



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA CHAPINGO



**DEPARTAMENTO DE FITOTECNIA
INSTITUTO DE HORTICULTURA**

**EVALUACIÓN DE RELACIONES K/Ca EN EL
CRECIMIENTO DE ZARZAMORA (*Rubus* sp.) CV TUPY**

TESIS

**Como requisito parcial para obtener el grado de:
MAESTRO EN CIENCIAS EN HORTICULTURA**

Presenta:

DIANA SÁNCHEZ LUNA

Bajo la dirección del: Dr. JOEL PINEDA PINEDA

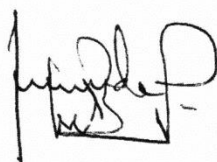
Chapingo, Estado de México, junio 2020



**EVALUACIÓN DE RELACIONES K/Ca EN EL CRECIMIENTO DE
ZARZAMORA (*Rubus sp.*) CV TUPY**

Tesis realizada por **DIANA SÁNCHEZ LUNA**, bajo la dirección del comité asesor indicado, aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

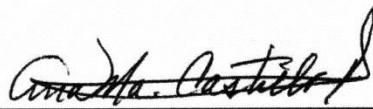
MAESTRO EN CIENCIAS EN HORTICULTURA



DIRECTOR:

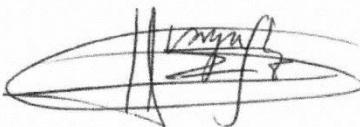
Dr. JOEL PINEDA PINEDA

ASESOR:



Dra. ANA MARÍA CASTILLO GONZÁLEZ

ASESOR:



Dr. MATEO VARGAS HERNÁNDEZ

CONTENIDO

LISTA DE CUADROS	VI
LISTA DE FIGURAS	VIII
AGRADECIMIENTOS	X
DATOS BIOGRÁFICOS	XI
RESUMEN GENERAL	XII
GENERAL ABSTRACT	XIII
CAPÍTULO I. GENERALIDADES	14
1.1. INTRODUCCIÓN GENERAL.....	14
1.2. REVISIÓN DE LITERATURA GENERAL.....	16
1.2.1. Zarzamora	16
1.2.1.1. Panorama nacional e internacional: berries y zarzamora.....	16
1.2.1.2. Propiedades nutraceuticas	17
1.2.1.3. Taxonomía y morfología.....	18
1.2.1.4. Características del cultivo.....	20
1.2.2. Nutrición vegetal.....	21
1.2.3. Relación K^+/Ca^{2+}	23
1.2.4. La hidroponía como una técnica de investigación.....	27
1.3. LITERATURA CITADA	29
CAPÍTULO II. EVALUACIÓN DE RELACIONES K/Ca EN EL ESTADO NUTRIMENTAL DE PLANTAS DE ZARZAMORA (<i>Rubus sp.</i>) CV. TUPY.....	32
RESUMEN	32
ABSTRACT	33
2.1. INTRODUCCIÓN.....	34
2.2. MATERIALES Y MÉTODOS.....	36
2.2.1. Sitio de estudio	36
2.2.2. Diseño de tratamientos.....	37
2.2.3. Diseño experimental.....	38
2.2.4. Variables de respuesta.....	39

2.2.4.1. Obtención y preparación de la muestra de tejido vegetal: hoja, tallo y raíz.....	39
2.2.4.2. Obtención y preparación de la muestra de savia.....	40
2.2.4.3. Análisis nutrimental.....	40
2.2.5. Análisis de datos	41
2.3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	42
2.3.1. Repartición de nutrimentos	42
2.3.2. Suficiencia nutrimental en tejido foliar en zarzamora	45
2.3.3. Concentración de nutrimentos en tejido vegetal (hoja, tallo y raíz).	47
2.3.3.1. Concentración de K y Ca en tejido vegetal	49
2.3.3.2. Relación K/Ca en tejido vegetal	52
2.3.3.3. Concentración de macronutrimentos (N, P y Mg)	55
2.3.3.3. Concentración de micronutrimentos (B, Fe, Cu, Mn y Zn)	58
2.3.4. Análisis nutrimental en savia de zarzamora	62
2.4. CONCLUSIONES	66
2.5. LITERATURA CITADA	67
CAPÍTULO III. EVALUACIÓN DE RELACIONES K/Ca EN EL CRECIMIENTO VEGETATIVO Y ASPECTOS ANATÓMICOS DE ZARZAMORA (<i>Rubus</i> sp.) CV. TUPY.....	71
RESUMEN	71
ABSTRACT	72
3.1. INTRODUCCIÓN.....	73
3.2. MATERIALES Y MÉTODOS.....	75
3.2.1. Sitio de estudio	75
3.2.2. Diseño de tratamientos.....	75
3.2.3. Diseño experimental.....	76
3.2.4. Variables de respuesta.....	77
3.2.5. Análisis de datos	79
3.3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	80
3.3.1. Longitud del tallo	80
3.3.2. Diámetro del tallo.....	83

3.3.3. Acumulación de materia vegetal	85
3.3.4. Variables químicas en tejido foliar	88
3.3.4.1. Azúcares solubles totales	88
3.3.4.2. Pigmentos vegetales fotosintéticos	90
3.3.5. Variables anatómicas del tejido foliar	93
3.4. CONCLUSIONES	97
3.5. LITERATURA CITADA	98

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1.1. Clasificación taxonómica del género <i>Rubus</i> L.....	18
Cuadro 2.1. Concentración de macronutrientos de las soluciones nutritivas de cada tratamiento y su conductividad eléctrica (CE).	37
Cuadro 2.2. Relaciones catiónicas generadas para cada uno de los tratamientos.	38
Cuadro 2.3. Medias generales del contenido de los nutrientes en hoja, tallo y raíz de zarzamora (<i>Rubus</i> sp.) cv. Tupy.....	43
Cuadro 2.4. Rango de suficiencia de nutrientes recomendados en tejido foliar en zarzamora.	46
Cuadro 2.5. Contenido nutrimental en hoja de zarzamora (<i>Rubus</i> sp.) cv. Tupy, en respuesta a diferentes concentraciones de Ca y K en la solución nutritiva.	47
Cuadro 2.6. Contenido nutrimental en tallo de zarzamora (<i>Rubus</i> sp.) cv. Tupy, en respuesta a diferentes concentraciones de Ca y K en la solución nutritiva.	48
Cuadro 2.7. Contenido nutrimental en raíz de zarzamora (<i>Rubus</i> sp.) cv. Tupy, en respuesta a diferentes concentraciones de Ca y K en la solución nutritiva.	48
Cuadro 2.8. Relación K/Ca en tejido de zarzamora (<i>Rubus</i> sp.) cv. Tupy, en respuesta a diferentes concentraciones de Ca y K en la solución nutritiva.	53
Cuadro 2.9. Concentración nutrimental en savia de zarzamora (<i>Rubus</i> sp.) cv. Tupy, en respuesta a diferentes concentraciones de Ca y K en la solución nutritiva.....	63
Cuadro 2.10. Intervalos de concentración de elementos reportados en análisis de savia.	65
Cuadro 3.1. Composición de macronutrientos de las soluciones nutritivas de cada tratamiento y su conductividad eléctrica (CE).	76
Cuadro 3.2. Relaciones catiónicas generadas para cada uno de los tratamientos.	76

Cuadro 3.3. Fechas de muestreo y método de determinación de las variables de respuesta de crecimiento.....	77
Cuadro 3.4. Longitud de tallo (cm) principal de zarzamora cv. Tupy medido semanalmente de los 180 hasta los 208 días después del trasplante (ddt), en respuesta a diferentes concentraciones de Ca y K en la solución nutritiva.	80
Cuadro 3.5. Diámetro del tallo (mm) principal de zarzamora cv. Tupy medido semanalmente de los 180 hasta los 208 días después del trasplante (ddt), en respuesta a diferentes concentraciones de Ca y K en la solución nutritiva.	83
Cuadro 3.6. Peso fresco y peso seco por órganos de zarzamora cv. Tupy, en respuesta a diferentes concentraciones de Ca y K en la solución nutritiva.	85
Cuadro 3.7. Concentración en hoja de azúcares solubles totales, clorofila a, clorofila b, clorofilas totales y carotenoides en tejido foliar de zarzamora cv. Tupy, en respuesta a diferentes concentraciones de Ca y K en la solución nutritiva.	88
Cuadro 3.8. Grosor de hoja, epidermis superior, parénquima en empalizada y densidad estomática en zarzamora cv. Tupy, en respuesta a diferentes concentraciones de Ca y K en la solución nutritiva.....	94

LISTA DE FIGURAS

Figura 2.1. Ubicación del sitio experimental. Fuente: elaboración propia.	36
Figura 2.2. Promedio de temperatura y humedad relativa semanal registrada de mayo a octubre de 2019.	37
Figura 2.3. Interacción de los niveles de K y Ca en la concentración en tejido foliar de a) potasio; b) calcio.	50
Figura 2.4. Interacción de los niveles de K y Ca en la concentración de calcio en a) tallo; b) raíz.	51
Figura 2.5. Comparación de la proporción K/Ca en solución y tejido foliar para los distintos tratamientos.	54
Figura 2.6. Interacción de los niveles de K y Ca en la concentración de nitrógeno en a) hoja; b) raíz.	56
Figura 2.7. Interacción de los niveles de K y Ca en la concentración de fósforo en a) hoja; b) tallo; c) raíz.	57
Figura 2.8. Interacción de los niveles de K y Ca en la concentración de hierro en a) tallo; b) raíz.	60
Figura 2.9. Interacción de los niveles de K y Ca en la concentración de cobre en a) tallo; y b) raíz.	61
Figura 3.1. Interacción de los niveles de K y Ca en la longitud del tallo principal en zarzamora cv. Tupy durante los a) 180 ddt; b) 187 ddt; c) 194 ddt; d) 201 ddt; e) 208 ddt.	81
Figura 3.2. Interacción de los niveles de K y Ca en diámetro de tallo en zarzamora cv. Tupy a los 180 ddt.	84
Figura 3.3. Efecto de la interacción de los niveles de K y Ca en a) peso fresco; b) peso seco de raíz.	87
Figura 3.4. Interacción de los niveles de K y Ca en el contenido de azúcares solubles totales en tejido foliar en zarzamora cv. Tupy.	89
Figura 3.5. Efecto de la interacción de los niveles de K y Ca en la concentración de a) clorofila a; b) clorofila b; c) clorofilas totales; d) carotenoides en tejido foliar de zarzamora cv. Tupy.	91

Figura 3.6. Sección transversal de hoja de zarzamora (*Rubus* sp.) cv. Tupy crecidas bajo distintas concentraciones ($\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$) de K y Ca: a) 234/130 (K/Ca); b) 234/160; c) 312/130; d) 312/160; e) 390/130; f) 390/160.96

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, por el apoyo proporcionado para llevar a cabo los estudios de posgrado y la investigación.

Al Instituto de Horticultura y al Programa de Posgrado en Ciencias de la Universidad Autónoma Chapingo por permitirme realizar mis estudios en su sede.

Al Dr. Joel Pineda Pineda por el apoyo en la dirección y desarrollo de la presente Tesis.

A la Dra. Ana María Castillo por su apoyo en la presente investigación y su excelente actividad docente en el área de la nutrición vegetal.

Al Dr. Mateo Vargas Hernández por su extenso apoyo en esta investigación, principalmente en el área estadística.

A mi familia, padres y hermanos, por todo el apoyo siempre incondicional, así como a Joel y Quesi por su amor y por animarme siempre.

A mis amigos, Lázaro y Frank con quienes me divertí mucho e hicieron agradable el paso en esta estancia.

DATOS BIOGRÁFICOS

Datos Personales

Nombre: Diana Sánchez Luna
Fecha de Nacimiento: 23 de octubre de 1989
Lugar de Nacimiento: Ciudad de México, México

Desarrollo académico

Licenciatura: Licenciada en Biología por la Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Autónoma de México.
Periodo: 2008-2013

RESUMEN GENERAL

EVALUACIÓN DE RELACIONES K/Ca EN EL CRECIMIENTO DE ZARZAMORA (*Rubus sp.*) CV TUPY

La nutrición vegetal es un factor determinante en el desarrollo de un cultivo, las investigaciones en esta disciplina han permitido establecer los parámetros para programas de fertilización cada vez más precisos a fin de optimizar el uso de los fertilizantes. Los objetivos del presente estudio fueron evaluar el efecto de relaciones K/Ca en el estado nutrimental, crecimiento, variables funcionales y anatómicas en plantas de zarzamora (*Rubus sp.*) cv. Tupy durante su etapa vegetativa. El experimento se realizó bajo un diseño factorial 2x3 completamente al azar conformado por tres niveles de K (6, 8 y 10 meq·L⁻¹) y dos de Ca (6.5 y 8 meq·L⁻¹) en el medio nutritivo. El estado nutrimental de las plantas se determinó mediante el análisis químico en tejido (hoja, tallo y raíz) y savia, encontrando que los tratamientos tuvieron efectos significativos en la mayoría de macronutrientes, pero efectos mínimos en micronutrientes. La relación K/Ca influyó en la acumulación de nutrientes como resultado de las relaciones antagónicas y sinérgicas entre los elementos. Para la evaluación del crecimiento, se cuantificó peso seco y fresco de cada órgano, longitud y diámetro de tallo. La longitud de tallo se vio afectada de forma positiva por el suministro de Ca, además, la alta relación K/Ca generó una respuesta importante en la acumulación de materia vegetal. Para las variables funcionales y anatómicas se cuantificó la concentración de azúcares solubles totales, pigmentos fotosintéticos, grosor de hoja, epidermis superior, mesófilo en empalizada y la frecuencia estomática en tejido foliar. Se encontró que la concentración de azúcares disminuyó con el aumento en el suministro de K. Por el contrario, el contenido de clorofilas y carotenoides incrementó como resultado del aumento de K en la solución nutritiva. Con respecto a las variables anatómicas, se observó que el K afectó positivamente la frecuencia estomática, grosor de hoja y de epidermis.

Palabras clave: soluciones nutritivas, relaciones nutrimentales, crecimiento, biomasa, anatomía.

GENERAL ABSTRACT

EVALUATION OF K/Ca RATIOS IN THE VEGETATIVE GROWTH OF BLACKBERRY (*Rubus* sp.) CV TUPY

Plant nutrition is a determining factor in the development of a crop, research in this discipline has allowed establishing the parameters for precise fertilization programs in order to optimize the use of fertilizers. The objectives of the present study were to evaluate the effect of K/Ca ratios on the nutritional state, growth and functional and anatomical variables in blackberry plants (*Rubus* sp.) Cv. Tupy during its vegetative stage. The experiment was carried out under a completely randomized 2x3 factorial design made up of three levels of K (6, 8 and 10 meq·L⁻¹) and two of Ca (6.5 and 8 meq·L⁻¹) in the nutrient medium. The nutritional status of the plants was determined through the chemical analysis of tissue (leaf, stem and root) and sap, finding that the treatments had significant effects on most macronutrients, and few effects on micronutrients. The K/Ca ratio influenced the accumulation of nutrients as a result of the antagonistic and synergistic relationships between the elements. For the evaluation of growth, dry and fresh weight of each organ, length and stem diameter were quantified. Stem length was positively affected by Ca supply, in addition, the high K/Ca ratio generated an important response in the accumulation of plant matter. For the functional and anatomical variables, the concentration of total soluble sugars, photosynthetic pigments, leaf thickness, superior epidermis, palisade mesophyll and stomatal frequency in leaf tissue were quantified. It was found that the concentration of sugars decreased with the increase in the supply of K. In contrast, the content of chlorophylls and carotenoids increased as a result of the increase in K in the nutrient solution. With respect to anatomical variables, it was observed that K positively affected stomatal frequency, leaf thickness and epidermis.

Keywords: nutritional solutions, nutrient relationships, growth, biomass, leaf anatomy.

CAPÍTULO I. GENERALIDADES

1.1. INTRODUCCIÓN GENERAL

México es el primer país productor de zarzamora a nivel mundial con 287,125 toneladas, la mayor parte de esta producción se concentra en el Estado de Michoacán con 275,588 toneladas (SIAP, 2019). La tasa de producción en México y otros países se incrementa cada año debido a la popularidad de esta frutilla, debido a su llamativo color, agradable sabor y beneficios a la salud (FIRA, 2016; SAGARPA, 2017). La composición fitoquímica de la zarzamora reporta la presencia de antocianinas, fenoles, flavonoides, vitaminas, carotenoides y ácidos orgánicos a los que se le atribuyen propiedades anticancerígenas, antioxidantes y antiinflamatorias (Jacques *et al.*, 2014; Martínez-Cruz *et al.*, 2011; Özlem & Clifford, 2011).

La zarzamora presenta un hábito de crecimiento arbustivo donde se caracteriza por la presencia de tallos vegetativos, denominados primocañas y tallos reproductivos llamados floricañas (Galletta & Himelrick, 1990). Los programas de mejoramiento de especies de zarzamora llevados a cabo desde los 1850s, han generado un gran número de cultivares (Galletta & Himelrick, 1990). En México, el cultivar predominantemente empleado ha sido “Tupy”, en Michoacán el principal estado productor de zarzamora, más del 90% de las áreas de cultivo están cubiertas por esta variedad (Calderón, 2006; Strik & Finn, 2012).

En el manejo de los cultivos, la nutrición mineral es un aspecto fundamental en el desarrollo de las plantas. El potasio y el calcio son elementos esenciales en el metabolismo vegetal, cada uno desempeña papeles fisiológicos imprescindibles (Curtis *et al.*, 2000). El potasio actúa como cofactor de un gran número de complejos enzimáticos, está involucrado en los procesos de osmorregulación y en la apertura y cierre de estomas en la planta, mientras que, el calcio forma parte estructural de las paredes celulares, también actúa como cofactor enzimático, regula la permeabilidad de las membranas celulares y forma parte de los

procesos de osmorregulación, así como de los mecanismos de señalización celular (Taiz & Zeiger, 2006). No obstante, se ha documentado que ambos elementos interactúan de manera antagónica, la alta disponibilidad de alguno de estos puede reducir la absorción y disponibilidad fisiológica del otro (Alcántar-González *et al.*, 2016; Mengel & Kirkby, 2000).

En este sentido, el objetivo del presente estudio fue evaluar el efecto de las relaciones K/Ca en el estado nutricional, crecimiento y variables funcionales y anatómicas en plantas de zarzamora (*Rubus* sp.) cv. Tupy durante su etapa vegetativa, bajo la hipótesis de que las distintas concentraciones de K, Ca y su interacción tendrán una respuesta diferencial en las variables de respuesta evaluadas. Esta investigación tiene el fin de contribuir en el acervo del conocimiento científico de la nutrición vegetal, así como proveer conocimientos que permitan mejorar las prácticas de fertilización en zarzamora.

1.2. REVISIÓN DE LITERATURA GENERAL

1.2.1. Zarzamora

1.2.1.1. Panorama nacional e internacional: berries y zarzamora

Las *berries* o *frutillas*, es un grupo de frutos que incluyen al arándano, la frambuesa, la fresa y la zarzamora, principalmente. Este grupo es caracterizado por incluir frutas de pequeños tamaños, vistosos colores y particulares sabores, a las cuales se les atribuyen propiedades nutraceuticas especiales. Debido a ello, el consumo de berries se ha popularizado en varias partes del mundo, de modo que el constante incremento en su demanda ha favorecido el mantenimiento de precios de venta relativamente altos en el mercado, haciendo de éstos, cultivos altamente rentables y atrayendo el interés de muchos productores agrícolas. La alta rentabilidad de estos cultivos ha hecho posible la adopción de tecnologías y técnicas como la producción bajo cubierta, el riego tecnificado, la introducción de otros cultivares de berries, etc., en vías de mejorar la calidad y la eficiencia en la producción (FIRA, 2016).

En este sentido, la producción de berries en México ha adquirido bastante importancia entre los productores agrícolas, pues México se sitúa como el cuarto país exportador de berries en el mundo, con una participación del 10.2% de la producción mundial, lo que representa un ingreso de 2,282 millones de dólares anuales, siendo EUA, Canadá y Países Bajos los principales destinos de estos frutos (SIAP, 2019). La producción mundial de berries en 2013 fue de 11.2 millones de toneladas representando un incremento con respecto a la producción del año anterior del 5.3% (FIRA, 2016). Entre los principales exportadores de frutillas además de México, figura Chile, Polonia, Serbia, Canadá, EUA, España, Países Bajos, Perú y Marruecos. Se estima que para 2030 la tendencia de demanda de berries seguirá incrementándose a una tasa aproximada del 57.43% (SAGARPA, 2017), lo que representa un esquema de oportunidad para México como exportador.

En cuanto a la zarzamora se refiere, en el ranking de países con mayor producción, México pasó del 3er al 2do lugar en 2016 (SIAP, 2016 y 2017) y a

partir de 2018 se posicionó en el 1er lugar con 287,125 t, siendo Michoacán el estado con la mayor producción con 275,588 t (95.9%), seguido de Jalisco con 8,300 t (2.8%), Colima con 1,719 t (0.5%) y Baja California con 758 t (0.2%), también participan el Estado de México, Guanajuato, Puebla, Morelos, Querétaro y Veracruz con 741 t en su conjunto (0.2%) (SIAP, 2019). Cada año la producción de zarzamora en México se incrementa, del 2010 al 2018 se mostró un aumento aproximado de 62 a 287 mil t, lo que implica un aumento de 4.6 veces la producción de 2010 (SIAP, 2019).

1.2.1.2. Propiedades nutraceuticas

Parte de la relevancia y popularidad de las berries está radicada en las propiedades benéficas a la salud que supone su consumo, pues éstas contienen una gran variedad de compuestos fenólicos y otros fitoquímicos como vitaminas, carotenoides y ácidos orgánicos que difieren en función del tipo de baya que se trate; estudios indican que dichos frutos tienen efectos antioxidantes, anticancerígenos y antiinflamatorios (Özlem & Clifford, 2011).

La zarzamora presenta un alto contenido de antocianinas, fenoles y flavonoides (Martínez-Cruz *et al.*, 2011; Özlem & Clifford, 2011). Martínez-Cruz *et al.* (2011) reportan en *Rubus* la presencia de antocianinas, en particular de cianidina-3-glucósido [$11.5 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ peso seco fruto] cuya sustancia presenta una elevada actividad antioxidante en comparación con otros tipos de antocianinas, además de flavonoides y otros fenoles, se encontró que los frutos de *Rubus* poseen una elevada actividad neutralizadora de radicales libres (CE_{50} 148 $\mu\text{g}/\text{mL}$). Jacques *et al.* (2014) reportaron la presencia de al menos 14 compuestos considerados como bioactivos en frutos de zarzamora cv. Tupy, entre los que figura el ácido hidroxibenzoico, ácido gálico, quercetina, ácido cafeico, ácido ferúlico, epicatequina, tocoferol, ácido L-ascórbico, criptoxantina, luteína-zeaxantina, caroteno y licopeno.

