

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA AGRARIA ANTONIO NARRO

DIVISIÓN DE AGRONOMÍA

DEPARTAMENTO DE FITOMEJORAMIENTO



Absorción De Nutrientes En Las Plantas, y Métodos De Aplicación De Fertilizantes
Comerciales; Zinc (Zn), Cobre (Cu) y Fierro (Fe)

Por:

JOEL TRUJILLO MELCHOR

MONOGRAFÍA

Presentado como requisito parcial para obtener el título de:

INGENIERO AGRÓNOMO EN PRODUCCIÓN

Saltillo, Coahuila, México

Junio, 2022

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA AGRARIA ANTONIO NARRO

DIVISIÓN DE AGRONOMÍA

DEPARTAMENTO DE FITOMEJORAMIENTO

Absorción De Nutrientes En Las Plantas, y Métodos De Aplicación De Fertilizantes
Comerciales; Zinc (Zn), Cobre (Cu) y Fierro (Fe)

Por:

JOEL TRUJILLO MELCHOR

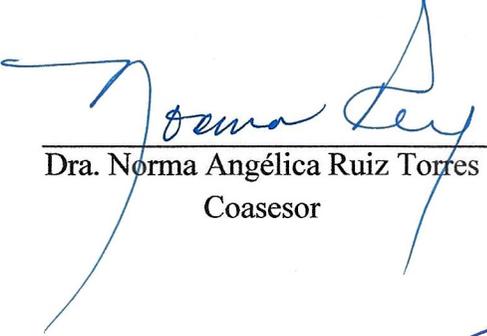
MONOGRAFÍA

Presentado como requisito parcial para obtener el título de:

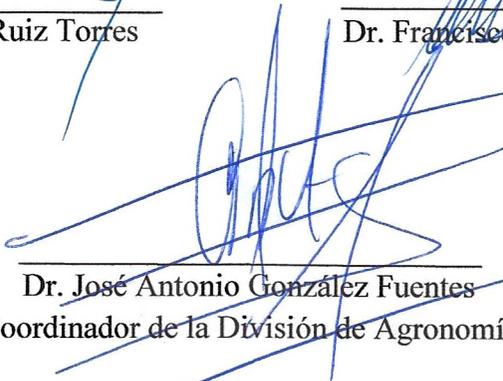
INGENIERO AGRÓNOMO EN PRODUCCIÓN

Aprobada por el Comité de Asesoría:


Dr. Jostué Israel García López
Asesor Principal


Dra. Norma Angélica Ruiz Torres
Coasesor


Dr. Francisco Javier Sánchez Ramírez
Coasesor


Dr. José Antonio González Fuentes
Coordinador de la División de Agronomía

Saltillo, Coahuila, México

Junio, 2022



DECLARACIÓN DE NO PLAGIO

El autor quien es el responsable directo, jura bajo protesta de decir verdad que no se incurrió en plagio o conducta académica incorrecta en los siguientes aspectos:

Reproducción de fragmentos o textos sin citar la fuente o autor original (corta y pega); reproducir un texto propio publicado anteriormente sin hacer referencia al documento original (auto plagio); comprar, robar o pedir prestados los datos o la tesis para presentarla como propia; omitir referencias bibliográficas o citar textualmente sin usar comillas; utilizar ideas o razonamientos de un autor sin citarlo; utilizar material digital como imágenes, videos, ilustraciones, graficas, mapas o datos sin citar al autor original y/o fuente, así mismo tengo conocimiento de que cualquier uso distinto de estos materiales como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por las autoridades correspondientes.

Por lo anterior me responsabilizo de las consecuencias de cualquier tipo de plagio en caso de existir y declaro que este trabajo es original.

Pasante



Joel Trujillo Melchor

AGRADECIMIENTOS

A mi alma mater

Por haberme abierto las puertas de sus instalaciones, desde el primer día que llegue a saltillo y hasta la fecha, además de darme hospedaje en sus internados, así como transporte y comida que nunca me faltó, quiero agradecer infinitamente por brindarme los mejores conocimientos y herramientas a lo largo de mi estancia aquí de cada uno de sus departamentos, departamento de fitomejoramiento, departamento de ciencias del suelo, departamento de horticultura, departamento de parasitología y otros más que influyeron en mi formación académica, como ingeniero agrónomo en producción ,siempre té estaré agradecido y con orgullo siempre te pondré en alto y diré que soy un buitre de la narro.

A mi asesor

Dr. Josué Israel García López

Le agradezco infinitamente por brindarme su tiempo, dedicación y apoyo para la realización de este trabajo para titulación.

A mis padres

José Trujillo Martínez y María Melchor Rodríguez

Por ser tan grandes personas e impulsarme cada día a seguir adelante y perseguir mis sueños, estudiando y esforzándome para lograrlo, así como haberme dado la oportunidad de estudiar y haberme apoyado a lo largo de toda mi vida, en cada una de mis decisiones, durante todos mis estudios por eso nunca les voy a terminar de agradecer todo lo que han hecho por mí y les voy a estar eternamente agradecido.

A mi hermana

Por ser un apoyo para mí ante situaciones no favorables que he tenido a lo largo de mi vida, por ser mi consejera y apoyarnos desde niños el uno al otro compartimos nuestros sueños y

ver que paso a paso los estamos logrando, gracias por siempre estar, por todos tus consejos y motivaciones que me diste.

A mis maestros

A cada uno de mis maestros que compartieron su conocimiento y experiencias con mi persona y fueron partícipes en mi formación académica de ingeniero agrónomo en producción, gracias por todo el conocimiento impartido en nuestra gloriosa universidad.

A mis entrenadores de box

Ing. Joel Vázquez Mendoza y el negro

Quienes me formaron como deportista y me enseñaron a practicar este maravilloso deporte que es el box, el cual se relaciona directamente con la vida misma, tienes que tener disciplina, perseverancia, fortaleza, entrega, y muchas ganas de superarte tanto en la vida como en el box, les estoy agradecido por sus consejos y por motivarme día a día durante mi estancia en la universidad.

A mis amigos

Les agradezco a todos esos amigos y amigas que ya conocía y los que conocí aquí en la universidad, por esos momentos irrepetibles, risas, enojos, anécdotas, diversión, motivación etc. un sinfín de cosas que vivimos, que hicieron que se nos pasara más rápido el tiempo, por todas esas anécdotas que tenemos y que serán contadas a futuro les agradezco, por sus consejos, por su lealtad y apoyo que brindaron hacia mi persona.

DEDICATORIAS

A mis padres

Por ser ustedes las personas que más quiero y me llena de orgullo tenerlos como padres ya que siempre buscaron la manera de darnos lo mejor a mi hermana y a mí, sin ustedes no sería lo que ahora soy.

María Melchor Rodríguez

A ti madre por ser la mejor motivación que puedo tener, por darme la vida, guiarme por el buen camino, creer en mí, ser mi mayor inspiración para seguir estudiando, siempre me diste la oportunidad y tu apoyo incondicional, además de tus buenos consejos para formarme como una persona de bien y ahora como un buen profesional.

José Trujillo Martínez

A ti padre, por todo tu esfuerzo y dedicación que has puesto en mí y en la familia para sacarnos adelante, para formarme como persona trabajadora y honesta, por ser mi ejemplo a seguir en lo trabajador que has sido, por siempre creer en mí, por los consejos que me has dado además de apoyarme en todo momento en mi formación profesional.

A mi hermana

Elizabeth Trujillo Melchor

A ti hermana por creer en mí, por crecer juntos de forma personal y profesional, por siempre ser de lo más unidos sin duda eres la mejor y única hermana que puedo tener.

ÍNDICE GENERAL DE CONTENIDO

AGRADECIMIENTOS	i
DEDICATORIAS	iii
ÍNDICE GENERAL DE CONTENIDO	iv
RESUMEN	v
1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. JUSTIFICACIÓN	2
3. OBJETIVOS.....	2
4. REVISIÓN DE LITERATURA	3
4.1 Absorción de los micronutrientes en las plantas, y las formas en que se aplican los fertilizantes comerciales; zinc (Zn), cobre (Cu) y Fierro (Fe)	3
4.2 Liberación de iones en el xilema.....	7
4.3 Captación y liberación de elementos por las hojas	8
4.4 Recuperación y liberación de gases y otros compuestos volátiles a través de los estomas.....	9
4.5 Estructura de la cutícula	10
4.6 Captación de nutrientes a través de las cutículas	11
4.7 Penetración a través de los estomas	13
4.8 Aplicación del zinc (Zn)	14
4.8.1 El Zn en suelo	15
4.8.2 El Zn en la nutrición de cultivos	16
4.9 Aplicación de cobre (Cu)	18
4.9.1 Fierro en el suelo.....	21
4.9.2 Aplicación del hierro.....	22
5. CONCLUSIONES.....	24
6. REFERENCIAS	25

RESUMEN

En las plantas, los elementos Fe, Zn, Mn, Cu, y Cl se consideran micronutrientes esenciales para su crecimiento. Sin embargo, las cantidades absolutas de nutrientes requeridas varían entre especies de plantas, genotipos y ambientes de crecimiento, los nutrientes esenciales se clasifican en los llamados macronutrientes (N, K, Ca, P, Mg, S) que las plantas requieren en mayores cantidades, y micronutrientes (Fe, Cl, Mn, B, Zn, Cu, Mo, Ni) que se necesitan en pequeñas cantidades.

Las plantas que muestren deficiencias de nutrientes exhibirán síntomas tales como retraso en el crecimiento, clorosis de las puntas de las hojas o los brotes y defoliación, y morirán si no se le proporcionan suplementos a base de nutrimentos esenciales. Los fertilizantes se aplican para suministrar elementos esenciales en la agricultura, a fin de maximizar el crecimiento de las plantas y mejorar los rendimientos. Sin embargo, la eficiencia del uso de fertilizantes se ve afectada por varios factores, como las propiedades del suelo, la eficiencia de los cultivos, el clima y la composición química del fertilizante.

