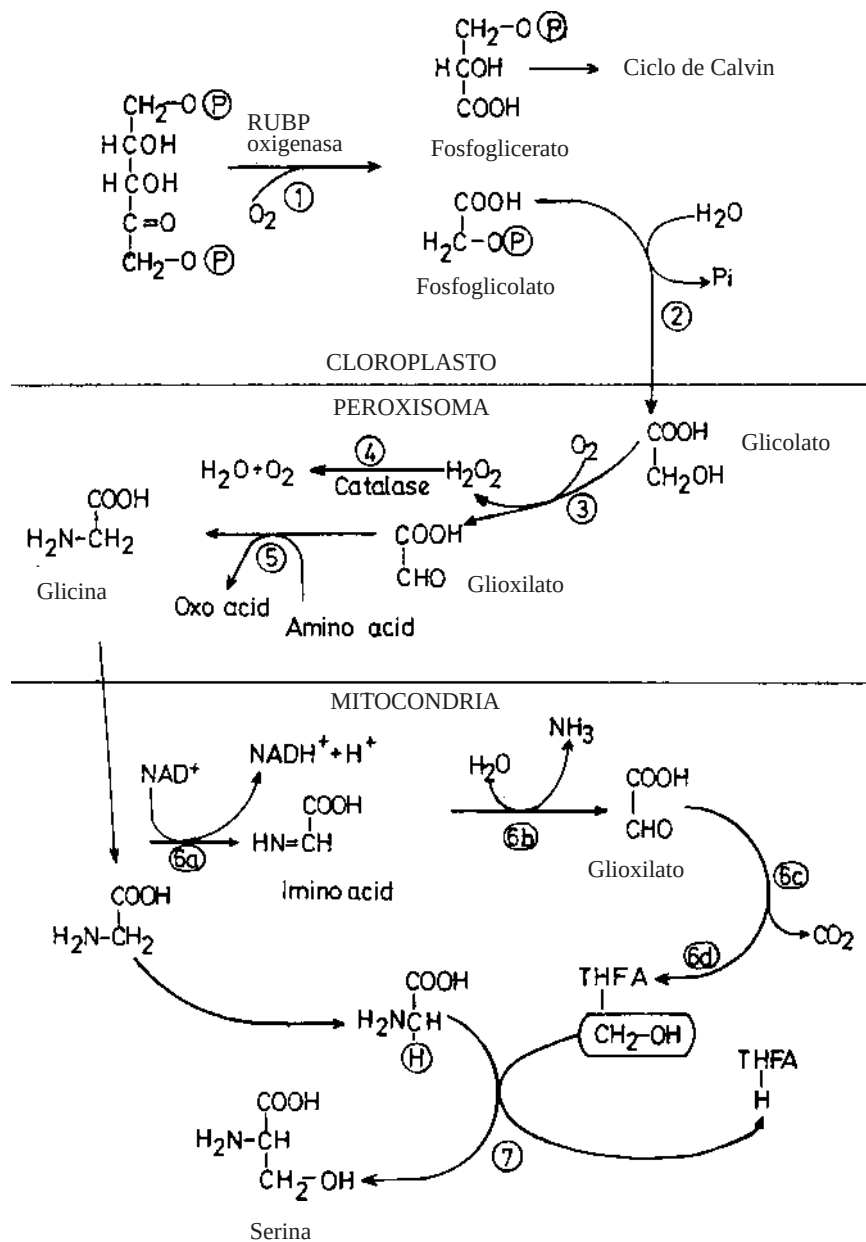


Figura 3.23: Secuencia de reacciones del camino del glicolato.

De la secuencia de reacciones del camino del glicolato mostrados en la figura 3.23, es claro que el O_2 es absorbido y se liberan CO_2 , H_2O y NH_3 . Esto resulta finalmente

Contenido

orgánico y de N orgánicamente unido. La fotorespiración aparece así como un proceso de derroche pudiendo drenar cerca del 50 % del C asimilado.

A concentraciones atmosféricas normales de CO_2 y O_2 , a 25 °C, la relación de carboxilación-oxygenación es aproximadamente 4:1 (Ogren, 1984). La significancia fisiológica de este proceso no es aún clara; se han considerado las sugerencias de que es una importante síntesis de aminoácidos, el desecho de un poder reductor en exceso, o la protección de la planta ante una toxicidad por altos niveles de O_2 (Jackson y Volk, 1970; Tolbert, 1979; Zelitch, 1979). Woolhouse (1978) discutió el impacto de la fotorespiración en la producción de cultivos.

Debería enfatizarse que en la parte final del camino del glicolato en las mitocondrias, el NH_3 se libera por la degradación de la glicina (Reacción 6b); se cree que el NH_3 es reasimilado (Keys et al. 1978). Como su reciclado en el camino del glicolato puede ser bastante alto en condiciones óptimas; es posible sin embargo que algo del NH_3 producido sea liberado a la atmósfera. Esta sugerencia es consistente con los estudios de Stutte et al. (1979), quien encontró que las pérdidas de NH_3 gaseoso en Soja aumentaban linealmente con la temperatura.

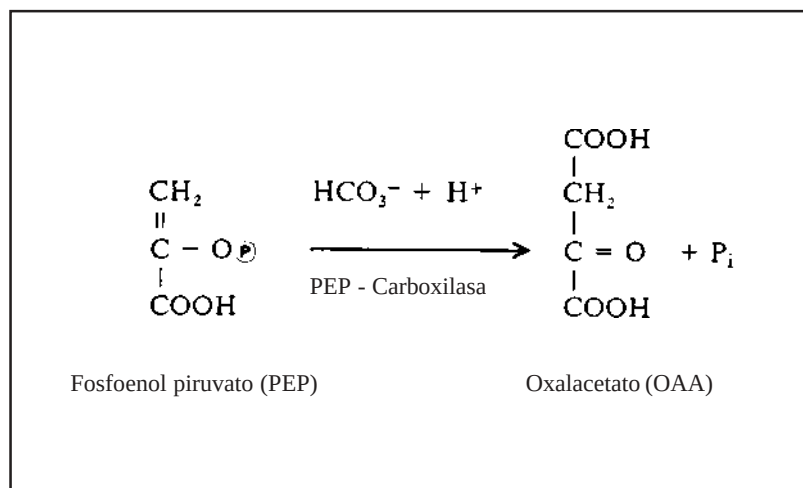
La fotorespiración es influida en gran parte por factores externos; generalmente todos los factores que favorecen la reacción lumínica de la fotosíntesis, tales como la alta intensidad lumínica y altas temperaturas, conducen a condiciones que serían favorables al camino del glicolato. Alta intensidad lumínica combinada con altas temperaturas resultan en un abundante nivel de RuBP; esto está asociado con un alto nivel de O_2 producido por fotólisis y un bajo nivel de CO_2 a causa de una alta tasa de asimilación de CO_2 . Estas condiciones son exactamente aquellas que promueven las reacciones del camino del glicolato. Además la actividad fotosintética alta, resulta en un aumento de la concentración de Mg y en el aumento del nivel de pH en el estroma del cloroplasto, condiciones que son esenciales para la actividad de la fosfoglicolato-fosfatasa (Figura 3.23; Reacción 2). Estas condiciones del estroma proveen un mecanismo regulador que cambia la enzima y así el camino del glicolato bajo condiciones lumínicas y lo bloquea en la oscuridad.

Al deprimir la fotorespiración, por ejemplo por un inhibidor glicidato, (2,3 epoxipropionato), resulta en un aumento de la asimilación neta del CO_2 . Si el glicidato es un real inhibidor de la fotorespiración ha sido cuestionado por Poskuta y Kochanska² (1978); estos autores encontraron que el glicidato favorece tanto la asimilación del CO_2 como la fotorespiración. De acuerdo con Zelitch, (1979); intermediarios tales como glutamato, aspártato y glioxilato son inhibidores naturales de la fotorespiración. El más importante inhibidor natural de la fotorespiración es el CO_2 ; en las plantas C-4, una categoría de especies vegetales que serán consideradas en la siguiente sección, la fotorespiración está prácticamente ausente. En estas especies, altas concentraciones de CO_2 prevalecientes en aquellos cloroplastos donde toman lugar las reacciones del ciclo de Calvin. Estas altas concentraciones de CO_2 resultan de un particular mecanismo de atrapado del CO_2 (ver Figura 3.24).

Contenido

3.2.6 El Camino C-4

La ribulosa bifosfato no es el único aceptor de CO_2 en la fotosíntesis. El fosfo-enol-piruvato (PEP) es el aceptor primario del CO_2 en un rango relativamente amplio de especies vegetales incluyendo maíz, caña de azúcar y gramíneas tropicales, así como algunas especies templadas. Estas especies se caracterizan por una forma especial de carboxilación (asimilación de CO_2) y descarboxilación (liberación de CO_2). La carboxilación y la descarboxilación se localizan en diferentes sitios del tejido foliar: la carboxilación en las células del mesófilo y la descarboxilación en las células escudo de los estomas. En la mayor parte de las especies en las que el camino C-4 es operativo, (plantas C-4) estos dos tipos de células están arreglados en el llamado 'tipo anatómico foliar de Kranz (ver Foto 3.1). El tejido foliar vascular comprende los vasos de xilema y floema rodeados de largas células escudo, virtualmente formando un 'Kranz' o ramillete. Las células escudo están rodeadas por dos capas de células del mesófilo, donde el camino C-4 es operativo. El $\text{HCO}_3^- + \text{H}^+$ reaccionan con el fosfo-enol-piruvato (=PEP) formando un intermediario primario C-4, el oxaloacetato (OAA).



La enzima que cataliza la reacción es la PEP-carboxilasa. Esta reacción, que es muy efectiva en la fijación del CO_2 , es fuertemente exergónica ya que la alta energía de unión del fosfato se divide por el PEP. En la secuencia de reacciones de fijación, el oxaloacetato es convertido en otro ácido C-4, ya sea por reducción para formar malato o por transaminación para producir aspartato. En razón de la importancia de estos ácidos C-4 dicarboxílicos como precursores de fosfato azúcares, este tipo de fijación fotosintética del CO_2 se conoce como el camino C-4. Las plantas en que opera este mecanismo son conocidas como plantas C-4 para distinguirlas del resto de las plantas C-3 mas comunes, donde el PGA es el producto primario de la fijación y el RuBP es el aceptor primario del CO_2 .

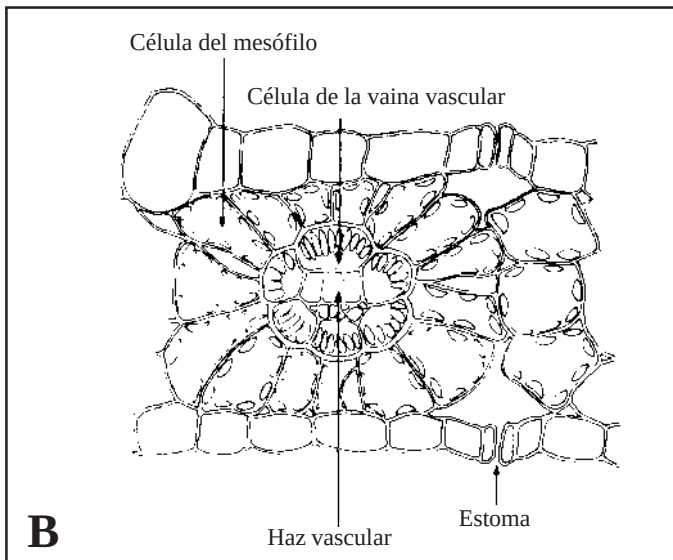
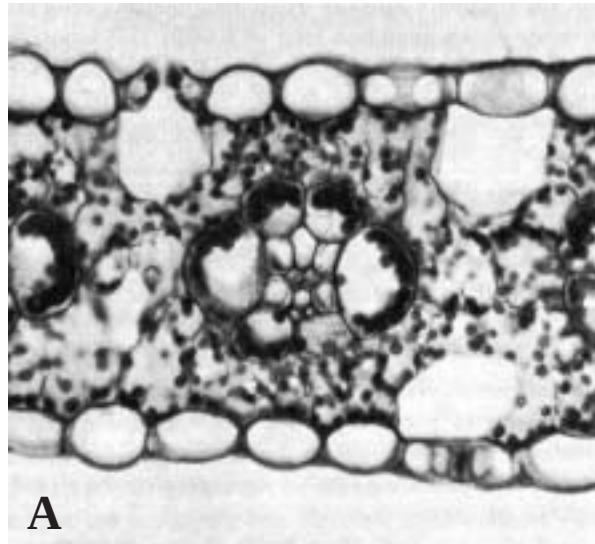


Foto 3.1. Sección transversal de una hoja joven de maíz mostrando características anatómicas de Kranz al microscopio óptico.

a) Fotografía (Foto: Evert).

b) Representación diagramática indicando los detalles principales. (Cortesía del Dr. A.J. Keys).

El camino C-4, generalmente aceptado surge a partir del trabajo de Hatch y sus colegas, y se muestra en la figura 3.24 y es como se describe (Slack y Hatch, 1967; Andrews y Hatch, 1971):

1) El PEP se forma por la fosforilación del piruvato con ATP y Pi. La regeneración cíclica del PEP es dependiente del ATP requiriendo la enzima piruvato-fosfato-dikinasa. Esta enzima est

Contenido

plantas C-4 y durante la reacción el ATP se divide en adenosina -monofosfato (AMP) y pirofosfato; se indica por el símbolo: (P)~(P).

2) El PEP reacciona con el HCO_3^- y el H^+ para liberar oxaloacetato, como ya se describió; el C asimilado se marca con un asterisco.

3) El oxaloacetato puede ser reducido a malato por el deshidrogenasa málica específica NADPH.

4) El oxaloacetato puede ser transaminado a aspartato por la enzima aspartato-amino-transferasa. En este caso la asimilación del CO_2 está unida directamente al metabolismo de los aminoácidos.

5) El malato producido en la reacción 3 es descarboxilado por la enzima málica específica NADPH para producir CO_2 y piruvato; el CO_2 así producido es usado para carboxilación en el ciclo de Calvin.

El piruvato es luego reciclado como se muestra en el paso (1) y el CO_2 se fija por el RuBP en PGA y metabolizado en el ciclo de Calvin como ya se describió antes (Figura 3.22). Los detalles de este camino y los sistemas enzimáticos implicados han sido discutidos por Kelly et al, (1976); Ray y Black, (1979); y Coombs, (1979).

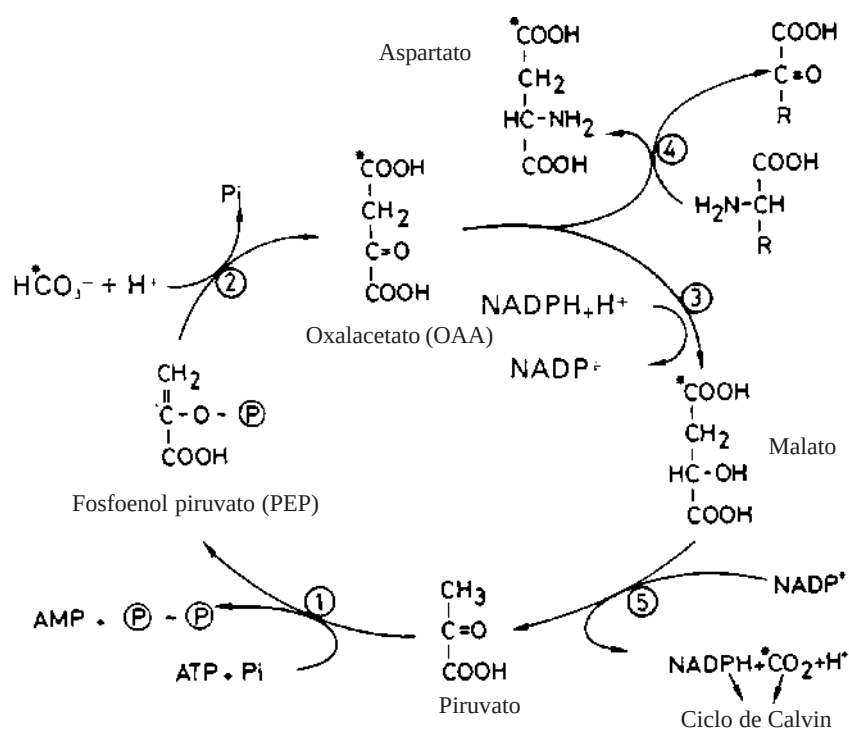
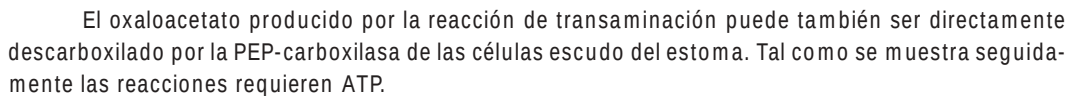


Figura 3.24: Asimilación del CO_2 en las plantas C-4, (Camino C-4).

El piruvato también puede ser aminado por la alanino-aminotransferasa formando alanina, que puede ser luego reciclada en las células del mesófilo.

148 *Absorción y Asimilación de Nutrientes*

El camino C-4, como se muestra en la Figura 3.24, ilustra la importancia de considerar los procesos bioquímicos en relación a la anatomía de la planta; la carboxilación del PEP ocurre en el citoplasma de las células del mesófilo, como se muestra en la Figura 3.25. El oxaloacetato resultante es introducido en el cloroplasto del mesófilo, donde se reduce por el NADPH fotosintéticamente producido. El malato formado así se transporta al cloroplasto de las células del escudo; la descarboxilación oxidativa del malato de las células escudo provee NADPH y CO_2 , ambos requeridos por el ciclo de Calvin. El malato introducido provee C y equivalentes reductores NADPH para la asimilación del CO_2 . El piruvato resultante de la descarboxilación oxidativa del malato es reciclado en las células del mesófilo e introducido en el cloroplasto. Aquí el proceso fotosintético provee la energía para la fosforilación del piruvato a PEP. El potencial colector de luz de las células del mesófilo se usa así para la reducción del oxaloacetato en la síntesis del PEP. La energía atrapada por estos procesos es eventualmente translocada en forma de malato a través de las células escudo del estoma; aquí la tasa de descarboxilación del malato excede la tasa de carboxilación del RuBP y la concentración de CO_2 es así mantenida a un nivel en el cual la actividad de la RuBP-oxigenasa es baja (Ogren, 1984). Esta es la razón por la que no ocurre fotorespiración en las plantas C-4. Los cloroplastos de las células escudo del estoma difieren de aquellos de las células del mesófilo; los primeros son más grandes, pueden acumular almidón y en algunos casos no contienen grana. En contraste, los pequeños cloroplastos de las células del mesófilo siempre contienen grana. No está aún bien entendido cómo se efectúa el transporte del malato y/o del aspartato de las células del mesófilo a través de las células escudo. La presencia de plasmodesmata conectando los dos tipos de células ha conducido a la suposición que los intermediarios del C-4 son transportados a través del plasmodesmata; sin embargo, no existe evidencia experimental directa para sostener esta especulación.

El camino del C-4 es dependiente de la luz, así como la enzima málica NADPH y la fosfato-piruvato-dikinasa son activadas por la luz. Esta última también es sensible a temperaturas bajas y

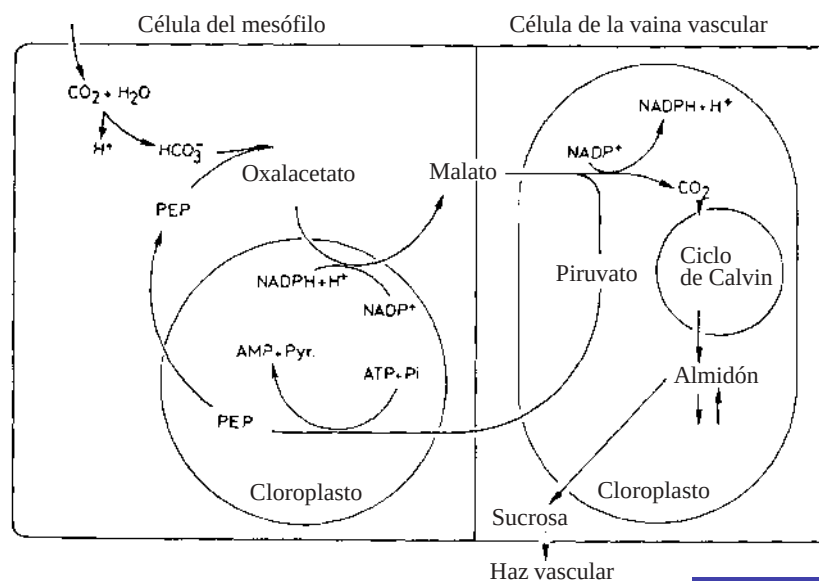


Figura 3.25. Camino del carbono y compartimentación en las plantas C-4.

Contenido

podría ser esta la razón por la cual las plantas C-4 no abundan tanto como las plantas C3 bajo condiciones climáticas mas frías. Las células escudo del estoma están rodeadas por células del mesófilo ricas en PEP-carboxilasa. Así el CO_2 liberado por la respiración de las mitocondrias o aún por la fotorespiración, será rápidamente reciclado por la PEP-carboxilasa. Este hecho y la baja actividad oxigenasa de la RuBP-carboxilasa en las plantas C-4 explican porqué estas especies tienen un bajo punto de compensación del CO_2 (el nivel de CO_2 en el cual el consumo y la producción del mismo están en equilibrio). Las plantas C-4 pueden por lo tanto usar concentraciones de CO_2 relativamente bajas en la atmósfera. El punto de compensación en estas plantas puede ser tan bajo como 0 a 10 ppm de CO_2 . Para las plantas C-3 este valor puede ser del orden de 50 ppm (Krenzer et al, 1979).

Una razón para considerar la evolución de las plantas con un sistema de fijación de CO_2 extremadamente eficiente puede relacionarse a su economía del agua. Muchas plantas C-4 son propias de regiones áridas, semi-áridas y tropicales, donde el cierre del estoma para prevenir pérdidas de agua es esencial para el crecimiento o aún su supervivencia; la entrada del CO_2 puede por lo tanto restringirse. Bajo tales condiciones ambientales las especies pueden haber evolucionado hacia una utilización muy eficiente del agua y del CO_2 . Este punto de vista es consistente con los hallazgos de Downes, (1969), quien observó que la relación entre el peso del CO_2 asimilado y del agua transpirada, (índice de eficiencia de uso de agua), de las plantas C-4 es frecuentemente el doble que el de las plantas C-3.

3.2.7 Metabolismo ácido crassulaciano

Un cierto número de especies vegetales adaptadas a condiciones áridas, incluyendo especies de *Crasuláceas*, *Cactáceas* y *Euforbiáceas*, son capaces de asimilar el CO_2 durante la noche. Como esta forma de asimilación de CO_2 fue primero descubierta en *Bryophyllum calycinum*, una especie de las *Crasuláceas*, se los conoce como Metabolismo Acido Crasulaciano (CAM). El detalle más importante del CAM es que las plantas mantienen abiertos los estomas durante la noche y pueden asimilar CO_2 y almacenarlo en las vacuolas como malato. Durante el día, cuando los estomas están cerrados, el malato es descarboxilado y el CO_2 resultante es utilizado en la síntesis de azúcares vía ciclo de Calvin. El mecanismo de asimilación de CO_2 está bien adaptado para proteger a las plantas de la pérdida de agua durante el día; el CAM puede ser así considerado como una adaptación a las zonas áridas. La mayoría de las especies que exhiben CAM son suculentas y semi-suculentas, y por lo tanto bien adaptadas para sobrevivir durante períodos de stress hídrico.

Como en el camino C-4, la carboxilación se efectúa por la PEP-carboxilasa, que está probablemente localizada en el citoplasma y cercanamente asociada con la enzima malato-deshidrogenasa, que convierte el oxaloacetato a malato. La descarboxilación del malato es efectuada por la enzima málica NADH; en algunas especies la carboxikinasa es la enzima descarboxilante. El oxaloacetato utilizado para esta reacción es producido por oxidación del malato (Osmond, 1978). Durante el período de asimilación neta del CO_2 , el aceptor PEP debe generarse en altas cantidades. Se acepta actualmente que en general el PEP se produce por la partición glicolítica del almidón. Por esta razón los niveles de almidón en las células caen considerablemente durante la noche.

Un esquema simplificado de la bioquímica del CAM se muestra en la Figura 3.2.8. Durante la noche el malato es almacenado en la vacuola, pudiendo alcanzar concentraciones de hasta 100 mM.

Contenido

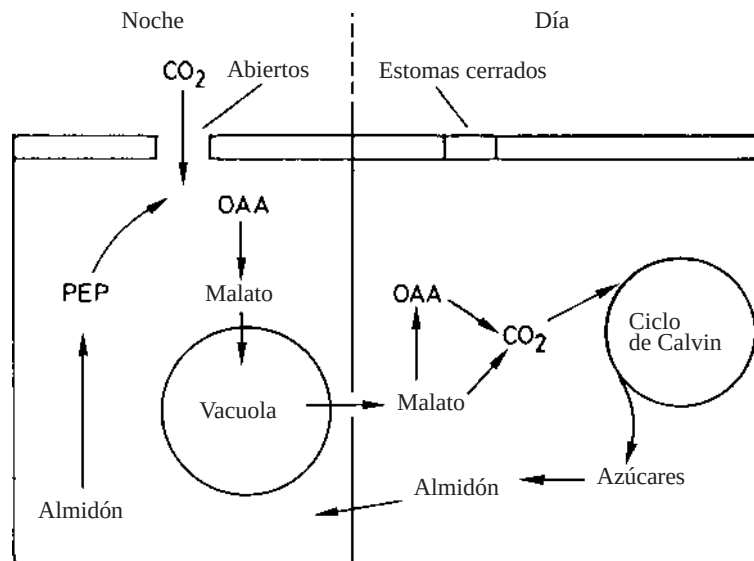


Figura 3.26. Esquema del Metabolismo Acido Crasulaciano.

como 200 mM. La acumulación del ácido es un proceso activo, pero no totalmente entendido. Lüttge et al, (1975), sugieren que la acumulación de malato es regulada por la turgencia. De acuerdo con Osmond (1978), el potencial agua de la planta es el principal factor que controla el CAM. Bajo condiciones de estrés hídrico las plantas pueden cambiar al metabolismo CAM con los estomas cerrados durante el día y abiertos por la noche. Bajo tales condiciones las plantas CAM son capaces de mantener un potencial de agua (ver 4.1.2) entre - 0.5 a 1 MPa aún si el potencial de agua del suelo es tan bajo como - 2.2 MPa. Durante los períodos de CAM la tasa de asimilación de CO_2 es baja y la tasa de crecimiento de la planta es mucho mas baja que en los períodos de asimilación directa de CO_2 (estomas abiertos durante el día).

3.3 Asimilación del Nitrógeno y del Azufre

3.3.1 Generalidades

La adquisición de CO_2 no es el único proceso de asimilación por el cual las plantas son capaces de sintetizar grandes cantidades de compuestos orgánicos a partir de una fuente inorgánica. Lo mismo se aplica para la asimilación tanto del N como del S, que son elementos esenciales para todos los organismos. El N está presente en todos los aminoácidos, proteínas y co-enzimas; el S está presente en algunas de ellas. Los procesos por los cuales las plantas convierten N inorgánico (NO_3^- , NH_4^+ , N_2) y S inorgánico (SO_4^{2-} a formas orgánicas son muy importantes en biología para los animales que son dependientes por su dieta de fuentes de N y S orgánicos, originados por organismos.

Contenido

3.3.2 Reducción de nitratos

A menudo los nitratos son la fuente principal de N disponible para las plantas. Antes de que pueda metabolizarse debe llevarse a formas reducidas. Este importante proceso, la reducción de nitratos, se lleva a cabo en dos pasos: la reducción del NO_3^- a NO_2^- y la posterior reducción del NO_2^- a NH_3 . El mecanismo generalmente aceptado de asimilación³ del NO_3^- en los tejidos de las plantas verdes en presencia de luz se muestra en la Figura 3.27. Las dos enzimas³ implicadas en el proceso son la nitrato-reductasa y la nitrito-reductasa (Hewitt, 1975; Beevers, 1976). La nitrato-reductasa cataliza el primer paso de NO_3^- a NO_2^- , que toma lugar en el citoplasma; la reducción posterior de NO_2^- a NH_3 tiene lugar en los cloroplastos² y es efectuada por la enzima nitrito-reductasa. Ambas reductasas funcionan en serie, de modo que no ocurre una acumulación apreciable de nitritos.

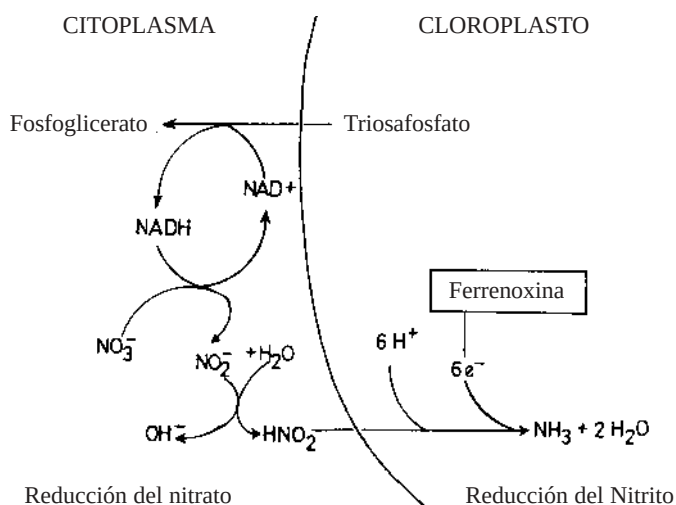


Figura 3.27: Esquema de reducción de nitratos y nitritos (ácido nitroso).

La actividad de la nitrato-reductasa ha sido detectada en gran número de especies vegetales, incluyendo bacterias, algas verde-azules, algas verdes, hongos y plantas superiores (Guerrero et al., 1981), aunque el peso molecular así como otras propiedades de las enzimas aparentan diferir en los varios tipos de plantas. La nitrato-reductasa encontrada en la espinaca tiene un peso molecular de 200 k dalton. Tiene tres grupos prostéticos: FAD, citocromo b y Mo que funcionan en serie, tal como se muestra en la Figura 3.28. El poder reductor requerido es el NADH, que puede originarse de la glicólisis; el NADH puede también indirectamente suministrarse por los cloroplastos vía el transportador oxaloacetato-malato (Figura 4.9). El oxaloacetato es absorbido por los cloroplastos y reducido al malato, por el NADPH suministrado por fotosíntesis. Este es exportado al citoplasma y aquí oxidado a oxaloacetato, en cuyo proceso el NAD^+ es reducido a NADH. El mecanismo transportador es de importancia particular en las plantas C-4 (ver pág. 170), así como une la actividad fotosintética con la reducción de nitratos.

En las bacterias, en algunas algas y en los hongos, el NADPH, así como el NADH, pueden funcionar como fuente de poder reductor para la enzima; aún en algunas especies de plantas superiores también ha sido citado el NADPH dependiente de la nitrato-reductasa. La nitrato-reductasa de las algas verde-azules está unida fuertemente a la clorofila, conteniendo las fracciones de

membrana, y utiliza directamente electrones suministrados por la ferredoxina para la reducción de nitratos. Hay así también en estos organismos una relación muy cercana entre la reducción de nitratos y la fotosíntesis

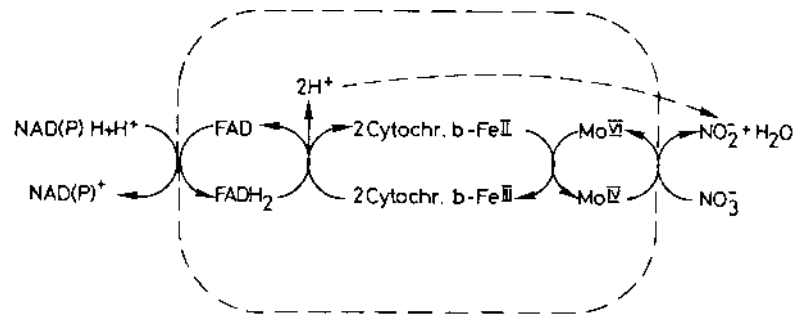
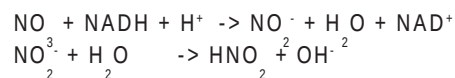


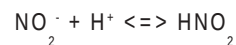
Figura 3.28: Grupos prostéticos de la nitrato-reductasa y secuencia de reacciones (Guerrero et al, 1981). NAD(P)H indica que ambas co-enzimas; NADPH y NADH pueden funcionar como donantes de H.

El citocromo B transfiere electrones del FAD al Mo, que reacciona directamente con el nitrato (Figura 3.28); el cambio de oxidación del Mo asociado con la reducción no está aún aclarado. De acuerdo con Guerrero et al (1981), la transferencia de electrones es mediada por un cambio $\text{Mo}^{\text{IV}} \rightleftharpoons \text{Mo}^{\text{V}}$. La nitrato-reductasa está generalmente unida a un enzima con un sustrato inducible. La síntesis del complejo enzimático parece ser favorecido por condiciones nutricionales alcalinas como ha sido demostrado por Mengel et al (1983). Dado que la asimilación del NO_2^- aumenta el pH en el citoplasma, la misma reducción de nitrato induce condiciones favorables para la síntesis de nitrato reductasa.



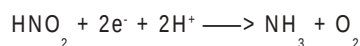
El amonio así como los aminoácidos deprimen la actividad de la nitrato reductasa (Srivastava, 1980). El reciclaje de la enzima es rápido y la enzima tiene una media vida de solo algunas horas (Oaks et al, 1972). La descomposición de la enzima es efectuada por proteasas.

El NO_2^- producido por la nitrato reductasa es el anión de un ácido débil y por eso está parcialmente protonado de acuerdo a la ecuación:

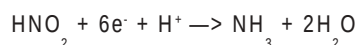


Heber y Purczeld (1977) han sugerido que el HNO_2 antes que el NO_2^- el que se transporta a través de la membrana del cloroplasto, y así es el HNO_2 el que entra en el estroma del cloroplasto para reducir el NH_4^+ . La protonización del NO_2^- es de particular importancia dado que se produce un OH^- por cada NO_2^- protonado. Esto significa que el pH citoplasmático aumenta induciendo por lo tanto la síntesis de malato (ver punto 3.1.9), y explica porque la nutrición de nitratos promueve la formación de malato. Al entrar en el cloroplasto, o en el plástido, el HNO_2 se reduce por la nitrito reductasa, probablemente localizada en el lado externo de la membrana tilakoide pudiendo aceptar directamente su equivalentes reductores de la ferredoxina (ver Figura 3.27) que a su vez recibe electrones

del fotosistema I (ver Figura 3.19). Existe así una relación directa entre la actividad fotosintética y la reducción de nitritos. La ecuación total para el proceso de reducción de nitritos no está aún aclarada. Heber y Purczeld (1977) suponen que la reducción del HNO_2 está asociado con la liberación de O_2 de acuerdo a la ecuación:



Otros investigadores reclaman que se requieren $6e^-$ para la reducción (ver Beevers y Hageman, 1983).



La nitrato reductasa en las plantas superiores consiste en una simple cadena polipéptida el cual están adheridos un grupo Fe-S y un sirohaem (=Fe-S-haem) (ver Figura 3.29). Este último se supone que está unido al HNO_2 (ó NO_2^-). Como se muestra en la Figura 3.27 la enzima recibe electrones de la ferredoxina.

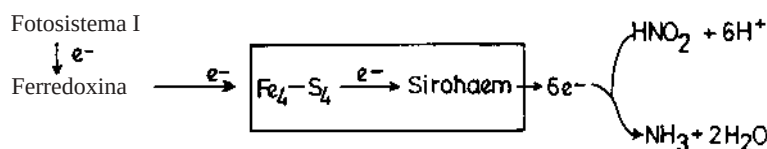
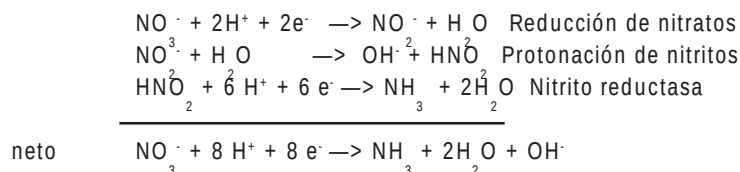


Figura 3.29. Nitrito reductasa, flujo e^- en la reducción de nitritos.

La reducción de nitratos también toma lugar en las raíces. La necesidad de NADH en la reducción del NO_3^- está provista por la respiración. Hasta recientemente la reducción de NO_3^- en las raíces fue como un misterio ya que no se habían identificado en las raíces ni la ferredoxina ni un mecanismo reductor. Recientemente Suzuki et al (1984) han aislado un transportador de electrones parecido a la ferredoxina de raíces de maíz, el mismo grupo ha caracterizado un nucleótido piridina que puede transferir electrones del NADH ó del NADPH a la ferredoxina. La nitrito reductasa de la raíz, así como la enzima de la hoja está localizada en el plástido, también aparenta ser el sitio de proteínas como las ferredoxinas (ver Oaks y Hirel, 1985).

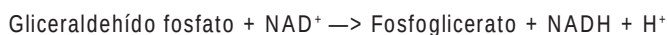
El efecto combinado de las reductasas nitrito y nitrato puede ser escrito como sigue:



Así por cada NO_3^- reducido se consumen 8H^+ y $8e^-$ para la producción de un NH_3 y un OH^- . Como ya se discutió antes, esto puede inducir una acumulación de aniones orgánicos.

La luz juega un rol importante en la asimilación de NO_3^- . Cuando las plantas verdes son trasladadas a la luz desde condiciones oscuras, la actividad del NO_3^- reductasa se deprime mas

aún cuando el NO_3^- está presente en cantidades adecuadas. Hay evidencias convincentes que la presencia de NO_3^- en los tejidos vitales no es indicativa de la falta de la enzima proteínica sino que mas bien depende de la falta de un poder reductor. Aún los mutantes de cebada que tienen una actividad muy baja de nitrato reductasa, son capaces de reducir NO_3^- y crecer normalmente (Warner y Kleinhofs 1981). Aslam y Huffaker (1984) encontraron que al exponer hojas de cebada a una fuente de luz permanente éstas reducían casi todo el NO_3^- adsorbido. Ante una baja intensidad lumínica sin embargo, solo el 25 % del NO_3^- adsorbido fue reducido. Este ejemplo indica que la reducción del NO_3^- es mucho mas sensible a las bajas intensidades lumínicas que a la absorción de nitratos. La adición de azúcar y malato promovieron la reducción de NO_3^- . La fuente de poder reductor para la reducción del NO_3^- es el NADH. Este se produce por la reducción del gliceraldehído fosfato ó malato.



En plantas C-4 el malato es la principal fuente de poder reductor mientras que en las plantas C-3 esta es el fosfato gliceraldehído. En las plantas C-3 el cloroplasto principalmente exporta dihidroxiacetona fosfato en la luz y fosfoglicerato en la oscuridad (Figura 3.30). Hay así una falta de poder reductor para NO_3^- en la oscuridad. La reducción del NO_3^- es así baja y el NO_3^- puede acumularse. Esto se demuestra en la Tabla 3.8 que muestra el efecto del momento del día en el contenido de NO_3^- en espinaca.

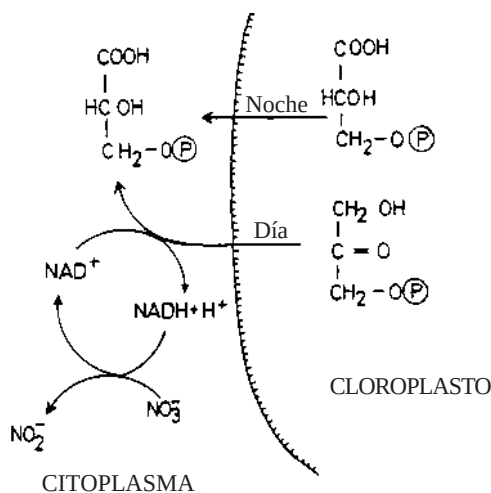


Figura 3.30. Relación de exportación de asimilatos fuera del cloroplasto y reducción de NO_3^- en el citoplasma.

La asimilación de nitratos por las plantas está influida por la nutrición mineral y en particular por el Mo. Cuando el Mo es deficiente, los nitratos se acumulan y se deprime el contenido de compuestos N amino solubles (Possingham, 1956) a causa de la falta de NH_3 disponible para la síntesis de aminoácidos (ver punto 3.3.4). El manganeso puede también influir indirectamente en la asimilación de nitratos. Es esencial en el fotosistema II y por lo tanto en el flujo de electrones del agua vía ferredoxina a la reductasa NO_2^- .

Tabla 3.8. **Efecto del momento del día en el contenido del NO_3^- en espinaca** (Steingröver et al 1982).

Hora del día	Tallos mg NO_3^- -N kg^{-1} MF	Hojas	Pecíolo
8.30	372	228	830
13.30	207	101	546
17.30	189	91	504

La nitrato reductasa se da predominantemente en las células meristemáticas. Las hojas jóvenes y puntas de raíces son ricas en esta enzima. Van Egmond y Breteler (1972) reportaron que la actividad de la nitrato reductasa en hojas jóvenes de remolacha azucarera totalmente desarrolladas es cerca de 10 veces mas alta que en las hojas mas viejas. De acuerdo a Hewitt (1970) la nitrato reductasa tiende a levantar hasta un máximo en hojas medianamente jóvenes. En las raíces las máximas actividades ocurren en los tejidos mas jóvenes y declinan marcadamente en las zonas mas viejas de la raíz (Hewitt 1970). El reciclaje de la enzima es rápido (Oaks et al, 1972). De acuerdo a Schrader et al (1968) la media vida es cerca de 4 horas.

El sitio de la reducción de NO_3^- difiere entre las especies vegetales. En plantas de tomate, por ejemplo, entre el 80 y 90 % del N en la savia del xilema está presente en la forma de NO_3^- -N (Lorenz, 1976) de modo que la reducción de NO_3^- tiene lugar primariamente en las partes verdes de la planta. Hallazgos similares fueron reportados por Wallace y Pate (1967) en *Xanthium pennsylvanicum*. En esta especie la actividad de la nitrato reductasa se encontró ausente en las raíces. La mayor parte de las especies vegetales sin embargo, son capaces de reducir el NO_3^- en las raíces o en las partes superiores de la planta. De acuerdo a Pate (1971) quien investigó la reducción de NO_3^- en un número de especies vegetales de cultivo, la proporción de NO_3^- reducido en las raíces decrecía según la siguiente secuencia:

AVENA > MAÍZ > GIRASOL > CEBADA > NABO

Las hojas de árboles y arbustos no tienen nitratos, y de acuerdo a Sanderson y Cocking (1964) la reducción toma lugar exclusivamente en las raíces. Klepper y Hageman (1969), sin embargo, fueron capaces de detectar nitratos en las hojas de árboles de manzana que habían sido tratados con altas dosis de fertilizantes a base de nitrato. Como los tejidos foliares fueron capaces de efectuar la reducción de los nitratos, parece probable que las hojas de otros árboles también serían potencialmente capaces de inducir la actividad de la nitrato reductasa. El nitrato puede aún acumularse en las frutas de las plantas si son tratadas con largas cantidades de nitratos, tal como ha sido encontrado en uvas (Shaller 1984).

La actividad de la nitrato reductasa es potencialmente capaz de influir los rendimientos de los cultivos, y en alguna extensión controla la velocidad de asimilación de nitratos. Eilrich y Hageman (1973) reportaron que la actividad de la nitrato reductasa en la hoja bandera del trigo era dependiente del nivel de suministro de nitrato. La actividad enzimática aumentada estuvo asociada con

altos contenidos de proteínas de granos. Por otra parte, Croy y Hageman (1970) al investigar la actividad de la nitrato reductasa en las hojas 32 cultivares diferentes de trigo no encontró relaciones claras entre la actividad enzimática y el contenido de proteína en el grano. Estos autores sugieren que tanto la actividad de la nitrato reductasa en la hoja bandera, como la traslocación de los compuestos amino al grano son los principales factores que influyen en el contenido de proteína del grano.

3.3.3 Fijación del Nitrógeno

La atmósfera provee una vasta reserva de N_2 molecular. Sin embargo, no está inmediatamente disponible para el uso de las plantas superiores. Antes de que pueda ocurrir su asimilación, debe primero convertirse en una forma 'fijada' ya sea por oxidación del NO_3^- o por reducción a NH_4^+ . Como el N_2 molecular es completamente inerte, esta conversión no se efectúa fácilmente y requiere realmente una cantidad considerable de energía. Solo los procariontes son capaces de reducir NH_4^+ directamente usando N_2 atmosférico como fuente de N. De las 47 familias conocidas de bacterias, 11 son capaces de reducir N_2 a NH_3 y de las 8 familias de ciano-bacterias, 6 pueden efectuar esta reacción (Werner 1980).

Estos microorganismos juegan un papel único en el ciclo total de N de la naturaleza por la conversión del N_2 molecular en una forma orgánica, haciendo que el N atmosférico esté disponible para otros organismos. Este proceso se llamado fijación de N. La cantidad de N reducida de esta forma en escala mundial es inmensa. De acuerdo a Chatt (1976) las cantidades totales fijadas a nivel mundial se acercan a 17.2×10^7 t/año. Este dato puede significar cerca de cuatro veces la cantidad fijada por la industria química, y demuestra la significancia de la fijación biológica de N_2 .

Los microorganismos capaces de la fijación del N_2 pueden dividirse en aquellos que viven libremente y aquellos que viven en simbiosis con las plantas superiores. Desde un punto de vista agrícola la asociación simbiótica rizobio-leguminosa es de particular significancia (esto se considerará en el Capítulo 7).

Los detalles principales de la bioquímica de la fijación del N_2 han sido bien establecidos en los años recientes. Parece probable que el mecanismo por el cual opera el sistema de fijación del N_2 es el mismo para todos los microorganismos fijadores de N_2 . La Figura 3.31 tomada de la publicación de Evers y Barber, 1977, muestra como esto ocurre. El bacterioide, tal como se denomina el *Rhizobium* activo, está envuelto por una membrana y embebido en una célula huésped. Esto es comparable con otros orgánulos convertidores de energía, como por ejemplo las mitocondrias. La membrana controla la importación y exportación de metabolitos; los fotosintatos suministrados al nódulo van a una degradación oxidativa, para producir la fuente del esqueleto carbonado, ATP y reductores. La ferredoxina y la flavodoxina suministran electrones al complejo enzimático nitrogenasa, que efectúa la reducción de NO_3^- a NH_3 .

La nitrogenasa consiste en dos proteínas FeS que actúan juntas para catalizar la reducción de NO a NH_3 , mecanismo asociado con la hidrólisis del ATP. Una de estas proteínas, la Fe proteína, contiene un grupo (4Fe-4S) por cada 60.000. La otra proteína, Fe Mo contiene 36 átomos de Fe, casi un equivalente S lábil y 2 Mo por cada 220.000. Las proteínas están presentes en una relación 2:1 *en vivo* (Postgate, 1985). Además de estos dos componentes proteínicos, la enzima requiere una fuente de electrones, ATP, Mg^{2+} , y un sistema generador de ATP y un ambiente anaeróbico, dado que las proteínas son sensibles al O_2 (Bothe, 1983). El ambiente anaeróbico en el bacteroide está asegurado por la Leg-hemoglobina de los nódulos, que participa en el transporte del O_2 de forma tal de mantener una baja concentración de O_2 en la superficie del bacteroide.

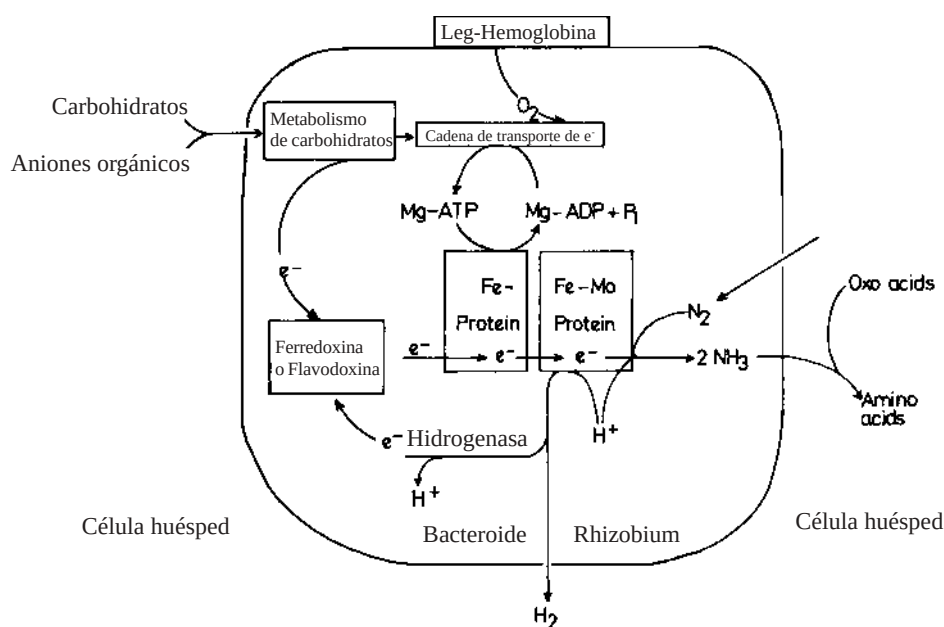


Figura 3.31: Nitrogenasa y reacciones metabólicas en un bacteroide *Rizobium*.

El mecanismo por el cual el complejo enzimático efectúa la reducción del NO está descrito por Bothe et al, (1983), y se muestra en la figura 3.31. La Fe-proteína acepta electrones de un transportador de electrones, y luego se une al Mg-ATP; éste efectúa un cambio conformacional para bajar el potencial redox. La proteína Fe-Mg-ATP luego se compleja con la Mo-Fe-proteína, transfiriendo un electrón a esta última, con una hidrólisis concomitante del ATP a ADP y Pi. Los electrones son luego transferidos al enlace N_2 por la proteína Mo-Fe.

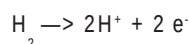
Un detalle sorprendente de la nitrogenasa es su lentitud en actividad, en comparación con otros procesos enzimáticos. Según Postgate, (1985), esto es atribuible a que la proteína Fe oxidada se disocia de la proteína Mo-Fe cada vez que un electrón es transferido de una proteína Fe a la proteína Mo-Fe; los fijadores de N_2 deben por lo tanto compensar esta situación conteniendo sustanciales cantidades de enzima. En algunos casos, cerca del 20 % de la proteína celular de un organismo fijador diazótropo- N_2 puede ser una nitrogenasa.

La estequiometría de una fijación N_2 , cuando la enzima esta trabajando con máxima eficiencia es:



Así, se forma una molécula de H_2 por cada dos moléculas de NH_3 ; estudios cinéticos recientes han revelado que en las primeras décimas de segundo el primer producto es el H_2 , que luego es seguido por una hidrazina intermediaria y luego el NH_3 (Postgate, 1985).

Bajo condiciones sub-óptimas para la fijación, tales como un bajo flujo de suministro de reductor, bajo suministro de Mg-ATP, bajas temperaturas o deficiencias de N_2 , la conversión de protones a H_2 aumenta en detrimento de la reducción de N_2 ; cuando el N_2 está ausente, solo se forma el H_2 a partir de los protones. La utilización del ATP para producir H_2 como un subproducto de la fijación de N_2 es un proceso aparentemente de derroche; sin embargo, uno de los diazótropos mas eficientes son capaces de dividir el H_2 por la hidrogenasa,



de modo que los electrones puedan ser reciclados a la nitrogenasa, para ser usados en la reducción del N_2 . Según Schubert et al, (1978), este reciclaje de electrones puede en alguna medida determinar la eficiencia fijadora de N_2 de la bacteria *Rizobio*.

La nitrogenasa puede reducir una variedad de análogos del N_2 , que incluyen el acetileno C_2H_2 , para suministrar etileno; esta reacción se usa para medir la fijación biológica de N_2 . Es de interés que, siendo un subproducto de la fijación del N_2 , el H_2 es un inhibidor competitivo de la reducción de N_2 por la nitrogenasa; este mecanismo es aun materia de especulaciones (Postgate, 1985). Quizás el detalle mas interesante de la enzima es su sensibilidad al O_2 , que rápida e irreversiblemente inactiva a la enzima.

El NH_3 producido por la nitrogenasa es principalmente liberado del bacteroide en la célula huésped (Antoniw y Spent, 1978) donde se usa para la síntesis de aminoácidos y amidas. En algunas leguminosas, particularmente en las tropicales, se forman ureoides (Oaks y Hirel, 1985). Las enzimas responsables de la asimilación del NH_3 son la sintetasa-glutamina y la sintasa-glutamato. Las reacciones son consideradas con mas detalle en la sección siguiente. El glutamato y la glutamina no están en niveles altos en la célula bacteroide, lo cual tiene una alta implicancia fisiológica ya que altos niveles de estos metabolitos deprimirían los llamados genes de fijación de N_2 (NIF-genes). Estos genes están localizados en el genoma de la bacteria y codifican la síntesis de la proteína nitrogenasa. El bacteroide puede proveer a la célula huésped de mas del 80 % del NH_3 producido. Esta es la razón por la cual las bacterias simbióticas fijadoras de N_2 son tan eficientes en la fijación de N_2 , en comparación con las bacterias libres en las cuales la actividad nitrogenasa está estrictamente controlada por el nivel endógeno de glutamato. Se supone que la formación de nitrogenasa depende también del nivel de NH_3 en el bacteroide; altos niveles inhiben la síntesis de la nitrogenasa. El NH_3 exógeno puede entrar en el bacteroide y afectar la intensidad de fijación del N_2 (Latimore et al, 1987).

La intensidad de la reducción del N_2 depende del suministro de carbohidratos; esto es cierto tanto para los microorganismos fijadores libres del N_2 como para las bacterias que viven en simbio-

sis con plantas superiores. Según las experiencias de Antoniow y Sprent, (1978), con nódulos de *Phaseolus vulgaris*, sucrosa, fructosa, glucosa, malato y otras sustancias aun no identificadas pueden servir como fuente de energía para el bacterioide.

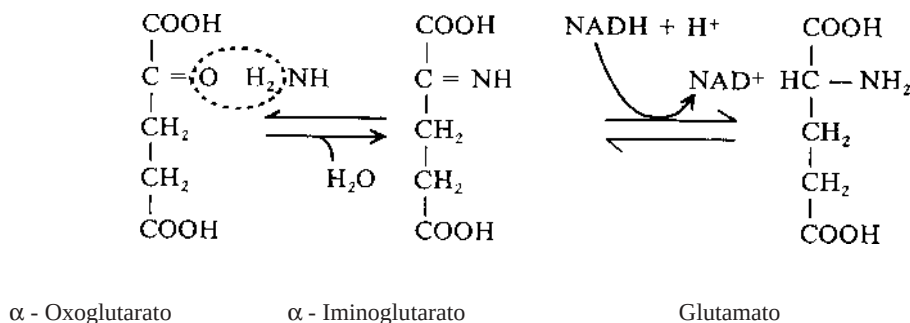
El estado energético de la planta huésped, que depende de la intensidad lumínica y del suministro de K, tiene importancia para la actividad de la nitrogenasa.

Está bien establecido que los *Rizobios* requieren Co; según algunos reportes de Evans y Russel, (1971), el Co es esencial en el camino del propionato, que probablemente controla la síntesis de la Leg-hemoglobina (ver punto 13.2.3). El Cu aparenta ser esencial en la fijación del N₂ y probablemente también esté mas involucrado en la síntesis de la Leg-hemoglobina o con enzimas asociadas a la transferencia de electrones al O₂ molecular (ver punto 16.2.2).

3.3.4 Asimilación del amonio

Tanto la asimilación del NO₃ como la fijación de N₂ molecular producen amonio. Tres enzimas son de importancia para su asimilación: la glutamato-deshidrogenasa, la glutamino-sintetasa y la glutamato-sintasa. La glutamato-deshidrogenasa cataliza la reacción entre el NH₃ y el alfa-oxoglutarato. Se ha demostrado que la enzima está presente en muchas plantas superiores y que contiene Zn (Vallee y Wacker, 1970). Se supone que en la reacción el sustrato se combina para producir un alfa-iminoácido, que es luego reducido a glutamato en una reacción siguiente, requiriendo NADPH adicional. Estos dos pasos son reversibles como se muestra en la secuencia de la reacción.

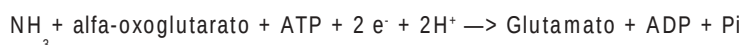
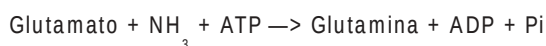
El proceso resulta en una aminación del alfa-oxoglutarato, acoplado con la reducción efectuada por el NAD(P)H; por esta razón se la llama aminación reductiva.



Hasta relativamente recientemente, la aminación reductiva del alfa-oxoglutarato catalizada por la glutamato-deshidrogenasa fue considerada la principal reacción responsable de la asimilación de NH₃ en aminoácidos en las plantas superiores; el trabajo de Lea y Mifflin, (1974); Mifflin y Lea, (1977); y Skokut et al, (1978), ha demostrado la existencia de un camino alternativo generalmente mas importante, implicando dos reacciones operando en serie en el cloroplasto y catalizado por la sintetasa-glutamina y la sintasa-glutamato. Esto se muestra en la Figura 3.32. La sintetasa-glutamina efectúa una reacción en la cual el glutamato funciona como un aceptor

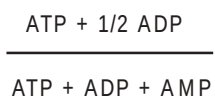
de NH_3 para producir glutamina; esta reacción es un proceso endergónico, que necesita ATP y Mg^{2+} . El ATP es suministrado por la fosforilación fotosintética; en presencia de la fuente reductora, la glutamina transfiere sus grupos amido al alfa-oxoglutarato; la enzima catalizante de esta reacción es la glutamato-sintasa. Es ahora conocida como GOGAT, abreviación de glutamina-oxoglutarato-aminotransferasa. En las plantas superiores, la ferredoxina provee poder reductor (electrones) para esta reacción.

Las dos reacciones pueden ser así escritas:



Se produce una molécula de glutamato por cada molécula de alfa-oxoglutarato y NH_3 ; el sistema por lo tanto se asemeja mas a la deshidrogenasa-glutamato, mediada por la aminación reductiva, proceso que podría aparentar serlo a primera vista. La diferencia principal entre ambos sistemas está en su afinidad por el NH_3 ; ésta es mucho mas alta para la sintetasa-glutamina que es capaz de incorporar NH_3 , presente en concentraciones muy bajas, en alfa-amino-N (Miflin, 1975); la presencia de glutamina-sintetasa en el cloroplasto asegura que el NH_3 formado por la nitrito- reductasa pueda ser incorporado sin levantar niveles que podrían desacoplar la fosforilación (ver punto 3.2.3). Lea y Miflin, 1974, sugieren que la glutamina-sintetasa es el principal aceptor de NH_3 en los cloroplastos y que la enzima provee el camino de asimilación mas importante del NH_3 en las plantas verdes. Según Weissman, (1976), la glutamina-sintetasa juega un rol principal en el metabolismo radicular; este sistema es también operativo en las bacterias, levaduras y bacterias fijadoras de N_2 de vida libres. Hasta ahora la sintetasa-glutamina ha sido encontrada solo en los cloroplastos y plástidos. Según Miflin y Lea, (1977), sin embargo, la enzima podría estar presente también en el citoplasma. La actividad de la enzima localizada en los cloroplastos, está cercanamente relacionada a la fotosíntesis, dado que tiene pH óptimo de 8, lo que implica que sostiene alta actividad en condiciones lumínicas. La enzima, como se muestra en la Figura 3.32, requiere ATP y su actividad es así dependiente del estado energético del sistema (Weissman, 1976). El estado energético puede ser medido por el llamado carga energética, que se define por la relación

Una alta carga de energía promueve una baja carga energética que restringe la asimilación de NH_3 .



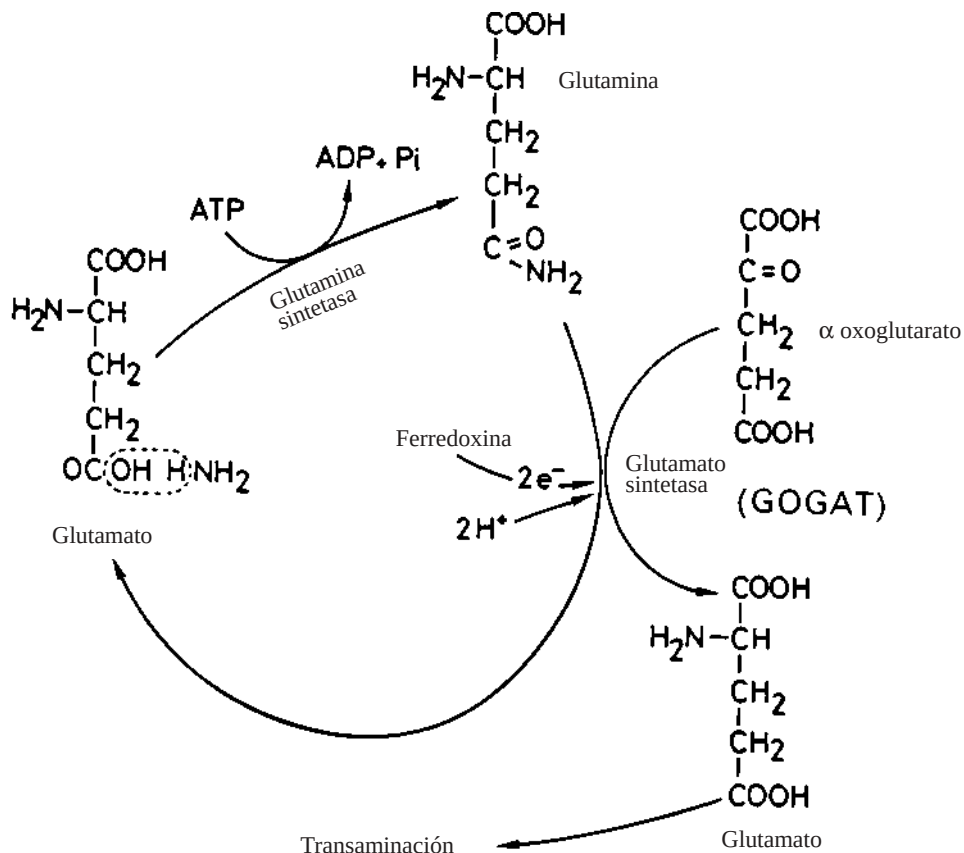
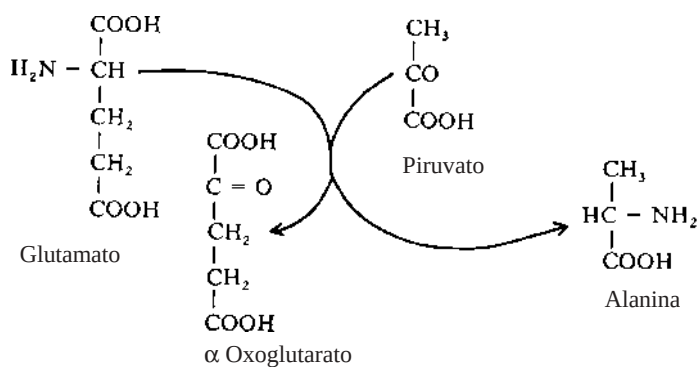


Figura 3.32: Esquema de reacciones de la glutamina-sintetasa y glutamato-sintetasa.

Sodek y Da Silva, (1977), encontraron una alta actividad de la glutamato-sintetasa GOGAT en granos de maíz en desarrollo. Estos autores sostienen que la glutamina es rápidamente importada en el endosperma, que es metabolizado por la sintetasa-glutamato. El resultante glutamato pueden luego transferir sus grupos amino a grupos oxo ácidos, tales como piruvato u oxaloacetato. Estos hallazgos son consistentes con los resultados de Mengel et al, (1981), que reportaron un alto reciclaje de N de glutamina en granos de trigo en desarrollo. Durante la germinación la glutamina parece tener un papel dominante en la movilización de las proteínas almacenadas en la semilla (Rubelakis y Kliever, 1978).

3.3.5 Aminoácidos y amidas

El amino-N del glutamato puede transferirse a otros oxo-ácidos (keto ácidos) por el proceso de transaminación. Las enzimas catalizantes de esta reacción son aminotransferasas; un ejemplo es mostrado debajo, donde el grupo NH_2 del glutamato es transferido al oxo ácido piruvato para formar el aminoácido alanina.

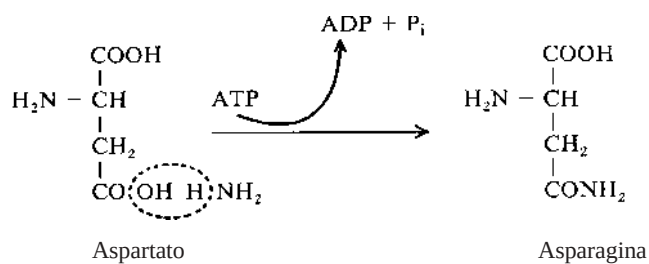


En esta reacción, un nuevo aminoácido (alanina) es sintetizado. La transaminación provee un medio para la síntesis de un cierto número de aminoácidos y es probable que el grupo NH_2 de muchos aminoácidos originalmente derive del glutamato. Los mas importantes oxo ácidos aceptores de NH_2 del proceso de transaminación y sus correspondientes aminoácidos están listados seguidamente:

<i>Oxo ácido</i>	<i>Aminoácido</i>
a-oxoglutarato	glutamato
oxaloacetato	aspartato
glyoxilato	glicina
piruvato	alanina
hidroxi piruvato	serina
glutamato d-semialdehído	ornitina
succinato semialdehído	d-amino butirato
a-keto b-hidroxi-butarato	treonina

Cuando está disponible un exceso de NH_3 , el glutamato y el aspartato pueden servir como aceptores de NH_3 . En esta reacción son sintetizadas las amidas glutamina y asparagina. Este proceso requiere ATP, el que es hidrolizado en la reacción.

Como el NH_3 es tóxico para las células vegetales, la síntesis de la glutamina y asparagina permite eliminar las sustancias tóxicas, siendo por esta razón el proceso muy importante. La

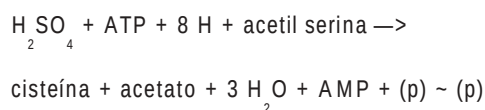


acumulación de glutamina y asparagina siempre ocurre cuando las plantas se encuentran en presencia de altos niveles de N inorgánico, en particular de NH_4^+ . Según las investigaciones de Prat et al, (1977), sobre discos de Alfalfa (*Medicago sativa*) el NH_4^+ tiene una función reguladora al promover la formación de oxaloacetato que luego es aminado a aspartato.

3.3.6 Asimilación de azufre

La más importante fuente de azufre para las plantas superiores es el SO_4^{2-} ; en varios aspectos su asimilación se asemeja a la del nitrato, aunque los mecanismos detallados no han sido bien entendidos. El SO_4^{2-} absorbido por las células de las plantas debe reducirse debido a que las moléculas más importantes que contienen azufre, éste se presenta en forma reducida. Estos compuestos orgánicos incluyen a la cisteína, cistina y metionina, así como las proteínas que contienen estos aminoácidos (ver punto. 8.2.2). Un esquema simplificado de la reducción del SO_4^{2-} en las plantas superiores se muestra en la Figura 3.33. Se acepta generalmente que el primer paso de la incorporación del S es una reacción entre el H_2SO_4 y el ATP, como se muestra en la Figura 3.33a. El grupo sulfuril del H_2SO_4 reemplaza al pirofosforil del ATP, formando así un adenosin-fosfo-sulfato y pirofosfato; la reacción es catalizada por una enzima llamada ATP-sulfurilasa. El grupo sulfuril del adenosin-fosfo-sulfato APS es transferido a un complejo transportador SH. En este proceso, catalizado por una transferasa-APS, el H del grupo SH transportador es reemplazado por el grupo sulfuril; este es luego reducido a SH. El poder reductor es provisto por la ferredoxina (ver Figura 3.33b). En un paso posterior el grupo SH del complejo transportador es transferido a la acetil-serina y en este proceso el transportador original (complejo SH) es regenerado.

La acetil-serina es dividida en cisteína y acetato; la reacción de división requiere dos equivalentes reductores adicionales, que probablemente también se originen en la ferredoxina. El proceso neto del ciclo de reducción total puede ser descrito por la siguiente ecuación:



Esta ecuación muestra que la reducción del sulfato requiere energía bajo la forma de ATP y equivalentes reductores; el proceso de reducción depende entonces de la fotosíntesis y especialmente del nivel de ATP (Schiff y Hodson, 1973). El sulfato es reducido principalmente durante el período lumínico debido al hecho de que las enzimas reductoras del sulfato están localizadas en la membrana del cloroplasto; no se conoce aun si otros orgánulos son capaces de reducir sulfatos. Dado que raíces aisladas pueden crecer en presencia de sulfatos como única fuente de S, se ha sugerido que la reducción del sulfato puede ocurrir en tejidos no verdes, probablemente en proplastidos (Schmidt, 1979). La reducción de sulfatos de los procariontes puede diferir de aquellas plantas superiores en por el momento el adenosin-3 fosfato-5 fosfo-sulfato PAPS, es un intermediario indispensable en el proceso de reducción (Schiff, 1983).

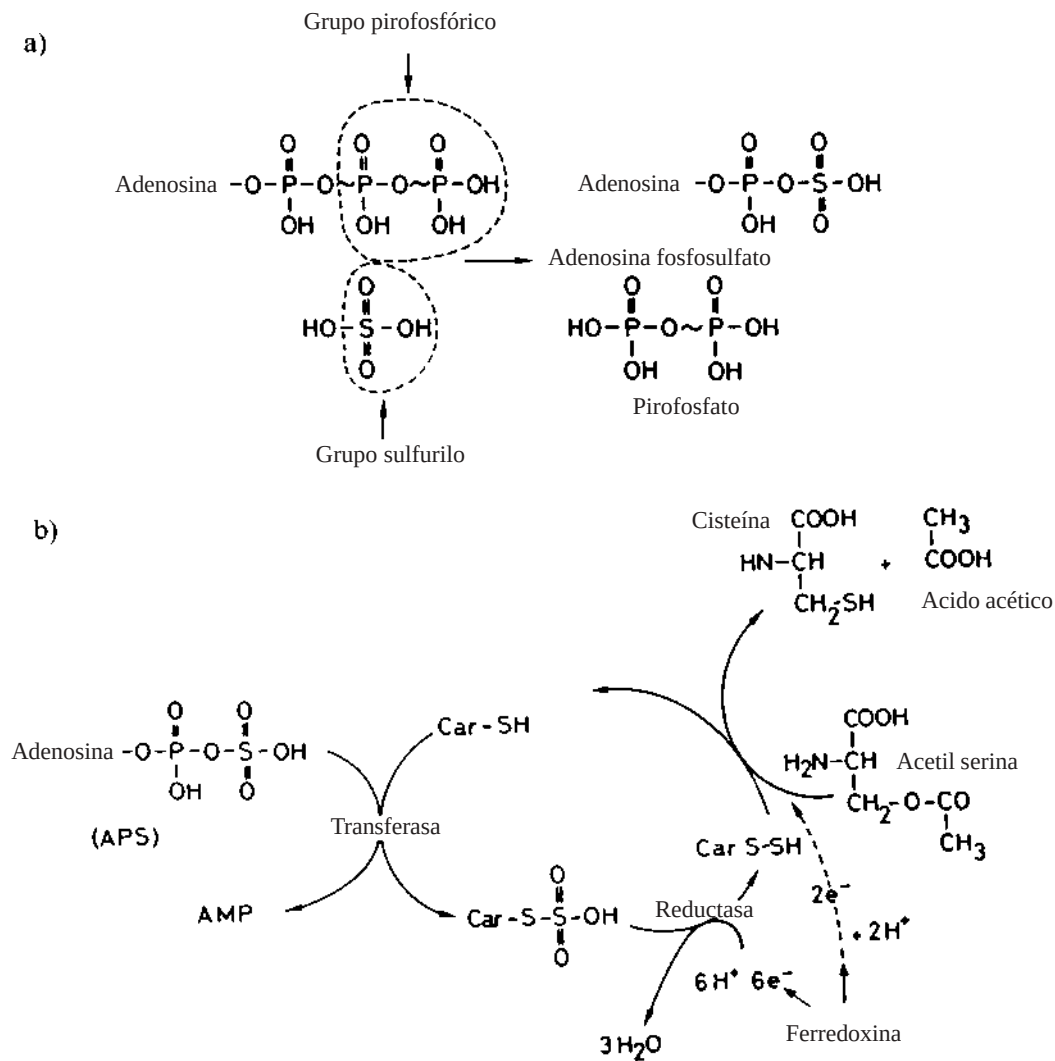


Figura 3.33: Esquema simplificado mostrando el camino de reducción del sulfato.

a) Reacción de ATP-sulfurilasa, produciendo adenosin-fosfo-sulfato; b) Transferencia del grupo sulfuril al complejo CARSH y paso a reducción.

La reducción de SO_4 es efectuada por un número de plantas y organismos que incluye plantas superiores, algas, hongos, algas verde-azules y bacterias. El metabolismo animal es sin embargo dependiente de la absorción de fuentes de S reducido y por lo tanto del proceso de asimilación de los organismos arriba mencionados. La cisteína es el primer producto estable en el cual el S está combinado en su forma orgánica reducida; la cisteína es un precursor de la metionina, otro aminoácido azufrado importante.

Lectura General

- ANDERSON, J. W.: Sulphur in Biology. Studies in Biology, p. 101 Edward Arnold. London 1978.
- APPLEBY, C.A.: Leghemoglobin and Rhizobium respiration. Ann. Rev. Plant Physiol. 35,443-478 (1984).
- ARNON, D.I.: Photosynthesis 1950-1975: Changing concepts and perspectives. In: Photosynthesis I, Plant Physiol. New Series, Vol. 5 (A. TREBST and M. AVRON, eds.) p. 7-56. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New York 1977.
- BAKER, D. A. and HALL, J. L.: Eds.: Ion Transport in Plant Cells and Tissues. North Holland Publishing Co., Amsterdam 1975.
- BASSHAM, J. A.: The reductive pentose phosphate cycle and its regulation. In: Photosynthesis II. New Series, Vol. 6 (M. GRIBBS and E. LATZKO, eds.) p. 9-30. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New York 1979
- BAUMANN, G.: (G) Photorespiration and glycolate metabolism in higher plants. Biol. Rdsch.18, 1-12 (1980)
- BEGG, J.E. and TURNER, N.C.: Crop water deficits. Adv. Agron. 28, 161-217 (1976)
- BLACK, C.C.: Photosynthetic carbon fixation in relation to net CO₂ uptake. Ann. Rev. PlantPhysiol., 24, 253-286 (1973)
- BOTHE, H.; YATES, M. G. and CANNON, F. C.: Physiology, biochemistry and genetics of dinitrogen fixation. In: Inorganic Plant Nutrition. Encycl. Plant Physiol. New Series Vol. 15A (A. LÄUCHLI and R. L. BIELESKI, eds.) p. 241-285. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New York 1983
- BOWLING, D. J. F.: Uptake of Ions by Plant roots. Chapman and Hall, London 1976
- CHATT, J.; RICHARDS, R.L. and G. DA CAMARA PINI, L.M.: New Trends in the Chemistry of Nitrogen Fixation. Academic Press, London, New York and San Francisco 1980
- CLARKSON, D.T.: Ion Transport and Cell structure in Plants, McGraw Hill, 1974
- CLARKSON, D.T.: Membrane structure and transport. In: The Molecular Biology of Plant Cells (H. SMITH, ed.) p. 24-63. Blackwell, London 1977
- EDWARDS, G.E. and HUBER, S.C.: C-4 metabolism in isolated cells and protoplasts. In: Photosynthesis 11, New Series, Vol. 8 (M. GIBBS and E. LATZKO, eds.) p. 102-112. SpringerVerlag Berlin, Heidelberg, New York 1979
- EPSTEIN, E.: Mineral Nutrition of Plants: Principles and Perspectives John Wiley and Sons, Inc., New York, London, Sydney, Toronto 1972
- GLASS, A.D.M. and SIDDIQI, M.Y.: The control of nutrient uptake rates in relation to the inorganic composition of plants. In: Adv. in Plant Nutrition Vol. 1 (P. B. TINKER and A. LÄUCHLI, eds.) p. 103-147. Praeger New York 1984
- GUERRERO, M. G.; VEGA, J. M. and LOSADA, M.: The assimilatory nitrate reducing system and its regulation. Ann. Rev. Plant Physiol. 32, 169-204 (1981)

- HÄEHNEL, W.: Photosynthetic electron transport in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 35, 659-693 (1984)
- HATCH, M.D., OSMOND, C.B. and SLATYER, R.O.: *Photosynthesis and Photorespiration*. Wiley Interscience, New York 1971
- HIATT, A. J. and LEGGETT, J.E.: Ionic interactions and antagonism in plants, p. 101-134. In: E. W. CARSON: *The Plant Root and Its Environment*. University Press of Virginia, Charlottesville 1974 HIGINBOTHAM, N.: Electropotentials of plant cells. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 24, 15-46 (1973) HIGINBOTHAM, N.: The mineral absorption process in plants. *Bot. Rev.* 39, 15-69 (1973)
- HODGES, T.K.: Ion absorption by plant roots. *Adv. Agron.*, 25, 163-207 (1973).
- HÖLL, W.: (G) The symbiosis between legumes and bacteria of the genus *Rhizobium*. *Naturw. Rdsch.*, 8, 281-289 (1975)
- INTERNATIONAL POTASH INSTITUTE: *Fertilizer Use and Protein production*. 11th Colloquium Intern. Potash Inst., Berne 1975
- JAGENDORF, A. T.: Photophosphorylation. In: *Photosynthesis I*, *Plant Physiol. New Series Vol. 5* (A. TREBST and M. AVRON, eds.) p. 307-337. Springer-Verlag Berlin. Heidelberg, New York 1977
- JENSEN, R.G. and BAHR, J.T.: Ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase-oxygenase. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28, 379-400 (1977)
- KELLY, G.J.; LATZKO, E. and GIBBS, M.: Regulatory aspects of photosynthetic carbon metabolism. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 27, 181-205 (1976)
- KLUGE, M.: The flow of carbon in Crassulacean Acid Metabolism (CAM). In: *Photosynthesis II*, *Plant Physiol. New Series, Vol. 6* (M. GIBBS and E. LATZKO, eds.) p. 112-123. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New York 1979
- LEONARD, R.T.: Membrane-associated ATPases and nutrient absorption by roots. In: *Adv. in Plant Nutrition Vol. 1* (P. B. TINKER, and A. LÄUCHLI, eds.) p. 209-240. Praeger, New York 1984
- LÜTTGE, U. and HIGINBOTHAM, N.: *Transport in Plants*. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York 1979
- LÜTTGE, U. and PITMAN, M.G., eds.: *Transport in Plants II, Part A, Cells; Part B, Tissues and Organs*. *Encyclopedia of Plant Physiology, New Series Vol. 2*, Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New York 1976 MC LACHLAN, K.D.: *Sulphur in Australasian Agriculture*. Sidney Univ. Press 1975
- MIFLIN, B.J.: Potential for improvement of quantity and quality of plant proteins through scientific research, p. 53-74. In *Fertilizer Use and Protein Production*. 11th Colloquium Intern. Potash Inst., Berne 1975
- MITCHELL, P.: Protonmotive chemiosmotic mechanisms in oxidative and photosynthetic phosphorylation. *Trends in Biochemical Sciences* 3, N58-N61 (1978)
- MORTENSON, L. E. and THORNELEY, R. N. F.: Structure and function of nitrogenase. *Ann. Rev. Biochem.* 48, 387-418 (1979)
- NEYRA, C.A. and DÖBEREINER, J.: Nitrogen fixation in grasses. *Adv. Agron*, 29, 1-38 (1977)

- OGREN, W.L.: Photorespiration: pathways, regulation and modification. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 35, 415-442 (1984)
- OSMOND, C. B.: Crassulacean acid metabolism: A curiosity in context. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 29, 379-414 (1978)
- PARTHIER, B.: (G) The biological fixation of atmospheric nitrogen. *Biol. Rdsch.* ~{6, 345-364 (1978)
- PHILLIPS, D. A.: Efficiency of symbiotic nitrogen fixation in legumes. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31, 29-49 (1980)
- POOLE, R. J.: Energy coupling for membrane transport. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 29, 437-460 (1978)
- RADMER, R. and KOK, B.: Energy capture in photosynthesis: Photosystem II. *Ann. Rev. Bio- chem.*, 44, 409-433 (1975)
- RASCHE, K.: Stomatal action. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 26, 309-340 (1975)
- SCHIFF, J.A.: Reduction and other metabolic reactions of sulfate. In: *Inorganic Plant Nutrition. Encycl. Plant Physiol. New Series Vol. 15A* (A. LÄUCHLI and R.L. BIELESKI, eds.) p. 401-421. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New York 1983
- SCHIFF, J.A. and HODSON, R.C.: The metabolism of sulphate. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 24, 381-414 (1973)
- SHANMUGAM, K. T.; O'GARA, F; ANDERSEN, K. and VALENTINE, R. C.: Biological nitrogen fixation. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 29, 263-276 (1978)
- SHAVIT, N.: Energy transduction in chloroplasts: Structure and function of the ATPase complex. *Ann. Rev. Biochem.* 49, 111-138 (1980)
- SMITH, F. A. and RAVEN, J.A.: Intercellular pH and its regulation. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 30, 289-311 (1979)
- STOCKING, C. R. and HEBER, U.: Transport in plants III. Intracellular Interactions and Transport Process. *New Series, Vol. 3*, Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New York 1976
- TOLBERT, N. E.: Glycolate metabolism by higher plants and algae. In: *Photosynthesis II, Plant Physiol. New Series, Vol. 6* (M. GIBBS and E. LATZKO, eds.) p. 338-352. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New York 1979
- WALKER, D.A.: Three phases of chloroplast research. *Nature* 226, 1204-1208 (1970)
- WINTER, H.C. and BURRIS, R.H.: Nitrogenase. *Ann. Rev. Biochem.* 45, 409-426 (1976)
- WOOLHOUSE, H.W.: Light gathering and carbon assimilation processes in photosynthesis; their adaptive modifications and significance for agriculture. *Endeavour, New Series* 2, 35-46 (1978)
- ZELITCH, I.: Photorespiration: Studies with whole tissues. In: *Photosynthesis II, Plant Physiol. New Series, Vol. 6* (M. GIBBS and E. LATZKO, eds.) p. 351-367. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New York 1979

RELACIONES HÍDRICAS DE LAS PLANTAS

4.1 Procesos Básicos de las Relaciones Hídricas de las Plantas

4.1.1 Generalidades

La vida está íntimamente asociada con el agua y particularmente con el agua en su fase líquida. El agua es la forma por la cual el elemento H, esencial en las moléculas orgánicas, es absorbido y luego asimilado en el curso de la fotosíntesis (ver punto 3.2.4). El agua puede considerarse así como un nutriente vegetal, de la misma forma que el CO_2 y el NO_3 son nutrientes de las plantas. La cantidad de agua requerida por el proceso fotosintético es sin embargo pequeña, alrededor del 0.01 % de la cantidad total utilizada por la planta. La mayor parte las funciones en las que el agua está involucrada son de naturaleza física. El agua es un solvente para muchas sustancias tales como las sales inorgánicas, azúcares y aniones orgánicos. Es también el medio en el que toman lugar todas las reacciones bioquímicas. Las moléculas de agua son adsorbidas en las superficies de las partículas formando escudos de hidratación que influyen las reacciones físicas y químicas. El agua en forma líquida permite la difusión y el flujo masal de los solutos, por esta razón es esencial para la translocación y distribución de los nutrientes y metabolitos a través de toda la planta. El agua es también importante en las vacuolas de las células vegetales dado que ejerce una presión en el protoplasma y en las paredes celulares (presión de turgencia), manteniendo la rigidez de las hojas, raíces y otros órganos de la planta. Estos pocos ejemplos indican la importancia del agua en la fisiología vegetal.

4.1.2 Potencial agua

Para un entendimiento mas básico de los procesos en los cuales el agua esta involucrada, es importante apreciar el concepto de potencial agua (Slatyer, 1967). El termino «potencial agua» describe el estado energético del agua y fue introducido en la literatura para proveer una terminología unificada en los estudios de la relación suelo-planta-agua. Puede ser definido como la diferencia en potencial químico por unidad de volumen entre una muestra dada de agua y el agua pura libre a la misma temperatura. Puede ser expresada en una ecuación, tal como sigue:

$$\Psi = \frac{\mu_w - \mu_w^0}{V_w}$$

donde

Ψ = Potencial agua

μ_w = Potencial químico del agua considerada

μ_w^0 = Potencial químico del agua libre a la misma temperatura

V_w = Volumen parcial molar del agua en el sistema.

Las unidades de potencial químico son Joules por mol, donde el volumen parcial molar del agua está expresado en términos de volumen (m³) por Mol. Sustituyendo estas unidades en la ecuación de arriba, se vuelve:

$$= \frac{\text{J Mol}^{-1}}{\text{m}^3 \text{ Mol}^{-1}} = \frac{\text{J}}{\text{m}^3}$$

Energía (J) = Fuerza (N) x Distancia (m).

donde

N = Newton, la unidad de fuerza;

sustituyendo esta expresión por J en la ecuación de arriba, el potencial agua esta dado en los siguientes términos:

$$= \frac{\text{N x m}}{\text{m}^3} = \frac{\text{N}}{\text{m}^2}$$

Esto representa fuerza por unidad de área y como tal es la definición de presión, siendo la unidades internacional estándar el Pascal (Pa)

$$P_a = N \times m^2$$

Como el Pascal es una unidad muy pequeña, se usan mas frecuentemente el KPa o el MPa como medidas del potencial agua

$$10^6 \text{ Pa} = 10^3 \text{ kPa} = 1 \text{ MPa}; 1 \text{ bar} = 10^5 \text{ Pa}$$

de donde el potencial agua del agua pura por definición es igual a cero.

El agua puede estar sujeta a la presión hidrostática o a la succión; en el primer caso el potencial agua es positivo y en el segundo es negativo. El potencial agua también está influido por los solutos disueltos en el agua; los solutos diluyen la concentración de las moléculas de agua y, por lo tanto, disminuyen el potencial agua. Tomando esto en consideración (es decir los tres componentes: presión hidrostática, succión y concentración de soluto) el potencial agua puede ser descrito por la siguiente ecuación:

$$\Psi = \Psi_p + \Psi_s + \Psi_m$$

Ψ_p el potencial de presión es numéricamente igual a la presión hidrostática; aumentando la presión hidrostática aumenta el potencial agua; por esta razón el término Ψ_p tiene signo positivo.

Ψ_s es el potencial resultante de la presencia de solutos y se llama potencial osmótico o potencial soluto. La introducción de solutos en el agua reduce la concentración del agua, o mas precisamente, la actividad de las moléculas de agua; esto disminuye el potencial agua. Una solución de sucrosa 0.1 M, por ejemplo, tiene un potencial agua que es 0.227 MPa mas bajo que el del agua pura a la misma temperatura y presión. El potencial osmótico (Ψ_s) es siempre un valor negativo, siendo mas bajo que cero, el valor del potencial del agua pura.

Ψ_m es el potencial mátrico, y representa la succión. Este es un componente del potencial agua producto del efecto de las superficies sólidas en la fase acuosa. El agua puede unirse a moléculas mas grandes, tales como proteínas o polisacáridos, por medio del enlace H; de esta forma puede mantenerse unida a las paredes celulares y a las membranas; además de este efecto de adsorción, el agua también se mantiene en los capilares por efecto de la tensión superficial. Estas fuerzas son llamadas mátricas y pueden restringir la movilidad del agua, tendiendo a bajar el potencial agua; el signo Ψ_m de la ecuación de arriba es, por lo tanto, negativo.

En el material fresco de plantas la proporción de agua unida matricamente usualmente es muy pequeña (Wiebe y Al-Saadi, 1976); en muchas especies vegetales, por lo tanto, el potencial mátrico (Ψ_m) solo juega un rol importante donde los tejidos se han desprovisto de mas del 50 % de su contenido normal de agua (Hsiao, 1973). En las plantas el potencial mátrico puede a menudo ser despreciado; en el suelo en cambio es un componente importante del potencial agua del mismo (Gardner, 1965).

Si consideramos el potencial agua de un tejido vegetal, por ejemplo las células del mesófilo de la hoja, una alta proporción de agua está presente en las vacuolas (90 %), que también contienen cantidades sustanciales de solutos. El agua está presente en el citoplasma (5 %) y pared celular (5 %), donde está expuesta a fuerzas mátricas. Tanto las fuerzas de soluto como las matriciales, hacen mas negativo (disminuyen) el potencial agua; por esta razón el potencial agua de los órganos vegetales, hojas, tallos y aun raíces, es usualmente negativo. Bajo ciertas condiciones, sin embargo, la presión hidrostática en las vacuolas puede ser alta y el potencial agua llegar a tener valores positivos.

El potencial agua de las plantas está usualmente en un rango de -0.1 a -1.5 MPa; en casos extremos, han sido registrados valores tan bajos como -3 MPa. Estos valores son muy dependientes del ambiente; pequeñas pérdidas de agua de tejidos totalmente turgentes, por ejemplo, pueden tener muy poco efecto en el contenido de agua de los tejidos pero pueden deprimir considerablemente el potencial agua; esto resulta principalmente en una disminución de la presión hidrostática Ψ . Los diferentes tejidos vegetales tienden a tener potenciales agua característicos; el potencial agua de las hojas es usualmente mas bajo (mas negativo) que el de las raíces.

Uno de los mas importantes aspectos del potencial agua es que constituye la principal fuerza motriz de la transferencia del agua; el movimiento del agua en las células, los tejidos y en la planta entera, tiene lugar desde los lugares de mayor potencial hacia los de menor potencial agua. De acuerdo con las hipótesis catenarias de Van Der Honert, (1948), el movimiento de agua entre dos puntos depende de la diferencia de potencial agua y de la resistencia al flujo. Las resistencias en los sistemas vegetales son las paredes celulares, membranas, cutículas, etc.; así la tasa de flujo de agua puede ser descrita por la ecuación:

$$F = \frac{\Psi_1 - \Psi_2}{R}$$

donde Ψ_1 y Ψ_2 = es igual a la diferencia de potencial agua entre dos puntos;

F = es la velocidad de flujo y

R = es la resistencia.

4.1.3 Osmosis

La osmosis ocurre cuando dos soluciones de diferente potencial agua están separadas por una membrana semi-permeable, que permite la penetración de las moléculas de agua pero no la de los solutos disueltos en el agua, como se muestra en la Figura 4.1. Para una mayor simplicidad, en el ejemplo presentado, una parte del sistema es agua pura, (a la izquierda de la Figura 4.1), y la otra una solución de sucrosa, (lado derecho de la figura 4.1). Siempre que el agua pura y la solución de sucrosa estén expuestas a la misma temperatura y presión atmosférica, el potencial agua de la solución es mas bajo que el del agua pura. Para alcanzar el equilibrio el movimiento neto del agua a través de la membrana semi-permeable se efectúa desde el agua pura a la solución de sucrosa, como se muestra esquematicamente en la Figura 4.1a. El movimiento neto del agua cesa tan pronto como el potencial químico del agua es el mismo a ambos lados de la membrana; en este estado, como se muestra en la Figura 4.1b, el turgor de la solución de sucrosa se ve aumentado.

La célula vegetal puede ser considerada como un sistema osmótico; si la célula viva está expuesta al agua pura, hay una neta absorción de agua por parte de la célula; esto resulta porque la presencia de solutos en la célula provoca un potencial agua mas bajo que el del agua pura. La absorción neta de agua influye en el potencial agua de la célula en dos formas: diluye el soluto celular (concentración) de modo que el potencial osmótico (Ψ) en la célula aumenta (se vuelve menos negativo). También aumenta la presión hidrostática o presión de turgencia en la célula. Estos dos efectos aumentan el potencial agua en la célula; la carga de la presión de turgencia se efectúa por la pared celular y las células adyacentes; en las células totalmente turgentes las moléculas de agua ejercen una alta presión en las paredes celulares; las paredes celulares sin embargo son elásticas y pueden agran-

dar el volumen celular hasta un 20 o 30 %. La Figura 4.2 muestra los cambios de turgencia (presión hidrostática Ψ_p), potencial osmótico (Ψ_s), y potencial agua ($\Psi_p + \Psi_s$) cuando la célula se hincha. Claramente el aumento del potencial agua es más marcado que el aumento del potencial osmótico; esto se debe al hecho que el aumento del potencial osmótico es afectado por el aumento del volumen de las células a medida que éstas se hinchan.

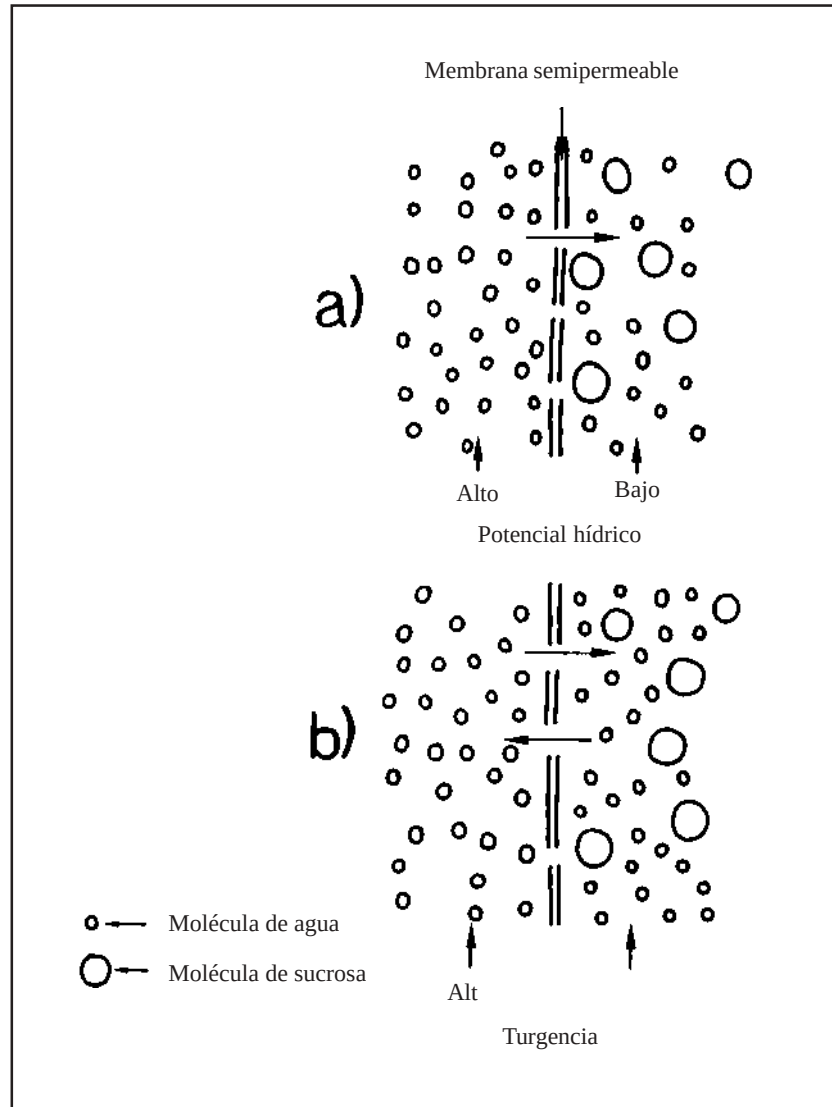


Figura 4.1: Sistema osmótico;

a) Movimiento de agua neto del potencial agua más alto al más bajo,

b) Equilibrio entre ambos potenciales de agua debido a la mayor presión de turgencia en la solución de sacarosa. No hay movimiento neto de agua.

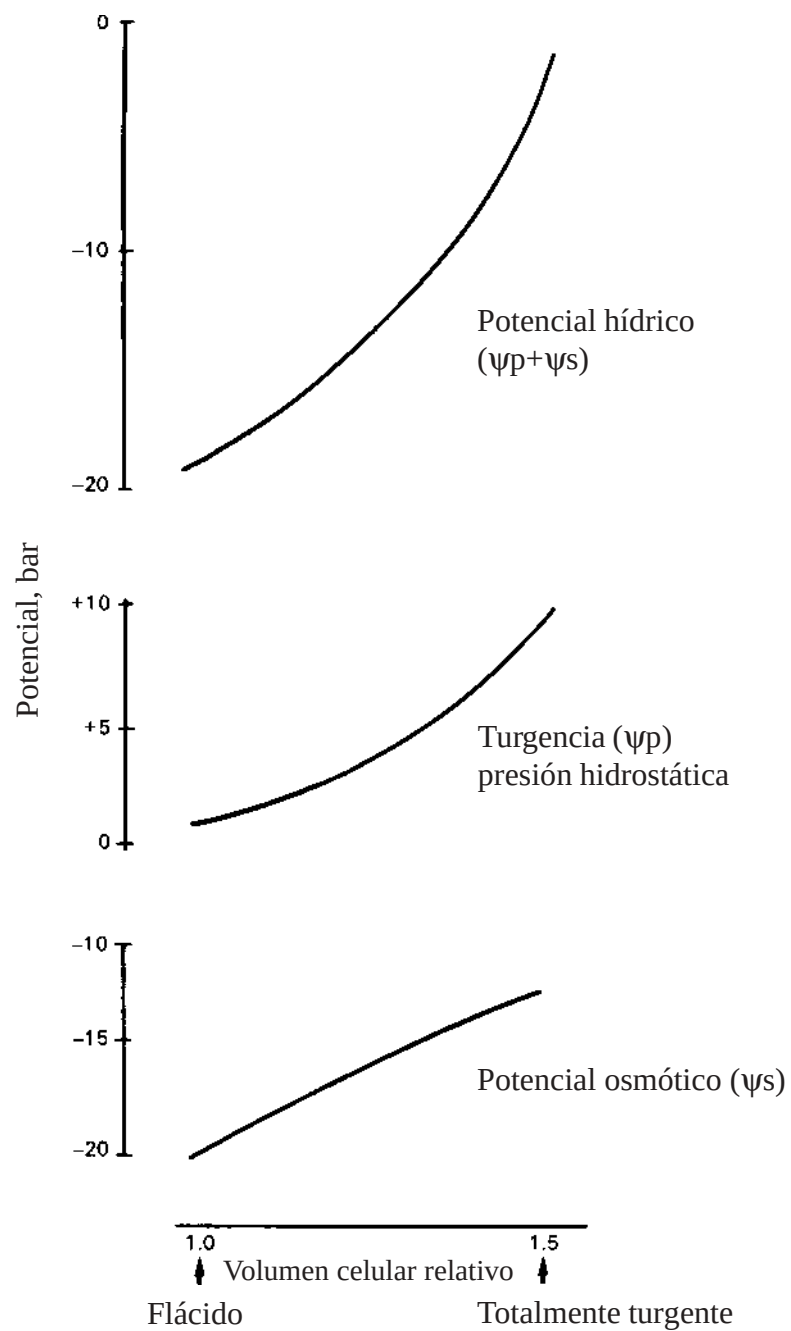


Figura 4.2: Relación entre volumen celular, turgencia, potencial osmótico y potencial agua.

Cuando el potencial agua del medio ambiente es mas bajo que el de la célula (solución hipertónica), el movimiento neto del agua procede de la célula al medio externo. La pérdida de agua resulta inicialmente en una contracción del volumen celular, que en un estado posterior es seguida por una contracción del citoplasma y su separación de la pared celular; este fenómeno se llama plasmólisis. Si la célula no ha sido dañada, el proceso puede revertirse y las células plasmolizadas son capaces de alcanzar una turgencia total cuando se exponen a soluciones hipotónicas o agua pura. La concentración de solutos en las células de las plantas está usualmente en el rango de 0.2 a 0.8 M; concentraciones mas altas en el medio externo causan plasmólisis.

Tanto los solutos orgánicos como los inorgánicos afectan el potencial osmótico de las células vegetales; según Zimmermann (1978), los solutos inorgánicos, en particular Ca^{2+} , Na^+ y Cl^- , están presentes predominantemente en las vacuolas; mientras que en el citoplasma las moléculas orgánicas tales como el glicerol, glicina-betaina, aminoácidos y sucrosa contribuyen principalmente al potencial osmótico. Estos solutos orgánicos son llamados solutos compatibles dado que no son detrimentales al citoplasma, aun en altas concentraciones. Ambos tipos de solutos activos osmoticamente, orgánicos e inorgánicos, juegan un rol principal en la osmoregulación (Zimmermann, 1978), que puede ser definido como el ajuste iónico de la célula a las condiciones ambientales de agua.

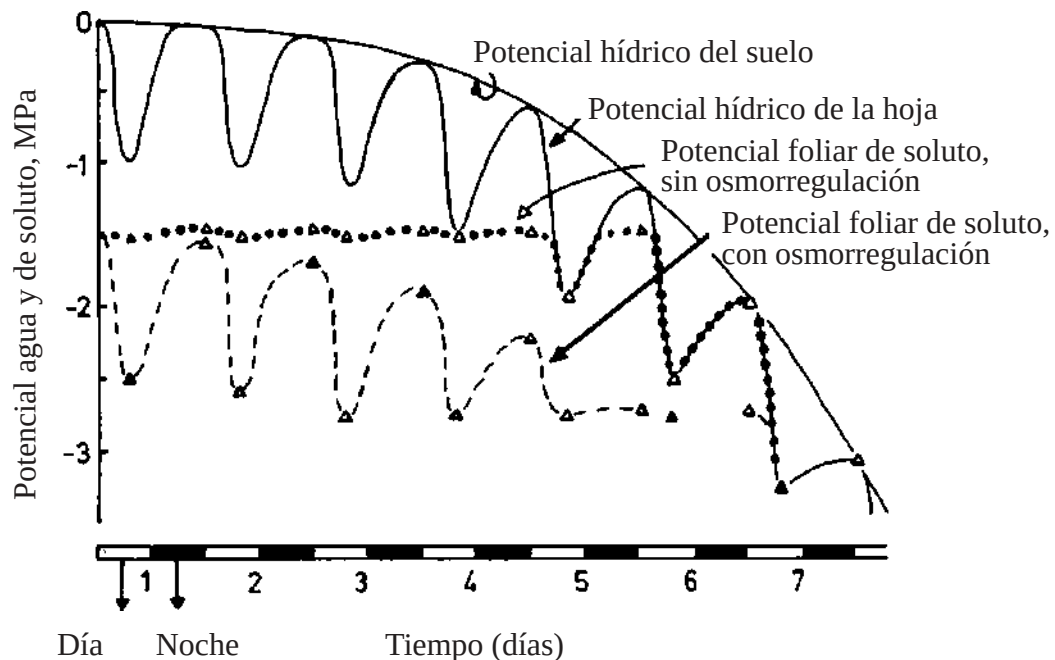


Figura 4.3: Relación entre la caída del potencial agua del suelo, potencial de agua foliar y potencial foliar de soluto, con y sin osmoregulación (Morgan, 1984).

La concentración osmótica puede cambiar aun durante el curso del día; las altas pérdidas de agua que ocurren durante el día pueden de algún modo prevenirse por la presión osmótica, que aumenta la retención de agua. Se han observado cambios claros en el potencial del soluto durante el día, en el rango de 0.4 a 0.7 MPa (Morgan, 1984). La osmoregulación es de particular importancia en las hojas jóvenes que necesitan de agua para expandirse. En la Figura 4.3 se muestra la relación entre la caída del potencial agua del suelo y el correspondiente potencial de agua y soluto en hojas en las cuales ocurre la osmoregulación, comparado con hojas en las cuales esta no ocurre. El ritmo diurno del potencial soluto puede verse para hojas en las que toma lugar la osmoregulación. El bajo potencial soluto durante el día protege a la hoja de una pérdida excesiva de agua por transpiración. Las especies vegetales difieren en el potencial soluto; para las plantas sombreadas mesofíticas, el potencial soluto está en el orden de -0.05 MPa; los valores mas corrientes para las principales plantas de cultivo están entre -1.0 a -2.0 MPa, y para las xerofíticas entre -3.0 y -4.0 MPa; para algunas halófitas los valores pueden ser tan bajos como -10.0 MPa.

4.1.4 Absorción e imbibición

Como ya se ha mencionado, una pequeña fracción del agua en los tejidos frescos de las plantas está adsorbida a la superficie de las paredes celulares, orgánulos celulares, moléculas e iones. El material seco de las plantas también tiende a absorber el agua de su alrededor; este es un proceso de significancia biológica: las semillas secas, por ejemplo, se embeben en el suelo, absorbiendo rápidamente agua del medio circundante. Las moléculas de agua penetran en el espacio intercelular de las paredes celulares y también dentro de otros compartimientos de las células, debido a la fuerza de adsorción. Estas fuerzas causan la hinchazón de las semillas y si quedan confinadas pueden ejercer una presión del orden de 100 MPa (Sutcliffe, 1979); esta absorción de agua por parte de las semillas provee de suficiente agua para abastecer las reacciones bioquímicas del proceso de germinación. La hinchazón de una gelatina efectuada por el agua es un proceso análogo. La absorción de agua resultante de la fuerza de adsorción es llamada imbibición.

4.2 Balance Hídrico

4.2.1 Generalidades

El potencial agua de la atmósfera es usualmente mas bajo que el potencial agua del suelo. Esta diferencia de potencial agua es la fuerza motriz que efectúa la translocación de agua desde la solución del suelo, a través de la planta, hacia la atmósfera. Generalmente el potencial agua de la hoja no es mucho mas bajo que el del suelo; sin embargo una gran diferencia de potencial se establece a lo largo del límite entre la hoja y las cavidades de los estomas y la atmósfera. La velocidad a la cual el agua se transfiere a través de la interfase hoja-atmósfera es proporcional a la diferencia de presión de vapor entre ambos lados de los límites. El continuum suelo-planta-atmósfera es fundamental en el suministro de agua a todos los órganos de las plantas y tejidos. En su camino desde el suelo a las puntas de los tallos y hojas el agua debe sobreponer un numero de resistencias. Estas y las fuerzas involucradas en el transporte de agua serán discutidas a continuación.

Pueden distinguirse tres pasos principales en la translocación de agua: el transporte centrípeto desde la solución del suelo a través del tejido cortical de las raíces; el transporte vertical, a través de los vasos xilemáticos del cilindro central, desde las raíces hasta las hojas, y la liberación del agua como moléculas gaseosas en la interfase planta-atmósfera. Estos tres pasos principales se ilustran en la Figura 4.4.

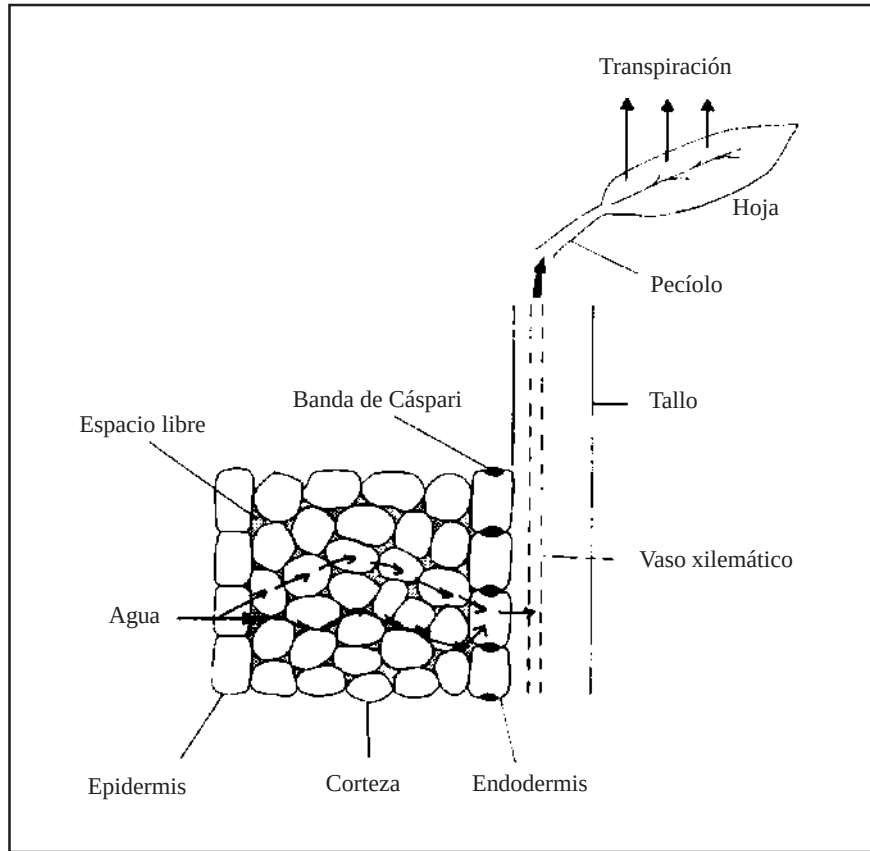


Figura 4.4: Camino del agua en las plantas superiores.

4.2.2 Absorción de agua por las raíces

La Figura 4.5 muestra esquemáticamente el tejido de una raíz joven, incluyendo el tejido cortical, la endodermis y el cilindro central con los tejidos vasculares del xilema y floema. La endodermis, que separa el córtex del cilindro central, está generalmente caracterizada por una capa suberizada. Esta capa que se presenta en las células radiales transversales se conoce como franja caspariana, está constituida por material lipídico y lignina. Presenta una alta resistencia al agua y al transporte de solutos.

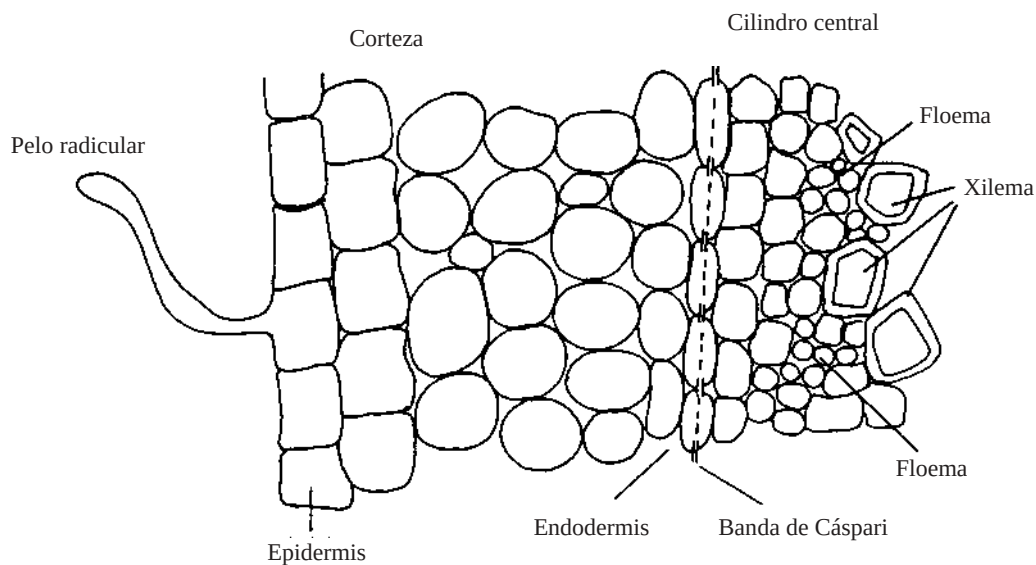


Figura 4.5: Sección transversal de una raíz joven.

En los tejidos radiculares, así como en otros tejidos de las plantas superiores, deben distinguirse entre la pared celular y las fracciones citoplasmáticas en relación al transporte de agua y solutos. La fracción de pared celular, también llamada apoplasto (del griego «apo»= lejos, lejos del plasma), comprende todas las partes del tejido abierto a los solutos y al agua sin tener que atravesar una membrana. Los poros y los espacios intercelulares del apoplasto permiten el movimiento libre del agua y los solutos, y por esa razón el apoplasto a veces se lo refiere como un espacio libre o espacio libre aparente, ya que la pared celular de este tejido aparenta ser libre.

El citoplasma de una célula vegetal se encuentra generalmente conectado al citoplasma de las células vecinas por numerosas plasmodesmatas; éstas forman un continuo citoplasmático denominado simplasto (Arisz, 1956) y provee otro camino de transporte para el agua y los solutos.

El apoplasto del córtex radicular está en contacto cercano con el medio edáfico; el contacto a menudo se mejora por los numerosos pelos radiculares. Así el agua del suelo se extiende dentro del espacio libre del tejido cortical, caracterizado por células relativamente grandes y numerosos espacios intercelulares.

La absorción de agua desde el medio edáfico resulta principalmente de la acción capilar y la osmótica; las fuerzas capilares aumentan en razón de los estrechos poros y canales de la pared celular. Así, algunos de los espacios libres al agua están unidos muy fuertemente y tienen un potencial agua muy bajo, cerca de -10 MPa, largamente como resultado de las fuerzas matriciales. Este bajo potencial agua significa que el agua puede mantenerse fuertemente unida. Esto implica que los espacios libres

de los tejidos radiculares presenten una considerable resistencia al flujo de agua (New man, 1974). A causa de los estrechos poros del material de la pared celular, (la mayor parte de un diámetro inferior a 10^{-2} m M), el potencial mátrico de la raíz puede ser considerablemente bajo, mas negativo que el del suelo circundante. Por lo tanto, para un mismo potencial agua, el contenido de agua de la pared celular es cerca de diez veces mas alto que el de un suelo de textura media; así, a un potencial agua de -0.1 MPa, la pared celular contiene cerca de 2 g de H_2O g⁻¹ de materia seca, mientras que el contenido de agua de un suelo de textura mediana es de 0.1 a 0.2 g H_2O g⁻¹ de materia seca.

El agua puede absorberse desde el espacio libre del citoplasma; esta absorción resulta principalmente por ósmosis. Las membranas biológicas tales como el plasmalema, que separan el espacio libre del citoplasma, son permeables a las moléculas de agua. Estas funcionan como membranas semi-permeables y permiten el movimiento osmótico del agua. El potencial osmótico en el citoplasma depende del metabolismo. Los procesos tales como la absorción activa de iones y la síntesis de ácidos orgánicos y azúcares, disminuyen el potencial osmótico en la célula y por lo tanto resultan en un incremento de la absorción neta de agua. Esto demuestra que la absorción de agua está unida al metabolismo y por lo tanto todos los factores que influyen el metabolismo radicular pueden tener un impacto indirecto en la absorción de agua. La baja temperatura, la falta de oxígeno y la presencia de sustancias tóxicas deprimen la absorción de agua, a causa de su efecto detrimental en el metabolismo (Kramer, 1955). Así Ehler (1962), encontró una reducción cercana al 70 % de la absorción de agua en plantas de Alfalfa sujetas a temperaturas alrededor de 5 °C. Holder y Brown (1980) reportaron una correlación significativa positiva entre la absorción de agua y la absorción de O_2 por las raíces de plantas de Poroto (*Phaseolus vulgaris*). Debe tenerse en cuenta que el efecto del metabolismo en la absorción de agua y en la retención es indirecto. Los solutos provenientes del metabolismo decrecen el potencial de agua en las células. El potencial agua y diferencia de potencial del medio externo aumenta y resulta en una mayor adsorción de agua. El flujo de agua entre el citoplasma y la vacuola es controlado por la diferencia de potencial agua (?) entre estos compartimientos. Como el tonoplasto funciona como una membrana semi permeable, las fuerzas osmóticas también son las principales responsables del movimiento neto entre el citoplasma y la vacuola.

El flujo de agua desde el medio edáfico y el cilindro central se conoce como transporte centrípeto del agua. Permite seguir varios caminos como se indica en la Figura 4.6. La parte superior de la Figura (Figura 4.6a) muestra la raíz de una planta joven en donde las células endodérmicas están aún sin suberizar (sin banda Caspariana).

La falta de la banda Caspariana permite el movimiento de agua que toma lugar desde la solución de suelo hacia los tejidos vasculares (tubos), ya sea en la forma apoplástica o simplástica. La Figura 4.6a muestra el camino del transporte de agua por la raíz a un estado mas avanzado de crecimiento, donde la endodermis tiene ya una banda Caspariana bien desarrollada. La zona suberizada de la pared celular endodérmica representa una fuerte barrera del movimiento de agua y soluto y por lo tanto se previene un flujo continuo de agua del suelo a través del apoplasto al cilindro central. El flujo de agua a través de la endodermis del cilindro central tiene simplemente que seguir el camino simplástico, tal como se muestra en la Figura 4.6b. Dado que las paredes endodermiales son ricas en plasmadesmatas, la transferencia de agua y solutos entre el tejido cortical y el cilindro central aparenta efectuarse principalmente desde los anillos plasmáticos (Clarkson et al 1971). New man (1974) quien también ha discutido intensamente los caminos de agua a través de las raíces, concluye que el camino simplástico es el mas importante para el transporte centrípeto del agua. Solo en las plantas con raíces muy jóvenes en los cuales la banda Caspariana no se ha desarrollado, el camino apoplástico parece jugar un papel

principal. Este camino es de particular importancia para adsorción y transporte de Ca^{2+} (ver punto 11.2.1).

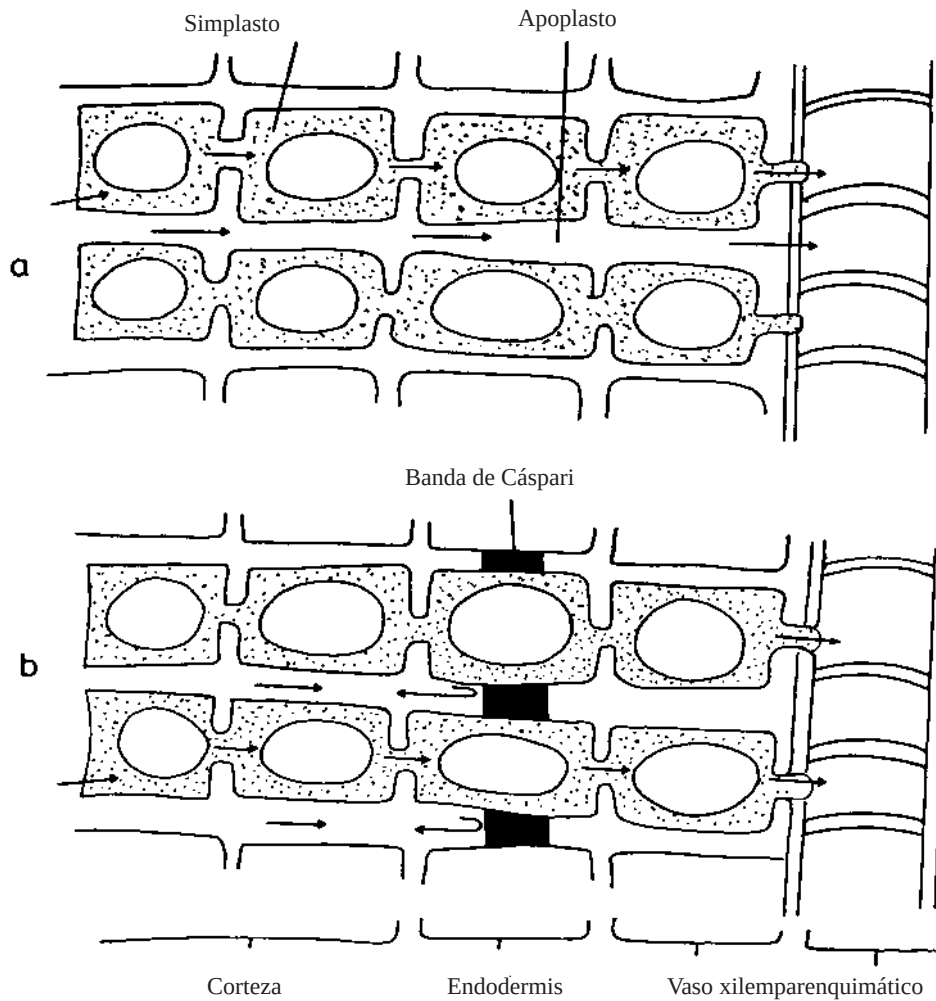


Figura 4.6 Transporte centrípeto del agua a través de los vasos de la raíz.

- a) Raíz joven sin suberizar permitiendo el transporte apoplástico y simplástico.
- b) Raíz suberizada con capa Caspariana permitiendo solo el transporte simplástico.

En total, la epidermis, córtex, endodermis y cilindro central representan una considerable resistencia al transporte de agua del medio edáfico hacia el xilema. Esto es particularmente evidente para las plantas con un alto consumo de agua que crecen en suelos secos (cerca de -300 kPa de potencial agua del suelo). Bajo tales condiciones el potencial agua de la raíz puede volverse considerablemente mas bajo que el potencial de agua del suelo. La alta resistencia de las raíces al transporte centrípeto de agua es también la razón ofrecida para explicar para la contracción e hinchazón diurno de las raíces. Bajo condiciones de alta transpiración al mediodía, la velocidad de adsorción de agua de las raíces a la

parte superior de la planta excede la adsorción de agua del suelo y ocurre una contracción de las raíces. El proceso inverso toma lugar cuando la transpiración declina durante una fase tardía de la tarde y el anochecer, cuando el déficit de agua de las raíces es sobrepuesto y las raíces se hinchan (Taylor y Klepper 1978). El potencial agua del suelo se reflejado claramente por el potencial agua de la planta. Estas relaciones se muestran en la Tabla 4.1 para el potencial agua de la soja (Adjei-Twum y Splittstoesser 1976).

Tabla 4.1 **Relación entre el potencial agua del suelo y potencial agua de hojas de soja.**

Potencial agua del suelo, kPa	Potencial agua foliar, MPa
0 a - 10	- 0.2
0 a - 20	- 0.4
0 a - 40	- 1.2
0 a - 100	- 1.9

4.2.3 Liberación de agua en los vasos xilemáticos

El mecanismo por el cual el agua se libera dentro del xilema no está totalmente entendido aún. Se acepta generalmente, que es controlada por osmosis y por lo tanto cercanamente ligada al transporte de iones. La cuestión si los iones inorgánicos son activamente secretados ó hay una perdida pasiva en los vasos del xilema no está claro aún.

Läuchli (1972) quien discutió el problema en detalle, supone que las células del parénquima xilemático juegan un rol especial en la secreción de iones inorgánicos dentro de los tubos xilemáticos. La Foto 4.1 muestra las células metaxilemáticas bordeadas por las células del parénquima. En la pared celular engrosada del metaxilema está visible in orificio, y en este punto el metaxilema está separado de la célula parenquimática solo por el plasmalema. Se cree que los iones son secretados desde las células parenquimáticas en los vasos xilemáticos a través de tales aberturas. Este es el caso del K⁺ que se acumula en las células parenquimáticas tal como ha sido demostrado por Läuchli et al (1974) usando una sonda de análisis de electrones. Estos tubos metaxilemáticos externos aparentan ser el elemento principal del xilema en el transporte por el tallo hacia arriba. La secreción de iones en los tubos causa una caída en el potencial agua dentro del tubo, induciendo por lo tanto un flujo neto de agua en el xilema. En contraste con las células normales, donde la adsorción de agua está limitada por el volumen celular, los tubos del xilema no muestran ninguna restricción y el agua adsorbida puede moverse hacia arriba. Por esta razón cuando aumenta la adsorción de agua, la presión hidrostática (...) en los tubos no aumenta en una extensión simlar como sería el caso de las células vivas. El agua es absorbida comparativamente fácilmente por los tubos xilemáticos como consecuencia de la adsorción iónica.

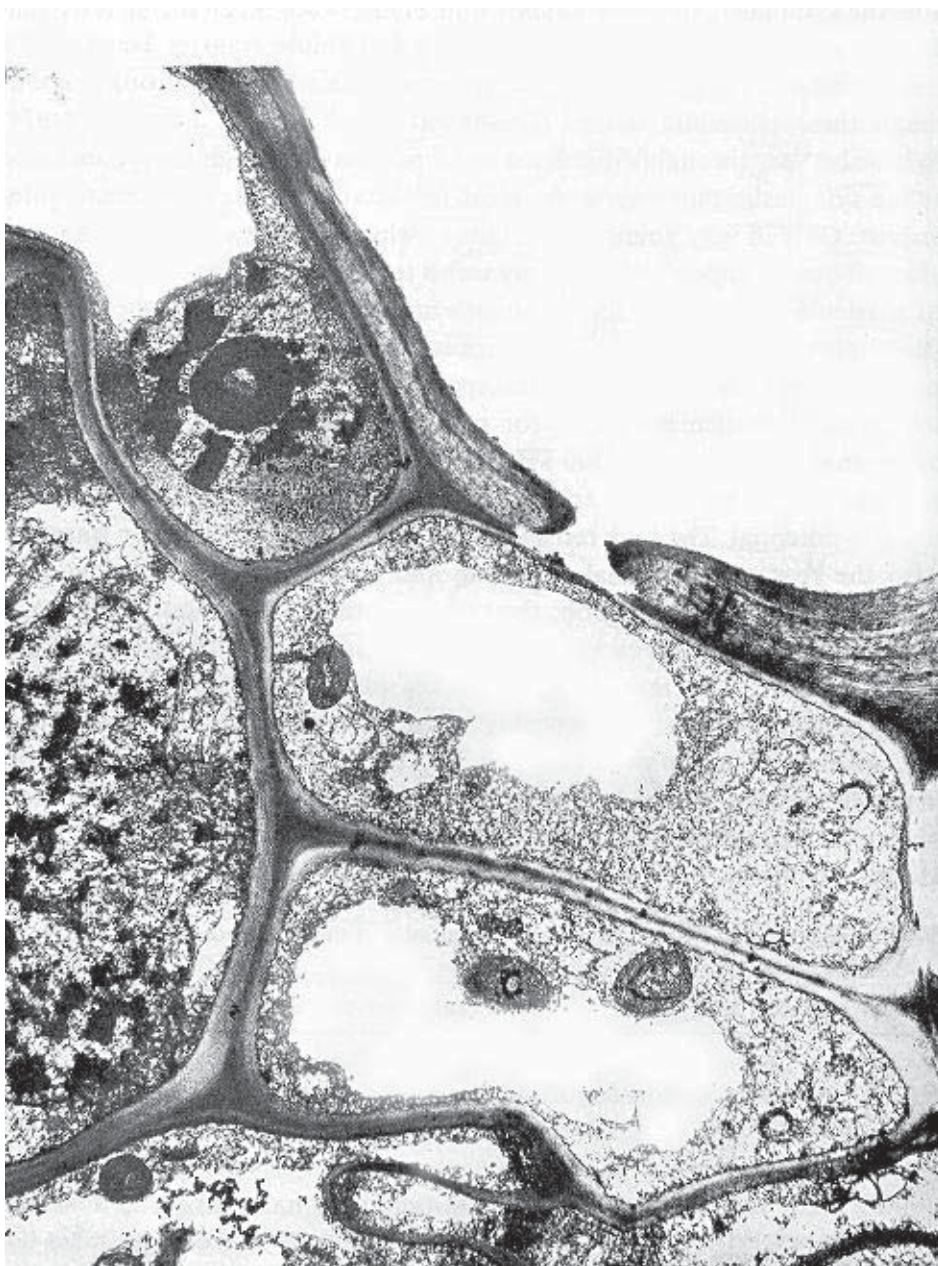


Foto 4.1. Células parenquimáticas bordeando un vaso metaxilemático con un orificio en la pared celular. (Foto: Kramer)

4.2.4 Presión radicular

El mecanismo descrito arriba es responsable del fenómeno llamado presión radicular. Este puede demostrarse observando la savia que exuda y se acumula en sobre los cortes de tallos de plantas decapitadas. La velocidad de exudación depende considerablemente de las condiciones metabólicas prevalecientes. Se deprime por efecto de inhibidores o por anaerobiosis, que disminuyen metabólicamente la absorción activa de iones (Kramer 1955, Vaadia et al. 1961). La velocidad de exudación está también influída por la presencia de iones específicos y su concentración en la solución nutritiva. Mengel y Pflüger (1969) encontraron velocidades de exudación mas altas cuando estaba presente KCl en la solución externa debido al hecho a que tanto el K^+ como el Cl^- son adsorbidos rápidamente. Las velocidades de exudación mas bajas fueron observadas cuando la solución externa era agua pura. El efecto favorecedor del K^+ en la absorción de agua y su transporte ha sido demostrado por Baker y Weatherley (1969) en sistemas exudantes de raíz en *Ricinus communis*. Estas observaciones están de acuerdo a resultados de Läuchli et al (1971), discutidos precedentemente.

La importancia de la presión radicular es difícil de determinar. Indudablemente en las plantas jóvenes la presión radicular contribuye en la traslocación hacia arriba del material orgánico e inorgánico soluble, particularmente bajo condiciones en que la transpiración es baja (Locher y Brouwer 1964). La presión radicular, sin embargo, es por lejos demasiado débil para transportar agua a lo largo de los tubos del xilema a las partes superiores de las plantas.

En las raíces de plantines la presión puede causar gutación. El agua es bombeada a través de la planta entera y libera gotitas en la punta de las hojas. La gutación es indicativa de un intenso metabolismo radicular y alta presión en las raíces. A menudo se observa a la mañana temprano parcialmente como resultado del bajo déficit de agua de la atmósfera durante la noche que restringe la evaporación. Las gotitas contienen solutos y Oertli (1962) reportó que las plantas jóvenes exudan boro por este mecanismo. Generalmente, sin embargo, con excepción del número de árboles de florestas tropicales donde la gutación se da de manera continua, la gutación es de pequeña significancia en las plantas superiores adultas.

4.2.5 Transpiración y movimiento de agua en el xilema

La presión radicular y las fuerzas capilares son demasiado débiles para jugar un rol principal en el transporte hacia arriba del agua en el xilema. En los árboles altos, por ejemplo, el agua puede levantarse hasta casi una altura de 100 m. Para entender este movimiento debemos considerar varios aspectos del agua en las plantas. En primer lugar hay una fase continua de agua llamada el continuum suelo-planta-atmósfera que se extiende desde la solución del suelo a través de toda la planta (ver figura 4.4). Las moléculas de agua en esta fase continua están unidas por fuerzas cohesivas. En el límite de la atmósfera foliar, el agua está presente en los finos canales en los espacios intercelulares de las paredes celulares en las cavidades estomáticas (ver figura 4.7). Cuando toma lugar la evaporación en la atmósfera, la acción capilar y las propiedades cohesivas del agua aseguran que el agua fluya a través de la planta para reemplazar el agua que está siendo perdida. Esto normalmente significa que mientras el agua se evapora en la superficie foliar el agua se mueve desde la raíz y desde el suelo hacia ésta. Este concepto de movimiento del agua es llamado hipótesis de cohesión.

La velocidad por la cual las moléculas de agua se evaporan de la planta en los límites con la atmósfera, aumentan con la temperatura siendo mas alta cuando el potencial agua de la atmósfera es mas bajo (alto déficit de agua atmosférica). El proceso de evaporación descrito se llama transpiración. Esta ejerce una succión en las columnas de agua en el xilema. La succión es mas alta bajo condiciones de baja transpiración o baja disponibilidad de agua en el medio radicular. El tejido xilemático está bien equipado para esta succión, mas precisamente la reducción de la presión hidrostática de la columna de agua. Los elementos leñosos del xilema de las paredes celulares son suficientemente rígidos para prevenir cualquier compresión de los vasos del xilema por las células adyacentes. Si esto no fuera así, una caída de la presión hidrostática del agua demasiado grande del xilema podría resultar en una rotura de la columna de agua y un bloqueo de la corriente de transpiración por burbujas de aire. La caída de presión hidrostática en el xilema induce un pequeño pero detectable encogimiento de los tallos. En los troncos de los árboles donde a menudo hay una típica variación diurna en circunferencia, el máximo son observados en la mañana temprano cuando el déficit de agua está al mínimo (Ahti 1973). La circunferencia también depende de la disponibilidad de agua en el medio radicular. Cuanto mas bajo es el potencial agua en el suelo, mayor se reduce la circunferencia del tronco (Ahti 1973).

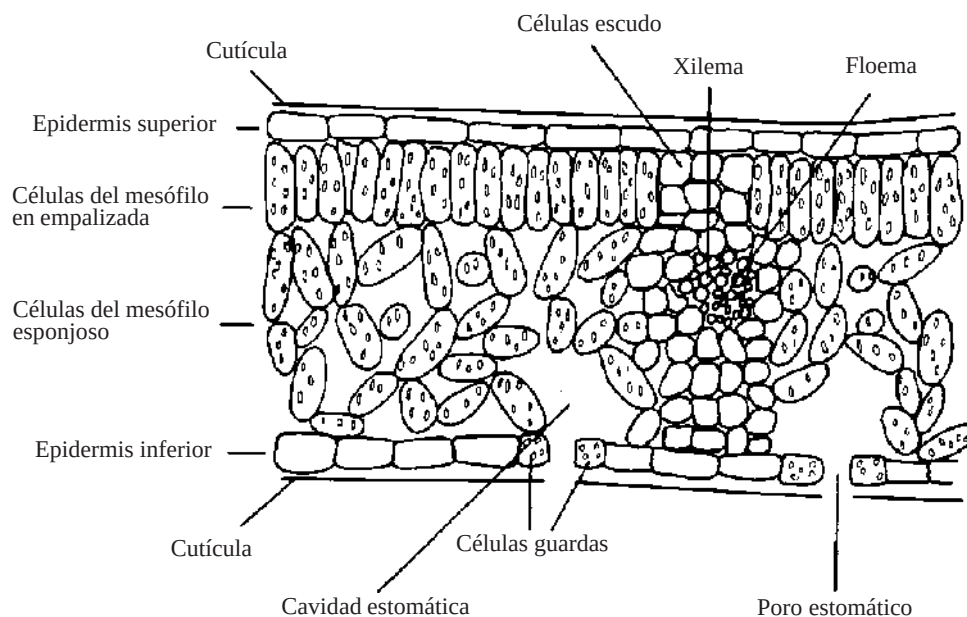


Figura 4.7. Sección transversal esquemática de una hoja mostrando las células guardas, poros estomáticos, cavidad estomática, células escudo, xilema y floema.

La resistencia al fluir del agua a lo largo de los tubos del xilema es relativamente baja. Por esta razón el principal flujo de agua es a lo largo de los tubos del xilema, siguiendo las venas mayores y menores del xilema. Las paredes celulares del xilema, sin embargo, son permeables a las moléculas de

agua. Algo de agua se embebe dentro de las paredes celulares del xilema y el espacio libre del tejido adyacente. La absorción de agua por los tejidos vecinos puede ocurrir por osmosis. La resistencia del agua a fluir dentro de las paredes de los tubos xilemáticos es considerablemente mas alta que en los vasos xilemáticos en sí mismos (Newman 1974). El movimiento lateral de agua en los tejidos vegetales procede así a una velocidad mucho mas baja que la translocación hacia arriba

Las plantas superiores exponen una considerable superficie de área a la atmósfera. Esto es necesario para la captura y asimilación del CO_2 . Por otro lado significa que la velocidad de perdida de agua por la transpiración es alta. Muchas plantas superiores, sin embargo, consumen grandes cantidades de agua. La planta madura de maíz, por ejemplo contiene cerca de 3 litros de agua aunque durante el período de crecimiento pudo haber transpirado mucho mas de 100 veces esa cantidad.

Holder y Brown (1980) han demostrado que la perdida de agua por transpiración es muy dependiente del metabolismo radicular y en menor extensión del área foliar. Usando plantas enteras de poroto (*Phaseolus vulgaris*) esos autores obtuvieron una buena correlación ($r = 0.89$) entre la absorción de O_2 por las raíces y de absorción de agua. Midiendo la velocidad de transpiración en sucesivos estados de defoliación también se observó que a medida que las hojas eran removidas la velocidad de transpiración por unidad de área foliar en las hojas remanentes aumentaba. Esto indica que para las plantas bien suministradas con O_2 es la adsorción radicular y no el área foliar lo que controla el flujo de agua.

El flujo de agua a larga distancia en los tejidos vegetales no solo se efectúa por la transpiración sino también por el crecimiento del tejido meristemático. Westgate y Boyer (1984) al estudiar la transpiración en el crecimiento de las plantas de maíz encontraron que el potencial agua de los tejidos meristemáticos (hoja, tallo y raíz) fue cerca de 0.3 MPa mas baja que la correspondiente a los tejidos maduros. Esta diferencia resulta de un potencial de soluto mas bajo (alta concentración osmótica) y una elasticidad mas alta de las paredes celulares del tejido meristemático. Esta diferencia de potencial agua entre células maduras y meristemáticas representa la fuerza que mueve el agua y los solutos hacia los puntos de crecimiento.

4.2.6 Apertura y cierre estomático

Por lejos la mayor cantidad de agua transpirada por las plantas cultivadas se libera a través de los poros estomáticos. La Figura 4.7 muestra la sección de una hoja del mesófilo con estomas abiertos. Los estomas están principalmente localizados en la parte de abajo de las hojas y permiten el intercambio gaseoso entre la hoja y la atmósfera. Puede verse que los espacios aéreos intercelulares están entre mezclados entre las células parenquimatosas del mesófilo. Los poros representan el camino principal para la transpiración del agua, debido a que la epidermis inferior y superior de la hoja generalmente están cubiertas por una capa cerosa llamada cutícula. Esta contiene un material lipídico y presentan una considerable barrera a la transpiración de moléculas de agua. Así para la mayor parte de las plantas de cultivo cerca del 90% del agua de transpiración pasa a través de los estomas. La apertura y cierre de los estomas es por lo tanto un proceso importante, no solo para la asimilación del CO_2 sino también para el balance hídrico de la planta.

Se conoce desde hace tiempo que el proceso de apertura y cierre de los estomas depende del estado de turgencia de las células guardas. Una alta turgencia resulta en la apertura y una baja el cierre de éstas. Datos experimentales de Fischer (1968) y de Fischer y Hsiao (1968) han demostrado que la turgencia de las células guardas se relaciona a la adsorción iónica que depende del metabolismo, y en particular a la adsorción de K^+ (Humble y Hsiao, 1969). Fischer (1968) reportó que con el aumento en la concentración de K^+ marcado en las células guarda, la apertura estomática en *Vicia faba* se volvió mas amplia.

Estos hallazgos fueron respaldados con análisis de sonda de electrones de Humble y Raschke (1971) quienes demostraron que el K^+ se acumula en las células guardas de la apertura estomática mientras que en los estomas cerrados no existe una acumulación de K^+ (ver figura 10.4). El mecanismo depende primariamente de la acumulación de K^+ en las células guardas y no en la hidrólisis de almidón a azúcares como se creía originalmente. De acuerdo a Fischer y Hsiao (1968) la relación almidón/azúcar es solo una reacción secundaria y por lo tanto de menor importancia.

El actual mecanismo de apertura y cierre estomático no está aún totalmente entendido. Penny y Bowling (1974) al estudiar la concentración de K^+ en las células guardas de *Commelina communis* encontraron que la apertura de estomas está asociado con un aumento del K^+ en las células guardas cercano a 35 mM. El K^+ requerido para la acumulación es parcialmente provisto por las vacuolas de las células subsidiarias laterales y parcialmente por las células epidérmicas. La transferencia de K^+ se revierte durante el cierre estomático, acumulándose el K^+ en las células epidérmicas. Como no se encontraron diferencias importantes de potencial entre ninguna de las células epidérmicas, cualquiera sea el estado de los estomas, los autores sugieren que el transporte de K^+ es un proceso activo y que tanto la apertura estomática como su cierre requieren energía metabólica. La velocidad de flujo de K^+ requerido es de 50 a 100 veces mayor que la velocidad normal del flujo a través de las membranas de las células vegetales. Por esta razón Penny y Bowling (1974) se preguntan si tales flujos ocurrirían vía plasmodesma y sus conexiones antes que a través de las membranas celulares.

Las altas temperaturas pueden causar el cierre estomático. Esto probablemente resulta de una transpiración aumentada y altos niveles de CO_2 en las cavidades estomáticas. Las altas temperaturas a menudo se asocian con altos consumos de agua. El cierre de los estomas protege a la planta de una pérdida excesiva de agua. Este mecanismo de apertura y cierre provee un medio muy eficiente para regular el balance hídrico de la planta entera. De acuerdo a investigaciones de Stocker (1967) en las gramíneas en particular poseen un mecanismo regulador muy sensible de los estomas. Como el K^+ juega un papel dominante en la apertura estomática, el estado nutricional del K^+ de las plantas afectan la pérdida de agua por transpiración. Zech et al, (1971) observó que la velocidad de transpiración aumentaba en *Pinus silvestris* que sufría insuficiencia de K^+ . El efecto benéfico del K^+ para prevenir las pérdidas de agua ha sido reportado por Brag (1972) para *Triticum aestivum* y *Pisum sativum*. Las fitohormonas también afectan el cierre y la apertura de los estomas. El ácido absísico (ABA) es conocido como promotor del cierre estomático en condiciones de estrés hídrico (Mansfield et al, 1978). De acuerdo a Radin et al (1982) la respuesta estomática puede gobernarse por un balance del ABA endógeno y citoquininas que favorecen la apertura estomática. Este balance puede ser influido por la nutrición nitrogenada. Estos autores fueron capaces de demostrar que bajo condiciones subóptimas de nutrición nitrogenada, cuando la síntesis de la citoquinina disminuía (ver punto 4.4.6), se inducía el cierre estomático durante el estrés hídrico. Evidencias recientes de Jewer et al. (1987) indican que bajo una condición de estrés hídrico aumentado por la concentración de poliaminas, éstas pueden también regular el movimiento de los estomas.

4.3 Transporte de Larga Distancia

4.3.1 Generalidades

En las plantas superiores es esencial que haya un medio de transporte adecuado de los materiales entre los sitios de producción y los sitios de consumo. En este proceso de transporte el agua juega un rol dominante. Los caminos de larga distancia mas importantes son los recorridos vasculares del xilema y el floema. Los principales materiales transportados son agua, iones inorgánicos y compuestos orgánicos. El agua y los minerales son absorbidos del medio radicular y predominantemente translocados hacia las partes superiores de la planta por el xilema. Compuestos orgánicos son principalmente transportados en el floema y son translocados tanto en dirección hacia arriba o hacia abajo.

4.3.2 Transporte xilemático

Ya hemos dado algún detalle del movimiento del agua en el xilema (ver punto 4.2.5). En éste punto el movimiento de agua será considerado desde el punto de vista de su efecto en el transporte de nutrientes. La velocidad relativamente alta del flujo de agua a lo largo de los vasos xilemáticos en una dirección hacia arriba causa una rápida traslocación de solutos disueltos en la savia del xilema. Una vez secretados los iones inorgánicos en los vasos del xilema (ver punto 4.2.3) son rápidamente transportados a la parte superior de la planta. Este efecto fue muy bien demostrado por Rinne y Langston (1960) en un experimento donde una parte del sistema radicular de una planta de peperina se alimentaba con fosfato marcado (P-32). El fosfato marcado fue detectado en la parte superior de la planta luego de un corto lapso, pero solo en aquellas partes de la planta directamente alimentadas con los vasos xilemáticos de la porción del sistema radicular que había recibido fosfato marcado. Esto se demuestra esquemáticamente en la Figura 4.8. Las partes sombreadas de la hoja muestran acumulación de P marcado. El patrón de distribución del P-32 observado en las hojas es típico para esta clase de experimentos con iones marcados. También demuestra que los iones inorgánicos son principalmente distribuidos a lo largo del sistema xilemático vascular y que los movimientos laterales proceden desde aquí hacia las células adyacentes.

El mecanismo de transporte de los solutos en la savia xilemática es predominantemente flujo de masa, donde los cationes y particularmente los cationes bivalentes pueden ser adsorbidos en la superficie de las paredes celulares e intercambiados por otros cationes (Biddulph et al. 1961; Isermann, 1970). La savia xilemática es mas bien una solución diluída, y está constituida principalmente de iones inorgánicos. En la tabla 4.2 se muestra la velocidad de exudación y composición de iones inorgánicos de la savia xilemática en plantas de tomate en relación al nivel de nutrición de K^+ (Kirkby et al. 1981). Los iones presentes en las mas altas de estas concentraciones son K^+ , NO_3^- , y Ca^{2+} . El nivel de Ca^{2+} fue probablemente inusualmente alto en el experimento dado que el nivel en el medio nutritivo era también muy alto (10 me/l). Debería notarse que el nivel de nutrición de K^+ tuvo relativamente un efecto menor en la concentración iónica de la savia. Al aumentar los niveles de K^+ en el medio nutritivo, sin embargo aumentó considerablemente el volumen de savia exudada y por lo tanto aumentó la absorción de iones. La concentración de iones individuales inorgánicos depende de sus velocidades de adsorción, su concentración en el medio nutritivo, la absorción de agua, así como la intensidad de la transpiración.

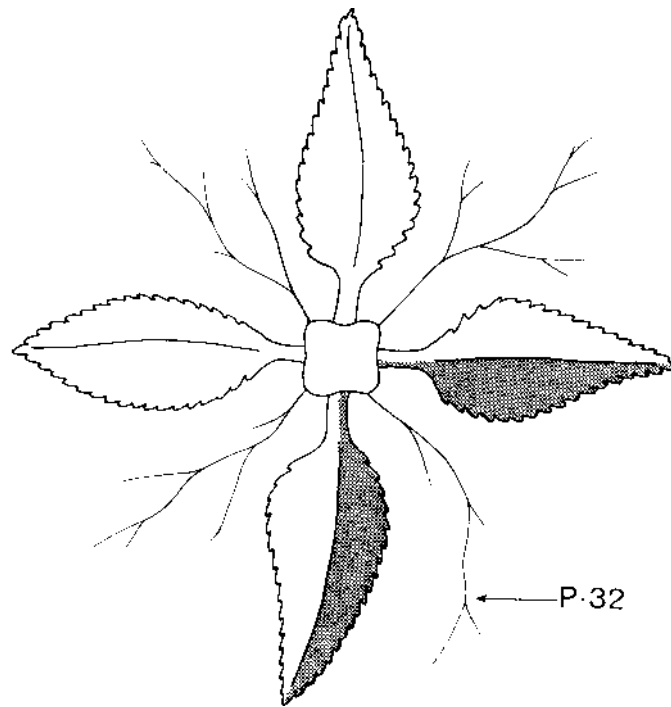


Figura 4.8 Distribución de P marcado en las hojas de peperina. El P-32 se suministró solo a una parte del sistema radicular (Rinne y Langston 1960).

El N puede transportarse en el xilema en forma de NO_3^- , NH_4^+ y como aminoácidos. La proporción de N inorgánico depende mucho del potencial de nitrato reductasa de las raíces y es generalmente alto en las plantas de especies leñosas y baja en las especies herbáceas. Los principales tipos de aminoácidos encontrados en la savia del xilema son la glutamina y asparagina, y sus precursores glutamato y aspartato (Pate 1980). En algunas especies tales como las leguminosas tropicales, los ureoides (alantoínas y ácidos alantoicos) son las formas mas importantes de N en la savia xilemática. Los aminoácidos básicos por ej. arginina son rápidamente absorbidos por el tejido alrededor del xilema; asparagina y la glutamina son absorbidas por el tallo a una velocidad moderada mientras que el aspartato y glutamato son apenas absorbidos y son así transportados a las hojas. Aquí los aminoácidos son usados para la síntesis de las proteínas o transferidos al floema y luego exportados fuera de la hoja. Los aminoácidos absorbidos del tejido del tallo son principalmente almacenados. El nivel de aminoácidos en la savia del xilema también depende de la edad fisiológica. Es a menudo alta en la primavera cuando las proteínas de almacenamiento de las raíces tallos son movilizados para formación de hojas jóvenes (Sauter 1976).

Algunos nutrientes inorgánicos pueden ser adsorbidos rápidamente desde las células adyacentes a las del xilema. Esto es cierto para la mayor parte de los nutrientes vegetales tales como NO_3^- , H_2PO_4^- y K^+ . Por otra parte, otros nutrientes son absorbidos relativamente lentamente desde las células del xilema hacia las células adyacentes. Y así son translocados a los puntos superiores y a los márgenes de las hojas, y en algunos casos pueden producir un quemado en las puntas.

Tabla 4.2 **Velocidad de exudación y composición de iones orgánicos de la savia xilemática en plantas de tomate decapitadas en relación al nivel de nutrición potásica** (Los exudados fueron tomados después de la primer hora de la decapitación; el sulfato varió en la solución nutritiva) (Kirkby et al, 1981).

Nivel nutri- cion K	Vol. de exudado ml/hr/10 plantas	composición de iones (me/l)									
		K ⁺	Na ⁺	Ca ²⁺	Mg ²⁺	Total	NO ₃ ⁻	SO ₄ ⁼	H ₂ PO ₄ ⁻	Cl ⁻	Total
		Cationes					Aniones				
K	46.5	17.3	0.3	10.8	3.9	32.3	26.1	3.1	0.4	1.7	31.3
K ¹	50.6	21.7	0.2	10.6	4.0	36.5	30.8	3.5	0.4	1.3	36.0
K ₃ ²	55.9	21.4	0.2	11.8	4.2	37.6	31.6	3.0	0.5	1.1	36.2

El transporte de larga distancia toma lugar en las partes superiores de las plantas y en las raíces. En ambos casos la velocidad de transporte es afectada por una resistencia axial (vertical) que difiere entre las especies vegetales y órganos. A causa de esta resistencia el potencial agua de las partes superiores de las plantas (hojas y tallos) es mas bajo que en la raíz. Taylor y Klepper (1978) enfatizan el hecho que la resistencia al transporte de agua es alto cuanto mas profunda esté la capa del suelo de donde las raíces tienen que absorber el agua. Por esta razón el agotamiento del agua de las capas superiores de agua ocurren mas temprano que en las capas mas profundas. Se cree que las especies vegetales que son capaces de adsorber el agua de las capas mas profundas del suelo tienen una resistencia axial radicular mas baja al agua.

La velocidad de traslocación hacia arriba depende principalmente de la intensidad de la transpiración y la adsorción de agua por las raíces. Esto no solo es verdad para el transporte de agua, sino también para el transporte de solutos disueltos en la savia xilemática. Así Linser y Herwig (1963) mostraron que al reducir la tasa de transpiración en plantas jóvenes de maíz resultó en una disminución de la traslocación de fosfato desde las raíces a las partes superiores de las plantas. Michael et al, (1969) cultivando tabaco en una cámara de cultivo a tasas extremadamente bajas de transpiración inducía deficiencia de B en las hojas mas jóvenes, a causa de la baja velocidad de traslocación de B en la corriente de agua de transpiración. No todos los nutrientes dependen de la transpiración para translocarse hacia arriba. Algunos nutrientes principales son también transportados por la savia del floema. Esta clase de transporte se tratará mas en detalle en el punto 4.3.5.

Aunque el movimiento del agua en la planta y principalmente en el xilema puede afectar considerablemente el transporte de nutrientes, debe recordarse que la absorción del agua y la de los iones son dos procesos separados, y que una alta velocidad de absorción de agua no necesariamente está asociada a una alta velocidad de adsorción de iones. Hanson y Bonner (1954) demostraron trabajando con tubérculos de alcauil que al bajar la velocidad de adsorción de agua por un potencial de agua mas bajo en la solución externa, no se afectó la adsorción de Rb⁺. En condiciones donde el agua tiene que pasar a través de una membrana biológica, la adsorción de iones precede la adsorción de agua, permitiendo por lo tanto un transporte osmótico de agua (ver punto 4.1.3). En cambio, donde el movimiento de agua es libre sin impedimentos como en la transpiración, los nutrientes pueden ser translocados con el agua por el flujo de masa.

4.3.3 Tejido floemático

El tejido floemático contiene el camino en el cual se trasloca el material orgánico. Este tejido a menudo corre paralelo con las franjas de haces de vasos del xilema. El tejido del floema contiene células cribadas (elementos cribados), células acompañantes y células parenquimáticas. Los mas importantes son los tubos cribados. Estas células elongadas contienen como un tamiz poroso ó placas de un tamiz en sus extremos que separan las células unas de otras. En la parte superior de los órganos de la planta los elementos cribados están presentes en el córtex, pecíolos y en los sistemas venosos principales de las hojas. Las raíces contienen los elementos cribados en el cilindro central. Los elementos cribados son células largas y estrechas, altamente especializadas con una fina capa de citoplasma, presionada contra la pared celular. El núcleo central y las mitocondrias se han degenerado.

Se aceptado generalmente que durante la actividad metabólica los poros de la placa cribada están abiertos. Así Fisher (1975) demostró que en los tejidos peciolares de soja cerca del 70 % de los poros de la placa cribada estaban esencialmente libres de obstrucción. La foto 4.2 muestra un ejemplo de esta investigación. Las áreas mas claras de la foto muestran los poros abiertos.

Las células cribadas difieren de los elementos cribados en que no se han desarrollado como elementos tan altamente especializadas como elementos cribados. En comparación con los elementos cribados, las células cribadas contienen mas mitocondrias, tienen un diámetro menor (2.5 μ m) y, a diferencia de los elementos cribados, están localizados en los sistemas de nervaduras menores de las hojas. La foto 4.3 muestra una sección transversal de una nervadura menor de *Tagetes patula* del trabajo de Evert (1980). La nervadura comprende los elementos traquearios (xilema), un parénquima vascular de células, elementos cribados, células del parénquima del floema y células acompañantes. Estas últimas células en realidad 'acompañan' a las células cribadas y derivan de las mismas células parenquimáticas a partir de las cuales se desarrollan las células cribadas. Las células acompañantes juegan un rol esencial en la carga del floema. Así Trip (1969) observó que hojas de remolacha azucarera que recientemente sintetizaban asimilatos, éstos se acumulaban predominantemente en las células acompañantes. Los elementos cribados y las células acompañantes están conectadas por numerosos plasmodesmas y ambos tipos de células se consideran como una unidad funcional llamada complejo de elementos cribados acompañantes (Geiger 1975). En este complejo celular ocurre la carga del floema como ya se ha considerado en el punto 3.1.5.

El sistema de nervaduras menores que comprende los elementos cribados y acompañantes puede compararse con un tamiz de malla mas bien fina (Foto 4.4). En las hojas de remolacha azucarera por ejemplo el área total del sistema de nervaduras menores se aproxima a 70 cm por cm² de área foliar (Geiger y Cataldo, 1969). Este largo total es cerca de 10 veces mas grande que el correspondiente a las nervaduras principales. Esto demuestra la importancia del sistema de nervaduras menores en la recolección de fotosintatos. La distancia promedio en las células del mesófilo desde estas finas nervaduras es cerca de 70 μ m o bien el largo dos células. Los fotosintatos son así rápida y fácilmente accesibles a las células acompañantes. Los asimilatos son transportados por nervaduras menores a las nervaduras principales. Las nervaduras menores pueden por lo tanto ser vistas como las 'corrientes contribuyentes' al sistema de nervaduras principales.

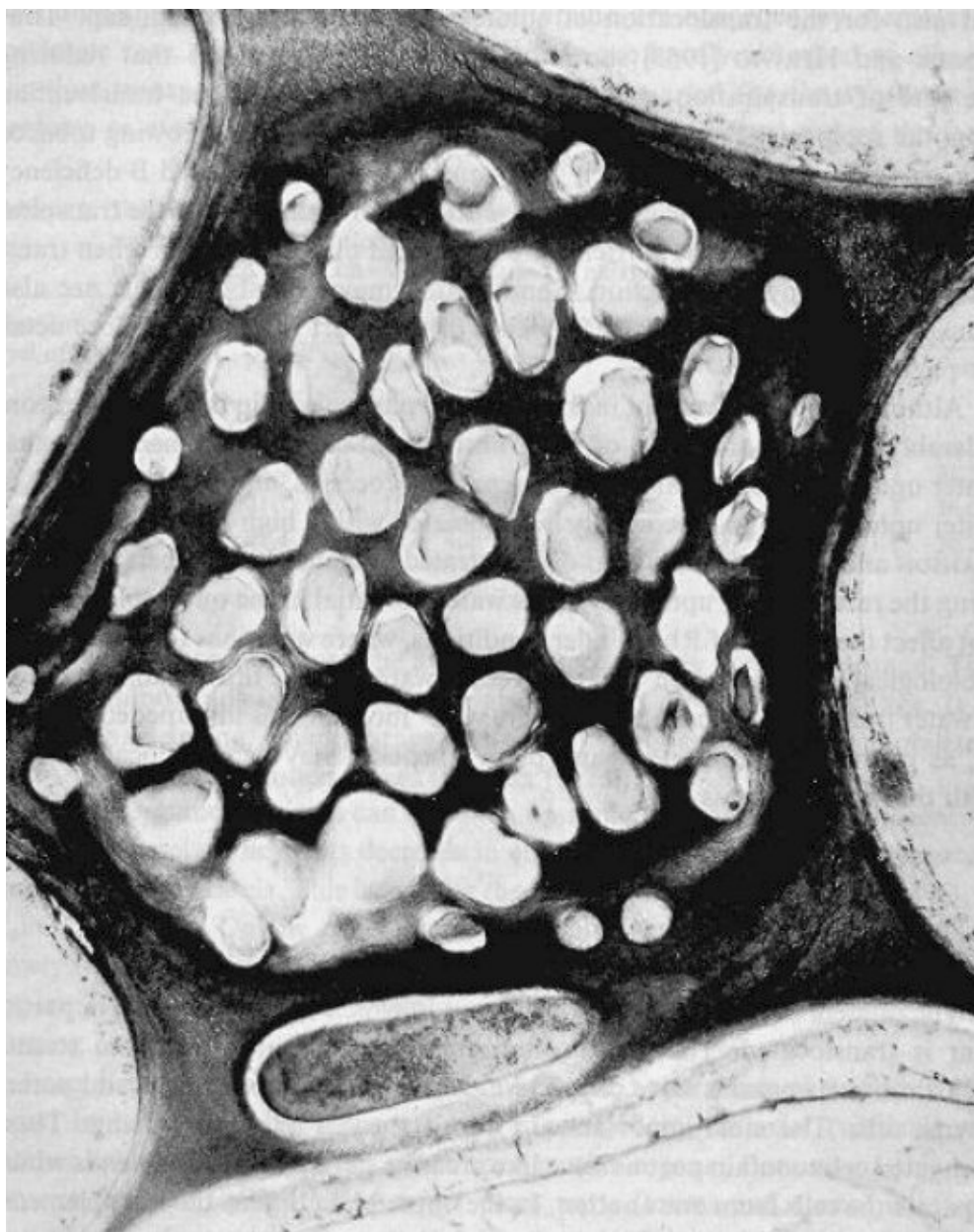


Foto 4.2. Placa cribada en un pecíolo de hoja de soja que ha sido rápidamente congelada in situ. La condición funcional de este tubo cribado fue establecido por microautografía. (Foto Fisher).

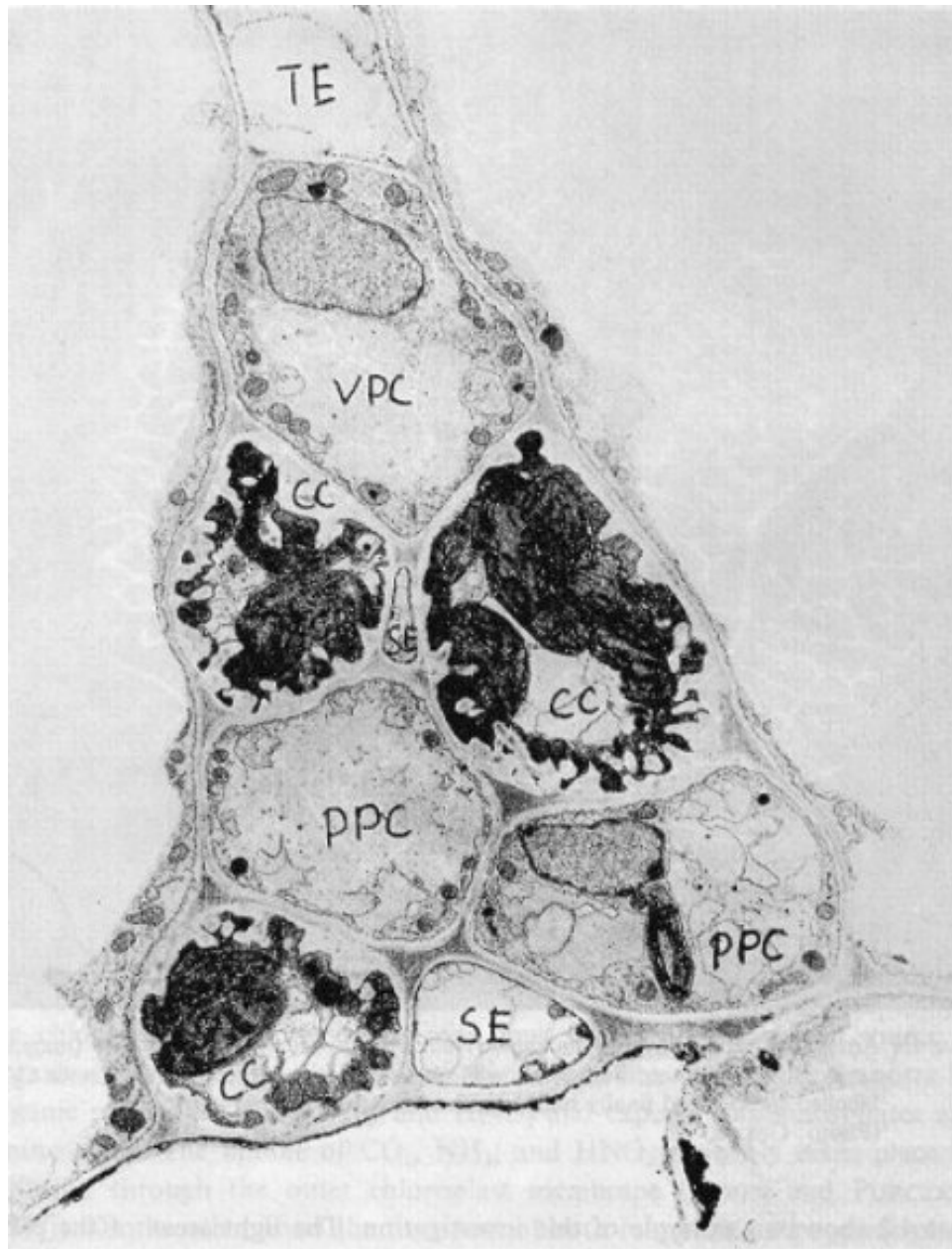


Foto 4.3. Sección transversal de una nervadura menor de *Tagetes patula* (Foto Evert)

TE = Elementos traquearios (xilema)

VPC= Células del parénquima vascular

CC = Células acompañantes

SE = Células cribadas

PPC= Células del parénquima floemático

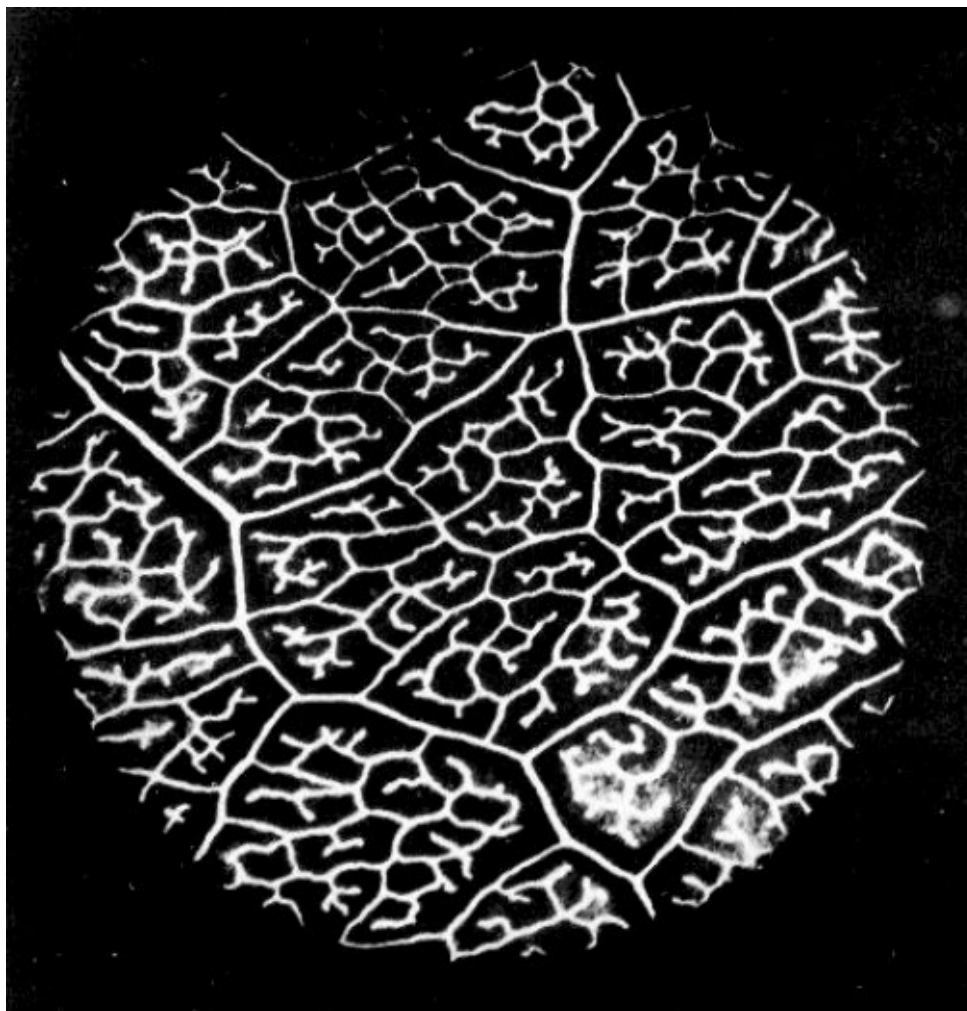


Foto 4.4. Autoradiografía mostrando un sistema de nervaduras menores en hoja de remolacha azucarera (magnificado x 10). la autoradiografía fue obtenida luego de tratar la hoja con sucrosa marcada con C-14 y finalmente removiendo la sucrosa del espacio libre por enjuagado. (Foto Geiger)

4.3.4 Salida de los fotosintatos del cloroplasto y carga del floema

Los solutos orgánicos transportados en el tejido floemático son producidos principalmente en los cloroplastos. Los cloroplastos pueden considerarse como la fuente de producción del material orgánico. Esto se muestra en la Figura 4.9. Los cloroplastos importan fosfato inorgánico, CO_2 , NH_3 , y HNO_2 y exportan triosafosfatos y aminoácidos. la absorción de CO_2 , NH_3 y HNO_2 toma lugar probable-

mente por difusión a través de la membrana externa del cloroplasto (Heber y Purczeld, 1977). Por otra parte tanto el transporte de fosfatos orgánicos como de inorgánicos a través de la membrana se efectúa por el llamado 'traslocador de fosfatos', que acopla la absorción de fosfato inorgánico con la exportación de los triosafosfatos (Heldt et al, 1977). La salida de fotosintatos tales como el gliceraldehído-3-fosfato (GAP) y dihidroxi-acetonafofato (DHAP) depende así de la concentración de fosfato inorgánico en el citoplasma (Walker 1980).

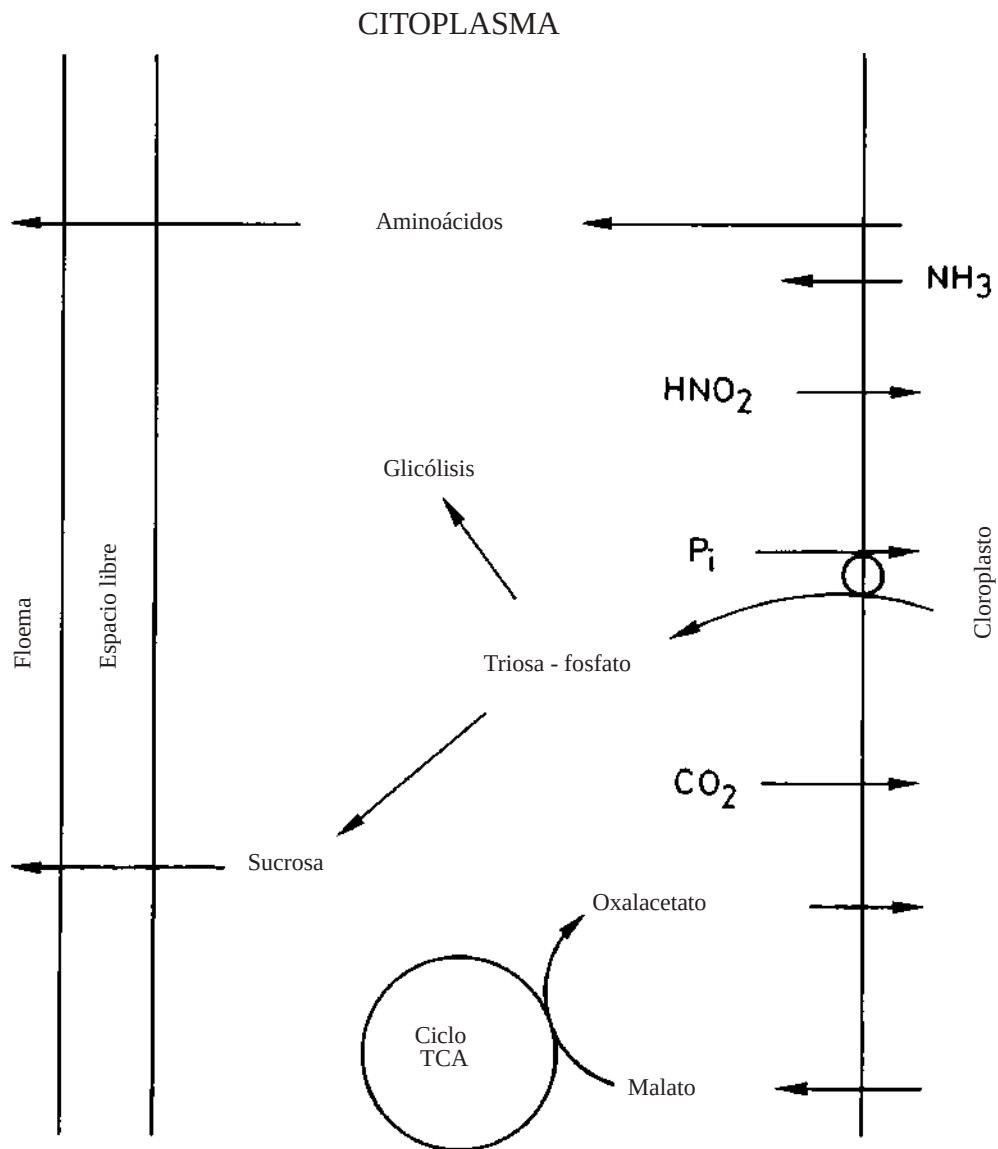
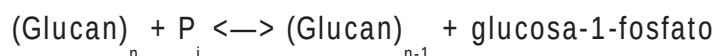


Figura 4.9 Esquema de la entrada y salida del cloroplasto y carga del floema. Las enzimas ciclo TCA están localizadas en las mitocondrias.

El fosfato inorgánico también tiene una considerable influencia en la síntesis de almidón en el cloroplasto. La ADP-glucosa pirofosforilasa es la enzima clave en la síntesis de almidón y está regulado alostericamente por los fosfatos inorgánicos (P) y el PGA (Preiss y Levi, 1979). La concentración absoluta de estos compuestos es de menor importancia que la concentración relativa de la enzima que se activa cuando la relación PGA/P es alta. De acuerdo a Heldt et al, (1977) las velocidades mas altas de síntesis de almidón se obtienen cuando la relación PGA/P es cercana a 1.7.

La degradación del almidón en el cloroplasto está asociado con un aumento en la concentración de hexosefosfatos, DHAP, y PGA. Los trifosfatos así formados pueden liberarse en el citoplasma. La degradación de almidón en el cloroplasto es probablemente efectuada por una fosforilación de acuerdo a la reacción



El equilibrio de esta reacción depende del nivel de P_i y glucosa-1-fosfato; altos niveles de P_i favorecen la degradación de almidón.

La salida de los fotosintatos de los cloroplastos no solo representa una remoción de carbono orgánico sino también la exportación de energía. Esto está presente en los triosafosfatos y también en el malato que puede producirse en los cloroplastos por una reducción del oxalacetato (ver punto 3.2.6). Estos constituyentes pueden incorporarse al camino glicolítico (triosafosfato) o al ciclo TCA (malato) y contribuir así a los requerimientos energéticos del citoplasma. Una proporción considerable de los triosafosfatos liberados por los cloroplastos se usan para la síntesis de compuestos orgánicos. Los triosafosfatos son así precursores de la sucrosa, que se sintetiza en el citoplasma. En la mayor parte de las especies vegetales esta es cuantitativamente el mas importante constituyente orgánico que participa en el transporte de larga distancia. Además algo del carbono orgánico se transporta en forma de aminoácido (ver Tabla 4.4).

El sistema de transporte de las células del mesófilo a las nervaduras secundarias no está totalmente claro. Este puede ser por vía simplástica siguiendo el retículo endoplasmático que se extiende desde las células del mesófilo a través de los plasmodesmos a las células cribadas y el complejo de células acompañantes (Geiger, 1975). La evidencia experimental de Geiger et al. (1974) obtenida con hojas de remolacha azucarera, indican que el espacio libre (apoplasto) del tejido del mesófilo es parte esencial del camino de los fotosintatos cuando son transportados desde las células del mesófilo a través del complejo de células cribadas y acompañantes. Se supone que la sucrosa se vierte en el apoplasto y se difunde a lo largo de un gradiente de concentración hacia las nervaduras secundarias. Este supuesto se apoya por el rango de concentraciones de sucrosa encontradas en varios tejidos de remolacha azucarera (Kursanov, 1974) que se muestran en la Tabla 4.3.

Tabla 4.3 **Concentraciones de sucrosa en varios tejidos de remolacha azucarera** (Kursanov 1974).

	Concentración M 10^{-3}
Mesófilo	3-3.5
Nervaduras menores	20-25
Nervaduras principales	50-80
Savia del floema	200-300
Tejido de almacenamiento radicular	400-600

La concentración de sucrosa en la savia floemática es cerca de 100 veces mas altas que la de las células del mesófilo, lo que significa que debe ocurrir un transporte 'cuesta arriba' requiriéndose energía. Ahora se acepta generalmente que las membranas plasmáticas del complejo de células cribadas y acompañantes representan la resistencia principal al proceso de carga del floema. Experimentos de Sovonick et al (1974) cargando el floema con sucrosa han demostrado que se requiere ATP. Resultados análogos han sido obtenidos al cargar el floema con aminoácidos por Servaites et al, (1979). El transporte a través de la membrana es efectuado por un sistema de transportadores conducidos por un ATPase. El mecanismo de transporte mediado ya se discutió en el punto 3.1.5. El transporte del floema ha sido discutido en un simposio publicado en el *Berichte Deutsch. Bot. Ges.* en el Vol 93 (1980).

La carga del floema depende del suministro de energía. Esto se ha confirmado por experimentos de Smith y Milburn (1980) con *Ricinus communis* quienes encontraron un aumento en la tasa de carga con sucrosa asociada con una disminución del turgor de las hojas (Ver. punto 3.1.5). Geiger sugiere que la carga del floema es controlada por el turgor de las células cribadas; un alto turgor deprime y uno mas bajo promueve el proceso de carga. Es bien conocido, a partir de los experimentos de Wardlaw (1969) y de Brevedan y Hodges (1973), que el estrés hídrico afecta el transporte de larga distancia de los asimilatos. No es sin embargo muy claro si esta depresión en el transporte de larga distancia se debe a una reducción en la carga del floema o a una inhibición del transporte de asimilatos a través del apoplasto.

El proceso de descarga del floema no es bien comprendido aún. Un cierto numero de autores propone que es un proceso pasivo, de modo que la sucrosa y los aminoácidos se pierden fuera de las células cribadas en el apoplasto circundante siguiendo un gradiente de concentración, controlado por el consumo de fotosintatos de las células adyacentes (Jenner, 1980). Eschrich (1980) sugiere que la descarga del floema en el tejido de destino está asociado con la actividad de una invertasa β -fructofuranosidasa. La enzima está presente en el apoplasto y tiene una alta actividad a un ambiente de bajo pH. Como la sucrosa se pierde en el apoplasto, se supone que así es dividida por la invertasa y no puede por lo tanto re-absorberse por el floema.

4.3.5 Mecanismo del transporte floemático

Hace mas de 50 años que Münch propuso la 'hipótesis de flujo de presión' para considerar el transporte floemático como un fenómeno de flujo de masa. De una manera simple dice: la carga de solutos en el floema aumenta la presión en los tubos cribados y es responsable de una acción de flujo de masa. El proceso de carga y descarga del floema afecta el estado hídrico de los tubos cribados. La carga resulta en una disminución del potencial osmótico. de aquí que la acumulación de sucrosa en las tubos cribados esta asociado con ella absorción de agua por osmosis. Las tubos cribados así se vuelven con mayor turgor, que puede llegara + 1.0 MPa o mas alta (Wright y Fisher, 1980). La situación reversa ocurre cuando los tubos cribados son descargados'. Perdidas de sucrosa resulta en una disminución de la concentración de solutos (un aumento en el potencial osmótico) y por lo tanto también en perdida de agua. Si uno imagina dos tubos cribados en el mismo haz floemático, estando en uno de ellos cargándose y en el otro descargándose, es fácil imaginar el flujo de masa a lo largo de l gradiente de presión (Figura 4.10), siempre y cuando las placas cribadas no presente una resistencia demasiado grande al proceso de flujo de masa. Como ya hemos visto sin embrago, las evidencias sugieren que bajo funcionamiento normal los poros de la criba están abiertos.

El posible mecanismo del transporte del floema ha sido discutido en detalle por Geiger, 1975. Concluye que es principalmente un fenómeno de flujo de masa en cual la carga del floema ejerce el empuje del mecanismo y la descarga la succión. Así a pesar de 50 años de investigación, la hipótesis de Münch con modificaciones aun es sostenida por un numero de eminentes fisiólogos botánicos como el mecanismo mas aceptable para explicar la traslocación del flema (Biddulph, 1969; Zimmermann, 1969, Epstein, 1972, Zimmermann y Milburn, 1975, D e acuerdo a Lang 1983 el K^+ tiene uan función reguladora en el transporte del floema. Una alta absorción de K por las tubos cribados acompaña el complejo celular induciendo un flujo de agua osmótico dentro del complejo para empujar el floema flujo de masa. La liberación d K desde el tejido floemático por otra parte conduce a la liberación de agua contribuyendo así al mecanismo de succión.

La carga del floema necesita energía como ya se menciona. la energía también se necesita para la liberación y consumo de fotosintatos en el llamado destino fisiológico (tejidos vegetales en los cuales los asimilatos son almacenados o usados para el crecimiento. Si el transporte de solutos en si mismo es también un proceso consumidor de energía no es aun claro. Experimentos de Coulson et al 1972 sugieren que el ATP consumido en el tejido floemático se requiere para mantener el tejido pero no para le proceso de translocación. El efecto de la temperatura sobre la velocidad de traslocación en el floema no puede usarse como argumento en favor del implicar energía a causa que los cambio inducidos de bascosidad de la savia del floema. Tales cambio pueden ser considerables ya que la savia floemática contiene largas cantidades de sucrosa. Bajas temperaturas (0 oC) también puede resultar en el bloqueo de las placas cribadas por material plasmático (Giaquinta y Geiger, 1973). De los resultado disponibles es aparente que el transporte de floema en si mismo no requiere energía. La idea que el proceso de traslocación no es directamente manejada conducido por energía es consistente con el concepto de teoría la flujo de presión.

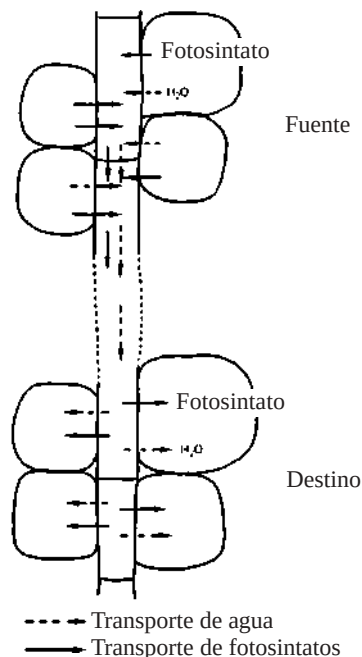


Figura 4.10. Presentación esquemática mostrando la carga del floema con fotosintatos en el origen y descargándose en el destino. La carga induce la absorción de agua en el floema y al descarga libera agua. Así resulta en un movimiento de agua desde la fuente al destino.

4.3.6. Redistribución

La tabla 4.4 muestra la composición de la savia del floema en plantas de aceite de ricino (Hall y Baker, 1972). La savia del floema obtenida de otras especies vegetales difieren solo en detalles de los resultado es presentado aquí. El patrón principal es siempre el mismo la sucrosa es el componente principal por lejos con concentraciones en el rango de 200 a 400 mM. Las concentraciones de aminoácidos pueden variar considerablemente dependiendo de las condiciones fisiológicas (Mengel y Haeder, 1977). De los iones inorgánicos, el K⁺ en particular y en menor extensión el magnesio ocurren en concentraciones relativamente altas. la sucrosa es la forma mas importante en que el carbono se transloca en la planta. Hay algunas especies sin embargo en que los alcohol azucares como el manitol o el sorbitol se translocan en lugar de sucrosa. Las fitohormonas como las auxinas, giberelinas, y citoquininas también se dan en la savia floemática como puede verse en la tabla 4.4. EL pH de floema es relativamente alto (cerca de 8, debido probablemente a la presencia de K⁺ y de HCO₃⁻).

Tabla 4.4 **Composición de la savia de floema de Ricinus communis**
de acuerdo a Hall y Baker (1972).

Materia Seca	10 - 12.5 %
Sucrosa	234 - 304 mM
Azucares reductores	-
Aminoácidos	35.2 mM
Keto ácidos	30 - 47 me/l
Fosfato	7.4 - 11.4 me/l
Sulfato	0.5 - 1.0 me/l
Cloruro	10 - 19 me/l
Nitrato	-
Bicarbonato	1.7 me/l
Potasio	60 - 112 me/l
Sodio	2 - 12 me/l
Calcio	1.0 - 4.6 me/l
Magnesio	9 - 10 me/l
Amonio	1.6 me/l
Auxinas	0.60 x 10 ⁻⁴ mM
Giberelinas	0.67 x 10 ⁻⁵ mM
Citoquininas	0.52 x 10 ⁻⁴ mM
ATP	0.4 - 0.6 mM
pH	8.0 - 8.2
Potencial osmótico	-1.4 a - 1.5 MPa
Conductancia	13.2 micromhos
Viscosidad	1.34 cP a 20 °C

A diferencia de los animales superiores que tienen un sistema cerrado de circulación, el principal camino de transporte en las plantas superiores, el floema y el xilema, no están directamente ligados uno a otro. Así en la traslocación entre estos dos caminos el agua y los solutos deben pasar a través de tejido de interconexión. El floema absorbe agua de los tejidos circundantes que a su vez obtienen el agua del xilema. Así en promedio cerca del 5 % del agua transportada hacia arriba en el xilema es re-translocada vía floema para las partes inferiores de la planta (Zimmermann, 1969). El potencial agua de estos tejidos de interconexión puede ejercer cierta influencia en la tasa de flujo en el floema y en el xilema. Una alta tasa de transpiración disminuye el potencial agua de los tejidos circundantes al xilema y así también deprime al transporte de agua en el floema y el turgor de los tubos cribados.

La translocación de nutrientes dentro de la planta a través del floema depende mucho de la capacidad de tubos cribados para absorber nutrientes rápidamente. El potasio, como puede verse Tabla 4.4 se presenta en la savia del floema en alta concentración y por esta razón puede translocarse muy rápidamente a diversas partes de la planta. Greenway y Pitman, (1965) han demostrado la retranslocación del K^+ desde las hojas más viejas a las más jóvenes en plantas de cebada. El magnesio también se transloca por el floema siendo por lo tanto más bien móvil a través toda la planta (Steucke y Koontz, 1970). Schimanski (1973) informó que el patrón de translocación del Mg^{2+} en el floema es similar al de los fotosintatos. Debido a las altas concentraciones de K^+ y Mg^{2+} en la savia del floema, los frutos y los tejidos de almacenamiento, que son principalmente alimentados por la savia del floema, son relativamente ricos en K^+ y Mg^{2+} . Así frutos de tomate (Viro, 1973) y tubérculos de patata (Addiscott, 1974) son comparativamente ricos en Mg en comparación con Ca. Al igual que el transporte de fotosintatos (ver punto 10.2.4), la translocación del Mg^{2+} en el floema parece estar promovido por el K^+ (Addiscott, 1974). El calcio se encuentra solo en concentraciones pequeñas en la savia del floema. Por lo tanto, siendo que la translocación del Ca^{2+} se realiza por la corriente de transpiración a las parte superiores de la planta, se mueve escasamente hacia abajo por el floema (Loneragan y Snowball, 1969). La diferencia de comportamiento entre el K^+ y el Mg^{2+} por una parte y el Ca^{2+} por otra, en relación al transporte por el floema, también se refleja en la aparición de síntomas de deficiencia. La deficiencia de calcio primero aparece en las hojas más jóvenes porque el Ca no puede ser retranslocada desde las partes mas maduras. Esto significa que no puede transportarse en contra de la corriente de transpiración. Para el K^+ y el Mg^{2+} es a la inversa. Ambas especies iónicas pueden ser removidas desde las partes más viejas de la planta a través del camino del floema y así translocarse a los tejidos más jóvenes. Cuando el suministro de K^+ ó de Mg^{2+} es inadecuado, el K^+ y el Mg^{2+} se movilizan desde las partes más maduras de la planta y se utilizan en los tejidos más jóvenes en crecimiento. Esta es la razón por qué los síntomas deficiencia de K^+ y de Mg^{2+} aparecen primero en las hojas basales más viejas.

Como el suministro de Ca a un órgano de la planta depende principalmente de la intensidad de transpiración, la velocidad de transpiración de un órgano determinado de planta dado será de particular importancia para determinar su contenido de Ca^{2+} . Donde la transpiración es baja, el suministro de Ca puede ser inadecuado resultando en deficiencias de Ca. Los frutos generalmente tienen una tasa de transpiración más baja que las hojas. Esto da origen a la putrefacción de las puntas de los frutos en tomates y «corazón amargo» (bitter pit) en manzanas (ve punto 11.2.4). Estos desórdenes fisiológicos están provocados por una carencia de Ca.

El fosfato puede translocarse en el floema como formas inorgánicas y orgánicas. Una cantidad bastante sustancial de P en la savia del floema se presenta en forma de ATP (Gardner y Peel, 1969). La

redistribución de compuestos nitrogenados es una parte esencial del metabolismo de N en la mayoría de las especies vegetales. Muchas especies son capaces de almacenar N en forma de proteínas en etapas tempranas en desarrollo, que en una etapa posterior son hidrolizadas y translocadas a través del floema hacia los frutos (Pate et al, 1979). Las plantas C-3 en particular almacenan cantidades altas de proteínas de las hojas como RuBP carboxilasa que también pueden servir como proteínas de almacenamiento, así como una enzima de fijación de CO_2 . Brown (1978) sugiere que las plantas C-4 tienen una mayor eficiencia de uso N (producción de biomasa por unidad de N en la planta) que las plantas C-3 debido al gasto más pequeña en N en las enzimas fotosintéticas de carboxilación. Los frutos son alimentados principalmente por la savia del floema. En un excelente trabajo de revisión Pate (1980) hace notar que la savia del floema provee 98% del C, 89% del N y 40% del agua de los frutos de *Lupinus albus*. Los contenidos relativamente altos de aminoácidos en el floema se observan frecuentemente al cabo del período de crecimiento, ya que la proteólisis ocurre durante la senescencia de las hojas. Los aminoácidos resultantes serán transportados desde las hojas a los tejidos de almacenamiento.

En contraste a la translocación en el xilema, que ocurre solo en una dirección, el transporte del floema es bi-direccional. Generalmente los fotosintatos sintetizado en las hojas más viejas son translocados principalmente en dirección hacia abajo hacia las raíces, mientras que hojas más jóvenes principalmente suministran fotosintatos hacia el ápice y a los frutos. Este patrón de distribución ha sido mostrado por Major y Charnetski (1976) en plantas de colza. La dirección de transporte también depende de las condiciones fisiológicas. Un ejemplo de esta clase se muestra en un forma esquemática en la Figura 4.11. Una hoja madura muestra primero la provisión de asimilatos a una hoja joven (1er. destino). Esto significa que los asimilatos de la hoja vieja se transportan en dirección hacia arriba. Cuando comienza el establecimiento del fruto se desarrolla un nuevo destino fisiológico y los asimilatos son en parte desviados en dirección hacia abajo, al fruto joven en desarrollo (2do. destino). Tales relaciones fuente-destino son de mayor importancia en la producción de cultivos tal como se discutió en el Capítulo 5. Las partes verdes de la planta que ofrecen fotosintatos son denominados como la «fuente», mientras que tejidos que almacenan o consumen los asimilatos son llamados «destinos».

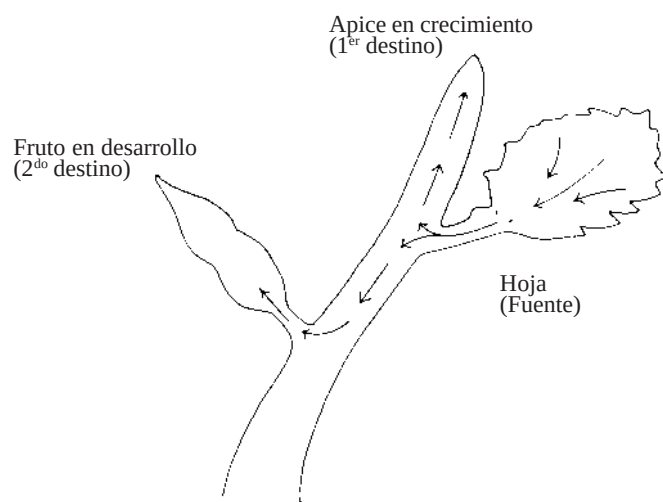


Figura. 4.11. Distribución de fotosintatos en relación a la fuerza del destino fisiológico.

4.4. Aspectos Fisiológicos del Estrés Hídrico

4.4.1 Procesos y parámetros del estrés hídrico

El estrés hídrico de las plantas es uno de los mayores factores limitantes de la producción de cultivos en todo el mundo. Las relaciones fisiológicas asociadas con el estrés hídrico por lo tanto merecen un serio estudio. Las pérdidas de agua de los tejidos vegetales pueden provocar un número de efectos. Puede resultar en una reducción en la presión hidrostática (Ψ) dentro de las células. Puede resultar en un aumento en la concentración de macromoléculas y sustancias disueltas de bajo peso molecular. Las relaciones espaciales entre las membranas celulares pueden alterarse. Además, ocurre una reducción en la actividad química potencial del agua de la planta. Todos estos efectos pueden influir en los procesos metabólicos. Cuando plantas están sufriendo estrés hídrico no sorprende que sean afectados muchos procesos metabólicos de las plantas. Estos cambios ocurren aún cuando estén implicados solo pequeños cambios en la condición hídrica de agua de la planta. En plantas de cultivo mesofíticas, por ejemplo, una pérdida de agua entre el 10 al 15%, que corresponde a bajar el potencial hídrico (Ψ) aproximadamente apenas 0.6 MPa, puede influir marcadamente los procesos metabólicos (Hsiao et al. 1976). La figura 4.12 tomada de la revisión de Hsiao et al. (1976) indican la generalizada sensibilidad de algunos procesos vegetales al estrés hídrico. Estos están discutidos mas adelante en relación al fenómeno del estrés hídrico.

El estrés hídrico puede ocurrir frecuentemente bajo condiciones de campo. El estrés es indicado por un bajo potencial hídrico aunque esta medición en si misma no es un indicador confiable de la condición fisiológica de la planta y de los tejidos vegetales. Una caída en el potencial hídrico puede ocurrir a consecuencia de pérdidas de agua; pero también puede resultar de la presión osmótica. En este último caso el turgor puede mantenerse bajo estrés hídrico. El proceso de mantenimiento del turgor es por supuesto de particular importancia para la actividad metabólica. Los tejidos vegetales difieren considerablemente en su capacidad de «ajuste osmótico» (Figura 4.3). Hanson y Hitz (1982) quienes consideraron este problema en un valioso trabajo de revisión, mostraron que especies como sorgo y maíz son capaces de mantener la presión de turgor en sus hojas bajo estrés hídrico mientras que la soja no puede hacerlo.

Los componentes osmóticos más importantes son K^+ , Cl^- , NO_3^- , aniones orgánicos, aminoácidos, azúcares, y compuestos de NH_4^+ cuaternario como las betaínas. El estrés hídrico también está acompañado por la acumulación de prolina (Singh et al. 1973). Hanson y Hitz (1982) enfatizan que la síntesis de betaínas y de ácido abscísico son los procesos más importantes en la adaptación al estrés hídrico.