De acuerdo con la revisión que exhibe Özlem & Clifford (2011), se ha demostrado que extractos obtenidos de la zarzamora han tenido efectos contra la disfunción endotelial e insuficiencia vascular *in vitro*, atenuando la lesión causada por el

choque endotóxico inducido por LPS en ratas, así como efectos citotóxicos en células humanas cancerosas orales, de próstata y de pulmón; asimismo, se señala que un extracto con contenido de antocianinas tuvo un efecto inhibitorio en el crecimiento de células de cáncer de colon HT-29 y la liberación reducida de interleucina-12 inducida por el lípido A, a partir de células dendríticas murinas. Lo anterior evidencia el potencial nutracéutico que representa el consumo de berries y en particular de la zarzamora.

1.2.1.3. Taxonomía y morfología

La zarzamora se agrupa taxonómicamente dentro del género *Rubus*, el cual pertenece a la familia de las Rosáceas (Cuadro 1.1), y comprende alrededor de 500 especies distribuidas en varias partes del mundo, algunas de ellas son especies silvestres que se desarrollan de manera natural y que incluso en ciertos lugares se han llegado a considerar como plagas dada su alta proliferación en zonas abiertas (Muñoz-Rodríguez & Juárez-Delfina, 1997).

Cuadro 1.1. Clasificación taxonómica del género *Rubus* L.

Categoría taxonómica	Taxón
Dominio	Eukarya
Reino	Plantae
Filo	Tracheophyta
Clase	Magnoliopsida
Orden	Rosales
Familia	Rosaceae
Genero	<i>Rubus</i>

Fuente: GBIF (2020).

En los 1850s, como parte de un programa de mejoramiento de especies fueron seleccionados e introducidos dos cultivares de zarzamora, “Lawton y Dorchester”, el éxito de estos cultivos generó un gran interés y llevó a acrecentar considerablemente las actividades de selección y cultivo por productores particulares (Galletta & Himelrick, 1990), de modo que estas actividades fungieron como la base de los programas públicos de mejoramiento que

posteriormente se implementaron en el siglo XX y de los cuales se derivaron los actuales cultivares comerciales.

La mayoría de los cultivares empleados en la actualidad presentan procesos de mejoramiento genético o hibridación, las variedades más populares son “Brazos”, “Cheyenne”, “Cherokee”, “Comanche” y “Tupy” por mencionar algunas. Se sabe que la variedad Tupy es una cruce entre el cv. Comanche y un clon desconocido llamado “Uruguay”, originario de ese país (Jacques *et al.*, 2014). En México, el cultivo de Tupy es predominante sobre otros cultivos, en Michoacán más del 90% de las áreas de cultivo está ocupada por la variedad Tupy, la cual sustituyó a cv. Brazos, debido a la presencia de mejores características en la firmeza de fruto y vida postcosecha; actualmente el sistema de producción de zarzamora se ha especializado para este cultivar mediante prácticas culturales y aplicación de diversas sustancias que permiten extender el número de cosechas y la temporada de fructificación (Calderón, 2006; Strik & Finn, 2012).

La zarzamora se caracteriza por ser un arbusto espinoso, con hojas compuestas aserradas de 3 ó 5 folíolos elípticos, dispuestas de forma palmeada. La planta adulta alcanza dimensiones cercanas a los 1.5 a 2.0 m de altura y de 1.0 a 1.5 m de ancho. Las flores comúnmente son de color blanco y en ocasiones presentan tonos rosados, los frutos inmaduros son de color rojizo y conforme avanza el proceso de maduración van tornándose en un color negro, de ahí que se les asigne el nombre de *Blackberries* en el idioma inglés (INIFAP, 2004).

La estructura floral se conforma de una serie de pistilos sobrepuestos sobre un receptáculo suculto, el cual está rodeado por verticilos de estambres. Cada pistilo da lugar a una pequeña drupa con solo una semilla, colectivamente estas drupas se conglomeran en un receptáculo en común, formando una polidrupa. Una vez ocurrida la polinización y la fertilización, el fruto se desarrolla y madura en un periodo de 38 a 45 días, con un promedio de 5 y 8 g por fruta (Calderón, 2006).

La planta presenta una corona y un sistema radicular de tipo perenne, mientras que los tallos, también llamados cañas, son bianuales. Durante el primer año, de

las coronas y raíces emergen los tallos llamados primocañas los cuales se distinguen por el rápido crecimiento de su longitud y la escasa generación de brotes florales; en el segundo año, las cañas ahora llamadas floricañas, producen en mayor cantidad flores y frutos, pero se reduce el crecimiento longitudinal y en su lugar se desarrollan ramas laterales, cortas, con pocas hojas y una inflorescencia terminal (Galletta & Himelrick, 1990). No obstante, la zarzamora puede producir al año de plantada, siendo esta en general muy baja; su plena producción la alcanza a los tres años (INIFAP, 2004).

1.2.1.4. Características del cultivo

La planta de zarzamora encuentra sus condiciones óptimas en un rango de temperatura de entre 16 y 25 °C, una humedad relativa entre 80 al 90% y una altitud entre 1,200 y 2,000 msnm (INIFAP, 2004; SAGARPA, 2017), no obstante, se reportan en México plantaciones exitosas a altitudes que van desde 1,100 hasta 2,500 msnm (Pérez-Barraza & Vázquez-Baldivia, 2003).

Se adapta bien a gran diversidad de suelos con el único requerimiento de un buen drenaje, ya que sufren daño cuando el agua permanece por periodos prolongados alrededor de sus raíces (Barclay, 1997; INIFAP, 2004), aunque los óptimos para su cultivo son los suelos profundos de tipo franco-arenoso, fértiles y con altos contenidos de materia orgánica, con alta retención de humedad (Galletta & Himelrick, 1990). Aun cuando la zarzamora en su hábitat natural muestra resistencia a las sequías, en las plantaciones comerciales, la escasez de agua puede provocar una seria reducción en el rendimiento y el tamaño de los frutos. Respecto al pH, este género se desarrolla adecuadamente en un rango de 5.5 a 6.5 con un óptimo de 5.7 (INIFAP, 2004; SAGARPA, 2017), un pH por encima de los 7.5 puede causar problemas de clorosis (Barclay, 1997).

En el aspecto de nutrición, el principal nutriente que suele representar una limitante es el nitrógeno dado que es el elemento que ocupa la planta en mayor cantidad después del carbono, hidrógeno y oxígeno (Barclay, 1997). En algunas plantaciones el nitrógeno es aplicado al inicio de la plantación y de manera anual en una cantidad de 56 a 112 kg/ha dependiendo del tipo de suelo; los abonos de

animales representan una excelente fuente de nitrógeno y de materia orgánica, por lo que para cubrir la necesidad de este elemento se puede suministrar de 4.9 a 7.4 t/ha de estiércol de aves de corral, o de 14.8 a 19.8 t/ha de estiércol de vaca o caballo (Galletta y Himelrick, 1990). Otra fuente (Strik, 2016), indica que el mejor rendimiento se logra con cantidades que van desde los 28 a 56 kg/ha de N durante el año de establecimiento y de 45 a 84 kg durante los años subsiguientes, su aplicación se suele realizar dividiendo el total en cantidades iguales y se suministra entre los meses de abril a junio. La emulsión de pescado, los pellets de desechos de ave, la harina de soya y la harina de plumas son algunos de los fertilizantes comúnmente empleados en plantaciones orgánicas (INIFAP, 2004).

Los siguientes elementos en importancia son el fósforo y potasio, de acuerdo con el INIFAP (2004), los requerimientos señalados para la frambuesa, compatibles para las especies de zarzamora son de 70 a 90 kg/ha de fósforo y la misma cantidad de potasio. Plantaciones establecidas en Nayarit se han fertilizado con la fórmula triple 17 de NPK, aplicando 50 g/planta cada 4 meses, obteniendo un buen resultado en el vigor de las cañas, productividad y características del fruto.

Ya que los frutos de la zarzamora se consideran no climatéricos, su cosecha se realiza de manera manual una vez alcanzado el estado de madurez, el cual se identifica cuando el fruto presenta consistencia firme y cuando adquiere una coloración oscura o negra (Muñoz-Rodríguez & Juárez-Delfina, 1997).

1.2.2. Nutrición vegetal

Una de las clasificaciones empleadas para los organismos tiene que ver con la forma de obtención de energía y moléculas estructurales para incorporar a su metabolismo. Esta clasificación dicotómica define a los heterótrofos como organismos que requieren alimentarse de sustancias orgánicas previamente sintetizadas por otros. En contraposición, los autótrofos son aquellos organismos capaces de sintetizar todas las moléculas orgánicas necesarias a partir de sustancias inorgánicas simples y alguna fuente de energía (Curtis *et al.*, 2000). Las plantas como organismos autótrofos incorporan los elementos químicos en forma inorgánica (Cuadro 1.2).

No todos los elementos que se encuentran en el suelo son esenciales para la vida de las plantas. En 1939 Arnon & Stout definieron el concepto de esencialidad, para lo cual se establecieron tres criterios que debían de cumplir los elementos para ser considerados como esenciales:

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

Bajo estos criterios se clasificaron como esenciales al C, H, O, N, S, P, K, Ca, Mg, Fe, B, Mn, Zn, Cu y Mo. Posteriormente, Broyer, Carlton, Johnson, & Stout (1954) propusieron la inclusión del Cl como elemento esencial y en 1987 Brown *et al.* incluyeron a la lista de elementos esenciales al Ni.

El C, H y O son obtenidos por las plantas a partir de gases presentes en la atmósfera (CO_2 y O_2) y del agua (H_2O). Los demás elementos químicos son obtenidos del suelo o de una solución nutritiva y son absorbidos por la planta a través de las raíces. El agua constituye un gran porcentaje del tejido vegetal, dependiendo del tejido y especie que se trate, se puede encontrar del 7 al 95% (Mengel & Kirkby, 2000). Partes como las semillas, granos y maderas presentan un bajo contenido de agua, puesto que su actividad metabólica es mínima. Por el contrario, los tejidos u órganos con alta actividad metabólica, como es el tejido foliar, presentar un mayor porcentaje de agua que permite mantener activa la maquinaria bioquímica.

Además, el C, H y O conforman los esqueletos carbonatados de todas las biomoléculas, la base estructural de todos los seres vivos. Por lo cual, en las plantas el C representa entre en 44-49% del peso seco, el O representa entre un 42-46% y el H entre un 5-7%, que en su conjunto pueden llegar a sumar 90-98% del peso seco (Alcántar-González *et al.*, 2016). Los elementos minerales restantes conforman solo una pequeña cantidad que va del 2-10% del peso seco.

Los requerimientos de cada uno de los elementos minerales varían enormemente. Algunos como el N y el S tienen un rol estructural, pues forman parte de los aminoácidos, proteínas y ácidos nucleicos, entre otros; además de participar en aspectos funcionales, debido a ello su requerimiento en la planta es relativamente alto. Mientras que, otros elementos como el Fe, Mn, Cu y Mo solo cumplen una función muy específica como grupos prostéticos de enzimas, y se encuentran en muy bajas cantidades en el tejido vegetal. De este modo, la cantidad requerida de cada elemento obedece a su requerimiento fisiológico que también puede estar determinado por otros factores como la especie o variedad de la cual se trate, estado fenológico, presencia de plagas o enfermedades, etc. (Taiz & Zeiger, 2006).

No obstante, en el área de la nutrición vegetal se ha convenido establecer una clasificación general de los elementos según su concentración en el tejido vegetal. Se reconocen dos grupos, los macronutrientes que son aquellos que se encuentran en mayor cantidad en la planta, por lo general en concentraciones superiores a las $1000 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ en tejido vegetal seco, en este grupo se reconoce al C, H, O, N, P, K, S, Ca y Mg; y los micronutrientes que son aquellos elementos que se encuentran en muy baja concentración en la planta (menor a $500 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ en tejido vegetal seco), en este grupo se incluye al Fe, Mn, Cu, Zn, B, Mo, Ni y Cl (Alcántar-González *et al.*, 2016).

1.2.3. Relación $\text{K}^+/\text{Ca}^{2+}$

Se sabe que las células vegetales presentan concentraciones de sustancias iónicas diferentes a las que existen en el medio acuoso del suelo, esta condición se estudió ampliamente en *Nitella*, un género de alga dulceacuícola perteneciente a la familia Characeae, que se caracteriza por poseer células gigantes resultando un excelente modelo de estudio. Se encontró que en *Nitella*, la concentración de iones como K^+ , Na^+ , Ca^{2+} y Cl^- tiende a ser considerablemente superior que en su ambiente externo. En otro estudio realizado en maíz se encontró que la concentración de K^+ en vacuola de la raíz era 80 veces mayor a la solución externa, mientras que para el Na^+ la

concentración se mantuvo más baja que la del medio externo (Marschner, 2012). Lo anterior permitió establecer ciertos preceptos respecto al funcionamiento de las plantas (Marschner, 2012; Mengel & Kirkby, 2000):

- a) Las plantas tienen la capacidad de absorber iones de forma selectiva.
- b) Algunos iones están presentes en concentraciones más altas dentro de la vacuola que en el medio externo, esto implica que existe un movimiento en contra del gradiente de concentración.
- c) El proceso de absorción requiere de energía, derivada del metabolismo de la planta.

El paso de sustancias a través de la membrana plasmática se lleva a cabo a través de estructuras proteicas inmersas en la bicapa lipídica, en general se puede discernir entre dos tipos de transporte de sustancias: transporte pasivo y transporte activo. En el caso del transporte pasivo, las sustancias con carga como los iones se mueven impulsados a través de la membrana por un gradiente químico y eléctrico sin necesidad de emplear energía proveniente del metabolismo celular. Mientras que, en transporte activo, las sustancias se desplazan en contra del potencial electroquímico generándose una acumulación de dicha sustancia por arriba de su punto de equilibrio, esto provoca que el proceso sea desfavorecido termodinámicamente por lo que necesita estar acoplado a una fuente de energía (Nelson & Cox, 2006).

Los transportadores pasivos integran una gran variedad de operadores uniporte y canales, estos muestran menor estereoespecificidad que los primeros y comúnmente no son saturables por lo que la velocidad de desplazamiento a través de canales es varias veces mayor a cualquier otro transportador (Nelson & Cox, 2006). Por su parte, las llamadas bombas o ATPasas son las estructuras responsables de ejecutar el transporte primario activo, acoplándose directamente a la hidrólisis de ATP (y pirofosfato en la vacuola), su funcionamiento hace posible el transporte secundario pasivo, el cual funciona por medio de transportadores simporte y antiporte acoplados a H^+ principalmente, provenientes del gradiente

electroquímico generado por las bombas (Azcon-Bieto & Talón, 2015; Marschner, 2012).

De esta forma el transporte activo primario genera un efecto de polarización en la membrana, en todas las células vivas, el potencial de membrana es siempre más negativo en el citoplasma (en reposo 2100 mV) con respecto al medio externo donde la carga es menos negativa (Azcon-Bieto & Talón, 2015; Marschner, 2012), este fenómeno resulta esencial en los procesos de absorción celular, ya que el gradiente eléctrico formado induce a los cationes dispersos en el medio extracelular a entrar al citoplasma en forma pasiva (Mengel & Kirkby, 2000). De forma contraria, el tráfico de aniones hacia el interior celular suele ocurrir en contra de su gradiente electroquímico (Figura 1.1).

Ejemplificando este fenómeno, de acuerdo con la ecuación de Nerst, cuando se ingresa en el medio extracelular KCl, el K^+ encontrará su punto de equilibrio electroquímico al acumularse en el interior de la célula dado principalmente por la carga negativa del interior celular, por su parte, el Cl^- encontrará su equilibrio al acumularse en el medio extracelular (Taiz & Zeiger, 2006). Así, la velocidad del flujo de salida o entrada de iones está afectado por la permeabilidad de la membrana plasmática, así como por la presencia de proteínas de transporte, la magnitud del potencial electroquímico y la concentración del soluto en el citoplasma (Marschner, 2012). En general se ha observado que la permeabilidad depende de variables como (Mengel & Kirkby, 2000):

- 1) El tipo de membrana de la que se trate.
- 2) La concentración de H^+ y Ca^{2+} en el medio externo:
 - a) El aumento de H^+ incrementa la permeabilidad de membrana, a bajo pH ocurren pérdidas de K^+ de la célula.
 - b) El aumento de Ca^{2+} disminuye la permeabilidad de membrana ya que el calcio se une a las membranas biológicas y se requiere para mantener la integridad de membrana.

En 1944 Viets observó que el Ca^{+2} favorece la absorción de cationes y aniones cuando el pH de la rizósfera es bajo. El llamado efecto Viets puede ser explicado

como resultado de la actividad del Ca^{2+} , el cual estabiliza las membranas a través de interacciones con los fosfolípidos cargados negativamente influyendo en la función de la membrana y con ello contrarrestando los efectos negativos de las altas concentraciones de H^+ en el medio extracelular. Hanson (1984) señala que cuando el Ca^{2+} se compleja con ligandos de superficie de la membrana, éste tensa las membranas, haciéndolas más hidrofóbicas, cerrando los canales acuosos y restringiendo el eflujo pasivo de los cationes.

Es importante notar que una deficiencia de Ca^{2+} en el medio extracelular genera una velocidad de eflujo más alta, no obstante, la velocidad de influjo no es afectada. Dicho de otro modo, una alta concentración de Ca^{2+} en el medio externo disminuye la tasa de eflujo por efecto de la reducción de la permeabilidad y con ello se favorece la retención de iones dentro de la célula (Marschner, 2012).

La célula produce equivalentes aniónicos que atraen y retienen los cationes no específicamente, el catión absorbido más rápidamente neutralizará la especie aniónica equivalente, reduciendo así la carga electrostática para los demás cationes, la tasa de absorción depende de la concentración de los cationes individuales en la solución nutritiva y también del mecanismo de absorción, de este modo se genera una competencia no específica entre los cationes (Mengel & Kirkby, 2000).

Lo anterior ha sido observado en experimentos donde la concentración total de cationes (principalmente K^+ , Ca^{2+} y Mg^{2+}) se mantiene estable aun en condiciones en donde el medio de cultivo presenta variaciones en la concentraciones de los cationes, con el aumento de la concentración de alguno de los cationes y la disminución en la concentración de los otros, lo que sugiere que la cantidad de cationes dentro de la célula está definida por el número de cargas negativas y no de manera específica para cada catión (Mengel & Kirkby, 2000). La ausencia de K^+ en la solución nutritiva mejora la absorción de otros cationes debido a que la competencia por la absorción es menos severa. Estas interacciones iónicas son interpretadas como un efecto de reemplazo no específico y no como un proceso de competencia de transportadores (Mengel &

Kirkby, 2000). No obstante, se ha demostrado que las altas concentraciones de K^+ en la rizósfera reducen la absorción del Ca^{2+} , por el contrario, el Ca^{2+} favorece la absorción de K^+ , ya que aquel es un cofactor en la utilización del complejo K-transportador, sintetizado en el proceso de absorción activa del K^+ (Alcántar-González *et al.*, 2016).

1.2.4. La hidroponía como una técnica de investigación

La inquietud de conocer más acerca de los procesos de nutrición vegetal llevó a varios investigadores a crear y adaptar técnicas que posibilitaran la observación de ciertos nutrimentos de manera independiente del complejo sistema llamado suelo. John Woodward fue uno de los pioneros en este tema, quien al tratar de descubrir si las plantas obtenían sus nutrimentos del suelo o del agua, en 1699 estableció un experimento donde logró crecer plantas en diversos recipientes en un medio líquido con ciertas cantidades de suelo, instaurando los inicios del cultivo fuera de suelo (Torabi *et al.*, 2012; Urrestarazu, 2004).

Para el siglo XIX y XX científicos franceses, alemanes y estadounidenses se concentraron en las investigaciones relacionadas al área de la nutrición mineral, haciendo una notable colaboración Julios Van Sachs y Wilhelm Knop quienes entre 1859 y 1965 propusieron una técnica estandarizada de investigación denominada “cultivo en solución” (Torabi *et al.*, 2012). Pero no fue sino hasta 1929 que el académico de la Universidad de California, W. F. Gericke, quien incursionó en el tema del cultivo en solución sentó el precedente para su aplicación en el ámbito comercial, dirigido a la producción de cultivos (Urrestarazu, 2004).

De manera estricta, la hidroponía, se refiere al cultivo de plantas en un medio líquido (sin incluir alguna fase sólida). No obstante, de acuerdo con Urrestarazu (2004) la hidroponía también puede englobar el cultivo en un sustrato sólido inerte que sirve de soporte para la raíz, en *términos prácticos la hidroponía consiste en el cultivo de plantas sin suelo* (Nutrición de cultivos). En cualquiera de los dos casos, los nutrimentos son aportados mediante una solución nutritiva. La solución nutritiva se refiere a la *solución que contiene exclusivamente sales minerales*

constituidas por los nutrientes esenciales requeridos por las plantas y que permite el crecimiento de éstas sin la presencia de suelo o materia orgánica (Azcón-Bieto & Talón, 2013).

Actualmente, las técnicas hidropónicas se han diversificado notablemente haciéndose presentes tanto en el ámbito de la investigación como en el ámbito comercial, impulsadas por la creación de nuevos diseños que destacan ciertas ventajas y el uso de diversos materiales existentes. Entre los sistemas hidropónicos más comunes está: a) sistema de Gericke; b) cultivo sin sustrato, c) Película Nutritiva (Nutrient Film Technique); d) sistema hidropónico con plantas flotantes; e) cultivo en solución con recirculación; f) sistema hidropónico por subirrigación; g) sistema hidropónico capilar; y h) Nuevo Sistema de Crecimiento (New Growing System: NGS) (Alcántar-González *et al.*, 2016).

La posibilidad de investigación con la aplicación de la hidroponía abarca tópicos que van desde aspectos generales de nutrición, toxicidad por metales pesados, estrés por salinidad, identificación de deficiencias de nutrimentos, detección de tensiones abióticas, detección de toxicidad por aluminio, funciones de la raíz y hasta anatomía de la raíz, entre otros (Torabi *et al.*, 2012). La hidroponía en cualquiera de sus versiones ha demostrado ser una herramienta fundamental para investigación vegetal, pues permite controlar de manera relativamente fácil variables como concentración de nutrimentos, temperatura, conductividad eléctrica, pH, etc, parámetros que bajo condiciones de suelo son prácticamente imposibles de controlar.