Por otra parte, los sistemas de absorción de micronutrientes son más difíciles de investigar que sus contrapartes de macronutrientes debido a los bajos flujos involucrados. Actualmente, el mecanismo de transporte de micronutrientes como el Zn, Fe y Cu no ha sido claramente identificado, a excepción de Cl. Por esta razón, la presente monografía presenta una revisión de literatura técnica de las formas de absorción de micronutrientes (Zn, Fe y Cu) en las plantas, además de los factores que determinan su eficiencia de absorción dentro de los tejidos de la planta.

Palabras clave: Micronutrientes, eficiencia de absorción, nutrición, zinc, cobre, hierro.

1. INTRODUCCIÓN

El crecimiento y desarrollo de las plantas depende en gran medida de la combinación y concentración de nutrientes minerales disponibles en el suelo. Las plantas a menudo se enfrentan a desafíos importantes para obtener un suministro adecuado de estos nutrientes para satisfacer las demandas de los procesos celulares básicos debido a su relativa inmovilidad (Silva *et al.*, 2017). Una deficiencia de cualquiera de ellos puede resultar en una disminución de la productividad y/o fertilidad de la planta (de Oliveira Araújo *et al.*, 2018).

La deficiencia de micronutrientes es uno de los problemas más importantes en la producción agrícola mundial. Hay ocho micronutrientes que son esenciales para el crecimiento normal y saludable de las plantas, incluidos el boro, el cloruro, el cobre, el hierro, el manganeso, el molibdeno, el níquel y el zinc (Alloway, 2008). Cuando el suministro de uno o más de estos elementos es bajo, el rendimiento y la calidad del cultivo pueden disminuir, con diferentes respuestas fisiológicas a estas deficiencias (Reyes Gaige *et al.*, 2020).

La disponibilidad de los micronutrientes esenciales para las plantas a menudo está poco correlacionada con la cantidad total del elemento particular en el suelo. Las propiedades del suelo como el pH, el potencial redox, el contenido de materia orgánica, la diversidad microbiana, las interacciones de los nutrientes y los factores ambientales, como el contenido de agua, la temperatura y la luz del suelo, influyen en gran medida en la disponibilidad de micronutrientes en el suelo y su consiguiente absorción por las plantas (Ehrmann *et al.*, 2014).

El zinc es la deficiencia de micronutrientes más común y extendida en todo el mundo y se correlaciona con la deficiencia humana de zinc, ya que un tercio de la población mundial sufre deficiencias de zinc en las dietas (Alloway, 2008). La disponibilidad de zinc se ve afectada por un alto pH, un alto contenido de calcita o materia orgánica y altas concentraciones de sodio, calcio, magnesio, bicarbonato o fosfato en el suelo (Alloway, 2009). El zinc es un elemento esencial en el metabolismo de las plantas por su fuerte

tendencia a formar complejos tetraédricos con ligandos de nitrógeno, oxígeno y azufre; y, por lo tanto, el zinc juega un papel catalítico y estructural en el metabolismo.

El cobre es un micronutriente esencial; sin embargo, puede ser fitotóxico (Sims *et al.*, 2014) e inducir respuestas fisiológicas perjudiciales cuando se suministra en exceso (Yruela, 2009). Algunos de los cambios inducidos debido a la toxicidad también pueden manifestarse cuando el cobre es deficiente, lo que dificulta determinar la causa de los síntomas (Shuman, 2017).

El hierro (Fe) es un micronutriente esencial para las plantas, ya que desempeña funciones claves en la síntesis de clorofila, mantiene la estructura de los cloroplastos y la actividad enzimática. A pesar de que el hierro es el cuarto elemento más abundante en la tierra, y el suelo generalmente contiene entre 1 a 5 % de hierro total, la mayor parte del hierro en el suelo se encuentra en minerales de silicatos u óxidos e hidróxidos de hierro, formas que no están disponibles para las plantas.

2. JUSTIFICACIÓN

Esto da como resultado que las plantas tengan un crecimiento y desarrollo comprometidos, debido a la baja disponibilidad de los niveles de micronutrientes esenciales en el suelo. Por lo anterior, en este trabajo se documentarán los mecanismos para la absorción de micronutrientes en las plantas, y los factores que condicionan la eficiencia del Zn, Cu y Fe en los sistemas agrícolas.

3. OBJETIVOS

Documentar el proceso de absorción de nutrientes en las plantas vía fertilización foliar, o a través de la raíz.

Presentar las diferentes fuentes de fertilización del Zn, Cu y Fe, y los factores que condicionan su eficiencia en los sistemas agrícolas.

4. REVISIÓN DE LITERATURA

4.1 Absorción de los micronutrientes en las plantas, y las formas en que se aplican los fertilizantes comerciales; zinc (Zn), cobre (Cu) y Fierro (Fe)

Hay dos vías paralelas de movimiento de solutos y agua a través de la corteza hacia los haces vasculares: una que pasa a través del axoplasma (paredes celulares y espacios intercelulares) y otra que pasa de una célula a otra en el simplismo a través de los plasmodesmos. En la mayoría de las raíces, el movimiento apoplásmico hacia los haces vasculares está restringido por la banda de caspary en las paredes de las células endodérmicas (White, 2001). Esta banda se suberiza y se une a cada célula endodérmica (endodermis en etapa I). En las regiones basales de la raíz, las laminillas suberínicas cubren toda la superficie de las células endodérmicas (endodermis en estadio II). Esto evita que las células endodérmicas tomen solutos del apoplasma (Moore *et al.*, 2002). Las paredes secundarias de celulosa gruesa se depositan sobre las laminillas suberínicas, que se pueden lignificar (etapa Endodermis III). La naturaleza y el alcance de estas modificaciones de la pared celular están determinados por factores genéticos y ambientales.

En la mayoría de las angiospermas, otra barrera apoplásmica, es la exodermis que puede desarrollarse en paralelo con la endodermis (Ma y Peterson, 2003). La exodermis se desarrolla en las mismas tres etapas que la endodermis. La formación de un exodermis se encuentra, por ejemplo, en *Zea mays*, *Allium cepa* o *Helianthus annuus*, pero no en *Vicia faba* o *Pisum sativum* (Enstone y Peterson, 1992). Sin embargo, hay diferentes puntos de vista sobre la función de la exodermis como una barrera eficaz para el transporte de agua y solutos en el apoplasma de la corteza de la raíz. La vía en la exodermis, como lo sugieren Enstone y Peterson (1992), limitaría la entrada de solutos y agua a la raíz del suelo a las células rizodérmicas en zonas radiculares.

Aunque las células rizodérmicas y en particular las células ciliadas de la raíz, desempeñan un papel clave en la adquisición de minerales (nutrimentos), especialmente potasio K y

fosforo P (Gahoonia y Nielsen, 2004; Gahoonia *et al.*, 2006), la importancia relativa de las dos vías para el transporte de solutos a través de la corteza de la raíz es desconocida y dependerá de: (i) la concentración externa frente a la capacidad y afinidad del sistema de transporte para un determinado soluto en la membrana plasmática de las células de la raíz; (ii) la zona radicular considerada, dependiendo de las condiciones ambientales y la tasa de crecimiento de la raíz, la exodermis puede desarrollarse dentro de un centímetro del ápice de la raíz o permanecer sin desarrollarse (Ma y Peterson, 2003) y puede poseer "células de pasaje" (Storey y Walker, 1987); y (iii) la conductividad hidráulica de la zona radicular considerada y la transpiración. La velocidad del rodaje para el agua, las estimaciones de la contribución de la vía apoplásmica al transporte radial a través de las raíces varían aproximadamente entre 10 y el 70% (Javot y Maurel, 2002).

La endodermis tampoco es una barrera perfecta para el movimiento apoplasmático del agua y los solutos de la corteza a los haces vasculares. Además de la presencia de células pasantes en algunas especies de plantas, esta barrera puede ser "permeable" en dos sitios a lo largo del eje de la raíz, al menos en el ápice de la raíz, donde la banda de caspariana aún no está completamente desarrollada, el movimiento apoplasmático del agua y los solutos a los haces vasculares puede ocurrir. Sin embargo, el movimiento de algunos solutos, como los cationes polivalentes como el aluminio, a través del apoplasma del ápice de la raíz se puede restringir por el mucílago formado en la superficie externa de las células rizodérmicas. La vía apoplásmica a los haces vasculares también son posible en las zonas radiculares basales donde la continuidad estructural de la endodermis se ve interrumpida transitoriamente por la emergencia de las raíces laterales del periciclo (White, 2001)

Este "flujo de derivación" se vuelve particularmente importante para el suministro de agua al brote a altas transpiraciones (Sanderson, 1983) y en la acumulación de Na en hojas en condiciones salinas (Plett y Møller, 2010). Tanto los factores genéticos como los ambientales influyen en el movimiento del agua y los solutos a través de la vía apoplásmica a través de sus efectos en el desarrollo de la endodermis y la exodermis. La deposición acelerada de suberina y lignina restringe el movimiento apoplasmático de los cationes y otros solutos al

xilema (White, 2001; Enstone *et al.*, 2002) y reduce la conductividad hidráulica (Boyer, 1985).

La vía simplástica desempeña un papel clave en la entrega de la mayoría de los nutrientes al xilema, comenzando ya sea en la rizodermis y en los pelos de la raíz, en la exodermis o en la endodermis. El transporte radial en la vía simplástica requiere movimiento a través de plasmodesmos, que conectan las células de la raíz adyacente. Los plasmodesmos tienen una estructura compleja (Lucas y Lee, 2004). El tipo más simple, que se produce es en tejidos jóvenes y comprende un tubo de retículo endoplásmico apresado (ER) que atraviesa el poro del desmotúbulo. El transporte de solutos y agua entre las células se produce en el "cilindro citoplásmico" es decir, el citosol entre el desmotúbulo y la membrana plasmática. Las proteínas son las estructuras en la cubierta citoplásmica que crea microcanales a través de los cuales los solutos pueden difundirse (Lucas *et al.*, 2009).