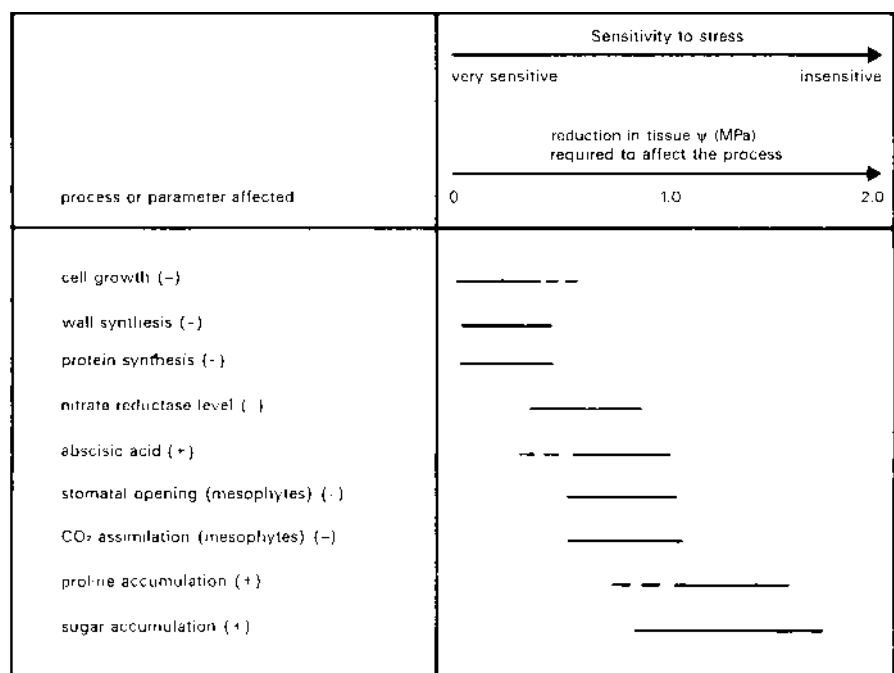


Figura 4.12. Sensibilidad general de algunos procesos y parámetros metabólicos al estrés hídrico: (-) reducido, (+) aumentado (Hsiao et al. 1976).

4.4.2 Expansión y división celular

El crecimiento celular es el proceso mas sensible al estrés hídrico. El efecto primario aparenta ser mas bien de orden físico. Cuando el turgor de las células disminuye como pasa durante el estrés hídrico, también disminuye la expansión celular debido a la falta de presión dentro de la célula. Así se establece una cercana correlación entre el crecimiento del tamaño de la célula y el grado de estrés en los tejidos vegetales. Un alto turgor en los tejidos vegetales solo se alcanza de noche. El resultado es un crecimiento mejor velocidad durante la noche en comparación del que ocurre durante el día (Boyer, 1968). A media que el agua del suelo influye en el potencial agua de las hojas, la elongación de las hojas también depende en la disponibilidad de agua del suelo (Marc y Palmer, 1976). Así acevedo et al 1971 reportan que la elongación de hojas de plantas jóvenes de maíz se deprimió cuando ella disponibilidad de agua en el medio radicular disminuía de -10 a -20 kPa ver punto. 4.2.3). El correspondiente potencial agua de la hoja fue -280 a -700 kPa respectivamente.

4.4.3 Pared celular y síntesis de proteínas

La síntesis de pared celular ha sido medido por la incorporación de glucosa marcada dentro del material de la pared. Esta técnica es sustancialmente deprimida por el estrés hídrico, con solo disminuir unas décimas de MPa (Cleland, 1967). El estrés hídrico inhibe la incorporación de aminoácidos en proteínas (Ben-Zioni et al, 1976) y causa una disminución en el contenido de proteínas dentro de los

tejidos (Mizrahi et al, 1970). Los resultados de Dhindsa y Cleland (1975) usando un técnica de doble marcador isotópico (C-14, H-3) con coleóptilos de avena mostraron que el estrés hídrico inducía tanto un cambio cualitativo en los tipos de proteínas producidas como una reducción cuantitativa en la tasa de incorporación de leucina en proteínas.

Las plantas puede hasta cierto grado adaptarse al estrés hídrico. Así Simmelsgaard, (1976) encontró en su investigación con plantas jóvenes de trigo que una baja disponibilidad de agua en el medio nutritivo (- 700 kPa) resultaba en una disminución gradual en el potencial osmótico de las hojas desde -1.4 a -2.5 con una disminución concomitante en el potencial agua desde -0.8 a -1.6. La presión hidrostática (...p) que puede calcularse con estos datos fue mas alta en el tratamiento con estrés hídrico que con el control. Este aumento en la ...p (turgor) se debió al desarrollo de vacuolas mas pequeñas durante el estrés hídrico.

4.4.4 Enzimas

Los déficits de agua severos afectan directamente los niveles de enzima en las plantas. Bajo tensión moderada algunos niveles de enzima son aumentados como, por ejemplo, las enzimas involucradas en hidrólisis y de-hidrogenación. En general, sin embargo, el estrés hídrico resulta en una disminución del nivel de la enzima. En particular, este es el caso con la nitrato reductasa. Se ha sugerido que ésta está relacionada con la supresión de síntesis de proteínas (Bardzik et al. 1971). Se ha argumentado que una enzima con una corta media vida como la nitrato reductasa sería particularmente dependiente de la síntesis de proteínas. Cuando se considera la actividad de esta enzima debería tenerse en mente que el estrés hídrico es poco probable que ejerza alguna influencia directa en la conformación de la enzima. Se requeriría una pérdida de agua hasta el punto de marchitamiento antes que se afecte la conformación de la enzima.

Una pregunta intrigante es si las enzimas localizadas en la membrana plasmática son afectadas por el turgor (...p...) el que presiona la membrana contra la pared de la célula. Zimmermann (1978) al considerar esta pregunta en un útil trabajo de revisión, sugiere que la presión resulta en un cambio de espesor de membrana que a su vez pueden influenciar las enzimas localizadas en la membrana. Así es posible que la actividad de la membrana ATPase esté controlada en parte por el turgor, lo que también implica que los potenciales de membrana son dependientes del turgor. Zimmermann y Beckers (1978) suponen que estos cambios en los potenciales de membrana son medios generales por medio de los cuales los tejidos vegetales pueden controlar reacciones fisiológicas, por ej. la absorción de sustancias disueltas. La relación entre la absorción de sacarosa y el turgor de los tubos cribados ya se ha mencionado. Una relación similar entre el turgor y la absorción de K^+ fue encontrada en *Valonia utricularis* (Zimmermann 1978). La absorción de K^+ aumentó a medida que el turgor de la célula disminuyó. Así parece que la presión de turgor tiene una función dual en los procesos de crecimiento. Se requiere para estirar y alargar las paredes y para facilitar la fractura de los enlaces químicos y en una fase siguiente controla la absorción de solutos requeridos para el crecimiento.

4.4.5 Hormonas vegetales

Las relaciones entre el estrés hídrico y las fitohormonas son complejas. Algunos puntos generales son, sin embargo, bastante claros. Está bien establecido por ejemplo, que aún bajo un moderado estrés hídrico hay una rápida y dramática acumulación de ácido abscísico (ABA, ver fórmula en punto 5.1.1.) (Mizrahi et al, 1970). En las hojas marchitas aparentemente los niveles más altos de ABA son

mantenidos por un aumento tanto en la tasa de síntesis como el metabolismo del ABA (Harrison y Walton, 1975). La acumulación de ABA induce cierre estomático e inhibe la transpiración (Beardsell y Cohen, 1975). Como la senescencia de la planta se acelera por el ABA, el fenómeno general de las plantas se hace senescentes más rápidamente bajo estrés hídrico está casi ciertamente relacionado con la síntesis y contenido del ABA.

El etileno es bien conocido en su habilidad para inducir abscisión. En la producción de algodón este es un problema particular ya que puede resultar en la pérdida de flores desarrolladas y frutos jóvenes. Evidencias de McMichael et al. (1972) sugieren que el estrés hídrico predispone a las hojas a la acción del etileno, ocurriendo la producción de etileno en los peciolo del algodón dentro de unas pocas horas del desarrollo de un déficit hídrico. En algunos casos pero no todos, sus hallazgos mostraron que la producción de etileno declinaba con el riego. La influencia del estrés hídrico en las citoquininas no está tan claro, aunque bajas cantidades de citoquininas han sido observadas en exudados de raíz de plantas que han sufrido un período de estrés hídrico (Itai et al. 1968).

4.4.6 Actividad fotosintética

Es bien conocido el estrés hídrico inhibe la apertura estomática y la fotosíntesis. Un estrés hídrico moderado parece, sin embargo, tener poco efecto en el cierre estomático (Hsiao, 1973). Plantas de soja por ejemplo, no mostraron reducción de intercambio gaseoso, indicativo de un sustancial cierre de los estomas, hasta que el potencial hídrico de las hojas habían disminuido tanto como -1.0 MPa. Los valores correspondientes para girasol y maíz fueron -0.7 MPa (Boyer, 1970). Estos valores críticos indican, que se requieren potenciales hídricos muy bajos como para inhibir el intercambio gaseoso y así la difusión de CO_2 a la atmósfera a través de los estomas del tejido foliar. Los resultados de Boyer (1970) con plantas de girasol proveen evidencias que los cambios en el potencial hídrico de las hojas son más sensiblemente registrados por cambios en la elongación de la hoja que por la fotosíntesis neta. Como puede verse en la Figura 4.13 el elongamiento foliar, como lo hemos visto, es muy sensible al estrés hídrico, cayendo rápidamente cuando el potencial hídrico disminuyó por debajo de -0.3 MPa. La fotosíntesis neta, sin embargo, no disminuyó apreciablemente hasta que se alcanzaron valores debajo de -0.8 MPa. En experimentos con *Phaseolus vulgaris*, O'Toole et al. (1977) encontraron tasas de absorción de CO_2 y de transpiración más altas a un potencial hídrico de -0.3 MPa. A un potencial tan bajo como -0.9 MPa, la absorción de CO_2 y la transpiración estuvieron casi inhibidas.

Cuando el estrés hídrico es más severo hay una reducción en la absorción de CO_2 . Además se afectan la foto-fosforilación y la fotólisis (Santarius, 1967). Brevedan y Hodges (1973) encontraron que el maíz cultivado bajo condiciones de campo con estrés hídrico, resultante de un potencial hídrico entre -1.7 a -2.2 MPa se mostró una inhibida tasa de asimilación de CO_2 . También fue observada una reducción en la tasa de translocación de fotosintatos de las hojas a otras partes de la planta. Estos autores argumentan que la translocación de fotosintatos responde más sensitivamente al estrés hídrico que a la fotosíntesis. Bajos potenciales hídricos de la planta también pueden reducir la respiración (Bell et al. 1971).

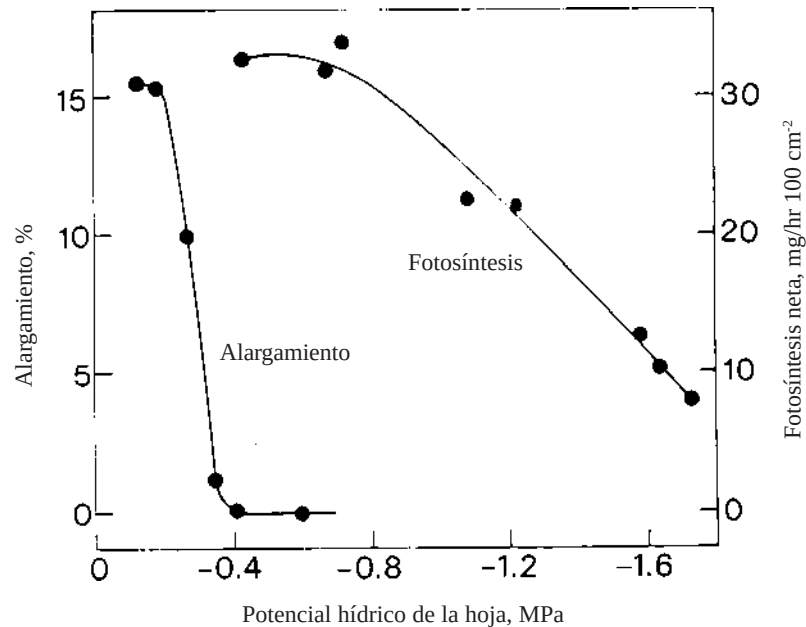


Figura 4.13. Efecto del potencial hídrico de la hoja en la elongación de ésta y la fotosíntesis neta en girasol (Boyer, 1970).

4.4.7 Desarrollo del estrés hídricos en la plantas

De la discusión anterior es claro que el estrés hídrico puede causar efectos fisiológico muy diferentes. En una excelente revisión en la respuesta de las planta al estrés hídrico Hsiao (1973) ha sugerido el siguiente esquema muy tentativo del desarrollo de estos efectos en tejidos con estrés hídrico (ver Figura 4.12). El primer cambio sugerido es la reducción en el crecimiento de los brotes y en las hojas efectuado por un reducido potencial hídrico. Este sigue muy estrechamente por una disminución en la pared celular y en la síntesis de proteínas en tejidos con alto potencial de crecimiento. Con una disminución posterior en el potencial hídrico, la división celular puede declinar y disminuir los niveles de algunas enzimas como la nitrato reductasa. Los estoma puede cerrarse entonces con una consecuente reducción en la transpiración y la asimilación de CO_2 . En esta etapa, cambios secundarios y terciarios comienzan a desarrollar y a ocurrir otros caracteres distintivos asociados con la deficiencia de agua como una disminución en la respiración y la translocación de fotosintatos. Se observan acumulaciones de azúcares y de prolina y la asimilación de CO_2 cae a un nivel muy bajo. Estos efectos fisiológicos están acompañado por cambios anatómicos que incluyen la cavitación del xilema, y el bloqueo por espacios aéreos. Las hojas mas maduras se hace senescente y se desprenden a medida que el proceso continúa, hasta que finalmente la planta muere.

4.5 Aspecto Prácticos del Estrés Hídrico

4.5.1 Valores de potencial agua e irrigación

Cuando la disponibilidad de agua en el suelo es pobre y la transpiración es alta, resulta un balance hídrico negativo, por ej. la pérdida de agua por la planta es mayor que su absorción (... disminuye, se hace más negativo). Si la pérdida se vuelve excesiva las plantas en un principio se marchitan y el estrés hídrico inhibe el crecimiento.

Obviamente el modo más usual de balancear un déficit hídrico y evitar el estrés es por medio del riego. De acuerdo con Padurariu et al, (1969) el potencial hídrico de hojas de maíz durante el período principal de crecimiento no debería ser menor que el rango de -0.6 a -0.7 kPa. El valor equivalente para remolacha azucarera es de -0.5 kPa, demostrando que este último cultivo responde más sensiblemente al estrés hídrico. Para la mayoría de las especies cultivadas las condiciones de humedad óptima del suelo están en un rango de -20 a -50 kPa (~pF 2.3 a 2.7). El suministro insuficiente de agua tiene un impacto tremendo en el crecimiento de la mayoría de las especies cultivadas (ver Figura 4.12).

Los requerimientos de agua de los cultivos difiere entre las etapas de crecimiento. El maíz, por ejemplo, es particularmente sensible al estrés hídrico en la etapa de floración. El riego en esta etapa de crecimiento tiene un efecto sustancial en el rendimiento de grano bajo condiciones donde el suministro de agua del suelo es pobre. Un ejemplo de esta clase se muestra en Tabla 4.5. El riego de una lámina de 150 mm en Julio-Agosto (Enero-Febrero en el hemisferio Sur, N.del T.) aumentó considerablemente los rendimientos de grano (Buchner y Sturm 1971). Aumentar la dosis de aplicación nitrogenada tuvo un efecto similar siempre que fuera acompañada por irrigación. En el tratamiento sin riego, la aplicación nitrogenada deprimió los rendimientos de grano.

Tabla 4.5. **Interacciones entre aplicación de N e irrigación y su efecto en el rendimiento de grano de maíz** (Buchner y Sturm 1971)

Dosis de N kg de N/ha	Rendimiento de grano			
	1969		1970	
	Sin	Con Riego	Sin	Con Riego
60	5.1	8.8	3.4	6.1
120	3.8	9.7	3.7	8.7
120 + 60	3.3	9.6	2.3	10.0

Sionit et al. (1980) informaron el trigo fue especialmente sensible al estrés hídrico durante la anthesis. En este período de desarrollo, las plantas fueron menos capaces de ajustarse a una baja disponibilidad hídrica edáfica que en una etapa de crecimiento anterior. El estrés hídrico en la anthesis conduce a una reducción en la cantidad de espigas y en el número de granos por espiga resultando en rendimientos inferiores de grano.

4.5.2 Antitranspirantes

La mayoría de las plantas de cultivo tienen una alta demanda de agua. Las pérdidas de agua por transpiración excede en mucho la cantidad de agua requerida para procesos de transporte y otras necesidades fisiológicas. Como las plantas necesitan abrir los estomas para absorber CO_2 , la pérdida de agua debido a la transpiración por los estomas parece inevitable. Bajo condiciones climáticas húmedas este problema no es de gran importancia ya que los déficits hídricos no son comunes, particularmente bajo condiciones donde la capacidad de retención del agua del suelo es alta. Bajo condiciones áridas, sin embargo, el estrés hídrico de los cultivos es de una mayor significancia. Aquí los esfuerzos se han estado realizando para lograr un cierre parcial de los estomas por medio de productos químicos llamados antitranspirantes. Estos compuestos se usan para deprimir el consumo de agua sin afectar significativamente la asimilación de CO_2 (Gale y Hagan, 1966). Waggoner y Zelitch (1965) informaron que el monometil ester del ácido decenil succínico es particularmente efectivo en el cierre estomático. Fulton (1967) utilizó este producto químico y encontró una relación entre la concentración del compuesto y el ancho de la apertura como se lista en la Tabla 4.6. En un experimento de campo con patatas, el compuesto no tuvo efecto en el régimen de evaporación. Se necesitan mas trabajos para lograr un uso exitoso de estos compuestos en agricultura.

Tabla 4.6. **Relación entre la abertura estomática y concentración del antitranspirante aplicado** (Fulton, 1967).

Concentración (M)	Ancho de abertura (?m)
0	8.9
10-5	8.2
10-4	4.4
10-3	3.9
10-2	2.9

Otro método de reducir la transpiración ha sido propuesto por Gale y Hagan (1966). El principio de esta técnica es aumentar la reflexión de la luz por las hojas y lograr así una disminución de la temperatura de hoja. Esto se logra por la pulverización de las hojas con caolinita para aumentar la reflectividad. Utilizando este método Abou-Khaled et al, (1970) fueron exitosos al reducir la tasa de transpiración especies C-4 sin afectar la asimilación de CO_2 . Moreshet et al, (1977), sin embargo, al pulverizar con caolinita encontró una disminución significativa en la absorción de CO_2 y comienzo mas temprano de la senescencia foliar.

4.5.3 Transpiración y rendimiento de los cultivos

Para propósitos prácticos el uso del coeficiente de transpiración provee un medio valioso para expresar la eficiencia por la cual el agua consumida está siendo utilizada en la producción del cultivo. El coeficiente de transpiración puede definirse como la cantidad de agua en litros utilizada para producir 1 kg de materia seca. La tabla 4.7 muestran que los coeficientes de transpiración difieran marcada-

mente entre cultivos (Shantz, citado por Romer y Scheffer, 1959) y son más altos para las plantas C-3 que para los cultivos C-4 (ver punto 3.2.6). Por lo tanto para la producción unitaria de materia seca la alfalfa consume más agua que el maíz y el sorgo. Los coeficientes de transpiración no son valores absolutos y dependen de condiciones de clima y de suelo así como de la nutrición del cultivo. Bajo condiciones de humedad de aire relativa baja y abastecimiento de agua abundante, los coeficientes de transpiración tienden a ser más altos. La inversa se comprueba donde la disponibilidad de agua edáfica es pobre y la humedad relativa del aire es alta. Cuando plantas no están bien suministradas con nutrientes, los coeficientes de transpiración tienden a ser más altos. Esto significa que cuando la nutrición es inadecuada el agua se utiliza menos eficientemente para la producción del cultivo. Esta relación resulta del hecho que bajo condiciones de estrés nutricional la producción de materia seca es mas afectado que el consumo de agua. El potasio en particular tiene un efecto beneficioso en el uso de agua tal como han mostrado Blanchet et al, (1962) y Linser y Herwig, (1968). El potasio deprime el potencial osmótico (Ψ_s) de las células vegetales y por lo tanto evitan la pérdida de agua de la planta.

Tabla 4.7. **Coeficientes de transpiración de diversas plantas de cultivo** (Shantz, citado por Roemer y Scheffer, 1959)

Cebada	527	Avena	527
Remolacha azucarera	443	Maíz	349
Centeno de primavera	634	Patatas	575
Trébol rojo	698	Alfalfa	844
Trigo de primavera	491	Lino	783
Sorgo	277		

Kallsen et al (1984) al estudiar los rendimiento de grano de cebada de primavera en relación a transpiración bajo las condiciones áridas de Nuevo México encontró la siguiente relación:

$$y = -222 + 16.21 T$$

Donde
y = rendimiento de grano, kg ha⁻¹
T = transpiración

En un cultivo, las pérdidas de agua no solo resultan de la transpiración sino también de la pérdida directa de agua del suelo por evaporación). La suma de la transpiración y la evaporación se conoce como evapotranspiración. La relativa importancia de la evaporación puede ser particularmente alta si la densidad de plantas del cultivo es baja delgado, como es el caso cuando el nitrógeno es deficiente. La relación entre rendimiento de grano, aplicación de fertilizante nitrogenado y pérdida de agua se muestra en la Tabla 4.8 del trabajo Kallsen et al. (1984).

Tabla 4.8 **Relación entre dosis de fertilizante N, rendimiento de grano de cebada, evaporación, y transpiración** (Kallsen et al, 1984).

Dosis de N kg N ha ⁻¹	Rendimiento de grano t ha ⁻¹	Transpiración mm	Evaporación mm
30	1.02	85	235
125	1.65	121	278
225	2.69	217	212

A la más alta dosis de aplicación de fertilizante N, la pérdida improductiva de agua (evaporación) fue la más baja. En este tratamiento la producción de 1 t de grano consumió 159 mm de agua mientras que en el tratamiento con 30 kg N ha, se requirieron 313 mm de agua para producir 1 t de grano. Este aspecto es de máximo interés donde agua es un factor limitante del crecimiento y donde es necesario el riego. Como se mostró en la ecuación anterior hay una relación lineal entre transpiración y rendimiento. Lo mismo también se demuestra en la ecuación propuesta por DeWitt (1958):

$$y = M \frac{T}{E}$$

Donde

y = rendimiento.

T = transpiración

E = evaporación

M = factor de cultivo

Esta ecuación muestra que un aumento en la evaporación está asociado con una disminución de rendimiento. El valor M es un indicador de la eficiencia de uso de agua del cultivo. Como sería esperado las plantas C-4 tienen valores M más altos que las plantas C-3, ya que son más eficientes en el uso de agua. Un valioso trabajo de revisión en los tópicos de rendimiento de los cultivos y consumo de agua ha sido publicado por Hanks y Rasmussen (1982).

4.6 Salinidad

4.6.1. Generalidades

La salinidad de los suelos es un problema a nivel mundial en la producción de cultivos. En las regiones áridas y semi-áridas en particular, el desarrollo de los suelos está caracterizado por altos niveles de sales en el perfil de suelo (ver punto 2.2.6). Dependiendo de condiciones específicas, uno o más de un grupo de iones (Na⁺, Cl⁻, HCO⁻, Mg²⁺, SO²⁻ y boratos) pueden estar presente dentro del perfil al alcance de las raíces en altas concentraciones⁴ afectando así el crecimiento de los cultivos.

Relaciones Hídricas de las Plantas 209

En general la presencia de sales solubles en el medio nutritivo puede afectar de tres formas el crecimiento de las plantas. En primer lugar altas concentraciones de un ion específico pueden ser tóxicas e inducir desórdenes fisiológicos (por ej. Na^+ , boratos). En segundo lugar los desbalances iónicos pueden ser provocados por una alta concentración salina. En tercer lugar, las sales solubles deprimen el potencial hídrico del medio nutritivo y restringen así la absorción de agua por las raíces de la planta. Las plantas pueden adaptarse a esta clase de estrés hídrico por osmoregulación (ajuste osmótico) que se efectúa por la absorción de iones inorgánicos y la síntesis y acumulación de solutos orgánicos. Los solutos inorgánicos más importantes son el K^+ , Cl^- y NO_3^- . La contribución del Na^+ dentro de plantas es muy dependiente de la especie vegetal en particular (ver punto 10.2.6). Al aumentar la absorción de estas especies iónicas resulta en una disminución del potencial hídrico de la célula que promueve la absorción de agua. Los iones inorgánicos se acumulan principalmente en la vacuola mientras que los solutos orgánicos se sintetizan y acumulan en el citoplasma. Con respecto a esto, el osmótico orgánico más importante es la glicinabetaína. Esto se demuestra en la Tabla 4.9 del trabajo de Hanson y Wyse (1982), donde se muestra el efecto de la salinidad en el contenido de betaína satisface y el potencial de solutos de dos especies Beta.

Tabla 4.9. **El efecto de salinidad en el contenido de betaína y el potencial de solutos en hoja** (Datos de Hanson y Wyse 1982).

	Betaína $\mu\text{mol g}^{-1}$ MS		Potencial soluto MPa	
	Control	Salinidad NaCl	Control	Salinidad NaCl
<i>Beta marítima</i>	103	258	-1.10	-2.00
<i>Beta vulgaris</i>	73	189	-0.85	-1.62

Gimmler y Möller (1981) informaron que el alga *Dunaliella parva* puede tolerar concentraciones de NaCl tan altas como 1 a 2 M. La osmoregulación (ajuste osmótico) en este caso es producida por el glicerol.

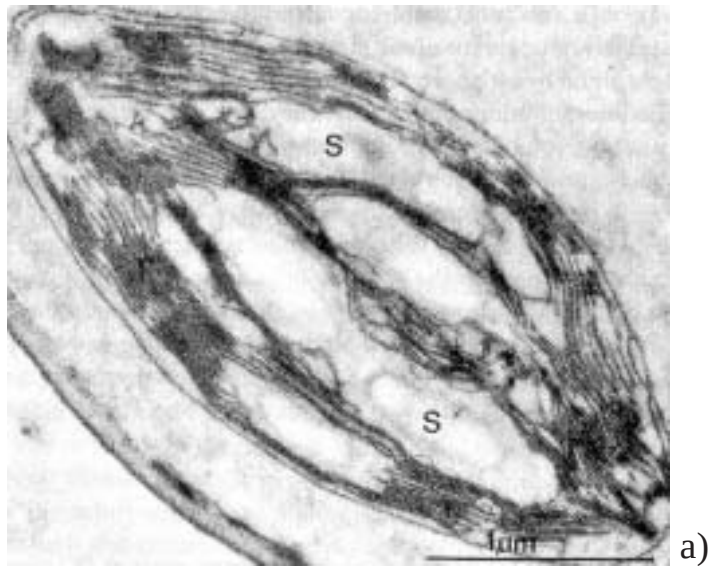
Las plantas que padecen de estrés salino son típicamente achaparradas con pequeñas y hojas verdes azuladas embotadas. Síntomas de marchitez se observan muy rara vez (Bernstein y Hayward, 1958). Esto está en completo contraste con plantas que directamente sufren estrés hídrico. El turgor foliar más alto de plantas con estrés salino depende del ajuste osmótico producido por una tasa más alta de absorción iónica. El adecuado turgor de las plantas en condiciones salinas implica que el efecto pernicioso de las sales solubles en el crecimiento de la planta resulta de desórdenes fisiológicos inducidos por las sales antes que por los efectos osmóticos en sí mismo. Esto se ha confirmado experimentalmente en estudios de solución de cultivo. Cuando se agregaron manitol o carbowax (polietilén-glicol, Peso molecular aproximado 20000) a una solución de cultivo el potencial hídrico fue deprimido. El mismo efecto fue observado al agregar sales inorgánicas. Así es posible comparar el crecimiento de plantas en soluciones del mismo potencial hídrico con y sin el efectos salino. Tales experimentos han mostrado muy claramente que el crecimiento de las plantas es más pobre en presencia de altas concentraciones salinas que con una solución iso-osmótica de carbowax (Lagerwerff y Eagle, 1961).

4.6.2. Toxicidad por sales

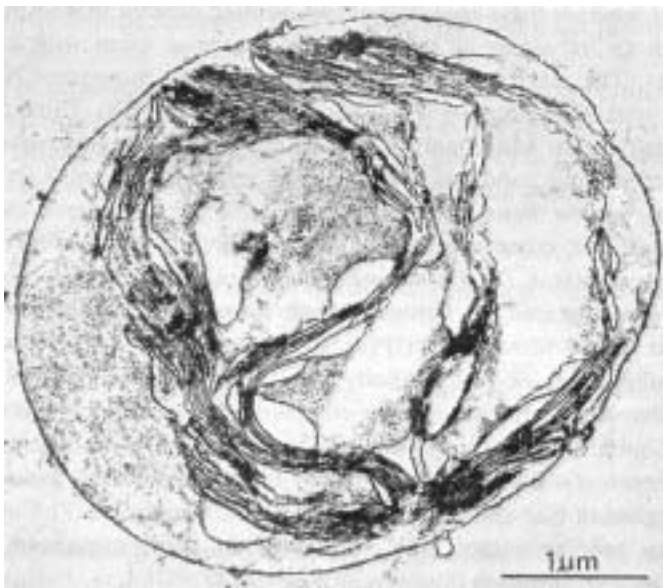
La salinidad puede afectar diferentes procesos metabólicos, como la asimilación de CO_2 , la síntesis de proteínas, respiración o reciclado de fitohormonas. Sin embargo, la cuestión de si estos son efectos directos, es frecuentemente difícil de responder. La toxicidad comienza con un desbalance de iones en el tejido vegetal, frecuentemente con un gran exceso de Na^+ . La planta puede tratar en algún grado este exceso de Na^+ al excluirlo en el proceso de absorción o secretándolo en las vacuolas (Rains, 1972). Estos procesos reguladores requieren una cantidad adicional de energía y por esta razón, plantas expuestas a condiciones de salinidad muestran tasas de respiración más altas (Lüttge et al, 1971) y gasta carbohidratos de almacenamiento en mayor extensión que las plantas crecidas bajo condiciones no salinas. Las plantas que sufren de salinidad son también pobres en su condición energética. Esta relación entre salinidad y suministro de energía ha sido demostrado por Chimiklis y Karlander (1973) para *Chorella* y por Helal y Mengel (1981) para *Vicia faba*. En ambos casos se mostró que el efecto tóxico de la salinidad de NaCl fue menos severa cuando las plantas fueron cultivadas bajo alta intensidad lumínica que en comparación con bajas intensidad de luz. Bajo condiciones de alta intensidad de luz las plantas fueron capaces de mantener balanceadas concentraciones de cationes en los órganos vegetales, en contraste con bajas intensidades de luz, donde se encontraron concentraciones en exceso de Na^+ y bajas de K^+ . Esta condición iónica desbalanceada estuvo asociada con una disminución en la asimilación de CO_2 y una drástica reducción en el reciclado de los lípidos (Helal y Mengel 1981).

La carencia de energía por resultado de la salinidad puede afectar diversos procesos que requieren energía como la asimilación de CO_2 , la síntesis de proteínas o la asimilación de N inorgánico (Helal y Mengel 1979). Las condiciones salinas restringen las síntesis de citoquininas en las raíces; su translocación a partes superiores de la planta también pueden inhibirse (Meiri-Shalhevet, 1973). La síntesis de ácido abscísico por otra parte es promovido por la salinidad (Mizrahi et al, 1970).

Bajo estrés salino severo, el citoplasma puede estar sobrecargado con Na^+ que puede afectar enzimas y orgánulos presentes en el citoplasma. Así Hecht-Buchholz et al, (1974) informaron que cloroplastos aislados de *Phaseolus vulgaris* expuestos a una solución 25-m M de NaCl se encontró que sufrieron una considerable pérdida en su estructura fina (Foto 4.5). El daño fue acompañado por un intercambio de K^+ del cloroplasto con Na^+ de la solución. Interesantemente los cloroplastos de *Beta vulgaris* no fueron afectados por este mismo procedimiento y no ocurrió intercambio K/Na . Como se conoce a *Phaseolus* como una especie sensible a la salinidad, mientras que *Beta* es una planta más bien tolerante, es tentador especular que la tolerancia a las sales se relaciona de alguna forma con la estabilidad de los cloroplastos ante altas concentraciones de Na . Marschner y Possingham (1975) informaron que en remolacha azucarera y espinaca, ambas especies natrofilicas, altos niveles de Na en el medio externo realza la expansión y crecimiento celular, aunque se afecta la síntesis de clorofila.



a)



b)

Foto 4.5. Cloroplastos de *Phaseolus vulgaris*. a) Normal, b) Dañado por 25 me/l NaCl. El cloroplasto intacto muestra (a) inclusiones de almidón (S) y tilacoides (T). (Foto: Mix).

4.6.3. Tolerancia a la salinidad

Ocurren marcadas diferencias en la tolerancia a la salinidad entre especies vegetales. Esto está mostrado aproximadamente en Figura 4.14 de un útil trabajo de revisión de Greenway y Munns,

(1980). La línea 1 en la figura muestra la respuesta de crecimiento de la halófito *Suaeda marítima* en relación a la concentración de Cl^- denotada en el eje x. Es obvio que el crecimiento máximo fue obtenido en concentraciones tan altas como 200 a 300 mM de Cl^- . La línea 2 muestra la respuesta de crecimiento de remolacha azucarera, un especie que está relacionado con las halófitas; la línea 3 representa el algodón, una especie no halófitica pero tolerante a las sales y la línea 4 representa frijoles, reconocidos como una planta sensible a las sales. Las halófitas son capaces de sobrevivir con altas concentraciones de electrolitos en el medio nutritivo debido a su capacidad de absorber grandes cantidades de iones y secuestrarlos en las vacuolas, donde contribuyen al potencial osmótico. Las halófitas hasta necesitan de un exceso de sales para lograr su máximo crecimiento y para alcanzar potenciales osmóticos tan altos como -2.0 a -5.0 MPa (Flowers et al, 1977). El mecanismo principal en la que depende la tolerancia a las sales en estas especies es la compartimentación de iones inorgánicos. Así de acuerdo a Kylin y Quatrano (1975) la secreción activa de Na^+ en la vacuola protege el citoplasma contra una concentración de Na^+ demasiado alta.

Las especies no halófitas (glicófitas) pueden poseer el mismo mecanismo en un grado mucho menos desarrollado, pero hay otras especies que evitan la absorción excesiva de sales y así protegen a las células contra concentraciones iónicas demasiado altas. En tal especies, sin embargo, una carencia de solutos pueden resultar en un pobre turgor, de modo que es la deficiencia de agua antes que la toxicidad salina ser el factor que puede limitar el crecimiento (Greenway y Munns, (1980). La tolerancia a las sales puede también efectuarse por una re-absorción de Na^+ desde los vasos del xilema en la parte basal de las raíces. Tal ejemplo fue descrito por Läuchli (1975) para dos cultivares de soja. Un ejemplo de tolerancia de sal de especies vegetales estrechamente relacionadas fue informado por Rush y Epstein (1976) para tomate. El ecotipo tolerante a sales *Lycopersicon chessmanii* era capaz de sobrevivir en un solución nutritive con concentración de agua de mar mientras que *Lycopersicon esculentum* no fue capaz de soportar más que 50% de agua de mar.

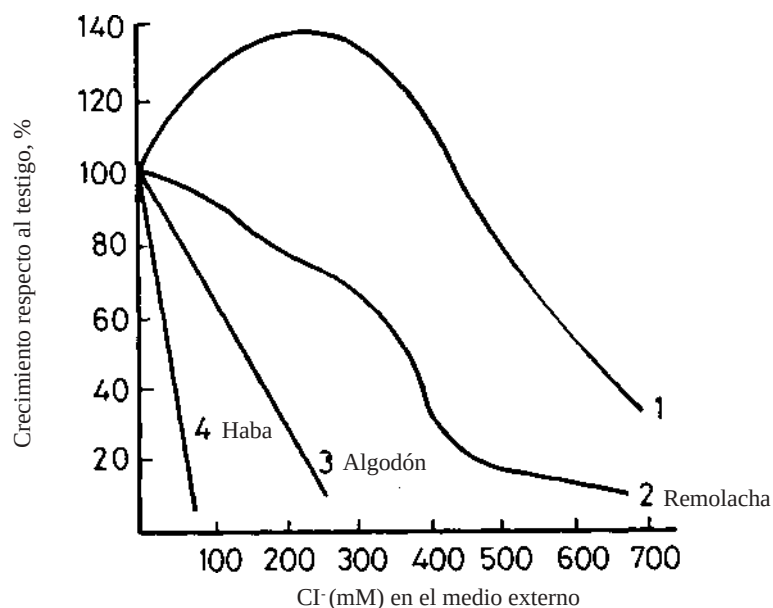


Figura 4.14. Respuesta del crecimiento de especies con diferente tolerancia de sales a concentraciones crecientes de Cl^- en el medio externo (Greenway y Munns, 1980).

El ecotipo tolerante acumuló grandes concentraciones de Na⁺ en las hojas (hasta 7% en la materia seca). La acumulación de sal en las hojas, sin embargo no es un indicador confiable de tolerancia de sal. Este es evidente del trabajo de Lessani y Marschner (1978) que reportaron similares contenidos altos de (Na+K) en plantas de pimienta sensibles a la salinidad, y en remolacha azucarera, tolerante a la salinidad. Es mas bien la habilidad para segregar el exceso de iones en la vacuola que el contenido global de sales en las hojas la que jueguen un papel en la tolerancia al exceso de sales. Si altos niveles de sales permanecen en el espacio libre de la hoja pueden ser perniciosos para la condición hídrica de la célula. Por otra parte si altos niveles de sal se presentan en el citoplasma pueden afectar la actividad enzimática. Los daños resultantes de excesivos niveles de sal ocurren particularmente en hojas jóvenes recién expandidas donde un turgor demasiado bajo afecta el crecimiento de la planta (Greenway y Munns 1980).

Greenway y Munns (1980) han sugerido, que la glicina-betaína juega un papel muy importante en la adaptación de algunas halófitas. La función de la prolina en este papel es dudosa. De acuerdo con Greenway y Munns, (1980) esta razón no es considerado como un soluto típico de la tolerancia a la salinidad. En las halófitas los solutos orgánicos son osmóticos esenciales en el citoplasma que tienen que balancear el bajo potencial osmótico (alta concentración de solutos) de la vacuola (Flowers et al, 1977). Estos solutos del citoplasma abarcan aminoácidos, betaínas, azúcares, y ácidos orgánicos. Como no son tóxicos para el citoplasma son llamados solutos compatibles.

4.6.4. Producción de cultivos

En los estudios de producción de cultivos la salinidad del suelo se mide como la conductividad eléctrica de una extracto acuoso saturado de suelo. La conductividad expresada en mmhos/cm, es mas alta cuanto mas concentrada sea la composición iónica del extracto. La tabla 4.1 muestra un relevamiento del grado de salinidad en términos de conductividad eléctrica (CE) en relación a las especies vegetales (Bernstein, 1970). Ocurren diferencias considerables entre las especies cultivadas en relación a la tolerancia a la salinidad. En general la mayor parte de los frutales son mas sensibles que los cultivos de campo, hortícolas o pasturas. La tabla 4.11 muestra la repuesta de varios cultivos a la salinidad, disminuyendo desde el tope de la tabla hacia abajo (Bernstein, 1970). El efecto detrimental de la salinidad, a menudo depende del estado de crecimiento de las plantas. Para muchas especies el estado de plantín ó plántula es muy sensible a la salinidad. En la mayoría de los cereales los rendimientos de grano son menos afectados que los rendimientos de paja. En el arroz, el macollaje, y en especial el desarrollo temprano de las panojas y la producción de granos son muy afectadas por la salinidad (Lehman et al, 1984). La salinidad también puede afectar la calidad de los cultivos. En la remolacha azucarera por ejemplo pueden resultar en muy bajos niveles de azúcar.

Tabla 4.10. **Respuesta de cultivos a la salinidad**, (Bernstein 1970).

Salinidad CE mmhos/cm a 25 C	Respuesta de los cultivos
0 a 2	Efectos de salinidad mayormente despreciables
2 a 4	Rendimiento de los cultivos muy sensibles pueden afectarse
4 a 8	Rendimientos de muchos cultivos son afectados
8 a 16	Sólo los cultivos tolerantes rinden satisfactoriamente
> 16	Sólo unos pocos cultivos muy tolerantes rinden satisfactoriamente

Tabla 4.11. **Tolerancia a la salinidad de varios cultivos de campo, según la conductividad que reduce el rendimiento en un 25 %** (Bernstein 1970).

	CE		CE
Cebada	15.8	Arroz de riego	6.2
Remolacha azucarera	13.0	Maíz	6.2
Algodón	12.0	Sesbania	5.8
Cártamo	11.3	Habas (Vicia)	5.0
Trigo	10.0	Lino	4.8
Sorgo	9.0	Porotos(Phaeseolus)	2.5
Soja	7.2		

Epstein y colaboradores han sugerido que hay una gran necesidad de mejorar los cultivos y hacerlos tolerantes a la salinidad. Rush y Epstein (1976) argumentan que generar líneas de cultivos capaces de medrar en los suelos salinos explican que los que 'ahora es un problema podría volverse una gran oportunidad para la producción de cultivos aprovechando la inmensa cantidad de agua y nutrientes vegetales de los océanos sin los costosos tratamientos industriales de desalinización'. En vista de la enorme extensión de suelos salinos y la necesidad de aumentar la producción de cultivos para satisfacer las necesidades de una población en expansión, tal programa de mejoramiento podría probar ser de extrema importancia.

Lectura General

ADDISCOTT, T.M.: Potassium in relation to transport of carbohydrate and ions in plants, p. 175-190. In: Potassium Research and Agricultural Production, 10th Congr. Intern. Potash Institute, Berne, 1974.

ARANOFF, S.; DAINTY, J.; GORHAM, P.R.; SRIVASTAVA, L.M. and SWANSON, C.A.: Phloem Transport. Plenum Press 1975

EPSTEIN, E.: Mineral Nutrition of Plants: Principles and Perspectives. John Wiley and Sons, Inc., New York, London, Sydney, Toronto, 1972

ESCHRICH, W.: Biochemistry and fine structure of phloem in relation to transport. Ann. Rev. Plant Physiol. 2L 193-214 (1970)

FLOWERS, T.J.; TROKE, P.F. and YEO, A. R.: The mechanism of salt tolerance in halophytes. Ann. Rev. Plant Physiol. 28. 89-121 (1977)

GREENWAY, H. and MUNNS, R.: Mechanism of salt tolerance in nonhalophytes. Ann. Rev. Plant Physiol. 3L 149-190 (1980)

HANKS, R. J. and RASMUSSEN, V. P.: Predicting crop production as related to plant water stress. Adv. Agron. 35, 193-215 (1982)

- HANSON, A. D. and HITZ, W.D.: Metabolic responses of mesophyte to plant water deficits. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33, 163-203 (1982)
- HEBER, U. and HELDT, H.W.: The chloroplast envelope: structure, function and role in leaf metabolism. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 32, 139-168 (1981)
- HSIAO, T.C.: Plant responses to water stress. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 24, 519-570 (1973)
- LÄUCHLI, A.: Translocation of inorganic solutes. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 23, 197-218 (1972)
- MEIDNER, H. and SHERIFF, D.W.: *Water and Plants*, Blackie, 1976
- MILBURN, J.A.: *Water Flow in Plants*. Longman, London and New York, 1979
- MONTEITH, T. L. and WEATHERLEY, P. E.: A discussion on water relations of plants. *Phil. Trans. Royal Soc. of London B* 273, 433-613 (1976)
- MOORBY, J.: *Transport Systems in Plants*. Longman, London, New York 1981
- NEWMAN, E.J.: Root and soil water relations. In: E.W. Carson, (ed.): *The Plant Root and its Environment*, p. 362-440, University Press of Virginia, Charlottesville, 1974
- PATE, J.S.: Transport and partitioning of nitrogenous solutes. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31, 313-340 (1980)
- PEEL, A.J.: *Transport of Nutrients in Plants*. Butterworths, London, 1974
- PITMAN, M.G.: Ion transport into the xylem. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28, 71-88 (1977)
- RAINS, D.W.: Salt transport by plants in relation to salinity. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 23, 367-388 (1972)
- SLAYTER, R.O.: *Plant-Water Relationships*. Academic Press, London, New York, 1967
- SUTCLIFFE, J. E: *Plants and Water*, Edward Arnold, London, 1979
- TAYLOR, H.H. and KLEPPER, B.: The role of rooting characteristics in the supply of water to plants. *Adv. Agron.* 30, 99-128 (1978)
- WARDLAW, I. F: Phloem transport: Physical, chemical or impossible. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 25, 519-539 (1974)
- WARDLAW, I. F. and PASSIOURA, J.B.: *Transport and Transfer Processes in Plants*. Academic Press 1976
- ZIMMERMANN, M.: Translocation of nutrients, p. 383-417. In: M. B. WILKINS, Ed., *Physiology of Plant Growth and Development*. McGraw Hill, 1969
- ZIMMERMANN, M. H. and MILBURN, J. A.: Transport in Plants I, Phloem Transport. *Encyclopedia of Plant Physiology*, New Series Vol. I. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 1975
- ZIMMERMANN, U.: Physics of turgor- and osmoregulation. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 29, 121-148 (1978)

NUTRICION Y CRECIMIENTO DE LAS PLANTAS

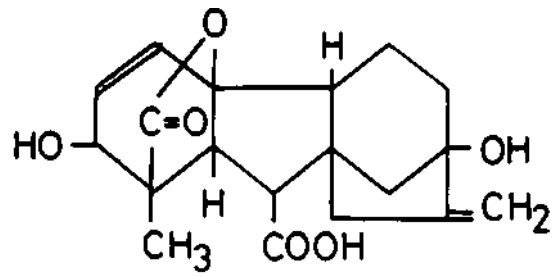
5.1 Estados de Crecimiento Esenciales y Componentes de Rendimiento

5.1.1. Generalidades

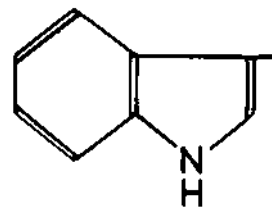
El ciclo de vida de una planta comienza con la germinación. En este proceso el suelo embebe la semilla que requiere una temperatura óptima, como así también el suministro de agua y oxígeno y la presencia de factores endógenos favorables dentro de la semilla misma. Los factores endógenos son principalmente fitohormonas tales como el ácido abscísico ABA, el ácido giberélico GA3 y el ácido indol-acético AIA. El proceso de germinación es dependiente de su síntesis o descomposición. La temperatura óptima para la germinación promueve la síntesis de las giberelinas y del ácido indol-acético que estimulan la germinación, pero favorecen la descomposición del inhibidor de la germinación, el ácido abscísico. La estructura molecular de las fitohormonas mas importantes se muestra en la Figura 5.1. Las fitohormonas son producidas en la planta en bajas concentraciones y reguladas por procesos fisiológicos, moviéndose usualmente dentro de la planta de un sitio de producción a uno de utilización.

La germinación comienza con la absorción de agua. La semilla hinchada provee las condiciones necesarias para la respiración. Con la absorción de oxígeno, las reservas de carbohidratos de las semillas, grasas y a veces también proteínas, son oxidadas a CO₂ y agua y la energía se libera en forma de ATP y NADH (ver punto 3.2.2). La forma de energía es esencial para el proceso de crecimiento. Las proteínas almacenadas en las semillas son principalmente hidrolizadas y los aminoácidos resultantes son usados para la síntesis de las proteínas de la enzima y de los ácidos nucleicos. Ambos son componentes esenciales para la formación de las células meristemáticas y para la división celular, proceso que inicia el crecimiento.

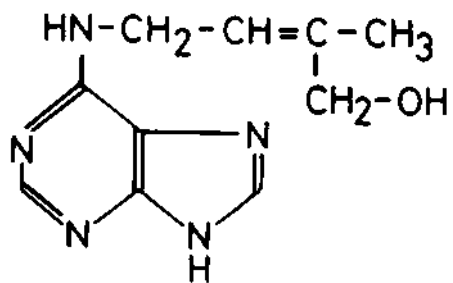
Nutrición y Crecimiento de las Plantas 217



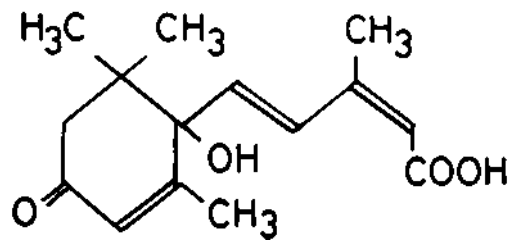
Acido giberélico



Acido indol acético



(citoquinina)



Acido abscísico (ABA)

Figura 5.1. Estructura molecular de las fitohormonas mas importantes.

Las primeras partes de la planta en desarrollarse son las raíces; esto significa que el órgano se forma en los estados iniciales del desarrollo de la planta, siendo responsable de la absorción de agua y nutrientes. El crecimiento de los tallos comienza luego, tan pronto como los brotes asoman en la superficie del suelo. La síntesis de clorofila es inducida por la luz. En este punto dos factores adicionales comienzan a tener su rol. la luz y la concentración de CO₂ de la atmósfera. La importancia de estos dos factores aumenta a medida que la semilla agota sus reservas almacenadas. Las hojas jóvenes no son autosuficientes; deben ser provistas de carbohidratos y aminoácidos. En plantines, el suministro de material orgánico es provisto por los compuestos almacenados en la semilla. Sin embargo, con el comienzo del estado vegetativo caracterizado por el rápido desarrollo de hojas, tallos y raíces, la fuente de material orgánico cambia de la semilla a las hojas. Los fotosintatos asimilados en las hojas mas viejas proveen de material para las hojas mas jóvenes, que importan carbohidratos hasta que alcanzan un tercio del tamaño final. La importación neta de aminoácidos en las hojas jóvenes continua mas allá, aun hasta que están completamente desarrolladas (Milthorpe y Moorby, 1969). Las hojas maduras exportan cerca del 50% de los fotosintatos, el resto es utilizado para el metabolismo de las mismas y en parte también respirado. Como en las semillas, los carbohidratos son oxidados a CO₂ y agua, y en el proceso se origina ATP.

El estado vegetativo es seguido del estado reproductivo. Este comienza con la iniciación de las flores y luego de la polinización o antesis, por el estado de madurez. En determinadas plantas, como los cereales, el estado vegetativo es bastante distinto al reproductivo, pero en las de crecimiento indeterminado, como por ejemplo los tomates, ambos estados se superponen. A medida que el estado de la planta progresa desde el vegetativo hacia el reproductivo y la madurez, los fotosintatos son dirigidos cada vez mas lejos de los tejidos meristemáticos, hacia los tejidos de almacenamiento.

5.1.2 Tasa de crecimiento y de suministro de nutrientes

El rendimiento de un cultivo puede considerarse tanto en términos biológicos como en términos agrícolas. El rendimiento biológico ha sido considerado como la producción total de material vegetal de un cultivo mientras que el rendimiento económico o comercial (Holliday, 1976) toma en cuenta solo aquellos órganos de la planta por los cuales la especie en particular es cultivada y cosechado. Ejemplos obvios son las bochas del algodón, las semillas de los cereales, las hojas del tabaco y los tubérculos de papa. Para un numero de cultivos tales como las pasturas y algunas hortalizas, la cantidad total de material vegetal producido por la parte aérea durante el estado de crecimiento vegetativo es equivalente al rendimiento económico. Para la mayoría de las plantas de cultivo este no es el caso, aunque el desarrollo de las plantas durante el estado vegetativo controla tanto el rendimiento económico como el biológico. Esta dependencia del estado de crecimiento vegetativo descansa en el hecho de que durante este período el tejido verde de la planta ya formado provee de fotosintatos para las semillas o los tejidos de almacenamiento. Holliday, (1976), denota el rendimiento económico o comercial (Yc) como el producto del rendimiento total (Yt) y el índice de cosecha (Ic). Este ultimo termino muestra la proporción de cultivo cosechado, por ejemplo el grano, con referencia al rendimiento total. $Yc = Yt \times Ic$. Como resultado del fitomejoramiento los cultivares modernos generalmente ofrecen mas altos índices de cosecha que los mas antiguos. Los índices de cosecha de los cultivares modernos de trigo son cerca del 35 a 40 % mientras que en los cultivares mas antiguos estos índices se hallaban entre el 23 y el 30 %.

El crecimiento vegetativo consiste principalmente en la formación y crecimiento de nuevas hojas, tallos y raíces. Los tejidos meristemáticos tienen un activo metabolismo de proteínas y el transporte de fotosintatos a estos sitios se usa predominantemente para la síntesis de ácidos nucleicos y proteínas. Por esta razón es que durante el estado vegetativo la provisión de N a la planta controla en gran medida la tasa de crecimiento de la misma. Una alta tasa de crecimiento ocurre solo cuando hay una abundante provisión de N.

La Tabla 5.1 muestra la influencia de la nutrición de N en el crecimiento y en el contenido de constituyentes orgánicos de Ryegrass (*Lolium perenne*) (Hehl y Mengel, 1972). En el tratamiento con bajos niveles de nutrición de N (0.5 g de N por maceta) el rendimiento de materia seca fue mucho mas bajo que en el tratamiento con abundante suministro de N (2 g de N por maceta). Puede también verse que las plantas con baja provisión de N acumularon carbohidratos, particularmente almidón y polifruktosanos, mientras que el contenido de proteína cruda fue mucho mas deprimido. Esto claramente demuestra que donde la nutrición de N es inadecuada los fotosintatos pueden utilizarse en una extensión limitada en la síntesis de los compuestos orgánicos nitrogenados; el resto se almacena como almidón y polifruktosanos (Minotti et al, 1969). En este ejemplo, el contenido de carbohidratos de las plantas exigentes de N era particularmente alto aun cuando las muestras fueron tomadas al comienzo del período de crecimiento vegetativo.

Tabla 5.1. **Efecto del suministro de N en el rendimiento y en los constituyentes orgánicos en plantas jóvenes de Ryegrass** (*Lolium perenne*); (Hehl y Mengel, 1972).

	Suministro de N g N/maceta	
	0.5	2.0
Rendimiento (g MS/maceta)	14.9	26.0
Proteína cruda (% MS)	12.3	26.4
Sucrosa (% MS)	7.7	6.3
Polifruktosanos (% MS)	10.0	1.4
Almidón (% MS)	6.1	1.4
Celulosa (% MS)	14.4	17.6

A medida que el crecimiento vegetativo procede, el nivel de carbohidratos de las plantas anuales generalmente aumenta. El efecto de la nutrición de N en la acumulación de carbohidratos es menos marcado hacia el final del período de crecimiento y comienzo de la floración. Si la nutrición de N es inadecuada, el ciclo de vida de la planta se acorta, las plantas maduran mas tempranamente y el rendimiento económico resultante es generalmente pobre. La senescencia temprana bajo condiciones de deficiencia de N no resulta de una falta de N para la síntesis de proteínas, sino que es inducida por una depresión en la síntesis de citoquininas (Michael y Beringer, 1980). Los aminoácidos se requieren para la síntesis de las citoquininas, de modo que el metabolismo de las citoquininas esta muy cercanamente relacionado a la nutrición de N (Wagner y Michael, 1971).

El ejemplo presentado arriba demuestra que para un crecimiento óptimo de las plantas debe haber un balance entre la tasa de producción de fotosintatos y la tasa de asimilación de N. Bajo condiciones de alta actividad fotosintética, por ejemplo alta luminosidad, óptima temperatura y ausen-

cia de estrés hídrico, el nivel de nutrición de N debe ser alto, y viceversa. En especies vegetales donde la tasa de fijación de CO₂ es alta, particularmente especies con asimilación de CO₂ vía del camino C-4, la demanda de N es considerable cuando las condiciones de crecimiento son óptimas (ver Figura 5.4).

El nivel de nutrición de N requerido para un óptimo crecimiento durante el período vegetativo debe también balancearse con la presencia de otros nutrientes en cantidades adecuadas. La síntesis de compuestos orgánicos nitrogenados depende de un número de iones inorgánicos, incluyendo Mg²⁺ para la formación de clorofila y fosfatos para la síntesis de ácidos nucleicos. La absorción de nitratos y su asimilación en proteínas son considerablemente influidos por el potasio en la planta. El potasio es importante para el crecimiento y la elongación, probablemente por su función osmótica y poder reaccionar sinérgicamente con el ácido indol- acético (Cocucci y Dallarosa, 1980). El efecto sinérgico del ácido giberélico y del K en la elongación de los tallos de girasol se muestra en la Tabla 5.2.

Tabla 5.2. **Efecto del K y del ácido giberélico en la fase de crecimiento de internodos de Girasol** (Datos de DeLa Guardia y Benlloch, 1980).

Concentración de KCl mM	Aplicación de GA3 µg	Tasa de crecimiento mm
0.0	0	3.8
0.5	0	6.0
5.0	0	19.0
0.0	100	29.2
0.5	100	41.4
5.0	100	56.6

En general puede concluirse que los requerimientos de nutrición mineral durante el estado de crecimiento vegetativo son en principio determinados por la tasa de asimilación de CO₂. Si la tasa de producción de fotosintatos es alta, la cantidad de nutrientes inorgánicos debe ser también alta para poder convertir los fotosintatos en los numerosos metabolitos necesarios para el crecimiento vegetativo.

El crecimiento y el desarrollo en estos estados iniciales son muy dependientes de la temperatura. Brouwer et al, (1973), reportaron que la tasa de aparición de las hojas jóvenes de maíz estuvo principalmente controlada por la temperatura, mientras que la intensidad lumínica tenía apenas algún efecto. La división y la expansión celular son mas sensibles a las bajas temperaturas que lo es la fotosíntesis (Woolhouse, 1981). El aumento de la temperatura tiende a estimular el crecimiento, que a su vez resulta en la dilución de los carbohidratos y de la clorofila. Esto ocurre particularmente cuando es baja la intensidad lumínica, (cielo nublado). Muy a menudo bajo estas condiciones las hojas se presentan grandes, de color verde pálido y con largos tallos (Warren-Wilson, 1979). Por otro lado, alta intensidad lumínica y bajas temperaturas, especialmente durante la noche, resultan en plantas mas pequeñas, mas resistentes a enfermedades fungosas y con alto contenido de clorofila y carbohidratos.

5.1.3 Cultivos de grano

El rendimiento de los granos depende de tres componentes principales. numero de espigas por ha, numero de granos por espiga y peso individual de los granos. El numero de espigas por ha en los cereales depende de la densidad de plantas y de la capacidad de macollamiento. La capacidad de macollamiento es genéticamente controlable, pero también depende de condiciones ambientales; condiciones de días mas cortos, asociados con alta intensidad lumínica, bajas temperaturas y un amplio suministro de nitrógeno, favorecen el macollaje (Evans et al, 1975). Estas condiciones ambientales inciden favorablemente sobre la actividad de las fitohormonas; condiciones de días mas largos y altas temperaturas están asociadas con una alta producción de la auxina AIA en el ápice de los puntos de crecimiento primarios de los cereales (Michael y Beringer, 1980). El ácido indol-acético y compuestos relacionados inducen la producción de etileno que inhibe el crecimiento de los brotes axilares y, por tanto, la producción de macollos. Esta acción de la auxina en el ápice restringe el desarrollo de brotes laterales (dominancia apical), y ocurre muy especialmente en las variedades de único tallo. La función de las fitoquininas es, contrariamente a las auxinas, promover el crecimiento de los brotes y macollos (Bruinsma, 1979). Las citoquininas son derivadas de la purina o pirimidina; ambas son estructuras anulares nitrogenadas y sintetizadas a partir de aminoácidos. El efecto estimulante de la nutrición nitrogenada es entonces probablemente debido al efecto del N en la síntesis de las citoquininas; bajo las condiciones climáticas de Europa Central, se han obtenido los mayores rendimientos de grano de trigo (6 a 7 t/ha), cuando el numero de espigas es de 500 a 600 por m². Tal densidad de plantas no siempre es deseable; en climas mas áridos, densidades mas bajas a menudo producen rendimientos mas altos dado que una menor densidad de plantas no requiere tanta agua. De esa manera se reduce la posibilidad de estrés hídrico en las fases críticas de crecimiento, tales como encañazón y floración. Según Day e Intalap (1970), el estrés hídrico durante la floración resulta en una disminución del numero de espigas por unidad de superficie, como así también del numero de granos por espiga. El estrés hídrico durante la floración acelera el proceso de maduración, conduciendo a granos mas pequeños y rendimientos mas bajos. Esto es consistente con los hallazgos de Pelton, (1979), realizados bajo condiciones áridas del SW de Saskatchewan, en USA. La baja densidad de plantas está asociada con espigas mas grandes, granos mas grandes y, por ende, mayores rendimientos en granos en trigo.

Varios investigadores han demostrado que el suministro de nutrientes ejerce considerable influencia en los componentes de rendimiento de los cereales. Forster, 1973, reportó que interrumpir la nutrición de K durante el estado de macollaje, decrecía el numero de espigas y el numero de granos por espiga en trigo y avena. Observaciones similares fueron hechas por Chapman y Keay (1971). La importancia de una adecuada nutrición de N en los estados iniciales de crecimiento en la determinación del numero de espigas por m² ha sido reportada por Stoy (1972).

El numero de granos por espiga no solo es afectado por la nutrición, sino también por factores ambientales. Michael y Beringer (1980), sugirieron que la formación de las espiguillas en las espigas es controlada por un tipo de 'dominancia apical', mas precisamente 'dominancia media', ya que las espiguillas localizadas en el centro de la espiga desarrollan mas fuertemente. Estas espiguillas intermedias se cree que suprimen en alguna forma la formación de otras espiguillas. El numero de granos por

espiga está así relacionado a la acción de las giberelinas. Los mutantes semi-enanos de los cereales están caracterizados por el bloqueo de las funciones de las giberelinas, fenómeno asociado con la reducción de la elongación de los tallos y un número más alto de granos por espiga (Gale, 1978). El hallazgo de que el cloruro de cloro-colina (CCC), un inhibidor de la síntesis de giberelinas, tiene el mismo efecto, agrega un soporte a la idea de que la giberelina puede reducir el número de granos por espiga. Cuanto más largo es el período de formación de la espiga, más espiguillas pueden desarrollarse y más grande es la chance de producir espigas más grandes con un mayor número de granos (Evans, 1975). Sin embargo, siendo que la duración del período de desarrollo de la espiga está inversamente relacionada con la duración del período de llenado de los granos, un número más alto de granos por espiga está a menudo asociado con un menor peso de granos. Esto se muestra en la Tabla 5.3, donde se comparan algunos componentes de rendimiento de una variedad antigua y otra moderna de trigo de primavera (Haeder et al., 1977). Los granos se desarrollan dentro de las espiguillas, que se inician en el estado inicial de crecimiento de los cereales. Durante el desarrollo subsecuente, una considerable proporción de espiguillas degenera. En el caso del arroz, la degeneración puede eliminar hasta un 50 % del número inicial de espiguillas (Yoshida, 1972). La degeneración es promovida cuando la nutrición de N es inadecuada y se presentan bajas intensidades lumínicas o bajas temperaturas durante el período de desarrollo de las espiguillas (Fuchs, 1975). Estos factores ambientales pueden así afectar considerablemente la formación de los granos. La Foto 5.1 muestra el desarrollo de una espiga de cebada, al estado de sexta hoja.

El tercer componente importante del rendimiento en los cereales, el tamaño del grano o peso individual del grano, es genéticamente controlado. También depende de factores ambientales que influyen el llenado de granos durante la maduración. Durante el proceso de llenado, las espigas y los granos juegan el rol de destino fisiológico. La fuerza de este destino depende en mucho del número de células desarrolladas del endosperma (Höfner et al, 1984). Según Schacherer y Beringer (1984), el K tiene un efecto benéfico en el desarrollo de las células del endosperma y por lo tanto en el peso individual del grano de los cereales. La fuente para este destino es provista por las hojas y en mucho menor extensión por las glumas y glumelas. Después del inicio de la floración, los fotosintatos son usados en forma creciente en el proceso de llenado de los granos. Vemos la Figura 5.2, en la cual se muestra la distribución de los fotosintatos para varios estados de la planta de trigo, desde la floración hasta la madurez. Las flechas indican la dirección de la translocación de los fotosintatos. Las partes de las plantas mostradas en negro son las más importantes para la asimilación. En estadios posteriores la hoja bandera provee fotosintatos en particular para el llenado del grano (Evans y Rawson, 1970). En las variedades de trigo con glumas los fotosintatos de la hoja bandera proveen cerca del 70 % del material de llenado de granos, mientras que en las variedades sin glumas cerca del 80 % pueden originarse de esa fuente. El resto de los asimilatos proviene principalmente de la misma espiga. No todos los fotosintatos requeridos para el llenado del grano se sintetizan durante el período reproductivo. Una parte se sintetiza después de la floración y se almacena en los tallos y hojas durante el estado vegetativo o de crecimiento. La proporción de los asimilatos almacenados usados para el llenado de los granos puede variar de 0 a 40 % para arroz, 5 a 10 % para trigo, 12 a 15 % para maíz y alrededor del 20 % para cebada (Yoshida, 1972). Estos valores dependen en gran medida de la actividad fotosintética después de la floración. Si por alguna razón ésta es baja a causa de un estrés hídrico o de una baja disponibilidad de nutrientes, los fotosintatos sintetizados después de la floración contribuyen en gran parte al proceso de llenado de granos y viceversa.

Tabla 5.3. **Rendimiento en grano y criterios de rendimiento de un cultivar nuevo y otro antiguo de trigo** (Haeder et al., 1977).

	Hohenheimer Franken Cv Antiguo	Kolibri Cv moderno
Días desde antesis a maduración,	56	47
Rendimiento de granos, g/espiga	1.12	1.12
Peso de grano, mg	48.2++	44.2
No de granos/espiga	23++	28
Indice de cosecha, %	29.3+++	37.7
Diferencias significativas al 1 % ++ y 0.1 % +++		

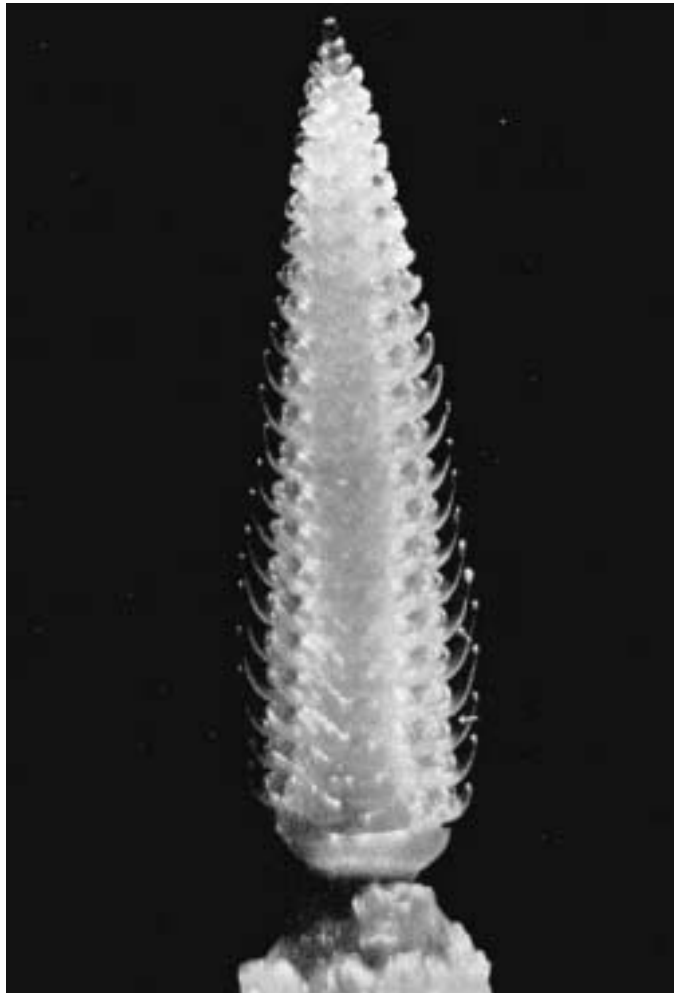


Foto 5.1. Espiga joven de cebada desarrollándose durante el estado de sexta hoja, cuando ocurre frecuentemente la degeneración de las espiquillas. Las flechas indican el primordio de glumas (arriba) y el primordio de las espiquillas (abajo). (Foto. Ruckenbauer).

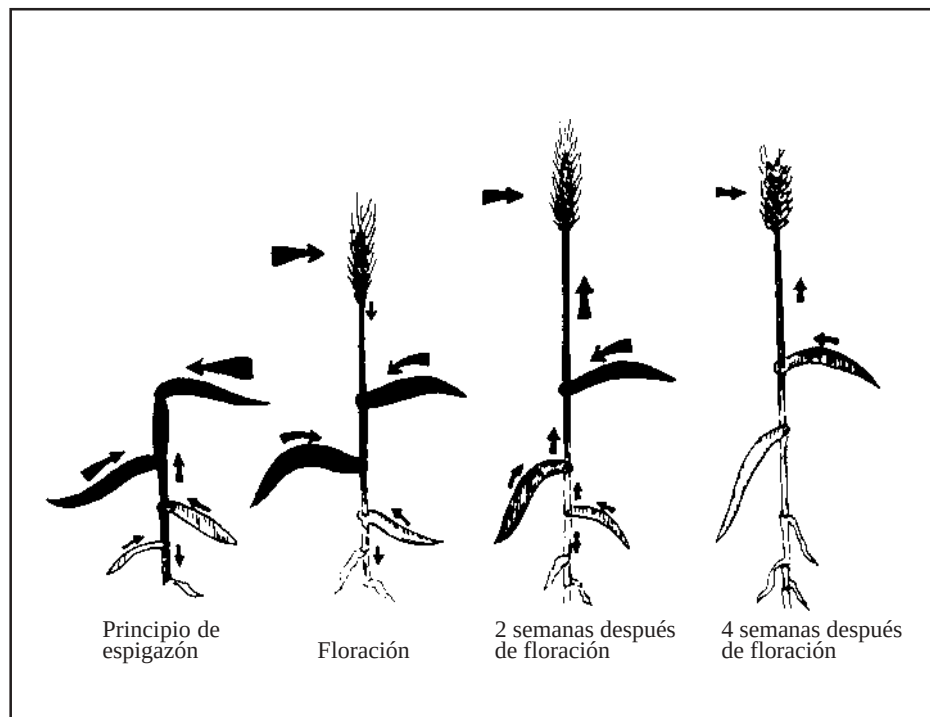


Figura 5.2. Asimilación y distribución de los fotosintatos en los diferentes estados de crecimiento (Stoy).

Si el nivel de nutrición de N es alto se obtiene una tasa intensiva de llenado de los granos durante el período de llenado, y la dotación de K de la planta está en un nivel óptimo (Mengel y Haeder, 1974). En plantas bien provistas de N la senescencia de la hoja bandera se retrasa y las pérdidas por respiración son bajas (Orlovius y Höfner, 1976). El K tiene un efecto similar, pero además aumenta la tasa de asimilación del CO₂ (Watanabe y Yoshida, 1970). La Tabla 5.4 muestra la influencia de la caída del nivel de nutrición de N durante el período de llenado de los granos en el rendimiento en granos de trigo de primavera (Forster, 1973). La solución nutritiva en el tratamiento control fue mantenida a una concentración de NO₃ de 6,2 mM mientras que el tratamiento comparativo fue disminuida a 1,2 mM de NO₃. Este nivel mas bajo de NO₃ durante el período de llenado de los granos resulta en una reducción del rendimiento, en gran parte resultando en granos mas pequeños obtenidos en este tratamiento. También disminuye el contenido de proteína cruda del grano. La reducción del rendimiento, sin embargo, no puede ser explicada solamente por un contenido de proteína cruda mas bajo en los granos; esta cantidad llegó a 1,2 g por cada 1000 granos, mientras que la depresión del rendimiento (diferencia entre peso de 1000 granos) fue de 2,8 g por cada 1000 granos. En un valioso trabajo de revisión acerca de la variación de rendimientos de trigo y cebada en Gran Bretaña (Gales, 1983) reportó que el potencial de rendimiento de granos de cebada de primavera estaba en el rango de 10 a 11 t/ha y para trigo de invierno entre 11 y 13 t/ha. En la practica, solamente la mitad de ese potencial de rendimiento se alcanza usualmente. Los mas importantes componentes de rendimiento parecen ser el numero de espigas por unidad de área y el numero de granos por espiga; el peso de los granos individuales es de menor significancia para el rendimiento en granos.

Tabla 5.4. **Efecto del suministro de N para el llenado de los granos en trigo de primavera**
(Forster, 1973).

nM NO ₃ ⁻ /l sol. nutritiva	Rinde de granos g/16 plantas	Peso de granos cruda %	Proteína
6.2	51.4 (10)	38.2 (100)	20.6 (100)
1.2	46.6 (91)	35.4 (92)	18.9 (92)
1000 granos del tratamiento '6.2' contenían 7.9 g de proteína cruda 1000 granos del tratamiento '1.2' contenían 6.7 g de proteína cruda Diferencia 1.2 g			

Generalmente el llenado de granos no se limitado solo por el suministro de fotosintatos a los granos en desarrollo (Jenner y Ratjen, 1975; Mengel y Haeder, 1976). Es el destino, no la fuente, lo que controla e influye en el llenado de los granos. Michael y Beringer (1980), mantenían el punto de vista de que esta influencia es en gran parte debida a la actividad de fitohormonas. Investigaciones recientes han demostrado que durante el proceso de llenado de granos, la actividad de cada fitohormona alcanza un valor máximo en el grano en diferentes momentos entre la antesis y la maduración. Esto se muestra en la Figura 5.3 con datos de Wheeler (1972), y de Goldbach y Michael (1976), que ha sido presentados en 1980 por Michael y Beringer. Las figuras muestran claramente que las citoquininas alcanzan un pico cerca de una semana después de la antesis. Se cree que las citoquininas controlan la formación de las células del grano y por lo tanto tienen una marcada influencia en el tamaño del mismo. Este punto de vista es consistente con los hallazgos de Aufhammer y Solansky (1976), en trigo de primavera, y con los de Herzog y Geisler (1977), en cebada de primavera. La aplicación de citoquininas aumentó el rendimiento de granos exclusivamente por efecto del peso individual de los granos. Los picos de ácido giberélico (GA) y de ácido indol-acético (AIA) ocurren 4 y 5 semanas después de la antesis, respectivamente. Estos tipos de fitohormonas probablemente también promueven el crecimiento de los granos, mientras que el ácido abscísico (ABA) tiene un efecto inverso. Como puede verse en la Figura 5.3, el pico de ABA coincide con el pico del peso fresco del grano. Estos hallazgos pueden ser interpretados como el efecto inductor del ABA en el proceso de maduración, lo que está de acuerdo con el bien conocido efecto del ABA en la promoción de la senescencia de otros tejidos. El contenido de ABA en los granos también es controlado por factores exógenos tales como el suministro de agua y la temperatura. Altas temperaturas, cercanas a 26 ° están asociadas con altos contenidos de ABA y un período mas corto del llenado de granos; y por lo tanto, con una disminución en el peso individual de los granos (Goldbach y Michael, 1976). La deficiencia de N y el estrés hídrico también inducen la síntesis de ABA y por lo tanto conducen a la formación de un grano mas pequeño (Goldbach et al, 1975). Haeder (1980), reportó que la nutrición potásica influye la concentración de ABA en granos en desarrollo de cebada, encontrándose niveles mas altos de ABA en las plantas deficientes de K. El ácido abscísico está cercanamente relacionado a los carotenoides, que son principalmente producidos en los cloroplastos y a menudo translocados a través del floema desde las hojas mas viejas hacia el ápice.

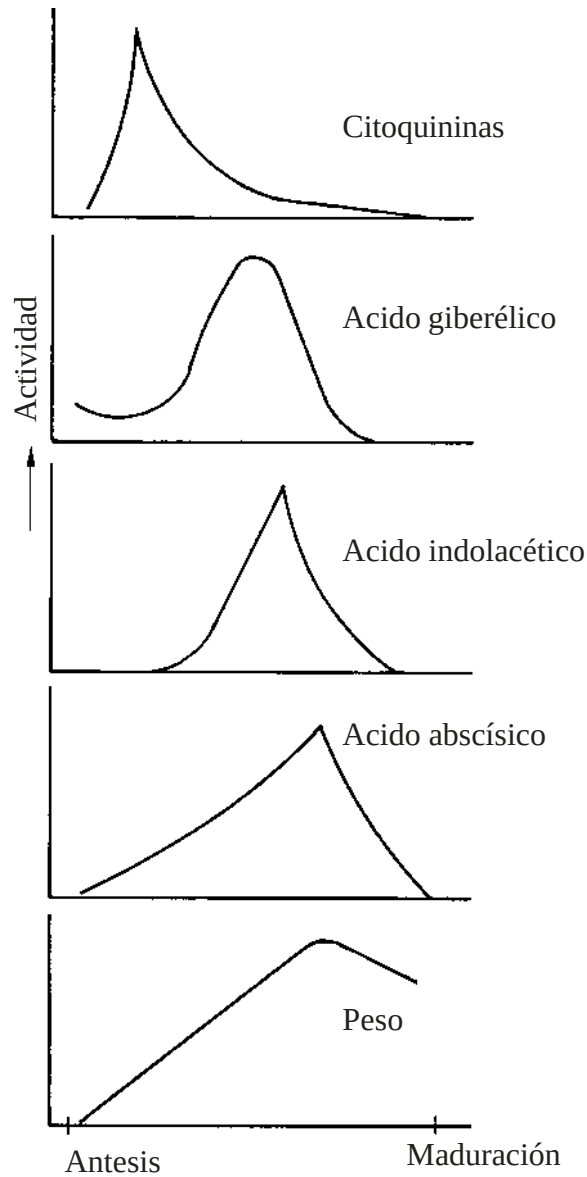


Figura 5.3. Actividad de las fitohormonas en los granos durante el período de llenado de los mismos, (Michael y Beringer, 1980).

En contraste con otros cereales, el rendimiento de grano del arroz puede mejorarse en un grado muy limitado por el aumento del tamaño del grano. Esto se debe a que el crecimiento de los granos está físicamente restringido por el tamaño de las glumas (Yoshida, 1971). Si el estado nutricional de la planta es adecuado, la fotosíntesis no es la causa fisiológica que restringe el crecimiento, sino que es mas bien el destino fisiológico el factor limitante en el rendimiento de arroz. La fuerza de la fuente fisiológica depende del número de granos por unidad de área (Tanaka, 1973). Ese número puede

aumentarse ya sea aumentando la densidad de plantas, el número de granos por panoja o la cantidad de panojas por planta. El número de panojas por planta se define hacia el final del macollaje, y el numero de espiguillas por panoja queda determinado cerca de diez días después de la floración. Estos estados críticos son importantes para el rendimiento en grano del arroz, y solo bajo condiciones nutricionales y climáticas óptimas se obtiene un alto numero de espiguillas fértiles desarrolladas. Cuando esto ocurre, esa fuerte capacidad del destino exige una gran provisión de carbohidratos durante el período de llenado de granos. El macollaje en arroz es favorecido por las bajas temperaturas, alta intensidad lumínica y abundante suministro de N; la degeneración de espiguillas es baja bajo condiciones de alta intensidad lumínica y viceversa. El llenado del grano se mejora por un adecuado suministro de O₂ a las raíces durante ese período (Murata y Matsushima, 1975), dado que el O₂ retarda la senescencia radicular y por lo tanto permite que las raíces suministren citoquininas a las partes aéreas por un período mas largo. La distribución de los fotosintatos es afectada tanto por el número de panojas como por el número de espiguillas por panoja. Si la tasa de producción de asimilatos está limitada, un alto número de panojas por unidad de área menudo está acompañada por una reducción del numero de granos por panícula y un aumento en el número de espiguillas vacías.

La tasa de crecimiento después de la floración también influye en el rendimiento en grano del arroz. Si el período de maduración está acortado, como puede ocurrir por deficiencias de N, resulta una disminución del rendimiento en grano. Después de la floración el arroz necesita en especial un abundante suministro de N y K; y para obtener rendimientos superiores, en el rango de las 10 t/ha, a menudo es necesario un suministro posterior de N y K (Tanaka, 1972). La Tabla 5.5 muestra el modelo de componentes de rendimiento de un cultivo de alta producción de arroz (Toriyama, 1974). En la estación húmeda, donde la intensidad lumínica es baja, la radiación solar es a menudo el factor limitante del rendimiento, reduciendo considerablemente el numero de panojas por unidad de área.

Tabla 5.5. **Modelo de componentes de rendimiento de un cultivar de alta productividad de arroz, para diferentes regiones climáticas** (Tariyama, 1974).

Componente	Clima monzónico		Clima moderado
	Estación húmeda	Estación seca	Japón
No. de panículas por m2	250	375	400
Granos por panículas	100	100	80
No. total de granos por m2	25.000	37.500	32.000
Llenado de granos (%)	85	85	85
Peso de 1000 granos	29.0	29.0	27.0
Rendimiento computado (t/ha)	6.6	9.2	7.5

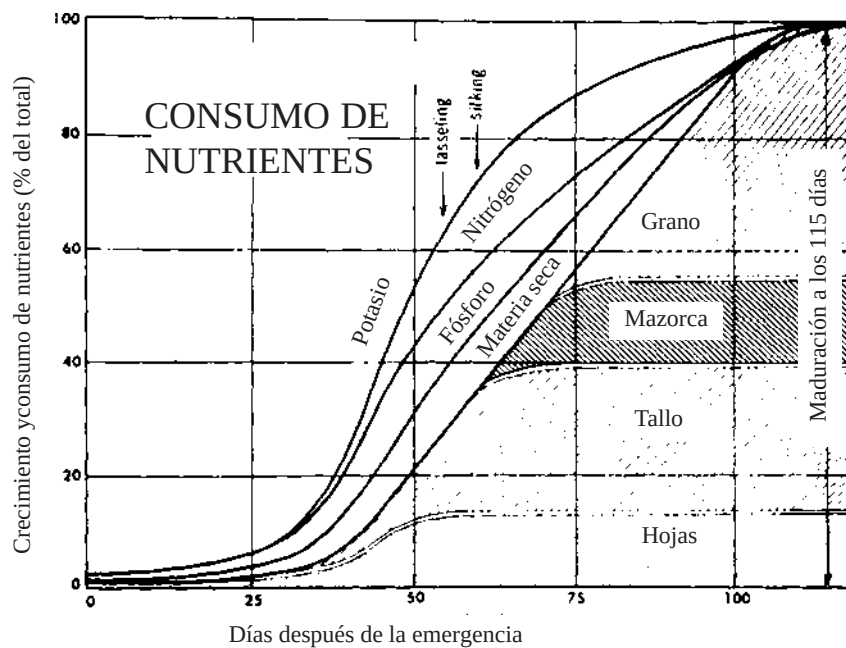


Figura 5.4. Absorción de potasio, nitrógeno, fósforo y producción de materia seca de maíz durante el período de crecimiento (Iowa State University, Nelson, 1978)



Foto 5.2. Deformación de la mazorca de maíz como consecuencia de la nutrición inadecuada de potasio. (Foto Kali und Salz, AG, Berna).

El maíz puede cultivarse bajo variadas condiciones climáticas, siempre y cuando las temperaturas no sean demasiado bajas (Arnon, 1975). Según Duncan (1975), los mejores rendimientos de granos son obtenidos con temperaturas altas durante el día, (30 a 33 °), y relativamente frías durante la noche. Dadas las altas tasas de crecimiento del maíz, sus requerimientos nutricionales son también altos en comparación con otros cereales. La absorción de nutrientes y la producción de materia seca en maíz se muestran en la Figura 5.4 (Nelson, 1968). El maíz responde favorablemente a altos niveles de suministro de N (Breteler, 1966; Shimshi, 1969); (ver también Figura 5.11). Los rendimientos máximos de grano solo se obtienen si se evita el estrés hídrico (Decau y Pujol, 1973; Buchner y Sturm, 1971; ver también Tabla 4.5). Bajo condiciones de clima templado, el maíz puede madurar demasiado tarde si el tiempo es muy frío. Por esta razón, aplicaciones tardías de N no deberían recomendarse donde la madurez puede afectarse, debido a que el suministro tardío de N demora la senescencia. La inadecuada nutrición potásica favorece la pudrición de raíces y tallos por ataques de distintas especies de *Fusarium* (Krüger, 1976), afectando también el llenado de granos, que puede conducir a la deformación de mazorcas (ver Foto 5.2).

5.1.4 Cultivos de raíz

El rendimiento fisiológico de los cultivos de raíz difiere en varios aspectos de aquel de los cereales. La diferencia entre ambos grupos de cultivos estriba en el hecho de que en los cultivos de raíces se establece una marcada competencia por los carbohidratos entre el estado vegetativo y el llenado de tejidos de almacenamiento. Para las patatas y cultivos similares los componentes del rendimiento son el número de plantas por ha, el número de tubérculos por planta y el tamaño de los tubérculos.

La iniciación de los tubérculos es inducida por hormonas vegetales. Este tema ha sido discutida por Krauss (1980). El ácido abscísico promueve la iniciación, mientras que las giberelinas (GA) tienen efecto inverso. La relación ABA/GA controla así el establecimiento de los tubérculos. Una alta relación favorece el proceso y una relación baja lo restringe. La relación ABA/GA responde sensitiva y rápidamente a la nutrición nitrogenada. Un suministro continuo de N resulta en una baja relación relativa, con un recrecimiento de los tubérculos (Foto 5.3a). Por ejemplo, si el crecimiento de los tubérculos cesa, y uno o mas estolones se están formando en el ápice del tubérculo, al interrumpir el suministro de N aumenta drásticamente el contenido de ABA, promocionando la iniciación de los tubérculos. El efecto del N es suficientemente sensible como para producir tubérculos del tipo «encadenado» (Foto 5.3c), pudiendo ocurrir, que después de un período de crecimiento, interrumpiendo el suministro de e induciéndose una segunda fase de iniciación de los tubérculos. En la practica, se da a menudo esta finalización reversible del crecimiento de los tubérculos por los niveles altos de nutrición de N en los estadios tardíos de crecimiento de los cultivos. Esto causa la malformación de los tubérculos y la producción de tubérculos con nudos y protuberancias (Foto 5.3b). El efecto inductor del ABA en la iniciación de los tubérculos ha sido demostrado por Krauss y Marschner (1976), al tratar estolones con ABA. El tratamiento de los tubérculos con cloruro de cloro-colina (CCC), conocido inhibidor de la síntesis del GA, tiene un efecto similar al del ABA en la iniciación de los tubérculos.

El efecto de la longitud del día en el establecimiento de los tubérculos, también puede explicarse a través de la actividad de las fitohormonas. Los días largos restringen el comienzo de la formación de tubérculos mientras que los días cortos con bajas temperaturas nocturnas promueven la iniciación.

Esto es entendible, dado que las condiciones de días mas largos están asociadas con altos niveles de GA y bajos niveles de ABA en las plantas, mientras que en los días cortos es a la inversa.

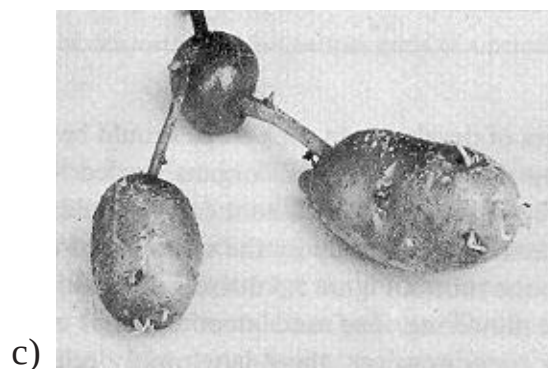
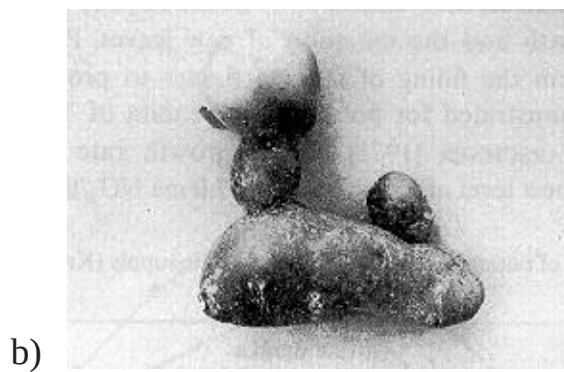
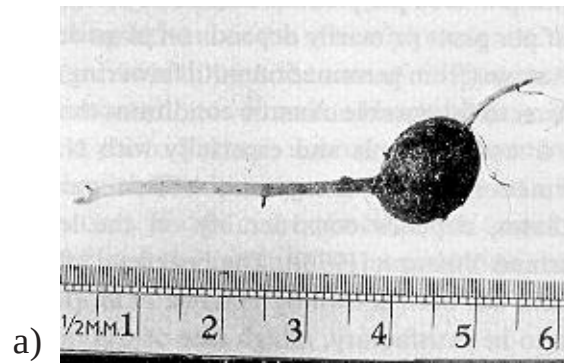


Foto 5.3. Efecto del suministro de N en la formación de los tubérculos de patata. a) Recrecimiento de los tubérculos siguiendo a un abundante suministro de N. b) Malformaciones de tubérculos como resultado de disturbios del crecimiento causadas por el N. c) Crecimiento secundario después de una alteración del suministro de N.

El crecimiento de los tubérculos está a menudo muy relacionado con el abastecimiento de carbohidratos. Esto depende de la asimilación de CO₂ en las partes aéreas de la planta y de la tasa de translocación de los fotosintatos desde las hojas hacia los tubérculos. La intensidad de la asimilación es una función del área foliar de la planta y su habilidad para efectuar la fijación del CO₂. El área foliar de la planta depende primariamente del desarrollo de las plantas durante el estado vegetativo de crecimiento, desde la germinación hasta la floración. Se obtiene un crecimiento vigoroso si además de condiciones climáticas favorables, la planta está adecuadamente suministrada con agua y nutrientes, en especial N. La eficiencia de las hojas en la transformación de la energía solar en ATP, requerido para la asimilación de fotosintatos, depende considerablemente de los niveles de nutrición de K y P (Watanabe y Yoshida, 1970). El efecto benéfico de una nutrición adecuada de K en el rendimiento de los tubérculos ha sido demostrado por Haeder et al, (1973).

Para que el rendimiento de los tubérculos sea satisfactorio es esencial una alta tasa de asimilación de CO₂ durante el estado de llenado de los mismos. El proceso de llenado, sin embargo, no solo depende de la tasa de fotosíntesis sino también de la translocación de los fotosintatos producidos (Haeder, 1975). En este aspecto la nutrición de N es importante, para los cultivos de raíces, a diferencia de los cereales, una aumentada de la nutrición con N después de la floración puede estimular el crecimiento vegetativo y la iniciación de nuevas hojas. Los fotosintatos son así desviados de su destino original (los tejidos de almacenamiento) para promover el crecimiento vegetativo. Esto se demuestra para patata en datos de la Tabla 5.6 obtenidos por Krauss y Marschner (1971). La tasa de crecimiento de los tubérculos fue considerablemente deprimida por niveles mas altos de nutrición de NO₃ (7 me NO₃/litro) y de absorción de N. Durante los estados iniciales de crecimiento de los cultivos de raíces debería suministrarse N para promover el desarrollo de los órganos vegetativos de la planta relacionados con la fotosíntesis. Después de la floración el suministro de N debería reducirse. El último estado debería caracterizarse primariamente por la síntesis de carbohidratos y su translocación a los tubérculos. La Figura 5.5 muestra este patrón en el desarrollo de la patata. Antes de la floración se producen predominantemente material de hoja y de tallos. Luego de un tiempo, sin embargo, hay una rápida declinación en el rendimiento del material foliar y un significativo aumento en la producción de materia seca de los tubérculos. Generalmente la iniciación de la formación de los tubérculos se lleva a cabo en la floración, pero en los cultivares modernos el establecimiento de los tubérculos ocurre después de que se desarrollan los botones florales (Bommer y Dambroth, 1970). Moorby (1978) ha demostrado en experimentos usando CO₂ marcado, que en el establecimiento de los tubérculos influye la tasa de fotosíntesis. Después que ocurre el establecimiento de los tubérculos, hay un aumento de la tasa de asimilación de CO₂ así como de la tasa de translocación de los carbohidratos desde las hojas hacia las raíces y estolones. Este ejemplo muestra que la fotosíntesis no solo depende de la intensidad lumínica, disponibilidad de nutrientes y de CO₂, sino también del transporte de los carbohidratos desde los sitios de producción. Si los tubérculos son removidos, la translocación de los fotosintatos es suprimida y la tasa de asimilación de CO₂ se reduce (Burt, 1964).

Tabla 5.6. **Tasa de crecimiento de tubérculos de patata en relación al suministro de NO₃**
(Krauss y Marschner, 1971).

Concen. de nitratos m Mol -1	Absorción de nitratos m Mol/día	Crecimiento de tubérculos cm ³ /día
1.5	1.18	3.24
3.5	2.10	4.06
7.0	6.04	0.44
—	—	3.89

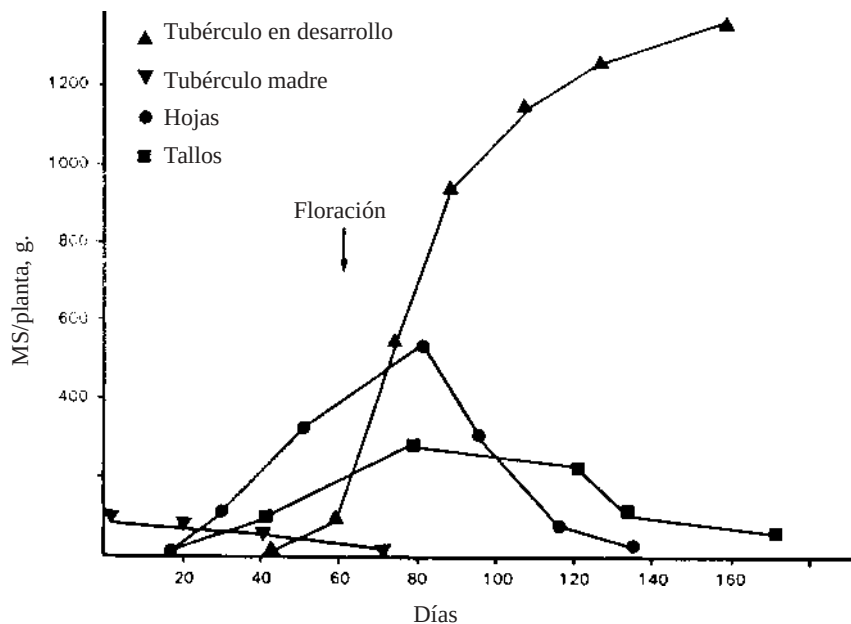


Figura 5.5. Cambios en el rendimiento de materia seca de varias partes de la planta de patata durante el período de crecimiento.

Los cultivos de raíces en la familia de las remolachas difieren de aquellos de la patatas en la fisiología del rendimiento, desde el punto de vista que son perennes y durmientes entre el estado vegetativo y reproductivo. Antes de entrar en el estado de dormancia invernal este tipo de cultivos acumulan carbohidratos en los tejidos de almacenamiento. El rendimiento económico de estos cultivos está así cercanamente asociado al proceso de acumulación. Tal es el caso de la remolacha azucarera, donde el rendimiento económico depende del número de plantas por unidad de área, el tamaño de las raíces y el contenido de azúcar. La densidad de plantas será discutida en detalle mas adelante. El tamaño de la raíz es muy dependiente del suministro de agua y nutrientes durante los estados iniciales de crecimiento. Un crecimiento foliar vigoroso durante este estado es esencial para lograr una gran área foliar por planta y poder obtener raíces voluminosas. Cuanto mas rápidamente las hojas son capaces de formar una canopia completa sobre el suelo durante el período de crecimiento, mejores son las chances de obtener muy buenos rendimientos. El crecimiento foliar satisfactorio depende mucho del alto nivel nutricional en los estados iniciales de desarrollo de la planta. En estados tardíos de crecimiento, sin embargo, a principios de Julio-comienzos de Agosto en Europa Central, el nivel de suministro de N debería declinar. Si esto no ocurre los fotosintatos son desviados de los tejidos de llenado de la raíz y utilizados en gran parte para el crecimiento de nuevas hojas. Los datos de la Figura 5.2.7 ilustran esta relación (Forster, 1970). En el tratamiento con soluciones de cultivo, la concentración de N de la solución nutritiva fue reducida a un tercio de la concentración original, seis semanas antes de la cosecha. Esto no tuvo una gran influencia en el rendimiento de raíces, pero la producción de hojas fue drásticamente reducida. La reducción del suministro de N resultó en un considerable aumento del contenido de azúcar de las raíces y, por lo tanto, en una mejora del rendimiento de azúcar de mas del 30 %. Este ejemplo demuestra que en los estados finales del crecimiento de la remolacha azucarera, la fotosíntesis y la translocación de los fotosintatos hacia las raíces debería ser el principal

proceso, y no el crecimiento de las hojas. Esta misma observación ha sido hecha en experiencias de campo (Bronner, 1974). La relación entre la nutrición de N y el contenido de azúcar en la remolacha azucarera también es dependiente de la actividad de fitohormonas. Kursanov (1974), reportó que un suministro abundante de N durante los estados tardíos de crecimiento de la remolacha azucarera, aumentaba el nivel de la auxina AIA, que a su vez se cree promovía el crecimiento de las raíces y demoraban el almacenamiento de sucrosa. Altas tasas de fijación de CO₂ y de translocación son particularmente necesarias cuando deben desarrollarse raíces voluminosas, debido a las considerables cantidades de azúcar que se requieren durante el proceso de llenado. Esto explica porque altos rendimientos de raíces a veces están acompañados de bajos contenidos de azúcar, y también porque las plantas bien suministradas con potasio tienen altos contenidos de azúcar (Draycott et al, 1970).

La caña de azúcar es un cultivo completamente diferente de la remolacha azucarera, siendo similares sin embargo los patrones de producción de rendimiento económico. En la caña de azúcar, como en la remolacha azucarera, las últimas semanas de crecimiento están caracterizadas por la síntesis y acumulación de azúcar y no por el crecimiento vegetativo. El efecto de los nutrientes vegetales en este proceso, especialmente N y K, es prácticamente el mismo que en la remolacha azucarera.

Tabla 5.7. **Efecto de la disminución del suministro de N, en los estados tardíos de crecimiento, en el rendimiento -contenido de azúcar- en remolacha azucarera** (Forster, 1970).

	Raíces g/planta	Hojas g/planta	Azúcar %	Rinde de azúcar g/planta
N Completo	957	426	16.4	93
1/3 de N	955	360	19.0	125

5.1.5. Frutales

El rendimiento de los cultivos perennes tales como viñedos o frutales se caracteriza también por un período de llenado que comienza después de la floración. En viñedos (Koblet, 1969), demostró que la posición de la hoja es importante en el proceso de llenado. Al comienzo del desarrollo de los frutos las hojas en directa vecindad de los frutos son los principales contribuyentes al crecimiento del fruto. A medida que avanza el desarrollo del fruto mas y mas hojas que se encuentran por encima del racimo proveen de fotosintatos para el llenado de los frutos. El peso de las uvas y el contenido de azúcares es mas alto cuanto mas material foliar está disponible para suministrar fotosintatos a los racimos de uvas. Por lo tanto una gran área foliar es importante para la producción de racimos de uva. En los estados iniciales del desarrollo de los frutos esta ventaja es de significancia en el incremento del peso de las uvas; mas tarde influyen sobre el aumento del contenido de azúcar. El proceso de llenado también depende de la eficiencia fotosintética de las hojas que está no solo controlada por la intensidad de luz y la temperatura, sino también por la nutrición mineral. La sucrosa, junto con pequeñas cantidades de fructuosa, glucosa y ácidos orgánicos, son los fotosintatos mas importantes translocados de las hojas a las uvas. La predominancia de la síntesis de azúcares o de ácidos orgánicos depende predominantemente de la temperatura. De acuerdo con investigaciones de Kliewer, (1964), con *Vitis vinifera*, la síntesis de ácidos orgánicos mejora a bajas temperaturas mientras que los azúcares

son sintetizados en mucha mayor proporción en condiciones mas cálidas. Esto puede explicar en parte porque el aumento de la temperatura tiene tanta significancia en el gusto y la calidad de los vinos.

El desarrollo de otros cultivos frutales, tales como manzano, peral y duraznero, es básicamente similar al descrito para la vid. El factor principal del rendimiento del cultivo es la cantidad de frutos por planta. Indudablemente el establecimiento de los frutos está relacionado con la actividad de las fitohormonas y, de una manera indirecta, con la nutrición. El problema es de particular significancia en los frutales perennes, que tienden a cargar frutos en solo una de cada dos estaciones; este fenómeno, llamado alternancia, es a menudo observado en manzano. Weller, (1961), reportó que en años de rendimiento pobre los árboles de manzano desarrollaban raíces finas y abundantes durante el final del verano y el comienzo del otoño. Esta relación entre el crecimiento de raíces, la síntesis de fitohormonas y el establecimiento de flores no tiene un significado claro. Los distintos nutrientes de la planta implicados en estas relaciones no están todavía firmemente establecidos.

El desarrollo de los frutos de tomate en alguna forma es comparable con el crecimiento en vid; las hojas localizadas en la vecindad de los frutos son la mayor fuente de fotosintatos para el llenado de los frutos (Khan y Sagar, 1967). El proceso de llenado y también el numero de frutos por planta dependen del estado nutricional de la planta (Forster, 1973).

Los cultivos perennes tales como palma aceitera, cocoteros, árbol del caucho, banano y piña no están tan estrictamente ligados a las estaciones. El crecimiento y el rendimiento dependen considerablemente de un suministro amplio de nutrientes vegetales. Frémond y Ouvrier, (1971), reportaron que el comienzo de la fructificación de las palmeras de cocotero se verifica mas temprano cuando las plantas jóvenes fueron abundantemente suministradas de nutrientes.

5.1.6 Reguladores de crecimiento

En los últimos años los reguladores de crecimiento han sido usados en cantidades crecientes en agricultura. Estos productos químicos no son compuestos vegetales naturales pero pueden influir en el reciclaje de las fitohormonas. La Tabla 5.8 muestra algunos ejemplos del comportamiento antagonístico, sinérgico e inhibitorio de estas sustancias de crecimiento en la actividad de las fitohormonas.

El objetivo mas frecuente de la aplicación de reguladores de crecimiento es influir en el crecimiento vegetativo controlando la elongación del tallo y, por lo tanto, la relación tallo/raíz, pero también puede enfocarse desde el punto de vista de la formación de flores y frutos. El regulador de crecimiento mas ampliamente aplicado es un derivado de la colina, el cloruro de clorocolina, conocido comercialmente como 'Cicocel'. Tolbert, (1960), encontró que estos productos químicos deprimían el crecimiento de los tallos de trigo. La aplicación de CCC en los cereales fue introducida por Linser et al, (1961).

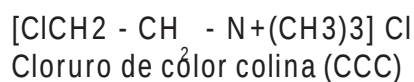


Tabla 5.8. **Hormonas antagonísticas, sinérgicas e inhibitorias.**

Fitohormonas	Sustancias análogas	Sinérgicas	Antagonistas e inhibidores
Auxinas	Acidos Arilalcano carboxílicos	Monofenoles	Cumarinas
	Acidos ariloxialcano carboxílicos Derivados del ácido benzoico	Brasinas	Acido 2,3,5- triyodobenzoico Acido naftilftalámico Clorflurenol
Giberelinas	Adenosin mono- fosfato cíclico	Catecolaminas	Compuestos onium Comp. N cuaternarios Derivados sulfonios y fosfonios Derivados pirimídicos Acido N-dimetilhidrazida succínico
Citoquininas	Benziladenina Furfuriladenina	—	Pirrolo & Pirrazolo Pirimidinas
Acido absícico	Acido xantoxin faseico	Farnesol	Fusicocina
Etileno	Acido 1-carboxílico 1-aminociclopropano	Auxinas	Aminoetoxivinilglicina
	Acido 2-cloroetil fosfonico	Glioxima	

Según Wittwer y Tolbert, (1960), el cloruro de clorocolina restringe la síntesis de giberelinas, lo que resulta en una reducción de la longitud de los tallos. En particular las plantas tratadas con CCC tienen los internodos basales mas cortos (Primost y Rittmeyer, 1969) y el diámetro de los tallos mas grueso. El numero de ramas vasculares aumenta, las paredes celulares son mas desarrolladas y mejora la elasticidad de los tallos (Koch, 1968). La Tabla 5.9 muestra el efecto del tratamiento con CCC, aplicado en tres estadios de crecimiento diferentes, en la longitud de los tallos y en el rendimiento de trigo de primavera cultivado en macetas (Linser y Kühn, 1963).

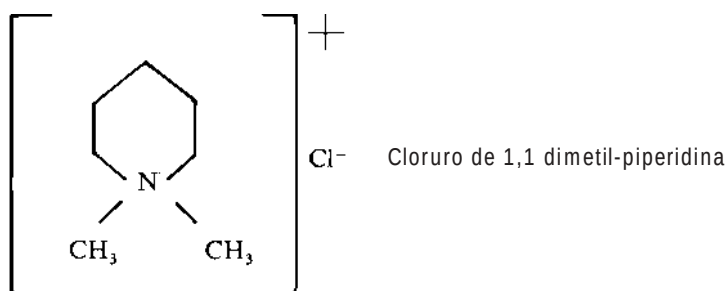
La aplicación de CCC en los tres estadios resultó en una reducción sustancial de la longitud de los tallos cercana al 24 %; la relación entre la producción de grano y el crecimiento de la raíz fue mejorada y la producción de paja deprimida. Normalmente, sin embargo, las aplicaciones de CCC no aumentan en forma directa los rendimientos. La reducción en el tamaño de la paja resulta en un aumento sustancial de la resistencia al vuelco, como ha sido observado en numerosos experimentos de campo (Bachthaler, 1967). Los trigos de primavera y de invierno en particular responden al

tratamiento con CCC, mientras que la aplicación de este producto químico en otros cereales como avena, centeno o cebada, no siempre resultan en aumentos de resistencia al vuelco. En la práctica, el CCC se pulveriza sobre los cultivos de trigo en el estado de macollamiento y de encañazón, cuando las plantas tienen de 10 a 20 cm de altura. Como resultado de esta práctica, los niveles de aplicación de N en trigo han aumentado en Europa Central en el orden de 120 a 160 kg/ha, en aplicaciones divididas.

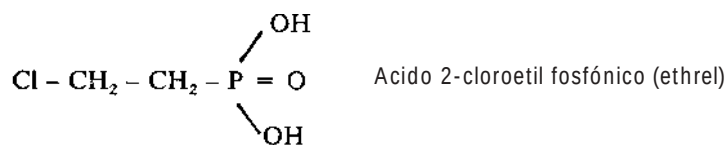
Tabla 5.9. **Efecto de la aplicación de CCC, en diferentes estados del cultivo, sobre el rendimiento y la longitud del tallo, en Trigo de primavera** (Linser y Kühn, 1963).

Tratamiento CCC	Rinde grano	Rinde paja	Rinde raíz	Longitud media tallos (cm)
	g/maceta			
Sin CCC	33.7	53.1	9.0	88.9
Antes de la siembra	34.4	54.0	10.6	70.9
Al macollaje	35.2	49.4	10.6	67.4
Comienzo elongación	35.9	49.3	10.2	68.0

Además de los derivados de la colina, las sales dimetil-hexa-hidropiridazínicas, sales 1,1 dimetil-pipiridínicas y sales de tiamina se han reportado como reguladores de crecimiento (Zeeh et al, 1974). Estos compuestos tienen todos un catión orgánico en común, que es la parte activa de la molécula. El cloruro de dimetil 1,1 pipiridemina se utiliza actualmente en algodón. Este regulador de crecimiento, conocido como 'Pix', reduce la producción de etileno y por lo tanto previene la abscisión de flores y bochas.

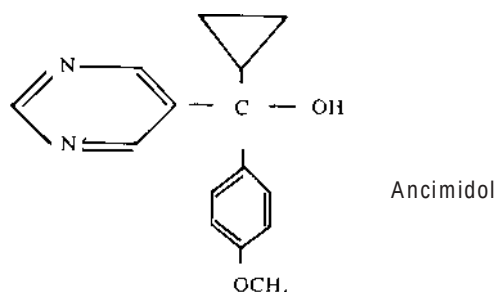


Una mezcla de cloruro de 1,1 dimetil piperidinima y ácido 2 cloro-etil fosfónico, conocido comercialmente como 'Terbal', se aplica sobre cebada y centeno, reduciendo el peligro de vuelco al restringir la elongación del tallo.



Kühn et al (1977), al aplicar una mezcla de cloruro de clorocolina y 2 cloro-etil ácido fosfónico pudieron reducir significativamente la longitud del tallo de centeno de invierno y prevenir así el vuelco del cultivo. La aplicación de ácido 2-cloroetil fosfónico, conocido como Ethrel, se utiliza en la producción de caucho (Ribaillier y Auzac, 1970) para demorar la formación del callo en la herida y por lo tanto extender el tiempo de flujo del latex. El Ethrel, como el cloruro de clorocolina, bloquea la síntesis de las giberelinas (Sadeghian y Kühn, 1976).

Otro regulador de crecimiento, (Ancimidol), cuando se aplica junto con el CCC es efectivo para la reducción de la longitud del tallo en la cebada de invierno (Kühn et al. 1978). Además de este efecto en la reducción del tallo, la aplicación de la mezcla resultó en una prolongación del período reproductivo y en el aumento del número de espigas por unidad de área, incrementándose el número de granos por espiga. El peso individual de los granos, sin embargo, disminuyó (Brückner et al, 1978). En experimentos en maceta con trigo de primavera, Höfner et al, (1984), observaron un efecto benéfico del CCC aplicado en una mezcla con Ancimidol en el contenido de almidón de los granos.



Jung et al., 1980, describieron el efecto regulador del crecimiento de la triazolina y derivados aziridínicos de la norbornenodiazitina. Estos compuestos, que promueven el crecimiento de la raíz a expensas del crecimiento del tallo, son especialmente efectivos tanto en tratamientos de suelos como de semillas. Según Ohlrogge (1977), algunos herbicidas también tienen un efecto regulador del crecimiento.

5.2 Nutrición y Respuesta del Rendimiento

5.2.1. Generalidades

Desde el famoso experimento llevado a cabo por J.B. Van Helmont mas de 300 años atrás, se conoce que el suelo solo contribuye en pequeña medida al peso de materia seca metabolizado por la planta. Van Helmont planto un sauce en una maceta y observó que después de un período de crecimiento de cinco años el peso del suelo de la maceta apenas había cambiado, mientras que el sauce había ganado cerca de 80 kg. Van Helmont sugirió que la producción de madera, corteza y hojas resultó del agua tomada del suelo. Ahora sabemos que además del agua, el CO₂ y los nutrientes minerales determinan el peso de la producción vegetal. En realidad la asimilación del CO₂ es un proceso primario implicado en la formación del rendimiento. Por esta razón la tasa de asimilación del CO₂ y los factores que influyen son de importancia primordial.

Los fotosintatos pueden utilizarse para el crecimiento vegetativo, para la síntesis de material de almacenamiento y para la respiración. La proporción de los fotosintatos dirigida directamente a estos tres destinos depende de la edad fisiológica de la planta (Warren-Wilson, 1969). En plantines jóvenes domina el crecimiento estructural y por lo tanto mas de la mitad de los fotosintatos asimilados son usados para el crecimiento. En las plantas maduras, en cambio, la proporción principal de los fotosintatos se utiliza en la síntesis de material de almacenamiento (Tabla 5.10). Durante el período principal de llenado de granos en trigo, mas del 80 % de los fotosintatos transportados al grano son usados como metabolitos para la síntesis de compuestos orgánicos, principalmente almidón, siendo el resto respirado (Evans y Rawson, 1970). Lo mismo sucede en otras especies. En tomate, por ejemplo, los frutos respiran cerca del 30% de los fotosintatos que reciben (Haeder y Mengel, 1972). Valores similares (30 a 40 %) se han observado en ryegrass (Alberda, 1977). Según Peterson y Zelitch, (1982), cerca del 45% de los asimilatos son respirados por plantas de tabaco.

Tabla 5.10. **Tasa de utilización de fotosintatos por tres tipos de destinos en tres estados de desarrollo** (Warren-Wilson, 1979).

	Crecimiento estructural mg fotosintatos/g MS/día	Almacenamiento	Respiración
Plantines en germinación	20	5 *	10
Plantas jóvenes en estado vegetativo	15	5	8
Plantas maduras con órganos de almacenamiento	5	10	4
(*) Se asume que las reservas de la semilla no son parte del embrión, de lo contrario aquí se observaría un valor negativo.			

5.2.2 Tasa de asimilación neta e índice de área foliar

En un cultivo el CO₂ se fija continuamente por la fotosíntesis y se libera por la respiración. La cantidad neta de C asimilado, (asimilación neta), es medida por el exceso de C ganado por la fotosíntesis en exceso de la cantidad respirada. La tasa de asimilación neta (TAN) a menudo se utiliza para indicar la tasa a la cual se acumula la biomasa, y se define como la asimilación neta por unidad de área foliar.

En el proceso de asimilación, las plantas absorben O₂ molecular y oxidan los metabolitos a CO₂ y agua. En la oscuridad, durante la respiración de las mitocondrias, los fotosintatos son respirados para producir ATP. Algunas células de plantas verdes son capaces sin embargo de realizar una respiración inducida por la luz, la foto-respiración, aunque en este proceso no hay producción de ATP (ver punto 3.2.5). La foto-respiración es virtualmente inexistente en los cultivos C-4 (Maíz, Caña de azúcar). Esta diferencia es importante; significa que el punto de compensación de la concentración de CO₂ en la superficie de la hoja en el cual se igualan la asimilación-fijación y la liberación-respiración del CO₂, es diferente para plantas C-3 y C-4. El punto de compensación para las plantas C-4 está en el orden de 0 a 10 ppm de CO₂, mientras que las plantas C-3 son incapaces de disminuir esta concentración mucho menos de 50 ppm (Krenzer et al, 1975). El bajo punto de compensación de

las plantas C-4 es de particular importancia para la fisiología de los cultivos. las plantas C-4 pueden tener una tasa de asimilación neta positiva con muy bajos niveles de concentración de CO₂ en la superficie foliar. La asimilación fisiológica es una de las principales razones por la que las pasturas tropicales pueden crecer a una enorme tasa de crecimiento bajo altas intensidades lumínicas y temperaturas. En las mitocondrias de las plantas se han identificado tanto la resistencia al cianuro como la respiración sensible al cianuro (Solomos, 1977). La respiración sensible es altamente eficiente para producir ATP mientras que la forma resistente tiene una pobre eficiencia de conversión de la energía liberada por la respiración en ATP. La importancia fisiológica de la respiración resistente al cianuro tiene que ser todavía dilucidada. Este tipo de respiración es especialmente alta en tejidos de almacenamiento voluminosos tales como las raíces y tubérculos (Lambers, 1979).

Tanto la tasa de asimilación de CO₂ como de la respiración aumentan con la temperatura. La relación entre la velocidad de asimilación de CO₂ y la temperatura está caracterizada por una curva asintótica, de trazado hiperbólico (Figura 5.6). Ocurre por lo tanto un punto de temperatura donde la asimilación es igual a la respiración (mitocondria y fotorrespiración). A esta temperatura la asimilación neta es igual a cero y no ocurre crecimiento.

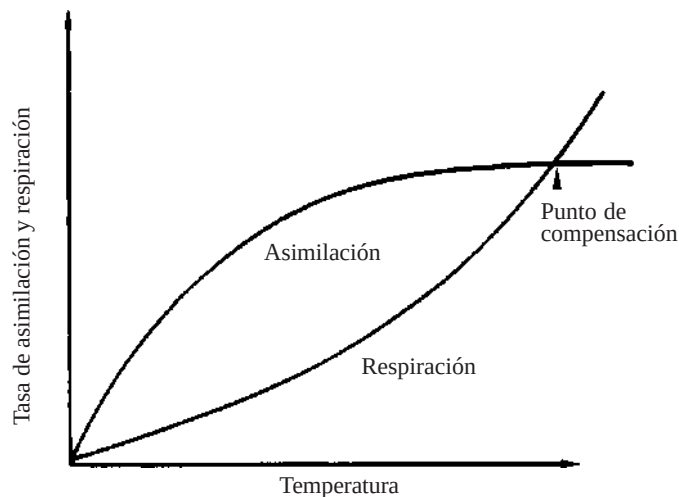


Figura 5.6. Tasa de asimilación del CO₂ en relación a la temperatura.

Cuanto mayor es la densidad de plantas en un determinado cultivo, mayor es la competencia mutua por agua, luz o nutrientes. Se inducen así efectos secundarios debidos a la competencia; por ejemplo el sombreado mutuo resultante de la alta densidad de plantas puede aumentar la susceptibilidad del cultivo a enfermedades fungosas y al vuelco; asimismo en cultivos muy densos la competencia por luz es a menudo un factor de crecimiento limitante siempre y cuando el agua y los nutrientes minerales estén presentes en cantidades adecuadas, lo que es usual en suelos fértiles. Bajo tales condiciones la tasa fotosintética disminuye en las hojas sombreadas, mientras que la tasa de respiración aumenta. A medida que aumenta la densidad del cultivo y el sombreado, la tasa de asimilación neta (TAN) disminuye.

Generalmente la densidad de plantas en un cultivo se expresa mejor como 'índice de área foliar, IAF', que puede expresarse como el índice de área foliar de un cultivo por unidad de área cubierta de suelo (Watson, 1952). Un IAF de 4 significa que las plantas que crecen en un área de 1 m² de suelo tienen un área foliar de 4 m². El IAF óptimo difiere según el cultivo; algunos valores de IAF para diferentes cultivos se detallan en la Tabla 5.11. Para cereales usualmente se recomienda un IAF de 8. La remolacha azucarera requiere un IAF óptimo de entre 3.2 a 3.7 bajo las condiciones lumínicas de Europa Central (Birke, 1966), pero con intensidades de luz mas altas, como en Europa Meridional, los valores están en alrededor de 6 (Stanacev, 1967). Este ejemplo demuestra que valores de IAF mas altos son aceptables si aumenta la intensidad lumínica. El tipo de cultivo también puede ser importante. Esto es evidente en arroz, como se muestra en la Figura 5.11. Los cultivares modernos de arroz se caracterizan por poseer tallos cortos y hojas pequeñas y erectas, lo que minimiza el sombreo mutuo y permite una mejor absorción de luz (Tanaka, 1962). Evans, (1975), ha cuestionado el punto de vista de que el sombreo mutuo resulte en un aumento de la respiración; sugiriendo que las hojas viejas asimilan a tasas mas lentas y mueren si la perdida de CO₂ por respiración supera la tasa de asimilación de CO₂. Esto indica que el sombreo mutuo no juega un rol principal en las perdidas por respiración de CO₂ por parte de las hojas viejas. La nutrición del cultivo también es importante en relación al óptimo IAF. Aun cuando el IAF sea óptimo, un exceso de nutrición de N en arroz promueve un mejor crecimiento foliar, pero disminuye el rendimiento en granos debido a un alto sombreo mutuo (Tanaka, 1973). Altos niveles de nutrición fosfatada y potásica no pueden contrarrestar este efecto negativo del exceso de N.

Tabla 5.11. **Valores óptimos de IAF para varios cultivos.**

Soja	3.2
Maíz	5.0
Remolacha azucarera	3.2-6.0
Trigo	6.0-8.8
Arroz (nuevas variedades)	7
Arroz (variedades antiguas)	4

5.2. 3 Asimilación de CO₂, concentración de CO₂ e intensidad lumínica

Las concentraciones de CO₂ en la atmósfera han aumentado significativamente en los últimos 100 años, como se muestra en la tabla 5.12. Este aumento es principalmente el resultado del uso de energía fósil (Calvin, 1980). Se supone que la destrucción de extensas áreas de selvas tropicales y, consecuentemente, el gran incremento de la respiración microbiana de la materia orgánica del suelo, han jugado un importante rol. Según Kimball, (1983), la concentración de CO₂ atmosférico se duplicará para el año 2025 si el consumo de energía fósil continua a la velocidad actual. Esto significara un dramático impacto en el clima y las consecuencias de ello son aun desconocidas.

Tabla 5.12. **Aumento de la concentración de CO₂ atmosférico** (Calvin, 1980).

Año	CO ₂ , ppm
1860	280
1956	312
1970	330

Es claro que la concentración de CO₂ atmosférico ejerce una marcada influencia sobre la tasa de asimilación del mismo y por lo tanto en la formación del rendimiento de los cultivos. Yoshida, (1972), reportó que bajo concentraciones normales de CO₂ de 300 ppm, se obtuvieron rendimientos muy altos de arroz, en el orden de 10 t/ha, pero cuando la concentración de CO₂ aumentaba a 2400 ppm, el rendimiento de grano se incrementó a cerca de 19 t/ha. Este ejemplo demuestra que en un cultivo intensivo bajo condiciones de campo las concentraciones de CO₂ de la atmósfera pueden ser un factor limitante. Generalmente es muy costoso y poco práctico aplicar CO₂ a los cultivos como medio de incrementar el rendimiento; solo bajo condiciones de invernáculo la aplicación tiene importancia práctica. La concentración de CO₂ en la atmósfera es de aproximadamente 300 ppm, pero en un cultivo este nivel puede variar a consecuencia de la asimilación y respiración. En un cultivo de caña de azúcar, por ejemplo, Chang-Chi Chu, (1968), encontró valores de 300 ppm durante el día pero tan altos como 440 ppm durante la noche. Duplicar la concentración de la atmósfera, como se vio antes, podría incrementar 1,4 veces el rendimiento del cultivo (Kimball, 1983).

La Figura 5.7 muestra el efecto del aumento de la concentración de CO₂ en la tasa de asimilación de CO₂ (mg CO₂ por m² de área foliar por segundo) en *Trifolium pratense*, creciendo bajo varios valores de intensidad lumínica. Bajo condiciones pobres de luz, 50 Jm² sec⁻¹, la tasa de asimilación del CO₂ fue aumentó solo debilmente al aumentar la concentración de CO₂.

En el diagrama tridimensional puede verse claramente que al elevar la concentración de CO₂ a niveles mas altos de intensidad lumínica, la tasa de asimilación del CO₂ puede aumentar drásticamente (Warren-Wilson, 1969). Esta relación, mostrada en la Figura 5.7, es un excelente ejemplo de interacción de dos factores. En este ejemplo los factores concentración de CO₂ e intensidad lumínica interactúan positivamente sobre la tasa de asimilación de CO₂. De este ejemplo es evidente que al aumentar uno de los factores, éste tendrá un efecto importante siempre y cuando el otro factor esté disponible en intensidad adecuada. Esta es una relación general que no solo se aplica a la intensidad lumínica y a la concentración del CO₂ sino también a otros factores que influyen el crecimiento, tales como nivel de humedad del suelo, nivel de nutrición de N o la tasa de suministro de otros nutrientes vegetales. La intensidad lumínica a la cual se obtiene el máximo de asimilación de CO₂, llamado saturación lumínica, también depende de la edad de las plantas. Alberda, (1977), encontró que la saturación lumínica en un Ryegrass perenne (*Lolium perenne*) de siete semanas de edad se obtuvo con una intensidad lumínica mas baja que en otro ryegrass de tres semanas de edad.

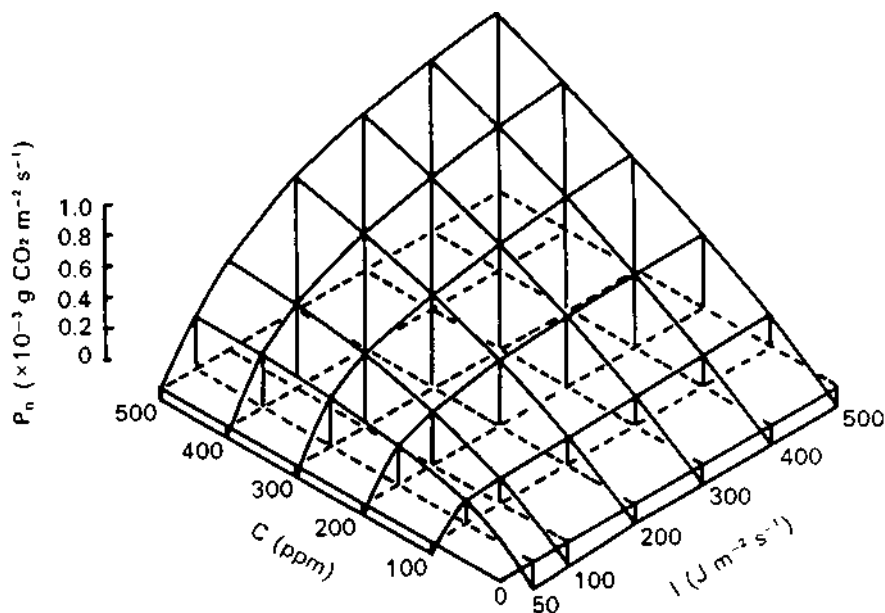


Figura 5.7. Efecto de la intensidad lumínica y concentración de CO₂ en la tasa fotosintética neta por unidad de área foliar de hojas de Trébol (Warren-Wilson, 1969).

C—> Concentración de CO₂

J —> Intensidad lumínica en Joule J-2sec-1

Pn —> Tasa neta fotosintética por unidad de área foliar

I (J-2sec⁻¹) = 238 lux = 22.2 fc.

El efecto favorable en la asimilación de CO₂ de aumentar la intensidad lumínica o la concentración de CO₂, en forma combinada o individual, ha sido observado por un buen número de autores (Römer, 1971; Larecher, 1973). Brun y Cooper, (1967), experimentando con soja, encontraron que cuando la concentración de CO₂ era normal, (300 ppm), la asimilación de CO₂ se nivelaba a una intensidad lumínica de 100 Jm² seg-1. Para arroz, intensidades lumínicas mas altas, alrededor de 300 a 400 Jm² seg-1 pueden ser consideradas como óptimas (Yoshida, 1972). Una idea del significado de estos valores de intensidades lumínicas puede apreciarse en los cifras normales que ocurren en Europa Central. En un día claro, al mediodía en verano, la intensidad lumínica puede llegar a 300 Jm² seg-1, mientras que bajo condiciones de un día nublado, este valor puede llegar a 80 Jm² seg-1.

El grado de utilización de la energía radiante por parte de las plantas es mas bien bajo. Loomis et al, (1971), reportaron que bajo condiciones óptimas, la máxima eficiencia en utilización de energía radiante para la producción de cultivos es de cerca del 5 %, siendo el 95 % restante convertido en calor. La 'energía disponible' para cultivos anuales es aun mas baja que ese 5 %, debido al considerable período de tiempo que necesitan estos cultivos para alcanzar la máxima expansión foliar. La senescencia foliar en la canopia puede ocurrir también antes que termine el período de crecimiento. Según Holliday, (1976), en un sistema agrícola avanzado, bajo cultivo intensivo, plantas del tipo C-3 utilizan cerca del 2.7 % de la radiación disponible para la producción de materia seca vegetal. Para

las plantas C-4 este valor puede ser del 4 %. Gibbon et al, (1970), compararon crecimiento y conversión de la energía solar en maíz, bajo dos valores diferentes de radiaciones en climas de Inglaterra e Italia (Tabla 5.13). No solo los rendimientos fueron mas altos en el clima de mas alta radiación (Italia) sino que la eficiencia en la conversión de la energía fue mas alta. Los porcentajes de conversión de energía están de acuerdo con los datos de Hall (1977), que cita entre 0.5 a 1 % de utilización para los cultivos templados y de 1 a 2 % para los tropicales.

Tabla 5.13. Rendimiento y eficiencia de conversión de energía a Maíz, en Maíz (INRA 200), en 4 diferentes sitios (Gibbon et al, 1970).

	1	2	3	4
Partes aéreas de las plantas (t/ha)	8.7	11.9	24.8	25.7
% del total de energía radiante utilizada	0.73	0.95	1.75	1.33
Localidades: 1. Leeds University Farm (Reino Unido). 2. Cawod Exp. Station (Reino Unido). 3. Turín (Italia). 4. Roma (Italia).				

Como consecuencia de la selección y del mejoramiento vegetal, el rendimiento de las partes de las plantas tales como raíces, tubérculos, frutos, semillas y tallos cosechados por el hombre han aumentado por lo menos diez veces en relación a las especies salvajes. Resulta muy interesante que, sin embargo, la tasa de intercambio de carbono por unidad de área foliar, (asimilación neta de CO₂), no ha cambiado mucho por la domesticación (Gifford y Evans, 1981).

5.2.4 Curvas de crecimiento

Como ya se mencionó, pueden mejorarse las condiciones para el crecimiento actuando positivamente y en forma alternada sobre los factores de crecimiento, siempre que otro factor no sea limitante. Esta relación, conocida como Ley del mínimo, fue descubierta por Sprengel a principios del Siglo XIX y su significancia para la producción de los cultivos fue principalmente difundida por Justus Von Liebig. Aun hoy es de particular importancia para la producción de un cultivo conocer cual es, si es que existe, el factor limitante bajo un conjunto de condiciones para el crecimiento. Mejorar la condición del factor de crecimiento limitante resulta en un incremento del rendimiento. Esta relación se refleja en la curva asintótica. En otras palabras, a medida que un factor de crecimiento aumenta para mejorar el rendimiento, los incrementos de rendimiento se vuelven cada vez mas pequeños. El patrón de incremento del rendimiento se muestra en la Figura 5.8 donde el N representa el factor de crecimiento. Los incrementos de rendimiento mas altos resultan de las primeras unidades de N aplicadas, mientras que con sucesivas aplicaciones de N los incrementos se vuelven progresivamente mas pequeños (Curva decreciente de respuesta). Mitscherlich estudió esta relación en numerosos experimentos a campo y en macetas, y concluyó que el incremento de rendimiento efectuada por una 'unidad de factor de crecimiento' era proporcional a la cantidad de rendimiento necesario para llegar al máximo. Esto puede describirse en términos matemáticos como sigue.

$$\frac{dy}{dx} = k(A - y)$$

donde y = rendimiento,

x = factor de crecimiento,

A = Rendimiento máximo

k = una constante

Al integrarla, se obtiene la ecuación de abajo.

$$\ln(A - y) = c - kx$$

El termino c es una constante de integración que comprende todos los términos que no varían, excepto k. Si x e y son iguales a cero, corresponde la siguiente ecuación:

$$\ln(A - 0) = c - 0$$

$$\ln A = c$$

Al sustituir Ln A por C en la ecuación de integración, se obtiene la siguiente ecuación.

$$\ln(A - y) = \ln A - kx$$

Convirtiendo los logaritmos naturales en logaritmos comunes, la forma final de la ecuación de Mitscherlich resulta.

$$\log(A - y) = \log A - cx$$

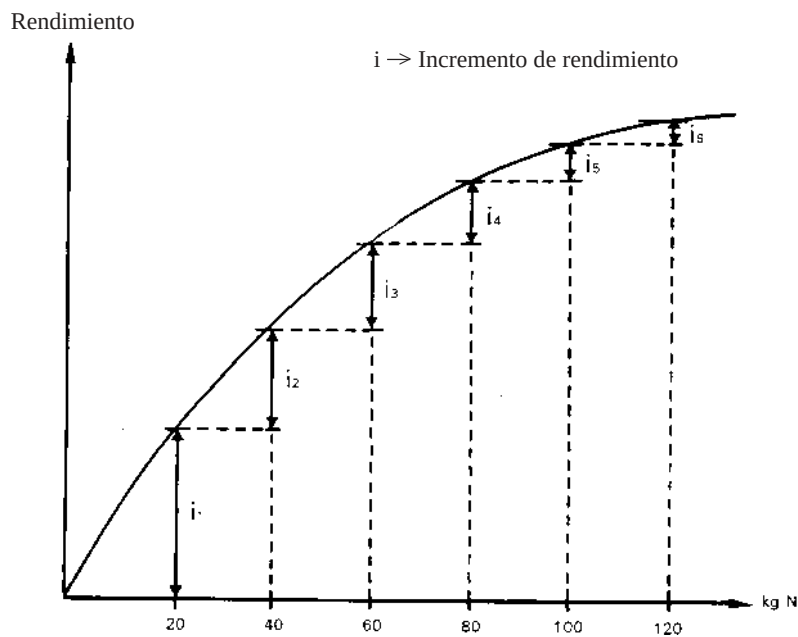


Figura 5.8. Curva de respuesta mostrando los incrementos decrecientes.

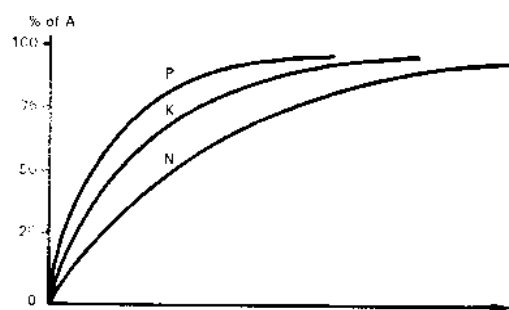


Figura 5.9. Curvas de respuesta de rendimiento para N, P y K (Boguslawski, 1958).

El termino C en este caso es proporcional a k y resulta de la conversión de los logaritmos naturales a comunes.

$$c = k \times 0.434$$

La ecuación de Mitscherlich a menudo se escribe en forma no logarítmica como sigue.

$$y = A (1 - 10^{-cx})$$

Las curvas de Mitscherlich para los factores de crecimiento N, P y K se muestran en la Figura 5.9 (von Boguslawski, 1958). Las pendientes de las tres curvas difieren. El gradiente mas agudo corresponde al P y el mas plano al N, siempre y cuando los factores de crecimiento sean expresados en unidades de peso de N, P_2O_5 y K_2O . El aumento de la curva es mas agudo cuanto mas alto sea el valor de c. Mitscherlich (1954) consideraba este valor de c como de fundamental importancia, creyendo que era un termino constante o, en otras palabras, que debería posibilitar la definición mas precisa de la curva de rendimiento efectuada por la mejora del factor de crecimiento. Sin embargo, no se conoce que esto suceda y ha sido demostrado en numerosos experimentos por diversos autores (Van der Paauw, 1952; Atanasiu, 1954; Shimshi, 1959). La significancia del valor c es que indica si puede alcanzarse el nivel de máximo rendimiento por una determinada cantidad del factor de crecimiento. Cuando el valor c es bajo, se requiere una alta cantidad del factor de crecimiento y viceversa.

En la Figura 5.7 se demuestra que la respuesta de un cultivo resulta del aumento de un solo factor de crecimiento; por ejemplo, la asimilación de CO_2 depende de la intensidad de otros factores de crecimiento como la intensidad lumínica. La misma clase de relación también se comprueba para otros nutrientes, y un muy buen ejemplo de esto fue reportado por MacLeod (1969), cuyos principales resultados se representan en la Figura 5.10. Estos experimentos, efectuados con cebada en cultivos de soluciones nutritivas, demuestran que al aumentar la concentración de N en la solución nutritiva resulta en tres diferentes curvas de rendimiento para diferentes niveles de K aplicado. En el nivel mas bajo de K, la curva obtenida muestra una pronunciada depresión del rendimiento para altos niveles de N. Este efecto no puede ser descrito por la ecuación de Mitscherlich ya que como hemos visto, es una curva asintótica donde el rendimiento (y) se acerca a un máximo. Aun en las otras dos curvas de la Figura 5.10 la forma asintótica no se observa. Parece mas bien que se nivelan a una determinada concentración de N en la solución nutritiva. Un patrón similar de respuesta a los fertilizantes fue reportado para un numero de cultivos a campo por Boyd (1970), donde un aumento lineal con una

transición mas bien aguda, era seguida por una segunda relación lineal donde el rendimiento cambiaba muy poco o apenas decrecía.

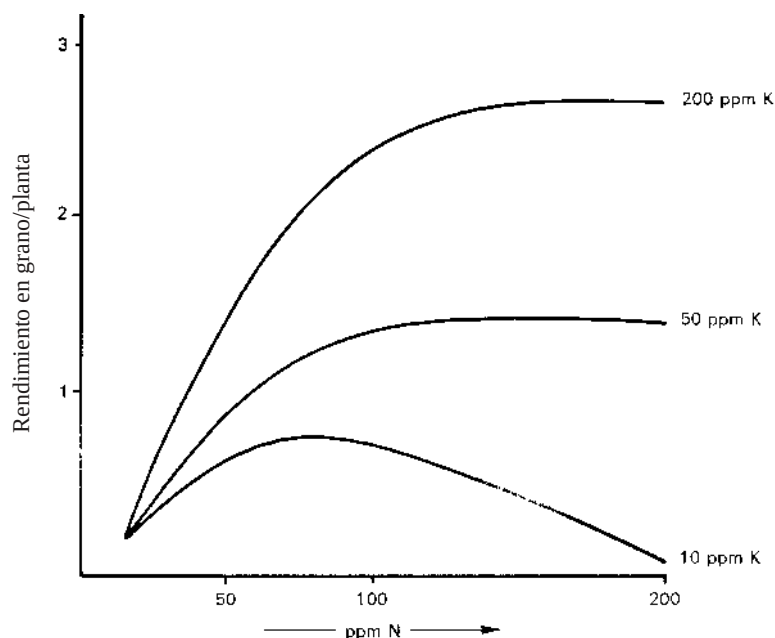


Figura 5.10. Efecto de aumentar el suministro de N, a tres niveles de K, en el rendimiento de cebada (MacLeod, 1969).

Resultados similares a los descritos arriba han sido obtenidos por Shimshi (1969), al graficar los incrementos del rendimiento de grano en maíz en relación a la aplicación de fertilizante N según la humedad del suelo. Como se ilustra en la Figura 5.11, cuando la humedad del suelo es baja (bajo potencial hídrico) las curvas muestran una inversión que no se observa a niveles de humedad mas altos. Al tratar estos datos de acuerdo con la ecuación de Mitscherlich, Shimshi encontró que los valores de 'c' no eran constantes sino que aumentaban con el estrés hídrico. Esto significa que cuanto mayor sea el estrés hídrico, mas bajo será el nivel de N requerido para alcanzar el máximo rendimiento. Relaciones análogas entre el rendimiento en granos del maíz y la fertilización nitrogenada para diferentes niveles de riego fueron encontradas por Eck, (1984). Este ejemplo muestra que la respuesta al fertilizante será mas alta cuando la presencia de otros factores de crecimiento tales como agua, temperatura, intensidad lumínica y otros factores ambientales, sea favorable. Esto se observa frecuentemente en la producción práctica de cultivos donde las mayores respuestas a la aplicación de fertilizantes son encontradas al cultivar suelos de alto potencial de rendimiento (Holiday, 1963). El ejemplo mostrado en la Figura 5.12. señala que las aplicaciones mas altas de N, P y K en patatas resultaron en una depresión de rendimientos en suelos de bajo potencial, mientras que se obtuvieron curvas de respuesta positiva en los suelos de alto potencial de rendimiento.

A partir de estos y otros resultados, Holliday (1973), estableció una debilidad básica de la ecuación de Mitscherlich al describir la curva de respuesta a la adición de fertilizantes sobre la base de una curva asintótica. Frecuentemente las curvas de respuestas a la adición de fertilizantes presentan un punto de inversión, por esta razón algunos autores prefieren usar la ecuación cuadrática para describir la respuesta de rendimiento realizada por la mejora de un único factor.

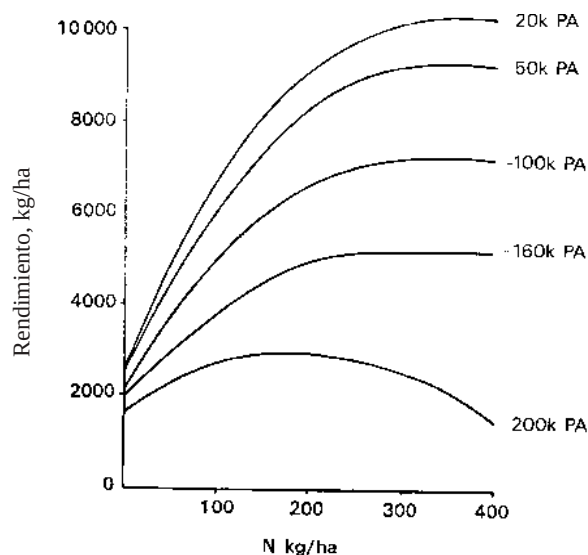


Figura 5.11. Efecto crecientes dosis de aplicación de N, en el rendimiento de maíz a diferentes niveles de humedad del suelo (Shimshi, 1979).

Desde un punto de vista biológico, la cuestión a dilucidar es porqué un exceso de nutriente aplicado resulta en la depresión del rendimiento. Pocos ejemplos pueden ser citados. Por ejemplo en cereales, donde aplicaciones altas de N pueden causar el vuelco o la susceptibilidad del cultivo a enfermedades fungosas. Además pueden ocurrir otros desórdenes fisiológicos. Aumentar el nivel de N puede causar un exceso de aminoácidos solubles que no pueden ser usados para el proceso de crecimiento a causa de la escasez relativa de otros nutrientes. En el caso del potasio, el exceso de suministro puede inhibir la absorción de otros cationes, en particular el Mg (ver punto 3.1.8), induciendo una deficiencia de Mg que resultaría en la depresión del rendimiento. Altas aplicaciones de P pueden deprimir el rendimiento al interferir sobre la disponibilidad de metales pesados tales como el Zn (Gärtel, 1968). Altas aplicaciones de fertilizantes minerales, especialmente cuando se aplican directamente antes o al momento de la siembra pueden conducir temporariamente a altas concentraciones iónicas en la solución del suelo que podrían ser dañinas para la germinación de las semillas. El N amoniacal es especialmente dañino en este aspecto (Barker et al., 1970).

Los ejemplos citados arriba demuestran que es inútil intentar describir la respuesta del rendimiento debida a un único factor de crecimiento por una simple ecuación válida para todas las condiciones de crecimiento. La producción del rendimiento resulta de numerosos procesos químicos, físicos, bioquímicos y fisiológicos, donde todos están influidos por los otros factores, que varían considerablemente durante el período de crecimiento. No puede esperarse, por lo tanto, que una simple curva de respuesta resultante de un único factor de crecimiento pueda cubrir la amplia variación de condiciones que contribuyen a la formación del rendimiento. Esto no resta importancia a la curva de respuesta y a las ecuaciones, en particular a los hallazgos de Mitscherlich y sus colaboradores (1950). El principal aporte de Mitscherlich es que a medida que se incorporan unidades de un factor de crecimiento, los incrementos del rendimiento se vuelven mas pequeños; la Ley de los incrementos decrecientes tiene una alta significancia y no solo es aplicable a la producción agrícola sino que ha sido considerada para estudiar problemas industriales y económicos.

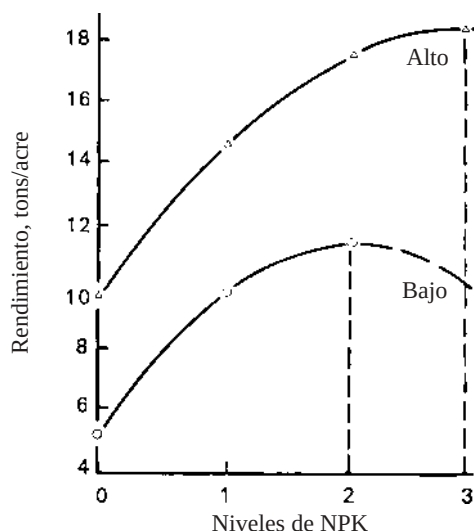


Figura 5.12. Rendimientos de patata en relación a la aplicación de fertilizantes N-P-K, en suelos de alto y bajo potencial (Holiday, 1963).

5.3 Nutrición y Calidad Vegetal

5.3.1 Generalidades

La calidad de los productos vegetales no es tan fácilmente medible y definible como el rendimiento. Los estándares de calidad dependen mucho del propósito que define el uso de la planta. Por ejemplo, se buscan calidades muy diferentes para los granos de cebada según se usen para malteado o para alimentación animal. Lo mismo se aplica para los tubérculos de Patata usados para la producción de almidón o para consumo humano. Hay también otros ejemplos de esta clase. Muchos factores de calidad, como el gusto y el sabor, son muy difíciles de medir y además son muy subjetivos, de manera que a menudo es muy difícil definir una recomendación absoluta de calidad. Por esta razón esta sección se limita solo a considerar algunas relaciones básicas entre la nutrición y la síntesis de compuestos orgánicos.

Los principales factores que controlan la calidad del cultivo son fijados genéticamente. Así las proteínas de los tubérculos de patata, por ejemplo, difieren considerablemente entre los diversos cultivares, mientras que los factores ambientales que influyen en la nutrición difícilmente influyen en el patrón de proteínas (Stegemann et al. 1973). Por otra parte los factores exógenos pueden influir considerablemente sobre los niveles de algunos compuestos orgánicos de las plantas. Estos efectos nutricionales dependen de la influencia de cada nutriente en particular sobre los procesos bioquímicos o fisiológicos. El contenido de carbohidratos y azúcares en los tejidos de almacenamiento de granos y semillas está así relacionado a la actividad fotosintética de la planta y a la tasa de translocación de los fotosintatos a los órganos de almacenamiento.

Nutrición y Crecimiento de las Plantas 249

5.3.2 Cultivos de raíces

El potasio promueve la fijación del CO₂ y la translocación de los carbohidratos desde las hojas hacia los tubérculos de patata. Por esta razón el contenido de almidón es alto en tubérculos de plantas que están bien suministradas con potasio (Lachover y Arnon, 1966). Este efecto depende también de la clase de fertilizante utilizado, el cloruro (muriato, ClK) de potasio generalmente promueve la formación de tubérculos con niveles de almidón mas bajos que las forma de sulfato.

Tabla 5.14. **Efecto del cloruro y del sulfato de potasio en el rendimiento y contenido de almidón de los tubérculos de patata** (Terman, 1950).

Tratamiento	Rendimiento de tubérculos t ha-1	Almidón %
KCl	2.81	13.3
K ₂ SO ₄	2.82	14.6
1/2 KCl + 1/2 K ₂ SO ₄	2.86	13.8

Esta diferencia es probablemente debida al hecho de que el cloruro tiene un efecto detrimental en la translocación de los carbohidratos (Haeder, 1975). La tabla 5.14 muestra los resultados de experimentos de campo llevados durante un largo período donde se midió el efecto del ClK y del SO₄K₂ en el rendimiento de tubérculos y en el contenido de almidón (Terman, 1950). Niveles muy altos de K, mas de 800 kg de K₂O por ha, pueden reducir el contenido de carbohidratos de los tubérculos de patata (Vertregt, 1968); en particular si el K es aplicado bajo la forma de ClK en primavera (Wicke, 1968).

La calidad de los tubérculos de patata no depende solo del contenido de almidón. Para los tubérculos usados en la producción de almidón, debería existir un alto grado de esterificación entre los fosfatos y los grupos hidroxilo del almidón. Almidones mas altamente esterificados son mas viscosos y de mejor calidad. Experimentos de Görlitz, (1966), y de Effmert, (1967), demostraban que la fertilización con P no solo incrementaba el contenido de P de los tubérculos de patata, sino que también mejoraba la calidad del almidón; a su vez, en las variedades usadas para consumo humano el «ennegrecimiento» de los tubérculos es un problema frecuente. Según investigaciones de Hughes y Swain, (1962), el «ennegrecimiento» se origina en un complejo formado por Fe y ácido clorogénico. El ácido cítrico inhibe la formación del complejo, probablemente por producir la quelación del Fe. Debido a que el contenido de ácido cítrico en los tubérculos de patata tiene una correlación positiva con el contenido de K (Macklon y Dekock, 1967) las fertilizaciones con elevadas dosis de potasio usualmente reducen las posibilidades de ennegrecimiento (Mulder, 1956; Vertregt, 1968).

La relación entre la ocurrencia de la mancha negra y el contenido de K en el tubérculo de patata se muestra en la figura 5.13, de un trabajo de Vertregt, (1968). De los tubérculos con un contenido menor < de 500 meq de K kg⁻¹ de materia seca, se encontraron mas del 50 % que sufrían de mancha negra, mientras que en aquellos tubérculos con un contenido mayor de 600 meq de K por kg⁻¹ de materia seca, menos del 20 % mostraron la enfermedad. La figura también muestra una clara correlación negativa entre el contenido de K y el de materia seca de los tubérculos. La sensibilidad del tubérculo de patata al daño causado por la cosecha mecánica o por el transporte también está influida por la nutrición; Pätzold y Dambroth, (1964), reportaron que cuanto mas altas eran las aplicaciones de fosfato mas se reducía la sensibilidad de los tubérculos de patata al daño mecánico.

Los tubérculos de otros cultivos donde los carbohidratos son el principal material de almacenamiento, tales como batata (*Ipomoea batatas*), cassava (yuca ó mandioca) (*Manihot* sp.), ñame (yam) (*Dioscorea* spp.) y Topinambur (*Helianthus tuberosus*) responden en una forma similar a la nutrición. Obigbesan, (1973), encontró que los tubérculos de cassava no solo incrementaban su contenido de almidón por efecto del K, sino también que declinaba el contenido del venenoso cianuro.

La calidad de la remolacha azucarera depende primariamente del contenido de azúcar, pero también está afectada por el contenido de los compuestos solubles amino y por el contenido de algunos minerales, en particular K⁺ y Na⁺. La presencia de compuestos amino-solubles y minerales dificulta la cristalización durante el refinamiento del azúcar y por lo tanto afecta el rendimiento industrial. El aumento de la nutrición de K a un nivel adecuado está acompañado generalmente de un aumento en el contenido de azúcar (Trocmé y Barbier, 1966; Gutstein, 1967) y de una disminución en el contenido de los compuestos amino-solubles (Draycott et al, 1970). Por otra parte, altos niveles de K aumentan ligeramente el contenido de K de las raíces, ya que la principal respuesta es el aumento del contenido de K de las hojas. Un aumento del contenido de K en las raíces de la remolacha azucarera esta acompañado normalmente por una disminución del contenido de Na (von Boguslawsky y Schildbach, 1969).

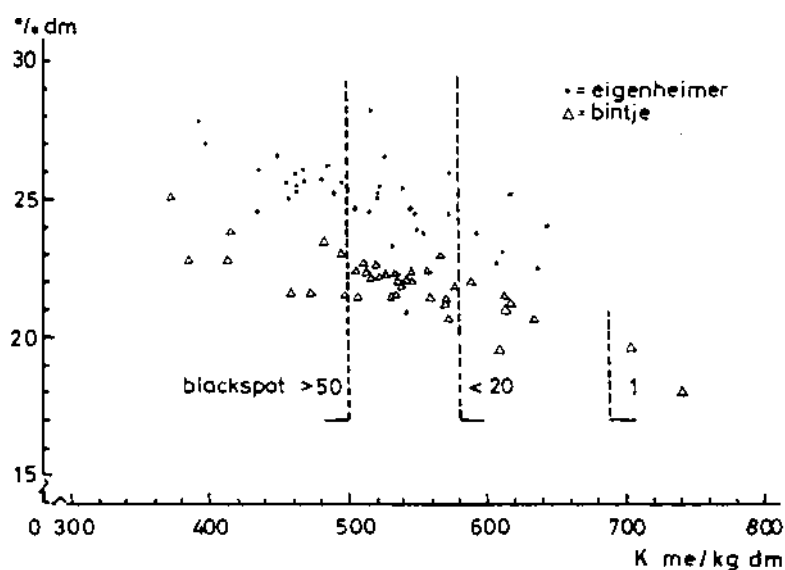


Figura 5.13. Relación entre el contenido de K en los tubérculos, contenido de materia seca y presencia de mancha negra en dos cultivares de patata (Vertregt, 1968).

La nutrición nitrogenada es de primordial importancia para la calidad de la remolacha azucarera. Durante el primer período de crecimiento es esencial un suministro de N abundante, pero en estadios posteriores (Agosto a Octubre, en el hemisferio norte, N. del T.), el suministro de N debería reducirse (Winner, 1968; Bronner, 1974). Si esto no ocurriera, el crecimiento de las hojas se ve estimulado a expensas del almacenamiento de azúcares en la raíz (ver punto 5.1.4). Las raíces de remolacha azucarera que crecieron en presencia de niveles de N muy elevados durante los últimos meses antes de la cosecha se caracterizan normalmente por un bajo contenido de azúcares, altas concentraciones de compuestos amino y de minerales. Esto es la resultante del mantenimiento de los tejidos de almacenamiento en estado juvenil (Forster, 1970). Las aplicaciones tardías de N y en formas de

suministro que no sean directamente disponibles, como ser el NH₃ anhidro, no deberían recomendarse en este cultivo (Russel et al., 1966).

La calidad de la remolacha azucarera no depende solo de la nutrición mineral, sino también de factores ambientales. En años con bajas precipitaciones y alta intensidad lumínica, se verifican bajos rendimientos en raíces. Tales raíces poseen niveles usualmente altos de azúcares así como aminoácidos y minerales. Este patrón es típico para situaciones de estrés hídrico, resultando un pobre crecimiento radicular y una acumulación de azúcares, amino compuestos y minerales en las raíces. Los mejores rendimientos en azúcares son obtenidos cuando prevalece durante la ultimas semanas de crecimiento una alta intensidad lumínica y con niveles adecuados de agua disponibles. Las aplicaciones óptimas de fertilizantes combinadas con el riego producen los máximos rendimientos de raíces de calidad satisfactoria (von Boguslawsky y Schildbach, 1969). Bajo estas condiciones, en Europa Central, se obtienen rendimientos de 80 t de raíces ha-1 ó de 12 t de azúcar ha-1.

Los problemas de la calidad de la caña de azúcar son similares a los de la remolacha azucarera. La caña de azúcar cultivada en sitios salinos es a menudo de calidad muy pobre, con bajo contenido de azúcar y con altas contenidos de compuestos amino y minerales.

5.3.3 Cultivos de grano

En los cereales usados para panificación, la calidad de panificación es de particular interés. Los cultivares de trigo sembrados bajo las condiciones áridas de Canadá o del SW de Europa, son en parte del tipo duro, con propiedades de alta calidad de panificación. Los cultivares cultivados en zonas mas húmedas del W y NW de Europa son a menudo pobres en calidad de panificación, aunque de alto potencial de rendimiento de grano. En el pasado las diferencias entre estos dos tipos eran particularmente pronunciadas. Actualmente están disponibles nuevos cultivares de alto potencial de rendimiento aunque, sin embargo, no llegan a ser de calidad deseable. Para poder expresar este alto potencial de calidad, el cultivo debe ser adecuadamente suministrado con nutrientes, en particular N. El gluten es el constituyente mas importante que determina la calidad de panificación de los cereales. Este consiste predominantemente en una proteína del grano llamada glutelina, que se encuentra en el endosperma de los granos. La calidad de panificación está también relacionada al grado de polimerización de la glutelina, efectuado por enlaces disulfuro. Según Ewart, (1978), el alto grado de polimerización de la glutelina resulta en un aumento de la tenacidad de la masa y por lo tanto en una mejora de la calidad de la panificación.

Tabla 5.15. **Efecto de N adicional, aplicado durante la floración, en el rendimiento, contenido de proteína de los granos y calidad de panificación de un trigo invernol. Valores promedio de diez experimentos de campo** (Kürten, 1964).

	Control 80 kg N ha-1 abonado básico	+ 40 kg N ha-1 al estado de floración	+ 60 kg N ha-1
Rendimiento t ha-1	4.59	4.98	5.24
Contenido de proteína, %	11.9	12.7	13.3
Valor de sedimentación	28	30	34

El N suministrado a los cereales durante la floración aumenta sustancialmente los niveles de proteína de los granos y por lo tanto mejora la calidad de panificación. Esto se muestra en la Tabla 5.15 (Kürten, 1964). La adición de 40 a 60 kg de N ha⁻¹ en el estado de floración no solo aumenta el rendimiento en grano sino que también mejora sustancialmente la calidad del mismo. Los contenidos de proteína y los valores de sedimentación aumentan de manera que resulta una mejor calidad panificable.

El N absorbido durante el estado vegetativo es utilizado principalmente para el crecimiento vegetativo, mientras que el N aplicado después de la floración es directamente derivado hacia la síntesis de las proteínas del grano (Michael y Blume, 1960). El efecto benéfico de una aplicación tardía de N en la calidad de panificación de los cereales destinados a pan ha sido confirmado por numerosos experimentos conducidos en Europa Central (Primost, 1962 y 1968; Jahn-Deesbach y Weipert, 1975). Bajo condiciones mas áridas la calidad no es frecuentemente mejorada por una aplicación tardía de N. Esto fue observado por McNeal et al, (1963), usando cinco cultivares de trigo duro rojo de primavera. De acuerdo con los experimentos de campo de Primost, (1968), y de Schäfer y Siebold, (1972), las plantas deben estar adecuadamente provistas de K para obtener efectos benéficos de las aplicaciones tardías de N en la calidad de panificación.

La calidad alimentaria de las proteínas está principalmente determinada por el contenido de proteína cruda y la proporción de los aminoácidos esenciales. Estos son aquellos aminoácidos que no pueden ser sintetizados por los humanos y los animales, y por esta razón deben ser suministrados como constituyentes de la dieta de los mamíferos (Tabla 5.16). Los granos de los cereales, y del maíz en particular, son escasos en lisina y por lo tanto de calidad proteica relativamente baja. Aplicaciones tardías de N incrementan el contenido de proteínas en los granos pero las proteínas individuales de los granos son afectadas en diferente grado. La albúmina y la globulina, principales proteínas del embrión, son difícilmente afectadas, mientras que aumenta el contenido de glutelina y en especial de prolamina (Michael y Blume, 1960). Mitchell et al, (1952), encontraron una relación similar en granos de maíz.

Tabla 5.16. **Aminoácidos esenciales en nutrición humana.**

Valina	Treonina	Fenilalanina
Leucina	Metionina	Triptofano
Isoleucina	Lisina	

Las aplicaciones de N aumentaban particularmente el contenido de zeína, (la prolamina del grano de maíz). Las prolaminas son muy pobres en lisina, por lo tanto el aumento del contenido de prolamina disminuye el valor nutricional de los granos. El aumento de la proporción de prolamina ocurre especialmente en los estados finales de maduración de los granos. Esto se muestra en la Tabla 5.17 para un cultivar de maíz convencional (Sonntag y Michael, 1973). Lo mismo se encontró para el trigo, donde la concentración de glutelina apenas se incrementó durante los estados finales del período de llenado de los granos, mientras que el contenido de la prolamina aumentó marcadamente (Mengel et al, 1981). Aplicaciones tardías de N en trigo, cebada y maíz, aumentan normalmente los contenidos de proteína cruda del grano, mientras que su valor nutricional se reduce.

Tabla 5.17. **Cambios en la proporción de proteínas durante la maduración de los granos de maíz de un cultivar convencional** (Sonntag y Michael, 1973).

Días desde la floración	16	24	28	42	70
	% del total en granos				
Albúmina + Globulina	31	32	26	18	18
Prolamina	3	20	34	43	43
Glutelina	12	13	13	16	19
N soluble en agua	49	28	23	15	12
Residuo	5	6	4	5	8

De acuerdo con las investigaciones de Völker, (1960), en trigo y cebada, el aumento del contenido de proteína cruda resulta en una reducción de la proporción de varios aminoácidos esenciales. Resultados similares han sido reportados por Kenney, (1970), en maíz, quien encontró que altas tasas de aplicación de N resultaban en un aumento sustancial del contenido de proteína cruda de los granos, pero acompañado de una reducción de la proporción de lisina, treonina, cisteína, arginina, asparagina y glicina en el total de las proteínas del grano. Relaciones similares han sido encontradas para las proteínas de los granos de centeno (Bayzer y Mayr, 1967). Con avena y arroz la situación es bien diferente; aquí altas aplicaciones tardías de N, aumentan predominantemente el contenido de la glutelina, una proteína del grano con una proporción moderadamente alta de lisina. Para estos cultivos, entonces, un aumento del contenido de proteína del grano no resulta en una disminución de su valor nutricional. Estos hallazgos han sido confirmados en experimentos de alimentación de cerdos y ratas. Se observó que la calidad de la proteína de los granos de cebada y trigo disminuyó, pero mejoró la de los granos de avena con altas aplicaciones de N (Brune et al, 1968).

De esta discusión puede verse que la menor calidad de la proteína de los granos de trigo, cebada y maíz, puede mejorarse muy poco por vía nutrición vegetal. Dado que estos granos juegan un rol principal en la nutrición humana, especialmente en los países en desarrollo, la mejora de las proteínas de los granos constituye un desafío para los fitomejoradores. Un avance importante en esa dirección ha sido logrado por Mertz et al, (1974). Estos investigadores obtuvieron líneas de cebada y maíz con contenidos relativamente altos de lisina en el grano, debido a que la proteína de almacenamiento es predominantemente glutelina y no prolamina. El aumento de los niveles de nutrición de N en estas líneas resultó por lo tanto principalmente en un aumento de glutelina y no tanto de prolamina (Decau y Prolacsek, 1970; Sonntag y Michael, 1973). Desafortunadamente estos cereales ricos en lisina no son tan productivos como los convencionales. Esto significa que cualquier incremento en el contenido de lisina de los granos se ve limitado por una mas baja producción de granos. Un ejemplo de esta clase en experimentos de campo es el de Decau y Pollacsek, (1970); estos investigadores demostraron que al aumentar la nutrición de N de 0 a 300 kg de N ha⁻¹ en un cultivar de maíz convencional, la fracción de zeína aumentó respecto del total de proteínas del grano, desde un 28 a un 48%. La producción de lisina fue así deprimida. En el cultivar rico en lisina, INRA O2, el nivel de zeína permaneció constante, en 15 %, a pesar del aumento en la aplicación de N. El contenido de lisina no se diluyó en este caso. En términos de producción total de lisina, no hubo sin embargo gran diferencia entre cultivares porque el rendimiento en grano del cultivar INRA O2 fue entre 20 y 30 % inferior al del cultivar convencional. A pesar de esta disminución en el rendimiento de grano, el cultivar rico en lisina produjo 36,8 kg de lisina ha⁻¹, mientras que el cultivar convencional rindió 32 kg ha⁻¹ del mismo aminoácido.

Los rendimientos mas bajos de los cultivares ricos en lisina (Opaco harinoso), de maíz, y de Cebada (Hiproly), se deben principalmente a un bajo peso individual de los granos (Stoy, 1972; Sonntag y Michael, 1973). Beringer y Koch, (1977), al estudiar el llenado de los granos de líneas isogénicas ricas en lisina con el mutante de Cebada «Ris», encontraron que el bajo peso individual de los granos resultaba no solo por la falta de fotosintatos disponibles, sino mas exactamente por la incorporación de los aminoácidos dentro de las proteínas de los granos.

Hay también una relación estrecha entre el contenido de los granos de los cereales y el contenido de la vitaminas del grupo B (tiamina, riboflavina y ácido nicotínico). Aplicaciones tardías de N generalmente aumentan el contenido de estas vitaminas en los granos (Scharrer y Preissner, 1954; Schuphan et al, 1978; Jahn-Deesbach y May, 1972) mejorando su valor nutricional. La vitamina B1 se encuentra normalmente en la capa de aleurona y en el escutelo de los granos. El contenido de vitamina B en las harinas es por lo tanto mas bajo en los grados de molienda mas elevados.

En los granos destinados a malteado, en particular la cebada, se requiere un bajo contenido de proteína y alto contenido de almidón. Los granos deben ser grandes, dado que a medida que aumenta su tamaño son mas ricos en carbohidratos y de mayor tasa de germinación. Se conoce desde hace muchos años que los cultivos adecuadamente suministrados con fósforo y potasio producen mejor calidad de grano para la industria maltera, mientras que altas tasas de nutrición de N disminuyen la calidad industrial debido al aumento de proteína de los granos. Esto ha sido confirmado en experimentos de campo por Schildbach, (1972). El mismo autor efectuó pruebas en pequeña escala de malteo, donde encontró que varios componentes importantes de la calidad de la cerveza mejoraron por la aplicación de fosfato y potasio.

El contenido de aceite de los cereales de grano es relativamente bajo, (2 al 5 %), con una alta proporción del aceite del grano localizada en el embrión. Welch, (1978), encontró una correlación positiva entre los contenidos de proteína y aceite en 86 genotipos de cebada. Sin embargo no se encontró correlación entre el contenido de aceite de la cebada y la calidad de panificación. Mas del 50 % de los ácidos grasos del grano de cebada consiste en ácido linoleico, como se muestra en la Tabla 5.18.

Como ya se señaló, el contenido de carbohidratos y de proteínas de los granos de cereales depende en gran medida del suministro de N durante la maduración de los granos. Si el suministro de N es bajo durante ese estado de crecimiento, una alta proporción de los fotosintatos son usados para la síntesis de carbohidratos, mientras que si el suministro es abundante, una alta proporción de fotosintatos es convertida en proteínas. En los cereales, la síntesis de proteínas y la de almidón compiten por los fotosintatos durante el período de llenado de los granos.

Tabla 5.18. **Proporción porcentual de ácidos grasos en granos de cebada** (Welch, 1978).

Acido palmítico	21.4 - 28.7
Acido esteárico	0.6 - 1.8
Acido oleico	10.4 - 16.9
Acido linoleico	52.4 - 58.3
Acido linolénico	4.5 - 7.3

5.3.4 Cultivos oleaginosos

Al igual que en los cereales, en los oleaginosos hay una marcada competencia por los fotosintatos entre los distintos requerimientos metabólicos. Esto se muestra muy claramente en los resultados de Schmalfuss, (1963), en un experimento con lino. Aumentando el aporte de N, aumentó el contenido de proteína cruda del 22 al 28 %, pero disminuyó el contenido de aceite en varios puntos porcentuales. Resultados similares han sido reportados por Apelquist, (1968), para colza (*Brassica napus*). Los datos mas importantes de esta investigación se muestran en la Tabla 5.19. A niveles mas bajos de nutrición de N el contenido de aceite fue mas alto, pero tanto el tamaño de las semillas como el rendimiento en semilla fueron deprimidos. El efecto benéfico de la menor nutrición de N probablemente se deba a la senescencia mas temprana de las hojas en el tratamiento y a la reducción de la tasa de llenado de los granos durante la maduración de la semillas. Hermann, (1977), reportó que altos niveles de fertilización con N resultaban en un aumento del contenido de ácido erúico en el aceite de colza y, en consecuencia, en un efecto negativo sobre la calidad.

Tabla 5.19. **Efecto del suministro de N sobre el rendimiento y contenido de aceite en semillas de colza** (Apelquist, 1968).

Dosis de N	Rinde de semillas g/maceta	Peso de semillas mg	Contenido de aceite % MS
Bajo	10.0	3.0	46.8
Alto	18.6	3.6	41.7

Es bien conocido que las semillas de oleaginosas desarrolladas a bajas temperaturas son considerablemente mas ricas en ácidos grasos insaturados que en saturados (Ivanov, 1929; Barker y Hildtich, 1950; Beringer, 1971). Un ejemplo de estas relaciones se muestra en la Tabla 5.20. Cuantos mas ácidos grasos insaturados hay, mas alto resulta el Índice de yodo. Beringer y Saxena, (1968), experimentando con girasol, lino y cebada, confirmaron estos hallazgos. Además demostraron que el contenido de tocoferol, (vitamina E), en las semillas, aumentaba al aumentar la temperatura durante el período de crecimiento. Los altos contenidos de ácidos grasos insaturados encontrados en las semillas oleaginosas de plantas crecidas en bajas temperaturas pueden ser explicados por la mayor presión de O₂ presente en las semillas. Este favorece la desaturación de los ácidos grasos saturados a insaturados, dado que el O₂ se requiere para realizar esta oxidación (Harris y James, 1969; Dompert y Beringer, 1970). Bajo condiciones de temperaturas mas elevadas, la presión de O₂ es mas baja en las semillas, debido a la mayor tasa de respiración. Dybing y Zimmermann, (1966) al investigar la síntesis de ácidos grasos en semillas de lino durante la maduración encontraron que a bajas temperaturas, (15 a 20 °), la síntesis de ácido linoléico, (insaturado), iba paralela con la maduración de las ramas. Bajo condiciones de temperaturas mas elevadas, (30°C), la síntesis de ácido linoleico terminaba antes que maduraran las semillas.

Tabla 5.20. **Efecto de sitio en el Índice de yodo de aceite de lino** (Ivanov, 1929).

Localidad	Latitud (N)	Índice de yodo
Archangelsk	64	195 - 204
Leningrado	59	185 - 190
Moscú	55	178 - 182
Woronesh	51	170
Kuban- Odessa	45	163
Taschkent	41	154 - 158

5.3.5 Cultivos forrajeros

La calidad de los cultivos forrajeros tales como gramíneas, tréboles, alfalfas, usados en pasturas o heno, está relacionada con la digestibilidad del forraje resultante. La digestibilidad decrece a medida que aumenta el contenido de fibra cruda (celulosa, hemicelulosa y lignina). A medida que estos compuestos se acumulan con la edad de la planta y el contenido de proteína cruda disminuye, siendo mas pobre la calidad de los cultivos forrajeros. Esto es particularmente cierto para las gramíneas. Las gramíneas muy jóvenes contienen cerca del 20 al 25 % de proteína cruda y 20 % de fibra cruda. En las pasturas de gramíneas de mas edad, el contenido de fibra cruda excede considerablemente el contenido de proteína cruda, alcanzando el 30 % y relegando a la proteína cruda a un 10%. El suministro de N aumenta el contenido de proteína cruda. Esto ha sido observado por muchos autores (Dam Kofoed y Sondergaard Klausen, 1969; Hoogerkamp, 1974). La Tabla 5.21 con datos de Goswami y Willcox, (1979), muestra el efecto de aumentar el nivel de aporte de N en Ryegrass. Altas tasas de fertilización de N aumentaron el contenido de proteína cruda sustancialmente, aparentando alcanzar un máximo contenido de NO₃- a altas dosis de 400 Kg/Ha. Un aumento en el contenido de proteína cruda normalmente está acompañado por una disminución de los carbohidratos solubles, especialmente polifruetosanos (Nowakowski, 1972). El efecto benéfico de la nutrición de N en el rendimiento de materia seca, y particularmente en el rendimiento de almidón, en una pradera cortada tres veces al año, se muestra en los resultados de Schechtner y Deutsch, (1966), presentados en la Tabla 5.22.

Tabla 5.21. **Efecto del aumento del suministro de N en varias fracciones nitrogenadas de Ryegrass** (Goswami y Willcox, 1969).

kg de N/ha	N Total	N Proteico	N aminoácido libre	N NO ₃ y NO ₂
			% de MS	
0	1.32	0.98	0.16	0.04
55	1.53	1.10	0.16	0.04
110	1.89	1.26	0.21	0.06
220	1.69	1.75	0.31	0.17
440	3.73	2.06	0.56	0.35
880	3.93	2.34	0.59	0.35

Tabla 5.22. **Efecto del nivel de aplicación de N en una pradera y en las unidades de almidón, tomando tres cortes por año** (Schechtner y Deutsch, 1976)

Tratamiento kg N ha ⁻¹	Rendimiento t MS ha ⁻¹	Unidades Almidón t ha ⁻¹
PK	6.1	3.0
PK + 60 N	7.0	3.3
PK + 120 N	7.9	3.7
PK + 240 N	9.4	4.1

Otras practicas de fertilización también puede influir en la digestibilidad del forraje. Schmitt y Brauer, (1979), reportaron que aplicaciones de K en una pastura tuvieron un claro efecto en la digestibilidad de los varios constituyentes del forraje resultante. Los cocientes de digestibilidad, determinados en pruebas con animales, se muestran en la Tabla 5.23. La aplicación de potasio además del fosfato del tratamiento de control mejoró la digestibilidad de la proteína cruda, proteínas y lípidos, y deprimió la digestibilidad de la fibra cruda. La pradera era una pastura mixta, y la aplicación de K aumentó significativamente la proporción de leguminosas a expensas de las gramíneas. Este cambio en la composición botánica probablemente ejerció una influencia importante en la digestibilidad del forraje.

Tabla 5.23. **Efecto de la fertilización con K en los cocientes de digestibilidad de varias fracciones de forrajes** (Schmitt y Brauer, 1979).

	P	PK
	% de Digestibilidad	
Materia seca	60.5	60.3
Materia orgánica	63.9	62.9
Proteína cruda	54.1	61.3
Lípidos	44.3	50.6
Fibra cruda	64.5	61.6

Generalmente altas aplicaciones de N tienden a incrementar la proporción de gramíneas mientras que la fertilización con P y K favorece a las leguminosas. Esta relación se muestra en la Tabla 5.24 con resultados de experiencias de largo termino en un suelo franco aluvial, típico de muchas praderas de Europa Central (Schmitt y Brauer, 1979). Los tratamientos de N de estos sitios, de 150 a 300 kg de N ha⁻¹, permiten al menos tres cortes al año. Realizando solamente dos cortes de forraje a menudo se corta con las gramíneas en estado de senescencia, resultando en una calidad mas pobre (Brauer, 1960). La cantidad de cortes que pueden ser cosechados en un año frecuentemente depende de las condiciones de humedad. En condiciones áridas el agua es a menudo el factor limitante para el crecimiento del forraje.

Tabla 5.24. **Efecto de las practicas de fertilización en la proporción de gramíneas y leguminosas de una pradera. Locación «Beerfelden». Suelo derivado de arenisca Bunter mezclada con algo de loess (Schmitt y Brauer, 1979).**

	Gramíneas	Leguminosas	Otras
Sin fertilizante	65.8	6.3	27.9
P + K	65.9	22.5	11.6
P + K + N	80.5	9.3	10.2

Bajo estas condiciones las praderas mixtas de gramíneas y leguminosas son mas resistentes a la escasez de agua y a otras circunstancias desfavorables. A menudo las praderas no se tratan con N para mantener una alta proporción de leguminosas, que fijan el N requerido por las gramíneas. Las leguminosas por otra parte necesitan un abundante suministro de K y P, pues de otra manera son sustituidas por las gramíneas, resultando en una calidad nutricional mas baja. La competencia en las consociaciones de gramíneas y leguminosas, considerada por Haynes, (1980), en un valioso trabajo de revisión, no solo está relacionada con la nutrición mineral. El sombreado mutuo también puede afectar el crecimiento de la pradera. Generalmente las leguminosas sufren mas el sombreado que las gramíneas. En este aspecto un nuevo cultivar de Trébol blanco de origen británico es de particular interés, dado que se caracteriza por poseer peciolo largos, siendo entonces menos susceptible al sombreado. Aun a tasas elevadas de fertilización con N, de 400 kg de N ha⁻¹ de N, este cultivar participó en cerca de un 40 % en la composición de la pastura (MacEwen y Johnston, 1984). En las parcelas que no recibieron N mineral, la tasa de fijación biológica de N de esta asociación de ryegrass perenne y trébol fue extremadamente alta, llegando a niveles de entre 200 y 400 kg de N ha⁻¹.

Los cultivos forrajeros contienen la energía, (carbohidratos, grasas y proteínas), y los constituyentes orgánicos, (proteínas), requeridos para el crecimiento de los animales, la producción de leche, huevos o lana. Además de estos constituyentes orgánicos, el forraje suministra a los animales minerales esenciales tales como P, S, Ca, Mg, Na, K y metales pesados. En muchos casos estos minerales están presentes en los cultivos forrajeros en cantidades abundantes, aunque bajo condiciones de producción intensiva, suele ocurrir situaciones de escasez de minerales. Esto es particularmente cierto en producción de leche, dado que las vacas lecheras requieren considerables cantidades de Na, Mg, K y P. Estos minerales pueden ser agregados a la dieta como aditivos, pero también es a menudo conveniente suministrar los minerales como nutrientes al forraje en forma suficientemente generosa como para satisfacer los requerimientos de los animales. Por esta razón las pasturas son a menudo fertilizadas con compuestos de Na y Mg para aumentar el contenido de estos minerales en el forraje, antes que para mejorar el crecimiento de las plantas (Finger y Werk, 1973). El contenido mineral del forraje y el requerimiento de las vacas lecheras se muestra en la Tabla 5.25 (Kemp, 1971). El contenido de potasio en el forraje es siempre mas alto que el requerimiento de las vacas lecheras, pero esto se necesita para obtener un máximo rendimiento de pasto.

Tabla 5.25. **Contenido mineral del forraje y requerimientos minerales de vacas lecheras** (Kemp, 1971).

Contenidos promedio		Contenidos extremos lactantes	Requerimiento de vacas
. % de MS			
K	3.0	1.0 - 5.0	0.5
Na	0.2	0.01- 2.0	0.10 - 0.15
Ca	0.6	0.3 - 2.0	0.40 - 0.55
Mg	0.2	0.1 - 0.5	0.15 - 0.40

Tabla 5.26. **Resorción de Mg en vacas lecheras, en forraje recién cortado en relación a la proteína cruda, magnesio y potasio** (Kemp et al., 1961).

Edad del forraje	Joven	Medio	Maduro
Proteína cruda, % de MS	25.9	17.8	14.0
Magnesio, % de MS	0.15	0.12	0.11
Potasio, % de MS	3.01	3.35	3.08
Resorción de Mg en % del total de Mg	10.0	16.0	20.0

La nutrición de Mg de las vacas lecheras puede ser un problema, particularmente durante la primavera, cuando los animales pastorean forraje muy joven. Frecuentemente la disponibilidad de Mg es particularmente pobre en las plantas mas jóvenes. Generalmente del 15 al 20 % del Mg en esta pastura es reabsorbido por los animales. En las hierbas mas jóvenes, sin embargo, el porcentaje de resorción (disponibilidad), puede caer por debajo del 5 % (Pulss y Hagemeister, 1969). En estas condiciones las vacas lecheras estarán siendo sub-suministradas con Mg, de modo que el contenido de Mg del suero sanguíneo puede bajar por debajo del nivel critico (1 mg de Mg/100 ml de suero sanguíneo) y los animales sufren la llamada tetania o hipomagnesemia de los pastos. La razón por la cual la disponibilidad de Mg es pobre en las pasturas jóvenes no es aun clara. Altos niveles de K en la pastura fueron a menudo sugeridos como una causa de la pobre resorción de Mg. Datos de Kemp et al., (1961), mostraron que el forraje mas viejo, con altos contenidos de K, resultaba en una resorción satisfactoria de Mg para las vacas lecheras (Tabla 5.26). Es además de interés como la baja resorción de Mg se observa solo en las pasturas jóvenes y no en las leguminosas jóvenes (Pulss y Hagemeister, 1979).

5.3.6 Frutas y hortalizas

La mayoría de los nutrientes vegetales, tales como P, K, Mg, Cl, S y los metales pesados, son también alimentos esenciales para los animales y el hombre. En este aspecto el NO₃⁻ es una excepción, ya que siendo un importante nutriente vegetal que no es esencial para los animales. El NO₃⁻ en sí mismo no es tóxico, pero el NO₂⁻ resultante de la reducción microbiana del NO₃⁻ durante el almacenamiento o el procesamiento del material vegetal puede tener efectos tóxicos (Riehle y Jung, 1966). El nitrito puede disminuir el transporte de O₂ de la hemoglobina (ver punto 6.3.3).

Todavía no está establecido si el NO₂⁻ puede aumentar la formación de nitrosamina en el tracto digestivo de los mamíferos. Las nitrosaminas carcinógenas son sintetizadas en las plantas, aun bajo condiciones de alto suministro de nitratos (Hildebrandt, 1979). Según Schlatter, (1983), si existiera algo de síntesis de nitrosamina del NO₂⁻ en el tracto digestivo humano, la cantidad producida sería extremadamente baja, en el orden de 1/20.000 de nitrosamina, que son generalmente absorbidos en la dieta. Sin embargo los vegetales y hortalizas para consumo directo no deberían tener niveles demasiado altos de NO₃⁻. En las hortalizas, en particular en la espinaca, un contenido de 2 mg de N de NO₃⁻ por gramo de materia seca se considera un nivel crítico. En los cultivos de forrajeras son aceptables contenidos de hasta 4 mg de N de NO₃⁻ por gramo de materia seca.

El contenido de NO₃⁻ en los cultivos forrajeros y en las hortalizas depende en gran medida de los niveles de nutrición de NO₃⁻ presentes durante el cultivo (ver Tabla 5.27). Altas tasas de aplicación de NO₃⁻, dentro del rango de 300 a 400 kg de N ha⁻¹, resultan en altos niveles de NO₃⁻ en el material vegetal. Por otro lado debería recordarse que las condiciones de crecimiento también afectan el contenido de NO₃⁻. La intensidad lumínica es particularmente importante en este aspecto. La espinaca cultivada en primavera, bajo condiciones favorables de luz, tiene un contenido de NO₃⁻ apenas 1/5 a 1/10 de aquella que se cultiva en otoño (Knauer y Simon, 1968). La Tabla 5.27 muestra el efecto de la intensidad lumínica y el contenido de NO₃⁻ en el suelo sobre los niveles de NO₃⁻ en espinaca (Cantliffe, 1973).

Tabla 5.27. **Efecto del contenido de N en el suelo y de la intensidad lumínica sobre el contenido de NO₃⁻ en espinaca** (Cantliffe, 1973).

mg N/kg suelo	Intensidad lumínica	
	10.800 lux	32.300 lux
	 % de N-nitratos en MS	
0	0.14	0.09
100	1.09	0.35
200	1.61	0.72

El efecto de la intensidad lumínica en la reducción del NO₃⁻ probablemente no sea un efecto directo, debido a que altas intensidades lumínicas no tienen efecto en ausencia de CO₂. Parece posible por lo tanto, que los fotosintatos, particularmente el fosfo-gliceraldahído, antes que la intensidad lumínica per se, están relacionados con la reducción de nitratos (Maynard et al., 1976). El contenido de NO₃⁻ en los tejidos vegetales es también dependiente de la edad de la planta, siendo usualmente altos los contenidos en las plantas mas jóvenes. Tallos, peciolo y nervaduras de lechuga, coles y otras hortalizas poseen generalmente mas altos contenidos de NO₃⁻ que los tejidos del mesófilo (Fritz, 1977). En algún grado el contenido de NO₃⁻ es controlado genéticamente. Así Maynard et al., (1976)), citan un ejemplo en donde el contenido de NO₃⁻ de un cultivar de lechuga estuvo correlacionado positivamente con el contenido de agua.

Los NO₃⁻ encontrados en los suelos no siempre se originan en los fertilizantes minerales, sino que también dependen de los procesos microbiológicos que oxidan el N orgánico a NO₂⁻ y NO₃⁻. Los fertilizantes minerales no pueden por lo tanto originar los altos contenidos de NO₃⁻ encontrados en hortalizas y cultivos forrajeros. Maynard y Barker, (1972), analizaron los conteni-

dos de NO₃⁻ de un grupo de hortalizas y compararon los datos de un estudio similar reportados a principios de siglo para las mismas hortalizas. Esta comparación mostró que no había mayores diferencias entre los contenidos de NO₃⁻ de ambas épocas, siendo el consumo de fertilizantes en el pasado considerablemente mas bajo (ver punto 6.3.1). Un valioso trabajo de revisión acerca de los NO₃⁻ en las hortalizas fue publicado por Maynard et al. (1976).

El contenido de vitaminas en los cultivos forrajeros, hortalizas y frutas es también un factor de calidad. Scharrer y Bürke, (1953), reportaron que niveles crecientes de suministro de N elevaron el contenido de caroteno de ryegrass. Una tendencia similar fue observada por Penningsfeld y Forchthammer (1961) para tomate y zanahoria. En experimentos en macetas con hortalizas Scharrer y Werner, (1957), encontraron que altos niveles de nutrición potásica generalmente resultaban en altos contenidos de vitamina C, mientras que altos niveles de N resultaban en un efecto contrario. Estos hallazgos fueron confirmados por Penningsfeld y Forchthammer, (1961), para frutos de tomate y raíces de zanahoria.

La calidad de las frutas no solo depende del contenido de los constituyentes orgánicos sino también en buena medida del tamaño del fruto, color, forma, sabor y gusto. Estas características son especialmente afectadas por las deficiencias nutricionales. Penningsfeld y Kurzmann, (1966, 1967), condujeron experimentos en macetas con manzanas, peras, ciruelas, cerezas y uvas, y demostraron que la inadecuada nutrición de fósforo y potasio producía una calidad mas pobre de frutos. Fueron obtenidos frutos pequeños, verdes e inmaduros, con contenidos de azúcar mas bajos, ácidos, y de gusto desagradable.

En la producción de manzanas es importante mantener un suministro adecuado de potasio a los frutos, de modo que no ocurra el 'bitter pit' punto 11.2.4). Esta enfermedad se caracteriza por presentar pequeñas manchas pardas y rotura del tejido de los frutos (Foto 11.1). Tales frutos tienen generalmente bajo contenido de calcio, menos de 200 ppm de Ca en la materia seca, y a menudo presentan altos niveles de potasio y magnesio. El contenido de K en los frutos de manzano depende en gran medida de la transpiración, dado que el K se mueve hacia los frutos casi exclusivamente por la corriente de transpiración. Los frutos de plantas de manzano donde la tasa de transpiración es adecuada están generalmente bien provistos de Ca, siempre y cuando la absorción de Ca por las raíces no se vea impedida. Bajo condiciones de estrés hídrico, las hojas y los frutos compiten por la savia del xilema, siendo el proceso en las hojas mas efectivo. De acuerdo con Wilkinson (1968), hay hasta un retroceso de la savia del xilema desde los frutos hacia las hojas, en condiciones de tiempo muy seco. Bünemann y Lüders, (1969), reportaron que el 'bitter pit' ocurre mas frecuentemente cuando el crecimiento de los frutos y de los brotes es alto. Es conocido que el Ca se mueve preferencialmente hacia los puntos de crecimiento vegetativo antes que hacia los tejidos de almacenamiento. El crecimiento de los brotes puede competir entonces con el de los tejidos de almacenamiento induciendo deficiencia de Ca en los frutos. Este efecto puede ser inducido también por niveles altos de N. Esta puede ser la causa del fenómeno bien conocido que los desórdenes del Ca son estimulados por altos niveles de fertilización nitrogenada.

La pulverización de sales de Ca puede ser utilizada para aliviar el 'bitter pit'. Sin embargo, en general no son muy exitosas. Para que el Ca sea utilizado debe ser absorbido a través de los frutos e inmovilizado en la hoja. La aplicación de yeso u otras sales de Ca al suelo, son medios mas eficientes para suministrar Ca, dado que la mayor parte del Ca de los frutos de Manzano llega desde las raíces a través de la corriente de transpiración.

Shear (1975) cita una lista de treinta y cinco desórdenes relacionados con el Ca en los frutos y hortalizas; demostrando que no solo las manzanas, sino también otros frutos y hortalizas son afectados en su calidad por deficiencias localizadas de Ca dentro de la planta.

La pudrición de la punta (blossom end rot) del fruto del tomate es también producto de un suministro inadecuado de Ca y tiene también mucha similitud con el 'bitter pit' (Shear, 1975). Esta enfermedad es mas frecuente bajo condiciones de altos niveles de nutrición de potasio. Estas relaciones son mostradas en la Tabla 5.18 (Forster, 1973). Por otra parte la plantas de tomate deberían estar bien suministrados con potasio para prevenir el llamado reverdecimiento (Winsor, 1966). Esta enfermedad se caracteriza por una maduración retardada de los frutos asociada con una baja relación N/Ca y K/Ca (Marcelle y Bodson, 1979). A menudo el tejido alrededor de los tallos del frutos permanece verde, mientras que el resto toma un color verde-amarillento. Los tejidos afectados por el reverdecimiento son duros y sin gusto y por esta razón son de calidad inferior. Numerosos autores han observado que un suministro abundante de potasio previene, o al menos reduce, el reverdecimiento en plantas de tomate (Winsor, 1966; Forster, 1973; Forster y Venter, 1975).

El gusto y el sabor de los frutos puede ser influido en una limitada extensión por la nutrición mineral. Los factores y condiciones climáticas juegan un papel mucho mas importante. Por ejemplo, las manzanas cultivadas bajo condiciones de intensidad lumínica y temperaturas altas son mas dulces y tienen contenidos ácidos mas bajos que las mismas variedades crecidas bajo condiciones mas húmedas y frías. Generalmente las altas condiciones lumínicas favorecen la síntesis de vitamina C (Schuphan, 1961) y los constituyentes del gusto y del sabor, tales como azúcares, ésteres, aldehídos y cetonas. En muchos frutos, lo que produce el sabor es un efecto de éstos y otros compuestos combinados. El balance entre los constituyentes es entonces importante. Los mayores componentes que influyen en la calidad de las uvas son los azúcares, aniones orgánicos y ácidos orgánicos. Los vinos blancos de calidad superior son producidos en climas mas templados, donde se producen uvas de bajos azúcares y bajos contenidos de ácidos orgánicos. Los vinos tintos por otra parte requieren temperaturas e intensidades lumínicas mas altas para desarrollar una amplia variedad de componentes de gusto y sabor, junto con altos contenidos de azúcares, que son típicamente requeridos para la producción de vinos mas pesados, ricos en alcohol. Los vinos tintos son además caracterizados por altos contenidos de taninos que tienen un efecto conservante, y por antocianinas que le confieren color. Las regiones marginales de los climas de la Europa Central Templada y los climas del Mediterráneo ofrecen las condiciones de crecimiento mas favorables para los vinos tintos. Ejemplos de esta clase son las magnificas calidades de vinos tintos producidos en las zonas de Bordeaux, (Claret) y Borgoña (Burgundy). Estos vinos famosos no solo resultan de las ventajosas condiciones de crecimiento. La fermentación y el procesamiento basados en la larga experiencia y tradición son también muy importantes. Durante la fermentación se forma gran parte del gusto y de las esencias del sabor, que son esenciales para la calidad, el gusto y el sabor del vino. La Figura 5.14 muestra el cromatograma de los constituyentes del gusto y del sabor del jugo de uva antes y después de la fermentación. Como puede verse en el gran numero de picos en la curva del vino, se han sintetizado un considerable numero de componentes del gusto y del sabor durante la fermentación (Rapp, 1971).

Tabla 5.28. **Ocurrencia del reverdecimiento y de la pudrición de la punta del fruto del Tomate en relación al nivel de nutrición potásica** (Forst, 1973). Numero de frutos. seis por planta.

me K/l nutrientes en la solución	1	3	9
Reverdecimiento	82	2	0
Pudrición de la punta del fruto	9	15	21
Frutos saludables	96	192	221
No. total de frutos/ 6 plantas	187	209	242

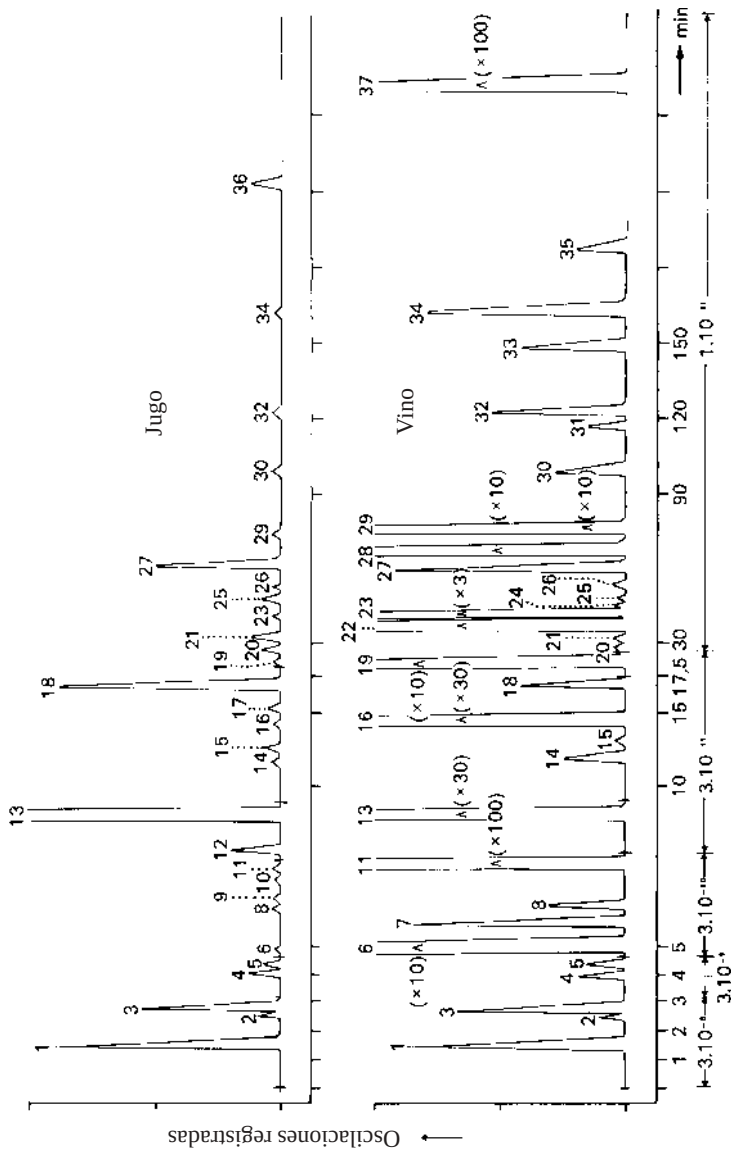


Figura 5.14. Cromatograma del jugo de uva y del vino obtenido del mismo jugo (Rapp et al. 1971).

