

**K. Mengel y E.A. Kirkby**

Traducción de R.J. Melgar y Mercedes Ruiz

Traducción al español de la 4ª edición (1987)

---

# PRINCIPIOS DE NUTRICIÓN VEGETAL

---



International Potash Institute  
Basel, Switzerland, 2000

K. Mengel y E.A. Kirkby

Principios de Nutrición Vegetal

Traducción de R.J. Melgar y Mercedes Ruiz

© Copyrights: derechos reservados International Potash Institute  
Schneidergasse 27  
P.O. Box 1609  
CH-4001 Basel / Switzerland  
Phone: (41) 61 261 29 22  
Fax: (41) 61 261 29 25  
E-mail: [ipi@iprolink.ch](mailto:ipi@iprolink.ch)  
Web: [www.ipipotash.org](http://www.ipipotash.org)

ISBN: Nr. 3-906 535 03 7

Impresión: Brinkmann, Mulhouse, Francia

Disposición: Sandrine Randon, IPI, Basel, Suiza

Traducción al español de la 4ª edición (1987)

# PRINCIPIOS DE NUTRICIÓN VEGETAL

**Dr. Konrad Mengel**

Professor de Nutrición Vegetal, Justus Liebig University,  
Giessen, Germany

**Ernest A. Kirkby**

Senior Lecturer en Ciencias de las Plantas, Dept. de Ciencias de las  
Plantas, The University, Leeds, England

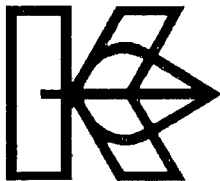
Traducción por:

**Ricardo J. Melgar, Ing. Agr. Ph.D**

Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria  
Estacion Experimental Agropecuaria Pergamino  
c.c. No. 31, 2700 Pergamino, Argentina

**Mercedes Ruiz Gallud, Ing. Agr.**

C/ Serrano 215, 28016 Madrid (Spain)



Editor:

International Potash Institute  
Schneidergasse 27, P.O. Box 1609  
CH-4001 Basel, Switzerland  
2000

## **Prefacio**

(4ª edición)

*Las tres ediciones anteriores de "Principios de Nutrición Vegetal" tuvieron mucho éxito. No sólo se vendieron bien, una consideración primaria tanto para los autores como para el editor, sino que además se demostró un interés considerable por 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 también fueron principalmente amables, constructivos y favorables en sus comentarios. Esto nos animó, por lo tanto, a 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 la disposición de los contenidos se ha mantenido ya que probó ser muy satisfactoria en ediciones anteriores. Como antes también las disciplinas científicas de edafología, bioquímica, fisiología vegetal, ecología y agronomía, se han enfocado al tema principal de la nutrición vegetal. En esta versión nueva revisada y actualizada se ha puesto un énfasis algo mayor en problemas ecológicos, de acuerdo con los últimos desarrollos.*

*Estamos profundamente agradecidos a amigos y colegas por sus consejos y en particular 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 proporcionarnos nuevas fotografías.*

*Deseáramos expresar nuestro agradecimiento en particular a la Sra. Helga MENGEL que realizó mucho trabajo de apoyo en la preparación del manuscrito tan importante en la producción de un libro de este tipo 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 el University College y en el departamento de Botánica, tiempo durante el que se efectuaron algunas de las revisiones de la 4ª edición.*

Giessen y Leeds, Septiembre 1987

K. MENGEL

E.A. KIRKBY

## **Prefacio**

(1ª edición)

La supervivencia del hombre, siempre ha dependido de la vida de las plantas como fuente de alimento, materias primas y energía. Esto se debe a la capacidad de las plantas verdes de transformar energía luminosa en energía química. En el proceso de la fotosíntesis, las plantas acumulan las bajas concentraciones de dióxido de carbono de la atmósfera convirtiéndolas en azúcares. Esta es la base de la síntesis de las materias primas naturales vitales incluyendo almidón, fibras, aceites vegetales, gomas así como un gran número de compuestos orgánicos algunos de los cuales, como los aminoácidos esenciales, ácidos grasos esenciales y vitaminas son indispensables en la dieta de los mamíferos. Es este proceso fotosintético también el que explica el almacenamiento de la energía mundial en forma de combustibles fósiles de los que depende tan significativamente el hombre.

La creciente población mundial se ve ahora confrontada por una mayor escasez de productos vegetales, y hay una mayor necesidad de producir cultivos de más altos rendimientos 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 pueden aplicarse en la producción mayor y mejor de productos alimenticios y otros. Éste es, entonces, el principal propósito del libro, proporcionar información para ayudar a resolver problemas prácticos. En lo que a esto respecta aprobamos el punto de vista del gran microbiólogo francés, Louis Pasteur que una vez dijo que "no hay Ciencia Aplicada sino sólo la aplicación del conocimiento científico, del pensamiento y la técnica a problemas prácticos".

El tema de la nutrición vegetal está relacionado con el suministro de nutrientes así como la absorción de dichos nutrientes y su distribución en las plantas. Está íntimamente relacionada con el metabolismo de las plantas. Así, en un sentido más amplio la asimilación de nutrientes, sus funciones metabólicas y su contribución al crecimiento y a la producción de rendimientos también pueden considerarse como parte de la nutrición vegetal. El lado práctico de la nutrición vegetal es la aplicación de fertilizantes. Estos son los principales temas de este libro.

El libro presenta un amplio espectro de temas que atraviesan los límites de la Edafología, Fisiología y Bioquímica vegetales. Somos suficientemente optimistas para creer que tan amplio tratamiento proporcionará una mejor

comprensión de la Nutrición Vegetal, aunque estamos seguros que en un libro de este alcance y para los propósitos para los que se utilizará, alguna simplificación es inevitable. En nuestra opinión, esto es justificable para que puede presentarse una imagen clara que pueda ser comprendida 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 las ciencias de las plantas y la producción de cultivos. Por esta razón, se cita más literatura que la generalmente encontrada en libros de texto para estudiantes. En vista del vasto número de trabajos científicos producidos en la última década no es posible presentar un examen detallado de la literatura de todos los temas discutidos. No obstante, creemos que las referencias citadas proporcionarán una útil introducción a aquellos que intentan estudiar un tema particular en más detalle. En las referencias citadas, elegimos deliberadamente literatura de diferentes países para mostrar el alcance de la investigación y para presentar una imagen mundial del tema.

Nos gustaría expresar nuestra gratitud a todas aquellas personas que nos ayudaron a completar este libro. Estamos endeudados con el Sr. D.R. HOLDFORD, Sr. W.N. TOWNSEND y Dr. P.B. TINKER que tuvieron la poco envidiable tarea de leer las secciones del libro en su primera propuesta. Sus comentarios estimulantes y valiosas sugerencias fueron de lo más apreciadas. Estamos también agradecidos al Dr. F.E. SANDERS y al Profesor. H.W. WOOLHOUSE por sus útiles discusiones.

Algunos autores fueron muy amables al permitirnos utilizar sus fotografías originales. Estos incluyeron a 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. RUCKENBAUER, Dr. F.E. SANDERS, Dr. G. TROLLDENIER, Dr. H.P. PISSAREK, Dr. C.B. SHEAR y Dr. B. WALTER.

Unas de las tareas más arduas y consumidoras de tiempo en la producción de un libro es la preparación del manuscrito. Queremos darle las gracias en especial por lo tanto a la Señorita R. GERKE y a la Sra. J. ANDREW por mecanografiar y a la Sra. K. MENGEL que se implicó mucho en el trabajo de este libro revisando y ordenando la sección de literatura.

Nos gustaría también agradecer al Instituto Internacional de la Potasa el haber accedido en el formato del libro, y haber publicado el libro con tanta rapidez.

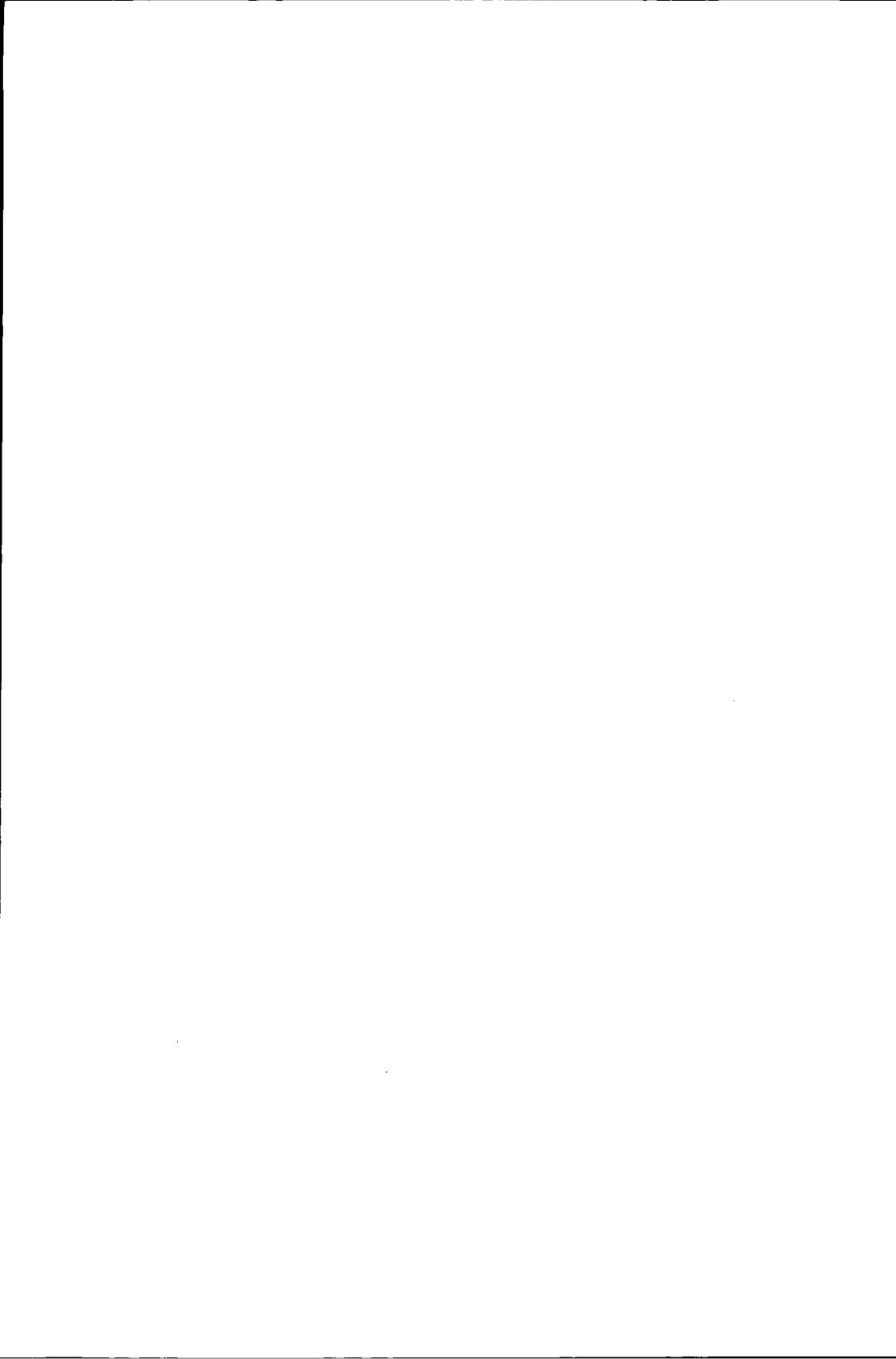
# Contenido

	Página
<b>Capítulo 1: Los Nutrientes de las Plantas</b> .....	11
1.1. Definiciones y Clasificación .....	11
1.2. Funciones Generales .....	14
1.3. Contenido Mineral del Material Vegetal .....	19
<b>Capítulo 2: El Suelo como Medio Nutritivo de la Planta</b> .....	25
2.1. Propiedades Físico-Químicas Importantes .....	25
2.2. Características Importantes del Suelo .....	39
2.3. Factores Relativos a la Disponibilidad de Nutrientes .....	66
2.4. Determinación de la Disponibilidad de Nutrientes .....	95
<b>Capítulo 3: Absorción y Asimilación de Nutrientes</b> .....	113
3.1. Absorción de Iones y Estado Iónico de las Plantas .....	113
3.2. Fotosíntesis y Asimilación de CO <sub>2</sub> .....	146
3.3. Asimilación del Nitrógeno y del Azufre .....	171
<b>Capítulo 4: Relaciones Planta-Agua</b> .....	191
4.1. Procesos Básicos de las Relaciones Planta-Agua .....	191
4.2. Balance Hídrico .....	198
4.3. Transporte a Larga Distancia .....	210
4.4. Aspectos Fisiológicos del Estrés Hídrico .....	226
4.5. Aspectos Prácticos del Estrés Hídrico .....	231
4.6. Salinidad .....	235
<b>Capítulo 5: Nutrición y Crecimiento de las Plantas</b> .....	245
5.1. Etapas Esenciales de Crecimiento y Componentes del Rendimiento .....	245
5.2. Nutrición y Respuesta en Términos de Rendimiento .....	269
5.3. Nutrición y Calidad Vegetal .....	281
<b>Capítulo 6: Aplicación de los Fertilizantes</b> .....	301
6.1. El Ciclo de los Nutrientes .....	301
6.2. Fertilizantes Minerales y Orgánicos y Técnicas de Fertilización .....	316
6.3. Aspectos Generales de la Aplicación de los Fertilizantes .....	329



Capítulo 7: <b>Nitrógeno</b> .....	345
7.1. El Nitrógeno en el Suelo y su Disponibilidad .....	345
7.2. El Nitrógeno en la Fisiología .....	363
7.3. Aplicación de Fertilizantes Nitrogenados y Producción de los Cultivos .....	372
 Capítulo 8: <b>Azufre</b> .....	 385
8.1. El Azufre del Suelo .....	385
8.2. El Azufre en la Fisiología .....	387
8.3. El Azufre en la Nutrición de los Cultivos .....	398
 Capítulo 9: <b>Fósforo</b> .....	 403
9.1. El Fósforo del Suelo .....	403
9.2. El Fósforo en la Fisiología .....	413
9.3. El Fósforo en la Nutrición de Cultivos .....	419
 Capítulo 10: <b>Potasio</b> .....	 427
10.1. El Potasio del Suelo .....	427
10.2. El Potasio en la Fisiología .....	434
10.3. El Potasio en la Nutrición de los Cultivos .....	446
 Capítulo 11: <b>Calcio</b> .....	 455
11.1. El Calcio del Suelo .....	455
11.2. El Calcio en la Fisiología .....	461
11.3. El Encalado y el Calcio en la Nutrición de Cultivos .....	474
 Capítulo 12: <b>Magnesio</b> .....	 481
12.1. El Magnesio del Suelo .....	481
12.2. El Magnesio en la Fisiología .....	482
12.3. El Magnesio en la Nutrición de los Cultivos .....	488
 Capítulo 13: <b>Hierro</b> .....	 493
13.1. El Hierro del Suelo .....	493
13.2. El Hierro en la Fisiología .....	495
13.3. El Hierro en la Nutrición de los Cultivos .....	504
 Capítulo 14: <b>Manganeso</b> .....	 513
14.1. El Manganeso del Suelo .....	513
14.2. El Manganeso en la Fisiología .....	515
14.3. El Manganeso en la Nutrición de los Cultivos .....	521
 Capítulo 15: <b>Zinc</b> .....	 525
15.1. El Zinc del Suelo .....	525
15.2. El Zinc en la Fisiología .....	526
15.3. El Zinc en la Nutrición de los Cultivos .....	532

<b>Capítulo 16: Cobre</b> .....	537
16.1. El Cobre del Suelo .....	537
16.2. El Cobre en la Fisiología .....	538
16.3. El Cobre en la Nutrición de los Cultivos .....	545
<b>Capítulo 17: Molibdeno</b> .....	551
17.1. El Molibdeno del Suelo .....	551
17.2. El Molibdeno en la Fisiología .....	552
17.3. El Molibdeno en la Nutrición de los Cultivos .....	556
<b>Capítulo 18: Boro</b> .....	559
18.1. El Boro del Suelo .....	559
18.2. El Boro en la Fisiología .....	561
18.3. El Boro en la Nutrición de los Cultivos .....	568
<b>Capítulo 19: Otros Elementos de Importancia</b> .....	573
19.1. Cloro .....	573
19.2. Silicio .....	577
19.3. Cobalto .....	582
19.4. Vanadio .....	588
<b>Capítulo 20: Elementos con Efectos Tóxicos</b> .....	589
20.1. Yodo .....	589
20.2. Bromo .....	590
20.3. Flúor .....	591
20.4. Aluminio .....	592
20.5. Níquel .....	594
20.6. Cromo .....	596
20.7. Selenio .....	597
20.8. Plomo .....	598
20.9. Cadmio y otros metales pesados .....	601
<b>Referencias</b> .....	607



## Capítulo 1:

# Los Nutrientes de las Plantas

## 1.1. Definiciones y Clasificación

Un rasgo 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 los cuales los nutrientes se convierten en material celular o suministran energía son los llamados procesos metabólicos. El término "metabolismo" comprende las diversas reacciones que ocurren en una célula viva a fin de mantener la vida y el crecimiento. Así, la nutrición y el metabolismo están estrechamente relacionados entre sí.

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

- 1) Una deficiencia de este elemento hace imposible que la planta complete su ciclo vital.
- 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.

Según estos criterios, propuestos por ARNON Y STOUT (1939), se consideran hoy día elementos esenciales para las plantas superiores los siguientes elementos químicos:

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

Los tres últimos -sodio, silicio y cobalto- no se han establecido como elementos esenciales para todas las plantas superiores, y por eso se muestran

entre paréntesis. En el caso del sodio hay algunas especies vegetales, particularmente las quenopodiáceas y las especies adaptadas a condiciones salinas, que absorben este elemento en cantidades relativamente altas. El sodio tiene un efecto beneficioso y en algunos casos es esencial; lo mismo ocurre con el silicio, un nutriente esencial para el arroz. El cloro es la más reciente adición a la lista de elementos esenciales para el crecimiento de todas las plantas superiores BROYER *et al.* (1954). La lista anterior de elementos esenciales puede muy bien no estar aún completa, y es muy posible que se demuestre que otros elementos en concentraciones muy bajas son también esenciales para las plantas superiores. Por ejemplo, en los últimos tiempos se ha establecido que para algunos microorganismos el vanadio (V) es un elemento esencial (NICHOLAS, 1961).

Los nutrientes vegetales pueden dividirse en macronutrientes y micronutrientes. Los macronutrientes se encuentran en las plantas y son necesarios en cantidades relativamente más altas que los micronutrientes. El contenido del macronutriente N en los tejidos de las plantas, por ejemplo, es varios miles de veces superior al contenido del micronutriente zinc. Utilizando esta clasificación, basada en el contenido de cada elemento en el material vegetal, pueden definirse como macronutrientes los siguientes elementos: C, H, O, N, P, S, 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 el ejemplo citado anteriormente. El contenido de manganeso y hierro en los tejidos vegetales, por ejemplo, es a veces casi tan alto como el contenido de azufre o magnesio. El contenido de micronutrientes está a menudo muy por encima de las necesidades fisiológicas. Esto es cierto en el caso del manganeso, demostrándose así que el contenido de nutrientes en los órganos de las plantas (hojas, tallos, frutos y raíces) da escasa idea de las cantidades de nutrientes necesarias en los procesos fisiológicos y bioquímicos. Las plantas pueden incluso mostrar grandes concentraciones de elementos no esenciales algunos de los cuales pueden ser tóxicos (aluminio, níquel, selenio y flúor).

Desde el punto de vista fisiológico resulta difícil justificar la clasificación de los nutrientes de las plantas en micro y macronutrientes en función de su concentración en los tejidos vegetales. Más apropiado parece hacerlo en base a su comportamiento bioquímico y a su función fisiológica. Adoptando el punto de vista fisiológico, una posible clasificación de los nutrientes de las plantas se da en la Tabla 1.1. El grupo 1 incluye los principales componentes del material orgánico vegetal: C, H, O, N y S. El carbono se absorbe como  $\text{CO}_2$  de la atmósfera y posiblemente en la forma de  $\text{HCO}_3^-$  de la solución del suelo. Estos compuestos se asimilan por procesos de carboxilación con la consiguiente formación de grupos carboxílicos. Esta incorporación del C se ve también acompañada por la asimilación simultánea de oxígeno, ya que no sólo se metaboliza C sino también  $\text{CO}_2$  y  $\text{HCO}_3^-$ . El hidrógeno se absorbe en forma de

agua de la solución del suelo o en condiciones húmedas, directamente de la atmósfera. En el proceso de la fotosíntesis, el  $H_2O$  se reduce a  $H^+$  (fotólisis) y éste 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 un coenzima muy importante, de significancia universal en los procesos de oxidación-reducción, ya que el  $H^+$  del  $NADPH$  se transfiere a un gran número de compuestos diferentes. Las plantas absorben N como nitrato o amonio de la solución del suelo, o como amoníaco gaseoso  $NH_3$  y  $N_2$  de la atmósfera. Este último proceso, denominado fijación de nitrógeno molecular ( $N_2$ ), depende de la presencia de microorganismos específicos, algunos de los cuales, como *Rhizobium* o *Actinomyces*, se asocian simbióticamente a las plantas superiores.

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

Elemento	Absorción	Funciones Bioquímicas
1 <sup>er</sup> 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 del suelo, los gases de la atmósfera.	Constituyentes principales de la materia orgánica. Elementos esenciales de los grupos atómicos implicados en los procesos enzimáticos. Asimilación por reacciones redox.
2 <sup>o</sup> grupo P, B, Si	En forma de fosfatos, ácido bórico o borato, silicato de la solución del suelo.	Esterificación con grupos alcohol nativos en plantas. Los ésteres fosfato están implicados en reacciones de transferencia de energía.
3 <sup>er</sup> grupo K, Na, Mg, Ca, Mn, Cl	En forma de iones de la solución del suelo.	Funciones no-específicas estableciendo potenciales osmóticos. Reacciones más específicas en que el ión provoca la conformación óptima del enzima (activación enzimática). Formación de puentes entre las parejas de la reacción. Equilibrar aniones. Control de permeabilidad de membrana y potenciales eléctricos.
4 <sup>o</sup> grupo Fe, Cu, Zn, Mo	En forma de iones o quelatos de la solución del suelo.	Predominan en forma quelatada incorporados en grupos prostéticos. Permiten transporte de electrones por cambio de valencia.

El N del  $NO_3^-$  se asimila por un proceso de reducción seguido 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 metabolizado por un proceso de aminación. La asimilación del S del sulfato es análoga a la incorporación del N del nitrato, es decir, mediante la reducción del sulfato al grupo SH. El azufre S no sólo se absorbe de la solución del suelo en forma de sulfato, sino que también puede absorberse como  $SO_2$  de la atmósfera. Las reacciones por las que se produce la incorporación del C, H, N, O y S a las moléculas orgánicas son procesos fisiológicos fundamentales del metabolismo de las plantas. Estos se describirán en mayor detalle más adelante. Por el momento sólo es necesario mencionar que los principales constituyentes del material orgánico de las plantas se asimilan mediante reacciones fisiológicas complejas y que a este respecto difieren de los otros nutrientes vegetales.

El fósforo, boro y silicio constituyen otro grupo de elementos que muestran similitudes en cuanto a su comportamiento bioquímico. Todos se absorben como iones inorgánicos o como ácidos y en las células vegetales se encuentran como tales o unidos principalmente a los grupos hidróxilo de los azúcares formando ésteres de fosfatos, boratos o silicatos.

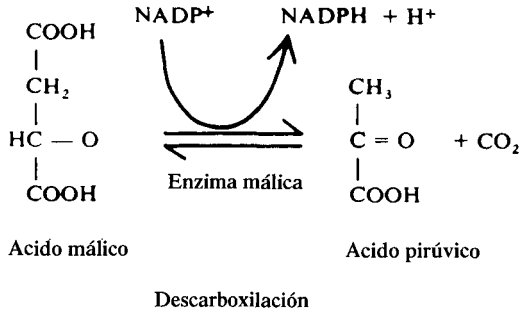
El tercer grupo de nutrientes de las plantas está compuesto por K, Na, Ca, Mg, Mn y Cl. Estos elementos se absorben directamente de la solución del suelo en sus formas iónicas. Están presentes en las células vegetales en estado iónico libre, o adsorbidos a aniones orgánicos no difusibles. Un ejemplo de esta última forma es la adsorción de  $Ca^{2+}$  por los grupos carboxílicos de las pectinas. El magnesio también aparece fuertemente ligado en la molécula de clorofila. Aquí el ión  $Mg^{2+}$  está quelatado (el término quelato se trata con más detalle en el punto 1.2.), unido por enlaces covalentes y coordinados. En este aspecto el Mg se asemeja más a los elementos del cuarto grupo: Fe, Cu, Zn y Mo, elementos que se presentan predominantemente como quelatos en las plantas. La división entre el tercer y cuarto grupo no está claramente definida para el Mg el Mn y el Ca, que pueden estar también quelatados.

## 1.2. Funciones Generales

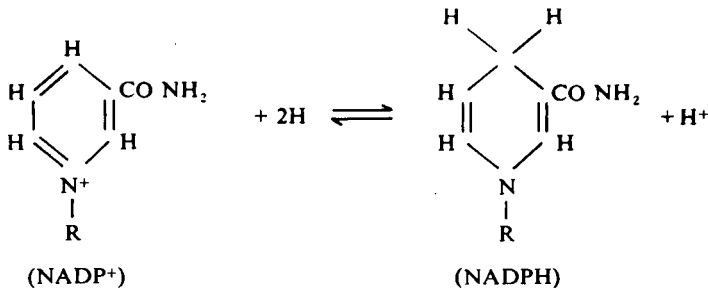
Tal como se describió anteriormente el C, H, O, N y S son constituyentes del material orgánico. Además de esto, también están implicados en procesos enzimáticos: el C y el O principalmente como componentes de grupos carboxílicos, el H y O en procesos de oxidación-reducción, el N en formas  $NH_2$ -,  $NH=$  e incluso  $-N\pm$  y el S en forma del grupo SH. Son por lo tanto reactivos en procesos bioquímicos fundamentales. Más adelante se muestran algunos ejemplos generales de las reacciones citadas.

El C es asimilado por las plantas como  $CO_2$ . Este proceso se denomina carboxilación y proporciona el mecanismo básico por el cual el  $CO_2$  se fija en la fotosíntesis (ver punto 3.2.4.). El proceso inverso por el cual el  $CO_2$  se libera, es

también muy común en bioquímica, y se conoce como descarboxilación. Un ejemplo de descarboxilación es la liberación del  $\text{CO}_2$  del ácido málico para dar lugar al ácido pirúvico. Esta reacción está catalizada por la enzima málica. También se requiere un coenzima, el nicotinamida adenin-dinucleótido fosfato ( $\text{NADP}^+$ ), que se reduce en la reacción.



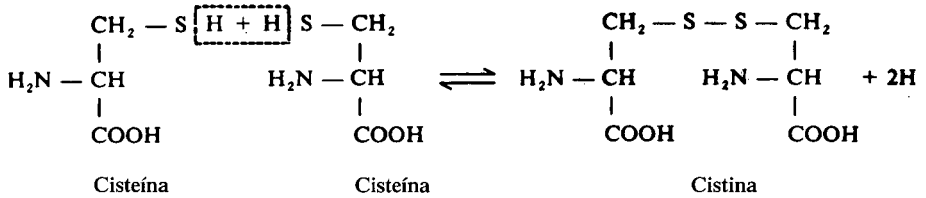
Esta reacción está fuertemente desplazada a favor de la formación del ácido pirúvico. En la reacción se transfieren dos átomos de H del ácido málico: uno se utiliza para reducir el coenzima  $\text{NADP}^+$  y el otro aparece como protón ( $\text{H}^+$ ). El componente activo del coenzima es la nicotinamida cuyas formas oxidadas y reducidas se muestran a continuación:



Este ejemplo de descarboxilación también muestra la participación del átomo de N en un proceso enzimático. Todas las enzimas y coenzimas contienen N.

El grupo  $\text{SH}^-$  también puede intervenir en los procesos de oxidación-reducción. La siguiente ecuación muestra la reacción de dos grupos  $\text{SH}^-$  de dos moléculas de cisteína, que resulta en la síntesis de una molécula de cistina, un compuesto que se caracteriza por la presencia de un puente S-S. En la reacción las moléculas de cisteína se oxidan ya que pierden dos átomos de H. El grupo S-S es muy común en las proteínas, sirviendo de unión entre cadenas de polipéptidos (ver punto 8.2.2.).





El tercer y cuarto grupo de nutrientes vegetales (Tabla 1.1.) tienen funciones celulares iónicas no específicas, tales como establecer potenciales osmóticos en los orgánulos de las células o mantener el equilibrio iónico. Además, estos nutrientes pueden realizar funciones específicas. En un excelente trabajo de revisión, CLARKSON Y HANSON (1980) han adoptado un sistema en el que el tercer y cuarto grupo de nutrientes de nuestra clasificación funcional se dividen en cuatro categorías que son:

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

Los iones  $\text{Ca}^{2+}$  y  $\text{Mg}^{2+}$  tienen una afinidad más bien alta por grupos carboxilo y fosfato, mientras que los metales de transición ( $\text{Fe}$ ,  $\text{Zn}$ ,  $\text{Cu}$ ,  $\text{Mn}$ ) son atraídos más específicamente por el N y el S. Puesto que el  $\text{Ca}^{2+}$  puede sustituir más fácilmente su agua de hidratación, puede reaccionar con una diversidad de ligandos más fuertemente que el  $\text{Mg}^{2+}$ . Por ello, el calcio aparece principalmente unido al material de la pared celular y a las membranas y su concentración en el citoplasma es relativamente baja si se compara con la de  $\text{Mg}^{2+}$ . Cuando se une a una molécula orgánica, el Mg produce una típica y fuerte orientación geométrica con el grupo pirofosfato del coenzima adenosin-trifosfato (ATP) para formar el complejo  $\text{ATP}\cdot\text{Mg}^{2+}$  que entonces se une a un enzima proteico. El Mg puede también formar complejos con el coenzima adenosin-difosfato (ADP), aunque la afinidad del ATP por el Mg es mucho mayor. En algunas reacciones el complejo  $\text{MnATP}^{2-}$  es más activo que  $\text{MgATP}^{2-}$ . En la mayoría de las reacciones enzimáticas en las cuales el ATP actúa como donante de fosfato, el  $\text{MgATP}^{2-}$  parece ser la forma activa del coenzima (Figura 1.1.).

El último grupo de nutrientes de las plantas (Tabla 1.1.) está constituido por los metales pesados. Éstos se encuentran a menudo en las plantas en forma de quelatos. Un átomo de metal quelatado es aquel que está unido a un compuesto orgánico (ligando) por uno o más enlaces, formándose así una estructura en anillo, de la que la Figura 1.2. muestra un ejemplo. El  $\text{Ca}^{2+}$  se une al etilendiamin-tetraacetato (EDTA) de forma que los dos grupos carboxílicos del ácido unen el  $\text{Ca}^{2+}$  electrostáticamente, mientras que la unión entre el  $\text{Ca}^{2+}$  y los dos átomos de N se da mediante enlaces coordinados. Se forma un complejo muy estable que es altamente soluble en agua y relativamente estable a los cambios de pH.

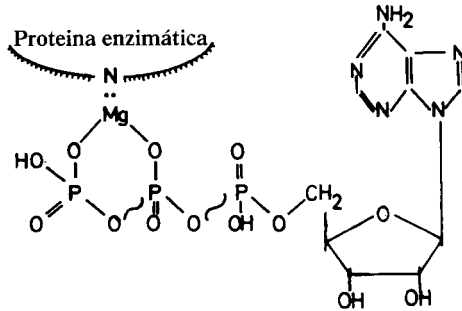


Fig. 1.1. Puente de magnesio entre una enzima y una molécula de ATP.

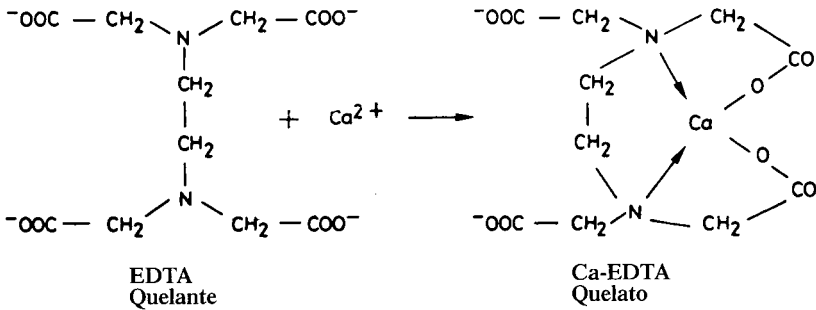
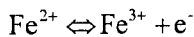


Fig. 1.2. Quelatación del  $\text{Ca}^{2+}$  por el etilendiamin tetraacetato (EDTA).

Los quelatos más importantes que se encuentran naturalmente en las plantas son aquellos del grupo hemo y la clorofila. El grupo hemo es una porfirina férrica. El hierro está unido a los átomos de N de dos de los anillos de pirrol de la estructura de la porfirina por enlaces coordinados y con los dos átomos restantes de N de los otros dos anillos pirrólicos mediante uniones covalentes (Figura 1.3.). El grupo hemo forma el grupo prostético de un cierto número de enzimas (catalasa, peroxidasa, citocromos y citocromo oxidasa). El hierro presente en la mitad hemo puede cambiar su valencia de  $\text{Fe}^{2+}$  a  $\text{Fe}^{3+}$ .



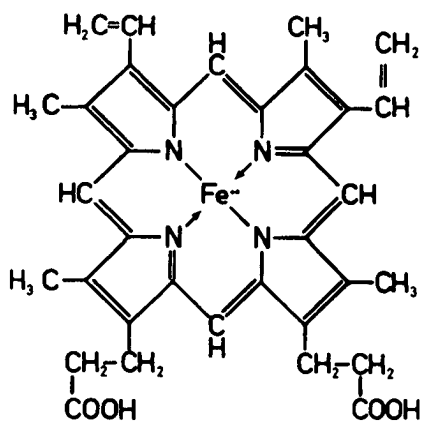


Fig. 1.3. Estructura del complejo hemo.

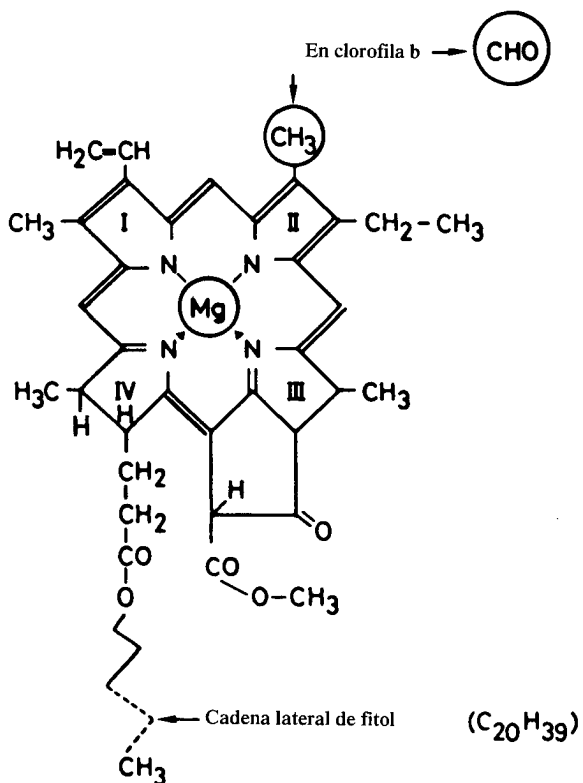


Fig. 1.4. Una molécula de clorofila. En la clorofila b el grupo  $\text{CH}_3$  es sustituido por un grupo  $\text{CHO}$ . Los cuatro anillos pirrólicos están señalados como I, II, III, y IV.

Esto permite la transferencia de electrones, función principal de este grupo prostético. En el estado reducido ( $\text{Fe}^{\text{II}}$ ) el grupo se denomina hemo y en la forma oxidada ( $\text{Fe}^{\text{III}}$ ) hematina. Otros átomos metálicos como Cu, Co y Mo también funcionan en los sistemas enzimáticos de una forma análoga a la descrita para el Fe.

La estructura de la clorofila es similar a la estructura hemo (Figura 1.4.). El Mg está unido a los átomos de N de la estructura de la porfirina por dos enlaces covalentes y dos enlaces coordinados. La clorofila tiene una función de vital importancia para el metabolismo de las plantas ya que este complejo organometálico es capaz de emitir electrones si es excitado por la luz. Esta es la base del proceso fundamental de la fotosíntesis.

Es probable que los metales pesados se absorban predominantemente bajo la forma de quelatos. La quelatación en la vecindad de las raíces o incluso en la superficie radicular, juega probablemente un papel importante en la disponibilidad de dichos metales pesados.

### **1.3. Contenido Mineral del Material Vegetal**

El material constituyente de las plantas vivas 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 mayor proporción y los minerales en la menor. La distribución porcentual de estos tres compuestos es del siguiente orden de magnitud:

Agua 70%  
Material orgánico 27%  
Minerales 3%

En la Tabla 1.2. se presentan datos más detallados del contenido de agua de diferentes materiales vegetales. Los minerales constutuyen una porción comparativamente pequeña de la materia seca. Sin embargo son de una extrema importancia, ya que permiten que la planta sintetice material orgánico (fotosíntesis). El contenido mineral de las plantas y de sus órganos tiene por lo tanto una significancia fisiológica y práctica.

El principal factor que controla el contenido mineral del material vegetal es el potencial de absorción de los diferentes nutrientes minerales, que es específico de cada especie y determinado genéticamente. Esto explica el hecho de que el contenido de N y K del material de las plantas verdes sea cerca de 10 veces superior que el de P y Mg, que a su vez es de 100 a 1000 veces mayor que el contenido de micronutrientes. Esta pauta general ocurre en todas las especies de plantas superiores. Dentro de las especies vegetales, sin embargo, existen considerables diferencias en cuanto a su contenido mineral, que están genéticamente determinadas. Este tema fue estudiado por COLLANDER (1941)

que cultivó 20 especies diferentes de plantas en la misma solución de nutrientes, determinando posteriormente la composición mineral de dichas plantas. Se encontró que el contenido de K no difería significativamente entre las distintas especies, pero sí se daban diferencias marcadas entre los contenidos de Ca, Mg, y Si. Las mayores diferencias interespecíficas aparecían para el Na y el Mn. Las especies vegetales con un 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, contenían 60 veces más Na o Mn que aquellas especies con una baja absorción de estos dos nutrientes (*Fagopyrum* y *Zea* para el Na, *Salicornia* y *Nicotiana* para el Mn).

**Tabla 1.2.** Contenido acuoso de diversos tejidos y materiales vegetales en % de peso fresco.

Material vegetal verde joven .....	90-95
Raíces jóvenes .....	92-93
Hojas viejas .....	75-85
Paja de cereal maduro .....	15-20
Heno .....	15
Granos de cereal .....	10-16
Semilla de colza .....	7-10
Frutos de tomate .....	92-93
Naranjas .....	86-90
Manzanas .....	74-81
Plátanos .....	73-78
Tubérculos de patata .....	75-80
Raíces de remolacha azucarera .....	75-80

Se ha observado frecuentemente que la relación cationes bivalentes a monovalentes es más alta en las dicotiledóneas que en las monocotiledóneas. El Ca se encuentra principalmente en el material de la pared celular (apoplasto) dándose una muy baja concentración de Ca en el citoplasma (WILLIAMSON y ASHLEY, 1982). Como la capacidad de intercambio catiónico del material de la pared celular de las dicotiledóneas es normalmente mucho mayor que la de las monocotiledóneas, puede suponerse que la mayor absorción de Ca en el caso de las dicotiledóneas está relacionada con la mayor capacidad de intercambio catiónico. Hay grandes indicios de que al menos el control del transporte de los iones bivalentes dentro 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 del material vegetal es la disponibilidad de los nutrientes en el medio nutritivo. La concentración de un determinado mineral o nutriente en la planta aumenta siguiendo una curva de saturación a medida que se incrementa la disponibilidad del nutriente en el medio (ver Figura 2.25.). La relación entre la disponibilidad de un nutriente en el medio de cultivo y el contenido del nutriente en la planta se utiliza en los

métodos de análisis foliar y de tejidos para diagnosticar la disponibilidad de ese nutriente en el suelo. Este tema se discute con más detalle más adelante, (punto 2.4.8.). La planta necesita un determinado nivel de cada nutriente en sus tejidos y si éste no se le suministra la planta muere. El nivel crítico es diferente para cada uno de los nutrientes vegetales. Evidentemente los macronutrientes están presentes en concentraciones mucho más altas que los micronutrientes.

El contenido mineral varía considerablemente entre los diferentes órganos de las plantas. Generalmente las partes vegetativas como hojas, tallos y raíces muestran una mayor variación en cuanto a su composición mineral que los frutos, tubérculos y semillas. La planta suministra a sus frutos y semillas los minerales y el material orgánico a expensas de otros órganos dándose por ello pequeñas variaciones de los contenidos minerales en las partes reproductivas y de reserva. Esta relación queda demostrada para el Mg en la Figura 1.5, en la que se observa que al aumentar la disponibilidad del Mg en el suelo, el contenido en la paja de dicho nutriente se ve mucho más afectado que el contenido en el grano (SCHREIBER, 1949). La misma relación se cumple también para otros nutrientes vegetales (P, N, K, Fe, Ca).

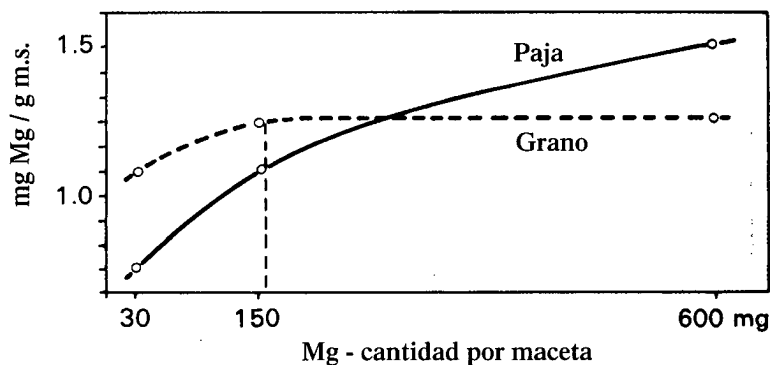


Fig. 1.5. Efecto del suministro creciente de Mg sobre el contenido de Mg de grano y paja de cereal (SCHREIBER, 1949).

El contenido mineral de las plantas también depende mucho de la edad del tejido. Las plantas y los tejidos más jóvenes contienen más N, K y P, mientras que en las plantas más viejas y los tejidos más maduros a menudo se observan contenidos más altos de Ca, Mn, Fe y B (SMITH, 1962), siempre y cuando que el contenido mineral se exprese en base a materia seca. La variación típica del contenido de N, P y K durante el ciclo de desarrollo 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 que la velocidad de absorción es relativamente más alta que la velocidad de crecimiento. Tan pronto como acaba la etapa del ahijado comienza la elongación del tallo a alta velocidad. Este vigoroso crecimiento es la causa de una dramática reucción por dilución en el contenido mineral de las

plantas. Una vez que las espigas están completamente desarrolladas se producen pocos cambios en el contenido de N, P y K, expresados en términos de planta completa. Dentro de la misma planta, sin embargo, ocurren cambios considerables entre los tejidos, ya que durante el período de maduración se translocan elevadas cantidades de N y P desde las hojas y tallos al grano.

El contenido mineral de las plantas se expresa generalmente en base al peso seco, para lo que el material vegetal se seca a 105°C hasta que se elimina todo el agua, por ejemplo 4% de K en la materia seca ó 3 mg P/g de materia seca o 27 ppm de Mn en materia seca. El término ppm significa partes por millón, es decir, en el caso del ejemplo 27 partes de Mn (peso) por 1.000.000 partes (peso) de materia seca. A veces se usan  $\mu\text{g/g}$  o  $\text{mg/kg}$  en lugar de ppm. Esta terminología se utiliza principalmente cuando se miden cantidades pequeñas como en el caso de los micronutrientes. En 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 estudio del contenido mineral de varias plantas y órganos vegetales. Las cifras mostradas sólo son orientativas. El contenido mineral puede variar considerablemente según las condiciones de absorción y otros factores, incluidos los mencionados anteriormente.

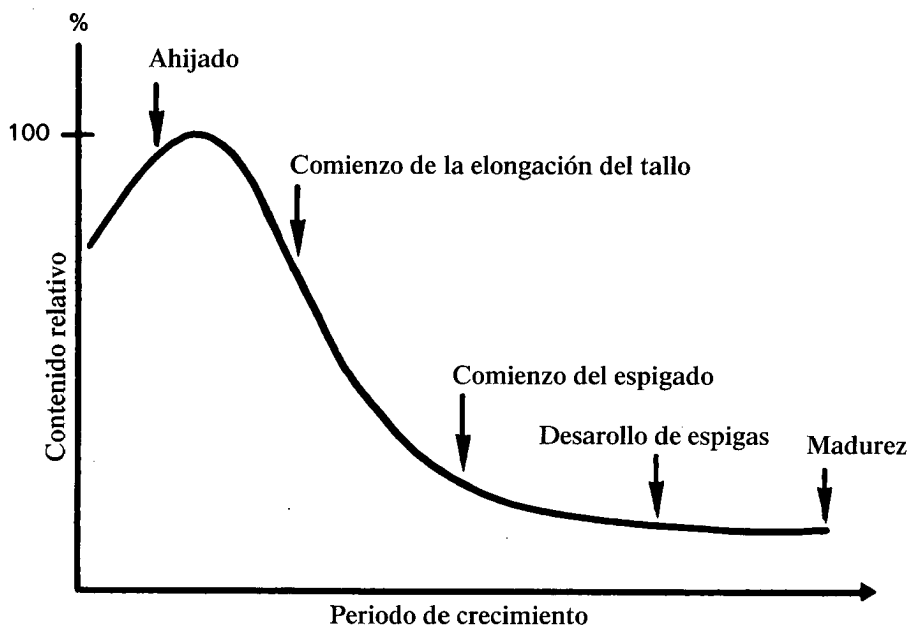


Fig. 1.6. Contenidos de N, P y K en avena durante el período de crecimiento (SCHARRER y MENGEL, 1960).

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 más apropiado. Para estudios fisiológicos, sin embargo, es a menudo más conveniente expresar el contenido de nutrientes en las plantas en términos de materia fresca en forma de milimoles (mM) o miliequivalentes (meq), por ejemplo 25 meq Ca por kg de materia fresca. Esto puede dar una impresión más realista de la concentración mineral real de las células vegetales. También es particularmente útil cuando se expresan las concentraciones de moléculas orgánicas, como aminoácidos libres, ácidos orgánicos y azúcares. Además al basar las concentraciones sobre la materia fresca y expresar sus valores en mM o meq, a menudo es más fácil reconocer las relaciones fisiológicas existentes. Un ejemplo de ello es el efecto de la edad en el contenido mineral en los tejidos vegetales. Generalmente el contenido de agua es mayor en los tejidos jóvenes, que a su vez no son tan ricos en N, P y K como a menudo puede creerse de los datos de los análisis en base a materia seca. JUNGK (1970) mostró que en el caso de *Sinapis 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 expresarla en base al 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 disminuía durante el crecimiento, la concentración de  $K^+$  en el agua del tejido permanecía razonablemente constante, del orden de 200 mmol por kg de agua.

**Tabla 1.3.** Contenido mineral de diferentes materiales vegetales (MENGEL, 1979. pág 209).

Elemento	Parte sup avena en el ahijado	Granos de avena	Paja de avena	Colza en estado vegetativo
mg/g, m.s.				
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	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
µg/g, m.s.				
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	-



Demostraciones recientes indican la existencia de modelos típicos de distribución de iones inorgánicos 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, del orden de 100 mmol. La concentración correspondiente de  $Mg^{2+}$  queda comprendida en el rango de 1 a 4 mmol mientras que la de  $Ca^{2+}$  es extremadamente baja, inferior a 1  $\mu$ mol. Las concentraciones celulares de los aniones inorgánicos ( $Cl^-$ ,  $NO_3^-$ , fosfatos) son bajas y del orden de 5 a 10 mM. Aquí los aniones se almacenan principalmente en la vacuola, proporcionando reservas de nutrientes ( $NO_3^-$ , fosfatos) y funcionando como reguladores osmóticos ( $Cl^-$ ,  $SO_4^{2-}$ ). La vacuola es también el principal lugar de almacenamiento del  $Na^+$ .

Los órganos de la planta difieren considerablemente en su contenido en agua. Los frutos carnosos por ejemplo contienen mucho más agua que las semillas o granos. Por todo ello, comparaciones del contenido mineral de material seco de tejidos que difieren considerablemente en su contenido de agua, deben realizarse con precaución.

## Lectura general

- CLARKSON, D.T. and HANSON, J.B. (1980): The mineral nutrition of higher plants. *Ann. Rev. Plant. Physiol.* 31, 239-298.
- EPSTEIN, E.: *Mineral Nutrition of Plants*(1972): Principles and Perspectives. John Wiley & Sons, Inc., New York, London, Sydney, Toronto.
- FLEMING, G.A. (1973): 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.
- GAUCH, H.G. (1972): *Inorganic Plant Nutrition*. Dowden Hutchinson and Ross Inc. Stroudsburg, Pa. USA.
- HEWITT, E.J. and SMITH, T.A. (1975): *Plant Mineral Nutrition*. English University Press Ltd. London.
- LÄUCHLI, A. and BIELESKI, R.L., Eds. (1983): *Encyclopedia of Plant Physiology*, New Series Vols. 15 a and B, *Inorganic Plant Nutrition*. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York.
- MARSCHNER, H. (1986): *Mineral Nutrition of Higher Plants*. Academic Press, London.
- SUTCLIFFE, J.F. and BAKER, D. (1981): *Plants and Mineral Salts*. Edward Arnold.
- WALLACE, A. (1966): *Current Topics in Plant Nutrition*, Dept. of Agric. Sciences, U.C.L.A. Los Angeles, California, USA.

## Capítulo 2:

# El Suelo como Medio Nutritivo de la Planta

## 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 fase sólida, una fase líquida y una fase gaseosa. Todas ellas influyen específicamente en 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 suponen la principal reserva de N, y en menor grado, de P y S. La fase líquida, la solución de suelo es principalmente responsable del transporte de nutrientes en el suelo, es decir, de llevar los nutrientes desde las distintas partes del suelo hacia las raíces. Los nutrientes transportados por la fase líquida están presentes fundamentalmente en su forma iónica, aunque el O<sub>2</sub> y el CO<sub>2</sub> 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. Este proceso resulta en el suministro de O<sub>2</sub> a dichos organismos vivos y la eliminación del CO<sub>2</sub> producido por la respiración de la atmósfera del suelo. Los nutrientes en las fases líquida, sólida y gaseosa están fuertemente interrelacionados. Estas relaciones y sus efectos sobre la disponibilidad de nutrientes se considerarán con más detalle en este capítulo.

### 2.1.2. Adsorción e Intercambio Catiónico

Las partículas coloidales del suelo son en su mayor parte portadoras de cargas negativas. La carga negativa en la superficie de las arcillas minerales proviene fundamentalmente de la sustitución isomórfica de los cationes en las redes cristalinas, donde los cationes trivalentes son sustituidos por cationes bivalentes. Las cargas negativas también pueden resultar de la disociación del H<sup>+</sup> de ácidos débiles. Este último mecanismo es particularmente importante en la generación de puntos con carga negativa en las partículas orgánicas del suelo.

Las superficies cargadas negativamente de estas diversas partículas de suelo atraen cationes como Ca<sup>2+</sup>, Mg<sup>2+</sup>, Na<sup>+</sup> y K<sup>+</sup> así como Al<sup>3+</sup>, óxidos de aluminio cargados positivamente [Al(OH)<sub>2</sub><sup>+</sup>, Al OH<sup>2+</sup>] y Mn<sup>2+</sup>. Los cationes electrostáticamente adsorbidos a la superficie negativamente cargada de una partícula de arcilla, que se mueve dispersa en una solución electrolítica, están

sujetos tanto a fuerzas interiónicas (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 en forma de 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, se da un modelo característico de distribución de los iones entre la estructura en red de la arcilla, los cationes intercambiables y la solución libre (Figura 2.1.). En la proximidad inmediata de la superficie cargada negativamente, hay una alta concentración de cationes, mientras que la concentración aniónica es aproximadamente cero. Esta región se conoce a veces como capa de Stern. A medida que aumenta la distancia a la superficie coloidal, la concentración catiónica disminuye rápidamente al principio y luego asintóticamente hasta la solución de suelo, donde la concentración de cationes y aniones es 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 arriba descrita, contiene un exceso de cationes y se extiende desde la superficie cargada negativamente hasta la solución libre de suelo. Se conoce como la capa de Gouy-Chapman debido a que fue descrito primeramente por estos dos investigadores (GOUY, 1910; CHAPMAN, 1913). A veces también se denomina doble capa difusa. Su grosor aproximado, desde la superficie de la arcilla a la solución libre, suele ser de 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 equilibrio de intercambio con los iones de la doble capa de Gouy-Chapman. Cuando la concentración de la solución disminuye, algunos iones de la doble capa difusa pasan a la solución libre, recuperándose de nuevo el equilibrio. La dilución progresiva finalmente conduce a un punto en el que la solución externa está libre de iones y la totalidad de cationes adsorbidos a la superficie es equivalente a la carga negativa de dicha superficie. Este proceso se da cuando un intercambiador catiónico cargado con una solución salina se lava con agua. El exceso de cationes y aniones es arrastrado y eliminado reteniéndose finalmente sólo aquellos cationes que contrarrestan las cargas negativas de la capacidad de intercambio del intercambiador.

Los cationes adsorbidos de la forma anteriormente descrita, pueden ser desplazados por otras especies catiónicas. Este proceso reversible normalmente ocurre entre las fases 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 ión  $\text{Ca}^{2+}$ , es reemplazado por dos  $\text{K}^+$ . Generalmente todas las especies catiónicas pueden intercambiarse entre sí de esta forma, pero el grado en que un catión puede reemplazar a otro depende de la fuerza de retención del catión adsorbido.

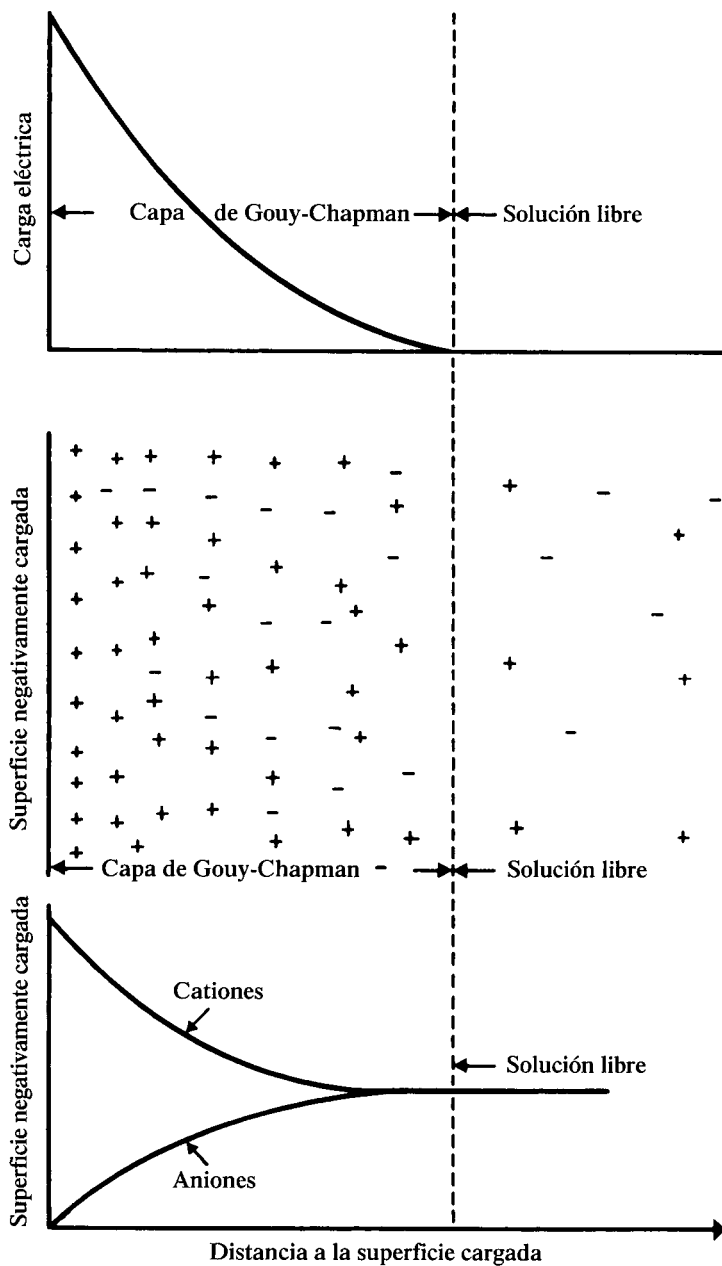


Fig. 2.1. Disminución del campo eléctrico al aumentar la distancia a una superficie cargada y modelo resultante de distribución de iones (Modelo de GOUY-CHAPMAN).

Según la ley de Coulomb el enlace entre los iones será más fuerte cuanto más cercanos estén éstos entre si, y varía inversamente al cuadrado de la distancia entre las cargas. La unión es también más fuerte cuando más alta es la carga de los iones. Esto significa que los iones trivalentes están más fuertemente unidos que los bivalentes, y éstos a su vez más que los monovalentes. Esta preferencia aumenta tanto más cuanto más diluido es el sistema y mayor la densidad de carga de la arcilla. Además el grado de hidratación de un ión también influye en la fuerza de la unión. Un catión hidratado no puede ser atraído tan fuertemente a la superficie con carga negativa de la arcilla debido a la presencia de su capa de hidratación. Los cationes más pequeños tienen capas de hidratación más gruesas, porque tienen mayor densidad de carga y por lo tanto no están tan fuertemente unidos a una partícula de arcilla. La tabla 2.1 muestra el diámetro de varios cationes en sus formas hidratadas y no hidratadas. Los iones  $H^+$  no cumplen estos principios de tamaño iónico e hidratación, principalmente debido a que inducen a la rotura de la estructura de las arcillas, con la consecuente liberación de iones  $Al^{3+}$  al medio edáfico; el  $H^+$  parece comportarse por tanto como un catión trivalente débilmente hidratado.

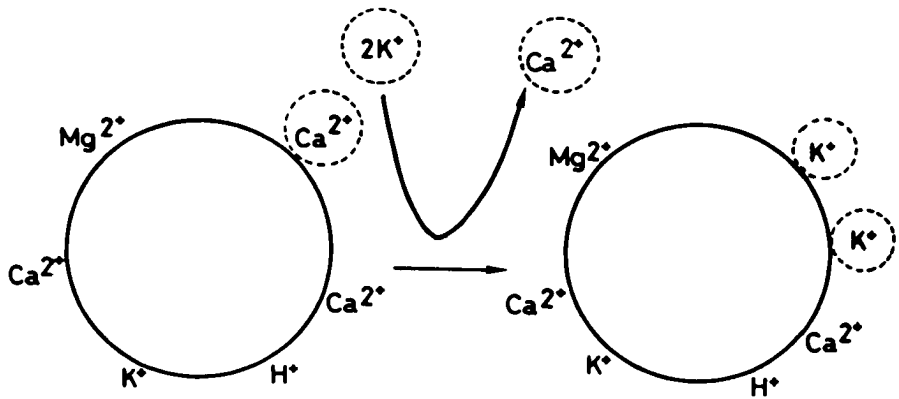
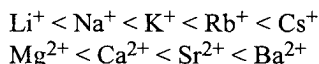


Fig. 2.2. Principio de intercambio catiónico:  $Ca^{2+}$  es reemplazado por dos  $K^+$ .

Tabla 2.1. Diámetro de cationes hidratados y no hidratados.

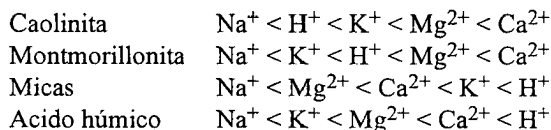
	hidratado	no hidratado
Rb <sup>+</sup> .....	0.51	0.30
K <sup>+</sup> .....	0.53	0.27
NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> .....	0.54	0.29
Na <sup>+</sup> .....	0.76	0.20
Li <sup>+</sup> .....	1.00	0.15
Mg <sup>2+</sup> .....	0.64	0.16
Ca <sup>2+</sup> .....	0.56	0.21

Las especies catiónicas que sólo son débilmente adsorbidas, pueden ser intercambiadas fácilmente 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 poder relativo de reemplazo fue establecida por HOFMEISTER (secuencia catiónica de Hofmeister).



—————>  
 Aumento del poder relativo de reemplazo  
 Disminución del grado de hidratación

Esta regla no se aplica universalmente debido a que la estructura del mineral arcilloso también afecta a la fuerza del enlace. Esto es particularmente cierto para la adsorción de potasio. SCHACHTSCHABEL (1940) investigó la cesión del amonio de varios minerales de origen por la acción de diferentes cloruros, y observó la siguiente secuencia de facilidad relativa de desplazamiento de cationes.



—————>  
 Aumento de la facilidad relativa de  
 desplazamiento del amonio

Este ejemplo demuestra que el  $\text{K}^+$  está más 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  $\text{K}^+$  y  $\text{NH}_4^+$  bastante específicamente. Esto se considerará con más detalle en el punto 10.1.3.

El poder relativo de reemplazo de una especie catiónica por otra no sólo depende de la naturaleza de las especies en cuestión sino también de su concentración, o más concretamente de las actividades de los iones presentes. Para simplificar se suelen considerar concentraciones iónicas. Debe recordarse, sin embargo, que antes que las concentraciones deben considerarse las actividades de los iones en las reacciones de intercambio y condiciones de equilibrio entre iones libres y adsorbidos. Cuando las concentraciones iónicas son bajas, su valor se aproxima al de sus actividades. A altas concentraciones, sin embargo, ocurren desviaciones del comportamiento previsto en soluciones ideales. La presión osmótica por ejemplo es más baja que la pronosticada por la concentración. Dichas desviaciones se producen por las fuerzas interiónicas y la formación de iones asociados en la solución en condiciones de mayor concentración. La concentración, por lo tanto, se corrige por un factor

(coeficiente de actividad) que es siempre  $< 1$ . Esta relación se expresa mediante la ecuación:

$$a = f \cdot c$$

donde  $a$  = actividad  
 $c$  = concentración  
 $f$  = coeficiente de actividad

El coeficiente de actividad disminuye, por tanto, a medida que aumenta la fuerza iónica de la solución.

La influencia del aumento de actividad o concentración en la sustitución de una especie catiónica por otra puede estimarse por referencia a un sistema simple donde una especie catiónica que satura completamente una partícula coloidal es reemplazada por otra cuya concentración en la solución circundante aumenta constantemente. Si el  $K^+$  es el ión que saturaba originalmente el 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 como se muestra en la figura 2.3. Está claro que a medida que aumenta la concentración o actividad de los  $Ca^{2+}$  libres, la adsorción de  $Ca^{2+}$  también aumenta según una curva de saturación o intercambio. Ésta puede describirse de otro modo diciendo que cuanto más bajo sea el poder reemplazante de un ión mayor será su poder relativo de reemplazo en relación a su concentración. Esta relación entre actividad o concentración y adsorción se refleja en la curva asintótica mostrada, que es aplicable a todos los procesos de adsorción catiónica.

En el ejemplo citado anteriormente un cation monovalente  $K^+$  fue reemplazado por un cation divalente  $Ca^{2+}$ , en otras palabras un catión fuertemente unido,  $Ca^{2+}$ , reemplazó a un catión más débilmente unido,  $K^+$ . Tales intercambios ocurren ya que tanto las fuerzas cinéticas como las electrostáticas actúan sobre los iones. Como ya se discutió, siempre que no hay puntos específicos de adsorción en la superficie cargada, la fuerza de unión de una especie catiónica dependerá de su valencia y de su grado de hidratación. Esto es cierto cuando, como es normalmente el caso, se considera el comportamiento promedio de un gran número de iones. El poder relativo de reemplazo de un único ion, sin embargo, depende de su energía cinética. Ésta no es la misma para todos los iones de una especie dada. Cuando hay un gran número de iones presentes, la distribución de la energía sigue la curva de distribución energética de Maxwell. Esto significa que para cada especie catiónica dada, existe una pequeña proporción de los denominados "cationes de alta energía" que pueden intervenir en reacciones de intercambio no abiertas al grueso de los iones. Así, en el proceso de intercambio catiónico la distribución de energía de los cationes es de particular importancia, dado que permite la sustitución de cationes más fuertemente unidos por aquellos que por término medio son más debilmente retenidos. Así el  $Ca^{2+}$  puede ser reemplazado de la arcilla ó intercambiador iónico, por un catión monovalente altamente hidratado como  $Na^+$ , ya que parte

del  $\text{Na}^+$  está siempre presente a un nivel de energía suficientemente alto como para reemplazar al  $\text{Ca}^{2+}$ . Para alcanzar una sustitución completa de los cationes más fuertemente unidos, se requieren cantidades elevadas de las especies catiónicas que son retenidas con una fuerza menor. Este es el principio que subyace en la regeneración de una columna de intercambio catiónico, donde la columna se trata con exceso de iones de una especie catiónica reemplazante, de forma que los cationes de alta energía están también presentes en exceso. En este contexto debe recordarse que los cationes no están unidos firmemente a la superficie sino que están presentes como una capa difusa que facilita procesos de intercambio basados en los niveles de energía individual de cada uno de ellos.

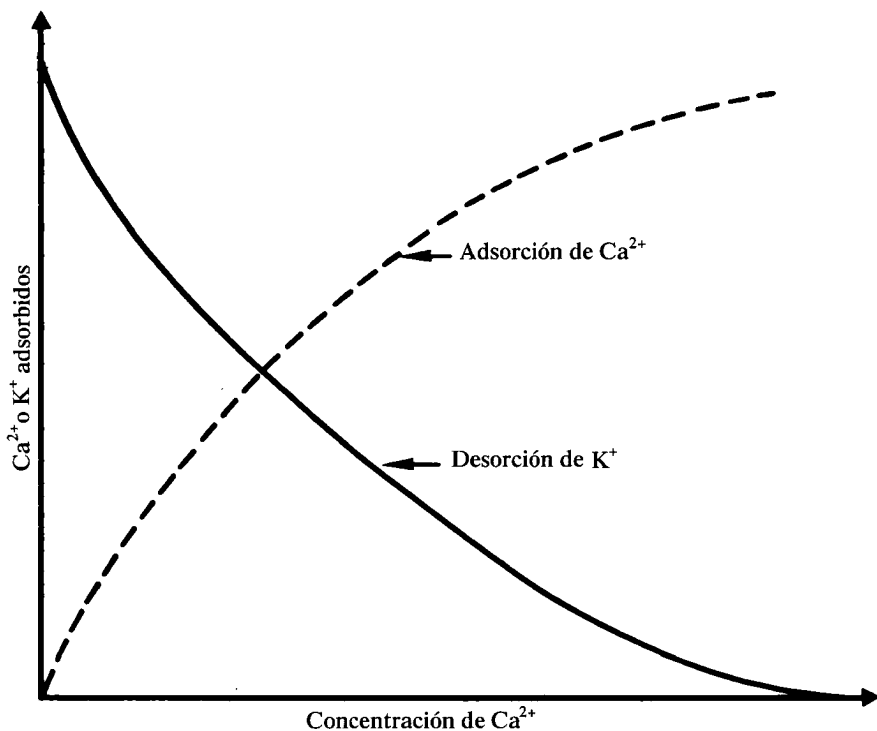
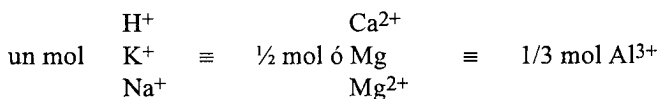


Fig. 2.3. Relación entre la concentración creciente de  $\text{Ca}^{2+}$ , la adsorción de  $\text{Ca}^{2+}$  y la desorción de  $\text{K}^+$ .

La llamada 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 (cmol/kg) (ver BRADY, 1984). Si un suelo tiene una capacidad de intercambio catiónico de 20 cmol/kg significa que puede adsorber o intercambiar 20 cmoles de  $\text{H}^+$  por cualquier otro catión univalente ( $\text{K}^+$  ó  $\text{Na}^+$ ). Para un catión



divalente como  $\text{Ca}^{2+}$  ó  $\text{Mg}^{2+}$ , este valor es la mitad de la cifra mencionada, (10 cmol), ya que la adsorción y el intercambio se efectúan en base a equivalentes químicos. Para un ión 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 suelos.

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

Los cationes intercambiables se subdividen normalmente en función de si son ácidos o básicos. Los cationes básicos incluyen  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Mg}^{2+}$  y  $\text{Ca}^{2+}$ , y los ácidos son  $\text{H}^+$  y  $\text{Al}^{3+}$ . Si

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

donde

CIC = Capacidad de Intercambio Catiónico, centimol/kg

S = Total de Bases Intercambiables, centimol/kg de suelo ( $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{Ca}^{2+}$ )

H = Acidez Intercambiable, centimol/kg de suelo ( $\text{Al}^{3+}$ ,  $\text{H}^+$ )

El término "porcentaje de saturación de bases" se usa muchas veces. Representa el total de bases intercambiables expresado como porcentaje de la capacidad de intercambio catiónico.

A medida que la proporción de arcilla en el suelo aumenta, el sistema del suelo se vuelve más disperso, aumentando el área superficial de las partículas de suelo. Esto significa que un suelo rico en minerales de arcilla es capaz de adsorber más agua y cationes que un suelo pobre en arcilla. Los suelos ricos en arcilla tienen una capacidad de intercambio catiónico más alta y mayor capacidad de retención de agua que los suelos pobres. Los valores de capacidad de intercambio catiónico pueden variar considerablemente. BRADY (1974) da valores entre 2 cmoles/kg en suelos arenosos a 57,5 cmol/kg en suelos arcillosos. Son comunes valores entre 10 y 20 cmol/kg.

### 2.1.3. La ecuación de Gapon

La ecuación de GAPON (1933), es una de las ecuaciones más conocidas que describen cuantitativamente el intercambio catiónico mono y divalente. Puede escribirse como sigue:

$$\frac{C_{\text{ads}}^+}{C_{\text{ads}}^{2+}} = k \frac{a_c^+}{\sqrt{a_{c^{2+}}}};$$
$$\frac{a_c^+}{\sqrt{a_{c^{2+}}}} = AR$$

donde

$C_{\text{ads}}^+$ ,  $C_{\text{ads}}^{2+}$  = cationes adsorbidos mono y divalentes respectivamente.

$a_{c^+}$ ,  $a_{c^{2+}}$  = actividad de los cationes mono y divalentes respectivamente (mol/l).

AR = razón de actividad = relación entre las actividades de las dos especies catiónicas en la solución de equilibrio. Para especies catiónicas mono y divalentes, este es el cociente de la actividad del catión monovalente y la raíz cuadrada de la actividad del catión divalente.

k = coeficiente de Gapon o coeficiente de selectividad.

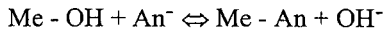
Esta ecuación permite relacionar las cantidades de cationes adsorbidas con la razón de actividad. El valor de k es una medida de cómo se adsorbe  $C^+$  en comparación con  $C^{2+}$ . Este podría ejemplificar la relación  $K^+/Ca^{2+}$  o  $K^+/Mg^{2+}$ . Para un sistema de intercambio dado, k es constante dentro de ciertos límites, y varios autores han usado la ecuación para describir cuantitativamente las relaciones entre los cationes en las formas adsorbidas y en soluciones en equilibrio (BOLT, 1955; LAGERWERFF y BOLT, 1959; EHLERS *et al.*, 1968). El uso de la ecuación de Gapon por parte del US SALINITY LABORATORY para expresar los estudios de intercambio catiónico en suelos salinos y alcalinos también significa que la ecuación está bastante aceptada para predecir los iones adsorbidos y la composición de la solución edáfica de estos suelos (FRIED y BROESHART, 1969).

Originalmente se mantuvo que k debería ser constante. Este valor, sin embargo, depende de algunos factores que incluyen el grado de saturación catiónico de la arcilla y su densidad de carga (SCHWERTMANN, 1962). También se ve considerablemente influido por la estructura de la arcilla y por la presencia de puntos de unión específicos. Dichos puntos específicos se refieren particularmente a la unión del  $K^+$  y  $NH_4^+$  a los minerales de arcilla del tipo 2:1. Cuando, por ejemplo, el  $K^+$  es adsorbido específicamente, la "constante" de Gapon k para las relaciones de intercambio  $K^+/Ca^{2+}$  y  $K^+/Mg^{2+}$  es más alta (ver punto 10.1.3).

### 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, algunos minerales del suelo y los coloides amorfos, son capaces de adsorber aniones muy fuertemente. Entre estos componentes que adsorben aniones se incluyen los hidróxidos de Fe y Al (hematita, goetita, gibsitita, hidróxidos amorfos), arcillas 1:1, arcillas 2:1, complejos orgánicos de Fe y Al y carbonatos de Ca. Los grupos AlOH y FeOH superficiales son puntos particularmente importantes de adsorción aniónica, encontrándose tanto en complejos orgánicos como en inorgánicos, como por ejemplo en ácidos húmicos y fúlvicos. Los suelos ricos en hidróxidos de elevadas áreas superficiales son particularmente eficientes en la adsorción aniónica.

Se distinguen dos tipos de adsorción, el intercambio de ligandos con grupos OH<sup>-</sup>, y la adsorción por grupos protonados (PARFITT, 1978). El intercambio de ligandos puede describirse de una forma muy simplificada por la ecuación:



La adsorción de fosfatos y sulfatos por óxidos de Fe y Al, y también por las arcillas, puede ocurrir en dos pasos, una adsorción mononuclear seguida de una binuclear. El principio que rige esta clase de adsorción se muestra en la figura 2.4.

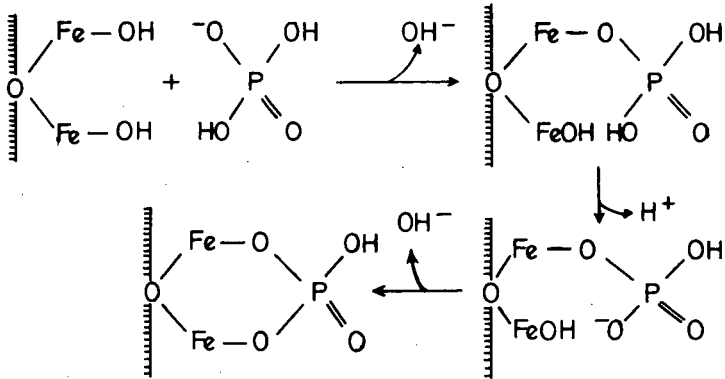
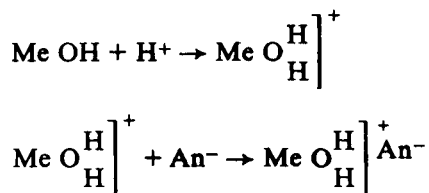


Fig. 2.4. Adsorción de fosfatos en la superficie de un óxido de Fe. En el primer paso se da la adsorción mononuclear y en el segundo la binuclear.

En el primer paso el H<sub>2</sub>PO<sub>4</sub><sup>-</sup> se adsorbe por intercambio de un OH<sup>-</sup> de la superficie de adsorción (HINGSTON *et al.*, 1974; PARFITT y SMART, 1978). El fosfato adsorbido de esta forma puede luego disociar un protón y posteriormente intercambiar un nuevo OH<sup>-</sup> de la superficie. Esta unión binuclear superficial del fosfato implica una adsorción muy fuerte, haciéndolo escasamente disponible para las plantas (BAREKZAI y MENGEL, 1985). De las reacciones mostradas en la

Figura 2.4 puede observarse que la adsorción binuclear de un  $\text{H}_2\text{PO}_4^-$  resulta en la cesión neta de un  $\text{OH}^-$ . Esto significa que la reacción es dependiente del pH viéndose favorecida pHs bajos y viceversa. Estudios de espectroscopia infrarroja (NANZYO y WATANABE, 1982) revelaron que la adsorción de fosfato por la goetita es binuclear en 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 fue demostrado por LIN *et al.* (1983) para la gibsita, goetita y caolinita. Por ser la adsorción y desorción del fosfato dependientes del pH, un aumento del pH, debido por ejemplo al encalado, puede resultar en un aumento en la disponibilidad del fosfato (HAYNES, 1982).

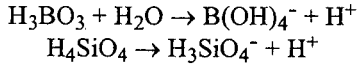
El segundo mecanismo de adsorción, que es el de la adsorción por los grupos protonados, se da a pHs bajos. En este caso los grupos  $\text{OH}^-$  pueden volverse protonados (positivamente cargados) permitiendo por lo tanto la adsorción aniónica por interacción electrostática.



Los dos procesos de intercambio de ligandos y protonación son extremadamente dependientes del pH, dándose más fácilmente cuando la concentración de  $\text{H}^+$  aumenta. Las capacidades más altas de intercambio aniónico se encuentran por tanto en suelos ácidos, ricos en hidróxidos de Fe y Al, en arcillas, o en ambos.

Los dos mecanismos descritos anteriormente para la adsorción aniónica difieren en especificidad aniónica. La adsorción aniónica a grupos protonados implica en gran medida una interacción electrostática y es casi totalmente inespecífica. El intercambio de ligandos, por otro lado, está asociado con una interacción química, donde el anión se coordina con un ion metálico; por esta razón es mucho más específica para un determinado anión. La pronunciada especificidad en las reacciones de intercambio de ligandos es la responsable de las marcadas diferencias en la capacidad de adsorción de los suelos para determinados aniones. El fosfato, principalmente adsorbido por intercambio de ligandos, es un anión muy fuertemente adsorbido. Por otra parte, los nitratos y cloruros, donde el intercambio de ligandos juega un papel escaso, si no nulo, son aniones que se adsorben muy debilmente. 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 anteriormente pueden participar en las reacciones de intercambio. A pHs elevados los ácidos bórico 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 la adsorción aniónica. Se expresa matemáticamente como:

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

donde

A = cantidad de ion adsorbido

A<sub>max</sub> = sorción máxima

c = concentración de la solución

K = constante relacionada con la energía de adsorción, más alta cuanto más alta es la adsorción.

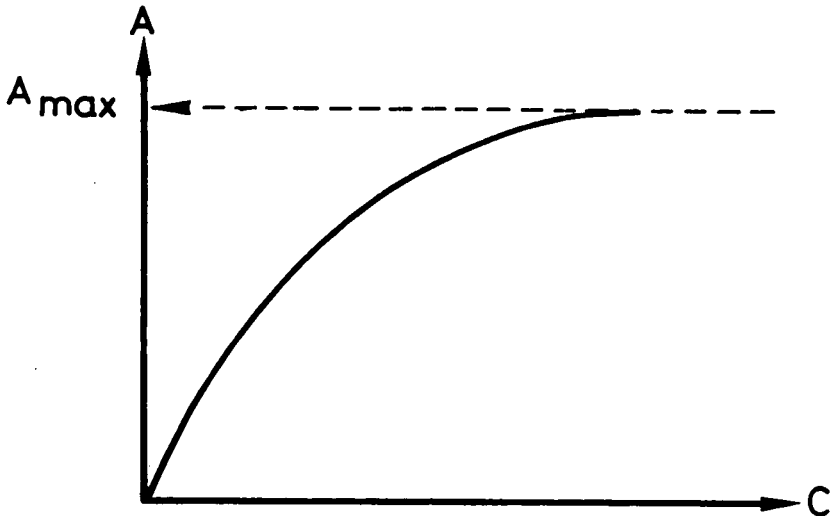


Fig. 2.5. Relación entre la concentración de la solución (c) y la adsorción (A) de acuerdo con la ecuación de Langmuir.

Esta relación se muestra gráficamente en la figura 2.5. La adsorción aniónica por las partículas del suelo no obedece completamente a dicha ecuación, ya que el modelo de Langmuir se deriva 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 también asociada a reacciones químicas. El proceso de adsorción es además dependiente del pH y de las condiciones salinas, ya que estos factores afectan tanto a A<sub>max</sub> como a 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) que estudiaron la adsorción de fosfatos sobre superficies de calcita.

### 2.1.5. Adsorción de agua

Las moléculas dipolares también se encuentran unidas a superficies. Las fuerzas que intervienen en la adsorción son las fuerzas de van der Waal. Por lo tanto este tipo de adsorción difiere fundamentalmente de la adsorción catiónica o aniónica a las superficies cargadas, ya que las moléculas adsorbidas no están tan fuertemente unidas y no hay una gran equivalencia entre la carga superficial y la cantidad de moléculas adsorbidas. Esto indica una ausencia de intercambio cuantitativo entre las moléculas libres y las adsorbidas. Un ejemplo de este tipo ya se mencionó en la adsorción de las moléculas de agua por superficies cargadas en el proceso de hidratación de iones (ver punto 2.1.2).

El ejemplo más importante de este tipo de adsorción es la adsorción de agua por partículas variadas, tales como minerales de arcilla, o materia orgánica del suelo o complejos de proteínas en las células. La molécula asimétrica de agua es una molécula bipolar que tiene una zona o un lado negativo, asociado con el átomo de oxígeno, y una zona o lado positivo asociado con los dos átomos de hidrógeno. Una superficie negativamente cargada como la de un mineral de arcilla atrae los puntos positivos de la molécula de agua y los une fuertemente a su superficie. La primera capa monomolecular adsorbida de moléculas de agua expone de este modo otra superficie cargada negativamente. Ésta última, a su vez, atrae más moléculas de agua formando una serie de capas de dichas moléculas sobre la superficie de arcilla. La capa de agua en contacto directo con la superficie es la más fuertemente unida. La fuerza de adsorción disminuye a medida que se aumenta la distancia entre la capa de agua y la superficie adsorbente.

Las películas de agua formadas de la forma anteriormente descrita están unidas a las partículas de suelo y a las de las células vivas. La presión (potencial de agua) por la cual la primera monocapa de agua se une a la superficie puede llegar a ser de  $-10^5$  a  $-10^6$  kPa.

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

### 2.1.6. Sistemas coloidales

Todos los procesos descritos anteriormente, incluyen reacciones entre partículas difusibles (moléculas, iones) y superficies. La significancia de estas reacciones de superficie es mayor cuanto mayor es el área de la superficie expuesta. La relación entre el área de la superficie y la masa de un material dependen de su grado de dispersión. Partículas más pequeñas exponen un área relativamente mas grande. En sistemas constituidos por partículas extremadamente pequeñas, las fuerzas de superficie juegan un papel predominante. Dichos sistemas se denominan coloidales, donde las partículas tienen un diámetro de 0.1 a 10  $\mu\text{m}$ . La característica principal de un sistema coloidal no es la composición de las partículas, sino su grado de dispersión. Un sistema coloidal consta de una fase dispersa, compuesta por 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. Cuando las partículas de la fase dispersa de un sistema coloidal son discretas y están homogéneamente dispersas en el medio de dispersión, el sistema se llama 'sol'. Si la fase dispersa está en estado coagulado se 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 tal forma 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 una capa de hidratación debido a sus cargas eléctricas, lo que evita su coagulación. Por norma, las partículas cargadas negativamente pueden neutralizarse mediante la adición de cationes y particularmente por el  $\text{H}^+$ . Las partículas coloidales cargadas positivamente pueden neutralizarse mediante los aniones, y especialmente por  $\text{OH}^-$ . Tan pronto como la carga de las partículas se neutraliza, éstas pierden su capa de hidratación, se agregan y se produce 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 también capaces de coagular los sistemas coloidales. El grado de la coagulación depende de la valencia y el grado de hidratación de las especies iónicas implicadas. Como se describió anteriormente, en los sistemas acuosos, los iones se adsorben en su forma hidratada. Los iones altamente hidratados, por ejemplo  $\text{Na}^+$ , no pueden unirse muy íntimamente a la superficie de una partícula coloidal ya que la capa de hidratación del ión y la capa de agua de la superficie de la partícula evitan el acercamiento de las cargas opuestas. El efecto neutralizante entre el ión y la superficie coloidal 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 se da la coagulación.

En contraste, iones con una valencia más alta y una capa de hidratación más delgada, por ejemplo  $\text{Ca}^{2+}$ , se adsorben muy próximos a la superficie cargada. Tienden a neutralizar las partículas coloidales y a perder su capa de hidratación, dándose la coagulación y formándose un sistema gel. Estos procesos tienen lugar en el suelo y juegan un papel muy importante en la formación de la estructura del suelo (ver punto 2.2.2). Cuando los iones de  $\text{Ca}^{2+}$  se pierden por lixiviación o se intercambian por otras especies iónicas como ocurre en el suelo, el gel pasa al estado de sol. Esta transición del estado de gel a 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. Según SCHULZE-HARDY la capacidad relativa de coagulación del  $\text{Na}^+$ :  $\text{Ca}^{2+}$ :  $\text{Al}^{3+}$  está en una relación 1:20:350. La coagulación también aumenta a concentraciones iónicas más altas. Esto significa que incluso los iones que no coagulan fácilmente pueden inducirla si están presentes a concentraciones relativamente altas. Esto ocurre porque la alta concentración iónica en la proximidad de la superficie de las partículas coloidales influye en la capa de hidratación de la superficie, pudiendo inducir la neutralización. Por esta razón las proteínas pueden ser coaguladas por el  $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ .

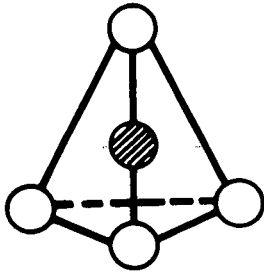
## 2.2. Características Importantes del Suelo

### 2.2.1. Textura del suelo y minerales de arcilla

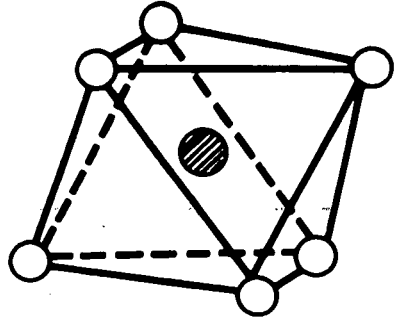
La fase sólida del suelo consta de compuestos orgánicos e inorgánicos. La fracción inorgánica consiste en partículas de diferentes tamaños, que van desde la arcilla ( $< 2 \mu\text{m}$ ), al limo ( $2 \mu\text{m} - 50 \mu\text{m}$ ), a la arena ( $50 \mu\text{m} - 2 \text{mm}$ ), a la grava ( $2 \text{mm} - 2 \text{cm}$ ) y a las rocas. Las proporciones relativas 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 punto 2.2.2). Además, está íntimamente relacionada con el estado y la disponibilidad de nutrientes, debido a que muchos de los nutrientes vegetales, como por ejemplo  $\text{K}^+$ ,  $\text{Mg}^{2+}$  y fosfatos, están presentes principalmente en la fracción arcilla.

Los minerales más importantes de arcilla son los filosilicatos. Las unidades constructivas básicas de estos minerales son los tetraedros y octaedros (ver figura 2.6). Los tetraedros unidos unos a otros 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 oxígeno, empaquetados estrechamente e igualmente espaciados rodeando un átomo central que normalmente es silicio (Si). Se forma así una estructura piramidal. La estructura octaédrica (estructura de 8 caras) está formada por 6 grupos  $\text{OH}^-$  coordinados alrededor de un catión central. Generalmente el centro de un octaedro está ocupado por un  $\text{Al}^{3+}$  aunque también el  $\text{Mg}^{2+}$  y  $\text{Fe}^{2+}$  pueden funcionar como átomos centrales. A veces esta posición central no está ocupada.





**Tetraedro**



**Octaedro**

**Fig. 2.6.** Tetraedros y octaedros, elementos estructurales de las arcillas.

Los tres tipos principales de silicatos están representados por la caolinita, la mica y la esmectita. La caolinita está formada por una capa tetraédrica alternada con una capa octaédrica; por lo tanto se dice que tiene una estructura cristalina del tipo 1:1 (ver figura 2.7). Las dos capas forman una "capa unitaria" con espaciamiento basal entre las unidades de 0,72 nm. Las capas tetraédricas y octaédricas están unidas fuertemente una a otra por átomos de  $O^-$  compartidos, mientras que cada capa unitaria está firmemente unida a la siguiente por uniones oxígeno-hidroxilo. Por tanto 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 "capas unitarias" están formadas por dos capas tetraédricas con una capa octaédrica sujeta entre ambas (ver figura 2.7.) por átomos de oxígeno mutuamente compartidos. Esta es la estructura típica de los minerales de arcilla 2:1. Una elevada carga negativa se da en la capa tetraédrica que se compensa por  $K^+$ . Este  $K^+$  que está presente en forma no hidratada, une fuertemente las capas unidad del tipo 2:1, y es por tanto un componente integral de la mica. El espaciamiento basal entre las capas unitarias es 1 nm.

El grupo de las esmectitas (montmorillonitas) también tiene una estructura 2:1. Las capas unitarias, sin embargo, están unidas débilmente por cationes hidratados, especialmente  $Ca^{2+}$ . El agua y los cationes pueden adsorberse fácilmente sobre estas superficies interiores y el mineral puede contraerse y expandirse con un espaciamiento basal que varía entre 1 y más de 4  $\mu m$ . El área de la superficie interior de estos grupos minerales excede a la de la superficie externa. El espaciamiento basal del  $Ca^{2+}$  totalmente hidratado que se da predominantemente en los suelos es de 1.9  $\mu m$ .

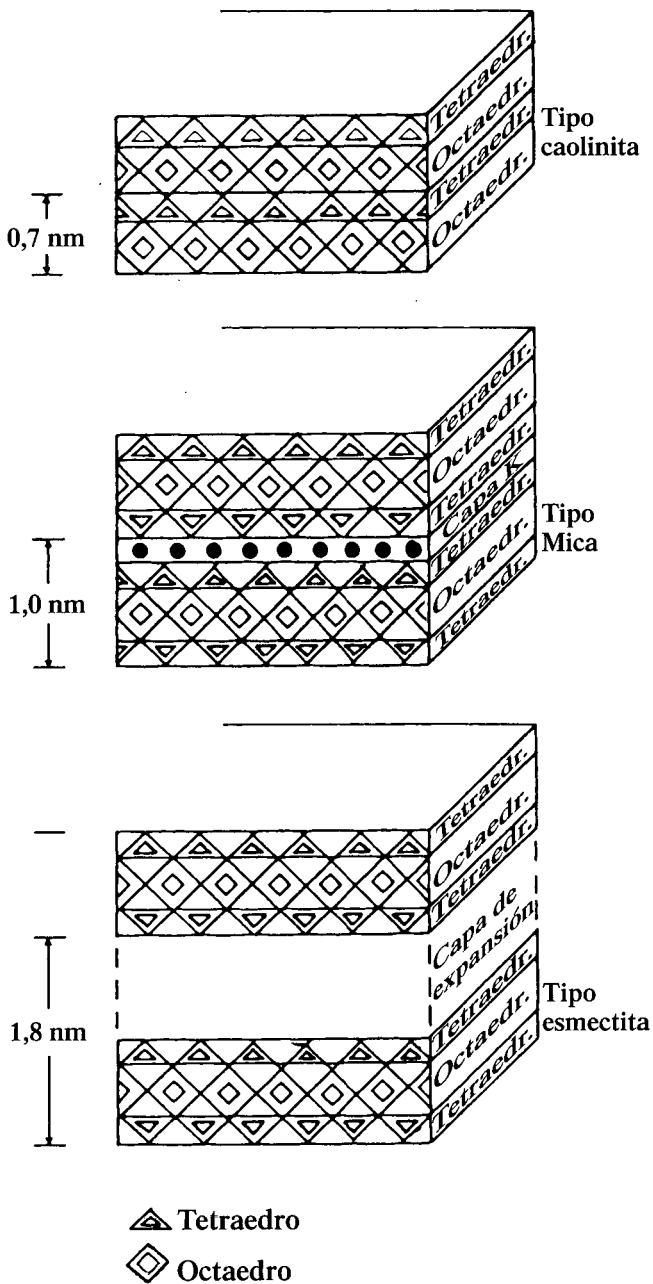


Fig. 2.7. Presentación esquemática de los tres tipos principales de minerales de arcilla.

Otros minerales de arcilla 2:1 incluyen la vermiculita (ver figura 10.1.) con una distancia entre capas unitarias de 1.4  $\mu\text{m}$  y la illita. La illita deriva de las micas y está íntimamente relacionada con 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 sí por  $\text{K}^+$ . Sin embargo, en los bordes y también a veces en el interior del mineral las capas pueden expandirse formando "zonas en cuña" (ver figura 10.2.) donde se adsorben otros cationes diferentes del  $\text{K}^+$  (SCHROEDER, 1978). El área de la superficie interior es comparativamente más pequeña que la del grupo de las esmectitas. Las propiedades de los tres tipos principales de silicatos se muestran en la tabla 2.2.

**Tabla 2.2.** Propiedades comparativas de los tres tipos principales de arcillas (BRADY, 1974).

Propiedades	Tipo de arcilla		
	Esmectita	Illita	Caolinita
Tamaño ( $\mu\text{m}$ )	0.01-1.0	0.1-2.0	0.1-5.0
Forma	Irregular escamas	Irregular escamas	Hexagonal cristales
Superficie específica ( $\text{m}^2/\text{g}$ )	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 Intercam. Cat. ( $\text{cmol}/\text{kg}$ )	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  $\text{Mg}^{2+}$  reemplaza a un  $\text{Al}^{3+}$  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 octaédricas y tetraédricas.

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

La adsorción catiónica de los suelos resulta no sólo de las partículas inorgánicas sino también de la materia orgánica (ácidos húmicos). Los puntos de intercambio catiónico de la materia orgánica son principalmente grupos fenólicos y carboxílicos (SCHNITZER y SKINNER, 1965). Estos grupos, cuando están presentes en forma disociada, son capaces de adsorber cationes. La adsorción no es específica y sigue la secuencia catiónica de Hofmeister (ver

punto 2.1.2). Por lo tanto los cationes divalentes son absorbidos con preferencia a los monovalentes. En este sentido el comportamiento del  $H^+$  es excepcional ya que la unión del  $H^+$  a estos grupos representa la formación de un enlace químico. La capacidad de intercambio catiónico de los ácidos húmicos es del orden de 200 a 400 cmol/kg, que comparada con las capacidades de los minerales de arcilla, parece muy alta. 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 una capacidad de intercambio catiónico tan elevada como los suelos ricos en arcilla. En los suelos minerales húmicos, cerca del 50% de su capacidad de intercambio se debe a la contribución de la materia orgánica de la capa superficial. Como se muestra en la tabla 2.3, los niveles de la materia orgánica del suelo pueden diferir considerablemente dependiendo del tipo de suelo y de las condiciones climáticas prevalecientes. Así, la contribución de la materia orgánica a la capacidad de intercambio catiónico de los suelos puede variar sustancialmente entre suelos.

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

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

### 2.2.2. Estructura del suelo

La estructura del suelo puede definirse como la ordenación de las partículas del suelo en grupos o agregados (BRADY, 1974). La capacidad de un suelo para formar agregados, la forma y tamaño de estos agregados y su estabilidad está muy relacionada con el contenido de partículas coloidales del suelo. Los suelos de textura ligera pobres en coloides no tienen casi estructura, ya que el material del tamaño de la arena gruesa no forma agregados.

Cuanto mayor es el contenido de arcilla más importante es la estructura del suelo. Las arcillas adsorben agua y provocan la expansión del suelo. La dilatación y la contracción dependen del agua disponible. Así los suelos arcillosos se dilatan en condiciones húmedas y se contraen en condiciones secas, dando lugar a grietas y fisuras en el perfil. Este comportamiento es típico de los suelos ricos en montmorillonita dado que este mineral adsorbe fácilmente agua. Un ejemplo de los suelos en que se da la dilatación y contracción de las arcillas son las típicas tierras negras tropicales (vertisoles, N. del T.). Estos suelos tienen un alto contenido de arcilla que consiste casi exclusivamente en montmorillonita. En la estación húmeda se dilatan y se vuelven pegajosos, mientras que en la

estación seca se secan de tal forma que se vuelven duros como rocas y se fisuran. 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, MENGEL).



**Foto 2.1.** Contracción y fisuración de tierras negras algodonereras de la India.

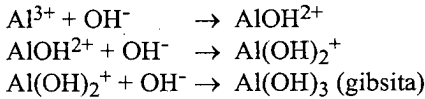
La forma y el tamaño de las partículas depende en gran medida del tipo de mineral de arcilla presente en el suelo. Las arcillas montmorilloníticas tienden a producir estructuras prismáticas angulares mientras que las caolíníticas y los hidróxidos, se asocian con agregados más granulares.

La estabilidad de los agregados depende principalmente de los cationes adsorbidos a los coloides. Una estructura pobre se da cuando el  $\text{Na}^+$  es el ión dominante en el complejo de intercambio, debido a que éste tiene un efecto dispersante y evita la agregación de las partículas del suelo. Como se señalaba en el punto 2.1.6, los cationes divalentes son muy efectivos para inducir la coagulación de las partículas de suelo. Por este proceso partículas más pequeñas se unen formando agregados estables de diferentes tamaños. Estos agregados tienen una estructura con una alta proporción de espacios porosos, que pueden ser ocupados por aire o agua. Cuando entre el 40 y el 50% del volumen del suelo consiste en espacios porosos, el suelo se considera que tiene una buena estructura para el desarrollo de las plantas. Dicho suelo es capaz de almacenar agua y aire y puede ser penetrado muy fácilmente por las raíces de las plantas.

En la estructura del suelo el Ca juega un papel importante debido a que su poder floculante contribuye a la formación de agregados estables con minerales de arcilla. En combinación con los ácidos húmicos y las arcillas, el Ca forma

complejos organo-minerales (SCHACHTSCHABEL, 1967). Esta es la razón por la cual la saturación de Ca en un suelo montmorillonítico e illítico debería ser del orden del 60 al 80% de su capacidad de intercambio. El valor correspondiente para los suelos caoliníticos es aproximadamente el 20% (BROYER y STOUT, 1959). Estos suelos contienen generalmente cantidades sustanciales de hidróxidos que a menudo son incluso más 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 de las condiciones climáticas prevaecientes. Esta relación se muestra en la tabla 2.4, donde la saturación catiónica se compara en tres tipos muy diferentes de suelo. En los suelos alcalinos, los coloides del suelo están muy saturados por una alta proporción de cationes alcalinos y en particular por el Na<sup>+</sup>. Dichos suelos tienen una estructura pobre (ver punto 2.2.6). La saturación catiónica del suelo chernozémico representa una situación ideal en la que el Ca<sup>2+</sup> es el catión dominante. La sumamente buena estructura granular migajosa de estos suelos es muy conocida. En los podsoles el H<sup>+</sup> y Al<sup>3+</sup> están presentes en exceso en relación a las otras especies catiónicas. Al valorar estos suelos con OH<sup>-</sup>, el Al<sup>3+</sup> se comporta igual que el H<sup>+</sup> debido a que éste neutraliza el OH<sup>-</sup> de la siguiente forma:



La alta saturación de H<sup>+</sup> mostrada para el podsol en la Tabla 2.4 es muy probablemente un artificio obtenido por la valoración y probablemente indica que los puntos negativos en los coloides del suelo están altamente saturados con Al<sup>3+</sup> y especies catiónicas de hidroxidos de Al.

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

Suelos	Clima	Na <sup>+</sup>	K <sup>+</sup>	Mg <sup>2+</sup>	Ca <sup>2+</sup>	H <sup>+</sup>
Suelo alcalino	Arido	30	15	20	35	0
Chernozem	Semi-arido	2	7	14	73	4
Podsol	Humedo	Trazas	3	10	20	67

La estructura del suelo también depende de la cubierta vegetal. Bajo praderas permanentes se da una estructura muy buena. Esto se debe al alto contenido de materia orgánica y a la fauna del suelo. A este respecto las lombrices contribuyen favorablemente en la formación de agregados estables. Los suelos cultivados tienen a menudo valores más bajos de materia orgánica y escasa fauna y por esta razón suelen presentar una estructura más pobre. Un tratado muy útil sobre la estructura del suelo fue presentado por CROMPTON (1958).

### 2.2.3. El agua del suelo

La disponibilidad de agua para las plantas depende mayoritariamente de dos factores del suelo: el contenido total de agua y su distribución dentro del perfil del suelo, y el grado en que el agua está unida a las partículas del suelo. Éste último se expresa como tensión de agua del suelo  $\psi$ , en la terminología moderna, como potencial de agua del suelo. La tensión del agua generalmente se mide en términos de pF. En este concepto la succión se expresa en términos de altura, en cm de 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, por tanto, un valor de pF de 1. Los valores de pF son positivos en contraste con los valores de potencial de agua, normalmente negativos.

El concepto de potencial de agua ha sido introducido como un medio básico para describir el estado y el movimiento del agua. El concepto es particularmente útil al permitir un tratamiento uniforme de las relaciones del agua en el suelo y en las plantas. Se considerará en más detalle en el punto 4.1.2. En este contexto sólo es necesario mencionar que el potencial de 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 (fuerzas osmóticas). El agua en estado libre tiene un elevado potencial, que disminuye cuando se adsorbe o cuando hay solutos que diluyen su "concentración". El agua fluye siempre en el sentido de los potenciales decrecientes, es decir, de los potenciales más altos hacia los más bajos.

En la terminología moderna el Pascal (Pa) es la unidad de presión  $1 \text{ bar} = 10^5 \text{ Pascal} = 10^2 \text{ kPa} = 0.1 \text{ MPa}$ . Esta unidad se denomina así en honor al filósofo francés BLAISE PASCAL, que fue uno de los primeros en medir la presión atmosférica. Las mediciones de potencial de 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 0 Pa. El agua retenida a una tensión de  $\psi = 3$  (una presión de succión de 1 bar:  $1 \text{ kg/cm}^2$ ) presenta un potencial de -100 kPa. Los valores comunes de potencial de agua en los suelos oscilan entre -10 y -100 kPa. La relación entre pF y kPa viene dada por la siguiente ecuación:

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

El suministro de agua a las plantas está regulado en gran medida por la retención y el movimiento de agua en suelo. Como ya se describió, la capacidad de retención de agua aumenta a medida que lo hace el contenido de los coloides orgánicos e inorgánicos. El agua puede quedar retenida por poros de pequeño y mediano tamaño. Así la estructura del suelo afecta directamente a la capacidad de retención de agua en el suelo. VEIHMEYER y HENDRICKSON (1931) definieron el término capacidad de campo como la 'cantidad de agua almacenada en el suelo tras

el drenaje del agua gravitatoria y después de que la velocidad del movimiento descendente del agua haya disminuido significativamente'. La técnica para medir la capacidad de campo consiste en saturar completamente el suelo con agua de tal modo que todos los poros estén llenos, para permitir luego que drene durante un período de 2 a 3 días, en condiciones donde no se dé evaporación alguna. La cantidad de agua que permanece en el suelo representa la capacidad de campo. Esta se expresa por lo tanto como un porcentaje de agua sobre el peso seco o sobre el 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 medida en función del volumen debido a la mayor capacidad de retención de agua y a la baja densidad de los suelos secos. La capacidad de campo da una idea del potencial de almacenamiento de agua de un suelo, y corresponde a la capacidad de éste para suministrar agua a las plantas durante la estación seca.

El suministro de agua a las plantas no depende únicamente de la capacidad de campo, sino también de la fuerza con la cual el agua se adsorbe a las partículas del suelo tal y como se señaló en el punto 2.1.5. La película de agua directamente adyacente a la superficie adsorbente puede estar unida por fuerzas muy elevadas:  $10^6$  kPa. La fuerza de unión del agua se llama tensión hídrica o tensión de succión, ya que el agua está en realidad 'sorbida' a la superficie de las partículas del suelo. El agua presente a capacidad de campo incluye el agua adsorbida y el agua retenida en los poros capilares del suelo. Esta última fracción se llama también agua capilar y la intensidad por la cual se retiene adsorbida depende del diámetro de los poros. A medida que el diámetro disminuye, la unión del agua, o la tensión de succión, se va haciendo mayor (Tabla 2.5.). Los poros con diámetro mayor a 0.05 mm son demasiado grandes para retener agua, una vez que el suelo se ha llevado a capacidad de campo, y se denominan por lo tanto poros no capilares. Las fuerzas que unen el agua capilar están relacionadas con la adsorción de moléculas de agua a las paredes de los poros y con las fuerzas cohesivas por las cuales 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 lo haría por un tubo capilar. La altura del ascenso aumenta a medida que el diámetro del capilar disminuye. Este ascenso capilar del agua es, de particular importancia en el suministro de agua a las plantas, especialmente cuando tiene que transportarse desde las capas más profundas del suelo.

**Tabla 2.5.** Relaciones entre el diámetro de los poros del suelo y la tensión de succión de agua retenida en los poros. (DE BOODT y de LEENHEER, 1955).

Tamaño de poros	Diámetro, $\mu\text{m}$	Potencial de agua, kPa
Gruesos	> 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 en primer lugar agua el débilmente retenida. Esta es la fracción con la tensión más baja (valores más bajos de pF) y la más disponible. A medida se absorbe agua, el agua remanente en el suelo se vuelve progresivamente menos disponible ya que está retenida en el suelo con más fuerza. Así, a medida que el suelo se seca, la disponibilidad de agua disminuye hasta que se alcanza un punto en que el agua está tan fuertemente retenida por adsorción, que las raíces de las plantas no son capaces de utilizarla, comenzando éstas a marchitarse. El potencial de agua al que comienza a observarse la marchitez se llamada punto de marchitez. Puede distinguirse un punto de marchitez temporal 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 definirse con precisión en términos de potencial de agua o contenido de agua del suelo. Generalmente, sin embargo, para muchas especies vegetales, el punto de marchitez permanente se alcanza cuando el potencial de agua es del orden de -1000 a 1500 kPa. El valor exacto depende de la especie y de las condiciones ambientales.

El agua unida por fuerzas correspondientes a valores de potencial de agua inferiores a -1000 y -1500 kPa no está disponible para las plantas. La máxima cantidad de agua disponible de un suelo es, por tanto, la diferencia entre el agua retenida a la capacidad de campo y la fracción de agua retenida a fuerzas superiores a -1000 kPa. Queda claro que los suelos que contienen altas cantidades de arcilla y por lo tanto una elevada área superficial para la adsorción, también contienen cantidades apreciables de agua no disponible para las plantas.

La relación entre el contenido de agua (%) y el potencial de 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 de agua de -20 a -80 kPa, se asocia sólo con una pequeña disminución en el contenido de agua del suelo. Incluso a potenciales de agua muy bajos del orden de -1500 kPa (punto de marchitez) el 26% del agua no está disponible para las plantas. Para el suelo franco limoso la relación entre la cantidad de agua del suelo y el potencial de agua es bastante diferente. La caída en el potencial de agua se ve acompañada de una disminución sustancial del contenido de agua, y cuando el potencial de 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 absorbida por las plantas en mucha mayor medida que en los suelos arcillosos (HEATHERLY y RUSSELL, 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 mayor en un suelo franco limoso que en un suelo arcilloso. En este último la capacidad total de almacenamiento de agua es elevada pero sólo una pequeña parte de este agua está disponible para las

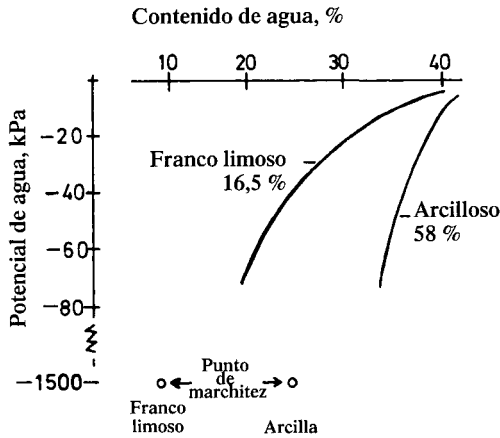


Fig. 2.8. Relación entre contenido de agua (%) y potencial de agua (kPa) de un suelo arcilloso y un suelo franco limoso (según datos de HEATHERLY y RUSSELL, 1979).

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 a las plantas. El movimiento descendente se debe a la fuerza de la gravedad y ocurre sólo cuando las capas superiores del suelo tienen un contenido de agua por encima de la capacidad de campo. Este movimiento hacia abajo provoca el lavado de nutrientes a capas más profundas y fuera del perfil. Este agua en exceso no suele ser de mucha importancia en la nutrición vegetal. El movimiento ascendente del agua en estado líquido en el suelo es el resultado 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 proporción más alta de poros pequeños. El ascenso de agua por los poros más grandes es generalmente más rápido, pero la altura a la que sube es menor que en los suelos que contienen poros pequeños. Esta relación fue observada por WOLLNY (1885) en el siglo pasado.

Este descubrimiento tiene una gran importancia práctica. Los suelos de textura media son capaces de transportar agua desde la capa freática a las capas superiores del suelo con más facilidad que los suelos arenosos. Por otra parte en los suelos de textura más fina (arcillosos), el ascenso capilar del agua freática es a menudo tan pequeño que no puede cubrir las necesidades de las plantas. Debido al mayor ascenso del agua capilar en los suelos de estructura media, el agua freática puede formar parte del suministro de agua a los cultivos que crecen en estos suelos.

El suministro de agua para las plantas sólo se hace crítico cuando el estado hídrico del suelo está por debajo de la capacidad de campo. La cantidad de agua

accesible a las plantas en estas condiciones por intercepción de las raíces al forzar su camino a través del suelo es baja en relación a la demanda total. El agua, por lo tanto, ha de ser transportada 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. La atmósfera del suelo

La composición del aire del suelo difiere de la del de la atmósfera. El nivel de  $\text{CO}_2$  de la atmósfera en volumen es cerca de 0.03% mientras que en el suelo es del orden de 0.2-1% en las capas superficiales. El aire del suelo presenta también un menor contenido de  $\text{O}_2$ , cerca de 20.3%, comparado con el 20.99% de la atmósfera. Niveles más altos de  $\text{CO}_2$  son el resultado de la respiración de los organismos vivos, que consumen oxígeno y liberan  $\text{CO}_2$ . Esto demuestra que el oxígeno es esencial en la atmósfera del suelo. La respiración de las raíces de las plantas depende en gran parte del oxígeno suministrado por el aire del suelo. La respiración proporciona energía para varios procesos metabólicos, incluyendo la absorción activa de iones por parte de las raíces. Sin embargo, la presión parcial de oxígeno requerida por el metabolismo de las raíces puede ser considerablemente menor que la de la atmósfera. Así, HOPKINS *et al.* (1950), demostró que la absorción de nutrientes por plantas de tomate se vió dificultada sólo cuando el nivel de oxígeno en el medio radicular fue inferior al 10%.

La falta de  $\text{O}_2$  puede afectar directamente el metabolismo de los carbohidratos en las raíces; la degradación oxidativa de los azúcares disminuye y se produce etanol por fermentación (KANDLER, 1958). El etanol tiene un efecto perjudicial sobre 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 dificulta la síntesis de fitohormonas como citoquininas y giberelinas.

El suministro de  $\text{O}_2$  a las raíces y a otros organismos aeróbicos del suelo no sólo depende del contenido de oxígeno de la atmósfera del suelo, sino también del volumen de aire total presente en el suelo. La cantidad de aire total del suelo disminuye a medida que la cantidad de agua aumenta, ya que el aire que normalmente ocupa los poros más grandes es gradualmente reemplazado por agua. Así un incremento del contenido de agua de un suelo dificulta los procesos aeróbicos y favorece los anaeróbicos.

En condiciones anaeróbicas puede darse una acumulación de los productos finales del metabolismo de los microorganismos anaeróbicos, que incluyen sustancias tóxicas para las plantas superiores como etileno, metano, sulfuro de hidrógeno, cianuro, ácido butírico y otros ácidos grasos. Las plantas afectadas por estas toxinas ven dificultado su crecimiento y a menudo muestran síntomas de marchitez. Por lo tanto, el efecto perjudicial de un drenaje pobre sobre el crecimiento de las plantas es más severo que el atribuible a una simple falta de

oxígeno. Revisiones muy útiles acerca de la relación entre el crecimiento de las plantas y los nutrientes en suelos inundados y sumergidos fueron publicadas por MARSCHNER (1962) y PONNAMPERUMA (1972).

Las especies vegetales difieren en su capacidad de soportar la mala airación en el suelo (LETEY *et al.*, 1961). Según CRAWFORD (1967), algunas especies de ambientes pantanosos son capaces de tolerar condiciones de mala airación al utilizar rutas fermentativas que minimizan la producción de etanol. Esta explicación, sin embargo, puede cuestionarse por los descubrimientos de SMITH y REES (1979), que llevaron a cabo detalladas investigaciones sobre las rutas fermentativas de carbohidratos en las raíces de las plantas de ambientes pantanosos. En arroz y otras especies vegetales se da una adaptación que han demostrado BARBER *et al.* (1962), al comparar en plantas de arroz y cebada, la capacidad de transportar O<sub>2</sub> atmosférico, a través de las hojas y los tallos hacia las raíces. Observaron que las plantas de arroz son mucho más eficientes en este proceso, y que había una proporción más alta de espacios llenos de aire en las raíces de esta especie. Las raíces del arroz son incluso capaces de excretar el oxígeno hacia el medio externo. Este es un fenómeno importante ya que induce una rizosfera aeróbica y protegiendo así a las raíces de las plantas de la acción de las toxinas anaeróbicas. Según BARTLETT (1961), la capacidad de las plantas terrestres de tolerar condiciones reductoras en los suelos 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 a muchos procesos inorgánicos y biológicos y tienen por lo tanto, un impacto importante en el crecimiento de las plantas. Un ejemplo útil para demostrar los diversos procesos que se dan en los suelos inundados se observa en los suelos de los arrozales, razón por la que se describen en más detalle.

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

$$E = E_0 + \frac{R \cdot T}{nF} \ln \frac{(Ox)}{(Red)}$$

donde

(Ox): concentración de sustancias oxidadas

(Red): concentración de sustancias reducidas

R: constante universal de los gases perfectos

T: temperatura absoluta

E<sub>0</sub>: potencial redox estandar

F: constante de Faraday

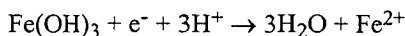
E<sub>0</sub> es igual a E, si (Ox) y (Red) son iguales

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 de  $e^-$ . En sistemas fuertemente oxidantes, la actividad de  $e^-$  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* de entre 2 y 4, mientras que en capas más profundas, donde prevalecen condiciones reductoras, el valor de *pe* es del 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 anterior puede observarse que el potencial redox (E) disminuye a medida que la concentración de sustancias reducidas aumenta respecto 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  $O_2$  prevalecen altos potenciales redox, (+ 0.33 V), ya que el  $O_2$  es un poderoso oxidante que da lugar a la oxidación del C, H, N, S, Fe y Mn, formando los correspondientes óxidos ( $CO_2$ ,  $H_2O$ ,  $NO_3^-$ ,  $SO_4^{2-}$ ,  $Fe_2O_3$  y  $MnO_2$ ). Durante el período de inundación el suelo tiende a la reducción, y los óxidos mencionados se reducen (PONNAMPERUMA, 1972). Esta reducción está a menudo ligada al 'consumo' de  $H^+$  como se muestra en el siguiente ejemplo:



Es principalmente por esta razón que durante el período de inundación el pH de los suelos ácidos aumenta. El potencial redox de los suelos de los arrozales generalmente es del orden de +0.6 a -0.2 voltios (TAKAI *et al.*, 1957).

Durante el cultivo del arroz, se mantienen los suelos cubiertos con varios centímetros de agua. Tan pronto como se inunda el suelo, éste adquiere condiciones anaeróbicas y comienza una secuencia específica de reacciones por pasos que pueden dividirse en dos etapas. Estas dos etapas se muestran en la Tabla 2.6, con sus pasos individuales indicados. La anaerobiosis comienza con la desaparición del  $O_2$  y con la reducción microbiana del  $NO_3^-$  a  $N_2$  y a  $N_2O$ . El Mn y el Fe se reducen a  $Mn^{2+}$  y  $Fe^{2+}$ , respectivamente, de acuerdo con la ligera disminución del potencial redox. 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 se reducen preferentemente, aunque también se utilizan las formas cristalinas, como la goetita, hematita y lepidocrosita. La

reducción del ion férrico es un proceso análogo a la del  $\text{NO}_3^-$ , que se utiliza como aceptor de electrones en la respiración bacteriana. Esta primera etapa de reducción no es perjudicial para las plantas de arroz, siempre y cuando las concentraciones de iones  $\text{Fe}^{2+}$  y  $\text{Mn}^{2+}$  no alcancen niveles tóxicos. La segunda etapa de reducción se asocia con una caída sustancial del potencial redox, lo que indica que se han producido sustancias reductoras. En este estado el sulfato se reduce a sulfuro (ver punto 8.2.2) y, a potenciales redox aun más bajos, se forman  $\text{H}_2$  y metano. La acumulación de sustancias tóxicas adicionales, como ácido butírico y otros ácidos grasos también se da a potenciales redox tan bajos.

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

Pasos	Reacción principal	Potencial redox inicial (Voltios)
<i>Primera etapa</i>		
1° .....	Desaparición del $\text{O}_2$	+0.6 ~ +0.5
2° .....	Reducción de nitratos	+0.6 ~ +0.5
3° .....	Formación de $\text{Mn}^{2+}$	+0.6 ~ +0.5
4° .....	Formación de $\text{Fe}^{2+}$	+0.5 ~ +0.3
<i>Segunda etapa</i>		
5° .....	Formación de sulfuro	0 ~ -0.19
	Reducción de sulfato	
6° .....	Formación de $\text{H}^+$	-0.15 ~ -0
7° .....	Formación de $\text{CH}_4$	-0.15 ~ -0.19

Esta segunda etapa debería evitarse en el cultivo de arroz. Los suelos a los que se incorporó materia orgánica o que son naturalmente ricos en ésta, son propensos a presentar bajos potenciales redox, ya que la materia orgánica favorece el crecimiento y el metabolismo de los microorganismos anaeróbicos (PONNAMPERUMA, 1965). Los bajos potenciales redox pueden conducir a concentraciones altas de  $\text{Fe}^{2+}$  que son peligrosas para el arroz al inducir el "bronceado" una enfermedad conocida como axfixia o "toxicidad de hierro" (N. del T.) (ver foto 2.2). Las plantas afectadas por toxicidad de Fe se caracterizan por tener extremadamente altos contenidos de Fe (290 a 1.000  $\mu\text{g/g}$  sobre peso seco) así como también altos contenidos de Mn, (1000  $\mu\text{g/g}$  sobre peso seco). Los suelos donde se da esta clase de toxicidad de Fe a menudo tienen una baja capacidad de intercambio, 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. En 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 TROLLDENIER (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 relacionado con la aparición de la enfermedad.

En los suelos de los arrozales puede observarse un perfil característico, que se muestra como diagrama en la Figura 2.9. En la parte superior del suelo inundado hay una zona fina con un espesor máximo de 1 cm y que se conoce como la capa oxidada, ya que las condiciones aeróbicas prevalecen debido al oxígeno del agua. Esta capa es de color rojizo, porque el Fe está presente principalmente en forma férrica. La tendencia a la oxidación también queda indicada por un alto potencial redox, ( $> +0.4$  V), y el N está presente como  $\text{NO}_3^-$ . Por debajo de esta capa hay una zona más ancha exclusivamente anaeróbica, de color gris azulado por la presencia del ion ferroso. Aquí el  $\text{NO}_3^-$  originado en la capa oxidada se reduce a  $\text{N}_2$  u óxidos de N. Como los compuestos son volátiles, pueden perderse del sistema, razón por la cual los fertilizantes a base de  $\text{NO}_3^-$  no se recomiendan para los suelos de los arrozales (MATSUBAYASHI *et al.*, 1963). El N amoniacal, ya provenga del fertilizante, o se produzca durante la descomposición de los compuestos orgánicos nitrogenados, también puede perderse por desnitrificación. PATRICK y REDDY (1977) demostraron que el  $\text{NH}_4^+$  puede difundir desde las capas inferiores a la fina capa oxidada de la superficie, donde puede oxidarse a  $\text{NO}_3^-$ . Si este  $\text{NO}_3^-$  se vuelve a transportar a la zona reducida más profunda, puede desnitrificarse y perderse. En este proceso, la difusión del  $\text{NH}_4^+$  en el suelo sería el paso limitante (REDDY y RAO, 1983).

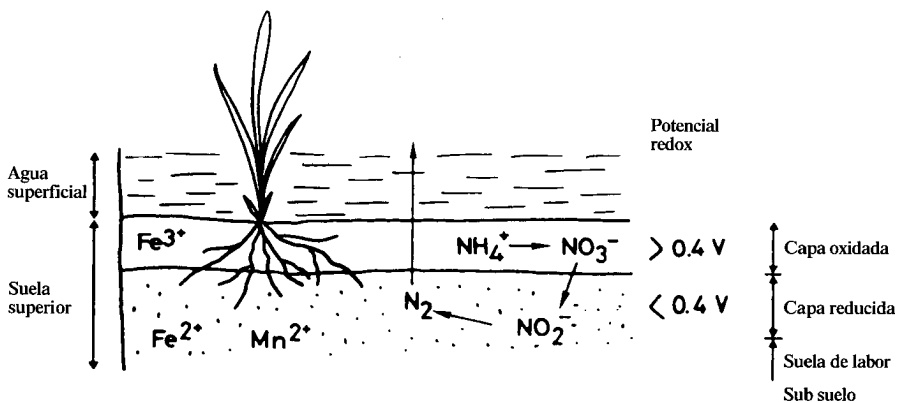
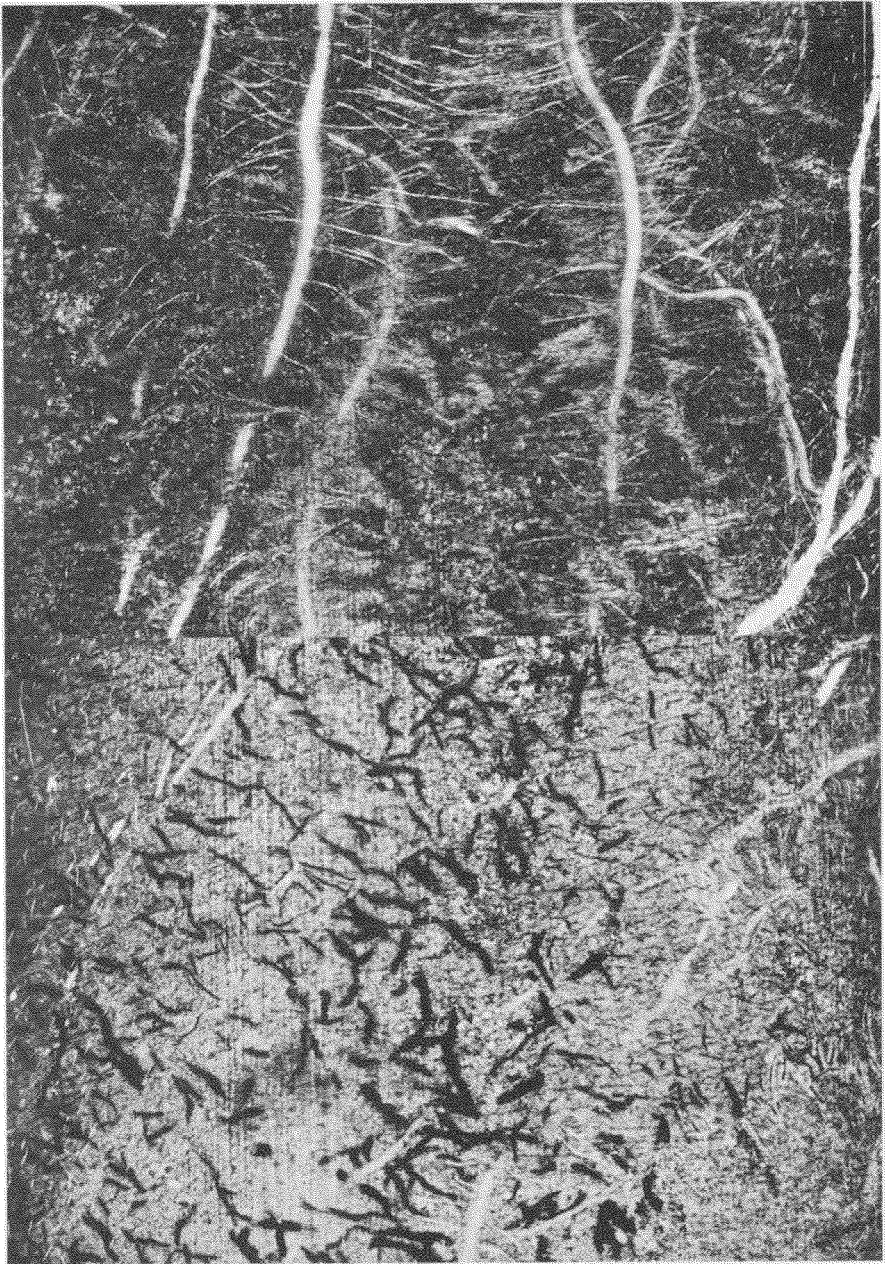


Fig. 2.9. Perfil de un suelo arrocero sumergido (MATSUBAYASHI, 1963).

La inundación también influye sobre la disponibilidad de otros nutrientes además del N (PONNAMPERUMA, 1978). Generalmente, la disponibilidad de fosfatos aumenta, en parte debido a la cesión parcial de los fosfatos ocluidos



**Foto 2.2.** Parte superior, raíces normales de arroz, creciendo bajo un potencial redox normal. Parte inferior, raíces de arroz afectadas por un potencial redox demasiado bajo, y raíces laterales cubiertas por una capa negra de sulfuro de Fe (Foto: TROLLENIER).



después de la reducción del ión férrico a ferroso, en la película del óxido férrico, y también parcialmente por la hidrólisis del hidróxido férrico. Además, la inundación induce la descomposición del inositol hexafosfato (DALAL, 1978). El contenido de cationes solubles aumenta debido al mayor intercambio catiónico inducido por los  $\text{Fe}^{2+}$  y  $\text{Mn}^{2+}$  solubles. El sulfuro de hidrógeno formado en condiciones reductoras da precipitados (sulfuros) de Fe, Cu, Zn y Mn, y por lo tanto afecta a la disponibilidad de estos nutrientes. Mediante la formación del sulfuro de Fe las plantas se protegen de niveles tóxicos de  $\text{Fe}^{2+}$ . La formación de sulfuros no tiene mayor influencia en la disponibilidad de S, dado que éstos se oxidan en la rizosfera por la acción bacteriana (PONNAMPERUMA, 1972). Como se mencionó anteriormente, 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  $\text{CO}_2$ . Acumulaciones altas de  $\text{CO}_2$  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  $\text{CO}_2$  por las algas. Valores altos de pH durante el día pueden conducir a grandes pérdidas de  $\text{NH}_3$  por volatilización, especialmente favorecidas por vientos y altas temperaturas (SAVANT y DE DATTA, 1982).

### 2.2.5. El pH del suelo

La concentración de iones  $\text{H}^+$  tanto en los suelos como en los líquidos fisiológicos, es generalmente muy baja, razón por la que se expresa en términos de pH. El pH se define como el logaritmo de la inversa de la concentración de ion  $\text{H}^+$  de una solución. Puede expresarse matemáticamente como:

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

donde  $\text{H}^+$  es la concentración de iones  $\text{H}^+$  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  $\text{H}^+$  es igual a la de  $\text{OH}^-$ . Por debajo de 7 el pH es ácido siendo la concentración de  $\text{H}^+$  superior a la de  $\text{OH}^-$ ; y por encima de 7 es a la inversa. Por cada unidad de disminución de pH hay diez veces más iones  $\text{H}^+$  y diez veces menos iones  $\text{OH}^-$ .

En el suelo debe distinguirse entre la acidez actual, que es la concentración de  $\text{H}^+$  de la solución del suelo, y la acidez potencial, que incluye también a los iones  $\text{H}^+$  adsorbidos a los coloides del suelo. La primera 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  $\text{H}^+$  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 extracto de KCl o de  $\text{CaCl}_2$ . En los

últimos dos casos, los iones adsorbidos son reemplazados por  $K^+$  o  $Ca^{2+}$  respectivamente.

Además de la acidez actual, la capacidad tampón (buffer) de un suelo. Los iones hidrógeno producidos por los diversos procesos en el suelo son tamponados por las partículas coloidales. El proceso de tamponado se muestra en la Figura 2.10. Los iones  $H^+$  se intercambian por otras especies catiónicas adsorbidas a los coloides del suelo; siendo evidente que los suelos ricos en coloides inorgánicos y orgánicos tienen una alta capacidad tampón para el  $H^+$ , siempre que una gran parte de la capacidad de intercambio catiónico esté saturada con especies catiónicas diferentes al  $H^+$ .

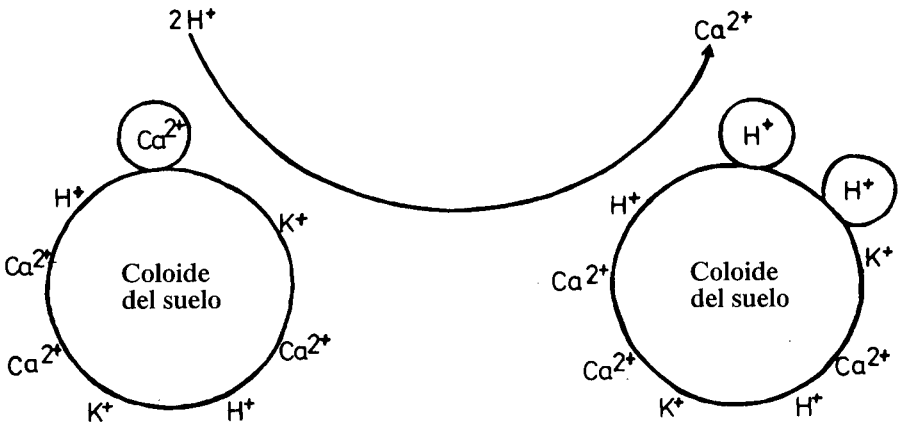
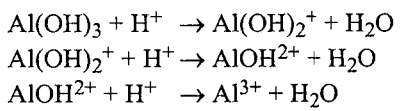


Fig. 2.10. Principio de regulación del  $H^+$ . Dos  $H^+$  se intercambian por otras especies catiónicas.

La concentración de  $H^+$  de la solución de suelo tiene un efecto pronunciado sobre algunos de sus constituyentes, especialmente sobre los minerales, los microorganismos y las raíces de las plantas. Concentraciones altas de  $H^+$  favorecen la meteorización de los minerales, resultando en la liberación de diversos iones como  $K^+$ ,  $Mg^{2+}$ ,  $Ca^{2+}$ ,  $Mn^{2+}$ ,  $Cu^{2+}$  y  $Al^{3+}$ . La solubilidad de las sales, incluyendo carbonatos, sulfatos y fosfatos, es mayor a pHs bajos. El pH del suelo controla la cesión de Al bajo diversas formas por varios minerales de arcilla, así como la disolución de compuestos hidroxí aluminicos en el suelo (BACHE, 1985). Esto se muestra para la gibbsita 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  $\text{Al}^{3+}$  y  $\text{AlOH}^{2+}$ , mientras que la concentración de  $\text{Al}(\text{OH})_2^+$  es extremadamente baja (JACKSON, 1963).

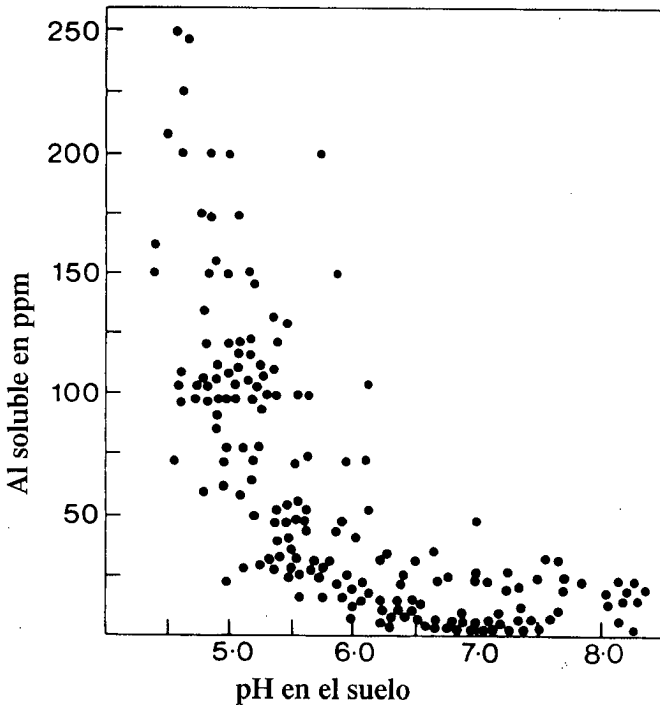


Fig. 2.11. Relación entre el pH y Al soluble en el suelo (LATHWELL y PEECH, 1964).

El  $\text{AlOH}^{2+}$  es mucho más tóxico para las plantas que el  $\text{Al}^{3+}$ . 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, ya que la concentración de  $\text{AlOH}^{2+}$  a pH 4.5 es casi el doble que la concentración a pH 4.0 (MOORE, 1974). Este efecto del pH sobre la disolución del  $\text{Al}(\text{OH})_3$  en iones  $\text{Al}^{3+}$  y  $\text{AlOH}^{2+}$  se muestra en la Figura 2.12. La relación entre pH y toxicidad de Al se describe en la Tabla 2.7 del trabajo de MOORE (1974), donde la longitud de las raíces indica el grado de toxicidad de Al.

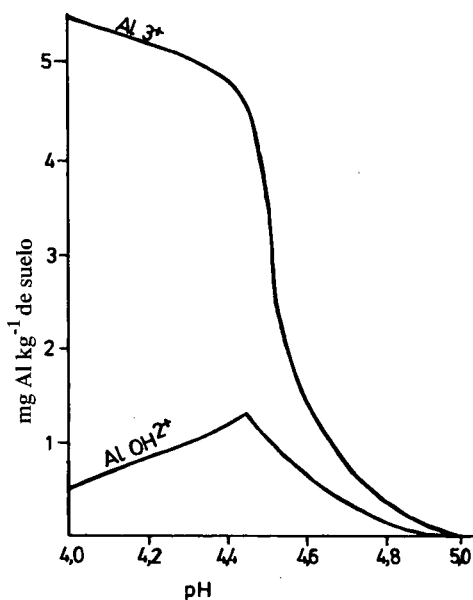
En ausencia de Al en la solución nutritiva del suelo, las raíces crecieron bien en el amplio rango de pHs objeto de estudio (de 4.0 a 4.7). Al aumentar la concentración de Al en el medio, el crecimiento de las raíces disminuyó para todas las concentraciones de Al, pero la depresión del crecimiento fue mayor a un pH más alto, al que la concentración de  $\text{AlOH}^{2+}$  había aumentado (ver figura 2.12). En muchos suelos minerales de pH bajo no es tanto la concentración de iones  $\text{H}^+$  lo que provoca el efecto tóxico, sino la de  $\text{AlOH}^{2+}$ . La concentración de esta última especie también depende de las cantidades de compuestos de Al

presentes en el suelo que son bajas en los suelos orgánicos, razón por la que en estos suelos, las plantas pueden crecer bien incluso a pHs bajos de entre 4.0 y 5.0. Por otra parte, los suelos franco-limosos o arcillosos ricos en compuestos de Al, deberían cultivarse a pHs altos (6.5-7.5), para que la solubilidad del Al disminuya.

**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 <sup>+</sup>	31 <sup>+</sup>	25 <sup>+</sup>

<sup>+</sup> Precipitación del Al en la solución nutritiva.



**Fig. 2.12.** Solubilidad de  $Al(OH)_3$  en relación al pH; total de Al: 6 mg/kg de Al (datos adaptados de MOORE, 1974).

La toxicidad por Al afecta principalmente al crecimiento de las raíces. Los diversos trastornos fisiológicos relacionados con la toxicidad por Al se consideran en el punto 20.4. La sensibilidad al Al puede variar

considerablemente entre las distintas especies vegetales y aún dentro de las variedades 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 las raíces (HORST *et al.*, 1982). Según investigaciones de GRIMME (1983) el aluminio (probablemente como  $\text{AlOH}^{2+}$ ), deprime muy específicamente la absorción de  $\text{Mg}^{2+}$  en avena, mientras que la absorción de  $\text{K}^+$  y  $\text{Ca}^{2+}$  apenas se ve afectada.

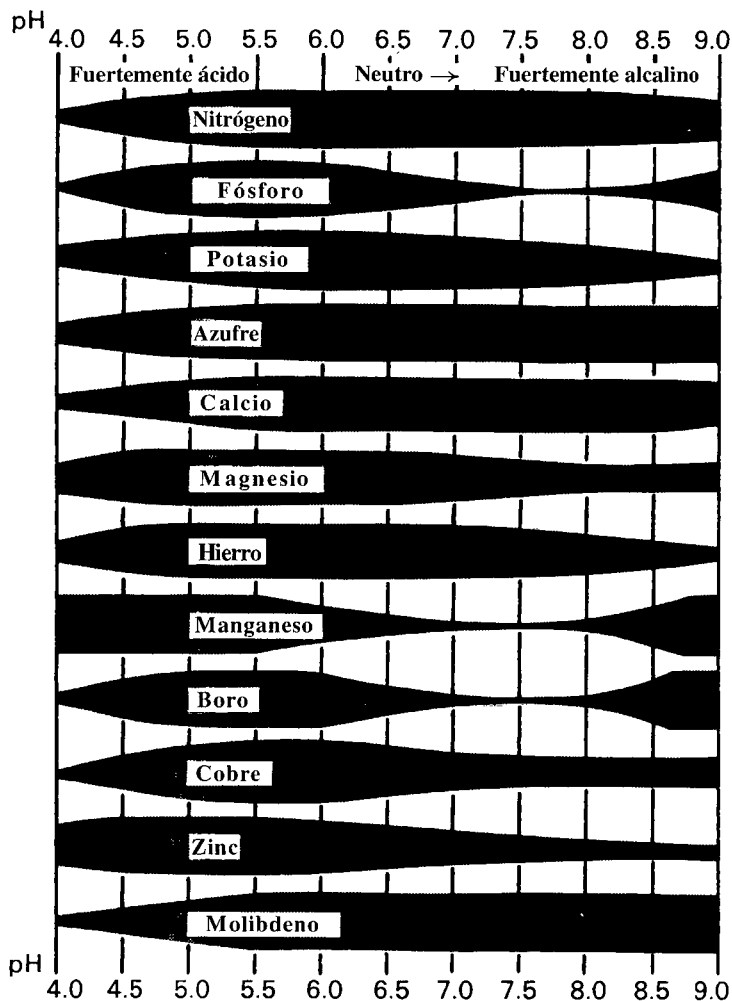
En los suelos orgánicos en particular, el pH no debería aumentarse demasiado, dado que estos suelos por naturaleza son pobres en algunos nutrientes vegetales cuya disponibilidad es restringida a pHs altos (LUCAS y DAVIS, 1961). Este es especialmente el caso de los fosfatos, boratos, Mn, Cu y Zn, como puede observarse en la Figura 2.13.

El pH del suelo también influye sobre la presencia y la actividad de los microorganismos de suelo. Generalmente, a pHs bajos, ( $< 5.5$ ), los hongos predominan en el suelo y en la rizósfera, mientras que a niveles más altos las bacterias son más abundantes (TROLLENIER, 1971). La nitrificación del  $\text{N-NH}_4$  y del  $\text{HNO}_2$ , realizada por *Nitrosomonas* y *Nitrobacter*, depende considerablemente del pH del suelo, dado que estas bacterias prefieren condiciones más bien neutras. En suelos muy ácidos el contenido natural de nitratos es extremadamente bajo. La fijación de N molecular tanto por los microorganismos libres del suelo (*Azotobacter* y *Chlostridium*) como por los simbióticos (*Rhizobium* y *Actinomyces*), así como por las bacterias desnitrificantes se ve también favorecida a pHs del suelo más bien neutros. Las especies de *Beijerinckia*, importantes fijadores de N de vida libre en los suelos tropicales, son menos sensibles a los pHs bajos.

El pH del citoplasma de las células vegetales se encuentra en el rango de 7.0 a 7.5, mientras que el pH del líquido vacuolar es generalmente más bajo, del orden de 5.0 (SMITH y RAVEN, 1979). El pH levemente ácido se usa normalmente en cultivos en solución, en preferencia a las soluciones neutras o alcalinas. El hecho de que las plantas respondan favorablemente a pHs más elevados en el medio edáfico, se debe a otros efectos secundarios positivos que dependen del aumento del pH: una atenuación de la toxicidad de Al o Mn, o un incremento de la disponibilidad de P o Mo.

La velocidad de absorción de algunos nutrientes vegetales también depende del pH. Generalmente los aniones, incluyendo nitratos y fosfatos, se absorben en mayor medida a niveles de pH débilmente ácidos. En el caso del fosfato, el pH regula la relación  $\text{H}_2\text{PO}_4^-/\text{HPO}_4^{2-}$  de la solución del suelo; lo que también tiene importancia en la absorción de los fosfatos (ver punto 9.1.3). Las tasas de absorción de los cationes parecen ser más altas a pHs neutros (ARNON *et al.*, 1942). A pHs muy bajos, ( $< 3.0$ ), se dañan las membranas de las células y éstas se vuelven más permeables. Esto resulta en una pérdida de nutrientes, en particular de  $\text{K}^+$  (MURPHY, 1959), que difunden de las células de las raíces hacia

la solución edáfica. Este efecto depresivo de las concentraciones altas de  $H^+$  sobre 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).



**Fig. 2.13.** Influencia del pH en la disponibilidad de nutrientes vegetales en suelos orgánicos; las partes más anchas de las zonas sombreadas indican la máxima disponibilidad (LUCAS y DAVIS, 1961).

Las diferentes especies vegetales son capaces de soportar en un grado variable las diferencias de concentración de  $H^+$  en la solución del suelo y los efectos acompañantes 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; los límites de pH presentados en la Tabla 2.8 sólo sirve como una guía aproximada. Hay una variación considerable debido a los efectos de las diferencias entre las especies y variedades, 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 parece ser más 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 más factores secundarios dependientes del pH. Un ejemplo de este tipo de relación se muestra muy bien en un trabajo de EVERS (1963), que investigó el crecimiento de *Picea* en relación al pH y a la forma de nutrición nitrogenada. Se observó que *Picea*, de crecimiento normalmente pobre en suelos ácidos, se desarrollaba muy bien a un pH tan bajo como 3.3, siempre que a las plantas estuvieran bien provistas de nitratos. En condiciones naturales, en suelos fuertemente ácidos, la producción de  $\text{NO}_3^-$  se ve inhibida. Puede concluirse, por lo tanto, que la ausencia de  $\text{NO}_3^-$  era la causa del crecimiento pobre de *Picea* en los suelos ácidos.

**Tabla 2.8.** Rangos óptimos de pH (en extracto de KCl) de varias especies vegetales cultivadas según KLAPP (1951).

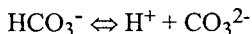
Cultivos	Rango de pH
Alfalfa	6.5-7.4
Cebada	5.3-7.4
Remolacha azucarera	6.4-7.4
Trébol ( <i>Trifolium pratense</i> )	5.3-7.4
Trigo	4.1-7.4
Guisantes ( <i>Pisum sativum</i> )	5.3-7.4
Avena	4.0-7.0
Patata	4.1-7.4
Centeno ( <i>Secale cereale</i> )	4.1-7.4
Altramuz	4.1-5.5

El pH del suelo puede corregirse mediante la adición de productos que disminuyen la concentración de  $\text{H}^+$ . El tratamiento más común es el encalado de los suelos, práctica que se trata con más detalle en el punto 11.3.

La mayor parte de los suelos que se desarrollan en climas templados tienden a volverse ácidos. La producción de  $\text{H}^+$  resulta principalmente de la descomposición de la materia orgánica del suelo. El esquema de la Figura 2.14 muestra los principales procesos de producción de  $\text{H}^+$ . El  $\text{CO}_2$  que aparece por la descomposición microbiana de la materia orgánica se equilibra con el agua del suelo formando así  $\text{H}^+$  y  $\text{HCO}_3^-$ . El equilibrio

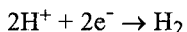


depende mucho del pH del suelo. Al aumentar el pH el equilibrio se desplaza a favor de la producción de  $H^+$ . En suelos alcalinos, el  $HCO_3^-$  puede disociarse produciendo  $H^+$  adicional.



Por otro lado, en condiciones más ácidas ( $pH < 5.2$ ), difícilmente se produce  $H^+$  debido al  $CO_2$ , ya que el equilibrio está totalmente desplazado a favor del  $CO_2$ .

La descomposición microbiana de la materia orgánica también produce  $NH_3$  y  $SH_2$ . Ambos compuestos pueden oxidarse en el suelo para dar lugar a ácidos inorgánicos fuertes (nitrítico y sulfúrico), con el consiguiente descenso del 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 disminución de la concentración de  $H^+$  según la siguiente reacción global :



Este proceso conduce a un aumento del pH, ya 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.

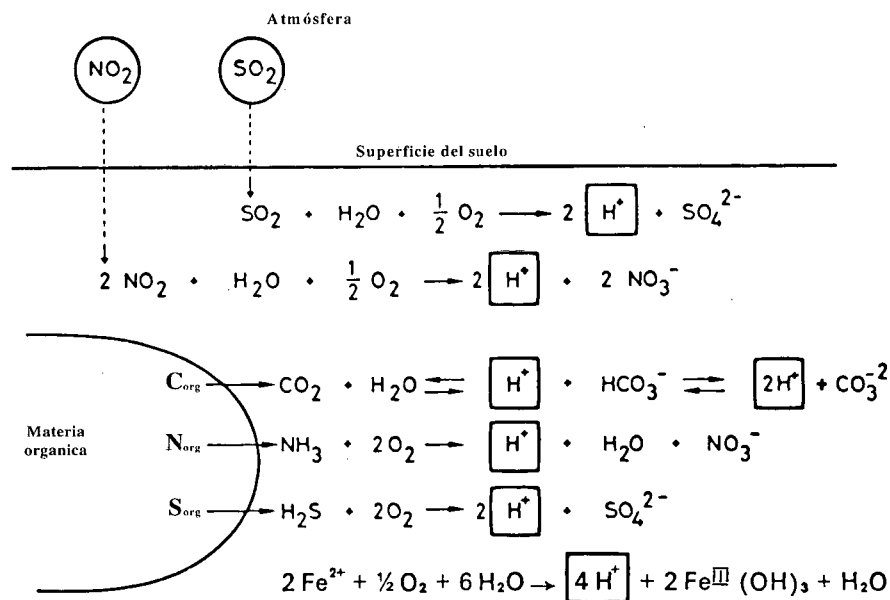


Fig. 2.14. Fuentes de acidificación del suelo.  $Fe^{2+}$  o  $Fe^{3+}$  indican iones Fe divalentes o trivalentes en solución, mientras que  $Fe^{II}$  o  $Fe^{III}$  indican iones Fe divalentes o trivalentes en un complejo.



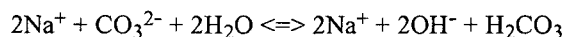
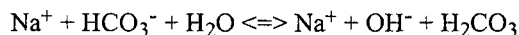
Además de los procesos mencionados anteriormente, las raíces de las plantas pueden influir en el pH del suelo, excretando  $H^+$  o  $HCO_3^-$ . Esto es de particular importancia en la rizosfera, es decir en el suelo más próximo a la raíz, ya que puede influir en los procesos químicos y biológicos de esta zona. Las raíces de las leguminosas que fijan N liberan grandes cantidades de  $H^+$  debido a la mayor absorción de cationes en relación con la de aniones (MENGEL y STEFFENS, 1982).

### 2.2.6. Salinidad

La salinidad del suelo es un problema mundial. Los habitats salinos se caracterizan por un exceso de sales inorgánicas y se encuentran principalmente en regiones áridas o semiáridas. En estas condiciones, las sales se acumulan en la capa superior del suelo, acumulación que resulta normalmente de la evapotranspiración que causa un ascenso de las aguas freáticas, 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 de zonas bajas. La acumulación de sales en los suelos provoca un desarrollo pobre 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 investigado 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), esta acumulación ocurre cuando se drenan suelos orgánicos, ya que el exceso de oxígeno induce una vigorosa mineralización microbiana del N orgánico, pudiendo así acumularse cantidades sustanciales de nitratos en los suelos de las regiones áridas. En los períodos secos, los suelos salinos a menudo muestran eflorescencias salinas blancas en su superficie, razón por la que también se conocen como suelos alcalinos-blancos. La elevada acumulación de sales neutras significa que el componente de arcilla del suelo mineral está tan floculado que generalmente se da una buena estructura, uniforme a lo largo de todo el perfil.

En etapas más avanzadas de lixiviación, cuando algunas sales han sido lavadas a lo largo del perfil, la presencia de más de 15% de Na intercambiable puede inducir considerables cambios en el desarrollo del suelo y dar lugar a la formación de un suelo alcalino. Como puede esperarse por su nombre, éstos últimos tienen un pH más bien alto entre 7.5 y 10.0, resultado principal de la presencia de  $Na_2CO_3$  y  $HNaCO_3$ , que pueden hidrolizarse dando así más  $OH^-$ .



La fuente principal de  $\text{Na}_2\text{CO}_3$  y  $\text{HNaCO}_3$  proviene de la producción de  $\text{CO}_2$  por los microorganismos del suelo y por las raíces, que aumentan la concentración de iones carbonato y bicarbonato. Cuando en los puntos de intercambio se hallan cantidades importantes de Na, éste puede volver a la solución del suelo y pudiendo, por lo tanto formarse  $\text{Na}_2\text{CO}_3$  y  $\text{HNaCO}_3$ . Estos pHs altos en el suelo y la presencia de concentraciones relativamente bajas de sales, conducen a la defloculación de las arcillas 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 alcalinos negros. El movimiento descendente de arcilla por el perfil, resulta en la formación de un pan o capa dura en el horizonte B, volviéndose un horizonte compacto e impidiendo la penetración de las raíces (SZABOLCS, 1971). Los suelos alcalinos negros tienen una estructura muy pobre, siendo muy pegajosos cuando están húmedos y formando terrones muy duros e imposibles de trabajar cuando se secan. Estos factores, junto con los altos pHs son los efectos primarios que resultan en un pobre crecimiento de los cultivos. El sodio y los carbonatos son los iones más abundantes en el perfil (RAIKOV, 1971).

La concentración total de iones de la solución de suelo de los suelos salinos o alcalinos, puede alcanzar niveles capaces de producir la plasmólisis de las células de las raíces vegetales. Las radículas de las semillas en germinación son particularmente sensibles a altas concentraciones iónicas en 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 la hace menos disponible para las raíces de las plantas. El mecanismo de esta unión osmótica del agua del suelo se explica con más detalle en el punto 4.6.1, junto con otros aspectos fisiológicos de la salinidad. La composición iónica de la solución edáfica de estos suelos afectados por sales está normalmente descompensada en relación a las necesidades para el crecimiento normal de las plantas, mostrando bajos niveles de  $\text{Ca}^{2+}$  y  $\text{K}^+$ . Pueden darse concentraciones tóxicas de otras especies iónicas, como boratos y posiblemente bicarbonatos, cloruros,  $\text{Na}^+$  y  $\text{Mg}^{2+}$ . En condiciones más anaeróbicas, los iones  $\text{Fe}^{2+}$  y sulfuro pueden alcanzar niveles tóxicos también. Diversas medidas pueden adoptarse para mejorar los suelos salinos (se discutirán en el punto 11.3.1).

Normalmente el grado de salinidad se mide en el extracto acuoso de un suelo mediante la conductividad eléctrica, y se expresa en mmhos/cm, que es la inversa de la resistencia eléctrica. Cuanto más alta es la concentración de sales de un extracto de suelo, más elevada es su conductividad eléctrica. Los suelos afectados por la sal normalmente muestran conductividades del orden de 2 a 20 mmhos/cm en sus extractos saturados. En Estados Unidos un valor de 4 mmhos/cm se considera crítico para los cultivos. Los problemas de salinidad son habituales cuando se aplica riego en suelos impermeables. Todas las aguas de riego contienen sales y éstas pueden acumularse en las capas superiores del suelo. A este respecto, los suelos más ligeros son más fáciles de manejar por su

alta permeabilidad. A los suelos de textura más pesada a menudo es necesario dotarlos de drenajes artificiales junto con el riego. Discusiones interesantes acerca de los suelos halomórficos y los problemas asociados con 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**

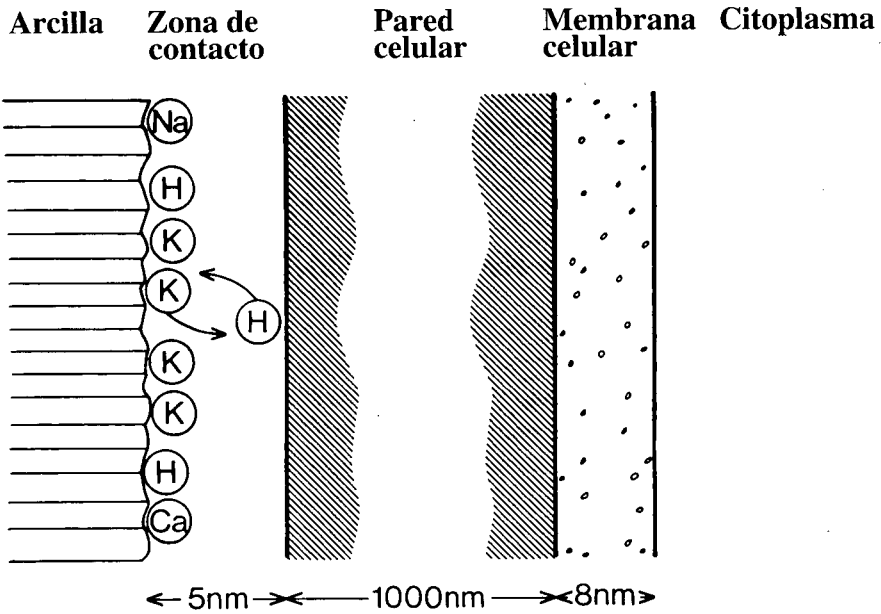
El término "disponibilidad de nutrientes" se usa a menudo en nutrición vegetal. Sin embargo está muy mal definido. De forma simple puede considerarse como la fracción de nutrientes de un suelo que es accesible a las raíces de las plantas. El término disponibilidad de nutrientes, por tanto, implica definir el estado físico y químico del nutriente en el suelo así como las relaciones raíz-planta que incluyen el metabolismo vegetal. Por esta razón, en sentido estricto, la cantidad de un nutriente en un suelo no puede medirse y expresarse en términos cuantitativos. Sin embargo, es necesario conocer los factores que contribuyen a la disponibilidad del nutriente y sus relaciones causales.

### **2.3.2. Intercepción e intercambio de contacto**

Una cuestión importante al hablar de la disponibilidad de nutrientes es si los nutrientes necesitan ser transportados a las raíces de las plantas o si quedan en contacto con las raíces a medida que éstas descienden en el suelo. Este último proceso se llama intercepción radicular. Una teoría que se mantuvo durante muchos años, apoyando el concepto de intercepción radicular al menos 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 entre el  $H^+$  liberado por las raíces de las plantas y 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 las raíces de las plantas liberan iones  $H^+$  que pueden intercambiarse con los cationes adsorbidos a las fracciones del suelo. La cuestión es si el proceso juega un papel preponderante en la disponibilidad de nutrientes y si el intercambio de contacto tiene alguna importancia en el proceso de absorción iónica de las plantas.

La Figura 2.15 muestra el lugar y las dimensiones del intercambio de contacto en relación con la pared celular y la membrana plasmática de las células de la raíz. Puede observarse inmediatamente que sólo los cationes de la superficie más 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 una arcilla, como se indica en la Figura 2.15. Incluso si esto ocurre, el  $K^+$  intercambiado está todavía en la superficie más externa de la pared celular, esto es, demasiado lejos del lugar verdadero de absorción iónica, que se da en la membrana plasmática (plasmalema), situada a alrededor de 1000  $\mu m$  de distancia del punto de contacto e intercambio. No hay ninguna evidencia de que el  $K^+$  sea capaz de atravesar la pared celular por otros procesos adicionales de intercambio.



**Fig. 2.15.** Intercambio de contacto 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 agua y de solución del suelo, canales que casi con certeza constituyen la ruta más accesible hacia la membrana plasmática y la pared celular. Parece probable, por lo tanto, que el  $K^+$  y otros cationes actúen contrarrestando con su carga el transporte aniónico, teniendo poca importancia relativa el movimiento de intercambio.

Generalmente la cantidad de nutrientes que está en contacto directo con las raíces de las plantas (intercepción), es pequeña en comparación con las necesidades totales de nutrientes. Esto es particularmente cierto para nutrientes requeridos en altas cantidades (BARBER *et al.*, 1963). Por esta razón el flujo en

masa y la difusión, antes que la intercepción, son con diferencia los procesos más importantes por los cuales las raíces de las plantas reciben los nutrientes. Este punto de vista queda apoyado por los datos de DREW y NYE (1969), que encontraron que solo un 6% del  $K^+$  total demandado por *Lolium perenne* fue suministrado por el volumen del suelo en la inmediata vecindad del cilindro de pelo radicular; el restante 94% tenía, por lo tanto, que originarse más allá de los límites del pelo radicular y, por lo tanto, debía haber sido transportado hacia la raíz.

### 2.3.3. Flujo en masa y difusión

Los nutrientes en el suelo pueden transportarse por dos mecanismos diferentes: flujo en masa y difusión. El flujo en masa ocurre cuando los solutos son transportados por el flujo convectivo del agua del suelo hacia las raíces de las 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 aumentar, disminuir o mantenerse constante, dependiendo del equilibrio entre la velocidad de su suministro a la raíz por el flujo en masa y la velocidad de absorción de la raíz.

La difusión se da cuando un ión se transporta desde un punto de mayor concentración a un punto de menor concentración por medio del movimiento térmico. La difusión se hace efectiva cuando la concentración en la proximidad de la raíz es más alta o más baja que aquella de la solución circundante; se dirige hacia la raíz cuando la concentración en la superficie de la raíz es menor y se aleja de ésta cuando aumenta. La difusión sigue la Primera Ley de Fick:

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

donde:

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

$dc/dx$  = gradiente de concentración; c = concentración,

D = coeficiente de difusión y x = distancia.

Si la concentración (c) se expresa en mol por  $m^3$  y la distancia (x) en metros, el coeficiente de difusión está expresado en  $m^2 s^{-1}$ .

Las raíces de las plantas, al absorber nutrientes del suelo adyacente crean un "sumidero" hacia el que difunden los nutrientes (DREW *et al.*, 1969). El agotamiento de nutrientes depende del equilibrio entre el suministro del suelo y las necesidades de la planta. Unas necesidades elevadas o un alto "poder absorbente" de la raíz, como ha sido denominado por NYE (1968), da lugar a un

"sumidero" fuerte. Este efecto indica que la raíz misma y su metabolismo influyen sobre la disponibilidad de los 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 de forma aproximada por la siguiente ecuación (DREW *et al.*, 1969):

$$Q = 2\pi \cdot a \cdot \alpha \cdot c \cdot t$$

donde:

Q = cantidad de nutriente absorbido por cm de raíz;

a = radio de la raíz en cm;

$\alpha$  = poder absorbente de nutrientes de la raíz en cm de raíz;

c = concentración promedio de nutrientes en la superficie de la raíz;

t = tiempo de absorción de nutrientes.

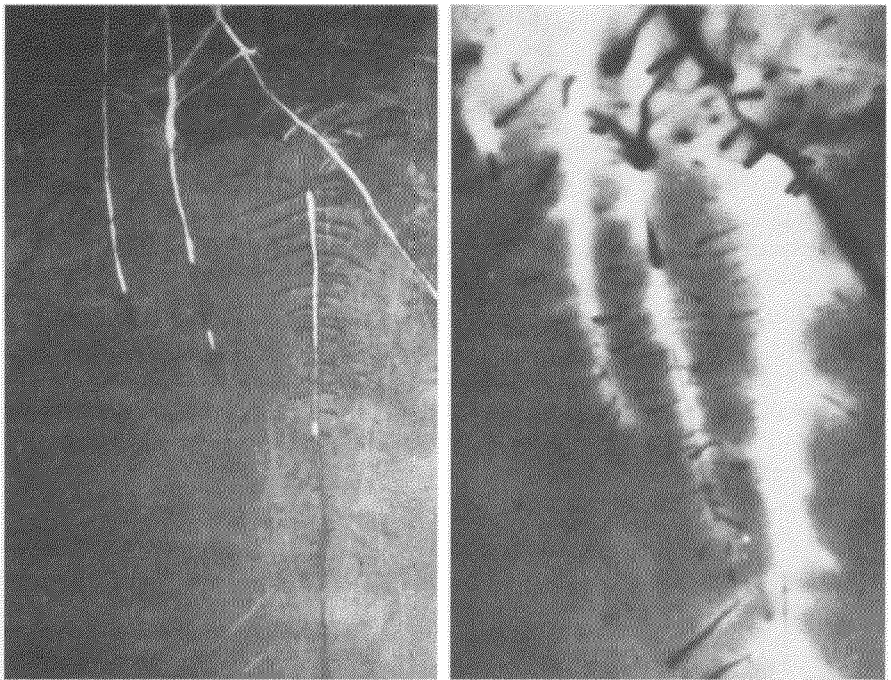
La concentración de nutrientes (c) en la superficie de la raíz puede cambiar. Al comienzo del período de absorción (t) puede ser relativamente alto e ir disminuyendo gradualmente, dependiendo el grado de caída de la capacidad del suelo para reponer la solución del suelo con nutrientes. Esta capacidad de reposición de nutrientes se denomina capacidad tampón para ese nutriente y se discute con más detalle en el punto 2.3.5. En este contexto sólo se necesita entender que el término c, concentración promedio de nutrientes en la superficie radicular, no sólo depende de la concentración total de nutriente en el suelo sino también de la capacidad tampón para ese nutriente. Un suelo de alta capacidad tampón es más capaz de mantener una alta concentración de nutrientes en la superficie de la raíz que un suelo con baja capacidad tampón.

El término  $\alpha$  (poder absorbente de la raíz), representa la proporción de nutriente absorbido en relación al flujo total de nutriente 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  $\text{NH}_4^+$ ,  $\text{K}^+$  y el anión fosfato, son transportados a las raíces principalmente por difusión. La contribución del flujo en 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 las necesidades 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 en masa juega un papel importante para aquellos nutrientes presentes en elevadas concentraciones y cuando la transpiración es alta. En estas

condiciones, cantidades considerables de agua se transportan hacia la raíz arrastrando varios solutos. Ocasionalmente, los iones se acumulan y pueden concentrarse alrededor de las raíces como ocurre con el  $\text{Ca}^{2+}$  (BARBER, 1974). En el caso del  $\text{NO}_3^-$  el transporte puede darse por flujo en masa o por difusión. Las investigaciones de STREBEL *et al.* (1983), con remolacha azucarera, demostraron que en condiciones de campo, al comienzo del período de crecimiento, el flujo en masa es la vía de transporte principal de los nitratos hacia las raíces y en las últimas etapas de crecimiento, cuando la concentración de nitratos en el suelo es baja, la difusión pasa a ser el proceso dominante.



**Foto 2.3.** Fotografía (izquierda) y autoradiografía (derecha) que muestran el efecto de las raíces de maíz sobre la distribución del Rb-86 en el suelo. Las áreas más claras muestran el agotamiento del Rb alrededor de las raíces de maíz. (Foto: BARBER).

Si la velocidad de absorción de nutrientes es más alta que la velocidad de transporte hacia las raíces, se produce una disminución en la concentración nutrientes alrededor de la raíz. Este fenómeno es típico en  $\text{K}^+$  y fosfatos (LEWIS y QUIRK, 1967; BHAT y NYE, 1974). Un modelo del agotamiento 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 del suelo

por raíces de maíz. El rubidio (Rb) y el  $K^+$  tienen propiedades químicas muy semejantes, de modo que la foto puede tomarse 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 zonas más claras de la autorradiografía muestran el agotamiento del Rb marcado como resultado del crecimiento de la raíz. Las líneas oscuras indican la acumulación del Rb-86 en las raíces.

El agotamiento relativo del nutriente disminuye al aumentar 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 respectivamente. Se demuestra que el suelo con niveles más altos de nutrientes tiene un gradiente de concentración más pronunciado y, por lo tanto, la velocidad de difusión hacia las raíces es mayor. Cuanto más alto sea el nivel de nutrientes en el suelo se produce una mayor concentración en la superficie de las raíces, provocando a su vez una absorción más rápida que se puede mantener gracias al elevado gradiente. La zona de agotamiento alrededor de la raíz a menudo puede extenderse en los suelos bien provistos de nutrientes, debido a que un mayor nivel de nutrientes suele implicar 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 el agotamiento de fosfato alrededor de raíces de maíz, encontró que las raíces tenían una zona de agotamiento que se extendía unos 1.6 mm desde la superficie del pelo radicular, y era del doble de la longitud de los pelos radiculares (0.7 mm). La concentración de fosfato en la superficie de las raíces era aproximadamente de 1  $\mu\text{mol}$ , un valor cerca de 40 veces menor que la concentración de fosfato en la solución del suelo. Para el  $K^+$  la zona de agotamiento se extiende hasta más lejos de la superficie radicular que en el caso del fosfato. CLAASSEN *et al.* (1981), midieron su extensión y encontraron que era entre 3 y 5 mm alrededor de las raíces de maíz, con concentraciones de  $K^+$  cerca de la superficie radicular de alrededor de 2  $\mu\text{mol}$  (CLAASSEN y JUNGK, 1982). La concentración de  $\text{NH}_4^+$  puede también disminuir alrededor de las raíces, como demostraron LIU y SHENG (1981) en raíces de arroz. La depresión es particularmente evidente en suelos inundados, donde el  $\text{NH}_4^+$  es la fuente principal de N.

El coeficiente de difusión para un ión en el suelo depende de algunos factores, entre los cuales la humedad del suelo es el más importante. Según NYE (1979), el coeficiente de difusión puede describirse con la siguiente ecuación:



$$D = D_s \emptyset f_s \frac{d C_s}{d C} + D_e$$

donde:

$D_s$  = coeficiente de difusión del ión en la fase acuosa;

$\emptyset$  = fracción del volumen del suelo ocupado por solución, dada la sección transversal para la difusión;

$f_s$  = factor de impedancia;

$C_s$  = concentración del ión en la solución de suelo;

$C$  = concentración total del ión en el sistema suelo;

$D_e$  = "término de exceso" que describe la movilidad del ión a lo largo de las superficies adsorbentes.

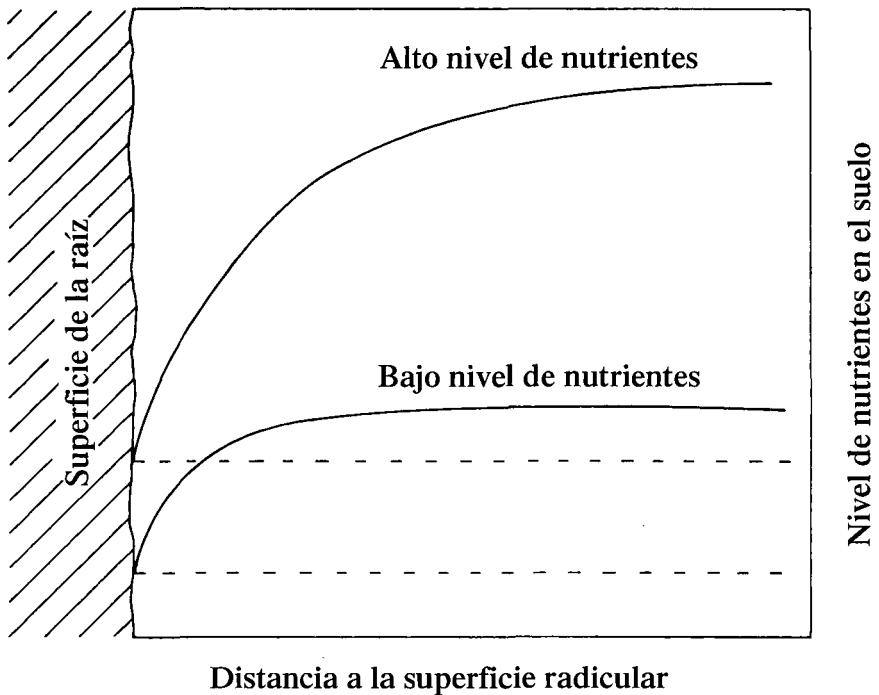


Fig. 2.16. Modelo de agotamiento de la concentración de nutrientes en la vecindad inmediata de la raíz para suelos con altos y bajos niveles de nutrientes

En el sistema edáfico la difusión superficial no juega un papel muy importante, de forma que el término  $D_e$  puede despreciarse en la mayoría de los casos. De la ecuación se deduce que la parte del volumen del suelo relleno de solución es de particular importancia en la determinación del coeficiente de difusión. A medida que el suelo se seca se da una drástica reducción de la

sección transversal útil para la difusión ( $\emptyset$ ) y por lo tanto de la velocidad de difusión. El factor de impedancia representa la tortuosidad del camino por el que difunden los solutos para alcanzar las raíces. El secado del sistema hace el camino más 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. La importancia de la humedad del suelo en la determinación de la velocidad de difusión de un ión puede apreciarse al observar que una caída del potencial de agua desde -10 a -1000 kPa puede asociarse a una disminución de 100 veces del producto  $\emptyset \cdot f_s$ . El término  $C_s$  indica la concentración de iones en la solución del suelo y  $C$  la concentración total de una especie iónica, directa o indirectamente relacionada con el transporte de iones. Así,  $C$  representa las fracciones edáficas de un ión en particular que puede equilibrarse con el ión en solución. Para el  $K^+$ , el  $K$  intercambiable equivale al término  $C$  y para el fosfato es igual a la fracción de fosfatos adsorbidos. El término  $dC_s/dC$  es la inversa del poder tampón. De esta relación se concluye que el coeficiente de difusión de un ión disminuye a medida que aumenta el poder tampón. La Tabla 2.9. muestra algunos coeficientes de difusión de iones en diferentes sistemas.

En los suelos secos los coeficientes de difusión pueden ser entre 10 y 100 veces inferiores que en los suelos húmedos. Los fosfatos como pueden adsorberse a las partículas del suelo, son relativamente inmóviles, y su coeficiente de difusión es por lo tanto considerablemente menor que el del  $NO_3^-$  o el del  $Cl^-$ . Lo mismo ocurre para el  $K^+$ , donde el coeficiente de difusión disminuye cuanto mayor sea la capacidad de intercambio catiónico de un suelo. La liberación del  $K^+$  por las micas o illitas, así como la liberación de cationes de las intercapas de los minerales de arcilla 2:1, dependen del intercambio y de la difusión. La tasa de difusión iónica en las intercapas es mucho más baja que en los otros sistemas del suelo (ver tabla 2.9). Sin embargo, como las distancias de difusión son cortas, cantidades apreciables de cationes pueden liberarse de dichas intercapas. Esta liberación depende también de la humedad del suelo, como demostraron SCHERER y MENGEL (1981), para el  $NH_4^+$  intercalar de los suelos aluviales y de loess. Los coeficientes de difusión de los iones en el apoplasto (el espacio libre) de las raíces de las plantas, son del orden de  $10^{-10} m^2 s^{-1}$ , siendo similares a los coeficientes de difusión de  $NO_3^-$  en suelos húmedos.

**Tabla 2.9.** Coeficiente de difusión de algunas especies iónicas en diferentes sistemas (NYE, 1979).

Iones en agua	0.5 a $2.0 \times 10^{-9}$	$m^2 s^{-1}$
$Cl^-$ y $NO_3^-$ en suelos húmedos	$10^{-10}$	$m^2 s^{-1}$
$H_2PO_4^-$ en suelos húmedos	$10^{-11}$ a $10^{-12}$	$m^2 s^{-1}$
$K^+$ liberado de micas	$10^{-19}$	$m^2 s^{-1}$
Intercambio catiónico entre posiciones intercalares y la solución externa	$10^{-13}$	$m^2 s^{-1}$

La difusión de iones en el suelo se ve considerablemente afectada a potenciales a los que la disponibilidad de agua todavía es adecuada para el crecimiento normal de las plantas. Por esta razón, en los periodos secos, el factor limitante del crecimiento puede ser la escasa movilidad de los nutrientes, antes que el efecto directo de la disponibilidad de agua. Discusiones muy útiles acerca del movimiento de los iones en el suelo fueron presentadas por NYE (1966), BREWSTER y TINKER (1972), y BARBER (1974).

### 2.3.4. La 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 demostró en la Figura 2.16, la tasa de difusión hacia las raíces es generalmente mayor cuanto más alta es la concentración de los nutrientes en la solución del suelo.

La solución del suelo no es homogénea. Puede diferir en su concentración y composición ya que los espacios llenos de agua y los poros del suelo no están 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 más concentrada. Algunas de sus especies iónicas pueden alcanzar concentraciones más altas que su producto de solubilidad y precipitar. El calcio, los sulfatos y los fosfatos son particularmente susceptibles. Para comparar soluciones de 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 iónicas en la solución del suelo (extracto saturado de agua) pueden diferir ampliamente dependiendo de las propiedades del suelo. Generalmente la concentración de fosfatos es muy baja, las de  $K^+$  y  $Mg^{2+}$  son medias, y la de  $Ca^{2+}$  bastante alta. Frecuentemente el  $NO_3^-$  es el otro anión presente a las concentraciones más elevadas, a menudo a niveles que equiparan la suma del  $Ca^{2+}$  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 pudiendo 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, que se encuentran en cantidades extremadamente altas en suelos afectados por salinidad. Generalmente los suelos ácidos tienen concentraciones iónicas bajas en relación con los suelos más neutros. La fuerza iónica de la

solución del suelo puede ser más 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 abastecidas con nutrientes durante la totalidad de su periodo 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 sólo 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. Esta capacidad de un suelo de regular las concentraciones de los nutrientes de la solución es otro importante factor adicional que influye sobre la disponibilidad de dichos nutrientes.

Generalmente, los nutrientes requeridos por las plantas en cantidades elevadas están presentes en la solución del suelo en concentraciones relativamente pequeñas. Este es particularmente el caso del fosfato y el  $K^+$ . Calculada en base a la superficie, la solución del suelo sólo contiene entre 0.5 y 1.0 kg de P/ha y entre 10 y 30 kg de K/ha, mientras que las necesidades totales que un cultivo tiene de estos nutrientes son considerablemente más altas. Un cultivo de cereal requiere cerca de 20 kg de P/ha y 100 kg/ha de K. Como a medida que el cultivo crece en un suelo con las condiciones descritas, no muestra necesariamente deficiencias de P o K, esto demuestra que la extracción de estos nutrientes de la solución del suelo por los cultivos deben acompañarse de una reposición sustancial 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 más simplificado el factor intensidad es la concentración del

nutriente en la solución del suelo. Los conceptos de intensidad y cantidad de nutrientes fueron propuestos en primer lugar por SCHOFIELD (1955), quien comparó la disponibilidad del fosfato con la disponibilidad del agua del suelo. La disponibilidad del agua del suelo depende no sólo de la cantidad total de agua presente en el suelo, sino más bien de la fuerza con la cual el agua aparece unida a las partículas del suelo. Esto es cierto para los fosfatos y también para otros nutrientes vegetales.

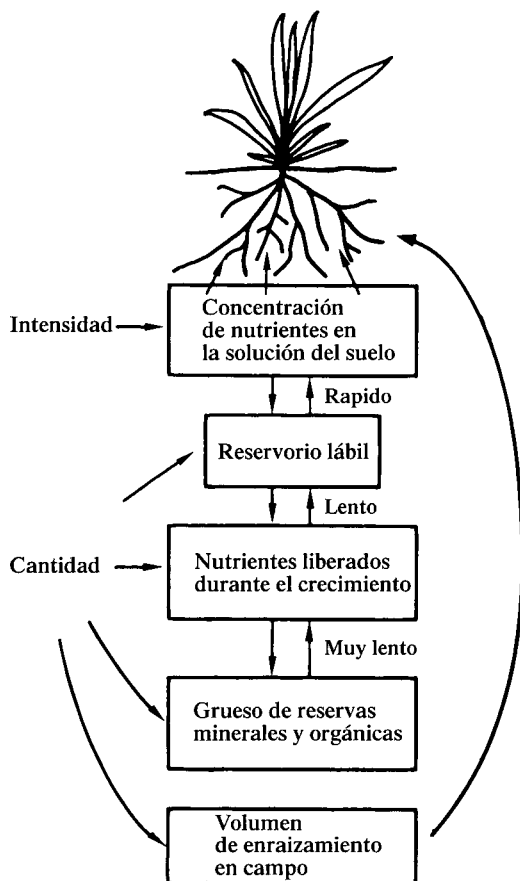


Fig. 2.17. Intensidad, cantidad y fuentes de nutrientes (E.G. WILLIAMS).

Los factores intensidad y cantidad de nutrientes están interrelacionados; mostrándose las principales relaciones en la Figura 2.17. Los conceptos generales mostrados en la figura son la base de gran parte de los útiles estudios que E.G. WILLIAMS (1970) presentó acerca de los fosfatos en el suelo y que

durante muchos años condujeron 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 o de la concentración de los mismos en la solución del suelo. Esta se regula normalmente por un reservorio lábil mucho mayor de nutrientes fácilmente intercambiables o solubles, que generalmente 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.

La extensión de este proceso no sólo depende del nutriente en particular; las condiciones del suelo tales como el pH, la temperatura, la aireación y el nivel de humedad son también importantes. El factor cantidad es, por lo tanto, mucho más 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.

Otro factor importante en la disponibilidad de nutrientes es la capacidad del suelo para mantener la intensidad de nutrientes o concentración de nutrientes en solución. Este factor tampón indica cómo varía la intensidad con la cantidad. En la Figura 2.18 la cantidad de  $K^+$  se representa frente a 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, sin embargo, muestra un aumento superior de la pendiente que el suelo B. Cuando se extrajeron cantidades iguales de K de ambos suelos por las plantas, se produce una disminución similar de la cantidad de  $K^+$ , lo que queda indicado por el  $\Delta Q$  de la figura. La reducción consiguiente de la intensidad difiere considerablemente para ambos suelos (compare  $\Delta I_A$  con  $\Delta I_B$  en la Figura 2.18). Este 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 y está, por lo tanto, mejor tamponado que el suelo B. En términos cuantitativos la capacidad tampón se expresa como el cociente entre  $\Delta Q/\Delta I$ .

$$B_K = \frac{\Delta Q}{\Delta I}$$

donde  $B_K$  es la capacidad tampón para  $K^+$ . Cuanto más alto sea el cociente  $\Delta Q/\Delta I$  mayor será la capacidad tampón del suelo.

Generalmente la velocidad de absorción de  $K^+$  por las raíces es más 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 disminuir durante el período de absorción. Esta caída de la concentración de  $K^+$  depende de la capacidad tampón del suelo para  $K^+$ . Si esta capacidad es alta la caída será elevada ya que el  $K^+$  se

reemplaza eficientemente en la solución del suelo; por otro lado, en suelos con una pobre capacidad tampón, la concentración de  $K^+$  en la superficie de la raíz puede disminuir considerablemente durante el período de crecimiento. Para un crecimiento óptimo de las plantas, la concentración de nutrientes en la solución del suelo debería mantenerse por encima de un cierto nivel. Esta concentración puede denominarse nivel crítico; ya que por debajo de él 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 tampón para  $K^+$ . Cuanto más alta sea la concentración crítica, más baja será la capacidad tampón para  $K^+$ .

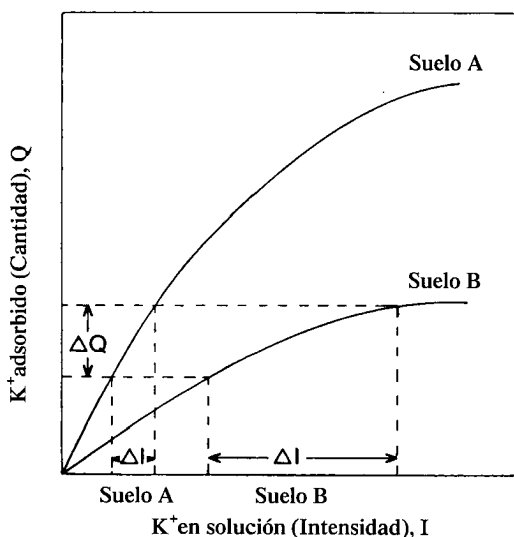


Fig. 2.18. Relación entre la intensidad de  $K^+$  y la cantidad de  $K^+$  para dos suelos con diferentes capacidades de adsorción (Suelo A: alta; suelo B: baja).

Como ya se mencionó, los conceptos de cantidad e intensidad son útiles en los estudios sobre 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 podsoles es bajo. La figura 2.19. muestra las isotermas de adsorción de fosfatos de dos suelos. Puede observarse que el suelo rojo tropical requiere una cantidad mucho más alta de fosfatos adsorbidos que el podsol para mantener una misma concentración de fosfato en la solución de equilibrio. Se deduce, por lo tanto, que los suelos con una alta capacidad de adsorción de fosfatos deberían contener mucho más 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 ión en la solución

del suelo normalmente representa la capacidad reguladora de fosfatos. La cantidad de fosfatos que puede ser absorbida por las plantas depende mucho de la capacidad tampón como demostraron OLSEN y WATANABE (1970); HOLFORD (1976), y NAIR y MENGEL (1984).

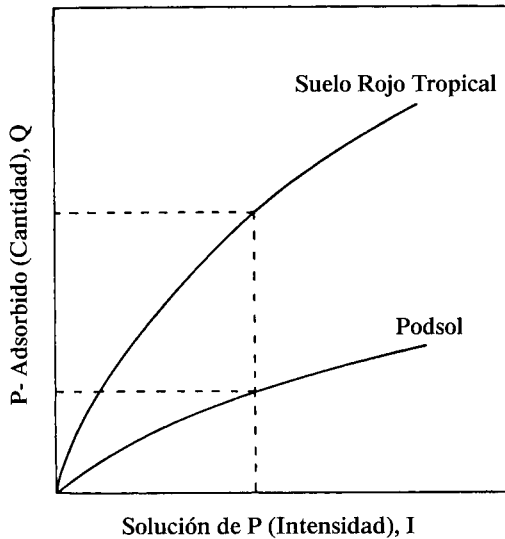


Fig. 2.19. Isotermas de adsorción de fosfatos para dos suelos que difieren ampliamente en su habilidad para adsorber fosfatos.

El concepto de cantidad/intensidad también puede aplicarse al  $N-NH_4^+$ , pero no al suministro de  $NO_3^-$ . Mayormente, la cantidad más alta de N del suelo esta presente en forma orgánica. Ésta se convierte biológicamente en  $NO_3^-$ , que se retiene 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: servir de sistema de anclaje de 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 explotar el agua y los nutrientes del suelo depende 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, los ápices radiculares, etc. La morfología de la raíz está genéticamente controlada, pero también se ve influida por factores ambientales. Las monocotiledóneas y dicotiledóneas difieren fundamentalmente en el crecimiento y morfología de sus



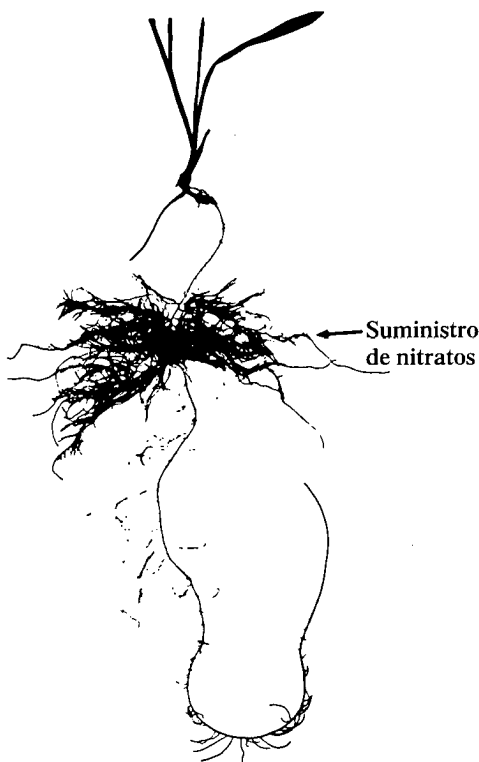
raíces. En las dicotiledóneas, se forma una raíz pivotante en los estadios iniciales, que se desarrolla en profundidad en el suelo. Posteriormente se desarrollan raíces laterales. En las monocotiledóneas, especialmente en las gramíneas, las raíces laterales se desarrollan a partir de las raíces seminales pocos días después de la germinación y generalmente forman un denso sistema radicular con numerosas raíces finas. MENGEL y STEFFENS (1985), compararon *Lolium perennis* con *Trifolium repens* cultivadas en 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 alcanzar profundidades de 2 m o más. El crecimiento, la morfología y la profundidad de las raíces se ven influidos por factores externos, especialmente por la atmósfera del suelo, la impedancia mecánica y el estado nutricional de la planta: Esta cuestión fue considerada por DREW y GOSS (1973), autores que recalcan que el suministro de  $O_2$  es esencial para el crecimiento y el metabolismo radicular y que una presión parcial baja de  $O_2$ , de alrededor de 5 kPa, generalmente es suficiente para el desarrollo normal de las raíces. Parte 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 sólo afectar al suministro de  $O_2$  a las raíces sino también inducir la formación de sustancias tóxicas que inhiben el crecimiento radicular, y pueden conducir a daños radiculares severos. Dichas sustancias tóxicas incluyen el etileno y los ácidos grasos volátiles.

La impedancia mecánica puede restringir considerablemente el crecimiento radicular (SCHURMAN, 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. Los ápices radiculares deben desplazar partículas de suelo. Esto sólo ocurre si la impedancia mecánica del suelo no es elevada; 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 ésta pueda ser suministrada al ápice radicular 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 los 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 este efecto se muestra en la Figura 2.20, extraída de un trabajo de DREW y GOSS (1973). En

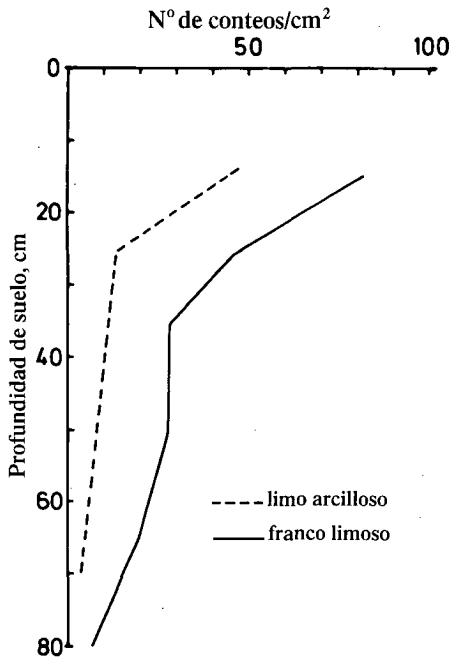
este experimento de cultivo hidropónico, todo el sistema radicular fue expuesto a una solución nutritiva completa, pero solo la zona central recibió 1.0 mM de nitratos. En las partes superior e inferior la concentración de  $\text{NO}_3^-$  fue de sólo 0.1 mM. El suministro más alto de  $\text{NO}_3^-$  resultó en una marcada proliferación de raíces, restringida a la zona media, donde se habían suministrado los mayores niveles de  $\text{NO}_3^-$ . Concentraciones excesivamente altas de sales en el suelo, pueden sin embargo, restringir el crecimiento radicular o incluso detenerlo. En particular las raíces son sensibles a las altas concentraciones de  $\text{NH}_3$  (BENNETT y ADAMS, 1970).



**Fig. 2.20.** Efecto del suministro localizado de nitratos sobre el crecimiento de las raíces laterales de cebada (Foto: M.C. DREW).

En los cultivos anuales, la proporción más 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 más elevada en un suelo pardo podsólico franco limoso, en comparación con un pelosol limo-arcilloso. Esta diferencia coincide

con el volumen de poros de aire del suelo, que fue de cerca del 13% en la capa superior del suelo pardo podsólico, y por lo tanto, más del doble que el volumen de poros de aire de la capa superior del pelosol. MOHR (1978), sugiere que, especialmente en los gleys y pseudo-gleys, 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.



**Fig. 2.21.** Densidad radicular de maíz cultivado en un suelo franco limoso, con un alto volumen de poros de aire, y en un limo arcilloso, con un bajo volumen de poros. La densidad fue medida por medio de isótopos y se da en numero de conteos (MOHR, 1978).

Los parámetros de medida del sistema radicular, 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 de poco valor, debido a que las raíces gruesas y viejas influyen mucho en el peso, pero juegan un papel secundario en la absorción de agua y nutrientes. La densidad radicular es un parámetro mucho más importante. Ésta es la longitud de las raíces, en cm, por unidad de volumen de suelo (cm<sup>3</sup>).

$$L_v = 2 \bar{m}$$

donde  $L_v$  es la densidad radicular y  $\bar{m}$  la media aritmética del número de ejes de raíces interceptados por unidad de superficie en cada uno de los tres planos

principales. Si por ejemplo el número de ejes radiculares interceptados es de 6, 8 y 4 por cm<sup>2</sup>, la densidad radicular es igual a 12. La densidad radicular tiene una influencia considerable sobre el grado de extracción de agua y de nutrientes. En los sistemas radiculares densos las zonas de agotamiento de agua y nutrientes se superponen, lo que implica la competencia entre raíces vecinas por los nutrientes disponibles. Como las zonas de agotamiento para K<sup>+</sup> y NH<sub>4</sub><sup>+</sup> son cerca de 10 veces mayores que las de los fosfatos, la absorción de K<sup>+</sup> y NH<sub>4</sub><sup>+</sup> se ve más afectada por la competencia de raíces vecinas que la absorción de fosfatos. Así, NEWMAN y ANDREWS (1973), encontraron que un sistema radicular denso, nutrido por un volumen de suelo limitado, disminuyó la absorción de K<sup>+</sup> por parte de plantas jóvenes de trigo en mayor grado que la absorción de fosfatos.

Otro parámetro radicular de importancia es la longitud, definida como el largo total de raíz por unidad de superficie de suelo, siendo:

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

A partir de este valor puede calcularse el promedio de la superficie radicular, si se conoce el promedio del diámetro radicular. De forma análoga al índice de superficie foliar, la superficie radicular por unidad de superficie del suelo ha sido denominada por BARLEY (1970), 'Índice de Superficie Radicular'. El tipo de suelo puede afectar considerablemente al crecimiento de los cultivos y a la morfología de las raíces. Esto se muestra en la Tabla 2.11, donde varios parámetros de raíces se comparan para trigo que crece en condiciones de campo, para 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 <sup>2</sup> superficie de suelo	Densidad de raíces cm de raíz por cm <sup>3</sup> 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

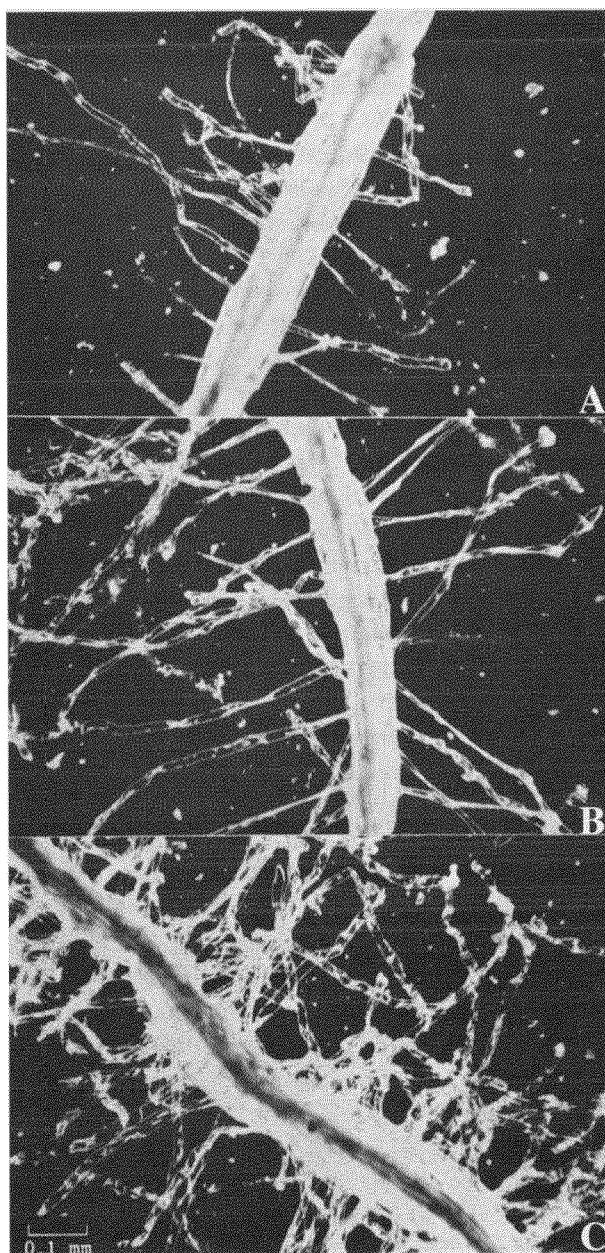
Además de la longitud y densidad radicular, el número de ápices radiculares es también importante, ya que algunos nutrientes vegetales, como Ca<sup>2+</sup>, Mg<sup>2+</sup> y Fe<sup>2+</sup>, son absorbidos principalmente por los tejidos radiculares jóvenes, en los que las paredes celulares de la endodermis no están suberizadas aún (CLARKSON y SANDERSON, 1978; CLARKSON y HANSON, 1980).

Los pelos radiculares son de particular importancia a causa del estrecho contacto que mantienen entre el suelo y las raíces (ver Figura 4.5), formando así un enlace húmedo continuo 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 explorar los nutrientes existentes entre partículas de suelo menos accesibles. Los pelos radiculares juegan un papel particular para los nutrientes que son transportados hacia las raíces por difusión. ITOH y BARBER (1983), observaron 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, los pelos radiculares, relativamente cortos, tuvieron escasa influencia. En las especies con pelos radiculares largos, incluyendo tomate y *Salsola kali*, éstos jugaron un papel 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 durante períodos largos, especialmente en las gramíneas. Diferencias en la densidad de los pelos radiculares entre variedades de una misma especie (BOLE, 1973) se muestran 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.

El potencial de absorción de nutrientes de un sistema radicular, (raíces por número de plantas o raíces por unidad de superficie de suelo) generalmente exceden por mucho las necesidades de las plantas. Por tanto una porción pequeña del total del sistema radicular es capaz de absorber el agua y los nutrientes requeridos para el desarrollo de toda la planta, siempre y cuando esta porción sea abundantemente abastecida con nutrientes y agua, tal como fue mostrado por MAERTENS (1973) para maíz, siendo lo mismo probablemente verdadero para otros cultivos (DREW y GOSS, 1973). El potencial relativamente alto de absorción de nutrientes de los sistemas radiculares capacita a la planta para absorber cantidades adecuadas de nutrientes incluso en condiciones donde los niveles de nutrientes accesibles en el suelo son bajos. Debe tenerse presente que en 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 restringido a las zonas donde los poros del suelo se extienden hacia la superficie radicular. Esto implica que en un momento dado sólo una parte de la totalidad del sistema radicular absorbe agua y nutrientes.

Si se consideran las necesidades de nutrientes por unidad de sistema radicular (p. ej. por unidad de longitud de raíz), es obvio que la planta joven es la que tiene mayores necesidades. Esta cuestión ha sido estudiada por MENGEL y BARBER (1974) con maíz en condiciones de campo. Los resultados más importantes de esta investigación se muestran en la tabla 2.12. En dicha tabla puede observarse que los requerimientos nutricionales por m de longitud radicular y por día fueron especialmente altos en los estadios iniciales de crecimiento y decrecían rápidamente a medida que el cultivo se desarrollaba.



**Foto 2.4.** Densidad de pelos radicales en tres variedades diferentes de trigo;  
A) Chino de Primavera: 20 pelos radicales/mm;  
B) Sustitución cromosómica: 35 pelos radicales/mm;  
C) S-615: 80 pelos radicales/mm (Foto: BOLE).

**Tabla 2.12.** Necesidades 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
	μmol/m long. raíz y día				
20	227	11.3	53	14.4	13.8
30	32	0.90	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

Resultados similares fueron aportados por ADEPETU y AKAPA (1977) quienes encontraron que la velocidad de absorción para P y K (absorción por m de raíz) en caupí (*Vigna unguiculata*) fue entre 4 y 5 veces más alta en plantas de 5 días de edad que en plantas de 30 días. VINCENT *et al.* (1979) también encontraron que las velocidades de absorción de K<sup>+</sup> de los ápices de raíz de soja fueron mucho más altas en el estado vegetativo de la planta que en el estado reproductivo. De estas observaciones queda claro que las plantas más jóvenes en particular necesitan absorber cantidades altas de nutrientes por unidad de longitud radicular y por esta razón requieren niveles relativamente altos de nutrientes disponibles en el suelo.

Los estudios de la raíz no son fáciles de realizar debido a que la medición de los sistemas y de los parámetros radiculares son complicados. BÖHM (1978) describió y comentó varias técnicas para medir los sistemas radiculares en condiciones de campo. Un método interesante para medir el crecimiento de las raíces y de los sistemas radiculares fue desarrollado por SANDERS y BROWN (1978) donde un duodenoscopio de fibra óptica altamente refinado se usa para observar y fotografiar el desarrollo radicular en un perfil de suelo.

### 2.3.7. Exudación radicular y rizosfera

La zona inmediatamente vecina a las raíces de las plantas es de particular importancia para el ciclo biológico y la disponibilidad de los nutrientes. Esta parte del suelo directamente influenciada por las raíces se denomina rizosfera y se extiende a entre 1 y 2 mm de la superficie radicular. El efecto de la raíz en el medio adyacente se debe principalmente a la exudación de sustancias orgánicas e inorgánicas. El material orgánico proviene de la descamación del material radicular y también de la exudación radicular directa (HALE y MORE, 1979). A medida que las raíces perforan su camino a través del suelo, parte de sus tejidos externos se desprenden y se descomponen por autólisis o por los microorganismos. El total de carbono orgánico así cedido al medio edáfico es considerable. Uno de estos estudios, que fue llevado a cabo por SAUERBECK y JOHNEN (1976), quienes investigaron el crecimiento radicular y la

descomposición en experimentos en macetas con plantas de mostaza y de trigo a las que se les suministró con CO<sub>2</sub> marcado (C-14). El suelo usado era arenoso limoso. La biomasa de raíces todavía presente en el suelo en caso del trigo en maduración contabilizaba cerca del 30% del total de C translocado de las partes aéreas a las raíces. Del restante 70%, cerca del 20% fue liberado en forma de CO<sub>2</sub> por la respiración radicular. Así, cerca del 50% de C orgánico translocado de las partes aéreas a la raíz fue cedido en forma de C orgánico al suelo durante el período total de crecimiento. Éstas 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 los microorganismos de la rizosfera.

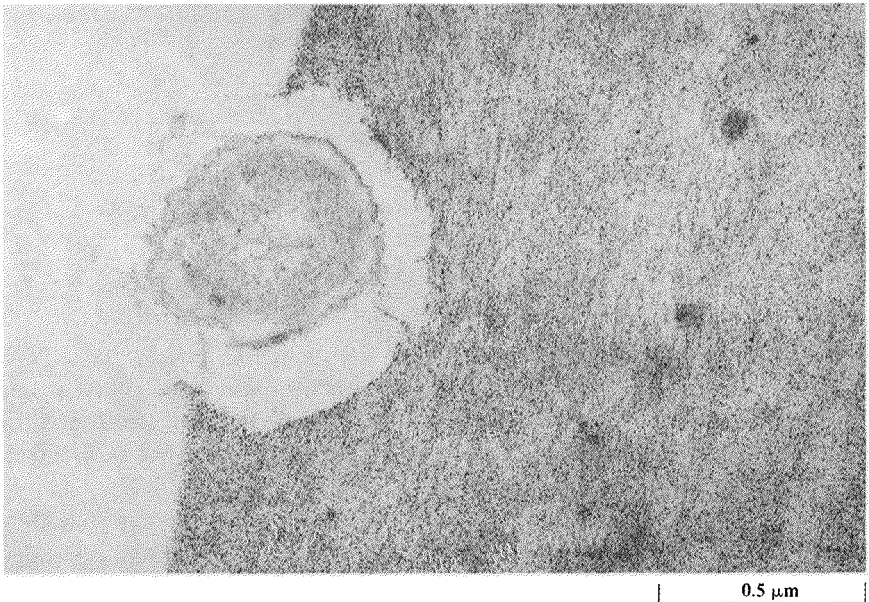
El descamado radicular se considera la principal fuente de C liberado por las raíces. Además, la producción de mucílagos contribuye significativamente a la transferencia de C orgánico de las raíces al suelo. El mucílago es una capa de material granular y fibrilar que cubre la superficie y los pelos de las raíces. Este material viscoso consiste principalmente en polisacáridos formados por monómeros de galactosa, fucosa y ácidos urónicos (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 los ápices radiculares de plantas de maíz, que los polisacáridos se producen en las células de dichos ápices. Se cree que los dictiosomas son los puntos de síntesis de polisacáridos y que estos microcuerpos están relacionados con el transporte y la secreción de dichos compuestos.

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 proporcionar así un estrecho contacto entre las raíces y el suelo, con el mucílago llenando los espacios entre las raíces y las partículas del suelo. Este contacto es de mucha importancia para el suministro de agua y nutrientes. Si por ejemplo una planta se traslada de un lugar a otro, se destruye el íntimo contacto por el mucílago entre los pelos radiculares y las partículas de suelo. En el transplante, la planta tiene que restablecerlo mediante la producción de nuevo mucílago y el desarrollo de nuevos pelos radiculares. El período siguiente al transplante es crítico debido a la ausencia de un contacto íntimo entre las raíces y el suelo.

Además de la excreción de polisacáridos, las raíces exudan un número variado de otros compuestos orgánicos, de los cuales los aminoácidos, azúcares y ácidos orgánicos son los que se dan con más frecuencia. Esta liberación de compuestos por las raíces de las plantas son de importancia directa para los microorganismos que viven en la rizosfera dado que éstos se alimentan de los materiales orgánicos exudados. La actividad microbiana en la rizosfera es en gran medida dependiente del metabolismo vegetal. Las plantas que crecen en



condiciones favorables por ejemplo, translocan cantidades considerables de fotosintatos a las raíces, de modo que la actividad metabólica de las raíces es alta y la rizosfera está bien nutrida con compuestos orgánicos carbonados.



**Foto 2.5.** Bacteria embebida en la capa viscosa de una raíz. La sustancia viscosa (mucilago) ha sido disuelta alrededor de la bacteria. (Micrografía Electrónica: GUCKERT, BREISCH y REISINGER).

El enriquecimiento de la rizosfera con compuestos orgánicos (azúcares, aminoácidos), que pueden ser rápidamente utilizados por los microorganismos, resulta en una densidad microbiana considerablemente alta en la rizosfera en comparación con el resto del volumen edáfico. La densidad microbiana de la rizosfera puede ser hasta 100 veces mayor que la del suelo ( $R =$  Rizosfera,  $S =$  suelo total) (KATZNELSON, 1946). La Tabla 2.13 muestra la relación  $R/S$  y la densidad bacteriana en un suelo libre de raíces y en la rizosfera para algunos cultivos (ROVIRA y DAVEY, 1974).

Los microorganismos fijadores de  $N_2$  viven en asociación cercana con las raíces de las plantas. En condiciones favorables pueden fijar considerables cantidades de  $N_2$  (NEYRA y DÖBEREINER, 1977). Esta cuestión en particular se considera con más detalle en el punto 7.1.2. Las bacterias amonificadoras producen  $NH_3$  a partir de los aminoácidos exudados y de las proteínas presentes en los restos de las células vegetales. El  $NH_3$  así liberado puede ser reabsorbido por la planta, incorporarse a la biomasa microbiana o incluso ser fijado por las

arcillas. Las bacterias desnitrificantes producen compuestos volátiles de N en condiciones anaeróbicas (ver punto 7.1.5.). Especies de *Nitrosomonas* y *Nitrobacter* que producen nitritos o nitratos respectivamente son menos frecuentes en la proximidad de las raíces (ROVIRA y DAVEY, 1974). Ahora hay evidencia de que la nitrificación puede inhibirse en la rizosfera 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).

**Tabla 2.13.** Recuento de colonias bacterianas en la rizosfera de plantas cultivadas y en un suelo libre de raíces (ROVIRA y DAVEY, 1974).

Cultivo	Colonias contadas		Relación R/S
	10 <sup>6</sup> g <sup>-1</sup>		
	Sin raíces	Rizosfera	
Trébol rojo	134	3255	24
Avena	184	1090	6
Lino	184	1015	6
Trigo	120	710	6
Maíz	184	640	3
Cebada	140	505	3

La cuestión sobre si los microorganismos de la rizosfera son grandes competidores de las raíces de las plantas por los nutrientes inorgánicos ha sido un tema controvertido. BARBER y FRANKENBURG (1971) sostienen que en 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) mantiene que el mecanismo competitivo de los microorganismos de la rizosfera es despreciable. Según 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 se encuentra en sus partes aéreas, estas bacterias necesitan sólo el 2% del fosfato requerido por las plantas. Por lo tanto las bacterias no parecen ser competidores importantes de las plantas en cuanto a la adsorción de fosfato. Si los compuestos orgánicos, como los ácidos y quelatos producidos por los organismos de la rizosfera tienen una influencia significativa en la disolución y disponibilidad de nutrientes es todavía una pregunta sin respuesta. Puede suponerse que nutrientes como Fe, Cu y Zn al menos, al estar quelatados por compuestos orgánicos producidos por microorganismos, se vuelven más disponibles para las plantas superiores (LINDSAY, 1974).

El pH de la rizosfera depende en gran medida de la forma de suministro de N a las plantas. Las plantas suministradas con N-NO<sub>3</sub> absorben más aniones inorgánicos que cationes, con una excreción neta de iones OH<sup>-</sup> (HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>). Para

plantas suministradas con  $\text{NH}_4^+$  la adsorción de cationes es mayor que la de aniones, resultando un flujo neto de  $\text{H}^+$  en la rizosfera (ver punto 3.1.9.). Así, el pH de la rizosfera puede ser hasta una unidad más alto que el del resto del suelo para plantas suministradas con  $\text{N-NO}_3$  y una unidad más baja para plantas abastecidas  $\text{NH}_4^+$ . Para las leguminosas que fijan  $\text{N}_2$  también existe una caída similar del pH en la vecindad de las raíces (STEFFENS, 1981). La importancia de estos cambios de pH influye sobre la disponibilidad de fosfatos tal como fue convincentemente demostrado por RILEY y BARBER (1971).

Existen pruebas de que la disminución del pH de la rizosfera 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 absorción de aniones respecto a la de cationes y la caída del pH en la rizosfera aumenta la disponibilidad de ambos tipos de nutrientes. El mecanismo de esta respuesta a la deficiencia de Fe se discute en el punto 13.2.3. No está claro sin embargo, por qué la deficiencia de P debería resultar en una disminución del pH de la rizosfera.

La exudación de ácidos orgánicos puede también ser importante en el aumento de la disponibilidad de nutrientes y particularmente de fosfatos. MOGHIMI *et al.* (1978) fueron capaces de aislar el compuesto 2 ceto-gluconato de la rizosfera de raíces de trigo en cantidades que podrían solubilizar cantidades considerables de fosfatos de hidroxiapatitas. Este fenómeno parece ser un efecto directo de los ácidos orgánicos sobre la disponibilidad de fosfatos por la disminución del pH de la rizosfera. 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) observaron que las raíces proteoides del altramuz blanco liberaban citrato sugiriendo que éste fuera responsable del aumento de la disponibilidad de fosfato para las plantas. Los autores argumentan que como el altramuz blanco tiene un sistema de raíces proteoides más grueso y de baja área superficial, el mecanismo por el cual el citrato aumenta la disponibilidad de fosfato es aumentando la velocidad a la que 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  $\text{Fe}^{\text{III}}$  a  $\text{Fe}^{\text{II}}$ , se libera citrato y el fosfato es absorbido por las raíces. El citrato actuaría así como un transportador que moviliza el fosfato de Fe en la adquisición del P de la rizosfera.

También la exudación de ácidos orgánicos parece ser de particular importancia en la solubilización del  $\text{MnO}_2$  del suelo. JAUREGUI y REISENAUER (1982) sugirieron que el  $\text{MnO}_2$  es reducido por el malato exudado. La quelatación del  $\text{Mn}^{2+}$  producido evita la reoxidación e incrementa la movilidad del  $\text{Mn}^{2+}$  en la rizosfera.

### 2.3.8. Micorrizas

Los hongos micorrizales se encuentran en el suelo en estrecha asociación con 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 fúngico se extiende entre las células corticales de las raíces permitiendo así un contacto muy cercano entre el hongo y la planta. Estos hongos que pertenecen a los *Basidiomicetos*, son dependientes de los carbohidratos suministrados por las raíces. Se ha demostrado que los fotosintatos marcados con C-14 son rápidamente translocados no solo a las raíces, sino también al escudo y a las hifas del hongo micorrizal (HARLEY, 1971). Los carbohidratos principalmente en forma de sacarosa, obtenidos de las plantas huéspedes, son rápidamente convertidos en azúcares típicamente fúngicos como trealosa o manitol. De esta forma el carbono orgánico queda atrapado ya que estos azúcares son sólo pobremente reasimilados por las raíces de las plantas. Se ha demostrado que el transporte de asimilatos de las partes aéreas de las plantas hacia las raíces es mayor en plantas infectadas con micorrizas que en las plantas no infectadas. Las micorrizas son así un sumidero de fotosintatos.

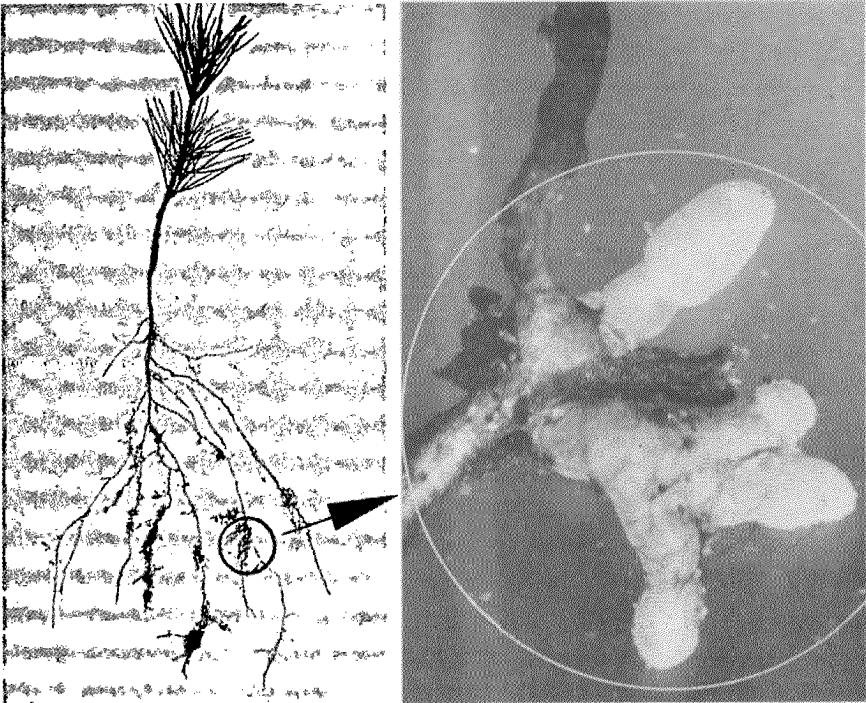


Foto 2.6. Plantas jóvenes de *Pinus silvestris* con micorriza (izquierda), manto de hifas alrededor del ápice radicular (derecha) (TROLLDENIER, 1971).

El escudo grueso de hifas que cubre a las raíces favorece la absorción de agua y nutrientes inorgánicos, especialmente fosfatos, ya que agrandan efectivamente el área superficial de las raíces en contacto directo con el suelo. Las finas hifas micorrizales (con un diámetro de 2-4  $\mu\text{m}$ ) son capaces de penetrar los poros del suelo no accesibles a los pelos radiculares, con un diámetro cinco veces mayor que el de las hifas (SCHLECHTE, 1976). Según GERDEMANN (1974) las raíces infectadas viven más que las no infectadas. Las raicillas laterales más finas, que tienen una vida muy corta y permanecen sin ramificarse en condiciones no infectadas, responden a la infección micorrizal ramificándose y creciendo durante períodos más largos de tiempo. De esta forma las micorrizas asisten a las raíces en la exploración del suelo en busca de agua y nutrientes. Se ha demostrado que los fosfatos absorbidos 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. Parece así que la planta huésped suministra fotosintatos a la micorriza, y el hongo a su vez suministra a la planta nutrientes inorgánicos.

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 favorecen 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 se ha demostrado que las especies de *Pinus* y *Picea* plantadas en suelos orgánicos recientemente drenados sólo crecen cuando las raíces se infectan con las micorrizas apropiadas (SCHLECHTE, 1976). Observaciones similares fueron realizadas por HENDERSON y STONE (1970).

Los hongos de las micorrizas endotróficas pertenecen a los *Ficomycetos* y *Basidiomicetos*. Las hifas de estos hongos, en contraste con aquellas de las micorrizas ectotróficas, penetran las células de la corteza radicular formando una red interna de hifas. Algunas hifas también se extienden hacia el suelo (ver fotos 9.1b y 9.1c).

Para muchas especies vegetales incluyendo la mayoría de las cultivadas, el tipo dominante de infección fúngica es la micorriza vesicular arbuscular (VAM). Este nombre deriva de la aparición de dos tipos de estructuras características de la infección: vesículas y arbuscúlos (HARLEY, 1971). Estos hongos *Ficomycetos* pertenecen a la familia *Endogonaceae*. Una representación esquemática de las micorrizas vesiculares arbusculares se muestra en la figura 2.22. El hongo puede considerarse como un sistema de dos fases, con un micelio en la corteza conectado con un micelio externo en la rizosfera y suelo. La figura muestra la hifa penetrando la corteza 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 los haustorios

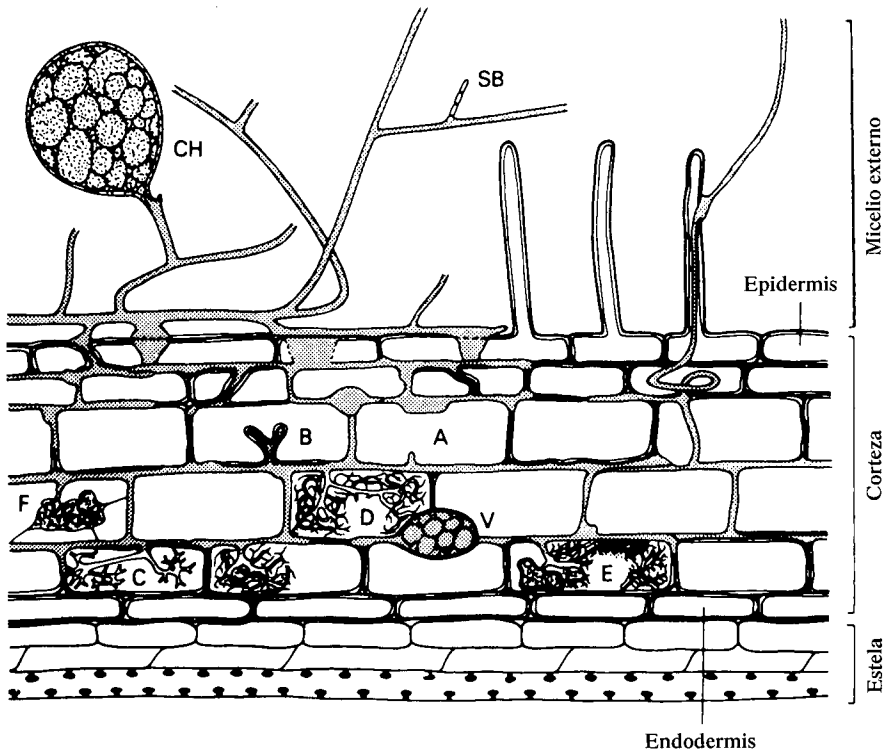
pero se producen por ramificaciones dicotómicas de la hifa. El segundo tipo de estructura es la vesícula (*vesícula*, del latín = pequeña vejiga) que puede estar formada por la hinchazón de la hifa y puede ocurrir dentro o entre las células. Un ejemplo de estas estructuras de paredes gruesas se muestra 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 se infectan. 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 algún compuesto orgánico carbonado y el hongo asiste a la raíz en la explotación del suelo para extraer agua y nutrientes inorgánicos. La relación es de particular importancia para la nutrición fosfatada ya que pueden darse rápidamente zonas agotamiento de fosfatos alrededor de las raíces de las plantas (ver punto 2.3.3.). La red de hifas que se extiende desde la raíz hasta el suelo, al igual que para las ectomicorrizas, aumenta la superficie de contacto entre el suelo y el conjunto raíz y hongo, facilitando así una velocidad más elevada de absorción de fosfatos. Esto lo demostraron SANDERS y TINKER (1973) para cebolla. Los resultados de CRESS *et al.* (1979) también indican la posibilidad de que la velocidad de absorción de fosfatos por las hifas puede ser más elevada que las de la raíz. La translocación del fosfato en las hifas parece ser rápida. Según investigaciones de COX *et al.* (1980) con micorrizas de cebolla, el fosfato se transloca en forma de pequeños gránulos de polifosfato por la corriente citoplasmática. El fosfato absorbido por los hongos proviene del fosfato lábil del suelo (ver punto 9.1.1.). El hongo micorrizal puede absorber 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 más fosfato de la asociación entre la raíz y la micorriza vesicular arbuscular, incluyendo estas plantas cebollas, cítricos y vides. Las micorrizas vesiculares arbusculares parecen ser de particular importancia para las leguminosas ya que su presencia puede mejorar la fijación de  $N_2$  en una simbiosis tripartita. MOSSE *et al.* (1976) demostraron que el trébol no nodulaba en suelos deficientes en P a menos que tuvieran micorrizas. Además de aumentar la absorción de P, las micorrizas pueden aumentar también la absorción de otros elementos incluyendo el Co, Mo, Cu y Fe, todos implicados en la fijación de  $N_2$ . Esto puede explicar los resultados de EL-HASSANIN y LYND (1985) que encontraron que la infección de *Vicia faba* con el hongo micorrizal *Glomus fasciculatum* incrementó considerablemente la fijación de  $N_2$ , 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 micorrizas VA. La infección está muy extendida en las leguminosas y las gramíneas y se encuentra

en pastos y leguminosas forrajeras, maíz, trigo, cebada y muchas hortalizas. Cultivos arbóreos tropicales como café, cacao, palma aceitera, papaya y caucho son conocidos por su fuerte infección micorrizal (HAYMAN, 1980). Se cree que la cassava (mandioca, yuca, N. del T.) aparece obligatoriamente asociada con una micorriza vesicular arbuscular, y por esta razón es capaz de crecer razonablemente bien incluso en suelos deficientes en P.

Existe la posibilidad de que la inoculación de cultivos con líneas apropiadas de hongos micorrizales pueda resultar en incrementos significativos del rendimiento. Los mejores resultados se esperan en suelos deficientes en P o en suelos que fijen fosfatos en cantidades elevadas por ej. los suelos ferralíticos tropicales.



**Fig. 2.22.** Diagrama esquemático de la asociación entre hongos micorrizales vesiculares arbusculares y una raíz. El micelio externo tiene grandes clamidosporas (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 estados progresivos 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 Company).

## **2.4. Determinación de la Disponibilidad de Nutrientes**

### **2.4.1. Generalidades**

Desde que el hombre cultiva plantas se sabe que los suelos difieren ampliamente en cuanto a su fertilidad. La comprensión de los factores que se esconden tras el fenómeno de la fertilidad del suelo o la capacidad de un suelo para dar un buen crecimiento de las plantas ha sido, por lo tanto, de interés desde hace ya mucho tiempo. Desde hace relativamente poco tiempo ha sido cada vez más evidente que la fertilidad del suelo depende tanto de sus condiciones físicas como químicas. El descubrimiento, del siglo XIX, de que las plantas recibían la mayor parte de sus constituyentes del suelo, reveló que uno de los componentes de la fertilidad edáfica es el contenido de nutrientes. Como ya se discutió en detalle sin embargo, el contenido total de nutrientes vegetales no es de importancia primaria, sino más bien lo es el contenido de nutrientes fácilmente solubles y accesibles. La determinación de la variación de nutrientes disponibles se efectúa mediante diversas técnicas. Éstas difieren básicamente en un principio, constiuyendo los métodos de análisis de suelo, el análisis de tejidos vegetales y los experimentos con cultivo, tanto en campo como en macetas, tres estrategias muy diferentes.

### **2.4.2. Toma de muestras de suelo e interpretación de los análisis**

Todos los métodos analíticos del suelo dependen mucho de una cuidadosa toma de muestras, ya 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 obtener una muestra representativa. Esto es particularmente cierto en la determinación de la disponibilidad de N, dado que el contenido de N de un suelo puede diferir ampliamente de un punto 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 más importante que influye en este parámetro es el contenido de materia orgánica. Generalmente cuanto más alto es el contenido de materia orgánica en un suelo, más baja será su densidad. 100 g de suelo orgánico implican un volumen considerablemente más alto que en el caso de un suelo inorgánico, por lo que 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, llevarse cuidado cuando se comparan los nutrientes disponibles de un suelo orgánico con los de uno inorgánico. Para solucionar este problema, los cálculos de los nutrientes disponibles a menudo se expresan en base a una unidad de superficie, por ejemplo kg de  $K^+$  ó P por ha. Para el cálculo sólo se consideran necesarios 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 un suelo poco fértil para un nutriente en particular. Lo mismo también se mantiene para estimar el nivel crítico, por encima del cual los rendimientos no aumentan al aplicar cantidades adicionales de fertilizantes. En general cantidades inferiores a 50 ppm de P soluble ó 80 ppm de  $K^+$  intercambiable son indicativos de suelos capaces de dar respuestas significativas, en términos de rendimiento 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 anteriormente. Dependen en gran medida de otros factores edáficos, en particular del tipo y textura de suelo. Las recomendaciones de fertilización deberían basarse no sólo 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 del suelo dan resultados que dependen de ambos conceptos. En casos extremos dos suelos pueden tener la misma cantidad de fosfato disponible, según un método de análisis dado; pero pueden diferir considerablemente en sus valores de intensidad y cantidad. Por esta razón la aplicación de fertilizante fosfatado puede dar respuestas muy diferentes en los dos suelos descritos. Lo mismo también es cierto para el K. Por lo tanto debe considerarse las medidas de cantidad y de intensidad.

