



FISIOLOGIA VEGETAL

PARTE III

NUTRICIÓN MINERAL

Elaborado por: Fernando Pérez Leal

2017

Elementos de la materia vegetal, Leyes agrobiológicas, funciones de los elementos esenciales y sus principios, síntomas de la deficiencia y toxicidad de nutrientes, Necesidades cuantitativas, análisis de suelo, el medio de cultivo, análisis tisular, recomendaciones de las concentraciones en el tejido, métodos para estudiar la nutrición vegetal: cultivos en solución nutritiva. Agentes quelantes, nutrición foliar. Factores que afectan la nutrición mineral

Absorción de sales minerales. Superficies de absorción, Micorrizas, transporte de iones hacia la raíz, naturaleza de las membranas, absorción de solutos, principios de la absorción de solutos, transporte pasivo y activo, Bombeo de ATPasa de protones y calcio

Aceleración del transporte pasivo por portadores y canales, ventajas de utilizar bombas de protones para el transporte de iones, absorción de moléculas muy grandes por los organelos. Correlaciones entre las funciones de la absorción de minerales, factores que afectan la absorción de minerales. Metabolismo del Nitrógeno.

El Floema como sistema conductor Aspectos anatómicos del tejido floemático. Traslado de sustancias Foto Asimiladas, métodos para medir el traslado, mecanismos de traslado, sustancias que se trasladan por el floema.

El xilema como sistema conductor, las tráqueas, traqueidas, parénquima leñoso, diferencias entre xilema primario y xilema secundario, Ascenso de la savia bruta.

NUTRICIÓN MINERAL

Prefacio a la primera edición

La nutrición minerales es un área de fundamental importancia tanto en la ciencia básica como en la aplicada. Se ha hecho impresionante progreso durante las últimas décadas en nuestro entendimiento de los mecanismos de toma de nutrientes y sus funciones en el metabolismo vegetal; al mismo tiempo, también ha habido avances en incrementar el rendimiento de cultivos al suministrar nutrientes minerales a través de la aplicación de fertilizantes. La principal meta de este texto es presentar los principios de la nutrición mineral en plantas, en base a nuestro actual conocimiento. Aunque se enfatiza en plantas de cultivo, también se presentan ejemplos de plantas no cultivadas incluyendo plantas inferiores en casos donde estos ejemplos se consideran más adecuados para demostrar ciertos principios de la nutrición mineral, cualquiera a un nivel celular ó como mecanismos particulares de adaptación a condiciones químicas adversas del suelo.

La nutrición vegetal es un tema estrechamente relacionado a otras disciplinas como la ciencia del suelo, la fisiología y bioquímica vegetal. En este texto, los nutrientes minerales en el suelo son tratados solo al grado considerado necesario para un entendimiento del cómo las raíces vegetales adquieren los nutrientes minerales del suelo, ó cómo las raíces modifican las

propiedades químicas del suelo en la interfase suelo-raíz. Los procesos fundamentales de la fisiología y bioquímica vegetal, como la fotosíntesis y respiración, son tratados principalmente desde el punto de vista del cómo, y hasta que grado, son afectados ó regulados por los nutrientes minerales. Se incluye la fisiología de cultivos como un área de fundamental importancia práctica para la agricultura y horticultura, con particular referencia a las relaciones fuente-demanda que son afectadas por los nutrientes minerales y fitohormonas

. La nutrición mineral de la planta cubre un amplio campo. Por lo tanto no es posible tratar todos los aspectos con el detalle que merecen. En este texto, se cubren ciertos aspectos en mayor detalle, debido a que cualquiera recientemente se han vuelto particularmente importantes para nuestro entendimiento de la nutrición mineral, ó debido a los muchos avances que se han hecho en un área particular en la última década. Naturalmente, los intereses de investigación y evaluación personal son también factores que han influido la selección. Se ha dirigido particular énfasis al transporte de nutrientes minerales a corta y larga distancia, en las relaciones fuente-demanda, y en las relaciones planta-suelo. La intención de este texto también es permitir al lector de familiarizarse más con los mecanismos de adaptación de las plantas a las condiciones químicas adversas del suelo. Por lo tanto se enfatiza en la base genética de la nutrición mineral así como en las posibilidades y limitaciones de “ajustar el cultivo al suelo”, especialmente en los trópicos y subtrópicos.

He escrito este texto para estudiantes graduados e investigadores en los varios campos de las ciencias agrícolas, biológicas y ambientales, que ya tienen un profundo conocimiento de la fisiología, bioquímica vegetal y ciencia del suelo. En vez de extensas explicaciones sobre los procesos básicos, se enfatiza en ejemplos representativos –tablas, figuras, representaciones esquemáticas- que ilustran los varios aspectos de la nutrición mineral. En un texto de tan amplio propósito, no pueden evitarse las generalizaciones, pero se cita literatura relevante para estudios ulteriores y más detallados. En la literatura, se ha dado preferencia a las publicaciones más recientes. No obstante, también se citan en varias secciones ejemplos representativos de las contribuciones clásicas.

Aunque este texto es escrito por una persona, es no obstante el producto de la cooperación a varios niveles. Mi interés en la nutrición vegetal y mi carrera científica en este campo se deben a la inspiración del Dr. G. Michael. El texto como se presenta aquí no se habría logrado sin el excelente apoyo de dos colegas, el Dr. Römheld y Mr. Ernest A. Kirkby. Estoy en deuda con ellos. El Dr. Römheld no solo preparado los dibujos sino también proporciono concejos altamente valiosos acerca de la organización de las tablas y mejoras al texto. Mi viejo amigo Ernest A. Kikby corrigió el inglés y mejoró el primer borrador considerablemente mediante valiosas sugerencias y críticas estimulantes. Mis colegas en el instituto, el Dr. P. Martin, Dr. W. J. Horst y el Dr. B. Satterlmacher me ayudaron mucho, mediante valiosas discusiones sobre varias áreas temáticas en este texto y a mantenerme libre por algún tiempo de enseñar y responsabilidades administrativas. Muchos colegas fueron suficientemente atentos para suplirme con sus fotografías originales, como se indica en la leyenda de las correspondientes figuras.

La preparación de un manuscrito tal requiere de experta asistencia técnica. Me gustaría agradecer especialmente a Mrs. H. Hoderlein por digitar el manuscrito.

De últimas pero no lo menos, tengo que agradecer a mi familia por animarme a escribir el texto y por su asistencia y paciencia a lo largo de este proceso consumidor de tiempo.

Horst Marschner
Stuttgart-Hohenheim
Agosto 1985

Prefacio a la segunda edición

Como se mencionó en la primera edición la principal meta de este texto es presentar los principios de la nutrición mineral de las plantas superiores, en base a nuestro actual conocimiento. Esta ambiciosa meta requiere que el contenido del texto tenga que ser actualizado regularmente para que tome en cuenta los nuevos desarrollos en el tema lo que se ha hecho en esta segunda edición. La estructura del texto no se ha alterado y el área temática y número de capítulos permanecen igual. Sin embargo, se ha revisado el contenido de los capítulos y reemplazado en promedio cerca de la mitad de las figuras, tablas y referencias. En la Parte I se ha hecho más énfasis en las interacciones raíz-vástago, fisiología del estrés, relaciones hídricas, y funciones de los micronutrientes. En vista del creciente interés mundial en las interacciones planta-suelo, se ha alterado y extendido considerablemente la Parte II. Particularmente cierto para el Capítulo 14 acerca de los efectos de los factores externos e internos en el crecimiento radical, y el Capítulo 15 acerca de la interfaz raíz-suelo (exudados radicales, microorganismos rizosféricos, micorrizas).

La segunda edición no se habría logrado sin el apoyo de muchos colegas, amigos y colaboradores. De estos colegas yo estoy particularmente agradecido con el Dr. Ismail Cakmak, Dr. Albrecht Jungk, Dr. V. Römheld y el Dr. Alexander Hansen. De nuevo mi viejo amigo Ernest A. Kirkby tomo la tarea más difícil de no solo corregir el inglés sino también de mejorar la presentación mediante valiosas sugerencias y críticas detalladas, constructivas. También estoy altamente en deuda con el Dr. Eckhard George y su equipo por dibujar hábilmente las figuras, con mi hija Petra y el Dr. Ulrich Grauer por leer críticamente el texto y las pruebas, y con Mrs. Helga Hoderlein por la alta calidad de su asistencia técnica, especialmente al preparar el manuscrito.

Horst Marschner

Stuttgart-Hohenheim
Diciembre 1993

Un año después de la segunda edición de que se publicó su *Nutrición mineral en plantas superiores*, Horst Marschner murió en Septiembre de 1996. El había contraído malaria durante una visita a proyectos de investigación agrícolas en África Oriental.