En tejidos más maduros, la estructura se vuelve más compleja a través de la adición de ramas y la formación de cavidades centrales (Maule, 2008; Lucas *et al.*, 2009). Los plasmodesmos pueden cerrarse y abrirse mediante la producción y degradación de un "collar" de callosa (β -1,3-glucano) y generalmente tienen un límite de exclusión de tamaño de aproximadamente 1 kDa, que está regulado físicamente por el collar y también por interacciones con proteínas citosólicas (Lucas y Lee, 2004; Lucas *et al.*, 2009). De hecho, los microcanales de los plasmodesmos se pueden dilatar para permitir el paso de solutos en exceso de 20 kDa. El papel principal de los plasmodesmas parece ser la comunicación celular, ya que regulan el transporte de factores de transcripción y microRNAs que controlan el desarrollo de la planta y las respuestas a los desafíos bióticos y ambientales (Lucas *et al.*, 2009). Adicionalmente, la regulación de la conductancia en los plasmodesmos representa otro mecanismo de control celular de los flujos de iones a través de la raíz.

Las altas concentraciones de Ca^{++} citosólico inducen el cierre de plasmodesmas (Tucker, 1990) y muchos estímulos ambientales que aumentan el Ca^{++} citosólico también interrumpen el movimiento simplásmico del agua y los nutrientes a través de la raíz. El número de plasmodesmos por célula varía considerablemente entre las especies de plantas y el tipo de

célula. Las células rizodérmicas que se han desarrollado en pelos radiculares generalmente tienen más plasmodesmas que otras células rizodérmicas. El número relativamente pequeño de plasmodesmos en *Rhaphanus* plantea la cuestión de si los pelos radicales de la raíz son de gran importancia para el transporte radial simplásmico en esta especie de planta. Sin embargo, no solo se debe tener en cuenta el número de plasmodesmos, sino también si son funcionales.

En la endodermis de raíces jóvenes de cebada, se han encontrado en promedio 20,000 plasmodesmos por célula (Helder y Boerma, 1969). El mecanismo de transporte simplásmico de los solutos parece ser principalmente por difusión facilitado por el flujo de agua radial y el flujo citoplásmico. Durante su transporte radial a través del simplasma, los elementos se pueden metabolizar y/o secuestrar en las vacuolas de las células de la raíz. Cuando se suministra un nutriente a las raíces de una planta que es deficiente en ese nutriente (raíces "bajas en sal"), se acumula en las vacuolas de las células de la raíz que resulta en una acumulación inmediata en las raíces y un retraso en su translocación de las raíces a los brotes. Así, cuando el suministro de un nutriente es subóptimo, las raíces usualmente tienen concentraciones más altas de tejido de esos nutrientes en particular que el brote. En estudios a largo plazo, este fenómeno es responsable en parte, del cambio que a menudo se observa en las tasas de crecimiento relativo de las raíces y brotes en favor de las raíces en deficiencia de nutrientes.

Las vacuolas de las células de la raíz también eliminan elementos potencialmente tóxicos de la vía simplásmica. La acumulación preferencial en las raíces también restringe la translocación de Ca, Mo, Cd y Al a los haces vasculares de la planta (Conn y Gilliam, 2010). En contraste, en plantas suficientemente abastecidas con P, el transporte simplásmico de este elemento y su translocación al brote es mayor que la acumulación en las vacuolas de la raíz (Lamaze *et al.*, 1987). La tasa de intercambio entre los iones en las vacuolas de las células del córtex y las del simplasma depende de las especies de iones (K^+ , Na^+ ; NO_3^- y SO_4^{2-}), y el tiempo medio para el intercambio es generalmente del orden de al menos unos días.

El transporte radial de agua y solutos está fuertemente influenciado por la maduración de los vasos del xilema a lo largo del eje de la raíz. Por ejemplo, se pueden encontrar vasos de metaxilema con una longitud de 20 a 30 cm proximales a la punta de la raíz en el maíz (Wenzel *et al.*, 1989), y hasta 17 cm proximales a la punta de la raíz en la soja (Kevekordes *et al.*, 1988). Este retraso en la maduración del metaxilema no solo afecta a la hidráulica y a la conductividad de las raíces y las relaciones hídricas de las plantas (Wang *et al.*, 1991), sino también el movimiento de los solutos al xilema y su translocación a los brotes.

4.2 Liberación de iones en el xilema

Después del transporte radial a través del simplasma a los haces vasculares, los iones y los solutos orgánicos (aminoácidos, ácidos orgánicos) se liberan en el xilema. Esta liberación (carga de xilema) en vasos de xilema totalmente diferenciados ocurre a través de la membrana plasmática de las células del parénquima de xilema. El potencial de membrana de estas células es ligeramente negativo (Bowling, 1981) y la savia del xilema tiene un pH aproximadamente entre 5.2 y 6. Los solutos ingresan al xilema a través de los canales iónicos o uniportadores, si sus gradientes electroquímicos lo permiten, o si su transporte está acoplado al gradiente electroquímico de protones generado por la membrana plasmática H⁺-ATPasa o directamente a la hidrólisis de ATP. Las células del parénquima del xilema también son responsables de la reabsorción de los solutos de la savia del xilema por los tejidos a lo largo de la vía hacia los brotes.

La función de las H⁺-ATPasas en la membrana plasmática de las células del parénquima en la carga de xilema han sido establecidas. Los protones se bombean hacia el xilema para generar un potencial de membrana negativo y para acidificar la savia del xilema (De Boer y Volkov, 2003). En este caso, el gradiente electroquímico de K⁺ es suficiente para que se cargue en el xilema mediante canales de K regulados por voltaje y rectificados en el exterior, como el canal K de AtSKOR de *Arabidopsis thaliana* (Gaymard *et al.*, 1998). De manera similar, los canales aniónicos pueden facilitar el movimiento de nitrato, sulfato, fosfato y cloruro desde el simplasma al xilema en la dirección de sus gradientes electroquímicos

(White y Broadley, 2001). Además, los miembros de la familia NRT1 (transportador de nitrato 1) pueden cargar nitrato en el xilema (Lin *et al.*, 2008).

Los cationes presentes en concentraciones bajas en el simplasma de la raíz se cargan en el xilema mediante mecanismos de transporte activo. Los miembros de las familias P_{2A} y P_{2B} Ca²⁺-ATPasa se cargan en el xilema y los miembros de la familia de metales pesados P_{1B}-ATPasa cargan Zn y Cu en el xilema (White y Broadley, 2009). Se piensa que Mg y Mn también se cargan en el xilema por ATPases, aunque los genes que codifican estos transportadores aún no se conocen. El boro se carga en el xilema por los ortólogos del transportador *AtBOR1* de *Arabidopsis* (Miwa y Fujiwara, 2010). La regulación de la carga de xilema por separado en la captación de solutos ofrece posibilidades adicionales para controlar la selectividad y la velocidad del transporte de larga distancia al brote, por ejemplo, en respuesta a la demanda de los brotes.

4.3 Captación y liberación de elementos por las hojas

Para minimizar el intercambio incontrolado de materia con el medio ambiente, las superficies de las hojas de las plantas terrestres están cubiertas por una cutícula. La cutícula es una piel no viva, hidrófoba con una baja permeabilidad para agua, gases y solutos. Para permitir la absorción de CO₂, las hojas están equipadas con estomas como aberturas ajustables en la superficie de la hoja, que optimizan la compensación entre la captación de CO₂ y la pérdida de agua de las plantas. El desarrollo evolutivo de la cutícula y el estoma como barreras contra el intercambio incontrolado de materia fue el requisito previo para la colonización de la superficie terrestre por las plantas, pero estas barreras no impiden totalmente el intercambio de nutrientes tanto gaseosos como disueltos. Los gases, como el amoníaco (NH₃) y el dióxido de azufre (SO₂), se pueden absorber o liberar a través de los estomas abiertos. Los nutrientes disueltos pueden penetrar en la superficie de la hoja en ambas direcciones, lo que resulta tanto en la captación foliar de los solutos originados por la deposición atmosférica o la fertilización foliar, como en la lixiviación de nutrientes de las hojas.

4.4 Recuperación y liberación de gases y otros compuestos volátiles a través de los estomas

En las plantas, los estomas son los sitios de intercambio de gases (principalmente CO₂, O₂) con la atmósfera. Su número por mm² de superficie foliar varía entre aproximadamente 20 en las especies suculentas (especies CAM), 100-200 en la mayoría de las especies anuales, y más de 800 en ciertas especies de árboles (por ejemplo, *Acer montanum*). Los estomas suelen ser más abundantes (la mayoría de las especies anuales) o confinados (muchas especies de árboles, por ejemplo, *Fagus sylvatica*) a la superficie de la hoja inferior (abaxial). Los nutrientes en forma de gases, como SO₂, NH₃ y NO₂, también entran en las hojas predominantemente a través de los estomas y se metabolizan rápidamente en las hojas. En los últimos años, la captación foliar de estos gases ha generado mucho interés, ya que son componentes importantes de la contaminación del aire y su absorción puede ser sustancial. Además, dependiendo de la concentración y las especies de plantas, pueden reducir o mejorar el crecimiento de las plantas. Para muchos gases, la superficie de las hojas en las plantas puede actuar como una fuente o sumidero, el punto de compensación, es decir, la concentración externa del gas a la cual el flujo neto es cero depende principalmente del tipo de gas y de la planta.

Los nutrientes de aplicación foliar pueden penetrar la superficie de la hoja tanto a través de la cutícula como del estoma, y la importancia relativa de las vías aún está en debate. Hay evidencia de que ambas vías pueden ser de igual importancia (Eichert y Goldbach, 2008), pero esto también depende de las propiedades del compuesto en cuestión (por ejemplo, la solubilidad en agua y tamaño) y de la superficie específica de la hoja (por ejemplo, humectabilidad, composición de la cutícula, densidad del estoma). La penetración de las superficies de las hojas por los solutos es un proceso pasivo conducido por la diferencia de concentración entre la superficie y el interior de la hoja. Además, la absorción en la hoja debe separarse de la absorción posterior de las sustancias en las células de la hoja.