Otro aspecto importante que debería considerarse en la disponibilidad de nutrientes es la diferencia de las necesidades de nutrientes según los cultivos. Cultivos con altos rendimientos y en sistemas intensivos, tienen mayores necesidades, en particular de fosfato y K. Este es el caso, especialmente, cuando se aplican altos niveles de N. Las diferencias de absorción de nutrientes entre las especies se consideran en el punto 6.1.2.

La disponibilidad de nutrientes está relacionada con factores físico-químicos como la concentración de nutrientes en la solución del suelo, el poder tampón y la humedad del suelo, así como con factores biológicos como parámetros radicales o actividad microbiana del suelo. SILBER-BUSH y BARBER (1983a, 1983b) al evaluar la importancia de varios factores por un modelo matemático mecanístico observaron que tanto para la absorción de fosfato como de  $K^+$ , factores biológicos como la longitud y el 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 tampón (buffer) de fosfato > coeficiente de difusión. Tanto las estimaciones como las predicciones de factores biológicos son difíciles de obtener y debe recordarse siempre que la determinación de los factores físico-químicos puede dar sólo 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 extraer una fracción fácilmente accesible de nutrientes. Este es el caso para los nutrientes catiónicos. Para estos nutrientes la fracción accesible de iones del suelo está compuesta por cationes disueltos en la solución de suelo o adsorbidos a complejos de intercambio orgánicos e inorgánicos. La mayor parte está en la forma intercambiable. Por esta razón la determinación de cationes disponibles se basa en el análisis de cationes intercambiables. Los extractantes 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. Varios extractantes diferentes se usan en diversos métodos pero el principio es el mismo. Frecuentemente el acetato o el cloruro de  $NH_4^+$  se emplean en la determinación de  $K^+$  y  $Mg^{2+}$  intercambiable. El  $K^+$  intercambiable, sin embargo, es a menudo un parámetro no satisfactorio para medir la disponibilidad de  $K^+$  ya que además del  $K^+$  intercambiable, la fracción no intercambiable de  $K^+$  juega un papel importante en el suministro de K a las plantas. Parte de 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 ácido extrae el  $K^+$  intercambiable y también disuelve algo del  $K^+$  no intercambiable (K interlaminar). El método que se usa predominantemente en Alemania para la determinación de  $K^+$  disponible 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 HCl (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 textos 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 disponibilidad variada. En contraste con los nutrientes catiónicos disponibles, el fosfato disponible no sólo es una medida del fosfato intercambiable sino también de la solubilidad de los fosfatos del suelo. Los fosfatos más importantes son los fosfatos de Ca, los fosfatos adsorbidos a 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 se han usado un rango amplio de extractantes, incluyendo el método de Bray ( $NH_4F + HCl$ , pH 3.5) el

método de Truog ( $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4 + \text{H}_2\text{SO}_4$ ; pH 3) y el método de lactato de Ca (pH 3.7). Estos extractantes ácidos no son adecuados para suelos que contienen apatita ya que reaccionan con ésta. Es el caso de suelos calcáreos o suelos fertilizados con fosfatos apatíticos. Para estos suelos el método de Olsen ( $\text{NaHCO}_3$ , pH 8.5), el de Morgan (acetato de Na + ácido acético, pH 4.8) o el método CAL (lactato de Ca + acetato de Ca + ácido acético, pH 4.1) son más adecuados (OLSEN *et al.*, 1954; SCHÜLLER, 1969). Estos extractantes con un pH relativamente mayor (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 dicho elemento en el suelo. Según investigaciones de VAN DER PAAUW (1962, 1969) parece que este método difícilmente se ve 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 más satisfactoria de la disponibilidad de fosfatos que otras estimaciones. Esto se apoya en las investigaciones de WILLIAMS y KNIGHT (1963) que analizaron una selección de diferentes suelos usando varios extractantes. Extractantes suaves de pH intermedio con períodos de extracción más bien cortos, son por lo tanto más indicativos de la intensidad que de la cantidad, y dan las correlaciones más altas con los rendimientos. Las medidas de intensidad son particularmente útiles en los suelos agrícolas, enriquecidos con fosfatos, donde la concentración de fosfatos en la solución de suelo puede ser sostenida por una alta capacidad de fosfato. El factor intensidad es también importante en relación con el crecimiento inicial y en los cultivos de crecimiento rápido y altas respuestas como las patatas.

Otro método para determinar el fosfato disponible en el suelo para las plantas ha sido extraer los iones fosfato usando resinas sintéticas de intercambio aniónico. Los resultados se han relacionado bastante bien con la absorción de P por las plantas (SIBBESAN, 1978; y BACHE y IRELAND, 1980). La razón probable por la que estos métodos dan mayor correlación con la absorción de P que otros métodos que usan extractantes simples es que la resina de intercambio puede simular más satisfactoriamente el poder absorbente de la raíz. SIBBESAN (1977) también estudió la desorción de fosfatos que contenían resinas inmersas en suspensiones de suelo. El uso de varios extractantes y sus méritos en la estimación de fósforo disponible fueron discutidos en detalle por HESSE (1971).

#### 2.4.5. Técnicas con trazadores

Hace unos treinta años se desarrolló una nueva vía para determinar los nutrientes disponibles en el suelo con la ayuda de elementos radioactivos. 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 permiten 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 ("fracción lábil") incluye nutrientes que están en la solución de suelo o pueden pasar a ella con facilidad. Por ejemplo cuando el fosfato radioactivo se añade a una suspensión de suelo, se mezclará con el fosfato del suelo intercambiándose con los coloides y los fosfatos sólidos, 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 gracias a observaciones de dilución y de intercambio de isótopos en condiciones de equilibrio.

Si una solución de una 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 siguiente ecuación:

$$\frac{\text{Sustancia total sin marcar}}{\text{Sustancia total marcada}} = \frac{\text{Sustancia sin marcar en cualquier muestra}}{\text{Sustancia marcada en cualquier muestra}}$$

El proceso se llama dilución isotópica y ofrece una forma muy simple de medir la cantidad total de una sustancia sin marcar. Sólo es necesario agregar una cantidad conocida de la forma marcada y retirar una muestra para su análisis tras el equilibrio.

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



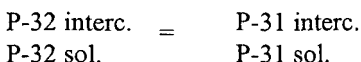
donde E es un ion y E\* su isótopo.

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:



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 de haberse 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 equilibrio.

MCAULIFFE *et al.* (1947) usaron esta técnica para estimar lo que describieron como "fosfato de superficie" ya que mantenían que la etapa más rápida de una dilución isotópica en una suspensión de suelo, solamente implicaba a los fosfatos situados en la superficie de las partículas sólidas. El trabajo fue ampliado por RUSSELL *et al.* (1954) que desarrollaron un método rápido de laboratorio para estimar la disponibilidad de fosfatos. Estos autores no hicieron presunciones concernientes al origen del fósforo lábil. Se observó que el equilibrio isotópico nunca se alcanza totalmente en condiciones de laboratorio, reconociendo, en cambio, que después de algún tiempo la velocidad disminuye considerablemente. Por lo tanto estos investigadores eligieron un tiempo arbitrario de 48 horas para agitar las suspensiones de un suelo con fosfatos radioactivos, estimando el total de fosfato intercambiable, que luego llamaron E o valor de intercambio.

La estimación de nutrientes intercambiables por técnicas de dilución isotópica no se limitaba al caso del fosfato. También se aplican igualmente a otros nutrientes, y se han realizado esfuerzos para determinar el  $K^+$  disponible con el uso del  $K^+$  isotópico (GRAHAM y KAMPBELL, 1968), aunque la corta vida media de este isótopo limita el método.

Un avance para determinar la disponibilidad de fosfatos con la ayuda de P-32 fue obtenido por LARSEN (1952). Lo hizo siguiendo la actividad específica del fosfato absorbido por un cultivo testigo 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, para poder realizar varios cortes durante el período de crecimiento permitiendo así que se dé la dilución isotópica.

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

$$L = \left( \frac{C_o}{C} - 1 \right) X$$

donde  $C_o$  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 con el tiempo y sugiriendo que el equilibrio isotópico se había alcanzado durante el período de crecimiento. El valor  $L$  en sí mismo es una medida de la cantidad total de fósforo disponible en el suelo para las plantas.

Se definió 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 ortofosfato agregados al suelo, medida por planta cultivada en el sistema' (LARSEN, 1967a). En principio el concepto de los valores E y L es el mismo. Ambos son una medida de la cantidad de 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 es responsable de la alta correlación entre ambas estimaciones. Como ya señaló LARSEN (1967), las estimaciones no son idénticas, ya que el intercambio isotópico ocurre en diferentes condiciones ambientales en la determinación de 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 extracción de fosfato, pudiendo causar diluciones más extensas que el intercambio isotópico por sí solo. Ambos procedimientos han sido usados por algunos autores (LARSEN y COOKE, 1961; LARSON y SUTTON, 1963; NUTTALL *et al.*, 1967; ÖZBEK, 1969). Las diferencias conceptuales entre los valores de E y L han sido discutidas muy en detalle 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 del perfil y cantidad y distribución de la humedad (WILLIAMS, 1970).

#### 2.4.6. Técnica de electro-ultrafiltración (Técnica EUF)

Esta técnica ha sido recientemente desarrollada por NÉMETH y colaboradores, y a través de ella pueden obtenerse diferentes fracciones de un nutriente del suelo permitiendo distinguir entre la intensidad (concentración en la solución del suelo) y la cantidad de nutriente (nutrientes intercambiables y más fácilmente solubles). El concepto de esta técnica sigue las investigaciones iniciales de KÖTTHER (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, incrementando así la fuerza por la cual los nutrientes de las plantas son desorbidos de las partículas de suelo. La primera fracción está significativamente correlacionada 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 se 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, que corresponde principalmente al  $K^+$  de la solución del suelo y al  $K^+$  desorbido de posiciones no específicas (posiciones p). El segundo pico que ocurre después de 35 minutos (400 V) es indicativo del  $K^+$  en posiciones interlaminares liberado de los minerales de arcilla 2:1 (NÉMETH, 1979). En

investigaciones más recientes NÉMETH *et al.* (1979) encontraron que cuando se efectúa la desorción a temperaturas más elevadas (80°C) además de la liberación de  $\text{NO}_3^-$  y de  $\text{NH}_4^+$ , algo del N orgánico también se recupera por el método de electro-ultrafiltración. Esta fracción particular de N parece ser la más fácilmente mineralizada por los microorganismos de suelo y por lo tanto indica el 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 en azúcar. WANASURIA *et al.* (1981) encontraron que en suelos arroceros inundados, el  $\text{K}^+$  extraíble por EUF fue mejor indicador de la disponibilidad de  $\text{K}^+$  que el  $\text{K}^+$  intercambiabile. La técnica de EUF y su aplicación fue descrita por NÉMETH (1979).

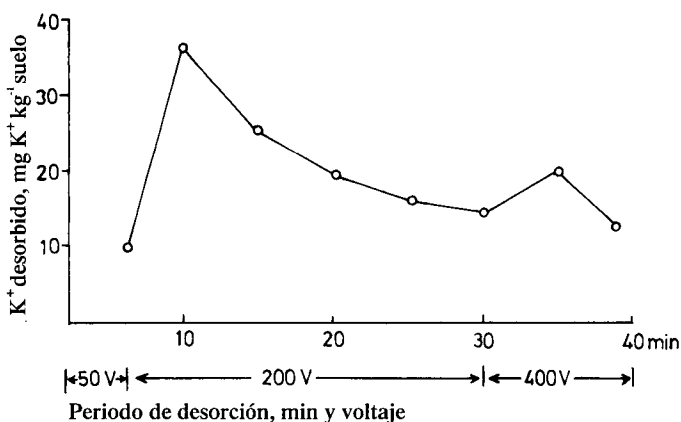


Fig. 2.23. Curva de desorción EUF para  $\text{K}^+$  (NÉMETH, 1979).

#### 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  $\text{NH}_4^+$  interlamina y el resto es más o menos N orgánico. Sólo entre el 10 y el 20% de la fracción orgánica 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 es, por lo tanto, estable y difícilmente afectado por los microbios del suelo. Del total del N orgánico hidrolizable sólo el 5% se recupera 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 ELLENBERG (1964) que se realiza en campo, dan frecuentemente velocidades de mineralización de N mucho más altas que las que ocurren en condiciones de campo. Parece ser que el método EUF proporciona la técnica más realista para estimar la capacidad de mineralización de N del suelo. Además del N orgánico, la liberación del  $\text{NH}_4^+$  interlaminar puede significar una fuente importante de N para el crecimiento de los cultivos (VAN PRAAG *et al.*, 1980; MENGEL y SCHERER, 1981).

La determinación del contenido de nitratos en la zona radicular del perfil del suelo ha sido utilizada con éxito por varios autores como una medida del N disponible (SOPER y HUANG, 1962; BORST y MULDER, 1971). Esta técnica fue aplicada en gran medida en Alemania por WEHRMANN y colaboradores para estimar el N disponible para el trigo de invierno. Las muestras de suelo se toman al comienzo de la primavera del perfil radicular que puede ser hasta de una profundidad de un metro y las muestras frescas, (cerca de 150 gramos de suelo no seco), se extraen con 600 ml de  $\text{NaCl} + \text{CaCl}_2$  (1 N + 0.1 N) durante una hora. Este procedimiento extrae los nitratos y el  $\text{NH}_4^+$  no específicamente adsorbido se intercambia, determinándose ambas fracciones de N. Generalmente el nitrato es con diferencia la fracción más abundante y sólo cuando se han realizado aplicaciones de abonos orgánicos, en particular de  $\text{barros}_2$ , se encuentran mayores cantidades de  $\text{N-NH}_4^+$ . Las cantidades de  $\text{NH}_4^+$  y de  $\text{NO}_3^-$  se calculan en base a la superficie unitaria (1 ha), 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 disponible que se encuentran al principio de la primavera, deben aumentarse mediante una aplicación de N mineral de modo que la suma de ambas, N disponible y N aplicado esté entre 120 y 140 kg de N/ha. Esta cantidad garantiza un suministro óptimo de N durante la etapa de crecimiento vegetativo del trigo invernal en las condiciones de cultivo de Alemania. Además de estas aplicaciones iniciales de N, se recomienda un tratamiento adicional de entre 40 y 60 kg/ha de N en etapas 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'. 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 nitrogenada. En los arrozales, el  $\text{NH}_4^+$  es la fracción más importante de N para el cultivo del arroz. En estos suelos el  $\text{NH}_4^+$  intercambiable es un indicador fiable de la disponibilidad de N (SCHÖN *et al.*, 1985).



#### 2.4.8. Análisis de plantas, análisis foliar y análisis 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 de que el contenido de un determinado nutriente en la planta es más alto cuanto mayor sea su disponibilidad en el suelo. El método fue desarrollado por LUNDEGÅRDH (1945). En principio, el concepto es adecuado ya 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 se ve afectado por otros factores que se discutirán más adelante en más detalle.

Hay una relación básica entre el contenido de nutrientes de una planta y el crecimiento o rendimiento de dicha 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, ligeramente al principio debido a la dilución debida a la mayor producción de material vegetal; y en mayor medida, pero sin un cambio marcado en el contenido de nutrientes en la siguiente etapa.

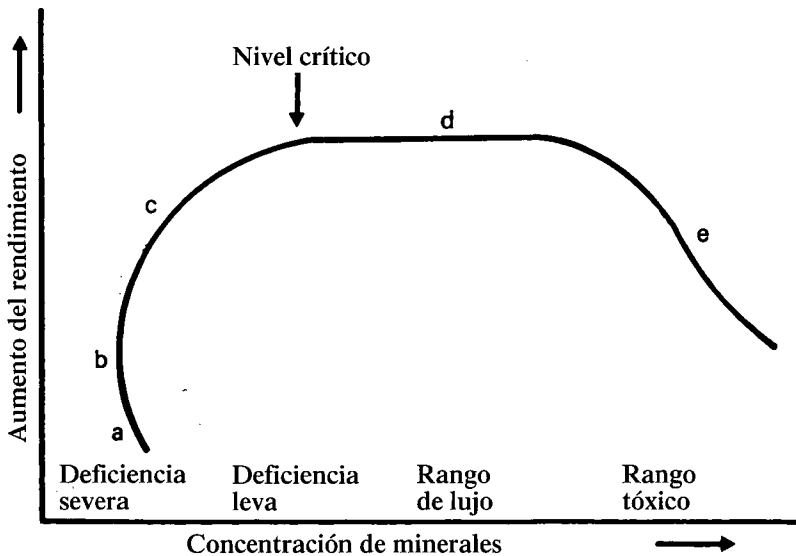


Fig. 2.24. Relación entre el contenido de nutrientes de los tejidos y el crecimiento de la planta (SMITH, 1962).

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 el contenido de nutrientes sí que aumenta. Para fines prácticos el punto de importancia es el nivel crítico, por encima del cual no se dan aumentos del rendimiento al aumentar el contenido de nutrientes. Niveles extremadamente altos de nutrientes si bien resultan en altos contenidos de nutrientes, son perjudiciales para el crecimiento. La Figura 2.24 muestra los diferentes estadios del contenido de nutrientes, que corresponden a deficiencias severas, deficiencias leves, consumo de lujo y rango tóxico.

El contenido de nutrientes de una planta o un tejido vegetal no sólo refleja la disponibilidad de éstos en el suelo. Además se ve afectado por otros factores como el tipo de órgano o tejido vegetal, la edad de la planta y el suministro con otros nutrientes. Un contenido de 0.2% de P en la materia seca de la paja de cereal, por ejemplo, puede tomarse como un contenido elevado, siendo el mismo contenido en el caso de una planta joven demasiado bajo para asegurar un crecimiento óptimo. Un contenido de K<sup>+</sup> de 0.6% en el grano de avena se considera alto, pero 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 lugares 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 aumenta (Tabla 2.14.). Las hojas jóvenes muestran, por lo tanto, contenidos relativamente altos de N, P y K, mientras que en las hojas más viejas es común observar una acumulación de Ca. Por esta razón, las muestras foliares para analizar deben ser de la misma edad fisiológica o provenir 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
Cítricos	N, P, K, Cu, Zn	Ca, Mg, Mn, Fe, Al, B
Cítricos (Frutas)	N, P, K, Mg	Ca
Higos	N, P, K	Ca, Mg
Melocotón	N, P, K, Cu, Zn	Ca, Mg, Mn, Fe, Al, B
Pino	K	Ca
Hortalizas	N, P, K	Ca

En contraste con el análisis de suelo, el análisis de tejido o de hoja refleja las condiciones de absorción de nutrientes del suelo. Por ejemplo, como la absorción

de varios nutrientes depende de la respiración radicular, la baja absorción de nutrientes puede ser el resultado de un suelo pobremente aireado. Por otra parte, unas condiciones óptimas de humedad favorecen el suministro de nutrientes a las raíces y por lo tanto la absorción. El alto contenido de nutrientes resultante en la planta que se encuentra en tales condiciones puede, por lo tanto, resultar principalmente de la óptima condición de absorción y en menor medida del alto contenido de nutrientes del suelo (FRIIS-NIELSEN, 1966). Un alto contenido de un nutriente en la planta puede también ser resultado de un suministro inadecuado de otro nutriente. Una deficiencia de N por ejemplo, puede dar lugar a 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 los datos analíticos deben considerarse relaciones antagonicas y sinérgicas entre nutrientes. Un efecto antagonico es aquél en el que la absorción de un nutriente se ve restringida por otro nutriente. Una relación sinérgica es el efecto inverso, donde la absorción de un nutriente es mejorada por otro. La naturaleza del antagonismo y el sinergismo se discute con más detalle en el punto 3.1.8.

En la mayoría de los casos, los resultados de análisis foliares o de otros tejidos se correlacionan bastante bien con los análisis del suelo (HIPP y THOMAS, 1968), manteniéndose por lo tanto que el análisis foliar puede sustituir al análisis de suelo y viceversa. Como ya se discutió, sin embargo, el análisis foliar o de otros tejidos también refleja las condiciones de absorción. Una diferencia adicional entre ambas técnicas es el hecho de 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 darse pequeños cambios en el contenido de nutrientes, 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 baja disponibilidad de nutrientes. En el rango más alto de disponibilidad, sin embargo, el análisis foliar no suficientemente sensible, siendo más apropiadas las técnicas de análisis de suelos.

Indudablemente el análisis de plantas proporciona una herramienta valiosa para la determinación del estado nutricional de diversos cultivos, siempre y cuando también se consideren los factores mencionados, como el tejido específico, la edad de la planta y el suministro de otros nutrientes. El rasgo esencial del análisis foliar está en la determinación del nivel crítico, por encima del cual no se da un crecimiento adicional (Figura 2.24). Esto quedó bien establecido bien en numerosas investigaciones durante la pasada década 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). Incluso para la misma especie vegetal los niveles críticos pueden ser diferentes. Estos resultados pueden originarse del amplio rango de condiciones ambientales en las que se establecieron estos niveles críticos. Generalmente la

tendencia indica que a medida que aumenta la intensidad de cultivo se requieren niveles críticos más elevados.

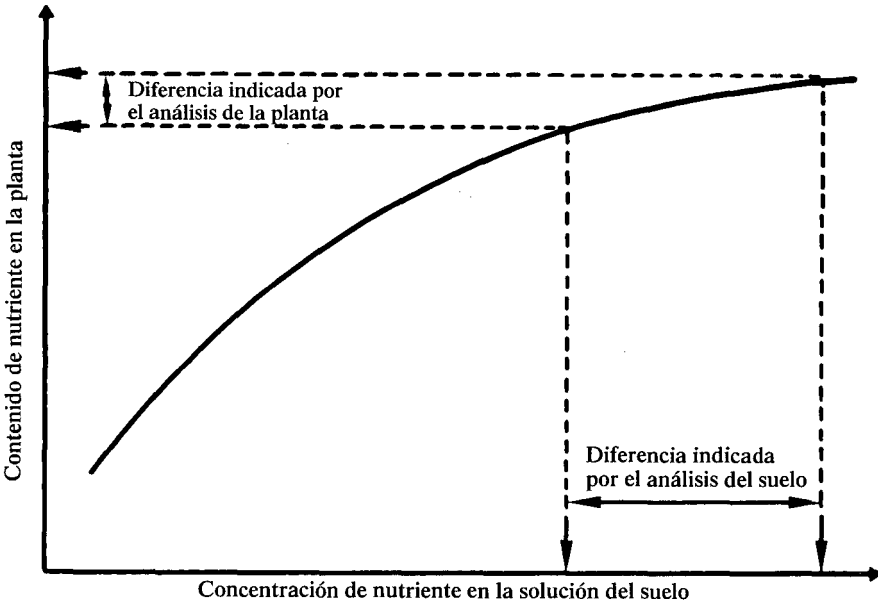


Fig. 2.25. Relación entre el contenido de nutrientes en la solución del suelo y el contenido de nutrientes en la planta.

Tabla 2.15. Estimaciones del estado nutricional de la hoja bandera 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

El análisis del tejido foliar supone un medio muy útil para determinar el estado nutricional de plantas perennes como frutales, vides, té, árboles forestales (BAULE y FRICKER, 1970) y de otros árboles típicos de plantaciones tropicales (TURNER y BARKUS, 1974). Dado que estas plantas se cultivan durante varios años e incluso décadas, en los mismos sitios y en las mismas condiciones climáticas, los niveles críticos se establecen más fácilmente que para los cultivos anuales. Para manzanos, dichos valores críticos están bien establecidos, mostrándose en la tabla 2.16 el rango de contenidos minerales de hojas de manzano (NEUBERT *et al.*, 1970). Debe resaltarse, sin embargo, que incluso 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 manzano, 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	>0.40

	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 ha señalado antes, el uso del análisis del suelo para estimar el N disponible presenta algunas dificultades, por lo que el análisis de tejidos es de especial interés. ULRICH y colaboradores en California realizaron numerosas investigaciones para probar si el contenido de nutrientes en los peciolo 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" de nitratos es difícil, porque éste, como el  $\text{NO}_3^-$  del suelo, puede variar considerablemente, incluso en cortos periodos. El contenido de nitratos en los peciolo de la remolacha azucarera también disminuye con la edad. ULRICH y HILLS (1973) observaron, sin embargo, que para lograr un crecimiento

satisfactorio, las hojas más recientemente desarrolladas de remolacha azucarera, deben contener cerca de 0.1% de N como nitrato en los peciolos.

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 se basa en que la actividad de la nitrato reductasa depende de la presencia de nitratos en la célula. Por esta razón, hojas con un suministro abundante de nitratos tienen una alta actividad nitrato reductasa y viceversa. La prueba de la nitrato reductasa, como se denomina la 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 la nitrato reductasa es 1.5 veces mayor que la actividad inicial. La relación actividad inducida/actividad inicial (cociente nitrato reductasa) sirve, por lo tanto, como medida del estado nutricional de N de la planta. En los cultivos con un bajo suministro de N, se han encontrado relaciones mayores de 10. Es interesante que BAR-AKIVA (1970) haya observado que una relación de 1.5 puede considerarse como óptima para especies tan diferentes como cítricos y ryegrass. Otros métodos en los que se usaron evaluaciones de la actividad enzimática como medida del estado nutricional de las plantas incluyen la actividad fosfatasa ácida para el fosfato (BESFORD, 1980), piruvato quinasa 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 durante un período de 2 semanas en una mezcla de arena de cuarzo y el suelo objeto de investigación. La cantidad de K y P absorbidos del suelo por plantas jóvenes en un período determinado sirve como medida del estado nutricional de ese suelo (NEUBAUER y SCHNEIDER, 1932). Cantidades mayores de 20 mg de K y 3 mg de P por 100 g de suelo se consideran niveles satisfactorios.

El método de Mitscherlich también usa una mezcla de arena de cuarzo y suelo, pero las plantas se cultivan en macetas más grandes y durante períodos más largos que con el método de Neubauer. La disponibilidad de nutrientes del suelo se calcula (MITSCHERLICH, 1954) según 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 la disponibilidad de micronutrientes tales como Fe, Cu, Zn y Mo. Una solución nutritiva deficiente en un nutriente en particular, se agrega al suelo objeto de estudio. La suspensión del suelo se infecta luego con un microorganismo, usualmente *Aspergillus niger*, y se incuba durante 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

- BARBER, S.A. (1984): Soil Nutrient Bioavailability Wiley. New York, London, Sydney and Toronto.
- BARLEY, K.P. (1970): The configuration of the root system in relation to nutrient uptake. *Adv. Agron.* 22, 195-201.
- BAVER, L.D., GARDNER, W.H. and GARDNER, W.R. (1972): Soil Physics. John Wiley and Sons, Inc., New York, London, Sydney and Toronto.
- BEAR, F.E. (1969): Chemistry of the Soil. Van Nostrand Reinhold Comp.
- BERGMANN, W. and NEUBERT, P. (1976): (G) Plant Diagnosis and Plant Analysis. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.
- BOHN, H.L., MCNEAL, B.L. and O'CONNOR, G. (1979): Soil Chemistry. Wiley, New York, London, Sydney and Toronto.
- BOLT, G.H. and BRUGGENWERT, M.G.M. (1976): Soil Chemistry. Part A: Basic Elements. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam and New York.
- BURESH, R.J., CASSELMAN, M.E. and PATRICK, W.H. jr. (1980): Nitrogen fixation in flooded soil systems, a review. *Adv. Agron.* 33, 150-192.
- CARSON, E.W., Ed. (1974): The Plant Root and its Environment. Univ. Press of Virginia, Charlottesville, USA.
- CLARKSON, D.T. (1985): Factors affecting mineral nutrient acquisition by plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 36, 77-115.
- GREENLAND, D.J. and HAYES, M.H.B., Eds. (1978): The Chemistry of Soil Constituents. Wiley, New York, London, Sydney, Toronto.
- GREENLAND, D.J. and HAYES, M.H.B., Eds. (1981): Chemistry of Soil Processes. Wiley, New York, London, Sidney and Toronto.
- HALE, M.G. and MOORE, L.D. (1979): Factors affecting root exudation II: 1970-1978. *Adv. Agron.* 31, 93-124.
- HARLEY, J.L. and RUSSELL, R.S. (1979): The Soil-Root Interface. Academic Press London, New York, San Francisco.
- HAYNES, R.J. (1984): Lime and phosphate in the soil-plant system. *Adv. Agron.* 37, 249-315.
- HESSE, P.R. (1971): A Testbook of Soil Chemical Analysis. John Murray, London.

- HEWITT, E.J. and SMITH, T.A. (1975): Plant Mineral Nutrition. English Univ. Press.
- JENNY, M. (1981): The Soil Resource. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- KOZMA, P. (1975): (F) The Control of the Mineral Nutrition of Crop Plants. 3rd European and Mediterranean Colloqu., Akademiai Kiado, Budapest.
- MARSHALL, T.J. and HOLMES, J.W. (1979): Soil Physics. Cambridge.
- MENGEL, K. (1985): Dynamics and availability of major nutrients in soils. *Adv. Soil Sci.* 2, 65-131.
- NÉMETH, K. (1979): The availability of nutrients in the soil as determined by electro-ultrafiltration (EUF). *Adv. Agron.* 31, 155-188.
- NYE, P.H. (1979): Diffusion of ions and unchanged solutes in soils and soil clays. *Adv. Agron.* 31, 225-272.
- NYE, P.H. and TINKER, P.B. (1977): Solute Movement in the Soil-Root System. Blackwell, Oxford.
- PARFITT, R.L. (1978): Anion adsorption by soils and soil materials. *Adv. Agron.* 30, 1-50.
- PONNAMPERUMA, F.N. (1972): The chemistry of submerged soils. *Adv. Agron.* 24, 29-96.
- ROVIRA, A.D., BOWDEN, G.D. and FOSTER, R.C. (1983): The significance of rhizosphere microflora and mycorrhizas in plant nutrition. *In: "Inorganic Plant Nutrition" New Series Vol. 15A (A. Läuchli and R.L. Bielecki, eds.)* p. 61-93, Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- RUSSELL, E.W. (1973): Soil Conditions and Plant Growth. Longmans, London.
- RUSSELL, R.S. (1977): Plant Root Systems: Their Function and Interaction with the Soil. McGraw-Hill Book Company, London.
- SAVANT, N.K. and DE DATTA (1982): Nitrogen Transformations in Wetland Rice Soils. *Adv. Agron.* 35, 241-302.
- SCHEFFER, F. and SCHACHTSCHABEL, P. (1976): (G) Textbook of Soil Science. F. Enke Verlag, Stuttgart.
- SCHLICHTING, E. and SCHWERTMANN, U. (1973): (G) Pseudogley and Gley. Verlag Chemie, Weinheim.
- TAYLOR, H.M. and KLEPPER, B. (1978): The role of rooting characteristics in the supply of water to plants. *Adv. Agron.* 30, 99-128.
- TINKER, P.B., Ed. (1980): Soils and Agriculture. Critical Reports on Applied Chemistry. Vol. 2. Soc. Chem. Ind. Blackwell, Oxford.
- TINKER, P.B. (1984): The role of microorganisms in mediating and facilitating the uptake of plant nutrients from soil. *Plant and Soil* 76, 77-91.
- TORREY, J.G. and CLARKSON, D.T., Eds. (1975): Development and Function of Roots. Academic Press, London, New York, San Francisco.
- TOWNSEND, W.N. (1973): An Introduction to the Scientific Study of the Soil. Edward Arnold, London.



WALSH, L.M. and BEATON, J.D. (1973): Soil Testing and Plant Analysis. Soil Sci. Soc. of America Inc., Madison, Wisconsin, USA.

WHITE, R.E. (1979): Introduction to the Principles and Practice of Soil Science. Blackwell, Oxford.

(F) = texto original en francés

(G) = texto original en alemán

## Capítulo 3:

# Absorción y Asimilación 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 imagen simplificada de la célula vegetal, ya que los dos capítulos previos trataron principalmente de materiales inorgánicos. La absorción de iones puede considerarse como un proceso fronterizo donde el dominio inorgánico incide sobre 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 con sus orgánulos más importantes. La estructura de la pared celular se compone de sustancias pépticas y celulosa. La celulosa tiende a agregarse para formar estructuras como cadenas conocidas como microfibrillas. El espacio intermicrofibrillar permite la entrada de agua, aire y partículas de solutos en la pared celular. La membrana plasmática o plasmalema es el límite entre el citoplasma y la pared celular; el tonoplasto es la membrana que separa el citoplasma de la vacuola. Las membranas y sus estructuras se tratarán con más detalle posteriormente. Ubicados dentro del citoplasma se encuentran los orgánulos más importantes de la célula. Éstos incluyen el núcleo, los cloroplastos y las mitocondrias. Los cloroplastos son los orgánulos donde se da la conversión de la energía luminosa, y la asimilación del  $\text{CO}_2$ . Las enzimas presentes en las mitocondrias controlan varios pasos del ciclo del ácido tricarbóxico, de la respiración y del metabolismo de los ácidos grasos. Los ribosomas son agrupaciones supramoleculares compuestas por ácido nucléico ribosómico y proteínas que permiten la síntesis de polipéptidos a partir de aminoácidos libres. Muchos de estos ribosomas están adheridos al retículo endoplasmático (RE), una estructura en forma de hoja doblada que da lugar a una serie de canales membranosos que atraviesan el citoplasma y que a menudo conducen de una célula a otra. Se consideran como las rutas más importantes 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 función principal 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 plasmadesmos y la conexión plasmática continua entre las células de un tejido se denomina simplasma. Las vacuolas contienen una solución acuosa consistente principalmente en iones inorgánicos, así como sustancias orgánicas de bajo peso molecular, como ácidos orgánicos, aminoácidos y azúcares. También pueden estar presentes pigmentos y  $\text{CO}_2$  y  $\text{O}_2$

disueltos. La vacuola tiene una función importante en la economía del agua de la célula, a la vez que proporciona un lugar para la segregación de agua y de productos finales del metabolismo. También sirve como depósito de reserva, por ejemplo, de azúcares, nitratos y fosfatos.

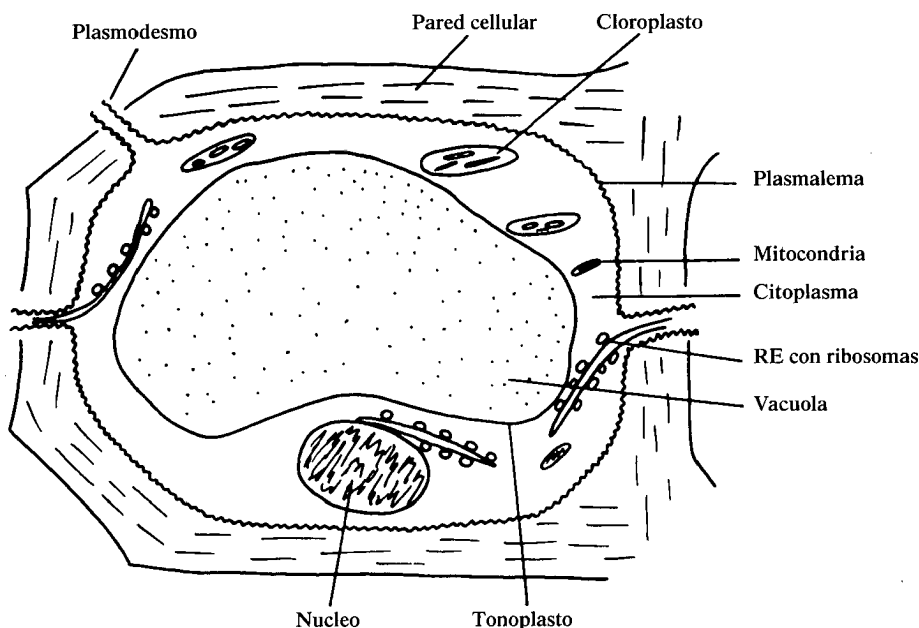


Fig. 3.1. Representación simplificada de una célula del mesófilo (sin escala).

El tamaño de las células vivas varía considerablemente según las especies vegetales y los diferentes tejidos. Las células del mesófilo y las células del tejido de la corteza radicular tienen entre 20 y 100 micrones (m) de largo. El diámetro de los cloroplastos y los plastidios es del orden de 8 m mientras que el de las mitocondrias es de cerca de 1 m y el de los ribosomas de 23 nm ( $1 \text{ m} = 10^3 \text{ nm}$ ). Comparado con estos orgánulos, el tamaño de las sustancias de bajo peso molecular parece más bien pequeño. El diámetro de una molécula de sacarosa es 1 m, el de una molécula de glucosa es 0.6 nm y los diversos iones inorgánicos en su forma hidratada tienen diámetros del orden de 0.5 a 1.0 nm. Estas cifras se proporcionan simplemente para dar idea del tamaño tan minúsculo de los iones inorgánicos en comparación con los diferentes orgánulos de las células.

Los orgánulos de las células, como los núcleos, cloroplastos, plastidios y mitocondrias, así como las vacuolas, están rodeados de membranas, que suponen barreras muy eficaces para las sustancias solubles en agua y, por lo tanto, compartimentan las células. Esta compartimentación 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). La comprensión de los mecanismos de transporte por los cuales las sustancias orgánicas e inorgánicas se transfieren entre los distintos compartimientos de las células es, por ello, 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 con el 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 la absorción iónica puede, por lo tanto, considerarse básicamente como un transporte iónico a través del plasmalema o en el sentido más amplio del fenómeno, un transporte iónico a través de membranas biológicas.

### 3.1.2. Membranas

Para una comprensión más profunda del proceso esencial de absorción de iones se requiere un conocimiento de la estructura y propiedades de las membranas biológicas. Sobre este tema autores como BRANTON y DREAMER (1972), CLARKSON, (1977), WALKER (1976), LODISH y ROTHMAN (1979) han publicado revisiones útiles. Las membranas biológicas consisten en moléculas de proteínas y de lípidos aproximadamente en proporciones prácticamente iguales y tienen de 7 a 10 nm de espesor. Durante 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 consiste en dos capas moleculares de lípidos estando las colas hidrofóbicas de los ácidos grasos de cada una orientadas hacia adentro, enfrentadas unas a las otras. Los dos límites exteriores de las capas de lípidos están cubiertos por una capa de proteínas. Se argumentaba que este tipo de estructura podría servir de barrera, ya que la capa de proteínas aumentaría la rigidez, y la fracción lipídica evitaría la penetración a través de la membrana de partículas hidrofóbicas incluyendo iones inorgánicos.

Actualmente se acepta en general que la estructura de membrana es más complicada que la arriba descrita. Según SINGER (1972), las membranas biológicas consisten en moléculas anfipáticas. El término anfipático indica la presencia tanto de regiones hidrofílicas (grupos OH, grupos NH<sub>2</sub>, grupos fosfato y grupos carboxílicos) y regiones hidrofóbicas (cadenas de hidrocarbonos) en la membrana. Los lípidos y las proteínas quedan unidos por enlaces electrostáticos, puentes de H y uniones hidrofóbicas. Las membranas biológicas consisten principalmente en una doble capa lipídica compuesta por lípidos anfipáticos. Un ejemplo típico de estos lípidos 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 una carga negativa y otra positiva en condiciones de pH fisiológico. Resultados

experimentales recientes indican que el eje de la parte glicerol se sitúa 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 hacia la fase acuosa (Figura 3.2). Los grupos fosfato cargados negativamente pueden unirse a los cationes, que probablemente influyen sobre 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 dos grupos fosfato cargados negativamente. Esto se muestra en la Figura 3.2. La monocapa lipídica consiste en capas anfipáticas orientadas de tal forma que las cabezas forman un plano. En la doble capa o bicapa 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 hay diferentes tipos de lípidos en las capas superior e inferior. Las proteínas están embebidas dentro de la bicapa (LODISH y ROTHMAN, 1979), y generalmente sobresalen hacia ambos lados de la membrana. Las proteínas del interior de la membrana son de naturaleza hidrofóbica mientras que las partes de proteína que se proyectan hacia fuera son hidrofílicas.

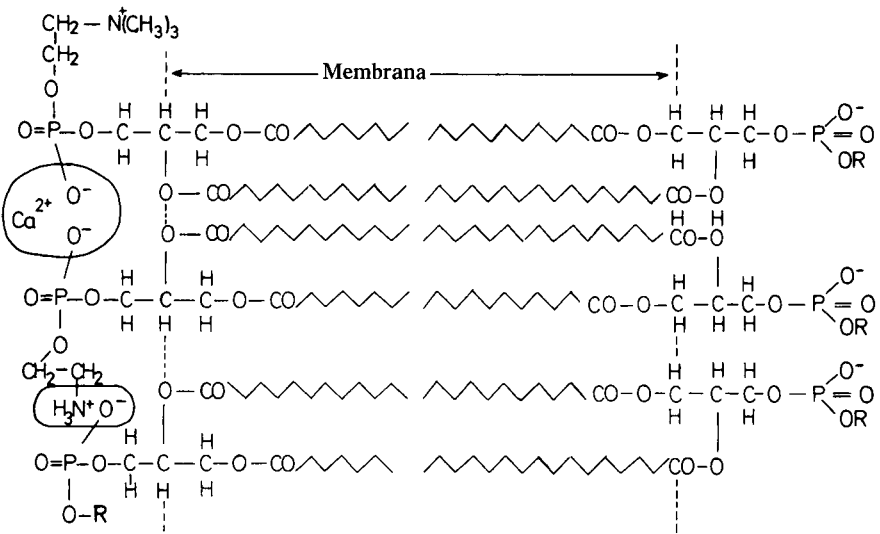


Fig. 3.2. Representación esquemática de una membrana en doble capa.

Las proteínas orientadas hacia el interior del citoplasma generalmente unen proteínas adicionales (proteínas asociadas) y las proteínas que se proyectan hacia fuera de las células se suelen asociar con carbohidratos (Ver figura 3.3). La composición promedio de las membranas es cerca de 55% de proteínas

(proteínas estructurales y proteínas enzimáticas de transporte), 40% de lípidos y 5% de carbohidratos.

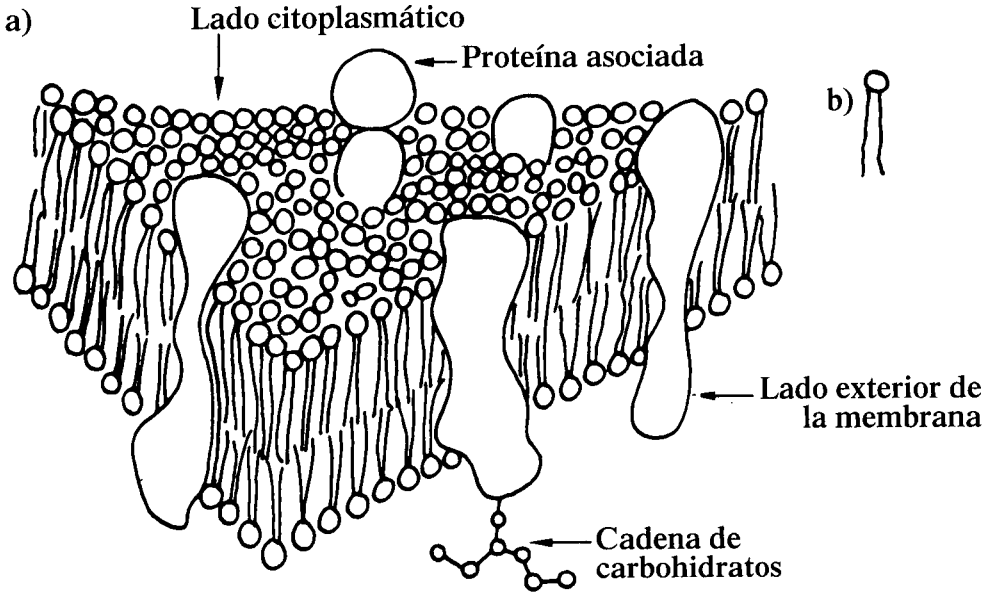


Fig. 3.3. a) Sección de una membrana  
b) Símbolo para una molécula lipídica de la membrana

Los lípidos en las membranas biológicas tienen principalmente una función de barrera evitando la difusión de los solutos hidrofílicos, como por ejemplo iones inorgánicos, aminoácidos y azúcares, a través de la membrana. Las proteínas no sólo tienen una función estructural sino que frecuentemente son enzimas y por lo tanto responsables de reacciones bioquímicas particulares. Las proteínas que atraviesan la membrana forman "canales de proteínas" de un lado a otro. Dichos canales pueden ser de importancia para el paso de pequeñas partículas hidrofílicas tales como moléculas de agua e iones inorgánicos (WALKER, 1976). En las membranas biológicas las disposiciones estructurales y las secuencias de proteínas enzimáticas son de gran significancia en importantes procesos fisiológicos como la fotosíntesis y la respiración. La membrana interior de los cloroplastos (membrana tilacoide) contiene más de cuarenta proteínas diferentes. Además de moléculas libres de clorofila, se han aislado cinco complejos diferentes de proteína y clorofila (MILLER, 1979). En el lado periplasmático de la membrana tilacoidal (lado adyacente al estroma del cloroplasto, ver punto 3.2.3), se ha detectado una molécula de proteína bastante grande, que se cree es una ATPasa. Como se verá en las próximas secciones, la enzima ATPasa juega un papel 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 fosfatidil colina es de alrededor de 14 horas y el periodo de vida media de las proteínas de las membranas está entre 12 y 384 horas (RENSING y CORNELIUS, 1980). La composición de ácidos grasos de los lípidos de membrana difiere entre las especies vegetales, estando también muy afectada por factores ambientales y en particular por 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 observarse en los experimentos de ASHWORTH *et al.* (1981) que cultivaron raíces de trigo a temperaturas que bajaban desde 25°C hasta 10°C. A medida que la temperatura bajaba, 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 este tipo en la composición de ácidos grasos mantiene la fluidez de la membrana en respuesta a los cambios de temperatura.

Los lípidos más importantes 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 componentes importantes de las membranas animales pero probablemente no tienen mayor importancia en las membranas vegetales (MORRÉ, 1975). Según VAN DEENEN (1972), la permeabilidad de las membranas a los iones hidrofílicos y a las moléculas depende del componente ácido graso. Las cadenas de hidrocarburos largas y saturadas, reducen la permeabilidad mientras que las cadenas hidrocarbonadas insaturadas aflojan la estructura, aumentando así la permeabilidad de la membrana. A medida que la proporción de esteroides aumenta, la permeabilidad de la membrana decrece considerablemente. Los grupos fosfato de los fosfolípidos pueden unirse a grupos  $\text{NH}_3^+$  de proteínas por fuerzas electrostáticas. Estos grupos fosfato, además, pueden unirse por puentes de  $\text{Ca}^{2+}$  a un grupo carboxílico de proteínas. En un medio ácido el  $\text{Ca}^{2+}$  es reemplazado por el  $\text{H}^+$ , rompiéndose esta unión y aumentando así drásticamente la permeabilidad de la membrana. Este efecto es de importancia para las membranas vegetales como se discutirá con más detalle en el punto 3.1.7.

Para la comprensión de los siguientes apartados relacionados con la absorción y el transporte de iones es importante tener en cuenta 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 las mismas.

### 3.1.3. Ionóforas y transportadores

Actualmente se acepta que en general las membranas biológicas contienen moléculas llamadas ionóforas que juegan un papel crucial en el transporte de iones a través de la membrana. La existencia de dichas ionóforas todavía tiene que

probarse, si bien hay bastante evidencia de su existencia por hallazgos en experimentos con membranas artificiales. Las ionóforas son moléculas orgánicas con un peso molecular del orden de 200 ó 2.000, capaces de formar complejos liposolubles con cationes polares (PRESSMAN, 1976). En tales complejos los cationes se mantienen en la molécula orgánica por uniones dipolares con los átomos de oxígeno de los grupos carbonil, carboxil, alcóhol y éter. Esta unión es similar a aquella que se da en la solvatación (tipo de unión química que se forma entre un soluto y el solvente, N. del T.) de los cationes en agua, siendo el átomo de oxígeno de las moléculas de agua similar al átomo de oxígeno de un complejo catión-ionófora. En la figura 3.4 se muestra la bien conocida ordenación estructural 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 por tres secuencias, cada una a su vez constituida por residuos de lactato, valina e isohidroxi valeriato. Los grupos lipofílicos están orientados hacia el medio externo, lo que hace que la molécula sea liposoluble y móvil dentro de la membrana.

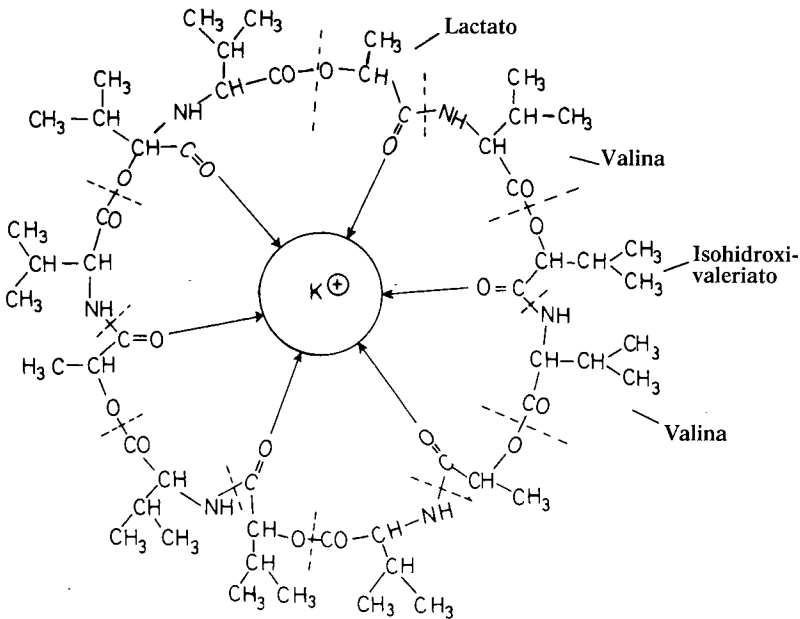


Fig. 3.4. Estructura del complejo valinomicina K. La molécula consiste en tres secuencias de lactato-valina-isohidroxi valeriato y valina.

La tendencia de un catión a formar un complejo con la ionófora aumenta a medida que disminuye su energía de hidratación, debido a que las moléculas de agua adsorbidas son reemplazadas por átomos de oxígeno en la ionófora durante

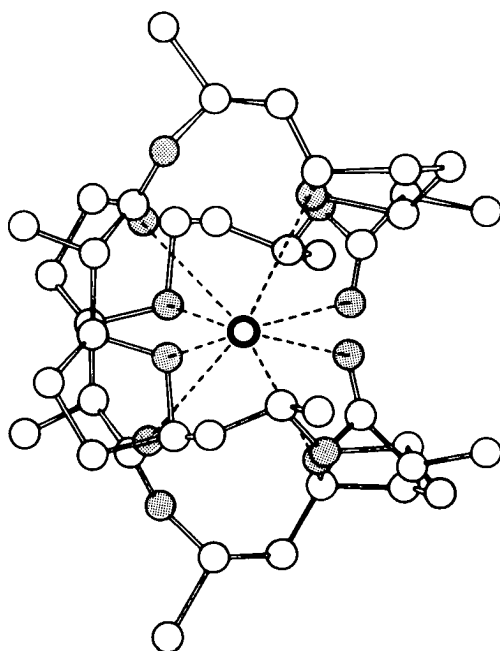


la formación del complejo. En este aspecto hay una crucial diferencia entre el  $K^+$  y el  $Na^+$ , ya que el  $Na^+$  tiene una energía de hidratación de  $400 \text{ kJ mol}^{-1}$ , mientras que la del  $K^+$  es de  $315 \text{ kJ mol}^{-1}$ . Gracias a esta diferencia, la selectividad de la valinomicina para el  $K^+$  es cerca de 10.000 veces mayor que para el  $Na^+$ . Esta capacidad 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 intercapas de las micas y las illitas está básicamente relacionada con el mismo mecanismo. Los átomos de oxígeno de la capa tetraédrica son capaces de reemplazar a las moléculas de agua en el  $K^+$  hidratado, dándose así una fuerte unión entre el  $K^+$  y el mineral. Las moléculas de agua asociadas con el  $Na^+$  se mantienen más fuertemente unidas que aquellas asociadas al  $K^+$  y no pueden ser reemplazadas por átomos de oxígeno en la capa tetraédrica. Por esta razón el  $Na^+$  no se adsorbe selectivamente por las illitas y las micas.

Se 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 hidroxí ácidos. Ejemplos de este grupo son las ionóforas arriba discutidas, valinomicina y eniatina. Según DOBLER *et al.* (1969), el complejo eniatina- $K^+$  es un disco cargado con un exterior lipofílico y con potasio localizado en el centro. Otro grupo importante de ionóforas, la nactina macrotetráida, son ésteres cíclicos producidos por especies de *Actinomyces*. El complejo nonactin 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 características más importantes necesarias para una molécula transportadora: un punto específico de unión y propiedades lipofílicas. De particular importancia es la molécula A-gramicidina que consiste en 15 aminoácidos hidrofóbicos formando una 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 paso selectivo de cationes. Algunas de las ionóforas más importantes se enumeran en la tabla 3.1.

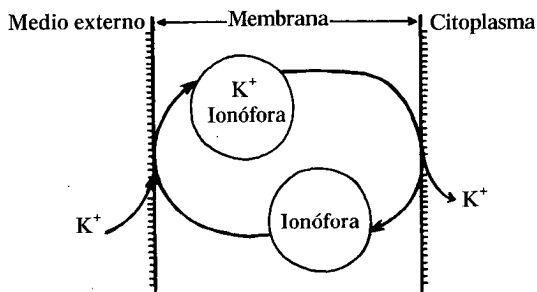
**Tabla 3.1.** Ionóforas con sus características más importantes (PRESSMAN, 1976).

	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	$K^+ > Na^+$	45
X 537 A	590	$K^+ > Na^+ > Ca^{2+} > Mg^{2+}$	3.0
Gramicidina A	1700	$H^+ > NH_4^+ > K^+ > Na^+$	



**Fig. 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 del centro (KILBOURN *et al.*, 1967).

Ionóforas como la valinomicina o la eniactina pueden funcionar como transportadores de cationes a través de la membrana. El supuesto mecanismo de transporte se muestra en la figura 3.6. En el lado exterior de la membrana, el ión hidrofílico se une a la ionófora lipofílica formando un complejo lipofílico que se difunde a través de la membrana para liberar el ión en el lado interior, dejando la ionófora libre para difundir de vuelta al exterior y formar complejo con otro catión.



**Fig. 3.6.** Transporte de  $K^+$  a través de una membrana mediado por una ionófora.

Como ya se vió, las ionóforas son muy específicas para cada catión, por lo efectúan un transporte selectivo de cationes. La dirección del transporte sigue un gradiente electroquímico (Ver punto 3.1.6), de forma que tanto el flujo hacia el exterior como hacia el interior pueden ser efectuados por transportadores.

### 3.1.4. Absorción y metabolismo de iones

HOAGLAND y sus colaboradores llevaron a cabo experimentos de gran significancia para toda la investigación posterior sobre la absorción de iones por las plantas (HOAGLAND, 1948). Al experimentar con el alga de agua dulce *Nitella* y el alga de agua salada *Valonia*, encontraron que las concentraciones de iones en las vacuolas de estas dos algas, no se correspondían con las concentraciones existentes en sus ambientes nutricionales (Figura 3.7).

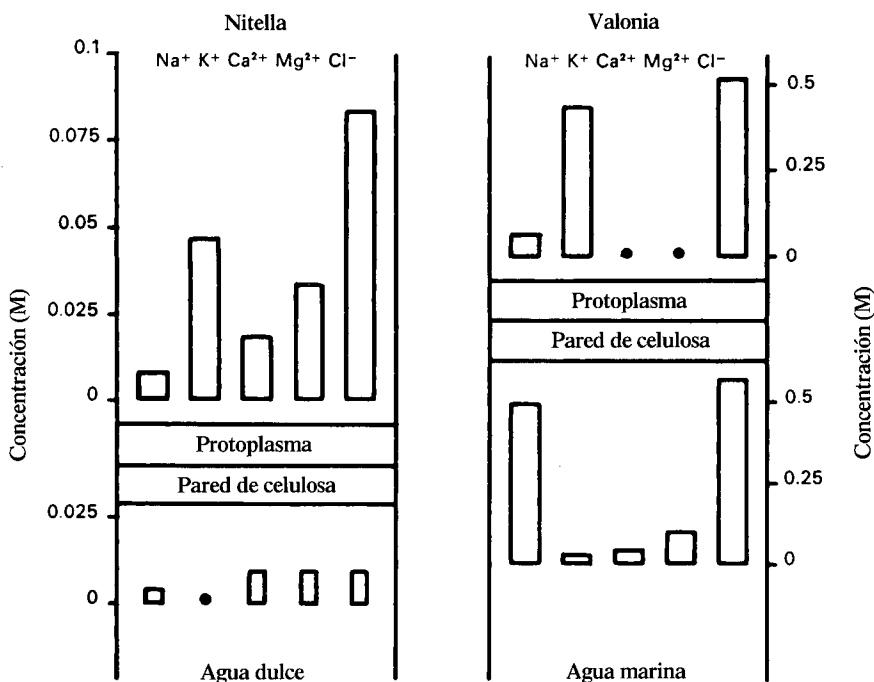
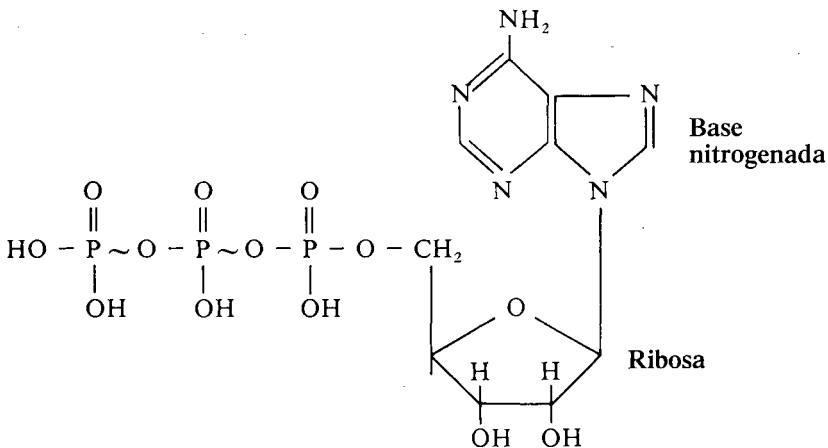


Fig. 3.7. Concentración de iones en la vacuola de *Nitella* y *Valonia* en relación a la concentración de iones en el medio externo (HOAGLAND, 1948).

En la vacuola de *Nitella* varias especies catiónicas, y en particular K<sup>+</sup> y Cl<sup>-</sup>, estaban en concentraciones considerablemente altas. La misma situación se daba para *Valonia* con la excepción de para el Na<sup>+</sup>, de mayor concentración en el agua de mar que en la vacuola. De estos hallazgos se extrajeron las siguientes e importantes conclusiones:

1. Las plantas son capaces de absorber iones selectivamente. Así el  $K^+$ , que en el agua circundante es el catión que aparece en la concentración más baja, es el que se acumula en mayor grado, con diferencia, 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 más alta. Estos resultados apoyan la idea de que las células vegetales pueden absorber ciertas cantidades de cationes del medio y transportarlas a su interior, mientras que otras especies iónicas son excluidas de alguna 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. Otro punto importante a considerar a partir de estos resultados es el hecho de que el proceso de absorción en sí mismo requiere energía. Ésta se genera mediante el metabolismo celular.

En los organismos aeróbicos la respiración está directamente relacionada con la absorción de iones. La figura 3.8, que procede 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 con el contenido de carbohidratos de la raíz, ya que los carbohidratos actúan como fuente de energía para la absorción de iones durante la respiración. También hay que señalar que la tensión de  $O_2$  a la que se da la absorción máxima de fosfato es bastante baja (2-3%).



ATP  $\rightarrow$  ADP +  $P_i$  + 32 kJ  
 ADP = Adenosina difosfato  
 $P_i$  = fosfato inorgánico

La función fisiológica más importante de la respiración es la síntesis del adenosin trifosfato (ATP) del adenosin difosfato (ADP) y del fosfato inorgánico. Todos los procesos bioquímicos que necesitan energía, incluyendo la síntesis de moléculas y la absorción y el transporte de algunas especies iónicas, dependen del suministro de ATP o de otros compuestos análogos. El ATP está formado por adenina (base nitrogenada), ribosa (pentosa) y tres grupos fosfato.

Los grupos fosfato están unidos unos a otros por enlaces ricos en energía indicados por el símbolo (~). Este es un enlace de alta energía que al hidrolizarse libera cerca de 32 kJ por mol de ATP. El ATP no sólo es sintetizado durante la respiración (fosforilación oxidativa), sino también en la glucólisis (fosforilación anaeróbica) y en la fotosíntesis (ver punto 3.2.3.).

Como se señaló anteriormente, el ATP parece ser la fuente de energía en el proceso de absorción de iones. Así, cuando se impide la formación de ATP mediante inhibidores o desacoplantes del tipo CO, CN<sup>-</sup>, 2-4 dinitrofenol (DNP), o arseniato, se inhibe la absorción de iones. En las raíces, la respiración es la fuente principal de ATP, pero en los tejidos verdes de las plantas la fotofosforilación (ver punto 3.2.3) también suministra ATP para el mecanismo de absorción de iones. Esta es la razón por la que la luz puede aumentar directamente la absorción de iones en tejidos fotosintéticamente activos, como demostraron varios autores (JESCHKE, 1967; NOBEL, 1970). Ahora se acepta generalmente que la absorción de iones está asociada con la actividad de la ATPasa. La ATPasa es una enzima unida a la membrana que hidroliza el ATP en ADP y P inorgánico, liberando así energía para el proceso de absorción.

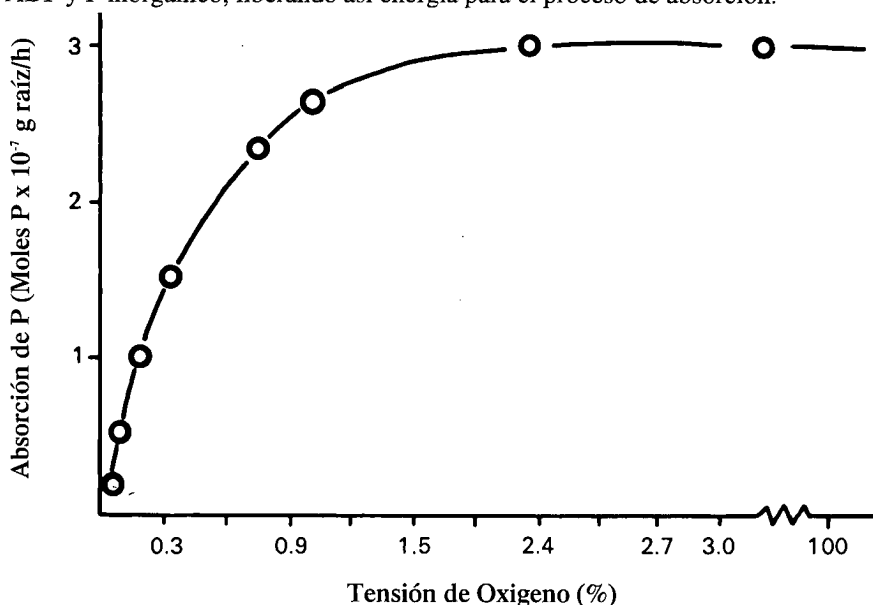


Fig. 3.8. Tasa de absorción de fosfato en raíces de cebada cortadas en función de la tensión de O<sub>2</sub> (HOPKINS, 1956).

El principio de este mecanismo se analizará mas adelante. Hoy en día hay dos corrientes principales de pensamiento en relación a la absorción metabólicamente activa, que no son completamente independientes. Una enfoca la absorción en términos de transporte mediante un transportador y es conocida como teoría del transportador. La otra destaca la importancia de las bombas de iones a través de la membrana. Seguidamente se estudian ambas con más detenimiento.

### 3.1.5. Bombas de iones y ATPasa

Se ha propuesto un mecanismo de bombeo de iones para explicar aquel transporte de iones a través de membranas animales que depende de la energía. Las células animales frecuentemente contienen concentraciones relativamente altas de  $K^+$  y de  $Cl^-$ , mientras que la solución externa es rica en  $Na^+$ . Un ejemplo típico de esta clase de distribución de iones se da en la sangre. Los eritrocitos contienen niveles altos de  $K^+$  y bajas concentraciones de  $Na^+$ , mientras que en el plasma ocurre a la inversa. Esta distribución asimétrica del  $Na^+$  y del  $K^+$  ha sido atribuida a la actividad de la enzima ATPasa. Las ATPasas constituyen un grupo de enzimas capaces de dividir el ATP en ADP y fosfato inorgánico. En las células animales se cree que el bombeo de iones se debe a una proteína unida a la membrana y que consiste en un ATPasa y una glicoproteína. Se supone que la hidrólisis de este ATP resulta en un cambio de la conformación de la proteína, lo que provoca el transporte de cationes a través de la membrana.

Las ATPasas de las membranas plasmáticas de las plantas, hongos y bacterias son estimuladas por la fusicocina, un glucósi-diterpeno producido por el hongo *Fusicoccum amygdali* Del. (MARRE, 1979). Se supone que la fusicocina activa la ATPasa al inducir un cambio conformacional de la enzima. La ATPasa de membrana tiene un pH óptimo de 6, y es estimulada por el  $K^+$  (BRISKIN y POOLE, 1984) e inhibida por el vanadato (GALLAGHER y LEONARD, 1982). Ahora se acepta generalmente que en las células vegetales la ATPasa unida a la membrana plasmática es la responsable de la carga negativa de la célula. Esta carga negativa es una característica universal de todas las células vegetales y puede compararse con el ATP en lo que este compuesto representa como fuente universal de energía (MITCHELL, 1978). Un esquema hipotético que muestra el posible mecanismo de la ATPasa queda representado en la figura 3.9.

La enzima induce un gradiente de pH a través de la membrana al bombear iones  $H^+$  hacia el exterior de la célula. Debido a este proceso la célula se vuelve más negativa y más alcalina en relación con el medio externo. El potencial así creado consta de un componente químico y otro eléctrico, y puede ser descrito por la siguiente ecuación (POOLE, 1978).

$$pmf = \Delta pH + \Delta \psi$$

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

$\Delta pH$  = diferencia en la concentración de  $H^+$  entre ambos lados de la membrana.

$\Delta\psi$  = diferencia de potencial eléctrico a través de la membrana.

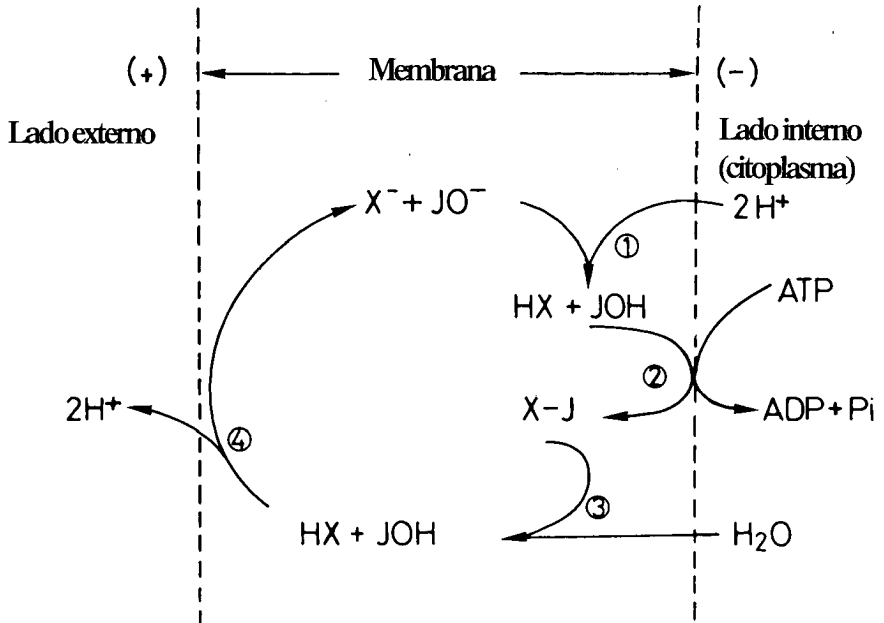


Fig. 3.9. Esquema hipotético del bombeo de iones  $H^+$  -por cada ATP se bombean 2  $H^+$  hacia fuera de la célula .

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 se estudiará con más detalle más adelante. La energía requerida proviene del ATP, y se ha demostrado que el potencial de la bomba de  $H^+$  (protones) depende directamente 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 contrario al de producción de ATP en la membrana de los tilacoides de los cloroplastos o en las membranas internas de las mitocondrias (ver punto 3.2.3). El principio de bombeo de protones, como se demuestra en el esquema hipotético de la figura 3.9, está muy relacionado con el proceso quimiostático de fosforilación propuesto por MITCHELL (1966). La etapa 1 muestra la reacción de las moléculas móviles  $X^-$  y  $JO^-$  de la membrana con  $2H^+$  del citoplasma. El producto resultante  $HX$  y  $JOH$  induce la hidrólisis de ATP (reacción 2) por la formación de un complejo  $X-J$ . El complejo se hidroliza (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 recuperados y el ciclo puede comenzar de nuevo. El resultado neto de esta secuencia de reacciones es la transferencia de  $2H^+$  a través de la membrana, asociada a la hidrólisis de una

molécula de ATP. Por este proceso el potencial electroquímico aumenta a través de la membrana presentando el lado interior una carga más negativa que la parte exterior. Los cationes en el lado externo de la membrana son así atraídos al interior de la célula y esta entrada de cationes dentro del citoplasma despolariza el potencial de membrana. Esta clase de absorción de cationes depende mucho de la permeabilidad de membrana, que a su vez difiere para las distintas especies catiónicas. Teniendo en mente la posibilidad de que ionóforas como la valionomicina puedan permitir una difusión selectiva de especies catiónicas (ver punto 3.1.3), el sistema ATPasa operando en asociación con las ionóforas puede inducir una absorción selectiva de cationes. La difusión selectiva de este tipo también se conoce como difusión facilitada. Los resultados experimentales de RATNER y JACOBY (1976) concuerda con la idea de que la elevada velocidad de absorción de  $K^+$  por las células vegetales puede explicarse en términos de una difusión facilitada de  $K^+$  impulsada por la ATPasa. Dicho mecanismo de adsorción es un proceso 'cuesta abajo'. También hay pruebas de que el  $K^+$  se absorbe en un proceso "cuesta arriba" que se discutirá en otra sección.

La absorción de aniones no puede explicarse por un proceso "cuesta abajo" ya que en este caso las cargas negativas deben moverse hacia el interior de la célula, que está negativamente cargada. Se supone, sin embargo, que los aniones del medio externo pueden absorberse en intercambio con  $OH^-$  ó  $HCO_3^-$ . HODGES (1973) propuso un modelo hipotético para tener en cuenta tanto la absorción de cationes como la de aniones de las células vegetales. El modelo, en la figura 3.10, muestra una ATPasa y un transportador de aniones.

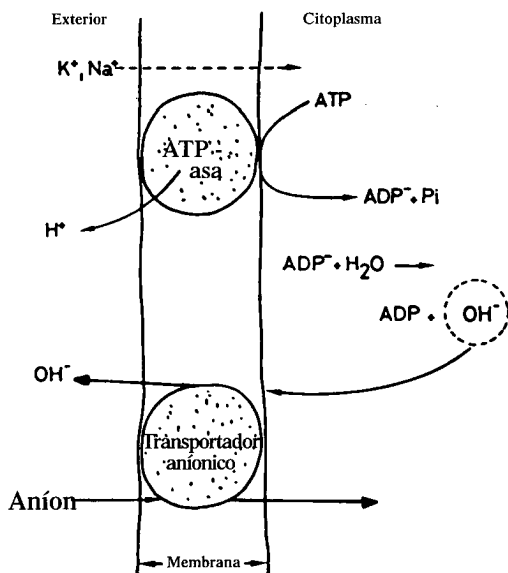


Fig. 3.10. Modelo de una bomba de cationes conducida por una ATPasa acoplada con un transportador de aniones (modificado por HODGES, 1973).



La ATPasa hace el citoplasma más alcalino, y el  $\text{OH}^-$  citoplásmico es el que impulsa el transportador de aniones. De este modo los iones hidroxilo son excretados y los aniones, por ejemplo  $\text{SO}_4^-$ , son absorbidos por la célula. No está todavía completamente claro si la ATPasa está implicada directamente en una absorción activa de aniones (POOLE, 1978).

THIBAUD y GRIGNON (1981), experimentando con raíces de maíz, encontraron que la absorción de aniones  $\text{NO}_3^-$  fue cerca de dos veces mayor que la liberación de  $\text{OH}^-$ . Además de la fusicocina, conocida como estimulante de la ATPasa (MARRE, 1979), los autores concluyeron que la absorción de  $\text{NO}_3^-$  estaría directamente asociada con la actividad de la ATPasa. La absorción de  $\text{NO}_3^-$  estaría entonces relacionada a un sistema inducible, dado que cuando las plantas no han tenido un contacto previo con el  $\text{NO}_3^-$ , requieren un cierto periodo de espera para que comience la absorción de este anión (THIBAUD y GRIGNON, 1981). Se sugiere que este periodo de espera se requiere para la síntesis de proteínas de membrana implicadas en el proceso de absorción de  $\text{NO}_3^-$ .

Actualmente hay un interés creciente en la posibilidad de que los aniones puedan atravesar la membrana plasmática en forma de complejos protonados, que podrían formarse a partir del  $\text{H}^+$  que surge de la ATPasa. Estos complejos con carga positiva pueden seguir un gradiente de potencial eléctrico hacia el interior del citoplasma. Esto podría, por supuesto, representar un efecto directo de la ATPasa sobre la absorción de aniones. La evidencia de tal cotransporte  $\text{H}^+$ /aniones fue sugerida por ULLRICH-EBERIUS *et al.* (1981) que observaron la despolarización de membrana cuando *Lemna gibba* absorbía fosfato.

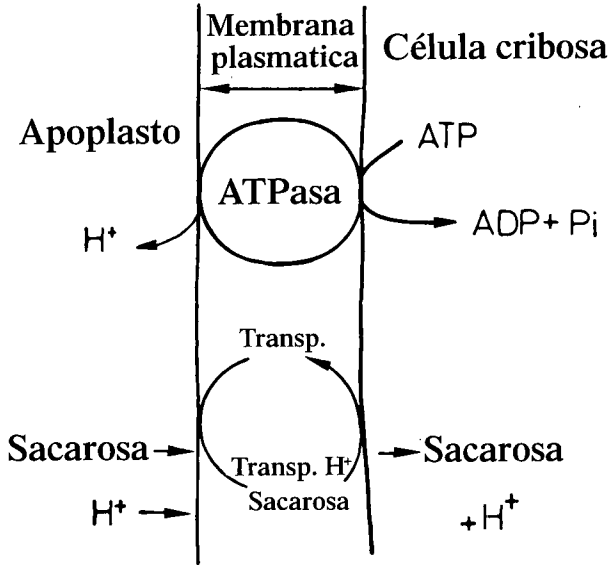


Fig. 3.11. Esquema de un cotransporte de protón-sacarosa conducido por la ATPasa.

La importancia universal de la ATPasa para el transporte de membrana es también evidente por el hecho de que las ATPasas son responsables del transporte de membrana de azúcares y aminoácidos. El mecanismo de este proceso fue propuesto por GIAQUINTA (1977) y se muestra en la figura 3.11 para el floema cargado con sacarosa. La bomba de  $H^+$  (ATPasa) produce un medio ácido en el apoplasto que permite la protonación de un hipotético transportador de sacarosa, que, en su forma protonada, la transporta a través del plasmalema hacia el interior de la célula. Los resultados de KOMOR y TANNER (1974) con *Chlorella* indican que la afinidad del transportador de azúcar por el azúcar aumenta cerca de 100 veces por la protonación. El esquema hipotético mostrado en la figura 3.11 se apoya en la evidencia experimental de GIAQUINTA (1979), que encontró que la toxina del hongo fusococina estimulaba la bomba de  $H^+$ , así como la acumulación activa de sacarosa 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 el interior de la célula por un transportador impulsado por una ATPasa. Este transportador de aminoácidos, sin embargo, difiere del transportador de sacarosa. La importancia general de la ATPasa de membrana para el transporte a través de la membrana queda resaltada por la abundancia de ATPasa en las fracciones membranosas de las células vegetales, tal como fue indicado 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 transporte pasivo

Los iones en solución están sujetos a dos fuerzas físicas principales: una proviene del gradiente de potencial químico y otra del gradiente de potencial eléctrico (DAINTY, 1962). Los iones se mueven a favor del gradiente de potencial p.ej. de una concentración más alta a una más baja. Para que los iones se muevan por causa de un gradiente eléctrico los cationes deben ser atraídos a un potencial eléctrico negativo, mientras que los aniones deben serlo a uno positivo. Como se mostró anteriormente, las células vivas están cargadas negativamente en comparación con el medio externo. Por esta razón, el paso de iones a través del plasmalema o del tonoplasto debe considerarse en relación al gradiente de potencial eléctrico que prevalece, así como al gradiente de concentración entre la "solución externa" (medio) y la "solución interna" (citoplasma). La "difusión facilitada de cationes" como se discutió anteriormente es un ejemplo típico en el que 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 mediante la ecuación de Nernst. 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 Nernst. Esta puede describirse como sigue:

$$\psi_i - \psi_o = E = \frac{RT}{z \cdot F} \ln \frac{[K_o^+]}{[K_i^+]} = \frac{RT}{z \cdot F} \ln \frac{[Cl_i^-]}{[Cl_o^-]}$$

$\psi_i$  = carga eléctrica del medio interno e.j. citoplasma

$\psi_o$  = carga eléctrica del medio externo e.j. solución de nutrientes

R = constante universal de los gases perfectos

T = temperatura absoluta

F = constante de Faraday

z = valencia de los iones

Los subíndices i y o designan la solución interna y externa respectivamente. Los valores entre [ ] indican la concentración, mas específicamente las actividades, de los iones en cuestión. De esta ecuación se deduce que cuando  $E < 0$  (la célula está negativamente cargada) y el término  $\ln[K_o^+]/[K_i^+]$  debe ser  $< 1$ . Esto significa que en condiciones de equilibrio se da una acumulación de  $K^+$  en la solución interna. También sigue que el término  $\ln[Cl_i^-]/[Cl_o^-]$  debe ser  $< 1$ . Esto implica que en condiciones de equilibrio la concentración de  $Cl^-$  en el medio externo es más alta que en la solución interna. Así aparece que la concentración de cationes en el citoplasma puede ser varias veces más alta que en la solución externa sin requerir un transporte "cuesta arriba", de los cationes, es decir en contra de un gradiente electroquímico. Si por ejemplo la concentración de  $K^+$  en la solución interna es 10 veces más alta que la solución externa el término  $\ln [K_o^+]/[K_i^+]$  = -1. La diferencia correspondiente de potencial eléctrico es -58 mV (DAINTY, 1962), que para las células vivas es más bien pequeña. Este ejemplo muestra que tanto el  $K^+$  como otras especies catiónicas, pueden acumularse considerablemente en las células solamente por fuerzas físicas. Únicamente, cuando la concentración es más 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 sólo 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 ha entrado de forma activa o pasiva en 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 último puede realizarse con un microelectrodo. Al sustituir las concentraciones de los iones en la ecuación de Nernst, puede calcularse la diferencia de potencial eléctrico ( $E_{cal}$ ). Si  $E_m$  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 impulsora 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 lo es de un transporte pasivo. Debe recordarse que la prueba de si una especie iónica ha sido transportada activa o pasivamente solamente es válida si se han mantenido las condiciones de equilibrio en el sistema. Esto es a menudo difícil de conseguir cuando se estudian plantas enteras, ya que las partes aéreas suponen un importante sumidero 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 que el  $Na^+$  estuviera en equilibrio, una diferencia de potencial de -67 mV era suficiente. Como la diferencia de potencial eléctrico (-138 mV) era mayor, 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 absorbido 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 de que las células vivas estén siempre negativamente cargadas implica que los aniones están más sujetos a intercambios activos que los cationes. Siempre que la concentración de aniones en la célula sea superior a la del medio externo tiene que haberse dado una absorción activa. Los principales aniones  $NO_3^-$ ,  $Cl^-$ ,  $SO_4^{2-}$  y  $H_2PO_4^-$  son así acumulados aparentemente en contra de los gradientes electroquímicos (HIGINBOTHAM, 1973). La figura 3.12 muestra los valores medidos de  $Cl^-$  absorbido por ápices radiculares de frijol mungo (*Phaseolus aureus*) comparados con los calculados a partir de las condiciones de equilibrio de Nernst (GERSON y POOLE, 1972). Como las concentraciones

medidas de  $\text{Cl}^-$  eran varias veces más altas que los valores calculados, se concluía que el  $\text{Cl}^-$  debía haber sido absorbido activamente.

Para los cationes la situación es bastante diferente. Como las 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  $\text{Na}^+$ ,  $\text{Ca}^{2+}$ , y  $\text{Mg}^{2+}$  en células vegetales no exceden los niveles de equilibrio físico, lo que demuestra que estos iones son absorbidos pasivamente. Sólo en el caso del  $\text{K}^+$  se han obtenido datos experimentales que indicarían una absorción activa. Los resultados mostrados en la tabla 3.2 aportan evidencia de esto. Otra demostración de transporte activo de  $\text{K}^+$  fue proporcionada por DAVIS y HIGINBOTHAM (1976) que probaron que el  $\text{K}^+$  fue transportado en contra de un gradiente electroquímico desde las células del parénquima hacia el interior de los tubos xilemáticos de raíces de maíz. Datos experimentales de LIN y HANSON (1976) también aportaron pruebas de que el  $\text{K}^+$  fue absorbido activamente por las raíces de maíz.

Basándose en resultados experimentales, CHEESEMAN y HANSON (1979) sugieren que a concentraciones bajas de  $\text{K}^+$  (<0.5 mM), el  $\text{K}^+$  se transporta activamente en la célula por la ATPasa, mientras que a concentraciones más altas, la absorción de  $\text{K}^+$  es pasiva. La absorción pasiva es inducida por un electropotencial creado por el bombeo de  $\text{H}^+$  que se asocia a la ATPasa de membrana. Según CHEESEMAN y HANSON (1979), el mecanismo de absorción activa de  $\text{K}^+$  se suprime a concentraciones elevadas de  $\text{K}^+$ . Observaciones similares fueron efectuadas por 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.

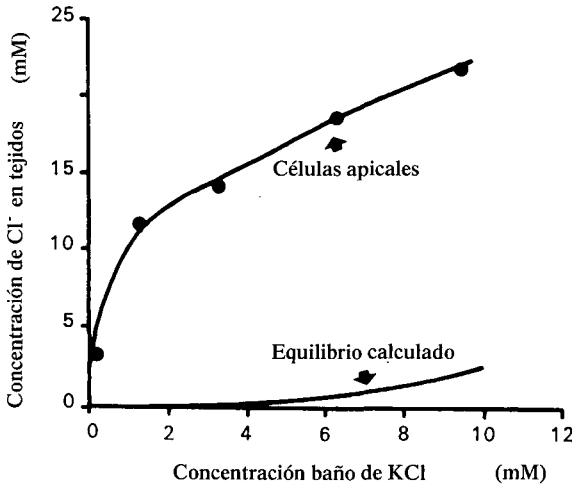


Fig. 3.12. Concentración de cloruros en los ápices radiculares de frijol mungo comparada con concentraciones máximas que podrían deberse al equilibrio calculado de difusión (GERSON y POOLE, 1972).

### 3.1.7. Permeabilidad de membrana

El movimiento pasivo de los iones a través de las membranas depende del gradiente electroquímico que prevalece a través de éstas y puede darse en cualquier dirección. Las membranas permiten así un flujo de entrada y un flujo de salida de iones. La velocidad de estos flujos depende de la permeabilidad de membrana. Ésta se define como la cantidad de iones que pueden transportarse a través de la superficie de membrana por unidad de tiempo. Es sabido que las membranas difieren en su permeabilidad a los iones inorgánicos. En las mitocondrias, por ejemplo, la membrana externa es altamente permeable mientras que la membrana interna presenta una barrera considerable a los iones inorgánicos. CRAM (1973) señaló, que para el  $\text{Cl}^-$  el plasmalema de raíces de maíz es mucho más 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 de los carbohidratos y en el metabolismo energético.

Los factores exógenos también pueden afectar a la permeabilidad de la membrana. La permeabilidad de las membranas a los compuestos hidrofílicos depende así de manera considerable de la concentración de  $\text{H}^+$  y  $\text{Ca}^{2+}$  en el medio circundante. JACOBSON *et al.* (1950) encontraron al experimentar con raíces jóvenes de cebada, que a valores de pH de 4.5 se daban pérdidas de  $\text{K}^+$ . Resultados similares han sido publicados por otros investigadores, y llevan a la conclusión que el  $\text{H}^+$  incrementa la permeabilidad de membrana. El efecto del  $\text{H}^+$  es contrarrestado por el  $\text{Ca}^{2+}$  (MARSCHNER *et al.*, 1966), que es más efectivo a valores bajos que medios de pH. Muchos investigadores demostraron que el  $\text{Ca}^{2+}$  se requiere para mantener la integridad de la membrana (CALDWELL y HAUG, 1982). Esto se produce por el Ca unido a membranas biológicas como ocurre cuando hace de puente entre los grupos fosfato en los lípidos de membrana (ver figura 3.2), o cuando neutraliza los puntos aniónicos de las proteínas de membrana. La interacción del  $\text{Ca}^{2+}$  y el  $\text{H}^+$  es un ejemplo clásico de antagonismo de iones, donde dos especies iónicas pueden actuar de forma directamente opuesta. Si el  $\text{Ca}^{2+}$  de la membrana se elimina por intercambio con el  $\text{H}^+$  (MENGEL y HELAL, 1967) o usando quelatos (VAN STEVENINCK, 1965) la permeabilidad de la membrana aumenta considerablemente, dándose la pérdida de iones y compuestos de bajo peso molecular.

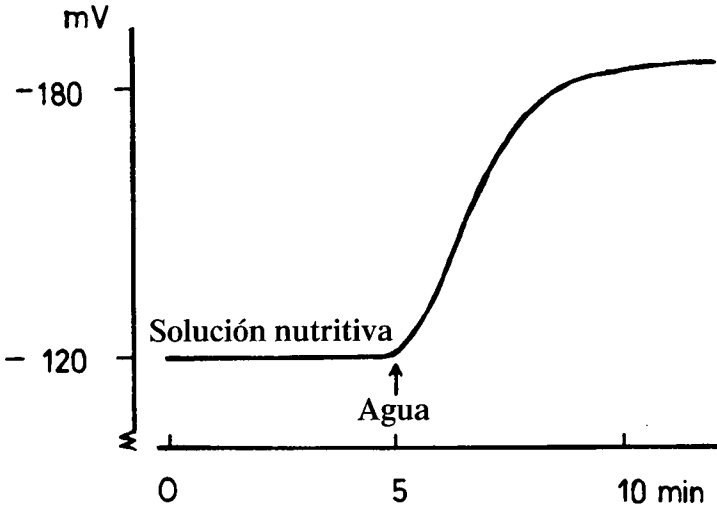
En este contexto debería considerarse otro fenómeno conocido como efecto Viets. En experimentos con raíces de cebada cortadas VIETS (1944) encontró que la presencia de  $\text{Ca}^{2+}$  en el medio externo estimulaba la absorción de  $\text{K}^+$  y también de bromuro. Otros cationes multivalentes como  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{Sr}^{2+}$ ,  $\text{Ba}^{2+}$  e incluso  $\text{Al}^{3+}$  tenían efectos similares pero menos pronunciados. Resultaba interesante, sin embargo, que el  $\text{Ca}^{2+}$  de las raíces no influyó en la absorción de  $\text{K}^+$ . La presencia de  $\text{Ca}^{2+}$  o de otros cationes mencionados arriba era necesaria en la solución externa. Estas observaciones sugieren que la influencia del  $\text{Ca}^{2+}$  en el límite exterior entre la solución nutritiva y el plasmalema era la responsable del efecto

Viets y no el metabolismo de la célula. Según investigaciones de MENGEL y HELAL (1967), el  $\text{Ca}^{2+}$  afecta al flujo de salida y no al de entrada del  $\text{K}^+$  y fosfato. La deficiencia de  $\text{Ca}^{2+}$  en la solución externa o en los límites de la célula originaba mayores tasas de flujo de salida. Siendo la absorción neta la resultante entre la diferencia del flujo de entrada y de salida, una concentración suficientemente alta de  $\text{Ca}^{2+}$  en el medio externo no solamente disminuye las tasas de flujo de salida sino que simultáneamente aumenta la absorción neta de iones. La interpretación del efecto Viets en este caso es que el  $\text{Ca}^{2+}$  disminuye la permeabilidad de membrana y favorece la retención de iones. Este punto de vista concuerda con interpretaciones más recientes de HANSON (1984) sobre el efecto del  $\text{Ca}^{2+}$  en las membranas. Este investigador sugirió que cuando el  $\text{Ca}^{2+}$  forma complejos con ligandos de superficie de membrana, "tensa" las membranas haciéndolas más hidrofóbicas, cerrando los canales acuosos y restringiendo el flujo pasivo de entrada de los cationes. Se favorece así la absorción de cationes que se unen a los transportadores al sustituir a los ligandos de O para el agua de hidratación, como es el caso del  $\text{K}^+$ . La absorción de aniones también se promueve principalmente a causa de que la carga negativa repulsiva en la membrana plasmática queda escudada por el  $\text{Ca}^{2+}$ . La concentración de  $\text{Ca}^{2+}$  en una solución nutritiva necesaria para una permeabilidad normal, adecuada de la membrana celular, es más bien baja (cerca de  $10^{-4}$  M). Este nivel está considerablemente por debajo de los niveles de  $\text{Ca}^{2+}$  encontrados normalmente en la solución de suelo (ver punto 2.3.4). El efecto Viets no juega por lo tanto un papel principal en la mayoría de los suelos siempre y cuando el pH de éstos no sea demasiado bajo. Eso hace improbable que una falta de  $\text{Ca}^{2+}$  en la solución de suelo pueda ser responsable de pérdidas de nutrientes en las raíces de las plantas.

El plasmalema es particularmente permeable al  $\text{K}^+$  probablemente a causa del alto contenido en ionóforas que se unen al  $\text{K}^+$ . Por esta razón el alto nivel de  $\text{K}^+$  de la célula depende de sus cargas negativas, que provienen del bombeo continuo de  $\text{H}^+$  desde la célula. El potencial de membrana (carga negativa de la célula) depende directamente del ATP suministrado por la célula (BENTRUP, 1980), requiriéndose cerca de 20% del consumo total de energía de una célula para la actividad de la ATPasa (SPANSWICK, 1981). La inhibición de la respiración reprime la síntesis del ATP, que a su vez es responsable de la despolarización de la membrana plasmática. Eso significa que disminuye la capacidad de retención de cationes de las células. Esta es la razón por la cual las raíces de las plantas liberan rápidamente altas cantidades de  $\text{K}^+$  cuando están sujetas a condiciones anaeróbicas (MARSCHNER *et al.*, 1966; MENGEL y PFLÜGER, 1972).

También se comprueba la alta permeabilidad de las membranas plasmáticas de las plantas al  $\text{K}^+$  a partir del cambio del potencial de membrana inducido por un cambio de la concentración de  $\text{K}^+$  en la solución externa. Este efecto se muestra en la figura 3.13 de un trabajo de MENGEL y SCHUBERT (1985). El reemplazo del  $\text{K}^+$  contenido en la solución nutritiva por  $\text{H}_2\text{O}$  resulta en una inmediata polarización de la membrana (cambiando de -120 a -180 mV). Este

efecto se explica por el cambio en la concentración de  $K^+$ . Tan pronto como se elimina 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 (ATPasa) y otra de la difusión.



**Fig. 3.13.** Efecto de la sustitución de la solución externa por agua en el potencial de membrana (MENGEL y SCHUBERT, 1985).

### 3.1.8. Competencia, antagonismo y sinergismo entre iones

La absorción de cationes es más o menos un proceso no específico, que depende principalmente de las especies catiónicas en el medio nutritivo y en algunos casos también de la permeabilidad específica de la membrana a una especie catiónica en particular (difusión facilitada). Por estas razones puede darse una competencia inespecífica por las cargas negativas de la célula entre las especies catiónicas. Esto se hace evidente, a partir de la observación frecuentemente realizada, de que la suma total de cationes de una planta o tejido individual vegetal cambia muy poco, aún 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 disminuirse los niveles de otros cationes dentro de la planta. La tabla 3.3 muestra un ejemplo típico. Al aumentar el nivel de aplicación de Mg a la planta de girasol el resultado fue una disminución de los niveles de Na y de Ca, así como el correspondiente aumento de Mg, manteniéndose así una suma aproximadamente constante del total de cationes en



todos los tratamientos. En los resultados de estos experimentos, el contenido de K no disminuyó por las aplicaciones de Mg, aunque lo contrario se ha observado frecuentemente en otros trabajos. El mismo tipo de resultado se da cuando se aumenta el suministro de un nutriente catiónico primario. La regla general es, por lo tanto, que al aumentar el suministro de un catión se reduce la concentración de otros cationes. Esta relación se llama antagonismo catiónico, aunque no se usa en el sentido clásico del término, que implica que los efectos de dos especies de cationes son mutuamente opuestos.

**Tabla 3.3.** Efecto del aumento de la aplicación de Mg sobre otros cationes en plantas de girasol (SCHARRER y JUNG, 1955).

	K	Na	Ca me/100 g MS	Mg	Suma
Mg <sub>1</sub>	49	4	42	49	144
Mg <sub>2</sub>	57	3	31	61	152
Mg <sub>3</sub>	57	2	23	68	150

Como se mencionó antes, la célula produce equivalentes aniónicos que atraen y retienen a los cationes inespecíficamente. Esta atracción puede compararse con una carrera entre las especies catiónicas individuales para ser absorbidas. La especie más rápidamente absorbida neutralizará los equivalentes aniónicos primero, reduciendo así la carga electrostática para los demás cationes. La velocidad de absorción depende de la concentración de los cationes individuales en la solución nutritiva y también del mecanismo de absorción. El potasio, que es rápidamente absorbido por las células, ya sea activamente o por difusión facilitada, compite fuertemente con la absorción de otros cationes. En ausencia de K<sup>+</sup> 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<sup>+</sup> fue eliminado de la solución nutritiva durante 8 días del periodo 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<sup>+</sup> 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 vio significativamente afectado por la interrupción del suministro de K<sup>+</sup>, indicando que la deficiencia de equivalentes de K<sup>+</sup> fue más o menos compensada por los otros cationes. Estos cationes, sin embargo, no fueron capaces de sustituir las funciones fisiológicas del K<sup>+</sup>. Los datos de rendimientos de la tabla 3.4 muestran que la interrupción en el suministro de K<sup>+</sup>, durante el ahijado, resultó en una disminución significativa del rendimiento en grano.

En la absorción aniónica el antagonismo es menos común, aunque la absorción del  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{SO}_4^{2-}$  y  $\text{H}_2\text{PO}_4^-$  puede estimularse cuando la absorción de  $\text{NO}_3^-$  se deprime fuertemente (KIRKBY y KNIGHT, 1977). El antagonismo más común entre los iones es el que se da entre el  $\text{NO}_3^-$  y el  $\text{Cl}^-$ . Un suministro alto de  $\text{Cl}^-$  en el medio nutritivo disminuye la absorción de nitratos y viceversa. Estos efectos son particularmente marcados en las plantas que acumulan  $\text{NO}_3^-$  y  $\text{Cl}^-$  tal como las *Chenopodiáceas*. WEHRMANN y HÄHNDEL (1984) observaron que la absorción del  $\text{NO}_3^-$  en espinaca disminuyó en gran medida por efecto del  $\text{Cl}^-$ .

**Tabla 3.4.** Efecto de la interrupción en el suministro de  $\text{K}^+$  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.
	meq/100 g de m.s.			
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 en grano (g/maceta):	Control	108		
	Interr.	86***		

Las interacciones iónicas arriba descritas se han interpretado como un efecto de sustitución no específica y no como un proceso de competencia de transportadores. Esto no significa que no se den mecanismos competitivos de transporte en la absorción. Se acepta generalmente que especies iónicas muy relacionadas como el  $\text{K}^+$  y  $\text{Rb}^+$  ó el  $\text{Ca}^{2+}$  y  $\text{Sr}^{2+}$  compiten por el mismo lugar de transporte, y en algunos casos, hasta es similar su modelo de distribución dentro de las plantas (MENZEL y HEALD, 1955; MICHAEL, 1959). Otras parejas de iones similares son el  $\text{SO}_4^{2-}$  y el  $\text{SeO}_4^{2-}$  (LEGGETT y EPSTEIN, 1956), ó el fosfato y arseniato (MICHAEL y MARSCHNER, 1958). Estas interacciones proporcionan un fuerte argumento para la existencia de transportadores, o al menos lugares específicos de unión para que puedan competir los iones relacionados. Gracias al comportamiento similar del  $\text{K}^+$  y del  $\text{Rb}^+$  el isótopo radioactivo de este último ( $\text{Rb-86}$ ) se ha usado a menudo en experimentos marcados por radioisótopos ya que los isótopos del K no tienen una vida media tan larga. Ahora se sabe, sin embargo, que el comportamiento del  $\text{K}^+$  y  $\text{Rb}^+$  no es 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 de que las células vegetales 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 aniónicos es tan pequeño, que no puede medirse por métodos analíticos, sino mediante el potencial eléctrico de la célula. La suma total de equivalentes aniónicos en una célula o en un tejido es virtualmente igual a la suma total de cationes.

La velocidad de absorción de nutrientes difiere según los iones. Algunos iones como  $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{K}^+$  y  $\text{NH}_4^+$  y  $\text{Cl}^-$  son absorbidos rápidamente mientras que la absorción de otros como el  $\text{Ca}^{2+}$  y el  $\text{SO}_4^-$  es más lenta. Estas diferencias en las velocidades de absorción significan que las plantas extraen cationes y aniones del medio nutritivo en cantidades desiguales. Estos desequilibrios en la absorción de cationes y aniones son compensados por la planta mediante la acumulación o degradación de aniones ácidos orgánicos y, en particular, de malato. En el medio nutritivo el equilibrio iónico se mantiene mediante la acumulación del  $\text{H}^+$  o del  $\text{OH}^-$  ( $\text{HCO}_3^-$ ) (KIRKBY, 1969).

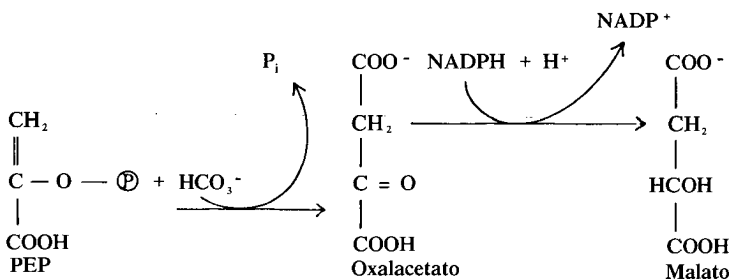
Los conceptos discutidos precedentemente quedan ilustrados por los datos muy interesantes y concluyentes de los experimentos de HIATT (1967) mostrados en la tabla 3.5. Raíces jóvenes de cebada fueron incubadas durante periodos relativamente cortos en soluciones de  $\text{K}_2\text{SO}_4$ ,  $\text{KCl}$  o  $\text{CaCl}_2$ .

**Tabla 3.5.** Relaciones entre absorción de cationes, absorción de aniones, cambios en los contenidos de aniones orgánicos, y asimilación de  $\text{CO}_2$  en raíces jóvenes de cebada (HIATT, 1967).

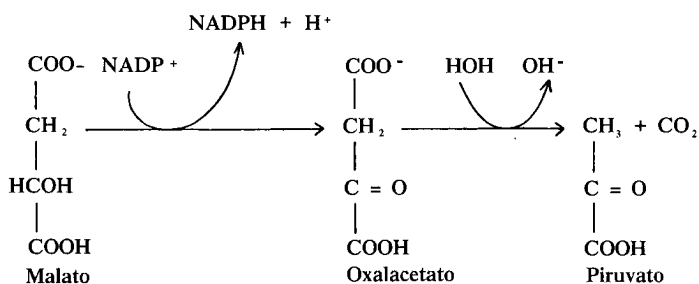
Nutrientes (1 me/l)	Absorción de cationes	Absorción de aniones	Cambio en los equiv. aniones organ.	Rel. As de $^{14}\text{C}$
	en $\mu\text{eq/g}$			
$\text{K}_2\text{SO}_4$	17	<1	+15.1	145
$\text{KCl}$	28	29	- 0.2	100
$\text{CaCl}_2$	<1	15	- 9.7	60

Las raíces tratadas con  $\text{K}_2\text{SO}_4$  absorbieron el  $\text{K}^+$  a una velocidad mucho más elevada que el  $\text{SO}_4^{2-}$ , de modo que la absorción de cationes excedió a la de aniones (excreción de  $\text{H}^+$  dentro de la solución nutritiva). El déficit de equivalentes aniónicos en las raíces fue compensado por el aumento en la acumulación de aniones orgánicos. Esta acumulación también se reflejó en una alta tasa de asimilación de  $\text{CO}_2$ , que indica un aumento de la síntesis de ácidos orgánicos. En el tratamiento con  $\text{CaCl}_2$  se dió la situación contraria. Aquí la absorción de  $\text{Cl}^-$  excedió en gran medida a la de  $\text{Ca}^{2+}$  (excreción de  $\text{HCO}_3^-$  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 velocidad de asimilación del  $\text{CO}_2$  y claramente también por una degradación más elevada de aniones orgánicos. En el tratamiento con  $\text{KCl}$ , la absorción de  $\text{K}^+$  y de  $\text{Cl}^-$  se dió 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  $\text{CO}_2$  no fue relativamente afectada.

Para entender las razones del papel del malato como anión compensador en el tejido vegetal es necesario conocer 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 normalmente algo más alto que en la vacuola (SMITH y RAVEN, 1976). Hay pruebas de la presencia de compartimientos separados para el malato en las mitocondrias, citoplasma y en las vacuolas metabólicas. La mayor parte del malato parece acumularse en la vacuola asociado con cationes inorgánicos, siendo así que los procesos metabólicos están en gran medida asociados al citoplasma (OSMOND, 1976). La síntesis y degradación del malato tiene lugar en el citoplasma y parece estar controlada por los cambios de pH celular como se mostrará más adelante (DAVIES, 1973). Un incremento de pH activa la PEP-carboxilasa la cual sintetiza oxalacetato a partir del PEP al consumir  $\text{HCO}_3^-$  o  $\text{CO}_2 + \text{OH}^-$ . El oxalacetato puede así reducirse a malato y acumularse. Por el contrario un pH bajo favorece el proceso inverso llamado descarboxilación oxidativa del malato al activar la enzima málica. Este "pH stat", como DAVIES lo denominó, constituye un mecanismo de "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  $\text{OH}^-$  por las células mediante la producción de malato (ver SMITH y RAVEN, 1979). Las reacciones se muestran abajo, apareciendo el oxalacetato como un posible intermediario efímero en la descarboxilación oxidativa del malato.



Carboxilación de PEP a pH alto



Descarboxilación oxidativa del malato a pH bajo

La dependencia de la acumulación de malato del pH celular explica los resultados de HIATT (1967) mostrados en la tabla 3.5. En el caso del  $K_2SO_4$  la absorción más rápida del  $K^+$  que del  $SO_4^{2-}$  induce el intercambio del  $H^+$  en las raíces. Así aumenta el pH en el tejido radicular, acumulándose el malato. En ese sentido, cuando se aplica  $CaCl_2$  a las raíces, la absorción aniónica sobrepasa a la absorción catiónica. El  $HCO_3^-$  es entonces excretado por las raíces, el pH celular disminuye y la concentración de malato baja.

La forma y nivel de nutrición nitrogenada puede influir considerablemente en el equilibrio de aniones y cationes de las plantas (JUNGK, 1967; KURVITS y KIRBY, 1980). Las plantas alimentadas con nitrógeno nítrico generalmente absorben un exceso de aniones y el medio nutritivo en el que crecen se vuelve alcalino (KIRKBY y MENGEL, 1967). La asimilación de  $NO_3^-$  después de la absorción produce un efecto alcalinizante en la planta y, en consecuencia, una acumulación de iones orgánicos (ver punto 3.3.2). Algunas de las cargas debidas a 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 originada por la asimilación de  $NO_3^-$  puede explicar en gran medida la acumulación de aniones orgánicos en la planta (DIJKSHOORN *et al.*, 1968). Al aumentar el nivel de la nutrición nítrica se estimula la síntesis de aniones orgánicos y por lo tanto la acumulación de cationes. Esto queda demostrado en los datos de KIRKBY y KNIGHT (1967) para plantas de tomate que se muestran en la figura 3.14.

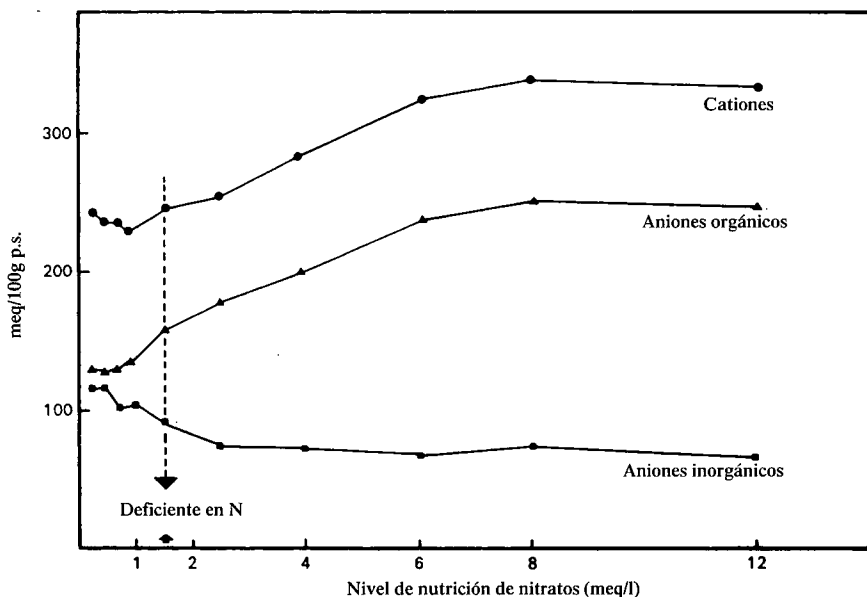


Fig. 3.14. Influencia del nivel de nitrato en la acumulación de cationes, aniones de ácidos orgánicos y aniones inorgánicos en plantas de tomate (KIRKBY y KNIGHT, 1977).

Aunque el nivel de cationes en la solución nutritiva se mantuvo constante, las concentraciones de cationes y de aniones orgánicos aumentaron dramáticamente como respuesta a la nutrición con  $\text{NO}_3^-$ . Al aumentar los niveles de nutrición de  $\text{NO}_3^-$  se estimuló la velocidad de absorción y traslocación hacia las partes superiores del  $\text{NO}_3^-$  y de los cationes que compensaban su carga. Tras la reducción del  $\text{NO}_3^-$  en la parte superior de la planta, los aniones orgánicos se acumulaban para equilibrar a los cationes cargados que originalmente acompañaban a los iones  $\text{NO}_3^-$ .

Los datos de BLEVINS *et al.* (1974) así como los de KIRKBY y KNIGHT (1977) son indicativos de que la absorción activa del nitrato induce una absorción (simporte) de cationes. La absorción de nitrato, sin embargo, puede también producirse mediante intercambio con el  $\text{OH}^-$  sin una absorción de cationes, tal como demostraron KIRKBY y ARMSTRONG (1980) en plantas de aceite de ricino (*Ricinus communis*). Este intercambio de  $\text{NO}_3^-/\text{OH}^-$  (antiporte) también aparece de forma preponderante en las gramíneas, donde la absorción de aniones es cerca del doble que la de cationes (KIRKBY, 1974).

De la discusión precedente queda claro que las plantas que se alimentan con nitrógeno nítrico contienen altos niveles de cationes y de aniones orgánicos. En contraste, las plantas suministradas con nitrógeno amoniacal a menudo contienen concentraciones más bajas de cationes inorgánicos (Ca, Mg, K) y ácidos orgánicos, mientras que los elementos absorbidos como aniones (S, P, Cl) están presentes en altas concentraciones (COÏC *et al.*, 1962). Esto queda ilustrado en la tabla 3.6, que muestra el equilibrio catión-anión en hojas de mostaza blanca que crecían con nitrógeno nítrico o nitrógeno amoniacal (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	$\text{NO}_3$	$\text{H}_2\text{PO}_4$	$\text{SO}_4$	Cl	Ac. org.	Total
	meq/100 g de m.s.					meq/100 g de m.s.					
$\text{NO}_3$	107	28	81	5	<b>221</b>	1	26	25	25	162	<b>239</b>
$\text{NH}_4$	72	22	40	7	<b>141</b>	1	25	25	31	54	<b>136</b>

El mecanismo de absorción del nitrógeno amoniacal no se conoce todavía completamente. Según datos experimentales de DEJAEGERE y NEIRINCKX (1978), y de MUNN y JACKSON (1978), el  $\text{NH}_4^+$  se absorbe por intercambio con el  $\text{H}^+$ . Este hallazgo es concordante con la conocida observación de que usando N amoniacal como fuente nitrogenada se da una acidificación del medio nutritivo (KIRKBY y MENGEL, 1967). Trabajos de investigación de HEBER *et al.* (1974) con cloroplastos, sin embargo, han llevado a la conclusión que es más bien el  $\text{NH}_3$  antes que el  $\text{NH}_4^+$  el que se transporta a través de la membrana externa de los cloroplastos. El  $\text{NH}_4^+$  puede desprotonarse en la membrana

plasmática dejando atrás un  $H^+$  por cada molécula de  $NH_3$  absorbida. Por supuesto, la desprotonización y el intercambio de  $H^+$ , podría también acidificar el medio radicular. Si el N amoniacal fuera absorbido principalmente como  $NH_3$  y no en su forma iónica, no se esperaría que participase en la competencia catiónica. Esta falta de competencia por el N amoniacal fue detectada por MENGEL *et al.* (1976), que observaron que la absorción de este nitrógeno por plantas jóvenes de arroz no se veía afectada competitivamente por la concentración de  $K^+$  en el medio nutritivo.

Por otro lado, SCHERER *et al.* (1984) encontraron que la absorción de  $NH_4^+$  por plantas de tabaco disminuyó en presencia de  $K^+$ . Dado que la  $K_m$  (ver sección siguiente) para la absorción de  $NH_4^+$  se duplicaba en presencia de  $K^+$  es probable la competencia por un transportador común. Como se mostró en la tabla 3.1 algunas ionóforas son altamente selectivas tanto para el  $NH_4^+$  como para el  $K^+$ , siendo así posible la competencia entre el  $NH_4^+$  y el  $K^+$ . Los resultados de VAN BEUSICHEM y NEETESON (1982) concuerdan con el punto de vista de que existe competencia entre el  $K^+$  y el  $NH_4^+$ . Estos autores encontraron que el maíz y la remolacha azucarera cuando crecen con urea como fuente nitrogenada absorben más  $K^+$  que cuando se suministra  $NH_4^+$ .

El equilibrio entre cationes y aniones es de particular importancia en el caso de las leguminosas, ya que dependen del N molecular fijado por las bacterias *Rhizobium*. En dichas condiciones la absorción catiónica excede por mucho a la absorción aniónica. El exceso de absorción catiónica se equilibra en el medio nutritivo mediante la secreción de  $H^+$  por las raíces, y en la planta por la acumulación de iones orgánicos (ISRAEL y JACKSON, 1978). En concordancia con estas observaciones, HAUTER y STEFFENS (1985) también observaron concentraciones similares de ácidos orgánicos en plantas de trébol rojo suministradas con  $N_2$  fijado simbióticamente ó con nitrógeno nítrico. Como podría esperarse, se observaron marcadas diferencias en los cambios de pH del medio nutritivo. Con la nutrición de  $NO_3^-$  el pH apenas disminuyó mientras que en las plantas noduladas el pH cayó considerablemente. Las leguminosas que fijan  $N_2$  molecular pueden disminuir significativamente el pH del suelo. NYATASANGA y PIERRE (1973) demostraron que para un cultivo de alfalfa que fijaba nitrógeno y producía 10 t/ha de materia seca, se requerían 600 kg/ha de  $CaCO_3$  para neutralizar la acidez del suelo resultante.

### 3.1.10. Relaciones entre la velocidad 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) asemejaron el proceso del transporte a través de una membrana mediado por un transportador, al de la catálisis enzimática 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 la enzima. Este proceso queda expresado gráficamente en la Figura 3.15 y matemáticamente como:

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

donde

$I$  = flujo de entrada (tasa de absorción)

$I_{\max}$  = flujo de entrada máximo (tasa máxima de absorción)

$K_m$  = constante de Michaelis-Menten ( medida de concentración)

$C$  = concentración del ion en solución sobre la superficie radicular.

cuando

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

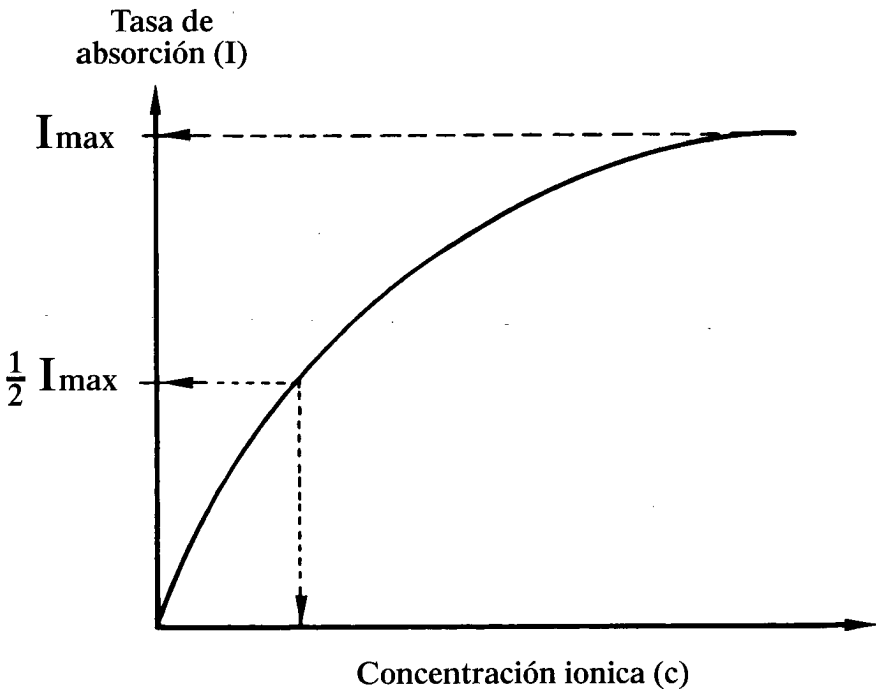


Fig. 3.15. Relación entre la concentración de iones y la velocidad de absorción.

BARBER (1979) ha usado una forma modificada de la ecuación anterior para describir la absorción de iones por raíces intactas de maíz. Tiene en cuenta que la absorción neta de una especie iónica es el resultado final del flujo de entrada y



del de salida. Cuando se deja que las plantas extraigan completamente un nutriente de la solución de modo que el flujo de entrada neto,  $I_n$  es igual a cero, existe una concentración mínima  $C_{\min}$  en la solución. A esta concentración el flujo de entrada y el de salida son iguales. Si el  $C_{\min}$  no es igual a cero pero  $I_n = 0$ , la ecuación anterior 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 su concentración en la solución, al medir la velocidad de agotamiento de dicho nutriente en la solución que alimenta las plantas (CLAASSEN y BARBER, 1976). Midiendo  $C_{\min}$  y usando la ecuación modificada también es posible determinar  $I_n$ , el flujo de entrada neto.

La concentración  $C_{\min}$  es baja ( $< 5 \mu\text{M}$ ) en general y depende de las condiciones metabólicas. El término  $I_{\max}$  no es una constante y como muestran CLAASSEN y BARBER (1976) para el  $\text{K}^+$ , depende mucho del estado de  $\text{K}^+$  en la planta. Cuanto más alto es el contenido de  $\text{K}^+$  en las plantas, más bajo es el valor de  $I_{\max}$ .

Algunas características de la absorción de  $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{H}_2\text{PO}_4^-$  y  $\text{K}^+$  se muestran en la tabla 3.7. Los datos de esta tabla probablemente estén relacionados con la absorción activa de iones. Los valores más bajos de  $\text{H}_2\text{PO}_4^-$  reflejan las necesidades más bajas de la planta para este ión, en relación al  $\text{NO}_3^-$  o al  $\text{K}^+$ . Además estos bajos valores también indican que debido a las concentraciones mucho más bajas de  $\text{H}_2\text{PO}_4^-$  en relación al  $\text{NO}_3^-$  ó al  $\text{K}^+$  que se encuentran normalmente en la solución de suelo (ver punto 2.3.4), se necesita una eficiencia más alta para la absorción de fosfatos para satisfacer las necesidades de las plantas.

**Tabla 3.7.** Características del flujo de entrada para raíces de maíz de 18 días creciendo en una solución nutritiva (BARBER, 1979).

Nutriente	$I_{\max}$ pMol, $\text{cm}^{-1}$ , $\text{s}^{-1}$	$K_m$ $\mu\text{M}$	$C_{\min}$ $\mu\text{M}$
$\text{NO}_3^-$	1.0	12	4
$\text{H}_2\text{PO}_4^-$	0.4	3	0.2
$\text{K}^+$	2.0	17	2

### 3.1.11. Avances en la absorción de iones

El sistema radicular intacto de una planta expone un área superficial muy grande al suelo (ver punto 2.3.6). Cuánta de esta superficie es capaz de absorber iones es una pregunta importante en nutrición vegetal, que sólo ha sido investigada recientemente. Evidentemente es de gran interés conocer qué partes de las raíces absorben y translocan nutrientes y cuáles son las diferencias de comportamiento entre los nutrientes a este respecto.

CLARKSON y sus colegas llevaron a cabo investigaciones sobre estos temas en Inglaterra. La técnica básica empleada por estos autores ha sido exponer una pequeña sección de la raíz de una planta intacta a un trazador radioactivo mientras que al resto de la raíz se le suministra la misma solución pero sin la fuente radioactiva. Esto se ha conseguido al pasar el trazador radioactivo a través de un tubo plástico con una incisión que contenía la sección radicular deseada. Mediante estos estudios fue posible investigar la absorción de una serie de nutrientes en diferentes cortes radiculares de una planta intacta. Varias observaciones interesantes han resultado de dichos experimentos, siendo los más importantes aquellos que relatan que los iones difieren considerablemente en su comportamiento individual. Experimentos con cebada y raíces de calabaza mostraron que el movimiento del  $\text{Ca}^{2+}$  a los tallos queda restringido a las partes más jóvenes de la raíz mientras que para  $\text{K}^+$  y fosfato, el movimiento radial a través de la raíz, y su transporte hacia los tallos, se da a lo largo de toda la longitud de la raíz. La diferencia básica del comportamiento del  $\text{Ca}^{2+}$  por un lado y el  $\text{K}^+$  y el fosfato por el otro puede explicarse en términos de estructura molecular, y especialmente de desarrollo de la endodermis. Estos temas, así como las rutas apoplástica y simplástica se consideran en detalle en el punto 4.2.2.

La evidencia de que tanto el  $\text{K}^+$  como el fosfato se absorben a lo largo de toda la raíz sugieren que estos iones se mueven vía simplasto. Por otro lado el que la absorción de  $\text{Ca}^{2+}$  y su translocación está localizada en la región de la punta de la raíz, indica que el  $\text{Ca}^{2+}$  sigue el camino apoplástico. Claramente, si este fuera el caso, el movimiento radial del  $\text{Ca}^{2+}$  desde el córtex al tallo debería restringirse progresivamente a medida que la endodermis se suberiza. ROBARDS *et al.* (1973) han aportado evidencia en este sentido.

La importancia del trabajo de CLARKSON se debe a que estableció claramente la relación entre la absorción de iones y la estructura radicular. Además, el uso de plantas intactas ha permitido considerar la gran posibilidad de que el transporte entre la parte aérea y la raíz podrían proporcionar mensajes para coordinar la 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  $\text{NO}_3^-$  puede depender del  $\text{HCO}_3^-$  proveniente del intercambio del  $\text{HCO}_3^-$  que deriva de la asimilación en los tallos del  $\text{NO}_3^-$ . Esto se ha establecido recientemente en plantas de ricino (KIRKBY y ARMSTRONG, 1980). Las relaciones parte aérea-raíz fueron ignoradas o no apreciadas en muchas investigaciones iniciales sobre absorción de iones, en las que se usaban raíces cortadas o discos.

Otro aspecto en los estudios de absorción de iones que ha sido objeto de considerable atención es el uso de soluciones nutritivas diluidas mantenidas en circulación. En los estudios más clásicos, de experimentos con soluciones nutritivas estáticas, la concentración de iones, en particular de fosfato y de  $\text{K}^+$ , son usualmente muy superiores a las encontradas en la solución del suelo (ver

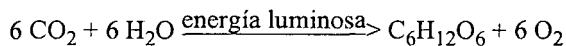
punto 2.3.4). En estos experimentos podían darse demasiadas fluctuaciones e incluso el agotamiento de nutrientes, siendo de este modo muy difícil la interpretación de los resultados. El uso de soluciones nutritivas con concentraciones de iones bajas pero mantenidas constantemente, simula la solución de suelo. Aquí un continuo suministro de iones reemplaza aquellos absorbidos por las raíces para el crecimiento del vegetal. Esta técnica de hacer un seguimiento muy cercano de los iones alrededor de las raíces, relacionando estos valores con la absorción de nutrientes y el crecimiento vegetal, permite lograr un equilibrio dinámico que puede estudiarse. Estos 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 $CO_2$

### 3.2.1. Generalidades

La nutrición se ha definido ya como el suministro a un organismo de sus materiales esenciales. Para todos los animales y la mayor parte de los microorganismos este alimento no sólo incluye los elementos orgánicos esenciales sino también una fuente de una energía química para satisfacer sus necesidades energéticas. Para las plantas verdes la situación es muy diferente, dado que las fuentes de nutrientes,  $CO_2$ ,  $H_2O$  e iones inorgánicos, son de bajo estado energético y por lo tanto no son capaces de satisfacer estas necesidades energéticas. La asimilación de estos nutrientes inorgánicos hace que necesiten energía. En las plantas verdes este requerimiento se satisface en principio por la absorción de la luz. Esta capacidad única de las plantas verdes de absorber energía luminosa y convertirla en energía química es uno de los procesos biológicos más importantes. Todos los demás organismos, a excepción de unos pocos microorganismos, dependen de esta conversión energética.

La conversión de la energía luminosa en energía química se relaciona íntimamente con la conversión de  $CO_2$  en compuestos orgánicos. Durante décadas ambas reacciones, conversión de energía y fijación de  $CO_2$ , fueron contempladas como una única reacción compleja descrita por la ecuación:



Ahora se hace una clara distinción entre la conversión energética y la asimilación de  $CO_2$ . 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 quedan 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 de las laminillas de los grana (tilacoides) de los cloroplastos (foto 4.4). El rasgo singular de estos pigmentos es su capacidad de absorber luz y convertirla en energía química. Otras partículas coloreadas son también capaces de absorción luminosa pero la energía se disipa ya sea como calor o como luz en forma de fluorescencia o fosforescencia.

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 constan de cerca de 400 moléculas de clorofila y pigmentos adicionales como carotenos y carotenoides.

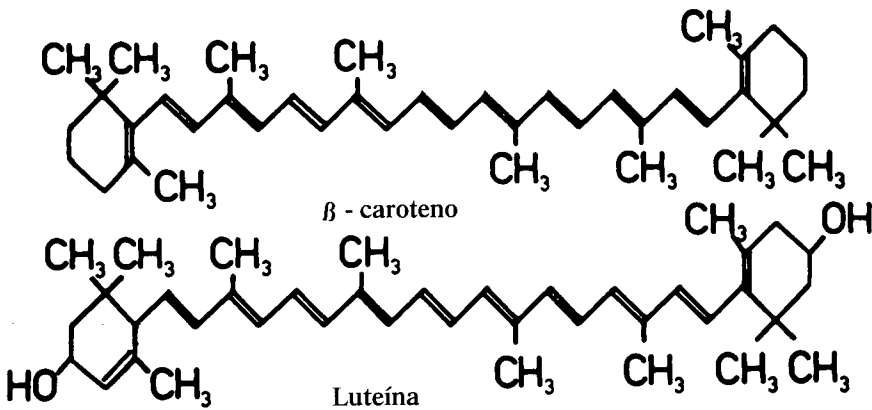
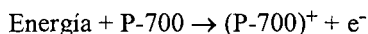


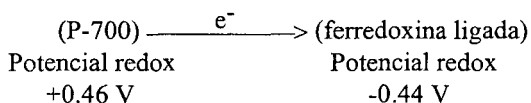
Fig. 3.16. Estructura molecular de los carotenoides,  $\beta$ -caroteno y luteína.

En algunas algas también están presentes las ficobilinas, que funcionan como absorbentes de luz. Las funciones de estos pigmentos consisten en absorber esta energía luminosa y transferirla por resonancia inductiva a 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) ya que tiene su máximo de absorción a 700 nm. El P-700 difiere del resto de las moléculas de clorofila a en que tiene su máximo de absorción a una longitud de onda algo más larga. La energía luminosa absorbida por los carotenos, carotenoides, clorofila b y por las moléculas de clorofila 'normal' en el fotosistema I se transfiere al P-700 induciendo con ello la emisión de un electrón.



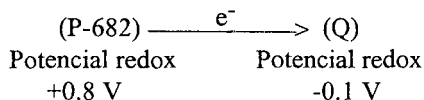
Este es el proceso básico que inicia el flujo de electrones. El pigmento en la unidad fotosintética actúa como un túnel, dirigiendo la energía absorbida a una molécula P-700. Este proceso provoca la oxidación del P-700 y libera un electrón.

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

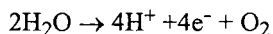


Este transporte "cuesta arriba" requiere energía que en último término deriva de la energía luminosa absorbida por los pigmentos del fotosistema I.

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 la absorción máxima se da a 682 nm. Se conoce como P-682. El aceptor de electrones del P 682 se designa normalmente como Q (del inglés quencher = amortiguador) debido al hecho que su presencia "amortigua" 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, procedente de la luz absorbida por los pigmentos del fotosistema II.



En las plantas superiores estos dos fotosistemas funcionan en serie y son componentes de una cadena de transporte de electrones desde el agua al NADP<sup>+</sup>. Esto significa que el agua es el donante primario y el NADP<sup>+</sup> el aceptor primario de electrones en todo el proceso. La figura 3.17 muestra la cadena de transporte de electrones y sus sistemas redox. El fotosistema II está muy relacionado con la descomposición del agua que sirve como donante de electrones. El P-682 en su forma oxidada (P-682)<sup>+</sup> es un oxidante muy potente capaz de oxidar el H<sub>2</sub>O. En esta reacción el H<sub>2</sub>O se divide en O<sub>2</sub>, H<sup>+</sup> y electrones.



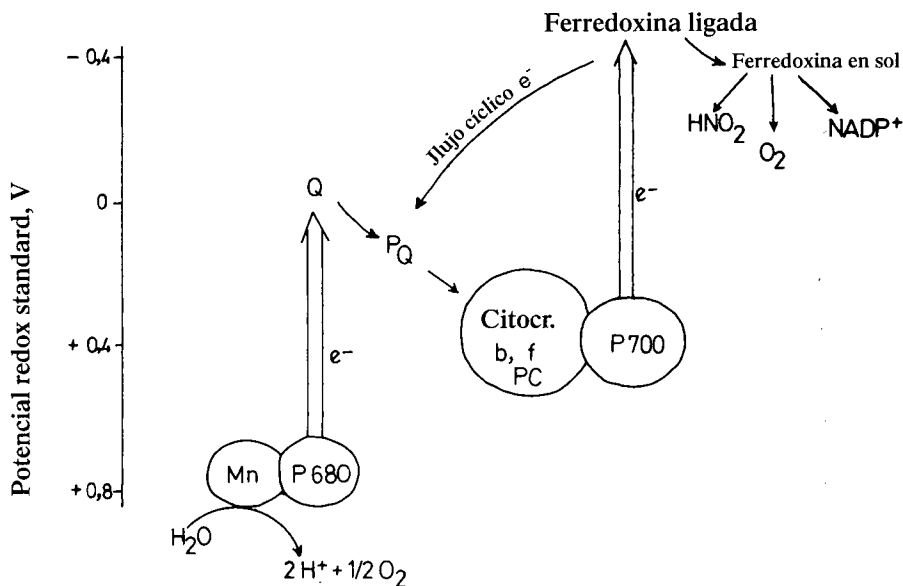
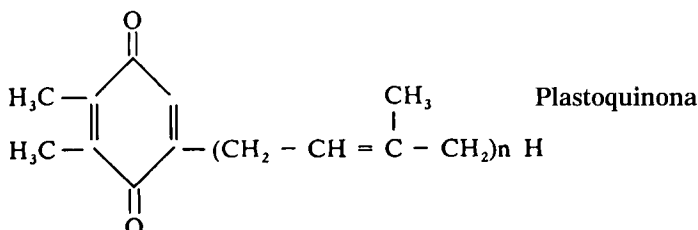


Fig. 3.17. Cadena fotosintética de transporte de e<sup>-</sup>. Sistemas redox ordenados según sus potenciales redox estandarizados.

Este proceso se denomina fotólisis y da origen al O<sub>2</sub> producido en la fotosíntesis. El P-682 no reacciona directamente con el agua. El proceso es mediado por un sistema redox desconocido (RADMER y KOK, 1975). El manganeso y el Cl<sup>-</sup> están implicados. Parece ser que una forma ligada de Mn en los cloroplastos pasa por fotooxidación de Mn<sup>2+</sup> a Mn<sup>3+</sup> (CHENIAE y MARTIN 1971).

Los electrones suministrados por el H<sub>2</sub>O son transferidos al P-682 como ya se ha descrito, y luego pasan a un compuesto Q con un potencial redox más negativo. Desde Q (supuestamente una quinona) los electrones se mueven energéticamente "cuesta abajo" siguiendo los potenciales redox crecientes de la plastoquinona, complejo citocromo b/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 denomina '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 que parte de P-700 y el que lo hace de P-682, quedan indicados por flechas verticales en la Figura 3.17. Debido a la forma en zig-zag de este esquema también se conoce como 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 con los átomos de S de la cisteína y también con el S inorgánico. Así, a diferencia de los citocromos, el Fe de la ferredoxina no está presente en la forma hemo. BOARDMAN (1975) informó que los cloroplastos contienen una forma soluble de ferredoxina y una ó más ferredoxinas unidas a la membrana. 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).

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

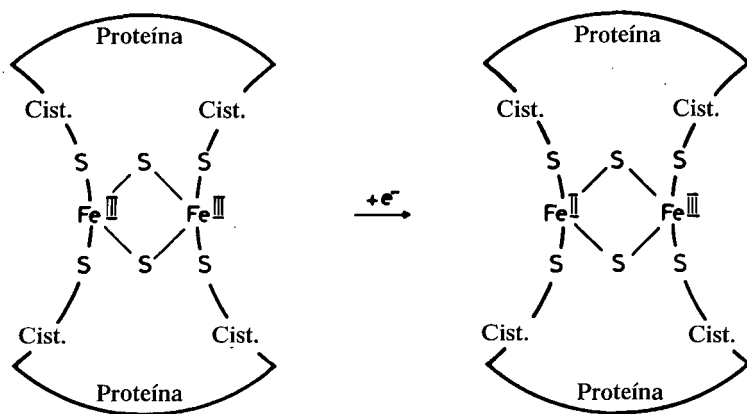


Fig. 3.18. Modelo propuesto de Fe-S en la ferredoxina soluble, a la izquierda la forma oxidada y a la derecha la forma reducida.

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 diversas sustancias, como el  $NADP^+$ , nitritos,  $O_2$ ,

sulfatos y proteínas hemo (ver Figura 3.19). En el curso normal del transporte fotosintético de electrones la ferredoxina se oxida enzimáticamente por la ferredoxin-NADP-reductasa que reduce el  $\text{NADP}^+$  a NADPH. El transporte de electrones en la cadena fotosintética de transporte de electrones concluye así con la reducción del  $\text{NADP}^+$  a NADPH. En esta forma reducida la coenzima nicotinamin-adenin-dinucleótido (=  $\text{NADP}^+$  = NADPH oxidado = forma reducida) representa un alto nivel de energía potencial.

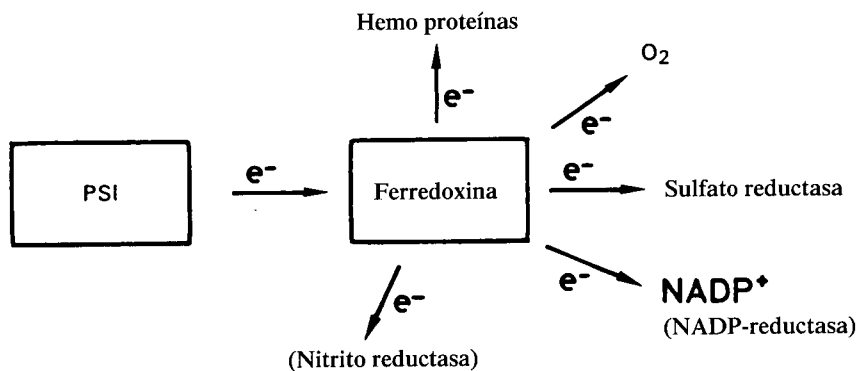


Fig. 3.19. Posibles aceptores de electrones de la ferredoxina.

Como los electrones que reducen  $\text{NADP}^+$  a NADPH provienen del  $\text{H}_2\text{O}$ , el proceso total de esta reducción se describe mediante la ecuación:



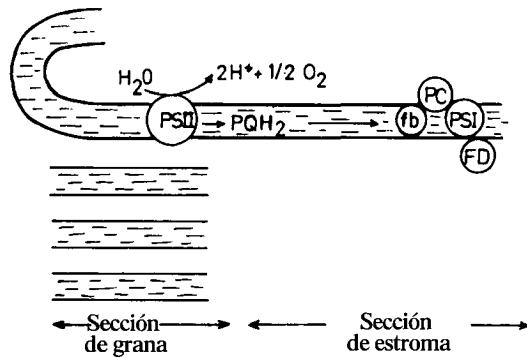
Este proceso endérgico requiere aproximadamente 220 kJ por mol de NADPH producido. La energía proviene de la energía luminosa captada por los fotosistemas I y II. Se supone que la eyección de un electrón (un evento fotoquímico) del P-700 así como del P-682 requiere un fotón en cada caso. Como la reducción del  $\text{NADP}^+$  requiere 2 electrones se necesita un total de 4 fotones. Un mol de fotones (= 1 Einstein= 1 fotomol) 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 fotomoles absorbe 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 ahí que el esquema Z es energéticamente posible, permitiendo una pérdida razonable en la conversión de la energía luminosa en energía química (WALKER, 1970).

La cadena fotosintética de transporte de  $e^-$ , tal y como se muestra en la Figura 3.17, proporciona solamente un esquema de las reacciones que tienen 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, citocromo b, f y fotosistema I. El complejo fotosistema II consta de 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 complejo citocromo b, f comprende polipéptidos con citocromos adheridos y proteínas  $Fe_2S_2$  que también están relacionadas con el transporte de  $e^-$ . El transporte de electrones entre el fotosistema II y el complejo citocromo b, f está unido por la plastoquinona, que está en cantidades abundantes en las membranas de los tilacoides. El fotosistema I comprende varios polipéptidos a los cuales están adheridos las moléculas de clorofila a unidas a ferredoxinas con centros  $Fe_4S_4$ .

El problema real para entender la cadena de transporte de  $e^-$  de la fotosíntesis es el hecho de que los fotosistemas I y II no están tan cercanamente conectados como se muestra en la Figura 3.17. Funcionan en serie, aunque su ordenación espacial no favorece tal proceso. La membrana interna del cloroplasto (membrana tilacoide) tiene secciones donde está compartimentada formando los grana. Otras secciones se dan cuando sólo una única membrana simple está presente (sección estroma). Actualmente existen muchas pruebas de que el fotosistema II está localizado en los tilacoides compartimentados (grana) mientras que el fotosistema I está en los tilacoides estromáticos (HAEHNEL, 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).



- PSII = Fotosistema II
- PSI = Fotosistema I
- $PQH_2$  = Plastoquinona reducida
- $fb$  = Centro de citocromo b y f
- PC = Plastocianina
- FD = Ferredoxina

Fig. 3.20. Estructura de los fotosistemas I y II y otros sistemas redox en la membrana tilacoide.

### 3.2.3. Fotofosforilación

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

Se han propuesto tres hipótesis diferentes para explicar el acoplamiento del mecanismo de transporte de electrones y la síntesis de ATP (= fotofosforilación). En la primera, 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 sintetizadoras de ATP, en la que se forman compuestos intermedios de alta energía. En la segunda hipótesis, ó hipótesis conformacional, se sugiere que el transporte de electrones conduce a un cambio conformacional de la proteína enzimática efectuando la fosforilación del ADP al ATP. La tercera, que es ahora la hipótesis más generalmente aceptada, fue propuesta por MITCHELL (1961, 1966, 1978) y mantiene que el flujo de electrones a través del sistema de moléculas transportadoras ya visto en la sección precedente, conduce a los protones (H<sup>+</sup>) 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<sup>+</sup> y un potencial eléctrico. La diferencia de potencial electroquímico (pmf = fuerza motriz de los protones) del gradiente puede ser así descrita como:

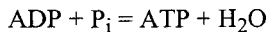
$$\text{pmf} = \Delta H^+ + \Delta \psi$$

donde

$\Delta H^+$  = gradiente de protones a través de la membrana

$\Delta \psi$  = gradiente eléctrico a través de la membrana

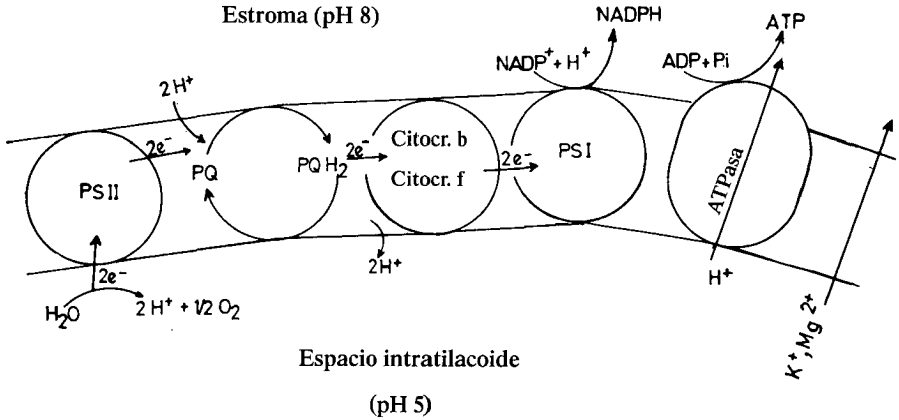
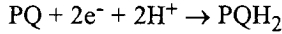
La fuerza motriz de los protones proporciona la energía para la síntesis de ATP, reacción opuesta a la de la ATPasa (ver punto 3.1.5.) (JAGENDORFF, 1977).



La hipótesis quimiosmótica ahora está bien respaldada por pruebas experimentales. La relación entre el flujo de electrones y la formación de un gradiente de protones está especialmente bien documentada. PORTIS y MCCARTY (1974) también han demostrado que la tasa de fosforilación en los cloroplastos depende de forma crítica de la magnitud del gradiente de pH a través de la membrana tilacoide.

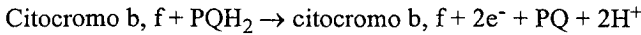
El mecanismo por el cual el transporte de electrones es capaz de inducir un gradiente de protones depende de la naturaleza de los componentes de la cadena de transporte de electrones y de su localización en la membrana. La figura 3.21 muestra tal disposición. La separación de los protones se da si un transportador de H (plastoquinona) reacciona con un transportador de electrones. Este el caso

cuando el fotosistema II transfiera el  $e^-$  a la plastoquinona. La reducción de la plastoquinona requiere  $e^- + H^+$ :

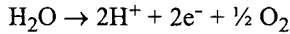


**Fig. 3.21.** Acoplamiento del flujo de electrones, separación de protones y síntesis de ATP en la membrana de los tilacooides.

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



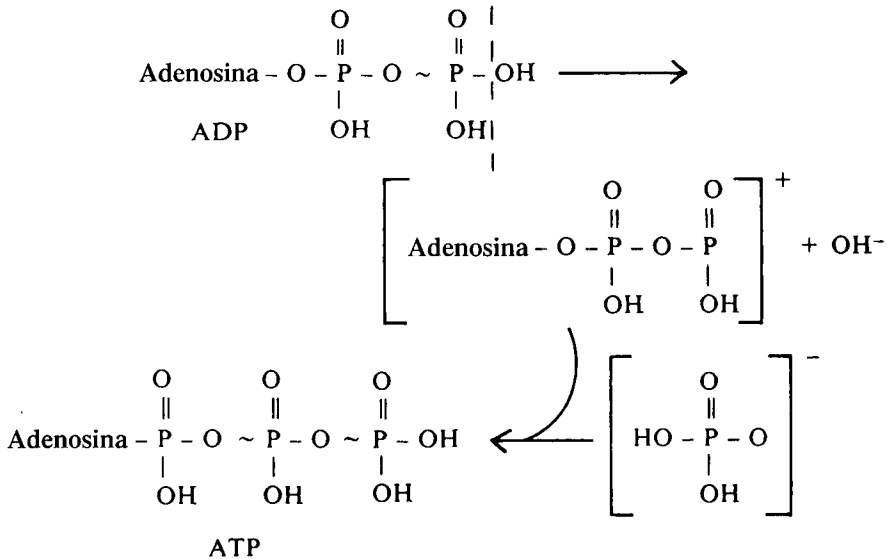
Este proceso hace que el estroma quede alcalino y el espacio intratilacoide ácido. La acidificación adicional de este espacio intratilacoide es efectuada por la fotólisis del  $H_2O$ .



El medio alcalino del estroma favorece la formación de ATP por la ATPasa, que parece localizarse en proyecciones con aspecto de botones de la membrana hacia 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  $ADP^+$ , que 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 ve favorecido por el pH más bajo del compartimento interior del tilacoide, dado que el  $OH^-$  formado se neutraliza debido al exceso de  $H^+$ . La síntesis de ATP descarga así el potencial y el gradiente de pH existentes a través de la membrana. Según el esquema mostrado abajo la síntesis de una molécula de ATP 'consume' un  $H^+$ . Hay mucha evidencia experimental, sin embargo, de que la relación  $H^+/ATP$  no es igual a la unidad,

sino que indica más bien una relación de 2 H<sup>+</sup> o incluso 3 H<sup>+</sup> por cada ATP producido (JAGENDORFF, 1977). Si el sistema ATPasa es como el representado en la Figura 3.21 podría esperarse una relación de 2 H<sup>+</sup>/ATP. Desde un punto de vista termodinámico se ha sugerido una relación de 3 ó 4 H<sup>+</sup>/ATP.



El gradiente de protones a través de las membranas de los tilacoides puede considerarse como un depósito de energía libre con un componente químico ( $\Delta H^+$ ) y un componente eléctrico ( $\Delta \psi$ ). Medir este último componente es difícil. No sólo difieren considerablemente los gradientes observados de potencial (10 a 100 mV) sino que también hay poca seguridad acerca de los resultados obtenidos. Generalmente se supone que H<sup>+</sup> es más importante que para la síntesis de ATP.

El gradiente de potencial también depende del contraflujo de cationes (antiporte) inducidos por la secreción del H<sup>+</sup> a la parte interior del tilacoide. Así la luz no sólo desencadena un flujo de electrones en la membrana y una separación de protones, sino también un flujo de cationes hacia el estroma (PFLÜGER, 1974). Este antitransporte de cationes tiene significancia fisiológica, ya que evita el establecimiento de un potencial eléctrico (> 350 mV) demasiado alto a través de la membrana, que podría ser perjudicial para el sistema. La presencia de un elevado electropotencial podría también ejercer una contrapresión e impedir así el flujo de electrones. El flujo de electrones está 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 necesidades fisiológicas. El actual proceso enzimático de formación de ATP no se comprende bien todavía y es muy posible que además

de un gradiente de protones, la conformación de proteínas enzimáticas pueda jugar un papel en la fosforilación del ADP.

Un requisito esencial para la hipótesis quimiosmótica es la existencia de un gradiente de protones a través de la membrana. Este puede ser provocado por un transporte de electrones del agua al  $\text{NADP}^+$  que se muestra en esquema de la Figura 3.17. Además de este flujo "lineal" de electrones, puede darse asimismo un flujo 'cíclico' de electrones. En este caso, la ferredoxina ligada reduce la plastoquinona (PQ), que una vez más 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 la separación de protones creando así un electropotencial a través de la membrana. Este flujo cíclico de electrones produce lo que se llama fotosforilación cíclica. Durante el flujo cíclico de electrones no se produce ningún NADPH. Este sistema puede ajustarse a las necesidades fisiológicas (ARNON, 1977). RAGHAVENDRA y DAS (1978) señalaron que la relación fosforilación cíclica/no cíclica aumenta cuando aumenta la intensidad de la luz. Esto sugiere que en condiciones de elevada intensidad luminosa el consumo de NADPH es limitado debido a la falta de  $\text{CO}_2$ , requiriéndose así más ATP.

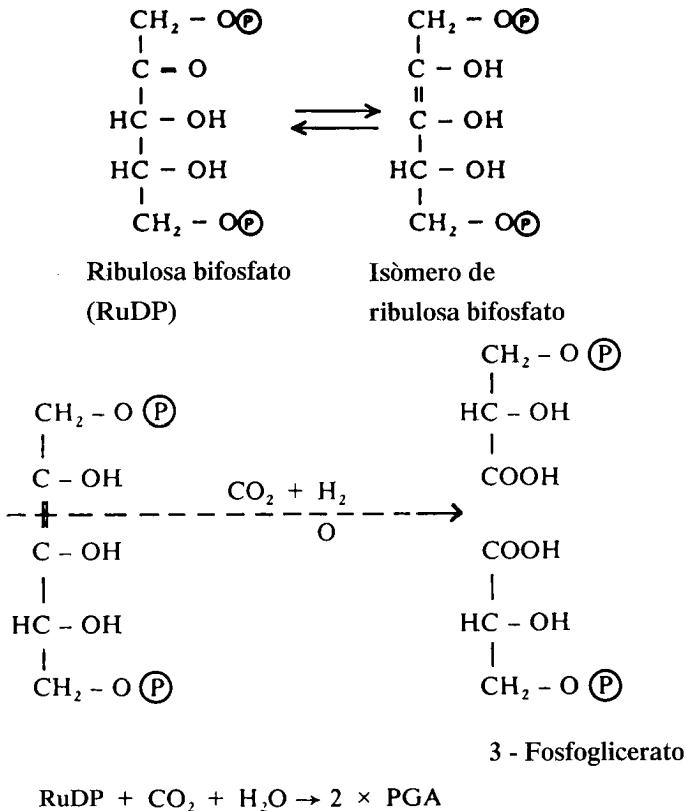
La fosforilación oxidativa en las mitocondrias se efectúa por un mecanismo análogo. En la respiración, como en la fotosíntesis, el flujo de electrones se da a lo largo del gradiente de electropotencial constituido algunos sistemas redox. Como el flujo de electrones en la respiración está acoplado con la síntesis de ATP y con el consumo de oxígeno, se denomina fosforilación oxidativa. Ambos procesos de fosforilación pueden ser desacoplados por algunos productos químicos. El más conocido, que desacopla la fosforilación oxidativa, es el 2,4-dinitrofenol (2,4 DNP) entre otros como el arseniato, la ouabaína y los ácidos grasos de cadena larga (STONER *et al.*, 1964). La fosforilación es desacoplada por algunos reactivos como el  $\text{NH}_3$  y las aminas alifáticas. Estos compuestos químicos no afectan directamente al transporte de electrones, pero inhiben la síntesis de ATP. Este efecto depende probablemente de su capacidad para disminuir el gradiente de concentración de  $\text{H}^+$  a través de la membrana al aumentar la permeabilidad de la membrana al  $\text{H}^+$ .

### 3.2.4. Asimilación de $\text{CO}_2$ y ciclo de Calvin

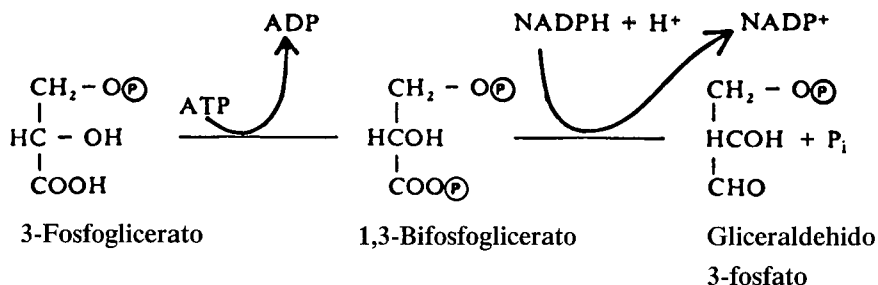
La asimilación del  $\text{CO}_2$  fotosintético es el proceso principal mediante el cual el C inorgánico se convierte en C orgánico, capturando simultáneamente la energía producida por la reacción luminosa en la fotosíntesis. La asimilación del  $\text{CO}_2$  es de primordial importancia para la producción de material orgánico, así como también para el almacenamiento de energía en forma química. El  $\text{CO}_2$  se asimila por la carboxilación de la ribulosa difosfato (RuDP). El proceso real es más complicado que el que se presenta en el esquema de abajo (AKAZAWA, 1979). La reacción total muestra que además de una molécula de  $\text{CO}_2$ , una

molécula de agua es aceptada por la RuDP y requerida para la síntesis de 2 moléculas de 3-fosfoglicerato (= PGA). Según COOPER *et al.* (1969) el CO<sub>2</sub> antes que el HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> es aceptado por la RuDP. Durante bastante tiempo la actividad y el K<sub>m</sub> de la enzima catalizadora RuDP carboxilasa parecían ser demasiado bajos para la tasa de asimilación del CO<sub>2</sub> medida en vivo. Investigaciones más recientes, sin embargo, han demostrado que la actividad depende mucho del pH y de la concentración de Mg<sup>2+</sup> en el estroma (BASSHAM, 1979).

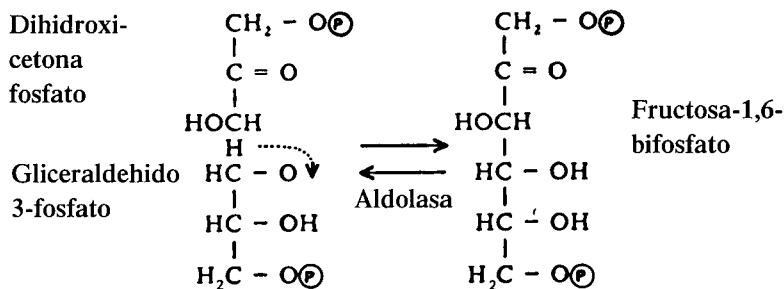
Como se muestra en la Figura 3.21 la reacción fotosintética de la luz dispara la absorción del Mg<sup>2+</sup> en el estroma en intercambio con el H<sup>+</sup>, proporcionando así condiciones óptimas para la carboxilasa RuDP. Las actividades obtenidas en estas condiciones concuerdan con las tasas de CO<sub>2</sub> encontradas en vivo (KELLY *et al.*, 1976). La reacción de carboxilación es exergónica por lo que no requiere energía adicional. La carboxilasa RuDP cataliza el primer paso de la secuencia cíclica de reacciones que fue dilucidada por CALVIN y sus colaboradores (CALVIN, 1956; BASSHAM y CALVIN, 1957). Todas las enzimas que catalizan la diversas etapas de este ciclo están localizadas 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<sub>2</sub> que se requieren los productos formados durante la reacción luminosa (ver Figura 3.21). El fosfoglicerato (PGA) se reduce a gliceraldehido 3-fosfato. Como esta reacción requiere energía, el fosfoglicerato debería cargarse con energía antes de que pueda darse. Esta reacción inicial es efectuada por el ATP. El 1,3 difosfoglicerato así sintetizado luego se reduce por NADPH a gliceraldehido 3-fosfato. Se trata del primer azúcar (triosa fosfato), sintetizado en la secuencia de reacciones de asimilación del CO<sub>2</sub>.



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



La fructosa-1,6-difosfato es un precursor de otras hexosas incluyendo la glucosa y sus polímeros. De esta forma se puede escribir una serie directa de reacciones que van desde la asimilación del CO<sub>2</sub> *via* triosa fosfato a la fructosa-1,6-difosfato y todos los demás carbohidratos. Algunos de estos compuestos, como el almidón, la sacarosa y la inulina son compuestos de reserva de energía, mientras que otros como la celulosa, hemicelulosa y pectinas juegan un papel significativo como constituyentes de las estructuras celulares. La triosa fosfato puede usarse para la síntesis de carbohidratos requeridos en el metabolismo, o en la regeneración del aceptor de CO<sub>2</sub>, la ribulosa difosfato. La secuencia de

reacciones 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 proceso complejo donde están implicados fosfatos de 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 de triosa fosfato se condensan para formar una molécula de fructosa difosfato, la cual al perder el grupo fosfato se transforma en fructosa monofosfato. En la reacción indicada por (2) una molécula triosa fosfato reacciona con la fructosa monofosfato para formar una tetrosa fosfato y una pentosa fosfato (fosfoxilulosa). La tetrosafosfato (fosfoeritrosa) y una molécula adicional de triosa fosfato se condensan para formar heptosa difosfato (sedoheptulosa difosfato) como se indica en (3). El grupo fosfato se pierde dando así una heptosa monofosfato. Ésta reacciona con una molécula adicional de triosa fosfato como se muestra en la reacción (4) para dar dos pentosas fosfato (xilosa fosfato y ribosa fosfato). Todos estos pasos de reacciones eventualmente resultan en la formación de pentosa fosfato, que una vez más se convierte en el isómero ribulosa monofosfato. Así, en el ciclo de la reacción total, 5 triosas fosfato se convierten en 3 pentosas fosfato, que son fosforilados por el ATP formando así el aceptor primario de CO<sub>2</sub>, la ribulosa difosfato.

El proceso en conjunto puede describirse como:

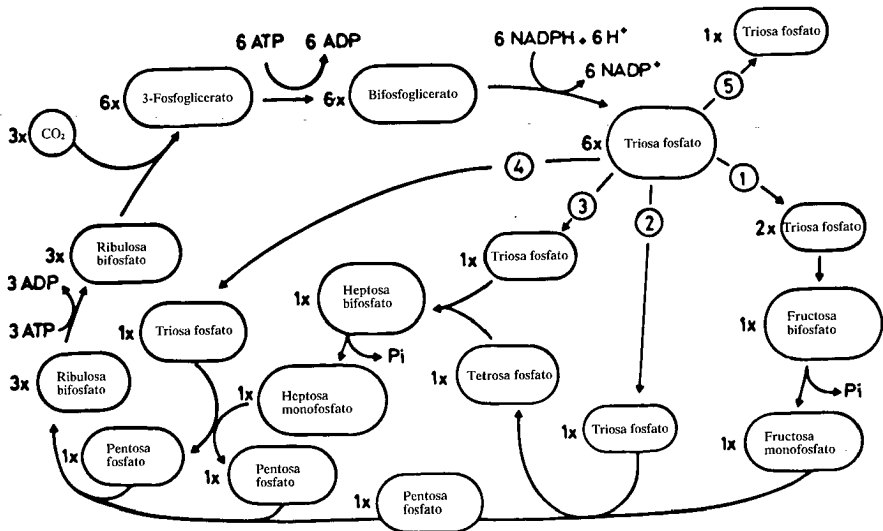
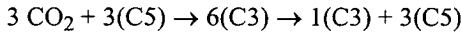


Fig. 3.22. El ciclo de Calvin.



Esta asimilación de 3 moléculas de  $\text{CO}_2$  requiere 9 moléculas de ATP y 6 moléculas de NADPH. Así para la asimilación de una molécula de  $\text{CO}_2$ , 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 darse tanto la fosforilación cíclica como la no cíclica, ya que una fosforilación no cíclica, sólo suple 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 que la reducción del 3-fosfoglicerato no solo se detiene, sino que además se da una reacción inversa, la oxidación de la triosa fosfato a 3-fosfoglicerato (LENDZIAN y BASSHAM, 1976). En la oscuridad la fructosa-difosfato fosfatasa y la sedoheptulosa-difosfato fosfatasa también son inactivadas. El ciclo de Calvin, por tanto, se bloquea. Si la luz desaparece se observa la aparición inmediata del 6-fosfogluconato. Este es un producto intermedio importante del llamado ciclo oxidativo pentosa fosfato, en el cual la hexosa fosfato se degrada y eventualmente se forman intermediarios de la ruta del glicolato (ver más adelante). Las condiciones de oscuridad inician el proceso de respiración y se oxida el almidón acumulado en los cloroplastos, mientras que en condiciones luminosas algo de la triosa fosfato se convierte en almidón y se almacena en el cloroplasto. Al contrario del ciclo oxidativo de las pentosas fosfato (ciclo OPP), el ciclo de Calvin se caracteriza por una etapa de reducción y por lo tanto se llama ciclo reductor de las pentosas fosfato (ciclo RPP).

### 3.2.5. Fotorrespiración y ruta del glicolato

No toda la energía y el poder reductor producido en la ruta fotosintética descrita precedentemente pueden ser totalmente utilizados por las plantas. Se ha demostrado que aunque haya una absorción neta de  $\text{CO}_2$  por las plantas verdes, se da un flujo saliente de  $\text{CO}_2$  que es mayor en presencia de luz que en la oscuridad, y que viene acompañado de una absorción estimulada de  $\text{O}_2$ . Esta respiración estimulada por la luz se llama fotorrespiración.

La ruta  $\text{C}_2$  (ruta del glicolato) en el proceso de la fotorrespiración se muestra en la Figura 3.23. Los pasos individuales de esta secuencia de reacciones fueron revisados por TOLBERT (1979). La ribulosa difosfato carboxilasa (RuDP), enzima responsable de la asimilación del  $\text{CO}_2$ , también es la primera enzima de la ruta del glicolato (= ruta  $\text{C}_2$ ). Además de tener una función carboxilante, esta enzima también es una oxigenasa. Puede oxidar la RuDP especialmente en condiciones en las que el  $\text{O}_2$  está presente en abundantes cantidades y el  $\text{CO}_2$  sólo en bajas concentraciones. Se supone que el  $\text{CO}_2$  y el  $\text{O}_2$  compiten por el mismo centro reactivo de la RuDP carboxilasa-oxigenasa, constituido por un residuo de lisina (LORIMER, 1981).

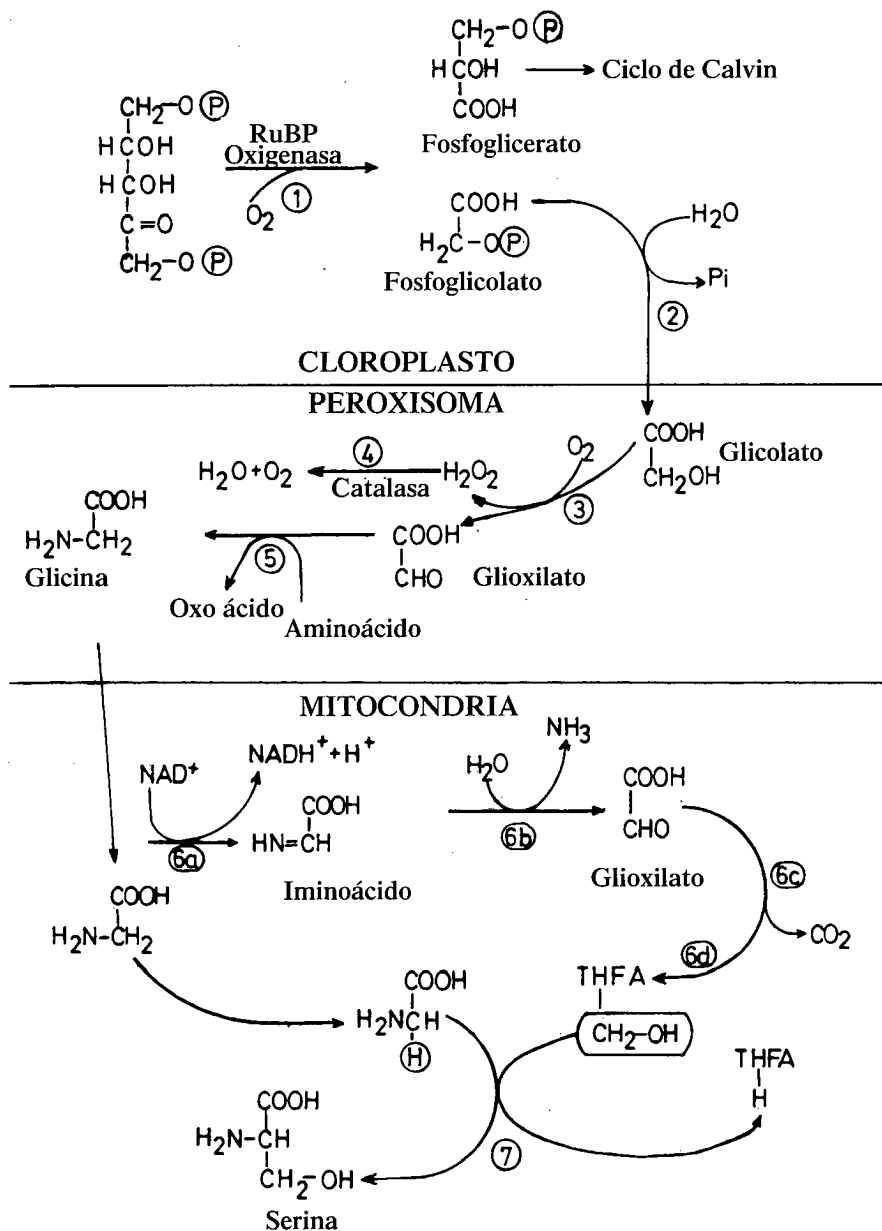


Fig. 3.23. Secuencia de reacciones de la ruta del glicolato.

Como se muestra en la figura 3.23, el primer paso (Reacción 1) es la partición de la RuDP en fosfoglicolato y fosfoglicerato; este paso es la reacción de una oxigenasa y consume una molécula de  $O_2$  por cada molécula de RuDP escindida. El fosfoglicerato resultante es un metabolito del ciclo de Calvin y puede reducirse a 3 fosfogliceraldehído. Este fosfoglicolato se convierte en glicolato por una fosfatasa que disocia el fosfato inorgánico (Reacción 2). El glicolato así formado puede ser liberado por el cloroplasto y entrar en un peroxisoma (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 es oxidado a glioxilato por una glicolato-oxidasa (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 entonces aminado por una aminotransferasa y convertido en glicina (Reacción 5). La glicina así formada puede ser transferida a una mitocondria donde queda 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:  $CO_2$  y  $=CH-OH$ , por descarboxilación (Reacción 6c). El radical  $=CH-OH$  es transferido al ácido tetrahidrofólico (THFA), una coenzima 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.

De la secuencia de reacciones de la ruta del glicolato mostradas en la figura 3.23, queda claro que se absorbe  $O_2$  y se liberan  $CO_2$ ,  $H_2O$  y  $NH_3$ . Esto resulta finalmente en una pérdida de C orgánico y de N orgánicamente ligado. La fotorrespiración aparece así como un proceso despilfarrador que puede absorber cerca del 50% del C asimilado. A concentraciones atmosféricas normales de  $CO_2$  y  $O_2$ , a  $25^\circ C$ , la relación de carboxilación-oxigenación es aproximadamente 4:1 (OGREN, 1984). La significancia fisiológica de este proceso no está aún clara; aunque se han considerado sugerencias de que es importante en la síntesis de aminoácidos, en la eliminación de un exceso de poder reductor, o en la protección de la planta a la toxicidad por exceso de  $O_2$  (JACKSON y VOLK, 1970; TOLBERT, 1979; ZELITCH, 1979). WOOLHOUSE (1978) discutió el impacto de la fotorrespiración sobre el rendimiento de los cultivos.

Debería subrayarse que en la parte final del ruta 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 tasa de reciclado en

la ruta del glicolato puede ser bastante alta en condiciones óptimas; es posible que algo del  $\text{NH}_3$  producido se libere a la atmósfera. Esta sugerencia concuerda con los estudios de STUTTE *et al.* (1979), que encontraron que las pérdidas de  $\text{NH}_3$  gaseoso en soja aumentaban linealmente con la temperatura.

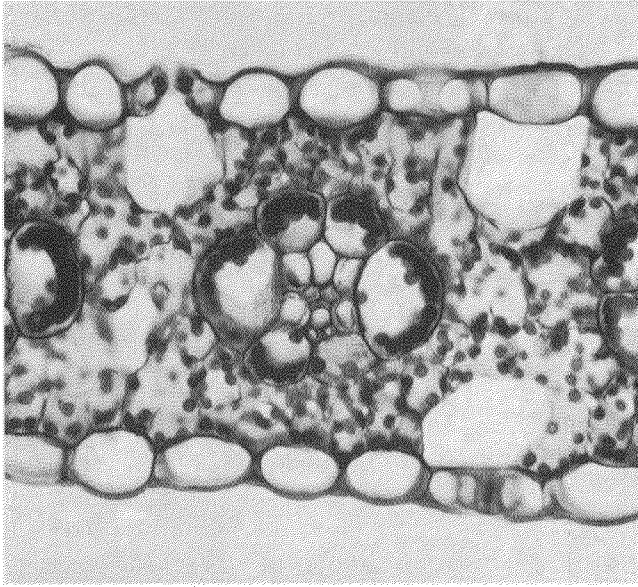
La fotorrespiración se ve influida en gran parte por factores externos. Generalmente todos los factores que favorecen la reacción luminosa de la fotosíntesis, como la alta intensidad luminosa y las altas temperaturas, conducen a condiciones que serían favorables para la ruta del glicolato. La alta intensidad luminosa combinada con altas temperaturas resulta en un abundante nivel de RuDP; esto se asocia con un alto nivel de  $\text{O}_2$  producido por fotólisis y un bajo nivel de  $\text{CO}_2$  debido a una alta tasa de asimilación de  $\text{CO}_2$ . Estas condiciones son exactamente aquellas que favorecen las reacciones de la ruta del glicolato. Además, la actividad fotosintética alta resulta en un aumento de la concentración de Mg y en el aumento del pH en el estroma del cloroplasto, condiciones esenciales para la actividad de la fosfoglicolato-fosfatasa (Figura 3.23; Reacción 2). Estas condiciones del estroma proporcionan un mecanismo regulador que activa el enzima y así la ruta del glicolato en condiciones luminosas y lo bloquea en la oscuridad.

Al inhibir la fotorrespiración, por ejemplo, con un inhibidor glicidato (2,3-epoxipropionato), se da un aumento en la asimilación neta de  $\text{CO}_2$ . POSKUTA y KOCHANSKA (1978) cuestionaron si el glicidato era o no un inhibidor real de la fotorrespiración. Estos autores encontraron que el glicidato favorece tanto la asimilación del  $\text{CO}_2$  como la fotorrespiración. Según ZELITCH (1979); intermediarios como glutamato, aspartato y glioxilato son inhibidores naturales de la fotorrespiración. El inhibidor natural más importante de la fotorrespiración es el  $\text{CO}_2$ . En las plantas C-4, que se considerarán en la siguiente sección, la fotorrespiración es prácticamente inexistente. En estas especies, prevalecen altas concentraciones de  $\text{CO}_2$  en aquellos cloroplastos donde ocurren las reacciones del ciclo de Calvin. Estas altas concentraciones de  $\text{CO}_2$  resultan de un mecanismo particular de captación del  $\text{CO}_2$  (ver Figura 3.24).

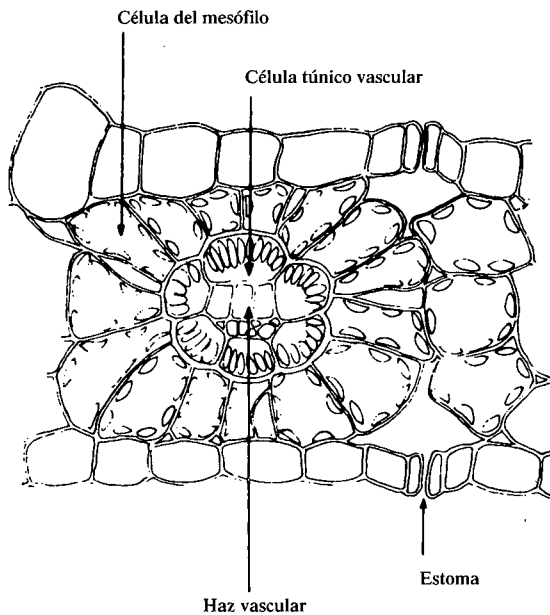
### 3.2.6. La ruta C-4

La ribulosa difosfato no es el único aceptor de  $\text{CO}_2$  en la fotosíntesis. El fosfoenol piruvato (PEP) es el aceptor primario del  $\text{CO}_2$  en un rango relativamente amplio de especies vegetales incluyendo maíz, caña de azúcar y gramíneas tropicales, así como en algunas especies de climas templados. Estas especies se caracterizan por una forma especial de carboxilación (asimilación de  $\text{CO}_2$ ) y descarboxilación (liberación de  $\text{CO}_2$ ). La carboxilación y la descarboxilación se localizan en diferentes puntos del tejido foliar: la carboxilación en las células del mesófilo y la descarboxilación en las células túnicas vasculares de los estomas. En la mayor parte de las especies en las que la ruta C-4 es operativa (plantas C-4), estos dos tipos de células están dispuestos según una ordenación, conocida como "anatomía de Kranz" (ver Foto 3.1).

a)



b)

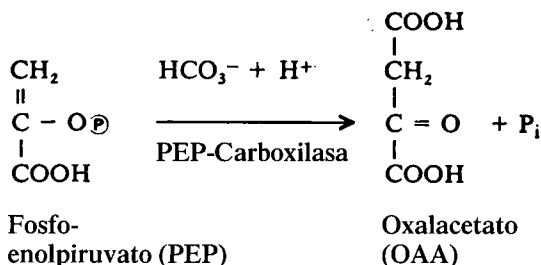


**Foto 3.1.** Sección transversal de una hoja joven de maíz mostrando la anatomía característica de Kranz al microscopio óptico.

a) Fotografía (Foto: EVERT).

b) Diagrama indicando los detalles principales (Cortesía del Dr. A.J. KEYS).

El tejido vascular foliar comprende los vasos de xilema y floema rodeados de largas células tónico vasculares, formando virtualmente un 'Kranz' o ramillete. Las células tónico vasculares están rodeadas por dos capas de células del mesófilo, donde la ruta C-4 es operativa. El  $\text{HCO}_3^- + \text{H}^+$  reaccionan con el fosfoenol piruvato (=PEP) formando un intermediario primario C-4, el oxalacetato (OAA).



La enzima que cataliza la reacción es la PEP-carboxilasa. Esta reacción, que es muy efectiva en la fijación del  $\text{CO}_2$ , es fuertemente exergónica ya que se escinde un enlace fosfato de alta energía. En la secuencia de reacciones de fijación, el oxalacetato es convertido en otro ácido C-4, ya sea por reducción para formar malato o por transaminación para producir aspartato. Debido a la importancia de estos ácidos C-4 dicarboxílicos como precursores de azúcares fosfato, este tipo de fijación fotosintética del  $\text{CO}_2$  se conoce como la ruta C-4. Las plantas en las que opera este mecanismo son conocidas como plantas C-4 para distinguirlas del resto de las plantas C-3 más comunes, donde el PGA es el producto primario de la fijación y el RuBP es el aceptor primario del  $\text{CO}_2$ .

La ruta C-4 generalmente aceptada surge a partir del trabajo de HATCH y sus colegas, 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  $\text{P}_i$ . La regeneración cíclica del PEP es dependiente de la enzima piruvato-fosfato-diquinasa que requiere ATP. Esta enzima está en todas las plantas C-4 y durante la reacción el ATP se divide en adenosina monofosfato (AMP) y pirofosfato (este último se indica por el símbolo: (P)~(P)).
- 2) El PEP reacciona con el  $\text{HCO}_3^-$  y el  $\text{H}^+$  para liberar oxalacetato, como ya se describió. El C asimilado se marca con un asterisco.
- 3) El oxalacetato puede ser reducido a malato por la deshidrogenasa málica específica para NADPH.
- 4) El oxalacetato puede ser transaminado a aspartato por la enzima aspartato-amino-transferasa. En este caso la asimilación del  $\text{CO}_2$  está ligada directamente al metabolismo de los aminoácidos.
- 5) El malato producido en la reacción 3 es descarboxilado por la enzima málica específica para NADPH para producir  $\text{CO}_2$  y piruvato; el  $\text{CO}_2$  así producido se usa para carboxilación en el ciclo de Calvin.

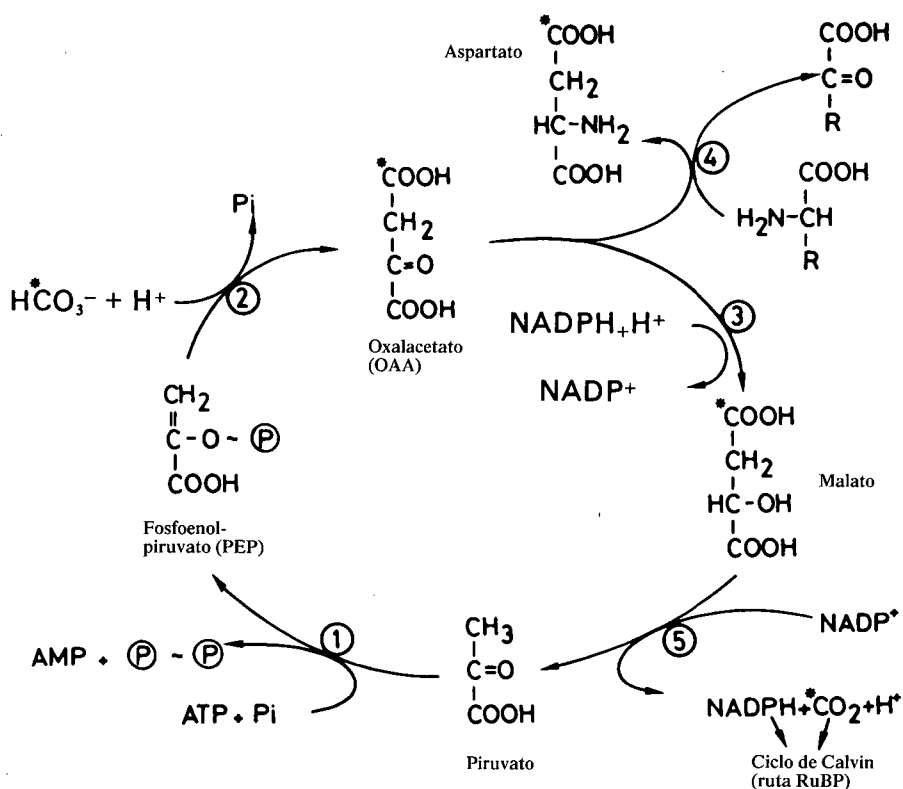
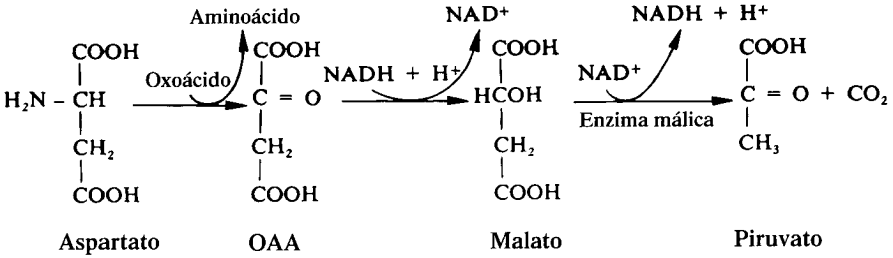


Fig. 3.24. Asimilación del  $\text{CO}_2$  en las plantas C-4 (Ruta C-4).

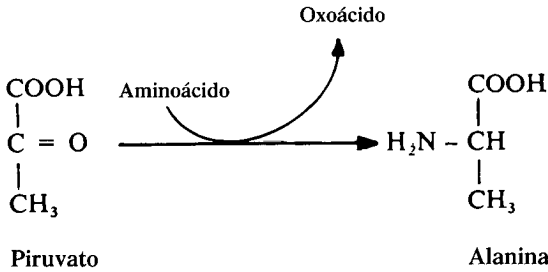
El piruvato se recicla después tal y como se muestra en el paso (1) y el  $\text{CO}_2$  es fijado por el RuDP al PGA y metabolizado en el ciclo de Calvin como ya se describió antes (Figura 3.22). Los detalles de esta ruta y los sistemas enzimáticos implicados fueron discutidos por KELLY *et al.* (1976); RAY y BLACK (1979); y COOMBS (1979).

La secuencia de reacciones mostrada en la figura 3.24 se da en las plantas C-4 "tipo malato". Para este tipo de plantas C-4 la enzima málica específica para NADPH es característica y el malato es la forma principal en el que el C atrapado se transloca desde los centros de asimilación del  $\text{CO}_2$  (células del mesófilo) a los centros de descarboxilación (células túncico vasculares del estoma) (Foto 3.1 y Figura 3.25). En algunas especies de plantas C-4, el aspartato antes que el malato es la principal forma de transporte. La descarboxilación del aspartato puede ser efectuada por la enzima málica específica para NADPH o por la PEP carboxiquinasa. Estas reacciones aún no se han estudiado en detalle. COOMBS (1979), sugiere que el aspartato es convertido a oxalacetato en las mitocondrias de las células túncico vasculares. El oxalacetato

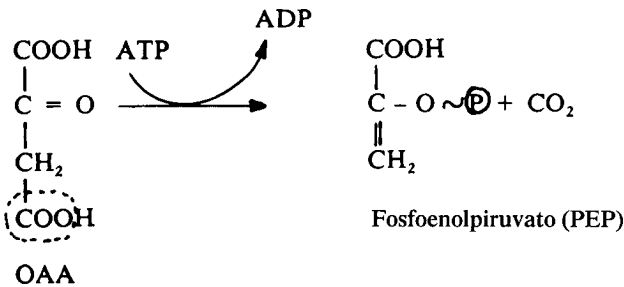
así formado puede ser reducido a malato que es eventualmente descarboxilado por las enzimas málicas específicas para el NADH en los cloroplastos de las células túncico vasculares. El piruvato producido es reciclado a las células del mesófilo (ver Figura 3.25).



El piruvato también puede ser aminado por una alanin-aminotransferasa dando alanina, que puede reciclarse posteriormente en las células del mesófilo.



El oxalacetato producido por la reacción de transaminación puede también ser directamente descarboxilado por la PEP-carboxilasa de las células túncico vasculares del estoma. Tal y como se muestra a continuación, las reacciones requieren ATP. El PEP así producido puede ser reciclado en las células del mesófilo donde actúa como aceptor de CO<sub>2</sub>.



La ruta C-4, como se muestra en la Figura 3.24, ilustra lo importante que es considerar los procesos bioquímicos en relación a la anatomía de la planta. La carboxilación del PEP se produce en el citoplasma de las células del mesófilo,



como se muestra en la Figura 3.25. El oxalacetato resultante es introducido en el cloroplasto del mesófilo, donde es reducido por el NADPH producido en la fotosíntesis. El malato así formado se transporta al cloroplasto de las células del túncico vasculares; donde se da su descarboxilación oxidativa produciéndose NADPH y  $\text{CO}_2$ , ambos requeridos por el ciclo de Calvin para la asimilación del  $\text{CO}_2$ . 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 proporciona 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 oxalacetato en la síntesis del PEP. La energía capturada por estos procesos es eventualmente translocada en forma de malato a través de las células túncico vasculares del estoma; aquí la tasa de descarboxilación del malato excede la tasa de carboxilación del RuDP y la concentración de  $\text{CO}_2$  se mantiene a un nivel al que la actividad de la RuDP-oxigenasa es baja (OGREN, 1984). Esta es la razón por la que no se da fotorrespiración en las plantas C-4. Los cloroplastos de las células túncico vasculares del estoma difieren de los 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. Todavía no se comprende bien cómo se efectúa el transporte del malato y/o del aspartato de las células del mesófilo hacia las células del túncico vasculares.

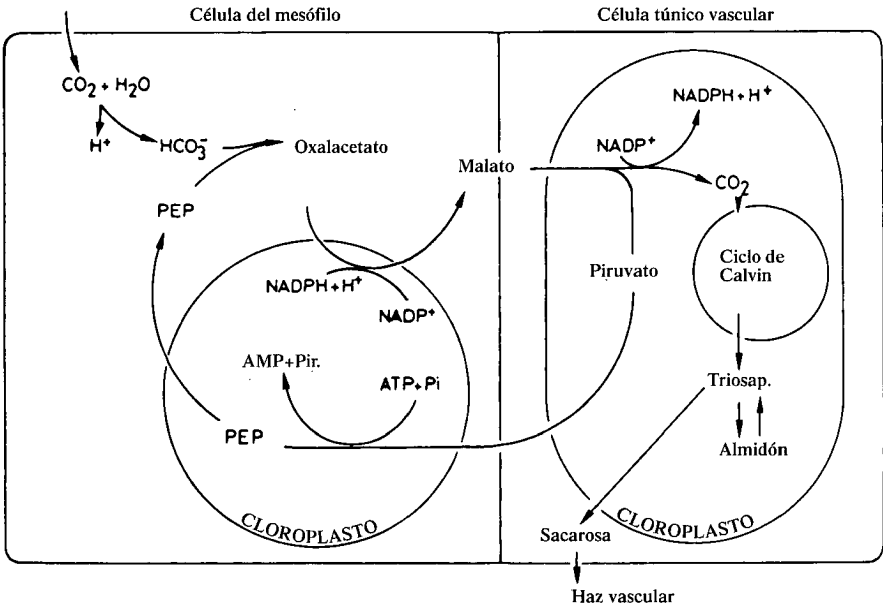


Fig. 3.25. Ruta del carbono y compartimentación en las plantas C-4.

La presencia de plasmodesmos que conectan ambos tipos de células ha llevado a la suposición de que los intermediarios del C-4 son transportados a través de ellos. Sin embargo, todavía no existe evidencia experimental directa que apoye esta especulación.

La ruta C-4 depende de la luz, ya que la enzima málica específica para NADPH y la fosfato-piruvato-diquinasa son activadas por la luz. Ésta última también es sensible a temperaturas bajas y podría ser esta la razón por la cual las plantas C-4 no abundan tanto como las C3 bajo climas más fríos. Las células túnicas vasculares del estoma están rodeadas por células del mesófilo ricas en PEP-carboxilasa. Así el  $\text{CO}_2$  liberado por la respiración de las mitocondrias o incluso por la fotorrespiración, será rápidamente reciclado por la PEP-carboxilasa. Este hecho y la baja actividad oxigenasa de la RuDP-carboxilasa en las plantas C-4 explican por qué estas especies tienen un bajo punto de compensación del  $\text{CO}_2$  (el nivel de  $\text{CO}_2$  al cual el consumo y la producción del mismo están en equilibrio). Las plantas C-4 pueden, por lo tanto, usar concentraciones de  $\text{CO}_2$  relativamente bajas en la atmósfera. El punto de compensación en estas plantas puede ser tan bajo como entre 0 y 10 ppm de  $\text{CO}_2$ . 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 plantas con un sistema de fijación de  $\text{CO}_2$  extremadamente eficiente puede relacionarse con su necesidad de ahorrar agua. Muchas plantas C-4 son propias de regiones áridas, semi-áridas y tropicales, donde el cierre de los estomas, que evita pérdidas de agua, es esencial para el crecimiento e incluso para la supervivencia. La entrada del  $\text{CO}_2$ , puede por lo tanto, restringirse. En estas condiciones ambientales las especies han evolucionado hacia una utilización muy eficiente del agua y del  $\text{CO}_2$ . Este punto de vista concuerda con las observaciones de DOWNES (1969), que señaló que la relación entre el peso del  $\text{CO}_2$  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 de las crasuláceas

Algunas especies vegetales adaptadas a condiciones áridas, incluyendo especies de *Crasuláceas*, *Cactáceas* y *Euforbiáceas*, son capaces de asimilar el  $\text{CO}_2$  durante la noche. Como esta forma de asimilación de  $\text{CO}_2$  fue primero descubierta en *Bryophyllum calycinum*, una especie de las *Crasuláceas*, se 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  $\text{CO}_2$  y almacenarlo en las vacuolas como malato. Durante el día, cuando los estomas están cerrados, el malato se descarboxila y el  $\text{CO}_2$  resultante se utiliza en la síntesis de azúcares vía ciclo de Calvin. El mecanismo de asimilación de  $\text{CO}_2$  está bien adaptado para proteger a las plantas

de la pérdida de agua durante el día. Así, el CAM puede considerarse una adaptación a las zonas áridas. La mayoría de las especies que exhiben CAM son suculentas y semi-suculentas, por lo que están bien adaptadas para sobrevivir durante periodos de estrés hídrico.

Como en la ruta C-4, la carboxilación es efectuada por la PEP-carboxilasa, probablemente localizada en el citoplasma e íntimamente asociada con la enzima malato-deshidrogenasa, que convierte el oxalacetato en malato. La descarboxilación del malato es efectuada por la enzima málica específica para NADH. En algunas especies la carboxiquinasa es la enzima descarboxilante. El oxalacetato utilizado para esta reacción es producido por oxidación del malato (OSMOND, 1978). Durante el periodo de asimilación neta de CO<sub>2</sub>, el aceptor PEP debe generarse en grandes cantidades. En la actualidad se acepta que, en general, el PEP se produce por la partición glicolítica del almidón. Por esta razón los niveles de almidón en las células bajan considerablemente durante la noche.

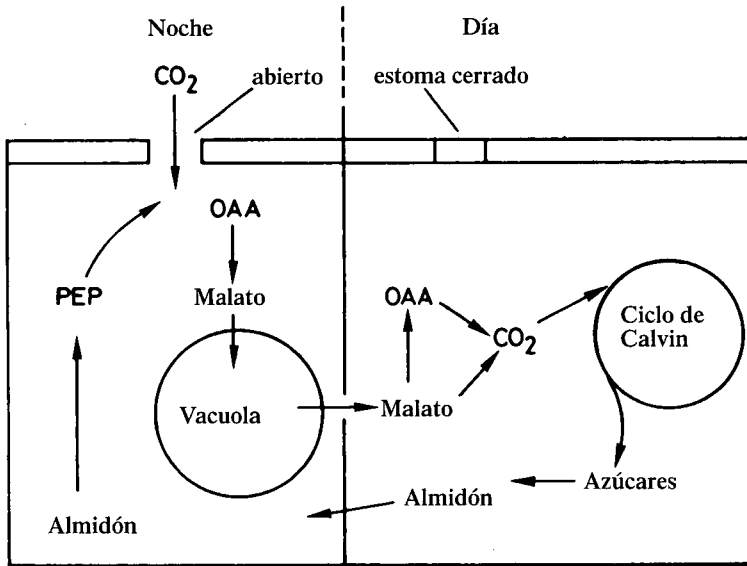


Fig. 3.26. Esquema del Metabolismo Acido Crasulaciano.

Un esquema simplificado de la bioquímica del CAM se muestra en la Figura 3.26. Durante la noche, el malato se almacena en la vacuola, pudiendo alcanzar concentraciones tan altas como 200 mM. La acumulación del ácido es un proceso activo, que todavía no se ha comprendido totalmente. LÜTTGE *et al.* (1975), sugieren que la acumulación de malato se regula mediante la turgencia. Según OSMOND (1978), el potencial hídrico de la planta es el principal factor que controla el CAM. En condiciones de estrés hídrico las plantas pueden cambiar al metabolismo CAM con los estomas cerrados durante el día y abiertos por la noche.

En tales condiciones las plantas CAM son capaces de mantener un potencial de agua (ver 4.1.2) de entre - 0.5 y 1 MPa aún cuando el potencial de agua del suelo es tan bajo como - 2.2 MPa. Durante los periodos de CAM la tasa de asimilación de CO<sub>2</sub> es baja y la tasa de crecimiento de la planta es mucho más baja que en los periodos de asimilación directa de CO<sub>2</sub> (estomas abiertos durante el día).

### 3.3. Asimilación del Nitrógeno y del Azufre

#### 3.3.1. Generalidades

La adquisición de CO<sub>2</sub> no es el único proceso de asimilación mediante 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 coenzimas. El S está presente en algunos de ellos. Los procesos mediante los cuales las plantas convierten N inorgánico (NO<sub>3</sub><sup>-</sup>, NH<sub>4</sub><sup>+</sup>, N<sub>2</sub>) y S inorgánico (SO<sub>4</sub><sup>2-</sup>) en formas orgánicas son muy importantes en biología para los animales, ya que dependen de fuentes orgánicas de N y S en su dieta, procedentes de plantas y microorganismos.

#### 3.3.2. Reducción de nitratos

A menudo los nitratos son la fuente principal de N disponible para las plantas. Antes de que puedan metabolizarse deben llevarse a formas reducidas. Este importante proceso, la reducción de nitratos, se lleva a cabo en dos pasos: la reducción del NO<sub>3</sub><sup>-</sup> a NO<sub>2</sub><sup>-</sup> y la posterior reducción del NO<sub>2</sub><sup>-</sup> a NH<sub>3</sub>. El mecanismo generalmente aceptado de asimilación del NO<sub>3</sub><sup>-</sup> en los tejidos de las plantas verdes en presencia de luz se muestra en la Figura 3.27. Las dos enzimas 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<sub>3</sub><sup>-</sup> a NO<sub>2</sub><sup>-</sup>, que se da en el citoplasma; la reducción posterior de NO<sub>2</sub><sup>-</sup> a NH<sub>3</sub> ocurre en los cloroplastos y es efectuada por la enzima nitrito-reductasa. Ambas reductasas funcionan en serie, de modo que no se da una acumulación apreciable de nitritos.

La actividad de la nitrato-reductasa ha sido detectada en un 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 parecen diferir en los diversos tipos de plantas. La nitrato-reductasa encontrada en la espinaca tiene un peso molecular de 200 kDalton. 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 provenir de la glicolisis. El NADH puede también ser indirectamente suministrado por los cloroplastos vía el transportador oxalacetato-malato (Figura 4.9). El oxalacetato es absorbido por

los cloroplastos y reducido a malato por el NADPH que proviene de la fotosíntesis. Este malato es exportado al citoplasma y aquí oxidado a oxalacetato, proceso en el cual  $\text{NAD}^+$  es reducido a NADH. El mecanismo transportador es de particular importancia en las plantas C-4 (ver punto 3.2.6), ya que enlaza la actividad fotosintética con la reducción de nitratos.

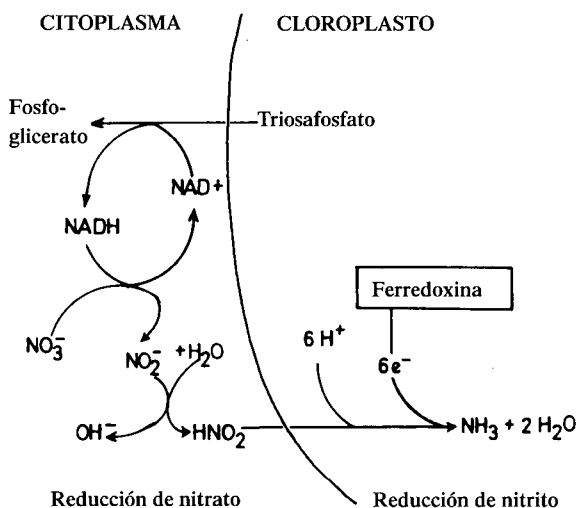


Fig. 3.27. Esquema de reducción de nitratos y nitritos (ácido nitroso).

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. Incluso en algunas especies de plantas superiores también se ha encontrado nitrato-reductasa dependiente de NADPH. La nitrato-reductasa de las algas verde-azules está fuertemente ligada a las fracciones de membrana que contienen clorofila, y utiliza directamente electrones procedentes de la ferredoxina para la reducción de nitratos.

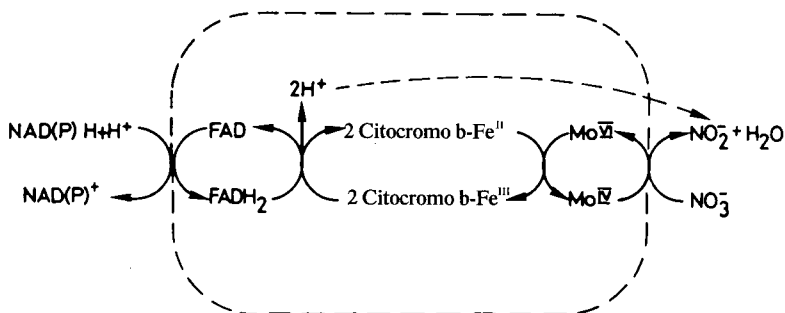
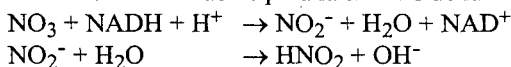


Fig. 3.28. Grupos prostéticos de la nitrato-reductasa y secuencia de reacciones (GUERRERO *et al.*, 1981). NAD(P)H indica que ambas coenzimas. NADPH y NADH pueden funcionar como donantes de H.

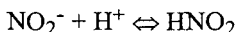
Se da también en estos organismos una relación muy próxima entre la reducción de nitratos y la fotosíntesis.

El citocromo b transfiere electrones del FAD al Mo, que reacciona directamente con el nitrato (Figura 3.28). El cambio de estado del Mo debido a la reducción no aún no ha sido aclarado. Según GUERRERO *et al.* (1981), la transferencia de electrones es mediada por un cambio  $\text{Mo}^{\text{VI}} \leftrightarrow \text{Mo}^{\text{IV}}$ . La nitrato-reductasa está generalmente unida a una enzima con un sustrato inducible. La síntesis del complejo enzimático parece verse favorecida por condiciones nutricionales alcalinas como fue demostrado por MENGEL *et al.* (1983). Como la asimilación del  $\text{NO}_3^-$  aumenta el pH en el citoplasma, la misma reducción del nitrato induce condiciones favorables para la síntesis de la nitrato reductasa.



El amonio, así como los aminoácidos, disminuye la actividad de la nitrato reductasa (SRIVASTAVA, 1980). El reciclaje de la enzima es rápido teniendo ésta una vida media de tan solo algunas horas (OAKS *et al.*, 1972). Su descomposición es efectuada por proteasas.

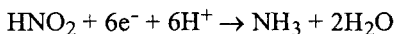
El  $\text{NO}_2^-$  producido por la nitrato reductasa es el anión de un ácido débil y por eso se protona parcialmente según la ecuación:



HEBER y PURCZELD (1977) han sugerido que es el  $\text{HNO}_2$  antes que el  $\text{NO}_2^-$  el que se transporta a través de la membrana del cloroplasto, y por lo tanto es el  $\text{HNO}_2$  el que entra en estroma del cloroplasto para reducirse a  $\text{NH}_3$ . La protonización del  $\text{NO}_2^-$  es de particular importancia dado que se produce un  $\text{OH}^-$  por cada  $\text{NO}_2^-$  protonado. Esto significa que el pH citoplasmático aumenta induciendo, por lo tanto, la síntesis de malato (ver punto 3.1.9), lo que explica por qué la nutrición con nitratos favorece la formación de malato. Al entrar en el cloroplasto, o en el plastidio, el  $\text{HNO}_2$  es reducido por la nitrito reductasa, probablemente localizada en el lado externo de la membrana tilacoidal 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 que rige todo el proceso de reducción de nitritos no se conoce aún con claridad. HEBER y PURCZELD (1977) suponen que la reducción del  $\text{HNO}_2$  está asociada a la liberación de  $\text{O}_2$  según la ecuación:



Otros investigadores afirman que se requieren 6  $\text{e}^-$  para la reducción (ver BEEVERS y HAGEMAN, 1983).



La nitrato reductasa en las plantas superiores consiste en una simple cadena polipeptídica a la que están unidos un grupo  $\text{Fe}_4\text{-S}_4$  y un sirohemo (=Fe-S-hemo) (ver Figura 3.29). Éste último se supone que está unido al  $\text{HNO}_2$  (ó  $\text{NO}_2^-$ ). Como se muestra en la Figura 3.27 la enzima recibe electrones de la ferredoxina.

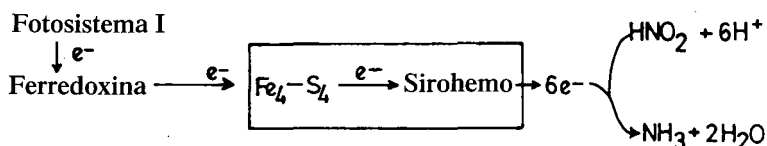
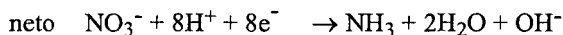
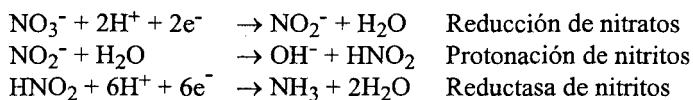


Fig. 3.29. Nitrito reductasa, flujo  $e^-$  en la reducción de nitritos.

La reducción de nitratos también se da en las raíces. El NADH requerido en la reducción del  $\text{NO}_2^-$  proviene de la respiración. Hasta recientemente la reducción de  $\text{NO}_2^-$  en las raíces fue un misterio, ya que no se habían identificado en ellas ni la ferredoxina ni un mecanismo reductor. Recientemente SUZUKI *et al.* (1984) han aislado un transportador de electrones parecido a la ferredoxina en raíces de maíz, y han 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 están localizadas en el plastidio, que también parece ser la localización de proteínas como las ferredoxinas (ver OAKS y HIREL, 1985).

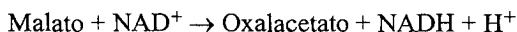
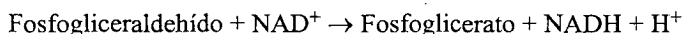
El efecto combinado de las nitrito y nitrato reductasas puede es el siguiente:



Así, por cada  $\text{NO}_3^-$  reducido, se consumen  $8\text{H}^+$  y  $8e^-$  para la producción de un  $\text{NH}_3$  y un  $\text{OH}^-$ . Como ya se discutió antes, esto puede inducir una acumulación de aniones orgánicos.

La luz juega un papel importante en la asimilación de  $\text{NO}_3^-$ . Cuando las plantas verdes se trasladan desde la luz a la oscuridad, la actividad de la  $\text{NO}_3^-$  reductasa disminuye incluso cuando el  $\text{NO}_3^-$  está presente en cantidades adecuadas. Hay pruebas convincentes de que la presencia de  $\text{NO}_3^-$  en los tejidos vitales no es indicativa de falta de proteínas enzimáticas, sino que se debe más bien a la falta de poder reductor. Incluso los mutantes de cebada que tienen una actividad nitrato reductasa muy baja, son capaces de reducir  $\text{NO}_3^-$  y crecer normalmente (WARNER y KLEINHOF, 1981). ASLAM y HUFFAKER (1984) encontraron que al exponer hojas de cebada a una fuente de luz permanente éstas reducían casi todo el  $\text{NO}_3^-$  absorbido. En condiciones de baja intensidad

luminosa, sin embargo, solo el 25% del  $\text{NO}_3^-$  absorbido se redujo. Este ejemplo indica que la reducción del  $\text{NO}_3^-$  es mucho más sensible a las bajas intensidades luminosas que a la absorción de nitratos. La adición de azúcar y malato promovieron la reducción de  $\text{NO}_3^-$ . La fuente de poder reductor para la reducción del  $\text{NO}_3^-$  es el NADH. Este se produce por la reducción del fosfogliceraldehido o malato.



En plantas C-4 el malato es la principal fuente de poder reductor mientras que en las plantas C-3 ésta es el fosfogliceraldehido. 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  $\text{NO}_3^-$  en la oscuridad. La reducción del  $\text{NO}_3^-$  es así baja pudiéndose dar la acumulación de este compuesto. Esto se demuestra en la Tabla 3.8 que muestra el efecto del momento del día en el contenido de  $\text{NO}_3^-$  en espinaca.

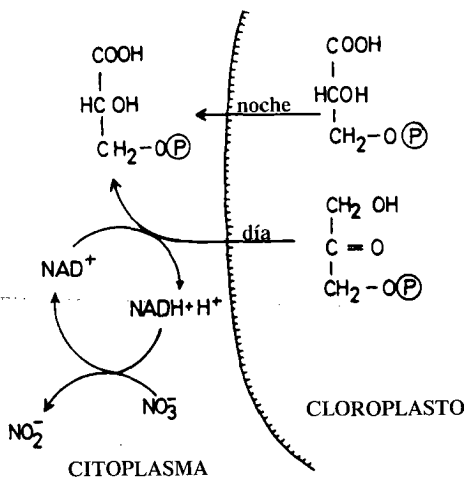


Fig. 3.30. Relación entre la exportación de asimilatos del cloroplasto y la reducción de  $\text{NO}_3^-$  en el citoplasma.

Tabla 3.8. Efecto del momento del día en el contenido de  $\text{NO}_3^-$  en espinaca (STEINGRÖVER *et al.*, 1982).

Hora del día	Tallos	Hojas mg $\text{NO}_3\text{-N/kg m.f.}$	Pecíolo
8.30	372	228	830
13.30	207	101	546
17.30	189	91	504



La asimilación de nitratos por las plantas se ve influida por la nutrición mineral y en particular por el Mo. Cuando hay deficiencias de Mo, los nitratos se acumulan y disminuye el contenido de compuestos nitrogenados amino solubles (POSSINGHAM, 1956) por falta de  $\text{NH}_3$  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 nitrito reductasa .

La nitrato reductasa aparece predominantemente en las células meristemáticas. Las hojas jóvenes y las puntas de las raíces son ricas en esta enzima. VAN EGMOND y BRETELER (1972) observaron que la actividad de la nitrato reductasa en hojas jóvenes de remolacha azucarera totalmente desarrolladas es cerca de 10 veces mayor que en las hojas más viejas. Según HEWITT (1970) la nitrato reductasa tiende a alcanzar un máximo en hojas medianamente jóvenes. En las raíces las actividades máximas se dan en los tejidos más jóvenes y disminuyen marcadamente en las zonas más viejas (HEWITT, 1970). El reciclaje de la enzima es rápido (OAKS *et al.*, 1972). Según SCHRADER *et al.* (1968) la vida media es de cerca de 4 horas.

El lugar donde se da la reducción de  $\text{NO}_3^-$  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 N nítrico (LORENZ, 1976) de modo que la reducción de  $\text{NO}_3^-$  tiene lugar principalmente en las partes verdes de la planta. WALLACE y PATE (1967) realizaron observaciones similares en *Xanthium pennsylvanicum*. En esta especie la actividad de la nitrato reductasa era inexistente en las raíces. La mayor parte de las especies vegetales, sin embargo, son capaces de reducir el  $\text{NO}_3^-$  en las raíces o en las partes aéreas. Según PATE (1971) que investigó la reducción de  $\text{NO}_3^-$  en algunas especies cultivadas, la proporción de  $\text{NO}_3^-$  reducido en las raíces decrecía según la siguiente secuencia:

Avena > Maíz > Girasol > Cebada > Nabo

Las hojas de árboles y arbustos no contienen nitratos, y según SANDERSON y COCKING (1964) la reducción se da exclusivamente en las raíces. KLEPPER y HAGEMAN (1969), sin embargo, fueron capaces de detectar nitratos en las hojas de manzanos 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 incluso acumularse en las frutas de las plantas, si éstas son tratadas con elevadas cantidades de nitratos, tal como se ha observado en uvas (SHALLER, 1984).

La actividad de la nitrato reductasa es potencialmente capaz de afectar a los rendimientos de los cultivos, ya de alguna forma controla la velocidad de asimilación de nitratos. EILRICH y HAGEMAN (1973) observaron que la actividad de la nitrato reductasa en la hoja bandera del trigo dependía de la cantidad de nitrato suministrada. Las actividades enzimáticas más elevadas estaban asociadas

con los mayores contenidos de proteínas en los granos. Por otra parte, CROY y HAGEMAN (1970) al investigar la actividad de la nitrato reductasa en las hojas de 32 variedades diferentes de trigo, no encontraron 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 translocación 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 supone una vasta reserva de  $N_2$  molecular. Sin embargo, éste no está inmediatamente disponible para el uso de las plantas superiores. Antes de poder ser asimilado, debe primero convertirse en una forma 'fijada' ya sea por oxidación a N nítrico ó por reducción a N amoniacal. Como el  $N_2$  molecular es completamente inerte, esta conversión no se efectúa fácilmente y requiere una cantidad considerable de energía. Sólo los procariontes son capaces de reducir  $NH_3$  directamente usando N 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 cianobacterias, 6 pueden efectuar esta reacción (WERNER, 1980).

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

Los microorganismos capaces de fijar  $N_2$  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 *Rhizobium*-leguminosa es de particular importancia (esto se considerará en el Capítulo 7).

Los detalles principales de la bioquímica de la fijación del  $N_2$  han sido establecidos. Parece probable que el mecanismo por el cual opera el sistema de fijación de  $N_2$  es el mismo para todos los microorganismos fijadores de  $N_2$ . La Figura 3.31 tomada de la publicación de EVANS y BARBER (1977), muestra como esto ocurre. El bacteroide, como se denomina al *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 entrada y salida de metabolitos. Los fotosintatos suministrados al nódulo sufren una degradación oxidativa, siendo una fuente del esqueleto carbonado, ATP y reductores. La ferredoxina y la flavodoxina suministran electrones al complejo enzimático nitrogenasa, que efectúa la reducción de  $N_2$  a  $NH_3$ .

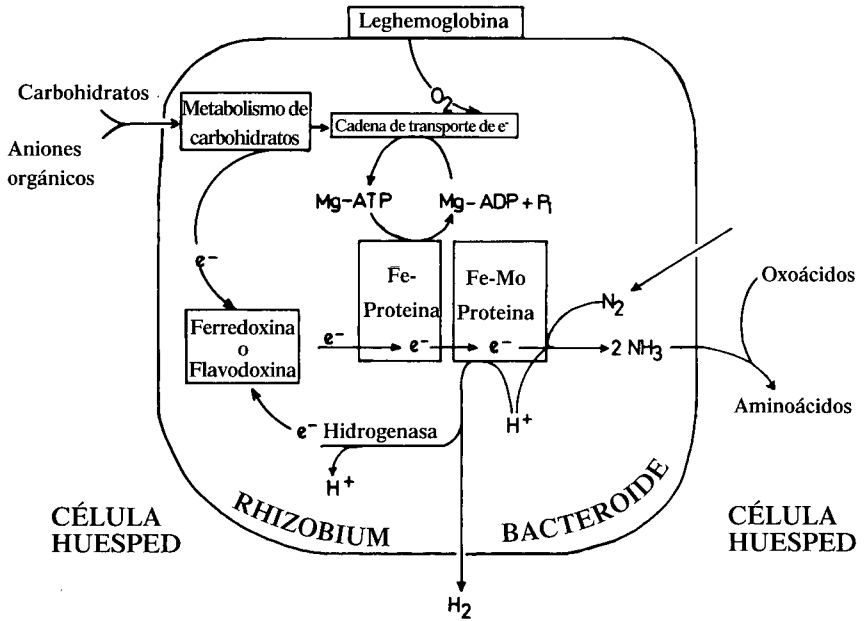


Fig. 3.31. Nitrogenasa y reacciones metabólicas en un bacteroide *Rhizobium*.

La nitrogenasa consiste en dos proteínas Fe-S que actúan juntas para catalizar la reducción de  $\text{NO}_2$  a  $\text{NH}_3$ , mecanismo asociado con la hidrólisis del ATP. Una de estas proteínas, la proteína Fe, contiene un grupo (4Fe-4S) por cada 60.000 d. La otra proteína Fe Mo contiene 36 átomos de Fe, casi un equivalente de S lábil y 2 Mo por cada 220.000 d. Ambas proteínas están presentes en una relación 2:1 *en vivo* (POSTGATE, 1985). Además de estos dos componentes proteicos, la enzima requiere una fuente de electrones, ATP,  $\text{Mg}^{2+}$ , un sistema generador de ATP y un ambiente anaeróbico, dado que las proteínas son sensibles al  $\text{O}_2$  (BOTHE, 1983). El ambiente anaeróbico en el bacteroide está asegurado por la leghemoglobina de los nódulos, que participa en el transporte del  $\text{O}_2$  de forma que mantiene una baja concentración de  $\text{O}_2$  en la superficie del bacteroide.

El mecanismo mediante el cual el complejo enzimático efectúa la reducción del  $\text{NO}_2$  fue descrito por BOTHE *et al.* (1983), y se muestra en la figura 3.31. La proteína de Fe 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 forma un complejo con la proteína Mo-Fe, transfiriendo un electrón a esta última, con una hidrólisis simultánea del ATP a ADP y  $\text{P}_i$ . Los electrones son luego transferidos al enlace  $\text{N}_2$  por la proteína Mo-Fe.

Un detalle sorprendente de la nitrogenasa es la lentitud de su 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 la proteína Fe a la proteína Mo-Fe. Los fijadores de N<sub>2</sub> deben, por lo tanto, compensar esta situación conteniendo sustanciales cantidades de enzima. En algunos casos, cerca del 20% de la proteína celular de un diazótropo (organismo fijador de N<sub>2</sub>) puede ser una nitrogenasa.

La estequiometría de la fijación N<sub>2</sub>, cuando la enzima esta trabajando a máxima eficiencia es:



Así, se forma una molécula de H<sub>2</sub> por cada dos moléculas de NH<sub>3</sub>. Estudios cinéticos recientes han revelado que en las primeras décimas de segundo el primer producto es el H<sub>2</sub>, seguido por un intermediario de hidrazina y posteriormente aparece el NH<sub>3</sub> (POSTGATE, 1985).

En condiciones que no son óptimas para la fijación, como un bajo flujo de suministro de reductor, bajo suministro de Mg-ATP, bajas temperaturas o deficiencias de N<sub>2</sub>, la conversión de protones a H<sub>2</sub> aumenta en detrimento de la reducción de N<sub>2</sub>. Cuando hay ausencia de N<sub>2</sub>, sólo se forma el H<sub>2</sub> a partir de los protones. La utilización del ATP para producir H<sub>2</sub> como un subproducto de la fijación de N<sub>2</sub> es aparentemente un proceso de derroche. Sin embargo, algunos de los diazótropos más eficientes son capaces de dividir el H<sub>2</sub> mediante la hidrogenasa,



de modo que los electrones puedan ser reciclados a la nitrogenasa, para usarse en la reducción del N<sub>2</sub>. Según SCHUBERT *et al.* (1978), este reciclaje de electrones puede, hasta cierto punto, determinar la eficiencia fijadora de N<sub>2</sub> de los *Rhizobium*.

La nitrogenasa puede reducir una variedad de análogos del N<sub>2</sub>, que incluyen el acetileno C<sub>2</sub>H<sub>2</sub>, para dar lugar a etileno. Esta reacción se usa para medir la fijación biológica de N<sub>2</sub>. Es de interés que, siendo un subproducto de la fijación del N<sub>2</sub>, el H<sub>2</sub> es un inhibidor competitivo de la reducción de N<sub>2</sub> por la nitrogenasa. Este mecanismo aun es objeto de especulaciones (POSTGATE, 1985). Quizás el detalle más interesante de la enzima es su sensibilidad al O<sub>2</sub>, que rápida e irreversiblemente la inactiva.

El NH<sub>3</sub> producido por la nitrogenasa es principalmente liberado del bacteroide a 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<sub>3</sub> son la glutamina sintasa y la glutamato sintetasa. Las reacciones se consideran con más detalle en la sección siguiente.

El glutamato y la glutamina no están a niveles altos en el bacteroide, lo que tiene gran importancia fisiológica ya que altos niveles de estos metabolitos perjudicarían a los llamados genes de fijación de N (NIF-genes). Estos genes están localizados en el genoma de la bacteria y codifican la síntesis de la nitrogenasa. El bacteroide puede proveer a la célula huésped con más del 80% del  $\text{NH}_3$  producido. Esta es la razón por la cual las bacterias simbióticas fijadoras de  $\text{N}_2$  son tan eficientes en la fijación de  $\text{N}_2$ , en comparación con las bacterias libres, en las que la actividad nitrogenasa está estrictamente controlada por el nivel endógeno de glutamato. Se supone que la formación de nitrogenasa depende también del nivel de  $\text{NH}_3$  en el bacteroide. Altos niveles inhiben la síntesis de la nitrogenasa. El  $\text{NH}_3$  exógeno puede entrar en el bacteroide y afectar a la intensidad de fijación del  $\text{N}_2$  (LATIMORE *et al.*, 1977).

La intensidad de la reducción de  $\text{N}_2$  depende del suministro de carbohidratos. Esto es cierto tanto para los microorganismos libres fijadores del  $\text{N}_2$  como para las bacterias que viven en simbiosis con las plantas superiores. Según las experiencias de ANTONIW y SPRENT (1978), con nódulos de *Phaseolus vulgaris*, la sacarosa, fructosa, glucosa, malato y otras sustancias aun no identificadas, pueden servir como fuente de energía para el bacteroide.

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

Está bien establecido que los *Rhizobiums* requieren Co. Según algunos informes de EVANS y RUSSELL (1971), el Co es esencial en la ruta del propionato, que probablemente controla la síntesis de la leghemoglobina (ver punto 13.2.3). El Cu parece ser esencial en la fijación del  $\text{N}_2$  y probablemente también esté involucrado en la síntesis de la leghemoglobina o con enzimas asociadas a la transferencia de electrones al  $\text{O}_2$  molecular (ver punto 16.2.2).

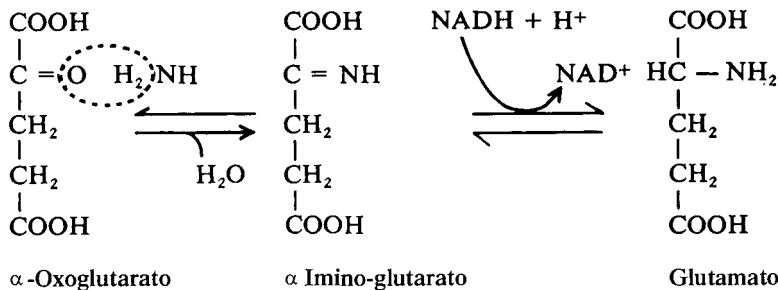
### 3.3.4. Asimilación del amonio

Tanto la asimilación del  $\text{NO}_3^-$  como la fijación de  $\text{N}_2$  molecular producen amonio. Tres enzimas son de importancia para su asimilación:

glutamato-deshidrogenasa  
glutamino-sintetasa  
glutamato-sintasa

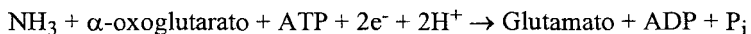
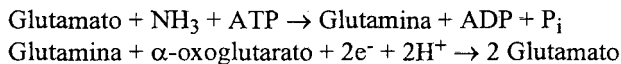
La glutamato-deshidrogenasa cataliza la reacción entre el  $\text{NH}_3$  y el  $\alpha$ -oxoglutarato. Se ha demostrado que la enzima está presente en muchas plantas superiores y que contiene Zn (VALLEE y WACKER, 1970). Se supone que en la reacción el sustrato se combina para producir un  $\alpha$ -iminoácido, que es luego reducido a glutamato en una reacción posterior, requiriendo NADPH adicional. Estos dos pasos son reversibles como se muestra en la secuencia de la reacción.

El proceso resulta en una aminación del  $\alpha$ -oxoglutarato, acoplado con la reducción efectuada por el NAD(P)H. Por esta razón se denomina aminación reductiva.



Hasta fechas relativamente recientes, la aminación reductora del  $\alpha$ -oxoglutarato catalizada por la glutamato-deshidrogenasa se consideraba la principal reacción responsable de la asimilación de  $\text{NH}_3$  en aminoácidos en las plantas superiores. El trabajo de LEA y MIFLIN (1974), MIFLIN y LEA (1977) y SKOKUT *et al.* (1978), ha demostrado la existencia de una ruta alternativa generalmente más importante, que implica dos reacciones en serie en el cloroplasto catalizadas por la glutamina-sintetasa y la glutamato-sintasa. Esto se muestra en la Figura 3.32. La glutamina-sintetasa efectúa una reacción en la cual el glutamato actúa como aceptor de  $\text{NH}_3$  para producir glutamina. Esta reacción es endergónica, y necesita ATP y Mg. El ATP es suministrado por la fosforilación fotosintética. En presencia de la fuente reductora, la glutamina transfiere sus grupos amida al  $\alpha$ -oxoglutarato. La enzima que cataliza esta reacción es la glutamato-sintasa, ahora conocida como GOGAT, abreviación de glutamina-oxoglutarato-aminotransferasa. En las plantas superiores, la ferredoxina proporciona el poder reductor (electrones) necesario para esta reacción.

Las dos reacciones pueden ser así escritas:



Se produce una molécula de glutamato por cada molécula de  $\alpha$ -oxoglutarato y  $\text{NH}_3$ . El sistema, por lo tanto, se asemeja más a la aminación reductora catalizada por la glutamato deshidrogenasa de lo que pudiera parecer en un primer momento. La diferencia principal entre ambos sistemas está en su afinidad por el  $\text{NH}_3$ . Ésta es mucho más alta para la glutamina-deshidrogenasa que es capaz de incorporar  $\text{NH}_3$ , presente en concentraciones muy bajas, como  $\alpha$ -amino-N (MIFLIN, 1975). La presencia de glutamina-sintetasa en el cloroplasto asegura que el  $\text{NH}_3$  formado por la nitrito-reductasa pueda ser incorporado sin llegar a 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  $\text{NH}_3$  en los cloroplastos y que la enzima proporciona el camino de asimilación más importante del  $\text{NH}_3$  en las plantas verdes. Según WEISSMAN (1976), la glutamina-sintetasa tiene un papel principal en el metabolismo radicular. Este

sistema es también operativo en las bacterias, levaduras y bacterias fijadoras de  $N_2$  de vida libre. Hasta ahora la glutamina-sintetasa se ha encontrado exclusivamente en los cloroplastos y plastidios. 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 íntimamente relacionada con la fotosíntesis, dado que tiene pH óptimo de 8, lo que implica que mantiene una elevada actividad en condiciones luminosas. 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 la denominada carga energética, que se ha definido por la relación:

$$\frac{ATP+1/2ADP}{ATP+ADP+AMP}$$

Una alta carga energética favorece, y una baja carga energética restringe la asimilación de  $NH_3$ .

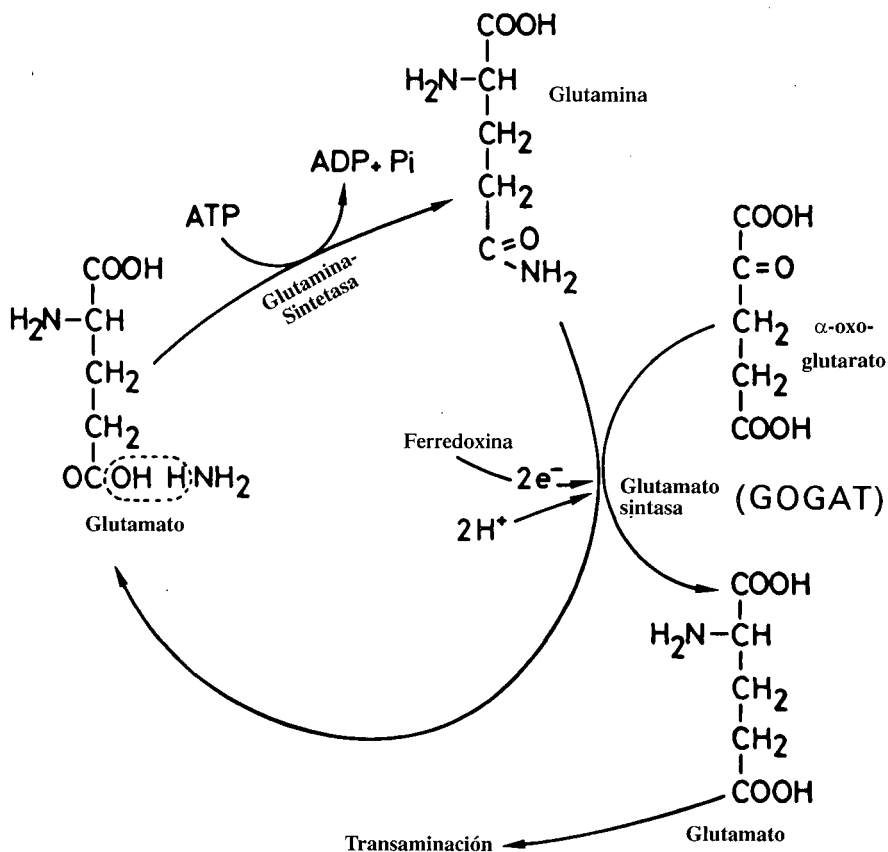
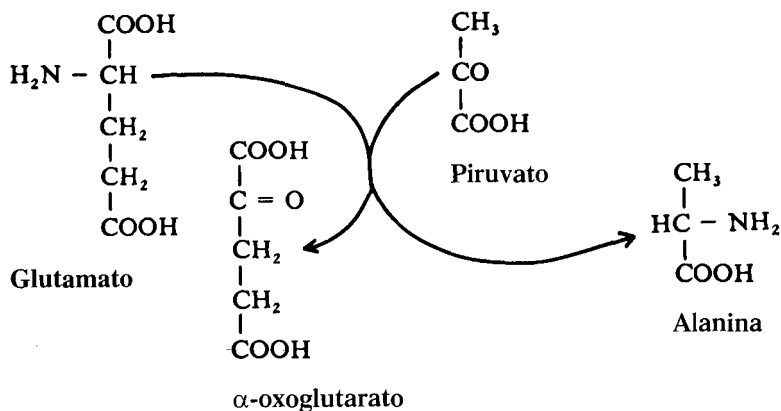


Fig. 3.32. Esquema de reacciones de la glutamina-sintetasa y la glutamato-sintetasa.