Horst Marschner nació en 1929. Después de un periodo de aprendizaje en una finca, el estudió Agricultura y Química en la Universidad de Jena, y trabajó

en la Universidad de Hohenheim y en la Universidad Técnica en Berlín. Desde 1977, fue un profesor en el Instituto de Nutrición Vegetal, Stuttgart-Hohenheim. Además de que Horst Marschner fue a California y Australia en términos sabáticos, fue responsable de proyectos en campo en muchos países en desarrollo, y fue visitado en Hohenheim por científicos invitados de todo el mundo que disfrutaron su entusiasmo. En su investigación, se interesó en muchos temas desde la ciencia del suelo hasta la fisiología vegetal. Contribuyó específicamente al entendimiento de la toma y uso de los nutrientes minerales por las plantas, efectos rizosféricos, aspectos ambientales de la nutrición vegetal, y adaptación de las plantas al bajo suministro y a condiciones adversas del suelo. Se volvió una figura líder en la nutrición mineral vegetal, y creyó que la ciencia y el pensamiento racional deberían ser usados para mejorar las condiciones de vida humana.

Además de escribir varios cientos de publicaciones científicas, Horst Marschner fue un profesor dedicado y mentor de jóvenes científicos. Sabemos de mucha gente que disfrutó de sus contribuciones en reuniones y conferencias. Le fascinaba la investigación en nutrición vegetal, y transmitió esta fascinación a aquellos que lo rodeaban. Su estrecha participación con la experimentación práctica fue base en la claridad de sus comunicaciones.

Cuando se le pidió escribir un texto acerca de la nutrición mineral en plantas, Horst Marschner sabía de los riesgos y retos de escribir como un solo autor un texto general. El fue gratificado por el éxito de *Nutrición mineral en plantas superiores*, los comentarios tan positivos de sus colegas, y por la apreciación mundial de científicos y estudiantes. Cerca al retiro de sus deberes oficiales como cabeza del Instituto, el buscaba ávidamente gastar más tiempo discutiendo y presentando el progreso en su campo, la ciencia de la nutrición vegetal. Ahora después de su inesperada muerte, este texto tiene que servir como legado de un hombre enérgico, noble, constructivo y estimulante.

Stuttgart-Hohenheim
Marzo 1997

Eckhard George
Volker Römheld

Publicación basada en: Marschner H. 1995. **Mineral nutrition of higher plants**. second edition. 889pp. London: Academic Press.

NUTRICION MINERAL

INTRUDUCCION

Las plantas son organismos autótrofos que utilizan la energía solar (fotoautótrofos) para sintetizar sus componentes a partir de dióxido de carbono, agua y elementos minerales. El 90-95% del peso seco de las plantas está constituido por C, H y O, que obtienen del CO₂ y del agua. El 5-10% restante es muy diverso y constituye la fracción mineral.

REVISION BIBLIOGRAFICO

José A. Hernández Cortés. Investigador Científico del CSIC. Grupo de Biotecnología de Frutales, CEBAS-CSIC, Murcia

Los nutrientes minerales, como el nitrógeno, fósforo o potasio, son elementos que las plantas adquieren del suelo en forma de iones inorgánicos. Todos los nutrientes minerales son reciclados a partir de todos los organismos vivos, pero entran en la biosfera principalmente gracias al sistema radicular de las plantas, por lo que podríamos decir, en cierto sentido, que las plantas actúan como los “mineros” de la corteza terrestre (Epstein 1999).

El término elemento esencial mineral (o nutriente mineral) fue propuesto por Arnon y Stout en 1939. Estos autores concluyeron que para que un elemento sea considerado como esencial debe cumplir con lo siguiente:

- 1.- El elemento es necesario para el óptimo crecimiento y desarrollo de la planta y su ausencia o deficiencia en el suelo provoca en la planta un síntoma característico.
- 2.- El elemento en la planta no puede ser substituido por ningún otro elemento.
- 3.- El elemento debe estar directamente involucrado en el metabolismo de la planta.

Los elementos esenciales son: carbono, hidrógeno y oxígeno que provienen del aire y del agua del suelo. Además de: nitrógeno, fósforo, potasio, calcio, azufre, magnesio, hierro, cobre, zinc, manganeso, molibdeno y boro que son suministrados a la planta a partir de las reservas del suelo o mediante la aplicación de abonos y fertilizantes.

Muchas especies han demostrado que les resulta benéfica la presencia de cloro, cobalto, silicio, sodio, níquel, aluminio, yodo y posiblemente vanadio, pero estos no se consideran nutrientes esenciales.

NUTRICION MINERAL

Las plantas, no pueden vivir solamente con el aire y el agua, sino que también necesitan cierto número de elementos químicos, que por lo general, le son proporcionados a expensas de las sustancias minerales del suelo y a través del sistema radicular. Aunque estos elementos constituyen solo una pequeña porción del peso anhidro de la planta, frecuentemente del orden del 2-10%, no dejan por ello de ser fundamentales para el bienestar del vegetal, lo que explica sean considerados como elementos esenciales para la nutrición.

El estudio de la nutrición mineral de las plantas trata de conocer su composición química, cuyo objetivo se puede alcanzar utilizando los dos métodos siguientes:

El análisis elemental, que determina la naturaleza y las proporciones en que se encuentran los elementos minerales en los tejidos vegetales.

El análisis inmediato, que trata de reconocer la naturaleza de los compuestos orgánicos que existen en las diversas partes de la planta.

Así mismo, es recomendable saber las proporciones de humedad y de materia seca en los órganos sometidos al análisis. La determinación del peso seco es

indispensable, ya que el contenido de agua de los órganos vegetales está entre 6 y 90%; aunque para un órgano determinado puede variar también dependiendo de su estado de desarrollo.



Como promedio el protoplasma contiene 85 a 90% de agua, e inclusive los organelos celulares con un alto contenido en lípidos, como cloroplastos y mitocondrias tienen 50% de agua. El contenido de agua de las raíces expresado en peso fresco varía de 71 a 93%, el de los tallos de 48-94%, las hojas de 77 a 98%, los frutos tienen un alto contenido entre 84-94%. Las semillas de 5 a 11%, aunque las de maíz fresco comestible pueden tener un contenido de agua elevado del 85%. La madera fresca recién cortada contiene cerca de 50% de agua.

Al determinar las tasas de humedad se puede obtener por diferencia el peso de materia seca. Cuando se halla el peso seco colocando el tejido vegetal entre 100-105°C, se eliminan con el agua, esencias orgánicas volátiles, produciéndose un error casi despreciable, sin embargo es recomendable secar en la estufa a 75°C.

En las plantas el agua cumple múltiples funciones. Las células deben tener contacto directo o indirecto con el agua, ya que casi todas las reacciones químicas celulares tienen lugar en un medio acuoso. Para que un tejido funcione normalmente requiere estar saturado con agua, manteniendo las células turgentes. Todas las sustancias que penetran en las células vegetales deben estar disueltas, ya que en las soluciones se efectúa el intercambio de sustancias nutritivas entre células, órganos y tejidos. El agua como componente del citoplasma vivo, participa en el metabolismo y en todos los procesos bioquímicos. Una disminución del contenido hídrico va acompañada por una pérdida de turgencia, marchitamiento y una disminución del alargamiento celular, se cierran los estomas, se reduce la fotosíntesis, la respiración y se interfieren varios procesos metabólicos básicos. La deshidratación continuada ocasiona la desorganización del protoplasma y la muerte de muchos organismos.

El residuo que queda después que se seca un tejido vegetal, está constituido por compuestos orgánicos, elementos minerales y sus óxidos. Casi toda la materia orgánica se sintetiza a partir de CO_2 y H_2O mediante el proceso fotosintético. Los minerales y el agua son absorbidos primeramente del suelo a través del sistema radical; aunque bajo condiciones de sequía el agua de la niebla y el rocío pueden entrar a la planta a través de las hojas. La absorción foliar de los elementos minerales ha sido utilizada ventajosamente para suministrar a las plantas fertilizantes y algunos micronutrientes, asperjando las hojas con soluciones acuosas o suspensiones de nutrientes minerales.

Las plantas toman del aire que las rodea, el dióxido de carbono y el oxígeno. El movimiento continuo de la atmósfera asegura una composición bastante constante: nitrógeno 78% (v/v), oxígeno 21% (v/v), y anhídrido carbónico 0,03% (v/v), junto con vapor de agua y gases nobles. Además en el aire se encuentran impurezas gaseosas, líquidas y sólidas; constituidas principalmente por SO_2 , compuestos nitrogenados inestables, halógenos, polvo y hollín. El contenido de anhídrido carbónico (CO_2), del aire está experimentando un aumento debido a actividades humanas que implican la utilización de combustibles fósiles, la quema de vegetación, así mismo la fabricación de cemento a partir de piedra caliza. El dióxido de carbono juega un papel importante en el aire, regulando la temperatura del planeta. La temperatura de la tierra aumenta al aumentar la concentración de CO_2 , ya que este gas absorbe la radiación solar infra roja, impidiendo que una parte del calor que llega a la tierra se escape hacia el espacio exterior, produciendo un efecto de invernadero.