Ambos procesos pueden verse afectados por factores de control similares, como la luz o la temperatura, pero como no existe un circuito de retroalimentación estricto entre las tasas de

captación de soluto en las células de las hojas y las tasas de captación a través de la superficie de la hoja. En las plantas acuáticas, las hojas, no las raíces, son los principales sitios de absorción de nutrientes. En las plantas terrestres, por otro lado, la captación de solutos por la superficie de las hojas y otras partes aéreas está severamente restringida por la pared externa de las células epidérmicas y la cutícula superpuesta.

4.5 Estructura de la cutícula

La superficie de las plantas está cubierta por la cutícula, un biopolímero sintetizado por las células epidérmicas (Pollard *et al.*, 2008). La estructura y la composición de la cutícula varían mucho entre especies de plantas, variedades, órganos y etapas de desarrollo (Heredia-Guerrero *et al.*, 2008) y además se ven afectadas por las condiciones ambientales durante el desarrollo. La cutícula consiste principalmente en cutina, una matriz de poliéster de ácidos grasos de cadena larga polimerizados en la que se encuentran las ceras incrustadas (ceras intracuticulares) (Pollard *et al.*, 2008). Las ceras son una mezcla de compuestos hidrófobos, compuestos principalmente de lípidos alifáticos. La cutícula está cubierta por ceras epicuticulares que a menudo están bien estructuradas (Barthlott *et al.*, 1998).

Las cantidades variables de fibrillas de polisacárido y pectinas pueden extenderse de la pared celular epidérmica, que une la cutícula al tejido subyacente (Jeffree, 2006). Como consecuencia, se distinguen dos capas cuticulares: la capa interna (capa cuticular) que contiene polisacáridos de la pared celular epidérmica y la capa más externa (cutícula propiamente dicha) que está libre de extensiones de la pared celular. Debido a esta estructura en capas, las propiedades físicas y químicas de la cutícula difieren entre las superficies externa e interna, y se produce un gradiente distinto desde la superficie externa hidrófoba (lipófila) a una superficie interna más hidrófila de la capa cutinizada.

La cutícula tiene diversas funciones, una función importante es proteger la hoja de la pérdida excesiva de agua por transpiración. El control del agua en las plantas terrestres superiores por los estomas depende de que la superficie restante de la planta tenga una conductividad hidráulica muy baja. La otra función principal de la cutícula es proteger la hoja contra la

lixiviación excesiva de solutos orgánicos e inorgánicos por la lluvia. Los nutrientes y otros solutos que entran en las hojas a través del xilema se encuentran en el apoplasto del tejido de la hoja, por lo tanto, se requiere una barrera "impermeable" para actuar como un límite apoplástico, desempeñando así un papel similar al de la banda caspariana en la endodermis de las raíces. La importancia relativa de estas dos funciones principales de la cutícula depende de las condiciones climáticas (zonas áridas versus trópicos húmedos). Además, la cutícula interviene en la temperatura, control, propiedades ópticas de las hojas y desempeña un papel en la defensa contra plagas y enfermedades.

4.6 Captación de nutrientes a través de las cutículas

La naturaleza hidrofóbica de la cutícula la convierte en una barrera efectiva contra la penetración por hidrófilos o solutos polares, mientras que las moléculas lipófilas pueden penetrar las cutículas a tasas mucho más altas (Schönherr, 2006). La penetración de las cutículas por las moléculas lipófilas se describe mediante el modelo de difusión-solución (Riederer y Friedmann, 2006). Este modelo predice las tasas de penetración de una molécula en base a su solubilidad y movilidad en la cutícula según (Schreiber, 2006):

$$P = D * K / \Delta x$$

Donde: P es la permeancia (ms^{-1}), D (m^2s^{-1}) es el coeficiente de difusión en la cutícula y Δx (m) es la longitud de la trayectoria de difusión.

A nivel molecular, la solubilización y difusión de una molécula en la cutícula puede verse como un movimiento hacia y entre los vacíos en la red tridimensional de corte (Schönherr, 2006). El parámetro de solubilidad toma en cuenta la afinidad química entre la molécula permeable y la matriz de cutina, mientras que el coeficiente de difusión está determinado por el tamaño de la molécula en comparación al tamaño de los huecos en la matriz de cutina. La cutícula es altamente selectiva en tamaño (Buchholz *et al.*, 1998) porque el tamaño de los vacíos, que es del mismo orden de magnitud que los solutos en la superficie de la hoja, dificulta la difusión y establece los límites de tamaño para las moléculas penetrantes. Hay

evidencia de que la distribución del tamaño de los vacíos sigue una distribución log-normal (Baur, 1997).

Con algunas excepciones, como el ácido bórico o la urea, los fertilizantes foliares se aplican como iones que tienen una solubilidad muy baja en la cutícula (Schönherr, 2006). De acuerdo con el modelo de solución-difusión, esto debería resultar en tasas muy bajas de penetración de la cutícula. Sin embargo, tanto los estudios de laboratorio que utilizan cutículas aisladas como los estudios de invernadero o de campo demostraron que la captación de iones puede ser sustancial. Para resolver esta aparente contradicción, se postuló una segunda vía de penetración para los solutos hidrófilos, denominada "poros polares". Se cree que estos "poros" son creados por grupos de moléculas de agua absorbidas por la cutícula (Tyree *et al.*, 1990), ambos del interior epidérmico lateral y del vapor del agua atmosférico absorbido desde el otro lado. En condiciones atmosféricas secas, la cutícula externa solo absorberá pequeñas cantidades de agua y, por lo tanto, existirán "poros" menos funcionales que atraviesan la cutícula.

Esta hipótesis está respaldada por la observación de que las tasas de penetración de iones en cutículas aisladas aumentaron fuertemente al aumentar la humedad relativa (Schönherr y Luber, 2001). Las cutículas también pueden tener diferentes selectividades de tamaño para las moléculas lipófilas e hidrófilas, lo que se tomó como evidencia adicional para la existencia de dos vías de penetración cuticular separadas espacialmente para estas clases de compuestos (Schönherr y Schreiber, 2004). Sin embargo, en otros estudios tales diferencias fueron menos evidentes (Popp *et al.*, 2005). Hasta la fecha, aún se discute si los "poros" polares como una vía independiente para los solutos hidrófilos existen realmente. Alternativamente, se sugirió que la dependencia de los iones en la penetración de la cutícula puede ser causada simplemente por el aumento resultante en la hidrofiliidad global de la cutícula que, a su vez, aumentará la solubilidad polar de los solutos (Fernández y Eichert, 2009). En este caso, el modelo de difusión-solución todavía puede ser válido y puede usarse para predecir la permeabilidad de las cutículas tanto para solutos hidrófilos como lipófilos.

Independientemente de la naturaleza y la ubicación de la vía de penetración de la cutícula hidrófila, surge la pregunta en cuanto a las relaciones de tamaño de la tasa de captación en relación con el tamaño de la molécula permeable. El diámetro de iones hidratados como los cationes metálicos, NO_3^- o NH_4^+ , está muy por debajo de 1 nm, mientras que los compuestos orgánicos como los azúcares o los quelatos pueden ser más grandes. Las primeras estimaciones de tamaños de "poro" en cutículas aisladas de cítricos aislados y sin cera produjeron diámetros de aproximadamente 1 nm (Schönherr, 1976), y se informó un valor similar para cutículas aisladas de hiedra (Popp *et al.*, 2005). Tales tamaños de poro pueden excluir la penetración de moléculas más grandes, sin embargo, debe considerarse que estos valores representan el tamaño promedio de los poros, lo que implica que algunos poros serán más grandes.

4.7 Penetración a través de los estomas

Los estomas son aberturas ajustables que permiten la entrada controlada de CO_2 en el mesófilo de la hoja necesario para mantener la fotosíntesis mientras se minimiza la pérdida de agua por transpiración. Inicialmente se asumió que los estomas estaban involucrados en la penetración foliar de los solutos a través del flujo de masa hacia el mesófilo de la hoja. Sin embargo, los estomas están protegidos contra la infiltración capilar de soluciones acuosas debido a su arquitectura específica (Schönherr y Bukovac, 1972). La penetración de estomas por flujo de masa solo puede ser inducida por ciertos compuestos tensioactivos, como los surfactantes de organosilicona (Zabkiewicz *et al.*, 1993) que disminuyen la tensión superficial de la solución de aplicación foliar por debajo de un valor umbral crítico. Por lo tanto, el flujo masivo de soluciones de aplicación foliar es despreciable en la mayoría de los casos; sin embargo, muchos estudios indican un efecto promotor de los estomas en la penetración de los solutos foliares.

Las tasas de captación foliar en hojas hipostomatosas fueron más altas en los lados inferiores (abaxiales) de las hojas que tienen estomas que en el lado superior (adaxial) que carecen de ellas (Eichert y Goldbach, 2008). Otros estudios informaron correlaciones positivas entre las tasas de captación y la densidad de los estomas (Schönherr y Bukovac, 1978) o la apertura

del estoma (Schlegel *et al.*, 2006). El efecto promotor de los estomas en las tasas de penetración puede deberse a la mayor permeabilidad de la cutícula peristomatal que cubre las células guarda. Las estructuras morfológicas específicas de la cutícula de la célula protectora, los rebordes cuticulares podrían ser los puntos de entrada preferidos para la aplicación foliar con solutos, con un aumento de su permeabilidad al aumentar la apertura del estoma (Schönherr y Bukovac, 1978), pero todavía falta evidencia de esto (Fernández y Eichert, 2009).

Cada vez hay más evidencia de que la penetración de los solutos puede ocurrir directamente a través de los poros estomáticos sin el paso de la cutícula. Por ejemplo, las partículas hidrófilas (43 nm diámetro) suspendidas en el agua pueden entrar en las hojas a través de los estomas por difusión a lo largo de las paredes del poro (Eichert *et al.*, 2008). Sin embargo, solo se penetran en una pequeña porción, generalmente menos del 10% de los estomas cubiertos por una gota de solución de aplicación foliar (Eichert y Goldbach, 2008). Por lo tanto, es probable que la penetrabilidad de los estomas no sea una propiedad a priori de los estomas, sino que se adquiere posteriormente posiblemente por modificaciones de la cutícula, de la pared o del poro, inicialmente más bien hidrofóbica, debido al efecto de partículas higroscópicas depositadas, microbios que crecen en la cámara del estoma o sales que ascienden por el poro haciéndolo más humectables (Eichert y Burkhardt, 2001).