1.3. LITERATURA CITADA

- Alcántar-González, G., Trejo-Téllez, L., & Gómez-Merino, F. C.** (2016). *Nutrición de cultivos* (2ª ed.). México: Biblioteca Básica de Agricultura. 443 pp.
- Arnon, D. I., & Stout, P. R.** (1939). The essentiality of certain elements in minute quantity for plants with special reference to copper. *Plant Physiol*, 14: 371–375.
- Azcón-Bieto, J., & Talón, M.** (2013). *Fundamentos de fisiología vegetal* (2ª ed.). España: McGraw-Hill – Interamericana. 651 pp.
- Barclay, E. P.** (1997). Blackberries. *Journal of Small Fruit & Viticulture* 4(1-2): 33-69.
- Brown, P. H., Welch, R. M., & Cary, E. E.** (1987). Nickel: a micronutrient essential for higher plants. *Plant Physiol*. 85, 801–803.
- Broyer, T. C., Carlton, A. B., Johnson, C. M., & Stout, P. R.** (1954). Chlorine – a micronutrient element for higher plants. *Plant Physiol*, 29: 526-532.
- Calderón, Z. G.** (2006). Producción forzada de zarzamora en México. En A. Corrêa & R. Bassols (Editores). III Simposio Nacional de Fresas; II Encuentro de Pequeños Frutos Nativos del Mercosur. Simposio llevado a cabo en Pelotas, Brasil.
- Curtis, H., Barnes, N. S., Schnek, A., & Massarini, A.** (2000). *Biología* (7ª ed.). España: Editorial Medica Panamericana. 1009 pp.
- Fideicomisos Instituidos en Relación con la Agricultura (FIRA).** (2016). *Panorama Agroalimentario, Berries 2016*. México: Dirección de Investigación y Evaluación Económica y Sectorial. 41 pp.
- Galletta, G., & Himelrick, D.** (1990). *Small fruit crop management*. EUA: Prentice Hall Career & Technology. 602 pp.

- Global Biodiversity Information Facility (GBIF).** (2020). Consulta en internet en marzo de 2020: <https://www.gbif.org/species/2988638>.
- Hanson, J. B.** (1984). The function of calcium in plant nutrition. En B. Tinker & A. Läuchli (Ed.), *Plant Nutrition*, (pp. 149-208). EUA: Praeger Scientific.
- Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP).** (2004). Zarzamora (*Rubus* spp), su cultivo y producción en el trópico mexicano (Folleto Técnico No. 2). México: Centro de Investigación Regional del Pacífico Centro. 36 pp.
- Jacques, A. C., Chaves, F. C., Zambiasi, R. C., Brasil, M. C., & Caramão, E. B.** (2014). Bioactive and volatile organic compounds un Southern Brazilian blackberry (*Rubus fruticosus*) fruit cv. Tupy. *Food Science and Technology*, 34(3): 636-643.
- Marschner, P.** (2012). *Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants* (3ª ed.). EUA: Elsevier.651 pp.
- Martínez-Cruz, N. S., Arévalo-Niño, K., Verde-Star, M. J., Rivas-Morales, C., Oranday-Cárdenas, A., Núñez-González, M. A., & Morales-Rubio, M. E.** (2011). Antocianinas y actividad anti radicales libres de *Rubus adenotrichus* Schltld (zarzamora). *Revista Mexicana de Ciencias Farmacéuticas*, 42(4): 66-71.
- Mengel, K., & Kirkby, E. A.** (2000). *Principios de nutrición vegetal* (4ª ed.). Suiza: Instituto Internacional del Potasio. 608 pp.
- Muñoz-Rodríguez, M., & Juárez-Delfina, M. R.** (1997). *El mercado de frutales menores, el caso de la frambuesa y la zarzamora*. México: Universidad Autónoma Chapingo. 82 pp.
- Nelson, L. D., & Cox, M. M.** (2006). *Lehninger principios de bioquímica* (4ª ed.). España: Ediciones Omega. 1119 PP.
- Özlem, T., & Clifford, A. H.** (2011). *Fruit and cereal bioactives: Sources, chemistry, and applications*. EUA: CRC Press. 459 pp.

- Pérez- Barraza, M. H., & Vázquez-Valdivia, V.** (2003). Comportamiento de la zarzamora en el clima cálido. *Revista Chapingo Serie Horticultura*, 9(2): 305-314.
- Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación (SAGARPA).** (2017). *Planeación Agrícola Nacional 2017-2030*. México: SAGARPA. 22 pp.
- Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera (SIAP).** (2019). *Panorama agroalimentario 2019*. México: Secretaría de Agricultura y Desarrollo Rural. 214 pp.
- Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera (SIAP).** (2017). *Atlas Agroalimentario 2017*. México: SAGARPA. 229 pp.
- Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera (SIAP).** (2016). *Atlas Agroalimentario 2016*. México: SAGARPA. 231 pp.
- Strik, B. C., & Finn, C. E.** (2012). Blackberry Production Systems – A worldwide perspective. *Acta Horticulturae*, (946) 341-347.
- Taiz, L., & Zeiger, E.** (2006). *Fisiología vegetal* (3ª ed.). España: Publicacions de la Universitat Jaume. 1338 pp.
- Torabi, M., Mokhtarzadeh, A., & Mahlooji, M.** (2012). The role of hydroponics technique as a standard methodology in various aspects of plant biology researches. En A. Toshiki (Ed.), *Hydroponics – a standard methodology por plant biological researches* (pp. 113-134). Croacia: InTech.
- Urrestarazu, G. M.** (2004). *Tratado de cultivo sin suelo* (2ª ed.). España: Ediciones Mundi-Prensa. 914 pp.
- Viets, F. G.** (1944). Calcium and other polyvalent cations as accelerators of ion accumulation by excised barley roots. *Plant Physiol*, (19) 466-480.

CAPÍTULO II. EVALUACIÓN DE RELACIONES K/Ca EN EL ESTADO NUTRIMENTAL DE PLANTAS DE ZARZAMORA (*Rubus* sp.) CV. TUPY.

EVALUACIÓN DE RELACIONES K/Ca EN EL ESTADO NUTRIMENTAL DE PLANTAS DE ZARZAMORA (*Rubus* sp.) CV. TUPY.

RESUMEN

La nutrición vegetal, como proceso de absorción de elementos químicos y su incorporación al metabolismo, es un factor determinante en el desarrollo de un cultivo. Las investigaciones realizadas en esta disciplina han permitido establecer los parámetros para la elaboración de programas de fertilización cada vez más precisos para diversas especies. El objetivo de esta investigación fue evaluar el estado nutricional en hojas, tallos, raíces y savia de plantas de zarzamora (*Rubus* sp.) cv. Tupy sometidas a dos concentraciones de Ca^{+2} (6.5 y 8 meq·L⁻¹) y tres de K^+ (6, 8 y 10 meq·L⁻¹) en la solución nutritiva, bajo un diseño factorial 2x3 completamente al azar. El análisis de tejidos demostró que los nutrientes se acumularon principalmente en raíz y hoja. Los niveles de Ca, K y su interacción K x Ca mostraron efectos significativos en la mayoría de macronutrientes en tejido vegetal y savia, pero efectos menores en micronutrientes; parte de estos efectos fueron debidos a las relaciones antagónicas y sinérgicas entre los elementos. Las relaciones K/Ca influyeron en la acumulación de nutrientes en los tejidos vegetales. En savia, el incremento en la concentración de K afectó positivamente el contenido de N y del mismo K. De forma contraria, la concentración en savia de P y Mg fue afectada negativamente por el aumento de Ca en la solución nutritiva.

Palabras clave: Relaciones nutrimentales, análisis de tejido vegetal, solución nutritiva.

EVALUATION OF K/Ca RATIO IN THE NUTRIMENTAL STATUS OF BLACKBERRY PLANTS (*Rubus* sp.) CV. TUPY.

ABSTRACT

Plant nutrition, as the uptake process of chemical elements and their integration to metabolism, is a determining factor in the development of a crop. Researches carried out into this field have allowed establishing the parameters for the elaboration of increasingly precise fertilization programs for various species. The objective of this research was to evaluate the nutritional status of leaves, stems, roots and sap of blackberry plants (*Rubus* sp.) cv. Tupy subjected to two solutions of Ca^{+2} (6.5 and 8 $\text{meq}\cdot\text{L}^{-1}$) and three of K^{+} (6, 8 and 10 $\text{meq}\cdot\text{L}^{-1}$), under a completely randomized 2x3 factorial design. Tissue analysis showed that nutrients accumulate mainly in root and leaf. Levels of Ca, K and its interaction K x Ca showed significant effects in the contents of most macronutrients, but minimal effects in micronutrients presents in plant tissue and sap, due, partially, to the antagonistic and synergistic relationships between elements. The K/Ca ratios were shown to influence the accumulation of nutrients in plant tissues. In sap, the increased concentration of K in the solution positively affected the content of N and K. While the increment of Ca in the nutrient solution negatively affected P and Mg content.

Keywords: nutritional relationships, plant tissue analysis, nutritional solution.

2.1. INTRODUCCIÓN

La zarzamora al igual que otras frutillas, exhibe un hábito de crecimiento peculiar, durante el primer año emergen las llamadas primocañas o tallos de crecimiento vegetativo, y al segundo año se desarrollan las floricañas o tallos reproductivos, los cuales coexisten de manera simultánea en la planta (Bolda *et al.*, 2012; Galletta & Himelrick, 1990; Naraguma & Clark, 1998). Las floricañas toman gran parte de sus nutrimentos de las reservas creadas en temporadas anteriores durante la etapa vegetativa por las primocañas (Strik & Bryla, 2015). Este hábito de crecimiento único, hace que el manejo de nutrimentos sea un desafío, ya que los nutrimentos se acumulan en las primocañas, raíces y corona basal, para luego designarlos al crecimiento de frutos y floricañas en la planta de manera simultánea (Strik & Bryla, 2015).

Si bien el cultivo de zarzamora está valorado esencialmente por la producción de su fruto, el estado vegetativo resulta determinante en su reproducción, lo que incentiva el interés de investigar más de acerca los procesos de nutrición que ocurren durante la etapa vegetativa. En los sistemas de producción de zarzamora se controla de manera rigurosa los estados vegetativos y reproductivos con el fin de mejorar sus rendimientos. Por ejemplo, en el sistema conocido como AY (Alternate-Year) en el año no fructífero (o año OFF) se producen solo primocañas (crecimiento vegetativo) y al siguiente año (año ON) se producen solo floricañas (reproducción); a diferencia del sistema EY (Every-Year) donde en el mismo año convergen la generación de primocañas y floricañas a fin de mantener la producción de fruto durante todos los años (Hart *et al.*, 2006).

La nutrición vegetal, que engloba los procesos de absorción de elementos químicos, su distribución e incorporación al metabolismo de la planta, es un factor determinante en el desarrollo de un cultivo y tiene la ventaja de ser factible el control por el productor en mayor o menor medida. En un cultivo, el abastecimiento de un fertilizante para cubrir su demanda metabólica, no solo tiene que ver con la dosis de tal nutrimento, sino también con el balance que guarda con los otros elementos (Buskiene & Uselis, 2008). Esto tiene que ver con

las interacciones entre los nutrimentos, ya que el suministro de un elemento suele afectar la absorción, distribución y/o función de otros, de modo que se pueden inducir deficiencias y toxicidades, o en su caso, modificar la respuesta de crecimiento esperada (Robson & Pitman, 1983).

El potasio y el calcio son elementos esenciales en el ciclo de vida de las plantas, cumplen gran cantidad de funciones en la célula y constituyen un alto porcentaje del peso seco de la planta (Taiz & Zeiger, 2006). La interacción de tipo competitiva suele ocurrir en mayor magnitud cuando se comparten características fisicoquímicas similares en los iones, como tamaño, carga, geometría de coordinación o configuración electrónica (Robson & Pitman, 1983). El Ca forma relaciones antagónicas con cationes como el K^+ , Na^+ y Mg^{2+} (Del Amor & Rubio, 2009), en tanto que las altas concentraciones de K^+ pueden causar deficiencias en Ca^{2+} y Mg^{2+} (Benton, 2012).

La adquisición de cada uno de los nutrimentos está regulada por genes que codifican sus proteínas de membrana y enzimas de su metabolismo, los cuales se expresan en diferentes momentos y tejidos bajo un estricto control genético (Barker & Pilbeam, 2015). Las diferencias en el acervo genético de cada especie como producto de su historia evolutiva generan respuestas distintas ante condiciones nutrimentales específicas y los estudios de nutrición bajo condiciones de hidroponía en zarzamora son escasos. En este sentido, el objetivo de esta investigación fue evaluar el efecto de diferentes concentraciones de K^+ y Ca^{2+} y su interacción en el estado nutrimental y repartición de nutrimentos en zarzamora (*Rubus* sp.) cv. Tupy durante su etapa de crecimiento vegetativo, bajo la hipótesis de que el suministro de las diferentes concentraciones de K^+ y Ca^{2+} y su interacción generarán diferencias significativas en la concentración de nutrimentos en los tejidos y savia de la planta.

2.2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.2.1. Sitio de estudio

El desarrollo del proyecto se llevó a cabo durante el periodo de noviembre de 2018 a noviembre de 2019 en un invernadero de cristal localizado bajo las coordenadas UTM 512,042.57 m E 2,155,431.18 m N zona 14N datum WGS84, ubicado dentro de las instalaciones de la Universidad Autónoma Chapingo en el Municipio de Texcoco de Mora, Estado de México.

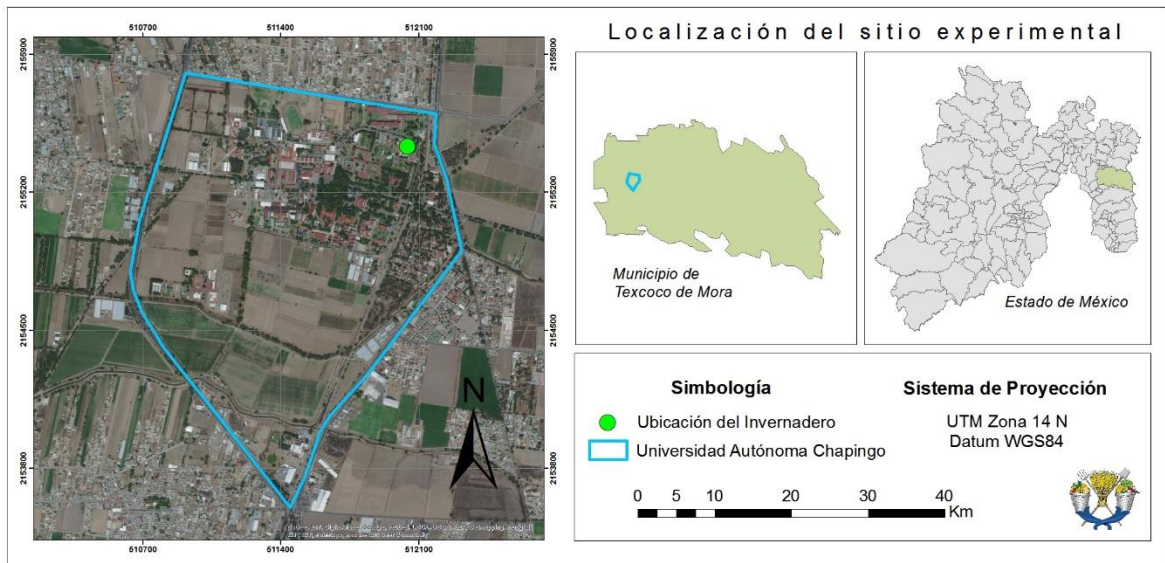


Figura 2.1. Ubicación del sitio experimental. Fuente: elaboración propia.

En el invernadero, durante el periodo de mayo a octubre de 2019 se monitorearon las condiciones de temperatura y humedad relativa con el uso de un datalogger marca Extech modelo RHT10, así como la cantidad de luz con un luxómetro marca Steren modelo HER410. El promedio de temperatura registrada durante este periodo fue de 23 °C y una humedad relativa de 60.9%. La temperatura máxima fue de 43.8 °C durante el mes de mayo y la mínima de 9.3 °C durante el mes de octubre. Respecto a la humedad relativa el valor mínimo registrado fue de 11.2% en mayo y la máxima de 95.5% en agosto (Figura 2.2). La cantidad promedio de luz dentro del invernadero fue de 8,060 luxes a las 12:00 h.

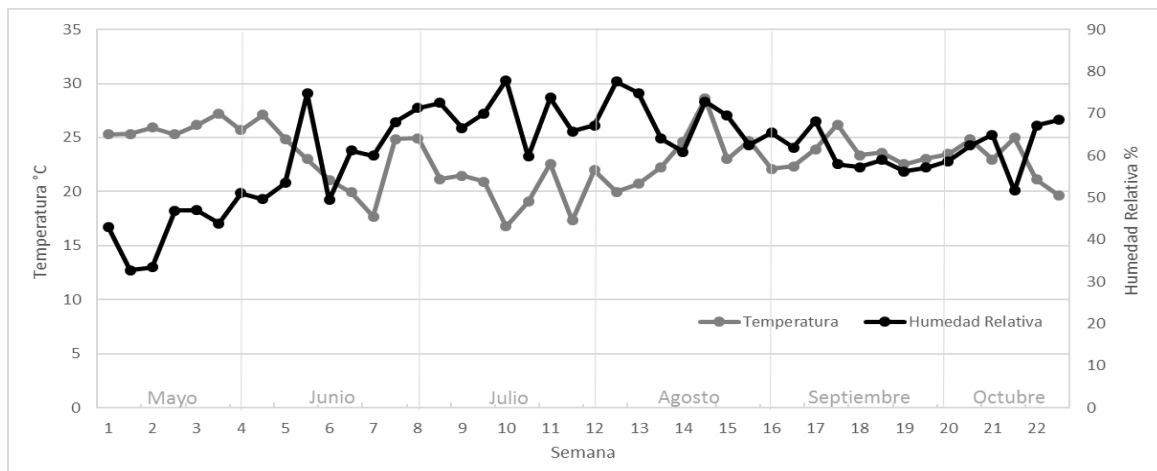


Figura 2.2. Promedio de temperatura y humedad relativa semanal registrada de mayo a octubre de 2019.

2.2.2. Diseño de tratamientos

Los tratamientos se conformaron con un diseño factorial 3x2, donde los factores y niveles de estudio fueron: 1) potasio con tres concentraciones (6, 8 y 10 meq·L⁻¹) y 2) calcio con dos concentraciones (6.5 y 8 meq·L⁻¹). Con base en lo anterior, se diseñaron seis soluciones nutritivas para conformar los seis tratamientos. Para cada una de las soluciones se evitó la variación de concentración de los demás macronutrientes (N, P y Mg) y micronutrientes, con excepción del azufre, ya que fue necesario variar su concentración para ajustar la suma de aniones con respecto a las variaciones dadas en la suma de cationes (Cuadro 2.1).

Cuadro 2.1. Concentración de macronutrientes de las soluciones nutritivas de cada tratamiento y su conductividad eléctrica (CE).

Trat.	NO ₃ ⁻	H ₂ PO ₄ ⁻	SO ₄ ⁻²	NH ₄ ⁺	K ⁺	Ca ⁺²	Mg ⁺²	Σ	Σ	CE
	(meq·L ⁻¹)							Aniones	Cationes	
1	12.33	1	3.42	1	6	6.5	3.25	16.75	16.75	1.6
2	12.33	1	4.92	1	6	8	3.25	18.25	18.25	1.8
3	12.33	1	5.42	1	8	6.5	3.25	18.75	18.75	1.8
4	12.33	1	6.92	1	8	8	3.25	20.25	20.25	2.0
5	12.33	1	7.42	1	10	6.5	3.25	20.75	20.75	2.0
6	12.33	1	8.92	1	10	8	3.25	22.25	22.25	2.2

Para todos los tratamientos se aplicó la misma concentración de micronutrientes ($\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$): 1.875 de Fe, 0.925 de Mn, 0.5 de B, 0.15 de Zn, 0.075 de Cu y 0.05 de Mo. Los macronutrientes se suministraron con sales grado fertilizante de KNO_3 , $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2\cdot\text{H}_2\text{O}$, NH_4NO_3 , K_2SO_4 , $\text{MgSO}_4\cdot 7\text{H}_2\text{O}$ y ácidos (H_2SO_4 , H_3PO_4 y HNO_3). Los micronutrientes se aportaron con una mezcla de micronutrientes quelatados (*Ultrasol® micro*).

El suministro de las soluciones nutritivas se realizó de manera continua desde el inicio del cultivo hasta el retiro de las plantas por medio de un sistema de riego por goteo automatizado. Asimismo, todas las soluciones nutritivas se ajustaron a un rango de pH entre 5.5 y 6.0 para facilitar la disponibilidad de todos los nutrientes. Dadas las diferencias de concentraciones de K^+ y Ca^{2+} en los tratamientos, se conformaron diferentes relaciones catiónicas (K/Ca, K/Mg y Ca/Mg) las cuales se muestran en el Cuadro 2.2.

Cuadro 2.2. Relaciones catiónicas generadas para cada uno de los tratamientos.

Tratamiento	K/Ca	K/Mg	Ca/Mg
	$(\text{mg}\cdot\text{L}^{-1})$		
1	1.8	6	3.3
2	1.4	6	4.1
3	2.4	8	3.3
4	1.9	8	4.1
5	3.0	10	3.3
6	2.4	10	4.1

2.2.3. Diseño experimental

Cada unidad experimental estuvo conformada de una planta de zarzamora cultivada en una bolsa de polietileno bicolor con capacidad de 20 L, empleando arena de tezontle como sustrato. Para el establecimiento del cultivo se utilizaron esquejes enraizados de zarzamora (*Rubus sp.*) cv. Tupy de aproximadamente 13.75 cm de longitud obtenidos en Michoacán de productores de la región. Los

seis tratamientos se arreglaron en un diseño experimental completamente al azar con seis repeticiones, resultando un total de 36 unidades experimentales.

2.2.4. Variables de respuesta

Para evaluar el estado nutrimental de las plantas se determinó la concentración de los macronutrientes (N, K, Ca, Mg y P) y micronutrientes (Mn, Fe, B, Zn y Cu) presentes en el tejido vegetal de hojas, tallo, raíz y savia. Los muestreos se realizaron entre el periodo de octubre y noviembre de 2019, para cada variable de respuesta se usaron seis repeticiones. Previo al análisis nutrimental, el material colectado pasó por un proceso de preparación de la muestra que varió según la naturaleza de cada material, el proceso específico se describe a continuación.

2.2.4.1. Obtención y preparación de la muestra de tejido vegetal: hoja, tallo y raíz.

a) Obtención de la muestra vegetal. Se seleccionó material vegetal fresco de cada órgano (hojas, tallos y raíces) correspondiente al segundo tercio de cada uno, para evitar material muy joven o viejo. Cada muestra se lavó con agua de grifo y agua destilada para eliminar partículas que generaran contaminación en los análisis. Posteriormente, el material vegetal se introdujo en bolsas de papel y se deshidrató en una estufa de secado por convección marca Binder modelo ED400 durante 48 horas a 70 °C. Finalmente, el material vegetal seco se molió en un molino marca Thomas Wiley Mill modelo ED-5.

b) Digestión de la muestra vegetal. La muestra vegetal previamente seca y triturada se sometió a un proceso de digestión ácida vía húmeda, la cual se realizó empleando 0.5 g de muestra vegetal y se le añadieron 4 ml de mezcla diácida (4:1 ácido sulfúrico:perclórico) y 2 ml de peróxido de hidrógeno para acelerar la reacción. La mezcla vegetal se colocó durante 8 h en una plancha de digestión marca Lindberg a 200 °C. La solución resultante se aforó a 50 ml con agua destilada.