Cada año las actividades industriales envían a la atmósfera 20000×10^6 Ton de CO_2 . Es probable que a mediados del siglo XXI la cantidad de CO_2 se duplique y el calentamiento global subsiguiente sea de 2 a 4°C. Esta eventualidad que podría llegar a ser catastrófica, es la que hay que temer si no se toman a tiempo las medidas económicas e industriales oportunas. El contenido de CO_2 ha pasado de 275 ppm (en volumen) en el año de 1800 a 345 ppm (en volumen) en 1985, es decir 0,345 litros de CO_2 por mil litros de aire. Los procesos degradativos de los suelos (erosión, salinización, disminución de la fertilidad de los suelos) disminuyen la cubierta vegetal, la productividad primaria, reducen la cantidad de biomasa que se incorpora al suelo y agotan el carbón del suelo; por lo que actualmente se propone como medidas para disminuir el efecto invernadero, el secuestro de carbón mediante la recuperación de suelos degradados, y el desarrollo de políticas para el control de erosión, a través de un buen manejo agrícola y prácticas de reforestación.

A comienzos del siglo XIX se puso en evidencia que las plantas contienen elementos minerales.

Se determinó que los elementos químicos esenciales para la planta son 17: carbono, hidrógeno, oxígeno, nitrógeno, fósforo, azufre, calcio, potasio, magnesio, hierro, zinc, manganeso, cloro, cobre, boro, níquel y molibdeno. Uno de estos elementos, el nitrógeno aunque absorbido del suelo por las plantas, procede en última instancia del nitrógeno atmosférico, pero los elementos restantes se encuentran y proceden, por tanto, de los minerales que integran las rocas de la corteza terrestre.

Con pocas excepciones, los elementos químicos esenciales para el desarrollo vegetal parecen ser los mismos en todas las plantas superiores, y muchos de ellos son también necesarios para los demás organismos vivos. En determinados casos existen, sin embargo, algunos elementos que no parecen ser esenciales para aquellos y solo son para otro grupo de seres.

Utilizando las técnicas de la química analítica y micrométodos de análisis modernos se han identificado en los vegetales los elementos que se listan a continuación:

Tabla 1. Concentración usual de los elementos en las plantas superiores

MACROELEMENTOS	(POR 100 g DE MATERIA SECA) (g)
Carbono	45.0
Oxígeno	45.0
Hidrógeno	6.0
Nitrógeno	1.5
Calcio	0.5
Potasio	1.0
Azufre	0.1
Fósforo	0.2
Magnesio	0.2
Silicio	0,1

MICROELEMENTOS	MG POR 100 G DE MATERIA SECA	PARTE POR MILLON
Boro	2,0	20
Cloro	10,0	100
Cobre	0,6	6
Hierro	10,0	100
Manganeso	5,0	50
Molibdeno	0,01	0,1

Zinc	2,0	20
Níquel	0,3	3
Sodio	1,0	10

En una clasificación de los nutrientes un tanto arbitraria (figura 3), el nitrógeno, fósforo y potasio considerados como macronutrientes, se les denomina nutrientes primarios, mientras que el magnesio, calcio y azufre también macronutrientes, se les llama nutrientes secundarios.

Son considerados como macronutrientes porque se acumulan en la planta en cantidades considerables. El hierro, cobre, zinc, manganeso, molibdeno y boro se encuentran en la planta en cantidades mucho menores que los macronutrientes y se les conoce como micronutrientes u oligoelementos. Esta difundida clasificación de los nutrientes según su abundancia en la planta tiene una validez relativa ya que no son pocos los casos en los cuales algunos macronutrientes pueden encontrarse en cantidades menores que ciertos micronutrientes.

Los nutrientes de la solución del suelo provienen de muchas fuentes, tales como disolución de los materiales primarios, descomposición de la materia orgánica, aplicación de fertilizantes, etc.,. Una vez que está en solución, un nutriente puede sufrir muchas y variadas reacciones.

Los elementos químicos que actúan como nutrientes forman parte de biomoléculas estructurales o reguladoras, o actúan como cofactores de enzimas o en la regulación de los potenciales osmóticos. La acción de los micronutrientes se ejerce principalmente en la catálisis enzimática, ya sea como cofactores o como componentes de enzimas.

CLASIFICACION DE LOS ELEMENTOS

En una clasificación de los nutrientes un tanto arbitraria (figura 3), el nitrógeno, fósforo y potasio considerados como macronutrientes, se les denomina nutrientes primarios, mientras que el magnesio, calcio y azufre también macronutrientes, se les llama nutrientes secundarios

Macro nutriente → N P K Ca Mg S

Micro nutrientes → Fe Cu Zn Mn Mo B



Otros investigadores han propuesto que los elementos esenciales deberían clasificarse de acuerdo a sus funciones bioquímicas y fisiológicas (Mengel y Kirkby 2001). Estos investigadores, clasifican los elementos esenciales en cuatro grupos básicos:

Grupo 1

Nutrientes que forman parte de compuestos orgánicos: N y S

El N forma parte de aminoácidos, amidas, proteínas, ácidos nucleicos, nucleótidos, coenzimas, hexosaminas etc...

El S forma parte de la cisteína, cistina, metionina, coenzima A, tiamina, glutatión, biotina, 5-adenosilsulfato, 3-fosfoadenosina, etc...

Las plantas asimilan estos nutrientes mediante reacciones bioquímicas redox (de oxidación y reducción) para formar enlaces covalentes con el carbono (C) y crear compuestos orgánicos.

Grupo 2

Nutrientes importantes en el almacenamiento de energía o en la integridad estructural: P, Si, B

El P forma parte de los azúcares fosfato, ácidos nucleicos, nucleótidos, coenzimas, fosfolípidos, etc.... Tiene una importante función que implican al ATP (principal molécula de almacenamiento y transferencia de energía en la célula).

El Si se almacena como silicato en la pared celular de las plantas, contribuyendo a las propiedades mecánicas de las mismas, incluyendo la rigidez y la elasticidad.

El B forma complejos con el manitol, mananos y ácido poligalacturónico y con otros componentes de la pared celular. Está implicado en la elongación celular y en el metabolismo de los ácidos nucleicos.

Grupo 3

Nutrientes que aparecen en forma iónica: K, Ca, Mg, Cl, Mn, Na

El K es requerido como cofactor por más de 40 enzimas. Es el principal catión implicado en mantener la turgencia celular y la neutralidad eléctrica.

El Ca forma parte de la pared celular vegetal, es requerido como cofactor para algunas enzimas implicadas en la hidrólisis del ATP y de los fosfolípidos. Actúa como segundo mensajero en los procesos de regulación metabólica.

El Mg es requerido por muchas enzimas implicadas en la transferencia de grupos fosfato. Forma parte de la molécula de clorofila.

En Cl es requerido en las reacciones fotosintéticas implicadas en la evolución del oxígeno molecular (O₂).

El Mn es requerido para la actividad de algunas deshidrogenasas, descarboxilasas, kinasas, oxidasas (como la Mn-SOD), peroxidasas. También está involucrada en la evolución fotosintética del O₂.

El Na está implicado en la regeneración del fosfoenolpiruvato en plantas que presentan fotosíntesis tipo C₄ y CAM. Puede sustituir al K en alguna de sus funciones.

Grupo 4

Nutrientes implicados en reacciones Redox: Fe, Zn, Cu, Ni, Mo

El Fe forma parte de los citocromos, y de proteínas no héticas implicadas en fotosíntesis, fijación de N y rrespiración.

El Zn forma parte de las enzimas alcohol deshidrogenasa, glutámico deshidrogenasa, anhidrasa carbónica.

El Cu forma parte de las enzimas ascorbato oxidasa, tirosinasa, monoamino oxidasa, uricasa, citocromo oxidasa, fenolasa, lacasa y de la plastocianina.

El Ni es constituyente de la enzima uricasa. En las bacterias fijadoras de nitrógeno forma parte de las hidrogenasas.

El Mo forma parte de las enzimas nitrogenada, nitrato reductasa y xantina deshidrogenasa.

Hay otros elementos que no son considerados esenciales pero que también se han detectado en tejidos vegetales. Este es el caso del aluminio (Al), del selenio (Se) y del cobalto (Co). El Al se ha detectado a muy bajas concentraciones (desde 0,1 a 500 ppm) y su adición a disoluciones nutritivas a muy baja concentración puede estimular el crecimiento de las plantas (Marschner 1995). Muchas especies del género *Astragalus* acumulan Se, si bien no parecen tener un requerimiento especial por este nutriente. Sin embargo, se ha descrito que el Se actúa como cofactor de la enzima glutatión peroxidada, enzima antioxidante implicada en la eliminación de H₂O₂ y de peróxidos lipídicos. El Co forma parte de la cobalamina (vitamina B12 y sus derivados).

Después de eliminar el agua de los tejidos los macroelementos constituyen aproximadamente el 99,5% de la materia seca, mientras que los microelementos forman cerca del 0,03%. El contenido mineral de los tejidos vegetales es variable, dependiendo del tipo de planta, las condiciones climáticas prevalecientes durante el período de crecimiento, la composición

química del medio y la edad del tejido entre otros. Por ejemplo, una hoja madura es probable que tenga un contenido mineral mayor que una hoja muy joven. Así mismo, una hoja madura puede tener un contenido mineral mayor que una hoja vieja, la que sufre una pérdida apreciable de minerales solubles en agua, al ser lavada por el agua de lluvia o mediante mecanismos de translocación hacia hojas jóvenes.