Lectura General

BURRIS, R.H. and BLACK, C.C., eds.: CO₂ Metabolism and Plant Productivity, Univ. Paul Press, Baltimore, London 1976.

CARLSON, P.S.: The Biology of Crop Productivity. Academic Press London, New York, San Francisco, 1980.

EVANS, L.T.: Crop Physiology. Cambridge University Press 1975.

EVANS, L.T. and WARDLAW, J.F.: Aspects of the comparative physiology of grain yield in cereals. Adv. Agron, 28, 301-359 (1976).

GIFFORD, R.M. and EVANS, L.T.: Photosynthesis, carbon partitioning and yield. Ann. Rev. Plant Physiol. 32, 485-509 (1981).

HAYNES, R. J.: Competitive aspects of the grass-legume association. Adv. Agron. 33, 227-261 (1980).

INTERNATIONAL POTASH INSTITUTE: Fertilizer Use and Protein Production, Proc. 11th Coll. IPI Berne 1975.

LOOMIS, R.S.; WILLIAMS, W.A. and HALL, A. E.: Agricultural productivity. Ann. Rev. Plant Physiol. 22, 431-463 (1971).

MAYNARD, D.N.; BARKER, A.V.; MINOTTI, P.L. and PECK, N.H.: Nitrate accumulation in vegetables. Adv. Agron. 28, 71-118 (1976).

MICHAEL, G. and BERINGER, H.: The role of hormones in yield formation. In: Physiological Aspects in Crop productivity p. 85-116. 15th Coll. Int. Potash Inst. Berne 1980.

MOORE, T.C.: Biochemistry and Physiology of Plant Hormones. Springer Verlag. Berlin, Heidelberg, New York, 1979.

SCHUPHAN, W.: Nutritional Values in Crops and Plants. Faber and Faber, London 1965.

U.S. PLANT SOIL and NUTRITIONAL LABORATORY STAFF: The effect of soils and fertilizers on the nutritional quality of plants. Agricultural Information Bulletin No. 299, U.S. Department of Agriculture 1965.

WARREN-WILSON, J.: Maximum yield potential. In: Transition from Extensive to Intensive Agriculture with Fertilizers. Proc. VIIth Coll. Intern. Potash Institute, p. 34-56, Berne 1969.

WOOLHOUSE, H.W.: Crop physiology in relation to agricultural production: the genetic link. In: Physiological Processes Limiting Plant Productivity. C. B. JOHNSON, ed. p. 1-21, Butterworth, London 1981.

YOSHIDA, S.: Physiological aspects of grain yield. Ann. Rev. Plant physiol., 23, 437-464 (1972).

APLICACION DE FERTILIZANTES

6.1 Reciclado de Nutrientes

6.1.1. Generalidades

Durante el período de crecimiento las raíces funcionan como una fuente colectora de los nutrientes disponibles para ser utilizados en la síntesis de los compuestos orgánicos vegetales. Al terminar el período de crecimiento y comenzar la senescencia, el proceso se revierte y los nutrientes son liberados al suelo a partir de la descomposición de los restos vegetales. No todos los nutrientes absorbidos por la planta durante el período de crecimiento necesitan ser liberados al suelo en el mismo año. En los árboles forestales cerca del 10 al 20 % de la absorción anual de algunos minerales pueden ser retenidos en la corteza durante el invierno para ser utilizados en la primavera. Por otra parte, algunos nutrientes pueden inclusive perderse durante el período de crecimiento debido al efecto de lavado de las lluvias. Las hojas senescentes son particularmente susceptibles a la pérdida de potasio, sodio, cloruros, nitratos y fosfatos.

El reciclado de los nutrientes en el ciclo suelo-planta tal como se ha descrito mas arriba está controlado por un cierto numero de factores. En particular depende de la intensidad de la mineralización de las partículas de suelo, de la naturaleza del material madre del suelo y de la tasa de lixiviación de los nutrientes desde las capas superiores del suelo. Cuando la tasa de lixiviación es alta y la intensidad de la mineralización es baja, los nutrientes vegetales pueden ser lixivados del suelo a una tasa mas alta que la que son absorbidos por las plantas. Los suelos donde esto ocurre tienen un balance negativo de nutrientes y se vuelven cada vez mas ácidos debido a la lixiviación de los nitratos de Ca y Mg, y los bicarbonatos (ver punto 6.1.3). Tales suelos se vuelven cada vez mas pobres en nutrientes disponibles y muestran las características típicas asociados con las condiciones de bajos pH. Estos incluyen baja disponibilidad de fosfatos, altos niveles de Al soluble y Mn, y una severa demora o

Aplicación de Fertilizantes 267

inhibición de la fijación de N_2 y de la nitrificación (ver punto 7.1.4). Los suelos podzólicos son un ejemplo típico de lo descrito recién. Estos suelos se encuentran en todo el mundo y se desarrollan de un material madre pobre de nutrientes y bajo condiciones de alta intensidad de lixiviación. Por otra parte, cuando el balance de nutrientes es positivo se pueden desarrollar suelos muy fértiles a causa de la continua acumulación de nutrientes vegetales. Los suelos chernozénicos son típicos de sitios naturalmente fértiles. Entre estos dos ejemplos extremos se reconocen muchos tipos de desarrollo de suelos que son intermedios desde el punto de vista de su balance nutricional. Por supuesto no todos los suelos que tienen un balance de nutrientes positivo son fértiles. Puede ocurrir la acumulación de sales tóxicas, como en el caso de los suelos salinos (ver punto 2.2.6).

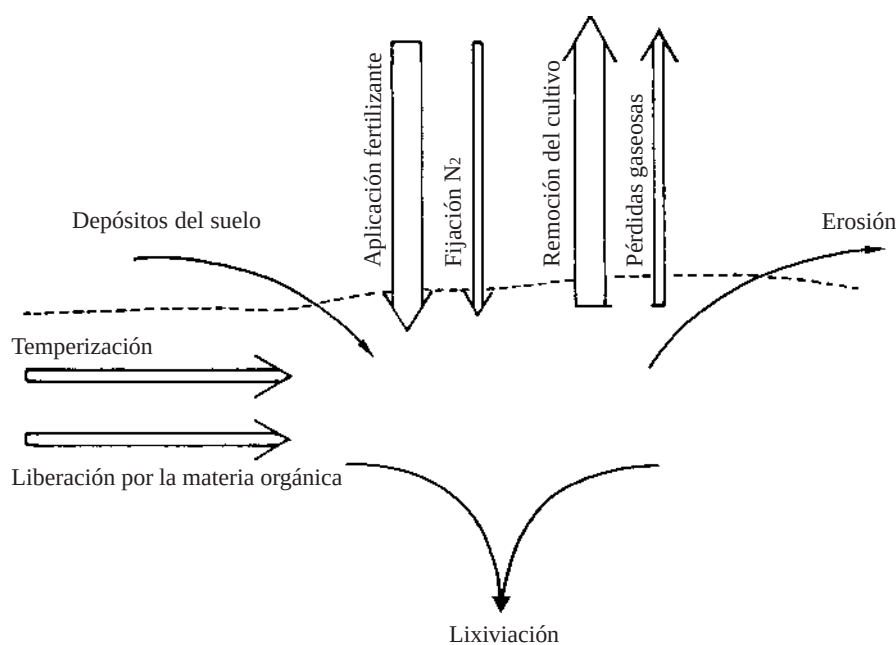


Figura 6.1. Ganancias y pérdidas de nutrientes en los suelos.

El desarrollo de la agricultura ha conducido a la desequilibrio en el balance nutricional de los suelos. En los sistemas mas antiguos de cultivo, estaba garantizada una alta tasa de reciclado de los nutrientes de los suelos. Los animales se engordaban en sistemas de pastoreo extensivos de modo tal que una alta proporción de los nutrientes era devuelta al suelo a través de las deyecciones. Análogamente, la mayor parte de los cultivos era consumida localmente y los nutrientes minerales de las plantas eran restituidos al suelo bajo la forma de abonos. Las principales pérdidas de nutrientes en estos sistemas resultaban del lixiviado y, en alguna medida, esta pérdida era contrarrestada por la vieja practica del encalado. Con el comienzo de la industrialización la situación cambio; los nutrientes vegetales comenzaron a ser removidos del ciclo en una proporción cada vez mayor, bajo la forma de productos de los cultivos y animales para satisfacer las demandas de alimentación de las poblaciones en crecimiento. La intensidad y la especialización en la agricultura también aumentaron y mejoraron las técnicas de cultivo. Todos estos factores produjeron la ampliación de la brecha de nutrientes que era llenada por la aplicación de nutrientes vegetales bajo la forma de fertilizantes minerales. Por este

medio se reestableció el balance entre las entradas y la remoción de los nutrientes vegetales. La idea puesta en práctica por Liebig, 1841, quien escribió «debe tenerse en cuenta que como principio de la agricultura de laboreo, lo que es extraído del suelo debe retornarse en completa medida». Además el uso de fertilizantes minerales mejoró el estado nutricional de muchos suelos que originariamente habían sido pobres en nutrientes vegetales y de escaso valor agrícola.

Los componentes principales del balance de nutrientes de los suelos agrícolas está mostrado en la Figura 6.1. Las ganancias de nutrientes vegetales provienen de la liberación de nutrientes en el suelo por la temperización y la mineralización, la aplicación de fertilizantes orgánicos y minerales, la fijación de N y el suministro de nutrientes contenidos en la lluvia y en la nieve. Las principales pérdidas resultan de la remoción por los cultivos, el lixiviado, la volatilización (NH_3 , N_2 y N_2O), y la erosión. Estos componentes se considerarán seguidamente con más detalle.

6.1.2 Remoción de nutrientes por los cultivos

La cantidad de nutrientes que un cultivo absorbe durante el crecimiento depende en gran medida de la especie cultivada y de su rendimiento. Tanto el rendimiento del cultivo como la absorción de nutrientes dependen en gran medida del cultivar elegido. Esto se refleja en los datos de la Tabla 6.1 que muestran la absorción de nutrientes de un cultivo de arroz (Kemmler, 1972). Las nuevas variedades, de alto potencial de rendimiento, tienen requerimientos nutricionales más elevados.

Tabla 6.1. **Nivel de rendimiento y absorción de nutrientes de una variedad convencional local de arroz y una variedad moderna de alto potencial de rendimiento «TN1» (Kemmler, 1972)**

Cultivar	Rendimiento t ha ⁻¹	N kg ha ⁻¹	P	K
Local	2.8	82	10	100
TN 1	8.0	152	37	270

La absorción de nutrientes de varios cultivos de campo se presenta en la Tabla 6.2. Datos comparativos de la remoción de nutrientes de los más importantes cultivos perennes se ilustran en la Tabla 6.3. La remoción de nutrientes en estas tablas está calculada sobre la base de aquellas partes de las plantas que son normalmente cosechadas. Lo mismo se aplica en la Figura 6.4, que muestra la remoción de nutrientes por parte de árboles frutales. En los cultivos de campo, solo aquellas partes de importancia agrícola son removidas del campo; por ejemplo, granos de cereales, tubérculos de cultivos de raíces, etc. Esto debe tomarse en cuenta cuando se calcula el balance de nutrientes. Los granos maduros de un cultivo de cereales contienen cerca del 70 % del N y P de la parte aérea de la planta. La mayor parte del K, en cambio, se ubica en las partes verdes de la planta y apenas el 25 % del total de K está en los granos. En contraste, las raíces de los tubérculos de los cultivos de raíces (Patata, Remolacha azucarera), contienen cerca del 30 % del total de N absorbido y el 70 % del total de K.

Tabla 6.2. **Cantidades de nutrientes vegetales removidos por varios cultivos** (Calculados según datos de Eakin, 1972).

Cultivo	Rinde t ha ⁻¹	N	P	K	Ca	Mg	S	Cu	Mn	Zn
		 kg ha ⁻¹						..g ha ⁻¹ ..		
<i>Granos</i>										
Cebada (Granos)	2.2	40	8	10	1	2	3	34	30	70
Cebada (Paja)	2.5	17	3	30	9	2	5	11	360	60
Trigo (Granos)	2.7	56	13	14	1	7	3	33	100	160
Trigo (Paja)	3.8	22	3	33	7	4	6	11	180	56
Avena (Granos)	2.9	55	10	14	2	3	6	34	134	56
Avena (Paja)	5.0	28	87	5	9	9	10	34	-	330
Maíz (Granos)	9.5	150	27	37	2	9	11	66	100	170
Maíz (Paja)	11.0	110	19	135	29	22	16	55	1700	359
<i>Forrajeras</i>										
Alfalfa	10.0	200	20	170	125	24	21	66	500	470
Pasto Bermuda	20.0	340	35	250	46	27	40	230	-	-
Trébol Rojo	6.0	110	13	95	77	19	8	45	600	400
Timothy	6.0	66	13	90	20	7	6	33	340	220
<i>Otros cultivos</i>										
Remolacha azucarera	50.0	20	250	40	300	50	50	-	-	-
Caña de azúcar	75.0	110	27	250	31	26	26	-	-	-
Tabaco (Hojas)	2.2	83	8	110	83	20	15	33	600	80
Algodón (Semilla y fibra)	1.7	45	11	14	2	4	3	66	120	350
Algodón (Tallo,hojas)	2.2	39	5	33	31	9	17	-	-	-
Patatas (Tubérculos)	27.0	90	15	140	3	7	7	44	100	60
Tomates (Frutos)	50.0	130	20	150	8	12	15	80	145	180
Repollos	50.0	145	18	120	22	9	50	44	110	90

Tabla 6.3. **Remoción de nutrientes para cultivos perennes** (Cooke, 1974).

Cultivo	Rendimiento equivalente t ha ⁻¹	N	P	K	Ca	Mg
		 kg ha ⁻¹				
Palma aceitera	2.5 t de aceite	162	30	217	36	38
Caña de azúcar	88 t de caña	45	25	121	-	-
Cocotero	1.4 t de copra seca	62	17	56	6	12
Bananas	45 t de fruta	78	22	224	-	-
Caucho	1.1 t de caucho seco	7	1	4	-	-
Soja	3.4 t de granos	210	22	60	-	-
Café	1 t de café hecho	38	8	50	-	-
Te	1300 kg de hojas secas	60	5	30	6	3

Tabla 6.4. **Remoción de nutrientes por frutales (Rendimientos medios, espaciamiento normal, (Jacob y Von Uexküll, 1973).**

	N	P	K
	 kg ha ⁻¹ año ⁻¹		
Frutales de pepita	70	9	60
Frutales de carozo	85	9	65
Viñedos	110	15	110
Naranjas	170	23	120
Limones	180	23	115

Los datos presentados en las Tablas citadas arriba proveen solo de una guía general para las cantidades de nutrientes removidos del suelo por los cultivos. Las cifras pueden variar considerablemente. Tanto por el efecto de las diferencias de rendimiento, el uso de cultivares nuevos y las técnicas modernas también tienen un efecto sobre los requerimientos de nutrientes de los cultivos, y por lo tanto, en la cantidad de nutrientes absorbidos. Para un calculo rápido de la absorción de nutrientes por los cultivos se pueden usar las siguientes estimaciones:

1 t de granos (cereales) contienen: 20 a 25 kg de N,
5 kg de K
4 kg de P.

1 t kg de materia seca de hojas y tallos (forrajes y hortalizas) contienen :
20 Kg de N,
20 Kg de K
2 Kg de P.

Los datos correspondientes a la remoción de nutrientes y en particular a la tasa de aplicación de fertilizantes se expresan frecuentemente por medio de la antigua formula de los óxidos; por ejemplo, kg de P₂O₅ y kg de K₂O por ha. Recientemente se ha vuelto mas común expresar estos valores mediante la fórmula del elemento simple. En las tablas de este Capitulo se ha utilizado la nomenclatura moderna para indicar tanto la remoción de nutrientes como las perdidas por lixiviación de los cultivos. La diferencia numérica entre los dos tipos de nomenclatura no es tan grande para K, y para calcular los niveles en K₂O los datos de K simplemente deben multiplicarse por 1.2. Los factores para P₂O₅, MgO y CaO son respectivamente 2.29, 1.66 y 1.4. De estos datos surge que las mayores diferencias entre ambas terminologías corresponden al P.

6.1.3 Remoción de los nutrientes por lixiviación

El grado en que los nutrientes son lixiviados hacia abajo en el perfil del suelo varia considerablemente entre los suelos. Depende principalmente del clima, del tipo de suelo y de la cantidad de nutrientes presentes en el suelo en la forma rápidamente disponible o soluble. Los suelos de drenaje libre presentan mayor remoción de nutrientes por lixiviación. La percolación es particularmente alta en los perfiles de suelo permeables bajo condiciones de alta precipitación. Las perdidas de nutrientes por lixiviación

son entonces mas pronunciadas en los trópicos y en las zonas templado-húmedas, especialmente en los suelos de texturas livianas.

La tasa de lixiviación se mide por medio de lisímetros, donde el flujo de agua y nutrientes puede monitorearse en columnas de suelo similares al perfil de suelo en estudio. Aunque existen diferencias entre los movimientos de agua de los lisímetros y de los suelos naturales, dado que éstos generalmente son un perfil artificial del suelo en estudio, las tasas de lixiviado obtenidas mediante los lisímetros proveen de una guía útil para determinar la tasa a la cual los suelos pierden nutrientes vegetales por lixiviación. Bajo las condiciones climáticas de Europa Central, con precipitaciones cercanas a 700 mm anuales, cerca del 50 % del agua de lluvia pasa a través del perfil hasta una profundidad de mas de un metro. Altas tasas de percolación del agua son típicas de los suelos arenosos, mientras que los valores mas bajos son usuales en suelos mas pesados. La cantidad de nutrientes transportados por el agua hacia las capas mas profundas del suelo se muestran en la tabla 6.5 (Vömel, 1965/66). Los datos presentados son los valores máximos y mínimos observados en un período de ocho años en los suelos arables de Alemania y coinciden con las figuras de lixiviado obtenidas en Inglaterra (Cooke, 1972). Los datos muestran que la tasa de lixiviación de los nutrientes es mas alta en los suelos livianos y mas baja en los suelos pesados donde la tasa de percolación es baja.

Tabla 6.5. **Tasa de lixiviado de nutrientes vegetales en suelos de diferentes texturas** (Vömel, 1965/66).

Suelo	Contenido de arcilla	N	K	Na	Ca	Mg
					 kg ha ⁻¹ año ⁻¹	
Arenoso	< 3 %	12-52	7-17	9-52	110-300	17-34
Franco arenos.	16 %	0-27	0-14	1-69	0-242	0-37
Franco	28 %	9-44	3- 8	11-45	21-176	9-61
Arcilloso	39 %	5-44	3- 8	9-42	72-341	10-54

La lixiviación de los nutrientes vegetales no solo depende de la tasa de percolación y de la cantidad de nutrientes presentes en las capas superiores del suelo; la fuerza con la cual los nutrientes están unidos a las partículas del suelo también es importante. Este factor pueden observarse de los datos de la Tabla 6.5. Aunque los contenidos de Na intercambiable en estos suelos son mucho mas bajos que los de K intercambiable, las tasas de lixiviado fueron mas altas para Na. Los cationes Mg y Na son debilmente adsorbidos por los minerales de arcilla y por esta razón son particularmente susceptibles al lixiviado. El Ca no está tan fuertemente adsorbido a los coloides inorgánicos y como este ion está presente en la mayoría de los suelos minerales arables en cantidades relativamente elevadas, la tasa de lixiviado del Ca es muy alta. El K puede estar unido muy fuertemente, especialmente en los minerales de arcillas 2:1 (ver punto 2.2.2). En los suelos ricos en estas arcillas, las tasas de lixiviado de K son relativamente bajas. Los minerales de arcillas caoliníticas no absorben selectivamente K, por lo tanto se han observado altas tasas de lixiviación de K en los suelos caoliníticos (Pedro, 1973).

Entre los nutrientes principales, el fosfato es el que presenta la menor tasa de lixiviación. Cooke y Williams, (1970), encontraron que en los suelos pesados arables, el fosfato originado de una aplicación anual de 33 kg de P ha⁻¹, suministrado a lo largo de 100 años, solo penetró cerca de 20 cm por debajo del horizonte arable. Para pasturas se obtuvieron resultados similares (ver Figura 6.2). La tasa de remoción de fosfatos por lixiviado de las capas superiores del suelo en los suelos minerales es así

mas bien baja y las cantidades son de 0 a 1.75 kg de P ha⁻¹año⁻¹ (Dam Kofoed y Lindhard, 1968). En los suelos orgánicos puede haber tasas mas altas de lixiviado de fosfatos, dado que este ion está menos fuertemente unido a las partículas de este tipo de suelos (Munk, 1972).

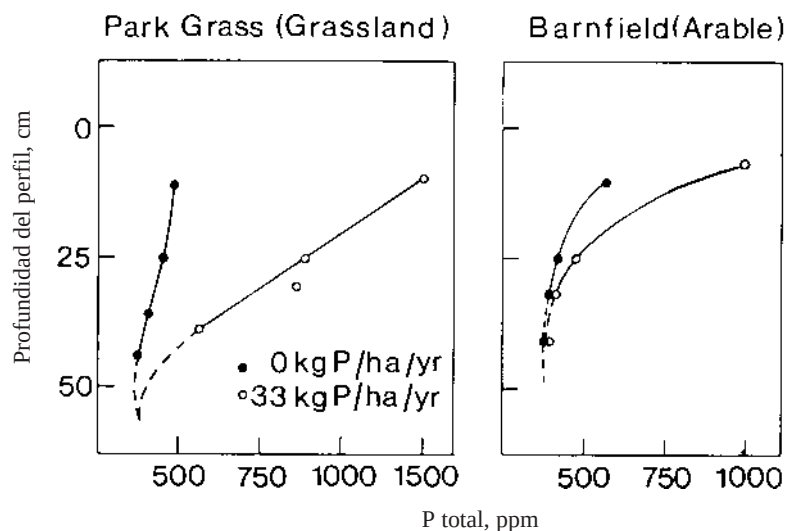


Figura 6.2. Movimiento hacia abajo de fosfatos luego de 100 años de fertilización (Cooke y Williams, 1970).

En contraste al fosfato y a los principales nutrientes catiónicos, que están principalmente implicados en procesos físico-químicos, la movilidad del N en el suelo depende largamente de los procesos biológicos. El N es lixiviado principalmente bajo la forma de NO₃⁻ (Minderman y Leeflang, 1968). Por esta razón la tasa de mineralización del N orgánico a NO₃⁻ influye considerablemente la tasa de lixiviado. Pfaff, (1963), reportó que el N lixiviado por las lluvias invernales se origina principalmente en el N orgánico mineralizado durante el otoño y el invierno. La tasa de lixiviación del NO₃⁻ será entonces relativamente alta si se aplican abonos orgánicos en otoño. Bajo las condiciones naturales de Europa, el NO₃⁻ se lixivia en el perfil en una proporción relativamente menor durante el verano. Aun en los suelos arenosos, especialmente susceptibles a la lixiviación del NO₃⁻ (Dam Kofoed y Kjellerup, 1970); el NO₃⁻ transportado hacia las capas inferiores mas profundas del perfil durante el verano, permanece al alcance de las raíces de las plantas. En las zonas de climas templados, durante el verano se alternan períodos secos y húmedos. Durante los períodos mas secos el NO₃⁻ de las capas mas profundas del suelo a menudo es conducido a las capas superiores del perfil donde, siendo usualmente abundante la presencia de raíces, mejora las condiciones de nutrición de N de los cultivos (Harmsen, 1959). Observaciones similares han sido efectuadas por Nommik (1966), en Suecia, quien reportó una alta recuperación por un cultivo del N aplicado el año anterior. Por otra parte puede ocurrir una alta lixiviación de NO₃⁻ en suelos pesados, bien estructurados y con grietas que inducen una elevado movimiento vertical del agua (Shaw, 1962). Bajo condiciones de climas templados, por ejemplo en Europa Central, el lixiviado del fertilizante nitrogenado puede evitarse en gran medida si las aplicaciones de N se efectúan en la primavera y el verano y no antes del invierno. Teske y Matzel, (1976), al estudiar el balance de N en experiencias con lisímetros, con urea marcada con N-15, encontraron que la tasa de lixiviación del N osciló entre 8.8 y 6.7 kg de N ha⁻¹ año⁻¹. De esta cantidad, solo entre el 12 y el 15 % provenía del fertilizante nitrogenado. Resultados similares fueron encontrados por Kjellerup y Dam Kofoed, (1983),

en experimentos con lisímetros y fertilizante (Nitrato de amonio calcáreo) marcado con N-15. A largo plazo las pérdidas de N por lixiviación llegan apenas al 5 % de lo que se aplica *vía* fertilizantes. Pérdidas mas altas por lixiviación pueden ocurrir cuando las dosis de fertilización no están ajustadas a la demanda del cultivo. Weller, (1983), demostró este fenómeno para árboles de manzano, que tenían una demanda entre 30 y 40 kg ha⁻¹ de N, pero a menudo eran fertilizados con 150 kg ha⁻¹. Müller et al, (1985) estudiando los diferentes ecosistemas en el valle del Mosela, encontraron altas tasas de lixiviación causadas por aplicaciones excesivas de N. Los principales resultados de esta investigación se muestran en la Tabla 6.6. La tasa de lixiviación de N en los suelos forestales y agrícolas fueron bajas, mientras que en los viñedos fue alta.

Tabla 6.6. **Tasas de lixiviación de N en relación a dosis de fertilización y vegetación** (Müller et al, 1985).

Tipo de suelo	Dosis de fertilizante kg N ha ⁻¹ año ⁻¹	Tasa de lixiviación	Vegetación
Pseudogley	200-500	144	Viñedos
Pseudogley	60-90	16.5	Cultivos
Tierras pardas	-	6.5	Bosque

El proceso de lixiviado de los nutrientes vegetales en los suelos está afectado por la cobertura vegetal. En particular durante los barbechos se encuentran a menudo altas tasas de lixiviación a causa de la ausencia de la demanda de nutrientes por un cultivo en crecimiento. De la misma manera, la tasa de percolación del agua es alta durante los barbechos, a causa de la ausencia de demanda. Las diferencias entre las tasas de lixiviación entre tierras en barbecho y cultivos pueden verse en los experimentos con lisímetros llevados a cabo por Coppenet, (1969), bajo condiciones muy húmedas de la costa atlántica francesa. Los datos de este experimento, que se reportan en la Tabla 6.7, fueron tomados durante un período de doce años. Las tasas de lixiviación fueron altas para todos los nutrientes, con excepción del fósforo, en los tratamientos de barbecho. Las diferencias fueron particularmente importantes para N y K, que eran requeridos y absorbidos por las raíces a tasas muy altas. El tipo de cultivo puede afectar también la tasa de lixiviación de los nutrientes en el suelo. En cultivos ampliamente espaciados, como Viñedos o Maíz, las pérdidas por lixiviación son generalmente mas altas que en los cultivos de alta densidad. En pasturas la lixiviación del N es usualmente bastante baja, aunque pueden ocurrir tasas mas altas cuando hay especies de leguminosas presentes. Esto ultimo se ha demostrado en el trabajo de Low y Armitage, (1970) bajo condiciones climáticas de Inglaterra. Las tasas de lixiviación del N eran especialmente altas al comenzar el deterioro de una pastura mixta de Trébol blanco, como puede verse en la Tabla 6.8.

Tabla 6.7. **Tasa de lixiviación de nutrientes de un suelo Franco-arcilloso (18% de arcilla) bajo condiciones de tratamiento en barbecho y cultivado** (Coppenet, 1969).

	Barbecho kg nutriente ha ⁻¹ año ⁻¹	Cultivado
N	142	62
P	0.3	0.3
K	46	24
Ca	310	230
Mg	24	18

Tabla 6.8. **Tasa de lixiviación de N en relación a la cobertura del suelo** (Low y Armitage, 1970).

Período	Trébol Blanco kg N ha ⁻¹ año ⁻¹	Gramínea	Barbecho
1952-1953	27	1.8	114
1953-1954	26	1.3	113
1954-1955	60+	3.9	105
1956	131++	2.0	41

+ Trébol Blanco desapareciendo

++ Trébol Blanco inexistente

El movimiento de iones en solución implica el transporte de cationes y de aniones en cantidades equivalentes. En el perfil del suelo los principales cationes transportados son Ca^{+2} , Mg^{+2} , Na^+ y K^+ ; y los principales aniones son NO_3^- , HCO_3^- , Cl^- y $\text{SO}_4^{=}$. Para los suelos desarrollados bajo condiciones climáticas húmedas, Ca^{2+} , Mg^{2+} , NO_3^- y, en algunos⁴ casos, HCO_3^- , son los iones usualmente transportados en cantidades mas altas; esto³ se ha discutido con mas detalle en la punto 2.3.4. Como podría esperarse de estos hallazgos, el lixiviado contribuye en medida variable a las perdidas de los nutrientes vegetales individuales del suelo. Para el P y el K el lixiviado juega un rol secundario, siendo la remoción por absorción de las plantas mucho mas importante; para el Na^+ , Ca^{2+} y $\text{SO}_4^{=}$ las perdidas por lixiviación, bajo condiciones húmedas, pueden llegar a mas del 50% de la remoción total (Dam Kofoed y Linhard, 1978; Saalbach, 1984)

El movimiento de iones en las capas mas profundas del suelo puede analizarse no solo en términos de perdidas de nutrientes, sino también como una prevención contra la acumulación de los iones en las capas superiores del suelo, evitando la salinización. A menudo esta es una ventaja olvidada en las regiones húmedas, donde un uso apropiado de los fertilizantes puede controlar las perdidas de nutrientes por lixiviación. La retención de los nutrientes vegetales en las capas superiores del suelo se vuelve un problema principal bajo las condiciones tropicales, donde las precipitaciones son elevadas y los suelos son a menudo muy permeables. Bajo estas condiciones es recomendable el uso de fertilizantes de liberación lenta o controlada, que pueden agruparse en fertilizantes recubiertos y fertilizantes orgánicos. En los primeros, los gránulos están recubiertos por un film plástico o por S. Algunos fertilizantes recubiertos también se denominan «Osmocotes», donde la liberación del nutriente del gránulo se produce como resultado de la presión interna originada en la entrada de agua por presión osmótica. Entre los fertilizantes orgánicos de liberación lenta, los polímeros de urea-formaldehído (UF) y isobutiledin-diurea (IBDU) y crotonil-diurea (CDU), son los principales (ver punto 7.3.4). El objetivo del uso de estos fertilizantes de liberación lenta, vale decir el de ajustar la liberación de los nutrientes a la demanda de la planta, no siempre es alcanzado.

San Valentín et al, (1978), logró reducir considerablemente las perdidas de K por lixiviación al aplicar K recubierto al Tabaco cultivado en suelos arenosos. Miner et al, (1978), por otro lado enfatizó que la tasa de liberación de los fertilizantes de liberación lenta no es predecible a causa de que están afectados por la actividad microbiana del suelo, así como por procesos físicos y químicos. Por esta razón es que a menudo son inferiores a los fertilizantes convencionales. Oertly, (1980), que consideró los fertilizantes de liberación controlada en un muy útil trabajo de revisión, llama la atención hacia el hecho de que la aplicación exitosa de estos fertilizantes depende mucho de las condiciones climáticas

y del tiempo, así como del tipo de cultivo. Sugiere que los fertilizantes de liberación controlada son especialmente útiles bajo condiciones de invernáculo, para los cultivos en macetas, para los cultivos bajo cubierta plástica y también para Arroz inundado.

Terman y Allen, (1970), llevaron a cabo un experimento (Figura 6.13) bajo condiciones climáticas húmedas comparando fertilizantes nitrogenados recubiertos con S con fertilizantes nitrogenados simples, bajo condiciones de cultivo y de barbecho. En todos los tratamientos con pasturas las pérdidas por lixiviación de N eran bajas con cualquier tipo de fertilizante. En los tratamientos de barbecho había marcadas diferencias en las cantidades lixiviadas. Las tasas mucho mas lentas de lixiviación para las dos formas de urea recubierta con S (SCU-18 y SCU-6), en relación a los fertilizantes simples, muestran los beneficios de los fertilizantes recubiertos. Ventajas similares se encontraron para el KCl recubierto de S (Terman y Allen, 1970).

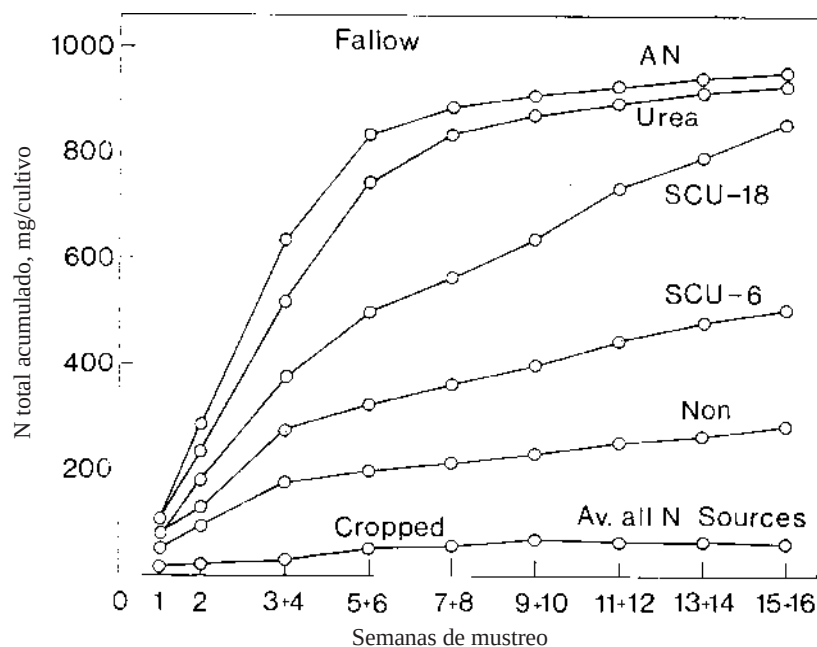
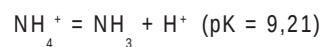


Figura 6.3. Cantidades acumulativas promedio de N total en los lixiviados influidos por la fuente de N y el cultivo.

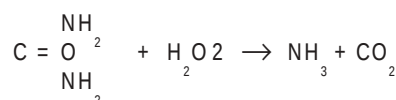
AN=nitrato de amonio, SCU=urea recubierta con S (Terman y Allen, 1970).

6.1.4 Volatización y denitrificación

El N puede perderse del suelo en forma de gases. Pérdidas considerables pueden ocurrir por volatilización de NH_3 . Las pérdidas generalmente aumentan con el pH del suelo de acuerdo al equilibrio



Terman, (1979), que discutió la volatilización del NH_3 en un útil trabajo de revisión, enfatizó que las pérdidas de NH_3 en los fertilizantes que lo contienen pueden ser del orden del 30 al 70 % del total de fertilizante aplicado. Resultados recientes de Torello et al, (1983) reportaban que las pérdidas bajo condiciones de campo eran del orden del 5 al 10 % del total aplicado y que los cálculos de experimentos de laboratorio frecuentemente daban valores demasiado altos. La susceptibilidad de los fertilizantes con NH_3 a las pérdidas por volatilización de NH_3 sigue la siguiente secuencia: urea, solución de nitrato de amonio-urea, sulfato de amonio y nitrato de amonio. Las pérdidas de NH_3 de la urea dependen en gran medida de la actividad biológica del suelo, dado que la descomposición de la urea es efectuada por la enzima ureasa.



La hidrólisis química de la urea es un proceso más bien lento (Chin y Kroontje, 1963), por lo tanto las pérdidas de NH_3 de la urea en condiciones de bajas temperaturas de suelo son despreciables. Las pérdidas de NH_3 pueden reducirse por la colocación profunda de los fertilizantes nitrogenados.

Investigaciones recientes han demostrado que la misma planta puede liberar N a la atmósfera, principalmente bajo la forma de NH_3 . La tasa neta de liberación depende de la concentración de NH_3 en la atmósfera, de la temperatura y de las condiciones de transpiración. Altas temperaturas y altas tasas de transpiración aumentan las pérdidas de N. De acuerdo con investigaciones de Stutte et al, (1979), en soja cultivada bajo condiciones de campo, la liberación de N por el cultivo puede llegar a $45 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$, bajo condiciones de alta temperatura y transpiración.

Lemon y Van Houtte, (1980), mantenían el punto de vista de que la liberación o absorción de NH_3 por parte del cultivo resulta de la transferencia significativa de N desde los sitios de más alta concentración hacia los de concentración atmosférica de NH_3 mas bajos. La concentración de NH_3 en la atmósfera puede variar en forma muy marcada. Así, de acuerdo a sus observaciones, el aire limpio contiene de 3 a $5 \text{ mg NH}_3 \text{ m}^{-3}$, mientras que en una pastura sin pastorear la concentración de NH_3 en la base de la canopia fue de $13,5 \text{ mg}$ y por encima de la canopia fue de $1 \text{ mg NH}_3 \text{ m}^{-3}$. Estos resultados demuestran que el NH_3 liberado por el suelo fue en gran medida absorbido por la pastura.

La variación de la concentración de NH_3 en la atmósfera dentro del ambiente de un cultivo, durante el día y la noche, se ilustra en la Figura 6.4, extraída de un trabajo de Van Houtten, (1980). Es obvio que durante el día la concentración de NH_3 en la atmósfera era mucho mas reducida que durante la noche, a causa de la absorción efectuada por el cultivo. La absorción de NH_3 ocurre a través de los estomas y, por lo tanto, las concentraciones mas elevadas de NH_3 eran encontradas en el dentro del cultivo a la noche. Estos valores eran particularmente altos cerca de la superficie del suelo, demostrando que el suelo era la mayor fuente de NH_3 .

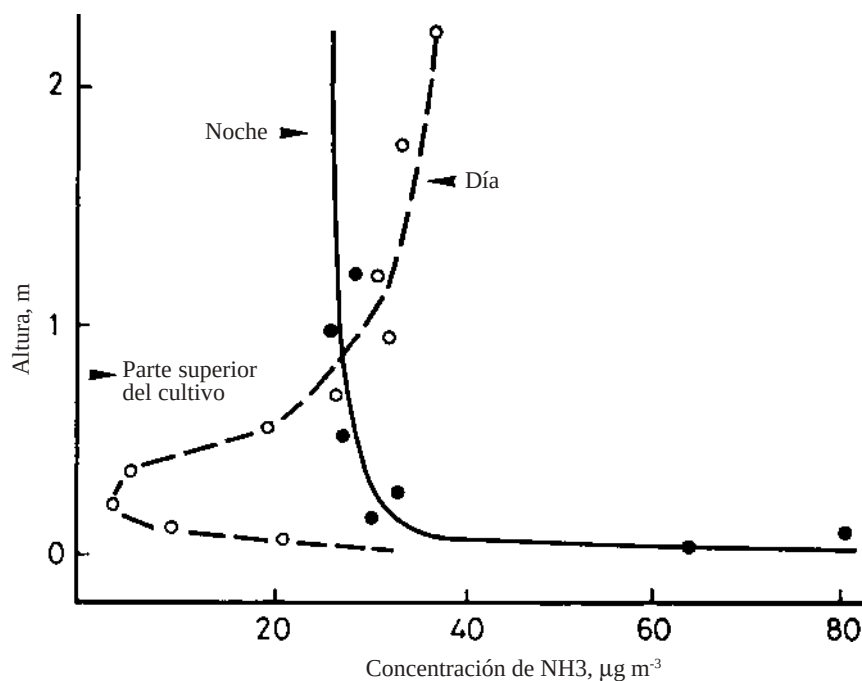
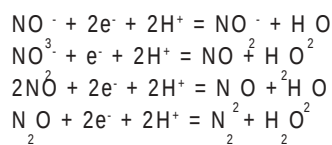


Figura 6.4. Concentración de NH_3 atmosférico dentro del cultivo y por encima de la canopia de una pastura de agropiro (*Agropyron repens*) durante el día y durante la noche. (Lemon y Van Houtten, 1980).

En el agua de inundación de un suelo arrocero, los altos valores de pH pueden elevar considerablemente las pérdidas de NH_3 . Mikkelsen et al, (1978), encontraron cambios diurnos en el pH del agua de inundación. Valores de pH mas elevados fueron encontrados durante el día y los mas bajos a la medianoche; el autor especuló que los cambios del valor de pH resultan de la actividad fotosintética de las algas que pueblan el agua de inundación. En un suelo neutro los valores mas altos de pH pueden llegar a 9, al mediodía, cuando considerables cantidades de NH_3 son volatilizadas. Las pérdidas de N de los fertilizantes nitrogenados fueron mas altas cuando se aplicaron en la superficie; con la aplicación profunda, las pérdidas fueron mas bajas y no superaron el 10 % del total de fertilizante aplicado.

Bajo condiciones anaeróbicas del suelo, el NO_3^- es reducido a formas volátiles de N tales como N_2 y N_2O . Este proceso, donde interviene la actividad microbiana, se llama denitrificación (ver punto 7.2.1.5).² La denitrificación se define como la reducción microbiana del NO_3^- o del NO_2^- a N gaseoso y óxidos de N. El proceso ocurre bajo condiciones anaeróbicas y puede ser descrito por las siguientes ecuaciones.



La reducción de NO_3^- a NO_2^- también es conocida como reducción desasimilatoria del NO_3^- . Se conocen actualmente 23 géneros de bacterias capaces de denitrificar el NO_3^- y NO_2^- ; siendo las más importantes las *Pseudomonas*, *Alcaligenes*, *Azospirillum* y *Rhizobium* (Firestone, 1982). Las bacterias denitrificadoras usan el oxígeno del NO_3^- y del NO_2^- y de los óxidos de N como aceptores de electrones en la respiración en lugar del O_2 molecular, como se muestra en las ecuaciones escritas arriba. El N liberado durante el proceso de reducción es principalmente N_2 con menos del 5 % de N_2O (Rolston et al., 1976). La proporción de N_2O puede ser relativamente alta si están disponibles altas cantidades de NO_3^- y NO_2^- . Normalmente solo se liberan pequeñas cantidades de NO . La denitrificación es particularmente rápida bajo condiciones anaeróbicas, donde una fuente de carbohidratos, como paja, raíces, etc., esté disponible para las bacterias denitrificantes. El proceso también es promovido por altas temperaturas y pH's neutros en el suelo.

Cantidades elevadas de N pueden perderse del suelo por denitrificación. Woldendorp, (1978) reportó que del 10 al 40% del fertilizante nitrogenado aplicado a una pastura puede perderse por esta vía. La denitrificación puede ser particularmente alta si se produce una precipitación luego de la aplicación de un fertilizante nitrogenado (Webster y Dowdell, 1982). En los suelos inundados prevalecen condiciones reductoras y, por lo tanto, son altamente susceptibles a las pérdidas por denitrificación (Savant y De Datta, 1982). El NH_4^+ en los suelos arroceros puede oxidarse en la capa superior aeróbica del suelo y en la rizósfera de las raíces de Arroz (Reddy et al., 1976). El proceso que limita la denitrificación en los suelos inundados es la difusión del NH_4^+ en las zonas aeróbicas (Reddy y Rao, 1983). Por esta razón estos suelos no deberían ser fertilizados con nitratos sino solamente con NH_4^+ . Bajo condiciones de pH bajo, menor de 4,5, la denitrificación está casi totalmente inhibida. Las pérdidas por denitrificación y lixiviado de N del suelo pueden reducirse con la aplicación de inhibidores de la denitrificación (Touchton et al, 1978); este punto se considerará con más detalle en el punto 7.1.6.

6.1.5 Erosión

La erosión puede causar una pérdida adicional de nutrientes del suelo. Volúmenes elevados de suelo pueden removerse permanentemente desde las zonas agrícolas hacia los ríos y lagos. Como este material contiene una alta proporción de partículas finas del suelo, pueden perderse considerables cantidades de nutrientes vegetales. El grado de erosión depende de varios factores, como la intensidad de las precipitaciones, el relieve y, en particular, la cobertura del suelo. En las regiones donde la erosión es importante, la pérdida de alguno de los nutrientes vegetales puede ser alta. Los nutrientes removidos por erosión en una pendiente del 4 % en el Experimento de Erosión de Missouri fueron citados por Buckman y Brady (1969). Cuando se cultivó maíz en forma continua, las pérdidas anuales alcanzaron a 678 kg ha^{-1} de K, 246 kg ha^{-1} de Ca y 98 kg ha^{-1} de Mg. Estos niveles superan la absorción anual de los cultivos (ver punto 6.1.2). Para la mayoría de los suelos que no están sujetos a erosión en una gran extensión, las pérdidas de nutrientes son relativamente pequeñas y las cantidades son solo unos pocos kg ha^{-1} (Miller, 1972). Bajo condiciones de barbecho los efectos de la erosión son más pronunciados. En los suelos susceptibles a la erosión se recomiendan la labranza cero o la labranza mínima.

6.1.6 Suministro de nutrientes por la precipitación y la atmósfera

Es bien conocido que los nutrientes contenidos en el agua de lluvia pueden contribuir al suministro de nutrientes para los cultivos. Lag, (1978) realizó una investigación detallada de los nutrientes contenidos en la precipitación, en Noruega, en dos sitios diferentes. Los datos de los sitios en estudio fueron los de las precipitaciones más bajas y mas altas, y se muestran en la Tabla 6.9. Vågåmo está situado en las montañas y se caracteriza por una precipitación relativamente baja, con muy baja cantidad de nutrientes. En Lista, en la costa sur de Noruega, el patrón es muy diferente, con precipitaciones elevadas. El ambiente marino tiene gran influencia y, en consecuencia, ricas en cationes inorgánicos, en particular Na y Cl, y cantidades sustanciales de Mg y SO₄. Los contenidos de Na, Cl y Mg decrecieron gradualmente desde los distritos costeros hacia el interior. Esta condición puede aplicarse de modo mas general para las condiciones tropicales, cuando la distribución natural de la palma aceitera y el cocotero se restringe a la zona costera. Según Ollagnier y Ochs, (1971), estas especies tienen en particular altos requerimientos de Cl (ver punto 19.1).

Los datos relevados en estos dos sitios Noruegos demuestran la gran variabilidad del contenido de nutrientes en la precipitación, aunque estos sitios extremos no pueden tomarse como representativos. En promedio, la cantidad de nutrientes vegetales suministrados por las precipitaciones se ubica entre los valores registrados en la Tabla 6.9. Riehm y Quellmalz, (1959), encontraron que bajo las condiciones climáticas de Europa Central la cantidad de nutrientes suministrados por la atmósfera y las precipitaciones oscilaba entre 1 y 30 kg ha⁻¹ año⁻¹. La Tabla 6.10 incluye valores promedio obtenidos en 14 sitios diferentes, tomando varios años. Con excepción del S y el Cl, las cantidades de nutrientes aportadas por el agua de lluvia están bien por debajo de los requerimientos de los cultivos. Esto es particularmente cierto para el N y el K, ya que las precipitaciones solo pueden aportar apenas unos pocos puntos porcentuales en relación a las necesidades totales del cultivo. En años recientes, sin embargo, la concentración de NH₃ en el agua de lluvia aumentó considerablemente en áreas de uso de fertilizaciones de abonos orgánicos. Aquí las tasas de aporte de NH₃ proveniente de las lluvias pueden llegar a mas de 60 kg de N ha⁻¹ año⁻¹ (Roelofs et al, 1987). En el caso del S la fuente atmosférica puede a menudo cubrir los requerimientos de los cultivos mas intensivos. Los niveles de S caen anualmente como SO₂ en el agua de lluvia se correlacionan con la distribución de las áreas industriales y de la intensidad de la combustión de carbón y, en particular, de petróleo. En las regiones industriales son comunes cantidades de 100 kg de S ha⁻¹ año⁻¹, provenientes de las precipitaciones. Los valores mas usuales en Europa Occidental están en el rango de 15 kg ha⁻¹ año⁻¹. Estas cantidades son adecuadas para los requerimientos de los cultivos, aunque debe recordarse que los sulfatos son fácilmente lixiviados en los suelos. Según Pfaff, (1963), puede resultar un balance negativo en los suelos de regiones donde se verifican altos niveles de S aportados por la atmósfera (ver punto 8.3.1). Una alta proporción de S puede estar presente en la atmósfera en forma gaseosa, como SO₂, que puede ser aprovechado directamente por las plantas (De Cormis, 1968; Faller et al., 1970). Oxid²os de S y N, (NO₂ y SO₂), principalmente originados de la combustión de combustibles fósiles, pueden reaccionar con el agua atmosférica para formar ácidos (H₂SO₄, H₂SO₃, HNO₃ y HNO₂). La lluvia ácida así producida puede tener un pH muy bajo, menor que 4³; creyéndose que es particularmente dañina para el crecimiento y la vitalidad de las coníferas.

Tabla 6.9. **Cantidad de nutrientes vegetales suministrados por la precipitación en dos sitios en Noruega** (Lag, 1978).

Localidad	Precipitación	S	Cl	N-NO ³	N-NH kg ha ¹ año ³	Na	K	Mg	Ca
Vågåmo	294	0.9	0.4	0.1	0.1	0.4	0.3	0.2	1.2
Lista	1871	19.2	264	3.5	2.8	147	8.6	17.8	14.2

Tabla 6.10. **Cantidad de nutrientes vegetales en la atmósfera y cantidades suministradas por la precipitación bajo condiciones de Europa Central** (Riehm y Quellmalz, 1959).

	S	Cl	N-NO ³	N-NH kg ha ¹ año ³	Na	K	Mg	Ca
Precipitación	8-13	4-6	1-3	2-4	2-4	1-2	2-3	8-16
Atmósfera	10-20	4-8	-	4-7	2-4	1-2	1-3	2-5

6.2 Fertilizantes minerales, abonos y técnicas de fertilización

6.2.1 Fertilizantes minerales

En muchos suelos la velocidad de remoción de los nutrientes por la absorción de los cultivos, lixiviación o denitrificación, es superior a la de liberación de nutrientes por la mineralización de materia orgánica y la intemperización de los minerales del suelo. Resulta así un balance negativo de nutrientes, a no ser que estos sean aplicados bajo la forma de fertilizantes o abonos para compensar esa diferencia. Generalmente, cuanto mas intensivo es un sistema de cultivo, mas altos son los rendimientos y mayor será la cantidad de nutrientes a aplicar al suelo a fin de mantener su fertilidad. Para la mayoría de los suelos el uso de fertilizantes inorgánicos es así casi esencial, resultando en un gran mercado con una amplia variedad de fertilizantes de diferentes grados y relaciones de nutrientes. Está fuera del alcance de este libro discutirlos en detalle; pero se desarrollará un breve relevamiento de los fertilizantes mas importantes. En los párrafos siguientes se considerarán los fertilizantes mas comunes, tratando cada nutriente en forma individual.

Los fertilizantes que contienen los nutrientes N, P y K son rápidamente absorbidos y requeridos en grandes cantidades por los cultivos. El N se suministra principalmente bajo las formas de nitrato, amonio o urea. Algunos fertilizantes mas especializados contienen N bajo formas mas insolubles, tales como la urea-formaldehído o la isobutilidi-urea. Estas formas son fuentes de liberación retardada de N. Los fertilizantes fosfatados generalmente contienen P bajo la forma de fosfato. En un numero pequeño

de fertilizantes fosfatados el P está presente bajo la forma de polifosfatos. Un criterio importante para el uso de los fertilizantes fosfatados es su solubilidad. El superfosfato, por ejemplo, es muy soluble en agua, mientras que las rocas fosfatadas molidas son muy insolubles en ese medio. El potasio se aplica a los suelos principalmente bajo las formas de cloruro o sulfato. El nitrato de K y el polifosfato de K tienen un rol secundario. Los fertilizantes azufrados pueden obtenerse bajo las formas de sulfato de amonio, superfosfato simple o sulfato de K. Además de suministrar S, estos fertilizantes son una fuente de N, P y K respectivamente. El Ca y el Mg son aplicados como sulfatos o bajo las formas de carbonatos u óxidos. Estos dos últimos compuestos tienen una reacción alcalina y por lo tanto son también usados para aumentar el pH del suelo (ver punto 11.3.3).

Aunque los fertilizantes inorgánicos mas importantes, tales como el sulfato de amonio, el nitrato de Ca y el cloruro de K, son sales de reacción neutra, pueden afectar el pH del suelo por su reacción fisiológica. Los nitratos, cuando son asimilados (reducidos) por las raíces de las plantas o los microorganismos, liberan un oxhidrilo OH^- (HCO_3^-) por cada NO_3^- reducido (ver punto 3.3.2). Una porción de este OH^- (HCO_3^-) se libera en el medio³ radicular o rizósfera, aumentando el valor del pH (Kirkby y Mengel, 1967). Por esta razón se considera a los fertilizantes de NO_3^- como fisiológicamente alcalinos. El caso del NH_4^+ es inverso al descrito para los NO_3^- . La absorción³ de N-NH_4^+ resulta en la liberación de un H^+ . Los fertilizantes amoniacales, tales como el sulfato de amonio, tienen por lo tanto una reacción fisiológica ácida. Los fertilizantes potásicos, como el cloruro de K y el sulfato de K, tienden a ser neutros en sus reacciones.

Los fertilizantes que contienen solo uno de los tres nutrientes principales (N, P o K), son llamados fertilizantes simples. Ejemplos típicos de este grupo son el superfosfato para el P, el cloruro de potasio para el K y el nitrato de amonio para el N, y una mezcla de nitrato de amonio con carbonato de Ca, llamada nitrato amónico cálcico. Los fertilizantes mezcla o compuestos contienen dos o mas de los nutrientes principales N, P y K. Los fertilizantes N-P-K muy comúnmente difieren en sus relaciones N-P-K. Un compuesto 15-15-15 significa que la relación N-P-O₂-K-O es 1-1-1, y que la concentración de los compuestos sobre el peso total es 15% de N, 15% de P₂O₅ y 15% de K₂O. Como muestra el ejemplo, el contenido de nutrientes de un fertilizante simple o compuesto se expresa corrientemente en términos de porcentaje de P₂O₅ y K₂O, y no del elemento simple, excepto en el caso del N, que es considerado como tal.

6.2.2 Abonos orgánicos y residuos de cultivos

Los abonos orgánicos se originan generalmente de los residuos de las plantas y de los desperdicios de la vida animal. Son ricos en agua y en compuestos carbonados, pero usualmente son comparativamente pobres en nutrientes inorgánicos. El estiércol es uno de los abonos orgánicos mas importantes. Este es una mezcla de paja parcialmente descompuesta conteniendo heces y orina. En años recientes ha habido una disminución en su uso dado que los métodos modernos de manejo de rodeos tienden a usar poco o nada de paja en las camas de los establos, produciéndose así un aumento en la producción de barros de establo.

El contenido de nutrientes de los abonos orgánicos puede variar ampliamente, dependiendo en gran medida de la fuente de los mismos y del contenido de humedad. Algunos valores promedio para un grupo de abonos orgánicos se exhiben en la Tabla 6.11. Las cantidades relativas de los nutrientes principales difieren notablemente.

El abono de corral es comparativamente pobre en fosfatos cuando contiene una alta proporción de paja. Los barros cloacales son pobres en K, ya que este se pierde durante su preparación.

Tabla 6.11. **Contenido de nutrientes en abonos orgánicos.**

	Humedad ... % ...	N	P	K	Ca	Mg
		% de materia fresca				
Estiércol de corral	76	0.50	0.11	0.54	0.42	0.11
Barros de vacuno	93	0.31	0.07	0.32	0.11	0.04
Barros de cerdos	97	0.20	0.10	0.20	—	—
Barros domiciliarios	55	0.83	0.22	0.04	0.07	—

El contenido de nutrientes de los barros cloacales es a menudo difícil de determinar dado que estos pueden variar considerablemente en su contenido de agua. Por esta razón Vetter y Klasink, (1977, han propuesto el cálculo de la cantidad de nutrientes vegetales 'producidos' por los animales de chacra sobre la base de un número de animales. En este cálculo, una vaca o un cerdo adulto o cien gallinas son considerados como una unidad de abono animal. Esta unidad es tal que cada grupo animal produce aproximadamente la misma cantidad de nutrientes vegetales. En la Tabla 6.12, se muestra la cantidad resultante de un ciclo de un año. Puede observarse que la cantidad de N producida por unidad es aproximadamente la misma para los tres grupos de animales, pero hay diferencias para el K, P ó Mg que resultan del tipo de alimentación, diferente en cada animal. Los forrajes verdes son ricos en K y producen contenidos relativamente altos de K en los barros. Por otra parte los cereales son ricos en P y dado que son la principal fuente de alimentos de cerdos y gallinas, los barros del encierro de estos animales tienen una alta concentración de P. En áreas de granja intensiva se producen cantidades enormes de abonos que pueden conducir a una sobre fertilización de los suelos y resultar en problemas de polución (Fürchtenicht et al, 1978).

Tabla 6.12. **Cantidad de nutrientes vegetales excretadas por una 'unidad de abono animal', por año** (Vetter y Klasink, 1977).

	N	P	K	Mg
	kg año ⁻¹			
Vacuno (1 animal)	77	18	90	6.6
Cerdos (7 animales)	75	29	34	5.4
Aves (100 animales)	80	32	32	4.2

El valor de los abonos orgánicos no puede determinarse simplemente por el análisis de la cantidad total de nutrientes. La disponibilidad de nutrientes para un cultivo es altamente importante y ésta puede obtenerse únicamente por ensayos de campo. La mayor parte del N de los abonos se presenta en forma de compuestos orgánicos. En los barros, cerca de la mitad del N total consiste en NH₄⁺, siendo el remanente formas orgánicas. El NH₄⁺ está disponible en forma inmediata para el cultivo, mientras que cerca del 25 % del N orgánico puede ser mineralizado. Las restantes fracciones orgánicas

de N parecen ser extremadamente estables, como se ha demostrado por Amberger et al, (1982). La Tabla 6.13 muestra que el pH de los barros es mayor que 7, significando que el NH_4^+ presente es susceptible de perderse por volatilización. Pueden ocurrir pérdidas elevadas de NH_3 si los barros son aplicados en días soleados y no son incorporados al suelo.

Tabla 6.13. **Contenidos de N, pH y materia seca de los barros. El contenido de N está basado en el 10 % del peso seco** (Amberger et al, 1982).

Fuente	pH	MS	N Total	NH_4^+	NO_3^-	N mineralizable
		 g kg ⁻¹	 % del N orgánico			
Vacuno	7.5	62	4.4	1.9	Trazas	27
Cerdos	7.2	49	8.6	5.7	Trazas	17
Aves	7.3	193	7.1	4.8	Trazas	22

Los compuestos orgánicos de N de los estiércoles son mucho mas resistentes a la descomposición; cerca de un tercio del N es liberado fácilmente (Cooke, 1972). El N remanente puede permanecer en el suelo durante un tiempo relativamente largo. Sluijsmans y Kolenbrander, (1977), enfatizan que el efecto directo del N de la materia orgánica depende mucho del contenido en N mineral y urea. Esto contribuye cerca del 10% del total de N del estiércol. El remanente del N del estiércol es de naturaleza orgánica y se mineraliza gradualmente en el suelo. El P en el estiércol está presente principalmente bajo la forma orgánica y cerca de la mitad del total del P presente se vuelve rápidamente disponible para los cultivos. En contraste con los otros nutrientes principales, el K es casi totalmente soluble en agua y, por lo tanto, fácilmente disponible. De acuerdo con Cooke, (1972), en general 25 t de estiércol ha⁻¹ suministran al primer cultivo del primer año cerca de 40 kg de N, 20 kg de P y 80 kg de K. Esto no representa una cantidad adecuada de N para alcanzar un rendimiento aceptable en la mayoría de los cultivos. Lo mismo puede decirse para el K, salvo para la mayoría de los cultivos de cereales (ver Tabla 6.2).

La tasa de descomposición de la materia orgánica del suelo depende mucho del tipo de materia orgánica y especialmente de la proporción de sustancias no hidrolizables. Estas son relativamente altas en el estiércol y relativamente bajas en la materia verde fresca, estando la paja entre ambos extremos. La Figura 6.5 muestra la descomposición de tres materiales orgánicos en un período de ocho años (Sluijsmans y Kolenbrander, 1977). Es obvio que el 80% del material verde fresco, por ejemplo hojas de Remolacha azucarera, se descompuso durante el primer año después de la aplicación. Por otra parte, solo cerca del 50 % del estiércol y del 60 % de la paja se descompuso durante ese período. Para la fertilidad del suelo el valor del estiércol en gran medida resulta de los efectos acumulativos de aplicaciones sucesivas y en la mejora de la estructura del suelo. Además de la estructura del suelo, el poder de suministro de N al suelo mejora con las sucesivas aplicaciones de manera que un tratamiento con estiércol puede ser superior a cantidades equivalentes de fertilizantes minerales (Cooke, 1977).

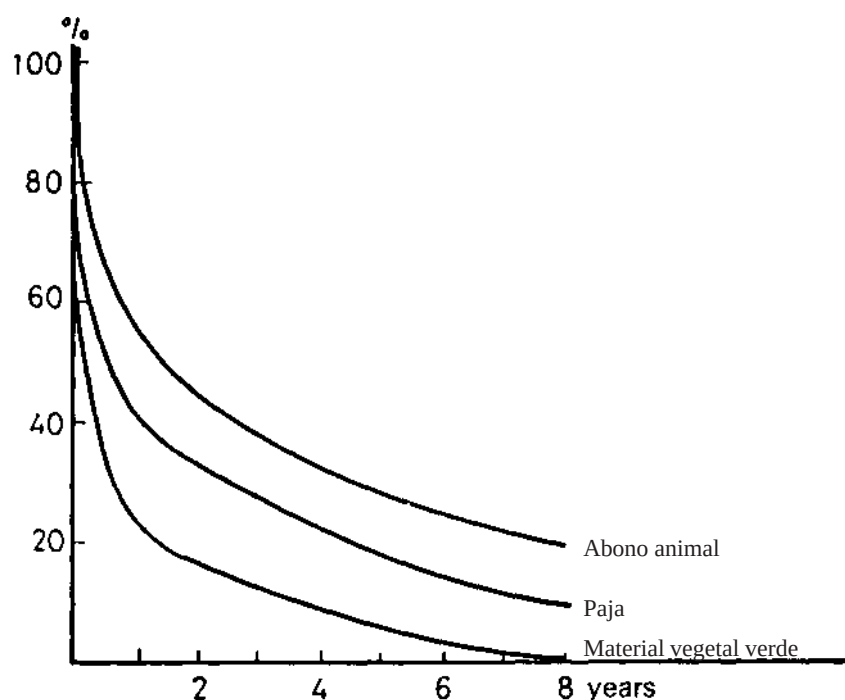


Figura 6.5. Tasa de descomposición del estiércol, paja y material vegetal verde. (Sluijsmans y Kolenbrander, 1977).

El valor de aplicar paja a los suelos es dudoso. Los nutrientes presentes en la paja, tales como K y P, están normalmente disponibles. Sin embargo las aplicaciones de paja pueden influir en el ciclo del N en el suelo y a menudo conducen a una reducción del N disponible. El hecho que durante la descomposición de la paja una parte del N inorgánico se fija bajo formas orgánicas por los microorganismos del suelo es un concepto generalizado. (Terman y Brown, 1968; Myers y Paul, 1971). Tomar y Soper, (1981), aplicaron paja junto con urea marcada y comprobaron que se inmovilizaba marcadamente el fertilizante nitrogenado agregado. La habilidad de la cebada para utilizar el N decrecía cuanto mas cerca estaba de la paja y de la urea. Biederbeck et al., (1980), comparando el efecto de aplicar o quemar la paja durante 20 años, bajo las condiciones climáticas de Saskatchewan, encontraron que incorporar la paja durante la primavera mejoraba la estructura del suelo y disminuía la erosión, en comparación con el quemado de la paja. El quemado de la paja resultaba en un aumento del P disponible y del NH_4^+ intercambiable en el suelo. Los tratamientos de quemado de la paja produjeron rendimientos algo más altos que los de aplicación de paja, aunque las diferencias no fueron significativas. Bachthaler y Wagner, (1973), conduciendo aplicaciones de paja en varios sitios de Bavaria, reportaron que en los suelos microbiológicamente activos las aplicaciones de paja generalmente aumentaban los rendimientos de los cultivos. En los suelos fríos y secos en cambio, las aplicaciones de paja resultaban en depresiones de los rendimientos. En este contexto, el hallazgo de Graff y Kühn, (1977), es de interés, dado que estos investigadores reportaron que el efecto detrimental de la aplicación de paja, sobre los rendimientos se aliviaban mucho si la paja era descompuesta por lombrices.

6.2.3 Fertilizantes líquidos

En años recientes la aplicación de fertilizantes fluidos se ha vuelto muy común. En el termino fluidos se incluyen los líquidos, donde el fertilizante está completamente disuelto, y las suspensiones, donde el fertilizante está presente bajo la forma de una suspensión. Los fertilizantes líquidos son generalmente mas fáciles de transportar que los solidos a causa de que tienen menos inconvenientes de manipuleo y de mano de obra y aplicación. Una ventaja adicional es su homogeneidad y la distribución pareja que puede lograrse cuando se aplican al suelo. Los mas importantes fertilizantes líquidos nitrogenados son el amoníaco anhidro y las soluciones amoniacales.

El amoníaco anhidro es el fertilizante nitrogenado liquido mas simple. Consiste simplemente en NH_3 en estado liquido, bajo presión. Es un fertilizante de alto grado, con 82 % de N. Esta alta concentración es una considerable ventaja en términos de costos de transporte. Por otra parte, el liquido bajo presión requiere precauciones especiales de manipuleo, así como equipo adecuado para su transporte y aplicación. Su uso esta a menudo restringido. Se usa un equipo especial de inyección para aplicarlo al suelo a una profundidad entre 15 y 20 cm, para evitar las perdidas por volatilización.

Las soluciones amoniacales son soluciones acuosas que tienen cerca del 25 % de NH_3 . Esta solución se encuentra a muy baja presión lo que la hace fácil de manipular y aplicar, sin necesitar de costosos equipos necesarios para el NH_3 anhidro. Debe recordarse, sin embargo, que el las soluciones de NH_3 acuoso son fertilizantes de bajo grado, de solo 21 a 29 % de N. También debe asegurarse su aplicación debajo de la superficie del suelo, para evitar perdidas por volatilización.

En años recientes otras «soluciones nitrogenadas» han sido desarrolladas por el organismo Tennessee Valley Authority (TVA), en Estados Unidos. Las llamadas soluciones de 'baja presión' se fabrican con urea y nitrato de amonio con 30 a 40 % de N. Tienen la ventaja de ser mas concentradas que las soluciones de NH_3 acuoso y ser mucho mas fáciles de manejar. Soluciones 'sin presión' que se originan directamente de la urea y el nitrato de amonio contienen menos del 30 % de N. El uso de nitrato de amonio y urea en solución se basa en el hecho de que esta mezcla tiene una solubilidad mas alta que cualquiera de sus componentes individuales.

Las soluciones que contienen N y P han sido usadas en EE.UU. desde los inicios de la década del 50. Estas soluciones fueron en principio producidas neutralizando ácido orto-fosfórico con sales amoniacales para producir fosfatos mono y diamónico; los grados estándares de estos compuestos eran 8-24-0 (8 % de N, 24 % de P_2O_5 , 0 % K₂O). Mas recientemente, la sustitución de los polifosfatos por ortofosfatos ha hecho posible el despacho de fertilizantes de alto grado. El componente básico de estas soluciones es el ácido superfosfórico, de alto contenido de P_2O_5 , con un alto grado de ácido ortofosfórico y una serie de ácidos polifosfóricos. La proporción de cada uno depende de la concentración de P_2O_5 ; a medida que aumenta, la proporción de ácidos de cadenas mas largas se incrementa reduciéndose el contenido de orto-ácidos. Esto se ilustra en la Figura 6.6 (Slack, 1967). El ácido super-fosfórico se neutraliza por la adición de iones de amonio (amoniación) y de esta manera pueden obtenerse soluciones N-P con grados de 10-34-0 y 11-37-0, dependiendo del contenido de P del ácido super-fosfórico utilizado.

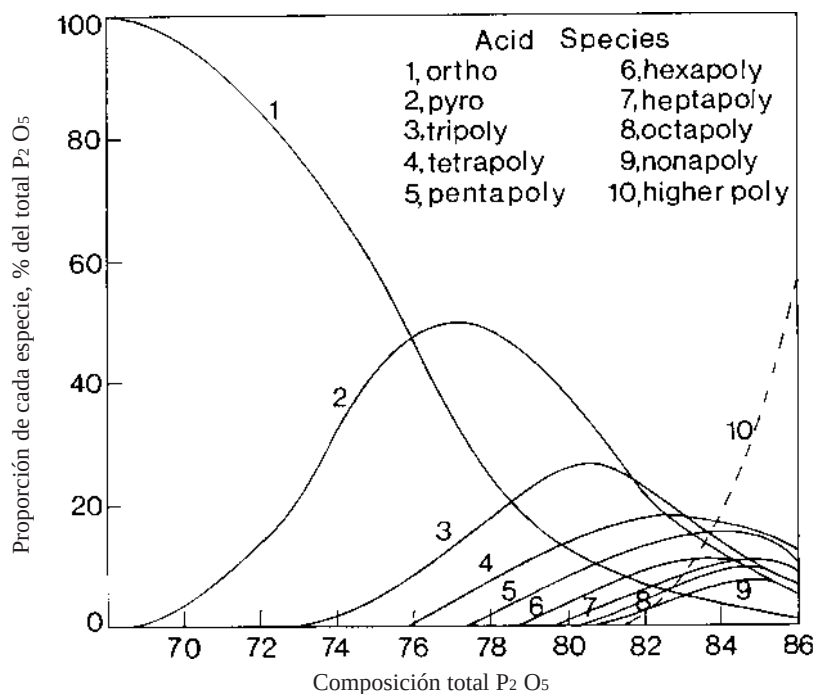


Figura 6.6. Proporciones de equilibrio de especies de ácido fosfórico en un sistema $P_2O_5-H_2O$ a altas concentraciones de P_2O_5 (Slack, 1967).

Estos grados están basados en una temperatura de cristalización de 0 °C. Esta es la temperatura a la que comienza la precipitación de los cristales por saturación de la fase líquida. A medida que se requieren grados cada vez mas altos de nitrógeno de los fertilizantes, las soluciones de N-P son suplementadas con mezclas de urea disuelta mas nitrato de amonio, con 28 a 32 % de N. Se obtienen así soluciones de variadas concentraciones de N-P. Los polifosfatos tienden a quelatar metales pesados y Mg, siendo una ventaja adicional de las soluciones de N-P basadas en ácido poli-fosfórico, en razón de que la ausencia de impurezas de Mg, Fe y otros metales pesados evita la precipitación de los polifosfatos. Desafortunadamente, la adición de KCl a las soluciones N-P genera precipitaciones. En las soluciones que contienen nitratos, el KNO_3 se cristaliza. Según Hignett, (1971), las soluciones N-P-K que contienen nitratos tienen un grado máximo 7-7-7, (7 % de N, 7 % de P_2O_5 , 7 % K₂O) mientras que las soluciones que contienen solo urea como componente nitrogenado pueden llegar a un grado 9-9-9, a la temperatura de cristalización de 0 °C. La preparación de soluciones adecuadas de N-P-K con CLK es, entonces, difícil. Pueden obtenerse soluciones P-K de alto grado por neutralización de ácido super-fosfórico con KOH. Sin embargo, el alto costo del KOH encarece el producto final, lo que representa una gran desventaja. Por esta razón, la mayoría de los agricultores utilizan los fertilizantes líquidos N y N-P, aplicando el K bajo formas solidas.

Se han conducido investigaciones para desarrollar suspensiones donde el KCl está presente como cristales finamente divididos y estabilizados por la adición de arcillas al 1-3 % como componente en suspensión. Según Slack, (1967), con esta técnica pueden obtenerse grados altos, del orden de 15-15-15 y 10-30-10. Las suspensiones «slurry» no son fáciles de conducir, y por esta razón su uso es limitado.

Los fertilizantes líquidos son mas fáciles de manejar y de aplicar que los sólidos, siempre que el equipamiento adecuado esté disponible. Una vez puestos en contacto con el suelo, los fertilizantes líquidos se comportan comparativamente de la misma forma que los sólidos. Generalmente no hay diferencias observables en el crecimiento y rendimiento de los cultivos.

6.2.4 Técnicas de aplicación

Uno de los aspectos mas importantes del uso de los fertilizantes es el conocimiento de su oportunidad de uso. Esto depende en principio de los cultivos y de la movilidad de los nutrientes en el suelo. El potasio y los fosfatos, difícilmente lixiviables en los suelos medios y de texturas mas finas, son a menudo aplicados en otoño para ser incorporados en primavera. Por el contrario, los fertilizantes nitrogenados, susceptibles de lixiviarse, son aplicados principalmente en primavera y en cobertura durante el crecimiento vegetativo. Bajo condiciones climáticas sub-húmedas, algo del N requerido por el cultivo puede aplicarse en otoño para el cultivo siguiente de primavera. El fertilizante nitrogenado se incorpora profundamente en el suelo, de modo que esté disponible en la zona radicular durante el año siguiente.

En muchos casos no es oportuno aplicar todo el N en una sola dosis, sino mas bien dividir la dosis total en dos o mas aplicaciones. Este tipo de tratamiento nitrogenado es común en cultivos intensivos de alto rendimiento y donde se aplican grandes cantidades de nutrientes. Tanto en Japón, para el arroz, como en Europa, para el trigo, la aplicación dividida es una técnica de fertilización bien conocida. Las dosis de aplicación de fertilizantes nitrogenados para trigo están en el orden de 100 a 160 kg de N ha⁻¹, a veces dividida en tres o cuatro aplicaciones. La ultima aplicación, en estado de floración, es particularmente importante para promover el llenado del grano y obtener además un mayor tenor de proteína (ver punto 5.1.3). El tratamiento con N para los cultivos de invierno como trigo de invierno o colza de invierno, puede dividirse en aplicaciones de otoño y primavera. Esta practica es común en el Medio-Oeste de EE.UU.(Indiana), donde la aplicación de otoño es necesaria para promover un buen crecimiento del trigo de invierno (Huber et al, 1980). El suministro óptimo de N en este estadio reduce el peligro de la podredumbre de la corona *Ophiobolus graminis*. El efecto benéfico de dividir las aplicaciones de N en el ciclo anual de una pastura ha sido reportado por Brockman, (1974).

La mayor parte de los fertilizantes sólidos se aplican al voleo, distribuidos sobre el suelo en forma uniforme. En suelos con pobre estado nutricional, la aplicación en hileras o bandas puede a menudo producir mejores resultados. Lo mismo puede decirse para suelos que fijan grandes cantidades de nutrientes. El desparramado de los fertilizantes fosfatados permite el máximo contacto entre las partículas de suelo y el fertilizante, de tal modo que promueve el fijado del nutriente. Si el fertilizante se coloca en una banda, (aplicación localizada), se reduce el contacto entre el fosfato y la partícula del suelo con propiedades fijadoras. La fijación del suelo disminuye si la banda se ubica cerca de la semilla, de manera que quede accesible para las raíces en desarrollo una zona de alta concentración de fertilizante. El efecto de localización del fosfato es particularmente notable en suelos donde el P es el nutriente limitante, (Reith, 1972). Tomar y Soper (1981), reportaron que al colocar urea en una banda a la profundidad de 10 cm mejoraba considerablemente la utilización del N por el cultivo, comparado con una aplicación al voleo. En suelos deficientes en potasio, la localización del potasio tiene resultados a menudo superiores a la aplicación al voleo. En sitios con deficiencias de fósforo o potasio, la aplicación de fertilizantes debería realizarse en primavera, cuando la demanda es alta. La aplicación en otoño

favorece la fijación de los nutrientes en razón de que las raíces en ese momento no realizan una demanda importante de los mismos.

6.2.5 Aplicación foliar

Las hojas y otros órganos aéreos de las plantas son capaces de absorber nutrientes en forma gaseosa (CO_2 , O_2 , SO_2) a través de los estomas. Pero la absorción de nutrientes de una solución está limitada por la cutícula que recubre la epidermis externa de las plantas. Esta consiste en un film ceroso que alterna con lamelas de cutina. La cutina en si misma es un condensado de C_{18} -hidroxi ácidos grasos de naturaleza hemi-hidrofílica (Franke, 1967). La cutícula es así solo parcialmente permeable al agua y a los solutos disueltos. Aquellos nutrientes que pueden absorberse pueden contribuir a satisfacer la demanda nutricional de la planta. La absorción de nutrientes por los tejidos foliares es mas afectiva cuanto mas tiempo la solución nutritiva permanece bajo la forma de un fino film sobre la superficie foliar. En los días cálidos y claros, cuando la evaporación es alta, el agua de una pulverización foliar puede evaporarse fácilmente acumulándose las sales en la superficie foliar sin ser absorbidas. Este efecto puede causar quemado y arrugado de la hoja. Tal efecto deletéreo puede evitarse usando soluciones de baja concentración, entre 2 a 5 %, y pulverizar en días frescos y nublados o al atardecer. Para obtener una película superficial fina y proveer así una buena superficie de contacto, a las soluciones de asperjados foliares suelen agregarse agentes que reducen la tensión superficial del agua.

Básicamente el proceso de absorción de un nutriente a través de las células foliares es similar a la absorción por las células de la raíz. El paso principal del proceso es el transporte a través de la membrana biológica o plasmalema (ver punto 3.1.4). El transporte a través del plasmalema es un proceso activo para la mayoría de los nutrientes, por lo tanto el proceso esta influido por el estado fisiológico de la hoja. En los tejidos foliares, en contraste con la raíz, este proceso de absorción activa no es usualmente limitante en la absorción de iones. La tasa de absorción es controlada por la difusión de los nutrientes desde el film de agua de la superficie foliar, a través de la cutícula, y desde el material de la pared celular al plasmalema.

Las aplicaciones foliares de nutrientes pueden ser muy eficaces bajo ciertas condiciones, pero debería tenerse en cuenta que, en general, las hojas solo son capaces de absorber cantidades relativamente pequeñas de nutrientes en relación a la demanda de las plantas. Este es el caso particular de los micronutrientes, que las plantas requieren en bajas cantidades en relación a los macronutrientes. Las aplicaciones foliares de N, P y K no son, por lo tanto, comunes en la practica. Para el N, la forma mas común de aplicación foliar es la urea, que puede absorberse y metabolizarse en el tejido foliar. Según Franke (1967), la urea mejora la permeabilidad de la cutícula favoreciendo así las condiciones para la difusión. Mathur et al, (1968), reportaron que pulverizar urea en algodón resultó en un incremento significativo del rendimiento y que la aplicación foliar era superior a la aplicación al suelo. En suelos con baja disponibilidad de N, según Walter et al., 1973, se obtuvieron incrementos de rendimiento y mejoras en la calidad de uvas con aplicaciones foliares de urea. Pueden encontrarse muchas citas de estos efectos, pero tales resultados no pueden generalizarse. En la práctica agrícola resulta difícil distinguir entre la absorción foliar y la de las raíces. Por mejor que se aplique la urea a las hojas, siempre puede caer al suelo e incorporarse a través de las raíces.

La aplicación foliar es particularmente útil bajo condiciones en que la absorción de nutrientes desde el suelo está restringida. Este es a menudo el caso de los metales pesados, tales como Fe, Mn, Zn y Cu. Estos nutrientes son frecuentemente fijados por las partículas del suelo y por esta razón están difícilmente disponibles a las raíces. En tales sitios la aplicación foliar bajo la forma de quelatos o sales inorgánicas es una valiosa herramienta para combatir las deficiencias de esos nutrientes (Tukey et al., 1962). En la medida en que los micronutrientes son requeridos en pequeñas cantidades, las aspersiones foliares aplicadas una o dos veces en el momento adecuado son útiles para satisfacer las demandas del cultivo. Las pulverizaciones foliares de nutrientes se usan particularmente en árboles frutales, dado que a menudo éstos profundizan sus raíces de tal manera que los fertilizantes aplicados a la superficie del suelo pueden ser de escasa utilidad, sino mas bien para los cultivos de cobertura. Así Cooke, (1972), reportó que la aspersión de urea a las hojas fue muy efectiva para aplicar N en manzano en lotes sembrados con gramíneas, donde los árboles a menudo sufren de deficiencias de N. Desórdenes fisiológicos tales como el 'bitter pit' (corazón amargo) en manzano, resultantes de deficiencias de Ca, pueden aliviarse en alguna medida con la aspersión de los frutos con una solución de una sal de Ca, debiendo realizarse varias aplicaciones (Schumacher y Frankenhauser, 1968).

6.2.6 Relaciones de nutrientes y recomendaciones

Como ya se señaló en el Capítulo 5 (ver punto 5.2.4), el efecto máximo de un nutriente en particular puede esperarse solo si el suministro de los otros nutrientes es el adecuado. Por esta razón es importante la relación en la cual se aplican los nutrientes como fertilizantes. Esta relación depende de un numero de factores que incluyen el estado nutricional de suelo, los requerimientos del cultivo y el manejo del mismo. Si un suelo es pobre en un nutriente en particular, por ejemplo en P, deberían ser obviamente aplicados fertilizantes con abundante proporción de P. Para deficiencias extremas en P o en K, se recomiendan frecuentemente las aplicaciones de fertilizantes simples para elevar el estado de fertilidad del suelo a un nivel satisfactorio. Este es el caso frecuente cuando ambos nutrientes son fijados por los minerales del suelo.

En los suelos con un alto nivel de fertilidad, la absorción de nutrientes por el cultivo se corresponde muy cercanamente con las demandas del mismo. Así, en alguna medida, la relación de absorción de los nutrientes en esas condiciones puede utilizarse para calcular las dosis de aplicación de esos nutrientes. La relación de las cantidades absorbidas de N, P y K para los cereales está en el orden de 1:0,3:0,8, mientras que para remolacha azucarera y patata es 1:0,3:1,8. Por lo tanto para los cereales se recomiendan fertilizaciones con nutrientes en relaciones cercanas a 1:0,5:1, mientras que para remolacha azucarera y patata se recomiendan relaciones con mayor proporción de K. La relación de absorción de N-P-K para los materiales vegetativos de plantas tales como gramíneas, tréboles o alfalfas, se aproximan a 1:0,15:1,1. En los tréboles y alfalfas, el N es principalmente suministrado por la fijación simbiótica del N y por esta razón solo P y K son normalmente aplicados en cantidades elevadas. Las cantidades de fosfatos requeridas por los cultivos son mas altas que las cantidades indicadas por la remoción de los fosfatos y las relaciones N-P-K, debido a que una cantidad sustancial del fertilizante fosfatado se fija en el suelo. La fijación de fosfatos es particularmente alta en suelos ácidos y puede llegar al 50 % del P aplicado, mientras que para los suelos neutros se estima un valor de 20 % (Sturm e Isermann, 1978).

Al calcular las relaciones de nutrientes adecuadas para la aplicación de fertilizantes minerales también deben tomarse en cuenta las practicas agrícolas. La rotación de los cultivos es importante

dado que los residuos de los cultivos pueden influir considerablemente en la cantidad de nutrientes requeridos por el siguiente. La paja de cereal, por ejemplo, contiene cerca de 17 kg de N ha⁻¹, 3 kg de P ha⁻¹ y 30 kg de K ha⁻¹, que si son enterrados constituirán una fuente útil de K para el cultivo siguiente, pero necesitará de una fuente adicional de N mayor a la normal pues la aplicación de N será utilizado por las bacterias del suelo para descomponer la paja o denitrificar. Las hojas de remolacha azucarera sin cosechar son una buena fuente de nutrientes, aportando cerca de 100 kg de N ha⁻¹, 10 kg de P ha⁻¹ y 100 kg de K ha⁻¹. Estos nutrientes pueden usarse por el próximo cultivo. Por otra parte la remolacha azucarera es un cultivo de alta demanda de nutrientes, particularmente de K. Si éste no ha sido suministrado, el cultivo subsiguiente puede necesitar mas K que si le hubiese seguido un cultivo con una baja demanda del nutriente.

En las pasturas pastoreadas, una proporción importante de nutrientes puede ser reciclada por los animales. Los animales de pastoreo pueden retornar a las pasturas entre 75 y 80 % del fosfato y del potasio absorbidos de la pradera. La relación de nutrientes aplicados a una pastura debería por lo tanto tener una baja proporción de estos nutrientes (Bergmann, 1969).

La relación de nutrientes en los fertilizantes también debería tener en cuenta el grado de intensificación agrícola. Si los niveles de rendimiento y el grado de intensificación son altos, la proporción de nutrientes que origina el suelo suele ser pequeña, lo que es particularmente importante para el K. En sistemas extensivos el K es largamente provisto por el suelo. Según Cooke (1974), los fertilizantes potásicos son cada vez mas necesarios allí donde se intensifica la agricultura. Esto se refleja muy bien en las relaciones de nutrientes fertilizantes utilizadas en diferentes regiones del mundo mostradas en la Tabla 6.14. El relativamente alto consumo de fosfatos en Oceanía resulta de las pasturas de Nueva Zelanda y Australia.

Tabla 6.14. **Relaciones de nutrientes fertilizantes usados en 1972 en varias regiones del mundo** (FAO, 1972).

	N	P O 2 5	K O 2
Europa occidental	1	0.82	0.71
Norte América	1	0.61	0.53
Oceanía	1	8.3	1.40
Latino América	1	0.70	0.47
Cercano oriente	1	0.42	0.03
Lejano oriente	1	0.33	0.20
Africa	1	0.77	0.44

Una sencilla regla se ha utilizada por muchos años como método para aconsejar el uso de fertilizantes y solo recientemente se ha intentado una aproximación cuantitativa. El Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, en los Boletines de Recomendaciones de Fertilización (1973), publicados en Inglaterra, ha provisto un índice muy útil de métodos para recomendar aplicaciones de fertilizantes para un gran numero de cultivos templados producidos en suelos diferentes. La base de estas recomendaciones surge de numerosas fuentes y de años de experiencias de recomendaciones. Estos están apoyados por datos analíticos de suelos. Para un suelo determinado, cada nutriente está dado por un numero índice que representa el grado de disponibilidad del nutriente. Para P, K y Mg el índice va de 0 a 9, basado en la estimación del nutriente disponible en el suelo por un extractante

adecuado. Se utilizan métodos estándares: en el caso del P, se usa el bicarbonato de Na a pH 8,5; mientras que los índices de Ca y Mg se obtienen de extractos de nitrato de amonio M. La Tabla 6.15 muestra los índices de estos nutrientes en relación a los niveles disponibles en el suelo. El 0 es el índice mas extremadamente bajo y 9, el extremadamente alto. Los niveles críticos usualmente están entre 1 y 2, en el orden de 15 ppm de P, 120 ppm de K y 50 ppm de Mg. Por debajo de estos valores hay una fuerte posibilidad de deficiencia de nutrientes. Para el N el índice tiene una escala de 0 a 5, estando basado en el sistema agrícola y la historia del cultivo. En algunos casos el requerimiento de fertilizantes nitrogenados se ajusta luego de acuerdo al promedio de lluvias de verano, a la profundidad y textura del suelo, y a la precipitación invernal.

Un ejemplo de la aplicación del sistema de índices a los requerimientos prácticos del cultivo se muestra en la Tabla 6.16. Esta representa los requerimientos de nutrientes de árboles frutales cultivados sobre suelos arenosos. Además de las figuras de las Tablas 6.15 y 6.16, el Boletín provee de información adicional, aconsejando que fertilizante usar, cuando aplicarlo y otros factores pertinentes al manejo de cada cultivo. El sistema no es una respuesta completa a todos los problemas del cultivo. Por ejemplo el uso del cultivo previo para obtener un índice de N no es enteramente satisfactorio. El análisis del suelo, sin embargo, puede mejorar esta situación (ver punto 2.4).

Un método útil para pronosticar los requerimientos de fertilizantes de los cultivos hortícolas producidos en suelos muy diferentes ha sido desarrollado por Greenwood et al., (1974). Estos investigadores argumentan que mas de veinte cultivos de hortalizas que se cultivan en diferentes suelos del Reino Unido hacen impracticable llevar a cabo pruebas que cubran solo unas pocas combinaciones posibles de suelos y cultivos. Estos por lo tanto han desarrollado un sistema abreviado como método alternativo, donde primero se diseñaron modelos para calibrarse con los datos experimentales, y luego se usaron para predecir respuestas de los cultivos en diferentes situaciones. Fueron llevados a cabo experimentos para caracterizar las respuestas de 22 cultivos a los fertilizantes, de modo que el intento pudiese aplicarse en la practica. El modelo ha probado ser muy valioso en la predicción de fertilizantes N-P-K para cultivos hortícolas en el Reino Unido (Greenwood et al, 1980). Tal estrategia puede ser también valiosa para predecir los requerimientos de los cultivos en producciones agrícolas mas extensivas.

Tabla 6.15. Índices de P, K y Mg en relación a los nutrientes disponibles en el suelo. (Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Boletín Técnico No. 209. Recomendaciones de fertilización. HMSO. 1973).

Índice	P Bicarbonato de Na a pH 8.5 ppm en suelo	K Extracto de nitrato amonio	Mg	Interpretación
0	0 - 9	0 - 60	0 - 25	Deficiencia esperada en cultivos de campo
1	10 - 15	61 - 120	26 - 50	Possible deficiencia cultivos sensibles
2	16 - 25	121 - 240	51 - 100	
3	26 - 45	245 - 400	101 - 175	
8	201 - 280	2410 - 3600	1010 - 1500	Nivel excesivamente alto

Tabla 6.16. **Requerimientos de nutrientes de remolacha azucarera, patata como cultivo principal y cebada de primavera, cultivados en suelos arenosos (kg/ha).** Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Boletín Técnico No 209. Recomendaciones de Fertilización. HMSO. (1973).

Cultivo	Índice	N					P					K					Mg				
		0	1	2	3	4	0	1	2	3	>3	0	1	2	>2	0	1	>1			
Remol.		125	125	100	75	50	188	125	63	38	0	313	188	125	125	94	63	0			
Papa.		225	188	150	100	75	313	250	219	188	125	313	250	250	188	75	38	0			
Cebad		100	75	38	0	0	75	38	38	0	0	75	38	38	0	63	0	0			

6.3 Aspectos generales de la aplicación de fertilizantes

6.3.1 Uso de fertilizantes y producción agrícola

La aplicación de la ciencia de la agricultura ha tenido un enorme impacto en la producción agrícola. Esto puede verse bien en los datos de la Tabla 6.17 que muestra los rendimientos por ha, el consumo de fertilizantes, la producción per capita y el número de personas mantenidas por la producción de una ha de tierra en los últimos 180 años en Alemania (Siemes, 1979). Mientras que al comienzo del siglo XIX una ha de tierra agrícola apenas producía alimentos para una persona, hoy 4,5 personas pueden alimentarse de la producción de una ha. También puede verse de la Tabla 6.17 que la producción per capita no ha cambiado mucho durante este período a causa del alto incremento poblacional. En otros países han ocurrido drásticos incrementos similares. Este aumento de la productividad es un importante logro de la investigación científica, insumo esencial sin el cual el hambre podría haber sido un hecho común en regiones que hoy producen excedentes agrícolas.

Sin duda el aumento espectacular de los rendimientos de los cultivos ha resultado de una combinación de factores que incluyen el mejoramiento fitotécnico, la genética de los cultivares de alto rendimiento, mejoras en los métodos de cultivo, uso de pesticidas y herbicidas y, por último pero no menos importante, la aplicación de fertilizantes. Todos los factores están inter-relacionados. Para obtener los altos rendimientos de los cultivos, cantidades adecuadas de nutrientes deben estar disponibles en el suelo. Este punto ha sido discutido por Greenwood, (1980), en una reciente revisión, quien señala que en el Reino Unido el máximo potencial de producción de cereales está en el orden de las 20 t de materia seca $\text{ha}^{-1} \text{año}^{-1}$, que contienen no menos del 1.5% de N, 0.3% de P y 1.5% de K; lo que representa una absorción por lo menos de 300 kg de N ha^{-1} , 60 kg de P ha^{-1} y 300 kg de K ha^{-1} . En comparación, sin embargo, la mayoría de los suelos del Reino Unido solo pueden liberar por año cerca de 40 kg de N ha^{-1} , 5 kg de P ha^{-1} y entre 10 y 100 kg de K ha^{-1} cuando se cultivan continuamente con trigo. La diferencia para alcanzar el máximo potencial debe cubrirse por medio de la aplicación de fertilizantes. Los altos rendimientos de los cultivos en la agricultura moderna son entonces consecuencia, en gran medida, de la aplicación de los fertilizantes minerales. Estos hallazgos también han sido claramente demostrados por Viets, (1971), en EE.UU., que investigó el efecto sobre el rendimiento de

un numero de cultivos al discontinuar durante un período de solo un año el uso de fertilizantes nitrogenados y fosfatados. La Figura 6.7 ilustra la severa reducción sobre los rendimientos que provocó esta situación.

Tabla 6.17. **Consumo de fertilizantes minerales, rendimientos por ha, producción per capita y numero de personas mantenidas por la producción de una ha en los últimos 180 años. La producción está expresada en «unidades» de grano, que equivalen a una T de granos de cereal** (Siemes, 1979).

Año	Personas mantenidas por 1 ha	Producción per capita «unidad»grano	Rendimiento de grano ha ⁻¹	Consumo fertilizantes kg NPK ha ⁻¹
1800	0.8	0.91	0.73	-
1875	1.3	0.92	1.20	3.1
1900	1.6	1.14	1.84	15.6
1925	2.1	1.09	2.28	43.9
1950	3.3	0.91	2.98	101.9
1975	4.6	0.95	4.43	233.5
1978	4.5	1.03	4.63	255.8

El uso de fertilizantes juega un rol principal en las necesidades universales de aumentar la producción de alimentos y satisfacer la demanda de una población mundial creciente. Esto se demuestra en la Figura 6.8, de un extenso análisis de la FAO (Richards, 1979), de un gran numero de pruebas de campo conducidas en países en desarrollo. La aplicación de fertilizantes resultó en marcados incrementos de rendimientos de los cultivos, para la mayoría de ellos en mas del 100%. La intensidad del uso de los fertilizantes aun difiere considerablemente entre las distintas regiones del mundo (Peter, 1980). Como puede verse en la Figura 6.9, el consumo de fertilizantes por ha y per capita es alto en los países desarrollados (estudio de UNIDO citado por Peter, 1980).

Para obtener respuestas satisfactorias a la fertilización, a menudo se requieren nuevos cultivares. Este es el caso en particular del arroz y del trigo. Los cultivares locales son frecuentemente plantas altas y susceptibles al vuelco, especialmente si se fertilizan con nitrógeno.

Los cultivares modernos enanos son muy resistentes al vuelco y pueden obtenerse altos rendimientos de grano cuando son adecuadamente suministrados con nutrientes. Esto se muestra en la Figura 6.10 (Chandler, 1970). La típica variedad local hindú de trigo, alta, como el cultivar C-306, solo respondió a bajos niveles de aplicación de N; los máximos rendimientos se obtuvieron con 80 kg ha⁻¹ de nutriente. Contrariamente los cultivares mejicanos de tallo rígido, Sonora 64 y Lerma rojo dieron una mayor respuesta al N y cerca del doble de rendimiento de grano con una aplicación de N de 160 kg ha⁻¹.

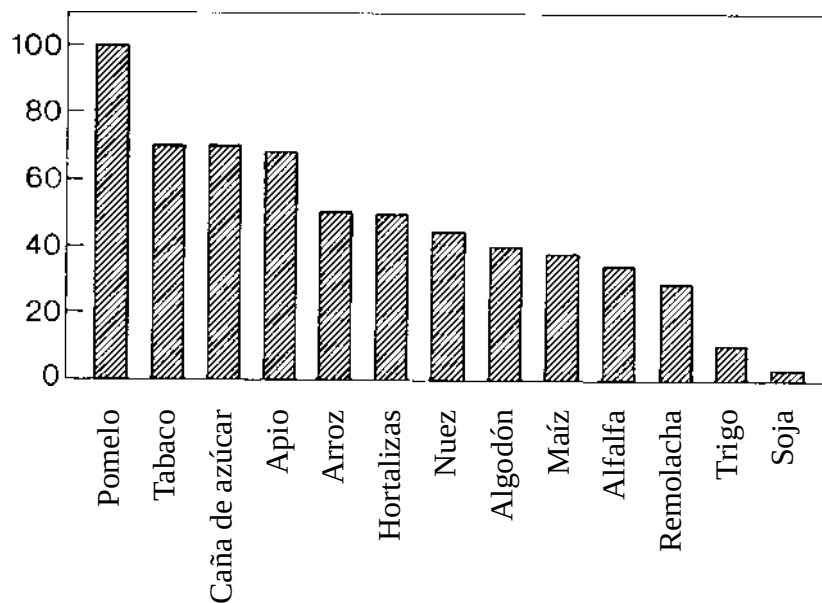


Figura 6.7. Estimación porcentual de la reducción del rendimiento de un cultivo en diferentes lugares de EE.UU., con la eliminación de fertilizantes nitrogenados fosfatados durante un año (Viets, 1971).

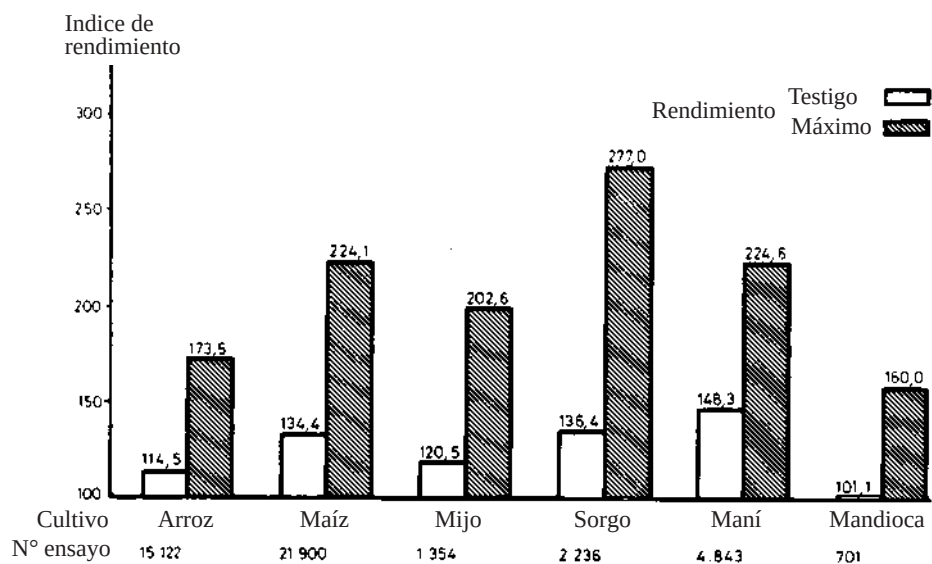


Figura 6.8. Respuesta de los cultivos a la aplicación de fertilizantes, basado en resultados de FAO/FP. (Promedios de rendimientos nacionales = 100, Richards, 1979).

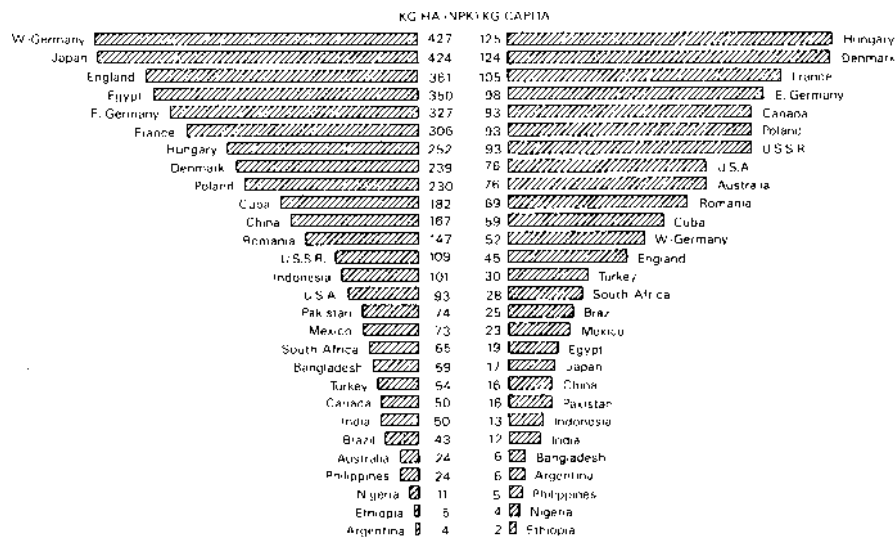


Figura 6.9. Intensidad del uso de fertilizantes en países elegidos (FAO-Von Peter, 1987).

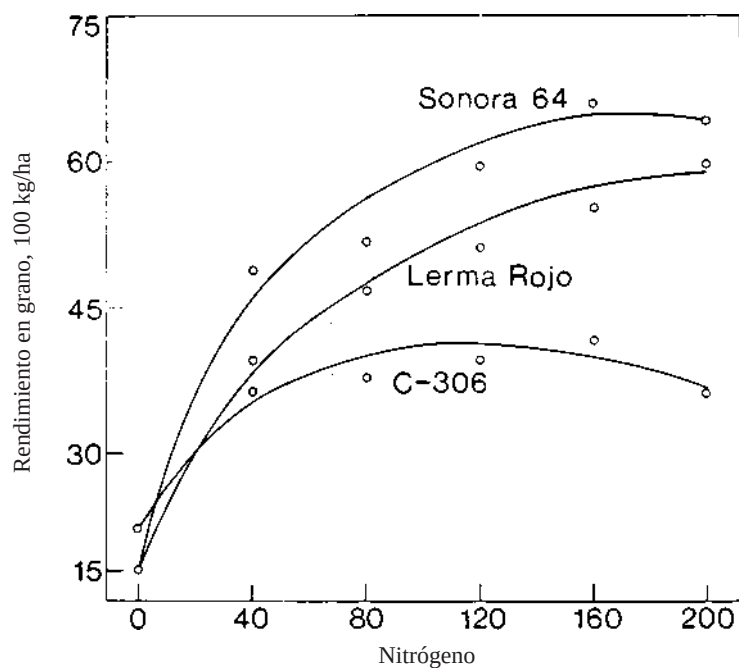


Figura 6.10. Respuesta al N de un cultivar de trigo moderno y uno antiguo (Chandler, 1970).

6.3.2 Aplicación de fertilizantes y consumo de energía

En EE.UU., en una granja de tamaño promedio, un hombre produce suficiente alimentación para cerca de 50 personas. Este alto grado de eficiencia ha sido alcanzado merced al uso de una considerable cantidad de energía, principalmente bajo la forma de petróleo y electricidad. La aplicación de fertilizantes, herbicidas y pesticidas, también implica un consumo indirecto de energía, dado que la producción industrial de estos elementos requiere energía. Según Lewis y Tatchell (1979), la energía requerida para la producción de 1 Kg de fertilizante se estima,

para N, 73 MJ;
para P, 14 MJ,
y para K, 8 MJ.

El valor obtenido para N corresponde a las mas modernas tecnologías de producción ya que las viejas tecnologías consumían casi el doble de ese valor. Lewis y Tatchell (1979) condujeron una extensiva investigación acerca del consumo de energía en la producción agrícola, bajo las condiciones de la agricultura del Reino Unido cuyos principales resultados se exponen en la Tabla 6.18. De estos datos surge claramente que en producción vegetal existe un balance energético positivo, dado que la relación energética de producto/insumo es mayor que 1. En producción animal es a la inversa. La tabla 6.18 muestra también que la aplicación de fertilizantes minerales mejora la relación producto/insumo de los cultivos. Estos hallazgos son consistentes con los resultados de Pimentel et al, (1973), obtenidos para producción de maíz en EE.UU.. Debe enfatizarse que los datos de la Tabla 6.18 fueron calculados exclusivamente en base a la fracción comestible de las plantas, como ser granos, azúcar o tubérculos. Otras partes de la planta que también contienen energía no fueron tomadas en cuenta. La cantidad de energía presente en la paja de los cereales usualmente es mayor que la contenida en los granos, que suele ser considerable; por ejemplo, la cantidad requerida para producir 1 t de grano de cebada o trigo es cercana a 15 GJ de energía. Si estas partes no comestibles hubiesen sido consideradas, se hubiesen obtenido relaciones considerablemente mas altas.

Para el cultivo de leguminosas se observa un consumo particularmente bajo de energía dado que estos cultivos requieren muy poco fertilizante nitrogenado. Según Gasser (1977), sobre un período de cultivo de tres años la alfalfa requiere solo 9 GJ ha⁻¹, mientras que su rendimiento es de cerca de 320 GJ ha⁻¹. Esta relación producto/insumo es cercana a 35. El pastoreo animal en pasturas de leguminosas tiene también una baja demanda energética (Leach, 1976).

Tabla 6.18. **Relación producto/insumo energético de productos animales y vegetales** (Lewis y Tatchell, 1979).

	Total	Aumento por aplicación de fertilizantes
Trigo (invierno)	2.2	3.3
Cebada (primavera)	2.0	3.2
Azúcar	2.5	2.1+)
Patatas	1.3	2.0
Leche	0.40	0.41
Carne ++)	0.21	0.22
Cordero ++)	0.20	0.18

+) Valor bajo debido a malas condiciones climáticas
++) Producto comestible total.

Al discutir la demanda de energía para la producción agrícola es importante entender que la producción animal y vegetal requieren solamente pequeñas cantidades de energía en comparación con el consumo total de una sociedad moderna. En el Reino Unido cerca del 4% del total de energía es utilizado por la agricultura, y de ese porcentaje, cerca del 1% es requerido para la maquinaria rural y otro 1% para la producción de fertilizantes (White, 1976). Esta comparación indica claramente que el ahorro de energía no debe estar primariamente dirigido a la producción agrícola. Greenwood, (1981), ha demostrado que a escala mundial, solo una mínima expresión del consumo de energía fósil podría necesitarse para producir todo el fertilizante necesario para cultivar y producir suficiente alimento para toda la población mundial.

Debería enfatizarse que la producción de cultivos es uno de los pocos procesos productivos que ofrece un balance energético positivo. Es probable que para satisfacer demandas de energía en el futuro, la obtención de energía por medio de las plantas juegue un muy importante papel. Hall, (1977), cita cinco especies vegetales: árboles de Eucaliptus, arbustos de Hibiscus, Pasto napier (un pasto tropical), Caña de azúcar y cassava, que se consideran adecuadas para cosechar energía solar. También se han consideradas recientemente especies de *Euforbiaceas* como posibles «cultivos de energía». Estas plantas contienen latex, un compuesto hidrocarbonado fácilmente procesable. Una ventaja adicional de estas especies es que tienen un muy bajo requerimiento de agua y pueden crecer en regiones áridas.

6.3.3 Aplicación de fertilizantes y ambiente

A menudo se argumenta que los fertilizantes polucionan el ambiente. Dam Kofoed, (1974), cita tres aspectos principales de la aplicación de fertilizantes que merecen atención en relación a los problemas de polución. Estos son la polución del agua potable, la eutrofización de los lagos y ríos y el desbalance de la calidad de los productos vegetales.

6.3.3.1 Agua potable y fertilizantes

El principal constituyente de los fertilizantes que tiene un efecto indeseado en la calidad del agua potable son los nitratos. La presencia de otros nutrientes, como el fosfato el magnesio y el potasio, que a menudo pueden mejorar la calidad del agua potable dado que son iones esenciales para la nutrición humana y animal. Los nitratos no son tóxicos en sí mismos, pero los nitritos derivados de su reducción inducen la meta-hemoglobinemia en los niños al inhibir el transporte de oxígeno en la sangre. Se han establecido valores tolerables de NO_3^- en las aguas de entre 50 y 100 ppm (WHO), y un máximo de 50 ppm (EEC) o de 45 ppm (US Public Health Service).

Como los fertilizantes a base de nitratos son utilizados en forma creciente en la agricultura, existe una considerable preocupación de que algunos fertilizantes nitrogenados puedan ser lixiviados y conducidos a los acuíferos mas profundos que surten de agua potable. No es posible generalizar los efectos de los fertilizantes nitrogenados sobre el contenido de N en el agua subterránea y en el agua potable. Es bien conocido que la recuperación de los fertilizantes nitrogenados inorgánicos es incompleta y que dosis de aplicación crecientes llevan a una disminución de la recuperación del N. El grado de importancia de los procesos de lixiviación en estas pérdidas aun no está claro. En los cultivos arables, se absorbe entre el 20 y el 60% del N, para las pasturas se estima entre un 40 y un 80%,

variando estos dos valores según el suelo y la estación del cultivo. Según los hallazgos de Parker, (1972), para las condiciones climáticas y agrícolas del Medio Oeste de EE.UU., cerca del 50% del N aplicado fue absorbido durante el primer año; en este caso, solo el 5% fue lixiviado a las capas profundas del suelo, siendo el resto perdido por denitrificación y fijación por microorganismos, (Tabla 6.19). Según Cooke, (1986), bajo las condiciones de Gran Bretaña, las aguas de drenaje de tierras arables bajo cultivo intensivo, pueden a menudo contener cerca de 44 a 80 ppm de nitratos, siendo las cantidades mas elevadas en el drenaje del agua invernal. Las pérdidas de N-NO_3^- bajo pasturas que han recibido altos niveles de fertilizantes nitrogenados son usualmente menores que 25 ppm, pero pueden ser mucho mas grandes bajo pastoreo. Cuando prevalecen estas condiciones de altas tasas de lixiviación de NO_3^- , los niveles de aplicación de fertilizantes, el momento de aplicación y las técnicas de aplicación necesitan corregirse para evitar la polución. Medidas adecuadas para prevenir las pérdidas de nutrientes por lixiviación son de interés para el agricultor, en particular por el alto costo de los fertilizantes. El analisis de nitratos en el suelo, por ejemplo, el método de Nmin (ver punto 2.4.7), puede utilizarse para ajustar la aplicación de N a la demanda del cultivo y reducir las pérdidas y la polución por nitratos.

Tabla 6.19. **Destino de los fertilizantes nitrogenados bajo las condiciones del cinturón maicero en el Medio Oeste de EE.UU.** (Parker, 1972).

Absorbido por el cultivo	50%
Fijado en formas orgánicas por microorganismos	30%
Denitrificado	15%
Lixiviado	5%

El nivel de concentración de nitratos en aguas subterráneas, superficiales y acuíferos, depende en gran medida de la mineralización de los compuestos orgánicos nitrogenados del suelo. Las aplicaciones de fertilizantes orgánicos, como el estiércol de establos, los abonos verdes y los barros cloacales, en el otoño o en el invierno, causan pérdidas sustanciales de N, que de hecho pueden afectar el contenido de nitratos en el agua subterránea. Debe recordarse que la lixiviación de los nitratos también ocurre en suelos sin cultivar, dado que la producción de NO_3^- se lleva a cabo por microorganismos del suelo que cumplen un proceso natural.

6.3.3.2 Eutrofización y fertilizantes

La eutrofización, es decir la promoción del crecimiento de plantas, animales y microorganismos en aguas de lagos y ríos, es un proceso natural que, si se permite que ocurra ininterrumpidamente, lleva a un creciente déficit de oxígeno en el agua. Así se ven favorecidos los organismos anaeróbicos, a expensas de los aeróbicos. Bajo estas condiciones el material orgánico no puede descomponerse completamente en agua y CO_2 , sino que permanece en forma reducida y se acumula. Además de esta acumulación de restos orgánicos, se generan los productos metabólicos finales derivados de los microorganismos anaeróbicos, tales como el metano, el etileno, el H_2S , el ácido butírico y otras sustancias de bajo peso molecular. Estos compuestos son altamente tóxicos para los organismos aeróbicos vivos, principal razón del efecto negativo de la eutrofización de los lagos y ríos.

Para entender este proceso, deberían considerarse en detalle la influencia combinada de las varias clases de microorganismos. Las relaciones entre algas, bacterias fotosintéticas y bacterias anaeróbicas que viven en el lago, donde la circulación del agua está limitada a las capas superiores se ilustran en la Figura 6.11 (Stanier et al., 1971). En las capas superiores están presentes algas y otras plantas verdes fotosintéticamente activas. La actividad fotosintética asegura que esta capa sea aeróbica y enriquecida con oxígeno disuelto. El límite entre las capas de agua aeróbicas y las capas mas profundas anaeróbicas, favorece el desarrollo de bacterias fotosintéticas. A esta profundidad la intensidad lumínica es aun suficiente para mantener la fotosíntesis, pero el medio es anaeróbico, como requieren la mayoría de las bacterias fotosintéticas. Estos organismos, las bacterias sulfurosas verdes y púrpura, se alimentan por el producto metabólico final de los microorganismos anaeróbicos, que están presentes debajo, en los sedimentos lodosos del lago. Las bacterias fotosintéticas usan estos productos finales, tales como H_2S , ácido butírico u otros ácidos grasos, como donantes de electrones para la fotosíntesis, descomponiendo así estos compuestos, que son tóxicos para las plantas verdes. La angosta banda de bacterias fotosintéticas actúa como un filtro que deja a las capas superiores del agua libres de sustancias tóxicas. Si el balance de estos microorganismos se altera, cantidades crecientes de sustancias tóxicas pueden alcanzar la superficie del lago y afectar el crecimiento y la actividad de las plantas verdes. Se reduce la producción de oxígeno fotosintético y así la superficie del lago se vuelve anaeróbica amenazándose la vida de los organismos aeróbicos, incluyendo los peces.

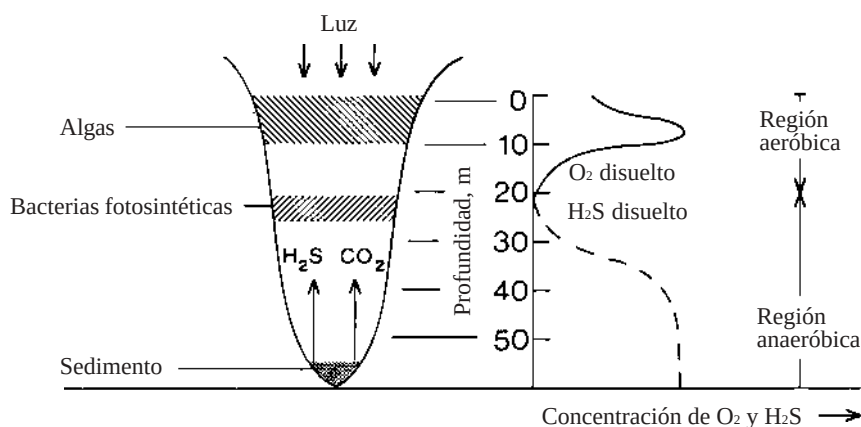


Figura 6.11. Concentración de O_2 y H_2S en la capa angosta del agua (Lago Meromítico), en relación al crecimiento de varios organismos (Stanier et al, 1971).

Tal alteración en el balance biológico puede inducirse por un crecimiento demasiado vigoroso de las algas. Cuando se producen grandes cantidades de sedimentos de material muerto proveniente de las algas, los microorganismos anaeróbicos del fondo del lago se proveen de grandes cantidades de alimento, en consecuencia se produce una gran cantidad de sustancias tóxicas que, si están en exceso en relación a la capacidad de asimilación de la población de bacterias fotosintéticas, el efecto filtrante de estos organismos se pierde y las sustancias tóxicas son capaces de alcanzar las capas superiores del lago.

Frecuentemente el fosfato es el factor limitante del crecimiento de las algas de los lagos y corrientes de agua, y cantidades crecientes de PO_4 en el agua a menudo coinciden con un alto grado de eutrofización. El nivel eutrófico superior por debajo del cual el crecimiento de las algas está limitado, se considera alrededor de 0,01 ppm de fósforo. A menudo se considera al aumento del uso de los fertilizantes fosfatados como causa del aumento en la eutrofización. Como ya se discutió en el punto 6.1.3, el fosfato es muy tenazmente retenido por las partículas del suelo y se lixivia hacia los lagos y ríos a tasas muy bajas. La lixiviación no se afecta por la fertilización fosfatada, pero depende de la solubilidad de los fosfatos que ocurren naturalmente en el subsuelo. La mayor contribución de fosfatos de origen agrícola a las aguas de drenaje parece provenir de los desechos animales, que contienen entre 2 y 5 ppm de P. Sin embargo, la mayor fuente de polución por P no es de origen agrícola; de acuerdo con Kolenbrander (1972), el factor poluyente por fósforo más importante de los lagos y corrientes de agua son los detergentes y los desechos urbanos. Los fosfatos del suelo contribuyen con cerca del 4-5% del total de fosfatos lixiviados en la superficie del agua. Ryden et al, (1973), han aportado una muy detallada y prolija revisión acerca del fósforo en las aguas de drenaje y escorrentía.

El NO_3^- es esencial para el crecimiento de las algas; sin embargo el nivel crítico para el crecimiento de 0,3 ppm de N, está por debajo del contenido usual de las aguas de lluvia, que es de 0.7 ppm de N. El efecto de la lixiviación de NO_3^- no es de mayor importancia. Otros nutrientes vegetales no limitan el crecimiento de las plantas acuáticas en ningún grado.

6.3.3.3. Fertilizantes - inorgánicos y orgánicos

La calidad de los productos vegetales puede afectarse considerablemente por la nutrición vegetal (ver Capítulo 5); pero la principal pregunta que se hace frecuentemente es si se obtienen diferentes calidades según la nutrición se realice con fertilizantes orgánicos o inorgánicos. A menudo algunos que deberían conocer mejor creen que por alguna razón los fertilizantes inorgánicos inducen toda clase de enfermedades al hombre y a los animales, y no deberían aplicarse a los suelos. Varios puntos necesitan aclararse. Primero debe recordarse que aún en los fertilizantes orgánicos como el compost de estiércoles, las aguas servidas y los abonos verdes, la mayoría de los nutrientes vegetales incluyendo por ejemplo, potasio, magnesio y fosfato, están presente en forma inorgánica. Otros nutrientes en particular nitrógeno y azufre son convertidos en formas inorgánicas por los microorganismos del suelo antes que tenga lugar la absorción por las raíces. Así aunque las plantas pueden estar suministradas por fertilizantes orgánicos, de cualquier manera absorben los nutrientes en forma inorgánica derivados de estos fertilizantes orgánicos. Esta es la principal razón básica por la cual normalmente no hay diferencias sustanciales entre un cultivo suministrado con fertilizantes orgánicos o inorgánicos. Los fertilizantes orgánicos e inorgánicos sin embargo difieren en la disponibilidad de nutrientes para las plantas. Los fertilizantes inorgánicos tienen los nutrientes directamente disponibles para las plantas, mientras que los nutrientes de los materiales orgánicos, especialmente el N orgánico son a menudo de baja disponibilidad. Solamente apenas un tercio del N del estiércol aplicado al suelo está disponible para un cultivo en el primer año (Cooke, 1972). La relativamente lenta liberación del N por los fertilizantes orgánicos en comparación con los fertilizantes inorgánicos nitrogenados puede tener ciertas ventajas en relación a la calidad de los distintos cultivos (ver punto 5.3.6). El mismo efecto sin embargo puede obtenerse usando fertilizantes nitrogenados inorgánicos en aplicaciones divididas o sincronizadas con las necesidades del cultivo.

Una de las desventajas mas severas de los fertilizantes orgánicos, ya sea abonos orgánicos o abonos verdes, es su dependencia de los factores ambientales para la liberación del N. La conversión del nitrógeno amino y del N heterocíclico de las sustancias orgánicas y la reducción del N-NH_4^+ y de su consecuente oxidación a N-NO_3^- se cumple por un grupo de microorganismos del suelo (ver punto 7.1.4) cuyas actividades metabólicas son altamente dependientes de las condiciones edáficas. Bajas temperaturas o sequías reducen su actividad y por esta razón disminuye la tasa de liberación de N disponible. Cuando el estiércol se incorpora al suelo por el arado en una primavera seca raramente ocurre descomposición. Muy poco del N estará disponible para el cultivo cuando mas se lo necesite, y si sigue un verano u otoño húmedos, a este período seco, la liberación del N orgánico tomará lugar muy rápidamente ofreciendo N cuando no éste no se requiera por los cultivos. Este en parte puede lixiviarse y contribuir así a la polución de los acuíferos. Este no es un ejemplo teórico sino lo que pasa a menudo en la práctica agrícola. En el caso de la remolacha azucarera un alta tasa de liberación de N de fertilizantes orgánicos en los períodos mas tardíos de la estación de crecimiento puede también afectar seriamente la calidad del cultivo (ver punto 5.3.2). Esta liberación tardía de N explica también la acumulación de NO_3^- que a menudo ocurre en los cultivos hortícolas nutridos casi exclusivamente por fertilizantes nitrogenados orgánicos. En este sentido son interesantes los hallazgos de Maynard y Barker (1972). Estos investigadores demostraron que a pesar del uso creciente de fertilizantes nitrogenados inorgánicos, el contenido de nitratos de los vegetales comercializados en EE.UU. no difieren del contenido de nitratos de los vegetales cultivados a comienzos del siglo. Numerosos ejemplos sin embargo son citados por los autores para demostrar la mejora de la fertilidad de suelos efectuado por la aplicación de fertilizantes en el mismo período. Aumentos en la calidad de los cultivos que siguen a la mejora de la fertilidad de los suelos ya se han discutido (ver punto 6.3.1).

No hay duda que la aplicación de materiales orgánicos aumenta el contenido de materia orgánica en el suelo y por lo tanto tienen un efecto benéfico en su estructura, retención de agua, infiltración del agua de lluvia y otras propiedades del suelo. Estos efectos son particularmente marcados en suelos arenosos. Es común sobre-estimar la contribución de los fertilizantes orgánicos al contenido de sustancias húmicas en el suelo. Schmalfluss y Kolbe (1963) encontraron en un experimento de campo de 80 años, donde uno de los tratamientos había sido aplicar regularmente estiércol de corral, que del total del C aplicado como estiércol, menos del 1 % de ese total fue recuperado en las sustancias húmicas en el suelo. El contenido de humus en el suelo aparenta depender mucho mas de los cultivos en particular en la rotación mas que a la aplicación de fertilizantes orgánicos. (Bruin y Grootenhuis 1968). Al discutir esta cuestión Cooke (1977) da una secuencia preferencial de cultivos y tratamientos de manejo para aumentar o mantener el contenido de C orgánico de los suelos: Pastura de trébol/gramíneas + estiércol de corral > Pastura de trébol/gramíneas directamente pastoreada > alfalfa > cultivos arables.

Los fertilizantes inorgánicos también aumentan el contenido de humus del suelo ya que ellos inducen una producción mas alta de residuos del cultivo y pueden por lo tanto conducir indirectamente a una producción mas alta de estiércol de corral. Früchtenicht et al (1978) reportaron que la aplicación de fertilizantes minerales por un período de 100 años resultó en el enriquecimiento de humus en la capa arable del horizonte superior por un factor de 3 o 4. Odell et al (1984) al evaluar un experimento de 200 años de antigüedad en EE.UU. (Morrow Plots, Illinois) encontraron que el N y el C orgánicos en los suelos había aumentado significativamente por el encalado y por la aplicación de fertilizantes minerales (NPK) sin la aplicación de abono de corral. Cooke (1974) al referirse a los experimentos de campo de Rothamsted reportaron que 'no hubo daños en la productividad necesariamente resultantes de la aplicación continua de grandes cantidades de fertilizantes'. Algunos resultados de estos experimen-

tos se muestran en la tabla 6.20. El suelo de la parcela de Broadbalk de donde se obtuvieron estos resultados es un franco-arcillo-limoso donde se aplicaron anualmente los tratamientos mostrados durante los últimos 130 años. Los rendimientos mas altos se obtuvieron con aplicaciones de estiércol de corral, con la aplicación de NPK, y con abono de corral + N inorgánico. El estiércol de corral puede así a veces reemplazar en algunos casos el uso de fertilizantes inorgánicos. En términos de agricultura práctica, sin embargo, la sustitución completa de fertilizantes inorgánicos por abonos de corral no es una sustitución posible dado que no existe suficiente abono de corral disponible para mantener un balance positivo de nutriente. Además la agricultura sin fertilizantes minerales puede resultar no solo en la disminución de los rendimientos sino también afectar la fertilidad animal. Esto se ha demostrado en el Experimento Haughley con vacas lecheras llevado a cabo en East Anglia en Inglaterra (Alther, 1972; Balfour, 1975).

Donde se practica agricultura orgánica existe inevitablemente una necesidad de reposición de nutrientes al sistema para mantener los niveles de rendimiento. Este aporte de nutrientes debe eventualmente originarse en fuentes inorgánicas. Este puede realizarse con desechos animales o por el uso de 'fertilizantes aceptables' tal como el cales agrícolas o rocas fosfóricas. El único nutriente principal que teóricamente es posible mantener sin fertilizantes inorgánicos es el nitrógeno. Este puede suministrarse totalmente por la fijación de leguminosas. Para lograrlo sin embargo, deberían utilizarse grandes extensiones de tierras agrícolas con el único propósito de fijar N molecular.

Tabla 6.20. **Rendimiento de trigo y patatas cultivados en rotación en los ensayos de Broadbalk** (Rothamsted, Inglaterra. Cooke, 1974).

Tratamiento	1973	1972	1971	1970
..... Trigo t ha ⁻¹ de grano ...				
Ninguno	2.4	3.4	2.5	2.3
PK	3.1	4.2	2.6	2.5
PK + 144 kg N ha ⁻¹	3.9*	6.5	6.0	4.9
Estiércol de corral	5.7	8.0	6.9	5.9
Estiércol de corral + 96 kg N ha ⁻¹	4.3	6.9	4.9	5.6
....Patatas t ha ⁻¹ de tubérculos ..				
Ninguno	13.5	10.8	7.8	12.6
PK	21.7	16.2	9.6	19.1
PK + 192 kg N ha ⁻¹	49.2	38.8	46.6	41.8
Estiércol de corral	47.1	40.2	36.2	43.8
Estiércol de corral + 96 kg N ha ⁻¹	48.8	41.4	49.4	49.1

Dosis: Estiércol de corral = 35 t/ha, PK = 73 kg P O , 110 kg K O, 16 kg Na y 11 kg Mg por ha.

*. Volcada severamente en 1973; el rinde con solo 96 kg N/ha fue mejor, 6,0 t/ha

El rendimiento de los cultivos obtenidos a fines del último siglo que se muestran en la tabla 6.17 (punto 3.3.1) fueron logrados bajo condiciones donde estaban disponibles escasamente, si es que habían, fertilizantes inorgánicos. Los nutrientes usados por los vegetales fueron reciclados en una gran extensión, usándose extensivamente estiércol y residuos. En comparación con los estándares modernos, los rendimientos obtenidos fueron miserablemente bajos. Para erradicar completamente el uso de los fertilizantes minerales de la agricultura actual significaría lamentablemente retornar a aquellos bajos rendimientos de los cultivos, con todos sus indeseables consecuencias acompañantes.

Lectura General

- ARNON, I.: Mineral Nutrition of Maize. International Potash Institute, Berne, 1975.
- BANIN, A. and KAFKAFI, U. (ed.): Agrochemicals in Soils. Pergamon Press, Oxford, New York Sydney, Toronto, Paris, Frankfurt, 1980.
- BAULE, H. and FRICKER, C.: The Fertilizer Treatment of Forest Trees. BLV-Verlagsges. Munich, 1970 FINCK, A.: (G) Fertilizer and Fertilizer Application. Verlag Chemie, Weinheim, New York, 1979.
- GREENWOOD, D.J.: Fertilizer use and food production: world scene. Fertilizer Research 2, 33-51 (1981).
- GREENWOOD, D.J., CLEAVER, T.J., TURNER, M.K., HUNT, J., NIENDORF, K.B. and LOQUENS, S.M.H.: Comparison of the effects of nitrogen fertilizer on the yield, nitrogen content and quality of 21 different vegetables and agricultural crops. J. agric. Sci. 95, 471-485 (1980).
- HERNANDO FERNANDEZ, V.: Fertilizers, Crop Quality and Economy, Elsevier Scientific Publishing Company, 1974.
- HIGNETT, T.P.: Liquid fertilizer production and distribution. UNO, Second Interregional Fertilizer Symposium, Kiev, Ukraine, 1971; New Delhi, India, 1971.
- INTERNATIONAL POTASH INSTITUTE: Transition from Extensive to Intensive Agriculture with Fertilizers. 4th Colloquium International Potash Institute, Bern (1969).
- INTERNATIONAL POTASH INSTITUTE: Potassium in Tropical Crops and Soils. 10th Colloquium International Potash Institute, Bern (1973).
- INTERNATIONAL POTASH INSTITUTE: Potassium Research-Review and Trends. Int. Potash Inst., Bern, 1978.
- LEWIS, D.A. and TATCHELL, J.A.: Energy in UK agriculture. J. Sci. Food Agric, 30, 449-457 (1979).
- OERTLI, J.J.: Controlled-release fertilizers. Fertilizer Research 1, 103-123 (1980).
- PETER, A. v.: Fertilizer use in developing countries. Buntehof Colloquium, Hannover (1987).
- SLACK, A.V.: Chemistry and Technology of Fertilizers. John Wiley and Sons, New York, London, Sydney, 1967.
- SOCIETY of the SCIENCE of SOIL and MANURE, Japan: Proc. of the International Seminar on Soil Environment and Fertility Management in Intensive Agriculture. c/o National Institute of Agricultural Sciences Tokyo, 1977.
- TERMAN, G. L.: Volatilization losses of nitrogen as ammonia from surface-applied fertilizers, organic amendments and crop residues. Adv. Agron. 31, 189-223 (1979).
- VETTER, H.: Wieviel dungen? OLG-Verlag, Frankfurt, 1977.
- WETSELAR, R. and FARQUHAR, G.D.: Nitrogen losses from tops of plants. Adv. Agron. 33, 263-302 (1980).

NITROGENO

7.1 Nitrógeno en Suelo y su Disponibilidad

7.1.1. Aspectos generales

El nitrógeno es uno de los elementos mas ampliamente distribuido en la naturaleza. Está presente en la atmósfera, hidrósfera y litosfera. Como puede verse en la tabla 7.1 la atmósfera es el principal reservorio de nitrógeno (Delwiche 1983).

Tabla 7.1. **Cantidades de N en varias esferas terrestres** (Delwiche 1983).

Atomos gramos N x 10 ¹²	
Atmósfera N ₂	2.8 x 10 ⁸
Atmósfera N ₂ O	1.3 x 10 ²
Litósfera, N orgánico	5.7 x 10 ⁷
Litósfera, N inorgánico	1.4 x 10 ⁷
Hidrósfera N orgánico	2.4 x 10 ⁴
Hidrósfera N inorgánico	7.1 x 10 ³
Suelos N orgánico	1.25 x 10 ⁴
Suelos N inorgánico	1.15 x 10 ⁴
Plantas terrestres	5.7 x 10 ²
Plantas marinas	1.5 x 10 ¹
Animales terrestres	1.4 x 10 ¹
Animales marinos	1.4 x 10 ¹

Nitrógeno 305

El suelo contiene solo una fracción minúscula del N de la litosfera, y de este N del suelo, solo una muy pequeña fracción está disponible directamente para las plantas. Esto ocurre principalmente en la forma de iones NO_3^- y NH_4^+ . El nitrógeno es un elemento muy móvil que circula entre la atmósfera, el suelo y los organismos vivos. Muchos procesos y factores están implicados en el ciclo del N. Algunos son físico-químicos y otros biológicos. Los principales destinos del N en la naturaleza son mostrados en la Figura 7.1.

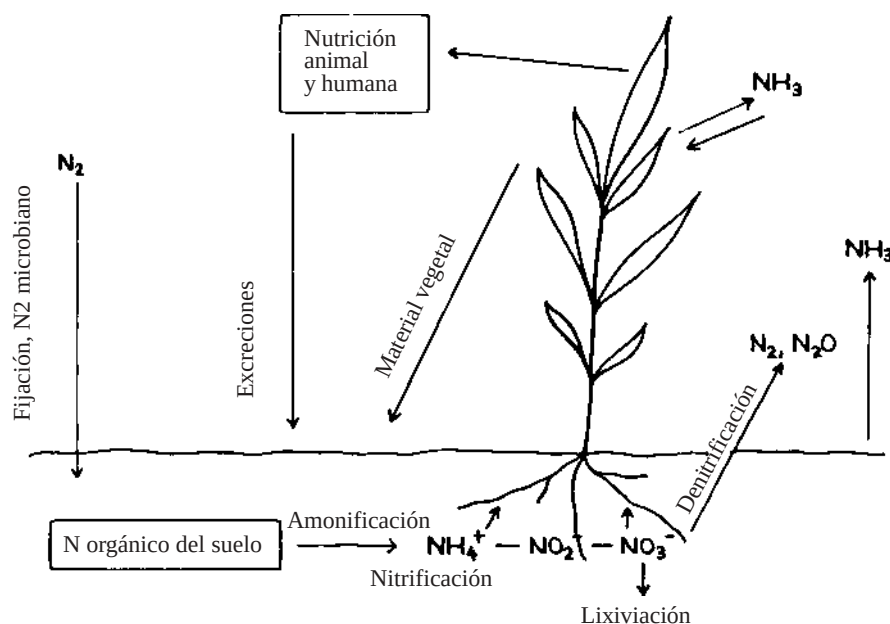
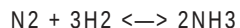


Figura 7.1 Ciclo del N en la naturaleza.

7.1.2 Fijación biológica del nitrógeno

El proceso mas importante por el cual se fija el N desde la forma molecular estéril e inorgánica de la atmósfera, convirtiéndose a la forma orgánica se llama fijación del nitrógeno. Este se efectúa por un número diferente de microorganismos de suelo. La bioquímica e importancia de este proceso fue discutido en el punto 3.3.3. El N también puede fijarse por el proceso Haber-Bosch en el cual el N_2 y el H_2 reaccionan juntos frente a bajas temperaturas y presión para producir amoníaco.



Esta es la base de la producción de fertilizantes nitrogenados. Aunque cantidades crecientes de N atmosférico son fijados por éste y otros medios químicos, las cantidades fijadas son mucho mas pequeñas que las cantidades totales fijadas naturalmente por los microorganismos. De acuerdo a Chatt (1976), la fijación biológica total a escala mundial está en el orden de los 17.2×10^7 toneladas anuales, que representa cerca de cuatro veces la cantidad total fijada por la industria química. Esto

significa que la fijación biológica del N contribuye sustancialmente al suministro de N a los cultivos. La cantidad de N₂ fijado puede variar de un sitio a otro, dependiendo mucho de los factores edáficos tales como pH del suelo, P disponible, potasio, la presencia de metales pesados y regímenes de humedad del suelo. La Tabla 7.2 muestra los niveles actuales del N ganados por la fijación biológica en diferentes ecosistemas (Hauck 1971). La fijación es mas bien lenta en tierras arables, pero en las pasturas, bosques y en menor extensión en los campos arroceros, la fijación biológica de nitrógeno provee una importante fuente de N para las plantas. La fijación biológica de N en ríos y lagos también aparenta ser bastante alta.

Tabla 7.2 **Ganancia de N por fijación biológica N₂** (Hauck 1971).

Ecosistema	Rangos en valores reportados kg de N ha ⁻¹ año ⁻¹
Tierras arables	7 - 28
Pasturas (no leguminosas)	7 - 114
Pasturas (mixtas con leguminosas)	73 - 865
Bosques	58 - 594
Arrozales	13 - 99
Aguas	70 - 250

Solamente los procariontes son capaces de fijar (asimilar) nitrógeno molecular. Once de 47 familias de bacterias y seis de ocho familias de Cianofíceas son capaces de fijar N₂ (Werner 1980). Algunas de estas especies que fijan N₂ viven libremente y otras viven simbioticamente. Dentro del primer grupo, entre las mas importantes están los miembros del género *Azotobacter*, *Beijerinckia*, *Spirillum* y *Enterobacter*; importantes fijadores de N₂ de las Cianofíceas pertenecen a los géneros *Nostoc* y *Anabaena*. Las cantidades de N asimilado por estas especies es generalmente bajo, dentro del rango de 5 a 10 kg de N ha⁻¹. Existen sin embargo excepciones, ya que en investigaciones en especial de Döbereiner et al (1972) han revelado que bajo condiciones tropicales pueden fijarse por ciclo de cultivo entre 60 a 90 kg de N ha⁻¹. En algunos casos las bacterias fijadoras de N₂ viven en la rizósfera o eventualmente en la superficie radicular de las plantas y en los espacios intercelulares de las células de la epidermis de las raíces (Nishizawa et al, 1983). Se supone que el mucílago excretado por las células de las raíces puede favorecer el desarrollo de bacterias fijadoras de N₂. Esta estrecha relación entre la planta huésped, que provee materia orgánica a la bacteria, y ésta que puede suministrar nitrógeno fijado (NH₃ ó N orgánico) a la planta huésped se llama rizocenosis. Las interrelaciones entre la planta huésped y las bacterias son muy específicas. Döbereiner (1983) reportó en un útil trabajo de revisión que de 31 cultivares o ecotipos de *Paspalum notatum* solo un cultivar (cv. batatais) se asoció con *Azotobacter paspali*. Esta asociación (rizocenosis) puede ser muy eficiente, fijando entre 60 a 90 kg de N ha⁻¹ año⁻¹. Además del *Azotobacter*, dos especies de *Azospirillum*, *A. lipoferum* y *A. brasilense* han atraído mucha atención. Las especies C-4 como maíz, sorgo, y otras forrajeras tropicales son principalmente infectadas por *A. lipoferum*, mientras que las especies C-3 como trigo, cebada, centeno, avena y arroz son principalmente infectadas por el *A. brasilense*. El *Azospirillum* igual que el *Azotobacter* es un aeróbico obligado. Algunas aislaciones de *Azospirillum* pueden usar NO₃⁻ para respirar y son por lo tanto, denitrificadores.

La inoculación de cultivos con especies de *Azospirillum* puede mejorar la nutrición nitrogenada de las plantas huésped. Pueden obtenerse así ganancias de nitrógeno en el orden de 20 a 80 kg/N/ha (Döbereiner, 1983). Sin embargo, por el momento la inoculación con bacterias fijadoras de N₂ no siempre han sido exitosas. Millet y Feldman (1984) por ejemplo reportaron que la inoculación de trigo con *A. brasilense* resultó de un incremento de rendimiento de solo el 8 %.

Parece posible que la rizocenosis entre las bacterias fijadoras de N₂ y las plantas cultivadas puede desarrollarse con tasas de fijación de nitrógeno que sean de significancia económica. Como ya se mencionó anteriormente, sin embargo, es posible que exista una extrema especificidad entre la bacteria y la planta huésped. En la búsqueda científica por una asociación eficiente de bacterias pueden encontrarse aislamientos de bacterias que realizan una alta tasa de fijación de N, tolerantes a NO₃⁻ y NH₄⁺ en los suelos, y sin propiedades denitrificadoras. Estos pre-requisitos son necesarios para el uso agrícola, ya que además del N obtenido por la fijación de N₂, puede ser necesaria la aplicación de fertilizantes nitrogenados para obtener rendimientos satisfactorios de los cultivos.

La eficiencia fijadora del N₂ de estas bacterias depende mucho de las condiciones ambientales. La mayoría de las bacterias discutidas arriba son muy sensibles a condiciones de pH bajos y condiciones altas de concentración de O₂. Tasas máximas de fijación de N₂ se han obtenido a altas temperaturas de suelo (33 °). La capacidad potencial de fijación de las bacterias libres es por lo tanto mas alta en condiciones tropicales y subtropicales.

Las especies de Cianofíceas juegan un rol muy importante en los campos arroceros. La algas verde-azules *Anabaena azollae* fijadoras de N, viven en asociación con el helecho acuático *Azolla pinnata*. Watanabe et al, (1977) reportaron que al cultivar esta asociación de *Azolla*-*Anabaena* junto con arroz, pueden atraparse cantidades considerables de N y consecuentemente usadas para el cultivo de arroz. En algunos casos donde no se aplicó fertilizante nitrogenado, se estimó que las algas verde-azules fijaban hasta 30 kg de N ha⁻¹ en una sola cosecha. Los mismos investigadores fueron capaces de obtener 22 cosechas de *Azolla* con un total de 465 kg de N ha⁻¹ fijado por año (Watanabe et al, 1980).

Debido a que el nivel de carbohidratos solubles puede limitar frecuentemente la fijación de N₂ por las bacterias libres, parece posible que esto puede ser la causa de la evolución de algunas especies de microorganismos que viven en simbiosis con las plantas superiores. Los dos tipos mas importantes de simbiosis, donde el N reducido es provisto por una bacteria y el carbono orgánico por la planta huésped, son la simbiosis con el *Rhizobium* y la simbiosis con especies de *Actinomyces*. En ambos casos se forma nódulos en las raíces. Los nódulos radiculares desarrollados por *Actinomyces* son llamados actinorhizas (Quispel, 1983). El mas conocido de tales nódulos radiculares son aquellos del aliso, *Alnus glutinosa*. Las Actinorhizas se encuentran en el orden de las Frankia y ocurren en varias familias que no están cercanamente relacionadas taxonómicamente entre sí (Betulaceae, Casuarinaceae, Myriaceae, Rosaceae, Eleagneaceae, Rhamnaceae, Coriariaceae, Datisceae). El «Proceeding of the International Symposium de Frankia y Actinorhizal Plants» ha sido recientemente publicada en «Plant and Soil», Vol. 87 (1985). La capacidad fijadora de N de esta clase de simbiosis puede ser considerable. Daly (1966) reportó que bajo condiciones favorables la especie *Actinomyces alni* que vive en simbiosis con el aliso (*Alnus rugosa*) fijaba cerca de 150 kg de N ha⁻¹ año⁻¹. Tales tasas altas de fijación de N pueden obviamente tener una importante influencia en la economía de N de los suelos de bosques asociados con el aliso.

En agricultura las especies de *Rhizobium* que viven simbióticamente con las leguminosas son muy importantes como fijadoras de N. Buenos densidad de plantas de trébol y alfalfa donde la fijación de N₂ es muy activa pueden fijar entre 100 y 400 kg de N ha⁻¹ por año. De acuerdo a Stewart (1967) hay cerca de 12.000 especies conocidas de leguminosas que son huéspedes de bacterias *Rhizobium*. Cerca de 200 de éstas leguminosas son especies cultivadas. El gran número enfatiza la importancia mundial de las leguminosas y su potencial fijador de N. Se conocen seis especies diferentes de *Rhizobium* que se listan junto a sus plantas huéspedes en la tabla 7.3. Existe una marcada especificidad de la planta huésped para las especies de *Rhizobium*. Para que la fijación sea eficiente, es importante que las leguminosas sean infectadas con las especies apropiadas de *Rhizobium*. *Rhizobium trifolii* por ejemplo es capaz de inducir nodulación en las raíces de *Medicago* y *Vicia*, pero estos nódulos son incapaces de efectuar la fijación de N₂ (Bjälve, 1963).

Tabla 7.3 **Especies de *Rhizobium* y sus huéspedes vegetales mas importantes.**

Especies	Plantas huéspedes
<i>R. meliloti</i>	<i>Melilotus, Medicago</i>
<i>R. trifolii</i>	<i>Trifolium</i>
<i>R. leguminosarum</i>	<i>Pisum, Vicia</i>
<i>R. phaseoli</i>	<i>Phaseolus</i>
<i>R. japonicum</i>	<i>Glycine</i>
<i>R. lupinii</i>	<i>Lupinus</i>

La infección de las plantas huésped con bacterias de *Rhizobium* comienza con el contacto entre el *Rhizobium* y el pelo radicular de la planta huésped. El reconocimiento entre ambos se alcanza por las reacciones entre la lecitina y los azúcares que unen las proteínas presentes en el plasmalemma de las células radiculares, con los azúcares presentes en las paredes celulares del *Rhizobium* (Bauer, 1981). Ese mecanismo de reconocimiento se cree que es mas bien específico. Se forma así un hilo de infección por invaginación y a través de este hilo la bacteria migra hacia dentro del córtex radicular. A su salida la bacteria es encerrada por material de la pared celular del hilo de infección. A medida que pasa el tiempo, sin embargo, el material de la pared celular se descompone permitiendo que la bacteria penetre en las células del córtex por endocitosis. Estas células infectadas se multiplican así también como sus orgánulos tales como las mitocondrias, ribosomas y retículo endoplasmático. La bacteria es embebida por una vacuola que se separa del citoplasma de la célula huésped por una membrana (Quispel 1983). La bacteria en sí mismo también es encerrada por una especie de sobre de membrana (ver figura 7.2). El espacio entre ambas membranas se llama espacio intersimbiótico, que se supone contiene la leghemoglobina que funciona como transporte y regulador de O₂ (ver punto 3.3.3.). La bacteria se desarrolla a un bacteroide que es mucho mas grande que la bacteria; su contenido en DNA es varias veces mayor que el de la bacteria. La característica mas importante del bacteroide es que contiene nitrogenasa, una enzima que efectúa la asimilación del N molecular (ver punto 3.3.3). Como se mencionó antes, la infección de la célula huésped está asociada con el crecimiento de la célula, debido a que se infectan numerosas células corticales, el tejido completo se extiende para producir la bien conocida apariencia de nódulo. No todas las células del córtex se infectan, ocurriendo simultáneamente células enriquecidas con bacteroides y otras ausentes de bacteroides. Se han publicado revisiones muy útiles sobre la infección y nodulación (Bauer, 1981; Quispel, 1983). La foto 7.1 muestra la nodulación de raíces de *Phaseolus* y *Orithopus*.

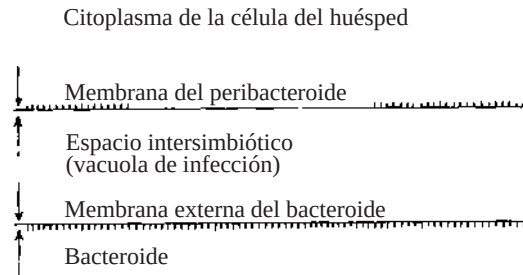


Figura 7.2. Presentación esquemática del citoplasma de la célula huésped, infección de vacuola y bacterioide *Rhizobium*.

La cantidad de N_2 asimilado por bacterias de *Rhizobium* dependen en gran parte de las condiciones nutricionales. La mayoría de las especies de *Rhizobium* son sensibles a pH bajos en el medio edáfico. La nodulación, tamaño y número de nódulos son favorecidos por Ca^{2+} (Lowther y Loneragan, 1968), mientras que altas concentraciones (> 1 mM) de nitrato, nitrito, NH_4^+ y urea restringen la nodulación (Raggio y Raggio, 1962), Subba-Rao y Vasantha (1965). Resultados mas recientes sugieren que estos compuestos nitrogenados inducen concentraciones de NH_4^+ en las raíces que bloquean al gen responsable de la síntesis de nitrogenasa (Tubb 1974), el sistema de enzimas mas importante para la fijación de N_2 . Generalmente se conoce que la fijación de N_2 por el *Rhizobium* es estimulada en las plantas huéspedes bien suministradas con fosfato y potasio (Gukova y Tjulina, 1968; Wu et al, 1969; Mengel et al, 1974). El cobalto y molibdeno son también esenciales para todos los microorganismos fijadores de nitrógeno (Bond, 1970).

Los nódulos son ricos en aminoácidos solubles en comparación con otros órganos vegetales. El suministro de aminoácidos desde los nódulos se relaciona mas cercanamente con el ciclo de vida de la planta huésped. A los primeros días desde la infección de las raíces de una leguminosa, la bacteria es completamente dependiente de la planta huésped, y los aminoácidos sintetizados se usan para el desarrollo de los bacteroides. En estados posteriores, sin embargo, la mayor parte de los aminoácidos sintetizados son transportados a la planta huésped. Esta transferencia termina mas bien abruptamente al final del estado de floración. Los nódulos radiculares suministran así a la planta con aminoácidos durante el estado de crecimiento vegetativo. La intensidad de este suministro depende en gran parte de la tasa de fotosíntesis y en el suministro de carbohidratos a los nódulos de las raíces desde la planta huésped (Lindstrom et al, 1952; Bach et al, 1958; Bethlenfalvay y Phillips, 1978; Feigenbaum y Mengel, 1979).

Además de la fijación biológica, algo del N_2 atmosférico se fija por descargas eléctricas en la atmósfera (rayos) que resultan en una oxidación del N_2 . Las cantidades ganadas de esta forma, son mas bien pequeñas, y se cuentan solo unos pocos kg de $N-NO_3$ - ha⁻¹ por año bajo condiciones de climas templados. En los trópicos esta cantidad es un poco mas alta, pero no mas de 10 kg de N ha-

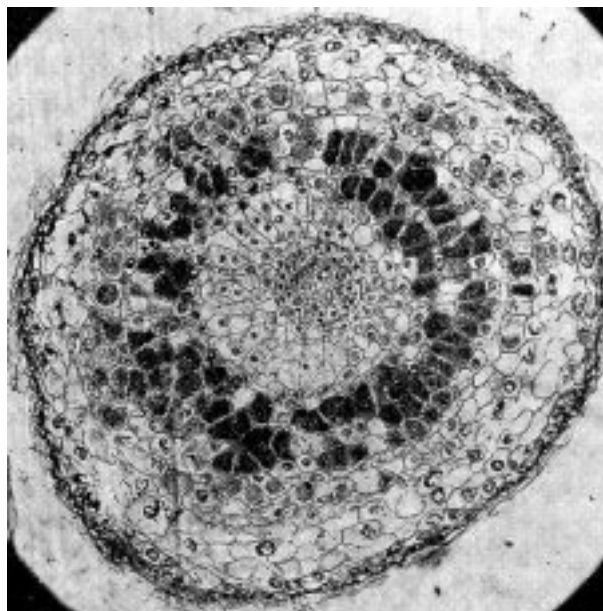
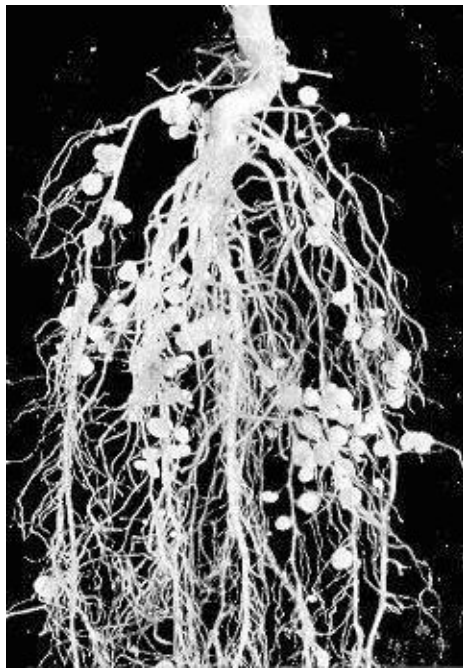
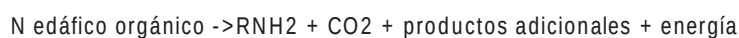


Foto 7.1 Nodulación de raíces de *Phaseolus vulgaris* (izquierda) y *Orithopus sativa* (derecha). Abajo sección transversal de un nódulo en una raíz joven de *Alnus glutinosa* (Foto: Becking) Cortesía de Bayerische Landesanstalt für Acker- und Pflanzenbau.

7.1.3 Amonificación

La fijación de N es solo uno de los principales procesos biológicos que influyen en el ciclo del N y la disponibilidad de éste en el suelo. Además, la proteólisis, amonificación, nitrificación y denitrificación son procesos adicionales controlados por la actividad microbiana. La materia orgánica del suelo contiene N en forma amino (proteínas) y en forma de compuestos N heterocíclicos (bases nitrogenadas de los ácidos nucleicos). La liberación de N-amino de la materia orgánica se llama proteólisis y la reducción de N-amino a NH_3 se llama amonificación. Este proceso se presenta sistemáticamente como sigue:



En ambos procesos se libera energía que es utilizada por los microorganismos heterotróficos que efectúan la reacción. Estos microorganismos requieren C orgánico como fuente energética. De acuerdo con Barber (1971) el grueso de la microflora del suelo es capaz de efectuar las reacciones descritas arriba. La mineralización del N orgánico del suelo no está limitada así por la posible falta de microorganismos, pero puede retardarse por factores que afectan su actividad tales como las bajas temperaturas y deficiencias o excesos de agua. El NH_4 resultante de la amonificación puede fácilmente oxidarse a NO_2^- y NO_3^- si está disponible O_2 y contribuyen otros factores ambientales.

7.1.4 Nitrificación

La oxidación biológica del amonio a nitrato se conoce como nitrificación. Es un proceso en dos etapas. Primero se oxida el amoníaco a NO_2^- que a su vez es posteriormente oxidado a NO_3^- . El proceso es mediado por bacterias autotróficas, en otras palabras por bacterias que obtienen energía de la oxidación de sales inorgánicas y usan el CO_2 como fuente de C. Están implicados, dos grupos de bacterias muy especializadas, uno en la oxidación del NH_4^+ a NO_2^- , y otro en la oxidación del NO_2^- al NO_3^- . Son conocidos varios géneros y especies autotróficas de oxidantes del NO_2^- y del amonio. Los géneros oxidantes del amonio incluyen Nitrosomas, Nitrosolobus, y Nitrospira. Todos han sido aislados de una gran variedad de suelos incluyendo suelos de experimentos de largo duración en Rothamsted, Inglaterra y de suelos ácidos de té de Bangladesh y Sri Lanka (Walker, 1976). Es interesante destacar que Nitrosomonas se ha encontrado solo en suelos que recibieron estiércol de corral y otras excreciones animales, mientras que el Nitrosolobus fue indistintamente encontrado en cualquier suelo. Esa observación indica sugestivamente que en muchos suelos el Nitrosolobus juega un papel mucho mas importante que el Nitrosomonas (Bhuija y Walker, 1977). El nitrito producido por los autótrofos oxidantes del amonio son rápidamente oxidados a nitratos por especies de Nitrobacter. Tanto los oxidantes del amonio como los oxidantes del nitrito son obligadamente aeróbicos. En suelos inundables la oxidación del NH_4^+ se ve restringida. Las bacterias nitrificantes prefieren un pH de suelo neutro o levemente ácida. En la tabla 7.4 se observa que en condiciones de pH bajo se produce una depresión sustancial de la oxidación microbiana del NH_4^+ (Munk, 1958).

Los dos procesos de la oxidación del NH_4^+ a NO_3^- toma lugar como sigue:

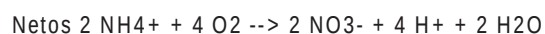
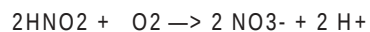


Tabla 7.4. **Velocidad de nitrificación del NH_4^+ en relación al pH del suelo** (20 mg de N- NH_4^+ agregados al suelo; Munk, 1958).

Duración de la incubación en días	mg de N-nitrato formado/100 g de suelo	
	pH 4,4	pH 6,0
14	1,78	8,0
21	2,30	12,0
35	4,72	21,4

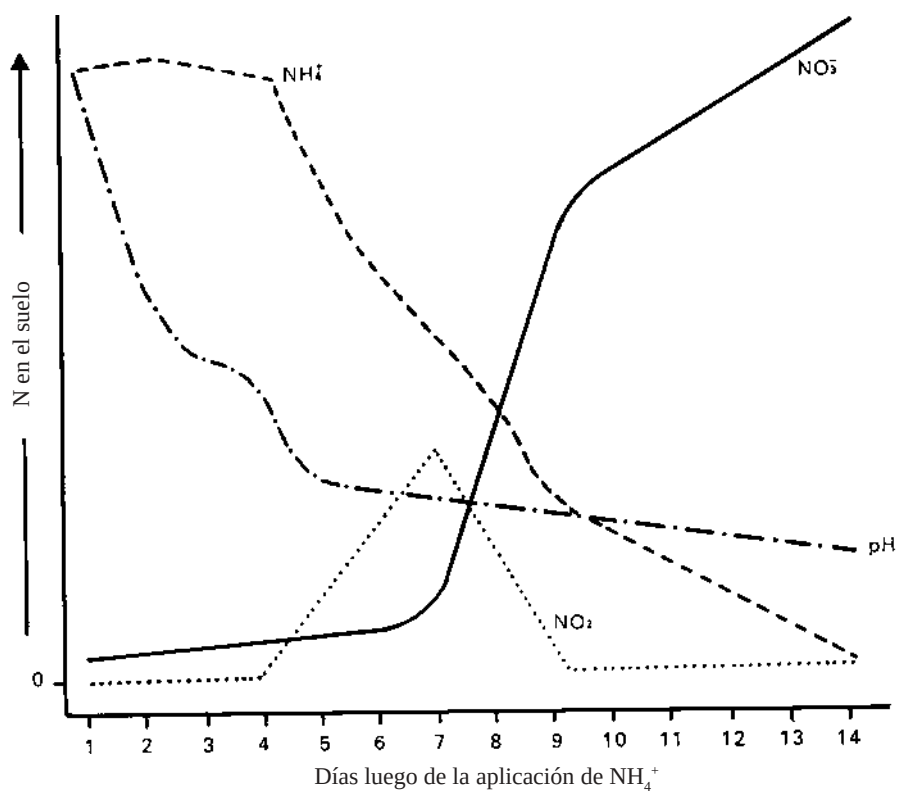


Figura 7.3. Relación entre la oxidación microbiana del NH_4^+ , formación de nitratos y pH del suelo (Duisberg y Buehrer, 1954).

La ecuación neta muestra que la nitrificación está acoplada con la liberación de H^+ , resultando en una acidificación del medio edáfico. Las relaciones entre la oxidación del NH_4^+ , cambio de pH y formación de NO_3^- están bien demostrados en experimentos de Duisberg y Buehrer (1954), estando los principales resultados presentados en la figura 7.3. En el período de incubación de 14 días casi todo el NH_4^+ se oxidó a NO_3^- con una concomitante caída del pH del suelo. Luego de una semana de incubación se observó un pico del contenido de NO_2^- desapareciendo luego debido a la actividad de los Nitrobacter. Generalmente el NO_2^- no se acumula en el suelo debido a que el NO_2^- formado es rápidamente oxidado por los Nitrobacter. Pero los oxidantes de amonio y de nitratos obviamente funcionan en serie. El amonio es rápidamente convertido en NO_3^- siempre y cuando estén presentes en el suelo condiciones satisfactorias para las bacterias nitrificadoras, como fue el caso presentado en la Figura 7.3. El suelo utilizado fue uno fértil, calcáreo, franco-arenoso con un pH de 7,8; el experimento fue efectuado en laboratorio y con óptimas condiciones de humedad y temperatura. En el campo la nitrificación a menudo ocurre a una tasa mas baja como ya se mencionó. En suelos de pH bajo y en los suelos inundados, la nitrificación está restringida y aún completamente inhibida. Bajo estas condiciones el suelo puede acumular $N-NH_4^+$. La nitrificación también disminuye en los suelos muy secos. La temperatura tiene un efecto marcado en la amonificación y nitrificación. De acuerdo a los hallazgos de Beck (1983), la nitrificación alcanza su óptimo a 26° mientras que el óptimo para la amonificación es tan alta como 50° . Esta diferencia resulta en una distribución característica del NH_4^+ y NO_3^- en los suelos en relación a las temperaturas, que se muestran en la Figura 7.4. Así en suelos tropicales, aún bajo condiciones de pH neutro, el NH_4^+ puede acumularse como resultado de una baja velocidad de nitrificación.

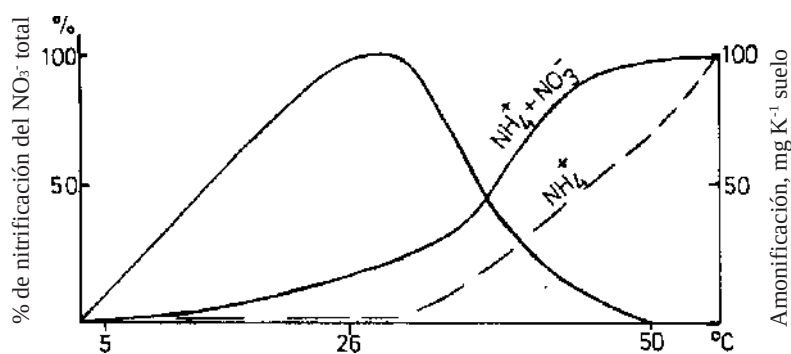


Figura 7.4. Efecto de la temperatura de incubación en el porcentaje de nitrificación, contenido de NH_4^+ , y de $NH_4^+ + NO_3^-$ en un suelo arable (Beck, 1983).

Los nitrificadores oxidan tanto el NH_4^+ liberado por la amonificación como el NH_4^+ aplicado como fertilizante. El NH_4^+ del fertilizante es también convertido en nitrato. La velocidad a la cual ocurre esta transformación depende de las condiciones ambientales prevalentes de suelo (Gasser y Iordanou, 1967). En la práctica se dan casos a menudo donde se aplica al suelo $N-NH_4^+$ pero el cultivo lo absorbe principalmente como $N-NO_3^-$.

7.1.5 Denitrificación

Muchas especies de bacterias encontradas en los suelos son capaces de reducir nitratos y nitritos a gases (NO , N_2O , N_2) que luego son liberados en la atmósfera. Esta reducción disimilatoria es conocida como denitrificación y está representada de acuerdo a las siguientes secuencias de reducción:



Las bacterias denitrificadoras que efectúan estas reacciones son esencialmente aeróbicas obligados excepto por la habilidad de usar NO_3^- en ausencia de oxígeno (Focht 1978). El nitrato actúa en lugar del O_2 como un aceptor terminal de electrones producido durante la respiración anaeróbica. La cantidad de N que pueden ser perdidos en la reacción del suelo por denitrificación pueden variar enormemente. De acuerdo a Allison (1966) estas pérdidas de N gaseoso pueden oscilar desde 5 a 50 % del total de N aplicado. Aún en suelos arables de N algunas pérdidas ocurren debido a la denitrificación pueden ocurrir debido que a menudo el O_2 no está uniformemente distribuido a lo largo de todo el suelo y algunas partes del perfil son anaeróbicas (Woldendorp 1968). La denitrificación es promovida por un alto contenido de humedad del suelo pH del suelo neutro y altas temperaturas, y bajo nivel de difusión del O_2 así como presencia de materia orgánica soluble y nitrato.

Tabla 7.5 **Perdida de nitrógeno debido a la denitrificación de varios tipos de suelo bajo pasturas permanentes** (de acuerdo a Dilz y Woldendorp 1960).

Tipo de suelo	Perdida de N en % del N aplicado
Arenoso	11 - 25
Arcilloso	16 - 31
Turbosos	19 - 40

Así en suelos arenosos bien aireados las tasas de nitrificación son generalmente mas bajas que en suelos arcillosos (ver tabla 7.5). Dilz y Woldendorp (1960) encontraron que las pérdidas de denitrificación son relativamente altas cuando están presentes en el medio edáfico abundantes raíces vivas. Se supone que los exudados de la raíz estimulan a las bacterias denitrificadoras y por lo tanto aumentan las pérdidas de denitrificación. Esto es sostenido por los hallazgos de Trolldenier (1973), quien observó experimentando en solución de cultivo con arroz, que una creciente actividad microbiana en la rizósfera resultaba de una disminución del contenido de O_2 en el medio radicular y así mejoraba las condiciones para la denitrificación. Como ya se mencionó los suelos arroceros son particularmente susceptibles a la denitrificación, dado que son esencialmente anaeróbicos (Ponnamperuma 1965).

Las pérdidas de denitrificación pueden ser mas de lo que generalmente se asume. En ensayos extensivos de campos con cebada refiriéndose a las transformaciones de N en sistemas de suelo-planta, Kowalenko y Cameron (1977) han concluido que el fertilizante nitrogenado sin recuperar podría en gran parte atribuirse perdidas como denitrificación. Usando fertilizante nitrogenado marcado con N-15 se demostró que la recuperación total del fertilizante nitrogenado en el cultivo en el suelo llegó al 69 % un año y otro al 54 % de la aplicación original. El restante 31 y 46 % sin recobrar respectivamente.

representaría la denitrificación. Las tasas de denitrificación fueron máximas en primavera y a principios de verano, coincidiendo con los máximos niveles de absorción de los cultivos. La aplicación de un inhibidor de nitrificación «N-Serve» tuvo escasa influencia en las pérdidas de N por denitrificación. Riga et al (1980) y Kjellerup y Dan Kofoed (1983) también encontraron que en condiciones de campo una gran cantidad de N perdido puede atribuirse a la denitrificación antes que a la lixiviación, siempre y cuando no hayan sido aplicadas cantidades excesivas de N. De acuerdo a Werner (1980) la denitrificación juega un rol principal en el ciclo del nitrógeno a escala global. Esto se muestra en la Tabla 7.6 que provee datos de circulación de N entre la atmósfera y el suelo.

Tabla 7.6 **Circulación global entre el N del suelo y el N atmosférico** (Werner, 1980) en 106 t/año.

	Ganancias	Perdidas
Producción industrial	46	Denitrificación 200-300
Fijación biológica	100-200	Volatilización de NH ₃ 165
Precipitación NO ₃ -/NO ₂ -	60	
Precipitación NH ₃	140	

Generalmente el escape de N gaseoso del suelo hacia la atmósfera es observado como una pérdida del nutriente y por lo tanto indeseable. Por otro lado cantidades considerables de NO₃⁻ son probablemente denitrificadas cuando drenan a las partes más profundas del perfil del suelo, de modo tal que disminuye la transferencia de este nutriente al agua de las napas (Kolenbrander, 1972). La denitrificación puede así jugar un efecto beneficioso para prevenir la polución de las aguas con NO₃⁻.

La posibilidad que el óxido nítrico pueda actuar como un contaminante atmosférico ha atraído una considerable atención en años recientes. La hipótesis ha avanzado en el sentido que el óxido nítrico proveniente de la denitrificación de los suelos y de las aguas naturales se libera en la atmósfera pasando luego a la estratosfera, donde puede conducir a una destrucción parcial de la capa de ozono. Esta capa protege a la tierra de la dañina radiación ultravioleta del sol. Internacionalmente se ha expresado que el uso creciente de fertilizantes nitrogenados pueden aumentar los niveles de N₂O en la atmósfera, por la denitrificación derivada de estos fertilizantes, y por lo tanto inducir a la destrucción del escudo de ozono. Este tema ha sido revisado por Bremner (1978) que concluye que no parecen tener asidero los reclamos que indiquen que el uso creciente de fertilizantes nitrogenados está destruyendo la capa de ozono. Como argumento importante a favor de este punto de vista es el hecho que no se ha comprobado un aumento en la concentración de N₂O en la atmósfera paralela al aumento creciente del uso de fertilizantes nitrogenados.

7.1.6 Inhibidores de la nitrificación

Productos inhibidores de la denitrificación fueron desarrollados en años recientes para evitar pérdidas mayores de NO₃⁻ como resultado de la denitrificación o lixiviado. Estos inhibidores bloquean la oxidación del NH₃ a NO₂⁻ por varias especies de Nitrosomonas, Nitrosocystus, y Nitrospira (Bhuija y Walker 1977; Soriano y Walker, 1973). Algunos de los más importantes inhibidores con sus fórmulas se listan seguidamente.

Nitrapirina (2-cloro-6-[triclorometil]piridina) = N-Serve

ST (2-sulfanilamida-triazole)

Terrazol (5-etoxi-3-triclorometil-1,2,4 tiadizole)

AM = 2-amino-4-cloro-6-trimetilpyrimidina

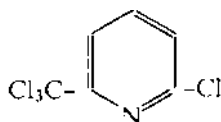
KN3 (Azida potásica)

2,5-Diclorofenil succínica amida

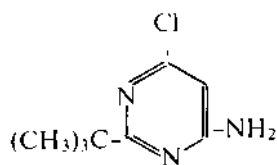
Diciandiamida ($\text{H}_2\text{N} - \text{C} - \text{NH} - \text{C} = \text{N}$)

NH

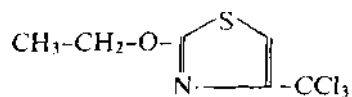
Las fórmulas de algunos de estos compuestos se muestran seguidamente



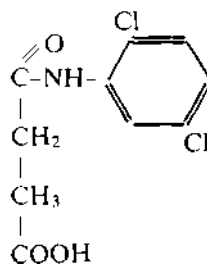
(2-cloro-6-[triclorometil]piridina) = N-Serve



AM = 2-amino-4-cloro-6-trimetilpyrimidina



Terrazol



2,5-Diclorofenil succínica amida

La nitrapirina es el inhibidor de la nitrificación mas profusamente investigado (Huber et al, 1977). Los inhibidores bloquean la acción microbiana del N-NH_4 a NO_2^- evitando así la formación de nitratos. Se previene por lo tanto la pérdida de N por lixiviación o denitrificación. Touchton et al (1978) al estudiar el comportamiento de la nitrapirina en diferentes suelos, encontró que este compuesto químico es mas bien inmóvil en el suelo y especialmente unido a la materia orgánica. La degradación de la nitrapirina depende del grado en el cual está absorbido en los coloides del suelo. Así, la tasa de degradación fue mas alta en un suelo arenoso con bajo contenido de materia orgánica que en un suelo franco-arcilloso, rico en humus. La degradación de la nitrapirina procedió a una tasa mas alta en los suelos de pH neutro que en los suelos mas ácidos.

De acuerdo a Touchton et al (1978) el período de media vida de la degradación de la nitrapirina es cerca de 4 semanas, pero puede diferir dependiendo de las condiciones de suelo y la actividad microbiana de suelo. Deberían evitarse las acumulaciones en el suelo de nitrapirina y de su principal producto metabólico (6-cloro-ácido picolínico) ya que ambos productos pueden ser absorbidos por las plantas y ser tóxicos para ellas. Una curva típica de la degradación de nitrapirina se muestra en la Figura 7.5 del trabajo de Touchton et al (1978).

El AM (2-amino-4-cloro-6-trimetilpirimidina) es soluble en agua y NH_3 líquido y no en solventes orgánicos. Si se aplica en cantidades de 5 a 6 kg/ha puede absorberse por los coloides del suelo (Slangen y Kerkhoff, 1984).

La dicianamida también es conocida como un inhibidor de la denitrificación. Puede producirse en el suelo mediante la degradación de la cianamida cálcica (Rathsack, 1978). Recientemente se han encontrado inhibidores naturales tales como Neem que ocurre en semillas de *Azadiracta indica* y Karanjín el que está en las semillas, hojas, y corteza de la *Pongamia glabra*. Tales inhibidores naturales pueden volverse importantes en países subdesarrollados donde el costo de los agroquímicos es alto (Slangen y Kerkhoff, 1984).

Los inhibidores de la nitrificación son aplicados principalmente en el otoño junto con fertilizantes amoniacales. Numerosos experimentos de campo llevados a cabo en Indiana (USA) sobre un período de 5 años han demostrado resultados favorables de la nitrapirina cuando se aplicaba junto con el NH_4^+-N de la urea en el otoño. Esta aplicación de N en el otoño daba la misma ganancia de rendimiento en grano como una aplicación dividida de N (en otoño y primavera) sin nitrapirina. La aplicación de nitrapirina no solamente redujo las pérdidas de N sino también resultó en un suministro mas uniforme de N a las raíces de las plantas y un contenido proteico mas alto en el grano (Huber et al, 1980). Efectos favorables de esta clase han sido también reportados por Hendrickson et al (1978a), Huber et al (1977), y Sommer y Rossig (1978). Por otra parte Hendrickson et al (1978b) encontró que en suelos arenosos el efecto de la nitrapirina fue mas bien muy fugaz. En experimentos con patatas aplicando amonio, el N se lixivió a las capas mas profundas de suelo, siendo muy pobre el contacto entre la nitrapirina y el amonio. En este caso la aplicación de nitrapirina deprimió el rendimiento de tubérculos. Un trabajo muy útil de revisión sobre inhibidores de la nitrificación ha sido publicado por Slangen y Kerkhoff (1984).

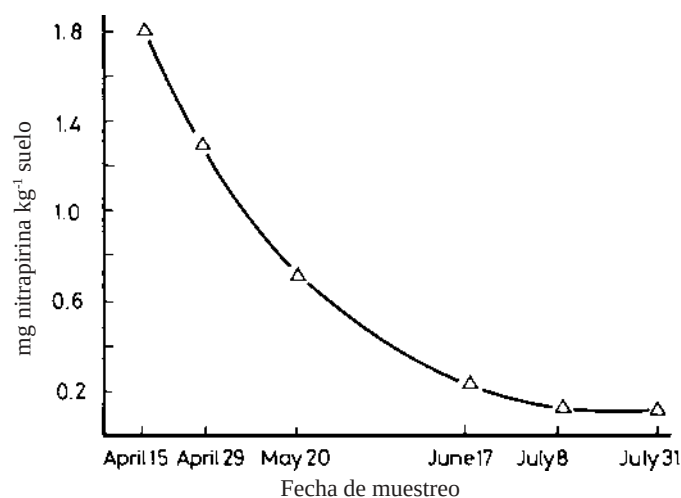


Figura 7.5. Disminución en el contenido de nitrapirina en el suelo luego de una aplicación (Touchton et al, 1978)

7.1.7 Fijación del amonio

En contraste con el NO_3^- que es mas bien móvil en el suelo y difícilmente absorbido por las partículas del suelo el amonio se absorbe por las negativas del suelo a causa de las propiedades cationicas. En particular puede estar unido selectivamente a minerales de arcilla 2:1, tales como illita, vermiculita y montmorillonita. Este proceso se llama fijación del NH_4^+ , y es análogo a la fijación del K^+ que se ha descrita con mayor detalle en la página 430. El amonio y el K compiten así por los mismos sitios selectivos dentro de la estructura de la arcillas. Bartlett y Simpson (1967) reportaron que la fijación de fertilizantes potásicos disminuyó por aplicaciones de NH_4^+ . De acuerdo a los investigadores Sippola et al (1973) en suelos finlandeses, las vermiculitas fijan amonio aún en cantidades mas grandes que K^+ . A causa de esta fijación los suelos ricos en arcillas 2:1 a menudo contienen fijadas cantidades apreciables de NH_4^+ , pudiendo oscilar entre 2000 a 3000 kg de N ha⁻¹ (Scherer y Mengel, 1979). Al analizar un gran número de muestras de suelo Bremner (1959) encontró que cerca del 5 al 6 % del N total en los horizontes superiores de suelo estaban presentes en la forma de NH_4^+ fijado mientras que en las porciones mas profundas del perfil, donde el contenido de arcilla era mas alto, la proporción de NH_4^+ fijado llegaba hasta un 20 % o mas aún.

Generalmente se sostiene que el llamado NH_4^+ fijado puede intercambiarse por el K^+ , siendo poco disponibles para las raíces de las plantas. Sin embargo, resultados recientes de Kowalenko y Cameron (1978) y de Mengel y Scherer (1981), han puesto algunas dudas sobre esta presunción. Kowalenko y Cameron (1978), en experimentos donde usaron N-15, encontraron que el fertilizante amoniaco se fijaba rápidamente después de la aplicación, pero en estados posteriores del ciclo de crecimiento, fue absorbido por el cultivo. En experimentos de Mengel y Scherer (1981) entre 100 y 300 kg de N ha⁻¹ del amonio fijado fue liberado durante el período de crecimiento y entró en el ciclo del N del suelo. El NH_4^+ liberado fue en especial alto en las capas mas profundas del suelo (60 a 100 cm) y la liberación ocurrió durante el principal período de crecimiento. Al final del período de crecimiento se

observó un aumento de la fijación de NH_4^+ . Scherer (1980) encontró que suelos loésicos en especial mostraban un grado de reciclado del amonio fijado relativamente alto mientras que el reciclado del amonio en suelos de origen basálticos fue despreciable. Van Praag et al. (1980) también observó una alta tasa de liberación del NH_4^+ fijado por suelos loésicos. Keerthisinghe et al (1984) al investigar la capacidad de tres suelos arroceros para liberar NH_4^+ de las interláminas de las arcillas, encontró una liberación neta entre 80 a 100 kg de N ha^{-1} en un suelo franco-arcillolimoso durante el período de cultivo de arroz. En definitiva es la composición mineral de la arcilla de los suelos la que juega un rol principal al determinar la extensión de la fijación y liberación de NH_4^+ (ver pág 430).

Como resultado de los procesos de absorción y fijación, la movilidad del NH_4^+ en estos suelos es esencialmente mas baja que la del NO_3^- (Dam Kofoed y Kjellerup 1970) y por esta razón el N es principalmente lixiviado en forma de NO_3^- y solo una parte muy pequeña bajo la forma de NH_4^+ . El promedio de concentración de NO_3^- que contienen en general las aguas de drenaje es cerca de 100 veces mas alta que la de NH_4^+ (Williams 1970). En la solución de suelo la concentración de NO_3^- es usualmente mas alta que la concentración de NH_4^+ excepto en suelos ácidos.

7.1.8 Asimilación y liberación de nitrógeno inorgánico

La aplicación de fertilizantes nitrogenados aplicados al suelo también implica varias reacciones de reciclado que ocurre en el medio edáfico. Por ejemplo, al aplicar urea al suelo esta se fracciona en NH_4^+ y CO_2 por la enzima ureasa (ver punto 6.1.4). El NH_4^+ resultante puede ser absorbido por las plantas ó los microorganismos, adsorbido o fijado por las partículas del suelo u oxidado a NO_3^- . El NO_3^- originado por esta forma o aplicado al suelo directamente puede ser lixiviado, denitrificado o absorbido por las plantas. Gasser et al (1967) en experimentos con $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ marcado con N-15 aplicado a suelos arenosos, encontró que cantidades apreciables de fertilizante nitrogenado fue absorbido por los microorganismos inmediatamente después de la incorporación de los fertilizantes. En estados mas tardíos este N fue liberado volviéndose disponible para las plantas. Experimentos de Stanford et al (1970) también mostraron que el fertilizante de N es incorporado mas bien rápidamente en varias fracciones del N orgánico del suelo. El fertilizante aplicado de N puede por lo tanto suministrarse a los cultivos de una forma tanto directa como indirecta, liberándose por mineralización de compuestos orgánicos de N.

La cantidad de N fijada por inmovilización microbiana del N amoniacal han sido reportados por un número de considerable de autores. Myers y Paul (1971) por ejemplo encontraron valores en el rango de 20 a 40 kg N/ha que aumentaron entre 7 y 15 kg N/ha por la aplicación de paja. Datos precisos que distingan entre la inmovilización de nitrógeno y liberación como microbios, son sin embargo escasos, así como los minerales de arcilla que pueden fijar y liberar NH_4^+ .

La inmovilización y mineralización del nitrógeno orgánico en el suelo son opuestos en su efecto. La tasa neta de liberación del N inorgánico de estos dos procesos es de importancia suprema para la nutrición del cultivo. Inhibir la asimilación microbiana por fumigación o irradiación mejora la disponibilidad de N a las plantas superiores (Jenkinson et al, 1972). Generalmente la tasa neta de liberación de

N inorgánico (NO_3^- , NH_4^+) es mas alta cuando la relación C/N de la materia orgánica del suelo es baja (Quastel, 1965). Esto significa que cuanto mas rico en N sea la materia orgánica mas grande es la posibilidad que el N se mineralice. La tasa de mineralización es alta en general en suelos que son regularmente fertilizados con compost o estiércol (Diez y Hege, 1980) o residuos cloacales (Fürstenfeld y Németh, 1984). Tasas altas de mineralización también se dan cuando se han aplicado fertilizantes nitrogenados en exceso. Esto ha sido reportado por Weller (1983) que encontró que en quintas que habían recibido altos niveles de fertilizantes nitrogenados en un período de varios años (150 kg N/ha) la tasa de mineralización de N estuvo en el orden de 100 a 200 kg de N/ha. Mucho del NO_3^- producido así, fue lixiviado hacia las capas inferiores de suelo. La mineralización estuvo considerablemente impedida durante los períodos secos. Generalmente los suelos fértiles están caracterizados por altas tasas de mineralización. Así Winner et al (1976) reportó que el suelo donde se había cultivado remolacha azucarera, mineralizaba cerca de 100 kg de N durante la primavera y el verano.

De acuerdo a Stadelmann et al (1983) el N fácilmente mineralizable se origina principalmente de la biomasa, las cantidades de N mineralizado oscilan entre 1.2 a 7.4 % del total de N orgánico del suelo. Beck (1983) encontró una interrelación significativa entre la biomasa del suelo y la tasa de mineralización del N ($r = 0.96$), un hallazgo en el que se enfatiza la importancia de la biomasa para la mineralización de N. La liberación de N inorgánico por la fracción de (ácidos húmicos, ácidos fúlvicos) se supone que es muy baja (Haider y Farooq-E-Azam 1983) y es probablemente no demasiado relevante para la nutrición vegetal. Las aplicaciones de paja contribuyen a una marcada disminución en la mineralización neta de N (Scherer y Mengel 1983).

7.1.9 Nitrógeno de la solución de suelo

A causa de los numerosos procesos que afectan el ciclo del N en el suelo, la concentración de N disuelto en la solución del suelo puede cambiar considerablemente en períodos cortos. Esto se da particularmente para NO_3^- -N. En condiciones favorables para la nitrificación se da un aumento del contenido de NO_3^- -N en la solución de suelo. Así en primavera cuando aumenta la temperatura y la aireación del suelo, aumenta también la concentración de NO_3^- en la solución de suelo (Harmsen, 1959). Cuando la demanda del cultivo es alta, sin embargo, el NO_3^- es rápidamente absorbido por las raíces, (Page y Talibudeen, 1977). White y Greenham (1967) reportaron que en quintas con cobertura de praderas solo se encontraron bajas cantidades de NO_3^- mientras que en suelos similares bajo barbecho, el contenido de NO_3^- en el suelo aumentaba hasta el verano, luego el NO_3^- era lixiviado a las capas mas profundas del suelo por las lluvias estivales. Los niveles de nitratos en la solución de suelo pueden oscilar entre 20 a 30 mM luego de una fertilización nitrogenada. En suelos fértiles oscila entre 2 a 20 mM dependiendo de la tasa de mineralización o absorción por las plantas. Usualmente el contenido de NO_3^- en la solución del suelo es de mayor importancia en la nutrición nitrogenada de los cultivos. En experimentos de campo Bartholomew (1971) encontró que la recuperación de fertilizantes marcados con N-15 por el maíz, estuvo muy relacionada con la cantidad total de precipitaciones que cayeron durante el período experimental; altas recuperaciones se encontraron en condiciones mas bajas de lluvias. Estos hallazgos son consistentes con observaciones que dicen que en períodos secos el NO_3^- se acumula en las capas superiores del suelo (Page y Talibudeen, 1977). A niveles bajos de humedad de suelo, la disponibilidad de NO_3^- se reduce (Mengel y Casper, 1980).

7.2 Nitrógeno en Fisiología

7.2.1 Generalidades

La materia seca de las plantas contiene entre 2 a 4 % de N. Esta cantidad aparenta ser mas bien baja en comparación con el contenido de C, que está en el orden del 40 %. Sin embargo el N es indispensable para los elementos constituyentes de numerosos compuestos orgánicos de importancia general (amino ácidos, proteínas, ácidos nucleicos). Las plantas superiores son los principales contribuyentes de grandes cantidades de N que son continuamente convertidos de la forma inorgánica a la forma orgánica. Las fuentes inorgánicas mas importantes implicadas en esta conversión son el NO_3^- y el NH_4^+ .

7.2.2 Absorción

Tantos las formas de NO_3^- como NH_4^+ pueden ser absorbidas y metabolizadas por las plantas. El nitrato es a menudo la fuente preferencial como nutriente para los cultivos pero depende mucho de las especies vegetales y otras condiciones ambientales discutidos mas abajo. Los cultivos arables principalmente absorben el NO_3^- y aún cuando los fertilizantes de NH_4^+ son aplicados, a causa de que la oxidación microbiana del NH_4^+ en el suelo. La tasa de absorción de NO_3^- generalmente es generalmente muy alta ya que las plantas requieren altas cantidades de N. Es ahora establecido que en los procesos de absorción existe tanto un componente de influjo y uno de eflujo (Deane-Drummond y Glass 1983a). El influjo de NO_3^- es un proceso activo con el NO_3^- moviéndose en contra de un gradiente electroquímico y dependiente de la concentración de NO_3^- del medio externo. El eflujo de NO_3^- fue pensado que era pasivo, una «pérdida» de NO_3^- resultante del NO_3^- que se movía a favor del gradiente electroquímico (Morgan et al 1973). Los hallazgos de Deane-Drummond y Glass (1985a) con plantas de cebada y Deane-Drummond (1985) con *Chara corallina* células indicaba sin embargo, que el eflujo de NO_3^- es un proceso efectuado por un transportador, dependiendo de la concentración interna del NO_3^- y por lo tanto la reducción de NO_3^- y traslocación. De acuerdo a Deane-Drummond y Glass (1983a) el eflujo de NO_3^- puede definirse como la tasa resultante de absorción neta. Esto es evidente en experimentos que muestran que el NH_4^+ puede deprimir la absorción de NO_3^- por estimulación del eflujo del NO_3^- (Deane-Drummond y Glass 1983b), Deane-Drummond (1985). Si la absorción de NH_4^+ es un proceso activo es todavía una pregunta sin contestar.

Un numero de reportes indican que tanto las formas de N es dependiente de las temperaturas, tasas de absorción son deprimidas por bajas temperaturas (Zsoldos 1972), Clarkson y Warner 1979). Clarkson y Warner (1979) concluyeron que cuando los iones son suministrados en concentraciones iguales al raigrass NH_4^+ es absorbido mas fácilmente que el NO_3^- a bajas temperaturas. Los autores discuten los resultados haciendo la aseveración que bajo las temperaturas europeas la mayor parte de la absorción de N por los cultivos cereales es usualmente terminada antes que el suelo haya alcanzado la temperatura de 12 grados (Hay 1976). Claramente bajo tales condiciones la forma preferencial de suministro debería ser de N- NH_4^+ . Porque el N- NH_4^+ es absorbido mas rápidamente especialmente a bajas temperaturas no es claro todavía. Clarkson y Warner (1979) sugieren que puede ser atribuible a los cambios físicos en las diferentes partes de las membranas celulares mas que a diferencias en temperaturas sensibles en los dos procesos de transporte. Ganmore-Neumann y Kafkafi (1983) al cultivar frutillas en solución de cultivo a diferentes temperaturas encontraron que a temperaturas mas

altas en la solución (32 grados) las plantas morían cuando solo se le suministraban NH_4^+ , mientras que a temperaturas más bajas (10 a 17 grados) el N-NH_4^+ no era dañino. Contenidos de azúcares solubles y almidones en las raíces de las plantas crecidas a altas temperaturas eran muy bajas. Los autores sin embargo sugieren que los efectos tóxicos de N-NH_4^+ fue relacionado al bajo contenido de carbohidratos de la raíz.

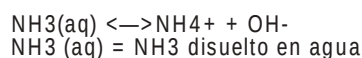
La diferencia más importante entre la absorción del NO_3^- y absorción del NH_4^+ es en la sensibilidad del pH. La absorción de N-NH_4^+ toma un lugar mejor en medios neutros y se deprime cuando el pH cae. La inversa es cierta para la absorción de NO_3^- , la absorción más rápida ocurre a pH más bajos (Rao y Rains 1976). Estos investigadores sugirieron que la reducción del NO_3^- a valores de pH alto puede verse un efecto competitivo de los iones OH^- suprimiendo el sistema de transporte de la absorción de NO_3^- . Michael et al (1965) estudiaron la absorción de N-NH_4^+ y NO_3^- de varias especies vegetales y encontraron que en experimentos de corto plazo ambas formas de N son absorbidas a plazas iguales hasta un pH de 6.8. A pH 4, sin embargo, la absorción de NO_3^- es considerablemente más alta que la de N-NH_4^+ como puede ser vista en la tabla 7.7. La absorción del N-amoniaco puede ser fuertemente influida por el estado de carbohidratos de las plantas. Altos niveles de carbohidratos en las plantas favorecen la absorción de N-NH_4^+ probablemente por mejorar la provisión de asimilación de NH_3 por la provisión de esqueletos carbonados y energía (Kirkby y Hughes 1970), Michael et al (1970). La absorción de nitratos puede ser competitivamente deprimida por el N-NH_4^+ , como muestra Minotti et al (1969) y Blandel y Blanc (1974) usando plantas jóvenes de trigo. La absorción de N-NH_4^+ por otra parte no es afectada por el NO_3^- (Mengel y Viro 1978).

Tabla 7.7 Absorción de NO_3^- y NH_4^+ marcados por plantas jóvenes de cebada en relación al pH del medio radicular (Michael et al, 1965).

pH	NH_4^+ mg de N/maceta	NO_3^-
6.8	34.9	33.6
4.0	26.9	43.0

El amonio gaseoso puede ser también absorbido por las plantas superiores por los estomas (ver punto 6.1.4). La absorción neta depende de la presión parcial de NH_3 en la atmósfera. Farquhar et al (1980) reportaron que en *Phaseolus vulgaris* la absorción neta de NH_3 fue cero a baja presión parcial atmosférica de 0.25 MPa a 26 grados. Aumentar la presión parcial de NH_3 aumentó la absorción neta y bajando la presión parcial resultó en una pérdida de NH_3 de la planta. La fuente de liberación de NH_3 todavía no es clara. De acuerdo a experimentos de Hooker et al (1980) con plantas de trigo, las pérdidas de NH_3 fue más alta a estados más avanzados que en estadios más tempranos de crecimiento. Estos autores sugieren sin embargo, que la liberación de NH_3 resultan de una descomposición de proteínas en hojas senescentes. Debido a que la liberación de NH_3 es altamente dependiente de la temperatura, la fotorrespiración también puede ser una fuente potencial de NH_3 (ver página 164).

El N-amoniaco puede ser tóxico para el crecimiento de las plantas. la toxicidad resulta principalmente del (NH_3) amoníaco que afecta el crecimiento de las plantas y el metabolismo a niveles de baja concentración a los cuales el N-NH_4^+ no es peligroso. La distribución de NH_4^+ y NH_3 en soluciones acuosas es descrita por las relaciones de equilibrio siguientes:



La ecuación muestra que el NH_3 (acuoso) su concentración depende mucho del pH del medio de modo tal que la toxicidad de N-NH_4^+ es controlado así por el pH (Bennett 1974). La relación es ilustrada en la Figura 7.6 donde el N-NH_4^+ activado es graficada contra el pH. La concentración incipientemente tóxica NH_3 (acuoso) es cerca de 0.15 mM y la concentración letal es cerca de 6.0 mM. La combinación del pH y NH_4^+ actividad que producen estos niveles son mostrados en la Figura.

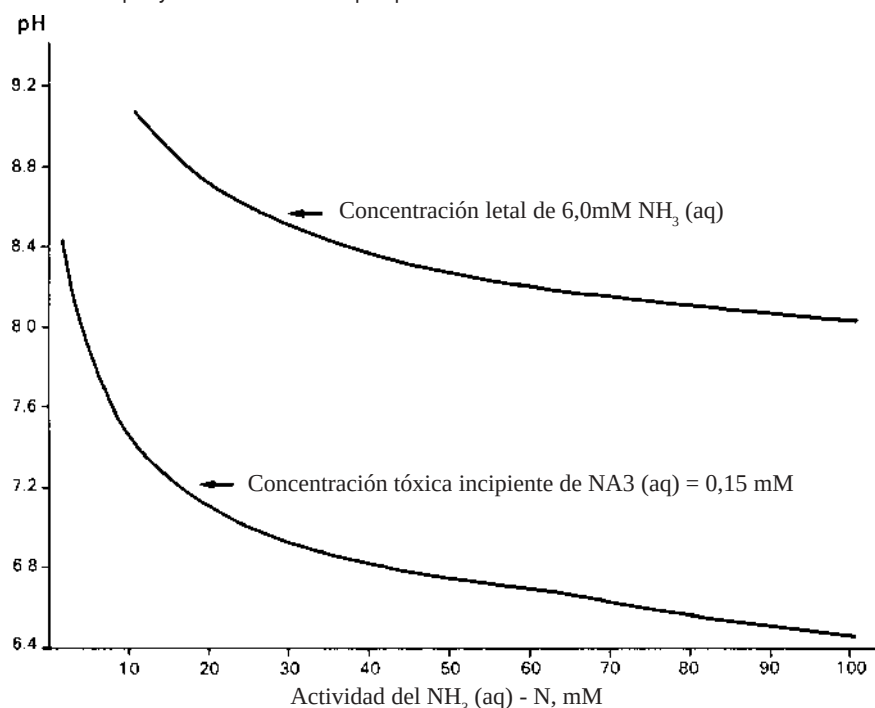


Figura 7.6. Concentración letal y concentración incipiente de toxicidad del NH_3 (acuoso) en relación con el pH y actividad del N-NH_4^+ (Bennett, 1974).

Es claro que los efectos tóxicos de N-NH_4^+ resultante del NH_3 (acuoso) probablemente puedan ocurrir a pH mas elevados. El NH_3 (aq) particularmente afecta el desarrollo radicular. Bennett y Adams (1970) reportaron que las raíces de plantines jóvenes de algodón fueron dañadas con concentraciones bajas de NH_3 tales como 0.2 mM. La germinación de las semillas puede ser afectada por concentraciones bajas de NH_3 (Barker et al 1970). El mecanismo de toxicidad de NH_3 todavía no son bien entendidos. Bennett (1974) sugiere que el NH_3 (aq) puede ser tóxico a causa de que puede atravesar las membranas celulares. Este punto de vista es soportado por datos experimentales de Heber et al (1974), quien mostró que las membranas externas de los cloroplastos son impermeables al NH_4^+ pero permitían la difusión del NH_3 (aq). Este puede explicar el efecto tóxico del N-NH_4^+ por la acción del NH_3 (aq) en desacoplar la fosforilación de la membrana tilacoide de los cloroplastos (Fibbs y Calo 1959). También hay evidencias que el NH_3 (aq) inhiben la respiración (Vines y Wedding 1960). El NH_4^+ también puede ser tóxico para el crecimiento de las plantas particularmente en medios muy ácidos. Los crecimientos de tallos y raíces fueron afectados (Maynard y Barker 1969).