2.2.4.2. Obtención y preparación de la muestra de savia.

Se seleccionó material vegetal fresco correspondiente a tallos y peciolos ubicados en la parte central y apical de ramas laterales. Estos se cortaron en trozos pequeños (aproximadamente <1cm), los cuales se introdujeron en una prensa hidráulica marca Spectrum modelo 2720 para la extracción de la savia. Los fluidos obtenidos fueron purificados por centrifugación a 3000 rpm durante 10 minutos en una centrifuga marca Becton Dickinson modelo Compact II, el sobrenadante se recuperó y se mantuvo en refrigeración durante el periodo de análisis nutrimental.

2.2.4.3. Análisis nutrimental

Los métodos empleados para el análisis nutrimental se mencionan a continuación:

- **Nitrógeno.** En tejido vegetal (hoja, tallo y raíz) se determinó el nitrógeno total por medio del método Micro-Kjeldahl (Ma & Zuazaga, 1942), en el caso de las muestras de savia se determinó el nitrógeno inorgánico (nitratos y amonio) de acuerdo con el método AS-08 descrito en la Norma Oficial Mexicana NOM-021-RECNAT-2000.
- **Fósforo.** Se determinó por el método colorimétrico del molibdovanadato (Etchevers *et al.*, 2000). Las concentraciones se determinaron con un espectrofotómetro de luz UV-visible marca Thermo Scientific modelo Genesys 10S a una absorbancia de 420 nm.
- **Calcio y Potasio.** Se determinaron por el método de flamometría en un equipo marca Sherwood modelo M410.
- **Boro.** Se cuantificó según el método colorimétrico de azometina-H (AS-15) descrito en la NOM-021-RECNAT-2000 Las concentraciones se determinaron con un espectrofotómetro de luz UV-visible marca Thermo Scientific modelo Genesys 10S a una absorbancia de 420 nm
- **Magnesio, Cobre, Hierro, Zinc y Manganeso.** Estos elementos se determinaron por espectrofotometría de absorción atómica (Mendoza *et al.*, 2014) en un equipo marca GBC modelo Avanta.

2.2.5. Análisis de datos

Respecto al análisis estadístico, se realizó un análisis de varianza y en los casos donde se encontraron diferencias significativas se aplicó una prueba de diferencias de medias con LSD y Tukey ($p < 0.05$). Las pruebas estadísticas se llevaron a cabo con el paquete estadístico SAS University Edition.

2.3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

2.3.1. Repartición de nutrimentos

Los resultados de la repartición nutrimentos en los distintos órganos de zarzamora cv. Tupy se muestran en el Cuadro 2.3. Los datos indican que la hoja y raíz, fueron los principales órganos donde los elementos tuvieron mayores concentraciones. De acuerdo con Azcón-Bieto & Talón (2013), el contenido de los nutrimentos en los distintos tejidos está determinado principalmente por tres factores: a) conformación genética de la planta; b) disponibilidad de nutrimentos en el medio de cultivo; y c) el momento fenológico o edad de la planta y el órgano que se considere.

La probable explicación a esto puede abordarse desde el punto de vista funcional de estos órganos. Tanto las raíces como las hojas cumplen con roles imprescindibles en el desarrollo de la planta, por un lado, el crecimiento de las raíces busca satisfacer la demanda de nutrimentos, y por otro lado, las hojas conforman la maquinaria fotosintética para la incorporación de carbono (Mengel & Kirkby, 2000; Taiz & Zeiger, 2006). Los resultados indican que el patrón de distribución para N, Mn y B siguió un orden de mayor a menor: hoja > raíz > tallo; mientras que para P, Ca y Fe fue: raíz > hoja > tallo (Cuadro 2.3). En raíz se acumularon predominantemente P, Ca, B, Fe y Cu, mientras que N, K, Mn y Zn presentaron mayor acumulación en tejido foliar.

Para la mayoría de los elementos, el tallo no constituyó un tejido importante de almacenamiento, con excepción del K. Este elemento se acumuló en una alta proporción en tallo (36.4 %), aunque las hojas fueron el órgano con mayor concentración (48.6 %) y solo un bajo porcentaje se acumuló en raíz (15 %). Lo anterior indica que el K absorbido se destinó principalmente a satisfacer las demandas metabólicas en hoja, lo que resulta razonable según su estado fenológico. Este comportamiento coincide con lo descrito por Galindo-Reyes *et al.* (2011) en el cultivo de frambuesa durante la etapa vegetativa.

Cuadro 2.3. Repartición de nutrimentos en hoja, tallo y raíz en cultivo de zarzamora (*Rubus* sp.) cv. Tupy, bajo condiciones de invernadero.

Análisis nutrimental	N	P	K	Ca	Mg	B	Fe	Cu	Mn	Zn
	(%)					(mg·kg ⁻¹)				
Hoja	2.13	0.29	1.94	0.24	0.04	70.29	105.65	9.75	298.30	39.25
Tallo	1.16	0.25	1.45	0.20	0.02	40.20	65.40	21.81	63.90	33.42
Raíz	1.88	0.36	0.60	0.35	0.04	73.9	396.2	30.41	104.23	33.12

Se sabe que el N que absorbe una planta, se reparte a los diversos órganos de tal forma que se optimice el mayor crecimiento. La proporción destinada a la raíz se emplea para optimizar la absorción de N y los otros nutrimentos, y el nitrógeno enviado a los brotes se emplea para maximizar la intercepción de radiación fotosintéticamente activa (Barker & Pilbeam, 2015). Se encontró que la acumulación de N fue superior en hojas (41.2 %) respecto a los otros órganos. Este patrón probablemente se puede explicar en términos análogos al del K, ya que durante la etapa vegetativa las hojas se convierten en sumideros importantes de N. La importancia de este elemento se liga con su papel estructural en la formación de aminoácidos, amidas, proteínas, ácidos nucleicos, nucleótidos, coenzimas y otras moléculas (Taiz & Zeiger, 2006) y de forma general, una alta proporción del nitrógeno absorbido por la planta, pasa a formar parte de las proteínas de la hoja, y a su vez muchas de estas conforman las enzimas involucradas en los procesos fotosintéticos, tal como la Rubisco, la cual puede contener hasta el 30% del N que existe en hoja (Lawlor *et al.*, 1989).

En zarzamora y otras frutilla, se ha observado que la nutrición de las primocañas depende principalmente de los nutrimentos obtenidos del suelo, mientras que la nutrición de las floricañas depende tanto de los nutrimentos del suelo como de los almacenados en las primocañas, raíces y coronas, alrededor del 30 a 40 % del N que se almacena se designa al nuevo crecimiento (Naraguma & Clark, 1998; Strik & Bryla, 2015).

Strik & Bryla (2015) reportan que las primocañas durante la temporada de crecimiento, muestran las concentraciones más altas de nutrimentos, con excepción de Ca, Cu y Zn, los cuales se concentran principalmente en raíces. Lo anterior coincide con los resultados para Cu y Ca, los cuales se acumularon en mayor medida en la zona de la raíz. Es posible que este comportamiento sea resultado de las características de movilidad de dichos elementos en la planta. Es conocido que el Ca tiene muy baja movilidad en tejidos vasculares, por lo que la repartición en la planta suele ser desigual y a menudo se producen deficiencias en los puntos más alejados al sistema radical (Bolda *et al.*, 2012; Dilmaghani *et al.*, 2005), aunado a que su distribución y absorción tiene que ver con otras variables como la disponibilidad de Ca^{2+} en la raíz, transpiración de la planta y la competencia con otros órganos (Tagliavini *et al.*, 2000).

Asimismo, el Cu y Fe también muestran una baja movilidad en la planta (Alcántar-González *et al.*, 2016), lo que probablemente explique su mayor concentración en raíces respecto a los otros órganos. En particular el Fe mostró una concentración muy elevada en raíces, 3.75 veces más que en hoja, lo que podría ser consecuencia de la forma de N suministrada. De acuerdo con Barker & Pilbeam (2015), el N en forma de NO_3^- genera una mayor acumulación de Fe en la región radical que en la parte aérea de la planta.

En el caso del fósforo, si bien se considera de alta movilidad en el tejido vegetal (Alcántar-González *et al.*, 2016), la concentración promedio encontrada en hoja (Cuadro 2.5) se ubicó dentro del rango de suficiencia que reportan diversos autores para zarzamora (Bolda *et al.*, 2012; Bushway *et al.*, 2008; Hart *et al.*, 2006; Sánchez, s.f.), indicando que tras cubrir la suficiencia de P en hoja el resto se almacenó en raíz. Con relación a los rangos de suficiencia de dichos autores, se determinó que los valores mostrados para Mg, al menos en hoja, se encontraron en deficiencia, lo cual podría explicar que no existiera una acumulación predominante de este elemento en algún órgano en específico y que se distribuyera de manera equitativa a fin de mantener las funciones básicas en todos los órganos.

El comportamiento y estado nutrimental de los frutales resulta más complejo y variante que en hortalizas u otras plantas anuales o bianuales, pues la condición perene de un frutal exige que el consumo y utilización de nutrimentos tenga que administrarse a través de las etapas de reproducción y crecimiento, así como a través de los cambios ambientales que imperan a lo largo del año. De acuerdo con diversos autores (Bolda *et al.*, 2012; Hart *et al.*, 2006; Strik & Bryla, 2015), la acumulación y distribución de nutrimentos en zarzamora es bastante variable a lo largo del año, debido en parte, a su hábito de crecimiento que hace que su manejo nutrimental sea complicado y su etapa fenológica asociada al clima estacional, por lo que es importante aclarar que los resultados aquí descritos refieren a un etapa fenológica y estacional particular, correspondiente a un cultivo en etapa vegetativa muestreado en otoño.

2.3.2. Suficiencia nutrimental en tejido foliar en zarzamora

Con el fin de conocer el estado nutrimental de las plantas, los valores obtenidos del análisis nutrimental de tejido foliar (Cuadro 2.5) se compararon con los niveles de suficiencia recomendados por diversos autores para cultivo de zarzamora (Cuadro 2.4). El análisis foliar representa una herramienta esencial para detectar los estados de carencia nutrimental y necesidades de fertilización en un cultivo, pues este provee una indicación precisa de la absorción de los diferentes elementos por la planta, ya que las hojas son órganos muy sensibles a los cambios de composición en el medio nutritivo (Mendoza *et al.*, 2014). Esta comparación indica que algunos nutrimentos se encontraron por debajo o por arriba de los rangos de suficiencia sugeridos.

En todos los tratamientos, la concentración de Ca y Mg en hoja fue menor a la recomendada (Cuadro 2.4). Sin embargo, en las plantas no se observaron signos visibles de deficiencia de Mg o Ca, por lo que se cree que estas se encontraron en un estado de deficiencia latente. La deficiencia moderada o latente se define como el intervalo asociado a una disminución del crecimiento o producción, pero en el cual la planta no muestra síntomas visibles de deficiencia (Alcántar-González *et al.*, 2016). En N también se detectó deficiencias latentes de este tipo

para el nivel más bajo de K y en el tratamiento con [K]₂₃₄ [Ca]₁₆₀, en cuyos casos los valores son menores al 2.0 % de N en materia seca.

Cuadro 2.4. Rangos de suficiencia de nutrimentos recomendados en tejido foliar en zarzamora.

Elemento	Hart <i>et al.</i> (2006)	Bolda <i>et al.</i> (2012)	Bushway <i>et al.</i> (2008)	Sánchez (s.f.)
Nitrógeno (%)	2.3-3.0	2.0-3.0	2.0-3.0	3.0-4.0
Fósforo (%)	0.19-0.45	0.25-0.40	0.25-0.40	0.20-0.29
Potasio (%)	1.3-2.0	1.5-2.5	1.5-2.5	1.00-1.49
Calcio (%)	0.6-2.0	0.6-2.5	0.6-2.0	0.60-0.79
Magnesio (%)	0.3-0.6	0.3-0.9	0.6-0.9	0.25-0.29
Azufre (%)	0.1-0.2	-	0.4-0.6	<0.29
Manganeso (mg·kg ⁻¹)	50-300	50-200	50-200	<50
Boro (mg·kg ⁻¹)	30-70	30-50	30-70	<50
Hierro (mg·kg ⁻¹)	60-250	50-200	60-250	<50
Zinc (mg·kg ⁻¹)	15-50	20-50	20-50	<20
Cobre (mg·kg ⁻¹)	6-20	7-50	6-20	<7

Contrariamente, también se encontraron valores superiores al intervalo de suficiencia para B y Mn. En B la [K]₃₁₂, [Ca]₁₃₀ y los tratamientos con [K]₃₁₂ y [Ca]_{130,160} mostraron valores superiores a 70 mg·kg⁻¹ en tejido foliar, mientras que en Mn la [K]₃₉₀, [Ca]₁₆₀ y el tratamiento con [K]₃₉₀ [Ca]₁₆₀ mostraron valores superiores a 300 mg·kg⁻¹ (Cuadro 2.5), lo que indica una posible toxicidad por estos elementos, aunque no se detectaron en estos tratamientos síntomas visibles de tal condición. El resto de los elementos se encontraron en concentraciones adecuadas con respecto a los rangos de suficiencia que recomiendan Hart *et al.* (2006), Bolda *et al.* (2012), Bushway *et al.* (2008) y Prometeo (s.f.) para cultivo de zarzamora. Debido a que la deficiencia de Mg y Ca se presentó en todos los factores e interacciones, es factible que las soluciones nutritivas empleadas hayan presentado déficit de estos elementos o un desbalance con respecto a los otros nutrimentos. Mientras que, para el caso del N, B y Mn sus deficiencias o excesos al estar presente solo en algunos tratamientos, se cree que fueron resultado de los efectos de las dosis de K, Ca y su interacción.

2.3.3. Concentración de nutrimentos en tejido vegetal (hoja, tallo y raíz).

Las concentraciones de nutrimentos obtenidos del análisis nutrimental para hoja, tallo y raíz, se presenta en los Cuadros 2.5, 2.6 y 2.7, respectivamente. Los diferentes niveles de K, Ca y su interacción generaron diferencias significativas en la concentración de elementos en tejido de manera no generalizada, por lo que cada caso será abordado a continuación.

Cuadro 2.5. Contenido nutrimental en hoja de zarzamora (*Rubus* sp.) cv. Tupy, en respuesta a diferentes concentraciones de Ca y K en la solución nutritiva.

Nivel K	Nivel Ca	N	P	K	Ca	Mg	B	Fe	Cu	Mn	Zn
(mg L ⁻¹)		(%)					(mg kg ⁻¹)				
234	130	1.906b	0.29ab	1.925b	0.246a	0.041a	60.0b	96.48b	9.587a	279.3c	40.66a
312	130	2.270a	0.286b	1.770c	0.240a	0.040a	84.7a	108.8a	9.950a	296.7b	37.66a
390	130	2.235a	0.303a	2.140a	0.255a	0.042a	66.0b	111.6a	9.737a	318.8a	39.42a
LSD (p<0.05)		0.2	0.01	0.09	-	-	13.17	4.7	-	11.1	-
	130	2.160a	0.293a	2.056a	0.239b	0.041a	72.7a	102.8b	9.333a	262.1b	38.49a
	160	2.114a	0.295a	1.833b	0.258a	0.041a	67.8a	108.4a	10.18a	344.4a	40.00a
LSD (p<0.05)		-	-	0.07	0.01	-	-	3.8	-	9.1	-
234	130	2.287a	0.272b	1.985b	0.247b	0.046a	59.0a	94.25a	9.200a	248.7c	39.70a
	160	1.525b	0.315a	1.865bc	0.245b	0.037a	60.9a	98.70a	9.975a	310b	41.62a
312	130	2.157a	0.282b	1.852bc	0.250b	0.041a	94.9a	104.0a	9.700a	299.9b	37.57a
	160	2.382a	0.290b	1.687c	0.240b	0.039a	74.0a	113.0a	10.20a	293.4b	37.75a
390	130	2.03ab	0.325a	2.332a	0.220b	0.037a	64.2a	109.8a	9.100a	237.8c	38.20a
	160	2.435a	0.282b	1.947b	0.290a	0.048a	67.0a	113.4a	10.37a	399.8a	40.65a
Interacción											
	K	**	*	**	NS	NS	**	**	NS	**	NS
	Ca	NS	NS	**	**	NS	NS	**	NS	**	NS
	K x Ca	**	**	*	**	NS	NS	NS	NS	**	NS
	CV%	10.7	3.6	4.4	6.2	21.3	17.8	4.2	16.3	3.5	7.1

(NS) Efecto no significativo cuando $P > 0.05$. (*) Efecto significativo cuando $P < 0.05$. (**) Efecto altamente significativo cuando $P < 0.01$. Las letras diferentes en cada columna indican diferencias significativas en la prueba de Δ LSD y Tukey ($P < 0.05$).

Cuadro 2.6. Contenido nutrimental en tallo de zarzamora (*Rubus* sp.) cv. Tupy, en respuesta a diferentes concentraciones de Ca y K en la solución nutritiva.

Nivel K	Nivel Ca	N	P	K	Ca	Mg	B	Fe	Cu	Mn	Zn
(mgL ⁻¹)		(%)				(mgkg ⁻¹)					
234 [♦]		1.193a	0.270a	1.251b	0.201b	0.024a	42.0a	64.31a	16.65c	65.35a	32.43a
312 [♦]		1.123a	0.230b	1.45ab	0.200b	0.022a	32.9a	66.28a	22.17b	61.75a	33.87a
390 [♦]		1.185a	0.260a	1.672a	0.217a	0.027a	44.9a	65.62a	26.61a	64.60a	33.97a
LSD (p<0.05)		-	0.01	0.2	0.006	-	-	-	1.8	-	-
	130 [♦]	1.147a	0.231b	1.540a	0.199b	0.021b	48.3a	64.07a	19.88b	60.29b	32.49b
	160 [♦]	1.187a	0.275a	1.377a	0.213a	0.027a	32.1b	66.74a	23.74a	67.50a	34.36a
LSD (p<0.05)		-	0.01	-	0.005	0.004	9.0	-	1.4	3.2	1.5
234	130	1.270a	0.23bc	1.31a	0.202bc	0.024a	52.4a	65.00ab	17.6cd	52.65d	30.95b
	160	1.11ab	0.302a	1.18a	0.200bc	0.024a	32.9a	63.62ab	15.70d	78.05a	33.9ab
312	130	0.960b	0.205c	1.55a	0.205b	0.015a	38.4a	61.32b	21.4bc	59.1cd	31.9ab
	160	1.287a	0.255b	1.35a	0.195bc	0.029a	27.4a	71.25a	22.9b	64.3bc	35.82a
390	130	1.212a	0.252b	1.75a	0.190c	0.026a	54.0a	65.90ab	20.6bc	69.05b	34.6ab
	160	1.15ab	0.267b	1.59a	0.245a	0.029a	35.8a	65.35ab	32.57a	60.1cd	33.3ab
Interacción											
	K	NS	**	**	**	NS	NS	NS	**	NS	NS
	Ca	NS	**	NS	**	*	**	NS	**	**	*
	K x Ca	**	**	NS	**	NS	NS	*	**	**	*
	CV%	8.2	5.8	15.4	3.1	23.2	26.1	6.9	7.8	5.9	5.3

(NS) Efecto no significativo cuando $P > 0.05$. (*) Efecto significativo cuando $P < 0.05$. (**) Efecto altamente significativo cuando $P < 0.01$. Las letras diferentes en cada columna indican diferencias significativas en la prueba de [♦]LSD y Tukey ($P < 0.05$). La prueba de Tukey para Fe se realizó con una $P=0.06$.

Cuadro 2.7. Contenido nutrimental en raíz de zarzamora (*Rubus* sp.) cv. Tupy, en respuesta a diferentes concentraciones de Ca y K en la solución nutritiva.

Nivel K	Nivel Ca	N	P	K	Ca	Mg	B	Fe	Cu	Mn	Zn
(mgL ⁻¹)		(%)				(mgkg ⁻¹)					
234 [♦]		1.886a	0.373a	0.488b	0.368a	0.049a	73.5a	481.9a	31.88a	122.8a	31.81b
312 [♦]		1.825a	0.360a	0.623a	0.318b	0.047a	67.9a	275.7b	24.91b	80.47c	36.88a
390 [♦]		1.940a	0.371a	0.692a	0.368a	0.047a	80.2a	434.1a	34.45a	109.4b	30.66b
LSD (p<0.05)		-	-	0.12	0.01	-	-	56.9	2.7	9.1	1.7
	130 [♦]	1.970a	0.389a	0.645a	0.354a	0.048a	74.6a	380.7a	30.29a	113.1a	34.46a
	160 [♦]	1.797b	0.347b	0.558a	0.350a	0.047a	73.1a	411.7a	30.54a	95.30b	31.77b
LSD (p<0.05)		0.1	0.02	-	-	-	-	-	-	7.4	1.4
234	130	2.212a	0.400a	0.53a	0.407a	0.050a	73.1a	477.2a	36.07a	133.8a	32.37b
	160	1.560c	0.34ab	0.44a	0.330b	0.049a	73.9a	486.6a	27.70b	111.7a	31.25b
312	130	1.867b	0.400a	0.66a	0.327b	0.049a	69.5a	292.9b	25.10b	92.12a	40.87a
	160	1.78bc	0.320b	0.58a	0.310b	0.046a	66.2a	258.6b	24.72b	68.82a	32.90b
390	130	1.83bc	0.36ab	0.73a	0.327b	0.047a	81.2a	372ab	29.70b	113.4a	30.15b
	160	2.05ab	0.37ab	0.65a	0.410a	0.048a	79.3a	490.0a	39.2a	105.0a	31.17b
Interacción											
	K	NS	NS	**	**	NS	NS	**	**	**	**
	Ca	**	**	NS	NS	NS	NS	NS	NS	**	**
	K x Ca	**	*	NS	**	NS	NS	*	**	NS	**
	CV%	6.6	9.06	19.3	3.1	11.6	18.3	13.6	8.6	8.3	5.1

(NS) Efecto no significativo cuando $P > 0.05$. (*) Efecto significativo cuando $P < 0.05$. (**) Efecto altamente significativo cuando $P < 0.01$. Las letras diferentes en cada columna indican diferencias significativas en la prueba de [♦]LSD y Tukey ($P < 0.05$).

2.3.3.1. Concentración de K y Ca en tejido vegetal

manera consistente, se encontró que el aumento en la concentración de K en la solución nutritiva llevó a un incremento en el contenido de K en todos los tejidos. Lo anterior concuerda con los datos presentados por Bar-Tal & Pressman (1996), en donde el aumento de 2.5, 5 y 10 meq·L⁻¹ de K⁺ en la solución significó un incremento de K⁺ en hoja, tallo y raíz. En distintos estudios se reporta que el alto consumo de K en la planta está relacionado con su suministro en la raíz (Buskiene & Uselis, 2008; Buwalda & Smith, 1991; Del Amor & Rubio, 2009; Dilmaghani *et al.*, 2005). De

Esta dinámica podría ser resultado de los mecanismos específicos de absorción del K⁺ y su carácter de alta movilidad en la planta. A bajas concentraciones externas de K⁺ (<1mM), opera un sistema de transporte de alta afinidad (HATS), el cual funciona de manera similar a las enzimas, por lo que, a cierto rango de concentración la proteína de transporte llega a un punto de saturación, no obstante a concentraciones externas superiores a 1 mM, se ejecuta un sistema de transporte distinto, uno de baja afinidad (LATS), el cual muestra poca o nula saturación al asociarse su transporte con canales iónicos (Anh *et al.*, 2004; Britto & Kronzucker, 2008), explicando posiblemente el aumento proporcional en la absorción de K⁺ al incrementar su dosis en la solución.