Las investigaciones sobre nutrición mineral han hecho muchos progresos al fabricarse compuestos químicos con un alto grado de pureza, al mismo tiempo de poner en práctica métodos de cultivos hidropónicos, con soluciones de composición química definida, que aseguren el crecimiento normal de las plantas y que permiten un control preciso del suministro de iones nutritivos a las raíces. Probablemente Woodward en 1699, realizó los primeros experimentos en cultivo de plantas en medio líquido, sin usar ningún sustrato sólido. En 1804, de Saussure realizó uno de los primeros intentos de analizar los factores implicados en el cultivo de plantas en medios nutritivos, estableciendo la necesidad de suministrar nitrato a la solución de cultivo.

En el siglo XIX se realizó una actividad intensa en el campo del crecimiento de plantas en soluciones nutritivas. Investigadores como Sachs, Boussingault y Knop, realizaron experimentos que ayudaron a determinar que ciertos elementos eran importantes para el crecimiento de las plantas. Knop en 1865, publicó los resultados del efecto de la composición nutritiva sobre el crecimiento e inventó la fórmula de una solución nutritiva simple, basada en relaciones moleculares, que ha sido el punto de partida para modificaciones posteriores por otros autores. Se puso énfasis en mejorar la presión osmótica de la solución, el balance de los elementos, pero manteniendo una composición simple.

Tabla 2. Solución nutritiva de Knop

Compuesto	g/litro
KNO_3	0.2
$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$	0.8
KH_2PO_4	0.2
$\text{Mg SO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$	0.2
Fe PO_4	0.1

Las primeras formulaciones propuestas, se prepararon con sales impuras, contaminadas con trazas de otras sales. Desde que se había demostrado que un elemento como el hierro, se requería en pequeñas cantidades, fue lógico pensar que otros elementos debían ser esenciales en cantidades muy pequeñas. Se encontró que mientras se suministraban sales más puras, el crecimiento de las plantas era más pobre, esto explica el suceso obtenido al

comienzo con la solución de Knop. Arnon y Hoagland(1940), propusieron una solución nutritiva que ha sido ampliamente aceptada, ya que basaron su composición elemental en las proporciones absorbidas por plantas de tomate, incluyendo también micronutrientes.

Tabla 3. Fórmula de la solución nutritiva de Hoagland

Solución patrón	A usar ml/litro
1 M K H ₂ PO ₄	1.0
1 M K NO ₃	5.0
1 M Ca(NO ₃) ₂ 4 H ₂ O	5.0
1 M Mg SO ₄ 7 H ₂ O	2.0
Solución patrón de micronutrientes (1)	g/litro
H ₃ BO ₃	2.86
Mn Cl ₂ 4 H ₂ O	1.81
Zn SO ₄ 7 H ₂ O	0.22
Cu SO ₄ 5 H ₂ O	0.08
H ₂ Mo O ₄ H ₂ O	0.02
Opcional	ml/litro
0,25 mM NiSO ₄ . 6 H ₂ O	2,0
1M Na ₂ SiO ₃ . 9 H ₂ O	1,0

(1)Se usa 1ml de micronutrientes por litro de solución nutritiva. El hierro se le suministra en forma de una solución al 0,5% de quelato de hierro, en una proporción de 2 ml por litro.

Una solución nutritiva sencilla se puede preparar diluyendo 1 gramo del fertilizante comercial 12-12-17/2, más 0,25 gramos de yeso (Ca SO₄. 2H₂O)), más 0,50 centímetros cúbicos de un fertilizante foliar (Bayfolan, Greenzit, Crescal etc.), por cada litro de solución nutritiva que se desea preparar (Cabrera y Verde, 1989)

Después de 194 años de investigaciones en el campo de las soluciones nutritivas todavía no se tienen los medios nutritivos apropiados para el crecimiento de muchas algas, hongos y otras plantas inferiores. A pesar de los grandes hallazgos en el área de la nutrición mineral, la pregunta acerca de cuáles elementos son esenciales para el crecimiento de las plantas no ha sido del todo resuelta y espera un mejoramiento en las técnicas experimentales. Paralelamente al desarrollo de los cultivos hidropónicos, se han realizado cada vez mejores análisis de plantas y se ha podido demostrar que las plantas

contienen en cantidades variables todos los elementos conocidos presentes en la corteza terrestre.

CRITERIOS DE ESENCIALIDAD

La presencia de elementos nutritivos en las cenizas de una planta, no es indicador de las necesidades cualitativas y cuantitativas de los distintos elementos químicos para una planta fotoautótrofa, como ha sido demostrado por Arnon y Stout (1939) utilizando cultivos hidropónicos, al establecer tres criterios que debe cumplir un elemento para que pueda ser considerado como esencial. Inclusive si un elemento ayuda a mejorar el crecimiento o un proceso fundamental, no se considerará como esencial si no cumple con las tres reglas siguientes:

Regla 1. Un elemento es esencial si la deficiencia del elemento impide que la planta complete su ciclo vital. Todos los 19 elementos que aparecen en la tabla N? 1, cumplen con este criterio y deben ser suministrados a una planta para que germine, crezca, floree y produzca semillas.

Regla 2. Para que un elemento sea esencial, este no se puede reemplazar por otro elemento con propiedades similares. Ej. El sodio que tiene propiedades similares que el potasio, no puede reemplazar al potasio completamente; ya que trazas de potasio son esenciales en la solución.

Regla 3. El último criterio que debe cumplirse es que el elemento debe participar directamente en el metabolismo de la planta y su beneficio no debe estar relacionado solamente al hecho de mejorar las características del suelo, mejorando el crecimiento de la microflora o algún efecto parecido.

Las tres reglas anteriores pueden resumirse diciendo que: **Un elemento es esencial si la planta lo requiere para su desarrollo normal y que pueda completar su ciclo de vida .**

Como se mencionó anteriormente, la presencia de un elemento en altas concentraciones en una planta, no es un indicador seguro de su esencialidad; ya que existen plantas como **Astragalus, Stanleya y Lecythis** que son indicadoras de selenio. Estas plantas crecen en suelos con altas concentraciones de Se y por lo tanto son acumuladoras de éste elemento. Existen muchas plantas que acumulan sodio (**halófitas**), como algunas especies de mangles, sin embargo algunas plantas desérticas requieren sodio, tales como **Atriplex vesicaria**, de las regiones secas de Australia, y **Halogeton glomeratus** una maleza introducida en áreas salinas del oeste de Estados Unidos. El sodio es esencial para el **Amaranthus tricolor** (especie C-4), a bajas concentraciones de CO₂.

Las diatomeas necesitan sílice, no solo en su pared celular, sino también como oligoelemento metabólico, especialmente en la división celular.

Ha sido propuesto que los silicatos presentes en hojas e inflorescencias de gramíneas, impiden la herbivoría causada por animales e insectos; lo que representa un requerimiento ecológico, más que una necesidad bioquímica o fisiológica.

El cobalto es esencial para muchas bacterias, incluyendo las algas verde-azules. Es requerido para la fijación de nitrógeno por las bacterias presentes en los nódulos de las raíces de las leguminosas; así como por las bacterias de vida libre que fijan nitrógeno. El cobalto es un componente de la vitamina B₁₂, por lo que los organismos que lo requieren, incluyendo animales, sintetizan esa vitamina; mientras que en las plantas superiores y algas carentes de vitaminas B₁₂, el cobalto no es esencial.

En la lista de los elementos esenciales para las plantas superiores (Tabla 1), se ha incluido el níquel (Ni); debido a que Brown (1967), ha demostrado su esencialidad para el crecimiento de la cebada. El níquel ejerce efectos beneficiosos en el crecimiento del tomate, avena, trigo; así como en algunas algas. La esencialidad del níquel (Ni²⁺) está asociada a la enzima ureasa, que cataliza la hidrólisis de la urea, produciendo CO₂ y NH₄⁺; así mismo se anota el silicio(Si) requerido por diatomeas, Equisetáceas y gramíneas y el sodio(Na) esencial en plantas con metabolismo ácido de crasuláceas y C₄. Cuando se presentan síntomas agudos de deficiencia, es importante conocer si el elemento se recicla de hojas viejas a las jóvenes. Si un elemento es inmóvil la deficiencia aparece primero en hojas jóvenes, mientras que si es móvil en el interior de la planta la deficiencia se observa en hojas viejas (Tabla 4.).

Tabla 4. Clasificación de los elementos minerales según su movilidad en el interior de la planta y su tendencia a ser re-translocado durante la deficiencia.

Móvil	Inmóvil
Nitrógeno	Calcio
Potasio	Azufre
Magnesio	Hierro
Fósforo	Boro
Cloro	Cobre
Sodio	
Zinc	
Molibdeno	

Una vez que los elementos minerales son absorbidos por las raíces, éstos son transportados (translocados) a otras partes de la planta, donde van a ser usados en diferentes funciones biológicas. Otros organismos, como los hongos

micorrícicos y las bacterias fijadoras de nitrógeno pueden participar con las raíces en la adquisición de nutrientes minerales.