A valores de pH ácidos a neutros muchas especies vegetales toleran altos niveles de N-NH_4^+ a causa de que la concentración mas alta de H^+ deprime la concentración de NH_3 (aq). Un número de

especies cultivadas puede por lo tanto crecer bien a niveles de N-NH_4^+ hasta varias mM siempre y cuando el pH esté en la región de 4 a 6. Esto ha sido demostrado para un cierto número de cultivos incluyendo trigo (Blondel y Blanc 1973), Breteler y Smith (1974), remolacha azucarera (Breteler 1973), y arroz (Dijkshoorn y Ismunadjy 1972). En el caso del arroz se demostró que el N-NH_4^+ era la fuente preferencial.

Tasas de absorción mas altas de N fueron observadas por Blondel y Blanc (1973) cuando estaban presentes tanto las formas de N-NH_4^+ como N-NO_3^- , como fuentes en la solución nutritiva. Esta observación es consistente con reportes iniciales de Drouineau y Blanc (1961), quienes demostraron que agregar N-NH_4^+ a cultivos suministrados solo con N-NO_3^- resultaron en altas tasas de crecimiento. Datos similares fueron reportados por Cox y Reisenauer, (1973) a partir de experimentos de cultivo en solución nutritiva diluida. El efecto benéfico del N-NH_4 en combinación con el N-NO_3 en el crecimiento necesita porbarse usando técnicas precisas de cultivo en solución fluyente, que han sido desarrolladas y aplicadas a estudios de absorción de NO_3^- por Clement et al, (1978). Porqué el N-NH_4 tiene esta acción promotora del crecimiento no es bien conocida. Sin embargo, dado que la reducción del NO_3^- al NH_3 requiere energía, puede suponerse que al suplir el N como NH_4^+ la energía es conservada y dirigida a otros procesos metabólicos, incluyendo la absorción de iones y el crecimiento. También es posible que el NH_4 a bajas concentraciones estimule la reducción del NO_3 . Las posibles razones del efecto benéfico de bajas concentraciones de NH_4 han sido discutidas por Kirkby (1968) y Kirkby y Hughes (1970).

La urea se convierte a N-NH_4 por la ureasa en el suelo (ver punto 7.3.4). Puede también ser absorbida directamente por las plantas, aunque la tasa de absorción aparenta ser mas baja en relación a la del nitrato. La tabla 7.8 muestra datos de girasol cultivado en solución acuosa. Se obtuvieron rendimientos mas altos con 2 mM de NO_3 que con el tratamiento de 8 mM de urea. El suministro de urea no solo resultó en una absorción mas baja de N sino también en disturbios del metabolismo de proteínas y una pronunciada acumulación de asparagina (Kirkby y Mengel, 1979). Hentschel (1970), al estudiar con *Phaseolus vulgaris* la absorción de N-NH_4 y urea con N marcado también reportó que la urea se absorbía a una tasa mas baja que el N-NH_4 . Un cierto numero de revisiones han tomado el tema de la absorción de diferentes formas de nitrógeno y sus efectos en el crecimiento y el metabolismo (Raven y Smith, 1976; Haynes y Goh, 1978; Kirkby, 1981).

Tabla 7.8. **Influencia de la forma y nivel de nutrición nitrogenada en el rendimiento, porcentaje de N y absorción de N por plantas de girasol** (Kirkby y Mengel, 1970).

Concentración de N en la sol.nutr.mM g	Rendimiento MS/24 pl.	Contenido de N en % de MS	Absorción Total de N mg/24 pl.
2 Nitrato	25.4	5.80	1.473
2 Urea	11.6	3.30	384
4 Urea	14.9	5.67	696
8 Urea	17.1	5.79	987

7.2.3 Fracciones Nitrogenadas

El reciclado del nitrógeno en las plantas se caracteriza por tres pasos principales. El primer paso consiste de la conversión de N inorgánico en compuestos orgánicos nitrogenados de bajo peso molecular. Los detalles y los diversos procesos involucrados en este paso ya se han discutido en el punto 7.1.8. En el segundo paso, tiene lugar la síntesis de compuestos nitrogenados de alto peso molecular. Estos compuestos incluyen proteínas y ácidos nucleicos. Los compuestos nitrogenados orgánicos de bajo peso molecular y particularmente los aminoácidos sirven como bloques de construcción para estas reacciones de síntesis. El tercer paso representa la ruptura de las macromoléculas que contienen N por las enzimas hidrolizantes. Estos tres pasos en el reciclado del N representan el camino entre las tres fracciones N principales involucradas en metabolismo nitrogenado: N inorgánico de bajo peso molecular, Compuestos orgánicos nitrogenados, y compuestos orgánicos nitrogenados macromoleculares.

Los tres fracciones están influidas por la nutrición y en particular por el suministro de N. Incrementando el nivel de nutrición nitrogenada resulta en un aumento general en todas las fracciones, pero la extensión a la cual ocurren estas difieren entre sí. Hay mucha evidencia experimental que demuestra que ante altas aplicaciones de fertilizantes nitrogenados, el contenido de compuestos amino solubles (aminoácidos libres, aminos, amidas) aumenta considerablemente, mientras el contenido de proteínas solo aumenta en una limitada extensión. Este hallazgo también se muestra en la tabla 7.9, que además también demuestra que hubieron escasas diferencias si N fue aplicado al suelo en forma de NO_3^- o de NH_4^+ (Mengel y Helal, 1970). La tabla 7.9 también muestra que el contenido de glutamato en particular respondió al aumento de suministro nitrogenado. El glutamato y la glutamina son los primeros dos aminoácidos sintetizados durante el proceso de asimilación de NH_3 . El glutamato y el aspartato, así como sus amidas, también se acumulan cuando se aplican a las plantas altos niveles de N inorgánico. Bajo tales condiciones, el N inorgánico obviamente está siendo asimilado una tasa más alta que lo que se utilizan los aminoácidos en la síntesis proteica. Deficiencias de metales pesados (Possingham, 1956) o condiciones salinas (Pluenneke y Joham, 1972) puede también resultar en una acumulación de compuestos aminosolubles en tejidos vegetales. Las plantas que sufren deficiencias de potasio muestran con demasiada frecuencia aumentos de aminoácidos solubles y en algunos también aumentan los contenidos proteicos (Hsiao et al, 1970). De acuerdo con Koch y Mengel (1974) tales aumentos en los contenidos proteicos bajo deficiencia de K resultan de una disminución en la tasa de crecimiento.

Tabla 7.9. Efecto de aplicación nitrogenada en fracciones nitrogenadas en la parte aérea de trigo de primavera al macollaje (Mengel y Helal, 1970). Valores relativos entre paréntesis.

Dosis de N g N/macero	N Proteico en Mol x 103/ 100 g MF	N Aminosoluble	Glutamato
0	30.5 (100)	0.358 (100)	0.033 (100)
0.6 como N-NH ₄	37.2 (122)	1.005 (283)	0.354 (100)
0.6 como N-NO ₃	39.2 (128)	1.398 (392)	0.450 (1360)

En el material vegetal el N proteico es por lejos la mayor fracción y comprende cerca de 80 al 85 % del total de N. El nitrógeno de los ácidos nucleicos participa en cerca del 10 % y el N aminosoluble cerca del 5 % del N total en el material vegetal. Muchos cultivos se realizan esencialmente para producir proteínas vegetales. En el material vegetativo, las proteínas son principalmente enzimas, mientras que en las semillas las principales fracciones proteicas son proteínas de almacenamiento. En relación a la función de las proteínas es necesario distinguir entre enzimas, y las proteínas estructurales. El nitrógeno es también un elemento esencial de diversas coenzimas. El contenido proteico de los órganos vegetativos así como los tejidos de almacenamiento puede también estar influidos por el suministro de nitrógeno. Este tema ya se ha discutido en el punto 5.1.3.

7.2.4 Translocación

El N absorbido por las raíces de las plantas es translocado por el xilema a las partes superiores de la planta. La forma en que ocurre la translocación del N depende del metabolismo radicular y de la fuente de N. De acuerdo con Martin (1970) casi todo el N-NH_4 absorbido es asimilado en el tejido radicular y redistribuido como aminoácidos. El N-NO_3 puede translocarse inalterado a los retoños y hojas pero éste depende del potencial de reducción de nitratos en las raíces (ver punto 3.3.3). Los nitrato y aminoácidos son así las principales formas en que el N se transloca en el sistema vascular de plantas superiores. Generalmente en la savia del xilema 70 a 80% de los aminoácidos presentes son ricos en N, con una relación N/C mayor que 0.4. Se cree que la función de estas moléculas ricas en nitrógeno (glutamina, asparagina) es para transportar N con una mínima cantidad de C (Pate 1971).

En la fijación de N_2 por las leguminosas el principal producto transportado de asimilación nitrogenada puede ser la asparagina como en el caso de lupino blanco (Atkins et al. 1975). Por otra parte para un grupo de especies leguminosas que incluyen la soja, las ureidas, alantoína y ácido alantoico representan la mayor parte del N transportado en el xilema después fijación de N_2 (Streeter, 1979). El nitrato está universalmente ausente en el floema independientemente de la forma de nutrición nitrogenada, siendo los aminoácidos el medio de transporte del N en la retranslocación.

La translocación de nitrógeno es un proceso importante en la vida de las plantas. Las hojas jóvenes son alimentadas con aminoácidos hasta que han alcanzado la madurez (Milthorpe y Moorby, 1969). Burr et al, (1958) al estudiar la absorción y distribución de N-NH_4 marcado en plantas de caña de azúcar, encontraron que el N marcado más elevado ocurrió en las hojas con la tasa más alta de crecimiento. Las hojas mas viejas mostraron la menor parte del N marcado absorbido. La intensidad del metabolismo nitrogenado y particularmente la tasa de síntesis proteica, parece controlar la absorción de N por las diferentes partes de la planta.

Cuando el suministro de nitrógeno desde el medio edáfico es inadecuado, el N de las hojas más viejas se moviliza para alimentar los órganos más jóvenes de la planta. Por esta razón, las plantas que sufren de deficiencia de N muestran primero los síntomas de deficiencia en el hojas más viejas. En tales hojas las proteínas se han hidrolizado (proteólisis) y los consiguientes aminoácidos se han redistribuidos a las brotes y hojas más jóvenes. La proteólisis resulta en un colapso de los cloroplastos, que resulta en una disminución del contenido de clorofila. De aquí que el amarillamiento de las hojas más viejas es el primer síntoma de una inadecuada nutrición nitrogenada.

7.2.5 Síntomas de deficiencia de nitrógeno

El diagnóstico visual de deficiencia nutricional provee uno de los medios mas valiosos para evaluar las condiciones nutritivas de un cultivo. Es practicado exitosamente solo por expertos, ya que requiere mucha experiencia. Los síntomas visuales son solamente la consecuencia de un disturbo metabólico y causas diferentes pueden resultar en síndromes muy similares. Este también es el caso de la deficiencia de N. Está fuera del objetivo de este libro mostrar en detalle los síntomas de deficiencia de los diferentes cultivos. Monografías muy útiles y descriptivas, con ilustraciones y fotos en color se han publicado por Bear et al, (1949), Bergmann y Neubert (1976), Bergmann, (1983); Wallace (1961) y Chapman (1966) para diversos cultivos y por Baule y Fricker (1970) para árboles forestales.

La deficiencia de nitrógeno se caracteriza por una tasa de crecimiento muy pobre. Las plantas permanecen pequeñas, los tallos tienen una apariencia ahilada, las hojas son pequeñas y las más viejas con frecuencia caen prematuramente. El crecimiento radicular es afectado y en particular la ramificación disminuye. La relación raíz/tallo aumenta sin embargo, por la deficiencia de nitrógeno. Como ya se señaló, la deficiencia de nitrógeno resulta en un colapso de los cloroplastos así como también en un desajuste del desarrollo de los mismos (Thomson y Weier, 1962). De aquí que las hojas con deficiencia de nitrogenados, muestran una clorosis que en general esta más bien uniformemente distribuido en toda la hoja. La necrosis de las hojas o partes de la hoja ocurren más bien tarde y en una etapa severa de la deficiencia. En lo que a esto respecta la deficiencia de N difiere fundamentalmente de la de K y de la de Mg, donde los síntomas comienzan en las hojas más viejas, pero que las manchas cloróticas y necróticas se localizan y aparecen en una etapa más bien temprana. Los síntomas de deficiencia de Fe, Ca, S son también similares a los de las deficiencia nitrogenadas, estando caracterizadas por hojas amarillentas y verde-pálidas. En estas deficiencias, sin embargo, los síntomas ocurren primero en las hojas más jóvenes. Estas observaciones más generales pueden utilizarse para un primer medios de distinción entre las diversas deficiencias nutrientes.

Las plantas que sufren de deficiencia nitrogenada maduran antes y frecuentemente se reduce la etapa de crecimiento vegetativo. Esta senescencia temprana se relaciona probablemente con el efecto del suministro de N en la síntesis y translocación de citoquininas. De acuerdo con las investigaciones de Wagner y Michael (1971), la síntesis de citoquininas se deprime cuando es la nutrición de N es inadecuada. Debido a que estas fitohormonas promueven crecimiento vigoroso y retienen la planta en un estado más juvenil, la deficiencia de citoquininas bien puede resultar en senescencia.

La deficiencia de nitrógeno en cereales se caracteriza por pobre macollaje; se reducen tanto la cantidad de espigas por unidad de área como también la cantidad de granos por espigas. Los granos son pequeños, pero frecuentemente con un relativamente alto contenido proteico, debido a una disminución en la absorción de carbohidratos en los granos, durante las etapas posteriores de llenado de los granos.

7.3. Aplicación de Fertilizantes Nitrogenados y Producción de Cultivos

7.3.1 Generalidades

Existe un general acuerdo, en que de todas las enmiendas de nutrientes que se hacen a los suelos, la aplicación de fertilizantes nitrogenados es la que ha tenido por lejos los efectos más importantes en términos de aumentos de la productividad de los cultivos. Esto es verdad para las mas variadas condiciones en todo el mundo. Numerosos experimentos de campo llevados a cabo en el pasado han demostrado que para muchos suelos, el N es el factor limitante del crecimiento más importante.

7.3.2 Respuesta a la aplicación de nitrógeno

Aunque los cultivos responden generalmente a los fertilizantes nitrogenados, este no siempre es el caso. La respuesta al N depende de condiciones de suelo, la especie en cultivo en particular y el suministro del nutriente a la planta en general. Con respecto a los suelos, la respuesta N es generalmente menor cuanto más alto es el contenido de N del suelo (Wehrmann y Scharpf, 1979). En ausencia de respuesta, el N residual y/o la tasa de descomposición microbiana de N de la materia orgánica del suelo es probablemente adecuada para satisfacer las demandas del cultivo. La relación entre respuesta al fertilizante N, y materia orgánica del suelo fue considerada en experimentos de campo por Mölle y Jessen (1968). Estos investigadores encontraron que en suelos arenosos bajo las condiciones climáticas húmedas del Norte de Dinamarca, niveles de aplicación N entre 90 a 135 kg N ha⁻¹ para cebada resultaba en óptimos retornos económicos. En suelos de turba, ricos en N orgánico, sin embargo, tasas de 45 kg de N ha⁻¹ fueron suficientes para obtener rendimientos óptimos. Pueden también esperarse altas tasas de liberación de N si se incorpora al suelo una pradera. Lo mismo se verifica para cultivos que siguen a un cultivo de leguminosa en la rotación. En ambas situaciones la aplicación de N es generalmente innecesaria. Los suelos cultivados en zonas húmedas tropicales también presentan una alta tasa de liberación de N de suelo en los primeros años de cultivo. Durante este período los suelos no responden a aplicaciones de N (AGBLE, 1973). La aplicación de N sin embargo, en los años siguiente se vuelve crecientemente necesaria a medida que el N orgánico del suelo se agota gradualmente. Un caso extremo de liberación de N se ha informado en Israel, donde se drenó un pantano. Los suelos resultantes de este tratamiento tenían entre 20 y 80 % de materia orgánica. La mineralización de esta materia orgánica fue extremadamente alta, acumulándose cantidades en el orden de 500 kg de N-nitrato/ha/año en la capa superior del suelo. Es evidente que bajo tales condiciones los tratamientos con N habrían sido superfluos (Giskin y Majdan, 1969). Similares tasas de nitrificación se dan cuando disminuye el nivel de agua freática de los suelos de turba. Este ejemplo fue informado por van Diest (1977) de suelos de turba (moor) en los Países Bajos. Para aumentar la capacidad de retención de nutrientes de estos suelos orgánicos el nivel freático disminuyó desde 25 a 75 cm debajo de la superficie de suelo. Esto resultó en tasas de mineralización N cercanas a 1000 kg de N ha⁻¹, cerca de la mitad de las cuales fue absorbida por la hierba. El N restante fue lixiviado o denitrificado.

Los suelos orgánicos representan solamente una fracción pequeña de los suelos cultivados del mundo. Por esta razón la respuesta al N puede esperarse en la gran mayoría de los suelos, siempre que otros factores de crecimiento no sean limitantes. Uno de los factores de crecimiento más importantes en lo que a esto respecta es el agua disponible. Las respuestas a la aplicación de N son limitadas cuando la disponibilidad hídrica está restringida (Eck, 1984). Esta relación ya se ha mencionado en el punto 5.2.4 (Shimshi, 1969). La Tabla 7.10 con información de Lenka y Dastane, (1970) también indica que un régimen óptimo de agua resultó en la respuesta más alta al N en arroz-cáscara. Bajo condiciones áridas las respuestas a los fertilizantes de N dependen ampliamente de la precipitación anual y su distribución, a menos que se riegue. La respuesta al N también depende del suministro al cultivo con otros nutrientes.

Tabla 7.10. **Efecto de la sumergencia del suelo en el rendimiento de arroz en dos aplicaciones de N** (Lenka y Dastane, 1970).

Tratamiento de Irrigación	Rendimiento de grano 60 kg N ha ⁻¹ t ha ⁻¹	Arroz-cáscara 120 kg N ha ⁻¹
Saturación a capacidad de campo	2.93	3.95
Sumergencia a 5 cm	3.94	5.40
Sumergencia a 10 cm	3.94	5.26

Esta relación ha estado establecido por un cierto número de investigadores. La Tabla 7.11 muestra un ejemplo de esta clase (Gartner, 1969). Sin aplicaciones de P y K la respuesta del rendimiento a niveles crecientes de N fue más pequeña que cuando se aplicaron cantidades adecuadas de P y K. Además estos datos también demuestran que la respuesta a la aplicación de P y K fue mayor con un suministro abundante de N.

Como ya se ha mencionado en el Capítulo 6, los cultivares de alto potencial de rendimiento en particular responde a los fertilizantes nitrogenados. Estos no solo se cumple en algunos cereales como el arroz, sino también para otros cultivos como maíz y sorgo. Se muestra en la Figura 7.7 las respuestas al N de diferentes cultivares de sorgo.

Tabla 7.11 **Efecto de crecientes niveles de nitrógeno en relación a aplicaciones de fosfato y potasio en el rendimiento de forrajes** (Gartner, 1969).

Tratamiento fertilizante N kg/ha	P	K	Rendimiento t de MS/ha
112	-	-	5.54
112	25	-	5.60
112	-	88	5.54
112	25	88	6.12
224	-	-	7.51
224	50	-	7.12
224	-	176	8.24
224	50	176	8.80
448	-	-	8.65
448	100	-	9.13
448	-	352	11.35
448	100	352	12.35

La eficiencia de uso del fertilizante nitrogenado es muy dependiente de factores tales como el abastecimiento de agua y la presencia de otros nutrientes vegetales en el suelo. De acuerdo a Craswell y Godwin (1984), quienes consideraron este tema en una útil revisión distinguen entre eficiencia agronómica, recuperación aparente de nitrógeno y eficiencia fisiológica del fertilizante N:

$$\begin{aligned} \text{Eficiencia agronómica} &= \frac{\text{Rinde de granoF} - \text{Rinde de granoC}}{\text{Fertilizante N aplicado}} && \text{kg-1} \\ \\ \text{Recuperación aparente de N} &= \frac{\text{N AbsorbidoF} - \text{N AbsorbidoC}}{\text{Fertilizante N aplicado}} && \times 100 \% \\ \\ \text{Eficiencia fisiológica} &= \frac{\text{Rinde de granoF} - \text{Rinde de granoC}}{\text{N AbsorbidoF} - \text{N AbsorbidoC}} \end{aligned}$$

En estas ecuaciones los sub-índices F y C denotan el «cultivo fertilizado» y el «control sin fertilizar» respectivamente. Una alta eficiencia agronómica se obtiene si el incremento de rendimiento por unidad de N aplicada es alto. Este es generalmente el caso cuando el suelo tiene un bajo N disponible y los niveles de aplicación N no son demasiado altos. Una recuperación satisfactoria se logra si el fertilizante aplicado no se pierde (lixiviación, denitrificación) o se fija al suelo, sino mas bien es ampliamente absorbido por el cultivo. En general niveles de recuperación cercanos al 50 % se obtienen en la agricultura práctica, pero también se han encontrado valores mucho más altos y más bajos (Craswell y Godwin, 1984). Una alta eficiencia fisiológica de uso del N se logran en cultivos de cereales cuando una alta proporción del N absorbido se utiliza en la formación de granos. Para la producción de 1 t de granos de trigo se requieren cerca de 30 kg de N, 12 kg estarán presentes en los granos, 6 kg en las raíces y 6 kg en la paja. Una eficiencia fisiológica mas alta ocurrirá cuando se producen 33 kg de grano por cada kg N absorbido por el cultivo.

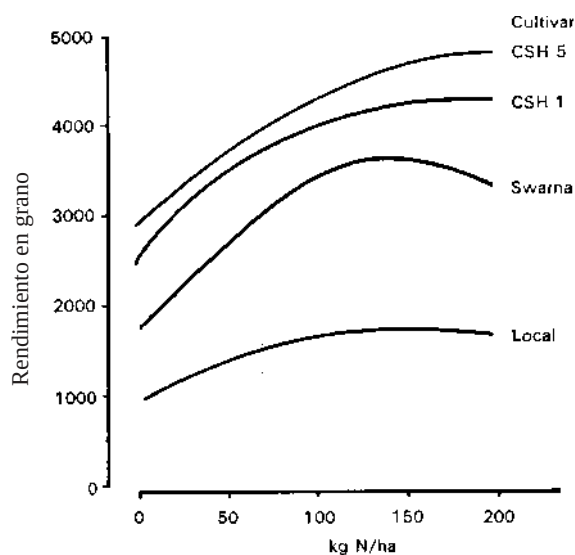


Figura 7.7. Efecto del nivel de aplicación de N en el rendimiento de grano de sorgo para un cultivar local y moderno (De, 1974).

7.3.3 Niveles de aplicación de fertilizante nitrogenado

El nivel de N que debería aplicarse a un cultivo depende largamente de la especie cultivada en particular y las condiciones prevaleciente en el suelo. Generalmente la cantidad de N absorbida por un buen cultivo durante el período de crecimiento sirve como un lineamiento general para evaluar el nivel apropiado de aplicación de N (kg de N ha⁻¹). Estas cantidades están listadas para varios cultivos en la Tabla 6.2. Cuando la tasa de liberación de N inorgánico de la materia orgánica del suelo es alta, la necesidad de aplicación de N está en niveles más bajos. Por otra parte, para suelos pobres, bajos en N disponible, las cantidades a aplicar de N debería ser superiores a la cantidad total de N absorbido.

La aplicación de paja a los suelos aumentan generalmente la inmovilización del fertilizante nitrogenado (Terman y Brown, 1968). Esto conduce frecuentemente a una depresión en el rinde de los cultivos (Amberger y Aigner, 1969), aunque el efecto puede contrarrestarse por una aplicación adicional de N. Los ensayos de campo de Schmidt y Unger (1968) han demostrado que esta aplicación debería ser del orden de 1 kg de N por cada 100 kg de paja aplicados. En suelos arroceros, la incorporación de paja al suelo no se encontró que afectara los rendimientos (Williams et al, 1972).

Las tasas óptimas de aplicación de N también dependen de la precipitación invernal, como se observó en experimentos de campo que Van Der Paauw (1962) llevó cabo en un cierto número de años en los Países Bajos. En inviernos moderados con alta precipitación, cantidades considerables de N se lixivian fuera del suelo. Para mantener los niveles de rendimiento habituales, esta pérdida debe compensarse con aumentos de aplicación del fertilizante N en la primavera.

A largo plazo, la remoción del N del suelo ya sea como productos vegetales, o por la denitrificación, tiene que balancearse por un adecuado retorno como fertilizante N. Las grandes cantidades de N pueden fijarse por asociaciones de leguminosas y *Rhizobium*. Esta razón, las praderas de leguminosas como alfalfa o trébol no se fertilizan habitualmente N (Doll, 1962). Al contrario, una aplicación de N puede hasta deprimir los rendimientos, ya que el N inhibe la fijación y favorece el crecimiento de malezas. En las asociaciones de gramíneas y leguminosas, las aplicaciones favorecen a las primeras, que son capaces de competir mejor por nutrientes y otros factores de crecimiento. Las pasturas mixtas de trébol y gramíneas por lo tanto no son tratadas con fertilizantes de N, si la proporción de leguminosas es adecuada para satisfacer las demandas de la pradera. Cuando la proporción de leguminosas es muy baja, sin embargo, el tratamiento de fertilización nitrogenada está generalmente recomendado. En Dinamarca Dam Kofoed y Sondergaard Klausen (1969) encontraron que niveles entre 150 y 300 kg N ha⁻¹ por año dieron los mejores resultados en praderas donde el trébol estaba en proporciones muy bajas o ausente. Donde las condiciones favorecen el crecimiento de leguminosas, rendimientos muy altos de forraje pueden obtenerse sin fertilizantes de N. Estas es el caso de grandes áreas de praderas de Nueva Zelandia (Walker et al, 1954). Altos rindes de forraje sin fertilizante N pueden también obtenerse en Europa con tréboles moderno (McEwen y Johnston, 1984).

Los cultivos leguminosos anuales frecuentemente responden a tratamientos de fertilización con N. Fertilizar soja con N se ha vuelto muy común. Normalmente éste se aplica en el momento de la siembra para obtener un rápido crecimiento del cultivo joven. Bhango y Albritton, (1972) encontraron en experimentos de campo que niveles de 112 kg ha⁻¹ aumentaron los rendimientos de soja entre un

10 y 15 %. Hulpoi et al, (1971) recomiendan 60 kg N ha⁻¹ para este cultivo, sembrado en suelos chernozem en Rumania. Las habas (*Vicia faba*) y las lentejas también responden a niveles bajas de N (36 kg N ha⁻¹), como informan Hamissa (1974) y Scherer y Danzeisen (1980).

Aplicación excesiva de N puede ser perniciosa para el cultivo. Como ya se ha mencionado (ver punto 5.3.2) un nivel alto de nutrición N durante los últimos meses de crecimiento de la remolacha azucarera reduce la calidad de las raíces. En los cereales puede resultar en vuelco. Para reducir la susceptibilidad al vuelco se ha vuelto una práctica común en Europa Central aplicar productos químicos que reducen la altura de los cereales (ver punto 5.1.6).

Excesivas aplicaciones de N pueden estimular diversas enfermedades fungosas en el cultivo (Trolldenier, 1969). Los ejemplos de esta clase son la roya castaño (*Puccinia hordei*) en cebada, mancha castaña de la hoja (*Helminthosporium oryzae*) en arroz (Hak, 1973) y *Fusarium graminearum* en trigo (Bunescu et al, 1972). El efecto de la enfermedad puede ser especialmente severo, si la porvisión de K y P al cultivo es baja. Por otra parte dos enfermedades de maíz *Pseudomonas syringae* (mancha chocolate) y *Helminthosporium turcicum* (tizón de hoja de maíz) aparentar reducirse por altas niveles de aplicación de N (Karlen et al, 1973).

7.3.4 Fertilizantes Nitrogenados

Los fertilizantes simples más comunes de N se listan en la Tabla 7.12. Para la mayoría de los fertilizantes el N-NO₃⁻ y el N-NH₄⁺ son el transporte de N. Este también es el caso para los fertilizantes mezcla y compuestos. El NH₄⁺ es parcialmente adsorbido en los coloides del suelo y sus tasa de absorción son generalmente menores que las de NO₃⁺ bajo condiciones de campo. Por esta razón la mayoría de las cultivos no responden como rápidamente a los fertilizantes de NH₄⁺ en cuanto a los aplicados como NO₃⁺. Los fertilizantes de nitrato se conocen por producir una rápida respuesta en la planta. En la mayoría de los casos, sin embargo, la diferencia entre ambos tipos de fertilizantes tiene una menor importancia. Así Huppert y Buchner, (1953) evaluando numerosos experimentos de campo llevados a cabo en Alemania, encontraron que no hubo diferencias mayores en las respuestas de rendimiento si los cultivos se habían abonado con NO₃⁺ o NH₄⁺. Solo en suelos más ácidos el NO₃⁺ fue superior al NH₄⁺. Widdowson et al, (1967) informaron que el nitrato de calcio Ca(NO₃)₂ dio mayores rendimientos de grano de cebada que el sulfato de amonio (NH₄)₂SO₄ en tres cuartos de todos los experimentos llevados a cabo en suelos de texturas livianas o medianas en Inglaterra. La diferencia de rendimiento sin embargo, no fue muy grande. Las pérdidas nitrogenadas por denitrificación y lixiviación puede ser más altas con NO₃⁺ que con aplicaciones de NH₄⁺. En la tabla 7.13 la recuperación de N en una rotación de tres años se muestra de un trabajo de Riga et al, (1980). El experimento compara la recuperación de N de 100 kg de fertilizante N marcado (N-15) que se suministró ya sea como NO₃⁺-N ó NH₄⁺-N en el primer año de la rotación. El nitrógeno fue dado en aplicaciones divididas tanto en 2 como 3 dosis iguales. Como puede verse en la tabla, las pérdidas de N (N sin recuperar) fue más alto con una aplicación de NO₃⁺ que con NH₄⁺ y con 2 más que con 3 divisiones. La aplicación de NH₄⁺ resultó en una cantidad más alta de N incorporada al suelo. Cerca de la mitad del N aplicado fue absorbido por el trigo en el primer año mientras que la absorción por los cultivos siguientes, avena en el 2do. año y dos cortes de maíz para forraje en el 3er. año, fue comparativamente baja.

Tabla 7.12. **Principales fertilizantes nitrogenados.**

	Fórmula	% de N
Sulfato de Amonio	$\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$	21
Cloruro de Amonio	NH_4Cl	26
Nitrato de Amonio	NH_4NO_3	35
Nitrato de Amonio calcáreo	$\text{NH}_4\text{NO}_3 + \text{CaCO}_3$	27
Nitrosulfato de Amonio	$\text{NH}_4\text{NO}_3 \cdot (\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$	26
Nitrato de Potasio	KNO_3	14
Urea	$\text{CO}(\text{NH}_2)_2$	46
Cianamida Cálcica	CaCN_2	21
Amoníaco Anhidro	NH_3	82

Altas pérdidas de NH_3 por otra parte pueden ocurrir en suelos alcalinos debido a la volatilización del NH_3 (ver punto 6.1.4). Tales suelos deberían por lo tanto abonarse con NO_3^+ y no con urea o fertilizantes que contengan NH_4^+ . Las pérdidas de N de los suelos pueden ser altas como resultado de la denitrificación (ver punto 3.1.5). Estos suelos deberían por lo tanto no recibir fertilizantes que contengan NO_3^+ . Aquí se recomiendan urea y fertilizantes con NH_4^+ . Deberían incorporarse bien en el suelo.

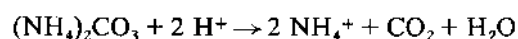
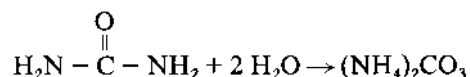
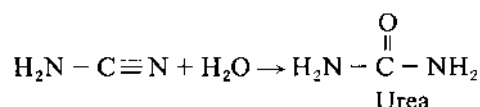
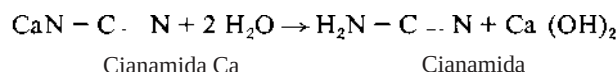
Tabla 7.13 **Destino del N marcado aplicado en forma de NO_3^+ o NH_4^+ en un experimento de aplicación dividida, con 2 o 3 aplicaciones iguales dadas en el primer año a un experimento de rotación. Nivel de fertilizante aplicado: 100 kg N ha⁻¹** (Riga et al, 1980).

Forma y número aplicaciones	Tipo 1 ^{er} año	N absorbido Avena 2 ^{do} año	Maíz x 2 3 ^{er} año	N suelo al final test	N perdido de sin recuperar
kg N ha ⁻¹					
3 x NO_3	57.4	1.31	2.02	8.1	31.2
2 x NO_3	46.7	1.27	1.54	8.2	42.3
3 x NH_4	64.1	1.70	2.74	13.4	18.5
2 x NH_4	45.6	1.70	2.74	14.1	35.9

El sulfato de amonio fue un fertilizante muy importante en el pasado, pero su consumo relativo ha declinado cada vez más en los años recientes. En buena parte fue reemplazado por la urea, que tiene un contenido de N más alto y se maneja mas fácilmente en forma de solución (ver punto 6.2.3). El nitrato de amonio es una sal explosiva y por esta razón su uso directo como fertilizante está prohibido en algunos países. Este fertilizante N de grado más bien alto se utiliza ahora frecuentemente en la preparación de fertilizantes líquidos. A causa del riesgo de incendio sin embargo, el nitrato de amonio frecuentemente se mezcla con caliza. Esta mezcla es segura y fácil de manejar y se llama nitrato de amonio calcáreo. Es un fertilizante bien conocido de aplicación directa al suelo que debido al contenido de Ca previene o demora la acificación del suelo. El cloruro de amonio es de importancia

menor. De acuerdo a Cooke (1972) es apropiado para suelos arroceros, donde el uso de $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ resulta en producción del indeseable sulfuro. El nitrosulfato de amonio es una doble sal de nitrato de amonio y sulfato de amonio fabricado al neutralizar ácidos nítrico y sulfúrico con NH_3 . El producto es fácil de manipular y almacenar. Su consumo, sin embargo, ha disminuido en los últimos años. El nitrato de potasio contiene 44 % de K_2O además de N. Este fertilizante se utilizó frecuentemente en pulverizaciones foliares. Lo mismo se verifica para urea, que también se utiliza en gran parte como fertilizante líquido (ver punto 6.2.3).

La cianamida cálcica contiene N en forma de amida y de cianuro. Este fertilizante tiene un color oscuro ya que también contiene algo de C, que se forma durante el proceso de producción. La cianamida cálcica es soluble en agua. Como se muestra a continuación se convierte en el suelo a urea, que luego se divide en NH_3 y CO_2 .



Este proceso de conversión necesita agua. Por esta razón la respuesta del cultivo a aplicaciones de cianamida cálcica se retrasa en condiciones de suelos secos. Durante el proceso de conversión en el suelo pueden formarse productos tóxicos intermedios. Generalmente la cianamida cálcica se aplica antes de la siembra y se incorpora bien en el suelo. Las sustancias tóxicas intermediarias son un buen control de malezas e inhibidores de la nitrificación. La cianamida es un fertilizante N de reacción lenta. La diciandiamida formada durante la degradación de la cianamida cálcica retarda la amonificación de la urea y también la oxidación del $\text{NH}_4\text{-N}$. El efecto del fertilizante nitrogenado es así retrasado (Rathsack, 1978). Durante el proceso de conversión también se forma $\text{Ca}(\text{OH})_2$, que tiene un efecto favorable en el pH y la estructura del suelo en suelos ácidos.

La aplicación de anhídrido NH_3 ya se ha discutido en el punto 6.2.3. El inconveniente principal de este fertilizante N de alto grado es el equipo especial necesario para su transporte y aplicación. Numerosos ensayos de campo han demostrado que el NH_3 anhídrido produce respuestas muy similares a los fertilizantes sólidos (Dam Kofoed et al, 1967). En suelos de texturas pesadas y bajo condiciones climáticas más continentales, el NH_3 anhídrido puede también aplicarse sin riesgos de pérdida de N por lixiviación (Korensky y Neuberg, 1968). En estos suelos el riesgo de pérdidas por lixiviación solamente ocurren, si el NH_4^+ se oxida a NO_3^- en gran parte. Esta oxidación microbiana depende ampliamente de las temperaturas de suelo en otoño y invierno. Así bajo condiciones climáticas de inviernos moderados de alta precipitación la aplicación de NH_3 anhídrido u otros fertilizantes pueden conducir a pérdidas sustanciales de N debidas a lixiviación de nitratos (Dam Kofoed et al, 1967). Estas pérdidas de N

durante el invierno son probablemente la principal razón porque el NH₃ anhidro aplicado en el otoño frecuentemente resulta en rendimientos mas bajos que los obtenidos por aplicaciones de primavera (Roussel et al, 1966).

En la última década se han desarrollado fertilizantes nitrogenados de liberación retardada con el objeto de disminuir las pérdidas por lixiviación que resultan del uso de fertilizantes más solubles, y para proveer una fuente más duradera de N disponible. Los fertilizantes de N de liberación lenta más comunes son polímeros de urea-formaldehído, isobutilidin diurea, crotonilidin diurea y urea o nitrato de amonio recubiertos con azufre. La disponibilidad de las formas recubiertas con azufre depende en las condiciones físico-químicas del suelo que influyen en la solubilidad mientras que la disponibilidad del urea-formaldehído y de la isobutilidin diurea están controlado por la actividad microbiana en el suelo. Las condiciones del suelo que promueven la actividad microbológica también tienden a realzar el crecimiento de los cultivo. La liberación de N de estos fertilizantes así sigue generalmente el patrón de requerimientos de N del cultivo.

En la descomposición de estos fertilizantes orgánicos de liberación prolongada la urea es liberada por hidrólisis (Figura 7.8). Luego esta se divide por la ureasa en NH₃ y CO₂. El amoníaco puede luego oxidarse a nitrito y nitrato por la nitrificación (ver p.7.1.4). De acuerdo a Hadas y Kafafi (1974), la tasa de descomposición de la urea-formaldehído es controlada por la temperatura. Estos autores encontraron que las constantes de velocidad de descomposición para el proceso global fue varias veces más altas a 24 ° y 34 ° en comparación con una temperatura de 14 °. A esta temperatura la ruptura se retrasa particularmente durante las primeras semanas después de la aplicación. La recuperación de nitrógeno, medida por la proporción de N absorbido por cultivo en relación al total de N aplicado, es generalmente pobre por estos fertilizantes de liberación lenta en comparación con fertilizantes convencionales de N solubles de agua (Dam Kofoed y Larsen, 1969; Allen et al, 1971). Stählin (1967) por ejemplo al evaluar butilidin diurea en praderas, encontró que una aplicación de 500 kg N ha⁻¹ por dos años dieron solo rendimientos muy pobres al 2do. año.

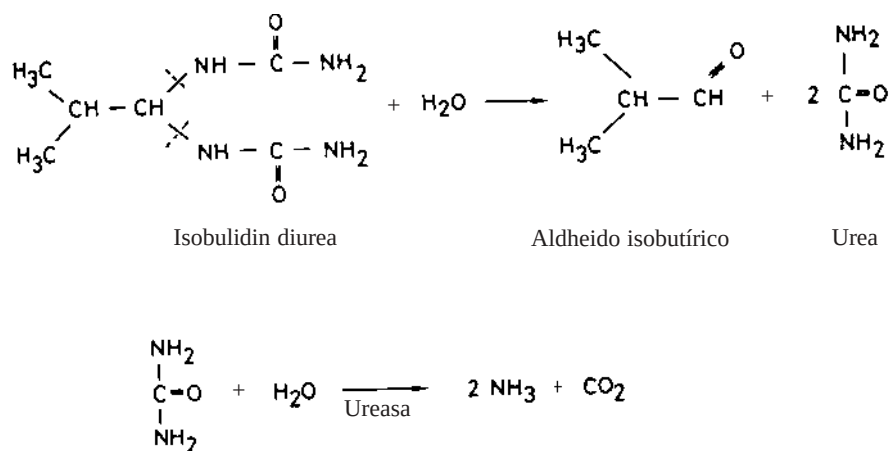


Figura 7.8. Reacciones de descomposición de un fertilizante de N de liberación lenta (isobutiledin diurea).

Una desventaja adicional de los fertilizantes de N de liberación lenta es su alto costo por unidad de peso de N en comparación con los fertilizantes ordinarios de N. Hay informes, sin embargo, favorables en la literatura respecto a la aplicación de fertilizantes de liberación lenta. Este tópico ha sido considerado por Oertli (1980) en un trabajo de revisión (ver punto 6.1.3). En la actualidad los fertilizantes de N de liberación retardada son solamente una propuesta viable para uso en horticultura y para céspedes de golf. Aquí un alta dosis de aplicación de N puede realizarse en una única vez con estos materiales de lenta actuación sin ningún riesgo para las plantas. El mismo nivel de N aplicado en forma de materiales solubles resultarían en severos daños. Esta es la ventaja principal de estos fertilizantes de liberación lenta, que pueden realizarse en una única aplicación.

Lectura general

ALLISON, F. E.: Soil Organic Matter and its Role in Crop production. Elsevier Sci. Publications, 1973.

BARTHOLOMEW, W.V. and CLARK, F.E.: Soil Nitrogen. American Soc. of Agronomy, Inc., Madison, Wisconsin, USA 1965.

BAUER, W. D.: Infection of legumes by Rhizobia. Ann. Rev. Plant physiol. 32 407-449 (1981).

BURESH, R. J., CASSEMAN, M.E. and PATRICK W.H. jr.: Nitrogen fixation in flooded systems, a review. Adv. Agron. 33, 150-192 (1980).

CLARK, F. E. and ROSSWALL, T. (Eds.): Terrestrial Nitrogen Cycles, Processes Ecosystem Strategies and Management Impacts. Ecol. Bull. Stockholm 33, (1981).

CRASWELL, E.T. and GODWIN, D. C.: The efficiency of nitrogen fertilizers applied to cereals in different climates. In: Adv. in Plant Nutrition Vol. 1 (P. B. TINKER and A. LAUCHLI, Eds.) p. 1-55. Praeger New York, 1984.

DELWICHE, C.C. Ed.: Denitrification, Nitrification and Atmospheric Nitrous Oxide. Wiley, New York, London, Sydney, Toronto 1981.

DOBEREINER, J.: Dinitrogen fixation in rhizosphere and phyllosphere associations. In: <<Inorganic Plant Nutrition>> Encycl. Plant Physiol. New Series Vol. 15 A (A. LAUCHLI and R. L. BIELESKI, Eds.) p. 330-350. Springer-Verlag Berlin, New York, Heidelberg, Tokyo, 1983.

GREENWOOD, E. A. N.: Nitrogen stress in plants. Adv. Agron. 28, 1-35 (1976).

HEWITT, E.J. and CUTTING, C.V. (Eds): Nitrogen Assimilation in Plants, Academic Press London, New York, San Francisco, 1979.

INTERNATIONAL ATOMIC ENERGY AGENCY: Nitrogen-15 in Soil - Plant Studies, Vienna 1971.

KIRKBY, E.A.: Nitrogen Nutrition of the Plant. The University of Leeds Press, Leeds 1970.

NEYRA, C.A. and DOBEREINER, J.: Nitrogen fixation in grasses. Adv. Agron. 29, 1-38 (1977)

NIELSEN, D.R. and MAC DONALD, J.G.: Nitrogen in the Environment. Vol. 1, Nitrogen Behaviour in Field Soil. Academic Press London, New York, San Francisco, 1978.

NIELSEN, D. R. and MACDONALD, J. G.: Nitrogen in the Environment. Vol. 2, Soil Plant Nitrogen Relationship. Academic Press London, New York, San Francisco, 1978.

PARSONS, J. W. and TINSLEY, J.: Nitrogenous Substances. In GIESEKING, J. E. (ed) Soil Components vol. 1, Organic Components p. 263-304, Springer-Verlag, 1975.

QUISPEL, A.: Dinitrogen-fixing symbiosis with legumes, non-legume angiosperms and associative symbiosis. In: <<Inorganic Plant Nutrition, Encycl. Plant Physiol. New Series Vol. 15A (A. LAUCHLI and R. L. BIELESKI, Eds.) p. 286-329, Springer-Verlag, Berlin, New York, Heidelberg, Tokyo, 1983.

SAVANT, N. K. and DEDATTA, S. K.: Nitrogen transformations in wetland rice soils. Adv. Agron.35, 241-302 (1982).

SIMPSON, J. R. and FRENEY, J. R.: Fate of nitrogen under different cropping systems. In: LEECE, D.R. (ed.) Fertilizers and the Environment, p. 27-33. Australian Institute of Agricultural Science. Sydney, 1974

STEVENSON, F.J. (Ed.): Nitrogen in Agricultural Soils. Am. Soc. Agronomy, Madison USA, 1982.

WALKER, T.W.: The nitrogen cycle in grassland soils. J. Sci. Fd. Agric. 7, 66-72 (1956.).

EL AZUFRE

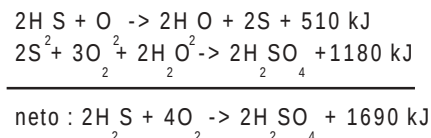
8.1 Azufre del suelo

El azufre ocurre en el suelo en formas inorgánicas y orgánicas. En la mayoría de los suelos el S orgánico provee el principal reservorio de S (REISENAUER et al. 1973 , SCOTT Y ANDERSON 1976). En suelos de turba, éste puede constituir casi el 100 % de total de S. El S orgánico de suelo puede dividirse en 2 fracciones. El azufre unido al carbono, y el que no está ligado al carbono. Esta última fracción está constituido por sulfatos fenólicos, colinas así como lípidos (FRENEY Y STEVENSON 1966). El S unido al carbono incluye el S de aminoácidos aunque parecen contabilizar menos de la mitad de esta fracción (WHITEHRAD 1964). La relación C:N:S en la materia orgánica de suelo tiene aproximadamente la proporción 125:10:1.2 (FRENEY 1961). Las formas inorgánicas de S en suelo consisten principalmente de SO_4^{2-} . En suelos de regiones áridas pueden acumular cantidades altas de sales como CaSO_4 , MgSO_4 y NaSO_4 . Bajo condiciones húmedas, sin embargo, los SO_4^{2-} están presentes ya sea en la solución del suelo o están absorbidos a los coloides del suelo. El SO_4^{2-} en la solución de suelo está en equilibrio con la formas de la fase sólida. Los factores que influyen la retención de SO_4^{2-} en el suelos han sido considerados en detalle por REISENAUER et al. 1973 . Los sulfatos como los fosfatos son adsorbidos a los sesquióxidos y a los minerales de arcillas, aunque la fuerza de retención de los sulfatos no es tan fuerte como las del fosfato. De acuerdo a ENSMINGER (1954) la capacidad de adsorción de fosfatos sigue el siguiente orden : $\text{Al}_2\text{O}_3 > \text{Caolinita} > \text{bauxita} > \text{turba} > \text{limonita} > \text{hematita} > \text{aluminio hidratado} > \text{goetita}$. La capacidad de adsorción de sulfatos de los minerales de arcilla sigue la siguiente secuencia: caolinita > illita > bentonita (CHAO et al 1962). La fuerza de adsorción del sulfatos disminuye a medida que aumenta el pH del suelo. Así MARTINI y MUTTERS, 1984 encontraron correlaciones significativas entre el pH del suelo y el contenido de sulfato intercambiable en suelo de la Planicie Costera y del Piedemonte de Carolina del sur. También se verifico una clara relación entre el contenido de arcilla del suelo y el contenido de sulfato intercambiable, aumentando el contenido de sulfato intercambiable con el aumento del contenido de arcilla. Del trabajo de SCOTT 1976 en suelos del Noreste de Escocia la adsorción de sulfatos parece depender más del Fe activo que del aluminio.

Bajo condiciones de inundación, el S inorgánico ocurre en formas reducidas como FeS, FeS² (Pirita) y H₂S. El contenido de S del total de suelos en regiones templadas está en el rango de 0.005 a 0.04 % de S²⁻ (SIMON-SYLVESTRE 1969). Los niveles totales del suelo dependen del contenido de materia orgánica así como también de las condiciones climáticas. Bajo condiciones húmedas cantidades altas de SO₄²⁻ se filtran hacia horizontes sub-superficiales, mientras que en situaciones áridas los SO₄²⁻ se acumulan en las capas superiores de suelo. Los suelos de las regiones templadas poseen generalmente cantidades más altas en S cuanto más materia orgánica contienen. Así de acuerdo con investigaciones de GRUNWALDT 1969 el contenido de S de diversos tipos de suelos disminuyen según la siguiente secuencia:

Suelos calcáreos orgánicos > Turba > Suelos Pantanosos > Suelos podzólicos gris castaños > Podzoles

La fracción de S orgánico de suelo se vuelve disponible para las plantas por la actividad microbiana. En este proceso de mineralización se forma H₂S que bajo condiciones aeróbicas sufren rápidamente una auto-oxidación para convertirse en SO₄²⁻. En medios anaeróbicos, sin embargo, el H₂S se oxida a S elemental por bacterias quimiótroficas del azufre (Beggiatoa, Thiobacillus). Las mismas bacterias pueden también oxidar S a H₂SO₄ bajo condiciones aeróbicas. El S elemental también es oxidado por bacterias quimiótroficas del género Thiobacillus. El proceso global puede expresarse en términos químicos así:



La oxidación del S resulta así en la formación de H₂SO₄. Ocurre así un consecuente incremento de la acidez de suelo. El mismo proceso también explica la acidificación resultante de la adición de S elemental para suelos. Este tratamiento se utiliza a veces para deprimir el pH de suelos alcalinos. En un modo similar a la reacción descrita anteriormente el FeS puede oxidarse biológica y químicamente a S elemental (SCHOEN y RYE 1971) de acuerdo con la ecuación:



Bajo condiciones de suelo reducidas (suelos inundados, suelos arrozales) el H₂S es el producto final más importante de la degradación anaeróbica del S. Se forman además sulfuros orgánicos, como el metil- y butil sulfuros, que como el H₂S se caracterizan por un olor desagradable. Las bacterias fotosintéticas verdes y moradas pueden oxidar el H₂S a S utilizando el H, del H₂O para el transporte fotosintético de electrones. Cuando este proceso se restringe, el H₂S puede acumularse en niveles tóxicos y así limitar el crecimiento de las plantas. En parte el efecto pernicioso del H₂S puede ser aliviado por la adición de sales ferrosas que forman el FeS difícilmente solubles (CONNELL y PATRICK 1969). La reducción de sulfato bajo condiciones anaeróbicas se produce principalmente por bacterias del género Desulfovibrio (PONNAMPERUMA 1972). Estas bacterias utilizan el oxígeno del SO₄²⁻ como un aceptor terminal de electrones.

Los procesos de conversión de S en suelos están mostrados en Figura 8.1. Bajo condiciones reductoras se produce H₂S. Algo del H₂S puede liberarse a la atmósfera y perderse del sistema edáfico. Las condiciones aeróbicas del suelo cambian los procesos a favor de la formación de SO₄²⁻. Como este

ion es relativamente móvil en el suelo, algo del SO_4^{2-} puede perderse por lixiviación. El sulfato es la forma en que plantas absorben S del medio de suelo⁴. Dentro de la planta misma una parte del sulfato es absorbido se reduce y se convierte a formas orgánicas (ver punto 3.3.3.). El S orgánico presente en los remanentes de materiales vegetales muerto en el suelo también está involucrado en el ciclo del S como se muestra en la Figura 8.1. Una revisión útil del ciclo de S en relación a nutrición de suelo y planta ha sido presentado por WHITEHEAD 1964 .

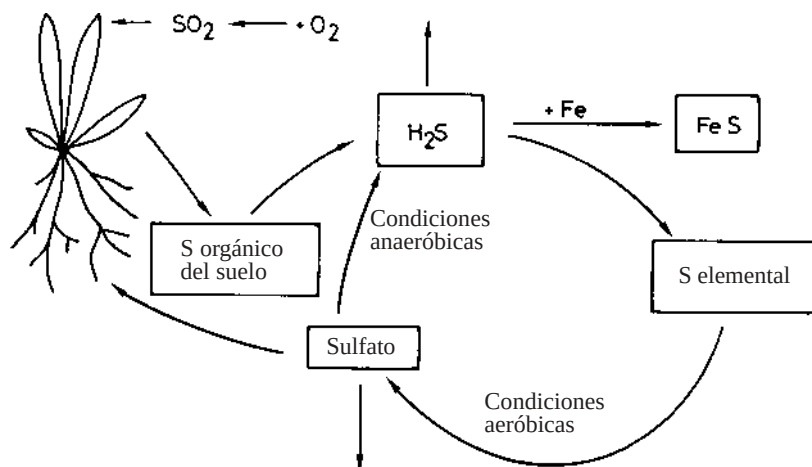


Figura 8.1. Ciclo del azufre en la naturaleza.

8.2 Azufre en Fisiología

8.2.1 Absorción y translocación

Las plantas absorben S principalmente en forma de SO_4^{2-} . En el rango de pH al cual las raíces están normalmente expuestas, la absorción no es muy sensible a los cambios de pH. HENDRIX 1967 encontró la tasa más alta de absorción a pH 6.5 en plantas de frijoles. Los otros nutrientes escasamente afectan la absorción de SO_4^{2-} por las células vegetales. El selenato, sin embargo, está muy relacionado químicamente con el SO_4^{2-} , y deprime sustancialmente la absorción de SO_4^{2-} (LEGGETT y EPSTEIN 1956). Esto indica que las dos formas iónicas compiten probablemente por el mismo sitio de transporte. El mecanismo real de absorción no está completamente entendido. NISSEN (1971) supone que existe solo un único mecanismo de absorción, siendo que la selectividad de la misma depende mucho de la concentración de SO_4^{2-} prevaleciente en la solución nutritiva. Esto aún necesita una elucidación posterior (ver p. 3.1.9). De acuerdo con investigaciones de ANSARI y BOWLING (1972) con girasol, el SO_4^{2-} se absorbe y transloca en contra de un gradiente electroquímico, sugiriendo que la absorción de SO_4^{2-} es un proceso activo a (ver p. 3.1.6). LIN (1981) al estudiar la absorción de sulfato por protoplastos de raíces de maíz y segmentos de raíces de maíz encontraron que la absorción de sulfato fue promovido por una disminución del pH de la solución externa. el autor sugiere que el sulfato fue absorbido

principalmente por vía de un co-transporte H^+/SO_4^{2-} o un antiporte OH^-/SO_4^{2-} (ver p. 3.1.5). Se supone que las proteínas de transporte localizadas en el plasmalema son las responsables por el proceso de absorción de sulfatos.

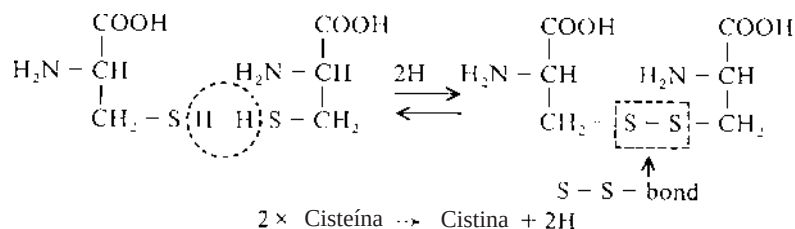
El sulfato se trasloca principalmente en una dirección hacia arriba (acrópeta) y la capacidad de plantas superiores para mover S en dirección hacia abajo (basípeta) es relativamente pobre. En experimentos de cultivo en solución con trébol BOUMA (1967) encontró que como resultado de interrupción del suministro de SO_4^{2-} (transferencia en una solución libre de SO_4^{2-}) el S en las raíces y peciolo fue translocado hacia las hojas más jóvenes. El S de las hojas más viejas, sin embargo, no contribuyó al suministro de S a los tejidos más jóvenes. Esto demuestra que no se da una translocación en contra de la corriente de transpiración.

Existen ahora considerable evidencias que demuestran que las plantas pueden utilizar SO_2 atmosférico como parte de su necesidad de S. FALLER et al, (1970) cultivando diversas especies vegetales en cámaras de crecimiento con concentraciones definidas de SO_2 en la atmósfera como única fuente de S, encontró que el crecimiento estuvo reducido solo en el tratamiento donde el SO_2 estuvo ausente. El efecto beneficioso del SO_2 para aliviar la deficiencia de S ha sido informado también por COWLING y LOCKYER (1976). Una vez que el SO_2 se absorbe a través del estoma, se distribuye en toda la planta, habiéndose detectado en diversas fracciones de S, tales como proteínas, aminoácido y sulfatos (DE CORMIS, 1968).

8.2.2. Funciones metabólicas del azufre

La asimilación (reducción) del SO_4^{2-} ha sido descrito en el punto 3.3.6. Normalmente, el S reducido se incorpora rápidamente a una molécula orgánica, siendo la cisteína la primera molécula estable. El grupo SH (sulfidril o thiol) de la cisteína puede transferirse a la fosfomoserina para formar cistationina, que se divide para producir homocisteína. Este compuesto a su vez puede convertirse a metionina por un grupo de transferencia CH_3 . De acuerdo a WILSON et al. 1978, las plantas pueden producir también H_2S del SO_4^{2-} si se suministran cantidades muy altas de sulfatos.

La cisteína y la metionina son los aminoácidos de S más importantes en las plantas, donde se dan tanto como aminoácidos libres o constituyendo bloques de proteínas. Una de las funciones principales de S en las proteínas o los polipéptidos es la formación de enlaces disulfuro entre las cadenas de polipéptidos. La síntesis de la cistina dipeptida a partir de dos moléculas de cisteína ilustra la formación de un enlace disulfuro (S-S- enlace) a partir de dos grupos SH.



En un modo análogo la formación de un enlace disulfuro puede servir como un cruce covalente entre dos cadenas de polipéptidos o entre dos puntos en una única cadena. Así se estabiliza la estructura polipéptida (ver Figura 8.2). La formación de un enlace disulfuro en polipéptidos y proteínas es una función esencial de la bioquímica del S, ya que estos puentes S-S contribuyen a la conformación de enzimo proteínas. La calidad panadera también se relaciona con los enlaces disulfuro ya que es responsable de la polimerización de la glutelina. Un grado de polimerización de la glutelina más alto mejora la calidad panadera (EWART, 1978). Una función adicional esencial de los grupos SH en el metabolismo, es su participación directa en reacciones enzimáticas, aunque no todos grupos SH libres en las enzimas son activos.

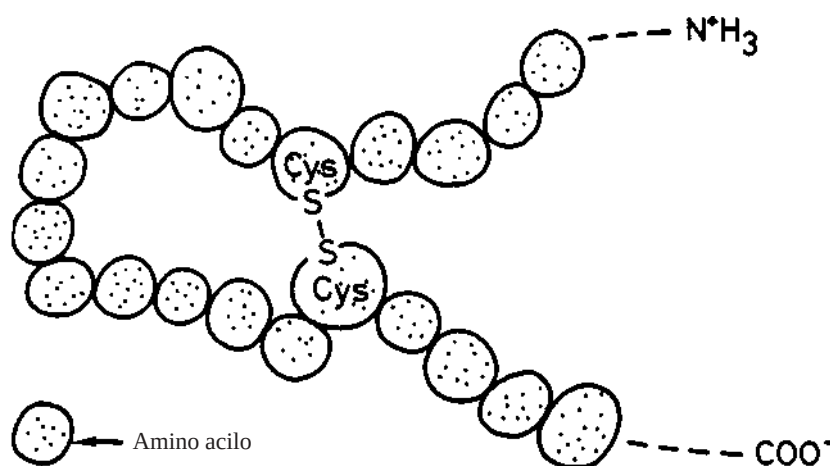


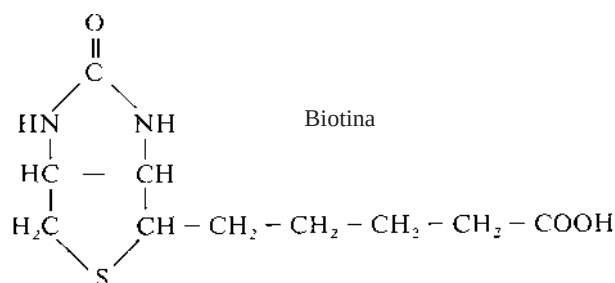
Figura 8.2. Enlaces S-S de una cadena polipéptida.

Como se muestra en la ecuación anterior la cistina se forma por la oxidación (liberación de H) de dos moléculas de cisteína. Toda la reacción sirve como un sistema redox que puede absorber o liberar átomos de H dependiendo de las condiciones metabólicas prevalecientes. Bajo condiciones reductoras (exceso de H o de coenzimas reducidas) el equilibrio cambia a favor de la formación de cisteína mientras que bajo condiciones oxidantes se forma cistina. El sistema funciona así como donante de H o un aceptor de H. El sistema redox glutathione es análogo al sistema cisteína/ cistina. El glutathione es un tripeptido consistente en glutamil (= residuo del ácido glutámico), cistenil (= residuo de cisteína) y mitades de glicina (ver fórmula en página anterior). El grupo reactivo del sistema es el grupo SH de la mitad cistenil que forma un enlace S-S con el grupo SH de otra molécula de glutathione. Debido a su mayor solubilidad en agua, el sistema redox glutathione juega un papel más importante en el metabolismo que el sistema redox cistina/cisteína. El glutathione reducido sirve como un regulador de sulfidrilos que mantiene reducidos los residuos de proteínas de cisteína. La forma oxidada de glutathione puede estar reducida por el NADPH (ver fórmula en la siguiente página)

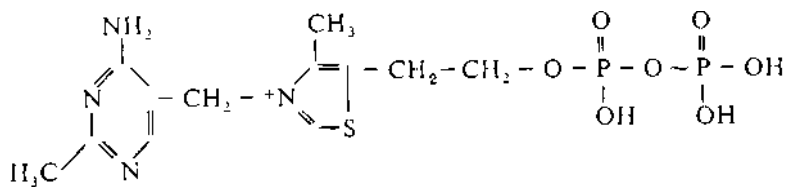
El grupo SH del ácido lipoico también participa en reacciones redox en un modo similar (ver fórmula). El ácido lipoico es una coenzima involucrada en la decarboxilación oxidativa de alfa-keto ácidos.

Un grupo importante de compuestos que contienen S son las ferredoxinas (un tipo no hemo de ferroproteínas de azufre). Estas proteínas de bajo peso molecular contienen una alta proporción de unidades de cisteína, y un número igual de átomos de S y Fe, además del S contenido en las unidades de cisteína y metionina de la cadena proteica. El arreglo espacial detallado de los átomos de S y Fe no ha sido aún elaborado. Sin embargo, parece que estos átomos de S y Fe están vinculados juntos y que esta combinación está vinculada a su vez a la cadena proteica a través de los átomos de S de la cisteína (ver Figura 3.18 p. 3.2.2). Esta configuración confiere un potencial redox altamente negativo, el más negativo conocido para un compuesto biológico. La forma oxidada se reduce aceptando un electrón expulsado de la clorofila en las reacciones lumínicas de la fotosíntesis. La forma reducida es probablemente la fuente final del poder reductor para la reducción del CO_2 en las reacciones a oscuras de la fotosíntesis (ver p. 3.2.2.). También sirve un donante de electrón en la reducción del sulfato (p. 3.3.6), la reducción del N_2 (p. 3.3.3) y la síntesis del glutamato (p.3.3.4).

El azufre es un elemento de la CoA y de las vitaminas biotina y tiamina.



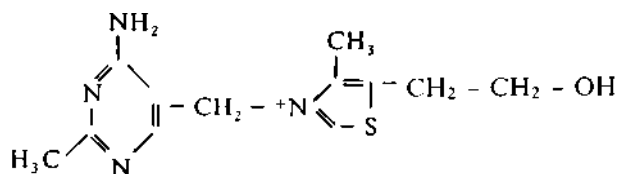
La biotina está asociada con la fijación de CO_2 y reacciones de descarboxilación, aunque no parecen ser el grupo prostético de enzimas de fijación de CO_2 (ROBINSON 1973).



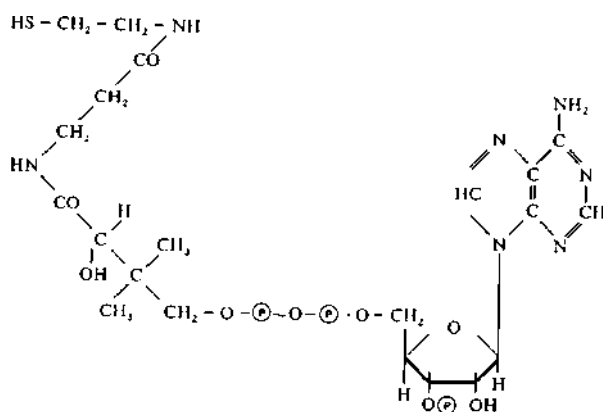
Tiamin - pirofosfato

El azufre es un elemento esencial del anillo tiazólico, que es un componente de la vitamina tiamina. La tiamina puede existir como una vitamina libre o como tiamin-pirofosfato. En contraste con los tejidos animales, las plantas contienen tiamina generalmente en forma de vitamina libre (ROBINSON 1973). Se conoce poco del papel de la tiamina en las plantas. La tiamin-pirofosfato actúa como una coenzima en la descarboxilación del piruvato a acetaldehído y la oxidación de los alfa-keto ácidos (LEHNINGER 1975). La base de estas reacciones es la habilidad del anillo tiazólico de tiamin pirofosfato para unir y activar grupos aldehído.

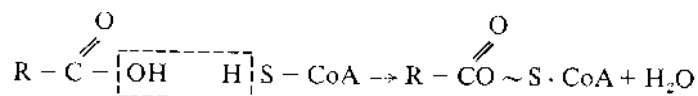
Tiamina (Vitamina B)



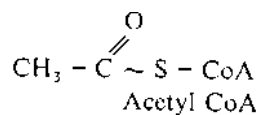
Coenzima A (Co A - SH)



En la coenzima A (CoA) el sitio activo de la molécula es el grupo SH. Puede reaccionar con ácidos orgánicos de acuerdo con la ecuación

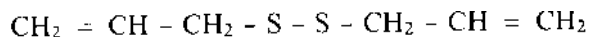


De este modo el grupo SH se vuelve esterificado con el grupo acil de un ácido orgánico. La coenzima A sirve así como un transportador de grupos acil.

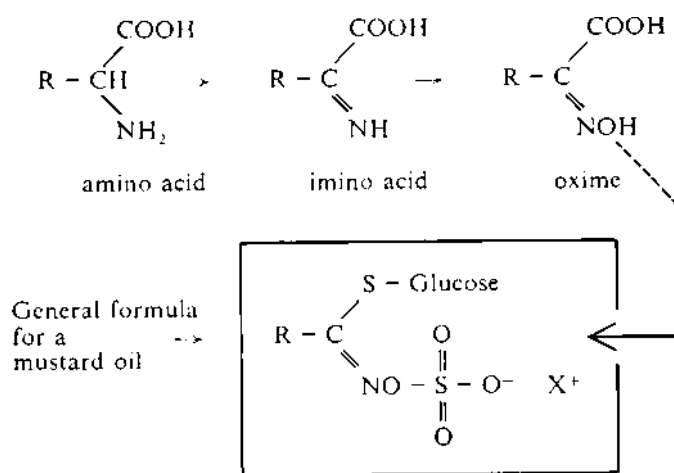


El acetyl CoA se forma cuando la CoA reacciona con ácido acético. Este es un ejemplo importante de un ácido activado de este tipo y obra un papel muy significativo en los ácidos grasos y el metabolismo lipídico.

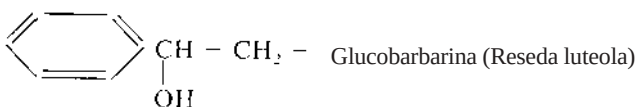
Muchas especies vegetales contienen cantidades pequeñas de compuestos volátiles de S. Estos son principalmente di o poli sulfuros. En las cebollas son las responsables del efecto lacrimogeno. El principal compuesto en los ajos es el dialil-disulfuro.



El aceite de mostaza que ocurre principalmente en las Crucíferas son de significancia agrícola particular. De acuerdo con FOWDEN (1967) aminoácidos tales como el glutamato, aspartato o la serina, son precursores del aceite de mostaza. El principal camino de síntesis está esbozado abajo:



La estructura general del aceite de mostaza mostrada anteriormente explica que el S ocurre en dos formas diferentes. Está presente en la forma de un grupo sulfenilo y también como S reducido que vincula la mitad de glucosa con el resto de la molécula (enlace S glicosídico). El catión X^+ es generalmente potasio. El término químico correcto para los aceites de mostaza es aceite de mostaza glucosido o glucosinolatos. Al hidrolizarse los glucosinolatos dan isotiocianatos ($\text{R} - \text{N} = \text{C} = \text{S}$), glucosa y sulfato. El radical 'R' en la fórmula varía para los diferentes aceites de mostaza:



Las especies vegetales en que ocurren principalmente estos glucosinolatos están citados entre paréntesis. Los contenidos mas altos de S que se encuentran generalmente en las Crucíferas son ampliamente atribuibles a estos compuestos.

El contenido de S total en los tejidos vegetales están en el orden de 0.2 a 0.5 % de materia seca. ULRICH et al, (1967) al estudiar la absorción y el contenido de S en alfalfa (*Medicago sativa*) en cultivos en solución, encontró que en el rango inadecuado de suministro de S, al aumentar el suministro de sulfato solamente aumentó el contenido orgánico de S sin aumentar el contenido de sulfato. Tan pronto como la demanda de S de la planta se satisfizo, el contenido de S como sulfato aumentó mientras que el contenido de S orgánico permaneció relativamente constante. Esta relación se muestra en la Figura 8.3 de datos de DELOCH (1960) en girasol. Estos resultados demuestran que el S absorbido en exceso a lo demandado por la planta para la síntesis de compuestos orgánicos de S se almacena como SO_4^{2-} . En especies vegetales capaces de sintetizar aceites de mostaza, los compuestos orgánicos de S, antes que el SO_4^{2-} , son las principales formas de almacenamiento. De acuerdo con MARQUARD et al, (1968) el contenido de aceite de mostaza en estas plantas dependen muy estrechamente del suministro de S. Las plantas bien suministradas con S poseen altos contenidos de aceites de mostaza. El aumento de la aplicación de S puede realzar la concentración de aceite de mostaza hasta después que el máximo crecimiento se ha logrado. Durante la senescencia, las proteínas son hidrolizadas (proteólisis) y el S de los aminoácidos liberados puede frecuentemente oxidarse a SO_4^{2-} (MOTHES 1939). En este aspecto el S orgánico difiere fundamentalmente del N orgánico, que no puede oxidarse a NO_3^- en los tejidos vegetales.

Con la excepción de las especies vegetales que contienen S glicósidos, el grueso del S orgánico consiste en proteínas de S en forma de residuos cisteinil- y metionil. Como proteínas tienen una composición definida, la relación N/S de las proteínas varía ligeramente y están en el orden de 30/1 a 40/1 (DIJKSHOORN y VAN WIJK 1967). Relaciones N/S algo similares fueron encontradas por RENDIG et al, (1976) en proteínas de plantas jóvenes de maíz. Las proteínas y cloroplasto-proteínas asociadas con ácidos nucleicos, sin embargo, tienen relaciones N/S mas bajas, ya que estas proteínas son comparativamente ricas en S (ver Tabla 8.1).

Tabla 8.1. **Relaciones N/S de varias proteínas vegetales** (DIJKSHOORN y VAN WIJK 1967).

Proteína	Relación N/S
Gliadina (granos)	33 / 1
Albúmina (Granos)	28 / 1
Globulina (granos)	67 / 1
Cloroplasto proteína	15 / 1
Nucleoproteínas	18 / 1

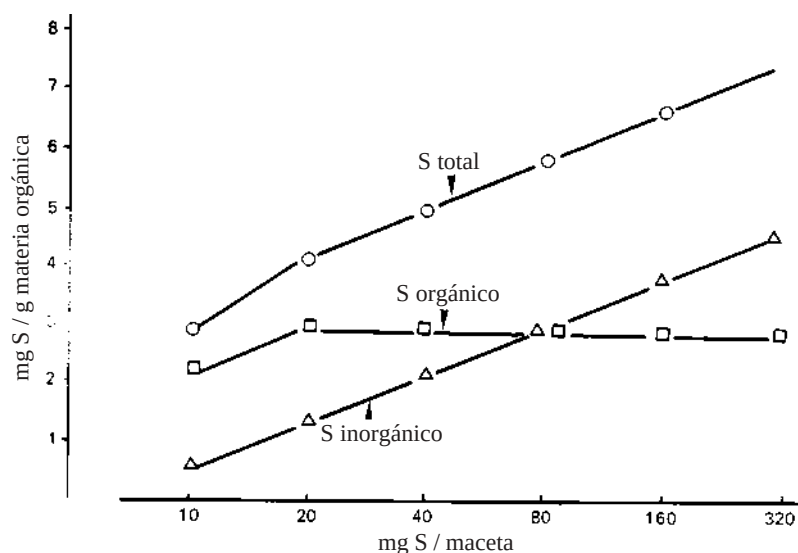


Fig. 8.3 Influencia de niveles crecientes de SO_4 en S total, sulfato y S orgánico, en hojas de girasol.

8.2.3. Deficiencia y toxicidad de Azufre

Como elemento esencial de proteínas, la deficiencia de S resulta en una inhibición de la síntesis proteica. Si los aminoácidos de S (cisteína, metionina) que son bloques constructivos esenciales de proteínas, son deficientes, las proteínas no pueden sintetizarse. Por esta razón los aminoácidos que no contienen azufre se acumulan en los tejidos de las plantas deficientes en S (LINSER et al, 1964). COLEMAN (1957) observó que principalmente se acumulan asparagina, glutamina y arginina. Este hallazgo es consistente con los resultados de EPPENDORFER (1968), que encontró una acumulación de amidas en la fracción amino soluble de retoños de cebada que padecían un suministro inadecuado de S. De acuerdo con los hallazgos de RENDIG et al. (1976), la acumulación de N amidas en plantas de maíz deficiente en S, está asociada con niveles bajos de azúcares. Estos contenidos bajos de azúcares son el resultado de una pobre actividad fotosintética, de plantas cloróticas deficientes en S. De la discusión precedente no sorprende que el contenido proteico de plantas deficiente de S esté deprimido. Este hecho no solamente se sostiene para materiales vegetativos de plantas sino también para los granos de los cereales. Así tanto EPPENDORFER et al, (1968) como COIC et al (1963) han informado que los granos de cebada deficiente de S y trigo contienen menos metionina y cisteína que los encontrados en cereales bien suministrados con S. La relación «N orgánico/S orgánico» es por lo tanto considerablemente más alta en tejidos vegetales deficientes en S (70/1 a 80/1) en comparación con tejidos vegetales normales. Esta relación puede servir como una guía indicativa de si las plantas están siendo suministrado adecuadamente o no con S. Otra característica de los tejidos deficientes en S es la acumulación de NO_3^- -N. La influencia de la deficiencia de S en los compuestos de carbohidratos de S y N en plantas está resumidos en los resultados de ERGLE y EATON 1951 mostrados en la Tabla 8.2.

En los cultivos de cosecha las deficiencias de azufre y de nitrógeno son a veces difíciles de distinguir. En esta instancia el análisis foliar puede ser muy valioso. En plantas deficientes de S los

niveles de SO_4^{2-} son muy bajos mientras que se acumulan N amidas y NO_3^- -N. Esto contrasta marcadamente con la deficiencia de N donde los niveles de N solubles están deprimidos y los niveles de SO_4^{2-} son normales.

Tabla 8.2 **Efecto de la concentración de sulfatos en el medio nutritivo en el porcentaje de peso seco de carbohidratos, compuestos de azufre y nitrógeno en hojas de algodón** (ERGLE y EATON, 1951).

SO_4 agreg.	Peso Fresco	S Sulfato %	S-Organico %	S total	Azucar N %	Nitrato ico sol.	N organ %	N Proteina
0.1	13	0.003	0.11	0.0	1.39	2.23	0.96	
1.0	50	0.003	0.12	0.0	1.37	2.21	1.28	
10	237	0.009	0.17	1.5	0.06	1.19	2.56	
50	350	0.10	0.26	3.1	0.00	0.51	3.25	
200	345	0.36	0.25	3.4	0.10	0.45	3.20	

En plantas que padecen deficiencia de S la tasa de crecimiento del cultivo se reduce. Generalmente se afecta más el crecimiento de los retoños que el de la raíz. Frecuentemente las plantas son rígidas y quebradizas y los tallos quedan muy delgados. En las Crucíferas la extensión lateral de la lámina de hoja se restringe dejando las hojas más bien estrechas. Se afecta la formación de cloroplastos y de acuerdo a KYLIN (1953) puede hasta ocurrir la descomposición de cloroplastos en los casos severos. En contraste con la deficiencia de N, los síntomas cloróticos ocurren primero en las hojas más jóvenes mas recientemente formadas (MAINARD 1979). Estos muestra que los tejidos más viejos no pueden contribuir sustancialmente al suministro de S de hojas más jóvenes, que obviamente dependen principalmente del S absorbido por las raíces. ULRICH et al, (1967) describieron así los síntomas de deficiencia de S en alfalfa: Los síntomas de deficiencia de azufre aparecieron primero en la parte superior de las plantas de alfalfa. Las hojas se volvieron de un color verde claro a un amarillo claro, frecuentemente seguidas por un amarillamiento pronunciado. Con el tiempo, todas las hojas en la planta se volvieron de color amarillo claro a amarillo. El desarrollo de la clorosis observada en alfalfa también se verifica para muchas otras especies vegetales. En *Lolium multiflorum* ULRICH y HILTON (1968) encontraron entrenudos reducidos en plantas deficientes de S.

Las plantas son comparativamente insensibles a altas concentraciones de SO_4^{2-} en el medio nutritivo. Solo en casos donde las concentraciones de SO_4^{2-} están en el orden de 50 mM , como por ejemplo en algunos suelos salinos, el crecimiento de las plantas se afecta adversamente. Los síntomas frecuentes son una reducción en la tasa de crecimiento y un color verde oscuro de las hojas, que no son específicos del exceso de S y son más bien típicos de plantas afectada por exceso de sales (ver p. 4.4.1). Siempre y cuando se provea SO_4^{2-} y Cl⁻ en concentraciones iso-osmóticas, el SO_4^{2-} es frecuentemente más pernicioso que la salinidad de Cl (Henckel y Solovyov, 1968; Meiri et al, 1971).

Altas concentraciones de SO_2 en la atmósfera pueden ser tóxicas para las plantas. De acuerdo a SAALBACH (1984) los niveles críticos de SO_2 para plantas anuales son de 10 ug SO_2 . Para

árboles forestales y otras especies perennes es cerca de la mitad de ese valor. La concentración de SO_2 de la atmósfera es generalmente de 10 a 40 $\mu\text{g m}^{-3}$. En áreas industriales, sin embargo, se han registrado concentraciones varias veces más altas que estos niveles normales. Las causas de la toxicidad de SO_2 han sido investigadas por SILVIUS et al, (1975). El dióxido de azufre absorbido por las hojas se disuelve en la superficie húmeda del mesófilo celular de las cavidades estomatales (ver Figura 4.6, p. 4.2.5). El resultante ácido sulfuroso se disocia aumentando los niveles de H^+ , HSO_3^- y SO_3^{2-} . Los iones sulfato se producen por una reacción en cadena de radicales libres y se asimilan (ver p.3.3.6). De los hallazgos de SILVIUS et al, (1975) aparenta que una razón mayor para explicar el efecto tóxico del SO_2 es que en niveles altos de exposición, pueden acumularse gases de SO_2 y aniones de S (HSO_3^- y SO_3^{2-}), desacoplando la fotofosforilación (ver p.3.2.4). Otros efectos perniciosos incluyen la disrupción de las membranas de los cloroplastos, como resultado del tratamiento con SO_2 (WELLBURN et al. 1972; PUCKETT et al, 1973). En regiones industriales, niveles altos de SO_2 en la atmósfera ha resultado en la erradicación de ciertas especies de líquenes.

8.3 Azufre en la Nutrición de Cultivos

8.3.1 Balance de Azufre

Aunque el contenido de S en plantas de cultivo están en el mismo orden que el contenido P, la aplicación de S no juega generalmente un papel importante como la fertilización con P. Esto se debe al hecho que el SO_2 no está unido tan fuertemente (fijado) a las partículas de suelo como el fosfato, quedando así más disponibles para las raíces de las plantas. Además cantidades sustanciales del S absorbido por los cultivos se originan de la atmósfera o de fertilizantes que contienen S junto con el nutriente principal que se aplica, por ejemplo sulfato de potasio o sulfato de amonio. Las cantidades de S originarias de la atmósfera depende de la distancia al mar, las precipitaciones y las emisiones de SO_2 en el humo. Así la atmósfera en áreas altamente industrializadas contienen generalmente más SO_2 que en las áreas mas alejadas.

Parte del SO_2 atmosférico se disuelve en la lluvia que cae y de esta forma penetra en el suelo, donde se oxida a SO_4^{2-} . Este proceso puede contribuir a una acidificación del suelo en una marcada extensión. Las cantidades de S atmosférico suministradas a los suelos disminuyen con la distancia del mar (ver p. 6.6.6). Por esa razón, los suelos de las regiones marítimas están generalmente bien suministrados con S. DAM KOFOED y FOGH (1968) informaron que en Dinamarca un promedio de 8 a 15 kg de S/ha/año se suministra al suelo por la precipitación. De acuerdo con RIEHM y QUELLMALZ (1959) al menos la misma cantidad de S en forma de SO_2 se absorbe directamente por cultivos bajo condiciones donde las altas concentraciones de SO_2 se presentan en la atmósfera. Estas cantidades son más que el doble del requerimiento de S de la mayoría de los cultivos (ver Tabla 6.10). Estas cifras indican la alta contribución del S atmosférico a los suelos en las regiones marítimas e industriales.

Por otra parte grandes cantidades de SO_4^{2-} pueden lixiviarse cuando las precipitaciones son elevadas. El S lixiviado frecuentemente excede por lejos las cantidades absorbidas por los cultivos. En experimentos de largo plazo con lisímetros PFAFF (1963) encontró que en suelos de textura

media se lixiviaron cerca de 130 kg de S/ha/año. La planilla de balance del S a partir de estas investigaciones se presentan en la tabla 8.4. Puede verse que las cantidades de S suministradas por precipitación y por fertilizante fueron inferiores que las cantidades de S absorbidas por los cultivos y lixiviadas por el agua de lluvia. Como el contenido de S de los suelos no disminuyó significativamente durante el período experimental, PFAFF (1963) supone que el déficit de S, de 41 kg de S/ha/año fue cubierto por absorción directa de la atmósfera. Como los experimentos fueron llevados a cabo en un área industrial, ésta parece una suposición muy razonable. En años recientes, la contaminación atmosférica de SO₂ por el humo ha estado mucho más estrictamente controlada que en años previos. La cantidad de S₂ disponible para los cultivos a partir de la atmósfera se redujo así. De los resultados mostrados en la Tabla 8.4 aparecería por lo tanto que grandes regiones de suelos cultivados puede bien haber cambiado desde una situación positiva a un balance negativo de S. La situación se agrava por el hecho que el consumo de fertilizantes que contienen sulfato está decreciendo, particularmente el uso de sulfato de amonio y superfosfato simple.

Tabla 8.3. **Planilla de balance de azufre de cultivos de un área industrial bajo condiciones de Europa Central** (PFAFF, 1963).

Suministro al suelo kg S/ha/año		Perdidas del suelo kg S/ha/año	
Fertilizantes	62	Remoción por los cultivos	23
Precipitación	50	Lixiviación	130
112		153	

Déficit: 41 kg S/ha/Año

8.3.2. Aplicación de Azufre

En regiones lejanas del mar y de las industrias, el suministro inadecuado de S y la deficiencia de S en los cultivos no son poco comunes. Hace 40 años atrás STOREY y LEACH (1933) observaron deficiencias de S en plantaciones de té en Malawi, y la deficiencia se conoció como «tés amarillos». La deficiencia de azufre se reconoce ampliamente ahora en muchas partes del mundo, incluyendo Africa, Australia, Nueva Zelandia y los E.U. Las aplicaciones de azufre a los cultivos se han vuelto muy comunes.

La deficiencia de azufre en maní en la zona de sabana de Ghana fue informada por AGBLE (1974). McLACHLAN y DE MARCO (1968) obtuvieron respuestas notables a aplicaciones de sulfato en pasturas en Australia. WALKER y ADAMS (1958) llevando a cabo experimentos de campo en suelos deficientes de S en Nueva Zelandia observó competencia entre gramíneas y tréboles por el S. En el tratamiento sin S casi todo el SO₄²⁻ disponible fue absorbido por los pastos y la fijación del N por los tréboles asociados fue despreciable. Aplicaciones de azufre de alrededor de 17 kg S/ha en combinación con fertilizante Nitrogenado adecuado resultó en un crecimiento extraordinario del trébol, así como altos rendimientos de materia seca y de N recuperado por las gramíneas. El tratamiento de S más alto también resultó en una absorción nitrogenada extremadamente alto por el forraje, que fue cerca de tres veces más alto que la dosis de fertilizante Nitrogenado aplicado. Este experimento demuestra el papel esencial de S al promover crecimiento y fijación N por las leguminosas.

El requerimiento total de S de los diferentes cultivos depende de la producción del material vegetal así también como de la especie cultivada. Cultivos con una alta producción de material orgánico como caña de azúcar, maíz y pasto bermuda tienen una alta demanda por S que está en el orden de los 30 a 40 kg de S/ha/año (ver Tabla 6.2). Un requerimiento alto de S es también característico de cultivos ricos en proteínas (alfalfa, tréboles) y particularmente de las Crucíferas. Así el requerimiento de la colza es cerca de 3 veces más alto que el de los cereales. Las Crucíferas necesitan una cantidad apreciable de S para la síntesis de los aceites de mostaza. Por esta razón responden significativamente al suministro de S cuando este es inadecuado. El requerimiento de S de los diferentes cultivos también se refleja en el contenido de S de sus semillas y granos, tal como se muestra en la tabla 8.5 (DELOCH, 1960).

Tabla 8.4. **Contenido de azufre en granos y semillas de varios cultivos** (DELOCH, 1960).

Gramíneas		Leguminosas		Crucíferas	
Cebada	0.18	Frijoles Grandes	0.24	Colza	1.0
Avena	0.18	Frijoles Arbustivos	0.24	Mostaza blanca	1.4
Trigo	0.17	Guisantes	0.27	Rábano	1.7
Maíz	0.17	Soja	0.32	Mostaza Negra	1.0

Los fertilizantes más importantes que contienen S son el yeso, superfosfato simple, sulfato de amonio, sulfato de potasio, y sulfato de potasio y magnesio. Los fertilizantes recubiertos con azufre (ver p.302) también contribuyen al suministro de S a las plantas. Las aplicaciones de yeso (CaSO₄ · 2H₂O) se utilizan frecuentemente en casos donde los suelos son absolutamente deficientes en S. McLAUGHLIN y DE MARCO (1968) informaron que la eficiencia del yeso es más alto cuando el tamaño de los gránulos es mas pequeño. Las dosis aplicadas generalmente están en el rango de 10 a 50 kg de S/ha. En regiones con altas precipitaciones de primavera la aplicación se recomienda para evitar lixiviación por las lluvias invernales.

Lectura general

ANDERSON, J.W.: Sulphur in Biology. The Inst. of Biology's Studies in Biology, No. 101. Edward Arnold, London, 1978.

BROGAN, T.C.: Sulphur in Forages. An Forás Taluntais, Dublin, 1978.

DIJKSHOORN, W. and VAN WIJK, A.L.: The sulphur requeriments of plants as evidenced by the sulphur-nitrogen ratio in the organic matter, a review of published data. Plant and Soil, 26, 129-157 (1967).

EATON, F.M.: Sulfur, In: CHAPMAN, H.D. (ed.) Diagnostic Crieteria for Plants and Soils. p. 444.475. Univ. of California, Division of Agricultural Sciences, 1966.

ERENEY, J.R. and NICOLSON, A.J.: Sulfur in Australia. Australian Acad. Sci. Canberra. 1980.

- IVANOV, M.V. and FRENEY, J.R.: The global biochemical sulphur cycle scope 19. J. Wiley and Sons, Chichester, England, 1983.
- JONES, U.S. and SUAREZ, E.L.: Impact of atmospheric sulfur deposition, environmental impact and health effects. D.S. SHRINER et al. (Ed.) Ann. Arbor Science, Ann Arbor, Mich. US. p. 377-396. 1980.
- MCLACHLAN, K.D.: Sulphur in Australasian Agriculture, Sydney University Press, 1975 NRIAGU, J.O. (Ed.): Sulfur in the Environment. 2 vols., Wiley, 1978.
- RICHMOND, D.V.: Sulfur compounds. In: MILLER, L.P. (ed.). Phytochemistry, Vol. 3, p. 41. Van Nostrand Reinhold, 1973.
- SVENSSON, B.H. and SODERLUND, G.H.: Nitrogen Phosphorus and Sulphur. Global Cycles. Scope Report 7, Ecol. Bull. 22 Stockholm, 1976.
- THOMPSON, J.F.: Sulfur metabolism in plants. Ann. Rev. Plant Physiol. 18, 59-84 (1967) WALKER, T.W.; The sulphur cycle in grassland soils. J. Br. Grassld. Soc., 12, 10-18 (1957) WHITEHEAD, D.C.; Soil and plant nutrition aspects of the sulphur cycle. Soils Fert. 29, 1-9 (1964).

FOSFORO

9.1 Fósforo del Suelo

9.1.1. Fracciones de Fósforo y minerales fosfatados

El fósforo en los suelos ocurre casi exclusivamente en forma de ortofosfatos. El contenido total se da en un rango entre 0.02 a 0.15% de P. Una cantidad bastante sustancial de este P está asociado con la materia orgánica de suelo (Williams, 1959) y en suelos minerales la proporción de P orgánico oscila entre 20 a 80% del total de P. Mandal (1975) informó que en suelos arroceros del Oeste de Bengala el P orgánico representaba en promedio cerca del 35 % del P total del suelo. En suelos minerales vírgenes el contenido de P orgánico depende mucho de la edad del suelo. Esto se ilustra en la Figura 9.1.

En esta figura la distribución de fracciones de P del suelo en una cronosecuencia de suelos desarrollados en Nuevo Zelandia (WALKER y SYERS, 1976). Puede verse que la proporción de P orgánico en el perfil de suelo alcanza un máximo y luego disminuye lentamente. Para la mayoría de los suelos minerales, se considera a las apatitas los principales minerales que contienen fosfatos, de que derivan las otras fracciones de suelo que contienen P. En el diagrama estas fracciones derivadas de P se muestran como «fosfato inorgánico no-ocluido» y «fosfato inorgánico ocluido». La fracción no-ocluida contiene fosfato en solución, fosfato adsorbido a las superficies de las partículas de suelo y algunos minerales de fosfato. El fosfato ocluido se mantiene en los minerales de Fe y Al, frecuentemente en la cobertura de los hydroxi compuestos de Fe. La figura 9.1 también demuestra que se pierde del suelo una cantidad apreciable de fosfato durante la pedogénesis. Esto es el resultado por lejos de la translocación del P soluble fuera del perfil de suelo. Cuando uno considera la escala de tiempo involucrada, sin embargo, se observa que la tasa anual de pérdida de fosfatos es extremadamente baja (ver punto 6.1.3).

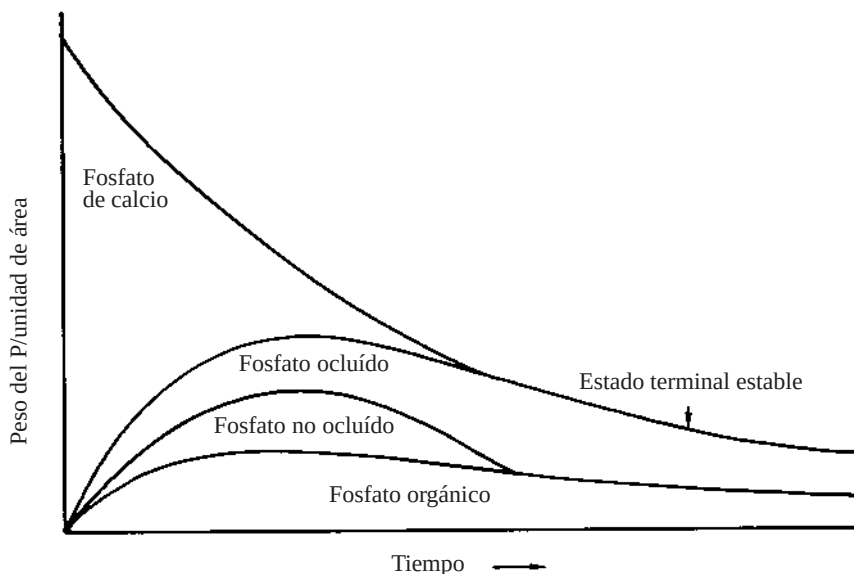


Figura 9.1. Cambios de las fracciones de fosfato del suelo durante la pedogénesis (Walker y Syers, 1976). Los suelos de diferentes edades desarrolladas del mismo material parenteral (cronosecuencia).

Está fuera del propósito de este libro describir las diversas formas de fosfato de suelo y las interrelaciones entre estas formas. Consideradas simplemente desde el punto de vista de la nutrición vegetal, son importantes tres fracciones principales del fosfato del suelo;

1. El fosfato en la solución de suelo
2. El fosfato fácilmente disponible ó lábil
3. El fosfato indisponible.

Estas tres fracciones están representadas esquemáticamente en la Figura 9.2. La primera fracción se define claramente y es el fosfato disuelto en la solución de suelo. La segunda fracción es el fosfato sólido que se mantiene en la superficies de las partículas, de modo que está en rápido equilibrio con el fosfato de la solución de suelo. La cantidad de esta fracción puede determinarse por medio de intercambio isotópico y se denomina fosfato fácilmente disponible (ver punto 2.4.5). La tercera fracción es el fosfato indisponible o insoluble. El fosfato en esta fracción puede liberarse solo muy lentamente en a la fracción mas soluble.

Se han realizado muchos intentos para relacionar fosfato el fosfato indisponible con minerales específicos de suelo. Tales investigaciones, sin embargo, se complican por el hecho que muchos fosfatos de suelo contienen impurezas, que influyen en su solubilidad y por lo tanto en su capacidad de intercambiar iones fosfatos con la solución de suelo. En muchos suelos, con pH > de 7, particularmente en suelos calcáreos, la apatita se considera el fosfato inorgánico más importante, mientras que en suelos de pH mas bajo, las formas adsorbidas y ocluidas de fosfato son las principales fracciones de P inorgánicos.

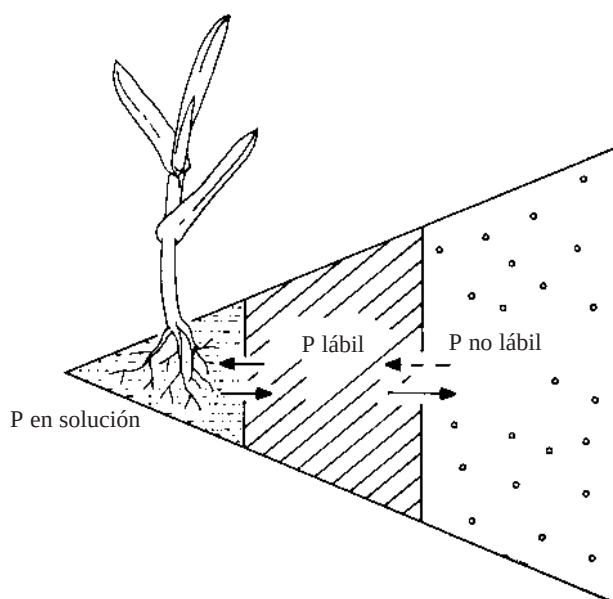


Figura 9.2. Representación esquemática de los 3 fracciones de suelo P importantes para nutrición de planta.

Algunos minerales importantes de fosfatos de suelo se presentan en la Tabla 9.1. Sus solubilidades son conocidas en sistemas bien definidos. Sin embargo, esta información es de escaso uso práctico para definir la solubilidad de los fosfatos de suelo (Larsen, 1967), debido a la compleja naturaleza propia del sistema suelo. La mayoría de los minerales de fosfato contienen impurezas, que pueden influenciar considerablemente su solubilidad. Así, la hidroxi apatita con impurezas de carbonato tiene una solubilidad mucho más alta que la apatita pura (Khasawneh y Doll, 1978). Antes se creía que la strenguita y la variscita eran importantes fosfatos del suelo. La evidencia de Larsen (1967), sugiere, sin embargo, que existen solamente bajo condiciones donde el pH es menor que 4.2 (Strenguita) o 3.1 (Variscita). Estos dos minerales de fosfato por lo tanto parecen ser de importancia menor para la mayoría de suelos agrícolas.

Tabla 9.1. **Importantes minerales de fosfatos del suelo.**

Hidroxi apatita	$\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3\text{OH}$
Fluorapatita	$\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3\text{F}$
Fosfato dicálcico	CaHPO_4
Fosfato tricálcico	$\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$
Variscita	$\text{AlH}_2\text{PO}_4(\text{OH})_2$
Strenguita	$\text{FeH}_2\text{PO}_4(\text{OH})_2$

9.1.2 Adsorción de los Fosfatos, desorción y mineralización

La fracción de fosfatos fácilmente disponible consiste principalmente en fosfatos de Ca solubles y fosfatos adsorbidos a la superficie de los minerales de arcilla. De los fosfatos adsorbidos solo la fracción mononuclear se considera que es fácilmente disponible, ya que la fracción binuclear se adhiere muy fuertemente a la superficie adsorbente del suelo (Okajima et al 1983). La fracción lábil está en equilibrio rápido con el fosfato de la solución de suelo. La relación entre la cantidad de fosfato adsorbido y la concentración de fosfato de la solución de suelo equilibrada puede describirse aproximadamente por una isoterma del tipo Langmuir (ver Figura 2.5) (Parfitt, 1978). El grado de inclinación de la curva que es una medida de la capacidad de regulación de fosfato o poder regulador, y expresa la relación entre cantidad (Q) e intensidad (I) (ver punto 2.3.5), pueden variar considerablemente entre los diferentes suelos. Generalmente los suelos arenosos se caracterizan por una curva plana mientras que los suelos ricos en minerales de arcilla y sesquióxidos la curva es muy inclinada.

Un factor importante que influye la inclinación de la curva es el pH del suelo, ya que los aniones son adsorbidos más fuertemente cuando el pH del suelo es bajo. A medida que el pH del suelo aumenta los iones OH^- (HCO_3^-) son capaces de intercambiarse con el fosfato adsorbido y liberarse en la solución de suelo a través de un proceso conocido como desorción. El efecto del pH en la adsorción de fosfato se ha descrito recientemente en «Andosols» por Kawai (1980). Los alófanos son la mayor fracción de arcilla en estos suelos y adsorben muy fuertemente los fosfatos. Algunos de los resultados de Kawai se presentan en la Figura 9.3. La gráfica muestra el P adsorbido plotado contra el porcentaje de Al amorfo de 14 suelos. Es obvio que la inclinación de la gráfica de adsorción de fosfatos fue mayor a pH 4.5 que a pH 7.0. En otras palabras para un aumento determinado de Al amorfo, la adsorción de P fue mayor a pH 4.5 que a pH 7.0. La figura muestra además la relación lineal entre la adsorción de fosfato y la cantidad de Al amorfo en estos Andosoles. En los suelos en que los fosfatos son la principal fracción adsorbida, la disponibilidad de fosfato aumentará elevando el pH del suelo. Esto se ha demostrado en experimentos en macetas por Hagemann y Müller (1976). Óxidos de hierro adsorben fosfatos más fuertemente que los minerales de silicatos como las arcillas. Se supone que los fosfatos así adsorbidos por óxidos de hierro forman una estructura cristalina. La adsorción no-específica de nitratos estabiliza la adsorción de fosfatos en la superficie de los óxidos férricos.

La adsorción de fosfatos a partículas de suelo no es usualmente un proceso de adsorción ideal, sino más bien una combinación de adsorción y precipitación (Larsen, 1967). Así los carbonatos de Ca adsorben fosfatos que luego son lentamente convertidos a apatita (Parfitt, 1978). De este modo algo del fosfato lábil está continuamente volviéndose indisponible y transfiriéndose a la fracción de fosfatos insoluble. Este proceso de envejecimiento de fosfato es especialmente rápido en suelos ácidos con una alta capacidad de adsorción. La adsorción depende no solo en el tipo de materiales adsorbentes sino también de la superficie específica (Lin et al, 1983). Así el material recientemente precipitado tiene una capacidad de adsorción de fosfatos más alta que el material más cristalino. Esto se demuestra en la tabla 9.2 del trabajo de Burnham y López-Hernández (1982). El índice de adsorción ($= x/10g\ C$) ha sido calculado por Bache y Williams (1971) de la cantidad de P adsorbido por 100 g de suelo y la correspondiente concentración de P (C , mmol P L^{-1}) en la solución de equilibrio.

Tabla 9.2 **Capacidad de adsorción de fosfatos de varios materiales** (Burnham y López-Hernandes (1982)

Material adsorbente	Indice de adsorción (x/10 g C)
Al(OH) ₃ amorfo recientemente preparado	1236
Oxido Fe hidratado amorfo recientemente preparado	848
Oxido Fe formado en condiciones naturales	453
Oxido Fe hidratado envejecido	111
Concreciones de Oxides de Fe (Laterita endurecida)	21
Goetita cristalina	0
Gibbsite cristalina	0
Calcita (CaCO ₃)	46

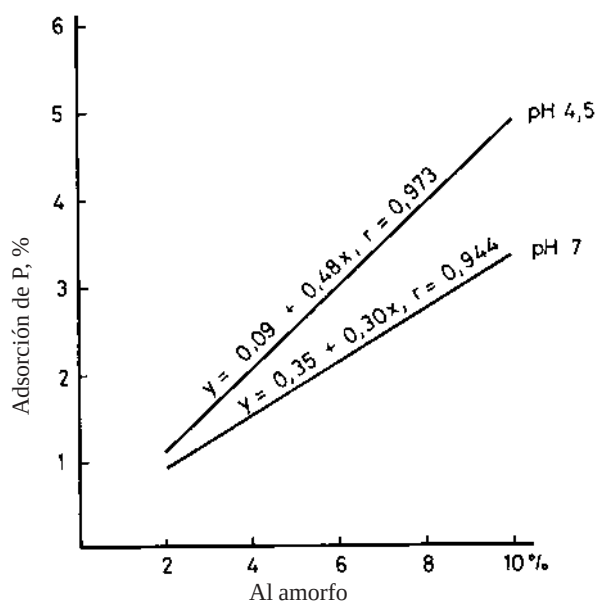


Figura 9.3. Adsorción de fosfatos en 13 Andosoles en relación al Aluminio amorfo y al pH (Kawai, 1980).

Burnham y López-Hernandes (1982) al estudiar la capacidad de adsorción de fosfatos de 290 muestras de suelo de diferentes áreas, encontró que en general los Inceptisoles son fijadores mas fuertes de fosfatos que los Oxisoles, de éstos se piensa que si bien tienen un alto poder fijador de fosfatos, solo adsorben fosfatos en altas cantidades si fueran ricos en sesquióxidos dispersos y minerales de arcilla. Las lateritas endurecidas (concreciones de sesquióxidos) son relativamente pobres en adsorción de fosfatos (ver tabla 9.2). Los Entisoles y Spodosoles poseen también baja capacidad de adsorción de fosfatos, mientras que la capacidad de adsorción de los Histosoles es prácticamente

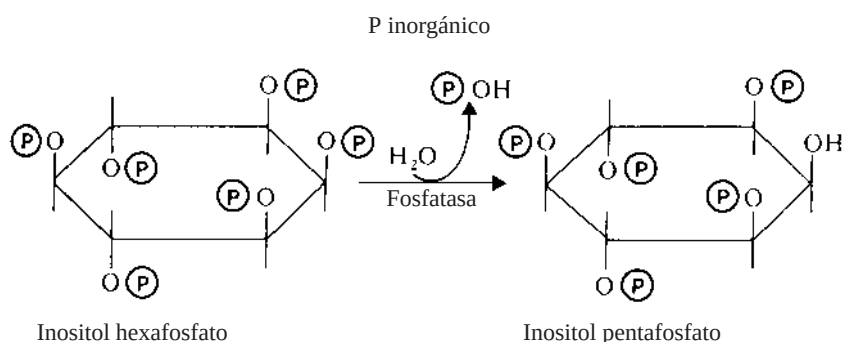
nula. Cantidades sustanciales de fosfatos adsorbidos pueden encontrarse en suelos calcáreos, donde la adsorción de fosfatos se efectúa principalmente por los óxidos de Fe (Schwertmann y Schiek, 1980, Ryan et al 1985).

Además de la adsorción de fosfato, la formación de precipitados de baja solubilidad (Fosfatos de Al, Fe y Ca) pueden deprimir la disponibilidad de fosfatos. La precipitación de fosfatos de Ca es promovida por altas concentraciones de Ca^{2+} en la solución de suelo y por condiciones de alto pH. Un suelo de pH alto puede así estar asociado con efectos dramáticamente opuestos en disponibilidad de fosfatos. Por una parte, la precipitación de fosfatos de Ca se favorece mientras que por otro se favorece la desorción del fosfato P adsorbido. Para evaluar la disponibilidad de fosfatos del suelo es pertinente conocer cual de estos procesos, precipitación de fosfatos de Ca o desorción de fosfatos es de mayor importancia. En general los suelos ricos en óxidos de Al y de Fe así como en minerales de arcilla, la desorción de fosfatos parece ser el proceso dominante, mientras que en suelos pobres arenosos, en suelos calcáreos, y especialmente en suelos orgánicos, la precipitación de fosfatos juega un papel mayor.

Bajo condiciones anaeróbicas la cobertura de óxidos aluminio férricos de los fosfatos ocluidos puede quebrarse por la reducción del Fe^{III} a Fe^{2+} soluble, resultando en un aumento del fosfato disponible.

La descomposición de materia orgánica es un proceso adicional, que influencia la adsorción de fosfato tanto directamente como indirectamente. La materia orgánica del suelo contiene P de modo que la mineralización de materia orgánica libera fosfato en la solución de suelo. El fosfato liberado de este modo está involucrado en el equilibrio entre los iones fosfato libres y los adsorbidos. La ruptura por la actividad microbiana de la materia orgánica del suelo está asociada con un aumento de la producción de CO_2 , que aumenta posiblemente la solubilidad de los fosfatos del suelo.

La mayoría de los fosfatos orgánicos del suelo se presentan en forma de ésteres inositol-fosfato, inositol hexafosfatos y en un menor grado el de inositol tri- y tetrafosfatos. Algunos de estos fosfatos orgánicos se producen por las plantas superiores, la mayoría sin embargo, están sintetizados por los microorganismos (Dalal, 1977). Los inositol fosfatos son fáciles de adsorberse y quedar así menos disponibles según sea mas alta la capacidad de adsorción de fosfatos del suelo.



El proceso definitivo por medio del cual los fosfatos orgánicos se vuelven disponibles es por la ruptura del fosfato inorgánico por medio de una reacción fosfatasa. El principio de esta reacción es la hidrólisis como se muestra en la ecuación anterior. La enzima fosfatasa es producida por las raíces de plantas superiores así como por numerosos microorganismos (*Aspergillus*, *Penicillium*, *Mucor*, *Rhizopus*, *Bacillus*, *Pseudomonas*). Las fosfatasas son enzimas que «mineralizan» fosfatos de las fitinas, ácidos nucleicos y fosfogliceratos. De acuerdo con Sentenac et al. (1980) las paredes celulares de la raíz poseen una alta actividad de fosfatasa. Los resultados de Helal y Sauerbeck (1984) también muestran que la actividad fosfatasa y la velocidad de reciclado del P orgánico es mucho más alta en la rizósfera de raíces de maíz que en el resto del volumen de suelo. También se ha sugerido que la actividad fosfatasa de las micorrizas puede tener un rol en la habilidad de estos organismos para movilizar el P del suelo (Dalal, 1977). La actividad microbiana depende mucho de la temperatura y es más alta en el rango de 30 a 45 °C. Por esta razón los fosfatos orgánicos son de mayor importancia en la nutrición vegetal bajo condiciones climáticas tropicales que en comparación con condiciones templadas. Dalal (1977), en un útil trabajo de revisión enfatiza que la solución de suelo también contiene cantidades apreciables de fosfatos orgánicos, pero que son solo débilmente disponibles para las plantas, creyéndose que sean de origen coloidal.

9.1.3 Fósforo en solución e interacciones con las raíces

La cantidad de fosfato presente en la solución de suelo es muy baja en comparación con el fosfato adsorbido. El fosfato adsorbido excede al fosfato de la solución de suelo por un factor entre 10^2 y 10^3 . La concentración de fosfato en la solución de suelo misma es muy diluida y en los suelos arables fértiles está en el orden de 10^{-5} a 10^{-4} M (Mengel et al. 1969, Hossner et al. 1973). Esto es equivalente a cerca de 0.3 a 3 ppm de P. Los iones que contienen P más importantes de la solución de suelo son HPO_4^{2-} y H_2PO_4^- . La relación entre estas dos especies iónicas en la solución de suelo es dependiente del pH. Altas concentraciones de H^+ cambian el equilibrio a la forma más protonada de acuerdo con la ecuación:

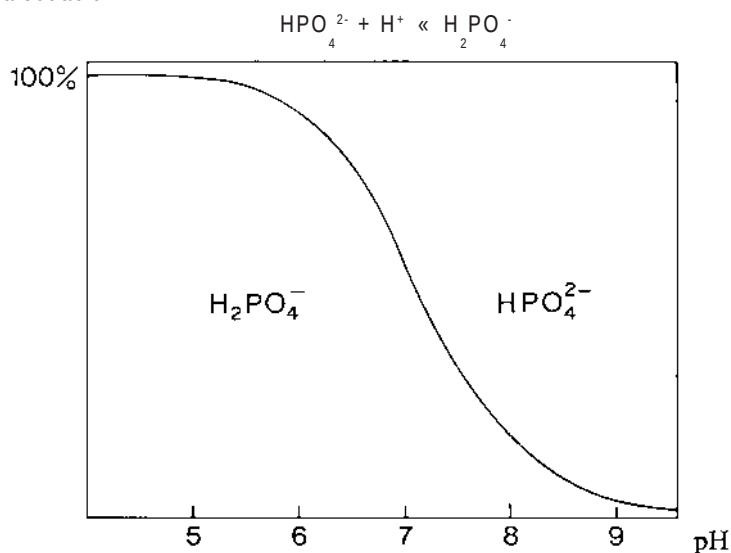


Figura 9.4. Relación entre H_2PO_4^- y HPO_4^{2-} en relación al pH.

La figura 9.4 muestra que a pH 5, el HPO_4^{2-} está casi ausente mientras que a pH 7 ambas especies iónicas de fosfatos se presentan en proporción bastante parecida.

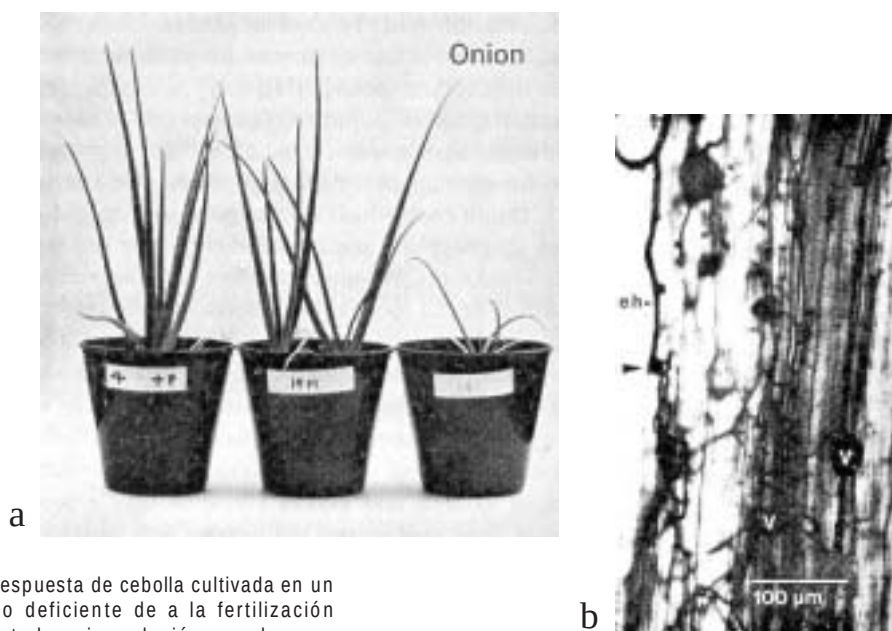
A medida que las raíces empujan y buscan su camino en dirección al suelo se ponen en contacto con el fosfato de la solución de suelo. Siempre que las raíces tengan una alta demanda de P -y este es generalmente el caso para las plantas en crecimiento- el fosfato se absorbe por las raíces a una alta velocidad y la solución de suelo en la vecindad directa de la raíz se vacía de fosfato. Este agotamiento crea un gradiente entre la concentración de fosfato cerca de la superficie de raíz y la concentración de fosfato en el resto del volumen de suelo (Olsen y Watanabe, 1970), el gradiente de concentración regula la velocidad de difusión del fosfato hacia las raíces de las plantas (ver punto 2.3.3). La importancia de la difusión de fosfato en el suministro de fosfatos a las plantas ha sido demostrado por Bhat y Nye (1974) en experimentos que mostraban que el grado de agotamiento de P alrededor de raíces de cebolla se corresponde bastante bien con los cálculos de difusión de P. El flujo de masa también puede tener su función en el transporte de fosfatos hacia las raíces de las plantas (ver punto 2.3.3). Normalmente, sin embargo, su contribución es mínima ya que la concentración de fosfatos de la solución de suelo es muy baja (Bole 1973).

Los experimentos de Sanders y Tinker (1973) han demostrado que la infección de las raíces por hongos micorrizales endotróficos pueden estimular el crecimiento de la planta incrementando la tasa de absorción de fosfatos. Un ejemplo de los efectos dramáticos que pueden obtenerse están mostrados en la Foto 9.1. Las raíces de cebolla que están infectados con hongos micorrizales endotróficos absorbieron fosfatos a una tasa considerablemente más alta por longitud de unidad de raíz que las raíces no infectadas. Si este efecto está provocado simplemente por la mayor superficie absorbente de la asociación de raíz-hongo, permitiendo así un aumento en el volumen explorado de suelo para fosfato de suelo, no está firmemente establecido. Cress et al. (1979) investigando la cinética de la absorción de P en raíces de tomate micorrizadas y no micorrizadas ha informado que el factor principal que contribuye al aumento de la absorción por las raíces micorrizales fue una mayor afinidad aparente para el P en los sitios absorbentes de las hifas de las micorrizas. Estos resultados pueden explicar las observaciones de Cooper y Tinker (1978) donde se observó una pobre correlación entre el transporte de P de las hifas y el número y longitud de hifas involucrada. Un mecanismo de afinidad de sitio parece ser así una explicación plausible.

De acuerdo a Bowen (1973) las hifas de las micorrizas son capaces de crecer bien aún en condiciones de bajo potencial hídrico del suelo. Esto puede ser de particular importancia por la movilización de fosfatos bajo condiciones de suelos seco. Altos contenidos de fósforo disponible en el suelo deprime el desarrollo de las micorrizas (Mosse, 1973). Este efecto está relacionado a altos niveles de carbohidratos en las raíces, que es alto en plantas deficientes de P (Jasper et al, 1979). Resultados más recientes de Graham et al (1981) trabajado con plantas de sorgo han demostrado que la liberación de azúcares y especialmente aminoácidos es mucho más alta de las raíces de plantas deficientes de P que de las raíces de plantas bien suministradas con fosfatos. La liberación de C orgánico estuvo cercanamente relacionada a la colonización de raíces con micorrizas vesículo-arbusculares. Este ejemplo muestra que el desarrollo de las micorrizas depende en gran parte del suministro de nutrientes orgánicos por parte de la planta huésped.

La influencia de exudados de raíz en la solubilidad de fosfatos en la vecindad de las raíces ha atraído considerable atención. Ahora se ha establecido que cantidades relativamente grandes de C

asimiladas en la fotosíntesis son transferidas desde las raíces al suelo circundante (ver punto 2.3.7). Barber y Martin (1976) encontraron por ejemplo que 20 % de los fotosintatos de plantines de trigo fueron liberados al suelo y una fracción significativa del material consistía en quelatantes ácidos. Tales agentes quelatantes orgánicos puede intercambiarse con el fosfato adsorbido a la superficie de las partículas, y de ese modo liberar los fosfatos para que sean absorbidos por las plantas. Esta parece ser una probable explicación de los hallazgos de Brewster et al. (1976) que observaron zonas de agotamiento de fósforo alrededor de raíces de colza mucho más profundas y más amplias que las predichas por mediciones independientes en plantas y suelo. Moghimi et al. (1978) aislaron 2 keto-gluconatos de la rizósfera de raíces de trigo en cantidades que pueden solubilizar cantidades considerables de fosfatos de la hidroxiapatita. Tal quelato liberado desde pelos radiculares y raíces puede proveer un medio muy eficiente de solubilizar fosfatos. El tema ha sido recientemente discutido por Nye (1977, 1979).



A. Respuesta de cebolla cultivada en un suelo deficiente de a la fertilización fosfatada e inoculación con hongos micorrizales endotróficos. Izquierda, fertilizadas con fosfato. Centro, inoculadas con hongos micorrizales endotróficos. Derecha, control.

B. Infección endomicorrizal de cebolla por *Glomus mosseae*. El córtex de la raíz está llena de hifas, algunas de las cuales poseen vesículas (v). Una hifa externa (eh) está adherida, entrando en la raíz en el punto señalado.

C. Una espora germinada (S) del hongo endomicorrizal *Glomus macrocarpa*. Una de las hifas producidas en la germinación ha entrado en una raíz cercana de trébol (ep) para establecer una infección interna. Se ven vesículas externas (v). (Fotos: SANDERS).

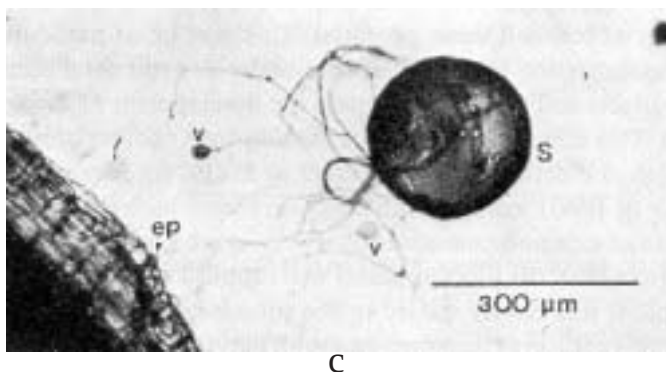


Foto 9.1 Infección de raíces con hongos micorrizales endotróficos y absorción de fosfatos.

Otra influencia importante de las raíces en la disponibilidad de fósforo es el efecto de inducir cambios de pH en la rizósfera. El pH en la superficie de raíz puede diferir tanto como en una unidad respecto del resto del suelo (ver Nye, 1977). Tales diferencias de pH son producidas por tasas diferenciales de absorción de cationes y aniones y asociadas con eflujos de OH^- o H^+ . Aquí la forma de nutrición nitrogenada juega un papel importante. En plantas suministradas con NO_3^- que es la forma usual de nutrición nitrogenada en suelos agrícolas, la absorción aniónica excede la absorción catiónica y iones OH^- ó HCO_3^- son liberados por las raíces (ver punto 3.1.10). El pH de la rizósfera es así más alcalino que el del suelo circundante. Por otra parte, plantas suministradas con NH_4^+-N o N_2 molecular (fijación simbiótica de N_2) absorbe más cationes que aniones, liberando H^+ al suelo, y la rizósfera es más ácida (Kirkby, 1981). Estas diferencias en comportamiento pueden influir la absorción de P por las plantas ya que la solubilidad del P en el suelo es altamente dependiente del pH. Para los suelos donde el fosfato es la principal fracción adsorbida, un aumento en el pH de la rizósfera debería conducir a una desorción del fosfato del suelo y por lo tanto a un aumento en la disponibilidad de fosfatos. Donde los fosfatos de Ca dominan, como en los suelos calcáreos y alcalinos, sin embargo, el fosfato soluble disminuirá por el aumento del pH del suelo. En los suelos abonados con fertilizantes que contienen apatita, una disminución del pH de la rizósfera conduce a la solubilización del fertilizante (Aguilar y Van Diest, 1981).

9.2 Fósforo en Fisiología

9.2.1 Absorción y translocación

Las raíces de las plantas son capaces de absorber fosfato de soluciones de concentraciones muy bajas de fosfato (Loneragan y Asher, 1967). Generalmente el contenido de fosfato de las células de raíz y la savia del xilema es cerca de 100 a 1000 veces más altas que la de la solución de suelo. Esto demuestra que el fosfato es absorbido por las células de planta en contra de un agudo gradiente de concentración. La absorción es así activa. Como ya se discutió en el punto 3.1.5 la absorción de fosfato es considerado mediada por un co-transporte de H^+ . (Ullrich-Eberius et al, 1981). Un ATPase localizado en el plasmalema bombea H^+ hacia el apoplasto para protonar el hipotético transportador de fosfatos. Debería esperarse así que la actividad del ATPase tenga cierto impacto en la absorción de fosfatos, en concordancia con la cercana relación observada entre la respiración radicular y la absorción de fosfatos, que básicamente relaciona la provisión de ATP respiratoria a la ATPase. Adicionalmente, el co-transporte H^+ debería promoverse por un pH bajo en el medio externo, una observación hecha por un cierto número de autores (Hendrix, 1967; Hai y Laudelout, 1966; Ullrich-Eberius et al 1981). En un interesante trabajo Sentenac y Grignon (1985) reportaron que el pH en el apoplasto no solo controla la concentración de H_2PO_4^- sino también el mecanismo de absorción. A la misma concentración de H_2PO_4^- en el apoplasto (2.5 mM), la absorción de fosfato a pH 4 fue tres veces mas alta que a pH 6. Los resultados son consistentes con el punto de vista que un transportador protonado o un antiporte $\text{H}_2\text{PO}_4^-/\text{HCO}_3^-$ funciona en la absorción de fosfato. La capacidad para la absorción activa difiere entre especies vegetales y aún entre cultivares de las misma especie. Barber y Thomas (1972) encontraron por ejemplo considerables diferencias en la tasa de absorción de fosfato por diversos cultivares de maíz. Los autores suponen que la capacidad de las plantas en absorber fosfato está arreglada genéticamente. Similares hallazgos en eficiencia por el P han sido informados para genotipos de otros cultivos incluyendo el sorgo (Brown et al. 1977). En la práctica agrícola la eficiencia por el P puede ser

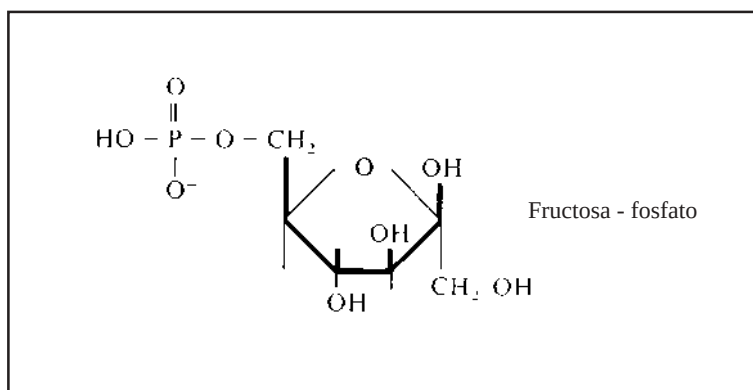
un activo cuando el P es limitado. Por otra parte Brown et al. (1977) observaron que estos genotipos eficientes por el P pueden también ser una responsabilidad cuando están expuestos a deficiencias de Fe o Cu ya que el uso más eficiente de P hacen a las planta más susceptibles a deficiencias de Fe o Cu.

Es dudoso si los compuestos orgánicos de P son absorbidos por las raíces de las plantas en gran parte. De acuerdo con investigaciones por Roux (1968), el P presente en polifosfatos fue absorbido por plantas jóvenes de cebada solo después de hidrolizarse a la forma ortofosfato.

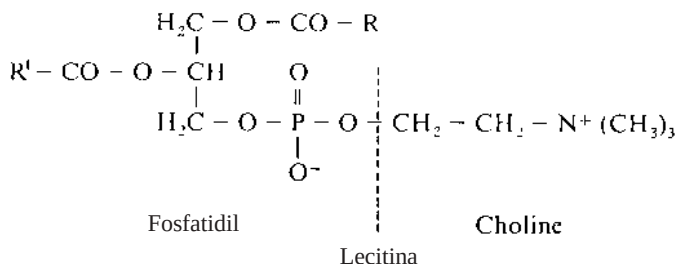
El fosfato absorbido por las células de las plantas se ve rápidamente involucrado en procesos metabólicos. Así Jackson y Hagen (1960) informaron que después de un período de solo 10 minutos siguientes a la absorción, 80 % del fosfato absorbido fue incorporado a compuestos orgánicos. Los fosfatos orgánicos formados en este corto tiempo consistió principalmente en hexosa fosfatos y uridin difosfato. El fosfato es muy móvil en la planta y puede ser translocado en dirección hacia arriba o hacia abajo. Así Clarkson et al. (1968) encontraron que el fosfato absorbido por segmentos de raíces basales de plantas de cebada fue translocado a la punta de raíz así como a la parte superior de la planta. Las hojas jóvenes son suministradas no solo por fosfato absorbido por las raíces, sino también con fosfato originado de hojas más maduras (Bouma, 1967). En los experimentos de Morard (1970) con alforfón en solución de cultura, el fosfato fue translocado inicialmente a las hojas más jóvenes. Después algunos días, sin embargo, ocurrió una re-translocación y el fosfato fue transportado parcialmente a las hojas más maduras. Este movimiento hacia abajo ocurre principalmente en el floema. Maizel et al. (1956) sugieren que la fosforilcolina es el transportador principal de P en el transporte del floema. Información más reciente de Hall y Baker (1972) demuestra que el P inorgánico está también presente en la savia del floema en concentraciones sustanciales, indicando así que el P inorgánico juega un papel principal en el transporta del floema (ver Tabla 4.4).

9.2.2 Fracciones de P y funciones metabólicas

El fosfato ocurre en las plantas en forma inorgánica como ortofosfato y en una menor extensión como pirofosfato. Las formas orgánicas de fosfato son compuestos en que el ortofosfato es esterificado con grupos oxhidrilo de azúcares y alcoholes o enlazados por unpirofosfato ligado a otro grupo fosfato. Un ejemplo típico de un ester fosfato es la fructuosa -6- fosfato.

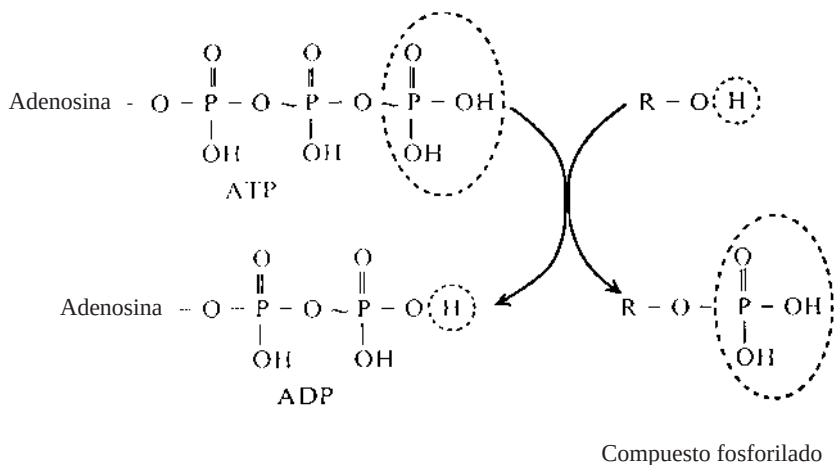


Tales fosfatos orgánicos (azúcares y alcoholes fosforilados) son principalmente compuestos intermediarios del metabolismo. El fosfato está también unido a compuestos lipofílicos, particularmente en derivados fosfatidil (fosfolípidos). La lecitina es un ejemplo típico de esta clase.



Como puede verse en la fórmula, el P está unido en un enlace diéster. Tales compuestos tienen una mitad hidrofóbica en el radical ácido graso y una mitad hidrofílica en el grupo fosfato. Los compuestos de este tipo, por ejemplo lecitina y fosfatidil etanolamina, son componentes esenciales de las membranas biológicas (ver punto 3.1.2).

El compuesto más importante en que grupos fosfato estén vinculados por enlaces pirofosfatos es la adenosin trifosfato (ATP). La fórmula y algunas propiedades de esta coenzima han sido ya descritas en el punto 3.1.4. El enlace pirofosfato es un enlace rico en energía que en la hidrólisis libera 30 kJ Mol^{-1} . La energía absorbida durante la fotosíntesis, o liberada durante la respiración o por ruptura anaeróbica de carbohidratos es utilizada en la síntesis del enlace pirofosfato del ATP. De esta forma la energía puede llevarse a diversos procesos endergonicos como la absorción activa de iones y la síntesis de diversos compuestos orgánicos. Generalmente en estos procesos hay una reacción inicial de fosforilación. Esto implica la transferencia del grupo fosforil del ATP a otro compuesto, como se muestra en el siguiente ejemplo:



En esta reacción el compuesto fosforilado se carga con energía (reacción primaria) quedando habilitada para participar de posteriores procesos metabólicos.

Es aparente que la exclusiva función del fosfato en el metabolismo es la formación de enlaces pirofosfato que permiten la transferencia de energía. La uridin trifosfato (UTP), citidin trifosfato (CTP) y guanosin trifosfato (GTP) son compuestos análogos al ATP. La uridin trifosfato se requiere para la síntesis de sacarosa y callose, la CTP para la síntesis de fosfolípidos, y el GTP para la formación de celulosa. Todo estos nucleotidos trifosfatos (ATP, UTP, GTP y CTP) están también involucrados en la síntesis de ácido ribonucleico (RNA). Para la síntesis del ácido deoxiribonucleico (ADN) se requiere la «forma deoxi» del nucleotido trifosfato. En la «forma deoxi» la ribosa del nucleotido está sustituido por una deoxiribosa. La estructura de ADN y RNA se muestra en la Figura 9.5.

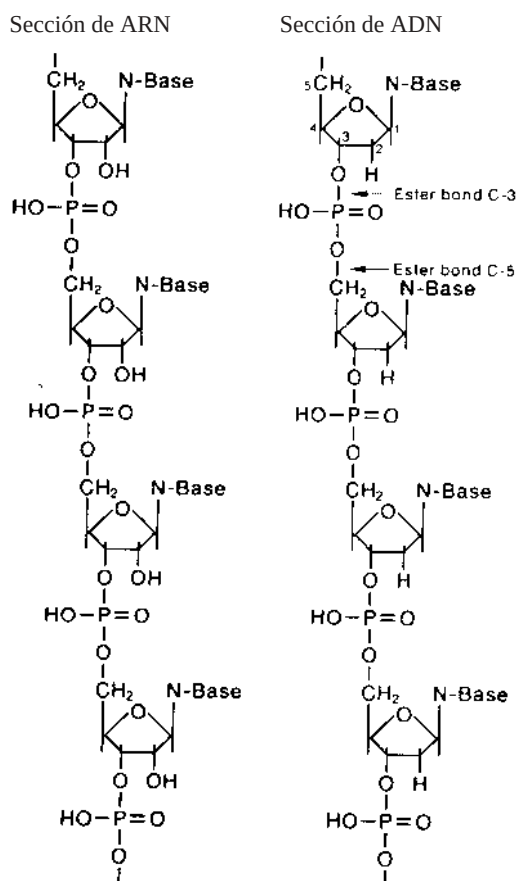


Figura 9.5. Sección de ADN y RNA, mostrando el enlace éster fosfato en C-3 y C-5 de la ribosa o deoxiribosa respectivamente.

El grupo fosfato puentea en los ácidos nucleicos, la ribosa (RNA) o la deoxiribosa (ADN) con otra ribosa o deoxiribosa por dos enlaces éster. El ADN es el transportador de información genética y las diversas formas de RNA funcionan en la síntesis proteica. Estos pocos comentarios de los fosfatos orgánicos indican el papel universal y esencial del fosfato no solamente en las plantas sino también en todos los demás organismos vivos.

Otro compuesto orgánico de P es la fitina. Estas ocurren principalmente en las semillas. El ácido fítico es un ester hexafosfórico de inositol (ver fórmula en punto 9.1.2). La fitina en semillas de las plantas ocurren como sales de Ca y Mg del ácido fítico y se forman durante la formación de las semillas. Inmediatamente después de la polinización hay así un aumento en el transporte de P hacia las semillas jóvenes en desarrollo. El fósforo en la fitina de las semillas es considerado como una reserva de P. Durante la germinación de la semilla el P de la fitina se moviliza y se convierte a otras formas de fosfatos necesarias en el metabolismo de las plantas jóvenes.

Los fosfatos nucleicos están presentes principalmente en el núcleo, los fosfato azúcares dominan en el citoplasma, los fosfolípidos en los cloroplastos y los fosfatos inorgánicos en las vacuolas (Bielecky y Ferguson, 1983). El fosfato vacuolar es considerado una reserva que suministra al citoplasma con fosfato cuando es necesario. De esta forma el nivel de fosfato en el citoplasma se mantiene constante, y de acuerdo a Rebeille et al, (1984) está en el orden de 5 a 6 mM. Bajas concentraciones de fosfato inorgánico citoplasmático deprimen el crecimiento y a una concentración de 0.3 mM de fosfato inorgánico o mas bajo el crecimiento está completamente inhibido (Rebeille et al, 1984). El nivel de fosfato inorgánico citoplasmático puede elevarse al aumentar la actividad de la fosfatasa. De acuerdo a Matile (1978) la actividad de la fosfatasa está localizada principalmente en la vacuola, pero puede transferirse al citoplasma en condiciones de deficiencia de fosfatos (Bielecky, 1973). El fosfato inorgánico en el citoplasma tiene una función reguladora al influir la actividad de varias enzimas por ejemplo, la fosfofructokinasa. La concentración de fosfato inorgánico en los cloroplastos y las mitocondrias es comparativamente alta y en el orden de 10 mM (Bielecky y Ferguson 1983). La actividad de la ADP-glucosa pirofosforilasa, que es una enzima clave en la síntesis del almidón en los cloroplastos y los amiloplastos, es deprimida por el fosfato inorgánico (Preiss, 1982). Una alta importación de fosfato inorgánico vía el translocador de fosfatos en el cloroplasto (ver punto 4.3.4) deprime por lo tanto, la síntesis de almidón y promueve la exportación del fosfoglicerato y triosa fosfatos desde el cloroplasto.

La reserva de fosfatos en las semillas y frutas está en la fitina mientras que en los tejido vegetativos en el fosfato inorgánico en las vacuolas. En los hongos este rol lo cumplen los polifosfatos. En las planta deficientes de P bajan principalmente los niveles de fosfato inorgánico de tallos y hojas, y especialmente del fosfato de la fitina de las semilla y frutos. Estas relaciones se muestran en la tabla 9.3 del trabajo de Michael (1939).

Tabla 9.2. Efecto del suministro de P en el contenido de diversas formas de P en hojas de espinaca y granos de avena (Michael, 1939).

Suminsitro de P	Fosfolípidos	Acidos Nucleicos P en o/oo	Fitina	Inorganico
Granos de avena				
Inadecuado	0.22	2.1	0.05	0.5
Adecuado	0.22	2.4	0.5	1.3
Hojas de espinaca				
Inadecuado	1.1	0.9	—	2.2
Adecuado	1.1	0.9	—	18.0

9.2.3 Deficiencia de Fósforo

Las plantas que padecen de deficiencia de P tienen un crecimiento retardado y la relación de peso seco entre la parte aérea/raíz es generalmente baja. En cereales el macollaje es afectado. Los árboles de fruto muestran tasas reducidas de crecimiento de los nuevos retoños, y frecuentemente el desarrollo y la apertura de los nuevos brotes florales es insatisfactoria. La formación de frutos y semillas es particularmente disminuido en plantas que padecen de deficiencia de P. Así la deficiencia de P conduce a obtener cosechas deficientes, los rendimientos no solo son bajos sino también los frutos y semillas de baja calidad.

Generalmente los síntomas de deficiencia P aparece en las hojas más maduras, que poseen frecuentemente un color verde oscuro. Los tallos de muchas plantas de especies anuales que padecen de deficiencia de P se caracterizan por una coloración rojiza originada de una mayor síntesis de antocianinas. Las hojas de los árboles frutales deficientes de P se tiñen frecuentemente de colores oscuros. Tales hojas caen prematuramente. De acuerdo con Besford, (1978) trabajando con hojas de pepino, la actividad de la fosfatasa puede utilizarse como una medida sensible para estimar la condición de nutrición fosfatada, una actividad más alta se encuentra en las hojas pobremente suministradas con P.

Los contenidos P de plantas deficientes P son generalmente bajos, cerca de 0.1 % de P o menos en la materia seca. Los cereales y pasturas adecuadamente suministrados con fosfatos tienen contenidos de P entre 0.3 y 0.4 % de P en la materia seca, durante la etapa de crecimiento vegetativo. Generalmente el contenido P es más alto en plantas más jóvenes o bien en los órganos de la planta. Así el contenido de P en la paja madura de cereales es más bien bajo (0.10 a 0.15 % de P en la materia seca), mientras que en semillas y granos, se han encontrado contenidos P que están en el rango de 0.4 a 0.5 % de P en la materia seca. Estos ejemplos muestran que durante la formación de granos y semillas una considerable cantidad de P se transloca desde las hojas y tallos hacia las semillas o granos.

Niveles extremadamente altos de fosfatos en el medio radicular pueden deprimir el crecimiento. En experimenta de cultivo en solución por ejemplo, Loneragan y Asher (1967) encontraron que a tasas muy altas de absorción de fosfatos estuvieron asociados con tasas de crecimiento reducidas en algunas especies vegetales (*Erodiuni*, trébol, hierba de plata). Tales efectos pueden bien depender del efecto retardador del fosfato en la absorción y translocación de algunos micronutrientes incluyendo el Zn, Fe y Cu.

9.3. El Fósforo en la Nutrición de Cultivos

9.3.1. Disponibilidad de Fósforo y requerimientos de los cultivos

Desde los tempranos épocas en que se aplican fertilizantes minerales a los suelos, la fertilización con fosfato ha sido siempre importante. Sin duda vastas áreas de tierras potencialmente aptas

son aún pobres para la agricultura debido a la deficiencia de P. Debe recordarse que los fosfatos en los suelos pueden rápidamente volverse indisponibles para las plantas, y que el P es el más inmóvil de los principales nutrientes vegetales.

El término «fosfato disponible» se utiliza frecuentemente para indicar una fracción de P del suelo que puede ser utilizado por las plantas. Este término, sin embargo, es muy vago y se refiere generalmente en referencia a los métodos de extracción de suelo que están frecuentemente asociados a la variación de las respuestas de los cultivos (ver punto 2.4.2) (Werner, 1969). De la discusión del fósforo del suelo (punto 2.3.5) es claro que en general la disponibilidad de fosfatos para las plantas pueden ser evaluado midiendo la concentración de fosfato en la solución de suelo y la habilidad del suelo para mantener la concentración en la solución de suelo (capacidad reguladora de fosfato). Concentraciones cerca de 10^{-4} M de fosfato en la solución de suelo se consideran como altas y representan un alto nivel de fosfato disponible de suelo. Concentraciones de fosfato cerca de 10^{-6} M en la solución de suelo son generalmente demasiado bajas para suministrar P adecuadamente a los cultivos. Las concentraciones óptimas de fosfato en la solución de suelo difieren probablemente según los cultivos individuales, los sistemas de cultivo y los sitios en particular.

La cantidad de P presente en la solución de suelo, aun en suelos con un nivel de fosfato disponible bastante alto, está apenas en un rango entre 0.3 a 3 kg de P/ha. Como los cultivos en activo crecimiento absorben cantidades de fosfato cercanas a 1 kg de P/ha por día, es claro que el fosfato de solución de suelo debe ser repuesto varias veces por día debido a la movilización del fosfato inmediatamente disponible. Este fosfato disponible es más o menos idéntico al fosfato intercambiable isotópicamente (ver punto 2.4.5). La cantidad de esta fracción presente en la capa arable de suelo (20 cm) está en un rango entre 150 a 500 kg P/ha. La tasa de desorción es más alta en suelos con una capacidad reguladora de P más alta. Por esta razón tales suelos son capaces de regular mejor la concentración de fosfato de la solución de suelo durante la estación de cultivo (Williams, 1970). De acuerdo con información experimental de Olsen y Watanabe (1970) la concentración de P de la solución de suelo y la capacidad reguladora de fosfato son los parámetros más importantes que controlan el suministro de fosfato a las raíces de las plantas. La concentración óptima de P de la solución de suelo puede ser así baja, si la capacidad reguladora de fosfato es alta y *vice versa*. Esta relación ha sido confirmada por investigaciones de Holford (1976) que calculó los requerimientos de fertilizante de P en relación a la concentración de P de la solución de suelo y la capacidad reguladora de fosfato.

Los suelos donde se favorece una fuerte fijación de fosfato (adsorción por sesquióxidos y minerales de arcilla) frecuentemente requieren muy altas aplicaciones de fertilizantes fosfatados para aliviar los efectos de la fijación. Según sea el poder regulador de fosfato, deben aplicarse dosis crecientemente altas. En estos suelos de fuerte poder de fijación de fosfato, también se recomienda la corrección del pH, ya que la adsorción de fosfatos es especialmente alta a bajos niveles de pH (ver punto 2.1.4). Si la cantidad de fosfatos disponibles de suelo están en un rango normal, la dosis requeridas de aplicación de fosfatos debería corresponder a la cantidad de P extraída por las cosechas. Como algo del fosfato disponible se vuelve indisponible (ver punto 2.1.4), las dosis de aplicación de P deberían estar entre 10 y 50 % más altas que la cantidad de P absorbida por el cultivo (ver Tabla 6.2). Las dosis aplicadas a los cultivos generalmente oscilan entre 20 y 80 kg de P/ha según la especie cultivada y las condiciones del suelo. Los cultivos con altas tasas de crecimiento y que producen grandes cantidades de material orgánico, tienen una demanda mayor. Esto se aplica para el maíz, la alfalfa, la producción intensiva de forraje, patatas y remolacha azucarera. Además todos los sistemas intensivos de cultivos de campo tienen una demanda relativamente alta de fosfato. El fósforo es particularmente importante

para las leguminosas, posiblemente por su influencia en la actividad de la bacterias *Rhizobium*. Por lo tanto para las pasturas mixtas es importante que los niveles de P deben mantenerse altos para que persistan las especies leguminosas. Si el suministro de P a los cereales es inadecuado durante las etapas tempranas de desarrollo, resultará en una reducción en la cantidad de espigas por unidad de área y por lo tanto en una disminución en los rendimientos.

En los árboles frutales la deficiencia de P resulta en un deterioro en el establecimiento de los frutos. El desarrollo de los frutos también se restringirá, y en general se cosecharán solo frutos pequeños y de baja calidad. Además se retrasa la maduración de los frutos (Penningsfeld y Kurzmann 1966/67). Un amplio suministro de fosfato a las patatas favorecen la esterificación de fosfatos en el almidón de los tubérculos de patata, mejorando así la calidad del almidón (ver punto 5.3.2).

9.3.2 Fertilizantes Fosfatados

Los fertilizantes simples de fósforo que se utilizan en la actualidad difieren entre si en su composición y solubilidad química como puede verse en la Tabla 9.3. El superfosfato se produce por el tratamiento de fosfato de roca molido con ácido sulfúrico. El proceso da como resultado una mezcla de $\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2$ y yeso (CaSO_4). En la manufactura del superfosfato triple, se utiliza el ácido fosfórico en lugar del ácido sulfúrico y el consiguiente producto es el $\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2$. Los fosfatos mono y diamónico se hacen añadiendo NH_3 al ácido fosfórico. Las escorias básicas ($\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2 \cdot \text{CaO} + \text{CaO} \cdot \text{SiO}_2$) son un subproducto de la industria siderúrgica. En este proceso el P originario de minerales que contienen P, se unen al CaO y a los silicatos durante la fundición.

Tabla 9.3. Fertilizantes Simples de Fosfato

Nombre	Composición química	Solubilidad	Contenido de P_2O_5
Superfosfato	$\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2 + \text{CaSO}_4$	Agua	18-22
Triple Superfosfato	$\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2$	Agua	46-47
Fosfato Monoamónico	$\text{NH}_4\text{H}_2\text{PO}_4$	Agua	48-50
Fosfato Diamónico	$(\text{NH}_4)_2\text{HPO}_4$	Agua	54
Escorias Básicas (Thomas)	$\text{Ca}_3\text{P}_2\text{O}_8 \cdot \text{CaO} + \text{CaO} \cdot \text{SiO}_2$	Ac. Cítrico	10-22 %
Sinterfosfato (Rhenania)	$\text{CaNaPO}_3 \cdot \text{CaSiO}_3 \cdot \text{NH}_3$	Ac. Cítrico	25-29 %
Fosfato de roca molido	Apatita	Soluble	29 %
Fundido fosfato Mg	Fosfato de Ca-Mg	Ac. Cítrico	20 %

Por esta razón las escorias básicas también contienen Ca como óxido y silicatos. Además también se presentan el Mg y algunos metales pesados (Fe, Zn, Cu). El fosfato de Rhenania se produce por una desintegración del fosfato de roca con Na_2CO_3 y sílice en un horno rotativo a temperaturas cercanas a 1250 °C. El principal constituyente de este fertilizante de P son el CaNaPO_3 y el CaSiO_3 en

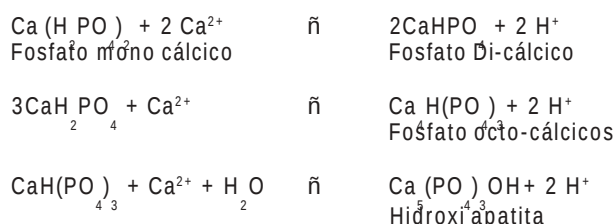
una mezcla de estructuras cristalinas. Otros fertilizantes más recientemente desarrollados están basados en el ácido superfosfórico (polifosfatos) que ya han sido considerados en el punto 6.2.3.

Los fertilizantes de P solubles en agua, las escorias básicas, y el fosfato de Rhenania son fertilizantes fosfatados apropiados para la mayoría de los tipos de suelo. Los fosfatos de roca difieren ampliamente en su valor de fertilizante según sea su origen. Las apatitas cristalinas duras son muy insolubles y casi inútiles como materiales fertilizantes. Los fosfatos de roca más fácilmente meteorizables del Norte de África y de otras partes, sin embargo, pueden utilizarse como fertilizantes bajo condiciones particulares. Numerosos experimentos de campo en Inglaterra han provisto evidencias de rendimientos y respuestas satisfactorias obtenidos a base de fosfatos de roca en suelos ácidos, particularmente cuando se aplican en praderas, campos naturales y ciertas variedades de coles (Cooke, 1966). Los efectos residuales de fosfatos de roca han sido generalmente menores que aquellos de fertilizantes fosfatados de mayor solubilidad. Van der Paauw (1965) llevando a cabo experimentos de campo en los suelos arenosos orgánicos en Holanda, informó que el valor del fosfato de Gafsa (un fosfato de roca fácilmente meteorizable) difirió considerablemente y fue de menor efectividad en suelos con alta capacidad de fijación de P. La eficiencia de P de este fertilizante dependió mucho según cuánto aumentó el fosfato soluble en agua en el suelo. El fosfato de roca fue particularmente efectivo en suelos con un pH menor a 4.3. Resultados similares fueron informados por Scholler et al. (1975) de un ensayo de campo a largo plazo en Austria. En el suelo ácido (pH 5.5) la aplicación de fosfato de roca dio rendimientos comparables a la aplicación de superfosfato. En los dos otros sitios (pH 6.6 y 7.3) el rendimiento del tratamiento de fosfato de roca fue entre 20 y 40 % menor que el de superfosfato.

Bajo condiciones tropicales, donde los fosfatos solubles se lixivian fácilmente en suelos ácidos arenosos, la aplicación de fosfatos de roca puede ser muy útil. Experimentos con caña de azúcar en Hawaii mostraron que el fosfato de roca es tan efectivo como el superfosfato (Ayres y Hagihara, 1961). Los efectos favorables del fosfato de roca en el crecimiento de trigo, soja, frijoles y maíz también han sido observados en India (Mandal, 1975). Maloth y Prasad (1976) cultivando caupí (*Vigna sinensis*) en un suelo alcalino (pH 8.4) encontró que 200 kg P O₅ /ha en forma de fosfato de roca dio el mismo aumento de rendimiento que 100 kg P O₅ /ha en forma de superfosfato. En este suelo en particular, los cereales no respondieron al fosfato de roca indicando que el efecto de este fertilizante también depende de la especie cultivada. De acuerdo con Khasawneh y Doll (1978) que trataron la cuestión de la aplicación del fosfato de roca en un útil trabajo de revisión, las diferencias en las respuestas de los cultivos están relacionadas con la demanda de Ca²⁺ por los cultivos. Las especies con un alto requerimiento de Ca²⁺ promueven la disolución de los fosfatos de roca ya que éstas representan una gran demanda de Ca²⁺. En un modo análogo los suelos con un alto potencial de adsorción de Ca²⁺ favorecen la disolución del fosfato de roca. Los cultivos eficientes en la explotación de fosfato de roca son: Lupinos, alforfón, tréboles, mostaza, acelga, colza y col, mientras que algodón, y la mayoría de los cereales son menos eficientes en el uso de fosfato de roca. La aplicación económica de fosfatos de roca parcialmente acidulada también está restringida para suelos de bajos pH. El término 'parcialmente acidulada' indica que solo una parte del total de fosfato del fertilizante es soluble en agua siendo el resto principalmente apatita, que solo es soluble, si el pH del suelo es suficientemente bajo. Así en suelos con una reacción ligeramente ácida o neutra, la fracción apatita del fertilizante parcialmente acidulado es difícilmente disponible para las plantas. Terman et al. (1964) informó que la respuesta de rendimiento de materiales parcialmente acidulados correspondieron a su porcentaje de fosfato soluble. Resultados similares fueron obtenidos por Hammond et al. (1980) en experimentos de invernadero con maíz. Estos autores encontraron que en un suelo franco limoso con un rango de pH entre 4.8 y 5.4, las rocas fosfatadas parcialmente aciduladas fueron superiores a las rocas fosfatadas no aciduladas pero inferiores al superfosfato o superfosfato triple.

Aunque la solubilidad de fosfato de las diversas formas de fertilizantes no difiere tanto como en fertilizantes simples fosfatados, existen diferencias en la solubilidad de fosfato y en efectividad. Estos se vuelve muy evidentes cuando los fertilizantes fosfatados se aplican a suelos con bajos niveles de fosfato. De numeros experimentos de campo llevados cabo en India Mahapatra et al. (1973) concluyeron que la respuesta al P fue más alta con superfosfato, seguida por el nitrofosfato 'ODDA' y menor con el nitrofosfato 'PEC'. Las abreviaturas "ODDA" y "PEC" refieren a diferentes procesos tecnológicos con que se producen estos nitrofosfatos.

El comportamiento de fertilizante P en el suelo también depende de la composición química del fertilizante. Los fertilizantes fosfatados solubles en agua, por ejemplo, los superfosfatos, reaccionan rápidamente disolviéndose cuando se incorporan al suelo. EN los suelos ácidos y levemente ácidos el rápidamente se adsorbe por los sesquióxidos y minerales de arcilla o ambos. En los suelo calcáreos los fosfatos de Ca mas insolubles se forman de acuerdo al as siguiente ecuaciones:



La secuencia de reacciones muestra que el Ca^{2+} promueve la formación de fosfatos ricos de Ca mientras que el H^{+} promueve el efecto contrario. Estas reacciones proceden más rápidamente cuando el superfosfato se aplica en una forma pulvurulenta, ya que el contacto de superficie entre el fertilizante y el suelo es mayor Por esta razón, los superfosfatos y la mayoría de los demás solubles se aplican en forma granulada.

La estructura cristalina de las escorias básicas es compleja. El material es metaestable y su solubilidad aumenta a medida que el contacto superficial entre el fertilizante y el suelo aumenta. las escorias básicas son por lo tanto más solubles en forma pulverizada que en forma granulada. Lo mismo se aplica a los fosfatos de roca y los sinter fosfatos. Los silicatos pueden aumentar la disponibilidad de fosfatos reemplazando al fosfato adsorbido (Scheffer y Scheffer, 1984).

9.3.3 Aplicación de Fosfato

Como la movilidad del fosfato en el perfil de suelo es comparativamente baja, la absorción del fertilizante fosfatado depende mucho del crecimiento y la morfología de las raíces del cultivo considerado. Esto se demostró en los resultados de Page y Gerwitz (1969) que examinó la absorción de fosfatos marcado aplicados a diferentes profundidades del suelo. Se encontró que las plantas de lechuga absorbieron fosfato principalmente de la capa de suelo superior (0 a 18 cm), mientras que las de zanahoria absorbieron una proporción apreciable de la zona de profundidad entre los 30 y 40 cm. En este cultivo el 10 % del total P absorbido fue originado de una profundidad de suelo más profunda que 100 cm. De estos resultados puede verse que es de importancia incorporar los fertilizantes fosfatados al suelo, siendo especialmente el caso cuando se utilizan fosfatos escasamente solubles en agua. Para suelos muy bajos en fósforo disponible, la aplicación de fertilizante fosfatados localizado es frecuente-

mente superior a la aplicación al voleo. La colocación del fertilizante fosfatado asegura que una concentración más alta de fertilizante se pone en contacto con un volumen de suelo más limitado. El fertilizante es así capaz de saturar en mayor grado la capacidad de adsorción de fosfatos del suelo. La concentración de fosfato en la solución de suelo es así más alta en la zona de localización. El efecto beneficioso de aplicaciones localizadas en comparación con aplicaciones al voleo ha sido informado por un cierto número de autores (Prummel, 1957; Locascio et al, 1960; Ryan 1962; Reith, 1972; ver también punto 6.2.4).

Los fertilizantes fosfatos pueden aplicarse en cualquier momento del año, siempre y cuando la capacidad de fijación de fosfato del suelo no sea demasiado alta. Cuando este sea el caso, los fertilizantes a base fosfato solubles, deberían aplicarse preferentemente en primavera. De esta forma se reduce la fijación del fertilizante fosfatados a un mínimo permitiendo al cultivo una mejor oportunidad de competir con el suelo por una mejor utilización del P. En los suelos donde los niveles de fosfato disponibles son adecuados, aplicación de fosfato puede estar hecho cada dos años sin correr riesgos de depresiones de rendimientos (Prausse, 1968). Las dosis de aplicación de fosfatos, sin embargo, debería ser equivalentes a la suma de dos tratamientos anuales. Todos los tratamientos de fertilizantes fosfatados deberían tener en cuenta el requerimiento relativamente alto de fósforo de la mayoría de los cultivos en etapas iniciales de crecimiento (ver Tabla 2.12).

En la mayoría de los suelos minerales la movilidad del fosfato es más bien baja de modo que los fertilizantes fosfatados se lixivian escasamente en las capas más profundas del suelo (ver punto 6.1.3). Por esta razón, no hay riesgo de pérdida de fertilizante fosfatados por lavado cualquiera sea el momento del año de aplicación del fosfato mineral al suelo. Para suelos orgánicos, sin embargo, se han observado movimientos de fertilizante fosfatado a capas más profundas de suelo (Munk, 1972).

Lectura General

BIELESKI, R. L.: Phosphate pools, phosphate transport, and phosphate availability. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 24, 225-252 (1973).

BIELESKI, R.L. and FERGUSON, 1. B.: Physiology and metabolism of phosphate And its compounds. In <<Inorganic Plant Nutrition>>, *Encycl. Plant Physiology, New Series Vol. 15 A.* A. LAUNCHLI and R. L.BIELESKI (Eds.) p. 422-449. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo, 1983.

BLAIR, G. J. (Ed): Prospects for Improving Efficiency of Phosphorus Utilization. *Science* 3. University of New England. Armidale, N.S.W. Australia, 1976.

DALAL, R.C.: Soil organic phosphorus. *Adv. Agron.* 29, 83-117 (1977).

HAYNES, R. J.: Lime and phosphate in the soil plant system. *Adv. Agron.* 37, 249.

KHASAWNEH, F. E. and DOLL, E. C.: The use of phosphate rock for direct applications to soils. *Adv. Agron.* 30, 159-206 (1978).

- KHASAWNEH, F.E., SAMPLE, E.C. and KAMPRATH, E.J. (Eds): The Role of Phosphorus in Agriculture. Amer. Soc. Agron. Madison, 1980.
- LARSEN, S.: Soil phosphorus. Adv. in Agron., 19, 151-206 (1967).
- LALONDE, M., CAMIRE, C. and DAWSON, J.O. (Eds): Frankia and Actinorhizal Plants. Proc. Intern. Symp. on Frankia and Actinorhizal Plants (Quebec 1984) Plant and Soil 87 (1985).
- LOUGHMAN, B. C.: Metabolic factors and the utilization of phosphorus by plants. In: Phosphorus in the Environment: its Chemistry and Biochemistry. p. 155-174. CIBA Foundation Symposium 57, Elsevier/North Holland, 1978.
- MANDAL, S.C.: Phosphorus management of our soils. Need for a more rational approach. 40th Sess. Indian Soc. of Soil Sci., Bhubaneswar (1975).
- PARFITT, R.L.: Anion absorption by soils and soil material. Adv. Agron. 30, 1-50.
- TINKER, P. B.: Soil chemistry of phosphorus and mycorrhizal effects on plant growth In: Endomycorrhizas, SANDERS, E.E., MossE, B. and TINKER, P. B. (Eds.), p. 353-371. Academic Press, London, New York (1975).
- WILLIAMS, E.G.: Factors affecting the availability of soil phosphate and efficiency of phosphate fertilizers. Anglo-Soviet Symposium on Geochemical Research on the use of Mineral Fertilizers, Moscow 1970 (see Macaulay Institute Ann. Report, 1969/70. Inst. for Soils, Craigiebuckler, Aberdeen, Scotland).

POTASIO

10.1 Potasio del Suelo

10.1.1. Minerales del potasio y su meteorización

El promedio de K contenido en la corteza terrestre está en la orden de 2.3%. Una gran parte de este K está unida a minerales primarios o están presentes en los minerales de arcilla secundarios que conforman ampliamente la fracción de arcilla del suelo, con tamaños de partícula inferiores a 2 μm . Por esta razón los suelos ricos en arcilla son también generalmente ricos en K (Acquaye et al, 1967; Gardner, 1967; Kaila, 1967) y engendran suelos que frecuentemente tienen mas de 4 % de K total. El contenido de arcilla de un suelo en parte depende del material madre que lo genera, pero también está considerablemente afectado por la pedogénesis. Los suelos maduros que hayan estado expuesto a fuertes condiciones de meteorización son con frecuencia bajos tanto en contenido de arcilla como de K. Así los suelos arenosos altamente meteorizados contrastan marcadamente con los suelos jóvenes derivados de materiales volcánicos en los que los contenidos de arcilla y de K son generalmente alto (Graham y Fox, 1971).

En un extenso trabajo de investigación que comprendieron mas de 1000 sitios en Europa Central Laves (1978) encontró que los contenidos de K del suelo estuvieron estrechamente relacionados con el contenido de illitas y cloritas-Al, y en un menor grado al contenido de esmectitas. Los contenidos de clorita e illita mas altos, asociados con bajos niveles de esmectitas fueron encontrados en suelos castaños de áreas montañosas, mientras que en los suelos aluviales la situación fue al revés. Aquí las esmectitas fueron dominante. Los suelos loésicos asumieron una posición intermedia. Los suelos orgánicos frecuentemente tienen bajos contenidos de arcilla y de K. El nivel de K en los suelos orgánicos está en el orden de 0.03 %, aunque la cifra puede variar algo entre las diferentes clases de suelos orgánicos (Baden, 1965).

Potasio 377

La fuente principal de K^+ para el crecimiento de las plantas en condiciones naturales viene de la meteorización de minerales que contienen potasio. Los minerales más importantes se listan en la Tabla 10.1. En los feldespatos potásicos, el K está localizado en los intersticios de la estructura Si, Al-O del cristal y mantenido estrechamente por enlace covalentes (Rich, 1968). La meteorización de los feldespatos comienza en la superficie de la partícula. El potasio se libera inicialmente por el agua y los ácidos débiles a una tasa más rápida que otros constituyentes. A medida que progresa la meteorización, sin embargo, un residuo envolvente de Si-Al-O se forma alrededor del núcleo sin meteorizar. Esta capa reduce la velocidad de pérdida de K^+ del mineral y así la protege de una degradación intensiva posterior (Rich, 1972). Los minerales del tipo de las micas y también los minerales secundarios silicatos 2:1 difieren fundamentalmente en su estructura de los feldespatos. Por esta razón también difieren en sus propiedades de liberar y ligar el K^+ . Las micas consisten en capas unitarias, cada una compuesta de dos capas tetraédricas Si,Al-O entre las cuales hay una capa octaédrica M-O,OH, donde M es generalmente un Al^{3+} , Fe^{2+} , Fe^{3+} , o Mg^{2+} . El ion potasio ocupa los espacios aproximadamente hexagonales entre las capas unitarias y como consecuencia, la distancia entre las capas unitarias es relativamente pequeña, por ejemplo 1.0 nm en las micas. El reemplazo de la entrecapa K^+ no hidratada por especies catiónicas hidratadas como el Na^+ , Mg^{2+} o Ca^{2+} expande el mineral, resultando en un aumento de la distancia entre capas, por ejemplo a 1.4 nm en la vermiculita (ver Figura 10.1).

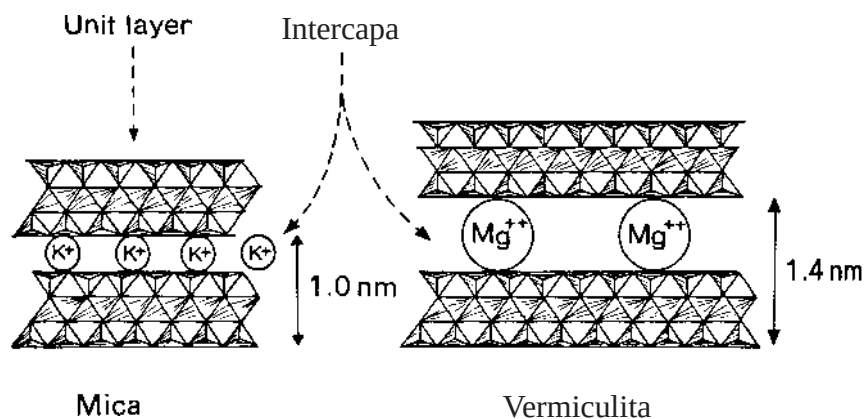


Figura 10.1 Capa unitaria y interláminas de mica y vermiculita

Tabla 10.1. **Contenido de Potasio de algunos minerales principales y secundarios de arcilla** (Scheffer y Schachtschabel, 1976).

CONTENIDO de K_2O %	
Feldespatos alcalinos	4 -15
Feldespatos de Ca-Na	0 - 3
Muscovitas (K mica)	7-11
Biotitas (mica de Mg)	6 -10
Illitas	4 - 7
Vermiculitas	0 - 2
Cloritas	0 - 1
Montmorillonitas	0 - 0.5

Generalmente K^+ de la estructura es vulnerable a la meteorización y puede difundirse hacia fuera del mineral e intercambiarse por otra especie catiónica. Altas concentraciones de H^+ (New man, 1969) y bajas concentraciones de K^+ en el medio favorecen la liberación neta de K^+ no intercambiable (K^+ interlaminar). De acuerdo con v. Reichenbach (1972), este K^+ se libera en un proceso de intercambio asociado con la difusión en que el K^+ adsorbido en las posiciones «i» de la zona interlaminar, es reemplazado por otras especies catiónicas. Si la especie reemplazada es un catión grande (Na^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+}) entonces el K^+ intercambiado resulta en una expansión del mineral de arcilla y a la formación de zonas de cuevas (ver Figura 10.2.). La formación de una zona de desgarre o de cuña es típica de las micas meteorizadas y resultan de la disolución de la capa de silicatos que siguen a la liberación de K^+ interlaminar (Rich, 1968). La brecha consiguiente ampliada entre los dos capas del mineral favorece la difusión del K^+ reemplazado fuera del mineral. Así Jackson y During (1979) han demostrado ese tratamiento previo del suelo con Ca^{2+} , resultado en una expansión del mineral de arcilla y un aumento en la desorción de K^+ . De acuerdo a Farmer y Wilson (1970) esta clase de meteorización convierte a las micas en 2:1 minerales secundarios de arcilla, illita y vermiculita, siendo la secuencia de reacciones como sigue: Micas ($\sim 10\% K$) @ hidromicas (6-8 % K) @ minerales de transición ($\sim 3\% K$) @ Vermiculita o montmorillonita ($< 2\% K$) (Schroeder, 1976).

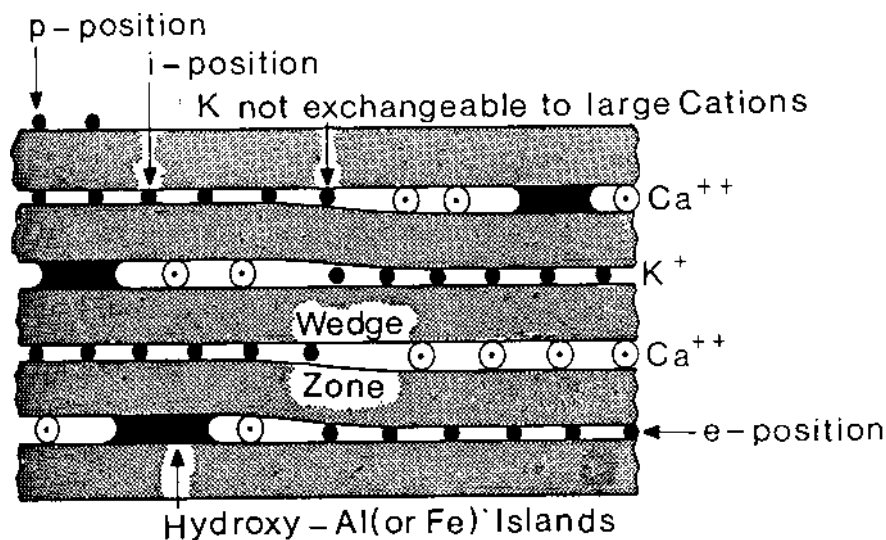


Figura 10.2. Modelo de una capa expansible de silicatos con interláminas, una zona cavernosa, p-, e- y posiciones i- (Rich, 1968).

La tasa de liberación de K^+ por meteorización depende de no solo del contenido de K de un mineral en particular. También está afectada por aun ligeras diferencias estructurales entre los minerales. Así la biotita, un mineral ferromagnésico si bien generalmente más bajo en contenido de K que la muscovita, libera K a una tasa más rápida porque se meteoriza más rápidamente. Lo mismo se verifica para los feldespatos de Ca que se degradan a una tasa más alta que los feldespatos de K (Duthion, 1966). De acuerdo con Rich (1968) la illita y otros minerales 2:1 que contienen áreas similares a la mica son las fuentes más importantes de K de los suelos.

10.1.2 Fijación de Potasio

A medida que continúa el agotamiento del K^+ de las intercapas de los minerales, la tasa de liberación se vuelve progresivamente más lenta. Los sitios interlaminares se agotan de K^+ aunque retienen aún una selectividad muy alta para el K^+ respecto a los iones bivalente (Raman y Jackson, 1964). El agregado de K^+ a tales minerales resultan en una fuerte adsorción del K^+ a estas posiciones y causan una contracción del mineral (Graham y Lopez, 1964). Este proceso se llama fijación potásica. La contracción resulta en una reducción en la distancia unitaria entre capas a cerca de 1 nm. Las zonas con estructura de vermiculita en biotitas y muscovitas meteorizadas, caracterizados por una distancia entre capas de 1.4 nm así vuelven a tener 1 nm de espacio de las micas cuando se agregan fertilizantes con K^+ (ver Figura 10.1).

El grado al cual ocurre la fijación de K^+ depende de varios factores incluida la densidad de carga del mineral, la extensión de la zona de borde, el contenido de humedad, la concentración de K^+ y la naturaleza y concentración de los cationes competidores en el medio edáfico. La fijación tiende a ser alta cuando la carga negativa por unidad de capa de silicatos (densidad de carga) es alto. Cuando esto ocurre el ion positivo K^+ se mantiene muy fuertemente en las capas cargadas negativamente. Si la zona de cuña está limitada al borde de la partícula, solo pueden fijarse pequeñas cantidades de K^+ . Sin embargo, si la zona penetra profundamente en el mineral, pueden retenerse cantidades considerables de K^+ . Algunos minerales tales como micas meteorizadas, vermiculitas e illitas fijan K^+ tanto bajo condiciones húmedas como secas, mientras que las esmectitas solo fijan K^+ bajo condiciones mas secas. Por esta razón la fijación es frecuentemente más alta en condiciones de suelo secos que en suelos húmedos (Schroeder, 1955). Como el radio iónico del NH_4^+ es muy similar al del K^+ , aquel también puede fijarse por minerales expandidos 2:1 de arcilla (Bartlett y Simpson, 1967). El amonio puede también intercambiar para arreglado K^+ . Lo mismo se verifica para el H^+ (Rich y Black, 1964). Así tanto las especies iónicas, NH_4^+ como H^+ , pueden competir con el K^+ para los sitios de fijación obligada. Esto significa que la fijación de K^+ no es generalmente tan importante al restringir la disponibilidad de K^+ a las plantas en suelos ácidos ($pH < 4.5$) como en suelos agrícolas encalados. El poder de fijación de los minerales 2:1 de arcilla siguen generalmente la secuencia vermiculita > illita > esmectita.

La fijación de potasio es de considerable importancia en práctica agrícola (ver punto 10.3.2). Las cantidades de fertilizante K^+ que por este modo quedan no disponibles pueden ser muy altas. Generalmente la capacidad de fijación K^+ es más alta en las capas de suelo más profundas debido a que contienen mas arcilla. Así Arifin et al. (1973) encontraron niveles de fijación de K^+ tan altos como 1000 a 2000 mg de K/100 g arcilla en el horizonte de B de suelos agrícolas importantes en la región sureña de EE.UU.

10.1.3 Adsorción y movilidad de Potasio

El contenido de arcilla del suelo no solo es de importancia para la liberación y fijación del K^+ , sino también influye considerablemente en la movilidad del K^+ en el suelo. El ion potasio se adsorbe por los minerales de arcilla en los sitios obligados, que difieren en selectividad. Para los minerales 2:1 de arcilla, como illitas, vermiculitas y micas meteorizadas, pueden distinguirse tres sitios diferentes de adsorción (Figura 10.2) (Schouwenburg y Schuffelen, 1963). Estos son: los sitios en superficies planas (posición-p), sitios en los bordes de las capas (posición-e) y sitios en el espacio interlaminar (posición-

1). La especificidad de estos tres sitios obligados para el K^+ difieren considerablemente (Beckett y Nafady, 1967; Ehlers et al, 1967). Como ya se lo esbozó en el punto 2.1.3, esta especificidad obligada del K^+ en relación a otros cationes, puede expresarse en términos cuantitativos por el coeficiente de Gapon. Esta será más alta cuanto mayor sea la especificidad del sitio obligado para K^+ . De acuerdo con Schuffelen, (1971) los tres sitios diferentes obligados del K^+ para la illita tienen los siguientes coeficientes de Gapon:

posición-p: $2.21 (m M/l)^{-1/2}$
 posición-e: $102 (m M/l)^{-1/2}$
 posición-i: Infinito $(m M/l)^{-1/2}$

El coeficiente de Gapon puede calcularse de concentraciones molares (M) o milimolares (m M). Como los valores numéricos pueden diferir entre las dos formas de expresión, las unidades siempre deberían plantearse. Los coeficientes mostrados anteriormente están basados en concentraciones m M y se refieren para el intercambio K/Mg, comparando así la especificidad del sitio obligado para el K^+ con el de Mg^{2+} . Valores del mismo orden de magnitud también han sido informados por Duthion (1966) para el intercambio K/Ca. Las diferencias considerables entre el coeficiente de Gapon para los tres sitios obligados del K^+ demuestran la inmensa distinción entre sitios para la selectividad del K^+ . La selectividad obligada para el K^+ por la materia orgánica y las arcillas del tipo kaolínico son similares a los sitios posición-p (Ehlers et al, 1968). Aquí el enlace K es relativamente débil, de modo que el K^+ absorbido fácilmente puede reemplazarse por otros cationes, y en particular por Ca^{2+} y Mg^{2+} . La posición-i tiene la mayor especificidad para K^+ . Estos sitios obligados explican ampliamente la fijación de K^+ en suelos.

Está claro así que el comportamiento del K^+ en los suelo es muy dependiente del contenido y del tipo de minerales de arcilla que presentan. Las tasas de movilidad y difusión de potasio son generalmente bajas en suelos ricos en sitios obligatorios específicos para K^+ . Lo mismo se verifica para la lixiviación del K^+ (ver punto 6.1.3). Bajo condiciones climáticas templadas estas cantidades son apenas aproximadamente de 8 kg de K/ha/año (Vömel, 1965/66; Coppenet, 1969). En suelos orgánicos y en suelos arenosos las tasas de lixiviación de K^+ pueden ser considerablemente más altas (Dam Kofoed y Lindhard, 1968; Giskin y Majdan, 1969). Las aplicaciones de potasio en estos suelos más favorecidos por la lixiviación deberían por lo tanto llevarse a cabo en la primavera antes que en el otoño, para evitar mayores pérdidas de K^+ por la lixiviación durante el invierno (En regímenes de precipitaciones del norte de Europa, N. del T.). Los suelos ricos en minerales de arcilla del tipo de la kaolinita son pobres en sitios obligados específicos de K^+ . Tales suelos ocurren extensivamente en regiones tropicales. Los problemas asociados con la condición inherente baja de K de estos suelos, están exacerbados por la lixiviación excesiva resultante de altas condiciones de precipitación tropicales.

10.1.4 Fracciones de Potasio

El potasio de los suelos puede dividirse en tres fracciones: el potasio como elemento estructural de los minerales de suelo, el K^+ adsorbido en forma cambiante a los coloides de suelo como minerales de arcilla y materia orgánica, y el K^+ presente en la solución de suelo. La mayor parte la fracción mas importante en cantidad es el K^+ del suelo incorporado en las estructuras cristalinas de los minerales. El K^+ intercambiable y el llamado no-intercambiable comprende solo unos pocos puntos porcentuales del

K⁺ del suelo. La fracción no intercambiable no puede reemplazarse por el NH₄ pero puede liberarse durante los ciclos agrícolas. Consiste principalmente en K⁺ interlamina y puede determinarse al extraer el suelo con HNO₃ 1 M (Pratt, 1965). En la tabla 10.2 se muestran las cantidades de K⁺ intercambiable (extraíble con CaCl₂), K⁺ no intercambiable, K⁺ mineral y K⁺ total de un suelo franco arenoso y de otro arenoso franco del trabajo de Martin y Sparks (1983).

Generalmente el porcentaje de K⁺ intercambiable decrece con respecto al K⁺ total a medida que aumenta el contenido de arcilla.

Tabla 10.2 **Fracciones de K en un suelo franco arenoso y otro arenoso franco** (Martin y Sparks, 1983).

	K ⁺ Interc. CaCl ₂	K ⁺ No interc. HNO ₃ 1 M	K ⁺ Mineral	K ⁺ Total
Arenoso franco	1.72	2.20	37.6	41.5
Franco arenoso	1.15	2.09	31.3	34.5

Las principales relaciones entre las tres fracciones se muestran en la figura 10.3.

El potasio liberado por la meteorización de los minerales se disuelve en la solución de suelo. Puede ser absorbido directamente por las raíces de la planta o adsorberse por los coloides del suelo. Se establece así un equilibrio entre el K⁺ adsorbido y el K⁺ de la solución libre del suelo. El nivel de K⁺ en la solución de suelo resultante de este equilibrio, depende mucho de la selectividad de los sitios de adsorción. Si estas fueran específicas para K⁺, entonces la concentración de K⁺ en la solución de suelo tiende a ser baja (Rezk y Amer, 1969). Si los sitios obligados son menos específicos para K⁺, la concentración de K⁺ en la solución de suelo será generalmente más alta (Neméth et al, 1970). La concentración de K⁺ de la solución de suelo controla ampliamente la tasa de difusión de K⁺ hacia las raíces de las plantas, y por lo tanto también la absorción de K⁺ por las plantas (Mengel y von Braunschweig, 1972; During y Duganzich, 1979; Wanasuria et al, 1981). Además de la concentración de K⁺ de la solución de suelo, la capacidad reguladora de K⁺ es un factor adicional importante que determina su disponibilidad (ver punto 2.3.5).

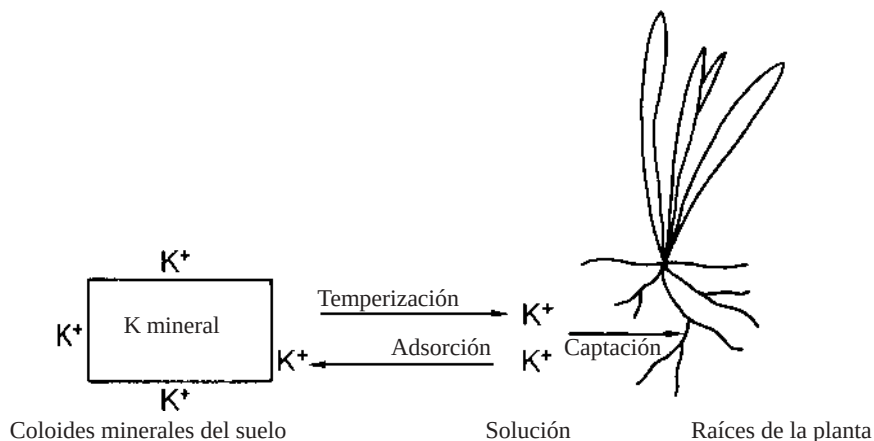


Figura 10.3. Relaciones del Potasio en el suelo entre minerales de suelo y las raíces de las plantas.

Cuanto mas se agote la fracción intercambiable de K^+ , mayor será la contribución de la fracción no intercambiable para el suministro de potasio a las plantas (Mengel y Wiechens, 1979). Los suelos derivados de loess son característicos por liberar considerables cantidades de K no intercambiable, siendo una porción sustancial del K absorbido por los cultivos en estos suelos, originado de esta fracción no intercambiable. Dado que la mayoría de los análisis de suelo no toman en cuenta la fracción no intercambiable, se observan pobres correlaciones entre los valores analíticos de K intercambiable y las respuestas de los cultivos al agregado de K, como ha sido observado por Kuhlmann y Wehrmann (1984) para suelos loésicos de Alemania. De acuerdo con Steffens y Mengel (1979), las gramíneas son especialmente hábiles para aprovechar la fracción no intercambiable.

10.2 Potasio en Fisiología

10.2.1 Absorción y translocación

El potasio es un elemento esencial para todos los organismos vivientes. Para la fisiología vegetal es el catión más importante no solo en relación a su contenido en los tejidos de las plantas, sino también respecto a sus funciones fisiológicas y bioquímicas. Una característica principal del K^+ es la alta velocidad que es absorbido por los tejidos vegetales. Esta alta tasa de absorción depende de membranas de alta permeabilidad relativa al K^+ , que probablemente resulten de las ionóforas presentes en las membranas, las que habilitan una difusión facilitada (ver punto 3.1.3). Esta alta permeabilidad de membrana también conduce a un considerable eflujo de K^+ desde la célula si la actividad metabólica fuera suprimida (Mengel y Pflüger, 1972). La retención de K^+ en la célula depende principalmente del potencial negativo de la célula. Si esa es disminuida, por ejemplo al afectar la respiración, también decrece la capacidad de retención del K^+ . Además de esta absorción pasiva del K^+ producida por la actividad de la ATPase, también Cheeseman y Hanson, (1979) han proclamando una absorción activa, quienes suponen que ésta juega un rol importante cuando existen bajas concentraciones de K^+ (<0.5 mM) en el medio externo.

La alta permeabilidad de las membranas vegetales al K^+ es un detalle único que es probablemente muy importante para varios procesos biológicos influidos por el K^+ : crecimiento meristemático, estado hídrico, fotosíntesis y transporte a larga distancia.

La extrema movilidad del K^+ a través de toda la planta es una consecuencia de la permeabilidad de las membranas. La dirección del transporte del K^+ principal es en general hacia los tejidos meristemáticos. Frecuentemente K^+ de órganos de la planta más viejos es redistribuido para tejidos más jóvenes.

Esto puede observarse muy claramente en una investigación de Greenway y Pitman (1965) con plantas jóvenes de avena. Los principales resultados se muestran en la tabla 10.3. Puede verse que la importación de K^+ desde la hoja mas madura fue apenas más alto que la exportación de K^+ . El K^+ exportado fue redistribuido a la 2da. y a las hojas más jóvenes. Es así obvio que las hojas más jóvenes son alimentadas con K^+ originado de los tejidos mas maduros.

La mayor parte del K^+ se absorbe principalmente durante la etapa de crecimiento vegetativo. Para los cereales esto significa que durante el período desde el macollaje hasta la emergencia de las

espigas, la tasa de absorción de K es particularmente alta. La alta tasa de absorción de K induce a pensar que es un fuerte competidor por la absorción de otras especies catiónicas (ver punto 3.1.8). Las tasas de absorción aumentan en particular cuando la absorción de K es baja (Grimme et al, 1974). Por otra parte la absorción de K y la retención en las células vegetales también son competitivamente afectadas por el H^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} y Na^+ (Gärtel 1955; Elzam y Hodges, 1967).

Tabla 10.3. **Reciclado de potasio en plantas de avena en el estado de tercer hoja** (Greenway y Pitman, 1965).

Absorción desde	Hoja mas madura μM	2da. hoja de K/día	Hoja más Joven
De las raíces	1.9	2.7	2.0
De otros órganos vegetales	-1.6	0.7	1.3

La concentración del K en el citoplasma esta en el rango de 100 mM y así entre 5 y 10 veces mas alta que la concentración de K en la vacuola (Flowers y Lauchli, 1983). La savia del floema también es rica en K^+ que el catión mas abundante presente cuya concentración se acerca a la encontrada en el citoplasma (ver tabla 4.4). Como las sustancias disueltas de la savia del floema pueden translocarse tanto hacia arriba (acropetamente) como hacia abajo (basipetamente) en la planta, el transporte de larga distancia del K^+ puede tener lugar rápidamente. Los órganos vegetales alimentados preferentemente con la savia floemática, como las hojas jóvenes, tejidos meristemáticos y frutos carnosos (manzanas, uvas) son por lo tanto, altos en K^+ (Cassagnes et al, 1969). La función de K^+ en la savia del floema no está completamente clara. De acuerdo con un hipotético esquema propuesto por Ben Zioni et al, (1971), el K^+ en la savia del floema es el principal que contrarresta al malato, el que es transportado desde los retoños hacia la raíz, y respirado. En el proceso de la respiración los equivalentes aniónicos del malato son transferidos al HCO_3^- los cuales son liberados desde las raíces hacia el medio nutritivo. Los iones nitrato puede entonces ser absorbidos en el intercambio, y translocarse hacia arriba en la savia del xilema junto con el ion K^+ , que actuaron originalmente como el ion de contra-carga para el movimiento hacia abajo del malato. La evidencia de un mecanismo de recirculación del K^+ de esta clase ha sido recientemente informado para *Ricinus Communis* por Kirkby y Armstrong, (1980). En esta especie, una fracción grande de las cargas negativas dejadas después de la reducción del NO_3^- en las partes superiores es liberada como OH^- desde las raíces en intercambio para el alto exceso de aniones sobre la absorción de cationes. El mismo mecanismo posiblemente también sea verdadero para muchas monocotiledóneas. En otras especies, sin embargo, por ejemplo el tomate, la carga negativa de la reducción de NO_3^- en las hojas se transfiere a aniones de ácidos orgánicos que son retenidos *in situ* en asociación con los cationes (Kirkby y Knight, 1977).

10.2.2 Crecimiento meristemático

El K^+ está implicado en el crecimiento de los meristemas (Jacoby et al, 1973). El proceso de crecimiento se inicia por un ATPase localizada en el plasmalemma, que bombea H^+ fuera del citoplasma en el apoplasto. La acidificación del apoplasto resulta en un aflojamiento del material de la pared

celular y en la activación de las enzimas hidrolizantes (Hager et al, 1971). El aflojamiento de la pared celular es un pre-requisito para la expansión celular. La liberación del H^+ depende mucho de la presencia de K^+ en el apoplasto, dado que la absorción concomitante de K^+ resulta en una despolarización del potencial del plasmalemma, que a su vez favorece la liberación del H^+ efectuado por la ATPase.

Las fitohormonas que están implicadas en el crecimiento de los tejidos meristemáticos son mejoradas en su efecto por el K^+ . Así Cocucci y Dalla Rosa (1980) encontraron un efecto sinérgico de entre el K^+ y el ácido indolacético (IAA) en el crecimiento de coleóptilos de maíz. Similares resultados han sido reportados por Dela Guardia y Benlloch (1980) en la influencia del ácido giberélico en el crecimiento de plantas jóvenes de girasol. Green (1983) también reportó que el efecto de las citoquininas en el crecimiento de cotiledones de pepino fue mucho mayor por el efecto del K^+ . Estos ejemplos indican que el K^+ juega un rol crucial en el crecimiento meristemático. El crecimiento pobre de las plantas, observados bajo condiciones de deficiencia de K^+ , está obviamente relacionada al efecto del K^+ en el ATPase localizado en el plasmalemma de los tejidos meristemáticos. Hay evidencias que este efecto del K^+ es el mas sensible de todos los efectos del K sobre el metabolismo (Scherer et al, 1982).

10.2.3 Régimen Hídrico

El potasio es de máxima importancia para la condición hídrica de las plantas. La absorción de agua en células y tejidos es con frecuencia, la consecuencia de la absorción activa de K^+ (Läuchli y Pflüger, 1978). Green y Muir (1978) informaron que la expansión de cotiledones de plantas de pepino estuvo estrechamente relacionada con su suministro de K^+ . Mengel y Arneke, (1982) encontraron que el turgor (...) de células de hojas jóvenes de *Phaseolus vulgaris* dependía de su contenido de K^+ . En el tratamiento con bajos niveles de K^+ , el turgor fue de 0.5 MPa, que fue significativamente menor que el turgor del tratamiento con alto suministro de K^+ , que ascendió a 0.7 MPa. En el tratamiento con bajo K^+ , la tasa de crecimiento, el tamaño de las células, y el contenido de agua de los tejido fueron reducidos. De los resultados de este experimento se concluyó que en los tejidos jóvenes el K^+ es indispensable por obtener un óptimo turgor celular, que a su vez se requiere para la expansión de las células.

Las menores pérdidas de agua de las plantas bien suministradas con K^+ se debe a una reducción en la tasa de transpiración (Brag, 1972), la que depende no solo del potencial osmótico de las células del mesófilo sino que también está controlado en gran parte por la apertura y cierre de los estomas. Las investigaciones de Fisher y Hsiao, (1968) y de Humble y Hsiao, (1969) han revelado que el K^+ juega un papel significativo en la apertura y cierre de los estomas. Evidencias convincentes de esta relación han sido provistas por los estudios de análisis con sonda de electrones de Humble y Raschke (1971). Utilizando esta técnica ha sido posible medir el contenido de K^+ de las células guardianas, de estomas abiertos y cerrados. La figura 10.4 muestra el resultado de este experimento. Puede verse que el contenido de K^+ en las células guardianas cuando están abiertas es considerablemente más alto que cuando están cerradas. Bajo condiciones de luz las células guardianas producen abundante ATP, en fosforilación fotosintética, pudiendo sostener así el mecanismo activo de absorción de K^+ con energía suficiente (Humble y Hsiao, 1970). El potasio por lo tanto se acumula en las células guardianas en concentraciones considerables y la consiguiente elevada presión de turgor causa la apertura del estoma. La figura 10.4 muestra también que los aniones inorgánicos (Cl^- , $H_2PO_4^-$) no acompañan la absorción el K^+ en gran parte. El anión que balancea las cargas del acumulad² K^+ es en gran medida debida al malato. Este se produce probablemente a través del carboxilación de fosfoenol piruvato (PEP) (ver punto 3.2.6).

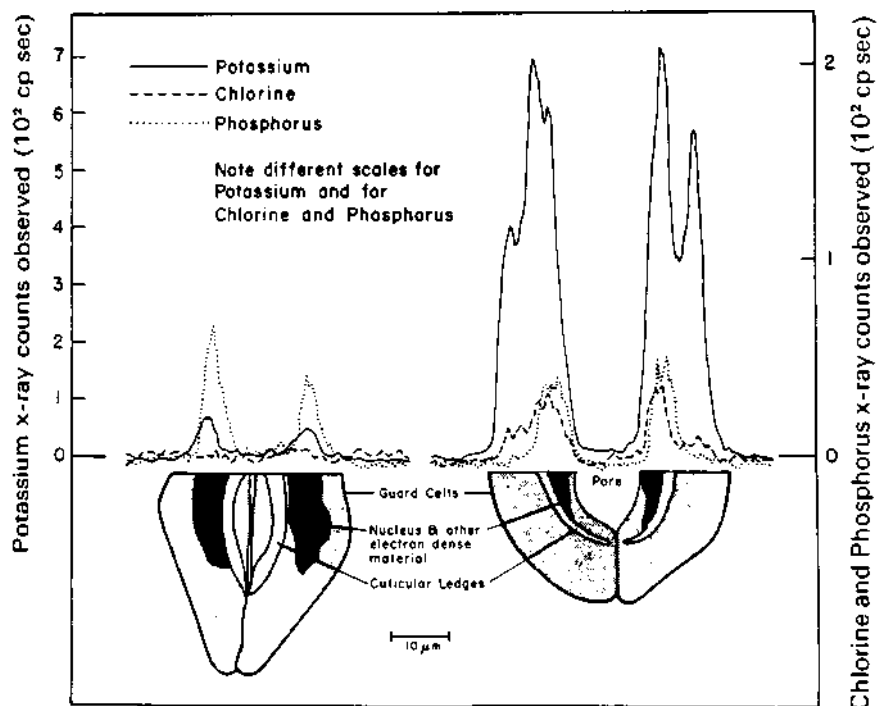


Figura 10.4. Contenido de iones en células guardianas de estomas abiertos y cerrados (Humble y Raschke, 1971).

El mecanismo de cierre y apertura de los estomas depende totalmente del flujo de K^+ (Penny y Bowling, 1974). Por esta razón las plantas no suministradas adecuadamente con K^+ son afectadas en su actividad estomatal (Terry y Ulrich, 1973). En la mayoría de las especies vegetales este mecanismo de apertura y cierre es absolutamente dependiente del proceso específico de absorción de K^+ . Otros cationes univalentes son generalmente incapaces de reemplazar al K^+ en esta función específica (Trolldenier, 1971), excepto en algunas especies por ejemplo *Kalanchoe marmorata* donde el Na^+ es efectivo. Una revisión de la acción de los estomas ha sido presentado por Raschke (1975).

10.2.4 Fotosíntesis y translocación de fotosintatos

Peoples y Koch (1979) han informado un claro efecto del K^+ en la tasa de asimilación de CO_2 . Sus investigaciones revelaron que el K^+ no influyó directamente los fotosistemas I ó II, sino más bien promovió la nueva re-síntesis de la enzima ribulosa bifosfato carboxilasa. El potasio también disminuyó la resistencia a la difusión del CO_2 en el mesófilo. Parte de la información mas importante de esta investigación se da en la Tabla 10.4 que muestra que el aumento en asimilación del CO_2 fue paralelo a un aumento en la fotorespiración y a una disminución de la respiración nocturna. Estos efectos contrastantes del K^+ en la asimilación de CO_2 por una parte, y por otra en la respiración en la oscuridad, también han sido informado por Jackson y Volk (1968), y Barankiewicz (1978). Resultados experi-

mentales de Demmig y Gimmler (1983) indicaron que el K^+ estimula la actividad de la ribulosa bifosfato carboxilasa. Estos autores han encontrado que en cloroplastos aislados en la luz absorbieron considerables cantidades de K^+ . Altas concentraciones de K^+ (100 mM) en el medio externo indujeron a pH óptimo de mayor rango para la enzima RuBP carboxilasa, en comparación con bajas concentraciones de K^+ (10 mM). Así a altas concentraciones de K^+ la tasa de asimilación de CO_2 fue casi el doble que la tasa observada a bajas concentraciones. Este efecto de la concentración de K^+ en el pH óptimo para la RuBP carboxilasa se muestra en la figura 10.5.