4.8 Aplicación del zinc (Zn)

Según las investigaciones de la FAO a escala global, más del 30% de los suelos agrícolas tienen deficiencia de Zn (Sillanpaa, 1982). Esto demuestra que la aplicación de fertilizante de Zn merece atención. La captación de Zn por los cultivos suele ser inferior a 0.5 kg/ha/temporada. En la práctica, la deficiencia de Zn es fácil de correlacionar por pulverización o por aplicación en el suelo con fertilizantes que contienen Zn. Cakmak *et al.* (1996) informaron que en ensayos de campo con tasas de 23 kg Zn/ha el rendimiento de grano de trigo en promedio aumentó en un 43%. El ZnSO₄ es el fertilizante más utilizado en gran parte debido a su alta solubilidad.

En general, se recomienda que en suelos arenosos ácidos es más preferible rociar al cultivo una fuente de Zn menos soluble porque el $ZnSO_4$ se lixivia muy fácilmente. Las mismas aplicaciones para suelos alcalinos que fijan Zn muy fuertemente, en estas condiciones a menudo se utiliza quelatos de Zn. Randhawa *et al.* (1978) sostienen que muchas áreas de cultivo de arroz son deficientes en la aplicación de Zn y por lo tanto requieren Zn. Se recomiendan tasas de 50 a 100 kg Zn/ha en forma de $ZnSO_4$. La aplicación de Zn junto con el yeso a menudo ha demostrado ser especialmente beneficiosa (Takkar y Singh, 1978).

4.8.1 El Zn en suelo

La concentración promedio de Zn en suelos no contaminados está en el rango de 17 a 160 μg Zn/g de suelo (Reed y Martens, 1996). La mayor parte está presente en la estructura reticular de los minerales primarios y secundarios (Huang, 1989). El radio del Zn^{++} es muy similar al de Fe^{++} y Mg^{++} . Por lo tanto, el Zn^{++} puede sustituir estos iones por reemplazo isomorfo en estructuras minerales, en particular en los minerales ferromagnesios, anfíboles (augita, hornblenda) y biotita. La aparición de Zn en estos minerales constituye la mayor parte de Zn en muchos suelos. Además, el Zn forma una serie de sales que incluyen ZnS , esfalerita ($ZnFe$) S, zincita ZnO y smithsonita $ZnCO_3$. Sin embargo, aparte de la ZnS , que puede estar presente en condiciones reductoras, la mayoría de estas sales son demasiado solubles para persistir en los suelos durante cualquier período de tiempo (Lindsay, 1972). Los dos Zn-silicatos $ZnSiO_3$, y Zn_2SiO_4 , (willemite) también están presentes en algunos suelos.

El Zn se disuelve en la solución del suelo en forma iónica o compleja y se puede encontrar en sitios de intercambio de minerales arcillosos y materia orgánica o se puede adsorber en superficies sólidas como Zn^{++} , $ZnOH^+$ o $ZnCl^+$. La concentración de Zn en la solución del suelo es muy baja y está en el rango de 3×10^{-5} a 5×10^{-3} mol (Barber, 1984). La solubilidad de Zn es altamente dependiente del pH del suelo y es muy baja a un pH alto del suelo. Es particularmente bajo cuando el $CaCO_3$ está presente debido a la adsorción específica de Zn^{++} y la oclusión por carbonatos. La afinidad de adsorción a los carbonatos disminuye en

secuencialmente, lo que indica la afinidad más alta de Zn a Mg en relación con los carbonatos de Ca (Donner y Lynn, 1989).

La adsorción y oclusión de Zn por los carbonatos son las principales causas de la escasa disponibilidad de Zn y la aparición de la deficiencia de Zn en los suelos calcáreos. El Zn interactúa con la materia orgánica del suelo y se forman complejos orgánicos tanto solubles como insolubles de Zn. Según Hodgson *et al.* (1966), en promedio, el 60% del Zn soluble en el suelo se produce en solubles complejos de Zn orgánicos. El nivel de Zn en los suelos está muy relacionado con el material original. Los suelos que se originan a partir de rocas ígneas básicas tienen un alto contenido de Zn. En contraste, los suelos derivados de materiales parentales más silíceos son particularmente bajos. Ocasionalmente, pueden ocurrir niveles muy altos de Zn en suelos que han sido afectados por desechos y lodos (Juste y Mench, 1992).

4.8.2 El Zn en la nutrición de cultivos

En la mayoría de los suelos, el contenido total de Zn supera con creces el requisito de cultivo y, sin embargo, la disponibilidad de este micronutriente es el factor limitante. El Zn está presente en los minerales primarios y secundarios y puede liberarse por la intemperie en pequeñas cantidades. Se adsorbe en forma de Zn^{++} , $ZnOH^+$ y $ZnCl^+$ a minerales de arcilla, carbonatos y materia orgánica. La adsorción puede ser no específica y en este caso la disponibilidad es alta, mientras que la adsorción específica provocada principalmente por los carbonatos es más fuerte y, por lo tanto, hace que el Zn esté menos disponible.

El Zn también puede estar ocluido por carbonatos y óxidos de Fe/Al y, por lo tanto, no está disponible para las raíces de las plantas. Una proporción importante de Zn en los suelos está unida a moléculas orgánicas y esta unión incluye principalmente la complejación de Zn debido a su afinidad con los ligandos de Nand. Además, algunos de estos compuestos están potencialmente disponibles para la planta ya que el Zn se equilibra con los iones Zn en la solución.

La deficiencia de Zn se produce principalmente en suelos con pH alto, especialmente en

suelos ricos en carbonatos (Cakmak *et al.*, 1996). Tanaka y Yoshida (1970), al examinar las áreas de cultivo de arroz más importantes de Asia, encontraron que la deficiencia de Zn del arroz solo ocurre en suelos con pH alto y en particular en suelos calcáreos de pH alto. La movilidad del Zn en los suelos es importante en relación con la disponibilidad de Zn, ya que las concentraciones de Zn en la solución del suelo son muy bajas. Los resultados de Elgawhary (1970) mostraron que el 90.5% del Zn total requerido por las plantas se mueve hacia las raíces por difusión.

Como las especies de plantas difieren en sus requerimientos de Zn, Lindsay (1972) sugirió que este puede ser un factor que explica las diferencias en la sensibilidad a la deficiencia de Zn para plantas que crecen en ambientes idénticos. Los factores que limitan la velocidad de difusión de Zn a las raíces de las plantas también deben reducir la disponibilidad de Zn. Esta es probablemente la razón más importante por la cual la deficiencia de Zn ocurre a menudo en suelos compactados o donde el crecimiento de la raíz se restringe como en un contenedor de plantas cultivadas. La difusión de Zn en los suelos también depende mucho de la humedad del suelo y esta puede ser la razón por la cual, con frecuencia, la deficiencia de Zn ocurre en áreas áridas y semiáridas (Cakmak *et al.*, 1996).

De acuerdo con Lucas y Knezek (1972), los suelos orgánicos y los suelos húmedos pueden contener contenidos absolutamente bajos de Zn y, por lo tanto, en dichos suelos las plantas pueden sufrir deficiencia de Zn. En la práctica, se sabe que los altos niveles de fosfato en el suelo reducen la disponibilidad de Zn, lo cual puede ocurrir por la formación de fosfato de $Zn_3(PO_4)_2$, lo cual induce a niveles de deficiencia. Las especies o cultivares eficientes de Zn responden al estrés mediante la liberación de sideróforos que pueden movilizar al Zn de los complejos del suelo y así ponerlo a disposición de las raíces. El trigo y la cebada también liberan a los fitosideróforos de sus raíces cuando el suministro de Zn es inadecuado (Chang *et al.*, 1998). El problema necesita más investigación, ya que no existe una relación clara entre la liberación de fitosideróforos y la posibilidad de que todos los genotipos de trigo se conviertan en deficiencia de Zn (Erenoglu *et al.*, 1996).

Debido a la baja movilidad de Zn en el suelo, las micorrizas pueden aumentar sustancialmente la absorción de Zn como la de fosfato por parte de las plantas (Kothari *et al.*, 1990). Esta forma de adquisición puede ser de particular importancia para asegurar un suministro adecuado de Zn en suelos de alto pH. La aplicación de fertilizantes con fosfato generalmente disminuye la actividad de micorrizas, de modo que, en suelos con un suministro deficiente de Zn, este tratamiento puede inducir deficiencia de Zn (Martens y Westermann, 1991).

4.9 Aplicación de cobre (Cu)

El cobre se produce en el suelo casi exclusivamente en forma divalente, la fracción más grande de Cu suele estar presente en partículas de minerales primarios y secundarios. Además, la alta proporción de Cu está limitada por el suelo orgánico, el ion de Cu se adhiere a grupos inorgánicos y orgánicos cargados negativamente y se disuelve en la solución del suelo como complejos de Cu^{++} y Cu orgánico. El cobre se adsorbe específicamente a los carbonatos orgánicos, silicatos y óxidos de hidrógeno de Al, Fe y Mn (Reed y Martens, 1996). La concentración de Cu en la solución del suelo es generalmente muy baja en el rango de 1×10^{-5} a 6×10^{-4} mol/m³, la cual disminuye considerablemente a medida que aumenta el pH, mientras que la concepción de los complejos de Cu orgánico en la solución del suelo depende menos del pH. Un pH más alto puede incluso promover la disolución de los complejos de Cu orgánico.

El cobre puede estar unido en forma quelatada a materia orgánica, lo que significa que se mantiene mediante enlaces covalentes y coordinativos a O, N y S átomos siguiendo la preferencia $\text{S} > \text{N} > \text{O}$. Sin embargo, dado que N está presente en la materia suelo orgánico en concentraciones mucho más altas que S, los átomos de N desempeñan el papel importante en la quelación de Cu^{++} en términos cuantitativos. Por otra parte, una gran proporción de Cu^{++} también está ligada covalentemente a grupos carboxílicos, como ocurre en los ácidos húmicos y fúlvicos en la materia orgánica.