SODEK y DA SILVA (1977), encontraron una alta actividad de la glutamato-sintasa GOGAT en granos de maíz en desarrollo. Estos autores mantienen que la glutamina es rápidamente importada por el endospermo, donde es metabolizada por la glutamato-sintasa. El glutamato resultante puede luego transferir sus grupos amino a grupos oxo ácidos, como piruvato u oxalacetato. Estas observaciones concuerdan con los resultados de MENGEL *et al.* (1981), que observaron 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 (ROUBELAKIS y KLEWER, 1978).

### 3.3.5. Aminoácidos y amidas

El N amino del glutamato puede transferirse a otros oxoácidos (cetoácidos) por el proceso de transaminación. Las enzimas que catalizan esta reacción son aminotransferasas. Abajo se muestra un ejemplo donde el grupo NH<sub>2</sub> del glutamato es transferido al oxoácido piruvato para formar el aminoácido alanina.

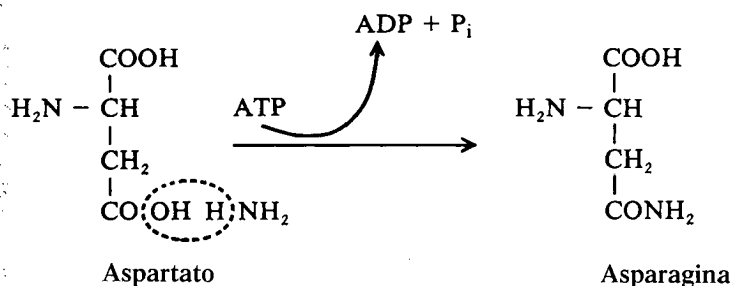


En esta reacción se sintetiza un nuevo aminoácido (alanina). La transaminación constituye un camino para la síntesis de un cierto número de aminoácidos y es probable que el grupo NH<sub>2</sub> de muchos aminoácidos originalmente proceda del glutamato. Los más importantes oxoácidos aceptores de NH<sub>2</sub> del proceso de transaminación y sus correspondientes aminoácidos se listan a continuación:

<i>Oxoácido</i>	<i>Aminoácido</i>
α-oxoglutarato	glutamato
oxalacetato	aspartato
glioxilato	glicina
piruvato	alanina
hidroxipiruvato	serina
glutamato γ-semialdehído	ornitina
succinato-semialdehído	γ-aminobutirato
α-ceto β-hidroxibutirato	treonina



Cuando hay un exceso de  $\text{NH}_3$  disponible, el glutamato y el aspartato pueden servir como aceptores de  $\text{NH}_3$ . En esta reacción se sintetizan las amidas glutamina y asparagina respectivamente. Este proceso requiere ATP, que es hidrolizado en la reacción.



Como el  $\text{NH}_3$  es tóxico para las células vegetales, la síntesis de la glutamina y asparagina permite su eliminación, 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  $\text{NH}_4^+$ . Según las investigaciones de PLATT *et al.* (1977), con discos de hojas de alfalfa (*Medicago sativa*) el  $\text{NH}_4^+$  tiene una función reguladora al promover la formación de oxalacetato que luego es aminado dando lugar a aspartato.

### 3.3.6. Asimilación de azufre

La fuente más importante de azufre para las plantas superiores es el  $\text{SO}_4^{2-}$ . En varios aspectos su asimilación se asemeja a la del nitrato, aunque los mecanismos no se conocen tan en detalle. El  $\text{SO}_4^{2-}$  absorbido por las células de las plantas debe reducirse ya que en las moléculas más importantes que contienen azufre, éste se presenta en forma reducida. Estos compuestos orgánicos incluyen 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  $\text{SO}_4^{2-}$  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  $\text{H}_2\text{SO}_4$  y el ATP, como se muestra en la Figura 3.33a. El grupo sulfurilo del  $\text{H}_2\text{SO}_4$  reemplaza al pirofosforilo del ATP, formando así un adenosinfosfosulfato y pirofosfato. La reacción es catalizada por una enzima denominada ATP-sulfurilasa. El grupo sulfurilo del adenosinfosfosulfato APS es transferido a un complejo transportador de SH. En este proceso, catalizado por una APS transferasa, el H del grupo SH transportador es reemplazado por el grupo sulfurilo, que entonces es reducido a SH. El poder reductor lo proporciona la ferredoxina (ver Figura 3.33b). En un paso posterior el grupo SH del complejo transportador es transferido a la acetilserina regenerándose en este proceso el transportador original (complejo SH).

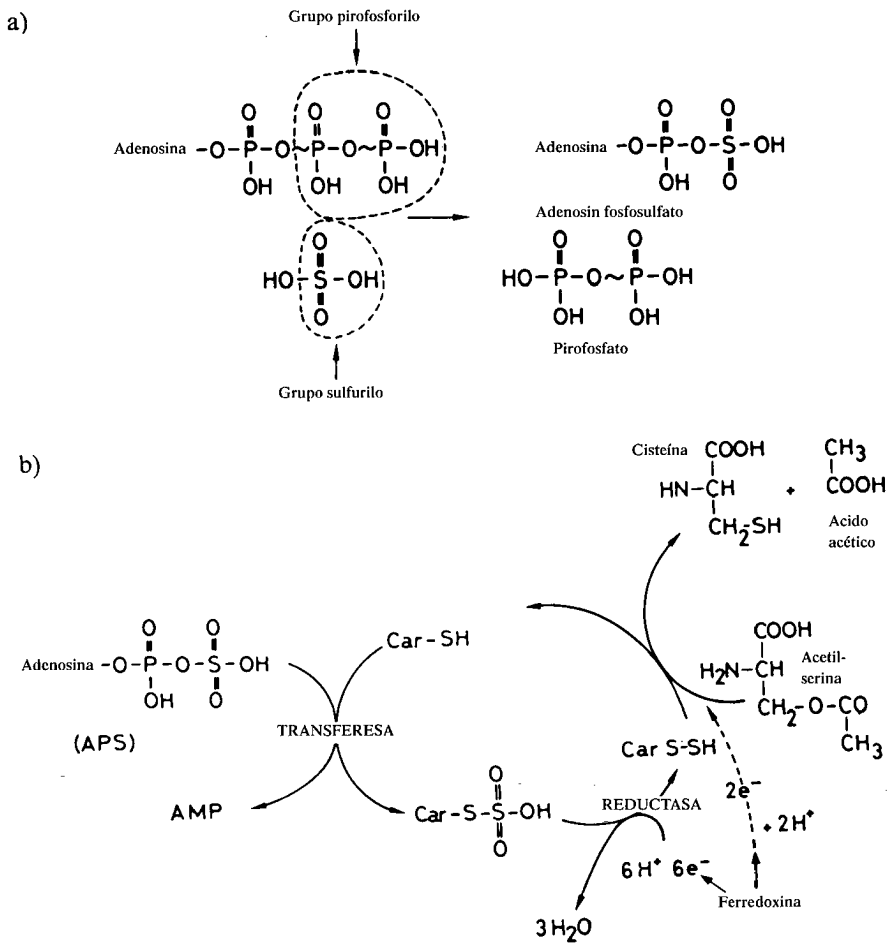
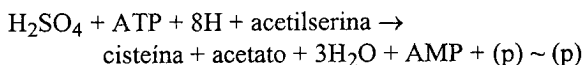


Fig. 3.33. Esquema simplificado mostrando la ruta de reducción del sulfato.

- a) Reacción de la ATP-sulfurilasa, produciendo adenosinofosfosulfato;  
 b) Transferencia del grupo sulfuril al complejo Car-SH y pasos de la reducción.

La acetilserina se divide en cisteína y acetato. La reacción de división requiere dos equivalentes reductores adicionales, que probablemente también proceden de la ferredoxina. El proceso neto del ciclo de reducción total puede describirse mediante la siguiente ecuación:



Esta ecuación muestra que la reducción del sulfato requiere energía en forma de ATP y equivalentes reductores. El proceso de reducción por ello depende de la fotosíntesis y especialmente del nivel de ATP (SCHIFF y HODSON, 1973). El sulfato es reducido principalmente durante el período lumínico ya que las enzimas reductoras del sulfato están localizadas en la membrana del cloroplasto. No se sabe aún 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 darse en tejidos no verdes, probablemente en proplastidios (SCHMIDT, 1979). La reducción de sulfatos en los procariontes puede diferir de aquella que se da en plantas superiores, ya que el adenosin-3 fosfato-5 fosfo-sulfato PAPS, es un intermediario indispensable en el proceso de reducción (SCHIFF, 1983).

La reducción de  $\text{SO}_4^{2-}$  es efectuada por varias plantas y organismos incluyendo las plantas superiores, algas, hongos, algas verde-azules y bacterias. El metabolismo animal depende, sin embargo, de la absorción de una fuente 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 que el S está presente, de forma reducida, en una molécula orgánica. La cisteína es un precursor de la metionina, otro aminoácido azufrado importante.

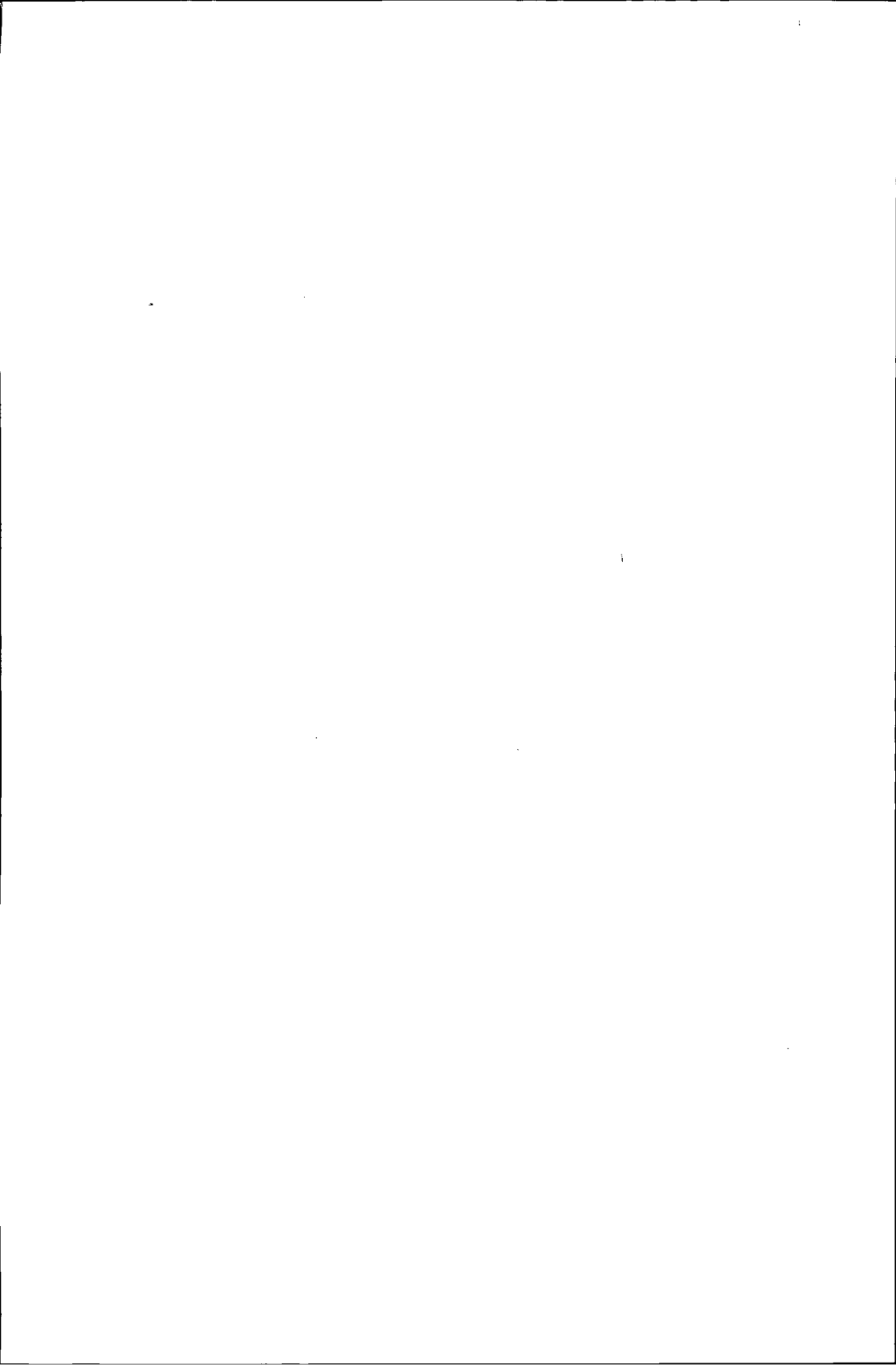
## Lectura General

- ANDERSON, J.W. (1978): Sulphur in Biology. Studies in Biology, p. 101. Edward Arnold, London.
- APPLEBY, C.A. (1984): Leghemoglobin and Rhizobium respiration. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 35, 443-478.
- ARNON, D.I. (1977): 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.
- BAKER, D.A. and HALL, J.L. (1975): Eds.: Ion Transport in Plant Cells and Tissues. North Holland Publishing Co., Amsterdam.
- BASSHAM, J.A. (1979): 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.
- BAUMANN, G. (1980): (G) Photorespiration and glycollate metabolism in higher plants. *Biol. Rdsch.* 18, 1-12.
- BEGG, J.E. and TURNER, N.C. (1976): Crop water deficits. *Adv. Agron.* 28, 161-217.
- BLACK, C.C. (1973): Photosynthetic carbon fixation in relation to net  $\text{CO}_2$  uptake. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 24, 253-286
- BOTHE, H., YATES, M.G. and CANNON, F.C. (1983): Physiology, biochemistry and genetics of dinitrogen fixation. *In: Inorganic Plant Nutrition. Encycl.*

- Plant Physiol. New Series Vol. 15A (A. Läuchli and R.L. Bielecki, eds.) p. 241-285. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New York.
- BOWLING, D.J.F. (1976): Uptake of Ions by Plant roots. Chapman and Hall, London.
- CHATT, J., RICHARDS, R.L. and G. DA CAMARA PINI, L.M. (1980): New Trends in the Chemistry of Nitrogen Fixation. Academic Press, London, New York and San Francisco.
- CLARKSON, D.T. (1974): Ion Transport and Cell structure in Plants, McGraw Hill.
- CLARKSON, D.T. (1977): Membrane structure and transport. *In*: The Molecular Biology of Plant Cells (H. Smith, ed.) p. 24-63. Blackwell, London.
- EDWARDS, G.E. and HUBER, S.C. (1979): C-4 metabolism in isolated cells and protoplasts. *In*: Photosynthesis II, New Series, Vol. 8 (M. Gibbs and E. Latzko, eds.) p. 102-112. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New York.
- EPSTEIN, E. (1972): Mineral Nutrition of Plants: Principles and Perspectives. John Wiley and Sons, Inc., New York, London, Sydney, Toronto.
- GLASS, A.D.M. and SIDDIQI, M.Y. (1984): The control of nutrient uptake rates in relation to the inorganic composition of plants. *In*: Adv. in Plant Nutrition Vol. I (P.B. Tinker and A. Läuchli, eds.) p. 103-147. Praeger New York.
- GUERRERO, M.G., VEGA, J.M. and LOSADA, M. (1981): The assimilatory nitrate reducing system and its regulation. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 32, 169-204.
- HAEHNEL, W. (1984): Photosynthetic electron transport in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 35, 659-693.
- HATCH, M.D., OSMOND, C.B. and SLATYER, R.O. (1971): Photosynthesis and Photorespiration. Wiley Interscience, New York.
- HIATT, A.J. and LEGGETT, J.E. (1974): Ionic interactions and antagonism in plants. p. 101-134. *In*: E.W. Carson: The Plant Root and Its Environment. University Press of Virginia, Charlottesville.
- HIGINBOTHAM, N. (1973): Electropotentials of plant cells. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 24, 15-46.
- HIGINBOTHAM, N. (1973): The mineral absorption process in plants. *Bot. Rev.* 39, 15-69.
- HODGES, T.K. (1973): Ion absorption by plant roots. *Adv. Agron.* 25, 163-207.
- HÖLL, W. (1975): (G) The symbiosis between legumes and bacteria of the genus *Rhizobium*. *Naturw. Rdsch.* 8, 281-289.
- INTERNATIONAL POTASH INSTITUTE (1975): Fertilizer Use and Protein Production. 11th Colloquium, Intern. Potash Inst., Berne.
- JAGENDORF, A.T. (1977): 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.
- JENSEN, R.G. and BAHR, J.T. (1977): Ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase-oxygenase. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28, 379-400.
- KELLY, G.J., LATZKO, E. and GIBBS, M. (1976): Regulatory aspects of photosynthetic carbon metabolism. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 27, 181-205.

- KLUGE, M. (1979): 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.
- LEONARD, R.T. (1984): 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.
- LÜTTGE, U. and HIGINBOTHAM, N. (1979): *Transport in Plants*. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New York.
- LÜTTGE, U. and PITMAN, M.G., eds. (1976): *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.
- MCLACHLAN, K.D. (1975): *Sulphur in Australasian Agriculture*. Sidney Univ. Press.
- MIFLIN, B.J. (1975): 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*.
- MITCHELL, P. (1978): Protonmotive chemiosmotic mechanisms in oxidative and photosynthetic phosphorylation. *Trends in Biochemical Sciences* 3, N58-N61.
- MORTENSON, L.E. and THORNELEY, R.N.F. (1979): Structure and function of nitrogenase. *Ann. Rev. Biochem.* 48, 387-418.
- NEYRA, C.A. and DÖBEREINER, J. (1977): Nitrogen fixation in grasses. *Adv. Agron.* 29, 1-38.
- OGREN, W.L. (1984): Photorespiration: pathways, regulation and modification. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 35, 415-442.
- OSMOND, C.B. (1978): Crassulacean acid metabolism: A curiosity in context. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 29, 379-414.
- PARTHIER, B. (1978): (G) The biological fixation of atmospheric nitrogen. *Biol. Rdsch.* 16, 345-364.
- PHILLIPS, D.A. (1980): Efficiency of symbiotic nitrogen fixation in legumes. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31, 29-49.
- POOLE, R.J. (1978): Energy coupling for membrane transport. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 29, 437-460.
- RADMER, R. and KOK, B. (1975): Energy capture in photosynthesis: Photosystem II. *Ann. Rev. Biochem.* 44, 409-433.
- RASCHE, K. (1975): Stomatal action. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 26, 309-340.
- SCHIFF, J.A. (1983): Reduction and other metabolic reactions of sulfate. *In: Inorganic Plant Nutrition. Encycl. Plant Physiol. New Series Vol. 15A* (A. Läuchli and R.L. Bielecki, eds.) p. 401-421. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New York.
- SCHIFF, J.A. and HODSON, R.C. (1973): The metabolism of sulphate. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 24, 381-414.

- SHANMUGAM, K.T., O'GARA, F., ANDERSEN, K. and VALENTINE, R.C. (1978): Biological nitrogen fixation. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 29, 263-276.
- SHAVIT, N. (1980): Energy transduction in chloroplasts: Structure and function of the ATPase complex. *Ann. Rev. Biochem.* 49, 111-138.
- SMITH, F.A. and RAVEN, J.A. (1979): Intercellular pH and its regulation. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 30, 289-311.
- STOCKING, C.R. and HEBER, U. (1976): Transport in plants III. Intracellular Interactions and Transport Process. New Series, Vol. 3, Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New York.
- TOLBERT, N.E. (1979): 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.
- WALKER, D.A. (1970): Three phases of chloroplast research. *Nature* 226, 1204-1208.
- WINTER, H.C. and BURRIS, R.H. (1976): Nitrogenase. *Ann. Rev. Biochem.* 45, 409-426.
- WOOLHOUSE, H.W. (1978): Light gathering and carbon assimilation processes in photosynthesis; their adaptive modifications and significance for agriculture. *Endeavour, New Series* 2, 35-46.
- ZELITCH, I. (1979): 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.



## Capítulo 4:

# Relaciones Planta-Agua

## 4.1. Procesos Básicos de las Relaciones Planta-Agua

### 4.1.1. Generalidades

La vida está íntimamente ligada al agua y particularmente al agua en su fase líquida. El agua es la forma bajo la cual se absorbe y se asimila el elemento H, esencial en las moléculas orgánicas, 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  $\text{CO}_2$  y el  $\text{NO}_3^-$  son nutrientes de las plantas. Sin embargo, la cantidad de agua requerida para el proceso fotosintético es pequeña, alrededor del 0,01% de la cantidad total utilizada por la planta. La mayor parte las funciones en las que el agua participa son de naturaleza física. El agua es un solvente para muchas sustancias como sales inorgánicas, azúcares y aniones orgánicos. Es también el medio en el que se dan todas las reacciones bioquímicas. Las moléculas de agua se adsorben a las superficies de las partículas, formando capas de hidratación que influyen en las reacciones físicas y químicas. El agua en forma líquida permite la difusión y el flujo en masa de los solutos, y por esta razón es esencial para la translocación y distribución de los nutrientes y metabolitos por toda la planta. 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 hídrico

Para una comprensión más profunda de los procesos en los que participa el agua, es importante apreciar el concepto de potencial agua (SLATYER, 1967). El término "potencial hídrico" describe el estado energético del agua y fue introducido en la literatura para conseguir una terminología unificada en el estudio de las relaciones suelo-planta-agua. Puede definirse como la diferencia de potencial químico por unidad de volumen entre una muestra dada de agua y el agua pura libre a la misma temperatura. Puede expresarse en una ecuación como la que sigue:

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



donde

$\Psi$  = potencial hídrico

$\mu_w$  = potencial químico del agua considerada

$\mu_w^0$  = 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 Julios por mol, donde el volumen parcial molar del agua está expresado en términos de volumen ( $m^3$ ) por mol. Sustituyendo estas unidades en la ecuación de arriba, se tiene:

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

Energía (J) = Fuerza (N)  $\times$  Distancia (m).

donde

N = Newton, unidad de fuerza

Sustituyendo esta expresión por J en la ecuación de arriba, el potencial hídrico viene dado en los siguientes términos:

$$= \frac{N \times m}{m^3} = \frac{N}{m^2}$$

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

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

Como el Pascal es una unidad muy pequeña, se usan más frecuentemente el KPa o el MPa como medidas del potencial hídrico.

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

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

El agua puede estar sujeta a la presión hidrostática o a la succión, siendo en el primer caso el potencial hídrico positivo y en el segundo negativo. El potencial hídrico también se ve 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 hídrico. Teniendo en cuenta esto (es decir los tres componentes: presión hidrostática, succión y concentración de soluto) el potencial hídrico puede describirse mediante la siguiente ecuación:

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

$\Psi_p$  el potencial de presión es numéricamente igual a la presión hidrostática. Aumentando la presión hidrostática aumenta el potencial hídrico, por lo que el término  $\Psi_p$  tiene signo positivo.

$\Psi_s$  el potencial resultante de la presencia de solutos, potencial osmótico o potencial de soluto. La introducción de solutos en el agua reduce la concentración del agua, o más precisamente, la actividad de las moléculas de agua. Esto disminuye el potencial hídrico. Una solución de sacarosa 0,1 M, por ejemplo, tiene un potencial agua que es 0,227 MPa más bajo que el del agua pura a la misma temperatura y presión. El potencial osmótico ( $\Psi_s$ ) es siempre un valor negativo, siendo menor que cero (valor del potencial del agua pura).

$\Psi_m$  el potencial mátrico, y representa la succión. Este es un componente del potencial hídrico producto del efecto de las superficies sólidas en la fase acuosa. El agua puede unirse a moléculas más grandes, tales como proteínas o polisacáridos, por medio de puentes de 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 se denominan mátricas y pueden restringir la movilidad del agua, tendiendo a bajar el potencial hídrico. El signo  $\Psi_m$  de la ecuación de arriba es, por lo tanto, negativo.

En el material vegetal fresco la proporción de agua unida matricamente normalmente es muy pequeña (WIEBE y AL-SAAD, 1976). En muchas especies vegetales, por lo tanto, el potencial mátrico ( $\Psi_m$ ) sólo juega un papel importante cuando los tejidos se han desprovisto de más del 50% de su contenido normal de agua (HSIAO, 1973). En las plantas el potencial mátrico puede despreciarse a menudo. En el suelo, en cambio, es un componente importante del potencial hídrico del mismo (GARDNER, 1965).

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

El potencial hídrico de las plantas es habitualmente del orden 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 sobre el contenido de agua de los tejidos pero puede perjudicar considerablemente al potencial hídrico. Esto resulta principalmente en una disminución de la presión hidrostática  $\Psi_p$ . Los diferentes tejidos vegetales tienden a tener potenciales de agua característicos. El potencial hídrico de las hojas es normalmente más bajo (más negativo) que el de las raíces.

Uno de los aspectos más importantes del potencial hídrico es que constituye la principal fuerza motriz de la transferencia de 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. De acuerdo con la hipótesis de la catenaria de VAN DEN HONERT (1948), el movimiento de agua entre dos puntos depende de la diferencia de potencial hídrico y de la resistencia al flujo. Las resistencias en los sistemas vegetales son las paredes celulares, membranas, cutículas, etc. Así el flujo de agua puede describirse por la ecuación:

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

donde  $\Psi_1$  y  $\Psi_2$  = diferencia de potencial agua entre dos puntos;

F = flujo

R = resistencia.

#### 4.1.3. Osmosis

La osmosis se produce cuando dos soluciones de diferente potencial hídrico están separadas por una membrana semipermeable, que permite la penetración de las moléculas de agua pero no la de los solutos, como se muestra en la Figura 4.1. Para simplificar, en el ejemplo presentado, una parte del sistema consiste en agua pura, (a la izquierda de la Figura 4.1), y la otra es una solución de sacarosa (lado derecho de la figura 4.1). Siempre que el agua pura y la solución de sacarosa estén expuestas a la misma temperatura y presión atmosférica, el potencial hídrico de la solución es más bajo que el del agua pura. Para alcanzar el equilibrio se producirá un paso neto de agua a través de la membrana semipermeable a la solución de sacarosa, como se muestra esquemáticamente 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 momento, como se muestra en la Figura 4.1b, ha aumentado la turgencia de la solución de sacarosa.

La célula vegetal puede considerarse un sistema osmótico. Si una célula viva se sitúa en agua pura, hay una absorción neta de agua por parte de la célula. Esto se debe a que la presencia de solutos en la célula provoca un potencial hídrico más bajo que el del agua pura. La absorción neta de agua influye en el potencial hídrico de la célula de dos formas: diluye la concentración celular de solutos de modo que el potencial osmótico ( $\Psi_s$ ) en la célula aumenta (se vuelve menos negativo) y también aumenta la presión hidrostática o presión de turgencia. Estos dos efectos incrementan el potencial hídrico en la célula. La carga que supone la presión de turgencia es soportada por la pared celular y las células vecinas. En las células totalmente turgentes las moléculas de agua ejercen una elevada presión sobre las paredes celulares. Éstas, sin embargo, son elásticas y pueden aumentar el volumen celular hasta un 20 o 30%. La Figura 4.2 muestra los

cambios de turgencia (presión hidrostática  $\Psi_p$ ), potencial osmótico ( $\Psi_s$ ), y potencial hídrico ( $\Psi_p + \Psi_s$ ) cuando la célula se hincha. Claramente, el aumento del potencial hídrico es más marcado que el aumento del potencial osmótico, ya que el aumento del potencial osmótico se ve afectado por el aumento del volumen de las células a medida que éstas se hinchan.

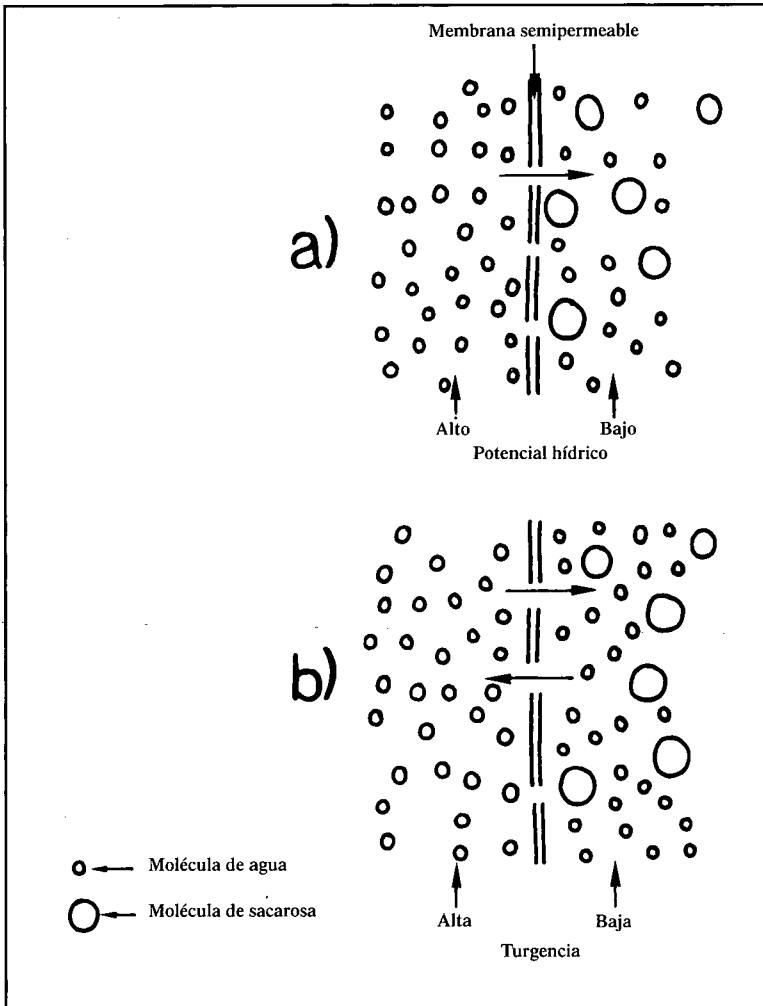
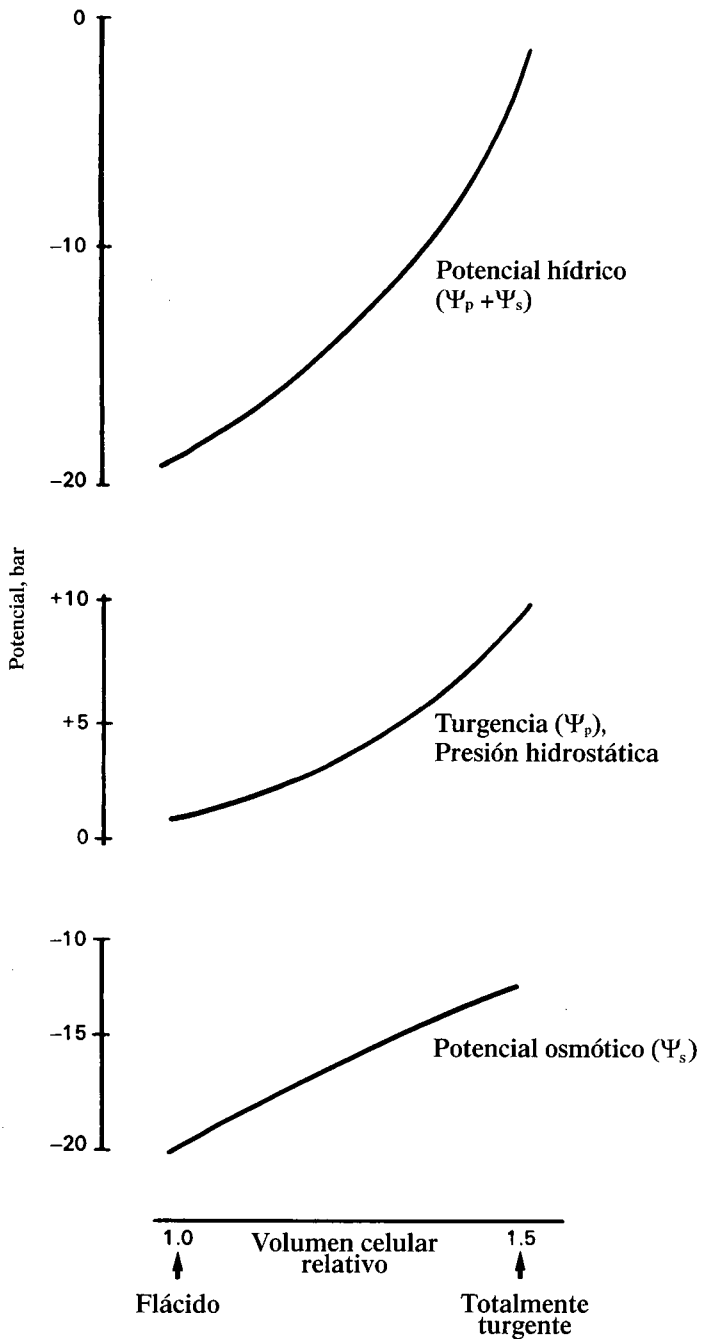


Fig. 4.1. Sistema osmótico:

- a) Movimiento de agua neto del potencial hídrico más alto al más bajo,
- b) Equilibrio entre ambos potenciales hídricos debido a la mayor presión de turgencia en la solución de sacarosa. No hay movimiento neto de agua.



**Fig. 4.2.** Relación entre el volumen celular, la turgencia, el potencial osmótico y el potencial hídrico.

Cuando el potencial hídrico del medio es menor que el de la célula (solución hipertónica), el movimiento neto del agua se da de la célula al medio externo. La pérdida de agua resulta inicialmente en un encogimiento del volumen celular seguido por una contracción del citoplasma y por su separación de la pared celular. Este fenómeno se llama plasmolisis. 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 a agua pura. La concentración de solutos en las células vegetales es normalmente del orden de 0.2 a 0.8 M. Concentraciones más altas en el medio externo causan plasmolisis.

Tanto los solutos orgánicos como los inorgánicos afectan al potencial osmótico de las células vegetales. Según ZIMMERMANN (1978), los solutos inorgánicos, en particular  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Na}^+$  y  $\text{Cl}^-$ , están presentes predominantemente en las vacuolas, mientras que en el citoplasma son las moléculas orgánicas como el glicerol, glicina-betaina, aminoácidos y sacarosa las que contribuyen principalmente al potencial osmótico. Estos solutos orgánicos se denominan "solutos compatibles", ya que no son perjudiciales para el citoplasma, ni siquiera altas concentraciones. Ambos tipos de solutos osmóticamente activos, orgánicos e inorgánicos, juegan un papel principal en la osmorregulación (ZIMMERMANN, 1978), que puede definirse como el ajuste iónico de la célula a las condiciones de agua del ambiente. La concentración osmótica puede cambiar incluso durante el transcurso del día.

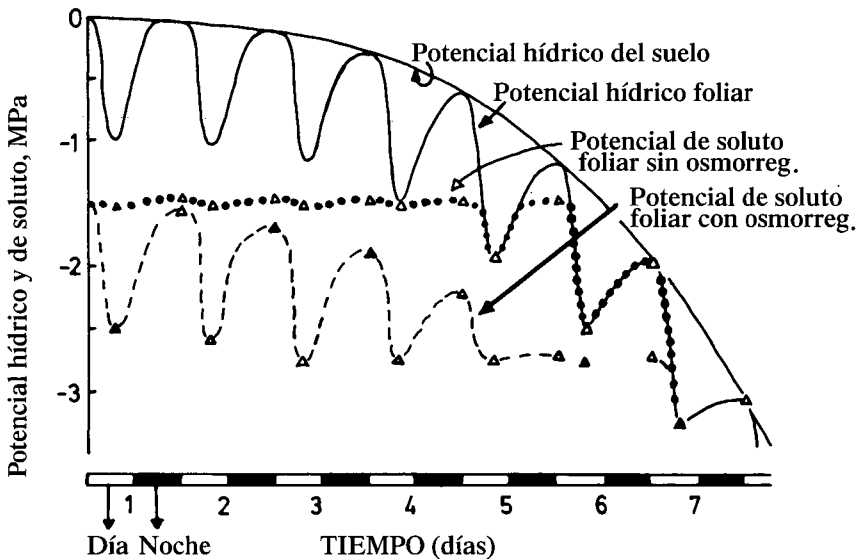


Fig. 4.3. Relación entre la caída del potencial hídrico del suelo, potencial hídrico foliar y potencial de soluto foliar, con y sin osmorregulación (MORGAN, 1984).

Las elevadas pérdidas de agua de los tejidos que se dan durante el día pueden, de algún modo, evitarse por la presión osmótica, que aumenta la retención del agua. Se han observado cambios claros en el potencial de soluto durante el día, del orden de 0.4 a 0.7 MPa (MORGAN, 1984). La osmorregulación es de particular importancia en las hojas jóvenes que necesitan agua para expandirse. En la Figura 4.3 se muestra la relación entre la caída del potencial hídrico del suelo y los correspondientes potenciales hídrico y de soluto en hojas en las que se da la osmorregulación, en comparación con hojas en las que ésta no se produce. El ritmo diurno del potencial de soluto puede observarse para hojas en las que tiene lugar la osmorregulación. El bajo potencial de soluto durante el día protege a la hoja de una pérdida excesiva de agua por transpiración. Las especies vegetales difieren en el potencial de soluto. Para las plantas mesofíticas de sombra, el potencial de soluto es del orden de -0.05 MPa. Los valores correspondientes para los principales cultivos están entre -1.0 y -2.0 MPa, y para las especies xerofíticas entre -3.0 y -4.0 MPa. Para algunas halófitas los valores pueden ser tan bajos como -10.0 MPa.

#### **4.1.4. Adsorción 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 adsorber moléculas de agua del medio circundante. Este es un proceso de significancia biológica. Las semillas secas, como por ejemplo las semillas enterradas en el suelo, adsorben rápidamente agua del medio. Las moléculas de agua penetran en el espacio intercelular de las paredes celulares y también en otros compartimientos de la célula, por fuerzas de adsorción. Estas fuerzas dan lugar al hinchamiento de las semillas y si quedan confinadas pueden ejercer una presión del orden de 100 MPa (SUTCLIFFE, 1979). Esta adsorción de agua por parte de las semillas les proporciona agua suficiente para las reacciones bioquímicas que inician el proceso de germinación. El hinchamiento de la gelatina causado por el agua es un proceso análogo. La absorción de agua que resulta de las fuerzas de adsorción se denomina imbibición.

## **4.2. Balance Hídrico**

### **4.2.1. Generalidades**

El potencial hídrico de la atmósfera es generalmente más bajo que el potencial hídrico del suelo. Esta diferencia de potenciales es la fuerza motriz de la translocación de agua desde la solución del suelo, a través de la planta, hacia la atmósfera. Generalmente el potencial hídrico de la hoja no es mucho más bajo que el del suelo. Sin embargo, se da una gran diferencia de potencial a lo ancho

de la capa límite que rodea a la hoja y las cavidades estomáticas y que las separa de la atmósfera. La velocidad a la que el agua se transfiere a través de la interfase hoja-atmósfera es proporcional a la diferencia de presión de vapor entre ambos lados de la capa límite. 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 los ápices de los tallos y hojas, el agua debe superar algunas resistencias. Éstas y las fuerzas implicadas en el transporte de agua se discutirán a continuación.

Pueden distinguirse tres etapas principales en la translocación del 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 en forma de moléculas gaseosas en la interfase planta-atmósfera. Estos tres pasos principales se ilustran en la Figura 4.4.

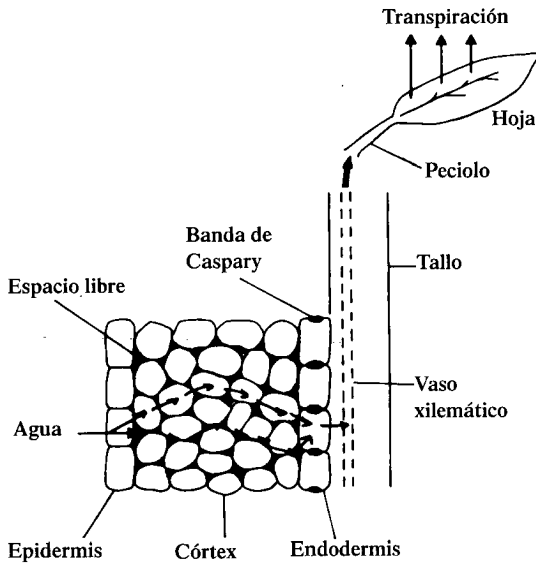


Fig. 4.4. Recorridos del agua en las plantas superiores.

#### 4.2.2. Absorción de agua por las raíces

La Figura 4.5 muestra esquemáticamente los tejidos 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, generalmente se caracteriza por tener una capa suberizada. Esta capa que se presenta en las células radiales transversales se conoce como banda



Caspariana y está constituida por material lipídico y lignina. Presenta una alta resistencia al agua y al transporte de solutos.

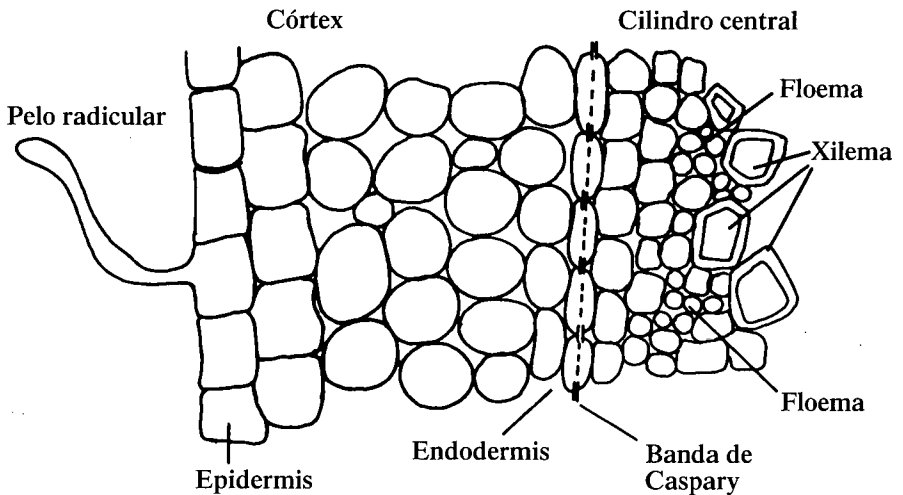


Fig. 4.5. Sección transversal de una raíz joven.

En los tejidos radiculares, así como en otros tejidos de las plantas superiores, debe distinguirse entre la zona de la pared celular y la zona citoplasmática en relación al transporte de agua y solutos. La 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 que haya necesidad de 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 conoce como "espacio libre" o "espacio libre aparente", ya que la pared celular de este tejido parece estar "libre".

El citoplasma de una célula vegetal se encuentra generalmente conectado al citoplasma de las células vecinas por numerosos plasmodesmos. De esta forma se tiene un continuum citoplasmático denominado simplasto (ARISZ, 1956), que constituye otra vía de paso para el agua y los solutos.

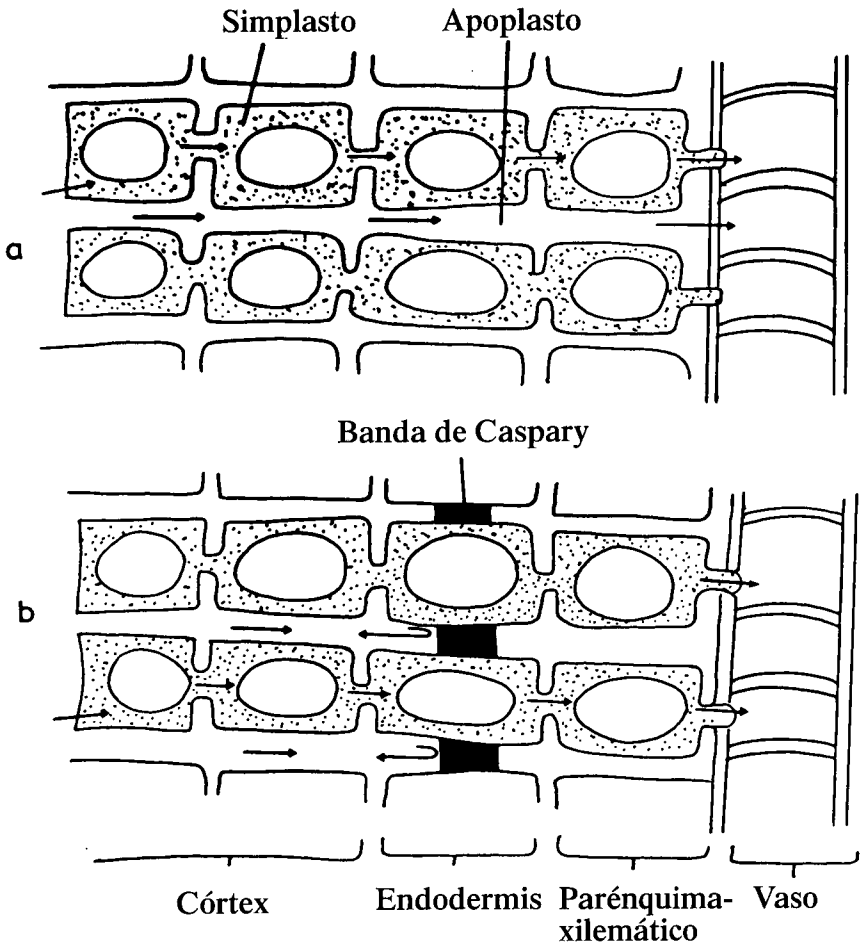
El apoplasto de la corteza radicular está en estrecho contacto con el medio edáfico, contacto que a menudo se ve aumentado por los numerosos pelos radiculares. Así el agua del suelo pasa al espacio libre del tejido cortical, caracterizado por células relativamente grandes y numerosos espacios intercelulares.

La absorción de agua del medio edáfico es principalmente el resultado de la acción capilar y de la osmosis. Las fuerzas capilares aparecen por la estrechez de los poros y canales de la pared celular. Así, parte del agua del espacio libre puede aparecer muy fuertemente ligada y presenta un potencial hídrico muy

bajo, de cerca de -10 MPa, en gran medida como resultado de las fuerzas mátricas. Este bajo potencial hídrico significa que el agua puede mantenerse fuertemente unida, lo que implica que el espacio libre de los tejidos radiculares presenta una resistencia considerable al flujo de agua (NEWMAN, 1974). Debido a los estrechos poros del material de la pared celular, (la mayor parte de un diámetro inferior a 10 nm), el potencial mátrico de la raíz puede ser considerablemente más bajo (más negativo) que el del suelo circundante. Por lo tanto, para un mismo potencial hídrico, el contenido de agua de la pared celular es cerca de diez veces más alto que el de un suelo de textura media. Así, a un potencial hídrico de -0.1 MPa, la pared celular contiene cerca de 2 g de H<sub>2</sub>O g<sup>-1</sup> de materia seca, mientras que el contenido de agua de un suelo de textura media es de 0.1 a 0.2 g H<sub>2</sub>O g<sup>-1</sup> de materia seca.

El agua puede absorberse del espacio libre al citoplasma. Esta absorción es principalmente el resultado de la osmosis. Las membranas biológicas, como el plasmalema, que separan el espacio libre del citoplasma, son permeables a las moléculas de agua. Éstas funcionan como membranas semipermeables y permiten el movimiento osmótico del agua. El potencial osmótico en el citoplasma depende del metabolismo. 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 ligada al metabolismo y por lo tanto todos los factores que influyen en el metabolismo radicular pueden tener un impacto indirecto sobre 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 perjudicial sobre el metabolismo (KRAMER, 1955). Así EHLER (1962), encontró una reducción de absorción de agua cercana al 70% en plantas de alfalfa sujetas a temperaturas de alrededor de 5°C. HOLDER y BROWN (1980) observaron una correlación positiva significativa entre la absorción de agua y la absorción de O<sub>2</sub> en las raíces de plantas de judía (*Phaseolus vulgaris*). Debe tenerse en cuenta que el efecto del metabolismo en la absorción y retención de agua es indirecto. Los solutos provenientes del metabolismo disminuyen el potencial hídrico en las células. La diferencia de potencial hídrico entre la célula y el medio externo aumenta y resulta en una mayor absorción de agua. El flujo de agua entre el citoplasma y la vacuola también queda controlado por la diferencia de potencial hídrico ( $\Delta\Psi$ ) entre estos compartimientos. Como el tonoplasto funciona como una membrana semipermeable, las fuerzas osmóticas también son las principales responsables del movimiento neto de agua entre el citoplasma y la vacuola.

El flujo de agua desde el medio edáfico hasta el cilindro central se conoce como transporte centripeto de agua. Puede 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 de Caspary).



**Fig. 4.6.** Transporte centrípeto de agua a través de la raíz hacia los vasos.

a) Raíz joven sin suberizar permitiendo el transporte apoplástico y simplástico.

b) Raíz suberizada con banda de Caspariy permitiendo únicamente el transporte simplástico.

Esta ausencia de banda de Caspariy permite el movimiento de agua desde la solución del suelo hacia los tejidos vasculares (vasos), ya sea de forma apoplástica o simplástica. La Figura 4.6. muestra los caminos del transporte de agua para una raíz en un estado más avanzado de crecimiento, cuando la endodermis tiene ya una banda Caspariana bien desarrollada. La zona suberizada de la pared celular endodérmica representa una fuerte barrera para el movimiento de agua y soluto y, por lo tanto, se evita un flujo continuo de agua del suelo a través del apoplasto al cilindro central. Por esta razón, el flujo de

agua a través de la endodermis del cilindro central tiene que seguir principalmente el camino simplástico, tal como se muestra en la Figura 4.6b. Dado que las paredes celulares endodérmicas son ricas en plasmodesmos, la transferencia de agua y solutos entre el tejido cortical y el cilindro central parece efectuarse principalmente a través de éstos CLARKSON *et al.* (1971). NEWMAN (1974) que también ha tratado intensamente los caminos de agua a través de las raíces, concluye que el camino simplástico es el más importante para el transporte centripeto de agua. Sólo en las plantas con raíces muy jóvenes en las que la banda de Caspary no se ha desarrollado, parece el camino apoplástico jugar un papel principal. Este camino es de particular importancia para la absorción y el transporte de  $\text{Ca}^{2+}$  (ver punto 11.2.1).

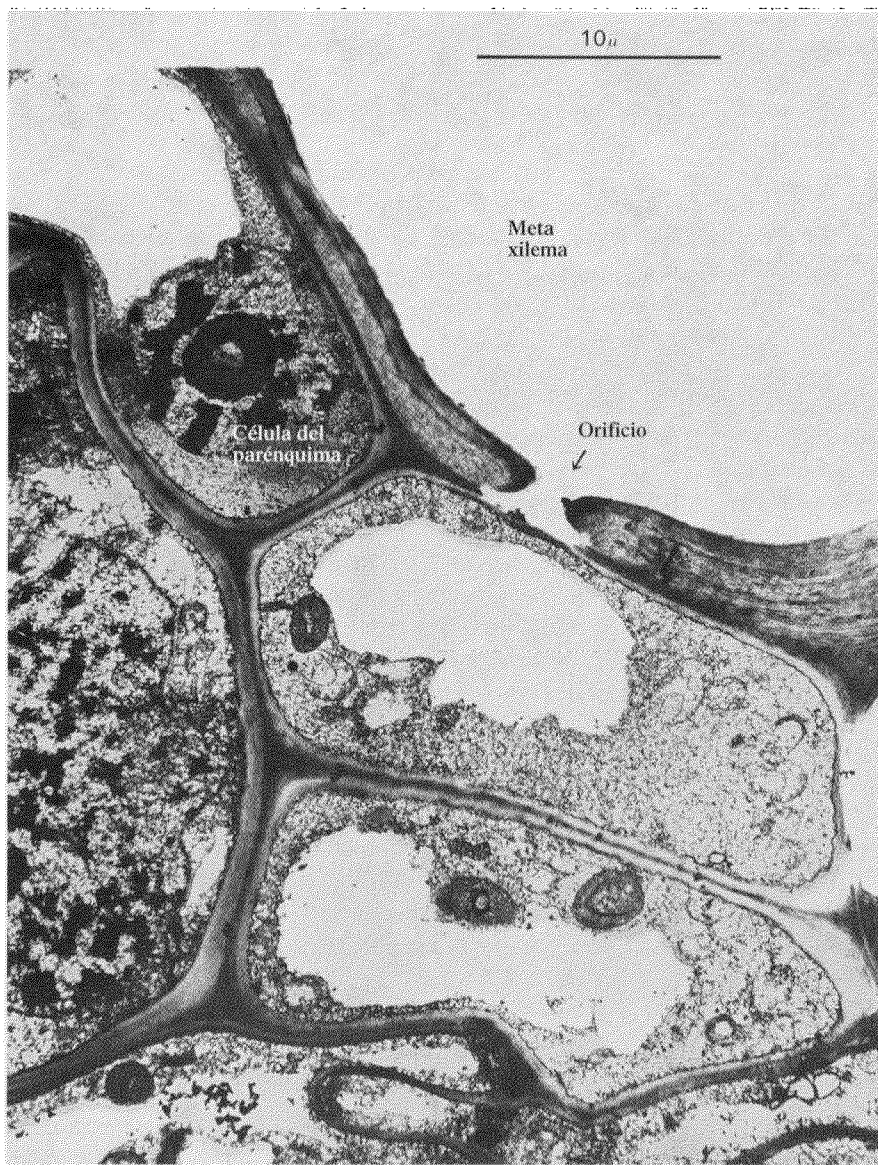
En total, la epidermis, el córtex, la endodermis y el cilindro central representan una resistencia considerable al transporte de agua desde el medio edáfico hacia el xilema. Esto es particularmente evidente en las plantas con un alto consumo de agua que crecen en suelos secos (cerca de -300 kPa de potencial hídrico en el suelo). En estas condiciones el potencial hídrico de la raíz puede llegar a ser considerablemente más bajo que el potencial hídrico del suelo. La alta resistencia de las raíces al transporte centripeto de agua explica también la contracción y el hinchamiento diurno de las raíces. Al mediodía, bajo condiciones de alta transpiración, la velocidad de transporte de agua desde las raíces hasta las partes superiores de las plantas es superior a la de absorción de agua del suelo, dándose una contracción de las raíces. El proceso inverso tiene lugar cuando la transpiración disminuye durante el final de la tarde y el anochecer. Entonces, el déficit de agua se compensa y las raíces se hinchan (TAYLOR y KLEPPER, 1978). El potencial hídrico del suelo queda claramente reflejado por el potencial hídrico de la planta. Estas relaciones se muestran en la Tabla 4.1 para el potencial hídrico de la soja (ADJEI-TWUM y SPLITTSTOESSER, 1976).

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

Potencial hídrico del suelo, kPa	Potencial hídrico 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 de xilema

El mecanismo por el cual el agua se libera dentro del xilema no está totalmente entendido aún. Se acepta generalmente que es un mecanismo controlado por osmosis y por lo tanto estrechamente ligado al transporte de iones. La cuestión si los iones inorgánicos son secretados de forma activa ó si hay un goteo pasivo en los vasos del xilema no ha sido aun clarificada.



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

LÄUCHLI (1972) que trató el problema en detalle, supone que las células del parénquima xilemático juegan un papel crucial en la secreción de iones inorgánicos en los tubos vasos. La Foto 4.1 muestra una célula metaxilemática bordeada por las

células del parénquima. En la pared celular engrosada del metaxilema se puede ver un orificio quedando en este punto el metaxilema separado de la célula parenquimática solo por el plasmalema. Se cree que los iones se secretan desde las células parenquimáticas a los vasos xilemáticos a través de dichas aperturas. Este es el caso del  $K^+$  que se acumula en las células parenquimáticas, como fue demostrado por LÄUCHLI *et al.* (1974) usando una sonda de electrones. Estos vasos metaxilemáticos externos parecen ser el elemento funcional principal del xilema en el transporte ascendente al tallo. La secreción de iones en los vasos provoca una caída del potencial hídrico en el vaso, induciendo por lo tanto un flujo neto de agua en el xilema. En contraste con las células normales, en las que la absorción de agua está limitada por el volumen celular, los vasos del xilema no muestran restricción alguna en este sentido y que el agua absorbida puede moverse hacia arriba. Por esta razón cuando aumenta la absorción de agua, la presión hidrostática ( $\Psi_p$ ) en los tubos no aumenta en el grado en que lo hace en las células vivas. El agua se absorbe por los vasos de una forma comparativamente fácil como consecuencia de la absorción iónica.

#### 4.2.4. Presión radicular

El mecanismo que se acaba de describir es el responsable de un fenómeno denominado presión radicular. Éste puede demostrarse observando la savia exudada que se acumula en los tocones de las plantas decapitadas. La velocidad de exudación depende considerablemente de las condiciones metabólicas que prevalecen. Se ve reducida por el efecto de inhibidores o por anaerobiosis, ya que éstos disminuyen la absorción de iones mediada por el metabolismo (KRAMER, 1955; VAADIA *et al.*, 1961). La velocidad de exudación se ve también influida por la presencia de iones específicos y su concentración en la solución nutritiva. MENGEL y PFLÜGER (1969) encontraron velocidades de exudación más altas cuando estaba presente KCl en la solución externa, ya que tanto el  $K^+$  como el  $Cl^-$  se absorben rápidamente. Las velocidades de exudación más bajas fueron observadas cuando la solución externa era agua pura. El efecto favorecedor del  $K^+$  en la absorción de agua y su transporte fue demostrado por BAKER y WEATHERLEY (1969) en sistemas exudantes de raíz en *Ricinus communis*. Estas observaciones concuerdan con los resultados de LÄUCHLI *et al.* (1971), discutidos anteriormente.

La importancia de la presión radicular es difícil de determinar. Indudablemente en las plantas jóvenes la presión radicular contribuye a la translocación ascendente del material orgánico e inorgánico soluble, particularmente cuando la transpiración es baja (LOCHER y BROUWER, 1964). La presión radicular, sin embargo, es, por mucho, demasiado débil para transportar agua por los vasos de xilema a las partes superiores de las plantas.

En las plántulas la presión radicular puede causar gutación, fenómeno por el cual el agua es bombeada a través de la totalidad de la planta y liberada en forma de gotitas en los ápices de las hojas. La gutación indica un intenso metabolismo radicular y una alta presión radicular. A menudo se observa por la mañana

temprano, en parte debido a que el bajo déficit de agua en la atmósfera durante la noche, restringe la evaporación. Las gotitas contienen solutos y OERTLI (1962) observó que las plantas jóvenes exudan boro por este mecanismo. Generalmente, sin embargo, con excepción de algunos árboles de bosques tropicales húmedos, donde la gutación se da de manera continua, este fenómeno es de poca importancia 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 tener un papel principal en el transporte ascendente de agua en el xilema. En los árboles altos, por ejemplo, el agua puede subir hasta una altura de casi 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 de cohesión. En el límite entre la hoja y la atmósfera, el agua está presente en los finos canales y en los espacios intercelulares de las paredes celulares en las cavidades estomáticas (ver figura 4.7). Cuando se da la evaporación en la atmósfera, la acción capilar y las propiedades cohesivas del agua aseguran que el agua fluye a través de la planta para reemplazar el agua que se está perdiendo. Esto normalmente significa que mientras el agua se evapora de la superficie foliar, hay agua que pasa desde el suelo hacia la raíz. Este concepto de movimiento del agua se denomina hipótesis de cohesión.

La velocidad a la que las moléculas de agua se evaporan de la planta en el límite entre la planta y la atmósfera, aumenta con la temperatura siendo más alta cuando el potencial hídrico de la atmósfera es más bajo (alto déficit de agua atmosférica). El proceso de evaporación descrito se llama transpiración, y ejerce una tensión o succión sobre las columnas de agua del xilema. La succión es más alta en condiciones de elevada transpiración o baja disponibilidad de agua en el medio radicular. El tejido xilemático está bien equipado para soportar esta succión o más precisamente para la reducción de la presión hidrostática de la columna de agua. Los elementos leñosos de las paredes celulares del xilema son suficientemente rígidos para evitar cualquier compresión de los vasos de xilema por las células adyacentes. Si esto no fuera así, una caída demasiado elevada de la presión hidrostática del agua del xilema podría resultar en una rotura de la columna de agua y en 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, a menudo hay una típica variación diurna en circunferencia, observándose un máximo por la mañana temprano cuando el déficit de agua es mínimo (AHTI, 1973). La circunferencia también depende de la disponibilidad de agua en el medio radicular. Cuanto más bajo es el potencial hídrico del suelo, más se reduce la circunferencia del tronco (AHTI, 1973).

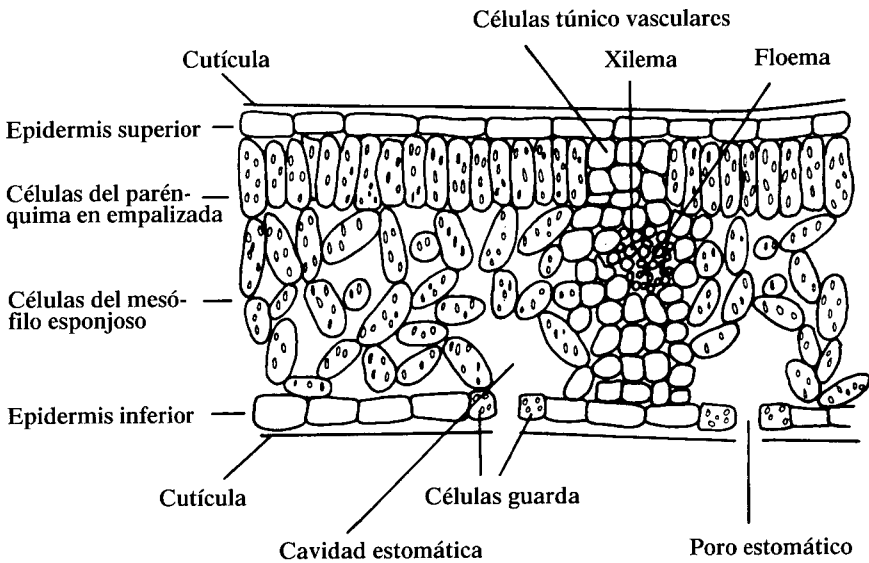


Fig. 4.7. Sección transversal esquemática de una hoja con las células guarda, los poros estomáticos, la cavidad estomática, las células túnicas vasculares, el xilema y el floema.

La resistencia al flujo del agua a lo largo de los vasos del xilema es relativamente baja. Por esta razón el principal flujo de agua es a lo largo de los vasos del xilema, siguiendo los sistemas de venas mayores y menores. Las paredes celulares del xilema, sin embargo, son permeables a las moléculas de agua, encontrándose algo de agua embebida en estas paredes y en el espacio libre del tejido adyacente. La absorción de agua por los tejidos vecinos puede darse por osmosis. La resistencia de las paredes de los vasos xilemáticos al flujo de agua es considerablemente más alta que la los vasos xilemáticos en sí mismos (NEWMAN, 1974). El movimiento lateral de agua en los tejidos vegetales se da, por tanto, a una velocidad mucho menor que la translocación hacia arriba.

Las plantas superiores exponen una considerable superficie foliar a la atmósfera. Esto es necesario para la captura y asimilación del  $\text{CO}_2$ . Por otro lado, significa que la velocidad de pérdida de agua por transpiración es alta. Muchas plantas superiores, por tanto, consumen grandes cantidades de agua. La planta madura de maíz, por ejemplo contiene cerca de 3 litros de agua aunque durante el periodo de crecimiento puede haber transpirado mucho más de 100 veces dicha cantidad.

HOLDER y BROWN (1980) han demostrado que la pérdida de agua por transpiración depende mucho del metabolismo radicular y en menor grado de la superficie foliar. Usando plantas enteras de judía (*Phaseolus vulgaris*) estos autores obtuvieron una buena correlación ( $r = 0.89$ ) entre la absorción de  $\text{O}_2$  por las raíces



y la absorción de agua. Midiendo la velocidad de transpiración en sucesivos estados de defoliación también se observó que a medida que se iban eliminando hojas, la velocidad de transpiración por unidad de superficie foliar en las hojas resistentes aumentaba. Esto indica que para plantas bien provistas con  $O_2$  es la absorción radicular, y no la superficie foliar, la que controla el flujo de agua.

El flujo de agua a larga distancia en los tejidos vegetales no sólo se debe a la transpiración sino también al crecimiento del tejido meristemático. WESTGATE y BOYER (1984) al estudiar la transpiración y el crecimiento de las plantas de maíz encontraron que el potencial hídrico de los tejidos meristemáticos (hoja, tallo y raíz) fue cerca de 0.3 MPa menor que el correspondiente a los tejidos maduros. Esta diferencia resulta de un potencial de soluto más bajo (alta concentración osmótica) y una elasticidad más alta de las paredes celulares del tejido meristemático. Esta diferencia de potencial hídrico 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 de los estomas

Con diferencia, 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 los estomas abiertos. Los estomas están principalmente localizados en el envés de las hojas y permiten el intercambio gaseoso entre la hoja y la atmósfera. Puede verse que los espacios aéreos intercelulares están diseminados entre las células parenquimáticas del mesófilo. Los poros representan el camino principal para la transpiración de agua, debido a que la epidermis inferior y superior de la hoja generalmente están cubiertas por una capa cerosa llamada cutícula. Ésta contiene un material lipídico y presenta una barrera considerable a la transpiración de moléculas de agua. Así, para la mayor parte de los cultivos cerca del 90% del agua de transpiración atraviesa los estomas. La apertura y cierre de los estomas es, por lo tanto, un proceso importante, no sólo para la asimilación del  $CO_2$ , sino también para el balance hídrico de la planta.

Se sabe desde hace tiempo que el proceso de apertura y cierre de los estomas depende del estado de turgencia de las células guarda: una alta turgencia resulta en la apertura y una baja en el cierre de éstos. Datos experimentales de FISCHER (1968) y de FISCHER y HSIAO (1968) han demostrado que la turgencia de las células guarda está relacionada con la absorción iónica, que a su vez depende del metabolismo, y en particular de la absorción de  $K^+$  (HUMBLE y HSIAO, 1969). FISCHER (1968) informó que con el aumento de concentración de  $K^+$  marcado en las células guarda, la apertura estomática en *Vicia faba* era mayor.

Estas observaciones fueron respaldadas con análisis con sonda de electrones (HUMBLE y RASCHKE, 1971), que demostraron que el  $K^+$  se acumula en las células guarda de los estomas abiertos, mientras que en los estomas cerrados no se da una acumulación de  $K^+$  (ver figura 10.4). El mecanismo depende

principalmente de la acumulación de  $K^+$  en las células guarda y no de la hidrólisis de almidón a azúcares como se creía originalmente. Según FISCHER y HSIAO (1968) la relación almidón/azúcar es sólo una reacción secundaria y, por lo tanto, de menor importancia.

El mecanismo real de apertura y cierre estomático no se conoce aún totalmente. PENNY y BOWLING (1974) al estudiar la concentración de  $K^+$  en las células guarda de *Commelina communis* encontraron que la apertura de estomas está asociada con un aumento de cerca de 35 mM del  $K^+$  en las células guarda. El  $K^+$  requerido para la acumulación es parcialmente proporcionado por las vacuolas de las células subsidiarias laterales externas y, en parte, por las células epidérmicas. La transferencia de  $K^+$  se revierte durante el cierre estomático, acumulándose este ión en las células epidérmicas. Como no se encontraron diferencias importantes de potencial eléctrico entre ninguna de las células epidérmicas de la hoja, independientemente del 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. El flujo de  $K^+$  requerido es de 50 a 100 veces mayor que el flujo normal a través de las membranas de las células vegetales. Por esta razón PENNY y BOWLING (1974) se preguntan si estos flujos ocurrirían vía plasmodesmos más bien que a través de las membranas celulares.

Las altas temperaturas pueden provocar el cierre estomático. Esto probablemente el resultado de una transpiración aumentada y de altos niveles de  $CO_2$  en las cavidades estomáticas. Las altas temperaturas a menudo se asocian con elevados consumos de agua. El cierre de los estomas protege a la planta de una pérdida excesiva de agua. Este mecanismo de apertura y cierre proporciona un medio muy eficaz para regular el balance hídrico de la planta entera. Según investigaciones de STOCKER (1967), las gramíneas en particular poseen un mecanismo regulador de los estomas muy sensible. Como el  $K^+$  juega un papel dominante en la apertura estomática, el estado nutricional de  $K^+$  de las plantas afecta a la pérdida de agua por transpiración. ZECH *et al.* (1971) observaron que la velocidad de transpiración aumentaba en *Pinus silvestris* cuando éste sufría insuficiencia de  $K^+$ . El efecto beneficioso del  $K^+$  para prevenir las pérdidas de agua fue observado por BRAG (1972) para *Triticum aestivum* y *Pisum sativum*. Las fitohormonas también afectan al cierre y a la apertura de los estomas. El ácido abscísico (ABA) es conocido como promotor del cierre estomático en condiciones de estrés hídrico (MANSFIELD *et al.*, 1978). Según RADIN *et al.* (1982), la respuesta estomática puede controlarse mediante un equilibrio entre el ABA endógeno y las citoquininas que favorecen la apertura estomática, equilibrio que puede verse influido por la nutrición nitrogenada. Estos autores fueron capaces de demostrar que en condiciones subóptimas de nutrición nitrogenada, cuando la síntesis de citoquinina disminuía (ver punto 4.4.6), se inducía el cierre estomático durante el estrés hídrico. Observaciones de JEWER *et al.* (1987) indican que bajo estrés hídrico, un aumento en la concentración de poliaminas, puede también regular el movimiento de los estomas.

## 4.3. Transporte a Larga Distancia

### 4.3.1. Generalidades

En las plantas superiores un medio de transporte adecuado de los materiales entre los lugares de producción y los de consumo es esencial. En este proceso de transporte el agua juega un papel predominante. Las vías más importantes del transporte a larga distancia 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 se translocan predominantemente hacia las partes superiores de la planta por el xilema. Los compuestos orgánicos son principalmente transportados en el floema y se translocan tanto en dirección ascendente como descendente.

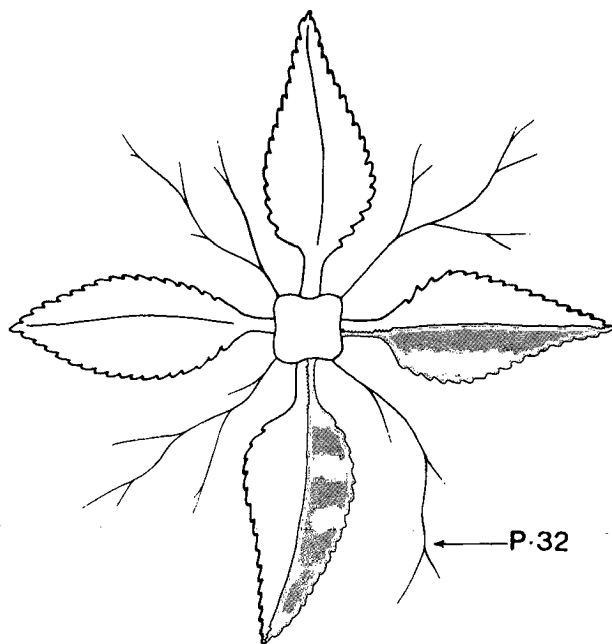
### 4.3.2. Transporte xilemático

Ya hemos estudiado en algo de detalle el movimiento del agua en el xilema (ver punto 4.2.5). En este apartado se considerará el movimiento de agua sólo en la medida en que afecta al transporte de nutrientes.

La velocidad relativamente alta del flujo de agua a lo largo de los vasos xilemáticos en una dirección ascendente provoca una rápida translocación de solutos disueltos en la savia del xilema. Una vez secretados los iones inorgánicos en los vasos xilemáticos (ver punto 4.2.3) éstos 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 menta piperita se nutría con fosfato marcado (P-32). Este fosfato marcado fue detectado en la parte superior de la planta tras un corto lapso, pero sólo en aquellas partes de la planta suministradas directamente por los vasos xilemáticos correspondientes a la parte del sistema radicular que había recibido fosfato marcado. Esto se demuestra esquemáticamente en la Figura 4.8. Las partes sombreadas de las hojas muestran acumulación de P marcado. El modelo de distribución del P-32 observado en las hojas es típico de esta clase de experimentos con iones marcados. También demuestra que los iones inorgánicos se distribuyen principalmente a lo largo del sistema xilemático vascular y que los movimientos laterales se producen desde él hacia las células adyacentes.

El mecanismo de transporte de los solutos en la savia xilemática es predominantemente del tipo flujo en masa, donde los cationes y particularmente los divalentes pueden adsorberse a la superficie de las paredes celulares y ser intercambiados por otros cationes (BIDDULPH *et al.*, 1961; ISERMANN, 1970). La savia xilemática es una solución más bien diluida, y está constituida principalmente por iones inorgánicos. En la tabla 4.2 se muestra la velocidad de exudación y la 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 mayores concentraciones son  $K^+$ ,  $NO_3^-$ , y  $Ca^{2+}$ . El nivel de  $Ca^{2+}$  fue inusualmente alto en el experimento dado que su nivel en el medio nutritivo era también muy alto (10 meq/l). Debería resaltarse que el nivel de  $K^+$  tuvo un efecto relativamente 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 absorción, de su concentración en el medio nutritivo, de la absorción de agua y de la intensidad de la transpiración.



**Fig. 4.8.** Distribución de P marcado en las hojas de menta piperita. El P-32 se suministró solo a una parte del sistema radicular (RINNE y LANGSTON, 1960).

El N puede transportarse por el xilema en forma de  $NO_3^-$ ,  $NH_4^+$  y como aminoácidos. La proporción de N orgánico depende mucho del potencial de nitrato reductasa de las raíces y es generalmente alto en las especies leñosas y menor en las especies herbáceas. Los principales tipos de aminoácidos de la savia del xilema son la glutamina y asparagina, y sus precursores glutamato y aspartato (PATE, 1980). En algunas especies tales las leguminosas tropicales, los ureoides (alantoínas y ácidos alantoicos) son las formas más importantes de N en la savia xilemática. Los aminoácidos básicos, como por ejemplo la arginina, son rápidamente absorbidos por el tejido que rodea al xilema. La asparagina y la glutamina son absorbidas por el tallo a una velocidad moderada mientras que el

aspartato y glutamato no son apenas absorbidos siendo, por lo tanto, transportados a las hojas. Aquí los aminoácidos se usan para la síntesis de las proteínas o se transfieren al floema y luego se exportan de la hoja. Los aminoácidos absorbidos por el tejido del tallo se usan principalmente como reserva. El nivel de aminoácidos en la savia del xilema también depende de la edad fisiológica. Suele ser alto en primavera cuando las proteínas de reserva de las raíces y de los tallos se movilizan para la formación de hojas jóvenes (SAUTER, 1976).

**Tabla 4.2.** Velocidad de exudación y composición de iones orgánicos de la savia xilemática en plantas de tomate decapitadas en función del nivel de potasio (Los exudados se tomaron en la primer hora tras 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 (meq/l)					Composición de iones (meq/l)				
		K <sup>+</sup>	Na <sup>+</sup>	Ca <sup>2+</sup>	Mg <sup>2+</sup>	Total	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	H <sub>2</sub> PO <sub>4</sub> <sup>-</sup>	Cl <sup>-</sup>	Total
		Cationes					Aniones				
K <sub>1</sub>	46.5	17.3	0.3	10.8	3.9	32.3	26.1	3.1	0.4	1.7	31.3
K <sub>2</sub>	50.6	21.7	0.2	10.6	4.0	36.5	30.8	3.5	0.4	1.3	36.0
K <sub>3</sub>	55.9	21.4	0.2	11.8	4.2	37.6	31.6	3.0	0.5	1.1	36.2

Algunos nutrientes inorgánicos pueden ser absorbidos rápidamente por las células adyacentes a los vasos de xilema. Esto es cierto para la mayor parte de los nutrientes vegetales como NO<sub>3</sub><sup>-</sup>, H<sub>2</sub>PO<sub>4</sub><sup>-</sup> y K<sup>+</sup>. Por otra parte, otros nutrientes se absorben con relativa lentitud. De esta forma se translocan a los ápices y a los márgenes de las hojas más altas, y en algunos casos pueden dar lugar a la quemadura del ápice.

El transporte a larga distancia se da en las partes superiores de las plantas y en las raíces. En ambos casos, la velocidad de transporte se ve afectada por una resistencia axial (vertical) que difiere entre las especies y los órganos vegetales. Debido a esta resistencia, el potencial hídrico de las partes superiores de las plantas (hojas y tallos) es menor que en la raíz. TAYLOR y KLEPPER (1978) reasaltan el hecho que la resistencia al transporte de agua es tanto más elevada cuanto más profunda sea 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 se da antes que en las capas más profundas. Se cree que las especies vegetales que son capaces de absorber el agua de las capas más profundas del suelo tienen una menor resistencia axial radicular al paso del agua por la raíz.

La velocidad de translocación ascendente depende principalmente de la intensidad de la transpiración y de la absorción de agua por las raíces. Esto no sólo 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 la reducción de la transpiración en plantas jóvenes de maíz resultó en una disminución de la translocación de fosfato desde las raíces a las partes superiores

de las plantas. MICHAEL *et al.* (1969) demostraron que, al cultivar tabaco en una cámara de cultivo a velocidades de transpiración extremadamente bajas, se inducía deficiencia de B en las hojas más jóvenes, debido a la baja velocidad de translocación de B en la corriente 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. Este tipo de transporte se tratará en más detalle en el punto 4.3.5.

Aunque el movimiento del agua en la planta y principalmente en el xilema puede afectar considerablemente al transporte de nutrientes, debe recordarse que la absorción del agua y 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 absorción de iones. HANSON y BONNER (1954) demostraron trabajando con tubérculos de alcachofa, que al bajar la velocidad de absorción de agua debido a un potencial hídrico más bajo en la solución externa, la absorción de  $Rb^+$  no se vio afectada. En condiciones en que el agua tiene que pasar a través de una membrana biológica, la absorción de iones precede a la de agua, permitiendo por lo tanto un transporte osmótico de agua (ver punto 4.1.3). En cambio, cuando el movimiento de agua es libre y sin impedimentos, como en la transpiración, los nutrientes pueden ser translocados conjuntamente con el agua por flujo en masa.

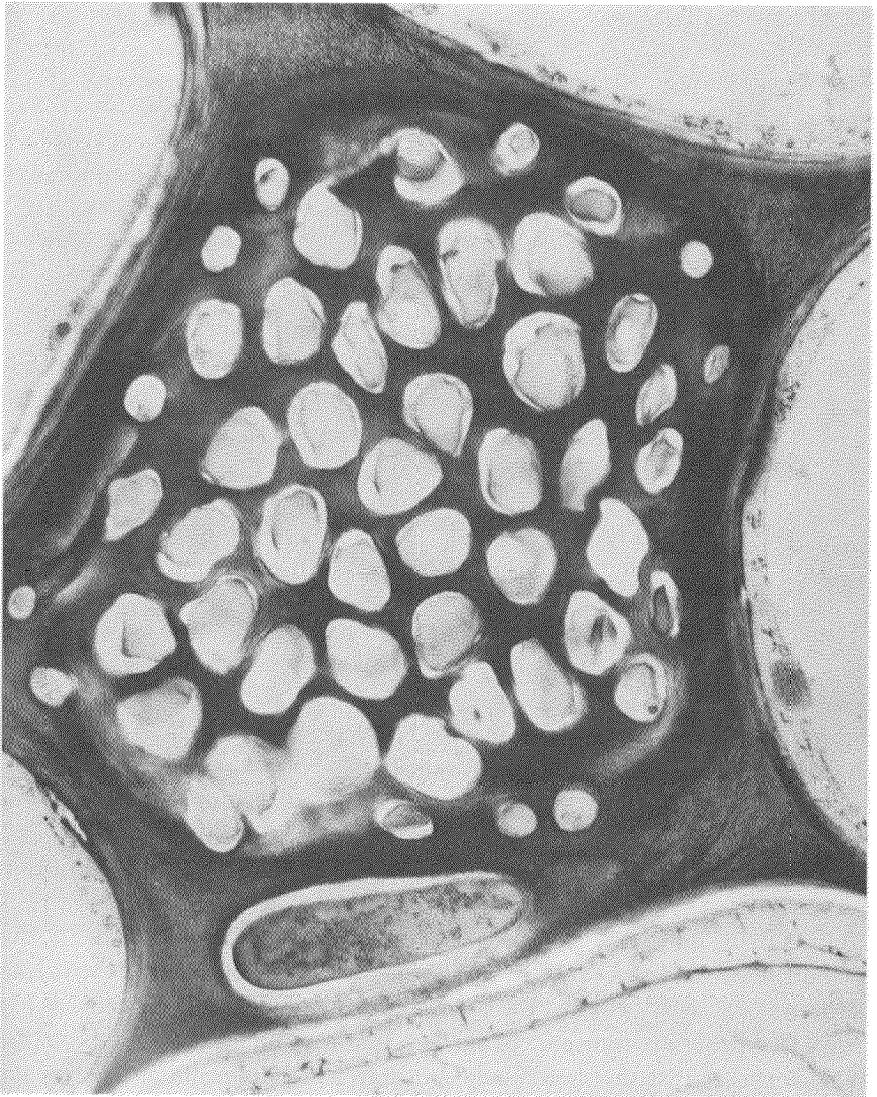
#### 4.3.3. Tejido floemático

El tejido floemático contiene las vías por las que se trasloca el material orgánico en particular. Este tejido a menudo se sitúa paralelo a los haces de vasos del xilema. El tejido del floema contiene células cribosas (elementos cribosos), células acompañantes y células parenquimáticas. Los más importantes son los vasos cribosos. Estas células elongadas contienen zonas con aspecto de tamiz poroso o placas de tamiz en sus extremos, que separan las células unas de otras. En los órganos de la parte superior de la planta los elementos cribosos están presentes en el córtex, en los peciolas y en los sistemas venosos principales de las hojas. En las raíces se sitúan en el cilindro central. Los elementos cribosos son células largas y estrechas, altamente especializadas, con una fina capa de citoplasma presionada contra la pared celular y las mitocondrias han degenerado.

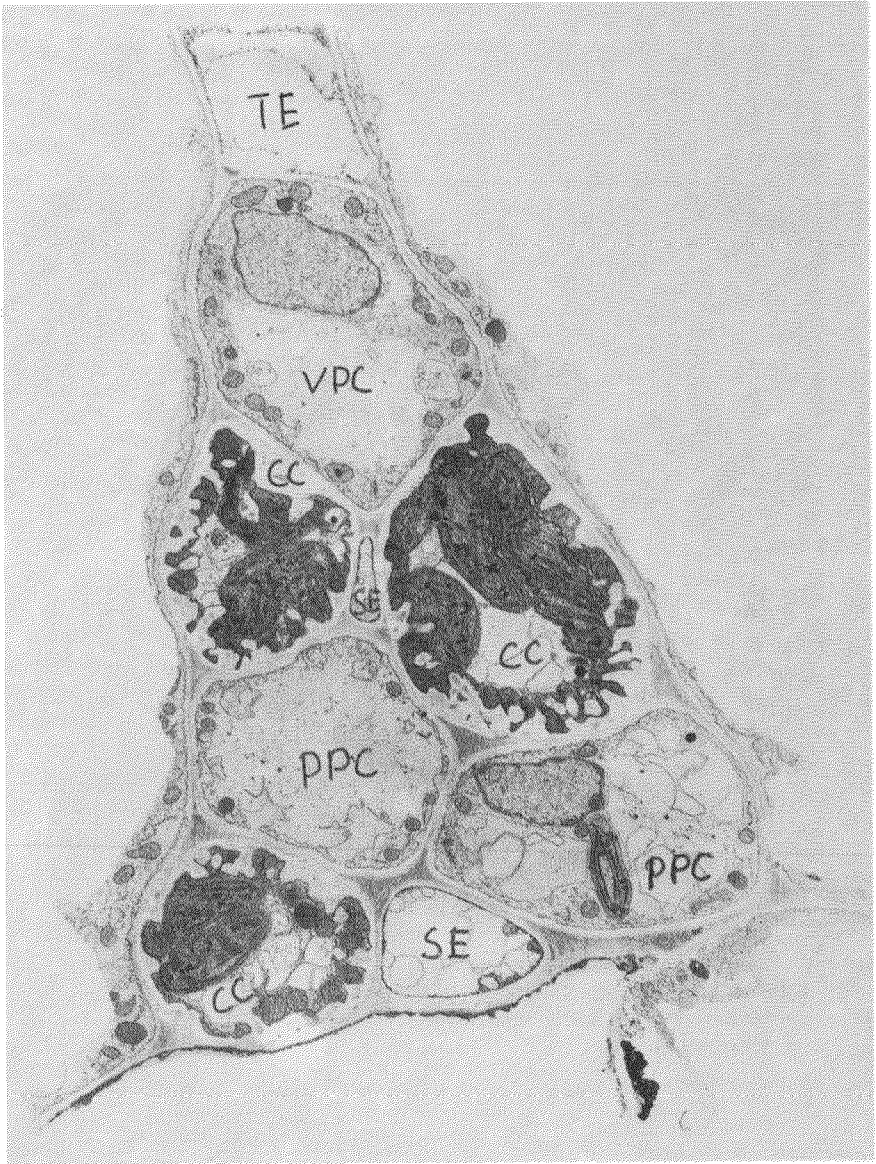
Se acepta generalmente que, durante la actividad metabólica, los poros de la placa cribosa están abiertos. Así FISHER (1975) demostró que en los tejidos peciolares de soja, cerca del 70% de los poros de la placa cribosa estaban básicamente libres de obstrucción. La foto 4.2 muestra un ejemplo de esta investigación. Las zonas más claras de la foto muestran los poros abiertos.

Las células cribosas difieren de los elementos cribosos en que éstas están en proceso de desarrollo y no tan especializados como los últimos. En comparación con los elementos cribosos, las células cribosas contienen más mitocondrias, tienen un diámetro menor (2.5  $\mu m$ ) y, a diferencia de los elementos cribosos, están localizadas 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 cribosos, células del parénquima del floema y células acompañantes. Estas últimas células en realidad "acompañan" a las células cribosas y derivan de las mismas células parenquimáticas a partir de las cuales se desarrollan las células cribosas.



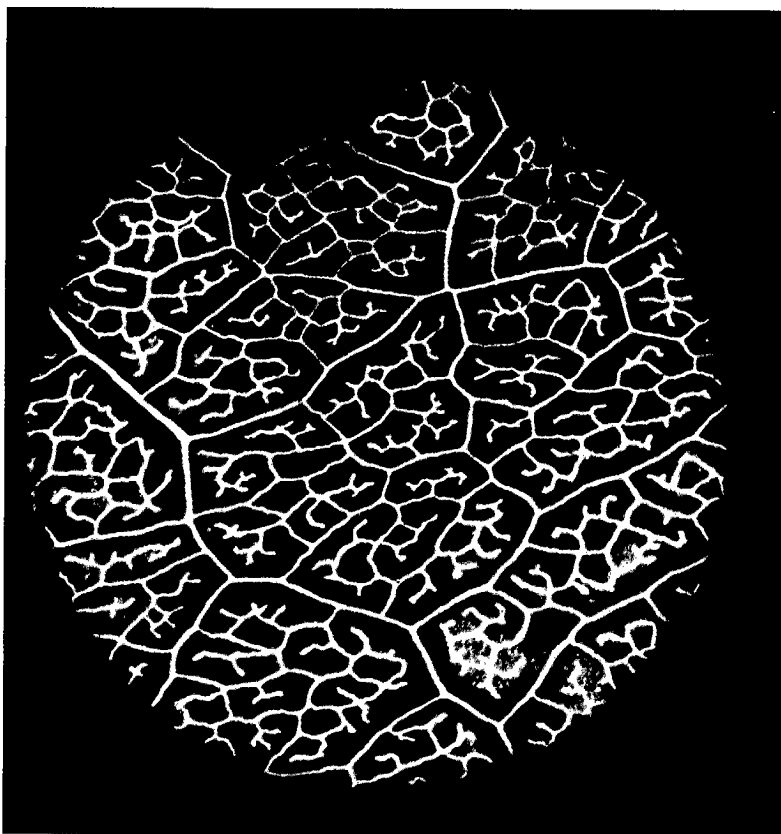
**Foto 4.2.** Placa cribosa en un peciolo de hoja de soja que ha sido rápidamente congelada *in situ*. La condición funcional de este tubo criboso se estableció por microautografía (Foto: FISHER).



**Foto 4.3.** Sección transversal de una nervadura menor de hoja de *Tagetes patula* (Foto: EVERT).

- TE = elementos traquearios (xilema)
- VPC = células del parénquima vascular
- CC = células acompañantes
- SE = células cribosas
- PPC = células del parénquima floemático





**Foto 4.4.** Autorradiografía mostrando un sistema de nervaduras menores en hoja de remolacha azucarera (aumentado  $\times 10$ ). La autorradiografía fue obtenida después de tratar la hoja con sacarosa marcada con C-14 y finalmente removiendo la sacarosa del espacio libre mediante enjuagues (Foto: GEIGER).

Las células acompañantes juegan un papel esencial en la carga del floema. Así TRIP (1969) observó que en las hojas de remolacha azucarera, los asimilatos recién sintetizados se acumulaban predominantemente en las células acompañantes. Los elementos cribosos y las células acompañantes están conectadas por numerosos plasmodesmos y ambos tipos de células se consideran como una unidad funcional llamada complejo elemento criboso-acompañante (GEIGER, 1975). En este complejo celular se da la carga del floema como ya se ha considerado en el punto 3.1.5.

El sistema de nervaduras menores que comprende los elementos cribosos y acompañantes puede compararse con un tamiz de malla más bien fina (Foto 4.4).

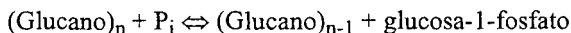
En las hojas de remolacha azucarera, por ejemplo, el área total del sistema de nervaduras menores se aproxima a 70 cm por cm<sup>2</sup> de área foliar (GEIGER y CATALDO, 1969). Esta longitud total es cerca de 10 veces mayor que la correspondiente a las nervaduras principales. Esto demuestra la importancia del sistema de nervaduras menores en la recolección de fotosintatos. La distancia promedio de las células del mesófilo a estas finas nervaduras es cerca de 70 μm o aproximadamente el largo de dos células. Los fotosintatos son así rápida y fácilmente accesibles a las células acompañantes. Los asimilatos son transportados desde estas nervaduras menores a las nervaduras principales. Las nervaduras menores pueden por lo tanto ser vistas como las "corrientes contribuyentes" al sistema de nervaduras principales.

#### 4.3.4. Salida de los fotosintatos del cloroplasto y carga del floema

Los solutos orgánicos transportados por el floema 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. Importan fosfato inorgánico, CO<sub>2</sub>, NH<sub>3</sub>, y HNO<sub>2</sub> y exportan triosafosfatos y aminoácidos. La absorción de CO<sub>2</sub>, NH<sub>3</sub> y HNO<sub>2</sub> tiene lugar probablemente 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 "translocador de fosfatos", que acopla la absorción de fosfato inorgánico a la exportación de los triosafosfatos (HELDT *et al.*, 1977). La salida de fotosintatos como el gliceraldehído-3-fosfato (GAP) y la dihidroxicetonafofosfato (DHAP) depende así de la concentración de fosfato inorgánico en el citoplasma (WALKER, 1980).

El fosfato inorgánico tiene también una influencia considerable en la síntesis de almidón en el cloroplasto. La ADP-glucosa pirofosforilasa es una enzima clave en la síntesis de almidón y está regulada alostericamente por los fosfatos inorgánicos (Pi) y el PGA (PREISS y LEVI, 1979). Las concentraciones absolutas de estos compuestos son de menor importancia que las concentraciones relativas de la enzima que se activa cuando la relación PGA/Pi es alta. Según HELDT *et al.* (1977) las velocidades más altas de síntesis de almidón se obtienen cuando la relación PGA/Pi es cercana a 1.7.

La degradación del almidón en el cloroplasto está asociada con un aumento en la concentración de fosfatos de hexosa, DHAP, y PGA. Los fosfatos de triosa así formados pueden liberarse en el citoplasma. La degradación del almidón en el cloroplasto se debe a la acción de una fosforilasa según la reacción



El equilibrio de esta reacción depende del nivel de P<sub>i</sub> y glucosa-1-fosfato, favoreciendo altos niveles de P<sub>i</sub> la degradación del almidón.

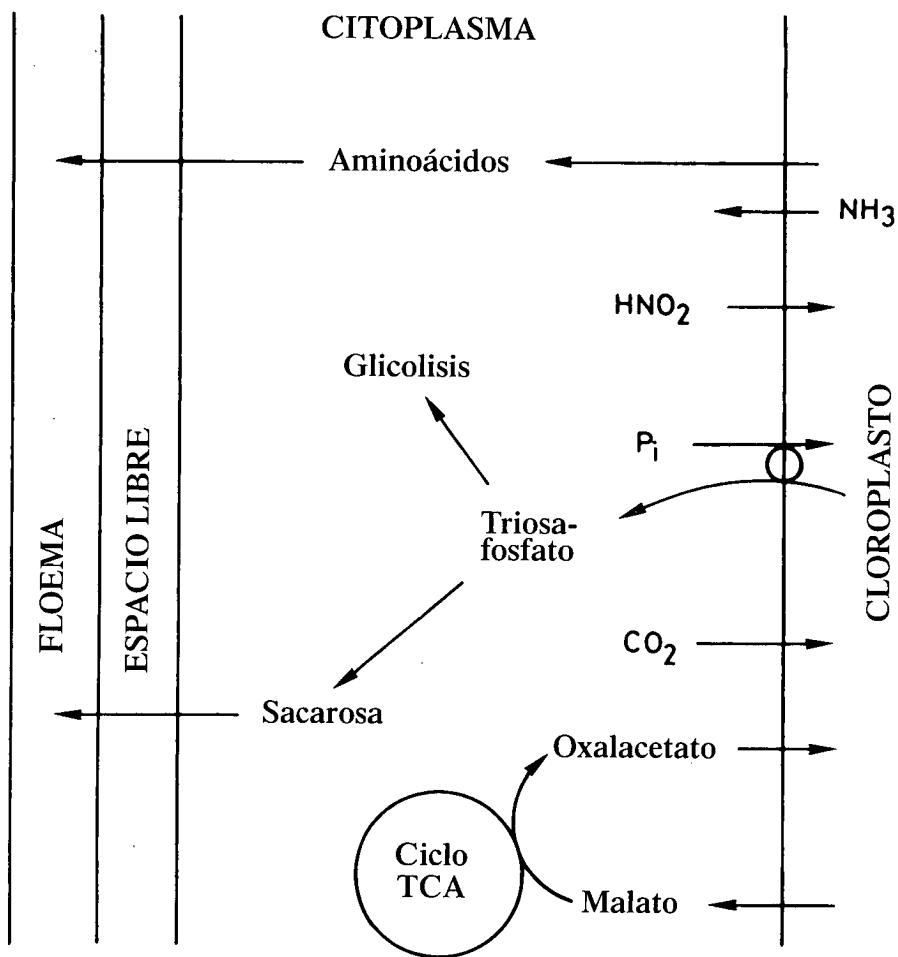


Fig. 4.9. Esquema de la importación y exportación del cloroplasto y carga del floema. Las enzimas del ciclo TCA están localizadas en las mitocondrias.

La salida de los fotosintatos de los cloroplastos no sólo representa una salida de carbono orgánico sino también la exportación de energía. Ésta está presente en los fosfatos de triosa 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 a la ruta glicolítica (fosfato de triosa) o al ciclo TCA (malato) y contribuir así a las necesidades energéticas del citoplasma. Una proporción considerable de los fosfatos de triosa liberados por los cloroplastos se usan para la síntesis de compuestos orgánicos. Los fosfatos de triosa son así precursores de la sacarosa, que se sintetiza en el citoplasma. En la mayor parte de las especies vegetales ésta es cuantitativamente el constituyente

orgánico más importante que participa en el transporte a larga distancia. Además, parte del carbono orgánico se transporta en forma de aminoácidos (ver Tabla 4.4).

La vía de transporte de las células del mesófilo a las nervaduras secundarias no está totalmente claro. Éste puede ser por vía simplástica siguiendo el retículo endoplasmático que se extiende desde las células del mesófilo a través de los plasmodesmos al complejo célula cribosa-acompañante (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 se transportan desde las células del mesófilo a través del complejo célula cribosa-acompañante. Se supone que la sacarosa gotea en el apoplasto y se difunde a lo largo de un gradiente de concentraciones hacia las nervaduras secundarias. Esta suposición se apoya en el rango de concentraciones de sacarosa de diversos tejidos de remolacha azucarera (KURSANOV, 1974) que se muestran en la Tabla 4.3.

**Tabla 4.3.** Concentraciones de sacarosa 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 reserva radicular	400-600

La concentración de sacarosa en la savia floemática es cerca de 100 veces mayor que la de las células del mesófilo, lo que significa que debe darse un transporte "cuesta arriba" que requiere energía. Ahora se acepta por lo general que las membranas plasmáticas del complejo célula cribosa-acompañante representan la resistencia principal al proceso de carga del floema. Experimentos de SOVONICK *et al.* (1974) han demostrado que para cargar el floema con glucosa se requiere ATP. Resultados análogos han sido obtenidos para la carga con aminoácidos por SERVAITES *et al.* (1979). El transporte a través de la membrana es efectuado por un sistema de transportadores conducidos por un ATPasa. El mecanismo de este transporte mediado ya se discutió en el punto 3.1.5. El transporte por el floema se discutió en un simposio publicado en el en el Vol. 93 del *Berichte Deutsch. Bot. Ges.* (1980).

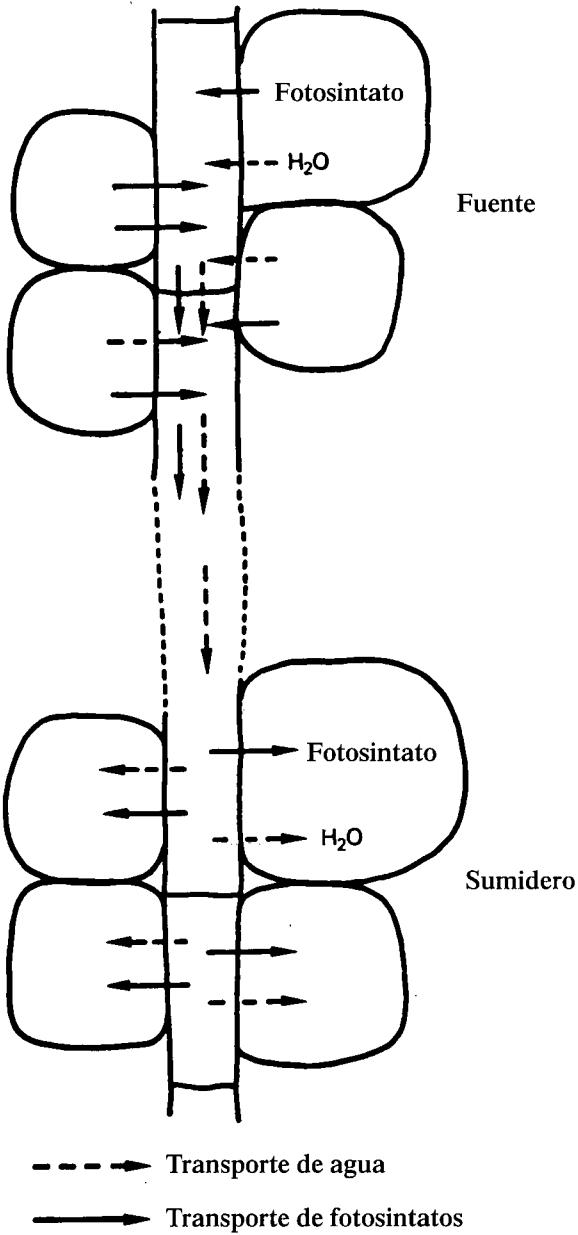
La carga del floema depende del suministro de energía. Esto se confirmó en los experimentos de SMITH y MILBURN (1980) con *Ricinus communis*. Encontraron que la velocidad de carga con sacarosa aumentaba al disminuir la turgencia de las hojas (ver punto 3.1.5). GEIGER (1979) sugiere que la carga del

floema está controlada por la turgencia de las células cribosas; una alta turgencia deprime y una más baja promueve el proceso de carga. Se sabe, 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. Sin embargo no está muy claro si esta depresión en el transporte a larga distancia se debe a una reducción en la carga del floema o a una inhibición del transporte de asimilatos a través del apoplasto.

Todavía no se conoce bien el proceso de descarga del floema. Algunos autores proponen que se trata de un proceso pasivo, de modo que la sacarosa y los aminoácidos rezuman de las células cribosas 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 asociada con la actividad de una invertasa ( $\beta$ -fructofuranosidasa). La enzima está presente en el apoplasto y tiene una alta actividad en un ambiente a bajo pH. Como la sacarosa se pierde en el apoplasto, se supone que así es hidrolizada por la invertasa y no puede, por lo tanto, ser reabsorbida por el floema.

#### 4.3.5. Mecanismo de transporte floemático

Hace más de 50 años que MÜNCH (1930) propuso la "hipótesis de flujo de presión" para considerar el transporte floemático como un fenómeno de flujo en masa. Exponiéndola de forma simple dice: la carga de solutos en el floema aumenta la presión en los vasos cribosos y es responsable de un movimiento de flujo en masa. El proceso de carga y descarga del floema afecta el estado hídrico de los vasos cribosos. La carga resulta en una disminución del potencial osmótico, de ahí que la acumulación de sacarosa en los vasos cribosos esté asociada con la absorción de agua por osmosis. Los vasos cribosos adquieren una mayor turgencia, que puede llegar a ser de + 1.0 MPa o más alta (WRIGHT y FISHER, 1980). La situación inversa ocurre cuando los vasos cribosos se "descargan". Las pérdidas de sacarosa resultan en una disminución de la concentración de solutos (un aumento del potencial osmótico) y por lo tanto también en una pérdida de agua. Si uno imagina dos vasos cribosos en el mismo haz floemático, estando en uno de ellos cargándose y el otro descargándose, es fácil imaginar el flujo de masa a lo largo del gradiente de presión (Figura 4.10), siempre y cuando las placas cribosas no presenten una resistencia demasiado grande al proceso de flujo en masa. Como ya hemos visto, sin embargo, las evidencias sugieren que durante el funcionamiento normal, los poros de las placas cribosas están abiertos.



**Fig. 4.10.** Presentación esquemática mostrando la carga del floema con fotosintatos en el origen y la descarga en el sumidero. La carga induce la absorción de agua en el floema y la descarga libera agua. Esto resulta en un movimiento de agua desde la fuente al sumidero.

El posible mecanismo del transporte floemático fue discutido en detalle por GEIGER (1975). Concluyó que se trata principalmente de un fenómeno de flujo en 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, es aún sostenida por varios eminentes fisiólogos vegetales como el mecanismo más aceptable para explicar la translocación por el floema (BIDDULPH, 1969; ZIMMERMANN, 1969; EPSTEIN, 1972; ZIMMERMANN y MILBURN, 1975). Según LANG (1983), el  $K^+$  tiene una función reguladora en el transporte por el floema. Una alta absorción de  $K^+$  por el complejo célula cribosa-acompañante induce un flujo osmótico de agua en el complejo que empuja el flujo en masa. La liberación de  $K^+$  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 el consumo de fotosintatos en los denominados "sumideros fisiológicos" (tejidos vegetales en los cuales los asimilatos se almacenan o usados para el crecimiento). Aún no se sabe si el transporte de solutos en sí mismo es también un proceso que consume energía. Experimentos de COULSON *et al.* (1972) sugieren que el ATP consumido en el tejido floemático se requiere para el mantenimiento del tejido pero no para el proceso de translocación. El efecto de la temperatura sobre la velocidad de translocación por el floema no puede usarse como argumento a favor de la necesidad de energía ya que ésta induce cambios en la viscosidad de la savia del floema, cambios que pueden ser considerables ya que la savia floemática contiene grandes cantidades de sacarosa. Las bajas temperaturas ( $0^{\circ}C$ ) también pueden resultar en el bloqueo de las placas cribosas por material plasmático (GIAQUINTA y GEIGER, 1973). De los resultados disponibles parece ser que el transporte por el floema en sí mismo no requiere energía. La idea de que el proceso de translocación no está directamente impulsado por energía concuerda con el concepto de la teoría del flujo de presión.

#### 4.3.6. Redistribución

La tabla 4.4 muestra la composición de la savia del floema en plantas de ricino (HALL y BAKER, 1972). La savia del floema obtenida de otras especies vegetales difiere sólo en pequeños detalles de los resultados que aquí se presentan. El modelo principal es siempre el mismo: la sacarosa es el componente principal por mucho con concentraciones del orden 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 grado el  $Mg^{2+}$ , se dan en concentraciones relativamente altas. La sacarosa es la forma más importante de translocación del carbono en la planta. Hay algunas especies, sin embargo, en que azúcares como el manitol o el sorbitol se translocan en lugar de la sacarosa.

Las fitohormonas como auxinas, giberelinas, y citoquininas también se dan en la savia floemática (ver tabla 4.4.). El pH de floema es relativamente alto (cerca de 8), debido probablemente a la presencia de  $K^+$  y de  $HCO_3^-$ .

**Tabla 4.4.** Composición de la savia de floema de *Ricinus communis* según HALL y BAKER (1972).

Materia seca	10 - 12.5%
Sacarosa	234 - 304 mM
Azucares reductores	-
Aminoácidos	35.2 mM
Ceto ácidos	30 - 47 meq/l
Fosfato	7.4 - 11.4 meq/l
Sulfato	0.5 - 1.0 meq/l
Cloruro	10 - 19 meq/l
Nitrato	-
Bicarbonato	1.7 meq/l
Potasio	60 - 112 meq/l
Sodio	2 - 12 meq/l
Calcio	1.0 - 4.6 meq/l
Magnesio	9 - 10 meq/l
Amonio	1.6 meq/l
Auxinas	$0.60 \times 10^{-4}$ mM
Giberelinas	$0.67 \times 10^{-5}$ mM
Citoquininas	$0.52 \times 10^{-4}$ 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, las vías principales de transporte en las plantas superiores, el floema y el xilema, no están directamente ligados uno a otro. Por ello, en la traslocación entre estas dos rutas, el agua y los solutos deben atravesar tejidos de conexión. El floema absorbe agua de los tejidos circundantes que a su vez obtienen el agua del xilema. Así un promedio de cerca del 5% del agua transportada hacia arriba por el xilema se retranslocan vía floema hacia las partes inferiores de la planta (ZIMMERMANN, 1969). El potencial hídrico de estos tejidos de conexión puede ejercer cierta influencia sobre la velocidad del flujo en el floema y en el xilema. Una elevada tasa de transpiración disminuye el potencial hídrico de los tejidos circundantes al xilema y así también disminuye el transporte de agua hacia el floema y la turgencia de los vasos cribosos.

La translocación de nutrientes vegetales a través del floema depende mucho de la capacidad de los vasos cribosos para absorber nutrientes rápidamente. El



potasio, como puede verse en la Tabla 4.4, se presenta en la savia del floema en una elevada 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 bastante móvil por toda la planta (STEUCEK y KOONTZ, 1970). SCHIMANSKI (1973) informó que el modelo de la translocación del  $Mg^{2+}$  por el floema es similar al de los fotosintatos. Debido a las elevadas concentraciones de  $K^+$  y  $Mg^{2+}$  en la savia del floema, los frutos y los tejidos de reserva, que son principalmente alimentados por la savia del floema, son relativamente ricos en  $K^+$  y  $Mg^{2+}$ . Así, los frutos de tomate (VIRO, 1973) y los tubérculos de patata (ADDISCOTT, 1974) son comparativamente ricos en Mg en comparación con el Ca. Al igual que el transporte de fotosintatos (ver punto 10.2.4), la translocación del  $Mg^{2+}$  en el floema parece estar favorecida por el  $K^+$  (ADDISCOTT, 1974). El calcio se encuentra sólo en concentraciones pequeñas en la savia del floema. Por lo tanto, el  $Ca^{2+}$  que se transloca por la corriente de transpiración a las partes superiores de la planta, no se mueve prácticamente 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 migrar desde las hojas viejas, lo que 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 extraídas desde las partes más viejas de la planta vía floema y así translocarse a los tejidos más jóvenes. Cuando el suministro de  $K^+$  ó de  $Mg^{2+}$  no es adecuado, estos iones se movilizan desde las partes más viejas y se utilizan en los tejidos más jóvenes en crecimiento. Esta es la razón por la que los síntomas de 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 será de particular importancia para determinar su contenido de  $Ca^{2+}$ . Si la transpiración es baja, el suministro de Ca puede ser inadecuado resultando en deficiencias de este elemento. Los frutos generalmente tienen una tasa de transpiración más baja que las hojas. Esto da origen a la necrosis apical en tomates y a la mancha amarga (bitter pit) en las manzanas ( ver punto 11.2.4). Ambos desórdenes fisiológicos se deben a una falta de Ca.

El fosfato puede translocarse por el floema tanto en forma inorgánica como orgánica. Una cantidad bastante sustancial de P en la savia del floema aparece 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 del 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 elevadas cantidades de proteínas de las hojas como RuBP carboxilasa que, además de como enzima fijadora de CO<sub>2</sub>, también puede servir como proteína de reserva. BROWN (1978) sugiere que las plantas C-4 tienen una mayor eficiencia de uso de N (producción de biomasa por unidad de N en la planta) que las plantas C-3 debido al gasto más pequeño de 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 final del periodo de crecimiento, ya que la proteólisis ocurre durante la senescencia de las hojas. Los aminoácidos resultantes de dicha proteólisis son transportados desde las hojas hasta los tejidos de reserva.

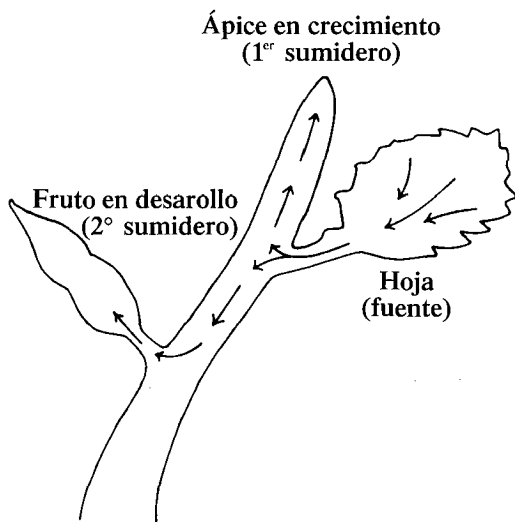


Fig. 4.11. Distribución de fotosintatos en relación a la fuerza del sumidero fisiológico.

En contraste con la translocación por el xilema, que ocurre únicamente en una dirección, el transporte por el floema es bidireccional. Generalmente los fotosintatos sintetizados en las hojas más viejas son translocados principalmente en dirección descendente hacia las raíces, mientras que hojas más jóvenes suministran al ápice y a los frutos. Este modelo de distribución fue mostrado por MAJOR y CHARNETSKI (1976) en plantas de colza. La dirección de transporte también depende de las condiciones fisiológicas. Un ejemplo de este tipo se muestra de forma esquemática en la Figura 4.11. Una hoja madura suministra asimilatos a una hoja joven (1º sumidero). Esto significa que los asimilatos de la

hoja vieja se transportan en dirección ascendente. Cuando comienza el cuajado del fruto se desarrolla un nuevo sumidero fisiológico y los asimilatos son en parte desviados en dirección descendente, al fruto joven en desarrollo (2° sumidero). Tales relaciones fuente-sumidero son de gran importancia en la producción de cultivos tal como se verá en el Capítulo 5. Las partes verdes de la planta que ofrecen fotosintatos se consideran la "fuente", mientras que tejidos que almacenan o consumen los asimilatos son denominados "sumideros".

## 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 principales factores limitantes de la producción agrícola en todo el mundo. Las relaciones fisiológicas asociadas al estrés hídrico, por lo tanto, merecen un serio estudio. La pérdida de agua de los tejidos vegetales puede provocar diversos efectos. Puede resultar en una reducción de la presión hidrostática ( $\Psi_p$ ) dentro de las células o en un aumento de la concentración de macromoléculas y solutos de bajo peso molecular. Las relaciones espaciales entre las membranas celulares pueden verse alteradas. Además, se da una reducción en la actividad química potencial del agua de la planta. Todos estos efectos pueden influir en los procesos metabólicos. Cuando las plantas están sometidas a estrés hídrico no resulta sorprendente que muchos de sus procesos metabólicos se vean afectados. Esto ocurre incluso cuando hablamos de pequeños cambios en el estado hídrico de la planta. En cultivos mesofíticos, por ejemplo, una pérdida de agua de entre el 10 y el 15%, bajar el potencial hídrico ( $\Psi$ ) apenas 0.6 MPa, puede influir marcadamente en los procesos metabólicos (HSIAO *et al.*, 1976). La figura 4.12 tomada de la revisión de HSIAO *et al.* (1976) indica la sensibilidad generalizada de algunos procesos vegetales al estrés hídrico. Estos se discutirán más adelante en relación con el fenómeno del estrés hídrico.

El estrés hídrico puede darse frecuentemente en condiciones de campo. El estrés queda indicado por un bajo potencial hídrico aunque esta medida en sí misma no es un indicador fiable de la condición fisiológica de la planta y de los tejidos vegetales. Una caída en el potencial hídrico puede darse debido a pérdidas de agua; pero también puede ser resultado de la presión osmótica. En este último caso la turgencia puede mantenerse bajo estrés hídrico, algo de particular importancia para la actividad metabólica. Los tejidos vegetales difieren bastante en su capacidad de "ajuste osmótico" (Figura 4.3). HANSON y HITZ (1982) que consideraron este problema, mostraron que especies como el sorgo y el maíz son capaces de mantener la presión de turgencia en sus hojas en condiciones de estrés hídrico mientras que la soja no puede hacerlo.

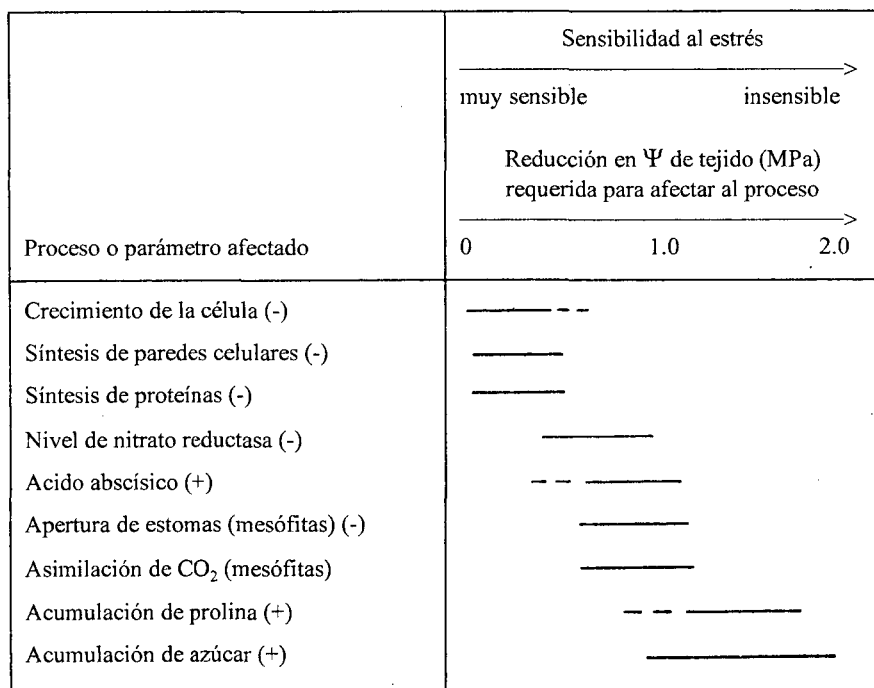


Fig. 4.12. Sensibilidad general de algunos procesos y parámetros metabólicos al estrés hídrico: (-) reducido, (+) aumentado (HSIAO *et al.*, 1976).

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 da lugar a 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.

#### 4.4.2. Expansión y división celular

El crecimiento celular es el proceso más sensible al estrés hídrico. El efecto primario parece ser más bien de carácter físico. Cuando la turgencia de las células disminuye, como ocurre durante el estrés hídrico, también disminuye la expansión celular debido a la falta de presión dentro de la célula. Así se establece una íntima correlación entre el crecimiento del tamaño de la célula y el grado de estrés en los tejidos vegetales. En éstos sólo se alcanza una elevada turgencia durante la noche, lo que se traduce en una mayor tasa nocturna de crecimiento en comparación con la que se da durante el día (BOYER, 1968). Como el agua del suelo influye en el potencial hídrico de las hojas, el crecimiento de éstas también depende de la disponibilidad de agua del suelo (MARC y PALMER, 1976). Así

ACEVEDO *et al.* (1971) observaron que la elongación de hojas de plantas jóvenes de maíz decreció cuando la disponibilidad de agua en el medio radicular disminuía de -10 a -20 kPa (ver punto 4.2.3). Los potenciales de agua correspondientes a las hojas eran de -280 a -700 kPa respectivamente.

#### 4.4.3. Pared celular y síntesis de proteínas

La síntesis de pared celular se ha medido mediante la incorporación de glucosa marcada al material de la pared. Ésta se ve reducida sustancialmente por el estrés hídrico, con una disminución de sólo unas décimas de MPa (CLELAND, 1967). El estrés hídrico inhibe la incorporación de aminoácidos a las proteínas (BEN-ZIONI *et al.*, 1967) 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 coleótilos 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 las proteínas.

Las plantas pueden adaptarse al estrés hídrico hasta cierto punto. 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 del potencial osmótico de las hojas desde -1.4 a -2.5 MPa con una disminución concomitante del potencial hídrico desde -0.8 a -1.6 MPa. La presión hidrostática ( $\Psi_p$ ) que puede calcularse con estos datos, fue más alta en el tratamiento con estrés hídrico que en el control. Este aumento en la  $\Psi_p$  (turgencia) se debió al desarrollo de vacuolas más pequeñas durante el estrés hídrico.

#### 4.4.4. Enzimas

Los déficits de agua severos afectan directamente a los niveles de enzimas en las plantas. Bajo estrés moderado algunos niveles enzimáticos aumentan como, por ejemplo, las enzimas que participan en la hidrólisis y en la deshidrogenación. Sin embargo, en general, el estrés hídrico resulta en una disminución de los niveles de enzimas. En particular, este es el caso de la nitrato reductasa. Se ha sugerido que este caso está relacionada con la supresión de síntesis de proteínas (BARDZIK *et al.*, 1971). Se ha argumentado que una enzima con una vida media corta, como la nitrato reductasa, dependería particularmente de la síntesis de proteínas. Cuando se considera la actividad de una enzima debería tenerse en mente que es poco probable que el estrés hídrico ejerza influencia directa alguna en su conformación. Se requeriría una pérdida de agua hasta la desecación antes de que la conformación se viera afectada.

Una cuestión intrigante es si las enzimas localizadas en la membrana plasmática se ven afectadas por la turgencia ( $\Psi_p$ ) que presiona la membrana

contra la pared celular. ZIMMERMANN (1978) al tratar el tema en un útil trabajo de revisión, sugiere que la presión resulta en un cambio de espesor de la membrana que a su vez pueden influir en las enzimas localizadas en la membrana. Así es posible que la actividad de la ATPasa de membrana esté controlada en parte por la turgencia, lo que también implica que los potenciales de membrana dependen de dicha turgencia. ZIMMERMANN y BECKERS (1978) suponen que estos cambios en los potenciales de membrana son el medio general que tienen los tejidos vegetales de controlar las reacciones fisiológicas, por ejemplo la absorción de sustancias disueltas. La relación entre la absorción de sacarosa y la turgencia de los vasos cribosos ya se ha mencionado. Una relación similar entre la turgencia y la absorción de  $K^+$  fue encontrada en *Valonia utricularis* (ZIMMERMANN, 1978). La absorción de  $K^+$  aumentó a medida que la turgencia de la célula disminuyó. Por tanto parece que la presión de turgencia tiene una función dual en los procesos de crecimiento. Se requiere para estirar y alargar las paredes y para facilitar la ruptura de los enlaces químicos y en una fase siguiente controla la absorción de los solutos requeridos para el crecimiento.

#### 4.4.5. Hormonas vegetales

Las relaciones entre el estrés hídrico y las fitohormonas son complejas. Algunos aspectos generales están, sin embargo, bastante claros. Se ha establecido firmemente, por ejemplo, que incluso con un estrés hídrico moderado, 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 se mantienen tanto por un aumento en la velocidad de síntesis como en el metabolismo del ABA (HARRISON y WALTON, 1975). La acumulación de ABA induce el 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 que ésta envejezca más rápido en condiciones de estrés hídrico, está relacionado, casi con toda certitud, con la síntesis y el contenido de ABA.

El etileno es conocido por su capacidad de inducir la abscisión. En la producción de algodón esto constituye un problema particular ya que puede resultar en la pérdida de flores en desarrollo y de frutos jóvenes. La evidencia aportada por MCMICHAEL *et al.* (1972) sugiere que el estrés hídrico predispone a las hojas a la acción del etileno, dándose la producción de éste en los peciolos del algodonoero a las pocas horas de comenzar el déficit hídrico. En algunos casos, aunque no en todos, los resultados de dichos autores mostraron que la producción de etileno disminuía al volver a regar. La influencia del estrés hídrico sobre las citoquininas no está tan clara, aunque se hayan observado bajas cantidades de citoquininas en exudados de raíz de plantas que han pasado un periodo de estrés hídrico (ITAI *et al.*, 1968).

#### 4.4.6. Actividad fotosintética

Se sabe perfectamente que 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 alguna del intercambio gaseoso, indicativo de un sustancial cierre de los estomas, hasta que el potencial hídrico de las hojas había disminuido tanto como -1.0 MPa. Los valores correspondientes para el girasol y el maíz fueron -0.7 MPa (BOYER, 1970). Estos denominados "valores umbral" indican que se requieren potenciales hídricos muy bajos como para inhibir el intercambio gaseoso y por tanto la difusión de  $\text{CO}_2$  a la atmósfera a través de los estomas del tejido foliar.

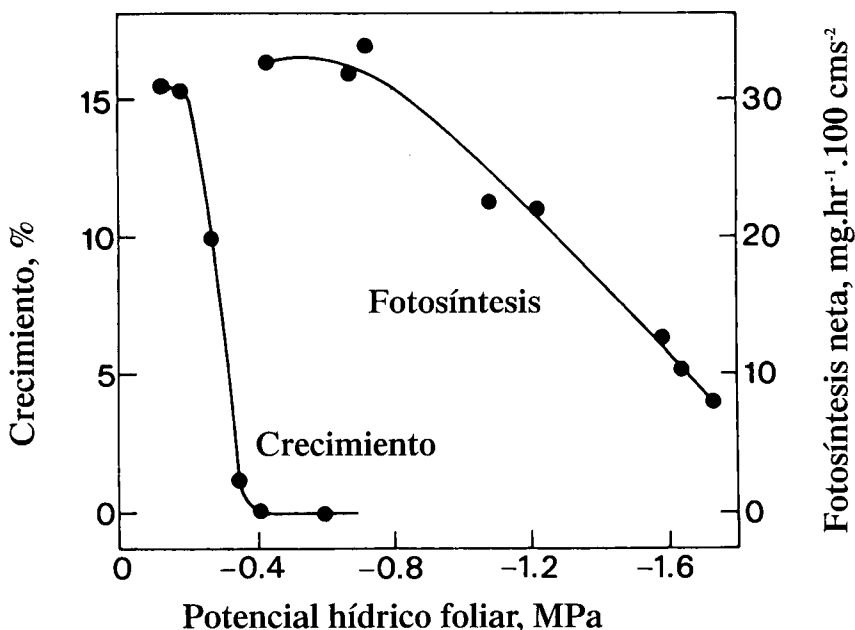


Fig. 4.13. Efecto del potencial hídrico de la hoja sobre el crecimiento de ésta y sobre la fotosíntesis neta en girasol (BOYER, 1970).

Los resultados de BOYER (1970) con plantas de girasol proporcionan pruebas de que los cambios en el potencial hídrico de las hojas se detectan con mayor precisión por cambios en su crecimiento que por la fotosíntesis neta. Como puede verse en la Figura 4.13, el crecimiento foliar, como ya 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 por debajo de -0.8 MPa. En experimentos con *Phaseolus vulgaris*, O'TOOLE *et al.* (1977)

encontraron velocidades máximas de absorción de  $\text{CO}_2$  y de transpiración a un potencial hídrico de  $-0.3$  MPa. A un potencial tan bajo como  $-0.9$  MPa, la absorción de  $\text{CO}_2$  y la transpiración estaban prácticamente inhibidas.

Cuando el estrés hídrico es más severo hay una reducción en la absorción de  $\text{CO}_2$ . También la fotofosforilación y la fotólisis se ven afectadas (SANTARIUS, 1967). BREVEDAN y HODGES (1973) encontraron que en el maíz cultivado en condiciones de campo con estrés hídrico que daba lugar a un potencial hídrico de entre  $-1.7$  y  $-2.2$  MPa, la velocidad de asimilación de  $\text{CO}_2$  resultaba inhibida. También se observó 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 en la planta también pueden reducir la respiración (BELL *et al.*, 1971).

#### **4.4.7. Desarrollo del estrés hídrico en la planta**

De la discusión anterior queda claro que el estrés hídrico puede causar efectos fisiológicos muy diferentes. En un excelente estudio sobre la respuesta de las plantas al estrés hídrico, HSIAO (1973) sugirió un 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 de las hojas provocado por un potencial hídrico reducido. Esto es seguido muy de cerca por una disminución de la pared celular y de la síntesis de proteínas en tejidos con altos potenciales de crecimiento. Si el potencial hídrico continúa bajando, tanto la división celular como los niveles de algunas enzimas, como la nitrato reductasa, pueden disminuir. Los estomas pueden cerrarse entonces con la consecuente reducción de la transpiración y la asimilación de  $\text{CO}_2$ . En esta etapa, cambios secundarios y terciarios comienzan a darse y otros rasgos distintivos de la deficiencia de agua, como una disminución en la respiración y en la translocación de fotosintatos, también aparecen. Se observan acumulaciones de azúcares y de prolina y la asimilación de  $\text{CO}_2$  cae hasta un nivel muy bajo. Estos efectos fisiológicos vienen acompañados de cambios anatómicos que incluyen la cavitación del xilema, y el bloqueo por espacios de vapor. Las hojas más maduras envejecen y se desprenden a medida que el proceso continúa, hasta que finalmente la planta muere.

### **4.5. Aspectos Prácticos del Estrés Hídrico**

#### **4.5.1. Valores de potencial hídrico y riego**

Cuando la disponibilidad de agua en el suelo es escasa y la transpiración es elevada, se da un balance hídrico negativo, es decir, la pérdida de agua es mayor que la absorción en la planta (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 equilibrar un déficit hídrico y evitar el estrés, es por medio del riego. Según PADURARIU *et al.* (1969) el potencial hídrico de las hojas de maíz durante el periodo principal de crecimiento no debería ser menor de -0.6 a -0.7 kPa. El valor equivalente para la remolacha azucarera es de -0.5 kPa, demostrando que este último cultivo es más sensible al estrés hídrico. Para la mayoría de las especies cultivadas las condiciones de humedad óptima del suelo suponen unos potenciales del orden de -20 a -50 kPa (~pF 2.3 a 2.7). El suministro insuficiente de agua tiene un impacto tremendo sobre el crecimiento de la mayoría de los cultivos (ver Figura 4.12).

Las necesidades de agua de los cultivos son diferentes en las distintas etapas de crecimiento. El maíz, por ejemplo, es particularmente sensible al estrés hídrico en la etapa en que aparece la panícula. El riego en esta etapa de crecimiento tiene un efecto sustancial sobre el rendimiento en grano en condiciones en las que el suministro de agua por el suelo es escaso. Un ejemplo de esta clase se muestra en Tabla 4.5. Un riego de 150 mm en julio-agosto aumentó considerablemente los rendimientos en grano (BUCHNER y STURM, 1971). El aumento de la dosis de aplicación nitrogenada tuvo un efecto similar siempre que fuera acompañada de riego. En el tratamiento sin riego, la aplicación nitrogenada disminuyó los rendimientos en grano.

**Tabla 4.5.** Interacciones entre la aplicación de N y el riego y su efecto en el rendimiento en 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 que el trigo era especialmente sensible al estrés hídrico durante la antesis. En este periodo de su desarrollo, las plantas fueron menos capaces de ajustarse a una baja disponibilidad hídrica en el suelo que en una etapa de crecimiento anterior. El estrés hídrico en la antesis conduce a una reducción en el número de espigas y en el número de granos por espiga, razones por las cuales se reduce el rendimiento en grano.

#### 4.5.2. Antitranspirantes

La mayoría de los cultivos tienen elevadas necesidades de agua. Las pérdidas de agua por transpiración exceden por mucho la cantidad de agua requerida para

los procesos de transporte y otras necesidades fisiológicas. Como las plantas necesitan abrir los estomas para absorber CO<sub>2</sub>, la pérdida de agua debido a la transpiración por los estomas parece inevitable. En condiciones climáticas húmedas este problema no es de gran importancia, ya que los déficits hídricos no son comunes, particularmente en condiciones donde la capacidad de retención del agua del suelo es alta. En condiciones áridas, sin embargo, el estrés hídrico de los cultivos es de una significancia mayor. Aquí se han estado realizando esfuerzos para conseguir el cierre parcial de los estomas mediante productos químicos denominados antitranspirantes. Estos compuestos se usan para disminuir el consumo de agua sin que esto afecte significativamente a la asimilación de CO<sub>2</sub> (GALE y HAGAN, 1966). WAGGONER y ZELITCH (1965) informaron que el ester monometílico 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 la anchura de las aperturas estomáticas, como se muestra en la Tabla 4.6. En un experimento de campo con patatas, el compuesto no tuvo efecto alguno sobre el régimen de evaporación. Se necesitan más estudios para lograr un uso exitoso de estos compuestos en agricultura.

**Tabla 4.6.** Relación entre la apertura estomática y la concentración del antitranspirante aplicado (FULTON, 1967).

Concentración (M)	Ancho de apertura (μm)
0	8.9
10 <sup>-5</sup>	8.2
10 <sup>-4</sup>	4.4
10 <sup>-3</sup>	3.9
10 <sup>-2</sup>	2.9

Otro método de reducir la transpiración fue propuesto por GALE y HAGAN (1966). El principio de esta técnica es aumentar la reflexión de la luz por las hojas y así lograr una disminución de la temperatura que éstas alcanzan. Esto se consigue mediante la pulverización de las hojas con caolinita para aumentar la reflectancia. Utilizando este método ABOU-KHALED *et al.* (1970) consiguieron reducir la velocidad de transpiración de diversas especies C-4 sin que la asimilación de CO<sub>2</sub> se viese afectada. MORESHET *et al.* (1977), sin embargo, al pulverizar con caolinita encontraron una disminución significativa en la absorción de CO<sub>2</sub> y una senescencia foliar más temprana.

#### 4.5.3. Transpiración y rendimiento de los cultivos

Para fines prácticos el coeficiente de transpiración constituye un medio valioso para expresar la eficiencia con 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 muestra que los coeficientes de transpiración difieren marcadamente entre cultivos (SHANTZ, citado por ROEMER 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 del clima y del suelo así como de la nutrición del cultivo. En condiciones de humedad de aire relativa baja y suministro de agua abundante, los coeficientes de transpiración tienden a ser mayores. La inversa se comprueba donde la disponibilidad del agua en el suelo es escasa y la humedad relativa del aire es alta. Cuando las plantas no están bien provistas de nutrientes, los coeficientes de transpiración tienden a ser más altos. Esto significa que cuando la nutrición no es adecuada, el agua se utiliza menos eficientemente para la producción del cultivo. Esta relación resulta del hecho que en condiciones de estrés nutricional la producción de materia seca se ve más afectada que el consumo de agua. El potasio en particular tiene un efecto favorable en el uso de agua, como demostraron BLANCHET *et al.* (1962) y LINSER y HERWIG (1968). El potasio disminuye el potencial osmótico ( $\Psi_s$ ) de las células vegetales y por lo tanto evita la pérdida de agua de la planta.

**Tabla 4.7.** Coeficientes de transpiración de varios cultivos (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 rendimientos en grano de la cebada de primavera en función de la transpiración en las condiciones áridas de Nuevo México encontró la siguiente relación:

$$y = -222 + 16.21 T$$

donde

y = rendimiento en grano, kg ha<sup>-1</sup>

T = transpiración

En un cultivo, las pérdidas de agua no son sólo resultado 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 importancia relativa de la evaporación puede ser particularmente alta si la densidad de plantas es baja, como es el caso de la deficiencia de nitrógeno. La

relación entre rendimiento en grano la aplicación de fertilizante nitrogenado y la pérdida de agua se muestra en la Tabla 4.8 del trabajo KALLSEN *et al.* (1984).

**Tabla 4.8.** Relación entre dosis del fertilizante N, rendimiento en grano de la cebada, evaporación, y transpiración (KALLSEN *et al.*, 1984).

Dosis de N kg N ha <sup>-1</sup>	Rendimiento en grano t ha <sup>-1</sup>	Transpiración mm	Evaporación mm
30	1.02	85	235
125	1.65	121	278
225	2.69	217	212

A la dosis más alta 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 cuando el agua es un factor limitante del crecimiento y cuando el riego es necesario. 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 de la evaporación está asociado con una disminución del rendimiento. El valor M es un indicador de la eficiencia de uso de agua del cultivo. Como sería de esperar 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 sobre la cuestión de rendimiento de los cultivos y el 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 en la producción agrícola a nivel mundial. En las regiones áridas y semi-áridas en particular, el desarrollo de los suelos se caracteriza por altos niveles de sales en el perfil de suelo (ver punto 2.2.6). Dependiendo de las condiciones específicas, uno o más iones

pertenecientes a cierto grupo ( $\text{Na}^+$ ,  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{HCO}_3^-$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{SO}_4^{2-}$  y boratos) pueden estar presentes dentro del perfil al alcance de las raíces en altas concentraciones, afectando así el crecimiento de los cultivos.

En general, la presencia de sales solubles en el medio nutritivo puede afectar de tres formas al crecimiento de las plantas. En primer lugar altas concentraciones de un ión específico pueden ser tóxicas e inducir desórdenes fisiológicos (por ejemplo  $\text{Na}^+$  y boratos). En segundo lugar los desequilibrios iónicos pueden ser provocados por una elevada concentración salina. En tercer lugar, las sales solubles disminuyen 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 mediante la osmorregulación (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  $\text{K}^+$ ,  $\text{Cl}^-$  y  $\text{NO}_3^-$ . La contribución del  $\text{Na}^+$  en las plantas depende mucho de la especie en concreto (ver punto 10.2.6). Un aumento en la absorción de esta especie iónica resulta en una disminución del potencial hídrico de la célula que estimula 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. A este respecto, el osmótico orgánico más importante es la glicinabetaína. Esto queda demostrado en la Tabla 4.9 del trabajo de HANSON y WYSE (1982), donde se muestra el efecto de la salinidad sobre el contenido de betaína y el potencial de solutos de dos especies *Beta*.

**Tabla 4.9.** Efecto de salinidad sobre el contenido de betaína y el potencial de solutos en hojas (Datos de HANSON y WYSE, 1982).

	Betaína, $\mu\text{mol g}^{-1}$ m.s.		Potencial de 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 o 2 M. La osmorregulación (ajuste osmótico), en este caso, es producida por el glicerol.

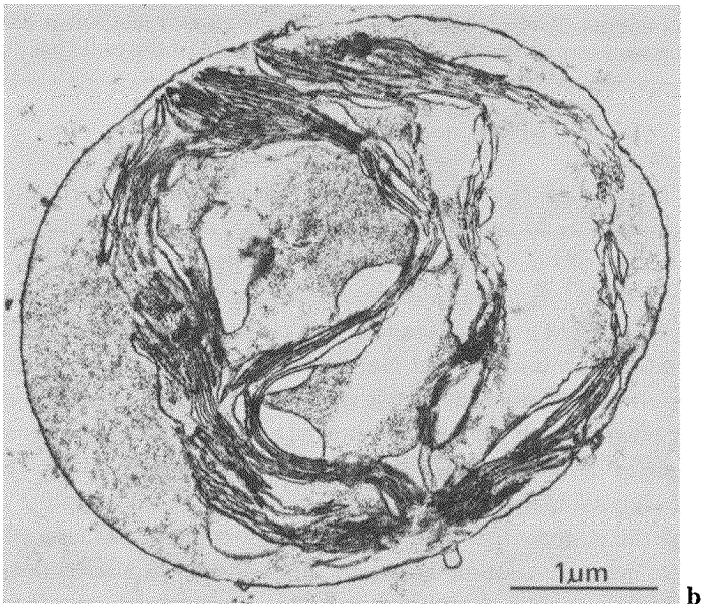
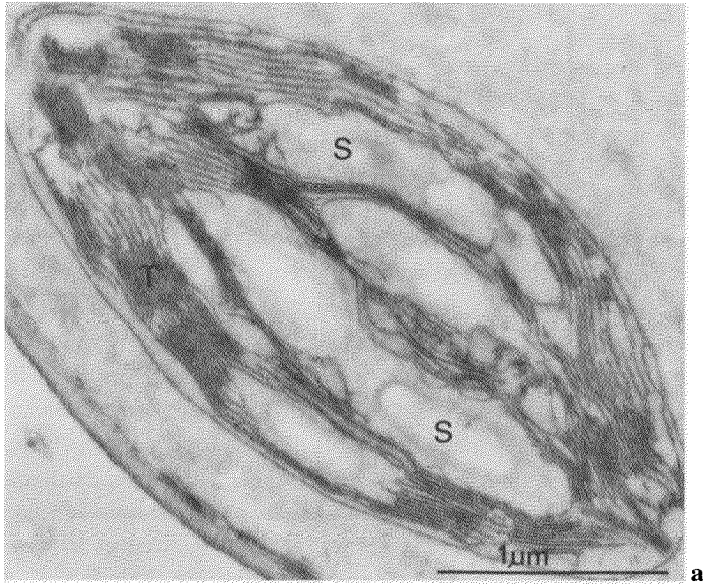
Las plantas que padecen estrés salino son típicamente achaparradas, con pequeñas hojas de un color verde azulado apagado. Síntomas de marchitez se observan muy rara vez (BERNSTEIN y HAYWARD, 1958). Esto contrasta completamente con plantas que sufren directamente estrés hídrico. La mayor turgencia de las plantas con estrés salino, depende del ajuste osmótico producido por una mayor velocidad de absorción iónica. La turgencia adecuada de las plantas que crecen en condiciones salinas implica que el efecto perjudicial de las

sales solubles sobre el crecimiento de la planta es el resultado de desórdenes fisiológicos inducidos por las sales, antes que de los efectos osmóticos en sí mismos. Esto se ha confirmado experimentalmente en estudios con soluciones de cultivo. Cuando se agregaron manitol o carbowax (polietileno-glicol, PM aproximado = 20000) a una solución de cultivo, el potencial hídrico disminuyó. El mismo efecto fue observado al agregar sales inorgánicas. Así es posible comparar el crecimiento de plantas en soluciones con potenciales hídricos igualmente bajos con y sin el efecto salino. Estos experimentos han mostrado muy claramente que el crecimiento de las plantas es menor 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 a diferentes procesos metabólicos, como a la asimilación de  $\text{CO}_2$ , la síntesis de proteínas, la respiración o el reciclado de fitohormonas. Sin embargo, la cuestión de si estos son efectos directos, es frecuentemente difícil de responder. La toxicidad comienza con un desequilibrio iónico en el tejido vegetal, frecuentemente con un gran exceso de  $\text{Na}^+$ . La planta puede tratar hasta cierto punto este exceso de  $\text{Na}^+$ , excluyendo su 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 reserva en mayor grado que las plantas cultivadas en 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 demostrada por CHIMIKLIS y KARLANDER (1973) para *Chlorella* y por HELAL y MENGEL (1981) para *Vicia faba*. En ambos casos se mostró que el efecto tóxico de la salinidad de  $\text{NaCl}$  fue menos severo cuando las plantas se cultivaron con altas intensidades luminosas que bajo intensidades débiles. Bajo condiciones de alta intensidad de luz las plantas fueron capaces de mantener concentraciones de cationes equilibradas en los órganos vegetales, en contraste con el caso de bajas intensidades de luz, donde se encontraron concentraciones en exceso de  $\text{Na}^+$  y bajas de  $\text{K}^+$ . Este desequilibrio iónico estaba asociado con una disminución en la asimilación de  $\text{CO}_2$  y una drástica reducción en el reciclado de los lípidos (HELAL y MENGEL, 1981).

La falta de energía como resultado de la salinidad puede afectar a diversos procesos que requieren energía como la asimilación de  $\text{CO}_2$ , 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 y su translocación a partes superiores de la planta también puede inhibirse (MEIRI-SHALHEVET, 1973). La síntesis de ácido abscísico, por otra parte, es promovida por la salinidad (MIZRAHI *et al.*, 1970).



**Foto 4.5.** Cloroplastos de *Phaseolus vulgaris*. a) normal; b) dañado por 25 meq/l NaCl. El cloroplasto intacto muestra (a) inclusiones de almidón (S) y tilacoides (T) (Foto: MITX).

Bajo un estrés salino severo, el citoplasma puede estar sobrecargado con  $\text{Na}^+$  que puede afectar a 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 mM de NaCl sufrieron una considerable pérdida en su estructura fina (Foto 4.5). El daño se vió acompañado por un intercambio de  $\text{K}^+$  del cloroplasto con  $\text{Na}^+$  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 elevadas concentraciones de Na. MARSCHNER y POSSINGHAM (1975) informaron que en remolacha azucarera y espinaca, especies natrofilicas ambas, los niveles altos de Na en el medio externo mejoran la expansión y el crecimiento celular, aunque la síntesis de clorofila se ve perjudicada.

#### 4.6.3. Tolerancia a la salinidad

Existen marcadas diferencias en cuanto a la tolerancia a la salinidad entre las especies vegetales. Esto se muestra aproximadamente en la Figura 4.14, procedente de un útil estudio de GREENWAY y MUNNS (1980). La línea 1 de la figura muestra la respuesta del crecimiento de la halófito *Suaeda marítima* a la concentración de  $\text{Cl}^-$  denotada en el eje x. Es obvio que el crecimiento máximo fue obtenido en concentraciones tan altas como de 200 a 300 mM de  $\text{Cl}^-$ . La línea 2 muestra la respuesta de la remolacha azucarera, un especie que está relacionada con las halófitas. La línea 3 representa el algodón, una especie no halofítica pero tolerante a las sales y la línea 4 corresponde a las judías, reconocidas como plantas sensibles a las sales. Las halófitas son capaces de soportar 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 necesitan incluso un exceso de sales para lograr su máximo crecimiento y para alcanzar potenciales osmóticos tan elevados como -2.0 a -5.0 MPa (FLOWERS *et al.*, 1977). El mecanismo principal del que depende la tolerancia a las sales en estas especies es la compartimentación de iones inorgánicos. De esta forma, según KYLIN y QUATRANO (1975) la secreción activa de  $\text{Na}^+$  en la vacuola protege al citoplasma de una concentración de  $\text{Na}^+$  demasiado alta.

Las especies no halofíticas (glucofitas) pueden presentar el mismo mecanismo en un grado mucho menos desarrollado, pero hay otras especies que evitan la absorción excesiva de sales y de esta forma protegen a las células de concentraciones iónicas demasiado altas. En dichas especies, sin embargo, una carencia de solutos pueden resultar en una baja turgencia, de modo que la deficiencia de agua antes que la toxicidad salina puede ser el factor limitante del



crecimiento (GREENWAY y MUNNS (1980). La tolerancia a las sales puede también darse por una re-absorción de  $\text{Na}^+$  de los vasos del xilema en la parte basal de las raíces. Este ejemplo fue descrito por LÄUCHLI (1975) para dos variedades de soja. RUSH y EPSTEIN (1976) observaron en tomate un ejemplo llamativo de tolerancia a sales de especies vegetales estrechamente relacionadas con él. El ecotipo tolerante a la sal, *Lycopersicon chesmanii*, era capaz de sobrevivir en una solución nutritiva de agua de mar, mientras que *Lycopersicon esculentum* no fue capaz de soportar más que 50% de agua de mar.

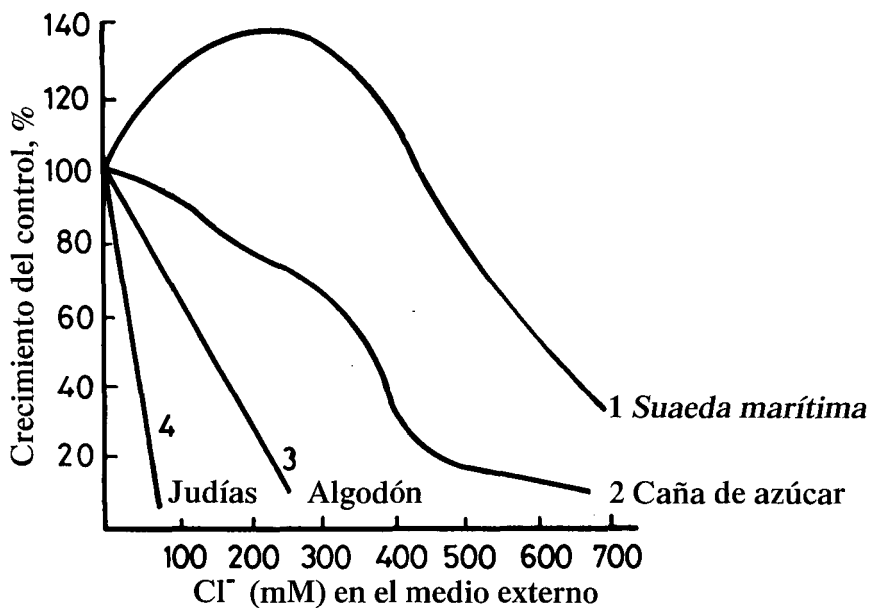


Fig. 4.14. Respuesta del crecimiento de especies con diferente tolerancia a las sales a concentraciones crecientes de  $\text{Cl}^-$  en el medio externo (GREENWAY y MUNNS, 1980).

El ecotipo tolerante acumuló grandes concentraciones de  $\text{Na}^+$  en las hojas (hasta 7% en materia seca). La acumulación de sal en las hojas, sin embargo, no es un indicador fiable de tolerancia a la sal. Esto resulta evidente del trabajo de LESSANI y MARSCHNER (1978), que encontraron contenidos igualmente altos de  $(\text{Na}+\text{K})$  en plantas de pimienta sensibles a la salinidad, y en remolacha azucarera, tolerante a la salinidad. Es más bien la capacidad para segregar el exceso de iones en la vacuola que el contenido global de sales en las hojas, lo que juega un papel en la tolerancia al exceso de sales. Altos niveles de sales que permanecen en el espacio libre de la hoja, pueden ser perjudiciales para la condición hídrica de la célula. Por otra parte, niveles altos de sales en el citoplasma pueden afectar a la actividad enzimática. Los daños resultantes de

niveles excesivos de sal se dan particularmente en hojas jóvenes recién expandidas, donde una turgencia demasiado baja afecta al crecimiento de la planta (GREENWAY y MUNNS, 1980).

GREENWAY y MUNNS (1980) sugirieron que la glicina-betaina tiene un papel muy importante en la adaptación de algunas halófitas. La función de la prolina en este papel es dudosa. Según GREENWAY y MUNNS (1980) no se considera como un soluto típico tolerante a la salinidad. En las halófitas, los solutos orgánicos son "osmóticos" esenciales en el citoplasma que tienen que equilibrar el bajo potencial osmótico (alta concentración de solutos) de la vacuola (FLOWERS *et al.*, 1977). Estos solutos del citoplasma incluyen aminoácidos, betaínas, azúcares, y ácidos orgánicos. Como no son tóxicos para el citoplasma, se denominan "solutos compatibles".

#### 4.6.4. Producción de cultivos

En los estudios sobre producción, la salinidad del suelo se mide como la conductividad eléctrica de un extracto de suelo saturado de agua. La conductividad expresada en mmhos/cm, es más alta cuanto más concentrada sea la composición iónica del extracto. La tabla 4.10 muestra un seguimiento del grado de salinidad según la conductividad eléctrica (CE) en relación a las especies vegetales (BERNSTEIN, 1970). Se dan diferencias considerables entre las especies cultivadas en cuanto a su tolerancia a la salinidad. En general, la mayor parte de los frutales son más sensibles que los cultivos extensivos, hortícolas y forrajeros. La tabla 4.11 muestra la repuesta de varios cultivos a la salinidad, disminuyendo desde la parte superior de la tabla hacia abajo (BERNSTEIN, 1970). El efecto dañino de la salinidad, a menudo depende del estado de crecimiento de las plantas. Para muchas especies el estado de plántula es muy sensible a la salinidad. En la mayoría de los cereales los rendimientos en grano se ven menos afectados que los rendimientos en paja. En el arroz, el ahijado, y en especial el desarrollo temprano de las flores y la producción de granos se ven muy afectados por la salinidad (LEHMAN *et al.*, 1984). Ésta también puede afectar a la calidad de los cultivos. En la remolacha azucarera, por ejemplo, el resultado puede ser un nivel muy bajo de azúcar.

EPSTEIN y colaboradores sugirieron que hay una gran necesidad de seleccionar los cultivos tolerantes a la salinidad. RUSH y EPSTEIN (1976) argumentan, mediante la generación de líneas de cultivos capaces de soportarla, que "lo que ahora es un problema, podría convertirse en una gran oportunidad para la producción agrícola, 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 agrícola para satisfacer las necesidades de una población en expansión, tal programa de mejora podría probar ser de extrema importancia.

**Tabla 4.10.** Respuesta de los 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	Rendimientos de cultivos muy sensibles pueden verse afectados
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 extensivos, 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 ( <i>Vicia</i> )	5.0
Trigo	10.0	Lino	4.8
Sorgo	9.0	Judías ( <i>Phaseolus</i> )	2.5
Soja	7.2		

## Lectura General

- ADDISCOTT, T.M. (1974): Potassium in relation to transport of carbohydrate and ions in plants, p. 175-190. *In*: Potassium Research and Agricultural Production, 10<sup>th</sup> Congr. Intern. Potash Institute, Berne.
- ARANOFF, S., DAINY, J., GORHAM, P.R., SRIVASTAVA, L.M. and SWANSON, C.A. (1975): Phloem Transport. Plenum Press.
- EPSTEIN, E. (1972): Mineral Nutrition of Plants: Principles and Perspectives. John Wiley and Sons Inc., New York, London, Sydney, Toronto.
- ESCHRICH, W. (1970): Biochemistry and fine structure of phloem in relation to transport. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 21, 193-214.
- FLOWERS, T.J., TROKE, P.F. and YEO, A.R. (1977): The mechanism of salt tolerance in halophytes. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28, 89-121.
- GREENWAY, H. and MUNNS, R. (1980): Mechanism of salt tolerance in nonhalophytes. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31, 149-190.
- HANKS, R.J. and RASMUSSEN, V.P. (1982): Predicting crop production as related to plant water stress. *Adv. Agron.* 35, 193-215.
- HANSON, A.D. and HITZ, W.D. (1982): Metabolic responses of mesophyte to plant water deficits. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33, 163-203.

- HEBER, U. and HELDT, H.W. (1981): The chloroplast envelope: structure, function and role in leaf metabolism. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 32, 139-168.
- HSHAO, T.C. (1973): Plant responses to water stress. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 24, 519-570.
- LÄUCHLI, A. (1972): Translocation of inorganic solutes. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 23, 197-218.
- MEIDNER, H. and SHERIFF, D.W. (1976): *Water and Plants*. Blackie.
- MILBURN, J.A. (1979): *Water Flow in Plants*. Longman, London and New York.
- MONTEITH, T.L. and WEATHERLEY, P.E. (1976): A discussion on water relations of plants. *Phil. Trans. Royal Soc. of London B* 273, 433-613.
- MOORBY, J. (1981): *Transport Systems in Plants*. Longman, London, New York.
- NEWMAN, E.J. (1974): Root and soil water relations. *In*: E.W. Carson (ed.): *The Plant Root and its Environment*, p. 362-440, University Press of Virginia, Charlottesville.
- PATE, J.S. (1980): Transport and partitioning of nitrogenous solutes. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31, 313-340.
- PEEL, A.J. (1974): *Transport of Nutrients in Plants*. Butterworths, London.
- PITMAN, M.G. (1977): Ion transport into the xylem. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28, 71-88.
- RAINS, D.W. (1972): Salt transport by plants in relation to salinity. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 23, 367-388.
- SLAYTER, R.O. (1967): *Plant-Water Relationships*. Academic Press, London, New York.
- SUTCLIFFE, J.F. (1979): *Plants and Water*. Edward Arnold, London.
- TAYLOR, H.H. and KLEPPER, B. (1978): The role of rooting characteristics in the supply of water to plants. *Adv. Agron.* 30, 99-128.
- WARDLAW, I.F. (1974): Phloem transport: Physical, chemical or impossible. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 25, 519-539.
- WARDLAW, I.F. and PASSIOURA, J.B. (1976): *Transport and Transfer Processes in Plants*. Academic Press.
- ZIMMERMANN, M. (1969): Translocation of nutrients. p. 383-417. *In*: M.B. Wilkins, Ed., *Physiology of Plant Growth and Development*. McGraw Hill.
- ZIMMERMANN, M.H. and MILBURN, J.A. (1975): *Transport in Plants I, Phloem Transport*. *Encyclopedia of Plant Physiology, New Series Vol. I*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- ZIMMERMANN, U. (1978): Physics of turgor- and osmoregulation. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 29, 121-148.



## Capítulo 5:

# Nutrición y Crecimiento de las Plantas

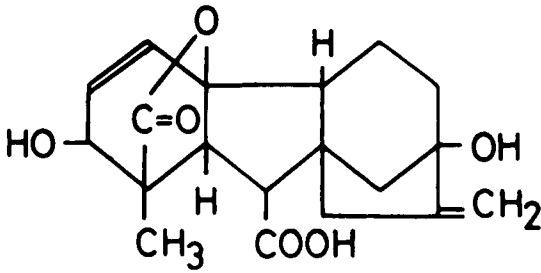
## 5.1. Etapas Esenciales de Crecimiento y Componentes del Rendimiento

### 5.1.1. Generalidades

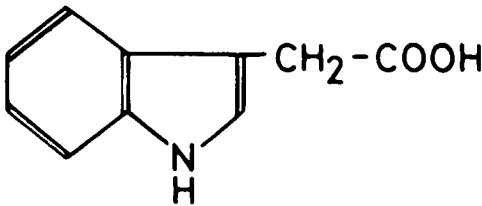
El ciclo vital de una planta comienza con la germinación. En este proceso, la semilla enterrada en el suelo requiere una temperatura óptima, así como un suministro de agua y oxígeno y la presencia de factores endógenos favorables dentro de la misma semilla. Estos factores son principalmente fitohormonas como el ácido abscísico (ABA), el ácido giberélico ( $GA_3$ ) y el ácido indol-acético (AIA). El proceso de germinación depende de su síntesis o descomposición. Temperaturas óptimas para la germinación favorecen 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. Las estructuras moleculares de las fitohormonas más importantes se muestran en la Figura 5.1. Las fitohormonas se producen en la planta en bajas concentraciones y regulan procesos fisiológicos, moviéndose normalmente dentro de la planta desde el lugar de producción al de utilización.

La germinación comienza con la absorción de agua. La semilla hinchada proporciona las condiciones necesarias para la respiración. Con la absorción de oxígeno, las reservas de carbohidratos, grasas y a veces también proteínas de las semillas, se oxidan a  $CO_2$  y agua y la energía se libera en forma de ATP y NADH (ver punto 3.2.2). Esta forma de energía es esencial para el crecimiento. Las proteínas de reserva de las semillas se hidrolizan en su mayor parte y los aminoácidos resultantes se utilizan para la síntesis de proteínas enzimáticas y ácidos nucleicos. Ambos son componentes esenciales de las células meristemáticas y para la división celular, proceso que inicia el crecimiento.

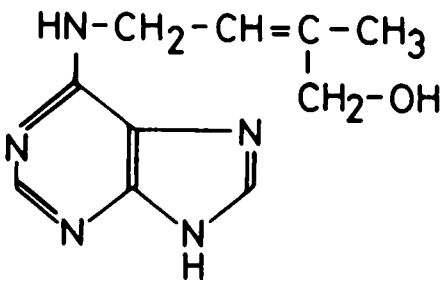
La primera parte de la planta en desarrollarse son las raíces. Esto significa que el órgano se forma en los estados iniciales del desarrollo de la planta, siendo responsable de la absorción de agua y nutrientes. El crecimiento de los tallos comienza luego, tan pronto como los brotes asoman a la superficie del suelo. La síntesis de clorofila es inducida por la luz. En este punto dos factores adicionales comienzan a actuar: la luz y la concentración de  $CO_2$  de la atmósfera. La importancia de estos dos factores aumenta a medida que la semilla agota sus reservas. Las hojas jóvenes no son autosuficientes; deben ser provistas de carbohidratos y aminoácidos. En las plántulas, el suministro de material orgánico proviene de los compuestos de reserva presentes en la semilla.



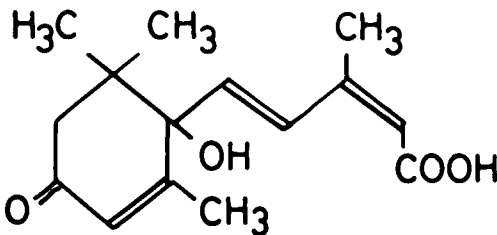
Ácido gibelérico



Ácido indol-acético



Zeatina (citoquinina)



Ácido abscísico (ABA)

Fig. 5.1. Estructura molecular de las fitohormonas mas importantes.

Sin embargo, con el comienzo del estado vegetativo, que se caracteriza por el rápido desarrollo de hojas, tallos y raíces, la fuente de material orgánico pasa de estar en la semilla a estar en las hojas. Los fotosintatos asimilados en las hojas más viejas suministra material a las hojas más jóvenes, que importan carbohidratos hasta que alcanzan un tercio de su tamaño final. La importación neta de aminoácidos a las hojas jóvenes continúa incluso hasta que están completamente desarrolladas (MILTHORPE y MOORBY, 1969). Las hojas maduras exportan cerca del 50% de sus fotosintatos. El resto se requiere para el metabolismo de las mismas (principalmente en la respiración). Como en las semillas, los carbohidratos se oxidan a  $\text{CO}_2$  y agua, y en el proceso se origina ATP.

La etapa reproductiva sigue a la vegetativa. Ésta comienza con la iniciación de la floración y continúa, tras la polinización o antesis, con la etapa de maduración. En determinadas plantas, como los cereales, la etapa vegetativa es bastante diferente del reproductivo, pero en las de crecimiento indeterminado, como por ejemplo los tomates, ambas etapas se superponen. A medida que la planta crece y progresa desde el estado vegetativo hacia la madurez, los fotosintatos se dirigen cada vez más lejos de los tejidos meristemáticos, hacia los tejidos de reserva.

### 5.1.2. Velocidad de crecimiento y suministro de nutrientes

El rendimiento de un cultivo puede considerarse tanto en términos biológicos como en términos agrícolas. El rendimiento biológico se ha definido como la producción total de material vegetal de un cultivo mientras que el rendimiento económico o comercial (HOLLIDAY, 1976) tiene en cuenta sólo los órganos de la planta por los que la especie en particular se cultiva y cosecha. Ejemplos obvios son las cápsulas del algodón, las semillas de los cereales, las hojas del tabaco y los tubérculos de patata. Para algunos cultivos, como los forrajes y algunas hortalizas, la cantidad total de material vegetal que se produce por encima del suelo es equivalente al rendimiento económico. Para la mayoría de los cultivos, sin embargo, este no es el caso, y es el desarrollo de las plantas durante el estado vegetativo el que controla tanto el rendimiento económico como el biológico. Esta dependencia del estado de crecimiento vegetativo se debe al hecho de que durante este periodo se forma el tejido verde de la planta que proporciona fotosintatos a las semillas y a los tejidos de reserva. HOLLIDAY (1976), describe el rendimiento económico o comercial ( $Y_c$ ) como el producto del rendimiento total ( $Y_t$ ) por el índice de cosecha ( $I_c$ ). Este último termino muestra la proporción de cultivo cosechado, por ejemplo el grano, con referencia al rendimiento total.  $Y_c = Y_t \cdot I_c$ . Como resultado de la mejora vegetal, las variedades modernas generalmente ofrecen índices más altos de cosecha que las más antiguas. Los índices de cosecha de las variedades modernas de trigo son cerca del 35 a 40% mientras que en las más antiguas éstos 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 metabolismo de proteínas muy activo y los fotosintatos transportados a estos puntos se usan predominantemente en la síntesis de ácidos nucleicos y proteínas. Es por esta razón que durante el estado vegetativo el suministro de N a la planta controla en gran medida la tasa de crecimiento de la misma. Una elevada tasa de crecimiento se da sólo cuando hay una gran disponibilidad de N.

La Tabla 5.1 muestra la influencia de la nutrición de N sobre el crecimiento y sobre el contenido de constituyentes orgánicos de Ryegrass (*Lolium perenne*) (HEHL y MENGEL, 1972). En el tratamiento con bajos niveles de N (0.5 g de N por maceta) el rendimiento en materia seca fue mucho más bajo que en caso del tratamiento con N abundante (2 g de N por maceta). Puede también observarse que las plantas con bajo suministro de N acumularon carbohidratos, particularmente almidón y polifruetosanos, mientras que el contenido de proteína cruda fue mucho menor. Esto demuestra claramente que cuando la nutrición de N es inadecuada los fotosintatos pueden utilizarse sólo hasta cierto punto en la síntesis de los compuestos orgánicos nitrogenados; el resto se almacena como almidón y polifruetosanos (MINOTTI *et al.*, 1969). En este ejemplo, el contenido de carbohidratos de las plantas con deficiencias de N era especialmente alto incluso cuando las muestras se tomaban al comienzo del periodo de crecimiento vegetativo.

**Tabla 5.1.** Efecto del suministro de N en el rendimiento y los constituyentes orgánicos de plantas jóvenes de Ryegrass (*Lolium perenne*); (HEHL y MENGEL, 1972).

	Suministro de N (g N/maceta)	
	0.5	2.0
Rendimiento (g m.s./maceta)	14.9	26.0
Proteína cruda (% m.s.)	12.3	26.4
Sacarosa (% m.s.)	7.7	6.3
Polifruetosanos (% m.s.)	10.0	1.0
Almidón (% m.s.)	6.1	1.4
Celulosa (% m.s.)	14.4	17.6

A medida que se da el crecimiento vegetativo, el nivel de carbohidratos de las plantas anuales generalmente aumenta. El efecto del N sobre la acumulación de carbohidratos es menos marcado hacia el final del periodo de crecimiento y al comienzo de la floración. Si la nutrición de N no es adecuada, el ciclo vital de las plantas se acorta: las plantas maduran más tempranamente y el rendimiento económico resultante es generalmente bajo. La senescencia temprana en condiciones de deficiencia de N no es el resultado 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 éstas está muy relacionado con la nutrición nitrogenada (WAGNER y MICHAEL, 1971).

El ejemplo arriba presentado demuestra que para un crecimiento óptimo de las plantas debe haber un equilibrio entre la tasa de producción de fotosintatos y la de asimilación de N. En condiciones de alta actividad fotosintética, por ejemplo alta luminosidad, óptima temperatura y ausencia de estrés hídrico, el nivel de nutrición de N debe ser alto, y viceversa. En especies vegetales donde la tasa de fijación de CO<sub>2</sub> es alta, particularmente especies con asimilación de CO<sub>2</sub> vía la ruta C-4, la demanda de N es considerable cuando las condiciones de crecimiento son óptimas (ver Figura 5.4).

El nivel de nutrición nitrogenada requerido para un crecimiento óptimo durante el periodo vegetativo debe también equilibrarse con la presencia de otros nutrientes en cantidades adecuadas. La síntesis de compuestos orgánicos nitrogenados depende de una serie de iones inorgánicos, incluyendo Mg<sup>2+</sup> para la formación de clorofila y fosfatos para la síntesis de ácidos nucleicos. La absorción de nitratos y su asimilación en forma proteínas están influidas considerablemente por el estado de nutrición potásica de la planta. El potasio es importante para el crecimiento y la elongación, probablemente por su función osmótica y por poder reaccionar sinérgicamente con el ácido indol-acético (COCUCCI y DALLAROSA, 1980). El efecto sinérgico del ácido giberélico y del K sobre 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 velocidad de crecimiento de internodos de girasol (Datos de DELA GUARDIA y BENLLOCH, 1980).

Concentración de KCl mM	Aplicación de GA <sub>3</sub> 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 las necesidades de nutrientes minerales durante el periodo de crecimiento vegetativo se ven en principio determinadas por la tasa de asimilación de CO<sub>2</sub>. 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 fuertemente dependientes de la temperatura. BROUWER *et al.* (1973), informaron que la tasa de aparición de hojas en plantas jóvenes de maíz estaba principalmente controlada por la temperatura, mientras que la intensidad luminosa no tenía apenas efecto alguno. La división y la expansión celular son más sensibles a las bajas temperaturas que 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 a bajas intensidades luminosas (cielo nublado). Muy a menudo, en estas condiciones, las hojas son grandes, de color verde pálido y con largos tallos (WARREN-WILSON, 1969). Por otro lado, alta intensidad luminosa y las bajas temperaturas, especialmente durante la noche, dan lugar a plantas más pequeñas, más resistentes a enfermedades fúngicas y con contenidos más elevados de clorofila y carbohidratos.

### 5.1.3. Cereales grano

El rendimiento en grano depende de tres componentes principales. número de espigas por ha, número de granos por espiga y peso individual de los granos. El número de espigas por ha en los cereales depende de la densidad de siembra y de la capacidad de ahijamiento. La capacidad de ahijamiento es genéticamente controlable, pero también depende de condiciones ambientales. Días cortos, asociados con alta intensidad luminosa, bajas temperaturas y un elevado suministro de nitrógeno, favorecen el ahijamiento (EVANS *et al.*, 1975). Estas condiciones ambientales inciden favorablemente sobre la actividad de las fitohormonas; condiciones de días más largos y altas temperaturas están asociadas con una alta producción de auxina (AIA) en el ápice de los jóvenes tallos primarios de los cereales (MICHAEL y BERINGER, 1980). El ácido indol-acético y compuestos relacionados con él inducen la producción de etileno que inhibe el crecimiento de las yemas axilares y, por tanto, la formación de hijuelos. Esta acción de la auxina en el ápice, que restringe el desarrollo de yemas laterales, se denomina "dominancia apical", y se da muy especialmente en las variedades de un único tallo. La función de las fitoquininas es, contrariamente a la de las auxinas, promover el crecimiento de las yemas e hijuelos (BRUINSMA, 1979). Las citoquininas son derivados de la purina o pirimidina, estructuras anulares nitrogenadas sintetizadas a partir de aminoácidos. El efecto estimulante de la nutrición nitrogenada sobre el ahijado se debe probablemente entonces al efecto del N sobre la síntesis de citoquininas. En las condiciones climáticas de Europa Central, se han obtenido los mayores rendimientos en grano del trigo (6 a 7 t/ha), cuando el número de espigas es de 500 a 600 por m<sup>2</sup>. Una densidad de plantas tan elevada no es siempre deseable. En climas más áridos, densidades más bajas a menudo producen rendimientos más altos dado que una menor densidad de plantas no requiere tanta agua. De esta manera se reduce la posibilidad de estrés hídrico en las fases críticas de crecimiento, como son el espigado y la floración. Según DAY e INTALAP (1970), el estrés hídrico durante el espigado resulta en una disminución del número de espigas por unidad de superficie, como también del número de granos por espiga. El estrés hídrico durante la floración acelera el proceso de maduración, conduciendo a granos más pequeños y rendimientos más bajos. Esto concuerda con las observaciones de PELTON (1969), realizadas en las condiciones

áridas del SO de Saskatchewan, en USA que indican que la baja densidad de plantas está asociada con espigas más grandes, granos más grandes y, por consiguiente, mayor rendimiento en grano del trigo.

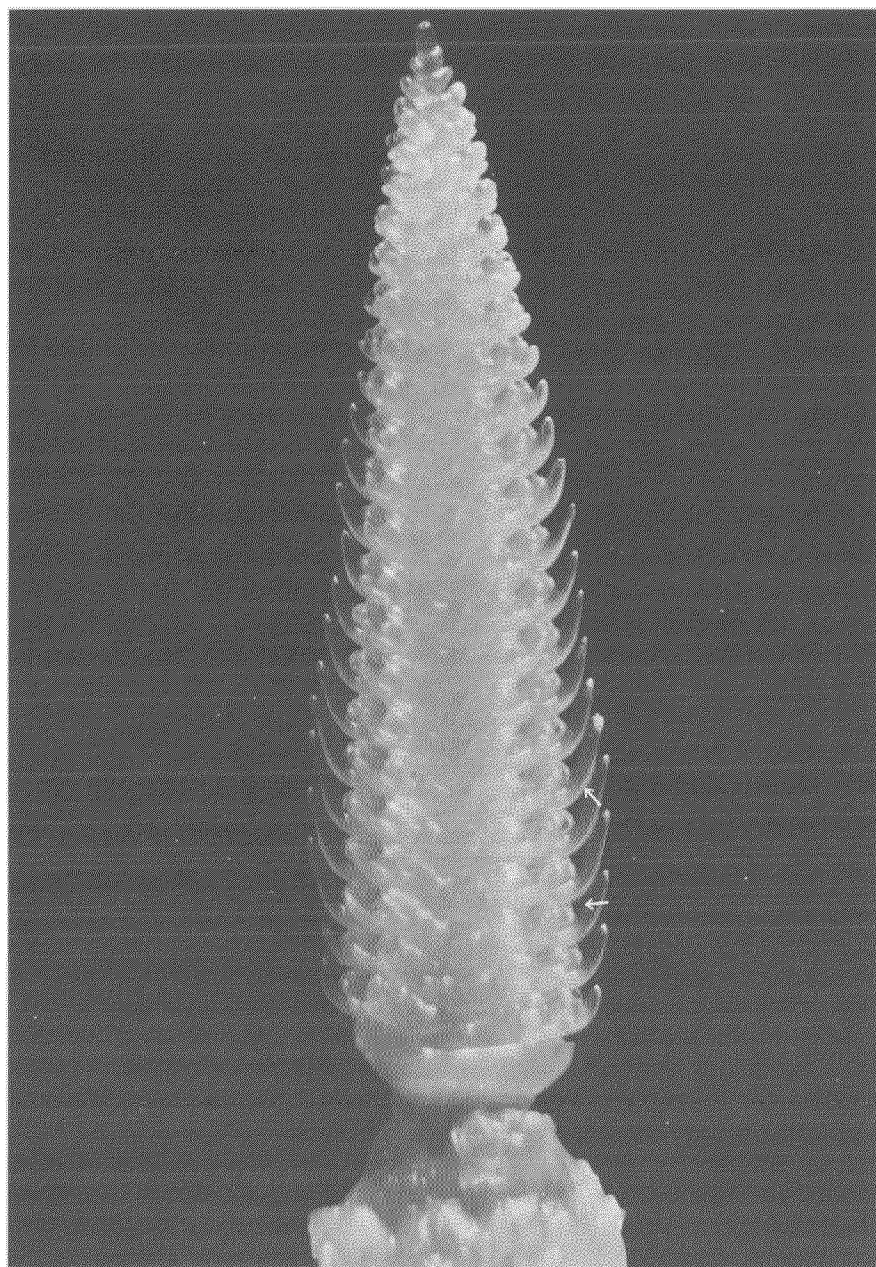
Varios investigadores han demostrado que el suministro de nutrientes ejerce una influencia considerable sobre los componentes de rendimiento de los cereales. FORSTER (1973) informó que al interrumpir la nutrición de K durante el estado de ahijamiento, decrecía el número de espigas y el número de granos por espiga en trigo y avena. CHAPMAN y KEAY (1971) realizaron observaciones similares. La importancia de una adecuada nutrición de N en los estados iniciales de crecimiento en la determinación del número de espigas por m<sup>2</sup> fue también señalada por STROY (1972).

El número de granos por espiga además de por la nutrición, también se ve afectado por factores ambientales. MICHAEL y BERINGER (1980), sugirieron que la formación de las espiguillas en las espigas está controlada por un tipo de "dominancia apical", más precisamente "dominancia media", ya que las espiguillas localizadas en el centro de la espiga se desarrollan con más fuerza. Estas espiguillas intermedias se cree que inhiben de alguna forma la formación de otras espiguillas. El número de granos por espiga está así relacionado con la acción de las giberelinas. Los mutantes semi-enanos de los cereales se caracterizan por el bloqueo de la función de las giberelinas, fenómeno asociado con la reducción de la elongación de los tallos y con un mayor número de granos por espiga (GALE, 1978). El descubrimiento de que el cloruro de clorocolina (CCC), un inhibidor de la síntesis de giberelinas, tiene el mismo efecto, apoya a la idea de que la giberelina puede reducir el número de granos por espiga. Cuanto más largo es el periodo de formación de la espiga, más espiguillas pueden desarrollarse y mayor es la posibilidad de producir espigas más grandes con un mayor número de granos (EVANS *et al.*, 1975). Sin embargo, estando la duración del periodo de desarrollo de la espiga inversamente relacionada con la duración del llenado de los granos, un número más alto de granos por espiga está a menudo asociado con un menor peso individual de cada grano. 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, cuya formación se inicia en una etapa muy temprana del crecimiento de los cereales. Durante el subsiguiente desarrollo, 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). Dicha degeneración es promovida por una nutrición nitrogenada inadecuada y por bajas intensidades luminosas o bajas temperaturas durante el periodo de desarrollo de las espiguillas (FUCHS, 1975). Estos factores ambientales pueden así afectar considerablemente a la formación de los granos. La Foto 5.1 muestra una espiga de cebada en desarrollo, en el estado de sexta hoja.

**Tabla 5.3.** Rendimiento en grano y criterios de rendimiento de una variedad nueva y otra antigua de trigo (HAEDER *et al.*, 1977).

	Hohenheimer Franken cv antiguo	Kolibri cv moderno
Días desde antesis a maduración	56	47
Rendimiento en grano, g/espiga	1.12	1.12
Peso de grano, mg	48.2 <sup>++</sup>	44.2
Nº de granos/espiga	23 <sup>++</sup>	28
Índice de cosecha, %	29.3 <sup>+++</sup>	37.7
Diferencias significativas al 1% <sup>++</sup> y 0.1% <sup>+++</sup>		

El tercer componente importante del rendimiento en los cereales, el tamaño del grano o peso individual del grano, está genéticamente controlado además de depender de factores ambientales que influyen en el llenado de los granos durante la maduración. Durante el proceso de llenado, las espigas y los granos actúan como sumideros fisiológicos. La fuerza de estos sumideros depende mucho del número de células de endospermo que se desarrollan (HÖFNER *et al.*, 1984). Según SCHACHERER y BERINGER (1984), el K<sup>+</sup> tiene un efecto beneficioso sobre el desarrollo de las células del endospermo y, por lo tanto, sobre el peso individual del grano de los cereales. Las fuentes para estos sumideros las proporcionan las hojas y, en mucho menor grado, las glumas y glumillas. Tras el inicio de la floración, los fotosintatos se usan de forma creciente en el proceso de llenado de los granos. En la Figura 5.2 se muestra la distribución de los fotosintatos en varios estados de la planta de trigo, desde la floración hasta la madurez. Las flechas indican la dirección de la translocación. Las partes de las plantas señaladas en negro son las más importantes para la asimilación. En estadios posteriores, la hoja bandera en particular proporciona fotosintatos para el llenado de los granos (EVANS y RAWSON, 1970). En las variedades de trigo barbado, los fotosintatos de la hoja bandera contribuyen en un 70% al llenado de los granos, mientras que en las variedades sin barbas cerca del 80% pueden provenir de esa fuente. El resto de los asimilatos proceden principalmente de la misma espiga. No todos los fotosintatos requeridos para el llenado del grano se sintetizan durante el periodo reproductivo (después de la floración). Una parte de los carbohidratos se sintetiza antes de la floración y se almacena en los tallos y hojas durante el estado vegetativo de crecimiento. La proporción de los asimilatos almacenados usados para el llenado de los granos puede variar entre el 0 y el 40% para arroz, 5 y 10% para trigo, 12 y 15% para maíz y alrededor del 20% para la 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 del estrés hídrico o de una baja disponibilidad de nutrientes, los asimilatos sintetizados tras la floración contribuyen en gran medida al proceso de llenado de granos y viceversa.



**Foto 5.1.** Espiga joven de cebada en desarrollo durante el estado de sexta hoja, cuando se da frecuentemente la degeneración de las espiguillas. Las flechas indican un primordio de gluma (arriba) y un primordio de espiguilla (abajo). (Foto: RUCKENBAUER).

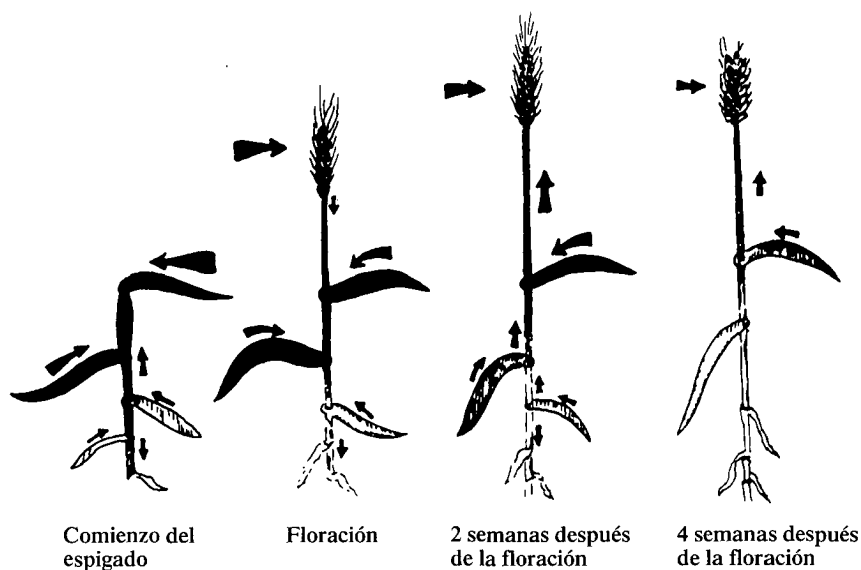


Fig. 5.2. Asimilación y distribución de los fotosintatos en los diferentes estados de crecimiento (STOY).

Si el nivel de nutrición nitrogenada es elevado y la dotación de K son óptimos, se obtiene una intensiva tasa de llenado de los granos (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 potasio tiene un efecto similar, pero además aumenta la tasa de asimilación del  $\text{CO}_2$  (WATANABE y YOSHIDA, 1970). La Tabla 5.4 muestra la influencia de la caída del nivel de N durante el periodo de llenado de los granos sobre el rendimiento en grano del trigo de primavera (FORSTER, 1973). La solución nutritiva en el tratamiento control se mantuvo a una concentración de  $\text{NO}_3^-$  de 6.2 mM mientras en que el tratamiento comparativo disminuyó a 1.2 mM de  $\text{NO}_3^-$ . Este nivel más bajo de  $\text{NO}_3^-$  durante el periodo de llenado de los granos da lugar a una reducción del rendimiento, en gran parte resultando en granos más pequeños. También disminuyó el contenido de proteína cruda del grano. La reducción del rendimiento, sin embargo, no puede explicarse solamente por un menor contenido de proteína cruda en los granos. Esta cantidad ascendió a 1.2 g por cada 1000 granos, mientras que la disminución del rendimiento (diferencia en el peso de 1000 granos) fue de 2.8 g por cada 1000 granos. En un valioso trabajo acerca de la variación de rendimiento de trigo y cebada en Gran Bretaña (GALES, 1983) informó que el potencial de rendimiento de granos de cebada de primavera era del orden de 10 a 11 t/ha y para trigo de invierno entre 11 y 13 t/ha. En la práctica, solamente la mitad de estos

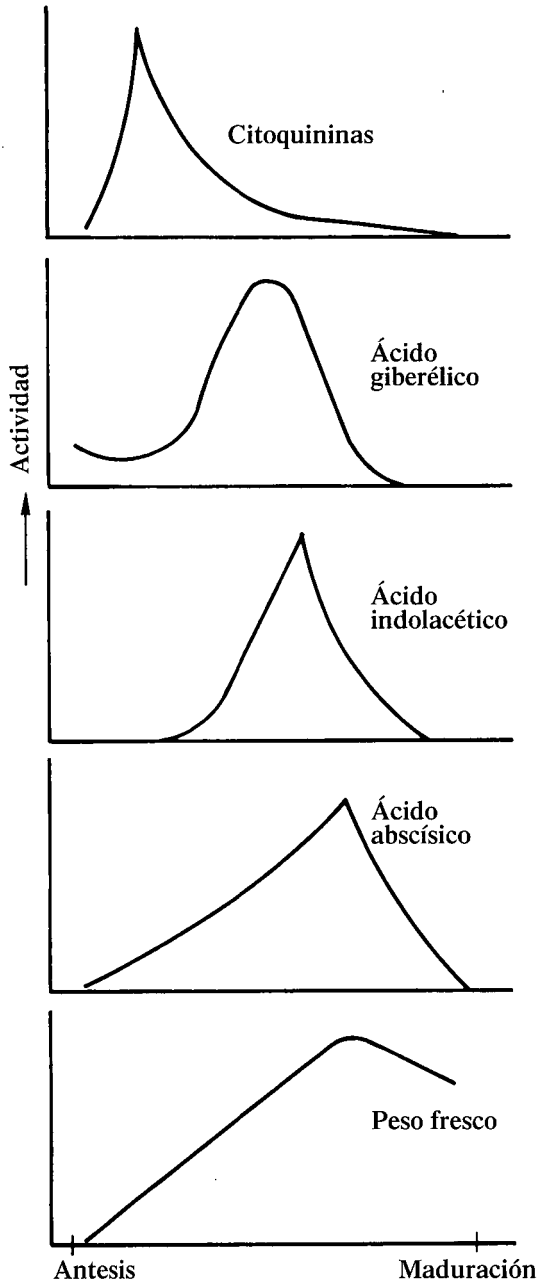
rendimientos potenciales se alcanzan normalmente. Los componentes de rendimiento más importantes parecen ser el número de granos por unidad de superficie y el número de granos por espiga. El peso de los granos individuales es de menor significancia para el rendimiento en grano.

**Tabla 5.4.** Efecto del suministro de N sobre el llenado de los granos en trigo de primavera (FORSTER, 1973).

mM NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> /l sol. nutritiva	Rend en grano g/16 plantas	Peso de granos	Proteína cruda %
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 está principalmente limitado por el suministro de fotosintatos a los granos en desarrollo (JENNER y RATJEN, 1975; MENGEL y HAEDER, 1976). Es el sumidero, no la fuente, lo que controla e influye en el llenado. MICHAEL y BERINGER (1980), mantienen el punto de vista de que esta influencia se debe, en gran parte, a la actividad de las fitohormonas. Investigaciones recientes han demostrado que durante el proceso de llenado, 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 fueron presentados en 1980 por MICHAEL y BERINGER. La figura muestra 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 endospermo 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 que demostraban que la aplicación de citoquininas aumentó el rendimiento en grano exclusivamente aumentando el peso individual de éstos. Los picos de ácido giberélico (GA) y de ácido indolacético (AIA) se dan 4 y 5 semanas después de la antesis, respectivamente. Estos dos tipos de fitohormonas probablemente también promueven el crecimiento de los granos, mientras que el ácido abscísico (ABA) tiene un efecto contrario. Como puede verse en la Figura 5.3, el pico de ABA coincide con el pico de peso fresco del grano. Este descubrimiento puede interpretarse como un efecto inductor del ABA en el proceso de maduración, lo que concuerda con el bien conocido efecto del ABA en la inducción de la senescencia en otros tejidos. El contenido de ABA en los granos también es controlado por factores exógenos como el suministro de agua y la temperatura.





**Fig. 5.3.** Actividad de las fitohormonas en los granos durante el periodo de llenado de los mismos (MICHAEL y BERINGER, 1980).

Altas temperaturas, de alrededor de 26°C están asociadas con altos contenidos de ABA y un periodo más corto de 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, dan lugar a la formación de un grano más pequeño (GOLDBACH *et al.*, 1975). HAEDER (1980), observó que la nutrición potásica influye sobre la concentración de ABA en granos en desarrollo de cebada, encontrándose niveles más altos de ABA en las plantas deficientes en K. El ácido abscísico está íntimamente relacionado con los carotenoides, que se producen principalmente en los cloroplastos y a menudo se translocan vía floema desde las hojas más viejas hacia el ápice.

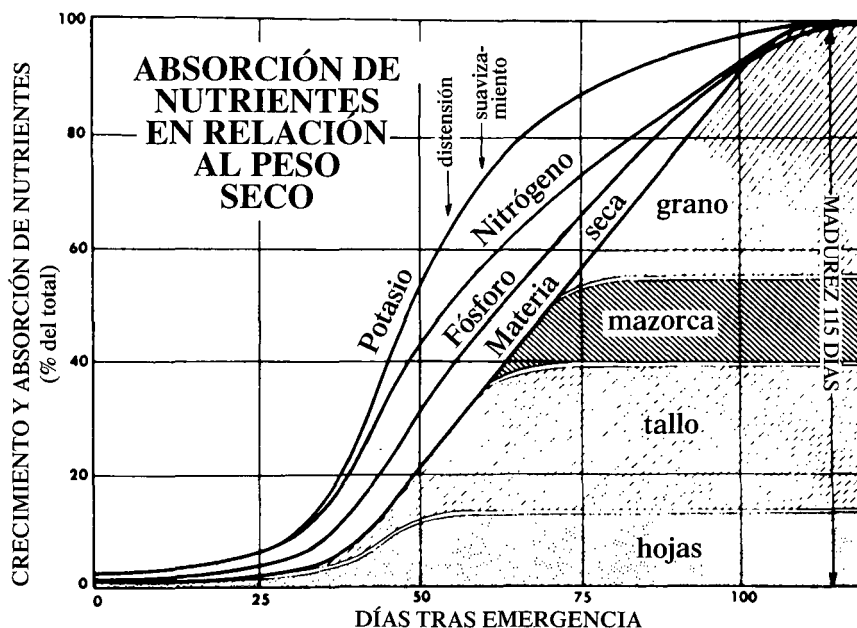
En contraste con otros cereales, el rendimiento en grano del arroz puede mejorarse de forma muy limitada con un aumento del tamaño de grano. Esto se debe a que el crecimiento de los granos está físicamente restringido por el tamaño de las cubiertas (YOSHIDA, 1972). Si el estado nutricional de la planta es adecuado, la fotosíntesis no es la causa fisiológica que restringe el crecimiento, sino que el factor limitante en el rendimiento de arroz es más bien el sumidero fisiológico. La fuerza del sumidero fisiológico depende del número de granos por unidad de superficie (TANAKA, 1973). Este número puede aumentarse ya sea incrementando la densidad de plantas, el número de granos por panícula o la cantidad de panículas por planta. El número de panículas por planta se define hacia el final del ahijado, y el número de espiguillas por panícula queda determinado cerca de diez días después de la floración. Estos estados críticos son importantes para el rendimiento en grano del arroz, y sólo bajo condiciones nutricionales y climáticas óptimas se obtiene un alto número de espiguillas fértiles desarrolladas. Cuando esto ocurre, esa fuerte capacidad sumidero exige un elevado suministro de carbohidratos durante el periodo de llenado de los granos. El ahijado en el arroz se ve favorecido por bajas temperaturas, alta intensidad luminosa y abundante suministro de N. La degeneración de espiguillas es baja en condiciones de alta intensidad luminosa y viceversa. El llenado del grano se mejora con un adecuado suministro de O<sub>2</sub> a las raíces durante ese periodo (MURATA y MATSUSHIMA, 1975), dado que el O<sub>2</sub> retarda la senescencia radicular y por lo tanto permite que las raíces suministren citoquininas a las partes aéreas durante un periodo más largo. La distribución de los fotosintatos se ve afectada tanto por el número de panículas como por el número de espiguillas por panícula. Si la tasa de producción de asimilatos es limitante, un alto número de panículas por unidad de superficie a menudo viene acompañada de una reducción del número de granos por panícula y de un aumento en el número de cubiertas vacías.

La velocidad de crecimiento después de la floración también influye en el rendimiento en grano del arroz. Si se acorta el periodo de maduración, como puede ocurrir en caso de deficiencia de N, ésto resulta en una disminución del rendimiento en grano. Después de la floración, el arroz necesita en especial un

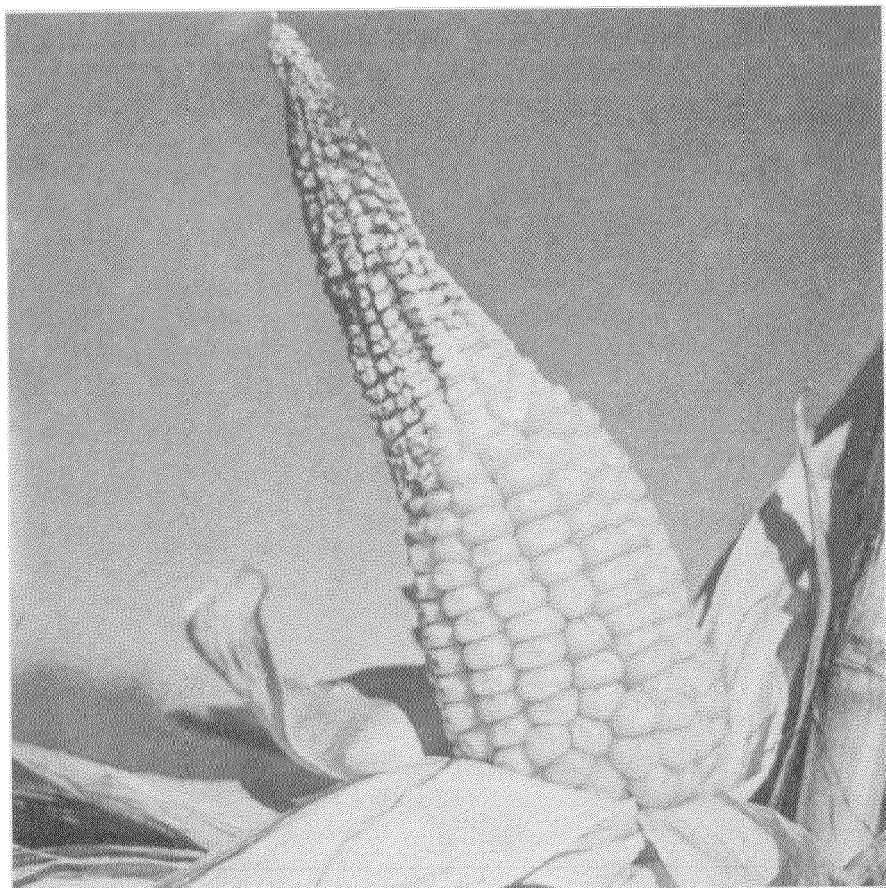
abundante suministro de N y K; y para obtener rendimientos superiores, del orden de las 10 t/ha, a menudo es necesario un suministro posterior de N y K (TANAKA, 1972). La Tabla 5.5 muestra el modelo de componentes de rendimiento de un cultivo de alta producción de arroz (TORIYAMA, 1974). En la estación húmeda, cuando la intensidad luminosa es baja, la radiación solar es a menudo el factor limitante del rendimiento, reduciendo considerablemente el número de panículas por unidad de superficie.

**Tabla 5.5.** Modelo de componentes de rendimiento de un cultivar de alta productividad de arroz, para diferentes regiones climáticas (TORIYAMA, 1974).

Componente	Clima monzónico		Clima moderado
	Estación húmeda	Estación seca	(Japón)
Nº de panículas por m <sup>2</sup>	250	375	400
Granos por panícula	100	100	80
Nº total de granos por m <sup>2</sup>	25000	37500	32000
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



**Fig. 5.4.** Absorción de potasio, nitrógeno, fósforo y producción de materia seca de maíz durante el periodo de crecimiento (Iowa State University, NELSON, 1968).



**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 en diversas condiciones climáticas, siempre y cuando las temperaturas no sean demasiado bajas (ARNON, 1975). Según DUNCAN (1975), los mejores rendimientos en grano se obtienen con temperaturas altas durante el día (30 a 33°C), y noches relativamente frías. Dadas las altas tasas de crecimiento del maíz, sus necesidades nutricionales son también altas en comparación con las de otros cereales. La absorción de nutrientes y la producción de materia seca del maíz se muestran en la Figura 5.4 (NELSON, 1968). El maíz responde favorablemente al elevado suministro de N (BRETILER, 1966; SHIMSHI, 1969); (ver también Figura 5.11). Los rendimientos máximos en grano sólo se obtienen si se evita el estrés hídrico (DECAU y PUJOL, 1973; BUCHNER y STURM, 1971; ver también Tabla 4.5). En climas templados, el maíz puede madurar demasiado tarde si el clima es fresco. Por esta razón, no deberían recomendarse aplicaciones tardías de N en regiones

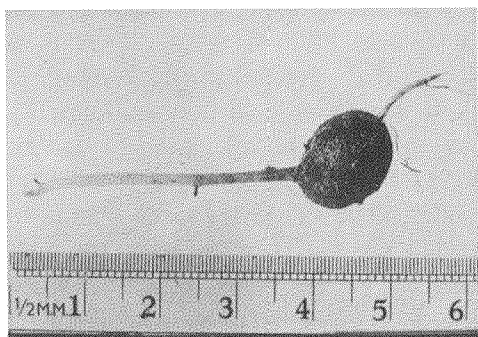
donde la maduración puede ser un problema, ya que el suministro tardío de N demora la senescencia. La inadecuada nutrición potásica favorece la podredumbre de raíces y tallos por ataques de distintas especies de *Fusarium* (KRÜGER, 1976), afectando también al llenado de los granos, lo que puede llevar a la deformación de las mazorcas (ver Foto 5.2).

#### 5.1.4. Raíces y tubérculos

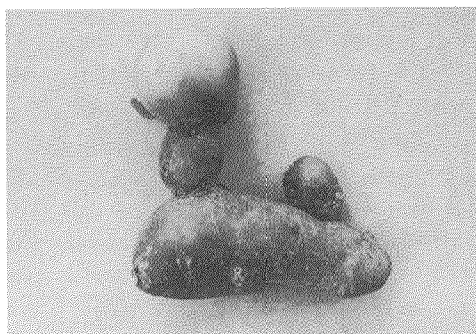
La fisiología del rendimiento de los cultivos de raíces y tubérculos difiere en varios aspectos de la de los cereales. La diferencia entre ambos grupos es que en las raíces y tubérculos se establece una marcada competencia por los carbohidratos entre el estado vegetativo y el llenado de los tejidos de reserva. En el caso de las patatas y otros 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, tema que fue tratado por KRAUSS (1980). El ácido abscísico promueve la iniciación, mientras que las giberelinas (GA) tienen el efecto contrario. La relación ABA/GA, por tanto, controla la tuberización. Una alta relación favorece el proceso y una relación baja lo restringe. La relación ABA/GA responde sensible y rápidamente a la nutrición nitrogenada. Un suministro continuo de N resulta en una relación relativamente baja, dándose un "rebrote" de los tubérculos (Foto 5.3a), es decir, el crecimiento de los tubérculos cesa, y uno o más estolones se forman en su ápice. Al interrumpir el suministro de N aumenta drásticamente el contenido de ABA, promoviendo la iniciación de los tubérculos. El efecto del N es lo suficientemente sensible como para producir tubérculos "en cadena" (Foto 5.3c), pudiendo ocurrir, cuando después de un periodo de "rebrote" se interrumpe el suministro de N, la inducción de una segunda fase de tuberización. En la práctica esta finalización reversible del crecimiento de los tubérculos debida a niveles altos de nutrición nitrogenada, se da a menudo en las etapas tardías de crecimiento de los cultivos. Esto da lugar a la malformación de los tubérculos y a la producción de tubérculos con nudos y protuberancias (Foto 5.3b). KRAUSS y MARSCHNER (1976) demostraron el efecto inductor del ABA en la iniciación de los tubérculos, al tratar estolones con ABA. El tratamiento de los tubérculos con cloruro de clorocolina (CCC), conocido inhibidor de la síntesis del GA, tiene un efecto similar al del ABA sobre la tuberización.

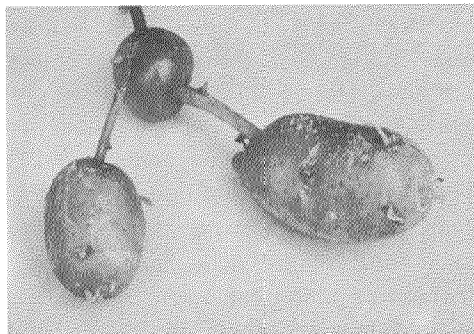
El efecto de la duración del día sobre la iniciación de los tubérculos, también puede explicarse en términos de actividad de fitohormonas. Los días largos restringen el comienzo de la formación de tubérculos mientras que los días cortos con bajas temperaturas nocturnas promueven la iniciación. Esto es comprensible, dado que las condiciones de días más largos se asocian con altos niveles de GA y bajos niveles de ABA en las plantas, mientras que en el caso de los días cortos es a la inversa.



a) Rebrote de los tubérculos tras un abundante suministro de N



b) Malformaciones de tubérculos como resultado de disturbios del crecimiento provocados por el N



c) Crecimiento secundario después de un suministro de N alternante

**Foto 5.3.** Efecto del suministro de N en la formación de los tubérculos de patata (Foto: KRAUSS).

El crecimiento de los tubérculos está a menudo muy relacionado con el suministro de carbohidratos. Éste depende de la asimilación de  $\text{CO}_2$  por las partes aéreas de la planta y de la tasa de translocación de fotosintatos desde las hojas hacia los tubérculos. La intensidad de la asimilación es función de la superficie foliar de la planta y de su capacidad para efectuar la fijación del  $\text{CO}_2$ .

La superficie foliar de cada planta depende principalmente del desarrollo de las plantas durante la etapa de crecimiento vegetativo (desde la germinación hasta la floración). Se da un crecimiento vigoroso si, además de condiciones climáticas favorables, la planta tiene un suministro adecuado de agua y nutrientes, en especial de 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 beneficioso de una nutrición adecuada de K sobre el rendimiento en tubérculos fue demostrado por HAEDER *et al.* (1973).

Para que el rendimiento en tubérculos sea satisfactorio, una alta tasa de asimilación de  $\text{CO}_2$  durante el estado de llenado de los mismos es esencial. El proceso de llenado, sin embargo, no sólo depende de la tasa de fotosíntesis sino también de la translocación de los fotosintatos producidos (HAEDER, 1975). En este aspecto la nutrición nitrogenada es important, para los cultivos de raíces, a diferencia de en los cereales. Un aumento de la nutrición con N después de la floración puede estimular el crecimiento vegetativo y la iniciación de nuevas hojas. Los fotosintatos pueden ser así desviados de su destino original (los tejidos de reserva) para promover el crecimiento vegetativo. Esto se demuestra para patata a través de los datos de la Tabla 5.6 obtenidos por KRAUSS y MARSCHNER (1971). La tasa de crecimiento de los tubérculos disminuyó considerablemente a los niveles más altos de  $\text{NO}_3^-$  (7 meq  $\text{NO}_3^-/\text{litró}$ ) y de absorción de N.

**Tabla 5.6.** Tasa de crecimiento de tubérculos de patata en relación al suministro de  $\text{NO}_3^-$  (KRAUSS y MARSCHNER, 1971).

Concen. de nitratos $\text{m Mol}^{-1}$	Absorción de nitratos $\text{m Mol}/\text{día}$	Crecimiento de tubérculos $\text{cm}^3/\text{día}$
1.5	1.18	3.24
3.5	2.10	4.06
7.0	6.04	0.44
-	-	3.89

Durante las etapas iniciales del desarrollo de los cultivos de raíces y tubérculos se debería suministrar N en abundancia para favorecer el desarrollo de los órganos vegetativos de la planta relacionados con la fotosíntesis. Tras la floración debería reducirse el suministro de N. Este último estado debería caracterizarse fundamentalmente por la síntesis de carbohidratos y su translocación a los tubérculos. La Figura 5.5 muestra este modelo en el desarrollo de la patata. Antes de la floración, se produce fundamentalmente material de hoja y de tallos, dándose

posteriormente una rápida disminución en el rendimiento en 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 da en la floración, pero en las variedades modernas ésta ocurre antes del desarrollo de los botones florales (BOMMER y DAMBROTH, 1970). MOORBY (1968) ha demostrado en experimentos con CO<sub>2</sub> marcado, que la tuberización influye sobre la velocidad de la fotosíntesis. Después del establecimiento de los tubérculos, hay un aumento tanto de la tasa de asimilación de CO<sub>2</sub> como de la tasa de translocación de los carbohidratos desde las hojas hacia las raíces y estolones. Este ejemplo muestra que la fotosíntesis no sólo depende de la intensidad luminosa y de la disponibilidad de nutrientes y de CO<sub>2</sub>, sino también del transporte de los carbohidratos desde los puntos de producción. Si se eliminan los tubérculos, la translocación de los fotosintatos se suprime y la tasa de asimilación de CO<sub>2</sub> se reduce (BURT, 1964).

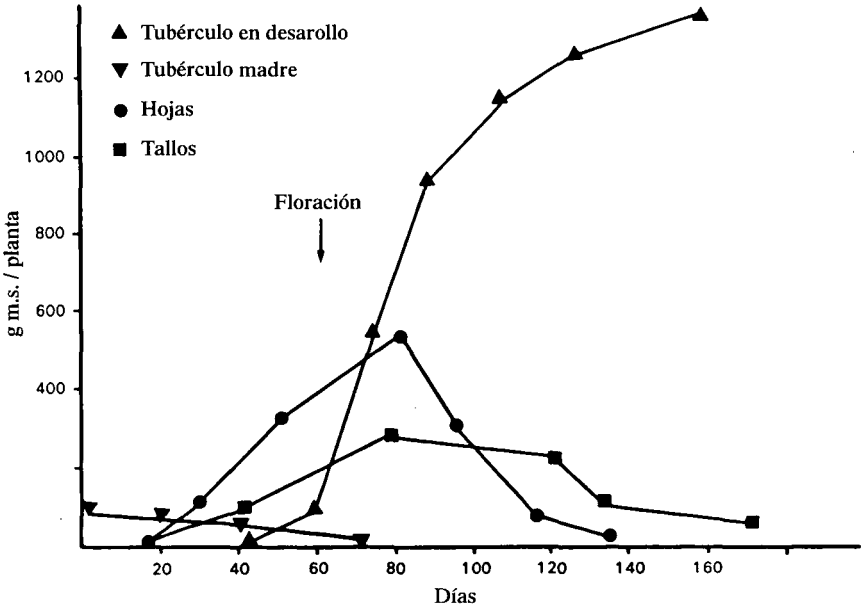


Fig. 5.5. Cambios en el rendimiento en materia seca de varias partes de la planta de patata durante el periodo de crecimiento.

Los cultivos de raíces de la familia de la remolacha difieren de los de la patata en la fisiología del rendimiento, en tanto que al ser perennes permanecen en reposo 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 reserva. El rendimiento económico de estos cultivos está íntimamente asociado con el proceso de acumulación. Este es el caso de la remolacha azucarera, donde el rendimiento económico depende del número de plantas por



unidad de superficie, del tamaño de las raíces y de su contenido en azúcar. La densidad de plantas se discutirá en detalle más adelante. El tamaño de la raíz depende en gran medida del suministro de agua y nutrientes durante las etapas iniciales de crecimiento. Un crecimiento foliar vigoroso durante estas etapas es esencial para lograr una gran superficie foliar por planta y poder obtener raíces voluminosas. Cuanto más rápidamente sean las hojas capaces de cubrir completamente el suelo durante el periodo de crecimiento, mayores son las posibilidades de obtener muy buenos rendimientos. Un crecimiento foliar satisfactorio depende mucho de un elevado suministro de N en las etapas iniciales de desarrollo de la planta. En los etapas tardías, sin embargo, a principios de Julio-comienzos de Agosto en Europa Central, el nivel de suministro de N debería disminuir. Si esto no ocurre, los fotosintatos son desviados del llenado de los tejidos 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 cultivos hidropónicos, la concentración de N de la solución nutritiva se redujo a un tercio de la concentración original, seis semanas antes de la cosecha. Esto no tuvo una gran influencia en el rendimiento en raíces, pero la producción de hojas disminuyó drásticamente. 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 en azúcar de más del 30%. Este ejemplo demuestra que en las etapas finales del crecimiento de la remolacha azucarera, la fotosíntesis y la translocación de los fotosintatos hacia las raíces, y no el crecimiento de las hojas, deberían ser los procesos principales. Esta misma observación se hizo en ensayos de campo (BRONNER, 1974). La relación entre la nutrición nitrogenada y el contenido de azúcar en la remolacha azucarera también depende de la actividad de las fitohormonas. KURSANOV (1974), observó que un suministro abundante de N durante las etapas tardías de crecimiento de la remolacha azucarera, aumentaba el nivel de la auxina AIA, que a su vez se cree promueve el crecimiento de las raíces y retrasa el almacenamiento de sacarosa. Elevadas tasas de fijación de CO<sub>2</sub> y de translocación son particularmente necesarias para el desarrollo de raíces voluminosas, debido a las considerables cantidades de azúcar que se requieren durante el proceso de llenado. Esto explica por qué los altos rendimientos en raíces a veces vienen acompañados de bajos contenidos en azúcar, y también por qué las plantas con un suministro adecuado de potasio presentan elevados contenidos en azúcar (DRAYCOTT *et al.*, 1970).

**Tabla 5.7.** Efecto de la disminución del suministro de N, en las etapas tardías de crecimiento, sobre el rendimiento -contenido de azúcar- en remolacha azucarera (FORSTER, 1970).

	Raíces g/planta	Hojas g/planta	Azúcar %	Rend. en azúcar g/planta
N completo	957	426	16.4	93
1/3 de N	955	360	19.0	125

La caña de azúcar es un cultivo completamente diferente de la remolacha azucarera, siendo similares, sin embargo, en cuanto a rendimiento económico. En ambos cultivos, las últimas semanas de crecimiento deberían caracterizarse por la síntesis y acumulación de azúcares y no por el crecimiento vegetativo. El efecto de los nutrientes en este proceso, especialmente N y K, es prácticamente el mismo que en la remolacha azucarera.

### 5.1.5. Frutales

El rendimiento de los cultivos perennes tales como la vid y los frutales se caracteriza también por un periodo de llenado que comienza después de la floración. En vides 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 su directa vecindad son las principales contribuyentes al crecimiento del fruto. A medida que avanza el desarrollo del fruto, cada vez más hojas situadas por encima del racimo proporcionan fotosintatos para su llenado. El peso de las uvas y el contenido de azúcares es más alto cuanto más material foliar está disponible para suministrar fotosintatos a los racimos de uva. Por lo tanto, una gran superficie foliar es importante para la producción de uva. En las etapas iniciales del desarrollo de los frutos esta ventaja es de significancia en el incremento del peso de las uvas; más tarde influye aumentando el contenido de azúcar. El proceso de llenado también depende de la eficiencia fotosintética de las hojas que no sólo está controlada por la intensidad de luz y la temperatura, sino también por la nutrición mineral. La sacarosa, junto con pequeñas cantidades de fructuosa, glucosa y ácidos orgánicos, son los fotosintatos más importantes translocados de las hojas a las uvas. El predominio de la síntesis de azúcares o de ácidos orgánicos depende considerablemente de la temperatura. Según investigaciones de KIEWER (1964), con *Vitis vinifera*, la síntesis de ácidos orgánicos mejora a bajas temperaturas mientras que los azúcares se sintetizan en una mucha mayor proporción en condiciones más cálidas. Esto puede explicar en parte por qué el aumento de la temperatura tiene un efecto tan significativo sobre el sabor y la calidad de los vinos.

El desarrollo de otros frutos, como la manzana, la pera y el melocotón, es básicamente similar al descrito para las uvas. Uno de los factores principales del rendimiento en frutos es la cantidad de frutos por planta. Indudablemente el cuajado de los frutos está relacionado con la actividad de las fitohormonas y, de una manera más indirecta, con la nutrición. Este problema es de particular importancia en los cultivos frutales perennes, que tienden a dar frutos sólo cada dos estaciones. Este fenómeno, llamado alternancia o vecería, se observa a menudo en los manzanos. WELLER (1971), señaló que en años de bajo rendimiento los manzanos desarrollaban raíces finas y abundantes durante el final del verano y el comienzo del otoño. La relación entre el desarrollo radicular, la síntesis de fitohormonas y la floración no está clara, quedando por establecer si algunos nutrientes están implicados o no en esta relación.

El desarrollo de los tomates de alguna forma es comparable con el crecimiento de las uvas. Las hojas localizadas en la vecindad de los racimos son la mayor fuente de fotosintatos para el llenado de los frutos (KHAN y SAGAR, 1967). El proceso de llenado, así como el número de frutos por planta, dependen del estado nutricional de la planta (FORSTER, 1973).

Los cultivos perennes como la palma aceitera, los cocoteros, el árbol del caucho, el bananero y el ananás no están tan estrictamente ligados a las estaciones. El crecimiento y el rendimiento dependen considerablemente de un suministro amplio de nutrientes. FRÉMOND y OUVRIER (1971), informaron que el comienzo de la fructificación de los cocoteros se daba más temprano cuando las plantas jóvenes recibieron un abundante suministro de nutrientes.

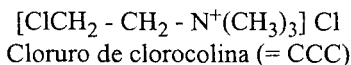
### 5.1.6. Reguladores del crecimiento

En los últimos años los reguladores del crecimiento se han estado utilizando de forma creciente en la 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 efecto antagónico, sinérgico e inhibitorio de estas sustancias sobre la actividad de las fitohormonas.

**Tabla 5.8.** Sustancias antagónicas, sinérgicas e inhibitorias de las fitohormonas.

Fitohormonas	Sustancias análogas	Sinérgicas	Antagonistas e inhibidores
Auxinas	Acidos arilalcano carboxílicos	Monofenoles	Cumarinas
		Brasinas	Acido 2,3,5- triyodobenzoico
	Acidos arilo- xialcano carboxílicos Derivados del ácido benzoico		Acido naftilftalámico  Clorflurenol
Giberelinas	Adenosin mono- fosfato cíclico	Catecolaminas	Compuestos onium - Comp. N cuaternarios - Derivados sulfonios y fosfonios Derivados pirimídnicos Acido N-dimetilhidrazida succínico
Citoquininas	Benziladenina Furfuriladenina	-	Pirrol & Pirrazolo pirimidinas
Acido absícico	Acido xantoxin faseico	Farnesol	Fusicocina
Etileno	Acido 1-carboxílico 1-aminociclopropano	Auxinas	Aminoctoxivinilglicina
	Acido 2-cloroetil fosfonico	Glioxima	

El objetivo de la aplicación de reguladores del crecimiento es, frecuentemente, el influir sobre 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 más ampliamente aplicado es un derivado de la colina, el cloruro de clorocolina, conocido comercialmente como 'Cycocel'. TOLBERT (1960), descubrió que este producto químico inhibía el crecimiento de los tallos de trigo. La aplicación de CCC en los cereales fue introducida por LINSER *et al.* (1961).



Según WITWER 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 más cortos (PRIMOST y RITTMAYER, 1969) y el diámetro de los tallos más grueso. El número de haces vasculares aumenta, las paredes celulares aparecen más desarrolladas y mejora la elasticidad de los tallos (KOCH, 1968). La Tabla 5.9 muestra el efecto del tratamiento con CCC, aplicado en tres momentos diferentes del desarrollo, sobre la longitud de los tallos y sobre el rendimiento del trigo de primavera cultivado en macetas (LINSER y KÜHN, 1963).

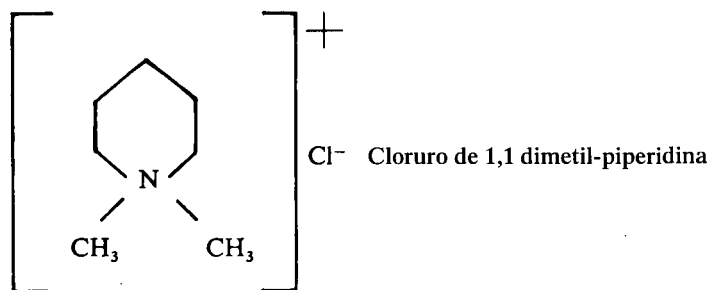
**Tabla 5.9.** Efecto de la aplicación de CCC, en diferentes momentos del desarrollo sobre el rendimiento y la longitud del tallo, en trigo de primavera (LINSER y KÜHN, 1963).

Tratamiento CCC	Rend en grano	Rend. en paja g/maceta	Rend. en raíz	Longitud media tallos (cm)
Sin CCC	33.7	53.1	9.0	88.9
Antes de la siembra	34.4	54.0	10.6	70.9
En el ahijado	35.2	49.4	10.6	67.4
Comienzo elongación	35.9	49.3	10.2	68.0

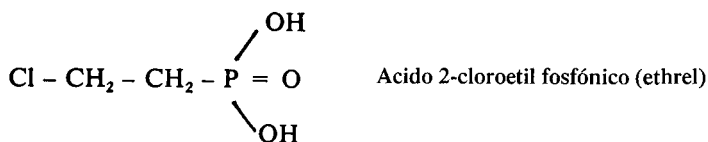
La aplicación de CCC en cualquiera de los tres momentos resultó en una reducción sustancial de la longitud de los tallos en aproximadamente un 24%. Se dió un aumento del rendimiento en grano y del crecimiento de la raíz mientras que el rendimiento en paja disminuyó. Normalmente, sin embargo, las aplicaciones de CCC no aumentan de forma directa el rendimiento en grano. La reducción de la longitud de la paja produce un aumento sustancial de la resistencia al encamado como se observó 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 resulta en un aumento de resistencia al encamado. En la practica, el CCC se pulveriza sobre los cultivos de trigo en el estado de ahijamiento y de espigado, 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 siendo actualmente del orden de 120 a 160 kg/ha, en aplicaciones fraccionadas.

Además de los derivados de la colina, se ha observado que las sales 1,1 dimetil-hexa-hidropiridazínicas, sales 1,1 dimetil-piperidínicas y sales de tiamina tienen propiedades reguladoras del 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 1,1 dimetil-piperidina se utiliza actualmente en el cultivo del algodón. Este regulador de crecimiento, conocido como 'Pix', reduce la producción de etileno y por lo tanto previene la abscisión de flores y cápsulas.



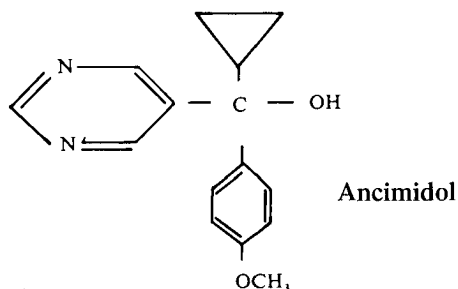
Una mezcla de cloruro de 1,1-dimetil piperidina y de ácido 2 cloro-etil fosfónico, conocida comercialmente como 'Terba', se aplica a la cebada y al centeno, reduciendo el peligro de encamado al restringir la elongación del tallo.



KÜHN *et al.* (1977), al aplicar una mezcla de cloruro de clorocolina y de ácido 2 cloro-etilfosfónico pudieron reducir significativamente la longitud del tallo del centeno de invierno y evitar así el encamado del cultivo. La aplicación de ácido 2-cloroetil fosfónico, conocido como 'ethrel', se utiliza en la producción de caucho (RIBAILLIER y AUZAC, 1970) para retrasar la formación del callo en la herida y por lo tanto prolongar 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 reducir la longitud del tallo de la cebada de invierno (KÜHN *et al.*, 1978). Además de este efecto sobre la longitud del tallo, la aplicación de la mezcla resultó en una prolongación del periodo reproductivo y en el aumento del número de espigas por unidad de superficie, 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 favorable del CCC aplicado mezclado con ancimidol en el contenido de almidón de los granos.



JUNG *et al.* (1980), describieron el efecto regulador del crecimiento de la triazolina y la aziridina, compuestos derivados de la norbornenodiazitina. Estos compuestos, que favorecen el crecimiento de la raíz a expensas del crecimiento del tallo, son especialmente efectivos tanto si se trata el suelo como si se tratan las semillas. Según OHLROGGE (1977), algunos herbicidas también tienen un efecto regulador del crecimiento.

## 5.2. Nutrición y Respuesta en Términos de Rendimiento

### 5.2.1. Generalidades

Desde el famoso experimento llevado a cabo por J.B. VAN HELMONT hace más de 300 años, se sabe que el suelo sólo contribuye de manera muy limitada al peso del material sintetizado por las plantas. VAN HELMONT plantó un sauce en una maceta y observó que después de un periodo 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 CO<sub>2</sub> y los minerales determinan la producción de material vegetal. En realidad la asimilación del CO<sub>2</sub> es el proceso base implicado en el rendimiento. Por esta razón la velocidad de asimilación del CO<sub>2</sub> y los factores que influyen sobre ella son de sumo interés.

Los fotosintatos pueden utilizarse para el crecimiento vegetativo, para la síntesis del material de reserva y para la respiración. La proporción de fotosintatos dirigida hacia estos tres sumideros depende de la edad fisiológica de la planta (WARREN-WILSON, 1969). En plántulas jóvenes predomina el crecimiento estructural y, por lo tanto, más de la mitad de los fotosintatos asimilados se utilizan para el crecimiento. En las plantas maduras, en cambio, la

mayoría de los fotosintatos se utiliza en la síntesis de material de reserva (Tabla 5.10). Durante el periodo principal de llenado de granos en trigo, más del 80% de los fotosintatos transportados al grano se usan como metabolitos para la síntesis de compuestos orgánicos, principalmente almidón, utilizándose el resto en la respiración (EVANS y RAWSON, 1970). Lo mismo sucede en otras especies. En tomate, por ejemplo, los frutos consumen en la respiración cerca del 30% de los fotosintatos que reciben (HAEDER y MENGEL, 1972). Valores similares (del 30 al 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.** Velocidad de utilización de fotosintatos por tres tipos de sumidero en tres estados de desarrollo (WARREN-WILSON, 1979).

	Crec. estruct.	Reserva	Respiración
	mg fotosintatos/g m.s./día		
Plántula en germinación	20	5*	10
Plantas jóvenes en estado vegetativo	15	5	8
Plantas maduras con órganos de reserva	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 superficie foliar

En un cultivo el  $\text{CO}_2$  se fija continuamente mediante la fotosíntesis y se libera mediante la respiración. La cantidad neta de C asimilado, (asimilación neta) viene dada por el exceso de C proveniente de la fotosíntesis en relación a la pérdida causada por la respiración. La tasa de asimilación neta (TAN) a menudo se utiliza para indicar la velocidad a la que se acumula la biomasa, y se define como la asimilación neta por unidad de superficie foliar.

En el proceso de la respiración, las plantas absorben  $\text{O}_2$  molecular y oxidan los compuestos asimilados a  $\text{CO}_2$  y agua. En la respiración oscura o mitocondrial, la oxidación viene acompañada de la síntesis de ATP. Algunas células de plantas verdes son capaces, sin embargo, de realizar una respiración inducida por la luz, la fotorrespiración, aunque en este proceso no hay producción de ATP (ver punto 3.2.5). La fotorrespiración es virtualmente inexistente en los cultivos C4 (maíz, caña de azúcar). Esta diferencia es importante; significa que el punto de compensación de la concentración de  $\text{CO}_2$  en la superficie de la hoja al que se igualan la asimilación-fijación y la liberación-respiración del  $\text{CO}_2$ , es diferente para plantas C-3 y C-4. El punto de compensación para las plantas C-4 es del orden de 0 a 10 ppm de  $\text{CO}_2$ , mientras que las plantas C-3 son incapaces de reducir esta concentración a 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 ya que dichas plantas pueden tener una tasa de asimilación neta positiva con muy bajos niveles de concentración de  $\text{CO}_2$  en la superficie foliar. La relación fisiológica es una de las principales razones por la que las gramíneas tropicales pueden crecer a una enorme velocidad en condiciones de altas intensidades luminosas y elevadas temperaturas. En las mitocondrias de las plantas se han identificado tanto una respiración resistente al cianuro como otra sensible a este compuesto (SOLOMOS, 1977). La respiración sensible es altamente eficiente para la producción de 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 dilucidarse todavía. Este tipo de respiración es especialmente alta en tejidos de reserva voluminosos tales como las raíces y tubérculos (LAMBERS, 1979).

Tanto la velocidad de asimilación como la de respiración de  $\text{CO}_2$  aumentan con la temperatura. La relación entre la velocidad de asimilación de  $\text{CO}_2$  y la temperatura queda caracterizada por una curva asintótica, mientras que la que relaciona la velocidad de respiración con la temperatura es de trazado hiperbólico (Figura 5.6). Se da, por lo tanto, una temperatura a la cual la asimilación es igual a la respiración (mitocondrial y fotorrespiración). A esta temperatura la asimilación neta es igual a cero y no hay crecimiento neto.

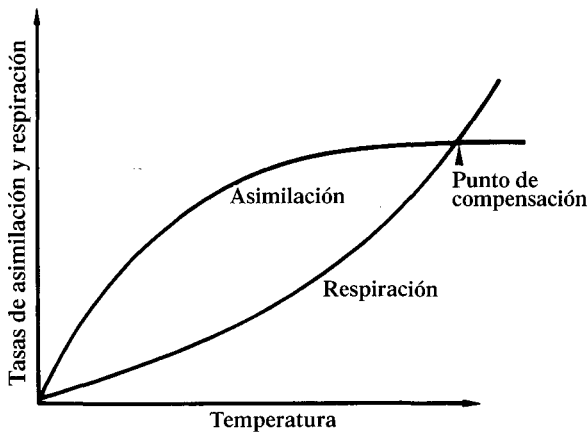


Fig. 5.6. Velocidades de asimilación y respiración de  $\text{CO}_2$  en función de la temperatura.