Asimismo, se encontró que las diferentes concentraciones de Ca²⁺ en la solución provocaron diferencias significativas en su contenido en hoja y tallo. En ambos tejidos, el aumento en la [Ca²⁺] afectó positivamente su concentración en tejido, coincidiendo con los datos publicados por Bar-Tal & Pressman (1996), en los cuales se indica un aumento significativo en la [Ca²⁺] en hoja, tallo y raíz de tomate, como efecto del incremento en la dosis de calcio de 3 a 7 meq·L⁻¹. Estos resultados, similares a la dinámica del potasio, también podrían explicarse en términos de su dinámica de absorción, que, aunque no responden a mecanismos HATS y LATS, en el transporte de Ca²⁺ también están involucrados canales iónicos (Marschner, 2012).

Las interacciones entre nutrientes ocurren cuando el suministro de un nutriente afecta la absorción, distribución o función de otro (Robson y Pitman, 1983). En hoja, la interacción entre concentraciones de K y Ca generaron diferencias significativas en la acumulación de estos elementos en tejido. Específicamente, los niveles donde se observa esta interacción corresponden a la $[K^+]_{390}$ y los dos niveles de calcio, $[Ca^{2+}]_{130}$ y $[Ca^{2+}]_{160}$, en donde se observó un comportamiento contrario en el contenido de K y Ca en tejido (Figura 2.3). Se encontró que la [K] en hoja fue superior cuando la [Ca] en la solución fue menor, y de manera inversa, la [Ca] en hoja fue mayor cuando la [Ca] en solución también fue alta, encontrando coincidencia con los datos reportados por Del Amor & Rubio (2009). El hecho de que no se mostrara interacción en todos los niveles, sugiere que este antagonismo depende más de la proporción K/Ca existente que de las concentraciones de cada elemento de forma independiente.

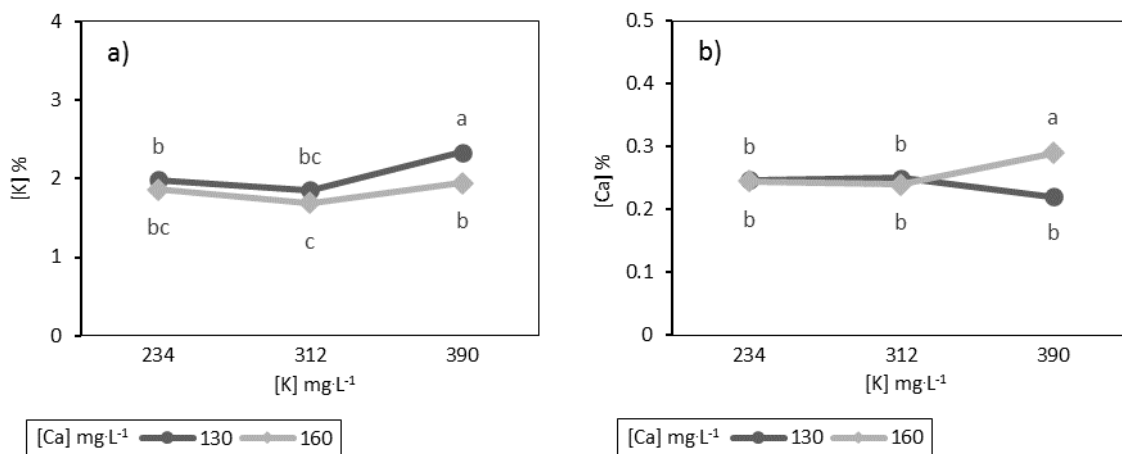


Figura 2.3. Interacción de los niveles de K y Ca en la concentración en tejido foliar de a) potasio; b) calcio.

En tallo y raíz, la interacción K x Ca no mostró un efecto significativo en el contenido de K en tejido, a diferencia del Ca donde sí se encontraron diferencias significativas. En ambos tejidos la tendencia de acumulación de Ca fue similar a la reportada en hoja, mostrando interacción en la $[K^+]_{390}$ y los dos niveles de calcio (Figura 2.4). Adicionalmente, en raíz también se observó una interacción en el nivel más bajo de K y los dos niveles de Ca, advirtiendo que el efecto de la dosis

del Ca en su acumulación en tejido varía de acuerdo con la cantidad de K^+ presente en la solución nutritiva, así como con el tipo de órgano de la planta. El comportamiento antagónico pareció ser más evidente en hoja que en los demás órganos, quizás debido a que las hojas son más sensibles a los cambios en el medio nutritivo (Mendoza *et al.*, 2014), no obstante, queda manifiesta la interacción de antagonismo entre el K y el Ca en todos los órganos.

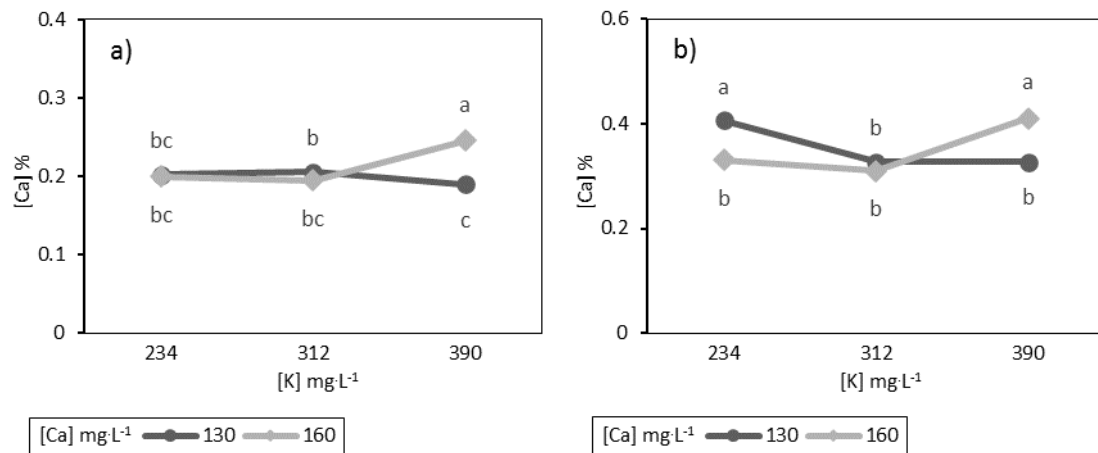


Figura 2.4. Interacción de los niveles de K y Ca en la concentración de calcio en a) tallo; b) raíz.

La interacción antagónica entre cationes, principalmente Ca^{2+} , K^+ y Mg^{2+} ha sido ampliamente reportada (Alcántar-González *et al.*, 2016; Barker & Pilbeam, 2015; Marschner, 2012; Mengel & Kirkby, 2000). La principal explicación del antagonismo entre potasio y calcio frecuentemente remite a una competencia de estos cationes por adherirse a los sitios de unión en las partículas negativas del suelo, donde el Ca^{2+} puede reemplazar fácilmente al K^+ debido a su relativamente débil fuerza de adsorción (Bolda *et al.*, 2012). No obstante, en el presente estudio el origen de este antagonismo no fue resultado de los procesos de adsorción, en virtud de que se utilizó arena de tezontle como sustrato, el cual posee muy baja capacidad de intercambio catiónico (Trejo-Téllez *et al.*, 2013), por lo que el comportamiento antagónico K-Ca observado se debe a procesos de competencia a nivel de absorción y/o en los procesos fisiológicos de la planta (Marschner, 2012).

De acuerdo con Barker & Pilbeam (2015) la competencia catiónica observada entre K^+ , Ca^{2+} y Mg^{2+} puede deberse a las propiedades fisiológicas de estos iones. En el plasmalema el calcio influye en el mantenimiento de la integridad de la membrana, afectando el ingreso de los iones a los sitios de absorción, de esta manera el Ca afecta la absorción de K a través de la competencia en mecanismos de baja afinidad (Mengel & Kirkby, 2000; Robson & Pitman, 1983), adicionalmente su velocidad de absorción supone una variable más, ya que los cationes monovalentes tienden a absorberse rápidamente, mientras que los cationes divalentes, especialmente el Ca^{2+} , se absorben lentamente (Barker & Pilbeam, 2015). La tasa de absorción de Ca^{2+} en el suelo tiende a ser menor que la del K^+ , lo cual ocurre porque la absorción del Ca^{2+} solo se presenta en las puntas más jóvenes de la raíz, donde las paredes celulares están sin suberizar, por lo que la absorción de Ca^{2+} puede ser deprimida por la presencia de otros cationes como K^+ y NH_4^+ (Mengel & Kirkby, 2000).

Por su parte, la absorción de Ca^{2+} y su transporte dentro de la planta es afectada por el desequilibrio de iones minerales, tales como Na^+ , K^+ o Mg^{2+} (Del Amor & Rubio, 2009). Un ejemplo muy sobresaliente de la relación a nivel fisiológico del potasio y calcio, se observó en plántulas de *Arabidopsis* que, al ser tratadas con K, distintos genes regulados por Ca se expresaron de manera diferencial en calmodulinas y proteínas quinasas dependientes de calcio (Amtmann *et al.*, 2006). Los efectos antagónicos que ocurren a nivel de absorción y fisiológicos son bastante complejos, y aún falta mucho conocimiento por descifrar.

2.3.3.2. Relación K/Ca en tejido vegetal

De manera consistente para todos los tejidos, el aumento en la $[K^+]$ en la solución nutritiva llevó a un incremento significativo de la relación K/Ca. Por el contrario, el incremento en la $[Ca^{2+}]$ en la solución disminuyó de forma significativa la relación K/Ca en hoja, tallo y raíz. Estos resultados concuerdan con lo reportado por Bar-Tal & Pressman (1996) donde se mostró el mismo comportamiento. Los tratamientos formados a través de la combinación de las dosis de K y Ca, conformaron un intervalo de 1.4 a 3.0 en la relación K/Ca de las soluciones

nutritivas, las cuales mostraron efectos significativos solo para el tejido foliar, mientras que el tallo y raíz no mostraron diferencias significativas respecto a la interacción K x Ca (Cuadro 2.8).

Cuadro 2.8. Relación K/Ca en tejido de zarzamora (*Rubus* sp.) cv. Tupy, en respuesta a diferentes concentraciones de Ca y K en la solución nutritiva.

Nivel K	Nivel Ca	Relación K/Ca Hoja	Relación K/Ca Tallo	Relación K/Ca Raíz
(mgL ⁻¹)			(%)	
234 [♦]		7.88b	6.24b	1.32b
312 [♦]		7.22b	7.26ab	1.95a
390 [♦]		8.67a	7.86a	1.91a
LSD (p<0.05)		0.74	1.19	0.31
	130 [♦]	8.73a	7.78a	1.86a
	160 [♦]	7.12b	6.46b	1.60b
LSD (p<0.05)		0.60	0.97	0.25
234	130	8.15b	6.55a	1.32a
	160	7.61b	5.92a	1.33a
312	130	7.40b	7.57a	2.04a
	160	7.04b	6.94a	1.87a
390	130	10.62a	9.21a	2.23a
	160	6.71b	6.51a	1.60a
Interacción				
	K	**	*	**
	Ca	**	*	*
	K x Ca	**	NS	NS
	CV%	8.91	15.9	17.3

(NS) Efecto no significativo cuando $P > 0.05$. (*) Efecto significativo cuando $P < 0.05$. (**) Efecto altamente significativo cuando $P < 0.01$. Las letras diferentes en cada columna indican diferencias significativas en la prueba de [♦]LSD y Tukey ($P < 0.05$).

El tratamiento de $[K]_{390}$ y $[Ca]_{130}$ que conformó la relación K/Ca más alta en la solución nutritiva, con un valor de 3.0, mostró un efecto significativo en el aumento de la relación K/Ca en tejido foliar, con un valor de 10.6 (Cuadro 2.8 y Figura 2.5). Lo anterior implica que una alta proporción de potasio respecto a la cantidad de calcio disponible en el medio nutritivo lleva a una disminuir el ingreso de calcio en la planta y favorece el consumo de K, lo que sugiere un efecto antagónico, coincidiendo con lo reportado por (Dilmaghani *et al.*, 2005).

De acuerdo con lo anterior, se esperaría que una baja relación K/Ca en solución también disminuyera la relación K/Ca en la planta. No obstante, se encontró que en un intervalo de 1.4 a 2.4 en la relación K/Ca en solución no hubo diferencia significativa en la proporción K/Ca en tejido foliar. Esto conduce a pensar que el proceso antagónico entre la interacción del K y Ca solo ocurre cuando existe una

alta diferencia en la concentración de cada elemento, al menos una diferencia 2.4 veces mayor en la cantidad de K que de Ca, según los datos experimentales del presente estudio.

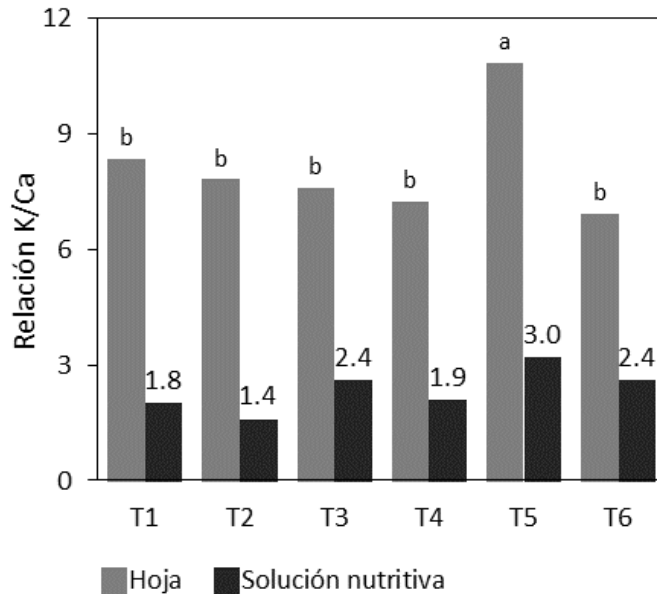


Figura 2.5. Comparación de la proporción K/Ca en solución y tejido foliar para los distintos tratamientos.

La relación K/Ca ha sido estudiada principalmente en fruto, pues tanto el K como el Ca tienen influencia en la calidad de este órgano (Bar-Tal & Pressman, 1996; Del Amor & Rubio, 2009; Dilmaghani *et al.*, 2005). Sin embargo, tanto el K como el Ca cumplen con roles esenciales durante todas las etapas de vida y órganos de las plantas, por lo que su estudio resulta fundamental en el diseño de planes de manejo nutricional de cultivos. De acuerdo con los resultados, debido a que las plantas mostraron deficiencia de Ca conforme a los rangos de suficiencia (Cuadro 2.4), se establece que no es recomendable mantener una relación K/Ca en el medio nutritivo igual o por arriba de 3, pues de acuerdo con los datos presentados esta proporción causa una disminución en la absorción de Ca, provocando una deficiencia aún mayor en cultivo de zarzamora cv. Tupy. Por ejemplo, en tomate, Nukaya *et al.* (1995) sugieren que la relación K/Ca afecta de manera significativa la absorción de Ca por las plantas.

2.3.3.3. Concentración de macronutrientos (N, P y Mg)

Los resultados obtenidos del análisis nutrimental para los otros macronutrientos (Cuadros 2.5, 2.6 y 2.7) serán discutidos en esta sección.

Nitrógeno: El incremento en la $[K^+]$ en la solución nutritiva mostró un aumento significativo en el contenido de N en tejido foliar, mientras que en tallo y raíz no hubo efectos significativos. Lo anterior indica un sinergismo entre el K y el N, ya que el K se transporta a través del xilema hacia los brotes en cotransporte con nitrógeno suministrado en forma de NO_3^- (Alcántar-González *et al.*, 2016; Szczerba *et al.*, 2009). Por su parte, el factor Ca^{2+} no generaron diferencias significativas en la acumulación de N en los tejidos, con excepción de la raíz, donde se observó un aumento en la concentración de N con la disminución en el nivel de Ca^{2+} en el medio nutritivo.

La interacción K x Ca mostró en todos los órganos variaciones significativas respecto a la concentración de N en planta. Tanto en tallo como en raíz, se encontró una interacción entre los factores en los niveles $[K^+]_{234}$ y $[Ca^{2+}]_{130}$ y $[K^+]_{234}$ y $[Ca^{2+}]_{160}$ en la solución nutritiva, en los cuales la concentración más baja de Ca generó un aumento en el contenido de N en dichos órganos, y de manera inversa la concentración más alta de Ca mostró una disminución en la concentración de N en el tejido vegetal (Figura 2.6). Lo anterior puede sugerir que existe una relación antagónica entre el Ca y N, pues de acuerdo con los resultados mostrados el Ca afecta la absorción y/o integración del N en la planta. Según Barker & Pilbeam (2015), el exceso de Ca puede bloquear la absorción de N, lo que explicaría este comportamiento.

Cabe agregar que la presencia de interacción solo en los tratamientos $[K^+]_{234}[Ca^{2+}]_{130}$ y $[K^+]_{234}[Ca^{2+}]_{160}$ podría estar relacionada a la relación K/Ca de la solución nutritiva (Cuadro 2.2), ya que estos tratamientos presentaron la relación K/Ca más baja (1.8 y 1.4), lo que podría implicar que solo en estos casos la proporción de Ca fue suficientemente alta con respecto al K como para mostrar un efecto significativo en la disminución del contenido de N en hoja y raíz, reforzando la premisa de la existencia de un antagonismo entre el Ca y N. Este

comportamiento resulta opuesto a los datos reportados por Peñalosa *et al.* (1995), pues señalan que en un estudio conducido en *Phaseolus vulgaris*, se encontró que los niveles de N en tejido fueron más bajos cuando la relación Ca/K de la solución nutritiva fue más baja. En contraste, los resultados publicados por Dilmaghani *et al.* (2005) indican consistencia con los resultados de este estudio, pues establecen que las relaciones N/Ca de la hoja disminuyeron en relación con los tratamientos de control cuando se aplicaron bajas dosis de K.

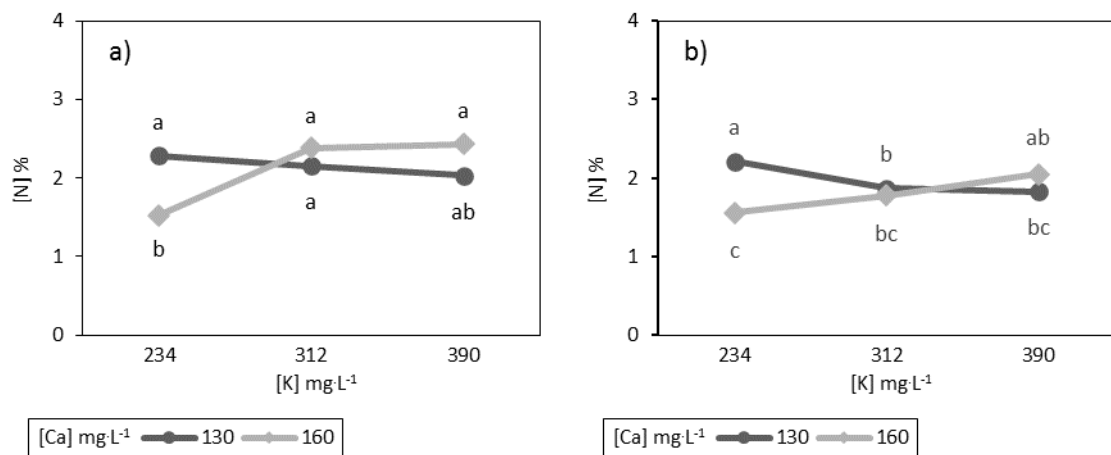


Figura 2.6. Interacción de los niveles de K y Ca en la concentración de nitrógeno en a) hoja; b) raíz.

Fósforo: La dosis más alta de K⁺ en solución nutritiva mostró un incremento significativo en la acumulación de P en hoja y tallo. Adicionalmente, en tallo la dosis más baja de K⁺ también mostró una mayor concentración de P en dicho tejido, en tanto que en raíz no se encontraron diferencias significativas. Respecto a las dosis de Ca²⁺ en solución nutritiva, en tallo y raíz se observó un comportamiento inverso, pues el aumento de la dosis de Ca en tallo tuvo un efecto positivo en la acumulación de P y en raíz mostró un efecto negativo.

En todos los órganos se observaron diferencias significativas en la interacción K x Ca, no obstante, el comportamiento fue bastante errático (Figura 2.7), de modo que los resultados obtenidos no permiten establecer o asociar un efecto

específico de las concentraciones de K, Ca y su interacción en la acumulación de P en los distintos tejidos.

Se podría asumir que tanto el K^+ como el Ca^{2+} , al menos en el rango de concentración empleado en la solución nutritiva (234 a 390 $mg\cdot L^{-1}$ de K; 130 a 160 $mg\cdot L^{-1}$ de Ca; relación K/Ca de 1.4 a 3.0), no tuvieron como tal un efecto directo en los procesos de adquisición y acumulación de P en la planta, pese a que se ha documentado la presencia de interacciones entre estos elementos (Barker & Pilbeam, 2015; Robson & Pitman, 1983). La existencia de diferencias significativas resultantes del análisis de varianza y comparación de medias para la concentración de P en tejido vegetal, puede que deriven de efectos indirectos de las dosis de K y Ca.

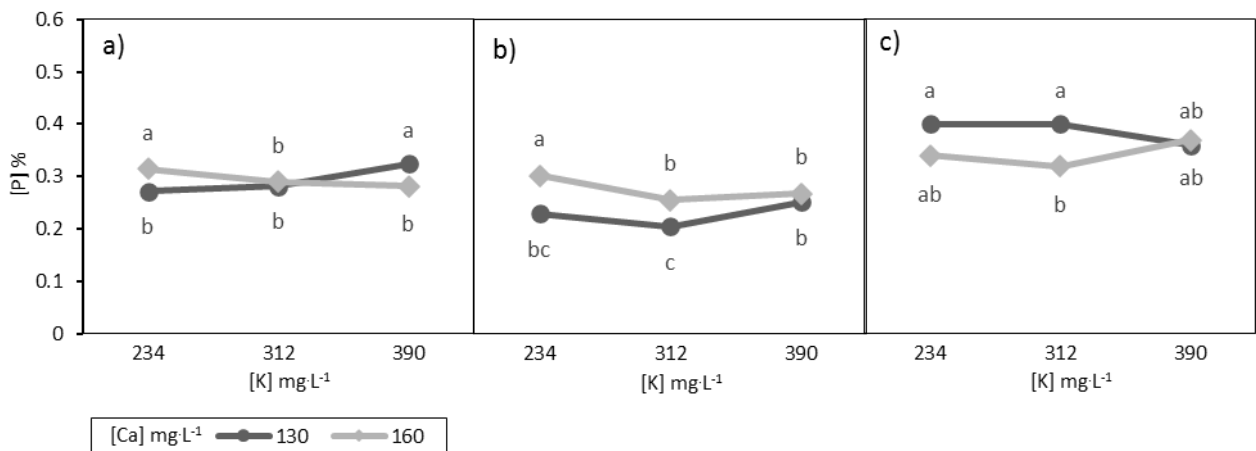


Figura 2.7. Interacción de los niveles de K y Ca en la concentración de fósforo en a) hoja; b) tallo; c) raíz.