Tabla 10.4 Efecto del K^+ en la asimilación de CO_2 , foto-respiración, y respiración nocturna (Peoples y Koch, 1979).

K^+ en hojas % K en MS	Asimilación CO_2 mg/dm ² /h	Fotorespiración dpm/dm ² /h	Respiración Nocturna mg/dm ² /h
1.28	11.9	4.00	7.56
1.98	21.7	5.87	3.34
3.84	34.0	8.96	3.06

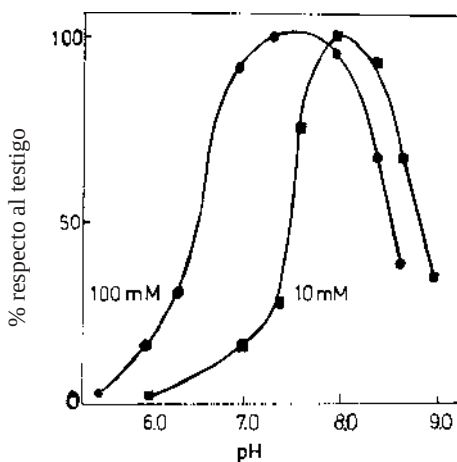


Figura 10.5. pH Óptimo del ribulosa bifosfato a concentraciones de K^+ de 10 y 100 mM (Demmig y Gimmler 1983).

El potasio también es conocido por tener un efecto beneficioso en la fotofosforilación, que ha sido observado por Watanabe y Yoshida, (1970), Hartt (1972) y Pflüger y Mengel (1972). Overnell (1975) así como Weller y Höfner (1974), reportaron que estimula la producción de O_2 fotosintético. Estas observaciones respaldan el punto de vista que el K^+ tiene una influencia directa en el transporte de electrones en la cadena de transporte fotosintético de e^- . Puede suponerse que el movimiento de K^+ en los espacios tilacoides en el estroma de los cloroplastos, que ocurren en la luz (ver punto 3.2.3) deberían despolarizar la membrana tilacoide, que a su vez debería favorecer el flujo de e^- en la cadena de transporte (Mitchell, 1966).

La despolarización de la plasmamembrana por la absorción de K^+ podría también ser la razón de la influencia que tiene el K^+ de promover la carga del floema. Malek y Baker (1977) suponen que el K^+ está directamente implicado en la carga del floema.

Numerosos autores han mostrado que el K^+ realiza la translocación de fotosintatos. El típico efecto del K^+ se muestra en la Tabla 10.5 de datos de Hartt (1969). El potasio promueve no solo la translocación de fotosintatos recién sintetizados sino que tiene también un efecto beneficioso en la movilización del material almacenado. Koch y Mengel (1977), así como Seçer (1978), encontraron que en trigo de primavera el K^+ aumentó la movilización de las proteínas almacenadas en hojas y tallos, promovió también la translocación de compuestos de degradación nitrogenados hacia los granos. Hartt (1970) así como Mengel y Viro (1974) han mostrado que el efecto de K^+ en la translocación de fotosintatos no es una consecuencia de una más alta tasa de asimilación de CO_2 . Un interesante trabajo de revisión sobre el efecto del K^+ en la traslocación de fotosintatos has sido publicado por Lang (1983) quien opina que el K^+ es responsable tanto de la carga como de la descarga del floema, y por lo tanto tiene una considerable influencia en el transporte del floema.

Tabla 10.5. **Translocación de fotosintatos marcados con C-14 en caña de azúcar con bajo y alto suministro de K** (Total marcado: 100%). (Hartt, 1969).

	% del total marcado	
	+ K	- K
Hoja alimentada	54.3	95.4
Vaina de la hoja alimentada	14.2	3.9
Unión de la hoja alimentada	9.7	0.6
Hojas y uniones arriba de la hoja alimentada	1.9	0.1
Tallo debajo de la junta de la hoja alimentada	20.1	0.04

10.2.5 Activación de Enzimas

La principal función del K^+ en bioquímica es la activación de diversos sistemas enzimáticos (Evans y Sorger, 1966). En la mayoría de los casos el K^+ es el catión más eficiente para efectuar esta activación. La figura 10.5 muestra un típico ejemplo de una enzima activada por cationes univalentes.

La enzima, un sintetasa del almidón de maíz dulce, fue activada más fuertemente por K^+ , seguida por Rb^+ , Cs^+ y NH_4^+ . La activación por Na^+ fue muy pobre y el Li^+ tuvo apenas efecto. Con varias enzimas, la activación por NH_4^+ o Rb^+ es tan eficiente como la activación por K^+ . Esto es de interés teórico, ya que los tamaños de estas tres especies iónicas son casi los mismos cuando están hidratados. La activación parece estar así relacionada con el tamaño del ion activador. En todas plantas, sin embargo, ni el NH_4^+ o el Rb^+ pueden sustituir al K^+ en las enzimas activadoras, ya que son tóxicos en las concentraciones requeridas (El-Sheikh y Ulrich, 1970; Morard,

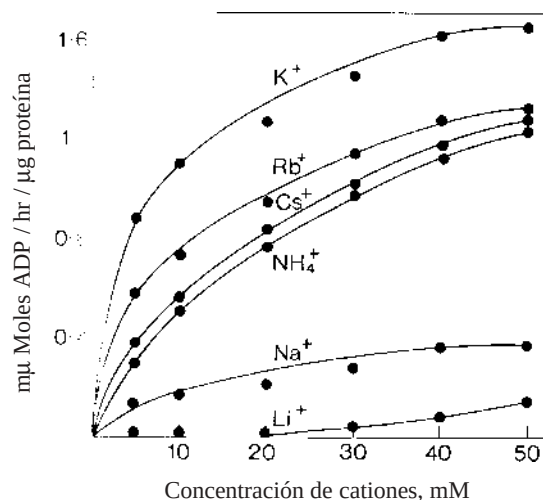
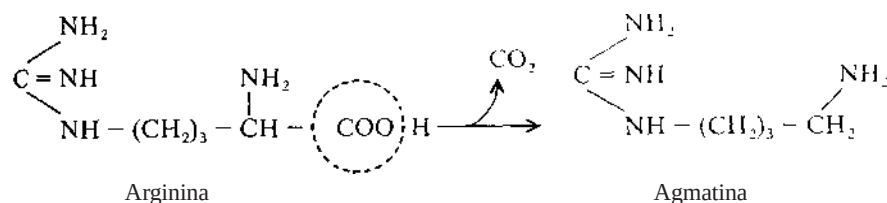


Figura 10.6. Efecto de especies catiónicas univalentes en la actividad de la sintetasa del almidón aislada de maíz dulce (Nitsos y Evans, 1969).

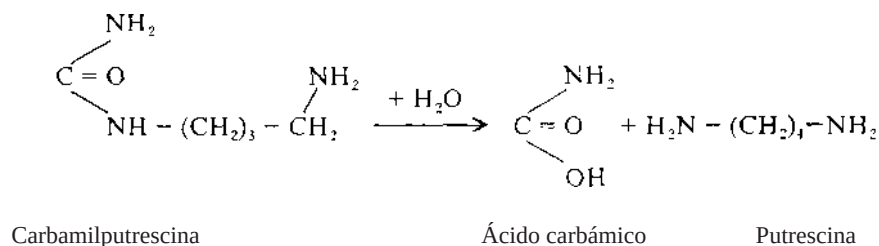
Experimentos *in vitro* han demostrado que una máxima activación del K⁺ se obtiene dentro del rango de concentración de 40 a 80 mM. Si esto también es verdadero para condiciones *in vivo* es dudoso porque *in vivo* los metabolitos pueden influir la actividad de las enzimas por efectos alostéricos. Se cree que el citoplasma de las células tiene una tendencia a mantener las concentraciones de K⁺ cerca de 100 mM (Glass y Siddiqi, 1984). La concentración citoplasmática de K⁺ que es regulada por el K⁺ de las vacuolas es probablemente responsable de la activación de varios tipos de enzimas presentes en el citoplasma (Wyn Jones y Pollard, 1983).

El hallazgo que compuestos de bajo peso molecular, como aminoácidos y azúcares, pueden acumularse en plantas pobremente suministradas con K⁺, es probablemente no una consecuencia directa de actividad de la enzima afectada, sino más bien de un inadecuado suministro de energía (ATP). Una escasez de energía puede inducir una demora en la síntesis proteica, que a su vez puede afectar indirectamente la actividad de la enzima debido a una carencia de proteínas de la enzima. Esto ha sido demostrado para la nitrato reductasa por Pflüger y Wiedemann (1977) y para la ribulosa bifsosfato carboxilasa por Peoples y Koch (1979).

Severas deficiencia de K⁺ conducen a la síntesis de aminos tóxicas, como la putrescina y la agmatina (Smith y Sinclair, 1967). De acuerdo con Smith y Garraway (1964) la agmatina se produce por la descarboxilación de la arginina:



La agmatina puede así convertirse en carbamilputrescina que es hidrolizada a putrescina y ácido carbámico:



Se conoce desde hace un tiempo que estas reacciones son promovidas cuando los niveles de pH celulares son bajos (Smith y Sinclair, 1967) como ocurren probablemente bajo condiciones de deficiencia de K⁺. Ahora está establecido que otros regímenes nutricionales que generan H⁺ en los tejidos vegetales incluyendo nutrición con NH⁴⁺, exposición al SO₂ y también suministro de ácidos, también aumentan las concentraciones endógenas de la diamina putrescina (Priebe et al, 1978; Young y Galston, 1983).

10.2.6 Reemplazo de Potasio por Sodio

La cuestión de si el Na⁺ puede reemplazar al K⁺ en los procesos fisiológicos de las plantas no solamente es de interés académico sino también de importancia práctica en relación al uso de fertilizantes (ver punto 10.3.4). En procesos menos específicos, como aumentar el turgor celular, es posible algún reemplazo. La extensión a la que puede ocurrir una sustitución depende mucho, sin embargo, en el potencial de absorción del Na⁺. Este difiere considerablemente entre especies vegetales (Marschner, 1971). La Tabla 10.5 muestra el potencial de absorción de Na⁺ de diversas cultivos. Para las especies «alto» y «medio», el efecto favorable del Na⁺ es importante en el crecimiento de la planta. Este es particularmente el caso para las especies *Beta* (El-Sheikh y Ulrich, 1970). En estas especies el Na⁺ contribuye al potencial osmótico de la célula, teniendo así un efecto positivo en el régimen hídrico de las plantas. Los efectos beneficiosos del Na⁺ en el crecimiento de las plantas son particularmente observables cuando el suministro de K⁺ es inadecuado (Hylton et al, 1967), Amin y Joham (1968). La Tabla 10.7 muestra ese ejemplo para arroz (Yoshida y Castaneda, 1969). En el rango más bajo de concentraciones de K⁺, el Na⁺ aumentó los rendimientos de grano, mientras que a la concentración más alta de K⁺, el Na⁺ indujo una ligera depresión del rendimiento. Bajo condiciones de campo no han sido observadas deficiencias de Na⁺ en plantas de cultivo. Wooley (1957), sin embargo, tuvo éxito al inducir síntomas de deficiencia de Na⁺ en tomates bajo invernáculo. De acuerdo con Brownell y Crossland, (1972), el Na⁺ es un nutriente esencial para algunas plantas C-4. El efecto del Na⁺ en el crecimiento de las plantas han sido considerado en trabajos por Marschner, (1971) y Jennings, (1976).

Las respuestas al Na pueden diferir entre genotipos. En experimentos con tres genotipos de remolacha azucarera Marschner et al (1981) observó que la sustitución de la mitad del K⁺ en el medio nutritivo por Na⁺ aumentó el peso seco de las plantas y la concentración de sucrosa en los tejidos de almacenamiento en los tres genotipos. Sin embargo, cuando el 95 % del K fue reemplazado por el Na, fueron obtenidas respuestas muy variadas.

Tabla 10.6. **Potencial de absorción de sodio para diversos cultivos** (Marschner, 1971).

Alto	Medio	Bajo	Muy Bajo
Remolacha forrajera	Coles	Cebada	Alforfón
Remolacha Azucarera	Coco	Lino	Maíz
Mango	Algodón	Mijo	Centeno
Espinaca	Lupinos	Colza	Soja
Acelga	Avena	Trigo	
Remolacha de Mesa	Patata		
	Caucho		
	Nabos		

Las especies vegetales y cultivares difieren considerablemente en su habilidad para utilizar el K^+ (Asher y Ozanne, 1967, 1977) y en años recientes, nuevos cultivares han sido desarrollados, y que son altamente eficientes en el uso del K^+ . Esta eficiencia se ha definido en función de la producción de materia seca por peso unitario de K^+ absorbido (Makmur et al. 1978). Gerloff (1976) encontró en un grupo de cultivares de *Phaseolus* que la retranslocación de K^+ en la planta es también importante para la eficiencia de uso del K^+ .

Tabla 10.7 **Efecto de concentraciones crecientes de potasio en el rendimiento de grano de arroz, en presencia o ausencia de altos niveles de Na en la solución nutritiva** (Yoshida y Castaneda, 1969).

Concentración de K mM	Rendimiento de grano, g/maceta	
	- Na	+ 43 mM Na
0.025	4.6	11.0
0.050	6.9	19.9
0.125	26.4	46.6
0.250	63.3	67.3
1.25	67.5	75.9
2.50	90.8	87.6
5.00	103.6	92.6

10.2.7 Deficiencia de Potasio

La deficiencia de potasio no resulta inmediatamente en la presencia de síntomas visibles. Hay en principio solo una reducción en la tasa de crecimiento (hambre oculto), y luego posteriormente se da una clorosis y eventualmente necrosis. Estos síntomas comienzan generalmente en las hojas más maduras, debido al hecho que estas hojas suministran con K^+ a las hojas más jóvenes. De acuerdo con investigaciones de Pissarek (1973) con colza y de Morard (1973) con sorgo, los síntomas de

deficiencia de K^+ son primero vistos en la 2ª y 3ª hojas mas maduras, y no en las extremas. En la mayoría de la especies vegetales la clorosis y la necrosis comienzan en los márgenes y puntas de las hojas (maíz, cereales, árboles frutales) (Foto 10.1), pero en algunas especies como el trébol, manchas necróticas irregularmente distribuidas ocurren en las hojas (Foto 10.2).

Las plantas que padecen de deficiencias de K^+ muestran una disminución en el turgor, y bajo estrés hídrico se vuelven fácilmente flojas. La resistencia a la sequía es por lo tanto pobre (Pissarek, 1973) y las plantas afectadas muestran una mayor susceptibilidad al daño por heladas, ataques fungosos y condiciones salinas. En las plantas deficientes de K^+ se observa frecuentemente un desarrollo anormal de tejidos y orgánulos celulares. De acuerdo con Pissarek (1973) un inadecuado suministro de K^+ resulta en una reducida tasa de crecimiento del cambium en tallos de colza (*Brassica napus*).



Foto 10.1. Síntomas de deficiencia de K en hojas maduras de colza. (Foto: Pissarek)

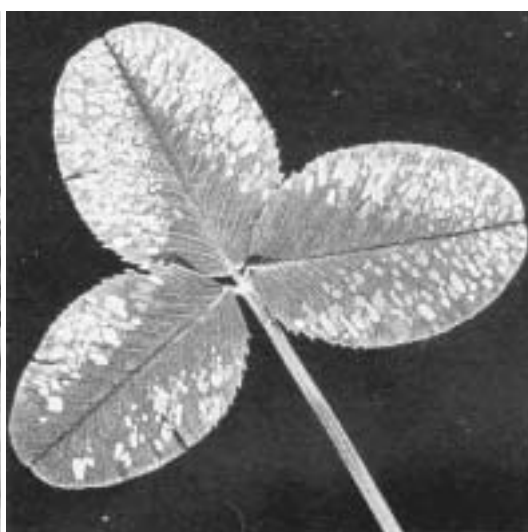


Foto 10.2. Síntomas de deficiencia de K en trébol blanco.



Foto 10.3. Microfotografía electrónica de la cutícula de una hoja de algodón bien alimentada con K^+ (derecha) y otra pobremente suministrada con K^+ (izquierda). Aumento x 1500. (Foto: Sunxi y Rao Li-Hua).

La formación de tejido xilemático y floemático se restringe mientras que el tejido cortical se afecta solo en menor extensión. La lignificación de los haces vasculares fueron en general afectados por la deficiencia de K^+ . Este efecto resulta probablemente en cultivos cosechas deficientes k^+ más susceptibles al vuelco. La deficiencia de K^+ también resulta en un colapso de los cloroplastos (Pissarek, 1973) y de las mitocondrias (Kursanov y Vyskrejientzeva, 1966). Los síntomas de deficiencia de potasio de diversas especies de plantas han sido descritos en detalle por Bussler (1964) y Ulrich y Ohki (1966).

10.3 Potasio en la Nutrición de Cultivos

10.3.1 Requerimientos y respuesta de los cultivos

Por miles de años el K presente naturalmente en el suelo fue virtualmente la única fuente de K^+ para las plantas, de modo que los suelos bajos en K^+ disponible eran infértiles. Hoy en día, los suelos con niveles de K^+ inadecuado son frecuentemente corregidos por el uso de fertilizantes. En sistemas de cultivo intensivo en particular, se emplean altas niveles de aplicación. Para mantener el nivel de fertilidad de un suelo, la cantidad de K^+ absorbida por los cultivos (kg de K/ha) y que se pierde por lixiviación deberían al menos balancearse por la fertilización potásica. Solo en los sistemas agrícolas altamente desarrollados con niveles superiores de rendimientos, sin embargo, que la cantidad de K^+ devuelta al suelo es igual o en exceso a la que se retira por las cosechas. Esto significa que en muchos casos las reservas de K del suelo son explotadas.

Las cantidades de K^+ retiradas del suelo por diversos cultivos son listadas en la Tabla 6.2. La Tabla da alguna indicación de los niveles de K que deberían aplicarse, siendo un rango normal entre 40 a 250 kg de K/ha/año. La cantidad de K^+ retirada de un suelo depende mucho del nivel de rendimiento así como de la tasa de lixiviación de K^+ . Las cifras de la Tabla 6.2 por lo tanto proveen solo una base simplificada de trabajo para elaborar recomendaciones de fertilización, ya que la absorción es altamente dependiente de la disponibilidad de K^+ . Donde la disponibilidad es pobre, la absorción de K^+ por los cultivos del suelo es también baja, dando rendimientos bajos e insatisfactorios. Bajo tales condiciones, las recomendaciones de fertilización basadas en un promedio de la absorción total de K^+ para un cultivo en particular no satisfacerá las necesidades del cultivo ni aumentarán la fertilidad del suelo. Una situación inversa ocurre cuando los suelos son altos en K^+ disponible. Aquí las aplicaciones de fertilizantes basadas en la absorción del cultivo puede resultar en una absorción más alta de K^+ que la necesaria para un máximo rendimiento y de allí también resulta en un desperdicio del fertilizante.

El nivel de K^+ disponible en el suelo que pueda considerarse óptimo, no puede expresarse en términos generales, ya que depende del cultivo así como de las condiciones de clima y suelo. V. Braunschweig (1978) llevando a cabo numerosos ensayos de campo en Alemania Occidental encontró que los niveles de K^+ soluble en lactato necesitan ser más altos en suelos ricos en arcilla. Loué (1979) al evaluar más de 300 ensayos de campo llevados a cabo en Francia, informó que las aplicaciones de K^+ resultaban en marcadas respuestas de rendimiento de grano si el contenido de K^+ intercambiable eran menores de 80 ppm. En suelos de texturas medias con niveles menores de 160 ppm de K^+ intercambiable solo se obtuvieron pequeños aumentos de rendimiento de grano siguiendo a una aplicación de fertilizante potásico.

En general los pastos y cereales responden menos favorablemente a una aplicación de K^+ que las dicotiledóneas, especialmente patatas y legumbres (Van der Paauw, 1958), Schön et al, 1976). Estos últimos cultivos requieren niveles más altos de K^+ disponible en el suelo. En suelos ricos en K^+ no intercambiable, esta fuente puede utilizarse por los cultivos en algún grado (Singh y Brar, 1977; George et al, 1979). En el largo plazo, sin embargo, esta fuente también se agotará y los rendimientos de los cultivos gradualmente disminuirán (v. Boguslawski y Lach, 1971).

Para evaluar los requerimientos de K^+ de los cultivos también es importante considerar la longitud total del período de crecimiento. Los tomates y la remolacha azucarera absorben por ejemplo cerca de la misma cantidad de K^+ que la caña de azúcar, por unidad de área por año. En los dos cultivos anteriores, sin embargo, el período de crecimiento es solo de 120 días mientras que en caña de azúcar el período de crecimiento puede extenderse en todo el año (Nelson, 1968). Esto indica que cultivos con la misma absorción total puede tener una demanda propia y diferente de K (absorción/tiempo unitario). El requerimiento también varía en dependencia del grado de crecimiento, la tasa más alta de absorción frecuentemente es durante la etapa vegetativa. En patatas por ejemplo, 50 % del total K^+ es absorbido en el primer tercio del período de crecimiento. En los cereales también, el K^+ se necesita particularmente durante el crecimiento vegetativo, y las aplicaciones de K^+ durante la etapa reproductiva difícilmente afectan los rendimientos de grano (Chapman y Keay, 1971).

Otro factor importante para determinar la absorción de K^+ por los cultivos es el tipo de sistema y extensión radicular. Está bien demostrada la competencia que ocurre entre leguminosas y gramíneas para la absorción de K^+ . Cuando estas especies crecen juntas, en el campo la absorción de K^+ es considerablemente mayor por las gramíneas y en condiciones de bajos niveles de K^+ puede conducir a la desaparición de las leguminosas de la pradera. Esta competencia fue estudiada por Lambert y Linck (1964) utilizando sistemas de raíces intactas de alfalfa y avena suministradas con K-42. Cuando se utilizó el sistema radicular completo, 91% del K^+ marcado fue encontrado en la avena y solo 9% en la alfalfa. Sin embargo, cuando el K-42 fue aplicado separadamente a segmentos de raíz intactos de alfalfa y avena, apareció más K marcado en la alfalfa que en la avena. Estos resultados indican la morfología de la raíz (longitud, número de pelos radiculares) y probablemente también potencial individual de absorción de K^+ (poder de absorción de K^+) de las especies de cultivo parecen ser importantes factores que influyen la competencia entre especies por el K^+ .

La respuesta de la absorción de K^+ por los cultivos depende en gran parte del nivel de nutrición de N. En general cuanto mejor esté el cultivo suministrado con N, mayor será el aumento de rendimiento debido al K^+ (Gartner, 1969; Heathcote, 1972). Por otra parte, el N aplicado solo se utiliza completamente para la producción del cultivo cuando el suministro de K es adecuado.

Al pasar de un sistema de cultivo extensivo a uno intensivo, las respuestas a los fertilizantes de K no son frecuentemente observadas en los primeros años de aplicación (Anderson, 1973). Este efecto es particularmente marcado en las regiones más áridas, donde no se observan casi pérdidas de K^+ por lixiviación. Las reservas de potasio acumulado en las capas superiores de suelo son frecuentemente suficientes para suministrar las necesidades del cultivo en los primeros años de cultivo intensivo. Sin embargo tan pronto como estas reservas se agotan debido a los mayores requerimientos de K^+ por los mas altos rendimientos de cultivo y por el cultivo continuo, las respuestas a la fertilización con K pueden esperarse. La información de la Tabla 10.7. de experimentos de campo en Africa Oriental muestran tal ejemplo donde en el primer ciclo de dos años, la respuesta al suministro de fertilizante de K fue pobre o hasta negativa, mientras que en el segundo ciclo de dos años fue observado un efecto beneficioso para la mayoría de los cultivos (Stephens, 1969).

Tabla 10.8. **Aumento de rendimientos por fertilizantes potásicos en los 1ro. y 2do. ciclo de cultivo** (Stephens, 1969).

	Aumento de rendimiento	
	1º Ciclo	2º Ciclo
	 kg/ha	
Maíz	- 30	138
Algodón	10	46
Batatas	1050	1800
Frijoles	13	12
Mijo y Sorgo	- 84	85

10.3.2 Suelos Deficientes y fijación de K

La deficiencia de potasio ocurre muy comúnmente en varios tipos diferentes de suelos. Puede aparecer donde el K se ha lixiviado como por ejemplo en suelos arenosos, suelos ácidos o en suelos altamente lixiviados lateríticos (Anderson, 1973). Los suelos orgánicos y turbas son también bajos en K. Ocasionalmente, también, el K es deficiente en suelos que han sido extensa e intensivamente cultivados y en aquellos que fijan K^+ en forma no- reemplazable (Ulrich y Ohki, 1966). En estos suelos los estudios en cultivos continuo sin suplementación con K son de particular interés. En suelos orgánicos y en suelos arenosos generalmente pobres en minerales que liberan K y por lo tanto en K^+ no intercambiable, los niveles de rendimiento caen rápidamente año a año a medida que se agota el K^+ intercambiable. Finalmente se obtienen cosechas muy pobres. Con suelos más ricos en minerales que liberan K, los rendimientos no caen rápidamente. Donde los factores ambientales también causan fluctuaciones de rendimiento año a año, las ligeras depresiones de rendimiento resultantes del agotamiento con K^+ son más difíciles de observar. Como se señaló al principio sin embargo, los minerales que liberan K no proveen una fuente inagotable y con el tiempo la tasa de liberación de K^+ no intercambiable disminuye. En suelos donde el K^+ se origina principalmente desde minerales 2:1 de arcilla, el agotamiento de K^+ de estos minerales aumenta el potencial de fijación de K^+ . Cuanto más mineral se agote más alta se convierte la capacidad de fijación. Con el tiempo la liberación de K^+ se vuelve extremadamente baja y ocurren disminuciones notables de rendimiento. Para obtener rendimientos satisfactorios de tales suelos, se requieren altas dosis de fertilizante debido a la fijación de K^+ por los minerales de arcilla expandidos (ver punto 10.1.2).

Para suelos donde la vermiculita es el mineral arcilla dominante, cantidades enormes de K^+ pueden fijarse. En un suelo así, franco arcillo arenoso de Michigan en los EE.UU, Doll y Lucas (1973) informaron que fue fijado cerca del 92% del fertilizante potásico aplicado. La producción de tomate aumentó por aplicaciones de hasta 1600 kg de K/ha. Informes similares fueron realizados en otras partes de los EE.UU así como en el valle del Danubio en Alemania (Schifer y Siebold, 1972).

Resultados típicos de aplicaciones de fertilizantes potásicos en suelos que fijan K^+ son mostrados en la Tabla 10.8. Puede verse que la respuesta del maíz fue más espectacular que la del trigo de primavera (Burkart, 1975). La información de la Tabla también indica que algunas dosis tan altas como 300 kg de K₂O/ha dieron solo ligeras respuestas y se necesitó hasta 900 kg de K₂O/ha para obtener máximos rendimientos de grano.

Tabla 10.9. **Efecto de aplicación de fertilizante de potasio en el rendimiento de grano en dos K sitios de fijación** (Burkart, 1975).

Nivel de K kg K ₂ O/ha	Dornwag		Weng	
	Trigo 1972	Maíz 1973	Maíz 1972	Trigo 1973
	 t ha ⁻¹			
0	3.27	2.48	5.34	4.83
300	3.96	3.88	5.63	4.62
600	6.16	5.04	8.66	5.07
900	4.48	5.48	9.37	5.20

10.3.3 Enfermedades

El potasio no solo influye en la producción de cultivos realizando el crecimiento y los procesos de síntesis. También es altamente importante al aumentar la resistencia a las enfermedades de muchos especies cultivadas. En maíz por ejemplo putrefacción y el vuelco (o acame) del tallo son generalmente más serios cuando los suelos son bajos en K en relación a otros nutrientes (Hooker, 1966; Krüger, 1976). Este efecto beneficioso del K⁺ en la prevención del vuelco también se observa en otros cereales (Trolldenier, 1969). En trigo también se ha observado una menor incidencia de oídio polvoriento provocado por el hongo *Erysiphe graminis* en parcelas tratadas con potasio adicional (Glynne, 1959). Algunas otras enfermedades de cultivo menos frecuentes en plantas bien suministradas con K⁺ incluyen: Mancha castaña en arroz provocado por *Ophiobolus miyabeanus*, roya castaña en cebada infectada con *Puccinia hordei* y marchitez por *Fusarium* en plátanos resultante del *Fusarium oxysporum* (Goss, 1968). De acuerdo con las observaciones de Baule (1969) árboles forestales adecuadamente suministrados con K⁺ son también más resistentes a enfermedades de hongos. La naturaleza de la acción de K⁺ al controlar la severidad de las enfermedades de las planta aún no está bien entendido. Puede relacionarse en parte con el efecto del K⁺ al promover el desarrollo de paredes exteriores mas gruesas en células epidérmicas evitando así el ataque de enfermedades (Trolldenier y Zehler, 1976). Además como ya se indicó el metabolismo vegetal es muy influido por el K⁺. Es posible por lo tanto que algunas enfermedades pueden favorecerse por cambios en el metabolismo asociados con bajos contenidos de K en la planta. El efecto del K⁺ en la resistencia a enfermedades en plantas de cultivo ha sido bien revisado por Goss (1968).

10.3.4 Fertilizantes y su aplicación

El potasio se suministra a los cultivos como fertilizante directo o en forma de compuestos. El fertilizante más ampliamente utilizado y mas barato es el cloruro de potasio (KCl) que también se conoce comercialmente como muriato de potasio. Este fertilizante contiene cerca de 50% de K (60% de K₂O). Además de este grado más alto también están en el mercado otros tipos fertilizantes de grado más bajo (41% K y 33% K₂O, ó 58% de K₂O y 40% de K₂O). Estas formas contienen cantidades sustanciales de NaCl y son por lo tanto apropiadas para cultivo natrofilicos (remolacha azucarera, col, avena).

Cuando se agrega al suelo, el KCl se disuelve en la solución de suelo dando iones K^+ y Cl^- . El sulfato de potasio (K_2SO_4) contiene algo menos K, cerca de 43% K (52% de K_2O) y es mas caro debido a costos de producción más altos. El nitrato de potasio (KNO_3) 37% K (44% de K_2O , 13% de N), y metafosfato de potasio (KPO_3) 33% K (40% de K_2O , 27% de P) son de importancia relativamente menor. Otro fertilizante potásico es el sulfato doble de potasio y magnesio (K_2SO_4 , $MgSO_4$). Este contiene 18% K (22% de K_2O) y 11% de Mg (18% de MgO) y es útil donde se requiere Mg^{2+} además del K^+ . La kainita de magnesio ($MgSO_4 + KCl + NaCl$) es un fertilizante de baja calidad K 10% K (12% de K_2O), 3.6% Mg (6% de MgO) y 18% de Na (24% de Na_2O). Este se utiliza principalmente en Alemania y los Países Bajos para pasturas.

Tabla 10.10. **Efecto de varias relaciones de nutrición cloruro/sulfato en el rendimiento de uvas** (Edelbauer, 1976).

Solución nutritiva		Rendimiento uvas	Peso racimos	Nº racimos
KCl me/l	K_2SO_4 me/l	g/maceta	g	/maceta
4.0	-	111	58.9	1.89
2.5	1.5	149	70.5	2.10
1.0	3.0	252	84.2	3.00
-	4.0	254	91.3	2.78

Con la excepción del metafosfato y el silicato de potasio todos son fertilizantes solubles en agua. Son por lo tanto muy similares en disponibilidad de modo que las diferencias entre si son resultado del efecto fertilizante de los aniones acompañantes. En algunos casos la aplicación de azufre, magnesio, o sodio puede ser agronomicamente beneficioso y debería elegirse el fertilizante mas apropiado. Algunos cultivos son sensibles a altas cantidades de cloruros. Estas especies clorofóbicas incluyen el tabaco, uvas, árboles frutales, algodónero, caña de azúcar, patatas, tomates, fresas, pepinos y cebollas. Es preferente tratar estos cultivos con sulfato de potasio. Para patatas, el uso de sulfato más bien que cloruro resulta generalmente en contenidos más altos de almidón (ver Tabla 5.14). El efecto de KCl fue comparado con el K_2SO_4 en el crecimiento y rendimiento de uvas (*Vitis vinifera*) y bien demostrado por Edelbauer, (1976) en un experimento de solución de cultivo. La información más interesante de esta investigación está mostrado en la Tabla 10.10. El efecto depresivo de cloruro también tuvo una influencia negativa en el contenido de azúcar del jugo mientras que el contenido ácido del jugo fue difícilmente afectado por la nutrición variable cloruro/sulfato (Edelbauer, 1977). Haeder, (1975) encontró que el cloruro afecta la translocación de los fotosintatos de las partes superiores de la planta a los tubérculos.

La mayoría de las cultivos de campo no son sensibles al cloruro y por esta razón se tratan generalmente con muriato de potasio. La palma aceitera y los cocoteros hasta parecen tener requerimientos de cloruro (Von Uexküll, 1972). El nitrato de potasio se utiliza principalmente para pulverización en árboles frutales y cultivos hortícolas. El metafosfato de potasio y el silicato de potasio se utilizan en casos donde es aconsejable que la solubilidad sea baja para evitar altas concentraciones en la vecindad de las raíces. Debido a los altos precios de estos fertilizantes de baja solubilidad solo son utilizados ocasionalmente en cultivos hortícolas.

Los fertilizantes potásicos se aplican generalmente al voleo (Reith, 1972) y solo en suelos con bajos niveles de K^+ disponible o con una alta capacidad de fijación de K se recomienda la aplicación en bandas. Utilizando esta técnica la capacidad de fijación de K^+ puede saturarse un volumen restringido de suelo y dentro de esta zona de exceso de K^+ está disponible para la absorción. En experimentos con maíz Welch et al. (1966) observaron que las respuestas al fertilizante en bandas fue hasta 4 veces mayor que un tratamiento al voleo. También es oportuno aplicar fertilizantes potásicos en suelos que fijan K^+ justo antes de la siembra del cultivo y luego complementar posteriormente para reducir el tiempo de contacto entre el fertilizante de K y los minerales de fijación de K^+ . Cuanto mayor sea el tiempo de contacto mayor cantidad de fertilizante K^+ será fijado.

En suelos de textura fina el movimiento vertical de K^+ en el perfil de suelo es restringido. Este efecto puede afectar el suministro de fertilizante de K^+ a las raíces de algún cultivo en particular. Por ejemplo Budig (1970) encontró viñedos que sufrían deficiencias de K^+ aunque la capa superior de suelo era rica en K^+ disponible. Sin embargo, las capas de suelo más profundas (40 a 60 cm), donde las raíces del viñedo extraen principalmente sus nutrientes, estaban agotadas de K^+ . En esos casos están recomendadas aplicaciones profundas de fertilizantes potásicos.

Perdidas elevadas de K^+ se pierde por lixiviación ocurren solamente en suelos arenosos, suelos orgánicos y suelos con kaolinita como principal mineral de arcilla (ver punto 6.1.3). Estos suelos deberían tratarse con fertilizantes de K^+ justo antes de la siembra o plantación del cultivo para evitar excesivas pérdidas de K^+ por lixiviación en períodos lluviosos (precipitaciones invernales, ó estación lluviosa). Para algunos cultivos se recomiendan aplicaciones divididas bajo condiciones de alta lixiviación.

Un comprensivo libro (cerca de 1200 páginas) en todos los aspectos del «Potasio en Agricultura» ha sido recientemente editado por Munson (1985).

Lectura General

BUSSLER, W.: Comparative Examinations of Plants Suffering from Potash Deficiency, Verlag Chemie, Weinheim, 1964.

DIEST, A. VAN: Factors affecting the availability of potassium in soils. In: Potassium Research - Review and Trends, p. 75-97, 11th Congr. Int. Potash Inst., Berne (1978).

EVANS, H.J. and SORGER, G.J.: Role of mineral elements with emphasis on the univalent cations. Ann. Rev. Plant Physiol., 17, 47-77: (1966).

INTERNATIONAL POTASH INSTITUTE: Potassium in Biochemistry and Physiology. 8th Colloquium I.P.I., Berne, 1971.

INTERNATIONAL POTASH INSTITUTE: Potassium in Soil. 9th Colloquium I.P.I., Berne, 1972.

INTERNATIONAL POTASH INSTITUTE: Fertilizer Use and Plant Health, 12th Colloquium I.P.I., Berne, 1976.

INTERNATIONAL POTASH INSTITUTE: Potassium Research - Review and Trends. 11th Congr. Int. Potash Inst., Berne (1978).

KILMER, V.J., YOUNTS, S.E. and BRADY, N.C. (eds.): The Role of Potassium in Agriculture. Amer. Soc. Agron., Madison, USA 1968

LÄUCHLI, A. and PFLÜGER, R.: Potassium transport through plant cell membranes and metabolic role of potassium in plants. In: Potassium Research – Review and Trends, p. 11-163. 11th Congr. Int. Potash Inst., Berne (1978)

MENGEL, K.: Potassium movement within plants and its importance in assimilate transport. In: Potassium in Agriculture (R. D. MUNSON, Ed.) p. 397-411. Am. Soc. Agronomy, Madison USA, 1985

MENGEL, K. and KIRKBY, E.A.: Potassium in crop production. Adv. Agron. 33, 59-110 (1980)

MUNSON, R. D.: Potassium in Agriculture. Proc. Int. Symp., Atlanta 1985. Am. Soc. Agron. Madison USA, 1985

SCHROEDER, D.: Structure and weathering of potassium containing minerals. In: Potassium Research - Review and Trends, p. 43-63. 11th Congr. Int. Potash Inst., Berne (1978)

SEKHON, G.S. (ed.): Potassium in Soils and Crops. Potash Research Institute of India, New Delhi, 1978

ULRICH, A. and OHKI, K.: Potassium, In: CHAPMAN, H. D. (ed.). Diagnostic Criteria for Plants and Soils. p. 362-393. Univ. of California, Division of Agricultural Sciences 1966

CALCIO

11.1 Calcio en Suelo

11.1.1 Minerales de Calcio y Temperización

El contenido medio de Ca presente en la corteza terrestre asciende a cerca de 3.64%. Es por lo tanto mayor que la mayoría de los otros nutrientes vegetales (ver Tabla 11.1.). El calcio en el suelo ocurre en diversos minerales primarios. Estos incluyen Aluminio-silicatos que poseen Ca, como feldespatos y anfíboles, fosfatos y carbonatos de Ca. Estos últimos son particularmente importantes en suelos calcáreos y se presentan generalmente como calcita (CaCO_3) o dolomita ($\text{CaCO}_3 \cdot \text{MgCO}_3$). Las diversas formas de apatita que ocurren en el suelo incluyen formas más conocidas de fosfatos de Ca (ver punto 9.1.1). El contenido de Ca de los diferentes tipos de suelo varían dependiendo ampliamente principalmente en el material parenteral y el grado al cual la temperización y la lixiviación ha influido en el desarrollo del suelo. Los suelos derivados de piedras calizas o yeso, y rendzinas jóvenes, son suelos generalmente ricos en Ca, con altos contenidos de CaCO_3 , en el rango de 10 a 70 % de Ca. Sin embargo, la capa superficial de suelos desarrollados sobre calcitas, pueden tener bajos contenidos de Ca donde la lixiviación ha sido excesiva. Los suelos antiguos, altamente meteorizados y lavados desarrollados bajo condiciones húmedas, tienen generalmente bajos contenidos de Ca. Dos ejemplos típicos de tales suelos son los podzoles de la zona templadas y las lateritas de los trópicos húmedos. En condiciones más áridas, altos contenidos de Ca en las capas superiores de suelo pueden ocurrir en forma de acumulaciones de yeso ($\text{CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$).

Calcio 401

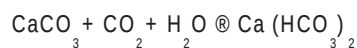
TABLA 11.1. Composición química promedio de la corteza terrestre hasta una profundidad de 16 km

Elemento	% peso	% volumen	Elemento	% peso	% volumen
O	46.46	91.77	H	0.14	0.06
Si	27.61	0.80	P	40.12	-
Al	8.07	0.76	C	0.09	0.01
Fe	5.06	0.68	Mn	0.09	-
Ca	3.64	1.48	S	0.06	-
Na	2.75	1.60	Cl	0.05	0.04
K	2.58	2.14	Br	0.04	-
Mg	2.07	0.56	F	0.03	-
Ti	0.62	-	Resto de los Elementos	0.52	0.10

Los minerales que contienen calcio juegan un papel importante en la pedogénesis. Así los suelos derivados de materiales parenterales que contienen Ca como basalto y dolerita contienen generalmente cantidades más altas de minerales secundarios de arcilla. Los suelos desarrollados sobre calcita, dolomita y yeso pertenecen principalmente al grupo de suelos llamados rendzinas. Estos suelos poco profundos contienen cantidades apreciables de CaCO_3 y por esta razón son de reacción alcalina. Un suelo de pH alto y presencia de Ca^{2+} favorece la formación de complejos Ca-humato y explican el color oscuro de este tipo de suelo.

La meteorización de los minerales primarios que contienen Ca depende considerablemente de la formación de H^+ en el suelo. Los iones hidrógeno y probablemente también agentes quelatantes, atacan el Ca de la estructura de lattice de los minerales, provocando así la disolución del mineral y liberando el Ca^{2+} . Estos procesos de temperización junto con la liberación del Ca^{2+} de sitios de intercambio de los coloides de suelo por el H^+ explican las considerables cantidades de Ca lixiviado bajo condiciones climáticas húmedas. La tasa de lixiviación de Ca^{2+} aumenta con la precipitación anual y con el contenido de minerales que contiene Ca en el suelo. Las cantidades de Ca lixiviado bajo condiciones templadas están en el rango de 200 a 300 kg de Ca/ha ver punto 6.1.3).

La meteorización de los carbonatos es muy dependiente de la producción de CO_2 en el suelo. La calcita (CaCO_3) es un mineral más bien insoluble, siendo su solubilidad apenas del orden de 10 a 15 mg Ca por litro (cerca de 0.3 mM). En presencia de CO_2 , sin embargo, se forma el $\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$ que es mucho más soluble.



En suelos que contienen CaCO_3 libre, la formación de $\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$ es un importante medio por medio del cual tiene lugar la lixiviación del Ca. Sin embargo, aun en suelos que no contienen CaCO_3 , algo de $\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$ puede lixiviar, ya que el bicarbonato puede también producirse por la separación del ácido carbónico contenido en el agua de lluvia o del ácido carbónico producido por la respiración del material orgánico del suelo. Los iones hidrógeno producidos en la disociación, pueden liberar Ca^{2+} por meteorización o por el intercambio de 2 H^+ por 1 Ca^{2+} de las arcillas coloidales. Esta explicación aclara en parte por qué los agregados de materiales orgánicos a los suelos aumenta el lixiviado de Ca.

Durante la descomposición de la materia orgánica hay un aumento en la liberación de CO_2 y por lo tanto en la formación de ácido carbónico en el suelo.

En términos cuantitativos, sin embargo, la formación de NO_3^- parece jugar un papel más importante que el HCO_3^- al balancear el Ca^{2+} y el Mg^{2+} en el proceso de lixiviación de muchos suelos (Larsen y Widdowson, 1968). Bajo condiciones naturales los NO_3^- se originan ampliamente de la materia orgánica del suelo por los procesos de mineralización y nitrificación. La nitrificación es un proceso oxidativo:



Los iones hidrógeno producidos por este medio significan liberar Ca^{2+} por intercambio de los coloides del suelo, en exactamente la misma forma que la liberación de Ca^{2+} inducida por el H^+ surgido de la disociación del ácido carbónico. La tasa de producción de H^+ de la nitrificación, sin embargo, es en general considerablemente mayor que por la disociación del ácido carbónico. El proceso de nitrificación por lo tanto ejerce una mayor influencia en la acidificación del suelo y la lixiviación del Ca. En condiciones donde ocurre la nitrificación, la aplicación de fertilizantes con NH_4^+ tiene el mismo efecto en la creciente acidificación del suelo y la lixiviación del Ca. Así en general por cada 100 kg $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ agregados al suelo, cerca de 45 kg de Ca serán retirados en el agua de drenaje (Russell, 1973).

Los factores que influyen en la tasa de nitrificación puede así también afectar los niveles de NO_3^- y de Ca^{2+} en la solución de suelo. Así Walker (1946) observó aumentos casi equivalentes en los niveles de NO_3^- y en la suma de Ca^{2+} y Mg^{2+} en la solución de suelo, cuando la temperatura de suelo aumentó del invierno a la primavera. Hallazgos similares que informan esta equivalencia en liberación han sido hechos por Larsen y Widdowson (1968). La disminución gradual de pH que ocurre en todos los suelos en las regiones húmedas es principalmente debido a la mineralización del N orgánico y por la formación de ácido carbónico como se describió anteriormente. Algunos suelos ricos en S orgánico pueden también acidificarlos como resultado de la formación de H_2SO_4 (ver punto 2.2.5). El principal proceso de formación de H^+ en el suelo está mostrado en la Figura 2.14.

La acidificación de los suelos, sin embargo, no es solo una cuestión de mineralización o aplicación de N-NH_4^+ . Las raíces mismas, son capaces de excretar H^+ , pudiendo contribuir así a la acidificación del suelo. Estas ocurren cuando plantas absorbe N-NH_4^+ o en el caso de las leguminosas, durante la fijación de N. En general la acidificación también ocurre en el suelo con el crecimiento y producción de las plantas. Esto ha sido demostrado por un experimento de Mundel y Krell (1978) llevado a cabo sobre un período de 17 años en un suelo aluvial de pradera con un bajo poder regulador. Durante este período el pH del suelo bajó desde 7.0 a 5 o 4 en el suelo de los tratamientos con N mas alto. Aunque el N fue aplicado como nitrato de amonio calcáreo, un fertilizante que como contiene CaCO_3 , es alcalino, el pH del suelo y la saturación de bases de los coloides del suelo disminuyó. Esta disminución fue relacionada con la tasa de aplicación de fertilizante como puede verse en la Figura 11.1. Al incrementar la tasa de aplicación de N disminuyó el pH del suelo. Se supone que esta caída en el pH del suelo fue principalmente debido a una nitrificación aumentada por el NH_4^+ aplicado.

En años recientes la acidificación del suelo ha aumentado en escala global debido a la precipitación ácida. El quemado de un exceso de combustibles fósiles da a la formación de ácidos tales como H_2SO_4 , H_2SO_3 , HNO_3 , y HNO_2 que son devueltos desde la atmósfera a la tierra en precipitación conocida como "Lluvia ácida" registrándose pH's tan bajo como 2.4. En contacto con el suelo estas

lluvias ácidas destruyen rápidamente los minerales de suelo, bajando también el pH del suelo, siendo por lo tanto considerada como un serio daño ecológico.

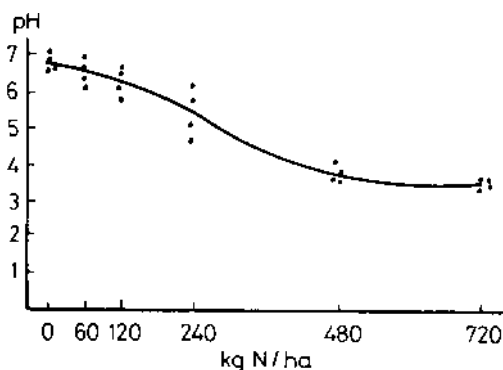


Figura 11.1 Disminución del pH de la capa superior de suelo durante un período de 17 años en relación a las dosis de aplicación de fertilizante nitrogenado (Mundel y Krell, 1978).

Durante la pedogénesis bajo condiciones de climas húmedos, la lixiviación del Ca como nitrato y bicarbonato, y por lo tanto la acidificación ha contribuido considerablemente a la degradación de los suelos. Este proceso pernicioso hace que gradualmente suelos fértiles se vuelvan estériles, continua aún en muchas partes del mundo. Los suelos ácidos poseen no solo una pobre estructura de suelo sino que también son frecuentemente bajos en Ca y Mg y contienen altas cantidades de Al y Mn solubles, frecuentemente tóxicos para los cultivos (ver punto 2.2.5).

En la historia del hombre, es relativamente reciente que esta degradación gradual de los suelos se ha evitado por la aplicación de materiales alcalinos. La aplicación de calcitas fue introducido principalmente en el último siglo, habiendo mantenido y hasta mejorado la condición de fertilidad de muchos suelos cultivados. Parece que la aplicación de materiales alcalinos a los suelos es un medio esencial para mantener el pH del suelo en un nivel óptimo. La calcita ó piedra caliza es el material más importante utilizado para este propósito. La cuestión del encalado será discutida más ampliamente en el punto 11.3.

11.1.2 Adsorción de Calcio y solución en suelo

Además de los minerales que contienen Ca en su estructura, una cantidad considerable de Ca^{2+} está absorbido por los coloides orgánico e inorgánico del suelo. Este Ca^{2+} intercambiable es de especial importancia en la estructura de suelo. Como ya se esbozó en el punto 2.2.2. el Ca^{2+} promueve la floculación de los coloides del suelo, mejorando así la estructura y la estabilidad de los agregados de suelo. Para suelos en que dominan, minerales de arcilla 2:1, cerca del 80% de la capacidad de intercambio debería estar saturado con Ca^{2+} para mantener una satisfactoria estructura. Los suelos donde la caolinita es el mineral de arcilla mas importante, está recomendado un porcentaje más bajo de saturación de Ca^{2+} del orden del 20% (Broyer y Stout, 1959). Los sitios de adsorción de los coloides inorgánicos no son muy selectivos para los iones Ca^{2+} . Como la carga electrostática de Ca^{2+} es alta debido a su divalencia y a un escudo de hidratación más bien delgado, el Ca^{2+} es absorbido relativamente fuertemente por los diferentes tipos de minerales de arcilla del suelo. El enlace de adsorción del

Ca^{2+} en los coloides orgánicos y especialmente a los ácidos húmicos es más específico. Así en los suelos chernozems y calcáreos de turba, ambos tipos de suelo contienen CaCO_3 , los ácidos húmicos están presentes principalmente en forma de humato de Ca. El calcio absorbido en los coloides tiende a equilibrarse con el Ca^{2+} de la solución del suelo. De acuerdo con las investigaciones de Nemeth et al (1970) en un grupo de tipos de suelo, hay una relación bastante lineal entre el Ca^{2+} intercambiable y el Ca^{2+} de la solución de suelo bajo condiciones de equilibrio (ver Figura 11.2).

La mayoría de los suelos inorgánicos contienen niveles suficientes altos de Ca^{2+} en la solución de suelo y sus sitios de intercambio está bastante bien saturados con Ca^{2+} , para satisfacer adecuadamente las demanda de los cultivos. El encalado es así el medio principal para mejorar la estructura del suelo y el pH. En suelos ácidos de turba, frecuentemente utilizados en horticultura, el contenido natural de Ca puede ser tan bajo que las plantas sufran deficiencias de Ca. En estos casos sería aconsejable la aplicación de fertilizantes que contengan Ca.

11.1.3 Aspectos Ecológicos

Los suelos difieren muy ampliamente en sus pH y contenidos de Ca. Este es particularmente el caso en suelos sin cultivar. Durante la evolución, las especies vegetales se han adaptado a estas condición variables de pH y de Ca. Por esta razón ocurren diferencias notables de tolerancia entre especies y entre variedades de una misma especie. En este sentido, las especies pueden dividirse en calcícolas y calcífugas. Las calcícolas son típicas de la flora observada en suelos calcáreos mientras que las especies calcífugas crecen en suelos ácidos, pobres en Ca. Ocurren diferencias bastante claras en el metabolismo del Ca de estos dos grupos. Muchas de las especies calcícolas contienen niveles altos de Ca intracelular y concentraciones altas de malato, mientras que las calcífugas son normalmente bajas en Ca soluble. Especies y hasta cultivares pueden diferir considerablemente en su capacidad precipitar Ca^{2+} . Se supone que esta precipitación es principalmente como oxalato de Ca. Otros cristales que contienen Ca, cuya verdadera naturaleza tiene que establecerse, pueden formarse también (Bangerth, 1979).

Clarkson (1965) comparó una especie calcícola y otra calcífuga de *Agrostis* en su respuesta al Ca^{2+} . Ambas especies fueron cultivadas en una solución nutritiva de pH 4.5 con concentraciones crecientes de Ca^{2+} . Sin embargo, *Agrostis setacea* que se encuentra generalmente en suelos ácidos bajos en Ca, fue poco afectada en su crecimiento por el Ca adicional suministrado, mientras que *Agrostis stolonifera* que se encuentra en sitios calcáreos, respondieron considerablemente a los tratamientos de Ca más altos. El mismo patrón fue observado en la absorción de Ca como se muestra en la Figura 11.2.

El nivel de Ca en el suelo, sin embargo, no es el único factor de importancia en la cuestión calcícolas - calcífugas, ya que los suelos calcáreos y ácidos difieren en otros aspectos. Los suelos calcáreos son de pH más alto y contienen carbonatos. Son más ricos en nutrientes, el nivel de metales pesados soluble es generalmente más bajo y además la actividad de las bacterias de la nitrificación y fijadoras de nitrógeno es más alta. Así como los efectos de los niveles de Ca en sí mismos, todos estos otros factores tienen un significado en la ecología del crecimiento de las plantas en estos suelos. Un ejemplo que muestra el significado de la solubilidad de metales pesados aumentado bajo condiciones ácidas, se muestra del trabajo de Rorison (1960). Este observó que la incapacidad de la especie calcícola *Scabiosa columbaria* para crecer bajo condiciones ácidas se originó en gran parte por su intolerancia al

Al^{3+} . Las plantas crecieron pobremente en un suelo con pH 4.8 pero en soluciones nutritiva hubo una diferencia muy pequeña en crecimiento entre un pH 4.8 y otro 7.6. Cuando los niveles de Ca aumentan sin inducir cambios de pH, como por la adición de CaSO_4 , no fueron observadas ninguna mejora en el crecimiento de las plantas. La adición de Al^{3+} al tratamiento de solución nutritiva de pH bajo deprimió, sin embargo, el crecimiento en un modo similar a las plantas que crecían en un suelo del mismo pH.

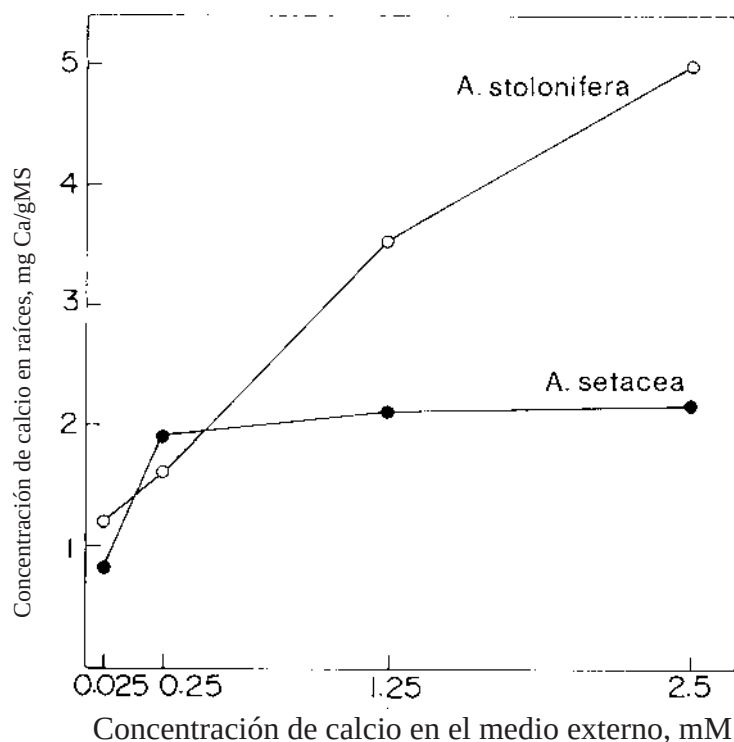


Figura 11.2. Concentración de Ca en los retoños de *Agrostis* especies como una función de Ca en el medio externo (después CLARKSON[1965]).

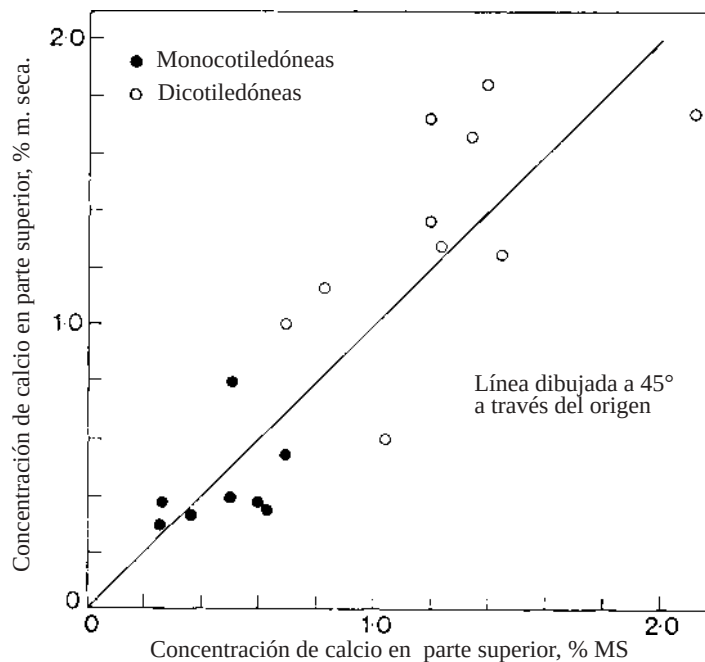
Otro importante aspecto en la cuestión calcícolas - calcífugas es la habilidad de diferentes ecotipos para utilizar Fe. Hutchinson (1967) probó 135 especies diferentes de plantas en su susceptibilidad a la clorosis inducida por el encalado, por los altos niveles de CaCO_3 en el suelo. Se observó que las especies de plantas originarias de suelos ácidos fueron más susceptibles que aquellas de sitios calcáreos. La clorosis inducida por el encalado es un desorden fisiológico caracterizado por un color verde claro a amarillo de las hojas más jóvenes, que resulta de una abundancia de HCO_3^- en suelos calcáreos (Mengel et al, 1984). Hutchinson (1967) también observó que la susceptibilidad de los ecotipos de suelos ácidos a la clorosis inducida no se debió a la carencia de absorción de Fe por las raíces sino más bien a la incapacidad de las raíces a metabolizar el Fe. La clorosis inducida por encalado puede ser frecuentemente un severo problema en cultivos realizados en suelos calcáreos (ver punto 13.3.2). Los aspectos ecológicos de la nutrición vegetal han sido muy bien revisados por Epstein (1972). Un útil volumen en relación con aspectos ecológicos de la nutrición mineral también ha sido editado por Rorison (1969).

11.2 Calcio en Fisiología

11.2. 1 Absorción y translocación

Las plantas superiores frecuentemente contienen Ca en cantidades apreciables y generalmente en el orden de 5 a 30 mg Ca/g de MS. Estos altos contenidos de Ca, sin embargo, son principalmente el resultado de altos niveles de Ca en la solución de suelo más bien que de la eficiencia del mecanismo de absorción de Ca por las células de raíz. Generalmente la concentración de Ca^{2+} de la solución de suelo es cerca de 10 veces más alta que la de K^+ . La tasa de absorción de Ca^{2+} , sin embargo, es generalmente menor que la del K^+ . Este bajo potencial de absorción de Ca^{2+} ocurre porque el Ca^{2+} puede absorberse solo por las puntas más jóvenes de la raíz, donde las paredes celulares de la endodermis están aún sin suberizar (Clarkson y Sanderson, 1978). La absorción del Ca^{2+} puede también ser competitivamente deprimida por la presencia de otros cationes como K^+ y NH_4^+ los que son rápidamente absorbidos por las raíces (ver punto 3.1.8).

El contenido de Ca de las plantas es en gran parte controlada genéticamente y es poco afectada por el suministro de Ca en el medio radicular, siempre y cuando la disponibilidad de Ca sea adecuada para el crecimiento normal de las plantas. Esto ha sido muy bien demostrado por Loneragan y Snowball (1969), que comparó el contenido de Ca de 18 especies diferentes creciendo en solución nutritiva, con aquellas crecidas a campo. Como puede verse en la Figura 11.3, existieron pequeñas diferencias en el contenido de Ca de una especie en particular si las plantas habían crecido en el suelo o en solución de cultivo.



La figura también muestra que se encontraron contenidos de Ca más bajos en monocotiledóneas que en dicotiledóneas. La absorción por ambos grupos de plantas fue investigado por los mismos autores utilizando solución nutritiva fluyente, en la que puede mantenerse un muy bajo pero constante suministro de Ca^{2+} . Los resultados se muestran en la Tabla 11.2. Las tasas máximas de crecimiento del raigras fue obtenido en una concentración de Ca mucho más baja que para tomate ($2,5 \mu\text{M Ca}^{2+}$ contra $100 \mu\text{M Ca}^{2+}$). El contenido de Ca correspondiente también fue mucho más bajo en el raigras (0.7% contra 1.29%) indicando así una demanda más alta por la planta de tomate. Leguminosas y hierbas también mostraron tener una demanda más alta que los pastos. Ahora se sostiene que en general la razón de esta mayor demanda de las dicotiledóneas por el Ca^{2+} está conectado de un modo casual con la mayor capacidad de intercambio catiónico (CIC) de las raíces así también como en otras partes de las dicotiledóneas. En los tejidos de la planta la CIC está compuesta en gran parte de grupos carboxílicos libres de las pectinas (ácidos poligalacturónicos) del sistema de paredes celulares. Tanto en la absorción como en el transporte ahora se cree que un extensivo movimiento del Ca está asociado con los sitios de intercambio (Isermann, 1970; Van de Geijn y Petit, 1979). Drew y Biddulph (1971) también observaron que después de la absorción del radioisótopo Ca-45 por raíces de frijol, la mayor parte del Ca marcado estuvo en una forma intercambiable independiente del metabolismo. Sus hallazgos son consistentes con el informe de Russell y Clarkson (1976) que el Ca^{2+} está restringido ampliamente del protoplasma, estando la actividad citoplásmica en el orden de 10^{-3} a 10^{-5} M (ver Clarkson y Hanson, 1980).

TABLA 11.2 Efecto de la concentración de calcio en solución nutritiva (μM) en las tasas de crecimiento relativas y contenido de calcio en los retoños. (Loneragan et al, 1968; Loneragan y Snowball, 1969).

Especies	Suministro de Ca en μM				
	0.8	2.5	10	100	1000
Tasa de crecimiento relativa					
Raygrass (<i>Lolium perenne</i>)	42	100	94	94	93
Tomate (<i>Lycopersicon esculentum</i>)	3	19	52	100	80
mg Ca/g MS					
Raygrass (<i>Lolium perenne</i>)	0.6	0.7	1.5	3.7	10.8
Tomate (<i>Lycopersicon esculentum</i>)	2.1	1.3	3.0	12.9	24.0

La absorción de Ca^{2+} por las raíces de las planta han sido extensivamente estudiadas por Clarkson y colaboradores en experimentos que investigaron la habilidad de absorción y translocación de diferentes partes de la raíz. La técnica utilizada ha sido exponer una pequeña sección de raíz de plantas intactas, a un trazador radioactivo mientras se suministra el resto de la raíz de planta con la misma solución de baño. Tales experimentos utilizando Ca-45 han revelado que en contraste con el potasio y el fosfato, el transporte de Ca (y Mg) está restringido a un área justamente detrás del inicio de la raíz. Esta diferencia de comportamiento entre nutrientes ha sido explicada en función de la estructura de la raíz y particularmente en el desarrollo de la banda caspariana (ver Figura 4.6). A medida que envejece la raíz, la endodermis se vuelve suberizada aunque la continuidad del simplasto se mantiene a través del tabique endodermal por los plasmodesmata. Clarkson argumenta que

como el movimiento radial del Ca está limitado por la endodermis suberizada, el Ca^{2+} no se transporta efectivamente por el simplasto. El movimiento de Ca desde la corteza al tallo está por lo tanto restringido al apoplasto o espacio libre, camino que es solamente asequible en raíces jóvenes no suberizadas. En contraste el transporte de K^+ y de fosfato ocurre a lo largo de toda la longitud de la raíz ya que el movimiento tiene lugar a través del camino simplástico. Los resultados principales de este trabajo se discuten por Russell y Clarkson (1976).

De los hallazgos anteriores la absorción de Ca parece ser principalmente un proceso pasivo. Lo mismo se sostiene para la translocación del Ca^{2+} dentro de la planta. El calcio en la savia del xylema se transloca en dirección hacia arriba con la corriente de transpiración. Así en gran parte la intensidad de transpiración controla la tasa de translocación de Ca^{2+} hacia arriba. Además de la transpiración la presión radicular juega un importante rol. Esto se verifica principalmente de noche cuando la transpiración mas o menos disminuye y se detiene. La importancia de la presión radicular en el transporte de Ca^{2+} en coles fue reconocida por Palzkill y Tibbits (1977) quienes mostraron que el interior de la cabezas que transpiran menos, no eran capaces de obtener adecuadas cantidades de Ca^{2+} a menos a menos que ocurriera un presión radicular. Una alta transpiración favorece el transporte de Ca a las hojas exteriores a expensas de las hojas interiores.

El movimiento de Ca^{2+} en los haces del xylema sin embargo, puede no explicarse simplemente en función del flujo de masa ya que los iones Ca son absorbidos por células adyacentes y también adsorbidos por aniones indifusibles en las paredes del xylema. De acuerdo con Biddulph et al. (1961) el cilindro xilemático de tallos de frijol opera como una columna de intercambio para el Ca^{2+} , y de acuerdo con sus investigaciones « El flujo de masa en los haces fue inadecuado para explicar los rápidos y profundos intercambios observados para este trazador » (Ca-45). Esta conclusión es sostenida por los resultados de Isermann (1970), y Van de Geijn y Petit (1979) que encontraron que el Ca^{2+} adsorbido en el tejido del xylema puede ser intercambiado por otra especie catiónica y que tal intercambio favorece la translocación del Ca^{2+} hacia arriba.

La importancia de las reacciones de intercambio en el movimiento del Ca^{2+} es particularmente clara de los estudios en órganos individuales de plantas, donde la correlación entre intensidad de transpiración y absorción de Ca^{2+} es con frecuencia mucho menos cercana que para la planta en general. En las hojas por ejemplo, el influjo de Ca disminuye marcadamente después madurez de la hoja, aún cuando se mantenga una tasa de transpiración constante (Koontz y Foote, 1966). En frutos se verifica el mismo fenómeno para el influjo del Ca^{2+} . En plantas en crecimiento hay evidencias que el Ca^{2+} se transloca preferentemente hacia el ápice de los brotes aún cuando la tasa de transpiración aquí es mucho más baja que en las hojas más maduras. Ahora parece probable que este movimiento preferencial es inducido por la auxina ácido indolacético (AIA), que es sintetizada en el ápice del brote. Se cree que durante el crecimiento, una bomba de flujo de protones estimulada por el AIA, aumenta la formación de nuevos sitios de intercambio catiónico en las zonas de elongamiento del ápice del brote, de modo que la punta en crecimiento se vuelve un centro de acumulación de Ca. Esta relación ha sido investigada por Marschner y Ossenuerg-Neuhaus (1977) utilizando el inhibidor de transporte de AIA: ácido 2,3,5 triyodobenzoico (ATIB). Sus resultados indican una causal conexión entre la inhibición inducida por el ATIB del transporte del AIA y el efecto inhibitorio del ATIB en la translocación del Ca hacia el ápice del brote. Bangerth (1979) sugiere que el transporte basípeta del AIA fuerza al Ca^{2+} a ser translocado acropétalmente.

La tasa de translocación del Ca^{2+} hacia abajo es muy baja debido al hecho que el Ca^{2+} se transporta en concentraciones muy pequeñas en el floema (Wiersum, 1979). Ríos y Pearson (1964)

observaron que el transporte de Ca hacia abajo en algodnoneros era inadecuado para sostener el crecimiento radicular en la porción de solución nutritiva deficiente de Ca de un medio radicular dividido. Una vez que el Ca se deposita en las hojas más maduras no puede movilizarse a los brotes en crecimiento. Esto ha sido convincentemente demostrado por Loneragan y Snowball (1969) utilizando autoradiografías. Las plantas no fueron capaces de utilizar Ca^{2+} desde las hojas más maduras hacia los tejidos meristemáticos de crecimiento, hasta que los síntomas de deficiencia de Ca fueron observados en los brotes de crecimiento. Otro ejemplo que demuestra un pobre transporte de Ca en el floema ha sido presentado por Marschner y Richter (1974). Estos investigadores suministraron a segmentos de raíces intactas de plantines jóvenes de maíz con Ca^{2+} marcado. Se encontró que este Ca se translocó exclusivamente hacia los órganos superiores de la planta y no hacia las puntas de la raíz. Información parcial de este experimento se muestra en la figura 11.4.

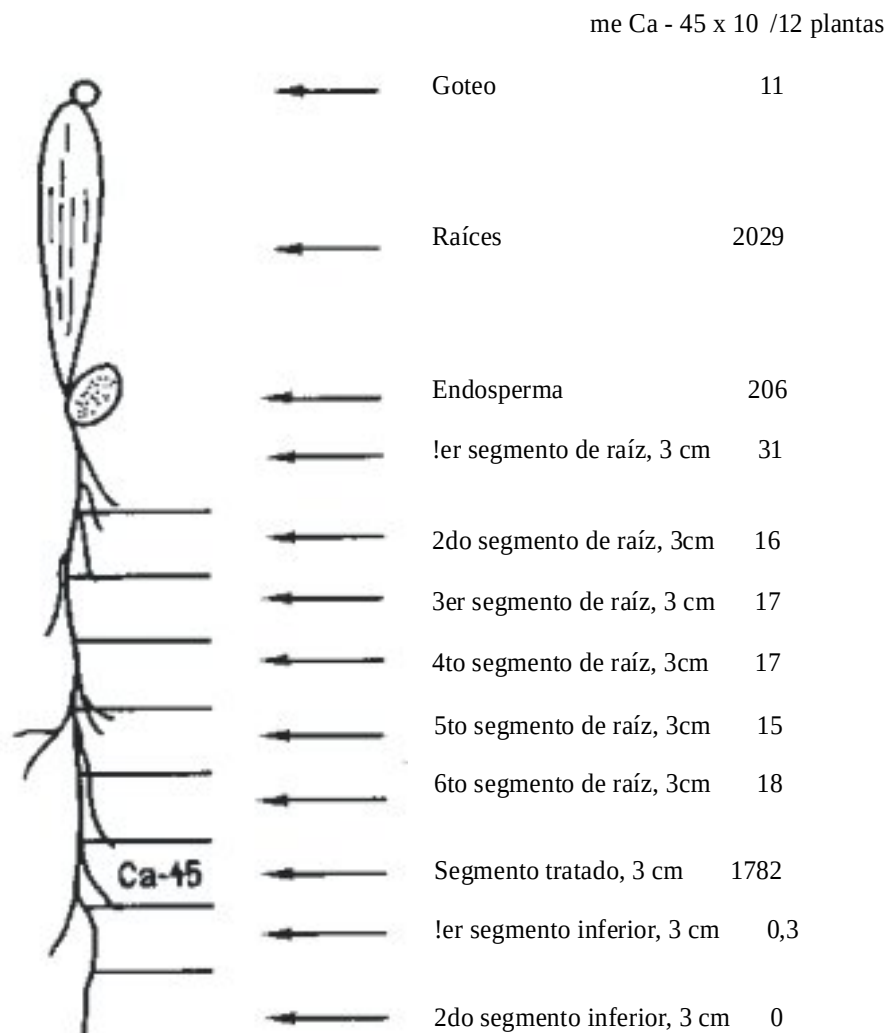


Figura 11.4. Distribución de Ca-45 en un plantines de maíz luego de su aplicación a una sección específica de la raíz (Marschner y Richrer, 1974).

La razón por qué el Ca^{2+} se presenta en la savia del floema solo en concentraciones muy pequeñas no se conoce realmente. Van Goor y Wiersma (1973) sostienen que el Ca^{2+} precipita como fosfato de calcio en la savia del floema y no puede por lo tanto ser translocado. Si este fuera el caso, sin embargo, podría esperarse que la translocación de ese fosfato también debería ser afectado. Esta no ha sido observado, ni tampoco la acumulación de fosfato de Ca en el tejido del floema. Marschner (1974) supone que los niveles extremadamente bajos de Ca^{2+} en la savia del floema resulta de una acumulación de Ca en las células que rodean al floema. También sugiere la posibilidad de un bombeo de flujo específico de Ca localizado en las membranas de los elementos cribados, que puede ser responsable de la remoción del Ca. Epstein (1973) ha propuesto que la exclusión del Ca^{2+} de tubos cribados es parte de un proceso evolucionista donde el tubo cribado logra una condición relativamente sin estructura, y que ésta le permite actuar en la transmisión de una solución fluente.

Como resultado de la baja concentración de Ca en el floema, todos los órganos de la planta que son provistos ampliamente con nutrientes por la savia del floema son más bien bajos en Ca. Por otra parte los contenidos de K de estos órganos son relativamente alto, debido a que el K^+ se presenta en la savia del floema en cantidades abundantes. Esta relación es particularmente evidente cuando los contenidos de Ca y de K de las hojas son comparados con los mismos contenidos en frutos y tejidos de almacenamiento. El suministro pobre de Ca^{2+} a frutos y órganos de almacenamiento puede resultar en deficiencias de Ca en estos tejidos (ver punto 11.2.4).

11.2.2 Funciones Bioquímicas

La necesidad del Ca^{2+} para el crecimiento de la planta puede fácilmente demostrarse interrumpiendo el suministro de Ca^{2+} a las raíces. Su tasa de crecimiento será inmediatamente reducida y después de algunos días las puntas de la raíz se vuelven castaños y gradualmente mueren. El calcio se requiere para el elongamiento y división celulares (Burström, 1968). Hay muchas evidencias que la secreción inducida por auxinas del H^+ de las células meristemáticas esta relacionada a la presencia de Ca^{2+} (Marmé, 1983). El calcio se requiere probablemente para la estabilización de las membranas recientemente sintetizadas y brindando así efectuando un agudo gradiente de K^+ entre el citoplasma y el apoplasto (Campbell y Thomson, 1977). Este punto de vista es sostenido por datos recientes de Matsumoto y Yamaha (1984) quienes encontraron que hambre de Ca de raíces de pepino resulto en un considerable disminución de la actividad de la plasmamembrana ATPase activado por el K^+ . De acuerdo a Caldwell y Haug (1981) el Ca^{2+} se adsorbe a los grupos fosfatos cargados negativamente de los lípidos de membrana (ver figura 3.20) y es probablemente de esta forma que restringe la permeabilidad de las membranas a los solutos hidrofílicos.

Los estudios de sonda de microelectrones de Roland y Bessoles (1968) han revelado que el Ca está localizado especialmente en la zona de frontera entre el citoplasma y pared celular, indicando altos contenidos de Ca en el plasmalemma. El calcio puede ser retirado de las membranas por un tratamiento con EDTA. Este tratamiento aumenta la permeabilidad de membrana en tal forma que compuestos orgánicos e inorgánicos pueden difundir fuera de la célula pudiendo resultar un considerable daño (Van Steveninck, 1965). El deterioro de la permeabilidad de membrana por deficiencia de Ca, al igual que el efecto del EDTA, influye en la retención de compuestos celulares difusibles (Dickinson, 1967). Las membranas se vuelven resquebrajadas y a medida que progresa la deficiencia hay una desintegración general de la estructura de las membrana (Marinos, 1962). En la planta completa, el desorden ocurre primero en los tejidos meristemáticos como las puntas de la raíz, partes superiores de

la planta y órganos de almacenamiento. Compuestos castaños de melanina resultantes de la oxidación de polifenoles están asociados a los tejidos deficientes. Dekock et al. (1975) sostiene que en los tejidos que contienen cantidades adecuadas de Ca, esta oxidación es inhibida por la quelación de compuestos fenólicos por el Ca.

El papel del Ca^{2+} en estabilidad de membrana no solo es de importancia en la absorción de iones (ver punto 3.1.7) sino también en otros procesos metabólicos. Los caracteres típicos distintivos de senescencia por ejemplo, son similares a la deficiencia de Ca y pueden ser retardados por el Ca^{2+} . Los caracteres distintivos incluyen la ruptura del compartimiento celular y un aumento en la respiración seguida por la pérdida de substratos respiratorios endógenos de la vacuola a las enzimas respiratorias en el citoplasma (Bangerth et al, 1972). Poovaiah y Leopold (1973) han demostrado que la senescencia en hojas de maíz puede suspenderse ya sea por la adición de Ca^{2+} o de citoquininas, y que los efectos de estas sustancias son aditivos. Este papel del Ca^{2+} al retardar la senescencia también ha sido indicado claramente en recientes hallazgos de Poovaiah (1979). La abscisión de hojas de frijol provocada por la senescencia del tejido pulvinar fue dramáticamente retrasada por altos concentraciones de Ca en el medio nutritivo. Otro aspecto de la importancia del Ca^{2+} en la estabilidad de las membranas ha sido discutido por Marschner (1978). Este autor sugiere que el bajo contenido de Ca en los órganos de almacenamiento inducen una alta permeabilidad de membrana, permitiendo la difusión de sustancias disueltas en estos tejidos. Esto es obviamente de gran importancia en frutos y órganos de almacenamiento que acumulan grandes cantidades de azúcares del floema.

La mayor parte del Ca presente en los tejidos de la planta está localizado en el apoplasto y en las vacuolas. La concentración de Ca^{2+} del citoplasma es bajo, en el rango de 10^{-6} a 10^{-8} M (Marmé 1983). En el alga *Chara* Williamson y Ashley (1982) reportaron concentraciones citoplasmáticas Ca^{2+} en el orden de 10^{-7} a 10^{-6} M. El mantenimiento de esta baja concentración citoplasmática de Ca^{2+} es de vital importancia para la célula de planta (ver Hanson, 1984), por ahora hay evidencias que el Ca^{2+} puede inhibir diversas enzimas localizadas en el citoplasma (Gavalas y Manetas, 1980). Lo mismo también se cumple para los cloroplastos. La baja concentración de Ca^{2+} no solo debe mantenerse para evitar la inhibición de la actividad de la enzima, sino también por la precipitación del fosfato inorgánico como fosfato de Ca y la competencia con el Mg^{2+} por los sitios de unión (ver Hepler y Wayne, 1985). El mantenimiento de la baja concentración de Ca^{2+} se logra por mecanismos que bombean Ca^{2+} fuera del citoplasma en el apoplasto o en la vacuola. Parte del Ca^{2+} también es secuestrado por el retículo endoplasmático y por las mitocondrias, orgánulos relativamente ricos en Ca^{2+} .

La función más importante de Ca^{2+} citoplasmático puede ser entendida en relación a la calmodulina, un polipéptido cuyo papel universal ha sido recientemente entendido (Cheung, 1980). Existe ahora un acuerdo general que la calmodulina es ubicua en células animales y vegetales siendo una proteína esencial en las células eucarióticas. La calmodulina es un polipéptido que consiste en 148 aminoácidos, es estable al calor e insensible a los cambios de pH. Es capaz de unir cuatro iones Ca^{2+} formando una estructura compacta por cambio de conformación (ver Figura 11.5) y desplazando una sección hidrofóbica de la cadena de polipéptidos. Esta parte hidrofóbica del complejo Ca-calmodulina puede ser adsorbido por proteínas de enzima y puede activar enzimas por inducción alostérica. Un grupo de enzimas son activadas incluyendo de esta forma el nucleótido cíclico fosfodiesterasa, ciclase adenilata, ó Ca^{2+} unido a membranas, ATPase, NAD-Kinasa. De acuerdo a Veleuthambi y Poovaiah (1984) la calmodulina activa la fosforilación de las proteínas solubles unidas a las membranas. Como la Ca^{2+} -ATPase efectúa la extrusión activa del Ca^{2+} a través del plasmalemma, cualquier aumento en la concentración de Ca^{2+} en el citoplasma induce directamente la extrusión de Ca^{2+} . Dado que el gradiente

electroquímico para el Ca^{2+} entre el apoplasto y el citoplasma favorece el influjo pasivo de Ca^{2+} en el citoplasma, se supone que existe una extrusión permanente del Ca^{2+} en el apoplasto o la vacuola, o ambos. Recientes resultados de Mitsui et al. (1984) proveen evidencias de la síntesis de d-amilasa y su secreción en el escutelo de semillas de arroz. Se creía que el aluminio interfería con la calmodulina y así antagonizaba el efecto del Ca^{2+} (Siegel y Haug, 1983). La toxicidad de Al, como se describe en el punto 20.4 probablemente resulta a partir de esta interacción Ca/Al.

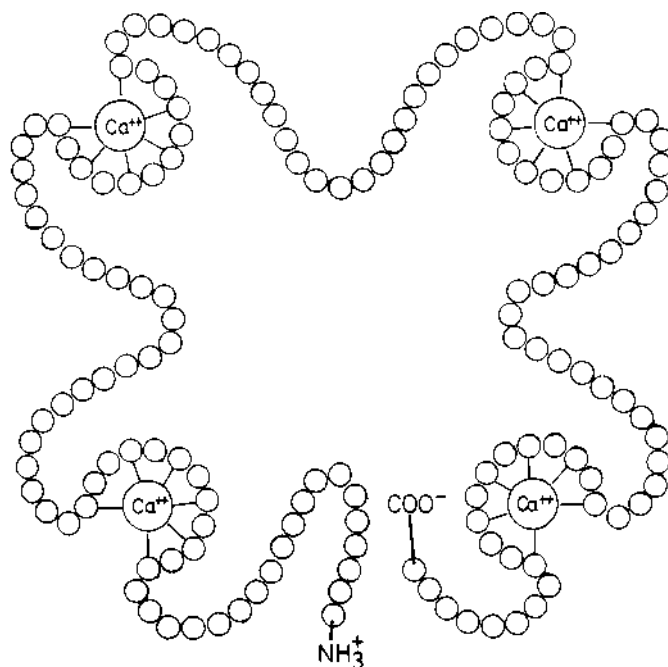


Figura 11.5. Calmodulina- una cadena de polipéptidos que consiste en 148 aminoácidos. El Ca^{2+} está unido en 4 sitios.

Las concentraciones de Calcio en las mitocondrias son mucho mas altas que en el citoplasma. Marmé (1983) sugiere que las enzimas de las mitocondrias puede ser directamente activadas por el Ca^{2+} sin ayuda de la calmodulina. Una enzima como tal que ocurra en la mitocondria es la glutamato dehidrogenasa que efectúa la desaminación de los aminoácidos. Útiles artículos de revisión de la calmodulina han sido realizado por Cheung, (1980), Marmé (1983) Klee et al. (1980), y Dieter (1984).

Existen evidencias que la respuesta de los tejidos de la planta a las bajas temperaturas puede ser mediado por el influjo pasivo de Ca^{2+} desde el apoplasto al citosol. Pickard (1984) obtuvo un aumento dramático en voltaje transigente en un tallo desprovisto de auxinas de guisante cuando se lo congeló por un período de apenas un minuto. Se asegura que las bajas temperaturas activan canales de catión dependientes del voltaje, de modo que la permeabilidad de la plasmamembrana al Ca^{2+} aumenta, moviéndose el Ca^{2+} pasivamente desde el apoplasto al citosol. Minorsky (1985) ha propuesto que el Ca^{2+} juega un papel primario como un transductor fisiológico en las lesiones por congelamiento a las plantas.

11.2.3 Formas y Contenidos de Calcio

El calcio ocurre en tejidos de planta, como Ca^{2+} libre y como Ca^{2+} adsorbido a iones indifusibles como grupos carboxílicos, fosforílicos e hidroxifenólicos. También se presenta en oxalatos, carbonatos y fosfatos de Ca. Estos compuestos frecuentemente ocurren como depósitos en las vacuolas de las células. En las semillas, el Ca está presente predominantemente como sal del ácido inositol hexafosfórico (ácido fítico). Como ya se indicó el Ca en la pared celular está asociado con grupos carboxílicos libres de las pectinas y satura la mayor parte de estos sitios.

La interrelación entre el Ca «libre» y «ligado» es de importancia en la maduración del fruto. Este proceso puede considerarse como un caso especial de senescencia y está asociado con un aumento en la producción de etileno. La síntesis del etileno está regulada por un sistema enzimático en el complejo de membranas de la pared celular (por ejemplo, fuera del citoplasma). Esta producción junto con un aumento en la permeabilidad de las membranas como resultado de una caída de Ca^{2+} fisiológicamente activo, pueden considerarse como pasos esenciales en la maduración del fruto. Además la maduración del fruto requiere de la remoción del Ca de la lamella intermedia. Esto está correlacionado con un aumento en la actividad de la poligalacturonasa, la enzima responsable de disolver los pectatos de la lamella intermedia y ablandar los tejidos. La participación del Ca en la maduración se muestra en Tabla 11.3 que compara el contenido de Ca de dos cultivares de tomate, un cultivar normal (Rutgers) y un cultivar mutante que no maduro (rin) en tres etapas después de la antesis. En la tabla se muestra que durante la maduración del cultivar Rutgers Normal el Ca total permaneció bastante constante pero hubo una marcada transformación de la fracción unida a la soluble. En el caso del mutante rin no madurante el contenido total de Ca aumentó dramáticamente al igual que la fracción ligada. Este hallazgo está de acuerdo con las observaciones de Loughheed et al. (1979) que la maduración del fruto se deprime por el tratamiento con Ca y se estimula por la deficiencia de Ca (Faust y Shear, 1969). Puede especularse que la concentración de Ca se mantiene baja en la savia del floema de modo que el Ca^{2+} esté en un bajo nivel en frutos y órganos de almacenamiento de modo que la maduración pueda tener lugar.

Tabla 11.3 **Contenido de Calcio en tejido de pericarpio de tomates no madurante rin y de Normal Rutgers en diferentes etapas del desarrollo del fruto** (Poovaiah, 1979).

Días después antesis	Ca soluble rin µg Ca en g MS	Ca ligado Rutgers	Ca soluble rin	Ca ligado Rutgers
40	299	349	530	562
50	412	602	667	246
60	492	622	1357	291

En plantas que son pobremente suministradas con Ca, una alta proporción del Ca de la planta (> 50%) pueden localizarse en la fracción de pared celular o como oxalato (Mostafa y Ulrich, 1976; Armstrong y Kirkby, 1979). Bajo tales condiciones las funciones esenciales del Ca^{2+} pueden afectarse como en la estabilización de las membranas. En un estudio de genotipos de tabaco Brumagan y Hiatt (1967) fueron capaces de demostrar que las diferencias en las respuestas a deficiencias de Ca fueron al menos en parte relacionadas con diferencias en la formación de oxalato.

11.2.4 Deficiencia de Calcio y Desórdenes Fisiológicos

Como ya se esbozó anteriormente la deficiencia de Ca se caracteriza por una reducción en el crecimiento de los tejidos meristemáticos. La deficiencia puede ser observada primero en los brotes de crecimiento y en las hojas más jóvenes. Estos se deforman y vuelven cloróticos y en una etapa más avanzada ocurre necrosis en los márgenes de la hoja. Los tejidos afectados se vuelven blandos debido a la disolución de la pared celular. Se producen sustancias castañas que se acumulan en los espacios intracelulares y también en el tejido vascular, donde pueden afectar el mecanismo de transporte (Bussler, 1963).

Una deficiencia absoluta de Ca tal como se describe anteriormente, ocurre relativamente muy rara vez, ya que los minerales suelos son muy ricos en Ca disponible. Una deficiencia indirecta de Ca, resultante de un bajo suministro de Ca a los frutos y tejidos de almacenamiento, sin embargo, es un desorden frecuentemente observado. Shear (1975) cita una lista de 35 de tales desórdenes relacionados al Ca en frutos y hortalizas. En manzanos, la enfermedad se denomina corazón (u hoyo) amargo, ya que toda la superficie de la manzana es manchada con pequeñas puntos castaños necróticos (Foto 11.1). En tomates la enfermedad se conoce como putrefacción de la base del fruto y se caracteriza por la ruptura celular en el extremo distal del fruto (Foto 11.1). Un desorden similar de deficiencia de Ca ocurre en las sandías. Las deficiencias de Ca en hortalizas como corazón negro en apio, amarronamiento interno de *Brassica oleracea* (Repollo de Bruselas), putrefacción de la punta del fruto en pimientos y mancha cavernosa de las zanahorias han sido recientemente descritas por Maynard (1979) en un útil trabajo de revisión. Todos estos tejidos son alimentados principalmente con Ca^{2+} por la corriente de transpiración, que transloca el Ca^{2+} directamente desde la solución de suelo. Si la savia del xilema es bajo en Ca^{2+} , o la tasa de transpiración de los frutos es pobre, como ocurre bajo condiciones húmedas, pueden suministrarse niveles inadecuados de Ca^{2+} a los frutos pudiendo resultar en síntomas de deficiencias. La translocación del calcio en la savia del xilema puede deprimirse por la nutrición con NH_4^+ , estrés hídrico y altas concentraciones salinas en el suelo. Estos factores han sido encontrados como favorecedores de la ocurrencia de la putrefacción de la base del fruto en tomates.

El calcio sólo ser transportado desde la solución de suelo a las partes superiores de las planta a través de las puntas radiculares (Russell y Clarkson, 1976). Cualquier factor que evite el crecimiento de raíces nuevas (pobre aireación, bajas temperaturas, etc.) puede por lo tanto esperarse que limite la absorción de Ca, induciendo así deficiencias. Esto puede explicar la observación que los desórdenes relacionados al Ca frecuentemente ocurren en suelos adecuadamente suministrados con Ca, y donde el clima parece ser un factor controlante (Scaife y Clarkson, 1978; Bangerth, 1979; Kirkby, 1979).

La importancia de mantener un nivel adecuado de Ca^{2+} en la savia xilemática es muy clara de los resultados de Chiu y Bould (1976). Estos investigadores observaron que el estrés de Ca durante la etapa de fructificación de tomates provocaron serias putrefacciones de la punta de frutos, mostrando así que el Ca absorbido por las plantas antes de la fructificación no fue posteriormente disponible para el desarrollo del fruto. Los resultados proveen además evidencias de la inamovilidad de Ca en el floema. También indican además que los análisis de hojas para Ca no son un índice confiable para predecir deficiencias de Ca en frutos. La ocurrencia de los desórdenes fisiológicos anteriormente descritos dependen mucho del nivel de Ca en los frutos. En manzanas por ejemplo se ha encontrado una fuerte correlación negativa entre la ocurrencia de hoyo amargos y contenido de Ca (Sharples, 1968).

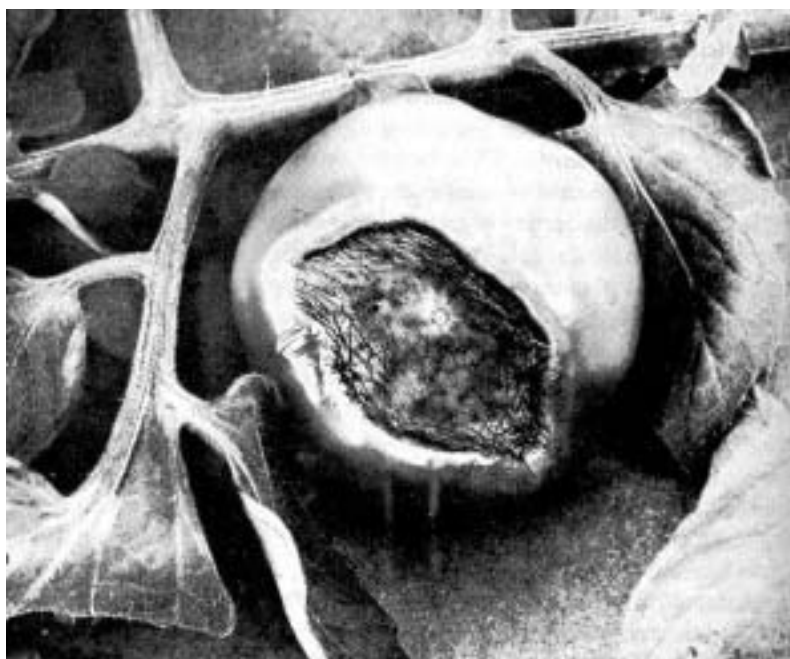
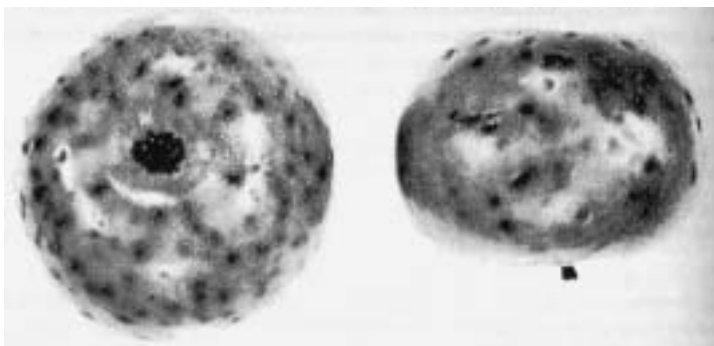


Foto 11.1 Foto superior: Corazón amargo en manzanas, por cortesía del Dep. de Agric., Beltsville EE.UU. (Foto: SHEAR)

Foto inferior: Putrefacción severa de la punta del fruto en tomate por cortesía del Macaulay Institute for Soil Research, Aberdeen, Escocia.

El crecimiento de frutos y tejidos de almacenamiento en el suelo, como maníes patatas y apio, que no son suministrados por la corriente de transpiración, el Ca^{2+} tiene que ser absorbido directamente del medio edáfico. De acuerdo con investigaciones de crecimiento de Skelton y Shear (1971) y el rendimiento de frutos de maní (*Arachis hypogaea*) depende considerablemente de la disponibilidad de Ca del suelo. Un suministro inadecuado de Ca causas un ennegrecimiento del corazón del apio. El papel del Ca^{2+} en la fisiología de la planta y su importancia para la producción de cultivos ha sido revisado por Foy (1974), por Marschner (1974) y por Bangerth (1979). La importancia del Ca en las relaciones suelo-planta en condiciones tropicales y subtropicales fue considerado por Malavolta et al, (1979).

11.2.5 Estroncio

Los calcio y el estroncio (Sr) están estrechamente relacionados químicamente y en las plantas muestran un comportamiento químico similar. La absorción y distribución de ambos elementos en la planta son semejantes, pero no idénticas (Hutchin y Vaughan, 1968). Por ejemplo, en experimentos con *Pisum sativum*, Myttenaere (1974) encontró que el Sr se deposita en una mayor extensión que el Ca en las paredes celulares. Lo que es de mayor interés es que el Sr^{2+} no puede sustituir al Ca^{2+} en los procesos fisiológicos. Altos contenidos de Sr en tejidos vegetales son tóxicos. Los síntomas de toxicidad aparecen primero en las hojas más maduras que se vuelven castañas y necróticas. La absorción de Sr^{2+} es restringida por el Ca^{2+} . El encalado puede reducir la absorción de Sr (Reissig, 1962). Por otra parte, plantas con bajo contenido de Ca absorben Sr^{2+} a una tasa más alta (Balcar et al, 1969).

11.3 El Encalado y el Calcio en la Nutrición de Cultivos

11.3.1 El efecto del pH y del calcio

La aplicación de materiales para encalar como CaCO_3 , CaO o Ca(OH)_2 en el suelo tiene dos efectos. Suministra Ca^{2+} e induce un aumento en el pH debido a la reacción alcalina de estos compuestos. Como ya se esbozó ya en el punto 2.2.5 la acidificación de suelos y las pérdidas de Ca^{2+} por lixiviación van en paralelo bajo condiciones de climas húmedos. Así la reacción alcalina de los materiales de encalar son necesarias para neutralizar el H^+ del suelo. El agregado de Ca^{2+} mejora la estructura de suelo. En principio el aumento de pH producido por los materiales de encalando puede también inducirse por otros compuestos de naturaleza alcalina, como K_2CO_3 , o Na_2CO_3 . Estos compuestos, sin embargo, no son de ninguna importancia para la mejora del pH en suelos ácidos bajo condiciones prácticas. Los efectos del pH del suelo en el rendimiento de los cultivos pueden diferir considerablemente para los diversos cultivos (ver Tabla 2.8). En un experimento de campo conducido por 50 años llevado cabo en un suelo arenoso en Alemania, Kohn (1976) encontró el siguiente orden de sensibilidad a los rendimientos producidos en el tratamiento «sin encalar»: Remolachas forrajera > cebada > avena > trigo > papas. El centeno en contraste dio los más altos rendimientos en las parcelas no encaladas.

El propósito principal del encalado de los suelos ácidos es reducir el Al soluble por precipitación (ver Figura 2.11). En este aspecto los suelos ácidos tropicales son de particular interés, ya que pueden contener altas concentraciones de Al soluble. Sims y Ellis (1983) al estudiar el efecto de la aplicación de piedra caliza a un Ultisol rico en Al, encontró que el encalado reducía considerablemente el Al intercambiable e incrementaba la disponibilidad y absorción de fósforo. Los parámetros de suelo más importantes influidos por el encalado se muestran en la Tabla 11.4 a partir de este trabajo. Dos niveles de encalado y un control fueron comparados, la dosis más baja de encalado que realizó la neutralización del Al cambiante, fue un tercio de la máxima dosis de aplicación de caliza.

La absorción más alta de fósforo fue obtenida con la dosis más baja de aplicación de caliza. El encalado tuvo una clara influencia en el Al disponible, cationes intercambiables, pH del suelo, y dispo-

nibilidad de fosfatos. Los autores sugieren que los suelos deberían encalarse a un nivel necesario solo para lograr la neutralización del Al.

Haynes 1984 también informó una disminución en Al extraíble al aplicar Ca(OH) ; el silicato de Ca, sin embargo, no logró este efecto. La influencia del pH y el encalado sobre la adsorción de fosfatos ya han sido considerados en el punto 9.1.2. Un útil trabajo de revisión que trata los efectos del encalado en la disponibilidad de fosfatos ha sido publicado por Haynes (1982).

Tabla 11.4. Efecto del encalado de un Ultisol en varios parámetros de suelo y en la absorción de fósforo por cebada cultivada en macetas. (Sims y Ellis, 1983).

Parámetro	Sin encalar	Encalado (CaCO ₃)	
		5.4 t ha ⁻¹	17.2 t ha ⁻¹
Al extractable mol kg ⁻¹	8.57	3.17	1.23
Al intercambiable mol kg ⁻¹	11.2	3.17	0
Saturación de Al %	74	9.8	0
pH KCl	3.37	3.61	6.76
Ca intercambiable %	1.85	18.8	54.4
Mg intercambiable %	0.85	0.7	0.1
K intercambiable %	1.6	1.5	1.0
P disponible (Bray) mg kg ⁻¹	0.55	1.00	1.06
P absorbido mg P/maceta	4.76	7.02	5.93

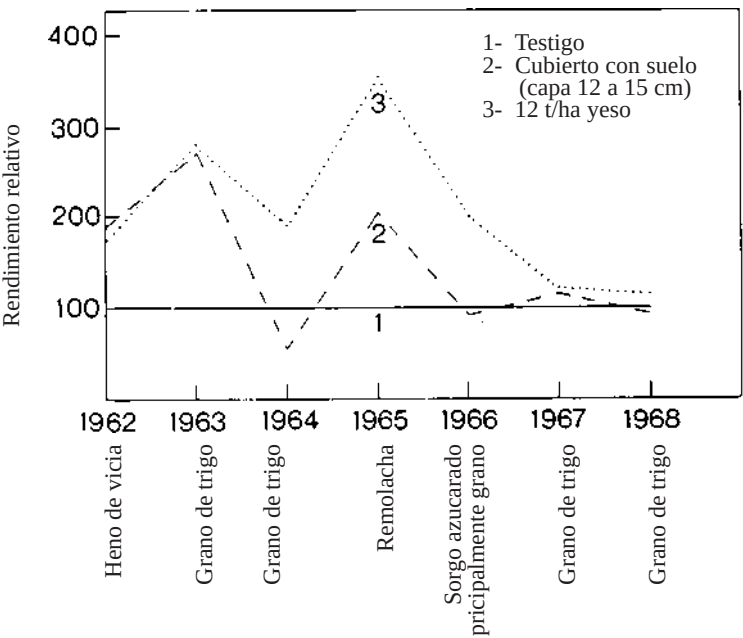


Figura 11.6 Efecto de diversas medidas de mejoramiento aplicadas a un suelo salino en los rendimientos relativos de diversas cultivos (Raikov, 1971).

En los suelos en que un aumento de pH no es aconsejable, pero donde el Ca^{2+} es necesario para una enmienda de la estructura de suelo, deberían aplicarse sales neutras de Ca. Tales suelos son principalmente aquellos afectados por sales, caracterizados por valores de pH neutros a alcalinos y por un exceso de Na^+ . Este es principalmente adsorbido por los coloides de suelo (ver Tabla 2.4). La aplicación de sales neutras de Ca resulta en un reemplazo del Na^+ adsorbido por el Ca^{2+} , incrementando así la saturación de los coloides del suelo con Ca^{2+} e induciendo la floculación. La sal neutra de Ca mas importante utilizada para los suelos afectados por sales es el yeso ($\text{CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$). Las cantidades aplicadas dependen del grado de salinización. Generalmente se aplican cantidades entre 15 a 40 t yeso/ha (Raikov 1971). El efecto de dos tratamientos en un suelo salino se muestra en la Figura 11.5 (Raikov 1971). En un tratamiento se aplicó yeso y en el otro el suelo salino fue cubierto con una capa de suelo no salina. Los rendimientos de los cultivos obtenidos sobre un período de varios años fueron comparados con un tratamiento de control, cuyos rendimientos relativos están representado por «100» (línea paralela al eje x en la Figura 11.5). El tratamiento con yeso resultó en considerable aumento de rendimiento, en exceso de aquellos resultantes del tratamiento mas caro que cubrió el suelo con otra capa de suelo. El tratamiento con yeso también mejoró la estructura del suelo, y el suelo de las parcelas tratadas se volvieron mas oscuras en comparación con el tratamiento de control. Además el suelo fue mas fácil de cultivar y no se compactó, agrietó o retuvo agua en la superficie. La aplicación de yeso no se refiere al encalado, pero como el efecto del Ca^{2+} es similar en los suelos encalados, los tratamientos de encalar y enyesar están estrechamente relacionados.

11.3.2 Materiales para Encalado

La Tabla 11.4 muestra los materiales de encalar más importantes. El carbonatos son simplemente piedra caliza o yeso molidos. La incineración del carbonato de Ca a 1100°C resulta en una disociación térmica:



La cal viva se produce de este modo. El óxido de Ca formado (CaO) reacciona rápidamente con el agua formando así el hidróxido de Ca (cal hidratada o apagada).



En contacto con CO_2 éste forma CaCO_3 .



Así cuando la cal hidratada se expone a la atmósfera por un largo período de tiempo se convierte gradualmente a carbonato de Ca por el CO_2 atmosférico.

Tabla 11.4 **Materiales de encalado**

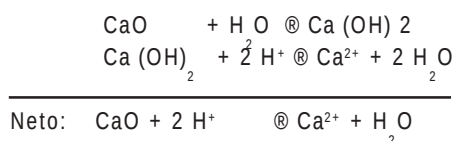
Material	Fórmula	Valor Neutralizador en CaO
Yeso o calcita	CaCO_3	50% CaO
Cal apagada	$\text{Ca}(\text{OH})_2$	70% CaO
Cal viva	CaO	85% CaO

Frecuentemente los materiales de encalar también contienen cantidades sustanciales de Mg así como Ca. Incinerar caliza magnesiana consiste por ejemplo principalmente de CaO y MgO, y contienen más que 5.5% de Mg. La caliza magnesiana molida es una mezcla de CaCO₃ y MgCO₃ con un contenido de 3% de Mg y más. Estos materiales que contienen Mg son utilizados particularmente para encalar suelos ácidos deficientes en Mg.

El valor de un material para encalar depende de su «valor neutralizador», que se expresa en función de su equivalentes en CaO. 100 kg de CaCO₃ tiene el mismo efecto neutralizador que 56 kg de CaO. Así el valor neutralizador de 100 kg CaCO₃ es 56, mientras que 100 kg Ca(OH)₂ tiene un valor neutralizar de 76. Como el valor neutralizador está relacionado con la cantidad presente de carbonatos o óxidos en el material de encalar, el MgCO₃ o MgO también contribuyen a la eficiencia neutralizadora. Generalmente todos los óxidos, carbonatos, y hasta silicatos son alcalinos en su reacción. Por esta razón los silicatos de Ca presente en las escorias básicas y los sinterfosfatos (ver punto 9.3.2) tiene un efecto neutralizador y son así de alguna importancia en el control del pH del suelo. En experimentos de campo a largo plazo Schmitt y Brauer (1969) encontraron, que en parcelas suministradas regularmente con el escorias básicas, el pH fue apenas ligeramente disminuido, mientras que en las parcelas tratadas con cantidades equivalentes de otro fertilizantes fosfatado el pH del suelo disminuyó desde 6.5 a 5.4 en un período de diez años. Resultados similares han sido obtenidos por Roscoe (1960). Algunos productos de desecho también son utilizados como materiales para encalar. Estos son principalmente carbonatos. Los desechos de las ingenios azucareros tiene un valor neutralizador cercano a 20

11.2.3 Aplicación y reacción de la caliza en el suelo

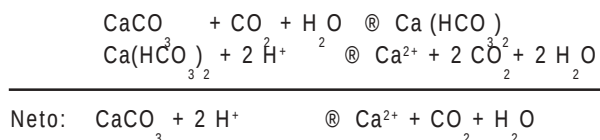
Como ya mencionamos anteriormente el CaO reacciona rápidamente con H₂O, formando hidróxido de Ca que neutraliza directamente el H⁺ libre de la solución de suelo.



Debido a la alta solubilidad del CaO o del Ca(OH)₂ estos compuestos actúan rápidamente en comparación con el CaCO₃. Así cuando se requiera un rápido cambio en el pH del suelo, o donde las reacciones del suelo sean lentas, como en los suelos fríos y húmedos, la aplicación de CaO o cal apagada (Ca(OH)₂) está recomendada. El CaCO₃ reacciona más lentamente. Bajo condiciones ácidas fuertes se disuelve relativamente rápido neutralizando el H⁺ del suelo.



Bajo condiciones debilmente ácidas o neutras la presencia de CO₂ favorece la disolución del CaCO₃ formando bicarbonato de Ca que a su vez neutraliza el H⁺ del suelo:



Los silicatos de Ca en las escorias básicas y sinter fosfatos son aún más lentos que CaCO_3 en su reacción neutralizadora



La tasa de disolución de los materiales de encalar también depende del tamaño de partículas. Material finamente molidos reaccionan más rápidamente que los materiales gruesos debido a su mayor área superficial (Barrows et al, 1968).

Generalmente las tasas de aplicación de los materiales de encalar están en el orden de 3 a 4 de CaO t ó 4 a 6 de CaCO_3 ha^{-1} , suministrado sobre la base de un ciclo de 3 a 5 años. Las cantidades requeridas no solo dependen del pH (acidez actual) sino también de los coloides del suelo (acidez potencial). Esta relación entre la cantidad de caliza requerida para obtener un nivel dado de pH en diferentes suelos se muestra en la Figura 11.6 (Peech, 1961). Es evidente que para corregir el pH de suelos ácidos mas pesados (alta capacidad de intercambio catiónico = CEC) tienen que aplicarse cantidades de caliza particularmente altas.

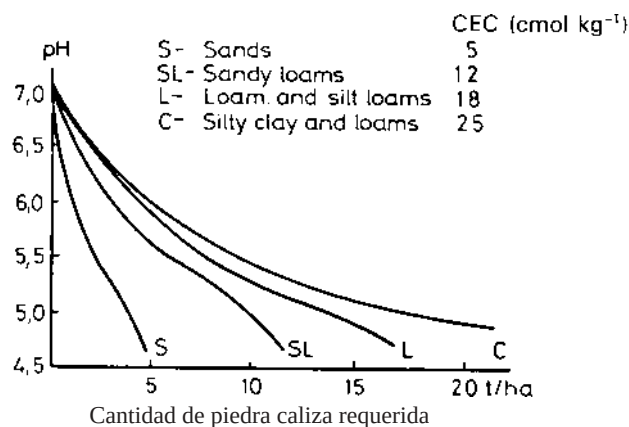
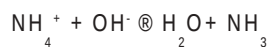


Figura 11.7 Relación entre la cantidad de piedra caliza requerida y el aumento de pH en varias clases de suelo (Peech, 1961).

La cal puede aplicarse en cualquier momento del año siempre y cuando la humedad del suelo permita que el suelo se pueda trabajar. La cal no debería aplicarse con fertilizantes que contengan NH_4^+ , dado que el cambio de pH convierte el NH_4^+ a NH_3 que se pierde parcialmente por volatilización.



Las clases y tipos de suelos difieren en el nivel óptimo de pH a que deberían cultivarse (ver punto 2.2.5). A medida que aumenta el contenido de arcilla del suelo, el pH óptimo también aumenta.

Aumentar el pH de los suelos ácidos también es un medio de ofrecer condiciones más apropiadas para las bacterias del suelo. Estas pueden influir diversos procesos como la fijación del N microbiano, denitrificación del NO_3^- y mineralización del N orgánico del suelo. Kuntze y Bartels (1975) reportaron que un pH de suelo demasiado bajo resultó en deficiencias de N del forraje como resultado de inhibir la mineralización de N de la materia orgánica en suelos de turba. Un cambio de pH que lo aleje de las condiciones ácidas es acompañado frecuentemente por una mayor tasa de descomposi-

ción de materia orgánica del suelo por microorganismos. En suelos arenosos, la materia orgánica juega un papel esencial en la retención hídrica. Por esta razón el pH de estos suelos no debería ser demasiado alto, para evitar una excesiva descomposición de la materia orgánica. El pH del suelo tiene también una pronunciada influencia en la disponibilidad de diversos nutrientes de suelo (ver punto 2.2.5).

El encalado juega no solo un rol en el mejoramiento de las tierras agrícolas, sino también tiene su importancia en la recuperación de tierras abandonadas desperdicio. Davison y Jefferies (1966) al experimentar con materiales de desecho en la recuperación de terrenos adyacentes a una mina de carbón encontraron que el encalado en combinación con la aplicación de fertilizante resultó en respuestas muy altas del crecimiento de *Agrostis tenuis*. Los autores sostienen que el aumento de pH realzó la fijación de metales pesados que ocurrían en exceso en el material de desecho y que eran fitotóxicos bajo condiciones de pH bajos.

Lectura General

BANGERTH, F.: Calcium-related physiological disorders of plants. Ann. Rev. Phytopathology 17, 97-122 (1979).

BÜRSTRÖM, H.G.: Calcium and plant growth. Biol. Rev. 43, 287-316 (1968).

CHAPMAN, H.D.: Calcium. In: CHAPMAN, H.D. (ed.): Diagnostic Criteria for Plants and Soils. p. 65-92. University of California, Division of Agricultural Sciences, 1966

FOY, C.D.: Effect of calcium availability on plant growth, In: CARSON, E.W. (ed.): The Plant Root and its Environment, p. 565-600. University Press of Virginia, Charlottesville, U.S.A., 1974.

HANSON, J. B.: The function of calcium in plant nutrition. Ad. Plant Nutrition (P. B. TINKER and A. LÄUCHLI, Eds.) p. 149-208, Praeger, 1984.

HAYNES, R. J.: Effect of liming on phosphate availability in acid soils. Plant and Soil 68, 289-308 (1982).

HEPLER, P. K. and WAYNE, R. O.: Calcium and plant development. Ann. Rev. Plant Physiol. 36, 397-439 (1985).

KIRKBY, E. A. and PILBEAM, D. J.: Calcium as a plant nutrient. Plant, Cell and Environment 7, 397-405 (1984).

KLEE, C.B., CROUCH, T.H. and RICHMAN, P. G.: Calmodulin. Ann. Rev. Biochem. 49, 489-515 (1980).

LONERAGAN, J. F., ROWLAND, I. C., ROBSON, A. D. and SNOWBALL, K.: The calcium nutrition of plants. Proc. 11th Int. Grasslands Congr. (Surfers Paradise Aust.), p. 358-367 (1970).

LONERAGAN, J. F. and SNOWBALL, K.: Calcium requirements of plants. Aust. J. Agric. Res. 20, 465-478 (1969).

MARSCHNER, H.: Calcium nutrition of higher plants. Neth. J. Agric. Sci. 22, 275-282 (1974).

- MARSCHNER, H.: General introduction into the mineral nutrition of plants. In: <<Inorganic Plant Nutrition>> Encycl. Plant Physiol. Vol. 15A (A. LÄUCHLI and R. L. BIELESKI, Eds) p. 5-60. Springer, New York, 1983.
- MAYNARD, D. N.: Nutritional disorders of vegetable crops: A review. Journal of Plant Nutrition, 1, 1-23 (1979).
- SHEAR, C.B. (ed.): International symposium on calcium nutrition of economic crops. In: Comm. in Soil Sci and Plant Analysis 10, 1-501 (1979).
- SIMON, E.W.: The symptoms of calcium deficiency in plants. New Phytol. 80, 1-15 (1978).
- WYN JONES, R. G. and LUNT, O. R.: The function of calcium in plants. Bot. Rev. 33, 407-426 (1967)..

MAGNESIO

12.1 Magnesio del suelo

El contenido de Mg en la mayoría de los suelos está generalmente en el rango de 0.05 % para suelos arenosos y 0.5 % para suelos arcillosos. Niveles más altos se encuentran en suelos arcillosos porque el Mg está presente en minerales ferromagnesianos, relativamente fácil meteorizables como la biotita, serpentina, hornblende y olivina. Además está presente en minerales de arcillas secundarias como clorita, vermiculita, illita y montmorillonita. Algunos suelos contienen Mg como MgCO_3 o dolomita ($\text{CaCO}_3 \cdot \text{MgCO}_3$). Regiones de suelos áridos o semi-áridos pueden contener grandes cantidades de Mg como MgSO_4 .

La distribución del Mg en suelos, puede considerarse de la misma forma que la distribución de K (ver punto 10.1.4), y se dividen en formas no intercambiables, intercambiables y solubles. Estas tres formas están en equilibrio. Por lejos la mayor fracción del Mg en suelo está en forma no intercambiable que incluye todo el Mg de los minerales primarios y la mayor parte del Mg en los minerales secundarios de arcilla. Generalmente esta fracción no se considera de importancia en la liberación directa de Mg a las plantas (Salmon y Arnold, 1963). Recientes evidencias sugieren sin embargo, que el Mg no intercambiable de los suelos puede ser más disponible que el que se creía anteriormente. En los suelos con altos contenidos de minerales de arcillas expandibles tanto el Mg estructural como interlaminaar puede estar disponible para las plantas (Christenson y Doll, 1973), aunque la tasa de liberación de este Mg es baja en comparación con la demanda del cultivo. El Mg intercambiable está generalmente en el orden del 5 % del Mg total y esta fracción junto con la del Mg soluble en agua es la de mayor importancia en el suministro para las plantas. El Mg intercambiable constituye normalmente desde el 4 al 20 % de la capacidad de intercambio catiónica. Normalmente es considerablemente menor que el Ca, que está en el orden del 80 %, y más alto que el K, que puede estar cerca del 4 % (ver punto 2.2.2). El magnesio en la solución de suelo, al igual que el Ca^{2+} , se presenta en concentraciones bastante altas,

Magnesio 425

frecuentemente entre 2 y 5 mM, aunque los niveles pueden variar considerablemente, habiéndose informado de valores entre 0.2 a 150 mM (ver punto 2.3.4). Algo del Mg se encuentra asociado a la materia orgánica del suelo, pero esta fracción es generalmente pequeña y menor al 1 % Mg total del suelo.

El magnesio al igual que el Ca^{2+} se lixivia con relativa facilidad habiéndose observado cantidades del orden de 2 a 30 kg de Mg/ha/año (ver punto 6.1.3). La tasa de remoción depende considerablemente de la cantidad de minerales del suelo que contienen Mg, su tasa de meteorización, y la intensidad de lixiviación, así como el Mg absorbido por plantas. En muchos suelos la liberación de Mg^{2+} por meteorización es capaz de balancear la remoción por lixiviación. Frecuentemente en suelos arenosos las pérdidas por lixiviación son predominantes. En tales suelos el subsuelo con frecuencia contiene niveles más altos de Mg que en la parte superior del perfil. En una observación de 63 perfiles sin cultivar en Suecia Willabder (1958) encontró un promedio de saturación con Mg de la capacidad de intercambio en las capas superiores de suelo (0 a 20 cm) de 17 % (pH 5.4) mientras que en el subsuelo (40 a 50 cm) encontró un 29 % (pH 5.8).

El nivel de Mg en los suelos depende en gran parte del tipo de suelo. Los suelos altamente lixiviados y meteorizados como los podzoles y suelos lateríticos poseen generalmente bajos contenidos de Mg. Por otra parte los suelos formados en sitios deprimidos, donde la infiltración de nutrientes produjo una acumulación como en los suelos de pantano o suelos gleyzados, tienden a tener altos contenidos de Mg. Lo mismo se aplica a suelos que son apenas ligeramente lixiviados como los solonchak y solonetz, donde en general aparece MgSO_4 . El material parenteral juega también un importante papel, y en general los suelos desarrollados a partir de rocas ricas en Mg, como el basalto, peridotita y dolomita, suministran mas Mg. En un estudio de 55 suelos del Norte de Alemania Schroeder y Zahirolislam (1963) encontraron que el Mg total disminuía desde 0.5% en suelos de pantano a 0.05% en podzoles en el siguiente orden: Suelos de pantano > Suelos Castaños Limosos > Suelos Castaños Arenosos > Suelos de Castaños Podzólicos > Podzoles. Los suelos formados en serpentina tienen altos contenidos de Mg. Tales suelos tienen una baja relación Ca/Mg en el complejo de intercambio, pudiendo ocurrir deficiencias de Ca en la vegetación que crece en ella. La situación es complicada, sin embargo, debida a que pueden presentarse niveles altos de metales pesados tóxicos especialmente Ni y Cr. Además los suelos son frecuentemente deficientes en macronutrientes. Los suelos de serpentina han sido discutidos por Krause (1958) y Epstein (1972). El comportamiento del magnesio en los suelos así como su participación en la nutrición de las plantas ha sido considerado recientemente por Kirkby y Mengel (1976).

12.2 Fisiología del Magnesio

12.2.1 Absorción y translocación

El Magnesio se absorbe por las plantas por lo general en cantidades más bajas que el Ca^{2+} o K^+ . El contenido de Mg en los tejidos vegetales está generalmente en el orden de 0.5% de la materia seca. La pobre habilidad de las raíces para absorber Mg^{2+} en relación al K no esta probablemente

restringida al tejido radicular sino que se observa en otras partes de las plantas. La razón de este comportamiento no es clara. Puede especularse que el bajo potencial de absorción refleja la falta de un mecanismo especial de absorción que transporte el Mg^{2+} a través de la membrana plasma ese transporte es pasivo mediado por las ionóforas ver tabla 3.1 donde el Mg se mueve a favor de un gradiente electroquímico. En este transporte la competencia de iones puede jugar un rol principal y la absorción de Mg seriamente afectada por un exceso de otras especies catiónicas especialmente K y NH_4 . Esta competencia puede conducir a una deficiencia de Mg en las plantas. No solo la absorción si no también la translocación de Mg de las raíces a las partes superiores de las plantas puede restringirse por el K⁺ y el Ca (Schimanski 1981). Los nitratos tienen una influencia benéfica en la absorción de Mg^{2+} . Los datos de Grimme et al (1974) también demostraron que pueden aparecer altos contenidos de Mg en plantas suministradas con un bajo nivel de nutrición de K. Estos contenidos de Mg más altos pueden no ser explicados simplemente en función de un «efecto de concentración», resultante de una menor tasa de crecimiento, sino que probablemente se origina directamente de la absorción de Mg realizada a niveles bajos de nutrición potásica. Esta observación está de acuerdo con los hallazgos de Leggett y Gilbert (1969) quienes informaron que el Mg absorbido por la soja y frijoles fue especialmente alto cuando la solución nutritiva estaba libre de K⁺. Observaciones similares han sido también informadas por Hall (1971), que mostró que niveles elevados de Mg en tejidos de tomate generan deficiencias de Ca. El nivel de Mg^{2+} en el medio nutritivo es también importante en la relación a la absorción de Mn. Löhnis (1960) mostró en un grupo de plantas que es posible evitar la aparición de toxicidad de Mn aumentando el nivel de suministro de Mg. Evidencias de una disminución en la absorción de Mn por Mg también ha sido encontrado por Maas et al, (1969). La absorción de magnesio es frecuentemente baja en suelos ácidos. Esto resulta no solo de la baja disponibilidad del Mg asociada con condiciones ácidas sino también relacionada directamente con el bajo nivel de pH. De acuerdo a los experimentos de Grimme (1983) no es tanto la concentración de H⁺ sino mas bien los niveles crecientes de Al lo que deprime la absorción de Mg^{2+} .

Aunque altos niveles de nutrición potásica frecuentemente deprimen la absorción total de Mg, aumentar el suministro de K afecta el contenido de Mg de los diferentes órganos de las plantas en una variable extensión. Puede verse de la Tabla 12.1 que al incrementar el suministro de K redujo considerablemente el contenido de Mg en hojas y raíces de tomate. El contenido de Mg en frutos, sin embargo, aumentó levemente por niveles más altos de K en la solución nutritiva. Esta observación no fue obviamente accidental ya que fue encontrado en seis cosechas de tomates (Viro, 1973). Linser y Herwig (1968) también informaron que al aumentar el suministro de K resultó en un contenido más alto de Mg en semillas de lino. Hallazgos similares han sido informado por Addiscott (1974) para patatas. Es así aparente que el K⁺ promueve la translocación de Mg^{2+} hacia los frutos y tejidos de almacenamiento.

En contraste con el Ca²⁺, el Mg^{2+} es muy móvil en el floema y puede ser translocada desde las hojas maduras a las más jóvenes y ápices (Steucek y Koontz, 1970; Schimansky, 1973). Lo mismo es verdadero para el K⁺. Como los fruto y tejidos de almacenamiento son altamente dependientes del floema para su suministro de minerales, poseen niveles más altos de K y Mg que de Ca (ver Tabla 12.1).

Tabla 12.1 **Efecto del suministro creciente de K en el contenido de cationes de diversos órganos de plantas de tomate** (Viro, 1973).

Tratamiento mM K/l solución	K	Na en % de MS	Ca	Mg
Hojas				
2	0.5	0.40	4.7	0.61
10	3.3	0.19	4.2	0.27
20	4.2	0.18	3.3	0.15
Raíces				
2	0.2	0.36	3.9	0.33
10	2.2	0.25	3.2	0.31
20	2.4	0.13	3.3	0.26
Frutos				
2	1.6	0.10	0.09	0.07
10	2.5	0.07	0.08	0.08
20	2.7	0.06	0.07	0.09

12.2.2 Funciones Bioquímicas

En los tejidos vegetales una alta proporción del total del Mg, frecuentemente mas de un 70 %, es difusible y asociado con aniones inorgánicos y aniones de ácidos orgánicos como el malato y citrato. El magnesio está también asociado con aniones indifusibles incluyendo a aniones como oxalato y pectato (Kirkby y Mengel, 1967). Los granos de cereales contienen Mg como sales de ácido inositol hexafosforico (ácido fítico). El papel más conocido de Mg es su ocurrencia en el centro de la molécula de clorofila (ver Figura 1.4). La fracción del Mg total de la planta asociada con la clorofila, sin embargo, es relativamente pequeña y solo en el orden de 15 a 20 % (Neales (1956). Aún en plantas deficientes en Mg la cantidad no excede el 30% (Michael, 1941). Además su función en la molécula de clorofila, el Mg^{2+} se requiere otros procesos fisiológicos. Un papel principal del Mg^{2+} es actuar como cofactor en casi toda activación de enzimas de procesos de fosforilación. El Magnesio (Mg^{2+}) forma un puente entre la estructura del pirofosfato del ATP o del ADP y la molécula de la enzima (Figura 1.1). De acuerdo con Balke y Hodges (1975) la activación de ATPase por Mg^{2+} es efectuada por esta función de puente. Además de las fosfoquinasas las dehidrogenasas así como la enolase son también activadas por el Mg^{2+} . En estas enzimas, sin embargo, la reacción del Mg no es específica y el Mn^{2+} es con frecuencia el activador más eficiente.

Una reacción clave del Mg^{2+} es la activación de la ribulosa bisfosfato carboxilasa. Como ya se describió en el punto 3.2.3., la luz inicia la importación del Mg^{2+} dentro del estroma del cloroplasto en intercambio con H^+ , ofreciendo así condiciones óptimas para la reacción de carboxilasa. Esta relación está ilustrada en la Figura 12.1 por Walker, (1974). El efecto favorable del Mg^{2+} en la asimilación de CO_2 y procesos relacionados como la producción de azúcar y almidón, son probablemente la consecuencia de la activación de ribulosa bisfosfato carboxilasa descrita. De acuerdo a Barber

(1982) el Mg^{2+} es el catión mas importante que neutraliza los aniones indifusibles de la membrana tilacoide.

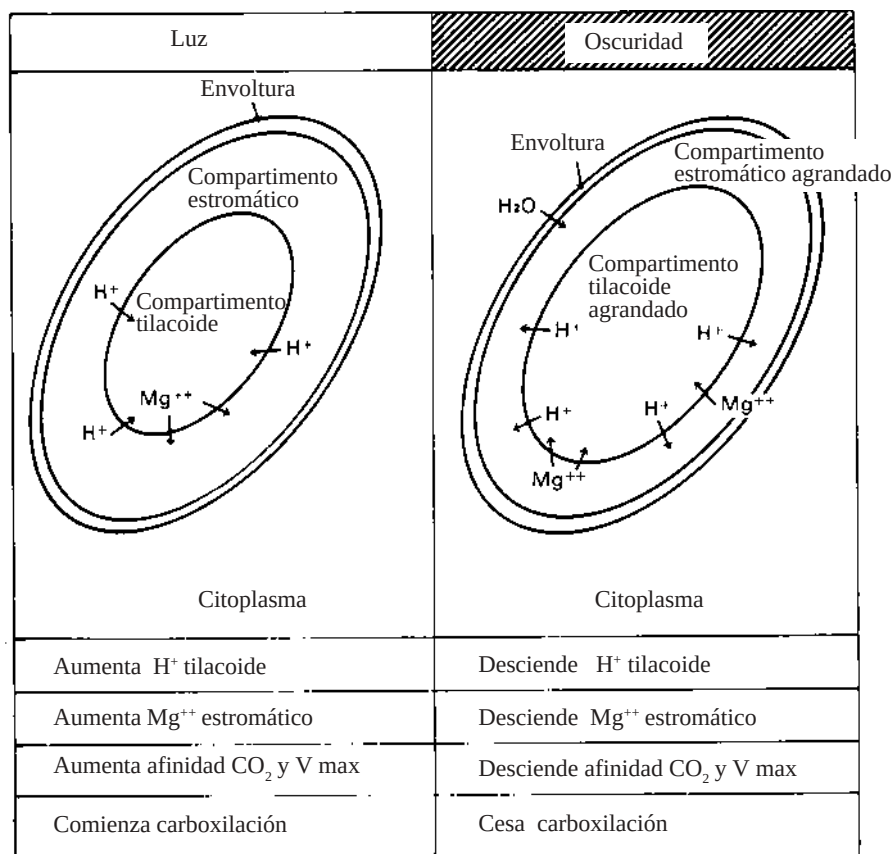


Figura 12.1 Secuencia hipotética de eventos en la activación por la luz y el Mg^{2+} de la RuBP carboxilasa (Walker 1974).

Generalmente cuando las plantas son deficientes en Mg, la proporción de N proteico disminuye y aumentos la del N no proteico (Haeder y Mengel (1969). A partir de esto puede concluirse que la deficiencia de Mg inhibe la síntesis proteica. Esta no resulta de la carencia de síntesis de un aminoácido en particular, como por ejemplo en el caso deficiencia de S (ver punto 8.2.3). El efecto probablemente es provocado por la separación de las ribosomas en sus sub-unidades en ausencia de Mg^{2+} , Watson (1965). El magnesio parece estabilizar las partículas ribosomales en la configuración necesaria para la síntesis proteica y se cree que tiene un efecto estabilizador similar en la matriz del núcleo. De acuerdo con Wunderlich (1978) esto se logra por un efecto de puenteo del Mg^{2+} en los aniones indifusibles vecinos. La transferencia de amino acils del amino acil tRNA a la cadena de polipéptidos también está probablemente activado por el Mg^{2+}

12.2.3 Deficiencia de Magnesio

Los síntomas de deficiencia de magnesio difieren entre las especies de plantas aunque aparecen algunas características generales. Como ya se mencionó el Mg^{2+} es móvil en la planta y la deficiencia comienza siempre en las hojas más maduras, ya que luego se mueve a las hojas más jóvenes. Ocurre un amarillamiento internerval o clorosis y en los casos extremos las áreas se hacen necróticas. La Foto 12.1 muestra síntomas de deficiencia de Mg en una hoja de remolacha azucarera. Esta apariencia es típica de un grupo de varias dicotiledóneas incluyendo uvas, frijoles, patatas y tomates. Frecuentemente en remolacha azucarera la deficiencia puede confundirse con el virus amarillo. Otra característica particular de plantas expuestas a fuerte luz solar es su apariencia general marchita, que recuerda a la deficiencia de K, donde el contenido hídrico de la planta está disturbado (ver punto 10.2.7). Las hojas individuales que padecen deficiencia de Mg, sin embargo, son rígidas y quebradizas, y las venas intercostales están retorcidas. Las hojas deficientes en Mg con frecuencia caen prematuramente. En cereales y monocotiledóneas en general, la apariencia de la deficiencia de Mg es diferente. Como en el caso del dicotiledóneas, el metabolismo de agua y carbohidratos de la planta también está afectado, y la deficiencia comienza en las hojas más maduras. Con los cereales, sin embargo, la base de la primeras hojas muestran pequeñas manchas verde oscuras, de acumulación de clorofila que se destacan contra el color pálido amarillo del resto de la hoja. En etapas más avanzadas de deficiencia, las hojas se ponen más cloróticas y franjeadas. La necrosis ocurre particularmente en las puntas de las hojas. Los síntomas son iguales para el trigo, avena, centeno y también para maíz en las etapas iniciales. A medida que las plantas se desarrollan, las hojas de maíz asumen una apariencia más moteada.



Foto 12.1 Síntomas de deficiencia de Mg en una hoja de remolacha azucarera.

Los efectos de la deficiencia de Mg en cambios ultraestructurales han sido investigado por un número de autores. Las diferencias mas marcadas ocurren en la estructura de los cloroplastos como pudiera esperarse. En *Phaseolus vulgaris* el grana está reducido en número, son irregulares en forma y la compartimentación granal está reducido o ausente. En algunos casos se acumulan granos de almidón (Thomson y Weir, 1962). Chevalier y Huguet (1975) al estudiar el efecto de la deficiencia de Mg en la ultraestructura de cloroplastos de hojas de manzana encontraron que el inadecuado suministro de Mg^{2+} resultó en una deformación de la estructura lamellar. Obviamente el Mg^{2+} se requiere para la estabilización de las tilacoides. Las plantas que sufren de deficiencia de Mg^{2+} son no solo pobres en clorofila, sino que también que disminuye el contenido de carotenoides. Las mitocondrias fueron también afectados por la deficiencia de Mg^{2+} estando subdesarrollado el cristae. Estos síntomas de desorganización ultraestructural preceden a los síntomas visuales de deficiencia de Mg. Las concentraciones *In vivo* de clorofila y así también como las concentraciones de Mg son considerablemente más altas en los cloroplastos que en toda la célula (Hewitt y Smith, 1975). No sorprende por lo tanto que la clorosis sea frecuentemente el primer síntoma de deficiencia de Mg.

En tejidos foliares el valor umbral para la ocurrencia de síntomas de deficiencia está en la región cercana a 2 mg de Mg/g de materia seca, aunque este valor depende de varios factores, incluyendo las especies. Ward y Miller (1969) observaron síntomas de deficiencia de Mg en hojas de tomate cuando el contenido de Mg cayó por debajo de 3 mg Mg/g de materia seca. Plantas inadecuadamente suministradas con Mg^{2+} frecuentemente muestran una demora en el inicio de la fase reproductiva. Una descripción detallada de síntomas de deficiencia en muchos cultivos y el nivel de Mg en diferentes plantas bajo varias condiciones pueden obtenerse de datos de Embleton (1966).

12.3 Magnesio en la Nutrición de Cultivos

12.3.1 Requerimientos de los Cultivos y niveles críticos

Las cantidades de Mg absorbidas por algunos cultivos importantes se muestran en la Tabla 6.2. Para cultivos de campo la absorción promedio está en un orden cercana a 10 a 25 kg de $Mg\ ha^{-1}$ $ha\ año^{-1}$ y en general la absorción de cultivos de raíz es cerca del doble de la de los cereales. La remolacha azucarera, papas, fruto y cultivos de invernáculos son particularmente susceptibles de mostrar deficiencias de Mg. En años recientes la importancia del Mg como fertilizante ha aumentado. Previamente el Mg fue estuvo aplicado inadvertidamente como una impureza junto con los demás fertilizantes. La alta pureza de fertilizantes utilizados hoy día determina que, tal fuente de aplicación de Mg al suelo ya no existe mas. Los mayores rendimientos resultantes de aplicaciones más altas de fertilizantes que no contienen Mg también han resultado en una mayor demanda de Mg a los suelos. Los niveles mas altos de K^+ o de NH_4^+ como ya se mencionó restringen la absorción de Mg^{2+} por plantas. Por estas razones la deficiencia de Mg en los cultivos se está convirtiendo ahora comunes así como las aplicaciones de Mg más frecuentes. Las deficiencias ocurren particularmente en suelos ácidos húmicos altamente lixiviados o en suelos arenosos que han sido aplicadas altas dosis de encañado. En algunos casos las deficiencias de Mg ocurren en suelos altos en K. La importancia del antagonismo iónico en relación a la absorción de Mg ya ha sido destacado. La presencia de altas concentraciones de K , NH_4^+ y Ca^{2+} o combinaciones de estos iones restringe la absorción de Mg^{2+} . En suelos

ácidos el Al soluble se considera que deprime seriamente la absorción de Mg^{2+} (Grimme, 1983) mientras que en suelos calcáreos el mismo efecto se realiza por un exceso de Ca^{2+} soluble. A partir de esta discusión es claro que la presencia y altas concentraciones de H^+ , K^+ y Ca^{2+} en el entorno radicular puede influir considerablemente la absorción del Mg^{2+} por los cultivos. La disponibilidad de magnesio también depende de la humedad del suelo, ya que bajo condiciones de suelos más secos la difusión del Mg^{2+} hacia las raíces pueden ser muy afectada (Grimme, 1973).

Numerosos experimentos se han llevado a cabo para investigar las relaciones de Mg entre el suelo y las plantas bajo condiciones deficientes de Mg. Prince et al. (1947) concluyó que, si el Mg constituye menos que el 6% de la capacidad de intercambio, los cultivos muestran probablemente respuesta a Mg^{2+} . En experimentos con remolacha azucarera Tinker (1967) obtuvo respuestas en suelos con capacidades de intercambio catiónico de 5 a 10 me/100 g suelo cuando contenían menos de 0.2 a 2 me Mg /100 g de suelo (2 a 4% de la capacidad de intercambio o 24 ppm Mg intercambiable). Recientemente se ha informado sobre el mismo cultivo, con base a un relevamiento de 60 experimentos de campo Draycott y Durrant (1971), se ha sugerido un valor límite de 35 ppm de Mg^{2+} intercambiable y 0.4 mg de Mg /g materia seca foliar, como un nivel crítico por encima del cual no se obtienen ninguna respuesta de rendimiento al agregado de fertilizante con Mg. En un artículo publicado por el servicio de asesoría agrícola del Reino Unido, la aplicación de Mg está recomendada para todo cultivo producido en suelos con menos de 25 ppm de Mg intercambiable y para cultivos susceptibles cuando este sea menor de 50 ppm (N.A.A.S., 1968). Anteriormente estos niveles de aplicación de Mg era solo necesarios cuando los niveles de K sean altos, cuando pueda ocurrir hipomagnesemia en animales, o cuando se produzcan cultivos de invernáculos y frutales. Estos hallazgos concuerdan bastante bien con la información reportada en una revisión por Doll y Lucas (1973). Mejores respuestas a los fertilizantes con Mg se han encontrado en general en suelos arenosos. Así Dam Kofoed y Hojmark (1971) informaron que en suelos arenosos en Dinamarca, la remolacha forrajera, coles y patatas todas las respuestas de rendimiento fueron altas con aplicaciones de Mg. El efecto fue menos espectacular en cereales. Deficiencias leves de Mg en cereales durante el crecimiento vegetativo no siempre resulta en reducciones de rendimiento. Disminuciones de rendimientos si ocurren sin embargo cuando los síntomas de deficiencias están presentes en la hoja bandera o hojas espiga (Pissarek (1979). Las relaciones entre el contenido de Mg en brotes de avena al momento de la elongación de la caña y los rendimientos finales de granos e muestran en la figura 12.2

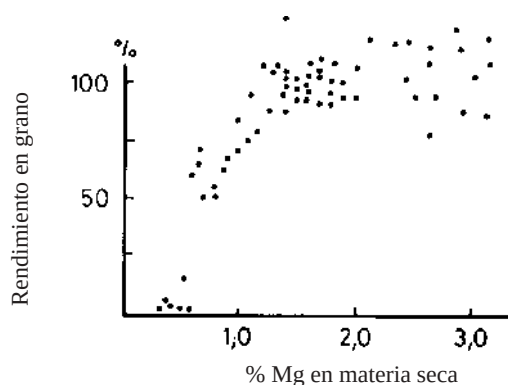


Figura 12.2. Relación entre el rendimiento relativo de grano de avena a la madurez y el contenido de Mg de los brotes al comienzo de la elongación de las caña. (Pissarek, 1979).

Altherr y Evers (1975) aún encontraron respuestas de crecimiento a la fertilización con Mg en abeto, creció en un suelo de arenisca bunter en Alemania. Las deficiencias de magnesio en abeto cultivados en sitios de granitos ácidos y filitas también fue reportado por Zech y Popp (1983). Las acículas necróticas estaban caracterizadas por puntas amarillas. El contenido de Mg de estas acículas amarillas fue de 0.25 a 0.27 mg Mg g⁻¹ de materia seca, teniendo las acículas verdes un contenido mas del doble de Mg. La aplicación de sulfato de potasio y magnesio al suelo resultó en un reverdecimiento de las hojas afectadas. El daño en los árboles forestales, ahora ampliamente distribuido en Europa Central y anteriormente atribuido a la lluvia ácida, aparenta relacionarse al contenido de K así como al de Mg en las acículas de los árboles afectados (Huettl, 1984). Zöttl y Mies (1983) observaron que las acículas de abeto expuestas a la luz eran mas susceptibles al amarillamiento mientras que las hojas creciendo a la sombra permanecían verdes. En las acículas amarillas los cloroplastos estaban severamente dañados. Un análisis de las acículas reveló que las hojas amarillas tenían contenidos significativamente mas bajos de Mg y de Zn mientras que los contenidos de los otros elementos no fue muy afectado (ver tabla 12.2). Los autores sostienen el punto de vista que en las acículas expuestas a la luz del sol, los foto-oxidantes pueden destruir los cloroplastos y la clorofila, que a su vez suponen un incremento en el lixiviado del Mg de las acículas. Los árboles de abeto con acículas amarillas bajas en Mg ocurrían especialmente en suelos bajos en Mg intercambiable. Zöttl y Mies (1983) sugieren que en tales sitios, el Mg lixiviado de las acículas por la lluvia no puede compensarse exitosamente por la absorción de Mg²⁺

Tabla 12.2. **Contenido de algunos elementos en acículas verdes y amarillas de cuatro años de edad de *Picea abies*** (Zöttl y Mies 1983)

	Verdes	Amarillas		Verdes	Amarillas
	mg g ⁻¹ MS			m mg g ⁻¹ MS	
N	10.2	10.0	Mn	515	784
P	2.31	2.45	Fe	99	84
K	8.1	9.6	Zn	40	24*
Ca	3.19	3.39	Cu	2.9	4.4
Mg	0.64	0.22*	Pb	1.53	1.86
S	1.74	1.5	Cd	0.09	0.07

* Diferencias significativas en relación a las acículas verdes.

12.3.2 Fertilizantes de Magnesio

Los principales fertilizantes utilizados de Mg y su contenido aproximado de Mg se muestran en la Tabla 12.2. El magnesio se suministra en la mayoría de los casos como carbonato, óxido o sulfato. En general los fertilizantes a base de sulfato son más rápidamente efectivos que los fertilizantes de carbonato pero también son más caros (Jung y Dressel, 1969). Las aplicaciones de calizas dolomíticas son particularmente útiles en suelos ácidos que necesitan encalarse regularmente. La descomposición de la dolomita también está ayudado por un bajo pH del suelo. En suelos más neutros el MgSO₄ *por ejemplo* la kieserita es más apropiada, particularmente en suelos arables donde se requieren rápidamente altos niveles de Mg.

Tabla 12.2 **Fertilizantes minerales de magnesio**

	% de MgO
Piedra caliza magnesiana (carbonato de Mg)	5-20
Cal viva molida magnesiana (óxido de Mg)	10-33
Kieserita ($\text{MgSO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$)	27
Sal de Epsom ($\text{MgSO}_4 \cdot 7 \text{H}_2\text{O}$)	16
Sulfato de potasio y magnesio ($\text{K}_2\text{SO}_4 \cdot \text{MgSO}_4$)	11
Magnesita (MgCO_3)	45

Las diversas formas de MgSO_4 difieren considerablemente en su solubilidad. Las sales Epsom $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ aunque son más caras, son más solubles que la kieserita ($\text{MgSO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$). Esta tiene un significado práctico. Ya que como lo señala Cooke (1972), mientras que pueden necesitarse 500 kg/ha de MgSO_4 como kieserita aplicada al suelo para evitar la deficiencia de Mg en tomates, el problema puede controlarse por 35 kg/ha en pulverización de sal de Epsom ($\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$) disuelta en 400 l de agua, aplicado varias veces durante el ciclo de cultivo. Fertilizantes que contienen solo pequeños porcentajes de Mg como kainita, escorias básicas y algunos fertilizantes de PK y NPK, son útiles para mantener el nivel de Mg del suelo. En algunos casos donde se sospecha de deficiencia de Mg, son preferidos fertilizantes de Mg de grado más alto (ver Tabla 12.3). Otro fertilizante de Mg no incluido en el grupo de sulfato o carbonato es el fosfato magnésico-amónico. Este es una sal apenas soluble utilizada en horticultura, particularmente en plantas jóvenes valiosas, sensibles a otras formas de tratamiento de Mg. Los valores relativos de los diferentes fertilizantes de Mg, así como el uso de otras fuentes de Mg incluyendo estiércol, escorias básicas y materiales de encalar han sido totalmente discutido por Cooke (1972). Las tasas de aplicación de Mg en suelos arenosos están en el rango de 80 a 160 kg MgO/ha. Estas tasas han resultado en aumentos de rendimiento sustanciales de diversos cultivos de campo sobre suelos arenosos en Dinamarca (Dam Kofoed y Hojmark (1971). Las patatas en particular muestran en general una marcada respuesta al tratamiento de Mg (Jung y Dressel, 1969). La aplicación de Mg también es importante para las pasturas en relación a la nutrición animal. El manejo intensivo de praderas resulta con frecuencia en pasturas con contenidos bajos de Mg disponible, que no satisface la demanda de las vacas de ordeño, resultando que los animales pueden sufrir tetania de la hierba (hipomagnesemia).

Lectura General

EMBLETON, T.W.: Magnesium. In: H.D. CHAPMAN, Diagnostic Criteria for Plants and Soils. (ed.), p. 225-263. Univ. of California, Division of Agricultural Sciences, 1966.

KIRKBY, E. A. and MENGEL, K.: The role of magnesium in plant nutrition. Z. Pflanzener. Bodenk. 209-222 (1976).

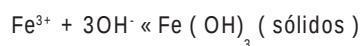
SALMON, R. C.: Magnesium relationships in soils and plants. J. Sci. Food Agric., 14, 605-610 (1963).

HIERRO

13.1 Hierro del Suelo

El hierro comprende cerca de 5% del peso de la corteza terrestre e invariablemente está presente en todos los suelos (ver Tabla 11.1). La mayor parte de Fe del suelo se da generalmente en el estructuras cristalinas de numerosos minerales. Los minerales primarios donde se presenta el Fe se incluyen los silicatos ferromagnesianos, como la olivina, augita, hornblenda y biotita. Estos minerales junto con la micas-biotita constituyen la principal fuente de Fe en las rocas ígneas. Los principales óxidos de Fe que ocurren en muchos suelos incluyen la hematita (Fe_2O_3), ilmenita (FeTiO_3), y magnetita (Fe_3O_4). En las rocas sedimentarias los óxidos de Fe y la siderita (FeCO_3) son en general la forma principal de Fe más común. El hierro puede también estar presente en las estructuras cristalinas de minerales secundarios de los suelos y es un elemento esencial de un gran grupo de minerales de arcilla. A medida que procede la meteorización, el Fe se presenta originalmente en los minerales más fácilmente meteorizables ferromagnéticos primarios, aparece en los minerales de arcillas illíticas. La alta estabilidad de los óxidos primarios de Fe indica que durante la meteorización oxidativa los óxidos de Fe se acumularon como hidróxidos en la fracción arcilla. Así en suelos en una avanzada etapa de meteorización oxidativa como en los lateríticos, predominan en perfil estos óxidos junto con los óxidos de Al y la kaolinita (Oades, 1963). De acuerdo a Chen y Barak (1982) la solubilidad de los óxidos/hidróxidos de Fe disminuye de acuerdo a la siguiente secuencia: $\text{Fe}(\text{OH})_3$ amorfo > $\text{Fe}(\text{OH})_3$ en suelos > g- Fe_2O_3 maghemita > g- FeOOH lepidocrocita > s- Fe_2O_3 hematita > s- FeOOH goetita.

El contenido de Fe soluble en los suelos es extremadamente bajo en comparación con el contenido de Fe total. Las formas inorgánicas solubles incluyen Fe^{3+} , $\text{Fe}(\text{OH})^+$, FeOH^{2+} y Fe^{2+} . En los suelos bien aireados, sin embargo, el Fe^{2+} contribuye poco al Fe inorgánico soluble total, excepto en suelos de pH muy alto. La solubilidad del Fe está controlado en gran parte por la solubilidad de los hidróxidos de (III). Estos aumentan los niveles de Fe^{3+} y su especies hidrolizadas (Lindsay, 1972):

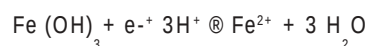


El equilibrio está muy desplazada a favor de la precipitación como $\text{Fe}(\text{OH})_3$ y es altamente dependiente del pH, disminuyendo la actividad del Fe^{3+} al incrementar el pH. A un nivel más alto de pH la actividad del Fe^{3+} en solución disminuye 1000 veces por cada aumento de una unidad de pH. En este rango de alto pH (7-9) se forman $\text{Fe}(\text{OH})_2^+$, $\text{Fe}(\text{OH})_3^0$ y $\text{Fe}(\text{OH})_4^-$. El nivel de solubilidad alcanza un mínimo en el rango de pH entre 7.4 y 8.5 (Lindsay y Schwab, 1982). Los suelos ácidos son así relativamente más altos en Fe inorgánico soluble que en los suelos calcáreos donde los niveles pueden ser extremadamente bajos. Esto bien puede contribuir a la deficiencia de Fe en el crecimiento de los cultivos en estos suelos.

Cuando los suelos se inundan tiene lugar la reducción del Fe^{3+} a Fe^{2+} acompañada por un aumento en solubilidad de Fe. La reducción se produce por el metabolismo anaeróbico bacteriano. Este proceso de reducción del Fe es de particular importancia en los suelos arroceros donde pueden observarse altas concentraciones de Fe^{2+} . Estos niveles pueden con frecuencia producir efectos tóxicos en las plantas de arroz, efecto conocido como bronceado. En los suelos expuestos a condiciones anaeróbicas, la relación de actividades entre Fe^{3+} / Fe^{2+} puede ser un importante parámetro en relación al crecimiento de los cultivos. Esta relación puede ser evaluada midiendo el potencial redox de acuerdo con la ecuación:

$$E = 0.77 + 0.059 \log \frac{a_{\text{Fe}^{3+}}}{a_{\text{Fe}^{2+}}}$$

Bajo condiciones de suelos anaeróbicos son favorecidos los procesos de reducción. Los hidróxidos de Fe aumentan los niveles de Fe^{2+} (Ponnamperuma, 1972) de acuerdo con la ecuación



De esta ecuación es evidente que la reducción de Fe^{3+} a Fe^{2+} está asociada con el consumo de H^+ y consecuentemente con un aumento del pH. El caso inverso se observa cuando aumenta la aireación del suelo, acompañando la oxidación del Fe^{2+} a Fe^{3+} por una caída del pH.

Con frecuencia pueden observarse diferencias en el potencial redox en el mismo perfil. En las capas de suelo más profundas que están menos aireadas, la fracción de Fe^{2+} respecto del Fe soluble total es frecuentemente más alta que en los horizontes superiores. Las observaciones de Wiklander y Hallgren (1949) por ejemplo muestran que hasta una profundidad de 2 m cerca del 90% del Fe soluble se presentaba como Fe^{2+} . El potencial redox generalmente baja desde los horizontes superiores a los más bajos.

Una característica importante de Fe tanto en suelos como plantas es el modo en que forma rápidamente complejos orgánicos o quelatos. En suelos excesivamente lixiviados y pobremente drenados esta propiedad resulta en la movilización del Fe desde los horizontes superiores, re-depositándose más bajo en el perfil. En los suelos podzólicos el Fe aparenta formar complejos de Fe^{2+} con polifenoles, ácidos alifáticos simples y ácidos fúlvicos de la capa ácida superior. Estos complejos facilitan el movimiento del Fe, y pueden ser importantes en el suministro del Fe a las raíces de las

plantas. Una revisión muy útil en relación a los compuestos de Fe en los suelos fue realizada por Oades, (1963).

13.2 Hierro en Fisiología

13.2.1 Absorción y translocación

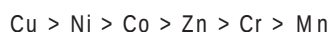
Ahora se acepta que en general el Fe debe reducirse antes que pueda ser absorbido por la célula (Chaney et al. 1972). El hierro en el espacio libre puede estar presente en forma iónica o como quelato. La reducción del quelato de Fe^{III} desestabiliza el complejo y el Fe^{2+} consiguiente puede ser absorbido (Brown, 1978). De acuerdo con Römheld y Marschner (1983) los quelatos de Fe^{III} son reducidos mucho más fácilmente que el FeCl_3 . Estos autores describen el proceso de absorción de Fe como una unión del quelato de Fe al plasmalemma seguido por la reducción del Fe^{III} a Fe^{II} asociado disociando el complejo de quelato. El Fe^{2+} liberado es así absorbido. La tasa de reducción de Fe es dependiente del pH siendo mayor a menores pH. La naturaleza del Fe^{III} reductasa localizada en el plasmalemma tiene no obstante que ser elucidada. De acuerdo con Simmons et al (1984) los equivalentes de reducción requeridos para este proceso son provistos por el NADPH.

Las especies vegetales difieren en su habilidad para utilizar el apenas soluble Fe inorgánico y los quelatos de Fe para asegurar la nutrición férrica. Las llamadas plantas eficientes en la utilización del Fe, son capaces de disminuir el pH del medio nutritivo y de aumentar la capacidad reductora de la superficie radicular bajo condiciones de estrés férrico donde la disponibilidad y absorción del Fe por las raíces aumentan significativamente (Marschner et al. 1974; Brown, 1978). Puede demostrarse en plantas de girasol que los cambios fisiológicos de las raíces bajo estrés férrico están acompañados por típicos cambios morfológicos, como el engrosamiento de las puntas de las raíces debidos a un alargamiento del cortex, división adicional de células rizodermicas y un desarrollo intensificado de los pelos radiculares (Römheld y Marschner, 1979). Estas alteraciones en la estructura radicular de las plantas eficientes en la utilización del Fe están asociadas con el desarrollo de células de transferencia. Tales células que ocurren en la rizodermis son altamente específicas para la absorción de hierro y están involucradas en el aumento de la absorción de hierro durante el estrés férrico (Kramer et al. 1980). Recientes evidencias de Römheld y Marschner (1981) indican que bajo estrés férrico, las reacciones son rítmicas, y asociadas con marcadas fluctuaciones en la tasa de absorción de Fe. Los cambios fisiológicos y morfológicos descritos anteriormente que acompañan al estrés férrico, realzan la disponibilidad de las formas apenas solubles de Fe en el sustrato. Este alivio temporario del estrés férrico en las plantas resulta en un aumento del pH del sustrato (por ejemplo, un flujo neto de OH^- reemplaza el eflujo de H^+) y una disminución en capacidad reductora de la raíz, creando así condiciones para la siguiente secuencia de reacciones de estrés férrico.

En contraste con las plantas eficientes en la utilización de Fe, las ineficientes son principalmente Gramíneas, no demuestran los cambios fisiológicos y morfológicos bajo estrés férrico. Estas especies son por lo menos susceptibles a la clorosis inducida por el enclavado y de acuerdo a Römheld y Marschner (1986) usan una estrategia diferente en la adquisición del Fe. Takagi (1976) reportó que las gramíneas que sufrían deficiencia de Fe acumulan y liberan de las raíces aminoácidos que no forman proteínas. Un grupo de esos aminoácidos ha sido identificado, incluyendo ácido avenico (Fushiya et al 1982) y ácido mugénico (Takagi et al, 1984). Estos ácidos son derivados de la nicotinamida y son capaces de formar compuestos muy estables con Fe^{III} que pueden absorberse

por las raíces. La secreción de estas fotosideróforas, así como su habilidad para movilizar formas apenas solubles de compuestos de Fe en los suelos, es independiente del pH en el rango de pH 4 a 8 (Takagi, 1976). Esta respuesta de las gramíneas a la deficiencia de Fe para sintetizar y liberar compuestos de las raíces, capaces de formar complejos con el Fe que pueden transportarse dentro de las células de la raíz, indica que están muy bien adaptadas para movilizar Fe en suelos calcáreos.

La amplia evidencia que la absorción de Fe es metabólicamente controlada ha sido revisada por Moore (1972). Los resultados de Tiffin (1966) por ejemplo muestran concentraciones de Fe en exudados de tallos decapitados de girasol y de soja, hasta 30 veces mayores que en las soluciones nutritivas. La absorción de Fe es considerablemente influida por otros cationes. Los efectos competitivos en la absorción de hierro han sido observados con Mn^{2+} , Cu^{2+} , Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+ y Zn^{2+} (Lingle et al, 1963). Tales efectos en la absorción puede explicar parcialmente la habilidad de los metales pesados para inducir deficiencias de Fe en un grupo de especies vegetales (Hewitt, 1963). Los metales pesados, en particular Cu y Zn también se conocen por desplazar al Fe de los complejos de quelatos formando los correspondientes quelatos. Esto puede ser una importante limitante de la absorción y uso del Fe, ya sea reduciendo la translocación de los quelatos de Fe a las raíces o dentro de la misma planta por efecto del metal pesado en los centros de actividad fisiológica del Fe. De acuerdo con Dekock (1956) el efecto pernicioso de los metales pesados en la absorción y transporte de Fe en mostaza blanca, es mayor cuanto más alta se la estabilidad relativa de los quelatos de los metales pesados. La extensión de los síntomas de deficiencia de Fe provocados por metales pesados, siguen así la secuencia de estabilidad:



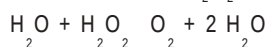
El hierro no es rápidamente móvil entre los diferentes órganos de la planta. Las plantas verdes privadas de Fe pronto se vuelven cloróticas en las partes más jóvenes de la planta mientras que los tejidos más maduros permanecen verdes. Los tejidos más jóvenes son por lo tanto dependientes de un suministro continuo de Fe en el xilema o de una aplicación foliar. La principal forma en que el Fe se transloca en el xilema parece ser citrato férrico (Tiffin, 1972).

13.2.2 Funciones Bioquímicas

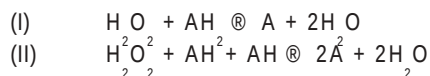
La tendencia del Fe para formar quelatos complejos y sus habilidad para sufrir un cambio de valencia son las dos características más importantes que basan sus numerosos efectos fisiológicos.



La función mejor conocida del Fe es en sistemas enzimáticos donde las haem o haemin funcionan como grupos prostéticos (ver Figura 1.3). Aquí el Fe juega un papel similar al Mg en la estructura de porfirina de la clorofila. Estos sistemas enzimáticos haem incluyen la catalasa, peroxidasa, citocromo oxidasa así como diversos citocromos. El papel preciso de estas enzimas en el metabolismo vegetal no está aún bien entendido. Mucho más se conoce de la función de los citocromos en el transporte de electrones y la participación de la citocromo oxidasa en el paso de terminal en la cadena de respiración. La catalasa efectúa la disociación del H_2O_2 en agua y O_2 como se muestra



La enzima juega un importante rol en los cloroplastos junto con la enzima superóxido dismutasa (SOD) ver punto 16.2.2 y en la fotorespiración y en el camino glicolítico. Las peroxidases son de amplia distribución y catalizan las siguientes reacciones



Hay evidencias que las peroxidases unidas a la pared celular catalizan el segundo tipo de reacción en la polimerización de los fenoles a lignina. Aparentemente la actividad de la peroxidasa es particularmente disminuida en raíces deficientes de Fe. Römheld y Marschner (1981) han informado de un deterioro en formación de las paredes celulares y su lignificación junto con la acumulación de fenólicos en la rizodermis de raíces deficientes en Fe de girasol. Los compuestos fenólicos pueden ser liberados en la solución externa (Olsen et al 1981), y en el caso del ácido cafeico puede causar la quelación y reducción del Fe^{III} inorgánico. Esta reacción es no solo favorecida por la acumulación de fenólicos sino también por un aumento en la capacidad reductora de las raíces que acompaña el deterioro de la síntesis de lignina. El H_2O_2 requerido en esta síntesis es producido por otra peroxidasa que cataliza la oxidación de NADH en la plasmamembrana (Mäder y Füss, 1982). Como la actividad de la peroxidasa disminuye debido a la carencia de Fe, la formación de H_2O_2 es afectada, disminuyendo la tasa de oxidación de NADH en la superficie exterior de la plasmamembrana, permitiendo de ese modo una mayor posibilidad para la reducción de otros sustratos como quelatos de Fe^{III} (Craig y Crane, 1981). La liberación de fenólicos por las raíces de las plantas provee otro mecanismo de respuesta por medio del cual las plantas deficientes pueden adquirir Fe.

Aunque altamente importantes en el metabolismo, los pigmentos haem constituyen solo cerca del 0.1 % del Fe total en las hojas de las planta (Dekock et al. 1960). El Fe restante está almacenado ampliamente como una fosfoproteína férrica llamada fitoferritina. Hyde et al. (1963) han sugerido que la fitoferritina en las hojas representa una reserva de Fe utilizada por los plastidos en desarrollo para las necesidades fotosintéticas. Esto está de acuerdo con Barton (1970), quien observó grandes cantidades de fitoferritina en los cloroplastos confirmando evidencias anteriores que los cloroplastos son ricos en Fe, conteniendo hasta el 80% del Fe total en plantas (Neish, 1939). Así como el Fe haem, las proteínas de sulfuro participan significativamente en la oxidoreducción. Ocurren tanto grupos binucleares Fe-S (2Fe-2S) como tetra-nucleares Fe-S (4Fe-4S). Cada grupo está rodeado por residuos de cisteína asociados a cadenas de polipéptidos (Sandmann y Boger 1983) estos grupos se conocen como ferredoxinas si actuaran exclusivamente como transportadores de electrones y están caracterizadas por un potencial redox altamente negativo (ver punto 3.2.2). El significado de la ferredoxina como sistema redox en fotosíntesis, así como en la reducción de nitratos, reducción de sulfatos y asimilación N_2 ya han sido descritas (ver punto 3.2.2 y Figura 3.19). Las proteínas férricas no haem están ampliamente distribuidas en organismos fotosintéticos y no fotosintéticos.

En plantas verdes hay con frecuencia una buena correlación entre el nivel de suministro de Fe y el contenido de clorofila, teniendo las plantas bien suministradas con Fe, altos contenidos de clorofila (Jacobson y Oertli 1956; Dekock et al. 1960). Esta relación se muestra en la Tabla 13.1. También ilustra la influencia de Fe en la actividad de la catalasa y peroxidasa. Suministrado Fe-59 radioactivo a plantas de tomate que padecían clorosis de Fe, Machold y Scholz (1969) observaron que la distribución de Fe-59 en las hojas correspondieron exactamente a las áreas en que ocurrió el reverdecimiento. Esto se muestra en la Foto 13.1. No sorprende a partir de esta clase de evidencia, que la búsqueda de una posible función del Fe en la formación de clorofila haya recibido considerable atención. El camino

metabólico involucrado en formación de clorofila se muestra en la Figura 13.1. El mismo camino también es operativo en la biosíntesis de haem (Fórmula Figura 1.3). En la deficiencia de Fe se ha observado una disminución en la tasa de condensación de glicina y succinil CoA para formar ácido d-amino-levulinico (ALA), el precursor de las porfirinas (Bogorad 1960; Marsh et al, 1963). Resultados de Miller et al (1982) sostienen el punto de vista que la tasas de formación de ALA está controlada por el Fe. Además Machold y Stephan (1969) reportaron que el Fe es también necesario para el paso oxidativo del coproporfinógeno en la síntesis de clorofila. Esto se ha confirmado por los hallazgos mas recientes de Spiller et al (1982) que suministrando ALA al tejido foliar deficiente de Fe, aumentó la concentración de protoporfirina Mg, mientras que la concentración de clorofila y protoclorofila permanecían bajas en comparación con aquellas con Fe adecuado del tejido foliar del control. Estas observaciones están de acuerdo con los resultados de Pushnik et al (1984) quienes encontraron que las hojas cloróticas de Fe eran muy pobre en proteínas que tenían clorofila. Terry (1980) ha demostrado que en hojas deficientes de Fe la tasa fotosíntesis decrecía por unidad de área pero no por unidad de clorofila, indicando que el aparato fotosintético permanece intacto pero el número de unidades fotosintéticas disminuye. Sus resultados muestran que si bien a medida que la intensidad de la deficiencia de Fe aumentaba, y la clorofila por unidad de área disminuía, el contenido de proteína por unidad de área foliar, volumen de las células foliares y número cloroplastos no eran afectados, pero si disminuían dramáticamente el volumen de cloroplastos y cantidad de proteína por cloroplasto.

Tabla 13.1 **Efecto del suministro de Fe en los contenidos de Fe, de clorofila y en la actividad de las enzimas en hojas de tomate** (Machold, 1968).

Tratamiento	Contenido Fe, HCl soluble	µg/g PF Total	Clorofila cmg/g PW	Activ. Rel. enzima	
				Catalasa	Peroxidasa
Fe adecuado	10.3	18.5	3.52	100	100
Fe Inadecuado	4.3	11.1	0.25	20	56

La posible participación del Fe en el metabolismo proteico ha sido sospechado de los hallazgos de un grupo de autores que observaron que en presencia de deficiencia de Fe, la fracción proteica disminuye simultáneamente con un aumento en el nivel de compuestos orgánicos solubles de N (Bennett 1945; Iljin 1951; Possingham, 1956; Perur et al, 1961). En hojas de árboles frutales deficientes en Fe por ejemplo Iljin (1951), encontró cerca de la mitad del contenidos proteicos de aquellas en hojas saludables. De experimentos de corto plazo en el alga *Euglena gracilis* ahora parece probable que el Fe está implicado directamente en el metabolismo del ácido nucleico. Price et al. (1972) informaron que en algas deficiente en Fe, los cloroplastos contenían menos de la mitad del RNA y ribosomas de los cloroplasto en los controles no deficientes. Esta fue considerado como una consecuencia directa de una carencia de Fe. El requerimiento inhibitor del Fe en la fijación de N² y la reducción del NO⁻ parecen depender de la influencia de proteínas férricas no haem en el transporte de electrones (Price³, 1968).

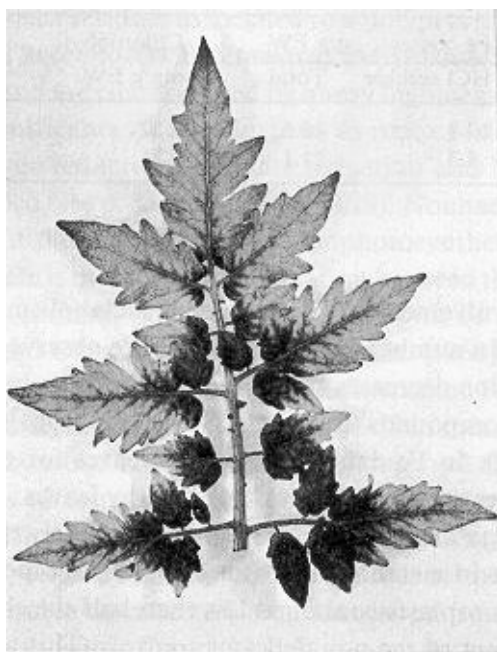
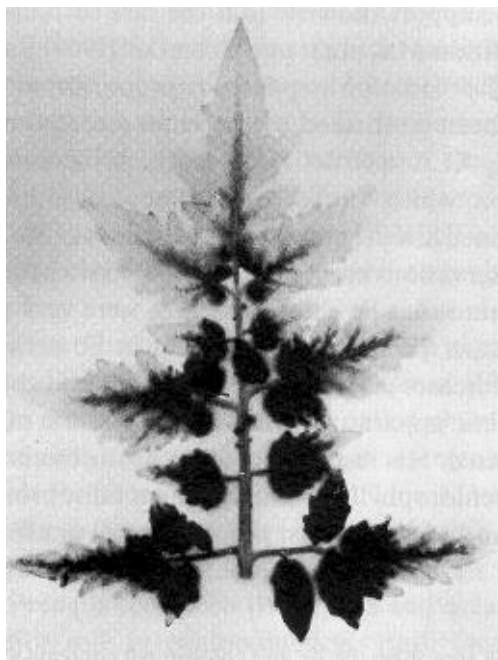


Foto 13.1. Absorción de Fe-59 por una hoja clorótica de tomate. La distribución de Fe-59 en la autoradiografía (arriba) corresponde exactamente al área de la hoja en que ocurrió el reverdecimiento (debajo). (Foto: Machold y Scholz).

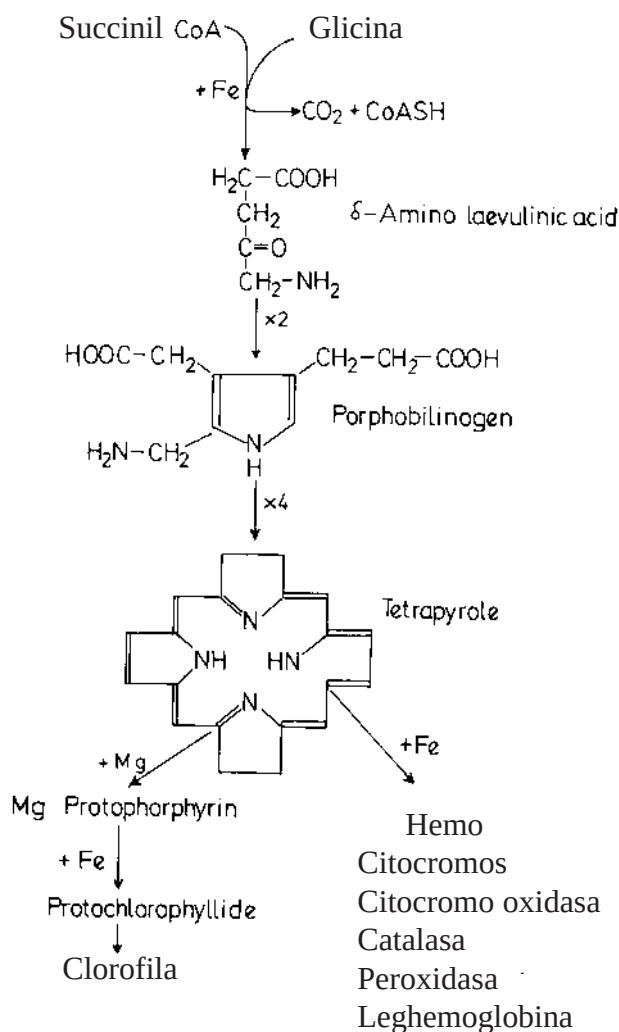


Figura 13.1. Importancia del hierro en la biosíntesis de la clorofila y haem que contienen enzimas.

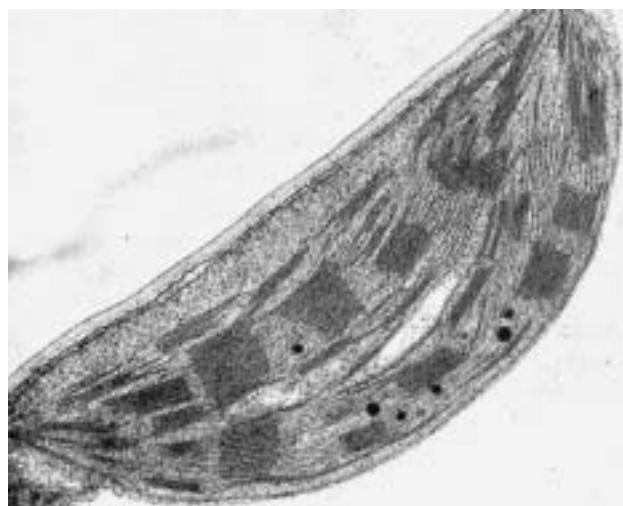
13.2.3 Deficiencia y Toxicidad de Hierro

Las deficiencias de Fe y Mg son similares ya que ambas están caracterizadas por una falla en la producción de clorofila. La deficiencia de hierro, sin embargo, a diferencia de la deficiencia de Mg comienza siempre en las hojas más jóvenes. En muchas especies puede observarse con frecuencia en las hojas recién formadas, un a clorosis intervenal y un patrón reticulado muy fino contrastando marcadamente las nervaduras verdes más oscuras contra un fondo verde amarillento más claro. Con frecuencia las hojas más jóvenes pueden ser completamente blancas y totalmente libres de clorofila.

En las hojas de los cereales la deficiencia se evidencia con barras alternadas amarillas y verdes a lo largo de la hoja. Dado que altas concentraciones de Fe ocurren en los cloroplastos no sorprende que la deficiencia de Fe cause marcados cambios en su ultraestructura. Esto se muestra claramente en microfotografías electrónicas de cloroplastos de hojas de pimientos (Foto 13.2) del trabajo de Hetch-Buchholt y Ortmann. La microfotografía electrónica muestra claramente que en los cloroplastos adecuadamente suministrados con Fe se han formado numerosos tilacoides gran mientras que los cloroplastos deficientes en Fe la grana de tilacoide falta. Spiller y Terry (1980) también han reportado deficiencia de Fe causa un disturbio en la síntesis de las membranas tilacoides y una depresión en la capacidad fotoquímica.

La liberación neta de H^+ de las raíces de las especies de plantas eficientes en la utilización de Fe que padecen de deficiencia de Fe, es un reflejo del cambio en la absorción iónica, desde un exceso normal de aniones sobre la absorción de cationes para la nutrición de NO^- (ver punto 3.1.9), a un exceso de cationes sobre la absorción de aniones (Venkat Raju y Marschner, 1972). Este cambio en la absorción catión-anión resulta en un aumento de la acumulación de aniones orgánicos dentro de la planta. Los principales ácidos acumulados son el málico y cítrico, y los niveles de ambos declinan rápidamente cuando se suministra Fe. Dekock (1981) sostiene el punto de vista que la acumulación del ácido cítrico en tejidos de plantas cloróticas está relacionada con los niveles relativamente bajos de Fe^{2+} los que se presentan en plantas que padecen clorosis de Fe. El Fe^{2+} se requiere para la actividad de la aconitasa, la enzima responsable de la conversión del ácido cítrico en ácido aconítico. Adicionalmente otros caminos, que incluyen la fijación de CO_2 vía PEP carboxilasa, son probablemente responsables de la acumulación de ácidos orgánicos (ver punto 3.1.9). Los niveles altos de ácidos orgánicos probablemente proveen la fuente del eflujo aumentado de H^+ desde las raíces de plantas dicotiledóneas que sufren deficiencia de Fe. En las gramíneas y cereales alimentados con $N-NO_3^-$ hay siempre un considerable exceso de aniones sobre la absorción de cationes, aun cuando las plantas tienen deficiencia de Fe, lo que significa que el eflujo de OH^- o de HCO_3^- está siempre en exceso del eflujo aumentado de H^+ (Landsberg, 1981). Otros caracteres distintivos de los tejidos deficientes de Fe incluyen la acumulación de aminoácidos y de nitratos. La acumulación de nitratos es especialmente indicativa de un desajuste considerable en el metabolismo energético. De acuerdo a Anderson (1984) las hojas cloróticas están caracterizadas por una pobre capacidad de retención de agua.

La toxicidad de hierro es un problema particular en suelos arroceros inundados, ya que desde la inundación en unas pocas semanas puede aumentar el nivel de Fe soluble desde 0.1 ppm a 50 a 100 ppm de Fe (Ponnamperuma, 1978). La toxicidad del hierro en el arroz se conoce como «bronceado». En estos desórdenes las hojas primero se cubren por minúsculas manchas castañas que desarrollan a un color castaño uniforme. Este ocurre con frecuencia en hojas de arroz que contienen concentraciones excesivamente altas, en el rango de 300 a 1000 mg de Fe g^{-1} de peso seco (Ottow, et al, 1983). La toxicidad de hierro se conoce en diversas regiones de cultivo de arroz y especialmente frecuente en suelos pesados (Tanaka et al, 1973) y a menudo está asociada con deficiencia de K^+ . Trollidenier (1973) informó que cuando la nutrición de K^+ es inadecuada, la capacidad de las raíces de arroz para oxidar el Fe^{2+} a Fe^{3+} es afectada.



A



B

Foto 13.2
Cloroplastos de
pimiento (*Capsicum
annum*)
A: Suministro
suficiente de Fe
B. Deficiencia de Fe
Aumento: x 29000
(Foto: Hecht-
Buchholz y
Ortmann)

13.3 El Hierro en la Nutrición de los Cultivos

13.3.1 Disponibilidad de Hierro

El contenido de Fe de los tejidos de plantas verdes es bajo en comparación con los macronutrientes y generalmente en el orden cercano a 100 ppm en la materia seca. En granos de cereal, tubérculos y raíces es con frecuencia considerablemente más bajo. El total de Fe en el suelo es siempre en gran exceso a los requerimientos del cultivo. De acuerdo con Lindsay (1974) la mayor parte de los cultivos agrícolas requieren menos de 0.5 ppm en el suelo en la capa arable, mientras que el nivel de Fe total es cercano al 2% o 20.000 ppm en el suelo. Cualquier problema de suministro de Fe a los cultivos de suelo es por lo tanto siempre de disponibilidad.

La solubilidad del Fe inorgánico es altamente dependiente del pH del suelo. La influencia del pH en las solubilidades del Fe^{2+} , Fe^{3+} y del Fe soluble total en equilibrio con los óxidos de Fe se muestra en la Figura 13.2. Lindsay (1974) ha estimado que para permitir el transporte suficiente de Fe por flujo de masa a las raíces, la solubilidad total debería ser al menos 10^{-6} M. Como puede verse en la Figura 13.2 este nivel de Fe inorgánico soluble se logra solo a pH 3, y al aumentar el pH apenas a 4, solo 1% de la demanda de Fe puede obtenerse. A niveles de pH normales de suelo aun considerando la contribucion por difusión (O'Connor et al, 1971) los niveles de Fe inorgánico están muy por debajo de los requerimientos de las plantas. Parece por lo tanto que para el crecimiento de las plantas en el suelo, la formación de complejos orgánicos de Fe soluble, principalmente quelatos, tiene que jugar un importante papel en el suministro de Fe. Se acepta generalmente ahora que las sideróforas juegan un importante papel son las moléculas inorgánicas mas importantes que se complejan con el fe y lo vuelven disponibles para las platas y microorganismos. De acuerdo a Raymond (1977) los microorganismos que sufren deficiencia de Fe son capaces de excretar tales sideróforas que se complejan con el Fe menos disponible del medio. Las sideróforas tiene principalmente ácido hidroxámico, y una formula general



El ferricromo puede describirse como el prototipo de las sideróforas (Powell et al, 1983). Esta molécula compleja el Fe con tres ácidos hidroxámicos. La molécula en un todo es un ciclohexapéptido que contiene tres ornitinas, dos serinas y un residuo de glicina. Powell et al (1983) suponen que las sideróforas naturales en el suelo tienen una estructura similar a la del ferricromo. El mecanismo por el cual las sideróforas (quelatan) puede operar en el suelo se muestra en la figura 3 (Lindsay, 1974). El complejo ferrico difunde desde la célula de la raíz donde se absorbe, dejando una molécula orgánica que re-difunde y moviliza mas Fe desde la fase solida del suelo. Recientes hallazgos de Romheld y Marschner 1986 indican que la fitosideróforas mencionadas en el punto 13.2.1 son del tipo de ácido avénico y probablemente de mayor importancia que los ácidos hidroxámicos en la adquisición de Fe por las

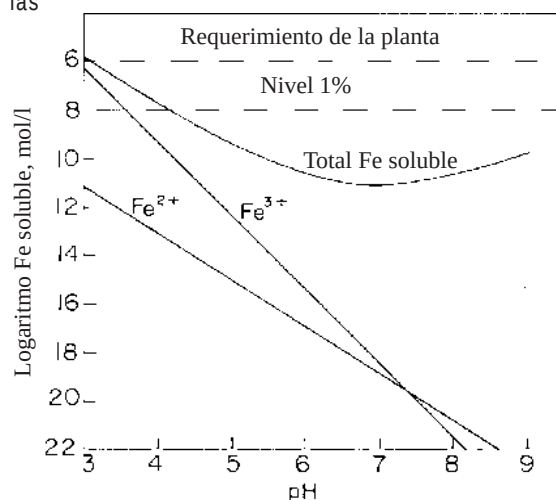


Figura 13.2 Solubilidad de Fe en relación al pH. Las líneas punteadas indican el 100% y el 1% de los requerimientos de las plantas (Lindsay, 1974).

La importancia de las puntas de la raíz en la nutrición de Fe de las plantas ha sido confirmado por recientes investigaciones de Clarkson y Sanderson (1978). Este trabajo ha revelado que solamente las puntas de la raíz y no las partes basales de estas, son capaces de absorber Fe. La zona de contacto entre las raíces y el suelo, de relevancia en la absorción de Fe, es así muy limitada. De acuerdo con estas investigaciones el desarrollo de nuevas puntas de raíz deberían también jugar un papel importante para determinar el potencial de absorción de Fe de las plantas.

No todas las especies son igualmente susceptibles a la clorosis de Fe. La deficiencia de hierro se observa comúnmente en las calcífugas como Azalea, Rhododendron, y zarzamora. Los cultivos comerciales más importantes afectados son los cítricos, árboles frutales deciduos y viñedos. La clorosis de hierro ha sido también encontrado en frijoles, soja, maíz, sorgo, legumbres, arroz y tomates.

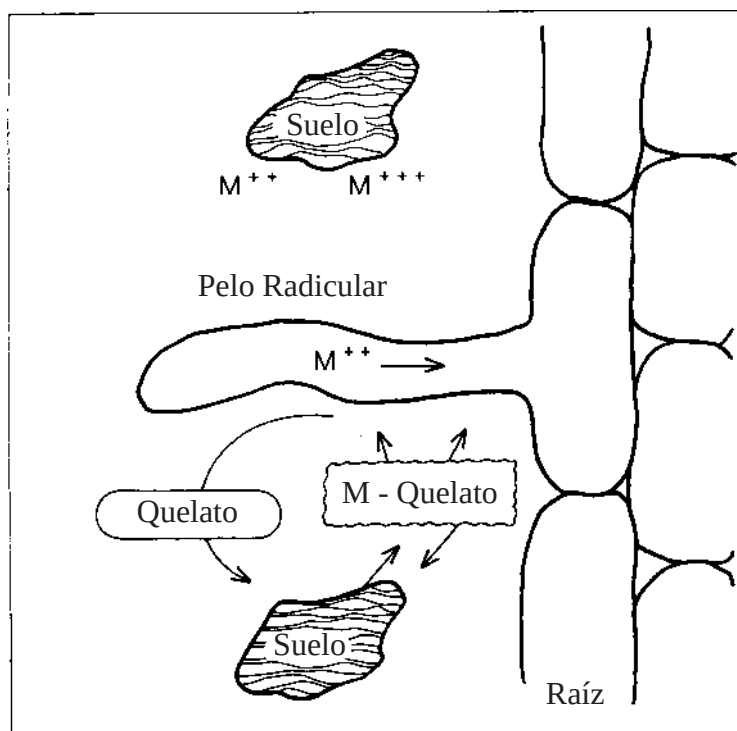


Figura 13.3. Movilización de iones metálicos de suelo por quelatos (Lindsay, 1974).

13.3.2 Clorosis inducida por encalado

La clorosis de hierro puede resultar de una deficiencia absoluta de Fe en el suelo. Tales casos pueden ocurrir en suelos arenosos degradados, pero no son frecuentes. La clorosis de hierro en suelos calcáreos, sin embargo, ocurre frecuentemente. Esta clorosis inducida por el encalado no es provocada por una deficiencia absoluta de Fe. En la mayoría de los casos resulta ni siquiera como resultado de una disponibilidad demasiado baja de Fe en el suelo, sino que es más bien un desorden fisiológico.

Los suelos calcáreos se caracterizan por contener altos contenidos de carbonatos, altas concentraciones de Ca^{2+} en la solución de suelo y por un alto nivel de pH. Todos estos factores de suelo se han citado como causas de la clorosis inducida, sin embargo es claro ahora que ninguno de ellos inducen directamente clorosis de Fe. El factor que más importante causa la clorosis inducida es el HCO_3^- . Este ion afecta la absorción de hierro y su translocación en la planta, como ha sido demostrado³ por Rutland (1971) para Azalea y por Rutland y Bukovac (1971) para Crysanthemum. Esto es evidente de la Tabla 13.2 donde el total de Fe absorbido por Azalea fue escasamente deprimido por el HCO_3^- presente en la solución nutritiva. La translocación de Fe hacia las hojas más jóvenes, sin embargo, fue significativamente afectada. Ahora existen evidencias que la clorosis de Fe frecuentemente encontrada en sitios calcáreos no resulta principalmente debido a una baja disponibilidad de Fe en el suelo, sino mas bien debido a desórdenes fisiológicos inducidos por un exceso de HCO_3^- (Mengel et al, 1979). Se supone que una abundancia de HCO_3^- en el medio radicular resulta en la³ inmovilización del Fe en la planta. Esto se demuestra en la Tabla 13.3. En el tratamiento en que plantas de viña eran cultivadas sin Fe y con carbonatos en la solución nutritiva, se lograron crecimientos normales de las hojas, permaneciendo verdes, aunque el contenido de Fe foliar fue bajo (Tabla 13.3). En el tratamiento con Fe y carbonatos, el crecimiento de las hojas fue afectado, volviéndose cloróticas las hojas más jóvenes, aunque el contenido de Fe era cerca del doble que el contenido de Fe en las hojas del tratamiento sin carbonato (Mengel y Malissiovas, 1981). Los autores interpretaron estos resultados como una consecuencia de la inmovilización del Fe por el HCO_3^- dentro de la planta. Este punto de vista es sostenido por información de Mengel y Bübl (1983) quienes encontraron que el tratamiento con HCO_3^- restringe el transporte de Fe hacia las áreas internervales de las hojas de viña.

Tabla 13.2 **Efecto del HCO_3^- en la solución nutritiva en la absorción y distribución de Fe marcado en Azalea** ³(Rutland, 1971)

	Hojas jóvenes	Hojas viejas cpm	Tallos	Raíces
Sin HCO_3^-	420	70	75	1638
Con HCO_3^-	272 ⁺	87	76	1438

⁺ Diferencia significativa en 5% de nivel

Tabla 13.3 **Efecto del Fe y carbonatos en el rendimiento de hojas de viña, el contenido de Fe en hojas jóvenes y maduras así como en el pH y la concentración de HCO_3^- del medio nutritivo.** (Mengel y Malissiovas (1981).

Tratamiento	Peso seco hojas g	Conc.Fe joven	Conc.Fe madura	MS ppm pH medio	HCO_3^- solución mM
Control, + Fe, sin carbonato	6.6	106	223	5.2	—
Sin Fe, sin carbonato	6.0	82	196	5.0	—
Con Fe, con carbonato	3.0	215 184(+)	250	8.5	15.7

(+) hojas cloróticas

Mengel y Geurtzen (1986) sostienen el punto de vista que la nutrición alcalina, o el suministro de HCO_3^- y NO_3^- , juntos son la principal causa de la clorosis de Fe en los suelos calcáreos. Ambos iones pueden inducir altos niveles de pH en el espacio libre de la raíz y en el tejido foliar y de ese modo restringe la absorción de Fe dentro de la célula. Es posible también que el pH alto en el espacio libre también afecta la reducción del Fe^{III} en el plasmalemma, lo que es un pre requisito para la absorción. Este punto de vista es sostenido por los hallazgos de Bienfait et al, (1982) que la reducción de Fe^{III} es mucho mas deprimida a niveles de pH mayores a 7, pero se necesitan mayores evidencias experimentales. El cambio de una nutrición alcalina a nutrición ácida (Por.ej. por aplicación de NH_4^+ , sin HCO_3^-) indujo a hojas cloróticas de Fe en maíz a un reverdecimiento sin aplicación de Fe.⁴ Otras medidas que deprimen el pH del espacio libre en las hojas, tal como la aplicación de fusicocina o AIA también se encontró que inducía reverdecimiento de hojas cloróticas (Mengel y Geurtzen, 1986).

Se ha mantenido frecuentemente que el fosfato es la principal causa de la clorosis de Fe, (Brown, 1959). Las concentraciones de fosfato en la rizósfera sin embargo, son menores que aquellas que ocurren normalmente en la solución de cultivo (Azabadi y Marschner, 1979), donde la deficiencia de Fe había sido inducida por niveles altos de fosfatos. Debería ser cuidadoso en la interpretación de resultados de solución de cultivos. Aun con concentraciones extremadamente altas de fosfatos Kolesh et al.(1984) fueron incapaces de inducir clorosis de Fe en flores, mientras que esta se logra rápidamente por la aplicación de HCO_3^- .

Parece razonable suponer que en los suelos calcáreos, caracterizado por concentraciones muy bajas de P en la solución de suelo, el fosfato no es un inductor de clorosis de Fe. Esta opinión es sostenido por datos experimentales de Kovance et al (1978), Müllner (1979); Mengel et al.(1984). Altos niveles de P con frecuencia se encuentran en hojas cloróticas de Fe, pero de acuerdo a Mengel et al.(1984) esto ocurre como consecuencia de la deficiencia de Fe y no son la razón de su ocurrencia.

En los suelos calcáreos el HCO_3^- puede acumularse debido al alto nivel de pH y a la disolución de carbonatos de acuerdo con la ecuación:



Las disolución necesita del CO_2 que produce la raíz y la respiración microbiana. Si la aireación y la estructura del suelo son satisfactorias el CO_2 puede escapar del medio edáfico y el HCO_3^- no se acumula. Bajo condiciones de alta humedad, particularmente asociado a una pobre estructura del suelo, el HCO_3^- puede acumularse, llegando a concentraciones tan altas como 400 a 500 ppm. En ese caso la clorosis es probable que ocurra. Esto se ha mostrado para árboles frutales por Boxma (1972) y para cítricos por Kovanci et.al. (1978). Estos hallazgos son consistentes con la observación que la clorosis de Fe es probable que se presente bajo clima lluvioso (Gärtel, 1974), cuando la humedad del suelo es alta y la aireación pobre.

El mejoramiento de la estructura del suelo es por lo tanto una de las medidas más importantes para controlar la clorosis de Fe. En viñedos, el cultivo de especies de raíces profundas (Brassica species) entre las hileras de plantas reducen el peligro de clorosis. La aplicación de estiércoles, sin embargo, es un medio dudoso de corregir la clorosis de Fe, aunque la estructura de suelo

puede mejorarse, la mayor producción de CO_2 en el suelo puede favorecer la formación de HCO_3^- . La clorosis de Fe inducida por encalado puede controlarse principalmente por la aplicación foliar de quelatos de Fe. Fe-EDDHA (Etilen diamin (o - di hidroxifenil acetato) ha demostrado ser un quelato apropiado para este propósito, en contraste con el Fe-EDTA (Etilen diamin tetra acetato) que no es suficientemente estable ver punto 13.3.3). Para un control exitoso frecuentemente es necesaria más de una aplicación. También se han sugerido mezclas de estiércoles con Fe inorgánico (FeSO_4) para control de la clorosis de Fe (Chen y Barak, 1982).

La Foto 13.3 muestra la clorosis de Fe en un viñedo. Las áreas y franjas claras visibles en la fotografía son debidas a las hojas cloróticas. Aún en árboles de bosques (*Pinus silvestris*) la clorosis inducida por encalado se han observado (Zech, 1970; Carter, 1980). Cultivares de una especie determinada también puede diferir considerablemente en su susceptibilidad a la clorosis de Fe. Esta se ha demostrado en soja, maíz y tomate (Brown et al, 1972) así también como en uvas (Saglio, 1969). Brown, (1963) informó que bajo estrés férrico, los cultivares resistentes en soja liberaron más H^+ de las raíces que los cultivares susceptibles. Resultados análogos han sido encontrados por Malissiovas (1980) en dos cepas de vid. La excreción de H^+ por las raíces fue mayor en los cultivares resistentes. Mengel y Malissiovas (1981) sostienen el punto de vista que esa excreción de H^+ resulta de la neutralización del HCO_3^- en la rizósfera, controlando así la clorosis de Fe.



Foto 13.3 Hierro clorosis en una viña. Las áreas blancas indican las enredaderas con deficiencia de Fe. (Foto: Gärtel).

La clorosis de Fe a veces ocurre en la práctica como resultado de altos niveles de metales pesados en el suelo. El ejemplo mejor conocido es el de Mn. Una alta proporción Mn:Fe en el medio nutritivo resulta en síntomas de deficiencia de Fe. El efecto no parece estar relacionado con la absorción sino mas bien a un desajuste en la actividad enzimática del Fe, aunque el mecanismo exacto no es claro. Se ha sugerido que el Mn puede competir por sitios obligatorios que normalmente están ocupado por el Fe. Anteriormente se aceptaba que la deficiencia de Fe y la toxicidad de Mn y viceversa, pueden identificarse en función del mismo desorden (Somers y Shive, 1942). Evidencias más recientes sugieren diferencias distintivas (Hewitt, 1963); la deficiencia de Fe comienza con un empaldecimiento algo uniforme de las hojas más jóvenes, mientras que en muchas especies la toxicidad de Mn

comienza con la aparición de manchas cloróticas en las hojas mas maduras. En la deficiencia de Mn las áreas internervales de las hojas se vuelven amarillas, mientras que la toxicidad de Fe resulta en un aumento del contenido de pigmentos en toda la hoja. El exceso de otros metales pesados en el suelo incluyendo Cu, Cr, Ni y Zn pueden inducir síntomas aparentemente idénticos a los de la deficiencia de Fe. La relación entre la toxicidad de metales pesados y la clorosis inducida de Fe, han sido revisados completamente por Hewitt, (1963) y por Foy et al, (1978).

13.3.3 Aplicación de Hierro

En el tratamiento de la clorosis de Fe, la adición de sales inorgánico de Fe al suelo no tiene prácticamente efecto ya que el Fe se vuelve rápidamente insoluble como óxido. Aún los tratamientos foliares con sales de hierro no son siempre satisfactorios. Los quelatos de hierro son más efectivos y pueden utilizarse como fertilizante ya sea agregándolo al suelo o como una pulverización foliar. En aplicaciones al suelo, sin embargo, es importante considerar la estabilidad del quelato, particularmente en relación al pH del suelo. A niveles altos de pH, el Ca^{2+} presente en el suelo en altas concentraciones puede desplazar al Fe^{3+} desde los quelatos menos estables resultando en un aumento de los quelatos de Ca y precipitando el Fe como óxido, transformando así el Fe en no disponible. Diferencias en la estabilidad de los quelatos se reflejan en respuestas de las plantas. Lindsay et al, (1967) evaluando la respuesta a diversos quelatos obtuvo los mejores resultados con el Fe EDDHA (etilenediamina (ácido di o-hidroxifenil acetico). Este quelato es estable en todo el rango de pH entre 4 y 10, mientras que la estabilidad del Fe EDTA (ácido etilendiamin tetracético) baja por encima de pH 7, resultando así en menores rendimientos obtenidos del cultivo.