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 fúngicas y al encamado. Asimismo, en cultivos muy densos, la competencia por la 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. En estas condiciones la tasa fotosintética disminuye en las hojas sombreadas, mientras que la tasa respiratoria aumenta. A medida que aumenta la densidad del cultivo y con ella el sombreado, la tasa de asimilación neta (TAN) disminuye.

Generalmente, la densidad de plantas en un cultivo se expresa mejor como 'índice de superficie foliar, ISF', lo que puede expresarse como el superficie foliar de un cultivo por unidad de superficie del suelo sobre el que crece el cultivo (WATSON, 1952). Un ISF de 4 significa que las plantas que crecen en un superficie de 1 m<sup>2</sup> de suelo tienen una superficie foliar de 4 m<sup>2</sup>. El ISF óptimo difiere según el cultivo; algunos valores de ISF para diferentes cultivos se detallan en la Tabla 5.11. Para cereales normalmente se recomienda un ISF de 6 a 8,8. La remolacha azucarera requiere un ISF óptimo de entre 3.2 y 3.7 en las condiciones luminosas de Europa Central (BIRKE, 1966), pero con intensidades de luz más altas, como en Europa Meridional, los valores son de alrededor de 6 (STANACEV, 1967). Este ejemplo demuestra que valores de ISF más altos son aceptables si aumenta la intensidad luminosa. El tipo de cultivo también puede ser importante. Esto es evidente en el caso del arroz, como se muestra en la Figura 5.11. Las variedades modernas de arroz se caracterizan por poseer tallos cortos y hojas pequeñas y erectas, lo que minimiza el sombreado mutuo y permite una mejor absorción de luz (TANAKA, 1962). EVANS (1975), ha cuestionado la idea de que el sombreado mutuo resulta en un aumento de la respiración, sugiriendo que las hojas viejas respiran a velocidades bajas y mueren si la pérdida de CO<sub>2</sub> por respiración supera la asimilación de CO<sub>2</sub>. Esto indica que el sombreado mutuo no juega un papel importante en las pérdidas de CO<sub>2</sub> por respiración por parte de las hojas viejas. La nutrición del cultivo también es importante para el ISF. Incluso cuando el ISF sea óptimo, un exceso de nutrición de N en arroz favorece el crecimiento foliar, pero disminuye el rendimiento en grano debido a un alto sombreado recíproco entre las plantas (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 ISF 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 locales)	4

### 5.2.3. Asimilación de CO<sub>2</sub>, concentración de CO<sub>2</sub> e intensidad luminosa

Las concentraciones de CO<sub>2</sub> en la atmósfera han aumentado considerablemente en los últimos 100 años, como se muestra en la tabla 5.12. Este aumento es

principalmente el resultado de la utilización de energía fósil (CALVIN, 1980). Se supone que la destrucción de extensas zonas de bosques tropicales y, consecuentemente, el gran incremento de la respiración microbiana de la materia orgánica del suelo, han jugado un papel importante. Según KIMBALL (1983), la concentración de CO<sub>2</sub> atmosférico se duplicará para el año 2025 si el consumo de energía fósil continúa a la velocidad actual. Esto tendrá un impacto dramático sobre el clima, de consecuencias aún desconocidas.

**Tabla 5.12.** Aumento de la concentración de CO<sub>2</sub> atmosférico (CALVIN, 1980).

Año	CO <sub>2</sub> , ppm
1860	280
1956	312
1970	330

Está claro que la concentración de CO<sub>2</sub> atmosférico ejerce una marcada influencia sobre la velocidad de asimilación del mismo y por lo tanto sobre el rendimiento de los cultivos. YOSHIDA (1972), informó que con concentraciones normales de 300 ppm de CO<sub>2</sub>, se obtuvieron rendimientos muy altos de arroz, del orden de 10 t/ha, pero cuando la concentración de CO<sub>2</sub> aumentaba a 2400 ppm, el rendimiento en grano aumentó a cerca de 19 t/ha. Este ejemplo demuestra que en un cultivo intensivo en condiciones de campo las concentraciones de CO<sub>2</sub> de la atmósfera pueden ser un factor limitante del rendimiento. Generalmente es demasiado costoso y poco práctico aplicar CO<sub>2</sub> a los cultivos para incrementar el rendimiento. Sólo en condiciones de invernadero tiene importancia práctica esta aplicación. La concentración de CO<sub>2</sub> en la atmósfera es de aproximadamente 300 ppm, pero en un cultivo este nivel puede variar como consecuencia de la asimilación y de la 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 vió 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 CO<sub>2</sub> sobre la velocidad de asimilación de CO<sub>2</sub> (mg CO<sub>2</sub> por m<sup>2</sup> de superficie foliar por segundo) en *Trifolium pratense*, creciendo adiferentes intensidades luminosas. En condiciones de poca luz (50 Jm<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>), la tasa de asimilación del CO<sub>2</sub> aumentó sólo ligeramente al incrementar la concentración de CO<sub>2</sub>. En el diagrama tridimensional puede verse claramente que al elevar la concentración de CO<sub>2</sub> a niveles más altos de intensidad luminosa, la tasa de asimilación de CO<sub>2</sub> 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 dos factores, concentración de CO<sub>2</sub> e intensidad luminosa interaccionan para influir de forma positiva sobre la velocidad de

asimilación de  $\text{CO}_2$ . 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 una cantidad o intensidad adecuada. Esta es una relación general, no sólo aplicable a la intensidad luminosa y a la concentración del  $\text{CO}_2$ , sino también a otros factores que influyen sobre el crecimiento, como el régimen de humedad del suelo, el nivel de N o el suministro de otros nutrientes vegetales. La intensidad luminosa a la cual se obtiene el máximo de asimilación de  $\text{CO}_2$ , llamada saturación luminosa, también depende de la edad de las plantas. ALBERDA (1977), encontró que la saturación luminosa en un ryegrass perenne (*Lolium perenne*) de siete semanas de edad se obtuvo con una intensidad luminosa más baja que en otro ryegrass de tres semanas de edad.

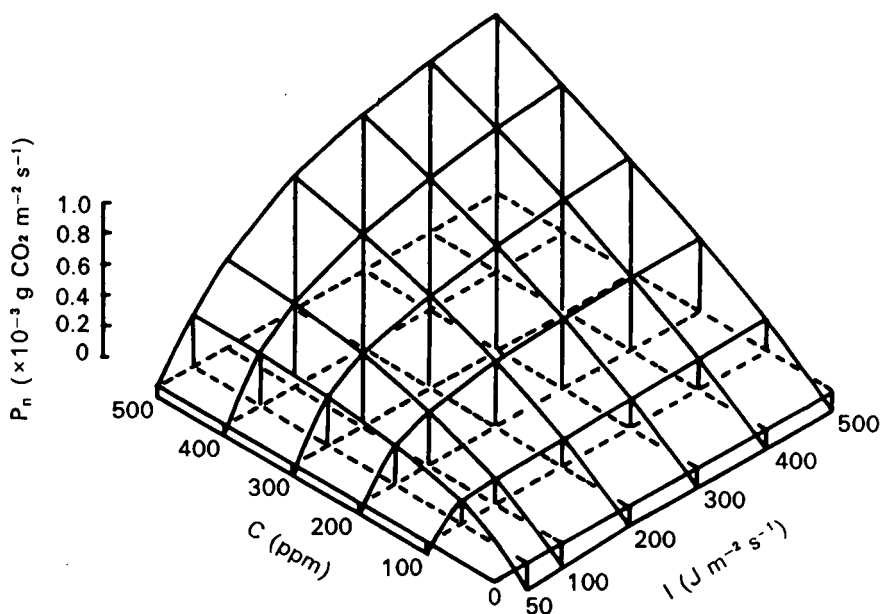


Fig. 5.7. Efecto de la intensidad luminosa y concentración de  $\text{CO}_2$  en la tasa fotosintética neta por unidad de superficie foliar - hojas de trébol (WARREN-WILSON, 1969).

C → concentración de  $\text{CO}_2$

J → intensidad luminosa en Julios  $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$

$P_n$  → tasa fotosintética neta por unidad de superficie foliar

$I (\text{Jm}^{-2} \text{s}^{-1}) = 238 \text{ lux} = 22.2 \text{ fc}$ .

El efecto favorable sobre la asimilación de  $\text{CO}_2$  al aumentar la intensidad luminosa o la concentración de  $\text{CO}_2$ , de forma combinada o individual, ha sido observado por varios autores (RÖMER, 1971; LARCHER, 1973). BRUN y COOPER (1967), experimentando con soja, encontraron que cuando la concentración de  $\text{CO}_2$  era normal (300 ppm), la asimilación de  $\text{CO}_2$  se nivelaba a una intensidad

luminosa de  $100 \text{ Jm}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . Para arroz, mayores intensidades luminosas, de alrededor de  $300$  a  $400 \text{ Jm}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , pueden considerarse como óptimas (YOSHIDA, 1972). Una idea del significado de estos valores de intensidad luminosa puede apreciarse en las cifras normales que se dan en Europa Central. En un día claro, al mediodía y en verano, la intensidad luminosa puede llegar a  $300 \text{ Jm}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , mientras que en un día nublado, este valor puede llegar a ser de  $80 \text{ Jm}^{-2} \text{ s}^{-1}$ .

El grado de utilización de la energía radiante por parte de las plantas es más bien bajo. LOOMIS *et al.* (1971), informaron que en condiciones óptimas, la máxima eficiencia en la 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 más baja que ese 5%, debido al considerable periodo de tiempo que necesitan estos cultivos para alcanzar la máxima expansión foliar. La senescencia foliar de la copa puede darse también antes de que termine el periodo de crecimiento. Según HOLLIDAY (1976), en un sistema agrícola avanzado, en cultivo intensivo, las 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, a los dos valores muy diferentes de radiación que se dan en los climas de Inglaterra e Italia (Tabla 5.13). No sólo fueron más altos los rendimientos en el clima de más alta radiación (Italia), sino que la eficiencia en la conversión de la energía fue mayor. Los porcentajes de conversión de energía concuerdan con los datos de HALL (1977), que cita entre 0.5 y 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 en maíz (INRA 2000), en 4 lugares diferentes (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 de la mejora vegetal, el rendimiento de raíces, tubérculos, frutos, semillas y tallos cosechados por el hombre ha aumentado por lo menos diez veces en comparación con las especies salvajes. Resulta muy interesante que, sin embargo, la tasa de intercambio de carbono por unidad de superficie foliar, (asimilación neta de  $\text{CO}_2$ ), 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 sobre un factor 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 importancia para la producción agrícola fue principalmente difundida por JUSTUS VON LIEBIG. Aún hoy es de particular importancia para la producción de un cultivo conocer cuál es, si es que existe, el factor limitante en un conjunto dado de condiciones de cultivo. Atenuando el factor limitante se consigue un incremento del rendimiento. Esta relación se refleja en una curva asintótica. En otras palabras, a medida que un factor de crecimiento aumenta para mejorar el rendimiento, los incrementos de rendimiento son cada vez más pequeños. El modelo de incremento del rendimiento se muestra en la Figura 5.8 donde el N representa el factor de crecimiento. Los incrementos más altos resultan de las primeras unidades de N aplicadas, mientras que con sucesivas aplicaciones los incrementos se vuelven progresivamente más pequeños (curva de respuesta decreciente). MITSCHERLICH estudió esta relación en numerosos experimentos de campo y en macetas, y concluyó que el incremento de rendimiento debido a 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

$k$  = constante

Al integrarla, se obtiene:

$$\ln(A - y) = c - kx$$

El término  $c$  es una constante de integración que comprende todos los términos que no varían, excepto  $k$ . Si  $x = 0$ ,  $y$  también es igual a cero, dándose:

$$\ln(A - 0) = c - 0$$

$$\ln A = c$$

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 neperianos en logaritmos decimales, la forma final de la ecuación de Mitscherlich resulta:

$$\log(A - y) = \log A - cx$$

El término  $c$  en este caso es proporcional a  $k$  y resulta de la conversión de los logaritmos neperianos a logaritmos decimales:

$$c = k \times 0.434$$

La ecuación de Mitscherlich a menudo se escribe en forma no logarítmica como sigue:

$$y = A (1 - 10^{-cx})$$

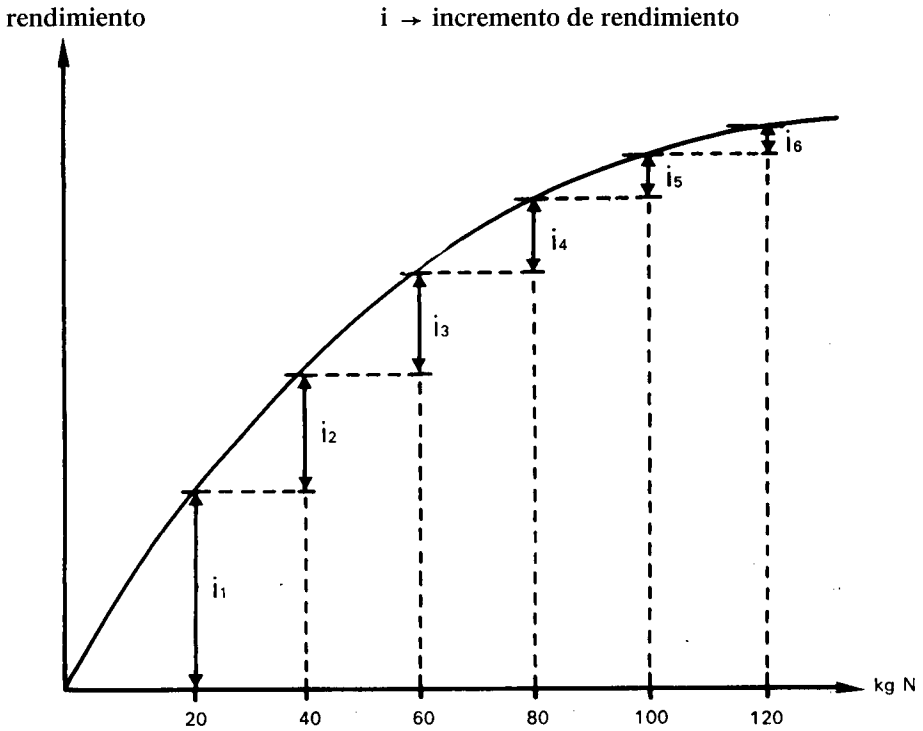


Fig. 5.8. Curva de respuesta mostrando los incrementos decrecientes.

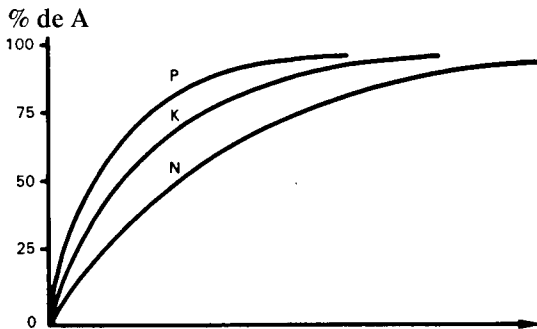


Fig. 5.9. Curvas de respuesta del rendimiento para N, P y K (BOGUSLAWSKI, 1958).

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 son diferentes. El gradiente más pronunciado corresponde al P y el más plano al N, siempre y cuando los factores de crecimiento se expresen en unidades de peso de N,  $P_2O_5$  y  $K_2O$ . La pendiente de la curva es mayor cuanto más alto sea el valor de  $c$ . MITSCHERLICH (1954) consideraba este valor de  $c$  de fundamental importancia, creyendo que era un término constante o, en otras palabras, que debería posibilitar la definición más precisa de la curva de rendimiento que se da al mejorar un factor de crecimiento. Sin embargo, se sabe que esto no sucede, algo se ha demostrado en numerosos experimentos por diversos autores (VAN DER PAAUW, 1952; ATANASIU, 1954; SHIMSHI, 1969). La importancia del valor  $c$  es que indica si puede alcanzarse el nivel de máximo rendimiento mediante una cantidad relativamente elevada o baja del factor de crecimiento. Cuando el valor  $c$  es bajo, se requiere una alta cantidad del factor y viceversa.

En la Figura 5.7 se demuestra que la respuesta del rendimiento de un cultivo al aumento de un solo factor de crecimiento, por ejemplo, a la concentración de  $CO_2$ , depende también de la intensidad de otros factores de crecimiento como por ejemplo la intensidad luminosa. El mismo tipo de relación también se da para los nutrientes de las plantas, y un muy buen ejemplo de esto fue observado por MACLEOD (1969), representándose los principales efectos en la Figura 5.10. Estos experimentos, efectuados con cebada en cultivos hidropónicos, demuestran que al aumentar la concentración de N en la solución nutritiva se dieron tres curvas diferentes de rendimiento para tres niveles diferentes de K aplicado. Para el nivel más bajo de K, la curva obtenida muestra una pronunciada disminución 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 ( $y$ ) tiende a un máximo. Incluso en las otras dos curvas de la Figura 5.10 la forma asintótica no se observa. Parece más bien que se nivelan para una determinada concentración de N en la solución nutritiva. Un modelo similar de respuesta a los fertilizantes fue descrito para varios cultivos en campo por BOYD (1970), donde un aumento lineal con una pendiente más bien pronunciada, venía seguido de una segunda relación lineal, donde el rendimiento cambiaba muy poco o apenas decrecía.

Resultados similares a los arriba descritos fueron obtenidos por SHIMSHI (1969), al representar los incrementos del rendimiento en grano del maíz frente 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 más altos. Al tratar estos datos según 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 es el estrés hídrico, más bajo es el nivel de N requerido para alcanzar el máximo rendimiento.

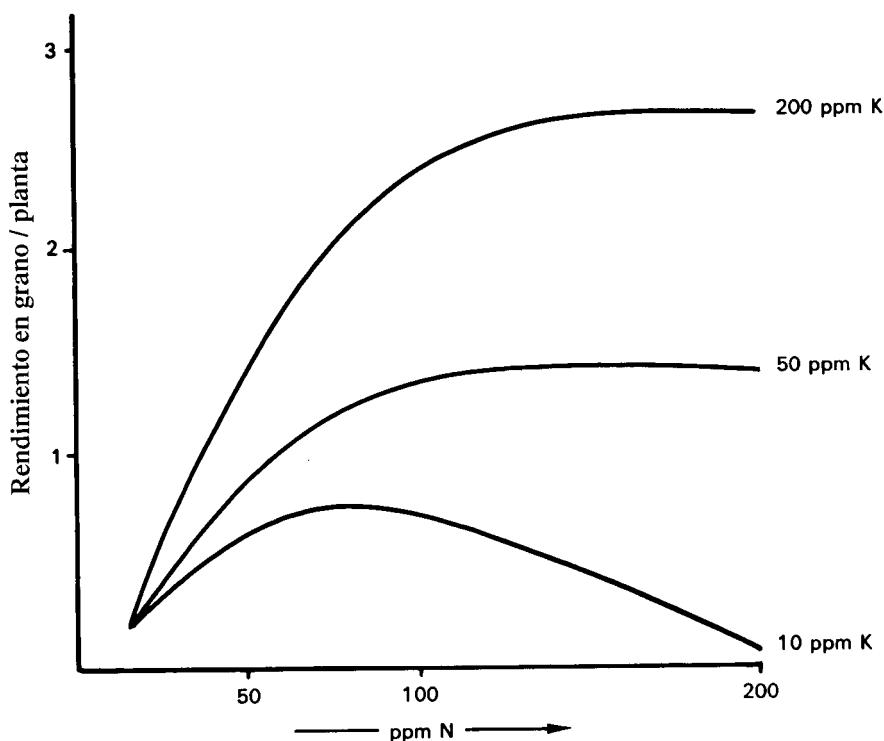


Fig. 5.10. Efecto de aumentar el suministro de N, a tres niveles de K, sobre el rendimiento en grano de la cebada (MACLEOD, 1969).

Relaciones análogas entre el rendimiento en grano del maíz y la fertilización nitrogenada para diferentes niveles de riego fueron encontradas por ECK (1984). Estos ejemplos muestran que la respuesta al fertilizante será más alta cuando la presencia de otros factores de crecimiento como agua, temperatura, intensidad luminosa y otros muchos factores ambientales, sea favorable. Esto se observa frecuentemente en la práctica agrícola donde las mayores respuestas a la aplicación de fertilizantes (en cuanto a rendimiento), a menudo se encuentran en suelos con un alto potencial de rendimiento (HOLLIDAY, 1963). El ejemplo mostrado en la Figura 5.12. indica que las aplicaciones más altas de N, P y K en patatas resultaron en una disminución de los rendimientos en suelos con un bajo potencial, mientras que se obtuvieron curvas de respuesta positiva en los suelos con un alto potencial de rendimiento. A partir de estos y otros resultados, HOLLIDAY (1963), estableció que la "debilidad básica" de la ecuación de Mitscherlich al describir la respuesta al suministro de fertilizantes, es que se trata de una curva de tipo asintótico.



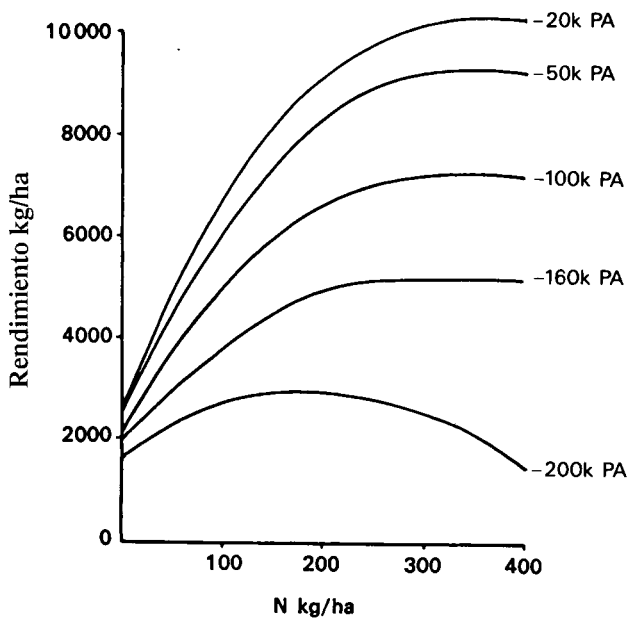


Fig. 5.11. Efecto de incrementos en la aplicación de N, sobre el rendimiento de maíz para diferentes niveles de humedad del suelo (SHIMSHI, 1969).

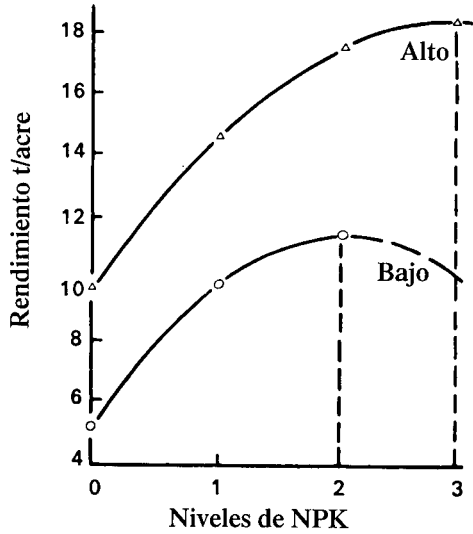


Fig. 5.12. Rendimiento de patata en función de la aplicación de fertilizantes N-P-K, en suelos de alto y bajo potencial (HOLIDAY, 1963).

Frecuentemente, estas curvas presentan un punto de inversión, razón por la que algunos autores prefieren usar la ecuación cuadrática para describir la respuesta del rendimiento provocada por la mejora de un único factor de crecimiento.

Desde un punto de vista más biológico, la cuestión a resolver es por qué un exceso de nutriente provoca una disminución del rendimiento. Algunos ejemplos pueden ser citados. Por ejemplo, en cereales, aplicaciones elevadas de N pueden causar el encamado o aumentar la susceptibilidad del cultivo a enfermedades fúngicas. Además, pueden darse otros desórdenes fisiológicos. Aumentar el nivel de N puede llevar a un exceso de aminoácidos solubles que no pueden ser usados para el proceso de crecimiento debido a la escasez relativa de otros nutrientes. En el caso del potasio, su exceso puede inhibir la absorción de otros cationes, en particular de Mg (ver punto 3.1.8), induciendo una deficiencia de Mg que resultaría en la disminución del rendimiento. Elevadas aplicaciones de P pueden disminuir el rendimiento al reducir la disponibilidad de metales pesados, en especial del Zn (GÄRTEL, 1968). Elevadas aplicaciones de fertilizantes minerales, especialmente si se realizan directamente antes o en el momento de la siembra, pueden conducir temporalmente 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 a este respecto (BARKER *et al.*, 1970).

Los ejemplos arriba citados demuestran que es inútil intentar describir la respuesta en cuanto a rendimiento debida a un único factor de crecimiento por una ecuación simple válida para todas las condiciones de crecimiento. La producción resulta de numerosos procesos químicos, físicos, bioquímicos y fisiológicos, influidos todos por otros factores que varían considerablemente durante el periodo 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 al 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 de rendimiento se vuelven más pequeños. Esta "ley de los incrementos decrecientes" tiene una significancia más amplia y no sólo es aplicable a la producción agrícola sino que también ha sido considerada para estudiar problemas industriales y económicos.

## **5.3. Nutrición y Calidad Vegetal**

### **5.3.1. Generalidades**

La calidad de los productos vegetales no puede definirse y medirse tan fácilmente como el rendimiento. Los estándares de calidad dependen en gran medida 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 este tipo. 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 ello, esta sección se limita sólo a considerar algunas relaciones básicas entre la nutrición y la síntesis de compuestos orgánicos.

Los principales factores que controlan la calidad del cultivo vienen fijados genéticamente. Así las proteínas de los tubérculos de patata, por ejemplo, difieren considerablemente entre las diversas variedades, mientras que los factores ambientales, incluyendo la nutrición, difícilmente influyen en las 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 reserva, granos y semillas está así relacionado con la actividad fotosintética de la planta y con la tasa de translocación de los fotosintatos a los órganos de reserva.

### 5.3.2. Raíces

El potasio promueve la fijación del  $\text{CO}_2$  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 con un buen suministro de potasio (LACHOVER y ARNON, 1966). Este efecto depende también del tipo de fertilizante utilizado, promoviendo el cloruro (muriato, KCl) de potasio generalmente la formación de tubérculos con niveles de almidón más bajos que el 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 en tubérculos t ha <sup>-1</sup>	Almidón %
KCl	2.81	13.3
K <sub>2</sub> SO <sub>4</sub>	2.82	14.6
½ KCl + ½ K <sub>2</sub> SO <sub>4</sub>	2.86	13.8

Esta diferencia se debe probablemente al hecho de que el cloruro tiene un efecto perjudicial en la translocación de los carbohidratos (HAEDER, 1975). La tabla 5.14 muestra los resultados de experimentos de campo a largo plazo donde se midió el efecto del KCl y del K<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> sobre el rendimiento en tubérculos y el contenido de almidón de éstos (TERMAN, 1950). Niveles muy altos de K, más de 800 kg de K<sub>2</sub>O por ha, pueden reducir el contenido de carbohidratos de los tubérculos de patata (VERTREGT, 1968), en particular si el K se aplica como KCl y en primavera (WICKE, 1968).

La calidad de los tubérculos de patata no sólo depende 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. Los almidones más esterificados son más viscosos y de mejor calidad. Experimentos de GÖRLITZ (1966), y de EFFMERT (1967), demostraban que la fertilización con P no sólo incrementaba el contenido de P de los tubérculos de patata, sino que también mejoraba la calidad del almidón. Asimismo, 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 por un complejo formado por Fe y ácido clorogénico. El ácido cítrico inhibe la formación de este complejo, probablemente al quelatar el Fe. Como 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 aparición 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). Entre los tubérculos con un contenido menor <de 500 meq de K kg<sup>-1</sup> de materia seca, se encontró que más del 50% sufrían de mancha negra, mientras que en aquellos con un contenido mayor de 600 meq de K por kg<sup>-1</sup> de materia seca, menos del 20% mostraron dicha enfermedad. La figura también muestra una clara correlación negativa entre el contenido de K y el de materia seca de los tubérculos.

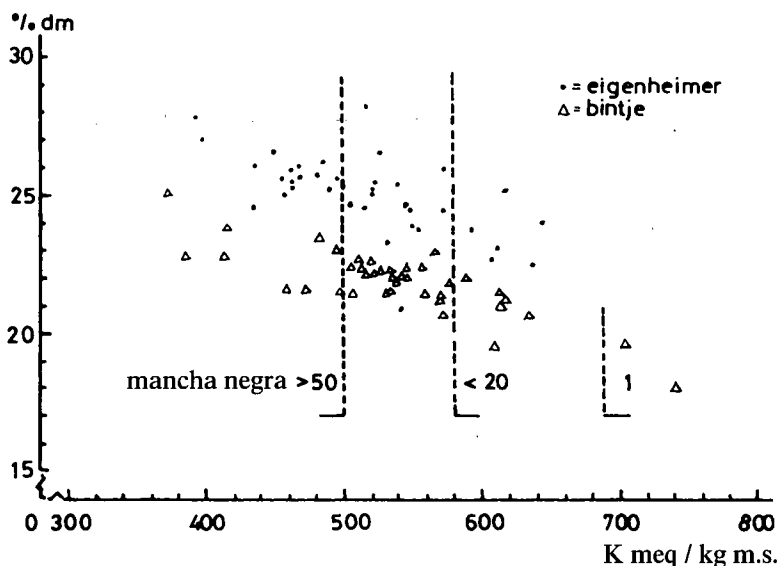


Fig. 5.13. Relación entre el contenido de K en los tubérculos, contenido de materia seca y presencia de mancha negra en dos variedades de patata (VERTREGT, 1968).

La sensibilidad del tubérculo de patata al daño causado por la recolección mecánica o por el transporte, también se ve influida por la nutrición. PÄTZOLD y DAMBROTH (1964), observaron que cuanto más altas eran las aplicaciones de fosfato, más 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 reserva, tales como batata (*Ipomoea batatas*), cassava (yuca ó mandioca) (*Manihot* sp.), ñame (yam) (*Dioscorea* spp.) y topinambur (*Helianthus tuberosus*) responden de forma similar a la nutrición. OBIGBESAN (1973), encontró que en los tubérculos de cassava no sólo incrementaba el contenido de almidón por efecto del K, sino que también disminuía el contenido del venenoso cianuro.

La calidad de la remolacha azucarera depende principalmente del contenido de azúcar, pero también se ve afectada por el contenido de compuestos amino solubles 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 al rendimiento industrial. El aumento de la nutrición de K hasta un nivel adecuado, viene acompañado generalmente de un aumento en el contenido de azúcar (TROCME y BARBIER, 1966; GUTSTEIN, 1967) y de una disminución en el contenido de compuestos amino solubles (DRAYCOTT *et al.*, 1970). Por otra parte, altos niveles de K incrementan 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 viene acompañado normalmente por una disminución del contenido de Na (VON BOGUSLAWSKY y SCHILDBACH, 1969).

La nutrición nitrogenada es de primordial importancia para la calidad de la remolacha azucarera. Durante el primer periodo de crecimiento un suministro de N abundante es esencial, pero en etapas posteriores (agosto a octubre), el suministro de N debería reducirse (WINNER, 1968; BRONNER, 1974). Si esto no ocurriera, el crecimiento de las hojas se vería estimulado a expensas de la reserva de azúcares de la raíz (ver punto 5.1.4). Las raíces de remolacha azucarera que crecen 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, y altas concentraciones de compuestos amino y de minerales. Esto es el resultado de mantener los tejidos de reserva en estado juvenil (FORSTER, 1970). Las aplicaciones tardías de N y en formas no directamente disponibles, como el  $NH_3$  anhidro, no deberían recomendarse para este cultivo (ROUSSEL *et al.*, 1966).

La calidad de la remolacha azucarera no sólo depende de la nutrición mineral, sino también de factores ambientales. En años con bajas precipitaciones y alta intensidad luminosa, se verifican bajos rendimientos en raíces. Estas raíces presentan normalmente niveles altos de azúcares, aminoácidos y minerales. Este modelo es típico para situaciones de estrés hídrico, resultando en un pobre crecimiento radicular y una acumulación de azúcares, compuestos amino y minerales en las raíces. Los mejores rendimientos en azúcares se obtienen cuando prevalece una alta intensidad luminosa durante la últimas semanas de

crecimiento y hay una adecuada disponibilidad de agua. Las aplicaciones óptimas de fertilizantes en combinación con el riego producen los máximos rendimientos en raíces de calidad satisfactoria (VON BOGUSLAWSKY y SCHILDBACH, 1969). En estas condiciones, en Europa Central, se obtienen rendimientos de 80 t de raíces ha<sup>-1</sup> ó de 12 t de azúcar ha<sup>-1</sup>.

Los problemas de la calidad de la caña de azúcar son similares a los de la remolacha azucarera. La caña de azúcar cultivada en lugares salinos es a menudo de calidad muy pobre, con un bajo contenido de azúcar y elevados contenidos de compuestos amino y minerales.

### 5.3.3. Cereales

En los cereales usados para panificación, la calidad panadera es de particular interés. Las variedades de trigo cultivadas en las áridas condiciones de Canadá o del SE de Europa, son en parte del tipo denominado trigo duro, y poseen una elevada calidad panadera. Las variedades de las zonas más húmedas del oeste y noroeste de Europa son a menudo más pobres en cuanto a calidad panadera, aunque se caracterizan por tener un elevado potencial de rendimiento en grano. En el pasado, las diferencias entre estos dos tipos eran particularmente pronunciadas. Actualmente se dispone de nuevas variedades de alto potencial de rendimiento que además presentan cualidades panaderas muy satisfactorias. Para poder expresar este alto potencial de calidad, el cultivo debe estar adecuadamente provisto de nutrientes, en particular N. El gluten es el constituyente más importante que determina la calidad panadera de los cereales. Consiste predominantemente en una proteína de grano llamada glutelina, que se encuentra en el endospermo de los granos. La calidad panadera está también relacionada con el grado de polimerización de la glutelina, mediante 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 panadera.

**Tabla 5.15.** Efecto de N adicional, aplicado durante la floración, sobre el rendimiento, contenido en proteína de los granos y calidad panadera de un trigo de invierno. Valores medios de diez experimentos en campo (KÜRTEEN, 1964).

	Control 80 kg N ha <sup>-1</sup> abonado básico	+ 40 kg N ha <sup>-1</sup> en estado de floración	+ 60 kg N ha <sup>-1</sup>
Rendimiento t ha <sup>-1</sup>	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 panadera.

Esto se muestra en la Tabla 5.15 (KÜRTEEN, 1964). La adición de 40 a 60 kg de N ha<sup>-1</sup> en el estado de floración no sólo aumenta el rendimiento en grano, sino que también mejora en gran medida la calidad del mismo. El contenido en proteína y el valor de sedimentación aumentaron de forma que aumentó la calidad panadera.

El N absorbido durante el estado vegetativo se utiliza principalmente para el crecimiento vegetativo, mientras que el N aplicado después de la floración se dirige en su mayor parte hacia la síntesis de las proteínas del grano (MICHAEL y BLUME, 1960). El efecto beneficioso de una aplicación tardía de N sobre la calidad panadera de los cereales destinados a la panificación fue confirmado por numerosos experimentos en Europa Central (PRIMOST, 1962 y 1968; JAHN-DEESBACH y WEIPERT, 1965). En condiciones más áridas, la calidad no es frecuentemente mejorada por una aplicación tardía de N. Esto fue observado por MCNEAL *et al.* (1963), usando cinco variedades de trigo duro rojo de primavera. Según los experimentos de campo de PRIMOST (1968), y de SCHÄFER y SIEBOLD (1972), las plantas deben estar adecuadamente provistas de K para obtener los efectos beneficiosos de las aplicaciones tardías de N sobre la calidad panadera.

La calidad nutritiva de las proteínas está principalmente determinada por el contenido de proteína cruda y la proporción de aminoácidos esenciales. Estos son aquellos aminoácidos que no pueden ser sintetizados por los humanos y los animales, y por esta razón deben ser suministrados en la dieta (Tabla 5.16). Los granos de cereal son particularmente pobres en lisina y por lo tanto de calidad proteica relativamente baja. Aplicaciones tardías de N incrementan el contenido de proteínas en los granos pero cada tipo de proteína se ve afectada de forma diferente. La albúmina y la globulina, principales proteínas del embrión, apenas se ven afectadas, mientras que los contenidos de glutelina y, en especial, de prolamina aumentan (MICHAEL y BLUME, 1960). MITCHELL *et al.* (1952), encontraron una relación similar en granos de maíz.

**Tabla 5.16.** Aminoácidos esenciales en la 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. Este aumento de la proporción de prolamina se da especialmente en los estados finales de maduración de los granos. Esto se muestra en la Tabla 5.17 para una variedad convencional de maíz (SONNTAG y MICHAEL, 1973). Lo mismo se encontró para el trigo, donde la concentración de glutelina apenas se incrementó durante los estados finales del periodo 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 las proporciones de proteínas durante la maduración de los granos de maíz de una variedad convencional (SONNTAG y MICHAEL, 1973).

Días desde la floración	16	24	28	42	70
	% N total en el grano				
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

Según 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 fueron obtenidos por KENNEY (1970), en maíz, que encontró que altas aplicaciones de N resultaban en un aumento sustancial del contenido de proteína cruda de los granos, pero que venía 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). Para la avena y el arroz la situación es diferente; aquí altas o tardías aplicaciones de N, aumentan predominantemente el contenido de glutelina, una proteína de grano con una proporción moderadamente alta de lisina. Para estos cultivos, entonces, un aumento del contenido de proteína de grano no resulta en una disminución de su valor nutricional. Estas observaciones fueron confirmadas en ensayos de nutrición con cerdos y ratas. Se observó que la calidad de la proteína de los granos de cebada y trigo disminuyó, pero la de los granos de avena mejoró con altas aplicaciones de N (BRUNE *et al.*, 1968).

De lo anteriormente tratado puede deducirse que la menor calidad de la proteína de los granos de trigo, cebada y maíz, puede mejorarse muy poco mediante la nutrición vegetal. Dado que estos granos juegan un papel 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. MERTZ *et al.* (1964) lograron un avance importante en esa dirección. Estos investigadores obtuvieron líneas de cebada y maíz con contenidos relativamente altos de lisina en el grano, ya que las proteínas de reserva están predominantemente constituídas por glutelina y no por prolamina. El aumento de los niveles de N en estas líneas resultó, por lo tanto, principalmente en un aumento del contenido de glutelina y no tanto del de prolamina (DECAU y POLLACSEK, 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 contrarrestado por una más baja producción de granos. Un ejemplo de ello son los experimentos de campo de DECAU y POLLACSEK (1970). Estos investigadores demostraron que al aumentar la nutrición de N de 0 a 300 kg de N ha<sup>-1</sup> en una variedad convencional de maíz, la fracción de zeína aumentó respecto del total de proteínas del grano, desde un 28 a un 48%. La producción de lisina disminuyó. En la variedad rica en lisina, INRA O<sub>2</sub>, el nivel de zeína permaneció constante, siendo de un 15%, a pesar del aumento en la aplicación de N. El contenido de lisina no resultaba diluido en este caso. En términos de producción total de lisina no hubo, sin embargo, gran diferencia entre ambas variedades porque el rendimiento en grano del cultivar INRA O<sub>2</sub> fue entre un 20 y un 30% inferior al del cultivar convencional. A pesar de esta disminución en el rendimiento en grano, el cultivar rico en lisina produjo 36,8 kg de lisina ha<sup>-1</sup>, mientras que el cultivar convencional rindió 32 kg ha<sup>-1</sup> del mismo aminoácido.

Los rendimientos más 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 sólo de la falta de fotosintatos disponibles, sino más exactamente se relacionaba con la incorporación de los aminoácidos a las proteínas de los granos.

Parece darse una relación estrecha entre el contenido de proteína 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.*, 1968; JAHN-DEESBACH y MAY, 1972) mejorando su valor nutritivo. La vitamina B<sub>1</sub> 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, más bajo cuanto mayor sea el grado de molienda.

En los granos destinados a malteado, en particular la cebada, se requiere un bajo contenido de proteína y uno elevado de almidón. Los granos deben ser grandes, dado que a medida que aumenta su tamaño son más ricos en carbohidratos y presentan una mayor tasa de germinación. Se sabe desde hace muchos años que los cultivos adecuadamente suministrados con fósforo y potasio producen una mejor calidad de grano para la industria maltera, mientras que dosis elevadas 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 de malteado a pequeña escala, en las que encontró que varios componentes importantes para la calidad cervecera mejoraron mediante la aplicación de fosfato y potasio.

El contenido de aceite de los granos de los cereales es relativamente bajo (del 2 al 5%), con una alta proporción del aceite 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 relación alguna entre el contenido de aceite de la cebada y la calidad panadera. Más del 50% de los ácidos grasos del grano de cebada consisten en ácido linoleico, como se muestra en la Tabla 5.18.

**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

Como ya se señaló, el contenido de carbohidratos y de proteínas de los granos de cereal depende en gran medida del suministro de N durante la maduración de los granos. Si el suministro de N es bajo durante esa etapa de desarrollo, una alta proporción de los fotosintatos se usa para la síntesis de carbohidratos, mientras que si el suministro es abundante, ésta se convierte en proteínas. En los cereales, la síntesis de proteínas y la de almidón compiten por los fotosintatos durante el periodo de llenado de los granos.

#### 5.3.4. Cultivos oleaginosos

Al igual que en los cereales, en los cultivos oleaginosos hay una marcada competencia por los fotosintatos entre los distintos sumideros 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 fueron observados por APPELQUIST (1968), para colza (*Brassica napus*). Los datos más importantes de esta investigación se muestran en la Tabla 5.19. A niveles más bajos de N, el contenido de aceite fue mayor, pero tanto el tamaño de las semillas como el rendimiento en semillas disminuyeron. Este efecto beneficioso de la menor nutrición nitrogenada probablemente se debe a la senescencia más temprana de las hojas con el tratamiento y a la reducción de la velocidad de llenado de granos durante la maduración de la semillas. HERMANN (1977), informó 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 (APPELQUIST, 1968).

Dosis de N	Rend. de semillas g/maceta	Peso de semillas mg	Contenido de aceite % m.s.
Bajo	10.0	3.0	46.8
Alto	18.6	3.6	41.7

Es bien sabido que las semillas de oleaginosas que crecen a temperaturas bajas son considerablemente más ricas en ácidos grasos insaturados que en saturados (IVANOV, 1929; BARKER y HILDTICH, 1950; BERINGER, 1971). Un ejemplo de esta relación se muestra en la Tabla 5.20. Cuanto más insaturados son los ácidos grasos, más alto resulta el Índice de Yodo. BERINGER y SAXENA (1968), experimentando con girasol, lino y cebada, lo confirmaron. Además demostraron que el contenido de tocoferol, (vitamina E), en las semillas, aumentaba con temperaturas más altas durante el periodo de crecimiento. Los mayores contenidos de ácidos grasos insaturados de las semillas oleaginosas de plantas que crecen a bajas temperaturas pueden explicarse por la mayor presión de O<sub>2</sub> en dichas semillas. Esta favorece la desaturación de los ácidos grasos saturados a insaturados, dado que el O<sub>2</sub> se requiere para realizar esta oxidación (HARRIS y JAMES, 1969; DOMPERT y BERINGER, 1970). A temperaturas más elevadas, la presión de O<sub>2</sub> es más 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°C), la síntesis de ácido linoléico, (insaturado), era paralela a la maduración de las ramas. A temperaturas elevadas, (30°C), la síntesis de ácido linoleico terminaba antes de que maduraran las semillas.

**Tabla 5.20.** Efecto de la localización sobre el Índice de Yodo del aceite de semillas 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 como gramíneas, tréboles, alfalfa, usados en pastos o como 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, la calidad de los cultivos forrajeros decrece. Esto es particularmente cierto para las gramíneas. Las gramíneas muy jóvenes contienen entorno a un 20 o 25% de proteína cruda y 20% de fibra cruda, mientras que con más edad, el contenido de fibra cruda excede considerablemente el contenido de proteína cruda, alcanzando el 30% y siendo el de proteína cruda de 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 (1969), muestra el efecto de dosis crecientes de N sobre diversas fracciones nitrogenadas de ryegrass. Altas dosis de fertilización nitrogenada aumentaron sustancialmente el contenido de proteína cruda, pareciéndose alcanzar un máximo contenido de  $\text{NO}_3^-$  a dosis mayores de 400 kg/ha. El aumento del contenido de proteína cruda normalmente viene acompañado por una disminución de los carbohidratos solubles, especialmente polifruetosanos (NOWAKOWSKI, 1962). El efecto beneficioso de una adecuada nutrición de N sobre el rendimiento en materia seca, y particularmente sobre el rendimiento en 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 $\text{NO}_3$ y $\text{NO}_2$
			% 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 sobre el rendimiento de una pradera y sobre las unidades de almidón, tomando tres cortes por año (SCHECHTNER y DEUTSCH, 1966).

Tratamiento kg N ha <sup>-1</sup>	Rendimiento t m.s. ha <sup>-1</sup>	Unidades almidón t ha <sup>-1</sup>
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 pueden influir en la digestibilidad del forraje. SCHMITT y BRAUER (1979), informaron que aplicaciones de K en un pasto

tuvieron un claro efecto sobre la digestibilidad de los diversos constituyentes del forraje resultante. Los cocientes de digestibilidad, estimados 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 disminuyó la digestibilidad de la fibra cruda. La pradera era un pasto mixto, 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 sobre la digestibilidad del forraje.

**Tabla 5.23.** Efecto de la fertilización con K sobre 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
Proteína	48.0	54.9
Lípidos	44.3	50.6
Fibra cruda	64.5	61.6

Generalmente aplicaciones altas 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 un ensayo de campo de larga duración en un suelo franco aluvial, típico de muchas praderas de Europa Central (SCHMITT y BRAUER, 1979). Los tratamientos con N en estos lugares, de 150 a 300 kg de N ha<sup>-1</sup>, permiten al menos tres cortes al año. Realizando solamente dos cortes a menudo se cortan las gramíneas en estado de senescencia, resultando una calidad más pobre (BRAUER, 1960). La cantidad de cortes que pueden ser cosechados en un año depende frecuentemente 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 prácticas 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

En estas condiciones las praderas mixtas de gramíneas y leguminosas son más 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 la pradera. Las leguminosas, por otra parte, necesitan un suministro abundante de K y P, siendo sino substituidas por otras hierbas de menor calidad nutritiva. La competencia en las asociaciones de gramíneas y leguminosas, considerada por HAYNES (1980), en un valioso estudio, no sólo está relacionada con la nutrición mineral. El sombreado mutuo también puede afectar al crecimiento de la pradera. Generalmente las leguminosas sufren más el sombreado que las gramíneas. En este aspecto una nueva variedad de trébol (Blanca) de origen británico es de gran interés, dado que se caracteriza por poseer peciolos largos, siendo, por lo tanto, menos susceptible al sombreado. Aun a tasas elevadas de fertilización nitrogenada, de 400 kg de N ha<sup>-1</sup>, esta variedad suponía cerca de un 40% en la composición del pasto (MACEWEN y JOHNSTON, 1984). En las parcelas que no recibieron N mineral, la 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<sup>-1</sup>.

Los cultivos forrajeros contienen la energía, (carbohidratos, grasas y proteínas), y los constituyentes orgánicos (proteínas), requeridos para el crecimiento de los animales y la producción de leche, huevos o lana. Además de estos constituyentes orgánicos, el forraje suministra a los animales minerales esenciales 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 en condiciones de producción intensiva, suelen darse deficiencias de minerales. Esto es especialmente cierto en la producción de leche, dado que las vacas lecheras requieren cantidades considerables de Na, Mg, K y P. Estos minerales pueden aportarse en la dieta en forma de aditivos, pero también es a menudo conveniente suministrarlos como nutrientes al forraje en cantidades suficientemente generosas para satisfacer las necesidades de los animales. Por esta razón los pastos se fertilizan a menudo con compuestos de Na y Mg para aumentar el contenido de estos minerales en el forraje, más que para mejorar el crecimiento de las plantas (FINGER y WERK, 1973). El contenido mineral del forraje y las necesidades de las vacas lecheras se muestran en la Tabla 5.25 (KEMP, 1971). El contenido de potasio en el forraje es siempre más alto que lo requerido por las vacas lecheras, pero se necesita para obtener el máximo rendimiento de pasto.

**Tabla 5.25.** Contenido mineral del forraje y necesidades minerales de vacas lecheras (KEMP, 1971).

	Contenidos medios	Contenidos extremos	Necesidades de vacas lactantes
	----- % de m.s. -----		
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

La nutrición magnésica de las vacas lecheras puede ser un problema, particularmente durante la primavera, cuando los animales pastan forraje muy joven. La disponibilidad de Mg suele ser particularmente baja en las plantas más jóvenes. Generalmente los animales reabsorben del 15 al 20% del Mg del pasto es reabsorbido por los animales, pudiendo caer, en las hierbas más jóvenes, sin embargo, el porcentaje de resorción (disponibilidad), por debajo del 5% (PULSS y HAGEMASTER, 1969). En estas condiciones las vacas lecheras resultarán desabastecidas de Mg, de modo que el contenido de Mg del suero sanguíneo cae por debajo del nivel crítico (1 mg de Mg/100 ml de suero sanguíneo) y los animales sufren la llamada tetania o hipomagnesemia de los pastos. La razón de la baja disponibilidad de Mg en los pastos jóvenes aún no se ha esclarecido, aunque a menudo se ha sugerido que los altos niveles de K son la causa de la pobre resorción del Mg. Datos de KEMP *et al.* (1961), mostraron que el forraje más viejo, con altos contenidos de K, da lugar a una resorción satisfactoria de Mg en vacas lecheras (Tabla 5.26). Es además de interés que la baja resorción de Mg se observa sólo en las gramíneas jóvenes y no en las leguminosas jóvenes (PULSS y HAGEMASTER, 1969).

**Tabla 5.26.** Resorción de Mg en vacas lecheras, en forraje recién cortado según la proteína cruda, magnesio y potasio (KEMP *et al.*, 1961).

Edad del forraje	Joven	Medio	Maduro
Proteína cruda, % de m.s.	25.9	17.8	14.0
Magnesio, % de m.s.	0.15	0.12	0.11
Potasio, % de m.s.	3.01	3.35	3.08
Resorción de Mg en % de Mg total	10	16	20

### 5.3.6. Frutas y hortalizas

La mayor parte de los nutrientes vegetales, como P, K, Mg, Cl, S y los metales pesados, son también elementos esenciales para los animales y el hombre. A este respecto el  $\text{NO}_3^-$  es una excepción, ya que siendo un importante nutriente vegetal no es esencial para los animales. El  $\text{NO}_3^-$  en sí mismo no es tóxico, pero el  $\text{NO}_2^-$  resultante de la reducción microbiana del  $\text{NO}_3^-$  durante el almacenamiento o el procesamiento del material vegetal puede tener efectos tóxicos (RIEHLE y JUNG, 1966). El nitrito puede disminuir el transporte de  $\text{O}_2$  por la hemoglobina (ver punto 6.3.3).

Todavía no se ha establecido si el  $\text{NO}_2^-$  puede aumentar la formación de nitrosamina en el tracto digestivo de los mamíferos. Las nitrosaminas carcinógenas no son sintetizadas en las plantas, aún en caso de un alto suministro de nitratos (HILDEBRANDT, 1979). Según SCHLATTER (1983), si se sintetizara algo de nitrosamina a partir del  $\text{NO}_2^-$  en el tracto digestivo humano, la cantidad producida sería extremadamente baja, del orden de 1/20.000 de las

nitrosaminas que se ingieren normalmente en la dieta. Sin embargo los forrajes y las hortalizas para consumo directo no deberían tener niveles demasiado altos de  $\text{NO}_3^-$ . En las hortalizas, y en particular en la espinaca, un contenido de 2 mg de N de  $\text{NO}_3^-$  por gramo de materia seca se considera un nivel crítico. En los forrajes se aceptan contenidos de hasta 4 mg de N de  $\text{NO}_3^-$  por gramo de materia seca.

El contenido de  $\text{NO}_3^-$  en los forrajes y en las hortalizas depende en gran medida del suministro de  $\text{NO}_3^-$  durante el cultivo (ver Tabla 5.27). Dosis elevadas de  $\text{NO}_3^-$ , del orden de 300 a 400 kg de N  $\text{ha}^{-1}$ , resultan en altos niveles de  $\text{NO}_3^-$  en el material vegetal. Por otro lado debería recordarse que las condiciones de crecimiento también afectan el contenido de  $\text{NO}_3^-$ . La intensidad luminosa es particularmente importante en este aspecto. La espinaca cultivada en primavera, con condiciones favorables de luz, tiene un contenido de  $\text{NO}_3^-$  de apenas 1/5 a 1/10 respecto a la que se cultiva en otoño (KNAUER y SIMON, 1968). La Tabla 5.27 muestra el efecto de la intensidad luminosa y el contenido de  $\text{NO}_3^-$  en el suelo sobre los niveles de  $\text{NO}_3^-$  en espinaca (CANTLIFFE, 1973).

**Tabla 5.27.** Efecto del contenido de N en el suelo y de la intensidad luminosa sobre el contenido de  $\text{NO}_3^-$  en espinaca (CANTLIFFE, 1973).

mg N/kg suelo	Intensidad luminosa	
	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 luminosa en la reducción del  $\text{NO}_3^-$  probablemente no sea directo, ya que altas intensidades luminosas no producen efecto en ausencia de  $\text{CO}_2$ . Parece posible, por lo tanto, que los fotosintatos, particularmente el fosfo-gliceraldehído, antes que con la intensidad luminosa *per se*, están relacionados con la reducción de nitratos (MAYNARD *et al.*, 1976). El contenido de  $\text{NO}_3^-$  en los tejidos vegetales depende también de la edad de la planta, siendo normalmente más alto en las plantas más jóvenes. Tallos, peciolas y nervaduras de lechuga, col y otras hortalizas presentan generalmente contenidos más altos de  $\text{NO}_3^-$  que los tejidos del mesófilo (FRITZ, 1977). Hasta cierto punto el contenido de  $\text{NO}_3^-$  está controlado genéticamente. Así MAYNARD *et al.* (1976) citan un ejemplo en donde el contenido de  $\text{NO}_3^-$  de variedades de lechuga estuvo positivamente relacionado con el contenido de agua.

El  $\text{NO}_3^-$  encontrado en los suelos no siempre procede de los fertilizantes minerales, sino que también depende de los procesos microbiológicos que oxidan el N orgánico a  $\text{NO}_2^-$  y  $\text{NO}_3^-$ . Los fertilizantes minerales no pueden, por lo tanto, ser siempre responsables de los altos contenidos de  $\text{NO}_3^-$  de las hortalizas y los cultivos forrajeros. MAYNARD y BARKER (1972), analizaron los contenidos de  $\text{NO}_3^-$  de algunas hortalizas y compararon los datos de un estudio



similar realizado a principios de siglo para las mismas hortalizas. Esta comparación mostró que no había diferencias importantes entre los contenidos de  $\text{NO}_3^-$  de ambas épocas, siendo el consumo de fertilizantes en el pasado considerablemente más bajo (ver punto 6.3.1). Un valioso estudio acerca del  $\text{NO}_3^-$  en las hortalizas fue publicado por MAYNARD *et al.* (1976).

El contenido de vitaminas de los cultivos forrajeros, hortalizas y frutas es también un factor de calidad. SCHARRER y BÜRKE (1953), informaron que dosis crecientes de N elevaron el contenido de caroteno en 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 potasio generalmente resultaban en altos contenidos de vitamina C, mientras que elevados niveles de N producían el efecto contrario. Esto fue confirmado por PENNINGSFELD y FORCHTHAMMER (1961), para tomates y zanahorias.

La calidad de las frutas no sólo depende del contenido de constituyentes orgánicos sino también en buena medida del tamaño, color, forma, sabor y gusto del fruto. Estas características se ven especialmente afectadas por las deficiencias nutricionales. PENNINGSFELD y KURZMANN (1966, 1967), realizaron ensayos en macetas con manzanas, peras, ciruelas, cerezas y uvas, y demostraron que una inadecuada nutrición de fósforo y potasio producía frutos de menor calidad. Se obtuvieron frutos pequeños, verdes e inmaduros, con menores contenidos de azúcar, ácidos, y de escaso sabor.

En la producción de manzanas es muy importante mantener un suministro adecuado de potasio a los frutos, de modo que no se dé el 'bitter pit' (punto 11.2.4). Esta enfermedad se caracteriza por pequeñas manchas pardas en la superficie y el interior, que aparecen como resultado de una degeneración del tejido de los frutos (Foto 11.1). Dichos frutos presentan generalmente un bajo contenido de calcio, menos de 200 ppm de Ca en la materia seca, y a menudo pueden presentar altos niveles de potasio y magnesio. El contenido de K en los manzanas depende en gran medida de la transpiración, dado que el K se mueve hacia los frutos casi exclusivamente por la corriente de transpiración. Las manzanas con una tasa de transpiración adecuada están generalmente bien provistas de Ca, siempre y cuando la absorción de Ca por las raíces no se vea impedida. En condiciones de estrés hídrico, las hojas y los frutos compiten por la savia del xilema, siendo dicho proceso más efectivo en las hojas. Según WILKINSON (1968), puede haber incluso un retroceso de la savia del xilema desde los frutos hacia las hojas, en condiciones climáticas muy secas. BÜNEMANN y LÜDDERS (1969), informaron que el 'bitter pit' se da más frecuentemente cuando el crecimiento de los frutos y brotes es elevado. Se sabe que el Ca se mueve preferentemente hacia los puntos de crecimiento vegetativo antes que hacia los tejidos de reserva. El crecimiento de los brotes puede competir entonces por el Ca disponible en la planta con los tejidos de reserva, induciendo deficiencia de Ca en los frutos. Este efecto puede ser provocado

también por niveles altos de N. Esta puede ser la causa de los desórdenes de Ca, fenómeno muy conocido y estimulado por abonados nitrogenados fuertes.

La pulverización de sales de Ca puede utilizarse para aliviar el 'bitter pit'. Sin embargo, en general, no son muy exitosas ya que para que el Ca sea utilizado debe absorberse a través de los frutos y no quedar inmovilizado en la hoja. La aplicación de yeso u otras sales de Ca al suelo, son medios más eficientes para suministrar Ca, dado que la mayor parte del Ca de las manzanas 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 sólo las manzanas, sino también otros frutos y hortalizas se ven afectados en su calidad por deficiencias localizadas de Ca dentro de la planta.

La podredumbre apical del tomate es también producto de un suministro inadecuado de Ca y tiene también muchas similitudes con el 'bitter pit' (SHEAR, 1975). Esta enfermedad es más frecuente con altos niveles de nutrición potásica. Estas relaciones se muestran en la Tabla 5.18 (FORSTER, 1973). Por otra parte, las plantas de tomate deben estar bien abastecidas con potasio para evitar el llamado reverdecimiento (WINSOR, 1966). Esta enfermedad se caracteriza por una maduración retrasada de los frutos asociada con relaciones N/Ca y K/Ca bajas (MARCELLE y BODSON, 1979). A menudo, el tejido de alrededor de los tallos del fruto permanece verde, mientras que el resto adquiere un color rojo-amarillento. Los tejidos afectados por el reverdecimiento son duros y sin gusto y por esta razón 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).

**Tabla 5.28.** Ocurrencia del reverdecimiento y de la podredumbre apical del tomate en función del nivel de nutrición potásica (FORSTER, 1973) (Número de frutos/ seis plantas).

meq K/l nutrientes en la solución	1	3	9
Reverdecimiento	82	2	0
Podredumbre apical del fruto	9	15	21
Frutos saludables	96	192	221
Nº total de frutos/ 6 plantas	187	209	242

El gusto y el flavor de los frutos puede verse influido hasta cierto punto por la nutrición mineral. Los factores y condiciones climáticas juegan un papel mucho más importante. Por ejemplo, las manzanas cultivadas en condiciones de intensidad luminosa y temperaturas altas son más dulces y tienen un menor contenido de ácidos que las mismas variedades cultivadas en condiciones más húmedas y frías. Generalmente las altas intensidades luminosas favorecen la síntesis de vitamina C (SCHUPHAN, 1961) y de constituyentes del gusto y del flavor, como azúcares, ésteres, aldehídos y cetonas.

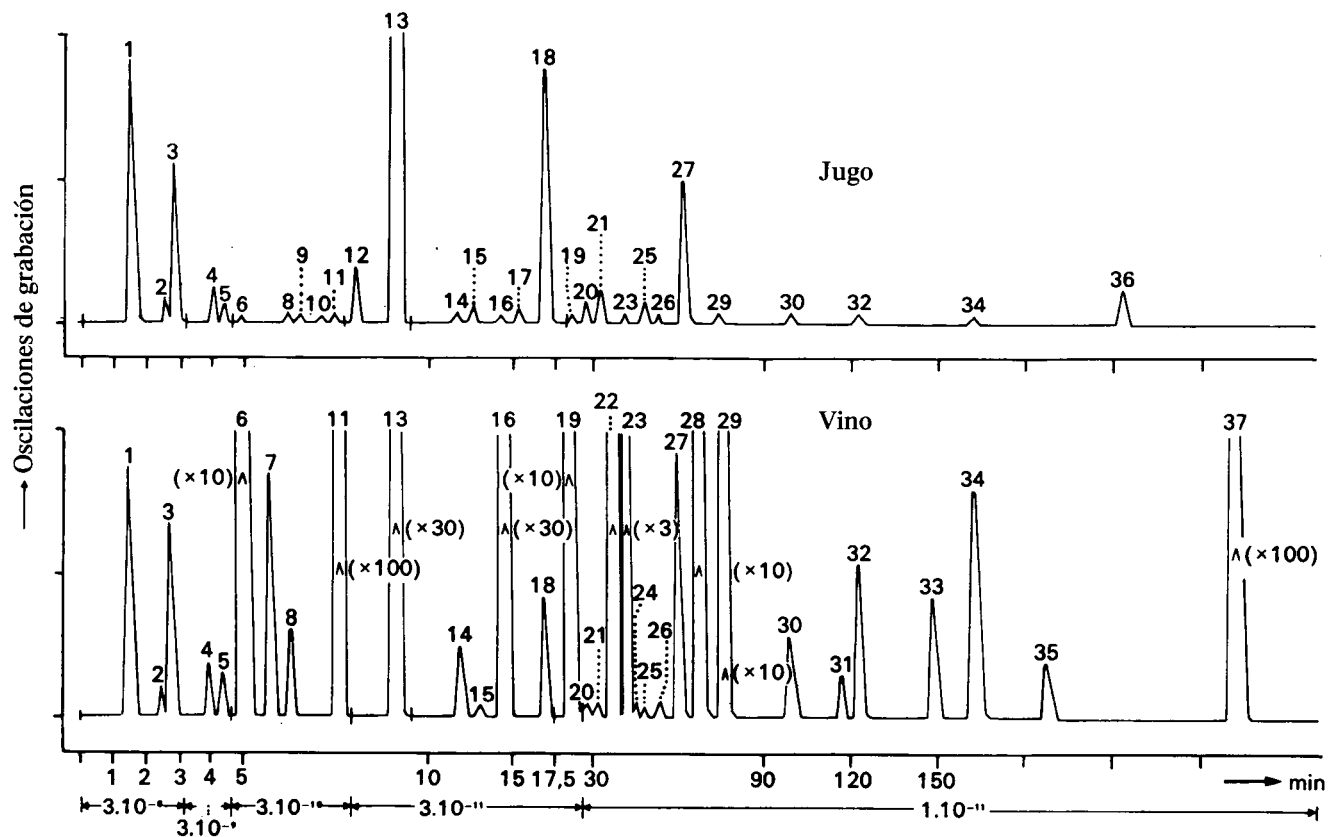


Fig. 5.14. Cromatograma del jugo de uva y del vino obtenido del mismo jugo (RAPP *et al.*, 1971).

En muchos frutos, lo que produce el sabor es el efecto combinado de éstos y otros compuestos. El equilibrio entre los constituyentes es, por lo tanto, importante. Los componentes que más influyen en la calidad de las uvas son los azúcares, aniones orgánicos y ácidos orgánicos. Los vinos blancos de calidad superior se producen en climas más templados, donde las uvas presentan contenidos relativamente bajos de azúcares y altos de ácidos orgánicos. Los vinos tintos, por otra parte, requieren temperaturas e intensidades luminosas más altas para desarrollar una amplia variedad de componentes de gusto y flavor, junto con altos contenidos de azúcares, que son típicamente necesarios para la producción de vinos más pesados (ricos en alcohol). Los vinos tintos se caracterizan además por altos contenidos de taninos que tienen un efecto conservante, y por antocianinas que les confieren el color rojo. Las regiones marginales entre los climas de la Europa Central templada y los climas del Mediterráneo ofrecen las condiciones de crecimiento más favorables para los vinos tintos. Ejemplos de esto son las magnificas calidades de vinos tintos producidos en las zonas de Bordeaux (Claret) y Borgoña (Burgundy). Estos vinos famosos no sólo resultan de sus ventajosas condiciones de crecimiento. La fermentación y el procesado basados en la larga experiencia y tradición son también muy importantes. Durante la fermentación se forman gran parte de los componentes del gusto y del flavor, que son esenciales para la calidad y el sabor del vino. La Figura 5.14 muestra el cromatograma de los constituyentes del gusto y del flavor del jugo de uva antes y después de la fermentación. Como puede verse en el gran número de picos en la curva del vino, se han sintetizado un considerable número de componentes del gusto y del flavor durante la fermentación (RAPP, 1971).

## Lectura General

- BURRIS, R.H. and BLACK, C.C., eds. (1976): CO<sub>2</sub> metabolism and plant productivity. Univ. Paul Press, Baltimore, London.
- CARLSON, P.S. (1980): The biology of crop productivity. Academic Press London, New York, San Francisco.
- EVANS, L.T. (1975): Crop physiology. Cambridge University Press.
- EVANS, L.T. and WARDLAW, J.F. (1976): Aspects of the comparative physiology of grain yield in cereals. *Adv. Agron.* 28, 301-359.
- GIFFORD, R.M. and EVANS, L.T. (1981): Photosynthesis, carbon partitioning and yield. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 32, 485-509.
- HAYNES, R.J. (1980): Competitive aspects of the grass-legume association. *Adv. Agron.* 33, 227-261.
- INTERNATIONAL POTASH INSTITUTE (1975): Fertilizer use and protein production. Proc. 11<sup>th</sup> Coll., IPI-Berne.
- LOOMIS, R.S., WILLIAMS, W.A. and HALL, A.E. (1971): Agricultural productivity. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 22, 431-463.

- MAYNARD, D.N., BARKER, A.V., MINOTTI, P.L. and PECK, N.H. (1976): Nitrate accumulation in vegetables. *Adv. Agron.* 28, 71-118.
- MICHAEL, G. and BERINGER, H. (1980): The role of hormones in yield formation. *In: Physiological aspects in crop productivity.* p. 85-116. 15<sup>th</sup> Coll. Int. Potash Inst. Berne.
- MOORE, T.C. (1979): *Biochemistry and physiology of plant hormones.* Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- SCHUPHAN, W. (1965): *Nutritional values in crops and plants.* Faber and Faber, London.
- U.S. PLANT SOIL AND NUTRITIONAL LABORATORY STAFF (1965): The effect of soils and fertilizers on the nutritional quality of plants. *Agricultural Information Bulletin No. 299,* U.S. Dept. of Agriculture.
- WARREN-WILSON, J. (1969): Maximum yield potential. *In: Transition from extensive to intensive agriculture with fertilizers.* Proc. 7<sup>th</sup> Coll. Intern. Potash Inst., Berne, p. 34-56.
- WOOLHOUSE, H.W. (1981): 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.
- YOSHIDA, S. (1972): Physiological aspects of grain yield. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 23, 437-464.

## Capítulo 6:

# Aplicación de los Fertilizantes

## 6.1. El Ciclo de los Nutrientes

### 6.1.1. Generalidades

Durante el período de crecimiento las raíces actúan como un sumidero recogiendo los nutrientes disponibles que se utilizarán para la síntesis de los compuestos orgánicos vegetales. Al terminar el período de crecimiento y comenzar la senescencia, el proceso se revierte y los nutrientes se liberan al suelo mediante la descomposición de los restos vegetales. No todos los nutrientes absorbidos por la planta durante el período de crecimiento han de ser necesariamente devueltos al suelo durante el mismo año. En el caso de las especies forestales del orden del 10 al 20% de la absorción anual de algunos minerales puede retenerse en la corteza durante el invierno para ser utilizada en la primavera. Por otra parte, algunos nutrientes pueden perderse durante el período de crecimiento debido al lavado de las lluvias. Las hojas senescentes son particularmente susceptibles a la pérdida de potasio, sodio, cloruro, nitrato y fosfato.

El reciclado de los nutrientes en el 'ciclo suelo-planta' tal como se ha descrito anteriormente está controlado por algunos factores. En particular, depende de la intensidad de la meteorización de las partículas de suelo, de la naturaleza del material madre del suelo y de la tasa de lixiviación de nutrientes de las capas superiores del suelo. Cuando la tasa de lixiviación es alta y la intensidad de meteorización es baja, los nutrientes pueden lavarse del suelo a una tasa más alta que la de absorción por las plantas. Los suelos donde esto ocurre tienen un balance negativo de nutrientes y se vuelven cada vez más ácidos debido a la lixiviación de los nitratos y los bicarbonatos de Ca y Mg (ver punto 6.1.3). Estos suelos se vuelven cada vez más pobres en nutrientes disponibles y muestran las características típicas asociadas con los pHs bajos, entre las que se incluyen baja disponibilidad de fosfatos, altos niveles de Al y Mn solubles, y una severa demora o inhibición completa de la fijación de  $N_2$  y de la nitrificación (ver punto 7.1.4). Los suelos podsólicos son un ejemplo típico de lo descrito. Estos suelos se encuentran en todo el mundo y se desarrollan a partir un material originario pobre en nutrientes y bajo condiciones de elevada 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 chernozem son típicos de lugares naturalmente fértiles. Entre estos dos ejemplos extremos se reconocen muchos tipos de suelos intermedios desde el punto de vista del balance de nutrientes. Por supuesto, no todos los suelos que tienen un

balance de nutrientes positivo son fértiles. Puede darse la acumulación de sales tóxicas, como en el caso de los suelos salinos (ver punto 2.2.6).

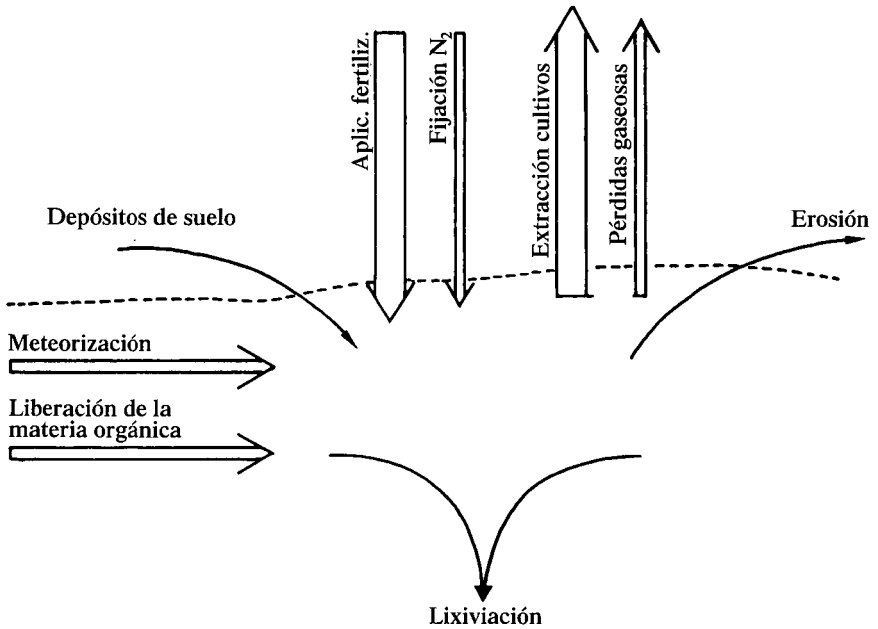


Fig. 6.1. Ganancias y pérdidas de nutrientes en los suelos.

El desarrollo de la agricultura ha conducido al desequilibrio en el balance de nutrientes de los suelos. En los sistemas más antiguos de cultivo, estaba garantizada una alta tasa de reciclado de los nutrientes del suelo. Los animales se engordaban mediante sistemas de pastoreo extensivo de modo que una alta proporción de los nutrientes se devolvía al suelo a través de las deyecciones. Análogamente, la mayor parte de los cultivos se consumía localmente y los nutrientes minerales de las plantas eran restituidos al suelo en forma de abonos. Las principales pérdidas de nutrientes en estos sistemas resultaban del lixiviado, pérdidas que, en alguna medida, se compensaban mediante la vieja práctica del encalado. Con el comienzo de la industrialización la situación cambió. Los nutrientes vegetales comenzaron a ser eliminados del ciclo en una proporción cada vez mayor, en forma de productos vegetales y animales para satisfacer las necesidades de alimentos de las poblaciones en crecimiento. La intensidad y la especialización de la agricultura también aumentaron y las técnicas de cultivo mejoraron. Todos estos factores produjeron una creciente brecha en el balance de nutrientes que se cubría con la aplicación de nutrientes en forma de fertilizantes minerales. Por este medio se reestableció el balance entre las entradas y la extracción de los nutrientes vegetales. Esta idea fue puesta en práctica por

LIEBIG (1841), quien escribió "debe tenerse en cuenta como principio de la producción agrícola que, lo que es extraído del suelo debe restituirse en su totalidad". Además, el uso de fertilizantes minerales mejoró el contenido de nutrientes de muchos suelos que originariamente habían sido pobres en nutrientes y de poco valor agrícola.

Los componentes principales del balance de nutrientes de los suelos agrícolas se muestran en la Figura 6.1. Las ganancias de nutrientes vegetales provienen de su liberación en el suelo por la meteorización 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 extracción por los cultivos, el lavado, la volatilización ( $\text{NH}_3$ ,  $\text{N}_2$  y  $\text{N}_2\text{O}$ ), y la erosión. Estos componentes se considerarán en más detalle.

### 6.1.2. Extracción 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 considerablemente de la variedad elegida. Esto se refleja en los datos de la Tabla 6.1 que muestran la absorción de nutrientes por un cultivo de arroz (KEMMLER, 1972). Las nuevas variedades, de alto potencial de rendimiento, tienen necesidades más elevadas de nutrientes.

**Tabla 6.1.** Rendimiento y absorción de nutrientes de una variedad local convencional de arroz y la variedad moderna de alto potencial de rendimiento "TN1" (KEMMLER, 1972).

Cultivar	Rendimiento t ha <sup>-1</sup>	N	P kg ha <sup>-1</sup>	K
Local	2.8	82	10	100
TN 1	8.0	152	37	270

La absorción de nutrientes de varios cultivos extensivos se presenta en la Tabla 6.2. Datos comparativos de la extracción de nutrientes de los más importantes cultivos de plantación se ilustran en la Tabla 6.3. La extracción de nutrientes en estas tablas está calculada en base a aquellas partes de las plantas que son normalmente cosechadas. Lo mismo se aplica en la Figura 6.4, que muestra la extracción de nutrientes por parte de los frutales. En los cultivos herbáceos extensivos, sólo aquellas partes de importancia agrícola se extraen, por ejemplo, granos de cereales, tubérculos o raíces, etc. Esto debe tenerse 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 está en los granos. En contraste, las raíces y los



tubérculos de los cultivos de raíces (patata, remolacha azucarera), contienen cerca del 30% del total de N absorbido y el 70% del K total de K.

**Tabla 6.2.** Cantidades de nutrientes vegetales extraídas por varios cultivos (calculados según datos de EAKIN, 1972).

Cultivo	Rend t ha <sup>-1</sup>	N	P	K	Ca	Mg	S	Cu	Mn	Zn
				kg ha <sup>-1</sup>					g ha <sup>-1</sup>	
<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	8	75	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	40	250	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,fibr)	1.7	45	11	14	2	4	3	66	120	350
Algodón (tallo, hojas y bochas)	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.** Extracción de nutrientes de cultivos perennes (COOKE, 1974).

Cultivo	Rendimiento equiv. t ha <sup>-1</sup>	N	P	K	Ca	Mg
				kg ha <sup>-1</sup>		
Palma accitera	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
Plátanos	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.** Extracción de nutrientes por frutales; rendimientos medios, espaciamiento normal (JACOB y VON UEXKÜLL, 1963).

	N	P kg ha <sup>-1</sup> año <sup>-1</sup>	K
Frutales de pepita	70	9	60
Frutales de hueso	85	9	65
Uvas	110	15	110
Naranjas	170	23	120
Limonos	180	23	115

Los datos presentados en las tablas arriba citadas dan una idea general de las cantidades de nutrientes extraídos del suelo por los cultivos. Las cifras pueden variar considerablemente. Además de las diferencias de rendimiento, el uso de variedades nuevas y las técnicas modernas también tienen un efecto sobre las necesidades de nutrientes de los cultivos, y por lo tanto, sobre la cantidad de nutrientes absorbidos. Para un cálculo rápido de dicha absorción 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) contiene:  
20 kg de N  
20 kg de K  
2 kg de P

Los datos correspondientes a la extracción de nutrientes y en particular a la tasa de aplicación de fertilizantes se expresan frecuentemente mediante el antiguo sistema de los óxidos; por ejemplo, kg de P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> y kg de K<sub>2</sub>O por ha. Recientemente ha pasado a ser más común expresar estos valores en términos del elemento simple, p. ej. kg P o kg K por ha. En las tablas de este capítulo se ha utilizado la nomenclatura moderna para indicar tanto la extracción de nutrientes como las pérdidas por lixiviación. La diferencia numérica entre los dos tipos de nomenclatura no es tan grande para K, y para calcular los niveles en K<sub>2</sub>O los datos de K simplemente deben multiplicarse por 1.2. Los factores para P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>, MgO y CaO son respectivamente 2.29, 1.66 y 1.4. De esto se deduce que las mayores diferencias entre ambas terminologías corresponden al P.

### 6.1.3. Pérdidas por lixiviación

El grado de lixiviación de los nutrientes hacia abajo en el perfil del suelo varía considerablemente de unos suelos a otros. Depende principalmente del clima, el tipo de suelo y la cantidad de nutrientes presentes en el suelo en forma fácilmente soluble. Los suelos con buen drenaje presentan una mayor extracción

de nutrientes por lixiviación. La percolación es particularmente alta en los perfiles permeables y en condiciones de alta precipitación. Las pérdidas de nutrientes por lixiviación son entonces más pronunciadas en los trópicos y en las zonas templado-húmedas, especialmente en los suelos ligeros.

La tasa de lixiviación se mide por medio de lisímetros, donde el flujo de agua y nutrientes puede ser seguido en columnas de suelo similares al perfil estudiado. Aunque existen diferencias entre los movimientos de agua en los lisímetros y en los suelos naturales, ya que en éstos generalmente el perfil del suelo en estudio es artificial, las tasas de lixiviado obtenidas mediante los lisímetros son una guía útil para determinar al que el suelo pierde nutrientes vegetales por lixiviación. En las condiciones climáticas de Europa Central, con precipitaciones cercanas a 700 mm anuales, entre el 25% y el 50% del agua de lluvia pasa a través del perfil hasta una profundidad de más de un metro. Altas tasas de percolación del agua son típicas de los suelos arenosos, mientras que los valores más bajos son usuales en suelos más pesados. La cantidad de nutrientes transportados por el agua hacia las capas más profundas del suelo se muestra 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 cultivables de Alemania y coinciden con los datos de lavado obtenidos en Inglaterra (COOKE, 1972). Los datos muestran que la tasa de lixiviación de nutrientes es mayor en los suelos livianos y menor en los suelos pesados, donde la tasa de percolación es baja.

**Tabla 6.5.** Tasa de lavado de nutrientes vegetales en suelos de diferentes texturas (VÖMEL, 1965/66).

Suelo	Contenido de arcilla	N	K	Na	Ca	Mg
				kg ha <sup>-1</sup> año <sup>-1</sup>		
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 sólo depende de la tasa de percolación y de la cantidad de nutrientes presentes en las capas superiores del suelo. La fuerza y la medida en que 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 más bajos que los de K intercambiable, las tasas de lixiviado fueron más altas para Na. Los cationes Mg y Na son debilmente adsorbidos por los minerales de arcilla y por esta razón ambos cationes son particularmente susceptibles al lavado. El Ca no está tan fuertemente adsorbido a los coloides inorgánicos y como este ion está presente en la mayoría de los suelos minerales cultivables en cantidades relativamente elevadas, la tasa de lavado del Ca es muy alta. El K puede estar unido muy fuertemente, especialmente a las arcillas 2:1

(ver punto 2.2.2). En los suelos ricos en estas arcillas, las tasas de lavado de K son relativamente bajas. Las arcillas caoliníticas no absorben selectivamente K, por lo que 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 cultivables, el fosfato proveniente de una aplicación anual de 33 kg de P ha<sup>-1</sup>, suministrado a lo largo de 100 años, sólo penetró cerca de 20 cm por debajo del horizonte arable. Para los pastos se obtuvieron resultados similares (ver Figura 6.2). La tasa de extracción de fosfatos por lavado de las capas superiores del suelo en los suelos minerales es, por tanto, más bien baja, siendo las cantidades de 0 a 1.75 kg de P ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup> (DAM KOFOED y LINDHARD, 1968). En los suelos orgánicos puede haber mayores tasas de lixiviado de fosfatos, dado que este ion está menos fuertemente unido a las partículas en este tipo de suelos (MUNK, 1972).

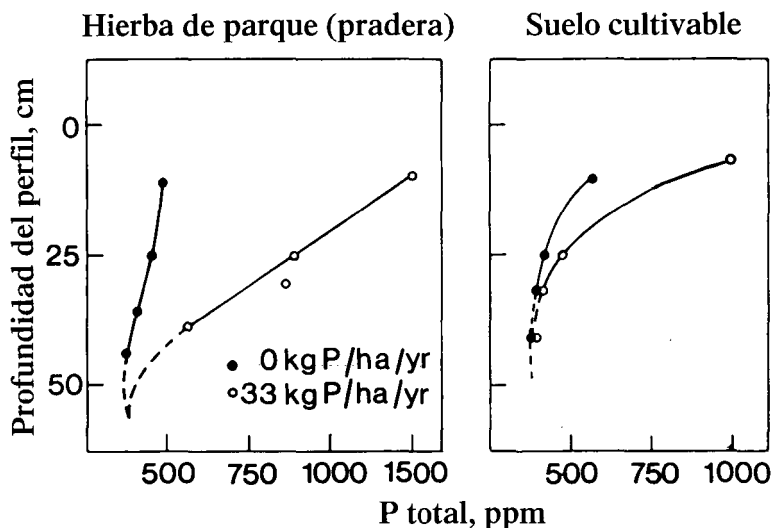


Fig. 6.2. Movimiento descendente de fosfatos tras 100 años de fertilización (COOKE y WILLIAMS, 1970).

En contraste con el fosfato y los principales nutrientes catiónicos, que están principalmente implicados en procesos físico-químicos, la movilidad del N en el suelo depende mucho de los procesos biológicos. El N se lixivia principalmente en forma de NO<sub>3</sub><sup>-</sup> (MINDERMAN y LEEFLANG, 1968). Por esta razón la tasa de mineralización del N orgánico a NO<sub>3</sub><sup>-</sup> influye considerablemente sobre la tasa de lixiviado. PFAFF (1963), informó que el N lavado por las lluvias invernales proviene principalmente del N orgánico mineralizado durante el otoño y el invierno. La tasa de lixiviación del NO<sub>3</sub><sup>-</sup> será entonces relativamente alta si se

aplican abonos orgánicos en otoño. En las condiciones naturales de Europa, el  $\text{NO}_3^-$  se lixivia fuera del perfil en una proporción relativamente menor durante el verano. Incluso en los suelos arenosos, especialmente susceptibles a la lixiviación del  $\text{NO}_3^-$  (DAM KOFOED y KJELLERUP, 1970), el  $\text{NO}_3^-$  transportado hacia las capas inferiores más profundas del perfil durante el verano, permanece al alcance de las raíces. En zonas de climas templados, durante el verano, se alternan períodos secos y húmedos. Durante los períodos más secos, el  $\text{NO}_3^-$  de las capas más profundas del suelo es, a menudo, conducido a las capas superiores del perfil donde, donde suelen encontrarse las raíces, por lo que la nutrición nitrogenada mejora (HARMSSEN, 1959). NOMMIK (1966) realizó observaciones similares en Suecia, informando sobre una alta recuperación del N aplicado el año anterior. Por otra parte puede darse una alta lixiviación de  $\text{NO}_3^-$  incluso en suelos pesados que están muy fisurados, permitiendo un elevado movimiento vertical de agua (SHAW, 1962). En climas templados, por ejemplo en Europa Central, el lavado del fertilizante nitrogenado puede evitarse en gran medida si las aplicaciones de N se efectúan en primavera y en verano y no antes del invierno. TESKE y MATZEL (1976), al estudiar el balance de N en experimentos con lisímetros, con urea marcada con N-15, encontraron que la tasa de lixiviación del N osciló entre 8.8 y 16.7 kg de N  $\text{ha}^{-1}$   $\text{año}^{-1}$ . De esta cantidad, sólo entre el 12 y el 15% provenía del fertilizante nitrogenado. Resultados similares fueron observados por KJELLERUP y DAM KOFOED (1983), en experimentos con lisímetros y fertilizante (nitrato amónico cálcico) marcado con N-15. A largo plazo las pérdidas de N por lixiviación suponen apenas el 5% de lo que se aplica *via* fertilizantes. Pérdidas mayores por lixiviación pueden ocurrir cuando las dosis no están ajustadas a las necesidades del cultivo. WELLER (1983), demostró este fenómeno para manzanos, que tenían una demanda de entre 20 y 40 kg  $\text{ha}^{-1}$  de N, pero a menudo se fertilizan con 150 kg  $\text{ha}^{-1}$ . MÜLLER *et al.* (1985), estudiando los diferentes ecosistemas en el valle del Mosela, encontraron altas tasas de lixiviación en viñedos debidas a aplicaciones excesivas de N. Los principales resultados de esta investigación se muestran en la Tabla 6.6. Las tasas de lixiviación de N en los suelos forestales y agrícolas fueron bajas, mientras que en los viñedos fueron altas.

**Tabla 6.6.** Tasas de lixiviación de N en relación a las dosis de fertilización y a la vegetación (MÜLLER *et al.*, 1985).

Tipo de suelo	Dosis de fertilizante	Tasa de lixiviación	Vegetación
		kg N $\text{ha}^{-1}$ $\text{año}^{-1}$	
Pseudogley	200-250	144	Viñedos
Pseudogley	60- 90	16.5	Cultivos
Tierras pardas	-	6.5	Bosque

El proceso de lavado de los nutrientes vegetales en los suelos se ve afectado por la cubierta vegetal. En particular, durante el barbecho se dan a menudo altas tasas de lixiviación ya que, al no haber demanda de nutrientes por un cultivo en

crecimiento, éstos están disponibles para la translocación y la tasa de percolación del agua es alta. Las diferencias entre las tasas de lixiviación entre tierras en barbecho y en cultivo pueden verse en los experimentos con lisímetros llevados a cabo por COPPENET (1969), en condiciones muy húmedas de la costa atlántica francesa. Los datos de este experimento, que se presentan en la Tabla 6.7, se toman durante un período de doce años. Las tasas de lixiviación fueron altas para todos los nutrientes, a excepción de para el fosfato, en el barbecho. Las diferencias fueron particularmente importantes para N y K, que eran requeridos y absorbidos por las raíces a velocidades muy altas. El tipo de cultivo puede afectar también a la tasa de lixiviación de los nutrientes en el suelo. En cultivos muy espaciados, como vides o maíz, las pérdidas por lixiviación son generalmente mayores que en los cultivos de alta densidad. En pastos, la lixiviación del N es normalmente bastante baja, aunque pueden darse tasas más altas cuando hay especies de leguminosas presentes. Esto último se demostró en el trabajo de LOW y ARMITAGE (1970) para condiciones climáticas inglesas. Las tasas de lixiviación del N eran especialmente altas al comenzar el deterioro de la cubierta 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) en condiciones de barbecho y cultivado (COPPENET, 1969).

	Barbecho	Cultivado
	kg nutriente ha <sup>-1</sup> año <sup>-1</sup>	
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 función de la cubierta del suelo (LOW y ARMITAGE, 1970).

Periodo	Trébol Blanco	Gramínea	Barbecho
	kg N ha <sup>-1</sup> año <sup>-1</sup>		
1952-1953	27	1.8	114
1953-1954	26	1.3	113
1954-1955	60 <sup>+</sup>	3.9	105
1956	131 <sup>++</sup>	2.0	41

+ trébol blanco secándose

++ trébol blanco extraído

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<sup>2+</sup>, Mg<sup>2+</sup>, Na<sup>+</sup> y K<sup>+</sup>, y los principales aniones son NO<sub>3</sub><sup>-</sup>, HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>, Cl<sup>-</sup> y SO<sub>4</sub><sup>2-</sup>. Para los suelos desarrollados en climas húmedos, Ca<sup>2+</sup>,

$Mg^{2+}$ ,  $NO_3^-$  y, en algunos casos,  $HCO_3^-$ , son los iones que normalmente se transportan en mayores cantidades. Esto se ha discutido con más detalle en el punto 2.3.4. Como podría esperarse de estos hallazgos, el lavado contribuye en medida variable a las pérdidas de nutrientes vegetales individuales del suelo. Para el P y el K, el lavado juega un papel secundario, siendo la extracción por absorción de las plantas mucho más importante. Para el  $Na^+$ ,  $Ca^{2+}$  y  $SO_4^{2-}$  las pérdidas por lixiviación, en condiciones húmedas, pueden llegar a más del 50% de la extracción total (DAM KOFOED y LINHARD, 1968; SAALBACH, 1984).

El movimiento de iones hacia las capas más profundas del suelo puede enfocarse no sólo en términos de pérdidas de nutrientes, sino también como una forma de impedir la acumulación de los iones en las capas superiores del suelo, evitando la salinización. Esta ventaja se olvida a menudo en las regiones húmedas, donde un uso apropiado de los fertilizantes puede controlar las pérdidas por lixiviación. La retención de los nutrientes vegetales en las capas superiores del suelo sólo es un problema importante en condiciones tropicales, donde las precipitaciones son elevadas y los suelos suelen ser muy permeables. En 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 una película plástica o por S, denominándose algunos de ellos "osmocotes", ya que la liberación del nutriente del gránulo se produce como resultado de la presión interna originada por la entrada de agua por presión osmótica. Entre los fertilizantes orgánicos de liberación lenta, los polímeros de urea-formaldehído (UF), la isobutiledin-diurea (IBDU) y la crotoniliden-diurea (CDU), son los principales (ver punto 7.3.4). El objetivo de estos fertilizantes de liberación lenta, el ajustar la liberación de los nutrientes a las necesidades de la planta, no siempre se consigue.

SAN VALENTÍN *et al.* (1978), lograron reducir considerablemente las pérdidas de K por lixiviación al aplicar K recubierto al tabaco cultivado en suelos arenosos. MINER *et al.* (1978), por otro lado, resaltaron que la velocidad de liberación de los fertilizantes de liberación lenta no es predecible ya que se ven afectados por la actividad microbiana del suelo, así como por procesos físicos y químicos. Por esta razón a menudo son inferiores a los fertilizantes convencionales. OERTLI (1980), que consideró los fertilizantes de liberación controlada en un muy útil estudio, resalta 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 para cultivos de invernadero, para los cultivos en macetas, para los cultivos bajo plástico y para los arrozales.

TERMAN y ALLEN (1970), llevaron a cabo un experimento (Figura 6.3) en condiciones de clima húmedo comparando fertilizantes nitrogenados recubiertos con S con fertilizantes nitrogenados simples, tanto sobre suelos cultivados como en barbecho. En el caso de los pastos las aguas de lavado eran pobres en N,

independientemente del tipo de fertilizante. En el tratamiento en barbecho había marcadas diferencias en los contenidos en las aguas. Las tasas mucho más lentas de lixiviación para las dos formas de urea recubierta con S (SCU-18 y SCU-6), en relación a los fertilizantes simples, demuestran las ventajas de los fertilizantes recubiertos. Ventajas similares se encontraron para el KCl recubierto con S (TERMAN y ALLEN, 1970).

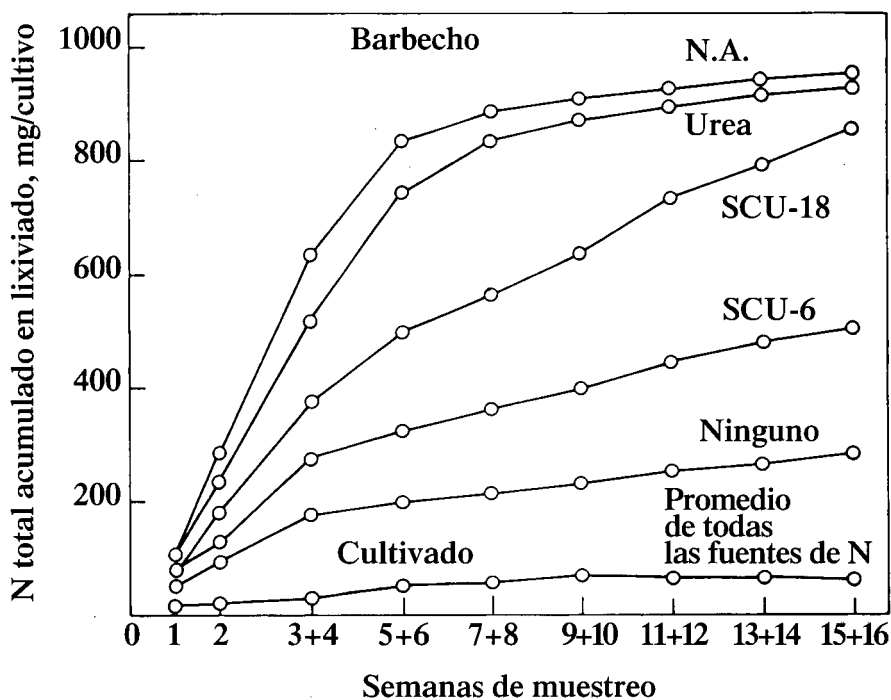
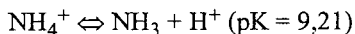


Fig. 6.3. Cantidades acumulativas promedio de N total en los lixiviados influidos por la fuente de N y el cultivo.

AN = nitrato amónico, SCU = urea recubierta con S (TERMAN y ALLEN, 1970).

#### 6.1.4. Volatilización y desnitrificación

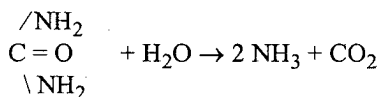
El N puede perderse del suelo en forma gaseosa, pudiendo darse pérdidas considerables por volatilización de  $\text{NH}_3$ . Las pérdidas generalmente aumentan con el pH del suelo según el equilibrio



TERMAN (1979), que estudió la volatilización del  $\text{NH}_3$ , resaltó que las pérdidas en los fertilizantes que contienen  $\text{NH}_4$  pueden ser del orden del 30 al 70% del total de fertilizante aplicado. Resultados de TORELLO *et al.* (1983) indicaban que



las pérdidas en condiciones de campo eran de alrededor 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  $\text{NH}_4$  a las pérdidas por volatilización de  $\text{NH}_3$  sigue la siguiente secuencia: solución de nitrato amónico-urea, urea, sulfato amónico y nitrato amónico. Las pérdidas de  $\text{NH}_3$  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  $\text{NH}_3$  de la urea en condiciones de bajas temperaturas de suelo son despreciables. Las pérdidas de  $\text{NH}_3$  pueden reducirse mediante la localización profunda de los fertilizantes nitrogenados.

Investigaciones recientes han demostrado que la misma planta puede liberar N a la atmósfera, principalmente en forma de  $\text{NH}_3$ . La velocidad neta de liberación depende de la concentración de  $\text{NH}_3$  en la atmósfera, de la temperatura y de las condiciones de transpiración. Altas temperaturas y altas tasas de transpiración aumentan las pérdidas netas de N. Según investigaciones de STUTTE *et al.* (1979), en soja cultivada en condiciones de campo, la liberación de N por el cultivo puede llegar a  $45 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ , en condiciones de alta temperatura y transpiración.

LEMON y VAN HOUTTE (1980), mantienen el punto de vista de que la liberación o absorción de  $\text{NH}_3$  por parte del cultivo resulta de la transferencia significativa de N desde los lugares de más alta a los de más baja concentración atmosférica de  $\text{NH}_3$ . La concentración de  $\text{NH}_3$  en la atmósfera puede variar de forma muy marcada. Así, según sus observaciones, el aire limpio contiene de 3 a  $5 \mu\text{g NH}_3 \text{ m}^{-3}$ , mientras que en una pradera no pastada la concentración de  $\text{NH}_3$  en la base de la cubierta foliar es de  $13,5 \mu\text{g}$  y por encima de la cubierta fue  $1 \mu\text{g NH}_3 \text{ m}^{-3}$ . Estos resultados demuestran que el  $\text{NH}_3$  liberado por el suelo es en gran medida absorbido por la hierba.

El perfil de la concentración atmosférica de  $\text{NH}_3$  del ambiente que rodea a un cultivo, durante el día y la noche, se ilustra en la Figura 6.4, extraída de un trabajo de LEMON y VAN HOUTTE (1980). Es obvio que durante el día la concentración de  $\text{NH}_3$  en la atmósfera era mucho más baja, debido a la absorción por el cultivo. La absorción de  $\text{NH}_3$  se da a través de los estomas y, por lo tanto, las concentraciones más elevadas de  $\text{NH}_3$  se encontraban durante la noche. Estos valores eran particularmente altos cerca de la superficie del suelo, demostrando que el suelo era la mayor fuente de  $\text{NH}_3$ .

En el agua de inundación de un arrozal, los altos pHs pueden dar lugar a pérdidas considerables de  $\text{NH}_3$ . MIKKELSEN *et al.* (1978), encontraron cambios

diurnos en el pH de dicha agua. Los valores más elevados de pH se observaron al mediodía y los más bajos a medianoche, suponiendo los autores que los cambios de pH resultan de la actividad fotosintética de las algas que pueblan el agua de inundación. En un suelo neutro los valores máximos de pH llegan a 9, al mediodía, cuando se volatizaron cantidades considerables de  $\text{NH}_3$ . Las pérdidas de N de los fertilizantes nitrogenados fueron las más altas cuando éstos se aplicaron en la superficie. Con aplicaciones en profundidad, las pérdidas fueron bajas y no superaron el 10% del total de fertilizante aplicado.

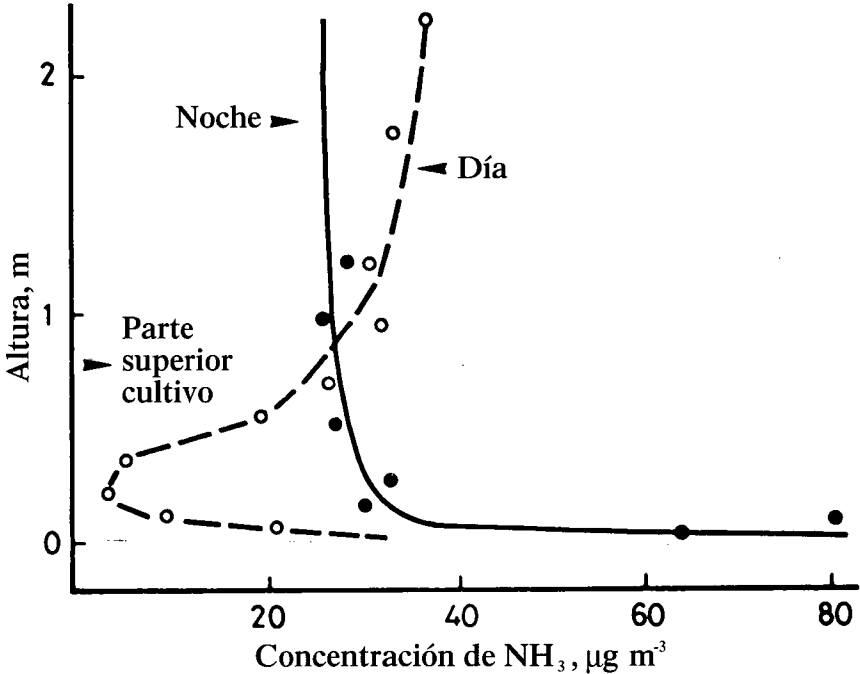
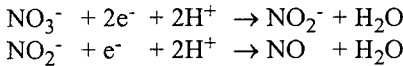
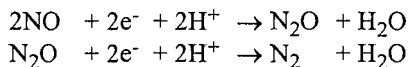


Fig. 6.4. Perfil vertical de la concentración de  $\text{NH}_3$  atmosférico dentro y por encima de la cubierta de una pradera de agropyro (*Agropyron repens*) durante el día y durante la noche (LEMON y VAN HOUTTE, 1980).

En condiciones anaeróbicas de suelo, el  $\text{NO}_3^-$  es reducido a formas volátiles de N como  $\text{N}_2$  y  $\text{N}_2\text{O}$ . Este proceso, mediado por la actividad microbiana, se llama desnitrificación (ver punto 7.1.5). La desnitrificación se define como la reducción microbiana del  $\text{NO}_3^-$  o del  $\text{NO}_2^-$  a N gaseoso y a óxidos de N. El proceso se da en condiciones anaeróbicas y puede describirse por las siguientes ecuaciones:





La reducción de  $\text{NO}_3^-$  a  $\text{NO}_2^-$  también se conoce como reducción desasimilatoria del  $\text{NO}_3^-$ . Se conocen actualmente 23 géneros de bacterias capaces de desnitrificar el  $\text{NO}_3^-$  y el  $\text{NO}_2^-$ , siendo las más importantes las *Pseudomonas*, *Alcaligenes*, *Azospirillum* y *Rhizobium* (FIRESTONE, 1982). Las bacterias desnitrificantes usan el oxígeno del  $\text{NO}_3^-$  y del  $\text{NO}_2^-$  y de los óxidos de N como aceptor de electrones en la respiración en lugar del  $\text{O}_2$  molecular, como se muestra en las ecuaciones de arriba. El N liberado durante el proceso de reducción es principalmente  $\text{N}_2$  con menos del 5% de  $\text{N}_2\text{O}$  (ROLSTON *et al.*, 1976). La proporción de  $\text{N}_2\text{O}$  puede ser relativamente alta si se dispone de altas cantidades de  $\text{NO}_3^-$  y  $\text{NO}_2^-$ . Normalmente sólo se liberan pequeñas cantidades de NO. La desnitrificación es particularmente rápida en condiciones anaeróbicas, donde una fuente inmediata de carbohidratos, como paja, raíces, etc., está disponible para las bacterias desnitrificantes. El proceso se ve también favorecido por altas temperaturas y pHs neutros en el suelo.

Cantidades elevadas de N pueden perderse del suelo por desnitrificación. WOLDENDORP (1968) informó que del 10 al 40% del fertilizante nitrogenado aplicado a un pasto puede perderse por esta vía. La desnitrificación puede ser particularmente alta si se produce una precipitación tras la aplicación de un fertilizante nitrogenado (WEBSTER y DOWDELL, 1982). En los suelos inundados prevalecen las condiciones reductoras y, por lo tanto, éstos son muy susceptibles a las pérdidas por desnitrificación (SAVANT y DE DATTA, 1982). El  $\text{NH}_4$  de 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 desnitrificación en los suelos inundados es la difusión del  $\text{NH}_4$  en las zonas aeróbicas (REDDY y RAO, 1983). Por esta razón, estos suelos no deberían fertilizarse con nitratos sino solamente con N- $\text{NH}_4$ . A pHs bajos, menores de 4,5, la desnitrificación está casi totalmente inhibida. Las pérdidas por desnitrificación y lixiviado de N del suelo pueden reducirse mediante la aplicación de inhibidores de la desnitrificación (TOUCHTON *et al.*, 1978). Esta cuestión se considerará con más detalle en el punto 7.1.6.

### 6.1.5. Erosión

La erosión puede dar lugar a una pérdida adicional de nutrientes del suelo. Volúmenes elevados de suelo pueden ser trasladados de forma continua desde las zonas agrícolas hacia los ríos y los lagos. Como este material contiene una alta proporción de partículas finas de suelo, pueden perderse cantidades considerables de nutrientes vegetales. El grado de erosión depende de varios factores, como la intensidad de las precipitaciones, el relieve y, en particular, la cubierta del suelo. En las regiones donde la erosión es importante, la pérdida de algunos nutrientes puede ser elevada. BUCKMAN y BRADY (1969) citaron los nutrientes que se pierden por

erosión en una pendiente del 4% en el Experimento de Erosión de Missouri. Cuando se cultivó maíz de forma continuada, las pérdidas anuales alcanzaron a 678 kg ha<sup>-1</sup> de K, 246 kg ha<sup>-1</sup> de Ca y 98 kg ha<sup>-1</sup> 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 muy sujetos a erosión, las pérdidas de nutrientes son relativamente pequeñas llegando las cantidades tan solo a unos pocos kg ha<sup>-1</sup> (MILLER, 1972). En barbecho los efectos de la erosión son más pronunciados. En los suelos susceptibles a la erosión se recomienda el laboreo cero o laboreo mínimo.

#### 6.1.6. Suministro de nutrientes por las lluvias y la atmósfera

Es bien sabido que los nutrientes contenidos en el agua de lluvia pueden contribuir a la nutrición de los cultivos. LAG (1968) realizó una investigación detallada de los nutrientes contenidos en la precipitación, en doce puntos diferentes de Noruega. Los datos de los lugares con las precipitaciones más bajas y más altas se muestran en la Tabla 6.9. Vågåmo está situado en las montañas y se caracteriza por una precipitación relativamente baja, con muy poca cantidad de nutrientes. En Lista, en la costa sur de Noruega, el panorama es muy diferente, con precipitaciones elevadas. El ambiente marino tiene gran influencia sobre la lluvia que, en consecuencia, es rica en iones inorgánicos, en particular Na<sup>+</sup> y Cl<sup>-</sup>, y cantidades sustanciales de Mg<sup>2+</sup> y SO<sub>4</sub><sup>2-</sup>. Los contenidos de Na<sup>+</sup> Cl<sup>-</sup> y Mg<sup>2+</sup> decrecieron gradualmente desde los distritos costeros hacia el interior. Esta observación puede aplicarse de modo más 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 necesidades particularmente altas de Cl<sup>-</sup> (ver punto 19.1).

Los datos de estos dos lugares en Noruega demuestran la gran variabilidad del contenido de nutrientes de las lluvias, aunque estos puntos extremos no pueden tomarse como representativos. Como promedio, la cantidad de nutrientes vegetales suministrados por las lluvias se sutúa entre los valores que aparecen en la Tabla 6.9. RIEHM y QUELLMALZ (1959), encontraron que en las condiciones climáticas de Europa Central la cantidad de nutrientes suministrados por la atmósfera y en las precipitaciones oscilaba entre 1 y 30 kg ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup>. La Tabla 6.10 incluye valores promedio obtenidos en 14 puntos diferentes, tomando varios años. Con excepción del S y el Cl, las cantidades de nutrientes aportadas por el agua de lluvia están muy por debajo de las necesidades de los cultivos. Esto es particularmente cierto para el N y el K, ya que las precipitaciones sólo pueden aportar un porcentaje mínimo de las necesidades totales del cultivo. En años recientes, sin embargo, la concentración de NH<sub>4</sub><sup>+</sup> en el agua de lluvia aumentó considerablemente en zonas de uso de abonos orgánicos. Aquí los niveles de NH<sub>4</sub> procedente de la lluvia pueden llegar a más de 60 kg de N ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup> (ROELOFS *et al.*, 1987). En el caso del S, la fuente atmosférica puede a menudo incluso cubrir las necesidades de los cultivos más intensivos. Los niveles de S que caen anualmente como SO<sub>4</sub><sup>-</sup> en el agua de lluvia están

relacionados con la distribución de las zonas industriales y con la combustión de carbón y, en particular, de petróleo. En las regiones industriales son comunes cantidades de 100 kg de S ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup>, provenientes de las precipitaciones. Los valores más usuales en Europa Occidental son del orden de 15 kg ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup>. Estas cantidades son adecuadas para el desarrollo de los cultivos, aunque debe recordarse que los sulfatos son fácilmente lixiviados en los suelos. Según PFAFF (1963), puede darse un balance negativo en los suelos de regiones donde altos niveles de S son aportados por la atmósfera (ver punto 8.3.1). Una alta proporción de S puede estar presente en la atmósfera en forma gaseosa, como SO<sub>2</sub>, que puede ser aprovechado directamente por las plantas (DE CORMIS, 1968; FALLER *et al.*, 1970). Oxidos de S y N, (NO<sub>x</sub> y SO<sub>x</sub>), principalmente originados de la combustión de combustibles fósiles, pueden reaccionar con el agua atmosférica para dar ácidos (H<sub>2</sub>SO<sub>3</sub>, H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>, HNO<sub>2</sub> y HNO<sub>3</sub>). La lluvia ácida así producida puede tener un pH muy bajo, menor de 4; creyéndose que es particularmente dañina para el crecimiento y la vitalidad de las coníferas.

**Tabla 6.9.** Cantidad de nutrientes suministrados por la precipitación en dos lugares en Noruega (LAG, 1968).

Localidad	Precipitación mm/año	S	Cl	N-NO <sub>3</sub>	N-NH <sub>3</sub> kg ha <sup>-1</sup> año <sup>-1</sup>	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 en Europa Central (RIEHM y QUELLMALZ, 1959).

	S	Cl	N-NO <sub>3</sub>	N-NH <sub>3</sub> kg ha <sup>-1</sup> año <sup>-1</sup>	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 y Orgánicos y Técnicas de Fertilización

### 6.2.1. Fertilizantes minerales

En muchos suelos la velocidad de extracción de los nutrientes por la absorción de los cultivos, lixiviación o desnitrificación, es superior a la de liberación de nutrientes por la mineralización y la meteorización. Resulta así un balance negativo de nutrientes, a no ser que estos se apliquen como fertilizantes minerales u orgánicos para compensar esa diferencia. Generalmente, cuanto más intensivo es un sistema de cultivo, más altos son los rendimientos y mayor será la cantidad de nutrientes a aplicar al suelo para mantener su fertilidad. Para la

mayoría de los suelos el uso de fertilizantes inorgánicos es así casi esencial, resultando un gran mercado con una amplia variedad de fertilizantes de diferentes grados y relaciones de nutrientes. Está fuera del alcance de este libro analizarlos en detalle, pero se desarrollará una breve descripción de los fertilizantes más importantes. En los siguientes capítulos se considerarán los fertilizantes más comunes, tratando cada nutriente de 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 en forma de nitrato, amonio o urea. Algunos fertilizantes más especializados contienen N en formas más insolubles, tales como la urea-formaldehído o la isobutilidin-urea. Estas formas son fuentes de liberación lenta de N. Los fertilizantes fosfatados generalmente contienen P en forma de fosfato. En un número pequeño de fertilizantes fosfatados el P está presente en 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 este medio. El potasio se aplica a los suelos principalmente en forma de cloruro o sulfato. El nitrato de K y el polifosfato de K tienen un papel secundario. Los fertilizantes azufrados pueden obtenerse en forma de sulfato amónico, 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 se aplican como sulfatos o en forma de carbonatos u óxidos. Estos dos últimos compuestos tienen una reacción alcalina y, por lo tanto, se usan principalmente para aumentar el pH del suelo (ver punto 11.3.3).

Aunque la mayor parte de los fertilizantes inorgánicos, como el sulfato amónico, el nitrato cálcico y el cloruro potásico, son sales de reacción neutra, pueden afectar al 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  $\text{OH}^-$  ( $\text{HCO}_3^-$ ) por cada  $\text{NO}_3^-$  reducido (ver punto 3.3.2). Una parte de este  $\text{OH}^-$  ( $\text{HCO}_3^-$ ) se libera en el medio radicular o rizosfera, aumentando el pH (KIRKBY y MENGEL, 1967). Por esta razón se considera a los fertilizantes de  $\text{NO}_3^-$  como fisiológicamente alcalinos. El caso del  $\text{NH}_4^+$  es inverso al del  $\text{NO}_3^-$ . La absorción de N- $\text{NH}_4$  resulta en la liberación de un  $\text{H}^+$ . Los fertilizantes amoniacaes, como el sulfato amónico, tienen, por lo tanto, una reacción fisiológica ácida. Los fertilizantes potásicos, como el cloruro potásico y el sulfato potásico, tienden a ser neutros en sus reacciones.

Los fertilizantes que contienen sólo uno de los tres nutrientes principales (N, P o K), se denominan fertilizantes simples. Ejemplos típicos de este grupo son el superfosfato para el P, el cloruro potásico para el K y el nitrato amónico para el N, y una mezcla de nitrato amónico con carbonato cálcico, denominada nitrato amónico cálcico. Los fertilizantes compuestos (de mezcla y complejos) contienen dos o más de los nutrientes principales N, P y K. Los fertilizantes N-P-K difieren en sus relaciones N-P-K muy comúnmente. Un complejo 15-15-15 significa que la relación N- $\text{P}_2\text{O}_5$ - $\text{K}_2\text{O}$  es 1-1-1, y que la concentración de los compuestos sobre el

peso total es 15% de N, 15% de  $P_2O_5$  y 15% de  $K_2O$ . Como muestra el ejemplo, el contenido de nutrientes de un fertilizante simple o compuesto se expresa corrientemente en términos de porcentaje de  $P_2O_5$  y  $K_2O$ , y no del elemento simple, excepto en el caso del N, que es considerado como tal.

### 6.2.2. Abonos orgánicos y residuos de cosecha

Los abonos orgánicos provienen generalmente de los residuos y desperdicios de la vida vegetal y animal. Son ricos en agua y en compuestos carbonados, pero suelen ser comparativamente pobres en nutrientes inorgánicos. El estiércol es uno de los abonos orgánicos más importantes. Es una mezcla de paja parcialmente descompuesta conteniendo heces y orina. En los últimos años recientes ha habido una disminución en su uso dado que los métodos modernos de manejo de ganado tienden a usar poca o ninguna paja en las camas de los establos, produciéndose así un aumento en la producción de estiércol licuado o barro.

El contenido de nutrientes de los abonos orgánicos es muy variable, dependiendo en gran medida de su fuente y de su contenido de humedad. Algunos valores medios para un grupo de abonos orgánicos se listan en la tabla 6.11. Las cantidades relativas de los nutrientes principales difieren notablemente. El estiércol es comparativamente pobre en fosfatos ya que contiene una alta proporción de paja. Los lodos de población son pobres en K, ya que este se pierde durante su preparación.

**Tabla 6.11.** Contenido de nutrientes en abonos orgánicos.

	Humedad %	N % de materia fresca	P	K	Ca	Mg
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 de población	55	0.83	0.22	0.04	0.07	-

El contenido de nutrientes de los estiércoles es a menudo difícil de determinar dado que éstos 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 granja en base al número de animales. En este cálculo, una vaca o siete cerdos adultos o cien gallinas se consideran 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 para cada animal. Los alimentos fibrosos y los forrajes verdes son ricos en K y

producen contenidos relativamente altos de K en las deyecciones. Por otra parte, los cereales son ricos en P y dado que son la principal fuente de alimento de cerdos y gallinas, el estiércol de estos animales tiene una alta concentración de P. En zonas de ganadería intensiva se producen cantidades enormes de abonos que pueden conducir a una sobrefertilización 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 <sup>-1</sup>			
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 muy importante y puede medirse únicamente mediante ensayos de campo. La mayor parte del N de los abonos se presenta en forma de compuestos orgánicos. En el estiércol, cerca de la mitad del N total consiste en NH<sub>4</sub>, presentándose el resto en formas orgánicas. El NH<sub>4</sub> está disponible de forma inmediata para el cultivo, mientras que cerca del 25% del N orgánico puede mineralizarse. Las fracción orgánica restante de N parece ser extremadamente estable, como demostraron AMBERGER *et al.* (1982). La Tabla 6.13 muestra que el pH de los barros es mayor de 7, lo que indica que el NH<sub>4</sub> presente es susceptible de perderse por volatilización. Pérdidas elevadas de NH<sub>3</sub> pueden darse si los barros se aplican en días soleados y no son incorporados al suelo.

**Tabla 6.13.** Contenidos de N, pH y materia seca del estiércol. El contenido de N está basado en el 10% del peso seco (AMBERGER *et al.*, 1982).

Fuente	pH	ms	N Total	NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	N mineralizable
			g kg <sup>-1</sup>			% 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 nitrogenados de los estiércoles son mucho más resistentes a la descomposición; y sólo cerca de un tercio del N se libera fácilmente (COOKE, 1972). El N remanente puede permanecer en el suelo durante un periodo relativamente largo. SLUIJSMANS y KOLENBRANDER (1977), resaltan que el efecto directo del N de la materia orgánica depende mucho del contenido en N mineral y urea. Esto llega a cerca del 10% del N total del estiércol. El resto del N del estiércol es de naturaleza orgánica y se mineraliza



gradualmente en el suelo. El P en el estiércol está presente principalmente en forma orgánica y cerca de la mitad del P total 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. Según COOKE (1972), en general 25 t de estiércol ha<sup>-1</sup> 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 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. Éstas son relativamente abundantes en el estiércol y relativamente bajas en los abonos verdes jóvenes, estando la paja entre ambos extremos. La Figura 6.5 muestra la descomposición de tres materiales orgánicos durante un período de ocho años (SLUIJMANS y KOLENBRANDER, 1977). Es obvio que el 80% de material verde fresco, por ejemplo hojas de remolacha azucarera, se descompuso durante el primer año después de la aplicación.

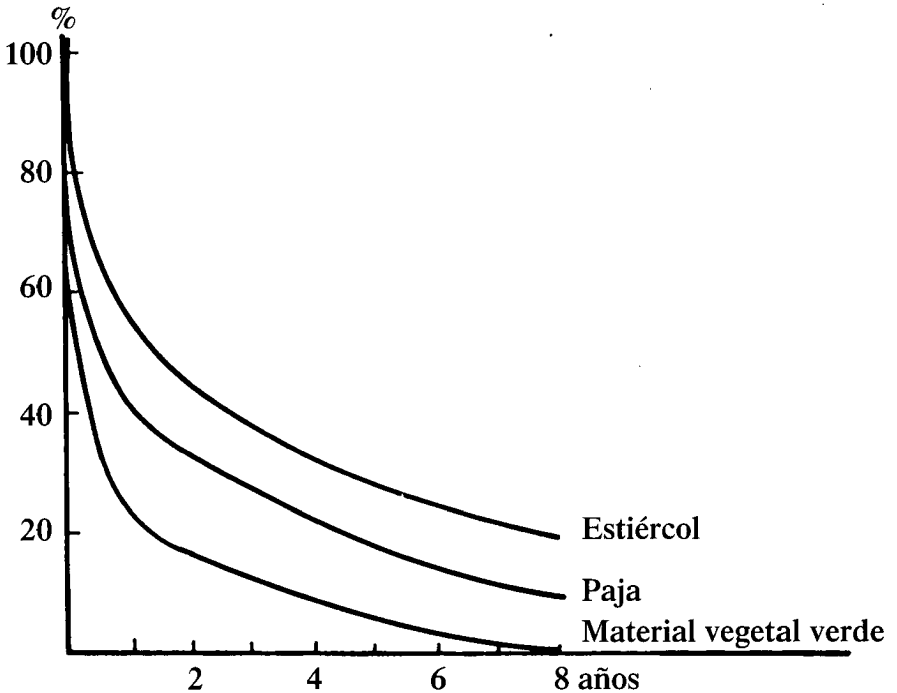


Fig. 6.5. Velocidad de descomposición del estiércol, paja y material vegetal verde. (SLUIJMANS y KOLENBRANDER, 1977).

Por otra parte, sólo 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 que mejoran la estructura del suelo. Además de la estructura del suelo, la capacidad para suministrar N mejora con las sucesivas aplicaciones, de forma que un tratamiento con estiércol puede ser superior a cantidades equivalentes de fertilizantes minerales (COOKE, 1977).

El valor de la aplicación de paja a los suelos es dudoso. Los nutrientes presentes en la paja, como K y P, normalmente están disponibles. Sin embargo las aplicaciones de paja pueden influir en el ciclo del N en el suelo llevando a menudo a una reducción del N disponible. Se suele mantener que esto ocurre porque durante la descomposición de la paja una parte del N inorgánico se fija en formas orgánicas por los microorganismos del suelo (TERMAN y BROWN, 1968; MYERS y PAUL, 1971). TOMAR y SOPER (1981), aplicaron paja junto con urea marcada y comprobaron que se daba una marcada inmovilización del nitrógeno del fertilizante. La capacidad de la cebada para utilizar el N decrecía cuanto más próximas estaban la paja y la urea. BIEDERBECK *et al.* (1980), comparando el efecto de aplicar o quemar la paja durante 20 años, en 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 la quema. Dicha quema resultaba en un aumento del P disponible y del  $\text{NH}_4^+$  intercambiable en el suelo. La quema de la paja daba rendimientos algo más altos que el enterrado de la paja, aunque las diferencias no fueron significativas. BACHTHALER y WAGNER (1973), llevando a cabo aplicaciones de paja en varios puntos de Bavaria, informaron 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 una disminución de los rendimientos. En este contexto, las observaciones de GRAFF y KÜHN (1977), son de interés, dado que indicaban que el efecto perjudicial de aplicar la paja sobre los rendimientos se aliviaba mucho si la paja era descompuesta por lombrices.

### 6.2.3. Fertilizantes líquidos

En años recientes la aplicación de fertilizantes fluidos se ha convertido en una práctica muy común. El término "fluidos" incluye los "líquidos", en los que el fertilizante está completamente disuelto, y las "suspensiones", donde el fertilizante está presente en forma de suspensión. Los fertilizantes líquidos son generalmente más fáciles de transportar que los sólidos y presentan menos problemas en su manipulación y aplicación. Una ventaja adicional es su homogeneidad y la distribución uniforme que puede lograrse cuando se aplican al suelo. Los dos fertilizantes líquidos nitrogenados más importantes son el amoníaco anhidro y las soluciones amoniacales.

El amoníaco anhidro es el fertilizante nitrogenado líquido más simple. Consiste únicamente en  $\text{NH}_3$  en estado líquido, bajo presión. Es un fertilizante de alta graduación, con 82% de N. Esta elevada concentración es una considerable ventaja en términos de costes de transporte. Por otra parte, el líquido bajo presión requiere precauciones especiales de manejo, así como equipos adecuados para su transporte y aplicación. Su uso está a menudo restringido. Se usa un equipo especial de inyección para aplicarlo al suelo a una profundidad de entre 15 y 20 cm, para evitar las pérdidas por volatilización.

Las soluciones amoniacaes son soluciones acuosas con cerca del 25% de  $\text{NH}_3$ . Se encuentra a muy baja presión lo que las hace fáciles de manipular y aplicar, sin necesidad de los costosos equipos necesarios para el  $\text{NH}_3$  anhidro. Debe recordarse, sin embargo, que las soluciones de  $\text{NH}_3$  son fertilizantes de baja graduación, de sólo 21 a 29% de N. También debe asegurarse su aplicación por debajo de la superficie del suelo, para evitar pérdidas 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 componen de urea y nitrato amónico con 30 a 40% de N. Tienen la ventaja de ser más concentradas que las soluciones amoniacaes y mucho más fáciles de manejar. Soluciones "sin presión" que proceden directamente de la urea y el nitrato amónico contienen menos del 30% de N. El uso de nitrato amónico y urea en solución se basa en el hecho de que esta mezcla tiene una solubilidad más alta que cualquiera de sus componentes por separado.

Las soluciones que contienen N y P han sido usadas en EE.UU. desde los inicios de la década de los 50. Estas soluciones se produjeron en principio neutralizando ácido ortofosfórico con sales amoniacaes para producir fosfatos mono y diamónico, siendo la graduación estándar de estos compuestos 8-24-0 (8% de N, 24% de  $\text{P}_2\text{O}_5$ , 0%  $\text{K}_2\text{O}$ ). Más recientemente, la sustitución de los polifosfatos por ortofosfatos ha hecho posible la fabricación y transporte de fertilizantes de mayor graduación. El componente básico de estas soluciones es el ácido superfosfórico, de alto contenido en  $\text{P}_2\text{O}_5$ , y formado por ácido ortofosfórico y una serie de ácidos polifosfóricos. La proporción de cada uno depende de la concentración de  $\text{P}_2\text{O}_5$ : a medida que ésta aumenta, la proporción de ácidos de cadenas más largas se incrementa reduciéndose el contenido de ortoácidos. Esto se ilustra en la Figura 6.6 (SLACK, 1967). El ácido superfosfórico se neutraliza por la adición de iones amonio (amonización) y de esta manera pueden obtenerse soluciones N-P con graduación 10-34-0 y 11-37-0, dependiendo del contenido de P del ácido superfosfórico utilizado. Estas graduaciones se basan en una temperatura de precipitación de 0°C. Esta es la temperatura a la que comienza la precipitación de los cristales por saturación de la fase líquida. Como generalmente se requieren fertilizantes nitrogenados de elevada graduación, las soluciones de N-P se suplementan con mezclas de urea disuelta y nitrato amónico, con 28 a 32% de N. Se obtienen así soluciones variadas de N-P. Los polifosfatos tienden a quelatar metales pesados y Mg. Esto es una ventaja adicional de las soluciones de N-P

basadas en ácido superfosfórico, ya que las impurezas de Mg, Fe y otros metales pesados no provocan la precipitación de los fosfatos. Desafortunadamente, la adición de KCl a las soluciones N-P genera precipitaciones. En las soluciones que contienen nitratos, el  $\text{KNO}_3$  se cristaliza. Según HIGNETT (1971), las soluciones N-P-K que contienen nitratos tienen una graduación máxima 7-7-7, (7% de N, 7% de  $\text{P}_2\text{O}_5$ , 7%  $\text{K}_2\text{O}$ ) mientras que las soluciones que contienen sólo urea como componente nitrogenado pueden llegar a un grado 9-9-9, a la temperatura de precipitación de  $0^\circ\text{C}$ . La preparación de soluciones adecuadas de N-P-K con KCl es, por tanto, difícil. Pueden obtenerse soluciones P-K de alta graduación mediante la neutralización del ácido superfosfórico con KOH. Sin embargo, el alto coste 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 en forma sólida.

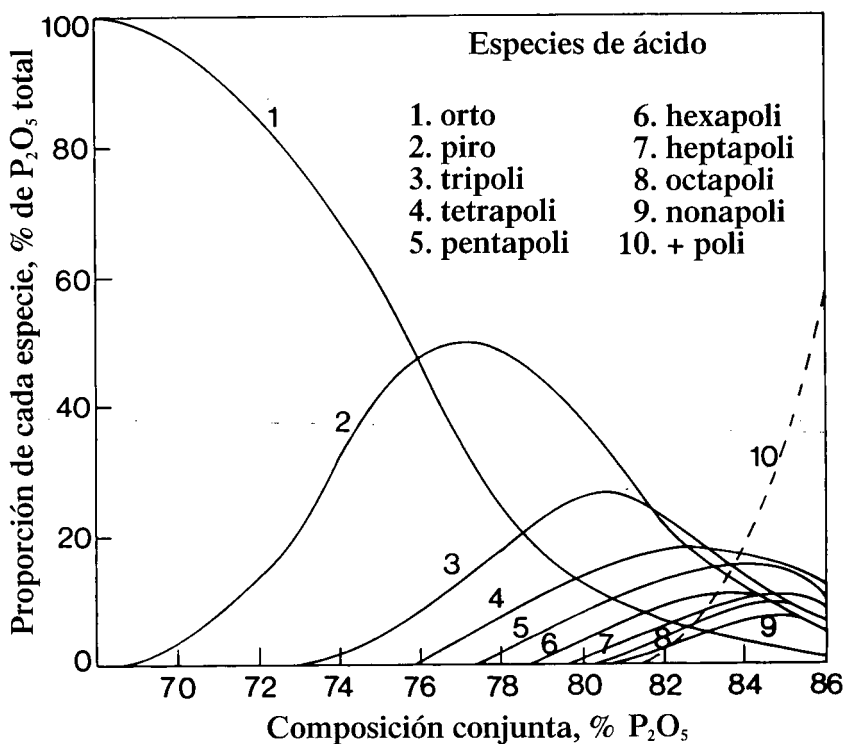


Fig. 6.6. Proporciones de equilibrio de especies de ácido fosfórico en un sistema  $\text{P}_2\text{O}_5$ - $\text{H}_2\text{O}$  a altas concentraciones de  $\text{P}_2\text{O}_5$  (SLACK, 1967).

Se han realizado investigaciones para desarrollar suspensiones en las que el KCl aparece como cristales finamente divididos y estabilizados mediante la adición de arcillas al 1-3% como agente de suspensión. Según SLACK (1967),

con esta técnica pueden obtenerse graduaciones altas, del orden de 15-15-15 y 10-30-10. Las suspensiones "barros" no son fáciles de manejar, y por esta razón su uso es limitado.

Los fertilizantes líquidos son más 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 de la misma forma que los sólidos similares. Generalmente no hay diferencias observables en el crecimiento y rendimiento de los cultivos.

#### 6.2.4. Técnicas de aplicación

Uno de los aspectos más importantes del uso de los fertilizantes es conocer su momento de aplicación. Esto depende en principio de los cultivos y de la movilidad de los nutrientes en el suelo. El potasio y los fosfatos, que apenas son lixiviados en los suelos de textura pesada o media, suelen aplicarse en otoño e incorporarse al suelo para el crecimiento de los cultivos en primavera. Por el contrario, los fertilizantes nitrogenados, susceptibles de lixiviar, se aplican principalmente en primavera y en cobertera durante el crecimiento vegetativo. En condiciones climáticas subhúmedas, algo del N requerido por el cultivo puede aplicarse en otoño para el cultivo de la siguiente primavera. El fertilizante nitrogenado se incorpora en profundidad en el suelo, de modo que esté disponible en la zona radicular más profunda al año siguiente.

En muchos casos no es oportuno aplicar todo el N en una sola dosis, sino más bien dividir la dosis total en dos o más aplicaciones. Este tipo de tratamiento nitrogenado es común en cultivos intensivos de alto rendimiento y cuando 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 conocida. Las dosis de aplicación de fertilizantes nitrogenados para el trigo son del orden de 100 a 160 kg de N ha<sup>-1</sup>, a veces dividida en tres o cuatro aplicaciones. La última aplicación, en el estado de floración, es particularmente importante para promover el llenado del grano y obtener además un mayor contenido de proteína en el grano (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 práctica 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 estado reduce el peligro del mal de pie *Ophiobolus graminis*. BROCKMAN (1974) observó el efecto beneficioso de dividir las aplicaciones de N sobre el rendimiento de un pasto.

La mayor parte de los fertilizantes sólidos se aplican a voleo, o en otras palabras uniformemente distribuidos sobre el suelo. En suelos pobres en nutrientes, 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 esparcido de los fertilizantes fosfatados permite el máximo contacto entre las partículas de suelo y el fertilizante, de tal modo que favorece la fijación del nutriente. Si el fertilizante se coloca en una banda, (aplicación localizada), se reduce el contacto entre el fosfato y la partícula fijadora del suelo. La fijación del suelo disminuye y si la banda se ubica cerca de la semilla, una zona de alta concentración de fertilizante queda accesible para las raíces en desarrollo. El efecto de localización del fosfato es particularmente notable en suelos donde el P es el nutriente limitante (REITH, 1972). TOMAR y SOPER (1981), informaron que el colocar urea en una banda a una 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 a voleo. En lugares con deficiencias de fósforo o potasio, la aplicación de fertilizantes debería realizarse en primavera, cuando las necesidades de los cultivos son altas. La aplicación en otoño favorece la fijación de los nutrientes ya que las raíces en ese momento no suponen un sumidero de nutrientes.

#### **6.2.5. Aplicación foliar**

Las hojas y otros órganos aéreos de las plantas son capaces de absorber nutrientes en forma gaseosa ( $\text{CO}_2$ ,  $\text{O}_2$ ,  $\text{SO}_2$ ) a través de los estomas. Pero la absorción de nutrientes en forma iónica de una solución está limitada por la cutícula que recubre la epidermis externa de las plantas. Ésta consiste en películas de cera que se alternan con laminillas de cutina. La cutina en si misma es un condensado de hidroxi ácidos grasos  $\text{C}_{18}$  de naturaleza hemihidrofílica (FRANKE, 1967). La cutícula es así sólo parcialmente permeable al agua y a los solutos disueltos. Los nutrientes que pueden absorberse pueden contribuir a satisfacer las necesidades de la planta. La absorción de nutrientes por los tejidos foliares es más efectiva cuanto más tiempo permanezca la solución nutritiva en forma de una fina película 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. Dicho efecto perjudicial puede evitarse usando soluciones de baja concentración, entre 2 y 5%, y pulverizando en días frescos y nublados o por la tarde. Para obtener una película superficial fina y proporcionar así una buena superficie de contacto, a las soluciones de pulverización foliar se les suelen añadir 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 siendo el paso principal del proceso el transporte a través de la membrana biológica o plasmalema (ver punto 3.1.4). Como el transporte a través del plasmalema es un proceso activo para la mayoría de los nutrientes, la velocidad de absorción está influida por el

estado fisiológico de la hoja. En los tejidos foliares, en contraste con la raíz, este proceso de absorción activa no suele ser la etapa limitante en la absorción de iones. La tasa de absorción queda controlada por la difusión de los nutrientes desde la película de agua de la superficie foliar, a través de la cutícula, y de la pared celular al plasmalema.

Las aplicaciones foliares de nutrientes pueden ser muy eficaces en ciertas condiciones, pero debería tenerse en cuenta que, en general, las hojas sólo son capaces de absorber cantidades relativamente pequeñas de nutrientes en relación con las necesidades de las plantas. Este es el caso particular de los macronutrientes, que las plantas requieren en cantidades muy elevadas. Las aplicaciones foliares de N, P y K no son, por lo tanto, comunes en la práctica. Para el N, la forma más 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), señalaron que el pulverizar urea sobre 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 los resultados no pueden generalizarse. En la práctica agrícola resulta difícil distinguir entre la absorción foliar y la de las raíces, ya que mucha de la urea pulverizada sobre las hojas puede caer al suelo e incorporarse a través de las raíces.

La aplicación foliar es particularmente útil en condiciones en las que la absorción de nutrientes desde el suelo está restringida. Este es a menudo el caso de los metales pesados, como Fe, Mn, Zn y Cu. Estos nutrientes se fijan frecuentemente a las partículas del suelo y por esta razón están difícilmente disponibles a las raíces. En dichos lugares la aplicación foliar en 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 pulverizaciones foliares aplicadas una o dos veces en el momento adecuado son útiles para satisfacer las necesidades del cultivo.

Las pulverizaciones foliares son particularmente útiles en frutales, ya que a menudo son de raíces profundas, de tal forma que los fertilizantes aplicados a la superficie del suelo pueden ser de escasa utilidad, y más disponibles para los cultivos de la superficie. Así COOKE (1972), observó que la pulverización con urea de las hojas fue muy efectiva para aplicar N en manzano en huertos con gramíneas, donde los árboles a menudo sufren de deficiencias de N. Desórdenes fisiológicos como el 'bitter pit' en manzano, resultantes de deficiencias de Ca, pueden aliviarse de alguna forma mediante la pulverización de los frutos con una solución de una sal de Ca, debiendo realizarse varias aplicaciones (SCHUMACHER y FRANKENHAUSER, 1968).

### 6.2.6. Relaciones entre 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 sólo si el suministro de los otros nutrientes es el adecuado. Por esta razón es importante la relación en la que se aplican los nutrientes en los fertilizantes. Esta relación depende de varios factores que incluyen el estado nutricional de suelo, las necesidades del cultivo y el manejo del mismo. Si un suelo es pobre en un nutriente en particular, por ejemplo en P, obviamente deberían aplicarse fertilizantes con abundante proporciones de P. Para deficiencias extremas de P o de 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 dichos 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 mucho con las necesidades de los mismos. Así, en alguna medida, la relación de absorción de los nutrientes en esas condiciones puede utilizarse para calcular las dosis de aplicación de los fertilizantes. La relación de las cantidades absorbidas de N, P y K por los cereales es del 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 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 el material vegetal verde de plantas como gramíneas, trébol o alfalfa, se aproxima a 1:0.15:1,1. Para trébol y alfalfa, el N proviene principalmente de la fijación simbiótica y, por esta razón, sólo el P y el K se aplican normalmente en cantidades elevadas. Las cantidades de fosfatos requeridas por los cultivos son más altas que las cantidades indicadas por la extracción y las relaciones de absorción 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 del 20% (STURM e ISERMANN, 1978).

Al calcular las relaciones de nutrientes adecuadas para la aplicación de fertilizantes minerales también deben tenerse en cuenta las prácticas agrícolas. La rotación de los cultivos es importante dado que los residuos de un cultivo pueden influir considerablemente sobre la cantidad de nutrientes requeridos por el siguiente. La paja de cereal, por ejemplo, contiene cerca de 17 kg de N ha<sup>-1</sup>, 3 kg de P ha<sup>-1</sup> y 30 kg de K ha<sup>-1</sup>, que si se entierran constituirán una fuente útil de K para el cultivo siguiente, pero se necesitará una fuente adicional de N mayor que la normal ya que la aplicación de N será utilizada por las bacterias del suelo para descomponer la paja o desnitrificar. Las hojas de remolacha azucarera sin cosechar son una buena fuente de nutrientes, aportando cerca de 100 kg de N ha<sup>-1</sup>, 10 kg de P ha<sup>-1</sup> y 100 kg de K ha<sup>-1</sup>. Estos nutrientes pueden ser utilizados por el cultivo posterior. Por otra parte la remolacha azucarera es un cultivo con altas necesidades de nutrientes, particularmente de K. Si éste no ha sido suministrado,



el cultivo siguiente puede necesitar más K que si le hubiese seguido un cultivo con menor absorción del nutriente.

En el pastoreo de praderas, una proporción considerable de nutrientes puede ser reciclada directamente por los animales. Los animales de pastoreo pueden devolver a los pastos entre 75 y 80% del fosfato y del potasio absorbidos por la pradera. La relación de nutrientes aplicados a un pasto debería por lo tanto tener una baja proporción de estos nutrientes (BERGMANN, 1969).

La relación de nutrientes en los fertilizantes también depende del grado de intensificación de la agricultura. Si los rendimientos son altos y el sistema de cultivo es intensivo, la proporción de nutrientes que provienen del suelo suele ser pequeña, lo que es particularmente importante para el K. En sistemas extensivos, el K proviene en gran medida del suelo. Según COOKE (1974), los fertilizantes potásicos son cada vez más necesarios allí donde se intensifica la agricultura. Esto se refleja muy bien en las relaciones de nutrientes de los fertilizantes utilizados en diferentes regiones del mundo que se muestran en la Tabla 6.14. El relativamente alto consumo de fosfatos en Oceanía resulta de la fertilización de los pastos de Nueva Zelanda y Australia.

**Tabla 6.14.** Relaciones de nutrientes en fertilizantes usados en 1972 en varias regiones del mundo (FAO, 1972).

	N	P <sub>2</sub> O <sub>5</sub>	K <sub>2</sub> O
Europa occidental	1	0.82	0.71
América del Norte	1	0.61	0.53
Oceanía	1	8.3	1.4
Latino América	1	0.70	0.47
Oriente Próximo	1	0.42	0.03
Lejano oriente	1	0.33	0.20
Africa	1	0.77	0.44

Reglas sencillas se han utilizado durante muchos años para aconsejar el uso de fertilizantes y sólo 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 propuesto un método muy útil mediante índices para recomendar aplicaciones de fertilizantes para un gran número de cultivos en zonas templadas y suelos diferentes. La base de estas recomendaciones surge de numerosas fuentes y de años de experiencia en asesoramiento. Se completan con datos analíticos de suelos. Para un suelo determinado, cada nutriente recibe un índice que representa el grado de disponibilidad del nutriente. Para P, K y Mg el índice va de 0 a 9, basándose en la estimación del nutriente disponible en el suelo mediante un extractante adecuado. Se utilizan métodos estándar: en el caso del P, se usa el bicarbonato sódico a pH 8,5; mientras que los índices de K y Mg se obtienen de extractos de nitrato amónico 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 extremadamente bajo y 9, el extremadamente alto. Los niveles críticos suelen estar entre 1 y 2, siendo del 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 en la secuencia histórica de cultivos. En algunos casos las necesidades de fertilizantes nitrogenados se ajustan con más exactitud según la precipitación media en verano, la profundidad y textura del suelo, y la precipitación invernal.

Un ejemplo de la aplicación del sistema de índices a las necesidades prácticas del cultivo se muestra en la Tabla 6.16., que representa las necesidades de nutrientes de tres cultivos en suelos arenosos. Además de los datos de las Tablas 6.15 y 6.16, el Boletín proporciona información adicional, aconsejando qué fertilizantes usar, cuándo aplicarlos y otros factores relacionados con el manejo de cada cultivo. Este sistema no es una respuesta completa a todos los problemas de cultivo. Por ejemplo el uso de los "cultivos precedentes" para obtener un índice de N no es enteramente satisfactorio. El análisis del suelo, sin embargo, puede mejorar esta situación (ver punto 2.4).

GREENWOOD *et al.* (1974) desarrollaron un útil método para pronosticar las necesidades de fertilizantes de los cultivos hortícolas producidos en suelos muy diferentes. Estos investigadores argumentan que habiendo más de veinte cultivos de hortalizas en diferentes suelos del Reino Unido, es imposible llevar a cabo pruebas para más que unas pocas combinaciones posibles de suelos y cultivos. Por lo tanto desarrollaron un sistema abreviado como método alternativo, donde primero se diseñó un modelo que se calibró con datos experimentales, y luego se usó para predecir curvas de respuesta en diferentes situaciones. Se llevaron a cabo experimentos para caracterizar las respuestas de 22 cultivos a los fertilizantes N, P y K, de modo que el sistema pudiese aplicarse en la práctica. 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). Dicha estrategia puede ser también útil para predecir las necesidades de otros cultivos.

## **6.3. Aspectos Generales de la Aplicación de los Fertilizantes**

### **6.3.1. Uso de fertilizantes y producción agrícola**

La aplicación de la ciencia a la agricultura ha tenido un enorme impacto en la producción agrícola. Esto puede verse 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 con la producción de una ha.

**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 N° 209. Recomendaciones de fertilización. HMSO, 1973).

Índice	P	K	Mg	Interpretación
	Bicarbonato sódico a pH 8.5	Extracto de nitrato amónico		
	----- ppm en suelo -----			
0	0- 9	0- 60	0- 25	Deficiencia esperada en cultivos de campo
1	10- 15	61- 120	26- 50	Possible deficiencia en 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.** Necesidades de nutrientes de remolacha azucarera, patata como cultivo principal y avena de primavera, cultivadas 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					
Remolacha	125	125	100	75	50	188	125	63	38	0	313	188	125	125	94	63	0					
Patata	225	188	150	100	75	313	250	219	188	125	313	250	250	188	75	38	0					
Cebada	100	75	38	0	0	75	38	38	0	0	75	38	38	0	63	0	0					

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 se han dado incrementos drásticos similares en la producción de cultivos. Este aumento de la productividad es un importante logro de la investigación científica, sin la cual el hambre podría haber sido común en regiones que hoy producen excedentes agrícolas.

**Tabla 6.17.** Consumo de fertilizantes minerales, rendimientos por ha, producción per capita y número 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 <sup>-1</sup>	Consumo de fertilizantes kg NPK ha <sup>-1</sup>
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

Indudablemente, el aumento espectacular de los rendimientos de los cultivos ha resultado de una combinación de factores que incluyen la mejora fitotécnica, la selección genética de variedades de alto rendimiento, mejoras en los métodos de cultivo, uso de pesticidas y herbicidas y, por último pero no por ser menos importante, la aplicación de fertilizantes. Todos los factores están interrelacionados. Para obtener 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, que señala que en el Reino Unido el máximo potencial de producción de cereales es del orden de 20 t de materia seca ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup>, 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<sup>-1</sup>, 60 kg de P ha<sup>-1</sup> y 300 kg de K ha<sup>-1</sup>. En comparación, sin embargo, la mayoría de los suelos del Reino Unido sólo pueden liberar por año cerca de 40 kg de N ha<sup>-1</sup>, 5 kg de P ha<sup>-1</sup> y entre 10 y 100 kg de K ha<sup>-1</sup> 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. Esto también ha sido claramente demostrado por VIETS (1971), en EE.UU., que investigó el efecto sobre el rendimiento de un número de cultivos al suspender durante un período de un año el uso de fertilizantes nitrogenados y fosfatados. La Figura 6.7 ilustra la severa reducción de los rendimientos que provocó esta situación.

El uso de fertilizantes juega un papel esencial en las necesidades universales de aumentar la producción de alimentos para 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 número de pruebas de campo llevadas a cabo en países en desarrollo. La aplicación de fertilizantes resultó en marcados incrementos de rendimientos, para la mayoría de los cultivos en más 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 encamado, especialmente si se fertilizan con nitrógeno. Las variedades modernas enanas son muy resistentes al encamado, pudiendo 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 C-306, sólo respondió a bajos niveles de aplicación de N, obteniéndose los máximos rendimientos con 80 kg ha<sup>-1</sup> de nutriente. Contrariamente, las variedades mejicanas de tallo rígido, Sonora 64 y Lerma rojo mostraron una mejor respuesta al N y cerca del doble de rendimiento en grano con una aplicación de N de 160 kg ha<sup>-1</sup>.

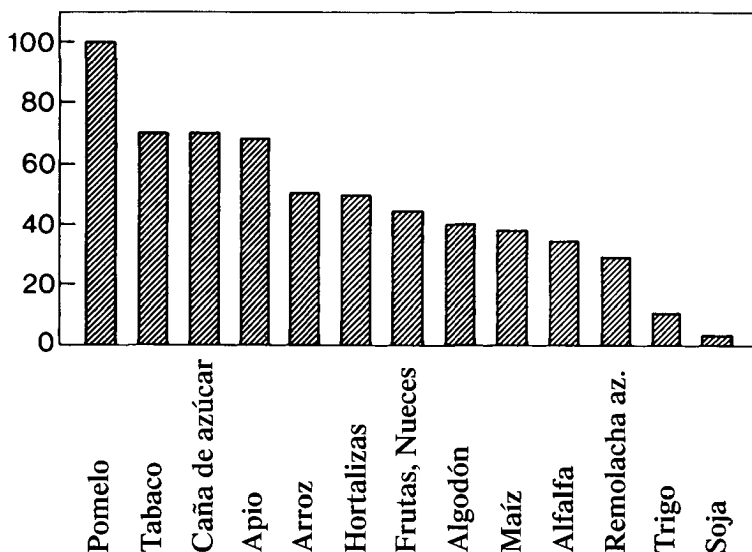


Fig. 6.7. Estimación porcentual de la reducción del rendimiento de un cultivo en diferentes lugares de EE.UU., con la eliminación de fertilizantes nitrogenados fosfatados durante un año (VIETS, 1971).

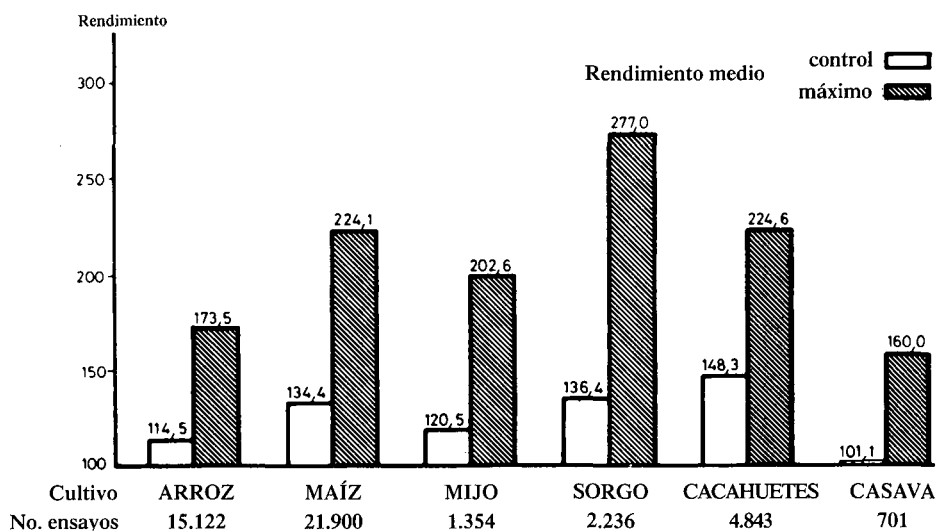


Fig. 6.8. Respuesta de los cultivos a la aplicación de fertilizantes, basado en resultados de FAO/FP (Promedios de rendimientos nacionales = 100, RICHARDS, 1979).

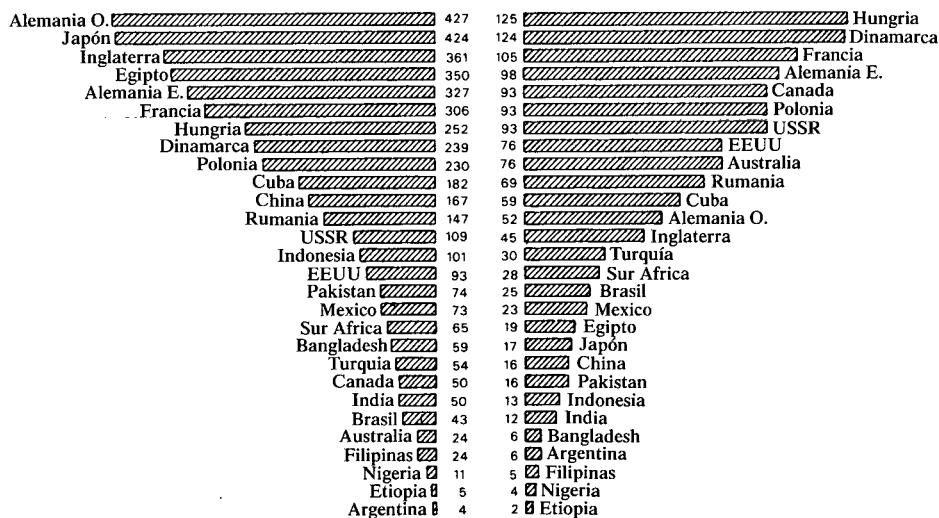


Fig. 6.9. Intensidad del uso de fertilizantes en países seleccionados (FAO, VON PETER, 1987).

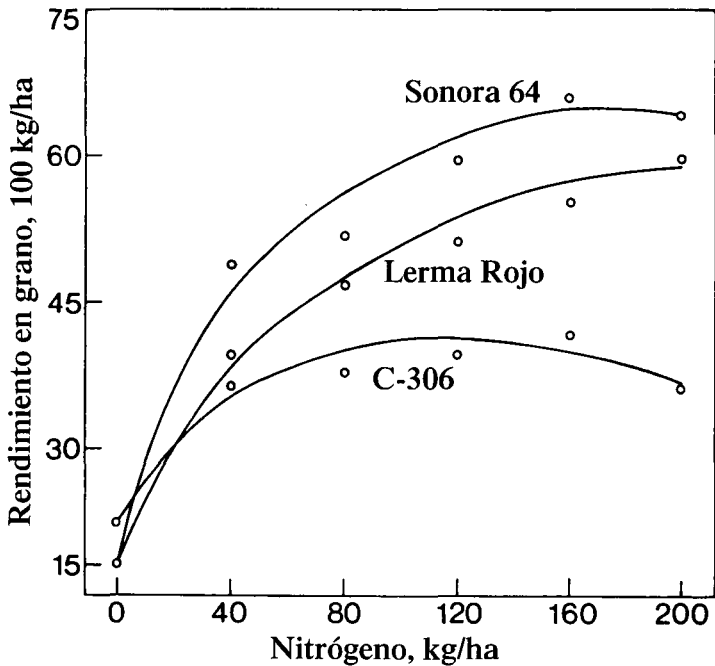


Fig. 6.10. Respuesta al N de una variedad moderna de trigo y otra antigua (CHANDLER, 1970).

### 6.3.2. Aplicación de fertilizantes y consumo de energía

En EE.UU., en una granja de tamaño medio, un hombre produce alimento suficiente para cerca de 50 personas. Este alto grado de eficiencia se ha alcanzado gracias al uso de una considerable cantidad de energía, principalmente en 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 éstos requiere energía. Según LEWIS y TACHELL (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 más modernas tecnologías de producción ya que las viejas tecnologías consumían casi el doble. LEWIS y TACHELL (1979) condujeron una extensiva investigación acerca del consumo de energía en la producción agrícola, para las condiciones agrícolas del Reino Unido, cuyos principales resultados se exponen en la Tabla 6.18. De estos datos queda claro que en la producción vegetal existe un balance energético positivo,

dato que la relación energética de producto/insumo es mayor que 1. En la 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. Estas observaciones concuerdan con los resultados de PIMENTEL *et al.* (1973), obtenidos para producción de maíz en EE.UU. Debe resaltarse que los datos de la Tabla 6.18 se calcularon exclusivamente en base a la fracción comestible de las plantas, como granos, azúcar o tubérculos, sin tenerse en cuenta otras partes de la planta que también contienen energía. La cantidad de energía presente en la paja de los cereales suele ser 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. Si se hubieran considerado las partes no comestibles, se hubiesen obtenido relaciones considerablemente más altas.

**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 <sup>+</sup> )
Patatas	1.3	2.0
Leche	0.40	0.41
Ternera <sup>++</sup> )	0.21	0.22
Cordero <sup>++</sup> )	0.20	0.18

<sup>+</sup>) Valor bajo debido a malas condiciones climáticas

<sup>++</sup>) Producto comestible total.

Para el cultivo de leguminosas se observa un consumo particularmente bajo de energía dado que requieren muy poco fertilizante nitrogenado. Según GASSER (1977), en un período de cultivo de tres años la alfalfa requiere sólo 9 GJ ha<sup>-1</sup>, mientras que rinde cerca de 320 GJ ha<sup>-1</sup>, siendo la relación producto/insumo cercana a 35. El pastoreo animal en praderas de leguminosas tiene también una baja demanda energética (LEACH, 1976).

Al estudiar las necesidades 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% de la energía total es utilizada 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 principalmente dirigido a la producción agrícola. GREENWOOD (1981), ha demostrado que a escala mundial,



sólo una mínima expresión del consumo de energía fósil se necesitaría para producir todo el fertilizante necesario para alimentar a toda la población mundial.

Debería destacarse que la producción de cultivos es uno de los pocos procesos productivos que ofrece un balance energético positivo. Es probable que para satisfacer las necesidades de energía en el futuro, la obtención de energía a partir de las plantas juegue un papel muy importante. HALL (1977), cita cinco especies vegetales: eucaliptos, arbustos de hibiscus, hierba elefante (una hierba forrajera tropical), caña de azúcar y cassava, que se consideran adecuadas para 'cosechar energía solar'. También se han considerado recientemente especies de *Euforbiaceas* como posibles "cultivos energéticos". Estas plantas contienen látex, un compuesto hidrocarbonado fácilmente procesable. Una ventaja adicional de estas especies es que tienen muy pocas necesidades de agua y pueden crecer en regiones bastante áridas.

### 6.3.3. Aplicación de fertilizantes y medio ambiente

A menudo se argumenta que los fertilizantes contaminan el medio 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 desequilibrio en la calidad de los productos vegetales.

#### 6.3.3.1. Agua potable y fertilizantes

El principal constituyente de los fertilizantes que tiene un efecto no deseado sobre la calidad del agua potable son los nitratos. La presencia de otros nutrientes, como el fosfato, el magnesio y el potasio, pueden mejorar la calidad del agua potable dado que son iones directamente esenciales para la nutrición humana y animal. Los nitratos no son tóxicos en sí mismos, pero los nitritos derivados de su reducción inducen metahemoglobinemia en los niños al inhibir el transporte de oxígeno en la sangre. Valores aceptables de  $\text{NO}_3^-$  en las aguas se sitúan 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 se utilizan de forma creciente en la agricultura, existe una considerable preocupación de que algunos nitratos puedan ser lixiviados y conducidos a los acuíferos más profundos que suministran agua potable. No es posible generalizar los efectos de los nitratos sobre el contenido de N en el agua subterránea y en el agua potable. Se sabe 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. La importancia de los procesos de lixiviación en estas pérdidas aun no está claro. En los cultivos extensivos, se absorbe entre el 20 y el 60% del N, para los pastos se estima entre un 40 y un 80%, variando estos dos valores según el suelo y la estación de cultivo. Según los estudios 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; siendo, en este caso, sólo el 5% lixiviado a las capas más profundas del suelo, perdiéndose el resto por desnitrificación y fijación por microorganismos (Tabla 6.19). Según COOKE (1986), en las condiciones de Gran Bretaña, las aguas de drenaje de tierras de cultivo intensivo, pueden a menudo contener hasta de 44 a 80 ppm de nitratos, dándose las cantidades más elevadas en el agua de drenaje invernal. Las pérdidas de  $\text{N-NO}_3^-$  de praderas que han recibido altos niveles de fertilizantes nitrogenados son normalmente menores de 25 ppm, pero pueden ser mucho mayores con pastoreo. Cuando prevalecen estas condiciones de altas tasas de lixiviación de  $\text{NO}_3^-$ , los niveles de aplicación de fertilizantes, el momento de aplicación y las técnicas de aplicación e incluso el manejo de la finca necesitan corregirse para evitar la contaminación. Medidas adecuadas para prevenir las pérdidas por lixiviación son de interés para el agricultor, en particular por el alto coste de los fertilizantes. El análisis 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 las necesidades del cultivo y reducir las pérdidas y la contaminación por nitratos.

**Tabla 6.19.** Destino de los fertilizantes nitrogenados en las condiciones del Corn-Belt (Cinturón de Maíz) en el Medio Oeste de EE.UU. (PARKER, 1972).

Absorbido por el cultivo	50%
Fijado en formas orgánicas por microorganismos	30%
Desnitrificado	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. La aplicación de fertilizantes orgánicos, como el estiércol, los abonos verdes y los barros, en el otoño o en el invierno, causan pérdidas sustanciales de N, que de hecho pueden afectar al contenido de nitratos del agua subterránea. Debe recordarse que la lixiviación de los nitratos también se da en suelos sin cultivar, dado que la producción de  $\text{NO}_3^-$  mediada por microorganismos del suelo es un proceso natural.

### 6.3.3.2. Eutrofización y fertilizantes

La eutrofización, es decir la promoción del desarrollo 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 los organismos anaeróbicos se ven favorecidos, a expensas de los aeróbicos. En estas condiciones el material orgánico no puede descomponerse completamente en agua y  $\text{CO}_2$ , sino que permanece en forma reducida y se acumula. Además de esta acumulación de restos orgánicos, se generan los productos metabólicos finales de los microorganismos anaeróbicos, como el metano, el

etileno, el  $\text{SH}_2$ , 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 diversos tipos de microorganismos. Las relaciones entre algas, bacterias fotosintéticas y bacterias anaeróbicas que viven en lagos, donde la circulación del agua queda 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 es aeróbica y enriquecida con oxígeno disuelto. El límite entre las capas de agua aeróbicas y las capas anaeróbicas más profundas, favorece el desarrollo de bacterias fotosintéticas, ya que a esta profundidad la intensidad luminosa es aún 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 del producto metabólico final de los microorganismos anaeróbicos, que están presentes normalmente debajo, en los sedimentos lodosos del lago. Las bacterias fotosintéticas usan estos productos finales, como  $\text{SH}_2$ , ácido butírico u otros ácidos grasos, como donantes de electrones para la fotosíntesis, descomponiendo así estos compuestos, que son tóxicos para las plantas verdes. Esta estrecha 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 al crecimiento y la actividad de las plantas verdes. Se reduce la producción de oxígeno fotosintético y la superficie del lago se vuelve anaeróbica amenazándose la vida de los organismos aeróbicos, incluyendo los peces.

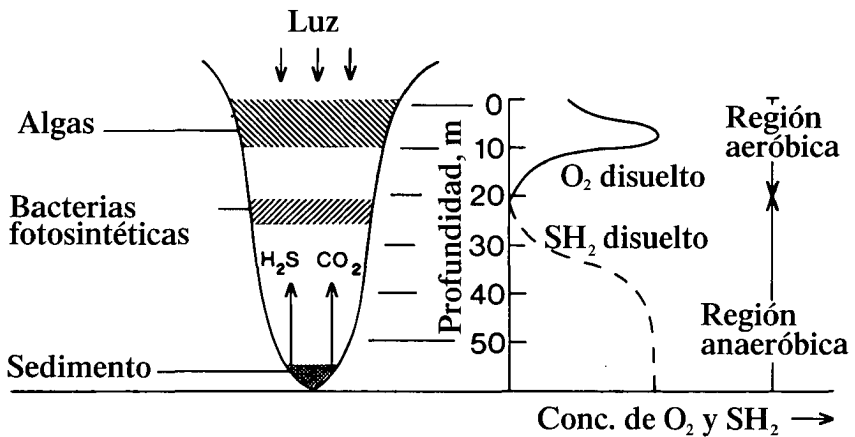


Fig. 6.11. Concentración de  $\text{O}_2$  y  $\text{SH}_2$  en un lago estrecho y profundo (Lago Meromítico), en relación al crecimiento de varios organismos (STANIER *et al.*, 1971).

Dicha alteración en el balance biológico puede ser inducida 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 ven provistos con grandes cantidades de alimento, produciéndose en consecuencia una gran cantidad de sustancias tóxicas que, y si éstas están en exceso respecto a la capacidad de asimilación de la población de bacterias fotosintéticas, el efecto filtrante de estos organismos se pierde, pudiendo alcanzar las sustancias tóxicas las capas superiores del lago.

El fosfato es frecuentemente el factor limitante del crecimiento de las algas en los lagos y corrientes de agua, y cantidades crecientes de fosfatos en el agua a menudo coinciden con un alto grado de eutrofización. El umbral 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 que el aumento del uso de los fertilizantes fosfatados es la causa del aumento de eutrofización. Como ya se discutió en el punto 6.1.3, el fosfato queda muy tenazmente retenido por las partículas del suelo y se lixivia hacia los lagos y ríos a velocidades muy bajas. La lixiviación no se ve afectada por la fertilización fosfatada, pero depende de la solubilidad de los fosfatos que se encuentran naturalmente en el subsuelo. La mayor contribución de los 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 contaminación por P no es de origen agrícola. Según KOLENBRANDER (1972), el fosfato contaminante de lagos y corrientes de agua proviene principalmente de los detergentes y los residuos urbanos. Los fosfatos del suelo contribuyen con cerca del 4-5% del total de fosfatos lixiviados en el agua superficial. RYDEN *et al.* (1973), han aportado un muy detallado y útil estudio acerca del fósforo en las aguas de drenaje y escorrentía.

El  $\text{NO}_3^-$  es esencial para el crecimiento de las algas. Sin embargo al estar el nivel crítico para el crecimiento (0.3 ppm de N) por debajo del contenido normal de las aguas de lluvia, que es de 0.7 ppm de N, el efecto de la lixiviación de  $\text{NO}_3^-$  no tiene mayor importancia. Otros nutrientes vegetales no limitan de modo alguno el crecimiento de las plantas acuáticas.

#### 6.3.3.3. Fertilizantes - inorgánicos y orgánicos

La calidad de los productos vegetales puede verse considerablemente afectada por la nutrición de las plantas (ver Capítulo 5). La pregunta que surge a menudo es si hay diferencias en cuanto a calidad si la nutrición se realiza con fertilizantes orgánicos o inorgánicos. A menudo, algunos que deberían saber más del tema, creen que por alguna razón los fertilizantes inorgánicos inducen toda clase de enfermedades en hombres y animales, y no deberían aplicarse a los suelos. Varios puntos necesitan aclararse. Primero debe recordarse que incluso

en los fertilizantes orgánicos como el estiércol, los barros y los abonos verdes, la mayoría de los nutrientes vegetales incluyendo el potasio, magnesio y fosfato, están presentes en forma inorgánica. Otros nutrientes, en particular nitrógeno y azufre, son convertidos en formas inorgánicas por los microorganismos del suelo antes de su absorción por las raíces. Así, aunque se puedan suministrar fertilizantes orgánicos a las plantas, éstas, de todas formas, absorben los nutrientes derivados de estos fertilizantes orgánicos de forma inorgánica. Esta es la principal razón básica por la que normalmente no hay diferencias sustanciales entre un cultivo suministrado con fertilizantes orgánicos o inorgánicos. Los fertilizantes orgánicos e inorgánicos, sin embargo, difieren en cuanto a la disponibilidad de los nutrientes que contienen. Los fertilizantes inorgánicos tienen los nutrientes directamente disponibles para las raíces de las plantas, mientras que los nutrientes de los orgánicos, especialmente el N orgánico, presentan, a menudo, una baja disponibilidad. Sólo 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 gran desventaja de los fertilizantes orgánicos, ya sean 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 vía reducción a  $N-NH_4$  y su consecuente oxidación a  $N-NO_3^-$  es realizada por un grupo de microorganismos del suelo (ver punto 7.1.4) cuyas actividades metabólicas son muy 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 en una primavera seca, raramente se da descomposición. Muy poco del N estará disponible para el cultivo cuando más se necesita, y si sigue un verano u otoño húmedo a este período seco, la liberación del N orgánico tendrá lugar muy rápidamente ofreciendo N cuando éste ya no es requerido por los cultivos. Este en parte puede lixiviarse y contribuir así a la contaminación de los acuíferos. Esto 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 los fertilizantes orgánicos en los períodos más tardíos de la estación de crecimiento puede también afectar negativamente a la calidad del cultivo (ver punto 5.3.2). Esta liberación tardía de N explica también la acumulación de  $NO_3^-$  que a menudo se da en los cultivos hortícolas nutridos casi exclusivamente con fertilizantes nitrogenados orgánicos. En este sentido son interesantes los hallazgos de MAYNARD y BARKER (1972), que demostraron que a pesar del uso creciente de fertilizantes nitrogenados inorgánicos, el contenido de nitratos de

los vegetales comercializados en EE.UU. actualmente no difiere 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 los suelos por la aplicación de fertilizantes durante el mismo período. Aumentos en los rendimientos de los cultivos que siguen a dicha mejora de la fertilidad de los suelos ya se han discutido (ver punto 6.3.1).

No hay duda de que la aplicación de materiales orgánicos aumenta el contenido de materia orgánica en el suelo y, por lo tanto, tiene un efecto favorable sobre 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 sobreestimar la contribución de los fertilizantes orgánicos al contenido de sustancias húmicas en el suelo. SCHMALFUSS y KOLBE (1963) encontraron en un experimento de campo de 80 años de duración, donde uno de los tratamientos había sido aplicar regularmente estiércol, que menos del 1% del C total aplicado se recuperó en las sustancias húmicas en el suelo. El contenido de humus del suelo parece depender mucho más de los cultivos y de su rotación que de la aplicación de fertilizantes orgánicos. (BRUIN y GROOTENHUIS, 1968). Al discutir esta cuestión COOKE (1977) da una secuencia preferencial de cultivos y manejo de los mismos para aumentar o mantener el contenido de C de los suelos: Trébol/gramíneas + estiércol > Trébol/gramíneas pastoreo > alfalfa > cultivos extensivos.

Los fertilizantes inorgánicos también aumentan el contenido de humus del suelo, ya que inducen una producción más alta de residuos vegetales, e indirectamente también pueden llevar a una mayor producción de estiércol. FRÜCHTENICHT *et al.* (1978) observaron que la aplicación de fertilizantes minerales durante un período de 100 años resultó en un aumento de 3 o 4 veces la profundidad de la capa superior que aparece enriquecida con humus. 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 estiércol. COOKE (1974) al referirse a los experimentos de campo de Rothamsted señaló que "la productividad no se vió afectada por la aplicación continua de grandes cantidades de fertilizantes". Algunos resultados de estos experimentos se muestran en la tabla 6.20. El suelo de la parcela de Broadbalk de donde se obtuvieron estos resultados es franco-arcillo-limoso y se le aplicaron anualmente los tratamientos mostrados durante los últimos 130 años. Los rendimientos más altos se obtuvieron con aplicaciones de estiércol, con la aplicación de NPK, y con estiércol + N inorgánico. El estiércol puede así a veces reemplazar el uso de fertilizantes inorgánicos. En términos de agricultura práctica, sin embargo, la sustitución completa de fertilizantes inorgánicos por estiércol no es factible dado que no existe suficiente estiércol disponible para mantener un balance positivo de

nutrientes. Además, la ausencia de fertilizantes minerales puede resultar no sólo en la disminución de los rendimientos agrícolas sino también afectar a la fertilidad animal. Esto se ha demostrado en el Experimento Haughley con vacas lecheras en East Anglia en Inglaterra (ALThER, 1972; BALFOUR, 1975).

**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 <sup>-1</sup> 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 <sup>-1</sup>	3.9*	6.5	6.0	4.9
Estiércol	5.7	8.0	6.9	5.9
Estiércol + 96 kg N ha <sup>-1</sup>	4.3	6.9	4.9	5.6
	Patatas t ha <sup>-1</sup> 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 <sup>-1</sup>	49.2	38.8	46.6	41.8
Estiércol	47.1	40.2	36.2	43.8
Estiércol + 96 kg N ha <sup>-1</sup>	48.8	41.4	49.4	49.1

Dosis: Estiércol = 35 t/ha, PK = 73 kg P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>, 110 kg K<sub>2</sub>O, 16 kg Na y 11 kg Mg por ha.

\* Severo encamado en 1973; el rinde con sólo 96 kg N/ha fue mejor, 6.0 t/ha.

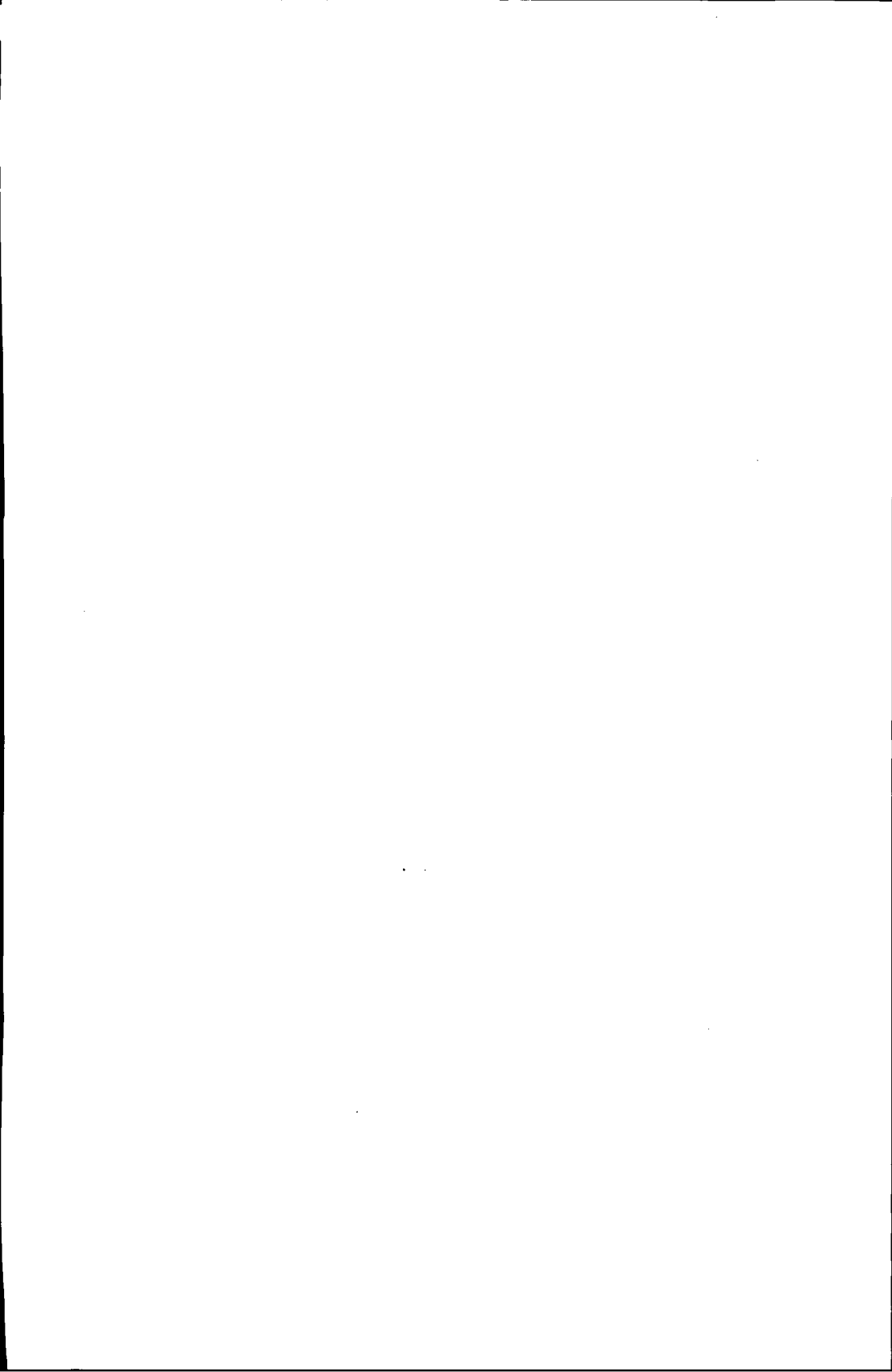
Donde se practica agricultura orgánica existe inevitablemente una necesidad de reposición de nutrientes al sistema para mantener los rendimientos. Este aporte de nutrientes debe eventualmente provenir de fuentes inorgánicas, como alimentos para animales o por el uso de "fertilizantes aceptables" como la cal o el fosfato roca. El único nutriente principal que teóricamente se puede mantener sin fertilizantes inorgánicos es el nitrógeno, ya que puede suministrarse totalmente mediante la fijación de las leguminosas. Para lograrlo, sin embargo, deberían utilizarse grandes extensiones de tierras agrícolas con el único propósito de fijar N molecular.

El rendimiento de los cultivos obtenidos a fines del último siglo que se muestran en la tabla 6.17 (punto 3.3.1) fue logrado en condiciones donde prácticamente no había disponibilidad alguna de fertilizantes inorgánicos. Los nutrientes usados por los vegetales fueron reciclados en gran medida, usándose estiércol y residuos. En comparación con los estándares modernos, los rendimientos obtenidos fueron miserablemente bajos. El erradicar completamente el uso de los fertilizantes minerales de la agricultura actual significaría lamentablemente volver a aquellos bajos rendimientos de los cultivos, con todos sus indeseables consecuencias.

## Lectura General

- ARNON, I. (1975): Mineral nutrition of maize. Intern. Potash Institute, Bern.
- BANIN, A. and KAFKAFI, U. (ed.) (1980): Agrochemicals in soils. Pergamon Press, Oxford, New York, Sydney, Toronto, Paris, Frankfurt.
- BAULE, H. and FRICKER, C. (1970): The fertilizer treatment of forest trees. BLV-Verlagsoges. Munich.
- FINCK, A. (1979): (G) Fertilizer and fertilizer application. Verlag Chemie, Weinheim, New York.
- GREENWOOD, D.J. (1981): Fertilizer use and food production: world scene. Fertilizer Research 2, 33-51.
- GREENWOOD, D.J., CLEAVER, T.J., TURNER, M.K., HUNT, J., NIENDORF, K.B. and LOQUENS, S.M.H. (1980): 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.
- HERNANDO FERNANDEZ, V. (1974): Fertilizers, crop quality and economy. Elsevier Scientific Publishing Company.
- HIGNETT, T.P. (1971): Liquid fertilizer production and distribution. UNO, Second Interregional Fertilizer Symposium, Kiev, Ukraine; New Delhi, India.
- INTERNATIONAL POTASH INSTITUTE (1969): Transition from extensive to intensive agriculture with fertilizers. 4<sup>th</sup> Colloquium Intern. Potash Inst., Bern.
- INTERNATIONAL POTASH INSTITUTE (1973): Potassium in tropical crops and soils. 10<sup>th</sup> Colloquium Intern. Potash Inst., Bern.
- INTERNATIONAL POTASH INSTITUTE (1978): Potassium Research-Review and Trends. Int. Potash Inst., Bern.
- LEWIS, D.A. and TATCHELL, J.A. (1979): Energy in UK agriculture. J. Sci. Food Agric. 30, 449-457.
- OERTLI, J.J. (1980): Controlled-release fertilizers. Fertilizer Research 1, 103-123.
- PETER, A. v. (1987): Fertilizer use in developing countries. Bünthof Colloquium, Hannover.
- SLACK, A.V. (1967): Chemistry and technology of fertilizers. John Wiley and Sons, New York, London, Sydney.
- SOCIETY OF THE SCIENCE OF SOIL AND MANURE, Japan (1977): Proc. of the international seminar on Soil environment and fertility management in intensive agriculture. c/o National Institute of Agricultural Sciences Tokyo.
- TERMAN, G.L. (1979): Volatilization losses of nitrogen as ammonia from surface-applied fertilizers, organic amendments and crop residues. Adv. Agron. 31, 189-223.
- VETTER, H. (1977): Wieviel düngen? OLG-Verlag, Frankfurt.
- WETSELAR, R. and FARQUHAR, G.D. (1980): Nitrogen losses from tops of plants. Adv. Agron. 33, 263-302.





## Capítulo 7:

# Nitrógeno

## 7.1. El Nitrógeno en el Suelo y su Disponibilidad

### 7.1.1. Aspectos generales

El nitrógeno es uno de los elementos más ampliamente distribuidos en la naturaleza. Está presente en la atmósfera, en la hidrósfera y en 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 algunas esferas terrestres (DELWICHE, 1983).

	Atomos gramos N $\times 10^{12}$
Atmósfera, N <sub>2</sub>	2.8 $\times 10^8$
Atmósfera, N <sub>2</sub> O	1.3 $\times 10^2$
Litosfera, N orgánico	5.7 $\times 10^7$
Litosfera, N inorgánico	1.4 $\times 10^7$
Hidrosfera, N orgánico	2.4 $\times 10^4$
Hidrosfera, N inorgánico	7.1 $\times 10^3$
Suelos, N orgánico	1.25 $\times 10^4$
Suelos, N inorgánico	1.15 $\times 10^4$
Plantas terrestres	5.7 $\times 10^2$
Animales terrestres	1.5 $\times 10^1$
Plantas marinas	1.4 $\times 10^1$
Animales marinos	1.4 $\times 10^1$

El suelo contiene sólo una fracción minúscula del N de la litosfera, y de este N del suelo sólo una proporción muy pequeña está disponible directamente para las plantas. Ésta se da principalmente en forma de iones NO<sub>3</sub><sup>-</sup> y NH<sub>4</sub><sup>+</sup>. 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 este ciclo del N. Algunos son físico-químicos y otros biológicos. Los principales destinos del N en la naturaleza se muestran en la Figura 7.1.

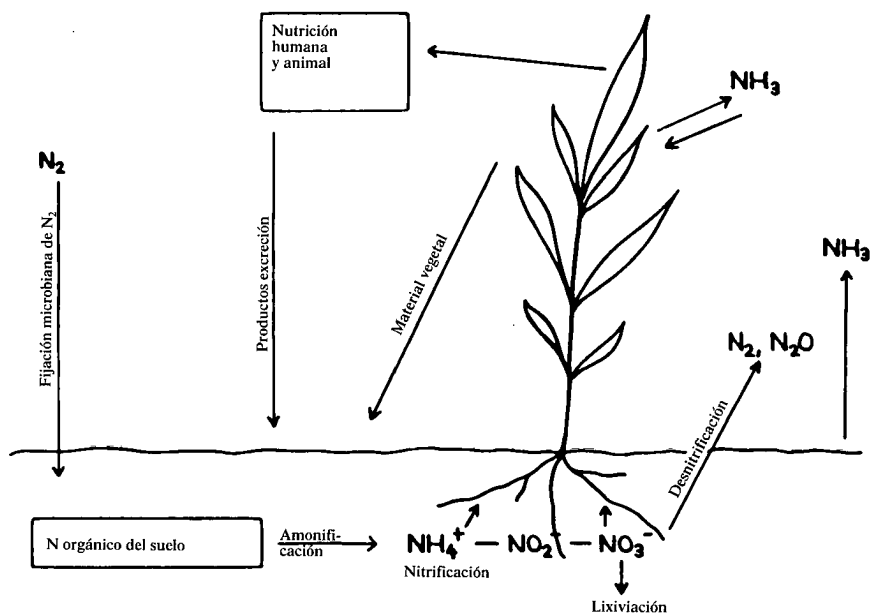
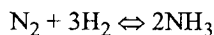


Fig. 7.1. Ciclo del N en la naturaleza.

### 7.1.2. Fijación biológica del nitrógeno

El proceso más importante por el cual el N, desde la forma molecular estéril e inorgánica de la atmósfera, se fija y se convierte en una forma orgánica se llama fijación del nitrógeno. Ésta se efectúa por diversos microorganismos del suelo. La bioquímica y la importancia de este proceso se discutió 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 en condiciones de temperatura y presión elevadas para producir amoníaco.



Esta es la base de la producción de fertilizantes amoniacales. Aunque cantidades crecientes de N atmosférico se fijan a través de éste y otros medios químicos, las cantidades fijadas son muy inferiores a las cantidades totales fijadas naturalmente por los microorganismos. Según CHATT (1976), la fijación biológica total de  $N_2$  a escala mundial es del orden de  $17.2 \times 10^7$  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  $N_2$  fijado puede variar considerablemente de un lugar a otro, dependiendo mucho de factores edáficos como el pH del suelo, P disponible, potasio, la presencia de metales pesados y el régimen de humedad del suelo. La Tabla 7.2 se muestran las tasas

de incorporación de N por fijación biológica en diferentes ecosistemas (HAUCK, 1971). La fijación es más bien lenta en las tierras de cultivo, pero en los pastos, bosques y, en menor grado, en los arrozales, la fijación biológica de nitrógeno supone una importante fuente de N para las plantas. La fijación biológica de N en ríos y lagos también parece ser bastante alta.

**Tabla 7.2.** Incorporación de N por fijación biológica de N<sub>2</sub> (HAUCK, 1971).

Ecosistema	Rangos de valores observados kg de N ha <sup>-1</sup> año <sup>-1</sup>
Tierras de cultivo	7 - 28
Pastos (no leguminosas)	7 - 114
Pastos (mixtos 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 las 47 familias de bacterias y seis de las ocho familias de *Cianoficeas* son capaces de fijar N<sub>2</sub> (WERNER, 1980). Algunas de estas especies que fijan N<sub>2</sub> viven libremente y otras son simbiotes. Dentro del primer grupo, las más importantes pertenecen a los géneros de *Azotobacter*, *Beijerinckia*, *Spirillum* y *Enterobacter*; importantes fijadores de N<sub>2</sub> de las *Cianoficeas* pertenecen a los géneros *Nostoc* y *Anabaena*. Las cantidades de N asimiladas por estas especies son generalmente bajas, del orden de 5 a 10 kg de N ha<sup>-1</sup>. Existen sin embargo excepciones, e investigaciones, en especial las de DÖBEREINER *et al.* (1972), han revelado que en condiciones tropicales pueden fijarse de 60 a 90 kg de N ha<sup>-1</sup> por ciclo de cultivo. En la mayor parte de los casos las bacterias fijadoras de N<sub>2</sub> viven en la rizosfera 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 los extremos de la raíz puede favorecer el desarrollo de bacterias fijadoras de N<sub>2</sub>. Esta estrecha relación entre la planta huésped, que proporciona materia orgánica a la bacteria, y ésta, que puede suministrar nitrógeno fijado (NH<sub>3</sub> ó N orgánico) a la planta huésped se llama rizocenosis. Las interrelaciones entre la planta huésped y las bacterias son muy específicas. DÖBEREINER (1983) informó en un útil trabajo de revisión que de 31 variedades o ecotipos de *Paspalum notatum* sólo una variedad (cv. batatais) se asoció con *Azotobacter paspali*. Esta asociación (rizocenosis) probó ser muy eficiente, fijando entre 60 y 90 kg de N ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup>. 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 se ven 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 razas de *Azospirillum* pueden usar  $\text{NO}_3^-$  para respirar y son por lo tanto, desnitrificadores.

La inoculación de cultivos con especies de *Azospirillum* puede mejorar la nutrición nitrogenada de las plantas huésped. Pueden obtenerse así ganancias de nitrógeno del orden de 20 a 80 kg/N/ha (DÖBEREINER, 1983). Sin embargo, por el momento, la inoculación con bacterias fijadoras de  $\text{N}_2$  no siempre ha sido exitosa. MILLET y FELDMAN (1984) por ejemplo señalaron que la inoculación de trigo con *A. brasilense* resultó en un incremento del rendimiento de sólo el 8%.

Parece posible que la rizocenosis entre las bacterias fijadoras de  $\text{N}_2$  y las plantas cultivadas puede dar tasas de fijación de nitrógeno 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 de una asociación eficiente pueden encontrarse bacterias que realizan una elevada fijación de N, tolerantes a  $\text{NO}_3^-$  y  $\text{NH}_4^+$  en los suelos, y sin propiedades desnitrificantes. Estos prerrequisitos son necesarios para el uso agrícola, ya que además del N obtenido por la fijación de  $\text{N}_2$ , puede ser necesaria la aplicación de fertilizantes nitrogenados para obtener rendimientos satisfactorios de los cultivos.

La eficiencia fijadora de  $\text{N}_2$  de estas bacterias depende mucho de las condiciones ambientales. La mayoría de las bacterias arriba mencionadas son muy sensibles a pHs bajos y a altas concentraciones de  $\text{O}_2$ . Tasas máximas de fijación de  $\text{N}_2$  se han obtenido a altas temperaturas de suelo ( $33^\circ\text{C}$ ). La capacidad potencial de fijación de  $\text{N}_2$  de las bacterias libres es, por lo tanto, más alta en condiciones tropicales y subtropicales.

Las Cianofíceas tienen un papel muy importante en los arrozales. La alga verde-azulada *Anabaena azollae* fijadoras de N, viven en asociación con el helecho acuático *Azolla pinnata*. WATANABE *et al.* (1977) informaron que al cultivar esta asociación de *Azolla-Anabaena* junto con arroz, pueden captarse cantidades considerables de N que, consecuentemente, son utilizadas para el cultivo de arroz. En algunos casos cuando no se aplicó fertilizante nitrogenado, se estimó que las algas verde-azules fijaban hasta 30 kg de  $\text{N ha}^{-1}$  en una sola cosecha. Los mismos investigadores fueron capaces de obtener 22 cosechas de *Azolla* con un total de 465 kg de  $\text{N ha}^{-1}$  fijado por año (WATANABE *et al.*, 1980).

Como el nivel de carbohidratos solubles puede limitar frecuentemente la fijación de  $\text{N}_2$  en el caso de las bacterias de vida libre, 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 más importantes de simbiosis, donde el N reducido es suministrado por una bacteria y el carbono orgánico por la planta huésped, son la simbiosis con *Rhizobium* y con *Actinomyces*. En ambos casos se forman nódulos en las raíces. Los nódulos radiculares desarrollados por *Actinomyces* se denominan actinorrizos (QUISPEL, 1983), siendo los más conocidos los del aliso, *Alnus glutinosa*. Los actinorrizos se encuentran en especies del orden de las Frankia y se dan en varias familias que no están taxonómicamente muy relacionadas entre sí (Betulaceae, Casuarinaceae,

Myriaceae, Rosaceae, Eleagneaceae, Rhamnaceae, Coriariaceae, Datisceae). El "Proceedings of the International Symposium de Frankia y Actinorhizal Plants" fue publicado en "Plant and Soil", Vol. 87 (1985). La capacidad fijadora de N de este tipo de simbiosis puede ser considerable. DALY (1966) informó que en condiciones favorables la especie *Actinomyces alni* que vive en simbiosis con el aliso (*Alnus rugosa*) fijaba cerca de 150 kg de N ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup>. Estas tasas tan elevadas 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 en simbiosis con las leguminosas son fijadoras de N muy importantes. Buenas plantaciones de trébol y alfalfa con fijación de N<sub>2</sub> muy activa pueden fijar entre 100 y 400 kg de N ha<sup>-1</sup> por año. Según STEWART (1967) hay cerca de 12.000 especies conocidas de leguminosas que son huéspedes de bacterias *Rhizobium*. Cerca de 200 de estas 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 N<sub>2</sub> (BJÄLFVE, 1963).

**Tabla 7.3.** Especies de *Rhizobium* y sus huéspedes vegetales más 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 por los *Rhizobium* comienza con el contacto entre el *Rhizobium* y el pelo radicular de la planta. El reconocimiento entre ambos se alcanza por las reacciones entre la lecitina y las proteínas que unen los azúcares presentes en la membrana plasmática de las células radiculares, con los azúcares presentes en las paredes celulares del *Rhizobium* (BAUER, 1981). Ese mecanismo de reconocimiento se cree que es más bien específico. Se forma así un filamento de infección por invaginación, a través del cual la bacteria migra hacia el interior del córtex radicular. En un principio, la bacteria queda encerrada por el material de la pared celular del filamento 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 crecen y sus orgánulos, como las mitocondrias, ribosomas y retículo

endoplasmático, se multiplican. La bacteria queda incluida en una vacuola, separada del citoplasma de la célula huésped por una membrana (QUISPEL, 1983). La bacteria en sí misma también queda envuelta por una especie de cubierta de membrana (ver figura 7.2). El espacio entre ambas membranas se llama espacio intersimbótico, y éste supuestamente contiene la leghemoglobina que funciona como transportador y regulador de  $O_2$  (ver punto 3.3.3.). La bacteria se convierte en un bacteroide que es mucho más grande que la bacteria, siendo su contenido en DNA varias veces mayor que el de la bacteria. La característica más 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, y como se infectan numerosas células corticales, el tejido completo se extiende para dar lugar al conocido aspecto de nódulo. No todas las células del córtex se infectan, dándose simultáneamente células enriquecidas con bacteroides y células que carecen de ellos. Se han publicado estudios muy útiles sobre la infección y nodulación (BAUER, 1981; QUISPEL, 1983). La foto 7.1 muestra la nodulación de raíces de *Phaseolus* y *Orithopus*.

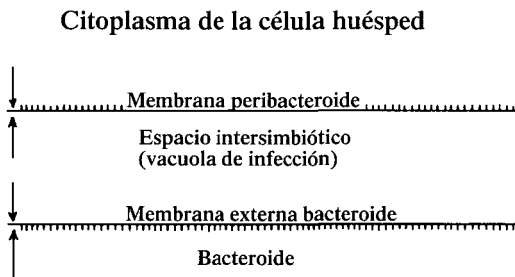


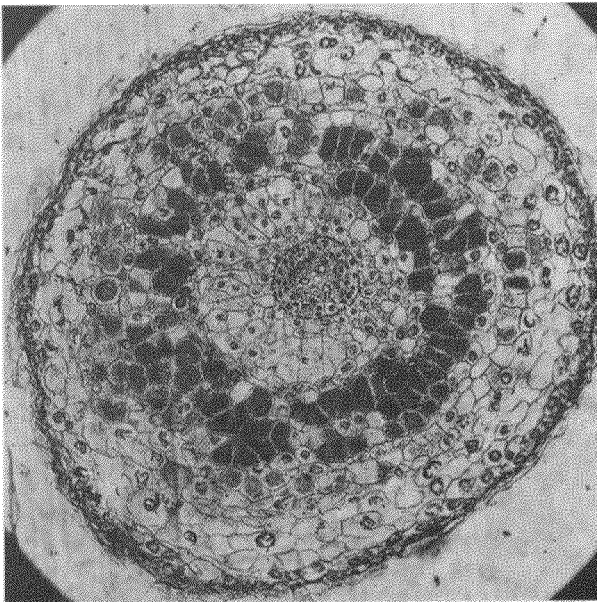
Fig. 7.2. Presentación esquemática del citoplasma de la célula huésped, vacuola de infección y bacteroide de *Rhizobium*.

La cantidad de  $N_2$  asimilado por bacterias *Rhizobium* depende mucho de las condiciones nutricionales. La mayoría de las especies de *Rhizobium* son sensibles a pHs de suelo bajos. La nodulación, tamaño y número de nódulos se ven favorecidos por  $Ca^{2+}$  (LOWTHER y LONERAGAN, 1968), mientras que altas concentraciones ( $>1$  mM) de nitrato, nitrito,  $NH_4^+$  y urea la restringen (RAGGIO y RAGGIO, 1962; SUBBA-RAO y VASANTHA, 1965). Otros resultados sugieren que estos compuestos nitrogenados inducen altas concentraciones de  $NH_4^+$  en las raíces que bloquean al gen responsable de la síntesis de nitrogenasa (TUBB, 1974), el sistema enzimático más importante para la fijación de  $N_2$ . La fijación de  $N_2$  por el *Rhizobium* es estimulada en las plantas bien provistas con fósforo y potasio (GUKOVA y TJULINA, 1968; WU *et al.*, 1969; MENGEL *et al.*, 1974). El Co y el Mo son también esenciales para todos los microorganismos fijadores de nitrógeno (BOND, 1970).



Phaseolus

Orithopus



Sección transversal de un nódulo de *Alnus glutinosa*

**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.

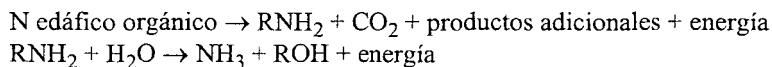


Los nódulos son ricos en aminoácidos solubles en comparación con otros órganos vegetales. El suministro de aminoácidos desde los nódulos se relaciona íntimamente con el ciclo vital de la planta huésped. A los primeros días de la infección de raíces de leguminosas jóvenes, la bacteria depende completamente 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, terminando esta transferencia bastante abruptamente al final del estado de floración. Los nódulos radiculares suministran a la planta con aminoácidos durante el estado de crecimiento vegetativo, dependiendo la intensidad en gran parte de la fotosíntesis y del 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<sub>2</sub> atmosférico se fija por descargas eléctricas en la atmósfera (rayos) que resultan en una oxidación del N<sub>2</sub>. Las cantidades obtenidas de esta forma, son más bien pequeñas, y ascienden sólo a unos pocos kg de N-NO<sub>3</sub><sup>-</sup> ha<sup>-1</sup> por año en condiciones climáticas templadas. En los trópicos esta cantidad es algo mayor, pero no más de 10 kg de N ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup>.

### 7.1.3. Amonificación

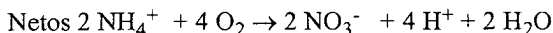
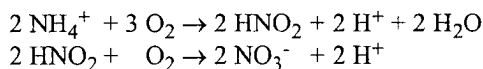
La fijación de N es sólo uno de los principales procesos biológicos que influyen en el ciclo del N y en la disponibilidad de este elemento en el suelo. Además, la proteólisis, amonificación, nitrificación y desnitrificación son procesos adicionales controlados por la actividad microbiana. La materia orgánica del suelo contiene N en forma amino (proteínas) y en forma de compuestos heterocíclicos de N (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<sub>3</sub> se llama amonificación. Este proceso se presenta sistemáticamente como sigue:



En ambos procesos se libera energía utilizada por los microorganismos heterotróficos que efectúan las reacciones y requieren C orgánico como fuente energética. Según BARBER (1971) la microflora del suelo es capaz de efectuar estas reacciones. La mineralización del N orgánico del suelo no suele estar limitada por la falta de microorganismos, pero puede retrasarse por factores que afectan a la actividad de éstos, como bajas temperaturas y deficiencias o excesos de agua. El NH<sub>4</sub> resultante de la amonificación puede fácilmente oxidarse a NO<sub>2</sub><sup>-</sup> y NO<sub>3</sub><sup>-</sup> si hay O<sub>2</sub> disponible y con la contribución 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  $\text{NO}_2^-$  que a su vez es posteriormente oxidado a  $\text{NO}_3^-$ . El proceso es mediado por bacterias autotróficas, en otras palabras, por bacterias que obtienen energía de la oxidación de sales inorgánicas y usan el  $\text{CO}_2$  como fuente de C. Están implicados dos grupos de bacterias muy especializadas, uno en la oxidación del  $\text{NH}_4^+$  a  $\text{NO}_2^-$ , y otro en la oxidación del  $\text{NO}_2^-$  al  $\text{NO}_3^-$ . Se conocen varios géneros y especies autotróficas de oxidantes del  $\text{NO}_2^-$  y del amonio. Los géneros oxidantes del amonio incluyen *Nitrosomonas*, *Nitrosolobus*, y *Nitrosospira*. Todos se han aislado en una gran variedad de suelos incluyendo suelos de ensayos de larga duración en Rothamsted, Inglaterra y suelos ácidos de té de Bangladesh y Sri Lanka (WALKER, 1976). Es interesante destacar que *Nitrosomonas* se ha encontrado sólo en suelos que recibieron estiércol de corral y otras excreciones animales, mientras que *Nitrosolobus* se ha encontrado indistintamente en cualquier suelo. Estas observaciones sugieren con fuerza que en muchos suelos *Nitrosolobus* juega un papel mucho más importante que *Nitrosomonas* (BHUIJA y WALKER, 1977). El nitrito producido por los autótrofos oxidantes del amonio es oxidado rápidamente a nitrato por especies de *Nitrobacter*. Tanto los oxidantes del amonio como los oxidantes del nitrito son obligadamente aeróbicos. En suelos inundados la oxidación del  $\text{NH}_4^+$  se ve restringida. Además, las bacterias nitrificantes prefieren un pH de suelo neutro o levemente ácido. La tabla 7.4 muestra que en condiciones de pH bajo se produce una disminución sustancial de la oxidación microbiana del  $\text{NH}_4^+$  (MUNK, 1958). Los dos pasos de la oxidación del  $\text{NH}_4^+$  a  $\text{NO}_3^-$  se dan como sigue:



**Tabla 7.4.** Velocidad de nitrificación del  $\text{NH}_4^+$  según el pH del suelo (20 mg de N- $\text{NH}_4^+$  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

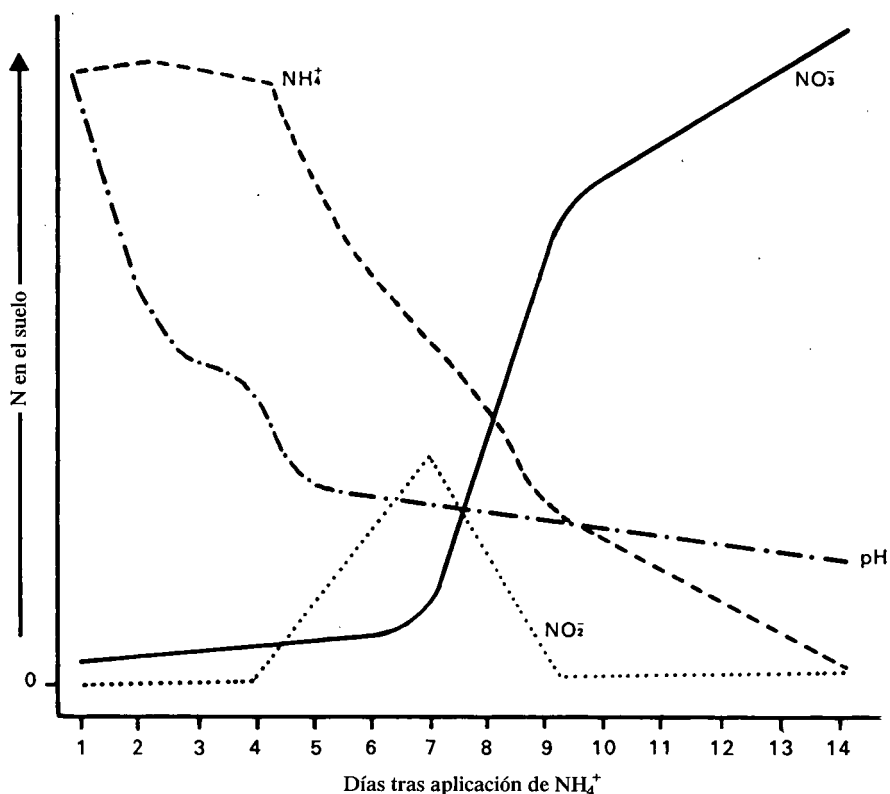


Fig. 7.3. Relación entre la oxidación microbiana del  $\text{NH}_4^+$ , formación de nitratos y pH del suelo (DUISBERG y BUEHRER, 1954).

La ecuación neta muestra que la nitrificación está acoplada a la liberación de  $\text{H}^+$ , resultando en una acidificación del medio edáfico. Las relaciones entre la oxidación del  $\text{NH}_4^+$ , cambio de pH y formación de  $\text{NO}_3^-$  quedan bien demostradas en un experimento de DUISBERG y BUEHRER (1954), presentándose los principales resultados en la figura 7.3. En el periodo de incubación de 14 días casi todo el  $\text{NH}_4^+$  se oxidó a  $\text{NO}_3^-$  con una concomitante caída del pH del suelo. Tras una semana de incubación se observó un pico del contenido de  $\text{NO}_2^-$  que luego desapareció debido a la actividad de los Nitrobacter. Generalmente el  $\text{NO}_2^-$  no se acumula en el suelo, ya que el  $\text{NO}_2^-$  formado es rápidamente oxidado por los Nitrobacter. Obviamente tanto los oxidantes de amonio y de nitratos funcionan en serie. El amonio es rápidamente convertido en  $\text{NO}_3^-$  siempre y cuando se encuentren en el suelo condiciones satisfactorias para las bacterias nitrificantes, como en el caso de la Figura 7.3. El suelo utilizado era fértil, calcáreo, francoarenoso con un pH de 7.8. El experimento se efectuó en laboratorio y con condiciones óptimas de humedad y temperatura. En el campo, la nitrificación a

menudo ocurre a una tasa más baja, como ya se mencionó. En suelos de pH bajo y en los suelos inundados, la nitrificación está restringida o incluso completamente inhibida. En estas condiciones el suelo puede acumular  $\text{N-NH}_4^+$ . La nitrificación también disminuye en los suelos muy secos. La temperatura tiene un efecto marcado en la amonificación y nitrificación. Según las investigaciones de BECK (1983), la nitrificación alcanza su óptimo a  $26^\circ\text{C}$  mientras que el óptimo para la amonificación es tan alto como  $50^\circ\text{C}$ . Esta diferencia resulta en una distribución característica del  $\text{NH}_4^+$  y el  $\text{NO}_3^-$  en los suelos según las temperaturas, que se muestra en la Figura 7.4. Así en suelos tropicales, aún a pHs neutros, el  $\text{NH}_4^+$  puede acumularse como resultado de una baja velocidad de nitrificación.

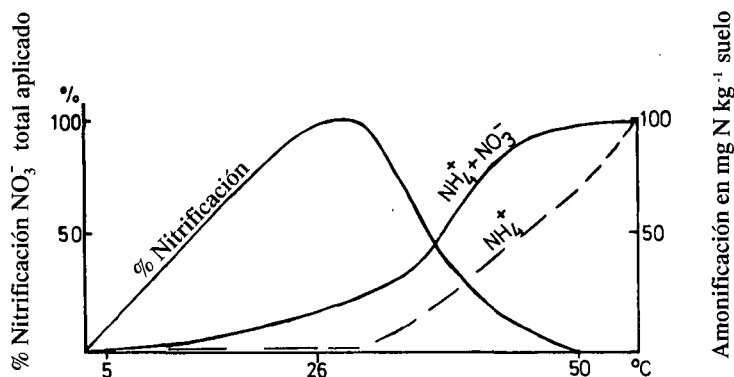
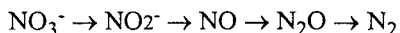


Fig. 7.4. Efecto de la temperatura de incubación en el % de nitrificación, contenido de  $\text{NH}_4^+$ , y de  $\text{NH}_4^+ + \text{NO}_3^-$  en un suelo cultivable (BECK, 1983).

Las bacterias nitrificantes oxidan tanto el  $\text{NH}_4^+$  liberado por la amonificación como el  $\text{NH}_4^+$  aplicado como fertilizante. El  $\text{NH}_4^+$  del fertilizante es también convertido en nitrato. La velocidad a la cual ocurre esta transformación depende de las condiciones ambientales prevaletentes de suelo (GASSER y IORDANOU, 1967). En la práctica a menudo se dan casos donde se aplica al suelo  $\text{N-NH}_4^+$  pero el cultivo lo absorbe principalmente como  $\text{N-NO}_3^-$ .

### 7.1.5. Desnitrificación

Muchas especies de bacterias encontradas en los suelos son capaces de reducir nitratos y nitritos a gases nitrogenados ( $\text{NO}$ ,  $\text{N}_2\text{O}$ ,  $\text{N}_2$ ) que luego son liberados a la atmósfera. Esta reducción disimilatoria es conocida como desnitrificación y queda representada por las siguientes secuencias de reducción:



Las bacterias desnitrificantes que efectúan estas reacciones son esencialmente aeróbicas obligadas excepto por su capacidad para usar  $\text{NO}_3^-$  en ausencia de

oxígeno (FOCHT, 1978). El nitrato actúa en lugar del O<sub>2</sub> como un aceptor terminal de los electrones producidos durante la respiración anaeróbica.

La cantidad de N que puede perderse del sistema suelo por desnitrificación pueden variar enormemente. Según ALLISON (1966) estas pérdidas de N gaseoso pueden oscilar desde el 5 al 50% del total del N aplicado. Incluso en suelos cultivables aireados pueden darse algunas pérdidas de N por desnitrificación ya que a menudo el O<sub>2</sub> no está uniformemente distribuido a lo largo de todo el suelo y algunas partes del perfil pueden ser anaeróbicas (WOLDENDORP, 1968). La desnitrificación es promovida por la elevada humedad, el pH neutro y las altas temperaturas, bajo nivel de difusión de O<sub>2</sub> así como presencia de materia orgánica soluble y nitrato.

**Tabla 7.5.** Pérdida de nitrógeno por la desnitrificación de varios tipos de suelo bajo pastos permanentes (según DILZ y WOLDENDORP, 1960).

Tipo de suelo	Pérdida de N en % del N aplicado
Arena	11 - 25
Arcilla	16 - 31
Turba	19 - 40

Así, en suelos arenosos bien aireados las tasas de desnitrificación son generalmente más bajas que en suelos arcillosos (ver tabla 7.5). DILZ y WOLDENDORP (1960) encontraron que las pérdidas por desnitrificación son relativamente altas cuando en el medio edáfico hay abundantes raíces vivas. Se supone que los exudados de la raíz estimulan a las bacterias denitrificantes y por lo tanto aumentan las pérdidas por desnitrificación. Esto se confirma en los estudios de TROLLDENIER (1973), que observó experimentando en soluciones de cultivo con arroz, que una creciente actividad microbiana en la rizósfera resultaba en una disminución del contenido de O<sub>2</sub> en el medio radicular y mejoraba así las condiciones para la desnitrificación. Como ya se mencionó, los arrozales son particularmente susceptibles a la desnitrificación, dado que son esencialmente anaeróbicos (PONNAMPERUMA, 1965).

Las pérdidas por desnitrificación pueden ser más de lo que generalmente se asume. En ensayos extensivos de campo con cebada midiéndose las transformaciones de N en los sistemas suelo-planta, KOWALENKO y CAMERON (1977) concluyeron que el fertilizante nitrogenado no recuperado podría haberse perdido por desnitrificación. Usando fertilizante nitrogenado marcado con N-15 se demostró que la recuperación total del N del fertilizante en el cultivo y en el suelo llegó al 69% en un año y en el otro al 54% de la aplicación original. Los restantes 31 y 46% respectivamente, representarían la desnitrificación. Las tasas de desnitrificación 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 desnitrificación. 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 desnitrificación antes que a la lixiviación, siempre y cuando no hayan sido aplicadas cantidades excesivas de N. Según WERNER (1980) la desnitrificación juega un papel principal en el ciclo del nitrógeno a escala global. Esto se muestra en la Tabla 7.6 que proporciona datos de la circulación del N entre la atmósfera y el suelo.

**Tabla 7.6.** Circulación global entre el N del suelo y el N atmosférico (WERNER, 1980) en  $10^6$  t/año.

	Ganancias		Pérdidas
Producción industrial	46	Desnitrificación	200-300
Fijación biológica	100-200	Volatilización de $\text{NH}_3$	165
Precipitación $\text{NO}_3^-/\text{NO}_2^-$	60		
Precipitación $\text{NH}_3^-$	140		

Generalmente el escape de N gaseoso del suelo hacia la atmósfera se considera como una pérdida del nutriente y, por lo tanto, es indeseable. Por otro lado, cantidades considerables de  $\text{NO}_3^-$  se desnitrifican probablemente cuando drenan a las partes más profundas del perfil del suelo, de modo tal que disminuye la transferencia de este nutriente al agua freática (KOLENBRANDER, 1972). La desnitrificación puede tener así un efecto beneficioso para evitar la contaminación de las aguas con  $\text{NO}_3^-$ .

La posibilidad de que el óxido nítrico pueda ser un contaminante atmosférico ha atraído considerable atención. Se ha avanzado la hipótesis de que el óxido nítrico proveniente de la desnitrificación de los suelos y de las aguas naturales se libera a la atmósfera pasando luego a la estratosfera, donde puede llevar a una destrucción parcial de la capa de ozono. Esta capa protege a la tierra de la biológicamente dañina radiación ultravioleta del sol. Se ha manifestado una preocupación internacional de que el uso creciente de fertilizantes nitrogenados pueda aumentar los niveles de  $\text{N}_2\text{O}$  en la atmósfera, por la desnitrificación derivada de estos fertilizantes, y por lo tanto inducir a la destrucción de la capa de ozono. Este tema ha sido estudiado por BREMNER (1978) que concluye que dicha alarma no tiene base alguna. Como argumento importante a favor de este punto de vista está el hecho de que no se ha observado un aumento de concentración de  $\text{N}_2\text{O}$  en la atmósfera paralelo al impactante aumento creciente del uso de fertilizantes nitrogenados.

#### 7.1.6. Inhibidores de la nitrificación

Recientemente se han desarrollado productos inhibidores de la desnitrificación para evitar grandes pérdidas de  $\text{NO}_3^-$  como resultado de la desnitrificación o lavado. Estos inhibidores bloquean la oxidación del  $\text{NH}_3$  a

NO<sub>2</sub><sup>-</sup> por varias especies de *Nitrosomonas*, *Nitrosocystus*, y *Nitrosospira* (BHUIJA y WALKER, 1977; SORIANO y WALKER, 1973). Algunos de los inhibidores más importantes con sus fórmulas se listan a continuación:

Nitrapirina (2-cloro-6-[triclorometil] piridina) = N-Serve

ST (2-sulfanilamida-triazol)

Terrazol (5-etoxi-3-triclorometil- 1, 2, 4 tiadizol)

AM = 2-amino-4-cloro-6-trimetilpirimidina

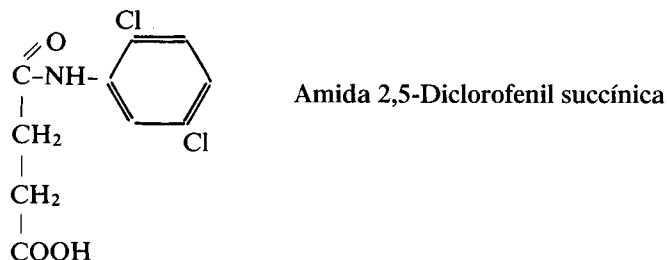
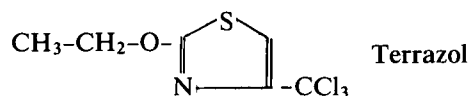
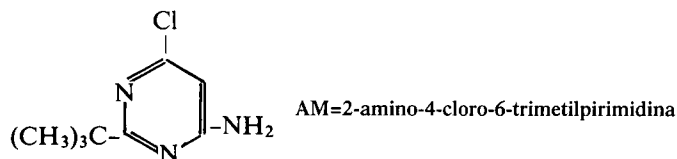
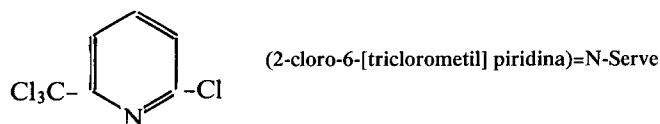
KN<sub>3</sub> (azida potásica)

Amida 2,5-diclorofenil succínica

Diciandiamida (H<sub>2</sub>N - C - NH - C ≡ N)



Las fórmulas de algunos de estos compuestos se muestran seguidamente:



La nitrapirina es el inhibidor de la nitrificación que ha sido investigado en más profundidad (HUBER *et al.*, 1977). Los inhibidores bloquean la acción microbiana del N-NH<sub>4</sub> a NO<sub>2</sub><sup>-</sup> evitando así la formación de nitratos. Se evita, por lo tanto, la pérdida de N por lixiviación o desnitrificación. TOUCHTON *et al.*

(1978) al estudiar el comportamiento de la nitrapirina en diferentes suelos, encontró que este compuesto químico es bastante inmóvil en el suelo y está especialmente unido a la materia orgánica. La degradación de la nitrapirina depende de su grado de adsorción a los coloides del suelo. Así, la tasa de degradación fue más 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 se dió a una tasa más alta en los suelos con pH neutro que en los suelos más ácidos.

Según TOUCHTON *et al.* (1978) el periodo de vida medio de degradación de la nitrapirina es de cerca de 4 semanas, pero puede diferir dependiendo de las condiciones de suelo y de la actividad microbiana de suelo. Deberían evitarse las acumulaciones en el suelo de nitrapirina y de su principal producto metabólico (ácido 6-cloro- picolínico) ya que ambos productos pueden ser absorbidos por las plantas y son tóxicos para ellas. Una curva típica de degradación de nitrapirina se muestra en la Figura 7.5 del trabajo de TOUCHTON *et al.* (1978).

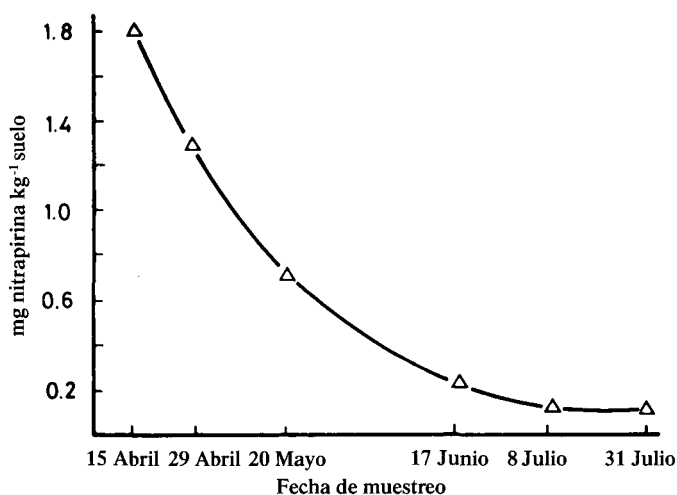


Fig. 7.5. Disminución del contenido de nitrapirina en el suelo tras una aplicación (TOUCHTON *et al.*, 1978)

El AM (2-amino-4-cloro-6-trimetilpirimidina) es soluble en agua y  $\text{NH}_3$  líquido y no en solventes orgánicos. Se aplica en cantidades de 5 a 6 kg/ha y puede ser adsorbida por los coloides del suelo (SLANGEN y KERKHOFF, 1984).

La dicianidamida se conoce también como un inhibidor de la nitrificación. Puede producirse en el suelo mediante la degradación de la cianamida cálcica (RATHSACK, 1978). Recientemente se han encontrado inhibidores naturales como el Neem que se da en semillas de *Azadiracta indica* y Karanjin que está en las semillas, hojas, y corteza de la *Pongamia glabra*. Estos inhibidores naturales



pueden llegar a ser importantes en países subdesarrollados donde el coste de los agroquímicos es elevado (SLANGEN y KERKHOFF, 1984).

Los inhibidores de la nitrificación se aplican principalmente en otoño junto con fertilizantes amoniacales. Numerosos experimentos de campo llevados a cabo en Indiana (USA) durante un periodo de 5 años son prueba de los resultados favorables de la nitrapirina cuando se aplica junto con el  $N-NH_4^+$  o la urea en otoño. Esta aplicación de N en el otoño daba el mismo aumento del rendimiento en grano que una aplicación fraccionada de N (en otoño y primavera) sin nitrapirina. La aplicación de nitrapirina no solamente redujo las pérdidas de N sino que también resultó en un suministro más uniforme de N a las raíces de las plantas y un contenido proteico más alto en el grano (HUBER *et al.*, 1980). Efectos favorables de este tipo fueron también observados por HENDRICKSON *et al.* (1978a), HUBER *et al.* (1977), y SOMMER y ROSSIG (1978). Por otra parte, HENDRICKSON *et al.* (1978b) encontraron que en suelos arenosos el efecto de la nitrapirina fue más bien fugaz. En experimentos con patatas, el  $N-NH_4^+$  aplicado se lixivió a las capas más profundas del suelo, siendo muy escaso el contacto entre la nitrapirina y el amonio. En este caso, la aplicación de nitrapirina disminuyó el rendimiento en tubérculos. Un estudio muy útil sobre inhibidores de la nitrificación fue publicado por SLANGEN y KERKHOFF (1984).

#### 7.1.7. Fijación del amonio

En contraste con el  $NO_3^-$ , que es más bien móvil en el suelo y raramente aparece adsorbido a las partículas del suelo, el amonio se adsorbe a los minerales arcillosos negativamente cargados por sus propiedades catiónicas. En particular puede estar unido selectivamente a arcillas 2:1, como illita, vermiculita y montmorillonita. Este proceso se llama fijación del  $NH_4^+$ , y es análogo a la fijación del  $K^+$  que se describirá en más detalle en el punto 10.1.2. El amonio y el K compiten, por lo tanto, por los mismos puntos de unión selectivos dentro de la estructura de la arcillas. BARTLETT y SIMPSON (1967) informaron que la fijación de fertilizantes potásicos disminuyó con las aplicaciones de  $NH_4^+$ . Según investigaron SIPPOLA *et al.* (1973) en suelos fineses, las vermiculitas fijan amonio en cantidades aún mayores que  $K^+$ . Debido a esta fijación, los suelos ricos en arcillas 2:1 a menudo contienen cantidades apreciables de  $NH_4^+$  fijado pudiendo oscilar entre 2000 y 3000 kg de N  $ha^{-1}$  (SCHERER y MENGEL, 1979). Al analizar un gran número de muestras de suelo BREMNER (1959) encontró que entre el 5 y el 6% del N total en los horizontes superiores de suelo estaba presente en forma de  $NH_4^+$  fijado, mientras que en las zonas más profundas del perfil, donde el contenido de arcilla era más alto, la proporción de  $NH_4^+$  fijado llegaba hasta un 20% o más.

Generalmente se sostiene que el llamado  $NH_4^+$  fijado no puede intercambiarse por el  $K^+$ , siendo muy poco disponible para las raíces de las

plantas. Sin embargo, resultados de KOWALENKO y CAMERON (1978) y de MENGEL y SCHERER (1981), sembraron dudas sobre dicha presunción. KOWALENKO y CAMERON (1978), en experimentos con N-15, encontraron que el fertilizante amoniacal se fijaba rápidamente después de la aplicación, pero en estados posteriores del periodo de crecimiento, era absorbido por el cultivo. En experimentos de MENGEL y SCHERER (1981) entre 100 y 300 kg de N ha<sup>-1</sup> del amonio fijado fue liberado durante el periodo de crecimiento y entró en el ciclo del N del suelo. La liberación de NH<sub>4</sub><sup>+</sup> fue especialmente elevada en las capas más profundas del suelo (60 a 100 cm) y ocurrió durante el periodo de crecimiento principal. Al final del periodo de crecimiento se observó un aumento en la fijación de NH<sub>4</sub><sup>+</sup>. SCHERER (1980) encontró que los suelos de loess en especial mostraban un reciclado del amonio fijado relativamente alto, mientras que en suelos de origen basáltico éste era despreciable. VAN PRAAG *et al.* (1980) observaron también una alta velocidad de liberación del NH<sub>4</sub><sup>+</sup> fijado por suelos de loess. KEERTHSINGHE *et al.* (1984), al investigar la capacidad de tres suelos de arrozales para liberar NH<sub>4</sub><sup>+</sup> de las intercapas de las arcillas, encontró una liberación neta de entre 80 y 100 kg de N ha<sup>-1</sup> en un suelo franco-arcillo-limoso durante el periodo de cultivo de arroz. En definitiva es la composición mineral de la arcilla de los suelos la que juega un papel muy importante determinando el grado de fijación y liberación de NH<sub>4</sub><sup>+</sup> (ver punto 10.1.2.).

Como consecuencia de los procesos de adsorción y fijación, la movilidad del NH<sub>4</sub><sup>+</sup> en estos suelos es esencialmente menor que la del NO<sub>3</sub><sup>-</sup> (DAM KOFOED y KJELLERUP, 1970) y por esta razón el N se lixivía principalmente en forma de NO<sub>3</sub><sup>-</sup> y sólo una parte muy pequeña en forma de NH<sub>4</sub><sup>+</sup>. Esto significa que generalmente el contenido de NO<sub>3</sub><sup>-</sup> de las aguas de drenaje es cerca de 100 veces mayor que el de NH<sub>4</sub><sup>+</sup> (WILLIAMS, 1970). En la solución de suelo la concentración de NO<sub>3</sub><sup>-</sup> es normalmente mucho mayor que la de NH<sub>4</sub><sup>+</sup> excepto en suelos ácidos.

### 7.1.8. Asimilación y liberación de nitrógeno inorgánico

La aplicación de fertilizantes nitrogenados participa también en las reacciones de reciclado que ocurren en el medio edáfico. Por ejemplo, al aplicar urea al suelo, ésta se divide en NH<sub>4</sub><sup>+</sup> y CO<sub>2</sub> por la enzima ureasa (ver punto 6.1.4). El NH<sub>4</sub><sup>+</sup> resultante puede ser absorbido por las plantas ó los microorganismos, adsorbido o fijado por las partículas del suelo u oxidado a NO<sub>3</sub><sup>-</sup>. El NO<sub>3</sub><sup>-</sup> originado de esta forma o aplicado al suelo directamente puede ser lixiviado, desnitrificado o absorbido por las plantas. GASSER *et al.* (1967) en experimentos con (NH<sub>4</sub>)<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> marcado con N-15 aplicado a suelos arenosos, encontró que los microorganismos incorporaban cantidades apreciables de N del fertilizante inmediatamente después de la incorporación de éste. En etapas más tardías, este N se liberó, volviéndose disponible para las plantas. Experimentos de STANFORD *et al.* (1970) también mostraron que el N del fertilizante se

incorpora con bastante rapidez a las fracciones de N orgánico del suelo. El N aplicado en el fertilizante puede, por lo tanto, suministrar N a los cultivos de una forma tanto directa como indirecta, liberándose por mineralización de compuestos orgánicos de N.