Denominamos “Nutrición Mineral” a la disciplina que se dedica al estudio de cómo las plantas obtienen y usan los nutrientes minerales. Esta área de investigación es muy importante en la agricultura moderna y en la protección medioambiental. Un alto rendimiento agrícola depende de una adecuada fertilización con nutrientes minerales. De hecho, el rendimiento de la mayor parte de los cultivos vegetales aumentan de forma lineal con la cantidad de fertilizantes que pueden absorber (Loomis y Connor 1992).

Para satisfacer la incrementada demanda de alimentos, el consumo de elementos minerales primarios usados en los fertilizantes (Nitrógeno, Fósforo y Potasio) se ha incrementado con el paso de los años. Por ejemplo, en el año 1960 se usaron 30 millones de toneladas, siendo este consumo de unas 170 toneladas en 2008 (www.faostat.fao.org). Sin embargo, las plantas utilizan menos del 50% de los fertilizantes que se aplican en el suelo (Loomis y Connor 1992). Los nutrientes no absorbidos por la planta son lixiviados llegando a las aguas superficiales y/o subterráneas, pueden quedar unidos a las partículas del suelo y pueden contribuir a un aumento de la contaminación ambiental.

Sólo ciertos elementos son esenciales para las plantas. Un elemento esencial se define como un elemento que es un componente intrínseco en la estructura o en el metabolismo de una planta y cuya ausencia causa anomalías, en el crecimiento, desarrollo y/o reproducción de la planta (Epstein y Bloom 2005). Por lo tanto, si a una planta se le proporciona todos los elementos esenciales, así como agua y la luz del sol, será capaz de sintetizar todos los compuestos que necesita para su crecimiento normal.

I. LEY DEL MINIMO, LEY DEL MAXIMO Y LEY DE LOS INCREMENTOS DECRECIENTES.

Ley del Mínimo (Liebig)

La insuficiencia de un elemento asimilable en el suelo reduce la eficiencia de los otros elementos y por consiguiente disminuye el crecimiento de las cosechas. Ej.: El P puede llegar a ser limitante aun cuando se fertiliza con N y K, si este no está en las cantidades mínimas requeridas por el cultivo.

Ley del máximo:

La cantidad de fertilizante a aplicar se puede aumentar siempre y cuando este aumento signifique un incremento en los rendimientos y que este aumento de rendimiento tenga un valor adicional al del fertilizante aplicado, por ello el máximo

rendimiento económico puede no coincidir con el máximo rendimiento fisiológico. Si se hace un aumento de aplicación sin lograr un aumento ni disminución de la cosecha, o en exceso que no hizo efecto se le conoce como consumo de lujo o zona de consumo de lujo. Voison la enuncia así:

El exceso de un elemento asimilable en el suelo reduce la eficacia de los otros elementos y por consiguiente disminuye el rendimiento de la cosecha.

Existen elementos minerales que pueden estimular el crecimiento de las plantas pero que no están comprendidos dentro de los criterios de esencialidad mencionados anteriormente. Algunos de ellos resultan esenciales solamente para algunas especies o bajo ciertas condiciones muy especiales. Estos elementos usualmente son definidos como elementos benéficos y aplica a elementos como: sodio, cloro, silicio, cobalto, vanadio, etc.

II. FUNCION DE LOS ELEMENTOS ESENCIALES N, P, K, Ca, Mg, S, Fe, Cu, Zn, Mn, Mo, B y Cl.



Fotografía 2: Aspecto de las raíces de plantas de bolaina blanca cultivado en una solución completa de Hoagland y Arnon.

Una de las especies con la que el ICRAF, viene trabajando en el campo de la domesticación, es la bolaina blanca (*Guazuma crinita* Mart.), especie con grandes potencialidades en la amazonia peruana, la cual fue indicada como especie prioritaria para la cuenca del río Aguaytía (Sotelo & Weber, 1997). Con estos antecedentes se instalaron los ensayos demostrativos con material genético seleccionado.

La OIMT/CNF/INRENA (1996), demuestra que la bolaina blanca tiene un enorme potencial para el desarrollo de productos madereros con alto valor agregado para los mercados nacionales e internacionales, por sus mejores respuestas en los componentes tecnológicos, económicos y demanda de los mercados. Razones que sustentan la necesidad de realizar estudios sobre productividad de esta especie.

A pesar del tiempo transcurrido existe un reducido número de áreas cultivadas de esta especie, en comparación con la extracción masiva que se viene haciendo de esta planta. Se hace necesario crear condiciones de siembra y cultivo y evitar la extracción indiscriminada.

Cultivo de ají charapita (*Capsicum frutescens* L.) en Pucallpa". Ucayali, Perú – 2013.

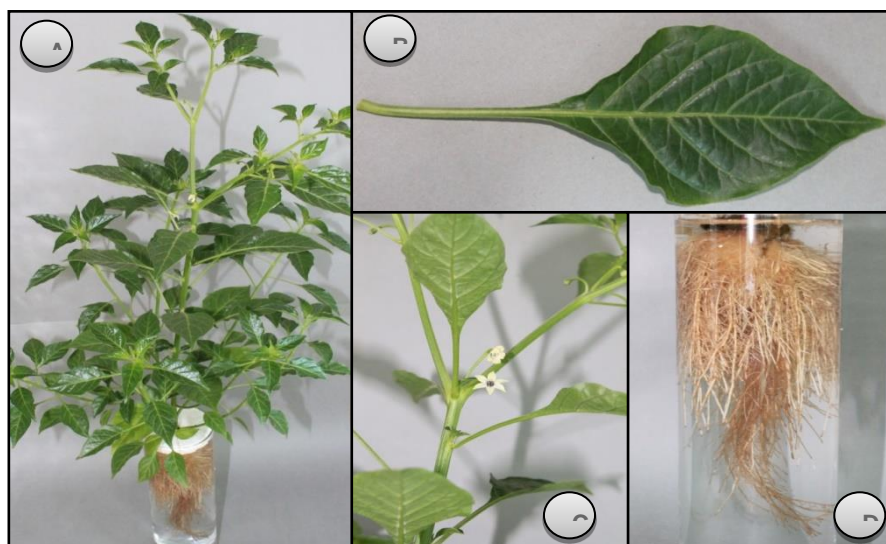


Foto 1. A) Planta (testigo) B) Hoja, C) Tallo y flores, D) Raíces; del tratamiento con solución nutritiva completa en ají charapita "*Capsicum frutescens* L."



Fotografía 1: Aspecto de la Hoja de sachá inchi cultivado en una solución nutritiva completa de Hoagland y Arnon.



Fotografías3: Aspecto de las hojas de camu camu cultivado en una solución nutritiva completa de Hoagland y Arnon.



Fotografías 4: Aspecto de las raíces de plantas de camu camu cultivado en una solución completa de Hoagland y Arnon.

MACRONUTRIENTES

De la tabla 1 podemos apreciar que existen nueve elementos a saber: C, O, H, N, Ca, K, S, P y Mg, que son requeridos por las plantas en grandes concentraciones, denominados macroelementos. Se ha estimado que las concentraciones apropiadas de los macroelementos minerales para el crecimiento óptimo varía de aproximadamente 1 mg/g para el azufre ($30\mu\text{mol}$ por gramo de peso seco de tejido) a 15 mg/g para el nitrógeno ($100\mu\text{mol}$ por gramo de peso seco de tejido). Los estimados de los requerimientos de carbono, oxígeno e hidrógeno varían de 450 mg/g ($37.500\mu\text{mol}$ por gramo de peso seco) a 60 mg/g ($60.000\mu\text{mol}$ por gramo de peso seco).

En este texto no hacemos referencia detallada de los elementos carbono, hidrógeno y oxígeno, ya que estos forman parte de los compuestos orgánicos como son los carbohidratos, lípidos, proteínas, ácidos nucleicos, metabolitos secundarios, etc.; aunque en las proteínas y ácidos nucleicos participa conjuntamente con estos el elemento nitrógeno.

Nos hemos referidos anteriormente al hecho de que las plantas toman al oxígeno y el anhídrido carbónico del aire, mientras que el agua es absorbida por las raíces generalmente del suelo.

NITROGENO

NITROGENO

Símbolo: **N**, un elemento no metálico del grupo Va de la tabla periódica, siendo un gas incoloro, inodoro e insípido, es el elemento más abundante de la atmósfera terrestre, representando el 78% por volumen y es un componente de toda la materia viva. Representa cerca del 18% del peso de las proteínas.

Etimología del nombre y del símbolo: El químico francés Antonio Lavoiser lo llamó azote, debido a su incapacidad para soportar la vida, del Griego ZOE vida. El nombre actual fue acuñado en 1790 y la palabra nitro más el sufijo -gen, que significa formador de nitro, para indicar la presencia del elemento en el nitro (nitrato de potasio, KNO_3).