Lamentablemente los quelatos más estables tienden aún a ser demasiado caros para su uso comercial. En citrus, aplicaciones entre 10 y 20 g de Fe por árbol en forma de quelato, han demostrado ser satisfactorias. Las diferentes formas de uso del Fe y métodos utilizados de aplicación para combatir la clorosis de Fe, han sido revisados por Murphy y Walsh, (1972). La aplicación de otros fertilizantes a veces pueden influir indirectamente en el suministro de Fe a las plantas. Los fertilizantes ácidos y particularmente fertilizantes a base de NH_4 pueden disminuir los síntomas de clorosis. Esto puede resultar de un pH más bajo alrededor la zona radicular (Lucas y Knezek, 1972).

Lectura General

BROWN, J. C.: Mechanism of iron uptake by plants. Plant, Cell and Environment 1, 249-257 (1978.)

CHEN, Y. and BARAK, P.: Iron nutrition of plants in calcareous soils. Ad. Agron. 35, 217-240 (1982).

LINDSAY, W.L. and SCHWAB, A.P.: The chemistry of iron and its availability to plants. J. Plant Nutr. 5, 821-840 (1982).

OADES, J.M.: The nature and distribution of iron compounds in soils. Soils and Fertilizers, 26, 69-80 (1963).

- POWELL, P.E., SZANISZLO, P. J., CLINE, G.R. and REID, C.P.P.: Hydroxamate siderophores in the iron nutrition of plants. *J. Plant Nutr.* 5, 653-673 (1982).
- PRICE, C.A.: *Molecular Approaches to Plant Physiology*. McGraw Hill, p. 244-249, 1970.
- RÖMHELD, V. and MARSCHNER, H.: Mobilization of iron in the rhizosphere of different plant species. *Adv. Plant Nutr.* 155-204 (1986).
- SANDMANN, G. and BÖGER, P.: The enzymological function of heavy metals and their role in electron transfer processes of plants. In: << *Inorganic Plant Nutrition*>> *Encycl. Plant Physiol. New Series Vol. 15B* (A. L. ÄUCHLI and R.L. BIELESKI Eds.) p. 563-596. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo, 1983.
- WALLACE, A. et al.: Iron deficiency in plants and its correction. In *Commun. in Soil Sci. And Plant Analysis* 1, 1-127 (1976).
- WALLIHAN, E. E: Iron, In: H.D. CHAPMAN, (ed.). *Diagnostic Criteria for Plants and Soils*, p. 203-217. University of California, Division of Agricultural Sciences, 1966.

MANGANESO

14.1 Manganeso del Suelo

El manganeso ocurre en diversas rocas primarias y en particular en materiales ferromagnéticos. El Mn liberado de estas rocas por meteorización forma un grupo de minerales secundarios siendo los más prominentes la pirolusita (MnO) y la manganita $\text{MnO}(\text{OH})$. Los óxidos de manganeso y Fe frecuentemente ocurren juntos en nódulos y capas (panes) férricos. Los niveles totales de Mn pueden diferir considerablemente entre los distintos suelos. De acuerdo con Swaine (1955) contenidos de Mn entre 200 y 3000 ppm son comunes. Las fracciones de suelo más importantes que tienen Mn son Mn^{2+} y los óxidos de Mn, en que el Mn está presente en forma trivalente o tetravalente. El Mn bivalente es adsorbido por los minerales de arcilla y la materia orgánica y también es la forma de Mn más importante en la solución de suelo. Las relaciones entre el Mn^{2+} y los óxidos de Mn se presentan en la Figura 14.1. El llamado ciclo del Mn en el suelo (Dion y Mann, 1946) muestra que el equilibrio entre las diversas formas de Mn está gobernado por procesos de oxidación-reducción. La fracción más importante en nutrición vegetal es el Mn^{2+} . Además, el Mn fácilmente reducible contribuye al suministro de la planta. Estas fracciones combinadas, Mn^{2+} y Mn fácilmente reducible, son llamados 'Mn activo'. Como el nivel de Mn^{2+} en el suelo depende de las reacciones de oxidación-reducción, todos los factores que influyen en ese proceso inciden en la disponibilidad de Mn. Estos factores incluyen el pH del suelo, contenido de materia orgánica, actividad microbiana y humedad edáfica. Bajo condiciones húmedas, como por ejemplo en suelos arroceros, dominan los procesos de reducción, proveen así un alto nivel de disponibilidad de Mn, que hasta puede resultar en toxicidad de Mn (Tanaka y Yoshida, 1970). Después de la sumergencia y casi paralelamente a la desaparición del O_2 , el nivel del Mn^{2+} soluble se incrementa. En suelos ácidos, con alto contenido en Mn activo, la concentración de Mn^{2+} pueden alcanzar fácilmente niveles tóxicos, mientras en los suelos calcáreos o sodicos, el nivel de Mn no aumenta mucho después de inundado. En estos suelos pueden hasta ocurrir deficiencias de Mn en condiciones de arroz inundado (Randhawa et al. 1978). El efecto de las condiciones anaeróbicas de suelo (inundación) y del encharcamiento en la disponibilidad de Mn, reflejada en el contenido de Mn en alfalfa cultivada se muestra en la Tabla 14.1 (Graven et al., 1965).

Manganeso 453

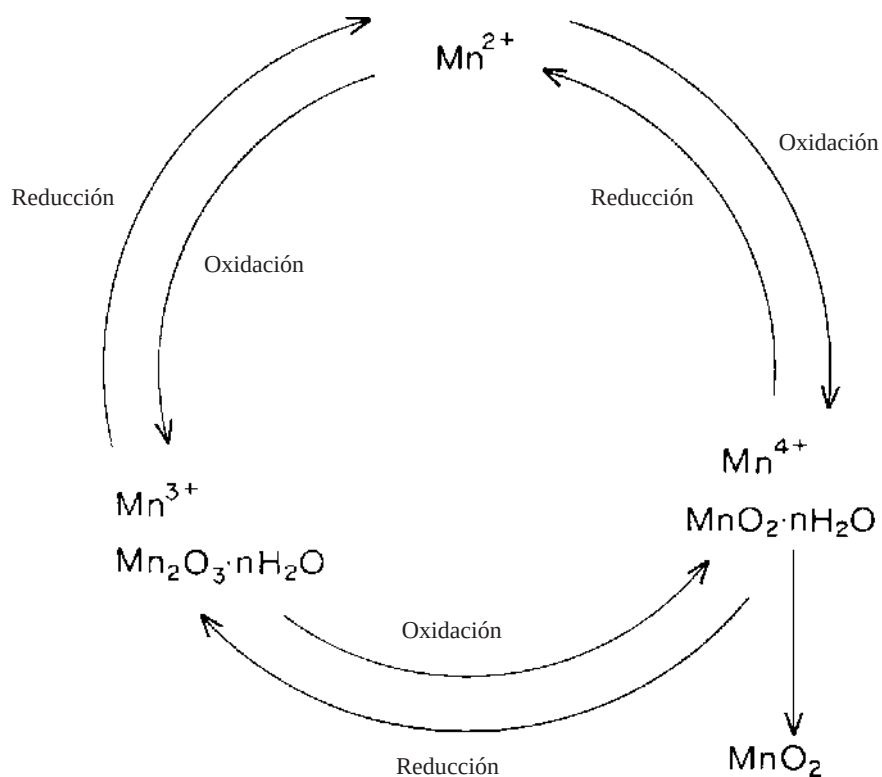


Figura 14.1 Ciclo de oxidación-reducción de Mn en el suelo (Dion y Mann, 1946).

Tabla 14.1 Efecto del encalado y un período de 3 días de inundación en el rednimiento y contenido de Mn en la materia seca en alfalfa (Graven et al, 1965).

Tratamiento g $CaCO_3$ / Maceta	Inundado	Contenido en Mn	
		MS maceta (g)	Mn en MS (ppm)
0	-	3.1	426
0	+	1.2	6067
20	-	5.7	99
20	+	3.0	954

La disponibilidad de manganeso también es más alta en suelos ácidos debido a la mayor solubilidad de compuestos de Mn bajo condiciones de bajo pH. Lindsay (1972) destacó que el Mn^{2+} soluble disminuye 100 % por aumento de una unidad de pH. Bajo condiciones de altos pH, la disponibilidad de Mn puede resultar inadecuada para satisfacer las demandas de la planta. De acuerdo a las investigaciones de Page (1962) el aumento del pH también favorece la producción de complejos de Mn con la materia orgánica del suelo volviendo el Mn menos disponible. Además, la actividad microbiana que influye la oxidación del Mn es dependiente del pH, con un óptimo cercano a 7 (Jones, 1957). La muerte de los microorganismos oxidantes del Mn, como por ejemplo por la esterilización por vapor, resulta en un aumento en la disponibilidad del Mn (Roll-Hansen, 1952). De la discusión anterior se deduce que los suelos con pH altos y elevadas reservas de materia orgánica son particularmente susceptibles a deficiencias de Mn. Es posible entender que el encalado deprime la disponibilidad de Mn (Gisiger y Hasler, 1949; Cottenie y Kiekens, 1974), mientras que la aplicación de fertilizantes fisiológicamente ácidos, como por ejemplo, $(NH_4)_2SO_4$ tiene un efecto beneficioso en la absorción de Mn por las plantas (Kühn, 1962). El Mn bivalente disuelto en la solución de suelo es de importancia directa en la nutrición vegetal. Este Mn^{2+} disuelto está en equilibrio con el Mn^{2+} absorbido por los minerales de arcilla y la materia orgánica. De acuerdo con Geering et al, (1969), el nivel de Mn^{2+} de la solución de suelo de los suelos ácidos y neutros está en el rango de 10^{-6} a 10^{-4} M. Estos investigadores sugieren que en la solución del suelo el Mn se presenta en gran parte como complejos orgánicos. Por otra parte Lindsay (1974) encontró que la afinidad del Mn^{2+} por los quelatos sintéticos es comparativamente baja, y el Mn complejado puede fácilmente reemplazarse por el Zn^{2+} y el Ca^{2+} . Los niveles de Mn en la solución de suelo son considerablemente más altos que los de Cu y Zn. Bajo condiciones muy secas, sales de Mn del suelo pueden deshidratarse irreversiblemente volviéndose así menos disponibles. Al secarse, sin embargo, también puede resultar en la división de las sales dobles de Mn. En este proceso el Mn^{2+} es liberado. El manganeso en forma bivalente es bastante móvil en el suelo y puede lixiviarse. Esto ocurre particularmente en suelos podzólicos ácidos.

La formación de óxidos de Mn en los suelos parecen regular los niveles de Co en la solución de suelo y por lo tanto la disponibilidad de Co para las plantas. De acuerdo a McKenzie (1975), una de las mas importantes propiedades del Co del suelo es su asociación con minerales de óxidos de Mn. La exudación de aniones orgánicos y H^+ por las raíces de las plantas pueden influir considerablemente la solubilidad de los óxidos de Mn como señalaron Godo y Reisenauer (1980). Estos autores sugieren que los quelatos de Mn de los exudados de citrato y malato contribuyen en gran parte a la disponibilidad de Mn. El malato puede aun efectuar la reducción del Mn^{IV} .

14.2 Manganeso en fisiología

14.2. 1 Absorción y translocación

Como observó Collander (1941) cerca de 40 años atrás, la tasa de absorción de Mn difiere considerablemente entre especies vegetales. Generalmente, sin embargo, las tasas de absorción son menores que otras cationes bivalentes (Ca^{2+} , Mg^{2+}). Hay amplias evidencias que la absorción de Mn es mediada metabólicamente (Moore, 1972). En modo similar a otros cationes bivalente, el Mn^{2+} compete con otros cationes. El magnesio en particular deprime la absorción de Mn (Löhnis 1960; Maas et al, 1969). El encalado también reduce la absorción no solo por el efecto directo del Ca^{2+} en la solución de suelo, sino también como resultado del aumento de pH.

Manganeso 455

En su comportamiento químico, el Mn posee tanto propiedades de cationes alcalinos (Mg^{2+} Ca^{2+}) como de metales pesados (Zn, Fe). Por lo tanto no sorprende que estos iones afectan la absorción y translocación del Mn en la planta (Hewitt, 1948). Por otra parte el Mn^{2+} también puede deprimir la absorción de otros cationes. La figura 14.2 muestra un ejemplo, donde al incrementar el suministro de Mn reduce el contenido de Fe en plantas de soja (Somers y Shive, 1942). La reducción fue muy marcada particularmente donde se aplicó un alto nivel de Fe (3 ppm).

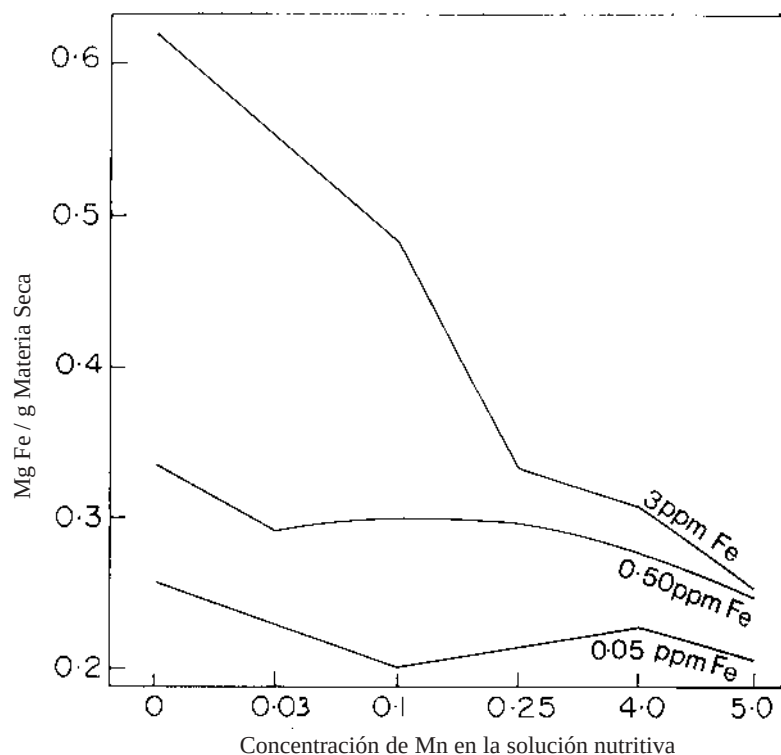


Figura 14.2. Efecto del aumento de la concentración de Mn en la solución nutritiva sobre el contenido de Fe en plantas de soja alimentada con tres niveles de Fe (Somers y Shive, 1942)

Sideris y Young (1949) encontraron que plantas suministradas con $N-NH_4$ absorbieron menores cantidades de Mn^{2+} que plantas alimentadas con $N-NO_3$. Este resultado, sin embargo, probablemente sea responsable de un efecto mas general de diferentes fuentes de N en el balance catión-anión durante el proceso de absorción (ver punto 3.1.9) antes que por una competencia específica entre la absorción del NH_4^+ y el Mn^{2+} . De acuerdo con Wittwer y Teubner (1959), el Mn es relativamente inmóvil en la planta. Aún no es claro si puede ser translocado en el floema en alguna cantidad. Tiffin (1972) estudió la translocación de un número de metales pesados en tomates. Exámenes electroforéticos de exudados encontraron que el Mn migraba hacia el cátodo. Aparentando así que el Mn se transporta principalmente como Mn^{2+} y no como un complejo orgánico. Por otra parte observaciones similares han sido realizadas en extractos de ryegrass por Bremer y Knight (1970). El manganeso se transloca preferentemente hacia los tejidos meristemáticos. Los órganos jóvenes de la planta son así en general ricos en Mn (Amberger, 1973). En experimentos de cultivos en solución, Williams y Vlamis, (1957) encontraron que el agregado de si mejoró la distribución de Mn en plantas de cebada.

14.2.2 Funciones bioquímicas

En sus funciones bioquímicas el Mn^{2+} se semeja al Mg^{2+} . Las dos especies iónicas enlazan el ATP con el complejo de enzimas (fosfoquinasas y fosfotransferasas). De acuerdo con Lehninger, (1975), sin embargo, el enlace formado por el Mn^{2+} difiere ligeramente de que forma el Mg^{2+} . Las decarboxilasas y dehidrogenasas del ciclo del TCA también son activado por el Mn^{2+} , aunque aparentemente en la mayoría de los casos el Mn^{2+} no es específico para estas enzimas y puede ser sustituido por el Mg^{2+} .

Si el Mn^{2+} o el Mg^{2+} activan estas enzimas en vivo es aún materia de especulación ya que la concentración celular del Mg^{2+} es normalmente en el orden de 50 a 100 veces mayor que la del Mn^{2+} (Clarkson y Hanson 1980). Para que el Mn^{2+} sea efectivo tiene por lo tanto utilizarse preferentemente como ocurre en la activación de RNA polimerasa del cloroplasto. La activación se produce ya sea por el Mn^{2+} o el Mg^{2+} pero a bajas concentraciones (1 mM o menos) el Mn^{2+} es mucho más efectivo (Ness y Woolhouse, 1980). Una característica de los tejidos deficientes de Mn es el aumento que ocurre en la actividad de la peroxidasa en contraste con la catalasa que no es afectada (Bar-Akiva y Lavon, 1967). Esta actividad aumentada de la peroxidasa está asociada probablemente con las actividades altas de AIA oxidasa que se encuentran en las plantas deficientes en Mn (Morgan et al. 1976). De acuerdo con Rao et al, (1982), las peroxidasas son las participantes mas importante del sistema de oxidación del AIA.

Existen solamente unas pocas que contienen Mn. Una superóxido dismutasa (SOD) que contiene un átomo de Mn por enzima ha sido aislado de hojas de guisante y aparenta estar ampliamente distribuido (Sevilla et al. 1980). En común con los mas ubicuos Cu-Zn más ubicuo juega un papel esencial al permitir a los organismos aeróbicos sobrevivir en presencia de oxígeno (ver punto 16.2.2).

El rol mejor documentado del Mn en las plantas verdes es partición del agua y O_2 sistema de evolución en la fotosíntesis, la llamada reacción de Hill. Ha sido confirmado que el Mn es requerido tanto por plantas superiores como inferiores, ya que parece que la mangano-proteína cataliza la evolución del O_2 (Cheniae y Martin, 1970). Este complejo fuertemente unido de Mn aun no ha sido aislado y su estructura es desconocida. La reacción ha sido señalada por Edwards y Walker (1983) como se muestra en Figura 14.3 con un mínimo requerimiento de 4 átomos de Mn en cada centro de reacción del fotosistema II (por ej. Pigmento 682).

A partir de este esquema sigue que cuando el Mn es deficiente la cadena de transporte de electrones en la reacción de luz es disturbado seriamente. A su vez otras reacciones incluyendo la fotofosforilación y la reducción del CO_2 , nitritos y sulfatos son afectado negativamente. Cuando la reducción de NO_2 es afectada, el NO_2 acumulado puede ejercer un control de retroalimentación en la actividad reductasa² del NO_2 de modo que el NO_2 también se acumula. Esta es una razón por qué la acumulación de NO_3 es a veces observado en plantas deficientes de Mn.

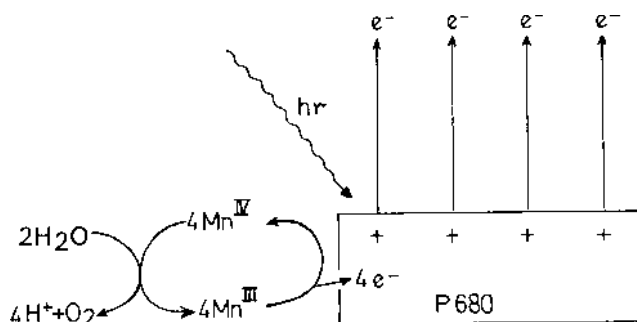


Figura 14.3. La acción de la proteína de Mn al particionar el agua, donde dos moléculas de agua liberan una molécula de O_2 y 4H^+ con la donación simultánea de 4e^- , a su vez cada uno cargado positivamente en el hueco P 680 creado por excitación luminosa.

14.2.3 Deficiencia y toxicidad

Los cloroplastos son los orgánulos más sensibles de toda la célula a la deficiencia de Mn (Homann, 1967), ocurriendo la desorganización del sistema lamelar (Possingham et al, 1964). En la plantas entera Bussler (1958) informa que los tejidos que padecen de deficiencia de Mn tiene un pequeño volumen celular, las paredes celulares dominan y el tejido interepidérmico está encogido. La deficiencia de manganeso se asemeja a la deficiencia de Mg, ya que en ambos casos se observan en las hojas clorosis internerval. A diferencia de la deficiencia, sin embargo, los síntomas de deficiencia de Mn son primeramente visibles en las hojas más jóvenes, mientras que en la deficiencia de Mg las hojas más maduras son las primeras afectadas. Los síntomas de deficiencia de manganeso en las dicotiledóneas se caracterizan frecuentemente por manchas amarillas en las hojas. En este aspecto este síndrome difiere de la deficiencia de Fe donde toda la hoja joven se vuelve clorótica. Un típico ejemplo de deficiencia de Mn se presenta en la parte inferior de la foto 14.1, que muestra una deficiencia de Mn en remolacha azucarera. La deficiencia está en una etapa avanzada y solamente el áreas de la nervadura aún está verde. En las monocotiledóneas y particularmente en avena, los síntomas de deficiencia de Mn aparecen en la parte basal de las hojas (Finck, 1956) como manchas grises verdosas y franjas. La avena en particular es susceptible a la deficiencia de Mn durante la etapa de macollaje. La enfermedad se conoce como moteado gris. El turgor de las plantas afectadas es reducido y en una etapa avanzada de enfermedad la parte superior de la hoja se quiebra cerca de la mitad (ver Foto 14.1).

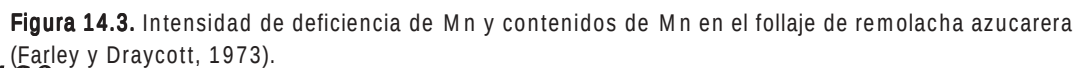
La condición nutricional de Mn de las plantas se refleja en su contenido de Mn. El nivel crítico de deficiencia para la mayoría de las especies vegetales está en el rango de 10 a 20 mg de Mn g^{-1} en la materia seca de las hojas maduras (Ohki et al, 1981). Debajo de este nivel, la producción de materia seca, la fotosíntesis neta y la clorofila son marcadamente afectadas (Ohki, 1981) mientras que la tasa de respiración y la transpiración son en gran parte inalteradas. La figura 14.4 muestra la clara relación entre la intensidad de la deficiencia de Mn y el contenido de Mn en el follaje de remolacha azucarera (Farley y Draycott, 1973).



Foto 14.1 Foto superior: moteado gris en avena. (Foto: von Papen).
Foto inferior. Deficiencia de Mn en remolacha azucarera. (Foto: Draycott).

La toxicidad de Mn a diferencia de la deficiencia, no está restringida a un estrecho rango crítico de concentración. Edward y Asher (1982) citan valores de 200 ppm en maíz y 5300 en girasol asociado con una reducción de 10% en el rendimiento de materia seca. Estos valores aparecen particularmente dependientes de la temperatura con niveles mucho mas altos de Mn asociado con temperaturas de crecimiento mas altas (Rufy et al, 1979).

La toxicidad de manganeso puede ser neutralizado por el Si (Vlamis y Williams, 1967). El efecto parece resultar de una depresión en la absorción de Mn por arroz (Vorm y Van Diest, 1979). En frijoles el Si induce una distribución más uniforme de Mn dentro de la hoja (Horst y Marschner, 1978b). El exceso de Mn puede también inducir deficiencia de Fe (Foy et al, 1978).



14.3 Manganeso en la nutrición de los cultivos

La mayoría de los suelos contienen niveles adecuados de Mn disponible, de modo que aplicaciones de Mn son innecesarias. La cantidad total de Mn absorbido de los suelos arables es bajo y oscila en un rango entre 500 a 1000 g Mn ha⁻¹ (Schachtschabel, 1955). Los suelos de turba calcáreos (suelos orgánicos de pH alto) son particularmente bajos en Mn disponible y en estos suelos la deficiencia de Mn en los cultivos ocurre con frecuencia. La aplicación de sales de Mn al suelo, *e.g.* MnSO₄, no tiene en general ningún uso para aliviar la deficiencia, debido a que el Mn²⁺ aplicado es oxidado rápidamente. Cuando estos suelos deban tratarse con fertilizantes de Mn, debería llevarse a cabo la colocación en bandas antes que la aplicación al voleo. Randall y Schulte (1971) encontraron que 5.6 kg/ha de Mn en bandas como sulfato fue equivalente a 67.2 kg/ha de Mn aplicado al voleo. En general una aplicación de MnSO₄ al suelo es superior a los quelatos de Mn, aunque la aplicación foliar de Mn está recomendada en estos suelos orgánico calcáreos. Draycott y Farley (1973) comparando una aplicación al suelo de silicato y óxido de Mn con una pulverización foliar de Mn, encontraron que las aplicaciones al suelo no evitaron la deficiencia de Mn en remolacha azucarera, mientras que la aplicación foliar de Mn corrigió la deficiencia y aumentó el contenido de azúcar. Una pulverización de 1 a 5 kg de Mn ha⁻¹ es suficiente para compensar deficiencia en la mayoría de los cultivos. De acuerdo con Ozaki (1955) el MnSO₄ es considerado la fuente inorgánica más efectiva de Mn para aplicaciones aéreas de soluciones foliares. De las fuentes orgánicas de Mn, el Mn-EDTA parece dar la mejor respuesta.

Algunos suelos podzólicos son particularmente bajos en Mn disponible. Este grupo de suelos sin embargo, difieren de los suelos orgánicos ya discutidos, en que los podzoles son inherentemente bajos en Mn. Esta condición de bajos niveles de Mn resulta principalmente de la alta tasa de lixiviación. La deficiencia de manganeso en estos sitios es con frecuencia agravada por el encalado (Zhiznevskaya, 1958) debido al consiguiente aumento de pH. Como el Mn²⁺ aplicado a estos suelos no es oxidado tan rápidamente como en los suelos orgánico calcáreos, las aplicaciones al suelo de Mn son capaces de corregir la deficiencia. Dosis cercanas a 30 kg de Mn ha⁻¹ como MnSO₄, son aplicadas en general. En casos severos, sin embargo, se han recomendado niveles tan altos como 100 a 200 kg de Mn ha⁻¹ (Henkens, 1965). Además de los tipos de suelo mencionados anteriormente, los suelos aluviales y los pantanosos derivados de materiales calcáreos también son susceptibles a la deficiencia de Mn. La absorción de Mn por los cultivos pueden deprimirse por altos niveles de Fe, Cu ó Zn disponibles.

La incidencia y severidad de la deficiencia de Mn aparenta depender de condiciones estacionales. La deficiencia es en general mayor en climas húmedos y fríos, posiblemente como resultado de una reducción de la actividad metabólica radicular, que afecta la absorción de Mn. Tal efecto también puede explicar el mayor predominio observado de deficiencia de Mn donde se dan buenas condiciones de crecimiento a continuación de un período frío o seco (Batey, 1971).

El análisis de suelo no es muy confiable para diagnosticar la condición del Mn disponible del suelo en relación para a la respuesta de los cultivos. De acuerdo con Browman et al. (1969) que comparó un grupo de métodos estandarizados, la extracción con acetato de NH₄ con una corrección de pH, dio los resultados más satisfactorios. Observaciones similares fueron hechas por Farley y Draycott (1976). El Mn extraíble con acetato de amonio correlacionó mejor con la deficiencia de Mn, el Mn en la planta, y la respuesta al tratamiento. Los resultados mas importantes de este estudio se muestran en

la Tabla 14.2. El contenido de Mn de un gran número de cultivos difieren en su condición de Mn como informa los datos recopilados por Labanauskas (1966).

Tabla 14.2. **Respuesta de remolacha azucarera al Mn en relación al Mn del suelo extraíble con acetato de NH₄ y Mn en las hojas secas de maíz** (Farley y Draycott, 1976).

Mn extraído con Acetato de amonio ppm	Plantas con síntomas %	Mn foliar ppm	Respuesta
< 1.2	100-50	< 20	Alta
1.2 - 1.8	49-25	20-30	Pequeña
> 1.8	< 25	> 30	Nula

Los cultivos difieren en su susceptibilidad a la deficiencia de Mn. Dos de las enfermedades de deficiencia mejor conocidas en los cultivos son moteado gris en avena (*Avena sativa*) y mancha pantanosa en guisantes (*Pisum sativum*). Otros cultivos sensibles son: Manzanos, cerezos, citrus, frambuesa, y remolacha azucarera.

En suelos ácidos de alta disponibilidad de Mn, las plantas pueden absorber considerables cantidades de Mn, de modo que niveles en el orden de 1000 ppm de Mn en la materia seca son comunes. Löhnis (1960) encontró contenidos de Mn en *Vaccinium myrtillus* mayores a 2000 ppm en la materia seca. En tales suelos se observa frecuentemente toxicidad de Mn en los cultivos, que son agravados bajo condiciones de suelos reducidos. Ahora existe un considerable interés en seleccionar genotipos de cultivos resistentes a la toxicidad de Mn. Estas es particularmente importante para algunos cultivos tropicales que crecen bajo condiciones comúnmente ácidas y con altos niveles de Mn disponible. Foy, (1976) recomienda que para seleccionar por Mn, los suelos deberían ser altos en Mn total, y dentro de un rango de pH de 5.0 a 5.5. En este caso el Mn será soluble en concentraciones tóxicas, pero la toxicidad de Al será mínima o ausente. Las especies y cultivares tolerantes al manganeso comúnmente absorben Mn a una tasa más baja (Brown et al. 1972).

Lectura General de Capítulos 14-20 al final

ZINC

15.1 Zinc del Suelo

El contenido promedio de Zn en la litosfera es cercano a 80 ppm (Goldschmidt, 1954). En los suelos está presente generalmente en el rango de 10 a 300 ppm ocurriendo en un grupo de diferentes minerales. El radio iónico del Zn^{2+} es muy similar al de Fe^{2+} y del Mg^{2+} . Por lo tanto en parte el Zn^{2+} puede sustituir a estos iones por reemplazo isomórfico en las estructuras cristalinas de los minerales, en particular los minerales ferromagnésicos augita, hornblenda y biotita. La ocurrencia de Zn en estos minerales representa la mayor parte del Zn en muchos suelos. Además el Zn forma un grupo de sales incluyendo ZnS , esfalerita $(\text{ZnFe})\text{S}$, zincite ZnO , y smithsonita ZnCO_3 . Aparte del ZnS , sin embargo, que puede presentarse bajo condiciones de reducción, la mayoría de estas sales son demasiado solubles para persistir en los suelos por cierto lapso (Lindsay, 1972). Dos silicatos de Zn: ZnSiO_3 y Zn_2SiO_4 (willemite) también se dan en algunos suelos.

Así como su ocurrencia en minerales, el Zn puede encontrarse en los sitios de intercambio de minerales de arcilla y materia orgánica, o adsorbidos en las superficies de los sólidos. El elemento puede absorberse como Zn^{2+} , ZnOH^+ ó ZnCl^+ y también volverse no-extraíble posiblemente al introducirse en huecos dentro de la capa octaédrica normalmente ocupada por Al^{3+} . De acuerdo con Grimme (1968) la intensidad de la adsorción de Zn por la goetita aumenta como a medida que aumenta el pH, y por esta razón la movilidad del Zn es restringida particularmente en suelos neutros y alcalinos. El nivel de Zn en la solución de suelo es muy baja. Hodgson et al. (1966) informaron valores entre 3×10^{-8} a 3×10^{-6} M. La solubilidad de Zn es especialmente baja en suelos de pH alto y cuando esta presente CaCO_3 .

El Zn interactúa con la materia orgánica del suelo, formándose complejos orgánicos de Zn tanto soluble como insolubles. De acuerdo con Hodgson et al. (1966), en promedio, 60 % del Zn

soluble en el suelo ocurre como complejos orgánicos solubles de Zn. Stevenson y Ardakani (1972) en una revisión sobre las reacciones de la materia orgánica con micronutrientes, concluyeron que los complejos orgánicos solubles de Zn están asociados principalmente con aminoácidos, ácidos orgánicos y fúlvicos mientras que los complejos orgánicos insolubles son derivados de ácidos húmicos.

El nivel de Zn en los suelos está muy relacionado con el material parenteral. Los suelos originados a partir de rocas ígneas básicas poseen elevados contenidos de Zn. En contraste los suelos derivados de materiales parenterales más silíceos son particularmente bajos. Ocasionalmente niveles muy altos de Zn pueden ocurrir en suelos que han sido afectados por desechos minerales.

15.2 Zinc en Fisiología

15.2.1. Absorción y translocación

Los niveles de Zn en el material vegetal son bajos y tal como se muestra en la Tabla 15.1 están generalmente en el orden de hasta 100 ppm en la materia seca. El requerimiento de Zn de las plantas pequeño en consecuencia. Carroll y Loneragan (1969) obtuvieron rendimientos máximos o casi máximos de 8 diferentes especies de plantas en experimentos de cultivo de solución en flujo con concentraciones de Zn en el rango de 0.01×10^{-6} M a 2.5×10^{-6} M. Los rendimientos máximos de las plantas se obtuvieron con una absorción entre 10 y 30 ng átomos de Zn por gramo de material de raíz fresca por día. Los resultados son considerablemente menores que aquellos encontrados en investigaciones anteriores, que utilizaron cultivo en solución estática (Schmid et al. 1965). En esta investigación los valores más altos pueden haber resultado debido a la dificultad de evitar el efecto de agotamiento radicular. La disponibilidad y absorción de Zn y otros micronutrientes han sido consideradas por Loneragan (1975) en un excelente trabajo de revisión.

Tabla 15.1 **Contenido de Zinc en diversas especies cultivadas en ppm en la MS** (Boehle y Lindsay, 1969).

	Deficiente	Bajo	Suficiente	Alto
Hojas de manzano	0-15	16-20	21-50	> 51
Hojas de citrus	0-15	16-25	26-80	81-200
Hojas de alfalfa	0-15	16-20	21-70	> 71
Hojas de maíz	0-10	11-20	21-70	71-150
Hojas de soja	0-10	11-20	21-70	71-150
Hojas de tomate	0-10	11-20	21-120	> 120

Existe considerable desacuerdo en la literatura en cuanto a si la absorción de Zn es activa o pasiva. Esta ha sido discutido en detalle por Moore (1972). Este autor sostiene el punto de vista que en el balance, las evidencias sugieren que la absorción de Zn es metabólicamente controlada. Lindsay (1972) también ha señalado que gran parte de la controversia surge porque los investigadores iniciales no diferenciaron entre la adsorción de intercambio pasiva y la acumulación activa en las células. En las raíces de la planta 90% del total del Zn puede ocurrir en los sitios de intercambio o adsorbidos a las

superficies de las paredes celulares en el córtex. Las conclusiones sobre una absorción pasiva de Zn a partir de experimentos de corto plazo tienen por lo tanto que ser consideradas sospechosas. Schmid et al. (1965) utilizando raíces de cebada, observaron un tasa absorción en estado constante para Zn típica de una absorción metabólica. La absorción de Zn fue reducida considerablemente por las bajas temperaturas y por inhibidores metabólicos. La misma observación fue hecho en hojas de caña de azúcar (Bowen, 1969). Además en ambos experimentos se mostró que el Cu inhibe fuertemente la absorción de Zn. Parece posible que estos dos iones compitan por el mismo sitio del transportador. Efectos competitivos similares de Fe y Mn en la absorción de Zn han sido informados en cultivos de arroz (Giordano et al. 1974). Además estos autores mostraron diversos inhibidores metabólicos producían retrasos severos en la absorción de Zn. También se han observado efectos depresivos en la absorción de Zn por iones alcalino-térreos ($Mg^{2+} > Ca^{2+} = Sr^{2+} = Ba^{2+}$) sobre un amplio rango de concentraciones en plantas de trigo (Chaudhry y Loneragan, 1972).

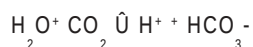
La forma en que el Zn se transloca desde las raíces a las partes superiores de la planta no es conocido. Sin embargo, el Zn ha sido detectado en exudados del xilema de plantas de tomate decapitado y de soja en concentraciones considerablemente más altas que en la solución que alimentaba las raíces (Tiffin 1967; Ambler et al. 1970). Evidencias electroforéticas indican que el Zn no está unido ligandos estables como es el caso del Cu^{2+} , Ni^{2+} y Fe^{3+} . En exudados de tomate Tiffin (1967) observó que el Zn es ligeramente catódico y concluyó que no se transloca como citrato, ya que los complejos de citrato de zinc son anódicos. La movilidad del Zn en plantas no es alta. El zinc se acumula en los tejidos radiculares especialmente cuando el suministro de Zn es alto. En las hojas más maduras el Zn se vuelve muy inmóvil (Rinne y Langston, 1960). La tasa de movilidad del Zn a tejidos más jóvenes es particularmente deprimida en plantas deficientes de Zn (Loneragan, 1975).

La interacción entre el Zn y el P ha sido estudiado por muchos investigadores, y se conoce bien que altos niveles de suministro de P inducen deficiencia de Zn. Dejando de lado la relación suelo-planta que será discutido luego, se ha mostrado que el exceso de fosfato resulta en un desorden metabólico y puede conducir a síntomas de deficiencia de Zn. Así Marschner y Schropp (1977) encontraron que dosis altas de fosfato suministradas a viñas cultivadas en experimentos de macetas utilizando un suelo calcáreo indujeron síntomas de deficiencia de Zn en las hojas. Además de la depresión del crecimiento se observaron bajas concentraciones de Zn en las hojas más jóvenes. En experimentos paralelos de solución de cultivo, estos investigadores no lograron inducir deficiencia de Zn, aun cuando las concentraciones de Zn en las hojas de las plantas de viña fueron menores que la concentración de Zn encontradas en las hojas con síntomas de deficiencia de Zn. Se ha sugerido que el fosfato afectó la disponibilidad fisiológica de Zn en los tejidos de la planta. La vieja idea que el Zn se vuelve ineficaz en el metabolismo porque precipita como $Zn(PO_4)_2 \cdot 4H_2O$ puede ser ahora ampliamente ignorada. La solubilidad de los compuestos es tal que es demasiado alta como para provocar deficiencia de Zn a menos que se separe físicamente de la savia de la planta. La literatura sobre relaciones Zn/P en plantas ha sido muy bien revisada por Olsen (1972).

Se ha observado una interacción entre Zn y Fe (Warnock, 1970). En plantas de maíz con deficiencias de Zn inducidas por fósforo se encontraron acumulados altos niveles de Fe, y en menor grado Mn. La interferencia del exceso de Fe fue sugerida como un factor que contribuyó a la mal nutrición fisiológica de plantas deficientes de Zn.

15.2.2 Funciones Bioquímicas

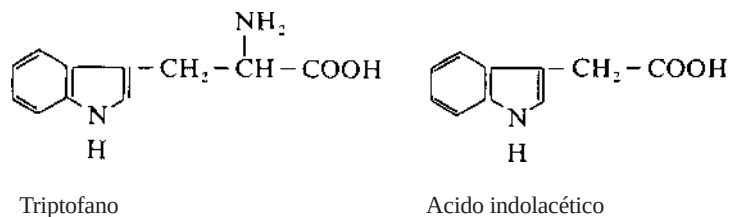
En su función en algunos sistemas enzimáticos, el Zn^{2+} se asemeja al Mn^{2+} y al Mg^{2+} en que causa la conformación obligatoria entre la enzima y el sustrato. Un grupo de enzimas que incluye la enolasa son así activadas, más o menos de la misma manera por el Mn^{2+} , el Mg^{2+} ó el Zn^{2+} . Hasta relativamente reciente, la única enzima auténticamente específica activada por el Zn^{2+} era la carbónico anhidrasa. Esta enzima cataliza la reacción



Se acepta generalmente que la anhidrasa carbónica está localizada en el citoplasma (Findenegg, 1979) pero también hay evidencias que sugieren su presencia en los cloroplastos. La enzima promueve reacciones de hidrólisis y hidratación que involucran grupos carbonil (Sandmann y Böger, 1983). Jacobson et al. (1975) supone que su función es mediar en efectos transitorios de corto plazo del pH, actuando así como un regulador. Se sugiere que debido a la alta concentración de la enzima en el estroma, es capaz de proteger a las proteínas de la desnaturalización por cambios locales de pH asociados con el bombeo de H^+ (ver punto 3.2.3) y la incorporación de CO_2 en ribulosa 1,5 bisfosfato. El rol de la anhidrasa carbónica aún es una cuestión de especulación. No hay duda que su actividad es altamente dependiente del suministro de Zn (Ohki, 1976).

Otras enzimas que contiene Zn unido incluyen la alcohol dehidrogenasa óxido dismutasa y la RNA polimerasa (Vallee y Wacker, 1970; Sandmann y Böger, 1983). La alcohol dehidrogenasa cataliza la reducción del acetaldehído a etanol, una reacción en plantas superiores ampliamente limitada a zonas meristemáticas como ápices de raíces. En uno de los tres tipos del superóxido dismutasa, el grupo prostético metálico incluye zinc asociado con Cu (Cu-Zn SOD). Esta enzima cataliza la conversión del superóxido radical, O_2^- a peróxido de hidrógeno y oxígeno, protegiendo a los organismos aeróbicos del daño causado por el O_2 (ver punto 16.2.2). La función del Zn en esta isoenzima todavía tiene que establecerse pero ha sido demostrado en experimentos con *Lemna gibba* que cuando el Zn es deficiente, la actividad es menor y puede ser restaurada in vitro por la adición de Zn^{2+} (Vaughan et al, 1982).

El Zn está estrechamente involucrado en el metabolismo nitrogenado de la planta. En las plantas deficientes la síntesis de proteínas y los niveles de proteínas están marcadamente reducidas acumulándose amidas y aminoácidos. Price et al. (1972) citan un grupo de referencias que muestran que en estados iniciales de deficiencia de Zn es indicado por aguda disminución de los niveles de RNA y contenido de ribosoma en las células. Experimentos con *Euglena gracilis* han establecido que la RNA polimerasa contiene Zn y cuando el Zn está ausente la enzima es inactivada siendo afectada la síntesis de RNA (Falchuk et al, 1977). Usando la misma especie Praske y Plocke (1971) han observado los efectos de la deficiencia de Zn en la integridad estructural de los ribosomas citoplasmáticos. Estos orgánulos contienen altas cantidades de Zn y cuando el Zn es deficiente se vuelven altamente inestables. Hay evidencias también que el metabolismo de proteínas puede ser disturbado en plantas deficientes de Zn, por elevadas tasas de degradación del RNA, resultante de un aumento en la actividad del RNase (Johnson y Simmons 1979; Sharma et al, 1981). La deficiencia de Zn puede así afectar el metabolismo de las proteínas en las tres formas citadas, activando la RNA polimerasa, afectando la integridad estructural de los ribosomas y promoviendo la degradación del RNA por un aumento de la actividad del RNase.



En plantas de tomate deficientes de Zn, Tsui (1948) observó bajas tasas de elongamiento de tallos, bajas actividades de las auxinas y bajos contenidos de triptofano. Más recientemente Salami y Kenefick (1970) han confirmado este trabajo, cultivando maíz en solución nutritiva. Estos investigadores encontraron que síntomas de deficiencia de Zn pueden eliminarse agregando al medio nutritivo ya sea Zn o triptofano, ofreciendo así una evidencia indirecta de la necesidad de Zn para la síntesis de niveles óptimos de triptofano. En completo contraste con estos resultados Takaki y Kushizaki (1970) quienes también trabajaron con maíz, encontraron altos niveles de triptofano en plantas deficientes de Zn y concluyeron que el Zn se requiere en la síntesis de ácido indol acético a partir del triptofano. Como ha sido señalado por Price (1970), una relación causal entre el Zn, el triptofano y el ácido indol acético tiene no obstante que establecerse.

De acuerdo con Jyung et al.(1975) el Zn tiene un posible papel en el metabolismo de la planta involucrado en la formación del almidón. Estos autores compararon el comportamiento de dos cultivares de frijol (*Phaseolus vulgaris*) cultivado bajo condiciones deficientes de Zn. Una era susceptible a la deficiencia de Zn y la otra no. Se encontró que el contenido de almidón, la actividad de la enzima sintetasa del almidón y el numero de granos de almidón fueron todos más disminuidas en el cultivar mas susceptible. El estudio demostró una cercana relación inversa entre el grado de deficiencia de Zn y de la formación de almidón. Permanece aún abierta la cuestión sobre si este efecto en la formación de almidón es el resultado principal de la deficiencia de Zn.

15.2.3 Deficiencia de Zinc

Las plantas que padecen de deficiencia de Zn frecuentemente muestran clorosis en las áreas internervales de las hojas. Estas áreas son de color verde pálido, amarillentas, o uniformemente blancas. En las monocotiledóneas y particularmente en maíz, se forman franjas cloróticas ya sea en los dos caras del la nervadura principal de la hoja. En los árboles frutales las hojas desarrolladas son adversamente afectadas. Se forman racimos o rosetas de hojas rígidas pequeñas des-uniformemente distribuidas en los extremos de los brotes jóvenes. Frecuentemente los brotes mueren y las hojas caen prematuramente. En los manzanos la enfermedad ocurre en los inicios de la estación y se conoce como roseta u hoja pequeña. Esta deficiencia se muestra en la Foto 15.1. No solo está restringido el desarrollo de las hojas. Se forman menos brotes y muchos de estos permanecen cerrados. Los rendimientos de cultivo son por consiguiente drásticamente reducidos. La corteza de los árboles deficientes de Zn también es típicamente afectada siendo toscos y quebradizos (Bould et al, 1949). Los síntomas de deficiencia de Zn en cultivos hortícolas son más relacionadas a las distintas especies que los síntomas de deficiencia de otros nutrientes vegetales. En la mayoría de los casos, sin embargo, la deficiencia de Zn está caracterizado por entrenudos cortos y áreas cloróticas en las hojas más maduras. A veces la clorosis

también aparece en las hojas más jóvenes (Maynard, 1979). La deficiencia de Zn está estrechamente relacionada con la inhibición de la síntesis del RNA. La deficiencia evita el desarrollo normal de la grana de los cloroplastos y se desarrollan vacuolas en ellos (Thomson y Weier, 1962; Jyung et al. 1975). El nivel de Zn en plantas deficientes de Zn es bajo como se muestra en la Tabla 15.1 y generalmente en un rango cercano a 0 a 15 ppm en la materia seca (Boehle y Lindsay, 1969).

Bajos contenidos de Zn en las acículas amarillentas de abeto han sido reportados recientemente por Zech y Popp (1983) así como por Zöttl y Miess (1983). Estos bajos contenidos de Zn estaban asociados con bajos contenidos de Mg (ver tabla 12.2). Zöttl y Mies (1983) sugieren que los fotooxidantes en la atmósfera pueden destruir los cloroplastos, que pueden ser seguidos por un aumento en la pérdida de Zn de las acículas por la lluvia, y en particular por la lluvia ácida. El zinc por otra parte, como se mostró antes, es parte integral del superóxido dismutasa, que protege los lípidos de la membrana de la peroxidación.

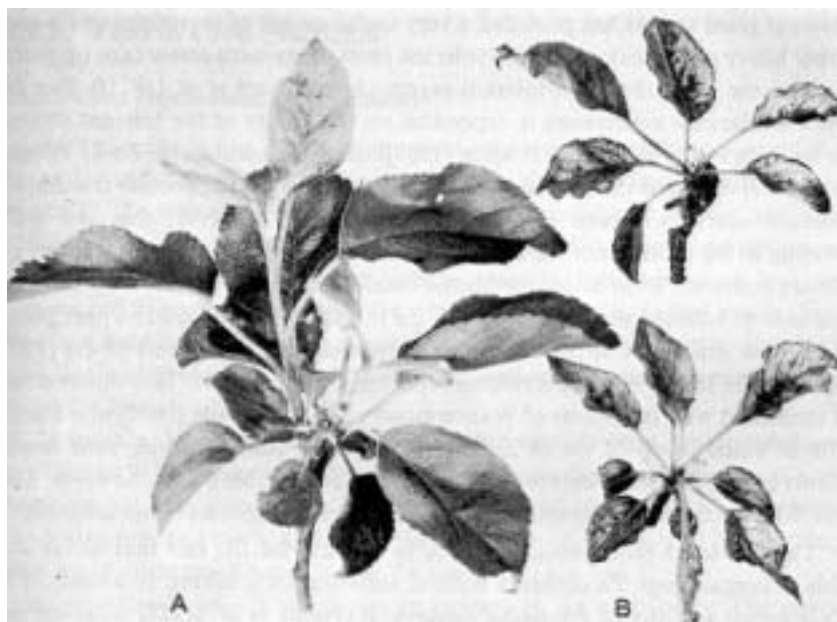


Foto 15.1 Deficiencia de Zn de árboles de manzano (hoja pequeña):

A: Brote normal

B : Brotes deficientes de Zn. Note el arrosetado, curvado hacia arriba, ondulación de los márgenes de la hoja, y clorosis internerval.

Foto: Bould.

15.2.4 Toxicidad del Zinc y su tolerancia

La toxicidad del Zn puede ocurrir en algunas áreas, particularmente en la vecindad de depósitos de minerales de Zn y derrames industriales. Alguna especies de plantas, sin embargo, son tolerantes y capaces de crecer en suelos anormalmente altos en Zn. Antonovics et al. (1971), por ejemplo, cita niveles de Zn entre 600 a 7800 ppm en materia seca de plantas tolerantes que crecían en un tipo

de suelos. En general concentraciones del orden de 150 a 200 mg Zn g⁻¹ en la materia seca de los tejidos son consideradas tóxicas (Sauerbeck, 1982).

Bradshaw (1952) trabajando en el Norte de Gales, una región que anteriormente fue extensivamente trabajada con minas y explotación de minerales, mostró que poblaciones de *Agrostis tenuis* habían evolucionado de modo se habían vuelto tolerantes a suelos del área, contaminados con Zn y Pb. Una cantidad de información valiosa sobre los mecanismos de tolerancia a los metales pesados han surgido a partir de estas observaciones, para el uso de líneas de plantas tolerantes y no- tolerantes han provisto un medio muy útil para la investigación de la toxicidad del Zn y otros metales pesados. Las razas tolerantes de zinc de *Agrostis tenuis* absorbe más Zn en las raíces que las plantas no tolerantes (Antonovics et al. 1971). Parte del mecanismo de tolerancia al Zn depende de la habilidad de las líneas tolerantes para ligar el Zn en la pared celular (Turner 1969). En experimentos con Zn-65 Petersen (1969) observó que el Zn está asociado especialmente con la fracción pectato en los ecotipos tolerantes. Hay considerables evidencias, sin embargo, que la fijación en la pared celular de las raíces no es el único mecanismo por medio del cual altas concentraciones de Zn son separadas de los sitios metabólicamente activos. Algunas plantas y ecotipos son capaces de tolerar niveles muy altos de Zn en las hojas y otras partes superiores de la planta. Por ejemplo Carles et al. (1969) informaron niveles muy altos de Zn (1000 ppm) en las hojas de *Armeria helleri*. Esta observación es consistente con los resultados de Wainwright y Woolhouse (1975) quienes encontraron niveles casi igual de Zn en las especies tolerante y susceptibles de *Agrostis tenuis* que se cultivaban en soluciones de alta concentración de Zn. Las plantas susceptibles, sin embargo, habían perdido el 50% de su clorofila, mientras que las plantas tolerantes no fueron afectadas.

Hay algunas evidencias bioquímicas para explicar el hecho que las hojas son capaces de tener altos contenidos de Zn sin que los efectos tóxicos sean visibles. En un estudio con un cultivar tolerante de *Phaseolus vulgaris*, Rathore et al. (1972) no observó un aumento de acumulación de Zn en las paredes celulares, pero si niveles muy altos en el citoplasma. Aparentemente las mitocondrias están involucradas de alguna forma en la inactivación del Zn. Esto se ha sugerido fuertemente de los resultados de Turner y Marshall (1972) quienes observaron una relación positiva lineal entre el grado de tolerancia de Zn de *Agrostis tenuis* y la capacidad de las mitocondrias para ligar Zn. Wyn-Jones et al. (1971) también observó que la absorción de oxígeno por las mitocondrias de *Agrostis tenuis* tolerantes al Zn fue inhibida por el Zn en menor grado que por las mitocondrias extraídas del ecotipo susceptible.

De acuerdo con Denaeyer-de Smet (1970) algunas plantas toleran altos niveles de Zn en el suelo debido a habilidad para absorber bajos niveles de Zn. Los mecanismos fisiológicos de tolerancia a los metales pesados en las plantas están discutidos en un trabajo muy útil por Wainwright y Woolhouse, (1975).

La toxicidad del zinc resulta en una reducción en el crecimiento de las raíces y expansión de las hojas seguida por clorosis. En soja Rauser (1973) observó que un pigmento rojo-castaño, probablemente una sustancia fenólica, estaba distribuido en toda planta. Los niveles altos de Zn en el medio nutritivo deprimen la absorción de Fe y P (Adriano et al. 1971).

15.3 Zinc en Nutrición de Cultivo

15.3.1 Requerimiento y disponibilidad de Cultivo

La deficiencia de Zn es uno de las deficiencias de micronutrientes más comunes y se han vuelto crecientemente significativas en la producción de cultivos. La susceptibilidad de las plantas de cultivo a las deficiencias de Zn varían considerablemente dependiendo de especies y aún de cultivares. Los cereales como avena, cebada, trigo, y centeno así como las gramíneas en general son más bien insensibles. Otros cultivos como patatas, tomates, remolacha azucarera, y alfalfa son apenas moderadamente sensibles mientras que otros cultivos incluyendo maíz, lúpulo, lino, y frijoles son altamente susceptibles a la deficiencia de Zn (Viets et al. 1954). Este último grupo junto con los árboles frutales, uvas y cítricos pueden considerarse como cultivos testigo para la disponibilidad de Zn.

En la mayoría de los suelos el contenido total del Zn exceden en mucho los requerimientos y la disponibilidad al cultivo es el factor limitante mas importante. Algunos suelos ácidos altamente lixiviados, sin embargo, son muy pobres en Zn, con valores totales de 10 a 30 ppm. Las concentraciones de solución de suelo y niveles de Zn disponible en particular son frecuentemente bajos, y la deficiencia de Zn puede resultar de un contenido inherentemente bajo de Zn en el suelo.

La movilidad de Zn en los suelos es importante en relación a la disponibilidad de Zn. Elgawhary et al. (1970) mostró que 95 % del Zn total fue absorbida por difusión. Pueden por lo tanto ocurrir gradientes de difusión y zonas de agotamiento alrededor de la raíz similares a las observadas para fosfato como lo demostró Barber et al (1993) utilizando autoradiografías. Como las plantas difieren en sus requerimientos de Zn, Lindsay (1972) ha sugerido que éste puede ser una explicación de las diferencias de sensibilidad a la deficiencia de Zn, para crecimiento de plantas en ambientes similares. Los factores que limitan la tasa de difusión del Zn a las raíces también reducen la disponibilidad de Zn. Esta es probablemente la razón más importante por que la deficiencia de Zn se observa con frecuencia en suelos compactados o donde el crecimiento de las raíces está restringido como en las macetas de cultivo.

La concentración de Zn soluble en agua en la solución de suelo baja al aumentar el pH. El encalado deprime la absorción de Zn, como ha sido observado en ryegrass por de Cottenie y Kiekens (1974). Desde un punto de vista práctico es de importancia ya que la deficiencia de Zn ocurre más generalmente en suelos con pH naturalmente alto, o en suelos recientemente encalados. Los suelos calcáreos son particularmente susceptibles a la deficiencia de Zn. Tanaka y Yoshida (1970) encontraron que en las áreas mas importante de cultivo en Asia de arroz la deficiencia de Zn en arroz ocurre solo en suelos con pH alto y en particular en suelos calcáreos de elevado pH. La disponibilidad de Zn se reduce al inundar el suelo debido a la formación de sulfuros y carbonatos bajo condiciones anaeróbicas (Yoshida et al. 1971). Aparentemente la deficiencia de Zn en los suelos inundados de arroceras, resultan del efecto combinado de elevado pH, altos niveles de HCO_3^- producción de sulfuros y drenaje interno del perfil impedido. La deficiencia de Zn está frecuentemente³ acompañado por síntomas visibles de toxicidad de Fe.

En un modo análogo a la de Fe (ver Figura 13.3) la disponibilidad de Zn también depende del contenido de agentes quelatantes en el suelo, que puede ser exudados por las raíces o como resultado

de la descomposición de la materia orgánica (Lindsay, 1974). Esta es probablemente la razón, por qué muchos investigadores han establecido una alta correlación entre el Zn disponible y la materia orgánica (Follett y Lindsay, 1970), y por qué la deficiencia de Zn ocurre frecuentemente en sitios donde la superficie orgánica del suelo ha sido retirada. De acuerdo con Lindsay (1974) diversos iones metálicos compiten por los sitios obligatorios de los agentes quelatantes. El Zn^{2+} del complejo Zn-EDTA es reemplazado completamente por el Ca^{2+} a más valores de pH alto. Este reemplazo del Zn^{2+} por el Ca^{2+} puede explicar bien la baja disponibilidad de Zn en suelos calcáreos de pH alto. La cercana relación entre los efectos quelatantes y la disponibilidad de Zn también se refleja en una investigación de Haq y Miller (1972). Estos investigadores encontraron correlación significativa entre los requerimientos de Zn de brotes jóvenes de maíz muestreado en 85 sitios en Ontario y el Zn extraído de estos suelos por agentes quelatantes (Etilen diamin -tetraacetato: EDTA, y dietilen triamin pentaacetato: DTPA). Por otra parte la materia orgánica puede restringir la disponibilidad de Zn. Algunos suelos orgánicos particularmente turbas y suelos gley húmico son deficientes en Zn (Lucas y Knezek, 1972). Un bajo nivel de Zn total puede ser un importante factor contribuyente pero los factores de disponibilidad también juegan su papel. En la práctica, altos niveles de fósforo en el suelo son bien conocidos por reducir la disponibilidad de Zn. Anteriormente se sostenía que ésta ocurría debido a la formación de fósforo de zinc $\text{Zn}_3(\text{PO}_4)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ en el suelo, reduciendo la concentración de Zn en la solución de suelo debajo de los niveles de suficiencia. Sin embargo esto no fue observado en experimentos que probaban la solubilidad de estas mezclas bajo diversas condiciones (Jurinak e Inouye, 1962). Estos investigadores encontraron que aún cuando la solubilidad estaba en un mínimo, ésta estaba por encima de 100 veces la concentración de Zn requerida para el máximo crecimiento, como lo determinó Carroll y Loneragen (1969). Parece probable por lo tanto que los efectos fisiológicos de la interacción Zn/P en las plantas discutidas previamente son más importantes por limitar la disponibilidad de Zn que las relaciones de Zn/P en sí mismas.

La deficiencia de zinc puede estar relacionada con las condiciones climáticas. En algunas áreas de temperaturas frescas las primaveras húmedas causan el inicio de esta deficiencia (Lucas y Knezek, 1972). Esta puede depender en parte del restringido desarrollo de las raíces en suelos frescos o una disminución en la liberación microbiológica del Zn de la materia orgánica provocada por bajas temperaturas.

15.3.2 Aplicación de Zinc

La absorción de Zn por los cultivos es generalmente menor a $0.5 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$. En la práctica la deficiencia de Zn es fácil de corregir ya sea por pulverización o por aplicación al suelo de fertilizantes con Zn. Las aplicaciones son generalmente en un rango cercano a 4 kg ha^{-1} de Zn y son efectivas por 3 a 8 años. El ZnSO_4 es el fertilizante más común y ampliamente utilizado debido a su alta solubilidad. En suelos arenosos⁴ ácidos puede ser preferible pulverizar el cultivo o usar una fuente de Zn menos rápidamente disponible ya que el ZnSO_4 es muy fácilmente lixiviado. Lo mismo se aplica a suelos alcalinos que fijan Zn muy fuertemente.⁴ Bajo tales condiciones los quelatos de Zn son a menudo utilizados. Con la intensificación de la producción agrícola en zonas tropicales y subtropicales la ocurrencia de la deficiencia de Zn ha aumentado. De (1974) encontró significativos aumentos de rendimiento de grano en mijo perlado por una aplicación de ZnSO_4 en suelos arenosos en la India. El efecto de la aplicación de Zn en el rendimiento de grano de trigo en⁴ dos localidades de Egipto se muestra en la Tabla 15.2. En suelos aluviales la respuesta al Zn fue apenas modesta y las aplicaciones foliares

fueron tan eficiente como las aplicaciones al suelo. En suelos calcáreos, la aplicación al suelo de Zn resultó en un marcado aumento en rendimientos de grano (Serry et al, 1974). Randhawa et al. (1978) sostienen el punto de vista que muchas áreas de cultivo de arroz son deficientes en Zn y merecen aplicaciones de Zn. Dosis de 50 a 100 de kg ZnSO₄ ha⁻¹ son recomendadas. Aplicaciones de zinc junto con yeso ha demostrado ser con frecuencia especialmente beneficioso (Takkar y Singh, 1978). Esto es de particular interés en arroz susceptible a la deficiencia de Zn bajo condiciones de clima frío. Generalmente una aplicación de Zn al suelo es superior a una pulverización foliar. Una detallada discusión de los fertilizantes de Zn y su uso es ofrecida por Giordano y Mortvedt (1972), y por Lindsay (1972).

Tabla 15.2. **Efecto de la aplicación de Zn en el rendimiento de grano de trigo** (Serry et al. 1974).

Tratamientos	Suelo Aluvial	Suelo Calcáreo
	 t ha ⁻¹	
NPK	4.21	1.49
NPK + Zn pulverización foliar	4.67	1.54
NPK + 24 kg ZnSO ₄ /ha aplicado al suelo	4.68	1.86

COBRE

16.1 El Cobre del Suelo

El cobre ocurre en el suelo casi exclusivamente en forma bivalente. La mayor fracción de Cu está presente generalmente en las estructuras cristalinas de los minerales primarios y secundarios. Además el Cu ocurre en compuestos orgánicos, está presente como catión intercambiable en los coloides del suelo y es un elemento mas de la solución del suelo. En un estudio de fraccionamiento de Cu en suelos británicos, McLaren y Crawford (1973) encontraron niveles de Cu total en un rango cercano a 5 y 50 ppm, una alta proporción del mismo se presentó en forma ocluída o cristalina. La concentración de Cu de la solución de suelo es muy baja en general, en el rango de 1×10^{-8} a 60×10^{-8} M. Hodgson et al. (1966) observaron que más del 98% del Cu de la solución del suelo estaba complejada con la materia orgánica. En realidad, el cobre está más fuertemente unido a la materia orgánica que cualquier otro catión micronutrientes (por ejemplo Zn^{2+} , Mn^{2+}), y los complejos orgánicos de Cu juegan un papel importante al regular la movilidad y la disponibilidad del Cu en el suelo.

En comparación con otros cationes, el Cu es mantenido muy fuertemente en los sitios de intercambio inorgánicos (Grimme, 1968) y esta forma intercambiable no es rápidamente disponible para las plantas. Sin embargo, el intercambio catiónico de Cu^{2+} y $CuOH^+$ puede tener lugar y el H^+ parece ser el ion más efectivo en este aspecto. A medida que el pH del suelo aumenta con el encalado la disponibilidad de Cu generalmente disminuye. La concentración de Cu en solución edáfica en suelos con yeso es particularmente baja. De acuerdo a Lindsay (1972) el nivel de Cu en la solución de suelo disminuye con el aumento de pH debido a la adsorción más fuerte de Cu. La concentración de equilibrio del Cu mantenido por sales apenas solubles de Cu, como carbonatos y óxidos, es más alta que los niveles normales de Cu en la solución de suelo. La presencia de carbonatos o óxidos en el suelo por lo tanto, juega una parte importante al restringir la disponibilidad de Cu. La concentración de Cu en la solución de suelo está gobernado por la adsorción del cobre a partículas de suelo.

Como el Cu está unido fuertemente al suelo, éste es muy inmóvil. El cobre agregado al suelo como resultado del uso de fertilizantes ó caldos pulverizados que contienen Cu, está así restringido en general a los horizontes superiores de suelo (Delas, 1963). El contenido de Cu de muchos suelos por lo tanto disminuye hacia abajo en el perfil. El desplazamiento del cobre de los suelos puede producirse ya sea por ácidos fuertes o el uso de compuestos orgánicos que forman complejos con el Cu. EL significado de estos reactivos complejantes pueden ser apreciados por el hecho que el KCN es capaz de extraer más del 50% del total de Cu del suelo mientras que los reactivos no complejantes extraen solo cantidades muy pequeñas. Beringer (1963) investigó los efectos de un grupo de reactivos complejantes en la disponibilidad del Cu. Al aplicar CuSO_4 a suelos arenosos pobres en Cu resultó en una adsorción casi total del Cu luego de dos horas. Sin embargo, cuando el mismo suelo fue tratado con diferentes quelatos de Cu, solo una pequeña proporción del Cu añadido fue absorbido. La fracción del cobre adsorbido disminuyó a medida que aumentaban las constantes de estabilidad de los quelatos aplicados (Tabla 16.1).

Tabla 16.1 **Adsorción de Cu a partir de diversos compuestos de Cu por un suelo húmico arenoso, bajo en Cu** (Beringer, 1963).

Compuesto de Cu	Constante de estabilidad (log)	Adsorción del Cu total aplicado
CuSO_4	-	99.4
Nitrilo ⁴ triacetato de Cu	12.1	44.5
Etilen diamin tetraacetato de Cu	18.3	7.3
Diaminciclohexan-N, N'tetraacetato de Cu	21.3	5.3

Como la deficiencia de Cu ocurre principalmente en suelos ricos en humus que une el Cu^{2+} muy fuertemente, puede suponerse que ciertas formas orgánicas definidas son más rápidamente capaces de volver el Cu no disponible. Esto ha sido confirmado por estudios de activación de neutrones donde el Cu estaba unido orgánicamente en la solución de suelo (Mercer y Richmond, 1970). Estos investigadores mostraron que la disponibilidad de Cu en los suelos orgánicos dependía no solo de la concentración en la solución de suelo sino también de la forma en que se presentaba el Cu. Los complejos de cobre en la solución de suelo con peso molecular menor de 1000 estuvieron mucho más disponibles para las plantas que los complejos de Cu con pesos moleculares mayores de 5000.

16.2 Cobre en Fisiología

16.2.1 Absorción y translocación

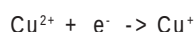
El cobre es absorbido por la planta solo en cantidades muy pequeñas. El contenido de Cu de la mayoría de las plantas está generalmente entre 2 y 20 ppm en la materia seca. Siendo así cerca de un décimo del contenido de Mn. La absorción de cobre parece ser un proceso metabólicamente mediado y hay evidencias que el Cu inhibe fuertemente la absorción del Zn y *viceversa* (Schmid et al. 1965; Bowen, 1969). Aparte de esto, sin embargo, la absorción de Cu es ampliamente independiente de

efectos competitivos y se relacionan principalmente a los niveles de Cu disponible en el suelo. Todavía es materia de controversia si el Cu es absorbido como Cu^{2+} o como quelato de Cu (Graham, 1981). Utilizando raíces excisadas de diferente especies de plantas Keller y Deuel (1958) establecieron que Cu es capaz de desplazar la mayoría de los iones de los sitios de intercambio de las raíces y está muy fuertemente unido en los espacios libres de la raíz. Esta observación puede explicar bien el hallazgo de contenidos de Cu frecuentemente más altas en las raíces que en otros tejidos de la planta (Russ, 1958; Hill, 1973).

El cobre no es rápidamente móvil dentro de la planta aunque puede transportarse desde las hojas más maduras a hojas más jóvenes. Los resultados de Loneragan (1975) demostraron que el movimiento de Cu es fuertemente dependiente de la condición de Cu dentro de la planta. En plantas de trigo bien suministradas con Cu, el movimiento de las hojas a los granos puede ocurrir rápidamente, pero en plantas deficientes el Cu está relativamente inmóvil. En un grupo de plantas Tiffen (1972) demostró que el Cu está presente en exudados del xilema en formas aniónicas complejas de Cu. Varias formas aniónicas de Cu también han sido observadas en ryegrass (Bremner y Knight, 1970). Así el Cu tiene una fuerte afinidad para el átomo N de los aminoácidos y es altamente probable que los compuestos solubles de N como los aminoácidos actúen como transportadores de Cu en el xilema y el floema (Loneragan et al, 1981).

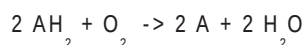
16.2.2 Funciones Bioquímicas

El cobre tiene un número de propiedades que en grande parte controla su comportamiento bioquímica. El Cu ligado enzimáticamente participa en reacciones redox que son en su mayoría dependiente del cambio de valencia



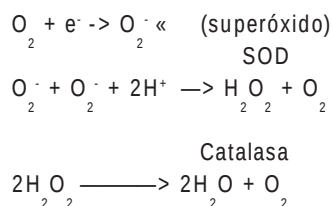
En este aspecto es similar al hierro aunque el Cu^{+} es mucho menos estable que el correspondiente Fe^{2+} . En complejos proteicos el Cu tiene un potencial redox particularmente alto. La mayoría de las enzimas de Cu también reaccionan con el O_2 y reducen el H_2O_2 ó el H_2O . Las enzimas mas importantes que contienen Cu que se discuten mas adelante son plastocianina, superóxido dismutasa y amino oxidasas.

De acuerdo con de Sandmann y Böger, (1983) tres formas diferentes de Cu pueden distinguirse en las proteínas que contienen Cu. El tipo 1 en las proteínas azules de Cu funcionan sin actividad oxidasa en una transferencia de electrones. Un ejemplo de esto es la plastocianina. El tipo 2 ocurre en las proteínas de Cu no- azules que son peróxidas que producen oxidasas. El tipo 3 Cu es del tipo no-azul y funciona como dos aceptores de electrones en el proceso de oxidación. Un ejemplo de una enzima que contiene Cu del Tipo 3 es la fenolasa que cataliza la oxidación de monofenoles a orto difenoles y luego a o-quinonas y agua. También ocurren proteínas de cobre que son enzimas multi-Cu y contienen los tres tipos de Cu. Estas enzimas que incluyen la ácido ascorbico oxidasa y la lactasa catalizan la reacción:



Al igual que en el caso del Fe, concentraciones relativamente altas de Cu ocurren en los cloroplastos. Neish (1939) encontró que cerca del 70% del Cu total en las hojas estaba unida a estos orgánulos. De este Cu más de la mitad está unido a la plastocianina que es un componente de la cadena de transporte de electrónes del fotosistema I (ver punto 3.2.2). No sorprende por lo tanto que el análisis de los pigmentos de los cloroplastos y las actividades del fotosistema I y II en espinacas deficientes de Cu reveló que la deficiencia tiene un efecto más marcado al deprimir el contenido de la actividad de fotosistema I (Basynski et al. 1978). Debería notarse que aunque el Cu es también un constituyente de otras enzimas fotosintéticas: fenolasa, superóxido dismutasa y fracción 1 de proteína que tiene la RUBP carboxilasa y actividad RUBP oxigenasa (Walker y Webb, 1981). Su papel preciso en la fotosíntesis, no está aún claro.

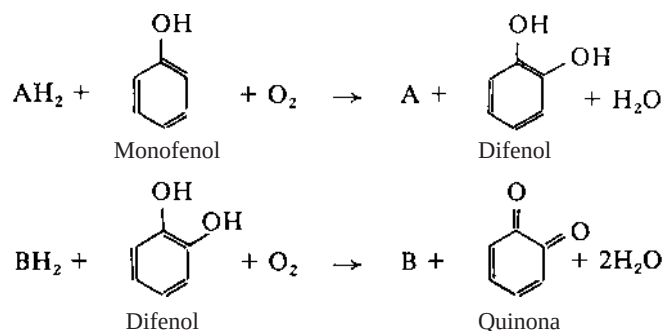
Los más comunes de los tres tipos de superóxido dismutasa contienen Cu y Zn (Cu-Zn SOD). Esta proteína tiene un peso molecular de 32000 y contiene 2 átomos de Zn y 2 de Cu. La superóxido dismutasa ocurre en organismos aeróbicos y son esenciales para su supervivencia en presencia de oxígeno (Fridovich, 1975). Protegen al organismo del daño de superóxidos radicales que pueden estar formados cuando un único electrón se transfiere a O_2 .



El peróxido de hidrógeno producido es descompuesto por la catalasa. La muy alta proporción de SOD en las hojas que parecen estar localizados en los cloroplastos, más del 90% (Jackson et al 1978) indica un papel para el SOD de proteger el aparato fotosintético pero los detalles precisos de como lo realiza se carecen aún.

La citocromo oxidasa, la oxidasa terminal en la cadena de transporte de las mitocondrias, es uno de las enzimas que contienen Cu mejor estudiadas. La actividad de esta enzima que transfieren electrones directamente al O_2 molecular puede inhibirse por el CN^- . Cuando esto ocurre otra oxidasa que contiene Cu, la quinona oxidasa, resistente al CN^- entra en juego. Esta enzima descubierta relativamente reciente, la llamada «oxidasa alternativa» (Palmer, 1979) provee un segundo camino de oxidación en la mitocondria. Se cree que los electrones son directamente transferidos del sustrato de quinol al oxígeno molecular evitando la cadena de transporte de electrones. Como funciona el Cu en el proceso no es conocido aún (Walker y Webb, 1981).

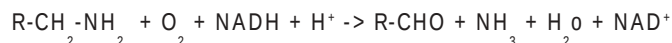
La enzima fenolasa que ocurre en las mitocondrias y también en la membrana tilacoide de los cloroplastos tienen dos distintas funciones enzimáticas. En su papel de mono-oxidación de los monofenoles es a veces llamada tirosinasas y como la enzima que enlaza entre la mono-oxidación y los O difenoles es a veces llamada polifenol oxidasa. De acuerdo (Walker y Webb, 1981). Es preferible usar el termino fenolasa para cubrir las dos funciones asociadas. La siguiente muestra la secuencia de reacciones de oxidación del fenol:



Es característica de este tipo de reacciones la división del O_2 en sus componentes atómicos; un átomo O es utilizado en la reacción de hidroxilación y la otra para la producción de H_2O . En esta reacción la molécula de monofenol se oxida a una de difenol, que a su vez es oxidada a un compuesto o-quinona. La acumulación de estas o-quinonas pueden resultar en una polimerización donde se forman manchas marrón oscuras de compuestos de melanina. Esto ocurre cuando las frutas y patatas son cortadas y los tejidos se exponen al oxígeno atmosférico. Tanto la fenolasa como la laccasa, otra proteína de Cu que cataliza la reacción de oxidación de fenoles, están involucradas en la síntesis de la lignina. Un síntoma típico de la deficiencia de Cu es así el impacto en la síntesis de lignina. En los tejidos deficientes de Cu la actividad de la fenolasa es disminuida y ocurre una acumulación de fenoles (Robson et al, 1981).

La oxidasa del ácido ascórbico cataliza la reacción del ácido ascórbico al L dehidro ascorbato, que ocurre ampliamente en las plantas superiores. Ha sido reportado tanto en el citoplasma como en la pared celular. Las funciones fisiológicas de estas enzimas son inciertas pero pueden estar ligadas a ciertas dehidrogenasas en un intercambio redox que involucre al glutatión (Walker y Webb, 1981).

Otro grupo de proteínas de Cu son las amino oxidasas, que catalizan la deaminación oxidativa.



Estas enzimas pueden también utilizar poliaminas tales como la putrescina y espermidina como sustratos. El cobre está así relacionado estrechamente al metabolismo de las poliaminas.

El cobre influye tanto en el metabolismo de carbohidratos como en el de nitrógeno. En la etapa vegetativa la deficiencia de Cu puede inducir una disminución de los contenidos de carbohidratos solubles (Brown y Clark, 1977) como pudiera esperarse del papel de Cu en la fotosíntesis. Graham (1980) demostró que en plantas de trigo deficientes después de la antesis, sin embargo, hubo una acumulación de carbohidratos solubles en hojas y raíces. Esta acumulación es atribuible a la ausencia de demanda de carbohidratos resultante de la falla de la floración y consecuente carencia del proceso del llenado de grano debido a la esterilidad del polen en las plantas deficientes de Cu. Suficientes carbohidratos estaban presentes en estas plantas para sostener un excesivo macollamiento. Esta es una explicación del por qué el excesivo macollamiento es un detalle común entre los cereales deficientes en Cu (ver Foto 16.1).

Observaciones de Hallsworth et al. (1960) sugieren que hay un requerimiento específico de Cu para la fijación simbiótica de N. En estos experimentos la ausencia de Cu deprimió marcadamente el desarrollo de los nódulos y fijación de N mientras que el crecimiento era apenas reducido. Más recientemente en experimentos con trébol subterráneo Snowball et al. (1980) han concluido que el Cu es requerido para la fijación de N, pero las evidencias son aun ausentes en cuanto al mecanismo. debe recordarse que el Cu puede tener un efecto indirecto en la fijación de N dado que los nódulos de fijación de N tienen una demanda muy alta de carbohidratos que puede ser limitantes en plantas jóvenes que padecen de deficiencia de Cu.

Al revisar la literatura de la influencia del Cu en el metabolismo proteico Bussler (1981) ha concluido que esos efectos son indirectos o de naturaleza secundaria. Son numerosos los informes en la literatura sin embargo, que la aplicación nitrogenada acentúa la deficiencia de Cu. Esta puede surgir simplemente como una mayor demanda de cobre provocado por un aumento del crecimiento. Sin embargo, también hay evidencias que el mayor N aumenta el requerimiento aparente de las plantas por el Cu. El cobre que entra en las hojas se liga a compuestos de N tales como proteínas y solo se libera para re-transportarse en el floema cuando estos compuestos son hidrolizados. Las aplicaciones de N pueden así retardar el movimiento de Cu desde las hojas mas maduras a las mas jóvenes no solo al proveer niveles mas altos de compuestos orgánicos de N para ligarse al Cu sino también al demorar la senescencia de las hojas mas maduras y por lo tanto la liberación del Cu para transportarse a las hojas mas jóvenes (Loneragan et al, 1981). Esto concuerda con la aparición primera de la deficiencia de Cu en hojas jóvenes.

16.2.3 Deficiencia y toxicidad del Cobre

La deficiencia de Cu es bien conocida en un grupo de diferentes especies cultivadas. En los cereales la deficiencia se muestra primero en las puntas de las hojas al macollaje, aunque en casos severos puede aparecer antes. Las puntas se vuelven blanquecinas y las hojas son estrechas y torcidas. El crecimiento de los entrenudos es disminuido (Brown et al, 1958). A medida que progresa el crecimiento la deficiencia se vuelve más severa y se han reportado casos extremos donde la formación de las espigas está ausente (ver Foto 16.1). Una característica típica de la deficiencia en cereales es el aspecto arbustivo de las plantas con puntas blanquecinas torcidas y una reducción en la formación de espigas. Cuando la deficiencia es menos pronunciada la formación de espigas puede ocurrir pero las espiguillas no se desarrollan completamente, pudiendo ser parcialmente estériles (Scharrer y Schaumlöffel, 1960). Este síntoma está asociado con el papel del Cu en la posibilidad de subsistencia del grano de polen. Ha sido demostrado por Knight, et al (1973) que las anteras que contienen el polen y los ovarios tienen altos contenidos de Cu, y presumiblemente también una alta demanda de Cu. Jewell et al (1985) han sugerido que la esterilidad del polen en cereales deficientes de Cu resultan de una excesiva acumulación de auxinas. Se cree que esto ocurre como resultado de una escasez de la enzima fenolasa que contiene Cu, lo que conduce a un aumento de compuestos fenólicos en las anteras que a su vez inhibe la auxina enzima oxidasa y resulta en una acumulación de la auxina. En árboles deficientes de Cu puede ocurrir un desarrollo en forma «de péndulo» (Oldenkamp y Smilde, 1966). Se cree que este síntoma de deficiencia se relaciona con una disminución de la síntesis de ligninas resultante de la falta

de las dos enzimas que contienen Cu, fenolasa y laccasa. De acuerdo con Bussler (1981) la inhibición de la lignificación en los tejidos deficientes de Cu está asociado con un desarrollo inadecuado en los haces del xilema. Esta función del Cu explica la cercana relación en cereales entre el estado nutricional de Cu y condiciones de estabilidad de la paja. También clarifica la interacción entre el Cu y la aplicación de fertilizantes con N en relación al vuelco (Vetter y Teichmann, 1968). El comportamiento característico de la deficiencia de Cu al afectar el desarrollo de los nuevos tejidos, parecen ser dependientes de la baja movilidad del Cu en las plantas deficientes (Loneragan, 1975). Un detallado relevamiento de los síntomas de deficiencia de Cu en un grupo de plantas de cultivo ha sido dado por Reuther y Labanauskas (1966) y Caldwell (1971).

Para la mayoría de las especies vegetales cantidades altas de Cu en el medio nutritivo son tóxicas para el crecimiento. El efecto parece relacionarse en parte con la habilidad del Cu para desplazar otros iones metálicos y particularmente el Fe de los centros fisiológicamente importantes. La clorosis es así un síntoma comúnmente observado de la toxicidad del Cu, recordando vagamente la deficiencia de Fe (Daniels et al. 1972).

La inhibición del crecimiento de las raíces es unas de las respuestas más rápidas a los niveles tóxicos del Cu. Wainwright y Woolhouse (1975) compararon los efectos del incremento de concentraciones de Cu en una solución nutritiva de cultivo en el plasmalemma de raíces de una raza tolerante y otra no tolerante al Cu de *Agrostis tenuis*. Los daños al plasmalemma, medida por las pérdidas de K^+ , fue considerablemente más alta en la raza no tolerante. Se concluyó que como el efecto del exceso de Cu fue dañar la estructura de la membrana, parte del comportamiento de la tolerancia al Cu opera a través de un mecanismo de exclusión en el plasmalemma. El calcio juega un papel esencial al mantener la estructura de la membrana (ver punto 3.1.2). Los hallazgos de Wallace et al. (1966) que los altos niveles de Ca alivian la toxicidad del Cu también sostienen el punto de vista que el exceso de Cu ejerce una influencia perniciosa en la estructura de la membrana.

En una investigación de la flora de suelos que contenían altos niveles de Cu en Zaire, Duvigneaud y Denayer-De Smet (1959) observaron que algunas especies de plantas eran capaces de acumular Cu en niveles del orden de 1000 ppm en la materia seca. Por qué tales plantas no muestran signos de toxicidad de Cu y solo son capaces de crecer en estos suelos no está totalmente claro. Algunas especies pueden acumular una alta proporción de Cu en las raíces, de modo que puede suponerse que en parte, opera la exclusión de la absorción. Grandes cantidades de Cu pueden por lo tanto ligarse a sitios negativamente cargados de sustancias pécticas (grupos COO^-) en la pared celular en el córtex radicular. En otras especies no hay duda, sin embargo, que cualquier valor entre 2 a 50 veces los valores normales de Cu fueron encontrados en las hojas. De alguna forma el comportamiento tóxico del exceso de Cu se evita en estas plantas. Reilly (1969) sugiere que cuando la concentración de Cu es alta en las hojas el Cu puede formar compuestos coordinados con grupos NH_2 de aminoácidos y proteínas. Esto podría ofrecer una explicación de porque algunas plantas no muestran efectos adversos a concentraciones muy altas de Cu, si el Cu en la planta es complejoado es probable que este restringido el acceso del Cu^{2+} a los centros de sitio fisiológicamente activos.



Foto 16.1 Deficiencia de Cu en avena, Izquierda: normal; Derecha: Deficiente (Foto: Mengel)

16.3 Cobre en Nutrición de Cultivo

16.3.1 Requerimientos del Cultivo y disponibilidad

Como los contenidos de Cu total del material vegetal es normalmente menor a 10 ppm, el requerimiento de Cu de las plantas cultivadas es correspondientemente bajo. La mayoría de los suelos contienen niveles adecuados de Cu disponibles que satisfacen esta demanda. Los suelos donde ocurren deficiencias de Cu son ya sea inherentemente bajos en Cu o más comúnmente, bajos en la disponibilidad de Cu. El grupo de suelos inherentemente bajos en Cu incluyen aquellos excesivamente lixiviados como los arenosos podzólicos, suelos áridos, y suelos desarrollados de materiales parentales pobres en cobre. Incluidos en la segunda categoría donde la disponibilidad limita la absorción de Cu de las plantas, están los suelos orgánicos y turbosos, suelos calcáreos y algunos suelos altos en su contenido de arcilla. La deficiencia de cobre es común en suelos turbosos recientemente recuperados y por esta razón la deficiencia se ha llamado «enfermedad de recuperación».

Los cultivos difieren en su sensibilidad a la deficiencia de Cu. En general, la mayor respuesta de los cultivos a los fertilizantes de Cu, se obtiene en avena, espinaca, trigo, y alfalfa. En el rango de mediana sensibilidad son el repollo, coliflor, remolacha azucarera y maíz, mientras frijoles, pastos, patatas y soja muestran una baja respuesta. La influencia de fertilización de Cu en avena, unas de los cultivos mas sensibles, se muestra en la Tabla 16.2 de resultados de Scharrer y Schaumlöffel (1960). Estos hallazgos a partir de un experimento de invernadero muestran claramente que la deficiencia de Cu disminuye el rendimiento de grano a expensas de la formación de mas material vegetativo. El estudio de la deficiencia de Cu a campo es frecuentemente mucho más complejo que bajo condiciones de invernáculo. En una extenso relevamiento de deficiencia de Cu en suelos de rendzina Davies et al. (1971) observaron deficiencia en cebada y trigo eran agravadas cuando a estos cultivos seguía uno de *Brassica*. Los síntomas de ennegrecimiento fueron observados en trigo, y los síntomas de deficiencia se acentuaron con las condiciones mas cálidas y húmedas del verano.

Tabla 16.2. **Efecto de aplicación de la Cu en el rendimiento de avena, cultivada en un suelo deficiente de Cu** (Scharrer y Schaumlöffel, 1960)

Aplicación de Cu mg Cu/kg de suelo	Paja g/maceta	Grano
Control	72.6	29.6
1.2	57.0	56.7
8.3	58.4	57.7

La aplicación de fertilizantes también puede resultar en el desarrollo de síntomas de deficiencia de Cu, particularmente cuando se aplican altos niveles de N (Reuther y Labanauskas, 1966). El uso prolongado de fertilizantes fosfatados también ha sido citado como una causa de deficiencia de Cu en algunos suelos (Bingham, 1963). De acuerdo con Dekock et al. (1971) las aplicaciones de fosfato a suelos de turba, de baja disponibilidad de Cu, pueden inducir deficiencias de Cu en plantas efectuando un uso más efectivo del N en la síntesis de proteínas vegetales que puede ligar Cu. Las aplicaciones de fertilizantes de Zn también han demostrado agravar la deficiencia de Cu en suelos con niveles marginales de Cu (Chaudhry y Loneragan, 1970).

16.3.2 Aplicación de Cobre

En la evaluación de la disponibilidad de Cu se han utilizado tanto extractantes inorgánicos como quelatantes. La extracción con N NO_3 , Henkens (1965) recomienda un mínimo de 4 ppm de Cu como medida crítica para el crecimiento adecuado de cereales. Utilizando el reactivo quelatante DTPA (Dietil triamin pentacetato) que es más sensible que el EDTA, Follet y Lindsay (1970) sugieren una cifra de 0.2 ppm como nivel crítico de Cu para este extractante. La extracción de Cu del suelo por quelatos, incluyendo DTPA no siempre da resultados confiables. Así Haq y Miller (1972) encontraron solo una pobre correlación entre el contenido de Cu de plantas de maíz y la cantidad de Cu extraído del suelo por un grupo de diferentes agentes quelatantes.

Otro enfoque para estimar la condición de Cu de las plantas es determinar la actividad del contenido de Cu en una enzima de la planta. La actividad de la oxidasa del ácido ascórbico en hojas de citrus ha demostrado correlacionar muy bien con el nivel de Cu en el medio nutritivo (Bar Akiva et al. 1969). El contenido de Cu en hojas de trigo y cebada también ha sido utilizado en el diagnóstico de la deficiencia de Cu. Davies et al. (1971) tentativamente sugiere que el nivel de Cu menor a 2 ppm es indicativo de deficiencia, mientras que niveles por encima de 3 ppm pueden considerarse adecuados. El contenido de Cu en granos es un índice confiable de la condición nutritiva de los cereales. Esto se muestra en la Figura 16.2 donde el porcentaje de granos estériles de avena es graficado contra el contenido de Cu de los granos. El contenido crítico está cerca de 2.5 a 3.0 ppm de Cu en la materia seca (Russ, 1958).

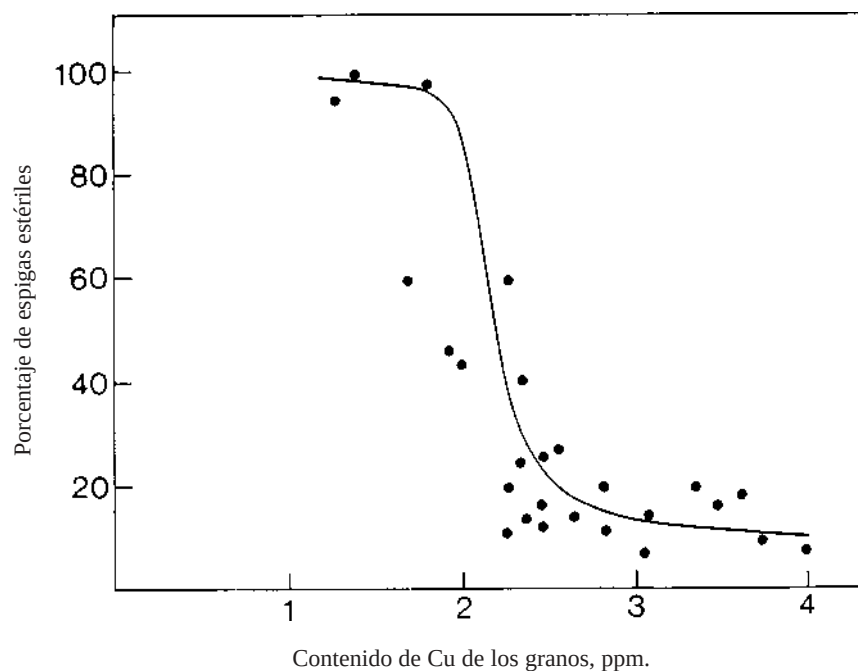


Figura 16.1. Porcentaje de granos estériles de avena en relación a su contenido de Cu (Russ, 1958).

Cuando se considera que un cultivo de cereal en promedio retira apenas entre 20 a 30 g Cu Ha⁻¹, es claro que la cantidad de Cu que sería necesaria aplicar debe ser muy pequeña. Sin embargo, como ya se mencionó, el Cu está unido fuertemente al suelo y por esta razón la cantidad aplicada de fertilizante de Cu tiene que exceder considerablemente la absorción del cultivo. Se utilizan tanto fertilizantes de Cu inorgánicos como orgánicos para aliviar las deficiencia de Cu (Caldwell 1971; Murphy y Walsh, 1972). Con frecuencia se aplica CuSO₄ al suelo. Una única aplicación cercana a 1 a 10 kg Cu ha⁻¹ es generalmente adecuada en suelos minerales, mientras que para suelos orgánicos son necesarios niveles algo más altos (Reuther y Labanauskas, 1966). Hay, sin embargo, un número de problemas asociados al CuSO₄. Cuando se aplican las sales al suelo una gran proporción de iones Cu²⁺ son llevados rápidamente a la solución y son inmovilizado por una fuerte adsorción a los sitios de intercambio. Pueden resultar además efectos residuales tóxicos en algunos suelos. Donde se cultivan especies de respuestas medias o bajas, se recomienda una aplicación total que no exceda los 22 kg de Cu ha⁻¹ (Murphy y Walsh, 1972). Parte de los efectos residuales de la aplicación al suelo han sido aliviados ya sea por el uso de Cu en polvo que liberan Cu a una tasa más lenta (Kühn y Schaumlöffel, 1961) o más generalmente por el uso de quelatos de Cu. Las aplicaciones foliares de Cu son realizados con CuSO₄, oxiclورو Cu, óxidos o quelatos de Cu. Una vez mas los sulfatos son menos satisfactoria debido al quemado del follaje. Aplicaciones a las semillas con sales de Cu también ha sido intentado, aunque los resultados han sido variables (Murphy y Walsh, 1972).

La toxicidad de Cu en las plantas no ocurre frecuentemente en la práctica porque el Cu esta unido muy fuertemente a las partículas del suelo. La toxicidad puede aparecer en suelos afectados por desechos de minerales de Cu o suelos que han sido tratados por un período de muchos años con sales de Cu. En algunos suelos en Francia que han sido cultivados con viñedos, el uso prolongado de Caldo Bordelés ha tenido dicho efecto (Delas, 1963). La toxicidad del Cu parece ocurrir extensamente en suelos ácidos, donde el Cu no está unido tan fuertemente (Drouineau y Mazoyer, 1962), siendo así más disponibles para las plantas. La toxicidad de Cu puede traer problemas particularmente agudos donde regularmente son aplicados a los suelo desechos con contenidos de Cu. Tales suelos pueden ser muy afectado debido a la baja tasa en que se lixivia el Cu a las capas más profundas del suelo. Esta cuestión ha sido recientemente tratada por Dam Kofoed (1980). El estiércol de cerdos y barros cloacales, especialmente aquellos de origen industrial, puede tener muy alto contenido de Cu (ver Tabla 16.3). Aplicaciones frecuentes de estos materiales pueden resultar en niveles tóxicos de Cu en el suelo. Los cultivos difieren en su susceptibilidad a la toxicidad del Cu. Las leguminosas son especialmente sensibles. El material de planta enriquecido con Cu también puede ser un problema para los animales. Los rumiantes, y especialmente las ovejas, son más susceptibles al forraje rico en Cu que los cerdos o aves de corral. Una concentración de 50 ppm de Cu en la materia seca es considerado como límite superior para el forraje.

Tabla 16.3 **Concentraciones de Cu en estiércoles y desperdicios orgánicos** (Dam Kofoed, 1980).

	mg g ⁻¹ de Cu	
	en peso fresco	en peso seco
Estiércol Vacuno	9	34
Estiércol de Cerdo	21	86
Estiércol de Ave	30	69
Barros de Cerdo	18	265
Barros vacunos	4	43
Residuo cloacal casero	46	113
Residuo cloacal industrial	353	1477

MOLIBDENO

17.1 Molibdeno del Suelo

El Mo total contenido en la mayoría de los suelos agrícolas está entre 0.6. 6 y 3.5 ppm (Swaine, 1955) con un contenido promedio de Mo total cercano a 2.0 ppm y un promedio de Mo disponible cercano a 0.2 ppm (Cheng y Oullette, 1973). Los valores pueden variar ampliamente, sin embargo, dependiendo del material parenteral. De acuerdo con Massumi (1967), que investigó suelos de diversas regiones del norte de Alemania, el Mo soluble en oxalato fue más alto en suelos de pantano y más bajo en suelos podzólicos. El rango de Mo soluble en oxalato por los diversos tipos de suelo fue como sigue:

Pantano	0.17 a 1.4 ppm
Suelo pardo grisáceo podzólicos	0.10 a 0.5 ppm
Suelos turbosos	0.10 a 0.5 ppm
Suelos podzólicos	0.09 a 0.36 ppm

En contraste con los metales pesados ya discutidos, el Mo ocurre ampliamente en el suelo como un oxicomplejo (MoO_4^{2-}). Esta propiedad distingue claramente al Mo de los demás nutrientes metales pesados y el molibdato se semeja más al fosfato o al sulfato en su comportamiento en el suelo. El molibdato se adsorbe a los sequióxidos y minerales de arcilla en un modo análogo al fosfato. La adsorción en la mayoría de los casos es del tipo de intercambio de ligandos. Es más bien específico y el anión molibdato está unido fuertemente (Hingston et al. 1972). De todos los aniones nutrientes vegetales el molibdato se coloca segundo después del fosfato en su fortaleza de adsorción (Parfitt, 1978). Las isotermas de adsorción de molibdato son paralelas a las de fosfatos y puede describirse aproximadamente por la ecuación de Langmuir. Las curvas típicas de adsorción de Mo se muestran en la Figura 17.1 del trabajo de Barrow (1970). Como se aplica en general en todos los procesos de adsorción, la fortaleza de adsorción del anión de Mo disminuye con el aumento de pH. De acuerdo con

Molibdeno 485

investigaciones de Reisenauer et al. (1962), la adsorción máxima del Mo se obtiene a pH 4. Esta dependencia al pH de la adsorción de Mo tiene consecuencias prácticas, ya que la deficiencia de Mo puede controlarse con frecuencia por el encalado. El Mo adsorbido puede reemplazarse por otros aniones. En este aspecto los fosfatos y el OH^- parecen ser especialmente efectivos como aniones de reemplazo (Parfitt, 1978).

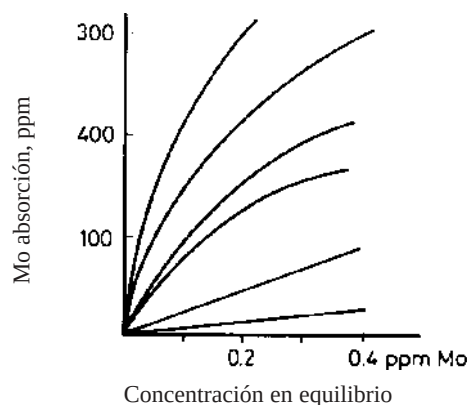


Figura 17.1 Adsorción de Mo en seis suelos de diferentes pH y capacidad de adsorción de Mo (Barrow, 1970)

De la discusión anterior es posible de entender que el contenido de Mo de la solución de suelo puede variar considerablemente. Las concentraciones están en el orden de 2×10^{-8} a 8×10^{-8} M como informa Lavy y Barber (1964). La fracción de Mo en la solución del total de Mo del suelo, también puede ser muy diferente entre suelos. En algunos suelos Californianos por ejemplo, se ha establecido que 2/3 del Mo total es soluble en agua, mientras que en suelos deficientes de Mo en Florida, el Mo soluble en agua es menor al 1 % del Mo total (Wiklander, 1958). Además del Mo absorbido en los coloides de suelo y del Mo en solución de suelo, el elemento también ocurre en formas no intercambiables en un grupo de estructuras minerales. Estos incluyen MoS_2 , presente en los suelos bajo condiciones reductoras, molibdato de Ca y óxidos hidratados de Mo. El molibdeno también puede asociarse con minerales de óxidos de Fe en formas adsorbidas, ocluidas o semicristalinas como es el caso en la fracción sesquióxidos de los suelos ácidos (Reisenauer et al. 1962; Taylor y Giles 1970). En suelos con panes férricos de bajo pH, el Mo puede estar fijado fuertemente pudiendo ocurrir deficiencias de Mo (Schlichting, 1960).

Una fracción del Mo de suelo está presente en forma orgánica. Con la mineralización de la materia orgánica esta forma con frecuencia se convierte en disponible para las plantas. Mitchell (1954) informó que aún en suelos ácidos las plantas pueden absorber niveles adecuados de Mo cuando la mineralización de la materia orgánica libera suficientemente Mo.

17.2 Molibdeno en Fisiología

El Mo se absorbe como molibdato por las plantas. La absorción puede reducirse por los efectos competitivos de SO_4^{2-} (Stout et al 1951; Reisenauer, 1963). Por otro parte los iones fosfato mejoran la absorción de Mo^{4+} en las puntas superiores en experimentos de corto plazo (Stout et al

1951). Aunque no hay evidencias directas que el Mo es absorbido activamente, las interacciones iónicas descritas anteriormente sugieren una absorción metabólicamente controlada (Moore, 1972). La forma en que el Mo se transloca es desconocida. Tiffin (1972) ha sugerido que puede moverse posiblemente en el xilema como MoO_4^{2-} , como complejo aminoácido de Mo-S, como un complejo de molibdato con azúcares u otro compuestos polihidróxido. De acuerdo con Hewitt y Agarwala (1952), el Mo se localiza principalmente en el floema y en el parénquima vascular. Es apenas moderadamente móvil en la planta.

El contenido de Mo del material de planta es generalmente bajo y menor a 1 ppm en la materia seca. Algunos típicos resultados de los contenidos de un grupo de plantas se muestran en la Tabla 17.1. Los contenidos son normalmente bajos debido a los niveles extremadamente pequeños de MoO_4^{2-} en la solución de suelo. En contraste con otros micronutrientes, sin embargo, el Mo puede ser absorbido en cantidades mucho más altas por plantas normalmente sin resultar en efectos tóxicos. Agarwala y Hewitt (1954) encontraron por ejemplo que el contenido de Mo en material vegetal puede variar por un factor de 100. Algodoneros suministrados con excesivo Mo acumularon niveles de hasta 1500 ppm de Mo en sus hojas (Joham, 1953). La misma clase de observación fue hecha para frijoles *Phaseolus* por Widdowson (1966). Ocasionalmente se ha informado de toxicidad en niveles muy altos de suministro de Mo. En tomate hojas de un intenso color amarillo dorado se encontraron cuando el contenido de Mo estaba en un rango de 1000 a 2000 ppm (Johnson, 1966). El requerimiento fisiológico de Mo es muy bajo y menor a 1 ppm en la materia seca (Stout y Meagher, 1948).

Tabla 17.1 **Contenido de Mo de diferentes plantas en ppm de Mo en la materia seca** (Johnson, 1966).

Hojas de Alfalfa	0.34	Hojas de remolacha azucarera	0.72
Topes de Frijol <i>Phaseolus</i>	0.40	Hojas de Tomate suficientes	0.68
Hojas de espinaca	1.60	Hojas de Tomate deficientes	0.13

El molibdeno es un componente esencial de dos enzimas mayores en plantas, la nitrogenasa y nitrato reductasa, el mecanismo efectivo de las cuales probablemente depende del cambio de valencia (ver punto 3.3.2). La nitrogenasa consiste en dos complejos proteicos de enzima, el mayor del cual contiene Fe y Mo en una proporción cercana 9:1 (ver Figura 3.26). De acuerdo con Bergersen (1971) el mecanismo básico de fijación del N_2 por la nitrogenasa, y por lo tanto también la función del Mo, es la misma tanto para las bacterias fijadoras libres de N_2 como para los microorganismos que viven en simbiosis con las plantas superiores. El carácter esencial del Mo para *Actinomyces alni* del aliso (*Alnus glutinosa*) fue establecido por Becking (1961). En ausencia de Mo, los plantines de aliso desarrollaron deficiencia de N. Cuando se suministró Mo, la absorción de N fue aumentada y el Mo se acumuló en los sitios de fijación de N_2 de los nódulos radiculares (Tabla 17.2). Resultados similares han sido informados por Mulder (1948) quien encontró que el contenido de Mo en los nódulos de *Pisum* era cerca de 10 veces más alto que el de las hojas.

Tabla 17.2 **Contenido de Mo en diversas partes de planta de aliso joven** (Becking, 1961).

	Hojas ppm Mo en MS	Tallos	Raíces	Nódulos
Sin aplicación de Mo	0.01	0.14	0.24	2.00
Aplicación de Mo	0.27	1.89	2.62	17.3

El Mo es un elemento esencial para la respiración así como para Nitratos reductasa asimilatoria (Beevers y Hageman, 1983). El primero esta presente en las bacterias denitrificadoras y cataliza la reducción de nitrato a nitrito. La nitrato reductasa asimilatoria está presente en diferentes clases de organismos tales como bacterias, cianobacterias, algas, hongos y plantas superiores. Se supone que en el proceso de oxido reducción el Mo cataliza la transferencia de un e^- (ver Figura 3.28).

El absorción de Mo en plantas por unidad de producción de materia seca es mayor en la presencia de $NO_3^- - N$ que en $NH_4^+ - N$ (Giordano et al. 1966). Es probable que las plantas cultivadas exclusivamente con $NH_4^+ - N$ no requieren Mo. Así Hewitt y Gundry (1970) mostraron que coliflores bajo condiciones estériles crecieron con $NH_4^- - N$ y sin Mo no desarrollaron síntomas de deficiencia de Mo, mientras que bajo condiciones no esterilizadas aparecieron deficiencias de Mo. La mayor parte de los experimentos que comparan diferentes formas de N en relación al requerimiento de Mo han sido conducidos bajo condiciones no esterilizadas. Es posible así que en los informes de investigaciones iniciales, los requerimientos de Mo en plantas suministradas con $NH_4^- - N$, pueden haber resultado de la demanda de Mo para la reducción del $NO_3^- - N$ absorbido después de la nitrificación del NH_4^+ en el medio nutritivo.

Como la función más importante del Mo en el metabolismo de la planta es la reducción de NO_3^- , la deficiencia de Mo se semeja a la deficiencia N (Hagstrom y Berger, 1970) volviéndose primero cloróticas las hojas mas maduras. En contraste a la deficiencia de N sin embargo, los síntomas necróticos aparecen muy rápidamente en los márgenes de la hoja debido a la acumulación de nitratos (Maynard, 1979). Las plantas deficientes en molibdeno tienen un crecimiento restringido, volviéndose sus hojas pálidas y eventualmente blancas. La formación de flores puede restringirse (Hewitt et al. 1954). La similitud con la deficiencia de N es particularmente aplicable para las Leguminosas en que la deficiencia de Mo puede restringir la nutrición de N afectando tanto la reducción de NO_3^- como la fijación de N_2 . En campos de trébol la deficiencia de Mo frecuentemente ocurre muy desuniformemente resultando una apariencia amarillenta contra un fondo verde oscuro de las plantas normales.

La deficiencia de molibdeno aparece frecuentemente primero en las hojas del medio y en las más maduras. Su apariencia es amarillenta a verde amarillenta, y los márgenes de las hojas se enrollan sobre si mismas. También con frecuencia, las hojas son pequeñas y cubiertas por manchas muertas. La deficiencia de Molibdeno es probablemente más frecuentemente observada en las Crucíferas y en particular en coliflor. Una marcada clorosis internerval ocurre en las hojas que frecuentemente tienen una apariencia gris verdosa. La lamella intermedia de la pared celular no se forma completamente. Esta puede observarse en una etapa muy temprana del desarrollo de la hoja (Bussler, 1970). En la extrema deficiencia la lámina de la hoja no se forma y solo es probable que solo esté presente la nervadura central de la hoja. Esta parece más bien como un látigo y por esta razón la deficiencia es llamada «punta de látigo». La foto 17.1 muestra un ejemplo típico de «punta de látigo» en el coliflor. En los cítricos otra característica del síntoma de deficiencia son manchas amarillas sobre las hojas.

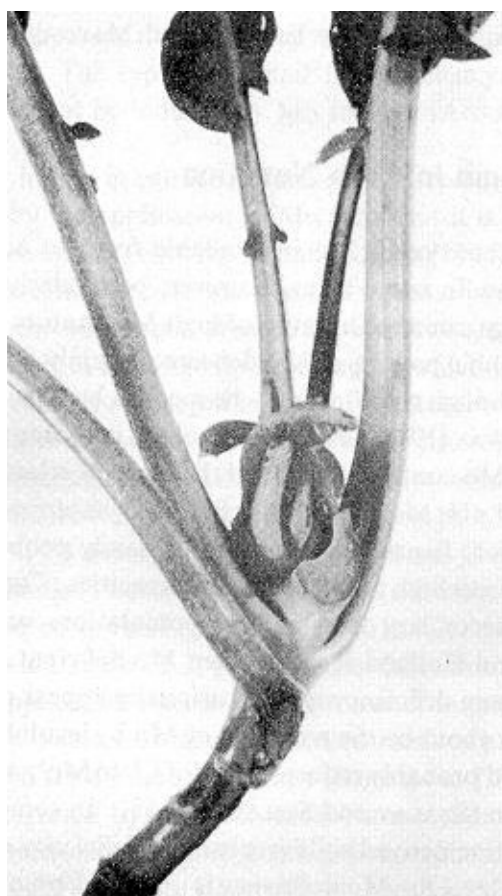


Foto 17.1 Deficiencia de Mo en coliflor. Parte inferior: Comienzo de la deficiencia en plantas jóvenes (Foto: Brandenburger).

17.3 Molibdeno en la Nutrición del Cultivo

Muchos suelos contienen suficiente Mo en formas disponibles para cubrir adecuadamente las necesidades de los cultivos. En algunas áreas, sin embargo, particularmente en suelos ácidos ($\text{pH} < 5.5$), la deficiencia de Mo puede resultar de una alta fijación del Mo en el suelo. Así en los EE.UU. el patrón geográfico de deficiencia de Mo sigue principalmente las regiones de suelos arenosos ácidos, aunque al efecto puede estar enmascarado por el uso común de encalado (Kubota y Allaway 1972). Suelos altamente podzolizados frecuentemente muestran deficiencia en Mo ya que el contenido de Mo total es bajo, y el elemento está en gran parte no disponible debido al bajo pH. Los síntomas de deficiencia de molibdeno son observados comúnmente en suelos derivados de material cuarzoso, aluviales arenosos, franco arenosos y en suelos con alta capacidad de intercambio aniónico (Cheng y Ouellet, 1973). Los suelos con acumulaciones secundarias de óxidos de hierro, como los suelos férricos de Australia y Holanda, son también frecuentemente deficientes en Mo ya que fijan muy fuertemente el Mo. La deficiencia de molibdeno puede aparecer ocasionalmente en suelos turbosos. Esta es más probable producida por la retención del Mo por los ácidos húmicos insolubles de la turba. El ácido húmico probablemente reduce el MoO_4^{2-} a Mo^{5+} el cual se fija en esta forma catiónica (Szalay y Szilagyi, 1968). En algunos suelos calcáreos libremente drenados y derivados de serpentinas, pueden ocurrir deficiencias absolutas de Mo. En general el nivel crítico para la ocurrencia de la deficiencia de Mo está cerca de 0.1 ppm de Mo disponible en el suelo.

Las especies de cultivo difieren considerablemente entre sí en su requerimiento de Mo. Las Crucíferas, y particularmente el coliflor y la col tiene una alta demanda de Mo. Lo mismo se verifica en las leguminosas debido a los requerimientos de la bacterias de los nódulos radiculares. En un relevamiento de 21 estados en EE.UU. se encontró que la alfalfa es el cultivo que más comúnmente muestra deficiencias de Mo, seguidos por el coliflor, brócoli, soja, tréboles y cítrico (Berger, 1962). En general las monocotiledóneas no son muy sensibles a la deficiencia de Mo. Se considera las plantas como deficientes cuando tienen niveles menores a 0.2 ppm de Mo en la materia seca (James et al. 1968). Así en hojas del coliflor Massumi (1967), encontró contenidos de 0.1 ppm de Mo en la materia seca en plantas deficientes, mientras que en las hojas bien suministradas con Mo el contenido ascendió a entre 0.5 y 0.8 ppm de Mo.

Como la deficiencia de Mo ocurre bajo condiciones ácidas, donde se absorben cantidades excesivas de Mn^{2+} y Al^{3+} , la deficiencia de Mo está acompañada con frecuencia de efectos tóxicos del Mn y Al. Sin embargo, el típico síntoma de deficiencia de Mo del coliflor (whiptail) puede no estar inducida por toxicidad de Mn (Agarwala y Hewitt, 1954).

Muy frecuentemente el encalado es suficiente para evitar deficiencias de Mo. En algunos casos, sin embargo, solo por aplicaciones de sales de Mo es posible aumentar los rendimientos y el contenido de Mo en las plantas (Hagstrom y Berger 1965). Aplicaciones de molibdeno es siempre preferible al encalado cuando un aumento en el pH del suelo no es necesariamente aconsejable. Por otra parte tiene que tomarse con cautela la fertilización con Mo ya que pueden resultar altos niveles de Mo en el forraje, que son tóxicos para los animales. Los rumiantes en particular son susceptibles a altos niveles de Mo en el forraje. Un contenido de Mo de 5 ppm en la materia seca es considerado un nivel umbral tentativo para considerar tóxica la hierba (Cheng y Quellette, 1973). La enfermedad de molibdenosis comienza generalmente con una diarrea (Graupe, 1966). El exceso de Mo en la dieta parece interferir con la normal absorción y utilización de Cu, dando origen a una deficiencia inducida de Cu en animales (Thomson et al. 1972). En Inglaterra la enfermedad en el ganado se conoce como desgarró y ocurre en suelos de pH altos y ricos en Mo.

Como puede verse en la Tabla 17.3, las plantas difieren en su respuesta a la aplicación de Mo. Altas tasas de aplicación son probables de resultar en niveles tóxicos de Mo en trébol (Graupe, 1966). La Tabla 17.4 muestra las cantidades recomendadas y frecuencia de aplicación para un grupo de cultivos (Bergmann, 1960). La deficiencia de molibdeno puede corregirse por aplicaciones de molibdato de sodio, molibdato de amonio, trióxido de molibdeno soluble y superfosfato molibdenizado. En algunos casos pueden tratarse las semillas previamente a la plantación con una solución al 1 % de molibdato, o espolvorear con molibdato de NH_4 en proporción de 100 g por ha. También pueden recomendarse aplicaciones foliares de una solución al 0.5 % de molibdato de NH_4 . La molibdenosis está asociado comúnmente a suelos orgánicos alcalinos así como a suelos jóvenes⁴ derivados de cenizas volcánicas. En EE.UU. ocurre áreas con este problema característico de suelos neutros o alcalinos pobremente drenados formados de aluviones graníticos, valles aluviales y áreas aluviales de arroyos (Kubota y Allaway, 1972). Suelos con más de 100 ppm de Mo total son considerados sospechosos.

Tabla 17.3 **Efecto de aplicación de Mo en el contenido de Mo de diversas plantas** (Graupe, 1966).

Nivel de aplicación de Mo	Ninguna ppm de	4 kg Na MoO ₄ /ha Mo en la materia seca
Medicago sativa	0.03	1.58
Trifolium repens	0.02	13.0
Trifolium pratense	0.14	28.6
Lolium multiflorum	0.08	2.19
Bromus mollis	0.03	2.65
Taraxacum officinale	0.31	37.4

Tabla 17.4 **Frecuencia y dosis de aplicación de Mo en suelos deficientes** (Bergmann, 1960).

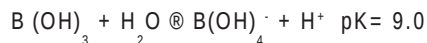
	g molibdato-Na ha ⁻¹	Frecuencia
Pasturas y plantas forrajeras	150-200	Cada 4 a 6 años
Cultivos arables, vegetales y frutos	150-200	Cada año
Coliflor	150-2000	Cada año

BORO

18.1 Boro del Suelo

El contenido total de B del suelo está en el rango de 20 a 200 ppm. La mayoría del B del suelo no está disponible para plantas, la fracción disponible (soluble en agua caliente) varía entre 0.4 a 5 ppm (Gupta, 1979). El Boro está presente en diversos minerales, de los cuales la turmalina (3-4 % de B) es el más importante. En estos minerales el B pueden sustituirse al Si en la estructura tetraédrica. El B soluble del suelo consiste principalmente de ácido bórico $B(OH)_3$. En las condiciones de pH del suelo, este ácido no está deprotonado (disociado) y en contraste con los demás nutrientes esenciales de la planta, el B está presente principalmente en una forma no ionizada en la solución de suelo. Esta puede ser la principal razón porque el B puede lixiviarse tan fácilmente del suelo. Gupta y Cutcliffe (1978) informaron que más del 60 % del B aplicado no fue recuperado en la capa superior de un suelo podzólico cinco meses después de la aplicación. En contraste con las regiones húmedas, en las regiones áridas el B puede acumularse en las capas superiores del suelo hasta niveles tóxicos (Kanwar y Shah Singh 1961; Kick, 1963).

De acuerdo con Parfitt (1978) el ácido bórico no actúa como un dador de protones sino más bien como un ácido de Lewis, aceptando OH^- .



Este alto valor de pK indica que la formación del anión $B(OH)_4^-$ es solo significativa en el rango superior de pH. El $B(OH)_4^-$ así formado se absorbe por sesquióxidos y minerales de arcilla, siendo las illitas más efectivos en la adsorción de B que las caolinitas y esmectitas. La dependencia del pH en la formación del anión $B(OH)_4^-$ puede ser la razón porque aumenta la adsorción de B en el suelo con pH más alto. Este efecto del pH en la adsorción del borato está en marcado contraste con el efecto del pH en la adsorción de otros aniones donde la adsorción disminuye al incrementar el pH. La máxima

adsorción de B se ha encontrado a un pH 9 (Hingston et al. 1972). El boro se adsorbe por un intercambio de ligandos (ver punto 2.1.4) en el cual el OH^- de la superficie de adsorción puede reemplazarse por $\text{B}(\text{OH})_4^-$. La figura 18.1 muestra típicas curvas de adsorción de boratos del trabajo de Keren et al 1985.

Los puntos de la figura fueron obtenidos experimentalmente mientras que las líneas fueron calculadas de acuerdo a las ecuaciones de adsorción propuestas por Keren et al 1981. Del trabajo de la figura 18.1 es claro que la fuerza de adsorción del borato aumenta con el pH del suelo. Esta es la razón por la cual la disponibilidad de B decrece a medida que el pH del suelo aumenta por un sobre encalado causando una deficiencia inducida de B a los cultivos.

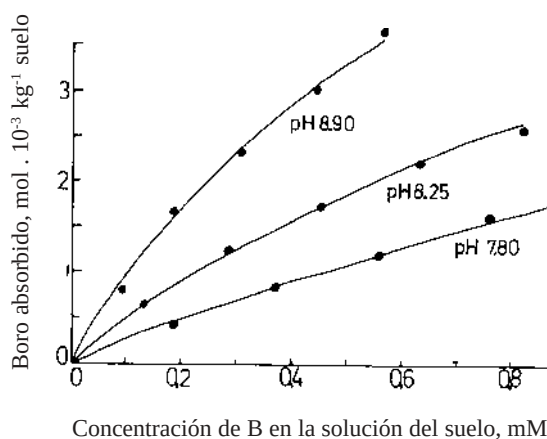
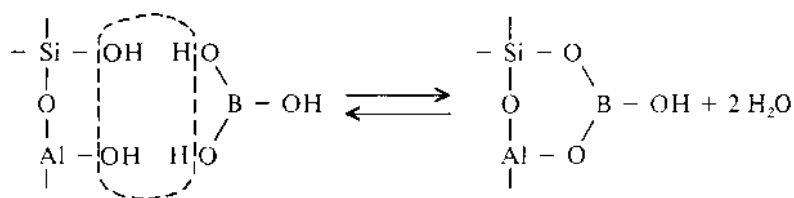


Figura 18.1. Tipos de enlaces del ácido bórico con compuestos diol.

Además el ion borato puede reaccionar con la superficie de hidrólisis formando un complejo borato-diol como sugieren Sims y Bingham (1968).



El Boro puede también estar unido a la materia orgánica ya que los ácidos carboxílicos de los coloides húmicos puede condensar ácido bórico. Russell (1973) sugiere que como este enlace es probablemente más fuerte que el enlace borato sesquióxido bajo condiciones ácidas o neutras, los coloides húmicos conforman el probablemente el reservorio principal de B en muchos suelos agrícolas.

Las evidencias que le boro puede fijarse en gran parte por la materia orgánica proviene de los recientes hallazgos de Mahler (1985) de un largo experimento de capo donde tratamientos de labran-

zas convencionales y labranza cero fueron comparados. Estos investigadores observaron que el suelo del tratamiento sin labranza tenía B disponible mas bajo y sugieres que este efecto estaba relacionados ala acumulación de materia orgánica en la capa superior de suelo de este tratamiento.

18.2 Boro en fisiología

18.2.1 Absorción y Translocación

El Boro es probablemente tomado por las plantas como ácido bórico sin disociar aunque el proceso no está bien entendido. Aún existen controversias en cuanto que extensión del proceso es pasivo o activo. Tanaka (1967) informó que parte del B acumulado por raíces de girasol fue pasivamente absorbida para formar un complejo borato con polisacáridos del espacio libre. Esta sugerencia estuvo principalmente basada en la estequiometría encontrado entre el B absorbido y liberación de H^+ . Otros investigadores también han informado que la absorción de B no es proceso metabólico (Oertli 1963; Bingham et al. 1970). En una investigación en la absorción de B por raíces excisadas de cebada Bowen y Nissen (1976) caracterizaron las fracciones de B del espacio libre. Una alta fracción del total de B fue encontrado en el espacio libre acuoso o unido reversiblemente en la pared celular como complejos de borato y polisacáridos. De acuerdo con estos investigadores hay un componente de la absorción de B bajo control metabólico, pero éste puede detectarse solo experimentalmente luego que el B acumulado reversiblemente en el espacio libre haya estado retirado. Parecería que el componente activo sea probablemente relativamente pequeño. La absorción sigue luego principalmente el flujo de agua a través de las raíces.

El boro es relativamente inmóvil en las plantas y frecuentemente los contenidos de B aumentan desde la parte inferior de la planta a la superior (Cripps, 1956; Wilkinson, 1957). De acuerdo con los hallazgos de Michael et al. (1969) en tabaco, la velocidad de transpiración tiene una decisiva influencia en el transporte hacia arriba del B en la planta, lo que sugiere que este se transloca principalmente en el xilema. Esto explica la acumulación de B en las puntas y márgenes de las hojas (Jones, 1970). En algunas circunstancias la acumulación de B puede conducir a efectos tóxicos y algunas especies de plantas están adaptadas a segregar B a través de gotitas de gutación (Oertli, 1962). El movimiento de B junto con la corriente de transpiración también explica el hecho que deficiencia comienza siempre en los puntos de crecimiento. Este comportamiento es similar al del Ca. Generalmente se sostiene que el B como el Ca, no es móvil o apenas móvil en pequeña extensión en el floema (Raven, 1980; Dugger, 1983). En experimentos con algodón Oertli y Richardson (1970) observaron que el B difundía rápidamente desde la parte leñosa al corteza y notaron un movimiento hacia abajo del B. Estos autores sostienen por lo tanto que el B se trasloca en el floema. Altas concentraciones de B ocurren en ciertos órganos de planta como anteras, estigmas, y ovarios, donde los niveles pueden ser hasta el doble que en los tallos. Estas diferencias se demuestran en los datos de Syworotkin (1958) presentados en la Tabla 18.1 señalando los contenidos de B en diversas partes de la amapola.

Boro 495

Tabla 18.1 **Contenido de B de diversas partes de plantas de amapola** (Syworotkin, 1958).

Órgano de la Planta	B, ppm MS	Órgano de la Planta	B, ppm MS
Cápsula de semillas	69	Tallo	17
Hojas Superiores	45	Raíces	20
Hojas Medias	34	Semillas	21

18.2.2. Rol General del Boro en la Fisiología y el Metabolismo

Ya hace ahora más de 50 años desde que se demostró convincentemente que el B era un elemento esencial para las plantas superiores. El rol de este elemento en el metabolismo vegetal es quizás el menos entendido de todos los nutrientes de las plantas. Aunque es esencial para las plantas vasculares no hay evidencias que los sea para el caso de hongos o algas. A diferencia de muchos elementos esenciales el B no es un componente de ninguna enzima.

Por muchos años se sostuvo que la habilidad del B de facilitar la distribución de azúcares dentro de la planta (Gauch y Dugger, 1954) estaba relacionada con la formación de borato-azúcares que podían atravesar las membranas más fácilmente que las moléculas mismas de azúcar altamente polares. Esta idea perdió valor al comprobarse que la sacarosa el azúcar mas importante transportado en el floema reacciona apenas muy debilmente con el borato. Adicionalmente se propuso un mecanismo mas aceptable para considerar el transporte de la sucrosa a través de las membranas (ver punto 3.1.5). Ahora se sostiene en general que estos hallazgos previos concernientes a la distribución de azúcares, pueden interpretarse como el efecto directo del B en la síntesis de sacarosa antes que en su transporte (ver punto 18.2.3). Al buscar un rol para el B, otros aspectos del metabolismo se han considerado. Por ejemplo se incluyen el metabolismo de ácidos nucleicos, biosíntesis de carbohidratos, fotosíntesis, metabolismo proteico y recientemente un rol en la estabilidad de las membranas (ver Dugger, 1983; Pilbeam y Kirkby 1983).

Dugger (1983) que consideró las funciones fisiológicas del B en un útil trabajo de revisión enfatiza que el ácido bórico puede unirse a cis diols, por ejemplo compuestos que contienen pares de grupos cis hidroxilo, incluyendo azúcares y alcohol azuceres. Tres tipos de complejos pueden formarse como se muestra en la Figura 18.2. Dugger (1983) sostiene el punto de vista que los efectos observados del B en el crecimiento y desarrollo celular de las plantas depende del complejamiento específico entre el borato y substratos polihidroxi, enzimo proteínas y co-enzimas con la configuración adecuada de grupos OH. Se sugiere que cuando el B forma complejos con compuestos que pueden ser reactivos o productos de reacciones enzimáticas en las plantas, los caminos metabólicos pueden ser estimulados o inhibidos y que estos efectos pueden observarse solo después que el crecimiento ha ocurrido. Un ejemplo de la forma que el B puede actuar para modular la actividad enzimática ha sido propuesto por Lee y Arnoff (1967). Estos investigadores han mostrado que el fosfogluconato puede combinarse con el borato. El 6 fosfogluconato es el primer compuesto formado en la variante pentosa fosfato, el camino alternativo para la glicólisis de la degradación de carbohidratos. Lee y Arnoff (1967) argumentan que cuando el B está presente el

complejo 6 fosfogluconato borato bloquea efectivamente el camino pentosa fosfato y la glicólisis es favorecida. Por otra parte, cuando el B es deficiente la formación del complejo no ocurre y el camino pentosa se vuelve operativo. La acumulación de sustancias fenólicas, característica de la deficiencia de B también está asociado con este camino metabólico. Si este es un fenómeno general quedar por verse. Parecería improbable aunque la variante pentosa es activa en tejidos no deficientes en B.

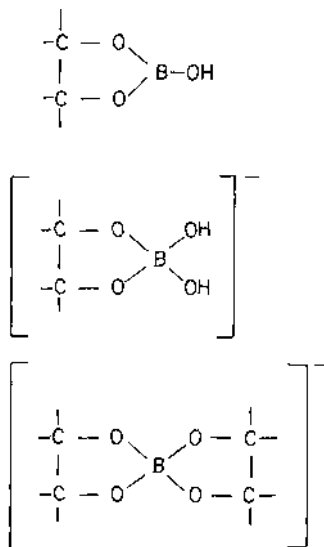


Figura 18.2 Adsorción de boro en relación al pH y a la concentración de boro en la solución.

18.2.3 Crecimiento Meristemático y transporte de asimilatos

Una característica común en la deficiencia de B son los disturbios en el desarrollo de los tejidos meristemáticos, sean estos ápices de raíz, partes superiores de la planta o tejidos del cambium. Así Gupta (1979) sostiene el punto de vista que se requiere un suministro continuo de B para el mantenimiento de la actividad meristemática. No obstante, la razón de este requerimiento de B no es conocida, pero ha sido demostrado que el B se requiere para la síntesis de bases nitrogenadas como el uracil (Albert, 1968). Se encontró que el agregado tanto de uracil como de ácido orótico, un intermediario en la biosíntesis del uracil, alivió los síntomas de la deficiencia de B (Birnbaum et al. 1977). Este hallazgo sugiere fuertemente que B está involucrado en la síntesis del uracil. El uracil es un componente esencial del RNA y si estuviera ausente las estructuras que contienen RNA, como los ribosomas no pueden formarse, afectando así, la síntesis proteica. La síntesis de ácidos ribonucleicos, la formación de ribosa, y la síntesis de proteínas son los procesos más importantes en los tejidos meristemáticos. Si fueran disturbados por una carencia de boro el proceso completo de crecimiento meristemático es afectado. Esta interpretación es consistente con el hallazgo de Hundt et al. (1970) que mostró que la incorporación de fosfato en los ácidos nucleicos fue afectada en girasoles deficientes de B (ver Tabla 18.2).

Una consecuencia adicional esencial resulta de una deficiencia de uracil. Esta base nitrogenada también es el precursor de la uridina glucosa difosfato (UGDP) que es una co-enzima esencial en la formación de sacarosa, la forma de transporte de azúcar más importante (ver punto 4.3.5). Si su síntesis fuera inhibida la translocación de asimilatos también es afectada. Esto es exactamente lo que ha sido frecuentemente observada en plantas deficientes de B. Los asimilatos formados en las hojas son apenas translocados de una parte a otra de la planta. Además, la deficiencia de B también resulta en un aumento de la producción de calosa, de modo que tapones de calosa que probablemente taponan los poros de las placas cribadas (Van den Verter y Currier, 1977). No obstante no está claro si esta producción aumentada de calosa está de alguna forma relacionada con la síntesis inhibida de la sacarosa. Sin embargo, los poros bloqueados de las placas cribadas tienen un efecto pernicioso en el transporte del floema.

Tabla 18.2 Influencia del B en el ADN fosfato, fosfato y proteína RNA de plantas de girasol que padecían moderadas deficiencias de B. (Hundt et al. 1970)

B en la solución nutriente, ppm	Hojas	Raíces
Fosfato del ADN en % del total de fosfato		
0	0.2	0.5
1	1.4	1.8
El fosfato de RNA en % total de fosfato		
0	1.4	3.6
1	6.4	13.0
Proteína N mg / maceta		
0	627	713
1	1267	1468

Pollard et al. (1977) ha sugerido que el B tiene un efecto directo al influir en la conformación y actividad de componentes específicos de la membrana celular. Este punto de vista es sostenido por la recuperación rápida del transporte de iones metabólicamente ligado observado por estos investigadores cuando se agregó B a las raíces deficiente. con la recuperación en transporte se asoció una recuperación en la actividad de la membrana estimulada por el ATPase (ver Clarkson y Hanson, 1980). Pollard et al. (1977) sugiere que un mecanismo posible para el control de la membrana por el B es la reacción del B con compuestos polihidroxi influyendo así la actividad e integridad de la membrana (ver Gupta, 1979).

18.2.3 Ácidos Nucleicos y Fitohormonas

Se sostuvo que una disminución en el contenido de RNA era el primer síntoma en raíces de tomate deficientes de B siguiendo un cese en el crecimiento (Johnson y Albert, 1967). El efecto de la deficiencia pudo evitarse por adiciones de bases: timina, guanina y citosina. De este hallazgo se concluyó que el B juega un papel en uso de bases nitrogenads y por lo tanteo en el metabolismo del RNA.

La participación del B en la síntesis de RNA ha sido demostrado más recientemente. Utilizando P-32 Robertson y Loughman (1974) mostraron que la deficiencia de B reduce significativamente la velocidad de incorporación de P en los nucleótidos (Figura 18.1). El efecto dsitrurbante de la deficiencia de B en el metabolismo del ácido nucleico y la síntesis proteica está muy bien demostrado en los resultados de Hundt et al. (1970) en un estudio en el metabolismo de N de girasoles, en relación al suministro de B. En plantas pobremente suministradas con B, el $N-NO_3^-$ se acumuló en las raíces, hojas y tallos, mostrando que estuvo inhibida la reducción de NO_3^- y la síntesis de aminoácidos. Cuando apenas un bajo nivel de B fue nuevamente suministrado a plantas moderadamente deficientes en B, hubo una respuesta rápida a la absorción de P-32 y su incorporación en los ADN o RNA, y un aumento en la síntesis proteica (tabla 18.2). El papel del B y otros nutrientes en la síntesis proteica ha sido muy bien revisado por Amberger (1975).

Cuando el B es deficiente, la síntesis de citoquininas es deprimida (Wagner y Michael 1971). Por otra parte existen buenas evidencias en la literatura que las auxinas se acumulan en los tejidos deficientes de B. Coke y Whittington (1968) sugieren que la necrosis en los puntos de crecimiento de plantas deficientes de B son provocadas por una acumulación de auxinas. Sostienen el punto de vista que el B protege el sistema AIA oxidasa al complejarse con inhibidores de AIA oxidasa. Una posible relación entre la deficiencia de B y el metabolismo de las auxinas también ha sido postulada por Crisp et al. (1976) que observó que el ataque de desórdenes necróticos en lechuga conocido como «puntas quemadas» tuvo una cercana asociación temporal con un marcado aumento de la deficiencia de B en la actividad de las auxinas. Shkolnik (1974) en un trabajo de revisión sobre el papel del B en las plantas propone que la causa principal de necrosis en plantas asociadas con deficiencia de B es la acumulación de un exceso de auxinas y fenoles. Los posibles papeles del B en el metabolismo de las auxinas, síntesis de proteínas y uso de fosfato ha sido discutido por Price et al. (1972).

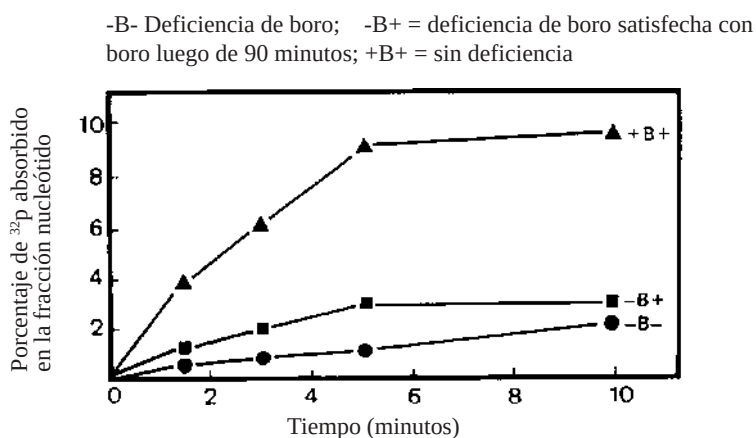


Figura 18.3. Incorporación del fosfato absorbido en la fracción nucleótidos en relación al nivel de nutrición de B (Robertson y Loughman, 1974).

18.2.4 Deficiencia de Boro

La deficiencia de boro aparece primero como un crecimiento anormal o retardado de los puntos apicales de crecimiento. Las hojas más jóvenes son deformadas, arrugadas y con frecuencia

mas gruesas y de color azul-verde oscuro. Puede ocurrir clorosis irregular entre las nervaduras secundarias. Las hojas y tallos se vuelven quebradizos e indican desajustes en la transpiración. A mediada que progresa la deficiencia los puntos terminales de crecimiento mueran, toda la planta se reduce y la formación de flores y frutos es restringida o inhibida. El típico síntoma de muerte del punto terminal de crecimiento como resultado de la deficiencia de B está mostrado en plantas de tomate en la Foto 18.1 del trabajo de Brown (1979). Este autor también encontró que la deficiencia de B está asociada con un aumento de la actividad de la ascorbato oxidasa en las hojas. Los dos cultivares de tomate investigados por Brown (1979) difirieron significativamente en su sensibilidad al estrés de boro. El boro juega un papel muy particular en la germinación de los tubos de polen. Así las plantas inadecuadamente suministradas con B muestran un desajuste en la germinación del polen, afectándose la formación del fruto. En algunas especies el crecimiento afectado del polen resulta en partenogénesis. Esto se comprueba en uvas pudiendo resultar frutos partenocárpicos. Los frutos desarrollados permanecen muy pequeños y de baja calidad (Gärtel, 1974). La foto 18.1 muestra un racimo maduro de uvas de una viña deficiente de B. La deficiencia de boro también afecta el desarrollo radicular, y en soluciones libres de B el crecimiento de la raíz es inhibido (Brussler, 1960). Las raíces aparecen engrosadas y las puntas necróticas.

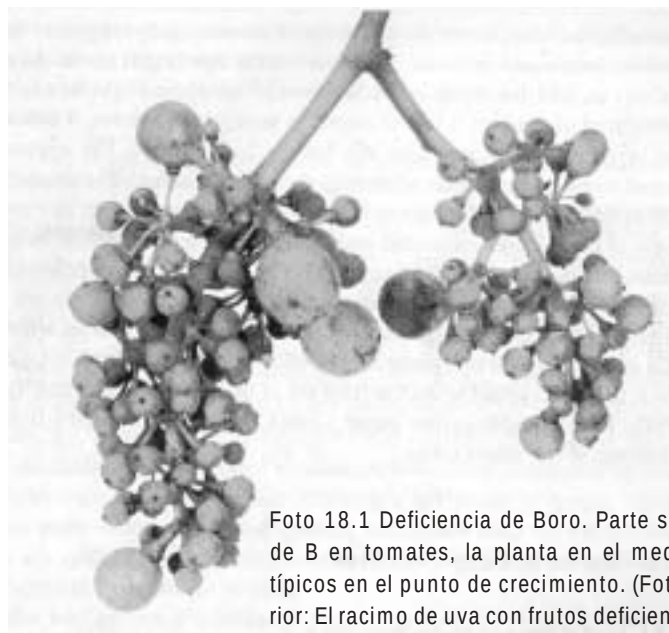


Foto 18.1 Deficiencia de Boro. Parte superior. La deficiencia de B en tomates, la planta en el medio muestra síntomas típicos en el punto de crecimiento. (Foto: Brown). Parte inferior: El racimo de uva con frutos deficientes de B (Foto: Gärtel).

Los síntomas de deficiencia de B mejor conocidos son la pudrición de la corona y del corazón en remolacha azucarera. Los síntomas comienzan con cambios anatómicos en la punta de crecimiento apical. Las hojas más jóvenes son onduladas y achaparradas y se tornan marrón o negras. Con el tiempo las hojas interiores son afectadas y el punto principal de crecimiento muere. Las hojas maduras son quebradizas y cloróticas. La corona de la remolacha comienza a pudrirse, instalándose la infección y afectándose toda la planta. Como pudiera esperarse la parte sana de la remolacha es baja en azúcar. En nabos y coles, la deficiencia de B resulta en raíces vidriosas que son huecas y quebradas. La apariencia quebrada de los tallos es también una indicación de la deficiencia de B en el apio. El desarrollo de superficies escamosas y la formación interna y externa de un material corchoso son carácter distintivos típicos asociados con la deficiencia de B en muchas plantas incluyendo tomates, coliflor, manzanos y cítricos. Estos síntomas típicos corchosos de deficiencia se relacionan posiblemente con la asociación de B con materiales pécticos en la pared celular. En este aspecto el B y el Ca tienen ciertos caracteres distintivos en común. El corazón amargo que ocurre en las manzanas deficientes de Ca pueden a veces reducirse efectivamente por pulverizaciones de B, particularmente si fueran aplicados cuando los árboles están al comienzo de la floración (Dunlap y Thompson, 1959). En un valioso trabajo de revisión Gupta (1979) ha descrito síntomas de deficiencia de B de los principales cultivos.

18.3 Boro en Nutrición de Cultivos

18.3.1 Disponibilidad y aplicación de Boro

El Boro es de interés en la producción de cultivos tanto desde el punto de vista de sus efectos en deficiencia como en exceso. De acuerdo con Reisenauer et al. (1973) las deficiencias de B ocurren en un rango más amplio de cultivos y condiciones climáticas que las deficiencias de cualquier otro micronutriente. El boro es también probablemente más importante que cualquier otro micronutriente al obtener altos rendimientos de cultivos de calidad.

Los suelos en donde ocurren deficiencias de B incluyen aquellos que son inherentemente bajos en B, como los derivados de rocas ígneas ácido y los suelos podzolizados. Los suelos arenosos ácidos en particular necesitan tratamientos regulares con fertilizantes de B, ya que el borato es perdido muy fácilmente por lixiviación. El mismo tratamiento también se requiere cuando se encalan suelos ácidos ya que una cantidad en exceso de caliza puede inducir a esta deficiencia (Walsh y Golden, 1952).

La disponibilidad de boro disminuye con el aumento del pH del suelo. Así, inadecuada disponibilidad de B se ha observado en suelos calcáreos con frecuencia. Esta relación se muestra en la Tabla 18.3. El aumento del pH y los niveles de carbonato de Ca del suelo aumentaron considerablemente los niveles de ocurrencia de deficiencia de B en remolacha azucarera (Scheffer y Welte, 1955). Altos contenidos de arcilla también disminuyen la disponibilidad de B, probablemente debido a la adsorción de borato. La absorción del B por las plantas correlacionan bien con el B extraído del suelo solubles en agua caliente. A valores menores de 1 ppm de B soluble el suelo no suministra suficiente B para sostener el crecimiento de las plantas, mientras que valores por encima de 5.0 ppm B pueden ser tóxicos (Reisenauer et al. 1973). Farrar (1975) ha publicado una revisión de las técnicas de extracción utilizadas para determinar la disponibilidad de B en suelos.

Tabla 18.3. Efecto del pH del suelo y el carbonato de Ca en la proporción de infección de la putrefacción de corona y corazón de remolacha azucarera (Scheffer y Welte, 1955).

pH	Carbonato %	Raíces afectadas %		
		Sanas	Infectadas	Muertas
6.7	0.1	100	0	0
7.0	0.1	99	1	0
7.5	0.3	46	40	14
8.1	14.4	0	25	75

La disponibilidad de boro también está relacionada con el comportamiento estacional. La deficiencia parece prevalecer más en veranos secos seguido de inviernos o primaveras húmedas. El efecto es mas pronunciado cuando buenas condiciones de crecimiento en primavera son seguidas por una larga sequía (Batey, 1971). Probablemente la movilidad del B en el medio edáfico es muy afectada en períodos secos.

El fertilizante de B mejor conocido es el bórax ($\text{Na}_2\text{B}_4\text{O}_7 \cdot 10\text{H}_2\text{O}$). Además de estos otros materiales contienen B por ejemplo el superfosfato boratado también es utilizado. El ácido bórico (H_3BO_3) se aplica frecuentemente en pulverización foliar, particularmente cuando el suelo es potencialmente fijador de cantidades altas de boro. Un problema de la aplicación de B es el estrecho rango de concentración en el suelo en que no ocurren ni deficiencia ni toxicidad. Si además fuera aplicado demasiado B, que puede ocurrir con pulverizaciones desuniformes, el cultivo puede dañarse. Un medio utilizado para evitar excesivo niveles de B es el uso de frits de vidrio de boro-silicato. Estos son vidrios fundidos con una gran superficie específica que provee una lenta liberación de B en la solución de suelo. La aplicación de B en bandas o por vía foliar es la corrección frecuentemente más eficiente de la deficiencia de B en relación a la aplicación en la línea. Foroughi et al. (1973) logró controlar la deficiencia de B en naranjo amargo por la aplicación en suelo de bórax en cantidades de 50 a 200 g de B por árbol, y por una aplicación foliar de 15 a 60 mg de B por árbol en forma de solobur (ver Tabla 18.4). Esta corrección de la deficiencia de B mejoró considerablemente la calidad de los frutos.

Tabla 18.4 Fertilizantes de B, su formula química y su contenido de B (GUPTA 1979).

Fuente de Boro	Fórmula química	B (%)
Bórax	$\text{Na}_2\text{B}_4\text{O}_7 \cdot 10\text{H}_2\text{O}$	11
Ácido Bórico	H_3BO_3	17
Frits de Boro (contenido en vidrio moderadamente soluble)	$\text{Na}_2\text{B}_4\text{O}_7 \cdot x\text{H}_2\text{O}$	10-17
Sodio tetraborato:		
Borato-46, Agribor, Tronabor	$\text{Na}_2\text{B}_4\text{O}_7 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$	14
Borato- 65	$\text{Na}_2\text{B}_4\text{O}_7$	20
Pentaborato de Sodio	$\text{Na}_2\text{B}_5\text{O}_{10} \cdot 10\text{H}_2\text{O}$	18
Solobur (Parcialmente deshidratado)	$\text{Na}_2\text{B}_4\text{O}_7 \cdot 5\text{H}_2\text{O} + \text{Na}_2\text{B}_{10}\text{O}_{16} \cdot 10\text{H}_2\text{O}$	20-21

La dosis de aplicación de fertilizantes para remolacha azucarera está en el orden de 1.0 a 2.0 kg de B ha⁻¹ (cerca de 10 a 20 kg de bórax ha⁻¹). Los nabos tienen un requerimiento mas alto de B que la remolacha azucarera, y con frecuencia son tratados en mayores proporciones. Debido al riesgo de toxicidad de B, sin embargo, las dosis aplicadas no deberían ser demasiado altas. Generalmente solamente un cultivo de la rotación, el que tenga el mayor requerimiento de B, se trata con B. Para cultivos arables esta es generalmente la remolacha azucarera. Las cantidades de B absorbida por un cultivo durante una estación son bajas. Para la remolacha azucarera esta cantidad llega a cerca de 350 a 400 g de B ha⁻¹ (Henkens, 1965). Así la cantidad generalmente aplicada es varias veces más altas que la absorbida por el cultivo. Los fertilizantes de B más importantes se muestran en la Tabla 18.4.

18.3.2 Requerimiento del Cultivo

Los cultivos difieren en su sensibilidad a la deficiencia de B. Los cultivos más sensibles son remolacha azucarera y apio. Diversos cultivos de Brassica como nabos, coliflor, col y repollos de Bruselas también tienen altos requerimientos de B. Entre los árboles frutales, manzanos y perales, son conocidos como particularmente sensibles a la deficiencia de B (Bradford 1966). Gärtel (1974) sostiene que la deficiencia de B en uvas es una de la enfermedades no parasitarias más severas en vitivinicultura. La formación del fruto es afectada (ver punto 18.2.5.) y pueden esperarse disminuciones de rendimientos cercanas al 80 % en comparación con plantas adecuadamente suministradas con B.

Algunas leguminosas también tienen altos requerimientos de B. Oullette y Lachance (1954) informaron que en Canadá una considerable extensión del cultivo de alfalfa sufre deficiencias de B. El grado de deficiencia de B se correlaciona negativamente con el nivel de B en planta; plantas de alfalfa con menos de 15 ppm de B eran consideradas con un inadecuado suministro. Este dato se compara bien con el nivel crítico de 10 a 25 ppm de B en la materia seca informada por Martin y Matocha (1973). El contenido crítico de B de hojas de remolacha azucarera está en el mismo rango. Hojas no deficientes muestran contenidos entre 35 y 200 ppm de B en la materia seca (Ulrich y Hills, 1973). Gärtel (1974) informó que los estigmas de uvas bien suministradas con B contienen entre 50 y 60 ppm de B en la materia seca, comparados con 8 a 20 ppm en los estigmas de plantas deficientes de B. En las plantas deficiente de B se afecta la fertilización de las flores. En general, las dicotiledóneas tiene un mayor requerimiento y contenido de B que las monocotiledóneas (Shive, 1974). Por esta razón es menos común la deficiencia de B en los cereales. Syworotkin (1958) distingue tres grupos de plantas con respecto al contenido y el requerimiento de B: Monocotiledóneas, dicotiledóneas y especies de dicotiledóneas con sistemas de látex como amapolas y algunas Euphorbiaceae. Esta distinción se explica por la proporción de tejidos meristemáticos, siendo el requerimiento de B en estos tejidos típico de estos tres grupos de plantas. Las dicotiledóneas contiene cantidades apreciables de cambium así como puntos meristemáticos de crecimiento, mientras que en las Euphorbiaceae también hay adicionalmente un sistema de látex que requiere B. Estas diferencias reflejan los contenidos promedios de B de los tres grupos de plantas (Tabla 18.5).

Tabla 18.5 **Contenido de boro de diversos grupos de plantas** (Syworotkin, 1958), (B en ppm MS).

Monocotiledóneas		Dicotiledóneas		Dicotiledóneas c/sistema de látex	
Cebada	2.3	Remolachas	22	Dandelion	80
Trigo	3.3	Guisantes	49	Euforbia	93
Maíz	5.0	Lechuga	70	Amapola	94

18.3.3 Toxicidad del Boro

Como el B es tóxico para muchas especies de plantas a niveles apenas ligeramente por encima de los requeridos para el crecimiento normal, los efectos de la toxicidad pueden surgir ocasionalmente por un uso excesivo de fertilizantes de B o en suelos con altos contenidos de B, como aquellos derivados de sedimentos marítimos. La toxicidad está sin embargo, más generalmente asociada a las regiones áridas y semi-áridas, donde el nivel de B es con frecuencia alto en el suelo. El contenido de B en el agua de riego es particularmente importante en estas regiones. Reisenauer et al. (1973) citan las observaciones del Servicio de Extensión Agrícola de la Universidad de California (1969) que encontraron que 1 ppm en el agua, los cultivos sensibles pueden mostrar lesiones visibles, y con 10 ppm hasta los cultivos tolerantes pueden afectarse. De acuerdo con Reisenauer et al. (1973), es probable que ocurra toxicidad en plantas de cultivo cuando el nivel de B soluble en el suelo excede 5 ppm de B, mientras que niveles de suelo menores a 1 ppm de B son generalmente insuficientes un crecimiento óptimo de las plantas. La toxicidad de boro también puede provocarse por la contaminación industrial como ha sido informado por Judel (1977). Se encontró que las coníferas eran particularmente afectadas y las acículas contaminadas de especies de *Picea* tenían contenidos de B superiores a 960 ppm de B en la materia seca. Los contenidos de B de pastos que mostraban severos síntomas de toxicidad estaban en el rango de 270 a 570 ppm de B. Los suelos contaminados con B pueden corregirse por el riego de agua libre de B. La disponibilidad de boro y por lo tanto la absorción de un exceso de B también puede disminuirse por el encalado (Judel, 1977).

Algunos de los cultivos más sensibles a la toxicidad de B son los melocotones (durazneros), uvas, frijoles e higueras. Las especies semi-tolerantes incluyen a la cebada, guisantes, maíz, patata, alfalfa, tabaco, y tomate mientras que los cultivos más tolerantes son los nabos, remolacha azucarera, y algodón. Los efectos tóxicos del B resultan en puntas amarillentas de las hojas seguida por una necrosis progresiva. Esta comienza en la punta y los márgenes y se esparcen finalmente entre las nervaduras laterales hacia la nervadura central. Las hojas asumen una apariencia corchosa y caen prematuramente. Estos efectos han sido descritos en detalle para un grupo de especies vegetales (Bradford, 1966).

OTROS ELEMENTOS DE IMPORTANCIA

En los capítulos previos todos los elementos que fueron considerados, con la posible excepción del sodio (Na), son nutrientes esenciales para las plantas. Sin alguno de estos elementos esenciales, las plantas serían incapaces de completar su ciclo de vida. Todos estos elementos juegan también una parte en el metabolismo de la planta, aunque alguno de los micronutrientes no han definido hasta ahora su papel esencial.

Además de estos nutrientes existe un grupo de elementos que pueden tener un efecto beneficioso en el crecimiento de la planta. Dos ejemplos bien conocidos de este tipo son el sílice (Si) y el cobalto (Co). Bajo ciertas condiciones estos dos elementos pueden estimular el crecimiento de las plantas y son esenciales para algunas especies. En este capítulo también se ha incluido el cloro (Cl) como elemento esencial.

19.1 Cloro

En la naturaleza el Cl^- está ampliamente distribuido y sujeto a un rápido reciclado. El cloruro en el suelo no se absorbe por los minerales y es uno de los iones más móviles, que se pierde fácilmente por lixiviación bajo condiciones de libre drenaje. Pueden ocurrir acumulaciones sin embargo, en varias situaciones. Se incluyen entre los suelos altos en Cl^- aquellos afectados por el mar o tratados con agua de riego que contenga Cl^- , así como suelos pobremente drenados que reciben escorrentías de otras áreas. Los suelos ligeramente lixiviados también pueden contener altas concentraciones de Cl^- .

La mayoría de la especies vegetales absorben Cl^- muy rápidamente y en considerables cantidades. La tasa de absorción depende principalmente de su concentración en la solución nutritiva de suelo. Hay considerables evidencias que la absorción es metabólicamente controlada. La absorción de

Otros Elementos de Importancia 505

cloruro es sensible tanto a variaciones en la temperatura como a los inhibidores metabólicos (Elzam y Epstein, 1965). De acuerdo con Gerson y Poole (1972) la absorción también ocurre en contra de un gradiente electroquímico, siendo el plasmalemma bastante permeable al Cl^- . Lin (1981) al estudiar la absorción de Cl^- en protoplastos de raíces de maíz sugiere que la absorción es efectuada por una proteína de transporte. En su transporte a través del córtex al cilindro central hay evidencias que el camino del simplasto representa el itinerario principal (Stelzer et al. 1975). En los tejidos verdes la absorción de Cl^- es favorecida por la luz (Barber 1968; MacDonald et al. 1975) ya que el ATP formado durante la fosforilación fotosintética provee una fuente de energía para la absorción activa. Los efectos competitivos de la absorción entre el Cl^- y el NO_3^- , y el Cl^- y el SO_4^{2-} son bien conocidos en la literatura (De Wit et al. 1963). En términos prácticos esta puede afectar la calidad del cultivo. En patatas por ejemplo, Muraka et al. (1973) demostraron que una aplicación disminuida de Cl^- disminuyó el N total y el NO_3^- en los topos aunque el N proteico N no fue afectado. El cloruro es solo es absorbido por las raíces, también puede ser absorbido por las parte aérea de la planta como gases de cloruro o de cloro (Johnson et al. 1957). Las cantidades de Cl^- en la atmósfera y el agua de lluvia es influida considerablemente por la distancia al mar, disminuyendo rápidamente hacia el interior (ver punto 6.1.6).

Los tejidos de las plantas contienen generalmente cantidades sustanciales de Cl^- frecuentemente en el rango de 50 a 500 mmol kg^{-1} de peso seco, valores similares a los de los macronutrientes. Sin embargo, la demanda de Cl^- para un óptimo crecimiento es considerablemente más baja, ocurriendo síntomas deficiencia en el rango de 2 a 20 mmol kg^{-1} de peso seco (Clarkson y Hanson 1980) estableciendo claramente al Cl^- como un micronutriente. Por qué esta pequeña cantidad de Cl^- es esencial para el crecimiento de las planta no está muy claro. Utilizando cloroplastos aislados Bové et al. (1963) y de Kelley e Izawa (1978) han demostrado que el Cl^- se requiere en la reacción de Hill, la reacción de partición del agua en el Fotosistema I. La presencia de Cl^- demostró realzar tanto la evolución del O_2 como la fotofosforilación, (Bové et al. 1963). Si el efecto del Cl^- es significativo en la fotosíntesis in vivo ha sido cuestionado por Terry (1977). Trabajando con plantas intactas de remolacha azucarera observó que la fotosíntesis neta por unidad de clorofila no fue influida la por deficiencia de Cl^- aún cuando ocurrió un 60 % de reducción en el crecimiento de las plantas. El efecto principal de esta deficiencia fue una reducción en la tasa multiplicación de las células en la laminas de las hoja y por consiguiente en el crecimiento de la planta. En algunas especies el cloruro puede influir indirectamente la fotosíntesis vía su efecto regulador de las células guardas. Esto ocurre en plantas de cebolla donde las células guardas son pobres en almidón e incapaces de sintetizar malato. En la apertura estomática el flujo de K^+ hacia las células guardas tienen que estar acompañado ya sea por la acumulación de malato como contra-ion o por flujo de Cl^- . La ausencia de Cl^- en hojas de cebolla inhibe así la apertura estomática afectando las relaciones hídricas (Schnabl 1980).

Recientes evidencias de Mettler (1982) indican que un ATPase localizado en el tonoplasto es estimulado específicamente por el Cl^- . Otros aniones incluyendo SO_4^{2-} y NO_3^- solo estimulan ligeramente la actividad. Este ATPase opera probablemente como una bomba electrógena de H^+ transportando H^+ junto con el Cl^- desde el citoplasma hacia la vacuola, y de ese modo manteniendo el citoplasma a un pH más alto que el de la vacuola. Por lo tanto, el efecto del KCl en la actividad de ATPase en las raíces pueden verse como el resultado de dos reacciones separadas. En el primero el K^+ estimula el plasmalemma unido al ATPase y en la segunda el Cl^- estimula el tonoplasto unido al ATPase. El efecto neto es que el citoplasma sea mantenido aun pH más alto que en el espacio libre de la vacuola. En el proceso el K^+ es ampliamente acumulado en el citoplasma y el Cl^- en la vacuola.

506 Otros Elementos de Importancia

Otros roles no específicos se cumplidos por el Cl^- se relacionan ampliamente con la alta movilidad del ion y el hecho que se tolerado en un amplio rango de concentración. El rol del Cl^- como contra ion a un rápido flujo de K^+ y como contribuyente del turgor ya se ha mencionado. El cloruro puede también reemplazar NO_3^- otro móvil ion. Esto ha sido observado por Wehrmann y Hähndel (1984) quien encontró que una aplicación de Cl^- a espinacas en cultivos de campo y en experimentos en solución disminuía la concentración de NO_3^- y aumentaba las del Cl^- en las partes superiores de la planta. También ocurrió una respuesta del crecimiento, que probablemente se relacionó con la función del Cl^- como un favorecedor osmótico de la absorción y retención de agua. Lo mismo se comprueba en el favorable rol del Cl^- en el crecimiento y nutrición de cocotero y palma aceitera, como lo demostraron los trabajos de Von Uexküll (1972) y Daniel y Ochs (1975). Concentraciones de Cl tan altas como 280 a 560 mmol g^{-1} en peso seco son necesarias para obtener esos efectos. Clarkson y Hanson (1980) han sugerido que en virtud del carácter bioquímico inerte del Cl^- , éste le permite llenar roles osmóticos y de neutralización catiónica, que podrían tener consecuencias bioquímicas o biofísicas importantes.

Los síntomas de deficiencia han sido observados por varios investigadores en diferentes cultivos (Broyer et al. 1954; Ulrich y Ohki 1956). El marchitamiento de las hojas en sus márgenes es una característica común que afecta a la transpiración. Además las plantas son frecuentemente cloróticas. La velocidad de crecimiento de las hojas de la remolacha azucarera está disminuida debido a una menor tasa de multiplicación celular. El área foliar se reduce y ocurre una clorosis parcial.

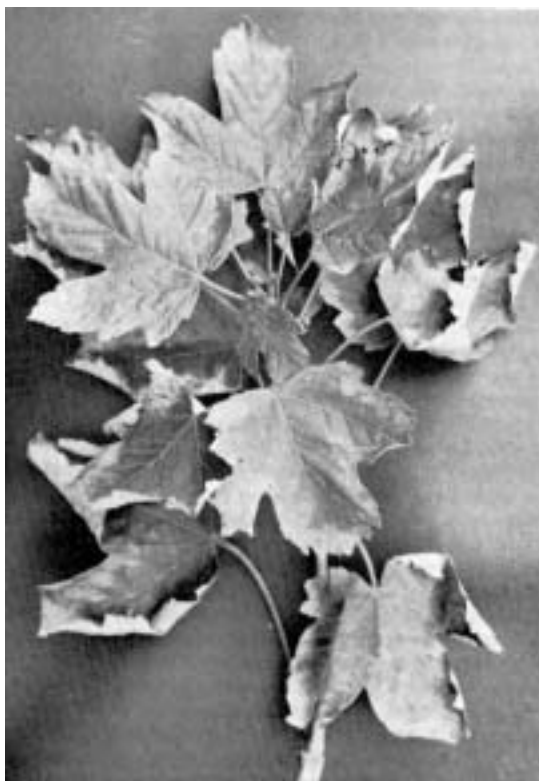


Foto 19.1 Toxicidad de cloruro en hojas de arce. (Foto: Walter).

Se considera bajos en Cl^- a los suelos que tienen debajo de 2 ppm (James et al. 1970). En la práctica la deficiencia de Cl^- ocurre muy rara vez debido a que la presencia de Cl^- en la atmósfera o en agua de lluvia es más que suficientemente para cubrir la demanda de 4 a 10 $\text{kg ha}^{-1} \text{año}^{-1}$ por cultivo (Reisenauer et al. 1973). Sin duda aún bajo condiciones de laboratorio es difícil de inducir la deficiencia de Cl^- debido a la contaminación de la atmósfera (Johnson et al. 1957).

El efecto del exceso de Cl^- en las plantas es un problema más serio. Los cultivos que crecen en suelo salinos con frecuencia muestran síntomas de toxicidad de Cl. Estos incluyen el quemado de las puntas o márgenes de hoja, bronceados, amarillamiento prematuro y abscisión de hojas (Eaton, 1966). Un ejemplo de toxicidad de Cl en arce se muestra en la Foto 19.1 del trabajo de Walter et al. (1974). Estos síntomas surgen de la aplicación de sal a los caminos y a los costados de los mismos, realizados para evitar la acumulación de nieve en el invierno. Las plantas difieren en su sensibilidad al Cl^- . La remolacha azucarera, cebada, maíz, espinaca y tomate son altamente tolerantes mientras que el tabaco, frijoles, cítricos, papas, lechuga y algunas leguminosas son muy susceptibles a la toxicidad. Este último grupo de cultivos clorofóbicos debería fertilizarse con productos a base de sulfato antes que cloruro. La reducción en rendimiento y calidad de los cultivos está asociada a niveles de Cl en los tejidos de 0.5 a 2% de Cl para los cultivos sensibles y 4% o más en la materia seca de plantas tolerantes (Reisenauer et al. 1973).

19.2 Sílice

El sílice es el segundo elemento más abundante en la litosfera después del oxígeno, y ocurre en casi todos los minerales. La accesibilidad del Si a plantas depende en gran parte de como tiene lugar traer la meteorización llevando el Si a la solución de suelo. En minerales altamente resistentes a la meteorización como el cuarzo este está completamente indisponible. El Si soluble está presente como $\text{Si}(\text{OH})_4$ monoméricos en un amplio rango de pH (2 a 9), y está en equilibrio con el SiO_2 amorfo con una concentración equilibrada cercana a 2 mM (Ponnamperuma 1972). En pH mayor a 9, el $\text{Si}(\text{OH})_4$ está desprotonado (Jones y Handreck, 1965). El ácido monosilícico en la solución de suelo es controlado principalmente por las reacciones de adsorción en los sesquióxidos que dependen del pH. La adsorción disminuye a más allá del máximo a pH 9.5. Los óxidos de aluminio son más efectivos que los óxidos de hierro en la adsorción, aunque el mecanismo real aún no está claro (Jones y Handreck, 1967). Los suelos ácidos tienden así a contener concentraciones más altas de Si en la solución de suelo, encontrándose que el encalado disminuye la absorción de Si en un grupo de plantas cultivadas (Grosche Brauckmann, 1956). Una evaluación del Si disponible en el suelo se ha obtenido de la relación entre el Si fácilmente extraíble y el Si libre o sesquióxidos fácilmente extraíbles. Cuanto más altas sean las proporciones de Si/Al o Si/Fe, mayor será la absorción del Si por el arroz (ver Jones y Handreck, 1967).

La forma en que el sílice se absorbe por las plantas es el ácido monosilícico ($\text{Si}(\text{OH})_4$), aunque el mecanismo de absorción no es claro. En experimentos con avena, Jones y Handreck, (1965) concluyeron que la absorción era pasiva al observar que los niveles de absorción por la planta estaban claramente asociados a los niveles calculados derivados de datos de concentración de solución de suelo y agua tomada por la transpiración. Otras especies relativamente bajas en Si, como por ejemplo *Trifolium incarnatum* (trébol rosado), sugieren que las plantas deben tener algún mecanismo por medio del cual el ácido monosilícico es excluido en la superficie de raíz o dentro de las raíces. Los hallazgos más recientes de Van der Vorm (1980) de experimentos de cultivo en solución, indican que si la absorción es pasiva o metabólicamente controlada, parece depender de la especie vegetal y de la concentración

de ácido monosilícico en el superficie de la raíz (ver tabla 19.1). En esta tabla se comparan tres especies de cultivo: arroz, trigo y soja, cultivadas bajo tres concentraciones de Si en solución: muy baja, mediana y muy alta. Como en los trabajos iniciales de Jones y Handreck (1965) se calculó la absorción no selectiva de S por flujo de masa de la transpiración y datos de concentración de la solución. Para el arroz, los valores medidos de absorción de Si fueron en exceso considerable a los valores calculados, indicando un componente metabólico en la absorción. Esto fue mas pronunciado cuanto mas baja era la concentración de Si en la solución externa. Lo mismo pero en mucha menor extensión puede decirse para el trigo, excepto que a la concentración mas alta la absorción pareció ser pasiva. Para la soja el transporte entre la raíz y el xilema estuvo claramente restringido a la concentración mas baja. A medida que la concentración de la solución de suelo es mas parecida a la concentración del medio, 30 mg SiO₂ L⁻¹, puede concluirse que bajo condiciones de campo la absorción del Si por el arroz es en gran parte un proceso selectivo, que la del trigo es también selectivo pero en mucho menor grado, y la absorción del Si fue restringido para soja. La evidencia de una absorción metabólicamente mediada confirma los hallazgos de Barber y Shone (1966) en experimentos que estudiaron la absorción de ácido silícico por raíces de cebada. Fueron observados valores de absorción entre 2 y 3 veces mayores a los que podrían considerarse solo por la transpiración. El proceso pareció requerir de energía metabólica ya que fue sensible a inhibidores metabólicos y variaciones de temperatura. La absorción selectiva de Si observada para arroz también esta de acuerdo con la observación que la concentración de Si en la savia de estas planta puede ser varias veces mayor que en la solución externa (Okuda y Takahashi 1965).

Tabla 19.1. **Absorción actual de Si y flujo de masa suministrado de las raíces de tres especies vegetales cultivadas en soluciones nutritivas de diferente concentración de Si** (Van der Vorm, 1980)

Especie cultivada	Concentración Si en sol nutr. mg Si L ⁻¹	Coefficiente de Transpiración L H ₂ O kg ⁻¹ MS	Absorción actual de Si g SiO ₂ kg ⁻¹ MS	Suministro de flujo masa
Arroz	0.75	286	10.9	0.2
	30	248	94.5	7.4
	162	248	124	40.2
Trigo	0.75	295	1.2	0.22
	30	295	18.4	8.9
	162	267	41.0	43.3
Soja	0.75	197	0.2	0.15
	30	197	1.7	5.9
	162	197	4.0	31.9

El trasporte de Si toma lugar solo en el xilema, la distribución dentro del la planta siendo dependiente de la velocidad de transpiración de las diferentes partes de la planta. El silicio corre en la savia del xilema como ácido monosilícico (Jones y Handreck, 1967) y es depositado en las células epidérmicas externas como silicio amorfo o como fitolitos opalinos que formas definidas tridimensionales (Wynn Parry y Smithson, 1964). El silicio puede estar íntimamente asociado con los constituyentes de as pared celular como sílice, o posiblemente como Si covalentemente unido en las pectinas (Schwartz, 1973). El sílice también está presente en las paredes celulares del xilema. De acuerdo con Raven

(1983) sirve como componente estructural previniendo la compresión cuando la tasa de transpiración es alto. Recientemente ha existido preocupación sobre el posible efecto carcinógeno del Si depositado en las superficies de las plantas en forma de fibras o pelos cuando son parte de la dieta humana. Estas fibras silicosas se presentan en el mijo cola de zorro (*Setaria italica*) y *Phalaris* y parecen tener una cerrada relación entre el consumo de estas plantas y la ocurrencia de cáncer del esófago (Sancster et al. 1983).

Las especies vegetales puede dividirse en acumuladoras y no acumuladoras de Si. Las acumuladoras incluyen las Gramíneas de lugares inundables como el arroz (*Oryza sativa*), cola de caballo (*Equisetum arvense*) y miembros de las Pinaceae, todas contienen entre el 10 y el 15% de SiO_2 en la materia seca. El grupo también incluye cereales de secano, caña de azúcar y un número de dicotiledóneas con valores de SiO_2 algo bajos, del orden de 1 a 3 % de SiO_2 . Entre las no acumuladoras se encuentran la mayoría de las dicotiledóneas incluyendo las leguminosas con menos de 0.5 a 1 % de SiO_2 . Werner y Roth (1983) llamaron la atención sobre el hecho que aquellas plantas son las exitosas para adaptarse a las tierras marítimas, los pastos, diatomeas y las Pinaceae son todas acumuladoras de Si.

No sorprende que en las especies donde se acumulan altas cantidades de Si es donde más se ha informado sobre síntomas de deficiencia de Si. En arroz los síntomas típicos de deficiencia de Si son la necrosis de las hojas más maduras y marchitez asociada con una tasa más alta de transpiración (Mitsui y Takatoh, 1963). Más recientemente se han observado deficiencias de Si en tomate, una especie que no acumula Si, especialmente en las etapas reproductivas. Las hojas nuevas estuvieron malformadas y ocurrieron fallos en la polinización y formación del fruto (Miyake y Takahasui, 1978).

Hasta ahora hay pocas evidencias bioquímicas para justificar al Si como un elemento esencial para las plantas superiores. Sin embargo, el ácido silícico al igual que el bórico, reacciona con los o-fenoles tales como el ácido cafeico, un precursor en la biosíntesis de lignina, para formar complejos mono, di, o poliméricos de Si (Weiss e Herzog, 1978). Por lo tanto es posible que el Si afecte la síntesis de la lignina. Esto se ha observado por Jones et al. (1978) en experimentos con paredes celulares de raíces de trigo en donde encontró que la ausencia de Si disminuía la proporción de lignina y aumentaba la del fenólicos. Esta posible relación entre el Si y la síntesis de lignina obviamente es de importancia desde un punto de vista estructural así como indica una función bioquímica para el elemento. En las diatomeas donde el metabolismo de Si ha sido estudiado con mayor detalle que en plantas superiores el Si juega crucial rol en el metabolismo de aminoácido y proteínas (Werner y Roth, 1983).

El sílice tiene varios efectos beneficiosos bien establecidos en el crecimiento de las plantas. En las plantas bien suministradas con Si, la pérdida de agua cuticular es disminuida debido a la acumulación de sílice en la epidérmis. Esto es evidente de los resultados mostrados en la Tabla 19.1. Tanto para arroz como para trigo los coeficientes de transpiración fueron más bajos cuanto más altos eran los niveles de suministro de Si. La mayor resistencia de las plantas bien suministradas con Si al ataque fungoso (Miyake y Takahashi, 1983) también pueden atribuirse a esta deposición del Si en la capa epidérmica. Coors (1986) encontró que el Si tuvo un rol importante en la resistencia del maíz contra el taladrador Europeo del maíz. Este autor cita un número de casos en que altos contenidos de Si en las plantas protegieron los cultivos contra los ataques del insecto. En cereales y arroz en particular, la presencia de Si también es importante para mantener las hojas erectas y disminuir la susceptibilidad al vuelco. Otro efecto beneficios del Si es aumentar la tolerancia de las plantas a niveles altos de Mn. En experimentos con plantas de frijol Horst y Marschner (1978), observaron que el efecto pernicioso de

altas concentraciones de Mn en el medio nutritivo de crecimiento pudo aliviarse por el Si. Este resultó en una distribución más uniforme del Mn dentro de la hoja más bien que de una restricción en la absorción de Mn. Los síntomas característicos de la toxicidad de Mn, acumulación de manchas pardas de MnO_2 rodeada por áreas cloróticas y necróticas estuvieron ausentes. Horst y Marschner (1978) sugieren² que el mecanismo por medio del cual el Si altera esta distribución de Mn en las hojas es facilitar el movimiento de Mn de los vasos en el tejido que lo rodea, previniendo de ese modo la acumulación local cerca de los vasos. En arroz de secano favorecido el Si también protege la planta de concentraciones altas de Fe y Mn al deprimir la absorción de estos dos elementos (Van der Vorm y Van Diest (1979). Los suelos arroceros donde se cultiva el arroz tienen cantidades muy altas de Fe y Mn reducidos (punto 2.2.4). La presencia de cantidades altas de Si en la planta parece aumentar la proporción de espacios aéreos en los brotes y raíces permitiendo la llegada de O_2 a las raíces. El poder oxidante de las raíces es así aumentado y los niveles tóxicos de Fe y Mn reducidos en la rizósfera pueden volverse inofensivos.

El cultivo más importante que responde a Si es el arroz. Como se muestra en la Figura 19.1 de una investigación de Park (1970) una significativa relación ocurre entre el contenido de Si en la paja de arroz y el rendimiento de arroz-cáscara. El sílice especialmente promueve los órganos reproductivos del arroz, como fue encontrado por Okuda y Takahashi (1966) en un experimento de cultivo en solución con arroz. Los datos de esta investigación que se muestran en la Tabla 19.1, indican claramente que el Si tuvo un efecto particularmente beneficioso en el peso del grano. Además, otros componentes del rendimiento de grano, tal como el número de panículas, número de espiguillas por panícula, y el porcentaje de granos completamente maduros fueron favorablemente influidos por el Si.

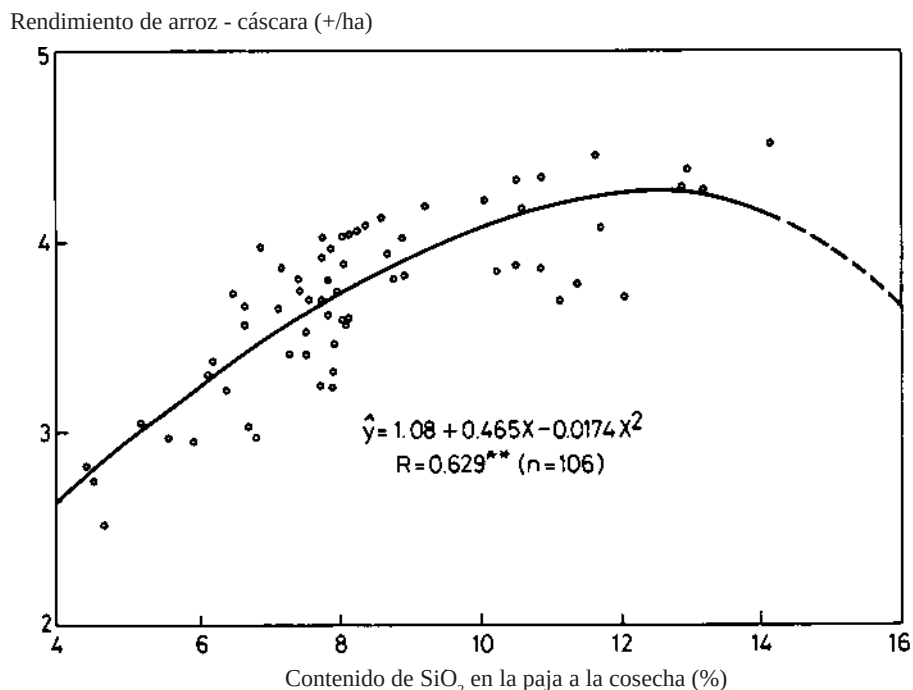


Figura 19.1 Relación entre el rendimiento de arroz-cáscara y el contenido de SiO_2 en la paja a la cosecha (Park, 1979).

Tabla 19.2 El efecto del suministro de Si en el crecimiento y rendimiento de grano de arroz (Okuda y Takahashi, 1965).

	Altura cm	Número de panículas/ maceta	Número de espiguillas/ panícula	Porcentaje de granos completamente maduros	Peso de granos maduros g/maceta
Sin Si	85	9.5	49.3	55	5.25
Con Si	94.5	11.6	63.2	76	10.83

Se conoce desde hace tiempo que la aplicación de fertilizantes que contienen silicio pueden aumentar la disponibilidad del fosfato del suelo (Fisher, 1929). Experimentos en cebada en Rothamsted en Inglaterra, citados por Russell (1973), demuestran que una aplicación anual de 450 kg ha^{-1} de silicato de sodio aun continua aumentando la disponibilidad de fosfato luego de un siglo de uso. El mismo efecto fue observado por Fox (1978) en suelos altamente meteorizados de Hawai, donde el P es un factor limitante del crecimiento. La aplicación de CaSiO_3 aumentó el crecimiento de plantas de soja al aumentar la disponibilidad de P y por lo tanto su absorción. El mecanismo que lo explica es el desplazamiento por el silicato agregado del H_2PO_4^- adsorbido por los óxidos de Fe y Al. El desplazamiento ocurre muy rápidamente bajo condiciones ácidas y neutras. De acuerdo a Robson y Pitman (1983) los silicatos solo pueden absorberse en presencia de fosfato cuando aumenta la superficie de cargas negativas, lo que ocurre a pH mayor a 7. Los fertilizantes de silicio incluyen los silicatos solubles, los sinterfosfato y las escorias de silicato de Ca. Ocasionalmente son utilizados en suelos bajos en sílice para mejorar los rendimientos y calidad de los cultivos. Ayres (1966), por ejemplo, sostiene que la aplicación de fertilizantes con sílice aumenta el rendimiento y contenidos de azúcar de la caña de azúcar en suelos bajo en sílice. En suelos arroceros, las escorias de silicatos son empleadas a veces para aumentar el pH del suelo y el sílice soluble (Russell, 1973).

19.3 Cobalto

La concentración de Co en la materia seca de las plantas que crecen en los suelo normalmente está entre 0.02 a 0.5 ppm. En los suelos el contenido de Co es en general mucho más alto, siendo comunes niveles desde 1 a 40 ppm, aunque se han informado muchos valores en exceso de 40 ppm (Swaine, 1955; Vanselow, 1966). El Co ocurre en todas las rocas ígneas en concentraciones desde 1 a varios cientos de ppm, siguiendo el nivel de Co estrechamente la distribución de Mg en los minerales ferromagnésicos (Mitchell, 1964). En las rocas ultrabásicas, tales como dunita, perioditita y serpentinita, donde el contenido de Mg en los minerales ferromagnésicos es alto, puede presentarse niveles desde 100 a 300 ppm de Co. Por otra parte rocas ácidas, incluyendo las graníticas que contienen altos contenidos de Fe en los minerales ferromagnésicos, son bajos en Co con niveles desde 1 a 10 ppm. La distribución en las rocas sedimentarias es muy dependiente de su modo de formación. En las rocas arcillosas como esquistos el contenido de Co puede ser relativamente alto, entre 20 y 40 ppm, mientras que las areniscas y piedras calizas son generalmente pobres en Co con contenidos por debajo de 5 ppm. En los suelos el Co ocurre principalmente en la estructura cristalina de los minerales

ferromagnéticos, y como tal no está disponible para las plantas (Mitchell, 1972). Después de que se libera de estos minerales por meteorización, el Co^{2+} es mantenido en gran parte en forma intercambiable o como complejo orgánico mineral. El Co^{2+} intercambiable está muy firmemente unido y como el Cu^{2+} la concentración en la solución de suelo es extremadamente baja. La velocidad de meteorización es más rápido en condiciones de drenaje pobre. Esto se refleja en una disponibilidad mayor del contenido de Co que en los suelos libremente drenados derivados de materiales parenterales similares, aún cuando el nivel de Co total en el suelo puede ser más bajo en los sitios pobremente drenados (Mitchell, 1964). El cobalto puede volverse no disponible por adsorción en las superficies de los óxidos de Mn. En algunos suelos Australianos Taylor y McKenzie (1966) informaron que un promedio del 79 % del total de Co del suelo estaba asociado con minerales de óxidos de Mn. Resultados similares se han informado en Irlanda en suelos donde se ha observado enfermedad de deficiencia de cobalto en ovejas (Fleming, 1977).

Poco se conoce del mecanismo de absorción de Co por las plantas. Una vez dentro de la planta si el Co es móvil o no depende en parte de la especie. En experimentos con pasturas usando Co radiactivo Handreck y Riceman (1969) reportaron que el Co es fácilmente traslocado desde las hojas maduras a los tejidos nuevos. Por contraste, en estudios de secuencia de edad en lupino, Robson et al (1979) observaron que concentraciones de Co foliares aumentaban con la edad y que las concentraciones en las hojas maduras eran mucho mas altas que en las hojas jóvenes. Aun cuando los nódulos eran deficientes en Co este continuaba acumulándose en las hojas maduras, Estos hallazgos confirmaron algo de los reportes en la antigua literatura que el Co no es fácilmente móvil en las plantas (Gustafson y Schlessinger, 1956; Langston, 1956).

El Co se comporta como otros metales pesados. En modo similar al Fe, Mn, Zn y Cu, tiende a formar compuestos de quelatos. Puede también forzar al desplazamiento de otros iones de sitios fisiológicamente importantes y poder disminuir así la absorción y el modo de acción de otros metales pesados. Nicholas y Thomas (1954) observaron que el exceso de nutrición de Co indujo deficiencia de Fe. Hewitt (1953) también informó que los efectos tóxicos del exceso de Co se asemejaba a la deficiencia de Mn. De ambas observaciones se indica que los efectos tóxicos del exceso de Co se relaciona con el efecto del Co al desplazar a otros metales pesados de centros fisiológicamente importantes. Los efectos de la toxicidad del Co en plantas resultan en hojas que son cloróticas y necróticas, y que frecuentemente se marchitan completamente. La toxicidad de Co puede aliviarse por el Fe (Bollard, 1983)

Unas pocas especies de plantas son menos sensibles a la toxicidad de Co. En algunos casos el Co se acumula a niveles por encima de 100 veces de otras plantas creciendo en el mismo suelo. La especie *Nyssa sylvatica* que crece en el sudeste de EE.UU. puede tener un contenido de Co aproximadamente de 1000 ppm en la materia seca. Esta especie actúa como una muy buena guía de la disponibilidad de Co y valores foliares menores a 5 ppm son indicativos de deficiencias de Co para la alimentación de rumiantes en pasturas de ese ambiente (Vanselow, 1966). Otras especies en que se acumula el Co, sirven para indicar la presencia de minerales cobaltíferos. Una de estas especies es la *Crotolaria cobalticola* (Fleur du Cobalto), que se encontró en la región de Sharba del Zaire, ocurriendo solo en áreas ricas en Co. Valores desde 500 a 800 ppm Co se han observado en la materia seca de estas especies (Duvigneaud y Denaeyer-de Smet, 1959).

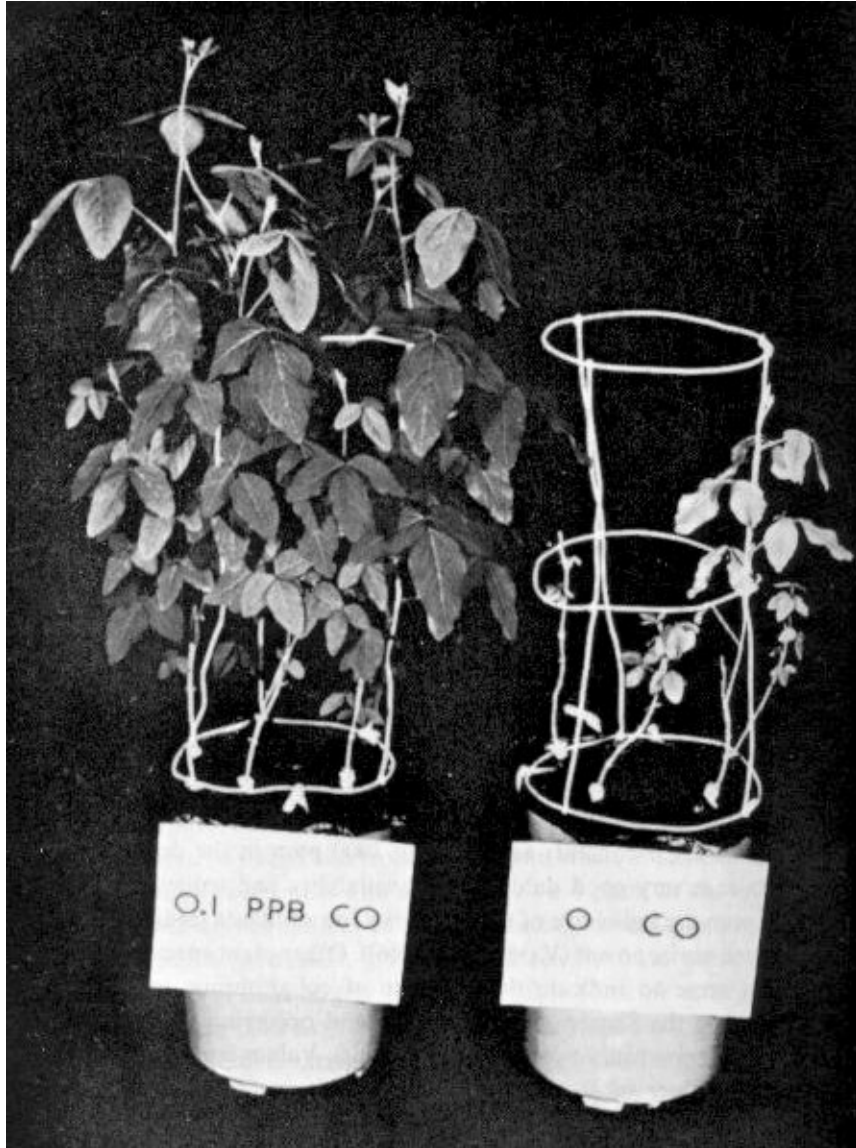


Foto 19.2 Efecto de la adición de 0.1 µg de Co/l en la solución nutritiva el crecimiento de soja en simbiosis con *Rhizobium japonicum*. Foto: Ahmed y Evans). Cortesía de Plenum Publishing Co.Ltd.).

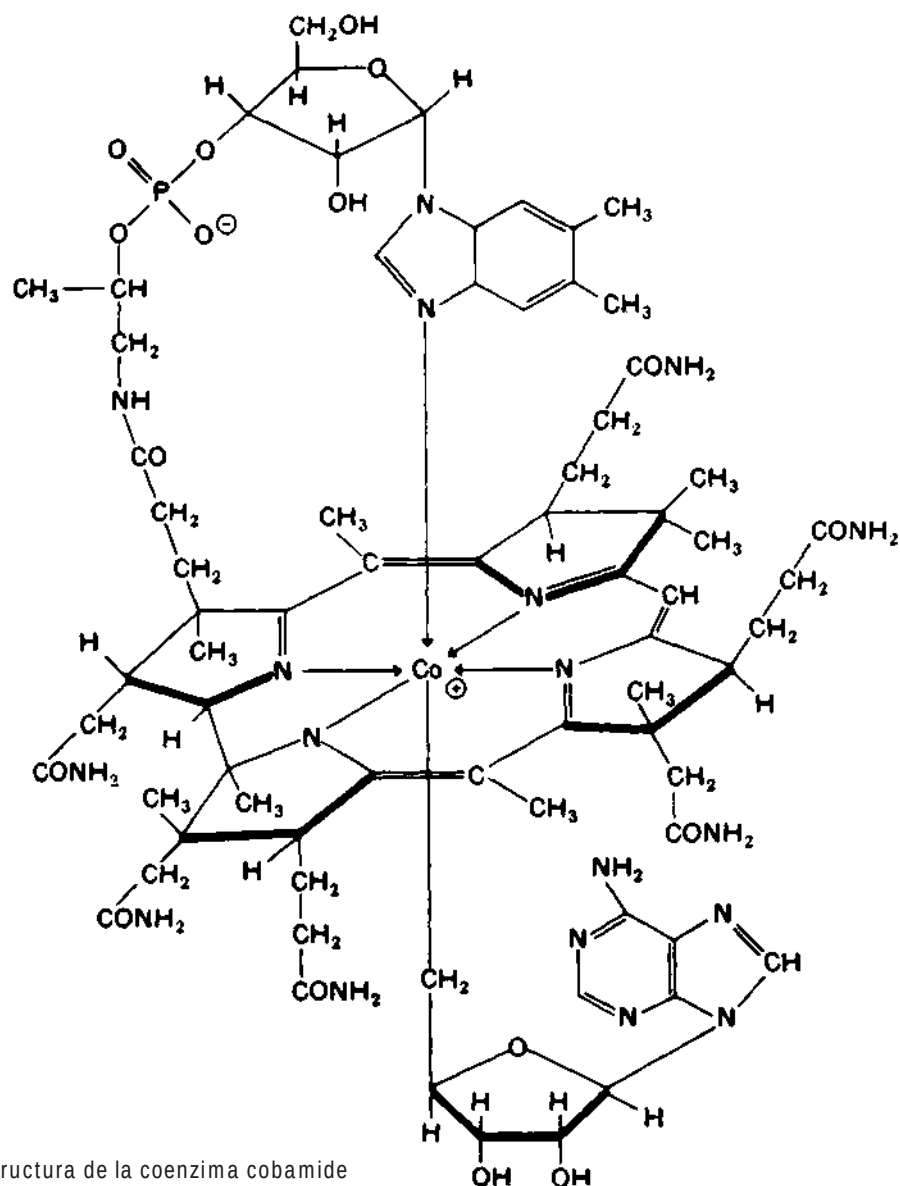


Figura. 19.2 Estructura de la coenzima cobamida

Ahora está bien establecido que el Co es esencial para la fijación simbiótica de N₂ (Ahmed y Evans, 1960) y crecimiento rizobial (Lowe y Evans, 1962). El drástico efecto de la deficiencia de Co en el medio nutritivo en el crecimiento de soja está mostrado en la foto 19.2. En estudios para investigar el efecto del Co en las bacterias simbióticas fijadoras de N₂, Rhizobium meliloti, Kliever y Evans (1963) fueron capaces de mostrar que al aumentar el suministro de Co aumentaba el crecimiento rizobial, la fijación de N₂, el contenido de la co-enzima B₁₂ y la formación de leghemoglobina en el rizobio. De este trabajo² se concluye que los efectos del Co en la fijación de N₂ parece ser mediado por el crecimiento rizobial y el Co contenido en la vitamina B₁₂ y su forma de co-enzima.

En la coenzima cobalamina, el Co está quelatado a 4 átomos de N en el centro de una estructura de porfirina (Figura 19.2). Este complejo de Co provee un grupo prostético que está asociado con un nucleótido en la coenzima B₁₂. Dilworth et al (1979) llamó la atención a tres sistemas enzimáticos específicos dependientes de la ¹² cobalamina en el Rizobio que pueden explicar la influencia del Co en la nodulación y fijación del N₂ en las leguminosas. Ellas son:

1. Metilmalonil- coenzima mutasa, un enzima involucrada en la síntesis de haem en el bacteroides necesarios para la producción de leghemoglobina en los nódulos. Esta puede explicar la correlación entre la deficiencia de Co y una disminución en la concentración de leghemoglobina en los nódulos como observaron por ejemplo Gladstones et al. (1977).
2. Ribonucleotido reductasa que está involucrado en la reducción de los ribonucleotido desoxiribonucleotidos y por lo tanto la síntesis del ADN. La deficiencia de cobalto puede así esperarse que resulte en defectuosas síntesis de ADN, división en rizobios y un aumento en el tamaño celular. Esto está de acuerdo con los hallazgos de Chatel et al. (1978) que observó un número más pequeño de bacteroides alargados en nódulos radiculares deficientes en Co.
3. Metionina sintetasa que está involucrada en la síntesis proteica.

El efecto de la deficiencia de Co en la formación y función de los nódulos fueron estudiados por Dilworth et al.(1979) utilizando lupino dulce (*Lupinus angustifolius*) una especie particularmente sensible a la deficiencia de Co. Algunos resultados importantes se muestran en la Tabla 19.3 donde los tratamientos inoculados con y sin Co son comparados. El Co no solo aumentó el peso de los nódulos, el contenido de Co en los nódulos y el número de bacteroides por nódulo, sino también aumentó las concentraciones de cobalamina y leghemoglobina. Estos investigadores sugieren que el contenido de cobalamina determina el de leghemoglobina probablemente a través de su efecto en la síntesis en el bacteroide. En las plantas deficientes en Co el comienzo de la fijación de N₂ fue retrasado por varias semanas debido al menor grado de infestación con *Rizobium*. Curiosamente solamente 12 % del Co presente en los nódulos ocurrieron como cobalamina, lo que hace preguntar acerca de la función del Co, si es que existe.

Todavía está en cuestión si además de su requerimiento en la fijación simbiótica de N₂, el Co es esencial para las plantas superiores. Las evidencias que sostienen que el Co ² se requiere por las plantas superiores fue adelantado por Hallsworth y sus colaboradores, que informaron un significativo aumento en los rendimientos de peso seco de plantas no noduladas de trébol subterráneo, resultado de la adición de una concentración muy baja de Co al medio nutritivo (Hallsworth et al. 1965; Wilson y Hallsworth, 1965). Una respuesta similar del trigo al Co fue observada por Wilson y Nicholas (1967) que también confirmó el trabajo anterior con un trébol subterráneo no nodulado. Además estos investigadores informaron síntomas de deficiencia de Co en ambas especies de plantas, que mostraron clorosis en las hojas más jóvenes. Los complejos de cobalto de bajo peso molecular también fueron detectados en plantas cultivadas asépticamente, indicando así la incorporación del Co en el metabolismo. Observaciones similares han sido hechas por Fries (1962) quien detectó vitamina B₁₂ en guisantes, trigo y lúpulo cultivado bajo condiciones asépticas. El trabajo de Wilson y Nicholas (1967) es el primer informe de deficiencia de Co en plantas superiores. Mayores evidencias, sin embargo, se requieren aún antes que el Co pueda clasificarse como un elemento esencial.

Tabla 19.3. **Influencia del agregado de Co a *Lupinus angustifolius* inoculado, crecido en suelos deficiente en Co, en el peso de nódulos de corona y algunas propiedades en plantas de 6 semanas de edad** (Dilworth et al 1979)

	Peso Nódulos g ⁻¹ planta PF	Concentración Co ng g ⁻¹ PS	Número Bacterioide 10 ⁹	Cobalamina Conc. ng ng g ⁻¹ PF	Leghemoglobina Concentración mg ⁻¹ PF
Con Co	0.6	105	27	28.3	1.91
Sin Co	0.1	45	15	5.9	0.71

El cobalto también es de importancia en la nutrición animal. Está bien establecido que el Co es un componente metálico de la Vitamina B₁₂ que es esencial en el metabolismo de N de los rumiantes. Niveles inadecuados de Co en las pasturas¹² pueden conducir a síntomas de deficiencia de Co en rumiantes, caracterizado por una carencia de apetito, ausencia de crecimiento, y pobre habilidad reproductiva. El nivel crítico de Co de la dieta de los rumiantes es cerca de 0.08 ppm en la materia seca de la pastura (Underwood, 1971). Rumiantes con una dieta basada en forraje de pastos y granos de cereal requieren generalmente suplementación de Co si los pastos son frecuentemente bajos en Co. Niveles considerablemente más altos se encuentran en general en las leguminosas. Esto se muestra en la Tabla 19.4 de un estudio comparativo entre gramíneas y leguminosas creciendo en varios sitios diferentes y amplios tipos de suelos en EE.UU. (Kubota y Allaway, 1972).