La cantidad de N fijada por la inmovilización microbiana del N amoniacal fue estudiada por un número de considerable de autores. MYERS y PAUL (1971), por ejemplo, encontraron valores del orden de 20 a 40 kg N/ha que aumentaron a entre 7 y 15 kg N/ha por la aplicación de paja. Datos precisos que distingan entre la inmovilización y liberación de nitrógeno, son, sin embargo, escasos, ya que tanto los microorganismos como las arcillas pueden fijar y liberar  $\text{NH}_4^+$ .

La inmovilización y mineralización del nitrógeno orgánico en el suelo son opuestos en cuanto a su efecto. La tasa neta de liberación de N inorgánico de estos dos procesos es de importancia suprema para la nutrición de los cultivos. La inhibición de la asimilación microbiana por fumigación o irradiación mejora la disponibilidad de N para las plantas superiores (JENKINSON *et al.*, 1972). Generalmente la tasa neta de liberación de N inorgánico ( $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{NH}_4^+$ ) es más alta cuando la relación C/N de la materia orgánica del suelo es baja (QUASTEL, 1965). Esto significa que cuanto más rica en N sea la materia orgánica mayor es la posibilidad de que el N se mineralice. La tasa de mineralización es alta en general en suelos que se fertilizan regularmente con estiércol (DIEZ y HEGE, 1980) o barros (FÜRSTENFELD y NÉMETH, 1984). Elevadas tasas de mineralización también se dan cuando se han aplicado fertilizantes nitrogenados en exceso. WELLER (1983) encontró que en huertos que habían recibido altos niveles de fertilizantes nitrogenados durante un periodo de varios años (150 kg N/ha) la tasa de mineralización de N fue del orden de 100 a 200 kg de N/ha. Mucho del  $\text{NO}_3^-$  así producido, fue lixiviado hacia las capas inferiores de suelo. La mineralización se vió considerablemente limitada durante los periodos secos. Los suelos fértiles generalmente se caracterizan por altas tasas de mineralización. Así WINNER *et al.* (1976) señalaron que suelos en los que se estaba cultivando remolacha azucarera, mineralizaban cerca de 100 kg de N/ha durante la primavera y el verano.

Según STADELMANN *et al.* (1983) el N fácilmente mineralizable procede principalmente de la biomasa, oscilando las cantidades de N mineralizado entre un 1.2 y un 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 ( $r = 0.96$ ), hallazgo que también resalta la importancia de la biomasa en la mineralización de N. La liberación de N inorgánico por la fracción húmica (ácidos húmicos, ácidos fúlvicos) es supuestamente muy baja (HAIDER y FAROOQ-E-AZAM, 1983) y probablemente no tiene demasiada relevancia en 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. El nitrógeno de la solución de suelo

A causa de los numerosos procesos que afectan al ciclo del N en el suelo, la concentración de N disuelto en la solución del suelo puede cambiar considerablemente en periodos cortos. Esto se da particularmente para N-NO<sub>3</sub>. En condiciones favorables para la nitrificación se da un aumento del contenido de N-NO<sub>3</sub> en la solución de suelo. Así en primavera, cuando aumentan la temperatura y la aireación del suelo, aumenta también la concentración de NO<sub>3</sub><sup>-</sup> en la solución de suelo (HARMSSEN, 1959). Cuando las necesidades del cultivo son elevadas, sin embargo, las raíces absorben rápidamente el NO<sub>3</sub><sup>-</sup>, (PAGE y TALIBUDEEN, 1977). WHITE y GREENHAM (1967) observaron que en huertos con cubierta de gramíneas sólo se encontraron bajas cantidades de NO<sub>3</sub><sup>-</sup>, mientras que en suelos similares en barbecho, el contenido de NO<sub>3</sub><sup>-</sup> en el suelo aumentaba hasta el verano, cuando el NO<sub>3</sub><sup>-</sup> era lavado a las capas más profundas del suelo por las lluvias estivales. Los niveles de nitratos en la solución de suelo pueden oscilar entre 20 y 30 mM tras la aplicación del fertilizante nitrogenado. En suelos fértiles oscila entre 2 y 20 mM dependiendo de la tasa de mineralización y de la absorción por las plantas. Normalmente, el contenido de NO<sub>3</sub><sup>-</sup> en la solución del suelo es de enorme importancia para 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, estaba íntimamente relacionada con la precipitación total durante el periodo experimental, dándose unas recuperaciones enormes en condiciones de lluvias escasas. Estos hallazgos concuerdan con la observación de que en periodos secos el NO<sub>3</sub><sup>-</sup> se acumula en las capas superiores del suelo (PAGE y TALIBUDEEN, 1977). A bajos niveles de humedad del suelo, la disponibilidad de NO<sub>3</sub><sup>-</sup> se reduce (MENGEL y CASPER, 1980).

## 7.2. El Nitrógeno en la Fisiología

### 7.2.1. Generalidades

La materia seca de las plantas contiene entre el 2 y el 4% de N. Esta cantidad parece más bien baja en comparación con el contenido de C, que es del orden del 40%. Sin embargo, el N es un constituyente elemental de numerosos compuestos orgánicos de importancia general (aminoácidos, proteínas, ácidos nucleicos). Las plantas superiores son los principales contribuyentes a las grandes cantidades de N continuamente convertidas de la forma inorgánica a la orgánica. Las fuentes inorgánicas más importantes implicadas en esta conversión son el NO<sub>3</sub><sup>-</sup> y el NH<sub>4</sub><sup>+</sup>.

### 7.2.2. Absorción

Tanto las formas NO<sub>3</sub><sup>-</sup> y NH<sub>4</sub><sup>+</sup> pueden ser absorbidas y metabolizadas por las plantas. El nitrato es a menudo una fuente preferencial para el desarrollo de

los cultivos, pero depende mucho de las especies vegetales y otras condiciones ambientales discutidas más adelante. Los cultivos absorben principalmente el  $\text{NO}_3^-$ ; incluso cuando se aplican fertilizantes de  $\text{NH}_4^+$ , debido a la oxidación microbiana del  $\text{NH}_4^+$  en el suelo. La tasa de absorción de  $\text{NO}_3^-$  es generalmente muy alta ya que las plantas requieren altas cantidades de N. Ahora se ha establecido que en los procesos de absorción hay tanto un componente de flujo entrante como uno de flujo saliente (DEANE-DRUMMOND y GLASS, 1983a). El flujo entrante de  $\text{NO}_3^-$  es un proceso activo con el  $\text{NO}_3^-$  moviéndose en contra de un gradiente electroquímico y dependiente de la concentración de  $\text{NO}_3^-$  del medio externo. El flujo saliente de  $\text{NO}_3^-$  se pensaba que era pasivo, un "escape" de  $\text{NO}_3^-$  resultante del movimiento a favor de gradiente electroquímico (MORGAN *et al.*, 1973). Los hallazgos de DEANE-DRUMMOND y GLASS (1983a) en plantas de cebada y DEANE-DRUMMOND (1985) en células de *Chara corallina* indicaba, sin embargo, que este flujo está mediado por un transportador, dependiente de la concentración interna de  $\text{NO}_3^-$  y por lo tanto de su reducción y translocación. Según DEANE-DRUMMOND y GLASS (1983a) el flujo saliente de  $\text{NO}_3^-$  puede definir la tasa resultante de absorción neta. Esto es evidente en experimentos que muestran que el  $\text{NH}_4^+$  puede disminuir la absorción de  $\text{NO}_3^-$  por estimulación del flujo saliente de  $\text{NO}_3^-$  (DEANE-DRUMMOND y GLASS, 1983b; DEANE-DRUMMOND, 1985). Si la absorción de  $\text{NH}_4^+$  es un proceso activo es todavía una pregunta sin respuesta.

Varios informes indican que la absorción de ambas formas de N es dependiente de la temperatura, disminuyendo a bajas temperaturas (ZSOLDOS, 1972; CLARKSON y WARNER, 1979). CLARKSON y WARNER (1979) concluyeron que cuando los iones son suministrados en concentraciones iguales al ryegrass, el  $\text{NH}_4^+$  se absorbe más fácilmente que el  $\text{NO}_3^-$  a temperaturas bajas. Los autores discuten los resultados haciendo la observación de que en las condiciones templadas europeas, la mayor parte de la absorción de N por los cereales se completa antes de que el suelo haya alcanzado la temperatura de 12°C (HAY, 1976). Claramente en tales condiciones, la forma preferente de suministro debería ser N- $\text{NH}_4^+$ . Por qué el N- $\text{NH}_4^+$  se absorbe más rápidamente especialmente a bajas temperaturas todavía no está claro. CLARKSON y WARNER (1979) sugieren que puede ser atribuible a los cambios físicos en las diferentes partes de las membranas celulares más que a diferencias en la sensibilidad a las temperaturas en los dos procesos de transporte. GANMORE-NEUMANN y KAFKAFI (1983) al cultivar fresas en soluciones de cultivo a diferentes temperaturas, encontraron que a temperaturas más altas de la solución (32°C) las plantas morían cuando sólo se les suministraba  $\text{NH}_4^+$ , mientras que a temperaturas más bajas (10 a 17°C) el  $\text{NH}_4^+$  no era dañino. Los contenidos de azúcares solubles y almidón en las raíces de las plantas cultivadas a altas temperaturas eran muy bajos. Los autores, por tanto, sugieren que los efectos tóxicos del  $\text{NH}_4^+$  se relacionaban con el bajo contenido de carbohidratos de la raíz.

Una diferencia muy importante entre la absorción del  $\text{NO}_3^-$  y la absorción del  $\text{NH}_4^+$  es su sensibilidad al pH. La absorción de  $\text{N-NH}_4^+$  se da mejor en medios neutros y disminuye al caer el pH. Lo contrario es cierto para la absorción de  $\text{NO}_3^-$ , dándose más rápidamente a pH más bajos (RAO y RAINS, 1976). Estos investigadores sugirieron que la reducción de la absorción de  $\text{NO}_3^-$  a valores de pH alto puede deberse a un efecto competitivo de los iones  $\text{OH}^-$  que suprimen el sistema de transporte de absorción de  $\text{NO}_3^-$ . MICHAEL *et al.* (1965) estudiaron la absorción de  $\text{NH}_4^+$  y  $\text{NO}_3^-$  de varias especies vegetales y encontraron que en experimentos a corto plazo ambas formas de N se absorbían al mismo ritmo hasta un pH de 6.8. A un pH de 4, sin embargo, la absorción de  $\text{NO}_3^-$  era considerablemente más alta que la de  $\text{N-NH}_4^+$ , como puede verse en la tabla 7.7. La absorción del N-amoniaco se ve también influida por el nivel de carbohidratos de las plantas. Altos niveles de carbohidratos favorecen la absorción de  $\text{N-NH}_4^+$  probablemente por mejorar la asimilación de  $\text{NH}_3$  mediante el suministro de esqueletos carbonados y energía (KIRKBY y HUGHES, 1970; MICHAEL *et al.*, 1970). La absorción de nitratos puede ser deprimida competitivamente por el  $\text{N-NH}_4^+$ , como muestran MINOTTI *et al.* (1969) y BLONDEL y BLANC (1974) usando plantas jóvenes de trigo. La absorción de  $\text{N-NH}_4^+$ , por otra parte, no se ve afectada por el  $\text{NO}_3^-$  (MENGEL y VIRO, 1978).

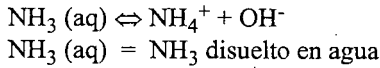
**Tabla 7.7.** Absorción de  $\text{NO}_3^-$  y  $\text{NH}_4^+$  marcados por plantas jóvenes de cebada en relación al pH del medio radicular (MICHAEL *et al.*, 1965).

pH	mg de N/maceta	
	$\text{NH}_4^+$	$\text{NO}_3^-$
6.8	34.9	33.6
4.0	26.9	43.0

El amonio gaseoso puede ser también absorbido por las plantas superiores a través de los estomas (ver punto 6.1.4). Esta absorción neta depende de la presión parcial de  $\text{NH}_3$  en la atmósfera. FARQUHAR *et al.* (1980) informaron que en *Phaseolus vulgaris* la absorción neta de  $\text{NH}_3$  fue cero a la baja presión parcial atmosférica de 0.25 MPa a 26°C. Un aumento de la presión parcial de  $\text{NH}_3$  aumentó la absorción neta y una bajada de la misma resultó en una pérdida de  $\text{NH}_3$  de la planta. La fuente de este  $\text{NH}_3$  liberado no está todavía clara. Según experimentos de HOOKER *et al.* (1980) con plantas de trigo, las pérdidas de  $\text{NH}_3$  fueron más altas en etapas más avanzadas que en etapas más tempranas de crecimiento. Estos autores sugieren, sin embargo, que la liberación de  $\text{NH}_3$  resulta de una descomposición de proteínas en hojas senescentes. Como la liberación de  $\text{NH}_3$  es altamente dependiente de la temperatura, la fotorrespiración puede ser también una fuente potencial de  $\text{NH}_3$  (ver punto 3.2.5.).

El N-amoniaco puede resultar tóxico para el crecimiento de las plantas. La toxicidad resulta principalmente del ( $\text{NH}_3$ ) amoniaco que afecta al crecimiento y

al metabolismo de las plantas a concentraciones bajas a las que el  $\text{N-NH}_4^+$  no es peligroso. La distribución de  $\text{NH}_4^+$  y  $\text{NH}_3$  en soluciones acuosas queda descrita por las siguientes relaciones de equilibrio:



Esta ecuación muestra que la concentración de  $\text{NH}_3$  (acuoso) depende mucho del pH del medio de modo tal que la toxicidad de  $\text{N-NH}_4^+$  es también controlada por el pH (BENNETT, 1974). Esta relación queda ilustrada en la Figura 7.6 donde la actividad del  $\text{N-NH}_4^+$  se representa frente al pH. La concentración incipientemente tóxica del  $\text{NH}_3$  (acuoso) es de cerca de 0.15 mM y la concentración letal aproximadamente de 6.0 mM. Las combinaciones de pH y actividad de  $\text{NH}_4^+$  que producen estos niveles se muestran en la Figura.

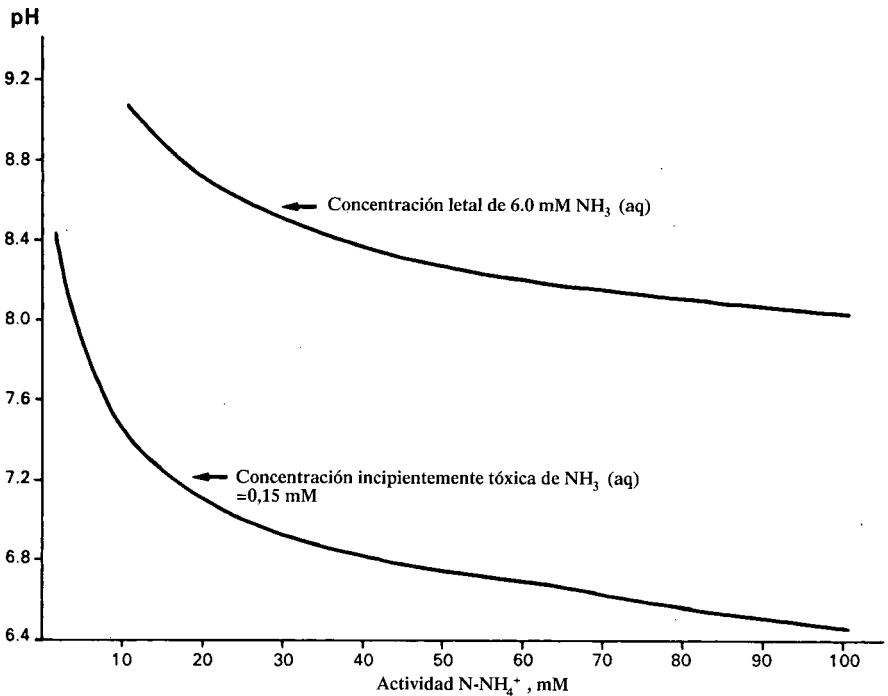


Fig. 7.6. Concentración letal y concentración incipiente de toxicidad del  $\text{NH}_3$  (acuoso) en relación con el pH y la actividad del  $\text{N-NH}_4^+$  (BENNETT, 1974).

Queda claro que los efectos tóxicos del  $\text{N-NH}_4^+$  resultantes del  $\text{NH}_3$  (acuoso) son más probables a pHs más elevados. El  $\text{NH}_3$  (aq) particularmente afecta al desarrollo radicular. BENNETT y ADAMS (1970) informaron que las raíces de plántulas jóvenes de algodón fueron dañadas con concentraciones tan bajas de  $\text{NH}_3$  como 0.2 mM. La germinación de las semillas puede verse afectada por

concentraciones bajas de  $\text{NH}_3$  (BARKER *et al.*, 1970). El mecanismo de la toxicidad de  $\text{NH}_3$  todavía no se comprende. BENNETT (1974) sugiere que el  $\text{NH}_3$  (aq) puede ser tóxico ya que puede atravesar las membranas celulares. Este punto de vista se apoya en datos experimentales de HEBER *et al.* (1974), que mostraron que las membranas externas de los cloroplastos son impermeables al  $\text{NH}_4^+$  pero permiten la difusión del  $\text{NH}_3$  (aq). Esto puede explicar el efecto tóxico del  $\text{N-NH}_4^+$  por la acción del  $\text{NH}_3$  (aq) al desacoplar la fotofosforilación de la membrana tilacoide de los cloroplastos (GIBBS y CALO, 1959). También hay pruebas de que el  $\text{NH}_3$  (aq) inhibe la respiración (VINES y WEDDING, 1960). El  $\text{NH}_4^+$  también puede ser tóxico para el crecimiento de las plantas particularmente en medios muy ácidos. El crecimiento de tallos y raíces se vió afectado (MAYNARD y BARKER, 1969).

A pHs entre ácidos y neutros muchas especies vegetales toleran altos niveles de  $\text{N-NH}_4^+$  ya que la concentración más alta de  $\text{H}^+$  deprime la concentración de  $\text{NH}_3$  (aq). Algunas especies cultivadas pueden, por lo tanto, crecer bien a niveles de  $\text{N-NH}_4^+$  hasta varios mM siempre y cuando el pH esté entre 4 y 6. Esto fue demostrado para varios cultivos incluyendo trigo (BLONDEL y BLANC, 1973; BRETELER y SMITH, 1974), remolacha azucarera (BRETELER, 1973), y arroz (DIJKSHOORN y ISMUNADJI, 1972). En el caso del arroz se demostró que el  $\text{N-NH}_4^+$  era una fuente preferencial de utilización.

Niveles de absorción más altos de N fueron observadas por BLONDEL y BLANC (1973) cuando tanto las formas  $\text{N-NH}_4^+$  como  $\text{N-NO}_3^-$  estaban presentes en la solución nutritiva. Esta observación concuerda con informes anteriores de DROUINEAU y BLANC (1961), que demostraron que el agregar  $\text{N-NH}_4^+$  a cultivos suministrados sólo con  $\text{N-NO}_3^-$  resultó en altas tasas de crecimiento. Datos similares fueron aportados por COX y REISENAUER (1973), a partir de experimentos de cultivo en soluciones nutritivas diluidas. El efecto beneficioso del  $\text{N-NH}_4$  en combinación con el  $\text{N-NO}_3$  sobre el crecimiento necesita probarse usando técnicas precisas de cultivo con solución en circulación, que han sido desarrolladas y aplicadas a estudios de absorción de  $\text{NO}_3^-$  por CLEMENT *et al.* (1978). Por qué el  $\text{N-NH}_4$  tiene esta acción promotora del crecimiento no se sabe. Sin embargo, dado que la reducción del  $\text{NO}_3^-$  al  $\text{NH}_3$  requiere energía, puede suponerse que al suministrar  $\text{NH}_4^+$ , la energía se conserva y dirige a otros procesos metabólicos, incluyendo la absorción de iones y el crecimiento. También es factible que el  $\text{NH}_4^+$  a bajas concentraciones estimule la reducción del  $\text{NO}_3^-$ . Las posibles razones del efecto beneficioso de bajas concentraciones de  $\text{N-NH}_4^+$  fueron discutidas por KIRKBY (1968) y KIRKBY y HUGHES (1970).

La urea es generalmente convertida a  $\text{N-NH}_4$  por la ureasa en el suelo (ver punto 7.3.4). Puede también ser absorbida directamente por las plantas, aunque la tasa de absorción parece ser baja en relación a la del nitrato. La tabla 7.8 muestra datos de girasol cultivado en solución acuosa. Se obtuvieron rendimientos más altos con 2 mM de  $\text{NO}_3^-$  que con el tratamiento de 8 mM de urea.



**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	1473
2 Urea	11.6	3.30	384
4 Urea	14.9	5.67	696
8 Urea	17.1	5.79	987

El suministro de urea no sólo resultó en una menor absorción de N, sino también en disturbios en el metabolismo de las proteínas y en una pronunciada acumulación de asparagina (KIRKBY y MENGEL, 1970). HENTSCHEL (1970), al estudiar en *Phaseolus vulgaris* la absorción de N-NH<sub>4</sub> y urea con N marcado también informó que la urea se absorbía a una tasa más baja que el N-NH<sub>4</sub>. Un cierto número de estudios se han realizado sobre 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).

### 7.2.3. Fracciones nitrogenadas

El ciclo del nitrógeno en las plantas se caracteriza por tres pasos principales. El primer paso consiste en la conversión de N inorgánico en compuestos orgánicos nitrogenados de bajo peso molecular. Los detalles y los diversos procesos de este paso ya se han discutido en el punto 7.1.8. En el segundo paso, se da 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 del ciclo del N representan el camino entre las tres fracciones de N principales implicadas en el metabolismo nitrogenado: N inorgánico, compuestos orgánicos nitrogenados de bajo peso molecular, y compuestos orgánicos nitrogenados macromoleculares.

Las tres fracciones se ven influidas por la nutrición y en particular por el suministro de N. Un incremento en el nivel de nutrición nitrogenada resulta en un aumento general de todas las fracciones, pero el grado en que aumenta cada una es diferente. Hay muchas pruebas experimentales que demuestran que en caso de altas aplicaciones de fertilizantes nitrogenados, el contenido de compuestos amino solubles (aminoácidos libres, aminas, amidas) aumenta considerablemente, mientras que el contenido de proteínas sólo aumenta en cierta medida. Esto también se muestra en la tabla 7.9, que también demuestra las escasas diferencias si el N se aplica al suelo en forma de NO<sub>3</sub><sup>-</sup> o de NH<sub>4</sub><sup>+</sup> (MENGEL y HELAL, 1970). La tabla 7.9 también muestra que el contenido de

glutamato en particular respondió al aumento de nitrógeno. El glutamato y la glutamina son los dos primeros aminoácidos sintetizados durante el proceso de asimilación de  $\text{NH}_3$ . El glutamato y el aspartato, así como sus amidas, también se acumulan cuando se aplican a las plantas altos niveles de N inorgánico. En estas condiciones, el N inorgánico está siendo asimilado obviamente a una tasa más alta de a la que se utilizan los aminoácidos en la síntesis proteica. Deficiencias de metales pesados (POSSINGHAM, 1956) o condiciones salinas (PLUENNEKE y JOHAM, 1972) pueden también resultar en una acumulación de compuestos aminosolubles en tejidos vegetales. Las plantas que sufren deficiencias de potasio muestran con demasiada frecuencia aumentos en el contenido de aminoácidos solubles y, en algunos casos, también aumentan los contenidos proteicos (HSIAO *et al.*, 1970). Según KOCH y MENGEL (1974) dichos aumentos en los contenidos proteicos en condiciones de deficiencia de K resultan de una disminución en la tasa de crecimiento.

**Tabla 7.9.** Efecto de la aplicación de N sobre las fracciones nitrogenadas de la parte aérea de trigo de primavera en el ahijado (MENGEL y HELAL, 1970). Valores relativos entre paréntesis.

Dosis de N	N Proteico	N Aminosoluble en Mol $\times 10^{-3}/100$ g m.f.	Glutamato
0	30.5 (100)	0.358 (100)	0.033 ( 100)
0.6 como N- $\text{NH}_4$	37.2 (122)	1.005 (283)	0.354 (1070)
0.6 como N- $\text{NO}_3$	39.2 (128)	1.398 (392)	0.450 (1360)

En el material vegetal el N proteico es, por mucho, la fracción nitrogenada más importante y comprende cerca de 80 al 85% del N total. El nitrógeno de los ácidos nucleicos supone cerca del 10% y el N aminosoluble alrededor del 5% del N total en el material vegetal. Muchas especies se cultivan esencialmente para producir proteínas vegetales. En el material vegetativo, las proteínas son principalmente proteínas enzimáticas, mientras que en las semillas y los granos las principales fracciones proteicas son proteínas de reserva. En relación con la función de las proteínas es necesario distinguir entre proteínas enzimáticas, y proteínas estructurales. El nitrógeno es también un elemento esencial de varias coenzimas. El contenido proteico de los órganos vegetativos, así como los tejidos de reserva puede también estar influido 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 se da la translocación del N depende del metabolismo radicular y de la fuente de N. Según MARTIN (1970) casi todo el N- $\text{NH}_4$  absorbido es asimilado en el tejido radicular y redistribuido

como aminoácidos. El  $\text{N-NO}_3$  puede translocarse inalterado a los brotes y hojas pero esto depende del potencial de reducción de nitratos en las raíces (ver punto 3.3.3). Los nitratos y aminoácidos son así las principales formas en que el N se transloca por el sistema vascular de las plantas superiores. Generalmente, en la savia del xilema, del 70 a 80% de los aminoácidos presentes son ricos en N, con una relación N/C mayor de 0.4. Se cree que la función de estas moléculas ricas en nitrógeno (glutamina, asparagina) es transportar N con una cantidad mínima de C (PATE, 1971).

En las leguminosas fijadoras de  $\text{N}_2$  el principal producto de asimilación nitrogenada transportado puede ser la asparagina, como en el caso del altramuz blanco (ATKINS *et al.*, 1975). Por otra parte, para un grupo de especies de leguminosas que incluyen la soja, las ureidas, alantoína y ácido alantoico representan la mayor parte del N transportado en el xilema tras la fijación de  $\text{N}_2$  (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 del nitrógeno es un proceso importante para la vida de las plantas. Las hojas jóvenes son alimentadas con aminoácidos hasta que alcanzan la madurez (MILTHORPE y MOORBY, 1969). BURR *et al.* (1958) al estudiar la absorción y distribución de  $\text{N-NH}_4$  marcado en caña de azúcar, encontraron que la máxima presencia de N marcado se dió en las hojas con velocidades más altas de crecimiento. Las hojas más viejas mostraron la menor importación de N marcado. 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 a los órganos más jóvenes de la planta. Por esta razón, las plantas que sufren deficiencia de N muestran primero los síntomas de deficiencia en el hojas más viejas. En dichas hojas las proteínas se han hidrolizado (proteolisis) y los consiguientes aminoácidos se han redistribuido a los brotes y hojas más jóvenes. La proteolisis resulta en un colapso de los cloroplastos y en una disminución del contenido de clorofila. De ahí que el amarillamiento de las hojas más viejas sea el primer síntoma de una inadecuada nutrición nitrogenada.

### 7.2.5. Síntomas de deficiencia de nitrógeno

El diagnóstico visual de la deficiencia nutricional proporciona uno de los medios más valiosos para evaluar las condiciones nutricionales de un cultivo. Se practica con éxito sólo por expertos, ya que requiere mucha experiencia. Los síntomas visuales son sólo la consecuencia de un trastorno metabólico y causas diferentes pueden producir 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 un bajo ritmo de crecimiento. Las plantas son pequeñas, los tallos tienen un aspecto zanquivano, las hojas son pequeñas y las más viejas con frecuencia caen prematuramente. El crecimiento radicular se ve afectado y la ramificación disminuye en particular. 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 ahí que las hojas con deficiencia de nitrógeno, muestran una clorosis que, en general, esta bastante uniformemente distribuida por toda la hoja. La necrosis de las hojas o de partes de la hoja se da más bien en una etapa tardía y 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, en que los síntomas comienzan en las hojas más viejas, pero 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 la deficiencia de N, caracterizándose por hojas amarillentas y verde-pálidas. En estas deficiencias, sin embargo, los síntomas se dan primero en las hojas más jóvenes. Estas observaciones más generales pueden utilizarse como un primer medio de distinción entre las diversas deficiencias nutricionales.

Las plantas que sufren de deficiencia nitrogenada maduran antes, reduciéndose frecuentemente la etapa de crecimiento vegetativo. Esta senescencia temprana se relaciona probablemente con el efecto del suministro de N sobre la síntesis y translocación de citoquininas. Según las investigaciones de WAGNER y MICHAEL (1971), la síntesis de citoquininas disminuye cuando la nutrición de N no es adecuada. Como estas fitohormonas promueven el crecimiento vigoroso y retienen a la planta en un estado más juvenil, la deficiencia de citoquininas bien puede resultar en senescencia.

La deficiencia de nitrógeno en los cereales se caracteriza por un pobre ahijado, reduciéndose tanto la cantidad de espigas por unidad de superficie como la cantidad de granos por espiga. Los granos son pequeños, pero tienen frecuentemente un contenido proteico relativamente alto debido a una disminución en la absorción de carbohidratos, durante las últimas etapas de llenado.

## **7.3. Aplicación de Fertilizantes Nitrogenados y Producción de los Cultivos**

### **7.3.1. Generalidades**

Existe un acuerdo general, de que de todas las enmiendas de nutrientes que se hacen a los suelos, la aplicación de fertilizantes nitrogenados es la que ha tenido por mucho los efectos más importantes en términos de aumento de la productividad de los cultivos. Esto es cierto para los cultivos más variados que crecen en las condiciones más diversas en todo el mundo. Numerosos experimentos de campo llevados a cabo en el pasado han demostrado que para muchos suelos, el N es el más importante factor limitante del crecimiento.

### **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 las condiciones de suelo, la especie en cultivo en particular y el suministro del nutrientes a la planta en general. 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 liberación de N por descomposición microbiana de la materia orgánica del suelo es probablemente adecuada para satisfacer las demandas del cultivo. MÖLLE y JESSEN (1968) consideraron la relación entre la respuesta al fertilizante N, y la materia orgánica del suelo en experimentos de campo. Estos investigadores encontraron que en suelos arenosos en las condiciones climáticas húmedas del Norte de Dinamarca, niveles de aplicación de N de entre 90 y 135 kg N ha<sup>-1</sup> para cebada resultaban en el máximo beneficio económico. En suelos de turba, ricos en N orgánico, sin embargo, tasas de 45 kg de N ha<sup>-1</sup> fueron suficientes para obtener rendimientos óptimos. También pueden esperarse altas tasas de liberación de N si se entierra una cubierta herbácea. 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 en los primeros años de cultivo. Durante este periodo los suelos no responden a aplicaciones de N (AGBLE, 1973). La aplicación de N, sin embargo, en los años siguientes se vuelve crecientemente necesaria a medida que el N orgánico del suelo se agota. Un caso extremo de liberación de N se dió en Israel, donde se drenó un pantano. Los suelos resultantes de este tratamiento tenían entre el 20 y el 80% de materia orgánica. La mineralización de esta materia orgánica fue extremadamente alta, acumulándose cantidades del orden de 500 kg de N-nitrato/ha/año en la capa superior del suelo. Es evidente que en estas condiciones los tratamientos con N habrían sido superfluos (GISKIN y MAJDAN, 1969). Tasas altas similares de

nitrificación se dan cuando desciende la capa freática de los suelos de turba. Este ejemplo fue observado por VAN DIEST (1977) en 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 por debajo de la superficie del suelo. Esto resultó en una mineralización de N cercana a 1000 kg de N ha<sup>-1</sup>, cerca de la mitad del cual fue absorbido por la hierba. El N restante fue lixiviado o desnitrificado.

Los suelos orgánicos representan solamente una pequeña fracción de los suelos cultivados del mundo. Por esta razón la respuesta al N puede esperarse en la 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. Las respuestas a la aplicación de N son limitadas cuando la disponibilidad hídrica se restringe (ECK, 1984). Esta relación ya se mencionó en el punto 5.2.4 (SHIMSHI, 1969). La Tabla 7.10 con datos de LENKA y DASTANE (1970), también indica que un régimen óptimo de agua resultó en la mejor respuesta al N en arroz. En 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 de otros nutrientes. Esta relación fue establecida por varios investigadores.

**Tabla 7.10.** Efecto de la inundación del arrozal sobre el rendimiento de arroz a dos niveles de aplicación de N (LENKA y DASTANE, 1970).

Riego	Rendimiento en grano del arroz	
	60 kg N ha <sup>-1</sup>	120 kg N ha <sup>-1</sup>
Saturación a capacidad de campo	2.93	3.95
Saturación a 5 cm de inundación	3.94	5.40
10 a 5 cm de inundación	3.94	5.26

La Tabla 7.11 muestra un ejemplo de este tipo (GARTNER, 1969). Sin aplicaciones de P y K la respuesta del rendimiento a niveles crecientes de N fue menor 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 mencionó en el Capítulo 6, las variedades con un alto potencial de rendimiento responden especialmente a los fertilizantes nitrogenados. Esto no sólo se cumple para algunos cereales y el arroz, sino también para otros cultivos como maíz y sorgo. Las respuestas al N de diferentes variedades de sorgo se muestran en la Figura 7.7.

**Tabla 7.11.** Efecto de niveles crecientes de nitrógeno en relación a aplicaciones de fosfato y potasio según el rendimiento en forraje (GARTNER, 1969).

N	Tratamiento fertilizante		Rendimiento t de m.s./ha
	P kg/ha	K	
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 depende mucho de factores como el suministro de agua y la presencia de otros nutrientes vegetales en el suelo. Según CRASWELL y GODWIN (1984), que consideraron este tema en un útil estudio, se puede distinguir entre eficiencia agronómica, recuperación aparente de nitrógeno y eficiencia fisiológica del fertilizante N:

$$\text{Eficiencia agronómica} = \frac{\text{Rend en grano}_F - \text{Rend en grano}_C}{\text{N aplicado en fertilizante}} \text{ hg kg}^{-1}$$

$$\text{Recuperación aparente de N} = \frac{\text{N Absorbido}_F - \text{N Absorbido}_C}{\text{N aplicado en fertilizante}} \times 100\%$$

$$\text{Eficiencia fisiológica} = \frac{\text{Rend en grano}_F - \text{Rend en grano}_C}{\text{N Absorbido}_F - \text{N Absorbido}_C}$$

En estas ecuaciones los subíndices 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 nivel de N disponible y los niveles de aplicación de N no son demasiado altos. Una recuperación satisfactoria se logra si el fertilizante aplicado no se pierde (lixiviación, desnitrificación) o se fija al suelo, sino es más 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 logra 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 grano 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. La mayor eficiencia fisiológica se dará cuando se producen 33 kg de grano por cada kg N absorbido por el cultivo.

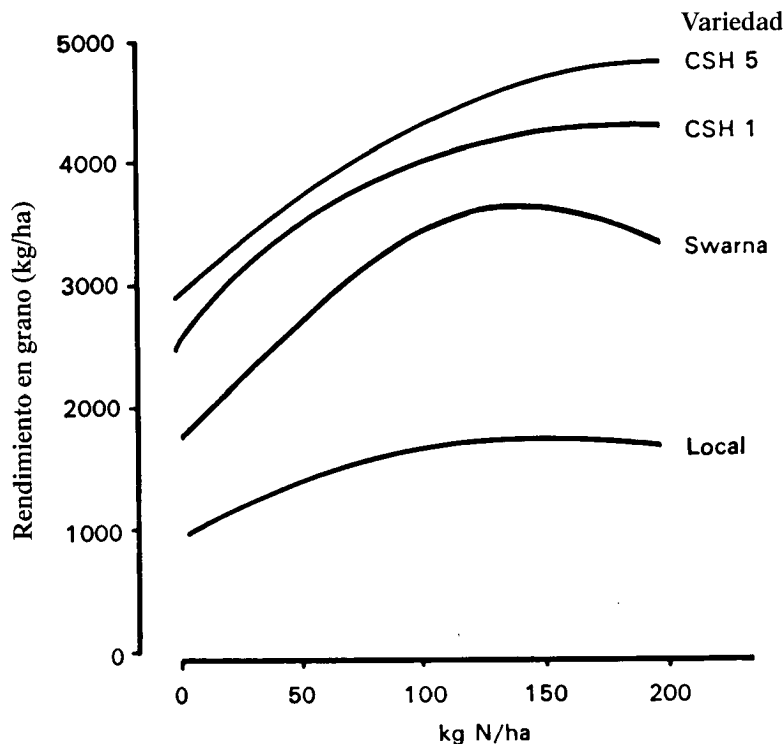


Fig. 7.7. Efecto del nivel de aplicación de N sobre el rendimiento en grano de sorgo para una variedad local y moderna (DE, 1974).

### 7.3.3. Dosis de aplicación de fertilizantes nitrogenados

El nivel de N que debería aplicarse a un cultivo depende en gran medida de la especie cultivada en particular y de las condiciones prevalecientes en el suelo. Generalmente, la cantidad de N absorbida por un buen cultivo durante el periodo de crecimiento sirve como una orientación general para evaluar el nivel apropiado de aplicación de N ( $\text{kg de N ha}^{-1}$ ). 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 es menor. Por otra parte, para suelos pobres, bajos en N disponible, las cantidades de N a aplicar deberían ser superiores a la cantidad de N absorbido.

La aplicación de paja a los suelos aumenta generalmente la inmovilización del nitrógeno del fertilizante (TERMAN y BROWN, 1968). Esto lleva frecuentemente a una disminución en el rendimiento de los cultivos (AMBERGER y AIGNER, 1969), aunque el efecto puede superarse con una aplicación adicional de N. Los ensayos de campo de SCHMIDT y UNGER (1968) demostraron que esta aplicación debería ser del orden de 1 kg de N por cada 100 kg de paja aplicados. En arrozales, la incorporación de paja al suelo no se encontró que afectara a los rendimientos del arroz (WILLIAMS *et al.*, 1972).

Las dosis óptimas de aplicación de N también dependen de la precipitación invernal, como se observó en los experimentos de campo que VAN DER PAAUW (1962) llevó cabo durante algunos años en los Países Bajos. En inviernos suaves con alta precipitación, cantidades considerables de N se lixivian del suelo. Para mantener los rendimientos habituales, la pérdida debe compensarse con aumentos de aplicación del fertilizante N en primavera.

A largo plazo, la extracción de N del suelo, ya sea en forma de productos vegetales, por lixiviación o desnitrificación, tiene que compensarse con una restitución adecuada en forma de fertilizante nitrogenado. Elevadas cantidades de N pueden fijarse por asociaciones de leguminosas y *Rhizobium*. Por esta razón, las praderas de leguminosas forrajeras como alfalfa o trébol no se fertilizan habitualmente con N (DOLL, 1962). Al contrario, una aplicación de N puede incluso disminuir los rendimientos, ya que el N inhibe la fijación y favorece el crecimiento de malas hierbas. En las asociaciones de gramíneas y leguminosas, las aplicaciones de N favorecen a las primeras, que son capaces de competir mejor por nutrientes y otros factores de crecimiento. Los pastos mixtos de trébol y gramíneas por lo tanto no deberían tratarse con fertilizantes de N, si la proporción de leguminosas es adecuada para satisfacer las necesidades de la pradera. Cuando la proporción de leguminosas es muy baja, sin embargo, el tratamiento de fertilización nitrogenada se suele recomendar. En Dinamarca DAM KOFOED y SØNDERGAARD KLAUSEN (1969) encontraron que niveles de entre 150 y 300 kg N ha<sup>-1</sup> por año dieron los mejores resultados en praderas donde el trébol estaba ausente o en proporciones muy bajas. Las condiciones que favorecen el crecimiento de leguminosas, rendimientos muy altos de forraje pueden obtenerse sin fertilizantes de N. Este es el caso de grandes zonas de praderas de Nueva Zelanda (WALKER *et al.*, 1954). Altos rendimientos de forraje sin fertilizante N pueden también obtenerse en Europa con variedades modernas de trébol (MCEWEN y JOHNSTON, 1984).

Los cultivos de leguminosas anuales suelen responder a tratamientos con N. La fertilización de la soja con N se ha vuelto algo muy común. Normalmente

ésta se aplica en el momento de la siembra para obtener un rápido crecimiento del cultivo joven. BHANGOO y ALBRITTON (1972) encontraron en experimentos de campo, que niveles de 112 kg ha<sup>-1</sup> aumentaron los rendimientos de la soja entre un 10 y 15%. HULPOI *et al.* (1971) recomiendan 60 kg N ha<sup>-1</sup> para este cultivo, en suelos chernozem en Rumanía. Las habas (*Vicia faba*) y las lentejas también responden a niveles bajos de N (36 kg N ha<sup>-1</sup>), según HAMISSA (1974) y SCHERER y DANZEISEN (1980).

Una aplicación excesiva de N puede ser perjudicial 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 en la remolacha azucarera reduce la calidad de las raíces. En los cereales puede resultar en encamado. La susceptibilidad al encamado se reduce mediante la aplicación de productos químicos que reducen la altura de los cereales, y es práctica común en Europa Central (ver punto 5.1.6).

Aplicaciones excesivas de N pueden estimular diversas enfermedades fúngicas en el cultivo (TROLLDENIER, 1969). Algunos ejemplos son la roya parda (*Puccinia hordei*) en cebada, la helmintosporiosis (*Helminthosporium oryzae*) en arroz (HAK, 1973) y *Fusarium graminearum* en trigo (BUNESCU *et al.*, 1972). La enfermedad puede ser especialmente grave, si el suministro de K y P al cultivo es bajo. Por otra parte dos enfermedades del maíz *Pseudomonas syringae* (mancha chocolate) y *Helminthosporium turcicum* (niebla) parecen reducirse por altos 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 NO<sub>3</sub><sup>-</sup> y el NH<sub>4</sub><sup>+</sup> son los portadores de N. Este también es el caso para los fertilizantes de mezcla y complejos. El NH<sub>4</sub><sup>+</sup> está parcialmente adsorbido a los coloides del suelo y su tasa de absorción es generalmente menor que la de NO<sub>3</sub><sup>-</sup> en condiciones de campo. Por esta razón la mayoría de las cultivos no responden tan rápidamente a los fertilizantes de NH<sub>4</sub><sup>+</sup> como a los aplicados como NO<sub>3</sub><sup>-</sup>. 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 poca importancia. Así HUPPERT y BUCHNER (1953), evaluando numerosos experimentos de campo realizados en Alemania, encontraron que no hubo grandes diferencias en las respuestas de rendimiento si los cultivos se habían abonado con NO<sub>3</sub><sup>-</sup> o NH<sub>4</sub><sup>+</sup>. Sólo en suelos más ácidos el NO<sub>3</sub><sup>-</sup> fue superior al NH<sub>4</sub><sup>+</sup>. WIDDOWSON *et al.* (1967) informaron que el nitrato cálcico Ca(NO<sub>3</sub>)<sub>2</sub> dio mayores rendimientos en grano en cebada que el sulfato amónico (NH<sub>4</sub>)<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> en tres cuartas partes 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 por desnitrificación y lixiviación puede ser más altas con  $\text{NO}_3^-$  que con  $\text{NH}_4^+$ . En la tabla 7.13 de un trabajo de RIGA *et al.* (1980) se muestra la recuperación de N en una rotación de tres años. El experimento compara la recuperación de N de 100 kg de fertilizante marcado (N-15) que se suministró como  $\text{NO}_3^-$  ó  $\text{NH}_4^+$  en el primer año de la rotación. El nitrógeno se suministró en aplicaciones divididas tanto en 2 como 3 dosis iguales. Como puede verse en la tabla, las pérdidas de N (N sin recuperar) fueron más altas con una aplicación de  $\text{NO}_3^-$  que con una de  $\text{NH}_4^+$  y con 2 más que con 3 aplicaciones. La aplicación de  $\text{NH}_4^+$  resultó en una cantidad más alta de N incorporado 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 2º año y dos cosechas de maíz del 3º año, fue comparativamente baja.

**Tabla 7.12.** Principales fertilizantes nitrogenados.

	Fórmula	% de N
Sulfato amónico	$(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$	21
Cloruro amónico	$\text{NH}_4\text{Cl}$	26
Nitrato amónico	$\text{NH}_4\text{NO}_3$	35
Nitrato amónico cálcico	$\text{NH}_4\text{NO}_3 + \text{CaCO}_3$	21
Nitrosulfato amónico	$\text{NH}_4\text{NO}_3 \cdot (\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$	26
Nitrato potásico	$\text{KNO}_3$	14
Urea	$\text{CO}(\text{NH}_2)_2$	46
Cianamida cálcica	$\text{CaCN}_2$	21
Amoníaco anhidro	$\text{NH}_3$	82

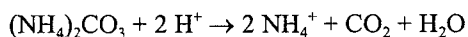
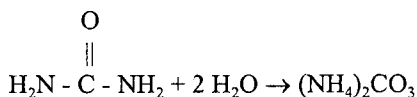
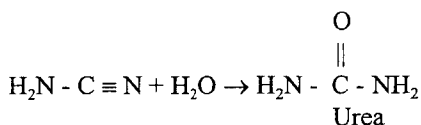
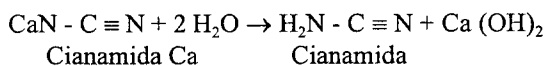
**Tabla 7.13.** Destino del N marcado aplicado en fracciones como  $\text{NO}_3^-$  o  $\text{NH}_4^+$ , con 2 o 3 aplicaciones iguales en el primer año de un experimento con rotación de cultivos. Nivel de fertilizante aplicado: 100 kg N ha<sup>-1</sup> (RIGA *et al.*, 1980).

Forma y nº aplicaciones	Trigo 1º año	N absorbido avena 2º año	Maíz × 2 3º año	N suelo al final test	Pérdida N no recuperado
			kg N ha <sup>-1</sup>		
3 × $\text{NO}_3^-$	57.4	1.31	2.02	8.1	31.2
2 × $\text{NO}_3^-$	46.7	1.27	1.54	8.2	42.3
3 × $\text{NH}_4^+$	64.1	1.70	2.74	13.4	18.5
2 × $\text{NH}_4^+$	45.6	1.70	2.74	14.1	35.9

Altas pérdidas de  $\text{NH}_3$ , por otra parte, pueden darse en suelos alcalinos debido a la volatilización del  $\text{NH}_3$  (ver punto 6.1.4). Dichos suelos deberían por lo tanto abonarse con  $\text{NO}_3^-$  y no con urea o fertilizantes que contengan  $\text{NH}_4^+$ . Las pérdidas de N de los suelos pueden ser altas como resultado de la desnitrificación (ver punto 3.1.5). Estos suelos deberían, por lo tanto, no recibir con  $\text{NO}_3^-$ , recomendándose en este caso urea y fertilizantes con  $\text{NH}_4^+$ , que deberían incorporarse bien al suelo.

El sulfato amónico era un fertilizante muy importante en el pasado, pero su consumo relativo ha disminuido gradualmente en los últimos años. En gran parte ha sido reemplazado por la urea, que tiene un contenido de N mayor y se maneja más fácilmente en forma de solución (ver punto 6.2.3). El nitrato amónico es una sal explosiva y, por esta razón, su uso directo como fertilizante está prohibido en algunos países. Este fertilizante nitrogenado de graduación más bien alta se utiliza ahora frecuentemente en la preparación de fertilizantes líquidos. Debido al riesgo de incendio, sin embargo, el nitrato amónico frecuentemente se mezcla con caliza. Esta mezcla es segura y fácil de manejar y se llama nitrato amónico cálcico. Es un fertilizante conocido de aplicación directa al suelo que, debido al contenido de Ca, previene o demora la acidificación del suelo. El cloruro amónico tiene menor importancia. Según COOKE (1972) es apropiado para arrozales, donde el uso de  $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$  lleva a la producción del indeseable sulfuro. El nitrosulfato amónico es una sal doble de nitrato amónico y sulfato amónico fabricada al neutralizar ácidos nítrico y sulfúrico con  $\text{NH}_3$ . El producto es fácil de manipular y almacenar. Su consumo, sin embargo, ha disminuido en los últimos años. El nitrato potásico contiene 44% de  $\text{K}_2\text{O}$  además de N. Este fertilizante se utiliza frecuentemente en pulverizaciones foliares. Lo misma se verifica para la 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. Es de color oscuro ya que también contiene algo de C, que se forma durante su producción. La cianamida cálcica es soluble en agua. Como se muestra a continuación en el suelo se convierte en urea, que a su vez se divide en  $\text{NH}_3$  y  $\text{CO}_2$ .



Este proceso de conversión necesita agua. Por esta razón la respuesta de los cultivos a la cianamida cálcica se retrasa en 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 al suelo. Las sustancias tóxicas intermedias son un buen control de malezas

e inhibidores de la nitrificación. La cianamida es un fertilizante nitrogenado de reacción lenta. La diciandiamida formada durante la degradación de la cianamida cálcica retarda la amonificación de la urea y también la oxidación del  $\text{N-NH}_4$ . El efecto del fertilizante nitrogenado, por esto, se ve retrasado (RATHSACK, 1978). Durante el proceso de conversión también se forma  $\text{Ca(OH)}_2$ , de efecto favorable sobre el pH y sobre la estructura de los suelos ácidos.

La aplicación de  $\text{NH}_3$  anhidro ya se discutió en el punto 6.2.3. El inconveniente principal de este fertilizante de alta graduación es el equipo especial necesario para su transporte y aplicación. Numerosos ensayos de campo han demostrado que el  $\text{NH}_3$  anhidro produce respuestas muy similares a las de los fertilizantes sólidos (DAM KOFOED *et al.*, 1967). En suelos de texturas pesadas y en climas más continentales, el  $\text{NH}_3$  anhidro puede también aplicarse en otoño sin el riesgo de pérdidas de N por lixiviación (KORENSKY y NEUBERG, 1968). En estos suelos el riesgo de pérdidas por lixiviación solamente se da si el  $\text{NH}_4^+$  se oxida a  $\text{NO}_3^-$  en gran parte. Esta oxidación microbiana depende ampliamente de las temperaturas del suelo en otoño e invierno. Así, en condiciones climáticas de inviernos moderados y altas precipitaciones, la aplicación de  $\text{NH}_3$  anhidro u otros fertilizantes puede conducir a pérdidas sustanciales de nitratos por lixiviación (DAM KOFOED *et al.*, 1967). Estas pérdidas de N durante el invierno son probablemente la principal razón de que el  $\text{NH}_3$  anhidro aplicado en el otoño suele resultar en rendimientos más bajos que los obtenidos con aplicaciones de primavera (ROUSSEL *et al.*, 1966).

En la última década se han desarrollado fertilizantes nitrogenados de liberación lenta con objeto de disminuir las pérdidas por lixiviación que resultan del uso de fertilizantes más solubles, y para proporcionar 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 amónico recubiertos con azufre. La disponibilidad de las formas recubiertas con azufre depende de las condiciones físico-químicas del suelo que influyen en la solubilidad, mientras que la disponibilidad de la urea-formaldehído y de isobutilidin diurea están principalmente controladas por la actividad microbiana del suelo. Las condiciones del suelo que promueven la actividad microbiológica también tienden a favorecer el crecimiento de los cultivos. La liberación de N de estos fertilizantes sigue generalmente las necesidades de N del cultivo.

En la descomposición de estos fertilizantes orgánicos de liberación lenta la urea se libera por hidrólisis (Figura 7.8), siendo luego dividida por la ureasa en  $\text{NH}_3$  y  $\text{CO}_2$ . El amoníaco puede oxidarse después a nitrito y nitrato por la nitrificación (ver punto 7.1.4). Según HADAS y KAFKAFI (1974), la tasa de descomposición microbiana de la urea-formaldehído es controlada por la temperatura. Estos autores encontraron que las constantes de velocidad de descomposición para el proceso global fueron varias veces mayores a  $24^\circ\text{C}$  y

34°C que a 14°C. A esta menor temperatura la ruptura se retrasa especialmente durante las primeras semanas tras la aplicación. La recuperación de nitrógeno, medida por la proporción de N absorbido por el cultivo en relación al N total aplicado, es generalmente baja para estos fertilizantes de liberación lenta en comparación con fertilizantes convencionales de N solubles en agua (DAM KOFOED y LARSEN, 1969; ALLEN *et al.*, 1971). STÄHLIN (1967), por ejemplo, al evaluar butiledin diurea en praderas encontró que una aplicación de 500 kg N ha<sup>-1</sup> durante dos años dió sólo rendimientos muy pobres en el 2º año.

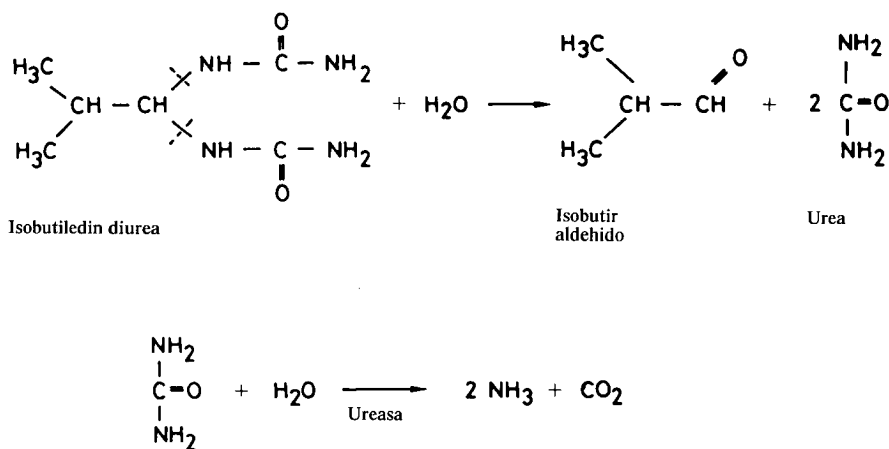


Fig. 7.8. Reacciones de descomposición de un fertilizante de N de liberación lenta (isobutiledin diurea).

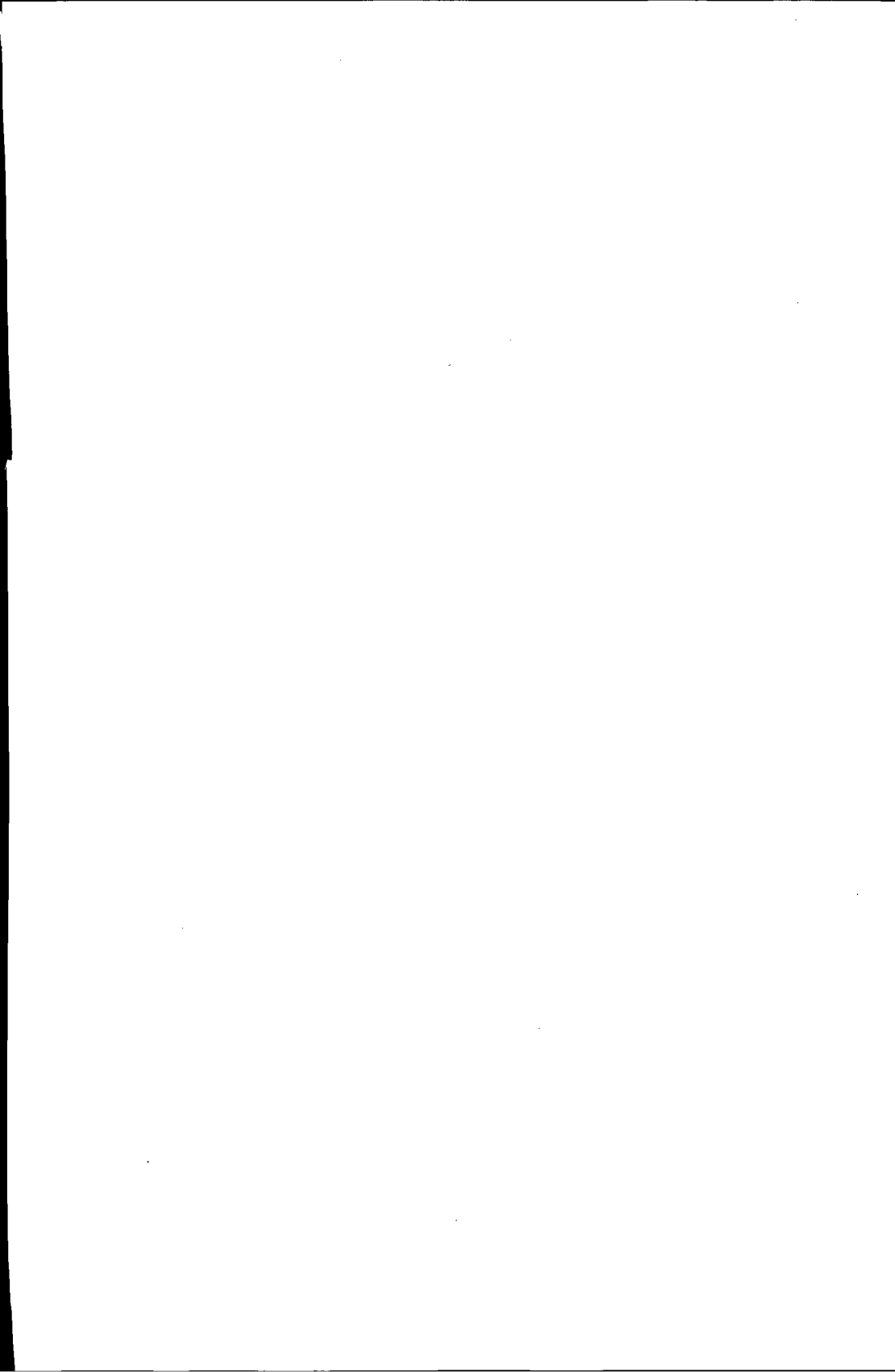
Una desventaja adicional de los fertilizantes de N de liberación lenta es su alto coste por unidad de peso de N en comparación con los fertilizantes nitrogenados normales. Sin embargo, hay informes favorables respecto a la aplicación de fertilizantes de liberación lenta. Este tema fue tratado por OERTLI (1980) en un trabajo de revisión (ver punto 6.1.3). En la actualidad los fertilizantes de N de liberación lenta son solamente una propuesta viable para uso en horticultura y céspedes. Aquí, una elevada dosis de aplicación de N puede realizarse de una única vez con estos materiales de actuación lenta sin ningún riesgo para las plantas. El mismo nivel de N aplicado en forma de materiales solubles resultaría en daños severos. Esta es la ventaja principal de estos fertilizantes de liberación lenta, que pueden suministrarse en una única aplicación.

## Lectura general

- ALLISON, F.E. (1973): Soil organic matter and its role in crop production. Elsevier Sci. Publications.
- BARTHOLOMEW, W.V. and CLARK, F.E. (1965): Soil nitrogen. American Soc. of Agronomy, Inc., Madison, Wisconsin, USA.
- BAUER, W.D. (1981): Infection of legumes by *Rhizobia*. Ann. Rev. Plant Physiol. 32, 407-449.
- BURESH, R.J., CASSELMAN, M.E. and PATRICK, W.H. jr. (1980): Nitrogen fixation in flooded systems, a review. Adv. Agron. 33, 150-192.
- CLARK, F.E. and ROSSWALL, T. (eds.) (1981): Terrestrial nitrogen cycles, processes ecosystem strategies and management impacts. Ecol. Bull. Stockholm 33.
- CRASWELL, E.T. and GODWIN, D.C. (1984): The efficiency of nitrogen fertilizers applied to cereals in different climates. In: Adv. in Plant Nutrition, Vol. 1 (P.B. Tinker and A. Läuchli, eds.), p. 1-55. Praeger New York.
- DELWICHE, C.C. (ed.) (1981): Denitrification, nitrification and atmospheric nitrous oxide. Wiley, New York, London, Sydney, Toronto.
- DÖBEREINER, J. (1983): Dinitrogen fixation in rhizosphere and phyllosphere associations. In: "Inorganic plant nutrition" Encycl. Plant Physiol. New Series Vol. 15 A (A. Läuchli and R.L. Bielecki, eds.) p. 330-350. Springer-Verlag Berlin, New York, Heidelberg, Tokyo.
- GREENWOOD, E.A.N. (1976): Nitrogen stress in plants. Adv. Agron. 28, 1-35.
- HEWITT, E.J. and CUTTING, C.V. (eds.) (1979): Nitrogen assimilation in plants. Academic Press, London, New York, San Francisco.
- INTERNATIONAL ATOMIC ENERGY AGENCY (1971): Nitrogen-15 in Soil-Plant Studies. Vienna.
- KIRKBY, E.A. (1970): Nitrogen nutrition of the plant. The University of Leeds Press, Leeds.
- NEYRA, C.A. and DÖBEREINER, J. (1977): Nitrogen fixation in grasses. Adv. Agron. 29, 1-38.
- NIELSEN, D.R. and MACDONALD, J.G. (1978): Nitrogen in the environment. Vol. 1, Nitrogen behaviour in field soil. Academic Press London, New York, San Francisco.
- NIELSEN, D.R. and MACDONALD, J.G. (1978): Nitrogen in the environment. Vol. 2, Soil plant nitrogen relationship. Academic Press London, New York, San Francisco.
- PARSONS, J.W. and TINSLEY, J. (1975): Nitrogenous substances. In: Gieseking, J.E. (ed.) Soil components, Vol. 1, Organic components. p. 263-304, Springer-Verlag.
- QUIPEL, A. (1983): Dinitrogen-fixing symbiosis with legumes, non-legume angiosperms and associative symbiosis. In: "Inorganic plant nutrition"

- Encycl. Plant Physiol. New Series Vol. 15 A (A. Läuchli and R.L. Bielecki, eds.) p. 286-329, Springer-Verlag, Berlin, New York, Heidelberg, Tokyo.
- SAVANT, N.K. and DEDATTA, S.K. (1982): Nitrogen transformations in wetland rice soils. *Adv. Agron.* 35, 241-302.
- SIMPSON, J.R. and FRENEY, J.R. (1974): Fate of nitrogen under different cropping systems. *In*: Leece, D.R. (ed.) *Fertilizers and the environment*, p. 27-33. Australian Inst. of Agric. Sci., Sydney.
- STEVENSON, F.J. (ed.) (1982): *Nitrogen in agricultural soils*. Am. Soc. Agron., Madison, USA.
- WALKER, T.W. (1956): The nitrogen cycle in grassland soils. *J. Sci. Fd. Agric.* 7, 66-72.





## Capítulo 8:

# Azufre

### 8.1. El Azufre del suelo

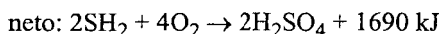
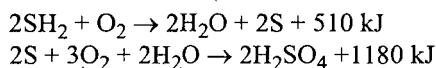
El azufre aparece en el suelo en formas inorgánicas y orgánicas. En la mayoría de los suelos, el S orgánico constituye la principal reserva de S (REISENAUER *et al.*, 1973; SCOTT y ANDERSON, 1976). En suelos de turba, éste puede constituir casi el 100% del S total. El S orgánico del suelo puede dividirse en 2 fracciones: el azufre unido al carbono, y el que no está ligado al carbono. Esta última fracción está constituida por sulfatos fenólicos y de colina, así como por lípidos (FRENEY y STEVENSON, 1966). El S unido al carbono incluye el S de aminoácidos aunque éstos parecen constituir menos de la mitad de dicha fracción (WHITEHEAD, 1964). La relación C:N:S en la materia orgánica del suelo es aproximadamente 125:10:1.2 (FRENEY, 1961). Las formas inorgánicas de S en el suelo consisten principalmente en  $\text{SO}_4^{2-}$ . Los suelos de regiones áridas pueden acumular cantidades elevadas de sales como  $\text{CaSO}_4$ ,  $\text{MgSO}_4$  y  $\text{NaSO}_4$ . En condiciones húmedas, sin embargo, el  $\text{SO}_4^{2-}$  aparece ya sea en la solución del suelo o adsorbido a los coloides del suelo. El  $\text{SO}_4^{2-}$  en la solución de suelo está en equilibrio con la formas de la fase sólida. Los factores que influyen en la retención de  $\text{SO}_4^{2-}$  en el suelos fueron considerados en detalle por REISENAUER *et al.* (1973). Los sulfatos, como los fosfatos, se adsorben a los sesquióxidos y a las arcillas, aunque la fuerza de unión de los sulfatos no es tan grande como la de los fosfatos. Según ENSMINGER (1954) la capacidad de adsorción de fosfatos sigue el siguiente orden:  $\text{Al}_2\text{O}_3 >$  caolinita  $>$  bauxita  $>$  turba  $>$  limonita  $>$  hematita  $>$  aluminio hidratado  $>$  goetita. La capacidad de adsorción de sulfatos de las arcillas sigue la siguiente secuencia: caolinita  $>$  illita  $>$  bentonita (CHOA *et al.*, 1962). La fuerza de adsorción de 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 los suelos del Coastal Plain y del Piedmont de Carolina del sur. También se verificó una clara relación entre el contenido de arcilla del suelo y el contenido de sulfato intercambiable, aumentando el contenido de sulfato intercambiable con contenido de arcilla. Del trabajo de SCOTT (1976) en suelos del Noreste de Escocia, se concluye que la adsorción de sulfatos parece depender más del Fe activo que del aluminio.

En terrenos inundados, el S inorgánico aparece en formas reducidas como  $\text{FeS}$ ,  $\text{FeS}_2$  (pirita) y  $\text{SH}_2$ . El contenido total de S de los suelos de las regiones templadas es del orden de 0.005 a 0.04% de S (SIMON-SYLVESTRE, 1969). Los niveles totales del suelo dependen del contenido de materia orgánica y de las

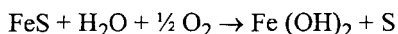
condiciones climáticas. En condiciones húmedas elevadas cantidades de  $\text{SO}_4^{2-}$  se lixivian, mientras que en situaciones áridas los  $\text{SO}_4^{2-}$  se acumulan en las capas superiores de suelo. Los suelos de las regiones templadas poseen generalmente cantidades más altas de S cuanto mayor es su contenido de materia orgánica. Así según investigaciones de GRUNWALDT (1969) el contenido de S de diversos tipos de suelo disminuye según la siguiente secuencia:

suelos calcáreos orgánicos > turba > suelos pantanosos >  
suelos podsólicos pardo-grises > podsoles

La fracción de S orgánico del suelo se vuelve disponible para las plantas por la actividad microbiana. En este proceso de mineralización se forma  $\text{S H}_2$  que en condiciones aeróbicas sufre rápidamente una auto-oxidación para convertirse en  $\text{SO}_4^{2-}$ . En medios anaeróbicos, sin embargo, el  $\text{S H}_2$  es oxidado a S elemental por las bacterias quimiotróficas del azufre (*Beggiatoa*, *Thiothrix*). Estas mismas bacterias pueden también oxidar S a  $\text{H}_2\text{SO}_4$  en condiciones aeróbicas. El S elemental también es oxidado por bacterias quimiotróficas del género *Thiobacillus*. El proceso global puede expresarse en términos químicos como sigue:



La oxidación del S resulta en la formación de  $\text{H}_2\text{SO}_4$ , dándose, por tanto, un incremento de la acidez de suelo. El mismo proceso también explica la acidificación resultante de la adición de S elemental a los suelos. Este tratamiento se utiliza a veces para disminuir el pH de suelos alcalinos. De un modo similar a la reacción descrita anteriormente, el FeS puede oxidarse biológica y químicamente a S elemental (SCHOEN y RYE, 1971) según la ecuación:



En condiciones reductoras (suelos inundados, arrozales) el  $\text{SH}_2$  es el producto final más importante de la degradación anaeróbica de S. Se forman además sulfuros orgánicos, como los metil- y butil sulfuros, que, como el  $\text{SH}_2$ , se caracterizan por un olor desagradable. Las bacterias fotosintéticas verdes y púrpuras pueden oxidar el  $\text{SH}_2$  a S utilizando el H del  $\text{SH}_2$  para el transporte fotosintético de electrones. Cuando este proceso se restringe, el  $\text{SH}_2$  puede acumularse a niveles tóxicos, limitando así el crecimiento de las plantas. En parte, el efecto perjudicial del  $\text{SH}_2$  puede aliviarse mediante la adición de sales ferrosas que forman el FeS apenas soluble (CONNELL y PATRICK, 1969). La reducción de sulfato en condiciones anaeróbicas se produce principalmente por bacterias del género *Desulfovibrio* (PONNAMPERUMA, 1972). Estas bacterias utilizan el oxígeno del  $\text{SO}_4^{2-}$  como un aceptor terminal de electrones.

Los procesos de conversión de S en los suelos se muestran en Figura 8.1. En condiciones reductoras se produce  $\text{SH}_2$ , liberándose parte de este compuesto a la atmósfera y perdiéndose por tanto del sistema edáfico. Las condiciones aeróbicas favorecen la formación de  $\text{SO}_4^{2-}$ . Como este ion es relativamente móvil en el suelo, algo del  $\text{SO}_4^{2-}$  puede perderse por lixiviación. El sulfato es la forma en que las plantas absorben S del suelo. Dentro de la planta misma, una parte del sulfato absorbido se reduce y se convierte a formas orgánicas (ver punto 3.3.3.). El S orgánico presente en los restos de material vegetal muerto del suelo también está implicado en el ciclo del S como se muestra en la Figura 8.1. WHITEHEAD (1964) presentó un útil trabajo sobre el ciclo del S en relación a la nutrición del suelo y de la planta.

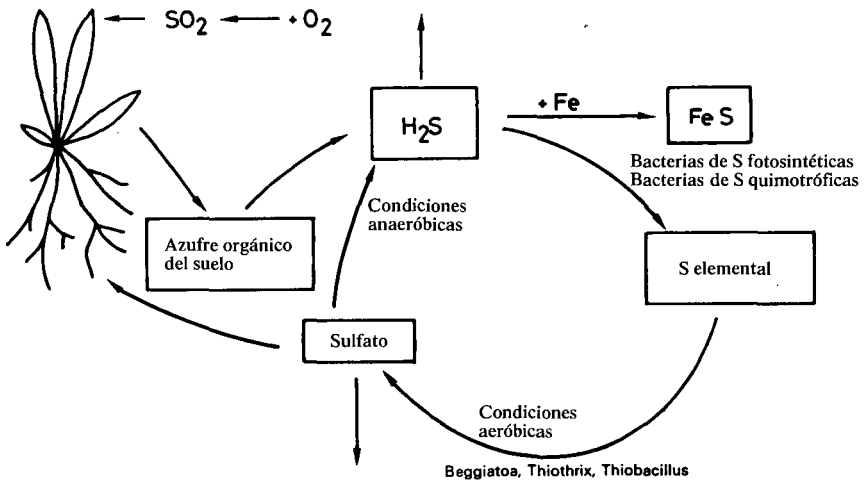


Fig. 8.1. Ciclo del azufre en la naturaleza.

## 8.2. El Azufre en la Fisiología

### 8.2.1. Absorción y translocación

Las plantas absorben S principalmente en forma de  $\text{SO}_4^{2-}$ . 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 judía. La absorción de  $\text{SO}_4^{2-}$  por las células vegetales apenas se ve afectada por la presencia de otros nutrientes. El selenato, sin embargo, está muy relacionado químicamente con el  $\text{SO}_4^{2-}$ , deprime sustancialmente la absorción de  $\text{SO}_4^{2-}$  (LEGGETT y EPSTEIN, 1956). Esto indica que ambas especies iónicas compiten probablemente por el mismo lugar en el transportador. Según investigaciones de ANSARI y BOWLING (1972) con girasol, el  $\text{SO}_4^{2-}$  se absorbe y

transloca en contra de un gradiente electroquímico, sugiriendo que la absorción de  $\text{SO}_4^{2-}$  es un proceso activo a (ver punto 3.1.6). LIN (1981) al estudiar la absorción de sulfato por protoplastos de raíces de maíz y segmentos de raíces de maíz encontró que la absorción de sulfato se vió promovida por una disminución del pH de la solución externa. El autor sugiere que el sulfato puede absorberse principalmente vía un cotransporte  $\text{H}^+/\text{SO}_4^{2-}$  o un antiporte  $\text{OH}^-/\text{SO}_4^{2-}$  (ver punto 3.1.5). Se supone que las proteínas de transporte localizadas en el plasmalema son las responsables del proceso de absorción de sulfatos.

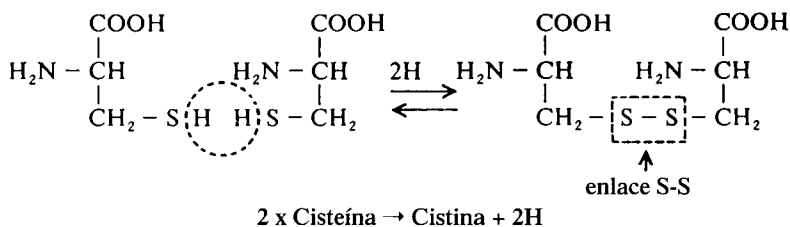
El sulfato se transloca principalmente en sentido ascendente (acropétalo) y la capacidad de las plantas superiores para mover S en sentido descendente (basipétalo) es relativamente pobre. En experimentos con trébol en solución de cultivo, BOUMA (1967) encontró que al interrumpir el suministro de  $\text{SO}_4^{2-}$  (transferencia a una solución sin  $\text{SO}_4^{2-}$ ) el S en las raíces y los peciolos se translocó hacia las hojas más jóvenes. El S de las hojas más viejas, sin embargo, no contribuyó al suministro de S de los tejidos más jóvenes, lo que demuestra que no se da una translocación en contra de la corriente de transpiración.

Existe ahora una considerable evidencia de que las plantas pueden utilizar  $\text{SO}_2$  atmosférico como fuente de S. FALLER *et al.* (1970) cultivando diversas especies vegetales en cámaras de crecimiento con concentraciones definidas de  $\text{SO}_2$  en la atmósfera como única fuente de S, encontraron que el crecimiento sólo se vió reducido en el tratamiento sin  $\text{SO}_2$ . El efecto favorable del  $\text{SO}_2$  para aliviar la deficiencia de S fue también observado por COWLING y LOCKYER (1976). Una vez que el  $\text{SO}_2$  se absorbe a través del estoma, se distribuye por toda la planta, habiéndose detectado en diversas fracciones azufradas, como proteínas, aminoácidos y sulfatos (DE CORMIS, 1968).

### 8.2.2. Funciones metabólicas del azufre

La asimilación (reducción) del  $\text{SO}_4^{2-}$  se describió en el punto 3.3.6. Normalmente, el S reducido se incorpora rápidamente a una molécula orgánica, siendo la cisteína la primera molécula orgánica de S estable. El grupo SH (sulfhidrilo o tiol) de la cisteína puede transferirse a la fosfomoserina para formar cistationina, que se divide para producir homocisteína. Este compuesto, a su vez, puede convertirse en metionina por una transferencia del grupo  $\text{CH}_3$ . Según WILSON *et al.* (1978), las plantas pueden producir también  $\text{SH}_2$  a partir del  $\text{SO}_4^{2-}$  si se les suministran cantidades muy altas de sulfatos.

La cisteína y la metionina son los aminoácidos de S más importantes en las plantas, donde se dan como aminoácidos libres o como unidades de las cadenas proteicas. 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 (enlace S-S) a partir de dos grupos SH.



De un modo análogo, la formación de un enlace disulfuro puede servir como una unión covalente cruzada entre dos cadenas de polipéptidos o entre dos puntos de una única cadena. Así se estabiliza la estructura polipeptídica (ver Figura 8.2). La formación de un enlace disulfuro en polipéptidos y proteínas es una función esencial del S en bioquímica, ya que estos puentes S-S contribuyen a la conformación de proteínas enzimáticas. La calidad panadera también se relaciona con los enlaces disulfuro ya que éstos son responsables de la polimerización de la glutelina. A mayor grado de polimerización de la glutelina mejor calidad panadera (EWART, 1978). Una función adicional esencial de los grupos SH en el metabolismo es su participación directa en las reacciones enzimáticas, aunque no todos los grupos SH libres en las enzimas son activos.

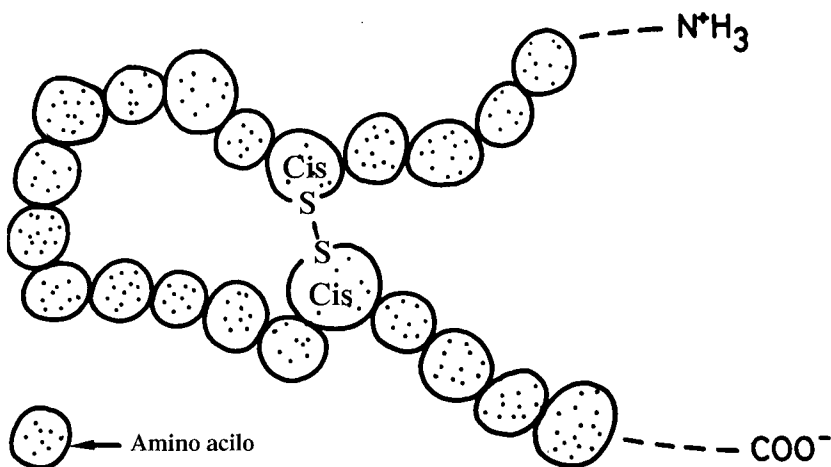


Fig. 8.2. Enlaces S-S de una cadena polipeptídica.

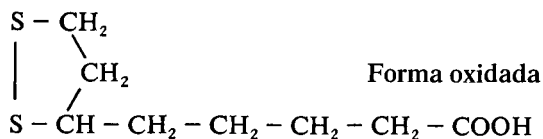
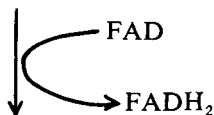
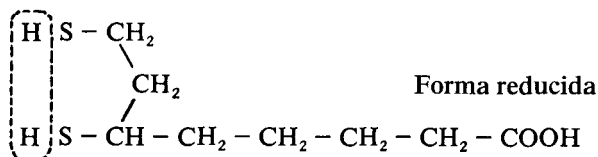
Como se muestra en la ecuación anterior la cistina se forma por la oxidación (liberación de H) de dos moléculas de cisteína. Toda la reacción sirve como un sistema redox que puede absorber o liberar átomos de H dependiendo de las condiciones metabólicas que prevalecen. En condiciones reductoras (exceso de

H o de coenzimas reducidas) el equilibrio se desplaza a favor de la formación de cisteína mientras que en condiciones oxidantes se forma cistina. El sistema funciona así como donante o aceptor de H. El sistema redox del glutatión es análogo al sistema cisteína/cistina. El glutatión es un tripeptido consistente en glutamilo (= residuo del ácido glutámico), cisteinilo (= residuo de cisteína) y glicina (ver fórmula en página anterior). El grupo reactivo del sistema es el grupo SH del cisteinilo que forma un enlace S-S con el grupo SH de otra molécula de glutatión. Debido a su mayor solubilidad en agua, el sistema redox glutatión juega un papel más importante en el metabolismo que el sistema redox cistina/cisteína. El glutatión reducido sirve como tampón de sulfhidrilos manteniendo reducidos los residuos de cisteína de las proteínas. La forma oxidada del glutatión puede ser reducida por el NADPH (ver fórmula en la siguiente página).

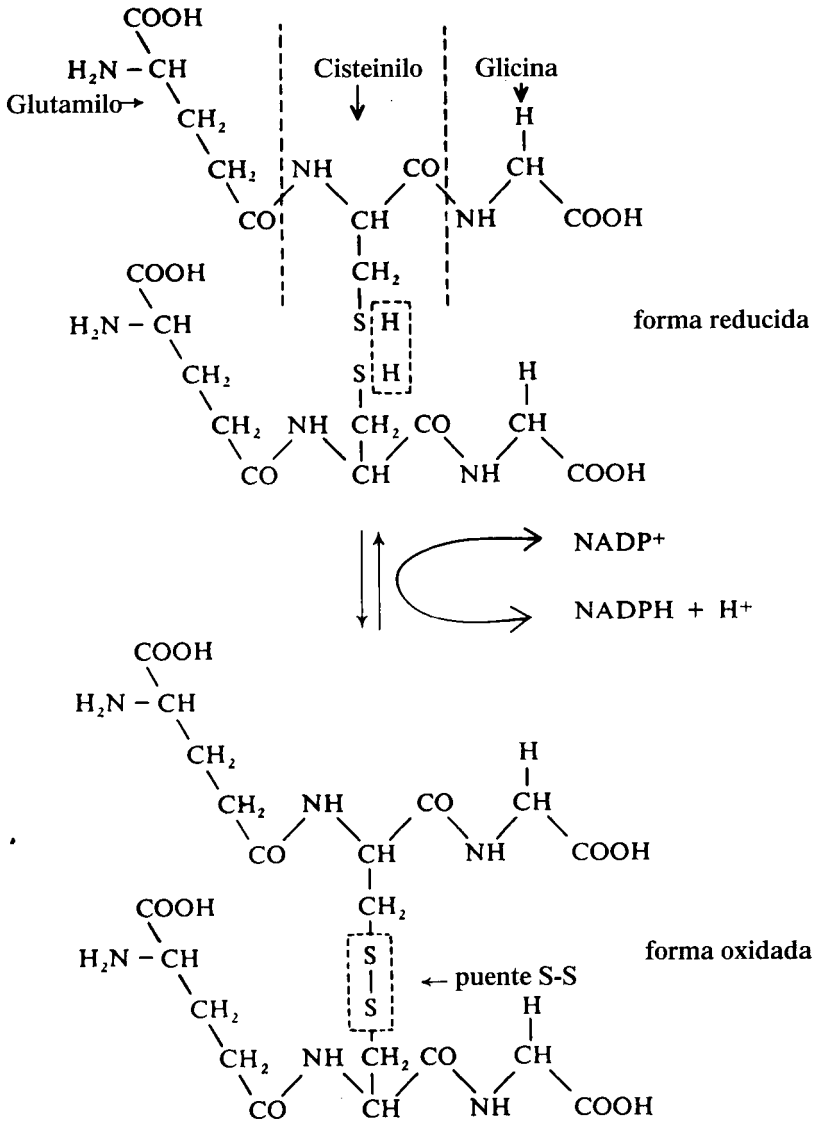
El grupo SH del ácido lipoico también participa en reacciones redox de un modo similar (ver fórmula). El ácido lipoico es una coenzima involucrada en la descarboxilación oxidativa de  $\alpha$ -ceto ácidos.

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. La disposición espacial detallada de los átomos de S y Fe no ha sido aún dilucidada. Sin embargo, parece que estos átomos de S y Fe están unidos y que esta combinación está a su vez unida 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 que se conoce para un compuesto biológico. La forma oxidada se reduce, aceptando un electrón expulsado de la clorofila en las reacciones luminosas de la fotosíntesis.

### Ácido lipoico



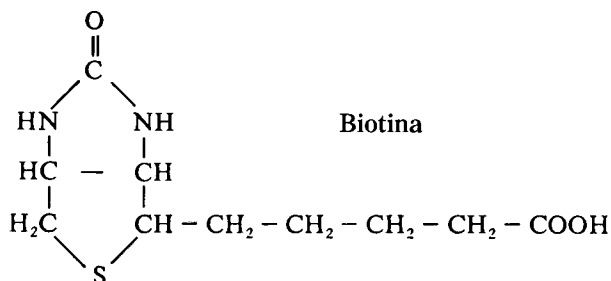
### Glutati3n



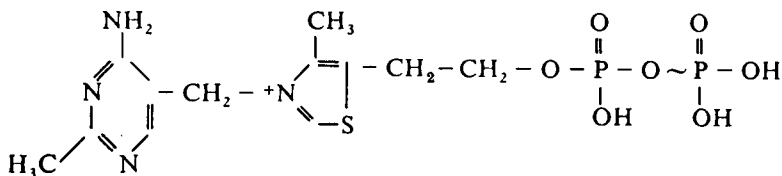
La forma reducida es probablemente la fuente final de poder reductor para la reducci3n del CO<sub>2</sub> en las reacciones oscuras de la fotos3ntesis (ver punto 3.2.2.). Tambi3n sirve como dador de electrones en la reducci3n del sulfato (ver 3.3.6), la reducci3n del N<sub>2</sub> (ver 3.3.3) y la s3ntesis del glutamato (ver 3.3.4).



El azufre es un elemento de la CoA y de las vitaminas biotina y tiamina.

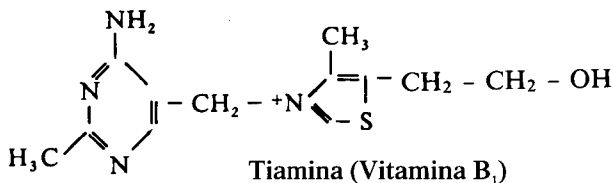


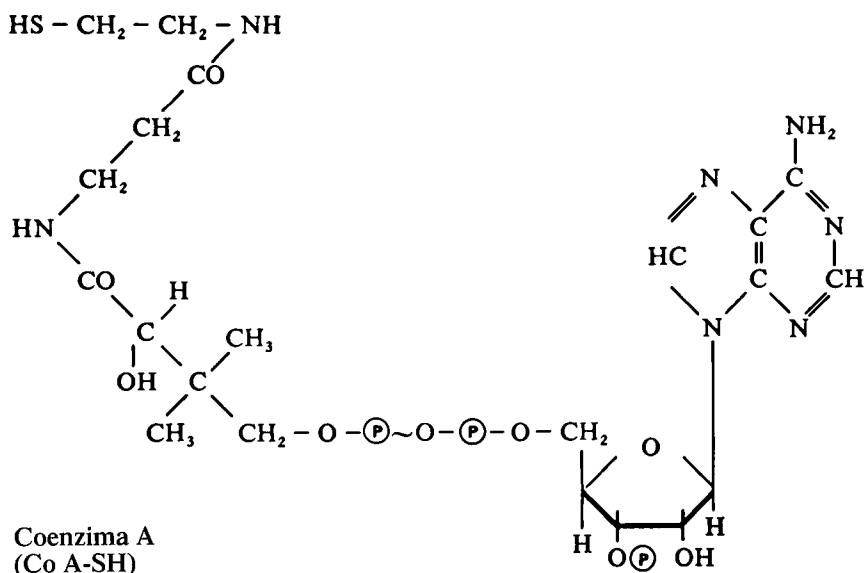
La biotina participa en la carboxilación del acetil-CoA, aunque no parece ser el grupo prostético de la ribulosa bifosfato carboxilasa.



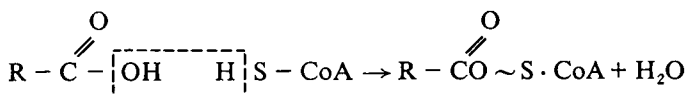
Tiamin-pirofosfato

El azufre es un elemento esencial del anillo de tiazol, que es un componente de la vitamina tiamina. La tiamina puede existir como una vitamina libre o como pirofosfato de tiamina. En contraste con los tejidos animales, las plantas contienen tiamina generalmente en forma de vitamina libre (ROBINSON, 1973). Se conoce poco el papel de la tiamina en las plantas. El pirofosfato de tiamina actúa como coenzima en la descarboxilación del piruvato a acetaldehído y en la oxidación de los  $\alpha$ -ceto ácidos (LEHNINGER, 1975). La base de estas reacciones es la capacidad del anillo de tiazol del pirofosfato de tiamina para unir y activar grupos aldehído.

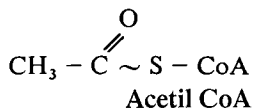




En el coenzima A (CoA) el lugar activo de la molécula es el grupo SH. Puede reaccionar con ácidos orgánicos según la ecuación

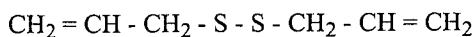


De este modo el grupo SH queda esterificado por el grupo acilo de un ácido orgánico. El coenzima A sirve así como un transportador de grupos acilo.

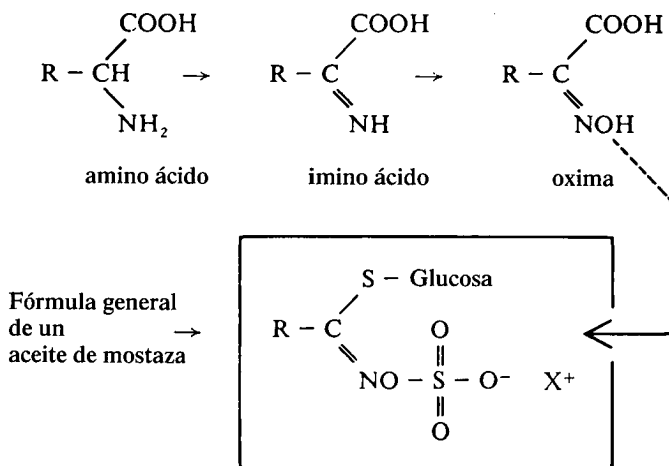


El acetil CoA se forma cuando el CoA reacciona con ácido acético. Este es un ejemplo importante de un ácido activado de este tipo y juega un papel muy significativo en el metabolismo de los ácidos grasos y de los lípidos.

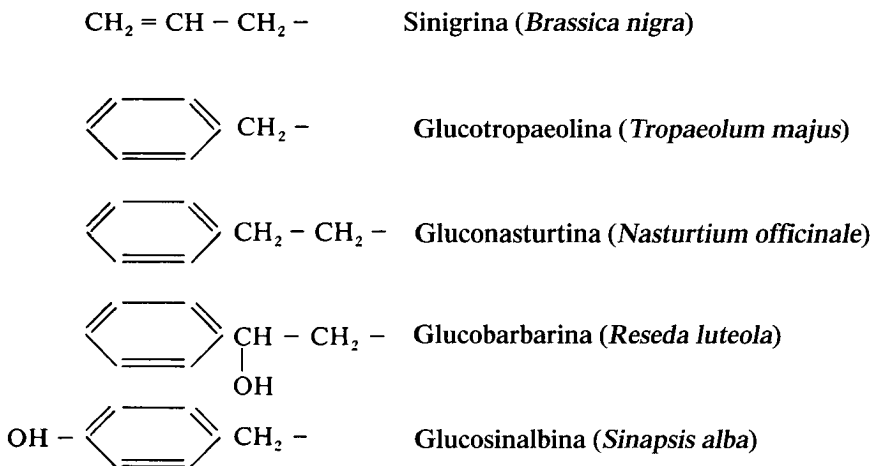
Muchas especies vegetales contienen cantidades pequeñas de compuestos volátiles de S. Éstos son principalmente di o poli sulfuros. En la cebollas son los reponsables del efecto lacrimógeno. El compuesto principal del aceite de ajo es el dialil-disulfuro.



Los aceites de mostaza que se dan principalmente en las *Crucíferas* son de una significancia agrícola particular. Según FOWDEN (1967) aminoácidos como el glutamato, el aspartato la alanina o la serina, son precursores de estos aceites. La principal ruta de síntesis se esboza a continuación:



La estructura general del aceite de mostaza mostrada anteriormente, explica que el S se da en dos formas diferentes. Está presente en forma de grupo sulfurilo y también como S reducido que une la parte glucosa con el resto de la molécula (enlace S glicosídico). El catión  $\text{X}^+$  suele ser potasio. El término químico correcto para los aceites de mostaza es glucosido de aceite de mostaza o glucosinolato. 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 las que aparecen principalmente estos glucosinolatos se citan entre paréntesis. Los altos contenidos de S que se encuentran generalmente en las *Crucíferas* son atribuibles en gran parte a estos compuestos.

El contenido de S total en los tejidos vegetales es del orden de 0.2 a 0.5% en base a la materia seca. ULRICH *et al.* (1967) al estudiar la absorción y el contenido de S en alfalfa (*Medicago sativa*) en solución, encontró que en el rango de suministro inadecuado de S, un aumento del suministro de sulfato solamente aumentó el contenido de S orgánico pero no el de sulfato. Tan pronto como la necesidad de S de la planta se satisfizo, el contenido 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 requerido por la planta para la síntesis de compuestos orgánicos de S, se almacena como S-SO<sub>4</sub>. En especies vegetales capaces de sintetizar aceites de mostaza, los compuestos orgánicos de S, antes que el SO<sub>4</sub><sup>2-</sup>, son las principales formas de almacenamiento. Según MARQUARD *et al.* (1968) el contenido de aceite de mostaza en estas plantas depende muy estrechamente del suministro de S. Las plantas con un buen suministro de S presentan altos contenidos de aceites de mostaza. Un aumento de la aplicación de S puede realzar la concentración de aceite de mostaza incluso después de lograr el máximo crecimiento. Durante la senescencia, las proteínas se hidrolizan (proteólisis) y el S liberado de los aminoácidos puede oxidarse frecuentemente a SO<sub>4</sub><sup>2-</sup> (MOTHES, 1939). En este aspecto el S orgánico difiere fundamentalmente del N orgánico, que no puede oxidarse a NO<sub>3</sub><sup>-</sup> en los tejidos vegetales.

Con excepción de las especies vegetales que contienen S-glucósidos, el grueso del S orgánico consiste en proteínas de S en forma de residuos cisteinilo y metionilo. Como las proteínas tienen una composición definida, su relación N/S varía ligeramente y es del orden de 30/1 a 40/1 (DIJKSHOORN y VAN WIJK, 1967). Relaciones N/S similares fueron encontradas por RENDIG *et al.* (1976) en proteínas de plantas jóvenes de maíz. Las proteínas de los cloroplastos y las asociadas con ácidos nucleicos, sin embargo, tienen relaciones N/S más bajas, ya que 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

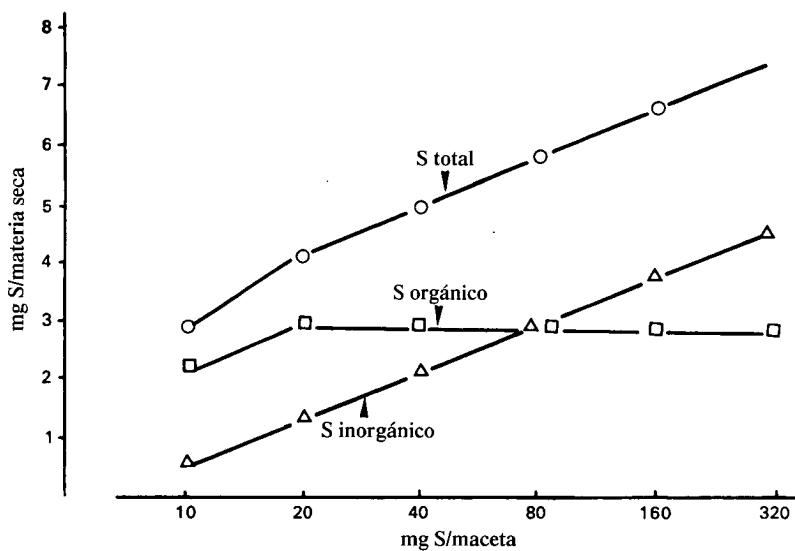


Fig. 8.3. Influencia de niveles crecientes de  $\text{SO}_4$  en el S total, en el S en forma de sulfato y S orgánico de hojas de girasol (DELOCH, 1960).

### 8.2.3. Deficiencia y toxicidad de azufre

Al ser un constituyente esencial de las proteínas, la deficiencia de S resulta en una inhibición de la síntesis proteica. Si hay deficiencia en los aminoácidos de S (cisteína, metionina) que son unidades esenciales de las proteínas, éstas 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, lo que concuerda con los resultados de EPPENDORFER (1968), que encontró una acumulación de amidas en la fracción amínica soluble de brotes de cebada que estaban sometidos a un suministro inadecuado de S. Según RENDIG *et al.* (1976), la acumulación de N amídico en plantas de maíz deficiente en S, se asocia a niveles bajos de azúcares, resultado de la pobre actividad fotosintética de plantas cloróticas deficientes en S. De lo anteriormente discutido no sorprende que el contenido proteico de plantas deficientes en S se vea deprimido, lo que no sólo se cumple para materiales vegetativos de plantas sino también para los granos de cereal. Así, tanto EPPENDORFER *et al.* (1968) como COIC *et al.* (1963) han informado que los granos de cebada y trigo deficientes en S contienen menos metionina y cisteína que los encontrados en cereales bien provistos 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 tienen o no un suministro adecuado de S. Otra característica de los tejidos deficientes en S es la acumulación de  $\text{NO}_3^-$ . La influencia de la deficiencia de S sobre los compuestos de carbohidratos con S y N en plantas quedan resumidos en los resultados de ERGLE y EATON (1951) que se muestran en la Tabla 8.2.

**Tabla 8.2.** Efecto de la concentración de sulfatos en el medio nutritivo sobre el porcentaje de peso seco de carbohidratos, compuestos de azufre y nitrógeno en hojas de algodón (ERGLE y EATON, 1951).

SO <sub>4</sub> agreg. (ppm)	peso fresco (g)	S sulfato %	S organ. %	Azucar total %	N nítric. %	N organ. sol. %	N proteic. %
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 los cultivos sobre terreno, las deficiencias de azufre y de nitrógeno son a veces difíciles de distinguir, pudiendo ser muy valioso el análisis foliar. En plantas deficientes en S los niveles de S-SO<sub>4</sub> son muy bajos mientras que se acumula N amídico y N nítrico. Esto contrasta marcadamente con la deficiencia de N con niveles muy bajos de N soluble y niveles normales de SO<sub>4</sub><sup>2-</sup>.

En plantas que padecen deficiencia de S la velocidad de crecimiento disminuye, viéndose más afectado generalmente el crecimiento de los brotes que el de la raíz. Frecuentemente las plantas son rígidas y quebradizas y los tallos permanecen delgados. En las *Crucíferas* la extensión lateral de la lámina foliar queda restringida, siendo las hojas más bien estrechas. La formación de cloroplastos se ve afectada y según KYLIN (1953), en casos severos, puede hasta darse la descomposición de los cloroplastos. En contraste con la deficiencia de N, los síntomas cloróticos se dan primero en las hojas más jóvenes más recientemente formadas (MAINARD, 1979). Esto demuestra que los tejidos más viejos no pueden contribuir sustancialmente al suministro de S a las hojas más jóvenes, que obviamente dependen principalmente del S absorbido por las raíces. ULRICH *et al.* (1967) describieron los síntomas de deficiencia de S en alfalfa como sigue: "Los síntomas de deficiencia de azufre aparecieron primero en la parte superior de las plantas de alfalfa. Las hojas pasaron de un color verde claro a un amarillo claro, frecuentemente seguido de un amarilleamiento pronunciado. Con el tiempo, todas las hojas en la planta adquirieron un color de amarillo claro a amarillo". Este 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 en S.

Las plantas son comparativamente insensibles a altas concentraciones de  $\text{SO}_4^{2-}$  en el medio nutritivo, viéndose su crecimiento negativamente afectado sólo en casos de concentraciones de  $\text{SO}_4^{2-}$  del orden de 50 mM, como en algunos suelos salinos. Los síntomas, una menor velocidad de crecimiento y hojas de color verde oscuro no son específicos del exceso de S siendo más bien típicos de plantas afectadas por la salinidad (ver 4.4.1). Siempre y cuando se suministre  $\text{SO}_4^{2-}$  y  $\text{Cl}^-$  en concentraciones iso-osmóticas, el  $\text{SO}_4^{2-}$  suele ser más perjudicial que la salinidad de Cl (HENCKEL y SOLOVYOV, 1968; MEIRI *et al.*, 1971).

Altas concentraciones de  $\text{SO}_2$  en la atmósfera pueden ser tóxicas para las plantas. Según SAALBACH (1984) los niveles críticos de  $\text{SO}_2$  para plantas anuales son de  $10 \mu\text{g SO}_2\text{m}^{-3}$ , siendo para especies forestales y otras especies perennes cerca de la mitad de este valor. La concentración de  $\text{SO}_2$  de la atmósfera es generalmente de 10 a  $40 \mu\text{g m}^{-3}$ . En zonas industriales, sin embargo, se han registrado concentraciones varias veces más altas que estos niveles normales. Las causas de la toxicidad de  $\text{SO}_2$  fueron investigadas por SILVIUS *et al.* (1975). El dióxido de azufre absorbido por las hojas se disuelve en la superficie húmeda de las células del mesófilo de las cavidades estomáticas (ver Figura 4.6, punto 4.2.5). El ácido sulfuroso resultante se disocia aumentando los niveles de  $\text{H}^+$ ,  $\text{HSO}_3^-$  y  $\text{SO}_3^{2-}$ . Los iones sulfato se producen por una reacción en cadena de radicales libres y posteriormente se asimilan (ver punto 3.3.6). De los hallazgos de SILVIUS *et al.* (1975) parece ser que una causa principal del efecto tóxico del  $\text{SO}_2$  es que a niveles altos de exposición, pueden acumularse gas  $\text{SO}_2$  y aniones de S ( $\text{HSO}_3^-$  y  $\text{SO}_3^{2-}$ ), desacoplando la fotosíntesis (ver punto 3.2.4). Otros efectos nocivos del tratamiento con  $\text{SO}_2$  incluyen la ruptura de las membranas de los cloroplastos, (WELLBURN *et al.*, 1972; PUCKETT *et al.*, 1973). En regiones industriales, niveles altos de  $\text{SO}_2$  en la atmósfera han resultado en la erradicación de ciertas especies de líquenes. La toxicidad de  $\text{SO}_2$  en las plantas se caracteriza por necrosis en las hojas. Todavía se cuestiona si el gran daño observado en bosques de coníferas de Europa Central, principalmente en las especies *Abies alba* y *Picea abies*, es el resultado del  $\text{SO}_2$  y/o de la "lluvia ácida" producida por  $\text{SO}_x$  y  $\text{NO}_x$ .

### 8.3. El Azufre en la Nutrición de los Cultivos

#### 8.3.1. Balance de Azufre

Aunque el contenido de S en los cultivos es del mismo orden que el contenido de P, la aplicación de S no juega generalmente un papel tan importante como la fertilización con P. Esto se debe al hecho de que el  $\text{SO}_4^{2-}$  no está unido (fijado) tan fuertemente a las partículas del suelo como el fosfato, estando más disponible para las raíces de las plantas. Además, cantidades sustanciales del S absorbido por los cultivos provienen de la atmósfera o de fertilizantes que contienen S junto con el nutriente principal que se aplica, por ejemplo sulfato potásico o sulfato amónico. Las cantidades de S originarias de la

atmósfera dependen de la distancia al mar, de las lluvias y de las emisiones de  $\text{SO}_2$  en humo, por lo que la atmósfera de zonas muy industrializadas suele contener más  $\text{SO}_2$ .

Parte del  $\text{SO}_2$  atmosférico se disuelve en la lluvia que cae y de esta forma penetra en el suelo, donde se oxida a  $\text{SO}_4^{2-}$ . Este proceso puede contribuir marcadamente a la acidificación del suelo. Las cantidades de S atmosférico suministradas a los suelos disminuyen con la distancia al mar (ver punto 6.6.6). Por esta razón, los suelos de las regiones marítimas están generalmente bien dotados de S. DAM KOFOED y FOGH (1968) informaron que en Dinamarca un promedio de 8 a 15 kg de S/ha y año se suministran al suelo mediante la lluvia. Según RIEHM y QUELLMALZ (1959) al menos la misma cantidad de S en forma de  $\text{SO}_2$  se absorbe directamente por cultivos en condiciones de altas concentraciones de  $\text{SO}_2$  en la atmósfera. Estas cantidades son más de el doble de las necesidades 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  $\text{SO}_4^{2-}$  pueden lixiviarse cuando las precipitaciones son elevadas. El S lixiviado frecuentemente excede por mucho las cantidades absorbidas por los cultivos. En experimentos a largo plazo con lixímetros PFAFF (1963) encontró que en suelos de textura media se lixiviaron cerca de 130 kg de S/ha y año. Los resultados del balance del S de estas investigaciones se presentan en la tabla 8.3. Puede verse que las cantidades de S suministradas por la lluvias y a través de fertilizantes fueron inferiores a 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 periodo experimental, PFAFF (1963) supone que el déficit de S, de 41 kg de S/ha y año se cubría por absorción directa de la atmósfera. Como los experimentos se llevaron a cabo en una zona industrial, ésta parece una suposición muy razonable. En los últimos años, la contaminación atmosférica de  $\text{SO}_2$  de los humos se ha controlado mucho más estrictamente, reduciéndose, por lo tanto la cantidad de S disponible para los cultivos en la atmósfera. De los resultados de la Tabla 8.3. parecería, por lo tanto, que grandes regiones de suelos cultivables pueden haber pasado de un balance de S positivo a uno negativo. La situación se agrava por el hecho de que el consumo de fertilizantes que contienen sulfato está decreciendo, particularmente el uso de sulfato amónico y superfosfato simple.

**Tabla 8.3.** Hoja de balance de azufre en cultivos de una zona industrial en condiciones de Europa Central (PFAFF, 1963).

Suministro al suelo	kg S/ha año	Perdidas del suelo	kg S/ha año
Fertilizantes	62	Extracción por los cultivos	23
Precipitación	50	Lixiviación	130
	112		153
Déficit: 41 kg S/ha y año			



### 8.3.2. Aplicación de azufre

En regiones situadas lejos del mar y de las industrias, el suministro inadecuado de S y la deficiencia de S en los cultivos no son infrecuentes. Hace más de 50 años STOREY y LEACH (1933) observaron deficiencias de S en plantas de té en Malawi, y la deficiencia se conoció como amarillos del té. La deficiencia de azufre se reconoce ampliamente ahora en muchas partes del mundo, incluyendo Africa, Australia, Nueva Zelanda y los E.E.U.U. La aplicación de azufre a los cultivos es cada vez más común.

La deficiencia de azufre en cacahuets en la sabana de Ghana fue observada por AGBLE (1974). MCLACHLAN y DE MARCO (1968) obtuvieron respuestas notables a aplicaciones de sulfato en pastos en Australia. WALKER y ADAMS (1958) en experimentos de campo en suelos con deficiencias de S en Nueva Zelanda observaron una competencia por el S entre gramíneas y tréboles. En el tratamiento sin S casi todo el  $\text{SO}_4^{2-}$  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 el fertilizante nitrogenado adecuado resultaron en un crecimiento extraordinario del trébol, aumentos del rendimiento en materia seca y del N recuperado por la pradera. El tratamiento con mayor cantidad de S también resultó en una absorción nitrogenada extremadamente alto por el forraje, que fue cerca de tres veces mayor que la dosis de fertilizante nitrogenado aplicado. Este experimento demuestra el papel esencial de S al promover el crecimiento y la fijación N por las leguminosas.

Las necesidades totales de S de los diferentes cultivos dependen de la producción de material vegetal y de la especie cultivada. Cultivos con una alta producción de material orgánico como la caña de azúcar, el maíz y el pasto Bermuda tienen una elevada necesidad de S, del orden de 30 a 40 kg de S/ha y año (ver Tabla 6.2). Una elevada necesidad de S también es característica de cultivos ricos en proteínas (alfalfa, trébol) y particularmente de las *Crucíferas*. Así las necesidades de la colza son cerca de 3 veces mayores que las de los cereales. Las *Crucíferas* necesitan una cantidad apreciable de S para la síntesis de los aceites de mostaza. Por esta razón responden de modo más sensible a un suministro inadecuado de S. Las necesidades de S de los diferentes cultivos también se reflejan en el contenido de S de sus semillas y granos, tal como se muestra en la tabla 8.4. (DELOCH, 1960).

Los fertilizantes más importantes que contienen S son el yeso, el superfosfato simple, sulfato amónico, sulfato potásico, y sulfato de potasio y magnesio. Los fertilizantes recubiertos con azufre (ver Fig. 6.3) también contribuyen al suministro de S a las plantas. Las aplicaciones de yeso ( $\text{CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ ) se utilizan frecuentemente en casos donde los suelos son absolutamente deficientes en S. MCLACHLAN y DE MARCO (1968) informaron que la eficiencia del yeso es mayor cuando el tamaño de los gránulos es pequeño. Las dosis aplicadas son generalmente del orden de 10 a 50 kg de S/ha. En regiones con elevadas

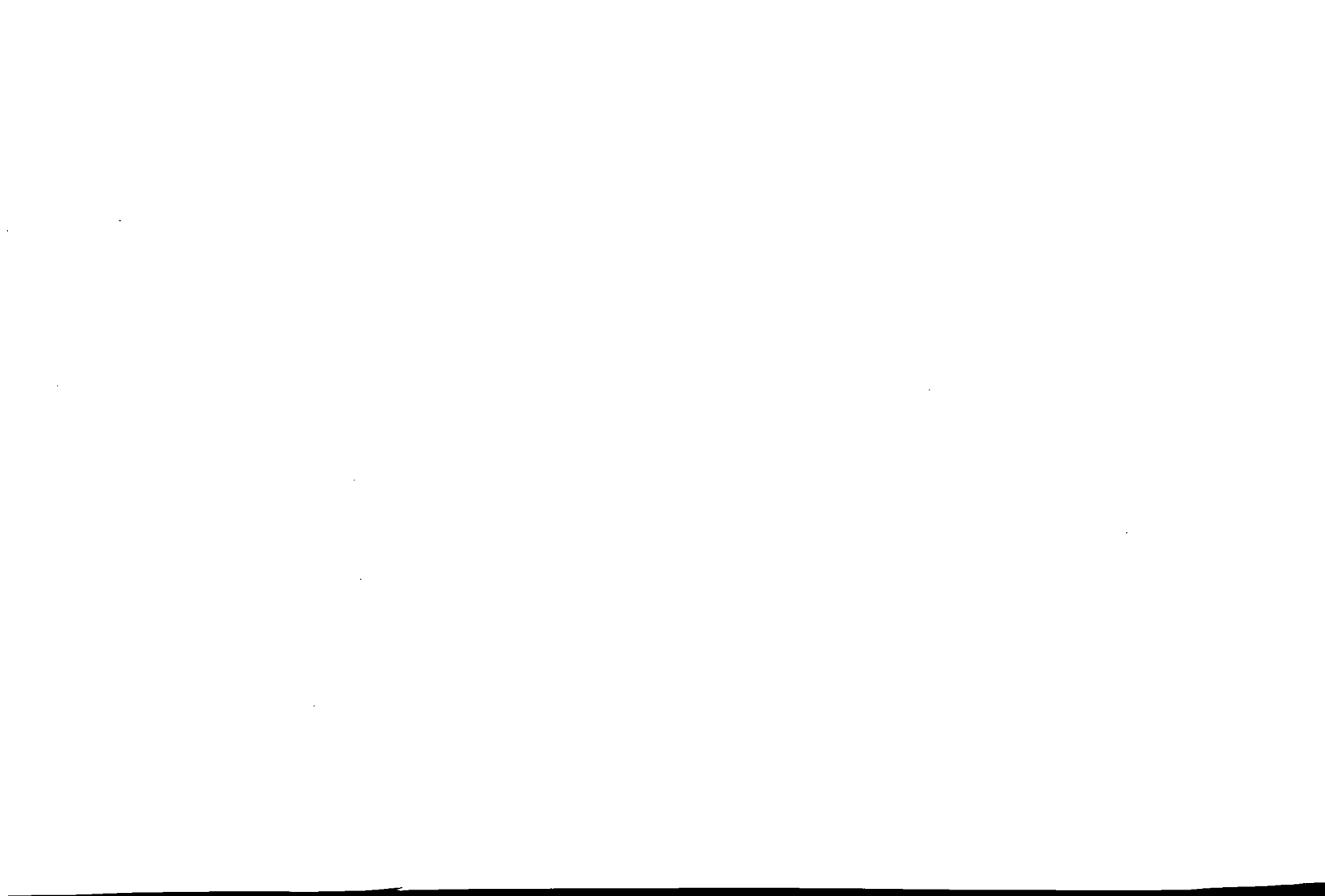
precipitaciones la aplicación de primavera se recomienda para evitar lixiviación por las lluvias invernales.

**Tabla 8.4.** Contenido de azufre en granos y semillas de varios cultivos (DELOCH, 1960).

Gramíneas		Leguminosas % S, m.s.		Crucíferas	
Cebada	0.18	Habas	0.24	Colza	1.0
Avena	0.18	Judías	0.24	Mostaza blanca	1.4
Trigo	0.17	Guisantes	0.27	Rábano oleag.	1.7
Maíz	0.17	Soja	0.32	Mostaza negra	1.0

## Lectura General

- ANDERSON, J.W. (1978): Sulphur in biology. The Inst. of Biology's Studies, No. 101. Edward Arnold, London.
- BROGAN, T.C. (1978): Sulphur in forages. An Forás Taluntais, Dublin.
- DIJKSHOORN, W. and VAN WIJK, A.L. (1967): 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.
- EATON, F.M. (1966): Sulphur. *In*: Chapman, H.D. (ed.) Diagnostic criteria for plants and soils. p. 444-475. Univ. of California, Div. of Agric. Sci.
- FRENEY, J.R. and NICOLSON, A.J. (1980): Sulphur in Australia. Australian Acad. Sci. Canberra.
- IVANOV, M.V. and FRENEY, J.R. (1983): The global biochemical sulphur cycle scope 19. J. Wiley and Sons, Chichester, England.
- JONES, U.S. and SUAREZ, E.L. (1980): Impact of atmospheric sulphur deposition, environmental impact and health effects. D.S. Shriner *et al.* (ed.) Ann. Arbor Science, Ann Arbor, Mich., US. p. 377-396.
- MCLACHLAN, K.D. (1975): Sulphur in Australasian agriculture. Sydney Univ. Press.
- NRIAGU, J.O. (ed.) (1978): Sulphur in the environment. 2 vols., Wiley.
- RICHMOND, D.V. (1973): Sulphur compounds. *In*: Miller, L.P. (ed.) Phytochemistry, Vol. 3, p. 41, Van Nostrand Reinhold.
- SVENSSON, B.H. and SÖDERLUND, G.H. (1976): Nitrogen, phosphorus and sulphur. Global cycles. Scope Report 7, Ecol. Bull. 22, Stockholm.
- THOMPSON, J.F. (1967): Sulphur metabolism in plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 18, 59-84.
- WALKER, T.W. (1957): The sulphur cycle in grassland soils. *J. Br. Grassld. Soc.* 12, 10-18.
- WHITEHEAD, D.C. (1964): Soil and plant nutrition aspects of the sulphur cycle. *Soils Fert.* 29, 1-9.



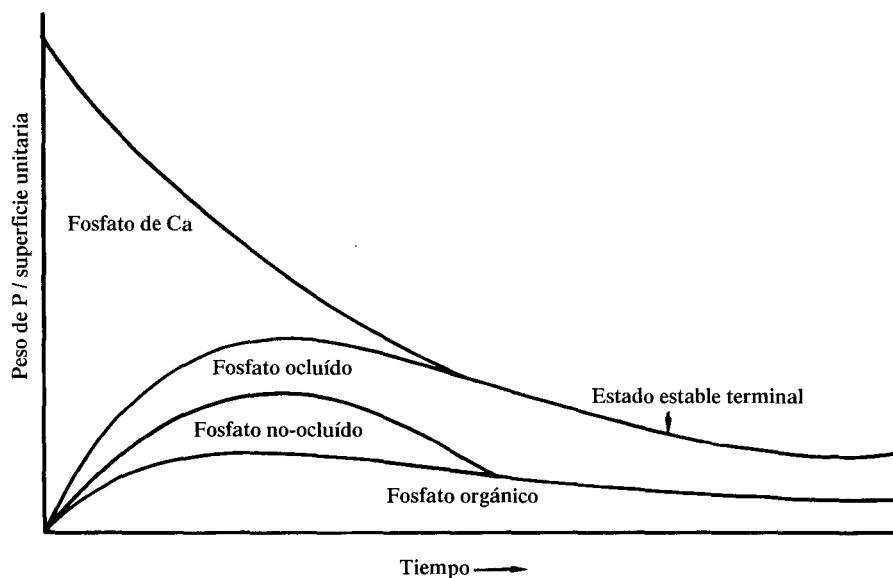
## Capítulo 9:

# Fósforo

## 9.1. El Fósforo del Suelo

### 9.1.1. Fracciones de fósforo y minerales fosfatados

El fósforo en los suelos aparece casi exclusivamente en forma de ortofosfatos. El contenido total es del orden de 0.02 a 0.15% de P. Una cantidad bastante importante de este P está asociado con la materia orgánica de suelo (WILLIAMS, 1959), oscilando la proporción de P orgánico en suelos minerales entre un 20 y un 80% del P total. MANDAL (1975) señaló que en suelos de los arrozales del Oeste de Bengala el P orgánico representaba por término medio 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.



**Fig. 9.1.** Cambios de las fracciones de fosfato del suelo durante la pedogénesis (WALKER y SYERS, 1976). Los suelos de diferentes edades se desarrollaron a partir del mismo material originario (cronosecuencia).

Esta figura muestra la distribución de las fracciones de P del suelo en una cronosecuencia de suelos desarrollados en Nueva Zelanda (WALKER y SYERS, 1976). Puede verse que la proporción de P orgánico en el perfil del suelo alcanza un máximo y luego disminuye lentamente. Para la mayor parte de los suelos minerales, se considera que las apatitas son los principales minerales que contienen fosfatos, y que de ellas derivan las otras fracciones de suelo que contienen P. En el diagrama, estas fracciones derivadas de P se muestran como "fosfato inorgánico no-ocluído" y "fosfato inorgánico ocluido". La fracción no-ocluída contiene fosfato en solución, fosfato adsorbido a las superficies de las partículas de suelo y algunos minerales de fosfato. El fosfato ocluido está retenido en los minerales de Fe y Al, frecuentemente en la cubierta de hidróxidos de Fe. La figura 9.1 también demuestra que, durante la pedogénesis, se pierde una cantidad apreciable de fosfato del suelo. Esto es en gran parte el resultado de la translocación del P soluble hacia el exterior del perfil de suelo. Cuando se considera la escala de tiempo, sin embargo, se observa que la tasa anual de lixiviación de fosfatos es extremadamente baja (ver punto 6.1.3).

No es el propósito de este libro describir las diversas formas de fosfato del suelo y las interrelaciones entre dichas formas. Simplemente desde el punto de vista de la nutrición vegetal, son importantes tres fracciones del fosfato del suelo:

1. Fosfato en la solución de suelo
2. Fosfato fácilmente disponible ó lábil
3. Fosfato no disponible.

Estas tres fracciones quedan 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 las superficies de las partículas, de modo que está en equilibrio rápido con el fosfato de la solución. La cantidad perteneciente a esta fracción puede determinarse por medio de intercambio isotópico y se denomina fosfato fácilmente disponible o lábil (ver punto 2.4.5). La tercera fracción es el fosfato no disponible o insoluble. El fosfato en esta fracción puede liberarse sólo muy lentamente a la fracción lábil.

Se han realizado muchos intentos para relacionar el fosfato no disponible con minerales específicos de suelo. Estas investigaciones, sin embargo, se complican por el hecho que muchos fosfatos contienen impurezas que influyen en su solubilidad y, por lo tanto, en su capacidad de intercambiar iones fosfato con la solución de suelo. En muchos suelos, con  $\text{pH} > 7$ , particularmente en suelos calcáreos, la apatita se considera la forma más importante de fosfato inorgánico, mientras que en suelos de  $\text{pH}$  más bajo, las formas adsorbidas y ocluidas de fosfato son las principales fracciones de P inorgánico.

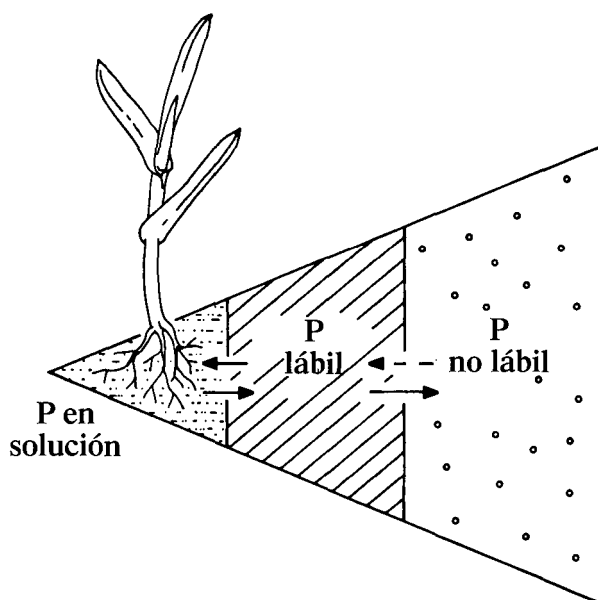


Fig. 9.2. Representación esquemática de las 3 fracciones más importantes de P en el suelo para la nutrición vegetal.

Algunos minerales fosfatados importantes del suelo se presentan en la Tabla 9.1. Sus solubilidades se conocen en sistemas bien definidos. Sin embargo, esta información es de escaso uso práctico para definir la solubilidad de los fosfatos del suelo (LARSEN, 1967), debido a la compleja naturaleza del sistema suelo. La mayoría de los minerales de fosfato contienen impurezas, que pueden influir considerablemente en su solubilidad. Así, la hidroxi apatita con impurezas de carbonato tiene una solubilidad mucho mayor que la apatita pura (KHASAWNEH y DOLL, 1978). Antes se creía que la strengita y la variscita eran fosfatos importantes del suelo. La evidencia obtenida por LARSEN (1967), sugiere, sin embargo, que existen solamente a pHs menores de 4.2 (strengita) o 3.1 (variscita). Estos dos minerales de fosfato, por lo tanto, parecen ser de poca importancia para la mayoría de los suelos agrícolas.

Tabla 9.1. Principales minerales fosfatados del suelo.

Hidroxiapatita	$\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3\text{OH}$
Fluorapatita	$\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3\text{F}$
Fosfato dicálcico	$\text{CaHPO}_4$
Fosfato tricálcico	$\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$
Variscita	$\text{AlH}_2\text{PO}_4(\text{OH})_2$
Strengita	$\text{FeH}_2\text{PO}_4(\text{OH})_2$

### 9.1.2. Adsorción, desorción y mineralización de los fosfatos

La fracción de fosfato fácilmente disponible consiste principalmente en fosfatos de Ca solubles y fosfatos adsorbidos a la superficie de las arcillas. De los fosfatos adsorbidos, sólo la fracción mononuclear se considera que es fácilmente disponible, ya que la fracción binuclear se adhiere con mucha fuerza a las superficies adsorbentes 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 en equilibrio puede describirse aproximadamente por una isoterma del tipo de la de Langmuir (ver Figura 2.5) (PARFITT, 1978). La pendiente de la curva es una medida de la capacidad tampón del fosfato o del poder regulador, y expresa la relación entre cantidad (Q) e intensidad (I) (ver punto 2.3.5), pudiendo variar bastante entre los diferentes suelos. Generalmente los suelos arenosos se caracterizan por una curva plana, mientras que en los suelos ricos en arcillas y sequioxidos, la curva es muy inclinada.

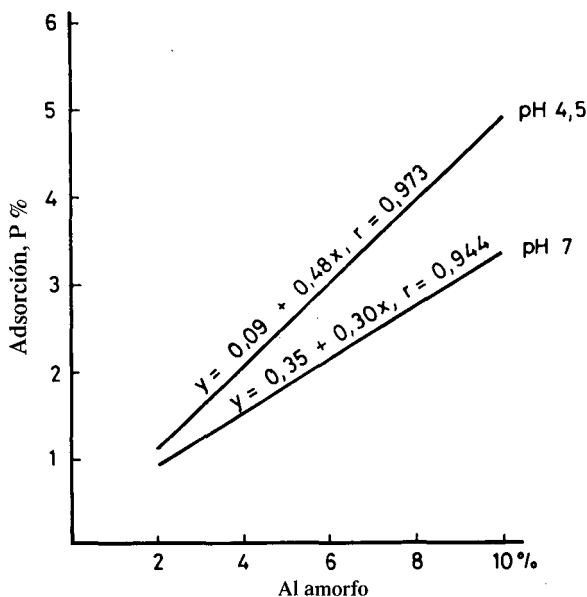
Un factor importante que influye sobre la pendiente de la curva es el pH del suelo, ya que los aniones se adsorben más fuertemente cuando el pH del suelo es bajo. A medida que el pH aumenta, los iones  $\text{OH}^-$  ( $\text{HCO}_3^-$ ) son capaces de intercambiarse con el fosfato adsorbido y liberarlo a la solución de suelo a través de un proceso conocido como desorción. El efecto del pH en la adsorción de fosfato fue descrito en andisoles por KAWAI (1980). Los alófanos son la principal fracción arcillosa 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 frente al porcentaje de Al amorfo en 14 suelos. Es obvio que la pendiente de la gráfica de adsorción de fosfatos es mayor a pH 4.5 que a pH 7.0. En otras palabras, para un aumento determinado de Al amorfo, la adsorción de P es 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 andisoles. En los suelos en que los fosfatos son la principal fracción adsorbida, la disponibilidad de fosfato aumentará elevando el pH del suelo. Esto se demostró en los experimentos en macetas de HAGEMANN y MÜLLER (1976). Los óxidos de hierro adsorben fosfatos con más fuerza que los minerales silicatados como las arcillas. Se supone que los fosfatos así adsorbidos a óxidos de hierro forman una estructura cristalina. La adsorción no específica de nitratos estabiliza la adsorción de los fosfatos a la superficie de los óxidos férricos.

La adsorción de fosfatos a partículas de suelo no suele ser 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 inmovilizándose continuamente y transfiriéndose a la lábil. Este proceso de envejecimiento del fosfato es especialmente rápido en suelos ácidos con una alta capacidad de adsorción. La adsorción no sólo depende del tipo de

materiales adsorbentes sino también de sus superficies específicas (LIN *et al.*, 1983). Así, el material recién 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-HERNANDEZ (1982). El índice de adsorción (=  $\times/10g C$ ) 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 ( $C$ ,  $\mu\text{mol P L}^{-1}$ ) en la solución de equilibrio.

**Tabla 9.2.** Capacidad de adsorción de fosfatos de diversos materiales (BURNHAM y LÓPEZ-HERNANDEZ, 1982).

Material adsorbente	Índice de adsorción ( $\times/10 g C$ )
Al(OH) <sub>3</sub> amorfo recientemente preparado	1236
Oxido de Fe hidratado amorfo recientemente preparado	848
Oxido de Fe formado en condiciones naturales	453
Oxido de Fe hidratado envejecido	111
Concreciones de óxidos de Fe (Laterita endurecida)	21
Goetita cristalina	0
Gibbsita cristalina	0
Calcita (CaCO <sub>3</sub> )	46



**Fig. 9.3.** Adsorción de fosfatos en 13 Andosoles en relación al aluminio amorfo y al pH (KAWAI, 1980).



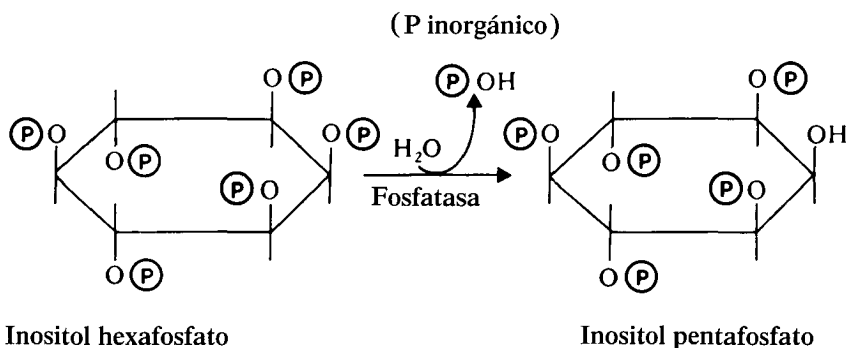
BURNHAM y LÓPEZ-HERNANDEZ (1982), al estudiar la capacidad de adsorción de fosfatos en 290 muestras de suelo de diferentes zonas, encontraron que, en general, los inceptisoles son fijadores fuertes de fosfatos mientras que los oxisoles que se cree que tienen un alto poder fijador de fosfatos, sólo adsorben fosfatos en altas cantidades si son ricos en sesquióxidos dispersos y arcillas. Las lateritas endurecidas (concreciones de sesquióxidos) son relativamente pobres en cuanto a adsorción de fosfatos (ver tabla 9.2). Los entisoles y espodosoles presentan también una 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 dicha adsorción es principalmente efectuada 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) puede disminuir la disponibilidad de fosfatos. La precipitación de fosfatos de Ca se ve favorecida por altas concentraciones de  $\text{Ca}^{2+}$  en la solución de suelo y por altos pHs. Un pH alto en el suelo puede así asociarse con efectos dramáticamente opuestos en la disponibilidad de fosfatos favoreciéndose, por una parte, la precipitación de fosfatos de Ca mientras que por otra se favorece la desorción del fosfato 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, en los suelos ricos en óxidos de Al y de Fe, así como en arcillas, 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 más importante.

En condiciones anaeróbicas la cubierta de óxidos aluminio férricos de los fosfatos ocluidos puede quebrarse por la reducción del  $\text{Fe}^{\text{III}}$  a  $\text{Fe}^{2+}$  soluble, resultando en un aumento del fosfato disponible.

La descomposición de la materia orgánica es un proceso adicional, que influye en la adsorción de fosfato tanto directa como indirectamente. La materia orgánica del suelo contiene P, de modo que su mineralización libera fosfato a la solución de suelo. El fosfato liberado de este modo está implicado en el equilibrio entre los iones fosfato libres y los adsorbidos. La ruptura microbiana de la materia orgánica del suelo está asociada con un aumento en la producción de  $\text{CO}_2$ , que posiblemente aumenta la solubilidad de los fosfatos del suelo.

La mayoría de los fosfatos orgánicos del suelo se presentan en forma de éster inositol-fosfato, inositol hexafosfato y, en un menor grado, de inositol de tri- y tetrafosfatos. Algunos de estos fosfatos orgánicos son producidos por las plantas superiores, siendo, la mayoría, sin embargo, sintetizados por los microorganismos (DALAL, 1977). Los inositol fosfatos son fácilmente adsorbibles y menos disponibles cuanto más alta sea la capacidad de adsorción de fosfatos del suelo.

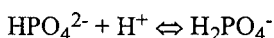


El proceso definitivo por el cual los fosfatos orgánicos se vuelven disponibles es la ruptura del fosfato inorgánico por medio de una reacción fosfatasa. El principio de esta reacción es la hidrólisis como se muestra en la ecuación anterior. La enzima fosfatasa es producida por las raíces de plantas 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. Según SENTENAC *et al.* (1980) las paredes celulares de la raíz presentan una alta actividad 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 rizosfera de raíces de maíz que en el resto del volumen de suelo. También se ha sugerido que la actividad fosfatasa de las micorrizas puede estar relacionada con la capacidad que tienen 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 gran importancia en la nutrición vegetal en condiciones climáticas tropicales en comparación con condiciones templadas. DALAL (1977), en un útil estudio, destaca que la solución de suelo también contiene cantidades apreciables de fosfatos orgánicos, pero que son sólo débilmente disponibles para las plantas, y se cree que son coloidales.

### 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 del suelo por un factor de entre  $10^2$  y  $10^3$ . La concentración de fosfatos en la propia solución de suelo es muy diluida, siendo en los suelos de cultivo fértiles del 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 más importantes que contienen P en la solución de suelo son  $\text{HPO}_4^{2-}$  y  $\text{H}_2\text{PO}_4^-$ . La relación entre estas dos especies iónicas en la solución de suelo depende del pH. Altas

concentraciones de  $H^+$  desplazan el equilibrio hacia la forma más protonada según la ecuación:



La figura 9.4 muestra que a pH 5, el  $HPO_4^{2-}$  es casi inexistente, mientras que a pH 7 ambas especies iónicas de fosfatos están presentes en proporciones bastante parecidas.

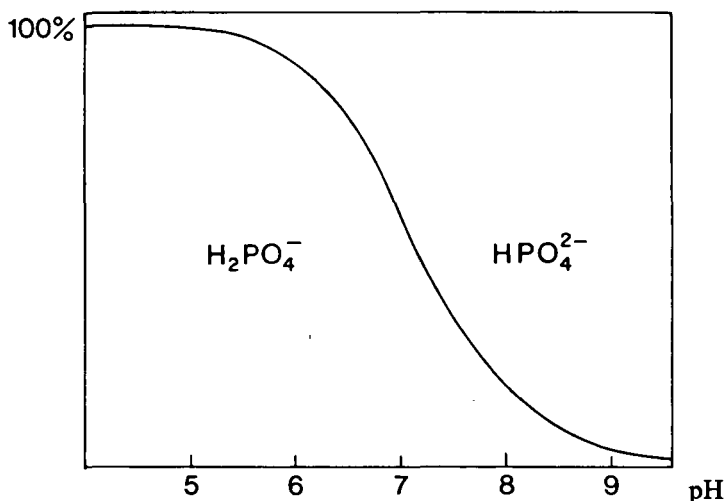


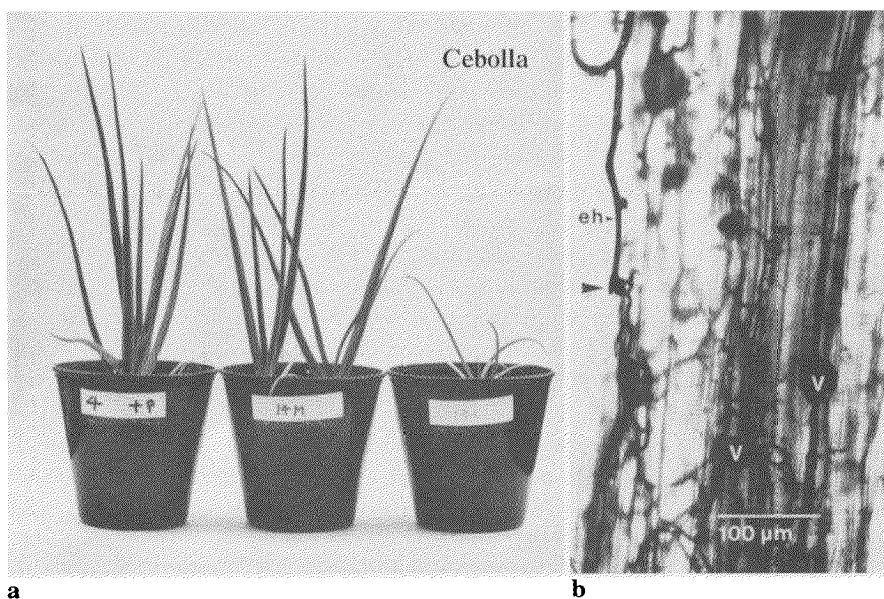
Fig. 9.4. Relación entre  $H_2PO_4^-$  y  $HPO_4^{2-}$  en función del pH.

A medida que las raíces empujan y buscan su camino a través del suelo entran 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- absorben el fosfato a una alta velocidad y la solución de suelo en la vecindad directa de la raíz queda agotado de fosfato. Este agotamiento crea un gradiente entre la concentración de fosfato cerca de la superficie de la raíz y la concentración de fosfato en el resto del volumen de suelo (OLSEN y WATANABE, 1970), regulando el gradiente de concentración 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 fue demostrada 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 en 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 del 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 puede estimular el crecimiento de la planta, incrementando la tasa de absorción de fosfatos. Un ejemplo de los efectos dramáticos que pueden darse se muestran en la Foto 9.1. Las raíces de cebolla que están infectadas con hongos micorrizales endotróficos absorbieron fosfatos a una tasa considerablemente más alta por unidad de longitud de raíz que las raíces no infectadas. Si este efecto está provocado simplemente por la mayor superficie absorbente de la asociación de raíz-hongo, que permite un aumento en el volumen de suelo explorado en busca de fosfato, no está firmemente establecido. CRESS *et al.* (1979) investigando la cinética de la absorción de P en raíces de tomate con micorrizas y sin micorrizas señaló que el factor principal que contribuye al aumento de la absorción por las raíces con micorrizas fue una mayor afinidad aparente por el P de los puntos absorbentes de las hifas de las micorrizas. Estos resultados pueden explicar las observaciones de COOPER y TINKER (1978) de una pobre correlación entre el transporte de P de las hifas y el número y longitud de hifas implicadas. Un mecanismo de afinidad en puntos determinados parece ser así una explicación plausible.

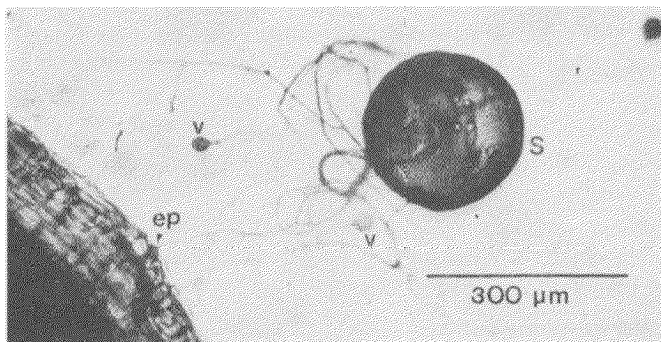
Según BOWEN (1973) las hifas de las micorrizas son capaces de crecer bien incluso en condiciones de bajo potencial hídrico del suelo. Esto puede ser de particular importancia para la movilización de fosfatos en suelos secos. Altos contenidos de fósforo disponible en el suelo perjudican el desarrollo de las micorrizas (MOSSE, 1973). Este efecto está relacionado con altos niveles de carbohidratos en las raíces, que son propios de plantas deficientes en P (JASPER *et al.*, 1979). Resultados de GRAHAM *et al.* (1981) en sorgo, demostraron que la liberación de azúcares y especialmente aminoácidos es mucho más alta en las raíces de plantas deficientes en P que en las de plantas bien provistas con fosfatos. La liberación de C orgánico estaba íntimamente relacionada con 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 los exudados de raíz sobre 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 el 20% de los fotosintatos de plántulas de trigo fueron liberados al suelo, consistiendo una fracción significativa de este material en quelantes ácidos. Dichos quelantes orgánicos pueden 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 explicación de las observaciones de BREWSTER *et al.* (1976) de zonas de agotamiento de fósforo alrededor de raíces de colza mucho más profundas y anchas que lo predicho a partir de mediciones independientes en plantas y suelo.



a

b



c

**Foto 9.1.** Infección de raíces con hongos micorrizales endotróficos y absorción de fosfatos.

**A.** Respuesta de cebolla cultivada en un suelo deficiente en P 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*. La corteza 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 en reposo (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).

MOGHIMI *et al.* (1978) aislaron 2 ceto-gluconato de la rizosfera de raíces de trigo en cantidades que pueden solubilizar cantidades considerables de fosfato de la hidroxiapatita. Dicho quelato, liberado de pelos radiculares y raíces puede proporcionar un medio muy eficiente de solubilizar fosfatos. El tema fue discutido por NYE (1977, 1979).

Otro efecto importante de las raíces en la disponibilidad de fósforo es el efecto de inducir cambios de pH en la rizosfera. El pH en la superficie de la raíz puede diferir en tanto como una unidad respecto del del resto del suelo (ver NYE, 1977). Tales diferencias de pH son producidas por tasas diferenciales de absorción de cationes y aniones y están asociadas a flujos salientes de  $\text{OH}^-$  o  $\text{H}^+$ . Aquí la forma de nutrición nitrogenada juega un papel importante. En plantas a las que se les suministra  $\text{NO}_3^-$ , que es la forma usual de nutrición nitrogenada en suelos agrícolas, la absorción aniónica excede a la absorción catiónica y los iones  $\text{OH}^-$  ó  $\text{HCO}_3^-$  son liberados por las raíces (ver punto 3.1.10). El pH de la rizosfera es así más alcalino que el del suelo circundante. Por otra parte, las plantas suministradas con  $\text{N-NH}_4$  o  $\text{N}_2$  molecular (fijación simbiótica de  $\text{N}_2$ ) absorben más cationes que aniones, liberando  $\text{H}^+$  al suelo, y la rizosfera es más ácida (KIRKBY, 1981). Estas diferencias de comportamiento pueden influir sobre la absorción de P por las plantas ya que la solubilidad del P en el suelo es muy dependiente del pH. Para los suelos donde el fosfato adsorbido es la principal fracción de fósforo, un aumento en el pH de la rizosfera 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 con el aumento del pH del suelo. En los suelos abonados con fertilizantes que contienen apatita, una disminución del pH de la rizosfera lleva a la solubilización del fertilizante (AGUILARS y VAN DIEST, 1981).

Se conocen algunos microorganismos que producen ácidos y agentes quelantes. Éstos participan en la solubilización de los fosfatos provenientes del suelo y de los fertilizantes. Entre estos microorganismos se encuentran : *Aspergillus niger*, razas de *Escherichia freundii*, algunas especies de *Penicillium* y de *Pseudomonas* (SUBRA RAO, 1974). Su importancia en la absorción de P y en el crecimiento de los cultivos es difícil de medir y requiere más investigación.

## 9.2. El Fósforo en la Fisiología

### 9.2.1. Absorción y translocación

Las raíces de las plantas son capaces de absorber fosfato de soluciones con concentraciones muy bajas del mismo (LONERAGAN y ASHER, 1967). Generalmente el contenido de fosfato de las células radiculares y la savia del xilema es entre 100 y 1000 veces más alto que el de la solución del suelo. Esto

demuestra que el fosfato es absorbido por las células de la planta en contra de un elevado gradiente de concentración. La absorción es así activa. Como ya se discutió en el punto 3.1.5 se considera que la absorción de fosfato está mediada por un co-transporte de  $H^+$ . (ULLRICH-EBERIUS *et al.*, 1981). Una ATPasa localizada en el plasmalema bombea  $H^+$  hacia el apoplasto para protonar el hipotético transportador de fosfatos. Debería esperarse así que la actividad de la ATPasa tenga un cierto impacto en la absorción de fosfatos, en concordancia con la cercana relación observada entre la respiración radicular y la absorción de fosfatos, que obviamente relaciona el suministro de ATP respiratoria a la ATPasa. Adicionalmente, el co-transporte de  $H^+$  debería promoverse por un pH bajo en el medio externo, observación hecha por varios autores (HENDRIX, 1967; HAI y LAUDELOUT, 1966; ULLRICH-EBERIUS *et al.*, 1981). En un interesante trabajo SENTENAC y GRIGNON (1985) informaron que el pH en el apoplasto no sólo controla la concentración de  $H_2PO_4^-$  sino también el mecanismo de absorción. A la misma concentración de  $H_2PO_4^-$  en el apoplasto ( $2.5 \mu M$ ), la absorción de fosfato a pH 4 fue tres veces mayor que a pH 6. Los resultados son consistentes con el punto de vista de que un transportador protonado o un antiporte  $H_2PO_4^-/HCO_3^-$  funciona en la absorción de fosfato. La capacidad para la absorción activa difiere entre especies vegetales e incluso entre variedades de la misma especie. BARBER y THOMAS (1972) encontraron, por ejemplo, considerables diferencias en la tasa de absorción de fosfato por diversas variedades de maíz. Los autores suponen que la capacidad de las plantas para absorber fosfato está fijada genéticamente. La eficiencia del P fue también observada para genotipos de otros cultivos incluyendo el sorgo (BROWN *et al.*, 1977). En la práctica agrícola la eficiencia frente al P puede ser un activo cuando el P es limitante. Por otra parte, BROWN *et al.* (1977) observaron que estos genotipos eficientes en cuanto al P pueden también ser una carga cuando están sometidos a deficiencias de Fe o Cu ya que el uso más eficiente de P hace a la planta más susceptible a deficiencias de Fe o Cu.

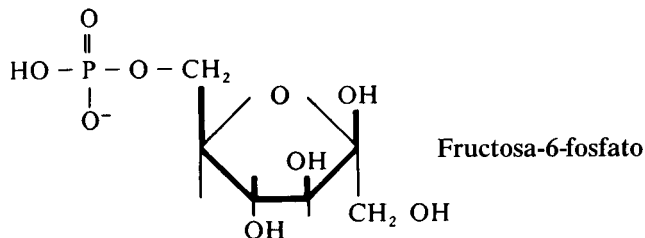
Se duda si los compuestos orgánicos de P son absorbidos por las raíces de las plantas en grandes cantidades. Según investigaciones de ROUX (1968), el P presente en los polifosfatos fue absorbido por plantas jóvenes de cebada sólo después de hidrolizarse a la forma ortofosfato.

El fosfato absorbido por las células de las plantas se ve rápidamente involucrado en los procesos metabólicos. Así JACKSON y HAGEN (1960) informaron que después de un periodo de sólo 10 minutos tras la absorción, el 80% del fosfato absorbido fue incorporado a compuestos orgánicos. Los fosfatos orgánicos formados en este corto periodo de tiempo consistieron principalmente en fosfatos de hexosa y uridin difosfato. El fosfato es muy móvil en la planta y puede translocarse hacia arriba o hacia abajo. Así CLARKSON *et al.* (1968) encontraron que el fosfato absorbido por segmentos basales de raíces de cebada fue translocado tanto a los ápices de las raíces como a las partes superiores de la planta. Las hojas jóvenes quedan suministradas no sólo con fosfato absorbido

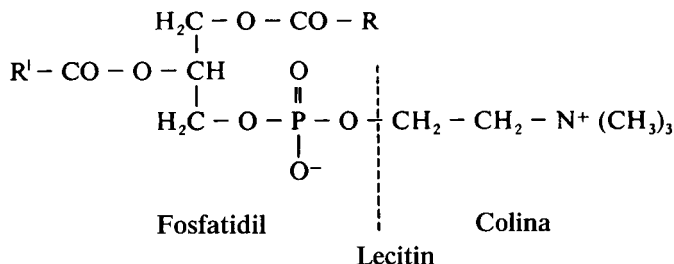
por las raíces, sino también con fosfato procedente de hojas más maduras (BOUMA, 1967). En los experimentos de MORARD (1970) con alforfón en solución de cultivo, el fosfato fue translocado inicialmente a las hojas más jóvenes. Tras algunos días, sin embargo, se dió una retranslocación y el fosfato fue transportado parcialmente a las hojas más viejas. Este movimiento descendente se da principalmente por el floema. MAIZEL *et al.* (1956) sugirieron que la fosforilcolina es el transportador principal de P en el floema. Información 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 transporte por el floema (ver Tabla 4.4).

### 9.2.2. Fracciones de P y funciones metabólicas

El fosfato se da en las plantas en forma inorgánica como ortofosfato y en menor grado como pirofosfato. Las formas orgánicas de fosfato son compuestos en los que el ortofosfato aparece esterificado por grupos oxhidrilo de azúcares y alcoholes o unido por un enlace pirofosfato a otro grupo fosfato. Un ejemplo típico de un éster de fosfato es la fructuosa-6 fosfato.



Estos fosfatos orgánicos (azúcares y alcoholes fosforilados) son principalmente compuestos intermediarios del metabolismo. El fosfato está también unido a compuestos lipofílicos, particularmente a derivados fosfatidil (fosfolípidos). La lecitina es un ejemplo típico.

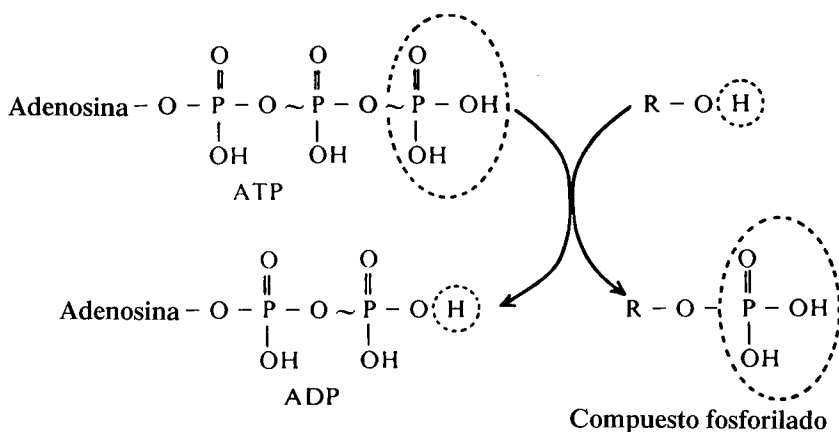


Como puede verse en la fórmula, el P está unido mediante un enlace diéster.



Estos compuestos tienen una parte hidrofóbica en el radical ácido graso y una parte 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 el que los grupos fosfato están unidos por enlaces pirofosfato es el 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  $30 \text{ kJ Mol}^{-1}$ . La energía absorbida durante la fotosíntesis, o liberada durante la respiración o por la ruptura anaeróbica de carbohidratos es utilizada en la síntesis del enlace pirofosfato del ATP. De esta forma la energía puede utilizarse en diversos procesos endergónicos, 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 habilitado para participar en otros procesos metabólicos.

Parece que la función exclusiva del fosfato en el metabolismo es la formación de enlaces pirofosfato que permiten la transferencia de energía. El uridin trifosfato (UTP), citidin trifosfato (CTP) y guanosin trifosfato (GTP) son compuestos análogos al ATP. El uridin trifosfato se requiere para la síntesis de sacarosa y callosa, el CTP para la síntesis de fosfolípidos, y el GTP para la formación de celulosa. Todo estos nucleotidos trifosfato (ATP, UTP, GTP y CTP) participan también en la síntesis de ácido ribonucleico (ARN). Para la síntesis del ácido desoxirribonucleico (ADN) se requiere la "forma desoxi" del nucleotido trifosfato. En la "forma desoxi" la ribosa del nucleotido está sustituida por una desoxirribosa. La estructura de ADN y ARN se muestra en la Figura 9.5. El grupo fosfato en los ácidos nucleicos hace de puente entre la ribosa (ARN) o

la desoxirribosa (ADN) y otra ribosa o desoxirribosa mediante dos enlaces éster. El ADN es el transportador de información genética y las diversas formas de ARN funcionan en la síntesis proteica. Estos comentarios sobre los fosfatos orgánicos indican el papel universal y esencial del fosfato, no solamente en las plantas, sino también en todos los demás organismos vivos.

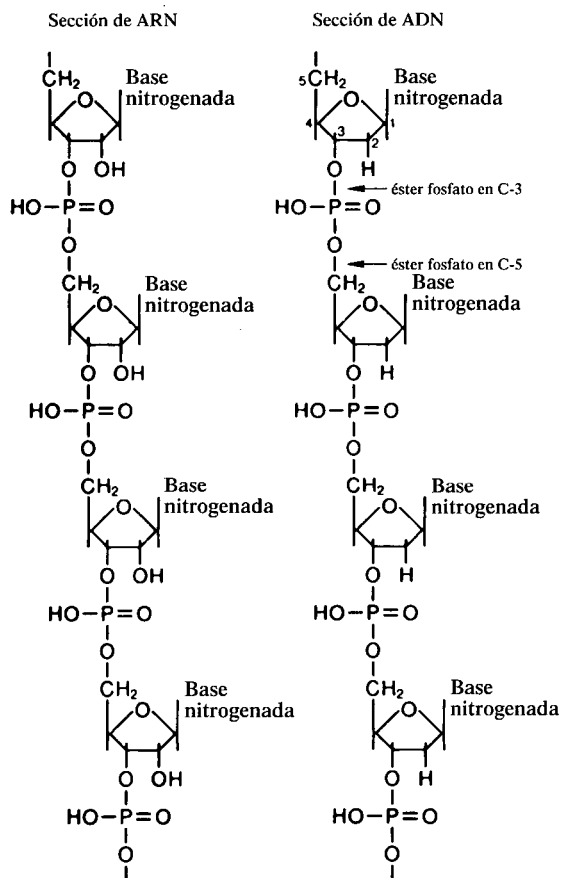


Fig. 9.5. Sección de ADN y ARN, mostrando el enlace éster fosfato en C-3 y C-5 de la ribosa o desoxirribosa respectivamente.

Otro compuesto orgánico de P es la fitina, y se encuentra principalmente en las semillas. El ácido fítico es un éster hexafosfórico de inositol (ver fórmula en punto 9.1.2). La fitina en las semillas de las plantas se da como sales de Ca y Mg del ácido fítico y se sintetiza durante la formación de las semillas. Inmediatamente después de la polinización hay un aumento en el transporte de P hacia las semillas jóvenes en desarrollo. El fósforo en la fitina de las semillas se

considera una reserva. 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 predominan en el citoplasma, los fosfolípidos en los cloroplastos y los fosfatos inorgánicos en la vacuola (BIELESKY y FERGUSON, 1983). El fosfato vacuolar se considera una reserva que suministra fosfato al citoplasma cuando es necesario. De esta forma, el nivel de fosfato en el citoplasma se mantiene constante, y según REBEILLE *et al.* (1984) es del 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 menos, el crecimiento queda completamente inhibido (REBEILLE *et al.*, 1984). El nivel de fosfato inorgánico citoplasmático puede elevarse al aumentar la actividad de la fosfatasa. Según MATILE (1978) la actividad de la fosfatasa se localiza principalmente en la vacuola, pero puede transferirse al citoplasma en caso de deficiencia de fosfatos (BIELESKI, 1973). El fosfato inorgánico en el citoplasma tiene una función reguladora al influir sobre la actividad de varias enzimas como, por ejemplo, la fosfofructoquinasa. La concentración de fosfato inorgánico en los cloroplastos y las mitocondrias es comparativamente alta, siendo del orden de 10 mM (BIELESKI 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 inhibida 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 de fosfoglicerato y de triosafosfatos desde el cloroplasto.

La reserva de fosfatos en las semillas y frutas está en la fitina mientras que en los tejidos vegetativos se encuentra en forma de fosfato inorgánico en las vacuolas. En los hongos este papel lo cumplen los polifosfatos. En las plantas deficientes en 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 9.3.** Efecto del suministro de P en el contenido de diversas formas de P en hojas de espinaca y granos de avena (MICHAEL, 1939).

Suministro de P	Fosfolípidos	Acidos nucleicos P en %	Fitina	Inorgánico
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	-	19.0

### 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 ahijamiento se ve afectado. Los frutales muestran tasas reducidas de crecimiento de nuevos brotes, y frecuentemente el desarrollo y la apertura de los capullos no es satisfactorio. La formación de frutos y semillas disminuye particularmente en plantas que padecen de deficiencia de P. Así, la deficiencia de P lleva a obtener no sólo bajos rendimientos sino también frutos y semillas de baja calidad.

Generalmente, los síntomas de deficiencia de P aparecen en las hojas más viejas, que son frecuentemente de un color verde oscuro. Los tallos de muchas plantas de especies anuales que padecen deficiencia de P se caracterizan por una coloración rojiza originada por una mayor síntesis de antocianinas. Las hojas de los frutales deficientes de P se tiñen frecuentemente de colores oscuros y caen prematuramente. Según BESFORD (1978), que trabajó con hojas de pepino, la actividad de la fosfatasa puede utilizarse como una medida sensible para estimar la condición de nutrición fosfatada, encontrándose una actividad más alta en las hojas con un pobre suministro de P.

Los contenidos de P de plantas deficientes en P son generalmente bajos, cerca de 0.1% de P o menos en la materia seca. Los cereales y pastos suministrados adecuadamente con fosfatos tienen contenidos de P de entre 0.3 y 0.4% de P en materia seca, durante la etapa de crecimiento vegetativo. Generalmente el contenido de P es más alto en las plantas u órganos de las plantas más jóvenes. 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 de P del orden de 0.4 a 0.5% en la materia seca. Este ejemplo muestra 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 experimentos con cultivos en solución, por ejemplo, LONERAGAN y ASHER (1967) encontraron que tasas muy altas de absorción de fosfatos se asociaban con tasas de crecimiento reducidas en algunas especies vegetales (*Erodiuni*, trébol, hierba de plata). Tales efectos pueden bien ser debidos al efecto retardador del fosfato en la absorción y translocación de algunos micronutrientes, incluyendo Zn, Fe y Cu.

## 9.3. El Fósforo en la Nutrición de Cultivos

### 9.3.1. Disponibilidad de fósforo y necesidades de los cultivos

Desde los primeros tiempos de aplicación de fertilizantes minerales a los suelos, la fertilización fosfatada siempre ha sido importante. Grandes zonas 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 no disponibles 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 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). Tras lo dicho sobre el fósforo del suelo (punto 2.3.5) queda claro que en general la disponibilidad de fosfatos para las plantas puede evaluarse midiendo la concentración de fosfato en la solución del suelo y la capacidad del suelo para mantener la concentración en dicha solución (capacidad tampón de fosfato). Concentraciones de fosfato de cerca de  $10^{-4}$  M en la solución del suelo se consideran altas y representan un alto nivel de fosfato disponible. Concentraciones de fosfato de cerca de  $10^{-6}$  M en la solución de suelo son generalmente demasiado bajas para suponer un suministro de P adecuado para los cultivos. Además de las concentraciones de la solución del suelo, la capacidad tampón para el fosfato del suelo juega un papel principal en la determinación de la velocidad de suministro de P a las plantas (NAIR y MENGEL, 1984). Las concentraciones óptimas de fosfato en la solución de suelo difieren probablemente según los cultivos individuales, los sistemas de cultivo y los lugares en particular.

La cantidad de P presente en la solución de suelo, incluso en suelos con un nivel de fosfato disponible bastante alto, está apenas del orden de entre 0.3 y 3 kg de P/ha. Como los cultivos en activo crecimiento absorben cantidades de fosfato cercanas a 1 kg de P/ha y día, queda claro que el fosfato en la solución del suelo debe reponerse varias veces al día por la movilización del fosfato inmediatamente disponible. Este fosfato disponible es más o menos idéntico al fosfato isotópicamente intercambiable (ver punto 2.4.5). La cantidad de esta fracción presente en la capa superior de suelo (20 cm) es del orden de 150 a 500 kg P/ha. La tasa de desorción es más alta en suelos con una mayor capacidad tampón. Por esta razón dichos suelos son capaces de regular mejor la concentración de fosfato de la solución de suelo durante la estación de cultivo (WILLIAMS, 1970). Según información experimental de OLSEN y WATANABE (1970) la concentración de P de la solución del 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 fue confirmada por investigaciones de HOLFORD (1976) que calculó las necesidades de fertilizante de P en relación a la concentración de P de la solución de suelo y la capacidad reguladora de fosfato.

Los suelos en los que se favorece una fuerte fijación de fosfato (adsorción a sesquióxidos y arcillas) frecuentemente requieren aplicaciones muy altas de fertilizantes fosfatados para aliviar los efectos de la fijación. Cuanto más

pronunciada sea la pendiente de la curva reguladora de fosfato, mayores serán las dosis a aplicar. En estos suelos con fuerte poder de fijación de fosfato, también se recomienda la corrección del pH, ya que la adsorción de fosfatos es especialmente alta a pHs bajos (ver punto 2.1.4). Si la cantidad de fosfatos disponibles del suelo está en un rango normal, la dosis de fosfatos requeridas deberían corresponder con la cantidad de P extraída por las cosechas. Como parte del fosfato disponible se vuelve no disponible (ver punto 2.1.4), las dosis de aplicación de P deberían ser 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 mayor demanda. Esto es aplicable para el maíz, la alfalfa, la producción intensiva de forraje, patatas y remolacha azucarera. Además, todos los sistemas intensivos de cultivos en campo tienen unas necesidades relativamente altas de fosfato. El fósforo es particularmente importante para las leguminosas, posiblemente por su influencia sobre la actividad de la bacterias *Rhizobium*. Por lo tanto, para los pastos mixtos es importante que los niveles de P se mantengan altos para asegurar la persistencia de las leguminosas. Si el suministro de P a los cereales es inadecuado durante las etapas tempranas de desarrollo, se dará una reducción en la cantidad de espigas por unidad de superficie y, por lo tanto, en una disminución de los rendimientos.

En los frutales la deficiencia de P resulta en un deficiente cuajado de los frutos. El desarrollo de los frutos también se restringirá, y, en general, se cosecharán sólo 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 favorece la esterificación con fosfatos del 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 9.4. El superfosfato se produce por el tratamiento de fosfato roca molido con ácido sulfúrico. El proceso da como resultado una mezcla de  $\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2$  y yeso ( $\text{CaSO}_4$ ). En la fabricación del superfosfato triple, se utiliza el ácido fosfórico en lugar del ácido sulfúrico y el producto resultante es el  $\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2$ . Los fosfatos mono y diamónico se hacen añadiendo  $\text{NH}_3$  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 une al CaO y a los silicatos durante la fundición.

**Tabla 9.4.** Fertilizantes simples de fosfato.

Nombre	Composición química	Solubilidad	Contenido de P <sub>2</sub> O <sub>5</sub>
Superfosfato	Ca(H <sub>2</sub> PO <sub>4</sub> ) <sub>2</sub> +CaSO <sub>4</sub>	Agua	18-22
Superfosfato triple	Ca(H <sub>2</sub> PO <sub>4</sub> ) <sub>2</sub>	Agua	46-47
Fosfato monoamónico	NH <sub>4</sub> H <sub>2</sub> PO <sub>4</sub>	Agua	48-50
Fosfato diamónico	(NH <sub>4</sub> ) <sub>2</sub> HPO <sub>4</sub>	Agua	54
Escorias básicas (Thomas)	Ca <sub>3</sub> P <sub>2</sub> O <sub>8</sub> .CaO+CaO.SiO <sub>2</sub>	Ac. cítrico	10-22%
Sinterfosfato (Rhenania)	CaNaPO <sub>4</sub> .Ca <sub>2</sub> SiO <sub>4</sub>	Citrato NH <sub>4</sub>	25-29%
Fosfato roca molido	Apatita	Soluble	29%
Fundido fosfato Mg	Fosfato de Ca-Mg	Ac. cítrico	20%

Por esta razón las escorias básicas también contienen Ca en forma de óxido y silicatos. Además también contienen Mg y algunos metales pesados (Fe, Zn, Cu). El fosfato de Rhenania se produce por una desintegración del fosfato roca con Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> y sílice en un horno rotativo a temperaturas cercanas a 1250°C. Sus constituyentes principales son el CaNaPO<sub>4</sub> y el Ca<sub>2</sub>SiO<sub>4</sub> en una estructura cristalina mixta. Otros fertilizantes desarrollados más recientemente se basan en el ácido superfosfórico (polifosfatos) y ya se han considerado 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 roca difieren ampliamente en su valor fertilizante según sea su origen. Las apatitas cristalinas duras son muy insolubles y casi inútiles como materiales fertilizantes. Los fosfatos roca más fácilmente meteorizables del Norte de Africa y de otras partes, sin embargo, pueden utilizarse como fertilizantes en condiciones particulares. Numerosos experimentos de campo en Inglaterra son prueba de respuestas satisfactorias obtenidas 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 los fosfatos roca han sido generalmente menores que los de fertilizantes fosfatados de mayor solubilidad. VAN DER PAAUW (1965) llevando a cabo experimentos de campo en suelos arenosos orgánicos en Holanda, informó que el valor del fosfato de Gafsa (fosfato roca fácilmente meteorizable) difirió considerablemente y fue de menor efectividad en suelos con alta capacidad de fijación de P. El efecto de P de este fertilizante dependió mucho de cuánto aumentó el fosfato soluble en agua del suelo. El fosfato roca fue particularmente efectivo en suelos con un pH menor de 4.3. Resultados similares fueron obtenidos por SCHÜLLER *et al.* (1975) en un ensayo de campo a largo plazo en Austria. KUCEY y BOLE (1984) probaron la solubilidad y disponibilidad para las plantas 17 tipos diferentes de fosfato de roca usando una técnica de dilución P-32. Los dos suelos utilizados para el experimento tenían pH 5,2 y 6,2 respectivamente. Todos los tipos probados eran inferiores al superfosfato triple. De todos los tipos probados, el "Christmas Island" y "North Carolina"

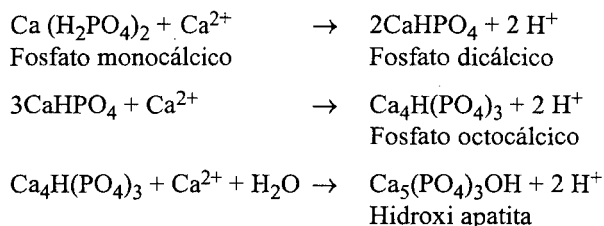
presentaban las mayores disponibilidades, mientras que el fosfato "Missouri" probó ser una fuente muy pobre. El fosfato "Gafsa" estaba en una situación intermedia. BOLLAND *et al.* (1984), probando varios fertilizantes derivados de fosfato roca en condiciones de campo (laterita ácida) observaron que eran inferiores al superfosfato. El efecto residual de estos fertilizantes también fue escaso, a pesar de haberse aplicado elevadas dosis (BOLLAND y BOWDEN, 1984). Según resultados de ANDERSON *et al.* (1985) la disponibilidad del fosfato del fosfato roca aumenta con el contenido de carbonatos. Estos autores también encontraron que la solubilidad del fosfato roca en los suelos depende del contenido de fosfato soluble en el suelo y de la capacidad tampón de  $H^+$ . Tanto un contenido elevado de fosfato soluble como un elevado poder tampón, disminuyen la solubilidad del fosfato roca.

En condiciones tropicales, donde los fosfatos solubles se lixivian fácilmente de suelos ácidos arenosos, la aplicación de fosfatos roca puede ser muy útil. Experimentos con caña de azúcar en Hawaii mostraron que el fosfato roca es tan efectivo como el superfosfato (AYRES y HAGIHARA, 1961). Los efectos favorables del fosfato roca sobre el crecimiento de trigo, soja, frijoles y maíz también se observó en la India (MANDAL, 1975). MALOTH y PRASAD (1976) cultivando caupí (*Vigna sinensis*) en un suelo alcalino (pH 8.4) encontró que 200 kg  $P_2O_5$ /ha en forma de fosfato roca resultó en el mismo aumento de rendimiento que 100 kg  $P_2O_5$ /ha en forma de superfosfato. En este suelo en particular, los cereales no respondieron al fosfato roca, indicando que el efecto de este fertilizante también depende de la especie cultivada. Según KHASAWNEH y DOLL (1978) que trataron la cuestión de la aplicación del fosfato roca en un útil estudio, las diferencias en las respuestas de los cultivos están relacionadas con sus necesidades de  $Ca^{2+}$ . Las especies con una elevada necesidad de  $Ca^{2+}$  favorecen la disolución de los fosfatos roca ya que éstas representan un sumidero de  $Ca^{2+}$ . De un modo análogo los suelos con un alto potencial de adsorción de  $Ca^{2+}$  favorecen la disolución del fosfato roca. Los cultivos eficientes en la explotación de fosfato roca son: altramuces, alforfón, tréboles, mostaza, acelga, colza y col, mientras que el algodón, y la mayoría de los cereales son menos eficientes. La aplicación económica de fosfatos roca parcialmente acidulados también está restringida para suelos de bajos pHs. El término "parcialmente acidulados" indica que sólo una parte del fosfato total del fertilizante es soluble en agua, siendo el resto principalmente apatita, que sólo es soluble, si el pH del suelo es suficientemente bajo. Así, en suelos con una reacción ligeramente ácida o neutra, la fracción de apatita del fertilizante parcialmente acidulado es difícilmente disponible para las plantas. TERMAN *et al.* (1964) señalaron que la respuesta de rendimiento de materiales parcialmente acidulados correspondió 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 del fosfato de las diversas formas de fertilizantes compuestos no difiere tanto como en fertilizantes simples fosfatados, existen diferencias en la solubilidad de fosfato y en la efectividad. Éstas se vuelven muy evidentes cuando los fertilizantes fosfatados se aplican a suelos con bajos niveles de fosfato. Apartir de numerosos 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" se refieren a diferentes procesos tecnológicos con que se producen estos nitrofosfatos.

El comportamiento del P del fertilizante 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  $\text{H}_2\text{PO}_4^-$  es rápidamente adsorbido por los sesquióxidos y arcillas o ambos. En los suelos calcáreos los fosfatos de Ca más insolubles se forman según las siguientes ecuaciones:



Esta secuencia de reacciones muestra que el  $\text{Ca}^{2+}$  promueve la formación de fosfatos ricos en Ca mientras que el  $\text{H}^+$  tiene el efecto contrario. Estas reacciones se dan más rápidamente cuando el superfosfato se aplica en forma pulverulenta, ya que el contacto de superficie entre el fertilizante y el suelo es alto. Por esta razón, el superfosfato y la mayoría de los demás fosfatos 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 pulverulenta que en forma granulada. Lo mismo se aplica a los fosfatos de roca y los sinterfosfatos. 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 de la morfología de las raíces del cultivo considerado. Esto se demostró en los

resultados de PAGE y GERWITZ (1969) que examinaron la absorción de fosfatos marcados aplicados a diferentes profundidades de suelo. Se encontró que las plantas de lechuga absorbieron fosfato principalmente de la capa superior de suelo (0 a 18 cm), mientras que las de zanahoria absorbieron una proporción apreciable de la zona de entre los 30 y 40 cm de profundidad. En este cultivo el 10% del P total absorbido provenía de una profundidad de suelo mayor de 100 cm. De estos resultados puede verse que es importante incorporar los fertilizantes fosfatados al suelo, siendo éste especialmente el caso cuando se utilizan fosfatos escasamente solubles en agua. Para suelos con niveles muy bajos de fósforo disponible, la aplicación localizada de fertilizante fosfatado suele dar mejores resultados que la aplicación a voleo. La colocación del fertilizante fosfatado asegura que una concentración más alta de fertilizante entra 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 del suelo es así más alta en la zona de localización. El efecto beneficioso de aplicaciones localizadas en comparación con aplicaciones a voleo fue observado por numerosos investigadores (PRUMMEL, 1957; LOCASCIO *et al.*, 1960; RYAN, 1962; REITH, 1972; ver también punto 6.2.4).

Los fertilizantes fosfatados 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 solubles a base fosfato, deberían aplicarse preferentemente en primavera. De esta forma se reduce la fijación del fertilizante fosfatado a un mínimo, dándole al cultivo más oportunidad para competir con el suelo por la utilización del P. En los suelos donde los niveles de fosfato disponible son adecuados, la aplicación de fosfato puede hacerse cada dos años sin correr riesgos de disminución de rendimientos (PRAUSSE, 1968). Las dosis de aplicación de fosfatos, sin embargo, deberían ser equivalentes a la suma de dos tratamientos individuales anuales. Todos los tratamientos con fertilizantes fosfatados deberían tener en cuenta las necesidades relativamente altas 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 casi no se lixivian a las capas más profundas del suelo (ver punto 6.1.3). Por esta razón, no hay riesgo de pérdidas de fertilizantes fosfatados por lavado cualquiera sea el momento del año de aplicación del mineral al suelo. Para suelos orgánicos, sin embargo, se han observado movimientos de fertilizante fosfatado hacia capas más profundas de suelo (MUNK, 1972).

## Lectura General

- BIELESKI, R.L. (1973): Phosphate pools, phosphate transport, and phosphate availability. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 24, 225-252.
- BIELESKI, R.L. and FERGUSON, I.B. (1983): Physiology and metabolism of phosphate and its compounds. *In: "Inorganic Plant Nutrition"*, *Encycl. Plant Physiology*, New Series Vol. 15A. A. Läuchli and R.L. Bielecki (eds.), p. 422-449. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo.
- BLAIR, G.J. (ed.) (1976): Prospects for improving efficiency of phosphorus utilization. *Reviews in Science* 3. University of New England. Armidale, N.S.W. Australia.
- DALAL, R.C. (1977): Soil organic phosphorus. *Adv. Agron.* 29, 83-117.
- HAYNES, R.J. (1984): Lime and phosphate in the soil plant system. *Adv. Agron.* 37, 249-315.
- KHASAWNEH, F.E. and DOLL, E.C. (1978): The use of phosphate rock for direct applications to soils. *Adv. Agron.* 30, 159-206.
- KHASAWNEH, F.E., SAMPLE, E.C. and KAMPRATH, E.J. (eds.) (1980): The role of phosphorus in agriculture. *Amer. Soc. Agron. Madison.*
- LARSEN, S. (1967): Soil phosphorus. *Adv. in Agron.* 19, 151-206.
- LALONDE, M., CAMIRE, C. and DAWSON, J.O. (eds.) (1985): Frankia and Actinorhizal Plants. *Proc. Intern. Symp. on Frankia and Actinorhizal Plants (Québec, 1984).* *Plant and Soil* 87.
- LOUGHMAN, B.C. (1978): 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.
- MANDAL, S.C. (1975): Phosphorus management of our soils. Need for a more rational approach. 40<sup>th</sup> Sess. Indian Soc. of Soil Sci., Bhubaneswar.
- PARFITT, R.L. (1978): Anion absorption by soils and soil material. *Adv. Agron.* 30, 1-50.
- TINKER, P.B. (1975): Soil chemistry of phosphorus and mycorrhizal effects on plant growth. *In: Endomycorrhizas*, Sanders, F.E., Mosse, B. and Tinker, P.B. (eds.), p. 353-371. Academic Press, London, New York.
- WILLIAMS, E.G. (1970): 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 (see Macaulay Institute Ann. Report, 1969/70. Macaulay Inst. for Soils, Craigiebuckler, Aberdeen, Scotland).

## Capítulo 10:

# Potasio

## 10.1. El Potasio del Suelo

### 10.1.1. Minerales de potasio y su liberación

El contenido medio de K de la corteza terrestre es del orden de 2.3%. La mayor parte de este K está unido a minerales primarios o está presente en las arcillas secundarias que conforman ampliamente la fracción de arcilla del suelo, con tamaños de partícula inferiores a 2  $\mu\text{m}$ . Por esta razón los suelos ricos en arcilla son también generalmente ricos en K (ACQUAYE *et al.*, 1967; GARDNER, 1967; KAILA, 1967) presentando frecuentemente más del 4% de K total. El contenido de arcilla de un suelo en parte depende su material originario, pero también se ve considerablemente afectado por la pedogénesis. Los suelos maduros que han sido expuestos a una fuerte meteorización tienen con frecuencia bajos contenidos tanto de arcilla como de K. Así los suelos arenosos muy meteorizados contrastan marcadamente con los suelos jóvenes derivados de materiales volcánicos, en los que los contenidos de arcilla y de K son generalmente altos (GRAHAM y FOX, 1971).

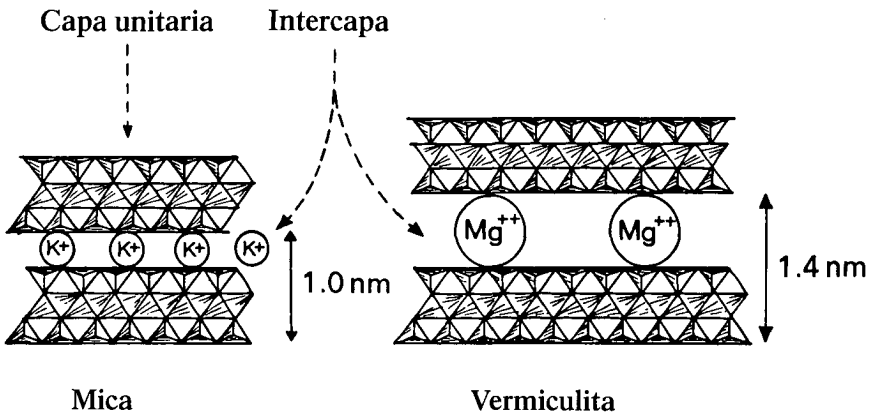
En un extenso trabajo de investigación que comprendió más de 1000 lugares en Europa Central, LAVES (1978) encontró que el contenido en K del suelo estaba estrechamente relacionado con el contenido de illitas y cloritas aluminicas, y en menor grado con el contenido de esmectitas. Los contenidos de clorita e illita más altos, asociados a bajos niveles de esmectitas, se encontraron en suelos pardos de zonas montañosas, mientras que en los suelos aluviales la situación fue la contraria. Aquí las esmectitas fueron dominantes. Los suelos de loess asumieron una posición intermedia. Los suelos orgánicos frecuentemente presentan bajos contenidos de arcilla y de K. El nivel de K en los suelos orgánicos es del orden de 0.03%, aunque la cifra puede variar algo entre los diferentes tipos de suelos orgánicos (BADEN, 1965).

La fuente principal de  $\text{K}^+$  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 de la red cristalina y unido firmemente por enlaces 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 mayor velocidad que los 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, por lo tanto, lo protege de una degradación intensiva posterior (RICH, 1972). Los minerales del tipo de las micas y también los minerales secundarios del tipo de los 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 por dos capas tetraédricas Si, Al-O entre las cuales se sitúa una capa octaédrica M-O, OH, donde M es generalmente un  $Al^{3+}$ ,  $Fe^{2+}$ ,  $Fe^{2+}$ , o  $Mg^{2+}$ . El ion potasio ocupa los espacios aproximadamente hexagonales entre las capas unitarias y como consecuencia, la distancia entre dichas capas es relativamente pequeña, por ejemplo 1.0 nm en las micas. La sustitución del  $K^+$  interlaminar no hidratado por especies catiónicas hidratadas como el  $Na^+$ ,  $Mg^{2+}$  o  $Ca^{2+}$  expande el mineral, resultando en un aumento de la distancia entre las capas unitarias, por ejemplo hasta 1.4 nm en la vermiculita (ver Figura 10.1).

**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
Moscovita (mica de K)	7-11
Biotita (mica de Mg)	6-10
Illita	4- 7
Vermiculita	0- 2
Clorita	0- 1
Montmorillonita	0- 0.5



**Fig. 10.1.** Capa unitaria y interláminas de mica y vermiculita.

Generalmente el  $K^+$  de la estructura es susceptible a la meteorización y puede difundirse hacia fuera del mineral, intercambiándose por otra especie catiónica. Altas concentraciones de  $H^+$  (NEWMAN, 1969) y bajas concentraciones de  $K^+$  en el medio favorecen la liberación neta de  $K^+$  no intercambiable ( $K^+$  interlaminar). Según v. REICHENBACH (1972), este  $K^+$  se libera en un proceso de intercambio asociado con la difusión en que el  $K^+$  adsorbido a las posiciones "i" de la zona interlaminar, es reemplazado por otras especies catiónicas. Si la especie reemplazante es un catión grande ( $Na^+$ ,  $Mg^{2+}$ ,  $Ca^{2+}$ ) entonces el intercambio de  $K^+$  resulta en una expansión del mineral de arcilla y en la formación de "zonas en cuña" (ver Figura 10.2.). La formación de estos "bordes deshilachados" o "zonas en cuña" es típica de las micas meteorizadas y resulta de la disolución de la capa de silicatos que sigue a la liberación de  $K^+$  interlaminar (RICH, 1968). La creciente separación entre las dos capas del mineral favorece la difusión del  $K^+$  reemplazado hacia fuera del mineral. Así JACKSON y DURING (1979) han demostrado que el tratamiento previo del suelo con  $Ca^{2+}$ , resultaba en una expansión del mineral de arcilla y un aumento en la desorción de  $K^+$ . Según FARMER y WILSON (1970) esta clase de meteorización convierte a las micas en minerales secundarios de arcilla 2:1, illita y vermiculita, siendo la secuencia de reacciones: Micas (~ 10% K) → hidromicas (6-8% K) → minerales de transición (~3% K) → vermiculita o montmorillonita (< 2% K) (SCHROEDER, 1976). El cultivo intensivo en suelos sin la aplicación de fertilizantes de K, puede llevar a una degradación de las illitas como fue demostrado por v. BOGUSLAWSKI y v. LIERES (1981) en un suelo derivado de loess.

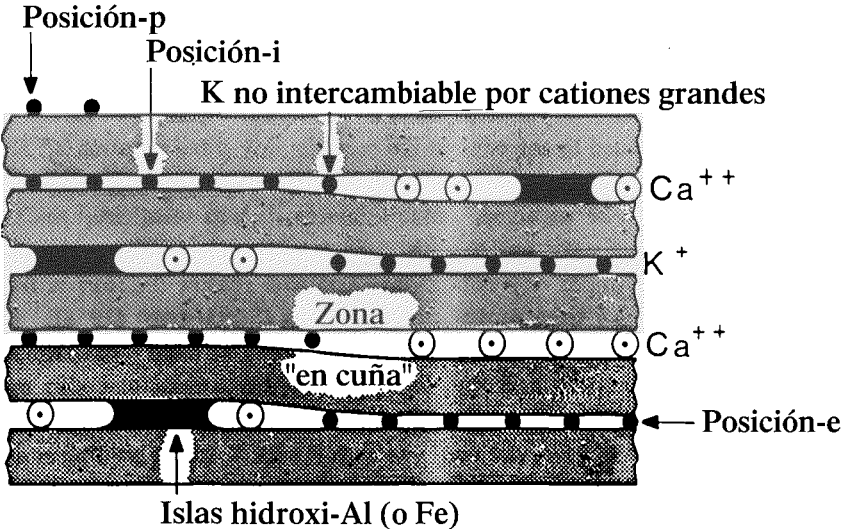


Fig. 10.2. Modelo de un silicato expansible con intercapas, zona "en cuña", y posiciones p-, e-, i- (RICH, 1968).

La velocidad de liberación de  $K^+$  por meteorización no sólo depende del contenido de K de un mineral en particular. También se ve afectada por ligeras diferencias estructurales entre los minerales. Así la biotita, un mineral ferromagnésico aunque con un contenido generalmente más bajo de K que la moscovita, libera K a una velocidad más rápida porque se meteoriza más deprisa. Lo mismo se verifica para los feldespatos de Ca que se degradan a una velocidad más alta que los feldespatos de K (DUTHION, 1966). Según RICH (1968) la illita y otros minerales 2:1 que contienen zonas de estructura similar 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 puntos interlaminares se agotan de  $K^+$  aunque aún mantienen una selectividad muy alta para el  $K^+$  respecto a los iones bivalente (RAMAN y JACKSON, 1964). La adición de  $K^+$  a dichos minerales resulta en una fuerte adsorción del  $K^+$  a estas posiciones provocando una contracción del mineral (GRAHAM y LOPEZ, 1969). Este proceso se llama fijación potásica. La contracción resulta en una reducción de la distancia unitaria entre capas a cerca de 1 nm. Las zonas con estructura de vermiculita en biotitas y moscovitas meteorizadas, caracterizadas por una distancia entre capas de 1.4 nm vuelven a tener así el 1 nm de espacio de las micas cuando se agregan fertilizantes potásicos (ver Figura 10.1).

El grado en que se da la fijación de  $K^+$  depende de varios factores, incluida la densidad de carga del mineral, la extensión de la zona en cuña, 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 capa unitaria de silicato (densidad de carga) es alta. Cuando esto ocurre, el ion positivo  $K^+$  se mantiene muy fuertemente unido a las capas cargadas negativamente. Si la zona en cuña se limita al borde de la partícula, sólo pueden fijarse pequeñas cantidades de  $K^+$ . Sin embargo, si la zona penetra profundamente en el mineral, pueden retenerse cantidades considerables de  $K^+$ . Algunos minerales, como las micas meteorizadas, vermiculitas e illitas fijan  $K^+$  tanto en condiciones húmedas como secas, mientras que las esmectitas sólo fijan  $K^+$  en condiciones más secas. Por esta razón la fijación es frecuentemente más alta en suelos secos que en suelos húmedos (SCHROEDER, 1955). Como el radio iónico del  $NH_4^+$  es muy similar al del  $K^+$ , éste también puede ser fijado por arcillas 2:1 expandidas (BARTLETT y SIMPSON, 1967). El amonio puede también intercambiarse por  $K^+$  fijado. Lo mismo se verifica para el  $H^+$  (RICH y BLACK, 1964). Así, ambas especies iónicas,  $NH_4^+$  y  $H^+$ , pueden competir con el  $K^+$  por los puntos de fijación de K. Esto significa que la fijación de  $K^+$  no es tan importante a la hora de restringir la disponibilidad de  $K^+$  para las plantas en los suelos ácidos (pH < 4.5) como en los suelos encalados. El poder de fijación de las arcillas 2:1 sigue generalmente la secuencia vermiculita > illita > esmectita.

La fijación de potasio es de considerable importancia en la práctica agrícola (ver punto 10.3.2). Las cantidades de fertilizante potásico que pasan por ello a ser no disponibles pueden ser muy altas. Generalmente, la capacidad de fijación de  $K^+$  es más alta en las capas de suelo más profundas que contienen más 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 B de importantes suelos agrícolas en el sur de EE.UU.

### 10.1.3. Adsorción y movilidad de potasio

El contenido de arcilla del suelo no sólo es de importancia para la liberación y fijación del  $K^+$ , sino que también influye considerablemente sobre la movilidad del  $K^+$  en el suelo. El ion potasio se adsorbe a las arcillas en puntos de unión, que difieren en cuanto a su selectividad. Para las arcillas 2:1, como illitas, vermiculitas y micas meteorizadas, pueden distinguirse tres puntos diferentes de adsorción (Figura 10.2) (SCHOUWENBURG y SCHUFFELEN, 1963). Estos son: puntos en superficies planas (posición-p), puntos en los bordes de las capas (posición-e) y puntos en el espacio interlaminar (posición-i). La especificidad de estos tres puntos obligados para el  $K^+$  difiere considerablemente (BECKETT y NAFADY, 1967; EHLERS *et al.*, 1967). Como ya se esbozó en el punto 2.1.3, esta especificidad obligada del  $K^+$  en relación a otros cationes, puede expresarse en términos cuantitativos mediante el coeficiente de Gapon. Esta será más alta cuanto mayor sea la especificidad del punto de unión por el  $K^+$ . Según SCHUFFELEN (1971) los tres puntos diferentes de unión del  $K^+$  para la illita tienen los siguientes coeficientes de Gapon:

posición-p:  $2.21 \text{ (mM/l)}^{-1/2}$

posición-e:  $102 \text{ (mM/l)}^{-1/2}$

posición-i: infinito  $\text{(mM/l)}^{-1/2}$

El coeficiente de Gapon puede calcularse a partir de concentraciones molares (M) o milimolares (mM). Como los valores numéricos pueden diferir según la forma de expresión, las unidades siempre deberían mencionarse. Los coeficientes mostrados anteriormente están basados en concentraciones en mM y se refieren al intercambio K/Mg, comparando así la especificidad del punto de unión para el  $K^+$  con el del  $Mg^{2+}$ . Valores del mismo orden de magnitud también fueron observados por DUTHION (1966) para el intercambio K/Ca. Las diferencias considerables entre el coeficiente de Gapon para los tres puntos de unión del  $K^+$  demuestran la enorme diferencia entre los puntos en cuanto a su selectividad por el  $K^+$ . La selectividad por el  $K^+$  de la materia orgánica y de las arcillas de tipo caolínico son similares a la que poseen los puntos posición-p (EHLERS *et al.*, 1968). Aquí el enlace K es relativamente débil, de modo que el  $K^+$  adsorbido puede ser fácilmente reemplazado por otros cationes, en particular por  $Ca^{2+}$  y  $Mg^{2+}$ . La posición-i tiene la mayor especificidad por el  $K^+$ . Estos puntos de unión explican ampliamente la fijación del  $K^+$  en los suelos.



Queda claro que el comportamiento del  $K^+$  en los suelos depende mucho del contenido y del tipo de arcillas presentes. Las tasas de movilidad y difusión del potasio son generalmente bajas en suelos ricos en puntos de unión específicos para  $K^+$ . Lo mismo se verifica para la lixiviación del  $K^+$  (ver punto 6.1.3). En climas templados estas cantidades son de apenas unos 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 con más tendencia a 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. Los suelos ricos en minerales caolíníficos son pobres en puntos de unión de  $K^+$ . Dichos suelos se encuentran extensivamente en regiones tropicales. Los problemas asociados con el bajo contenido de K inherente a estos suelos, se exacerban por la lixiviación excesiva causada por las fuertes lluvias tropicales.

#### 10.1.4. Fracciones de potasio

El potasio del suelo puede dividirse en tres fracciones: el potasio como elemento estructural de los minerales del suelo, el  $K^+$  adsorbido de forma cambiante a los coloides del suelo (arcillas y materia orgánica), y el  $K^+$  presente en la solución del suelo. Por mucho, la fracción más importante en cantidad es el  $K^+$  incorporado a las estructuras cristalinas de los minerales. El  $K^+$  intercambiable y el no intercambiable comprende sólo un pequeño porcentaje del  $K^+$  del suelo. La fracción no intercambiable no puede ser reemplazada por  $NH_4^+$  pero puede liberarse durante los cultivos. Consiste principalmente en  $K^+$  interlamina y puede determinarse por extracción con  $HNO_3$  1M (PRATT, 1965). En la tabla 10.2 se muestran las cantidades de  $K^+$  intercambiable (extraíble con  $CaCl_2$ ),  $K^+$  no intercambiable,  $K^+$  mineral y  $K^+$  total de un suelo franco arenoso y de otro arenoso franco del trabajo de MARTIN y SPARKS (1983).

**Tabla 10.2.** Fracciones de K en un suelo arenoso franco y otro franco arenoso (MARTIN y SPARKS, 1983).

(mMol K kg <sup>-1</sup> de suelo)	$K^+$ interc. CaCl <sub>2</sub>	$K^+$ no interc. HNO <sub>3</sub> -1M	$K^+$ mineral	$K^+$ total
Arenoso franco	1.72	2.20	37.6	41.5
Franco arenoso	1.15	2.09	31.3	34.5

Generalmente, el porcentaje de  $K^+$  intercambiable decrece con respecto al  $K^+$  total a medida que aumenta el contenido de arcilla.

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 las planta o

adsorberse a 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 del suelo resultante de este equilibrio, depende mucho de la selectividad de los puntos de adsorción. Si son específicos para  $K^+$ , la concentración de  $K^+$  en la solución de suelo tiende a ser baja (REZK y AMER, 1969). Si los puntos de unión 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 del suelo controla ampliamente la tasa de difusión de  $K^+$  hacia las raíces de las plantas, y por lo tanto también la absorción de  $K^+$  (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 tampón para  $K^+$  es un factor adicional importante que determina su disponibilidad (ver punto 2.3.5).

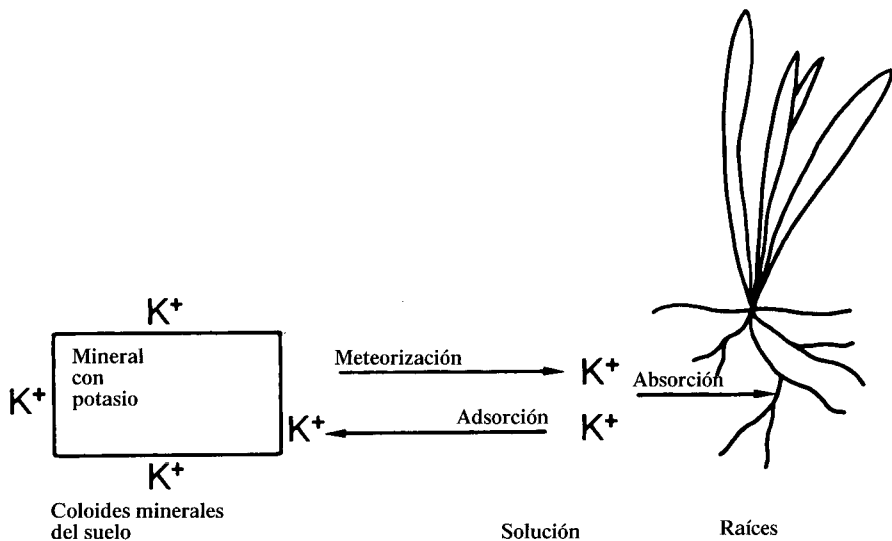


Fig. 10.3. Relaciones del potasio en el suelo entre los minerales y las raíces de las plantas.

Cuanto más se agote la fracción intercambiable de  $K^+$ , mayor será la contribución de la fracción no intercambiable en el suministro de potasio a las plantas (MENGEL Y WIECHENS, 1979). Los suelos derivados de loess (luvisoles) se caracterizan por liberar cantidades considerables de K no intercambiable, siendo una parte sustancial de dicho K absorbido por los cultivos en estos suelos. Dado que la mayoría de los análisis de suelo no tienen en cuenta la fracción no intercambiable, ésta se relaciona muy poco con las respuestas de los cultivos al K, como fue observado por KUHLMANN y WEHRMANN (1984) para suelos de loess en Alemania. Según STEFFENS y MENGEL (1979), las gramíneas son especialmente capaces de aprovechar la fracción no intercambiable.

## 10.2. El Potasio en la Fisiología

### 10.2.1. Absorción y translocación

El potasio es un elemento esencial para todos los organismos vivos. En fisiología vegetal es el catión más importante, no sólo por su contenido en los tejidos de las plantas, sino también por sus funciones fisiológicas y bioquímicas. Un rasgo principal del  $K^+$  es la alta velocidad a la que es absorbido por los tejidos vegetales. Esta elevada tasa de absorción depende de la permeabilidad relativamente alta al  $K^+$  de las membranas vegetales, que probablemente resulta de las ionóforas presentes en dichas membranas y que habilitan una difusión facilitada (ver punto 3.1.3). Esta elevada permeabilidad de membrana también permite un considerable flujo saliente de  $K^+$  de la célula, si se suprime la actividad metabólica (MENGEL y PFLÜGER, 1972). La retención de  $K^+$  en la célula depende principalmente del potencial negativo de la célula. Si este disminuye, por ejemplo, al alterar la respiración, también decrece la capacidad de retención de  $K^+$ . Además de esta absorción pasiva del  $K^+$  debida a la actividad de la ATPasa, CHEESEMAN y HANSON (1979) también observaron una absorción activa, que se supone juega un papel importante cuando existen bajas concentraciones de  $K^+$  ( $<0.5$  mM) en la solución externa.

La alta permeabilidad de las membranas vegetales al  $K^+$  es un rasgo único de probable importancia para varios procesos fisiológicos influidos por el  $K^+$ : crecimiento meristemático, estado hídrico, fotosíntesis y transporte a larga distancia.

La extrema movilidad del  $K^+$  por toda la planta es una consecuencia de la permeabilidad de las membranas. La dirección del transporte del  $K^+$  suele ser hacia los tejidos más jóvenes, dándose con frecuencia una redistribución desde las partes más viejas de la planta a las más jóvenes.

Esto puede observarse muy claramente en una investigación de GREENWAY y PITMAN (1965) con plantas jóvenes de avena. Los resultados principales se muestran en la tabla 10.3. Puede verse que el  $K^+$  importado por la hoja más madura fue apenas un poco mayor que el exportado. El  $K^+$  exportado se distribuyó entre la 2ª y la 1ª hojas más jóvenes. Es así obvio que las hojas más jóvenes son alimentadas con  $K^+$  procedente de los tejidos más viejos.

La mayor parte del  $K^+$  se absorbe principalmente durante la etapa de crecimiento vegetativo. Para los cereales esto significa que desde el ahijado 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 de 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 s

ven 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 tercera hoja (GREENWAY y PITMAN, 1965).

Absorción	Hoja más vieja	2ª hoja $\mu M$ 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 es del orden de 100 mM y así entre 5 y 10 veces más alta que la concentración de  $K^+$  en la vacuola (FLOWERS y LAÜCHLI, 1983). La savia del floema también es rica en  $K^+$ , el catión más abundante presente, cuya concentración se acerca a la del citoplasma (ver tabla 4.4). Como las sustancias disueltas de la savia del floema pueden translocarse tanto hacia arriba (acropétalo) como hacia abajo (basipétalo) en la planta, el transporte de larga distancia del  $K^+$  puede darse fácilmente. Los órganos vegetales alimentados preferentemente con la savia floemática, como las hojas jóvenes, tejidos meristemáticos y frutos carnosos (manzanas, uvas) son por lo tanto, ricos en  $K^+$  (CASSAGNES *et al.*, 1969). La función del  $K^+$  en la savia del floema no está completamente clara. Según un hipotético esquema propuesto por BEN ZIONI *et al.* (1971), el  $K^+$  en la savia del floema es el principal ion que contrarresta al malato, que se transporta desde los brotes hacia la raíz, y es utilizado en la respiración. En el proceso de la respiración los equivalentes aniónicos del malato son transferidos al  $HCO_3^-$ , liberándose desde las raíces al medio nutritivo. Los iones nitrato pueden entonces ser absorbidos en el intercambio, y translocarse hacia arriba, en la savia del xilema, junto con el ion  $K^+$ , que actúa originalmente como el ion que contrarresta el movimiento descendente del malato. KIRKBY y ARMSTRONG (1980) aportaron evidencia de un mecanismo de recirculación del  $K^+$  de esta clase para *Ricinus Communis*. En esta especie, una gran parte de las cargas negativas que quedan tras la reducción del  $NO_3^-$  en las partes superiores es liberada como  $OH^-$ , para compensar el exceso de absorción de aniones sobre cationes. El mismo mecanismo posiblemente también sea verdadero para muchas monocotiledóneas. En otras especies, sin embargo, por ejemplo, en 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 meristemático (JACOBY *et al.*, 1973). El proceso de crecimiento se inicia por una ATPasa localizada en el

plasmalemma, que bombea  $H^+$  fuera del citoplasma hacia 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). Este aflojamiento es un prerequisite 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 plasmalema, que a su vez favorece la liberación del  $H^+$  efectuada por la ATPasa.

El efecto de las fitohormonas implicadas en el crecimiento de los tejidos meristemáticos es mejorado por el  $K^+$ . Así COCCUCI y DALLA ROSA (1980) encontraron un efecto sinérgico entre el  $K^+$  y el ácido indolacético (IAA) en el crecimiento de coleótilos de maíz. Resultados similares fueron observados por DELA GUARDIA y BENLLOCH (1980) para la influencia del ácido giberélico en el crecimiento de plantas jóvenes de girasol. GREEN (1983) también observó que el efecto de las citoquininas sobre el crecimiento de cotiledones de pepino fue mucho mayor por el efecto del  $K^+$ . Estos ejemplos indican que el  $K^+$  juega un papel crucial en el crecimiento meristemático. El crecimiento pobre de las plantas, observado en condiciones de deficiencia de  $K^+$ , está obviamente relacionado con el efecto del  $K^+$  sobre la ATPasa localizada en el plasmalema de los tejidos meristemáticos. Hay pruebas de que este efecto del  $K^+$  es el más 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 por 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 estaba estrechamente relacionada con el suministro de  $K^+$ . MENGEL y ARNEKE (1982) encontraron que la turgencia ( $\Psi\rho$ ) de células de hojas jóvenes de *Phaseolus vulgaris* dependía de su contenido de  $K^+$ . En el tratamiento con bajos niveles de  $K^+$ , la turgencia fue de 0.5 MPa, significativamente menor que en el tratamiento con un alto suministro de  $K^+$ , que ascendió a 0.7 MPa. En el tratamiento bajo en  $K^+$ , la velocidad de crecimiento, el tamaño de las células, y el contenido de agua de los tejidos eran reducidos. De los resultados de este experimento se concluyó que en los tejidos jóvenes el  $K^+$  es indispensable para obtener una óptima turgencia 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 deben a una reducción en la tasa de transpiración (BRAG, 1972), que depende no sólo del potencial osmótico de las células del mesófilo, sino en gran parte de la apertura y cierre de los estomas. Las investigaciones de FISHER y HSIAO (1968) y de HUMBLE y HSIAO (1969) revelaron que el  $K^+$  juega un papel significativo en la apertura y cierre de los estomas. Pruebas convincentes de esta relación

fueron proporcionadas por los análisis con sonda de electrones de HUMBLE y RASCHKE (1971). Utilizando esta técnica fue posible medir el contenido de  $K^+$  de las células guarda 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 de guarda cuando están abiertas es considerablemente más alto que cuando están cerradas. En condiciones de luz las células guarda producen abundante ATP, mediante fosforilación fotosintética, apoyando así el mecanismo de absorción activa de  $K^+$  con energía suficiente (HUMBLE y HSIAO, 1970). El potasio, por lo tanto, se acumula en las células guarda en concentraciones considerables y la consiguiente elevada presión de turgencia provoca la apertura del estoma. La figura 10.4 muestra también que los aniones inorgánicos ( $Cl^-$ ,  $H_2PO_4^-$ ) no acompañan prácticamente la absorción de  $K^+$ .

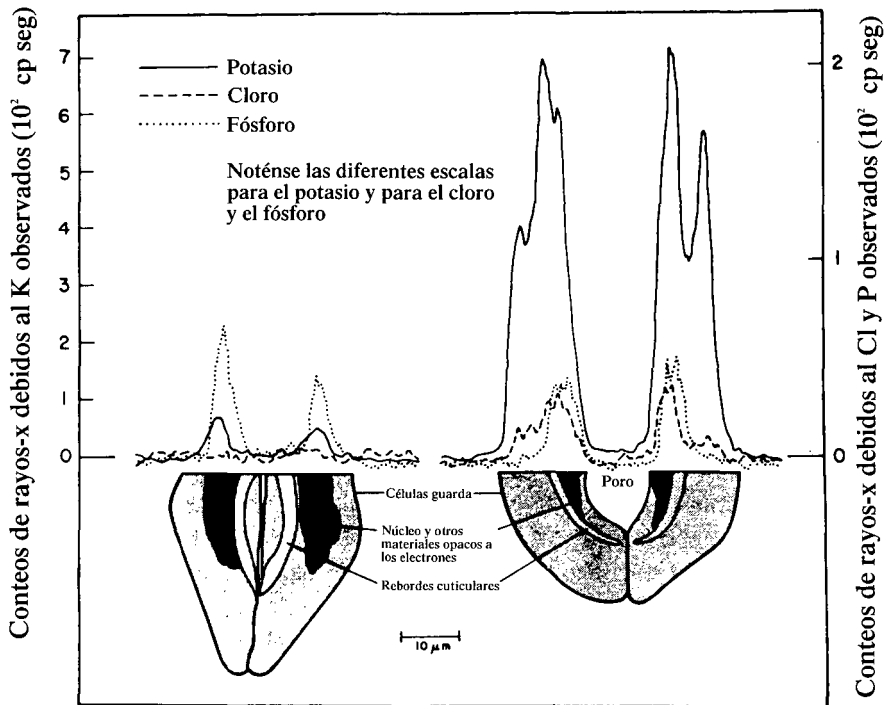


Fig. 10.4. Contenido de iones en células de guarda de estomas abiertos y cerrados (HUMBLE y RASCHKE, 1971).

La carga aniónica que en mayor parte equilibra el  $K^+$  acumulado es el malato. Este se produce probablemente vía carboxilación de fosfoenolpiruvato (PEP) (ver punto 3.2.6).

El mecanismo de cierre y apertura de los estomas depende totalmente del flujo de  $K^+$  (PENNY y BOWLING, 1974). Por esta razón la actividad estomática de las plantas que no reciben un suministro adecuado de  $K^+$  se ve afectada (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. Un estudio sobre la acción de los estomas fue presentado por RASCHKE (1975).

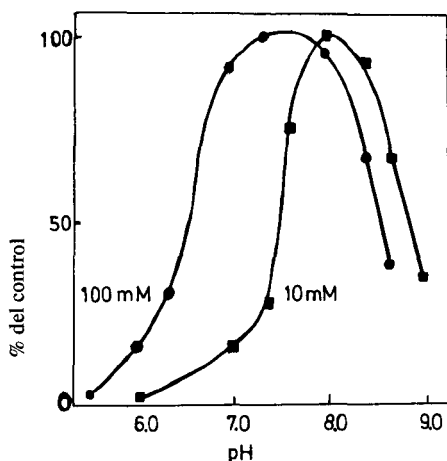
#### 10.2.4. Fotosíntesis y translocación de fotosintatos

PEOPLES y KOCH (1979) observaron un claro efecto del  $K^+$  en la tasa de asimilación de  $CO_2$ . Sus investigaciones revelaron que el  $K^+$  no influyó directamente en los fotosistemas I ó II, sino más bien promovió la síntesis *de novo* de la enzima ribulosa bifosfato carboxilasa. El potasio también disminuyó la resistencia a la difusión del  $CO_2$  en el mesófilo. Parte de los datos más importantes de esta investigación se presentan en la Tabla 10.4 que muestra que el aumento en la asimilación del  $CO_2$ , fue paralelo a un aumento en la fotorrespiración y a una disminución de la respiración nocturna. Este contraste de los efectos del  $K^+$  en la asimilación de  $CO_2$  por una parte, y por otra en la respiración en la oscuridad, fueron también observados por JACKSON y VOLK (1968), y BARANKIEWICZ (1978). Resultados experimentales de DEMMIG y GIMMLER (1983) indican que el  $K^+$  estimula la actividad de la ribulosa bifosfato carboxilasa. Estos autores encontraron que cloroplastos aislados, en presencia de luz absorbieron cantidades considerables de  $K^+$ . Altas concentraciones de  $K^+$  (100 mM) en el medio externo indujeron un mayor rango de pH óptimo 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 observada a bajas concentraciones. El efecto de la concentración de  $K^+$  al pH óptimo de la RuBP carboxilasa se muestra en la Figura 10.5.

El potasio también es conocido por su efecto favorable sobre la fotofosforilación, que fue observado por WATANABE y YOSHIDA (1970), HARTT (1972), y PFLÜGER y MENGEL (1972).

**Tabla 10.4.** Efecto del  $K^+$  sobre la asimilación de  $CO_2$ , fotorrespiración, y respiración nocturna (PEOPLES y KOCH, 1979).

$K^+$ en hojas % K en m.s.	Asimilación $CO_2$ mg/dm <sup>2</sup> y h	Fotorrespiración dpm/dm <sup>2</sup> y h	Respiración nocturna mg/dm <sup>2</sup> y 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



**Fig. 10.5.** pH óptimo del ribulosa bifosfato a concentraciones de  $K^+$  de 10 y 100 mM (DEMIG y GIMMLER, 1983).

OVERNELL (1975) así como WELLER y HÖFNER (1974), informaron que estimula la producción de  $O_2$  fotosintético. Estas observaciones respaldan el punto de vista de que el  $K^+$  tiene una influencia directa sobre el transporte de electrones en la cadena fotosintética de transporte de  $e^-$ . Puede suponerse que el movimiento de  $K^+$  de los espacios tilacoides al estroma de los cloroplastos, que ocurre en la luz (ver punto 3.2.3) debería despolarizar la membrana tilacoidal, que a su vez debería favorecer el flujo de  $e^-$  en la cadena de transporte (MITCHELL, 1966).

La despolarización de la membrana plasmática por la absorción de  $K^+$  podría ser también la razón de la influencia que tiene el  $K^+$  de favorecer la carga del floema. MALEK y BAKER (1977) suponen que el  $K^+$  está directamente implicado en dicha carga.

Numerosos autores han mostrado que el  $K^+$  promueve la translocación de fotosintatos. El típico efecto del  $K^+$  se muestra en la Tabla 10.5 de datos de HARTT (1969). El potasio no sólo favorece la translocación de fotosintatos recién sintetizados, sino que tiene también un efecto beneficioso sobre 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 y promovió también la translocación de compuestos de degradación nitrogenados hacia los granos. HARTT (1970) así como MENGEL y VIRO (1974), mostraron que el efecto del  $K^+$  sobre la translocación de fotosintatos no es consecuencia de una más alta tasa de asimilación de  $CO_2$ . Un interesante trabajo sobre el efecto del  $K^+$  en el transporte por el floema fue publicado por LANG (1983) que opina que el  $K^+$  es responsable tanto de la carga como de la descarga del floema, y por lo tanto tiene una considerable influencia sobre el transporte.

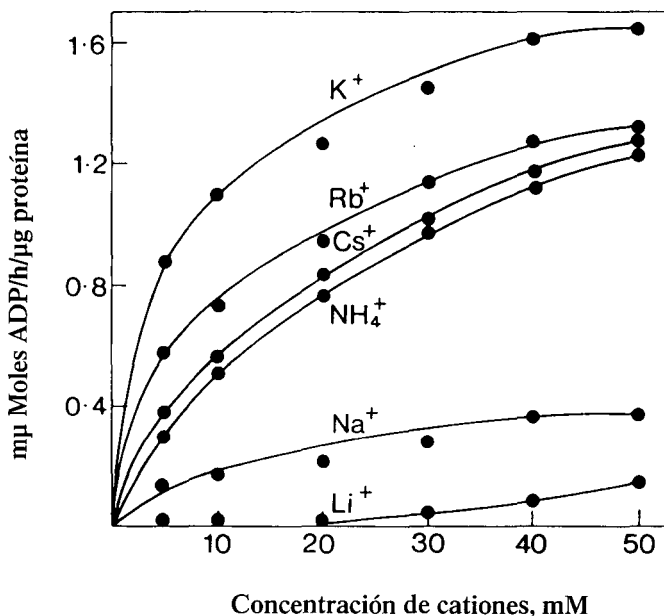


**Tabla 10.5.** Translocación de fotosintatos marcados con C-14 en caña de azúcar con bajo y alto suministro de K (Total marcado: 100%) (HARTT, 1969).

	% 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 por encima de la hoja alimentada	1.9	0.1
Tallo debajo de la unión de la hoja alimentada	20.1	0.04

### 10.2.5. Activación enzimática

La principal función del  $K^+$  en bioquímica es la activación de varios sistemas enzimáticos (EVANS y SORGER, 1966). En la mayoría de los casos el  $K^+$  es el catión más eficiente en esta función. La figura 10.6. muestra un ejemplo típico de una enzima activada por cationes univalentes. La enzima, una sintetasa del almidón de maíz dulce, fue activada con más fuerza por  $K^+$ , seguido por  $Rb^+$ ,  $Cs^+$  y  $NH_4^+$ . La activación por  $Na^+$  fue muy pobre y el  $Li^+$  apenas tuvo efecto.



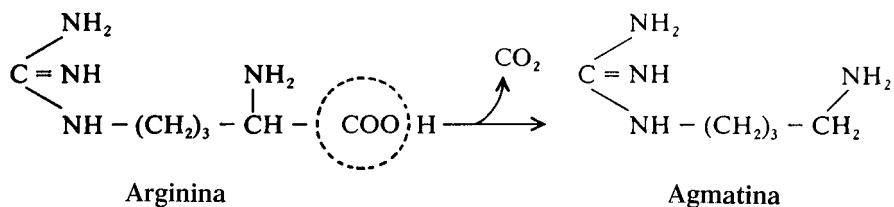
**Fig. 10.6.** Efecto de especies catiónicas univalentes sobre la actividad de la sintetasa del almidón aislada del maíz dulce (NITSOS y EVANS, 1969).

Para varias enzimas, la activación por  $\text{NH}_4^+$  o  $\text{Rb}^+$  es tan eficiente como la activación por  $\text{K}^+$ . Esto es de interés teórico, ya que los tamaños de estas tres especies iónicas son casi los mismos cuando están hidratadas. La activación parece estar así relacionada con el tamaño del ion activador. En plantas enteras, sin embargo, ni el  $\text{NH}_4^+$  ni el  $\text{Rb}^+$  pueden sustituir al  $\text{K}^+$  en cuanto a activación enzimática, ya que son tóxicos a las concentraciones requeridas (EL-SHEIKH y ULRICH, 1970; MORARD, 1973).

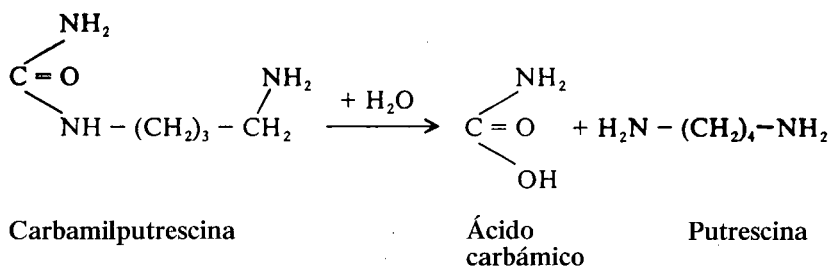
Experimentos *in vitro* han demostrado que una máxima activación del  $\text{K}^+$  se obtiene dentro del rango de concentración de 40 a 80 mM. Se duda si esto también es cierto para condiciones *in vivo*, porque *in vivo* los metabolitos pueden influir en la actividad de las enzimas por efectos alostéricos. Se cree que el citoplasma de las células tiene una tendencia a mantener las concentraciones de  $\text{K}^+$  cerca de 100 mM (GLASS y SIDDIQI, 1984). La concentración citoplasmática de  $\text{K}^+$  que es regulada por el  $\text{K}^+$  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  $\text{K}^+$ , lo que probablemente no es una consecuencia directa de la 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 a la actividad de la enzima por una carencia de proteínas enzimáticas. Esto fue demostrado para la nitrato reductasa por PFLÜGER y WIEDEMANN (1977) y para la ribulosa bisfosfato carboxilasa por PEOPLES y KOCH (1979).

Severas deficiencia de  $\text{K}^+$  conducen a la síntesis de aminas tóxicas, como la putrescina y la agmatina (SMITH y SINCLAIR, 1967). Según 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 sabe desde hace tiempo que estas reacciones se ven favorecidas por pHs bajos (SMITH y SINCLAIR, 1967) que suelen darse en tejidos vegetales deficientes en  $\text{K}^+$ . Ahora se ha establecido que otros regímenes nutricionales que generan  $\text{H}^+$  en tejidos vegetales incluyendo nutrición con  $\text{NH}_4^+$ , exposición al  $\text{SO}_2$  y suministro de ácidos, también aumentan las concentraciones endógenas de la diamina putrescina (PRIEBE *et al.*, 1978; YOUNG y GALSTON, 1983).

#### 10.2.6. Sustitución del potasio por el sodio

La cuestión de si el  $\text{Na}^+$  puede reemplazar al  $\text{K}^+$  en los procesos fisiológicos de las plantas no sólo 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 el aumento de la turgencia celular, es posible alguna sustitución. El grado en el que puede darse la sustitución depende mucho, sin embargo, del potencial de absorción de  $\text{Na}^+$ . Este difiere considerablemente entre especies vegetales (MARSCHNER, 1971). La Tabla 10.6 muestra el potencial de absorción de  $\text{Na}^+$  de diversas cultivos. Para las especies "alto" y "medio", el efecto favorable del  $\text{Na}^+$  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  $\text{Na}^+$  contribuye al potencial osmótico de la célula, teniendo así un efecto positivo sobre el régimen hídrico de las plantas. Los efectos beneficiosos del  $\text{Na}^+$  en el crecimiento de las plantas son particularmente observables cuando el suministro de  $\text{K}^+$  no es adecuado (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  $\text{K}^+$ , el  $\text{Na}^+$  aumentó los rendimientos en grano, mientras que a la concentración más alta de  $\text{K}^+$ , el  $\text{Na}^+$  indujo una ligera disminución del mismo. En condiciones de campo no se han observado deficiencias de  $\text{Na}^+$  en los cultivos. WOOLEY (1957), sin embargo, tuvo éxito al inducir síntomas de deficiencia de  $\text{Na}^+$  en tomates en invernadero. Según BROWNELL y CROSSLAND (1972), el  $\text{Na}^+$  es un nutriente esencial para algunas plantas C-4. El efecto del  $\text{Na}^+$  sobre el crecimiento de las plantas ha sido considerado en trabajos de MARSCHNER (1971) y JENNINGS (1976).

**Tabla 10.6.** Potencial de absorción de sodio de varios cultivos (MARSCHNER, 1971).

Alto	Medio	Bajo	Muy bajo
Remolacha forrajera	Coles	Cebada	Alforfón
Remolacha azucarera	Coco	Lino	Maíz
Mango	Algodón	Mijo	Centeno
Espinaca	Altramuces	Colza	Soja
Acelga	Avena	Trigo	
Remolacha de mesa	Patata		
	Caucho		
	Nabos		

**Tabla 10.7.** Efecto de concentraciones crecientes de potasio en el rendimiento en 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 n 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

Las respuestas al Na pueden diferir entre genotipos. En experimentos con tres genotipos de remolacha azucarera MARSCHNER *et al.* (1981) observaron 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 sacarosa en los tejidos de reserva en los tres genotipos. Sin embargo, cuando se sustituyó el 95% del  $K^+$  por  $Na^+$ , se obtuvieron respuestas muy variadas.

Las especies vegetales y variedades difieren considerablemente en su habilidad para utilizar el  $K^+$  (ASHER y OZANNE, 1967, 1977) y en años recientes, se han desarrollado nuevas variedades muy eficientes en el uso de  $K^+$ . 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 variedades de *Phaseolus* que la retranslocación de  $K^+$  en la planta es también importante para la eficiencia del uso de  $K^+$ .

### 10.2.7. Deficiencia de potasio

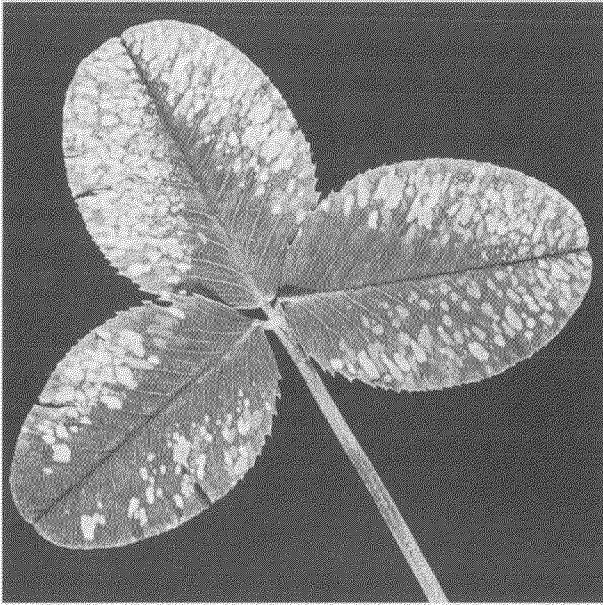
La deficiencia de potasio no produce inmediatamente síntomas visibles. En principio sólo hay una reducción de la velocidad de crecimiento (hambre oculta),

y sólo posteriormente se da una clorosis y eventualmente una necrosis. Estos síntomas comienzan generalmente en las hojas más viejas, ya que estas hojas suministran  $K^+$  a las hojas más jóvenes. Según investigaciones de PISSAREK (1973) con colza y de MORARD (1973) con sorgo, los síntomas de deficiencia de  $K^+$  se observan primero en la 2ª y 3ª hojas más viejas y no en la más vieja de todas. En la mayoría de la especies vegetales la clorosis y la necrosis comienzan en los márgenes y puntas de las hojas (maíz, cereales, frutales) (Foto 10.1), pero en algunas especies como el trébol, aparecen manchas necróticas irregularmente distribuidas (Foto 10.2).

Las plantas que sufren deficiencias de  $K^+$  muestran una disminución en la turgencia, y, en condiciones de estrés hídrico, se vuelven flácidas con facilidad. 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 fúngicos y condiciones salinas. En las plantas deficientes de  $K^+$  se observa frecuentemente un desarrollo anormal de tejidos y orgánulos celulares. Según PISSAREK (1973) un suministro inadecuado de  $K^+$  resultó en una tasa de crecimiento reducida del cambium en los tallos de colza (*Brassica napus*). La formación de tejido xilemático y floemático se restringe mientras que el tejido cortical se ve afectado sólo en menor grado.



**Foto 10.1.** Síntomas de deficiencia de K en hojas viejas de colza.  
(Foto: PISSAREK).



**Foto 10.2.** Síntomas de deficiencia de K en trébol blanco.



**Foto 10.3.** Micrografía electrónica de la cutícula de una hoja de algodón bien provista de  $K^+$  (derecha) y otra con un pobre suministro de  $K^+$  (izquierda). Aumento  $\times 1500$ . (Foto: SUNXI y RAO LI-HUA).

La lignificación de los haces vasculares se vió perjudicada por la deficiencia de  $K^+$ . Este efecto hace que cultivos deficientes en  $K^+$  sean más susceptibles al encamado. La deficiencia de  $K^+$  también resulta en un colapso de los cloroplastos (PISSAREK, 1973) y de las mitocondrias (KURSANOV y VYSKREBENTZEVA, 1966). El desarrollo de la cutícula se ve muy retardado cuando la nutrición potásica es baja. Esto queda ilustrado en la Foto 10.3., que muestra una micrografía electrónica de la cutícula de una hoja de algodón bien provista de potasio frente a otra con deficiencia de  $K^+$ . Los síntomas de deficiencia de potasio de diversas especies vegetales fueron descritos en detalle por BUSSLER (1964) y ULRICH y OHKI (1966).

### **10.3. El Potasio en la Nutrición de los Cultivos**

#### **10.3.1. Necesidades y respuesta de los cultivos**

Durante 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 pobres en  $K^+$  disponible no eran fértiles. Hoy en día, los suelos con niveles inadecuados de  $K^+$  se corrigen frecuentemente mediante el uso de fertilizantes. En sistemas de cultivo intensivos en particular, se aplican elevados niveles. Para mantener el nivel de fertilidad de un suelo, la cantidad de  $K^+$  absorbida por los cultivos (kg de  $K/ha$ ) y la que se pierde por lixiviación debería al menos equilibrarse mediante la fertilización potásica. Sin embargo sólo en los sistemas agrícolas muy desarrollados con rendimientos de nivel superior, la cantidad de  $K^+$  devuelta al suelo es igual o superior a la extraída por los cultivos. Esto significa que en muchos casos las reservas de K del suelo se están agotando.

Las cantidades de  $K^+$  extraídas del suelo por diversos cultivos se listan en la Tabla 6.2. La Tabla da alguna indicación de los niveles de K que deberían aplicarse, siendo un rango normal entre 40 y 250 kg de  $K/ha$  y año. La cantidad de  $K^+$  extraída 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 sólo proporcionan una base simplificada para elaborar recomendaciones de fertilización, ya que la absorción es altamente dependiente de la disponibilidad de  $K^+$ . Cuando la disponibilidad es baja, la absorción de  $K^+$  por los cultivos del suelo es también baja, dando rendimientos bajos e insatisfactorios. En estas condiciones, las recomendaciones de fertilización basadas en un promedio de la absorción total de  $K^+$  para un cultivo en particular no satisfarán las necesidades del cultivo ni aumentarán la fertilidad del suelo. Una situación inversa se da cuando los suelos son ricos en  $K^+$  disponible. Aquí las aplicaciones de fertilizantes basadas en la absorción del cultivo pueden resultar en una mayor absorción de  $K^+$  que la necesaria para un máximo rendimiento, y esto también resulta en un desperdicio de fertilizante.

El nivel de  $K^+$  disponible en el suelo que puede considerarse óptimo, no puede expresarse en términos generales, ya que depende del cultivo y de las condiciones de clima y suelo. V. BRAUNSCHWEIG (1978), realizando numerosos ensayos de campo en Alemania Occidental encontró que los niveles de  $K^+$  soluble en lactato necesitaban ser más altos en suelos ricos en arcilla. LOUÉ (1979) al evaluar más de 300 ensayos de campo en Francia, observó que las aplicaciones de  $K^+$  resultaban en marcadas respuestas de rendimiento en grano si el contenido de  $K^+$  intercambiable era menor de 80 ppm. En suelos de texturas medias con niveles mayores que 160 ppm de  $K^+$  intercambiable sólo se obtuvieron pequeños aumentos de rendimiento en grano tras una aplicación de fertilizante potásico.

En general los pastos y los 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 cierta medida (SINGH y BRAR, 1977; GEORGE *et al.*, 1979). A largo plazo, sin embargo, estas fuentes también se agotarán y los rendimientos de los cultivos gradualmente disminuirán (v. BOGUSLAWSKI y LACH, 1971).