La concentración de equilibrio de Cu "mantenida por sales de Cu^{++} poco solubles, como los carbonatos y los óxidos, es más alta que los niveles normales de Cu^{++} en la solución del suelo. Por lo tanto, la presencia de carbonatos u óxidos en el suelo no desempeña ninguna papel en la restricción de la solubilidad de Cu^{++} . La concentración de Cu^{++} en la solución del suelo se rige por la adsorción de Cu a partículas orgánicas e inorgánicas del suelo. Por esta razón, el Cu es muy inmóvil en los suelos y prácticamente no se lixivia en las capas más profundas del suelo. El Cu agregado al suelo como resultado del uso de aerosoles o fertilizantes que contienen Cu se limita en gran medida al suelo superior (Delas, 1963). La concentración de Cu en muchos suelos por lo tanto disminuye, el desplazamiento del cobre en los suelos puede ser provocado por ácidos fuertes o el uso de compuestos orgánicos que forman complejos de Cu.

El análisis de las plantas puede proporcionar un medio valioso para probar el estado nutricional de los cultivos. Según Brennan (1994), los agricultores podrían monitorear las concentraciones de Cu en la hoja de trigo emergente más joven en la etapa de la hoja de la bandera. Esta concentración debe estar en el rango de 2.3 a 3.5 Cu/g de materia seca y es la misma cantidad sugerida por Davies *et al.* (1971) para hojas de trigo y cebada con valores de menos de 2 Cu/g de materia seca, con indicativos de deficiencia y concentraciones superiores a 3 Cu/g de materia seca adecuada.

Cuando se considera que una cosecha de cereales de rendimiento promedio se elimina entre 30 y 50 g de Cu/ha, es evidente que la cantidad de Cu que es necesario aplicar es pequeña. Sin embargo, el Cu está fuertemente unido al suelo y, por esta razón, la cantidad de fertilizante de Cu aplicado debe exceder considerablemente la absorción del cultivo. Sin embargo, las tasas de alrededor de 1 kg Cu/ha todavía eran efectivas 20 años después de la aplicación. Tanto los fertilizantes de Cu orgánicos como los inorgánicos se usan para aliviar la deficiencia de Cu (Martens y Westermann, 1991). Con mayor frecuencia, CuSO_4 particularmente en forma de $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$, que se aplica al suelo por banda o aplicación de transmisión. Una aplicación de aproximadamente 1-10 kg Cu/ha es generalmente adecuada en suelos minerales, mientras que se necesitan niveles más altos para los suelos orgánicos (Reuther y Labanauskas, 1966).

Sin embargo, hay algunos de los problemas asociados con el CuSO_4 cuando la sal se aplica al suelo, una gran proporción del Cu^{++} se introduce rápidamente en la solución y puede inmovilizarse mediante una fuerte adsorción a los sitios de intercambio. Además, los efectos tóxicos residuales pueden resultar en algunos suelos cuando se siembran cultivos de campo o hortalizas de respuesta baja o media, se recomienda una aplicación total que no exceda de 22 kg Cu/ha (Murphy y Walsh, 1972).

Algunos de los efectos residuales del suelo a la aplicación se han solventado mediante el uso de polvos de metal de Cu que liberan Cu a un ritmo más lento (Kuhn y Schaumlöffel, 1961) o generalmente, mediante el uso de quelatos de Cu. Las aplicaciones foliares de Cu se hacen generalmente utilizando CuSO_4 , oxiclورو de Cu, óxido de Cu o quelatos de Cu. Nuevamente, la forma de sulfato es menos satisfactoria debido a la absorción en el follaje. La toxicidad del Cu en las plantas no ocurre con frecuencia en la práctica porque el Cu está muy fuertemente unido a las partículas del suelo. La toxicidad puede aparecer en suelos afectados por Cu o en suelos que han sido tratados durante un período prolongado con sales de Cu. La toxicidad del Cu parece ocurrir más severamente en suelos ácidos donde el Cu no está fuertemente unido a las arcillas del suelo y por lo tanto está más disponible para las plantas (Drouineau y Mazoyer, 1962). Los problemas de toxicidad del Cu pueden agudizarse, especialmente cuando los residuos de Cu se aplican regularmente a los suelos. La aplicación frecuente de estos materiales puede resultar en niveles tóxicos de Cu en el suelo.

Por lo tanto, los sitios intercambiables y la unión de Cu a sus sitios proporcionan una fuente disponible de Cu para las raíces, mientras que al mismo tiempo previenen la lixiviación de Cu en las capas más profundas del suelo y de la zona radicular. Una concentración de 50 μg Cu/g de materia seca se considera como límite superior para forraje. Investigaciones en EE.UU demostraron que las leguminosas forrajeras cultivadas en diversas condiciones climáticas y del suelo tenían concentraciones de Cu principalmente en el rango de 6 a 12 μg Cu/ha de materia seca (Kubota *et al.*, 1987). Las concentraciones demasiado bajas de Cu en el forraje pueden inducir una deficiencia de Cu que, según Alabama (1987) en la mayoría de los casos es causado por niveles excesivos de Mo en el forraje en el rango de 10 a 20 μg Mo/g de materia seca.

Debido a que la concentración de Cu en el material vegetal es normalmente inferior a 10 µg Cu/g de materia seca, el requerimiento de Cu en las plantas es por consiguiente muy pequeño. Los suelos en los que se produce una deficiencia de Cu son inherentemente bajos en Cu o más bien generalmente son pobres en Cu disponible. El grupo intrínsecamente bajo de Cu incluye los suelos que están excesivamente lixiviados, como los suelos arenosos y los suelos desarrollados en material de origen pobre en Cu. Las especies de cultivos difieren en su sensibilidad a la deficiencia de Cu, en general, los cultivos que responden a los fertilizantes de Cu son la avena, la espinaca, el trigo y la alfalfa. En el rango medio están el repollo, la coliflor, la remolacha azucarera y el maíz, mientras que el cultivo del frijol, el pasto, las papas y las habas de soja muestran una respuesta baja. La aplicación de fertilizantes también puede conducir al inicio de la deficiencia de Cu, y particularmente donde se aplican niveles altos de N.

4.9.1 Fierro en el suelo

El hierro constituye aproximadamente el 5% en peso de la corteza terrestre e invariablemente está presente en todos los suelos. Los minerales primarios en los que está presente el Fe incluyen los silicatos ferromagnesianos tales como olivina, augita, hornblenda y biotita. En biotita e ilita, el Fe está ubicado en el centro del octaedro y puede ser di o trivalente (Fanning *et al.*, 1989). Al degradar estos minerales, los óxidos de Fe, como la goetita y la hematita se forman ferrihidratos. La solubilidad de estos óxidos es extremadamente baja (Schwertmann, 1991). Goethite (α -FeOOH) es el mineral de Fe más extendido en los suelos junto con otros óxidos de Fe, tiene una gran influencia en el color del suelo que se encuentra entre marrón y amarillento (Allen y Hajek, 1989). La hematita (α -Fe₂O₃) también es un óxido de Fe generalizado en suelos, especialmente en suelos tropicales bien drenados, en oxisoles y ultisoles, representa una proporción significativa de la fracción de arcilla.

El ferrihidrato (HFe₅O₈·4H₂O) tiene una superficie específica alta y por esta razón puede ser importante ya que es una fuente de Fe para las plantas. Como consecuencia de su alta estabilidad, los óxidos de Fe se acumulan durante la intemperie oxidativa como óxidos hidratados en la fracción de la arcilla. Así, en suelos en una etapa avanzada de meteorización

oxidativa como es el caso de los suelos lateríticos, estos óxidos junto con los óxidos de Al y la caolinita predominan en el perfil del suelo.

La concentración de Fe soluble en los suelos es extremadamente baja en comparación con la concentración total de Fe. Las formas inorgánicas solubles incluyen Fe^{3+} , $Fe(OH)^{2+}$ + $Fe(OH)_2^+$ y Fe^{2+} . Sin embargo, en suelos bien aireados, Fe^{2+} contribuye al total del Fe inorgánico soluble, excepto en condiciones de pH alto en el suelo. La solubilidad del hierro está controlada en gran medida por la solubilidad de los óxidos de Fe hidratados. Estos dan lugar a Fe^{3+} y sus especies de hidrólisis (Lindsay, 1991).

El equilibrio está muy a favor de la precipitación de $Fe(OH)_3$ y es altamente dependiente del pH, ya que la actividad del Fe^{3+} disminuye al aumentar el pH. A niveles de pH más altos, la actividad de Fe^{3+} en la solución disminuye 1000 veces por cada aumento de la unidad de pH. En este rango de pH (pH 7 a 9) se forman $Fe(OH)_2$, $Fe(OH)_3$ y $Fe(OH)_4^-$. El nivel de solubilidad alcanza un mínimo en el rango de pH entre 7.4 y 8.5 (Lindsay y Schwab, 1982). Los suelos ácidos son relativamente más altos en Fe inorgánico soluble que en los suelos calcáreos donde los niveles pueden ser extremadamente bajos.

4.9.2 Aplicación del hierro

Para el tratamiento de clorosis en las hojas, la adición de sales inorgánicas de Fe al suelo es mayormente sin efecto, ya que el Fe se hace rápidamente insoluble en forma de óxidos. El tratamiento foliar con sales ferrosas o Fe quelatado es más efectivo. En aplicaciones de suelo, es importante tener en cuenta la estabilidad del quelato particularmente en relación con el pH del suelo. A niveles más altos de pH del suelo el Ca^{2+} del suelo se encuentra en una concentración más alta y puede separar el Fe^{3+} de los quelatos menos estables, lo que da lugar a un quelato de Ca y un óxido de Fe precipitado, por lo que produce Fe no disponible. Las diferencias en la estabilidad de los quelatos se reflejan en las respuestas de las plantas.

Lindsay *et al.* (1967) al probar varios quelatos de Fe encontraron la mejor respuesta con Fe EDDHA (ácido etilendiamina (di o hidroxifenil) acético. Este quelato de Fe es estable en

todo el rango de pH de 4 a 10, mientras que la estabilidad del Fe EDTA (etilendiamina tetraacética ácido) falla por encima del pH 7, por lo que se obtuvieron efectos más pobres.