Tabla 19.4 **Comparación de concentraciones de Co de comunes plantas de forraje crecidas en amplios y diferentes suelos** (Kubota y Allaway 1972).

	Especie	concentración de Co µg / g de materia seca
Leguminosa	Alfalfa	0.18
	Trébol de alsike	0.27
	Trébol rojo	0.15
Gramíneas	Pasto brome	0.04
	Bermuda	0.08
	Timothy	0.04

La deficiencia de cobalto ocurre en suelos arenosos altamente lixiviados, suelos derivados de rocas ígneas ácidas, en suelos altamente calcáreos o suelos turbosos. Está favorecido si el pH del suelo es neutro a alcalino (Mitchell, 1972). Diversos extractantes ha sido utilizados para determinar rápidamente el Co soluble o disponible. Se incluyen el ácido acético al 2.5 % (pH 2.5), acetato de amonio N neutro, o EDTA 0.05 M. Los extractos de ácido acético de suelos agrícolas normales dan niveles de Co desde 0.05 a 2 ppm. Donde los valores son menores a 0.1 ppm puede sospecharse de deficiencia de Co. La deficiencia puede ser controlada por administración de una sal de Co al suelo en la proporción de 1 o 2 kg/ha. Si el suelo contiene grandes cantidades de minerales de manganeso, capaces inmovilizar el cobalto, se requieren cantidades más altas (McKenzie, 1975).

19.4 Vanadio

El vanadio está ampliamente distribuido en materiales biológicos y hay muchos reportes que bajas concentraciones pueden tener un efecto favorable en el crecimiento de microorganismos, animales y plantas superiores (Arnon y Wessel, 1953; Pratt, 1966). Se asegura que es esencial para el alga verde *Scenedesmus obliquus* (Arnon y Wessel, 1953) aunque su papel es desconocido. Algunas evidencias sugieren que el V puede sustituir parcialmente al Mo en la fijación de N_2 en microorganismos, pero la evidencia para la sustitución en la fijación simbiótica de N_2 no es concluyente (Stewart, 1966).

En las plantas superiores altas no hay evidencias hasta ahora que el V sea un elemento esencial para cualquier especie. Welch y Huffman (1973) cultivaron lechuga y tomate en solución nutritiva con una concentración de V mucho más baja que la requerida por *Scenedesmus obliquus*. No se observó ninguna evidencia de deficiencia de V; estos investigadores aseguraron que si el V es esencial para las plantas, los niveles adecuados en tejidos vegetales son menores a 2 ng por g de peso seco. Esta concentración está considerablemente por debajo de los valores normales encontrados en materiales vegetales, que promedian cerca de 1 ppm.

En cantidades excesivas el V puede ser tóxico, tal como se ha observado en experimentos en solución de cultivo (Warrington, 1955). Ni la deficiencia ni la toxicidad, sin embargo, son significativas bajo condiciones de campo.

ELEMENTOS CON EFECTOS TOXICOS

No existe una división clara entre los elementos que son tóxicos para las plantas y aquellos que tienen un efecto beneficioso o hasta esencial. El efecto de cualquier elemento en las plantas depende no solamente de sus propiedades químicas, sino también de su concentración, y la presencia y concentraciones de otros elementos. La edad fisiológica y la especie en cuestión, así como otros factores ambientales son también de importancia. Algunos elementos como Fe, Mn, Cu, B, Zn son esenciales a bajas concentraciones pero son tóxicos a niveles más altos. Los efectos tóxicos de estos elementos ya han sido discutidos en los capítulos apropiados de cada nutriente. En el caso de los metales pesados como plomo (Pb) y cadmio (Cd), la toxicidad es inducida por la emulación de elementos esenciales en su absorción y comportamiento bioquímico.

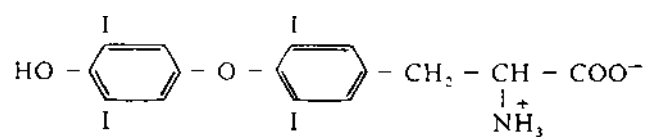
20.1 Yodo

El yodo (I) y el bromo (Br) son típicos de la mayoría de los elementos descritos anteriormente. No se ha demostrado para ninguno de los dos que sean esenciales para las plantas, pero de ambos se considera que producen efectos estimulantes en el crecimiento de las plantas a bajas concentraciones. Los efectos tóxicos son producidos a concentraciones más altas. Para el I, el efecto estimulante se ha observado en niveles de I del orden de 0.1 ppm en suelo y solución nutritiva, mientras que los efectos tóxicos ocurren con valores en exceso de 0.5 a 1.0 ppm (Martin, 1966). Esta última concentración es considerablemente más alta que los niveles normales de I soluble, de modo que la toxicidad de I no sido informada en suelos agrícolas.

Los efectos tóxicos de altos niveles de I comienzan en las hojas más maduras. En tomate se vuelven cloróticas y caen, mientras que las hojas más jóvenes permanecen de color verde oscuro. El

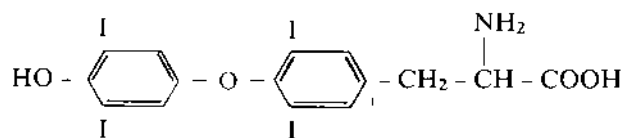
Elementos con Efectos Tóxicos 519

crecimiento está significativamente restringido y las hojas se ondulan ocurriendo necrosis en las puntas y bordes. En los casos severos la planta muere. La toxicidad de yoduro se ha encontrado donde los niveles en las plantas superan las 8 ppm. Los niveles normales en plantas sanas oscilan en un rango de 0 a 0.5 ppm. Niveles altos de Cl⁻ pueden reducir los efectos tóxicos del I⁻ lo que sugiere que hay un efecto competitivo entre ambos elementos (Lewis y Powers, 1941). El yodo es requerido en nutrición animal, ya que es un elemento esencial de la hormona tiroxina.



Tiroxina

Las plantas superiores son capaces de incorporar I en la tirosina y así sintetizar moléculas tales como 3-yodotirosina, 3,5-diyodotirosina, y 3',3,5-triyodotirosina, que están cercanamente relacionadas a la tirosina.



3',3,5-triyodotirosina

De acuerdo a Hsiao (1969) el I es esencial para el alga marina *Patalonia fasci*a. Algunas algas marinas pueden acumular I a concentraciones tan altas como 1 % en la materia seca.

20.2 Bromo

El Bromo es absorbido por las plantas como Br⁻. En general el ion no es tan tóxico como el I⁻ y sin duda ha sido utilizado en muchos estudios fisiológicos de absorción de iones. Normalmente los niveles de Br⁻ en los suelos son muy bajos de modo que la toxicidad del Br⁻ no ocurre naturalmente. En años recientes, sin embargo, con el uso del Br⁻ contenido en fumigantes de suelo como bromuro de metilo, se han informado efectos tóxicos en un número de plantas sensibles como claveles, crisantemos, patatas, espinaca, y remolacha azucarera (Martin, 1966). Los síntomas de toxicidad de Br⁻ se semejan a los efectos del exceso de sales, y con frecuencia las hojas se vuelven cloróticas seguidas por una necrosis de las puntas de las hojas en expansión y necrosis de los bordes. También puede resultar una pobre germinación de las semillas. Algunas especies de plantas son insensibles a la toxicidad de Br⁻. Estas incluyen la zanahoria, tabaco y tomate. Estas especies pueden acumular mas de 2000 ppm de Br⁻ sin mostrar ningún efecto adverso. Niveles normales de Br⁻ para el crecimiento de las plantas en los suelos, sin embargo, son generalmente mucho más bajos y en el rango de 0 a 260 ppm (Martin, 1966), siendo las concentraciones más bajo las más frecuentes.

Hasta cierto punto el Br^- puede sustituir parte del requerimiento de Cl^- de las plantas (Broyer et al. 1954). Ozanne et al. (1957) observaron que parte de este efecto es el resultado del desplazamiento del Cl^- de sitios no efectivos, tal como la raíz, a posiciones más esenciales. Estos investigadores también observaron que el síntoma típico de la deficiencia de Cl^- podía aliviarse con el agregado de Br^- .

20.3 Flúor

El Flúor ocurre generalmente en el material vegetal en un rango de 2 a 20 ppm de la materia seca, aunque algunas especies son capaces de acumular cantidades mucho más altas. El arbusto venenoso sudafricano *Dichapetalum cymosum* por ejemplo, puede acumular hasta 200 ppm. En estas especies el F está presente como fluoracetato. Este es tóxico para los animales ya que al ingerirlo se convierte en fluorocitrato. Este inhibe competitivamente la enzima aconitasa, responsable de la conversión de citrato a isocitrato en el ciclo de TCA. El té comercial también ha mostrado tener altos niveles de F como 400 ppm (Mitchell y Edman, 1945) y también contener fluoroacetato. Para inducir toxicidad, sin embargo, tienen que ingerirse cantidades muy grandes.

Niveles altos de F son generalmente tóxicos para las plantas. La respiración puede tanto estimularse como inhibirse. De acuerdo a Miller y Miller (1974) la pulverización de soja con HF estimula la respiración al principio y luego es seguida por una inhibición respiratoria. Es bien conocido que de las enzimas respiratorias la enolasa en particular es muy sensible, aun para niveles bajos de F. La razón para el efecto primario estimulante de la respiración, sin embargo, no es tan claro. De acuerdo con Lee et al. (1965) las actividades de las enzimas glucosa 6 fosfato dehidrogenasa, catalasa, peroxidasa y citocromo oxidasa en soja son todas aumentadas por el tratamiento con fluoruro. Esta bien puede contribuir a la estimulación respiratoria primeramente observada. El fluoruro inhibe la pirofosfatasa inorgánico y por lo tanto la oxidación de los ácidos grasos libres (Lehninger, 1975).

La toxicidad de flúor solamente se ha encontrado bajo condiciones de campo en regiones industriales contaminadas donde ocurre el ácido hidróflórico. La exposición de las plantas aun a unas pocas ppb de ácido hidróflórico en un período de varios meses, da origen a efectos de toxicidad foliar en muchos cultivos. Los síntomas difieren entre las especies, pero ocurren dos tipos básicos. Estas son una necrosis marginal, a veces llamada «punta quemada», y una clorosis internerval (Bewer, 1966). La mayoría de las especies muestran una clorosis y daños marginales con clorosis internerval como un síntoma anterior a una forma menos aguda de toxicidad. Algunas especies, incluyendo maíz, sin embargo, solo muestran el efecto de la clorosis. Algunos cultivos son más sensibles que otros a la toxicidad del ácido hidróflórico, y estos incluyen uvas y árboles frutales. Los cultivos que en general acumulan altos niveles de F son menos sensibles. Los síntomas de toxicidad han sido discutidos en detalle por Bewer, 1966).

El contenido total de F de un suelo no está en general relacionado a la disponibilidad de F. La forma absorbida por las plantas es el fluoruro soluble, y los factores predominantes que controla el nivel de este ion en la solución de suelo son el pH y la cantidad de Ca y P en el suelo (Hurd-Karrer, 1950). Cuando el pH del suelo es alto o cuando el Ca o P del suelo están presentes en grandes cantidades, el fluoruro del suelo está fijado como fluoruro de calcio (CaF_2) o silicofluoruro de aluminio ($\text{Al}_2(\text{SiF}_6)_3$). Aún cuando el nivel de fluoruro soluble es alto, como bajo condiciones ácidas del suelo, el

F⁻ no se absorbe rápidamente por las raíces de plantas. Esta baja absorción potencial del F⁻ fue demostrada por Venkateswarlu et al. (1965) que comparó la absorción de F⁻ y Cl⁻ por raíces de cebada. Cuando la concentración de los dos iones en la superficie de raíz fue idéntica, resultó una absorción de Cl⁻ 100 por ciento más alta. Estos efectos de pobre disponibilidad en el suelo y baja potencial de absorción explica los niveles normalmente mínimos de F en las plantas y la rareza de una toxicidad de F provocada por un exceso de absorción del suelo. El tema de flúor y la vida de las plantas ha sido revisada por Weinstein (1977).

20.4 Aluminio

Más del 15% de la corteza terrestre está hecho de Al₂O₃. El aluminio es así un elemento importante del suelo, y junto con Si es el principal elemento encontrado en las estructuras cristalinas de los minerales de arcilla primarios y secundarios. La solubilidad del Al en el suelo es demasiado baja en suelos neutros y alcalinos como para ser tóxico para el crecimiento de las plantas. Hay sin duda alguna, evidencias que bajos niveles de Al puede tener un efecto beneficioso en el crecimiento de las plantas, aunque el mecanismo no es claro (Foy, 1974). Las plantas superiores contienen normalmente cerca de 200 ppm de Al en la materia seca. En el té los niveles pueden llegar a ser tan altos como 2000 a 5000 ppm, y de acuerdo con Chenery (1955) el Al es necesario para el crecimiento normal del arbusto de té. En general el contenido de Al en las raíces es mucho más alto que las partes superiores de la planta. Se supone que una proporción sustancial del Al de las raíces se fija en el espacio libre.

Como se mostró en el punto 2.2.5 la disolución de compuestos hidroxil-Al en el suelo depende mucho del pH. Bajos valores de pH pueden resultar en altos niveles de Al soluble, que son tóxicos para las plantas. En muchos suelos ácidos no es tanto la alta concentración de H⁺ en la solución de suelo, sino las altas concentraciones de Al las que son dañinas para las plantas, en especial para el crecimiento radicular. En suelos ácidos naturalmente cultivados en particular, la acidez del suelo con frecuencia aumenta hacia abajo del perfil, de modo que la profundidad radicular de la planta está restringida y el agua y nutrientes del subsuelo no puede ser explorados. El primer efecto observable del Al en las plantas es una limitación en el crecimiento de las raíces (Clarkson y Sanderson, 1969). Los ápices de la raíz y las raíces laterales engrosan y se vuelven castaños (Foy et al, 1978). Con frecuencia son afectados la absorción y la translocación de fosfato a las partes superiores de la planta. La toxicidad en las puntas es por lo tanto con frecuencia caracterizada por síntomas similares a los de deficiencia de P, tales como hojas verde oscuras, crecimiento enanizado de la planta y tallos púrpuras (Foy, 1974). En las células vegetales el Al puede interferir con el metabolismo de fosfato por la formación de complejos estables de Al-fosfato. Investigaciones de Matsumoto (1980) y Morimura (1980) indican que el Al es adsorbido a la doble hélice del DNA y así inhibe la separación de las cuerdas. De acuerdo a Siegel y Haug (1983) el Al enlaza la calmodulina y de esta forma puede interferir con varios procesos enzimáticos. El plasmamembrana también es afectado por las altas concentraciones de Al como ha sido demostrado por Hecht-Buchholz y Foy (1981). Este puede tener un efecto detrimental en la absorción de iones. De acuerdo a Grimme (1983) el Al en especial retarda la absorción de Mg²⁺.

La toxicidad del aluminio con frecuencia está acompañada por altos niveles de Fe y Mn, y bajas concentraciones de Ca y Mg en los tejidos de la planta. Esto es esperado ya que la toxicidad de Al está asociada con condiciones ácidas del suelo, donde la disponibilidad de tanto Fe como Mn es alta y

donde los niveles de Ca y Mg son con frecuencia bajos debido a la lixiviación. La aplicación de cal es el medio más efectivo de controlar la toxicidad de Al en suelos ácidos (Haynes, 1982). Las especies y aún los cultivares de la misma especie difieren considerablemente en su tolerancia al exceso de Al soluble o intercambiable. En la Tabla 20.1 se muestra ese ejemplo comparando los rendimientos de tres cultivares de trigo creciendo en un suelo con toxicidad de Al (Foy et al. 1965). El suelo alto en este experimento tuvo mucho menos efecto en «Atlas 66» que en los otros dos cultivares, «Monon» y «Thatcher». La información de la tabla también muestra que el encalado alivió la toxicidad de Al y que con un pH de 5.8 la toxicidad desapareció y obteniéndose los máximos rendimientos. A escala mundial, los suelos ácidos constituyen uno de los factores principales que afectan el aumento de los rendimientos de los cultivos debido a la toxicidad del Al y del Mn. La selección del material genético por su tolerancia al Al y al Mn es por lo tanto de extrema importancia; el tema está recibiendo considerable atención (ver Konzak et al. 1976).

Tabla 20.1 **Efecto del encalado en 3 cultivares de trigo creciendo en un suelo con toxicidad de Al** (Foy et al. 1965).

CaCO ₃ añadido, ppm	pH de Suelo	Rendimiento de parte aérea g Atlas 66	MS/maceta ppm Monon	MS/maceta ppm Thatcher
0	4.2	1.50	0.49	0.23
1500	5.1	4.23	3.66	3.71
3000	5.8	4.25	4.66	4.76
4500	6.7	3.67	3.95	3.99
6000	7.2	3.16	2.99	2.81

Una razón de la respuesta diferencial de cultivares al Al se relaciona con la variable habilidad de las plantas para modificar el pH de la interfase raíz-suelo. Así FOY et al. (1967) observó que cultivares de trigo y cebada sensibles al Al disminuían el pH del medio de crecimiento más de lo que lo hacían los cultivares tolerante al Al. La disminución del pH inducida por la planta incrementaba la solubilidad del Al y por lo tanto el potencial tóxico. El mismo efecto se ha observado con la nutrición de NH₄⁺. La absorción de cationes excede la de aniones ocurriendo una excreción de H⁺ asociada que disminuye el pH en el entorno de la raíz. El efecto del Al en la depresión de crecimiento es así considerablemente mayor con nutrición con NH₄⁺ que con NO₃⁻ (Bartlett y Riego, 1972).

En algunos cultivares de trigo tolerante al Al el mecanismo de tolerancia está relacionado con el hecho que estos cultivares también puede absorber NO₃⁻ en altas proporciones en presencia de NH₄⁺. La tolerancia al aluminio también puede depender de un mecanismo de exclusión del Al. Esto se ha demostrado por Henning (1975) al experimentar con el cultivar de trigo tolerante al Al «Atlas» y el cultivar sensible al Al «Brevor». Para el cultivar tolerante fue necesario cerca de 100 a 200 veces mas Al en el medio que para el Al sensible «Brevor» antes que el Al penetrara en el plasmalemma de las células meristemáticas de la raíz. Una vez dentro de la célula el Al fue igualmente dañino en ambos cultivares. Estos ejemplos mostraron que el plasmalemma puede excluir al Al, y que en lo que en este aspecto existen marcadas diferencias entre cultivares. La tolerancia al aluminio puede también producirse por ácidos orgánicos y el polifenoles que detoxifican el Al por quelación. Un típico ejemplo de esta clase de tolerancia es el cultivo de té, que absorbe una gran cantidad de Al, que se almacena en el tejido más maduro donde es detoxificado por compuestos orgánicos (Taliburdeen y Sivas-Ubramianiam, 1972).

Un muy útil trabajo de revisión en la toxicidad del metales y en especial en la toxicidad de Al ha sido publicado por Foy et al. (1978).

20.5 Níquel

El níquel está estrechamente relacionado al cobalto (Co) tanto en sus propiedades químicas como fisiológicas. Forma rápidamente compuestos quelatos y puede reemplazar a otros metales pesados en centros fisiológicamente importantes. Altas concentraciones de Ni tienen un efecto tóxico en las plantas. En avena Vergnano y Hunter (1952) observaron que la toxicidad del Ni se semejó estrechamente a la deficiencia de Fe, un hallazgo que puede relacionarse bien con el desplazamiento del Fe por el Ni. Altas concentraciones de Ni en el medio nutritivo reducen la absorción de la mayoría de los otros nutrientes (Crooke y Inkson, 1955). De acuerdo con Knight y Crooke (1956) esta reducción en la absorción resulta de los efectos dañinos de altas concentraciones de Ni en las raíces. La fitotoxicidad del Ni ha sido revisada por Mishra y Kar (1974).

La toxicidad aguda del Ni da origen a una clorosis. En los cereales estos muestran barras pálidas amarillentas que recorren la longitud de la hoja. Con el tiempo toda la hoja puede volverse blanca y en casos extremos ocurre necrosis en los márgenes de las hojas. En las dicotiledóneas la toxicidad del Ni aparece como marcas cloróticas entre las nervaduras de la hoja, siendo los síntomas similares a los de la deficiencia de Mn (Hewitt, 1953).

La mayoría de los suelos contienen apenas muy pequeñas cantidades de Ni, generalmente menor a 100 ppm, bien por debajo del nivel en que ocurre toxicidad de Ni. Sin embargo, los suelos derivados de rocas ígneas ultrabásicas y particularmente la serpentina, puede contener entre 20 a 40 veces esta concentración siendo común la toxicidad de Ni en las plantas. Suelos de serpentina ocurren en diversas regiones de todo el mundo, tanto en apartadas regiones montañosas como la Costa Pacífica de los EE.UU., el Norte de Escocia, parte de los Balcanes, sur de Rusia y Zimbabwe. Al meteorizarse el mineral serpentina (H MgFe Si O) produce un suelo característico con una flora asociada distintiva, y una vegetación comparativamente escasa. Los suelos son ricos en Mg y Fe y pobres en Ca. Contienen además niveles relativamente altos de Ni, Co y Cr. Krause (1962) informó niveles de 250 ppm de Ni intercambiable en la capa superficial de suelo de tierra roja derivado de serpentina, en comparación de niveles cercanos a 1 ppm que ocurren en general en suelos agrícolas. En los suelos derivados de serpentina la proporción de Ca intercambiable a Mg (Ca/Mg) era extremadamente baja y en general menor a 0.4. Los cereales, con excepción de la avena, son las cultivos agrícolas mejores capacitados para tolerar estas condiciones.

La toxicidad de níquel puede con frecuencia aliviarse significativamente con el encalado. El encalado disminuye no solamente la disponibilidad de Ni y Cr, también aumenta la baja proporción de Ca/Mg intercambiable. La aplicación de potasio también reduce la aparición de la toxicidad de Ni pero los fertilizantes fosfatados tienen el efecto inverso (Crooke e Inkson, 1955).

Normalmente el contenido de Ni en el material vegetal es cerca de 0.1 a 5 ppm de la materia seca. Sin embargo, en suelos de serpentina, pueden ocurrir valores en exceso de 200 ppm en algunas especies. Tales niveles son tóxicos para plantas no adaptadas a estos suelos. En experimentos de

cultivo en arena suministrado con niveles crecientes de Ni, Vergnano y Hunter (1952) encontró concentraciones de Ni en la materia seca de la planta que variaba entre 1 y 1000 ppm. Los síntomas tóxicos en avena, un cultivo sensible al Ni, se observó en plantas con contenido de Ni en exceso de 100 ppm (Crooke, 1956). La absorción de los cultivos menos sensibles es más baja. El níquel parece ser móvil particularmente en el floema. Después de la absorción de cantidades considerables de Ni son transferidas a las semillas y frutos (Cataldo et al., 1978; Mitchell et al. 1978).

El significado biológico del Ni como un posible micronutriente ha sido recientemente revisado por Welch (1981). Se ha sugerido ahora que el Ni es esencial para los animales. Si también es esencial para las plantas es aún un tema de especulación. Sin embargo, se ha demostrado que el Ni es parte integral de la enzima ureasa (ver punto 6.1.4) aislada de semillas de frijoles (Dixon et al. 1975). Aún así varios investigadores han establecido que las plantas que crecieron exclusivamente a base de urea N tienen requerimientos de Ni (Gordon et al. 1978). Muchas especies vegetales incluyen las leguminosas fijadoras de N (por ej. soja) acumulan grandes cantidades de ureidas (Streeter, 1979). Welch (1981) argumenta que para que tales plantas utilicen completamente el N en estos compuestos en reacciones anaeróbicas, debería requerirse ureasa y por lo tanto también el Ni.

20.6 Cromo

Existe mucho interés en el cromo (Cr) desde el relativamente reciente descubrimiento que participa en el metabolismo de la glucosa mamaliana, pareciendo ser esencial al hombre y a los animales (Lisk 1972). Sin embargo hasta ahora, no hay evidencias de un papel esencial en el metabolismo de las plantas (Huffman y Allaway, 1973).

El nivel de Cr total en rocas ígneas y sedimentarias están en general en un rango cercano a 100 ppm. La mayoría de los suelos tienen menos de 100 ppm, aunque aquellos derivados de serpentinita puede contener varias unidades porcentuales de Cr. El Cr en el suelo está ampliamente no disponible para las plantas, porque este ocurre en compuestos relativamente insolubles como cromito Fe-CrO_4 , en mezclas de óxidos de Cr, Al y Fe, o en las estructuras cristalinas de los silicatos. Además en mezclas de Cr^{3+} tenazmente unidas a los sitios cargados negativamente de las arcillas y materia orgánica. Los cromatos (Cr hexavalente) son relativamente escasos y solo son estables en condiciones alcalinas oxidantes (Allaway 1968).

La proporción de Cr absorbido y translocado por las plantas es baja. Se supone que el Cr^{3+} y el CrO_4^{2-} son absorbidos por dos mecanismos diferentes (Bollard, 1983). Al estudiar la absorción de CrCl_3 por plantas decapitadas de tomate de soluciones nutritivas, Tiffin (1972) encontró que el contenido de Cr en los exudados del xilema eran solo cerca del 10 % de los niveles de Cr en la solución nutritiva. Aún permitiendo el hecho que algo de Cr puede haberse asociado a sitios de intercambio en la raíz, los resultados son indicativos de una baja proporción de absorción. Esto junto con la pobre disponibilidad en suelo significa que niveles bajos de Cr son encontrados en el material vegetal, estando en general en el orden de 0.02 a 1 ppm. Frank et al 1976) al investigar 296 suelos agrícolas de Ontario no encontró acumulación de cromo en suelos que habían sido abonados con fertilizantes de NPK. Observaciones similares fueron reportadas por Watanabe (1984) que investigó las parcelas de varios experimentos de campo donde se habían agregado diferentes dosis de fertilizantes minerales y orgánicos. Los niveles encontrados en los suelos estuvieron en el rango de 50 a 100 mg g^{-1} . Hubo una tendencia a aumentar el contenido de Cr en los suelos por la aplicación de fosfatos fundidos.

Los efectos de la toxicidad de Cr han sido observados por Hunter y Vergnano (1953) en avena suministrada con exceso de 5 ppm de Cr como sulfato de cromo. Las plantas que padecían de una severa toxicidad de Cr tienen raíces pequeñas, y hojas estrechas, rojizas y morenas, cubiertas por pequeñas partes muertas. La aguda esterilidad de algunos suelos de serpentina puede resultar de la toxicidad de Cr, aunque en general están involucrados otros factores (ver punto 12.1). La literatura de la toxicidad del Cr en relación a suelos de serpentina ha sido discutida por Pratt (1966).

20.7 Selenio

El selenio (Se) se semeja al azufre en sus propiedades químicas. En la absorción ocurre un efecto competitivo entre el selenato y el sulfato, indicando que ambos iones tienen afinidad para los mismos sitios de transporte (Leggett y Epstein, 1956). También se ha observado la incorporación de Se en aminoácidos análogos a los de S (seleno-metionina y seleno-cisteína) en un grupo de especies vegetales (Petersen y Butler, 1962).

Los efectos estimulantes de bajas concentraciones de Se en el crecimiento de la planta han sido ocasionalmente informados. Sin embargo, los efectos tóxicos del exceso de Se que provocan atrofiamientos y clorosis son mucho mejor conocidos. El crecimiento se retarda y aumenta el contenido de Se. El selenio se concentra particularmente en los puntos de crecimiento, y semillas pudiendo ocurrir contenidos de Se hasta de 1500 ppm (Trelease, 1945). Las razones de la toxicidad del Se no son claras. Se concuerda ampliamente que los compuestos de Se interfiere en el metabolismo del S al reemplazarlo. Sin embargo, el Se no es capaz de reemplazar al S en todas sus funciones metabólicas. Sin duda, en algunas especies hay evidencias que el Se aún sigue ciertas vías metabólicas no abiertas al S (Shrift, 1969).

En la mayoría de los suelos el Se ocurre en concentraciones muy bajas, con frecuencia menor a 0.2 ppm. En suelos ácidos y neutros, la disponibilidad de Se es baja y con frecuencia está presente como selenito, que puede fijarse como selenito férrico. También puede formar complejos orgánicos, ó puede ocurrir en los suelos bajo en varios estados de oxidación, dependiendo del potencial redox, del pH, de los efectos microbiológicos y de la presencia de otros iones (Allaway, 1968). El selenato, la forma absorbida por las plantas, ocurre solo bajo condiciones edáficas alcalinas bien aireadas. Tales suelos ricos en Se, con altos niveles de selenato se encuentran principalmente bajo condiciones climáticas áridas. Las plantas seleníferas indicadoras tales como la vicia lechosa *Astragalus bisulcatus* y *A. pectinatus* son indígenas de estos suelos. Estas especies pueden acumular enormes cantidades de Se sin ningún efecto pernicioso en su crecimiento siendo comunes niveles de varios miles de ppm de Se (Ganje, 1966). El crecimiento de pastos nativos en estos mismos suelos contienen solo unas pocas ppm de Se.

Las diferencias entre las especies en su habilidad para acumular y tolerar Se no han sido completamente explicadas. Se ha sugerido que en las plantas que no lo acumulan, el Se se encuentra principalmente en las proteínas (Butler y Petersen, 1967) mientras que las plantas que lo acumulan tienen la habilidad de sintetizar aminoácidos con Se no proteico evitando con esto la toxicidad. Virupaksha y Shrift (1965) propusieron que el aminoácido proteico selenocisteína se convierte a metil selenocisteína de Se, evitando de este modo disturbar el metabolismo proteico. Sin embargo, los hallazgos más recientes de Nigam y McConnell (1976), utilizando selenato radioactivo encontró un porcentaje considerable de radiactividad en las proteínas de la especie acumuladora de Se *Astragalus bisulcatus*. Estos

investigadores sugieren que las diferencias entre especies en toxicidad de Se son difíciles de explicar en términos de diferencias inter específicas de incorporación de proteínas.

El efecto de Se en nutrición animal es particularmente importante. El selenio es un elemento esencial para los animales y se requiere en concentraciones muy bajas. La deficiencia se ha demostrado que resulta en una distrofia muscular en el ganado conocida como «enfermedad del músculo blanco» así como pérdidas de pelo y plumas. Allaway (1968) sugirió que es aconsejable controlar el nivel de Se en la comida y en los cultivos alimenticios dentro de un rango de 0.1 a 1 ppm, citando un relevamiento en Estados Unidos que demostró que un tercio de los cultivos forrajeros y de grano estaban debajo de este nivel óptimo. A concentraciones más altas, por encima de 5 ppm en la dieta existe peligro de toxicidad de Se. Esto se conoce bien como la «enfermedad de alcali» en animales de granja, ocurriendo en suelos alcalinos ricos en Se. En casos extremos puede resultar en pérdidas de pelo y plumas, y en el ganado puede conducir a la malformación de pezuñas y dientes. Como el selenato y el sulfato compiten en su absorción por las plantas, la absorción de selenato puede disminuir por la aplicación de sulfato. Este es un tratamiento terapéutico importante en suelos con toxicidad de Se.

20.8 Plomo

El plomo es (Pb) un químico contaminante principal del ambiente y altamente tóxico para el hombre. Ningún otro contaminante se ha acumulado en el hombre a niveles promedios tan cerca de considerarse potencialmente venenoso desde el punto de vista clínico.

La principal fuente de contaminación de Pb surge de la combustión de la gasolina. De acuerdo con Lagerwerff (1972) esta fuente contiene cerca del 80 % del total de Pb en la atmósfera. El plomo se agrega a la gasolina como plomo tetra etilo, y es emitido ampliamente por los tubos de escape en partículas diminutas como compuestos de Pb inorgánicos. Cerca del 50 % de ésta emisión cae en alguna parte dentro de una región de 100 m de los caminos. El resto se distribuye ampliamente en la biosfera. Esto se evidencia de los resultados de Murozumi et al. (1969) que muestra el dramático aumento en el contenido de Pb en la nieve en los últimos treinta años en muestras tomadas del Norte de la capa de hielo de Groenlandia. Este aumento debe ser casi totalmente atribuible al aumento del consumo de gasolina. Las regiones industriales están particularmente contaminadas por el Pb transportado por el aire. En Manchester, por ejemplo, una gran ciudad industrial en Inglaterra, se han observado niveles de 1000 ppm en el polvo de la calle (Day et al., 1975). El nivel promedio de Pb en los suelos en comparación es cercano de 15 ppm. Niveles de Pb en la sangre también se encontraron considerablemente aumentados en personas viviendo cerca de los carreteras. La toxicidad con plomo en el hombre también ha sido provocado por la contaminación del agua de la cañerías de Pb. Esta también puede ser una importante fuente de contaminación de Pb.

El plomo es tóxico porque emula en muchos aspectos el comportamiento metabólico del Ca, inhibiendo muchos sistemas enzimáticos. En el hombre, uno de los principales intereses de la toxicidad del Pb es el daño del cerebro causado en particular a los jóvenes. Hay evidencias que la contaminación de Pb puede inducir un comportamiento agresivo en los animales. Se cree que ésto también puede ocurrir en humanos y Bryce-Smith y Waldron (1974) han presentado un caso muy fuerte implicando al Pb como uno de los factores causales de la alta tasa de delincuencia en grandes ciudades

industriales. Del punto de vista de nutrición vegetal es importante recordar que la contaminación de Pb surge principalmente de fuentes aerotransportadas.

El contenido total de Pb en suelos agrícolas se sitúa entre 2 y 200 ppm. Los suelos con niveles en exceso a estos valores son limitados relativamente a unas pocas regiones donde se ocurre depósitos de minerales de Pb. En tales suelos el Pb en los horizontes superiores pueden alcanzar mas de 3000 ppm. Los efectos tóxicos del Pb pueden resultar en una reducción en el crecimiento de las plantas, pero esto no se ha visto en general a campo y casi todas las observaciones que detallan toxicidad de Pb en las plantas están restringidas a experimentos de cultivo en solución (Brewer, 1966). Page et al. (1971) llevó a cabo un extenso estudio en la Autopista Santa Ana en el sur de California, una autopista con una densidad de tráfico muy alta cercana a 70 000 autos por día. Estos investigadores analizaron el Pb caído, y el contenido de Pb de 27 cultivos a diversas distancias del camino. Se concluyó que el contenido de Pb contaminante dependió de varios factores incluyendo la distancia de la autopista, naturaleza de la superficie colectora de las plantas, duración de la exposición, densidad de tráfico y la dirección de los vientos prevalecientes. Muchos investigadores han mostrado que la contaminación de Pb sigue claramente las áreas de los caminos. La vegetación al lado de los caminos puede tener niveles de 50 ppm de Pb, pero a distancias de solo 150 m mas lejos de los mismos, los niveles caen normalmente a de 2 o 3 ppm. La contaminación ocurre solo en la parte exterior de la semilla, hojas y tallos de la planta, y una alta proporción puede removerse por lavado. Los niveles de Pb en grano, tubérculos y raíces son muy poco afectados y no se desvían mucho de los niveles normales para tales tejidos, cerca de 0.5 ppm (Foy et al. 1978).

Esto es cierto si el Pb es provisto en forma inorgánica tales como Pb^{2+} . El plomo orgánico sin embargo, tal como el tetraetilo de Pb, trietilo de Pb y dietilo de Pb u otros derivados alquil de Pb, son extremadamente móviles en el suelo y absorbidos por las plantas mucho mas rápidamente que el Pb^{2+} . Tales formas orgánicas de Pb pueden liberarse en los humos de combustión del petróleo si la combustión es incompleta. Diehl et al (1983) encontró que concentraciones de 100 ppm de Pb^{2+} en el suelo no tenían casi efectos en el crecimiento y rendimiento de trigo de primavera, mientras que la misma concentración de Pb en forma orgánica (Pb tetraalkil) inhibió casi completamente el crecimiento. Aun dosis muy bajas como 10 ppm de Pb orgánico, resultaron en una drástica disminución del crecimiento. Estos autores que cultivaron trigo de primavera en macetas en un suelo normal, encontraron que el Pb provisto en forma orgánica era traslocado a los granos en cantidades relativamente grandes. Así niveles cercanos a $mg\ g^{-1}$ se encontraron en la materia seca de granos. Este nivel está en el rango de aquellos asociadas con severas reducciones del crecimiento en otras especies (Judel y Stelte, 1977). De acuerdo a Bryce-Smith (1975) el trialkil de Pb es un poderoso agente mutagénico que se conoce como desarreglador del mecanismo de fibras del huso de la división celular, tanto en células animales como vegetales. En plantas de maíz, Malone et al (1974) han demostrado que el Pb primero se concentra en las vesículas dictiosomas fuera del plasmalemma, para fusionarse con la pared celular donde puede acumularse mucho Pb.

La contaminación de plomo por formas inorgánicas en los suelos está restringida generalmente a los pocos cm principales del perfil de suelo (Heilenz, 1970). Esta retención en la parte superior del perfil se relaciona con la probable fuerte adsorción de Pb^{2+} a las arcillas y coloides orgánicos, así como a la formación de quelatos insoluble de Pb con la materia orgánica (Lagerwerff, 1972). La disponibilidad del Pb del suelo es generalmente baja y puede además disminuirse por el encalado. Un pH alto del suelo puede precipitar el Pb como hidróxido, fosfato o carbonato, así como posiblemente promover la

formación de complejos de Pb con la materia orgánica. Los niveles aumentados de Ca^{2+} también aumentan la competencia de Pb^{2+} por sitios de intercambio en la superficie de las raíces y del suelo.

En animales, la toxicidad de Pb interfiere con el metabolismo de Fe y la formación de haem. El plomo inhibe dos pasos en la conversión de ácido d amino levulínico haem (ver punto 3.2.3). Inhibe la enzima ALA dehidrasa en la conversión de ácido d amino levulínico (ALA) a porfobilinógeno (PBG). También bloquea la formación de haem del coproporfirinógeno III. En la sangre y orina de pacientes intoxicados por Pb hay por lo tanto un marcado aumento en los niveles de ALA y coproporfirina III (el producto de oxidación de coproporfirinógeno III). No se conoce si el Pb tiene el mismo efecto en la síntesis de haem en las células de las plantas.

20.9 Cadmio y otros metales pesados

Actualmente existe un considerable interés en la nutrición del Cd en las plantas. El Cadmio (Cd) y el Zn son químicamente muy similares. El cadmio es capaz de imitar el comportamiento del elemento esencial Zn en sus absorción y en sus funciones metabólicas. Sin embargo a diferencia del Zn, el Cd es tóxico tanto para las plantas como para los animales. La causa básica de la toxicidad yace probablemente en la mucho mayor afinidad del Cd para los agrupamientos tiol (SH) en enzimas y otras proteínas. La presencia de Cd por lo tanto, disturba la actividad enzimática. El exceso de Cd en plantas también puede perturbar el metabolismo de Fe causando clorosis.

En nutrición animal el Cd es un veneno acumulativo. Se almacena principalmente en los riñones y en parte también en el hígado y plexo. El exceso de Cd resulta en daño al túbulo del riñón, rinitis (inflamación de la mucosa de la nariz), enfisema (una enfermedad crónica de los pulmones en que los alvéolos se distienden excesivamente) así como otros desórdenes crónicos. Sin embargo, en marcado contraste a los efectos de Pb, el Cd no induce desórdenes neurológicos.

Una condición de envenenamiento crónico del Cd que ha sido observado en la región urbana de Toyama del Japón se conoce como la enfermedad de «Itai itai». El exceso de Cd en la dieta se ha encontrado que disminuía las funciones del riñón y por lo tanto perturbaba el metabolismo del Ca y del P, provocando enfermedades de los huesos. La enfermedad que es muy dolorosa, causa una excesiva demineralización y fragilidad del esqueleto. Se ha observado particularmente en mujeres de mediana edad cuyas reservas de Ca han sido deprimidas por frecuentes alumbramientos. Se ha rastreado la causa de esta enfermedad resultando su causa detrás de una dieta de arroz cultivado en suelos contaminados con Cd que provenía de una mina cercana.

El Cadmio difiere marcadamente del Pb en que puede transportarse rápidamente del suelo a través de las raíces a las partes superiores de la planta. Su disponibilidad depende mucho del pH del suelo y la presencia de otros cationes. El calcio y el Zn en particular deprimen la absorción de Cd. El proceso de absorción es probablemente pasivo y el movimiento en la planta se semeja al del Ca, involucrándose sitios de intercambio (ver punto 11.2.1). En la mayoría de las especies vegetales el transporte de Cd en los brotes es en general directamente proporcional a la concentración externa (Jones et al. 1975; Petterson, 1976). Sin embargo, la translocación desde las hojas a las semillas es baja, siendo el contenido de Cd de los granos de cereales en suelos altamente contaminados, apenas excediendo 1 ppm (Sommer, 1979). De acuerdo con Chaney y Hornick (1978) esta es la fuente del 50

% del Cd en promedio de la dieta en los EE.UU. Existen muchas evidencias que los cultivos y los genotipos varían marcadamente en el Cd absorbido, ofreciendo un medio para retener el Cd en bajos niveles en la planta. Este tópico junto con otros aspectos generales de la toxicidad de metales pesados ha sido revisado recientemente por Marschner (1982).

La fuente principal de contaminación de Cd del ambiente son las fundiciones de metales. Los fundidores de zinc son particularmente notorios en esto aspecto ya que la relación Cd:Zn en minerales de Zn está generalmente en el orden de 1:350. Además, los suelos a lo largo de los bordes del camino están contaminado con el Cd de cubiertas y aceites lubricantes (Lagerwerff, 1972). El Cd en los suelos puede resultar de la aplicación de barros cloacales. El contenido de Cd en los barros puede variar considerablemente. Los barros de desagües de las áreas industriales generalmente tiene un contenido de metales pesados mayor al de las áreas residenciales. Vlamis et al (1985) reportó un contenido de Cd de 37 mg g^{-1} en los desagües de una área industrial urbana mientras que los de un área residencial eran solo de 8 mg g^{-1} . Estos autores testaron ambos tipos de barros en experimentos de campo. En un período de siete años de experimentación donde se cultivo cebada, la aplicación del barro industrial en las parcelas condujo a un marcado aumento de Cd en los granos llegando a una concentración de 0.6 mg g^{-1} . Por contraste los granos de cebada de las parcelas donde se había aplicado desagües residenciales el aumento del contenido de Cd fue solo muy pequeño, alcanzando un valor final de 0.1 mg g^{-1} . La disponibilidad de Cd en los suelos disminuye a medida que aumenta el pH. El cadmio se agrega a los suelos en cantidades muy pequeñas con los fertilizantes fosfatados (Williams y David (1973). Mortvedt y Osborn (1982) encontraron que al aumentar las dosis de aplicación de fertilizantes fosfatados resultaron en mayores contenidos de Cd en los granos de trigo de invierno y maíz. La absorción y disponibilidad de fosfatos de Cd decreció de acuerdo a la siguiente secuencia $\text{Cd}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2 > \text{CdHPO}_4 > \text{Cd}(\text{PO}_4)_2$. El contenido de Cd en las rocas fosfatadas varía ampliamente de acuerdo a su origen como puede verse en la tabla 20.2, (Baechle y Wolstein, 1984).

Tabla 10.2 **Contenidos de Cd en varias rocas fosfatadas** (Baechle Wolstein, 1984).

Origen	Nombre	Contenido medio de Cd mg kg^{-1}
URSS	Fosfato de Kola	0.3
USA	Fosfato de Florida	7
URSS	Fosfato de Carolina del Norte	36
ISRAEL	Fosfato de Oron	3
ISRAEL	Fosfato de Nahal Zin	20
MARRUECOS	Fosfato de Khouribga	12
MARRUECOS	Fosfato de Joussufia	4
ARGELIA	Fosfato de Argel	23
SAHARA ESPAÑOL	Fosfato de Bu Craa	43
TUNEZ	Fosfato de Gafsa	56
TOGO	Fosfato de Togo	53
SENEGAL	Fosfato de Taiba	84

El peligro particular con el Cd es que la planta no necesariamente actúa como indicadora de niveles tóxicos para los animales ya que las plantas toleran niveles más altos de Cd que lo hacen animales. Lo mismo es verdadero para el mercurio (Hg) o el titanio (Ti) como pueden verse en la Tabla 20.3, pero estos elementos son de menor significado práctico. Las plantas pueden así parecer bastan-

te saludables pero contener altas concentraciones de estos tres elementos completamente inaceptables en la dieta animal y humana. Los problemas de toxicidad de metales pesados han sido considerados en un útil trabajo de revisión de Sauerbeck, (1982). Este autor cita experimentos que muestran que la absorción de Ti puede diferir considerablemente entre especies. La absorción de Ti de colza puede ser hasta 40 veces mayores que la de gramíneas o espinacas.

La absorción de metales pesados depende mucho de las condiciones del suelo. La disponibilidad en general disminuye con el aumento del nivel de pH y los contenidos de arcilla y humus. Por esta razón es muy difícil de establecer críticos de niveles de suelo para metales pesados. No obstante como primer enfoque en el control de los contenidos de metales pesados en suelos agrícolas y hortícolas, se han propuesto contenidos críticos para varios metales pesados en suelos de la República Federal de Alemania como se muestra en la Tabla 20.4.

Tabla 20.3 **Concentraciones críticas de diverso metales pesados en plantas y en la dieta de animales. Los niveles más altos son tóxicos** (Sauerbeck, 1982).

	Plantas mg g ⁻¹	Animales en el peso seco
Cd	5 - 10	0.5 - 1
Hg	2 - 5	1
Ti	20 - 30	5
Co	10 - 20	10 - 20
Cr	1 - 2	50 - 3000
Cu	15 - 20	30 - 100
Ni	20 - 30	50 - 60
Pb	10 - 20	10 - 30
Zn	150- 200	500

Tabla 20.4 **Contenidos críticos de metales pesados en suelos** (mg g⁻¹ de suelo seco al aire).

Pb	100	Ni	50
Cd	3	Hg	2
Cr	100	Zn	300
Cu	100		

Lectura general

Capítulos 14-20

- AMBERGER, A.: (G) The role of manganese in the metabolism of plants. *Agrochimica* 17, 69-83 (1973).
- BATEY, T.: Manganese and boron deficiency. In: Ministry of Agriculture Fisheries and Food, Trace Elements in Soils and Crops, p. 137-148. Technical Bulletin 21, 1971
- BOLLARD, E.G.: Involvement of unusual elements in plant growth and nutrition. In: <<Inorganic Plant Nutrition>> Encycl. Plant Physiol. New Series vol 15B, A. LÄUCHLI and R.L. BIELESKI (Eds.) p. 695-744, Springer Verl. Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo, 1983
- BOWEN, H. J. M.: Trace Elements in Biochemistry, Academic Press, Inc., 1966
- BRADFORD, G. R.: Boron. In: H. D. CHAPMAN (ed.): Diagnostic Criteria for Plants and Soils, p. 33-61. University of California, Division of Agricultural Sciences (1966)
- BREWER, R.F.: Lead. In: H.D. CHAPMAN (ed.): Diagnostic Criteria for Plants and Soils p. 213-217. University of California, Division of Agricultural Sciences, 1966
- CHAPMAN, H. D. (ed.): Diagnostic Criteria for Plants and Soils. University of California, Division of Agricultural Sciences, 1966
- CHENG, B.T.: Dynamics of soil manganese. *Agrochimica* 17, 84-95 (1973)
- CHENG, B.T. and OUELLETTE, G.T.: Molybdenum as a plant nutrient. *Soils and Fertilizers*, 36, 207-215 (1973)
- DAM KOFOED, A.: Copper and its utilization in Danish agriculture. *Fertilizer Research* 1, 63-71(1980)
- DAVIES, B.E. (ed.): Applied Trace Elements. J. Wiley, 1980
- DUGGER, W.M.: Boron in plant metabolism. In: <<Inorganic Plant Nutrition. Encycl. Plant Physiol. New Series Vol 15B A. LÄUCHLI and R.L. BIELESKI (Eds.) p. 626-650, Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo, 1983
- EPSTEIN, E.: Mineral Nutrition of Plants. Principles and Perspectives. John Wiley and Sons, Inc., New York, London, Sydney, Toronto 1971
- FOY, C.D.: Effects of aluminium on plant growth. In: E.W. CARSON (ed.): The Plant Root and its Environment, p. 601-642. University Press of Virginia, Charlottesville, 1974
- FOY, C. D., CHANEY, R. L. and WHITE, M. C.: The physiology of metal toxicity in plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 29, 511-566 (1978) GAUCH, H.G.: Inorganic Plant Nutrition, p. 243-259. Dowden Hutchinson and Ross Inc., Stroudsburg, Pa, USA (1972)
- GUPTA, U.C.: Boron in nutrition of crops. *Adv. Agron.* 31, 273-307 (1979)
- HEWITT, E.J. and SMITH, T.A.: Plant Mineral Nutrition. English University Press, 1975
- IVANOVA, N.N.: Molybdenum in plant nutrition. *Agrochimica*, 17, 96-118 (1973)
- JACKSON, J. F. and CHAPMAN, K. S. R.: The role of boron in plants. In: D. J. D. NICHOLAS and A.R. EGAN (eds.): p. 213-225. Trace Elements in Soil-Plant-Animal Systems, Academic Press (1975)
- JOHNSON, C. M.: Selenium in soils and plants: Contrasts in conditions providing safe but adequate amounts of selenium in the food chain. In: D. J. D. NICHOLAS and A. R. EGAN ds(e): Trace Elements in Soil-Plant-Animal System., p. 165-180. Academic Press, London, New York, San Francisco, 1975
- JONES, L.H. P. and HANDRECK, K.A.: Silica in soils plants and animals., *Adv. in Agron.*, 19, 107-149 (1967)
- LAGERWERFF, J. V.: Lead mercury and cadmium as environmental contaminants, p. 593-636. In: Micronutrients in Agriculture. Soil Sci. Soc. America, Madison, Wisconsin, USA, 1972
- LEWIN, J.C. and REIMANN, B. E. F.: Silicon and plant growth. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 20, 289-304 (1969)
- LINDSAY, W.D.: Zinc in soils and plant nutrition. *Adv. in Agronomy* 24, 147-186 (1972)

- LINDSAY, W.L.: Chemical Equilibria in Soils. Wiley, 1980
- LONERAGAN, J. F, ROBSON, A. D. and GRAHAM, R.D. (eds.), Copper in Soil and Plants. Academic Press, London, New York and San Francisco 1981
- MARTIN, J.P.: Bromine. In: H.D. CHAPMAN (ed.): Diagnostic Criteria for Plants and Soils, p. 62-64. University of California, Division of Agricultural Sciences, 1966
- McKENZIE, R.M.: The mineralogy and chemistry of soil cobalt. In: D. J. D. NICHOLAS and A.R. EGAN: Trace Elements in Soil-Plant-Animal Systems, p. 83-93. Academic Press.
- MITCHELL, R.L.: Soil aspects of trace elements problems in plants and animals. J. R1. Agric. Soc. 124, 75-86 (1963).
- MITCHELL, R.L.: Cobalt in soil and its uptake by plants. Agrochimica, 16, 521-532 (1972)
- MORDVEDT, J.J., GIORDANO, P.M. and LINDSAY, W.L.: Micronutrients in Agriculture. Soil Sci. Soc. of America, Madison, Wisconsin, U.S.A., 1972
- NICHOLAS, D. J. D. and EGAN, A. R.: Trace Elements in Soil-Plant-Animal systems. Academic Press, Inc., London, New York, San Francisco 1975
- NRIAGU, J.O.: Copper in the Environment, 2 vols, Wiley, 1979
- NRIAGU, J.O.: Cadmium in the Environment. 2. vols.; Wiley, 1980
- OKUDA, A. and TAKAHASHI, E.: The role of silicon. In: The Mineral Nutrition of the Rice Plant, p. 123-146. Proc. Symp. Intern. Rice Res. Inst., John Hopkins Press, Baltimore, USA 1965
- PAGE, A. L., GANJE, T. J. and JOSHI, M.S.: Lead quantities in plants, soils and air near some major highways in Southern California. Hilgardia, 41, 1-31 (1971)
- PEISACH, J., AISEN, P. and BLUMENBERG, W. E.: The Biochemistry of Copper. Academic Press, London and New York (1966)
- PILBEAM, D. J. and KIRKBY, E. A.: The physiological role of boron in plants. Jour. Plant Nutrition 6 (7) 563-582 (1983)
- PRICE, C.A., CLARK, H.E. and FUNKHOUSER, H.E.: Functions of micronutrients in plants, In: Micronutrients in Agriculture, p. 31-42. Soil Sci. Soc. of America, Madison, Wisconsin 1972
- SANDMANN, G. and BÖGER, P.: The enzymological function of heavy metals and their role in electron transfer processes of plants. In: <<Inorganic Plant Nutrition>> Encycl. Plant Physiol. New Series Vol. 15B, A.
- LÄUCHLI, and R. L. BIELESKI (Eds.) p. 563-596, Springer Verl. Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo, 1983
- SAUCHELLI, V.: Trace Elements in Agriculture. Van Nostrand Reinhold Company, New York, 1969
- SAUERBECK, D.: Welche Schwermetallgehalte in Pflanzen dürfen nicht überschritten werden, um Wachstumsbeeinträchtigungen zu vermeiden? Landw. Forsch. Sonderh. JP, 108-129 (1982)
- SCHÜTTE, K. H.: The Biology of the Trace Elements. Their Role in Nutrition. London, Crosby and Lockwood, 1964
- SHKOLNIK, M.Y.: General conception of the physiological role of boron in plants. Physiol. Rastenii, 21, 140-150 (1974)
- SHRIFT, A.: Aspects of selenium metabolism in higher plants. Ann. Rev. Plant Physiol., 20, 475-494 (1969)
- SWAINE, D.J.: The Trace Element Content of Soils. Commonwealth Bureau of Soil Science Tech. Cornre., No. 48, 1955
- VANSELOW, A.P.: Cobalt. In: H.D. CHAPMAN (ed.): Diagnostic Criteria for Plants and Soils, p. 14-156. University of California, Division of Agricultural Sciences, 1966
- WERNER, D. and ROTH, R.: Silica metabolism. In: <<Inorganic Plant Nutrition>> Encycl. Plant Physiol. New Series Vol. 15B A. LÄUCHLI and R.L. BIELESKI (Eds.) p. 682-694, Springer Verl. Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo, 1983.

Referencias

Las publicaciones que no están escritas en inglés, se indican con una letra entre paréntesis.

- (D) = Danes
- (F) = Francés
- (G) = Alemán
- (N) = Holandés
- (P) = Polaco
- (R) = Ruso
- (Ru) = Rumano
- (Y) = Yugoslavo

- ABOU-KHALED, A., HAGAN, R.M. and DAVENPORT, D.C.: Effect of kaolinite as reflexive antitranspirant on leaf temperature, transpiration, photosynthesis, and water use efficiency. *Water Resource Res.* 6, 280-289 (1970)
- ACEVEDO, E., HSIAO, Th. C. and HENDERSON, D.W.: Immediate and subsequent growth responses of maize leaves to changes in water status. *Plant Physiol.* 48, 631-636 (1971)
- ACQUAYE, D.K., MACLEAN, A.J. and RICE, H.M.: Potencial and capacity of potassium in some representative soils of Ghana. *Soil Sci.* 103, 79-90 (1967)
- ADAMS, F.: Soil solution, p. 441-481. In: E.W.CARSON: *The Plant Root and its Environnement*, University Press of Virginia (1974)
- ADDISCOTT, T.M.: Potassium and the distribution of calcium and magnesium in potato plants. *J. Sci. Fd. Agric.* 25, 1173-1183 (1974)
- ADEPETU, J.A. and AKAPA, L.K.: Root growth and nutrient uptake characteristics of some cowpea varieties. *Agron J.* 69, 940-943 (1977)
- ADJEI-TWUM, D.C. and SPLITTSTOESSER, W.E.: The effect of soil water regimes on leaf water potential, growth and development of soybenas. *Physiol. Plant.* 38, 131-137 (1976)
- ADRIANO, D.C., PAULSEN, G.M. and MURPHY, L.S.: Phosphorus-iron and phosphorus-zinc relationship in corn (*Zea mays* L.) seedlings as affected by mineral nutrition. *Agron. J.* 63, 36-39 (1971)
- AGARWALA, S.C. and HEWITT, E.J.: Molybdenum as a plant nutrient. *J. Hort. Sci.* 29, 291-300 (1954)
- AGARWALA, S.C. and HEWITT, E.J.: Molybdenum as a plant nutrient. III. The interrelationships of molybdenum and nitrate supply in the growth and molybdenum content of cauliflower plants grown in sand culture. *J. Hort. Sci.* 29, 278-290 (1954)
- AGUILARS, A. and VAN DIEST, A.: Rock phosphate mobilization induced by the alkaline uptake pattern of legumes utilizing symbiotically fixed nitrogen. *Plant and Soil* 61, 27-42 (1981)
- AHMED, S. and EVANS, H.J.: Cobalt: a micronutrient element for the growth of soybean plants under symbiotic conditions. *Soil Sci.* 90, 205-210 (1960)
- AHTI, E.: Correcting stem girth measures for variatons induced by soil moisture changes. *Communications Institutit Forestalis Fenniae* 78.4, Helsinki (1973)
- AKAZAWA, T.: Tibulose-1,5 bisphosphate carboxylase. In: *Photosynthesis II, Encycl. Plant Physiol. New Series Vol 6* (M. GIBBS and E. LATZKO, eds.) p. 208-229. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New York 1979
- ALBERDA, T.: Crop photosynthesis: methods and compilation of data obtained with a mobile field equipment. 3. Perennial ryegrass. p. 4-11. *Agr. Res. Rep.* 865 Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen 1977.

- ALBERT, L.S.: Induction and antagonism of boron-like deficiency symptoms of tomato plants by selected nitrogen-bases. *Plant Physiol.* 43, S. 51-4:15 (1968)
- ALLAWAY, W.H.: Trace element cycling. *Adv. Agron.* 20, 235-274 (1968)
- ALLEN, S.E., Terman, G.L. and HUNT, C.M.: Soluble and slow-release nitrogen fertilizer effects on grass forage, as influenced by rate and placement. *J. agric. Sci.* 77, 397-404 (1971)
- ALLISON, F.W.: The fate of nitrogen applied to soils. *Adv. Agron.* 18, 219-258 (1966)
- ALTHER, L.: Organic farming on trial. *Natural History* 81, 16-24 (1972)
- ALTHERR, E. and EVERS, E.H.: (G) Effects of magnesia when fertilizing a spruce stand on bunter sandstone in the Odenwald. *Allg. Forst- u. Jagdzeitung* 146, 217-224 (1975)
- AMBERGER, A.: (G) The role of manganese in the metabolism of plants. *Agrochimica* 17, 69-83 (1973)
- AMBERGER, A.: Protein biosynthesis and effect of plant nutrients on the process of protein formation. In: *Fertilizer Use and Protein Production*, p. 75-89. *Int. Potash Inst. Bern* (1975)
- AMBERGER, A. and AIGNER, H.: (G) Experimental results of a straw application trial lasting eight years. *Z. Acker- u. Pflanzenbau* 130, 291-303 (1969)
- AMBERGER, A., VILSMEIER, K. and GUTSER, R.: (G) Fractions of nitrogen in various types of slurry and their effects in vegetation trials. *Z. Pflanzenernaehr. Bodenkd.* 145, 325-336 (1982)
- AMBLER, J.E., BROWN, J.C. and GAUCH, H.G.: Effect of zinc on translocation of iron in soybean plants. *Plant Physiol.* 46, 320-323 (1970)
- AMESZ, J.: Plastoquinone. In: *Photosynthesis I, Encycl. Plant Physiol., New Series Vol. 5* (A. TREBST and M. ARNON eds.) p. 238-246. *Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New York* 1977
- AMIN, J.V. and JOHAM, H.E.: The cations of the cotton plant in sodium substituted potassium deficiency. *Soil Sci.* 105, 248-254 (1968)
- ANDERSON, C.A.: Development of leaf water deficits in detached green and lime-chlorotic leaves of seedlings from populations of *Eucalyptus obliqua* L'Hérit. *Plant and Soil* 77, 171-181 (1984)
- ANDERSON, D.L., KUSSOW, W.R. and COREY, R.B.: Phosphate rock dissolution in soil: Indications from-plant growth studies. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 49, 918-925 (1985)
- ANDERSON, G.D.: Potassium response of various crops in East Africa, in *Potassium in Tropical Crops and Soils*, p. 287-309, *Proc. 10th Coll. Int. Potash Inst., Bern* (1973)
- ANDREWS, T.J. and HATCH, M.D.: Activities and properties of ribulose diphosphate carboxylase from plants, with the C4-dicarboxylic pathway of photosynthesis. *Phytochemistry* 10, 9-15 (1971)
- ANSARI, A.Q. and BOWLING, D.J.F.: Measurement of the transroot electrical potential of plants grown in soil. *New Phytol.* 71, 111-117 (1972)
- ANTONIOW, L.D. and SPRENT, J.I.: Primary metabolites of *Phaseolus vulgaris* nodules. *Phytochemistry* 17, 675-678 (1978)
- ANTONOVICS, J., BRADSHAW, A.D. and TURNER, R.G.: Heavy metal tolerance in plants. *Adv. in Ecol. Res.* 7, 1-85 (1971)
- APPELQVIST, L.A.: Lipids in Cruciferae. II. Fatty acid composition of *Brassica napus* seed as affected by nitrogen, phosphorus, potassium and sulfur nutrition of the plants. *Physiol. Plant.* 21, 455-465 (1968)
- ARIFIN, PERKINS, H.F. and TAN, K.H.: Potassium fixation and reconstitution of micaceous structures in soils. *Soil Sci.* 116, 31-35 (1973)
- ARISZ, W.H.: Significance of the symplasm theory for transport across the roots. *Protoplasma* 46, 1.62 (1956)
- ARMSTRONG, M.J. and KIRKBY, E.A.: The influence of humidity on the mineral composition of tomato plants with special reference to calcium distribution *Plant and Soil* 52, 427-435 (1979)
- ARNON, D.I.: Photosynthetic activity of isolated chloroplasts. *Physiol. Rev.* 47, 317-358 (1967)
- ARNON, D.I. and STOUT, P.R.: The essentiality of certain elements in minute quantity for plants with special reference to cooper. *Plant Physiol.* 14, 371-375 (1939)

- ARBIB, D.I., FRATZKE, W.E. and JOHNSON, C.M.: Hydrogen ion concentration in relation to absorption of inorganic nutrients by higher plants. *Plan. physiol.* 17, 515-524 (1942)
- ARNON, D.I., LOSADA, M., WHATLEY, F.R., TSUJIMOTO, H.Y., HALL, D.O. and HORTON, A.A.: Photosynthetic phosphorylation and molecular oxygen. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 47, 1314-1334 (1961)
- ARNON, D.I. and WESSEL, G.: Vanadium as an essential element for green plants. *Nature* 172, 1039-1040 (1953)
- ARNON, D.I.: Photosynthesis 1950-1975: Changing concepts and perspective. In: *Photosynthesis I. Plant Physiol. New Series*, Vol. 5 (A. TREBST and M. AVRON, eds.) p. 7-56. SpringerVerlag Berlin, Heidelberg, New York 1977.
- ARNON, I.: Mineral Nutrition of Maize. *Int. Potash. Inst.*, Bern, 1975
- ASHER, C.J. and OZANNE, P.G.: Growth and potassium content of plants in solution culture maintained at constant potassium concentrations *Soil Sci.* 103, 155-161 (1967)
- ASHER, C.J. and OZANNE, P.G.: Individual plant variability in susceptibility to potassium deficiencies: Some observations on capeweed (*Arctotheca calendula* L. Levys). *Austr. J. Plant Physiol.* 4, 499-503 (1977)
- ASHWORTH, E.N., CHRISTIANSEN, M.N., JOHN, J.B. St. and PATTERSON, G.W.: eFFECT OF TEMPERATURE AND basf 13 338 on the lipid composition and respiration of wheat roots. *Plant Physiol.* 67, 711-715 (1981)
- ASLAM, M. and HUFFAKER, R.C.: Dependence of nitrate reduction on soluble carbohydrates in primary leaves of barley under aerobic conditions. *Plant Physiol.* 75, 623-628 (1984)
- ATANASIU, N.: (G) The law of growth factors and its importance for research and practical agriculture. Berlin, Sitzungsber. Bd. 111, Heft 15, Verlag S. Hirzel, Leipzig (1954)
- ATKINS, C.A., PATE, J.S. and SHARKEY, P.J.: Asparagine metabolism-key to the nitrogen nutrition of developing legume seeds. *Plant Physiol.* 56, 807-812 (1975)
- ATKINSON, D.E.: The energy charge of the adenylate pool as regulatory parameter. Interaction with feed-back modifiers. *Biochemistry* 7, 4030-4034 (1968)
- AUFHAMMER, W. and SOLANSKY, S.: (G) Influence of kinetin application on photosynthate storage in the ears of spring barley by kinetin application. *Z. Pflanzenern. Bodenkd.*, Heft 4, 503-515 (1976)
- AYRES, A.S.: Calcium silicate slag as a growth stimulant for sugarcane on low-silicon soils. *Soil Sci.* 101, 216-227 (1966)
- AYRES, A.S. and HAGIHARA, H.H.: Effectiveness of raw rock phosphate for sugar cane. *Soil Sci.* 91, 383-387 (1961)
- AZARABADI, S. and MARSCHNER, H.: Role of the rhizosphere in utilization of inorganic iron III-compounds by corn plants. *Z. Pflanzenernähr. Bodenkd.* 142, 751-764 (1979)
- BACHE, D.T.: Soil acidification and aluminium mobility. *Soil Use and Management* 1, 10-14 (1985)
- BACHE, B.W. and WILLIAMS, E.G.: A phosphate sorption index for soils. *J. Soil Sci.* 22, 289-301 (1971)
- BACHTHALER, G.: (G) Effects of chlorocholine-chloride (CCC) foliar application on winter and spring wheat grown on sites with high rainfall. *Z. Acker- u. Pflanzenbau* 126, 357-382 (1967)
- BACHTHALER, G. and WAGNER, A.: (G) Long term field trial comparing straw incorporation and straw burning on different sites. *Bayr. Landw. Jahrb.* 50, 436-461 (1973)
- BADEN, W.: (G) Adequate potash and phosphate application to organic soils. *Kali-Briefe, Fachgeb.* 7, 1. Folge (1965)
- BAECHLE, H.T. and WOLSTEIN, F.: Cadmium compounds in mineral fertilizers. *The Fertilizer Society, Proc.* No 226, London 1984
- BAKER, D.A. and WEATHERLEY, P.E.: Water and solute transport by exuding root systems of *Ricinus communis*. *J. exp. Bot.* 20, 485-496 (1969)
- BALCAR, J., BREZINOVA-DOSKAROVA, ALENA and EDER, J.: Dependence of radiostromtium uptake by pea and lupin on the content of calcium in the nutrient solution. *Biol. plant.* 11, 34-40 (1969)

- BALFOUR, E.: The Living Soil and the Haughley Experiment. Faber and Faber, p. 278. London 1975
- BALKE, N.E. and HODGES, T.K.: Plasma membrane adenosine triphosphatase of oat roots. *Plant Physiol.* 55, 85-86 (1975)
- BANGERTH, F.: Calcium-related physiological disorders of plants. *Ann. Rev. Phytopathol.* 17, 97-122 (1979)
- BANGERTH, F., DILLEY, D.R. and DEWEY, D.H.: Effect of postharvest calcium treatment on internal breakdown and respiration of apple fruit. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 97, 679-682 (1972)
- BAR-AKIVA, A. and LAVON, R.: Visible symptoms of some metabolic patterns in micronutrient deficient Eureka lemon leaves. *Israel J. Agr. Res.* 17, 7-16 (1967)
- BAR-AKIVA, A., LAVON, R. and SAGIV, J.: Ascorbic acid oxidase activity as a measure of copper nutrition requirement of citrus trees. *Agrochimica* 14, 47-54 (1969)
- BAR-AKIVA, A., SAGIV, J. and LESHEM, J.: Nitrate reductase activity as an indicator for assessing the nitrogen requirement of grass crops. *J. Sci. Fd Agric.* 21, 405-407 (1970)
- BAR-AKIVA, A. and STERNBAUM, J.: Possible use of nitrate reductase activity of leaves as a measure of the nitrogen requirement of citrus trees. *Pl. Cell Physiol.* 6, 575-577 (1965)
- BARANKIEWICZ, T.J.: CO₂-exchange rates and t₄C photosynthetic products of maize leaves as affected by potassium deficiency. *Z. Pflanzenphysiol.* 89, 11-20 (1978)
- BARBER, D.A.: Influence of microorganisms on assimilation of nitrogen by plants from soil and fertilizer sources. In: *Nitrogen- 15 in Soil Plant Studies*, p. 91-101, IAEA, Vienna 1971.
- BARBER, D.A., EBERT, M. and EVANS, T.S.: The movement of ¹⁵O through barley and rice plants. *J. Exp. Bot.* 13, 397-403 (1962)
- BARBER, D.A. and FRANKENBURG, U.C.: The contribution of microorganisms to the apparent absorption of ions by roots grown under non-sterile conditions. *New Phytol.* 70, 1027 (1971)
- BARBER, D.A. and LYNCH, J.M.: Microbial growth in the rhizosphere. *Soil Biol. Biochem.* 9, 305-308 (1977)
- BARBER, D.A. and MARTIN, J.K.: The release of organic substances by cereal roots in soil. *New Phytol.* 76, 569-578 (1966)
- BARBER, D.A. and SHONE, M.G.T.: The absorption of silica from aqueous solutions by plants. *J. exp. Bot.* 17, 569-578 (1966)
- BARBER, J.: Light induced uptake of potassium and chloride by *Chlorella pyrenoidosa*. *Nature* 217, 876-878 (1968)
- BARBER, J.: Influence of surface charges in thylakoid structure and function. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33, 261-295 (1982)
- BARBER, S.A.: A diffusion and mass flow concept of soil nutrient availability. *Soil Sci.* 93, 39-49 (1962)
- BARBER, S.A.: Mechanism of potassium absorption by plants, p. 293-310. In: KILMER et al.: *The Role of Potassium in Agriculture*, Madison, USA (1968)
- BARBER, S.A.: Influence of the plant root on ion movement in the soil, p. 525-564. In: E.W. CARSON: *The Plant Root and its Environment*, University Press of Virginia (1974)
- BARBER, S.A.: Growth requirements of nutrients in relation to demand at the root surface. In: *The Soil-Root Interface* (J.L. HARLEY and R. SCOTT RUSSELL, eds.) p. 5-20. Academic Press London, New York, San Francisco 1979.
- BARBER, S.A., WALKER, J.M. and VASEY, E.H.: Mechanism for the movement of plant nutrients from the soil and fertilizer to the plant root. *J. Agr. Food Chem.* 11, 204-207 (1963)
- BARBER, W.D. and THOMAS, W.I.: Evaluation of the genetics of relative phosphorus accumulation by corn (*Zea mays* L.) using chromosomal translocations. *Crop Sci.* 12, 755-758 (1972)
- BARDZIK, J.M., MARSH, H.V., jr. and HAVIS, J.R.: Effects of water stress on the activities of three enzymes in maize seedlings. *Plant Physiol.* 47, 828-831 (1971)
- BAREA, J.M. and AZCON-AGUILAR, C.: Mycorrhizas and their significance in nodulating nitrogen-fixing plants. *Adv. Agron.* 36, 1-54 (1983)

- BAREKZAI, A. and MENGEL, K.: (G) Aging of phosphate fertilizers in different soil types. *Z. Pflanzenernaehr. Bodenkd.* 148, 365-378 (1985)
- BARKER, A.V., MAYNARD, D.N., MIODUCHOWSKA, B. and BUCH, A.: Ammonium and salt inhibition of some physiological processes associated with seed germination. *Physiol. Plant.* 23, 898-907 (1970)
- BARKER, C. and HILDITCH, P.T.: The influence of environment upon the composition of sunflower seed oils. *J. Sci. Fd. Agric.* 1, 118-121 (1950)
- BARLEY, K.P.: The configuration of the root system in relation to nutrient uptake. *Adv. Agron.* 22, 159-201 (1970)
- BARROW, N.J.: Comparison of the absorption of molybdate, sulfate and phosphate by soils. *Soil Sci.* 109, 282-288 (1970)
- BARROWS, H.L., TAYLOR, A.W. and SIMPSON, E.C.: Interaction of limestone particle size and phosphorus on the control of soil acidity. *Proc. SoilSci. Soc. Amer.* 32, 64-68 (1968)
- BARTHOLOMEW, W.W.: N in research on the availability and crop use of nitrogen. In: *Nitrogen-15 in Soil Plant Studies*, p. 1-20, IAEA, Vienna 1971
- BARTLETT, R.J.: Iron oxidation proximate to plant roots. *Soil Sci.* 92, 372-379 (1961)
- BARTLETT, R.J. and RIEGO, D.C.: Toxicity of hydroxy aluminium in relation to pH and phosphorus. *Soil Sci.* 114, 194-200 (1972)
- BARTLETT, R.J. and SIMPSON, T.J.: Interaction of ammonium and potassium in a potassiumfixing soil. *Proc. Soil Sci. Soc. Amer.* 31, 219-222 (1967)
- BARTON, R.: The production and behaviour of phytoferritin particles during senescence of *Phaseolus* leaves. *Plant* 94, 73-77 (1970)
- BASSHAM, J.A.: The reductive pentose phosphate cycle and its regulation. In: *Photosynthesis II. New Series*, Vol. 6 (M. GIBBS and E. LATZKO, eds.) p. 9-30. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New York 1979
- BASSHAM, J.A. and CALVIN, M.: The path of carbon in photosynthesis, p. 104. Prentice Hall Inc., Englewood Cliffs, N.Y. (1957)
- BASZYNSKI, T. WARCHOLOWA, M., KRUPA, Z., TUKENDORF, A., KROL, M. and WOLINSKA, D.: The effect of magnesium deficiency on photochemical activities of rape and buckwheat chloroplasts. *Z. Pflanzenphysiol.* 99, 295-303 (1980)
- BATEY, T.: Manganese and boron deficiency. In *Trace Elements in Soils and Crops: Techn. Bull.* 21, p. 137-149, Ministry of Agric., Fisheries and Food, UK (1971)
- BAUER, W.D.: Infection of legumes by Rhizobia. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 32, 407-449 (1981)
- BAULE, H.: (G) Relationships between the nutrient content and diseases in forest trees. *Landw. Forsch.* 23/I. Sonderh., 92-104 (1969)
- BAULE, H. and FRICKER, C.: The fertiliser treatment of forest trees. BLV-Verlagsges. Mtinchen 1970
- BAYZER, H. and MAYR, H.H.: (G) Amino acid composition of rye grain proteins influenced by nitrogen application and chlorine-choline-chloride. *Z. Lebensmittel-Untersuchung u. -Forsch.* 133, 215-217 (1967)
- BEAR, F.E. et al.: Hunger signs in crops, a symposium. The American Soc. Agron., The National Fertilizer Ass., Washington 1949
- BEARDSELL, M.F. and COHEN, D.: Relationship between leaf water status, abscisic acid levels, stomatal resistance in maize and sorghum. *Plant Physiol.* 56, 207-212 (1975)
- BECK, Th.: (G) Mineralization of soil nitrogen in laboratory incubation experiments. *Z. Pflanzenernaehr. Bodenkd.* 146, 243-252 (1983)
- BECKETT, P.H.T. and NAFADY, M.H.M.: Potassium-calcium exchange equilibria in soils: The location of non-specific (Galpon) and specific exchange sites. *Soil Sci.* 18, 263-281 (1967)
- BECKING, J.H.: A requirement of molybdenum for the symbiotic nitrogen fixation in alder. *Plant and Soil* 15, 217-227 (1961)
- BEEVERS, L.: *Nitrogen Metabolism in Plants*. Edward Arnol, London, 1976.

- BEEVERS, L. and HAGEMAN, R.H.: Uptake and reduction of nitrate: bacteria and higher plants. In: Inorganic Plant Nutrition Encycl. Plant Physiol. New Series Vol. 15A (A. LAUCHLI and R.L. BIELESKI, Eds.) p. 351-375, Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo (1983)
- BELL, O.T.; KOEPPE, D.E. and MILLER, R.J.: The effects of drought stress on respiration of isolated corn mitochondria. *Plant Physiol.* 48, 413-415 (1971)
- BENNETT, A.C.: Toxic effects of aqueous ammonia, copper, zinc, lead, boron, and manganese on root growth. In: E.W. CARSON, Ed. *The Plant Root and its Environment*, p. 669-683. University of Virginia, Charlottesville 1974.
- BENNETT, A.C. and ADAMS, F.: Concentration of NH_3 (aq) required for incipient NH_3 toxicity to seedlings. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* 34, 295-263 (1970)
- BENNETT, J.P.: IRON IN LEAVES. *SOIL SCI.* 60, 91-105 (1945)
- BENTRUP, F.W.: Electrogenic membrane transport in plants. A review. *Biophys. Struct. Mech.* 6, 175-189 (1980)
- BEN-ZIONI, VAADIA, Y. and LIPS, S.H.: Nitrate uptake by roots as regulated by nitrate reduction products of the shoot. *Physiol. Plant.* 24, 288-290 (1971)
- BERGER, K.C.: Micronutrient deficiencies in the United States. *J. Agric. Food Chem.* 10, 178-181 (1962)
- BERGERSEN, F.J.: Biochemistry of symbiotic nitrogen fixation in legumes. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 22, 121-140 (1971)
- BERGMANN, W. (G): Occurrence, diagnosis, and prevention in nutrient deficiency in crops. Dt. Landw. Verlag, Berlin (1960)
- BERGMANN, W. (G): Recommendations for establishing fertilizer application schemes for large areas of industrialized plant production according to soil tests. VEB Chemiehandel, 113 Berlin (1969)
- BERGMANN, W. (G): Nutritional Problems with Crops, Development and Diagnosis. VEB Gustav Fisher Verlag Jena, 1983
- BERGMANN, W. and NEUBERT, P. (G): Plant Diagnosis and Plant Analysis. VEB Gustav Fischer Verlag Jena (1976)
- BERINGER, H. (G): Uptake and effect of the micronutrient copper applied in ionic and chelated form to barley. *Z. Pflanzenernähr. Dung. Bodenk.* 100, 22-34 (1963)
- BERINGER, H.: Influence of temperature and seed ripening on the in vivo incorporation of $^{14}\text{CO}_2$ into the lipids of oat grains (*Avena sativa* L.). *Plant Physiol.* 48, 433-436 (1971)
- BERINGER, H. and KOCH, K. (G): Nitrogen metabolism in a normal and a lysine-rich barley supplied with different levels of potassium. *Landw. Forsch. Sonderh.* 34/II, 36-44, Kongressband (1977)
- BERINGER, H. and SAXENA, N.P. (G): Effect of temperature on the content of tocopherol in seed oils. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 120, 71-78 (1968)
- BERNSTEIN, L.: Salt tolerance of plants. *Agric. Inform. Bull.* No. 283 (1970)
- BESFORD, R.T.: A phosphatase as a potential indicator of the phosphorus status of the glasshouse cucumber (*Cucumis sativus*). *J. Sci. Fd. Agri* 29, 87-91 (1978)
- BESFORD, R.T.: A rapid tissue test for diagnosing phosphorus deficiency in the tomato plant. *Ann. Bot.* 45, 225-227 (1980)
- BETHLENFALVAY, G.J. and PHILLIPS, D.A.: Interactions between symbiotic nitrogen fixation, combined N application, and photosynthesis in *Pisum sativum*. *Physiol. Plant.* 42 119-123 (1978)
- BEUSICHEM, M.L. VAN and NEETESON, J.J.: Urea nutrition of young maize and sugar-beet plants with emphasis on ionic balance and vascular transport of nitrogenous compounds. *Neth. J. agric. Sci.* 30, 317-330 (1982)
- BHANGOO, M.S. and ALBRITTON: Effect of fertilizer nitrogen, phosphorus, and potassium on yield and nutrient content of 'Lee' soybeans. *Agron. J.* 64, 743-746 (1972)
- BHAT, K.K.S. and NYE, P.H.: Diffusion of phosphate to plant roots in soil. II. Uptake along the roots at different times and the effect of different levels of phosphorus. *Plant and Soil* 41, 365-382 (1974)

- BHAT, K.K.S. and NYE, P.H.: Diffusion of phosphate to plant roots in soil. III. Uptake along the roots at different times and the effect of different levels of phosphorus. *Plant and Soil* 41, 383-394 (1974)
- BHUIJA, Z.H. and WALKER, N.: Autotrophic nitrifying bacteria in acid tea soils from Bangladesh and Sri Lanka. *J. appl. Bact.* 42, 253-257 (1977)
- BIDDYLPH, O., NAKAYAMA, E.S. and CORY, R.: Transpiration stream and ascension of calcium. *Plant Physiol.* 36, 429-436 (1961)
- BIEDERBECK, V.O., CAMPBELL, C.A., BOWREN, K.E. and MC IVER, R.N.: Effect of burning cereal straw on soil properties and grain yields in Saskatchewan. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 44, 103-111 (1980)
- BIELESKI, R.L.: Phosphate pools, phosphate transport, and phosphate availability. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 24, 225-252 (1973)
- BIELESKI, R.L. and FERGUSON, I.B.: Physiology and metabolism of phosphate and its compounds. In: *Inorganic Plant Nutrition, Encycl. Plant Physiol., New Series Vol 15A*, (A. LAUCHLI and R.L. BIELESKI, Eds.) p. 422-449. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo (1983)
- BIENFAIT, H.F., DUIVENVOORDEN, J. and VERKERKE, W.: Ferric reduction by roots of chlorotic bean plants indications for a enzymatic process. *J. Plan Nutr.* 5, 451-456 (1982)
- BINGHAM, F.T.: Relation between phosphorus and micronutrients in plants. *Soil Sci. Soc Amer. Proc.* 27, 389-391 (1963)
- BINGHAM, F.T., ELSEEWI, A. and OERTLY, J.J.: Characteristics of boron absorption by excised barley roots. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 34, 613-617 (1970)
- BIRKE, J. (G): Agronomic aspects of the physiology of yield formation. *Sitzungsberichte Bd. XII, Heft 13, Dt. Akad. d. Landw. Wiss. zu Berlin* (1966)
- BIRNBAUM, E.H., DUGGER, W.M. and BEASLEY, B.C.A.: Interaction of boron with components of nucleic acid metabolism in cotton ovules cultured in vitro. *Plant Physiol.* 59, 1034-1038 (1977)
- BLANCHAR, R.W. and CALDWELL, A.C.: Phosphate-ammonium-moisture relationships in soils. II. Ion concentrations in leached fertilizer and effect on plants. *Proc. Soil Sci. Soc. Amer.* 30, 43-48 (1966)
- BLANCHET, R., STUDER, R. and CHAUMONT, C.: (F) Some aspects of interations in the water supply of plants. *Ann. Agron.* 13, 93-110 (1962)
- BLEVINS, D.G., HIATT, A.J. and LOWE, R.H.: The influence of nitrate and chloride uptake on expressed sap, pH, organic acid synthesis and potassium accumulation in higher plants. *Plant Physiol.* 54, 82-87 (1974)
- BLONDEL, A. and BLANC, D.: (F) Influence of amonium ion uptake and reduction in young wheat plants. *C.R. Acad. Sci. (Paris) Sen D*, 277, 1325-1327 (1973)
- BOARDMAN, N.K.: Trace elements in photosynthesis, p. 199-212. In: *Trace Elements in SoilPlant-Animal Systems*. NICHOLAS, ED., EGAN, D.J.D. and EGAN, A.R. Academic Press 1975.
- BOEHLE, J. jr. and LINDSAY, E.L.: Micronutrients. *The Fertilizer Shoe.Nails. Pt. 6, In the Limelight-Zinc, Fertilizer Solutions* 13 (1), 6-12 (1969)
- BOHM, W.: (G) The assessment of the root system under field conditions. *Kali-Briefe (B-nthof)* 14 (2), 91-101 (1978)
- BOGUSLAWSKI, E. VON.: (G) Law of yield formation. In: W, RUHLAND: *Encycl. of Plant Physiol.* Vol 4, p. 943-976 Springer Verlag Berlin, Gottingen, Heidelberg 1958.
- BOGUSLAWSKI, E. VON and LACH G.: (G) The K release of soils measured by p lant uptake in comparison with the exchangeable potassium. *Z. Acker- u. Pflanzenbau* 134, 135-164 (1971)
- BOGUSLAWSKI, E. VON. and LIERES, A. VON: (G) Biological and chemical proof for potassium impoverishment and its consequence for soil fertility. *Landw. Forsch. Sonderh.* 38, 722-729 (1981)
- BOGUSLAWSKI, E. VON. and SCHILDBACH, R.: (G) Effects of sites, years, fertilizer application and irrigation on quality and yield level of sugar beets. *Zucker* 22, 123-132 (1969)
- BOLE, J.B.: Influence of root hairs in supplying soil phosphorus to wheat. *Ca. J. Soil Sci.* 53, 196-175 (1973)

- BOLLAND, M.D.A. and BOWDEN, J.W. The initial and residual value of subterranean clover of phosphorus from crandallite rock phosphates, apatite rock phosphates and superphosphate. *Fertilizer Research* 5, 295-307 (1984)
- BOLLAND, M.D.A., BOWDEN, J.W., D'ANTUONO, M.F. and GILKES, R.J.: The current and residual value of super-phosphate, Christmas Island C-grade ore, and Calciphos as fertilizers for a subterranean clover pasture. *Fertilizer Research* 5, 335-354 (1984)
- BOLLARD, E.G.: Involvement of unusual elements in plant growth and nutrition. In: *Inorganic Plant Nutrition, Encycl. Plant Physiol. New Series Vol 15B* (A. LAUCHLI and R.L. BIELESKI, Eds.) p. 695-744. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo. 1983.
- BOLT, G.H.: Ion adsorption by clays. *Soil Sci.* 79, 267-276 (1955)
- BOMMER, D. and DAMBROTH, M.: (G) Physiology of yield formation of crops growing in the temperate zone. In: *Role of Fertilization in the Intensification of Agricultural Production*, p. 95-111- Proc. 9th Congr. Intern. Potash Institute, Berne (1970)
- BOND, G.: Fixation of nitrogen in non-legumes with alnustype root nodules. In: E.A. KIRKBY: *Nitrogen Nutrition of the Plant*, p. 1-8, University of Leeds 1970
- BORST, N.P. and MULDER, C.: (N) Nitrogen contents, nitrogen fertilizer rates and yield of winter barley on sandy, clay, and silty soils in North Holland. *Bedryfsonwikkeling* 2, 31-36 (1971)
- BOTHE, H., YATES, M.G. and CANNON, F.C.: Physiology, biochemistry and genetics of dinitrogen fixation. In: *Inorganic Plant Nutrition, Encycl. Plant Physiol. New Series Vol 15A* (A. LAUCHLI and R.L. BIELESKI, Eds.) p. 241-285. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo, 1983.
- BOULD, C., NICHOLAS, D.J.D., TOLHURST, J.A.H. and WALLACE, T.: Zinc deficiencies of fruit trees in Britain. *Nature* 164, 801-882 (1949)
- BOUMA, D.: Nutrient uptake and distribution in subterranean clover during recovery from nutritional stresses. I. Experiments with phosphorus. *Aust. J. Biol. Sci.* 20, 601-612 (1967)
- BOUMA, D.: Nutrient uptake and distribution in subterranean clover during recovery from nutritional stresses. II. Experiments with phosphorus. *Aust. J. Biol. Sci.* 20, 613-621 (1967)
- BOUMA, D.: Diagnosis of mineral deficiencies using plant tests. In: *Inorganic Plant Nutrition, Encycl. Plant Physiol. New Series Vol. 15A* (A. LAUCHLI and R.L. BIELESKI, Eds.) p. 120-146 (1983)
- BOVE, J.M., BOVE, C., WHATLEY, F.R. and ARNON, D.I.: Chloride requirement for oxygen evolution in photosynthesis. *Z. Naturforsch.* 18b, 683-688 (1963)
- BOWDEN, J.W., POSNER, A.M. and QUIRK, J.P.: Ionic adsorption on variable charge mineral surfaces. Theoretical-charge development and titration curves. *Austr. J. Soil Res.* 15, 121-136 (1977)
- BOWEN, G. D.: In: *Ectomycorrhizae. Their Ecology and Physiology*. (G.C. MARCKS and T.T. KOWSLOWSKI, eds.) p. 151-205. Academic Press, New York 1973
- BOWEN, J.E.: Absorption of copper, zinc and manganese by sugar cane tissue. *Plant Physiol.* 44, 255-261 (1969)
- BOWEN, J.E. and NISSEN, P.: Boron uptake by excised barley roots. I. Uptake into the free space. *Plant Physiol.* 57, 353-357 (1976)
- BOXMA, R.: Bicarbonate as the most important soil factor in lime-induced chlorosis in the Netherlands. *Plant and Soil* 37, 233-243 (1972)
- BOYD, D.A.: Some recent ideas on fertilizer response curves. In: *Role of. Fertilization in the Intensification of Agricultural Production*, p. 461-473. 9th Congr. Int. Potash Inst., Bern (1970)
- BOYER, J.S.: Relationship of water potential to growth of leaves. *Plant Physiol.* 43, 1056-1062 (1968)
- BOYER, J.S.: Leaf enlargement and metabolic rates in corn, soybean and sunflower at various leaf water potentials. *Plant Physiol.* 46, 233-235 (1970)
- BRADFORD, G.R.: Boron in Diagnostic Criteria for Plants and Soils, p. 33-61, ed. H.D. Chapman, Univ. of California. 1966

- BRADSHAW, A.D.: Populations of *Agrostis tenuis* resistant to lead and zinc poisoning. *Nature* 169, 1098 (1952)
- BRADY, N.C.: *The Nature and Properties of Soils*. 9th ed. Collier-MacMillan Publishing Co., Inc. New York 1984
- BRAG, H.: The influence of potassium on the transpiration rate and stomatal opening in *Triticum aestivum* and *Pisum sativum*. *Physiol. Plant* 26, 250-257 (1972)
- BRAUER, A.: (G) Effect of fertilizer application on the digestibility and forage value of meadow hay. *Landw. Forsch.* 13, 201-216 (1960)
- BRAUNSCHWEIG, L.C.V.: (G) Results of longterm field trials testing the optimum soil potassium status. *Landw. Forsch. Sonderh.* 35, 219-231 (1978)
- BREISCH, H., GUCKERT, A. and REISINGER, O.: (F) Electromicroscopic studies on the apical zone of maize roots. *Soc. bot. Tr. Coil. Rhizosphere* 122, 55-60 (1975)
- BREMNER, J. and KNIGHT, A.H.: The complexes of zinc, copper, and manganese present in ryegrass. *Brit. J. Nutr.* 24, 279-290 (1970)
- BREMNER, J.M.: Determination of fixed ammonium in soil.: *J. agric. Sci.* 52, 147-160 (1959)
- BREMNER, J.M.: Nitrogen availability indexes. In: C.A. BLACK: *Methods of Soil Analysis*. *Agronomy* 9, 1324-1325 (1965)
- BREMNER, J.M.: Critique of soils and other sources of nitrous oxide. In: *Nitrogen in the Environment. Soil-Plant-Nitrogen Relationship*, Vol. 2 (D. R. NIELSEN and J.G. MACDONALD, eds.) p. 477-491. Academic Press, 1978
- BRETELER, H.: A comparison between ammonium and nitrate nutrition of young sugar-beet plants grown in nutrient solutions at constant acidity. 1. Production of dry matter, ionic balance and chemical composition. *Neth. J. agric. Sci.* 21, 227-244 (1973)
- BRETELER, H.: Nitrogen fertilization, yield and protein quality of a normal and a high lysine maize variety. *J. SCI. Fd Agric.* 27, 978-982 (1976)
- BRETELER, H. and SMUT, A.L.: Effect of ammonium nutrition on uptake and metabolism of nitrate in wheat. *Neth. J. agric. Sci.* 22, 73-81 (1984)
- BREVEDAM, E.R. and HODGES, H.E.: Effects of moisture deficits on ¹⁴C translocation in corn (*Zea mays* L.). *Plant Physiol.* 52, 436-439 (1973)
- BREWER, R.F.: Lead, p. 213-217. In: H.D. CHAPMAN: *Diagnostic Criteria for Plants and Soils*. Univ. of California. Div. of Agric. Sciences (1966)
- BREWER, R.E.: Fluorine p. 180-196, In: H.D. CHAPMAN: *Diagnostic Criteria for Plants and Soils*. Univ. of California. Div. of Agric. Sciences (1966)
- BREWSTER, J.L., BHAT, K.K.S. and NYE, P.H.: The possibility of predicting solute uptake and plant growth response from independently measured soil and plant characteristics. V. The growth and phosphorus uptake of rape in soil at a range of phosphorus concentrations and a comparison of results with the prediction of a simulation model. *Plant and Soil* 44, 295-328 (1976)
- BREWSTER, J.L. and TINKER, P.B.: Nutrient flow rates into roots. *Soils and Fertilizer* 35, 355-359 (1972)
- BRISKIN, D.P. and POOLE, R.J.: Characterization of the solubilized plasma membrane ATPase of red beet. *Plant Physiol.* 76, 26-30 (1984)
- BROCKMAN, J.S. Quality and timing of fertilizer N for grass and grass/clover swards. *Proc. Fert. Soc.* 142, 5-13 (1974)
- BRONNER, H.: (G) Relation between the easily soluble nitrogen in soils and the development of beets. *Landw. Forsch.* 30/11. Sonderh. 39-44 (1974)
- BROUWER, R., KLEINENDORST A. and LOCHER, J. TH.: Growth response of maize plants to temperature. *Proc. Uppsala Symp.* 1970. Plant response to climatic factors, Unesto 1973, p. 169-174.
- BROWMAN, M.G., CHESTERS, G. and PIONKE, H.B.: Evaluation of tests for predicting the availability of soil manganese to plants. *J. agric. Sci.* 72, 335-340 (1969)

- BROWN, J.C.: Ion chlorosis in soybeans as related to the genotype of rootstock. *Soil Sci.* 96, 387-394 (1963)
- BROWN, J.C.: Mechanism of iron uptake by plants. *Plant, Cell and Environment*, 249-257 (1978)
- BROWN, J.C.: Effects of boron stress on copper enzyme activity in tomato. *J. of Plant Nutrition* 1, 39-53 (1979)
- BROWN, J.C., AMBLER, J.E., CHANEY, R.L. and FOY, C.D.: Differential responses of plant genotypes to micronutrients, p. 389-418. In: *Micronutrients in Agriculture*. Ed. Soil Sci. Soc. Amer. 1972
- BROWN, J.C. and CLARK, R.B.: Copper as essential to wheat production. *Plant and Soil* 48, 509-523 (1977)
- BROWN, J.C., CLARK, R.B. and JONES, W.E.: Efficient and inefficient use of phosphorus by sorghum *Soil Sci. Soc. Am. J.* 41, 747-750 (1977)
- BROWN, J.C., TIFFIN, O.L. and HOLMES, R.S.: Carbohydrate and organic acid metabolism with C-14 indistribution affected by copper in Thatcher wheat. *Plant Physiol.* 33, 38-42 (1958)
- BROWN, J.C., TIFFIN, O.L., HOLMES, R.S., SPECHT, A.W. and RESNICKY, J.W.: Internal inactivation of iron in soybeans as affected by root growth medium. *Soil Sci.* 87, 89-94 (1959)
- BROWNELL, P.F. and CROSSLAND, C.J.: The requirements for sodium as a micronutrient by species having the C4 dicarboxylic photosynthetic pathway. *Plant Physiol.* 49, 794-797 (1972)
- BROYER, T.C., CARLTON, A.B., JOHNSON, C.M. and STOUT, P.R.: Chlorine: A micronutrient element for higher plants. *Plant Physiol.* 29, 526-532 (1954)
- BOYER, T.C. and STOUT, P.R.: The macronutrient elements. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 10, 277-300 (1959)
- BRUCHNER, U., HOFNER, W. and ORLOVIUS, K.: (G) Influence of growth regulators on assimilation and yield of spring wheat. *Landw. Forsch. Sonderh.* 35, 291-299 (1978)
- BRUIN, P. and GROOTENHUIS, J.A.: Interrelation of nitrogen, organic matter, soil structure and yield, *Stikstof, Dutch Nitrogenous Fertilizer Review* 12, 157-163 (1968)
- BRUINSMA, J.: Root hormones and overground development. In: *Plant Regulation and World Agriculture* (K. SCOTT, ed.) p. 35-47. Plenum Publ. Corp. 1979
- BRUN, W.A. and COOPER, R.L. Effects of light intensity and carbon dioxide concentration on photosynthetic rate of soybean. *Crop Sci.* 7, 451-454 (1967)
- BRUNE, H., THIER, E. and BORCHERT, E.: (G) Variability of biological protein quality of different cereals (variations in fertilizer application and sites). 3rd Comm.: Experimental results of investigations into the metabolism of pigs and rats with regard to amino acid indices. *Z. Tierphysiol., Tierernahr. u. Futtermittelkd.* 24, 89-107 (1968)
- BRYCE-SMITH, D.: Heavy metals as contaminants of the human environment. The Educational Techniques Subject Group. Chemistry Cassette. The Chem. Soc. London. 1975
- BRYCE-SMITH, D. and WALDRON, H.A.: Lead, behaviour and criminality. *The Ecologist* 4, 367-377 (1974)
- BUCHNER, A. and STURM, H.: (G) Fertilizer application in intensive agriculture, p. 156. 3rd ed. DLG- Verlag Frankfurt/Main 1971
- BUDIG, M.: (G) Fertilizer placement to overcome potassium deficiency of grapes on loess soils. Diss. d. Landw. Fakultät d. Justus-Liebig-Universität, Giessen 1970
- BUNEMANN, G. and LUDDERS, P.: (G) Effect of seasonal nitrogen supply on the growth of apple trees. II. Bitter pit in 'Cox' related to N-timing and Ca-supply. *Die Gartenbauwiss.* 34, (16), 287-302 (1969)
- BUNESCU, S., TOMOROGA, P. and IANCU, C.: (Ru) The influence of some phytotechnical factors on the phytosanitary state of wheat under irrigation conditions. *Probleme Agricole N1.* 5, p. 45-52 (1972)
- BURKART, N.: (G) Potassium dynamics and yield formation on potassium fixing soils in Southern Bavaria. Ph.D. Thesis, Fac. of Agriculture and Horticulture Technical University, Munich 1975.
- BURNHAM, C.P. and LOPEZ-HERNANDEZ, D.: Phosphate retention in different soil taxonomic classes. *Soil Sci.* 134, 376-380 (1982)
- BURR, G.O., HARTT, C.E., TANIMOTO, T., TAKAHASHI, D., and BRODIE, H.W.: The circulatory system of the sugarcane plant. *Radioisotop. in scientific Res.* 4, 351-368 (1958)

- BURSTROM, H.G.: Calcium and plant growth. *Biol. Rev.* 43, 287-316 (1968)
- BURT, R.L.: Carbohydrate utilization as a factor in plant growth. *Aust. J. Biol. Sci.* 17, 867-877 (1964)
- BUSSLER, W.: (G) Manganese deficiency symptoms in higher plants. *Z. Pflanzenernahr. Dung. Bodenk.* 81 (126) 225-241 (1958)
- BUSSLER, W.: (G) Manganese toxicity in higher plants. *Z. Pflanzenernahr. Dung. Bodenk.* 81 256-265 (1958)
- BUSSLER, W.: (G) Relationship between root formation and boron in sunflowers. *Z. Pflanzenernahr. Dung. Bodenk.* 92, 1-14 (1960)
- BUSSLER, W.: (G) The development of calcium deficiency symptoms. *Z. Pflanzenernahr. Dung. Bodenk.* 100, 53-58 (1963)
- BUSSLER, W.: (G) Boron deficiency symptoms and their development. *Z. Pflanzenernahr. Dung. Bodenk.* 105, 113-135 (1964)
- BUSSLER, W.: (G) Development of molybdenum deficiency symptoms in cauliflower. *Z. Pflanzenernahr. Bodenk.* 125, 36-50 (1970)
- BUSSLER, W.: Physiological functions and utilization of copper. In: *Copper in Soils and Plant* (J.F. LONERAGAN, A.D. ROBSON, and R.D. GRAHAM, Eds.) p. 213-234. Academic Press, London, 1981
- BUTLER, G.W. and PETERSON, P.J.: Uptake and metabolism of inorganic forms of selenium-75 by *Spirodela obliquorhiza*. *Austr. J. Biol. Sci.* 20, 7-86 (1967)
- CALDWELL, C.R. and HAUG, A.: Divalent cation inhibition of barley root plasma membrane-bound Ca^{2+} -ATPase activity and its reversal by monovalent cations. *Physiol. Plant.* 54, 112-118 (1982)
- CALDWELL, T.H.: Copper deficiency in crops. I. Review of Part work in 'Trace Elements in Soils and Crops' Tech. Bulletin, Min. of Agric. Fisheries and Food, U.K. 21, 62-72 (1971)
- CALVIN, M.: (G) The photosynthetic cycle. *Angew. Chemie* 68, 253-264 (1956)
- CALVIN, M.: Hydrocarbons from plants: Analytical methods and observations. *Naturwissenschaften* 1980, 67, 525-553 (1980)
- CAMPBELL, C.A.: Soil organic carbon, nitrogen and fertility. In: *Development in Soil Science* 8, Soil Organic Matter (M. SCHNITZER and S.U. KHAN, Eds.) p. 174-271. Elsevier, Amsterdam 1978
- CAMPBELL, N.A. and THOMSON, W.W.: Effects of lanthanum and ethylenediaminetetraacetate on leaf movements of *Mimosa*. *Plant Physiol.* 60, 635-639 (1977)
- CANTLIFFE, D.J.: Nitrate accumulation in table beets and spinach as affected by nitrogen, phosphorus, and potassium nutrition and light intensity. *Agron. J.* 65, 563-565 (1973)
- CARLES, J., CALMES, J., MAGNY, J. and PULOU, R.: (F) The distribution of zinc and its toxicity in plants. *C.R. Acad. Sci. (Paris), Ser. D.*, 268, 516-519 (1969)
- CARROLL, M.D. and LONERAGAN, J.F.: Response of plant species to concentration of zinc in solution. II. Rate of zinc adsorption and their relation to growth. *Austr. J. Agric. Res.* 20, 457-463 (1969)
- CARTER, M.R.: Association of cation and organic anion accumulation with iron chlorosis of Scots pine on prairie soils. *Plant and Soil* 56, 293-300 (1980)
- CASSAGNES, P., MAGNY, J., AZALBERT, P. and CARLES, J.: (F) Contribution to investigations into the accumulation of minerals during the growth of apple fruit (Reine des Reinettes). *C.R. Acad. Sci. (Paris) Ser. D*, 269, 708-711 (1969)
- CATALDO, D.A., GARLAND, T.R., WILDUNG, R.E. and DRUCKER, H.: Nickel in plants. II Distribution and chemical form in soybean plants. *Plant. Physiol.* 62, 566-570 (1978)
- CHAMPION, R.A. and BARLEY, K.P.: Penetration of clay by root hairs. *Soils Sci.* 108, 402-407 (1969)
- CHANDLER, R.F.: Overcoming physiological barriers to higher yields through plant breeding, p. 421-434. In: *Role of Fertilization in the Intensification of Agricultural Production*. Int. Potash Inst. Bern (1970)
- CHANEY, R.L., BROWN, J.C. and TIFFIN, L.O.: Obligatory reduction of ferric chelates in iron uptake by soybeans. *Plant Physiol.* 50, 208-213 (1972)

- CHARNEY, R.L. and HORNICK, S.B. Accumulation and effects of cadmium on crops. In: Proc. 1st Int. Cadmium Conf. p. 136-150 Bulletin London 1978
- CHANG-CHI-CHU: Carbon dioxide in the open atmosphere and in a field of sugarcane at Tainan Taiwan. Taiwan Sugar Experiment Station, Tainan, Research Report No. 1, 1-18 (1968)
- CHAO, T.T., HARWARD, M.E. and FANG, S.C.: Soil constituents and properties in the adsorption of sulfate ions. Soil Sci. 94, 276-283 (1962)
- CAHPMAN, D.L.: (G) Quoted from G. Kort-m: Textbook of Electrochemistry, p. 345. Verl. Chemie, Weinheim 1957.
- CHAPMAN, H.D.: Diagnostic Criteria for Plants and Soils. University of California, Div. of Agric. Sciences, 1966
- CHAPMAN, M.A. and KEAY, J.: The effect of age on the response of wheat to nutrient stress. Aust. J. Exp. Agric. and Animal Husbandry 11, 223-228 (1971)
- CHARLEY, J.L. and MC GARITY, J.L.: High soil nitrate-levels in patterned saltbush communities. Nature 201, 1351-1352 (1964)
- CHATEL, D.L., ROBSON, A.D., GARTRELL, J.W. and DILWORTH, M.J.: The effect of inoculation and cobalt application on the growth and nitrogen fixation by sweet lupins. Aust. J. Agr. Res. 29, 1191-1202 (1978)
- CHATT, J.: Nitrogen Fixation - Future Prospects. Proceedings No. 155, Fertilizer Soc. of London 1976 CHATT, J., DILWORTH, J.R. and RICHARDS, R.L.: Recent advances in the chemistry of nitrogen fixation. Chem. Rev. 78, 589-625 (1978)
- CHAUDHRY, F.M. and LONERAGAN, J.F.: Effects of nitrogen, copper and zinc nutrition of wheat plants. Aust. J. Agric. Res. 21, 865-879 (1970)
- CHAUDHRY, F.M. and LONERAGAN, J.F.: Zinc adsorption in wheat seedlings: Inhibition by macronutrient ions in short term experiments and its relevance to long term zinc nutrition. Soil Sci. Soc. Amer. Proc. 36, 323-327 (1972)
- CHEESEMAN, J.M. and HANSON, J.B.: Energy-linked potassium influx as related to cell potential in corn roots. Plant Physiol. 64, 842-845 (1979)
- CHEN, Y. and BARAK, P.: Iron nutrition of plants in calcareous soils. Adv. Agron. 35, 217-240 (1982) CHENERY, M.A.: A preliminary study of aluminum and the tea bush. Plant and Soil 6, 174-200 (1955) CHENG, B.T.: Dynamics of soil manganese. Agrochimica 17, 84-95 (1973)
- CHENG, B.T. and OULLETTE, G.J.: Molybdenum as a plant nutrient. Soil and Fertilizers 36, 207-215 (1973)
- CHENIAE, G.M. and MARTIN, J.F.: Sites of function of manganese within photosystem II. Roles in O₂ evolution and system II. Biochim. Biophys. Acta 197, 219-239 (1970)
- CHENIAE, G.M. and MARTIN, J.F. Effect of hydroxylamine on photosystem II. I. Factors affecting the decay of CO₂ evolution. Plant Physiol. 47, 568-575 (1971)
- CHEUNG, W.Y.: Calmodulin plays a pivotal role in cellular regulation, Science 207, 19-27 (1980) CHEVALIER, S. and HUGHET, C.: (F) Magnesium deficiency effects on apple trees. Ultrastructural evolution in deficient leaves of apple trees. Ann. agron. 26, 351-362 (1975)
- CHIMIKLES, P.E. and KARLANDER, E.P.: Light and calcium interactions in Chlorella inhibited by sodium chloride. Plant Physiol. 51, 48-56 (1973)
- CHIN, W. and KROONTJE, W.: Urea hydrolysis and subsequent loss of ammonia. Soil Sci. Soc. Am. Proc. 27, 316-318 (1963)
- CHIU, T.F. and BOULD, C.: Effect of shortage of calcium and other cations on Ca-45 mobility, growth and nutritional disorders of tomato plants (Lycopersicon esculentum) J. Sci. Fd. Agric. 27, 969-977 (1976)
- CHO, D.Y. and PONNAMPERUMA, F.N.: Influence of soil temperature on the chemical kinetics of flooded soils and the growth of rice. Soil Sci. 112, 184-194 (1971)
- CHRISTENSON, D.R. and DOLL, E.C.: Release of magnesium from soil clay and silt fractions during cropping. Soil Sci. 116, 59-63 (1973)

- CLAASSEN, N. and BARBER, S.A.: Simulation model for nutrient uptake from soil by growing plant root system. *Agron. J.* 68, 961-964 (1976)
- CLAASSEN, N., HENDRIKS, K. and JUNGK, A.: (G) Rubidium depletion on the soil-root interface by maize plants. *Z. Pflanzenernahr. Bodenkd.* 144, 553-545 (1981)
- CLAASSEN, N. and JUNGK, A.: (G) Potassium dynamics at the soil-root interface in relation to the uptake of potassium by maize plants. *Z. Pflanzenernahr. Bodenkd.* 145, 513-525 (1982)
- CLAASSEN, N. and JUNGK, A.: (G) Effect of K uptake rate, root growth and root hairs on potassium uptake efficiency of several plant species. *Z. Pflanzenernahr. Bodenkd.* 147, 276-289 (1984)
- CLARKSON, D.T. Calcium uptake by calcicole and calcifuge species in the genus *Agrostis* L. *J. Ecol. (Oxford)* 53, 427-435 (1965)
- CLARKSON, D.T.: Membrane structure and transport. In: *The Molecular Biology of Plant Cell* (H. SMITH, ed.) p. 24-63. Blackwell, Oxford 1977
- CLARKSON, D.T.: Factors affecting mineral nutrient acquisition by plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 36, 77-115. (1985)
- CLARKSON, D.T. and HANSON, J.B.: The mineral nutrition of higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31, 239-298 (1980)
- CLARKSON, D.T., ROBARDS, A.W. and SANDERSON, J.: The tertiary endodermis in barley roots: fine structure in relation to radial transport of ions and water. *Planta* 96, 292-305 (1971)
- CLARKSON, D.T., SANDERSON, J. and RUSSELL, R.S.: Ion uptake and root age. *Nature* 220, 805-806 (1968)
- CLARKSON, D.T. and SANDERSON, J.: The uptake of a polyvalent cation and its distribution in the root apices of *Allium cepa*. *Tracer and autoradiographic Studies. Plant* 89, 136-154 (1969)
- CLARKSON, D.T. and SANDERSON, J.: Sites of absorption and translocation of iron in barley roots. *Tracer and microautoradiographic studies. Plant Physiol.* 61, 731-736 (1978)
- CLARKSON, D.T. and WARDNER, A.J.: Relationship between root temperature and the transport of ammonium and nitrate ions by Italian and perennial ryegrass (*Lolium multiflorum* and *Lolium perenne*). *Plant Physiol.* 64, 557-561 (1979)
- CLELAND, R.E.: A dual role of turgor pressure in auxin-induced cell elongation in *Avena coleoptiles*. *Plant* 77, 182-191 (1967)
- CLEMENT, C.R. and HOPPER, M.J.: The supply of potassium to high yielding cut grass. *N.A.A.S. Quarterly Review* No. 79, Spring (1968)
- CLEMENT, C.R., HOPPER, M.J. and JONES, L.H.P.: The uptake of nitrate by *Lolium perenne* from flowing nutrient solution. *J. Expt. Bot.* 29, 453-464 (1978)
- COCUCCI, M.C. and DALLA ROSA, S.: Effects of canavanine on 1AA- and fusicoccin-stimulated cell enlargement, proton extrusion and potassium uptake in maize coleoptiles. *Physiol. Plant.* 48, 239-242 (1980)
- COIC, Y., FAUCONNEAU, G., PION, R., BUSSON, F., LESAINT, C. and LABONNE, F.: (F) Effect of the mineral nutrition on the composition of grain proteins in cereals (wheat and barley). *Ann. Physiol.* v6g. 5 (4), 281-292 (1963)
- COIC, Y., LESAINT, C. and LE ROUX, F.: (F) Effects of ammonium and nitrate nutrition and a change of ammonium and nitrate supply on the metabolism of anions and cations in tomatoes. *Ann. Physiol.* v6g. 4, 117-125 (1962)
- COKE, L. and WHITTINGTON, W.J.: The role of boron in plant growth. IV. Inter-relationship between boron and indolyl-acetic acid in the metabolism of bean radicles. *J. Exp. Bot.* 19, 295-308 (1968)
- COLEMAN, R.G.: The effect of sulfur deficiency on the free amino acids of some plants. *Aust. J. Biol. Sci.* 10, 50-56 (1957)
- COLLANDER, R.: Selective Absorption of cations by higher plants. *Plant Physiol.* 16, 691-720 (1941)
- CONNELL, W.E. and PATRICK, W.H.: Reduction of sulfate to sul-de in waterlogged soil. *Proc. Soil Sci. Soc. Amen* 33, 711-715 (1969)
- COOKE, G.W.: Phosphorus and potassium fertilizers: their forms and their places in agriculture. *The Fertilizer Soc. Proc.* No. 92 (1966)

- COOKE, G.W. Fertilizing for Maximum Yield. Crosby Lockwood and Son Ltd. London 1972
- COOKE, G.W.: Change in the amounts of fertilizers used and the forms in which they are produced, together with comments on current problems in valuing fertilizers and using them efficiently. Cento Seminar on Fertilizer Analytical Methods, Sampling and Quality Control, Pakistan 1974.
- COOKE, G.W.: The role of organic manures and organic matter in managing soil for higher crop yields - a review of the experimental evidence. Proc. Int. Seminar on Soil Environment and Fertility Management in Intensive Agriculture, p. 53-64. Tokyo 1977.
- COOKE, G.W. and WILLIAMS, R.J.B.: Losses of nitrogen and phosphorus from agricultural land. Water Treatre. Exam. 19, 253-276 (1970)
- COOKE, G.W. Nitrates in surface and underground waters, Span 29, 10-11 (1986)
- COOMBS, J.: Enzymes of C4 metabolism In: Photosynthesis II, Encicl, Plant Physiol. New Series Vol. 6 (M. GIBBS and E. LATZKO, eds.) p. 251-262, Springer-Verlag Berlin, Heidelberg New York 1979
- COOPER, K.M. and TINKER, P.B.: Translocation and transfer of nutrients in vesicular-arbuscular mycorrhizas. II Uptake and transfer of phosphorus, zinc and sulphur. New Phytol. 81, 43-52 (1978)
- COOPER, T.G. FILMER, D., WISHNICK, M. and LANE M.D.: The active species of 'CO₂' utilized by ribulose diphosphate carboxylase. J. Biol. Chem. 244, 1081-1083 (1969)
- COORS, J.G.: Resistance to the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* (Hubner) in maize, *Zea mays* L., as affected by soil silica, plant silica, structural carbohydrates, and lignin. Plant and Soil (in press 1987)
- COPPENET, M.: (F) Results from observations of a twelve years lasting lysimeter experiment in Quireper (1954-1965). Ann. agron. 20, 111-143 (1969)
- COTTENIE, A. and KIEKENS, L.: Quantitative under qualitative plant response to extreme nutritional conditions. In: WEHRMANN, J.: Plant Analysis and Fertilizer Problems, p. 543-556, Vol. 2, German Soc. Plant Nutrition, Hannover 1974
- COULSON, C.L., CHRISTY, A.L., CATALDO, D.A. and SWANSON, C.A.: Carbohydrate translocation in sugar beet petioles in relation to petiolar respiration and adenosine 5-triphosphate. Plant Physiol. 49, 919-923 (1972)
- COWLES, J.R., EVANS, H.J. and RUSSELL, S.: B₁₂ co-enzyme-dependent ribonucleotide reductase in *Rhizobium* species and the effect of cobalt deficiency on the activity of the enzyme. Journal of Bacteriology 97, 1460 (1969)
- COWLING, D.W. and LOCKYER, D.R.: Growth of perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) exposed to a low concentration of sulphur dioxide. J. Exp. Bot. 27, 411-417 (1976)
- COX, G., MORGAN, K.J., ANDERS, E., NOCKOLDS, C. and TINKER, P.B.: Translocation and transfer of nutrients in vesicular-arbuscular mycorrhizas. III. Polyphosphate granules and phosphorus translocation. New Phytol. 84, 649-659 (1980)
- COX, W.J. and REINSENAUER, H.M.: Growth and ion uptake by wheat supplied nitrogen as nitrate, or ammonium, or both. Plant and Soil 38, 363-380 (1973)
- CRAIG, Th A. and CRANE, F.L.: A transmembrane electron transport system in plant cells. Suppl. Plant Physiol. Report 558, 1981
- CRAM, W.J.: Chloride fluxes in cells of the isolated root cortex of *Zea mays*. Aust. J. Biol. Sci. 26, 757-779 (1973)
- CRASWELL, E.T. and GODWIN, D.C.: The efficiency of nitrogen fertilizers applied to cereals in different climates. Adv. Plant Nutrition 1, 1-55 (1984)
- CRAWFORD, R.M.M.: Alcohol dehydrogenase activity in relation to flooding tolerance in roots. J. exp. Bot. 18, 458-464 (1967)
- CRESS, W.A., THRONEERY, G.O. and LINDSEY, D.L.: Kinetics of phosphorus adsorption by mycorrhizal and non-mycorrhizal tomato roots. Plant Physiol. 64, 484-487 (1979)
- CRIPPS, E.G.: Boron nutrition of the hop. J. hort. Sci. 31, 25-34 (1956)

- CRIPS, P., COLLIER, G.F. and THOMAS, T.H.: The effect of boron on tipburn and auxin activity in lettuce. *Sci. Hortic.* 5, 215-226 (1976)
- CROMPTON, E.: Some morphological features associated with poor soil drainage. *J. of Soil Sci.* 3, 277-289 (1952)
- CROMPTON, E.: Soil structure. *N.A.-A.S. Quarterly Review*, No 41, 6-14 (1958)
- CROOKE, W.M. and INKSON, R.H.E.: The relationship between nickel toxicity and major nutrient supply. *Plant and Soil* 6, 1-15 (1955)
- CROY, L.I. and HAGEMAN, R.H.: Relationship of nitrate reductase activity to grain protein production in wheat. *Crop. Sci.* 10, 280-285 (1970)
- CURRIER, W.W. and STROBEL, G.A.: Chemotaxis of *Rhizobium* spp. to plant root exudates. *Plant Physiol.* 57, 820-823 (1976)
- DAINTY, J.: Ion transport and electrical potentials in plant cells. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 13, 379-402 (1962)
- DALAL, R.C.: Soil organic phosphorus. *Adv. Agron.* 29, 83-117 (1977)
- DALY, G.T.: Nitrogen fixation by nodulated *Alnus rugosa*. *Can. J. Bot.* 44, 1607-1621 (1966)
- DAM KOFOED, A.: Potassium and the environment, p. 331-350. In: *Potassium Research and Agricultural Production*. Int. Potash Inst., Bern (1974)
- DAM KOFOED, A.: Copper and its utilization in Danish agriculture. *Fertilizer Research* 1, 63-71 (1980)
- DAM KOFOED, A. and FOGH, H.T.: (D) The sulphur nutrition of plants. *Tidsskrift for Planteavl* 72, 503-512 (1968)
- DAM KOFOED, A., and HOJMARK, J.V.: (D) Field experiments with magnesium fertilizers. *Tidsskrift for Planteavl* 75, 349-376 (1971)
- DAM KOFOED, A. and KJELLERUP, V.: (D) Movements of fertilizer nitrogen in soil. *Tidsskrift for Planteavl* 73, 659-686 (1970)
- DAM KOFOED, A. and LARSON, K.E.: (D) Experiments with Peraform, a slowly acting nitrogenous fertilizer. *Tidsskrift for Planteavl* 73, 172-179 (1969)
- DAM KOFOED, A. and LINDHARD, J.: (D) Removal of plant nutrients from grass-covered soils in lysimeters. *Tidsskrift for Planteavl* 72, 417-437 (1968)
- DAM KOFOED, A., LINDHARD, J. and SONDERGARD KLAUSEN, P.: (D) Experiments with anhydrous ammonia as a nitrogenous fertilizer. *Tidsskrift for Planteavl* 71, 145-225 (1967)
- DAM KOFOED, A. and SONDERGARD KLAUSEN, P.: (D) Field application of fertilizer nitrogen to grass and to clover-grass mixtures. *Tidsskrift for Planteavl* 73, 203-246 (1969)
- DANIEL, C. and OCHS, R.: (F) Improvement of production of young oil palms in Peru by chloride fertilizer application. *Oleagineux* 30, 295-298 (1975)
- DANIELLI, J.F. and DAVSON, H.A.: A contribution to the theory of the permeability of thin films. *J. Cellular comp. Physiol.* 5, 495-508 (1935)
- DANIELS, R.R., STUCKMEYER, B.E. and PETERSON, L.A.: Copper toxicity in *Phaseolus vulgaris* L. as influenced by iron nutrition. I. An anatomical study. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 9, 249-254 (1972)
- DAVIES, D.B., HOOPER, L.J. and CHARLESWORTH, R.R. et al.: Copper deficiency in crops: III Copper disorders in cereals grown in chalk soils in South Eastern and Central Southern England in 'Trace Elements in Soils and Crops', *Tech. Bulletin, Min. of Agric., Fisheries and Food* 21, 88-118 (1971)
- DAVIES, D.D.: Control of and by pH. *Sym. Soc. Biol.* 27, 513-529 (1973)
- DAVIS, R.F. and HIGINBOTHAM: Electrochemical gradients and K⁺ and Cl⁻ fluxes in excised corn roots. *Plant Physiol.* 57, 129-136 (1976)
- DAVISON, A. and JEFFERIES, B.J.: Some experiments on the nutrition of plants growing on coal mine waste heaps. *Nature* 210, 649-650 (1966)
- DAY, A.D. and INTALAP, S.: Some effects of soil moisture stress on the growth of wheat (*Triticum aestivum* L. em Thell). *Agron. J.* 62, 27-29 (1970)

- DAY, J.P., HART, H. and ROBINSON, M.S.: Lead in urban street dust. *Nature* 253, 343-345 (1975)
- DE, R.: Cultural practices for maize, sorghum and millets. 1. FAO/SIDA Seminar for plant scientists from Africa and Near East, FAO Rome 1974, p. 440-451
- DEANE-DRUMMOND, C.E.: Regulation of nitrate uptake into *Chara corallina* cells via NH_4^+ stimulation of NO_3^- efflux. *Plant, Cell and Environment* 8, 105-110 (1985)
- DEANE-DRUMMOND, C.E. and GLASS, A.D.M.: Short term studies of nitrate uptake into barley plants (*Hordeum vulgare* L cv Betzes) using ion specific electrodes and $^{36}\text{C}_{10}_3$. 1. Control of net uptake by NO_3^- efflux. *Plant Physiol.* 73, 100-104 (1983a)
- DEANE-DRUMMOND, C.E. and GLASS, A.D.M.: Short term studies of nitrate uptake into barley plants (*Hordeum vulgare* L cv Betzes) using ion specific electrodes and $^{36}\text{C}_{10}_3$. 2. Regulation of NO_3^- efflux by NH_4^+ . *Plant Physiol.* 73, 105-110 (1983b)
- DE BOODT, M. and DE LEENHEER, L.: (N) Investigations into pore distribution in soils. Medelingen Landbouwhogeschool, Gent 98-130 (1955)
- DECAU, J. and POLLACSEK, M.: Improving plant protein by nuclear techniques. Intern. Atomic Energy Agency, 132/17, 357-366 (1970)
- DECAU, J. and PUJOL, B.: (F) Comparative effects of irrigation and nitrogen fertilizer on the qualitative and quantitative production of different maize cultivars. *Ann. agron.* 24, 359-373 (1973)
- DE CORMIS, L.: (F) Contribution to the study of sulphur absorption by plants exposed to an atmosphere of sulphur dioxide. *Ann. Physiol.* v6g. 10, (2) 99-112 (1968)
- DEENEN, L.L. M. VAN: (G) Phospholipids. Relationships between their chemical structure and biological membranes. *Naturwissenschaften* 59, 485-491 (1972)
- DEJAEGERE, R. and NEIRINCKX, L.: Proton extrusion and ion uptake: Some characteristics of the phenomenon in barley seedlings. *Z. Pflanzenphysiol.* 89, 129-140 (1978)
- DEKOCK, P.C.: Heavy metal toxicity and iron chlorosis. *Ann. Bot. NS* 20, 133-141 (1956)
- DEKOCK, P.C.: Nutrient balance in plant leaves. *Agric. Progress* 33, 88-95 (1958)
- DEKOCK, P.C.: Iron nutrition under conditions of stress. *J. Plant Nutr.* 3, 513-521 (1981)
- DEKOCK, P.C., CHESHIRE, M.V. and HALL, A.: Comparison of the effect of phosphorus and nitrogen on Cu deficient and suffering oats. *J. Sci. Food Agric.* 22, 431-440 (1971)
- DEKOCK, P.C., COMMISSIONG, K., FARMER, V.C. and INKSON, R.H.E.: Interrelationships of catalase, peroxidase, hematin and chlorophyll. *Plant Physiol.* 35, 599-604 (1960)
- DEKOCK, P.C., DYSON, P.W., HALL, A. and GRABOWSKA, F.: Metabolic changes associated with calcium deficiency in potato sprouts. *Potato Re.* 18, 5 73-581 (1975)
- DELA GUARDIA, M.D. and BENLLOCH, M.: Effects of potassium and gibberellic acid on stem growth of whole sunflower plants. *Physiol. Plant* 49, 443-448 (1980)
- DELAS, J.: (F) The toxicity of copper accumulated in soils. *Agrochimica* 7, 258-288 (1963)
- DELOCH, W.H.: (G) Analytical determination of sulphur in biochemical materials and the uptake of sulphur by crops in relation to fertilizer application. Diss. Landw. Fakultät Giessen 1960.
- DELWICHE, C.C.: Cycling of elements in the biosphere. In: *Inorganic Plant Nutrition, Encycl. Plant Physiol. New Series Vol 15* (A. LAUCHLI and R.L. BIELESKI, Eds.) p. 212-238. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo 1983
- DEMMIG, B. and GIMMLER, H.: Properties of the isolated intact chloroplast at cytoplasmic K^+ concentrations. I. Lightinduced cation uptake into intact chloroplasts is driven by an electrical potential difference. *Plant Physiol.* 73, 169-174 (1983)
- DENAEYER-DE SMET, S.: (F) Aspects of the accumulation of zinc in plants growing on calamine soils. *Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg.* 46, 1-13 (1970)
- DE WITT, C.T.: Transpiration and Crop Yield. No 64.6 Verslag van Lanbouwk, Douderzock 1959

- DE WITT, C.T., DIJKSHOORN, W. and NOGGLE, J.C.: Ionic balance and growth of plants. Verslagen van landbouwkundige onderzoeken, Wageningen, 1963
- DHINDSA, R.S. and CLERAND, R.E.: Water stress and protein synthesis. *Plant Physiol.* 55, 778-781 (1975)
- DCKINSON, D.B.: Permeability and respiratory properties of germinating pollen. *Physiol. Plant.* 20, 118-127 (1967)
- DIEHL, K.H., ROSOPULO, A., KREUZER, W. and JUDEL, G.K.: (G) Behaviour of lead tetraethyl in soil and its uptake by plants. *Z. Pflanzenernahr. Bodenk.* 146, 551-559 (1983)
- DIEST, A. VAN: Soil-structural problems associated with intensive farming in the Netherlands. In: *Proc. of the Intern. Seminar on Soil Environment and Fertility Management in Intensive Agriculture.* p. 145-153, Tokyo 1977.
- DIETER, P.: Calmodulin and calmodulin-mediated processes in plants. *Plant, Cell and Environment* 1, 371-380 (1984)
- DIEZ, Th. and HEGE, U.: (G) Nitrogen fertilizer application to wheat according to Nmin soil test in relation to site conditions. *Bayr. Landw. Jahrbuch* 57, 944-951 (1980)
- DIJKSHOORN, W. and ISMUNADJI, M.: Nitrogen nutrition of rice plants measured by growth and nutrient content in pot experiments. 2. Uptake of ammonium and nitrate from a waterlogged soil. *J. agri. Sci.* 20, 44-57 (1972)
- DIJKSHOORN, W.D., LATHWELL, D.J. and DE WITT, C.T.: Temporal changes in carboxylate content of ryegrass with stepwise change in nutrition. *Plant and Soil* 29, 369-390 (1968)
- DIJKSHOORN, W. and VAN WIJK, A.L.: The sulphur requirements of plants as evidenced by the sulphur-nitrogen ratio in the organic matter, a review of published data. *Plant and Soil* 26, 129-157 (1967)
- DILWORTH, M.J., ROBSON, A.D. and CHATEL, D.L.: Cobalt and nitrogen fixation in *Lupinus albus* L. II. Nodule formation and function. *New Phytol* 83, 63-79 (1979)
- DILZ, K. and WOLDENDORP, J.W.: Distribution and nitrogen balance of ¹⁵N labelled nitrate applied on grass sods. *Proc. Intern. Grassl. Congr.* 8th, p. 150-152, Reading 1960
- DION, H.G. and MANN, P.J.G.: Trivalent manganese in soils. *J. Agric. Sci.* 36, 239-245 (1946)
- DIXON, N.E., GAZZOLA, C., BLAKELEY, R.L. and ZERNER, B.: Jack bean urease (EC 3.4.1.5.) a metalloenzyme. A simple biological role for nickel? *J. Am. Chem. Soc.* 97, 4131-4132 (1975)
- DOBLER, M., DUNITZ, J.D. and KRAJEWSKI, J.: Structure of the K⁺ complex with Enniatin B, a macrocyclic antibiotic with K⁺ transport properties. *J. Mol. Biol.* 42, 603-606 (1969)
- DEBEREINER, J.: Dinitrogen fixation in rhizosphere and phyllosphere associations. In: *Inorganic Plant Nutrition, Encycl. Plant Physiol. New Series, Vol. 15A, (A. LAUCHLI and R.L. BIELESKI, eds.),* p. 330-350. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo 1983
- DEBEREINER, J., DAY, J.M. and DART, P.J.: Nitrogenase activity and oxygen sensitivity of the *Paspalum notatum* Azotobacter *paspali* association. *J. Gen. Microbiol.* 71, 103-116 (1972)
- DOLL, E.C. and LUCAS, R.E.: Testing soils for potassium, calcium, and magnesium, p. 133-51. In: L.M. WALSH and J.D. BEATON: *Soil Testing and Plant Analysis.* Soil Science Soc. of America, Madison/USA 1973
- DOMPERT, W. and BERINGER, H.: (G) Oil synthesis in sunflower seeds exposed to different oxygen concentrations. *Die Naturwiss.* 57, 40 (1970)
- DOWNES, R.W.: Differences and transpiration rates between tropical and temperate grasses under controlled conditions. *Planta* 83, 261-273 (1969)
- DRAYCOTT, A.P. and DURRANT, M.J.: Plant and soil magnesium in relation to response of sugar beet to magnesium applications. *J. of the Int. for Sugar Beet Research* 5, 129-135 (1971)
- DRAYCOTT, A.P. and FARLEY, R.F.: Response by sugar beet to soil dressings and foliar sprays of manganese. *J. Sci. Fd. Agric.* 24, 675-683 (1973)
- DRAYCOTT, A.P., MARSH, J.A.P. and TINKER, P.B.H.: Sodium and potassium relationships in sugar beet. *J. agric. Sci.* 74, 567-573 (1970)

- DREW, M.C. and BIDDULPH, O.: Effect of metabolic inhibitors and temperature on uptake and translocation of ^{45}Ca and ^{46}K by intact bean plants *Plant Physiol* 48, 426-432 (1971)
- DREW, M.C. and GOSS, M.J.: Effect of soil physical factors on root growth. *Chem and Ind.* No.14, 679-584 (1973)
- DREW, M.C. and NYE, H.P.: The Supply of nutrient ions by diffusion to plant roots in soil. II. The effect of root hairs on the uptake of potassium by roots of rye grass (*Lolium multiflorum*). *Plant and Soil* 31, 407-424 (1969)
- DREW, M.C., NYRE, P.J. and VAIDYANATHAN, L.Y.: The supply of nutrient ions by diffusion to plant roots in soil. I. Absorption of potassium by cylindrical roots of onion and leek. *Plant and Soil* 30, 252-270 (1969)
- DROUINEAU, G. and BLANC, D.: (F) Influence of the nitrogen nutrition on the development and on the metabolism of plants. *Agrochimica* 5, 49-58 (1961)
- DROUINEAU, G. and MAZOYER, R.: (F) Contribution to the study of copper toxicity in soils. *Ann. agronom.* 13, 31-53 (1962)
- DUGGER, W.M.: Boron in plant metabolism. In: *Inorganic Plant Nutrition, Encycl. Plant Physiol. New Series Vol. 15B* (A. LAUCHLI and R. L. BIELESKI, Eds.) p. 626-650. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo 1983
- DUISBERG, P.C. and BUEHRER, T.F.: Effect of ammonia and its oxidation products on rate of nitrification and plant growth. *Soil Sci.* 78, 37-49 (1954)
- DUNCAN, W.G.: Maize. In: *Crop Physiology* (L.T. EVANS ed.) p. 23-50. Cambridge University Press 1975
- DUNLAP, D.B. and THOMPSON, A.H.: Effect of boron sprays on the development of bitter-pit in the York Imperial apple. *Maryland Agr. Exp. Sta. Bull. A* 102 (1959)
- DURING, C. and DUGANZICH, D.M.: Simple empirical intensity and buffering capacity measurements to predict potassium uptake by white clover. *Plant and Soil* 51, 167-176 (1979)
- DUTHION, M.: (F) Potassium in soils. *Revue Agric. France - Fertilization* No. 2 (1966)
- DUVIGNEAUD, P. and DENAEYER-DE SMET, S.: (F) Effect of some heavy metals in the soil (copper, cobalt, manganese, uranium) on the vegetation in Upper Katanga. 1er Colloq. Soc. Bot. France 121 (1959)
- DYBING, C.D. and ZIMMERMANN, D.C.: Fatty acid accumulation in maturing flaxseeds as influenced by environment. *Plant Physiol.* 41, 1465-1470 (1966)
- EAKIN, J.H.: Food and fertilizers, p. 1-21. In: *The Fertilizer Handbook*, The Fertilizer Inst., Washington 1972
- EATON, F.M.: Chlorine, p. 98-135. In: H.D. CHAPMAN: *Diagnostic Criteria for Plants and Soils*. Univ. of California, Div. of Agric. Sciences 1966
- ECK, H.V.: Irrigated corn yield response to nitrogen and water. *Agron. J.* 76, 421-428 (1984)
- EDELBAUER, A.: (G) Investigations on the effect of various $\text{KCl}/\text{K}_2\text{SO}_4$ ratios on grape yield, juice quality and amino acid pattern in the juice of *Vitis vinifera* grown in solution culture. In: 4th Int. Coll. on the Control of Plant Nutrition, Vol. I (A. COTTENIE, ed.) p. 293-303. Gent 1976
- EDELBAUER, A.: (G) Composition of juice of *Vitis vinifera* at different chloride/sulphate ratios in the nutrient solution. *Mitt. Klosterneuburg, Rebe u. Wein, Obstbau u. Fruchteverwertung*, Jahrg. 27, 217-222 (1977)
- EDWARDS, D.G. and ASHER, C.J.: Tolerance of crop and pasture species to manganese toxicity. *Proc. of the 9th Inter. Plant Nutrition Colloq.* Commonwealth Agricultural Bureau p. 145-150 (1982)
- EDWARDS, G. and WALKER, D.: C3 C4: Mechanisms and Cellular and Environmental Regulation of Photosynthesis. Blackwell, London 1983
- EFFMERT, E.: (G) The effect of fertilizer application on the phosphate content of potato starch (I). Effect of fertilizer application on the ratio of amylose/amylopectin in potato starch. *ThaerArchiv* 11, 745-753 u. 755-759 (1967)
- EGMOND, F. VAN, and BRETELIER, H.: Nitrate reductase activity and oxalate content of sugarbeet leaves. *Neth J. agric. Sci.* 20, 193-198 (1972)
- EGNER, H.: (G) Recent contributions to chemical soil tests with particular regard to the lactate method. *Landw. Forsh.*, 6. Sonderh. 28-32 (1955)
- EHLERS, W., GEBHARDT, H. and MEYER, B.: (G) Investigations into the position specific bonds of potassium to illite, kaolinite, montmorillonite, and humus. *Z. Pflanzenernahr. Bodenk.* 119, 173-186 (1968)

- EHLERS, W. MEYER, B. and SCHEFFER, F.: (G) K selectivity and fractionation of the exchangeable potassium. Z. Pflanzenernthr. Bodenk. 117, 1-29 (1967)
- EHLER, W.L.: Transpiration of alfalfa as affected by low root temperature and other factors of controlled environment. Plant Physiol. 37, Supplm. 843 (1962)
- EILRICH, G.L. and HAGEMAN, R.H.: Nitrate reductase activity and its relationship to accumulation of vegetative and grain nitrogen in wheat (*Triticum aestivum* L.). Crop. Sci. 13, 59-66 (1973)
- ELGAWHARY, S.M. LINDSAY, W.L. and KEMPER, W.D.: Effect of complexing agent and acids on the diffusion of zinc to a simulated root. Soil Sci. Soc. Amer. Proc. 3, 211-214 (1970)
- ELL-HASSANIN, A.S. and LYND, J.Q.: Soil fertility effects with tripartite symbiosis for growth, nodulation and nitrogenase activity of *Vicia faba* L. J. Plant Nutrition 8 (6) 491-504 (1985)
- ELLENBERG, H.: (G) Nitrogen as a factor of ecological sites. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 77, 82-92 (1964)
- ELL-SHEIKH, A.M. and ULRICH, A.: Interactions of rubidium, sodium and potassium on the nutrition of sugarbeet plants. Plant. Physiol. 46, 645-649 (1970)
- ELZAM, O.E. and EPSTEIN, E.: Absorption of chloride by barley roots: kinetics and selectivity. Plant Physiol. 40, 620-624 (1965)
- ELZAM, O.E. and HODGES, T.K.: Calcium inhibition of potassium absorption in corn roots. Plant Physiol. 42, 1483-1488 (1967)
- EMBLETON, T.W.: Magnesium. In: Diagnostics Criteria for Plants and Soil. Ed. H.D. CHAPMAN, Univ. of California, Div. of Agric. Sci., p. 225-263 (1966)
- ENGLISH, J.E. and MAYNARD, D.N.: A key to nutrient disorders of vegetable plants. Hort. Science 13, 28-29 (1978)
- ENSMINGER, L.E.: Some factors affecting the adsorption of sulfate by Alabama soils. Soil Sci. Soc. Am. Proc. 18, 259-264 (1954)
- EPENDORFER, W.: The effect of nitrogen and sulphur on changes in nitrogen fractions of barley plants at various early stages of growth and on yield and amino acid composition of grain. Plant and Soil 29, 424-438 (1968)
- EPSTEIN, E.: Mineral Nutrition of Plant: Principles and Perspectives. John Wiley and Sons, Inc., New York, London, Sydney, Toronto 1972
- EPSTEIN, E.: Ion absorption by roots: The role of micro-organism. New Phytol. 71, 873-874 (1972) EPSTEIN, E.: Flow in the phloem and the immobility of calcium and boron: A new hypothesis in support of an old one. Experimentia 29, 133 (1973)
- EPSTEIN, E. and HAGEN, C.E.: A kinetic study of the absorption of alkali cations by barley roots. Plant Physiol. 27, 457-474 (1952)
- ERDEI, L., TOTH, I., and ZSOLDOS, F.: Hormonal regulation of Ca^{2+} stimulated K^{+} influx and Ca^{2+} , K^{+} -ATPase in rice roots: in vivo and in vitro effects on auxins and reconstitution of the ATPase. Physiol. Plant 45, 448-452 (1979)
- ERGLE, D.R. and EAPTON, F.M.: Sulfur nutrition of cotton. Plant Physiol. 26, 639-654 (1951)
- ERICKSON, A.E. and VAN DOREN, D.M.: The Relation of Plant Growth and Yield to Soil Oxygen Availability, p. 428-434. Trans. 7th Int. Congr. Soil. Sci. Madison, Wisc., USA, Vol. III, 1960
- ESCHRICHT, W.: Free space invertase, its possible role in phloem unloading. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 93, 363-378 (1980)
- ETHERTON, B.: Relationship of cell transmembrane electropotential to potassium and sodium accumulation ratios in oat and pea seedlings. Plant Physiol. 38, 581-585 (1963)
- ETHERTON, B. and HIGINBOTHAM, N.: Transmembrane potential measurement of cells of higher plants as related to salt uptake. Science 131, 409-410 (1961)
- EVANS, H.J. and BARBER, L.E.: Biological nitrogen fixation for food and fiber production. Science 197, 332-339 (1977)

- EVANS, H.J. and RUSSELL, S.A.: Physiological Chemistry of Symbiotic Nitrogen Fixation by Legumes, p. 191-244. In: J.R. POSTGATE: the Chemistry of Biochemistry of Nitrogen Fixation, Plenum Publishing Co. 1971
- EVANS, H.J. and SORGER, G.J.: Role of mineral elements with emphasis on the univalent cations. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 17, 47-77 (1966)
- EVANS, L.T. and RAWSON, H.M.: Photosynthesis and respiration by the flag leaf and components of the ear during grain development in wheat. *Aust. J. Biol. Sci.* 23, 245-254 (1970)
- EVANS, L.T., WARDLAW, I.F. and FISCHER, R.A.: Wheat. In: L.T. EVANS: Crop Physiology, p. 101-149. Cambridge University Press, Cambridge 1975
- EVERS, F.H.: (G) Effect of ammonium and nitrate nitrogen on growth and mineral content of *Picea* and *Populus*. I. Growth at different acidity levels and Ca concentration in the nutrient medium. *Z. f. Bot.* 51, 61-79 (1963)
- EVERT, R.F.: Vascular anatomy of angiospermous leaves, with special consideration of the maize leaf. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 93, 43-55 (1980)
- EWART, J.A.D.: Glutenin and dough tenacity. *J. Sci. Fd Agric.* 29, 551-556 (1978)
- FALCHUK, K.H., ULPINO, L., MAZUS, B. and VALLEE, B.L.: E. gracilis RNA polymerase I: A zinc metalloenzyme. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 74, 1206-1212 (1977)
- FALLER, N., HERWIG, K. and KUHN, H.: (G) The uptake of sulphur dioxide (35SO_2) from the air. I. Effect on crop yield. *Plant and Soil* 33, 177-191 (1970)
- FARLEY, R.F. and DRAYCOTT, A.P.: Manganese deficiency of sugar beet in organic soil. *Plant and Soil* 38, 235-244 (1973)
- FARLEY, R.F. and DRAYCOTT, A.P.: Diagnosis of manganese deficiency in sugar beet and response to manganese applications. *J. Sci. Fd Agric.* 27, 991-998 (1976)
- FARMER, V.C. and WILSON, M.J.: Experiment conversion of biotite to hydrobiotite. *Nature* 226, 841-842 (1970)
- FARQUHAR, G.D., FIRTH, P.M., WATSELAR, R. and WEIR, B.: On the gaseous exchange of ammonia between leaves and the environment: determination of the ammonia compensation point. *Plant Physiol.* 66, 710-714 (1980)
- FARRAR, K.: A review of extraction techniques used to determine available boron in soils. *ASAS Q Rev.* 19, 93-100 (1975)
- FAUST, M. and SHEAR, C.B.: Biochemical changes during the development of cork spot of apples. *Qual. Plant Mater. Veg.* 19, 255-265 (1969)
- FEIGENBAUM, S. and MENGEL, K.: The effect of reduced light intensity and sub-optimal potassium supply on N_2 fixation and N turnover in *Thizobium* infected lucerne. *Physiol. Plant.* 45, 245-249 (1979)
- FINCK, A.: (G) Manganese requirement of oats at various growth stages. *Plant and Soil* 7, 389-396 (1956)
- FINCK, A.: (G) Critical nutrient contents in plants and their evaluation with regard to fertilizer requirement. *Z. Pflanzenernahr. Bodenk.* 119, 197-208 (1968)
- FINDENEGG, G.R.: Inorganic carbon transport in microalgae. I. Location of carbonic anhydrase and $\text{HCO}_3^-/\text{OH}^-$ exchange. *Plant Sci. Lett* 17, 101-108 (1979)
- FINGER, H. and WERK, O.: (G) Increase of the sodium and magnesium content in pasture herbage and the influence of Magnesia-Kainite application on the forage uptake by cows. *Landw. Forsch.* 28/II. Sonderh., 190-196 (1973)
- FIRESTONE, M.K.: Biological denitrification. In: Nitrogen in Agricultural Soils (F.J. STEVENSON, Ed.) p. 289-326. Am. Soc. Agronomy, Madison USA 1982
- FISCHER, R.A.: Stomach opening: role of potassium uptake by guard cells. *Science* 160, 784-785 (1968)
- FISCHER, R.A. and HSIAO, T.C.: Stomach opening in isolated epidermal strips of *Vicia faba*. II. Responses to KCl concentration and the role of potassium adsorption. *Plant Physiol.* 43, 1953-1958 (1968)
- FISHER, D.B.: Structure of functional soybean sieve elements. *Plant Physiol.* 56, 555-569 (1975)

- FISHER, R.A.: A preliminary note on the effect of sodium silicate in increasing the yield of barley. *J. Agric. Sci.* 19, 132-139 (1929)
- FLEMING, G.: Mineral disorders associated with grassland farming. In *Proc. Inter. Meeting on Animal Production from Temperate Grassland*, p. 88-95 An Foras Taluntais, Dublin 1977
- FLOWERS, T.J., TROKE, P.F. and YEO, A.R.: The mechanism of salt tolerance in halophytes. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28, 89-121 (1977)
- FLOWERS, T.J. and LAUCHLI, A.: Sodium versus potassium: Substitution and compartmentation. In: *Inorganic Plant Nutrition, Encycl. Plant Physiol. New Series Vol. 15B* (A. LAUCHLI and R.L. BIELESKI, Eds.) p. 651-681. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo 1963.
- FOCHT, D.D.: Methods for analysis of denitrification in soil. In: *Nitrogen in the Environment. SoilPlant-Nitrogen Relationships, Vol. I* (D.R. NIELSEN and J.G. MACDONALD, eds.) p. 433-490. Academic Press 1978
- FOLLETT, .H. and LINDSAY, W.L.: Profile distribution of zinc, iron, manganese and copper in Colorado soils. *Colorado Exp. Station Techn. Bull.* 110 (1970)
- FOROUGH, M., MARSCHNER, H. and DORING, H.W.: (G) Occurrence of boron deficiency in *Citrus aurantium* L. (Bitter orange) at the Caspian Sea (Iran). *Z. Pflanzenernahr. Bodenk.* 136, 220-228 (1973)
- FORSTER, H.: (G) Effect of some interruptions in the nutrient supply on the development of yield and quality characteristics in sugar beets. *Landw. Forsch.* 25/II. Sonderh., 99-105 (1970)
- FORSTER, H.: Relationship between the nutrition and the appearance of 'greenback' and 'blossomend rot' in tomato fruits. *Acta Hort.* 29, 319-326 (1973)
- FORSTER, H. (G): Effect of the potassium and nitrogen to plants on yield components and yield formation of cereals. *Landw. Forsch.* 26, 221-227 (1973)
- FORSTER, H. and MENGEL, K.: (G) The affect of a short term interruption in the K supply during the early stage on yield formation, mineral content and soluble amino acid content. *z. Ackeru. Pflanzenbau* 130, 203-213 (1969)
- FORSTER, H. and VENTER, F.: (G) The effect of the K nutrigion on 'green back' in tomato fruits. *Gartenbauwiss.* 40, 75-78 (1975)
- FOWDEN, L.: Aspects of amino acid metabolism in plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 68, 85-106 (1967)
- FOX, R.H.: Soil pH, aluminium saturation, and corn grain yield. *Soil Sci.* 127, 330-334 (1979)
- FOY, C.D.: Effect of aluminium on plant growth. In: E.W. CARSON: *The Plant Root and its Environment*, p. 565-601-642. Univ. Press of Virginia, Charlottesville 1974
- FOY, C.D.: Effects of soil calcium availability on plant growth. In: E.W. CARSON: *The Plant Root and its Environment*, p. 565-600. Univ. Press of Virginia, Charlottesville 1974
- FOY, C.D., ARMINGER, W.H., BRIGGLE, L.W. and REID, D.A. Differential aluminium tolerance of wheat and barley varieties in acid soils. *Agron. J.* 57, 413-417 (1965)
- FOY, C.D., CHANEY, R.L. and WHITE, M.C.: The physiology of metal toxicity in plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 29, 511-556 (1978)
- FOY, C.D., FLEMING, A.L., BURNS, G.R. and ARMINGER, W.H.: Characterization of differential aluminium tolerance among varieties of wheat and barley. *Agron. J.* 3L 513-521 (1967)
- FOY, C.D., WEBB, H.W. and JONES, J.E.: Adaptation of cotton genotypes to an acid manganese toxic soil. *Agron. J.* 73, 107-111 (1981)
- FRANK, R., ISHIDA, K. and SUDA, P.: Metals in agricultural soils of Ontario. *Can. J. Soil Sci.* 56, 191-196 (1976)
- FRANKE, W.: Mechanisms of foliar penetration of solutions. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 18, 281-300 (1967)
- FREMOND, Y. and OUVRIER, M.: (F) Importance of an adequate mineral nutrition for the establishment of a coco plantation on sandy soils. *Oleagnieux*, 26e annee, No. 10, 609-616 (1971)
- FRENEY, J.R. and STEVENSON, F.J.: Organic sulphur transformations in soils. *Soil Sci.* 101. 307-316 (1966)
- FRIDOVICH, I.: Superoxide dismutases. *Ann. Rev. Biochem.* 44, 147-159 (1975)

- FRIED, M.: 'E', 'L', and 'A' values. 8th Intern. Congress of Soil Science, Bucharest, Romania IV, 29-39 (1964)
- FRIED, M. and BROESHART, H.: The Soil-Plant System, p. 183-206. Academic Press, New York, London 1969
- FRIED, M. and SHAPIRO, R.E.: Soil-plant relationships in ion uptake. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 12, 91-112 (1961)
- FRIES, L.: Vitamin B12 in *Pisum sativum* L. *Physiol. Plant.* 15, 566-571 (1962)
- FRIIS-NIELSEN, B.: An approach towards interpreting and controlling the nutrient status of growing plants by means of chemical plant analyses. *Plant and Soil* 24, 63-80 (1966)
- FRITZ, D.: (G) Effect of technical measurements on the quality of some vegetable crops. *Bayr. Jahrb.* 54, 78-87 (1977)
- FRUCHTENICHT, K., HOFFMANN, G. and VETTER, H.: (G) Is fertilizer application correct with regard to soil fertility, yield, and profit? In: *Dungung, Umwelt, Nahrungsqualität*, p. 152-168. VDLUFA, Darmstadt 1978
- FUCHS, W.: (G) Investigations on the effect of nitrogen fertilization on the setting and the development of the yield character 'number of spikelets per ear' in case of winter rye, winter wheat, and two row spring barley. *Arch. Acker-u. Pflanzenbau und Bodenk.* 19, (4) 277-286 (1975)
- FURSTENFELD, F. and NEMETH, K.: (G) EUF-N fractions in soils with slurry application and its importance for the nutrition of sugar beet. *Landw. Forsch. Sonderh.* 37, 175-187 (Kongressband 1984)
- FULTON, J.M.: Stomatal aperture and evapotranspiration from field grown potatoes. *Canad. J. Plant Sci.* 47, 109-111 (1967)
- FUSHIYA, S., TAKAHASHI, K., NAKATSUYAMA, S., SATO, Y., NOZOE, S. and TAKAGI, S.I.: Co-occurrence of nicotinamine and avenic acids in *Avena sativa* and *Oryza sativa*. *Phytochemistry* 21, 1907-1908 (1982)
- GARTEL, W.: (G) Investigations into the potassium and magnesium contents of grapes. *Weinberg u. Keller* 2, 368-375 (1955)
- GARTEL, W.: (G) Excess phosphate application - the reason for zinc deficiency in grapes. *Der. Deutsche Weinbau* 23, 916-918 (1968)
- GARTEL, W.: (G) The micronutrients - their importance for the nutrition of grapes with particular regard to deficiency and toxicity symptoms. *Weinberg u. Keller* 21, 435-507 (1974)
- GALE, J. and HAGAN, R.M.: Plant antitranspirants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 17, 269-282 (1966)
- GALE, M.D.: Genetic variation for hormonal activity and yield. In: *Crop Physiology and Cereal Breeding*, p. 29-34. *Proc. Eucarpia Workshop*, Wageningen, Netherlands, Nov. 1978
- GALES, K.: Yield variation of wheat and barley in Britain in relation to crop growth and soil conditions - a review. *J. Sci. Food Agric.* 34, 1085-1104 (1983)
- GALLAGHER, S.R. and LEONARD, R.T.: Effect of vandate, molybdate, and azide on membrane-associated ATPase and soluble phosphatase activities of corn roots. *Plant Physiol.* 70, 1335-1340 (1982)
- GANJE, T.J.: Selenium, p. 394-404, In: H.D. CHAPMAN: *Diagnostic Criteria for Plants and Soils*. Univ of California Div. of Agric. Science (1966)
- GANMORE-NEUMANN, R. and KAFKAFI, U.: The effect of root temperature and $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$ ratio on strawberry plants. I. Growth, flowering and root development. *Agron. J.* 75, 941-947 (1983)
- GAPON, E.N.: On the theory of exchange adsorption in soils. *J. Gen. Chem. (USSR)* 3, 144-163 (1933)
- GARDNER, D.J.C. and PEEL, A.J.: ATP in sieve tube sap from willow. *Nature* 222, 774 (1969)
- GARDNER, E.H.: Potassium relationship in some British Columbia soils. *Can. J. Soil Sci.* 47, 49-53 (1967)
- GARDNER, W.R.: Dynamic aspects of soil-water availability to plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 16, 323-342 (1965)
- GARDNER, W.K., BARBER, D.A. and PARBERRY, D.G.: The acquisition of phosphorus by *Lupinus albus* L. *Plant and Soil* 70, 107-124 (1983)
- GARTNER, J.A.: Effect of fertilizer nitrogen on a dense sward of Kikuyu. *Paspalum* and carpet grass. 2. Interactions with phosphorus and potassium. *Queensl. J. of Agric. and Anim. Sci.* 26, 365-372 (1969)
- GASSER, J.K.R.: The efficiency of energy used in the production of carbohydrates and lipids. In: *Fertilizer Use and Production of Carbohydrates and Lipids*, p. 341-352. *Int. Potash Inst.*, Bern (1977)

- GASSER, J.K.R., GREENLAND, D.J. and RAWSON, R.A.C.: Measurement of losses from fertilizar nitrogen during incubationin acid sandy soils and during subsequent growth of ryegrass, using ^{15}N -labelled fertilizer. J. Soil Sci. 18, 289-300 (1967)
- GRASSER, J.K.R. and IORDANOU, I.G.: Effects of ammonium sulphate and calcium nitrate on the growth yield and nitrogen uptake of barley, wheat and oats. J. agric. Sci. 68, 307-316 (1967)
- GAUCH, H.G. and DUGGER, W.M.: The role of boron on the translocation of surcorse. Plant Physiol. 28. 457-487 (1953)
- GAVALAS, N.A. and MANETAS, Y.: Calcium inhibition of phosphoenolpyruvate carboxylase. Possible physiological consequences for 4-carbon-photosynthesis. Z. Pflanzenphysiol. 100, 179-184 (1980)
- GEERING, H.R., HODSON, J.F. and SDANO, C.: Micronutrient cation complexes in soil solution: IV. The chemical state of manganese in soil solution. Soil. Sci. Soc. Amer. Proc. 33, 81-85 (1969)
- GEIGER, D.R.: Phloem loading, p. 396-431. In: M.Z. ZIMMERMANN and J.A. MILBURN: Transport in Plants I, Phloem Transport. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo 1975.
- GEIGER, D.R.: Control of partitioning and export of carbon in leaves of higher plants. Bot. Gaz. 140, 241-248 (1979)
- GEIGER, D.R. and CATALDO, D.A.: Leaf structure and translocation in sugar beet. Plant Physiol. 44, 45.54 (1969)
- GEIGER, D.R., SOVONICK, S.A., SHOCK, T.L. and FELLOWS, R.J.: Role of free space in translocation in sugar beet. Plant Physiol. 54, 892-898 (1974)
- GEIJN, S.C. VAN DEN and PETIT, C.M.: Transport of divalent cations. Plant Physiol. 64, 954-958 (1979)
- GEORGE, J.R., PINHEIRO, M.E. and BAILEY, T.B.: Long-term potassium requirements of nitrogen fertilized smooth brome-grass. Agron. J. 71, 586-591 (1979)
- GERDEMANN, J.W.: Mycorrhizae. In: The Plant Root and its Environment (E.W. CARSON, ed.) p. 205-217. University Press of Virginia, Charlottesville 1974
- GERLOFF, G.C.: Plant efficiencies in the use of n itrogen, phosphorus, and potassium. In: Plant Adaption to Mineral Stress in Problem Soils. (M.J. WRIGHT and S.A. FERRARI, Eds.) p. 161-173. Beltsville Maryland 1976
- GERSON, D.F. and POOLE, R.J.: Chloride accumulation by mung bean root tips. A low affinity active transport system at the plasmalemma. Plant Physiol. 50, 603-607 (1972)
- GIAQUINTA, R.: Possible role of pH gradient and membrane ATPase in the loading of sucrose into the sieve tubes. Nature, 267, 369-370 (1977)
- GIAQUINTA, R.: Phloem loading of sucrose. Involvement of membrane ATPase and proton transport. Plant Physiol. 63, 744-748 (1979)
- GIAQUINTA, R.T. and GEIGER, D.R.: Mechanism of inhibition of translocation by localized chilling. Plant Physiol. 51, 372-377 (1973)
- GIBBON, D.P., HOLLIDAY, R., MATHEI, F. and LUPI, G.: Crop production potential and energy conversion efficiency in different crops. Ex. Agric. 6, 197-204 (1970)
- GIBBS, M. and CALO, N.: Factors affecting light induced fixation of carbon dioxide by isolated spinach chloroplasts. Plant Physiol. 34, 318-323 (1959)
- GIFFORD, R.M. and EVANS, L.T.: Photosynthesis, carbon partitioning, and yield. Ann. Rev. Plant Physiol. 32, 485-509 (1981)
- GIMMLER, H. and MOLLER, E.A.: Salinity-dependent regulation of starch and glyceroi metabolism in Dunaliella parva. Plant, Cell and Environment 4, 367-375 (1981)
- GIORDANO, P.M. and MORTVEDT, J.J.: Agronomic effectiveness of micronutrients in macronutrient fertilizers. In: Micronutrients in Agriculture, p. 505-524 (1972)
- GIORDANO, P.M., NOGGLE, J.C. and MORTVEDT, J.J.: Zinc uptake by rice as affected by metabolic inhibitors and competing cations. Plant and Soil 41, 637-646 (1974)

- GISIGER, L. and HASLER, A.: (G) Causes of grey speck in oats. *Plant and Soil* 1, 19-30 (1949)
- GISKIN, M. and MAJDAN, A.: Problems of plant nutrition and fertilizer use in Huleh muck soil, p. 249-252. In: *Transition from Extensive to Intensive Agriculture with Fertilizers. Proc. 7th Colloq. Intern. Potash Institute, Berne* (1969)
- GLADSTONES, J.S., LONERAGAN, J.E. and GOODCHILD, N.A.: Field responses to cobalt and molybdenum by different legume species with inferences on the role of cobalt in legume growth. *Austr. J. of Agric. Res.* 28, 619-628 (1977)
- GLASS, A.D.M. and DUNLOP, J.: The influence of potassium content on the kinetics of K⁺ influx into excised ryegrass and barley roots. *Planta* 141, 117-119 (1978)
- GLASS, A.D.M. and SIDDIQI, M.Y.: The control of nutrient uptake in relation to the inorganic composition of plants. In: *Adv. in Plant Nutrition* (P.B. TINKER and A. LAUCHLI, Eds.) p. 103-147. Praeger, New York 1984
- GLYNNE, M.D.: Effect of potash on powdery mildew in wheat. *Plant Path.* 8, 15-16 (1959)
- GODO, G.H. and REISENAUER, H.M.: Plant effects on soil manganese availability. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 44, 993-995 (1980)
- GORING, H. and BUI HUY THIEN: Influence of nutrient deficiency on prolins accumulation in the cytoplasm of *Zea mays* L. seedlings. *Biochem. Physiol. Pflanzen* 174, 9-16 (1979)
- GORLITZ, H.: (G) Effect of fertilizer application on properties of potato starch. In: *Mineralstoffversorgung von Pflanze und Tier*, S. 93-100, Tagungsberichte Nr. 85, Dt. Akad. d. Landw. Wiss. Berlin 1966
- GOLDBACH, H. and MICHAEL, G.: Absciscic acid content of barley grains during ripening as affected by temperature and variety. *Crop. Sci.* 16, 797-799 (1976)
- GOLDBACH, E., GOLDBACH, H., WAGNER, H. and MICHAEL, G.: Influence of N-deficiency on the absciscic acid content of sunflower plants. *Physiol. Plant.* 34, 138-140 (1975)
- GOLDSCHMIDT, V.M.: *Geochemistry*. Oxford Univ. Press (Clarendon), London and New York 1954
- GOLLMICK, F., NEUBERT, P. and VIELEMEYER, H.P.: (G) Possibilities and limitations of plant analysis in estimating the nutrient requirement of crops. *Fortschrittsberichte f. d. Landw. u. Nahrungsgüterwirtschaft* 8, H. 4 (1970), Dt. Akad. d. Land. Wiss. Berlin
- GOOR, B.J. VAN, and WIERSMA, D.: Redistribution of potassium, calcium, magnesium and manganese in the plant. *Physiol. Plant.* 31, 163-168 (1974)
- GORDON, W.R., SCHWEMMER, S.S. and HILLMAN, W.S.: Nickel and the metabolism of urea by *Lemna paucicostata*. *Hegelm.* 6746. *Planta* 140, 265-268 (1978)
- GOSS, R.L.: The effects of potassium on disease resistance, p. 221-241. In: *The Role of Potassium in Agriculture*, Madison, USA. 1968.
- GOSWAMI, A.K. and WILLCOX, J.S.: Effect of applying increasing levels of nitrogen to ryegrass. I. Composition of various nitrogenous fractions and free amino acid. *J. Sci. Food Agric.* 20, 592-595 (1969)
- GOUY, G.: (G) quoted from D. KORTUM: *Textbook of Electrochemistry*, p. 345. Verl. Chemie, Weinheim 1957
- GRAFF, O. and KUHN, H.: (G) Influence of the earthworm *Lumbricus terrestris* L. on the yield and nutrient effect of a straw application. *Landw. Forsch.* 30, 86-93 (1977)
- GRAHAM, E.R. and FOX, R.L.: Tropical soil potassium as related to labile pool and calcium exchange equilibria. *Soil Sci. Soc. Am.* 35, 318-322 (1971)
- GRAHAM, E.R. and KAMPBELL, D.H.: Soil potassium availability and reserve as related to the isotopic pool and calcium exchange equilibria. *Soil Sci.* 106, 101-106 (1968)
- GRAHAM, E.R. and LOPEZ, P.L.: Freezing and thawing as a factor in the release and fixation of soil potassium as demonstrated by isotopic exchange and calcium equilibria. *Soil Sci.* 108, 143-147 (1969)
- GRAHAM, J.H., LEONARD, R.T. and MENGE, J.A.: Membrane mediated decrease in root exudation responsible for phosphorus inhibition of vesicular-arbuscular mycorrhiza formation. *Plant Physiol.* 68, 548-552 (1981)
- GRAHAM, R.D. The distribution of copper and soluble carbohydrates in wheat plants grown at high and low levels of copper supply. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 143, 161-169 (1980)

- GRAHAM, R.D.: Absorption of copper by plant roots. In: Copper in Soils and Plants (J.F.LONERAGAN, A.D. ROBSON and R.D. GRAHAM, Eds.) p. 141-160. Academic Press, 1981
- GRAUPE, B.: (G) Molybdenum metabolism of ruminants, p. 309-317. In: Mineralstoffversorgung von Pflanze und Tier, Tagungsberichte Nr. 85, Dt. Akad. d. Landw. Wiss., Berlin 1966.
- GRAVEN, E.H., ATTOE, O.J. and SMITH, D.: Effect of liming and flooding on manganese toxicity in alfalfa. Soil Sci. Soc. Amer. Proc. 29, 702-706 (1965)
- GREEN, J.F. and MUIR, R.M.: The effect of potassium on cotyledon expansion induced by cytokinins. Plant Physiol. 43, 213-218 (1978)
- GREEN, J.: The effect of potassium and calcium on cotyledon expansion and ethylene evolution induced by cytokinins. Physiol. Plant. 57, 57-61 (1983)
- GREENWAY, H. and MUNNS, R.: Mechanism of salt tolerance in non halophytes. Ann. Rev. Plant. Physiol. 31, 149-190 (1980)
- GREENWAY, H. and PITMAN, M.G.: Potassium retranslocation in seedling of *Hordeum vulgare*. Aust J. biol. Sci. 18, 235-247 (1965)
- GREENWOOD, D.J.: Studies on the distribution of oxygen around the roots of mustard seedlings (*Sinapis alba* L.). New Phytol. 70, 97-101 (1971)
- GREENWOOD, D.J.: Fertilizer food production: world scene. Fertilizer Research 2, 31-51 (1981)
- GREENWOOD, D.J., D.J., CLEAVER, I.J. and TURNER, M.K.: Fertilizer requirements of vegetable crops. p. 4-30. The Fertilizer Soc., London 1974
- GREENWOOD, D.J., D.J., CLEAVER, T.J., TURNER, M.K., HUNT, J., NIENDORF, K.B. and LOQUENS, S.M.H.: Comparison of the effects of nitrogen fertilizer on the yield, nitrogen content and quality of 21 different vegetable and agriculture crops. J. agric. Sci. 95, 471-485 (1980)
- GRIMME, H.: (G) Adsorption of Mn, Co, Cu, and Zn to goethite in dilute solutions. Z. Pflanzenernahr. Bodenk. 12L. 58-65 (1968)
- GRIMME, H.: Aluminium induced magnesium deficiency in oats. Z. Pflanzenernahr. Bodenk. 146, 666-676 (1983)
- GRIMME, H., VON BRAUNSCHWEIG, L.C. and NEMETH, K.: (G) Potassium, calcium and magnesium interactions as related to cation uptake and yield. Landw. Forsch. 30/II. Sonderh., 93-100 (1974)
- GROSSE-BRAUCKMANN, E.: (G) Influence of N, CaO and P₂O₅ on SiO₂ uptake by cereals. Landw. Forsch. 9. 196-203 (1956)
- GRUNWALDT, H.S.: (G) Investigations into the sulphur content of soils in Schleswig-Holstein. Diss. Landw. Fakultät, Kiel 1969
- GUICKERT, A., BREISCH, H. and REISINGER, O.: (F) Interface soil-roots. I. Electron microscopic study on the relationship between mucilage, clay minerals and microorganisms. Soil Biol. Biochem. 7, 241-250 (1975)
- GUERRERO, M.G., VEGA, J.M. and LOSADA, M.: The assimilatory nitrate reducing system and its regulation. Ann. Rev. Plant Physiol. 32, 169-204 (1981)
- GUPTA, U.C.: Boron nutrition of crops. Adv. Agron. 3L 273-307 (1979)
- GUPTA, U.C. and CUTCLIFFE, J.A.: Effects of methods of boron application on leaf tissue concentration of boron and control of brown-heart in rutabaga. Can. J. Plant Sci. 58, 63-68 (1978)
- GUSTAFSON, F.G. and SCHLESSINGER, M.J.: Absorption of ⁶⁰Co by bean plants in the dark. Plant Physiol. 31. 316-318 (1956)
- GUTSTEIN, Y.: The uptake of nitrogen, potassium and sodium and their interrelated effects on yield and quality composition of sugar beet. Qualit. plant. materiae veg. 15, 1-28 (1967)
- HACKETT, C.: Ecological aspects of the nutrition of *Deschampsia flexuosa* (L.) Triu. I. The effect of aluminium, manganese and pH on germination. 3. Ecol. (Oxford) 52, 159-167 (1964)
- HADAS, A. and KAFKAFI, U.: Kinetics of the mineralization of reafom as influenced by temperature. Soil Sci. 118, 16-21 (1974)

- HAEDER, H.E.: (G) The influence of chloride nutrition in comparison with sulphate nutrition on assimilation and translocation of assimilates in potato plants. *Landw. Forsch.* 32/I. SH, 121-131 (1975)
- HAEDER, H.J.: Effect of potassium nutrition on sink intensity and duration. In: *Physiological Aspects of Crop Productivity*, p. 185-194 Ing. Potash Inst., Bern (1980)
- HAEDER, H.E. and BERINGER, H.: Influence of potassium nutrition and water stress on the content of abscisic acid in grains and flag leaves of wheat during grain development. 3. *Sci. Food Agric.* 32, 552-556 (1981)
- HAEDER, H. E., BERINGER, H. and MENGEL, K.: (G) Redistribution of ^{14}C into the grains of two spring-wheat cultivars. *Z. P-anzenernahr. Bodenk.* 140, 409-419 (1977)
- HAEDER, H.E. and MENGEL, K.: (G) The absorption of potassium and sodium in dependence on the nitrogen nutrition level of the plant. *Landw. Forsch.* 23/I. Sonderb., 53-60 (1969)
- HAEDER, H.E., MENGEL, K. and FORSTER, H.: The effect of potassium on translocation of photosynthates and yield pattern of potato plants. *J. Sci. Fd Agric.* 24, 1479-1487 (1973)
- HAEHNEL, W.: Photosynthetic electron transport in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 35, 659-693 (1984)
- HAGEMANN, O. and MULLER, S.: (G) Investigations into the effect of pH on the recovery of fertilizer phosphate and on the metabolization of soil phosphates. *Arch. Acker-u. Pflanzenbau u. Bodenk.* 20, 805-815 (1976)
- HAGER, A., MENZEL, H. and KRAUSS, A.: (G) Experiments and hypothesis of the primary effect of auxins on expansion growth. *Plant* 100, 47-75 (1971)
- HAIDER, K. and FAROOQ-E-AZAM, (G) Turnover of ^{14}C labelled plant material in soils in the presence of ^{15}N ammonium. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 146, 151-159 (1983)
- HAGSTROM, G.R. and BERGER, K.C.: Molybdenum deficiencies of Wisconsin soils. *Soil Sci.* 99, 52-56 (1965)
- HAI, TANG VAN, and LAUDELOUT, H.: (F) Absorption of phosphate by rice roots. *Ann. Physiol. veg.* 8, 13.24 (1966)
- HAK, T.A.: Diseases of wheat, barley and rice and their control. 1. *FAO/SIDE Seminar for plant scientists from Africa and near East*, Cairo 1973, p. 542-549. *FAO*, Rome 1974
- HALE, M.G. and MOORE, L.D.: Factors affecting root exudation II: 1970-1978. *Adv. Agron.* 31, 93-124 (1979)
- HALL, D.A.: The influence of varied calcium nutrition on the growth and ionic composition of plants. *Ph.D. Thesis. University of leeds* 1971.
- HALL, D.O.: Solar energy and biology for fuel food and fibre. *TIBS* 2, 99-101 (1977)
- HALL, D.O., CAMMARCK, R. and RAO, K.K.: Role for ferredoxins in the origin of life and biological evolution. *Nature* 233, 136-138 (1971)
- HALL, S.M. and BAKER, D.A.: The chemical composition of *Ricinus* phloem exudate. *Plant* 106, 131-140 (1972)
- HALLSWORTH, E.G., WILSON, S.B. and ADAMS, W.A.: Effect of cobalt on the non nodulated legume. *Nature* 205, 307 (1965)
- HALLSWORTH, E.G., WILSON, S.B. and GREENWOOD, E.A.N.: Copper and cobalt in nitrogen fixation. *Nature* 187, 79-80 (1960)
- HAMISSA, M.R.: Fertilizer requirement for broadbeans and lentils. *First FAO/SIDA Seminar for Plant Scientists from Africa and Near East*, Cairo 1973, p. 410-416. *FAO*, Rome 1974
- HAMMOND, L.L., CHIEN, S.H. and POLO, J.R.: Phosphorus availability from partial acidulation of two phosphate rocks. *Fertilizer Research* L 37-49 (1980)
- HANDRECK, K.A. and RICEMAN, D.S.: Cobalt distribution in several pasture species grown in culture solutions. *Aust. J. Agri. Res.* 20, 213-226 (1969)
- HANKS, R.J. and RASMUSSEN, V.P.: Predicting crop production as related to plant water stress. *Adv. Agron.* 35, 193-215 (1982)
- HANOTIAUX, G.: (F) Soil sampling for chemical analysis. *Bull. Rech. Agron. de Gembloux, N.S.1, Nr. 3* (1966)
- HANSON, A.D. and HITZ, W.D.: Metabolic response of mesophytes to plant water deficits. *Ann. REV. Plant Physiol.* 33, 163.203 (1982)

- HANSON, A.D. and WYSE, R.: Biosynthesis, translocation of betaine in sugar beet and its progenitors in relation to salinity. *Plant Physiol.* 70, 1191-1198 (1982)
- HANSON, H.B.: The functions of calcium in plant nutrition. *Ad. in Plant Nutrition* 1, 149-208 (1984)
- HANSON, J. B. and BONNER, J.: The relationship between salt and water uptake in Jerusalem artichoke tuber tissue. *Ann. J. Bot.* 4L 702-710 (1954)
- HAQ, A.U. and MILLER, M.H.: Prediction of available soil Zn, Cu and Mn using chemical extractants, *Agron. J.* 64, 779-782 (1972)
- HARLEY, J.L.: *Mycorrhiza*. Oxford University Press 1971
- HARMSSEN, G.W.: (G) What does the content of soluble nitrogen in the soil mean? *Z. Pflanzenernahr. Dung. Bodenk.* 84, 98-102 (1959)
- HARRIS, P. and JAMES, A.T.: Effect of low temperature on fatty acid biosynthesis in seeds. *Biochem. Biophys. Acta* 187, 13-18 (1969)
- HARRISON, M.A. and WALTON, D.C.: Absciscic and acid in water stressed bean leaves. *Plant Physiol.* 56, 250-254 (1975)
- HARTT, C.E.: Effect of potassium deficiency upon translocation of ^{14}C in attached blades and entire plants of sugarcane. *Plant Physiol.* 44, 1461-1469 (1969)
- HARTT, C.E.: Effect of potassium deficiency upon translocation of ^{14}C in detached blades of sugarcane. *Plant Physiol.* 45, 183-187 (1970)
- HARTT, C.E.: Translocation in carbon-14 in sugarcane plants supplied with or deprived of phosphorus. *Plant Physiol.* 49, 569-571 (1972)
- HAUCK, R.D.: Quantitative estimates of nitrogen-cycle-processes: Concepts and review. In: *Nitrogen-15 in Soil Plant Studies*, p. 65-80. IAEA, Vienna 1971.
- HAUTER, R. and STEFFENS, D.: (G) Influence of mineral and symbiotic nitrogen nutrition on proton release of roots, phosphorus uptake and root development of red clover. *Z. Pflanzenernahr. Bodenk.* 148, 633-646 (1985)
- HAY, R.K.M.: The temperature of the soil under a barley crop. *J. Soil Sci.* 27, 121-128 (1976)
- HAYMAN, D.S.: *Mycorrhiza and crop production*. *Nature* 287, 487-488 (1980)
- HAYNES, R.J. Competitive aspects of the grass-legume association. *adv. Agron.* 33, 227-261 (1980)
- HAYNES, R.J.: Effects of liming on phosphate availability in acid soils. *Plant and Soil* 68, 289-308 (1982)
- HAYNES, R.J.: Effect of lime silicate, find phosphate applications on the concentrations of extractable aluminium and phosphate in a spodosol. *Soil Sci.* 138, 8-14 (1984)
- HAYNES, R.J. and GOH, K.M.: Ammonium and nitrate nutrition of plants. *Biol. Rev.* 53, 465-510 (1978)
- HEATHCOTE, R.C.: (G) Fertilization with potassium in the Savanna zone of Nigeria. *Potash Review*, Subject 16, 57th suite (1972)
- HEATHRLY, L.G. and RUSSELL, W.J.: Effect of soil water potential of two soils on soybean emergence. *Agron. J.* 71, 980-982 (1979)
- HEBER, U. and HELDT, H.W.: The chloroplast envelope: Structure, function, and role in leaf metabolism. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 32, 139-168 (1981)
- HEBER, U. and KIRK, M.R., GIMMLER, H. and SCHÄFER, G.: Uptake and reduction of glycerate by isolated chloroplasts. *Planta* 120, 32-46 (1974)
- HEBER, U. and PURCZELD, P.: Substrate and product fluxes across the chloroplast envelope during bicarbonate and nitrite reduction. *Proc. 4th Int. Congr. on Photosynthesis*, p. 107-118 (1977)
- HECHT-BUCHHOLZ, C. and FOY, C.D.: Effect of aluminium toxicity on root morphology of barley. *Plant and Soil* 63, 93-95 (1981)
- HECHT-BUCHHOLZ, CH., MIX, G. and MARSCHNER, H.: Effect of NaCl on mineral content and fine structure of cells in plants with different salt tolerance. In: *Plant Analysis and Fertilizer Problems* (J. WEHRMANN, ed.) p. 147-156. German Soc. Plant Nutrition, Hannover 1974

- HADLEY, M.J., NYE, P.H. and WHITE, R.E.: Plant-induced changes in the rhizosphere of rape (*Brassica napus* vat. Emerald) seedlings. IV The effects of rhizosphere phosphorus status on the pH, phosphatase activity and depletion of soil phosphorus fractions in the rhizosphere and on the cation-anion balance in the plants. *New Phytologist* 95, 69-82 (1983)
- HADLEY, M.J., WHITE, R.E. and NYE, P.H.: Plant-induced changes in the rhizosphere of rape (*Brassica napus* var. Emerald) seedlings. III Changes in L. value, soil phosphate fractions and phosphatase activity. *New Phytol.* 9L 45-56 (1982)
- HEHL, G. and MENGEL, K.: (G) The effect of varied applications of potassium and nitrogen on the carbohydrate content of several forage crops. *Landw. Forsch.* 27/II. Sonderh., 117-129 (1972)
- HEILENZ, S.: (G) Investigations into the lead content of plants on sites with heavy traffic. *Landw. Forsch.* 25/I. Sonderh., 73-78 (1970)
- HELAL, H.M. and MENGEL, K.: Nitrogen metabolism of young barley plants as affected by NaCl- salinity and potassium *Plant and Soil* 5L 457-462 (1979)
- HELAL, H.M. and MENGEL, K.: Interaction between light intensity and NaCl salinity and their effects on growth, CO₂ assimilation, and photosynthetic conversion in young broad beans. *Plant Physiol.* 67, 999-1002 (1981)
- HELAL, H.M. and SAUERBECK, D.R.: Influence of roots on C and P metabolism in soil. *Plant and Soil* 76, 175-182 (1984)
- HELDT, H.W., J.A. CHONG, C., MARONDE, D., HERALDO, A., STANKOVICH, Z.S., WALKER, D.A., KRAMINER, A., KIRK, M.R. and HEBER, U.: Role of orthophosphate and other factors in the regulation of starch formation in leaves and isolated chloroplasts. *Plant Physiol.* 59, 1146-1155 (1977)
- HENCKEL, P.A. and SOLOVYOV, V.A.: Accumulation and distribution on sodium and potassium in pumpkin plants as a result of substrate salinization by sodium chloride and sodium sulphate. *Fiziol. Rastenij* 15, 521-529 (1968)
- HENDERSON, G.S. and STONE, E.L. jr.: Interactions of phosphorus availability, mycorrhiza and soil fumigation on coniferous seedlings. *Proc. Soil Sci. Soc. Am.* 34, 314-318 (1970)
- HENDRICKS, L., CLAASEN, N. and JUNGK, A.: (G) Phosphate depletion at the soil-root interface and the phosphate uptake of maize and rape. *Z. Pflanzenernihr. Bodenk.* 144, 486-499 (1981)
- HENDRICKSON, L.L., WALSH, L.M. and KEENEY, D.R.: Effectiveness of nitrapyrin in controlling nitrification of fall and spring applied anhydrous ammonia. *Agron. J.* 70, 704-708 (1978a)
- HENDRICKSON, L.L., KEENEY, D.R., WALSH, L.M. and LIEGEL, E.A.: Evaluation of nitrapyrin as a means of improving N efficiency in irrigated sands. *Agron. J.* 70, 699-704 (1978b)
- HENDRIK, J.E.: The effect of pH on the uptake and accumulation of phosphate and sulfate ions by bean plants. *Amer. J. Bot.* 54, 560-564 (1967)
- HENKENS, C.H.: (G) General lines for the application of trace elements in Holland. *Landw. Forsch.* 18, 108-116 (1965)
- HENNING, S.J.: Aluminium toxicity in the primary meristem of wheat roots. Ph.D. Thesis. Oregon State Univ. Corvallis, Oregon, USA 1975
- HENTSCHEL, G.: The uptake of ¹⁵N-labelled urea by bush beans. In: E.A. KIRKBY: Nitrogen Nutrition of the Plant, p. 30-34. University of Leeds, Agricultural Chemistry Symposium 1970
- HEPLER, P.K. and WAYNE, R.O.: Calcium and plant development. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 36, 397-439 (1985)}
- HERRMANN, B.: (G) Fatty acid composition of the crude fat fraction of winter rape seed as influenced by nitrogen fertilization. *Arch. Acker- und Pflanzenbau und Bodenk.* 2L 141-148 (1977)
- HERZOG, H. and GEISLER, G.: (G) Effect of cytokinin application on assimilate storage and endogenous cytokinin activity in the caryopsis of two spring wheat cultivars. *Z. Acker- und Pflanzenbau* 144, 230-242 (1977)
- HESSE, P.R.: A Textbook of Soil Chemical Analysis, John Murray London 1971
- HEWITT, E.J.: Relation of manganese and other metal toxicities to the iron status of plants. *Nature* 161, 489-490 (1948)

- HEWITT, E.J.: Metal interrelationship in plant nutrition. *J. Exper. Bot.* 4, 59-64 (1953)
- HEWITT, E.J.: Essential nutrient elements for plant, p. 137-360. In: *Plant Physiology*, Vol III, Inorganic Nutrition of Plant. Academic Press 1963
- HEWITT, E.J.: Physiological and biochemical factors which control the assimilation for inorganic nitrogen supplies by plants, p. 78-103. In: E.A. KIRKBY: *Nitrogen Nutrition of the Plant*, The University Leeds 1970
- HEWITT, E.J.: Assimilatory nitrate-nitrite reduction. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 26, 73-100 (1975)
- HEWITT, E.J. and AGARWALA, S.C.: Reduction of triphenyltetrazolium chloride by plant tissue and its relation to the molybdenum status. *Nature* 169, 545-546 (1952)
- HEWITT, E.J., BOLLE-JONES, E.W. and MILES, P.: The production of copper, zinc and molybdenum deficiencies in crop plants grown in sand culture with special reference to some effects of water supply and seed reserves. *Plant and Soil* 5, 205-222 (1954)
- HEWITT, E.J. and GUNDRY, C.S.: The molybdenum requirement of plants in relation to nitrogen supply. *J. Hort. Sci.* 45, 351-358 (1970)
- HEWITT, E.J. and SMITH, T.A.: *Plant Mineral Nutrition*. English Univ. Press London 1975
- HIATT, A.J.: Reactions in vitro of enzymes involved in CO₂ fixation accompanying salt uptake by barley roots. *Z. Pflanzenphysiol.* 56, 233-245 (1967)
- HIGINBOTHAM, N.: The mineral absorption process in plants. *The Botanical Review* 99, 15-69 (1973)
- HIGNETT, T.P.: Liquid fertilizer production and distribution. UNO, Second Interregional Fertilizer Symposium, Kiev. Ukraine, 1971; New Delhi, India, 1971
- HILDEBRANDT, E.A.: (G) Uptake and degradation of nitrosamines in sunflower seedlings. *Landw. Forsch. Sonderh.* 36, 187-195 (1979)
- HILL, J.M.: The changes with age in the distribution of copper and some copper containing oxidase in red clover (*Trifolium pratense* L. cv Dorset Marlgass). *J. Exp. Bot.* 24, 525-536 (1973)
- HINGSTON, F.J., POSNER, A.M. and QUIRK, J.P.: Anion adsorption by goethite and gibbsite. I. The role of the proton in determining adsorption envelopes. *J. Soil Sci.* 23, 177-193 (1972)
- HINGSTON, F.J., POSNER, A.M. and QUIRK, J.P.: Anion adsorption by goethite and gibbsite. II. Desorption of anions by hydrous oxide surfaces. *J. Soil Sci.* 25, 16-26 (1974)
- HIPP, B.W. and THOMAS, G.W.: method for predicting potassium uptake by grain sorghum. *Agron. J.* 60, 467-469 (1968)
- HIRSCH, A., PENGELLY, W.L. and TORREY, J.G.: Endogenous IAA levels in boron-deficient and control root tips of sunflower. *Bot. Gaz.* 143, 15-19 (1982)
- HOAGLAND, D.R.: lectures on the inorganic nutrition of plants, p. 48-71. *Chronica Botanica Company*, Waltham, Mass. USA. 1948.
- HODGES, T.K.: Ion absorption by plant roots. *Advances in Agronomy* 25, 163-207 (1973)
- HODGES, T.K.; LEONARD, R.T.; BRACKER, C.E. and KEENAN, T.W.: Purification of an ion stimulated adenosine triphosphatase from plant roots: association with plasma membranes. *Proc. nat. Acad. Sci. USA* 69, 3307-3311 (1972).
- HODGSON, J.E.; LINDSAY, W.L. and TRIERWEILER, J.F.: Micronutrient cation complexing in soil solution. If. Complexing of zinc and copper in displacing solution from calcareous soils. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* 30, 723-726 (1966).
- HÖFNER, W.; FEUCHT, D. and SCHMITZ, M.: (G) Modification of morphological and physiological yield formation factors in wheat by N-fertilization and growth regulator application. *Br. Deutsch. Bot. Ges.* 97, 139-150 (1984)
- HOLDER, C.B. and BROWN, K.W.: The relationship between oxygen and water uptake by roots of intact bean plants. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 44, 21-25 (1980)
- HOLFORD, I.C.R.: Effects of phosphate buffer capacity of soil on the phosphate requirements of plants. *Plant and Soil* 45, 433-444 (1976)

- HOLFORD, I.C.R. and MATT-NELLY, G.E.G.: Phosphate sorption by jurassic eolitic limestones *Geoderma* 13, 257-264 (1975)
- HOLLIDAY, R.: Effects of fertilizers upon potato yields and quality. In: J.D. IwNs and F.L. MILTHORPE: *The Growth of the Potato*, p. 248-264. Butterworths, London 1963
- HOLLIDAY, R.: The efficiency of solar energy conversion by the whole crop. In: DUCKHAM, A.N., JONES, J.G.W. and ROBERTS, E.H.: *Food Production and Consumption*. p. 127-146. North Holland Publishing Company, Amsterdam, Oxford 1976
- HOMMA, Y. and HIRATA, H.: Kinetics of cadmium and zinc absorption by rice seedling roots. *Soil Sci. Plant Nutr.* 30, 527-532 (1984)
- HONERT, TH. VAN DEN: Water transport in plants as a catenary process. *Disc. Faraday Soc.* 3, 146-153 (1948)
- HOOGERKAMP, M.: Ley, periodically resseeded grassland or permanent grassland. *Agric. Res. Rep.* 812, 5-35 (1974)
- HOOKE, A.L.: Plant nutrients on stalk rot and lodging. *Better Crops with Food* 50, 6-9 (1966)
- HOOKE, M.L.; SANDER, D.H.; PETERSON, G.A. and DAIGGER, L.A.: Gaseous N losses from winter wheat. *Agron. J.* 72, 789-792 (1980)
- HOPKINS, H.T.: Absorption of ionic species of orthophosphate by barley roots: effects of 2,4-dinitrophenol and oxygen tension. *Plant Physiol.* 31, 155-161 (1956)
- HOPKINS, H.T., SPECHT, A.W. and HENDRICKS, S.B.: Growth and nutrient accumulation as controlled by oxygen supply to plant roots. *Plant Physiol.* 25, 193-208 (1950)
- HORST, W.J. and MARSCHNER, H.: Effect of silicon in manganese supply on uptake and translocation of calcium in bean plants (*Phaseolus vulgaris* L.). *Z. Pflanzenphysiol.* 87, 137-148 (1978a)
- HORTS, W.J. and MARSCHNER, H.: Effect of silicon in manganese tolerance of bean plants (*Phaseolus vulgaris* L.). *Plant and Soil* 50, 287-303 (1978b)
- HORST, W.J., WAGNER, A. and MARSCHNER, H.: Mucilage protects root meristems from aluminium injury. *Z. Pflanzenphysiol.* 105, 435-444 (1982)
- HOSSNER, L.R.; FREEOUF, J.A. and FOLSOM, B.L.: Solution phosphorus concentration and growth of rice (*Oryza sativa* L.) in flooded soils. *Proc. Soil Sci. Soc. Amer.* 37, 405-408 (1973)
- HSIAO, S.J.C.: Life history and iodine nutrition of the marine brown alga *Petalonia fasciata* (O.F. Müll.) Kuntze. *Can. J. Bot.* 47, 1611-1616 (1969)
- HSIAO, T.C.: Rapid changes in levels of polyribosomes in *Zea mays* in response to water stress. *Plant Physiol.* 46, 282-285 (1970)
- HSIAO, T.C.: Plant responses to water stress. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 24, 519-570 (1973)
- HSIAO, T.C.; ACEVEDO, E.; FERERES, E. and HENDERSON, D.W.: Water stress, growth and osmotic adjustment. *Phil. Trans. Royal Soc. London* 273, 479-500 (1976)
- HUBER, D.M.; WARREN, H.L.; NELSON, D.W. and TSAI, C. Y.: Nitrification inhibitors - new tools for food production. *Bio Science* 27, 523-529 (1977)
- HUBER, D.M.; WARREN, H.L.; NELSON, D.W. and TSAI, C. Y. and SHANER, G.E.: Response of winter wheat to inhibiting nitrification of fall-applied nitrogen. *Agron. J.* 72, 632-637 (1980)
- HUETTLE, R.F.J.: Decline of Norway Spruce (*Picea abies* Karst.) and Silver Fir (*Abies alba* Mill.) stands in the Southwest of West Germany from the viewpoint of forest nutrition, p. 16-22, IUFRO, Intern Symposium 'Human Impacts on Forests', Strasbourg, France, Sept. 1984
- HUFFMAN, E.W.D. and ALLAWAY, W.H.: Growth of plants in solution culture containing low levels of chromium. *Plant Physiol.* 52, 72-75 (1973)
- HUGHES, J.C. and SWAIN, T.: After-cooking blackening in potatoes. 11. Core experiments. *J. Sci. Fd Agric.* 13, 229-236 (1962)

- HULPOI, N., PICU, I. and TIANU, A.: (Ru) Researches concerning the application of fertilizers to irrigated field crops. Probleme Agricole Nr. 8, August 1971, Ministerul Agriculturii, Industriei Ailmentare, Silviculturii Si Apeor, Rumania.
- HUMBLE, G.D. and HSIAO, T.C.: Specific requirement of potassium for light-activated opening of stomata in epidermal strips. Plant Physiol. 44, 230-234 (1969)
- HUMBLE, G.D. and HSIAO, T.C.: Light-dependent influx and efflux of guard cell potassium during stomatal opening and closing. Plant Physiol. Suppl. 44, Nr 97, p. 21 (1969)
- HUMBLE, G.D. and HSIAO, T.C.: Light-dependent influx and efflux of guard cell potassium during stomatal opening and closing. Plant Physiol. 46, 483-487 (1970)
- HUMBLE, G.D. and RASCHKE, K.: Stomatal opening quantitatively related to potassium transport. Plant Physiol. 48, 447-453 (1971)
- HUNDT, I.; SCHILLING, G.; FISCHER, F. and BERGMANN, W.: (g) Investigations on the influence of the micronutrient boron on nucleic acid metabolism. Thae-Arch. 14:725-737 (1970)
- HUNTER, T.G. and VERGNANO, O.: Trace element toxicities in oats. Ann. App. Biol. 40, 761-777 (1953)
- HUPPERT, V. and BUCHNER, A.: (G) Recent experimental results on the effect of several N forms with particular regard to environmental conditions. Z. Pflanzenernähr. Düng. Bodenk. 60, 62-92 (1953)
- HURD-KARRER, A.M.: Comparative fluorine uptake by plants in limed and unlimed soil. Soil Sci. 70, 153-159 (1950)
- HUTCHIN, M.E. and VAUGHAN, B.E.: Relation between simultaneous Ca and Sr transport rates in isolated segments of vetch, barley and pine roots. Plant Physiol. 43, 1913-1918 (1968)
- HUTCHINSON, T.C.: Lime-chlorosis as a factor in seedling establishment on calcareous soils. I. A comparative study of species from acidic and calcareous soils in their susceptibility to limechlorosis. New Phytol. 66, 697-705 (1967)
- HYDE, B.B.; HODGE, A.J.; KAHN, A. and BIRNSTIEL, M.L.: Studies in phytoferritin. I. Identification and localization. J. Ultrastruc. Res. 9, 248-258 (1963)
- HYLTON, L.L.; ULRICH, A. and CORNELIUS, D.R.: Potassium and sodium interrelations in growth and mineral content of Italian ryegrass. Agron. J. 59, 311-314 (1967)
- ILJIN, W.S.: Metabolism of plants affected with lime-induced chlorosis (calciase). Plant and Soil 3, 239-256 and 339-351 (1951)
- ISERMANN, K.: (G) The effect of adsorption processes in the xylem on the calcium distribution in higher plants. Z. Planzenernähr. Bodenk. 126, 191-203 (1970)
- ISRAEL, D.W. and JACKSON, W.A.: The influence of nitrogen nutrition on ion uptake and transportation by leguminous plants. In: Mineral Nutrition of Legumes in Tropical and Subtropical Soils (C.S. ANDREW and E.J. KAMPRATH, Eds.) p. 113-128 CSIRO, Australia 1978
- ITAL, C.; RICHMOND A. and VAADIA, Y.: The role of root cytokinins during water and salinity stress. Israel. J. Bot. 17, 187-195 (1968)
- ITOH, S. and BARBER, S.A.: Phosphorus uptake by six plant species as related to root hairs. Agron. J. 75, 457-461 (1983)
- IVANOV, S.: (G) The climatic zones of the earth and the chemical activities of plants. In: ABDERHALDEN: Fortschr. d. naturwiss. Forsch N.E. Heft 5, S. 1, Berlin u. Wien 1929
- JACKSON, B.L.J. and DURING, C.: Studies of slowly available potassium in soils of New Zealand. I. Effects of leaching, temperature and potassium depletion on the equilibrium concentration of potassium in solution. Plant and Soil 51, 197-204 (1979)
- JACKSON, M.L.: Soil Chemical Analysis, Contable 1958
- JACKSON, M.L.: Aluminium bonding in soils: A unifying principle in soil science. Soil Sci. Soc. Amer. Proc. 27, 1-10 (1963)