Para evaluar las necesidades de  $K^+$  de los cultivos también es importante considerar la duración 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 superficie y año. Los dos primeros cultivos tienen un período de crecimiento de sólo 120 días mientras que en la caña dicho período puede extenderse a lo largo de todo el año (NELSON, 1968). Esto indica que cultivos con la misma absorción total puede tener una demanda (absorción/unidad de tiempo) propia y diferente de  $K$ . Las necesidades también varían dependiendo del estado de crecimiento, dándose la tasa más alta de absorción frecuentemente durante la etapa vegetativa. En patatas, por ejemplo, el 50% del  $K^+$  total 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 a los rendimientos en grano (CHAPMAN y KEAY, 1971).

Otro factor importante para determinar la absorción de  $K^+$  por los cultivos es el tipo y la extensión del sistema radicular. Esto queda bien demostrado por la competencia que se da entre leguminosas y gramíneas por la absorción de  $K^+$ . Cuando estas especies crecen juntas, en el campo, la absorción de  $K^+$  es considerablemente mayor en las gramíneas, lo que en condiciones con bajos niveles de  $K^+$ , puede llevar 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 sólo 9% en la alfalfa. Sin embargo, cuando el K-42 fue aplicado separadamente a



segmentos intactos de raíz de alfalfa y avena, apareció más K marcado en la alfalfa que en la avena. Estos resultados indican que la morfología de la raíz (longitud, número de pelos radicales) y probablemente también el potencial individual de absorción de  $K^+$  (poder de absorción de  $K^+$ ) de las especies de cultivo, parecen ser factores importantes que influyen en la competencia entre especies por el  $K^+$ .

La respuesta a la absorción de  $K^+$  de los cultivos depende en gran parte del nivel de nutrición nitrogenada. En general, cuanto mejor sea el suministro de N, mayor será el aumento de rendimiento debido al  $K^+$  (GARTNER, 1969; HEATHCOTE, 1972). Por otra parte, el N aplicado sólo 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 se observan frecuentemente 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 cubrir las necesidades del cultivo en los primeros años de cultivo intensivo. Sin embargo, tan pronto como estas reservas se agotan debido a las mayores necesidades de  $K^+$  por mayores rendimientos y por el cultivo continuado, pueden esperarse respuestas a la fertilización con K. Los datos de la Tabla 10.8. de experimentos de campo en Africa Oriental muestran un ejemplo donde en el primer ciclo de dos años, la respuesta al suministro de fertilizante de K fue pobre o incluso negativa, mientras que en el segundo ciclo de dos años se observó un efecto favorable para la mayoría de los cultivos (STEPHENS, 1969).

**Tabla 10.8.** Aumento de rendimientos por fertilizantes potásicos en el 1<sup>er</sup> y 2<sup>o</sup>. ciclo de cultivo (STEPHENS, 1969).

	Aumento de rendimiento, kg/ha	
	1 <sup>er</sup> ciclo	2 <sup>o</sup> ciclo
Maíz	-30	138
Algodón	10	46
Batatas	1050	1800
Judías	13	12
Mijo y sorgo	-84	85

### 10.3.2. Suelos deficientes y fijación de K

La deficiencia de potasio se da muy comúnmente en varios tipos diferentes de suelo. Puede aparecer donde el K se ha lixiviado como por ejemplo en suelos arenosos ácidos o en suelos lateríticos muy lixiviados (ANDERSON, 1973). Los suelos orgánicos y las turbas tienen también un bajo contenido de K. Ocasionalmente, también, hay deficiencia de K en suelos que han sido cultivados intensivamente y en aquellos que fijan  $K^+$  en forma no reemplazable (ULRICH y

OHKI, 1966). En estos suelos los estudios de cultivo continuo sin aplicación de 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 rendimientos caen rápidamente año a año a medida que se agota el  $K^+$  intercambiable. Finalmente se obtienen cosechas muy escasas. Con suelos más ricos en minerales que liberan K, los rendimientos no caen tan rápidamente. Además, como los factores ambientales también causan fluctuaciones de rendimiento de año en año, las ligeras disminuciones de rendimiento resultantes del agotamiento de  $K^+$  son más difíciles de observar. Como se señaló al principio, sin embargo, los minerales que liberan K no constituyen una fuente inagotable y con el tiempo la velocidad de liberación de  $K^+$  no intercambiable disminuye. En suelos donde el  $K^+$  proviene principalmente de arcillas 2:1, el agotamiento de  $K^+$  de estos minerales aumenta el potencial de fijación de  $K^+$ . Cuanto más mineral se agote más alta es la capacidad de fijación. Con el tiempo, la liberación de  $K^+$  se vuelve extremadamente baja dándose disminuciones notables de rendimiento. Para obtener rendimientos satisfactorios en dichos suelos, se requieren altas dosis de fertilizante debido a la fijación de  $K^+$  por las arcillas expandidas (ver punto 10.1.2).

En los suelos donde la vermiculita es la 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 cerca del 92% del fertilizante potásico aplicado fue fijado. 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 (SCHÄFER y SIEBOLD, 1972).

Resultados típicos de aplicaciones de fertilizantes potásicos en suelos que fijan  $K^+$  se muestran en la Tabla 10.9. Puede verse que la respuesta del maíz fue más espectacular que la del trigo de primavera (BURKART, 1975). Los datos de la tabla también indican que, en algunos casos, dosis tan altas como 300 kg de  $K_2O$ /ha dieron sólo ligeras respuestas y se necesitaron hasta 900 kg de  $K_2O$ /ha para obtener rendimientos máximos en grano.

**Tabla 10.9.** Efecto de aplicación de fertilizante potásico sobre el rendimiento en grano en dos puntos de fijación de K (BURKART, 1975).

Nivel de K kg $K_2O$ /ha	Dornwag		Weng	
	Trigo primav 1972	Maíz 1973	Maíz 1972	Trigo primav 1973
	----- t ha <sup>-1</sup> -----			
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	5.21

### 10.3.3. Enfermedades

El potasio no sólo influye en la producción de los cultivos favoreciendo el crecimiento y los procesos de síntesis. También es muy importante por aumentar la resistencia a enfermedades de muchas especies cultivadas. En el maíz, por ejemplo, la podredumbre del tallo y el encamado son generalmente más severos cuando los suelos son pobres en K en relación a otros nutrientes (HOOKER, 1966; KRÜGER, 1976). Este efecto beneficioso del  $K^+$  en la prevención del encamado también se observa en otros cereales (TROLLDENIER, 1969). En el trigo también se ha observado una menor incidencia del mildiu polvoriento provocado por el hongo *Erysiphe graminis* en parcelas tratadas con potasio adicional (GLYNNE, 1959). Otras enfermedades que son menos frecuentes en cultivos bien alimentadas con  $K^+$  incluyen: la mancha parda en arroz provocada por *Ophiobolus miyabeanus*, la roya parda en cebada infectada con *Puccinia hordei* y la marchitez por *Fusarium* en plátanos resultante del *Fusarium oxysporum* (GOSS, 1968). Según las observaciones de BAULE (1969) las especies forestales con un adecuado suministro de  $K^+$  son también más resistentes a enfermedades fúngicas. La naturaleza de la acción de  $K^+$  en el control de la gravedad de las enfermedades de las plantas aún no se conoce bien. Puede relacionarse, en parte, con el efecto del  $K^+$  de promover el desarrollo de paredes exteriores más gruesas en células epidérmicas, evitando así el ataque de enfermedades (TROLLDENIER y ZEHLER, 1976). Además, como ya se indicó, el metabolismo vegetal se ve muy influido por el  $K^+$ . Es posible, por lo tanto, que algunas enfermedades puedan verse favorecidas por cambios en el metabolismo asociados con bajos contenidos de K en la planta. El efecto del  $K^+$  en la resistencia a enfermedades en cultivos fue estudiado a fondo por GOSS (1968).

### 10.3.4. Los fertilizantes potásicos y su aplicación

El potasio se suministra a los cultivos como fertilizante simple o en forma de compuestos. El fertilizante más ampliamente utilizado y más barato es el cloruro potásico (KCl) que también se conoce comercialmente como muriato potásico. Este fertilizante contiene cerca del 50% de K (60% de  $K_2O$ ) y además también hay en el mercado otros tipos fertilizantes de menor graduación (41% K y 33%  $K_2O$ , ó 58% de  $K_2O$  y 40% de  $K_2O$ ). 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 del suelo dando iones  $K^+$  y  $Cl^-$ . El sulfato potásico ( $K_2SO_4$ ) contiene algo menos de K, cerca del 43% K (52% de  $K_2O$ ) y es más caro debido a costes de producción más altos. El nitrato potásico ( $KNO_3$ ) 37% K (44% de  $K_2O$ , 13% de N), y el metafosfato potásico ( $KPO_3$ ) 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 ( $K_2SO_4$ ,  $MgSO_4$ ). Éste contiene 18% K (22% de  $K_2O$ ) y 11% de Mg (18% de  $MgO$ ) y es útil cuando se requiere  $Mg^{2+}$

además de  $K^+$ . La kainita magnésica ( $MgSO_4 + KCl + NaCl$ ) es un fertilizante potásico de baja calidad 10% K (12% de  $K_2O$ ), 3.6% Mg (6% de  $MgO$ ) y 18% de Na (24% de  $Na_2O$ ) y se utiliza principalmente en Alemania y los Países Bajos para pastos.

Con la excepción del metafosfato y del silicato potásico todos son fertilizantes solubles en agua. Son, por lo tanto, muy similares en cuanto a disponibilidad, de modo que las diferencias entre ellos se deben al efecto fertilizante de los aniones acompañantes. En algunos casos, la aplicación de azufre, magnesio, o sodio puede ser agronomicamente beneficiosa y debería elegirse el fertilizante más apropiado. Algunos cultivos son sensibles a altas cantidades de cloruros. Estas especies clorofóbicas incluyen el tabaco, uvas, frutales, algodónero, caña de azúcar, patatas, tomates, fresas, pepinos y cebollas. Es preferente tratar estos cultivos con sulfato potásico. Para las patatas, el uso de sulfato en vez de cloruro resulta generalmente en contenidos más altos de almidón (ver Tabla 5.14). EDELBAUER (1976) demostró, en un experimento en solución de cultivo, el efecto del  $KCl$ , comparado con el del  $K_2SO_4$ , sobre el crecimiento y rendimiento de uvas (*Vitis vinifera*). Los resultados más interesantes de esta investigación se muestran en la Tabla 10.10. El efecto depresivo del cloruro también tuvo una influencia negativa sobre el contenido de azúcar del jugo, mientras que el contenido de ácido del jugo apenas se vió afectado al variar la nutrición cloruro/sulfato (EDELBAUER, 1977). HAEDER (1975) encontró que el cloruro afecta a la translocación de los fotosintatos de las partes superiores de la planta a los tubérculos.

**Tabla 10.10.** Efecto de varias relaciones de nutrición cloruro/sulfato en el rendimiento de uvas (EDELBAUER, 1976).

Solución nutritiva		Rendimiento uvas g/maceta	Peso racimos g	Nº racimos /maceta
KCl meq/l	$K_2SO_4$ me/l			
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

La mayoría de los cultivos de campo no son sensibles al cloruro y por esta razón se tratan generalmente con muriato potásico. La palma aceitera y los cocoteros parecen incluso tener necesidades de cloruro (VON UEXKÜLL, 1972). El nitrato potásico se utiliza principalmente para pulverización en frutales y en cultivos hortícolas. El metafosfato potásico y el silicato potásico 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 sólo se utilizan ocasionalmente en cultivos hortícolas.

Los fertilizantes potásicos se aplican generalmente a voleo (REITH, 1972) y sólo 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  $K^+$  de un volumen restringido de suelo puede saturarse, quedando dentro de esta zona un exceso de  $K^+$  disponible. En experimentos con maíz WELCH *et al.* (1966) observaron que las respuestas al fertilizante en bandas fueron hasta 4 veces mayores que la obtenida con un tratamiento a voleo. También es oportuno aplicar fertilizantes potásicos en suelos que fijan  $K^+$  justo antes de la siembra y luego en cobertera para reducir el tiempo de contacto entre el fertilizante de K y los minerales fijadores de  $K^+$ . Cuanto mayor es el tiempo de contacto mayor cantidad de  $K^+$  del fertilizante será fijada.

En suelos de textura fina el movimiento vertical de  $K^+$  en el perfil de suelo es muy limitado. Esto puede afectar al suministro de  $K^+$  a las raíces de algunos cultivos en particular. Por ejemplo BUDIG (1970) encontró viñedos que sufrían deficiencias de  $K^+$  aunque la capa superior del suelo era rica en  $K^+$  disponible. Sin embargo, en las capas de suelo más profundas (40 a 60 cm), de donde las raíces del viñedo extraen principalmente sus nutrientes, el  $K^+$  estaba agotado. En esos casos se recomiendan aplicaciones profundas de fertilizantes potásicos.

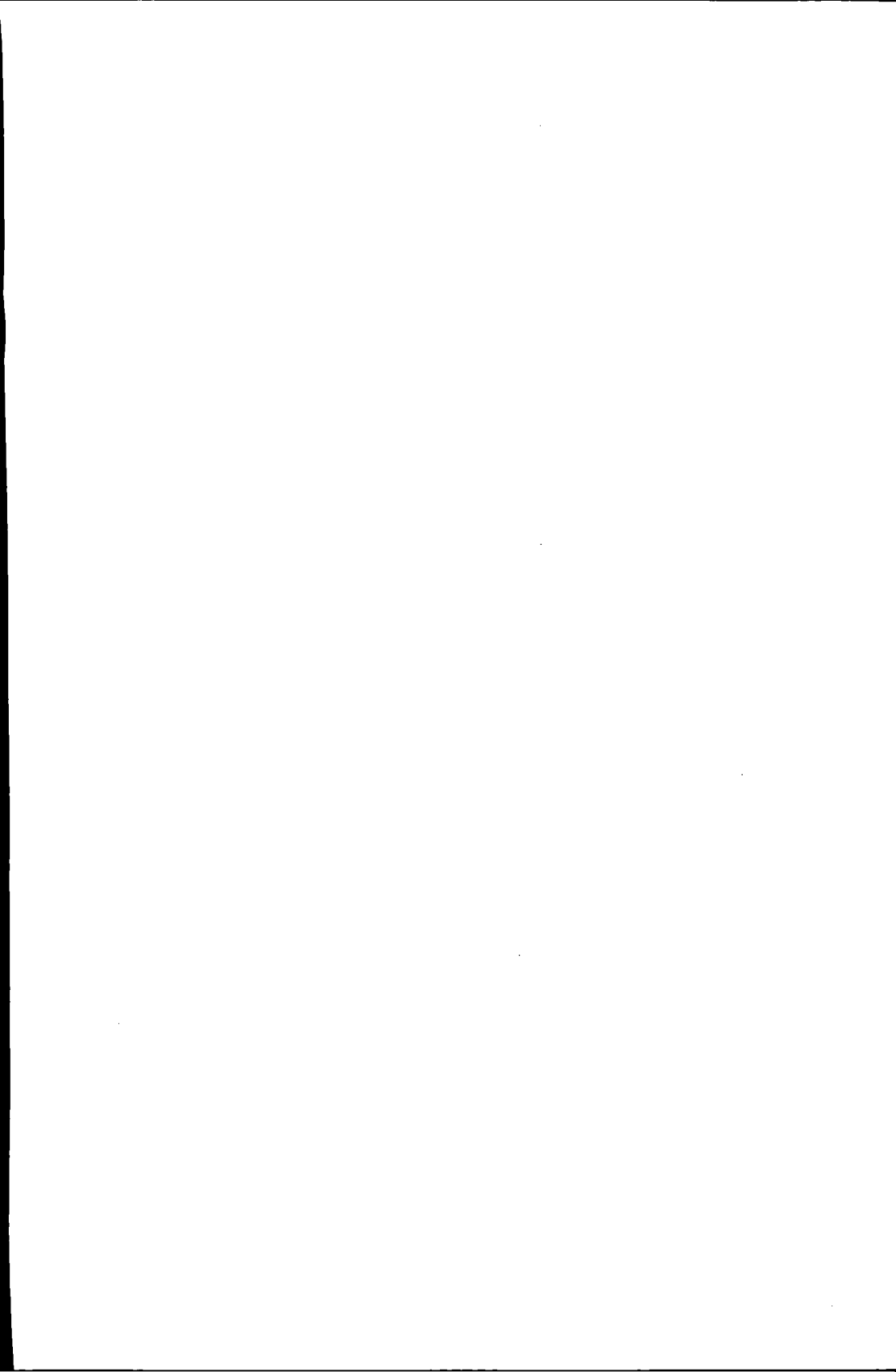
Pérdidas elevadas de  $K^+$  por lixiviación ocurren solamente en suelos arenosos, suelos orgánicos y suelos con caolinita como principal mineral arcilloso (ver punto 6.1.3). Estos suelos deberían tratarse con fertilizantes potásicos justo antes de la siembra o plantación del cultivo para evitar pérdidas excesivas de  $K^+$  por lixiviación en períodos lluviosos (precipitaciones invernales, ó estación lluviosa). Para algunos cultivos se recomiendan aplicaciones divididas en condiciones de alta lixiviación.

Un libro muy comprensible (cerca de 1200 páginas) sobre todos los aspectos del "Potasio en Agricultura" ha sido editado por MUNSON (1985).

## Lectura General

- BUSSLER, W. (1964): Comparative examinations of plants suffering from potash deficiency. Verlag Chemie, Weinheim.
- DIEST, A., VAN (1978): Factors affecting the availability of potassium in soils. *In: Potassium research - Review and trends.* p. 75-97, 11<sup>th</sup> Congress Int. Potash Inst., Berne.
- EVANS, H.J. and SORGER, G.J. (1966): Role of mineral elements with emphasis on the univalent cations. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 17, 47-77.
- INTERNATIONAL POTASH INSTITUTE (1971): Potassium in biochemistry and physiology. 8<sup>th</sup> Colloquium IPI, Berne.
- INTERNATIONAL POTASH INSTITUTE (1972): Potassium in soil. 9<sup>th</sup> Colloquium IPI, Berne.

- INTERNATIONAL POTASH INSTITUTE (1976): Fertilizer use and plant health. 12<sup>th</sup> Colloquium IPI, Berne.
- INTERNATIONAL POTASH INSTITUTE (1978): Potassium research - Review and trends. 11<sup>th</sup> Congress IPI, Berne.
- KILMER, V.J., YOUNTS, S.E. and BRADY, N.C. (eds.) (1968): The role of potassium in agriculture. Amer. Soc. Agron., Madison, USA.
- LÄUCHLI, A. and PFLÜGER, R. (1978): Potassium transport through plant cell membranes and metabolic role of potassium in plants. *In: Potassium research - Review and trends.* p. 11-163. 11<sup>th</sup> Congr. Int. Potash Inst., Berne.
- MENGEL, K. (1985): Potassium movement within plants and its importance in assimilate transport. *In: Potassium in agriculture* (R.D. Munson, ed.), p. 397-411. Am. Soc. Agron., Madison, USA.
- MENGEL, K. and KIRKBY, E.A. (1980): Potassium in crop production. *Adv. Agron.* 33, 59-110.
- MUNSON, R.D. (1985): Potassium in agriculture. *Proc. Int. Symp., Atlanta 1985.* Am. Soc. Agron., Madison, USA.
- SCHROEDER, D. (1978): Structure and weathering of potassium containing minerals. *In: Potassium research - Review and trends.* p. 43-63. 11<sup>th</sup> Congr. Int. Potash Inst., Berne.
- SEKHON, G.S. (ed.) (1978): Potassium in soils and crops. Potash Research Institute of India, New Delhi.
- ULRICH, A. and OHKI, K. (1966): Potassium. *In: Chapman, H.D. (ed.). Diagnostic criteria for plants and soils.* p. 362-393. Univ. of California, Division of Agricultural Sciences.



## Capítulo 11:

# Calcio

## 11.1. El Calcio del Suelo

### 11.1.1. Minerales de calcio y meteorización

El contenido medio de Ca en la corteza terrestre asciende a cerca de 3.64%, siendo, por lo tanto, mayor que para la mayoría de los otros nutrientes vegetales (ver Tabla 11.1.). El calcio en el suelo aparece en varios minerales primarios, entre los que se incluyen aluminosilicatos que contienen Ca, como feldespatos y anfíboles, y fosfatos y carbonatos de Ca. Estos últimos son particularmente importantes en suelos calcáreos y se presentan generalmente como calcita ( $\text{CaCO}_3$ ) o dolomita ( $\text{CaCO}_3 \cdot \text{MgCO}_3$ ). Las diversas formas de apatita que se dan en el suelo incluyen las formas más conocidas de fosfatos de Ca (ver punto 9.1.1). El contenido de Ca de los diferentes tipos de suelo varía ampliamente dependiendo principalmente de la roca madre y del grado en que la meteorización y la lixiviación han influido sobre el desarrollo del suelo. Los suelos derivados de piedras calizas o margas, y los suelos jóvenes pantanosos (polders), son generalmente ricos en Ca, con altos contenidos de  $\text{CaCO}_3$ , presentando del orden del 10 al 70% de Ca. Sin embargo, la capa superficial de suelos desarrollados sobre calizas, puede tener bajos contenidos de Ca cuando la lixiviación ha sido excesiva. Los suelos antiguos, altamente meteorizados y lavados en condiciones húmedas, tienen generalmente bajos contenidos de Ca. Dos ejemplos típicos de estos suelos son los podsoles de la zona templada y las lateritas de los trópicos húmedos. En condiciones más áridas, altos contenidos de Ca en las capas superiores de suelo pueden presentarse en forma de acumulaciones de yeso ( $\text{CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ ).

Los minerales que contienen calcio juegan un papel importante en la pedogénesis. Así los suelos derivados de materiales originarios que contienen Ca como el basalto y la dolerita contienen generalmente cantidades más altas de arcillas secundarias. Los suelos desarrollados sobre calcita, dolomita y yeso pertenecen principalmente al grupo de las rendzinas. Estos suelos poco profundos contienen cantidades apreciables de  $\text{CaCO}_3$  y, por esta razón, son de reacción alcalina. Un pH de suelo alto y la presencia de  $\text{Ca}^{2+}$  favorecen 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  $\text{H}^+$  en el suelo. Los iones hidrógeno y probablemente también agentes quelantes, atacan el Ca de las redes cristalinas de los minerales, provocando así la disolución del mineral y liberando el  $\text{Ca}^{2+}$ .

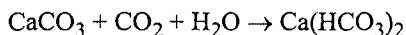


Estos procesos de meteorización, junto con la liberación del  $\text{Ca}^{2+}$  de los puntos de intercambio de los coloides de suelo debida al  $\text{H}^+$ , explican las considerables cantidades de Ca lixiviado en condiciones climáticas húmedas. La tasa de lixiviación de  $\text{Ca}^{2+}$  aumenta con la precipitación anual y con el contenido de minerales de Ca del suelo. Las cantidades de Ca lixiviadas en climas templados son del orden de 200 a 300 kg de Ca/ha (ver punto 6.1.3).

**Tabla 11.1.** Composición química media 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	0.12	-
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

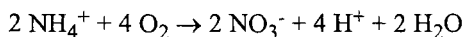
La meteorización de los carbonatos depende mucho de la producción de  $\text{CO}_2$  en el suelo. La calcita ( $\text{CaCO}_3$ ) es un mineral más bien insoluble, siendo su solubilidad apenas del orden de 10 a 15 mg Ca por litro (cerca de 0.3 mM). En presencia de  $\text{CO}_2$ , sin embargo, se forma el  $\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$  que es mucho más soluble.



En suelos que contienen  $\text{CaCO}_3$  libre, la formación de  $\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$  es una vía importante para que se dé la lixiviación del Ca. Sin embargo, incluso en suelos que no contienen  $\text{CaCO}_3$ , algo de  $\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$  puede lixivarse, ya que el bicarbonato puede también producirse por la disociación 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  $\text{Ca}^{2+}$  por meteorización o por el intercambio de 2  $\text{H}^+$  por 1  $\text{Ca}^{2+}$  de los coloides arcillosos. Esta explicación aclara en parte por qué la adición 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  $\text{CO}_2$  y por lo tanto en la formación de ácido carbónico en el suelo.

En términos cuantitativos, sin embargo, la formación de  $\text{NO}_3^-$  parece jugar un papel más importante que el  $\text{HCO}_3^-$  al equilibrar el  $\text{Ca}^{2+}$  y el  $\text{Mg}^{2+}$  en el proceso de lixiviación de muchos suelos (LARSEN y WIDDOWSON, 1968). En condiciones naturales el  $\text{NO}_3^-$  se origina en gran parte de la materia orgánica del

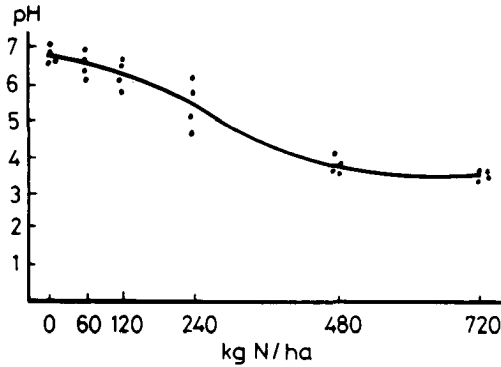
suelo por los procesos de mineralización y nitrificación. La nitrificación es un proceso oxidativo:



Los iones hidrógeno producidos por este medio pueden liberar  $\text{Ca}^{2+}$  por intercambio de los coloides del suelo, de exactamente la misma forma que la liberación de  $\text{Ca}^{2+}$  inducida por el  $\text{H}^+$  surgido de la disociación del ácido carbónico. La tasa de producción de  $\text{H}^+$  de la nitrificación, sin embargo, es en general considerablemente mayor que por la disociación del ácido carbónico. El proceso de nitrificación, por lo tanto, tiene una mayor influencia en la acidificación del suelo y la lixiviación del Ca. En condiciones donde puede darse la nitrificación, la aplicación de fertilizantes con  $\text{NH}_4$  tiene el mismo efecto aumentando la acidez el suelo y la lixiviación del Ca. Así en general por cada 100 kg  $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$  añadidos al suelo, cerca de 45 kg de Ca se pierden en el agua de drenaje (RUSSELL, 1973).

Los factores que influyen en la tasa de nitrificación pueden así también afectar a los niveles de  $\text{NO}_3^-$  y de  $\text{Ca}^{2+}$  en la solución de suelo. Así WALKER (1946) observó aumentos casi equivalentes en los niveles de  $\text{NO}_3^-$  y en la suma de  $\text{Ca}^{2+}$  y  $\text{Mg}^{2+}$  en la solución de suelo, cuando la temperatura de suelo aumentó del invierno a la primavera. LARSEN y WIDDOWSON (1968) realizaron observaciones similares que confirman esta equivalencia. La disminución gradual de pH que se da en todos los suelos en las regiones húmedas es principalmente debida a la mineralización del N orgánico y a la formación de ácido carbónico como se describió anteriormente. Algunos suelos ricos en S orgánico pueden también acidificarse como resultado de la formación de  $\text{H}_2\text{SO}_4$  (ver punto 2.2.5). Los principales procesos de formación de  $\text{H}^+$  en el suelo se muestran en la Figura 2.14.

La acidificación de los suelos, sin embargo, no es sólo una cuestión de mineralización o aplicación de  $\text{N-NH}_4^+$ . Las raíces mismas, son capaces de excretar  $\text{H}^+$ , pudiendo contribuir así a la acidificación del suelo. Esto ocurre cuando las plantas absorben  $\text{N-NH}_4$  o, en el caso de las leguminosas, durante la fijación de  $\text{N}_2$ . En general la acidificación también se da en el suelo con el crecimiento y la producción de las plantas. Esto se demostró en un experimento que MUNDEL y KRELL (1978) realizaron durante un periodo de 17 años en un suelo aluvial de pradera con un bajo poder tampón. Durante este período el pH del suelo bajó desde 7.0 a 5 o 4 en el suelo con los tratamientos de más elevados de N. Aunque el N fue aplicado como nitrato amónico cálcico, un fertilizante que por contener  $\text{CaCO}_3$  es alcalino, el pH del suelo y la saturación de bases de los coloides del suelo disminuyeron. Esta disminución estaba relacionada con la dosis de fertilizante aplicada como puede verse en la Figura 11.1. Al incrementar la dosis de N el pH del suelo disminuía. Se supone que esta caída se debía principalmente a una nitrificación aumentada del  $\text{NH}_4^+$  aplicado.



**Fig. 11.1.** Disminución del pH de la capa superior de suelo durante un período de 17 años en función de las dosis de fertilizante nitrogenado (MUNDEL y KRELL, 1978).

En la época reciente la acidificación del suelo ha aumentado a escala mundial debido a la precipitación ácida. El quemado de combustibles fósiles conduce a la formación de ácidos como  $H_2SO_3$ ,  $H_2SO_4$ ,  $HNO_2$ , y  $HNO_3$  que se devuelven de la atmósfera a la tierra a través de la precipitación, conocida como "lluvia ácida", y que puede presentar pHs tan bajos como 2.4. En contacto con el suelo estas lluvias ácidas descomponen rápidamente los minerales, bajando también el pH del suelo, debiendo, por lo tanto, considerarse como un serio peligro ecológico.

Durante la pedogénesis en climas húmedos, la lixiviación del Ca como nitrato y bicarbonato, y por lo tanto, la acidificación han contribuido considerablemente a la degradación de los suelos. Este nocivo proceso hace que suelos fértiles gradualmente se vuelvan estériles, y aún continua en muchas partes del mundo. Los suelos ácidos no sólo poseen una estructura pobre, sino que también son frecuentemente pobres en Ca y Mg y contienen altas cantidades de Al y Mn solubles, que suelen ser tóxicos para los cultivos (ver punto 2.2.5).

En la historia del hombre, es desde hace relativamente poco que esta degradación gradual de los suelos se ha comenzado a evitar mediante la aplicación de materiales alcalinos. La aplicación de caliza se introdujo principalmente en el último siglo, y ha mantenido y hasta mejorado la 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 a un nivel óptimo. La piedra caliza es el material más importante utilizado para este propósito. La cuestión del encalado se discutirá más ampliamente en el punto 11.3.

### 11.1.2. Adsorción de calcio y solución en el suelo

Además de los minerales que contienen Ca en su estructura, una cantidad considerable de  $Ca^{2+}$  está adsorbido a los coloides orgánicos e inorgánicos del

suelo. Este  $\text{Ca}^{2+}$  intercambiable es de especial importancia en la estructura del suelo. Como ya se esbozó en el punto 2.2.2, el  $\text{Ca}^{2+}$  favorece la floculación de los coloides del suelo, mejorando así la estructura y la estabilidad de las partículas del suelo. Para suelos en los que predominan las arcillas 2:1, cerca del 80% de la capacidad de intercambio debería estar saturada con  $\text{Ca}^{2+}$  para mantener una estructura satisfactoria. Para suelos donde la caolinita es la arcilla más importante, se recomienda un porcentaje más bajo de saturación de  $\text{Ca}^{2+}$ , del orden del 20% (BROYER y STOUT, 1959). Los puntos de adsorción de los coloides inorgánicos no son muy selectivos para el  $\text{Ca}^{2+}$ . Como la carga electrostática del  $\text{Ca}^{2+}$  es alta debido a su divalencia y a su delgada capa de hidratación, el  $\text{Ca}^{2+}$  es adsorbido con una fuerza relativamente alta por los diferentes tipos de minerales de arcilla del suelo. La adsorción del  $\text{Ca}^{2+}$  a los coloides orgánicos y especialmente a los ácidos húmicos es más específica. Así en los suelos chernozems y en los suelos calcáreos de turba, que contienen  $\text{CaCO}_3$ , los ácidos húmicos están presentes principalmente en forma de humato de Ca. El calcio adsorbido a los coloides tiende a equilibrarse con el  $\text{Ca}^{2+}$  de la solución del suelo. Según las investigaciones de NEMETH *et al.* (1970), para algunos tipos de suelo, hay una relación bastante lineal entre el  $\text{Ca}^{2+}$  intercambiable y el  $\text{Ca}^{2+}$  de la solución del suelo en condiciones de equilibrio (ver Figura 11.2).

La mayoría de los suelos inorgánicos contienen niveles suficientemente altos de  $\text{Ca}^{2+}$  en solución y sus puntos de intercambio están bastante saturados con  $\text{Ca}^{2+}$ , para satisfacer adecuadamente las demandas de los cultivos. El encalado es así principalmente un sistema para mejorar la estructura y el pH del suelo. Sin embargo, en suelos turbosos ácidos, frecuentemente utilizados en horticultura, el contenido natural de Ca puede ser tan bajo que las plantas sufren deficiencias de Ca. En estos casos sería aconsejable la aplicación de fertilizantes con Ca.

### 11.1.3. Aspectos ecológicos

Los suelos difieren muy ampliamente en su pH y contenido de Ca. Este es particularmente el caso de los suelos sin cultivar. Durante la evolución, las especies vegetales se han adaptado a estas condiciones variables de pH y de Ca. Por esta razón se dan diferencias notables de tolerancia entre especies e incluso entre variedades de una misma especie. En este sentido, las especies pueden dividirse en calcícolas y calcífugas. Las calcícolas son típicas de la flora de suelos calcáreos mientras que las especies calcífugas crecen en suelos ácidos, pobres en Ca. Se dan 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 pobres en Ca soluble. Las especies, e incluso las variedades pueden diferir considerablemente en su capacidad de precipitar  $\text{Ca}^{2+}$ . Se supone que esta precipitación se da principalmente como oxalato de Ca. Otros cristales que

contienen Ca, cuya verdadera naturaleza aún tiene que establecerse, pueden formarse también (BANGERTH, 1979).

CLARKSON (1965) comparó una especie calcícola y otra calcífuga de *Agrostis* en su respuesta al  $\text{Ca}^{2+}$ . Ambas especies se cultivaron en una solución nutritiva de pH 4.5 con concentraciones crecientes de  $\text{Ca}^{2+}$ . Sin embargo, el crecimiento de *Agrostis setacea*, que se encuentra generalmente en suelos ácidos bajos en Ca, se vió poco afectado por el suministro adicional de Ca, mientras que *Agrostis stolonifera* que se encuentra en lugares calcáreos, respondió considerablemente a los tratamientos más ricos en Ca. El mismo patrón se observó en la absorción de Ca, como se muestra en la Figura 11.2.

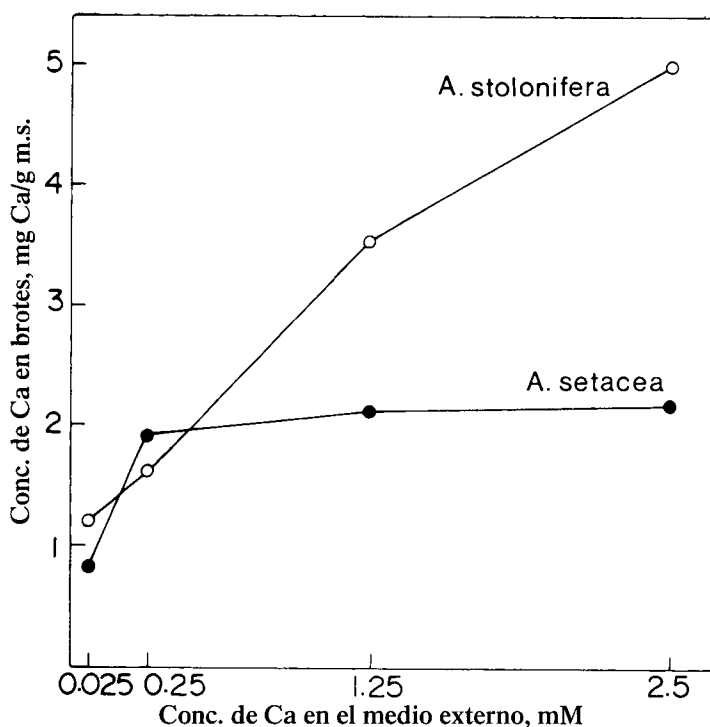


Fig. 11.2. Concentración de Ca en los brotes de especie *Agrostis* en función del Ca del medio externo (CLARKSON, 1965).

El nivel de Ca en el suelo, sin embargo, no es el único factor de importancia en la cuestión calcícolas - calcifugas, ya que los suelos calcáreos y ácidos difieren en otros aspectos. Los suelos calcáreos presentan pHs altos y mayor contenido de carbonatos. Son más ricos en nutrientes, el nivel de metales pesados solubles es generalmente más bajo y además la actividad de las bacterias nitrificantes y fijadoras de nitrógeno es mayor. Así, como los efectos de los

niveles de Ca en sí mismos, todos estos otros factores tienen un significado en la ecología de las plantas que crecen en estos suelos. Un ejemplo que muestra la importancia del aumento de solubilidad de metales pesados en condiciones ácidas, se muestra en el trabajo de RORISON (1960). Se observó que la incapacidad de la especie calcícola *Scabiosa columbaria* para crecer en condiciones ácidas se debía en gran parte a su intolerancia al  $Al^{3+}$ . Las plantas crecieron pobremente en un suelo con pH 4.8 pero en solución nutritiva hubo una diferencia muy pequeña en crecimiento entre un pH 4.8 y otro 7.6. Cuando los niveles de Ca se aumentaron sin inducir cambios de pH, mediante la adición de  $CaSO_4$ , no se observó mejora alguna en el crecimiento de las plantas. La adición de  $Al^{3+}$  al cultivo en solución nutritiva de pH bajo disminuyó, sin embargo, el crecimiento de un modo similar al de las plantas que crecían en un suelo al mismo pH.

Otro aspecto importante en el tema calcícolas - calcífugas es la capacidad de diferentes ecotipos para utilizar Fe. HUTCHINSON (1967) estudió la susceptibilidad a la clorosis inducida por los altos niveles de  $CaCO_3$  en el suelo de 135 especies diferentes de plantas. Se observó que las especies originarias de suelos ácidos fueron más susceptibles que aquellas de lugares 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 falta de absorción de Fe por las raíces sino más bien a la incapacidad de las raíces para metabolizarlo. La clorosis inducida por el encalado puede ser frecuentemente un severo problema en cultivos en suelos calcáreos (ver punto 13.3.2). Los aspectos ecológicos de la nutrición vegetal han sido muy bien estudiados por EPSTEIN (1972). RORISON (1969) también editó un libro que trataba los aspectos ecológicos de la nutrición mineral.

## 11.2. El Calcio en la Fisiología

### 11.2.1. Absorción y translocación

Las plantas superiores frecuentemente contienen Ca en cantidades apreciables que suelen ser del orden de 5 a 30 mg Ca/g de m.s. Estos altos contenidos de Ca, sin embargo, son resultado de altos niveles de Ca en la solución del suelo más que de la eficiencia del mecanismo de absorción de Ca de las células de la raíz. Generalmente la concentración de  $Ca^{2+}$  de la solución de suelo es cerca de 10 veces mayor 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  $Ca^{2+}$  se debe a que el  $Ca^{2+}$  puede ser absorbido sólo por los ápices más

jóvenes de la raíz, donde las paredes celulares de la endodermis están aún sin suberizar (CLARKSON y SANDERSON, 1978). La absorción del  $\text{Ca}^{2+}$  puede también verse deprimida por la presencia competitiva de otros cationes como  $\text{K}^+$  y  $\text{NH}_4^+$ , que son rápidamente absorbidos por las raíces (ver punto 3.1.8).

El contenido de Ca de las plantas es, en gran parte, controlado genéticamente y se ve poco afectado por el suministro de Ca al medio radicular, siempre y cuando la disponibilidad de Ca sea adecuada para el crecimiento normal de las plantas. Esto fue perfectamente demostrado por LONERAGAN y SNOWBALL (1969), que compararon el contenido de Ca de 18 especies diferentes creciendo en solución nutritiva y en campo. Como puede verse en la Figura 11.3, se observaron pequeñas diferencias en el contenido de Ca de una especie en particular si las plantas habían crecido en el suelo o en la solución de cultivo.

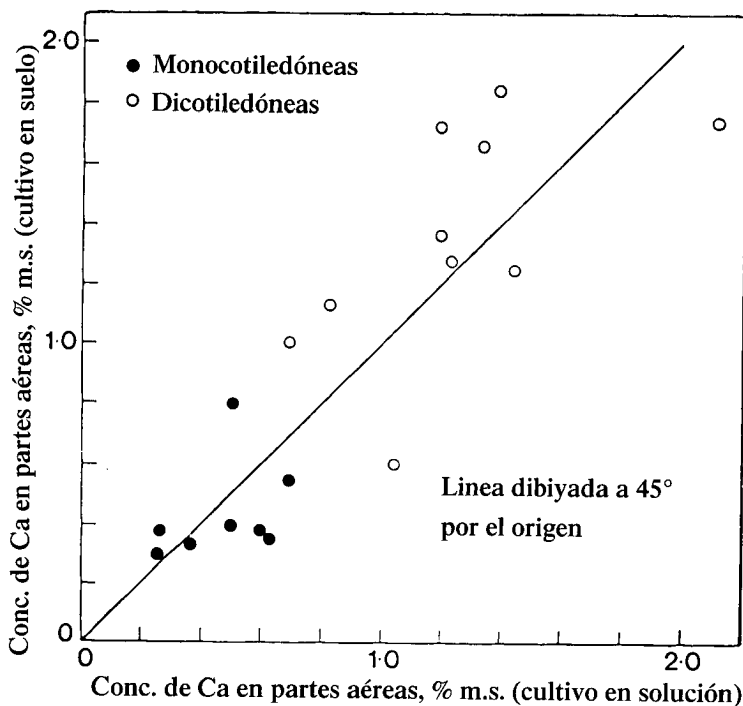


Fig. 11.3. Relación entre el contenido de Ca en las partes aéreas de 18 especies vegetales cultivadas en suelo y en solución de cultivo (LONERAGAN y SNOWBALL, 1969).

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 estudiada por los mismos investigadores utilizando una solución nutritiva circulante, en la que puede mantenerse un muy bajo pero constante suministro de  $\text{Ca}^{2+}$ . Los resultados se muestran en la Tabla 11.2. Las tasas

máximas de crecimiento del raygrass se obtuvieron a una concentración de Ca mucho más baja que para tomate (2.5  $\mu\text{M}$   $\text{Ca}^{2+}$  contra 100  $\mu\text{M}$   $\text{Ca}^{2+}$ ). El contenido de Ca correspondiente también fue mucho más bajo en el raygrass (0.7% contra 1.29%), indicando así una mayor demanda de la planta de tomate. Las leguminosas y otras no gramíneas también demostraron tener mayores necesidades que las gramíneas. Ahora se sostiene que en general la razón de esta mayor demanda de  $\text{Ca}^{2+}$  por las dicotiledóneas está casualmente conectada con la mayor capacidad de intercambio catiónico (CIC) de las raíces y de otras partes de estas plantas. En los tejidos vegetales la CIC está compuesta en gran parte por los grupos carboxílicos libres de las pectinas (ácidos poligalacturónicos) de las paredes celulares. Tanto en la absorción como en el transporte ahora se cree que un movimiento extensivo del Ca está asociado con los puntos 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 judía, la mayor parte del Ca marcado aparecía en una forma intercambiable independiente del metabolismo. Estos descubrimientos concuerdan con el informe de RUSSELL y CLARKSON (1976) de que el  $\text{Ca}^{2+}$  está en gran medida excluido del protoplasma, siendo la actividad citoplásmica del orden de  $10^{-3}$  a  $10^{-5}$  M (ver CLARKSON y HANSON, 1980).

**Tabla 11.2.** Efecto de la concentración de calcio en la solución nutritiva ( $\mu\text{M}$ ) sobre el crecimiento relativo y el contenido de calcio de los brotes. (LONERAGAN *et al.*, 1968; LONERAGAN y SNOWBALL, 1969).

Especie	Suministro de Ca en $\mu\text{M}$				
	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 m.s.				
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  $\text{Ca}^{2+}$  por las raíces de la planta fue extensivamente estudiada por CLARKSON y colaboradores en experimentos sobre la capacidad de absorción y translocación de diferentes partes de la raíz. La técnica utilizada consistió en exponer una pequeña sección de raíz de la planta intacta, a un trazador radioactivo mientras que se bañaba el resto de la raíz con la misma solución. Dichos experimentos utilizando Ca-45 han revelado que en contraste con el potasio y el fosfato, el transporte de Ca (y Mg) está restringido a una zona colindante con el ápice de la raíz. Esta diferencia de comportamiento entre nutrientes se ha explicado en términos de estructura de la raíz y particularmente de desarrollo de la banda de Caspary (ver Figura 4.6). A medida que la raíz envejece, la endodermis se suberiza aunque la continuidad del simplasto se



mantiene a través del tabique endodérmico por los plasmodesmos. CLARKSON argumenta que como la endodermis suberizada impide el movimiento radial del Ca, el  $\text{Ca}^{2+}$  no se transporta efectivamente por el simplasto. El movimiento de Ca desde la corteza al tallo está por lo tanto restringido a la ruta apoplástica o del espacio libre, camino que es solamente asequible en raíces jóvenes no suberizadas. En contraste, el transporte del  $\text{K}^+$  y del fosfato se da a lo largo de toda la longitud de la raíz ya que el movimiento se da a través del camino simplástico. Los resultados principales de este trabajo fueron discutidos por RUSSELL y CLARKSON (1976).

A partir de los datos anteriores parece concluirse que la absorción de Ca es principalmente un proceso pasivo. Lo mismo se sostiene para la translocación del  $\text{Ca}^{2+}$  dentro de la planta. El calcio en la savia del xilema se transloca en dirección ascendente con la corriente de transpiración. Así, en gran medida, la intensidad de transpiración controla la tasa de translocación de  $\text{Ca}^{2+}$  hacia arriba. Además de la transpiración, la presión radicular también está implicada. Esto se verifica principalmente de noche cuando la transpiración se detiene más o menos. La importancia de la presión radicular en el transporte de  $\text{Ca}^{2+}$  en coles fue reconocida por PALZKILL y TIBBITS (1977), que demostraron que las hojas interiores de la cabeza que transpiran menos, no eran capaces de obtener cantidades adecuadas de  $\text{Ca}^{2+}$  a menos que hubiera una presión radicular. Una transpiración alta favorece el transporte de Ca a las hojas exteriores a expensas de las hojas interiores.

El movimiento de  $\text{Ca}^{2+}$  en los vasos del xilema, sin embargo, no puede explicarse simplemente en términos de flujo en masa, ya que los iones  $\text{Ca}^{2+}$  son absorbidos por células adyacentes y también se adsorben a los aniones no difusibles en las paredes del xilema. Según BIDDULPH *et al.* (1961) el cilindro xilemático de los tallos de judía opera como una columna de intercambio para el  $\text{Ca}^{2+}$ , y según sus investigaciones "El transporte por flujo en masa en los haces no es adecuado para explicar los intercambios profundamente arraigados observados para este trazador" (Ca-45). Esta conclusión se apoya en los resultados de ISERMANN (1970), y VAN DE GEIJN y PETIT (1979) que encontraron que el  $\text{Ca}^{2+}$  adsorbido en el tejido del xilema puede intercambiarse por otras especies catiónicas y que dicho intercambio favorece la translocación ascendente de  $\text{Ca}^{2+}$ .

La importancia de las reacciones de intercambio en el movimiento del  $\text{Ca}^{2+}$  resulta particularmente evidente en los estudios de órganos individuales de plantas, donde la correlación entre intensidad de transpiración y absorción de  $\text{Ca}^{2+}$  es, con frecuencia, mucho menos estrecha que para la planta en su totalidad. En las hojas, por ejemplo, el flujo entrante de Ca disminuye marcadamente después la madurez de la hoja, aunque se mantenga una tasa de transpiración constante (KOONTZ y FOOTE, 1966). En los frutos se verifica el mismo fenómeno. En plantas en crecimiento hay pruebas de que el  $\text{Ca}^{2+}$  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 sea inducido por la auxina ácido indolacético (AIA), que se sintetiza en el ápice del brote. Se cree que durante el crecimiento, una bomba de flujo saliente de protones estimulada por el AIA, situada en las zonas de elongación del ápice del brote aumenta la formación de nuevos puntos de intercambio catiónico, de modo que el ápice en crecimiento se vuelve un centro de acumulación de Ca. Esta relación fue investigada por MARSCHNER y OSSENBERG-NEUHAUS (1977) utilizando el inhibidor de transporte de AIA: ácido 2, 3, 5 triyodobenzoico (TIBA). Sus resultados indican una conexión causal entre la inhibición del transporte del AIA inducida por el TIBA y el efecto inhibitorio del TIBA en la translocación del Ca hacia el ápice del brote. BANGERTH (1979) sugiere que el transporte basipétalo del AIA fuerza que el  $\text{Ca}^{2+}$  sea translocado acropétalmente.

La tasa de translocación descendente de  $\text{Ca}^{2+}$  es muy baja ya que el  $\text{Ca}^{2+}$  se transporta en concentraciones muy bajas en el floema (WIERSUM, 1979). RÍOS y PEARSON (1964) observaron que el transporte descendente de Ca en plantas de algodón era inadecuado para mantener el crecimiento radicular en la parte de solución nutritiva deficiente en Ca de un medio radicular dividido. Una vez que el Ca se deposita en las hojas más viejas, éste no puede movilizarse a los brotes en crecimiento. Esto ha sido convincentemente demostrado por LONERAGAN y SNOWBALL (1969) utilizando autorradiografías. Las plantas no fueron capaces de utilizar el  $\text{Ca}^{2+}$  de las hojas más viejas para el crecimiento de los tejidos meristemáticos, incluso cuando se observaban síntomas de deficiencia de Ca en dichos brotes. Otro ejemplo que demuestra un pobre transporte de Ca en el floema fue presentado por MARSCHNER y RICHTER (1974). Estos investigadores suministraron a segmentos de raíces intactas de plántulas jóvenes de maíz con  $\text{Ca}^{2+}$  marcado. Se encontró que este Ca se translocó exclusivamente hacia los órganos superiores de la planta y no hacia los ápices de la raíz. Algunos datos de este experimento se muestran en la figura 11.4.

La razón por la que el  $\text{Ca}^{2+}$  se presenta en la savia del floema sólo en concentraciones muy pequeñas no se conoce realmente. VAN GOOR y WIERSMA (1973) sostienen que el  $\text{Ca}^{2+}$  precipita como fosfato de calcio en la savia del floema y no puede, por lo tanto, translocarse. Si este fuera el caso, sin embargo, podría esperarse que la translocación de fosfato también se viera afectada. Esto no se ha observado, ni tampoco la acumulación de fosfato de Ca en el tejido del floema. MARSCHNER (1974) supone que los niveles extremadamente bajos de  $\text{Ca}^{2+}$  en la savia del floema resultan de una acumulación de Ca en las células que rodean al floema. También sugiere la posibilidad de un bombas específicas de flujo saliente de Ca localizadas en las membranas de los elementos cribosos, que puede ser responsable de la extracción de Ca. EPSTEIN (1973) ha propuesto que la exclusión del  $\text{Ca}^{2+}$  de los tubos cribosos es parte de un proceso de desarrollo donde el tubo criboso logra una condición de relativa falta de estructura, que le permite actuar en la conducción de una solución.

Como resultado de la baja concentración de Ca en el floema, todos los órganos de la planta que son provistos ampliamente con nutrientes contenidos en dicha savia son bastante pobres en Ca, mientras que, por otra parte, los contenidos de K de estos órganos son relativamente altos, debido a que el  $K^+$  se presenta en la savia del floema en cantidades abundantes. Esta relación es particularmente evidente cuando se comparan los contenidos de Ca y de K de las hojas con los de los frutos y tejidos de reserva. Un pobre suministro de  $Ca^{2+}$  a frutos y órganos de reserva puede resultar en deficiencias de Ca en estos tejidos (ver punto 11.2.4).

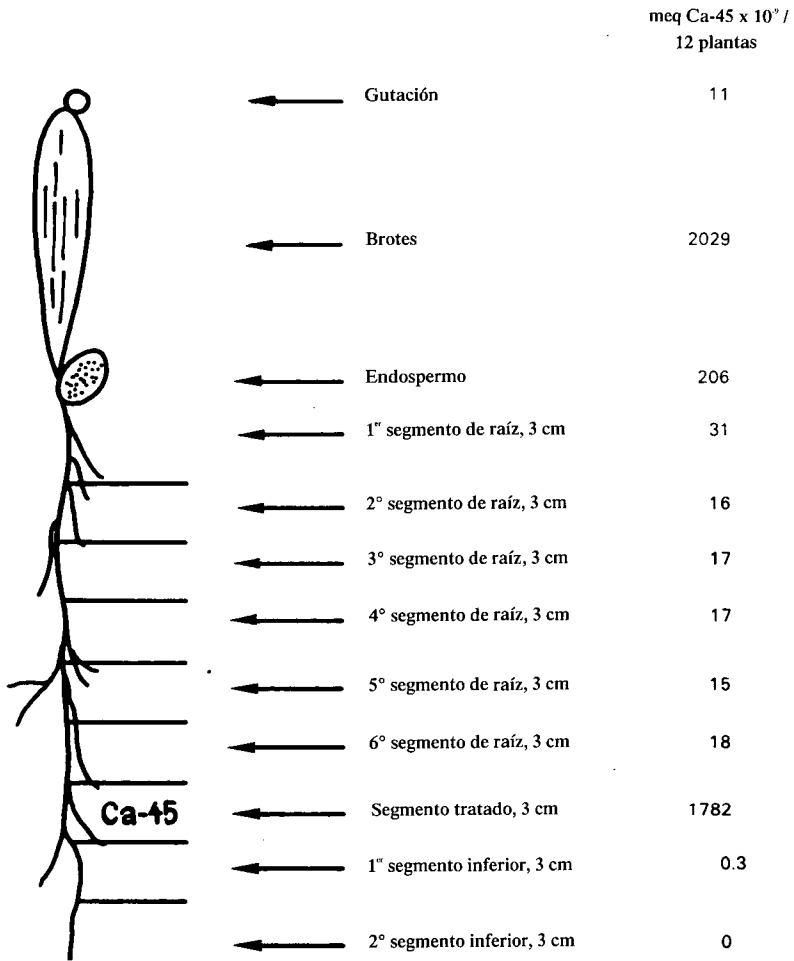


Fig. 11.4. Distribución de Ca-45 en una plántula de maíz tras su aplicación a una sección específica de la raíz (MARSCHNER y RICHTER, 1974).

### 11.2.2. Funciones bioquímicas

La necesidad de  $\text{Ca}^{2+}$  para el crecimiento de las plantas puede demostrarse fácilmente interrumpiendo el suministro de  $\text{Ca}^{2+}$  a las raíces. Su tasa de crecimiento se reduce inmediatamente y, después de algunos días, los ápices de la raíz empardecen y gradualmente mueren. El calcio se requiere para la elongación y la división celular (BURSTRÖM, 1968). Hay evidencia de que la secreción de  $\text{H}^+$  inducida por auxinas de las células meristemáticas está relacionada con la presencia de  $\text{Ca}^{2+}$  (MARMÉ, 1983). El calcio se requiere probablemente para la estabilización de las membranas recientemente sintetizadas y provoca así un pronunciado gradiente de  $\text{K}^+$  entre el citoplasma y el apoplasto (CAMPBELL y THOMSON, 1977). Este punto de vista se apoya en datos recientes de MATSUMOTO y YAMAHA (1984) que encontraron que el hambre de Ca de raíces de pepino resultó en una considerable disminución de la actividad de la ATPasa de la membrana plasmática activada por el  $\text{K}^+$ . Según CALDWELL y HAUG (1981) el  $\text{Ca}^{2+}$  se adsorbe a los grupos fosfato negativamente cargados de los lípidos de membrana (ver figura 3.2) y es probablemente de esta forma que restringe la permeabilidad de las membranas a los solutos hidrofílicos.

Los estudios con sonda de microelectrones de ROLAND y BESSELES (1968) revelaron que el Ca está localizado especialmente en la zona fronteriza entre el citoplasma y la pared celular, indicando altos contenidos de Ca en la membrana plasmática. El calcio puede extraerse de las membranas con un tratamiento con EDTA. Este tratamiento aumenta la permeabilidad de membrana hasta tal grado que compuestos orgánicos e inorgánicos pueden difundirse fuera de la célula lo que puede resultar en un considerable daño para ésta (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 comienzan a rezumar y a medida que progresa la deficiencia hay una desintegración general de su estructura (MARINOS, 1962). En la planta completa, el desorden ocurre primero en los tejidos meristemáticos como los ápices radiculares, los puntos de crecimiento de la parte aérea y los órganos de reserva. Compuestos pardos de melanina resultantes de la oxidación de polifenoles aparecen en los tejidos deficientes. DEKOCK *et al.* (1975) sostienen que en los tejidos que contienen cantidades adecuadas de Ca, esta oxidación es inhibida por la quelación de compuestos fenólicos por el Ca.

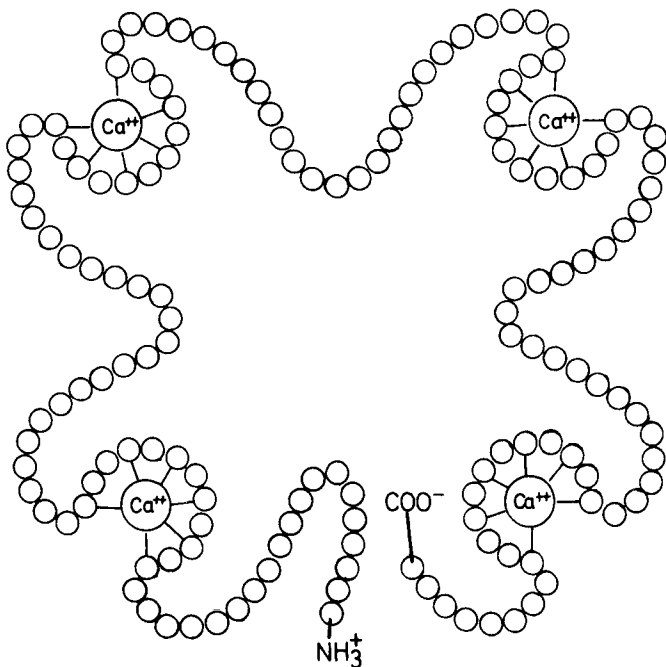
El papel del  $\text{Ca}^{2+}$  en la estabilidad de la membrana no sólo es de importancia en la absorción de iones (ver punto 3.1.7) sino también en otros procesos metabólicos. Los rasgos típicos distintivos de la senescencia, por ejemplo, son similares a los de la deficiencia de Ca y pueden verse retardados por el  $\text{Ca}^{2+}$ . Éstos incluyen una ruptura de la compartimentación celular y un aumento de la respiración que sigue al escape de sustratos respiratorios endógenos de la vacuola al citoplasma donde hay enzimas respiratorias (BANGERTH *et al.*, 1972). POOVAIAH y LEOPOLD (1973) han demostrado que la senescencia en hojas de

maíz puede retrasarse, ya sea por la adición de  $\text{Ca}^{2+}$  o de citoquininas, y que los efectos de estas sustancias son aditivos. Este papel del  $\text{Ca}^{2+}$  de retrasar la senescencia también se ha puesto claramente en manifiesto en hallazgos de POOVAIAH (1979). La abscisión de limbos foliares de judía, provocada por la senescencia del tejido pulvinar fue fuertemente retrasada por altas concentraciones de Ca en el medio nutritivo. Otro aspecto de la importancia del  $\text{Ca}^{2+}$  en la estabilidad de membrana, fue discutido por MARSCHNER (1978), que sugiere que el bajo contenido de Ca en los órganos de reserva induce una alta permeabilidad de membrana, permitiendo la difusión de solutos en estos tejidos. Esto es obviamente de gran importancia en frutos y órganos de reserva que acumulan grandes cantidades de azúcares del floema.

La mayor parte del Ca presente en los tejidos vegetales está localizado en el apoplasto y en las vacuolas. La concentración de  $\text{Ca}^{2+}$  del citoplasma es baja, del orden de  $10^{-6}$  a  $10^{-8}$  M (MARMÉ, 1983). En el alga *Chara* WILLIAMSON y ASHLEY (1982) observaron concentraciones citoplasmáticas de  $\text{Ca}^{2+}$  del orden de  $10^{-7}$  a  $10^{-6}$  M. El mantenimiento de esta baja concentración citoplasmática de  $\text{Ca}^{2+}$  es de vital importancia para la célula vegetal (ver HANSON, 1984), ya que ahora hay pruebas de que el  $\text{Ca}^{2+}$  puede inhibir diversas enzimas localizadas en el citoplasma (GAVALAS y MANETAS, 1980). Lo mismo también se cumple para los cloroplastos. La baja concentración de  $\text{Ca}^{2+}$  no sólo debe mantenerse para evitar la inhibición de la actividad enzimática, sino también para evitar la precipitación del fosfato inorgánico como fosfato de Ca y la competencia con el  $\text{Mg}^{2+}$  por los puntos de unión (ver HEPLER y WAYNE, 1985). El mantenimiento de la baja concentración de  $\text{Ca}^{2+}$  se logra por mecanismos que bombean  $\text{Ca}^{2+}$  fuera del citoplasma al apoplasto o a la vacuola. Parte del  $\text{Ca}^{2+}$  es también secuestrado por el retículo endoplasmático y por las mitocondrias, orgánulos relativamente ricos en  $\text{Ca}^{2+}$ .

La función más importante del  $\text{Ca}^{2+}$  citoplasmático sólo puede entenderse en relación a la calmodulina, un polipéptido cuyo papel universal se ha comprendido recientemente (CHEUNG, 1980). Hay ahora un acuerdo general de que la calmodulina es ubicua en células animales y vegetales siendo una proteína esencial en las células eucarióticas. La calmodulina es un polipéptido compuesto por 148 aminoácidos, es estable al calor e insensible a los cambios de pH. Es capaz de unir cuatro iones  $\text{Ca}^{2+}$  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 a proteínas enzimáticas y puede activar enzimas por inducción alostérica. Algunas enzimas, como la nucleótido fosfodiesterasa cíclica, la adenilato ciclasa, la ATPasa de  $\text{Ca}^{2+}$  ligada a membranas, o la NAD-quinasa, se activan de esta forma. Según VELEUTHAMBI y POOVAIAH (1984) la calmodulina activa la fosforilación de las proteínas solubles unidas a las membranas. Como la  $\text{Ca}^{2+}$ -ATPasa provoca la extrusión activa del  $\text{Ca}^{2+}$  a través del plasmalema, cualquier aumento en la concentración de  $\text{Ca}^{2+}$  en el citoplasma induce directamente la extrusión de  $\text{Ca}^{2+}$ . Como el gradiente electroquímico para el  $\text{Ca}^{2+}$  entre el apoplasto y el citoplasma

favorece el flujo entrante pasivo de  $\text{Ca}^{2+}$  al citoplasma, se supone que se da una extrusión permanente de  $\text{Ca}^{2+}$  en el apoplasto o la vacuola, o en ambos. Resultados de MITSUI *et al.* (1984) suponen evidencias de que la calmodulina participa en la síntesis de  $\alpha$ -amilasa y en su secreción al escutelo de semillas de arroz. Se cree que el aluminio interfiere con la calmodulina, antagonizando el efecto del  $\text{Ca}^{2+}$  (SIEGEL y HAUG, 1983). La toxicidad de Al, como se describe en el punto 20.4, probablemente resulta de esta interacción Ca/Al.



**Fig. 11.5.** Calmodulina- una cadena polipeptídica compuesta por 148 aminoácidos. El  $\text{Ca}^{2+}$  está unido en de 4 puntos.

Las concentraciones de calcio en las mitocondrias son mucho mayores que en el citoplasma. MARMÉ (1983) sugiere que las enzimas de las mitocondrias pueden ser activadas directamente por el  $\text{Ca}^{2+}$  sin la ayuda de la calmodulina. Una de estas enzimas que aparece en la mitocondria es la glutamato deshidrogenasa que provoca la desaminación de los aminoácidos. Útiles artículos sobre la calmodulina fueron publicados por CHEUNG (1980), MARMÉ (1983), KLEE *et al.* (1980), y DIETER (1984).

Existen pruebas de que la respuesta de los tejidos de la planta a las bajas temperaturas puede ser mediada por el flujo entrante pasivo de  $\text{Ca}^{2+}$  desde el apoplasto al citosol. PICKARD (1984) obtuvo un aumento dramático de transeúntes

de voltaje en un tallo de guisante desprovisto de auxinas cuando que congeló durante apenas un minuto. Se asegura que las bajas temperaturas activan canales de cationes dependientes del voltaje, de modo que la permeabilidad de la membrana plasmática al  $\text{Ca}^{2+}$  aumenta, moviéndose el  $\text{Ca}^{2+}$  pasivamente desde el apoplasto al citosol. MINORSKY (1985) ha propuesto que el  $\text{Ca}^{2+}$  juega un papel primario como transductor fisiológico en las lesiones por congelación de las plantas.

### 11.2.3. Formas y contenidos de calcio

El calcio aparece en tejidos vegetales, como  $\text{Ca}^{2+}$  libre y como  $\text{Ca}^{2+}$  adsorbido a iones no difusibles como grupos carboxílicos, fosforílicos e hidroxifenólicos. También se presenta en forma de oxalatos, carbonatos y fosfatos de Ca. Estos compuestos frecuentemente aparecen como depósitos en las vacuolas celulares. En las semillas, el Ca se presenta predominantemente como sal del ácido inositol hexafosfórico (ácido fítico). Como ya se indicó, el Ca en la pared celular está asociado con los grupos carboxílicos libres de las pectinas y satura la mayor parte de estos puntos.

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 del complejo de membrana de la pared celular (es decir, fuera del citoplasma). Esta producción junto con un aumento en la permeabilidad de las membranas como resultado de una caída de  $\text{Ca}^{2+}$  fisiológicamente activo, pueden considerarse como pasos esenciales en la maduración del fruto. Además, la maduración del fruto requiere la extracción del Ca de la laminilla intermedia. Esto está correlacionado con un aumento de actividad de la poligalacturonasa, la enzima responsable de disolver los pectatos de la laminilla 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 variedades de tomate, una variedad normal (Rutgers) y una variedad mutante que no madura (rin) en tres etapas tras la antesis. En la tabla se muestra que durante la maduración del cultivar Rutgers Normal, el Ca total se mantuvo bastante constante pero hubo un marcado paso de Ca de la fracción ligada a la soluble. En el caso del mutante rin, que no madura el contenido total de Ca aumentó dramáticamente al igual que la fracción ligada. Este hallazgo concuerda con las observaciones de LOUGHEED *et al.* (1979) de 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 con que la baja concentración de Ca en la savia del floema mantiene el  $\text{Ca}^{2+}$  en un nivel bajo en frutos y órganos de reserva para que pueda darse la maduración.

En plantas que reciben un pobre suministro de Ca, una alta proporción del Ca de la planta (>50%) puede localizarse en la pared celular o como oxalato (MOSTAFA y ULRICH, 1976; ARMSTRONG y KIRKBY, 1979). En estas condiciones,

las funciones esenciales del  $\text{Ca}^{2+}$ , como la estabilización de las membranas pueden resultar perjudicadas. En un estudio de genotipos de tabaco BRUMAGAN y HIATT (1967) fueron capaces de demostrar que las diferencias en las respuestas a las deficiencias de Ca se relacionaban al menos en parte con las diferencias en la formación de oxalato.

**Tabla 11.3.** Contenido de calcio en tejido de pericarpio de tomates que no maduran rin y de Normal Rutgers en diferentes etapas del desarrollo del fruto (POOVAIAH, 1979).

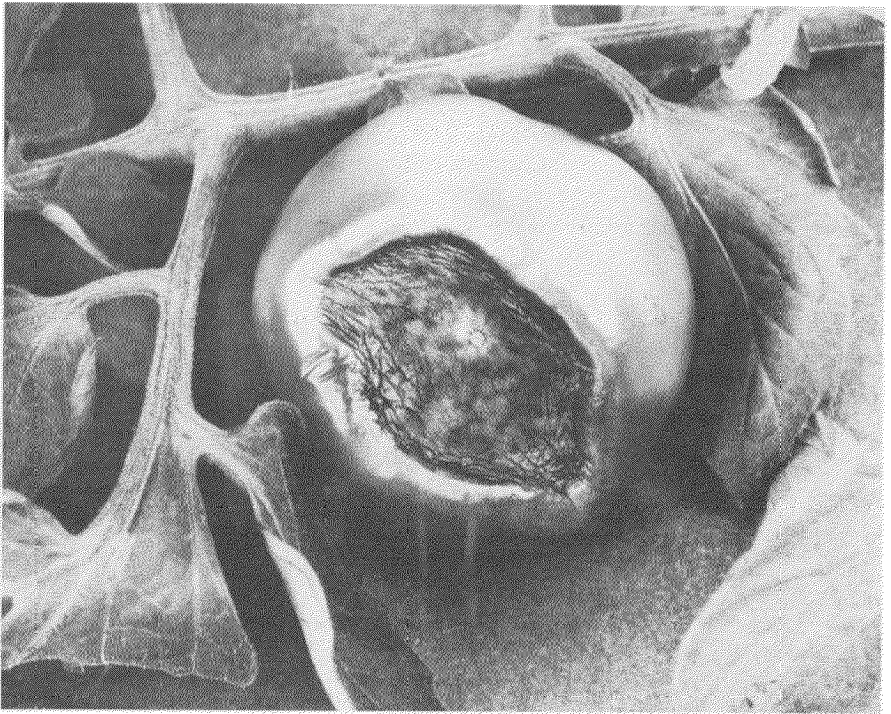
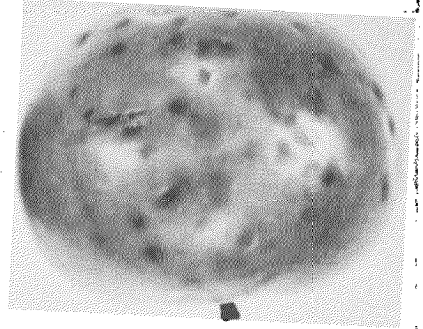
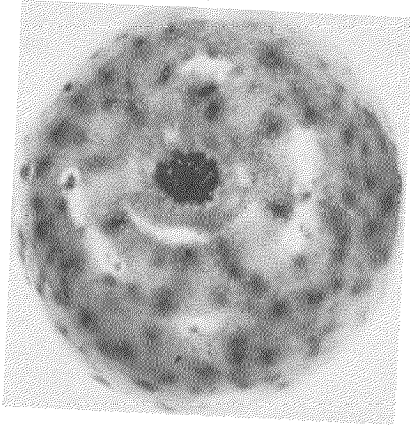
Días después de antesis	Ca soluble		Ca ligado	
	rin	Rutgers	rin	Rutgers
----- μg Ca en g m.s. -----				
40	299	349	530	562
50	412	602	667	246
60	492	622	1357	291

#### 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 observarse primero en los ápices en crecimiento y en las hojas más jóvenes. Estos se deforman y se vuelven cloróticos y en una etapa más avanzada se da necrosis en los márgenes de la hoja. Los tejidos afectados se vuelven blandos debido a una disolución de las paredes celulares. Se producen sustancias pardas que se acumulan en los espacios intracelulares y también en el tejido vascular, donde pueden afectar al mecanismo de transporte (BUSSLER, 1963).

Una deficiencia absoluta de Ca, como se describe anteriormente, rara vez se da, ya que los suelos minerales son muy ricos en Ca disponible. Una deficiencia indirecta de Ca, resultante de un bajo suministro de Ca a los frutos y tejidos de reserva, sin embargo, es un desorden frecuentemente observado. SHEAR (1975) cita una lista de 35 desórdenes tales relacionados con el Ca en frutas y hortalizas. En manzanos, la enfermedad se denomina "bitter pit", ya que toda la superficie de la manzana queda picoteada con pequeñas manchas necróticas de color pardo (Foto 11.1). En tomates la enfermedad se conoce como "podredumbre o necrosis apical" y se caracteriza por la ruptura celular en el extremo distal del fruto (Foto 11.1). Un desorden similar de deficiencia de Ca se da en las sandías. Las deficiencias de Ca en hortalizas como el "corazón negro" del apio, el "pardeamiento interno" de *Brassica oleracea* (col de Bruselas), "podredumbre apical" en pimientos y "mancha cavernosa" de las zanahorias han sido descritas recientemente por MAYNARD (1979) en un útil trabajo de revisión. Todos estos tejidos son abastecidos principalmente con  $\text{Ca}^{2+}$  por la corriente de transpiración, que transloca el  $\text{Ca}^{2+}$  directamente de la solución de suelo. Si la savia del xilema es pobre en  $\text{Ca}^{2+}$ , o la tasa de transpiración de los frutos es pobre, como ocurre en condiciones húmedas, pueden suministrarse niveles inadecuados de  $\text{Ca}^{2+}$  a los frutos, pudiendo darse síntomas de deficiencia.





**Foto 11.1.** Parte superior: "bitter pit" en manzanas, por cortesía del Dep. de Agric., Beltsville EE.UU. (Foto: SHEAR).  
Parte inferior: "Podredumbre apical" severa en tomate por cortesía del Macaulay Institute for Soil Research, Aberdeen, Escocia. (Foto: DEKOCK)

La translocación del calcio en la savia del xilema puede deprimirse por la nutrición con  $\text{NH}_4$ , el stress hídrico y las altas concentraciones salinas en el suelo. Estos factores se ha encontrado que favorecen la podredumbre apical en tomates.

El calcio parece sólo transportarse desde la solución de suelo a las partes superiores de la planta a través de los ápices radiculares (RUSSELL y CLARKSON, 1976). Cualquier factor que evite el crecimiento de raíces nuevas (mala aireación, bajas temperaturas, etc.) puede esperarse, por lo tanto, que limite la absorción de Ca, induciendo así una deficiencia. Esto puede explicar la observación que los desórdenes relacionados al Ca frecuentemente se dan en suelos con suministros adecuados de 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  $\text{Ca}^{2+}$  en la savia xilemática queda muy clara en los resultados de CHIU y BOULD (1976). Estos investigadores observaron que el estrés de Ca durante la etapa de fructificación de tomates provocó una severa podredumbre apical, mostrando así que el Ca absorbido por las plantas antes de la fructificación no fue posteriormente disponible para el desarrollo del fruto. Los resultados proporcionan además pruebas de la inmovilidad del Ca en el floema. También indican que los análisis foliares de Ca no son un índice fiable para predecir deficiencias de Ca en frutos. La aparición de los trastornos fisiológicos anteriormente descritos depende mucho del nivel de Ca en los frutos. En manzanas por ejemplo se ha encontrado una fuerte correlación negativa entre la ocurrencia de "bitter pit" y contenido de Ca (SHARPLES, 1968).

Los frutos y tejidos de reserva que crecen en el suelo, como cacahuets, patatas y apio, no son suministrados por la corriente de transpiración, y el  $\text{Ca}^{2+}$  debe absorberse directamente del medio edáfico. Según investigaciones de SKELTON y SHEAR (1971) el crecimiento y el rendimiento de cacahuets (*Arachis hypogaea*) depende considerablemente de la disponibilidad de Ca del suelo. Un suministro inadecuado de Ca da lugar al corazón negro del apio. El papel del  $\text{Ca}^{2+}$  en la fisiología vegetal y su importancia para la producción de cultivos fue revisada 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 estudiada por MALAVOLTA *et al.* (1979).

#### 11.2.5. Estroncio

El 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, aunque no idénticos (HUTCHIN y VAUGHAN, 1968). Por ejemplo, en experimentos con *Pisum sativum*, MYTTENAERE (1964) encontró que el Sr se deposita en mayor medida que el Ca en las paredes celulares. Lo que es de gran interés es que el  $\text{Sr}^{2+}$  no puede sustituir al  $\text{Ca}^{2+}$  en los procesos fisiológicos. Altos contenidos de Sr en tejidos vegetales son tóxicos. Los síntomas de toxicidad aparecen primero

en las hojas más viejas que empardecen y se necrosan. La absorción de  $\text{Sr}^{2+}$  es restringida por el  $\text{Ca}^{2+}$ . El encalado puede reducir la absorción de Sr (REISSIG, 1962). Por otra parte, plantas con bajos contenidos de Ca absorben  $\text{Sr}^{2+}$  a una mayor velocidad (BALCAR *et al.*, 1969).

### 11.3. El Encalado y el Calcio en la Nutrición de Cultivos

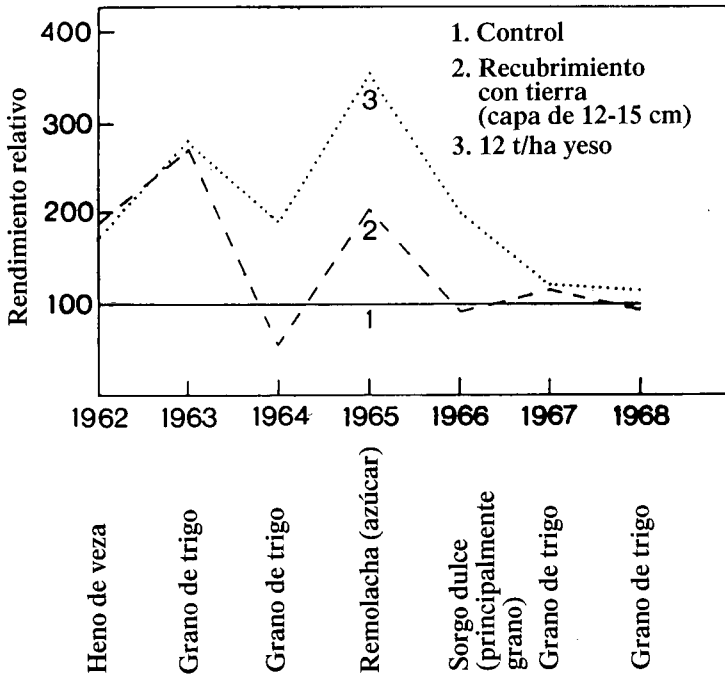
#### 11.3.1. El efecto del pH y el del calcio

La aplicación de materiales de encalado como  $\text{CaCO}_3$ ,  $\text{CaO}$  o  $\text{Ca(OH)}_2$  en el suelo tiene dos efectos: suministra  $\text{Ca}^{2+}$  e induce un aumento del pH debido a la reacción alcalina de estos compuestos. Como ya se esbozó en el punto 2.2.5 la acidificación de suelos y las pérdidas de  $\text{Ca}^{2+}$  por lixiviación corren paralelas en los climas húmedos. Así la reacción alcalina de las enmiendas calizas es necesaria para neutralizar el  $\text{H}^+$  del suelo. Además, el  $\text{Ca}^{2+}$  mejora la estructura del suelo. En principio el aumento de pH producido por las enmiendas calizas puede también inducirse por otros compuestos de naturaleza alcalina, como  $\text{K}_2\text{CO}_3$ , o  $\text{Na}_2\text{CO}_3$ . Estos compuestos, sin embargo, no tienen ninguna importancia en la mejora del pH en suelos ácidos en condiciones prácticas. Los efectos del pH del suelo sobre el rendimiento de los cultivos pueden diferir considerablemente para los diversos cultivos (ver Tabla 2.8). En un experimento de campo de 50 años llevado cabo en un suelo arenoso en Alemania, KÖHN (1976) encontró el siguiente orden de sensibilidad en cuanto a rendimientos con el tratamiento "sin encalar": Remolachas forrajera > cebada > avena > trigo > patatas. El centeno, en contraste, dio los rendimientos más altos 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). A este respecto, 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 y también incrementaba la disponibilidad y absorción de fósforo. Los parámetros de suelo más importantes influidos por el encalado se muestran en la Tabla 11.4 extraída de este trabajo. Se compararon dos niveles de encalado y un control. La dosis más baja de encalado que supuso la neutralización del Al cambiante, fue un tercio de la dosis máxima de aplicación de cal. La mayor absorción de fósforo se obtuvo con la dosis más baja de cal. El encalado tuvo una clara influencia sobre el Al disponible, los cationes intercambiables, el pH del suelo, y la disponibilidad de fosfatos. Los autores sugieren que los suelos ácidos deberían encalarse hasta la neutralización del Al. HAYNES (1984) también informó de una disminución del Al extraíble mediante la aplicación de  $\text{Ca(OH)}_2$ . El silicato de Ca, sin embargo, no tuvo este efecto. La influencia del pH y el encalado sobre la adsorción de fosfatos ya se ha considerado en el punto 9.1.2. Un útil trabajo de revisión que trata los efectos del encalado sobre la disponibilidad de fosfatos fue publicado por HAYNES (1982).

**Tabla 11.4.** Efecto del encalado de un ultisol sobre varios parámetros de suelo y sobre la absorción de fosfato por avena en macetas (SIMS y ELLIS, 1983).

Parámetro	Sin encalar	Encalado (CaCO <sub>3</sub> )	
		5.4 t ha <sup>-1</sup>	17.2 t ha <sup>-1</sup>
Al extraíble mol kg <sup>-1</sup>	8.57	3.17	1.23
Al intercambiable mol kg <sup>-1</sup>	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 <sup>-1</sup>	0.55	1.00	1.06
P absorbido mg P/maceta	4.76	7.02	5.93



**Fig. 11.5.** Efecto de diversas medidas de mejora aplicadas a un suelo salino sobre los rendimientos relativos de diversas cultivos (RAIKOV, 1971).

En los suelos en los que un aumento de pH no es aconsejable, pero donde el Ca<sup>2+</sup> es necesario para una enmienda de la estructura de suelo, deberían aplicarse sales neutras de Ca. Éstos son principalmente suelos afectados por la salinidad,

caracterizados por valores de pH neutros a alcalinos y por un exceso de  $\text{Na}^+$ . Éste aparece principalmente adsorbido a los coloides del suelo (ver Tabla 2.4). La aplicación de sales neutras de Ca resulta en una sustitución del  $\text{Na}^+$  adsorbido por el  $\text{Ca}^{2+}$ , incrementando así la saturación de los coloides del suelo con  $\text{Ca}^{2+}$  e induciendo la floculación. La sal neutra de Ca más importante utilizada para los suelos afectados por la salinidad 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 de entre 15 y 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 se cubrió con una capa de suelo no salina. Los rendimientos de los cultivos obtenidos a lo largo de varios años se compararon con un tratamiento control, cuyos rendimientos relativos están representado por "100" (línea paralela al eje x en la Figura 11.5). El tratamiento con yeso resultó en considerables aumentos del rendimiento, superiores a aquellos resultantes del tratamiento más caro de "cubrir con otra capa de suelo". El tratamiento con yeso también mejoró la estructura del suelo, y el suelo de las parcelas tratadas se volvió más oscuro en comparación con el del control. Además, el suelo fue más fácil de cultivar y no se compactó, agrietó ni retuvo agua en la superficie. La aplicación de yeso no se conoce como encalado, pero como el efecto del  $\text{Ca}^{2+}$  es similar al de la cal, ambos tratamientos están íntimamente relacionados.

### 11.3.2. Enmiendas calizas

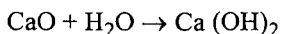
La Tabla 11.5 muestra los productos más importantes utilizados para encalar. Los carbonatos son simplemente piedra caliza o margas o cretas molidas. La incineración del carbonato de Ca a  $1100^\circ\text{C}$  resulta en una disociación térmica:



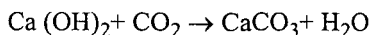
Tabla 11.5. Productos para encalar.

Material	Fórmula	Valor neutralizante en CaO
Caliza o calcita	$\text{CaCO}_3$	50% CaO
Cal apagada	$\text{Ca}(\text{OH})_2$	70% CaO
Cal viva	CaO	85% CaO

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  $\text{CO}_2$  éste forma  $\text{CaCO}_3$ .



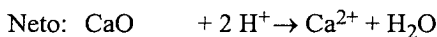
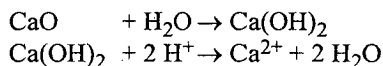
Así cuando la cal hidratada se expone a la atmósfera durante un largo período de tiempo se convierte gradualmente a carbonato de Ca por el CO<sub>2</sub> atmosférico.

Frecuentemente los productos para encalar también contienen cantidades sustanciales de Mg además de Ca. La cal magnesiana consiste por ejemplo principalmente en CaO y MgO, y contiene más del 5.5% de Mg. La dolomita molida es una mezcla de CaCO<sub>3</sub> y MgCO<sub>3</sub> con un contenido de 3% de Mg o más. Estos materiales que contienen Mg se utilizan particularmente para encalar suelos ácidos deficientes en Mg.

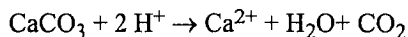
El valor de estas enmiendas calizas depende de su "poder neutralizante", que se expresa en función de equivalentes de CaO. 100 kg de CaCO<sub>3</sub> tienen el mismo efecto neutralizador que 56 kg de CaO. Así el poder neutralizante de 100 kg CaCO<sub>3</sub> es 56, mientras que 100 kg de Ca(OH)<sub>2</sub> tienen un poder de 76. Como el poder neutralizante está relacionado con la cantidad de carbonatos u óxidos en la enmienda, el MgCO<sub>3</sub> o MgO también contribuyen a la eficiencia neutralizante. Generalmente, todos los óxidos, carbonatos, y hasta los silicatos son alcalinos en su reacción. Por esta razón los silicatos de Ca presentes en las escorias básicas y los fosfatos térmicos (ver punto 9.3.2) tienen un efecto neutralizante y son importantes en el control del pH del suelo. En ensayos de campo de larga duración, SCHMITT y BRAUER (1969) encontraron, que en parcelas suministradas regularmente con escorias básicas, el pH disminuyó apenas ligeramente, mientras que en las parcelas tratadas con cantidades equivalentes de otros fertilizantes fosfatados, el pH del suelo disminuyó de 6.5 a 5.4 en un período de diez años. ROSCOE (1960) obtuvo resultados similares. Algunos productos de desecho también se utilizan como enmiendas. Estos son principalmente carbonatos. Los desechos de las fábricas de azúcar tienen un poder neutralizante cercano a 20.

### 11.3.3. Aplicación y reacción de la caliza en el suelo

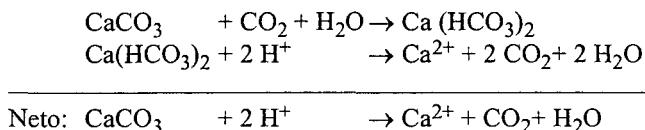
Como ya mencionamos anteriormente el CaO reacciona rápidamente con el H<sub>2</sub>O, formando hidróxido de Ca que neutraliza directamente el H<sup>+</sup> libre de la solución de suelo.



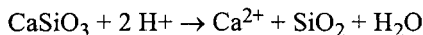
Debido a la alta solubilidad del CaO o del Ca(OH)<sub>2</sub> ambos compuestos actúan rápidamente en comparación con el CaCO<sub>3</sub>. Así, cuando se requiere un cambio rápido de pH del suelo, o cuando las reacciones del suelo son lentas, como en los suelos fríos y húmedos, se recomienda la aplicación de CaO o cal apagada (Ca(OH)<sub>2</sub>). El CaCO<sub>3</sub> reacciona más lentamente. En condiciones ácidas fuertes se disuelve relativamente rápido neutralizando el H<sup>+</sup> del suelo.



En condiciones débilmente ácidas o neutras la presencia de  $\text{CO}_2$  favorece la disolución del  $\text{CaCO}_3$  formando bicarbonato de Ca que a su vez neutraliza el  $\text{H}^+$  del suelo:



Los silicatos de Ca en las escorias básicas y en los fosfatos térmicos son aún más lentos que el  $\text{CaCO}_3$  en su reacción de neutralización.



La velocidad de disolución de las enmiendas también depende del tamaño de partícula. Los materiales finamente molidos reaccionan más rápidamente que los materiales gruesos debido a su mayor área superficial (BARROWS *et al.*, 1968).

Generalmente, las dosis de las enmiendas son del orden de 3 a 4 t de  $\text{CaO}$  ó 4 a 6 t de  $\text{CaCO}_3 \text{ ha}^{-1}$ , suministradas a lo largo de un ciclo de 3 a 5 años. Las cantidades requeridas no sólo 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 pesados (alta capacidad de intercambio catiónico = CEC) tienen que aplicarse cantidades de caliza particularmente altas.

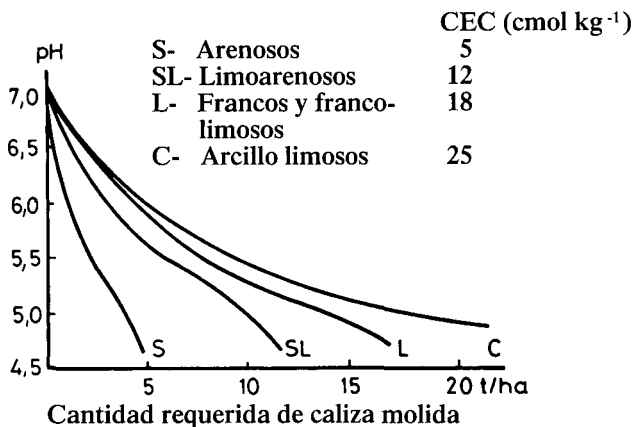
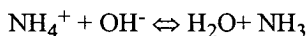


Fig. 11.6. Relación entre la cantidad de piedra caliza requerida y el aumento de pH en varias clases de suelo (PEECH, 1961).

La cal puede aplicarse en cualquier momento del año siempre y cuando la humedad del suelo permita el laboreo. La cal no debería aplicarse con

fertilizantes que contengan  $\text{NH}_4^+$ , dado que el cambio de pH convierte el  $\text{NH}_4^+$  a  $\text{NH}_3$  que se pierde parcialmente por volatilización.



Las clases y tipos de suelos difieren en el pH óptimo al 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. Éstas pueden influir sobre diversos procesos como la fijación del  $\text{N}_2$  microbiano, la desnitrificación del  $\text{NO}_3^-$  y la mineralización del N orgánico del suelo. KUNTZE y BARTELS (1975) observaron que un pH de suelo demasiado bajo resultó en deficiencias de N de la vegetación por inhibir la mineralización de N en la materia orgánica en suelos de turba. Un cambio de pH que lo aleje de las condiciones ácidas se ve acompañado frecuentemente por una mayor tasa de descomposición de la materia orgánica del suelo por los 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 sobre la disponibilidad de diversos nutrientes de suelo (ver punto 2.2.5).

El encalado no sólo juega un papel en la mejora de las tierras agrícolas, sino que también tiene su importancia en la recuperación de escombreras y montañas de desechos. DAVISON y JEFFERIES (1966) al experimentar con un sustrato constituido por material de desecho de una mina de carbón, encontraron que el encalado en combinación con la aplicación de fertilizante resultó en respuestas muy altas en el crecimiento de *Agrostis tenuis*. Los autores sostienen que el aumento de pH favoreció la fijación de metales pesados, que se dan en exceso en estos desechos, y que son fitotóxicos a pH bajo.

## Lectura General

- BANGERTH, F. (1979): Calcium-related physiological disorders of plants. *Ann. Rev. Phytopathology* 17, 97-122.
- BÜRSTRÖM, H.G. (1968): Calcium and plant growth. *Biol. Rev.* 43, 287-316.
- CHAPMAN, H.D. (1966): Calcium. *In*: Chapman, H.D. (ed.): Diagnostic criteria for plants and soils. p. 65-92. Univ. of California, Div. of Agric. Sciences.
- FOY, C.D. (1974): Effect of calcium availability on plant growth. *In*: Carson, E.W. (ed.): The plant root and its environment. p. 565-600. Univ. Press of Virginia, Charlottesville, USA.
- HANSON, J.B. (1984): The function of calcium in plant nutrition. *Ad. Plant nutrition* (P.B. Tinker and A. Läuchli, eds.) p. 149-208, Praeger.



- HAYNES, R.J. (1982): Effect of liming on phosphate availability in acid soils. *Plant and Soil* 68, 289-308.
- HEPLER, P.K. and WAYNE, R.O. (1985): Calcium and plant development. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 36, 397-439.
- KIRKBY, E.A. and PILBEAM, D.J. (1984): Calcium as a plant nutrient. *Plant, Cell and Environment* 7, 397-405.
- KLEE, C.B., CROUCH, T.H. and Richman, P.G. (1980): Calmodulin. *Ann. Rev. Biochem.* 49, 489-515.
- LONERAGAN, J.F., ROWLAND, I.C., ROBSON, A.D. and SNOWBALL, K. (1970): The calcium nutrition of plants. *Proc. 11<sup>th</sup> Int. Grasslands Congr. (Surfers Paradise Austr.)*, p. 358-367.
- LONERAGAN, J.F. and SNOWBALL, K. (1969): Calcium requirements of plants. *Austr. J. Agric. Res.* 20, 465-478.
- MARSCHNER, H. (1974): Calcium nutrition of higher plants. *Neth. J. Agric. Sci.* 22, 275-282.
- MARSCHNER, H. (1983): General introduction into the mineral nutrition of plants. *In: "Inorganic plant nutrition"*, *Encycl. Plant physiol.* Vol. 15A (A. Läuchli and R.L. Bielecki, eds.), p. 5-60, Springer, New York.
- MAYNARD, D.N. (1979): Nutritional disorders of vegetable crops: A review. *Journal of Plant Nutrition* 1, 1-23.
- SHEAR, C.B. (ed.) (1979): International symposium on calcium nutrition of economic crops. *In: Comm. in Soil Sci. and Plant Analysis* 10, 1-501.
- SIMON, E.W. (1978): The symptoms of calcium deficiency in plants. *New Phytol.* 80, 1-15.
- WYN JONES, R.G. and LUNT, O.R. (1967): The function of calcium in plants. *Bot. Rev.* 33, 407-426.

## Capítulo 12:

# Magnesio

### 12.1. El Magnesio del Suelo

El contenido de Mg en la mayoría de los suelos es generalmente del orden de 0.05% para suelos arenosos y 0.5% para suelos arcillosos. En los suelos arcillosos se encuentran niveles más altos porque el Mg está presente en minerales ferromagnesianos que se meteorizan con relativa facilidad como la biotita, la serpentina, la hornblenda y el olivino. Además está presente en minerales arcillosos secundarios como clorita, vermiculita, illita y montmorillonita. Algunos suelos contienen Mg como  $MgCO_3$  o dolomita ( $CaCO_3 \cdot MgCO_3$ ). Suelos de regiones áridas o semiáridas pueden contener grandes cantidades de Mg como  $MgSO_4$ .

La distribución del Mg en los suelos, puede considerarse de la misma forma que la distribución de K (ver punto 10.1.4), y dividirse en formas no intercambiables, intercambiables y solubles en agua. Estas tres formas están en equilibrio. Con diferencia, la mayor fracción del Mg en el suelo está en forma no intercambiable que incluye todo el Mg de los minerales primarios y la mayor parte del Mg de los minerales secundarios de arcilla. Generalmente esta fracción no se considera importante en la liberación directa de Mg a las plantas (SALMON y ARNOLD, 1963). Evidencias más reciente sugieren, sin embargo, que el Mg no intercambiable de los suelos puede ser más disponible de lo que se creía anteriormente. En los suelos con altos contenidos de arcillas expansibles tanto el Mg de las redes como el Mg interlaminaar puede estar disponible para las plantas (CHRISTENSON y DOLL, 1973), aunque la velocidad de liberación de este Mg es baja en comparación con las necesidades del cultivo. El Mg intercambiable es generalmente del 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 a las plantas. El Mg intercambiable constituye normalmente del 4 al 20% de la capacidad de intercambio catiónico. Normalmente es considerablemente menor que para el Ca, que es del orden del 80%, y mayor que para 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, frecuentemente entre 2 y 5 mM, aunque los niveles pueden variar considerablemente, y hay informes de valores de entre 0.2 y 150 mM (ver punto 2.3.4). Parte del Mg se encuentra asociado a la materia orgánica del suelo, pero esta fracción es generalmente pequeña y menor del 1% del 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 y año (ver punto 6.1.3).

La velocidad de extracción depende considerablemente de la cantidad de minerales del suelo que contienen Mg, de su velocidad de meteorización, y la intensidad de lixiviación, así como del Mg absorbido por las plantas. En muchos suelos la liberación de  $Mg^{2+}$  por meteorización es capaz de compensar las pérdidas por lixiviación. Frecuentemente, en suelos arenosos, las pérdidas por lixiviación son predominantes. En estos suelos el subsuelo con frecuencia contiene niveles más altos de Mg que la parte superior del perfil. En una observación de 63 perfiles sin cultivar en Suecia WIKLANDER (1958) encontró una saturación con Mg de la capacidad de intercambio en las capas superiores de suelo (0 a 20 cm) que como media era del 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 podsoles y los suelos lateríticos tienen generalmente bajos contenidos de Mg. Por otra parte, los suelos formados en las depresiones, donde los nutrientes que se lavan se acumulan, como en los suelos pantanosos o suelos de gley, tienden a tener altos contenidos de Mg. Lo mismo se aplica a suelos que sólo han sufrido lavados ligeros como los solonchak y solonetz, donde en general aparece  $MgSO_4$ . El material originario juega también un papel importante, y en general los suelos desarrollados a partir de rocas ricas en Mg, como el basalto, la peridotita y la dolomita, son asimismo ricos en Mg. En un estudio de 55 suelos del Norte de Alemania SCHROEDER y ZAHIROLESLAM (1963) encontraron que el Mg total disminuía desde 0.5% en suelos pantanosos a 0.05% en podsoles en el siguiente orden: suelos pantanosos > suelos pardos limosos > suelos pardos arenosos > suelos pardos podsólicos > podsoles. Los suelos formados a partir de serpentina tienen altos contenidos de Mg y presentan una baja relación Ca/Mg en el complejo de intercambio, pudiendo darse deficiencias de Ca en la vegetación que crece en ellos. La situación es complicada, sin embargo, ya 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 tratados por KRAUSE (1958) y EPSTEIN (1972). El comportamiento del magnesio en los suelos así como su participación en la nutrición vegetal, fue considerado por KIRKBY y MENGEL (1976).

## 12.2. El Magnesio en la Fisiología

### 12.2.1. Absorción y translocación

Generalmente la concentración de  $Mg^{2+}$  en la solución del suelo es mayor que la de  $K^+$ , pero la tasa de absorción de  $Mg^{2+}$  por las células radiculares es mucho menor que la de  $K^+$ . Esta baja capacidad para absorber  $Mg^{2+}$  en relación con el  $K^+$ , probablemente no esté restringida al tejido radicular, sino que se da en otras partes de las plantas. La razón de este comportamiento no está aún 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 plasmática. Este transporte es pasivo y probablemente mediado por las ionóforas (ver tabla 3.1) donde el  $Mg^{2+}$  se mueve a favor de un gradiente electroquímico. En este transporte, la competencia de cationes puede jugar un papel principal y la absorción de  $Mg^{2+}$  puede verse seriamente afectada por un exceso de otras especies catiónicas, especialmente  $K^+$  y  $NH_4^+$ . Esta competencia puede conducir a una deficiencia de  $Mg^{2+}$  en las plantas. No sólo la absorción sino también la translocación de  $Mg^{2+}$  de las raíces a las partes superiores de las plantas puede restringirse por el  $K^+$  y el  $Ca^{2+}$  (SCHIMANSKI, 1981). Los nitratos tienen una influencia favorable sobre la absorción de  $Mg^{2+}$ . Los datos de GRIMME *et al.* (1974) también demostraron que pueden aparecer altos contenidos de  $Mg^{2+}$  en plantas suministradas con bajos niveles de  $K^+$ . Estos mayores contenidos de  $Mg^{2+}$  no pueden ser explicados simplemente en función de un "efecto de concentración", resultante de una menor tasa de crecimiento, sino que probablemente se originan directamente de la absorción realizada de  $Mg^{2+}$  que se da a niveles bajos de nutrición potásica. Esta observación concuerda con las observaciones de LEGGETT y GILBERT (1969) de una absorción de  $Mg^{2+}$  por la soja y las judías especialmente elevada cuando la solución nutritiva no contenía  $K^+$ . HALL (1971), también mostró niveles muy elevados de Mg en tejidos de tomate muy deficientes en Ca. El nivel de  $Mg^{2+}$  en el medio nutritivo es también importante en relación a la absorción de Mn. LÖHNIS (1960) mostró en un grupo de especies vegetales, que es posible evitar la aparición de toxicidad de Mn aumentando el suministro de Mg. MAAS *et al.* (1969) también encontraron pruebas de una disminución en la absorción de Mn debida al Mg. La absorción de magnesio es frecuentemente baja en suelos ácidos. Esto resulta no sólo de la baja disponibilidad del Mg asociada a condiciones ácidas, sino que también está relacionado directamente con el bajo pH. Según los experimentos de GRIMME (1983) no es tanto la concentración de  $H^+$  sino más bien el mayor nivel de Al lo que deprime la absorción de  $Mg^{2+}$ .

Aunque altos niveles de nutrición potásica frecuentemente deprimen la absorción total de Mg, un aumento del suministro de K afecta al contenido de Mg de los diferentes órganos de las plantas en un grado variable. Como puede verse en la Tabla 12.1, un incremento en el suministro de K redujo considerablemente el contenido de Mg en hojas y raíces de tomate. El contenido de Mg en los frutos, sin embargo, aumentó levemente con niveles más altos de K en la solución nutritiva. Esta observación, obviamente, no fue accidental ya que se encontró en las seis cosechas de tomates (VIRO, 1973). LINSER y HERWIG (1968) también informaron que al aumentar el suministro de K se observó un mayor contenido de Mg en semillas de lino. Hallazgos similares fueron realizados por ADDISCOTT (1974) para patatas. Parece así que el  $K^+$  promueve la translocación de  $Mg^{2+}$  hacia los frutos y tejidos de reserva.

En contraste con el  $Ca^{2+}$ , el  $Mg^{2+}$  es muy móvil en el floema y puede ser translocado desde las hojas más viejas a las más jóvenes o a los ápices (STEUCEK

y KOONTZ, 1970; SCHIMANSKY, 1973). Lo mismo se cumple para el  $K^+$ . Como los frutos y los tejidos de reserva son altamente dependientes del floema para su suministro de minerales, presentan 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	Ca	Mg
	----- en % de m.s.-----			
	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 Mg total, frecuentemente más de un 70%, es difusible y está asociado con aniones inorgánicos y aniones ácidos orgánicos como el malato y el citrato. El magnesio está también asociado con aniones no difusibles como el oxalato y el pectato (KIRKBY y MENGEL, 1967). Los granos de cereales contienen Mg en forma de sales de ácido inositol hexafosfórico (ácido fitico). El papel más conocido del Mg es su aparición 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 sólo del orden del 15 al 20% (NEALES, 1956). Incluso en plantas deficientes en Mg la cantidad no excede el 30% (MICHAEL, 1941). Además de su función en la molécula de clorofila, el  $Mg^{2+}$  se requiere en otros procesos fisiológicos. Uno de sus papeles principales es actuar como cofactor de casi todas las enzimas que activan procesos de fosforilación. El Magnesio ( $Mg^{2+}$ ) forma un puente entre la estructura del pirofosfato del ATP o del ADP y la molécula de enzima (Figura 1.1). Según BALKE y HODGES (1975) la activación de ATPasa por  $Mg^{2+}$  es efectuada por esta función de puente. Además de las fosfoquinasas, algunas dehidrogenasas, así como la enolasa, también son activadas por el  $Mg^{2+}$ . En estas enzimas, sin embargo, la reacción del Mg no es específica y el  $Mn^{2+}$  es con frecuencia, un 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 dispara la importación del  $Mg^{2+}$  hacia el interior del estroma del cloroplasto en intercambio con  $H^+$ , creando así las condiciones óptimas para la reacción de carboxilasa. Esta relación está ilustrada en la Figura 12.1 de WALKER (1974). El efecto favorable del  $Mg^{2+}$  en la asimilación de  $CO_2$  y en procesos relacionados, como la producción de azúcar y almidón, son probablemente la consecuencia de la activación de la ribulosa bisfosfato carboxilasa. Según BARBER (1982) el  $Mg^{2+}$  es el catión más importante que neutraliza los aniones no difusibles de la membrana tilacoidal.

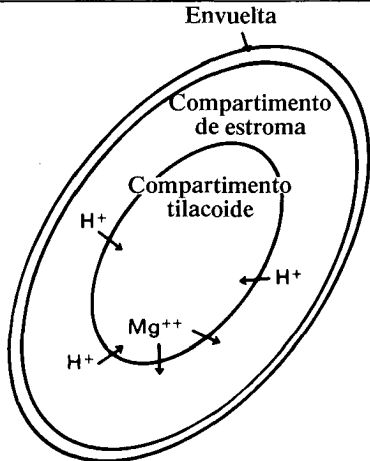
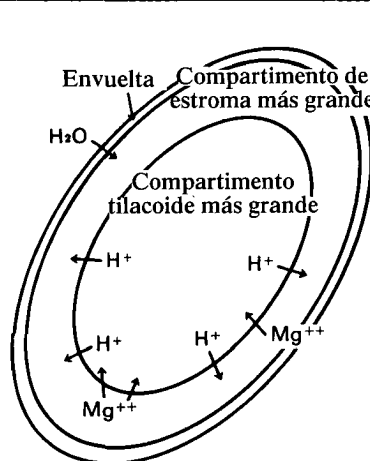
Luz	Oscuridad
	
Citoplasma	Citoplasma
H <sup>+</sup> del tilacoide aumenta	H <sup>+</sup> del tilacoide disminuye
Mg <sup>++</sup> en estroma aumenta	Mg <sup>++</sup> en estroma disminuye
Afinidad por CO <sub>2</sub> y V max aumentan	Afinidad por CO <sub>2</sub> y V max caen
Carboxilación comienza	Carboxilación cesa

Fig. 12.1. Secuencia hipotética de pasos 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 la del N no proteico aumenta (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 es probablemente provocado por la disociación de los 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 estabilizante similar en la matriz del núcleo. Según WUNDERLICH (1978) esto se logra por un efecto de puente del  $Mg^{2+}$  sobre los aniones no difusibles vecinos. La transferencia de amino acilos del amino acil tRNA a la cadena polipeptídica probablemente también está activada por el  $Mg^{2+}$ .

### 12.2.3. Deficiencia de magnesio

Los síntomas de deficiencia de magnesio difieren entre las especies vegetales aunque hay algunas características generales. Como ya se mencionó, el  $Mg^{2+}$  es móvil en la planta y la deficiencia comienza siempre en las hojas más viejas, pasando luego a las más jóvenes. Se da un amarillamiento intervenal o clorosis y, en los casos extremos, las zonas se necrosan. La Foto 12.1 muestra síntomas de deficiencia de Mg en una hoja de remolacha azucarera. Este aspecto es típico de otras dicotiledóneas incluyendo uvas, judías, judías enanas, 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 resulta perturbado (ver punto 10.2.7). Las hojas individuales que padecen deficiencia de Mg, sin embargo, son rígidas y quebradizas, y las venas intercostales aparecen retorcidas. Las hojas deficientes en Mg, con frecuencia, caen prematuramente. En cereales y monocotiledóneas en general, el aspecto de la deficiencia de Mg es diferente. Como en el caso de las dicotiledóneas, el metabolismo de agua y carbohidratos de la planta también se ve afectado, y la deficiencia comienza en las hojas más viejas. En los cereales, sin embargo, la base de la primeras hojas muestra pequeñas manchas verdes oscuras, de acumulación de clorofila que destacan frente al color amarillo pálido del resto de la hoja. En etapas más avanzadas de deficiencia, las hojas se vuelven más cloróticas y con aspecto rayado. La necrosis se da 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 adquieren un aspecto más moteado.

Los efectos de la deficiencia de Mg en los cambios ultraestructurales fueron investigados por algunos autores. Las diferencias más marcadas se dan en la estructura de los cloroplastos como pudiera esperarse. En *Phaseolus vulgaris* los

granas se reducen en número, son irregulares en forma y la compartimentación granal es reducida o inexistente. 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 los cloroplastos de hojas de manzana encontraron que el inadecuado suministro de  $Mg^{2+}$  resultó en una deformación de la estructura lamelar. Obviamente el  $Mg^{2+}$  se requiere para la estabilización de los tilacoides. Las plantas que sufren de deficiencia de  $Mg^{2+}$  son no sólo pobres en clorofila, sino que también disminuye el contenido de carotenoides. Los contenidos de plastoquinonas y tocoferol se ven poco afectados (BASZYNSKI *et al.*, 1980), al contrario que las mitocondrias, que presentan crestas subdesarrolladas. Estos síntomas de desorganización ultraestructural preceden a los síntomas visuales de deficiencia de Mg. Las concentraciones *in vivo* de clorofila, así como las de Mg son considerablemente más altas en los cloroplastos que en el total de la célula (HEWITT y SMITH, 1975). No sorprende, por lo tanto, que la clorosis sea frecuentemente el primer síntoma de deficiencia de Mg. PODZUELD *et al.* (1984), observaron que la deficiencia de  $Mg^{2+}$  condujo a un aumento de la suberización de la endodermis y de la hipodermis de las raíces de maíz.



Foto 12.1. Síntomas de deficiencia de Mg en una hoja de remolacha azucarera.

En tejidos foliares, el valor umbral para la aparición 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 la especie. 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 con suministros inadecuados de  $Mg^{2+}$  frecuentemente muestran un retraso en el inicio de la fase reproductiva. Una descripción detallada de los síntomas de deficiencia en muchos cultivos y del nivel de Mg en diferentes especies y condiciones variadas puede obtenerse de datos de EMBLETON (1966).

## 12.3. El Magnesio en la Nutrición de los Cultivos

### 12.3.1. Necesidades de los cultivos y niveles críticos

Las cantidades de Mg absorbidas por algunos cultivos importantes se muestran en la Tabla 6.2. Los cultivos extensivos absorben una media de unos 10 a 25 kg de Mg  $ha^{-1}$   $ha$  año<sup>-1</sup> y en general la absorción de cultivos de raíz es cerca del doble de la de los cereales. La remolacha azucarera, patatas, frutas y cultivos de invernadero son particularmente propensos a las deficiencias de Mg. En años recientes ha aumentado la importancia del Mg como fertilizante. Previamente, el Mg se aplicaba inconscientemente como una impureza junto con los demás fertilizantes. La alta pureza de los fertilizantes utilizados hoy día determina que dicha fuente de aplicación de Mg al suelo ya no existe. Los mayores rendimientos resultantes de aplicaciones más elevadas de fertilizantes que no contienen Mg también han resultado en unas mayores necesidades de Mg en los suelos. Los niveles más altos de  $K^+$  o de  $NH_4^+$  como ya se mencionó, restringen la absorción de  $Mg^{2+}$ . Por todo esto, la deficiencia de Mg en los cultivos se está convirtiendo en algo más común y las aplicaciones de Mg son ahora frecuentes. Las deficiencias se dan particularmente en suelos ácidos húmicos fuertemente lixiviados o en suelos arenosos que han recibido altas dosis de encalado. En algunos casos, las deficiencias de Mg aparecen en suelos ricos en K. La importancia del antagonismo iónico en relación a la absorción de Mg ya se ha señalado. 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 obtiene por un exceso de  $Ca^{2+}$  soluble. De todo ello queda claro que la presencia y las altas concentraciones de  $H^+$ ,  $K^+$  y  $Ca^{2+}$  en el entorno radicular pueden influir considerablemente en la absorción del  $Mg^{2+}$  por los cultivos. La disponibilidad de magnesio también depende de la humedad del suelo, ya que en condiciones de falta de humedad la difusión del  $Mg^{2+}$  hacia las raíces puede verse muy perjudicada (GRIMME, 1973).

Numerosos experimentos se han realizado para investigar las relaciones de Mg entre el suelo y las plantas en condiciones de falta de Mg. PRINCE *et al.* (1947) concluyeron que, si el Mg constituye menos de el 6% de la capacidad de intercambio, es probable que los cultivos responden a dicho catión. En

experimentos con remolacha azucarera, TINKER (1967) obtuvo respuestas en suelos con capacidades de intercambio catiónico de 5 a 10 cmol/kg de suelo cuando contenían menos de 0.2 a 2 cmol/kg de suelo (2 a 4% de la capacidad de intercambio o 24 ppm Mg cambiante). Más recientemente DRAYCOTT y DURRANT (1971) al realizar un estudio con 60 experimentos en campo con el mismo cultivo, sugirieron un valor límite de 35 ppm de  $Mg^{2+}$  intercambiable y 0.4 mg de Mg/g de materia seca foliar, como niveles críticos por encima de los cuales no se obtiene ningún aumento del rendimiento al añadir fertilizantes con Mg. En un artículo publicado por el Servicio de Asesoría Agrícola del Reino Unido, la aplicación de Mg está recomendada para todos los cultivos producidos en suelos con menos de 25 ppm de Mg intercambiable y para cultivos susceptibles cuando éste sea menor de 50 ppm (N.A.A.S., 1968). Por encima de estos niveles la aplicación de Mg sólo será necesaria cuando los niveles de K sean altos, cuando pueda darse hipomagnesemia en animales, o cuando se produzcan cultivos de invernadero y frutales. Estos hallazgos concuerdan bastante bien con un estudio de DOLL y LUCAS (1973). En general, las mejores respuestas a los fertilizantes con Mg se han encontrado en suelos arenosos. Así DAM KOFOED y HØJMARK (1971) informaron que en suelos arenosos en Dinamarca, la remolacha forrajera, las coles y las patatas presentaron mayores rendimientos como respuesta a las aplicaciones de Mg. El efecto fue menos espectacular en cereales. Deficiencias leves de Mg en cereales durante el crecimiento vegetativo no siempre resultan en reducciones de rendimiento. Disminuciones del rendimiento en grano sí ocurren, sin embargo, cuando la hoja bandera o las espigas presentan síntomas de deficiencia (PISSAREK, 1979). Las relaciones entre el contenido de Mg en los brotes de avena en el momento de la elongación del tallo y los rendimientos finales en grano se muestran en la figura 12.2.

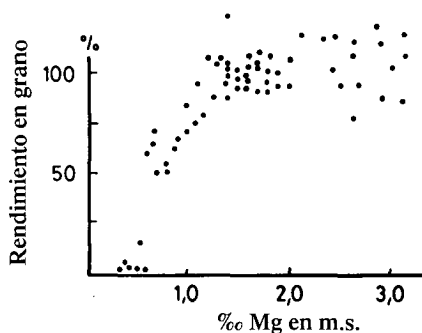


Fig. 12.2. Relación entre el rendimiento relativo en grano de avena en la maduración y el contenido de Mg de los brotes al comienzo de la elongación del tallo (PISSAREK, 1979).

ALTHERR y EVERS (1975) encontraron respuestas de crecimiento a la fertilización con Mg en píceas, creciendo en un suelo de arenisca bunter en Alemania. Las deficiencias de magnesio en píceas y abetos cultivados sobre

granitos ácidos y filitas también fueron observadas por ZECH y POPP (1983). Las acículas necróticas presentaban puntas amarillas. El contenido de Mg de estas acículas amarillas fue de 0.25 a 0.27 mg Mg g<sup>-1</sup> de materia seca, teniendo las acículas verdes un contenido de más 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 las especies forestales, ahora ampliamente extendido por Europa Central y atribuido a la lluvia ácida, parece relacionarse con el contenido de K así como con el de Mg en las acículas de los árboles afectados, siendo el contenido de ambos menor (HUETTL, 1984). ZÖTTL y MIES (1983) observaron que las acículas de abeto expuestas a la luz eran más susceptibles al amarillamiento mientras que las hojas que crecían 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 menores de Mg y de Zn mientras que los contenidos de los otros elementos no se vieron casi afectados (ver tabla 12.2). Los autores sostienen el punto de vista de que en las acículas expuestas a la luz del sol, los foto-oxidantes pueden destruir los cloroplastos y la clorofila, lo que a su vez supuestamente aumenta el lixiviado del Mg de las acículas. Las píceas con acículas amarillas pobres en Mg aparecían especialmente en suelos pobres en Mg intercambiable. ZÖTTL y MIES (1983) sugieren que en dichos lugares, el Mg lixiviado de las acículas por la lluvia no puede compensarse totalmente por la absorción de Mg<sup>2+</sup>.

**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 mg g <sup>-1</sup> m.s.	Amarillas mg g <sup>-1</sup> m.s.		Verdes µg g <sup>-1</sup> m.s.	Amarillas µg g <sup>-1</sup> m.s.
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*	Al	486	471
S	1.74	1.56	Pb	1.53	1.86
			Cd	0.09	0.07

\* Diferencias significativas en relación a las acículas verdes.

### 12.3.2. Fertilizantes magnésicos

Los principales fertilizantes de Mg utilizados 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 se ve favorecida por un pH bajo de suelo. En suelos más neutros el  $MgSO_4$ , por ejemplo, la kieserita es más apropiada, particularmente en suelos de cultivo donde se requieren rápidamente altos niveles de Mg.

**Tabla 12.3.** Fertilizantes minerales de magnesio.

	% de MgO
Piedra caliza magnesiana (carbonato de Mg)	5-20
Cal viva magnesiana molida (óxido de Mg)	10-33
Kieserita ( $MgSO_4 \cdot H_2O$ )	27
Sales de Epsom ( $MgSO_4 \cdot 7 H_2O$ )	16
Sulfato de potasio y magnesio ( $K_2SO_4, MgSO_4$ )	11
Magnesita ( $MgCO_3$ )	45

Las diversas formas de  $MgSO_4$  difieren considerablemente en su solubilidad. Las sales Epsom  $MgSO_4 \cdot 7 H_2O$  aunque son más caras, son más solubles que la kieserita ( $MgSO_4 \cdot H_2O$ ). Ésta tiene un significado práctico, ya que como 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 pulverizando 35 kg/ha de sales de Epsom ( $MgSO_4 \cdot 7 H_2O$ ) disueltas en 400 l de agua, aplicadas varias veces durante el ciclo de cultivo. Fertilizantes que contienen sólo pequeños porcentajes de Mg como la kainita, las 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, se prefieren fertilizantes más ricos en Mg (ver Tabla 12.3). Otro fertilizante de Mg no incluido en el grupo de sulfato o carbonato es el fosfato magnésico-amónico, sal apenas soluble utilizada en horticultura, particularmente en plantas jóvenes valiosas, sensibles a otros tratamientos 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 enmiendas calizas fueron tratadas a fondo por COOKE (1972). Las dosis de aplicación de Mg en suelos arenosos son del orden de 80 a 160 kg MgO/ha y han resultado en aumentos de rendimiento sustanciales de diversos cultivos de campo sobre suelos arenosos en Dinamarca (DAM KOFOED y HØJMARK, 1971). Las patatas en particular muestran en general una marcada respuesta al tratamiento con Mg (JUNG y DRESSEL, 1969). La aplicación de Mg también es importante para los pastos en relación a la nutrición animal. El manejo intensivo de praderas resulta con frecuencia en pastos con contenidos bajos de Mg disponible, que no satisfacen las necesidades de las vacas de leche, lo que en los animales puede provocar tetania de la hierba (hipomagnesemia).

## Lectura General

- EMBLETON, T.W. (1966): Magnesium. *In*: H.D. Chapman (ed.), Diagnostic criteria for plants and soils. p. 225-263. Univ. of California, Division of Agricultural Sciences.
- KIRKBY, E.A. and MENGEL, K. (1976): The role of magnesium in plant nutrition. *Z. Pflanzenern. Bodenk.*, 209-222.
- SALMON, R.C. (1963): Magnesium relationships in soils and plants. *J. Sci. Food Agric.* 14, 605-610.

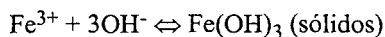
## Capítulo 13:

# Hierro

### 13.1. El Hierro del Suelo

El hierro supone cerca de 5% del peso de la corteza terrestre e invariablemente está presente en todos los suelos (ver Tabla 11.1). La mayor parte del Fe del suelo aparece generalmente en las redes cristalinas de numerosos minerales. Los minerales primarios en los que el Fe está presente incluyen los silicatos ferromagnesianos, como la olivina, augita, hornblenda y biotita. Estos minerales, junto con la biotita constituyen la principal fuente de Fe en las rocas ígneas. Los óxidos de Fe principales que se dan en muchos suelos incluyen la hematita ( $\text{Fe}_2\text{O}_3$ ), la ilmenita ( $\text{FeTiO}_3$ ), y la magnetita ( $\text{Fe}_3\text{O}_4$ ). En las rocas sedimentarias los óxidos de Fe y la siderita ( $\text{FeCO}_3$ ) son en general la formas primarias de Fe más comunes. El hierro puede también estar presente en las estructuras cristalinas de los minerales secundarios de los suelos y es un elemento esencial de un gran grupo de minerales arcillosos. A medida que se da la meteorización, el Fe originalmente presente en los minerales ferromagnéticos primarios, que son fácilmente meteorizables, aparece en las arcillas illíticas. La elevada estabilidad de los óxidos primarios de Fe indica que, durante la meteorización oxidativa, los óxidos de Fe se acumulan como hidróxidos en la fracción arcilla. Así, en los perfiles de los suelos en un avanzado estado de meteorización oxidativa, como en los lateríticos, predominan estos óxidos junto con los óxidos de Al y la caolinita (OADES, 1963). Según CHEN y BARAK (1982) la solubilidad de los óxidos/hidróxidos de Fe disminuye en la siguiente secuencia:  $\text{Fe}(\text{OH})_3$  amorfo >  $\text{Fe}(\text{OH})_3$  en suelos >  $\gamma\text{-Fe}_2\text{O}_3$  maghemita >  $\gamma\text{-FeOOH}$  lepidocrocita >  $\alpha\text{-Fe}_2\text{O}_3$  hematita >  $\alpha\text{-FeOOH}$  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  $\text{Fe}^{3+}$ ,  $\text{Fe}(\text{OH})_2^+$ ,  $\text{FeOH}^{2+}$  y  $\text{Fe}^{2+}$ . En los suelos bien aireados, sin embargo, el  $\text{Fe}^{2+}$  contribuye poco al Fe inorgánico soluble total, excepto en suelos de pH alto. La solubilidad del Fe está controlada en gran parte por la solubilidad de los hidróxidos de Fe (III). Éstos aumentan los niveles de  $\text{Fe}^{3+}$  y de sus especies hidrolíticas (LINDSAY, 1972):



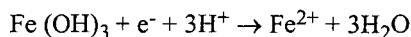
El equilibrio está muy desplazado a favor de la precipitación de  $\text{Fe}(\text{OH})_3$  y es altamente dependiente del pH, disminuyendo la actividad del  $\text{Fe}^{3+}$  al incrementar el pH. A niveles pHs más altos la actividad del  $\text{Fe}^{3+}$  en solución disminuye 1000 veces por cada aumento de una unidad de pH. En este rango de

alto pH (7-9) se forman  $\text{Fe}(\text{OH})_2^+$ ,  $\text{Fe}(\text{OH})_3$  y  $\text{Fe}(\text{OH})_4^-$ . La 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 ricos en Fe inorgánico soluble que los calcáreos donde los niveles pueden ser extremadamente bajos. Esto puede contribuir a la deficiencia de Fe en los cultivos que crecen en estos suelos.

Cuando los suelos se inundan tiene lugar la reducción del  $\text{Fe}^{3+}$  a  $\text{Fe}^{2+}$  que viene acompañada de un aumento de la solubilidad del Fe. La reducción se produce por el metabolismo de las bacterias anaeróbicas, que utilizan los óxidos de Fe como aceptores de  $e^-$  en la respiración (MUNCH y OTTOW, 1983), proceso que requiere un contacto muy cercano entre las bacterias y los óxidos de Fe. Dicho proceso es de particular importancia en los arrozales, donde pueden observarse altas concentraciones de  $\text{Fe}^{2+}$ . 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 de  $\text{Fe}^{3+}/\text{Fe}^{2+}$  puede ser un importante parámetro en relación al crecimiento de los cultivos. Esta relación puede evaluarse midiendo el potencial redox según la ecuación:

$$E = 0.77 + 0.059 \log \frac{a_{\text{Fe}^{3+}}}{a_{\text{Fe}^{2+}}}$$

Las condiciones anaeróbicas favorecen los procesos de reducción. Los hidróxidos de Fe aumentan los niveles de  $\text{Fe}^{2+}$  (PONNAMPERUMA, 1972) según la ecuación



De esta ecuación es evidente que la reducción de  $\text{Fe}^{3+}$  a  $\text{Fe}^{2+}$  está asociada con el consumo de  $\text{H}^+$  y, consecuentemente, con un aumento del pH. El caso inverso se observa cuando aumenta la aireación del suelo, viniendo acompañada la oxidación del  $\text{Fe}^{2+}$  a  $\text{Fe}^{3+}$  de una caída de 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  $\text{Fe}^{2+}$  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 más del 90% del Fe soluble se presentaba como  $\text{Fe}^{2+}$ . El potencial redox generalmente baja desde los horizontes superiores a los inferiores.

Un rasgo distintivo importante del Fe tanto en los suelos como en las plantas es el modo en que forma rápidamente complejos orgánicos o quelatos. En suelos excesivamente lixiviados y mal drenados esta propiedad resulta en la movilización del Fe desde los horizontes superiores, y su redeposición más abajo en el perfil. En los suelos podsólicos, el Fe parece formar complejos de  $\text{Fe}^{2+}$  con polifenoles, ácidos alifáticos simples y ácidos fúlvicos de la capa ácida orgánica

superior. Los complejos orgánicos de Fe conocidos como sideróforos son de vital importancia en la disponibilidad de Fe en los suelos, como se discute en más detalle en el apartado 13.3.1. OADES (1963) realizó una revisión muy útil que trata sobre los compuestos de Fe en el suelo.

## 13.2. El Hierro en la Fisiología

### 13.2.1. Absorción y translocación

Ahora se acepta que en general el Fe debe reducirse antes de poder 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<sup>III</sup> desestabiliza el complejo y el Fe<sup>2+</sup> resultante puede ser absorbido (BROWN, 1978). Según RÖMHELD y MARSCHNER (1983) los quelatos de Fe<sup>III</sup> se reducen mucho más fácilmente que el FeCl<sub>3</sub>. Estos autores describen el proceso de absorción de Fe como una unión del quelato de Fe al plasmalema, seguida de la reducción del Fe<sup>III</sup> a Fe<sup>II</sup> asociada a la ruptura del complejo quelatado. El Fe<sup>2+</sup> liberado es entonces absorbido. La tasa de reducción de Fe es dependiente del pH siendo mayor a pHs bajos. La naturaleza de la Fe<sup>III</sup> reductasa localizada en el plasmalema, no obstante, tiene que ser aclarada. Según SIMONS *et al.* (1984) el NADPH proporciona los equivalentes de reducción requeridos para este proceso.

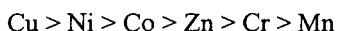
Las especies vegetales difieren en su capacidad para utilizar el Fe inorgánico apenas soluble y los quelatos de Fe. Las llamadas plantas eficientes en la utilización del Fe, son capaces de disminuir el pH del medio nutritivo y de aumentar la capacidad reductora de la superficie radicular en condiciones de estrés férrico, aumentando significativamente la disponibilidad y absorción del Fe por las raíces (MARSCHNER *et al.*, 1974; BROWN, 1978). En plantas de girasol puede demostrarse que estos cambios fisiológicos de las raíces bajo estrés férrico vienen acompañados de los típicos cambios morfológicos, como el engrosamiento de los ápices radiculares debido a un aumento del espesor del cortex, la división adicional de células rizodérmicas 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, que aparecen en la rizodermis, son altamente específicas para la absorción de hierro y están implicadas en el aumento de la absorción de hierro durante el estrés férrico (KRAMER *et al.*, 1980). RÖMHELD y MARSCHNER (1981) observaron 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 anteriormente descritos que acompañan al estrés férrico, realzan la disponibilidad de las formas apenas solubles de Fe en el sustrato. Este alivio temporal del estrés férrico en las plantas resulta en un aumento del pH del



sustrato (es decir, un flujo neto de  $\text{OH}^-$  reemplaza el flujo saliente de  $\text{H}^+$ ) y una disminución de la capacidad reductora de la raíz, creando así las condiciones para la siguiente secuencia de reacciones que se dan en caso de estrés férrico.

En contraste con las plantas eficientes en la utilización de Fe, las ineficientes, principalmente gramíneas, no muestran cambios fisiológicos y morfológicos en situaciones de estrés férrico. Estas especies son generalmente menos susceptibles a la clorosis inducida por el enclado y, según RÖMHELD y MARSCHNER (1986), usan una estrategia diferente en la adquisición del Fe. TAKAGI (1976) señaló que las gramíneas que sufrían deficiencia de Fe acumulaban y liberaban de las raíces aminoácidos que no formaban proteínas. Algunos de esos aminoácidos se han identificado, incluyendo el ácido avénico (FUSHIYA *et al.*, 1982) y el ácido mugineico (TAKAGI *et al.*, 1984). Estos ácidos son derivados de la nicotinamida y capaces de formar compuestos muy estables de  $\text{Fe}^{\text{III}}$ , que pueden ser absorbidos por las raíces. La secreción de estos fitosideróforos, así como su capacidad para movilizar Fe de compuestos apenas solubles 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 al interior de las células de la raíz, indica que están muy bien adaptadas para movilizar Fe en suelos calcáreos.

MOORE (1972) revisó la amplia evidencia de que la absorción de Fe está controlada metabólicamente. Los resultados de TIFFIN (1966) por ejemplo muestran concentraciones de Fe en exudados de tallos de plantas decapitadas de girasol y de soja, hasta 30 veces mayores que en las soluciones nutritivas. La absorción de Fe se ve considerablemente influida por otros cationes. Los efectos competitivos en la absorción de hierro se han observado con  $\text{Mn}^{2+}$ ,  $\text{Cu}^{2+}$ ,  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{K}^+$  y  $\text{Zn}^{2+}$  (LINGLE *et al.*, 1963). Dichos efectos pueden explicar en parte la capacidad de los metales pesados para inducir deficiencias de Fe en algunas especies vegetales (HEWITT, 1963). Los metales pesados, en particular Cu y Zn, se sabe que desplazan al Fe de los complejos quelatados formando los correspondientes quelatos de metales pesados. Esto puede ser una importante limitación 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. Según DEKOCK (1956) el efecto perjudicial de los metales pesados sobre la absorción y el transporte de Fe en mostaza blanca, es mayor cuanto más alta sea la estabilidad relativa de los quelatos de metales pesados. El grado en que los metales pesados producen síntomas de deficiencia de Fe, sigue así la secuencia de estabilidad:



El hierro no es muy móvil entre los diferentes órganos de la planta. Las partes más jóvenes de las plantas verdes privadas de Fe pronto se vuelven cloróticas mientras que los tejidos más viejos permanecen verdes. Los tejidos

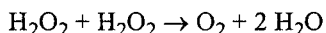
más jóvenes dependen, por lo tanto, de un suministro continuo de Fe en el xilema o por aplicación foliar. La principal forma en la que el Fe se transloca por el xilema parece ser la de citrato férrico (TIFFIN, 1972).

### 13.2.2. Funciones bioquímicas

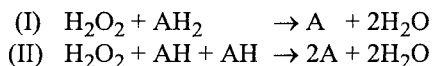
La tendencia del Fe a formar complejos quelatados y su capacidad para sufrir un cambio de valencia, son las dos características más importantes que están detrás de sus numerosos efectos fisiológicos.



La función más conocida del Fe es en aquellos sistemas enzimáticos en los que los grupos hemo o hemino funcionan como grupos prostéticos (ver Figura 1.3). Aquí el Fe juega un papel similar al Mg en la estructura de la porfirina de la clorofila. Estos sistemas enzimáticos hemo incluyen la catalasa, peroxidasa, citocromo oxidasa y diversos citocromos. El papel de estas enzimas en el metabolismo vegetal todavía no se ha comprendido completamente. Se sabe mucho más de la función de los citocromos en el transporte de electrones y la participación de la citocromo oxidasa en el paso final de la cadena respiratoria. La catalasa efectúa la disociación del  $\text{H}_2\text{O}_2$  en agua y  $\text{O}_2$  como se muestra:



La enzima juega un papel importante en los cloroplastos junto con la enzima superóxido dismutasa (SOD) (ver punto 16.2.2) y en la fotorrespiración y en la glicolisis. Las peroxidasas están ampliamente distribuidas y catalizan las siguientes reacciones



Hay evidencia de que las peroxidasas 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 baja en raíces deficientes en Fe. RÖMHELD y MARSCHNER (1981) han observado un deterioro en la formación de las paredes celulares y en su lignificación, a la vez que una acumulación de compuestos fenólicos en la rizodermis de raíces de girasol deficientes en Fe. Los compuestos fenólicos pueden liberarse a la solución externa (OLSEN *et al.*, 1981), y en el caso del ácido cafeico pueden causar la quelación y reducción del  $\text{Fe}^{\text{III}}$  inorgánico. Esta reacción no sólo se ve favorecida por la acumulación de compuestos fenólicos, sino también por el aumento de la capacidad reductora de las raíces que acompaña al deterioro de la síntesis de lignina. El  $\text{H}_2\text{O}_2$  requerido en esta síntesis es producido por otra peroxidasa que cataliza la oxidación del NADH en la membrana plasmática

(MÄDER y FÜSSL, 1982). Como la actividad de la peroxidasa disminuye por la carencia de Fe, la formación de  $H_2O_2$  se ve afectada, disminuyendo la tasa de oxidación de NADH en la superficie externa de la membrana plasmática, lo que permite una mayor reducción de otros sustratos, como quelatos de  $Fe^{III}$  (CRAIG y CRANE, 1981). La liberación de fenólicos por las raíces de las plantas proporciona otro mecanismo de respuesta por medio del cual las plantas deficientes pueden adquirir Fe.

Aunque muy importantes en el metabolismo, los pigmentos hemo constituyen sólo cerca del 0.1% del Fe total en las hojas de las plantas (DEKOCK *et al.*, 1960). El Fe restante está almacenado en gran medida 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 plastidios en desarrollo para la fotosíntesis. Esto concuerda con las observaciones de BARTON (1970), de grandes cantidades de fitoferritina en los cloroplastos, confirmando pruebas anteriores de que los cloroplastos son ricos en Fe, conteniendo hasta el 80% del Fe total en plantas (NEISH, 1939). Además del hemo, las proteínas de Fe y azufre participan significativamente en la oxidación-reducción. Se dan tanto grupos bi-nucleares Fe-S (2Fe-2S) como tetra-nucleares Fe-S (4Fe-4S). Cada grupo está rodeado de cuatro residuos de cisteína asociados a cadenas de polipéptidos (SANDMANN y BÖGER, 1983). Estos grupos se conocen como ferredoxinas si actúan exclusivamente como transportadores de electrones y se caracterizan por un potencial redox altamente negativo (ver punto 3.2.2). El significado de la ferredoxina como sistema redox en la fotosíntesis, así como en la reducción de nitritos, reducción de sulfatos y asimilación de  $N_2$  ya se ha descrito (ver punto 3.2.2 y Figura 3.19). Las proteínas férricas no hemo están ampliamente distribuidas en organismos fotosintéticos y no fotosintéticos.

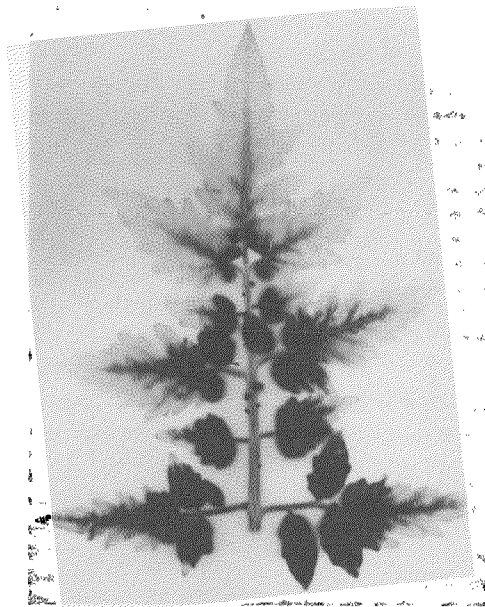
En las plantas verdes hay con frecuencia una buena correlación entre el suministro de Fe y el contenido de clorofila, presentando las plantas bien provistas de Fe, altos contenidos de clorofila (JACOBSON y OERTLI, 1956; DEKOCK *et al.*, 1960). Esta relación se muestra en la Tabla 13.1, que también ilustra la influencia de Fe sobre la actividad de la catalasa y la peroxidasa. Suministrado Fe-59 radioactivo a plantas de tomate que padecían clorosis férrica, MACHOLD y SCHOLZ (1969) observaron que la distribución de Fe-59 en las hojas correspondió exactamente a las zonas en que se dió el reverdecimiento. Esto se muestra en la Foto 13.1. No sorprende, a partir de esta evidencia, la considerable atención que ha merecido la búsqueda de una posible función del Fe en la formación de la clorofila. La ruta metabólica implicada en la formación de la clorofila se muestra en la Figura 13.1. La misma ruta es también operativa en la biosíntesis de hemo (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  $\delta$ -amino-levulínico (ALA), el precursor de las porfirinas. Resultados de MILLER *et al.* (1982) apoyan el punto de vista de que la tasa de

formación de ALA está controlada por el Fe. Además MACHOLD y STEPHAN (1969) informaron que el Fe es también necesario para el paso oxidativo del coproporfirinógeno en la síntesis de clorofila. Esto se ha confirmado en los estudios de SPILLER *et al.* (1982) que, suministrando ALA al tejido foliar deficiente en Fe, aumentaron la concentración de protoporfirina de Mg, mientras que las concentraciones de clorofila y protoclorofilida permanecían bajas en comparación con las que suponía el suministro de Fe adecuado del tejido foliar del control. Estas observaciones concuerdan con los resultados de PUSHNIK *et al.* (1984) que encontraron que las hojas cloróticas de Fe eran muy pobres en proteínas que contuvieran clorofila. TERRY (1980) ha demostrado que, en hojas deficientes en Fe, la tasa fotosintética decrecía por unidad superficial pero no por unidad de clorofila, indicando que el aparato fotosintético permanece intacto pero el número de unidades fotosintéticas disminuye. Sus resultados muestran que a medida que la deficiencia de Fe aumenta, y la clorofila por unidad de superficie foliar disminuye, el contenido de proteína por unidad de superficie foliar, el volumen de las células foliares y el número de cloroplastos no se ven afectados, pero sí disminuyen dramáticamente el volumen de los cloroplastos y la cantidad de proteína por cloroplasto.

**Tabla 13.1.** Efecto del suministro de Fe en los contenidos de Fe, de clorofila y en la actividad enzimática en hojas de tomate (MACHOLD, 1968).

Tratamiento	Contenido Fe, µg/g p.f.		Clorofila mg/g p.f.	Activ. rel. enzima	
	HCl soluble	Total		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 se ha sospechado a partir de los hallazgos de algunos autores que observaron que en caso 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 frutales deficientes en Fe, por ejemplo, ILJIN (1951), encontró cerca de la mitad del contenido proteico que en hojas saludables. De experimentos a corto plazo con 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 deficientes en Fe, los cloroplastos contenían menos de la mitad del RNA y ribosomas que en los controles no deficientes. Esta se consideró una consecuencia directa de una carencia de Fe. El requerimiento inhibitorio del Fe en la fijación de N<sub>2</sub> y en la reducción del NO<sub>3</sub><sup>-</sup> parece depender de la influencia de las proteínas férricas no hemo sobre el transporte de electrones (PRICE, 1968).



**Foto 13.1.** Absorción de Fe-59 por una hoja clorótica de tomate. La distribución de Fe-59 en la autorradiografía (arriba) corresponde exactamente a la superficie de la hoja en la que se dió el reverdecimiento (abajo) (Foto: MACHOLD y SCHOLZ).

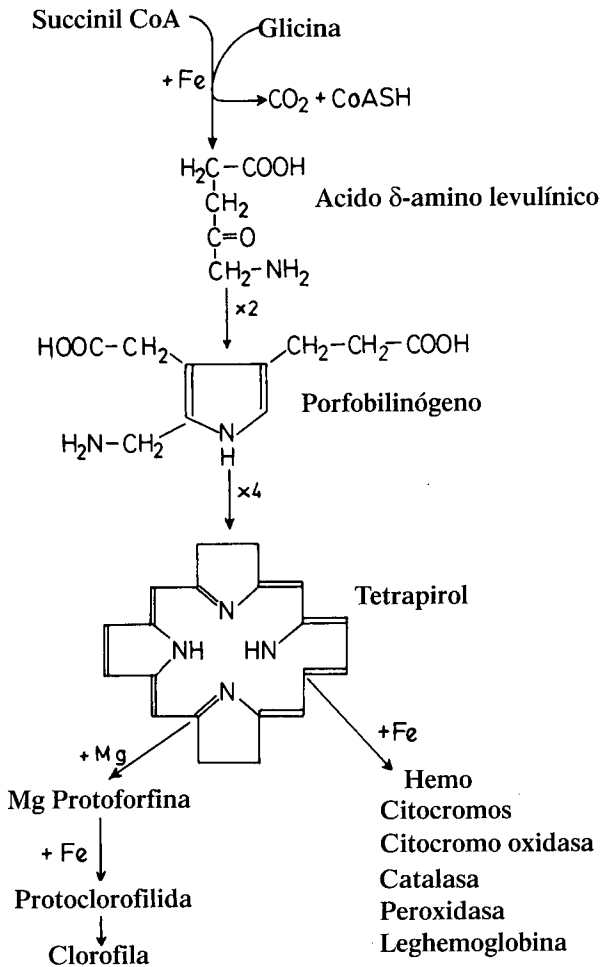


Fig. 13.1. Importancia del hierro en la biosíntesis de la clorofila y de las enzimas que contienen el grupo hemo.

### 13.2.3. Deficiencia y toxicidad de hierro

Las deficiencias de Fe y Mg son bastante similares ya que ambas se caracterizan por un fallo 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 la clorosis es internerval y a menudo puede observarse en las hojas recién formadas una fina retícula, 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 desprovistas de clorofila. En las hojas de los

cereales la deficiencia se detecta por la aparición de barras alternas amarillas y verdes a lo largo de la hoja. Como se dan altas concentraciones de Fe en los cloroplastos, no sorprende que la deficiencia de Fe cause marcados cambios en su ultraestructura. Esto se muestra claramente en micrografías de electrones de los cloroplastos de las hojas de pimiento (Foto 13.2) del trabajo de HECHT-BUCHHOLZ y ORTMANN, que muestran claramente que en los cloroplastos con un adecuado suministro de Fe se han formado numerosos grana tilacoidales que faltan en cloroplastos deficientes en Fe. SPILLER y TERRY (1980) también han observado que la deficiencia de Fe provoca disturbios en la síntesis de las membranas tilacoidales y una depresión de 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 de aniones sobre cationes debido a la nutrición con  $NO_3^-$  (ver punto 3.1.9), a un exceso de cationes sobre aniones absorbidos (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 el cítrico, y los niveles de ambos disminuyen rápidamente cuando se suministra Fe. DEKOCK (1981) sostiene el punto de vista de que la acumulación del ácido cítrico en tejidos vegetales cloróticos, está relacionada con la concentración relativamente baja de  $Fe^{2+}$  en plantas que padecen clorosis férrica. El  $Fe^{2+}$  se requiere para la actividad de la aconitasa, la enzima responsable de la isomerización del ácido cítrico a ácido aconítico. Adicionalmente, sin embargo, otras rutas, que incluyen la fijación de  $CO_2$  vía PEP carboxilasa, son probablemente responsables de la acumulación de ácidos orgánicos (ver punto 3.1.9). Estos altos niveles de ácidos orgánicos probablemente proporcionan la fuente del flujo saliente aumentado de  $H^+$  de las raíces de dicotiledóneas que sufren deficiencia de Fe. En las gramíneas y en los cereales alimentados con  $N-NO_3$  hay siempre un considerable exceso de absorción de aniones sobre cationes, incluso cuando las plantas presentan deficiencia en Fe, lo que significa que el flujo saliente de  $OH^-$  o de  $HCO_3^-$  es siempre muy superior al de  $H^+$  (LANDSBERG, 1981). Otros caracteres distintivos de los tejidos deficientes en Fe incluyen la acumulación de aminoácidos y de nitratos. La acumulación de nitratos es especialmente indicativa de un desajuste considerable en el metabolismo energético. Según ANDERSON (1984) las hojas cloróticas se caracterizan por una pobre capacidad de retención de agua.

La toxicidad de hierro es especialmente problemática en los suelos inundados de los arrozales, ya que a las pocas semanas de la inundación 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 este trastorno primeramente las hojas se cubren de minúsculas manchas pardas que después originan un color pardo uniforme. Se da con frecuencia en hojas de arroz con concentraciones excesivamente altas de Fe, del orden de 300 a 1000  $\mu g$  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 es especialmente frecuente en suelos pesados (TANAKA *et al.*, 1973) estando a menudo asociada con deficiencias de  $K^+$ . TROLANDENIER (1973) informó que cuando la nutrición de  $K^+$  es inadecuada, la capacidad de las raíces de arroz para oxidar el  $Fe^{2+}$  a  $Fe^{3+}$  se reduce.



A)



B)

**Foto 13.2.** Cloroplastos de pimiento (*Capsicum annuum*)

A: Suministro adecuado de Fe

B: Deficiencia de Fe

Aumento: x 29000 (Foto: HECHT-BUCHHOLZ y ORTMANN)

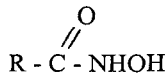


## 13.3. El Hierro en la Nutrición de los Cultivos

### 13.3.1. Disponibilidad del hierro

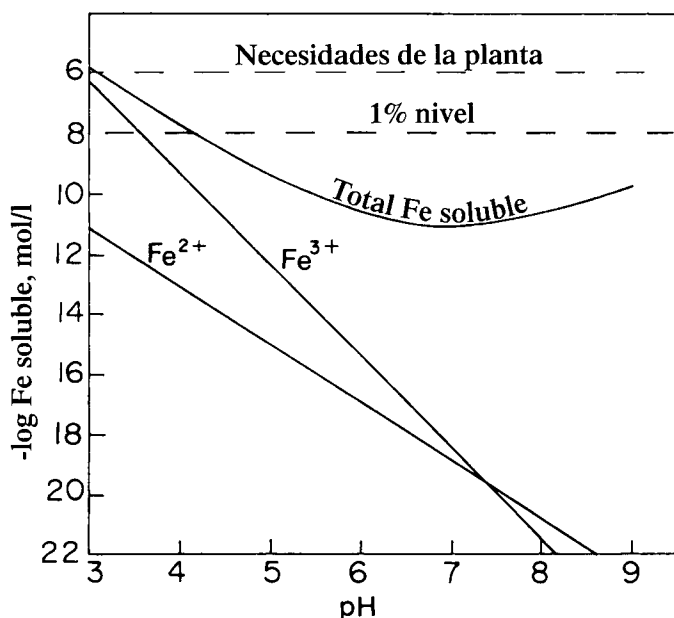
El contenido de Fe de los tejidos de plantas verdes es bajo en comparación con los macronutrientes y generalmente del orden de unas 100 ppm en la materia seca. En los granos de cereal, tubérculos y raíces es, con frecuencia, considerablemente menor. El total de Fe del suelo es siempre muy superior a las necesidades de los cultivos. Según LINDSAY (1974), la mayor parte de los cultivos agrícolas requieren menos de 0.5 ppm en la capa arable del suelo, mientras que el nivel de Fe total es cercano al 2% o 20.000 ppm en el suelo. Cualquier problema de suministro de Fe es, por lo tanto, siempre un problema de disponibilidad.

La solubilidad del Fe inorgánico es altamente dependiente del pH del suelo. La influencia del pH en las solubilidades del  $\text{Fe}^{2+}$ ,  $\text{Fe}^{3+}$  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 un transporte suficiente de Fe a las raíces por flujo en masa, 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 sobre 4, sólo pueden cubrirse el 1% de las necesidades. A pHs normales de suelo, por tanto, incluso considerando la contribución por difusión (O'CONNOR *et al.*, 1971) los niveles de Fe inorgánico están muy por debajo de las necesidades 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. Ahora se acepta generalmente que las sideróforas son las moléculas inorgánicas más importantes que forman complejos con el Fe, haciéndolo disponible para las plantas y los microorganismos. Según RAYMOND (1977) los microorganismos que sufren deficiencia de Fe son capaces de excretar estas sideróforas que forman complejos con el Fe menos disponible del medio. Las sideróforas son principalmente ácidos hidroxámicos que tienen la fórmula general:



El ferricromo puede describirse como el prototipo de siderófora (POWELL *et al.*, 1983). Esta molécula forma complejos de Fe con tres ácidos hidroxámicos. La molécula 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 (quelatos) pueden operar en el suelo se muestra en la figura 3 (LINDSAY, 1974). El complejo de Fe difunde desde la célula de la raíz donde se absorbe el Fe, dejando que la molécula orgánica se redifunda y movilice más Fe

de la fase sólida del suelo. Recientes hallazgos de RÖMHELD y MARSCHNER (1986) indican que las fitosideróforas mencionadas en el punto 13.2.1 son del tipo del ácido avénico y, probablemente, de mayor importancia que los ácidos hidroxámicos en la adquisición de Fe por las gramíneas del suelo.



**Fig. 13.2.** Solubilidad del Fe en función del pH. Las líneas punteadas indican el 100% y el 1% de las necesidades de las plantas (LINDSAY, 1974).

La importancia de los ápices de la raíz en la nutrición férrica de las plantas se confirmó a través de investigaciones de CLARKSON y SANDERSON (1978). Este estudio reveló que solamente los ápices de la raíz y no las partes basales de éstas, 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. Según estas investigaciones el desarrollo de nuevos ápices debería también jugar un papel importante en la determinación del potencial de absorción de Fe de las plantas.

No todas las especies son igualmente susceptibles a la clorosis férrica. La deficiencia de hierro se observa comúnmente en las especies calcifugas como *Azalea*, *Rhododendron*, y arándano. Los cultivos comerciales más importantes afectados son los cítricos, frutales de hoja caduca y la vid. La clorosis férrica también se ha encontrado en judías, soja, maíz, sorgo, legumbres, arroz y tomates.

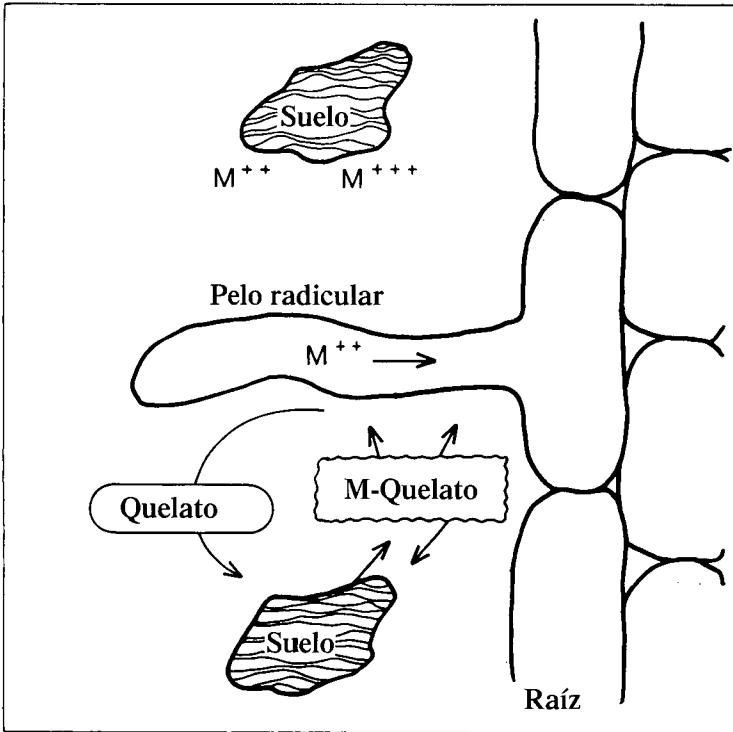


Fig. 13.3. Movilización de iones metálicos del suelo por quelatos (LINDSAY, 1974).

### 13.3.2. Clorosis inducida por la cal

La clorosis férrica puede resultar de una deficiencia absoluta de Fe en el suelo, lo que puede ocurrir en suelos arenosos degradados, pero no es frecuente. La clorosis férrica en suelos calcáreos, sin embargo, ocurre frecuentemente. Esta clorosis inducida por la cal no se debe a una deficiencia absoluta de Fe. En la mayoría de los casos no es ni siquiera el 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 altos contenidos de carbonatos, altas concentraciones de  $\text{Ca}^{2+}$  en la solución de suelo y alto pH. Todos estos factores se han citado como causas de la clorosis inducida por la cal, sin embargo actualmente se sabe que ninguno de ellos induce directamente clorosis férrica. El factor más importante que provoca la clorosis inducida es el  $\text{HCO}_3^-$ . Este ion afecta a la absorción de hierro y a su translocación por la planta, como demostraron RUTLAND (1971) para *Azalea* y RUTLAND y BUKOVAC (1971) para *Crysanthemum*. Es evidente de la Tabla 13.2 que el total de Fe absorbido por *Azalea* no disminuyó apenas por la presencia de  $\text{HCO}_3^-$  en la solución nutritiva. La translocación de Fe hacia las hojas más jóvenes, sin embargo, se vió

significativamente afectada. Ahora existe evidencia de que la clorosis férrica, frecuentemente encontrada en lugares calcáreos, no se da principalmente por una baja disponibilidad de Fe en el suelo, sino mas bien por desórdenes fisiológicos inducidos por un exceso de  $\text{HCO}_3^-$  (MENGEL *et al.*, 1979). Se supone que una abundancia de  $\text{HCO}_3^-$  en el medio radicular resulta en la inmovilización del Fe en la planta. Esto se muestra en la Tabla 13.3. En el tratamiento de vides cultivadas sin Fe y con carbonatos en la solución nutritiva, se lograron crecimientos normales de las hojas y las hojas permanecían verdes, aunque el contenido de Fe foliar era bajo (Tabla 13.3). En el tratamiento con Fe y carbonato, el crecimiento de las hojas se vió 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 interpretan estos resultados como una consecuencia de la inmovilización del Fe por el  $\text{HCO}_3^-$  dentro de la planta. Este punto de vista se apoya en datos experimentales de MENGEL y BÜBL (1983) que encontraron que el tratamiento con  $\text{HCO}_3^-$  restringe el transporte de Fe hacia las zonas internervales de las hojas de vid.

**Tabla 13.2.** Efecto del  $\text{HCO}_3^-$  en la solución nutritiva en la absorción y distribución de Fe marcado en *Azalea* (RUTLAND, 1971).

	Hojas jóvenes	Hojas viejas	Tallos	Raíces
	cpm			
Sin $\text{HCO}_3^-$	420	70	75	1638
Con $\text{HCO}_3^-$	272 <sup>+</sup>	87	76	1438

+ Diferencia significativa al nivel del 5%

**Tabla 13.3.** Efecto del Fe y el carbonato sobre el rendimiento de hojas de vid, el contenido de Fe en hojas jóvenes y viejas así como en el pH y la concentración de  $\text{HCO}_3^-$  del medio nutritivo (MENGEL y MALISSIOVAS, 1981).

Tratamiento	Peso seco hojas g	Conc. Fe m.s. ppm joven	Conc. Fe m.s. ppm madura	pH medio	$\text{HCO}_3^-$ 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 <sup>+</sup> )	250	8.5	15.7

+<sup>)</sup> hojas cloróticas.

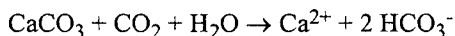
MENGEL y GEURTZEN (1986) sostienen el punto de vista de que la nutrición alcalina, o el suministro de  $\text{HCO}_3^-$  y  $\text{NO}_3^-$  juntos es la principal causa de la clorosis férrica en los suelos calcáreos. Ambos iones pueden inducir altos pHs en

el espacio libre de la raíz y en el tejido foliar y, de este modo, restringir la absorción de Fe dentro de la célula. Es posible que el elevado pH del espacio libre también afecte a la reducción del Fe<sup>III</sup> en el plasmalema, lo que es un prerequisite para la absorción. Este punto de vista queda apoyado por los hallazgos de BIENFAIT *et al.* (1982) de que la reducción de Fe<sup>III</sup> se ve muy perjudicada a pHs mayores de 7, pero se necesita más evidencia experimental. El cambio de una nutrición alcalina a una nutrición ácida (es decir aplicar NH<sub>4</sub><sup>+</sup> no HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>) indujo que hojas cloróticas en maíz reverdecieran sin la aplicación de Fe. Otras medidas que disminuyen el pH del espacio libre en las hojas, como la aplicación de fusicocina o AIA también se encontró que inducían el reverdecimiento de hojas cloróticas (MENGEL y GEURTZEN, 1986).

Se ha mantenido frecuentemente que el fosfato es la principal causa de la clorosis férrica (BROWN *et al.*, 1959). Las concentraciones de fosfato en la rizosfera, sin embargo, son menores que las que se dan normalmente en la solución de cultivo (AZABADI y MARSCHNER, 1979), donde la deficiencia de Fe se ha inducido por niveles altos de fosfatos. Hay que llevar cuidado al relacionar los resultados de cultivos en solución con las condiciones de campo. Incluso con concentraciones extremadamente altas de fosfatos, KOLESH *et al.* (1984) no fueron capaces de inducir clorosis férrica en girasoles, lo que se logra rápidamente mediante la aplicación de HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>.

Parece razonable suponer que en los suelos calcáreos, generalmente caracterizados por concentraciones muy bajas de P en la solución de suelo, el fosfato no es el inductor de la clorosis férrica. Esta opinión se apoya en datos experimentales de KOVANCE *et al.* (1978), MÜLLNER (1979), MENGEL *et al.* (1984). Altos niveles de P, con frecuencia se encuentran en hojas cloróticas, pero según MENGEL *et al.* (1984) esto ocurre como consecuencia de la deficiencia de Fe.

En los suelos calcáreos el HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> puede acumularse debido al alto pH y a la disolución de carbonatos según la ecuación:



La disolución necesita CO<sub>2</sub> producido por la raíz y por la respiración microbiana. Si la aireación y la estructura del suelo son satisfactorias, el CO<sub>2</sub> puede escapar del medio edáfico, y el HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> no se acumula. En condiciones muy húmedas, particularmente si están asociadas a una pobre estructura del suelo, el HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> puede acumularse, llegando a concentraciones tan altas como 400 y 500 ppm. En ese caso es probable que se dé clorosis. BOXMA (1972) lo demostró para frutales y KOVANCI *et al.* (1978) lo hicieron para cítricos. Estos hallazgos concuerdan con la observación de que la clorosis férrica es probable que se presente en climas lluviosos (GÄRTEL, 1974), cuando la humedad del suelo es alta y la aireación baja.

Por lo tanto, una de las medidas más importantes para controlar la clorosis férrica es mejorar la estructura del suelo. En viñedos, el cultivo de especies de

raíces profundas (*Brassica species*) entre las hileras de plantas reduce el peligro de clorosis. La aplicación de estiércol, sin embargo, es un medio dudoso de corregir la clorosis férrica, porque aunque la estructura del suelo puede mejorarse, la mayor producción de  $\text{CO}_2$  en el suelo puede favorecer la formación de  $\text{HCO}_3^-$ . La clorosis férrica inducida por la cal puede controlarse principalmente por la aplicación foliar de quelatos de Fe. Fe-EDDHA [Etilen diamin (di o-hidroxifenil acetato)] ha demostrado ser un quelato apropiado para este propósito, en contraste con el Fe-EDTA (etilendiamin tetraacetato) que no es suficientemente estable (ver punto 13.3.3). Para un control adecuado frecuentemente es necesaria más de una aplicación. También se han sugerido mezclas de estiércoles con Fe inorgánico ( $\text{FeSO}_4$ ) para el control de la clorosis férrica (CHEN y BARAK, 1982).

La Foto 13.3 muestra la clorosis férrica en un viñedo. Las zonas y franjas claras visibles en la fotografía son debidas a las hojas cloróticas. Incluso en las especies forestales (*Pinus silvestris*) se ha observado clorosis inducida por la cal (ZECH, 1970; CARTER, 1980). Variedades de una especie determinada también pueden diferir considerablemente en su susceptibilidad a la clorosis férrica, lo que se ha demostrado en soja, maíz y tomate (BROWN *et al.*, 1972) así como también en uvas (SAGLIO, 1969). BROWN (1963) informó que bajo estrés férrico, las variedades resistentes de soja liberaron más  $\text{H}^+$  de las raíces que las susceptibles. MENGEL y MALISSIOVAS (1982) encontraron resultados análogos para dos cepas de vid. La excreción de  $\text{H}^+$  por las raíces fue mayor en las variedades resistentes.



Foto 13.2. Clorosis férrica en un viñedo. Las zonas blancas indican las vides con deficiencia de Fe (Foto: GÄRTEL).

MENGEL y MALISSIOVAS (1981) sostienen el punto de vista de que esa excreción de  $H^+$  resulta en la neutralización del  $HCO_3^-$  en la rizósfera, controlando así la clorosis férrica.

La clorosis férrica a veces ocurre en la práctica como resultado de altos niveles de metales pesados en el suelo. El ejemplo mejor conocido es el del 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 más bien con un desajuste de la actividad enzimática del Fe, aunque el mecanismo exacto no está claro. Se ha sugerido que el Mn puede competir por los puntos de unión que normalmente están ocupados por el Fe. Anteriormente se aceptaba que la deficiencia de Fe y la toxicidad de Mn y *viceversa*, pueden identificarse con el mismo desorden (SOMERS y SHIVE, 1942). Evidencia más reciente sugiere 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 más viejas. En la deficiencia de Mn las zonas 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 puede inducir síntomas aparentemente idénticos a los de la deficiencia de Fe. La relación entre la toxicidad por metales pesados y la clorosis férrica inducida, fue estudiada a fondo por HEWITT (1963) y por FOY *et al.* (1978).

### 13.3.3. Aplicación de hierro

En el tratamiento de la clorosis férrica, la adición de sales inorgánicas de Fe al suelo no tiene prácticamente efecto ya que el Fe se vuelve rápidamente insoluble como óxido. Incluso los tratamientos foliares con sales férricas no son siempre satisfactorios. Los quelatos de hierro son más efectivos y pueden utilizarse como fertilizantes ya sea añadiéndolos al suelo o como pulverización foliar. En aplicaciones al suelo, sin embargo, es importante considerar la estabilidad del quelato, particularmente en relación al pH del suelo. A pHs altos, el  $Ca^{2+}$  presente en el suelo en altas concentraciones puede desplazar al  $Fe^{3+}$  de los quelatos menos estables, resultando en un aumento de los quelatos de Ca y precipitando el Fe como óxido, pasando el Fe a ser no disponible. Las diferencias de estabilidad de los quelatos se reflejan en respuestas de las plantas. LINDSAY *et al.* (1967), evaluando la respuesta a diversos quelatos, obtuvieron los mejores resultados con el EDDHA de Fe [etilenediamina (ácido di o-hidroxifenil acético)]. Este quelato es estable en todo el rango de pH entre 4 y 10, mientras que la estabilidad del EDTA de Fe (ácido etilendiamin tetracético) baja por encima de pH 7, resultando así en menores rendimientos. La cuestión de la corrección de la clorosis férrica fue discutida por CHEN y BARAK (1982). Citan casos en los que las mezclas de sales de Fe y materia orgánica como estiércol,

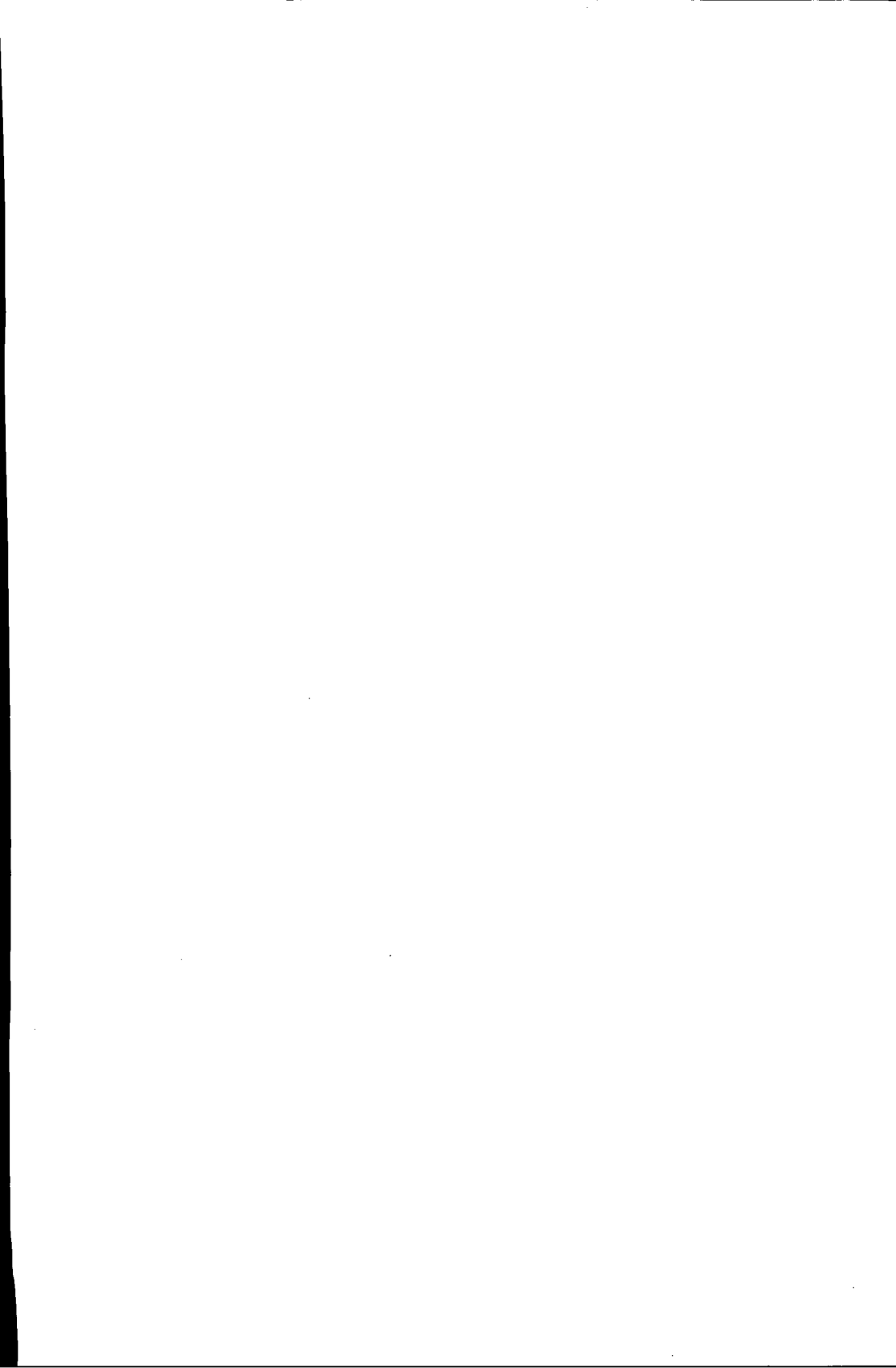
compost, barros de población y turba se han utilizado con éxito en el control de la clorosis férrica de varios cultivos.

Lamentablemente los quelatos más estables tienden aún a ser demasiado caros para su uso comercial. En cítricos, aplicaciones de entre 10 y 20 g de Fe por árbol en forma de quelato, han demostrado ser satisfactorias. Las diferentes formas de Fe usado y los métodos de aplicación utilizados para combatir la clorosis férrica, fueron 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  $\text{NH}_4$  pueden disminuir los síntomas de clorosis. Esto puede ser consecuencia de un pH más bajo alrededor la zona radicular (LUCAS y KNEZEK, 1972).

## Lectura General

- BROWN, J.C. (1978): Mechanism of iron uptake by plants. *Plant, Cell and Environment* 1, 249-257.
- CHEN, Y. and BARAK, P. (1982): Iron nutrition of plants in calcareous soils. *Ad. Agron.* 35, 217-240.
- LINDSAY, W.L. and SCHWAB, A.P. (1982): The chemistry of iron and its availability to plants. *J. Plant Nutr.* 5, 821-840.
- OADES, J.M. (1963): The nature and distribution of iron compounds in soils. *Soils and Fertilizers* 26, 69-80.
- POWELL, P.E., SZANISZLO, P.J., CLINE, G.R. and REID, C.P.P. (1982): Hydroxamate siderophores in the iron nutrition of plants. *J. Plant Nutr.* 5, 653-673.
- PRICE, C.A. (1970): *Molecular approaches to plant physiology*. McGraw Hill, p. 244-249.
- RÖMHELD, V. and MARSCHNER, H. (1986): Mobilization of iron in the rhizosphere of different plant species. *Adv. Plant Nutr.*, 155-204.
- SANDMANN, G. and BÖGER, P. (1983): 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. Bielecki, eds.), p. 563-596. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo.
- WALLACE, A. *et al.* (1976): Iron deficiency in plants and its correction. *In: Commun. in Soil Sci. and Plant Analysis* 1, 1-127.
- WALLIHAN, E.F. (1966): Iron. *In: H.D. Chapman (ed.) Diagnostic criteria for plants and soils*, p. 203-217. University of California, Div. of Agric. Sci.





## Capítulo 14:

# Manganeso

### 14.1. El Manganeso del Suelo

El manganeso se encuentra en diversas rocas primarias y en particular en los materiales ferromagnesianos. El Mn liberado de estas rocas por meteorización da lugar a un grupo de minerales secundarios, siendo los más importantes la pirolusita ( $\text{MnO}_2$ ) y la manganita  $\text{MnO}(\text{OH})$ . Los óxidos de manganeso y Fe frecuentemente aparecen juntos en nódulos y capas (panes) de Fe. Los niveles totales de Mn pueden diferir considerablemente entre los distintos suelos. Según SWAINE (1955) contenidos de Mn de entre 200 y 3000 ppm son comunes. Las fracciones de suelo más importantes que contienen Mn son el  $\text{Mn}^{2+}$  y los óxidos de Mn, en los que el Mn está presente de forma trivalente o tetravalente. El Mn divalente se adsorbe a las arcillas y a la materia orgánica y es también la forma de Mn más importante en la solución del suelo. Las relaciones entre el  $\text{Mn}^{2+}$  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 para la nutrición vegetal es el  $\text{Mn}^{2+}$  y a ella contribuye además el Mn fácilmente reducible. Estas fracciones combinadas,  $\text{Mn}^{2+}$  y Mn fácilmente reducible, se denominan "Mn activo". Como el nivel de  $\text{Mn}^{2+}$  en el suelo depende de las reacciones de oxidación-reducción, todos los factores que influyen en este proceso inciden en la disponibilidad de Mn. Estos factores incluyen el pH del suelo, el contenido de materia orgánica, la actividad microbiana y la humedad del suelo. En suelos inundados, como por ejemplo en los arrozales, dominan los procesos de reducción, proporcionando así una alta disponibilidad de Mn, que hasta puede resultar en toxicidad de Mn (TANAKA y YOSHIDA, 1970). Después de la inundación y casi paralelamente a la desaparición del  $\text{O}_2$ , el nivel de  $\text{Mn}^{2+}$  soluble aumenta. En suelos ácidos, con un alto contenido en Mn activo, la concentración de  $\text{Mn}^{2+}$  puede alcanzar fácilmente niveles tóxicos, mientras en los suelos calcáreos o sódicos, el nivel de Mn no aumenta mucho después de la inundación. En estos suelos pueden incluso darse deficiencias de Mn para el arroz (RANDHAWA *et al.*, 1978). El efecto de las condiciones anaeróbicas de suelo (inundación) y del encalado sobre la disponibilidad de Mn, reflejado en el contenido de Mn en alfalfa cultivada, se muestra en la Tabla 14.1 (GRAVEN *et al.*, 1965).

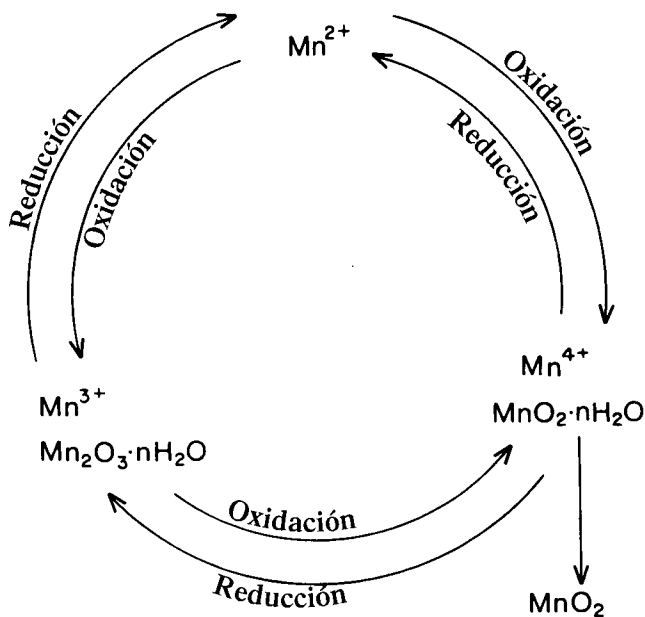


Fig. 14.1. Ciclo de oxidación-reducción del Mn en el suelo (DION y MANN, 1946).

Tabla 14.1. Efecto del encalado y un período de 3 días de inundación sobre el rendimiento y contenido de Mn en alfalfa (GRAVEN *et al.*, 1965).

Tratamiento g $CaCO_3$ /maceta	Inundación	ms maceta (g)	Contenido de Mn en m.s. (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 los suelos ácidos debido a la mayor solubilidad de los compuestos de Mn a pHs bajos. LINDSAY (1972) destacó que el  $Mn^{2+}$  soluble disminuye 100 veces por cada incremento de unidad de pH. A pHs altos, la disponibilidad de Mn puede resultar inadecuada para satisfacer las necesidades de la planta. Según las investigaciones de PAGE (1962) el aumento del pH también favorece la producción de complejos de Mn con la materia orgánica del suelo, haciendo al Mn menos disponible. Además, la actividad microbiana, que influye sobre la oxidación del Mn es dependiente del pH, con un óptimo cercano a 7 (JONES, 1957). La muerte de los microorganismos oxidantes del Mn, por ejemplo, mediante la esterilización por vapor, resulta en un aumento de la disponibilidad del Mn (ROLL-HANSEN, 1952).

De la discusión anterior se deduce que los suelos con pHs altos y elevadas reservas de materia orgánica son particularmente susceptibles a deficiencias del Mn. Es comprensible que el encalado deprima la disponibilidad de Mn (GISIGER y HASLER, 1949; COTTENIE y KIEKENS, 1974), mientras que la aplicación de fertilizantes fisiológicamente ácidos, como por ejemplo,  $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$  favorece la absorción de Mn por las plantas (KÜHN, 1962). El Mn divalente disuelto en la solución de suelo es de importancia directa en la nutrición vegetal. Este  $\text{Mn}^{2+}$  disuelto está en equilibrio con el  $\text{Mn}^{2+}$  adsorbido a las arcillas y a la materia orgánica. Según GEERING *et al.* (1969), el nivel de  $\text{Mn}^{2+}$  de la solución de suelo de los suelos ácidos y neutros es del orden 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  $\text{Mn}^{2+}$  por los quelatos sintéticos es comparativamente baja, y el Mn complejado puede reemplazarse fácilmente por  $\text{Zn}^{2+}$  y  $\text{Ca}^{2+}$ . Los niveles de Mn en la solución de suelo son considerablemente más altos que los de Cu y Zn. En condiciones muy secas, las sales de Mn del suelo pueden deshidratarse irreversiblemente volviéndose así menos disponibles. El secado, sin embargo, también puede resultar en la división de las sales dobles de Mn, liberándose  $\text{Mn}^{2+}$ . El manganeso en forma divalente es bastante móvil en el suelo y puede lixiviarse, lo que ocurre particularmente en suelos podsólicos 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. Según MCKENZIE (1975), una de las propiedades más importantes del Co del suelo es su asociación a minerales de óxidos de Mn. La exudación de aniones orgánicos y  $\text{H}^+$  por las raíces de las plantas pueden influir considerablemente sobre 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 incluso dar lugar a la reducción del  $\text{Mn}^{\text{IV}}$ .

## 14.2. El Manganeso en la Fisiología

### 14.2.1. Absorción y translocación

Como observó COLLANDER (1941), la velocidad de absorción de Mn difiere considerablemente entre las especies vegetales. Generalmente, sin embargo, las tasas de absorción son menores que para otros cationes divalentes ( $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ). Hay mucha evidencia de que la absorción de Mn está metabólicamente mediada (MOORE, 1972). De modo similar a otros cationes divalentes, el  $\text{Mn}^{2+}$  compete con otros cationes. El magnesio en concreto inhibe la absorción de Mn (LÖHNIS, 1960; MAAS *et al.*, 1969). El encalado también reduce la absorción no sólo por el efecto directo del  $\text{Ca}^{2+}$  en la solución de suelo, sino también como resultado del aumento de pH.

En su comportamiento químico, el Mn posee tanto las propiedades de los cationes alcalino-térreos ( $Mg^{2+}$ ,  $Ca^{2+}$ ) como de los metales pesados (Zn, Fe). Por lo tanto, no resulta sorprendente que estos iones afecten a 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 aumentar el suministro de Mn se reduce el contenido de Fe en plantas de soja (SOMERS y SHIVE, 1942). La reducción fue muy marcada, especialmente cuando se aplicó un alto nivel de Fe (3 ppm).

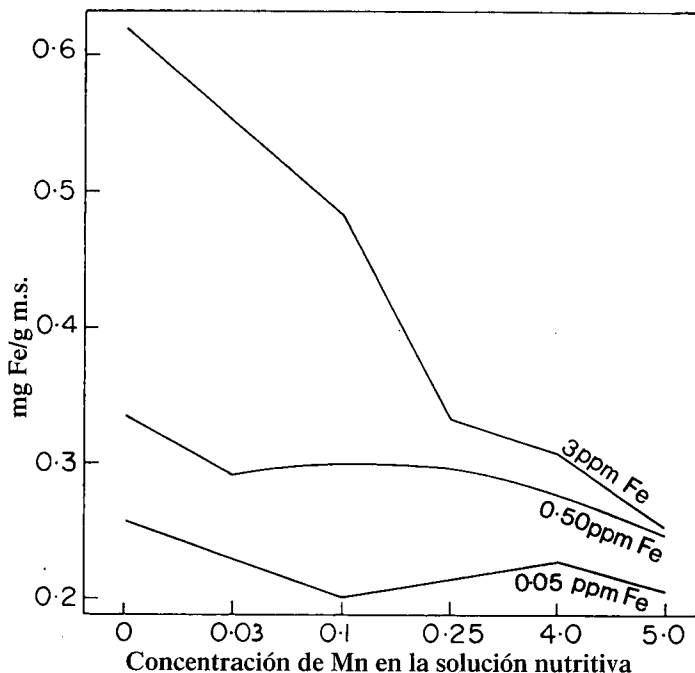


Fig. 14.2. Efecto del aumento de concentración de Mn en la solución nutritiva sobre el contenido de Fe en plantas de soja alimentadas con tres niveles de Fe (SOMERS y SHIVE, 1942).

SIDERIS y YOUNG (1949) encontraron que plantas abastecidas con  $N-NH_4$  absorbieron cantidades menores de  $Mn^{2+}$  que plantas alimentadas con  $N-NO_3$ . Este resultado, sin embargo, probablemente se deba a los efectos generales de las diferentes fuentes de N sobre el equilibrio catión-anión durante el proceso de absorción (ver punto 3.1.9) más que a una competencia específica entre la absorción del  $NH_4^+$  y el  $Mn^{2+}$ . Según WITTEWY y TEUBNER (1959), el Mn es relativamente inmóvil dentro de la planta. Aún no está claro si puede

translocarse por el floema en alguna medida. TIFFIN (1972) estudió la translocación de varios metales pesados en tomates. Exámenes electroforéticos de exudados demostraron que el Mn migraba hacia el cátodo, pareciendo así que el Mn se transporta principalmente como  $Mn^{2+}$  y no como un complejo orgánico. Por otra parte BREMNER y KNIGHT (1970) realizaron observaciones similares en extractos de ryegrass. 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 ensayos hidropónicos, WILLIAMS y VLAMIS (1957) encontraron que la adición de Si mejoró la distribución de Mn en cebada.

#### 14.2.2. Funciones bioquímicas

En sus funciones bioquímicas el  $Mn^{2+}$  se asemeja al  $Mg^{2+}$ . Ambas especies iónicas forman puentes entre el ATP y los complejos enzimáticos (fosfoquinasas y fosfotransferasas). Según LEHNINGER (1975), sin embargo, el enlace formado por el  $Mn^{2+}$  difiere ligeramente del que forma el  $Mg^{2+}$ . Las descarboxilasas y deshidrogenasas del ciclo TCA también se activan por el  $Mn^{2+}$ , aunque parece ser que 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 in vivo o no es aún materia de especulación, ya que la concentración celular del  $Mg^{2+}$  es normalmente del orden de 50 a 100 veces mayor que la de  $Mn^{2+}$  (CLARKSON y HANSON, 1980). Para que el  $Mn^{2+}$  sea efectivo, debe utilizarse preferentemente, como ocurre en el caso de la activación de la 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), siendo el  $Mn^{2+}$  mucho más efectivo (NESS y WOOLHOUSE, 1980). Una característica de los tejidos deficientes en Mn es el aumento de la actividad de la peroxidasa en contraste con la de la catalasa que no se ve afectada (BAR-AKIVA y LAVON, 1967). Esta actividad aumentada de la peroxidasa se asocia probablemente a las altas actividades de AIA oxidasas presentes en plantas deficientes en Mn (MORGAN *et al.*, 1976). Según RAO *et al.* (1982), las peroxidasas son los principales constituyentes del sistema de oxidación del AIA.

Hay pocas enzimas que contengan Mn. Una superóxido dismutasa (SOD) que contiene un átomo de Mn por enzima ha sido aislada de hojas de guisante y parece estar ampliamente distribuida (SEVILLA *et al.*, 1980). Junto con la SOD Cu-Zn más ubicuota tiene un papel esencial, ya que permite a los organismos aeróbicos sobrevivir en presencia de oxígeno (ver punto 16.2.2).

La función mejor documentada del Mn en las plantas verdes es la división del agua y sistema de evolución de  $O_2$  en la fotosíntesis, la denominada reacción de Hill. Se ha confirmado que el Mn es requerido tanto por plantas superiores como inferiores, ya que parece que una mangano-proteína cataliza la evolución del  $O_2$  (CHENIAE y MARTIN, 1970). Este complejo fuertemente unido de Mn aun no se ha

asilado y su estructura es desconocida. La reacción fue descrita por EDWARDS y WALKER (1983) como se muestra en Figura 14.3 con una necesidad mínima de 4 átomos de Mn en cada centro de reacción del fotosistema II (es decir Pigmento 682).

De este esquema sigue que, cuando hay deficiencias de Mn, la cadena de transporte de electrones en la reacción luminosa queda seriamente afectada. A su vez, otras reacciones incluyendo la fotofosforilación y la reducción de  $\text{CO}_2$ , nitritos y sulfatos se ven perjudicadas. Cuando la reducción de  $\text{NO}_2$  es afectada, el  $\text{NO}_2$  acumulado puede ejercer un control de retroalimentación sobre la actividad reductasa del  $\text{NO}_3^-$ , acumulándose también  $\text{NO}_3^-$ . Esto explica que se observe una acumulación de  $\text{NO}_3^-$  a veces en plantas deficientes en Mn.

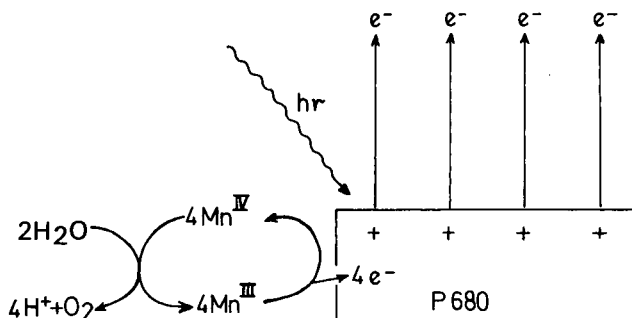


Fig. 14.3. Acción de la proteína de Mn excinsora de agua, donde dos moléculas de agua liberan una molécula de  $\text{O}_2$  y  $4\text{H}^+$  con la donación simultánea de  $4\text{e}^-$ , a cada uno de los huecos P 680 cargados positivamente creados por la excitación luminosa.

### 14.2.3. Deficiencia y toxicidad

Los cloroplastos son los orgánulos más sensibles de la célula a la deficiencia de Mn (HOMANN, 1967), dándose la desorganización del sistema lamelar (POSSINGHAM *et al.*, 1964). En la planta entera BUSSLER (1958) informó que los tejidos que padecen deficiencia de Mn tienen 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 observa en las hojas clorosis internerval. 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 Mn en dicotiledóneas se suelen caracterizar por pequeñas manchas amarillas en las hojas y clorosis internerval (MAYNARD, 1979). En este aspecto, este síndrome difiere de la deficiencia de Fe, donde toda la hoja joven se vuelve clorótica. Un ejemplo típico 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 las zonas de la nervadura están aún verdes.



**Foto 14.1.** Parte superior: moteado gris en avena (Foto: VON PAPAN).  
Parte inferior: deficiencia de Mn en remolacha azucarera (Foto: DRAYCOTT).



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 del ahijado. La enfermedad se conoce como moteado gris. La turgencia de las plantas afectadas disminuye y en una etapa avanzada de la enfermedad la parte superior de la hoja se quiebra cerca de la mitad (ver Foto 14.1).

El estado nutricional de Mn de las plantas se refleja en su contenido de dicho nutriente. El nivel crítico de deficiencia para la mayoría de las especies vegetales es del orden de 10 a 20  $\mu\text{g}$  de Mn  $\text{g}^{-1}$  en la materia seca de las hojas maduras (OHKI *et al.*, 1981). Por debajo de este nivel, la producción de materia seca, la fotosíntesis neta y la clorofila se ven marcadamente afectadas (OHKI, 1981) mientras que las tasas de respiración y transpiración quedan, 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).

La toxicidad de Mn, a diferencia de la deficiencia, no se restringe a un estrecho rango crítico de concentración. EDWARDS y ASHER (1982) citan valores de 200 ppm en maíz y 5300 en girasol asociados a una reducción del 10% en el rendimiento en materia seca. Estos valores parecen depender mucho de la temperatura, asociándose niveles mucho más altos de Mn a mayores temperaturas de crecimiento (RUFTY *et al.*, 1979).

Los síntomas de toxicidad se caracterizan generalmente por manchas pardas de  $\text{MnO}_2$  en las hojas más maduras, rodeadas de zonas cloróticas (BUSSLER, 1958; HORST y MARSCHNER, 1978). A veces el exceso de Mn puede inducir la deficiencia de otros minerales como el Fe, Mg y Ca. Lo mismo se comprueba para el Mg. En el caso de la deficiencia de Ca inducida por el Mn, la "hoja rugosa" que ha sido observada en algodón (FOY *et al.*, 1981) y judías (HORST y MARSCHNER, 1978a), es el transporte de Ca a los puntos de crecimiento el que se ve afectado. La toxicidad de Mn fue considerado por MORGAN *et al.* (1966) como una expresión de la deficiencia de auxinas debida, a su vez, a una alta actividad oxidasa del AIA. Esta opinión concuerda con los hallazgos de HORST y MARSCHNER (1978a) de una menor actividad de las auxinas en tejidos intoxicados con Mn. La menor actividad de las auxinas afectó a la bomba de protones estimulada por el AIA, inhibiendo de ese modo la expansión de la pared celular y la formación de nuevos puntos de enlace para el transporte de  $\text{Ca}^{2+}$  a los meristemas apicales. Los autores fueron capaces de demostrar que la CIC del tejido intoxicado con Mn fue menor que la del tejido normal. Otro síntoma, que implica la interacción entre la auxina y la toxicidad de Mn, es la pérdida de dominancia apical y la proliferación de brotes secundarios, como señalaron KANG y FOX (1980) para caupí.

La toxicidad del manganeso puede compensarse con Si (VLAMIS y WILLIAMS, 1967). El efecto parece deberse a una disminución de la absorción de Mn en arroz (VORM y VAN DIEST, 1979). En judías el Si induce a 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).

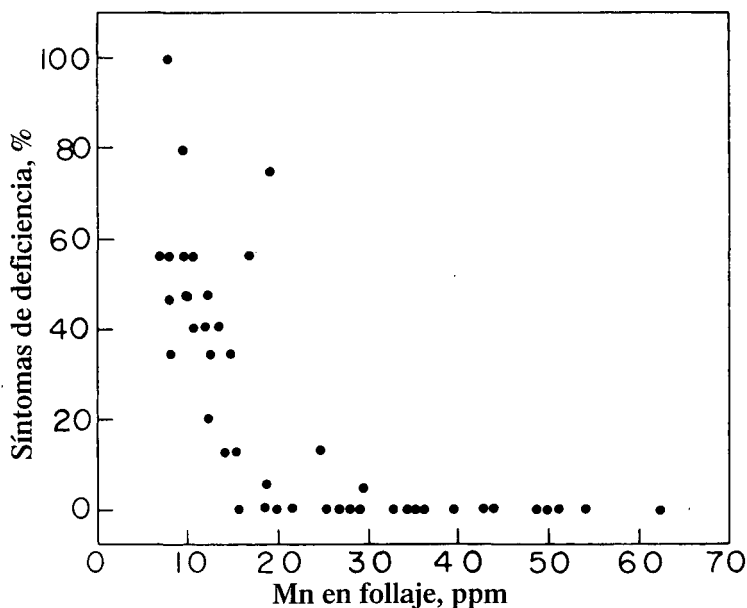


Fig. 14.4. Intensidad de deficiencia de Mn y contenidos de Mn en el follaje de remolacha azucarera (FARLEY y DRAYCOTT, 1973).

### 14.3. El Manganeso en la Nutrición de los Cultivos

La mayoría de los suelos contienen niveles adecuados de Mn disponible, de modo que las aplicaciones de Mn son innecesarias. La cantidad total de Mn absorbido por los cultivos es baja y oscila entre 500 y 1000 g Mn ha<sup>-1</sup> (SCHACHTSCHABEL, 1955). Los suelos de turba calcáreos (suelos orgánicos de pH alto) son particularmente pobres en Mn disponible, y en ellos se da con frecuencia una deficiencia de Mn en los cultivos. La aplicación de sales de Mn al suelo, como por ejemplo MnSO<sub>4</sub>, no es útil para aliviar la deficiencia, ya que el Mn<sup>2+</sup> aplicado se oxida rápidamente. Los fertilizantes de Mn deben aplicarse a estos suelos en bandas antes que a voleo. RANDALL y SCHULTE (1971) encontraron que 5.6 kg/ha de Mn en bandas en forma de sulfato fue equivalente

a 67.2 kg/ha de Mn aplicado a voleo. En general el  $\text{MnSO}_4$  es superior a los quelatos de Mn cuando se aplica al suelo, aunque la aplicación foliar de Mn se recomienda en estos suelos orgánico calcáreos. DRAYCOTT y FARLEY (1973) comparando la aplicación al suelo de silicato y óxido de Mn con una pulverización foliar de Mn, encontraron que las aplicaciones al suelo no evitaban 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  $\text{Mn ha}^{-1}$  es suficiente para compensar la deficiencia en la mayoría de los cultivos. Según OZAKI (1955), el  $\text{MnSO}_4$  se considera la fuente inorgánica más efectiva de Mn para aplicaciones foliares. De las fuentes orgánicas de Mn, el Mn-EDTA parece dar el mejor resultado.

Algunos suelos podsólicos están particularmente predispuestos a ser deficientes en Mn disponible. Este grupo de suelos, sin embargo, difiere de los suelos orgánicos anteriormente discutidos, en que los podsoles son inherentemente bajos en Mn. Esta pobreza resulta principalmente de la fuerte lixiviación. La deficiencia de manganeso en estos sitios se ve, con frecuencia, agravada por el encalado (ZHIZNEVSKAYA, 1958) debido al consiguiente aumento de pH. Como el  $\text{Mn}^{2+}$  aplicado a estos suelos no es oxidado tan rápidamente como en los suelos orgánico calcáreos, las aplicaciones de Mn pueden corregir la deficiencia. Dosis cercanas a 30 kg de  $\text{Mn ha}^{-1}$  como  $\text{MnSO}_4$ , se aplican en general. En casos severos, sin embargo, se han recomendado niveles tan altos como de 100 a 200 kg de  $\text{Mn ha}^{-1}$  (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 puede disminuir con altos niveles de Fe, Cu ó Zn disponibles.

La incidencia y severidad de la deficiencia de Mn parece depender de las 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 a la absorción de Mn. Dicho efecto también puede explicar la deficiencia de Mn cuando se dan buenas condiciones de crecimiento tras un período frío o seco (BATEY, 1971).

El análisis de suelo no es muy fiable para diagnosticar el Mn disponible del suelo en relación con la respuesta de los cultivos. Según BROWMAN *et al.* (1969) que compararon varios métodos estándar, la extracción con acetato de  $\text{NH}_4$  con una corrección de pH, dio los resultados más satisfactorios. FARLEY y DRAYCOTT (1976) realizaron observaciones similares. El Mn extraíble con acetato de amonio se correlacionó mejor con la deficiencia de Mn, el Mn en la planta, y la respuesta al tratamiento. Los resultados más importantes de este estudio se muestran en la Tabla 14.2. El contenido de Mn de un gran número de cultivos que difieren en su condición de Mn aparece en los datos recopilados por LABANAUSKAS (1966).

**Tabla 14.2.** Respuesta de la remolacha azucarera al Mn en relación con el Mn del suelo extraíble con acetato de NH<sub>4</sub>, y contenido de Mn en las hojas secas (FARLEY y DRAYCOTT, 1976).

Mn extraíble 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	Baja
> 1.8	< 25	> 30	Nula

Los cultivos difieren en su susceptibilidad a la deficiencia de Mn. Dos de las enfermedades más conocidas, debidas a dicha deficiencia en los cultivos, son el moteado gris en avena (*Avena sativa*) y la mancha pantanosa en guisantes (*Pisum sativum*). Otros cultivos sensibles son: manzanos, cerezos, cítricos, frambuesa, y remolacha azucarera.

En suelos ácidos con alta disponibilidad de Mn, las plantas pueden absorber cantidades considerables de Mn, de modo que niveles del orden de 1000 ppm de Mn en la materia seca son comunes. LÖHNIS (1960) encontró contenidos en *Vaccinium myrtillus* mayores de 2000 ppm en la materia seca. En dichos suelos se observa frecuentemente toxicidad de Mn en los cultivos, agravada en condiciones de suelos reductores. Ahora existe un considerable interés en seleccionar genotipos de cultivos resistentes a la toxicidad de Mn., lo que es especialmente importante para algunos cultivos tropicales que crecen en condiciones ácidas y con altos niveles de Mn disponible. FOY (1976) recomienda que para seleccionar por Mn, los suelos deberían ser ricos en Mn total, y con un pH en el rango de 5.0 a 5.5. En este caso el Mn será soluble a concentraciones tóxicas, siendo la toxicidad de Al mínima o nula. Las especies y cultivares tolerantes al Mn suelen absorber Mn a una velocidad más baja (BROWN *et al.*, 1972).



## Capítulo 15:

# Zinc

### 15.1. El Zinc del Suelo

El contenido medio de Zn en la litosfera es de cerca de 80 ppm (GOLDSCHMIDT, 1954). En los suelos el contenido es generalmente del orden de 10 a 300 ppm apareciendo en diferentes minerales. El radio iónico del  $Zn^{2+}$  es muy similar al de  $Fe^{2+}$  y del  $Mg^{2+}$ . Por lo tanto el  $Zn^{2+}$  puede reemplazar en cierta medida a estos iones por sustitución isomórfica en las estructuras cristalinas de los minerales, en particular de los minerales ferromagnésicos augita, hornblenda y biotita. El Zn presente en estos minerales representa la mayor parte del Zn en muchos suelos. Además el Zn forma algunas sales incluyendo ZnS, esfalerita (ZnFe)S, zinquita ZnO, y smithsonita  $ZnCO_3$ . Aparte del ZnS, sin embargo, que puede presentarse en condiciones reductoras, la mayoría de estas sales son demasiado solubles para persistir en los suelos durante algún tiempo (LINDSAY, 1972). Los dos silicatos de Zn:  $ZnSiO_3$  y  $Zn_2SiO_4$  (willemita) también se dan en algunos suelos.

Además de en los minerales, el Zn puede encontrarse en los puntos de intercambio de las arcillas y la materia orgánica, o adsorbido a las superficies de los sólidos. Puede adsorberse como  $Zn^{2+}$ ,  $ZnOH^+$  ó  $ZnCl^+$  y volverse no-extraíble, posiblemente por introducirse en huecos normalmente ocupados por el  $Al^{3+}$  en la capa octaédrica. Según GRIMME (1968) la intensidad de la adsorción de Zn por la goetita aumenta a medida que lo hace el pH, y, por esta razón, la movilidad del Zn es particularmente limitada en suelos neutros y alcalinos. El nivel de Zn en la solución de suelo es muy bajo. HODGSON *et al.* (1966) observaron valores de entre  $3 \times 10^{-8}$  y  $3 \times 10^{-6}$  M. La solubilidad de Zn es especialmente baja en suelos de pH alto y en presencia de  $CaCO_3$ .

El Zn interactúa con la materia orgánica del suelo, formándose complejos orgánicos de Zn solubles e insolubles. Según HODGSON *et al.* (1966), como media, el 60% del Zn soluble en el suelo aparece como complejos orgánicos solubles. 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 derivan de ácidos húmicos.

El nivel de Zn en los suelos está muy relacionado con el material originario. Los suelos procedentes de rocas ígneas básicas son ricos en Zn. En contraste los suelos derivados de materiales más silíceos son particularmente pobres.

Ocasionalmente niveles muy altos de Zn pueden darse en suelos que han recibido desechos minerales.

## 15.2. El Zinc en la Fisiología

### 15.2.1. Absorción y translocación

Los niveles de Zn en el material vegetal son bajos, y tal y como se muestra en la Tabla 15.1 son generalmente del orden de hasta 100 ppm en la materia seca. La necesidad de Zn de las plantas es a su vez pequeña. CARROLL y LONERAGAN (1969) obtuvieron rendimientos máximos o casi máximos en 8 especies diferentes de plantas en experimentos con cultivos en solución circulante con concentraciones de Zn de entre  $0.01 \times 10^{-6}$  M y  $2.5 \times 10^{-6}$  M. Los rendimientos máximos de las plantas se obtuvieron con una absorción de entre 10 y 30 ng de átomos de Zn por gramo de raíz fresca y por día. Los resultados son considerablemente menores que los de investigaciones anteriores, que utilizaron cultivos en solución estática (SCHMID *et al.*, 1965). Los valores más altos pueden deberse a la dificultad de impedir el efecto del agotamiento de la solución por la raíz. La disponibilidad y absorción de Zn y otros micronutrientes fueron consideradas por LONERAGAN (1975) en un excelente trabajo de revisión.

**Tabla 15.1.** Contenido de zinc en diversas especies cultivadas, en ppm en la m.s. (BOEHLE y LINDSAY, 1969).

	Deficiente	Bajo	Suficiente	Alto
Hojas de manzano	0-15	16-20	21- 50	> 51
Hojas de cítricos	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

Hay una gran divergencia en la literatura en cuanto a si la absorción de Zn es activa o pasiva. Esto fue discutido en detalle por MOORE (1972). Este autor mantiene que la evidencia indica que la absorción de Zn está controlada metabólicamente. LINDSAY (1972) también señaló que gran parte de la controversia surge porque los investigadores iniciales no diferenciaron entre la adsorción de intercambio pasivo y la acumulación activa en las células. En las raíces de la planta, el 90% del Zn total puede aparecer en los puntos de intercambio o adsorbido a las superficies de las paredes celulares en el córtex. Las conclusiones sobre una absorción pasiva de Zn, basadas en experimentos a corto plazo debe, por tanto, considerarse con suspicacia. SCHMID *et al.* (1965) utilizando raíces de cebada, observaron un tasa absorción constante para Zn

típica de una absorción metabólica. La absorción de Zn se vio considerablemente reducida por las bajas temperaturas y por los inhibidores metabólicos. La misma observación se hizo para 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 lugar en el transportador. Se observó una competitividad similar del Fe y Mn en la absorción del Zn en plántulas de arroz (GIORDANO *et al.*, 1974). Además estos autores mostraron que 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 ( $Mg^{2+} > Ca^{2+} = Sr^{2+} = Ba^{2+}$ ) en un amplio rango de concentraciones en plantas de trigo (CHAUDHRY y LONERAGAN, 1972).

No se conoce la forma en que el Zn se transloca desde las raíces a las partes aéreas de la planta. Sin embargo, el Zn ha sido detectado en exudados del xilema de plantas decapitadas de tomate y de soja en concentraciones considerablemente más altas que en la solución que bañaba las raíces (TIFFIN, 1967; AMBLER *et al.*, 1970). Se ha obtenido evidencia electroforética que indica que el Zn no está unido a 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 demasiado alta. El zinc se acumula en los tejidos radiculares, especialmente cuando se suministra en altas cantidades. En las hojas más viejas el Zn puede volverse muy inmóvil (RINNE y LANGSTON, 1960). La tasa de movilidad del Zn a tejidos más jóvenes se ve particularmente reducida en plantas con deficiencias de Zn (LONERAGAN, 1975).

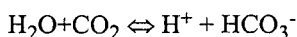
La interacción entre el Zn y el P ha sido estudiada por muchos investigadores, y se sabe perfectamente que altas dosis de P inducen deficiencia de Zn. Dejando de lado la relación suelo-planta que se discutirá más adelante, se ha demostrado que el exceso de fosfato resulta en un desorden metabólico y puede conducir a síntomas de deficiencia de Zn. Así MARSCHNER y SCHROPP (1977) encontraron que dosis altas de fosfato suministradas a vides cultivadas en 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 en soluciones de cultivo, estos investigadores no lograron inducir deficiencias de Zn, incluso cuando las concentraciones de Zn en las hojas de las vides eran menores que las encontradas en hojas con síntomas de deficiencia de Zn. Se ha sugerido que el fosfato puede afectar a la disponibilidad fisiológica de Zn en los tejidos vegetales. La vieja idea de que el Zn se vuelve ineficaz en el metabolismo porque precipita como  $Zn_3(PO_4)_2 \cdot 4H_2O$  puede ignorarse ahora totalmente. La solubilidad de los compuestos 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 fue revisada a fondo por OLSEN (1972).



Se ha observado una interacción entre Zn y Fe (WARNOCK, 1970). Plantas de maíz con deficiencias de Zn inducidas por fósforo acumulaban altos niveles de Fe, y en menor grado de Mn. La interferencia del exceso de Fe se sugirió que era un factor que contribuyó a la malnutrición fisiológica de plantas deficientes en 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 provoca la unión y conformación entre la enzima y el sustrato. Algunas enzimas como la enolasa son activadas, más o menos de la misma manera por el  $Mn^{2+}$ , el  $Mg^{2+}$  ó el  $Zn^{2+}$ . Hasta hasta hace relativamente poco, la única enzima auténticamente específica activada por el  $Zn^{2+}$  era la anhidrasa carbónica, que cataliza la reacción

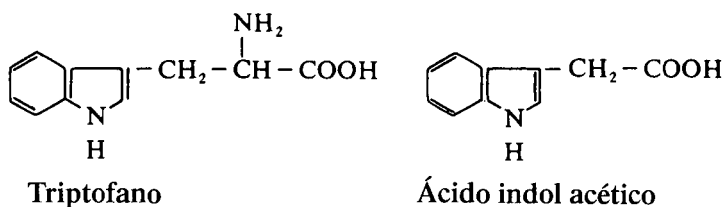


Se acepta generalmente que la anhidrasa carbónica está localizada en el citoplasma (FINDENEGG, 1979) pero también hay pruebas que sugieren su presencia en los cloroplastos. La enzima promueve reacciones de hidrólisis e hidratación que implican grupos carbonilo (SANDMANN y BÖGER, 1983). JACOBSON *et al.* (1975) suponen que su función consiste en suavizar los efectos del pH cambiante a corto plazo, actuando como tampón. Se sugiere que, debido a su alta concentración en el estroma, el enzima es capaz de proteger a las proteínas de la desnaturalización que resulta de los cambios locales de pH asociados al bombeo de  $H^+$  (ver punto 3.2.3) y la incorporación de  $CO_2$  a la ribulosa 1,5 bisfosfato. El papel de la anhidrasa carbónica aún es una cuestión de especulación. No hay duda de que su actividad es muy dependiente del suministro de Zn (OHKI, 1976).

Otras enzimas que contienen Zn ligado incluyen la alcohol dehidrogenasa, la superóxido 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 que en plantas superiores está muy limitada a zonas meristemáticas como los ápices de las 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 radical superóxido  $O_2^-$  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 no se ha establecido pero se ha demostrado en experimentos con *Lemna gibba* que cuando hay deficiencias de zinc, la actividad es menor y puede reestablecerse *in vitro* mediante la adición de  $Zn^{2+}$  (VAUGHAN *et al.*, 1982).

El Zn está estrechamente implicado en el metabolismo nitrogenado de la planta. En las plantas deficientes, la síntesis de proteínas y los niveles de proteínas son muy reducidos acumulándose amidas y aminoácidos. PRICE *et al.*

(1972) citan algunas referencias, que muestran que en estados iniciales la deficiencia de Zn viene indicada por una marcada disminución de los niveles de RNA y contenido de ribosomas de las células. Experimentos con *Euglena gracilis* han demostrado que la RNA polimerasa contiene Zn y que cuando no hay Zn la enzima queda inactivada, viéndose perjudicada la síntesis de RNA (FALCHUK *et al.*, 1977). Usando la misma especie PRASKE y PLOCKE (1971) observaron los efectos de la deficiencia de Zn sobre la integridad estructural de los ribosomas citoplasmáticos. Estos orgánulos contienen elevadas cantidades de Zn y cuando hay deficiencias de éste se vuelven muy inestables. Hay pruebas también de que el metabolismo de proteínas puede verse perjudicado en plantas deficientes en Zn, por elevadas tasas de degradación del RNA, resultantes de un aumento en la actividad de la RNasa (JOHNSON y SIMONS, 1979; SHARMA *et al.*, 1981). La deficiencia de Zn puede así afectar el metabolismo de las proteínas de las tres formas citadas, activando la RNA polimerasa, afectando a la integridad estructural de los ribosomas y promoviendo la degradación del RNA por un aumento de la actividad de la RNAasa.



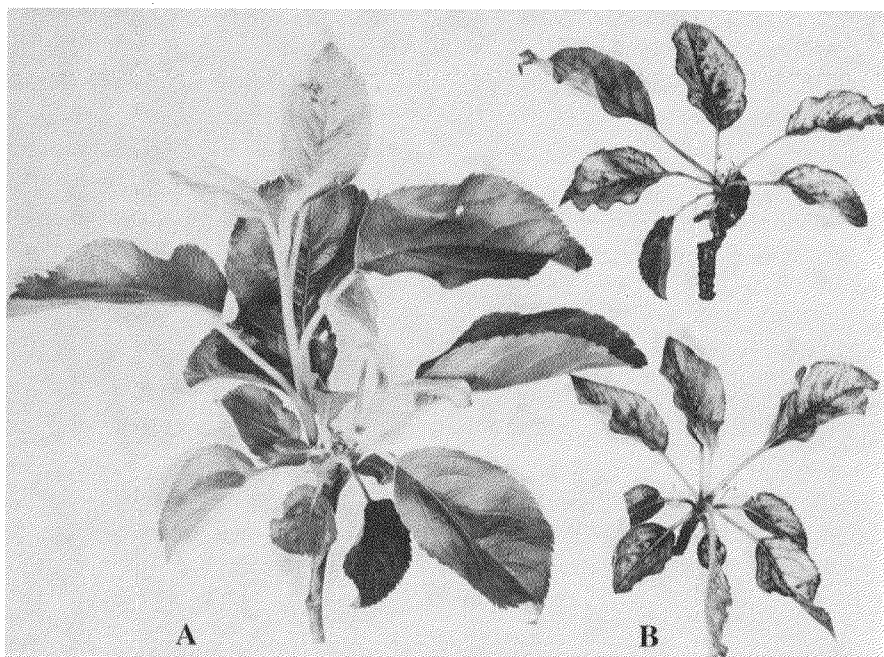
En plantas de tomate con deficiencias de Zn, TSUI (1948) observó bajas velocidades de elongación de los tallos, bajas actividades de las auxinas y bajos contenidos de triptofano. Más recientemente, SALAMI y KENEFICK (1970) han confirmado estos resultados cultivando maíz en solución nutritiva, y encontraron que los síntomas de deficiencia de Zn pueden eliminarse añadiendo al medio nutritivo ya sea Zn o triptófano, lo que constituye una evidencia indirecta de la necesidad de Zn para la síntesis de cantidades óptimas de triptofano. En total contraste TAKAKI y KUSHIZAKI (1970), que también trabajaron con maíz, encontraron altos niveles de triptofano en plantas deficientes en Zn y concluyeron que el Zn se requiere en la síntesis de ácido indolacético a partir del triptofano. Como señaló PRICE (1970), una relación causal entre el Zn, el triptofano y el ácido indolacético está todavía por establecer.

Según JYUNG *et al.* (1975) el Zn tiene un posible papel en el metabolismo de la planta relacionado con la formación de almidón. Estos autores compararon el comportamiento de dos variedades de judía (*Phaseolus vulgaris*) cultivadas en condiciones con deficiencias de Zn. Una era susceptible a esta deficiencia y la otra no. Se encontró que el contenido de almidón, la actividad de la enzima almidón sintetasa y el número de granos de almidón sufrieron una mayor

disminución en la variedad más susceptible. El estudio demostró una fuerte relación inversa entre el grado de deficiencia de Zn y la formación de almidón. Aún no se sabe 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 una deficiencia de Zn frecuentemente muestran clorosis en las zonas internervales de las hojas, zonas que adquieren un color verde pálido, amarillento, o incluso blanco. En las monocotiledóneas y especialmente en el maíz, se forman franjas cloróticas a ambos lados de la nervadura principal de la hoja. En los frutales el desarrollo de las hojas se ve negativamente afectado. En los extremos de los brotes jóvenes se forman racimos o rosetas de pequeñas hojas rígidas irregularmente distribuidos. Frecuentemente los brotes mueren y las hojas caen prematuramente. En los manzanos la enfermedad se da a principios de año y se conoce como roseta u hoja pequeña. Esta deficiencia se muestra en la Foto 15.1.



**Foto 15.1.** Deficiencia de Zn en manzano (hoja pequeña):

A: Brote normal

B: Brotes deficientes en Zn. Nótese el arrositado, curvado hacia arriba y ondulación de los márgenes de la hoja, y la clorosis internerval. (Foto: BOULD).

No sólo se ve restringido el desarrollo de las hojas, además se forman menos brotes y muchos de ellos permanecen cerrados. Los rendimientos se ven, por consiguiente, drásticamente reducidos. La corteza de los árboles deficientes en Zn también se ve afectada de forma característica, siendo tosca y quebradiza (BOULD *et al.*, 1949). Los síntomas de deficiencia de Zn en cultivos hortícolas dependen más de la especie que en el caso de deficiencia de otros nutrientes vegetales. En la mayoría de los casos, sin embargo, la deficiencia de Zn se caracteriza por entrenudos cortos y zonas cloróticas en las hojas más viejas. A veces la clorosis también aparece en las hojas más jóvenes (MAYNARD, 1979). La deficiencia de Zn está íntimamente relacionada con la inhibición de la síntesis del RNA. La deficiencia impide el desarrollo normal de los grana de los cloroplastos desarrollándose vacuolas en ellos (THOMSON y WEIER, 1962; JYUNG *et al.*, 1975). El nivel de Zn de plantas deficientes es bajo, como se muestra en la Tabla 15.1 y generalmente del orden de 0 a 15 ppm en materia seca (BOEHLE y LINDSAY, 1969).

Bajos contenidos de Zn en las acículas amarillentas de abeto fueron observados 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 de la atmósfera pueden destruir los cloroplastos, lo que puede venir seguido de un aumento de lavado 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 de la superóxido dismutasa, que protege a los lípidos de la membrana de la peroxidación.

#### 15.2.4. Toxicidad y tolerancia

La toxicidad por Zn puede darse en algunas zonas, particularmente en la vecindad de depósitos de minerales de Zn y de montones de deshecho. Algunas especies vegetales, sin embargo, son tolerantes y capaces de crecer en suelos anormalmente ricos en Zn. ANTONOVICS *et al.* (1971), por ejemplo, citan niveles de Zn de entre 600 y 7800 ppm en materia seca de plantas tolerantes que crecían en suelos de calamina. En general, concentraciones del orden de 150 a 200  $\mu\text{g Zn g}^{-1}$  en la materia seca de los tejidos se consideran tóxicas (SAUERBECK, 1982).

BRADSHAW (1952), trabajando en el Norte de Gales, una región que anteriormente contó con una extensiva explotación minera, mostró que poblaciones de *Agrostis tenuis* habían evolucionado, volviéndose tolerantes a los suelos de la zona, contaminados con Zn y Pb. Mucha información valiosa sobre los mecanismos de tolerancia a los metales pesados ha surgido a partir de estas observaciones, ya que el uso de plantas tolerantes y no tolerantes ha proporcionado un medio muy útil para la investigación de la toxicidad del Zn y otros metales pesados. Las razas tolerantes al zinc de *Agrostis tenuis* absorben más Zn en sus raíces que las plantas no tolerantes (ANTONOVICS *et al.*, 1971). Parte del mecanismo de tolerancia al Zn depende de la capacidad de las líneas tolerantes de ligar el Zn a 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 una considerable evidencia, sin embargo, de que la fijación a la pared celular de las raíces no es el único mecanismo por el que se evita el acceso de altas concentraciones de Zn a puntos de actividad metabólica. Algunas plantas y ecotipos son capaces de tolerar niveles muy altos de Zn en las hojas y otras partes aéreas de la planta. Por ejemplo CARLES *et al.* (1969) observaron niveles muy altos de Zn (1000 ppm) en las hojas de *Armeria helleri*. Esta observación concuerda con los resultados de WAINWRIGHT y WOOLHOUSE (1975) que encontraron niveles casi iguales de Zn en las especies tolerantes y susceptibles de *Agrostis tenuis* que se cultivaban en soluciones con altas concentraciones de Zn. Las plantas susceptibles, sin embargo, habían perdido el 50% de su clorofila, mientras que las plantas tolerantes no se vieron afectadas.

Hay explicaciones bioquímicas del hecho que las hojas sean capaces de tener altos contenidos de Zn sin que esto resulte tóxico. En un estudio con una variedad tolerante de *Phaseolus vulgaris*, RATHORE *et al.* (1972) no observó un aumento de acumulación de Zn en las paredes celulares, pero sí niveles muy altos en el citoplasma. Aparentemente, las mitocondrias están implicadas de alguna forma en la inactivación del Zn. Esto queda claro en los resultados de TURNER y MARSHALL (1972) que observaron una relación lineal positiva entre el grado de tolerancia de Zn de *Agrostis tenuis* y la capacidad de las mitocondrias para fijar Zn. WYN-JONES *et al.* (1971) también observaron que la absorción de oxígeno por las mitocondrias de *Agrostis tenuis* tolerantes al Zn quedó inhibida por el Zn en menor grado que por las mitocondrias extraídas del ecotipo susceptible.

Según DENAEYER-DE SMET (1970) algunas plantas toleran altos niveles de Zn en el suelo debido a su capacidad para absorber bajos niveles de Zn. Los mecanismos fisiológicos de tolerancia a los metales pesados en las plantas se discuten en un trabajo muy útil de WAINWRIGHT y WOOLHOUSE (1975).

La toxicidad del zinc resulta en una reducción del crecimiento de las raíces y de la expansión de las hojas seguida de clorosis. En soja RAUSER (1973) observó que un pigmento rojo-pardo, probablemente una sustancia fenólica, se distribuye por toda la planta. Los niveles altos de Zn en el medio nutritivo disminuyen la absorción de Fe y P (ADRIANO *et al.*, 1971).

## 15.3. El Zinc en la Nutrición de los Cultivos

### 15.3.1. Necesidades y disponibilidad

La deficiencia de Zn es una de las deficiencias de micronutrientes más comunes y está siendo cada vez más significativa en la producción agrícola. La susceptibilidad de los cultivos a las deficiencias de Zn varía considerablemente dependiendo de las especies e incluso de las variedades. Los cereales, como

avena, cebada, trigo, y centeno así como las gramíneas en general son bastante insensibles. Cultivos como patatas, tomates, remolacha azucarera, y alfalfa son sólo moderadamente sensibles mientras que otros como maíz, lúpulo, lino, y frijoles son altamente susceptibles a la deficiencia de Zn (VIETS *et al.*, 1954). Este último grupo junto con los frutales, uvas y cítricos pueden considerarse cultivos testigo para la disponibilidad de Zn.

En la mayoría de los suelos el contenido total de Zn excede, por mucho, las necesidades siendo la disponibilidad el factor limitante más importante. Algunos suelos ácidos altamente lixiviados, sin embargo, son muy pobres en Zn, con valores totales de 10 a 30 ppm. Las concentraciones de la solución del suelo y el nivel de Zn lábil en concreto, suelen ser 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) mostraron que el 95% del Zn total se mueve por difusión. Pueden, por tanto, aparecer gradientes de difusión y zonas de agotamiento alrededor de la raíz similares a las observadas para fosfato, utilizando autorradiografías (BARBER *et al.*, 1963). Como las plantas difieren en sus necesidades de Zn, LINDSAY (1972) ha sugerido que ésta puede ser una explicación de las diferencias de sensibilidad a la deficiencia de Zn, para el crecimiento de plantas en ambientes idénticos. Los factores que limitan la tasa de difusión del Zn a las raíces también reducen la disponibilidad de Zn. Ésta es probablemente la razón más importante por la 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.

La concentración de Zn soluble en agua de la solución de suelo baja al aumentar el pH. El encalado disminuye la absorción de Zn, como se observó en ryegrass por COTTENIE y KIEKENS (1974). Desde un punto de vista práctico éste es importante, ya que la deficiencia de Zn se da más generalmente en suelos con pH naturalmente alto, o en suelos muy encalados. Los suelos calcáreos son particularmente susceptibles a la deficiencia de Zn. TANAKA y YOSHIDA (1970) encontraron que en las zonas más importantes de cultivo de arroz en Asia, la deficiencia de Zn en arroz se da sólo en suelos de 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 en condiciones anaeróbicas (YOSHIDA *et al.*, 1971). Aparentemente la deficiencia de Zn en los suelos arroceros, resultan del efecto combinado del elevado pH, altos niveles de  $\text{HCO}_3^-$ , producción de sulfuros y drenaje interno del perfil impedido. La deficiencia de Zn viene frecuentemente acompañada por síntomas visibles de toxicidad de Fe.

De un modo análogo a la del Fe (ver Figura 13.3) la disponibilidad de Zn también depende del contenido de agentes quelantes en el suelo, que pueden ser exudados por las raíces o como resultado de la descomposición de la materia orgánica (LINDSAY, 1974). Esta es, probablemente, la razón, por la que muchos

investigadores han establecido una alta correlación entre el Zn disponible y la materia orgánica (FOLLETT y LINDSAY, 1970), y por la cual la deficiencia de Zn se da frecuentemente en lugares donde se ha retirado el suelo orgánico de la superficie. Según LINDSAY (1974) varios iones metálicos compiten por los puntos de unión de los agentes quelantes. El  $Zn^{2+}$  del complejo Zn-EDTA es completamente sustituido por el  $Ca^{2+}$  a pHs más altos. Esta sustitución 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 quelantes y la disponibilidad de Zn queda también reflejada en una investigación de HAQ y MILLER (1972). Estos investigadores encontraron una correlación significativa entre las necesidades de Zn de los brotes jóvenes de maíz muestreado en 85 puntos en Ontario y el Zn extraído de estos suelos por agentes quelantes (etilen-diamin-tetraacetato: EDTA, y dietilen-triamin-pentaacetato: DTPA). Por otra parte, la materia orgánica puede restringir la disponibilidad de Zn. Algunos suelos orgánicos, especialmente turbas y suelos de gley húmicos 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 se sabe que altos niveles de fosfato disponible en el suelo reducen la disponibilidad de Zn. Anteriormente se mantenía que ésta ocurría porque la formación de fosfato de zinc  $Zn_3(PO_4)_2 \cdot 4H_2O$  en el suelo reducía la concentración de Zn en la solución de suelo por debajo de los niveles de suficiencia. Sin embargo, esto no se observó en experimentos sobre la solubilidad de dicho compuesto en diversas condiciones (JURINAK y INOUE, 1962). Estos investigadores encontraron que incluso cuando la solubilidad era mínima, era más de 100 veces mayor que la concentración de Zn requerida para el máximo crecimiento, como determinaron CARROLL y LONERAGAN (1969). Parece probable, por lo tanto, que los efectos fisiológicos de la interacción Zn/P en las plantas discutidos anteriormente son más importantes para limitar la disponibilidad de Zn que las relaciones de Zn/P en si mismas.

La deficiencia de zinc puede estar relacionada con las condiciones climáticas. En algunas zonas de temperaturas frescas las primaveras húmedas provocan el inicio de esta deficiencia (LUCAS y KNEZEK, 1972). Esta puede depender en parte del desarrollo restringido de las raíces en suelos frescos o de una disminución de la liberación microbiológica del Zn de la materia orgánica debida a las bajas temperaturas.