Magnesio: A pesar que la literatura (Barker & Pilbeam, 2015; Marschner, 2012; Mengel & Kirkby, 2000; Robson & Pitman, 1983) establece una clara interacción competitiva entre K^+ , Ca^{2+} y Mg^{2+} ; las distintas dosis de K, Ca y su interacción K x Ca no generaron efectos significativos en la concentración de Mg en los distintos órganos de la planta, con excepción de la dosis más alta de Ca^{2+} que mostró un incremento en el contenido de Mg en tallo.

Es probable que esta falta de respuesta ante las concentraciones de K y Ca, haya estado más relacionada al estado de deficiencia, pues como se comentó en

secciones anteriores, la concentración de Mg en todos los órganos se ubicó por debajo del rango de suficiencia para zarzamora. Quizás la concentración de Mg disponible fue tan baja que no mostró interacción alguna con K y Ca. De ser el caso, se recomienda emplear para zarzamora cv. Tupy dosis de Mg superiores a $3.25 \text{ meq}\cdot\text{L}^{-1}$ o en su caso disminuir la relación K/Mg a valores inferiores de 6 (Cuadro 2.2), pues de acuerdo con Bolda *et al.* (2012), en una relación K/Mg mayor a 4 el exceso de K puede inducir deficiencia de Mg.

Aunque se conoce que la tasa de absorción de Mg puede ser disminuida por Ca y viceversa (Ahn *et al.*, 2004) se sospecha que la deficiencia de Mg estuvo más influenciada por el K que por el Ca, pues también este último elemento se encontró bajo deficiencia en todos los tratamientos de acuerdo con los rangos de suficiencia recomendados por Hart *et al.* (2006), Bolda *et al.* (2012), Bushway *et al.* (2008) y Prometeo (s.f.) para zarzamora.

2.3.3.3. Concentración de micronutrientos (B, Fe, Cu, Mn y Zn)

Los resultados obtenidos del análisis nutrimental para los micronutrientos (Cuadros 2.5, 2.6 y 2.7) serán discutidos en esta sección.

Boro: Solo se encontraron diferencias significativas en la acumulación de B en hoja y tallo. En hoja, se observó un incremento significativo en la acumulación de B a una $[\text{K}^+]_{312}$, de modo que tanto la dosis más baja como la más alta de K mostraron una disminución significativa en el contenido de B. Por su parte, en tallo el aumento de la dosis de Ca^{2+} en el medio nutritivo mostró un decremento significativo en el contenido de B. La interacción K x Ca no generó efectos significativos en la acumulación de B en ninguno de los órganos.

De acuerdo con Bolda *et al.* (2012), los niveles de K, Ca, N y P pueden afectar la absorción de boro en las plantas. Algunos estudios han revelado que altas tasas de K^+ pueden reducir la acumulación de B e intensificar la deficiencia de este en los cultivos (Barker & Pilbeam, 2015), mientras que el Ca puede mostrar un efecto antagónico en el metabolismo y absorción de B (Alcántar-González *et al.*, 2016), lo que puede explicar en parte los resultados observados en hoja y tallo. No obstante, dada la baja respuesta de los tratamientos, se considera que en este

estudio el K y Ca no fueron una variable importante en el comportamiento de absorción e integración del B en la planta.

Hierro: El aumento en la dosis de K llevó a un incremento en la [Fe] en hoja y raíz, además en la raíz la concentración más baja de K en la solución aumentó la acumulación de Fe. En tallo como en raíz, la variación en la dosis de Ca no mostró efectos significativos en la absorción de Fe. No obstante, en hoja se observó que la disminución en la dosis de Ca también llevó a una disminución en la concentración de Fe. La interacción entre los factores K x Ca, solo generó efectos significativos en tallo y raíz.

En condiciones de estrés por Fe, un suministro adecuado de potasio y nitrógeno suele ser crítico, pues estos actúan de manera favorable cuando se intenta aumentar la concentración de Fe en la planta (Barker & Pilbeam, 2015). En arroz, cuando el suministro de potasio es inadecuado, la capacidad de las raíces para oxidar Fe^{+3} a Fe^{+2} es afectada (Mengel & Kirkby, 2000). Por otro lado, la forma en la que se suministra el N actúa de manera diferencial en la distribución del Fe, el N suministrado en forma de NO_3^- causa una acumulación de Fe principalmente en el tejido radical, mientras que el N en forma de NH_4^+ propicia una alta concentración de Fe en hojas jóvenes y baja concentración en raíces (Barker & Pilbeam, 2015). Esto podría explicar el que no se observaran diferencias significativas en la interacción K x Ca en hoja, así como la elevada acumulación de Fe en raíz, dado que la principal forma de N provista al cultivo fue en forma de nitrato.

La interacción de los factores K x Ca mostró un comportamiento distinto en tallo que en raíz (Cuadro 2.6 y 2.7; Figura 2.8), por lo que es razonable asumir que los órganos presentaron distinta actividad en los procesos de integración y transporte del Fe. Se sabe que el hierro tiene baja movilidad entre los órganos de las plantas (Alcántar-González *et al.*, 2016; Mengel & Kirkby, 2000). De acuerdo con Benton (2012) y Mengel & Kirkby (2000), el Fe muestra una relación antagónica con el Ca^{2+} , por lo que se esperaría que los tratamientos con dosis más altas de Ca^{2+} mostraran un efecto negativo en la acumulación de Fe en los

tejidos de la planta. Contradictoriamente, las interacciones detectadas en tallo ($[K^+]_{312}$ y $[Ca^{2+}]_{130,160}$) y raíz ($[K^+]_{390}$ y $[Ca^{2+}]_{130,160}$), coinciden en que la mayor acumulación de Fe ocurrió con la dosis más alta de Ca^{2+} ($160 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$). Adicionalmente, si este comportamiento se analiza en términos de la relación K/Ca, se observa que en dichas interacciones la mayor acumulación de Fe ocurre a valores más bajos en la relación K/Ca de la solución (Figura 2.8), implicando que existe una mayor cantidad de Ca en forma proporcional respecto al K. De acuerdo a lo anterior, se conjetura que de cierta forma el Ca afectó positivamente la acumulación de Fe en tallo y raíz.

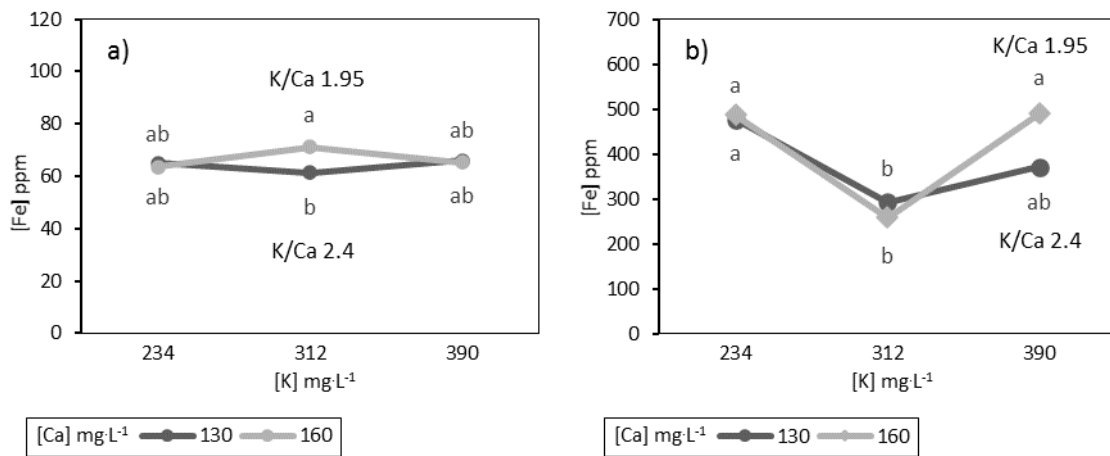


Figura 2.8. Interacción de los niveles de K y Ca en la concentración de hierro en a) tallo; b) raíz.

Cobre: Ninguno de los niveles, ni interacciones K x Ca tuvieron una respuesta significativa en el contenido de Cu en hoja, mientras que en tallo y raíz sí se identificaron efectos significativos. El incremento en la concentración de Ca^{2+} en la solución nutritiva mostró un efecto positivo en la [Cu] en tallo. Tanto en tallo como en raíz, la dosis más alta de K aumentó significativamente el contenido de Cu en el tejido. Asimismo, se encontraron diferencias significativas en la interacción K x Ca en tallo y raíz, mostrando de manera consistente un aumento en la [Cu] para el tratamiento con $[K^+]_{390}$ $[Ca^{2+}]_{160}$, el cual se conformó con las dosis más elevadas de K^+ y Ca^{2+} . De manera específica, tanto en tallo como en raíz, se observó la interacción de los factores bajo la dosis más alta de K^+ y las

dos dosis de Ca^{2+} (Figura 2.9), donde la concentración de Cu fue mayor con la dosis más alta de Ca^{2+} .

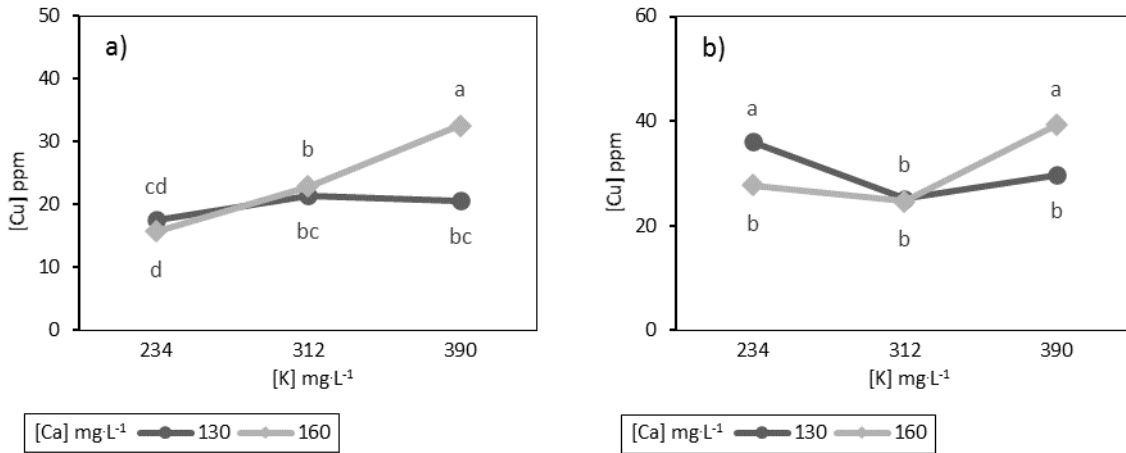


Figura 2.9. Interacción de los niveles de K y Ca en la concentración de cobre en a) tallo; y b) raíz.

Se ha documentado que el Cu muestra tanto un efecto antagónico como sinérgico con el Ca y un efecto antagónico con el K (Benton, 2012). De modo opuesto, también se ha reportado que la absorción de Cu puede aumentar con la adición de K^+ en el medio nutritivo (Barker & Pilbeam, 2015). Por tanto, la explicación del comportamiento del Cu no es clara, aunque tanto el Ca como el K mostraron un efecto sinérgico con el Cu, ya que en el análisis de factores como en la interacción, se observó que las concentraciones más altas de Ca y K tuvieron una acumulación significativamente superior de Cu en tejido.

Manganeso: En hoja, el incremento en la $[\text{K}^+]$ en la solución generó un aumento en la concentración de Mn en tejido, mientras que, en raíz, dicho aumento de K^+ exhibió el resultado contrario y en tallo no hubo una respuesta significativa. Por otro lado, el aumento en la concentración de Ca^{+2} condujo a una disminución considerable en el contenido de Mn en raíz, mostrando un comportamiento inverso en hoja y tallo. Para la interacción K x Ca, se observó un incremento significativo en el tratamiento con $[\text{K}^+]_{234}$ y $[\text{Ca}^{2+}]_{160}$ en tallo y en el tratamiento con $[\text{K}^+]_{390}$ y $[\text{Ca}^{2+}]_{160}$ en hoja, en raíz no hubo una respuesta significativa.

Debido a la variación de los datos previamente descritos, no se pudo establecer un patrón de comportamiento en la acumulación de Mn en la planta. Por lo que las diferencias significativas encontradas fueron resultado de efectos indirectos que con la información obtenida no es posible establecer las causas de la variación, tanto el K como el Ca no tuvieron un efecto importante en la dinámica del Mn.

Zinc: En su gran mayoría, las dosis de K, Ca y su interacción, no generaron diferencias significativas en la acumulación de Zn en la planta. En hoja no hubo ningún efecto significativo. En tallo y raíz, se encontró un comportamiento inverso, pues en tallo el aumento de la dosis de calcio llevó a generar un incremento en la [Zn], pero en la raíz produjo una considerable disminución. En cuanto la interacción K x Ca, en tallo el tratamiento con $[K^+]_{312}$ y $[Ca^{2+}]_{160}$ y en raíz el tratamiento con $[K^+]_{312}$ y $[Ca^{2+}]_{130}$ mostraron el mayor contenido de Zn. Al igual que en el caso del Mn, la conducta registrada para el Zn fue irregular.

2.3.4. Análisis nutrimental en savia de zarzamora

Los resultados del análisis nutrimental de savia se muestran en el Cuadro 2.9. De acuerdo con estos datos, la mayoría de los micronutrientes no mostraron diferencias significativas en su concentración en savia, con excepción del Fe, cuyo contenido se vio favorecido por la disminución en la dosis de K^+ . Para los macronutrientes, los diferentes niveles de Ca en la solución nutritiva no causaron variación en el contenido de la mayoría de los elementos analizados, excepto en P y Mg. En el caso específico del calcio, su concentración en savia solo se vio afectada negativamente por la concentración de K^+ , observándose un antagonismo entre estos elementos.

Asimismo, se encontró un patrón consistente en la concentración de NO_3^- , NH_4^+ , nitrógeno total y K^+ en savia. El aumento en la concentración de K^+ en la solución nutritiva elevó el contenido de estos nutrientes de manera significativa. Para K^+ , NO_3^- y Nt, el tratamiento con $[K^+]_{390}$ y $[Ca^{2+}]_{160}$ mostró un aumento considerable en su concentración en savia, sugiriendo que el ingreso y transporte de estos

elementos en zarzamora es favorecido por altas dosis de K y Ca, pero principalmente K.

Otro patrón constante en el comportamiento de los nutrientes, corresponde al P y Mg. Ambos elementos se vieron afectados negativamente por el aumento en la dosis de Ca²⁺. Por su parte, la concentración media de K (312 mg·L⁻¹) generó un aumento significativo en la [P] y ningún efecto en la [Mg]. Respecto a la interacción K x Ca el mayor contenido de P y Mg se presentó en el tratamiento con [K⁺]₃₁₂ y [Ca²⁺]₁₃₀, que coincidentemente corresponde a las concentraciones que en el análisis individual de los factores muestran el mayor contenido.

Cuadro 2.9. Concentración nutrimental en savia de zarzamora (*Rubus sp.*) cv. Tupy, en respuesta a diferentes concentraciones de Ca y K en la solución nutritiva.

Nivel K	Nivel Ca	NO ₃	NH ₄	Nt	P	K	Ca	Mg	B	Fe	Cu	Mn	Zn	
(mg·L ⁻¹)		(mg·L ⁻¹)												
234	♦	107.6b	28.87b	136.5b	545.7b	430.6c	352.1a	229.7a	99.3a	6.873a	0.717a	30.44a	15.88a	
312	♦	146.1a	33.25b	179.3a	690.3a	711.1b	175.2b	254.1a	92.8a	3.843b	1.095a	30.73a	12.00a	
390	♦	156.6a	49.87a	206.5a	540.5b	856.2a	131.3b	239.0a	91.7a	1.690b	1.107a	37.13a	13.19a	
LSD (p<0.05)		26.2	14.2	35.4	36.9	96.2	136.9	-	-	2.3	-	-	-	
	130	♦	127.1a	32.66 ^a	159.8a	614.0a	660.5a	216.3a	249.5a	93.2a	4.257a	0.796a	30.41a	15.52a
	160	♦	146.4a	42.00a	188.4a	570.3b	671.4a	222.8a	232.4b	96.0a	4.012a	1.150a	35.13a	11.85a
LSD (p<0.05)		-	-	-	30.1	-	-	16.9	-	-	-	-	-	
234	130	92.75c	24.50a	117.2c	529bc	497cd	303.7a	228.8b	98.41a	6.06a	0.375a	23.70a	17.34a	
	160	122.5bc	33.25a	155.7bc	561bc	364.2d	400.6a	230.5b	100.2a	7.68a	1.060a	37.18a	14.43a	
312	130	162.7ab	31.50a	194ab	822.9a	702bc	224.1a	286.1a	99.71a	5.32a	1.045a	31.71a	15.21a	
	160	129.5bc	35.00a	164.5bc	557bc	720b	126.3a	222.0b	86.07a	2.36a	1.145a	29.76a	8.780a	
390	130	126.0bc	42.00a	168.0bc	489.5c	782ab	121.1a	233.5b	81.49a	1.39a	0.970a	35.83a	14.03a	
	160	187.2a	57.75 ^a	245.0a	591.5b	930a	141.5a	244ab	101.9a	1.98a	1.245a	38.44a	12.35a	
Interacción														
K		**	*	**	**	**	**	NS	NS	**	NS	NS	NS	
Ca		NS	NS	NS	**	NS	NS	*	NS	NS	NS	NS	NS	
K x Ca		**	NS	*	**	*	NS	**	NS	NS	NS	NS	NS	
CV%		18.3	36.3	19.3	5.9	13.7	59.3	8.1	20.7	53.3	70.99	20.7	32.3	

(NS) Efecto no significativo cuando P > 0.05. (*) Efecto significativo cuando P < 0.05. (**) Efecto altamente significativo cuando P < 0.01. Las letras diferentes en cada columna indican diferencias significativas en la prueba de ♦LSD y Tukey (P < 0.05). (Nt) Nitrógeno total.

Los resultados obtenidos permiten establecer tres efectos importantes en la composición de la savia derivados de la concentración del K y el Ca en el medio nutritivo:

a) Antagonismo entre el K y Ca. En la literatura se ha reportado ampliamente en diversas especies de plantas la relación antagónica entre K y Ca (Alcántar-

González *et al.*, 2016; Marschner, 2012; Mengel & Kirkby, 2000). Para este estudio, el K sí afectó el contenido de Ca, pero el Ca no afectó la concentración de K en savia.

b) Antagonismo entre Ca, Mg y P. El Ca afectó negativamente el contenido de Mg y P. Este dato concuerda con lo reportado por Benton (2012) quien menciona que el Ca ejerce un impacto antagónico sobre el Mg. Se ha propuesto que el Ca^{2+} podría precipitar con el P como fosfato de calcio en savia (Barker & Pilbeam, 2015; Robson & Pitman, 1983), lo que disminuiría la disponibilidad y translocación de ambos elementos y explicaría el comportamiento observado.

c) Sinergismo del K con N. El K afectó positivamente el contenido de N, principalmente en forma de NO_3^- . Al igual que el análisis de tejidos vegetales base seca, se comprueba que el aumento en la concentración de K^+ incrementa la absorción y transporte de NO_3^- en la planta. De acuerdo con Alcántar-González *et al.* (2016) y Szczerba *et al.* (2009), el K^+ se transporta vía xilema en cotransporte con el NO_3^- , lo que sugiere que el aumento de K mejora el transporte de N en la planta y consecuentemente su contenido en savia.

El K^+ contribuye en la regulación del transporte general del floema. Una alta absorción de K induce por efecto osmótico el flujo de agua dentro del complejo celular favoreciendo el aumento de presión y movimiento por flujo de masas, mientras que la liberación de K desde el tejido floemático hacia algún otro tejido conduce a la liberación de agua contribuyendo al mecanismo de succión (Mengel & Kirkby, 2000), de modo que las altas concentraciones de K en savia del floema tienden a ser elevadas. Dicho esto, la concentración de K^+ en savia fue superior en relación a todos los demás macronutrientes cuantificados (Cuadro 2.9).

Cabe destacar, que la concentración de nutrientes en savia varió notablemente con respecto al contenido en tejido vegetal, la razón de ello se relaciona con el tipo de muestra analizada. El fluido de los tejidos conductores (xilema y floema), convencionalmente conocido como savia, es un material muy sensible a las oscilaciones de nutrientes (Cadahia, 2008), de modo que su análisis permite conocer la situación nutricional de una planta en un momento específico de su

desarrollo o condición de fertilización (Etchevers *et al.*, 2000). A diferencia, el análisis nutrimental de tejido foliar proporciona un valor medio del estado nutrimental de la planta, desde el inicio del ciclo del cultivo hasta la toma de la muestra, lo que puede representar ciertas desventajas, pues en algunos casos se puede llegar a enmascarar la relación causa-efecto de una situación nutrimental específica (Cadahia, 2008; Mendoza *et al.*, 2014). En términos prácticos, el análisis de savia expresa la condición nutrimental inmediata de la planta, mientras que el análisis foliar refleja el estado nutrimental a lo largo del ciclo del cultivo.

Los intervalos de concentración de nutrientes en savia son bastante amplios (Cuadro 2.10), de modo que los resultados obtenidos se ubicaron dentro de este intervalo. No obstante, esta situación no permite distinguir si el cultivo se encontró bajo un estado de suficiencia, deficiencia o exceso de nutrientes, para ello sería necesario disponer de rangos de suficiencia en savia específicos para zarzamora, lo cual en la literatura consultada no fue posible encontrar.

Cuadro 2.10. Intervalos de concentración de elementos reportados en análisis de savia en distintas especies.

Nutriente	Valores mínimos y máximos (mg·L ⁻¹)
NO ₃ ⁻	40 – 1500
NH ₄ ⁺	Trazas – 600
P (PO ₄ H ₂ ⁻)	15 – 500
Cl ⁻	40 – 8000
S (SO ₄ ²⁻)	40 – 2000
Na ⁺	10 – 1000
K ⁺	1000 – 1200
Ca ²⁺	40 – 2000
Mg ²⁺	80 – 500

Fuente: Cadahía, 2008.