Chen y Brak (1982) citaron casos en los que se utilizaron con éxito mezclas de sales de Fe y materia orgánica como estiércol, compost, lodos depuradores y turba para controlar la clorosis de Fe en varios cultivos. Tagliavini *et al.* (1997) informaron resultados de ensayos de campo realizados en suelos calcáreos en Italia, España y Grecia. Incrementando la concentración de clorofila de los árboles frutales. La aplicación foliar de soluciones que contenían Fe tuvo un impacto significativo en el rendimiento de fruta del kiwi, los melocotones y las peras. La regeneración se realizó mediante pulverización de quelatos de Fe, solución de FeSO_4 solo o en combinación con ácido cítrico o ácido sulfúrico.

La pulverización de los dos ácidos (ácido sulfúrico, ácido cítrico) dio solo una nueva conversión transitoria. Las soluciones de pulverización de FeSO_4 dieron como resultado una nueva verificación tan buena como la obtenida con el quelato de Fe (Fe-DTPA). Esto es de importancia económica ya que la forma de Fe inorgánico es mucho más barata que el quelato de Fe. Desafortunadamente, la mayoría eligen aplicar quelatos.

5. CONCLUSIONES

La eficiencia de los micronutrientes dentro de los tejidos vegetales, depende de las condiciones del suelo, temperatura y humedad, ya que si no están disponibles para la planta, se verá afectada su absorción.

La planta cuenta con estructuras complejas que permiten la absorción de micronutrientes, sin embargo, la eficiencia depende de la solubilidad y movilidad del elemento.

La utilización de fuentes solubles e insolubles de micronutrientes puede ayudar a prevenir, corregir y minimizar las deficiencias debido al suministro constante de fuentes de liberación rápida y gradual.

Debido a la importancia de los iones de Zn, Cu y Fe, es necesario trabajar más para educar a los productores sobre la necesidad de los micronutrientes en la producción de cultivos.

6. REFERENCIAS

- Allen. B.L. and Hajek. F. 1989. Mineral occurrence in soil environments *in: minerals in soil environments*. 2ed, by Dixon. J.B. and Weed. S.B. SSSA America. pp 199-278.
- Alloway, B.J. 2008. Micronutrient deficiencies in global crop production. Springer Science & Business Media.
- Alloway, B.J. 2009. Soil factors associated with zinc deficiency in crops and humans. *Environmental geochemistry and health*, 31(5), 537-548.
- Barber, S.A. 1984. Soil nutrient bioavailability a mechanistic approach. John Wiley, New York.
- Barthlott, W., Neinhuis, C. Cutler, D. Ditsch, F. Meusel, I. Theisen, I. and Wilhelm, H. 1998. Classification and terminology of plant epicuticular waxes. *Bot. J. Linn. Soc* 126:237-260.
- Baur, P. 1997. Lognormal distribution of water permeability and organic solute mobility in plant cuticles. *Plant Cell Environ* 20:167-177.
- Bowling, D.J.F. 1981. Release of ions to the xylem in roots. *Physiol. Plant* 53:392-397.
- Boyer, J. 1985. Water transport. *Annu. Rev. Plant Physiol* 36:473-516.
- Brennan. R.F. 1994. The residual effectiveness of previously applied copper fertilizer for grain yield of wheat grown on soils of south-west Australia. *Fertil Res* 39:11-18.
- Buchholz, A., Baur, P. and Schönherr, J. 1998. Differences among plant species in cuticular permeabilities and solute mobilities are not caused by differential size selectivities. *Planta* 206:322-328.
- Cakm, A.K., Yilmaz, A. Kalayci, M. Torun, B. and Braun, H.J. 1996. Zinc deficiency as a critical problem in wheat production in Central Anatolia, *Plant and Soil* 180:165-172.
- Chang, Y.C., Ma, J.F. and Matsumoto, H. 1998. Mechanism of Al-induced iron chlorosis in wheat (*Triticum aestivum*). Al-inhibited biosynthesis and secretion of phyto siderophore. *Physiol Plant* 102:9-15.
- Chen, Y. and Bara K.P. 1982. Iron nutrition of plants in calcareous soils. *Adv Agro* 35:217-240.
- Conn, S. and Gilliam, M. 2010. Comparative physiology of elemental distributions in plants. *Ann. Bot* 105:1081-1102.

- Davies, D.B., Hoopere, L.J. and Charlesworth, R.R. 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.
- De Boer, A.H. and Volkov, V. 2003. Logistics of water and salt transport through the plant: structure and functioning of the xylem. *Plant Cell Environ* 26:87-101.
- de Oliveira Araújo, É., Ferreira Dos Santos, É., and Camacho, M.A. 2018. Boron-zinc interaction in the absorption of micronutrients by cotton. *Agronomía Colombiana*, 36(1), 51-57.
- Delas, L. 1963. The toxicity of copper accumulated in soils. *Agrochimica* 7:258-288.
- Donner, H.E. and Lynn, W.C. 1989. Carbonate, halide, sulfate, and sulfide minerals In: minerals in soil environments, edited by Kissel, D.E., Madison, Wisconsin. Soil Sci Soc of America. pp. 279-330.
- Drouineau, G. and Mazoyer, R. 1962. Contribution to the study of copper toxicity in soils. *Ann Agronomy* 13:31-53.
- Ehrmann, J., and Ritz, K. 2014. Plant: soil interactions in temperate multi-cropping production systems. *Plant and Soil*, 376(1), 1-29.
- Eichert, T. and Burkhardt, J. 2001. Quantification of stomatal uptake of ionic solutes using a new model system. *J Exp Bot* 52:771-781.
- Eichert, T. and Goldbach, H.E. 2008. Equivalent pore radii of hydrophilic foliar uptake routes in stomatous and astomatous leaf surfaces—further evidence for a stomatal pathway. *Physiol Plant* 132:491-502.
- Eichert, T., Kurtz, A. Steiner, U. and Goldbach, H.E. 2008. Size exclusion limits and lateral heterogeneity of the stomatal foliar uptake pathway for aqueous solutes and water-suspended nanoparticles. *Physiol Plant* 134:151-160.
- 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.
- Enstone, D.E. and Peterson, C.A. 1992. The apoplastic permeability of root apices. *Can. J. Bot.* 70:1502-1512.
- Enstone, D.E., Peterson, C.A. and Ma, F.S. 2002. Root endodermis and exodermis: structure, function, and responses to the environment. *J. Plant Growth Regul* 21:335-351.
- Erenoglu, M., Cakmak, I. Marschner, H. Romheld, V. Eker, S. Daghan, H. Kalayci, M. and Ekiz, H. 1996. Phytosiderophore release does not relate well with zinc efficiency in different bread wheat genotypes. *J Plant Nutr* 19:1596-1580.

- Fanning, D.S., Keramidas, V.Z. and El-Desoky, M.A. 1989. *Micas in: minerals in soil environments*, edited by Dixon, J.B. and Weed, S.B. Madison, USA: Soil Science Soc of America. pp. 551-634.
- Fernández, V. and Eichert, T. 2009. Uptake of hydrophilic solutes through plant leaves: current state of knowledge and perspectives of foliar fertilization. *Crit Rev Plant Sci* 28:36-68.
- Gahoonia, T.S. and Nielsen, N.E. 2004. Barley genotypes with long root hairs sustain high grain yields in low-P field. *Plant Soil* 262:55-62.
- Gahoonia, T.S., Ali, O. Sarker, A. Nielsen, N.E. and Rahman, M.M. 2006. Genetic variation in root traits and nutrient acquisition of lentil genotypes. *J. Plant Nutr* 29: 643-655.
- Gaymard, F., Pilot, G. Lacombe, B. Bouchez, D. Bruneau, D. Boucherez, J. Michaux-Ferriere, N. Thibaud, J.B. and Sentenac, H. 1998. Identification and disruption of a plant shaker-like outward channel involved in K⁺ release into the xylem sap. *Cell* 94:647-655.
- Helder, R.J. and Boerma, J. 1969. An electron-microscopical study of the plasmodesmata in the roots of young barley seedlings. *Acta Bot. Neerl* 18:99-107.
- Heredia-Guerrero, J.A., Benítez, J.J. and Heredia, A. 2008. Self assembled polyhydroxy fatty acids vesicles: a mechanism for plant cutin synthesis. *Bioessays* 30:273-277.
- 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.
- Huang, C.X. and Van-Steveninck, R.F.M. 1989. Maintenance of low Cl⁻ concentrations in mesophyll cells of leaf-blades of barley seedlings exposed to salt stress. *Plant Physiol* 90:1440-1443.
- Huang, P.M. 1989. Feldspars, olivines, pyroxenes, and amphiboles. In: *minerals in soil environments*, edited by Dixon, J. B. and Weed, S.B., Madison, Soil Sci Soc America. pp 975-1050.
- Javot, H. and Maurel, C. 2002. The role of aquaporins in root water uptake. *Ann. Bot* 90:301-313.
- Jeffree, C.E. 2006. The fine structure of the plant cuticle. In *Biology of the Plant Cuticle* (M. Riederer and C. Müller, eds.), Annual Plant Reviews, Vol. 23, pp. 11–125. Blackwell Publishing, Oxford.
- Juste, C. and Mench, M. 1992. Long-term application of sewage sludge and its effect on metal uptake by crops *n: biogeochemistry of trace metals*, edited by Adriano, D. C. Ann Arbor, London, Tokyo, Lewis Publishers, pp 159-193.