Número atómico: 7

Peso atómico: 14,0067

Punto de fusión: -210°C

Punto de ebullición: $-195,8^\circ\text{C}$

Densidad (1 atm, 0°C): 1,2506 g/l

Estado de oxidación común: -3, +3, +5

Estado natural: En forma combinada se encuentra en el nitro (KNO_3) y nitrato de Chile ($NaNO_3$); en la atmósfera, lluvia, suelo y guano en la forma de amonio o sales de amonio, en el agua de mar como iones de amonio (NH_4^+), nitrito (NO_2^-) y nitrato (NO_3^-). En los organismos vivos formando complejos orgánicos como proteínas, ácidos nucleicos, clorofila, constituyendo parte de todo el protoplasma. El nitrógeno orgánico ocurre casi exclusivamente en el estado reducido, donde forma tres enlaces covalentes y posee un par de electrones no compartidos.

Características generales: Las plantas obtienen el nitrógeno principalmente del suelo, donde se encuentra bajo la forma orgánica, la que no es disponible inmediatamente para la planta, sino después de un proceso de mineralización catalizada por los microorganismos del suelo, el cual procede en la dirección siguiente: nitrógeno orgánico \rightarrow amonio \rightarrow nitrito \rightarrow nitrato, la cantidad de nitrato producida finalmente depende de la disponibilidad de material carbonáceo descomponible. Si la relación carbono: nitrógeno (C/N) es alta aparece muy poco o casi nada de nitrógeno como nitrato.

Las cantidades de nitrógeno en los suelos minerales es bastante pequeña, variando desde trazas hasta 0,5% en los suelos superficiales, disminuyendo con la profundidad. La cantidad de nitrógeno depende también del tipo de suelo, de la temperatura y pluviosidad. El clima juega un papel dominante en la determinación del estado de nitrógeno de los suelos. En regiones de condiciones de humedad uniforme y vegetación comparable, el contenido promedio de nitrógeno y de materia orgánica del suelo decrece exponencialmente a medida que aumenta la temperatura anual.

El nitrógeno disponible en el suelo se encuentra principalmente como nitrato (NO_3^-). La capa arable del suelo puede tener un contenido de nitrógeno bajo la forma de nitrato entre 2 a 60 ppm. Este contenido de NO_3^- varía con la estación, ya que es muy soluble en agua y las aguas de lluvia o riego lo pueden arrastrar hacia el subsuelo. Las plantas pueden absorber el nitrógeno también bajo la forma de ión amonio (NH_4^+). El nitrógeno absorbido como NO_3^- es rápidamente reducido a ión nitrito (NO_2^-) mediante la acción de la enzima nitrato reductasa que contiene molibdeno (Mo). La transformación del nitrato a ión amonio (NH_4^+) es catalizada por la enzima nitrito reductasa.

La principal diferencia entre el nitrógeno en forma de NO_3^- y NH_4^+ , es que todo el nitrato del suelo se encuentra disuelto en la solución del suelo; mientras que si el suelo contiene mucha arcilla y humus, gran parte del ión NH_4^+ , se encuentra como catión intercambiable y no en solución. Quizás por esta razón un fertilizante en forma de nitrato actúa mucho más rápido que uno en forma de

amonio. Se estima en suelos naturales una lixiviación de 5 a 20 $\text{Kg ha}^{-1} \times \text{a}^{-1}$. La irrigación y la aplicación de fertilizantes aumentan las pérdidas por lixiviación, llegando a alcanzar magnitudes hasta de 80 $\text{Kg ha}^{-1} \times \text{a}^{-1}$.

Ciertas plantas pertenecientes a la familia de las leguminosas tienen la capacidad de asimilar el nitrógeno atmosférico, por las raíces al formar una asociación simbiótica con bacterias del género **Rhizobium**. Así mismo, existen una cantidad de plantas no leguminosas que fijan el nitrógeno atmosférico por las raíces, como por ejemplo: **Casuarina**, **Myrica**, **Alnus**, **Ceanothus**, **Coriaria**, **Dryas**; otras lo hacen por las hojas como **Ardisia**, **Pavetta**, **Psychotria**, **Azolla**, **Gunnera**. Algunas especies de Cycadaceae, Gunneraceae, líquenes y el helecho acuático **Azolla**, fijan el nitrógeno mediante una asociación con algas verde-azules (Cianofíceas).

Es interesante mencionar, la especie **Sesbania rostrata**, planta perteneciente a la familia Leguminosae que tiene la particularidad de presentar asociada con las raíces, bacterias del género **Rhizobium**, además de poseer nódulos en el tallo repletos de bacterias **Azorhizobium caulinodans** fijadoras de nitrógeno.

El nitrógeno, ya sea absorbido del suelo o fijado del aire, se incorpora a la planta en forma de aminoácidos, primeramente en hojas verdes. A medida que aumenta el suministro de nitrógeno, las proteínas sintetizadas a partir de los aminoácidos, se transforman en crecimiento de las hojas, aumentando la superficie fotosintética. Se ha encontrado una correlación entre la cantidad de nitrógeno suministrado y el área foliar disponible para la fotosíntesis, este efecto se puede evidenciar por el aumento de la síntesis proteica y del protoplasma.

Síntomas de deficiencia: Las plantas que crecen a bajos niveles de nitrógeno son de color verde claro y muestran una clorosis general, principalmente en hojas viejas. Las hojas jóvenes permanecen verdes por períodos más largo, ya que reciben nitrógeno soluble de las hojas más viejas. Algunas plantas como el tomate y el maíz, exhiben una coloración purpúrea en los tallos, pecíolos y cara abaxial de las hojas, debido a la acumulación de antocianinas. La relación vástago/raíz es baja, ya que predomina el crecimiento radicular sobre el foliar. El crecimiento de muchas plantas deficientes en nitrógeno es raquíptico.



Cuando la planta muestra una deficiencia de nitrógeno, esta tiene un color que va de verde claro a verde amarillento. En las hojas más viejas se observa un amarilleamiento que empieza en la punta de las hojas y se expande a lo largo de la nervadura. Se inhibe el crecimiento de los brotes y raíces, mientras el tamaño de las plantas permanece reducido. El suministro de nitrógeno depende de la densidad del cultivo y del contenido de N_{min} en el suelo. Es útil una dosis dividida de N a fin de minimizar el lavado de nitrógeno. Esto es importante en los suelos ligeros y arenosos ya que estos son considerados “con riesgo de lavado de nutrientes

Exceptuando la sequía, no hay otra deficiencia que presente unos Síntomas tan dramáticos como la de nitrógeno. La clorosis es el síntoma más característico y que debido a la gran movilidad de este elemento, aparece primero en las hojas viejas. En monocotiledóneas la clorosis comienza en la punta de las hojas y avanza hacia la base. En casos de extrema deficiencia todas las hojas aparecen amarillentas. Frecuentemente se forman pigmentos antociánicos como en las tomateras, en las que puede observarse una coloración púrpura en los peciolo y nervios de las hojas.



Fotografía 1: Vista de la parte apical de planta de uña de gato (*Uncaria tomentosa*) cultivada en solución nutritiva completa de Hoagland y Arnon.



Fotografía 20: Vista de la parte apical de planta de uña de gato (*Uncaria tomentosa*) cultivada en solución nutritiva sin N.

Solución nutritiva sin Nitrógeno (- N).- Clorosis generalizada que empieza por las hojas más viejas, hacia las más jóvenes, con apariciones de pigmentos de color rojo anaranjado o marrón anaranjado, las hojas al madurar presentan necrosis en los ápices y bordes en forma irregular, la hojas inferiores amarillas se secan presentando un color pardo claro, hojas nuevas pequeñas a

medianas, hojas más tiernas extendidas y pequeñas, color verde claro en la parte de la base y pigmentaciones de color marrón y anaranjado, empezando de los ápices, tallos con entrenudos cortos y delgados, cloróticos con manchas necróticas o no, tallos y ramas atacados por insectos y enfermedades, raíces largas y poco abundantes (Foto 19, 20, 21, y 22).



Fotografías 4: Plantas de bolainas en estado de clorosis generalizada en el cultivo con solución nutritiva sin N.

Clorosis generalizada que empieza por las hojas más viejas, hacia las más jóvenes, este síntoma se observó aproximadamente a los 16 días después de aplicarse la solución nutritiva sin N, siendo el segundo en manifestarse después del T8 que solo contenía agua desionizada, asimismo se puede observar la presencia de ligeras manchas necróticas cercanas al ápice de las hojas, conforme los síntomas se van agudizando la planta termina por dejar de crecer, las hojas se presentan cada vez más pequeñas y más cloróticas, casi no se observa presencia de brotes, ni la presencia de entrenudo y nudos entre el tallo y si se presentan son muy cortos y delgados. Las raíces se muestran largas y poco abundantes (Ver fotografías 4,5 y 6).



Fotografía 5: Comparación de la planta de Hoagland y Arnon versus una planta cultivada en solución nutritiva sin N.

Es evidente que la planta de Hoagland y Arnon crece normalmente en forma de clorosis generalizada que empieza por las hojas más viejas, hacia las más jóvenes, este síntoma se observó aproximadamente a los 16 días después de aplicarse la solución nutritiva sin N, siendo el segundo en manifestarse después del T8 que solo contenía agua desionizada, asimismo se puede observar la presencia de ligeras manchas necróticas cercanas al ápice de las hojas, conforme los síntomas se van agudizando la planta termina por dejar de crecer, las hojas se presentan cada vez más pequeñas y más cloróticas, casi no se observa presencia de brotes, ni la presencia de entrenudo y nudos entre el tallo y si se presentan son muy cortos y delgados. Las raíces se muestran largas y poco abundantes ver foto 16.