### 15.3.2. Aplicación de zinc

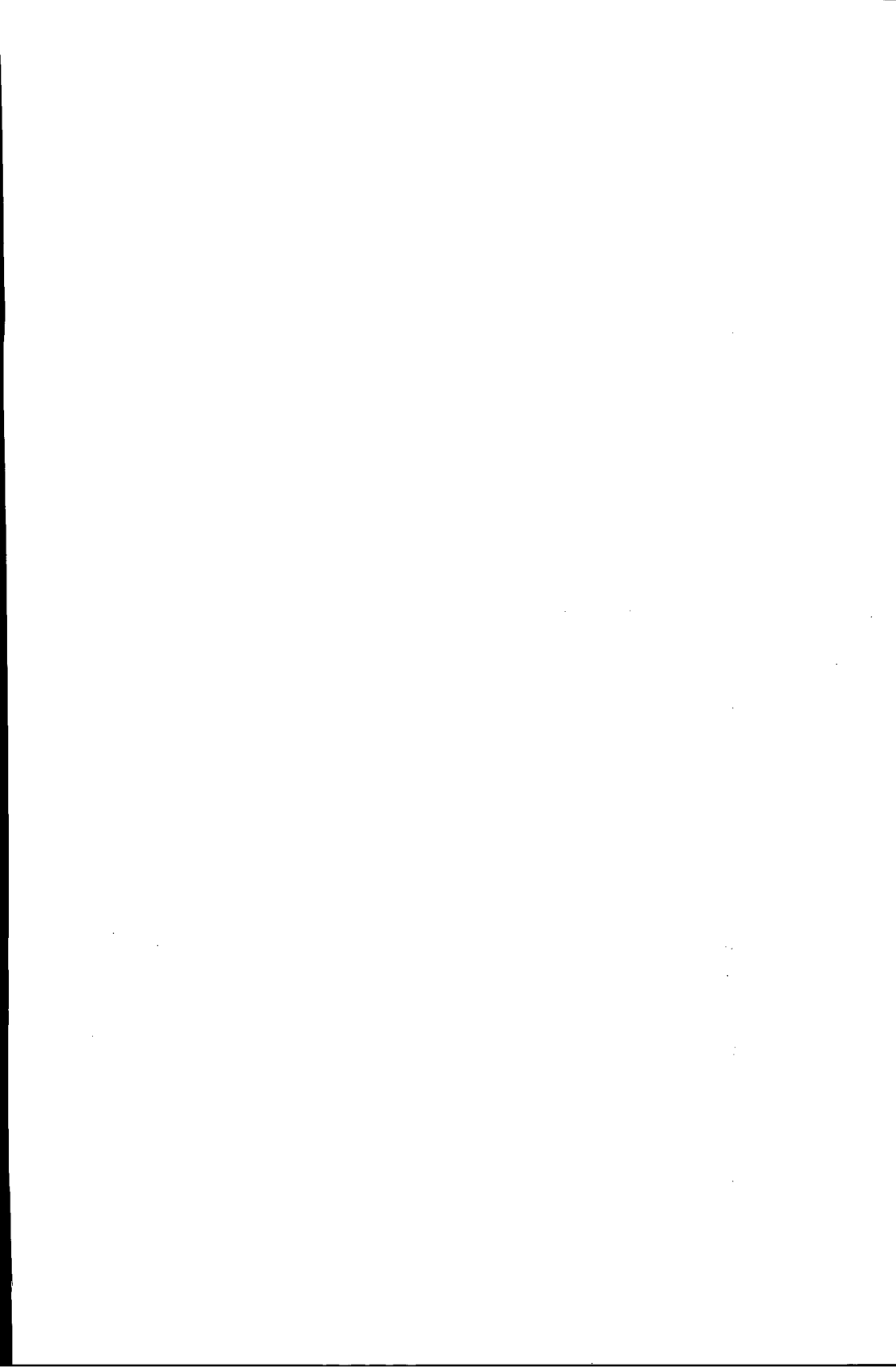
La absorción de Zn por los cultivos es generalmente menor de  $0.5 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ . En la práctica la deficiencia de Zn es fácil de corregir ya sea por pulverización o por aplicación al suelo de fertilizantes con Zn. Las aplicaciones son generalmente del orden de  $4 \text{ kg ha}^{-1}$  de Zn y son efectivas de 3 a 8 años. El  $ZnSO_4$  es el fertilizante que se usa más comúnmente debido a su alta solubilidad.

En suelos arenosos ácidos puede ser preferible pulverizar el cultivo o usar una fuente de Zn menos rápidamente disponible ya que el  $ZnSO_4$  se lixivia muy fácilmente. Lo mismo es aplicable a suelos alcalinos que fijan Zn con mucha fuerza. En dichas condiciones se suelen utilizar quelatos de Zn. Con la intensificación de la producción agrícola en zonas tropicales y subtropicales la frecuencia con la que se da la deficiencia de Zn ha aumentado. DE (1974) encontró significativos aumentos de rendimiento en grano en mijo perlado por una aplicación de  $ZnSO_4$  en suelos arenosos en la India. El efecto de la aplicación de Zn sobre el rendimiento en grano del trigo en dos localidades de Egipto se muestra en la Tabla 15.2. En suelos aluviales la respuesta al Zn fue apenas modesta siendo la aplicación foliar tan eficiente como la aplicación al suelo. En suelos calcáreos, la aplicación al suelo de Zn resultó en un marcado aumento del rendimiento en grano (SERRY *et al.*, 1974). RANDHAWA *et al.* (1978) mantienen el punto de vista de que muchas zonas de cultivo de arroz son deficientes en Zn y requieren aplicaciones de Zn. Se recomiendan dosis de 50 a 100 de  $kg ZnSO_4 ha^{-1}$ . Aplicaciones de zinc y yeso han demostrado ser, con frecuencia, especialmente beneficiosas (TAKKAR y SINGH, 1978). La susceptibilidad del arroz a la deficiencia de Zn en climas fríos es de particular interés. 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 sobre el rendimiento en 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
NPK + 48 kg $ZnSO_4/ha$ aplicado al suelo	4.62	2.09





## Capítulo 16:

# Cobre

### 16.1. El Cobre del Suelo

El cobre aparece en el suelo casi exclusivamente en forma divalente. La mayor parte del Cu está presente, generalmente, en las redes cristalinas de los minerales primarios y secundarios. Además el Cu se halla en compuestos orgánicos, está presente como catión intercambiable en los coloides del suelo y es un componente de la solución del suelo. En un estudio de fraccionamiento de Cu en suelos británicos, MCLAREN y CRAWFORD (1973) encontraron niveles totales de Cu del orden de 5 a 50 ppm, presentándose una alta proporción de forma ocluída o en las redes cristalinas. La concentración de Cu de la solución de suelo es muy baja en general, del orden de  $1 \times 10^{-8}$  a  $60 \times 10^{-8}$  M. HODGSON *et al.* (1966) observaron que más del 98% del Cu de la solución del suelo formaba complejos con la materia orgánica. En realidad, el cobre está más fuertemente unido a la materia orgánica que cualquier otro micronutriente catiónico (por ejemplo  $Zn^{2+}$ ,  $Mn^{2+}$ ), y los complejos orgánicos de Cu juegan un papel importante en la regulación de la movilidad y la disponibilidad del Cu en el suelo.

En comparación con otros cationes, el Cu está muy fuertemente unido a los puntos de intercambio de partículas inorgánicas (GRIMME, 1968) y esta forma intercambiable no es rápidamente disponible para las plantas. Sin embargo, el intercambio catiónico de  $Cu^{2+}$  y  $CuOH^+$  puede darse y el  $H^+$  parece ser el ion más efectivo a este respecto. A medida que el pH del suelo aumenta con el encalado, la disponibilidad de Cu generalmente disminuye. La concentración de Cu en la solución edáfica en suelos cretosos es particularmente baja. Según 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 de Cu apenas solubles, como carbonatos y óxidos, es más alta que los niveles normales de Cu en la solución de suelo. La presencia de carbonatos u óxidos en el suelo, por lo tanto, no interviene en la restricción de la disponibilidad de Cu. La concentración de Cu en la solución de suelo está gobernada por la adsorción del cobre a las partículas del suelo.

Como el Cu está fuertemente unido al suelo, es muy inmóvil. El cobre añadido al suelo mediante fertilizantes ó mediante sprays que contienen Cu, queda restringido, en general, a los horizontes superiores de suelo (DELAS, 1963). El contenido de Cu de muchos suelos, por lo tanto, disminuye a medida que descendemos en el perfil. El desplazamiento del cobre de los suelos puede producirse ya sea por ácidos fuertes o mediante el uso de compuestos orgánicos que forman complejos con el Cu. El significado de estos últimos reactivos

pueden apreciarse por el hecho de que el KCN es capaz de extraer más del 50% del total de Cu del suelo mientras que los reactivos que no forman complejos extraen sólo cantidades muy pequeñas. BERINGER (1963) investigó los efectos de algunos reactivos que forman complejos sobre la disponibilidad del Cu. La aplicación de  $\text{CuSO}_4$  a suelos arenosos húmicos pobres en Cu, resultó en una adsorción casi total del Cu tras dos horas. Sin embargo, cuando el mismo suelo fue tratado con diferentes quelatos de Cu, sólo una pequeña proporción del Cu añadido fue adsorbida. La parte de cobre adsorbido disminuyó a medida que aumentaban las constantes de estabilidad de los quelatos aplicados (Tabla 16.1).

**Tabla 16.1.** Adsorción del Cu de diversos compuestos de Cu por un suelo arenoso húmico, bajo en Cu (BERINGER, 1963).

Compuesto de Cu	Constante de estabilidad (log K)	Adsorción del Cu total aplicado (%)
$\text{CuSO}_4$	-	99.4
Nitrilo triacetato de Cu	12.1	44.5
Etilen-diamin-tetraacetato de Cu	18.3	7.3
Diaminciclohexano-N, N'-tetraacetato de Cu	21.3	5.3

Como la deficiencia de Cu se da principalmente en suelos ricos en humus que ligan el  $\text{Cu}^{2+}$  muy fuertemente, puede suponerse que ciertas formas orgánicas definidas son más capaces de hacer que el Cu no sea disponible con más rapidez. Esto se confirmó mediante estudios de activación de neutrones en los que 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 sólo de su concentración en la solución de suelo sino también de la forma en que se presentaba el Cu. Los complejos de cobre en la solución del suelo con peso molecular menor de 1000 fueron mucho más disponibles para las plantas que los complejos de Cu con pesos moleculares mayores de 5000.

## 16.2. El Cobre en la Fisiología

### 16.2.1. Absorción y translocación

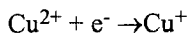
El cobre es absorbido por la planta sólo en cantidades muy pequeñas. El contenido de Cu de la mayoría de las plantas es generalmente de entre 2 y 20 ppm en la materia seca, siendo así cerca de un décimo del contenido de Mn. La absorción de cobre parece ser un proceso metabólicamente mediado y hay evidencia de 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 muy independiente de los efectos competitivos y se relaciona principalmente con los niveles de Cu disponible en el suelo. Todavía es materia de controversia si el Cu se absorbe como  $\text{Cu}^{2+}$  o como quelato de Cu (GRAHAM, 1981). Utilizando raíces cortadas de diferentes especies vegetales KELLER y DEUEL (1958) establecieron que el Cu es capaz de desplazar a la mayoría de los iones de los puntos de intercambio de las raíces y se une muy fuertemente en los espacios libres de la raíz. Esta observación puede explicar que el contenido de Cu sea frecuentemente más alto en las raíces que en otros tejidos vegetales (RUSS, 1958; HILL, 1973).

El cobre no es muy móvil dentro de la planta, aunque puede transportarse desde las hojas más viejas a las más jóvenes. Los resultados de LONERAGAN (1975) demostraron que el movimiento de Cu depende mucho del contenido de Cu de la planta. En plantas de trigo con un buen suministro de Cu, el movimiento de las hojas a los granos puede darse con facilidad, pero en plantas deficientes en Cu, éste es relativamente inmóvil. En algunas especies vegetales TIFFIN (1972) demostró que el Cu está presente en exudados del xilema, en forma de complejos aniónicos de Cu. Varias formas aniónicas de Cu también se observaron en ryegrass (BREMNER y KNIGHT, 1970). Así el Cu tiene una fuerte afinidad por el átomo N de los aminoácidos y es muy 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

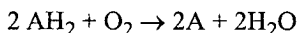
El cobre tiene algunas propiedades que controlan en gran medida su comportamiento bioquímico. El Cu enzimáticamente ligado participa en reacciones redox, que son en su mayoría dependientes del cambio de valencia.



En este aspecto es similar al hierro, aunque el  $\text{Cu}^{+}$  es mucho menos estable que el  $\text{Fe}^{2+}$  correspondiente. En complejos proteicos el Cu tiene un potencial redox particularmente alto. La mayoría de las enzimas de Cu también reaccionan con el  $\text{O}_2$  y lo reducen a  $\text{H}_2\text{O}_2$  ó  $\text{H}_2\text{O}$ . Las enzimas más importantes que contienen Cu y que se verán más adelante son la plastocianina, superóxido dismutasa y amino oxidasas.

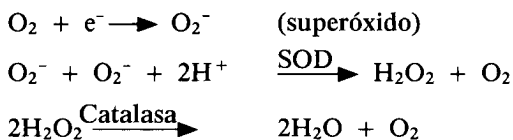
Según SANDMANN y BÖGER (1983) se pueden distinguir tres formas diferentes de Cu en las proteínas. El Tipo 1, en las proteínas azules de Cu funciona sin actividad oxidasa en la transferencia de un electrón. Un ejemplo de esto es la plastocianina. El Tipo 2 aparece en las proteínas de Cu no- azules que son oxidasas que producen peróxidos. En el Tipo 3 el Cu es del tipo no-azul y funciona como aceptor de dos electrones en procesos 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 hay 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 catalzan la reacción:



Al igual que en el caso del Fe, concentraciones relativamente altas de Cu se dan en los cloroplastos. NEISH (1939) encontró que cerca del 70% del Cu total en las hojas estaba unido a estos orgánulos. De este Cu más de la mitad está ligado a la plastocianina que es un componente de la cadena de transporte de electrones 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 en Cu revelara que la deficiencia tiene un efecto más marcado al deprimir el contenido de plastocianina y la actividad del fotosistema I (BASYSKI *et al.*, 1978). Debería tenerse en cuenta que aunque el Cu es también un constituyente de otras enzimas fotosintéticas: fenolasa, superóxido dismutasa y proteína de la fracción 1, que tiene la actividad RuBP carboxilasa y RuBP oxigenasa (WALKER y WEBB, 1981). Su papel concreto en la fotosíntesis no está aún claro.

El más común de los tres tipos de isoenzimas superóxido dismutasa contiene Cu y Zn ( Cu-Zn SOD). Esta proteína tiene un peso molecular de 32000 y contiene 2 átomos de Zn y 2 de Cu. Las superóxido dismutasas aparecen en organismos aeróbicos y son esenciales para su supervivencia en presencia de oxígeno (FRIDOVICH, 1975). Protegen al organismo del daño de radicales superóxido que pueden formarse cuando un único electrón se transfiere al O<sub>2</sub>.

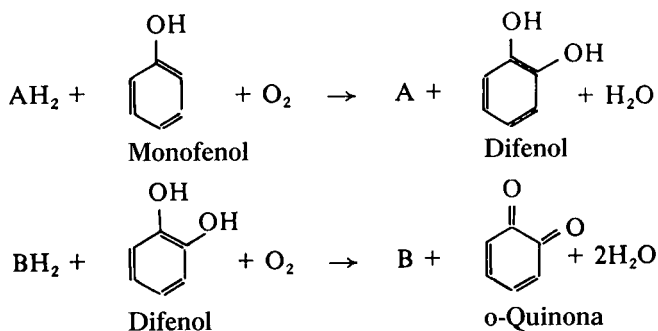


El peróxido de hidrógeno producido es descompuesto por la catalasa. La muy alta proporción de SOD en las hojas, que parece estar localizada en los cloroplastos - más del 90% (JACKSON *et al.*, 1978) - indica un papel del SOD en la protección del aparato fotosintético pero los detalles precisos de cómo lo realiza aún se desconocen.

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 transfiere electrones directamente al O<sub>2</sub> molecular puede ser inhibida por el CN<sup>-</sup>. Cuando esto ocurre otra oxidasa que contiene Cu, la quinol oxidasa, resistente al CN<sup>-</sup> entra en juego. Esta enzima, la llamada "oxidasa alternativa" (PALMER, 1979) proporciona un segundo camino de

oxidación en la mitocondria. Se cree que los electrones se transportan directamente del sustrato de quinol al oxígeno molecular, evitando la cadena de transporte de electrones. Aún no se sabe cómo funciona el Cu en el proceso (WALKER y WEBB, 1981).

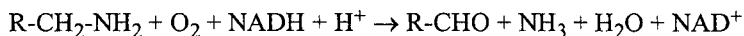
La enzima fenolasa que aparece en las mitocondrias y también en la membrana tilacoidal de los cloroplastos tiene dos funciones enzimáticas distintas. En su papel en la mono-oxidación de los monofenoles se denomina a veces tirosinasa y como enzima que da lugar a la mono-oxidación de los O difenoles se conoce a veces como polifenol oxidasa. Según WALKER y WEBB (1981), es preferible usar el termino fenolasa para cubrir las dos funciones asociadas. A continuación se muestra la secuencia de reacciones de oxidación del fenol:



De este tipo de reacciones es característica la división del O<sub>2</sub> en sus componentes atómicos; un átomo O se utiliza en la reacción de hidroxilación y el otro en la producción de H<sub>2</sub>O. 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 puede resultar un una polimerización por la que se forman compuestos de melanina de color marrón oscuro. Esto ocurre cuando se cortan tejidos vegetales como manzanas y patatas, quedando expuestos al oxígeno atmosférico. Tanto la fenolasa como la lacasa, otra proteína de Cu que cataliza la reacción de oxidación de fenoles, están implicadas en la síntesis de la lignina. Un síntoma típico de la deficiencia de Cu es, por tanto, una disminución en la síntesis de lignina. En los tejidos deficientes en Cu la actividad de la fenolasa se ve disminuida dándose una acumulación de fenoles (ROBSON *et al.*, 1981).

La oxidasa del ácido ascórbico cataliza la oxidación del ácido ascórbico a L dehidroascorbato, que se da frecuentemente en las plantas superiores y que se ha observado tanto en el citoplasma como en la pared celular. Las funciones fisiológicas de esta enzima es incierta pero, puede estar ligada a ciertas dehidrogenasas en una reacción redox que implica 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, como la putrescina y espermidina, como sustratos. El cobre está, por tanto, íntimamente relacionado con el metabolismo de las poliaminas.

El cobre influye tanto en el metabolismo de los carbohidratos como en el del 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 un sumidero de carbohidratos provocada por un fallo de la floración, con la consecuente carencia de llenado de grano, debido a la esterilidad del polen en las plantas deficientes en Cu. Suficientes carbohidratos estaban presentes en estas plantas para permitir un ahijamiento excesivo. Esto explica por qué el ahijamiento excesivo es un rasgo común de los cereales deficientes en Cu (ver Foto 16.1).

Observaciones de HALLSWORTH *et al.* (1960) sugieren que hay una necesidad específica de Cu para la fijación simbiótica de N<sub>2</sub>. En estos experimentos, la ausencia de Cu redujo marcadamente el desarrollo de los nódulos y la fijación de N, mientras que el crecimiento apenas se vió reducido. En experimentos con trébol subterráneo SNOWBALL *et al.* (1980) concluyeron que el Cu se requiere para la fijación del N, pero aún no hay pruebas del mecanismo. Debe recordarse que el Cu puede tener un efecto indirecto sobre la fijación de N dado que los nódulos fijadores de N tienen una elevada necesidad de carbohidratos que puede ser limitante en plantas jóvenes que padecen deficiencia de Cu.

Al revisar la literatura que trata sobre la influencia del Cu sobre el metabolismo proteico BUSSLER (1981) concluyó que dichos efectos son indirectos o de naturaleza secundaria. Son numerosos los informes que indican que la aplicación nitrogenada acentúa las deficiencia de Cu. Esta puede surgir simplemente como un efecto directo de la mayor necesidad de cobre provocado por un mayor crecimiento. Sin embargo, también hay pruebas de que el N aumenta las necesidades aparentes de Cu de las plantas. El cobre que entra en las hojas se une a compuestos de N como proteínas y sólo se libera para retrasportarse por el floema cuando estos compuestos se hidrolizan. La aplicación de N puede así retardar el movimiento de Cu de las hojas más viejas a las mas jóvenes no sólo al proporcionar niveles más altos de compuestos orgánicos de N que se ligan al Cu, sino también al demorar la senescencia de las hojas más maduras y, por lo tanto, la liberación de C para transportarse a las hojas más jóvenes (LONERAGAN *et al.*, 1981). Esto concuerda con la primera aparición de deficiencia de Cu en hojas jóvenes.



**Foto 16.1.** Deficiencia de Cu en avena, Izquierda: normal; Derecha: deficiente (Foto: MENGEL).



### 16.2.3. Deficiencia y toxicidad de cobre

La deficiencia de Cu se conoce bien en algunos cultivos. En los cereales, la deficiencia se muestra primero en las puntas de las hojas durante el ahijamiento, aunque en casos severos puede aparecer antes. Las puntas se vuelven blanquecinas y las hojas son estrechas y retorcidas. El crecimiento de los entrenudos disminuye (BROWN *et al.*, 1958). A medida que el crecimiento avanza, la deficiencia se vuelve más grave y en casos extremos hay ausencia de formación de espigas o panículas (ver Foto 16.1). Un rasgo típico de la deficiencia en cereales es el aspecto arbustivo de las plantas, con puntas blanquecinas y retorcidas y una reducción de formación de panículas. Cuando la deficiencia es menos pronunciada, puede haber formación de espigas pero las espiguillas no se desarrollan completamente, pudiendo ser parcialmente inviables (SCHARRER y SCHAUMLOEFFEL, 1960). Este síntoma está asociado con el papel del Cu en la viabilidad del grano de polen. KNIGHT *et al.* (1973) demostraron que las anteras que contienen el polen y los ovarios tienen altos contenidos de Cu, y presumiblemente también presentan una elevada necesidad de Cu. JEWELL *et al.* (1985) sugirieron que la esterilidad del polen en cereales deficientes en Cu resulta de una acumulación excesiva de auxinas. Se cree que esto ocurre como resultado de la escasez de la enzima fenolasa que contiene Cu y que conduce a un aumento de compuestos fenólicos en las anteras que a su vez inhibe a una enzima auxina oxidasa y resulta en una acumulación de auxinas. En árboles deficientes en Cu puede darse 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 lacasa. Según BUSSLER (1981) la inhibición de la lignificación en los tejidos con deficiencia de Cu está asociada a un desarrollo inadecuado de los vasos de xilema. Esta función del Cu explica la íntima relación que se da en cereales entre el estado nutricional de Cu y las condiciones de estabilidad de la paja. También aclara la interacción entre el Cu y la aplicación de fertilizantes con N en relación al encamado (VETTER y TEICHMANN, 1968). El comportamiento característico de la deficiencia de Cu al afectar el desarrollo de los nuevos tejidos, parece depender de la baja movilidad del Cu en las plantas deficientes (LONERAGAN, 1975). REUTHER y LABANAUSKAS (1966) y CALDWELL (1971) realizaron un seguimiento detallado de los síntomas de deficiencia de Cu en algunos cultivos.

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 capacidad del Cu para desplazar a otros iones metálicos y particularmente el Fe de los centros fisiológicamente importantes. La clorosis es, por lo tanto, un síntoma de toxicidad de Cu comúnmente observado, recordando superficialmente a la deficiencia de Fe (DANIELS *et al.*, 1972).

La inhibición del crecimiento de las raíces es una de las respuestas más rápidas a los niveles tóxicos del Cu. WAINWRIGHT y WOOLHOUSE (1975) compararon los efectos de concentraciones crecientes de Cu en una solución nutritiva de cultivo sobre el plasmalema de raíces de una raza tolerante y otra no tolerante al Cu de *Agrostis tenuis*. Los daños al plasmalema, medidos como pérdidas de  $K^+$ , fueron considerablemente mayores 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 tolerancia al Cu opera mediante un mecanismo de exclusión en el plasmalema. 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), de que niveles altos de Ca alivian la toxicidad del Cu, también apoyan el punto de vista de que el exceso de Cu ejerce una influencia perjudicial sobre 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 hasta niveles del orden de 1000 ppm en materia seca. Por qué dichas plantas no muestran signos de toxicidad de Cu y además son capaces de crecer en estos suelos no está totalmente claro. Algunas especies pueden acumular una alta proporción de Cu en las raíces por lo que puede suponerse que, en parte, opera la exclusión de absorción. Grandes cantidades de Cu pueden, por tanto, unirse a los puntos con carga negativa de las sustancias pécticas (grupos  $COO^-$ ) en las paredes celulares del córtex radicular. En otras especies no cabe duda alguna que se pueden encontrar en las hojas valores de Cu entre 2 y 50 veces mayores que los normales. En estas plantas se evita de alguna forma el comportamiento tóxico del exceso de Cu. 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 dar una explicación de por qué algunas plantas no muestran efectos adversos a concentraciones muy altas de Cu, porque si el Cu en la planta aparece como complejo es probable que el acceso del  $Cu^{2+}$  a los centros fisiológicamente activos se vea restringido.

## **16.3. El Cobre en la Nutrición de los Cultivos**

### **16.3.1. Necesidades de los cultivos y disponibilidad**

Como los contenidos totales de Cu del material vegetal son normalmente menores de 10 ppm, las necesidades de Cu de los cultivos son, a su vez, bajas. La mayoría de los suelos contienen niveles adecuados de Cu disponible para satisfacer estas necesidades. Los suelos donde se dan deficiencias de Cu son o inherentemente pobres en Cu o más comúnmente, pobres en Cu disponible. El grupo de suelos inherentemente pobres en Cu incluyen aquellos excesivamente

lavados como los arenosos podsólicos, suelos áridos, y suelos desarrollados a partir de materiales originales pobres en cobre. Incluidos en la segunda categoría, donde la disponibilidad limita la absorción de Cu, están los suelos orgánicos y turbosos, los suelos calcáreos y algunos suelos ricos en arcillas. La deficiencia de cobre es común en suelos turbosos recientemente recuperados, por lo que dicha deficiencia se ha denominado "enfermedad de recuperación".

Los cultivos difieren en cuanto a su sensibilidad a la deficiencia de Cu. En general los cultivos que responden mejor a los fertilizantes de Cu son avena, espinacas, trigo, y alfalfa. En el rango de mediana sensibilidad están el repollo, la coliflor, la remolacha azucarera y el maíz, mientras que las judías, los pastos, las patatas y la soja muestran una escasa respuesta. La influencia de la fertilización con Cu en avena, uno de los cultivos más sensibles, se muestra en la Tabla 16.2 con resultados de SCHARRER y SCHAUMLÖFFEL (1960). Estos hallazgos a partir de un experimento en invernadero, muestran claramente que la deficiencia de Cu disminuye el rendimiento en grano a expensas de la formación de más material vegetativo. El estudio en condiciones de campo de la deficiencia de Cu es frecuentemente mucho más complejo que en condiciones de invernadero. En un extenso estudio de la deficiencia de Cu en suelos de rendzina DAVIES *et al.* (1971) observaron los síntomas de deficiencia en cebada y trigo se veían agravados cuando a estos cultivos seguía uno de *Brassica*. Se observaron síntomas de ennegrecimiento en trigo, acentuándose los síntomas de deficiencia en condiciones cálidas y húmedas del verano.

**Tabla 16.2.** Efecto de la aplicación de Cu sobre el rendimiento en avena, cultivada en un suelo deficiente en 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 se ha citado como una causa de deficiencia de Cu en algunos suelos (BINGHAM, 1963). Según DEKOCK *et al.* (1971) las aplicaciones de fosfato a suelos de turba, con baja disponibilidad de Cu, pueden inducir deficiencia de Cu en las plantas al provocar un uso más efectivo del N en la síntesis de proteínas vegetales que pueden 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. En la extracción con N de  $\text{HNO}_3$ , 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 fiables. Así HAQ y MILLER (1972) encontraron sólo una pobre correlación entre el contenido de Cu en plantas de maíz y la cantidad de Cu extraído del suelo por varios agentes quelantes diferentes.

Otro enfoque para estimar la condición de Cu de las plantas es determinar la actividad de una enzima que contiene Cu. La actividad de la oxidasa del ácido ascórbico en hojas de cítricos ha demostrado correlacionarse 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 se ha utilizado en el diagnóstico de la deficiencia de Cu. DAVIES *et al.* (1971) tentativamente sugieren que un nivel de Cu menor de 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 fiable de la condición nutricional de los cereales. Esto se muestra en la Figura 16.1, donde el porcentaje de granos estériles de avena se representa en función del contenido de Cu de los granos. El contenido crítico es de cerca de 2.5 y 3.0 ppm de Cu en la materia seca (RUSS, 1958).

Cuando se considera que un cultivo de cereal extrae como media entre 20 y 30 g Cu  $\text{ha}^{-1}$ , está claro que la cantidad de Cu que hay que aplicar es muy pequeña. Sin embargo, como ya se mencionó, el Cu está fuertemente unido al suelo y, por esta razón, la cantidad aplicada de fertilizante de Cu debe exceder considerablemente a la absorción del cultivo. Se utilizan fertilizantes de Cu tanto inorgánicos como orgánicos para aliviar la deficiencia de Cu (CALDWELL, 1971; MURPHY y WALSH, 1972). Con frecuencia se aplica  $\text{CuSO}_4$  al suelo. Una única aplicación de entre 1 y 10 kg Cu  $\text{ha}^{-1}$  es generalmente adecuada en suelos minerales, mientras que para suelos orgánicos son necesarios niveles algo más altos (REUTHER y LABANAUSKAS, 1966). Hay, sin embargo, algunos problemas relacionados con el  $\text{CuSO}_4$ . Cuando se aplican las sales al suelo una gran proporción de iones  $\text{Cu}^{2+}$  se disuelven rápidamente y se inmovilizan por una fuerte adsorción a los puntos de intercambio. Pueden darse 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  $\text{ha}^{-1}$  (MURPHY y WALSH, 1972). Parte de los efectos residuales de la aplicación al suelo se han aliviado, ya sea por el uso de Cu en polvo que libera Cu a una velocidad más lenta (KÜHN y SCHAUMLÖFFEL, 1961) o más generalmente por el uso de quelatos de Cu. Las aplicaciones foliares de Cu se

suelen realizar utilizando  $\text{CuSO}_4$ , oxiclورو de Cu, óxido de Cu o quelatos de Cu. Una vez más los sulfatos son menos satisfactorios ya que provocan el quemado del follaje. También se han intentado aplicar sales de Cu a las semillas, aunque los resultados han sido variables (MURPHY y WALSH, 1972).

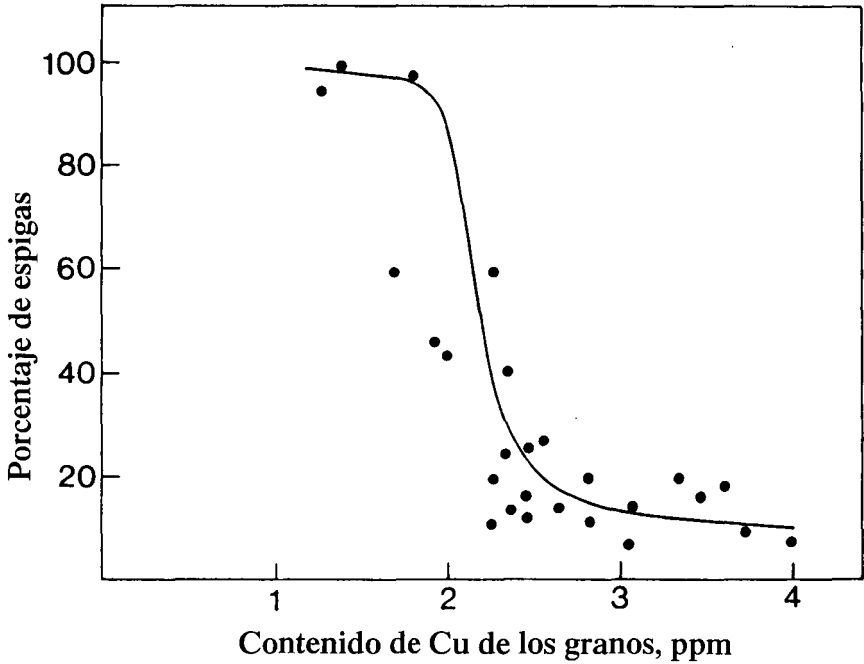


Fig. 16.1. Porcentaje de granos estériles de avena en relación a su contenido en Cu (RUSS, 1958).

La toxicidad de Cu en las plantas no se da frecuentemente en la práctica porque el Cu está unido con gran fuerza a las partículas del suelo. La toxicidad puede darse en suelos afectados por desechos de minerales de Cu o suelos que han sido tratados durante un periodo de muchos años con sales de Cu. En algunos suelos en Francia, cultivados con viñedos, el uso prolongado de Caldo Bordelés ha tenido dicho efecto (DELAS, 1963). La toxicidad del Cu parece darse extensamente en suelos ácidos, donde el Cu no está tan fuertemente unido (DROUINEAU y MAZOYER, 1962), siendo así más disponible para las plantas. Los problemas debidos a la toxicidad de Cu pueden ser especialmente agudos en suelos donde se aplican con regularidad desechos que contienen Cu. Dichos suelos pueden verse muy afectados por la baja tasa de lixiviación del Cu a las capas más profundas del suelo. Esta cuestión fue tratada por DAM KOFOED (1980). El estiércol de cerdos y los barros, especialmente aquellos de origen industrial, pueden tener un contenido muy alto 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 de Cu. Las leguminosas son especialmente sensibles. El material vegetal 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 se considera como límite superior para el forraje.

**Tabla 16.3.** Concentraciones de Cu en estiércoles y desperdicios orgánicos (DAM KOFOED, 1980).

	$\mu\text{g g}^{-1}$ 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 de vacuno	4	43
Residuo cloacal casero	46	113
Residuo cloacal industrial	353	1477



## Capítulo 17:

# Molibdeno

### 17.1. El Molibdeno del Suelo

El contenido total de Mo en la mayoría de los suelos agrícolas es de entre 0.6 y 3.5 ppm (SWAINE, 1955) con un contenido medio total cercano a 2.0 ppm y un contenido medio de Mo disponible de cerca de 0.2 ppm (CHENG y OULLETTE, 1973). Los valores pueden variar ampliamente, sin embargo, dependiendo del material originario. Según MASSUMI (1967), que estudió suelos de diversas regiones del norte de Alemania, el Mo soluble en oxalato fue más alto en suelos pantanosos y menor en suelos podsólicos. El rango de Mo soluble en oxalato para los diversos tipos de suelo fue como sigue:

Pantano	0.17 a 1.4 ppm
Suelo pardo grisáceo podsólico	0.10 a 0.5 ppm
Suelo turboso	0.10 a 0.5 ppm
Suelo podsólico	0.09 a 0.36 ppm

En contraste con los metales pesados ya vistos, el Mo aparece ampliamente en el suelo como un oxicomplejo ( $\text{MoO}_4^{2-}$ ). Esta propiedad distingue claramente al Mo de los demás nutrientes que son metales pesados y el molibdato se asemeja más al fosfato o al sulfato en su comportamiento en el suelo. El molibdato se adsorbe a los sequioxidos y a las arcillas de un modo análogo al fosfato. La adsorción en la mayoría de los casos es del tipo de intercambio de ligandos. Es más bien específica y el anión molibdato se une fuertemente (HINGSTON *et al.*, 1972). De todos los aniones que son nutrientes vegetales el molibdato se coloca segundo después del fosfato en cuanto a fuerza de adsorción (PARFITT, 1978). Las isotermas de adsorción de molibdato son paralelas a las del fosfato y pueden 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 es aplicable en general a todos los procesos de adsorción, la fuerza de adsorción del anión de Mo disminuye con el aumento de pH. Según investigaciones de REISENAUER *et al.* (1962), la adsorción máxima del Mo se obtiene a pH 4, teniendo esta dependencia del pH consecuencias prácticas, ya que la deficiencia de Mo puede controlarse con frecuencia por el encalado. El Mo adsorbido puede reemplazarse con otros aniones. En este aspecto los fosfatos y el  $\text{OH}^-$  parecen ser especialmente efectivos como aniones de sustitución (PARFITT, 1978).



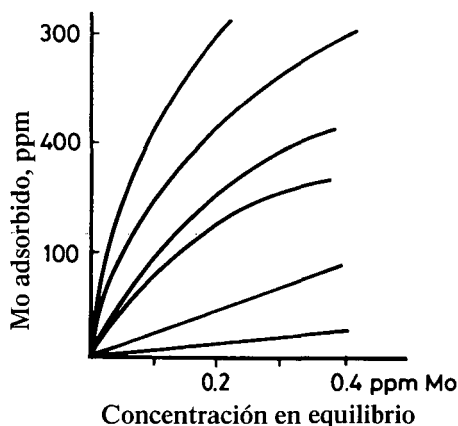


Fig. 17.1. Adsorción de Mo en seis suelos de diferentes pHs y capacidad de adsorción de Mo (BARROW, 1970).

De la discusión anterior se entiende que el contenido de Mo de la solución del suelo puede variar considerablemente. Las concentraciones son del orden de  $2 \times 10^{-8}$  a  $8 \times 10^{-8}$  M como informan LAVY y BARBER (1964). La fracción de Mo en la solución respecto del Mo total del suelo, también puede ser muy diferente según los 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 en Mo en Florida, el Mo soluble en agua era menos del 1% del Mo total (WIKLANDER, 1958). Además del Mo adsorbido a los coloides de suelo y del Mo en la solución del suelo, el elemento también aparece en formas no intercambiables en algunas estructuras minerales. Éstas incluyen  $\text{MoS}_2$ , presente en suelos bajo condiciones reductoras, molibdato de Ca y óxidos hidratados de Mo. El molibdeno también puede asociarse a minerales de óxidos de Fe en formas adsorbida, ocluida o semicristalina, como es el caso de la fracción de 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 fuertemente fijado pudiendo darse deficiencias de este elemento (SCHLICHTING, 1960).

Una parte del Mo de suelo está presente en forma orgánica. Con la mineralización de la materia orgánica esta forma con frecuencia pasa a ser disponible para las plantas. MITCHELL (1954) informó que incluso en suelos ácidos las plantas pueden absorber niveles adecuados de Mo cuando la mineralización de la materia orgánica libera suficiente Mo.

## 17.2. El Molibdeno en la Fisiología

El Mo es absorbido por las plantas como molibdato. La absorción puede reducirse por los efectos competitivos del  $\text{SO}_4^{2-}$  (STOUT *et al.*, 1951; REISENAUER,

1963). Por otra parte los iones fosfato mejoran la absorción de Mo en las partes aéreas en experimentos a corto plazo (STOUT *et al.*, 1951). Aunque no hay pruebas directas de que el Mo se absorba activamente, las interacciones iónicas descritas anteriormente sugieren una absorción metabólicamente controlada (MOORE, 1972). Se desconoce la forma en que el Mo se transloca. TIFFIN (1972) ha sugerido que puede moverse posiblemente por el xilema como  $\text{MoO}_4^{2-}$ , como complejo aminoácido Mo-S, o como complejo de molibdato con azúcares u otros compuestos polihidroxi. Según 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 en Mo del material vegetal es generalmente bajo y menor de 1 ppm en la materia seca. Los contenidos típicos de algunas especies vegetales se muestran en la Tabla 17.1. Los contenidos son normalmente bajos debido a los niveles extremadamente pequeños de  $\text{MoO}_4^{2-}$  en la solución del suelo. En contraste con otros micronutrientes, sin embargo, el Mo puede absorberse en cantidades mucho mayores normalmente sin dar lugar a efectos tóxicos. AGARWALA y HEWITT (1954) encontraron, por ejemplo, que el contenido de Mo en el material vegetal puede variar por un factor de 100. Plantas de algodón con un suministro excesivo de Mo acumularon niveles de hasta 1500 ppm de Mo en sus hojas (JOHAM, 1953). El mismo tipo de observación fue realizada para judías *Phaseolus* por WIDDOWSON (1966). Ocasionalmente se ha observado toxicidad con suministros muy altos de Mo. Las hojas de tomate adquirirían un intenso color amarillo dorado cuando el contenido de Mo era del orden de 1000 a 2000 ppm (JOHNSON, 1966). La necesidad fisiológica de Mo es muy baja y menor de 1 ppm en 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
Parte aérea de planta de judía	0.40	Hojas de tomate sanas	0.68
Hojas de espinaca	1.60	Hojas de tomate deficientes	0.13

El molibdeno es un componente esencial de dos enzimas mayoritarias en plantas, la nitrogenasa y la nitrato reductasa, dependiendo probablemente el mecanismo efectivo de ambas del cambio de valencia (ver punto 3.3.2). La nitrogenasa consiste en dos complejos proteicos enzimáticos, el mayor de los cuales contiene Fe y Mo en una proporción cercana 9:1 (ver Figura 3.26). Según BERGERSEN (1971) el mecanismo básico de fijación de  $\text{N}_2$  por la nitrogenasa, y, por lo tanto, también la función del Mo, es el mismo, tanto para las bacterias fijadoras de  $\text{N}_2$  libres como para los microorganismos que viven en simbiosis con las plantas superiores. BECKING (1961) estableció el carácter esencial del Mo para *Actinomyces alni* del aliso (*Alnus glutinosa*). En ausencia de Mo, las plántulas de aliso desarrollaron deficiencia de N. Cuando se suministró Mo, la

absorción de N aumentó y el Mo se acumuló en los puntos de fijación de  $N_2$  de los nódulos radiculares (Tabla 17.2). Resultados similares fueron observados 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 una planta de aliso joven (BECKING, 1961).

	Hojas	Tallos	Raíces	Nódulos
	----- ppm Mo en m.s. -----			
Sin aplicación de Mo	0.01	0.14	0.24	2.00
Con aplicación de Mo	0.27	1.89	2.62	17.3

El Mo es un elemento esencial tanto para la nitrato reductasa respiratoria como para la asimilatoria (BEEVERS y HAGEMAN, 1983). La primera está presente en las bacterias desnitrificantes y cataliza la reducción de nitrato a nitrito. La nitrato reductasa asimilatoria se encuentra en diferentes tipos de organismos como bacterias, cianobacterias, algas, hongos y plantas superiores. Se supone que en el proceso de oxido-reducción el Mo cataliza una transferencia de  $e^-$  (ver Figura 3.28).

La absorción de Mo en plantas por unidad de producción de materia seca es mayor en presencia de  $N-NO_3^-$  que en la de  $N-NH_4^+$  (GIORDANO *et al.*, 1966). Es probable que las plantas cultivadas exclusivamente con  $N-NH_4^+$  no requieran Mo. Así HEWITT y GUNDRY (1970) mostraron que coliflores que crecieron en condiciones estériles con  $N-NH_4^-$  y sin Mo no desarrollaron síntomas de deficiencia de Mo, mientras que en condiciones no estériles aparecieron dichos síntomas. La mayoría de los experimentos que comparan diferentes formas de N en relación con las necesidades de Mo se han conducido en condiciones no estériles. Es posible, por tanto, que las necesidades de Mo observadas en investigaciones anteriores en plantas suministradas con  $N-NH_4^-$ , podrían haber resultado de las necesidades de Mo para la reducción del  $N-NO_3^-$  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 asemeja a la deficiencia de N (HAGSTROM y BERGER, 1965) volviéndose cloróticas en primer lugar las hojas más viejas. En contraste con 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 marchitas. La formación de flores puede verse restringida (HEWITT *et al.*, 1954). La semejanza con la deficiencia de N es particularmente aplicable a las *Leguminosas*, en las que la deficiencia de Mo puede restringir la nutrición nitrogenada, afectando tanto a la reducción de  $NO_3^-$  como a la fijación de  $N_2$ .



**Foto 17.1.** Deficiencia de Mo en coliflor. Parte inferior: comienzo de la deficiencia en plantas jóvenes (Foto: BRANDENBURGER).

En campos de trébol la deficiencia de Mo suele darse de forma muy poco uniforme, apareciendo zonas amarillentas contra el fondo verde oscuro de las plantas normales.

La deficiencia de molibdeno aparece frecuentemente primero en las hojas del medio y en las más viejas. Su aspecto es entre amarillento y verde-amarillento, y los márgenes de las hojas se enrollan sobre si mismos. También, con frecuencia, las hojas son pequeñas y aparecen cubiertas de manchas necróticas. La deficiencia de molibdeno ha sido probablemente observada con más frecuencia en las *Crucíferas* y en particular en coliflor. Una marcada clorosis internerval se da en las hojas, frecuentemente de apariencia gris verdosa. La lamela intermedia de la pared celular no se forma completamente. Esto puede observarse en una etapa muy temprana del desarrollo de la hoja (BUSSLER, 1970). En casos de extrema deficiencia la lámina de la hoja no se forma y es probable que sólo esté presente la nervadura de la hoja, que tiene aspecto de látigo, razón por la cual la deficiencia se conoce como "punta de látigo". La foto 17.1 muestra un ejemplo típico de "punta de látigo" en coliflor. En los cítricos un síntoma característico son las manchas amarillas en las hojas. Los síntomas de deficiencia de Mo han sido descritos para varios cultivos por ENGLISH y MAYNARD (1978).

### 17.3. El Molibdeno en la Nutrición de los Cultivos

La mayor parte de los suelos contienen suficiente Mo en forma disponible para cubrir adecuadamente las necesidades de los cultivos. En algunas zonas, 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 EE.UU., el modelo geográfico de deficiencias de Mo sigue principalmente las regiones de suelos arenosos ácidos, aunque al efecto puede enmascarse por la práctica común del encalado (KUBOTA y ALLAWAY, 1972). Suelos muy podsolizados 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 del suelo. Los síntomas de deficiencia de molibdeno se observan comúnmente en suelos derivados de material de cuarzo, suelos aluviales arenosos pedrosos, suelos franco arenosos y en suelos con alta capacidad de intercambio aniónico (CHENG y OUELLETTE, 1973). Los suelos con acumulaciones secundarias de óxidos de hierro, como los suelos férricos de Australia y Holanda, son también con frecuencia deficientes en Mo ya que fijan este elemento con mucha fuerza. La deficiencia de molibdeno puede aparecer ocasionalmente en suelos turbosos y se debe, probablemente, a la retención de Mo por los ácidos húmicos insolubles de la turba. El ácido húmico probablemente reduce el  $\text{MoO}_4^{2-}$  a  $\text{Mo}^{5+}$ , que se fija en esta forma catiónica (SZALAY y SZILAGYI, 1968). En algunos suelos calcáreos con drenaje libre y derivados de serpentinas, pueden darse deficiencias absolutas de Mo. En general, el nivel crítico para la deficiencia de Mo es de cerca de 0.1 ppm de Mo disponible en el suelo.

Las especies cultivadas difieren considerablemente entre si en cuanto a sus necesidades de Mo. Las *Crucíferas*, y particularmente la coliflor y la *col* tienen elevadas necesidades. Lo mismo es aplicable a las leguminosas debido a las necesidades de la bacterias de los nódulos radiculares. En un estudio de 21 estados en EE.UU. se encontró que la alfalfa es el cultivo que más comúnmente muestra deficiencias de Mo, seguido de la coliflor, el brócoli, la soja, los tréboles y los cítricos (BERGER, 1962). TANNER y GRANT (1977) observaron una deficiencia extendida de Mo en maíz cultivado en oxisoles derivados de minerales de hierro en Zimbabwe, deficiencia que se caracteriza por un escaso crecimiento de las plantas y por láminas foliares muy pequeñas, y que puede curarse mediante la aplicación foliar de 100 g de molibdato de  $\text{Na ha}^{-1}$ . Las plantas con deficiencias de Mo tienen niveles menores de 0.2 ppm de Mo en la materia seca (JAMES *et al.*, 1968). Así en hojas de coliflor de plantas deficientes, MASSUMI (1967), encontró contenidos de 0.1 ppm de Mo en la materia seca, mientras que en las hojas con un suministro adecuado de Mo el contenido ascendió a entre 0.5 y 0.8 ppm de Mo.

Como la deficiencia de Mo ocurre en condiciones ácidas, donde se absorben cantidades excesivas de  $\text{Mn}^{2+}$  y  $\text{Al}^{3+}$ , la deficiencia de Mo viene acompañada con frecuencia de los efectos tóxicos del Mn y Al. Sin embargo, el típico síntoma de deficiencia en coliflor (cola de látigo) puede no estar inducido por la toxicidad de Mn (AGARWALA y HEWITT, 1954).

Muy frecuentemente el encalado es suficiente para evitar deficiencias de Mo. En algunos casos, sin embargo, sólo mediante aplicaciones de sales de Mo es posible aumentar los rendimientos y el contenido de Mo en las plantas (HAGSTROM y BERGER, 1965). La aplicación de molibdeno es siempre preferible al encalado cuando un aumento en el pH del suelo no es necesariamente aconsejable. Por otra parte, la fertilización con Mo debe realizarse con cuidado ya que puede dar lugar a 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 se considera el nivel umbral provisional para considerar que la hierba es tóxica (CHENG y OUELLETTE, 1973). La enfermedad de la molibdenosis comienza generalmente con una diarrea (GRAUPE, 1966). El exceso de Mo en la dieta parece interferir con la absorción y utilización normales del Cu, dando origen a una deficiencia inducida de Cu en animales (THOMSON *et al.*, 1972). En Gran Bretaña la enfermedad en el ganado se conoce como desgarró (teart) y se da en suelos de pH alto y ricos en Mo.

Como puede verse en la Tabla 17.3, las especies vegetales difieren en su respuesta a la aplicación de Mo. Elevadas dosis suelen resultar en niveles tóxicos de Mo en trébol (GRAUPE, 1966). La Tabla 17.4 muestra las cantidades recomendadas y la frecuencia de aplicación para algunos cultivos (BERGMANN, 1960). La deficiencia de molibdeno puede corregirse mediante aplicaciones de

molibdato de sodio, molibdato de amonio, trióxido de molibdeno soluble y superfosfato molibdenizado. En algunos casos, las semillas pueden tratarse previamente a la siembra con una solución al 1% de molibdato, o espolvorearlas con molibdato de  $\text{NH}_4$  en una proporción de 100 g por ha. También pueden recomendarse aplicaciones foliares de una solución al 0.5% de molibdato de  $\text{NH}_4$ . La molibdenosis está comúnmente asociada a suelos orgánicos alcalinos, así como a suelos jóvenes derivados de cenizas volcánicas. En EE.UU. las zonas con este problema son características de suelos neutros o alcalinos pobremente drenados formados sobre llanuras de inundación estrechas aluviales graníticas y zonas aluviales de pequeños arroyos (KUBOTA y ALLAWAY, 1972). Suelos con más de 100 ppm de Mo total se consideran sospechosos.

**Tabla 17.3.** Efecto de la aplicación de Mo sobre el contenido de Mo de especies vegetales (GRAUPE, 1966).

Nivel de aplicación de Mo	Nada	4 kg $\text{Na}_2\text{MoO}_4/\text{ha}$ ppm de Mo en la materia seca
<i>Medicago sativa</i>	0.03	1.58
<i>Trifolium repens</i>	0.02	13.0
<i>Trifolium pratense</i>	0.14	28.6
<i>Lolium multiflorum</i>	0.08	2.19
<i>Bromus mollis</i>	0.03	2.65
<i>Taraxacum officinale</i>	0.31	37.4

**Tabla 17.4.** Frecuencia y dosis de aplicación de Mo en suelos deficientes (BERGMANN, 1960).

	g molibdato-Na $\text{ha}^{-1}$	Frecuencia
Pastos y plantas forrajeras	150- 200	Cada 4 a 6 años
Cultivos exten. , horticolas y frutas	150- 200	Cada año
Coliflor	150-2000	Cada año

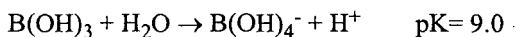
## Capítulo 18:

# Boro

### 18.1. El Boro del Suelo

El contenido total de B del suelo es del orden de 20 a 200 ppm. La mayor parte de este B no está disponible para plantas, variando la fracción disponible (soluble en agua caliente) entre 0.4 y 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 puede sustituir al Si en las estructuras tetraédricas. El B soluble del suelo consiste principalmente en ácido bórico  $B(OH)_3$ . Al pH del suelo, este ácido no está desprotonado (disociado) y, en contraste con los demás nutrientes esenciales de las plantas, el B está presente principalmente en una forma no ionizada en la solución de suelo. Esta puede ser la principal razón por la que el B puede lixiviar tan fácilmente del suelo. GUPTA y CUTCLIFFE (1978) observaron que más del 60% del B aplicado no se recuperó en la capa superior de un suelo podsólico 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).

Según 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  $B(OH)_4^-$  sólo es significativa en el rango superior de pH. El  $B(OH)_4^-$  así formado se adsorbe a sesquióxidos y minerales de arcilla, siendo las illitas más efectivas en la adsorción que las caolinitas y esmectitas. La dependencia del pH en la formación del anión  $B(OH)_4^-$  puede ser la razón por la que la adsorción de B aumenta con el pH del suelo. Este efecto del pH en la adsorción del borato contrasta totalmente con el efecto del pH en la adsorción de otros aniones, que disminuye al subir el pH. La máxima adsorción de B se ha encontrado a un pH de 9 (HINGSTON *et al.*, 1972). El boro se adsorbe por un intercambio de ligandos (ver punto 2.1.4) en el que el  $OH^-$  de la superficie adsorbente puede reemplazarse por  $B(OH)_4^-$ . La figura 18.1 muestra las curvas típicas de adsorción de boratos, del trabajo de KEREN *et al.* (1985).

Los puntos de la figura se obtuvieron experimentalmente mientras que las líneas se calcularon según una ecuación de adsorción propuesta por KEREN *et al.* (1981). De la figura 18.1 queda claro que la fuerza de adsorción del borato aumenta con el pH del suelo.



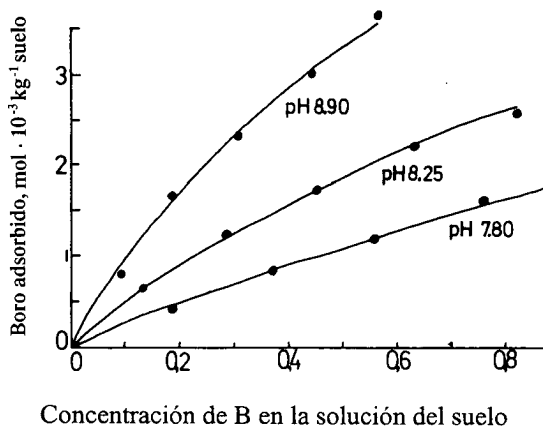
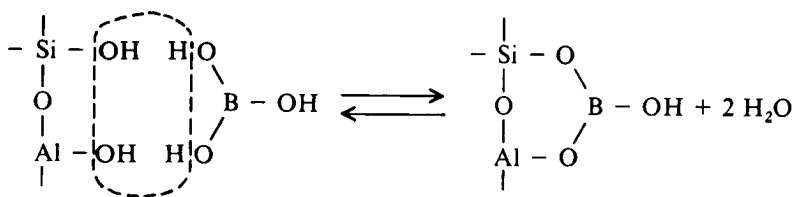


Fig. 18.1. Tipos de enlaces del ácido bórico con compuestos diol.

Esta es la razón por la cual la disponibilidad de B decrece a medida que el pH del suelo aumenta y por qué un encañado excesivo puede inducir una deficiencia de B en los cultivos. La menor velocidad de lixiviación del B en suelos neutros y alcalinos es también una consecuencia de la adsorción. Además el ion borato puede reaccionar con los hidroxilos de la superficie, formando formando un complejo borato-diol como sugieren SIMS y BINGHAM (1968).



El boro puede también aparecer unido a la materia orgánica ya que los ácidos carboxílicos de los coloides húmicos pueden condensarse con el ácido bórico. RUSSELL (1973) sugiere que como este enlace es probablemente más fuerte que el enlace borato sesquióxido en condiciones ácidas o neutras, los coloides húmicos probablemente forman el reservorio principal de B en muchos suelos agrícolas.

Las evidencias de que el B puede ser fijado en gran parte por la materia orgánica proviene de los recientes hallazgos de MAHLER *et al.* (1985) de un experimento de campo a largo plazo donde se compararon tratamientos de laboreo convencional con los de laboreo cero. Estos investigadores observaron que el suelo sin labrar tenía menos B disponible y sugieren que este efecto está relacionado con la acumulación de materia orgánica en la capa superior del suelo.

## 18.2. El Boro en la Fisiología

### 18.2.1. Absorción y translocación

El boro es probablemente absorbido por las plantas como ácido bórico sin disociar, aunque el proceso no se comprende bien. Aún hay controversia en cuanto hasta qué punto el proceso es pasivo o activo. TANAKA (1967) informó que parte del B acumulado por raíces de girasol fue pasivamente absorbido para formar un complejo borato con polisacáridos en el espacio libre. Esta sugerencia se basó principalmente en la estequiometría entre la absorción de B y la liberación de  $H^+$ . Otros investigadores también observaron que la absorción de B no es proceso metabólico (OERTLI, 1963; BINGHAM *et al.*, 1970). En una investigación de la absorción de B por raíces cortadas de cebada, BOWEN y NISSEN (1976) caracterizaron las fracciones de B del espacio libre. Una gran parte del B total se encontró en el espacio libre acuoso o unido reversiblemente a las paredes celulares como complejos de borato y polisacáridos. Según estos investigadores hay un componente de la absorción de B bajo control metabólico, pero éste puede detectarse sólo experimentalmente tras la extracción del B acumulado reversiblemente en el espacio libre. Parecería ser que el componente activo es relativamente pequeño. La absorción sigue, por tanto, principalmente el flujo de agua a través de las raíces.

El boro es relativamente inmóvil en las plantas, aumentando frecuentemente los contenidos de B desde la parte inferior de la planta a la superior (CRIPPS, 1956; WILKINSON, 1957). Según los descubrimientos de MICHAEL *et al.* (1969) en tabaco, la velocidad de transpiración tiene una influencia decisiva en el transporte ascendente del B en la planta, lo que sugiere que éste se transloca principalmente por 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 con la corriente de transpiración también explica el hecho de que la deficiencia de dicho elemento comienza siempre en los puntos de crecimiento. Generalmente se mantiene que tanto el B como el Ca, no son móviles o sólo en baja medida en el floema (RAVEN, 1980; DUGGER, 1983). Sin embargo, en experimentos con algodón OERTLI y RICHARDSON (1970) observaron que el B difundía rápidamente desde la parte leñosa a la corteza y notaron un movimiento hacia abajo de dicho elemento. Estos autores son, por lo tanto, de la opinión que el B se trasloca por el floema. Altas concentraciones de B se dan en ciertos órganos de la 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 y que muestran los contenidos de B de diversas partes de la amapola.

**Tabla 18.1.** Contenido de B de diversas partes de plantas de amapola (SYWOROTKJN, 1958).

Órgano de la planta	B, ppm m.s.	Órgano de la planta	B, ppm m.s.
Cápsula de semillas	69	Tallo	17
Hojas superiores	45	Raíces	20
Hojas medias	34	Semillas	21

### 18.2.2. Papel general del boro en la fisiología y en el metabolismo

Hace ya más de 50 años que se demostró convincentemente que el B era un elemento esencial para las plantas superiores. El papel de este elemento en el metabolismo vegetal es quizás el menos comprendido de entre el de todos los de los nutrientes vegetales. Aunque es esencial para las plantas vasculares, no hay pruebas de que lo sea en el caso de hongos o algas. A diferencia de muchos elementos esenciales, el B no es un componente de ninguna enzima.

Durante muchos años se mantuvo que la capacidad del B para 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 altamente polares moléculas de azúcar. Esta idea perdió valor al comprobarse que la sacarosa, el azúcar más importante transportado por el floema, sólo reacciona muy débilmente con el borato. Además se propuso un mecanismo más aceptable para considerar el transporte de la sacarosa a través de las membranas (ver punto 3.1.5). Ahora se mantiene que estos hallazgos anteriores relativos a la distribución de azúcares, pueden interpretarse como el efecto directo del B sobre la síntesis de sacarosa antes que sobre su transporte (ver punto 18.2.3). Al buscar un papel para el B, se han considerado otros aspectos del metabolismo. Éstos incluyen el metabolismo de ácidos nucleicos, la biosíntesis de carbohidratos, la fotosíntesis, el metabolismo proteico y, recientemente, un papel en la estabilidad de las membranas celulares (ver DUGGER, 1983; PILBEAM y KIRKBY, 1983).

DUGGER (1983) que consideró las funciones fisiológicas del B en un útil estudio, destaca que el ácido bórico puede unirse a cis dioles, es decir a compuestos que contienen pares de grupos cis hidroxilo, incluyendo azúcares y alcohol azucares. Tres tipos de complejos pueden formarse como se muestra en la Figura 18.2. DUGGER (1983) mantiene que los efectos observados del B sobre el crecimiento y desarrollo celular de las plantas dependen de la formación específica de complejos entre el borato y los sustratos polihidroxilo, proteínas enzimáticas y coenzimas con la configuración adecuada de grupos OH. Sugiere que cuando el B forma complejos con compuestos que pueden ser reactivos o productos de reacciones enzimáticas en las plantas, las rutas metabólicas pueden estimularse o inhibirse y que estos efectos pueden observarse sólo después del crecimiento. Un ejemplo de la forma en la que el B puede actuar para modular la

actividad enzimática fue propuesta por LEE y ARNOFF (1967). Estos investigadores mostraron que el fosfogluconato puede combinarse con el borato. El 6-fosfogluconato es el primer compuesto formado en la ruta de las pentosas fosfato, la ruta alternativa a la glicólisis en la degradación de carbohidratos. LEE y ARNOFF (1967) argumentan que, cuando el B está presente, el complejo 6 fosfogluconato borato bloquea efectivamente la ruta pentosa fosfato y la glicólisis se ve favorecida. Por otra parte, cuando hay deficiencias de B la formación del complejo no se da, volviendo a ser operativa la ruta de las pentosas. La acumulación de sustancias fenólicas, característica de la deficiencia de B también está asociada con esta ruta metabólica. Si este es un fenómeno general o no queda por verse, aunque parecería improbable, ya que la ruta de las pentosas es activa en tejidos no deficientes en B.

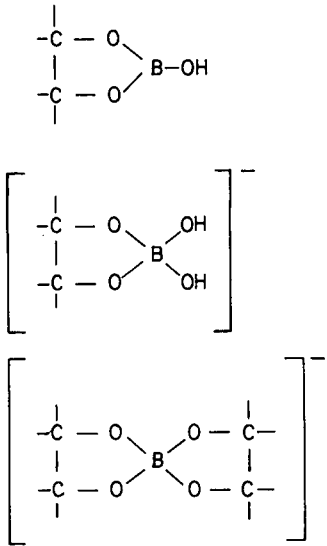


Fig. 18.2. Adsorción de boro en relación al pH del suelo y a la concentración de boro en la solución.

**18.2.3. Crecimiento meristemático y transporte de asimilatos**

Una característica común de la deficiencia de B son los disturbios en el desarrollo de los tejidos meristemáticos, sean estos ápices de raíz, puntas de las partes superiores de la planta o tejidos del cambium. Así GUPTA (1979) sostiene que se requiere un suministro continuo de B para el mantenimiento de la actividad meristemática. No obstante, la razón de esta necesidad de B no se conoce, pero se ha demostrado que el B se requiere para la síntesis de bases nitrogenadas como el uracilo (ALBERT, 1968). Se encontró que al añadir tanto

uracilo como ácido orótico, un intermediario en la biosíntesis de éste, se aliviaron los síntomas de la deficiencia de B (BIRNBAUM *et al.*, 1977). Este hallazgo sugiere fuertemente que el B está implicado en la síntesis del uracilo. El uracilo es un componente esencial del RNA y, en su ausencia, las estructuras que contienen RNA, como los ribosomas, no pueden formarse, viéndose así afectada 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 se vieran alterados por una carencia de boro, el proceso completo de crecimiento meristemático se ve perjudicado. Esta interpretación concuerda con los estudios de HUNDT *et al.* (1970) que mostraron que la incorporación del fosfato a los ácidos nucleicos se vió afectada en girasoles con deficiencias de B (ver Tabla 18.2).

**Tabla 18.2.** Influencia del B en el fosfato de DNA, fosfato de RNA y proteína en plantas de girasol que padecían una deficiencia moderada de B (HUNDT *et al.*, 1970).

B en la solución nutritiva, ppm	Hojas	Raíces
Fosfato de DNA en % del total de fosfato		
0	0.2	0.5
1	1.4	1.8
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

Hay otra consecuencia esencial resultante de una deficiencia de uracilo. Esta base nitrogenada también es el precursor de la uridina glucosa difosfato (UGDP), una coenzima esencial en la formación de sacarosa, la forma de transporte de azúcar más importante (ver punto 4.3.5). Si se inhibiera su síntesis, la translocación de asimilatos también se vería afectada. Esto es exactamente lo que se ha observado en plantas deficientes en B. Los asimilatos formados en las hojas apenas son translocados de una parte a otra de la planta. Además, la deficiencia de B también resulta en un aumento de la producción de callosa, de modo que se forman tapones de callosa en los poros de las placas cribosas (VAN DE VENTER y CURRIER, 1977). No obstante, no está claro si esta producción aumentada de callosa está de alguna forma relacionada con la inhibición de la síntesis de sacarosa. Sin embargo, los poros bloqueados de las placas cribosas tienen un efecto perjudicial sobre el transporte por el floema.

POLLARD *et al.* (1977) sugirieron 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 se apoya en la rápida recuperación del transporte de iones

ligado al metabolismo observada cuando se añadió B a las raíces deficientes. Asociada a la recuperación del transporte, se dió una recuperación de la actividad de la ATPasa de membrana estimulada por el  $K^+$  (ver CLARKSON y HANSON, 1980). POLLARD *et al.* (1977) sugieren que un mecanismo posible para el control de la membrana por el B es la reacción del B con compuestos polihidroxi influyendo en la actividad e integridad de la membrana (ver GUPTA, 1979). HIRSCH *et al.* (1982) también mantienen que el B es esencial para el funcionamiento normal de las membranas vegetales, y que lo primero que ocurre al inducir una deficiencia de B en hojas de girasol es una alteración de las membranas celulares (ver también PILBEAM y KIRBY, 1983).

#### 18.2.4. Ácidos nucleicos y fitohormonas

Se mantuvo que una disminución del contenido de RNA era el primer síntoma de deficiencia de B en raíces de tomate, a lo que seguía una parada del crecimiento (JOHNSON y ALBERT, 1967). El efecto de la deficiencia pudo evitarse añadiendo bases: timina, guanina y citosina. De estos descubrimientos se concluyó que el B juega un papel en el uso de bases nitrogenadas y, por lo tanto, en el metabolismo del RNA. La participación del B en la síntesis de RNA se ha demostrado más recientemente. Utilizando P-32, ROBERTSON y LOUGHMAN (1974) mostraron que la deficiencia de B reduce significativamente la velocidad de incorporación de P a los nucleótidos (Figura 18.1). El efecto perturbador de la deficiencia de B en el metabolismo del ácido nucleico y en la síntesis proteica queda muy bien demostrado en los resultados de HUNDT *et al.* (1970) al estudiar el metabolismo de N de girasoles, en relación al suministro de B. En plantas con un pobre suministro de B, el  $N-NO_3$  se acumuló en las raíces, hojas y tallos, mostrando que la reducción de  $NO_3^-$  y la síntesis de aminoácidos se inhibieron. Cuando se suministró nuevamente un bajo nivel de B a plantas moderadamente deficientes en B, hubo una respuesta rápida en la absorción de P-32 y en su incorporación al DNA o RNA, y un aumento en la síntesis proteica (tabla 18.2). El papel del B y otros nutrientes en la síntesis proteica fue estudiado con éxito por AMBERGER (1975).

Cuando hay deficiencias de B, la síntesis de citoquininas disminuye (WAGNER y MICHAEL, 1971). Por otra parte, hay mucha evidencia de que las auxinas se acumulan en los tejidos deficientes en B. COKE y WHITTINGTON (1968) sugieren que la necrosis en los puntos de crecimiento de las plantas deficientes se debe a una acumulación de auxinas. Sostienen que el B protege al sistema AIA oxidasa, al formar complejos con los inhibidores de dicha enzima. Una posible relación entre la deficiencia de B y el metabolismo de las auxinas también fue postulada por CRISP *et al.* (1976) que observó que la aparición de zonas necróticas en lechuga, conocidas como "puntas quemadas", estaba temporalmente muy asociada con un marcado aumento en la actividad de las auxinas debido a una deficiencia de B. SHKOLNIK (1974), en un estudio 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 fueron discutidos por PRICE *et al.* (1972).

-B- = deficiente en boro; -B+ = deficiente en B resuministrada con B tras 90 min.; +B+ = no deficiente

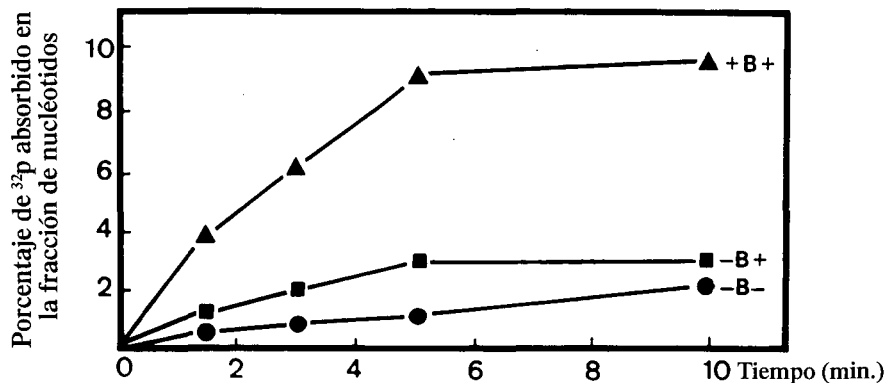
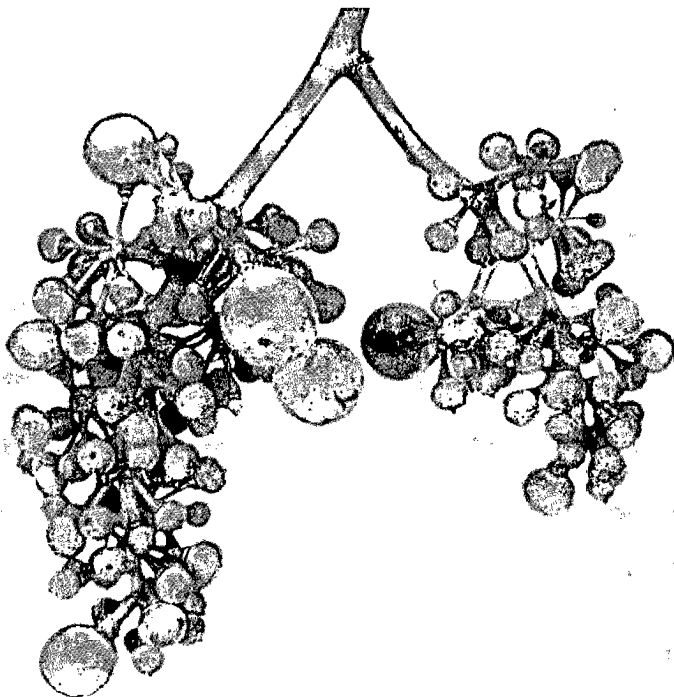


Fig. 18.3. Incorporación del fosfato absorbido a los nucleótidos en relación al nivel de nutrición de B (ROBERTSON y LOUGHMAN, 1974).

### 18.2.5. 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 deformes, arrugadas y, con frecuencia, más gruesas y de color verde-azulado oscuro. Puede aparecer una clorosis irregular entre las nervaduras secundarias. Las hojas y los tallos se vuelven quebradizos, indicando perturbaciones en la transpiración. A medida que la deficiencia avanza, el punto terminal de crecimiento muere, reduciéndose toda la planta y quedando la formación de flores y frutos restringida o inhibida. El típico síntoma de muerte del punto terminal de crecimiento como resultado de la deficiencia de B se muestra para 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 en la actividad de la ascorbato oxidasa en las hojas. Las dos variedades de tomate estudiadas 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 polínicos. Así, las plantas con un suministro inadecuado de B, muestran un desajuste en la germinación del polen, viéndose afectada la formación de frutos. En algunas especies el crecimiento afectado del polen resulta en partenogénesis.

Esto se comprueba en uvas, pudiendo resultar frutos partenocárpicos. Los frutos desarrollados son muy pequeños y de baja calidad (GÄRTEL, 1974). La foto 18.1 muestra un racimo maduro de uvas procedente de una vid deficiente en B. La deficiencia de boro también afecta el desarrollo radicular, y en soluciones libres de B, el crecimiento de la raíz se ve inhibido (BUSSLER, 1960). Las raíces aparecen más delgadas y engrosadas y los ápices necróticos.



**Foto 18.1.** Deficiencia de boro. Parte superior: deficiencia de B en tomates, la planta en el medio muestra síntomas típicos en el punto de crecimiento (Foto: BROWN). Parte inferior: racimo de uva con frutos deficientes en B (Foto: GÄRTEL).



Los síntomas de deficiencia de B más conocidos son la podredumbre de la corona y del corazón en remolacha azucarera. Los síntomas comienzan con cambios anatómicos en los puntos de crecimiento apical. Las hojas más jóvenes son onduladas y achaparradas y se tornan marrones o negras. Con el tiempo las hojas interiores se ven afectadas y el punto principal de crecimiento muere. Las hojas más viejas son quebradizas y cloróticas. La corona de la remolacha comienza a pudrirse, instalándose la infección y quedando toda la planta afectada. Como pudiera esperarse, la parte sana de la remolacha es pobre en azúcar. En nabos y coles, la deficiencia de B resulta en raíces vidriosas que están huecas y quebradas. El aspecto quebrado de los tallos es también indicativo de la deficiencia de B en el apio. El desarrollo de superficies escamosas y la formación interna y externa de un material parecido al corcho, son caracteres distintivos típicos asociados a la deficiencia de B en muchas plantas incluyendo tomates, coliflor, manzanos y cítricos y se relaciona posiblemente con la asociación del B a materiales pécticos en las paredes celulares. En este aspecto, el B y el Ca tienen ciertos rasgos en común. El "bitter pit" que se da en las manzanas deficientes en Ca puede a veces reducirse efectivamente por pulverizaciones con B, particularmente si se aplica 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. El Boro en la Nutrición de los Cultivos**

#### **18.3.1. Disponibilidad y aplicación de boro**

El boro es de interés en la producción de cultivos, tanto por los efectos que provoca su deficiencia como su exceso. Según REISENAUER *et al.* (1973) la deficiencia de B se da en un rango más amplio de cultivos y condiciones climáticas que las deficiencias de cualquier otro micronutriente. El boro es también más importante que cualquier otro micronutriente para obtener cultivos de calidad y altos rendimientos.

Los suelos en donde se dan deficiencias de B incluyen aquellos que son inherentemente bajos en B, como los derivados de rocas ígneas ácidas y los suelos podsolizados. Los suelos arenosos ácidos, en particular, necesitan tratamientos regulares con fertilizantes de B, ya que el borato se pierde muy fácilmente por lixiviación. El mismo tratamiento también se requiere cuando se encalan suelos ácidos, ya que una cantidad de cal en exceso puede inducir esta deficiencia (WALSH y GOLDEN, 1952).

La disponibilidad de boro disminuye con el aumento del pH del suelo. Así, una disponibilidad inadecuada de B se ha observado en suelos calcáreos con frecuencia. Esta relación se muestra en la Tabla 18.3. El aumento del pH y de los

niveles de carbonato de Ca del suelo incrementó considerablemente la aparición de deficiencia de B en remolacha azucarera (SCHEFFER y WELTE, 1955). Elevados contenidos de arcilla también disminuyen la disponibilidad de B, probablemente debido a la adsorción del borato. La absorción del B por las plantas se correlaciona bien con extractos de B del suelo solubles en agua caliente. A valores menores de 1 ppm de B soluble, el suelo no suministra suficiente B para mantener el crecimiento de las plantas, mientras que valores por encima de 5.0 ppm B pueden ser tóxicos (REISENAUER *et al.*, 1973). FARRAR (1975) publicó 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 sobre la proporción de remolacha azucarera infectada por la podredumbre de la corona y el corazón (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	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 seguidos de inviernos o primaveras húmedas. El efecto es más pronunciado cuando buenas condiciones de crecimiento en primavera vienen seguidas de una larga sequía (BATEY, 1971). Probablemente, la movilidad del B en el medio edáfico se ve perjudicada en gran medida en los periodos secos.

El fertilizante de B más conocido es el bórax ( $\text{Na}_2\text{B}_4\text{O}_7 \cdot 10 \text{H}_2\text{O}$ ). Además de éste también se utilizan otros materiales que contienen B, por ejemplo el superfosfato boratado. El ácido bórico ( $\text{H}_3\text{BO}_3$ ) se aplica frecuentemente como 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 el que no se dan ni deficiencia ni toxicidad. Si además se aplicara demasiado B, lo que puede ocurrir con aplicaciones no uniformes, podría dañarse el cultivo. Un medio utilizado para evitar niveles excesivos de B es el uso de frits de vidrio de boro-silicato. Estos son vidrios fundidos con una gran área superficial y proporcionan una lenta liberación de B a la solución de suelo. La aplicación de B en bandas o por vía foliar suele ser la corrección más eficiente de la deficiencia de B en comparación con la aplicación a voleo. FOROUGH *et al.* (1973) lograron controlar la deficiencia de B en naranjo amargo mediante la aplicación al suelo de bórax en cantidades de 50 a 200 g de B por árbol, y mediante 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: fórmula química y 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	$\text{H}_3\text{BO}_3$	17
Frits de boro (contenido en un cristal moderadamente soluble)	$\text{Na}_2\text{B}_4 \cdot \text{XH}_2\text{O}$	10-17
Tetraborato de sodio		
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	$\text{Na}_2\text{B}_{10}\text{O}_{16} \cdot 10\text{H}_2\text{O}$	18
Solubor (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 fertilización para la remolacha azucarera es del orden de 1.0 a 2.0 kg de B  $\text{ha}^{-1}$  (cerca de 10 a 20 kg de bórax  $\text{ha}^{-1}$ ). Los nabos tienen una necesidad más elevada de B, y con frecuencia se tratan con mayores cantidades de fertilizante. Debido al riesgo de toxicidad por B, sin embargo, las dosis aplicadas no deberían ser demasiado altas. Generalmente sólo el cultivo de una rotación, el que tenga la mayor necesidad de B, se trata con B. Para cultivos extensivos éste generalmente es la remolacha azucarera. Las cantidades de B absorbidas por un cultivo durante una estación son bajas. Para la remolacha azucarera esta cantidad llega a ser de cerca de 350 a 400 g de B  $\text{ha}^{-1}$  (HENKENS, 1965). Así, la cantidad aplicada suele ser varias veces mayor que la absorbida por el cultivo. Los fertilizantes de B más importantes se muestran en la Tabla 18.4.

### 18.3.2. Necesidades de los cultivos

Los cultivos difieren en su sensibilidad a la deficiencia de B. Los cultivos más sensibles son la remolacha azucarera y el apio. Diversos cultivos de *Brassica* como nabos, coliflor, col y coles de Bruselas también tienen altas necesidades de B. Entre los frutales, los manzanos y perales se sabe que son particularmente sensibles a la deficiencia de B (BRADFORD, 1966). GÄRTEL (1974) mantiene que la deficiencia de B en uvas es una de las enfermedades no parasitarias más graves en viticultura. La formación del fruto se ve afectada (ver punto 18.2.5.) y pueden esperarse disminuciones de rendimientos cercanas al 80% en comparación con plantas con un suministro adecuado de B.

Algunas leguminosas también tienen elevadas necesidades de B. OUELLETTE y LACHANCE (1954) informaron que en Canadá una gran parte del cultivo de alfalfa sufre deficiencias de B. El grado de deficiencia de B se correlaciona negativamente con el nivel de B en planta, considerándose plantas de alfalfa con

menos de 15 ppm de B con un suministro inadecuado. Este dato encaja bien con el nivel crítico de 10 a 25 ppm de B en materia seca observado por MARTIN y MATOCHA (1973) para el mismo cultivo. El contenido crítico de B en hojas de remolacha azucarera es del mismo orden. Las 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 abastecidas con B contienen entre 50 y 60 ppm de B en la materia seca, comparadas con 8 a 20 ppm en los estigmas de plantas deficientes, en las que la fertilización de las flores se ve afectada.

En general, las dicotiledóneas tiene mayores necesidades y contenido de B que las monocotiledóneas (SHIVE, 1941). Por esta razón es menos común la deficiencia de B en los cereales. SYWOROTKIN (1958) distingue tres grupos de plantas respecto al contenido y la necesidad de B: monocotiledóneas, dicotiledóneas y especies de dicotiledóneas con sistemas de látex como diente de león, amapolas y algunas Euphorbiaceae. Esta distinción se explica por la proporción de tejidos meristemáticos que son tejidos que requieren B típicos de estos tres grupos de plantas. Las dicotiledóneas contienen 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 medios 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 m.s.).

Monocotiledóneas	Dicotiledóneas		Dicotiledóneas c/sistema de látex		
Cebada	2.3	Guisantes	22	Diente de león	80
Trigo	3.3	Remolacha	49	<i>Euphorbia</i>	93
Maíz	5.0	Lechuga	70	Amapola	94

### 18.3.3. Toxicidad por boro

Como el B es tóxico para muchas especies vegetales 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 los derivados de sedimentos marítimos. La toxicidad está sin embargo, más generalmente asociada a las regiones áridas y semi-áridas, donde el nivel de B del suelo es con frecuencia alto. 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 Agraria de la Universidad de California (1969) que encontró que con 1 ppm en el agua, los cultivos sensibles pueden mostrar daños visibles, y con 10

ppm hasta los cultivos tolerantes pueden verse afectados. Según REISENAUER *et al.* (1973), es probable que se dé toxicidad en cultivos cuando el nivel de B soluble en agua caliente del suelo excede 5 ppm, mientras que niveles menores de 1 ppm de B en suelo generalmente son insuficientes para un crecimiento óptimo de las plantas. La toxicidad de boro también puede estar provocada por la contaminación industrial, lo que fue observado por JUDEL (1977). Se encontró que las coníferas se veían afectadas en particular y que las acículas contaminadas de especies de *Picea* tenían contenidos de B tan elevados como 960 ppm de B en la materia seca. Los contenidos de B de pastos que mostraban severos síntomas de toxicidad eran del orden de 270 a 570 ppm de B. Los suelos contaminados con B pueden corregirse por el riego con agua sin B. La disponibilidad de boro y, por lo tanto, la absorción de un exceso de B también pueden reducirse mediante el encalado (JUDEL, 1977).

Algunos de los cultivos más sensibles a la toxicidad de B son los melocotones, uvas, judías e higos. 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. Ésta comienza en la punta y los márgenes y se extiende finalmente entre las nervaduras laterales hacia la nervadura central. Las hojas adquieren un aspecto quemado y caen prematuramente. Estos efectos han sido descritos en detalle para algunas especies vegetales (BRADFORD, 1966).

## Capítulo 19:

# Otros Elementos de Importancia

En los capítulos anteriores todos los elementos que se consideraron, con la posible excepción del sodio (Na), son nutrientes esenciales para las plantas. Sin cualquiera de estos elementos esenciales, las plantas serían incapaces de completar su ciclo vital. Todos estos elementos participan también en el metabolismo de las plantas, aunque los papeles esenciales de algunos micronutrientes todavía no se han definido con precisión.

Además de estos nutrientes, hay algunos elementos que pueden tener un efecto favorable sobre el crecimiento de la planta. Dos ejemplos conocidos son el silicio (Si) y el cobalto (Co). En ciertas condiciones, ambos elementos pueden estimular el crecimiento de las plantas y son esenciales para algunas especies. En este capítulo también se ha incluido el cloro (Cl), elemento esencial.

### 19.1. Cloro

En la naturaleza el  $\text{Cl}^-$  está ampliamente distribuido y sujeto a un reciclado rápido. El cloruro en el suelo no se adsorbe a los minerales, siendo uno de los iones más móviles, que se pierde fácilmente por lixiviación en condiciones de drenaje libre. Sin embargo, puede acumularse en algunas situaciones. Se incluyen entre los suelos altos en  $\text{Cl}^-$  aquellos afectados por el mar o tratados con agua de riego que contenga  $\text{Cl}^-$ , así como suelos pobremente drenados que reciben escorrentías de otras zonas. Los suelos ligeramente lixiviados también pueden contener altas concentraciones de  $\text{Cl}^-$ .

La mayoría de la especies vegetales absorben  $\text{Cl}^-$  muy rápidamente y en cantidades considerables. La velocidad de absorción depende principalmente de su concentración en la solución nutritiva del suelo. Hay evidencia considerable de que la absorción se controla metabólicamente. Dicha absorción es sensible tanto a variaciones en la temperatura como a los inhibidores metabólicos (ELZAM y EPSTEIN, 1965). Según GERSON y POOLE (1972) la absorción también ocurre en contra de un gradiente electroquímico, siendo el plasmalemma bastante permeable al  $\text{Cl}^-$ . LIN (1981), al estudiar la absorción de Cl en protoplastos de raíces de maíz sugiere que la absorción es efectuada por una proteína transportadora. Al promover los pHs bajos la absorción de  $\text{Cl}^-$  parece que un transportador protonado o un antiporte  $\text{Cl}^-/\text{OH}^-$  funcionan en dicho proceso. En su transporte a través del córtex al cilindro central, hay pruebas de que la ruta simplástica representa el itinerario principal (STELZER *et al.*, 1975). En los tejidos verdes la absorción de  $\text{Cl}^-$  se ve favorecida por la luz (BARBER,

1968; MACDONALD *et al.*, 1975) ya que el ATP formado durante la fosforilación fotosintética proporciona una fuente de energía para la absorción activa. Los efectos competitivos en la absorción entre el  $\text{Cl}^-$  y el  $\text{NO}_3^-$ , y el  $\text{Cl}^-$  y el  $\text{SO}_4^{2-}$  son muy conocidos (DE WITT *et al.*, 1963). En términos prácticos, esto puede afectar a la calidad del cultivo. En patatas, por ejemplo, MURAKA *et al.* (1973) demostraron que una aplicación de  $\text{Cl}^-$  disminuía el N total y el N- $\text{NO}_3$  en las partes superiores aunque el N proteico no se vió afectado. El cloruro no sólo es absorbido por las raíces, también puede ser absorbido por las partes aéreas de la planta como gases de cloruro o de cloro (JOHNSON *et al.*, 1957). Las cantidades de  $\text{Cl}^-$  en la atmósfera y en el agua de lluvia están considerablemente influidas por la distancia al mar, disminuyendo rápidamente hacia el interior (ver punto 6.1.6).

Los tejidos de las plantas suelen contener cantidades sustanciales de  $\text{Cl}^-$  del orden de 50 a 500  $\mu\text{mol kg}^{-1}$  de peso seco, valores similares a los de los macronutrientes. Sin embargo, las necesidades de  $\text{Cl}^-$  para un crecimiento óptimo son considerablemente menores, apareciendo síntomas de deficiencia en el rango de 2 a 20  $\mu\text{mol kg}^{-1}$  de peso seco (CLARKSON y HANSON, 1980), y estableciendo claramente el  $\text{Cl}^-$  como un micronutriente. Por qué esta pequeña cantidad de  $\text{Cl}^-$  es esencial para el crecimiento de las plantas no está muy claro. Utilizando cloroplastos aislados, BOVÉ *et al.* (1963) y KELLEY y IZAWA (1978) demostraron que el  $\text{Cl}^-$  se requiere en la reacción de Hill, la reacción de partición del agua en el Fotosistema II. La presencia de  $\text{Cl}^-$  demostró favorecer tanto la evolución del  $\text{O}_2$  como la fotofosforilación (BOVÉ *et al.*, 1963). Si el efecto del  $\text{Cl}^-$  es significativo en la fotosíntesis *in vivo* o no fue cuestionado por TERRY (1977). Trabajando con plantas intactas de remolacha azucarera, observó que la fotosíntesis neta por unidad de clorofila no se vió influida la por deficiencia de  $\text{Cl}^-$ , aunque cuando se una disminución del 60% en el crecimiento de las plantas. El efecto principal de esta deficiencia fue una reducción en la tasa multiplicación de las células en las hojas y, por consiguiente, en el crecimiento de la planta. En algunas especies, el cloruro puede influir indirectamente sobre la fotosíntesis vía su efecto regulador de las células guarda de los estomas. Esto ocurre en plantas de cebolla donde las células guarda son pobres en almidón e incapaces de sintetizar malato. En la apertura estomática, el flujo entrante de  $\text{K}^+$  hacia las células guarda debe estar acompañado, ya sea por la acumulación de malato como contra-ion o por el flujo entrante de  $\text{Cl}^-$ . La ausencia de  $\text{Cl}^-$  en hojas de cebolla inhibe así la apertura estomática, afectando a las relaciones hídricas (SCHNABL, 1980).

Pruebas realizadas por METTLER (1982) indican que una ATPasa localizada en el tonoplasto es estimulada específicamente por el  $\text{Cl}^-$ . Otros aniones, incluyendo  $\text{SO}_4^{2-}$  y  $\text{NO}_3^-$  sólo estimulan ligeramente la actividad. Dicha ATPasa opera probablemente como una bomba electrogénica de  $\text{H}^+$  transportando  $\text{H}^+$  junto con el  $\text{Cl}^-$  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 la ATPasa en las raíces puede verse como el resultado de dos reacciones separadas. En la primera, el  $\text{K}^+$  estimula a la ATPasa

que aparece unida al plasmalema y en la segunda el  $\text{Cl}^-$  estimula a la unida al tonoplasto. El efecto neto es que el citoplasma se mantiene a un pH mayor que el espacio libre o la vacuola. En el proceso, el  $\text{K}^+$  es ampliamente acumulado en el citoplasma y el  $\text{Cl}^-$  en la vacuola.

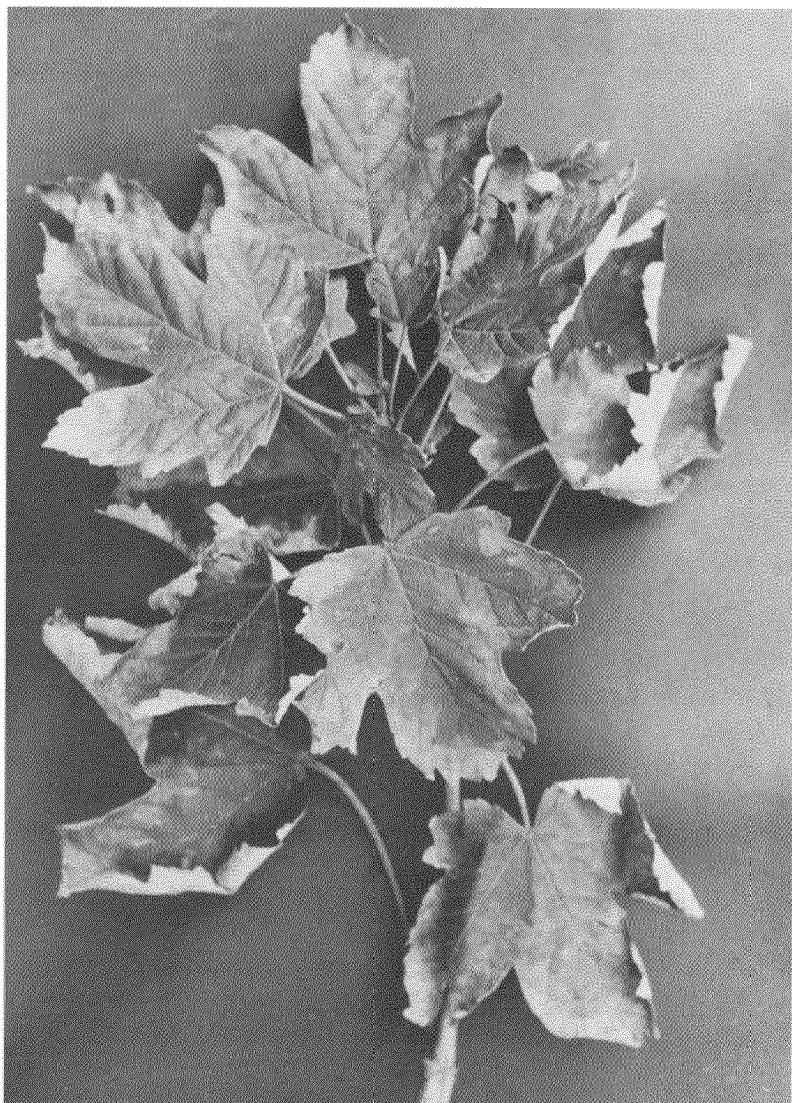
Otros papeles no específicos llevados a cabo por el  $\text{Cl}^-$  se relacionan ampliamente con la elevada movilidad del ión y con el hecho de que sea tolerado en un amplio rango de concentraciones. El papel del  $\text{Cl}^-$  como contra-ión de los flujos rápidos de  $\text{K}^+$  y como contribuyente a la turgencia ya se ha mencionado. El cloruro puede también reemplazar al  $\text{NO}_3^-$ , otro ión móvil. Esto fue observado por WEHRMANN y HÄHNDEL (1984) que encontraron que una aplicación de  $\text{Cl}^-$  a espinacas en cultivos de campo y en experimentos en solución, disminuía la concentración de  $\text{NO}_3^-$  y aumentaba la de  $\text{Cl}^-$  en las partes superiores de la planta. También se dió una respuesta en crecimiento, probablemente relacionada con la función del  $\text{Cl}^-$  como un favorecedor osmótico de la absorción y retención de agua. Lo mismo se comprueba en la influencia positiva del  $\text{Cl}^-$  sobre el crecimiento del cocotero y la palma aceitera, como lo demostraron los trabajos de VON UEXKÜLL (1985) y DANIEL y OCHS (1975). Altas concentraciones de  $\text{Cl}^-$  del orden de 280 a 560  $\mu\text{moles g}^{-1}$  en peso seco, son necesarias para obtener estos efectos. CLARKSON y HANSON (1980) sugirieron que el carácter bioquímico inerte del  $\text{Cl}^-$ , le permite tener papeles osmóticos y de neutralización, 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 los márgenes de las hojas es una característica común y la transpiración se ve afectada. Además, las plantas son frecuentemente cloróticas. La velocidad de crecimiento de las hojas de la remolacha azucarera disminuye debido a una menor tasa de multiplicación celular. La superficie foliar se reduce y se da una clorosis parcial.

Se consideran bajos en  $\text{Cl}^-$  los suelos que tienen por debajo de 2 ppm (JAMES *et al.*, 1970). En la práctica, la deficiencia de  $\text{Cl}^-$  se da muy raramente ya que la presencia de  $\text{Cl}^-$  en la atmósfera o en agua de lluvia es más que suficiente para cubrir las necesidades de 4 a 10  $\text{kg ha}^{-1} \text{año}^{-1}$  por cultivo (REISENAUER *et al.*, 1973). Sin duda, aún en condiciones de laboratorio, la deficiencia de  $\text{Cl}^-$  es difícil de inducir, debido a la contaminación atmosférica (JOHNSON *et al.*, 1957).

El efecto del exceso de  $\text{Cl}^-$  en las plantas es un problema más serio. Los cultivos que crecen en suelo salinos con frecuencia muestran síntomas de toxicidad por Cl. Estos incluyen el quemado de las puntas o márgenes de las hojas, el bronceado, amarilleamiento prematuro y abscisión de hojas (EATON, 1966). Un ejemplo de toxicidad de Cl en el arce se muestra en la Foto 19.1 del trabajo de WALTER *et al.* (1974). Estos síntomas surgen por la aplicación de sal a los caminos y a los bordes de los mismos, que se realiza para evitar la acumulación de nieve en el invierno.





**Foto 19.1.** Toxicidad de cloruro en hojas de arce (Foto: WALTER).

Las plantas difieren en su sensibilidad al  $\text{Cl}^-$ . La remolacha azucarera, cebada, maíz, espinaca y tomate son altamente tolerantes mientras que el tabaco, judías, cítricos, patatas, 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 con cloruro. La reducción del rendimiento

y de la calidad de los cultivos está asociada a niveles de Cl en los tejidos de 0.5 a 2% de Cl en cultivos sensibles y 4% o más en la materia seca de especies tolerantes (REISENAUER *et al.*, 1973).

## 19.2. Silicio

El silicio es el segundo elemento más abundante en la litosfera después del oxígeno, y aparece en casi todos los minerales. La accesibilidad del Si a las plantas depende en gran parte de cómo ocurre la meteorización que lleva al Si a la solución del suelo. En minerales altamente resistentes a la meteorización, como el cuarzo, el Si está completamente indisponible. El Si soluble está presente como  $\text{Si(OH)}_4$  monoméricos en un amplio rango de pH (2 a 9), y está en equilibrio con el  $\text{SiO}_2$  amorfo con una concentración equilibrada cercana a 2 mM (PONNAMPERUMA, 1972). Para pHs mayores de 9, el  $\text{Si(OH)}_4$  está desprotonado (JONES y HANDRECK, 1965). El ácido monosilícico en la solución de suelo es controlado principalmente por las reacciones de adsorción a los sesquióxidos que dependen del pH. La adsorción disminuye por encima o por debajo del máximo a pH 9.5. Los óxidos de aluminio son más efectivos que los 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 algunos cultivos (GROSSE-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 ó Si/Fe, mayor será la absorción de Si por el arroz (ver JONES y HANDRECK, 1967).

La forma en que el silicio se absorbe por las plantas es el ácido monosilícico,  $\text{Si(OH)}_4$ , aunque el mecanismo de absorción todavía no se ha clarificado. 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 del agua transpirada. Para otras especies relativamente pobres en Si, como por ejemplo *Trifolium incarnatum* (trébol rosado), sugieren que las plantas deben tener algún mecanismo de exclusión del ácido monosilícico en la superficie de raíz o en el interior de las mismas. Los descubrimientos más recientes de VAN DER VORM (1980) en experimentos de cultivos 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 la superficie de la raíz (ver tabla 19.1). En esta tabla se comparan tres especies: arroz, trigo y soja, cultivadas con tres concentraciones de Si en solución: muy baja, mediana y muy alta. Como en los trabajos anteriores de JONES y HANDRECK (1965), se calculó la absorción "no selectiva"

de S por flujo en masa a partir de datos de transpiración y de concentración de la solución. Para el arroz, los valores medidos de absorción de Si fueron muy superiores a los calculados, indicando un componente metabólico en la absorción. Esto fue más pronunciado cuanto menor era la concentración de Si en la solución externa. Lo mismo, pero en mucho menor grado, puede decirse para el trigo, excepto que a la concentración más alta la absorción pareció ser pasiva. Para la soja el transporte entre la raíz y el xilema estuvo claramente restringido además de para la concentración más baja.

**Tabla 19.1.** Absorción real de Si y suministro por flujo en masa en 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 <sup>-1</sup>	Coefficiente de transpiración l H <sub>2</sub> O kg <sup>-1</sup> m.s.	Absorción real de Si g SiO <sub>2</sub> kg <sup>-1</sup> m.s.	Suministro 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

A medida que la concentración de la solución del suelo es más parecida a la del medio, 30 mg SiO<sub>2</sub> l<sup>-1</sup>, puede concluirse que en condiciones de campo la absorción del Si por el arroz es, en gran parte, un proceso selectivo, que la del trigo también lo es, pero en mucho menor grado, y que ésta es restringida para soja. Esta prueba 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. Se observaron valores de absorción entre 2 y 3 veces mayores de los que podrían considerarse sólo por la transpiración. El proceso pareció requerir energía metabólica y era sensible a inhibidores metabólicos y a variaciones de temperatura. La absorción selectiva de Si observada para el arroz concuerda con la observación de que la concentración de Si en la savia de esta planta puede ser varias veces mayor que en la solución externa (OKUDA y TAKAHASHI, 1965).

El transporte de Si únicamente se da por el xilema, siendo la distribución dentro de la planta dependiente de la velocidad de transpiración de las diferentes partes de la planta. El silicio aparece 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 con formas tridimensionales definidas (WYNN

PARRY y SMITHSON, 1964). El silicio puede estar íntimamente asociado con los constituyentes de la pared celular como sílice, o posiblemente como Si covalentemente unido en las pectinas (SCHWARTZ, 1973). El silicio también está presente en las paredes celulares del xilema. Según RAVEN (1983) sirve como componente estructural, evitando la compresión cuando la tasa de transpiración es alta. Ha existido preocupación sobre el posible efecto carcinogénico del Si depositado en las superficies de las plantas en forma de fibras o pelos, cuando se incluye en la dieta humana. Estas fibras silíceas aparecen en el mijo (*Setaria italica*) y *Phalaris* y parece existir una relación muy cercana entre el consumo de estas plantas y el cáncer del esófago (SANGSTER *et al.*, 1983).

Las especies vegetales puede dividirse en acumuladoras y no acumuladoras de Si. Las acumuladoras incluyen las gramíneas, como el arroz de zonas inundadas (*Oryza sativa*), la cola de caballo (*Equisetum arvense*) y miembros de las *Pinaceae*, que contienen todos entre el 10 y el 15% de  $\text{SiO}_2$  en la materia seca. El grupo también incluye cereales de secano, caña de azúcar y algunas dicotiledóneas con valores de  $\text{SiO}_2$  algo bajos, del orden de 1 a 3 % de  $\text{SiO}_2$ . Entre las no acumuladoras se encuentran la mayoría de las dicotiledóneas incluyendo las leguminosas con menos de 0.5 a 1% de  $\text{SiO}_2$ . WERNER y ROTH (1983) resaltaron el hecho que las plantas que mejor se adaptan a la tierra y a los océanos son los pastos, diatomeas y las *Pinaceae*, todos acumuladores de Si.

No sorprende que sea en las especies que acumulan altas cantidades de Si donde más síntomas de deficiencia de este elemento se han observado. En arroz, los síntomas típicos de deficiencia de Si son la necrosis de las hojas más viejas y la marchitez asociada a 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 estaban mal formadas y se dieron fallos en la polinización y formación del fruto (MIYAKE y TAKAHASHI, 1978).

Hasta ahora hay pocas pruebas bioquímicas para justificar que el Si es 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 a la síntesis de la lignina. Esto fue 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 de fenólicos. Esta posible relación entre el Si y la síntesis de lignina obviamente tiene importancia desde un punto de vista estructural y además indica una función bioquímica para el elemento. En las diatomeas, donde el metabolismo de Si se ha estudiado con más detalle que en plantas superiores, el Si juega un papel crucial en el metabolismo de aminoácidos y proteínas (WERNER y ROTH, 1983).

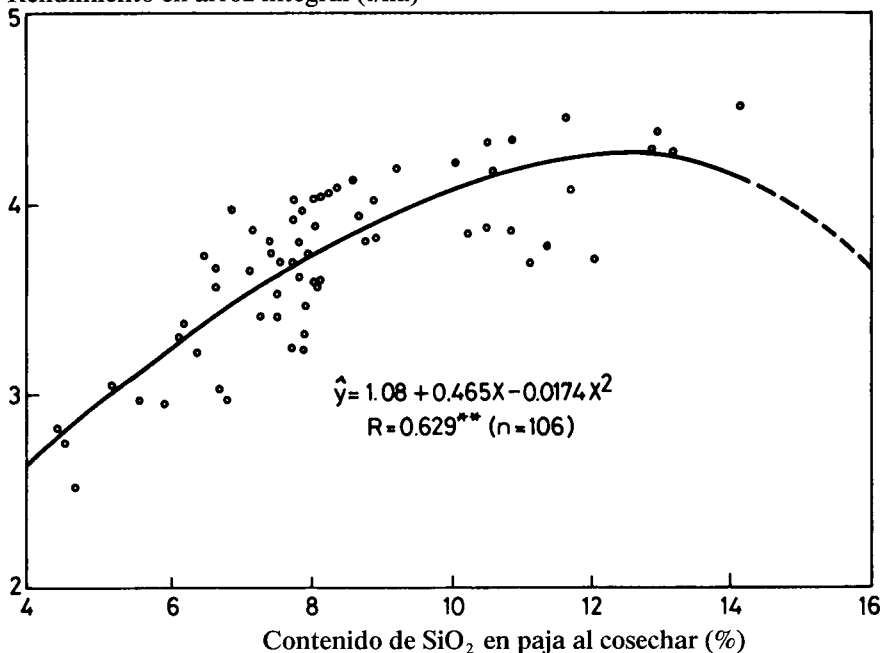
El silicio tiene varios efectos beneficiosos bien establecidos sobre el crecimiento de las plantas. En las plantas bien provistas de Si, la pérdida de agua cuticular disminuye por la acumulación de silicio en la epidermis. Esto es evidente si se observan los resultados de la Tabla 19.1. Tanto para el arroz como para el 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 fúngico (MIYAKE y TAKAHASHI, 1983) también puede atribuirse a esta deposición del Si en la capa epidérmica. COORS (1986) encontró que el Si jugó un papel en la resistencia del maíz contra el taladrador europeo. Este autor cita varios casos en los que altos contenidos de Si protegieron a los cultivos contra los ataques de insectos. En cereales y arroz en particular, la presencia de Si también es importante para mantener las hojas erectas y disminuir la susceptibilidad al encamado. Otro efecto beneficioso del Si es aumentar la tolerancia de las plantas a niveles altos de Mn. En experimentos con plantas de judía, HORST y MARSCHNER (1978), observaron que el efecto perjudicial sobre el crecimiento de altas concentraciones de Mn en el medio nutritivo pudo aliviarse con Si, dándose una distribución más uniforme del Mn dentro de la hoja más que una restricción en la absorción de Mn. Los síntomas característicos de la toxicidad de Mn, acumulación de manchas pardas de  $MnO_2$  rodeadas por zonas cloróticas y necróticas, no aparecieron. HORST y MARSCHNER (1978) sugieren que el mecanismo por el cual el Si altera esta distribución de Mn en las hojas es facilitando el movimiento de Mn de los vasos a los tejidos que los rodean, evitando, de este modo, la acumulación local cerca de los vasos. En arroz de tierras bajas el Si también puede proteger a la planta de concentraciones altas de Fe y Mn al disminuir la absorción de estos dos elementos (VAN DER VORM y VAN DIEST, 1979). Los suelos arroceros 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 rellenos de aire en los brotes y raíces, permitiendo la llegada de  $O_2$  a las raíces. El poder oxidante de las raíces, por lo tanto, aumenta y los niveles tóxicos de Fe y Mn reducidos en la rizósfera se vuelven inofensivos (ver punto 2.2.4).

El cultivo más importante que responde al Si es el arroz. Como se muestra en la Figura 19.1 de un ensayo de PARK (1970) hay una relación significativa entre el contenido de Si en la paja de arroz y el rendimiento en arroz integral. El silicio promueve especialmente la formación de los órganos reproductivos del arroz, como OKUDA y TAKAHASHI (1966) observaron en un experimento de cultivo en solución con arroz de tierras bajas. Los datos de esta investigación que se muestran en la Tabla 19.1, indican claramente que el Si tuvo un efecto particularmente favorable en el peso del grano. Además, otros componentes del rendimiento en grano, como el número de paniculas, número de espiguillas por panícula, y el porcentaje de granos completamente maduros se vieron favorablemente influidos por el Si.

**Tabla 19.2.** Efecto del suministro de Si sobre el crecimiento y rendimiento en grano del arroz de tierras bajas (OKUDA y TAKAHASHI, 1965).

	Altura, cm	Número de panículas/maceta	Número de espiguillas por 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

**Rendimiento en arroz integral (t/ha)**



**Fig. 19.1.** Relación entre el rendimiento en arroz integral y el contenido de SiO<sub>2</sub> en la paja en la cosecha (PARK, 1979).

Se sabe desde hace tiempo que la aplicación de fertilizantes que contienen silicio pueden aumentar la disponibilidad del fósforo del suelo (FISHER, 1929). Experimentos con cebada en Rothamsted en Inglaterra, citados por RUSSELL (1973), demuestran que una aplicación anual de 450 kg ha<sup>-1</sup> de silicato de sodio aún continúa aumentando la disponibilidad de fósforo un siglo después. El mismo efecto fue observado por FOX (1978) en suelos altamente meteorizados de Hawái, donde el P es un factor limitante del crecimiento. La aplicación de CaSiO<sub>3</sub> 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 del H<sub>2</sub>PO<sub>4</sub><sup>-</sup>

adsorbido a los óxidos de Fe y Al por el silicato agregado. El desplazamiento ocurre muy rápidamente en condiciones ácidas y neutras. Según ROBSON y PITMAN (1983) los silicatos sólo pueden adsorberse en presencia de fosfato cuando aumenta la superficie de cargas negativas, lo que ocurre a pHs mayores de 7. Los fertilizantes de silicio incluyen los silicatos solubles, los sinterfosfatos y las escorias de silicato de Ca. Ocasionalmente se utilizan en suelos pobres en silicio para mejorar los rendimientos y la calidad de los cultivos. AYRES (1966), por ejemplo, mantiene que su aplicación aumenta el rendimiento y el contenido de azúcar de la caña de azúcar en dichos suelos. En suelos arroceros, las escorias de silicatos se emplean a veces para aumentar el pH del suelo y la sílice soluble (RUSSELL, 1973).

### 19.3. Cobalto

La concentración de Co en la materia seca de las plantas cultivadas en suelo normalmente está entre 0.02 y 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 observado muchos valores superiores a 40 ppm (SWAINE, 1955; VANSELOW, 1966). El Co aparece en todas las rocas ígneas en concentraciones desde 1 a varios cientos de ppm, siguiendo el nivel de Co muy de cerca la distribución de Mg en los minerales ferromagnésicos (MITCHELL, 1964). En las rocas ultrabásicas, como dunita, perioditita y serpentina, donde el contenido de minerales ferromagnésicos ricos en Mg es alto, pueden presentarse niveles desde 100 a 300 ppm de Co. Por otra parte, rocas ácidas, incluyendo los granitos que contienen minerales ferromagnésicos ricos en Fe, son pobres en Co, con niveles desde 1 a 10 ppm. La distribución en las rocas sedimentarias es muy dependiente de su modo de formación. En rocas arcillosas como esquistos, el contenido de Co puede ser relativamente alto, entre 20 y 40 ppm, mientras que las areniscas y las piedras calizas son generalmente pobres en Co, con contenidos por debajo de 5 ppm. En los suelos, el Co aparece principalmente en las redes cristalinas de los minerales ferromagnésicos, y como tal no está disponible para las plantas (MITCHELL, 1972). Después de liberarse de estos minerales por meteorización, el  $\text{Co}^{2+}$  se mantiene en gran parte en forma intercambiable o como complejo orgánico mineral. El  $\text{Co}^{2+}$  intercambiable está muy firmemente unido y, como para el  $\text{Cu}^{2+}$ , la concentración en la solución de suelo es extremadamente baja. La velocidad de meteorización es más rápida en condiciones de poco drenaje. Esto se refleja en una disponibilidad mayor del Co que en los suelos libremente drenados derivados de materiales 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 a las superficies de los óxidos de Mn. En algunos suelos australianos TAYLOR y MCKENZIE (1966) informaron que como media el 79% del Co total del suelo estaba asociado con minerales de óxidos de Mn. Resultados similares se obtuvieron en Irlanda en suelos en los que se observó la enfermedad de deficiencia de cobalto en ovejas (FLEMING, 1977).

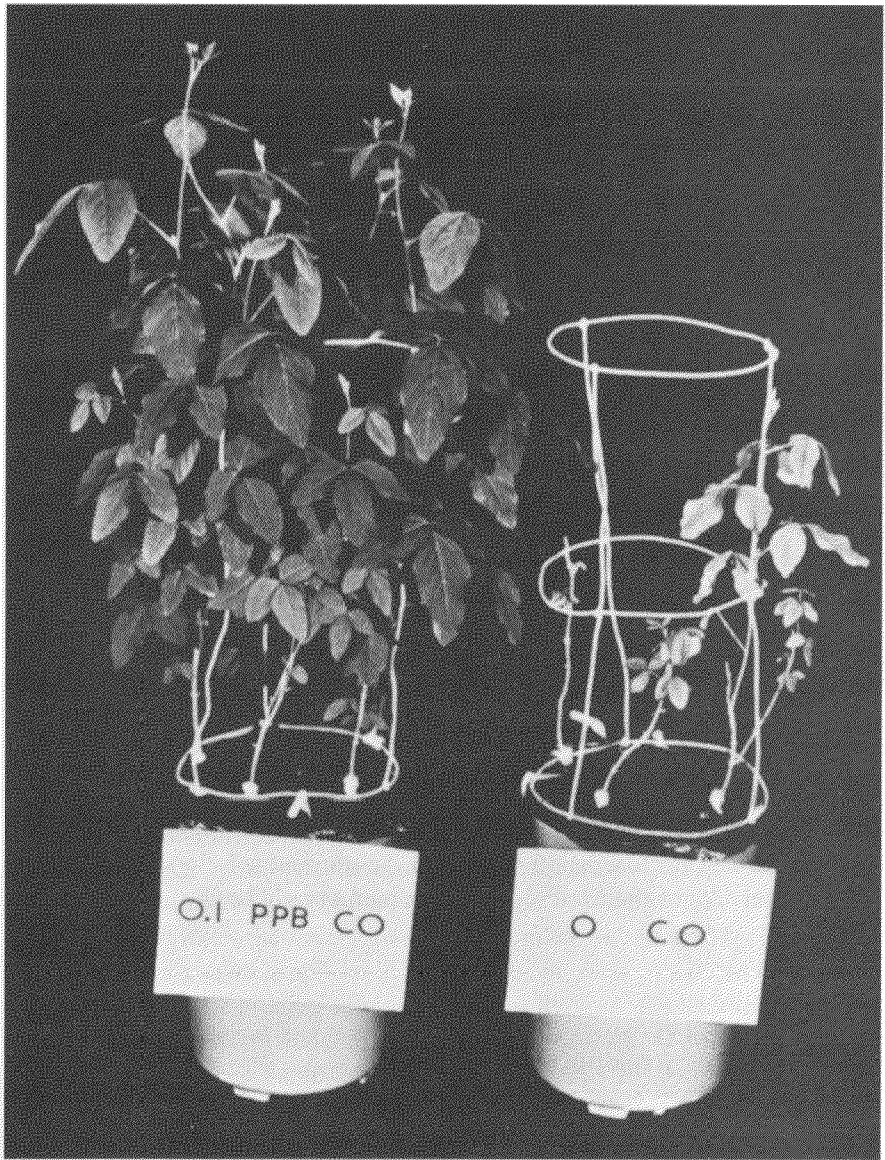
Poco se conoce del mecanismo de absorción de Co por las plantas. Una vez dentro de la planta, si el Co es móvil o no depende en parte de la especie. En experimentos con pastos usando Co radiactivo, HANDRECK y RICEMAN (1969) informaron que el Co se transloca desde las hojas viejas a los tejidos nuevos. En contraste, en estudios de secuencia de edad en altramuz, ROBSON *et al.* (1979) observaron que las concentraciones foliares de Co aumentaban con la edad y que las concentraciones en las hojas maduras eran mucho mayores que en las jóvenes. Aún cuando los nódulos eran deficientes en Co, éste continuaba acumulándose en las hojas viejas. Estos hallazgos confirmaron algo de los informes antiguos que indicaban que el Co no es fácilmente móvil en las plantas (GUSTAFSON y SCHLESSINGER, 1956; LANGSTON, 1956).

El Co se comporta como otros metales pesados. De modo similar al Fe, Mn, Zn y Cu, tiende a formar compuestos quelatados. Puede también desplazar a otros iones de puntos de unión fisiológicamente importantes, disminuyendo 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 una deficiencia de Fe. HEWITT (1953) también informó que los efectos tóxicos del exceso de Co se asemejaban a la deficiencia de Mn. Ambas observaciones indican que los efectos tóxicos del exceso de Co están relacionados 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 con frecuencia se marchitan completamente. La toxicidad por Co puede aliviarse con el Fe (BOLLARD, 1983).

Unas pocas especies vegetales son menos sensibles a la toxicidad de Co. En algunos casos el Co se acumula a niveles mayores de 100 veces los 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 1000 ppm en la materia seca. Esta especie actúa como una indicadora muy buena de la disponibilidad de Co y valores foliares menores de 5 ppm son indicativos de deficiencias de Co para la alimentación de rumiantes en pastos de ese ambiente (VANSELOW, 1966). Otras especies en las que se acumula el Co sirven para indicar la presencia de minerales cobaltíferos. Una de estas especies es la *Crotolaria cobalticola* (Fleur du Cobalt), que se encontró en la región de Sharba del Zaire, creciendo sólo en zonas ricas en Co. Valores desde 500 a 800 ppm Co se han observado en la materia seca de esta especie (DUVIGNEAUD y DENAEYER-DE SMET, 1959).

Ahora está bien establecido que el Co es esencial para la fijación simbiótica de  $N_2$  (AHMED y EVANS, 1960) y para el crecimiento radicular (LOWE y EVANS, 1962; COWLES *et al.*, 1969). El drástico efecto de la deficiencia de Co en el medio nutritivo sobre el crecimiento de la soja en simbiosis con *Rhizobium japonicum* se muestra en la foto 19.2. En estudios para investigar el efecto del Co en las bacterias simbióticas fijadoras de  $N_2$  *Rhizobium meliloti*, KLIEWER y EVANS (1963) fueron capaces de mostrar que al aumentar el suministro de Co aumentaba el crecimiento radicular, la fijación de  $N_2$ , el contenido de la coenzima  $B_{12}$  y la formación de leghemoglobina en el rizobio.





**Foto 19.2.** Efecto de la adición de  $0.1 \mu\text{g}$  de  $\text{Co/l}$  en la solución nutritiva sobre el crecimiento de soja en simbiosis con *Rhizobium japonicum* (Foto: AHMED y EVANS). (Cortesía de Plenum Publishing Co. Ltd.).

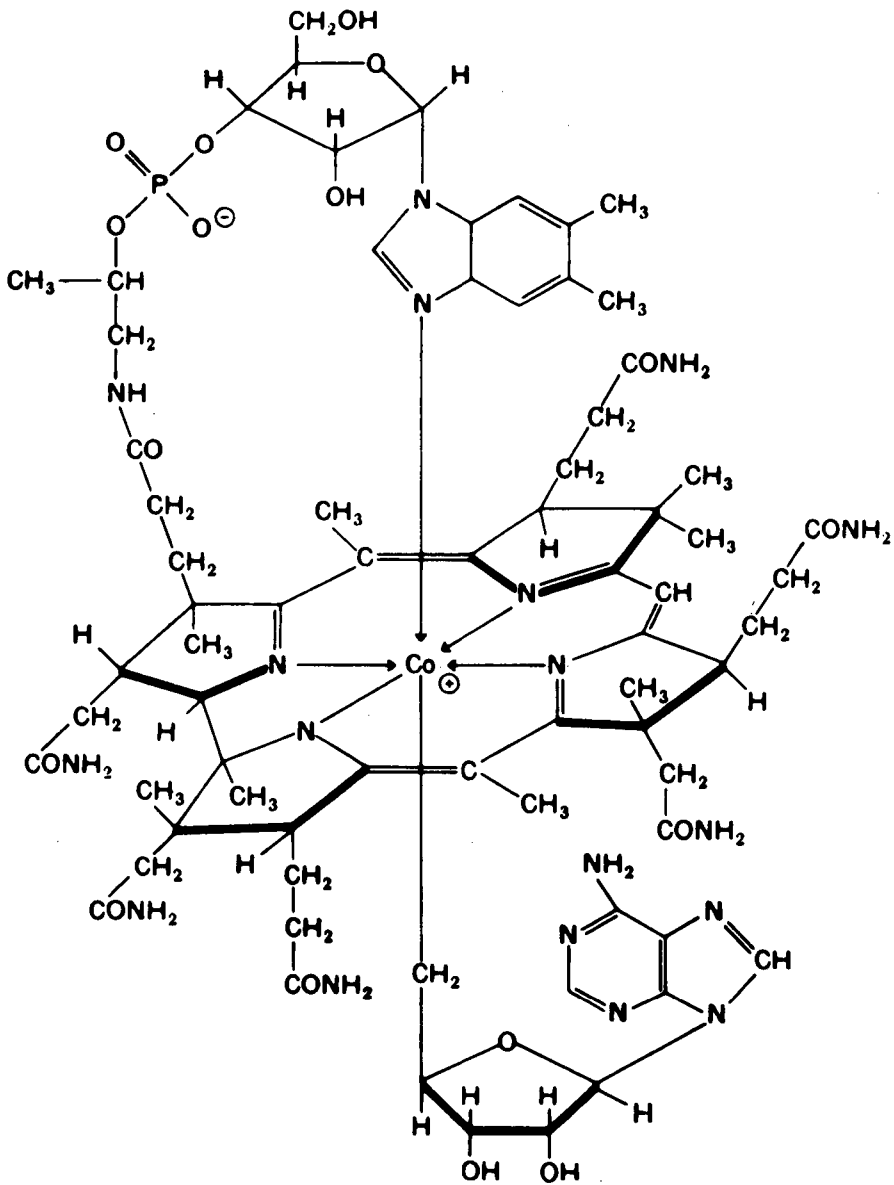


Fig. 19.2. Estructura de la coenzima cobamida

De estos trabajos se concluye que los efectos del Co en la fijación de  $N_2$  parecen estar mediados por el crecimiento radicular y el Co contenido en la vitamina  $B_{12}$  y en sus formas coenzimáticas.

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 proporciona un grupo prostético que está asociado con un nucleótido en la coenzima  $B_{12}$ . DILWORTH *et al.* (1979) destacó tres sistemas enzimáticos específicos dependientes de la cobalamina en *Rhizobium* que pueden explicar la influencia del Co en la nodulación y fijación del  $N_2$  en las leguminosas. Ellas son:

1. Metilmalonil- coenzima mutasa, un enzima implicada en la síntesis de hemo en bacteroides, necesario para la producción de leghemoglobina en los nódulos, lo que 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 implicada en la reducción de los ribonucleotidos a desoxirribonucleotidos y, por lo tanto, en la síntesis del ADN. La deficiencia de cobalto puede así esperarse que resulte en una síntesis defectuosa de ADN, división en rizobios y un aumento en el tamaño celular. Esto concuerda con los hallazgos de CHATEL *et al.* (1978) que observaron un menor número de bacteroides alargados en nódulos radiculares deficientes en Co.

3. Metionina sintetasa que participa en la síntesis proteica.

El efecto de la deficiencia de Co en la formación y la función de los nódulos fue estudiada por DILWORTH *et al.* (1979) utilizando altramuza dulce (*Lupinus angustifolius*) una especie particularmente sensible a la deficiencia de Co. Algunos de sus importantes resultados se muestran en la Tabla 19.3, donde se comparan los tratamientos inoculados con y sin Co. El Co no sólo aumentó el peso de los nódulos, el contenido de Co en los nódulos y el número de bacteroides por nódulo, sino que 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 de hemo en el bacteroide. En las plantas deficientes en Co el comienzo de la fijación de  $N_2$  se retrasó varias semanas debido al menor grado de infección con *Rhizobium*. Curiosamente, sólo el 12% del Co presente en los nódulos apareció como cobalamina, lo que nos hace preguntarnos acerca de la función del Co del cobalto restante, si es que existe.

Todavía se cuestiona si además de su necesidad en la fijación simbiótica de  $N_2$ , el Co es esencial para las plantas superiores. Las evidencias que sostienen que el Co se requiere en las plantas superiores fueron propuestas por HALLSWORTH y sus colaboradores, que observaron un aumento significativo en los rendimientos en peso seco de plantas no noduladas de trébol subterráneo, resultante 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 confirmaron su trabajo anterior con trébol subterráneo no nodulado. Además, estos investigadores observaron síntomas de deficiencia de Co en ambas especies, que mostraron clorosis en las hojas más jóvenes. También se detectaron complejos de cobalto de bajo peso en plantas cultivadas asépticamente, indicando así la incorporación del Co en el metabolismo. Observaciones similares fueron realizadas por FRIES (1962), que detectó vitamina B<sub>12</sub> en guisantes, trigo y altramuces cultivados en condiciones asépticas. El trabajo de WILSON y NICHOLAS (1967) es el primer informe de deficiencia de Co en plantas superiores. Más pruebas, sin embargo, se requieren aún antes para clasificar al Co como elemento esencial.

**Tabla 19.3.** Influencia de la adición de Co a *Lupinus angustifolius* inoculado, cultivado en suelos deficientes en Co, sobre el peso de nódulos de corona y algunas propiedades en plantas de 6 semanas de edad (DILWORTH *et al.*, 1979).

	Peso nódulos g <sup>-1</sup> planta p.f.	Concentr. Co ng g <sup>-1</sup> p.s.	Número bacteroide x 10 <sup>9</sup>	Cobalamina conc. ng ng g <sup>-1</sup> p.f.	Leghemo- globina conc. mg <sup>-1</sup> p.f.
Con Co	0.6	105	27	28.3	1.91
Sin Co	0.1	45	15	5.9	0.71

El cobalto también es importante en la nutrición animal. Se ha establecido que es un componente metálico de la Vitamina B<sub>12</sub>, que a su vez es esencial en el metabolismo de N de los rumiantes. Niveles inadecuados de Co en la hierba pueden conducir a síntomas de deficiencia de Co en rumiantes, caracterizados por una carencia de apetito, ausencia de crecimiento, y baja capacidad reproductiva. El nivel crítico de Co de la dieta de los rumiantes es de cerca de 0.08 ppm en la materia seca del pasto (UNDERWOOD, 1971). Rumiantes con una dieta basada en forraje y granos de cereal requieren generalmente suplementos de Co, ya que los pastos son frecuentemente bajos en este elemento. 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 tipos muy diferentes de suelos en EE.UU. (KUBOTA y ALLAWAY, 1972).

La deficiencia de cobalto se da en suelos arenosos altamente lixiviados, suelos derivados de rocas ígneas ácidas, o en suelos muy calcáreos o turbosos. Un pH del suelo entre neutro y alcalino la favorece (MITCHELL, 1972). Diversos extractantes se han utilizado para determinar el Co rápidamente 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 los suelos agrícolas normales dan niveles de Co desde 0.05 a 2 ppm. Cuando los valores son menores

de 0.1 ppm puede sospecharse que existe una deficiencia de Co. La deficiencia puede controlarse mediante el suministro 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 de inmovilizar el cobalto, se requieren cantidades más altas (MCKENZIE, 1975).

**Tabla 19.4.** Comparación de concentraciones de Co de plantas forrajeras comunes cultivadas en suelos muy diferentes (KUBOTA y ALLAWAY, 1972).

	Especie	Concentración de Co µg/g de materia seca
Leguminosas	Alfalfa	0.18
	Trébol de alsike	0.27
	Trébol rojo	0.15
Gramíneas	Bromuro	0.04
	Bermuda	0.08
	Timothy	0.04

#### 19.4. Vanadio

El vanadio está ampliamente distribuido en materiales biológicos y hay muchos informes de que concentraciones bajas pueden tener un efecto favorable sobre 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 pruebas sugieren que el V puede sustituir parcialmente al Mo en la fijación de N<sub>2</sub> en microorganismos, pero la prueba de la sustitución en la fijación simbiótica de N<sub>2</sub> no es concluyente (STEWART, 1966).

En las plantas superiores no hay pruebas hasta ahora de 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 observaron ninguna prueba de deficiencia de V, y aseguraron que si el V es esencial para las plantas, los niveles adecuados en tejidos vegetales son menores de 2 ng por g de peso seco. Esta concentración está considerablemente por debajo de los valores normales encontrados en materiales vegetales, que, como media, son de 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 en condiciones de campo.

## Capítulo 20:

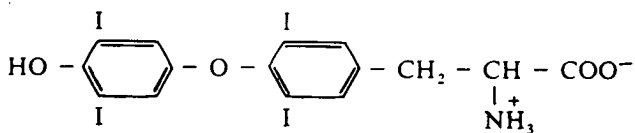
# Elementos con Efectos Tóxicos

No existe una división clara entre los elementos que son tóxicos para las plantas y aquellos que tienen un efecto positivo o incluso esencial. El efecto de cualquier elemento en la planta depende no solamente de sus propiedades químicas, sino también de su concentración, y de la presencia y concentraciones de otros elementos. La edad fisiológica y la especie en cuestión, así como otros factores ambientales también son 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 se han discutido en los capítulos apropiados de cada nutriente. En el caso de los metales pesados plomo (Pb) y cadmio (Cd), la toxicidad es inducida por la emulación de la absorción y el comportamiento bioquímico de elementos esenciales más ligeros.

### 20.1. Yodo

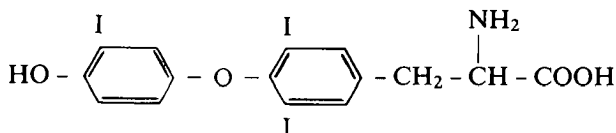
El yodo (I) y el bromo (Br) son típicos entre la mayoría de los elementos descritos anteriormente. No se ha demostrado para ninguno de los dos que sean esenciales para las plantas, pero se considera que ambos producen efectos estimulantes sobre el crecimiento de las plantas a bajas concentraciones. Los efectos tóxicos se producen a concentraciones más altas. Para el I, el efecto estimulante se ha observado para niveles del orden de 0.1 ppm en suelo y solución nutritiva, mientras que los efectos tóxicos ocurren a niveles mayores de 0.5 a 1.0 ppm (MARTIN, 1966). Esta última concentración es considerablemente mayor que los niveles normales de I soluble, de modo que la toxicidad por I no se ha observado en suelos agrícolas.

Los efectos tóxicos de altos niveles de I comienzan en las hojas más viejas. En tomate éstas se vuelen cloróticas y caen, mientras que las hojas más jóvenes permanecen de color verde oscuro. El crecimiento se restringe significativamente y las hojas se ondulan, dándose necrosis en las puntas y bordes. En 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  $\text{Cl}^-$  pueden reducir los efectos tóxicos del I<sup>-</sup>, lo que sugiere que hay un efecto competitivo entre ambos elementos (LEWIS y POWERS, 1941). El yodo se requiere en nutrición animal, ya que es un elemento esencial de la hormona tiroxina.



Tiroxina

Las plantas superiores son capaces de incorporar I a la tirosina y así sintetizar moléculas como 3-yodotirosina, 3,5-diyodotirosina, y 3',3,5-triyodotironina, que están íntimamente relacionadas con la tirosina.



3',3,5-triyodotironina

Según HSIAO (1969), el I es esencial para el alga marina parda *Patalonia fasciata*. 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  $\text{Br}^-$ . En general, el ion no es tan tóxico como el  $\text{I}^-$  y se ha utilizado en muchos estudios fisiológicos de absorción de iones. Normalmente los niveles de  $\text{Br}^-$  en los suelos son muy bajos, de modo que la toxicidad por  $\text{Br}^-$  no se da naturalmente. En años recientes, sin embargo, con el uso de fumigantes que contienen bromo en el suelo como bromuro de metilo, se han observado efectos tóxicos en algunas plantas sensibles como claveles, crisantemos, patatas, espinaca, y remolacha azucarera (MARTIN, 1966). Los síntomas de toxicidad por  $\text{Br}^-$  se asemejan a los efectos del exceso de sales, y con frecuencia las hojas se vuelven cloróticas, dándose después una necrosis que se extiende por las puntas de las hojas y los bordes. También puede resultar en una pobre germinación de las semillas. Algunas especies son insensibles a la toxicidad por  $\text{Br}^-$ . Éstas incluyen la zanahoria, tabaco y tomate. Estas especies pueden acumular más de 2000 ppm de  $\text{Br}^-$  sin mostrar ningún efecto adverso. Los niveles normales de  $\text{Br}^-$  en los suelos para el crecimiento de plantas, sin embargo, son generalmente mucho más bajos y del orden de 0 a 260 ppm (MARTIN, 1966), siendo las concentraciones más bajas las más frecuentes.

Hasta cierto punto el  $\text{Br}^-$  puede sustituir parte de la necesidad de  $\text{Cl}^-$  de las plantas (BROYER *et al.*, 1954). OZANNE *et al.* (1957) observaron que parte de este efecto es el resultado del desplazamiento del  $\text{Cl}^-$  de puntos no efectivos,

tales como la raíz, a posiciones más esenciales. Estos investigadores también observaron que el síntoma típico de la deficiencia de  $Cl^-$  podía aliviarse mediante la adición de  $Br^-$ .

### 20.3. Flúor

El flúor aparece generalmente en el material vegetal en cantidades del orden de 2 a 20 ppm en 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, que es tóxico para los animales ya que al ingerirlo se convierte en fluorocitrato. Éste inhibe competitivamente la enzima aconitasa, responsable de la conversión de citrato a isocitrato en el ciclo TCA. El té comercial también se ha demostrado que tiene niveles tan altos de F como 400 ppm (MITCHELL y EDMAN, 1945) y que también contiene fluoroacetato. Para inducir toxicidad, sin embargo, tienen que ingerirse cantidades muy elevadas.

Niveles altos de F son generalmente tóxicos para las plantas. La respiración puede tanto estimularse como inhibirse. Según MILLER y MILLER (1974) la pulverización de soja con HF estimula la respiración al principio, lo que viene seguido por una inhibición respiratoria. Se sabe que de las enzimas respiratorias la enolasa, en particular, es muy sensible, incluso a niveles bajos de F. La razón de la estimulación de la respiración, sin embargo, no está tan clara. Según LEE *et al.* (1965) las actividades de las enzimas glucosa-6-fosfato deshidrogenasa, catalasa, peroxidasa y citocromo oxidasa en soja son todas aumentadas por el tratamiento con fluoruro. Esto puede contribuir a la estimulación respiratoria primeramente observada. El fluoruro inhibe a la pirofosfatasa inorgánica y, por lo tanto, la oxidación de los ácidos grasos libres (LEHNINGER, 1975).

La toxicidad por flúor solamente se ha encontrado en condiciones de campo en regiones industriales contaminadas donde aparece el ácido hidróflúorico. La exposición de las plantas incluso a unas pocas ppb de ácido hidróflúorico en un período de varios meses, da origen a efectos de toxicidad foliar en muchos cultivos. Los síntomas difieren entre las especies, dándose dos tipos básicos, que son una necrosis marginal, a veces llamada "punta quemada", y una clorosis internerval (BREWER, 1966). La mayoría de las especies muestran una clorosis y daños marginales, con la clorosis internerval como síntoma anterior de una forma menos aguda de toxicidad. Algunas especies, incluyendo maíz, sin embargo, sólo muestran el efecto de la clorosis. Algunos cultivos son más sensibles que otros a la toxicidad del ácido hidróflúorico, incluyendo uvas y árboles frutales. Los cultivos que, en general, acumulan altos niveles de F son menos sensibles. Los síntomas de toxicidad fueron discutidos en detalle por BREWER (1966).



El contenido total de F de un suelo generalmente no está relacionado con la disponibilidad de F. La forma absorbida por las plantas es el fluoruro soluble, y los factores predominantes que controlan el nivel de este ión en la solución del 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 se fija como fluoruro de calcio ( $\text{CaF}_2$ ) o silicofluoruro de aluminio ( $\text{Al}_2(\text{SiF}_6)_2$ ). Incluso cuando el nivel de fluoruro soluble es alto, como en condiciones ácidas del suelo, el  $\text{F}^-$  no es fácilmente absorbido por las raíces de las plantas. Este bajo potencial de absorción de  $\text{F}^-$  fue demostrado por VENKATESWARLU *et al.* (1965) que compararon la absorción de  $\text{F}^-$  y  $\text{Cl}^-$  por raíces de cebada. Cuando la concentración de los dos iones en la superficie de la raíz fue idéntica, se dió una absorción de  $\text{Cl}^-$  100 veces más alta. Estos efectos de pobre disponibilidad en el suelo y bajo potencial de absorción explican los niveles normalmente mínimos de  $\text{F}^-$  en las plantas y la rareza de una toxicidad por  $\text{F}^-$ , provocada por una absorción excesiva. El tema del flúor y la vida de las plantas fue estudiado por WEINSTEIN (1977).

## 20.4. Aluminio

Más del 15% de la corteza terrestre está formada por  $\text{Al}_2\text{O}_3$ . El aluminio es un elemento importante del suelo, y junto con el Si es el principal elemento formador de las redes cristalinas de las arcillas primarias y secundarias. La solubilidad del Al en el suelo es demasiado baja en suelos neutros y alcalinos como para que éste sea tóxico para el crecimiento de las plantas. Hay, sin duda alguna, pruebas de que niveles bajos de Al puede tener un efecto favorable sobre el crecimiento de las plantas, aunque el mecanismo no está 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 según 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 en 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 hidroxilo de Al en el suelo depende mucho del pH. Valores bajos 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  $\text{H}^+$  en la solución de suelo, sino las altas concentraciones de Al, las que son dañinas para las plantas, en especial para el crecimiento radicular (FOX, 1979). En suelos cultivados naturalmente ácidos en particular, la acidez del suelo con frecuencia aumenta al descender por el perfil, de modo que la profundidad radicular de la planta está restringida y el agua y los nutrientes del subsuelo no pueden explotarse. 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 se engrosan y se tornan marrones (FOY *et al.*, 1978). Con frecuencia la absorción y la translocación de fosfato a las partes aéreas de la planta se ven afectadas, caracterizándose la toxicidad con frecuencia por síntomas similares a los de deficiencia de P, como hojas verdes oscuras, crecimiento achaparrado de la planta y tallos púrpuras (FOY, 1974). En las células vegetales el Al puede interferir con el metabolismo del fosfato mediante 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 inhibiendo la separación de las hebras. Según SIEGEL y HAUG (1983) el Al se une a la calmodulina y puede interferir con varios procesos enzimáticos. La membrana plasmática se ve también afectada por elevadas concentraciones de Al, como demostraron HECHT-BUCHHOLZ y FOY (1981), por su efecto perjudicial sobre la absorción de iones. Según GRIMME (1983) el Al en especial retarda la absorción de  $Mg^{2+}$ .

La toxicidad del aluminio con frecuencia viene acompañada de altos niveles de Fe y Mn, y bajas concentraciones de Ca y Mg en los tejidos de la planta. Esto es de esperar, ya que la toxicidad de Al se asocia con condiciones ácidas de suelo, donde la disponibilidad tanto de Fe como de 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, e incluso las variedades 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 variedades de trigo que crecen en un suelo con toxicidad de Al (FOY *et al.*, 1965). El suelo alto en Al de este experimento tuvo mucho menos efecto en "Atlas 66" que en las otras dos variedades, "Monon" y "Thatcher". Los datos de la tabla también muestran que el encalado alivió la toxicidad por Al, y que con un pH de 5.8 la toxicidad desapareció, obteniéndose los máximos rendimientos. A escala mundial, los suelos ácidos constituyen una restricción fundamental para 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, y el tema está recibiendo considerable atención (ver KONZAK *et al.*, 1976).

**Tabla 20.1.** Efecto del encalado en 3 variedades de trigo creciendo en un suelo con toxicidad de Al (FOY *et al.*, 1965).

CaCO <sub>3</sub> añadido, ppm	pH de suelo	Rendimiento de parte aérea, g m.s./maceta ppm		
		Atlas 66	Monon	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 las variedades al Al se relaciona con la capacidad variable de las plantas para modificar el pH de la interfase raíz-suelo. Así, FOY *et al.* (1967) observaron que variedades de trigo y cebada sensibles al Al disminuían el pH del medio de crecimiento más de lo que lo hacían las variedades tolerantes al Al. La disminución del pH inducida por la planta incrementa la solubilidad del Al y, por lo tanto, la toxicidad potencial. El mismo efecto se ha observado con la nutrición de  $\text{NH}_4$ . La absorción de cationes excede a la de aniones, dándose una excreción de  $\text{H}^+$  asociada que disminuye el pH en el entorno de la raíz. El efecto del Al sobre la disminución del crecimiento es así considerablemente mayor con nutrición en forma de  $\text{NH}_4$  que con la de  $\text{NO}_3$  (BARTLETT y RIEGO, 1972).

En algunas variedades de trigo tolerantes al Al el mecanismo de tolerancia está relacionado con su capacidad para absorber  $\text{NO}_3^-$  en altas proporciones en presencia de  $\text{NH}_4^+$ . La tolerancia al aluminio también puede depender de un mecanismo de exclusión del Al. Esto fue demostrado por HENNING (1975) al experimentar con la variedad de trigo tolerante al Al "Atlas" y la variedad sensible al Al "Brevor". Para la variedad tolerante se necesitaron cerca de 100 a 200 veces más Al en el medio que para la sensible "Brevor" antes de que el Al penetrara en el plasmalema 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 plasmalema puede excluir al Al, y que en lo que a esto respecta existen marcadas diferencias entre las variedades. HORST *et al.* (1982), basándose en experimentos con *Vigna unguiculata*, sugieren que la capa de mucilago que rodea el ápice radicular protege al joven tejido de la raíz de la toxicidad del Al al absorber Al. En sus experimentos, observaron que en base al peso seco, el mucilago contenía 8 veces más Al que la raíz. La tolerancia al aluminio puede también producirse por ácidos orgánicos y polifenoles que detoxifican el Al por quelación. Un ejemplo típico de esta clase de tolerancia es el cultivo de té, que absorbe una gran cantidad de Al, que se almacena en las hojas más viejas donde es detoxificado por compuestos orgánicos (SIVAS-UBRAMANIAM y TALIBUDEEN, 1972). Un muy útil estudio sobre la toxicidad de metales y en especial la toxicidad de Al fue publicado por FOY *et al.* (1978).

## 20.5. Níquel

El níquel está estrechamente relacionado con el cobalto (Co), tanto en sus propiedades químicas como fisiológicas. Forma rápidamente compuestos quelatados 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 asemejó en gran medida a la deficiencia de Fe, un hallazgo que puede relacionarse 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). Según 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 fue estudiada por MISHRA y KAR (1974).

La toxicidad aguda del Ni da origen a una clorosis. En los cereales aparecen franjas pálidas amarillentas que recorren la longitud de la hoja. Con el tiempo, toda la hoja puede volverse blanca y en casos extremos se da necrosis en los márgenes de las hojas. En las dicotiledóneas la toxicidad del Ni aparece en forma de 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 sólo contienen muy pequeñas cantidades de Ni, generalmente menores de 100 ppm, bien por debajo del nivel en que se da toxicidad de Ni. Sin embargo, los suelos derivados de rocas ígneas ultrabásicas y particularmente de la serpentina, pueden contener entre 20 y 40 veces esta concentración siendo común la toxicidad de Ni en las plantas. Los suelos de serpentina son propios de diversas regiones de todo el mundo, tan lejanas como las regiones montañosas de la Costa Pacífica de los EE.UU., el Norte de Escocia, partes de los Balcanes, sur de Rusia y Zimbabwe. Al meteorizarse, el mineral serpentina ( $Mg_3Si_2O_5(OH)_4$ ) 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) observó niveles de 250 ppm de Ni intercambiable en la capa superficial de suelo de tierra roja derivado de la serpentina, en comparación con los niveles cercanos a 1 ppm que se dan en general en los suelos agrícolas. En los suelos derivados de la serpentina la proporción de Ca intercambiable a Mg (Ca/Mg) era extremadamente baja y, en general, menor de 0.4. Los cereales, a excepción de la avena, son los cultivos agrícolas más capacitados para tolerar estas condiciones.

La toxicidad del níquel puede, con frecuencia, aliviarse significativamente mediante el encalado. El encalado disminuye no sólo la disponibilidad de Ni y Cr, sino que 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 y 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 darse valores superiores a 200 ppm en algunas especies. Estos niveles son tóxicos para plantas no adaptadas a estos suelos. En experimentos de cultivo en arena suministrada con niveles crecientes de Ni, VERGNANO y HUNTER (1952) encontraron concentraciones de Ni en la materia seca de la planta que variaban entre 1 y 1000 ppm. Los síntomas tóxicos en avena, un cultivo sensible al Ni, se observaron en plantas con un contenido de Ni superior a 100 ppm (CROOKE, 1956). La absorción de los cultivos menos sensibles es más baja. El níquel parece ser móvil particularmente por el floema. Después de la absorción, cantidades considerables de Ni se transfieren a semillas y frutos (CATALDO *et al.*, 1978; MITCHELL *et al.*, 1978).

La significancia biológica del Ni como un posible micronutriente fue revisada 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 judía (DIXON *et al.*, 1975). Además varios investigadores han establecido que las plantas que crecieron exclusivamente a base de urea N tienen necesidad de Ni (GORDON *et al.*, 1978). Muchas especies vegetales, incluyendo las leguminosas fijadoras de N<sub>2</sub> (por ej. soja) acumulan grandes cantidades de ureidas (STREETER, 1979). WELCH (1981) argumenta que para que dichas plantas utilicen completamente el N en estos compuestos en reacciones anaeróbicas, debería requerirse ureasa y, por lo tanto, también Ni.

## 20.6. Cromo

Se ha mostrado mucho interés por el cromo (Cr) desde el relativamente reciente descubrimiento de que participa en el metabolismo de la glucosa en los mamíferos, pareciendo ser esencial para el hombre y los animales (LISK, 1972). Sin embargo, hasta ahora, no hay pruebas de un papel esencial en el metabolismo de las plantas (HUFFMAN y ALLAWAY, 1973).

El nivel de Cr total en rocas ígneas y sedimentarias es en general del orden de 100 ppm. La mayoría de los suelos tienen menos de 100 ppm, aunque aquellos derivados de serpentina puede contener varias unidades porcentuales de Cr. El Cr en el suelo generalmente no está disponible para las plantas, porque aparece en compuestos relativamente insolubles como cromito Fe-Cr<sub>2</sub>O<sub>4</sub>, en mezclas de óxidos de Cr, Al y Fe, o en las redes cristalinas de los silicatos. Además, el Cr<sup>3+</sup> se une tenazmente a los puntos negativamente cargados de las arcillas y a la materia orgánica. Los cromatos (Cr hexavalente) son relativamente escasos y sólo 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<sup>3+</sup> y el CrO<sub>4</sub><sup>2-</sup> se absorben mediante dos mecanismos diferentes (BOLLARD, 1983). Al estudiar la absorción de CrCl<sub>3</sub> por plantas decapitadas de tomate en soluciones nutritivas, TIFFIN (1972) encontró que el contenido de Cr en los exudados del xilema era sólo cerca del 10% de los niveles en la solución nutritiva. Incluso considerando el hecho de que algo de Cr puede haberse asociado a puntos de intercambio en la raíz, los resultados son indicativos de una baja proporción de absorción. Esto, junto con la pobre disponibilidad en el suelo, significa que en el material vegetal hay niveles bajos de Cr, siendo en general del orden de 0.02 a 1 ppm. FRANK *et al.* (1976) al investigar 296 suelos agrícolas en Ontario, no encontró acumulación de cromo en suelos que habían sido abonados con fertilizantes de NPK. Observaciones similares fueron realizadas por WATANABE (1984) que investigó parcelas con varios experimentos de campo

donde se habían agregado diferentes dosis de fertilizantes minerales y orgánicos. Los niveles encontrados en los suelos fueron del orden de 50 a 100  $\mu\text{g g}^{-1}$ . Hubo una tendencia a aumentar el contenido de Cr en los suelos mediante la aplicación de fosfato fundido.

Los efectos de la toxicidad de Cr fueron observados por HUNTER y VERGNANO (1953) en avena. Las plantas que padecían una severa toxicidad presentaban raíces pequeñas, y hojas estrechas, rojizas-pardas, cubiertas de pequeñas manchas necróticas. La aguda esterilidad de algunos suelos de serpentina puede resultar de la toxicidad de Cr, aunque en general están implicados otros factores (ver punto 12.1). La literatura referente a la toxicidad del Cr en relación a suelos de serpentina fue discutida por PRATT (1966).

## 20.7. Selenio

El selenio (Se) se asemeja al azufre en sus propiedades químicas. En la absorción se da un efecto competitivo entre el seleniato y el sulfato, indicando que ambos iones tienen afinidad por los mismos puntos de transporte (LEGGETT y EPSTEIN, 1956). También se ha observado la incorporación de Se a aminoácidos análogos a los de S (selenometionina y selenocisteína) en algunas especies vegetales (PETERSEN y BUTLER, 1962).

Los efectos estimulantes de bajas concentraciones de Se sobre el crecimiento de la planta han sido observados ocasionalmente. Sin embargo, los efectos tóxicos del exceso de Se, que provocan atrofiamientos y clorosis, son mucho más conocidos. El crecimiento se retarda y aumenta el contenido de Se. El selenio se concentra particularmente en los puntos de crecimiento, y en las semillas, pudiendo darse contenidos de Se hasta de 1500 ppm (TRELEASE, 1945). Las razones de la toxicidad del Se no están claras. Se mantiene ampliamente que los compuestos de Se interfieren 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 pruebas de que el Se sigue ciertas rutas metabólicas que no están abiertas al S (SHRIFT, 1969).

En la mayoría de los suelos el Se aparece a concentraciones muy bajas, con frecuencia menores de 0.2 ppm. En suelos ácidos y neutros, la disponibilidad de Se es baja y estando con frecuencia presente como selenito, que puede fijarse como selenio férrico. También puede formar complejos orgánicos, o puede aparecer en los suelos 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 seleniato, la forma absorbida por las plantas, se da sólo en condiciones edáficas alcalinas con una buena aireación. Dichos suelos, ricos en Se, con altos niveles de seleniato se encuentran principalmente en condiciones climáticas áridas. Las plantas seleníferas indicadoras tales como la veza 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). Pastos nativos que crecen en estos mismos suelos contienen sólo unas pocas ppm de Se.

Las diferencias entre plantas en su capacidad para acumular y tolerar Se no se han explicado completamente. 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 capacidad de sintetizar aminoácidos no proteicos que contienen Se, 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 perturbar el metabolismo proteico. Sin embargo, NIGAM y MCCONNELL (1976), utilizando seleniato radioactivo, encontraron 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 cuanto a toxicidad de Se son difíciles de explicar en términos de diferencias inter específicas de incorporación de proteínas.

El efecto del 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 en pérdidas de pelo y plumas. ALLAWAY (1968) sugirió que es aconsejable controlar el nivel de Se en la comida y en los cultivos alimenticios en un rango de 0.1 a 1 ppm, citando un estudio en Estados Unidos que demostró que un tercio de los cultivos forrajeros y de grano estaban por 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 como la "enfermedad alcalina" en animales de granja, y se da en suelos alcalinos ricos en Se. En casos extremos puede resultar en pérdidas de pelo y plumas, y en el ganado puede llevar a la malformación de pezuñas y dientes. Como el seleniato y el sulfato compiten en su absorción por las plantas, la absorción de seleniato 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 uno de los principales contaminantes del medio ambiente y es altamente tóxico para el hombre. Ningún otro contaminante se ha acumulado en el hombre a niveles medios tan próximos a los que se consideran potencialmente venenosos desde el punto de vista clínico.

La principal fuente de contaminación de Pb surge de la combustión de la gasolina. Según LAGERWERFF (1972) esta fuente es responsable de cerca del 80% del total de Pb en la atmósfera. El plomo se añade a la gasolina como plomo tetra etilo, y se emite, en gran parte, en gases de escape como partículas diminutas de compuestos inorgánicos de Pb. Cerca del 50% de esta emisión cae en un radio de 100 m de los caminos. El resto se distribuye ampliamente en la biosfera. Esto queda probado en los resultados de MUROZUMI *et al.* (1969), que muestran el drástico aumento del contenido de Pb en la nieve en los últimos treinta años en muestras tomadas de la capa de hielo del Norte 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 de cerca de 15 ppm. También se encontró un aumento considerable en los niveles de Pb en la sangre en personas que vivían cerca de los carreteras. La toxicidad de plomo en el hombre también se debe a la contaminación del agua en las tuberías de Pb. Ésta 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, una de las principales preocupaciones de la toxicidad del Pb es el daño al cerebro particularmente de los jóvenes. Hay pruebas de que la contaminación de Pb puede inducir un comportamiento agresivo en los animales. Se cree que esto 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. Desde el punto de vista de la nutrición vegetal es importante recordar que la contaminación por 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 superiores a estos valores se limitan relativamente a unas pocas regiones donde hay depósitos de minerales de Pb. En dichos, suelos el Pb en los horizontes superiores pueden alcanzar mas de 3000 ppm. Los efectos tóxicos del Pb pueden resultar en una reducción del crecimiento de las plantas, pero esto no se ha visto en general en campo y casi todas las observaciones de toxicidad de Pb en las plantas se restringen a experimentos de cultivos en solución (BREWER, 1966). PAGE *et al.* (1971) realizaron un extenso estudio en la Autopista de Santa Ana en el sur de California, una autopista con una densidad de tráfico muy alta cercana a 70 000 coches 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 a la autopista, naturaleza de la superficie colectora de las plantas, duración de la exposición, densidad de tráfico y dirección de los



vientos prevalecientes. Muchos investigadores han mostrado que la contaminación de Pb sigue claramente las zonas de las carreteras. La vegetación al lado de las carreteras puede tener niveles de 50 ppm de Pb, pero a distancias de sólo 150 m de los mismos, los niveles caen normalmente a 2 o 3 ppm. La contaminación sólo se da en la parte exterior de la semilla, hojas y tallos de la planta, y una alta proporción puede eliminarse mediante el lavado. Los niveles de Pb en grano, tubérculos y raíces se ven muy poco afectados y no se desvían mucho de los niveles normales de dichos tejidos, cerca de 0.5 ppm (FOY *et al.*, 1978).

Esto es cierto si el Pb se suministra en forma inorgánica como  $Pb^{2+}$ . El plomo orgánico, sin embargo, como el tetraetilo de Pb, trietilo de Pb y dietilo de Pb u otros derivados alcalinos de Pb, son extremadamente móviles en el suelo y mucho más rápidamente absorbidos por las plantas que el  $Pb^{2+}$ . Dichas formas orgánicas 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 efecto sobre el crecimiento y el rendimiento de trigo de primavera, mientras que la misma concentración de Pb en forma orgánica (Pb tetralquilo) inhibió casi completamente el crecimiento. Incluso dosis tan bajas como 10 ppm de Pb orgánico, resultaron en una drástica disminución del crecimiento. Estos autores, que cultivaron trigo de primavera en macetas con un suelo normal, encontraron que el Pb suministrado en forma orgánica se translocaba a los granos en cantidades relativamente grandes. Así, se encontraron niveles cercanos a  $20 \mu g g^{-1}$  en la materia seca de los granos. Estos niveles están en el rango de aquellos asociados con severas reducciones del crecimiento en otras especies (JUDEL y STELTE, 1977). Según BRYCE-SMITH (1975) el tetralquilo de Pb es un poderoso agente mutagénico que se conoce por descomponer el mecanismo de fibras del huso de la división celular, tanto en células animales como vegetales. En plantas de maíz, MALONE *et al.* (1974) demostraron que el Pb primero se concentra en las vesículas de los dictiosomas fuera del plasmalema, para fusionarse con la pared celular donde puede acumularse mucho Pb.

La contaminación por formas inorgánicas de plomo en los suelos queda restringida generalmente a los pocos cm superiores 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 con la formación de quelatos insolubles de Pb con la materia orgánica (LAGERWERFF, 1972). La disponibilidad del Pb del suelo es generalmente baja y puede además disminuir con el encalado. Un pH de suelo alto puede precipitar el Pb como hidróxido, fosfato o carbonato, así como posiblemente promover la formación de complejos de Pb con la materia orgánica. Niveles aumentados de  $Ca^{2+}$  también aumentan la competencia de  $Pb^{2+}$  por los puntos de intercambio en las superficies de las raíces y del suelo.

En animales, la toxicidad de Pb interfiere con el metabolismo de Fe y la formación de hemo. El plomo inhibe dos pasos en la conversión de ácido  $\delta$  amino levulínico a hemo (ver punto 3.2.3). Inhibe la enzima ALA deshidrasa en la conversión de ácido  $\delta$  amino levulínico (ALA) a porfobilinógeno (PBG). También bloquea la formación de hemo 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 sabe si el Pb tiene el mismo efecto en la síntesis de hemo en las células de las plantas.

## 20.9. Cadmio y otros metales pesados

Actualmente existe un considerable interés por el Cd en la nutrición vegetal. El Cadmio (Cd) y el Zn son químicamente muy similares. El cadmio es capaz de imitar el comportamiento del Zn, elemento esencial, en su 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 por los grupos tiol (SH) en enzimas y otras proteínas. La presencia de Cd, por lo tanto, altera 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 bazo. El exceso de Cd resulta en daño a los túbulos del riñón, rinitis (inflamación de la membrana mucosa de la nariz), enfisema (enfermedad crónica de los pulmones en la que los alvéolos se distienden excesivamente) así como otros trastornos crónicos. Sin embargo, en contraste con los efectos de Pb, el Cd no induce desórdenes neurológicos.

Un caso de envenenamiento crónico por Cd que se ha observado en la región urbana de Toyama de Japón se conoce como la enfermedad de "Itai-Itai". El exceso de Cd en la dieta se ha encontrado que disminuía el funcionamiento del riñón y, por lo tanto, perturbaba el metabolismo del Ca y del P. Esto da lugar a una enfermedad de los huesos muy dolorosa, que causa una desmineralización excesiva y una gran fragilidad del esqueleto. Se ha observado particularmente en mujeres de mediana edad cuyas reservas de Ca han disminuido por frecuentes alumbramientos. Se rastreó la causa de esta enfermedad, llegando a 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 de la presencia de otros cationes. El calcio y el Zn en particular deprimen la absorción de Cd. El proceso

de absorción probablemente es pasivo y el movimiento en la planta se asemeja al del Ca, implicando puntos de intercambio (ver punto 11.2.1). HOMMA y HIRATA (1984) encontraron que la tasa de absorción de Cd por plántulas de arroz era casi tan elevada como la de absorción de Zn, si las concentraciones de ambas especies iónicas eran menores de 1.0  $\mu\text{M}$ . A concentraciones más elevadas, las tasas de absorción de Zn eran más del doble que las de Cd cuando ambos iones se encontraban a las mismas concentraciones en la solución nutritiva. En la mayoría de las especies vegetales el transporte de Cd a 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, y el contenido de Cd de los granos de cereal en suelos altamente contaminados, sólo excede 1 ppm (SOMMER, 1979). Según CHANEY y HORNICK (1978), esta es la fuente del 50% del Cd en la dieta media en los EE.UU. Existen muchas pruebas de que los cultivos y los genotipos varían marcadamente en el Cd absorbido, ofreciendo un medio para retener el Cd a bajos niveles en la planta. Este tópico junto con otros aspectos generales de la toxicidad de los metales pesados fue estudiada por MARSCHNER (1983).

La fuente principal de contaminación de Cd del ambiente son las fundiciones de metales. La fundición de zinc es particularmente notoria, ya que la relación Cd:Zn en minerales de Zn es generalmente del orden de 1:350. Además, los suelos a lo largo de los bordes de las carreteras están contaminados con el Cd de los neumáticos y de los aceites lubricantes (LAGERWERFF, 1972). El Cd en los suelos puede resultar de la aplicación de barros de población, pudiendo variar el contenido de Cd de éstos considerablemente. Los de las zonas industriales generalmente tiene un contenido de metales pesados mayor que los de las áreas residenciales. VLAMIS *et al.* (1985) observaron un contenido de Cd de 37  $\mu\text{g g}^{-1}$  en los desagües de una zona industrial urbana mientras que los de una zona residencial eran sólo de 8  $\mu\text{g g}^{-1}$ . Estos autores probaron ambos tipos de barros en experimentos de campo. En un período de siete años de experimentación donde se cultivó 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  $\mu\text{g g}^{-1}$ . En contraste, los granos de cebada de las parcelas donde se habían aplicado barros de origen residencial, el aumento del contenido de Cd fue solo muy pequeño, alcanzando un valor final de 0.1  $\mu\text{g g}^{-1}$ . 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 DAVIES, 1973). MORTVEDT y OSBORN (1982) encontraron que el aumento de las dosis de fertilizantes fosfatados resultó en mayores contenidos de Cd en los granos de trigo de invierno y maíz. La absorción y disponibilidad de fosfatos de Cd decreció según la siguiente secuencia  $\text{Cd}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2 > \text{CdHPO}_4 > \text{Cd}_3(\text{PO}_4)_2$ . El contenido de Cd en las rocas fosfatadas varía ampliamente según su origen, como puede verse en la tabla 20.2 (BAECHLE y WOLSTEIN, 1984).

**Tabla 20.2.** Contenidos de Cd en varias rocas fosfatadas (BAECHLE y WOLSTEIN, 1984).

Origen	Nombre	Contenido medio de Cd mg kg <sup>-1</sup>
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 Jousuffia	4
Argelia	Fosfato de Argel	23
Sahara Español	Fosfato de Bu Craa	43
Túnez	Fosfato de Gafsa	56
Togo	Fosfato de Togo	53
Senegal	Fosfato de Taiba	84

El peligro particular del Cd es que la planta no necesariamente actúa como indicadora de niveles tóxicos para los animales, ya que tolera niveles más altos de Cd. Lo mismo ocurre con el mercurio (Hg) o el talio (Tl) como puede verse en la Tabla 20.3, siendo estos elementos de menor significado práctico. Las plantas pueden así parecer bastante saludables pero contener altas concentraciones de estos tres elementos completamente inaceptables en la dieta animal y humana. Los problemas de toxicidad de metales pesados se han considerado en un útil trabajo de SAUERBECK (1982). Este autor cita experimentos que muestran que la absorción de Tl puede diferir considerablemente entre especies. La absorción de Tl por la colza puede ser hasta 40 veces mayor que la de las gramíneas o espinacas.

**Tabla 20.3.** Concentraciones críticas de diversos metales pesados en plantas y en la dieta de animales. Niveles más altos resultan tóxicos (SAUERBECK, 1982).

	Plantas	Animales
	µg g <sup>-1</sup> en el peso seco	
Cd	5 - 10	0.5 - 1
Hg	2 - 5	1
Ti	20 - 30	5
Co	10 - 20	10 - 50
Cr	1 - 2	50 - 3000
Cu	15 - 20	30 - 100
Ni	20 - 30	50 - 60
Pb	10 - 20	10 - 30
Zn	150 - 200	500

La absorción de metales pesados depende mucho de las condiciones del suelo. La disponibilidad en general disminuye con el aumento del pH y de los

contenidos de arcilla y humus. Por esta razón es muy difícil establecer niveles críticos 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 20.4.** Contenidos críticos de metales pesados en suelos ( $\mu\text{g g}^{-1}$  de suelo seco al aire).

Pb	100	Ni	50
Cd	3	Hg	2
Cr	100	Zn	300
Cu	100		

## Lectura General

### Capítulos 14 al 20

- AMBERGER, A. (1973): (G) The role of manganese in the metabolism of plants. *Agrochimica* 17, 69-83.
- BATEY, T. (1971): Manganese and boron deficiency. *In: Ministry of Agriculture Fisheries and Food, Trace Elements in Soils and Crops*, p. 137-148. Technical Bulletin 21.
- BOLLARD, E.G. (1983): 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. Bielecki (eds.) p. 695-744, Springer Verl. Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo.
- BOWEN, H.J.M. (1966): Trace Elements in Biochemistry, Academic Press, Inc.
- BRADFORD, G.R. (1966): Boron. *In: H.D. Chapman (ed.): Diagnostic Criteria for Plants and Soils*, p. 33-61. University of California, Div. of Agric. Sciences.
- BREWER, R.F. (1966): Lead. *In: H.D. Chapman (ed.): Diagnostic criteria for plants and soils*, p. 213-217. University of California, Div. of Agric. Sciences.
- CHAPMAN, H.D. (ed.) (1966): Diagnostic criteria for plants and soils. University of California, Division of Agricultural Sciences.
- CHENG, B.T. (1973): Dynamics of soil manganese. *Agrochimica* 17, 84-95.
- CHENG, B.T. and OUELLETTE, G.T. (1973): Molybdenum as a plant nutrient. *Soils and Fertilizers* 36, 207-215.
- DAM KOFOED, A. (1980): Copper and its utilization in Danish agriculture. *Fertilizer Research* 1, 63-71.
- DAVIES, B.E. (ed.) (1980): Applied trace elements. J. Wiley.
- DUGGER, W.M. (1983): Boron in plant metabolism. *In: "Inorganic Plant Nutrition" Encycl. Plant Physiol. New Series Vol. 15B*, A. Läuchli and R.L. Bielecki (eds.) p. 626-650, Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo.

- EPSTEIN, E. (1971): Mineral Nutrition of Plants. Principles and Perspectives. John Wiley and Sons Inc., New York, London, Sydney, Toronto.
- FOY, C.D. (1974): 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.
- FOY, C.D., CHANEY, R.L. and WHITE, M.C. (1978): The physiology of metal toxicity in plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 29, 511-566.
- GAUCH, H.G. (1972): Inorganic Plant Nutrition, p. 243-259. Dowden Hutchinson and Ross Inc., Stroudsburg, Pa, USA.
- GUPTA, U.C. (1979): Boron in nutrition of crops. *Adv. Agron.* 31, 273-307.
- HEWITT, E.J. and SMITH, T.A. (1975): Plant Mineral Nutrition. English University Press.
- IVANOVA, N.N. (1973): Molybdenum in plant nutrition. *Agrochimica* 17, 96-118.
- JACKSON, J.F. and CHAPMAN, K.S.R. (1975): 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.
- JOHNSON, C.M. (1975): 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 (eds.): Trace Elements in Soil-Plant-Animal Systems, p. 165-180. Academic Press, London, New York, San Francisco.
- JONES, L.H.P. and HANDRECK, K.A. (1967): Silica in soils plants and animals. *Adv. in Agron.* 19, 107-149.
- LAGERWERFF, J.V. (1972): Lead mercury and cadmium as environmental contaminants. p. 593-636. *In*: Micronutrients in Agriculture. Soil Sci. Soc. America, Madison, Wisconsin, USA.
- LEWIN, J.C. and REIMANN, B.E.F. (1969): Silicon and plant growth. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 20, 289-304.
- LINDSAY, W.D. (1972): Zinc in soils and plant nutrition. *Adv. in Agronomy* 24, 147-186.
- LINDSAY, W.L. (1980): Chemical Equilibria in Soils. Wiley.
- LONERAGAN, J.F., ROBSON, A.D. and GRAHAM, R.D. (eds.) (1981): Copper in Soil and Plants. Academic Press, London, New York and San Francisco.
- MARTIN, J.P. (1966): Bromine. *In*: H.D. Chapman (ed.): Diagnostic Criteria for Plants and Soils, p. 62-64. University of California, Div. of Agric. Sciences.
- 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. (1963): Soil aspects of trace elements problems in plants and animals. *J. Rl. Agric. Soc.* 124, 75-86.
- MITCHELL, R.L. (1972): Cobalt in soil and its uptake by plants. *Agrochimica* 16, 521-532.
- MORDVEDT, J.J., GIORDANO, P.M. and LINDSAY, W.L. (1972): Micronutrients in Agriculture. Soil Sci. Soc. of America, Madison, Wisconsin, U.S.A.

- NICHOLAS, D.J.D. and EGAN, A.R. (1975): Trace Elements in Soil-Plant-Animal systems. Academic Press Inc., London, New York, San Francisco.
- NRIAGU, J.O. (1979): Copper in the environment. 2 vols, Wiley.
- NRIAGU, J.O. (1980): Cadmium in the environment. 2. vols, Wiley.
- OKUDA, A. and TAKAHASHI, E. (1965): 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.
- PAGE, A.L., GANJE, T.J. and JOSHI, M.S. (1971): Lead quantities in plants, soils and air near some major highways in Southern California. *Hilgardia* 41, 1-31.
- PEISACH, J., AISEN, P. and BLUMENBERG, W.E. (1966): The Biochemistry of Copper. Academic Press, London and New York.
- PILBEAM, D.J. and KIRKBY, E.A. (1983): The physiological role of boron in plants. *J. Plant Nutrition* 6 (7), 563-582.
- PRICE, C.A., CLARK, H.E. and FUNKHOUSER, H.E. (1972): Functions of micronutrients in plants. *In: Micronutrients in Agriculture*, p. 31-42. Soil Sci. Soc. of America, Madison, Wisconsin.
- SANDMANN, G. and BÖGER, P. (1983): 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. Bielecki (eds.) p. 563-596, Springer Verl. Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo.
- SÁUCHELLI, V. (1969): Trace Elements in Agriculture. Van Nostrand Reinhold Company, New York.
- SAUERBECK, D. (1982): Welche Schwermetallgehalte in Pflanzen dürfen nicht überschritten werden, um Wachstumsbeeinträchtigungen zu vermeiden? *Landw. Forsch. Sonderh.* 39, 108-129.
- SCHÜTTE, K.H. (1964): The biology of the trace elements. Their role in nutrition. London, Crosby and Lockwood.
- SHKOLNIK, M.Y. (1974): General conception of the physiological role of boron in plants. *Physiol. Rastenii* 21, 140-150.
- SHRIFT, A. (1969): Aspects of selenium metabolism in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 20, 475-494.
- SWAINE, D.J. (1955): The trace element content of soils. Commonwealth Bureau of Soil Science Tech. Comm., No. 48.
- VANSELOW, A.P. (1966): Cobalt. *In: H.D. Chapman (ed.): Diagnostic criteria for plants and soils*, p. 14-156. University of California, Division of Agricultural Sciences.
- WERNER, D. and ROTH, R. (1983): Silicia metabolism. *In: "Inorganic Plant Nutrition" Encycl. Plant Physiol. New Series Vol. 15B*. A. Läuchli and R.L. Bielecki (eds.) p. 682-694, Springer Verl. Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo.

## Referencias

Publicaciones en otros idiomas diferentes al inglés se indican con una letra entre paréntesis.

- (D) = texto en danés
- (F) = texto en francés
- (G) = texto en alemán
- (N) = texto en holandés
- (P) = texto en polaco
- (R) = texto en ruso
- (Ru) = texto en rumano
- (Y) = texto en yugoslavo

- Abou-Khaled, A., Hagan, R.M. and Davenport, D.C. (1970): Effects of kaolinite as reflective antitranspirant on leaf temperature, transpiration, photosynthesis, and water use efficiency. *Water Resource Res.* 6, 280-289.
- Acevedo, E., Hsiao, Th.C. and Henderson, D.W. (1971): Immediate and subsequent growth responses of maize leaves to changes in water status. *Plant Physiol.* 48, 631-636.
- Acquaye, D.K., MacLean, A.J. and Rice, H.M. (1967): Potential and capacity of potassium in some representative soils of Ghana. *Soil Sci.* 103, 79-90.
- Adams, F. (1974): Soil solution, p. 441-481. *In*: E.W. Carson: The Plant Root and its Environment, University Press of Virginia.
- Addiscott, T.M. (1974): Potassium and the distribution of calcium and magnesium in potato plants. *J. Sci. Fd. Agric.* 25, 1173-1183.
- Adepetu, J.A. and Akapa, L.K. (1977): Root growth and nutrient uptake characteristics of some cowpea varieties. *Agron. J.* 69, 940-943.
- Adjei-Twum, D.C. and Splittstoesser, W.E. (1976): The effect of soil water regimes on leaf water potential, growth and development of soybeans. *Physiol. Plant.* 38, 131-137.
- Adriano, D.C., Paulsen, G.M. and Murphy, L.S. (1971): Phosphorus-iron and phosphorus-zinc relationship in corn (*Zea mays* L.) seedlings as affected by mineral nutrition. *Agron. J.* 63, 36-39.
- Agarwala, S.C. and Hewitt, E.J. (1954): Molybdenum as a plant nutrient. *J. Hort. Sci.* 29, 291-300.
- Agarwala, S.C. and Hewitt, E.J. (1954): 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.
- Aguilars, A. and Van Diest, A. (1981): Rock phosphate mobilization induced by the alkaline uptake pattern of legumes utilizing symbiotically fixed nitrogen. *Plant and Soil* 61, 27-42.
- Ahmed, S. and Evans, H.J. (1960): Cobalt: a micronutrient element for the growth of soybean plants under symbiotic conditions. *Soil Sci.* 90, 205-210.
- Ahti, E. (1973): Correcting stem girth measures for variations induced by soil moisture changes. *Communicationes Instituti Forestalis Fenniae* 78.4, Helsinki.



- Akazawa, T. (1979): Ribulose-1,5 biphosphate 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.
- Alberda, T. (1977): 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.
- Albert, L.S. (1968): Induction and antagonism of boron-like deficiency symptoms of tomato plants by selected nitrogen-bases. *Plant Physiol.* 43, S. 51-4:15.
- Allaway, W.H. (1968): Trace element cycling. *Adv. Agron.* 20, 235-274.
- Allen, S.E., Terman, G.L. and Hunt, C.M. (1971): Soluble and slow-release nitrogen fertilizer effects on grass forage, as influenced by rate and placement. *J. Agric. Sci.* 77, 397-404.
- Allison, F.W. (1966): The fate of nitrogen applied to soils. *Adv. Agron.* 18, 219-258.
- Alther, L. (1972): Organic farming on trial. *Natural History* 81, 16-24.
- Alther, E. and Evers, F.H. (1975): (G) Effects of magnesia when fertilizing a spruce stand on bunter sandstone in the Odenwald. *Allg. Forst- u. Jagdzeitung* 146, 217-224.
- Amberger, A. (1973): (G) The role of manganese in the metabolism of plants. *Agrochimica* 17, 69-83.
- Amberger, A. (1975): 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.
- Amberger, A. and Aigner, H. (1969): (G) Experimental results of a straw application trial lasting eight years. *Z. Acker- u. Pflanzenbau* 130, 291-303.
- Amberger, A., Vilsmeier, K. and Gutser, R. (1982): (G) Fractions of nitrogen in various types of slurry and their effects in vegetation trials. *Z. Pflanzenernähr. Bodenkd.* 145, 325-336.
- Ambler, J.E., Brown, J.C. and Gauch, H.G. (1970): Effect of zinc on translocation of iron in soybean plants. *Plant Physiol.* 46, 320-323.
- Amesz, J. (1977): 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.
- Amin, J.V. and Joham, H.E. (1968): The cations of the cotton plant in sodium substituted potassium deficiency. *Soil Sci.* 105, 248-254.
- Anderson, C.A. (1984): 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.
- Anderson, D.L., Kussow, W.R. and Corey, R.B. (1985): Phosphate rock dissolution in soil: Indications from plant growth studies. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 49, 918-925.
- Anderson, G.D. (1973): 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.
- Andrews, T.J. and Hatch, M.D. (1971): Activities and properties of ribulose diphosphate carboxylase from plants with the C<sub>4</sub> dicarboxylic pathway of photosynthesis. *Phytochemistry* 10, 9-15.
- Ansari, A.Q. and Bowling, D.J.F. (1972): Measurement of the transroot electrical potential of plants grown in soil. *New Phytol.* 71, 111-117.
- Antoniw, L.D. and Sprent, J.I. (1978): Primary metabolites of *Phaseolus vulgaris* nodules. *Phytochemistry* 17, 675-678.

- Antonovics, J., Bradshaw, A.D. and Turner, R.G. (1971): Heavy metal tolerance in plants. *Adv. in Ecol. Res.* 7, 1-85.
- Appelqvist, L.A. (1968): 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.
- Arifin, Perkins, H.F. and Tan, K.H. (1973): Potassium fixation and reconstitution of micaceous structures in soils. *Soil Sci.* 116, 31-35.
- Arisz, W.H. (1956): Significance of the symplasm theory for transport across the roots. *Protoplasma* 46, 1-62.
- Armstrong, M.J. and Kirkby, E.A. (1979): The influence of humidity on the mineral composition of tomato plants with special reference to calcium distribution. *Plant and Soil* 52, 427-435.
- Arnon, D.I. (1967): Photosynthetic activity of isolated chloroplasts. *Physiol. Rev.* 47, 317-358.
- Arnon, D.I. and Stout, P.R. (1939): The essentiality of certain elements in minute quantity for plants with special reference to copper. *Plant Physiol.* 14, 371-375.
- Arnon, D.I., Fratzke, W.E. and Johnson, C.M. (1942): Hydrogen ion concentration in relation to absorption of inorganic nutrients by higher plants. *Plant physiol.* 17, 515-524.
- Arnon, D.I., Losada, M., Whatley, F.R., Tsujimoto, H.Y., Hall, D.O. and Horton, A.A. (1961): Photosynthetic phosphorylation and molecular oxygen. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 47, 1314-1334.
- Arnon, D.I. and Wessel, G. (1953): Vanadium as an essential element for green plants. *Nature* 172, 1039-1040.
- Arnon, D.I. (1977): 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.
- Arnon, I. (1975): Mineral Nutrition of Maize. *Int. Potash Inst., Bern.*
- Asher, C.J. and Ozanne, P.G. (1967): Growth and potassium content of plants in solution culture maintained at constant potassium concentrations. *Soil Sci.* 103, 155-161.
- Asher, C.J. and Ozanne, P.G. (1977): Individual plant variability in susceptibility to potassium deficiencies: Some observations on capeweed (*Arctotheca calendula* L. Levys). *Austr. J. Plant Physiol.* 4, 499-503.
- Ashworth, E.N., Christiansen, M.N., John, J.B. St, and Patterson, G.W. (1981): Effect of temperature and BASF 13 338 on the lipid composition and respiration of wheat roots. *Plant Physiol.* 67, 711-715.
- Aslam, M. and Huffaker, R.C. (1984): Dependence of nitrate reduction on soluble carbohydrates in primary leaves of barley under aerobic conditions. *Plant Physiol.* 75, 623-628.
- Atanasiu, N. (1954): (G) The law of growth factors and its importance for research and practical agriculture. *Berlin, Sitzungsber. Bd. III, Heft 15, Verlag S. Hirzel, Leipzig.*
- Atkins, C.A., Pate, J.S. and Sharkey, P.J. (1975): Asparagine metabolism-key to the nitrogen nutrition of developing legume seeds. *Plant Physiol.* 56, 807-812.
- Atkinson, D.E. (1968): The energy charge of the adenylate pool as regulatory parameter. Interaction with feed-back modifiers. *Biochemistry* 7, 4030-4034.
- Aufhammer, W. and Solansky, S. (1976): (G) Influence of kinetin application on photosynthate storage in the ears of spring barley by kinetin application. *Z. Pflanzenern. Bodenk., Heft 4, 503-515.*

- Ayres, A.S. (1966): Calcium silicate slag as a growth stimulant for sugarcane on low-silicon soils. *Soil Sci.* 101, 216-227.
- Ayres, A.S. and Hagihara, H.H. (1961): Effectiveness of raw rock phosphate for sugar cane. *Soil Sci.* 91, 383-387.
- Azarabadi, S. and Marschner, H. (1979): Role of the rhizosphere in utilization of inorganic iron III-compounds by corn plants. *Z. Pflanzenernähr. Bodenkd.* 142, 751-764.
- Bache, D.T. (1985): Soil acidification and aluminium mobility. *Soil Use and Management* 1, 10-14.
- Bache, B.W. and Williams, E.G. (1971): A phosphate sorption index for soils. *J. Soil Sci.* 22, 289-301.
- Bachthaler, G. (1967): (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.
- Bachthaler, G. and Wagner, A. (1973): (G) Long-term field trial comparing straw incorporation and straw burning on different sites. *Bayr. Landw. Jahrb.* 50, 436-461.
- Baden, W. (1965): (G) Adequate potash and phosphate application to organic soils. *Kali-Briefe, Fachgeb.* 7, 1. Folge.
- Baechle, H.T. and Wolstein, F. (1984): Cadmium compounds in mineral fertilizers. *The Fertilizer Society, Proc. No.* 226, London.
- Baker, D.A. and Weatherley, P.E. (1969): Water and solute transport by exuding root systems of *Ricinus communis*. *J. Exp. Bot.* 20, 485-496.
- Balcar, J., Brezinova-Doskarova, Alena and Eder, J. (1969): Dependence of radiostrontium uptake by pea and lupin on the content of calcium in the nutrient solution. *Biol. Plant.* 11, 34-40.
- Balfour, E. (1975): *The Living Soil and the Haughley Experiment*. Faber and Faber, p. 278. London.
- Balke, N.E. and Hodges, T.K. (1975): Plasma membrane adenosine triphosphatase of oat roots. *Plant Physiol.* 55, 83-86.
- Bangerth, F. (1979): Calcium-related physiological disorders of plants. *Ann. Rev. Phytopathol.* 17, 97-122.
- Bangerth, F., Dilley, D.R. and Dewey, D.H. (1972): Effect of postharvest calcium treatment on internal breakdown and respiration of apple fruit. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 97, 679-682.
- Bar-Akiva, A. and Lavon, R. (1967): Visible symptoms of some metabolic patterns in micronutrient-deficient Eureka lemon leaves. *Israel J. Agr. Res.* 17, 7-16.
- Bar-Akiva, A., Lavon, R. and Sagiv, J. (1969): Ascorbic acid oxidase activity as a measure of copper nutrition requirement of citrus trees. *Agrochimica* 14, 47-54.
- Bar-Akiva, A., Sagiv, J. and Leshem, J. (1970): Nitrate reductase activity as an indicator for assessing the nitrogen requirement of grass crops. *J. Sci. Fd. Agric.* 21, 405-407.
- Bar-Akiva, A. and Sternbaum, J. (1965): Possible use of nitrate reductase activity of leaves as a measure of the nitrogen requirement of citrus trees. *Pl. Cell Physiol.* 6, 575-577.
- Barankiewicz, T.J. (1978): CO<sub>2</sub>-exchange rates and <sup>14</sup>C photosynthetic products of maize leaves as affected by potassium deficiency. *Z. Pflanzenphysiol.* 89, 11-20.
- Barber, D.A. (1971): 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.

- Barber, D.A., Ebert, M. and Evans, T.S. (1962): The movement of  $^{15}\text{O}$  through barley and rice plants. *J. Exp. Bot.* *13*, 397-403.
- Barber, D.A. and Frankenburg, U.C. (1971): The contribution of microorganisms to the apparent absorption of ions by roots grown under non-sterile conditions. *New Phytol.* *70*, 1027.
- Barber, D.A. and Lynch, J.M. (1977): Microbial growth in the rhizosphere. *Soil Biol. Biochem.* *9*, 305-308.
- Barber, D.A. and Martin, J.K. (1966): The release of organic substances by cereal roots in soil. *New Phytol.* *76*, 569-578.
- Barber, D.A. and Shone, M.G.T. (1966): The absorption of silica from aqueous solutions by plants. *J. Exp. Bot.* *17*, 569-578.
- Barber, J. (1968): Light induced uptake of potassium and chloride by *Chlorella pyrenoidosa*. *Nature* *217*, 876-878.
- Barber, J. (1982): Influence of surface charges on thylakoid structure and function. *Ann. Rev. Plant Physiol.* *33*, 261-295.
- Barber, S.A. (1962): A diffusion and mass flow concept of soil nutrient availability. *Soil Sci.* *93*, 39-49.
- Barber, S.A. (1968): Mechanism of potassium absorption by plants, p. 293-310. *In: Kilmer et al.: The Role of Potassium in Agriculture*, Madison, USA.
- Barber, S.A. (1974): 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.
- Barber, S.A. (1979): 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.
- Barber, S.A., Walker, J.M. and Vasey, E.H. (1963): Mechanism for the movement of plant nutrients from the soil and fertilizer to the plant root. *J. Agr. Food Chem.* *11*, 204-207.
- Barber, W.D. and Thomas, W.I. (1972): Evaluation of the genetics of relative phosphorus accumulation by corn (*Zea mays* L.) using chromosomal translocations. *Crop Sci.* *12*, 755-758.
- Bardzik, J.M., Marsh, H.V., jr. and Havis, J.R. (1971): Effects of water stress on the activities of three enzymes in maize seedlings. *Plant Physiol.* *47*, 828-831.
- Barea, J.M. and Azcon-Aguilar, C. (1983): Mycorrhizas and their significance in nodulating nitrogen-fixing plants. *Adv. Agron.* *36*, 1-54.
- Barekzai, A. and Mengel, K. (1985): (G) Aging of phosphate fertilizers in different soil types. *Z. Pflanzenernähr. Bodenkd.* *148*, 365-378.
- Barker, A.V., Maynard, D.N., Mioduchowska, B. and Buch, A. (1970): Ammonium and salt inhibition of some physiological processes associated with seed germination. *Physiol. Plant.* *23*, 898-907.
- Barker, C. and Hilditch, T.P. (1950): The influence of environment upon the composition of sunflower seed oils. *J. Sci. Fd. Agric.* *1*, 118-121.
- Barley, K.P. (1970): The configuration of the root system in relation to nutrient uptake. *Adv. Agron.* *22*, 159-201.
- Barrow, N.J. (1970): Comparison of the absorption of molybdate, sulfate and phosphate by soils. *Soil Sci.* *109*, 282-288.
- Barrows, H.L., Taylor, A.W. and Simpson, E.C. (1968): Interaction of limestone particle size and phosphorus on the control of soil acidity. *Proc. Soil Sci. Soc. Amer.* *32*, 64-68.

- Bartholomew, W.W. (1971):  $^{15}\text{N}$  in research on the availability and crop use of nitrogen. *In: Nitrogen-15 in Soil Plant Studies*, p. 1-20, IAEA, Vienna.
- Bartlett, R.J. (1961): Iron oxidation proximate to plant roots. *Soil Sci.* 92, 372-379.
- Bartlett, R.J. and Riego, D.C. (1972): Toxicity of hydroxy aluminium in relation to pH and phosphorus. *Soil Sci.* 114, 194-200.
- Bartlett, R.J. and Simpson, T.J. (1967): Interaction of ammonium and potassium in a potassium-fixing soil. *Proc. Soil Sci. Soc. Amer.* 31, 219-222.
- Barton, R. (1970): The production and behaviour of phytoferritin particles during senescence of *Phaseolus* leaves. *Planta* 94, 73-77.
- Bassham, J.A. (1979): 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.
- Bassham, J.A. and Calvin, M. (1957): The path of carbon in photosynthesis, p. 104. Prentice Hall Inc., Englewood Cliffs, NY.
- Baszynski, T., Warcholowa, M., Krupa, Z., Tukendorf, A., Krol, M. and Wolinska, D. (1980): The effect of magnesium deficiency on photochemical activities of rape and buckwheat chloroplasts. *Z. Pflanzenphysiol.* 99, 295-303.
- Batey, T. (1971): Manganese and boron deficiency. *In: Trace Elements in Soils and Crops: Techn. Bull.* 21, p. 137-149, Ministry of Agric., Fisheries and Food, UK.
- Bauer, W.D. (1981): Infection of legumes by Rhizobia. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 32, 407-449.
- Baule, H. (1969): (G) Relationships between the nutrient content and diseases in forest trees. *Landw. Forsch.* 23/I. Sonderh., 92-104.
- Baule, H. and Fricker, C. (1970): The fertiliser treatment of forest trees. BLV-Verlagsges. München.
- Bayzer, H. and Mayr, H.H. (1967): (G) Amino acid composition of rye grain proteins influenced by nitrogen application and chlorine-choline-chloride. *Z. Lebensmittel-Untersuchung u.-Forsch.* 133, 215-217.
- Bear, F.E. *et al.* (1949): Hunger signs in crops, a symposium. The American Soc. Agron., The National Fertilizer Ass., Washington.
- Beardsell, M.F. and Cohen, D. (1975): Relationship between leaf water status, abscisic acid levels, stomatal resistance in maize and sorghum. *Plant Physiol.* 56, 207-212.
- Beck, Th. (1983): (G) Mineralization of soil nitrogen in laboratory incubation experiments. *Z. Pflanzenernähr. Bodenkd.* 146, 243-252.
- Beckett, P.H.T. and Nafady, M.H.M. (1967): Potassium-calcium exchange equilibria in soils: The location of non-specific (Gapon) and specific exchange sites. *Soil Sci.* 18, 263-281.
- Becking, J.H. (1961): A requirement of molybdenum for the symbiotic nitrogen fixation in alder. *Plant and Soil* 15, 217-227.
- Beevers, L. (1976): *Nitrogen Metabolism in Plants*. Edward Arnold, London.
- Beevers, L. and Hageman, R.H. (1983): Uptake and reduction of nitrate: bacteria and higher plants. *In: Inorganic Plant Nutrition Encycl. Plant Physiol. New Series Vol. 15A* (A. Läuchli and R.L. Bielecki, eds.) p. 351-375, Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo.
- Bell, O.T., Koeppe, D.E. and Miller, R.J. (1971): The effects of drought stress on respiration of isolated corn mitochondria. *Plant Physiol.* 48, 413-415.

- Bennett, A.C. (1974): 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.
- Bennett, A.C. and Adams, F. (1970): Concentration of  $\text{NH}_3$  (aq) required for incipient  $\text{NH}_3$  toxicity to seedlings. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* 34, 259-263.
- Bennet, J.P. (1945): Iron in leaves. *Soil Sci.* 60, 91-105.
- Bentrup, F.W. (1980): Electrogenic membrane transport in plants. A review. *Biophys. Struct. Mech.* 6, 175-189.
- Ben-Zioni, Vaadia, Y. and Lips, S.H. (1971): Nitrate uptake by roots as regulated by nitrate reduction products of the shoot. *Physiol. Plant.* 24, 288-290.
- Berger, K.C. (1962): Micronutrient deficiencies in the United States. *J. Agric. Food Chem.* 10, 178-181.
- Bergersen, F.J. (1971): Biochemistry of symbiotic nitrogen fixation in legumes. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 22, 121-140.
- Bergmann, W. (1960): (G) Occurrence, diagnosis, and prevention of nutrient deficiency in crops. *Dt. Landw. Verlag, Berlin*.
- Bergmann, W. (1969): (G) Recommendations for establishing fertilizer application schemes for large areas of industrialized plant production according to soil tests. *VEB Chemichandel 113, Berlin*.
- Bergmann, W. (1983): (G) Nutritional Problems with Crops, Development and Diagnosis. *VEB Fischer Verlag, Jena*.
- Bergmann, W. and Neubert, P. (1976): (G) Plant Diagnosis and Plant Analysis. *VEB Gustav Fischer Verlag, Jena*.
- Beringer, H. (1963): (G) Uptake and effect of the micronutrient copper applied in ionic and chelated form to barley. *Z. Pflanzenernähr. Düng. Bodenk.* 100, 22-34.
- Beringer, H. (1971): 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.
- Beringer, H. and Koch, K. (1977): (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.
- Beringer, H. and Saxena, N.P. (1968): (G) Effect of temperature on the content of tocopherol in seed oils. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 120, 71-78.
- Bernstein, L. (1970): Salt tolerance of plants. *Agric. Inform. Bull. No.* 283.
- Besford, R.T. (1978): A phosphatase as a potential indicator of the phosphorus status of the glass-house cucumber (*Cucumis sativus*). *J. Sci. Fd. Agric* 29, 87-91.
- Besford, R.T. (1980): A rapid tissue test for diagnosing phosphorus deficiency in the tomato plant. *Ann. Bot.* 45, 225-227.
- Bethlenfalvay, G.J. and Phillips, D.A. (1978): Interactions between symbiotic nitrogen fixation, combined N application, and photosynthesis in *Pisum sativum*. *Physiol. Plant.* 42, 119-123.
- Beusichem, M.L. Van and Neeteson, J.J. (1982): 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.
- Bhangoon, M.S. and Albritton (1972): Effect of fertilizer nitrogen, phosphorus, and potassium on yield and nutrient content of 'Lee' soybeans. *Agron. J.* 64, 743-746.

- Bhat, K.K.S. and Nye, P.H. (1974): 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.
- Bhat, K.K.S. and Nye, P.H. (1974): Diffusion of phosphate to plant roots in soil. III. Depletion around onion roots without root hairs. *Plant and Soil* 41, 383-394.
- Bhuija, Z.H. and Walker, N. (1977): Autotrophic nitrifying bacteria in acid tea soils from Bangladesh and Sri Lanka. *J. Appl. Bact.* 42, 253-257.
- Biddulph, O., Nakayama, F.S. and Cory, R. (1961): Transpiration stream and ascension of calcium. *Plant Physiol.* 36, 429-436.
- Biederbeck, V.O., Campbell, C.A., Bowren, K.E. and McIver, R.N. (1980): Effect of burning cereal straw on soil properties and grain yields in Saskatchewan. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 44, 103-111.
- Bielecki, R.L. (1973): Phosphate pools, phosphate transport, and phosphate availability. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 24, 225-252.
- Bielecki, R.L. and Ferguson, I.B. (1983): Physiology and metabolism of phosphate and its compounds. *In: Inorganic Plant Nutrition, Encycl. Plant Physiol., New Series Vol 15A* (A. Läuchli and R.L. Bielecki, eds.) p. 422-449. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo.
- Bienfait, H.F., Duivenvoorden, J. and Verkerke, W. (1982): Ferric reduction by roots of chlorotic bean plants indications for an enzymatic process. *J. Plant Nutr.* 5, 451-456.
- Bingham, F.T. (1963): Relation between phosphorus and micronutrients in plants. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* 27, 389-391.
- Bingham, F.T., Elseewi, A. and Oertli, J.J. (1970): Characteristics of boron absorption by excised barley roots. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 34, 613-617.
- Birke, J. (1966): (G) Agronomic aspects of the physiology of yield formation. *Sitzungsberichte Bd. XII, Heft 13, Dt. Akad. d. Landw. Wiss. zu Berlin.*
- Birbaum, E.H., Dugger, W.M. and Beasley, B.C.A. (1977): Interaction of boron with components of nucleic acid metabolism in cotton ovules cultured *in vitro*. *Plant Physiol.* 59, 1034-1038.
- Blanchar, R.W. and Caldwell, A.C. (1966): Phosphate-ammonium-moisture relationships in soils. II. Ion concentrations in leached fertilizer and effect on plants. *Proc. Soil Sci. Soc. Amer.* 30, 43-48.
- Blanchet, R., Studer, R. and Chaumont, C. (1962): (F) Some aspects of interactions in the water supply of plants. *Ann. Agron.* 13, 93-110.
- Blevins, D.G., Hiatt, A.J. and Lowe, R.H. (1974): 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.
- Blondel, A. and Blanc, D. (1973): (F) Influence of ammonium ion uptake and reduction in young wheat plants. *C.R. Acad. Sci. (Paris) Ser. D*, 277, 1325-1327.
- Boardman, N.K. (1975): Trace elements in photosynthesis, p. 199-212. *In: Trace Elements in Soil-Plant-Animal Systems.* Nicholas, E.D., Egan, D.J.D. and Egan, A.R. Academic Press.
- Boehle, J. jr. and Lindsay, W.L. (1969): Micronutrients. The Fertilizer Shoe-Nails. Pt. 6, In the Limelight-Zinc, *Fertilizer Solutions* 13 (1), 6-12.
- Böhm, W. (1978): (G) The assessment of the root system under field conditions. *Kali-Briefe (Büntehof)* 14 (2), 91-101.
- Boguslawski, E. Von. (1958): (G) Law of yield formation. *In: W. Ruhland: Encycl. of Plant Physiol.* Vol 4, p. 943-976. Springer Verlag Berlin, Göttingen, Heidelberg.

- Boguslawski, E. Von and Lach, G. (1971): (G) The K release of soils measured by plant uptake in comparison with the exchangeable potassium. *Z. Acker- u. Pflanzenbau* 134, 135-164.
- Boguslawski, E. Von and Lieres, A. Von (1981): (G) Biological and chemical proof for potassium impoverishment and its consequence for soil fertility. *Landw. Forsch. Sonderh.* 38, 722-729.
- Boguslawski, E. Von and Schildbach, R. (1969): (G) Effects of sites, years, fertilizer application and irrigation on quality and yield level of sugar beets. *Zücker* 22, 123-132.
- Bole, J.B. (1973): Influence of root hairs in supplying soil phosphorus to wheat. *Ca. J. Soil Sci.* 53, 196-175.
- Bolland, M.D.A. and Bowden, J.W. (1984): The initial and residual value for subterranean clover of phosphorus from crandallite rock phosphates, apatite rock phosphates and superphosphate. *Fertilizer Research* 5, 295-307.
- Bolland, M.D.A., Bowden, J.W., D'Antuono, M.F. and Gilkes, R.J. (1984): 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.
- Bollard, E.G. (1983): 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. Bielecki, eds.) p. 695-744. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo.
- Bolt, G.H. (1955): Ion adsorption by clays. *Soil Sci.* 79, 267-276.
- Bommer, D. and Dambroth, M. (1970): (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.
- Bond, G. (1970): 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.
- Borst, N.P. and Mulder, C. (1971): (N) Nitrogen contents, nitrogen fertilizer rates and yield of winter barley on sandy, clay, and silty soils in North Holland. *Bedryfsonwikkeling* 2, 31-36.
- Bothe, H., Yates, M.G. and Cannon, F.C. (1983): Physiology, biochemistry and genetics of dinitrogen fixation. *In: Inorganic Plant Nutrition, Encycl. Plant Physiol. New Series Vol. 15A* (A. Läuchli and R.L. Bielecki, eds.) p. 241-285. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo.
- Bould, C., Nicholas, D.J.D., Tolhurst, J.A.H. and Wallace, T. (1949): Zinc deficiencies of fruit trees in Britain. *Nature* 164, 801-882.
- Bouma, D. (1967): Nutrient uptake and distribution in subterranean clover during recovery from nutritional stresses. I. Experiments with phosphorus. *Aust. J. Biol. Sci.* 20, 601-612.
- Bouma, D. (1967): Nutrient uptake and distribution in subterranean clover during recovery from nutritional stresses. II. Experiments with sulphur. *Aust. J. Biol. Sci.* 20, 613-621.
- Bouma, D. (1983): Diagnosis of mineral deficiencies using plant tests. *In: Inorganic Plant Nutrition, Encycl. Plant Physiol. New Series Vol. 15A* (A. Läuchli and R.L. Bielecki, eds.) p. 120-146.
- Bove, J.M., Bove, C., Whatley, F.R. and Arnon, D.I. (1963): Chloride requirement for oxygen evolution in photosynthesis. *Z. Naturforsch.* 18b, 683-688.



- Bowden, J.W., Posner, A.M. and Quirk, J.P. (1977): Ionic adsorption on variable charge mineral surfaces. Theoretical-charge development and titration curves. *Austr. J. Soil Res.* 15, 121-136.
- Bowen, G.D. (1973): *In: Ectomycorrhizae. Their Ecology and Physiology.* (G.C. Marcks and T.T. Kowalski, eds.) p. 151-205. Academic Press, New York.
- Bowen, J.E. (1969): Adsorption of copper, zinc and manganese by sugar cane tissue. *Plant Physiol.* 44, 255-261.
- Bowen, J.E. and Nissen, R. (1976): Boron uptake by excised barley roots. I. Uptake into the free space. *Plant Physiol.* 57, 353-357.
- Boxma, R. (1972): Bicarbonate as the most important soil factor in lime-induced chlorosis in the Netherlands. *Plant and Soil* 37, 233-243.
- Boyd, D.A. (1970): Some recent ideas on fertilizer response curves. *In: Role of Fertilisation in the Intensification of Agricultural Production*, p. 461-473, 9th Congr. Int. Potash Inst., Bern.
- Boyer, J.S. (1968): Relationship of water potential to growth of leaves. *Plant Physiol.* 43, 1056-1062.
- Boyer, J.S. (1970): Leaf enlargement and metabolic rates in corn, soybean and sunflower at various leaf water potentials. *Plant Physiol.* 46, 233-235.
- Bradford, G.R. (1966): Boron in Diagnostic Criteria for Plants and Soils, p. 33-61, ed. H.D. Chapman, Univ. of California.
- Bradshaw, A.D. (1952): Populations of *Agrostis tenuis* resistant to lead and zinc poisoning. *Nature* 169, 1098.
- Brady, N.C. (1984): *The Nature and Properties of Soils.* 9th ed. Collier-MacMillan Publishing Co., Inc. New York.
- Brag, H. (1972): The influence of potassium on the transpiration rate and stomatal opening in *Triticum aestivum* and *Pisum sativum*. *Physiol. Plant.* 26, 250-257.
- Brauer, A. (1960): (G) Effect of fertilizer application on the digestibility and forage value of meadow hay. *Landw. Forsch.* 13, 201-216.
- Braunschweig, L.C. v. (1978): (G) Results of long-term field trials testing the optimum soil potassium status. *Landw. Forsch. Sonderh.* 35, 219-231.
- Breisch, H., Guckert, A. and Reisinger, O. (1975): (F) Electromicroscopic studies on the apical zone of maize roots. *Soc. Bot. Tr. Coll. Rhizosphere* 122, 55-60.
- Bremner, J. and Knight, A.H. (1970): The complexes of zinc, copper, and manganese present in ryegrass. *Brit. J. Nutr.* 24, 279-290.
- Bremner, J.M. (1959): Determination of fixed ammonium in soil. *J. Agric. Sci.* 52, 147-160.
- Bremner, J.M. (1965): Nitrogen availability indexes. *In: C.A. Black: Methods of Soil Analysis. Agronomy* 9, 1324-1325.
- Bremner, J.M. (1978): 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.
- Breteler, H. (1973): A comparison between ammonium and nitrate nutrition of young sugar-beet plants grown in nutrient solutions at constant acidity. I. Production of dry matter, ionic balance and chemical composition. *Neth. J. Agric. Sci.* 21, 227-244.
- Breteler, H. (1976): Nitrogen fertilization, yield and protein quality of a normal and a high lysine maize variety. *J. Sci. Fd. Agric.* 27, 978-982.
- Breteler, H. and Smit, A.L. (1974): Effect of ammonium nutrition on uptake and metabolism of nitrate in wheat. *Neth. J. Agric. Sci.* 22, 73-81.

- Brevedan, E.R. and Hodges, H.F. (1973): Effects of moisture deficits on  $^{14}\text{C}$  translocation in corn (*Zea mays* L.). *Plant Physiol.* 52, 436-439.
- Brewer, R.F. (1966): Lead, p. 213-217. *In*: H.D. Chapman: Diagnostics Criteria for Plants and Soils. Univ. of California. Div. of Agric. Sciences.
- Brewer, R.F. (1966): Fluorine p. 180-196. *In*: H.D. Chapman: Diagnostic Criteria for Plants and Soils. Univ. of California. Div. of Agric. Sciences.
- Brewster, J.L., Bhat, K.K.S. and Nye, P.H. (1976): 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.
- Brewster, J.L. and Tinker, P.B. (1972): Nutrient flow rates into roots. *Soils and Fertilizers* 35, 355-359.
- Briskin, D.P. and Poole, R.J. (1984): Characterization of the solubilized plasma membrane ATPase of red beet. *Plant Physiol.* 76, 26-30.
- Brockman, J.S. (1974): Quality and timing of fertiliser N for grass and grass/clover swards. *Proc. Fert. Soc.* 142, 5-13.
- Bronner, H. (1974): (G) Relation between the easily soluble nitrogen in soils and the development of beets. *Landw. Forsch.* 30/II. Sonderh. 39-44.
- Brouwer, R., Kleinendorst, A. and Locher, J.Th. (1973): Growth response of maize plants to temperature. *Proc. Uppsala Symp.* (1970). Plant response to climatic factors, Unesco, p. 169-174.
- Browman, M.G., Chesters, G. and Pionke, H.B. (1969): Evaluation of tests for predicting the availability of soil manganese to plants. *J. Agric. Sci.* 72, 335-340.
- Brown, J.C. (1963): Iron chlorosis in soybeans as related to the genotype of rootstock. *Soil Sci.* 96, 387-394.
- Brown, J.C. (1978): Mechanism of iron uptake by plants. *Plant, Cell and Environment* 1, 249-257.
- Brown, J.C. (1979): Effects of boron stress on copper enzyme activity in tomato. *J. of Plant Nutrition* 1, 39-53.
- Brown, J.C., Ambler, J.E., Chaney, R.L. and Foy, C.D. (1972): Differential responses of plant genotypes to micronutrients, p. 389-418. *In*: *Micronutrients in Agriculture*. Ed. Soil Sci. Soc. Amer.
- Brown, J.C. and Clark, R.B. (1977): Copper as essential to wheat production. *Plant and Soil* 48, 509-523.
- Brown, J.C., Clark, R.J. and Jones, W.E. (1977): Efficient and inefficient use of phosphorus by sorghum. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 41, 747-750.
- Brown, J.C., Tiffin, O.L. and Holmes, R.S. (1958): Carbohydrate and organic acid metabolism with C-14 distribution affected by copper in Thatcher wheat. *Plant Physiol.* 33, 38-42.
- Brown, J.C., Tiffin, L.O., Holmes, R.S., Specht, A.W. and Resnicky, J.W. (1959): Internal inactivation of iron in soybeans as affected by root growth medium. *Soil Sci.* 87, 89-94.
- Brownell, P.F. and Crossland, C.J. (1972): The requirement for sodium as a micronutrient by species having the C4 dicarboxylic photosynthetic pathway. *Plant Physiol.* 49, 794-797.
- Broyer, T.C., Carlton, A.B., Johnson, C.M. and Stout, P.R. (1954): Chlorine: A micronutrient element for higher plants. *Plant Physiol.* 29, 526-532.

- Broyer, T.C. and Stout, P.R. (1959): The macronutrient elements. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 10, 277-300.
- Brückner, U., Höfner, W. and Orlovius, K. (1978): (G) Influence of growth regulators on assimilation and yield of spring wheat. *Landw. Forsch. Sonderh.* 35, 291-299.
- Bruin, P. and Grootenhuis, J.A. (1968): Interrelation of nitrogen, organic matter, soil structure and yield. *Stikstof, Dutch Nitrogenous Fertilizer Review* 12, 157-163.
- Bruinsma, J. (1979): Root hormones and overground development. *In: Plant Regulation and World Agriculture* (K. Scott, ed.) p. 35-47. Plenum Publ. Corp.
- Brun, W.A. and Cooper, R.L. (1967): Effects of light intensity and carbon dioxide concentration on photosynthetic rate of soybean. *Crop Sci.* 7, 451-454.
- Brune, H., Thier, E. and Borchert, E. (1968): (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., Tierernähr. u. Futtermittelkd.* 24, 89-107.
- Bryce-Smith, D. (1975): Heavy metals as contaminants of the human environment. The Educational Techniques Subject Group. Chemistry Cassette. The Chem. Soc. London.
- Bryce-Smith, D. and Waldron, H.A. (1974): Lead, behaviour and criminality. *The Ecologist* 4, 367-377.
- Buchner, A. and Sturm, H. (1971): (G) Fertilizer application in intensive agriculture, p. 156. 3rd ed. DLG-Verlag Frankfurt/Main.
- Budig, M. (1970): (G) Fertilizer placement to overcome potassium deficiency of grapes on loess soils. Diss. d. Landw. Fakultät d. Justus-Liebig-Universität, Giessen.
- Bünemann, G. and Lüdders, P. (1969): (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.
- Bunescu, S., Tomoroga, P. and Iancu, C. (1972): (Ru) The influence of some phytotechnical factors on the phytosanitary state of wheat under irrigation conditions. *Problème Agricole* No. 5, p. 45-52.
- Burkart, N. (1975): (G) Potassium dynamics and yield formation on potassium fixing soils in Southern Bavaria. Ph. D. Thesis, Fac. of Agriculture and Horticulture Technical University, Munich.
- Burnham, C.P. and Lopez-Hernandez, D. (1982): Phosphate retention in different soil taxonomic classes. *Soil Sci.* 134, 376-380.
- Burr, G.O., Hartt, C.E., Tanimoto, T., Takahashi, D. and Brodie, H.W. (1958): The circulatory system of the sugarcane plant. *Radioisotop. in Scientific Res.* 4, 351-368.
- Burström, H.G. (1968): Calcium and plant growth. *Biol. Rev.* 43, 287-316.
- Burt, R.L. (1964): Carbohydrate utilization as a factor in plant growth. *Aust. J. Biol. Sci.* 17, 867-877.
- Bussler, W. (1958): (G) Manganese deficiency symptoms in higher plants. *Z. Pflanzenernähr. Düng. Bodenk.* 81 (126), 225-241.
- Bussler, W. (1958): (G) Manganese toxicity in higher plants. *Z. Pflanzenernähr. Düng. Bodenk.* 81, 256-265.
- Bussler, W. (1960): (G) Relationship between root formation and boron in sunflowers. *Z. Pflanzenernähr. Düng. Bodenk.* 92, 1-14.
- Bussler, W. (1963): (G) The development of calcium deficiency symptoms. *Z. Pflanzenernähr. Düng. Bodenk.* 100, 53-58.

- Bussler, W. (1964): (G) Boron deficiency symptoms and their development. *Z. Pflanzenernähr. Düng. Bodenk.* 105, 113-135.
- Bussler, W. (1970): (G) Development of molybdenum deficiency symptoms in cauliflower. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 125, 36-50.
- Bussler, W. (1981): Physiological functions and utilization of copper. *In: Copper in Soils and Plants* (J.F. Loneragan, A.D. Robson, and R.D. Graham, eds.) p. 213-234. Academic Press, London.
- Butler, G.W. and Peterson, P.J. (1967): Uptake and metabolism of inorganic forms of selenium-75 by *Spirodela obliquorhiza*. *Austr. J. Biol. Sci.* 20, 7-86.
- Caldwell, C.R. and Haug, A. (1982): Divalent cation inhibition of barley root plasma membrane-bound  $\text{Ca}^{2+}$ -ATPase activity and its reversal by monovalent cations. *Physiol. Plant.* 54, 112-118.
- Caldwell, T.H. (1971): 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.
- Calvin, M. (1956): (G) The photosynthetic cycle. *Angew. Chemie* 68, 253-264.
- Calvin, M. (1980): Hydrocarbons from plants: Analytical methods and observations. *Naturwissenschaften* 67, 525-553.
- Campbell, C.A. (1978): 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.
- Campbell, N.A. and Thomson, W.W. (1977): Effects of lanthanum and ethylenediaminetetraacetate on leaf movements of *Mimosa*. *Plant Physiol.* 60, 635-639.
- Cantliffe, D.J. (1973): Nitrate accumulation in table beets and spinach as affected by nitrogen, phosphorus, and potassium nutrition and light intensity. *Agron. J.* 65, 563-565.
- Carles, J., Calmes, J., Magny, J. and Pulou, R. (1969): (F) The distribution of zinc and its toxicity in plants. *C.R. Acad. Sci. (Paris), Sér. D.* 268, 516-519.
- Carroll, M.D. and Loneragan, J.F. (1969): 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.
- Carter, M.R. (1980): Association of cation and organic anion accumulation with iron chlorosis of Scots pine on prairie soils. *Plant and Soil* 56, 293-300.
- Cassagnes, P., Magny, J., Azalbert, P. and Carles, J. (1969): (F) Contribution to investigations into the accumulation of minerals during the growth of apple fruit (Reine des Reinettes). *C.R. Acad. Sci. (Paris), Sér. D.* 269, 708-711.
- Cataldo, D.A., Garland, T.R., Wildung, R.E. and Drucker, H. (1978): Nickel in plants. II. Distribution and chemical form in soybean plants. *Plant. Physiol.* 62, 566-570.
- Champion, R.A. and Barley, K.P. (1969): Penetration of clay by root hairs. *Soil Sci.* 108, 402-407.
- Chandler, R.F. (1970): 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.
- Chaney, R.L., Brown, J.C. and Tiffin, L.O. (1972): Obligatory reduction of ferric chelates in iron uptake by soybeans. *Plant Physiol.* 50, 208-213.
- Chaney, R.L. and Hornick, S.B. (1978): Accumulation and effects of cadmium on crops. *In: Proc. 1st Int. Cadmium Conf.* p. 136-150. Bulletin London.

- Chang-Chi Chu (1968): 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.
- Chao, T.T., Harward, M.E. and Fang, S.C. (1962): Soil constituents and properties in the adsorption of sulfate ions. *Soil Sci.* 94, 276-283.
- Chapman, D.L. (1957): (G) Quoted from G. Kortüm: Textbook of Electrochemistry, p. 345. Verl. Chemie, Weinheim.
- Chapman, H.D. (1966): Diagnostic Criteria for Plants and Soils. University of California, Div. of Agric. Sciences.
- Chapman, M.A. and Keay, J. (1971): The effect of age on the response of wheat to nutrient stress. *Aust. J. Exp. Agric. and Animal Husbandry* 11, 223-228.
- Charley, J.L. and McGarity, J.L. (1964): High soil nitrate-levels in patterned saltbush communities. *Nature* 201, 1351-1352.
- Chatel, D.L., Robson, A.D., Gartrell, J.W. and Dilworth, M.J. (1978): The effect of inoculation and cobalt application on the growth and nitrogen fixation by sweet lupins. *Aust. J. Agric. Res.* 29, 1191-1202.
- Chatt, J. (1976): Nitrogen Fixation - Future Prospects. Proceedings No. 155, Fertilizer Soc. of London.
- Chatt, J., Dilworth, J.R. and Richards, R.L. (1978): Recent advances in the chemistry of nitrogen fixation. *Chem. Rev.* 78, 589-625.
- Chaudhry, F.M. and Loneragan, J.F. (1970): Effects of nitrogen, copper and zinc nutrition of wheat plants. *Aust. J. Agric. Res.* 21, 865-879.
- Chaudhry, F.M. and Loneragan, J.F. (1972): 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.
- Cheeseman, J.M. and Hanson, J.B. (1979): Energy-linked potassium influx as related to cell potential in corn roots. *Plant Physiol.* 64, 842-845.
- Chen, Y. and Barak, P. (1982): Iron nutrition of plants in calcareous soils. *Adv. Agron.* 35, 217-240.
- Chenery, M. (1955): A preliminary study of aluminium and the tea bush. *Plant and Soil* 6, 174-200.
- Cheng, B.T. (1973): Dynamics of soil manganese. *Agrochimica* 17, 84-95.
- Cheng, B.T. and Oullette, G.J. (1973): Molybdenum as a plant nutrient. *Soil and Fertilizers* 36, 207-215.
- Cheniae, G.M. and Martin, I.F. (1970): Sites of function of manganese within photosystem. II. Roles in O<sub>2</sub> evolution and system. II. *Biochim. Biophys. Acta* 197, 219-239.
- Cheniae, G.M. and Martin, J.F. (1971): Effect of hydroxylamine on photosystem II. I. Factors affecting the decay of CO<sub>2</sub> evolution. *Plant Physiol.* 47, 568-575.
- Cheung, W.Y. (1980): Calmodulin plays a pivotal role in cellular regulation, *Science* 207, 19-27.
- Chevalier, S. and Huguet, C. (1975): (F) Magnesium deficiency effects on apple trees. Ultrastructural evolution in deficient leaves of apple trees. *Ann. Agron.* 26, 351-362.
- Chimikles, P.E. and Karlander, E.P. (1973): Light and calcium interactions in *Chlorella* inhibited by sodium chloride. *Plant Physiol.* 51, 48-56.
- Chin, W. and Kroontje, W. (1963): Urea hydrolysis and subsequent loss of ammonia. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 27, 316-318.

- Chiu, T.F. and Bould, C. (1976): 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.
- Cho, D.Y. and Ponnampereuma, F.N. (1971): Influence of soil temperature on the chemical kinetics of flooded soils and the growth of rice. *Soil Sci.* 112, 184-194.
- Christenson, D.R. and Doll, E.C. (1973): Release of magnesium from soil clay and silt fractions during cropping. *Soil Sci.* 116, 59-63.
- Claassen, N. and Barber, S.A. (1976): Simulation model for nutrient uptake from soil by growing plant root system. *Agron. J.* 68, 961-964.
- Claassen, N., Hendricks, K. and Jungk, A. (1981): (G) Rubidium depletion on the soil-root interface by maize plants. *Z. Pflanzenernähr. Bodenkd.* 144, 553-545.
- Claassen, N. and Jungk, A. (1982): (G) Potassium dynamics at the soil-root interface in relation to the uptake of potassium by maize plants. *Z. Pflanzenernähr. Bodenkd.* 145, 513-525.
- Claassen, N. and Jungk, A. (1984): (G) Effect of K uptake rate, root growth and root hairs on potassium uptake efficiency of several plant species. *Z. Pflanzenernähr. Bodenkd.* 147, 276-289.
- Clarkson, D.T. (1965): Calcium uptake by calcicole and calcifuge species in the genus *Agrostis* L. *J. Ecol. (Oxford)* 53, 427-435.
- Clarkson, D.T. (1977): Membrane structure and transport. *In: The Molecular Biology of Plant Cells* (H. Smith, ed.) p. 24-63. Blackwell, Oxford.
- Clarkson, D.T. (1985): Factors affecting mineral nutrient acquisition by plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 36, 77-115.
- Clarkson, D.T. and Hanson, J.B. (1980): The mineral nutrition of higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31, 239-298.
- Clarkson, D.T., Robards, A.W. and Sanderson, J. (1971): The tertiary endodermis in barley roots: fine structure in relation to radial transport of ions and water. *Planta* 96, 292-305.
- Clarkson, D.T., Sanderson, J. and Russell, R.S. (1968): Ion uptake and root age. *Nature* 220, 805-806.
- Clarkson, D.T. and Sanderson, J. (1969): The uptake of a polyvalent cation and its distribution in the root apices of *Allium cepa*. *Tracer and autoradiographic Studies. Planta* 89, 136-154.
- Clarkson, D.T. and Sanderson, J. (1978): Sites of absorption and translocation of iron in barley roots. *Tracer and microautoradiographic studies. Plant Physiol.* 61, 731-736.
- Clarkson, D.T. and Warner, A.J. (1979): 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.
- Cleland, R.E. (1967): A dual role of turgor pressure in auxin-induced cell elongation in *Avena coleoptiles*. *Planta* 77, 182-191.
- Clement, C.R. and Hopper, M.J. (1968): The supply of potassium to high yielding cut grass. *N.A.A.S. Quarterly Review* No. 79, Spring.
- Clement, C.R., Hopper, M.J. and Jones, L.H.P. (1978): The uptake of nitrate by *Lolium perenne* from flowing nutrient solution. *J. Expt. Bot.* 29, 453-464.
- Cocucci, M.C. and Dalla Rosa, S. (1980): Effects of canavanine on IAA- and fusicoccin-stimulated cell enlargement, proton extrusion and potassium uptake in maize coleoptiles. *Physiol. Plant.* 48, 239-242.

- Coïc, Y., Fauconneau, G., Pion, R., Busson, F., Lesaint, C. and Labonne, F. (1963): (F) Effect of the mineral nutrition on the composition of grain proteins in cereals (wheat and barley). *Ann. Physiol. vég.* 5 (4), 281-292.
- Coïc, Y., Lesaint, C. and Le Roux, F. (1962): (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. vég.* 4, 117-125.
- Coke, L. and Whittington, W.J. (1968): 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.
- Coleman, R.G. (1957): The effect of sulfur deficiency on the free amino acids of some plants. *Aust. J. Biol. Sci.* 10, 50-56.
- Collander, R. (1941): Selective Absorption of cations by higher plants. *Plant Physiol.* 16, 691-720.
- Connell, W.E. and Patrick, W.H. (1969): Reduction of sulfate to sulfide in waterlogged soil. *Proc. Soil Sci. Soc. Amer.* 33, 711-715.
- Cooke, G.W. (1966): Phosphorus and potassium fertilizers: their forms and their places in agriculture. *The Fertilizer Soc. Proc. No. 92.*
- Cooke, G.W. (1972): *Fertilizing for Maximum Yield.* Crosby Lockwood and Son Ltd. London.
- Cooke, G.W. (1974): 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.*
- Cooke, G.W. (1977): The role of organic manures and organic matter in managing soils 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.
- Cooke, G.W. and Williams, R.J.B. (1970): Losses of nitrogen and phosphorus from agricultural land. *Water Treatm. Exam.* 19, 253-276.
- Cooke, G.W. (1986): Nitrates in surface and underground waters. *Span* 29, 10-11.
- Coombs, J. (1979): Enzymes of C<sub>4</sub> metabolism. *In: Photosynthesis II, Encycl. Plant Physiol. New Series Vol. 6* (M. Gibbs and E. Latzko, eds.) p. 251-262, Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New York.
- Cooper, K.M. and Tinker, P.B. (1978): Translocation and transfer of nutrients in vesicular-arbuscular mycorrhizas. II. Uptake and transfer of phosphorus, zinc and sulphur. *New Phytol.* 81, 43-52.
- Cooper, T.G., Filmer, D., Wishnick, M. and Lane, M.D. (1969): The active species of 'CO<sub>2</sub>' utilized by ribulose diphosphate carboxylase. *J. Biol. Chem.* 244, 1081-1083.
- Coors, J.G. (1987): 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).
- Coppenet, M. (1969): (F) Results from observations of a twelve years lasting lysimeter experiment in Quimper (1954-1965). *Ann. Agron.* 20, 111-143.
- Cottenie, A. and Kiekens, L. (1974): Quantitative and 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.

- Coulson, C.L., Christy, A.L., Cataldo, D.A. and Swanson, C.A. (1972): Carbohydrate translocation in sugar beet petioles in relation to petiolar respiration and adenosine 5'-triphosphate. *Plant Physiol.* 49, 919-923.
- Cowles, J.R., Evans, H.J. and Russell, S. (1969): B<sub>12</sub> 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.
- Cowling, D.W. and Lockyer, D.R. (1976): Growth of perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) exposed to a low concentration of sulphur dioxide. *J. Exp. Bot.* 27, 411-417.
- Cox, G., Moran, K.J., Sanders, F., Nockolds, C. and Tinker, P.B. (1980): Translocation and transfer of nutrients in vesicular-arbuscular mycorrhizas. III. Polyphosphate granules and phosphorus translocation. *New Phytol.* 84, 649-659.
- Cox, W.J. and Reisenauer, H.M. (1973): Growth and ion uptake by wheat supplied nitrogen as nitrate, or ammonium, or both. *Plant and Soil* 38, 363-380.
- Craig, Th.A. and Crane, F.L. (1981): A transmembrane electron transport system in plant cells. *Suppl. Plant Physiol. Report* 558.
- Cram, W.J. (1973): Chloride fluxes in cells of the isolated root cortex of *Zea mays*. *Aust. J. Biol. Sci.* 26, 757-779.
- Craswell, E.T. and Godwin, D.C. (1984): The efficiency of nitrogen fertilizers applied to cereals in different climates. *Adv. Plant Nutrition* 1, 1-55.
- Crawford, R.M.M. (1967): Alcohol dehydrogenase activity in relation to flooding tolerance in roots. *J. Exp. Bot.* 18, 458-464.
- Cress, W.A., Throneberry, G.O. and Lindsey, D.L. (1979): Kinetics of phosphorus adsorption by mycorrhizal and non-mycorrhizal tomato roots. *Plant Physiol.* 64, 484-487.
- Cripps, E.G. (1956): Boron nutrition of the hop. *J. Hort. Sci.* 31, 25-34.
- Crisp, P., Collier, G.F. and Thomas, T.H. (1976): The effect of boron on tipburn and auxin activity in lettuce. *Sci. Hortic.* 5, 215-226.
- Crompton, E. (1952): Some morphological features associated with poor soil drainage. *J. of Soil Sci.* 3, 277-289.
- Crompton, E. (1958): Soil structure. *N.A.A.S. Quarterly Review* No. 41, 6-14.
- Crooke, W.M. and Inkson, R.H.E. (1955): The relationship between nickel toxicity and major nutrient supply. *Plant and Soil* 6, 1-15.
- Croy, L.J. and Hageman, R.H. (1970): Relationship of nitrate reductase activity to grain protein production in wheat. *Crop Sci.* 10, 280-285.
- Currier, W.W. and Strobel, G.A. (1976): Chemotaxis of *Rhizobium* spp. to plant root exudates. *Plant Physiol.* 57, 820-823.
- Dainty, J. (1962): Ion transport and electrical potentials in plant cells. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 13, 379-402.
- Dalal, R.C. (1977): Soil organic phosphorus. *Adv. Agron.* 29, 83-117.
- Daly, G.T. (1966): Nitrogen fixation by nodulated *Alnus rugosa*. *Can. J. Bot.* 44, 1607-1621.
- Dam Kofoed, A. (1974): Potassium and the environment, p. 331-350. *In: Potassium Research and Agricultural Production.* Int. Potash Inst., Bern.
- Dam Kofoed, A. (1980): Copper and its utilization in Danish agriculture. *Fertilizer Research* 1, 63-71.
- Dam Kofoed, A. and Fogh, H.T. (1968): (D) The sulphur nutrition of plants. *Tidsskrift for Planteavl* 72, 503-512.