- JACKSON, C. DENCH, J.; MOORE, A.L.; HALLIWELL, B.; FOYER, C.H. and HALL, D.O.: Subcellular localisation and identification of superoxide dismutase in the leaves of higher plants. *EuE J. Biochem.* 91, 339-344 (1978)
- JACKSON, P.C. and HAGEN, C.E.: Products of orthophosphate absorption by barley roots. *Plant Physiol.* 35, 326-332 (1960)
- JACKSON, W.A. and VOLK, R.J.: Role of potassium in photosynthesis. In: *The role of Potassium in Agriculture*. (V. J. KILMER, S.E. YOUNTS and N.C. BRADY, eds.) p. 109-145. Am. Soc. Agron. Madison, USA 1968
- JACKSON, W.A. and VOLK, R.J.: Photorespiration. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 21, 385-432 (1970)
- JACOB, A. and V. UEXKÜLL, H.: *Fertilizer use, nutrition and manuring of tropical crops*. 3rd ed. Verlagsges. f. Ackerbau, Hannover 1963
- JACOBSON, B.S.; FONG, F. and HEATH, R.L.: Carbonic anhydrase of spinach. Studies on its location, inhibition and physiological function. *Plant Physiol.* 55, 468-474 (1975)
- JACOBSON, J.A.; OVERSTREET, L.; KING, R. and HANDLEY, H.M.: A study of potassium absorption by barley roots. *Plant Physiol.* 25, 639-647 (1950)
- JACOBSON, L.; MOORE, D.P. and HANNAPEL, R.J.: Role of calcium in- absorption of monovalent cations. *Plant Physiol.* 35, 352-358 (1960)
- JACOBSON, L. and OERTLY, J.J.: The relation between iron and chlorophyll contents in chlorotic sunflower leaves. *Plant Physiol.* 3/, 199-204 (1956)
- JACOBY, B.; ABAS, S. and STEINITZ, B.: Rubidium and potassium absorption by bean-leaf slices compared to sodium absorption. *Physiol. Plant.* 28, 209-214 (1973)
- JAGENDORF, A.T.: Photophosphorylation. In: *Photosynthesis I*, *Encycl. Plant Physiol. New Series*, Vol. 5 (A. TREBST and M. ARNON, eds.) p. 307-337. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New York 1977
- JAHN-DEESBACH, W. and MAY, H.: (G) The effect of variety and additional late nitrogen application on the thiamin (vitamin B1) content of the total wheat grain, various flour types, and secondary milling products, *Z. Acker- u. Pflanzenbau* 135, 1-18 (1972)
- JAHN-DEESBACH, W. and WEIPERT, D.: (G) Investigations into the influence of nitrogen application on the yield and technological properties of wheat. *Landw. Forsch.* 18, 132-145 (1965)
- JAMES, D.W., JACKSON, T.L. and HARWARD, M.E.: Effects of molybdenum content of alfalfa grown in acid soil. *Soil Sci.* 105, 397-402 (1968)
- JAMES, D.W., WEAVER, W.H. and REEDER, R.L.: Chloride uptake by potatoes and the effects of potassium, chloride, nitrogen and phosphorus fertilization. *Soil Sci.* 109, 48-52 (1970)
- JASPER, D.A., ROBSON, A.D. and ABBOTT, L.K.: Phosphorus and the formation of vesiculararbuscular mycorrhizas. *Soil Biol. Biochem.* 11, 501-505 (1979)
- JAUREGUI, M.A. and REISENAUER, H.M.: Dissolution of oxides of manganese and iron by root exudate components. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 46, 314-317 (1982)
- JENKINSON, D.S., NOWAKOWSKI, T.Z. and MITCHELL, J.D.D.: Growth and uptake of nitrogen by wheat and ryegrass in fumigated and irradiated soil. *Plant and Soil* 36, 149-158 (1972)
- JENNER, C.F.: The conversion of sucrose to starch in developing fruits. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 93, 289-298 (1980)
- JENNER, C.F. and RATHJEN, A.J.: Factors regulating the accumulation of starch in ripening wheat grain. *Aust. J. Plant Physiol.* 2, 311-322 (1975)
- JENNINGS, D.H.: The effects of sodium chloride on higher plants. *Biol. Rev.* 51, 453-486 (1976)
- JENNY, H. and OVERSTREET, R.: Contact effects between plant roots and soil colloids. *Proc. Nat. Sci.* 24, 384-392 (1938)
- JESCHKE, W.D.: (G) Cyclic and non cyclic photophosphorylation as energy source for the light dependent chloride uptake of *Elodea*. *Plant* 73, 61-174 (1967)
- JEWELL, A.W.; ALLOWAY, B.J. and MURRAY, B.G.: The effects of copper deficiency on pollen formation and yield in cereals. *J. Sci. Food Agric.* 36, 537-538 (1985)

- JEWER, P.C.; INCOLL, L.D. and SHAW, J.: The role of exogenous polyamines in regulating movement of stomata in isolated epidermis of *Argemone* mutant of *Pisum sativum* (L). Plant (in press 1987)
- JOHM, H.J.: Accumulation and distribution of molybdenum in the cotton plant. Plant Physiol. 28, 275-280 (1953)
- JOHNSON, A.D. and SIMONS, J.G.: Diagnostic indices of zinc deficiency in tropical legumes. J. Plant Nutr. 1, 123-149 (1979)
- JOHNSON, C.M.: Molybdenum, p. 286-301. In: Diagnostic Criteria for Plants and Soils, ed. Chapman, 1966
- JOHNSON, C.M.; STOUT, P.R.; BROYER, T.C. and CARLTON, A.B.: Comparative chlorine requirements of different plant species. Plant and Soil 8, 337-353 (1957)
- JOHNSON, D.L. and ALBERT, L.S.: Effect of selected nitrogen bases and boron on the ribonucleic acid content, elongation and visible deficiency symptoms in tomato root tips. Plant Physiol. 42, 1307-1309 (1967)
- JONES, J.B. jr.: Distribution of 15 elements in corn leaves. Commun Soil Sci. Plant Anal. L. 27-34 (1970)
- JONES, L.H.P.: Effect of liming a neutral soil on the cycle of manganese. Plant and Soil 8, 315-327 (1957)
- JONES, L.H.P. and HANDRECK, K.A.: Studies of silica in the oat plant. III. Uptake of silica from soils by the plant. Plant and Soil 23, 79-96 (1965)
- JONES, L.H.P. and HANDRECK, K.A.: Silica in soils, plants and animals. Adv. in Agronomy 19, 107-149 (1967)
- JONES, L.H.P.; HARTLEY, R.D. and JARVIS, S.C.: Mineral content of forage plants in relation to nutritional quality-silicon. Ann. Rep. of Grassland Res. Inst. p. 25-26 (1978)
- JONES, R.L.; HINESLY, T.D.; ZIEGLER, E.L. and TYLER, J.J.: Cadmium and zinc contents of corn leaf on grain produced by sludge amended soil. J. Environ. Qual. 4, 509-514 (1975)
- JONES, U.S. and SUAREZ, E.L.: Impact of atmospheric sulfur deposition, environmental impact and health effects. (D.S.SHRINER et al., Eds.) p. 377-396. Ann Arbor Science, Ann Arbor, Mich. USA 1980
- JUDEL, G.K.: (G) Fixation and mobilization of boron in soils with high B contents toxic to crops. Landw. Forsch. Sonderh 34/11, 103-108 (1977)
- JUDEL, G.K. and STELTE, W. (G) Pot experiments with vegetables studying lead uptake from soil. Z. Pflanzenernähr. Bodenk 140, 421-429 (1977)
- JUNG, J. and DRESSEL, J.: (G) Behaviour of magnesium in soil and plants studies in a lysimeter experiments lasting 10 years Z. Acker- u Pflanzbau 130, 122-135 (1969)
- JUNG, J.; KOCH, H.; RIEBER, N. and WÜRZER, B.: (G) Growth regulating action of triazoline and aziridine derivatives of norborneno-diazetidine. Z. Acker- und Pflanzenbau 149, 128-136 (1980)
- JUNGK, A.: (G) Effect of ammonium and nitrate nitrogen on the cation-anion balance in plants and its relationship to the yield. Landw. Forsch., Sonderh. 21, 50-63 (1967)
- JUNGK, A.: (G) Content of minerals and water in dependence on the development of plants. Z. Pflanzenernähr Bodenk. 125, 119-129 (1970)
- JURINAK, J.J. and INOUE, T.S.: Some aspects of zinc and copper phosphate formation in aqueous systems. Soil Sci. Amer. Proc. 26, 144-147 (1962)
- JYUNG, W.H.; EHMAN, A.; SCHLENDER, K.K. and SCALA, J.: Zinc nutrition and starch metabolism in *Phaseolus vulgaris* L. Plant Physiol. 55, 414-420 (1975)
- KAILA, A.: Potassium status in different particle size fractions of some Finnish soils. J. Sci. Agric. Soc. Finland 39, 45-56 (1967)
- KALLSEN, C.E.; SAMMIS, T.W. and GREGORY, E.J.: Nitrogen and yield as related to water use of spring barley. Agron. J. 76, 59-64 (1984)
- KANDLER, O.: (G) On the question of aerobic fermentation in root meristems. Plant 51, 544-546 (1958)
- KANG, B.T. and FOX, R.L.: A methodology for evaluating the manganese tolerance of cowpea (*Vigna unguiculata*) and some preliminary results, of field trials. Field Crops Res. 3, 199-210 (1980)
- KANWAR, J.S. and SHAH SINGH, S.: Boron in normal and saline-alkali soils of the irrigated areas of the Punjab. Soil Sci. 92, 207-211 (1961)

- KARLEN, D.L.; ARNY, D.C. and WALSH, L.M.: Incidence of chocolate spot (*Pseudomonas syringae*), Northern corn leaf blight (*Helminthosporium turcicum*) and lodging of corn as influenced by soil fertility. *Comm. in: Soil Science and Plant Analysis* 4, 359-368 (1973)
- KATZNELSON, H.: The rhizosphere effect of mangels on certain groups of microorganisms. *Soil Sci.* 62, 343-354 (1946)
- KAWAI, K.: The relationship of phosphorus adsorption to amorphous aluminium for characterizing andosols. *Soil Sci.* 129, 186-190 (1980)
- KEENEY, D.R.: Protein and amino acid composition of maize grain as influenced by variety and fertility. *J. Sci. Fd Agric.* 21, 182-184 (1970)
- KEERTHISINGHE, G., MENGEL, K. and DEDATTA, S. K.: The release of nonexchangeable ammonium (^{15}N labelled) in wetland rice soils. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 48, 291-294 (1984)
- KELLER, P. and DEUEL, H.: (G) Cation exchange equilibrium with dead plant roots. *Trans. Comm. II and IV. Int. Soc. Sci.*, Vol. II, p. 164-168, Hamburg 1958, Verlag Chemie, Weinheim/Bergstr. 1958
- KELLEY, P.M. and IZAWA, S.: The role of chloride ion in photosystem III. Effects of chloride on photosystem II electron transport and hydroxylamine inhibition. *Biochim. Biophys. Acta* 502, 198-210 (1978)
- KELLY, G. J., LATZKO, E. and GIBBS, M.: Regulatory aspects of photosynthetic carbon metabolism. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 27, 181-205 (1976)
- KEMMLER, G.: (G) Fertilizer application to modern rice- and wheat cultivars in developing countries, p. 545-563. In: *Proc. VIIth Fertilizer World Congress, Vienna 1972*
- KEMP, A.: The effects of K and N dressings on the mineral supply of grazing animals. Potassium and Systems of Grassland Farming. The Potassium Institute, Ltd., 1971, *Proc. 1st Colloq. Potass. Inst. Ltd.*, p. 1-14 (1971)
- KEMP, A., DEIJES, W.B., HEMKES, O.J. and VAN ES, A. J. H.: Hypomagnesaemia in milking cows: intake and utilization of magnesium from herbage by lactating cows. *Neth. J. agric. Sci.* 9, 134-149 (1961)
- KEREN, R., BINGHAM, E. T. and RHOADES, J. D.: Plant uptake of boron as affected by boron distribution between liquid and solid phases in soil. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 48, 297-302 (1985)
- KEREN, R., GAST, R. G. and BAR YOSEF, B.: pH-dependent boron adsorption by Na-montmorillonite. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 45, 45-48 (1981)
- KEYS, A.J., BIRD, I.F., CORNELIUS, M.J., LEA, P.J., WALLSGROVE, R.M. and MIFLIN, B.J.: Photorespiratory nitrogen cycle. *Nature* 275, 741-743 (1978)
- KHAN, A.A. and SAGAR, G. R.: Translocation in tomato: The distribution of the products of photosynthesis of the leaves of a tomato plant during the phase of food production. *Hort. Res.* 7, 60-69 (1967)
- KHASAWNEH, F. E. and DOLL, E. C.: The use of phosphate rock for direct applications to soils. *Adv. Agron.* 30, 159-206 (1978)
- KICK, K.: (G) On the nutrient content of Egyptian soils with particular reference to the micronutrients Cu, Zn and B, Z. *Pflanzenernahr. Dang. Bodenk.* 100, 102-114 (1963)
- KILBOURN, B.T., DUNITZ, J.D., PLODA, L. A. R. and SIMON, W.: Structure of the K^+ complex with nonactin, a macrocyclic antibiotic possessing highly specific K^+ transport properties. *J. Mol. Biol.* 30, 559-563 (1967)
- KIMBALL, B.A.: Carbon dioxide and agricultural yield: An assemblage and analysis of 430 prior observations. *Agron. J.* 75, 779-788 (1983)
- KIRKBY, E. A.: Influence of ammonium and nitrate nutrition on the cation-anion balance and nitrogen and carbohydrate metabolism of white mustard plants grown in dilute nutrient solutions. *Soil Sci.* 105, 133-141 (1968)
- KIRKBY, E.A.: Ion uptake and ionic balance in plants in relation to the form of nitrogen nutrition. In: I.H. RORISON: *Ecological Aspects of the Mineral Nutrition of Plants*, p. 215-235. British Ecological Society, Symposium No. 9 (1969)
- KIRKBY, E.A.: Recycling of potassium in plants considered in relation to ion uptake and organic acid accumulation. In: *Plant Analysis and Fertilizer Problems*, Vol. 2, p. 557-568. *Proc. 7th Intern. Colloq. Hanover 1974*

- KIRKBY, E.A.: Maximizing calcium uptake. *Comm. Soil Sci Plant Anal.* 10, 89-113 (1979)
- KIRKBY, E.A.: Plant growth in relation to nitrogen supply. In: CLARKE, F. E. and ROSSWALL, T. eds. *Terrestrial Nitrogen Cycles, Processes, Ecosystem Strategies and Management Impacts*, p. 249-267, *Ecol Bull Stockholm* 33 (1981)
- KIRKBY, E. A. and ARMSTRONG, M, J.: Nitrate uptake by roots as regulated by nitrate assimilation in the shoot of castor oil plants. *Plant Physiol.* 65, 286-290 (1980)
- KIRKBY, E.A., ARMSTRONG, M.J. and LEGGETT, J.E.: Potassium recirculation in tomato plants in relation to potassium supply. *J. Plant Nutr.* 3, 955-966 (1981)
- KIRKBY, E.A. and HUGHES, A.D.: Some aspects of ammonium and nitrate nutrition in plant metabolism, p. 69-77. In: E.A.
- KIRKBY: *Nitrogen Nutrition of the Plant*, Univ. of Leeds 1970
- KIRKBY, E.A. and KNIGHT, A. H.: The influence of the level of nitrate nutrition on ion uptake and assimilation, organic acid accumulation and cation-anion balance in whole tomato plants. *Plant Physiol.* 60, 349-353 (1977)
- KIRKBY, E.A. and MENGEL, K.: Ionic balance in different tissues of the tomato plant in relation to nitrate, urea or ammonium nutrition. *Plant Physiol.* 42, 6-14 (1967)
- KIRKBY, E.A. and MENGEL, K.: Preliminary observations on the effect of urea nutrition on the growth and nitrogen metabolism of sunflower plants. In: E. A. and K-RKBY: *Nitrogen Nutrition of the Plant*, p. 35-38. The University of Leeds 1970
- KIRKBY, E.A. and MENGEL, K.: The role of magnesium in plant nutrition. *Z. Pflanzenernahr. Bodenk. H.* 2, 209-222 (1976)
- KJELLERUP, V. and DAM KOFOED, A.: Nitrogen fertilization in leaching of plant nutrients from soil. Lysimeter experiments with ^{15}N . *Tidsskr. Planteavl.* 87, 1-22 (1983)
- KLAPP, E.: (G) *Textbook of Husbandry and Crop. Science.* 3rd. ed., p. 63, P.-Parey-Verlag Berlin 1951
- KLEE, C. B., CROUCH, T. H. and RICHMAN, P. G.: Calmodulin. *Ann. Rev. Biochem.* 49, 489-515 (1980)
- KLEPPER, L. and HAGEMAN, R. H.: The occurrence of nitrate reductase in apple leaves. *Plant Physiol.* 44, 110-114 (1969)
- KLIEWER, M. and EVANS, H.J.: Cobamide coenzyme contents of soybean nodules and nitrogen fixing bacteria in relation to physiological conditions. *Plant Physiol.* 38, 99-104 (1963)
- KLIEWER, W.M.: Influence of environment on metabolism of organic acids and carbohydrates in *Vitis vinifera*. I. Temperature. *Plant Physiol.* 39, 869-880 (1964)
- KNAUER, N. and SIMON, C.: (G) The effect of nitrogen application on the yield and on the content of nitrate, minerals and oxalic acid in spinach. *Z. Acker- u. Pflanzenbau* 128, 197-220 (1968)
- KNIGHT, A. H. and CROOKE, W. M.: Interaction between nickel and calcium in plants. *Nature* 178, 220 (1956)
- KNIGHT, A. H., CROOKE, W. M. and BURRIDGE, T.C.: Cation exchange capacity, chemical composition and the balance of carboxylic acids in the floral parts of various plant species. *Ann. Bot.* 37, 159-166 (1973)
- KOBLET, W.: (G) Translocation of assimilates in grapes and the effect of the leaf area on the yield and the quality of grapes. *Die Weinwissenschaft* 24, 277-319 (1969)
- KOCH, K.: (G) Culm stability and lodging susceptibility of cereals supplied with chlorocholinechloride (CCC). Diss. Justus-Liebig-Universität Giessen 1968
- KOCH, K. and MENGEL, K.: The influence of potassium nutritional status on the absorption and incorporation of nitrate nitrogen. In: *Plant Analysis and Fertilizer Problems*, Vol. I, p. 209-218. *Proc. 7th Intern. Colloq. Hanover* 1974
- KOCH, K. and MENGEL, K.: The effect of K on N utilization by spring wheat during grain formation. *Agron. J.* 69, 477-480 (1977)

- KÖHN, W.: (G) Effect of long term tillage-fertilization and rotation measurements on chemical and physical properties and on the yield level of a loamy sand soil. Part 2. Long term changes in yield and investigations on yield components of cereals. Bayerisch. Landw. Jahrbuch Heft 4, 419-442 (1976)
- KÖTTGEN, P.: (G) Determination of easily soluble nutrients released by electrical current, a means of estimation of the fertility status of agricultural soils. Z. Planzenernähr. Bodenk. 29A, 275-290 (1933)
- KOLENBRANDER, G.J.: Does leaching of fertilizers affect the quality of ground water at the waterworks? Stikstof 15, 8-15 (1972)
- KOLESCH, H., OKTAY, M. and HÖFNER, W.: Effect of iron chlorosis-inducing factors on the pH of the cytoplasm of sunflower (*Helianthus annuus*). Plant and Soil 82, 215-221 (1984)
- KOMOR, E. and TANNER, W.: Can energy generated by sugar efflux be used for ATP synthesis in *Chlorella*. Nature 248, 511-512 (1974)
- KONZAK, C. F., POLLE, E. and KITTRICK, J.A.: Screening several crops for aluminium tolerance. In: M. J. WRIGHT, ed. Plant Adaption to Mineral Stress in Problem Soils p. 311-327 Cornell University 1976
- KOONTZ, H.V. and FOOTE, R.E.: Transpiration and calcium deposition by unifoliate leaves of *Phaseolus vulgaris* differing in maturity. Physiol. Plant. 19, 313-321 (1966)
- KORENSKY, F. and NEUBERG, J.: Autumn application of anhydrous ammonia for spring cultures in Czechoslovakia. Rostlinna Vgropa 14, 803-814 (1968)
- KOVANCI, I., HAKERLERLER, H. and HÖFNER, W.: (G) Cause of iron chlorosis in mandarins (*Citrus reticulata* blanco) in the Aegean area. Plant and Soil 50, 193-205 (1978)
- KOWALENKO, C.G. and CAMERON, D.R.: Nitrogen transformations in soil-plant systems in three years of field experiments using tracer and non-tracer methods on an ammonium-fixing soil. Can. J. Soil Sci. 58, 195-208 (1977)
- KOZMA, P.: Control of the Nutrition of the Cultivated Plants. 3rd International Colloqu. on the Control of Plant Nutrition, Vol. I and II, Akademiai Kiado, Budapest (1975)
- KRAMER, D., RÖMHELD, V., LANDSBERG, E. and MARSCHNER, H.: Induction of transfer-cell formation by iron deficiency in the root epidermis of *Helianthus annuus* L. Planta, 147, 335-339 (1980) KRAMER, P. J.: Water relations of plant cells and tissues. Ann. Rev. Plant Physiol. 6, 253-272 (1955) KRAUSE, W.: (G) Flora and vegetation on serpentine sites of the Balkans. Z. Pflanzenernähr. Bodenk. 99, 97-107 (1962)
- KRAUSE, W.: (G) Soils and plant Communities. In: Encyclopedia of Plant Physiology. W. Ruhland ed. Springer-Verlag, Berlin, Vol. 4, 807-850 (1958)
- KRAUSS, A.: Influence of nitrogen nutrition on tuber initiation of potatoes. In: Physiological Aspects of Crop Productivity, p. 175-184 Int. Potash Inst., Bern (1980)
- KRAUSS, A. and MARSCHNER, H.: (G) Influence of nitrogen nutrition of potatoes on tuber induction and tuber growth rate. Z. Planzenernähr. Bodenk. 128, 153-168 (1971)
- KRAUSS, A. and MARSCHNER, H.: (G) Influence of nitrogen nutrition and application of growth regulators on tuber initiation in potato plants. Z. Planzenernähr. Bodenk. Heft 2, 143-155 (1976)
- KRENZER, E. G., MOSS, D. N. and CROOKSTON, R. K.: Carbon dioxide compensation points of flowering plants. Plant Physiol. 56, 194-206 (1975)
- KRISHNAKUMARI, M., KHERA, M. S. and GOSH, A. B.: Studies on potassium release in an inceptisol soil (Holambi Series) at the minimum level of exchangeable potassium. Plant and Soil 79, 3-10 (1984)
- KRÜGER, W.: The influence of fertilizers on fungal disease of maize. In: Fertilizer Use and Plant Health, p. 145-156. Int. Potash Inst., Bern (1976)
- KUBOTA, J. and ALLAWAY, W.H.: Geographic distribution of trace element problems, p. 525-554. In: Micronutrients in Agriculture, ed. by J. J. MORTVEDT, P.M. GIORDANO and W.L. LINDSAY. Soil Sci. Soc. America, Madison/USA 1972

- KUCEY, R. M. N. and BOLE, J. B.: Availability of phosphorus from 17 rock phosphates in moderately and weakly acidic soils as determined by ^{32}P dilution, A-value and total P uptake methods. *Soil Sci.* 138, 180-188 (1984)
- KÜHN, H.: (G) Possibilities for the enrichment of vegetables with micronutrients by fertilizer application. *Landw. Forsch.*, 16 Sonderh., 112-120 (1962)
- KÜHN, H., HÖFNER, and LINSER, H.: (G) Increased shortening of cereal plants by combined application of growth regulators (CCC, Ethephon, Ancymidol). *Landw. Forsch. Sonderh.* 35, 271-276 (1978)
- KÜHN, H. and SCHAUMLOFFEL, E.: (G) The effect of high copper application on the growth of cereals. *Landw. Forsch.* 14, 82-98 (1961)
- KÜHN, H., SCHUSTER, W. and LINSER, H.: (G) Marked reduction in culm length of winter rye by combined application of CCC and ethephon under field conditions. *Z. Acker- u. Pflanzenbau* 145, 22-30 (1977)
- KUHLMANN, H. and WEHRMANN, J.: (G) Testing different methods of soil analysis for their applicability for the determination of K fertilizer requirement of loess soils. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 147, 334-348 (1984)
- KUNTZE, H. and BARTELS, R.: (G) Nutrient status and yield production on peat grassland. *Landw., Forsch. Sonderh.* 31/I, 208-219 (1975)
- KURSANOV, A. L.: Transport of assimilates and sugar storage in sugar beet. *Z. Zuckerind.* 24, 478-487 (1974)
- KURSANOV, A. L. and VYSKREBENTZEVA, E.: (F) The role of potassium in plant metabolism and the biosynthesis of compounds important for the quality of agricultural products. In: *Potassium and the Quality of Agricultural Products. Proc.*, p. 401-420. 8th Congr. Intern. Potash Institute, Bern (1966)
- KÜRTEN, P.W.: (G) Fertilizer application for the production of wheat with high baking quality, p. 32-49. In: *Qualität im Getreidebau, Landw. Schriftenreihe Boden und Pflanze der RuhrStickstoff AG, Bochum N.º 11*, 1964
- KURVITS, A. and KIRKBY, E.A.: The uptake of nutrients by sunflower plants (*Helianthus annuus*) growing in a continuous flowing culture system supplied with nitrate or ammonium as nitrogen source. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 143, 140-149 (1980)
- KYLIN, A.: The uptake and metabolism of sulfate by deseeded wheat plants. *Physiol. Plant* 6, 775-795 (1953)
- KYLIN, A. and QUATRANO, R.S.: Metabolic and biochemical aspects on salt tolerance. In: A. POLJAKOFF-MAYBER and J. GALE: *Ecological Studies* 15, p. 147-167. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York 1975
- LABANAUSKAS, C. K.: Manganese, p. 264-285. In: H. D. CHAPMAN: *Diagnostic criteria for plant and soils.* University of California 1966
- LACHOVER, D. and ARNON, I.: (F) Observations on the relationship between heavy potassium deficiency and poor quality of several agricultural products of major crops. In: *Potassium and the Quality of Agricultural Products*, p. 439-464. *Proc. 8th Congr. Int. Potash Inst.*, Bern (1966)
- LAÜCHLI, A.: Translocation of inorganic solutes. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 23, 197-218 (1972)
- LAÜCHLI, A.: Function of the root in relation to the structural aspects and localization of ions. XII, Intern. Botanical Congr. Leningrad 1975
- LAÜCHLI, A., KRAMER, D., PITMAN, M.G. and LÜTTGE, U.: Ultrastructure of xylem parenchyma cells of barley roots in relation to ion transport to the xylem. *Planta* 119, 85-99 (1974)
- LAÜCHLI, A. and PFLÜGER, R.: Potassium transport through plant cell membranes and metabolic role of potassium in plants. In: *Potassium Research - Review and Trends*. p. 111-163. Potash Inst., Bern (1978)
- LAÜCHLI, A., SPURR, A. R. and EPSTEIN, E.: Lateral movement of ions into the xylem of corn roots. II. Evaluation of a stellar pump. *Plant Physiol.* 48, 118-224 (1971)
- LAG, J.: Relationships between the chemical composition of the precipitation and the contents of exchangeable ions in the humus layer of natural soils. *Acta Agric. Scand.* 18, 148-152 (1968)

- LAGERWERFF, J.V.: Lead, mercury and cadmium as environmental contaminants, p. 593-636. In: Micronutrients in Agriculture, ed. by J. J. MORTVEDT, P. M. GIORDANO, and W. L. LINDSAY, Soil Sci. Soc. America, Madison/USA 1972
- LAGERWERFF, J.V. and BOLT, G.H.: Theoretical and experimental analysis of Gapon's equation for ion exchange. *Soil Sci.* 87, 217-222 (1959)
- LAMBERS, H.: The physiological significance of cyanide-resistant respiration in higher plants. In: Energy Metabolism in Higher Plants in Different Environments (H. LAMBERS, Ed.) p. 113-128. PH.D. Thesis of the Rijks-Universiteit Groningen, Netherlands 1979
- LAMBERT, R.G. and LINCK, A.J.: Comparison of the uptake of P-32 and K-42 intact alfalfa and oat roots. *Plant Physiol.* 39, 920-924 (1964)
- LANDSBERG, E. Ch.: Organic acid synthesis and release of hydrogen ions in response to Fe deficiency stress of mono- and dicotyledonous plant species. *J. Plant Nutr.* 3, 579-591 (1981)
- LANG, A.: Turgor-regulated translocation. *Plant, Cell and Environment* 6, 683-689 (1983)
- LANGSTON, R.: Studies on marginal movement of cobalt-60 in cabbage. *Proc. Amer. Soc. hort. Sci.* 68, 366-369 (1956)
- LARCHER, W.: (G) The efficiency of CO₂ assimilation of higher plants under laboratory conditions and field conditions. *Festschrift f. Prof. Dr. O. Stocker, Stolzen/Weser* 1963
- LARSEN, S.: The use of 32p in studies on the uptake of phosphorus by plants. *Plant and Soil* 4, 1-10 (1952)
- LARSEN, S.: Isoionic exchange of phosphate in paddy soils. *Plant and Soil* 27, 401-407 (1967a)
- LARSEN, S.: Soil phosphorus. *Adv. in Agron.* 19, 131-206 (1967)
- LARSEN, S. and COOKE, J.J.: The influence of radioactive phosphate levels on the absorption of phosphate by plants and on the determination of labile soil phosphate. *Plant and Soil* 14, 43-48 (1961)
- LARSEN, S. and SUTTON, C. D.: The influence of soil volume on the adsorption of soil phosphorus by plants and on the determination of labile soil phosphorus. *Plant and Soil* 18, 77-84 (1963)
- LARSEN, S. and WIDDOWSON, A.E.: Chemical composition of soil solution. *J. Sci. Fd Agric.* 19, 693-695 (1968)
- LATHWELL, D.J. and PEECH, M.: Interpretation of chemical soil tests. Cornell Univ. Agric. Exp. Star., New York State College of Agriculture, Ithaca, New York, Bulletin 995, October 1964
- LATIMORE, M., GIDDENS, J. and ASHLEY, D.A.: Effect of ammonium and nitrate nitrogen upon photosynthate supply and nitrogen fixation by soybeans. *Crop Sci.* 17, 399-404 (1977)
- LAVES, D.: (G) Potassium transformation in soil. *Arch. Acker- u. Pflanzenbau u. Bodenk.* 22 (8), 521-528 (1978)
- LAVY, T. L. and BARBER, S.A.: Movement of molybdenum in the soil and its effect on availability to the plant. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* 28, 93-97 (1964)
- LEA, P.J. and MIFLIN, B.J.: Alternative route for nitrogen assimilation in higher plants. *Nature* 251, 614-616 (1974)
- LEACH, G.: Energy and Food Production. IPC Science and Technology Press, Guilford 1976
- LEE, C., MILLER, G.W. and WELKIE, G.W.: The effects of hydrogen fluoride and wounding on respiratory enzymes in soybean leaves. *Air Water Pollut. Int. J.* 10, 169-181 (1965)
- LEE, S.G. and ARNOFF, S.: Boron in plants: A biochemical role. *Science* 158, 798-799 (1967)
- LEGGETT, J.E. and EPSTEIN, E.: Kinetics of sulfate absorption by barley roots. *Plant Physiol.* 31, 222-226 (1956)
- LEGGETT, J.E. and GILBERT, W.A.: Magnesium uptake by soybeans. *Plant Physiol.* 44, 1182-1186 (1969)
- LEHMAN, W.F., RUTGER, J.N., ROBINSON, F.E. and KADDAH, M.: Value of rice characteristics in selection for resistance to salinity in an arid environment. *Agron. J.* 76, 366-370 (1984)
- LEHNINGER, A. L.: Biochemistry, the Molecular Basis of Cell Structure and Function. Worth Publishers, Inc., New York 1975

- LEIGH, R.A. and JOHNSTON, A. E.: Concentrations of potassium in the dry matter and tissue water of field grown barley and their relationship to grain yield. J. of Agric. Sci. Camb. 161. 675-685 (1983)
- LEMON, E. and HOUTTE, R. VAN: Ammonia exchange at the land surface. Agron. J. 72, 876-883 (1980)
- LENDZIAN, K. and BASSHAM, J. A.: NADPH/NADH ratios in photosynthesizing reconstituted chloroplasts. Biochim. Biophys. Acta 430, 478-489 (1976)
- LENKA D. and DASTANE, N.G.: Water management practises for rice. Ann. Rep. Chakuli Centre, Irri. Res. Scheme, Major River Valley Project Areas. ICAR, New Delhi 1970
- LEONARD, R.T. and HODGES, T.K.: Characterization of plasma membrane-associated adenosine triphosphatase activity of oat roots. Plant Physiol. 52, 6-12 (1973)
- LESSANI, H. and MARSCHNER, H.: Relation between salt tolerance and long distance transport of sodium and chloride in various crop species. Aust. J. Plant Physiol. 5, 27-37 (1978)
- LETEY, J., STOLZY, L. H., BLANK, G. B. and LUNT, O. R.: Effect of temperature on oxygen-diffusion rates and subsequent shoot growth, root growth and mineral content of two plant species. Soil Sci. 92, 314-321 (1961)
- LEWIS, D.A. and TATCHELL, J.A.: Energy in UK agriculture. J. Sci. Food Agric. 30, 449-457 (1979)
- LEWIS, D. G. and QUIRK, J.P.: Phosphate diffusion in soil and uptake by plants. III. P^{31} - movement and uptake by plants as indicated by P^{32} -autoradiography. Plant and Soil 26, 445-453 (1967)
- LEWIS, J. C. and POWERS, W. L.: Antagonistic action of chlorides on the toxicity of iodides to corn. Plant Physiol. 16, 393-398 (1941)
- LIEBIG, J.: (G) The Organic Chemistry and its Application on Agriculture and Physiology. p. 167 Verlag Viehweg, Braunschweig 1841
- LIN, C., MOTTO, H. L., DOUGLAS, L.A. and BUSSCHER, W. J.: Multifactor kinetics of phosphate reactions with minerals in acid soils: II Experimental curve fitting. Soil Sci. Soc. Am. J. 47, 1103-1109 (1983) LIN, W.: Inhibition of anion transport in corn root protoplasts. Plant Physiol. 68, 435-438 (1981)
- LINDSAY, W.L.: Zinc in soils and plant nutrition. Adv. in Agron. 24, 147-186 (1972)
- LINDSAY, W. L.: Inorganic phase equilibria of micronutrients in soils, p. 41-57. In: Micronutrients in Agriculture, Soil Sci. Soc. America, Inc., Madison/USA 1972
- LINDSAY, W.L.: Role of chelation in micronutrient availability. In: E.W. CARSON: The Plant Root and Its Environment, p. 507-524. University Press of Virginia 1974
- LINDSAY, W. L., HODGSON, J. E and NORVELL, W. A.: The physiochemical equilibrium of metal chelates in soils and their influence on the availability of metal cations. Trans. Comm. II and IV. Int. Soc. Soil Sci. (Aberdeen 1966), p. 305-316 (1967)
- LINDSAY, W.L. and SCHWAB, A. P.: The chemistry of iron in soils and its availability to plants. J. Plant Nutrition 5, 821-840 (1982)
- LINDSTROM, E. S., NEWTON, J. W. and WILSON, P. W.: The relationship between photosynthesis and nitrogen fixation. Proc. Nat. Acad. Sci. US 38, 392-396 (1952)
- LINGLE, J. C., TIFFIN, L.O. and BROWN, J.C.: Iron-uptake transport of soybeans as influenced by other cations. Plant Physiol. 38, 71-76 (1963)
- LINSER, H. and HERWIG, K.: (G) Investigations into the relationship between nutrient uptake and the osmotic pressure of the outer solution. Protoplasma LVII. 588-600 (1963)
- LINSER, H. and HERWIG, K.: (G) Relationships between wind, transpiration and nutrient translocation in flax with particular regard to a varied water and potash application. Kali-Briefe, Fachgeb. 2, 2. Folge (1968)
- LINSER, H. and KÜHN, H.: (G) Levels and timing of chlorocholine chloride application to spring wheat, in order to shorten the length of the culm. Z. Pflanzenernähr. Dang. Bodenk. IOL 206-210 (1963)
- LINSER, H., KÜHN, H. and SCHLÖGL, G.: (G) A field technique for distinguishing between sulphur and nitrogen deficiency. p. 90-103 V. Simposio Internazionale di Agrochimica su 'Lo zolfo in agricoltura', Palermo 1964

- LINSER, H., MAYR, H. and BODO, G.: (G) Effect of chlorocholine chloride on spring wheat. *Bodenkultur* 12, 279-280 (1961)
- LISK, D.J.: Trace metals in soils, plants & animals. *Adv. in Agron.* 24, 261-325 (1972)
- LIU ZHI-YU and QIN SHENG-WU: The study of nitrogen distribution around rice rhizosphere. p. 511-546. *Proc. Sympos. of Paddy Soil*. Ed. Institute of Soil Science. Academia Sinica, Science Press, Beijing. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo 1981
- LOCHER, J.T. and BROUWER, R.: Preliminary data on the transport of water, potassium and nitrate in intact and bleeding maize plants. *Mededeling* 238 van het I. B. S. (Wageningen), p. 41-49 (1964)
- LODISH, H. F. and ROTHMAN, J. E.: The assembly of cell membranes *Sci. American* 240, 38-53 (1979)
- LOHNIS, M.P.: Effect of magnesium and calcium supply on the uptake of manganese by various crop plants. *Plant and Soil* 12, 339-376 (1960)
- LONERAGAN, J. F.: The availability and adsorption of trace elements in soil-plant systems and their relation to movement and concentrations of trace elements in plants. In: D. J. D. NICHOLAS and A. R. EGAN: *Trace Elements in Soil-Plant-Animal Systems*, p. 109-134. Academic Press London 1975
- LONERAGAN, J. F.: Distribution and Movement of copper in plants. In: *Copper in Soils and Plants* (J. E. LONERAGAN, A. D. ROBSON and R. D. GRAHAM, eds.) p. 165-188. Academic Press, London 1981
- LONERAGAN, J. F. and ASHER, C. J.: Response of plants to phosphate concentration in solution culture. II. Rate of phosphate absorption and its relation to growth. *Soil Sci.* 103, 311-318 (1967)
- LONERAGAN, J. F. and SNOWBALL, K.: Calcium requirements of plants. *Aust. J. agric. Res.* 20, 465-478 (1969)
- LOOMIS, R. S., WILLIAMS, W. A. and HALL, A. E.: Agricultural productivity. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 22, 431-463 (1971)
- LORENZ, H.: Nitrate ammonium and amino acids in bleeding sap of tomato plants in relation to the form and concentration of nitrogen in the medium. *Plant and Soil* 45, 169-176 (1976)
- LORIMER, G.H.: The carboxylation and oxygenation of ribulose 1,5-bisphosphate: The primary events in photosynthesis and photorespiration. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 32, 349-383 (1981)
- LOUÉ, A.: (F) Investigations into the potash nutrition and fertilization of grapes. *Experimentation et études agronomiques* (1968). Société Commerciale des Potasses d'Alsace, Services Agronomiques
- LOUÉ, A.: (F) Plant analysis for the estimation of nutrient requirement, especially the potash requirement of potatoes. In: *Le contrôle de l'alimentation des plantes cultivées* (PAL KOZMA, ed.) p. 265-282. Akademiai Kiado, Budapest 1975
- LOUÉ A.: (F) Average effect of potassium fertilization to arable crops in long term field trials. *Potash Review* (Berne) Subj. 16, Suite 79th No. 4 (1979)
- LOW, A. J. and ARMITAGE, E. R.: The composition of the leachate through cropped and uncropped soils in lysimeters compared with that of the rain. *Plant and Soil* 33, 393-411 (1970)
- LOWE, R.H. and EVANS, H.J.: Cobalt requirement for the growth of Rhizobia. *J. of Bacteriology* 83, 210- (1962)
- LOWTHER, W. L. and LONERAGAN, J. F.: Calcium and nodulation in subterranean clover (*Trifolium subterraneum* L.). *Plant Physiol.* 43, 1362-1366 (1968)
- LUCAS, R.E. and DAVIS, J.F.: Relationships between pH values of organic soils and availabilities of 12 plant nutrients. *Soil Sci.* 92, 177-182 (1961)
- LUCAS, R. E. and KNEZEK, B. D.: Climatic and soil conditions promoting micronutrient deficiencies in plants. In: *Micronutrients in Agriculture*, p. 265-288 (1972)
- LÜTTGE, U.: Import and export of mineral nutrients in plant roots. In: *Inorganic Plant Nutrition* (A. LÄUCHLI and R. L. BIELESKI, Eds.) p. 181-211. *Encycl. Plant Physiol. New Series* Vol. 15,4, Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo 1983

- LÜTTGE, U., CRAM, W. J. and LATIES, G. G.: The relationship of salt stimulated respiration to localized ion transport in carrot tissue. *Z. Pflanzenphysiol.* 64, 418-426 (1971)
- LÜTTGE, U. and HIGINBOTHAM, N.: *Transport in Plants*. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York 1979
- LÜTTGE, U., KLUGE, M. and BALL, E.: Effects of osmotic gradients on vacuolar malic acid storage. *Plant Physiol.* 56, 613-616 (1975)
- LUNDEGARDH, H.: (G) *Leaf analysis*. Verlag G. Fischer, Jena 1945
- MAAS, E. V.: Calcium uptake by excised maize roots and interactions with alkali cations. *Plant Physiol.* 44, 985-989 (1969)
- MAAS, E.V. and LEGGETT, J.E.: Uptake of ^{86}Rb and K by excised maize roots. *Plant Physiol.* 43, 2054-2056 (1968)
- MAAS, E. V., MOORE, D.P. and MASON, B.J.: Influence of calcium and magnesium on manganese absorption. *Plant Physiol.* 44, 796-800 (1969)
- MACDONALD, I. R., MACKLON, A. E. S. and MACLEOD, R. W. G.: Energy supply and light-enhanced chloride uptake in wheat laminae. *Plant Physiol.* 56, 699-702 (1975)
- MACHOLD, O.: (G) Effect of nutritional conditions on the status of iron in leaves, on the chlorophyll content, and on the activity of catalase and peroxidase. *Flora, Ab. A.* 159, 1-25 (1968)
- MACNOLLO, O. and SCNOLZ, G.: (G) Iron status and chlorophyll synthesis in higher plants. *Naturwiss.* 56, 447-452 (1969)
- MACHOLD, O. and STEPHAN, U. W.: The function of iron in porphyrin and chlorophyll biDsynthesis. *Phytochemistry* 8, 2189-2192 (1969)
- MACKLON, A. E. S. and DEKOCK, P.C.: Physiological gradients in the potato tuber. *Physiol. Plant* 20, 421-429 (1967)
- MACLEOD, L.B.: Effects of N, P, and K and their interactions on the yield and kernel weight of barley in hydroponic culture. *Agron. J.* 61, 26-29 (1969)
- MÄDER, M. and FÜSSL, R.: Role of peroxidase in lignification in tobacco cells. II Regulation by phenolic compounds. *Plant Physiol.* 70, 1132-1134 (1982)
- MAERTENS, M.C.: (F) Experimental investigation into the nutrition of maize with minerals and water. Comparison between the requirement of the plant and the uptake potential of the roots for nitrogen, phosphorus, and potassium. *C.R. Acad. Sc. (Paris)* 273, Serie D, 682-684 (1971)
- MAGISTAD, O.C., REITEMEIER, R. E and WILCOX, L.V.: Determination of soluble salts in soils. *Soil Sci.* 59, 65-75 (1945)
- MAHLER, R. L., HAMMEL J. E. and HARDER, R. W.: The influence of crop rotation and tillage methods on the distribution of extractable boron in Northern Idaho soils. *Soil Sci.* 139, 67-73 (1985)
- MAIZEL, J. V., BENSON, A. A. and TOLBERT, N.E.: Identification of phosphoryl choline as an important constituent of plant saps. *Plant Physiol.* 31, 407-408 (1956)
- MAJOR, D. J. and CHARNETSKI W.A.: Distribution of C-14 labelled assimilates in rape plants. *Crop Sci.* 16, 530-532 (1976)
- MAKMUR, A., GERLOFF, G.G. and GABELMAN, W.H.: Physiology and inheritance of efficiency in potassium utilization in tomatoes grown under potassium stress. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 103, (4), 545-549 (1978)
- MALAVOLTA, E., DANTAS, J.P., MORIAS, R.S. and NOGUEIRA, F.D.: Calcium problems in Latin America. *Comm. in Soil Sci. and Plant Anal.* 10, 29-40 (1979)
- MALEK, F. and BAKER, D. A.: Proton co-transport of sugars in phloem loading. *Planta* 135, 297-299 (1977)
- MALONE, C., KOEPPE, D.E. and MILLER, R.J.: Localization of lead accumulated in corn plants. *Plant Physiol.* 53, 388-394 (1974)
- MALOTH, S. and PRASAD, R.: Relative efficiency of rock phosphate and superphosphate for cowpea (*Vigna sinensis* Savi) fodder. *Plant and Soil* 45, 295-300 (1976)

- MANDAL, S.C.: Phosphorus management of our soils. Need for a more rational approach. 40th Sess. Indian Soc. of Soil Science, Bhubaneswar 1975
- MANSFIELD, T.A., WELLBURN, A.R. and MOREIRA, T. J. S.: Role of abscisic acid and famesol in alleviation of water stress. *Philos. Trans. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 284, 471-482 (1978)
- MARC, J. and PALMER, J. H.: Relationship between water potential and leaf inflorescence initiation in *Helianthus annuus*. *Physiol. Plant.* 36, 101-104 (1976)
- MARCELLE, R. and BODSON, M.: Greenback disease and mineral content of tomato fruit. *Journal of Plant Nutrition* 1 207-217 (1979)
- MARINOS, N.C.: Studies on submicroscopic aspects of mineral deficiencies. 1. Calcium deficiency in the shoot apex of barley. *Am. J. Bot.* 49, 834-849 (1962)
- MARMÉ, D.: Calcium transport and function. In: *Inorganic Plant Nutrition* (A. LXUCHLT and R. L. BIELESKI, eds.) p. 599-625 *Encycl. Plant Physiol. New Series Vol. 15B*, Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo 1983
- MARQUARD, R., KÜHN, H. and LINSE, H. (G) The effect of the sulphur nutrition on the synthesis of mustard oils. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 121, 221-230 (1968)
- MARRÉ, E.: Fusicoccin: a tool in plant physiology. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 30, 273-288 (1979)
- MARSCHNER, H.: Why can sodium replace potassium in plants? In: *Potassium in Biochemistry and Physiology*, p. 50-63. *Proc. 8th Colloq. Int. Potash Inst., Bern* (1971)
- MARSCHNER, H.: (G) Effect of O₂ supply of roots on mineral uptake and plant growth. In: *Pseudoglyc & Gley*, *Trans. Comm. V and VI of the Int. Soc. Soil Sci.*, 541-555 (1972)
- MARSCHNER, H.: Mechanisms of regulation of mineral nutrition in higher plants, p. 99-109. In: *Mechanisms of Regulation of Plant Growth*, ed. R.L. BIELESKI, A.R. FERGUSON and M.M. CRESSWELL. *Bulletin* 12, The Royal Society of New Zealand 1974
- MARSCHNER, H.: (G) Nutritional and yield physiological aspects of plant nutrition. *Angew. Botanik* 52, 71-87 (1978)
- MARSCHNER, H.: General Introduction to the Mineral Nutrition of Plants. In: LÄUCHLI, A. And BIELESKI, R.L. eds., *Encyclopedia of Plant Physiology, New Series Vol. 12, Inorganic Plant Nutrition*. Springer-Verlag, p. 5-60 (1983)
- MARSCHNER, H., HANDLEY, R. and OVERSTREET, R.: Potassium loss and changes in the fine structure of corn root tips induced by H-ion. *Plant Physiol.* 41, 1725-1735 (1966)
- MARSCHNER, H., KALISCH, K. and ROMERHELD, V.: Mechanism of iron uptake in different plant species. In: *Proc. 7th Int. Colloq. Plant Analysis and Fertilizer Problems*, p. 273-281. Hannover 1974
- MARSCHNER, H., KUIPER, P. J. C. and KYLIN, A.: Genotypic differences in the response of sugar beet plants to replacement of potassium by sodium. *Physiol. Plant.* 51, 239-244 (1981)
- MARSCHNER, H. and OSSENBERG-NEUHAUS, H.; (G) Effect of 2, 3, 5 tri iodobenzoic acid (TIBA) on calcium transport and cation exchange capacity in sunflowers. *Z. Pflanzenernähr. 85*, 29-44 (1977)
- MARSCHNER, H. and POSSINGHAM, J. V.: Effect of K⁺ and Na⁺ on growth of leaf discs of sugar beet and spinach. *Z. Pflanzenphysiol.* 75, 6-16 (1975)
- MARSCHNER, H. and RICHTER, CH.; (G) Calcium translocation in roots of maize and bean seedlings. *Plant and Soil* 40, 193-210 (1974)
- MARSCHNER, H. and SCHROPP, A.: (G) Comparative studies on the sensitivity of six rootstock varieties of grapevine to phosphate-induced Zn deficiency. *Vitis* 16, 79-88 (1977)
- MARTIN, H. W. and SPARKS, D. L.: Kinetics of nonexchangeable potassium release from two coastal plain soils. *Soil Sci. Soc. Am.* 3. 47, 883-887 (1983)
- MARTIN, J.P.: Bromine, p. 62-64. In: H.D. CnAX'MAN, *Diagnostic Criteria for Plants and Soils*. Univ. of California, Div. of Agric. Sciences 1966

- MARTIN, P.: Pathway of translocation of asN from labelled nitrate or ammonium in kidney bean plants. In: E. A. KIRKBY, Nitrogen Nutrition of the Plant, p. 104-112. The Univ. of Leeds, 1970
- MARTIN, W.E. and MATOCHA, J.E.: Plant analysis as an aid in the fertilization of forage crops, p. 393-426. In: Soil testing and Plant Analysis. Soil Soc. Amen Inc., Madison, USA 1973
- MARTINI, J. A. and MUTTERS, R. G.: Effect of liming and fertilization on sulfur availability, mobility, and uptake in cultivated soils of South Carolina. Soil Sci. 138, 403-410 (1984)
- MASSUMI, A.: (G) Investigations into the molybdenum status of plants and soils in Schleswig-Holstein. Diss. d. Landw. Fakultät d. Univ. Kiel 1967
- MATHUR, B.N., AGRAWAL, N.K. and SINGH, V.S.: Effect Of soil versus foliar application of urea on the yield of American cotton variety '320'. Indian J. agric. Sci. 38, 811-815 (1968)
- MATILE, P.: Biochemistry and functions of vacuoles. Ann. Rev. Plant Physiol. 29, 193-213 (1978)
- MATSUBAYASHI, M., ITO, R., NOMOTO, T., TAKASE, and YAMADA, N.: Some properties of paddy field soils. In: Theory and practice of fertilizer application, p. 183-227 (1963)
- MATSUMOTO, H. and MORIMURA, S.: Repressed template activity of chromatin of pea roots treated by aluminium. Plant Cell Physiol. 21, 951-959 (1980)
- MATSUMOTO, H. and YAMAHARA, T.: Repression of the K⁺ uptake and cation-stimulated ATPase activity associated with the plasma membrane-enriched fraction of cucumber roots due to Ca₂⁺ starvation. Plant and Cell Physiol. 25 (8), 1501-1511 (1984)
- MAYNARD, D.N.: Nutritional disorders of vegetable crops. A review. Journal of Plant Nutrition 1, 1-23 (1979)
- MAYNARD, D.N. and BARKER, A.V.: Studies in the tolerance of plants to ammonium nutrition. J. Amen Soc. Hort. Sci. 94, 235-239 (1969)
- MAYNARD, D.N. and BARKER, A.V.: Nitrate content of vegetable crops. Hortscience 7, 224-226 (1972)
- MAYNARD, D. N., BARKER, A. V., MINOTTI, P. L. and PECK, N. H.: Nitrate accumulation in vegetables. Adv. Agron. 28, 71-118 (1976)
- MCAULIFFE C. F., HALL, N. S., DEAN, L. A. and HENDRICKS, S. B.: Exchange reactions between phosphates and soils. Hydroxylic surfaces of soil minerals. Soil Sci. Soc. Amen Proc. 12, 119-123 (1947)
- MCEWEN, J. and JOHNSTON, A.E.: Factors affecting the production and composition of mixed grass/clover swards containing modern high-yielding clovers. In: Nutrient Balances and Fertilizer Needs in Temperate Agriculture, p. 41-55, Intern. Potash Institute Bern (1984)
- MCKENZIE, R.M.: Soil cobalt, p. 83-93. In: D. J. D. NICHOLAS and A. R. EGAN: Trace Elements in Soil-Plant-Animal Systems. Academic Press London 1975
- MCLACHLAN, K. D. and DE MARCO, D. G.: The influence of gypsum particle size on pasture response on a sulphur deficient soil. Aust. J. exp. Agric. Anim. Husbandry 8, 203-209 (1968)
- MCLAREN, R. G. and CRAWFORD, D. V.: Studies on soil copper 1. The fractionation of Cu in soils. J. Soil Sci. 24, 172-181 (1973)
- MCMICHAEL, B. L., JORDAN, W. R. and POWELL, R. D.: An effect of water stress of ethylene production by intact cotton petioles. Plant Physiol. 49, 658-660 (1972)
- MCNEAL, F. H., WATSON, C. A. and KITTMAS, H. A.: Effects of dates and rates of nitrogen fertilisation on the quality and field performance of five hard red spring wheat varieties. Agron. J. 55, 470-472 (1963)
- MEIRI, A., KAMBUROFF, J. and POLJAKOFF-MAYBER, A.: Response of bean plants to sodium chloride and sodium sulphate salinization. Ann. Bot. 35, 837-847 (1971)
- MEIRI A. and SHALHEVET, J.: Crop growth under saline conditions. Ecological Studies Vol, 5, p. 277-290. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New York 1973
- MENGEL, D. B. and BARBER, S.A.: Rate of nutrient uptake per unit of corn root under field conditions. Agron. J. 66, 399-402 (1974)
- MENGEL, K.: Ernährung und Stoffwechsel der Pflanze, 6th ed. Gustav Fischer Verlag, Jena, Stuttgart 1984

- MENGEL, K.: Potassium movement within plants and its importance in assimilate transport. In: Potassium in Agriculture (R. MuNsos, Ed.) p. 397-411, Am. Soc. Agronomy, Madison USA 1985
- MENGEL, K. and ARNEKE, W. W.: Effect of potassium on the water potential, the pressure potential, the osmotic potential and cell elongation in leaves of *Phaseolus vulgaris*. *Physiol. Plant.* 54, 402-408 (1982)
- MENGEL, K. and VON BRAUNSCHWEIG, L.C.: The effect of soil moisture upon the availability of potassium and its influence on the growth of young maize plants (*Zea mays* L.). *Soil Sci.* 134, 142-148 (1972)
- MENGEL, K., BREININGER, M. Th. and BÜBL, W.: Bicarbonate, the most important factor inducing iron chlorosis in vine grapes on calcareous soils. *Plant and Soil* 81, 333-344 (1984)
- MENGEL, K. and BÜBL, W.: (G) Distribution of iron in vine leaves with HCO_3^- induced chlorosis. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 146, 650-671 (1983)
- MENGEL, K. and BUSCH, R.: The importance of the potassium buffer power on the critical potassium level in soil. *Soil Sci.* 133, 27-32 (1982)
- MENGEL, K. and CASPER, H.: The effect of soil moisture on the availability of soil nitrate. *Pflanzenernähr. Bodenk.* 143, 617-626 (1980)
- MENGEL, K. and GEURTZEN, G.: Iron chlorosis on calcareous soils. Alkaline nutritional conditions as the cause for the chlorosis. *J. Plant Nutr.* 9, 161-173 (1986)
- MENGEL, K., GRIMME, H. and NEMETH, K.: (G) Potential and actual availability for plant nutrients in soils. *Landw. Forsch.* 23/I. Sonderh., 79-91 (1969)
- MENGEL, K. and HAEDER, H.E.: (G) Photosynthesis and translocation of photosynthates during grain filling in wheat supplied with different K levels. *Z. Acker- u. Pflanzenbau* 140, 206-213 (1974)
- MENGEL, K. and HAEDER, H.E.: The effect of potassium and light intensity on the grain yield production of spring wheat. 4th Int. Colloq. on the Control of Plant Nutrition, p. 463-475 (1976)
- MENGEL, K. and HAEDER, H.E.: Effect of potassium supply on the rate of phloem sap exudation and the composition of phloem sap of *Ricinus communis*. *Plant Physiol.* 59, 282-284 (1977)
- MENGEL, K., HAGHPARAST, M. R. and KOCH, K.: The effect of potassium on the fixation of molecular nitrogen by root nodules of *Vicia faba*. *Plant Physiol.* 54, 535-538 (1974)
- MENGEL, K. and HELAL, M.: (G) The influence of the exchangeable Ca^{2+} of young barley roots on the fluxes of K^+ and phosphate - an interpretation of the Viets effect. *Z. Pflanzenphysiol.* 57, 223-234 (1967)
- MENGEL, K. and HELAL, M.: The effect of increasing nitrogen supply on the composition of the soluble amino fraction and yield of spring wheat. In: E.A. KIRKBY: Nitrogen Nutrition of the Plant, p. 162-173. The University of Leeds 1970
- MENGEL, K. and MALISSIOVAS, N.: (G) Bicarbonate as inducing factor of iron chlorosis in vine (*Vitis vinifera*). *Vitis*, 20, 235-243 (1981)
- MENGEL, K. and MALISSIOVAS, N.: Light dependent proton excretion by roots of entire vine plants (*Vitis vinifera*). *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 145, 261-267 (1982)
- MENGEL, K. and PFLÜGER, R.: (G) The influence of several salts and several inhibitors on the root pressure of *Zea mays*. *Physiol. Plant.* 22, 840-849 (1969)
- MENGEL, K. and PFLÜGER, R.: The release of potassium and sodium from young excised roots of *Zea mays* under various efflux conditions. *Plant Physiol.* 49, 16-19 (1972)
- MENGEL, K., ROBIN, P. and SALSAC, L.: Nitrate reductase in shoots and roots of maize seedlings as affected by the form of nitrogen nutrition and the pH of the nutrient solution. *Plant Physiol.* 71, 618-622 (1983)
- MENGEL, K. and SCHERER, H. W.: Release of non exchangeable (fixed) soil NH_4^+ under field conditions during the growing season. *Soil Sci.*, 131, 226-232, (1981)
- MENGEL, K., SCHERER, H.W. and MALISSIOVAS, N.: (G) Chlorosis from the aspect of soil chemistry and vine nutrition. *Mitt. Klosterneuburg* 29, 151-156 (1979)
- MENGEL, K. and SCHUBERT, S.: Active extrusion of protons into deionized water by roots of intact maize plants. *Plant Physiol.* 79, 344-348 (1985)

- MENGEL, K., SEÇER, M. and KOCH, K.: Potassium on protein formation and amino acid turnover in developing wheat grain. *Agron. J.* 73, 74-78 (1981)
- MENGEL, K. and STEFFENS, D.: (G) Relationship between the cation/anion uptake and the release of protons by roots of red clover. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 145, 229-236 (1982)
- MENGEL, K. and STEFFENS, D.: Potassium uptake of rye-grass (*Lolium perenne*) and red clover (*Trifolium pratense*) as related to root parameters. *Biol. Fert. Soils* 1, 53-58 (1985)
- MENGEL, K. and VIRO, M.: Effect of potassium supply on the transport of photosynthates to the fruits of tomatoes (*Lycopersicon esculentum*). *Physiol. Plant* 30, 295-300 (1974)
- MENGEL, K. and VIRO, M.: The significance of plant energy status for the uptake and incorporation of NH₄-nitrogen by young rice plants. *Soil Sci. Plant Nutr.* 24, (3) 407-416 (1978)
- MENGEL, K., VIRO, M. and HEHL, G.: Effect of potassium on uptake and incorporation of ammonium-nitrogen of rice plants. *Plant and Soil* 44, 547-558 (1976)
- MENGEL, K. and WIECHENS, B.: (G) Importance of the non exchangeable soil K fraction on the yield production of rye-grass. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 142, 836-847 (1979)
- MENZEL, R. G. and HEALD, W. R.: Distribution of potassium, rubidium, cesium, calcium and strontium within plants grown in nutrient solutions. *Soil Sci.* 80, 289-293 (1955)
- MERCER, E. R. and RICHMOND, J. L.: Fate of nutrients in soil: Copper, p. 9. In: Letcombe Laboratory Annual Report (1970)
- MERTZ, E.T., BATES, L. S. and NELSON, O.E.: Mutant gene that changes protein composition and increases lysine content of maize endosperm. *Science* 145, 279-280 (1964)
- METTLER, I. J., MANDALA, S. and TAI, L.: Characterization of in vitro proton pumping by microsomal vesicles isolated from corn coleoptiles. *Plant Physiol.* 70, 1738-1742 (1982)
- MICHAEL, G.: (G) Phosphate fractions in oat grains and spinach related to a varied application of phosphorus. *Bodenk. u. Pflanzenernähr.* 14, 148-171 (1939)
- MICHAEL, G.: (G) Uptake and distribution of magnesium and its role in higher green plants. *Bodenk. und Pflanzenernähr.* 25, 65-120 (1941)
- MICHAEL, G.: (G) The selection potential of plants in mineral uptake. *Dr. Akad. d. Landw. Wiss.* VIII, Heft 4, Berlin 1959
- MICHAEL, G. and BERINGER, H.: The role of hormones in yield formation. In: *Physiological Aspects of Crop Productivity*, p. 85-116, 15th Colloq. Int. Potash Inst., Bern (1980)
- MICHAEL, G. and BLUME, B.: (G) The influence of a nitrogen application on the protein composition of barley grains. *Z. Pflanzenernähr. Dang. Bodenk.* 88, 237-250 (1960)
- MICHAEL, G. and MARSCHNER, H.: (G) Phosphate exchange at root surfaces. *Z. Bot.* 46, 37-52 (1958)
- MICHAEL, G., MARTIN, P. and OWASSIA, I.: The uptake of ammonium and nitrate from labelled ammonium nitrate in relation to the carbohydrate supply of the roots. In: E. A. KIRKBY: *Nitrogen Nutrition of the Plant*, Univ. of Leeds, p. 22-29 (1970)
- MICHAEL, G., SCHUMACHER, H. and MARSCHNER, H.: (G) Uptake of ammonium and nitrate nitrogen from labelled ammonium nitrate and their distribution in the plant. *Z. Pflanzenernähr. Dang. Bodenk.* 110, 225-238 (1965)
- MICHAEL, G., WILBERG, E. and KOUHSIAHI-TORK, K.: (G) Boron deficiency induced by high air humidity. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 122, 1-3 (1969)
- MIFLIN, B. J.: Potential for improvement of quantity and quality of plant proteins through scientific research. In: *Fertilizer Use and Protein Production*, p. 41-62. Intern. Potash Inst., Bern (1975)
- MIFLIN, B. J. and LEA, P. J.: Amino acid metabolism. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28, 299-329 (1977)
- MIKKELSEN, D.S., DEDATTA, S.K. and OBCEMEA, W.N.: Ammonia volatilization losses from flooded rice soils. *Soil Sci. Soc. Am.* 3. 42, 725-730 (1978)

- MILLER, F. P.: Fertilizers and our environment, p, 23-46. In: The Fertilizer Handbook. The Fertilizer Institute, Washington 1972
- MILLER, G. W., DENNEY, A., PUSHNIK, J. and MING-Ho Yu: The formation of delta-aminolevulinic acid a precursor of chlorophyll in barley and the role of iron. J. Plant Nutr. 5, 289-300 (1982)
- MILLER, J.E. and MILLER, G.W.: Effects of fluoride on mitochondrial activity in higher plants. Physiol Plant. 32, 115-121 (1974)
- MILLER, K.R.: (G) The photosynthesizing membrane. Spektrum d. Wissenschaft 12, 37-45 (1979)
- MILLER, L.P. and FLEMION, F.: The role of minerals on photochemistry. Phytochemistry, Van Nostrand Reinhold Co., Vol. III, 12-19 (1973)
- MITCHELL, E., AVIVI, Y. and FELDMAN, M.: Yield response of various wheat genotypes to inoculation with *Azospirillum brasilense*. Plant and Soil 80, 261-266 (1984)
- MILTHORPE, E. L. and MOORBY, J.: Vascular transport and its significance in plant growth. Ann. Rev. Plant Physiol. 20, 117-138 (1969)
- MINDERMAN, G. and LEEFLANG, K. W. F.: The amounts of drainage water and solutes from lysimeters planted with either oak, pine or natural dune vegetation, or without any vegetation cover. Plant and Soil 28, 61-80 (1968)
- MINER, G. S., LILLY, J. P. and TERRY, D.L.: Nitrogen release characteristics of isobutylidene diurea and its effectiveness as a source of N for flue-cured tobacco Agron. J. 70, 434-438 (1978)
- MINORSKY, P. V.: An heuristic hypothesis of chilling injury in plants: a role for calcium as the primary physiological transducer of injury. Plant, Cell and Environment 8, 75-94 (1985)
- MINOTTI, P.L., WILLIAMS, D. CRAIG and JACKSON, W.A.: Nitrate uptake by wheat as influenced by ammonium and other cations. Crop Sci. 9, 9-14 (1969)
- MISHRA, D. and KAR, M.: Nickel in plant growth and metabolism. Bot. Rev. 40, 395-452 (1974)
- MITCHELL, G. A., BINGHAM, E. T. and PAGE, A. L.: Yield and metal composition of lettuce and wheat grown on soils amended by sewage sludge enriched with cadmium, copper, nickel, and zinc. J. Environ. Qual. 7, 165-171 (1978)
- MITCHELL, H.H. and EDMAN, M.: Fluorine in soils, plants and animals. Soil Sci. 60, 81-90 (1945)
- MITCHELL, H. H., HAMILTON, T. S. and BEADLES, J. R.: The relationship between the protein content of corn and the nutritional value of the protein. J. Nutr. 48, 461-476 (1952)
- MITCHELL, P.: Coupling of phosphorylation to electron and hydrogen transfer by a chemiosmotic type of mechanism. Nature 191, 144-148 (1961)
- MITCHELL, P.: Chemiosmotic coupling in oxidative and photosynthetic phosphorylation. Biol. Rev. 41, 445-502 (1966)
- MITCHELL, P.: Promotive chemiosmotic mechanism in oxidative and photosynthetic phosphorylation. Trends in Biochemical Sciences 3, N58-N61 (1978)
- MITCHELL, R.L.: Trace elements in Scottish peats. Int. Peat Symp. Dublin 1954, Sect. B3
- MITCHELL, R.L.: Trace elements in Soil, p. 320-368. In: F.E. BEAR: Chemistry of the Soil, New York, Reinhold, 1964
- MITCHELL, R.L.: Cobalt in soil and its uptake by plants. Agrochimica 16, 521-532 (1972)
- MITSCHERLICH, E.A.: (G) Soil Science for Farmers, Foresters and Gardeners. 6. ed. Max Niemeyer Verlag, Halle (1950)
- MITSCHERLICH, E. A.: (G) Soil Science for Farmers, Foresters and Gardeners. 7th ed., Verlag P. Parey, Berlin, Hamburg 1954
- MITSUI, S. and TAKATO, H.: Nutritional study of silicon in graminaceous crops. Part I. Soil Sci. Plant Nutr. 9, 49-53 (1963)

- MITSUI, T., CHRISTELLER, J.T., HARA-NISHIMURA, J. and AKAZAWA, T.: Possible roles of calcium and calmodulin in the biosynthesis and secretion of α -amylase in rice seed scutellar epithelium. *Plant Physiol.* 75, 21-25 (1984)
- MIYAKE, Y. and TAKAHASHI, E.: Silicon deficiency of tomato plant. *Soil Sci. Plant Nutr.* 24, 175-189 (1978)
- MIZRAHI, Y., BLUMENFELD, A. and RICHMOND, A.E.: Absciscic acid and transpiration in leaves in relation to osmotic root stress. *Plant Physiol.* 46, 169-171 (1970)
- MOGHIMI, A., TATE, M.E. and OADES, J.M.: Phosphate dissolution by rhizosphere products. II. Characterization of rhizosphere products especially α -ketogluconic acid. *Soil Biol. Biochem.* 10, 283-286 (1978)
- MOHR, H. D.: (G) Soil penetration by roots in relation to important soil characteristics. *Kali-Briefe* (Büntehof) 14, (2) 103-113 (1978)
- MOLLE, K.G. and JESSEN, T.: (D) Increasing amounts of nitrogen to spring cereals grown on low areas 1960-67. *T. Planteavl* 72, 489-502 (1968)
- MOORBY, J.: The influence of carbohydrate and mineral nutrient supply on the growth of potato tubers. *Ann. Bot.* 32, 57-68 (1968)
- MOORE, D. P.: Physiological effects of pH on roots. In: *The Plant Root and Its Environment* (E. W. CARSON, Ed.) p. 135-15.1, University Press of Virginia, Charlottesville 1974
- MORARD, P.: (F) Distribution of phosphorus, studied with the radioactive isotope and with colGrimetry, in buckwheat (*Fagopyrum esculentum*, var. La Harpe), grown in nutrient solution. *C.R. Acad. Sci. S&. D.* 270, 2075-2077 (1970)
- MORARD, P.: (F) Contribution to the study of the potassium nutrition of sorghum. Thesis, University Toulouse 1973
- MORESHET, S., SWANHILL, G. and FUCHS, M.: Effect of increasing foliage reflectance on the CO₂ uptake and transpiration resistance of a grain Sorghum crop. *Agron. J.* 69, (2) 246-250 (1977)
- MORGAN, J.M.: Osmoregulation and water stress in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 34, 299-319 (1984)
- MORGAN, M.A., VOLK, R. J. and JACKSON, W. A.: Simultaneous influx and efflux of nitrate during uptake by perennial ryegrass. *Plant Physiol.* 51, 267-272 (1973)
- MORGAN, P.W., JOHAM, H.E. and AMIN, J.V.: Effect of manganese toxicity on the indoleacetic acid oxidase system in cotton. *Plant Physiol.* 41, 718-724 (1966)
- MORGAN, P. W., TAYLOR, D. M. and JOHAM, H. E.: Manipulation of IAA oxidase activity and auxin deficiency symptoms in intact cotton plants with manganese nutrition. *Physiol. Plant.* 37, 149-156 (1976)
- MORRÉ, D.J.: Membrane biogenesis. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 26, 441-481 (1975)
- MORTVEDT, J. J. and OSBORN, G.: Studies on the chemical form of cadmium contaminants in phosphate fertilizers. *Soil. Sci.* 134, 185-192 (1982)
- MOSSE, B.: Advances in the study of vesicular-arbuscular mycorrhizas. *Ann. Rev. Phytopathol.* 11, 171-176 (1973)
- MOSSE, B., POWELL, C.W. and HAYMAN, D.W.: Plant growth responses to vesicular arbuscular mycorrhiza. Interactions between v.a. mycorrhiza, rock phosphate and symbiotic nitrogen fixation. *New Phytol* 76, 331-342 (1976)
- MOTHES, K.: (G) Sulphur metabolism of plants. *Planta* 29, 67-109 (1939)
- MÜLLER, W.: (G) Nitrate leaching in vineyard soils of the Mosel. *Mitt. Deutsch. Bodenk. Ges.* 29, 641-648 (1979)
- MÜLLER, W., GÄRTEL, W. and ZAKOSEK, H.: (Ca) Leaching of plant nutrients from vineyard soils. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 148, 417-428 (1985)
- MÜLLNER, L.: (G) Results of research project concerning chlorosis. *Mitt. Klosterneuburg* 29, 141-150 (1979)
- MÜNCH, E.: (G) Translocation of materials in plants. Fischer Verlag, Jena 1930
- MULDER, E.G.: Importance of molybdenum in the nitrogen metabolism of microorganism and higher plants. *Plant and Soil* 1, 94-119 (1948)

- MULDER, E. G.: Effect of the mineral nutrition of potato plants on the biochemistry and the physiology of the tubers. *Neth. J. Agric. Sci.* 4, 333-356 (1956)
- MUNCH, J. C. and OTTOW, J. C. G.: (F) Bacterial reduction of amorphous and crystalline iron oxides. *Science du Sol - Bulletin de l'A. F. E. S* No 3-4, 205-215 (1983)
- MUNDEL, G. and KRELL, W.: (G) Changes in chemical criteria of a grassland soil due to long term application of high nitrogen rates. *Arch. Acker- u. P~anzenbau u. Bodenkd.* 22, 643-651 (1978)
- MUNK, H.: (G) The nitrification of ammonium salts in acid soils. *Landw. Forsch.* 11, 150-156 (1958)
- MUNK, H.: (G) Vertical migration of inorganic phosphate under conditions of a high phosphate application. *Landw. Forsch.* 27/I. Sonderh., 192-199 (1972)
- MUNN, D. A. and JACKSON, W. A.: Nitrate and ammonium uptake by rooted cuttings of sweet potato. *Agron. J.* 70, 312-316 (1978)
- MUNSON, R.D.: Potassium in Agriculture. *Proc. Intern. Symposium, Atlanta 1985. Am. Soc. Agron. Madison USA 1985*
- MURAKA, I. P., JACKSON, T. L. and MOORE, D. P.: Effects of N, K and C1 on N components of Russet Burbank potatoes. *Agron. J.* 65, 868 (1973)
- MURATA, Y. and MATSUSHIMA, S.: Rice In: *Crop Physiology* (L. T. EVANS, ed.), p. 73-99. Cambridge University Press 1975
- MUROZUMI, M., CHOW, T. J. and PATTERSON, C.: Chemical concentrations of pollutant lead aerosols, terrestrial dust and sea salts in Greenland and Antarctic snow strata. *Geochim. Cosmochim. Acta* 33, 1247-1294 (1969)
- MURPHY, L.S. and WALSH, L.M.: Correction of micronutrient deficiencies with fertilizers. In: *Micronutrients in Agriculture*, p. 347-387 (1972)
- MURPHY, R. P.: Some factors influencing cation uptake by excised roots of perennial ryegrass. *Plant and Soil* 10, 242-249 (1959)
- MYERS, R. J. K. and PAUL, E. A.: Plant uptake and immobilization of ¹⁵N-labelled ammonium nitrate in a field experiment with wheat. In: *Nitrogen-15 in Soil Plant Studies*, p. 55-64, I. A. E.A. Vienna 1971
- MYTTENAERE, C.: (F) Effect of the strontium-calcium ratio on the localisation of strontium and calcium in *Pisum sativum*. *Physiol. Plant* 17, 814-827 (1964)
- NAIR, K.P.P. and MENGEL, K.: Importance of phosphate buffer power for phosphate uptake by rye. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 48, 92-95 (1984)
- NANZYO, M. and WATANABE, Y.: Diffuse reflectance infrared spectra and ion adsorption properties of the phosphate surface complex on goethite. *Soil Sci. Plant Nutr.* 28, 359-368 (1982)
- NEALES, T.F.: Components of the total magnesium content within the leaves of white clover and perennial rye grass. *Nature* 177, 388-389 (1956)
- NEISH, A.C.: Studies on chloroplasts. *Biochem. J.* 33, 300-308 (1939)
- NELSON, W. L.: Plant factors affecting potassium availability and uptake, p. 355-380. In: *The Role of Potassium in Agriculture. Madison/USA 1968*
- NÉMETH, K.: The availability of nutrients in the soil as determined by electroultrafiltration (EUF). *Adv. Agron.* 3L 155-188 (1979)
- NEMETH, K., MENGEL, K. and GRIMME, H.: The concentration of K, Ca and Mg in the saturation extract in relation to exchangeable K, Ca and Mg. *Soil Sci.* 109, 179-185 (1970)
- NÉMETH, K., MAKHDUM, I. Q., KOCH, K. and BERINGER, H.: Determination of categories of soil nitrogen by electro-ultra-filtration (EUF). *Plant and Soil* 53, 445-453 (1979)
- NESS, P. J. and WOOLHOUSE, H. W.: RNA synthesis in *Phaseolus vulgaris* cultivar Canadien Wonder. RNA synthesis in chloroplast preparations from *Phaseolus vulgaris* leaves and solubilization of the RNA polymerase. *J. Exp. Bot.* 31, 223-234 (1980)

- NEUBAUER, H. and SCHNEIDER, W.: (G) The nutrient uptake of seedlings and its application for the estimation of the nutrient content in soils. Z. Pflanzenernähr. Düng. Bodenk. A 2, 329-362 (1923)
- NEUBERT, P., WRAZIDLO, W., VIELEMEYER, H.P. HUNDT, I., GOLLMICK, F. and BERGMANN, W.: (G) Tables of plant analysis. Inst. of Plant Nutrition, Jena 1970
- NEWMAN, A. C. D.: Cation exchange properties of micas. I. The relation between mica composition and potassium exchange in solutions of different pH. J. Soil Sci. 20, 357-373 (1969)
- NEWMAN, E. I.: Root and soil water relations. In: E. W. CARSON: The Plant Root and Its Environment, p. 362-440. University Press of Virginia, Charlottesville 1974
- NEWMAN, E. I. and ANDREWS, R. E.: Uptake of phosphorus and potassium in relation to root growth and root density. Plant and Soil 38, 49-69 (1973)
- NEYRA, C.A. and DÖBEREINER: J.: Nitrogen fixation in grasses. Adv. in Agron. 29, 1-38 (1977)
- NICHOLAS, D. J. D.: Determination of minor element levels in soils with the *Aspergillus niger* method. Trans. Intern. Congr. Soc. Soil Sci. Vol. III, p. 168-182, Madison, Wisc. 1960
- NICHOLAS, D. J. D.: Minor mineral nutrients. Ann. Rev. Plant Physiol. 12, 63-90 (1961)
- NIGAM, S. N. and MCCONNELL, W. B.: Metabolism of Na_2SeO_4 in *Astragalus bisulcatus*, lima bean and wheat: a comparative study. J. Exp. Bot. 27, 565-571 (1976)
- NISHIZAWA, N., YOSHIDA, T. and ARIMA, Y.: Electron microscopic study of associative N_2 -fixing bacteria in roots of rice seedlings. Soil Sci. Plant Nutr. 29, 261-270 (1983)
- NOBEL, P.S.: Relation of light-dependent potassium uptake by pea leaf fragments to the pK of the accompanying organic acid. Plant Physiol. 46, 491-493 (1970)
- NOMMIK, H.: The residual effects of nitrogen fertilizers in relation to the quantities of mineral nitrogen recovered in the soil profile. Acta agric. scand. 16, 163-178 (1966)
- NOWAKOWSKI, T.Z.: Effects of nitrogen fertilizers on total nitrogen soluble nitrogen and soluble carbohydrate contents of grass. J. Agric. Sci. 59, 387-392 (1962)
- NUTTALL, W. F., WARKENTIN, B. P. and CARTER, A. L. 'A' values of potassium related to other indexes of soil potassium availability. Soil Sci. Soc. Am. Proc. 31, 344-348 (1967)
- NYATSANGA, T. and PIERRE, W.H.: Effect of nitrogen fixation by legumes on soil acidity. Agron. J. 65, 936-940 (1973)
- NYE, P.H.: Processes in the root environment. J. Soil Sci. 19, 205-215 (1968)
- NYE, P. H.: The rate limiting step in plant nutrient absorption from the soil. Soil Sci. 123, 292-297, 1977
- NYE, P.H.: Soil properties controlling the supply of nutrients to the root surface. p. 39-49. In: J.L. HARLEY and R. SCOTT RUSSELL (eds.). The Soil - Root Interface. Academic Press 1979
- NYE, P. H.: Diffusion of ions and uncharged solutes in soils and clays~ Adv. Agron. 3L 225-272 0979)
- NYE, P. H. and TINKER, P. B.: Solute Movement in the Soil Root System. Blackwell Scientific Publications, Oxford, London, Edinburgh, Melbourne 1977
- OAKS, A. and BIDWELL, R. G. S.: Compartmentation of~intermediary metabolites. Ann. Rev. Plant Physiol. 2L 43-66 (1970)
- OAKS, A. and HIREL, B.: Nitrogen metabolism in roots. Ann. Rev. Plant Physiol. 36, 345-365 (1985) OAKS, A., WALLACE, W. and STEVENS, D.: Synthesis and turnover of nitrate reductase in corn roots. Plant Physiol. 50, 649-654 (1972)
- OBIGBESAN, G. O.: (G) Investigations into the question of the phosphorus status of Central African soils and the phosphorus response of some phosphate fertilizers. Diss. Agric. Fac. Justus-Liebig-Universität Giessen 1970
- OBIGBESAN, G.O.: The influence of potassium nutrition on the yield and chemical composition of some tropical root and tuber crops. In: Potassium in Tropical Crops and Soils, p. 311-322. 10th Colloq. Intern. Potash Institute, Bern (1973)
- O'CONNOR, G.A., LINDSAY, W.L. and OLSEN, S.R.: Diffusion of iron and iron chelates in soil. Soil Sci. Soc. Amer. Proc. 35, 407-410 (1971)

- ODELL, R. T., MELSTED, S. W. and WALKER, W. M.: Changes in organic carbon and nitrogen of Morrow plot soils under different treatments, 1904-1973. *Soil Sci.* 137, 160-171 (1984)
- OERTLI, J.J.: Loss of boron from plants through guttation. *Soil Sic.* 94, 214-219 (1962)
- OERTLI, J. J.: The influence of certain environmental conditions on water and nutrient uptake and nutrition distribution in barley seedlings with special reference to boron. In: *Advancing Frontiers Plant Sciences* 6, 55-85, L. Chandra Ed. Inst. for the Advancement of Science and Culture, New Delhi 1963
- OERTLI, J.J.: Controlled-release fertilizers. *Fertilizer Research* L 103-123 (1980)
- OERTLI, J. J. and RICHARDSON, W. E: The mechanism of boron immobility in plants. *Physiol. Plant.* 23, 108-116 (1970)
- ÖZBEK, N.: Studies on the chemical methods will be used for determining the phosphorus status of different regions in Turkey. *Univ. Ankara Yearbook of the Faculty of Agric.*, p. 124-162 (1969)
- OGREN, W. L.: Photorespiration: pathways, regulation and modification. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 35, 415-452 (1984)
- OHKI, K.: Effect of zinc nutrition on photosynthesis and carbonic anhydrase activity in cotton. *Physiol. Plant.* 38, 300-304 (1976)
- OHKI, K.: Manganese critical levels for soybean growth and physiological processes. *J. Plant Nutr.* 3, 271-284 (1981)
- OHLROGGE, A.J.: Plant growth regulators in intensive agricultural systems. In: *Proc. Int. Sere. on Soil Environment and Fertility Management in Intensive Agriculture.* (The Soc. Sci. Soil and Manure, Japan, ed.) p. 590-593. Tokyo 1977
- OKAJIMA, H., KUBOTA, H. and SAKUMA, T.: Hysteresis in the phosphorus sorption and desorption processes of soils. *Soil Sci. Plant Nutr.* 29, 271-283 (1983)
- OKUDA, A. and TAKAHASHI, E.: The role of silicon, p. 123-146. In: *The Mineral Nutrition of the Rice Plant*, Proc. Symp. Intern. Rice Res. Inst., John Hopkins Press, Baltimore/USA 1965
- OLDENKAMP, L. and SMILDE, K. W.: Copper deficiency in douglas fir *Pseudotsuga menziesii* Mirb. Franco. *Plant and Soil* 25, 150-152 (1966)
- OLLAGNIER, M. and OCHS, R.: (F) The chlorine nutrition of oil palm and coconut. *Oléagineux*, 26e annie, No. 6, 367-372 (1971)
- OLSEN, R. A., BENNETT, J. B., BLUME, D. and BROWN, J. C.: Chemical aspects of the Fe stress response mechanism in tomatoes. *J. Plant Nutr.* 3, 905-921 (1981)
- OLSEN, S.R.: Micronutrient interactions. In: *'Micronutrients in Agriculture'*. Ed. Soil. Sci. Soc. Amer. Inc., Madison/Wisconsin, p. 243-264 (1972)
- OLSEN, S.R., COLE, C.V., WATANABE, F.S. and DEAN, C.A.: Estimation of available phosphorus in soils by extraction with sodium bicarbonate. *US. Dep. Agric. Cir. No. 939*, 19 (1954)
- OLSEN, S. R. and WATANABE, F. S.: Diffusive supply of phosphorus in relation to soil texture variations. *Soil Sci.* 110, 318-327 (1970)
- ORLOVIUS, K. and HÖFNER, W.: (G) Effect of a varied nitrogen application on the rate of assimilation and on the yield formation of spring wheat. *Z. Pflanzenernähr. Bodenkd.*, Heft 5, 631-640 (1976)
- OSMOND, C.B.: Ion absorption and carbon metabolism in cells of higher plants, p. 347-372. In: *Encyclop. Plant Physiol.* Vol. 2, Part A. Ed. LOTTGE and PITMAN, Springer Berlin, Heidelberg, New York 1976
- OSMOND, C. B.: Crassulacean acid metabolism: A curiosity in context. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 29, 379-414 (1978)
- O'TOOLE, J. C., OZBUN, J. L. and WALLACE, D. H.: Photosynthetic response to water stress in *Phaseolus vulgaris*. *Physiol. Plant.* 40, 111-114 (1977)
- OTTOW, J.C.G., BENCKISER, G., WATANABE, I. and SANTIAGO, S.: Multiple nutritional soil stress as the prerequisite for iron toxicity of wetland rice (*Oryza sativa* L.). *Trop. Agric. (Trinidad)* 60, 102-106 (1983)
- OUELLETTE, G. J. and LACHANCE, R. O.: Soil and plant analysis as means of diagnosing boron efficiency in alfalfa in Quebec. *Canad. J. agric. Sci.* 34, 494-503 (1954)

- OVERNELL, J.: Potassium and photosynthesis in the marine diatom *Phaeodactylum tricornutum* as related to washes with sodium chloride. *Physiol. Plant.* 35, 217-224 (1975)
- OZAKI, L.G.: Effectiveness of foliar manganese sprays on peas and beans. *Amer. Soc. Hort. Proc.* 66, 313-316 (1955)
- OZANNE, P.G., WOOLEY, J.T. and BROYER, T.C.: Chlorine and bromine in the nutrition of higher plants. *Austr. J. Biol. Sci.* 10, 66-79 (1957)
- PAAUW, F. VAN DER: Relations between the potash requirements of crops and meteorological conditions. *Plant and Soil* 3, 254-268 (1958)
- PAAUW, F. VAN DER: Fertilization with phosphorus. Intern. superphosphate manufacturers' association. Extr. Bull. Docum. No. 32, Paris (1962)
- PAAUW, F. VAN DER: Factors controlling the efficiency of rock phosphate for potatoes and rye on humic sandy soils. *Plant and Soil* 22, 81-98 (1965)
- PAAUW, F. VAN DER: (G) Development and evaluation of a new water extraction technique for the determination of available phosphate. *Landw. Forsch.* 23/II. Sonderh., 102-109 (1969)
- PADURARIU, A., HOROVITZ, C.T., PALTINEANU, R. and NEGOMIREANU: On the relationship between soil moisture and osmotic potential in maize and sugar beet plants. *Physiol. Plant*, 22, 850-860 (1969)
- PÄTZOLD, C. and DAMBROTH, M.: (G) Sensitivity to injury. *Der Kartoffelbau* 15, 291-292 (1964)
- PAGE, A. L., GANJE, T. J. and JOSHI, M. S.: Lead quantities in plants, soils and air near some major highways in Southern California. *Hilgardia* 41, 1-31 (1971)
- PAGE, E.R.: Studies in soil and plant manganese. II. The relationship of soil pH to manganese availability. *Plant and Soil* 16, 247-257 (1962)
- PAGE, E. R. and GERWITZ, A.: Phosphate uptake by lettuces and carrots from different soil depths in the field. *J. Sci. Fd Agric.* 20, 85-90 (1969)
- PAGE, M. B. and TALIBUDEEN, O.: Nitrate concentrations under winter wheat and in fallow soil during summer at Rothamsted. *Plant and Soil* 47, 527-540 (1977)
- PALMER, J. M.: The organization and regulation of electron transport in plant mitochondria. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 27, 133-157 (1976)
- PALZKILL, D.A. and TIBBITTS, T.W.: Evidence that root pressure flow is required for calcium transport to the head leaves of cabbage. *Plant Physiol.* 60, 854-856 (1977)
- PARFITT, R.L.: Artion adsorption by soils and soil materials. *Adv. Agron.* 30, 1-50 (1978)
- PARFITT, R.L. and SMART, R. S. C.: The mechanism of sulfate adsorption on iron oxides. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 42, 48-50 1978
- PARK, C.S.: The micronutrient problem of Korean Agriculture. In: *Proc of Internat. Syrup. commemorating the 30th Anniversary of Korean Liberation* (Nat. Acad Sci. Rep. Korea, ed.) p. 847-862, Seoul 1975
- PARKER J.H.: How fertilizer moves and reacts in the soil. *Crops and Soils Magazine*, Nov. 1972
- PATE, J. S.: Movement of nitrogenous solutes in plants, p. 165-187, IAEA-PI-341/13. In: *Nitrogen-15 in Soil-Plant Studies*. International Atomic Energy Agency, Vienna 1971
- PATE, J. S.: Transport and partitioning of nitrogenous solutes. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31, 313-340 (1980)
- PATE, J. S., ATKINS, C. A., HAMEL, K., MCNEIL, D. L. and LAYZELL, D. B.: Transport of organic solutes in phloem and xylem of a nodulated legume. *Plant Physiol.* 63, 1082-1088 (1979)
- PATRICK, W.H. jr. and REDDY, K.R.: Fertilizer nitrogen reactions in flooded soils. *Proc. Intern. Seminar on Soil Environment and Fertility Management in Intensive Agriculture*, p. 275-281, Tokyo 1977
- PAUL, R.E. and JONES, R.L.: Studies on the secretion of maize root cap slime. 11. Localization of slime production. *Plant Physiol.* 56, 307-312 (1975)
- PAUL, R.E. and JONES, R.L.: Studies on the secretion of maize root cap slime. IV Evidence for the involvement of dictyosomes. *Plant Physiol.* 57, 249-256 (1976)

- PEDRO, G.: (F) Pedogenesis in the humid tropics and the dynamics of potassium, p. 23-49. In: Potassium in Tropical Crops and Soils. Proc. 10th Colloq. Intern. Potash Institute, Berne (1973)
- PEECH, M.: Lime requirements vs. soil pH curves for soils of New York State. Ithaca, N.Y. Agronomy, Cornell University 1961
- PELTON, W. L.: Influence of low rates on wheat yield in southwestern Saskatchewan. Canad. J. Plant Sci. 49, 607-614 (1969)
- PENNINGSFELD, F. and FORCHTHAMMER, L.: (G) Response of the most important vegetables on a varied nutrient ratio in fertilizer application. Die Gartenbauwiss. 8, 347-372 (1961)
- PENNINGSFELD, F. and KURZMANN, P.: (G) Response of some important fruits on deficiency in macronutrients. Jahresbericht 1966/67 der Staatl. Lehr- u. Forschungsanstalt f. Gartenbau in Weihenstephan, S. 1-50 (1966/67)
- PENNY, M. G. and BOWLING, D. J. F.: A study of potassium gradients in the epidermis of intact leaves of *Commelina communis* L. in relation to stomatal opening. Planta 119, 17-25 (1974)
- PEOPLES, T.R. and KOCH, D.W.: Role of potassium in carbon dioxide assimilation in *Medicago sativa* L. Plant Physiol. 63, 878-881 (1979)
- PERUR, N.G., SMITH, R. L. and WIEBE, H. H.: Effect of iron chlorosis on protein fractions of corn leaf tissues. Plant Physiol. 36, 736-739 (1961)
- PETER, A. V.: (G) Fertilizer use in developing countries. Biintehof Colloquium, Sept. (1987)
- PETERSON, P.J.: The distribution of Zn-65 in *Agrostis tenuis* and *A. stolonifera* tissues. J. Exp. Bot. 20, 863-875 (1969)
- PETERSON, P. J. and BUTLER, G. W.: The uptake and assimilation of selenite by higher plants. Aust. J. Biol. Sci. 15, 126-146 (1962)
- PETERSON, R. B. and ZELITCH, I.: Relationship between net CO₂ assimilation and dry weight accumulation in field-grown tobacco. Plant Physiol. 70, 677-685 (1982)
- PETERSON, A.: Heavy metal ion uptake by plants from solutions with metal ion, plant species and growth period variations. Plant and Soil 45, 445-459 (1976)
- PFAFF, C.: (G) The behaviour of nitrogen in the soil after a long term lysimeter experiment. Z. Acker- u. Pflanzenbau 117, 77-99 (1963)
- PFAFF, C.: (G) The leaching of calcium, magnesium, chloride, and sulphate out of the soil profile (lysimeter experiments). Z. Acker- u. Pflanzenbau 117, 117-128 (1963)
- PFLÜGER, R.: (G) Investigations on light-induced cation fluxes of isolated chloroplasts. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 87, 383-388 (1974)
- PFLÜGER, R. and MENGEL, K. (G) The photochemical activity of chloroplasts obtained from plants with a different potassium nutrition. Plant and Soil 36, 417-425 (1972)
- PFLÜGER, R. and WIEDEMANN, R.: (G) Effect of monovalent cations on the nitrate reduction in *Spinacia oleracea* L. Z. Pflanzenphysiol. 85, 125-133 (1977)
- PICKARD, P. G.: Voltage transients elicited by brief chilling: short communications. Plant, Cell and Environment 7, 679-682 (1984)
- PIERCE, W. S. and HIGINBOTHAM, N.: Compartments and fluxes of K⁺, Na⁺, and Cl⁻ in *Avena* coleoptile cells. Plant Physiol. 46, 666-672 (1970)
- PILBEAM, D. J. and KIRKBY, E. A.: The physiological role of boron in plants. J. Plant Nutr. 6, 563-582 (1983)
- PIMENTEL, D., HURD, L. E., BELLOTTI, A. C., FORSTER, M. J., OKA, I. N., SHOLES, O. D. and WHITMAN, R.J.: Food production and the energy crisis. Science 182, 443-449 (1973)
- PISSAREK, H. P.: (G) The development of potassium deficiency symptoms in spring rape. Z. Pflanzenernähr. Bodenk. 136, 1-96 (1973)
- PISSAREK, H.P.: (G) Influence of intensity and performance of Mg deficiency on the grain yield of oats. Z. Acker- u. Pflanzenbau 148, 62-71 (1979)

- PLATT, S. G., PLAUT, Z. and BASSHAM, J. A.: Ammonia regulation of carbon metabolism in photosynthesizing leaf discs. *Plant Physiol.* 60, 739-742 (1977)
- PLUENNEKE, R. H. and JOHAM, H.E.: The influence of low substrate sodium levels upon the freeamino acid content of cotton leaves. *Plant Physiol.* 49, 502-505 (1972)
- POLJAKOFF-MAYBER, A. and GALE, J.: *Plants in Saline Environments*. Ecological Studies, Vol. 15. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York 1975
- POLLARD, A. S., PARR, A. J. and LOUGHMAN, B. C.: Boron in relation to membrane function in higher plants. *J. Exp. Bot.* 28, 831-841 (1977)
- PONNAMPERUMA, F.N.: Dynamic aspects of flooded soils and the nutrient of the rice plant. In: *The Mineral Nutrition of the Rice Plant*, Proc. of a Symposium at The Intern. Rice Res. Inst., Febr. 1964, p. 295-328. The Johns Hopkins Press, Baltimore, Maryland 1965
- PONNAMPERUMA, F.N.: The chemistry of submerged soils. *Adv. Agron.* 24, 29-96 (1972)
- PONNAMPERUMA, F. N.: Electrochemical changes in submerged soils and the growth of rice. In: *Soils and Rice*. (The Intern. Rice Research Institute, ed.) p. 421-441, Los Bafios, Philippines 1978
- POOLE, R. J.: Energy coupling for membrane transport. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 29, 437-460 (1978)
- POOVAIAH, B.W.: Role of calcium in ripening and senescence. *Comm. Soil. Sci. Plant Anal.* 10, 83-88 (1979)
- POOVAIAH, B. W. and LEOPOLD, A. C.: Inhibition of abscission by calcium. *Plant Physiol.* 51, 848-851 (1973)
- PORTIS, A. R. and MCCARTY, R.E.: Effects of adenine nucleotides and of phosphorylation on H⁺ uptake and the magnitude of the H⁺ gradient in illuminated chloroplasts. *J. Biol. Chem.* 249, 6250-6254 (1974)
- POSKUTA, J. and KOCHANASKA, K.: The effect of potassium glycidate on the rates of CO₂-exchange and photosynthetic products of bean leaves. *Z. Pflanzenphysiol.* 89, 393-400 (1978)
- POSSINGHAM, J. V.: Mineral nutrition and amino acids in tomato. *Aust. J. Biol. Sci.* 9, 539-551 (1956)
- POSSINGHAM, J.V., VESK, M. and MERCERI, F.V.: The fine struture of leaf cells of manganese-deficient spinach. *J. Ultrastructure Res.* 11, 68-83 (1964)
- POSTGATE, J.: Nitrogenase. *Biologist* 32, 43-48 (1985)
- POWELL, P. E., SZANISZLO, P. F. and REID, C. P. P.: Confirmation of occurence of hydroxamate siderophores in soil by a novel *Escherichia coli* bioassay. *Appl Environ Microbiol.* 46, 1080-1083 (I 1983)
- POZUELO, J.M., ESPELIE, K. E. and KOLATTUKUDY, P. E.: Magnesium deficiency results in increased suberization in endodermis and hypodermis of corn roots. *Plant Physiol.* 74, 256-260 (1984)
- PRAAG, H.J., VAN, FISCHER, V. and RIGA, A.: Fate of fertilizer nitrogen applied to winter wheat as Na¹⁵No₃ and (¹⁵NH₄)₂SO₄ studied in microplots through a four-course rotation: 2. Fixed ammonium turnover and nitrogen reversion. *Soil Sci.* 130, 100-105 (1980)
- PRASKE, J.A. and PLOCKE, D. J.: A role for zinc in the structural integrity of the cytoplasmic ribosomes of *Euglena gracilis*. *Plant Physiol.* 48, 150-155 (1971)
- PRATT, P.F.: Potassium. In: *Methods of Soil Analysis*, part 2 (C. A. BLACK et al., Eds.) Agronomy 9, 1023-1031 Am. Soc. of Agron., Madison, Wise. 1965
- PRATT, P.F.: Chromium, p. 136-141. In: H. D. CHAPMAN, *Diagnostic Criteria for Plants and Soils*. University of California, Div. of Agric. Sciences, 1966
- PRATT, P.F.: Vanadium, p. 480-483. In: H.D. CHAPMAN: *Diagnostic Criteria for Plants and Soils*, University of California, Riverside 1966
- PRAUSSE, A.: (G) Results of a three years trial with phosphorus following the application of various phosphate forms. *Thaer-Archiv* 12, 97-114 (1968)
- PREISS, J.: Regulation of the biosynthesis and degradation of starch. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33, 431-454 (1982)
- PREISS, J. and LEVI, C.: Metabolism of starch in leaves. In: *Photosynthesis II*, New Series, Vol. 6 (M. GIBBS and E. LATZKO, eds.) p. 282-312. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New York 1979

- PRESSMAN, B.C.: Biological applications of ionophores. *Ann. Rev. Biochem.* 45, 501-530 (1976)
- PRICE, C.A.: Iron compounds and plant nutrition. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 19, 239-248 (1968)
- PRICE, C.A.: *Molecular Approaches to Plant Physiology*. McGraw-Hill, p. 398, 1970
- PRICE, C.A.: CLARK, H.E. and FUNKHOUSER, H.E.: Functions of micronutrients in plants. In: *Micronutrients in Agriculture*. Soil Sci. Soc. of America, Madison/Wisconsin, p. 731-742 (1972)
- PRIEBE, A., KLEIN, H. and JAGGER, H.: Role of polyamines in SO₂ polluted pea plants. *J. Exptl. Bot.* 29, 1045-1050 (1978)
- PRIMOST, E.: (G) The influence of fertilizer application on the quality of wheat. *Landw. Forsch.*, 22. Sonderh., 149-157 (1968)
- PRIMOST, E. and RITTMAYER, G.: (G) Changes in the structure of wheat culms, resulting from CCC application, in relation to cultivars and sites. *Z. Acker- u. Pflanzenbau* 128, 117-138 (1968)
- PRINCE, A. L., ZIMMERMAN, M. and BEAR, F. E.: The magnesium supplying powers of 20 New Jersey soils. *Soil Sci.* 63, 69-78 (1947)
- PRUMMEL, J.: Fertilizer placement experiments. *Plant and Soil* 8, 231-253 (1957)
- PUCKETT, K.J., NIEBOER, E., FLORA, W.P. and RICHARDSON, D. H. S.: Sulfur dioxide: its effect on photosynthetic C-14 fixation in lichens and suggested mechanisms of phytotoxicity. *New Phytol.* 72, 141-154 (1973)
- PULSS, G. and HAGEMEISTER, H.: (G) Hypomagnesaemie after the feeding of wilted silage of pasture herbage during the stable period. *Z. Tierphysiol., Tierernahr. u. Futtermilch.* 25, 32-42 (1969)
- PUSHNIK, J., MILLER, G. and GIANNINI, J.: Re-establishment of photochemical activities in iron chlorotic leaves by foliar iron application. *Vith International Colloq. for the Optimization of Plant Nutrition*. (P. Martin Prével, ed.) Vol. 4, p. 1229-1238 (1984)
- QUISPEL, A.: Dinitrogen - fixing symbioses with legumes, non-legumes angiosperms and associative symbioses. In: *Inorganic Plant Nutrition. Encycl. Plant Physiol. New Series Vol. 15A* (A. LÄUCHLI and R.L. BIELESKI, Eds.) p. 286-329, Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo 1983
- RADIN, J. W., PARKER, L. L. and QUINN Q.: Water relations of cotton plant under nitrogen deficiency. V. Environmental control of abscisic acid accumulation and stomatal sensitivity to abscisic acid. *Plant Physiol.* 10, 1066-1070 (1982)
- RADMER, R. and KOK, B.: Energy capture in photosynthesis: Photosystem II. *Ann. Rev. Biochem.* 44, 409-433 (1975)
- RAGGIO, M. and RAGGIO, N.: Root nodules. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 13, 109-128 (1962)
- RAGHAVENDRA, A. S. and DAS, V. S. R.: Photochemical activities of chloroplasts isolated from plants with the C-4 pathway of photosynthesis and from plants with the Calvin cycle. *Z. Pflanzenphysiol.* 88, 1-11 (1978)
- RAIKOV, L.: Reclamation of solonetz soils in Bulgaria, p. 35-47. In: *I. SzAEotcs: European Solonetz Soils and Their Reclamation*. Akad~miai Kiad6, Budapest 1971
- RAINS, D. W.: Salt transport by plants in relation to salinity. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 23, 367-388 (1972)
- RAMAN, K.V. and JACKSON, M.L.: Vermiculite surface morphology. In: *Clays and clay minerals*, p. 423-429. 12th Natl. Conf. Pergamon Press, New York 1964
- RANDALL, G. W. and SCHULTE, E. E.: Manganese fertilization of soybeans in Wisconsin. *Proc. Wis. Fert. and Aglime Conf.* 10, 4-10 (1971)
- RANDHAWA, N. S., SINHA, M. K. and TAKKAR, P. N.: Micronutrients, In: *Soils and Rice* (Intern. Rice Research Institute, ed.) p. 581-603, Los Ban6s, Philippines 1978
- RAO, K.P. and RAINS, D.W.: Nitrate absorption by barley. *Plant Physiol.* 57, 55-58 (1976)
- RAO, N. R., NAITHAINI, S. C., JASDANWALA, R. T. and SINGE Y. D.: Changes in indolacetic acid oxidase and peroxidase activities during cotton fibre development. *Z. Pflanzenphysiol.* 106, 157-165 (1982)
- RAPP, A., FRANK, H. and ULLEMEYER, H.: (Co) The aromatic compounds of various wines. *Deutsche Lebensmittel-Rundsch.* 3, 81-85 (1971)

- RASCHKE, R.: Stomatal action. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 26, 309-340 (1975)
- RATHORE, V.S., BAJAJ, Y. P. S. and WITTEW, S.H.: Sub cellular localization of zinc and calcium in bean (*Phaseolus vulgaris* L.) tissues. *Plant Physiol.* 49, 207-211 (1972)
- RATHSACK, R.: (G) The nitrification inhibiting effect of dEcyah aliamErle. *Landw. Forsch.* 31, 347-358 (1978)
- RATNER, A. and JACOBY, B.: Effect of K⁺, its counter anion, and pH on sodium efflux of barley root tips. *J. Exp. Botany* 27, 843-852 (1976)
- RAUSER, W.E.: Zinc toxicity in hydroponic culture. *Can. J. Bot.* 51, 301-304 (1973)
- RAVEN, J.A.: Short- and long distance transport of boric acid in plants. *New Phytol.* 84, 231-249 (1980)
- RAVEN, J.A.: The transport and function of silicon in plants. *Biol. Rev.* 58, 179-207 (1983)
- RAVEN, J. A. and SMITH, F.A.: Nitrogen assimilation and transport in vascular land plants relation to intracellular pH regulation. *New Phytol* 76, 415-431 (1976)
- RAY, T. B. and BLACK, C. C.: The C₄ pathway and its regulation. In: *Photosynthesis II, Encycl. Plant Physiol.* New Series Vol 6, (M. GIBBS and E. LATZKO, eds.) p. 77-101. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York 1979
- RAYMOND, K. N.: Kinetically inert complexes of the siderophores in studies of microheal iron transport. In: *Bioinorganic chemistry II, Adv. Chemistry* (K. N. RAYMOND, ed.) p. 33-54 Amer. Chem. Soc. Washington DC. 1977
- REBEILLE, F., BLIONY, R. and DoucE, R.: Is the cytosolic Pi concentration a limiting factor of plant cell reparation? *Plant Physiol.* 74, 355-359 (1984)
- REDDY, K. R., PATRICK, W.H. and PHILLIPS, R.E.: Ammonium diffusion as a factor in nitrogen loss from flooded soils. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 40, 528-533 (1976)
- REDDY, K. R. and RAO, P. S. C.: Nitrogen and phosphorus fluxes from a flooded organic soil. *Soil Sci.* 136, 300-307 (1983)
- REICHENBACH, H. yon: Factors of mica transformation. In: *Potassium in Soil*, p, 33-42. *Proc. 9th Colloq. Int. Potash Inst., Bern* (1972)
- REILLY, C.: The uptake and accumulation of copper by *Becium homblei* (De Wild). *Duvig and Planke. New Phytologist* 68, 1081-1087 (1969)
- REISENAUER, H. M.: The effect of sulfur on the absorption and utilization of molybdenum by peas. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* 34, 871-875 (1963)
- REISENAUER, H. M., TABIKH, A.A. and STOUT, P. R.: Molybdenum reactions with soils and the hydrous oxides of iron, aluminium and titanium. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* 26, 23-27 (1962)
- REISENAUER, H. IM., WALSH, L. M. and HOEFT, R, G,: Testing soils for sulphur, boron, molybdenum and chlorine, p. 173-200. In: L.M. WALSH and J.D. BEATON: *Soil Testing and Plant Analysis.* Soil Sci. Soc. of America Inc., Madison/Wisconsin 1973
- REISSIG, H.: (G) The influence of liming on the Sr-90 uptake by crops under field conditions. *Kern- energie* 5, 678-684 (1962)
- REITH, J. W. S.: Fertilizer placement for swedes and turnips. *Emp. J. exp. Agric.* 27, 300-312 (1959)
- RENDIG, V. V., OPUTA, C. and McCOMB, E.A.: Effects of sulphur deficiency on non-protein nitrogen, soluble sugars and N/S ratios in young corn plants. *Plant and Soil* 44, 423-437 (1976)
- RENSING, L. and CORNELIUS: G.: (G) Biological membranes as components of oscillating systems. *Biol. Rdsch.* 18, 197-209 (1980)
- REUTHER, W. and LABANAUSKAS, C. K.: Copper, p. 157-179. In: H. C. CHAPMAN: *Diagnostic Criteria for Plants.* Univ. of California, Agric. Pub. Berkley U.S. 1966
- REX, M. J.: (G) Importance of soil-rooting on yield and nutrient uptake of cereals. Ph. D, Thesis, FB Applied Biology. Justus-Liebig-University, Giessen 1984
- REZK, A. I. and AMER, F.: Exchangeable potassium and its selectivity by soils as quantity-intensity parameters for soil potassium. *Soil Sci. Soc. Amen Proc.* 33, 876-880 (1969)

- RIBAILLIER, D. and AUZAC, J. d': (F) New perspectives in hormone stimulation of the production of *Hevea brasiliensis*. R.G. C. P. 47, 433-439 (1970)
- RICH, C. J.: Mineralogy of soil potassium. In: The Role of Potassium in Agriculture, p. 79-96. Amen Soc. Agron., Madison/USA 1968
- RICH, C.J.: Potassium in soil minerals, p. 15-31. In: Potassium in Soil, Intern. Potash Inst., Bern (1972)
- RICH, C. J. and BLACK, W. R.: Potassium exchange as affected by cation size, pH and mineral structure. Soil Sci. 97, 384-390 (1964)
- RICHARDS, L. A.: A pressure-membrane extraction apparatus for soil solution. Soil Sci. 51, 377-386 (1941)
- RICHARDS, I. R.: A review of FAO data responses of tropical crops to fertilizers 1961-1977. Fisons Ltd. Felixstowe 1979
- RIEHLE, G. and JUNG, J.: (G) The process of nitrite formation in spinach. Landw. Forsch. 19, 231-242 (1966)
- RIEHM, H.: (G) The ammonium lactate acetic acid method for the determination of easily soluble phosphates in calcareous soils. Agrochimica 3, 49-65 (1959)
- RIEHM, H. and QUELLMALZ, E.: (G) The determination of plant nutrients in rain water and in the air and their importance for the agriculture, p. 171-183. In: H. RIEHM: 100 Jahre Staatl. Landw. Versuchs- und Forschungsanstalt Augustenberg 1959
- RIGA, A., FISCHER, V. and VAN PRAAG, H.J.: Fate of fertilizer nitrogen applied to winter wheat as $\text{Na}^{15}\text{NO}_3$ and $(^{15}\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ studied in microplots through a four-course rotation. 1. Influence of fertilizer splitting on soil and fertilizer nitrogen. Soil Sci. 130, 88-99 (1980)
- RILEY, D. and BARBER, S.A.: Effect of ammonium and nitrate fertilization on phosphorus uptake as related to root-induced pH changes at the root-soil interface. Soil Sci. Soc. Am. Proc. 35, 301-306 (1971)
- RINNE, R.W. and LANGSTON, R.G.: Effect of growth on redistribution of some mineral elements in peppermint. Plant Physiol. 35, 210-215 (1960)
- RIOS, M.A. and PEARSON, R. W.: The effect of some chemical environmental factors on cotton behaviour. Soil Sci. Soc. Amen Proc. 28, 232-235 (1964)
- ROBARDS, A. W., JACKSON, S. M., CLARKSON, D. T. and SANDERSON, J.: The structure of barley roots in relation to the transport of ions into the stele. Protoplasma 77, 291-312 (1973)
- ROBERTSON, G. A. and LOUGHMAN, B. C.: Reversible effects of boron on the absorption and incorporation of phosphate in *Vicia faba* L. New Phytol. 73, 291-298 (1974)
- ROBINSON, F. A.: Vitamins, p. 195-220. In: Photochemistry. Vol. III. Ed. L.P. Miller, 1973
- ROBINSON, A.D., DILWORTH, M.J. and CHATEL, D.L.: Cobalt and nitrogen fixation in *Lupinus angustifolius* L. I. Growth, nitrogen concentrations and cobalt distribution. New Phytol. 83, 53-62 (1979)
- ROBSON, A. D., HARTLEY, R. D. and JARVIS, S. C.: Effect of copper deficiency on phenolic and other constituents of wheat (*Triticum aestivum* cultivar Sappo) cell walls. New Phytol. 89, 361-372 (1981)
- ROBSON, A. D. and PITMAN, M.G.: Interactions between nutrients in higher plants. In: Inorganic Plant Nutrition (A. LÄUCHLI and R.L. BIELESKI, Eds.) p. 147-173. Encycl. Plant Physiol. New Series Vol. 15A, Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo 1983
- ROELOFS, J. M., BOXMAN, A. W. and VAN DUIN, H. F. G.: Effect of airborne ammonium on natural vegetation and forests. EC-Symposium: Effects of Air Pollution on Terrestrial and Aquatic Ecosystems. Grenoble, May 1987
- ROEMER, T. and SCHEFFER, F.: (G) Textbook of Agronomy, 5. ed., p. 149, Verlag P. Parey, Berlin und Hamburg 1959
- RÖMER, W.: (G) Investigations into the capacity of the photosynthetic apparatus of barley (*Hordeum distichon* L.) and in relation to environmental conditions. Arch. Bodenfruchtbarkeit u. Pflanzenprodukt. 15, 415-423 (1971)
- RÖMHELD, V. and MARSCHNER, H.: Fine regulation of iron uptake by the Fe-efficient plant *Helianthus annuus*. In: The Soil-Root Interface (J. L. HARLEY and R.S. RUSSELL, eds.) p. 405-417. Academic Press, London 1979

- RÖMHELD, V. and MARSCHNER, H.: Rhythmic iron stress reactions in sunflower. *Physiol. Plant* 53, 354-360 (1981)
- RÖMHELD, V. and MARSCHNER, H.: Iron deficiency stress induced morphological changes and physiological changes in the root tips of sunflower (*Helianthus annuus*, cv Sobrid). *Physiol. Plant* 53, 354-360 (1981)
- RÖMHELD, V. and MARSCHNER, H.: Mechanism of iron uptake by peanut plants. I. Fem reduction, chelate splitting, and release of phenolics. *Plant Physiol.* 71, 949-954 (1983)
- RÖMHELD, V. and MARSCHNER, H.: Mobilization of iron in the rhizosphere of different plant species. *Adv. Plant Nutr.* 2, 155-204 (1986)
- ROLL-HANSEN, J.: Steaming of soil for tomatoes. State Experiment Station Kvitzmar, StjOrdal, Norway, Report No. 10 (1952)
- ROLSTON, D. E.: Measuring nitrogen loss from denitri-cation. *California Agriculture* 31, 12-13 (1977)
- ROLSTON, D.E., FRIED, M. and GOLDHAMER, D.A.: Denitrification measured directly from nitrogen and nitrous oxide gas fluxes. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 40, 259-266 (1976)
- RORISON, I. H. : Some experimental aspects of the calcicole-calcifuge problem. I. The effects of com petition and mineral nutrition upon seedling growth in the field. *J. Ecol.* 48, 585-599 (1960)
- RORISON, I.H.: The calcicole-calcifuge problem. II. The effects on mineral nutrition on seedling growth in solution culture. *J. Ecol.* 48, 679-688 (1960)
- RORISON, I.H.: *Ecological Aspects of the Mineral Nutrition of Plants*. Blackwell Scientific Publ. Oxford and Edinburgh 1969
- RORISON, I. H.: The Effects of soil acidity on nutrient availability and plant response. In: HUTCHINSON, T.C. and HAVAS, M. Eds.). *Effects of Acid Precipitation on Terrestrial Ecosystems*, p. 283-304. Piehum Press 1980
- ROSCOE, B.: The distribution and condition of soil phosphate under old permanent pasture. *Plant and Soil* 12, 17-29 (1960)
- ROUBELAKIS, K.A. and KLIEWER, W.M.: Changes in the activities of ornithine transcarbamylase and arginase, and concentrations of nitrogenous substances during germination and seedling development of *Vitis vinifera* L. *Vitis* 17, 377-385 (1978)
- ROUSSEL, N., VAN STALLEN, R. and VLASSAK, K.; (F) Results of experimentation over two years with unhydrous ammonia. *J. Intern. Inst. Sugar Beet Res., Tiehen Z* 35-52 (1966)
- ROUX, L.: (F) Condensed phosphates in mineral nutrition. Application of a highly condensed potassium polyphosphate to barley grown in solution culture. *Ann. Physiol. vég.* 10, 83-98 (1968)
- ROVIRA, A. D., BOWDEN, G. D. and FOSTER, R.C.: The significance of rhizosphere microflora and mycorrhizas in plant nutrition. In: *Inorganic Plant Nutrition, New Series, Vol. 15A*, (A. LÄUCHLI and R.L. BIELESKI, Eds.) p. 61-93 Springer Vetlag Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo 1983
- ROVIRA, A. D. and DAVEY, C. B.: Biology of the rhizosphere. In: *The Plant Root and its Environment* (E. W. CARSON, ed.), p. 153-204. University Press of Virginia, Charlottesville 1974
- RUFTY, T.W., MINER, G.S. and RAPER, C.D. jr.: Temperature effects on growth and manganese tolerance in tobacco. *Agron. J.* 71, 638-644 (1979)
- RUSH, D. W. and EPSTEIN, E.: Differences between salt-sensitive and salt-tolerant genotypes of the tomato. *Plant Physiol.* 57, 162-166 (1976)
- RUSS, E.: (G) The determination of available copper and manganese in soils with particular regard to the seedling method. *Diss. d. Landw. Fakultat, Giessen* 1958
- RUSSELL, E.W.: *Conditions and Plant Growth*, 10t~ Edition, Longman 1973
- RUSSELL, R. S. and CLARKSON, D. T.: Ion transport in root systems. In: N. SUNDERLAND; *Perspectives in Experimental Biology. Vol. 2. Botany*, p. 401-411, Pergamon Press, Oxford and New York 1976
- RUSSELL, R. S., RICKSON, J. B. and ADAMS, S. N.: Isotopic equilibria between phosphates in soil and their significance in the assessment of fertility by tracer methods. *J. Soil Sci.* 5, 85-105 (1954)

- RUTLAND, R. B.: Radioisotopic evidence of immobilization of iron in Azalea by excess calcium bicarbonate. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 96, (5), 653-655 (1971)
- RUTLAND, R.B. and BUKOVAC, M.J.: The effect of calcium bicarbonate on iron absorption and distribution by *Chrysanthemum morifolium* (Ram). Plant and Soil 35, 225-236 (1971)
- RYAN, J., CURTIN, D. and CHEEMA, M. A.: Significance of iron oxides and calcium carbonate particle size in phosphate sorption by calcareous soils. Soil Sci. Soc. Am. J. 49, 74-76 (1985)
- RYAN, P.F.: Fertilizer placement for kale. Irish J. Agric. Res.1, 231-236 (1962)
- RYDEN, J.C., SYERS, J.K. and HARRIS, R.F.: Phosphorus in runoff and streams. AdD. in Agron. 2.5, 1-45 (1973)
- SAALBACH, E.: (G) The significance of atmospheric sulphur compounds for the supply of agricultural crops. Angew. Bot. 58, 147-156 (1984)
- SADEGHIAN, E. and KÜHN, H.: (G) Effect of ancymidol and ethrel on the gibberellic acid content (GA3) of cereal species. Z. Pflanzenernähr. Bodenk. 13'5, 309-314 (1976)
- SAGLIO, P.: (F) Iron nutrition of grapes. Ann. Physiol. vég. 11, 27-35 (1969)
- SALAMI, U.A. and KENEFICK, D.G.: Stimulation of growth in zinc deficient corn seedlings by the addition of tryptophan. Crop Sci. 10, 291-294 (1970)
- SALMON, R. C. and ARNOLD, P. W.: The uptake of magnesium under exhaustive cropping. J. Agric. Sci. 61, 421-425 (1963)
- SAN VALENTIN, G.O., ROBERTSON, W.K., JOHNSON, J.T. and WEEKS, W.W.: Effect of slow-release fertilizer in fertilizer residues and on yield and composition on flue-cured tobacco. Agron. J. 70, 345-348 (1978)
- SANDERS, F.E. and TINKER, P.B.: Phosphate flow into mycorrhizal roots. Pestic. Sci. 4, 385-395 (1973)
- SANDERS, J. L. and BROWN, D. A.: A new fiber optic technique for measuring root growth of soybeans under field conditions. Agron. J. 70, 1073-1076 (1978)
- SANDERSON, G. W. and COCKING, E. C.: Enzymic assimilation of nitrate in tomato plants. I. Reduction of nitrate to nitrite. Plant Physiol. 39, 416-422 (1964)
- SANDMANN, G. and BÖGER, P.: The enzymological function of heavy metals and their role in electron transfer processes of plants. In: Inorganic Plant Nutrition, Encycl. Plant Physiol. New Series, Vol. 15B, (A. LÄUCHLI and R. L. BIELESKI, Eds.) p. 563-596, Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo 1983
- SANGSTER, A.G., HODSON, M. J. and WYNN PARRY, D.: Silicon deposition and anatomical studies in the inflorescence tracts of four *Phalaris* species with their possible relevance to carcinogenesis. New Phytol. 93, 105-122 (1983)
- SANTARIUS, K.A.: (G) Dependence of Hill reaction and photophosphorylation on water content and their importance for draught and frost resistance of plants. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 80, 133-135 (1967)
- SAUERBECK, D.: (G) Which heavy metal concentrations in plants should not be exceeded in order to avoid detrimental effects on their growth. Landw. Forsch. Sonderh. 39, 108-129 (1982)
- SAUERBECK, D. and JOHNEN, B.: (G) The turnover of plants during the growth period and its influence on 'soil respiration'. Z. Pflanzenern. Bodenk. Heft 3, 315-328 (1976)
- SAUTER, J. J.: Analysis of the amino acids and amides in the xylem sap of *Salix caprea* L. in early spring. Pflanzenphysiol. 79, 276-280 (1976)
- SAVANT, N.K. and DEDATTA, S.K.: Nitrogen transformations in wetland rice soils. Adv. Agron. 3.5, 241-302 (1982)
- SCAIFE, M.A. and CLARKSON, D.T.: Calcium related disorders in plants - a possible explanation for the effect of weather. Plant and Soil. 50, 723-725 (1978)
- SCHACHERER, A. and BERINGER, H.: (G) Number and size distribution of endosperm cells in developing cereal grains as an index for their sink capacity. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 97, 183-195 (1984)
- SCHACHTSCHABEL, P.: (G) Investigations into the sorption of clay minerals and organic soil colloids and the determination of the proportion of these colloids on the total sorption of soils. KolloidBeiheft 51, 199-276 (1940)

- SCHACHTSCHABEL, P.: (G) The available magnesium in soils and its determination. Z. Pflanzenernähr. Dang. Bodenk. 67, 9-23 (1954)
- SCHACHTSCHABEL, P.: (G) Manganese in the soil. Die Phosphorsäure 15, 133-139 (1955)
- SCHACHTSCHABEL, P.: (G) The influence of the pH on soil structure and the turnover of fertilizer phosphates in the soil. Landw. Forsch. 2L Sonderh., 40-49 (1967)
- SCHÄFER, P. and SIEBOLD, M.: (G) Influence of increasing potash application rates on yield and quality of the spring wheat 'Kolibri'. Results from a potash fixing location. Bayer. Landw. Jahrb. 49, 19-39 (1972)
- SCHALLER, K.: (G) Accumulation of nitrate in wines. I. Investigations on musts and wines in the grape growing area <<Rheingau>>. Die Weinwissenschaft 39, 113-131 (1984)
- SCHARPF, H. C. and WEHRMANN, J.: (G) Importance of mineral nitrogen quantity in the soil profile at the beginning of the growth period for the N-application rate for winter wheat. Landw. Forsch. 32/1, Sonderheft, 100-114 (1975)
- SCHARRER, K. and BÜRKE, R.: (G) The influence of nutrition on the vitamin A (carotene) synthesis in crops. Z. Pflanzenernähr. Dang. Bodenk. 62, 244-262 (1953)
- SCHARRER, K. and JUNG, J.: (G) The influence of nutrition on the cation/anion ratio in plants. Z. Pflanzenernähr. Dang. Bodenk. 7, 76-94 (1955)
- SCHARRER, K. and MENGEL, K.: (G) On the transient occurrence of visible magnesium deficiency in oats. Agrochimica 4, 3-24 (1960)
- SCHARRER, K. and PREISSNER, R.: (G) The vitamin B1 content of plants in relation to nutrition. Z. Pflanzenernähr. Düng. Bodenk. 67, 166-179 (1954)
- SCHARRER, K. and SCHAUMLOFFEL, E.: (G) The uptake of copper by spring cereals grown on copper deficient soils. Z. Pflanzenernähr. Dang. Bodenk. 89, 1-17 (1960)
- SCHARRER, K. and WERNER, W.: (G) Dependence of ascorbic acid content on the nutrition of the plant. Z. Pflanzenernähr. Düng. Bodenk. 77, 97-110 (1957)
- SCHECHTNER, G. and DEUTSCH, A.: Nitrogen efficiency in field trials and its economic significance for milk production. In: Nitrogen and Grassland, p. 199-219. Wageningen, Proc. 1st General Meeting, European Grassland Fed., Centre for Agricultural Publications and Documentation 1966
- SCHEFFER, B. and SCHEFFER, K.: (G) The influence of lime and silicic acid on the mobility of phosphates (CAL) in mineral soils. Landw. Forsch. 37, 1-8 (1984)
- SCHEFFER, F. and SCHACHTSCHABEL, P.: (G) Textbook of Science. 11th ed. E-Enke-Verlag, Stuttgart 1982
- SCHEFFER, F. and WELTE, E.: (G) Plant Nutrition, 3rd ed., p. 163, P-Enke-Verlag, Stuttgart 1955
- SCHERER, H. W.: (G), Influence of Fe and Mn on the content of minerals and organic acids in maize and sun flower. Ph.D. Thesis, FB 19 Fac. Nutritional Sci., Justus-Liebig-University, Giessen 1978
- SCHERER, H. W.: (G) Dynamics and availability of non exchangeable NH_4^+ in soils. Landw. Forsch., Sonderh. 37, 217-225, Kongressband 1980
- SCHERER, H.W. and DANZEISEN, L.: (G) The effect of increasing nitrogen fertilizer rates on the development of root nodules, on the symbiotic N_2 assimilation, and on growth and yield of broad beans (*Vicia faba* L.J.Z. Pflanzenernähr. Bodenk. 143, 464-470 (1980)
- SCHERER, H.W., MACKOWN, C.T. and LEGGETT, J.E.: Potassium-ammonium uptake interactions in tobacco seedlings. J. Exptl. Bot. 35, 1060-1070 (1984)
- SCHERER, H. W. and MENGEL, K.: (G) Contents of fixed ammonium nitrogen of twelve representative soils in Hessa. Landw. Forsch. 32, 416-424 (1979)
- SCHERER, H.W. and MENGEL, K.: (G) Effect of soil moisture on the release of non exchangeable NH_4^+ and its uptake by plants. Mitt. Deutsch. Bodenk. Ges. 32, 429-438 (1981)
- SCHERER, H.W. and MENGEL, K.: (G) Turnover of $\sim 15\text{N}$ labelled nitrate nitrogen in soil as related to straw application and soil moisture. Z. Pflanzenernähr. Bodenk. 146, 109-117 (1983)

- SCHERER, H.W., SCHUBERT, S. and MENGEL, K.: (G) The effect of potassium nutrition on growth rate, carbohydrate content, and water retention in young wheat plants. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 145, 237-245 (1982)
- SCHIFF, J.A.: Reduction and other metabolic reactions of sulfate. In: *Inorganic Plant Nutrition, Encycl. Plant Physiol. New Series Vol 15A* (A. LÄUCHLI and R.L. BIELESKI, Eds.) p. 401-421, Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo 1983
- SCHIFF, J.A. and HODSON, R.C.: The metabolism of sulfate. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 24, 381-414 (1973)
- SCHILDBACH, R.: (G) Relationships between fertilizer application to brewing barley and the beer quality. *Z. Acker- u. Pflanzenbau* 136, 219-237 (1972)
- SCHIMANSKY, C.: (G) Investigations into the translocation of magnesium (Mg-28) in sun flowers. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 136, 68-81 (1973)
- SCHIMANSKY, C.: (G) The influence of certain experimental parameters on the flux characteristics of Mg-28 in the case of barley seedlings grown in hydroculture. *Landw. Forsch.* 34, 154-165 (1981)
- SCHLATTER, C.: (G) Toxicological evaluation of extragenous compounds in food. In: *Wie sicher sind unsere Lebensmittel*, p. 169. Bund. f. Lebensmittelrecht und Lebensmittelkunde e.V. (Ed.). B. Behr's Verlag, Hamburg 1983
- SCHLECHTE, G.: (G) Nutrient uptake of plants and mycorrhiza. I Ectotrophic mycorrhiza. *KaliBriefe*, (Büntehof) Fachgeb. 2, 6. Folge (1976)
- SCHLICHTING, E.: (G) The phosphate and molybdate bond in soil profiles with iron congregations. *Z. Pflanzenernähr. D-Ing. Bodenk.* 90, 204-208 (1960)
- SCHLICHTING, E. and SCHWERTMANN, U.: (G) *Pseudogley and Gley*. Verlag Chemie, Weinheim 1973
- SCHMALFUSS, K.: (G) *Plant Nutrition and Soil Science*. 9th ed., p. 160. S.-Hirzel-Verlag, Stuttgart 1963
- SCHMALFUSS, K. and KOLBE, G.: (G) The farmyard manure. *Albrecht-Thaer-Archiv* 7, 199-213 (1963)
- SCHMID, R.: (G) Nitrogen fixing plants. *Naturw. Rdsch.* 21, 384-386 (1968)
- SCHMIDT, A.: Photosynthetic assimilation of sulfur compounds. In: *Photosynthesis II*, *Encycl. Plant Physiol. New Series Vol. 6* (M. GIBBS and E. LATZKO, eds.) p. 481-486. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York 1979
- SCHMIDT, K. and UNGER, H.: (G) Comparative investigations into the effects of straw and farmyard manure application on crop yield and the cellulytic activity in the soil. *Albrecht-Thaer-Archiv* 12, 227-239 (1968)
- SCHMITT, L. and BRAUER, A.: (G) Compound fertilizers and straight fertilizers in trials lasting 10 years. *Landw. Forsch.* 22, 244-261 (1969)
- SCHMITT, L. and BRAUER, A.: (G) Seventy-five years Fertilizer Application Experiments on Meadows of the Agricultural Experimental Station of Darmstadt - Results of the oldest exact Experiments of the European Continent. J.D. Sauerlander's Verlag Frankfurt/Main 1979
- SCHNABL, H.: Anion metabolism as correlated with volume changes in guard cell protoplasts. *Z. Naturforsch. Sect. C Biosci.* 35, 621-626 (1980)
- SCHNITZER, M. and SKINNER, S.I.M.: Organo-metallic interactions in soils. IV. Carboxyl and hydroxyl groups in organic matter and metal retention. *Soil Sci.* 99, 278-284 (1965)
- SCHÖN, H. G., MENGEL, K. and DEDATTA, S. K.: The importance of initial exchangeable ammonium in the nitrogen nutrition of lowland rice soils. *Plant and Soil* 86, 403-413 (1985)
- SCHÖN, M., NIEDERBUDDE, E.A. and MAHKORN, A.: (G) Results of a 20 years lasting experiment with mineral fertilization and farm yard manure application in the loess area near Landsberg (Lech). *Z. Acker- u. Pflanzenbau* 143, 27-37 (1976)
- SCHOEN, R. and RYE, R.O.: Sulfur isotope distribution in solfataras, Yellowstone National Park, *Science* 170, 1082-1084 (1971)
- SCHOFIELD, R.K.: A ratio law governing the equilibrium of cations in the soil solution. *Proc. 11th Int. Congr. pure appl. Chem. London* 3, 257-261 (1947)

- SCHOFIELD, R. K.: Can a precise meaning be given to 'available soil phosphorus? Soils and Fertilizers 28, 373-375 (1955)
- SCHOUWENBURG, J. Ch. and SCHUFFELEN, A.C.: Potassium exchange behaviour of an illite. Neth. J. Agric. Sci 1L 13-22 (1963)
- SCHRADER, L.E., RITENOUR, G.L., EILRICH, G.L. and HAGEMAN, R.H.: Some characteristics of nitrate reductase from higher plants. Plant Physiol. 43, 930-940 (1968)
- SCHREIBER, R.: (G) Effect of magnesium on the yield and the nutrient uptake of K₂O and MgO by cereals. Z. Pflanzenernähr. Dting. Bodenk. 48, 37-64 (1949)
- SCHROEDER, D.: (G) Potassium fixation and potassium release of loess soils. Landw. Forsch. 8, 1-7 (1955)
- SCHROEDER, D.: (G) Potassium in soils and potassium nutrition of plants. Kali-Briefe (Bantehof), Fachgeb. 1.3. Folge (1976)
- SCHROEDER, D.: Structure and weathering of potassium containing minerals. In: Potassium Research-Review and Trends. p. 43-63. Proc. 11th Congr. Int. Potash Inst., Bern (1978)
- SCHROEDER, D. and ZAHIROLESAM, S.: (G) Magnesium contents of Schleswig-Holstein soils. Z. Pflanzenernähr. Düng. Bodenk. 100, 207-215 (1963)
- SCHUBERT, K.R., JENNINGS, N.T. and EVANS, H.J.: Hydrogen reactions of nodulated leguminous plants. Plant Physiol. 61, 398-401 (1978)
- SCHÜLLER, H.: (G) The CADmethod, a new method for the determination of available phosphate in soil. Z. Pflanzenernähr. Bodenk. 123, 48-63 (1969)
- SCHULLER, H., REICHARD, Th. and NÉMETH, K.: (G) Relationship between P fertilization, yield, P uptake and soil tests. Landw. Forsch. 28, 147-157 (1975)
- SCHUFFELEN, A. C.; (G) Nutrient content and nutrient release in soils. Vortragstagung Chemie und Landwirtschaftliche Produktion. 100 Jahre Landwirtschaftlich-chemische Bundesversuchsanstalt Wien, 27-42 (1971)
- SCHUMACHER, R. and FRANKENHAUSER, F.: (G) Fight against bitter pit. Schweiz. Z. f. Obst- u. Weinbah 104, No 16424 (1968)
- SCHUPHAN, W.: (G) Quality of Crops for Human Nutrition. BLV-Verlagsges. MOnchen, Bonn, Wien 1961
- SCHUPHAN, W., KLING, M. and OVERBECK, G.: (G) Effect of genetic and environmental factors on the contents of vitamin B₆ vitamin B₂ and niacin in winter and spring wheat. Qualit. plant. materiae veg. (Den Haag) 15, 177-214 (1968)
- SCHUURMAN, J. J.: Effects of density of top and subsoil on root and top growth of oats. Z. Ackeru. Pflanzenbau 134, 185-199 (1971)
- SCHWARZ, K.: A bound form of silicon in glycosaminoglycans and polyuronides. Proc. Nat. Acad. Sci. 70, 1608-1612 (1973)
- SCHWERTMANN, U.; (G) The selective cation adsorption of the of the clay fraction of some soils developed from sediments. Z. Pflanzenernähr. Dting. Bodenk. 97, 9-25 (1962)
- SCHWERTMANN, U. and SCHIECK, E.: (G) Behaviour of phosphate in iron oxide-rich, calcareous gleys of the Mtinchener Schotterebene. Z. Pflanzenernähr. Bodenk. 143, 391-401 (1980)
- SCOTT, N. M.: Sulphate contents and sorption in Scottish soils. J. Sci. Fd Agric. 27, 367-372 (1976)
- SCOTT, N. M. and ANDERSON, G.: Organic sulphur fractions in Scottish soils. J. Sci. Fd Agric. 27, 358-366 (1976)
- SEGER, M.: (G) Effect of potassium on nitrogen metabolization and grain protein formation in spring wheat. Kali-Briefe (Bfintehof) 14 (6), 393-402 (1978)
- SEELIG, J. and SEELIG, A.: Lipid conformation in model membranes. Quarterly Rev. Biophys. 13, 19-61 (1980)
- SENTENAC, H. and GRIGNON, C.: Effect of pH on orthophosphate uptake by corn roots. Plant Physiol. 77, 136-141 (1985)

- SENTENAC, H., MOUSIN, D. and SALSAC, L.: (F) Measurement of phosphatase activity in cellulose cell wall material obtained with the help of a non ionic detergent. C.R. Acad. Sci. Paris, 290, (7 janvier), Serie D-21 (1980)
- SERRY, A., MAWARDI, A., AWAD, S. and AZIZ, I. A.: Effect of zinc and manganese on wheat production. 1. FAO/SIDA Seminar for Plant Scientists from Africa and Near East, FAO Rome 1974, p. 404-409
- SERVAITES, J. C., SCHRADER, L.E. and JUNG, D.M.: Energy dependent loading of amino acids and sucrose into the phloem of soybean. Plant Physiol. 64, 546-550 (1979)
- SEVILLA, F., LOPEZ-GEORGE, J., GOMEZ, M. and DEL RIO, L.A.: Manganese superoxide dismutase (EC 1, 15, 1, 1) from a higher plant purification of a new manganese enzyme. Planta 150, 153-157 (1980)
- SHARMA, C.P., GUTPA, J. P. and AGARWALA, S. CA Metabolic changes in Citrullus subjected to zinc stress. J. Plant Nutr. 3, 337-344 (1981)
- SHARPLES, R.O.: The structure and composition of apples in relation to storage quality. Rep. E. Mailing Res. Stn for 1967, 185-189 (1968)
- SHAW, K.: Loss of mineral nitrogen from soil. J. Agric. Sci. 58, 145-151 (1962)
- SHEAR, C.B.: Calcium-related disorders of fruits and vegetables. Hort. Sci. 10, 361-365 (1975)
- SHIMSHI, D.: Interaction between irrigation and plant nutrition. In: Transition from extensive to intensive agriculture with fertilizers, p. 111-120. Proc. 7th Colloq. Int. Potash Inst., Bern (1969)
- SHKOLNIK, M. Y.: General conception of the physiological role of boron in plants. Physiol. Rastanii 21, 140-150 (1974)
- SHRIFT, A.: Aspects of selenium metabolism in higher plants. Ann. Rev. Plant Physiol. 20, 475-494 (1969)
- SIBBESEN, E.: A simple ion exchange resin procedure for extracting plant available elements from soil. Plant and Soil 46, 665-669 (1977)
- SIBBESEN, E.: An investigation of the anion exchange resin method for soil phosphate extraction. Plant and Soil 50, 305-321 (1978)
- SIBBESEN, E.: Phosphate soil tests and their suitability to assess the phosphate status of soil. J. Sci. Food Agric. 34, 1368-1374 (1983)
- SIDERIS, C. P. and YOUNG, H. J.: Growth and chemical composition of Ananas comosus in solution cultures with different iron-manganese ratios. Plant Physiol. 24, 416-440 (1949)
- SIEGEL, N. and HAUG, A.: Calmodulin-dependent formation of membrane potential in barley root plasma membrane vesicles: A biochemical model of aluminium toxicity in plants. Physiol. Plant. 59, 285-291 (1983)
- SIEMES, J.: (G) Maintenance of human nutrition by mineral fertilizer application. Pflug u. Spaten No. 6, p. 2, (1979)
- SIJMONS, P.C., VAN DEN BRIEL, W. and BIENFAIT, H.F.: Cytosolic NADPH is the electron donor for extracellular Fe³⁺ reduction in iron-deficient bean roots. Plant Physiol. 75, 219-221 (1984)
- SILBERBUSH, M. and BARBER, S.A.: Sensitivity analysis of parameters used in simulating potassium uptake with a mechanistic-mathematical model. Agron. J. 75, 851-854 (1983a)
- SILBERBUSH, M. and BARBER, S.A.: Sensitivity of simulated phosphorus uptake to parameters used by a mechanistic-mathematical model. Plant and Soil 74, 93-100 (1983b)
- SILVIUS, J.E., INGLE, M. and BAER, C. H.: Sulphur dioxide inhibition of photosynthesis in isolated spinach chloroplasts. Plant Physiol. 56, 434-437 (1975)
- SIMMELSGAARD, S.E.: Adaption to water stress in wheat. Physiol. Plant. 37, 167-174 (1976)
- SIMON-SYLVESTRE, G.: First results of a survey on the total sulphur content of arable soils in France. Annales agron. 20, 609-625 (1969)
- SIMS, J. R. and BINGHAM, E. T.: Retention of boron by layer silicates, sesquioxides and soil materials: II. Sesquioxides. Soil Sci. Soc. Amer. Proc. 32, 364-369 (1968)
- SIMS, J.T. and ELLIS, B.G.: Adsorption and availability of phosphorus following the application of limestone to an acid, aluminous soil. Soil Sci. Soc. Am. J. 47, 888-893 (1983)

- SINGER, S. J.: A fluid lipid-globular protein mosaic model of membrane structure. *Ann. N. Y. Acad.Sci.* 195, 16-23 (1972)
- SINGH, B. and BRAR, S. P. S.: Dynamics of native and applied potassium in maize-wheat rotation. *Potash Review*, subj. 9, 35th suite, No 6 (1977)
- SINGH, T. N., PALEG, L.G. and ASPINALL, D.: Stress metabolism III. Variations in response to water deficit in the barley plant. *Austr. J. Biol. Sci.* 26, 65-76 (1973)
- SIONIT, N., TEARE, I. D. and KRAMER, P. J.2 Effects of repeated application of water stress on water status and growth of wheat. *Physiol. Plant.* 50, 11-15 (1980)
- SIPPOLA, J., ERVIÖ, R. and ELEVELD, R.: The effects of simultaneous addition of ammonium and potassium on their fixation in some Finnish soils. *Ann. Agriculturae Fenniae* 12, 185-189 (1973)
- SIVASUBRAMANIAN, S. and TALIBUDEEN, O.: Effects of aluminium on the growth of tea (*Camellia Sinensis*) and its uptake of potassium and phosphorus. *Tea* 43, 4-13 (1972)
- SKELTON, B. J. and SHEAR, G. M.: Calcium translocation in the peanut (*Arachis hypogaea* L.). *Agron. J.* 63, 409-412 (1971)
- SKOKUT, T.A., WOLK, C. P., THOMAS, J., MEEKS, SHAFFER, P.W., and CHIEN W.S.: Initial organic products of assimilation of (N-13) ammonium and (N-13) nitrate by tobacco cells cultured in different sources of nitrogen. *Plant Physiol.* 62, 299-304 (1978)
- SLACK, A. V.: *Chemistry and Technology of Fertilizers*. John Wiley and Sons, New York, London, Sidney 1967
- SLACK, C.R. and HATCH, M.D.: Comparative studies on the activity of carboxylases and other enzymes in relation to the new pathway of photosynthetic carbon dioxide fixation in tropical grasses. *Biochem. J.* 103, 660-665 (1967)
- SLANGEN, J. H. G. and KERKHOFF, P.: Nitrification inhibitors in agriculture and horticulture: A literature review. *Fertilizer Research* 5, 1-76 (1984)
- SLATYER, R.O.: *Plant-Water Relationships*. Academic Press, London, New York 1967
- SLUIJSMANS, C. M. J. and KOLENBRANDER, G. J.: The significance of animal manure as a source of nitrogen in soils. In: *Proc. Intern. Seminar on Soil Environment and Fertility Management in Intensive Agriculture*. p. 403-411. Tokyo 1977
- SMITH, A. M. and REES, A. P. T.: Pathways of carbohydrate fermentation in the roots of marsh plants. *Planta* 146, 327-334 (1979)
- SMITH, F.A. and RAVEN, J.A.: H⁺ transport and regulation of cell pH, p. 317-346. In: *Encyclop. Plant Physiol*, Vol. 2, Part A. Ed. LÜTTGE and PITMANN. Springer, Berlin, Heidelberg, New York 1976
- SMITH, F.A. and RAVEN, J. A.: Intercellular pH and its regulation. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 30, 289-311 (1979)
- SMITH, J. A. C. and MILBURN, J.A.: Phloem turgor and the regulation of sucrose loading in *Ricinus communis* L. *Planta* 148, 42-48 (1980)
- SMITH, P.F.: Mineral analysis of plant tissues. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 13, 81-108 (1962)
- SMITH, T.A. and GARRAWAY, J.L.: N-carbamylputrescine - an intermediate in the formation of putrescine by barley. *Phytochemistry* 3, 23-26 (1964)
- SMITH, T.A. and SINCLAIR, C.: The effect of acid feeding on amine formation in barley. *Ann. Bot.* 31, 103-111 (1967)
- SNOWBALL, K., ROBSON, A. D. and LONERAGAN, J.F.: The effect of copper on nitrogen fixation in subterranean clover (*Trifolium subterraneum*) *New Phytol.* 85, 63-72 (1980)
- SODEK, L. and DA SILVA, W. J.: Glutamate synthase: A possible role in nitrogen metabolism of developing maize endosperm. *Plant Physiol.* 60, 602-605 (1977)
- SOLOMOS, T.: Cyanide-resistant respiration in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28, 279-297 (1977)
- SOMERS, J.J. and SHIVE, J.W.: The iron-manganese relation in plant metabolism. *Plant Physiol.* 17, 582-602 (1942)

- SOMMER, G.: (G) Pot experiments to establish the danger levels of cadmium copper, lead and zinc in relation is the application of refuse materials in agriculture. *Landw. Forschung. Sonderheft* 35, 350-364 (1979)
- SOMMER, K. and ROSSIG, K.: (G) Nitrification inhibition influencing yields in association with varied N fertilization and a proposal for classification of inhibitors. *Landw. Forsch.* 31, 291-299 (1978)
- SONNTAG, C. and MICHAEL, G.: (G) Influence of a late nitrogen application on the protein content and protein composition of grains obtained from conventional and lysine rich varieties of maize and barley. *Z. Acker- u. Pflanzenbau* 138, 116-128 (1973)
- SOPER, R.J. and HUANG, P.M.: The effect of nitrate nitrogen in the soil profile on the response of barley to fertilizer nitrogen. *Can. J. Soil Sci.* 43, 350-358 (1962)
- SORIANO, S. and WALKER, N.: The nitrifying bacteria in soils from Rothamsted classical field and elsewhere. *J. Applied Bacteriology* 36, 523-529 (1973)
- SOVONICK, S. A., GEIGER, D. R. and FELLOWS, R. J.: Evidence for active phloem loading in the minor veins of sugar beet. *Plant Physiol.* 54, 886-891 (1974)
- SPANSWICK, R.M.: Electrogenic ions pumps. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 32, 267-289 (1981)
- SPANSWICK, R. M. and WILLIAMS, E.J.: Electrical potentials and Na, K and Cl concentrations in the vacuole and cytoplasm of *Nitella translucens*. *J. Exp. Bot.* 15, 193-200 (1964)
- SPILLER, S. and TERRY, N.: Limiting factors in photosynthesis II. Iron stress diminishes photochemical capacity by reducing the number of photosynthetic units. *Plant Physiol.* 65, 121-125 (1980)
- SPILLER, S., S.C., CASTELFRANCO, A.M. and CASTELFRANCO, P.A.: Effects of iron and oxygen on chlorophyll biosynthesis, 1. In vivo observations on iron and oxygen-deficient plants. *Plant Physiol.* 69, 107-111 (1982)
- SRIVASTAVA, H. S.: Regulation of nitrate reductase activity in higher plants. *Phytochemistry* 19, 725-733 (1980)
- STADELMANN, F.X., FURRER, O. J., GUPTA, S.K. and LISCHER, P.: (G) Effect of soil properties, soil utilization, and soil temperature on the nitrogen mobilization of cropped soils. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 146, 228-242 (1983)
- STÄHLIN, A.: (G) Response of grassland and forage crops on 'Floranid'. *Z. Acker- u. Pflanzenbau* 126, 301-316 (1967)
- STANACEV, S.: Effect of vegetation space on sugar beet yield and quality. *Savremena Poljoprivreda* 15, 403-413 (1967)
- STANFORD, G., LEGG, J.O. and CHICHESTER, F.W.: Transformation of fertilizer nitrogen in soil. I. Interpretation based on chemical extractions of labelled and unlabelled nitrogen. *Plant and Soil* 33, 425-435 (1970)
- STANIER, R.Y., DOUDOROFF, M. and ADELBERG, E.A.: *General Microbiology*, 3rd ed. 1971
- STAPP, C. and WETTER, C.: (G) Contributions to the quantitative microbiological determination of magnesium, zinc, iron, molybdenum and copper in soils. *Landw. Forsch.* 5, 167-180 (1953)
- STEFFENS, D. and MENGEL, K.: (G) The uptake potential of *Lolium perenne* and *Trifolium pratense* for interlayer K⁺ of clay minerals. *Landw. Forsch. Sonderh.* 36, 120-127 (1979)
- STEGEMANN, H., FRANCKSEN, H. and MACKO, V.: Potato proteins: Genetic and physiological changes, evaluated by one- and two-dimensional PAAoGel-techniques. *Z. Naturforsch.* 28, 722-732 (1973)
- STEINGRÖVER, E., OOSTERHUIS, R. and WIERINGA, F.: Effect of light treatment and nutrition on nitrate accumulation in spinach (*Spinacia oleracea*) *Z. Pflanzenphysiol.* 107, 97-102 (1982)
- STELZER, R., LÄUCHLI, A. and KRAMER, D.: (G) Intercellular pathways of chloride in roots of intact barley plants. *Cytobiologie* 10, 449-457 (1975)
- STEPHENS, O.: Changes in yields and fertilizer response with continuous cropping in Uganda. *Experimental Agriculture* 5, 263-269 (1969)
- STEUCEK, C. G. and KOONTZ, H. V.: Phloem mobility of magnesium. *Plant Physiol.* 46, 50-52 (1970)
- STEVENINCK, R. F. M. VAN: The significance of calcium on the apparent permeability of cell membranes and the effects of substitution with other divalent ions. *Physiol. Plant.* 18, 54-69 (1965)

- STEVENSON, F. J. and ARDAKANI, M.S.: Organic matter reactions involving micronutrients in soils, p. 79-114. In: *Micronutrients in Agriculture*, ed. Soil Sci. Soc. of America Inc., Madison/Wisconsin 1972
- STEWART, W. D. P.: Nitrogen-fixing plants. *Science* 158, 1426-1432 (1967)
- STOCKER, O.: (G) Water and photosynthetic status of Central European grasses, a contribution to the general problem of grass types. *Flora (Jena) B* 157, 56-96 (1967)
- STONER, C. D., HODGES, T. K. and HANSON, J. B.: Chloramphenicol as an inhibitor of energy-linked processes in maize mitochondria. *Nature* 203, 258-269 (1964)
- STOREY, H.H. and LEACH, R.: Sulphur deficiency disease in the tea bush. *Ann. Appl. Biol.* 20, 23-56 (1933)
- STOUT, P. R., MEAGHER, W. R., PEARSON, G. A. and JOHNSON, C. M.: Molybdenum nutrition of crop plants. I. The influence of phosphate and sulfate on the absorption of molybdenum from soils and solution cultures. *Plant and Soil* 3, 51-87 (1951)
- STAY, V.: (G) Assimilate synthesis and distribution as components for the yield formation of cereals. *Symp. German Ass. Appl. Botany, Hanover* 1972
- STREBEL, O., DUYNISVELD, W. H. M., GRIMME, H., RENGGER, M. and FLEIGE, H.: (G) Water uptake of root and nitrate supply (mass flow, diffusion) as a function of soil profile depth and time in a sugar beet stand. *Mittell. Deutsch. Bodenkundl. Ges.* 38, 153-158 (1983)
- STREETER, J. G.: Allantoin and allantoic acid in tissues and stem exudate from yield grown soybean plants. *Plant Physiol.* 63, 478-480 (1979)
- STURM, H. and ISERMANN, K.: (G) The long-term utilization of mineral fertilizer phosphate on agricultural soils. *Landw. Forsch. Sonderh.* 35, 180-192 (1978)
- STUTTE, C. A., WEILAND, R. T. and BLEM, A. R.: Gaseous nitrogen loss from soybean foliage. *Agron. J.* 71, 95-97 (1979)
- SUBRA RAO, N.S.: Prospects of bacterial fertilisation in India. *Fertil. News* 19, 32-36 (1974)
- SUERA RAO, N.S. and VASANTHA, P.: Nodulation of *Trifolium alexandrinum* in vitro and nitrate effect on the amino acid composition of the plant and its root exudate. *Canad. J. Bot.* 43, 1189-1194 (1965)
- SUELTER, C.H.: Enzymes activated by monovalent cations. *Science* 168, 789-795 (1970)
- SUTCLIFFE, J.: *Plants and Water*, 2nd edition (ARNOLD, ed.). *Studies in Biology* 14, 1979
- SUZUKI, A., OAKS, A., JACQUOT, J.-P., VIDAL, A. and GADAL, P.: A natural electron donor from maize roots for glutamate synthase and nitrite reductase. *Plant Physiol. Supplement to Vol* 75, 850 (1984)
- SWAINE, D.J.: The trace element content of soils. *Soil Sci. Techn. Comm. No. 48. Herald Printing Works, Coney St., York (England).* 1955
- SYWOROTKIN, G.S.: (G) The boron content of plants with a latex system. *Spurenelemente in der Landwirtschaft*, 283-288, Akademie-Verlag Berlin 1958
- SZABOLCS, I.: Solonetz soils in Europe, their formation and properties with particular regard to utilization, p. 9-33. In: *1. SZABOLCS: European Solonetz Soils and their Reclamation. Akadémiai Kiadó Budapest* 1971
- SZALAY, A. and SZILAGYI, M.: Laboratory experiments on the retention of micronutrients by peat humic acids. *Plant and Soil* 29, 219-224 (1968)
- TAGAKI, S.: Naturally occurring iron-chelating compounds in oat- and rice-root washings. *Soil Sci. Plant Nutr.* 22, 423-433 (1976)
- TAGAKI, S., NOMOTO, K. and TAKEMOTO, T.: Physiological aspect of mugeneic acid, a possible phytosiderophore of graminaceous plants. *J. Plant Nutr.* 7, 469-477 (1984)
- TAKAHASHI, E. and MIYAKE, Y.: Silica and plant growth. In: *Proc. Intern. Seminar on Soil Environment and Fertility Management in Intensive Agriculture* p. 603-611. Nippon Dojohiryo Gakkai, Tokyo 1977
- TAKAI, Y., KOYAMA, T. and KAMURA, T.: Microbial metabolism of paddy soils. *J. Agr. Chem. Soc. Japan* 3L 211-220 (1957)
- TAKAKI, H. and KUSHIZAKI, M.: Accumulation of free tryptophan and tryptamine in zinc deficient maize seedlings. *Plant and Cell Physiol.* II, 793-804 (1970)

- TAKKAR, P. N. and SINGH, T.: Zn nutrition Of rice as influenced by rates of gypsum and Zn fertilization of alkali soils. *Agron. J.* 70, 447-450 (1978)
- TANAKA, A.: The relative importance of the source and the sink as the yield-limiting factors of rice. *ASPAC, Technical Bulletin No. 6*, p. 1-18 (1972)
- TANAKA, A.: Influence of special ecological conditions on growth, metabolism and potassium nutrition of tropical crops as exemplified by the case of rice. In: *Potassium in Tropical Crops and Soils. 10th Colloq. Int. Potash Inst.*, p; 97-116, Bern (1973)
- TANAKA, A., YAMAGUCHI, J. and KAWAGUCHI, K.: A note on the nutritional status of the rice plant in Italy, Portugal, and Spain. *Soil Sci. Plant Nutr.* 19, (3) 161-171 (1973)
- TANAKA, A. and YOSHIDA, S.: Nutritional disorders of the rice plant in Asia. *Intern. Rice Res. Inst., Technical Bulletin 10* (1970)
- TANAKA, H.: Boron adsorption by plant roots. *Plant and Soil* 27, 300-302 (1967)
- TANNENBAUM, S.R., FETT, D., YOUNG, V. R., LAND, P. D. and BRUCE, W. R.: Nitrite and nitrate are formed by endogeneous synthesis in the human intestine. *Science* 20, 1487-1489 (1978)
- TANNER, P.D. and GRANT, P.M.: Response of maize (*Zea mays* L.9 to lime and molybdenum on acid red and yellow-brown clays and clay loams. *Rhod. J. agric. Res.* 15, 143-150 (1977)
- TAYLOR, H. M. and KLEPPER, B.: The role of rooting characteristics in the supply of water to plants. *Adv. Agron.* 30, 99-128 (1978)
- TAYLOR, R.M. and GILES, J.B.: The association of vanadium and molybdenum with iron oxides in soils. *J. Soil Sci.* 21, 203-215 (1970)
- TAYLOR, R. M. and MCKENZIE, R.M.: The association of trace elements with manganese minerals in Australian soils. *Aust. J. Soil Res.* 4, 29-39 (1966)
- TERMAN, G. J.: Effect of rate and source of potash on yield and starch content of potatoes. *Maine Agric. Expt. Sta. Bull.* 581, 1-24 (1950)
- TERMAN, G. L.: Volatization losses of nitrogen as ammonia from surface-applied fertilizers, organic amendemerts, and crop residues. *Adv. Agron.* 31, 189-223 (1979)
- TERMAN, G.L. and ALLEN, S.E.: Leaching of soluble and slow-release N and K fertilizers from lakeland sand under glass and fallow. *Soil and Crop Science Society of Florida, Proceed.* 30, 130-140 (1970)
- TERMAN, G.L. and BROWN, M.A.: Uptake of fertilizer and soil nitrogen by rye grass, as affected by carbonaceous residues. *Proc. Soil Sci. Soc. Am.* 32, 86-90 (1968)
- TERMAN, G.L., MORENO, E.C. and OSBORN, G.: Acidulation of phosphate rock in soil. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 28, 104-107 (1964)
- TERRY, N.: Photosynthesis growth and the role of chloride. *Plant Physiol.* 60, 69-75 (1977)
- TERRY, N.: Limiting factors in photosynthesis I. Use of iron stress to control phytochemical capacity in vivo. *Plant Physiol* 65, 114-120 (1980)
- TERRY, N. and ULRICH, A.: Effects of potassium deficiency on the photosynthesis and respiration of leaves of sugar beet. *Plant Physiol.* 51, 783-786 (1973)
- TESKE, W. and MATZEL, W.: (G) Nitrogen leaching and nitrogen utilization by the plants as established in field lysimeters using 15-N urea. *Arch. Acker- u. Pflanzenbau u. Bodenk.* 20, 489-502 (1976)
- THIBAUD, J.B. and GRIGNON, C.: Mechanism of nitrate uptake in corn roots. *Plant Sci. Lett.* 22, 279-289 (1981)
- THOMSON, I., THORNTON, I. and WEBB, J. S.: Molybdenum in black shales and the incidence of bovine hypocuprosis. *J. Sci. Fd Agric.* 23, 879-891 (1972)
- THOMSON, W.W. and WEIER, T. E.: The fine structure of chloroplasts from mineral-deficient leaves of *Phaseolus vulgaris*. *Am. J. Bot.* 49, 1047-1055 (1962)
- TIFFIN, L. O.: Iron Translocation. I. Plant culture exudate sampling, iron/citrate analysis. *Plant Physiol.* 41, 510-514 (1966)

- TIFFIN, L.O.: Translocation of manganese, iron, cobalt and zinc in tomato. *Plant Physiol.* 42, 1427-1432 (1967)
- TIFFIN, L.O.: Translocation of micronutrients in plants, p. 199-229. In: *Micronutrients in Agriculture*. Soil Sci. Soc. America Inc., Madison 1972
- TINKER, P. B.: The role of microorganisms in mediating and facilitating the uptake of plant nutrients from soil. *Plant and Soil* 76, 77-91 (1984)
- TOLBERT, N.E.: (2-chloroethyl) trimethylammonium chloride and related compounds as plant growth substances. II. Effect of growth on wheat. *Plant Physiol.* 35, 380-385 (1960)
- TOLBERT, N.E.: Glycolate metabolism by higher plants and algae. In: *Photosynthesis II, Encycl. Plant Physiol. New Series*, Vol. 6 (M. GIBBS and E. LATZKO, eds.) p. 338-352. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New York 1979
- TOMAR, J.S. and SOPER, R.J.: Fate of tagged urea N in the field with different methods of N and organic matter placement. *Agron. J.* 73, 991-995 (1981)
- TORELLO, W. A., WEHNER, D. J. and TURGEON, A. J.: Ammonia volatilization from fertilized Turfgrass stands. *Agron. J.* 75, 454-456 (1983)
- TORIYAMA, K.: Development of agronomic practices for production of field crops under irrigated conditions-rice. In: 1. *FAO/SIDA Seminar for Plant Scientists from Africa and the Near East*, Cairo 1973, p. 452-456. FAO, Rome 1974
- TOUCHTON, J.T., HOEFT, R.G. and WELCH, L. F.: Nitrapyrin degradation and movement in soil. *Agron. J.* 70, 811-816 (1978)
- TRAVIS, R.L. and BOOZ, M.L.: Partial characterisation of a potassium-stimulated adenosine triphosphatase from the plasma membrane of meristematic and mature soybean root tissue. *Plant Physiol.* 63, 573-577 (1979)
- TRELEASE, S. F.: Selenium in soils, plants and animals. *Soil Sci.* 60, 125-131 (1945)
- TRIP, P.: Sugar transport in conducting elements of sugar beet leaves. *Plant Physiol.* 44, 717-725 (1969)
- TRROCMÉ, S. and BARBIER, G.: (F) Influence of 'old' and 'young' potassium on the sugar content of sugar beets, p. 127-129. *Proc. 8th Congr. Int. Potash Inst.*, Bern (1966)
- TROLLDENIER, G.: (G) Cereal diseases and plant nutrition. *Potash Review Subj.* 23, suite 24 (1969)
- TROLLDENIER, G.: Recent aspects of the influence of potassium on stomatal opening and closing, p. 130-133. In: *Potassium in Biochemistry and Physiology*. *Proc. 8th Colloq. Int. Potash Inst.*, Bern (1971)
- TROLLDENIER, G.: (G) Soil Biology, the Soil Organisms in the Economy of Nature, p. 116. *Franckh'sche Verlagshandlung*, Stuttgart 1971
- TROLLDENIER, G.: Secondary effects of potassium and nitrogen nutrition of rice: Change in microbial activity and iron reduction in the rhizosphere. *Plant and Soil* 38, 267-279 (1973)
- TROLLDENIER, G. and ZEHLER, E.: Relationship between plant nutrition and rice diseases. In: *Fertilizer Use and Plant Health*, p. 85-93. *Proc. 12th Colloq. Int. Potash Inst.*, Bern (1976) Tsvl, C.: The role of zinc in auxin synthesis in the tomato plant. *Amen J. Bot.* 35, 172-179 (1948)
- TUBB, R. S.: Glutamine synthetase and ammonium regulation of nitrogenase synthesis in *Klebsiella*. *Nature* 251, 481-485 (1974)
- TUKEY, H.B., WITTEW, S.H. and BUKOVAC, M. J.: The uptake and loss of materials by leaves and other above-ground plant parts with special reference to plant nutrition. *Nutrient Uptake of Plants*, 4. Intern. Symposium, *Agrochimica Pisa*, Florenz, p. 384-413 (1962)
- TURNER, D.W. and BARKUS, B.: The effect of season, stage of plant growth and leaf position on nutrient concentrations in the banana leaf on a Kraznozem in New South Wales. *Aust. J. Exp. Agric. and An. Hush.* 14, 112-117 (1974)
- TURNER, R.G.: The subcellular distribution of zinc and copper within the roots of metal-tolerant clones of *Agrostis tenuis* Sibth. *New Phytol.* 69, 725-731 (1969)

- TURNER, R.G. and MARSHALL, C.: The accumulation of Zn-65 by root homogenates of Zn tolerant and non tolerant clones of *Agrostis tenuis* Sibth. *New Phytol.* 70, 539-545 (1972)
- UEXKÜLL, H.R. VON; ReSponSe of coconuts to potassium chloride in the Philippines. *Oliagineux* 27, 31-91 (1972)
- UEXKÜLL, H.R. VON: Potassium nutrition in some tropical plantation crops. In: Potassium in Agriculture (R. D. MUNSON, Ed.) p. 929-954. Am. Soc. Agronomy, Madison USA 1985
- ULLRICH-EBERIUS, C.I., NOVACKY, A., FISCHER, E. and LÜTTGE, U.: Relationship between energydependent phosphate uptake and the electrical membrane potential in *Lemna gibba* GI, *Plant Physiol.* 67, 797-801 (1981)
- ULRICH, A. and FONG, K. H. : Effects of potassium nutrition on growth and cation content of potato leaves and tubers relative to plant analysis. *J. Amen Sci.* 94, 356-359 (1969)
- ULRICH, A. and HILLS, F. J.: Plant analysis as an aid in fertilizing sugar crops. Part I.: Sugar beets, p. 271-288. In: *Soil Testing and Plant Analysis*. Ed. L. M. WALSH and J. D. Beaton. S. S. S. A. 1973
- ULRICH, A. and HYLTON, L.O. jr.: Sulphur nutrition of Italian ryegrass measured by growth and mineral content. *Plant and Soil* 29, 274-284 (1968)
- ULRICH, A. and OHKI, K.: Chlorine, bromine and sodium as nutrients for sugar beet plants. *Plant Physiol.* 31, 171-181 (1956)
- ULRICH, A. and OHKI, K.: Potassium, p. 362-393. In: H. D. CHAPMAN: *Diagnostic Criteria for Plants and Soils*. University of California, Riverside, Div. of Agric. Sciences 1966
- ULRICH, A., RIRIE, D., HILLS, E. J., GEORGE, A.G. and MORSE, M.D.: Principles and practices of plant analysis. In: *Soil Testing and Plant Analysis*. II. *Plant Analysis*. Soil Sci. Soc. America, Madison, Wis., p. 11-24 (1967)
- ULRICH, A., TABATABAI, M.A., OHKI, K. and JOHNSON, C. M.: Sulfur content of alfalfa in relation to growth in filtered and unfiltered air. *Plant and Soil* 26, 235-252 (1967)
- UNDERWOOD, E.J.: *Trace Elements in Human and Animal Nutrition*. Academic Press, New York 1971
- VAADIA, Y., RANEY, F.C. and HAGAN, R. M.: Plant water deficits and physiological processes. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 12, 265-292 (1961)
- VALLEE, B.L. and WACKER, W. E. C.: Metalloprotein: in H. Neurath (ed.). *The Proteins* (2nd ed.), Vol. 5, Academic Press, New York, p. 192 (1970)
- VANSELOW, A. P.: Cobalt, p. 142-156. In: H.D. CHAPMAN: *Criteria for Plants and Soils*. University of California, Div. of Agric. Sciences 1966
- VAUGHAN, D., DEKOCK, P. C. and ORD, B. G.: The nature and localization of superoxide dismutase in fronds of *Lemna gibba* L and the effect of copper and zinc deficiency on its activity. *Physiol. Plant.* 54, 253-257 (1982)
- VEIHMEYER, F. J. and HENDRICKSON, A. H. : The moisture equivalent as a measure of the field capacity of soils. *Soil Sci.* 32, 181-193 (1931)
- VELEUTHAMBI, K. and POOVAIAH, B. W.: Calcium and calmodulin-regulated phosphorylation of soluble and membrane proteins from corn coleoptile. *Plant Physiol.* 76, 359-365 (1984)
- VENKATESWARLU, P., ARMSTRONG, W.D. and SINGER, L.: Absorption of fluoride and chloride by barley roots. *Plant Physiol.* 40, 255-261 (1965)
- VENKAT RAJU, K. and MARSCHNER, H.: Regulation of iron uptake from relatively insoluble iron compounds by sunflower plants. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 133, 27-241 (1972)
- VENTER, H.A. VAN DE and CURRIER, H.B.: The effect of boron deficiency on callose formation and ¹⁴C translocation in bean (*Phaseolus vulgaris*) and cotton (*Gossypium hitsuture* L.) *Am. J. Bot.* 64, 861-865 (1977)
- VERGNANO, O. and HUNTER, J. G.: Nickel and cobalt toxicities in oat plants. *Ann. Bot. NS* 17, 317-328 (1952)

- VERTREGT, N.; Relation between black spot and composition of the potato tuber. *Eur. Potato J.* 11, 34-44 (1968)
- VETTER, H. and KLASINK, A.: (G) Nutrient contents on slurries and faeces. In: *Wieviel düngen?* p. 189-194. DLG-Verlag Frankfurt 1977
- VETTER, H. and TEICHMANN, W.: (G) Field trials with varied copper and nitrogen treatments in Weser-Ems. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 121, 97-111 (1968)
- VIETS, F.G.: Calcium and other polyvalent cations as accelerators of ion accumulation by excised barley roots. *Plant Physiol.* 19, 466-480 (1944)
- VIETS, F.G.: Water quality in relation to farm use of fertilizer. *Bio. Science* 21, 460-467 (1971)
- VIETS, F.G., BOAWN, L.C. and CRAWFORD, C.L.: Zinc contents and deficiency symptoms of 26 crops grown on a zinc deficient soil. *Soil Sci.* 78, 305-316 (1954)
- VINCENT, J., LEGGETT, J.E. and EGLI, D.B.: Cation accumulation by *Glycine max.* (L) Merr. as related to maturity stages. In: *The Soil Root Interface* (J. L. HARLEY and R. SCOTT RUSSELL, eds.) p. 440. Academic Press, London, New York, San Francisco, 1979
- VINES, H.M. and WEDDING, R.T.; Some effects of ammonia on plant metabolism and a possible mechanism for ammonia toxicity. *Plant Physiol.* 35, 820-825 (1960)
- VIRO, M.: (G) The effect of a varied nutrition with potassium on the translocation of assimilates and minerals in *Lycopersicon esculentum*. Diss. Fachbereich 19 Ernährungswissenschaften, Justus-Liebig-Universität Giessen 1973
- VIRUPAKSHA, T. K. and SHRIFT, A.; Biochemical differences between selenium accumulator and non-accumulator *Astragalus* species. *Biochem. Biophys. Acta* 107, 69-80 (1965)
- VLAMIS, J. and WILLIAMS, D.E.: Manganese and silicon interactions in the gramineae. *Plant and Soil* 27, 131-140 (1967)
- VLAMIS, J., WILLIAMS, D.E., COREY, J.E., PAGE, A. L. and GANJE, T. J.: Zinc and cadmium uptake by barley in field plots fertilized seven years with urban and suburban sludge. *Soil Sci.* 139, 81-87 (1985)
- VÖLKER, L.: (G) Influence of a late additional nitrogen application on the content of several amino acids in grain proteins. *Landw. Forsch.* 13, 307-316 (1960)
- VÖMEL, A.: (G) Nutrient balance in various lysimeter soils. I. Water leaching and nutrient balance. *Z. Acker- u. Pflanzenbau* 123, 155-188 (1965/66)
- VORM, VAN DER, P. D. J. and DIEST VAN A.: Aspects of the Fe and Mn nutrition of rice plants. II. Iron and manganese uptake by rice plants grown on aerobic water cultures. *Plant and Soil* 52, 12-29 (1979)
- VORM, VAN DER, P. D. J.: Uptake of Si by five plant species as influenced by variation in Si supply. *Plant and Soil* 56, 153-156 (1980)
- WAGGONER, P. E. and ZELITCH, I.: Transpiration and stomata of leaves. *Science* 150, 1413-1420 (1965)
- WAGNER, H. and MICHAEL, G.: (G) Effect of a varied nitrogen supply on the synthesis of cytokinins in roots of sunflower. *Biochem. Physiol. Pflanzen (BPP)* 162, 147-158 (1971)
- WAINWRIGHT, S. J. and WOOLHOUSE, H. W.: Physiological mechanisms of heavy metal tolerance in plants, p. 231-257. In: M. J. CHADWICK and G. T. GOODMAN: *The Ecology of Resource Degradation and Renewal*. Blackwell, Oxford 1975
- WALKER, C. D. and WEBB, J.: Copper in plants: Form and behaviour In: *Copper in Soils and Plants*. J.F. LONERAGAN, A.D. ROBSON and R.D. GRAHAM, Eds. p. 189-212, Academic Press 1981
- WALKER, D.A.: Three phases of chloroplast research. *Nature* 226, 1204-1208 (1970)
- WALKER, D. A.: Chloroplast and cell - The movement of certain key substances across the chloroplast envelope, p. 1-49. In: D.H. NORTHCOTE: *Int. Review of Science, Plant Biochemistry Series I, Vol. II*, Butterworths 1974
- WALKER, D. A.: Regulation of starch synthesis in leaves - the role of orthophosphate. In: *Physiological Aspects of Crop Productivity*, p. 195-207. *Proc. 15th Colloq. Int. Potash Inst., Bern* (1980)

- WALKER, N.: Report of the Rothamsted Experimental Station, Part I. p. 283 (1976)
- WALKER, N. A.: The structure of biological membranes. In: U. LÜTTGE and M. G. PITMAN: Transport in Plants II, Part A Cells. Enc. of Plant Physiology, New Series, Vol. 2, p. 3-11, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York (1976)
- WALKER, T. W.: Relations between the soil, the soil solutions and inorganic plant nutrition. Agric. Progress 20, 74-87 (1946)
- WALKER, T.W. and ADAMS, A. F. R.: Competition for sulphur in a grass-clover association. Plant and Soil 9, 353-366 (1958)
- WALKER, T. W., ORCHISTON, H. D. and ADAMS, A. F. R.: The nitrogen economy of grass legume associations, J. Brit. Grassl. Soc. 9, 240-274 (1954)
- WALKER, T. W. and SYERS, J.K.: The fate of phosphorus during pedogenesis. Geoderma 15, 149 (1976)
- WALLACE, A., FROLICH, E. and LUNT, O.R.: Calcium requirements of higher plants. Nature 209, 634 (1966)
- WALLACE, T.: The Diagnosis of Mineral Deficiencies in Plants by Visual Symptoms. A colour Atlas and Guide. Her Majesty's Stationery Office, London 1961
- WALLACE, W. and PATE, J. S.: Nitrate assimilation in higher plants with special reference to cocklebur (*Xanthium pennsylvanicum* Walk). Ann. of Bot. 31, 213-228 (1967)
- WALSH, T. and GOLDEN, J. D.: The boron status of Irish soils in relation to the occurrence of boron deficiency in some crops in acid and alkaline soils. Int. Soc. Soil Trans (Comm II and IV) 16, 167-171 (1952)
- WALTER, B., BATGEN, D., PATENBURG, H. and KOCH, W.: (G) Effect of gas and salt on soil and plant. Das Gartenamt 10, 578-581 (1974)
- WALTER, B., KOCH, W. and BASTGEN, D.: (G) Experiences and results of urea foliar applications to grapes. Weinberg und Keller 20, 265-274 (1973)
- WANASURIA, S., DE DATTA, S.K. and MENGEL, K.: Rice yield in relation to electroultrafiltration extractable soil potassium. Plant and Soil 59, 23-31 (1981)
- WANASURIA, S., MENGEL, K. and DE DATTA, S.K.: Use of electroultrafiltration (EUF) technique to study the potassium dynamics of wetland soils and potassium uptake by rice. Soil Sci. Plant Nutr. (Tokyo) 27, 1374-1379 (1981)
- WARD, G.M. and MILLER, M.J.: Magnesium deficiency in greenhouse tomatoes. Canad. J. Plant Sci. 49, 53-59 (1969)
- WARDLAW, J. F.: The effect of water stress on translocation in relation to photosynthesis and growth. II. Effect during leaf development in *Lolium temulentum*. Aust. J. Biol. Sci. 22, 1-16 (1969)
- WARING, S.A. and BREMNER, J.M.: Ammonium production in soil under waterlogged conditions as an index of nitrogen availability. Nature 201, 951-952 (1964)
- WARNER, R. L. and KLEINHOF, A.: Nitrate utilization by nitrate reductase-deficient barley mutants. Plant Physiol. 67, 740-743 (1981)
- WARNOCK, R.E.: Micronutrient uptake and mobility within corn plants (*Zea mays* L.) in relation to P induced zinc deficiency. Soil Sci. Soc. Amer. Proc. 34, 765-769 (1970)
- WARREN-WILSON, J.: Maximum yield potential. In: Transition from Extensive to Intensive Agriculture with Fertilizers, p. 34-56. Proc. 7th Colloq. Int. Potash Inst., Bern (1969)
- WARRINGTON, K.: The influence of iron supply on toxic effects of manganese molybdenum and vanadium on soybeans, peas and flax. Ann. Appl. Biol. 41, 1-22 (1955)
- WATANABE, H.: Accumulation of chromium from fertilizers in cultivated soils. Soil Sci. Plant Nutr. 30, 543-554 (1984)
- WATANABE, H. and YOSHIDA, S.: Effects of nitrogen, phosphorus, and potassium on photophosphorylation in rice in relation to the photosynthetic rate of single leaves. Soil Sci. Plant Nutr. 16, 163-166 (1970)
- WATANABE, I., BERJA, N.S. and DEL ROSARIO, D.C.: Growth of *Azolla* in paddy fields as affected by phosphorus fertilizer. Soil Sci. Plant Nutr. 26, 301-307 (1980)

- WATANABE, I., ESPINAS, C. R., BERJA, N. S. and ALIMAGNO, B. V.: Utilization of the Azolla-Anabaena complex as a nitrogen fertilizer for rice. IRRI Research Paper Series No. 11, 3-14. November (1977)
- WATSON, D.J.: The physiological basis of variation in yield. *Adv. Agron.* 4, 101-144 (1952)
- WATSON, J.D.: *Molecular Biology of the Gene*. Benjamin, New York, p. 494 (1965)
- WEBSTER, C.P. and DOWDELL, R.J.: Nitrous oxide emission from permanent grass swards. *J. Sci. Food Agric.* 33, 227-230 (1982)
- WEHRMANN, J. and HÄHNDEL, R.: Relationship between N- and Cl-nutrition and NO₃-content of vegetables. Vth Intern. Colloquium for the Optimization of Plant Nutrition, Montpellier. *Proceed.* Vol. 2, 679-685 (1984)
- WEARMANN, J. and SCHARPF, H. C. : (G) The mineral content of the soil as a measure of the nitrogen fertilizer requirement (N_i, i. method). *Plant and Soil* 52, 109-126 (1979)
- WEINSTEIN, L.H.: Fluoride and plant life. *J. of Occupational Medicine* 19, 49-78 (1977)
- WEISS, A. and HERZOG, A.: Isolation and characterization of a silicon-organic complex from plants. In: *Biochemistry of Silicon and Related Problems*. G. BENDZ and I. LINDQVIST, Eds p. 109-127 Plenum New York 1978
- WEISSMAN, G. S.: Glutamine synthetase regulation by energy charge in sunflower roots. *Plant Physiol.* 57, 339-343 (1976)
- WELCH, L.F., JOHNSON, P.E., MCKIBBEN, G.E., BOONE, L.V. and PENDLETON, I.W.: Relative efficiency of broadcast versus banded potassium for corn. *Agron. J.* 58, 618-621 (1966)
- WELCH, R.M.: The biological significance of nickel. *J. Plant Nutrition* 3, 345-356 (1981)
- WELCH, R. M. and HUFFMAN, W. D.: Vanadium and plant nutrition. *Plant Physiol.* 52, 183-185 (1973)
- WELCH, R.W.: Genotypic variation in oil and protein in barley grain. *J. Sci. Fd Agric* 29, 953-958 (1978)
- WELLBURN, A.R., MAJERNIK, O. and WELLBURN, F.A. M.: Effects of SO₂ and NO₂-polluted air upon the ultrastructure of chloroplasts. *Environ. Pollution* 3, 37-49 (1972)
- WELLER, F.: A method for studying the distribution of absorbing roots of fruit trees. *Expl. Agric.* 7, 351-361 (1971)
- WELLER, F.: (G) Nitrogen turnover in some orchard soils of South West Germany. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 146, 261-270 (1983)
- WELLER, H. and HÖFNER, W.: (G) Photosynthetic O₂ production of *Chlorella pyrenoidosa* in relation to potassium nutrition. *Kali-Briefe (Hannover) Fachgeb.* 2, 4. Folge (1974)
- WERNER, D.: (G) Dinitrogen fixation and primary production. *Angew. Botanik* 54, 67-75 (1980)
- WERNER, D. and ROTH, R.: Silica metabolism. In: *Inorganic Plant Nutrition, Encycl. Plant Physiol.* New Series, Vol. 15B (A. LÄUCHLI and R. L. BIELESKI, Eds.) p. 682-694 Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo (1983)
- WERNER, W.: (G) Characterization of the available phosphate after an application of different phosphate forms for some years. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 122, 19-32 (1969)
- WEST, K. R. and PITMAN, M. G.: Rubidium as a tracer for potassium in the marine algae *Ulva lactuca* L. and *Chaetomorpha darwinii* (Hooker) Kuetzing. *Nature* 214, 1262-1263 (1967)
- WESTGATE, M.E. and BOYER, J. S.: Transpiration and growth - induced water potentials in maize. *Plant Physiol.* 74, 882-889 (1984)
- WHEELER, A. W.: Changes in growth-substance content during growth of wheat, *J. appl. Biol.* 72, 327-334 (1972)
- WHITE, D.J.: Energy use in agriculture. In: *Aspects of Energy conversion* (BLAIR, JONES and VAN HORN, eds.) Pergamon Press, Oxford and New York 1976
- WHITE, G.C. and GREENHAN, D. W. P.: Seasonal trends in mineral nitrogen content of the soil in a long-term NPK trial on dessert apples. *J. horticult. Sci.* 42, 419-428 (1967)
- WHITEHEAD, D.C.: Soil and plant nutrition aspects of the sulphur cycle. *Soils Fert.* 29, 1-9 (1964)

- WICKE, H. J.: (G) Effect of high potassium rates on yield and quality parameters of crops (results of field trials). *Albrecht-Thaer-Archiv* 12, 889-902 (1968)
- WIDDOWSON, F. V., PENNY, A. and WILLIAMS, R. J. B.: Experiments measuring effects of ammonium and nitrate fertilizers, with and without sodium and potassium, on spring barley. *J. agric. Sci.* 69, 197-207 (1967)
- WIEBE, H. H. and AL-SAAD, H. A.: Mattic bound water of water tissue from succulents. *Plant Physiol.* 36, 47-51 (1976)
- WIERSUM, I.K.: Calcium content of the phloem sap in relation to the Ca status of the plant. *Acta bot. neerl.* 28, 221-224 (1979)
- WIKLANDER, L.: The soil, p. 118-164. In: *Encyclopedia of Plant Physiology*, Vol. 4, Springer-Verlag, Berlin, Göttingen, Heidelberg 1958
- WIKLANDER, L. and HALLGREN, G.: Studies on gyttja soils. *Kungl. Lantbrukshögsk. Ann.* 16, 811-827 (1949)
- WIKLICKY, L., NÉMETH, K. and RECKE, H.: (G) Assessment of nitrogen fertilizer requirements for sugar beet by means of EUF (Electro-Ultra-Filtration). In: *Nitrogen and Sugar-Beet. Intern. Institute for Sugar-Beet Research (Ed.)* p. 533-543, Brussels 1983
- WILD, A., SKARLOU, V., CLEMENT, C. R. and SNAYOON, R. W.: Comparison of potassium uptake by four plant species grown in sand and in flowing culture. *J. appl. Ecol.* II, 801-802 (1974)
- WILKINSON, B.: Boron in the glasshouse tomato plant. *Nature* 180, 666 (1957)
- WILKINSON, B.G.: Mineral composition of apples. IX. Uptake of calcium by the fruit. *J. Sci. Fd. Agric.* 19, 446-447 (1968)
- WILLIAMS, C. H. and DAVID, D. J.: The effects of superphosphate on the cadmium content of soils and plants. *Australian J. Soil Research* II, 43-56 (1973)
- WILLIAMS, D. E. and VLAMIS, J.: The effect of silicon on yield and manganese 54 uptake and distribution in the leaves of barley plants grown in culture solutions. *Plant Physiol.* 32, 404-409 (1957)
- WILLIAMS, E. G.: Influences of parent material and drainage conditions on soil phosphorus relationships. *Agrochimica* 3, 279 (1959)
- WILLIAMS, E.G.: Factors affecting the availability of soil phosphate and efficiency of phosphate fertilizers. *Anglo-Soviet Symposium On Agrochemical Research on the Use of Mineral Fertilizers, Moscow* (1970)
- WILLIAMS, E. G. and KNIGHT, A. H.: Evaluations of soil phosphate status by pot experiments, conventional extraction methods and labile phosphate values estimated with the aid of phosphorus-32. *J. Sci. Fd. Agric.* 14, 555-563 (1963)
- WILLIAMS, R.J. B.: The chemical composition of water from land drains at Saxmundham and Woburn, and the influence of rainfall upon nutrient losses. *Rep. Roth. Exp. Sta. part 2*, p. 36-67 (1970)
- WILLIAMS, W. A., MORSE, M. D. and RUCKMAN, J. R.: Burning vs incorporation of rice crop residues. *Agron. J.* 64, 467-468 (1972)
- WILLIAMSON, R.E. and ASHLEY, C.C.: Free Ca^{2+} and cytoplasmic streaming in the Alga chara. *Nature* 296, 647-650 (1982)
- WILSON, L.G., BRESSAN, R.A. and FILNER, P.: Light-dependent emission of hydrogen sulfide from plants. *Plant Physiol.* 61, 184-189 (1978)
- WILSON, S. B. and HALLSWORTH, E. G.: Studies of the nutrition of the forage legumes. IV. The effect of cobalt on the growth of nodulated and non nodulated *Trifolium subterraneum* L. *Plant and Soil* 22, 260 (1965)
- WILSON, S.B. and NICHOLAS, D. J. D.: A cobalt requirement for non-nodulated legumes and for wheat. *Phytochemistry* 6, 1057-1060 (1967)
- WINNER, C.; (G) Questions concerning the choice of cultivars and fertilizer application in relation to beet quality in modern sugar beet cultivation. *Zucker* 21, 521-530 (1968)

- WINNER, C., FEYERABEND, I. and MÜLLER, A. VON: (G) Investigation in the content of nitrate nitrogen in a soil profile and its uptake by sugar beet. *Zucker* 29, 477-484 (1976)
- WINSOR, G.W.: Potassium and the quality of glasshouse crops. In: Potassium and the Quality of Agricultural Products, p. 303-312, Proc. 8th Congr. Int. Potash Inst., Bern (1966)
- WITTWER, S. H. and TEUBNER, F. G.: Foliar absorption of mineral nutrients. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 10, 13-32 (1959)
- WITTWER, S. H. and TOLBERT, N.E.: 2-Chloroethyl trimethyl-ammonium chloride and related compounds as plant growth substances. *Plant Physiol.* 35, 871-877 (1960)
- WOLDENDORP, J.W.: Losses of soil nitrogen. *Stikstof, Dutch Nitrogenous Fertilizer Review*, Nr. 12, 32-46 (1968)
- WOLLNY, E.: (G) Investigations into the capillary movement of water in soils. *Forsch.-Gebiete Agr.-Phys.* 8, 206-220 (1885)
- WOOLEY, J. T.: Sodium and silicon as nutrients for the tomato plant. *Plant Physiol.* 32, 317-321 (1957)
- WOOLHOUSE, H.W.: Light gathering and carbon assimilation processes in photosynthesis; their adaptive modifications and significance for agriculture. *Endeavour, New Series* 2, 35-46 (1978)
- WOOLHOUSE, H.W.: Crop physiology in relation to agricultural production: The genetic link. In: *Physiological Processes Limiting Plant Productivity* (C. B. JOHNSON, Ed.) p. 1-21. Butterworth, London 1981
- WRIGHT, J.P. and FISHER, D.B.: Direct measurement of sieve tube turgor pressure using severed aphid stylets. *Plant Physiol.* 65, 1133-1135 (1980)
- WUNDERLICH, F.: (G) The nucleus matrix: Dynamic protein-structure in cell nucleus. *Naturw. Rdsch.* 31, 282-288 (1978)
- WYN JONES, R. G. and POLLARD, A.: Proteins, enzymes and inorganic ions. In: *Inorganic Plant Nutrition*, *Encycl. Plant Physiol. New Series*, Vol. 15B (A. LÄUCHLI and R.L. BIELESKI, eds.) p. 528-562. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo 1983
- WYN JONES, R. G.: SUTCLIFFE, M. and MARSHALL, C.: Physiological and biochemical basis for heavy metal tolerance in clones of *Agrostis tenuis*, In: R.M. SAMISH: *Recent Advances in Plant Nutrition*. Gordon and Breach, New York 1971
- WYNN PARRY, D. and SMITHSON, F.: Types of opaline silica depositions in the leaves of British grasses. *Annals of Botany* 28, 169-185 (1964)
- YOSHIDA, S.: Physiological aspects of grain yield. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 23, 437-464 (1972)
- YOSHIDA, S. and CASTANEDA, L.: Partial replacement of potassium by sodium in the rice plant under weakly saline conditions. *Soil Sci. Plant Nutr.* 15, 183-186 (1969)
- YOSHIDA, S., FORNO, D.A. and BHADROCHALM, A.: Zinc deficiency of the rice plant on calcareous and neutral soils in the Philippines. *Soil Sci. Plant Nutr.* 17, 83-87 (1971)
- YOUNG, N.D. and GALSTON, A.W.: Putrescine in acid stress. *Plant Physiol.* 71, 767-771 (1984)
- ZECH, W.: (G) Needle analytical investigations into the lime chlorosis of the pine (*Pinus silvestris*). *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 125, 1-16 (1970)
- ZECH, W., KOCH, W. and FRANZ, F.: (G) Net assimilation and transpiration of pine twigs in dependence on potassium supply and light intensity. *Kali-Briefe, Fachgeb.* 6, 1. Folge (1971)
- ZECH, W. and POPP, E.: (G) Magnesium deficiency, one of the reasons for the spruce and fir dieback in Northeastern Bavaria. *Forstw. Cbl.* 102, 50-55 (1983)
- ZEEH, B., KÖNIG, K. H. and JUNG, J.: Development of new plant growth regulators with biological activity related to CCC. *Kemia-Kemi* 1 (Helsinki) 9, 621-623 (1974)
- ZELITCH, I.: Photorespiration: Studies with whole tissues. In: *Photosynthesis II*, *Encycl. Plant Physiol. New Series*, Vol. 6 (M. GIBBS and E.LATZKO, eds.) p. 351-367. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New York 1979
- ZIMMERMANN, M.: Translocation of nutrients. In: *Physiology of Plant Growth and Development*, p. 383-417 (M. B. WILKINS, Ed.) 1969

- ZIMMERMANN, M. M. and MILBURN, J. A.: Transport in plants. I. Phloem Transport. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York 1975
- ZIMMERMANN, U.: Physics of turgor- and osmoregulation. Ann. Rev. Plant Physiol. 29, 121-148 (1978)
- ZIMMERMANN, U. and BECKERS, F.: Generation action potentials in Chara corallina by turgor pressure changes. Planta 138, 173-179 (1978)
- ZÖTTL, H.W. and MIES, E.: (G) Supply with mineral nutrients and pollution stress of spruce ecosystems in the Black Forest being under immission influence. Mittell. Deutsch. Bodenkundl. Ges. 38, 429-434 (1983)
- ZSOLDOS, F.: Ion uptake by cold-injured rice roots. Plant and Soil 37, 469-478 (1972)