Fotografías 8: Aspecto de *Pinus caribaea* mu cultivadas en solución nutritiva sin N.

Clorosis generalizada que empieza por las hojas más viejas, hacia las más jóvenes, con apariciones de pigmentos de color rojo anaranjado o marrón anaranjado, en ápices y bordes en estado más avanzado, las hojas al madurar presentan necrosis en los ápices y bordes en forma irregular, la hojas inferiores amarillas se secan presentando un color pardo, hojas nuevas pequeñas a medianas, hojas más tiernas extendidas y pequeñas. Tallos con entrenudos cortos y delgados, cloróticos con manchas necróticas. Raíces largas y poco abundantes (Ver fotografías 4, 5 y 6).

La deficiencia de nitrógeno en ***Pinus caribaea***, se caracteriza por un amarillamiento simultáneo y generalizado en toda la planta. La clorosis se observan en las acículas simples, extendiéndose luego a los fascículos. Las acículas inferiores presentan una coloración que varía de rojo tenue a intenso y las superiores con desecamiento apical. Las plantas son raquílicas y achaparradas.

Planta normal y deficiente de





Proporción aproximada en las plantas: Varía entre 1 a 3,5% en base al peso seco. El contenido de este elemento que puede dar lugar a deficiencias es variable, en algunas plantas contenidos menores al 2% pueden resultar en la aparición de clorosis en las hojas, ejemplo son aguacate, manzano, naranjo y pino. El contenido de nitrógeno en acículas de **Pinus caribaea** que crecen en una solución completa es de 1.80%, mientras que las acículas de las plantas deficientes muestran un contenido de nitrógeno de 0,53%.

Tal vez la función más reconocida del nitrógeno en la planta es su presencia obligada en los aminoácidos y por ende en la estructura de las moléculas de proteínas en donde se le encuentra en una cantidad que va del 16 al 18%. El nitrógeno también es encontrado en moléculas orgánicas muy importantes como las purinas, pirimidinas, porfirinas y en las coenzimas. Las purinas y pirimidinas son encontradas en los ácidos nucleicos DNA y RNA, esenciales para la síntesis de proteínas.

La estructura porfirínica es encontrada en compuestos metabólicamente muy importantes como son los pigmentos clorofílicos y los citocromos moléculas esenciales en la fotosíntesis y la respiración. Las coenzimas son compuestos indispensables para el funcionamiento de muchas enzimas. Otro tipo de compuestos que incluyen nitrógeno en su estructura molecular son las vitaminas.

El nitrógeno es el elemento más importante y abundante en la tierra. La gran reserva de nitrógeno esta en la atmósfera, que contiene casi un 78% de N₂. Esta forma es muy poco reactiva y no resulta apta para ser metabolizada directamente por las plantas, ni por la mayoría de los seres vivos. La mayor parte del nitrógeno atmosférico es fijado en el suelo por los microorganismos

fijadores de nitrógeno. Existen otros microorganismos especializados que se encargan de mineralizarlo hacia amonio y oxidarlo luego a nitrato.

Generalmente el nitrógeno es absorbido por las plantas como iones nitrato (NO_3^-) o como iones amonio (NH_4^-), aunque el nitrato es rápidamente reducido, probablemente a amonio por medio de una enzima que contiene molibdeno.

La mayor parte del amonio tiene que ser incorporado a compuestos orgánicos en la raíz, mientras que el nitrato tiene una buena movilidad a través del xilema y puede ser almacenado en las vacuolas de células de la raíz, tallos y en órganos de almacenamiento. La acumulación de nitratos en las vacuolas es de considerable importancia para el balance cationes-aniones y para el proceso de osmorregulación.

En algunos cultivos comerciales se aplica una solución de urea a las hojas de las plantas como una manera de suministrar un suplemento de nitrógeno a las plantas. La urea no es absorbida por las raíces de las plantas en grandes cantidades, ya que se hidroliza y se transforma en nitrógeno amoniacal en la mayoría de los suelos. Los iones amonio y parte de los carbohidratos sintetizados en las hojas son convertidos a aminoácidos en las mismas hojas verdes; por esta razón tan pronto como el nitrógeno asciende, las proteínas producidas en exceso permiten a las hojas de la planta alcanzar un mayor tamaño y con ello una mayor superficie para el proceso fotosintético.

Las proteínas en las células vegetales pueden ser funcionales o estructurales, siendo las primeras las que se encuentran en una mayor proporción. Las proteínas funcionales no son formas estables, por lo que constantemente están rompiéndose y reformándose.

ASIMILACIÓN DEL NITRATO.

La reducción de nitrato a amonio es llevada a cabo por dos enzimas: la nitrato reductasa, la cual reduce el nitrato a nitrito; y la nitrito reductasa, la cual reduce el nitrito a amonio.

La nitrato reductasa es un complejo enzimático con un peso molecular de 200,000 en plantas superiores y de 500,000 en plantas inferiores. Este complejo enzimático contiene varios grupos prostéticos incluyendo FAD, citocromos y molibdeno. Se localiza en el citoplasma y requiere de NADH o NADPH como donadores de electrones.

Como sería de esperarse, la actividad de la nitrato reductasa es muy baja en plantas que crecen en suelos deficientes en molibdeno.

La enzima nitrito reductasa tiene un bajo peso molecular y en las hojas se encuentra asociada a los cloroplastos y en las células de la raíz se asocia con proplastidios. En las hojas verdes el donador de electrones (NADH o NADPH) reduce a la ferredoxina, la cual es generada en la luz por el fotosistema I y en la obscuridad vía respiración.

Síntomas de deficiencia de nitrógeno

Las plantas con deficiencias de nitrógeno generalmente presentan un desarrollo raquítico que produce plantas anormalmente pequeñas, con tallos y ramas delgadas, hojas pequeñas. La floración se adelanta significativamente siendo esta muy escasa y con un gran porcentaje de flores abortadas. Cuando los amarran, su desarrollo se ve muy limitado por lo que los frutos son

pequeños. Los síntomas anteriores son como respuesta de la planta a una reducida síntesis de proteínas tanto estructurales como funcionales.



Quizás el primer síntoma que muestra una planta que le falta nitrógeno sea la aparición de una clorosis (amarillamiento) de las hojas inferiores que cuando se secan adquieren un color pardo claro como en la figura anterior en plantas de tabaco. En cereales las hojas empiezan a secarse por los ápices y continúa a toda la hoja por la nervadura central.

Debido a la alta movilidad y a la alta solubilidad que tiene el nitrógeno, los síntomas aparecen primero en las hojas viejas, sin embargo, si la deficiencia continúa, el aspecto colrótico avanza hacia arriba de la planta y llega un momento en que toda la planta presenta los síntomas descritos.

CALCIO

Símbolo: **Ca**, un elemento químico que pertenece a los metales alcalino-terreos del grupo Ila de la tabla periódica, es el elemento metálico más abundante en el cuerpo humano y el quinto elemento en orden de abundancia en la corteza terrestre. Fue muy usado por los antiguos en la forma de cal.

Etimología del nombre y del símbolo: Se deriva del latín Calx, que significa cal (CaO).

Número atómico: 20

Peso atómico: 40,08

Punto de fusión: 842-848°C

Punto de ebullición: 1487°C

Densidad: 1.55 g/cm³ a 20°C

Estado de oxidación: +2

Estado natural: El calcio libre no se encuentra en forma natural, sino formando compuestos que constituyen el 3,63% de las rocas ígneas y 3,22% de la corteza terrestre. Se encuentra como calcita (Ca CO₃) en la piedra caliza, tiza,

conchas de ostras y corales. Los minerales primarios de calcio más importantes son la anortita ($\text{Ca Al}_2 \text{Si}_2 \text{O}_8$) que tiene entre 7-14% de Ca y los piroxenos del tipo Ca Mg (Si O_3)₂ con 9 a 16% de Ca. En adición, pequeñas cantidades de calcio pueden estar presentes como borosilicatos. La calcita puede ser la fuente dominante en algunos suelos y la dolomita con 22% de Ca, en otros. La apatita, un compuesto isomorfo de $\text{Ca}_5 (\text{PO}_4)_3 \text{F}$ y $\text{Ca}_5 (\text{PO}_4)_3 \text{Cl}$. Está presente en pequeñas cantidades en rocas ígneas y en muchos suelos, tiene entre 38 - 39% de Ca. Otros fosfatos minerales son el hidrofosfato de calcio, CaHPO_4 , el ortofosfato de calcio, $\text{Ca}_4 \text{H}(\text{PO}_4)_3$, que existen principalmente en suelos calcáreos y en suelos con altos pH, ricos en Ca intercambiable. Así mismo ciertos minerales arcillosos como illita, vermiculita y montmorillonita contienen pequeñas cantidades de calcio.