- Dam Kofoed, A. and Højmark, J.V. (1971): (D) Field experiments with magnesium fertilizers. *Tidsskrift for Planteavl* 75, 349-376.
- Dam Kofoed, A. and Kjellerup, V. (1970): (D) Movements of fertilizer nitrogen in soil. *Tidsskrift for Planteavl* 73, 659-686.
- Dam Kofoed, A. and Larson, K.E. (1969): (D) Experiments with Peraform, a slowly acting nitrogenous fertilizer. *Tidsskrift for Planteavl* 73, 172-179.
- Dam Kofoed, A. and Lindhard, J. (1968): (D) Removal of plant nutrients from grass-covered soils in lysimeters. *Tidsskrift for Planteavl* 72, 417-437.
- Dam Kofoed, A., Lindhard, J. and Søndergard Klausen, P. (1967): (D) Experiments with anhydrous ammonia as a nitrogenous fertilizer. *Tidsskrift for Planteavl* 71, 145-225.
- Dam Kofoed, A. and Søndergard Klausen, P. (1969): (D) Field application of fertilizer nitrogen to grass and to clover-grass mixtures. *Tidsskrift for Planteavl* 73, 203-246.
- Daniel, C. and Ochs, R. (1975): (F) Improvement of production of young oil palms in Peru by chloride fertilizer application. *Oléagineux* 30, 295-298.
- Danielli, J.F. and Davson, H.A. (1935): A contribution to the theory of the permeability of thin films. *J. Cellular Comp. Physiol.* 5, 495-508.
- Daniels, R.R., Stuckmeyer, B.E. and Peterson, L.A. (1972): Copper toxicity in *Phaseolus vulgaris* L. as influenced by iron nutrition. I. An anatomical study. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 9, 249-254.
- Davies, D.B., Hooper, L.J. and Charlesworth, R.R. *et al.* (1971): 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.
- Davies, D.D. (1973): Control of and by pH. *Sym. Soc. Biol.* 27, 513-529.
- Davis, R.F. and Higinbotham (1976): Electrochemical gradients and  $K^+$  and  $Cl^-$  fluxes in excised corn roots. *Plant Physiol.* 57, 129-136.
- Davison, A. and Jefferies, B.J. (1966): Some experiments on the nutrition of plants growing on coal mine waste heaps. *Nature* 210, 649-650.
- Day, A.D. and Intalap, S. (1970): Some effects of soil moisture stress on the growth of wheat (*Triticum aestivum* L. em Thell). *Agron. J.* 62, 27-29.
- Day, J.P., Hart, H. and Robinson, M.S. (1975): Lead in urban street dust. *Nature* 253, 343-345.
- De, R. (1974): Cultural practices for maize, sorghum and millets. 1. FAO/SIDA Seminar for plant scientists from Africa and Near East, FAO Rome, p. 440-451.
- Deane-Drummond, C.E. (1985): Regulation of nitrate uptake into *Chara corallina* cells via  $NH_4^+$  stimulation of  $NO_3^-$  efflux. *Plant, Cell and Environment* 8, 105-110.
- Deane-Drummond, C.E. and Glass, A.D.M. (1983a): Short-term studies of nitrate uptake into barley plants (*Hordeum vulgare* L cv Betzes) using ion specific electrodes and  $^{36}C^{10}_3^-$ . 1. Control of net uptake by  $NO_3^-$  efflux. *Plant Physiol.* 73, 100-104.
- Deane-Drummond, C.E. and Glass, A.D.M. (1983b): Short-term studies of nitrate uptake into barley plants (*Hordeum vulgare* L cv Betzes) using ion specific electrodes and  $^{36}C^{10}_3^-$ . 2. Regulation of  $NO_3^-$  efflux by  $NH_4^+$ . *Plant Physiol.* 73, 105-110.
- De Boodt, M. and De Leenheer, L. (1955): (N) Investigations into pore distribution in soils. *Medelingen Landbouwhogeschool, Gent*, 98-130.
- Decau, J. and Pollacsek, M. (1970): Improving plant protein by nuclear techniques. *Intern. Atomic Energy Agency*, 132/17, 357-366.

- Decau, J. and Pujol, B. (1973): (F) Comparative effects of irrigation and nitrogen fertilizer on the qualitative and quantitative production of different maize cultivars. *Ann. Agron.* 24, 359-373.
- De Cormis, L. (1968): (F) Contribution to the study of sulphur absorption by plants exposed to an atmosphere of sulphur dioxide. *Ann. Physiol. Vég.* 10, (2) 99-112.
- Deenen, L.L.M. Van (1972): (G) Phospholipids. Relationships between their chemical structure and biological membranes. *Naturwissenschaften* 59, 485-491.
- Dejaegere, R. and Neirinckx, L. (1978): Proton extrusion and ion uptake: Some characteristics of the phenomenon in barley seedlings. *Z. Pflanzenphysiol.* 89, 129-140.
- Dekock, P.C. (1956): Heavy metal toxicity and iron chlorosis. *Ann. Bot. NS* 20, 133-141.
- Dekock, P.C. (1958): Nutrient balance in plant leaves. *Agric. Progress* 33, 88-95.
- Dekock, P.C. (1981): Iron nutrition under conditions of stress. *J. Plant Nutr.* 3, 513-521.
- Dekock, P.C., Cheshire, M.V. and Hall, A. (1971): Comparison of the effect of phosphorus and nitrogen on Cu deficient and suffering oats. *J. Sci. Food Agric.* 22, 431-440.
- Dekock, P.C., Commisiong, K., Farmer, V.C. and Inkson, R.H.E. (1960): Interrelationships of catalase, peroxidase, hematin and chlorophyll. *Plant Physiol.* 35, 599-604.
- Dekock, P.C., Dyson, P.W., Hall, A. and Grabowska, F. (1975): Metabolic changes associated with calcium deficiency in potato sprouts. *Potato Re.* 18, 573-581
- Dela Guardia, M.D. and Benloch, M. (1980): Effects of potassium and gibberellic acid on stem growth of whole sunflower plants. *Physiol. Plant.* 49, 443-448.
- Delas, J. (1963): (F) The toxicity of copper accumulated in soils. *Agrochimica* 7, 258-288.
- Deloch, W.H. (1960): (G) Analytical determination of sulphur in biochemical materials and the uptake of sulphur by crops in relation to fertilizer application. *Diss. Landw. Fakultät Giessen.*
- Delwiche, C.C. (1983): Cycling of elements in the biosphere. *In: Inorganic Plant Nutrition. Encycl. Plant Physiol. New Series Vol. 15* (A. Läuchli and R.L. Bielecki, eds.) p. 212-238. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo.
- Demmig, B. and Gimmler, H. (1983): Properties of the isolated intact chloroplast at cytoplasmic  $K^+$  concentrations. I. Light-induced cation uptake into intact chloroplasts is driven by an electrical potential difference. *Plant Physiol.* 73, 169-174.
- Denaeyer-De Smet, S. (1970): (F) Aspects of the accumulation of zinc in plants growing on calamine soils. *Bull. Inst. r. Sci. Nat. Belg.* 46, 1-13.
- De Witt, C.T. (1958): Transpiration and Crop Yield. No. 64.6 Verslag van Lanbouwk, Douderoock.
- De Witt, C.T., Dijkshoorn, W. and Noggle, J.C. (1963): Ionic balance and growth of plants. *Verslagen van landbouwkundige onderzoekingen, Wageningen.*
- Dhindsa, R.S. and Cleland, R.E. (1975): Water stress and protein synthesis. *Plant Physiol.* 55, 778-781.
- Dickinson, D.B. (1967): Permeability and respiratory properties of germinating pollen. *Physiol. Plant* 20, 118-127.
- Diehl, K.H., Rosopulo, A., Kreuzer, W. and Judel, G.K. (1983): (G) Behaviour of lead tetraethyl in soil and its uptake by plants. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 146, 551-559.

- Diest, A. Van (1977): 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.
- Dieter, P. (1984): Calmodulin and calmodulin-mediated processes in plants. *Plant, Cell and Environment* 1, 371-380.
- Diez, Th. and Hege, U. (1980): (G) Nitrogen fertilizer application to wheat according to  $N_{min}$  soil test in relation to site conditions. *Bayr. Landw. Jahrbuch* 57, 944-951.
- Dijkshoorn, W. and Ismunadji, M. (1972): 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. Agric. Sci.* 20, 44-57.
- Dijkshoorn, W.D., Lathwell, D.J. and De Witt, C.T. (1968): Temporal changes in carboxylate content of ryegrass with stepwise change in nutrition. *Plant and Soil* 29, 369-390.
- Dijkshoorn, W. and Van Wijk, A.L. (1967): 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.
- Dijkshoorn, M.J., Robson, A.D. and Chatel, D.L. (1979): Cobalt and nitrogen fixation in *Lupinus angustifolius* L. II. Nodule formation and function. *New Phytol.* 83, 63-79.
- Dilz, K. and Woldendorp, J.W. (1960): Distribution and nitrogen balance of  $^{15}N$  labelled nitrate applied on grass sods. *Proc. Intern. Grassl. Congr.* 8th, p. 150-152, Reading.
- Dion, H.G. and Mann, P.J.G. (1946): Trivalent manganese in soils. *J. Agric. Sci.* 36, 239-245.
- Dixon, N.E., Gazzola, C., Blakeley, R.L. and Zerner, B. (1975): Jack bean urease (EC 3.5.1.5.) a metalloenzyme. A simple biological role for nickel? *J. Am. Chem. Soc.* 97, 4131-4132.
- Dobler, M., Dunitz, J.D. and Krajewski, J. (1969): Structure of the  $K^+$  complex with Enniatin B, a macrocyclic antibiotic with  $K^+$  transport properties. *J. Mol. Biol.* 42, 603-606.
- Döbereiner, J. (1983): Dinitrogen fixation in rhizosphere and phyllosphere associations. *In: Inorganic Plant Nutrition, Encycl. Plant Physiol. New Series, Vol. 15A* (A. Läuchli and R.L. Bielecki, eds.) p. 330-350. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo.
- Döbereiner, J., Day, J.M. and Dart, P.J. (1972): Nitrogenase activity and oxygen sensitivity of the *Paspalum notatum* *Azotobacter paspali* association. *J. Gen. Microbiol.* 71, 103-116.
- Doll, E.C. and Lucas, R.E. (1973): Testing soils for potassium, calcium, and magnesium, p. 133-151. *In: L.M. Walsh and J.D. Beaton: Soil Testing and Plant Analysis.* Soil Science Soc. of America, Madison/USA.
- Dompert, W. and Beringer, H. (1970): (G) Oil synthesis in sunflower seeds exposed to different oxygen concentrations. *Die Naturwiss.* 57, 40.
- Downes, R.W. (1969): Differences and transpiration rates between tropical and temperate grasses under controlled conditions. *Planta* 88, 261-273.
- Draycott, A.P. and Durrant, M.J. (1971): Plant and soil magnesium in relation to response of sugar beet to magnesium applications. *J. of the Int. Inst. for Sugar Beet Research* 5, 129-135.
- Draycott, A.P. and Farley, R.F. (1973): Response by sugar beet to soil dressings and foliar sprays of manganese. *J. Sci. Fd. Agric.* 24, 675-683.

- Draycott, A.P., Marsh, J.A.P. and Tinker, P.B.H. (1970): Sodium and potassium relationships in sugar beet. *J. Agric. Sci.* **74**, 567-573.
- Drew, M.C. and Biddulph, O. (1971): Effect of metabolic inhibitors and temperature on uptake and translocation of  $^{45}\text{Ca}$  and  $^{45}\text{K}$  by intact bean plants. *Plant Physiol.* **48**, 426-432.
- Drew, M.C. and Goss, M.J. (1973): Effect of soil physical factors on root growth. *Chem. and Ind. No. 14*, 679-684.
- Drew, M.C. and Nye, H.P. (1969): 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.
- Drew, M.C., Nye, P.H. and Vaidyanathan, L.Y. (1969): 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.
- Drouineau, G. and Blanc, D. (1961): (F) Influence of the nitrogen nutrition on the development and on the metabolism of plants. *Agrochimica* **5**, 49-58.
- Drouineau, G. and Mazoyer, R. (1962): (F) Contribution to the study of copper toxicity in soils. *Ann. Agronom.* **13**, 31-53.
- Dugger, W.M. (1983): Boron in plant metabolism. *In: Inorganic Plant Nutrition, Encycl. Plant Physiol. New Series Vol. 15B* (A. Läuchli and R.L. Bielecki, eds.) p. 626-650. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo.
- Duisberg, P.C. and Buchrer, T.F. (1954): Effect of ammonia and its oxidation products on rate of nitrification and plant growth. *Soil Sci.* **78**, 37-49.
- Duncan, W.G. (1975): Maize. *In: Crop Physiology* (L.T. Evans, ed.) p. 23-50. Cambridge University Press.
- Dunlap, D.B. and Thompson, A.H. (1959): Effect of boron sprays on the development of bitter-pit in the York Imperial apple. *Maryland Agr. Exp. Sta. Bull.* **A 102**.
- During, C. and Duganzich, D.M. (1979): Simple empirical intensity and buffering capacity measurements to predict potassium uptake by white clover. *Plant and Soil* **51**, 167-176.
- Duthion, M. (1966): (F) Potassium in soils. *Revue Agric. France - Fertilisation No. 2*.
- Duvigneaud, P. and Denaeyer-De Smet, S. (1959): (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**.
- Dybing, C.D. and Zimmermann, D.C. (1966): Fatty acid accumulation in maturing flaxseeds as influenced by environment. *Plant Physiol.* **41**, 1465-1470.
- Eakin, J.H. (1972): Food and fertilizers, p. 1-21. *In: The Fertilizer Handbook, The Fertilizer Inst., Washington.*
- Eaton, F.M. (1966): Chlorine, p. 98-135. *In: H.D. Chapman: Diagnostic Criteria for Plants and Soils. Univ. of California. Div. of Agric. Sciences.*
- Eck, H.V. (1984): Irrigated corn yield response to nitrogen and water. *Agron. J.* **76**, 421-428.
- Edelbauer, A. (1976): (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.
- Edelbauer, A. (1977): (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.

- Edwards, D.G. and Asher, C.J. (1982): Tolerance of crop and pasture species to manganese toxicity. Proc. of the 9th Inter. Plant Nutrition Colloq. Commonwealth Agricultural Bureau p. 145-150.
- Edwards, G. and Walker, D. (1983): C<sub>3</sub> C<sub>4</sub>: Mechanisms and Cellular and Environmental Regulation of Photosynthesis. Blackwell, London.
- Effmert, E. (1967): (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. *Thaer-Archiv 11*, 745-753 u. 755-759.
- Egmond, F. Van, and Breteler, H. (1972): Nitrate reductase activity and oxalate content of sugarbeet leaves. *Neth. J. Agric. Sci. 20*, 193-198.
- Egner, H. (1955): (G) Recent contributions to chemical soil tests with particular regard to the lactate method. *Landw. Forsch.*, 6. Sonderh. 28-32.
- Ehlers, W., Gebhardt, H. and Meyer, B. (1968): (G) Investigations into the position specific bonds of potassium to illite, kaolinite, montmorillonite, and humus. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk. 119*, 173-186.
- Ehlers, W., Meyer, B. and Scheffer, F. (1967): (G) K selectivity and fractionation of the exchangeable potassium. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk. 117*, 1-29.
- Ehrler, W.L. (1962): Transpiration of alfalfa as affected by low root temperature and other factors of a controlled environment. *Plant Physiol. 37*, Supplm. 843.
- Eilrich, G.L. and Hageman, R.H. (1973): Nitrate reductase activity and its relationship to accumulation of vegetative and grain nitrogen in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Crop. Sci. 13*, 59-66.
- Elgawhary, S.M., Lindsay, W.L. and Kemper, W.D. (1970): Effect of complexing agent and acids on the diffusion of zinc to a simulated root. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc. 34*, 211-214.
- El-Hassanin, A.S. and Lynd, J.Q. (1985): Soil fertility effects with tripartite symbiosis for growth, nodulation and nitrogenase activity of *Vicia faba* L. *J. Plant Nutrition 8* (6), 491-504.
- Ellenberg, H. (1964): (G) Nitrogen as a factor of ecological sites. *Ber. Dtsch. Bot. Ges. 77*, 82-92.
- El-Sheikh, A.M. and Ulrich, A. (1970): Interactions of rubidium, sodium and potassium on the nutrition of sugar beet plants. *Plant Physiol. 46*, 645-649.
- Elzam, O.E. and Epstein, E. (1965): Absorption of chloride by barley roots: kinetics and selectivity. *Plant Physiol. 40*, 620-624.
- Elzam, O.E. and Hodges, T.K. (1967): Calcium inhibition of potassium absorption in corn roots. *Plant Physiol. 42*, 1483-1488.
- Embleton, T.W. (1966): Magnesium. *In: Diagnostics Criteria for Plants and Soil*. Ed. H.D. Chapman, Univ. of California, Div. of Agric. Sci., p. 225-263.
- English, J.E. and Maynard, D.N. (1978): A key to nutrient disorders of vegetable plants. *Hort. Science 13*, 28-29.
- Ensminger, L.E. (1954): Some factors affecting the adsorption of sulfate by Alabama soils. *Soil Sci. Soc. Am. Proc. 18*, 259-264.
- Eppendorfer, W. (1968): 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.
- Epstein, E. (1972): *Mineral Nutrition of Plant: Principles and Perspectives*. John Wiley and Sons, Inc., New York, London, Sydney, Toronto.

- Epstein, E. (1972): Ion absorption by roots: The role of micro-organism. *New Phytol.* 71, 873-874.
- Epstein, E. (1973): Flow in the phloem and the immobility of calcium and boron: A new hypothesis in support of an old one. *Experimentia* 29, 133.
- Epstein, E. and Hagen, C.E. (1952): A kinetic study of the absorption of alkali cations by barley roots. *Plant Physiol.* 27, 457-474.
- Erdei, L., Toth, I., and Zsoldos, F. (1979): Hormonal regulation of  $\text{Ca}^{2+}$  stimulated  $\text{K}^+$  influx and  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{K}^+$ -ATPase in rice roots: *in vivo* and *in vitro* effects of auxins and reconstitution of the ATPase. *Physiol. Plant.* 45, 448-452.
- Ergle, D.R. and Eaton, F.M. (1951): Sulfur nutrition of cotton. *Plant Physiol.* 26, 639-654.
- Erickson, A.E. and Van Doren, D.M. (1960): 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.*
- Eschrich, W. (1980): Free space invertase, its possible role in phloem unloading. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 93, 363-378.
- Etherton, B. (1963): Relationship of cell transmembrane electropotential to potassium and sodium accumulation ratios in oat and pea seedlings. *Plant Physiol.* 38, 581-585.
- Etherton, B. and Higinbotham, N. (1961): Transmembrane potential measurement of cells of higher plants as related to salt uptake. *Science* 131, 409-410.
- Evans, H.J. and Barber, L.E. (1977): Biological nitrogen fixation for food and fiber production. *Science* 197, 332-339.
- Evans, H.J. and Russell, S.A. (1971): Physiological Chemistry of Symbiotic Nitrogen Fixation by Legumes, p. 191-244. *In: J.R. Postgate: The Chemistry and Biochemistry of Nitrogen Fixation, Plenum Publishing Co.*
- Evans, H.J. and Sorger, G.J. (1966): Role of mineral elements with emphasis on the univalent cations. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 17, 47-77.
- Evans, L.T. and Rawson, H.M. (1970): Photosynthesis and respiration by the flag leaf and components of the ear during grain development in wheat. *Aust. J. Biol. Sci.* 23, 245-254.
- Evans, L.T., Wardlaw, I.F. and Fischer, R.A. (1975): Wheat. *In: L.T. Evans: Crop Physiology*, p. 101-149. Cambridge University Press, Cambridge.
- Evers, F.H. (1963): (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.
- Evert, R.F. (1980): Vascular anatomy of angiospermous leaves, with special consideration of the maize leaf. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 93, 43-55.
- Ewart, J.A.D. (1978): Glutenin and dough tenacity. *J. Sci. Fd. Agric.* 29, 551-556.
- Falchuk, K.H., Ulpino, L., Mazus, B. and Vallee, B.L. (1977): *E. gracilis* RNA polymerase. I: A zinc metalloenzyme. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 74, 1206-1212.
- Faller, N., Herwig, K. and Kühn, H. (1970): (G) The uptake of sulphur dioxide ( $^{35}\text{SO}_2$ ) from the air. I. Effect on crop yield. *Plant and Soil* 33, 177-191.
- Farley, R.F. and Draycott, A.P. (1973): Manganese deficiency of sugar beet in organic soil. *Plant and Soil* 38, 235-244.
- Farley, R.F. and Draycott, A.P. (1976): Diagnosis of manganese deficiency in sugar beet and response to manganese applications. *J. Sci. Fd. Agric.* 27, 991-998.

- Farmer, V.C. and Wilson, M.J. (1970): Experimental conversion of biotite to hydrobiotite. *Nature* 226, 841-842.
- Farquhar, G.D., Firth, P.M., Wetselar, R. and Weir, B. (1980): On the gaseous exchange of ammonia between leaves and the environment: determination of the ammonia compensation point. *Plant Physiol.* 66, 710-714.
- Farrar, K. (1975): A review of extraction techniques used to determine available boron in soils. *ADAS Q Rev.* 19, 93-100.
- Faust, M. and Shear, C.B. (1969): Biochemical changes during the development of cork spot of apples. *Qual. Plant Mater. Veg.* 19, 255-265.
- Feigenbaum, S. and Mengel, K. (1979): The effect of reduced light intensity and sub-optimal potassium supply on N<sub>2</sub> fixation and N turnover in *Rhizobium* infected lucerne. *Physiol. Plant.* 45, 245-249.
- Finck, A. (1956): (G) Manganese requirement of oats at various growth stages. *Plant and Soil* 7, 389-396.
- Finck, A. (1968): (G) Critical nutrient contents in plants and their evaluation with regard to fertilizer requirement. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 119, 197-208.
- Findenegg, G.R. (1979): Inorganic carbon transport in microalgae. I. Location of carbonic anhydrase and HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>/OH<sup>-</sup> exchange. *Plant Sci. Lett.* 17, 101-108.
- Finger, H. and Werk, O. (1973): (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.
- Firestone, M.K. (1982): Biological denitrification. *In: Nitrogen in Agricultural Soils* (F.J. Stevenson, ed.) p. 289-326. Am. Soc. Agronomy, Madison, USA.
- Fischer, R.A. (1968): Stomatal opening: role of potassium uptake by guard cells. *Science* 160, 784-785.
- Fischer, R.A. and Hsiao, T.C. (1968): Stomatal opening in isolated epidermal strips of *Vicia faba*. II. Responses to KCl concentration and the role of potassium adsorption. *Plant Physiol.* 43, 1953-1958.
- Fisher, D.B. (1975): Structure of functional soybean sieve elements. *Plant Physiol.* 56, 555-569.
- Fisher, R.A. (1929): A preliminary note on the effect of sodium silicate in increasing the yield of barley. *J. Agric. Sci.* 19, 132-139.
- Fleming, G. (1977): Mineral disorders associated with grassland farming. *In: Proc. Intern. Meeting on Animal Production from Temperate Grassland*, p. 88-95, An Foras Taluntais, Dublin.
- Flowers, T.J., Troke, P.F. and Yeo, A.R. (1977): The mechanism of salt tolerance in halophytes. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28, 89-121.
- Flowers, T.J. and Läuchli, A. (1983): Sodium versus potassium: Substitution and compartmentation. *In: Inorganic Plant Nutrition*, *Encycl. Plant Physiol. New Series Vol. 15B* (A. Läuchli and R.L. Bielecki, eds.) p. 651-681. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo.
- Focht, D.D. (1978): Methods for analysis of denitrification in soil. *In: Nitrogen in the Environment. Soil, Plant-Nitrogen Relationships, Vol. 1* (D.R. Nielsen and J.G. MacDonald, eds.) p. 433-490. Academic Press.
- Follett, R.H. and Lindsay, W.L. (1970): Profile distribution of zinc, iron, manganese and copper in Colorado soils. *Colorado Exp. Station Techn. Bull.* 110.

- Foroughi, M., Marschner, H. and Döring, H.W. (1973): (G) Occurrence of boron deficiency in *Citrus aurantium* L. (Bitter orange) at the Caspian Sea (Iran). *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 136, 220-228.
- Forster, H. (1970): (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.
- Forster, H. (1973): Relationship between the nutrition and the appearance of 'greenback' and 'blossom-end rot' in tomato fruits. *Acta Hort.* 29, 319-326.
- Forster, H. (1973): (G) Effect of the potassium and nitrogen to plants on yield components and yield formation of cereals. *Landw. Forsch.* 26, 221-227.
- Forster, H. and Mengel, K. (1969): (G) The effect of a short-term interruption in the K supply during the early stage on yield formation, mineral content and soluble amino acid content. *Z. Acker-u. Pflanzenbau* 130, 203-213.
- Forster, H. and Venter, F. (1975): (G) The effect of the K nutrition on 'green back' in tomato fruits. *Gartenbauwiss.* 40, 75-78.
- Fowden, L. (1967): Aspects of amino acid metabolism in plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 68, 85-106.
- Fox, R.H. (1979): Soil pH, aluminium saturation, and corn grain yield. *Soil Sci.* 127, 330-334.
- Foy, C.D. (1974): Effect of aluminium on plant growth. *In: E.W. Carson: The Plant Root and its Environment*, p. 601-642. Univ. Press of Virginia, Charlottesville.
- Foy, C.D. (1974): 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.
- Foy, C.D., Armingier, W.H., Briggie, L.W. and Reid, D.A. (1965): Differential aluminium tolerance of wheat and barley varieties in acid soils. *Agron. J.* 57, 413-417.
- Foy, C.D., Chaney, R.L. and White, M.C. (1978): The physiology of metal toxicity in plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 29, 511-566.
- Foy, C.D., Fleming, A.L., Burns, G.R. and Armingier, W.H. (1967): Characterization of differential aluminium tolerance among varieties of wheat and barley. *Agron. J.* 31, 513-521.
- Foy, C.D., Webb, H.W. and Jones, J.E. (1981): Adaptation of cotton genotypes to an acid manganese toxic soil. *Agron. J.* 73, 107-111.
- Frank, R., Ishida, K. and Suda, P. (1976): Metals in agricultural soils of Ontario. *Can. J. Soil Sci.* 56, 191-196.
- Franke, W. (1967): Mechanisms of foliar penetration of solutions. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 18, 281-300.
- Frémont, Y. and Ouvrier, M. (1971): (F) Importance of an adequate mineral nutrition for the establishment of a coco plantation on sandy soils. *Oléagineux*, 26<sup>e</sup> année, No. 10, 609-616.
- Freney, J.R. and Stevenson, F.J. (1966): Organic sulphur transformations in soils. *Soil Sci.* 101, 307-316.
- Fridovich, I. (1975): Superoxide dismutases. *Ann. Rev. Biochem.* 44, 147-159.
- Fried, M. (1964): 'E', 'L', and 'A' values. 8th Intern. Congress of Soil Science, Bucharest, Romania IV, 29-39.
- Fried, M. and Broeshart, H. (1969): *The Soil-Plant System*, p. 183-206. Academic Press, New York, London.



- Fried, M. and Shapiro, R.E. (1961): Soil-plant relationships in ion uptake. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 12, 91-112.
- Fries, L. (1962): Vitamin B<sub>12</sub> in *Pisum sativum* L. *Plant Physiol.* 15, 566-571.
- Friis-Nielsen, B. (1966): An approach towards interpreting and controlling the nutrient status of growing plants by means of chemical plant analyses. *Plant and Soil* 24, 63-80.
- Fritz, D. (1977): (G) Effect of technical measurements on the quality of some vegetable crops. *Bayr. Jahrb.* 54, 78-87.
- Früchtenicht, K., Hoffmann, G. and Vetter, H. (1978): (G) Is fertilizer application correct with regard to soil fertility, yield, and profit? *In: Düngung, Umwelt, Nahrungsqualität*, p. 152-168. VDLUFA, Darmstadt.
- Fuchs, W. (1975): (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.
- Fürstenfeld, F. and Németh, K. (1984): (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).
- Fulton, J.M. (1967): Stomatal aperture and evapotranspiration from field grown potatoes. *Canad. J. Plant Sci.* 47, 109-111.
- Fushiya, S., Takahashi, K., Nakatsuyama, S., Sato, Y., Nozoe, S. and Takagi, S.I. (1982): Co-occurrence of nicotinamine and avenic acids in *Avena sativa* and *Oryza sativa*. *Phytochemistry* 21, 1907-1908.
- Gärtel, W. (1955): (G) Investigations into the potassium and magnesium contents of grapes. *Weinberg u. Keller* 2, 368-375.
- Gärtel, W. (1968): (G) Excess phosphate application - the reason for zinc deficiency in grapes. *Der Deutsche Weinbau* 23, 916-918.
- Gärtel, W. (1974): (G) The micronutrients - their importance for the nutrition of grapes with particular regard to deficiency and toxicity symptoms. *Weinberg u. Keller* 21, 435-507.
- Gale, J. and Hagan, R.M. (1966): Plant antitranspirants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 17, 269-282.
- Gale, M.D. (1978): 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. (1983): 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.
- Gallagher, S.R. and Leonard, R.T. (1982): Effect of vandate, molybdate, and azide on membrane-associated ATPase and soluble phosphatase activities of corn roots. *Plant Physiol.* 70, 1335-1340.
- Ganje, T.J. (1966): Selenium, p. 394-404. *In: H.D. Chapman: Diagnostic Criteria for Plants and Soils.* Univ of California, Div. of Agric. Sciences.
- Ganmore-Neumann, R. and Kafkafi, U. (1983): The effect of root temperature and NO<sub>3</sub><sup>-</sup>/NH<sub>4</sub><sup>+</sup> ratio on strawberry plants. I. Growth, flowering and root development. *Agron. J.* 75, 941-947.
- Gapon, E.N. (1933): On the theory of exchange adsorption in soils. *J. Gen. Chem. (USSR)* 3, 144-163.

- Gardner, D.J.C. and Peel, A.J. (1969): ATP in sieve tube sap from willow. *Nature* 222, 774.
- Gardner, E.H. (1967): Potassium relationship in some British Columbia soils. *Can. J. Soil Sci.* 47, 49-53.
- Gardner, W.R. (1965): Dynamic aspects of soil-water availability to plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 16, 323-342.
- Gardner, W.K., Barber, D.A. and Parberry, D.G. (1983): The acquisition of phosphorus by *Lupinus albus* L. *Plant and Soil* 70, 107-124.
- Gartner, J.A. (1969): 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.
- Gasser, J.K.R. (1977): 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.
- Gasser, J.K.R., Greenland, D.J. and Rawson, R.A.C. (1967): Measurement of losses from fertilizer nitrogen during incubation in acid sandy soils and during subsequent growth of ryegrass, using <sup>15</sup>N-labelled fertilizers. *J. Soil Sci.* 18, 289-300.
- Gasser, J.K.R. and Iordanou, I.G. (1967): 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.
- Gauch, H.G. and Dugger, W.M. (1953): The role of boron on the translocation of sucrose. *Plant Physiol.* 28, 457-487.
- Gavalas, N.A. and Manetas, Y. (1980): Calcium inhibition of phosphoenolpyruvate carboxylase. Possible physiological consequences for 4-carbon-photosynthesis. *Z. Pflanzenphysiol.* 100, 179-184.
- Geering, H.R., Hodgson, J.F. and Sdano, C. (1969): Micronutrient cation complexes in soil solution: IV. The chemical state of manganese in soil solution. *Soil. Sci. Soc. Amer. Proc.* 33, 81-85.
- Geiger, D.R. (1975): Phloem loading, p. 396-431. *In: M.H. Zimmermann and J.A. Milburn: Transport in Plants I, Phloem Transport.* Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo.
- Geiger, D.R. (1979): Control of partitioning and export of carbon in leaves of higher plants. *Bot. Gaz.* 140, 241-248.
- Geiger, D.R. and Cataldo, D.A. (1969): Leaf structure and translocation in sugar beet. *Plant Physiol.* 44, 45-54.
- Geiger, D.R., Sovonick, S.A., Shock, T.L. and Fellows, R.J. (1974): Role of free space in translocation in sugar beet. *Plant Physiol.* 54, 892-898.
- Geijn, S.C. Van Den and Petit, C.M. (1979): Transport of divalent cations. *Plant Physiol.* 64, 954-958.
- George, J.R., Pinheiro, M.E. and Bailey, T.B.: (1979) Long-term potassium requirements of nitrogen fertilized smooth brome-grass. *Agron. J.* 71, 586-591.
- Gerdemann, J.W. (1974): Mycorrhizae. *In: The Plant Root and its Environment* (E.W. Carson, ed.) p. 205-217. University Press of Virginia, Charlottesville.
- Gerloff, G.C. (1976): Plant efficiencies in the use of nitrogen, 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.
- Gerson, D.F. and Poole, R.J. (1972): Chloride accumulation by mung bean root tips. A low affinity active transport system at the plasmalemma. *Plant Physiol.* 50, 603-607.

- Giaquinta, R. (1977): Possible role of pH gradient and membrane ATPase in the loading of sucrose into the sieve tubes. *Nature* 267, 369-370.
- Giaquinta, R. (1979): Phloem loading of sucrose. Involvement of membrane ATPase and proton transport. *Plant Physiol.* 63, 744-748.
- Giaquinta, R.T. and Geiger, D.R. (1973): Mechanism of inhibition of translocation by localized chilling. *Plant Physiol.* 51, 372-377.
- Gibbon, D.P., Holliday, R., Mathei, F. and Lupi, G. (1970): Crop production potential and energy conversion efficiency in different crops. *Ex. Agric.* 6, 197-204.
- Gibbs, M. and Calo, N. (1959): Factors affecting light induced fixation of carbon dioxide by isolated spinach chloroplasts. *Plant Physiol.* 34, 318-323.
- Gifford, R.M. and Evans, L.T. (1981): Photosynthesis, carbon partitioning, and yield. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 32, 485-509.
- Gimmler, H. and Möller, E.A. (1981): Salinity-dependent regulation of starch and glycerol metabolism in *Dunaliella parva*. *Plant, Cell and Environment* 4, 367-375.
- Giordano, P.M., Koontz, H.V. and Rubins, E.J. (1966): C-14 distribution in photosynthate of tomato as influenced by substrate copper and molybdenum level and nitrogen source. *Plant and Soil* 24, 437-446.
- Giordano, P.M. and Mortvedt, J.J. (1972): Agronomic effectiveness of micronutrients in macronutrient fertilizers. *In: Micronutrients in Agriculture*, p. 505-524.
- Giordano, P.M., Noggle, J.C. and Mortvedt, J.J. (1974): Zinc uptake by rice as affected by metabolic inhibitors and competing cations. *Plant and Soil* 41, 637-646.
- Gisiger, L. and Hasler, A. (1949): (G) Causes of grey speck in oats. *Plant and Soil* 1, 19-30.
- Giskin, M. and Majdan, A. (1969): Problems of plant nutrition and fertilizer use in Huleh muck soils, p. 249-252. *In: Transition from Extensive to Intensive Agriculture with Fertilizers. Proc. 7th Colloq. Intern. Potash Institute, Berne.*
- Gladstones, J.S., Loneragan, J.F. and Goodchild, N.A. (1977): 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.
- Glass, A.D.M. and Dunlop, J. (1978): The influence of potassium content on the kinetics of  $K^+$  influx into excised ryegrass and barley roots. *Planta* 141, 117-119.
- Glass, A.D.M. and Siddiqi, M.Y. (1984): The control of nutrient uptake in relation to the inorganic composition of plants. *In: Adv. in Plant Nutrition* (P.B. Tinker and A. Läuchli, eds.) p. 103-147. Praeger, New York.
- Glynn, M.D. (1959): Effect of potash on powdery mildew in wheat. *Plant Path.* 8, 15-16.
- Godo, G.H. and Reisenauer, H.M. (1980): Plant effects on soil manganese availability. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 44, 993-995.
- Göring, H. and Bui Huy Thien (1979): Influence of nutrient deficiency on proline accumulation in the cytoplasm of *Zea mays* L. seedlings. *Biochem. Physiol. Pflanzen* 174, 9-16.
- Görlitz, H. (1966): (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.
- Goldbach, H. and Michael, G. (1976): Abscisic acid content of barley grains during ripening as affected by temperature and variety. *Crop. Sci.* 16, 797-799.
- Goldbach, E., Goldbach, H., Wagner, H. and Michael, G. (1975): Influence of N-deficiency on the abscisic acid content of sunflower plants. *Physiol. Plant.* 34, 138-140.

- Goldschmidt, V.M. (1954): Geochemistry. Oxford Univ. Press (Clarendon), London and New York.
- Gollmick, F., Neubert, P. and Vielemeyer, H.P. (1970): (G) Possibilities and limitations of plant analysis in estimating the nutrient requirement of crops. Fortschrittsberichte f. d. Landw. u. Nahrungsgüterwirtschaft 8, H. 4, Dt. Akad. d. Landw. Wiss. Berlin.
- Goor, B.J. Van, and Wiersma, D. (1974): Redistribution of potassium, calcium, magnesium and manganese in the plant. *Physiol. Plant.* 31, 163-168.
- Gordon, W.R., Schwemmer, S.S. and Hillman, W.S. (1978): Nickel and the metabolism of urea by *Lemna paucicostata*. *Hegelm.* 6746. *Planta* 140, 265-268.
- Goss, R.L. (1968): The effects of potassium on disease resistance, p. 221-241. *In: The Role of Potassium in Agriculture*, Madison, USA.
- Goswami, A.K. and Willcox, J.S. (1969): Effect of applying increasing levels of nitrogen to ryegrass. I. Composition of various nitrogenous fractions and free amino acids. *J. Sci. Food Agric.* 20, 592-595.
- Gouy, G. (1957): (G) quoted from D. Kortüm: Textbook of Electrochemistry, p. 345. Verl. Chemie, Weinheim.
- Graff, O. and Kühn, H. (1977): (G) Influence of the earthworm *Lumbricus terrestris* L. on the yield and nutrient effect of a straw application. *Landw. Forsch.* 30, 86-93.
- Graham, E.R. and Fox, R.L. (1971): Tropical soil potassium as related to labile pool and calcium exchange equilibria. *Soil Sci.* 111, 318-322.
- Graham, E.R. and Kampbell, D.H. (1968): Soil potassium availability and reserve as related to the isotopic pool and calcium exchange equilibria. *Soil Sci.* 106, 101-106.
- Graham, E.R. and Lopez, P.L. (1969): 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.
- Graham, J.H., Leonard, R.T. and Menge, J.A. (1981): Membrane mediated decrease in root exudation responsible for phosphorus inhibition of vesicular-arbuscular mycorrhiza formation. *Plant Physiol.* 68, 548-552.
- Graham, R.D. (1980): 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.
- Graham, R.D. (1981): 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.
- Graupe, B. (1966): (G) Molybdenum metabolism of ruminants, p. 309-317. *In: Mineralstoffversorgung von Pflanze und Tier, Tagungsberichte Nr. 85, Dt. Akad. d. Landw. Wiss., Berlin.*
- Graven, E.H., Attoe, O.J. and Smith, D. (1965): Effect of liming and flooding on manganese toxicity in alfalfa. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* 29, 702-706.
- Green, J.F. and Muir, R.M. (1978): The effect of potassium on cotyledon expansion induced by cytokinins. *Plant Physiol.* 43, 213-218.
- Green, J. (1983): The effect of potassium and calcium on cotyledon expansion and ethylene evolution induced by cytokinins. *Physiol. Plant.* 57, 57-61.
- Greenway, H. and Munns, R. (1980): Mechanism of salt tolerance in non halophytes. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31, 149-190.
- Greenway, H. and Pitman, M.G. (1965): Potassium retranslocation in seedlings of *Hordeum vulgare*. *Aust J. Biol. Sci.* 18, 235-24.
- Greenwood, D.J. (1971): Studies on the distribution of oxygen around the roots of mustard seedlings (*Sinapis alba* L.). *New Phytol.* 70, 97-101.

- Greenwood, D.J. (1981): Fertilizer food production: world scene. *Fertilizer Research* 2, 31-51.
- Greenwood, D.J., Cleaver, I.J. and Turner, M.K. (1974): Fertilizer requirements of vegetable crops. p. 4-30. The Fertilizer Soc., London.
- Greenwood, D.J., Cleaver, T.J., Turner, M.K., Hunt, J., Niendorf, K.B. and Loquens, S.M.H. (1980): 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.
- Grimme, H. (1968): (G) Adsorption of Mn, Co, Cu, and Zn to goethite in dilute solutions. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 121, 58-65.
- Grimme, H. (1983): Aluminium induced magnesium deficiency in oats. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 146, 666-676.
- Grimme, H., Von Braunschweig, L.C. and Nemeth, K. (1974): (G) Potassium, calcium and magnesium interactions as related to cation uptake and yield. *Landw. Forsch.* 30/II. Sonderh., 93-100.
- Grosse-Brauckmann, E. (1956): (G) Influence of N, CaO and P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> on SiO<sub>2</sub> uptake by cereals. *Landw. Forsch.* 9, 196-203.
- Grunwaldt, H.S. (1969): (G) Investigations into the sulphur content of soils in Schleswig-Holstein. Diss. Landw. Fakultät, Kiel.
- Guckert, A., Breisch, H. and Reisinger, O. (1975): (F) Interface soil-roots. I. Electron microscopic study on the relationship between mucilage, clay minerals and microorganisms. *Soil Biol. Biochem.* 7, 241-250.
- Guerrero, M.G., Vega, J.M. and Losada, M. (1981): The assimilatory nitrate reducing system and its regulation. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 32, 169-204.
- Gupta, U.C. (1979): Boron nutrition of crops. *Adv. Agron.* 31, 273-307.
- Gupta, U.C. and Cutcliffe, J.A. (1978): 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.
- Gustafson, F.G. and Schlessinger, M.J. (1956): Absorption of <sup>60</sup>Co by bean plants in the dark. *Plant Physiol.* 31, 316-318.
- Gutstein, Y. (1967): 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.
- Hackett, C. (1964): Ecological aspects of the nutrition of *Deschampsia flexuosa* (L.) Triu. I. The effect of aluminium, manganese and pH on germination. *J. Ecol. (Oxford)* 52, 159-167.
- Hadas, A. and Kafkafi, U. (1974): Kinetics of the mineralization of ureaform as influenced by temperature. *Soil Sci.* 118, 16-21.
- Haeder, H.E. (1975): (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.
- Haeder, H.J. (1980): Effect of potassium nutrition on sink intensity and duration. *In: Physiological aspects of crop productivity*, p. 185-194. Int. Potash Inst., Bern.
- Haeder, H.E. and Beringer, H. (1981): Influence of potassium nutrition and water stress on the content of abscisic acid in grains and flag leaves of wheat during grain development. *J. Sci. Food Agric.* 32, 552-556.
- Haeder, H.E., Beringer, H. and Mengel, K. (1977): (G) Redistribution of <sup>14</sup>C into the grains of two spring-wheat cultivars. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 140, 409-419.

- Haeder, H.E. and Mengel, K. (1969): (G) The absorption of potassium and sodium in dependence on the nitrogen nutrition level of the plant. *Landw. Forsch.* 23/1. Sonderh., 53-60.
- Haeder, H.E., Mengel, K. and Forster, H. (1973): The effect of potassium on translocation of photosynthates and yield pattern of potato plants. *J. Sci. Fd. Agric.* 24, 1479-1487.
- Haehnel, W. (1984): Photosynthetic electron transport in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 35, 659-693.
- Hagemann, O. and Müller, S. (1976): (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.
- Hager, A., Menzel, H. and Krauss, A. (1971): (G) Experiments and hypothesis of the primary effect of auxins on expansion growth. *Planta* 100, 47-75.
- Haider, K. and Farooq-E-Azam (1983): (G) Turnover of  $^{14}\text{C}$  labelled plant material in soils in the presence of  $^{15}\text{N}$  ammonium. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 146, 151-159.
- Hagstrom, G.R. and Berger, K.C. (1965): Molybdenum deficiencies of Wisconsin soils. *Soil Sci.* 99, 52-56.
- Hai, Tang Van, and Laudelout, H. (1966): (F) Absorption of phosphate by rice roots. *Ann. Physiol. Vég.* 8, 13-24.
- Hak, T.A. (1974): Diseases of wheat, barley and rice and their control. 1. FAO/SIDA Seminar for plant scientists from Africa and Near East, Cairo (1973), p. 542-549. FAO, Rome.
- Hale, M.G. and Moore, L.D. (1979): Factors affecting root exudation II: 1970-1978. *Adv. Agron.* 31, 93-124.
- Hall, D.A. (1971): The influence of varied calcium nutrition on the growth and ionic composition of plants. Ph. D. Thesis. University of Leeds.
- Hall, D.O. (1977): Solar energy and biology for fuel food and fibre. *TIBS* 2, 99-101.
- Hall, D.O., Cammack, R. and Rao, K.K. (1971): Role for ferredoxins in the origin of life and biological evolution. *Nature* 233, 136-138.
- Hall, S.M. and Baker, D.A. (1972): The chemical composition of *Ricinus* phloem exudate. *Planta* 106, 131-140.
- Hallsworth, E.G., Wilson, S.B. and Adams, W.A. (1965): Effect of cobalt on the non nodulated legume. *Nature* 205, 307.
- Hallsworth, E.G., Wilson, S.B. and Greenwood, E.A.N. (1960): Copper and cobalt in nitrogen fixation. *Nature* 187, 79-80.
- Hamissa, M.R. (1974): 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.
- Hammond, L.L., Chien, S.H. and Polo, J.R. (1980): Phosphorus availability from partial acidulation of two phosphate rocks. *Fertilizer Research* 1, 37-49.
- Handreck, K.A. and Riceman, D.S. (1969): Cobalt distribution in several pasture species grown in culture solutions. *Aust. J. Agric. Res.* 20, 213-226.
- Hanks, R.J. and Rasmussen, V.P. (1982): Predicting crop production as related to plant water stress. *Adv. Agron.* 35, 193-215.
- Hanotiaux, G. (1966): (F) Soil sampling for chemical analysis. *Bull. Rech. Agron. de Gembloux, N.S.* 1, Nr. 3.
- Hanson, A.D. and Hitz, W.D. (1982): Metabolic response of mesophytes to plant water deficits. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33, 163-203.

- Hanson, A.D. and Wyse, R. (1982): Biosynthesis, translocation of betaine in sugar beet and its progenitors in relation to salinity. *Plant Physiol.* 70, 1191-1198.
- Hanson, J.B. (1984): The functions of calcium in plant nutrition. *Adv. in Plant Nutrition 1*, 149-208.
- Hanson, J.B. and Bonner, J. (1954): The relationship between salt and water uptake in Jerusalem artichoke tuber tissue. *Ann. J. Bot.* 41, 702-710.
- Haq, A.U. and Miller, M.H. (1972): Prediction of available soil Zn, Cu and Mn using chemical extractants. *Agron. J.* 64, 779-782.
- Harley, J.L. (1971): *Mycorrhiza*. Oxford University Press.
- Harmsen, G.W. (1959): (G) What does the content of soluble nitrogen in the soil mean? *Z. Pflanzenernähr. Düng. Bodenk.* 84, 98-102.
- Harris, P. and James, A.T. (1969): Effect of low temperature on fatty acid biosynthesis in seeds. *Biochem. Biophys. Acta* 187, 13-18.
- Harrison, M.A. and Walton, D.C. (1975): Abscisic acid in water stressed bean leaves. *Plant Physiol.* 56, 250-254.
- Hartt, C.E. (1969): Effect of potassium deficiency upon translocation of  $^{14}\text{C}$  in attached blades and entire plants of sugarcane. *Plant Physiol.* 44, 1461-1469.
- Hartt, C.E. (1970): Effect of potassium deficiency upon translocation of  $^{14}\text{C}$  in detached blades of sugarcane. *Plant Physiol.* 45, 183-187.
- Hartt, C.E. (1972): Translocation in carbon-14 in sugarcane plants supplied with or deprived of phosphorus. *Plant Physiol.* 49, 569-571.
- Hauck, R.D. (1971): Quantitative estimates of nitrogen-cycle-processes: Concepts and review. *In: Nitrogen-15 in Soil Plant Studies*, p. 65-80. IAEA, Vienna.
- Hauter, R. and Steffens, D. (1985): (G) Influence of mineral and symbiotic nitrogen nutrition on proton release of roots, phosphorus uptake and root development of red clover. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 148, 633-646.
- Hay, R.K.M. (1976): The temperature of the soil under a barley crop. *J. Soil Sci.* 27, 121-128.
- Hayman, D.S. (1980): Mycorrhiza and crop production. *Nature* 287, 487-488.
- Haynes, R.J. (1980): Competitive aspects of the grass-legume association. *Adv. Agron.* 33, 227-261.
- Haynes R.J. (1982): Effects of liming on phosphate availability in acid soils. *Plant and Soil* 68, 289-308.
- Haynes, R.J. (1984): Effect of lime, silicate, and phosphate applications on the concentrations of extractable aluminium and phosphate in a spodosol. *Soil Sci.* 138, 8-14.
- Haynes, R.J. and Goh, K.M. (1978): Ammonium and nitrate nutrition of plants. *Biol. Rev.* 53, 465-510.
- Heathcote, R.C. (1972): (G) Fertilization with potassium in the Savanna zone of Nigeria. *Potash Review*, Subject 16, 57th suite.
- Heatherly, L.G. and Russell, W.J. (1979): Effect of soil water potential of two soils on soybean emergence. *Agron. J.* 71, 980-982.
- Heber, U. and Heldt, H.W. (1981): The chloroplast envelope: Structure, function, and role in leaf metabolism. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 32, 139-168.
- Heber, U., Kirk, M.R., Gimmler, H. and Schäfer, G. (1974): Uptake and reduction of glycerate by isolated chloroplasts. *Planta* 120, 32-46.

- Heber, U. and Purczeld, P. (1977): Substrate and product fluxes across the chloroplast envelope during bicarbonate and nitrite reduction. Proc. 4th Int. Congr. on Photosynthesis, p. 107-118.
- Hecht-Buchholz, C. and Foy, C.D. (1981): Effect of aluminium toxicity on root morphology of barley. *Plant and Soil* 63, 93-95.
- Hecht-Buchholz, CH., Mix, G. and Marschner, H. (1974): 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.
- Hedley, M.J., Nye, P.H. and White, R.E. (1983): Plant-induced changes in the rhizosphere of rape (*Brassica napus* var. 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.
- Hedley, M.J., White, R.E. and Nye, P.H. (1982): 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.* 91, 45-56.
- Hehl, G. and Mengel, K. (1972): (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.
- Heilenz, S. (1970): (G) Investigations into the lead content of plants on sites with heavy traffic. *Landw. Forsch.* 25/I. Sonderh., 73-78.
- Helal, H.M. and Mengel, K. (1979): Nitrogen metabolism of young barley plants as affected by NaCl salinity and potassium. *Plant and Soil* 51, 457-462.
- Helal, H.M. and Mengel, K. (1981): Interaction between light intensity and NaCl salinity and their effects on growth, CO<sub>2</sub> assimilation, and photosynthetic conversion in young broad beans. *Plant Physiol.* 67, 999-1002.
- Helal, H.M. and Sauerbeck, D.R. (1984): Influence of roots on C and P metabolism in soil. *Plant and Soil* 76, 175-182.
- Heldt, H.W., Ja Chong, C., Maronde, D., Herold, A., Stankovic, Z.S., Walker, D.A., Kraminer, A., Kirk, M.R. and Heber, U. (1977): Role of orthophosphate and other factors in the regulation of starch formation in leaves and isolated chloroplasts. *Plant Physiol.* 59, 1146-1155.
- Henckel, P.A. and Solovyov, V.A. (1968): Accumulation and distribution of sodium and potassium in pumpkin plants as a result of substrate salinization by sodium chloride and sodium sulphate. *Fiziol. Rastenij* 15, 521-529.
- Henderson, G.S. and Stone, E.L. jr. (1970): Interactions of phosphorus availability, mycorrhiza and soil fumigation on coniferous seedlings. *Proc. Soil Sci. Soc. Am.* 34, 314-318.
- Hendricks, L., Claassen, N. and Jungk, A. (1981): (G) Phosphate depletion at the soil-root interface and the phosphate uptake of maize and rape. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 144, 486-499.
- Hendrickson, L.L., Walsh, L.M. and Keeney, D.R. (1978a): Effectiveness of nitrapyrin in controlling nitrification of fall and spring applied anhydrous ammonia. *Agron. J.* 70, 704-708.
- Hendrickson, L.L., Keeney, D.R., Walsh, L.M. and Liegel, E.A. (1978b): Evaluation of nitrapyrin as a means of improving N efficiency in irrigated sands. *Agron. J.* 70, 699-704.



- Hendrix, J.E. (1967): The effect of pH on the uptake and accumulation of phosphate and sulfate ions by bean plants. *Amer. J. Bot.* 54, 560-564.
- Henkens, C.H. (1965): (G) General lines for the application of trace elements in Holland. *Landw. Forsch.* 18, 108-116.
- Henning, S.J. (1975): Aluminium toxicity in the primary meristem of wheat roots. Ph. D. Thesis. Oregon State Univ. Corvallis, Oregon, USA.
- Hentschel, G. (1970): The uptake of <sup>15</sup>N-labelled urea by bush beans. *In: E.A. Kirkby: Nitrogen Nutrition of the Plant*, p. 30-34. University of Leeds, Agricultural Chemistry Symposium.
- Hepler, P.K. and Wayne, R.O. (1985): Calcium and plant development. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 36, 397-439.
- Herrmann, B. (1977): (G) Fatty acid composition of the crude fat fraction of winter rape seed as influenced by nitrogen fertilization. *Arch. Acker- und Pflanzenbau und Bodenk.* 21, 141-148.
- Herzog, H. and Geisler, G. (1977): (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.
- Hesse, P.R. (1971): *A Textbook of Soil Chemical Analysis*. John Murry, London.
- Hewitt, E.J. (1948): Relation of manganese and other metal toxicities to the iron status of plants. *Nature* 161, 489-490.
- Hewitt, E.J. (1953): Metal interrelationship in plant nutrition. *J. Exper. Bot.* 4, 59-64.
- Hewitt, E.J. (1963): Essential nutrient elements for plant, p. 137-360. *In: Plant Physiology*, Vol. III, Inorganic Nutrition of Plant. Academic Press.
- Hewitt, E.J. (1970): Physiological and biochemical factors which control the assimilation of inorganic nitrogen supplies by plants, p. 78-103. *In: E.A. Kirkby: Nitrogen Nutrition of the Plant*, The University Leeds.
- Hewitt, E.J. (1975): Assimilatory nitrate-nitrite reduction. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 26, 73-100.
- Hewitt, E.J. and Agarwala, S.C. (1952): Reduction of triphenyltetrazolium chloride by plant tissue and its relation to the molybdenum status. *Nature* 169, 545-546.
- Hewitt, E.J., Bolle-Jones, E.W. and Miles, P. (1954): 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.
- Hewitt, E.J. and Gundry, C.S. (1970): The molybdenum requirement of plants in relation to nitrogen supply. *J. Hort. Sci.* 45, 351-358.
- Hewitt, E.J. and Smith, T.A. (1975): *Plant Mineral Nutrition*. English Univ. Press London.
- Hiatt, A.J. (1967): Reactions *in vitro* of enzymes involved in CO<sub>2</sub> fixation accompanying salt uptake by barley roots. *Z. Pflanzenphysiol.* 56, 233-245.
- Higinbotham, N. (1973): The mineral absorption process in plants. *The Botanical Review* 99, 15-69.
- Hignett, T.P. (1971): Liquid fertilizer production and distribution. UNO, Second Interregional Fertilizer Symposium, Kiev, Ukraine (1971); New Delhi, India.
- Hildebrandt, E.A. (1979): (G) Uptake and degradation of nitrosamines in sunflower seedlings. *Landw. Forsch. Sonderh.* 36, 187-195.
- Hill, J.M. (1973): The changes with age in the distribution of copper and some copper containing oxidase in red clover (*Trifolium pratense* L. cv Dorset Marlglass). *J. Exp. Bot.* 24, 525-536.

- Hingston, F.J., Posner, A.M. and Quirk, J.P. (1972): Anion adsorption by goethite and gibbsite. I. The role of the proton in determining adsorption envelopes. *J. Soil Sci.* 23, 177-193.
- Hingston, F.J., Posner, A.M. and Quirk, J.P. (1974): Anion adsorption by goethite and gibbsite. II. Desorption of anions by hydrous oxide surfaces. *J. Soil Sci.* 25, 16-26.
- Hipp, B.W. and Thomas, G.W. (1968): Method for predicting potassium uptake by grain sorghum. *Agron. J.* 60, 467-469.
- Hirsch, A., Pengelly, W.L. and Torrey, J.G. (1982): Endogenous IAA levels in boron-deficient and control root tips of sunflower. *Bot. Gaz.* 143, 15-19.
- Hoagland, D.R. (1948): Lectures on the inorganic nutrition of plants, p. 48-71. Chronica Botanica Company, Waltham, Mass. USA.
- Hodges, T.K. (1973): Ion absorption by plant roots. *Adv. in Agron.* 25, 163-207.
- Hodges, T.K., Leonard, R.T., Bracker, C.E. and Keenan, T.W. (1972): Purification of an ion stimulated adenosine triphosphatase from plant roots: association with plasma membranes. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 69, 3307-3311.
- Hodgson, J.F., Lindsay, W.L. and Trierweiler, J.F. (1966): Micronutrient cation complexing in soil solution. II. Complexing of zinc and copper in displacing solution from calcareous soils. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* 30, 723-726.
- Höfner, W., Feucht, D. and Schmitz, M. (1984): (G) Modification of morphological and physiological yield formation factors in wheat by N-fertilization and growth regulator application. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 97, 139-150.
- Holder, C.B. and Brown, K.W. (1980): The relationship between oxygen and water uptake by roots of intact bean plants. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 44, 21-25.
- Holford, I.C.R. (1976): Effects of phosphate buffer capacity of soil on the phosphate requirements of plants. *Plant and Soil* 45, 433-444.
- Holford, I.C.R. and Mattingly, G.E.G. (1975): Phosphate sorption by jurassic colitic limestones *Geoderma* 13, 257-264.
- Holliday, R. (1963): Effects of fertilizers upon potato yields and quality. *In: J.D. Ivins and F.L. Milthorpe: The Growth of the Potato*, p. 248-264. Butterworths, London.
- Holliday, R. (1976): 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.
- Homma, Y. and Hirata, H. (1984): Kinetics of cadmium and zinc absorption by rice seedling roots. *Soil Sci. Plant Nutr.* 30, 527-532.
- Honert, Th. Van Den (1948): Water transport in plants as a catenary process. *Disc. Faraday Soc.* 3, 146-153.
- Hoogerkamp, M. (1974): Ley, periodically reseeded grassland or permanent grassland. *Agric. Res. Rep.* 812, 5-35.
- Hooker, A.L. (1966): Plant nutrients on stalk rot and lodging. *Better Crops with Food* 50, 6-9.
- Hooker, M.L., Sander, D.H., Peterson, G.A. and Daigger, L.A. (1980): Gaseous N losses from winter wheat. *Agron. J.* 72, 789-792.
- Hopkins, H.T. (1956): Absorption of ionic species of orthophosphate by barley roots: effects of 2,4-dinitrophenol and oxygen tension. *Plant Physiol.* 31, 155-161.
- Hopkins, H.T., Specht, A.W. and Hendricks, S.B. (1950): Growth and nutrient accumulation as controlled by oxygen supply to plant roots. *Plant Physiol.* 25, 193-208.

- Horst, W.J. and Marschner, H. (1978a): Effect of excessive manganese supply on uptake and translocation of calcium in bean plants (*Phaseolus vulgaris* L.). *Z. Pflanzenphysiol.* 87, 137-148.
- Horst, W.J. and Marschner, H. (1978b): Effect of silicon in manganese tolerance of bean plants (*Phaseolus vulgaris* L.). *Plant and Soil* 50, 287-303.
- Horst, W.J., Wagner, A. and Marschner, H. (1982): Mucilage protects root meristems from aluminium injury. *Z. Pflanzenphysiol.* 105, 435-444.
- Hossner, L.R., Freouf, J.A. and Folsom, B.L. (1973): Solution phosphorus concentration and growth of rice (*Oryza sativa* L.) in flooded soils. *Proc Soil Sci. Soc. Amer.* 37, 405-408.
- Hsiao, S.J.C. (1969): Life history and iodine nutrition of the marine brown alga *Petalonia fascia* (O.F. Müll.) Kuntze. *Can. J. Bot.* 47, 1611-1616.
- Hsiao, T.C. (1970): Rapid changes in levels of polyribosomes in *Zea mays* in response to water stress. *Plant Physiol.* 46, 281-285.
- Hsiao, T.C. (1973): Plant responses to water stress. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 24, 519-570.
- Hsiao, T.C., Acevedo, E., Freres, E. and Henderson, D.W. (1976): Water stress, growth and osmotic adjustment. *Phil. Trans. Royal Soc. London* 273, 479-500.
- Huber, D.M., Warren, H.L., Nelson, D.W. and Tsai, C.Y. (1977): Nitrification inhibitors - new tools for food production. *Bio. Science* 27, 523-529.
- Huber, D.M., Warren, H.L., Nelson, D.W., Tsai, C.Y. and Shaner, G.E. (1980): Response of winter wheat to inhibiting nitrification of fall-applied nitrogen. *Agron. J.* 72, 632-637.
- Huettl, R.F.-J. (1984): 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. (1973): Growth of plants in solution culture containing low levels of chromium. *Plant Physiol.* 52, 72-75.
- Hughes, J.C. and Swain, T. (1962): After-cooking blackening in potatoes. 11. Core experiments. *J. Sci. Fd. Agric.* 13, 229-236.
- Hulpoi, N., Picu, I. and Tianu, A. (1971): (Ru) Researches concerning the application of fertilizers to irrigated field crops. *Probleme Agricole* Nr. 8, August 1971, Ministerul Agriculturii, Industrii Alimentare, Silviculturii Si Apeor, Rumania.
- Humble, G.D. and Hsiao, T.C. (1969): Specific requirement of potassium for light-activated opening of stomata in epidermal strips. *Plant Physiol.* 44, 230-234.
- Humble, G.D. and Hsiao, T.C. (1969): Light-dependent influx and efflux of guard cell potassium during stomatal opening and closing. *Plant Physiol., Suppl.* 44, Nr. 97, p. 21.
- Humble, G.D. and Hsiao, T.C. (1970): Light-dependent influx and efflux of potassium of guard cells during stomatal opening and closing. *Plant Physiol.* 46, 483-487.
- Humble, G.D. and Raschke, K. (1971): Stomatal opening quantitatively related to potassium transport. *Plant Physiol.* 48, 447-453.
- Hundt, I., Schilling, G., Fischer, F. and Bergmann, W. (1970): (G) Investigations on the influence of the micro-nutrient boron on nucleic acid metabolism. *Thaer-Arch.* 14, 725-737.
- Hunter, T.G. and Vergnano, O. (1953): Trace element toxicities in oats. *Ann. App. Biol.* 40, 761-777.

- Huppert, V. and Buchner, A. (1953): (G) Recent experimental results on the effect of several N forms with particular regard to environmental conditions. *Z. Pflanzenernähr. Düng. Bodenk.* 60, 62-92.
- Hurd-Karrer, A.M. (1950): Comparative fluorine uptake by plants in limed and unlimed soil. *Soil Sci.* 70, 153-159.
- Hutchin, M.E. and Vaughan, B.E. (1968): Relation between simultaneous Ca and Sr transport rates in isolated segments of vetch, barley and pine roots. *Plant Physiol.* 43, 1913-1918.
- Hutchinson, T.C. (1967): 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 lime-chlorosis. *New Phytol.* 66, 697-705.
- Hyde, B.B., Hodge, A.J., Kahn, A. and Birnstiel, M.L. (1963): Studies in phytoferritin. I. Identification and localization. *J. Ultrastruc. Res.* 9, 248-258.
- Hylton, L.O., Ulrich, A. and Cornelius, D.R. (1967): Potassium and sodium interrelations in growth and mineral content of Italian ryegrass. *Agron. J.* 59, 311-314.
- Ijjin, W.S. (1951): Metabolism of plants affected with lime-induced chlorosis (calcirose). *Plant and Soil* 3, 239-256 and 339-351.
- Isermann, K. (1970): (G) The effect of adsorption processes in the xylem on the calcium distribution in higher plants. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 126, 191-203.
- Israel, D.W. and Jackson, W.A. (1978): 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.
- Itai, C., Richmond, A. and Vaadia, Y. (1968): The role of root cytokinins during water and salinity stress. *Israel J. Bot.* 17, 187-195.
- Itoh, S. and Barber, S.A. (1983): Phosphorus uptake by six plant species as related to root hairs. *Agron. J.* 75, 457-461.
- Ivanov, S. (1929): (G) The climatic zones of the earth and the chemical activities of plants. *In: Abderhal-Den: Fortschr. d. naturwiss. Forsch. N.F. Heft 5, S. 1*, Berlin u. Wien.
- Jackson, B.L.J. and Doring, C. (1979): 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.
- Jackson, M.L. (1958): *Soil Chemical Analysis*, Constable.
- Jackson, M.L. (1963): Aluminium bonding in soils: A unifying principle in soil science. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* 27, 1-10.
- Jackson, C., Dench, J., Moore, A.L., Halliwell, B., Foyer, C.H. and Hall, D.O. (1978): Subcellular localisation and identification of superoxide dismutase in the leaves of higher plants. *Eur. J. Biochem.* 91, 339-344.
- Jackson, P.C. and Hagen, C.E. (1960): Products of orthophosphate absorption by barley roots. *Plant Physiol.* 35, 326-332.
- Jackson, W.A. and Volk, R.J. (1968): 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.
- Jackson, W.A. and Volk, R.J. (1970): Photorespiration. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 21, 385-432.
- Jacob, A. and v. Uexküll, H. (1963): *Fertilizer use, nutrition and manuring of tropical crops.* 3rd ed. Verlagsges. f. Ackerbau, Hannover.

- Jacobson, B.S., Fong, F. and Heath, R.L. (1975): Carbonic anhydrase of spinach. Studies on its location, inhibition and physiological function. *Plant Physiol.* 55, 468-474.
- Jacobson, J.A., Overstreet, L., King, R. and Handley, H.M. (1950): A study of potassium absorption by barley roots. *Plant Physiol.* 25, 639-647.
- Jacobson, L., Moore, D.P. and Hannapel, R.J. (1960): Role of calcium in absorption of monovalent cations. *Plant Physiol.* 35, 352-358.
- Jacobson, L. and Oertli, J.J. (1956): The relation between iron and chlorophyll contents in chlorotic sunflower leaves. *Plant Physiol.* 31, 199-204.
- Jacoby, B., Abas, S. and Steinitz, B. (1973): Rubidium and potassium absorption by bean-leaf slices compared to sodium absorption. *Physiol. Plant.* 28, 209-214.
- Jagendorf, A.T. (1977): 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.
- Jahn-Deesbach, W. and May, H. (1972): (G) The effect of variety and additional late nitrogen application on the thiamin (vitamin B<sub>1</sub>) content of the total wheat grain, various flour types, and secondary milling products. *Z. Acker- u. Pflanzenbau* 135, 1-18.
- Jahn-Deesbach, W. and Weipert, D. (1965): (G) Investigations into the influence of nitrogen application on the yield and technological properties of wheat. *Landw. Forsch.* 18, 132-145.
- James, D.W., Jackson, T.L. and Harward, M.E. (1968): Effects of molybdenum content of alfalfa grown in acid soils. *Soil Sci.* 105, 397-402.
- James, D.W., Weaver, W.H. and Reeder, R.L. (1970): Chloride uptake by potatoes and the effects of potassium, chloride, nitrogen and phosphorus fertilization. *Soil Sci.* 109, 48-52.
- Jasper, D.A., Robson, A.D. and Abbott, L.K. (1979): Phosphorus and the formation of vesicular-arbuscular mycorrhizas. *Soil Biol. Biochem.* 11, 501-505.
- Jauregui, M.A. and Reisenauer, H.M. (1982): Dissolution of oxides of manganese and iron by root exudate components. *Soil Sci. Soc. Amer. J.* 46, 314-317.
- Jenkinson, D.S., Nowakowski, T.Z. and Mitchell, J.D.D. (1972): Growth and uptake of nitrogen by wheat and ryegrass in fumigated and irradiated soil. *Plant and Soil* 36, 149-158.
- Jenner, C.F. (1980): The conversion of sucrose to starch in developing fruits. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 93, 289-298.
- Jenner, C.F. and Rathjen, A.J. (1975): Factors regulating the accumulation of starch in ripening wheat grain. *Aust. J. Plant Physiol.* 2, 311-322.
- Jennings, D.H. (1976): The effects of sodium chloride on higher plants. *Biol. Rev.* 51, 453-486.
- Jenny, H. and Overstreet, R. (1938): Contact effects between plant roots and soil colloids. *Proc. Nat. Sci.* 24, 384-392.
- Jeschke, W.D. (1967): (G) Cyclic and non cyclic photophosphorylation as energy source for the light dependent chloride uptake of *Elodea*. *Planta* 73, 61-174.
- Jewell, A.W., Alloway, B.J. and Murray, B.G. (1985): The effects of copper deficiency on pollen formation and yield in cereals. *J. Sci. Food Agric.* 36, 537-538.
- Jewer, P.C., Incoll, L.D. and Shaw, J. (1987): The role of exogenous polyamines in regulating movement of stomata in isolated epidermis of *Argentum* mutant of *Pisum sativum* (L). *Planta* (in press).

- Joham, H.J. (1953): Accumulation and distribution of molybdenum in the cotton plant. *Plant Physiol.* 28, 275-280.
- Johnson, A.D. and Simons, J.G. (1979): Diagnostic indices of zinc deficiency in tropical legumes. *J. Plant Nutr.* 1, 123-149.
- Johnson, C.M. (1966): Molybdenum, p. 286-301. *In: Diagnostic Criteria for Plants and Soils*, ed. Chapman.
- Johnson, C.M., Stout, P.R., Broyer, T.C. and Carlton, A.B. (1957): Comparative chlorine requirements of different plant species. *Plant and Soil* 8, 337-353.
- Johnson, D.L. and Albert, L.S. (1967): 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.
- Jones, J.B. jr. (1970): Distribution of 15 elements in corn leaves. *Commun Soil Sci. Plant Anal.* 1, 27-34.
- Jones, L.H.P. (1957): Effect of liming a neutral soil on the cycle of manganese. *Plant and Soil* 8, 315-327.
- Jones, L.H.P. and Handreck, K.A. (1965): Studies of silica in the oat plant. III. Uptake of silica from soils by the plant. *Plant and Soil* 23, 79-96.
- Jones, L.H.P. and Handreck, K.A. (1967): Silica in soils, plants and animals. *Adv. in Agronomy* 19, 107-149.
- Jones, L.H.P., Hartley, R.D. and Jarvis, S.C. (1978): Mineral content of forage plants in relation to nutritional quality-silicon. *Ann. Rep. of Grassland Res. Inst.* p. 25-26.
- Jones, R.L., Hinesly, T.D., Ziegler, E.L. and Tyler, J.J. (1975): Cadmium and zinc contents of corn leaf on grain produced by sluge amended soil. *J. Environ. Qual.* 4, 509-514.
- Jones, U.S. and Suarez, E.L. (1980): 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.*
- Judel, G.K. (1977): (G) Fixation and mobilization of boron in soils with high B contents toxic to crops. *Landw. Forsch. Sonderh.* 34/II, 103-108.
- Judel, G.K. and Stelte, W. (1977): (G) Pot experiments with vegetables studying lead uptake from soil. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 140, 421-429.
- Jung, J. and Dressel, J. (1969): (G) Behaviour of magnesium in soil and plants studied in a lysimeter experiment lasting 10 years. *Z. Acker- u. Pflanzenbau* 130, 122-135.
- Jung, J., Koch, H., Rieber, N. and Würzer, B. (1980): (G) Growth regulating action of triazoline and aziridine derivatives of norborneno-diazetene. *Z. Acker- und Pflanzenbau* 149, 128-136.
- Jungk, A. (1967): (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.
- Jungk, A. (1970): (G) Content of minerals and water in dependence on the development of plants. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 125, 119-129.
- Jurinak, J.J. and Inouye, T.S. (1962): Some aspects of zinc and copper phosphate formation in aqueous systems. *Soil Sci. Amer. Proc.* 26, 144-147.
- Jyung, W.H., Ehmann, A., Schlender, K.K. and Scala, J. (1975): Zinc nutrition and starch metabolism in *Phaseolus vulgaris* L. *Plant Physiol.* 55, 414-420.
- Kaila, A. (1967): Potassium status in different particle size fractions of some Finnish soils. *J. Sci. Agric. Soc. Finland* 39, 45-56.

- Kallsen, C.E., Sammis, T.W. and Gregory, E.J. (1984): Nitrogen and yield as related to water use of spring barley. *Agron. J.* 76, 59-64.
- Kandler, O. (1958): (G) On the question of aerobic fermentation in root meristems. *Planta* 51, 544-546.
- Kang, B.T. and Fox, R.L. (1980): A methodology for evaluating the manganese tolerance of cowpea (*Vigna unguiculata*) and some preliminary results of field trials. *Field Crops Res.* 3, 199-210.
- Kanwar, J.S. and Shah Singh, S. (1961): Boron in normal and saline-alkali soils of the irrigated areas of the Punjab. *Soil Sci.* 92, 207-211.
- Karlen, D.L., Arny, D.C. and Walsh, L.M. (1973): 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.
- Katznelson, H. (1946): The rhizosphere effect of mangels on certain groups of microorganisms. *Soil Sci.* 62, 343-354.
- Kawai, K. (1980): The relationship of phosphorus adsorption to amorphous aluminium for characterizing andosols. *Soil Sci.* 129, 186-190.
- Keeney, D.R. (1970): Protein and amino acid composition of maize grain as influenced by variety and fertility. *J. Sci. Fd. Agric.* 21, 182-184.
- Keerthisnighe, G., Mengel, K. and De Datta, S.K. (1984): The release of non-exchangeable ammonium ( $^{15}\text{N}$  labelled) in wetland rice soils. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 48, 291-294.
- Keller, P. and Deuel, H. (1958): (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.
- Kelley, P.M. and Izawa, S. (1978): The role of chloride ion in photosystem II I. Effects of chloride on photosystem II electron transport and hydroxylamine inhibition. *Biochim. Biophys. Acta* 502, 198-210.
- Kelly, G.J., Latzko, E. and Gibbs, M. (1976): Regulatory aspects of photosynthetic carbon metabolism. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 27, 181-205.
- Kemmler, G. (1972): (G) Fertilizer application to modern rice- and wheat cultivars in developing countries, p. 545-563. *In: Proc. VIIth Fertilizer World Congress, Vienna.*
- Kemp, A. (1971): 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.
- Kemp, A., Deijis, W.B., Hemkes, O.J. and Van Es, A.J.H. (1961): Hypomagnesaemia in milking cows: intake and utilization of magnesium from herbage by lactating cows. *Neth. J. Agric. Sci.* 9, 134-149.
- Keren, R., Bingham, F.T. and Rhoades, J.D. (1985): Plant uptake of boron as affected by boron distribution between liquid and solid phases in soil. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 48, 297-302.
- Keren, R., Gast, R.G. and Bar Yosef, B. (1981): pH-dependent boron adsorption by Namtomorillonite. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 45, 45-48.
- Keys, A.J., Bird, I.F., Cornelius, M.J., Lea, P.J., Wallsgrove, R.M. and Mifflin, B.J. (1978): Photorespiratory nitrogen cycle. *Nature* 275, 741-743.
- Khan, A.A. and Sagar, G.R. (1967): 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.

- Khasawneh, F.E. and Doll, E.C. (1978): The use of phosphate rock for direct applications to soils. *Adv. Agron.* 30, 159-206.
- Kick, K. (1963): (G) On the nutrient content of Egyptian soils with particular reference to the micronutrients Cu, Zn and B. *Z. Pflanzenernähr. Düng. Bodenk.* 100, 102-114.
- Kilbourn, B.T., Dunitz, J.D., Pioda, L.A.R. and Simon, W. (1967): Structure of the  $K^+$  complex with nonactin, a macrotetrolide antibiotic possessing highly specific  $K^+$  transport properties. *J. Mol. Biol.* 30, 559-563.
- Kimball, B.A. (1983): Carbon dioxide and agricultural yield: An assemblage and analysis of 430 prior observations. *Agron. J.* 75, 779-788.
- Kirkby, E.A. (1968): 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.
- Kirkby, E.A. (1969): 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.
- Kirkby, E.A. (1974): 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.
- Kirkby, E.A. (1979): Maximizing calcium uptake. *Comm. Soil Sci Plant Anal.* 10, 89-113.
- Kirkby, E.A. (1981): 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.
- Kirkby, E.A. and Armstrong, M.J. (1980): Nitrate uptake by roots as regulated by nitrate assimilation in the shoot of castor oil plants. *Plant Physiol.* 65, 286-290.
- Kirkby, E.A., Armstrong, M.J. and Leggett, J.E. (1981): Potassium recirculation in tomato plants in relation to potassium supply. *J. Plant Nutr.* 3, 955-966.
- Kirkby, E.A. and Hughes, A.D. (1970): 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.
- Kirkby, E.A. and Knight, A.H. (1977): 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.
- Kirkby, E.A. and Mengel, K. (1967): Ionic balance in different tissues of the tomato plant in relation to nitrate, urea or ammonium nutrition. *Plant Physiol.* 42, 6-14.
- Kirkby, E.A. and Mengel, K. (1970): Preliminary observations on the effect of urea nutrition on the growth and nitrogen metabolism of sunflower plants. *In: E.A. Kirkby: Nitrogen Nutrition of the Plant*, p. 35-38. The University of Leeds.
- Kirkby, E.A. and Mengel, K. (1976): The role of magnesium in plant nutrition. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk. H. 2*, 209-222.
- Kjellerup, V. and Dam Kofoed, A. (1983): Nitrogen fertilization in leaching of plant nutrients from soil. Lysimeter experiments with  $^{15}N$ . *Tidsskr. Planteavl.* 87, 1-22.
- Klapp, E. (1951): (G) Textbook of Husbandry and Crop Science. 3rd. ed., p. 63, P.-Parey-Verlag, Berlin.
- Klee, C.B., Crouch, T.H. and Richman, P.G. (1980): Calmodulin. *Ann. Rev. Biochem.* 49, 489-515.
- Klepper, L. and Hageman, R.H. (1969): The occurrence of nitrate reductase in apple leaves. *Plant Physiol.* 44, 110-114.



- Kliwer, M. and Evans, H.J. (1963): Cobamide coenzyme contents of soybean nodules and nitrogen fixing bacteria in relation to physiological conditions. *Plant Physiol.* 38, 99-104.
- Kliwer, W.M. (1964): Influence of environment on metabolism of organic acids and carbohydrates in *Vitis vinifera*. I. Temperature. *Plant Physiol.* 39, 869-880.
- Knauer, N. and Simon, C. (1968): (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.
- Knight, A.H. and Crooke, W.M. (1956): Interaction between nickel and calcium in plants. *Nature* 178, 220.
- Knight, A.H., Crooke, W.M. and Burridge, T.C. (1973): Cation exchange capacity, chemical composition and the balance of carboxylic acids in the floral parts of various plant species. *Ann. Bot.* 37, 159-166.
- Koblet, W. (1969): (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.
- Koch, K. (1968): (G) Culm stability and lodging susceptibility of cereals supplied with chlorocholine-chloride (CCC). Diss. Justus-Liebig-Universität Giessen.
- Koch, K. and Mengel, K. (1974): 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.
- Koch, K. and Mengel, K. (1977): The effect of K on N utilization by spring wheat during grain formation. *Agron. J.* 69, 477-480.
- Köhn, W. (1976): (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.
- Köttgen, P. (1933): (G) Determination of easily soluble nutrients released by electrical current, a means of estimation of the fertility status of agricultural soils. *Z. Pflanzenernähr. Düng. Bodenkd.* 29A, 275-290.
- Kolenbrander, G.J. (1972): Does leaching of fertilizers affect the quality of ground water at the water-works? *Stikstof* 15, 8-15.
- Kolesch, H., Oktay, M. and Höfner, W. (1984): Effect of iron chlorosis-inducing factors on the pH of the cytoplasm of sunflower (*Helianthus annuus*). *Plant and Soil* 82, 215-221.
- Komor, E. and Tanner, W. (1974): Can energy generated by sugar efflux be used for ATP synthesis in *Chlorella*. *Nature* 248, 511-512.
- Konzak, C.F., Polle, E. and Kittrick, J.A. (1976): Screening several crops for aluminium tolerance. *In: M.J. Wright, ed. Plant Adaption to Mineral Stress in Problem Soils*, p. 311-327. Cornell University.
- Koontz, H.V. and Foote, R.E. (1966): Transpiration and calcium deposition by unifoliate leaves of *Phaseolus vulgaris* differing in maturity. *Physiol. Plant.* 19, 313-321.
- Korensky, F. and Neuberger, J. (1968): Autumn application of anhydrous ammonia for spring cultures in Czechoslovakia. *Rostlinná Vyroba* 14, 803-814.
- Kovanci, I., Hakerlerler, H. and Höfner, W. (1978): (G) Cause of iron chlorosis in mandarins (*Citrus reticulata blanco*) in the Aegean area. *Plant and Soil* 50, 193-205.
- Kowalenko, C.G. and Cameron, D.R. (1977): 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.

- Kozma, P. (1975): Control of the Nutrition of the Cultivated Plants. 3rd International Colloqu. on the Control of Plant Nutrition, Vol. I and II, Akademiai Kiado, Budapest.
- Kramer, D., Röhmeld, V., Landsberg, E. and Marschner, H. (1980): Induction of transfer-cell formation by iron deficiency in the root epidermis of *Helianthus annuus* L. *Planta* 147, 335-339.
- Kramer, P.J. (1955): Water relations of plant cells and tissues. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 6, 253-272.
- Krause, W. (1962): (G) Flora and vegetation on serpentine sites of the Balkans. *Z. Pflanzenemähr. Düng. Bodenk.* 99, 97-107.
- Krause, W. (1958): (G) Soils and plant Communities. *In: Encyclopedia of Plant Physiology.* W. Ruhland ed. Springer-Verlag, Berlin, Vol. 4, 807-850.
- Krauss, A. (1980): Influence of nitrogen nutrition on tuber initiation of potatoes. *In: Physiological Aspects of Crop Productivity*, p. 175-184. *Int. Potash Inst., Bern.*
- Krauss, A. and Marschner, H. (1971): (G) Influence of nitrogen nutrition of potatoes on tuber induction and tuber growth rate. *Z. Pflanzenemähr. Bodenk.* 128, 153-168.
- Krauss, A. and Marschner, H. (1976): (G) Influence of nitrogen nutrition and application of growth regulators on tuber initiation in potato plants. *Z. Pflanzenemähr. Bodenk. Heft 2*, 143-155.
- Krenzer, E.G., Moss, D.N. and Crookston, R.K. (1975): Carbon dioxide compensation points of flowering plants. *Plant Physiol.* 56, 194-206.
- Krishnakumari, M., Khera, M.S. and Gosh, A.B. (1984): Studies on potassium release in an inceptisol soil (Holambi Series) at the minimum level of exchangeable potassium. *Plant and Soil* 79, 3-10.
- Krüger, W. (1976): The influence of fertilizers on fungal disease of maize. *In: Fertilizer Use and Plant Health*, p. 145-156. *Int. Potash Inst., Bern.*
- Kubota, J. and Allaway, W.H. (1972): 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.*
- Kucey, R.M.N. and Bole, J.B. (1984): Availability of phosphorus from 17 rock phosphates in moderately and weakly acidic soils as determined by <sup>32</sup>P dilution, A-value and total P uptake methods. *Soil Sci.* 138, 180-188.
- Kühn, H. (1962): (G) Possibilities for the enrichment of vegetables with micro-nutrients by fertilizer application. *Landw. Forsch.* 16 Sonderh., 112-120.
- Kühn, H., Höfner, and Linser, H. (1978): (G) Increased shortening of cereal plants by combined application of growth regulators (CCC, Ethepon, Ancymidol). *Landw. Forsch. Sonderh.* 35, 271-276.
- Kühn, H. and Schaumlöffel, 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. (1977): (G) Marked reduction in culm length of winter rye by combined application of CCC and ethepon under field conditions. *Z. Acker- u. Pflanzenbau* 145, 22-30.
- Kuhlmann, H. and Wehrmann, J. (1984): (G) Testing different methods of soil analysis for their applicability for the determination of K fertilizer requirement of loess soils. *Z. Pflanzenemähr. Bodenk.* 147, 334-348.
- Kuntze, H. and Bartels, R. (1975): (G) Nutrient status and yield production on peat grassland. *Landw. Forsch. Sonderh.* 31/1, 208-219.
- Kursanov, A.L. (1974): Transport of assimilates and sugar storage in sugar beet. *Z. Zuckerind.* 24, 478-487.

- Kursanov, A.L. and Vyskrebentzeva, E. (1966): (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.
- Kürten, P.W. (1964): (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 Ruhr-Stickstoff AG, Bochum Nr. 11.*
- Kurvits, A. and Kirkby, E.A. (1980): 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.
- Kylin, A. (1953): The uptake and metabolism of sulfate by desecded wheat plants. *Physiol. Plant* 6, 775-795.
- Kylin, A. and Quatrano, R.S. (1975): 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.
- Labanauskas, C.K. (1966): Manganese, p. 264-285. *In: H.D. Chapman: Diagnostic criteria for plant and soils.* University of California.
- Lachover, D. and Arnon, I. (1966): (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.
- Läuchli, A. (1972): Translocation of inorganic solutes. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 23, 197-218.
- Läuchli, A. (1975): Function of the root in relation to the structural aspects and localization of ions. XII Intern. Botanical Congr. Leningrad.
- Läuchli, A., Kramer, D., Pitman, M.G. and Lüttge, U. (1974): Ultrastructure of xylem parenchyma cells of barley roots in relation to ion transport to the xylem. *Planta* 119, 85-99.
- Läuchli, A. and Pflüger, R. (1978): 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.
- Läuchli, A., Spurr, A.R. and Epstein, E. (1971): Lateral movement of ions into the xylem of corn roots. II. Evaluation of a stelar pump. *Plant Physiol.* 48, 118-224.
- Låg, J. (1968): 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.
- Lagerwerff, J.V. (1972): 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.
- Lagerwerff, J.V. and Bolt, G.H. (1959): Theoretical and experimental analysis of Gapon's equation for ion exchange. *Soil Sci.* 87, 217-222.
- Lambers, H. (1979): 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.
- Lambert, R.G. and Linck, A.J. (1964): Comparison of the uptake of P-32 and K-42 intact alfalfa and oat roots. *Plant Physiol.* 39, 920-924.

- Landsberg, E. Ch. (1981): 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.
- Lang, A. (1983): Turgor-regulated translocation. *Plant, Cell and Environment* 6, 683-689.
- Langston, R. (1956): Studies on marginal movement of cobalt-60 in cabbage. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 68, 366-369.
- Larcher, W. (1963): (G) The efficiency of CO<sub>2</sub> assimilation of higher plants under laboratory conditions and field conditions. *Festschrift f. Prof. Dr. O. Stocker, Stolzen/Weser.*
- Larsen, S. (1952): The use of <sup>32</sup>P in studies on the uptake of phosphorus by plants. *Plant and Soil* 4, 1-10.
- Larsen, S. (1967a): Isoionic exchange of phosphate in paddy soils. *Plant and Soil* 27, 401-407.
- Larsen, S. (1967): Soil phosphorus. *Adv. in Agron.* 19, 131-206.
- Larsen, S. and Cooke, J.J. (1961): 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.
- Larsen, S. and Sutton, C.D. (1963): 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.
- Larsen, S. and Widdowson, A.E. (1968): Chemical composition of soil solution. *J. Sci. Fd. Agric.* 19, 693-695.
- Lathwell, D.J. and Peech, M. (1964): Interpretation of chemical soil tests. *Cornell Univ. Agric. Exp. Stat., New York State College of Agriculture, Ithaca, New York, Bulletin* 995, October 1964.
- Latimore, M., Giddens, J. and Ashley, D.A. (1977): Effect of ammonium and nitrate nitrogen upon photosynthate supply and nitrogen fixation by soybeans. *Crop Sci.* 17, 399-404.
- Laves, D. (1978): (G) Potassium transformation in soil. *Arch. Acker- u. Pflanzenbau u. Bodenk.* 22 (8), 521-528.
- Lavy, T.L. and Barber, S.A. (1964): Movement of molybdenum in the soil and its effect on availability to the plant. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* 28, 93-97.
- Lea, P.J. and Mifflin, B.J. (1974): Alternative route for nitrogen assimilation in higher plants. *Nature* 251, 614-616.
- Leach, G. (1976): *Energy and Food Production.* IPC Science and Technology Press, Guilford.
- Lee, C., Miller, G.W. and Welkie, G.W. (1965): The effects of hydrogen fluoride and wounding on respiratory enzymes in soybean leaves. *Air Water Pollut. Int. J.* 10, 169-181.
- Lee, S.G. and Arnoff, S. (1967): Boron in plants: A biochemical role. *Science* 158, 798-799.
- Leggett, J.E. and Epstein, E. (1956): Kinetics of sulfate absorption by barley roots. *Plant Physiol.* 31, 222-226.
- Leggett, J.E. and Gilbert, W.A. (1969): Magnesium uptake by soybeans. *Plant Physiol.* 44, 1182-1186.
- Lehman, W.F., Rutger, J.N., Robinson, F.E. and Kaddah, M. (1984): Value of rice characteristics in selection for resistance to salinity in an arid environment. *Agron. J.* 76, 366-370.

- Lehninger, A.L. (1975): *Biochemistry, the Molecular Basis of Cell Structure and Function*. Worth Publishers, Inc., New York.
- Leigh, R.A. and Johnston, A.E. (1983): 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.
- Lemon, E. and Houtte, R. Van (1980): Ammonia exchange at the land surface. *Agron. J.* 72, 876-883.
- Lendzian, K. and Bassham, J.A. (1976): NADPH/NADH ratios in photosynthesizing reconstituted chloroplasts. *Biochim. Biophys. Acta* 430, 478-489.
- Lenka, D. and Dastane, N.G. (1970): Water management practises for rice. *Ann. Rep. Chakuli Centre, Irri. Res. Scheme, Major River Valley Project Areas*. ICAR, New Delhi.
- Leonard, R.T. and Hodges, T.K. (1973): Characterization of plasma membrane-associated adenosine triphosphatase activity of oat roots. *Plant Physiol.* 52, 6-12.
- Lessani, H. and Marschner, H. (1978): Relation between salt tolerance and long distance transport of sodium and chloride in various crop species. *Aust. J. Plant Physiol.* 5, 27-37.
- Letey, J., Stolzy, L.H., Blank, G.B. and Lunt, O.R. (1961): 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.
- Lewis, D.A. and Tatchell, J.A. (1979): Energy in UK agriculture. *J. Sci. Food Agric.* 30, 449-457.
- Lewis, D.G. and Quirk, J.P. (1967): 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.
- Lewis, J.C. and Powers, W.L. (1941): Antagonistic action of chlorides on the toxicity of iodides to corn. *Plant Physiol.* 16, 393-398.
- Liebig, J. (1841): (G) *The organic chemistry and its application on agriculture and physiology*. p. 167, Verlag Viehweg, Braunschweig.
- Lin, C., Motto, H.L., Douglas, L.A. and Busscher, W.J. (1983): Multifactor kinetics of phosphate reactions with minerals in acid soils: II. Experimental curve fitting. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 47, 1103-1109.
- Lin, W. (1981): Inhibition of anion transport in corn root protoplasts. *Plant Physiol.* 68, 435-438.
- Lindsay, W.L. (1972): Zinc in soils and plant nutrition. *Adv. in Agron.* 24, 147-186.
- Lindsay, W.L. (1972): Inorganic phase equilibria of micronutrients in soils, p. 41-57. *In: Micronutrients in Agriculture*, Soil Sci. Soc. America, Inc., Madison/USA.
- Lindsay, W.L. (1974): Role of chelation in micronutrient availability. *In: E.W. Carson: The Plant Root and Its Environment*, p. 507-524. University Press of Virginia.
- Lindsay, W.L., Hodgson, J.F. and Norwell, W.A. (1967): The physicochemical 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.
- Lindsay, W.L. and Schwab, A.P. (1982): The chemistry of iron in soils and its availability to plants. *J. Plant Nutrition* 5, 821-840.
- Lindstrom, E.S., Newton, J.W. and Wilson, P.W. (1952): The relationship between photosynthesis and nitrogen fixation. *Proc. Nat. Acad. Sci. US* 38, 392-396.
- Lingle, J.C., Tiffin, L.O. and Brown, J.C. (1963): Iron-uptake transport of soybeans as influenced by other cations. *Plant Physiol.* 38, 71-76.

- Linser, H. and Herwig, K. (1963): (G) Investigations into the relationship between nutrient uptake and the osmotic pressure of the outer solution. *Protoplasma LVII*, 588-600.
- Linser, H. and Herwig, K. (1968): (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*.
- Linser, H. and Kühn, H. (1963): (G) Levels and timing of chlorocholine chloride application to spring wheat, in order to shorten the length of the culm. *Z. Pflanzenernähr. Düng. Bodenk. 101*, 206-210.
- Linser, H., Kühn, H. and Schlögl, G. (1964): (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.
- Linser, H., Mayr, H. and Bodo, G. (1961): (G) Effect of chlorocholine chloride on spring wheat. *Bodenkultur 12*, 279-280.
- Lisk, D.J. (1972): Trace metals in soils, plants & animals. *Adv. in Agron. 24*, 261-325.
- Liu Zhi-Yu and Qin Sheng-Wu (1981): 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.
- Locher, J.T. and Brouwer, R. (1964): 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.
- Lodish, H.F. and Rothman, J.E. (1979): The assembly of cell membranes. *Sci. American 240*, 38-53.
- Löhnis, M.P. (1960): Effect of magnesium and calcium supply on the uptake of manganese by various crop plants. *Plant and Soil 12*, 339-376.
- Loneragan, J.F. (1975): 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.
- Loneragan, J.F. (1981): Distribution and Movement of copper in plants. *In: Copper in Soils and Plants (J.F. Loneragan, A.D. Robson and R.D. Graham, eds.)* p. 165-188. Academic Press, London.
- Loneragan, J.F. and Asher, C.J. (1967): Response of plants to phosphate concentration in solution culture. II. Rate of phosphate absorption and its relation to growth. *Soil Sci. 103*, 311-318.
- Loneragan, J.F. and Snowball, K. (1969): Calcium requirements of plants. *Aust. J. Agric. Res. 20*, 465-478.
- Loomis, R.S., Williams, W.A. and Hall, A.E. (1971): Agricultural productivity. *Ann. Rev. Plant Physiol. 22*, 431-463.
- Lorenz, H. (1976): 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.
- Lorimer, G.H. (1981): The carboxylation and oxygenation of ribulose 1,5-bisphosphate: The primary events in photosynthesis and photorespiration. *Ann. Rev. Plant Physiol. 32*, 349-383.

- Loué, A. (1968): (F) Investigations into the potash nutrition and fertilization of grapes. Expérimentation et études agronomiques. Société Commerciale des Potasses d'Alsace, Services Agronomiques.
- Loué, A. (1975): (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.
- Loué, A. (1979): (F) Average effect of potassium fertilization to arable crops in long-term field trials. *Potash Review* (Berne) Subj. 16, Suite 79th No. 4.
- Low, A.J. and Armitage, E.R. (1970): The composition of the leachate through cropped and uncropped soils in lysimeters compared with that of the rain. *Plant and Soil* 33, 393-411.
- Lowe, R.H. and Evans, H.J. (1962): Cobalt requirement for the growth of Rhizobia. *J. of Bacteriology* 83, 210.
- Lowther, W.L. and Loneragan, J.F. (1968): Calcium and modulation in subterranean clover (*Trifolium subterraneum* L.). *Plant Physiol.* 43, 1362-1366.
- Lucas, R.E. and Davis, J.F. (1961): Relationships between pH values of organic soils and availabilities of 12 plant nutrients. *Soil Sci.* 92, 177-182.
- Lucas, R.E. and Knezek, B.D. (1972): Climatic and soil conditions promoting micronutrient deficiencies in plants. *In: Micronutrients in Agriculture*, p. 265-288.
- Lüttge, U. (1983): Import and export of mineral nutrients in plant roots. *In: Inorganic Plant Nutrition* (A. Läuchli and R.L. Bielecki, eds.) p. 181-211. *Encycl. Plant Physiol. New Series Vol. 15A*, Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo.
- Lüttge, U., Cram, W.J. and Laties, G.G. (1971): The relationship of salt stimulated respiration to localized ion transport in carrot tissue. *Z. Pflanzenphysiol.* 64, 418-426.
- Lüttge, U. and Higinbotham, N. (1979): *Transport in Plants*. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York.
- Lüttge, U., Kluge, M. and Ball, E. (1975): Effects of osmotic gradients on vacuolar malic acid storage. *Plant Physiol.* 56, 613-616.
- Lundegårdh, H. (1945): (G) Leaf analysis. Verlag G. Fischer, Jena.
- Maas, E.V. (1969): Calcium uptake by excised maize roots and interactions with alkali cations. *Plant Physiol.* 44, 985-989.
- Maas, E.V. and Leggett, J.E. (1968): Uptake of  $^{86}\text{Rb}$  and K by excised maize roots. *Plant Physiol.* 43, 2054-2056.
- Maas, E.V., Moore, D.P. and Mason, B.J. (1969): Influence of calcium and magnesium on manganese absorption. *Plant Physiol.* 44, 796-800.
- MacDonald, I.R., Macklon, A.E.S. and MacLeod, R.W.G. (1975): Energy supply and light-enhanced chloride uptake in wheat laminae. *Plant Physiol.* 56, 699-702.
- Machold, O. (1968): (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.
- Machold, O. and Scholz, G. (1969): (G) Iron status and chlorophyll synthesis in higher plants. *Naturwiss.* 56, 447-452.
- Machold, O. and Stephan, U.W. (1969): The function of iron in porphyrin and chlorophyll biosynthesis. *Phytochemistry* 8, 2189-2192.
- Macklon, A.E.S. and Dekock, P.C. (1967): Physiological gradients in the potato tuber. *Physiol. Plant* 20, 421-429.
- MacLeod, L.B. (1969): 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.

- Mäder, M. and Füssl, R. (1982): Role of peroxidase in lignification in tobacco cells. II. Regulation by phenolic compounds. *Plant Physiol.* 70, 1132-1134.
- Maertens, M.C. (1971): (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.
- Magistad, O.C., Reitemeier, R.F. and Wilcox, L.V. (1945): Determination of soluble salts in soils. *Soil Sci.* 59, 65-75.
- Mahler, R.L., Hammel, J.E. and Harder, R.W. (1985): The influence of crop rotation and tillage methods on the distribution of extractable boron in Northern Idaho soils. *Soil Sci.* 139, 67-73.
- Maizel, J.V., Benson, A.A. and Tolbert, N.E. (1956): Identification of phosphoryl choline as an important constituent of plant saps. *Plant Physiol.* 31, 407-408.
- Major, D.J. and Charnetski, W.A. (1976): Distribution of C-14 labelled assimilates in rape plants. *Crop Sci.* 16, 530-532.
- Makmur, A., Gerloff, G.G. and Gabelman, W.H. (1978): Physiology and inheritance of efficiency in potassium utilization in tomatoes grown under potassium stress. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 103 (4), 545-549.
- Malavolta, E., Dantas, J.P., Morias, R.S. and Nogueira, F.D. (1979): Calcium problems in Latin America. *Comm. in Soil Sci. and Plant Anal.* 10, 29-40.
- Malek, F. and Baker, D.A. (1977): Proton co-transport of sugars in phloem loading. *Planta* 135, 297-299.
- Malone, C., Koeppel, D.E. and Miller, R.J. (1974): Localization of lead accumulated in corn plants. *Plant Physiol.* 53, 388-394.
- Maloth, S. and Prasad, R. (1976): Relative efficiency of rock phosphate and superphosphate for cowpea (*Vigna sinensis Savi*) fodder. *Plant and Soil* 45, 295-300.
- Mandal, S.C. (1975): Phosphorus management of our soils. Need for a more rational approach. 40th Sess. Indian Soc. of Soil Science, Bhubaneswar.
- Mansfield, T.A., Wellburn, A.R. and Moreira, T.J.S. (1978): Role of abscisic acid and farnesol in alleviation of water stress. *Philos. Trans. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 284, 471-482.
- Marc, J. and Palmer, J.H. (1976): Relationship between water potential and leaf inflorescence initiation in *Helianthus annuus*. *Physiol. Plant.* 36, 101-104.
- Marcelle, R. and Bodson, M. (1979): Greenback disease and mineral content of tomato fruit. *Journal of Plant Nutrition* 1, 207-217.
- Marinos, N.C. (1962): Studies on submicroscopic aspects of mineral deficiencies. I. Calcium deficiency in the shoot apex of barley. *Am. J. Bot.* 49, 834-849.
- Marné, D. (1983): Calcium transport and function. *In: Inorganic Plant Nutrition* (A. Läuchli and R.L. Bielecki, eds.) p. 599-625 *Encycl. Plant Physiol.* New Series Vol. 15B, Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo.
- Marquard, R., Kühn, H. and Linser, H. (1968): (G) The effect of the sulphur nutrition on the synthesis of mustard oils. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 121, 221-230.
- Marré, E. (1979): Fusicoccin: a tool in plant physiology. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 30, 273-288.
- Marschner, H. (1971): Why can sodium replace potassium in plants? *In: Potassium in Biochemistry and Physiology*, p. 50-63. *Proc. 8th Colloq. Int. Potash Inst., Bern.*



- Marschner, H. (1972): (G) Effect of O<sub>2</sub> supply of roots on mineral uptake and plant growth. *In: Pseudogley & Gley, Trans. Comm. V and VI of the Int. Soc. Soil Sci.*, 541-555.
- Marschner, H. (1974): Mechanisms of regulation of mineral nutrition in higher plants, p. 99-109. *In: Mechanisms of Regulation of Plant Growth*, ed. R.L. Bielecki, A.R. Ferguson and M.M. Cresswell. Bulletin 12, The Royal Society of New Zealand.
- Marschner, H. (1978): (G) Nutritional and yield physiological aspects of plant nutrition. *Angew. Botanik* 52, 71-87.
- Marschner, H. (1983): General Introduction to the Mineral Nutrition of Plants. *In: Läubli, A. and Bielecki, R.L. eds., Encyclopedia of Plant Physiology, New Series Vol. 12, Inorganic Plant Nutrition*. Springer-Verlag, p. 5-60.
- Marschner, H., Handley, R. and Overstreet, R. (1966): Potassium loss and changes in the fine structure of corn root tips induced by H-ion. *Plant Physiol.* 41, 1725-1735.
- Marschner, H., Kalisch, K. and Römerheld, V. (1974): Mechanism of iron uptake in different plant species. *In: Proc. 7th Int. Colloq. Plant Analysis and Fertilizer Problems*, p. 273-281. Hannover.
- Marschner, H., Kuiper, P.J.C. and Kylin, A. (1981): Genotypic differences in the response of sugar beet plants to replacement of potassium by sodium. *Physiol. Plant.* 51, 239-244.
- Marschner, H. and Ossenberg-Neuhaus, H. (1977): (G) Effect of 2, 3, 5 tri iodobenzoic acid (TIBA) on calcium transport and cation exchange capacity in sunflowers. *Z. Pflanzenphysiologie* 85, 29-44.
- Marschner, H. and Possingham, J.V. (1975): Effect of K<sup>+</sup> and Na<sup>+</sup> on growth of leaf discs of sugar beet and spinach. *Z. Pflanzenphysiol.* 75, 6-16.
- Marschner, H. and Richter, Ch. (1974): (G) Calcium translocation in roots of maize and bean seedlings. *Plant and Soil* 40, 193-210.
- Marschner, H. and Schropp, A. (1977): (G) Comparative studies on the sensitivity of six rootstock varieties of grapevine to phosphate-induced Zn deficiency. *Vitis* 16, 79-88.
- Martin, H.W. and Sparks, D.L. (1983): Kinetics of non-exchangeable potassium release from two coastal plain soils. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 47, 883-887.
- Martin, J.P. (1966): Bromine, p. 62-64. *In: H.D. Chapman, Diagnostic Criteria for Plants and Soils*. Univ. of California, Div. of Agric. Sciences.
- Martin, P. (1970): Pathway of translocation of <sup>15</sup>N 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.
- Martin, W.E. and Matocha, J.E. (1973): Plant analysis as an aid in the fertilization of forage crops, p. 393-426. *In: Soil testing and Plant Analysis*. Soil Soc. Amer. Inc., Madison, USA.
- Martini, J.A. and Mutters, R.G. (1984): Effect of liming and fertilization on sulfur availability, mobility, and uptake in cultivated soils of South Carolina. *Soil Sci.* 138, 403-410.
- Massumi, A. (1967): (G) Investigations into the molybdenum status of plants and soils in Schleswig-Holstein. Diss. d. Landw. Fakultät d. Univ. Kiel.
- Mathur, B.N., Agrawal, N.K. and Singh, V.S. (1968): Effect of soil versus foliar application of urea on the yield of American cotton variety '320'. *Indian J. Agric. Sci.* 38, 811-815.
- Matile, P. (1978): Biochemistry and functions of vacuoles. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 29, 193-213.

- Matsubayashi, M., Ito, R., Nomoto, T., Takase, and Yamada, N. (1963): Some properties of paddy field soils. *In: Theory and practice of fertilizer application*, p. 183-227.
- Matsumoto, H. and Morimura, S. (1980): Repressed template activity of chromatin of pea roots treated by aluminium. *Plant Cell Physiol.* 21, 951-959.
- Matsumoto, H. and Yamaha, T. (1984): Repression of the K<sup>+</sup> uptake and cation-stimulated ATPase activity associated with the plasma membrane-enriched fraction of cucumber roots due to Ca<sup>2+</sup> starvation. *Plant and Cell Physiol.* 25 (8), 1501-1511.
- Maynard, D.N. (1979): Nutritional disorders of vegetable crops. A review. *Journal of Plant Nutrition* 1, 1-23.
- Maynard, D.N. and Barker, A.V. (1969): Studies in the tolerance of plants to ammonium nutrition. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 94, 235-239.
- Maynard, D.N. and Barker, A.V. (1972): Nitrate content of vegetable crops. *Hort. Science* 7, 224-226.
- Maynard, D.N., Barker, A.V., Minotti, P.L. and Peck, N.H. (1976): Nitrate accumulation in vegetables. *Adv. Agron.* 28, 71-118.
- McAuliffe, C.F., Hall, N.S., Dean, L.A. and Hendricks, S.B. (1947): Exchange reactions between phosphates and soils. Hydroxylic surfaces of soil minerals. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* 12, 119-123.
- McEwen, J. and Johnston, A.E. (1984): 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.
- McKenzie, R.M. (1975): Soil cobalt, p. 83-93. *In: D.J.D. Nicholas and A.R. Egan: Trace Elements in Soil-Plant-Animal Systems.* Academic Press, London.
- McLachlan, K.D. and De Marco, D.G. (1968): The influence of gypsum particle size on pasture response on a sulphur deficient soil. *Aust. J. Exp. Agric. Anim. Husbandry* 8, 203-209.
- McLaren, R.G. and Crawford, D.V. (1973): Studies on soil copper. I. The fractionation of Cu in soils. *J. Soil Sci.* 24, 172-181.
- McMichael, B.L., Jordan, W.R. and Powell, R.D. (1972): An effect of water stress of ethylene production by intact cotton petioles. *Plant Physiol.* 49, 658-660.
- McNeal, F.H., Watson, C.A. and Kittmas, H.A. (1963): 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.
- Meiri, A., Kamburoff, J. and Poljakoff-Mayber, A. (1971): Response of bean plants to sodium chloride and sodium sulphate salinization. *Ann. Bot.* 35, 837-847.
- Meiri, A. and Shalhevet, J. (1973): Crop growth under saline conditions. *Ecological Studies* Vol. 5, p. 277-290. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New York.
- Mengel, D.B. and Barber, S.A. (1974): Rate of nutrient uptake per unit of corn root under field conditions. *Agron. J.* 66, 399-402.
- Mengel, K. (1984): *Ernährung und Stoffwechsel der Pflanze*, 6th ed. Gustav Fischer Verlag, Jena, Stuttgart.
- Mengel, K.: Potassium movement within plants and its importance in assimilate transport. *In: Potassium in Agriculture* (R. Munson, ed.) p. 397-411, Am. Soc. Agronomy, Madison, USA. (1985)
- Mengel, K. and Arneke, W.W. (1982): 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.

- Mengel, K. and Von Braunschweig, L.C. (1972): 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.
- Mengel, K., Breininger, M.Th. and Bübl, W. (1984): Bicarbonate, the most important factor inducing iron chlorosis in vine grapes on calcareous soils. *Plant and Soil* 81, 333-344.
- Mengel, K. and Bübl, W. (1983): (G) Distribution of iron in vine leaves with  $\text{HCO}_3^-$ -induced chlorosis. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 146, 650-671.
- Mengel, K. and Busch, R. (1982): The importance of the potassium buffer power on the critical potassium level in soil. *Soil Sci.* 133, 27-32.
- Mengel, K. and Casper, H. (1980): The effect of soil moisture on the availability of soil nitrate. *Pflanzenernähr. Bodenk.* 143, 617-626.
- Mengel, K. and Geurtzen, G. (1986): Iron chlorosis on calcareous soils. Alkaline nutritional conditions as the cause for the chlorosis. *J. Plant Nutr.* 9, 161-173.
- Mengel, K., Grimme, H. and Nemeth, K. (1969): (G) Potential and actual availability for plant nutrients in soils. *Landw. Forsch.* 23/1. Sonderh., 79-91.
- Mengel, K. and Haeder, H.E. (1974): (G) Photosynthesis and translocation of photosynthates during grain filling in wheat supplied with different K levels. *Z. Acker- u. Pflanzenbau* 140, 206-213.
- Mengel, K. and Haeder, H.E. (1976): 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.
- Mengel, K. and Haeder, H.E. (1977): 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.
- Mengel, K., Haghparast, M.R. and Koch, K. (1974): The effect of potassium on the fixation of molecular nitrogen by root nodules of *Vicia faba*. *Plant Physiol.* 54, 535-538.
- Mengel, K. and Helal, M. (1967): (G) The influence of the exchangeable  $\text{Ca}^{2+}$  of young barley roots on the fluxes of  $\text{K}^+$  and phosphate - an interpretation of the Viets effect. *Z. Pflanzenphysiol.* 57, 223-234.
- Mengel, K. and Helal, M. (1970): 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.
- Mengel, K. and Malissiovas, N. (1981): (G) Bicarbonate as inducing factor of iron chlorosis in vine (*Vitis vinifera*). *Vitis* 20, 235-243.
- Mengel, K. and Malissiovas, N. (1982): Light dependent proton excretion by roots of entire vine plants (*Vitis vinifera*). *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 145, 261-267.
- Mengel, K. and Pflüger, R. (1969): (G) The influence of several salts and several inhibitors on the root pressure of *Zea mays*. *Physiol. Plant.* 22, 840-849.
- Mengel, K. and Pflüger, R. (1972): The release of potassium and sodium from young excised roots of *Zea mays* under various efflux conditions. *Plant Physiol.* 49, 16-19.
- Mengel, K., Robin, P. and Salsac, L. (1983): 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.
- Mengel, K. and Scherer, H.W. (1981): Release of non-exchangeable (fixed) soil  $\text{NH}_4^+$  under field conditions during the growing season. *Soil Sci.* 131, 226-232.

- Mengel, K., Scherer, H.W. and Malissiovas, N. (1979): (G) Chlorosis from the aspect of soil chemistry and vine nutrition. *Mitt. Klosterneuburg* 29, 151-156.
- Mengel, K. and Schubert, S. (1985): Active extrusion of protons into deionized water by roots of intact maize plants. *Plant Physiol.* 79, 344-348.
- Mengel, K., Seçer, M. and Koch, K. (1981): Potassium on protein formation and amino acid turnover in developing wheat grain. *Agron. J.* 73, 74-78.
- Mengel, K. and Steffens, D. (1982): (G) Relationship between the cation/anion uptake and the release of protons by roots of red clover. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 145, 229-236.
- Mengel, K. and Steffens, D. (1985): Potassium uptake of rye-grass (*Lolium perenne*) and red clover (*Trifolium pratense*) as related to root parameters. *Biol. Fert. Soils* 1, 53-58.
- Mengel, K. and Viro, M. (1974): Effect of potassium supply on the transport of photosynthates to the fruits of tomatoes (*Lycopersicon esculentum*). *Physiol. Plant* 30, 295-300.
- Mengel, K. and Viro, M. (1978): The significance of plant energy status for the uptake and incorporation of  $\text{NH}_4^+$  nitrogen by young rice plants. *Soil Sci. Plant Nutr.* 24 (3), 407-416.
- Mengel, K., Viro, M. and Hehl, G. (1976): Effect of potassium on uptake and incorporation of ammonium-nitrogen of rice plants. *Plant and Soil* 44, 547-558.
- Mengel, K. and Wiechens, B. (1979): (G) Importance of the non-exchangeable soil K fraction on the yield production of rye-grass. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 142, 836-847.
- Menzel, R.G. and Heald, W.R. (1955): Distribution of potassium, rubidium, cesium, calcium and strontium within plants grown in nutrient solutions. *Soil Sci.* 80, 287-293.
- Mercer, E.R. and Richmond, J.L. (1970): Fate of nutrients in soil: Copper, p. 9. *In: Letcombe Laboratory Annual Report.*
- Mertz, E.T., Bates, L.S. and Nelson, O.E. (1964): Mutant gene that changes protein composition and increases lysine content of maize endosperm. *Science* 145, 279-280.
- Mettler, I.J., Mandala, S. and Taiz, L. (1982): Characterization of *in vitro* proton pumping by microsomal vesicles isolated from corn coleoptiles. *Plant Physiol.* 70, 1738-1742.
- Michael, G. (1939): (G) Phosphate fractions in oat grains and spinach related to a varied application of phosphorus. *Bodenk. u. Pflanzenernähr.* 14, 148-171.
- Michael, G. (1941): (G) Uptake and distribution of magnesium and its role in higher green plants. *Bodenk. und Pflanzenernähr.* 25, 65-120.
- Michael, G. (1959): (G) The selection potential of plants in mineral uptake. *Dt. Akad. d. Landw. Wiss. VIII, Heft 4, Berlin.*
- Michael, G. and Beringer, H. (1980): The role of hormones in yield formation. *In: Physiological Aspects of Crop Productivity*, p. 85-116, 15th Colloq. Int. Potash Inst., Bern.
- Michael, G. and Blume, B. (1960): (G) The influence of a nitrogen application on the protein composition of barley grains. *Z. Pflanzenernähr. Düng. Bodenk.* 88, 237-250.
- Michael, G. and Marschner, H. (1958): (G) Phosphate exchange at root surfaces. *Z. Bot.* 46, 37-52.
- Michael, G., Martin, P. and Owassia, I. (1970): 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.

- Michael, G., Schumacher, H. and Marschner, H. (1965): (G) Uptake of ammonium and nitrate nitrogen from labelled ammonium nitrate and their distribution in the plant. *Z. Pflanzenernähr. Düng. Bodenkd.* 110, 225-238.
- Michael, G., Wilberg, E. and Kouhsiahi-Tork, K. (1969): (G) Boron deficiency induced by high air humidity. *Z. Pflanzenernähr. Bodenkd.* 122, 1-3.
- Mifflin, B.J. (1975): 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.
- Mifflin, B.J. and Lea, P.J. (1977): Amino acid metabolism. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28, 299-329.
- Mikkelsen, D.S., De Datta, S.K. and Obcemea, W.N. (1978): Ammonia volatilization losses from flooded rice soils. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 42, 725-730.
- Miller, F.P. (1972): Fertilizers and our environment, p. 23-46. *In: The Fertilizer Handbook*. The Fertilizer Institute, Washington.
- Miller, G.W., Denney, A., Pushnik, J. and Ming-Ho Yu (1982): The formation of delta-aminolevulinic acid a precursor of chlorophyll in barley and the role of iron. *J. Plant Nutr.* 5, 289-300.
- Miller, J.E. and Miller, G.W. (1974): Effects of fluoride on mitochondrial activity in higher plants. *Physiol. Plant.* 32, 115-121.
- Miller, K.R. (1979): (G) The photosynthesizing membrane. *Spektrum d. Wissenschaft* 12, 37-45.
- Miller, L.P. and Flemion, F. (1973): The role of minerals on photochemistry. *Phytochemistry*, Van Nostrand Reinhold Co., Vol. III, 12-19.
- Millet, E., Avivi, Y. and Feldman, M. (1984): Yield response of various wheat genotypes to inoculation with *Azospirillum brasilense*. *Plant and Soil* 80, 261-266.
- Milthorpe, F.L. and Moorby, J. (1969): Vascular transport and its significance in plant growth. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 20, 117-138.
- Minderman, G. and Leeftang, K.W.F. (1968): 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.
- Miner, G.S., Lilly, J.P. and Terry, D.L. (1978): Nitrogen release characteristics of isobutylidene diurea and its effectiveness as a source of N for flue-cured tobacco. *Agron. J.* 70, 434-438.
- Minorsky, P.V. (1985): 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.
- Minotti, P.L., Williams, D. Craig and Jackson, W.A. (1969): Nitrate uptake by wheat as influenced by ammonium and other cations. *Crop Sci.* 9, 9-14.
- Mishra, D. and Kar, M. (1974): Nickel in plant growth and metabolism. *Bot. Rev.* 40, 395-452.
- Mitchell, G.A., Bingham, E.T. and Page, A.L. (1978): 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.
- Mitchell, H.H. and Edman, M. (1945): Fluorine in soils, plants and animals. *Soil Sci.* 60, 81-90.
- Mitchell, H.H., Hamilton, T.S. and Beadles, J.R. (1952): The relationship between the protein content of corn and the nutritional value of the protein. *J. Nutr.* 48, 461-476.

- Mitchell, P. (1961): Coupling of phosphorylation to electron and hydrogen transfer by a chemiosmotic type of mechanism. *Nature* 191, 144-148.
- Mitchell, P. (1966): Chemiosmotic coupling in oxidative and photosynthetic phosphorylation. *Biol. Rev.* 41, 445-502.
- Mitchell, P. (1978): Promotive chemiosmotic mechanism in oxidative and photosynthetic phosphorylation. *Trends in Biochemical Sciences* 3, N58-N61.
- Mitchell, R.L. (1954): Trace elements in Scottish peats. *Int. Peat Symp. Dublin. Sect. B3*
- Mitchell, R.L. (1964): Trace elements in Soil, p. 320-368. *In: F.E. Bear: Chemistry of the Soil*, New York, Reinhold.
- Mitchell, R.L. (1972): Cobalt in soil and its uptake by plants. *Agrochimica* 16, 521-532.
- Mitscherlich, E.A. (1950): (G) *Soil Science for Farmers, Foresters and Gardeners*. 6. ed. Max Niemeyer Verlag, Halle.
- Mitscherlich, E.A. (1954): (G) *Soil Science for Farmers, Foresters and Gardeners*. 7th ed., Verlag P. Parey, Berlin, Hamburg.
- Mitsui, S. and Takatoh, H. (1963): Nutritional study of silicon in graminaceous crops. Part I. *Soil Sci. Plant Nutr.* 9, 49-53.
- Mitsui, T., Christeller, J.T., Hara-Nishimura, J. and Akazawa, T. (1984): Possible roles of calcium and calmodulin in the biosynthesis and secretion of  $\alpha$ -amylase in rice seed scutellar epithelium. *Plant Physiol.* 75, 21-25.
- Miyake, Y. and Takahashi, E. (1978): Silicon deficiency of tomato plant. *Soil Sci. Plant Nutr.* 24, 175-189.
- Mizrahi, Y., Blumenfeld, A. and Richmond, A.E. (1970): Abscisic acid and transpiration in leaves in relation to osmotic root stress. *Plant Physiol.* 46, 169-171.
- Moghimi, A., Tate, M.E. and Oades, J.M. (1978): Phosphate dissolution by rhizosphere products. II. Characterization of rhizosphere products especially a ketogluconic acid. *Soil Biol. Biochem.* 10, 283-286.
- Mohr, H.D. (1978): (G) Soil penetration by roots in relation to important soil characteristics. *Kali-Briefe (Büntehof)* 14, (2) 103-113.
- Mølle, K.G. and Jessen, T. (1968): (D) Increasing amounts of nitrogen to spring cereals grown on low areas 1960-67. *T. Planteavl* 72, 489-502.
- Moorby, J. (1968): The influence of carbohydrate and mineral nutrient supply on the growth of potato tubers. *Ann. Bot.* 32, 57-68.
- Moore, D.P. (1974): Physiological effects of pH on roots. *In: The Plant Root and Its Environment* (E.W. Carson, ed.) p. 135-151, University Press of Virginia, Charlottesville.
- Morard, P. (1970): (F) Distribution of phosphorus, studied with the radioactive isotope and with colorimetry, in buckwheat (*Fagopyrum esculentum*, var. La Harpe), grown in nutrient solution. *C.R. Acad. Sci. Sér. D*, 270, 2075-2077.
- Morard, P. (1973): (F) Contribution to the study of the potassium nutrition of sorghum. Thesis, University Toulouse.
- Moreshet, S., Stanhill, G. and Fuchs, M. (1977): Effect of increasing foliage reflectance on the CO<sub>2</sub> uptake and transpiration resistance of a grain Sorghum crop. *Agron. J.* 69 (2), 246-250.
- Morgan, J.M. (1984): Osmoregulation and water stress in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 34, 299-319.
- Morgan, M.A., Volk, R.J. and Jackson, W.A. (1973): Simultaneous influx and efflux of nitrate during uptake by perennial ryegrass. *Plant Physiol.* 51, 267-272.

- Morgan, P.W., Joham, H.E. and Amin, J.V. (1966): Effect of manganese toxicity on the indoleacetic acid oxidase system in cotton. *Plant Physiol.* 41, 718-724.
- Morgan, P.W., Taylor, D.M. and Joham, H.E. (1976): Manipulation of IAA oxidase activity and auxin deficiency symptoms in intact cotton plants with manganese nutrition. *Physiol. Plant.* 37, 149-156.
- Morré, D.J. (1975): Membrane biogenesis. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 26, 441-481.
- Mortvedt, J.J. and Osborn, G. (1982): Studies on the chemical form of cadmium contaminants in phosphate fertilizers. *Soil. Sci.* 134, 185-192.
- Mosse, B. (1973): Advances in the study of vesicular-arbuscular mycorrhizas. *Ann. Rev. Phytopathol.* 11, 171-176.
- Mosse, B., Powell, C.W. and Hayman, D.W. (1976): Plant growth responses to vesicular arbuscular mycorrhiza. Interactions between v.a. mycorrhiza, rock phosphate and symbiotic nitrogen fixation. *New Phytol.* 76, 331-342.
- Mothes, K. (1939): (G) Sulphur metabolism of plants. *Planta* 29, 67-109.
- Müller, W. (1979): (G) Nitrate leaching in vineyard soils of the Mosel. *Mitt. Deutsch. Bodenk. Ges.* 29, 641-648.
- Müller, W., Gärtel, W. and Zakosek, H. (1985): (G) Leaching of plant nutrients from vineyard soils. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 148, 417-428.
- Müllner, L. (1979): (G) Results of research project concerning chlorosis. *Mitt. Klosterneuburg* 29, 141-150.
- Münch, E. (1930): (G) Translocation of materials in plants. Fischer Verlag, Jena.
- Mulder, E.G. (1948): Importance of molybdenum in the nitrogen metabolism of microorganism and higher plants. *Plant and Soil* 1, 94-119.
- Mulder, E.G. (1956): Effect of the mineral nutrition of potato plants on the biochemistry and the physiology of the tubers. *Neth. J. Agric. Sci.* 4, 333-356.
- Munch, J.C. and Ottow, J.C.G. (1983): (F) Bacterial reduction of amorphous and crystalline iron oxides. *Science du Sol - Bulletin de l'A.F.E.S* No. 3-4, 205-215.
- Mundel, G. and Krell, W. (1978): (G) Changes in chemical criteria of a grassland soil due to long-term application of high nitrogen rates. *Arch. Acker- u. Pflanzenbau u. Bodenk.* 22, 643-651.
- Munk, H. (1958): (G) The nitrification of ammonium salts in acid soils. *Landw. Forsch.* 11, 150-156.
- Munk, H. (1972): (G) Vertical migration of inorganic phosphate under conditions of a high phosphate application. *Landw. Forsch.* 27/1. Sonderh., 192-199.
- Munn, D.A. and Jackson, W.A. (1978): Nitrate and ammonium uptake by rooted cuttings of sweet potato. *Agron. J.* 70, 312-316.
- Munson, R.D. (1985): Potassium in Agriculture. *Proc. Intern. Symposium, Atlanta 1985.* Am. Soc. Agron. Madison, USA.
- Muraka, I.P., Jackson, T.L. and Moore, D.P. (1973): Effects of N, K and Cl on N components of Russet Burbank potatoes. *Agron. J.* 65, 868.
- Murata, Y. and Matsushima, S. (1975): Rice. *In: Crop Physiology* (L.T. Evans, ed.), p. 73-99. Cambridge University Press.
- Murozumi, M., Chow, T.J. and Patterson, C. (1969): Chemical concentrations of pollutant lead aerosols, terrestrial dust and sea salts in Greenland and Antarctic snow strata. *Geochim. Cosmochim. Acta* 33, 1247-1294.
- Murphy, L.S. and Walsh, L.M. (1972): Correction of micronutrient deficiencies with fertilizers. *In: Micronutrients in Agriculture*, p. 347-387.

- Murphy, R.P. (1959): Some factors influencing cation uptake by excised roots of perennial ryegrass. *Plant and Soil* 10, 242-249.
- Myers, R.J.K. and Paul, E.A. (1971): Plant uptake and immobilization of  $^{15}\text{N}$ -labelled ammonium nitrate in a field experiment with wheat. *In: Nitrogen-15 in Soil Plant Studies*, p. 55-64, I.A.E.A. Vienna.
- Myttenaere, C. (1964): (F) Effect of the strontium-calcium ratio on the localisation of strontium and calcium in *Pisum sativum*. *Physiol. Plant* 17, 814-827.
- Nair, K.P.P. and Mengel, K. (1984): Importance of phosphate buffer power for phosphate uptake by rye. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 48, 92-95.
- Nanzyo, M. and Watanabe, Y. (1982): Diffuse reflectance infrared spectra and ion adsorption properties of the phosphate surface complex on goethite. *Soil Sci. Plant Nutr.* 28, 359-368.
- Neales, T.F. (1956): Components of the total magnesium content within the leaves of white clover and perennial rye grass. *Nature* 177, 388-389.
- Neish, A.C. (1939): Studies on chloroplasts. *Biochem. J.* 33, 300-308.
- Nelson, W.L. (1968): Plant factors affecting potassium availability and uptake, p. 355-380. *In: The Role of Potassium in Agriculture*. Madison/USA.
- Németh, K. (1979): The availability of nutrients in the soil as determined by electro-ultrafiltration (EUF). *Adv. Agron.* 31, 155-188.
- Németh, K., Mengel, K. and Grimme, H. (1970): The concentration of K, Ca and Mg in the saturation extract in relation to exchangeable K, Ca and Mg. *Soil Sci.* 109, 179-185.
- Németh, K., Makhadm, I.Q., Koch, K. and Beringer, H. (1979): Determination of categories of soil nitrogen by electro-ultrafiltration (EUF). *Plant and Soil* 53, 445-453.
- Ness, P.J. and Woolhouse, H.W. (1980): 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.
- Neubauer, H. and Schneider, W. (1923): (G) The nutrient uptake of seedlings and its application for the estimation of the nutrient content in soils. *Z. Pflanzenenerähr. Düng. Bodenk. A* 2, 329-362.
- Neubert, P., Wrazidlo, W., Vilemeyer, H.P., Hundt, I., Gollmick, F. and Bergmann, W. (1970): (G) Tables of plant analysis. *Inst. of Plant Nutrition*, Jena.
- Newman, A.C.D. (1969): 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.
- Newman, E.I. (1974): Root and soil water relations. *In: E.W. Carson: The Plant Root and Its Environment*, p. 362-440. University Press of Virginia, Charlottesville.
- Newman, E.I. and Andrews, R.E. (1973): Uptake of phosphorus and potassium in relation to root growth and root density. *Plant and Soil* 38, 49-69.
- Neyra, C.A. and Döbereiner, J. (1977): Nitrogen fixation in grasses. *Adv. in Agron.* 29, 1-38.
- Nicholas, D.J.D. (1960): 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.
- Nicholas, D.J.D. (1961): Minor mineral nutrients. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 12, 63-90.
- Nigam, S.N. and McConnell, W.B. (1976): Metabolism of  $\text{Na}_2\text{SeO}_4$  in *Astragalus bisulcatus*, lima bean and wheat: a comparative study. *J. Exp. Bot.* 27, 565-571.



- Nishizawa, N., Yoshida, T. and Arima, Y. (1983): Electron microscopic study of associative N<sub>2</sub>-fixing bacteria in roots of rice seedlings. *Soil Sci. Plant Nutr.* 29, 261-270.
- Nobel, P.S. (1970): Relation of light-dependent potassium uptake by pea leaf fragments to the pK of the accompanying organic acid. *Plant Physiol.* 46, 491-493.
- Nommick, H. (1966): 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.
- Nowakowski, T.Z. (1962): Effects of nitrogen fertilizers on total nitrogen soluble nitrogen and soluble carbohydrate contents of grass. *J. Agric. Sci.* 59, 387-392.
- Nuttall, W.F., Warkentin, B.P. and Carter, A.L. (1967): 'A' values of potassium related to other indexes of soil potassium availability. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 31, 344-348.
- Nyatsanga, T. and Pierre, W.H. (1973): Effect of nitrogen fixation by legumes on soil acidity. *Agron. J.* 65, 936-940.
- Nye, P.H. (1968): Processes in the root environment. *J. Soil Sci.* 19, 205-215.
- Nye, P.H. (1977): The rate limiting step in plant nutrient absorption from the soil. *Soil Sci.* 123, 292-297.
- Nye, P.H. (1979): 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.
- Nye, P.H. (1979): Diffusion of ions and unchanged solutes in soils and clays. *Adv. Agron.* 31, 225-272.
- Nye, P.H. and Tinker, P.B. (1977): *Solute movement in the soil root system.* Blackwell Scientific Publications, Oxford, London, Edinburgh, Melbourne.
- Oaks, A. and Bidwell, R.G.S. (1970): Compartmentation of intermediary metabolites. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 21, 43-66.
- Oaks, A. and Hirel, B. (1985): Nitrogen metabolism in roots. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 36, 345-365.
- Oaks, A., Wallace, W. and Stevens, D. (1972): Synthesis and turnover of nitrate reductase in corn roots. *Plant Physiol.* 50, 649-654.
- Obigbesan, G.O. (1970): (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.*
- Obigbesan, G.O. (1973): 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.
- O'Connor, G.A., Lindsay, W.L. and Olsen, S.R. (1971): Diffusion of iron and iron chelates in soil. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* 35, 407-410.
- Odell, R.T., Melsted, S.W. and Walker, W.M. (1984): Changes in organic carbon and nitrogen of Morrow plot soils under different treatments, 1904-1973. *Soil Sci.* 137, 160-171.
- Oertli, J.J. (1962): Loss of boron from plants through guttation. *Soil Sci.* 94, 214-219.
- Oertli, J.J. (1963): 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.
- Oertli, J.J. (1980): Controlled-release fertilizers. *Fertilizer Research* 1, 103-123.

- Oertli, J.J. and Richardson, W.F. (1970): The mechanism of boron immobility in plants. *Physiol. Plant.* 23, 108-116.
- Özbek, N. (1969): 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.
- Ogren, W.L. (1984): Photorespiration: pathways, regulation and modification. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 35, 415-452.
- Ohki, K. (1976): Effect of zinc nutrition on photosynthesis and carbonic anhydrase activity in cotton. *Physiol. Plant.* 38, 300-304.
- Ohki, K. (1981): Manganese critical levels for soybean growth and physiological processes. *J. Plant Nutr.* 3, 271-284.
- Ohlroge, A.J. (1977): Plant growth regulators in intensive agricultural systems. *In: Proc. Int. Sem. on Soil Environment and Fertility Management in Intensive Agriculture.* (The Soc. Sci. Soil and Manure, Japan, ed.) p. 590-593. Tokyo.
- Okajima, H., Kubota, H. and Sakuma, T. (1983): Hysteresis in the phosphorus sorption and desorption processes of soils. *Soil Sci. Plant Nutr.* 29, 271-283.
- Okuda, A. and Takahashi, E. (1965): 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.*
- Oldenkamp, L. and Smilde, K.W. (1966): Copper deficiency in douglas fir *Pseudotsuga menziesii* Mirb. *Franco. Plant and Soil* 25, 150-152.
- Ollagnier, M. and Ochs, R. (1971): (F) The chlorine nutrition of oil palm and coconut. *Oléagineux*, 26e année, No. 6, 367-372.
- Olsen, R.A., Bennett, J.B., Blume, D. and Brown, J.C. (1981): Chemical aspects of the Fe stress response mechanism in tomatoes. *J. Plant Nutr.* 3, 905-921.
- Olsen, S.R. (1972): Micronutrient interactions. *In: 'Micronutrients in Agriculture'*. Ed. Soil. Sci. Soc. Amer. Inc., Madison/Wisconsin, p. 243-264.
- Olsen, S.R., Cole, C.V., Watanabe, F.S. and Dean, C.A. (1954): Estimation of available phosphorus in soils by extraction with sodium bicarbonate. *US. Dept. Agric. Cir. No. 939*, 19.
- Olsen, S.R. and Watanabe, F.S. (1970): Diffusive supply of phosphorus in relation to soil texture variations. *Soil Sci.* 110, 318-327.
- Orlovius, K. and Höfner, W. (1976): (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.
- Osmond, C.B. (1976): Ion absorption and carbon metabolism in cells of higher plants, p. 347-372. *In: Encyclop. Plant Physiol.* Vol. 2, Part A. Ed. Lüttge and Pitman, Springer Berlin, Heidelberg, New York.
- Osmond, C.B. (1978): Crassulacean acid metabolism: A curiosity in context. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 29, 379-414.
- O'Toole, J.C., Ozbun, J.L. and Wallace, D.H. (1977): Photosynthetic response to water stress in *Phaseolus vulgaris*. *Physiol. Plant.* 40, 111-114.
- Ottow, J.C.G., Benckiser, G., Watanabe, I. and Santiago, S. (1983): Multiple nutritional soil stress as the prerequisite for iron toxicity of wetland rice (*Oryza sativa* L.). *Trop. Agric. (Trinidad)* 60, 102-106.
- Ouellette, G.J. and Lachance, R.O. (1954): Soil and plant analysis as means of diagnosing boron deficiency in alfalfa in Quebec. *Canad. J. Agric. Sci.* 34, 494-503.

Overnell, J. (1975): Potassium and photosynthesis in the marine diatom *Phaeodactylum tricornutum* as related to washes with sodium chloride. *Physiol. Plant.* 35, 217-224.

Ozaki, L.G. (1955): Effectiveness of foliar manganese sprays on peas and beans. *Amer. Soc. Hort. Proc.* 66, 313-316.

Ozanne, P.G., Wooley, J.T. and Broyer, T.C. (1957): Chlorine and bromine in the nutrition of higher plants. *Austr. J. Biol. Sci.* 10, 66-79.

Paauw, F. Van Der (1958): Relations between the potash requirements of crops and meteorological conditions. *Plant and Soil* 3, 254-268.

Paauw, F. Van Der (1962): Fertilization with phosphorus. Intern. superphosphate manufacturers' association. Extr. Bull. Docum. No. 32, Paris.

Paauw, F. Van Der (1965): Factors controlling the efficiency of rock phosphate for potatoes and rye on humic sandy soils. *Plant and Soil* 22, 81-98.

Paauw, F. Van Der (1969): (G) Development and evaluation of a new water extraction technique for the determination of available phosphate. *Landw. Forsch.* 23/II. Sonderh., 102-109.

Padurariu, A., Horovitz, C.T., Paltineanu, R. and Negomireanu (1969): On the relationship between soil moisture and osmotic potential in maize and sugar beet plants. *Physiol. Plant.* 22, 850-860.

Pätzold, C. and Dambroth, M. (1964): (G) Sensitivity to injury. *Der Kartoffelbau* 15, 291-292.

Page, A.L., Ganje, T.J. and Joshi, M.S. (1971): Lead quantities in plants, soils and air near some major highways in Southern California. *Hilgardia* 41, 1-31.

Page, E.R. (1962): Studies in soil and plant manganese. II. The relationship of soil pH to manganese availability. *Plant and Soil* 16, 247-257.

Page, E.R. and Gerwitz, A. (1969): Phosphate uptake by lettuces and carrots from different soil depths in the field. *J. Sci. Fd. Agric.* 20, 85-90.

Page, M.B. and Talibudeen, O. (1977): Nitrate concentrations under winter wheat and in fallow soil during summer at Rothamsted. *Plant and Soil* 47, 527-540.

Palmer, J.M. (1976): The organization and regulation of electron transport in plant mitochondria. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 27, 133-157.

Palzkill, D.A. and Tibbits, T.W. (1977): Evidence that root pressure flow is required for calcium transport to the head leaves of cabbage. *Plant Physiol.* 60, 854-856.

Parfitt, R.L. (1978): Anion adsorption by soils and soil materials. *Adv. Agron.* 30, 1-50.

Parfitt, R.L. and Smart, R.S.C. (1978): The mechanism of sulfate adsorption on iron oxides. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 42, 48-50.

Park, C.S. (1975): The micronutrient problem of Korean Agriculture. *In: Proc of Internat. Symp. commemorating the 30th Anniversary of Korean Liberation (Nat. Acad. Sci. Rep. Korea, ed.)* p. 847-862, Seoul.

Parker, J.H. (1972): How fertilizer moves and reacts in the soil. *Crops and Soils Magazine*, Nov. 1972

Pate, J.S. (1971): 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.

Pate, J.S. (1980): Transport and partitioning of nitrogenous solutes. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31, 313-340.

Pate, J.S., Atkins, C.A., Hamel, K., McNeil, D.L. and Layzell, D.B. (1979): Transport of organic solutes in phloem and xylem of a nodulated legume. *Plant Physiol.* 63, 1082-1088.

- Patrick, W.H. jr. and Reddy, K.R. (1977): Fertilizer nitrogen reactions in flooded soils. Proc. Intern. Seminar on Soil Environment and Fertility Management in Intensive Agriculture, p. 275-281, Tokyo.
- Paul, R.E. and Jones, R.L. (1975): Studies on the secretion of maize root cap slime. II. Localization of slime production. *Plant Physiol.* 56, 307-312.
- Paul, R.E. and Jones, R.L. (1976): Studies on the secretion of maize root cap slime. IV. Evidence for the involvement of dictyosomes. *Plant Physiol.* 57, 249-256.
- Pedro, G. (1973): (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.
- Peech, M. (1961): Lime requirements vs. soil pH curves for soils of New York State. Ithaca, N.Y. Agronomy, Cornell University.
- Pelton, W.L. (1969): Influence of low rates on wheat yield in southwestern Saskatchewan. *Canad. J. Plant Sci.* 49, 607-614.
- Penningsfield, F. and Forchthammer, L. (1961): (G) Response of the most important vegetables on a varied nutrient ratio in fertilizer application. *Die Gartenbauwiss.* 8, 347-372.
- Penningsfield, F. and Kurzmann, P. (1966/67): (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.
- Penny, M.G. and Bowling, D.J.F. (1974): A study of potassium gradients in the epidermis of intact leaves of *Commelina communis* L. in relation to stomatal opening. *Planta* 119, 17-25.
- Peoples, T.R. and Koch, D.W. (1979): Role of potassium in carbon dioxide assimilation in *Medicago sativa* L. *Plant Physiol.* 63, 878-881.
- Perur, N.G., Smith, R.L. and Wiebe, H.H. (1961): Effect of iron chlorosis on protein fractions of corn leaf tissues. *Plant Physiol.* 36, 736-739.
- Peter, A. v. (1987): (G) Fertilizer use in developing countries. Büntehof Colloquium, Sept.
- Peterson, P.J. (1969): The distribution of Zn-65 in *Agrostis tenuis* and *A. stolonifera* tissues. *J. Exp. Bot.* 20, 863-875.
- Peterson, P.J. and Butler, G.W. (1962): The uptake and assimilation of selenite by higher plants. *Aust. J. Biol. Sci.* 15, 126-146.
- Peterson, R.B. and Zelitch, I. (1982): Relationship between net CO<sub>2</sub> assimilation and dry weight accumulation in field-grown tobacco. *Plant Physiol.* 70, 677-685.
- Petterson, A. (1976): Heavy metal ion uptake by plants from solutions with metal ion, plant species and growth period variations. *Plant and Soil* 45, 445-459.
- Pfaff, C. (1963): (G) The behaviour of nitrogen in the soil after a long-term lysimeter experiment. *Z. Acker- u. Pflanzenbau* 117, 77-99.
- Pfaff, C. (1963): (G) The leaching of calcium, magnesium, chloride, and sulphate out of the soil profile (lysimeter experiments). *Z. Acker- u. Pflanzenbau* 117, 117-128.
- Pflüger, R. (1974): (G) Investigations on light-induced cation fluxes of isolated chloroplasts. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 87, 383-388.
- Pflüger, R. and Mengel, K. (1972): (G) The photochemical activity of chloroplasts obtained from plants with a different potassium nutrition. *Plant and Soil* 36, 417-425.
- Pflüger, R. and Wiedemann, R. (1977): (G) Effect of monovalent cations on the nitrate reduction in *Spinacia oleracea* L. *Z. Pflanzenphysiol.* 85, 125-133.

- Pickard, P.G. (1984): Voltage transients elicited by brief chilling: short communications. *Plant, Cell and Environment* 7, 679-682.
- Pierce, W.S. and Higinbotham, N. (1970): Compartments and fluxes of  $K^+$ ,  $Na^+$ , and  $Cl^-$  in *Avena* coleoptile cells. *Plant Physiol.* 46, 666-672.
- Pilbeam, D.J. and Kirkby, E.A. (1983): The physiological role of boron in plants. *J. Plant Nutr.* 6, 563-582.
- Pimentel, D., Hurd, L.E., Bellotti, A.C., Forster, M.J., Oka, I.N., Sholes, O.D. and Whitman, R.J. (1973): Food production and the energy crisis. *Science* 182, 443-449.
- Pissarek, H.P. (1973): (G) The development of potassium deficiency symptoms in spring rape. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 136, 1-96.
- Pissarek, H.P. (1979): (G) Influence of intensity and performance of Mg deficiency on the grain yield of oats. *Z. Acker- u. Pflanzenbau* 148, 62-71.
- Platt, S.G., Plaut, Z. and Bassham, J.A. (1977): Ammonia regulation of carbon metabolism in photosynthesizing leaf discs. *Plant Physiol.* 60, 739-742.
- Pluenneke, R.H. and Joham, H.E. (1972): The influence of low substrate sodium levels upon the free amino acid content of cotton leaves. *Plant Physiol.* 49, 502-505.
- Poljakoff-Mayber, A. and Gale, J. (1975): *Plants in Saline Environments*. Ecological Studies, Vol. 15. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- Pollard, A.S., Parr, A.J. and Loughman, B.C. (1977): Boron in relation to membrane function in higher plants. *J. Exp. Bot.* 28, 831-841.
- Ponnamperuma, F.N. (1965): 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.
- Ponnamperuma, F.N. (1972): The chemistry of submerged soils. *Adv. Agron.* 24, 29-96.
- Ponnamperuma, F.N. (1978): Electrochemical changes in submerged soils and the growth of rice. *In: Soils and Rice*. (The Intern. Rice Research Institute, ed.) p. 421-441, Los Baños, Philippines.
- Poole, R.J. (1978): Energy coupling for membrane transport. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 29, 437-460.
- Poovaiah, B.W. (1979): Role of calcium in ripening and senescence. *Comm. Soil. Sci. Plant Anal.* 10, 83-88.
- Poovaiah, B.W. and Leopold, A.C. (1973): Inhibition of abscission by calcium. *Plant Physiol.* 51, 848-851.
- Portis, A.R. and McCarty, R.E. (1974): 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.
- Poskuta, J. and Kochanska, K. (1978): The effect of potassium glycidate on the rates of  $CO_2$ -exchange and photosynthetic products of bean leaves. *Z. Pflanzenphysiol.* 89, 393-400.
- Possingham, J.V. (1956): Mineral nutrition and amino acids in tomato. *Aust. J. Biol. Sci.* 9, 539-551.
- Possingham, J.V., Vesik, M. and Merceri, F.V. (1964): The fine structure of leaf cells of manganese-deficient spinach. *J. Ultrastructure Res.* 11, 68-83.
- Postgate, J. (1985): Nitrogenase. *Biologist* 32, 43-48.
- Powell, P.E., Szaniszló, P.F. and Reid, C.P.P. (1983): Confirmation of occurrence of hydroxamate siderophores in soil by a novel *Escherichia coli* bioassay. *Appl. Environ. Microbiol.* 46, 1080-1083.

- Pozuelo, J.M., Espelie, K.E. and Kolattukudy, P.E. (1984): Magnesium deficiency results in increased suberization in endodermis and hypodermis of corn roots. *Plant Physiol.* **74**, 256-260.
- Praag, H.J. Van, Fischer, V. and Riga, A. (1980): 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: 2. Fixed ammonium turnover and nitrogen reversion. *Soil Sci.* **130**, 100-105.
- Praske, J.A. and Plocke, D.J. (1971): A role for zinc in the structural integrity of the cytoplasmic ribosomes of *Euglena gracilis*. *Plant Physiol.* **48**, 150-155.
- Pratt, P.F. (1965): Potassium. *In: Methods of Soil Analysis*, part 2 (C.A. Black *et al.*, eds.) *Agronomy* **9**, 1023-1031. Am. Soc. of Agron., Madison, Wis.
- Pratt, P.F. (1966): Chromium, p. 136-141. *In: H.D. Chapman, Diagnostic Criteria for Plants and Soils*. University of California, Div. of Agric. Sciences.
- Pratt, P.F. (1966): Vanadium, p. 480-483. *In: H.D. Chapman: Diagnostic Criteria for Plants and Soils*, University of California, Riverside.
- Prause, A. (1968): (G) Results of a three years trial with phosphorus following the application of various phosphate forms. *Thaer-Archiv* **12**, 97-114.
- Preiss, J. (1982): Regulation of the biosynthesis and degradation of starch. *Ann. Rev. Plant Physiol.* **33**, 431-454.
- Preiss, J. and Levi, C. (1979): 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.
- Pressman, B.C. (1976): Biological applications of ionophores. *Ann. Rev. Biochem.* **45**, 501-530.
- Price, C.A. (1968): Iron compounds and plant nutrition. *Ann. Rev. Plant Physiol.* **19**, 239-248.
- Price, C.A. (1970): *Molecular Approaches to Plant Physiology*. McGraw-Hill, p. 398.
- Price, C.A. (1972): 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.
- Priebe, A., Klein, H. and Jagger, H. (1978): Role of polyamines in  $\text{SO}_2$  polluted pea plants. *J. Exptl. Bot.* **29**, 1045-1050.
- Primost, E. (1968): (G) The influence of fertilizer application on the quality of wheat. *Landw. Forsch.* **22**. Sonderh., 149-157.
- Primost, E. and Rittmeyer, G. (1968): (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.
- Prince, A.L., Zimmerman, M. and Bear, F.E. (1947): The magnesium supplying powers of 20 New Jersey soils. *Soil Sci.* **63**, 69-78.
- Prummel, J. (1957): Fertilizer placement experiments. *Plant and Soil* **8**, 231-253.
- Puckett, K.J., Nieboer, E., Flora, W.P. and Richardson, D.H.S. (1973): Sulfur dioxide: its effect on photosynthetic C-14 fixation in lichens and suggested mechanisms of phytotoxicity. *New Phytol.* **72**, 141-154.
- Pulss, G. and Hagemeister, H. (1969): (G) Hypomagnesaemie after the feeding of wilted silage of pasture herbage during the stable period. *Z. Tierphysiol., Tierernäh. u. Futtermilch.* **25**, 32-42.

- Pushnik, J., Miller, G. and Giannini, J. (1984): Re-establishment of photo-chemical 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.
- Quispel, A. (1983): 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. Bielecki, eds.) p. 286-329, Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo.
- Radin, J.W., Parker, L.L. and Quinn, Q. (1982): 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.
- Radmer, R. and Kok, B. (1975): Energy capture in photosynthesis: Photosystem II. Ann. Rev. Biochem. 44, 409-433.
- Raggio, M. and Raggio, N. (1962): Root nodules. Ann. Rev. Plant Physiol. 13, 109-128.
- Raghavendra, A.S. and Das, V.S.R. (1978): 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.
- Raikov, L. (1971): Reclamation of solonetz soils in Bulgaria, p. 35-47. In: I. Szabolcs: European Solonetz Soils and Their Reclamation. Akadémiai Kiadó, Budapest.
- Rains, D.W. (1972): Salt transport by plants in relation to salinity. Ann. Rev. Plant Physiol. 23, 367-388.
- Raman, K.V. and Jackson, M.L. (1964): Vermiculite surface morphology. In: Clays and clay minerals, p. 423-429. 12th Natl. Conf. Pergamon Press, New York.
- Randall, G.W. and Schulte, E.E. (1971): Manganese fertilization of soybeans in Wisconsin. Proc. Wis. Fert. and Agrilime Conf. 10, 4-10.
- Randhawa, N.S., Sinha, M.K. and Takkar, P.N. (1978): Micronutrients. In: Soils and Rice (Intern. Rice Research Institute, ed.) p. 581-603, Los Baños, Philippines.
- Rao, K.P. and Rains, D.W. (1976): Nitrate absorption by barley. Plant Physiol. 57, 55-58.
- Rao, N.R., Naithaini, S.C., Jasanwala, R.T. and Singh, Y.D. (1982): Changes in indolacetic acid oxidase and peroxidase activities during cotton fibre development. Z. Pflanzenphysiol. 106, 157-165.
- Rapp, A., Frank, H. and Ullemeyer, H. (1971): (G) The aromatic compounds of various wines. Deutsche Lebensmittel-Rundsch. 3, 81-85.
- Raschke, R. (1975): Stomatal action. Ann. Rev. Plant Physiol. 26, 309-340.
- Rathore, V.S., Bajaj, Y.P.S. and Wittwer, S.H. (1972): Sub cellular localization of zinc and calcium in bean (*Phaseolus vulgaris* L.) tissues. Plant Physiol. 49, 207-211.
- Rathsack, R. (1978): (G) The nitrification inhibiting effect of dicyan diamide. Landw. Forsch. 31, 347-358.
- Ratner, A. and Jacoby, B. (1976): Effect of  $K^+$ , its counter anion, and pH on sodium efflux of barley root tips. J. Exp. Botany 27, 843-852.
- Rausser, W.E. (1973): Zinc toxicity in hydroponic culture. Can. J. Bot. 51, 301-304.
- Raven, J.A. (1980): Short- and long distance transport of boric acid in plants. New Phytol. 84, 231-249.
- Raven, J.A. (1983): The transport and function of silicon in plants. Biol. Rev. 58, 179-207.
- Raven, J.A. and Smith, F.A. (1976): Nitrogen assimilation and transport in vascular land plants relation to intracellular pH regulation. New Phytol. 76, 415-431.

- Ray, T.B. and Black, C.C. (1979): The C<sub>4</sub> 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.
- Raymond, K.N. (1977): Kinetically inert complexes of the siderophores in studies of microbial iron transport. *In: Bioinorganic chemistry II, Adv. Chemistry (K.N. Raymond, ed.)* p. 33-54. Amer. Chem. Soc. Washington DC.
- Rebeille, F., Bligny, R. and Douce, R. (1984): Is the cytosolic P<sub>i</sub> concentration a limiting factor of plant cell respiration? *Plant Physiol.* 74, 355-359.
- Reddy, K.R., Patrick, W.H. and Phillips, R.E. (1976): Ammonium diffusion as a factor in nitrogen loss from flooded soils. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 40, 528-533.
- Reddy, K.R. and Rao, P.S.C. (1983): Nitrogen and phosphorus fluxes from a flooded organic soil. *Soil Sci.* 136, 300-307.
- Reichenbach, H. von (1972): Factors of mica transformation. *In: Potassium in soil*, p. 33-42. Proc. 9th Colloq. Int. Potash Inst., Bern.
- Reilly, C. (1969): The uptake and accumulation of copper by *Becium homblei* (De Wild). Duvig and Planke. *New Phytologist* 68, 1081-1087.
- Reisenauer, H.M. (1963): The effect of sulfur on the absorption and utilization of molybdenum by peas. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* 34, 871-875.
- Reisenauer, H.M., Tabikh, A.A. and Stout, P.R. (1962): Molybdenum reactions with soils and the hydrous oxides of iron, aluminium and titanium. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* 26, 23-27.
- Reisenauer, H.M., Walsh, L.M. and Hoeft, R.G. (1973): 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.
- Reissig, H. (1962): (G) The influence of liming on the Sr-90 uptake by crops under field conditions. *Kernenergie* 5, 678-684.
- Reith, J.W.S. (1959): Fertilizer placement for swedes and turnips. *Emp. J. Exp. Agric.* 27, 300-312.
- Rendig, V.V., Oputa, C. and McComb, E.A. (1976): Effects of sulphur deficiency on non-protein nitrogen, soluble sugars and N/S ratios in young corn plants. *Plant and Soil* 44, 423-437.
- Rensing, L. and Cornelius, G. (1980): (G) Biological membranes as components of oscillating systems. *Biol. Rdsch.* 18, 197-209.
- Reuther, W. and Labanauskas, C.K. (1966): Copper, p. 157-179. *In: H.C. Chapman: Diagnostic Criteria for Plants.* Univ. of California, Agric. Pub. Berkeley U.S.
- Rex, M.J. (1984): (G) Importance of soil-rooting on yield and nutrient uptake of cereals. Ph.D. Thesis, FB Applied Biology. Justus-Liebig-University, Giessen.
- Rezk, A.I. and Amer, F. (1969): Exchangeable potassium and its selectivity by soils as quantity-intensity parameters for soil potassium. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* 33, 876-880.
- Ribaillier, D. and Auzac, J. d' (1970): (F) New perspectives in hormone stimulation of the production of *Hevea brasiliensis*. *R.G.C.P.* 47, 433-439.
- Rich, C.J. (1968): Mineralogy of soil potassium. *In: The Role of Potassium in Agriculture*, p. 79-96. Amer. Soc. Agron., Madison/USA.
- Rich, C.J. (1972): Potassium in soil minerals, p. 15-31. *In: Potassium in Soil*, Intern. Potash Inst., Bern.
- Rich, C.J. and Black, W.R. (1964): Potassium exchange as affected by cation size, pH and mineral structure. *Soil Sci.* 97, 384-390.



- Richards, L.A. (1941): A pressure-membrane extraction apparatus for soil solution. *Soil Sci.* 51, 377-386.
- Richards, I.R. (1979): A review of FAO data responses of tropical crops to fertilizers 1961-1977. Fisons Ltd. Felixstowe.
- Riehle, G. and Jung, J. (1966): (G) The process of nitrite formation in spinach. *Landw. Forsch.* 19, 231-242.
- Riehm, H. (1959): (G) The ammonium lactate acetic acid method for the determination of easily soluble phosphates in calcareous soils. *Agrochimica* 3, 49-65.
- Riehm, H. and Quellmalz, E. (1959): (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.*
- Riga, A., Fischer, V. and Van Praag, H.J. (1980): 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.
- Riley, D. and Barber, S.A. (1971): 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.
- Rinne, R.W. and Langston, R.G. (1960): Effect of growth on redistribution of some mineral elements in peppermint. *Plant Physiol.* 35, 210-215.
- Rios, M.A. and Pearson, R.W. (1964): The effect of some chemical environmental factors on cotton behavior. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* 28, 232-235.
- Robards, A.W., Jackson, S.M., Clarkson, D.T. and Sanderson, J. (1973): The structure of barley roots in relation to the transport of ions into the stele. *Protoplasma* 77, 291-312.
- Robertson, G.A. and Loughman, B.C. (1974): Reversible effects of boron on the absorption and incorporation of phosphate in *Vicia faba* L. *New Phytol.* 73, 291-298.
- Robinson, F.A. (1973): Vitamins, p. 195-220. *In: Photochemistry. Vol. III. Ed. L.P. Miller.*
- Robson, A.D., Dilworth, M.J. and Chatel, D.L. (1979): Cobalt and nitrogen fixation in *Lupinus angustifolius* L. I. Growth, nitrogen concentrations and cobalt distribution. *New Phytol.* 83, 53-62.
- Robson, A.D., Hartley, R.D. and Jarvis, S.C. (1981): Effect of copper deficiency on phenolic and other constituents of wheat (*Triticum aestivum* cultivar Sappo) cell walls. *New Phytol.* 89, 361-372.
- Robson, A.D. and Pitman, M.G. (1983): Interactions between nutrients in higher plants. *In: Inorganic Plant Nutrition* (A. Läuchli and R.L. Bielecki, eds.) p. 147-173. *Encycl. Plant Physiol. New Series Vol. 15A*, Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo.
- Roelofs, J.M., Boxman, A.W. and van Dijk, H.F.G. (1987): 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. (1959): (G) Textbook of Agronomy, 5. ed., p. 149, Verlag P. Parey, Berlin und Hamburg.
- Römer, W. (1971): (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.

- Römheld, V. and Marschner, H. (1979): 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.
- Römheld, V. and Marschner, H. (1981): Rhythmic iron stress reactions in sunflower. *Physiol. Plant* 53, 354-360.
- Römheld, V. and Marschner, H. (1981): Iron deficiency stress induced morphological changes and physiological changes in the root tips of sunflower (*Helianthus annuus*, cv Sobrid). *Physiol. Plant.* 53, 354-360.
- Römheld, V. and Marschner, H. (1983): Mechanism of iron uptake by peanut plants. I. Fe<sup>III</sup> reduction, chelate splitting, and release of phenolics. *Plant Physiol.* 71, 949-954.
- Römheld, V. and Marschner, H. (1986): Mobilization of iron in the rhizosphere of different plant species. *Adv. Plant Nutr.* 2, 155-204.
- Roll-Hansen, J. (1952): Steaming of soil for tomatoes. State Experiment Station Kvitzmar, Stjördal, Norway, Report No. 10.
- Rolston, D.E. (1977): Measuring nitrogen loss from denitrification. *California Agriculture* 31, 12-13.
- Rolston, D.E., Fried, M. and Goldhamer, D.A. (1976): Denitrification measured directly from nitrogen and nitrous oxide gas fluxes. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 40, 259-266.
- Rorison, I.H. (1960): Some experimental aspects of the calcicole-calcifuge problem. I. The effects of competition and mineral nutrition upon seedling growth in the field. *J. Ecol.* 48, 585-599.
- Rorison, I.H. (1960): The calcicole-calcifuge problem. II. The effects on mineral nutrition on seedling growth in solution culture. *J. Ecol.* 48, 679-688.
- Rorison, I.H. (1969): *Ecological Aspects of the Mineral Nutrition of Plants*. Blackwell Scientific Publ. Oxford and Edinburgh.
- Rorison, I.H.: (1980) 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. Plenum Press.
- Roscoe, B. (1960): The distribution and condition of soil phosphate under old permanent pasture. *Plant and Soil* 12, 17-29.
- Roubelakis, K.A. and Kliewer, W.M. (1978): 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.
- Roussel, N., Van Stallen, R. and Vlassak, K. (1966): (F) Results of experimentation over two years with anhydrous ammonia. *J. Intern. Inst. Sugar Beet Res., Tienen* 2, 35-52.
- Roux, L. (1968): (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.
- Rovira, A.D., Bowden, G.D. and Foster, R.C. (1983): The significance of rhizosphere microflora and mycorrhizas in plant nutrition. In: *Inorganic Plant Nutrition, New Series, Vol. 15A* (A. Läuchli and R.L. Bielecki, eds.) p. 61-93 Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo.
- Rovira, A.D. and Davey, C.B. (1974): Biology of the rhizosphere. In: *The Plant Root and its Environment* (E.W. Carson, ed.), p. 153-204. University Press of Virginia, Charlottesville.
- Ruffy, T.W., Miner, G.S. and Raper, C.D. jr. (1979): Temperature effects on growth and manganese tolerance in tobacco. *Agron. J.* 71, 638-644.

- Rush, D.W. and Epstein, E. (1976): Differences between salt-sensitive and salt-tolerant genotypes of the tomato. *Plant Physiol.* 57, 162-166.
- Russ, E. (1958): (G) The determination of available copper and manganese in soils with particular regard to the seedling method. Diss. d. Landw. Fakultät, Giessen.
- Russell, E.W. (1973): *Conditions and Plant Growth*, 10th Edition, Longman.
- Russell, R.S. and Clarkson, D.T. (1976): Ion transport in root systems. *In: N. Sunderland: Perspectives in Experimental Biology. Vol. 2. Botany*, p. 401-411, Pergamon Press, Oxford and New York.
- Russell, R.S., Rickson, J.B. and Adams, S.N. (1954): Isotopic equilibria between phosphates in soil and their significance in the assessment of fertility by tracer methods. *J. Soil Sci.* 5, 85-105.
- Rutland, R.B. (1971): Radioisotopic evidence of immobilization of iron in *Azalea* by excess calcium bicarbonate. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 96 (5), 653-655.
- Rutland, R.B. and Bukovac, M.J. (1971): The effect of calcium bicarbonate on iron absorption and distribution by *Chrysanthemum morifolium* (Ram). *Plant and Soil* 35, 225-236.
- Ryan, J., Curtin, D. and Cheema, M.A. (1985): Significance of iron oxides and calcium carbonate particle size in phosphate sorption by calcareous soils. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 49, 74-76.
- Ryan, P.F. (1962): Fertilizer placement for kale. *Irish J. Agric. Res.* 1, 231-236.
- Ryden, J.C., Syers, J.K. and Harris, R.F. (1973): Phosphorus in runoff and streams. *Adv. in Agron.* 25, 1-45.
- Saalbach, E. (1984): (G) The significance of atmospheric sulphur compounds for the supply of agricultural crops. *Angew. Bot.* 58, 147-156.
- Sadeghian, E. and Kühn, H.: (G) Effect of ancymidol and etrel on the gibberellic acid content (GA<sub>3</sub>) of cereal species. *Z. Pflanzenernähr. Bodenkd.* 135, 309-314. (1976)
- Saglio, P. (1969): (F) Iron nutrition of grapes. *Ann. Physiol. Vég.* 11, 27-35.
- Salami, U.A. and Kenefick, D.G. (1970): Stimulation of growth in zinc deficient corn seedlings by the addition of tryptophan. *Crop Sci.* 10, 291-294.
- Salmon, R.C. and Arnold, P.W. (1963): The uptake of magnesium under exhaustive cropping. *J. Agric. Sci.* 61, 421-425.
- San Valentin, G.O., Robertson, W.K., Johnson, J.T. and Weeks, W.W. (1978): Effect of slow-release fertilizer in fertilizer residues and on yield and composition on flue-cured tobacco. *Agron. J.* 70, 345-348.
- Sanders, F.E. and Tinker, P.B. (1973): Phosphate flow into mycorrhizal roots. *Pestic. Sci.* 4, 385-395.
- Sanders, J.L. and Brown, D.A. (1978): A new fiber optic technique for measuring root growth of soybeans under field conditions. *Agron. J.* 70, 1073-1076.
- Sanderson, G.W. and Cocking, E.C. (1964): Enzymic assimilation of nitrate in tomato plants. I. Reduction of nitrate to nitrite. *Plant Physiol.* 39, 416-422.
- Sandmann, G. and Böger, P. (1983): 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. Bielecki, eds.) p. 563-596, Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo.
- Sangster, A.G., Hodson, M.J. and Wynn Parry, D. (1983): Silicon deposition and anatomical studies in the inflorescence tracts of four *Phalaris* species with their possible relevance to carcinogenesis. *New Phytol.* 93, 105-122.

- Santarius, K.A. (1967): (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.
- Sauerbeck, D. (1982): (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.
- Sauerbeck, D. and Johnen, B. (1976): (G) The turnover of plants during the growth period and its influence on 'soil respiration'. *Z. Pflanzenern. Bodenk. Heft* 3, 315-328.
- Sauter, J.J. (1976): Analysis of the amino acids and amides in the xylem sap of *Salix caprea* L. in early spring. *Pflanzenphysiol.* 79, 276-280.
- Savant, N.K. and DeDatta, S.K. (1982): Nitrogen transformations in wetland rice soils. *Adv. Agron.* 35, 241-302.
- Scaife, M.A. and Clarkson, D.T. (1978): Calcium related disorders in plants - a possible explanation for the effect of weather. *Plant and Soil.* 50, 723-725.
- Schacherer, A. and Beringer, H. (1984): (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.
- Schachtschabel, P. (1940): (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. *Kolloid-Beiheft* 51, 199-276.
- Schachtschabel, P. (1954): (G) The available magnesium in soils and its determination. *Z. Pflanzenernähr. Düng. Bodenk.* 67, 9-23.
- Schachtschabel, P. (1955): (G) Manganese in the soil. *Die Phosphorsäure* 15, 133-139.
- Schachtschabel, P. (1967): (G) The influence of the pH on soil structure and the turnover of fertilizer phosphates in the soil. *Landw. Forsch.* 21, Sonderh., 40-49.
- Schäfer, P. and Siebold, M. (1972): (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.
- Schaller, K. (1984): (G) Accumulation of nitrate in wines. I. Investigations on musts and wines in the grape growing area "Rheingau". *Die Weinwissenschaft* 39, 113-131.
- Scharpf, H.C. and Wehrmann, J. (1975): (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.
- Scharrer, K. and Bürke, R. (1953): (G) The influence of nutrition on the vitamin A (carotene) synthesis in crops. *Z. Pflanzenernähr. Düng. Bodenk.* 62, 244-262.
- Scharrer, K. and Jung, J. (1955): (G) The influence of nutrition on the cation/ anion ratio in plants. *Z. Pflanzenernähr. Düng. Bodenk.* 7, 76-94.
- Scharrer, K. and Mengel, K. (1960): (G) On the transient occurrence of visible magnesium deficiency in oats. *Agrochimica* 4, 3-24.
- Scharrer, K. and Preissner, R. (1954): (G) The vitamin B, content of plants in relation to nutrition. *Z. Pflanzenernähr. Düng. Bodenk.* 67, 166-179.
- Scharrer, K. and Schaumlöffel, E. (1960): (G) The uptake of copper by spring cereals grown on copper deficient soils. *Z. Pflanzenernähr. Düng. Bodenk.* 89, 1-17.
- Scharrer, K. and Werner, W. (1957): (G) Dependence of ascorbic acid content on the nutrition of the plant. *Z. Pflanzenernähr. Düng. Bodenk.* 77, 97-110.
- Schechtner, G. and Deutsch, A. (1966): 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.
- Scheffer, B. and Scheffer, K. (1984): (G) The influence of lime and silicic acid on the mobility of phosphates (CAL) in mineral soils. *Landw. Forsch.* 37, 1-8.
- Scheffer, F. and Schachtschabel, P. (1982): (G) Textbook of Science. 11th ed. F.-Enke-Verlag, Stuttgart.
- Scheffer, F. and Welte, E. (1955): (G) Plant Nutrition, 3rd ed., p. 163, P.-Enke-Verlag, Stuttgart.
- Scherer, H.W. (1978): (G), Influence of Fe and Mn on the content of minerals and organic acids in maize and sunflower. Ph.D. Thesis, FB 19 Fac. Nutritional Sci., Justus-Liebig-University, Giessen.
- Scherer, H.W. (1980): (G) Dynamics and availability of non exchangeable  $\text{NH}_4^+$  in soils. *Landw. Forsch., Sonderh.* 37, 217-225, Kongressband.
- Scherer, H.W. and Danzeisen, L. (1980): (G) The effect of increasing nitrogen fertilizer rates on the development of root nodules, on the symbiotic  $\text{N}_2$  assimilation, and on growth and yield of broad beans (*Vicia faba* L.). *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 143, 464-470.
- Scherer, H.W., Mackown, C.T. and Leggett, J.E. (1984): Potassium-ammonium uptake interactions in tobacco seedlings. *J. Exptl. Bot.* 35, 1060-1070.
- Scherer, H.W. and Mengel, K. (1979): (G) Contents of fixed ammonium nitrogen of twelve representative soils in Hessa. *Landw. Forsch.* 32, 416-424.
- Scherer, H.W. and Mengel, K. (1981): (G) Effect of soil moisture on the release of non-exchangeable  $\text{NH}_4^+$  and its uptake by plants. *Mitt. Deutsch. Bodenk. Ges.* 32, 429-438.
- Scherer, H.W. and Mengel, K. (1983): (G) Turnover of  $^{15}\text{N}$  labelled nitrate nitrogen in soil as related to straw application and soil moisture. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 146, 109-117.
- Scherer, H.W., Schubert, S. and Mengel, K. (1982): (G) The effect of potassium nutrition on growth rate, carbohydrate content, and water retention in young wheat plants. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 145, 237-245.
- Schiff, J.A. (1983): Reduction and other metabolic reactions of sulfate. *In: Inorganic Plant Nutrition, Encycl. Plant Physiol. New Series Vol. 15A* (A. Läuchli and R.L. Bielecki, eds.) p. 401-421, Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo.
- Schiff, J.A. and Hodson, R.C. (1973): The metabolism of sulfate. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 24, 381-414.
- Schildbach, R. (1972): (G) Relationships between fertilizer application to brewing barley and the beer quality. *Z. Acker- u. Pflanzenbau* 136, 219-237.
- Schimansky, C. (1973): (G) Investigations into the translocation of magnesium (Mg-28) in sunflowers. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 136, 68-81.
- Schimansky, C. (1981): (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.
- Schlatter, C. (1983): (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.
- Schlechte, G. (1976): (G) Nutrient uptake of plants and mycorrhiza. I. Ectotrophic mycorrhiza. *Kali-Briefe, (Büntehof) Fachgeb.* 2, 6. Folge.

- Schlichting, E. (1960): (G) The phosphate and molybdate bond in soil profiles with iron congregations. *Z. Pflanzenernähr. Düng. Bodenk.* 90, 204-208.
- Schlichting, E. and Schwertmann, U. (1973): (G) Pseudogley and gley. Verlag Chemie, Weinheim.
- Schmalzfuss, K. (1963): (G) Plant Nutrition and Soil Science. 9th ed., p. 160. S.-Hirzel-Verlag, Stuttgart.
- Schmalzfuss, K. and Kolbe, G. (1963): (G) The farmyard manure. *Albrecht-Thaer-Archiv* 7, 199-213.
- Schmid, R. (1968): (G) Nitrogen fixing plants. *Naturw. Rdsch.* 21, 384-386.
- Schmidt, A. (1979): 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.
- Schmidt, K. and Unger, H. (1968): (G) Comparative investigations into the effects of straw and farmyard manure application on crop yield and the cellulolytic activity in the soil. *Albrecht-Thaer-Archiv* 12, 227-239.
- Schmitt, L. and Brauer, A. (1969): (G) Compound fertilizers and straight fertilizers in trials lasting 10 years. *Landw. Forsch.* 22, 244-261.
- Schmitt, L. and Brauer, A. (1979): (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. Sauerländer's Verlag Frankfurt/Main.
- Schnabl, H. (1980): Anion metabolism as correlated with volume changes in guard cell protoplasts. *Z. Naturforsch. Sect. C Biosci.* 35, 621-626.
- Schnitzer, M. and Skinner, S.I.M. (1965): Organo-metallic interactions in soils. IV. Carboxyl and hydroxyl groups in organic matter and metal retention. *Soil Sci.* 99, 278-284.
- Schön, H.G., Mengel, K. and DeDatta, S.K. (1985): The importance of initial exchangeable ammonium in the nitrogen nutrition of lowland rice soils. *Plant and Soil* 86, 403-413.
- Schön, M., Niederbudde, E.A. and Mahkorn, A. (1976): (G) Results of a 20 years lasting experiment with mineral fertilization and farmyard manure application in the loess area near Landsberg (Lech). *Z. Acker- u. Pflanzenbau* 143, 27-37.
- Schoen, R. and Rye, R.O. (1971): Sulfur isotope distribution in solfataras, Yellowstone National Park, *Science* 170, 1082-1084.
- Schofield, R.K. (1947): A ratio law governing the equilibrium of cations in the soil solution. *Proc. 11th Int. Congr. Pure Appl. Chem. London* 3, 257-261.
- Schofield, R.K. (1955): Can a precise meaning be given to 'available' soil phosphorus? *Soils and Fertilizers* 28, 373-375.
- Schouwenburg, J.Ch. and Schuffelen, A.C. (1963): Potassium exchange behaviour of an illite. *Neth. J. Agric. Sci* 11, 13-22.
- Schrader, L.E., Ritenour, G.L., Eilrich, G.L. and Hageman, R.H. (1968): Some characteristics of nitrate reductase from higher plants. *Plant Physiol.* 43, 930-940.
- Schreiber, R. (1949): (G) Effect of magnesium on the yield and the nutrient uptake of K<sub>2</sub>O and MgO by cereals. *Z. Pflanzenernähr. Düng. Bodenk.* 48, 37-64.
- Schroeder, D. (1955): (G) Potassium fixation and potassium release of loess soils. *Landw. Forsch.* 8, 1-7.
- Schroeder, D. (1976): (G) Potassium in soils and potassium nutrition of plants. *Kali-Briefe (Büntehof), Fachgeb.* 1. 3. Folge.

- Schroeder, D. (1978): Structure and weathering of potassium containing minerals. *In: Potassium Research-Review and Trends*. p. 43-63. Proc. 11th Congr. Int. Potash Inst., Bern.
- Schroeder, D. and Zahiroleslam, S. (1963): (G) Magnesium contents of Schleswig-Holstein soils. *Z. Pflanzenernähr. Düng. Bodenk.* 100, 207-215.
- Schubert, K.R., Jennings, N.T. and Evans, H.J. (1978): Hydrogen reactions of nodulated leguminous plants. *Plant Physiol.* 61, 398-401.
- Schüller, H. (1969): (G) The CAL-method, a new method for the determination of available phosphate in soil. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 123, 48-63.
- Schüller, H., Reichard, Th. and Németh, K. (1975): (G) Relationship between P fertilization, yield, P uptake and soil tests. *Landw. Forsch.* 28, 147-157.
- Schuffelen, A.C. (1971): (G) Nutrient content and nutrient release in soils. *Vortragstagung Chemie und Landwirtschaftliche Produktion. 100 Jahre Landwirtschaftlich-chemische Bundesversuchsanstalt Wien*, 27-42.
- Schumacher, R. and Frankenhauser, F. (1968): (G) Fight against bitter pit. *Schweiz. Z. f. Obst- u. Weinbau* 104, No. 16424.
- Schuphan, W. (1961): (G) Quality of crops for human nutrition. BLV-Verlagsges. München, Bonn, Wien.
- Schuphan, W., Kling, M. and Overbeck, G. (1968): (G) Effect of genetic and environmental factors on the contents of vitamin B<sub>1</sub>, vitamin B<sub>2</sub> and niacin in winter and spring wheat. *Qualit. Plant. Materiae Veg. (Den Haag)* 15, 177-214.
- Schuurman, J.J. (1971): Effects of density of top and subsoil on root and top growth of oats. *Z. Acker- u. Pflanzenbau* 134, 185-199.
- Schwarz, K. (1973): A bound form of silicon in glycosaminoglycans and polyuronides. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 70, 1608-1612.
- Schwertmann, U. (1962): (G) The selective cation adsorption of the clay fraction of some soils developed from sediments. *Z. Pflanzenernähr. Düng. Bodenk.* 97, 9-25.
- Schwertmann, U. and Schieck, E. (1980): (G) Behaviour of phosphate in iron oxide-rich, calcareous gleys of the Münchener Schotterebene. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 143, 391-401.
- Scott, N.M. (1976): Sulphate contents and sorption in Scottish soils. *J. Sci. Fd Agric.* 27, 367-372.
- Scott, N.M. and Anderson, G. (1976): Organic sulphur fractions in Scottish soils. *J. Sci. Fd Agric.* 27, 358-366.
- Seçer, M. (1978): (G) Effect of potassium on nitrogen metabolization and grain protein formation in spring wheat. *Kali-Briefe (Büntehof)* 14 (6), 393-402.
- Seelig, J. and Seelig, A. (1980): Lipid conformation in model membranes. *Quarterly Rev. Biophys.* 13, 19-61.
- Sentenac, H. and Grignon, C. (1985): Effect of pH on orthophosphate uptake by corn roots. *Plant Physiol.* 77, 136-141.
- Sentenac, H., Mousin, D. and Salsac, L. (1980): (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), Série D-21.
- Serry, A., Mawardi, A., Awad, S. and Aziz, I.A. (1974): Effect of zinc and manganese on wheat production. I. *FAO/SIDA Seminar for Plant Scientists from Africa and Near East*, FAO Rome, p. 404-409.
- Servaites, J.C., Schrader, L.E. and Jung, D.M. (1979): Energy dependent loading of amino acids and sucrose into the phloem of soybean. *Plant Physiol.* 64, 546-550.

- Sevilla, F., Lopez-George, J., Gomez, M. and Del Rio, L.A. (1980): Manganese superoxide dismutase (EC 1, 15, 1, 1) from a higher plant purification of a new manganese enzyme. *Planta* 150, 153-157.
- Sharma, C.P., Gupta, J.P. and Agarwala, S.C. (1981): Metabolic changes in *Citrullus* subjected to zinc stress. *J. Plant Nutr.* 3, 337-344.
- Sharples, R.O. (1968): The structure and composition of apples in relation to storage quality. Rep. E. Malling Res. Stn for 1967, 185-189.
- Shaw, K. (1962): Loss of mineral nitrogen from soil. *J. Agric. Sci.* 58, 145-151.
- Shear, C.B. (1975): Calcium-related disorders of fruits and vegetables. *Hort. Sci.* 10, 361-365.
- Shimshi, D. (1969): 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.
- Shkolnik, M.Y. (1974): General conception of the physiological role of boron in plants. *Physiol. Rastenii* 21, 140-150.
- Shrift, A. (1969): Aspects of selenium metabolism in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 20, 475-494.
- Sibbesen, E. (1977): A simple ion exchange resin procedure for extracting plant available elements from soil. *Plant and Soil* 46, 665-669.
- Sibbesen, E. (1978): An investigation of the anion exchange resin method for soil phosphate extraction. *Plant and Soil* 50, 305-321.
- Sibbesen, E. (1983): Phosphate soil tests and their suitability to assess the phosphate status of soil. *J. Sci. Food Agric.* 34, 1368-1374.
- Sideris, C.P. and Young, H.J. (1949): Growth and chemical composition of *Ananas comosus* in solution cultures with different iron-manganese ratios. *Plant Physiol.* 24, 416-440.
- Siegel, N. and Haug, A. (1983): 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.
- Siemes, J. (1979): (G) Maintenance of human nutrition by mineral fertilizer application. Pflug u. Spaten No. 6, p. 2.
- Sijmons, P.C., Van Den Briel, W. and Bienfait, H.F. (1984): Cytosolic NADPH is the electron donor for extracellular Fe<sup>III</sup> reduction in iron-deficient bean roots. *Plant Physiol.* 75, 219-221.
- Silberbush, M. and Barber, S.A. (1983a): Sensitivity analysis of parameters used in simulating potassium uptake with a mechanistic-mathematical model. *Agron. J.* 75, 851-854.
- Silberbush, M. and Barber, S.A. (1983b): Sensitivity of simulated phosphorus uptake to parameters used by a mechanistic-mathematical model. *Plant and Soil* 74, 93-100.
- Silvius, J.E., Ingle, M. and Baer, C.H. (1975): Sulphur dioxide inhibition of photosynthesis in isolated spinach chloroplasts. *Plant Physiol.* 56, 434-437.
- Simmelsgaard, S.E. (1976): Adaption to water stress in wheat. *Physiol. Plant.* 37, 167-174.
- Simon-Sylvestre, G. (1969): First results of a survey on the total sulphur content of arable soils in France. *Annales Agron.* 20, 609-625.
- Sims, J.R. and Bingham, F.T. (1968): Retention of boron by layer silicates, sesquioxides and soil materials: II. Sesquioxides. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* 32, 364-369.



- Sims, J.T. and Ellis, B.G. (1983): Adsorption and availability of phosphorus following the application of limestone to an acid, aluminous soil. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 47, 888-893.
- Singer, S.J. (1972): A fluid lipid-globular protein mosaic model of membrane structure. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 195, 16-23.
- Singh, B. and Brar, S.P.S. (1977): Dynamics of native and applied potassium in maize-wheat rotation. *Potash Review*, subj. 9, 35th suite, No. 6.
- Singh, T.N., Paleg, L.G. and Aspinall, D. (1973): Stress metabolism. III. Variations in response to water deficit in the barley plant. *Austr. J. Biol. Sci.* 26, 65-76.
- Sionit, N., Teare, I.D. and Kramer, P.J. (1980): Effects of repeated application of water stress on water status and growth of wheat. *Physiol. Plant.* 50, 11-15.
- Sippola, J., Erviö, R. and Eleveld, R. (1973): The effects of simultaneous addition of ammonium and potassium on their fixation in some Finnish soils. *Ann. Agriculturae Fenniae* 12, 185-189.
- Sivasubramanian, S. and Talibudeen, O. (1972): Effects of aluminium on the growth of tea (*Camellia sinensis*) and its uptake of potassium and phosphorus. *Tea* 43, 4-13.
- Skelton, B.J. and Shear, G.M. (1971): Calcium translocation in the peanut (*Arachis hypogaea* L). *Agron. J.* 63, 409-412.
- Skokut, T.A., Wolk, C.P., Thomas, J., Meeks, Shaffer, P.W., and Chien, W.S. (1978): 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.
- Slack, A.V. (1967): *Chemistry and Technology of Fertilizers*. John Wiley and Sons, New York, London, Sidney.
- Slack, C.R. and Hatch, M.D. (1967): Comparative studies on the activity of carboxylases and other enzymes in relation to the new pathway of photo-synthetic carbon dioxide fixation in tropical grasses. *Biochem. J.* 103, 660-665.
- Slangen, J.H.G. and Kerkhoff, P. (1984): Nitrification inhibitors in agriculture and horticulture: A literature review. *Fertilizer Research* 5, 1-76.
- Slatyer, R.O. (1967): *Plant-water relationships*. Academic Press, London, New York.
- Sluijsmans, C.M.J. and Kolenbrander, G.J. (1977): 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.
- Smith, A.M. and Rees, A.P.T. (1979): Pathways of carbohydrate fermentation in the roots of marsh plants. *Planta* 146, 327-334.
- Smith, F.A. and Raven, J.A. (1976): H<sup>+</sup> 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.
- Smith, F.A. and Raven, J.A. (1979): Intercellular pH and its regulation. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 30, 289-311.
- Smith, J.A.C. and Milburn, J.A. (1980): Phloem turgor and the regulation of sucrose loading in *Ricinus communis* L. *Planta* 148, 42-48.
- Smith, P.F. (1962): Mineral analysis of plant tissues. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 13, 81-108.
- Smith, T.A. and Garraway, J.L. (1964): N-carbamylputrescine - an intermediate in the formation of putrescine by barley. *Phytochemistry* 3, 23-26.
- Smith, T.A. and Sinclair, C. (1967): The effect of acid feeding on amine formation in barley. *Ann. Bot.* 31, 103-111.

- Snowball, K., Robson, A.D. and Loneragan, J.F. (1980): The effect of copper on nitrogen fixation in subterranean clover (*Trifolium subterraneum*). *New Phytol.* *85*, 63-72.
- Sodek, L. and Da Silva, W.J. (1977): Glutamate synthase: A possible role in nitrogen metabolism of developing maize endosperm. *Plant Physiol.* *60*, 602-605.
- Solomos, T. (1977): Cyanide-resistant respiration in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* *28*, 279-297.
- Somers, J.J. and Shive, J.W. (1942): The iron-manganese relation in plant metabolism. *Plant Physiol.* *17*, 582-602.
- Sommer, G. (1979): (G) Pot experiments to establish the danger levels of cadmium copper, lead and zinc in relation to the application of refuse materials in agriculture. *Landw. Forschung. Sonderheft 35*, 350-364.
- Sommer, K. and Rossig, K. (1978): (G) Nitrification inhibition influencing yields in association with varied N fertilization and a proposal for classification of inhibitors. *Landw. Forsch.* *31*, 291-299.
- Sonntag, C. and Michael, G. (1973): (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.
- Soper, R.J. and Huang, P.M. (1962): The effect of nitrate nitrogen in the soil profile on the response of barley to fertilizer nitrogen. *Can. J. Soil Sci.* *43*, 350-358.
- Soriano, S. and Walker, N. (1973): The nitrifying bacteria in soils from Rothamsted classical field and elsewhere. *J. Applied Bacteriology* *36*, 523-529.
- Sovonick, S.A., Geiger, D.R. and Fellows, R.J. (1974): Evidence for active phloem loading in the minor veins of sugar beet. *Plant Physiol.* *54*, 886-891.
- Spanwick, R.M. (1981): Electrogenic ions pumps. *Ann. Rev. Plant Physiol.* *32*, 267-289.
- Spanwick, R.M. and Williams, E.J. (1964): Electrical potentials and Na, K and Cl concentrations in the vacuole and cytoplasm of *Nitella translucens*. *J. Exp. Bot.* *15*, 193-200.
- Spiller, S. and Terry, N. (1980): Limiting factors in photosynthesis. II. Iron stress diminishes photochemical capacity by reducing the number of photosynthetic units. *Plant Physiol.* *65*, 121-125.
- Spiller, S., Castelfranco, A.M. and Castelfranco, P.A. (1982): Effects of iron and oxygen on chlorophyll biosynthesis. I. *In vivo* observations on iron and oxygen-deficient plants. *Plant Physiol.* *69*, 107-111.
- Srivastava, H.S. (1980): Regulation of nitrate reductase activity in higher plants. *Phytochemistry* *19*, 725-733.
- Stadelmann, F.X., Furrer, O.J., Gupta, S.K. and Lischer, P. (1983): (G) Effect of soil properties, soil utilization, and soil temperature on the nitrogen mobilization of cropped soils. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* *146*, 228-242.
- Stählin, A. (1967): (G) Response of grassland and forage crops on 'Floranid'. *Z. Acker- u. Pflanzenbau* *126*, 301-316.
- Stanacev, S. (1967): Effect of vegetation space on sugar beet yield and quality. *Savremena Poljoprivreda* *15*, 403-413.
- Stanford, G., Legg, J.O. and Chichester, F.W. (1970): Transformation of fertilizer nitrogen in soil. I. Interpretation based on chemical extractions of labelled and unlabelled nitrogen. *Plant and Soil* *33*, 425-435.
- Stanier, R.Y., Doudoroff, M. and Adelberg, E.A. (1971): *General Microbiology*, 3rd ed.

- Stapp, C. and Wetter, C. (1953): (G) Contributions to the quantitative microbiological determination of magnesium, zinc, iron, molybdenum and copper in soils. *Landw. Forsch.* 5, 167-180.
- Steffens, D. and Mengel, K. (1979): (G) The uptake potential of *Lolium perenne* and *Trifolium pratense* for interlayer  $K^+$  of clay minerals. *Landw. Forsch. Sonderh.* 36, 120-127.
- Stegemann, H., Francksen, H. and Macko, V. (1973): Potato proteins: Genetic and physiological changes, evaluated by one- and two-dimensional PAA-Gel-techniques. *Z. Naturforsch.* 28, 722-732.
- Steingröver, E., Oosterhuis, R. and Wieringa, F. (1982): Effect of light treatment and nutrition on nitrate accumulation in spinach (*Spinacia oleraceae*). *Z. Pflanzenphysiol.* 107, 97-102.
- Stelzer, R., Läuchli, A. and Kramer, D. (1975): (G) Intercellular pathways of chloride in roots of intact barley plants. *Cytobiologie* 10, 449-457.
- Stephens, O. (1969): Changes in yields and fertilizer response with continuous cropping in Uganda. *Experimental Agriculture* 5, 263-269.
- Steucek, C.G. and Koontz, H.V. (1970): Phloem mobility of magnesium. *Plant Physiol.* 46, 50-52.
- Steveninck, R.F.M. Van (1965): 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.
- Stevenson, F.J. and Ardakani, M.S. (1972): Organic matter reactions involving micronutrients in soils, p. 79-114. *In: Micronutrients in Agriculture*, ed. Soil Sci. Soc. of America Inc., Madison/Wisconsin.
- Stewart, W.D.P. (1967): Nitrogen-fixing plants. *Science* 158, 1426-1432.
- Stocker, O. (1967): (G) Water and photosynthetic status of Central European grasses, a contribution to the general problem of grass types. *Flora (Jena) B* 157, 56-96.
- Stoner, C.D., Hodges, T.K. and Hanson, J.B. (1964): Chloramphenicol as an inhibitor of energy-linked processes in maize mitochondria. *Nature* 203, 258-269.
- Storey, H.H. and Leach, R. (1933): Sulphur deficiency disease in the tea bush. *Ann. Appl. Biol.* 20, 23-56.
- Stout, P.R., Meagher, W.R., Pearson, G.A. and Johnson, C.M. (1951): 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.
- Stay, V. (1972): (G) Assimilate synthesis and distribution as components for the yield formation of cereals. *Symp. German Ass. Appl. Botany*, Hanover.
- Strebel, O., Duynisveld, W.H.M., Grimme, H., Renger, M. and Fleige, H. (1983): (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. *Mitteil. Deutsch. Bodenkundl. Ges.* 38, 153-158.
- Streeter, J.G. (1979): Allantoin and allantoic acid in tissues and stem exudate from yield grown soybean plants. *Plant Physiol.* 63, 478-480.
- Sturm, H. and Isermann, K. (1978): (G) The long-term utilization of mineral fertilizer phosphate on agricultural soils. *Landw. Forsch. Sonderh.* 35, 180-192.
- Stutte, C.A., Weiland, R.T. and Blem, A.R. (1979): Gaseous nitrogen loss from soybean foliage. *Agron. J.* 71, 95-97.
- Subra Rao, N.S. (1974): Prospects of bacterial fertilisation in India. *Fertil. News* 19, 32-36.

- Subra Rao, N.S. and Vasantha, P. (1965): 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.
- Suelter, C.H. (1970): Enzymes activated by monovalent cations. *Science* 168, 789-795.
- Sutcliffe, J. (1979): *Plants and Water*, 2nd edition (Arnold, ed.). *Studies in Biology* 14.
- Suzuki, A., Oaks, A., Jacquot, J.-P., Vidal, A. and Gadal, P. (1984): A natural electron donor from maize roots for glutamate synthase and nitrite reductase. *Plant Physiol. Supplement to Vol. 75*, 850.
- Swaine, D.J. (1955): The trace element content of soils. *Soil Sci. Techn. Comm. No. 48*. Herald Printing Works, Coney St., York (England).
- Syworotkin, G.S. (1958): (G) The boron content of plants with a latex system. *Spurenelemente in der Landwirtschaft*, 283-288, Akademie-Verlag Berlin.
- Szabolcs, I. (1971): Solonetz soils in Europe, their formation and properties with particular regard to utilization, p. 9-33. *In: I. Szabolcs: European Solonetz Soils and their Reclamation. Akadémiai Kiadó Budapest.*
- Szalai, A. and Szilagyi, M. (1968): Laboratory experiments on the retention of micronutrients by peat humic acids. *Plant and Soil* 29, 219-224.
- Tagaki, S. (1976): Naturally occurring iron-chelating compounds in oat- and rice-root washings. *Soil Sci. Plant Nutr.* 22, 423-433.
- Tagaki, S., Nomoto, K. and Takemoto, T. (1984): Physiological aspect of mugeneic acid, a possible phytosiderophore of graminaceous plants. *J. Plant Nutr.* 7, 469-477.
- Takahashi, E. and Miyake, Y. (1977): Silica and plant growth. *In: Proc. Intern. Seminar on Soil Environment and Fertility Management in Intensive Agriculture* p. 603-611. Nippon Dojohiryō Gakkai, Tokyo.
- Takai, Y., Koyama, T. and Kamura, T. (1957): Microbial metabolism of paddy soils. *J. Agr. Chem. Soc. Japan* 31, 211-220.
- Takaki, H. and Kushizaki, M. (1970): Accumulation of free tryptophan and tryptamine in zinc deficient maize seedlings. *Plant and Cell Physiol.* II, 793-804.
- Takkar, P.N. and Singh, T. (1978): Zn nutrition of rice as influenced by rates of gypsum and Zn fertilization of alkali soils. *Agron. J.* 70, 447-450.
- Tanaka, A. (1972): The relative importance of the source and the sink as the yield-limiting factors of rice. *ASPAC, Technical Bulletin No. 6*, p. 1-18.
- Tanaka, A. (1973): 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.
- Tanaka, A., Yamaguchi, J. and Kawaguchi, K. (1973): A note on the nutritional status of the rice plant in Italy, Portugal, and Spain. *Soil Sci. Plant Nutr.* 19 (3) 161-171.
- Tanaka, A. and Yoshida, S. (1970): Nutritional disorders of the rice plant in Asia. *Intern. Rice Res. Inst., Technical Bulletin* 10.
- Tanaka, H. (1967): Boron adsorption by plant roots. *Plant and Soil* 27, 300-302.
- Tannenbaum, S.R., Fett, D., Young, V.R., Land, P.D. and Bruce, W.R. (1978): Nitrite and nitrate are formed by endogeneous synthesis in the human intestine. *Science* 20, 1487-1489.
- Tanner, P.D. and Grant, P.M. (1977): Response of maize (*Zea mays* L.) to lime and molybdenum on acid red and yellow-brown clays and clay loams. *Rhod. J. Agric. Res.* 15, 143-150.
- Taylor, H.M. and Klepper, B. (1978): The role of rooting characteristics in the supply of water to plants. *Adv. Agron.* 30, 99-128.

- Taylor, R.M. and Giles, J.B. (1970): The association of vanadium and molybdenum with iron oxides in soils. *J. Soil Sci.* 21, 203-215.
- Taylor, R.M. and McKenzie, R.M. (1966): The association of trace elements with manganese minerals in Australian soils. *Aust. J. Soil Res.* 4, 29-39.
- Terman, G.J. (1950): Effect of rate and source of potash on yield and starch content of potatoes. *Maine Agric. Expt. Sta. Bull.* 581, 1-24.
- Terman, G.L. (1979): Volatilization losses of nitrogen as ammonia from surface-applied fertilizers, organic amendments, and crop residues. *Adv. Agron.* 31, 189-223.
- Terman, G.L. and Allen, S.E. (1970): 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.
- Terman, G.L. and Brown, M.A. (1968): Uptake of fertilizer and soil nitrogen by ryegrass, as affected by carbonaceous residues. *Proc. Soil Sci. Soc. Am.* 32, 86-90.
- Terman, G.L., Moreno, E.C. and Osborn, G. (1964): Acidulation of phosphate rock in soil. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 28, 104-107.
- Terry, N. (1977): Photosynthesis growth and the role of chloride. *Plant Physiol.* 60, 69-75.
- Terry, N. (1980): Limiting factors in photosynthesis. I. Use of iron stress to control phytochemical capacity *in vivo*. *Plant Physiol.* 65, 114-120.
- Terry, N. and Ulrich, A. (1973): Effects of potassium deficiency on the photosynthesis and respiration of leaves of sugar beet. *Plant Physiol.* 51, 783-786.
- Teske, W. and Matzel, W. (1976): (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.
- Thibaud, J.B. and Grignon, C. (1981): Mechanism of nitrate uptake in corn roots. *Plant Sci. Lett.* 22, 279-289.
- Thomson, I., Thornton, I. and Webb, J.S. (1972): Molybdenum in black shales and the incidence of bovine hypocuprosis. *J. Sci. Fd. Agric.* 23, 879-891.
- Thomson, W.W. and Weier, T.E. (1962): The fine structure of chloroplasts from mineral-deficient leaves of *Phaseolus vulgaris*. *Am. J. Bot.* 49, 1047-1055.
- Tiffin, L.O. (1966): Iron Translocation. I. Plant culture exudate sampling, iron/citrate analysis. *Plant Physiol.* 41, 510-514.
- Tiffin, L.O. (1967): Translocation of manganese, iron, cobalt and zinc in tomato. *Plant Physiol.* 42, 1427-1432.
- Tiffin, L.O. (1972): Translocation of micronutrients in plants, p. 199-229. *In: Micronutrients in Agriculture.* Soil Sci. Soc. America Inc., Madison.
- Tinker, P.B. (1984): The role of microorganisms in mediating and facilitating the uptake of plant nutrients from soil. *Plant and Soil* 76, 77-91.
- Tolbert, N.E. (1960): (2-chloroethyl) trimethylammonium chloride and related compounds as plant growth substances. II. Effect of growth on wheat. *Plant Physiol.* 35, 380-385.
- Tolbert, N.E. (1979): 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.
- Tomar, J.S. and Soper, R.J. (1981): Fate of tagged urea N in the field with different methods of N and organic matter placement. *Agron. J.* 73, 991-995.
- Torello, W.A., Wehner, D.J. and Turgeon, A.J. (1983): Ammonia volatilization from fertilized Turfgrass stands. *Agron. J.* 75, 454-456.

- Toriyama, K. (1974): 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.
- Touchton, J.T., Hoeft, R.G. and Welch, L.F. (1978): Nitrapyrin degradation and movement in soil. *Agron. J.* 70, 811-816.
- Travis, R.L. and Booz, M.L. (1979): Partial characterisation of a potassium-stimulated adenosine triphosphatase from the plasma membrane of meristematic and mature soybean root tissue. *Plant Physiol.* 63, 573-577.
- Trelease, S.F. (1945): Selenium in soils, plants and animals. *Soil Sci.* 60, 125-131.
- Trip, P. (1969): Sugar transport in conducting elements of sugar beet leaves. *Plant Physiol.* 44, 717-725.
- Trocme, S. and Barbier, G. (1966): (F) Influence of 'old' and 'young' potassium on the sugar content of sugar beets, p. 127-129. Proc. 8th Congr. Int. Potash Inst., Bern.
- Trolldenier, G. (1969): (G) Cereal diseases and plant nutrition. *Potash Review Subj.* 23, suite 24.
- Trolldenier, G. (1971): 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.
- Trolldenier, G. (1971): (G) Soil Biology, the Soil Organisms in the Economy of Nature, p. 116. Franckh'sche Verlagshandlung, Stuttgart.
- Trolldenier, G. (1973): 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.
- Trolldenier, G. and Zehler, E. (1976): Relationship between plant nutrition and rice diseases. *In*: Fertilizer Use and Plant Health, p. 85-93. Proc. 12th Colloq. Int. Potash Inst., Bern.
- Tsui, C. (1948): The role of zinc in auxin synthesis in the tomato plant. *Amer. J. Bot.* 35, 172-179.
- Tubb, R.S. (1974): Glutamine synthetase and ammonium regulation of nitrogenase synthesis in *Klebsiella*. *Nature* 251, 481-485.
- Tukey, H.B., Wittwer, S.H. and Bukovac, M.J. (1962): 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.
- Turner, D.W. and Barkus, B. (1974): 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. Husb.* 14, 112-117.
- Turner, R.G. (1969): The subcellular distribution of zinc and copper within the roots of metal-tolerant clones of *Agrostis tenuis* Sibth. *New Phytol.* 69, 725-731.
- Turner, R.G. and Marshall, C. (1972): The accumulation of Zn-65 by root homogenates of Zn tolerant and non tolerant clones of *Agrostis tenuis* Sibth. *New Phytol.* 70, 539-545.
- Uexküll, H.R. Von (1972): Response of coconuts to potassium chloride in the Philippines. *Oléagineux* 27, 31-91.
- Uexküll, H.R. Von (1985): Potassium nutrition in some tropical plantation crops. *In*: Potassium in Agriculture (R.D. Munson, ed.) p. 929-954. Am. Soc. Agronomy, Madison, USA.

- Ullrich-Eberius, C.I., Novacky, A., Fischer, E. and Lüttge, U. (1981): Relationship between energy-dependent phosphate uptake and the electrical membrane potential in *Lemna gibba* G1. *Plant Physiol.* 67, 797-801.
- Ulrich, A. and Fong, K.H. (1969): Effects of potassium nutrition on growth and cation content of potato leaves and tubers relative to plant analysis. *J. Amer. Sci.* 94, 356-359.
- Ulrich, A. and Hills, F.J. (1973): 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.
- Ulrich, A. and Hylton, L.O. jr. (1968): Sulphur nutrition of Italian ryegrass measured by growth and mineral content. *Plant and Soil* 29, 274-284.
- Ulrich, A. and Ohki, K. (1956): Chlorine, bromine and sodium as nutrients for sugar beet plants. *Plant Physiol.* 31, 171-181.
- Ulrich, A. and Ohki, K. (1966): Potassium, p. 362-393. *In: H.D. Chapman: Diagnostic Criteria for Plants and Soils*. University of California, Riverside, Div. of Agric. Sciences.
- Ulrich, A., Ririe, D., Hills, F.J., George, A.G. and Morse, M.D. (1967): Principles and practices of plant analysis. *In: Soil Testing and Plant Analysis*. II. *Plant Analysis*. Soil Sci. Soc. America, Madison, Wisc., p. 11-24.
- Ulrich, A., Tabatabai, M.A., Ohki, K. and Johnson, C.M. (1967): Sulfur content of alfalfa in relation to growth in filtered and unfiltered air. *Plant and Soil* 26, 235-252.
- Underwood, E.J. (1971): Trace elements in human and animal nutrition. Academic Press, New York.
- Vaadia, Y., Raney, F.C. and Hagan, R.M. (1961): Plant water deficits and physiological processes. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 12, 265-292.
- Vallee, B.L. and Wacker, W.E.C. (1970): Metalloprotein. *In: H. Neurath (ed.). The Proteins* (2nd ed.), Vol. 5, Academic Press, New York, p. 192.
- Vanselow, A.P. (1966): Cobalt, p. 142-156. *In: H.D. Chapman: Criteria for Plants and Soils*. University of California, Div. of Agric. Sciences.
- Vaughan, D., Dekock, P.C. and Ord, B.G. (1982): 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.
- Veihmeyer, F.J. and Hendrickson, A.H. (1931): The moisture equivalent as a measure of the field capacity of soils. *Soil Sci.* 32, 181-193.
- Veleuthambi, K. and Poovaiah, B.W. (1984): Calcium and calmodulin-regulated phosphorylation of soluble and membrane proteins from corn coleoptiles. *Plant Physiol.* 76, 359-365.
- Venkateswarlu, P., Armstrong, W.D. and Singer, L. (1965): Absorption of fluoride and chloride by barley roots. *Plant Physiol.* 40, 255-261.
- Venkat Raju, K. and Marschner, H. (1972): Regulation of iron uptake from relatively insoluble iron compounds by sunflower plants. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 133, 27-241.
- Venter, H.A. Van De and Currier, H.B. (1977): The effect of boron deficiency on callose formation and <sup>14</sup>C translocation in bean (*Phaseolus vulgaris*) and cotton (*Gossypium hirsutum* L.). *Am. J. Bot.* 64, 861-865.
- Vergnano, O. and Hunter, J.G. (1952): Nickel and cobalt toxicities in oat plants. *Ann. Bot. NS* 17, 317-328.

- Vertregt, N. (1968): Relation between black spot and composition of the potato tuber. *Eur. Potato J.* 11, 34-44.
- Vetter, H. and Klasink, A. (1977): (G) Nutrient contents on slurries and faeces. *In: Wiewiel düngen?* p. 189-194. DLG-Verlag Frankfurt.
- Vetter, H. and Teichmann, W. (1968): (G) Field trials with varied copper and nitrogen treatments in Weser-Ems. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 121, 97-111.
- Viets, F.G. (1944): Calcium and other polyvalent cations as accelerators of ion accumulation by excised barley roots. *Plant Physiol.* 19, 466-480.
- Viets, F.G. (1971): Water quality in relation to farm use of fertilizer. *Bio. Science* 21, 460-467.
- Viets, F.G., Boawn, L.C. and Crawford, C.L. (1954): Zinc contents and deficiency symptoms of 26 crops grown on a zinc deficient soil. *Soil Sci.* 78, 305-316.
- Vincent, J., Leggett, J.E. and Egli, D.B. (1979): 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.
- Vines, H.M. and Wedding, R.T. (1960): Some effects of ammonia on plant metabolism and a possible mechanism for ammonia toxicity. *Plant Physiol.* 35, 820-825.
- Viro, M. (1973): (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.
- Virupaksha, T.K. and Shrift, A. (1965): Biochemical differences between selenium accumulator and non-accumulator *Astragalus* species. *Biochem. Biophys. Acta* 107, 69-80.
- Vlams, J. and Williams, D.E. (1967): Manganese and silicon interactions in the *gramineae*. *Plant and Soil* 27, 131-140.
- Vlams, J., Williams, D.E., Corey, J.E., Page, A.L. and Ganje, T.J. (1985): Zinc and cadmium uptake by barley in field plots fertilized seven years with urban and suburban sludge. *Soil Sci.* 139, 81-87.
- Völker, L. (1960): (G) Influence of a late additional nitrogen application on the content of several amino acids in grain proteins. *Landw. Forsch.* 13, 307-316.
- Vömel, A. (1965/66): (G) Nutrient balance in various lysimeter soils. I. Water leaching and nutrient balance. *Z. Acker- u. Pflanzenbau* 123, 155-188.
- Vorm, Van Der, P.D.J. and Diest, Van A. (1979): 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.
- Vorm, Van Der, P.D.J.: (1980) Uptake of Si by five plant species as influenced by variation in Si supply. *Plant and Soil* 56, 153-156.
- Waggoner, P.E. and Zelitch, I. (1965): Transpiration and stomata of leaves. *Science* 150, 1413-1420.
- Wagner, H. and Michael, G. (1971): (G) Effect of a varied nitrogen supply on the synthesis of cytokinins in roots of sunflower. *Biochem. Physiol. Pflanzen (BPP)* 162, 147-158.
- Wainwright, S.J. and Woolhouse, H.W. (1975): 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.
- Walker, C.D. and Webb, J. (1981): 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.



- Walker, D.A. (1970): Three phases of chloroplast research. *Nature* 226, 1204-1208.
- Walker, D.A. (1974): 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.
- Walker, D.A. (1980): 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*.
- Walker, N. (1976): Report of the Rothamsted Experimental Station, Part I. p. 283.
- Walker, N.A. (1976): 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.
- Walker, T.W. (1946): Relations between the soil, the soil solutions and inorganic plant nutrition. *Agric. Progress* 20, 74-87.
- Walker, T.W. and Adams, A.F.R. (1958): Competition for sulphur in a grass-clover association. *Plant and Soil* 9, 353-366.
- Walker, T.W., Orchiston, H.D. and Adams, A.F.R. (1954): The nitrogen economy of grass legume associations, *J. Brit. Grassl. Soc.* 9, 240-274.
- Walker, T.W. and Syers, J.K. (1976): The fate of phosphorus during pedogenesis. *Geoderma* 15, 1-19.
- Wallace, A., Frolich, E. and Lunt, O.R. (1966): Calcium requirements of higher plants. *Nature* 209, 634.
- Wallace, T. (1961): *The Diagnosis of Mineral Deficiencies in Plants by Visual Symptoms. A colour Atlas and Guide*. Her Majesty's Stationery Office, London.
- Wallace, W. and Pate, J.S. (1967): Nitrate assimilation in higher plants with special reference to cocklebur (*Xanthium pennsylvaticum* Wallr). *Ann. of Bot.* 31, 213-228.
- Walsh, T. and Golden, J.D. (1952): 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)* II, 167-171.
- Walter, B., Batgen, D., Patenburgh, H. and Koch, W. (1974): (G) Effect of gas and salt on soil and plant. *Das Gartenamt* 10, 578-581.
- Walter, B., Koch, W. and Bastgen, D. (1973): (G) Experiences and results of urea foliar applications to grapes. *Weinberg und Keller* 20, 265-274.
- Wanasuria, S., De Datta, S.K. and Mengel, K. (1981): Rice yield in relation to electro-ultrafiltration extractable soil potassium. *Plant and Soil* 59, 23-31.
- Wanasuria, S., Mengel, K. and De Datta, S.K. (1981): Use of electro-ultrafiltration (EUF) technique to study the potassium dynamics of wetland soils and potassium uptake by rice. *Soil Sci. Plant Nutr. (Tokyo)* 27, 137-149.
- Ward, G.M. and Miller, M.J. (1969): Magnesium deficiency in greenhouse tomatoes. *Canad. J. Plant Sci.* 49, 53-59.
- Wardlaw, J.F. (1969): 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.
- Waring, S.A. and Bremner, J.M. (1964): Ammonium production in soil under waterlogged conditions as an index of nitrogen availability. *Nature* 201, 951-952.
- Warner, R.L. and Kleinhofs, A. (1981): Nitrate utilization by nitrate reductase-deficient barley mutants. *Plant Physiol.* 67, 740-743.
- Warnock, R.E. (1970): 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.

- Warren-Wilson, J. (1969): Maximum yield potential. *In: Transition from Extensive to Intensive Agriculture with Fertilizers*, p. 34-56. Proc. 7th Colloq. Int. Potash Inst., Bern.
- Warrington, K. (1955): The influence of iron supply on toxic effects of manganese molybdenum and vanadium on soybeans, peas and flax. *Ann. Appl. Biol.* 41, 1-22.
- Watanabe, H. (1984): Accumulation of chromium from fertilizers in cultivated soils. *Soil Sci. Plant Nutr.* 30, 543-554.
- Watanabe, H. and Yoshida, S. (1970): 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.
- Watanabe, I., Berja, N.S. and Del Rosario, D.C. (1980): Growth of *Azolla* in paddy fields as affected by phosphorus fertilizer. *Soil Sci. Plant Nutr.* 26, 301-307.
- Watanabe, I., Espinas, C.R., Berja, N.S. and Alimagno, B.V. (1977): Utilization of the *Azolla-Anabaena* complex as a nitrogen fertilizer for rice. IRRRI Research Paper Series No. 11, 3-14. November.
- Watson, D.J. (1952): The physiological basis of variation in yield. *Adv. Agron.* 4, 101-144.
- Watson, J.D. (1965): Molecular biology of the gene. Benjamin, New York, p. 494.
- Webster, C.P. and Dowdell, R.J. (1982): Nitrous oxide emission from permanent grass swards. *J. Sci. Food Agric.* 33, 227-230.
- Wehrmann, J. and Hähndel, R. (1984): Relationship between N- and Cl- nutrition and NO<sub>3</sub>- content of vegetables. VIth Intern. Colloquium for the Optimization of Plant Nutrition, Montpellier. *Proceed. Vol. 2*, 679-685.
- Wehrmann, J. and Scharpf, H.C. (1979): (G) The mineral content of the soil as a measure of the nitrogen fertilizer requirement (N<sub>min</sub> method). *Plant and Soil* 52, 109-126.
- Weinstein, L.H. (1977): Fluoride and plant life. *J. of Occupational Medicine* 19, 49-78.
- Weiss, A. and Herzog, A. (1978): 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.
- Weissman, G.S. (1976): Glutamine synthetase regulation by energy charge in sunflower roots. *Plant Physiol.* 57, 339-343.
- Welch, L.F., Johnson, P.E., McKibben, G.E., Boone, L.V. and Pendleton, I.W. (1966): Relative efficiency of broadcast versus banded potassium for corn. *Agron. J.* 58, 618-621.
- Welch, R.M. (1981): The biological significance of nickel. *J. Plant Nutrition* 3, 345-356.
- Welch, R.M. and Huffman, W.D. (1973): Vanadium and plant nutrition. *Plant Physiol.* 52, 183-185.
- Welch, R.W. (1978): Genotypic variation in oil and protein in barley grain. *J. Sci. Fd. Agric.* 29, 953-958.
- Wellburn, A.R., Majernik, O. and Wellburn, F.A.M. (1972): Effects of SO<sub>2</sub> and NO<sub>2</sub>-polluted air upon the ultrastructure of chloroplasts. *Environ. Pollution* 3, 37-49.
- Weller, F. (1971): A method for studying the distribution of absorbing roots of fruit trees. *Expl. Agric.* 7, 351-361.
- Weller, F. (1983): (G) Nitrogen turnover in some orchard soils of South West Germany. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 146, 261-270.
- Weller, H. and Höfner, W. (1974): (G) Photosynthetic O<sub>2</sub> production of *Chlorella pyrenoidosa* in relation to potassium nutrition. *Kali-Briefe (Hannover) Fachgeb. 2, 4. Folge.*

- Werner, D. (1980): (G) Dinitrogen fixation and primary production. *Angew. Botanik* 54, 67-75.
- Werner, D. and Roth, R. (1983): Silicia metabolism. *In: Inorganic Plant Nutrition, Encycl. Plant Physiol. New Series, Vol. 15B* (A. Läuchli and R.L. Bielecki, eds.) p. 682-694. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo.
- Werner, W. (1969): (G) Characterization of the available phosphate after an application of different phosphate forms for some years. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 122, 19-32.
- West, K.R. and Pitman, M.G. (1967): Rubidium as a tracer for potassium in the marine algae *Ulva lactuca* L. and *Chaetomorpha darwinii* (Hooker) Kuetzing. *Nature* 214, 1262-1263.
- Westgate, M.E. and Boyer, J.S. (1984): Transpiration and growth - induced water potentials in maize. *Plant Physiol.* 74, 882-889.
- Wheeler, A.W. (1972): Changes in growth-substance content during growth of wheat, *J. Appl. Biol.* 72, 327-334.
- White, D.J. (1976): Energy use in agriculture. *In: Aspects of Energy conversion* (Blair, Jones and Van Horn, eds.) Pergamon Press, Oxford and New York.
- White, G.C. and Greenham, D.W.P. (1967): Seasonal trends in mineral nitrogen content of the soil in a long-term NPK trial on dessert apples. *J. Horticult. Sci.* 42, 419-428.
- Whitehead, D.C. (1964): Soil and plant nutrition aspects of the sulphur cycle. *Soils Fert.* 29, 1-9.
- Wicke, H.J. (1968): (G) Effect of high potassium rates on yield and quality parameters of crops (results of field trials). *Albrecht-Thaer-Archiv* 12, 889-902.
- Widdowson, F.V., Penny, A. and Williams, R.J.B. (1967): Experiments measuring effects of ammonium and nitrate fertilizers, with and without sodium and potassium, on spring barley. *J. Agric. Sci.* 69, 197-207.
- Wiebe, H.H. and Al-Saadi, H.A. (1976): Matric bound water of water tissue from succulents. *Plant Physiol.* 36, 47-51.
- Wiersum, I.K. (1979): Calcium content of the phloem sap in relation to the Ca status of the plant. *Acta Bot. Neerl.* 28, 221-224.
- Wiklander, L. (1958): The soil, p. 118-164. *In: Encyclopedia of Plant Physiology, Vol. 4*, Springer-Verlag, Berlin, Göttingen, Heidelberg.
- Wiklander, L. and Hallgren, G. (1949): Studies on gyttja soils. *Kungl. Lantbrukshögsk. Ann.* 16, 811-827.
- Wiklicky, L., Németh, K. and Recke, H. (1983): (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.
- Wild, A., Skarlou, V., Clement, C.R. and Snayoon, R.W. (1974): Comparison of potassium uptake by four plant species grown in sand and in flowing culture. *J. Appl. Ecol.* 11, 801-802.
- Wilkinson, B. (1957): Boron in the glasshouse tomato plant. *Nature* 180, 666.
- Wilkinson, B.G. (1968): Mineral composition of apples. IX. Uptake of calcium by the fruit. *J. Sci. Fd. Agric.* 19, 446-447.
- Williams, C.H. and David, D.J. (1973): The effects of superphosphate on the cadmium content of soils and plants. *Australian J. Soil Research* 11, 43-56.
- Williams, D.E. and Vlamis, J. (1957): The effect of silicon on yield and manganese uptake and distribution in the leaves of barley plants grown in culture solutions. *Plant Physiol.* 32, 404-409.

- Williams, E.G. (1959): Influences of parent material and drainage conditions on soil phosphorus relationships. *Agrochimica* 3, 279.
- Williams, E.G. (1970): 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.
- Williams, E.G. and Knight, A.H. (1963): 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.
- Williams, R.J.B. (1970): 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.
- Williams, W.A., Morse, M.D. and Ruckman, J.R. (1972): Burning vs incorporation of rice crop residues. *Agron. J.* 64, 467-468.
- Williamson, R.E. and Ashley, C.C. (1982): Free  $\text{Ca}^{2+}$  and cytoplasmic streaming in the *Alga chara*. *Nature* 296, 647-650.
- Wilson, L.G., Bressan, R.A. and Filner, P. (1978): Light-dependent emission of hydrogen sulfide from plants. *Plant Physiol.* 61, 184-189.
- Wilson, S.B. and Hallsworth, E.G. (1965): 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.
- Wilson, S.B. and Nicholas, D.J.D. (1967): A cobalt requirement for non-nodulated legumes and for wheat. *Phytochemistry* 6, 1057-1060.
- Winner, C. (1968): (G) Questions concerning the choice of cultivars and fertilizer application in relation to beet quality in modern sugar beet cultivation. *Zucker* 21, 521-530.
- Winner, C., Feyerabend, I. and Müller, A. Von (1976): (G) Investigation in the content of nitrate nitrogen in a soil profile and its uptake by sugar beet. *Zucker* 29, 477-484.
- Winsor, G.W. (1966): 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.
- Wittwer, S.H. and Teubner, F.G. (1959): Foliar absorption of mineral nutrients. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 10, 13-32.
- Wittwer, S.H. and Tolbert, N.E. (1960): 2-Chloroethyl trimethyl-ammonium chloride and related compounds as plant growth substances. *Plant Physiol.* 35, 871-877.
- Woldendorp, J.W. (1968): Losses of soil nitrogen. *Stikstof, Dutch Nitrogenous Fertilizer Review*, Nr. 12, 32-46.
- Wollny, E. (1885): (G) Investigations into the capillary movement of water in soils. *Forsch.-Gebiete Agr.-Phys.* 8, 206-220.
- Wooley, J.T. (1957): Sodium and silicon as nutrients for the tomato plant. *Plant Physiol.* 32, 317-321.
- Woolhouse, H.W. (1978): Light gathering and carbon assimilation processes in photosynthesis; their adaptive modifications and significance for agriculture. *Endeavour*, New Series 2, 35-46.
- Woolhouse, H.W. (1981): 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.
- Wright, J.P. and Fisher, D.B. (1980): Direct measurement of sieve tube turgor pressure using severed aphid stylets. *Plant Physiol.* 65, 1133-1135.

- Wunderlich, F. (1978): (G) The nucleus matrix: Dynamic protein-structure in cell nucleus. *Naturw. Rdsch.* 31, 282-288.
- Wyn Jones, R.G. and Pollard, A. (1983): Proteins, enzymes and inorganic ions. *In: Inorganic Plant Nutrition, Encycl. Plant Physiol. New Series, Vol. 15B* (A. Läuchli and R.L. Bielecki, eds.) p. 528-562. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo.
- Wyn Jones, R.G., Sutcliffe, M. and Marshall, C. (1971): 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.
- Wynn Parry, D. and Smithson, F. (1964): Types of opaline silica depositions in the leaves of British grasses. *Annals of Botany* 28, 169-185.
- Yoshida, S. (1972): Physiological aspects of grain yield. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 23, 437-464.
- Yoshida, S. and Castaneda, L. (1969): Partial replacement of potassium by sodium in the rice plant under weakly saline conditions. *Soil Sci. Plant Nutr.* 15, 183-186.
- Yoshida, S., Forno, D.A. and Bhadrochalm, A. (1971): Zinc deficiency of the rice plant on calcareous and neutral soils in the Philippines. *Soil Sci. Plant Nutr.* 17, 83-87.
- Young, N.D. and Galston, A.W. (1984): Putrescine in acid stress. *Plant Physiol.* 71, 767-771.
- Zech, W. (1970): (G) Needle analytical investigations into the lime chlorosis of the pine (*Pinus silvestris*). *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 125, 1-16.
- Zech, W., Koch, W. and Franz, F. (1971): (G) Net assimilation and transpiration of pine twigs in dependence on potassium supply and light intensity. *Kali-Briefe, Fachgeb.* 6, 1. Folge.
- Zech, W. and Popp, E. (1983): (G) Magnesium deficiency, one of the reasons for the spruce and fir dieback in Northeastern Bavaria. *Forstw. Cbl.* 102, 50-55.
- Zeeh, B., König, K.H. and Jung, J. (1974): Development of new plant growth regulators with biological activity related to CCC. *Kemia-Kemi 1* (Helsinki) 9, 621-623.
- Zelitch, I. (1979): Photorespiration: Studies with whole tissues. *In: Photo-synthesis II, Encycl. Plant Physiol. New Series, Vol. 6* (M. Gibbs and E. Latzko, eds.) p. 351-367. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New York.
- Zimmermann, M. (1969): Translocation of nutrients. *In: Physiology of Plant Growth and Development*, p. 383-417 (M.B. Wilkins, ed.).
- Zimmermann, M.M. and Milburn, J.A. (1975): Transport in plants. I. Phloem Transport. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York.
- Zimmermann, U. (1978): Physics of turgor- and osmoregulation. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 29, 121-148.
- Zimmermann, U. and Beckers, F. (1978): Generation action potentials in *Chara corallina* by turgor pressure changes. *Planta* 138, 173-179.
- Zöttl, H.W. and Mies, E. (1983): (G) Supply with mineral nutrients and pollution stress of spruce ecosystems in the Black Forest being under immission influence. *Mitteil. Deutsch. Bodenkundl. Ges.* 38, 429-434.
- Zsoldos, F. (1972): Ion uptake by cold-injured rice roots. *Plant and Soil* 37, 469-478.