- Kevekordes, K.G., McCully, M.E. and Canny, M.J. 1988. Late maturation of large metaxylem vessels in soybean roots: significance for water and nutrient supply to the shoot. *Ann. Bot* 62:105-117.
- Kothari, S.K., Marschner, H. and Rornheld, V. 1990. Contribution of the VA myccorhizal hyphae in acquisition of phosphorus and zinc by maize grown in a calcareous soil. *Plant and Soil* 131:177-185.
- Kubota, J., Welch, R.M. and Van Campen, D.R. 1987. Soil related nutritional problem areas for grazing animals. *Adv Soil Sci* 6:189-215.
- Kuhn, H. and Schaurnloffel, E. 1961. The effect of high copper application on the growth of cereals. *Landw For sch* 14:82-98.
- Lamaze, T., Sentenac, H. and Grignon, C. 1987. Orthophosphate relations of root: NO₃- effects on orthophosphate influx, accumulation and secretion into the xylem. *J. Exp. Bot* 38:923-934.
- Lin, S.H., Kuo, H.F. Canivenc, G. Lin, C.S. Lepetit, M. Hsu, P.K. Tillard, P, Lin, H.L. Wang, Y.Y. Tsai, C.B. Gojon, A. and Tsay, Y.F. 2008. Mutation of the arabidopsis NRT1.5 nitrate transporter causes defective root-to-shoot nitrate transport. *Plant Cell* 20:2514-2528.
- Lindsay, W.L. 1972. Zinc in soils and plant nutrition. *Adv in Agron* 24:147-186.
- Lindsay, W.L. and Schwab, A.P. 1967. The chemistry of iron in soils and its availability to plants. *J Plant Nutrition* 5:821-840.
- Lindsay, W. 1991. Iron oxide solubilization by organic matter and its effect on iron availability *n*: iron nutrition and interactions in plants, edited by Y. Chen and Y. Hadar, Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. pp 29-36.
- Lindsay, W.L., Hodgson, F. and Norvell, W.A. 1966. The physiochemical equilibrium of metal chelates in soils and their influence on the availability of metal cations. *Trans Comm II and IV Int. Soc Soil Sci.* pp 305-316.
- Lucas, R.E. and Knezek, B.D. 1972. Climatic and soil conditions promoting micronutrient deficiencies in plants *n*: micronutrients in agriculture, edited by Mortvedt, J.J. Giordano, P.M. and Lindsay, W.L. *Soil Sci Soc America.* pp 265-288.
- Lucas, W.J. and Lee, J.Y. 2004. Plasmodesmata as a supracellular control network in plants. *Nat. Rev. Molec. Cell Biol* 5:712-726.
- Lucas, W.J., Ham, B.K. and Kim, J.Y. 2009. Plasmodesmata bridging the gap between neighboring plant cells. *Trends Cell Biol* 19:495-503.

- Ma, F. and Peterson, C.A. 2003. Recent insights into the development, structure and chemistry of the endodermis and exodermis. *Can. J. Bot* 81:405-421.
- Martens, D.C. and Westermann, D.T. 1991. Fertilizer application for correcting micronutrient deficiencies In: *micronutrients in agriculture*, 2nd edition, edited by J. J. Mortvedt, F.R. Cox, L.M. Shuman, R.M. Welch. SSSA Book Series, Madison, USA. pp 549-592.
- Maule, A.J. 2008. Plasmodesmata: structure, function and biogenesis. *Curr. Opin. Plant Biol* 11:680-686.
- Miwa, K. and Fujiwara, T. 2010. Boron transport in plants: coordinated regulation of transporters. *Ann Bot* 105:1103-108.
- Moore, C.A., Bowen, H.C. Scrase-Field, S. Knight, M.R. and White, P.J. 2002. The deposition of suberin lamellae determines the magnitude of cytosolic Ca²⁺ elevations in root endodermal cells subjected to cooling. *Plant J.* 30:457-466.
- Murphy, L.S. and Walsh, L.M. 1972. Correction of micronutrient deficiencies with fertilizers *in: micronutrients in agriculture*, edited by J. Mortvedt, P.M. Giordano, and W. L. Lindsay Soil Sci Soc America, Madison. pp 347-387.
- Plett, D.C. and Møller, I.S. 2010. Na⁺ transport in glycophytic plants: what we know and would like to know. *Plant Cell Environ* 33:612-626.
- Pollard, M., Beisson, F. Li, Y. and Ohlogge, J.B. 2008. Building lipid barriers: biosynthesis of cutin and suberin. *Trends Plant Sci* 13:236-246.
- Popp, C., Burghardt, M. Friedmann, A. and Riederer, M. 2005. Characterization of hydrophilic and lipophilic pathways of *Hedera helix* L. cuticular membranes: permeation of water and uncharged organic compounds. *J Exp Bot* 56:2797-2806.
- Randhawa, N.S., Sinha, M.K. and Takkar, P.N. 1978. Micronutrients, In: *soils and rice*. edited by the Intern. Rice Research Institute, Los Bands, Philippines. Pp 581-603.
- Reed, S.T. and Martens, D.C. 1996. Copper and zinc *in: methods of soil analysis*, edited by Bigham, J.M., Madison: Soil Sci Soc Am. pp 703-722.
- Reuther, W. and Labasnauskas, C.K. 1966. Copper *in: diagnostic criteria for plants*, edited by Chapman, H.C., Univ of California, Agric Pub Berkley U.S. pp 157-179.
- Reyes Gaige, A., Rowe, B., and Jurin, V. 2020. Assessment of efficiency of nutrient uptake of different sources of Zn, Mn, Cu and B in *Zea mays*. *Agriculture*, 10(6), 247.
- Riederer, M. and Friedmann, A. 2006. Transport of lipophilic nonelectrolytes across the cuticle. In *Biology of the Plant Cuticle* (M. Riederer and C. Müller, eds.), Annual Plant Reviews, Vol. 23, pp. 250–279. Blackwell Publishing, Oxford.

- Sanderson, J. 1983. Water uptake by different regions of barley root. Pathway of radial flow in relation to development of the endodermis. *J. Exp. Bot* 34:240-253.
- Schlegel, T. Schönherr, J. and Schreiber, L. 2006. Rates of foliar penetration of chelated Fe(III): role of light, stomata, species, and leaf age. *J Agric Food Chem* 54:6809-6813.
- Schönherr, J. 1976. Water permeability of isolated cuticular membranes: the effect of pH and cations on diffusion, hydrodynamic permeability and size of polar pores in the cutin matrix. *Planta* 128:113-126.
- Schönherr, J. 2006. Characterization of aqueous pores in plant cuticles and permeation of ionic solutes. *J Exp Bot* 57:2471-2491.
- Schönherr, J. and Bukovac, M.J. 1972. Penetration of stomata by liquids. Dependence on surface tension, wettability, and stomatal morphology. *Plant Physiol* 49:813-819.
- Schönherr, J. and Luber, M. 2001. Cuticular penetration of potassium salts: effects of humidity, anions, and temperature. *Plant Soil* 236:117-122.
- Schönherr, J. and Schreiber, L. 2004. Size selectivity of aqueous pores in astomatous cuticular membranes isolated from *Populus canescens* (Aiton) Sm. leaves. *Planta* 219:405-411.
- Schreiber, L. 2006. Review of sorption and diffusion of lipophilic molecules in cuticular waxes and the effects of accelerators on solute mobilities. *J Exp Bot* 57: 2515-2523.
- Schwertmann, U. 1991. Solubility and dissolution of iron oxides *in: iron nutrition and interactions in plants*, edited by Chen, Y. and Hadar, Y Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. pp. 3-27.
- Shuman, L. M. (2017). Micronutrient fertilizers. In *Nutrient use in crop production* (pp. 165-195). CRC Press.
- Sillanpaa M. 1982. Micronutrients and the nutrient status of soils. A global study. *FAA Soil s Bul. No. 48.*
- Silva, E.D.B., Ferreira, E.A., Pereira, G.A.M., Silva, D.V., and Oliveria, A.J.M. 2017. Peanut plant nutrient absorption and growth. *Revista caatinga*, 30, 653-661.
- Sims, J. L., and Patrick Jr, W.H. 1978. The distribution of micronutrient cations in soil under conditions of varying redox potential and pH. *Soil Science Society of America Journal*, 42(2), 258-262.
- Storey, R. and Walker, R.R. 1987. Some effects of root anatomy on K, Na and Cl loading of citrus roots and leaves. *J. Exp. Bot* 38:1769-1780.

- Tagliavini, M., Scudellari, D. Marangoni, B. and Toselli, M. 1995. Acid-spray regreening of kiwifruit leaves affected by lime-induced iron chlorosis *in: iron nutrition in soils and plants*, edited by Abadia, J., Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. pp 191-195.
- 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. and Yoshida, S. 1970. Nutritional disorders of the rice plant in Asia. Intern. Rice Res Inst., Technical Bulletin 10.
- Tucker, E.B. 1990. Calcium-loaded 1,2-bis (2-aminophenoxy) ethane-N, N, N, N', N'-tetraacetic acid blocks cell-to-cell diffusion of carbofluorescein in staminal hairs of *Setcreasea purpurea*. *Planta* 182:34-38.
- Tyree, M.T., Scherbatskoy, T.D. and Tabor, C.A. 1990. Leaf cuticles behave as asymmetric membranes. Evidence from the measurement of diffusion potentials. *Plant Physiol* 92:103-109.
- Wang, X.-L., Canny, M.J. and McCully, M.E. 1991. The water status of the roots of soil-grown maize in relation to the maturity of their xylem. *Physiol. Plant* 82:157-162.
- Wenzel, C.L., McCully, M.E. and Canny, M.J. 1989. Development of water conducting capacity in the root system of young plants of corn and some other C4 species. *Plant Physiol* 89:1094-1101.
- White, P.J. 2001. The pathways of calcium movement to the xylem. *J. Exp. Bot* 52: 891-899.
- White, P.J. and Broadley, M.R. 2001. Chloride in soils and its uptake and movement within the plant: a review. *Ann Bot* 88:967-988.
- White, P.J. and Broadley, M.R. 2009. Biofortification of crops with seven mineral elements often lacking in human diets—iron, zinc, copper, calcium, magnesium, selenium and iodine. *New Phytol.* 182:49-84.
- Yruela, I. (2009). Copper in plants: acquisition, transport and interactions. *Functional Plant Biology*, 36(5), 409-430.
- Zabkiewicz, J.A. Stevens, P.J.G. Forster, W.A. and Steele, K.D. 1993. Foliar uptake of organosilicone surfactant oligomers into bean leaf in the presence and absence of glyphosate. *Pestic Sci* 38:135-143.