En muchos suelos dentro de las regiones áridas y semiáridas, la calcita y dolomita, aunque menos abundantes son las principales fuentes minerales de calcio. En los suelos chernozem, desértico y marrón castaño, el Ca se precipita y acumula como carbonato, debido a la gran evaporación. La calcita y aragonito están entre las primeras sales que se precipitan cuando las aguas salinas se evaporan. En suelos superficiales y subsuelos localizados en regiones áridas se puede presentar el yeso o sulfato de calcio, $\text{Ca SO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$. El calcio que es más utilizable por la nutrición de la planta incluye las fracciones soluble en agua e intercambiables. En suelos fértiles el calcio intercambiable puede constituir de 70 a 80% de las bases cambiables totales. Se determina generalmente lavando el suelo con sales neutras.

Características generales: El calcio Ca^{2+} es acumulado por las plantas, especialmente en las hojas donde se deposita irreversiblemente, es un elemento esencial para el crecimiento de meristemas y particularmente para el crecimiento y funcionamiento apropiado de los ápices radicales. La fracción principal de este Ca^{2+} está en las paredes celulares o en las vacuolas y organelos como sales de ácidos orgánicos, fosfato o fitato y puede ser especialmente alta en plantas sintetizadoras de oxalato. El oxalato de calcio, es un producto insoluble que se deposita en la vacuola, esto constituye quizás una función antitóxica. El calcio es un componente de la límina media, donde cumple una función cementante como pectato cálcico.

El Ca^{2+} tiene la función de impedir daños a la membrana celular, evitando el escape de sustancias intracelulares, cumpliendo un papel estructural al mantener la integridad de la membrana. Es curioso constatar que, ciertas algas y hongos parecen no tener necesidad de calcio o a menos que el calcio no actúe sino como un oligoelemento. Se piensa que el calcio actúa como un regulador de la división y extensión celular, a través de la activación de una proteína modulada por Ca^{2+} (calmodulina).

El calcio parece actuar modulando la acción de todas las hormonas vegetales, regulando la germinación, el crecimiento y senescencia. Retarda la senescencia y abscisión de hojas y frutos. El ión calcio juega un papel importante en el desarrollo vegetal y regulación metabólica; un aumento en la concentración del calcio citoplasmático, activa la enzima 1,3 β -glucan sintetasa, situada en la membrana plasmática, dando lugar a la formación de callosa.

El ión calcio libre, se reconoce actualmente como un regulador intracelular importante de numerosos procesos bioquímicos y fisiológico. El modo de acción del calcio sobre mecanismos que depende de Ca^{2+} , se puede resumir en tres partes:

- 1) La concentración citoplásmica de Ca^{2+} libre es baja (menos de un micromol) y está bajo control metabólico; 2) La concentración de calcio citoplasmática puede ser regulada por varias señales intra o extracelular; 3) El calcio citoplasmático se une a proteínas receptoras (calmodulinas), que son activadas y capaces de modificar enzimas, otras actividades metabólicas como la mitosis, el crecimiento del ápice, la corriente citoplasmática, la germinación de las esporas inducida por los fitocromos, la formación de yemas en los musgos causada por la citoquinina, la secreción de la α -amilasa estimulada por la giberelina y el transporte polar de AIA. Ciertas actividades enzimáticas dependen de una calmodulina regulada por calcio, como son la NAD quinasa (citoplasma), NAD quinasa (membrana externa mitocondrial), NAD quinasa (membrana externa del cloroplasto), $\text{Ca}^{2+}+\text{Mg}^{++}\text{ATPasa}$ (membrana plasmática), kinasas proteicas (soluble y unida a membranas). Se puede concluir que el calcio actúa como un segundo mensajero en bioregulación, vía calmodulina, regulada por calcio.



Síntomas de deficiencia: La deficiencia de calcio está generalmente asociada a efectos de acidez del suelo y muchas veces es difícil diferenciar una de la otra. El calcio se absorbe como el catión divalente Ca^{2+} y es casi inmóvil y es por esto que las deficiencias se observan primeramente en los tejidos jóvenes. Las deficiencias de calcio parecen tener dos efectos en la planta: causan una atrofia del sistema radical y le dan una apariencia característica a la hoja. Las hojas se muestran cloróticas, enrolladas y rizadas. Se presentan raíces pobremente desarrolladas, carentes de fibras y pueden tener apariencia gelatinosa. Los síntomas se observan cerca de los ápices de crecimiento de raíces y tallos. La carencia de calcio también inhibe la germinación del polen y el crecimiento del tubo polínico.

Los síntomas de deficiencia en calcio son fáciles de observar y muy espectaculares. Las regiones meristemáticas de los tallos, hojas y raíces son atacadas fuertemente y pueden acabar muriendo, cesando el crecimiento de estos órganos. Las raíces pueden acortarse, en los bordes de las hojas jóvenes aparece clorosis seguida de necrosis. También es un síntoma característico la malformación de las hojas jóvenes, siendo el síntoma más fácil de reconocer la forma de gancho que adquieren las puntas de las hojas. Debido a la inmovilidad del calcio dentro de la planta los síntomas aparecen primero en las hojas jóvenes. Las deficiencias de calcio son más frecuentes en los suelos ácidos, de tal forma que la deficiencia en este elemento va acompañada por niveles tóxicos de iones hidrógeno y de iones de metales pesados como aluminio y manganeso que son solubles en medio ácido. Las raíces dañadas por la deficiencia de calcio son más susceptibles a la infección de bacterias y hongos.



Fotografía 13: Planta de uña de gato cultivada en solución nutritiva sin Ca.

hojas jóvenes apicales que al principio suelen estar curvadas luego son afectadas con necrosis y con deformaciones en los bordes, hojas ligeramente enrolladas y curvadas hacia abajo con limbo de color verde oscuro o también con clorosis internerval y áreas necróticas entre las nervaduras, con nervadura principal de color verde claro y secundarias de color verde; ausencia de pigmentos de color púrpura en el tallo, y escasa pigmentación en las hojas; a pesar de ello los tallos de longitud y diámetros de apariencia casi normales, con ausencia de plagas, ramas plagiotrópicas apicales con ápices necrosados, la mayoría de las yemas laterales permanecen dormantes; raíces normalmente largas y medianamente abundante (Foto 13, 14, 15, 16,17 y 18).



Fotografías 14: Aspectos de la planta de bolaina blanca de plantas cultivadas en solución nutritiva sin Ca.

hojas jóvenes apicales que al principio suelen estar curvadas luego son afectadas con necrosis y con deformaciones en los bordes, hojas ligeramente enrolladas y curvadas hacia abajo con limbo de color verde oscuro o también con clorosis internerval y áreas necróticas entre las nervaduras, con nervadura principal de color verde claro y secundarias de color verde; ausencia de pigmentos de color púrpura en el tallo,

clorosis generalizada y escasa pigmentación en las hojas; tallos cortos, pocas ramas plagiotrópicas, ápices necrosados, la mayoría de las yemas laterales permanecen dormantes; raíces medianamente largas y abundantes (ver fotografías 14).



Fotografía 15: Aspecto de una planta cultivada en solución nutritiva completa de Hoagland y Arnon versus una planta cultivada en solución nutritiva sin Ca.

Los síntomas se presentaron inicialmente en las hojas jóvenes apicales que al principio suelen estar curvadas, ligeramente enrolladas y curvadas hacia abajo dirigiéndose el ápice en dirección al peciolo, asimismo toda la lámina termina deformándose, notándose una ligera clorosis internerval, este síntoma se observó aproximadamente a los 25 días después de aplicarse la solución nutritiva sin Ca, y se presenta en el tercio superior de la planta, posteriormente cuando los síntomas se agudizan se observa necrosis de las zonas meristemáticas provocando muerte regresiva en tallos y ramas presentándose pocos brotes y entrenudos muy cortos síes que presentan y finalmente las plantas que presentan los síntomas más severos mueren a los 80 días después de aplicarse la solución nutritiva sin Ca.

Las raíces de estas plantas también se ven seriamente afectadas notándose deformación de los puntos de crecimiento de las raíces absorbentes, mostrándose estas cortas y poco abundantes.



Fotografías 16: Aspectos de las hojas de plantas de camu camu cultivadas en solución nutritiva sin Ca.

hojas jóvenes apicales al principio con clorosis internerval o generalizada, luego son afectadas con necrosis y con deformaciones en los bordes, hay abarquillamiento de hojas (ligeramente enrolladas y curvadas hacia abajo). Con nervadura principal de color verde claro y secundarias de color verde; ausencia de pigmentos de color púrpura en el tallo; clorosis generalizada y escasa pigmentación en las hojas; tallos cortos, pocas ramas, las que se forman se necrosan parte del limbo o por los ápices, hay muerte regresiva, por aparente toxicidad de algún elemento. Raíces medianamente largas y poco abundantes (ver fotografías 14).





La deficiencia de calcio en **Pinus caribaea**, se caracteriza porque las acículas presentan un color verde pálido, poseen áreas necróticas en la parte apical, subapical, basal o intermedia, de extensión variable que está asociada a exudación de resina. Algunas veces el pice de la acícula se dobla en forma de gancho. Los fascículos de acículas se pueden enrollar apicalmente, asimismo las acículas jóvenes se pueden retorcer sobre su eje longitudinal, semejando