2.4. CONCLUSIONES

Repartición de nutrimentos. Las hojas y raíces fueron los órganos donde se concentró la mayor cantidad de nutrimentos. En tejido foliar, N, K y Mn estuvieron presentes en mayor concentración respecto a los demás órganos; en raíz, predominó P, Ca, Fe y Zn.

Suficiencia nutrimental en tejido foliar. Las plantas presentaron deficiencia latente de Ca y Mg para todos los tratamientos como resultado de un déficit o desbalance de nutrimentos en las soluciones propuestas, por lo que se sugiere ajustar dichos valores para estudios posteriores. Por su parte, la deficiencia de N y excesos de B y Mn se cree fueron resultado de las diferentes concentraciones de K y Ca.

Concentración de nutrimentos en tejido vegetal. Las altas concentraciones de K generaron déficit de Ca y viceversa, mostrando un comportamiento antagónico entre dichos elementos. A medida que la diferencia en la relación K/Ca en solución fue mayor, se observó un efecto antagónico mayor de K sobre Ca. El nitrógeno mostró un comportamiento sinérgico con el K. La acumulación de Fe se vio afectada positivamente por el Ca. Por su parte, el Cu mostró sinergismo tanto con el K como con el Ca. Las concentraciones de K y Ca en la solución nutritiva y su interacción K x Ca no mostraron relación con la acumulación de P, Mg, B, Mn y Zn en los tejidos de la planta.

Análisis nutrimental de savia. Los micronutrimentos no mostraron una respuesta significativa a las concentraciones en la solución nutritiva e interacción del K y Ca. En macronutrimentos se observó una relación antagónica entre el K y el Ca, una relación antagónica del Ca sobre el contenido de Mg y P y un efecto positivo del K en el contenido de NO_3^- y K en savia.

2.5. LITERATURA CITADA

- Ahn, S. J., Shin, R., & Schachtman, P.** (2004). Expression of KT/KUP genes in *Arabidopsis* and the role of root hairs in k^+ uptake. *Plant Physiology*, 134: 1135-1145.
- Alcántar-González, G., Trejo-Téllez, L., & Gómez-Merino, F. C.** (2016). *Nutrición de cultivos* (2ª ed.). México: Biblioteca Básica de Agricultura. 443 pp.
- Azcón-Bieto, J., & Talón, M.** (2013). *Fundamentos de fisiología vegetal* (2ª ed.). España: McGraw-Hill – Interamericana. 651 pp.
- Amtmann, A., Hammond, P. J., Armengaud, P., & White, J.** (2006). Nutrient sensing and signalling in plants: potassium and phosphorus. *Advances in Botanical Research*, 43: 209-257.
- Buskiene, L., & Uselis, N.** (2008). The influence of nitrogen and potassium fertilizer on the growth and yield of raspberries cv. 'Polana'. *Agronomy Research* 6(1): 27-35.
- Bar-Tal, A., & Pressman, E.** (1996). Root restriction and potassium and calcium solution concentrations affect dry-matter production, cation uptake, and blossom-end rot in greenhouse tomato. *Journal American Society Horticultural of Science* 121(4): 649-655.
- Barker, A., & Pilbeam, D.** (2015). *Handbook of plant nutrition* (2ª ed.). EUA: CRC Press. 608 pp.
- Benton, J., Jr.** (2012). *Plant nutrition and soil fertility manual* (2ª ed.). EUA: CRC Press. 273 pp.
- Bolda, M., Gaskell M., Mitcham E., & Cahn M.** (2012). *Fresh market caneberry production manual*. EUA: University of California. 74 pp.
- Britto, T. D., & Kronzucker, J. H.** (2008). Cellular mechanisms of potassium transport in plants. *Physiologia Plantarum*, 133: 637–650.

- Bushway, L., Pritts, M., & Handley.** (2008). *Raspberry & blackberry production guide for the northeast, midwest, and eastern Canada*. EUA: Plant Life Sciences Publishing, NRAES-35.157 pp.
- Buwalda, J. G., & Smith, G. S.** (1991). Influence of anions on the potassium status and productivity of kiwifruit (*Actinidia deliciosa*) vine. *Plant and Soil*, 133: 209-218.
- Cadahía, L. C.** (2008). *La savia como índice de fertilización. Cultivos agroenergéticos, hortícolas, frutales y ornamentales*. España: Ediciones Mundi-Prensa. 255 pp.
- Del Amor, F., & Rubio, S. J.** (2009). Effects of antitranspirant spray and potassium: calcium: magnesium ratio on photosynthesis, nutrient and water uptake, growth, and yield of sweet pepper. *Journal of Plant Nutrition* 32:1, 97-111.
- Dilmaghani, R. M., Malakouti, J. M., Neilsen, H. G., & Fallahi, E.** (2005). Interactive effects of potassium and calcium on K/Ca ratio and its consequences on apple fruit quality in calcareous soils of Iran. *Journal of Plant Nutrition* 27(7): 1149-1162
- Etchevers, B. J., Goiberg, G., López, R. R., Padilla, C. J., Alvarado, L. J., Hidalgo, M. C., Cruz, H. L., Guerrero, P. A., & Miranda, C. E.** (2000). *Manual de Procedimientos analíticos para análisis de suelos y plantas del Laboratorio de Fertilidad de Suelos*. México: IRENAT-Colegio de Posgraduados. Sociedad Mexicana de la Ciencia del Suelo, A. C. 40 pp.
- Galindo-Reyes, M. A., González-Hernández, V. A., López-Jiménez, A., Sánchez-García, P., Soto-Hernández, M. R., & Muratalla-Lúa, A.** (2011). Concentración y acumulación de N, P y K en frambuesa roja (*Rubus idaeus* L.) manejada a dos cosechas anuales. *Terra Latinoamericana* 29(2): 143-151.
- Galletta, G., & Himelrick, D.** (1990). *Small fruit crop management*. EUA: Prentice Hall Career & Technology.

- Hart, J., Strik, B. C., & Rempel, H.** (2006). *Caneberries. Nutrient management guide*. EUA: Oregon State University. 8 pp.
- Lawlor, D. W., Kontturi, M., & Young, A. T.** (1989). Photosynthesis by flag leaves of wheat in relation to protein, ribulose biphosphate carboxylase activity and nitrogen supply. *Journal of Experimental Botany*, 40:43–52.
- Ma, T., & Zuazaga, G.** (1942). Micro-Kjeldahl determination of Nitrogen. A new indicator and an improved rapid method. *Industrial & Engineering Chemistry Analytical Edition* 14(3): 280-282.
- Marschner, P.** (2012). *Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants* (3^a ed.). EUA: Elsevier. 651 pp.
- Mendoza, B., Marcó, P. L., Almas, L., & Rodríguez, V.** (2014). Evaluación de dos métodos de digestión ácida en el análisis de tejido foliar de caña (*Saccharum officinarum* L.). *Ciencia y Tecnología* 7(2): 9-20.
- Mengel, K., & Kirkby, E. A.** (2000). *Principios de nutrición vegetal* (4^a ed.). Suiza: Instituto Internacional del Potasio. 608 pp.
- Naraguma, J., & Clark, R. J.** (1998). Effect of nitrogen fertilization on 'Arapaho' thornless blackberry. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 29:17-18.
- Nukaya, A., Goto, K., Jang, A., Kano, A., & Ohkawa, K.** (1995). Effect of K /Ca ratio in the nutrient solution on incidence of blossom-end rot and gold specks of tomato fruit grown in rockwool. *Acta Horticulturae* 396: 123-130.
- Peñalosa, J. M., & Cáceres, M. D., & Sarro, M. J.** (1995). Nutrition of bean plants in sand culture: influence of calcium/potassium ratio in the nutrient solution. *Journal of Plant Nutrition* 18(10): 2023-2032.
- Robson A. D., & Pitman M. G.** (1983) Interactions between nutrients in higher plants. En: Läuchli A., & Bielecki R. L. (Eds.), *Inorganic plant nutrition. encyclopedia of plant physiology* (pp. 147-180). Alemania: Springer.

- Sánchez, P.** (sin fecha) Nutrición de zarzamora. Colegio de Postgraduados en Ciencias Agrícolas. Disponible: https://www.academia.edu/29678746/Manual_Nutricion_Zarzamora. Abril de 2020.
- Strik, C. B., & Bryla, R. D.** (2015). Uptake and partitioning of nutrients in blackberry and raspberry and evaluating plant nutrient status for accurate assessment of fertilizer requirements. *HortTechnology* 25(4): 452-459.
- Szczerba, W. M., Britto, T. D., & Kronzucker, J. H.** (2009). K⁺ transport in plants: Physiology and molecular biology. *Journal of Plant Physiology*, 166(2009): 447-466.
- Tagliavini, M., Zavalloni, C., Rombolà, A. D., Quartieri, M., Malaguti, D., Mazzanti, F., Millard, P., & Marangoni, B.** (2000). Mineral nutrient repartitioning to fruits of deciduous trees. *Acta Horticulturae*, 512: 131-140.
- Taiz, L., & Zeiger, E.** (2006). *Fisiología vegetal* (3ª ed.). España: Publicacions de la Universitat Jaume. 1338 pp.
- Trejo-Téllez, L. I., Ramírez-Martínez, M., Gómez-Merino, F., García-Albarado, J. C., Baca-Castillo, G., & Tejeda-Sartorius, O.** (2013). Evaluación física y química de tezontle y su uso en la producción de tulipán. *Revista mexicana de ciencias agrícolas*, 4:863-876.

CAPÍTULO III. EVALUACIÓN DE RELACIONES K/Ca EN EL CRECIMIENTO VEGETATIVO Y ASPECTOS ANATÓMICOS DE ZARZAMORA (*Rubus* sp.) CV. TUPY

EVALUACIÓN DE RELACIONES K/Ca EN EL CRECIMIENTO VEGETATIVO Y ASPECTOS ANATÓMICOS DE ZARZAMORA (*Rubus* sp.) CV. TUPY

RESUMEN

El potasio y el calcio cumplen gran variedad de funciones fisiológicas imprescindibles en la planta, por lo que la variación en su suministro puede incidir en el desarrollo y crecimiento de las plantas. Se ha documentado que dichos elementos pueden interactuar de forma antagónica, por lo que la respuesta de estos elementos en el cultivo no siempre es proporcional a su concentración individual en el medio nutritivo. El objetivo de esta investigación fue evaluar el crecimiento de tallo, acumulación de materia vegetal, concentración de azúcares solubles totales y pigmentos fotosintéticos en hoja, además de parámetros anatómicos en el tejido foliar en plantas de zarzamora (*Rubus* sp.) cv. Tupy desarrolladas en diferentes concentraciones de Ca^{+2} (6.5 y 8 meq·L⁻¹) y K^{+} (6, 8 y 10 meq·L⁻¹) en la solución nutritiva, bajo un diseño factorial de tratamientos 2x3 y experimental completamente al azar. Los niveles de Ca, K y su interacción K x Ca mostraron efectos significativos en las variables evaluadas. La relación K/Ca influyó en la longitud y diámetro de tallo, así como en la acumulación de peso seco y fresco en la planta. La concentración de azúcares solubles totales en hoja fue influenciada fuertemente por el suministro de K en el medio nutritivo. Asimismo, la alta concentración de K generó un efecto positivo en el contenido de clorofilas y carotenoides en hoja, grosor de hoja, grosor de epidermis y frecuencia estomática.

Palabras clave: Biomasa, clorofila, azúcares solubles totales, frecuencia estomática.

EVALUATION OF K/Ca RATIO IN VEGETATIVE GROWTH AND ANATOMICAL FEATURES OF ZARZAMORA (*Rubus* sp.) CV. TUPY

ABSTRACT

Potassium and calcium have a great variety of essential physiological functions in the plant, so the variation in their supply can affect the development and growth of plants. It has been documented that these elements can interact in an antagonistic way, so the response of these elements in the crop is not always proportional to their individual concentration in the nutrient solution. The objective of this research was to evaluate the growth of the stem, the accumulation of plant matter, the concentration of total soluble sugars and photosynthetic pigments in the leaf, in addition to anatomical parameters in the leaf tissue in blackberry plants (*Rubus* sp.) cv. Tupy subjected to different concentrations of Ca^{+2} (6.5 and 8 $\text{meq}\cdot\text{L}^{-1}$) and K^{+} (6, 8 and 10 $\text{meq}\cdot\text{L}^{-1}$) in the nutrient solution, under a factorial design of 2x3 and completely randomized experimental treatments. The levels of Ca, K and their interaction K x Ca react specific effects on the evaluated variables. The K/Ca ratio was shown to influence stem length and diameter, as well as dry and fresh weight density in the plant. The concentration of total soluble sugars in the leaf was strongly influenced by the supply of K in the nutrient solution. Likewise, the high concentration of K generated a positive effect on the content of chlorophylls and carotenoids in the leaf, leaf thickness, epidermis thickness and stomatal frequency.

Key words: Biomass, chlorophyll, total soluble sugars, stomatal frequency.

3.1. INTRODUCCIÓN

El potasio es responsable de muchas funciones fisiológicas en las plantas, actúa como cofactor o activador de más de 50 sistemas enzimáticos, entre los que figuran las oxidoreductasas, deshidrogenasas, transferasas, sintetasas y quinasas (Azcón-Bieto & Talón, 2013). El mantenimiento general del aparato fotosintético demanda K y su deficiencia reduce la actividad fotosintética, contenido de clorofila y translocación del carbono fijado (Szczërba *et al.*, 2009). Por otra parte, el Ca es necesario en la integridad y funcionalidad de las membranas, está implicado en el funcionamiento de hormonas y la señalización para generar respuestas ante los cambios ambientales, además participa en los procesos de elongación y multiplicación celular (Alcántar-González *et al.*, 2016; Azcón-Bieto & Talón, 2013).

Es habitual que en la agricultura convencional la aplicación de fertilizantes se realice con altos excedentes para evitar las deficiencias nutrimentales en el cultivo. No obstante, este tipo de prácticas conllevan muchos efectos negativos al medio ambiente (Del Amor & Marcelis, 2003) y el aumento en los costos de producción, lo que incentiva la necesidad de hacer cada vez más precisos los programas de fertilización a fin de conseguir la máxima eficiencia en el uso de los fertilizantes.

En condiciones de exceso de K en el medio nutritivo, su consumo por la planta también se incrementa, lo que puede generar una interferencia en la absorción y la disponibilidad fisiológica del Ca y Mg (Azcón-Bieto & Talón, 2013). Mientras que el exceso de Ca externo también puede afectar negativamente la incorporación de K por la planta, debido al antagonismo entre ambos elementos (Barker & Pilbeam, 2015). La cantidad de K y Ca disponible es un factor que influye de manera importante en el metabolismo, crecimiento, desarrollo y rendimiento de los cultivos (Ding *et al.*, 2006). De tal modo que, en el esquema de nutrición de los cultivos, el suministro de un nutriente no solo se debe enfocar a cubrir su propia demanda en la planta, sino también vigilar el balance que guarda con los demás nutrientes (Buskiene & Uselis, 2008).

Por lo tanto, el objetivo del presente estudio fue evaluar el efecto de diferentes niveles de K, Ca y su interacción en el crecimiento vegetativo, atributos funcionales y variables anatómicas en zarzamora (*Rubus* sp.) cv. Tupy, bajo la hipótesis que la variación en concentraciones de K, Ca y su interacción K x Ca tendrán un efecto diferencial en dichas variables de respuesta.

3.2. MATERIALES Y MÉTODOS

3.2.1. Sitio de estudio

El desarrollo del proyecto se llevó a cabo durante el periodo de noviembre de 2018 a noviembre de 2019 en un invernadero de cristal localizado bajo las coordenadas UTM 512,042.57 m E 2,155,431.18 m N zona 14N datum WGS84, ubicado dentro de las instalaciones de la Universidad Autónoma Chapingo en el Municipio de Texcoco de Mora, Estado de México. En el invernadero, durante el periodo de mayo a octubre de 2019 se monitorearon las condiciones ambientales de temperatura y humedad relativa con el uso de un datalogger marca *Extech modelo RHT10*, así como la cantidad de luz con un luxómetro marca *Steren modelo HER410*. El promedio de temperatura registrada durante este periodo fue de 23.0 °C y una humedad relativa de 60.9%. La cantidad promedio de luz registrada dentro del invernadero fue de 8,060 luxes a las 12:00 h.

3.2.2. Diseño de tratamientos

Los tratamientos se conformaron con un diseño factorial 3x2, donde los factores y niveles de estudio fueron: 1) Potasio a concentraciones de 6, 8 y 10 meq·L⁻¹; y 2) Calcio a concentraciones de 6.5 y 8 meq·L⁻¹ en la solución nutritiva, cuya combinación generó seis soluciones nutritivas para conformar los seis tratamientos. Para cada una de las soluciones se evitó la variación de concentración de los demás macronutrientes (N, P y Mg) y micronutrientes, con excepción del azufre, ya que, fue necesario variar su contenido para ajustar la suma de aniones con respecto a las variaciones dadas en la suma de cationes (Cuadro 3.1). La concentración de micronutrientes empleada fue igual en todos los tratamientos: 1.875 mg·L⁻¹ de Fe, 0.925 mg·L⁻¹ de Mn, 0.5 mg·L⁻¹ de B, 0.15 mg·L⁻¹ de Zn, 0.075 mg·L⁻¹ de Cu y 0.05 mg·L⁻¹ de Mo.

El suministro de las soluciones nutritivas se realizó de manera continua desde el inicio del cultivo hasta el retiro de las plantas por medio de un sistema de riego por goteo automatizado. Asimismo, todas las soluciones nutritivas se ajustaron a un rango de pH entre 5.5 y 6.0 para facilitar la disponibilidad de todos los nutrientes a la raíz. Dadas las diferencias de concentraciones de K⁺ y Ca²⁺ en

los tratamientos generados se conformaron diferentes relaciones catiónicas (K/Ca, K/Mg y Ca/Mg) las cuales se muestran en el Cuadro 3.2.

Cuadro 3.1. Composición de macronutrientes de las soluciones nutritivas de cada tratamiento y su conductividad eléctrica (CE).

Trat.	NO ₃ ⁻	H ₂ PO ₄ ⁻	SO ₄ ⁻²	NH ₄ ⁺	K ⁺	Ca ⁺²	Mg ⁺²	Σ Aniones	Σ Cationes	CE
	(meq·L ⁻¹)									(dS/m)
1	12.33	1	3.42	1	6	6.5	3.25	16.75	16.75	1.6
2	12.33	1	4.92	1	6	8	3.25	18.25	18.25	1.8
3	12.33	1	5.42	1	8	6.5	3.25	18.75	18.75	1.8
4	12.33	1	6.92	1	8	8	3.25	20.25	20.25	2.0
5	12.33	1	7.42	1	10	6.5	3.25	20.75	20.75	2.0
6	12.33	1	8.92	1	10	8	3.25	22.25	22.25	2.2

Cuadro 3.2. Relaciones catiónicas generadas para cada uno de los tratamientos.

Tratamiento	K/Ca	K/Mg	Ca/Mg
	(ppm)		
1	1.8	6	3.3
2	1.4	6	4.1
3	2.4	8	3.3
4	1.9	8	4.1
5	3.0	10	3.3
6	2.4	10	4.1

3.2.3. Diseño experimental

Los seis tratamientos se arreglaron en un diseño experimental completamente al azar con seis repeticiones, resultando un total de 36 unidades experimentales. Cada unidad experimental estuvo conformada de una planta de zarzamora cultivada en una bolsa de polietileno bicolor con capacidad de 20 L empleando arena de tezontle como sustrato. Para ello se emplearon esquejes enraizados de zarzamora (*Rubus* sp) cv. Tupy de aproximadamente 13.75 cm de longitud obtenidos en Michoacán de productores de la región.

3.2.4. Variables de respuesta

Para evaluar el crecimiento vegetativo de las plantas se cuantificó la longitud de tallo, diámetro de tallo, peso fresco, biomasa y volumen de raíz. Las mediciones de las plantas se realizaron directamente en el invernadero y para el caso de la biomasa, peso fresco y volumen de raíz, estas se determinaron en el laboratorio de Nutrición Vegetal del Departamento de Suelos. Para cada variable de respuesta se realizaron seis repeticiones.

Cuadro 3.3. Fechas de muestreo y método de determinación de las variables de respuesta de crecimiento.

Variable	Fechas de muestreo	Método
Longitud del tallo	Se realizaron 5 muestreos semanales del 15 de mayo al 12 junio de 2019, correspondientes a los 180 a 208 días después del trasplante.	Con el uso de un flexómetro marca Truper se midió de la base (en la intersección con el sustrato) hasta la punta del tallo principal.
Diámetro del tallo	Se realizaron 5 muestreos semanales del 15 de mayo al 12 junio de 2019, correspondientes a los 180 a 208 días después del trasplante.	Con el uso de un vernier digital marca Truper se midió el diámetro del tallo principal a una altura de 10 cm de la base (intersección con el sustrato).
Peso fresco	Debido a que se trató de un muestreo destructivo, este se realizó al final del experimento en noviembre de 2019.	Se realizó el retiro de las plantas y separación de sus órganos (hojas, tallo y raíz). De manera individual para cada planta, se cuantificó la materia en estado fresco de cada órgano con el uso de una balanza analítica marca Ohaus modelo Explorer.
Biomasa o peso seco	Debido a que se trató de un muestreo destructivo, este se realizó al final del experimento en noviembre de 2019.	El material vegetal fresco previamente segmentado por órganos se depositó en bolsas de papel y se ingresó a una estufa de secado por convección marca Binder modelo ED400 durante 48 horas a 70 °C. El material vegetal seco se pesó en una balanza analítica marca Ohaus modelo Explorer.

Volumen de raíz	Debido a que se trató de un muestreo destructivo, este se realizó al final del experimento en noviembre de 2019.	Las raíces frescas se lavaron y se introdujeron a una probeta de plástico de 1 L de capacidad y por medio del desplazamiento del agua se calculó su volumen.
-----------------	--	--

Adicionalmente para evaluar el efecto de los tratamientos en aspectos anatómicos y de síntesis de algunas sustancias químicas en la hoja, durante el mes de octubre de 2019 se determinaron en el Laboratorio de Fisiología de Frutales del Departamento de Fitotecnia las siguientes variables de respuesta:

Azúcares solubles totales en hoja. Esta variable se cuantificó conforme al método de antrona descrito por Witham *et al.* (1971), utilizando hojas maduras del tercio medio de la planta. El material vegetal fresco se cortó en trozos pequeños. Se pesaron 2 g del material vegetal y se le agregaron 50 ml de etanol (80%). Transcurridas 24 horas, la mezcla se molió en una licuadora marca Osterizer y se filtró con papel filtro de porosidad media, para después aforar a 50 ml con etanol (80%). Se tomó 1 ml de la mezcla y se llevó a baño maría hasta evaporar todo el solvente, una vez frío se resuspendió en 20 ml de agua destilada, de esta mezcla se tomó 1 ml y se agregaron 2 ml de agua destilada y 6 ml de reactivo de antrona (0.8 g de antrona Merck en 200 ml de H₂SO₄) y se llevó a ebullición durante 3 min en baño maría y se dejó enfriar. Por último, se midió su absorbancia a 600 nm en un espectrofotómetro uv-visible marca Thermo Scientific modelo Genesys 10S. Se realizaron 4 repeticiones por tratamiento.

a) Pigmentos vegetales. Se determinó la concentración de clorofila a, b, clorofilas totales y carotenoides en tejido foliar de acuerdo con el método de Witham *et al.* (1971). Para ello se colectaron hojas fuente de la planta, las cuales se lavaron con agua del grifo y agua destilada, posteriormente se cortaron en trozos pequeños y se pesó 0.7 g en una balanza analítica marca Ohaus modelo Explorer. La muestra vegetal se molió en un mortero con 7 ml de acetona (80%), se filtró y la fracción líquida se dejó reposar durante 24 horas en condiciones de refrigeración y oscuridad. De dicha solución se tomó 1 ml y se aforó a 10 ml con acetona (80%) y se procedió

a medir su absorbancia a 645, 646, 470 y 663 nm para calcular el contenido de pigmentos de acuerdo con las ecuaciones que refiere Lichtenthaler (1984).

b) Frecuencia estomática. Para esta variable se seleccionaron hojas fuente de la planta, las cuales se lavaron con agua destilada y se dejaron secar. Posteriormente se colocó una capa de esmalte transparente marca Renova en el envés de la hoja, en la parte central de la lámina, en la zona intervenal y se dejó secar durante 15 minutos. La capa de esmalte se removió cuidadosamente y se montó en un portaobjetos para su observación en un microscopio óptico marca Axiostar, donde se contó el número de estomas por unidad de área con un objetivo de 40x. Se realizaron 12 repeticiones por tratamiento, correspondientes a 3 observaciones por lámina y 4 láminas por tratamiento.

c) Variables anatómicas. Se realizaron cortes anatómicos transversales de hojas fuente con la microtécnica convencional de inclusión en parafina. Las preparaciones resultantes se observaron en un microscopio con escala marca Axiostar donde se midió el grosor de hoja, el grosor de la epidermis superior y el grosor del parénquima en empalizada con 9 repeticiones por tratamiento conformadas por 3 observaciones por lámina y 3 láminas por tratamiento.

3.2.5. Análisis de datos

Respecto al análisis estadístico, se realizó un análisis de varianza y en los casos donde se encontraron diferencias significativas se aplicó una prueba de diferencias de medias con LSD y Tukey ($p < 0.05$). Las pruebas estadísticas se llevaron a cabo con el paquete estadístico SAS University Edition.

3.3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

3.3.1. Longitud del tallo

Durante los 180 a los 208 ddt se registró de manera semanal la longitud del tallo principal de las plantas, los resultados se muestran en el Cuadro 3.4. Los factores de forma individual no generaron efectos significativos en la longitud del tallo para ningún periodo de tiempo. Por el contrario, la interacción K x Ca mostró efectos significativos en la longitud del tallo. Durante las 5 semanas de evaluación se observó un comportamiento constante, manifestando menor longitud como resultado de la disminución en concentración de Ca de 160 a 130 mg·L⁻¹, cuando la concentración de K fue alta (390 mg·L⁻¹) (Figura 3.1).

Cuadro 3.4. Longitud de tallo (cm) principal de zarzamora cv. Tupy medido semanalmente de los 180 hasta los 208 días después del trasplante (ddt), en respuesta a diferentes concentraciones de Ca y K en la solución nutritiva.

Nivel K	Nivel Ca	180 (semana 1)	187 (semana 2)	194 (semana 3)	201 (semana 4)	208 (semana 5)
(mg·L ⁻¹)		(ddt)				
234 [♦]		44.16a	65.08a	88.25a	115.9a	140.1a
312 [♦]		60.21a	80.01a	102.7a	131.8a	159.3a
390 [♦]		56.44a	71.03a	91.26a	117.7a	144.6a
LSD (p<0.05)		-	-	-	-	-
	130 [♦]	47.05a	66.02a	89.74a	117.4a	144.3a
	160 [♦]	61.00a	78.59a	98.76a	126.5a	152.08a
LSD (p<0.05)		-	-	-	-	-
234	130	46.35ab	70.18ab	94.96ab	123.90ab	152.07ab
	160	41.23ab	58.26ab	79.30ab	105.33ab	124.20ab
312	130	65.74ab	87.40ab	112.62ab	140.20ab	165.77ab
	160	55.37ab	73.53ab	94.13ab	124.47ab	153.66ab
390	130	31.41b	43.15b	64.51b	91.11b	117.91b
	160	81.46a	98.90a	118a	144.45a	171.40a
Interacción						
	K	NS	NS	NS	NS	NS
	Ca	NS	NS	NS	NS	NS
	K x Ca	*	**	**	*	**
	CV%	57.9	45.3	35.22	29.82	24.17

(NS) Efecto no significativo cuando $P > 0.05$. (*) Efecto significativo cuando $P < 0.05$. (**) Efecto altamente significativo cuando $P < 0.01$. Las letras diferentes en cada columna indican diferencias significativas en la prueba de [♦]LSD y Tukey ($P < 0.05$). La prueba de Tukey para la semana 4 y 5 se realizó con una $P=0.06$.

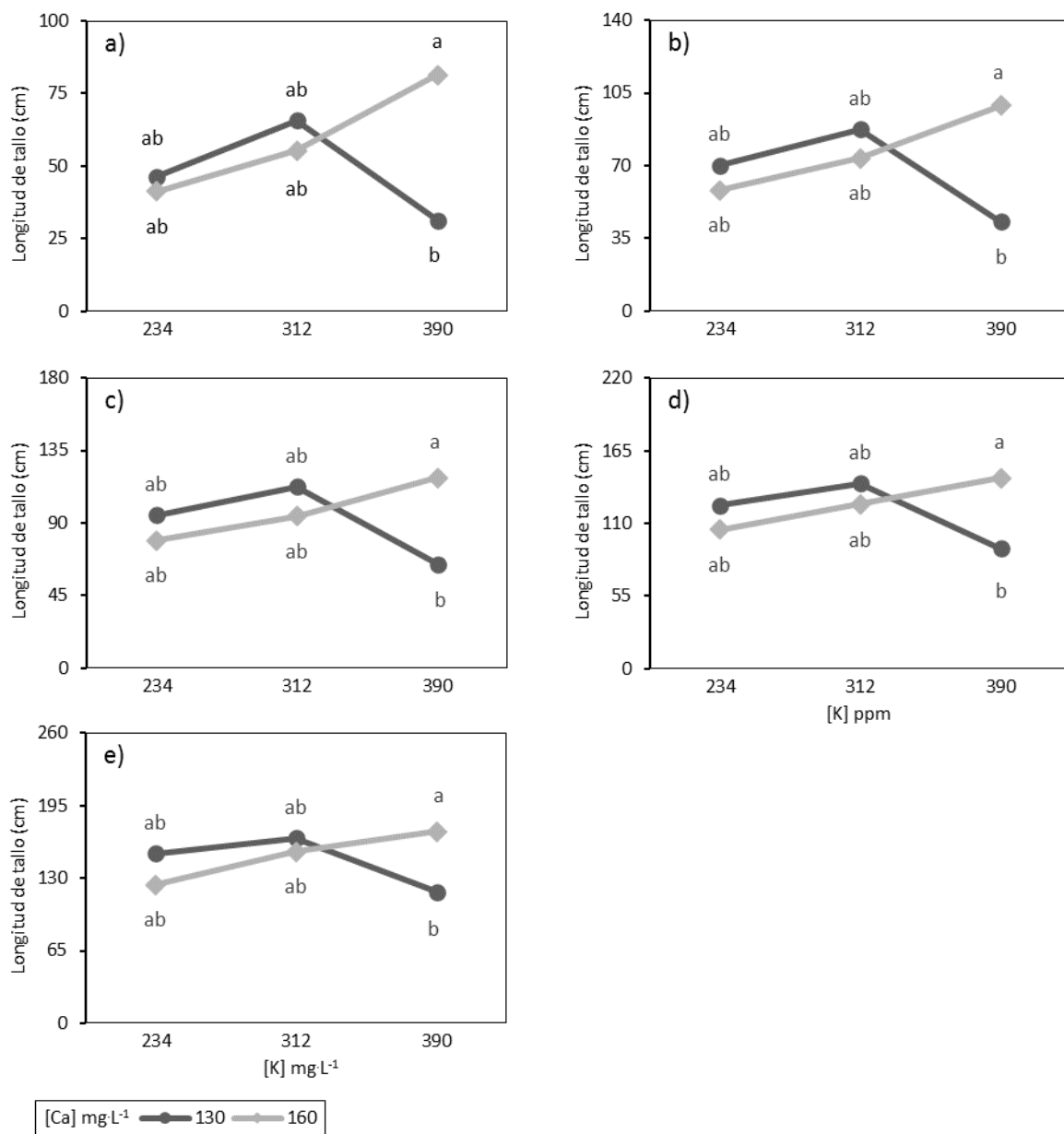


Figura 3.1. Interacción de los niveles de K y Ca en la longitud del tallo principal en zarzamora cv. Tupy durante los a) 180 ddt; b) 187 ddt; c) 194 ddt; d) 201 ddt; e) 208 ddt.

Los resultados indican que tanto el Ca como el K fueron requeridos a altas concentraciones para mantener la mayor tasa de crecimiento longitudinal del tallo, específicamente el Ca mostró ser determinante en esta variable. Es probable que la explicación a este comportamiento esté relacionada con las

funciones estructurales del Ca en la planta, pues este elemento además de participar en los procesos de elongación y división celular, interviene en la conformación de la lámina media, cuyo componente principal es el pectato de calcio (Azcón-Bieto & Talón, 2013; Mengel & Kirkby, 2000); de modo que la exigencia de calcio en tallo puede estar vinculada en parte a la necesidad de mantener mayor rigidez y resistencia en este tejido para sustentar las funciones de soporte y conducción en la planta.

Se ha demostrado que en tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.) las bajas concentraciones de Ca^{2+} en el medio nutritivo inhiben de manera importante el crecimiento de la planta, específicamente la altura del tallo (Sanz *et al.*, 2000). De acuerdo con Álvarez-Sánchez *et al.* (2008), el aumento en el suministro de Ca^{2+} mostró un incremento significativo en la altura de planta en *Lilium* a los 64 días después de la emergencia. En cultivo de cacahuate (*Arachis hypogea* L.), también se ha reportado que el aumento en la dosis de fertilización con Ca generó una respuesta positiva en la altura y peso seco de la planta (Kabir *et al.*, 2013).

Por su parte, el potasio cumple un papel importante en el crecimiento vegetal, el ingreso del K a las células provoca una presión osmótica dentro de la vacuola que permite la expansión celular (Ammann *et al.*, 2006; Szczerba *et al.*, 2009). No obstante, los resultados obtenidos no revelan un efecto directo del K sobre la longitud de los tallos, concordando con los datos reportados por Buskiene & Uselis (2008), en su estudio señalan que la altura de las primocañas en cultivo de frambuesa no fue afectada significativamente bajo distintas tasas de fertilización con K y N.

En tulipán, se ha encontrado que la disminución de la proporción K/Ca de 8.5/7.5 a 5.5/7.5 mol·m³ en la solución nutritiva provoca un aumento en la altura del tallo floral (Ramírez *et al.*, 2010). En términos de la relación K/Ca, en el presente estudio el aumento de la longitud del tallo se vio vinculado a una disminución de 3.0 a 2.4 en la relación K/Ca. Lo anterior sugiere que tanto el K como el Ca de forma individual no generan efectos importantes en el crecimiento del tallo, pero sí la proporción entre ambos elementos (K/Ca). En la Figura 3.2 se observa que

a una concentración de 160 mg·L⁻¹ de Ca, el aumento en los niveles de K llevó a un crecimiento lineal en la longitud del tallo, sin embargo, a 130 mg·L⁻¹ de Ca, el incremento en la concentración de K conlleva a un crecimiento lineal hasta los 390 mg·L⁻¹ de K, donde la altura de tallo disminuye notoriamente, correspondiendo con la mayor relación K/Ca (3.0). Bajo esta observación, se podría establecer que una alta relación K/Ca tiende a generar una disminución en el crecimiento longitudinal del tallo, debido probablemente a que una alta proporción de K tendría un efecto antagónico lo suficientemente fuerte para menguar las funciones fisiológicas del Ca en el tallo.

3.3.2. Diámetro del tallo

Cuadro 3.5. Diámetro del tallo (mm) principal de zarzamora cv. Tupy medido semanalmente de los 180 hasta los 208 días después del trasplante (ddt), en respuesta a diferentes concentraciones de Ca y K en la solución nutritiva.

Nivel K	Nivel Ca	180 (semana 1)	187 (semana 2)	194 (semana 3)	201 (semana 4)	208 (semana 5)
(mg·L ⁻¹)		(ddt)				
234 [♦]		4.66a	5.03a	5.24a	5.38a	5.52a
312 [♦]		4.64a	4.98a	5.20a	5.40a	5.65a
390 [♦]		4.05a	4.48a	4.81a	5.16a	5.42a
LSD (p<0.05)		-	-	-	-	-
	130 [♦]	4.48a	4.86a	5.16a	5.45a	5.75a
	160 [♦]	4.42a	4.80a	5.01a	5.17a	5.31a
LSD (p<0.05)		-	-	-	-	-
234	130	5.39a	5.63a	5.77a	5.87a	6.11a
	160	3.93ab	4.43a	4.71a	4.89a	4.94a
312	130	4.79ab	5.02a	5.22a	5.45a	5.73a
	160	4.49ab	4.93a	5.18a	5.34a	5.57a
390	130	3.26b	3.92a	4.49a	5.04a	5.41a
	160	4.84ab	5.04a	5.14a	5.28a	5.43a
Interacción						
	K	NS	NS	NS	NS	NS
	Ca	NS	NS	NS	NS	NS
	K x Ca	*	NS	NS	NS	NS
	CV%	31.07	28.89	27.2	26.14	25.89

(NS) Efecto no significativo cuando P > 0.05. (*) Efecto significativo cuando P < 0.05. () Efecto altamente significativo cuando P < 0.01. Las letras diferentes en cada columna indican diferencias significativas en la prueba de [♦]LSD y Tukey (P < 0.05).**

El suministro de K y Ca en diferentes concentraciones y relaciones no generó un cambio en el diámetro del tallo principal de zarzamora, con excepción de la interacción K x Ca para la semana 1 (Cuadro 3.5). En dicha interacción se

observó que, bajo una concentración de 130 mg·L⁻¹ de Ca, el aumento de K en la solución provocó un decremento significativo en el diámetro de tallo (Figura 3.2). Estos resultados indican una respuesta contraria a la reportada por Buskiene & Uselis (2008), quienes mencionan que la fertilización con K⁺ produjo un aumento en el diámetro de tallo en frambuesa. En otro estudio efectuado por Nava-Martínez *et al.* (2009) en tomate, se encontró que bajo dosis crecientes de Ca²⁺ (6-15 meq·L⁻¹) durante el mes de marzo no se observaron diferencias significativas en el diámetro de tallo, pero con otro lote evaluado durante el mes de mayo sí se encontró una reducción significativa en el diámetro de tallo con una alta concentración de Ca²⁺ (12 meq·L⁻¹).

Dichos antecedentes permiten suponer que, tanto las variaciones de K como de Ca en el medio nutritivo no conllevan una respuesta específica en el diámetro de tallo en la planta. Sin embargo, se plantea que la reducción en el diámetro del tallo pudo deberse a una alta proporción de K/Ca, pues el tratamiento 390/130 (K/Ca) que presentó el menor diámetro, también mostró la mayor relación K/Ca (3.0). Esto concuerda con los resultados obtenidos para la longitud de tallo, donde también dicho tratamiento mostró una reducción significativa.

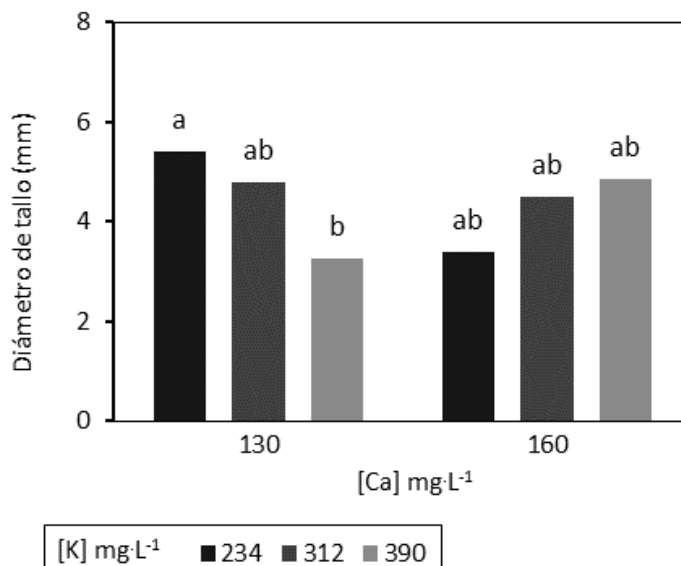


Figura 3.2. Interacción de los niveles de K y Ca en diámetro de tallo en zarzamora cv. Tupy a los 180 ddt.

3.3.3. Acumulación de materia vegetal

Tanto el volumen como el peso seco de la raíz se vieron afectados negativamente por el aumento en la concentración de Ca^{2+} en el medio nutritivo (Cuadro 3.6). De igual manera, el peso fresco y seco de hoja se vio favorecido cuando el contenido de Ca^{2+} en solución decreció. En tallo, el peso fresco mostró un aumento significativo conforme aumentó la dosis de K^+ en solución. En la interacción $\text{K} \times \text{Ca}$, el peso fresco y seco de raíz disminuyó significativamente con el aumento de Ca^{2+} , cuando la dosis de K^+ fue media y alta (Figura 3.3). En dichas interacciones, el aumento en el peso estuvo relacionado con una proporción K/Ca mayor en la solución nutritiva (Figura 3.3).

Cuadro 3.6. Peso fresco y peso seco por órganos de zarzamora cv. Tupy, en respuesta a diferentes concentraciones de Ca y K en la solución nutritiva.

Nivel K	Nivel Ca	P.F. hoja	P.S. hoja	P.F. tallo	P.S. tallo	P.F. raíz	P.S. raíz	P.F. total	P.S. total	Volumen
(mgL ⁻¹)		(g)								(ml)
234 [♦]		424.2b	148.4a	526.6b	198.8a	100.7a	40.84a	1051.5a	388.0a	91.58a
312 [♦]		423.3b	159.1a	626.9a	225.9a	115.0a	44.31a	1165.3a	429.4a	83.08a
390 [♦]		500.0a	174.2a	637.9a	223.8a	112.9a	48.79a	1250.9a	446.8a	96.00a
LSD (p<0.05)		-	-	98.4	-	-	-	-	-	29.3
	130 [♦]	485.5a	173.1a	613.5a	222.7a	119.1a	48.7a	1218.1a	444.6a	102.5a
	160 [♦]	401.1b	144.7b	572.1a	207.8a	98.8a	39.5b	1072.0a	392.1a	76.0b
LSD (p<0.05)		54.3	18.1	-	-	-	8.8	-	-	23.7
234	130	468.9a	163.3a	536.3a	199.2a	96.41b	36.82c	1101.6a	399.4a	93.50a
	160	379.5a	133.6a	516.9a	198.4a	104.9b	44.87abc	1001.5a	376.8a	89.66a
312	130	496.7a	182.2a	692.3a	250.8a	142.9a	54.16ab	1332.1a	487.3a	106.1a
	160	349.9a	136.0a	561.4a	201.0a	87.12b	34.47c	998.5a	371.5a	60.00a
390	130	491.9a	173.9a	611.5a	217.2a	117.7ab	56.40a	1221.0a	447.5a	109.2a
	160	510.2a	174.5a	670.8a	232.1a	107.0ab	39.28bc	1288.1a	445.9a	79.50a
Interacción										
K		NS	NS	*	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Ca		*	**	NS	NS	NS	*	NS	NS	*
K x Ca		NS	NS	NS	NS	*	*	NS	NS	NS
CV%		17.1	15.9	18.7	18.9	27.5	28.05	16.2	15.8	37.04

(NS) Efecto no significativo cuando $P > 0.05$. (*) Efecto significativo cuando $P < 0.05$. (**) Efecto altamente significativo cuando $P < 0.01$. Las letras diferentes en cada columna indican diferencias significativas en la prueba de [♦]LSD y Tukey ($P < 0.05$). (P.F.) Peso fresco. (P.S.) Peso seco.

Los resultados obtenidos sugieren dos patrones de respuesta en los tratamientos, por un lado, un efecto positivo del K^+ en la acumulación de materia,

y al contrario, un efecto negativo del Ca^{2+} en la acumulación de materia vegetal. El comportamiento del K puede ser explicado a través de sus funciones, ya que desempeña diversos roles fisiológicos y bioquímicos en la planta (Szczerba *et al.*, 2009), por lo que este elemento influencia fuertemente el crecimiento vegetativo, el cual se define como la formación y crecimiento de nuevas hojas, tallos y raíces (Mengel & Kirkby, 2000). Por otra parte, el efecto positivo del K en la acumulación de materia vegetal también podría estar vinculado con una respuesta sinérgica con el nitrógeno, debido al cotransporte del NO_3^- con el K^+ que existe vía xilema (Szczerba *et al.*, 2009).

De manera específica, el K participa en los procesos de osmorregulación y expansión celular durante los procesos de división celular (Amtmann *et al.*, 2006), e interviene en el crecimiento de meristemas, debido a que la absorción del K^+ en las células genera la despolarización del plasmalema, favoreciendo la liberación de H^+ y la acidificación del apoplasto, lo cual permite que el material de la pared celular pierda rigidez y se activen las enzimas hidrolizantes dando paso a la expansión celular (Mengel & Kirkby, 2000). Adicionalmente, se ha documentado que el efecto de las fitohormonas que están implicadas en el crecimiento de los tejidos meristemáticos es mejorado por la presencia de K^+ , mostrando un efecto sinérgico; asimismo, las altas concentraciones de K^+ pueden incrementar la actividad de la Rubisco carboxilasa al generar cambios en el pH, mejorando de esta manera la tasa de asimilación de CO_2 (Mengel & Kirkby, 2000).

El Ca, como nutrimento esencial, también colabora de manera importante en el crecimiento vegetativo al participar en los procesos de división y expansión celular, de modo que la ausencia de Ca en el medio nutritivo lleva en poco tiempo a una disminución crítica en la materia seca de toda la planta (Del Amor & Marcelis, 2003). No obstante, en el presente estudio el aumento en la concentración de Ca^{2+} generó una disminución en la acumulación de materia vegetal, lo cual podría deberse por un efecto antagónico del Ca sobre el K, más que por un efecto adverso del Ca sobre el crecimiento vegetal.

Por ejemplo, en un estudio desarrollado en rosas (*Rosa* sp.) en maceta, se observó que una alta relación K/Ca en el medio nutritivo afectó positivamente el peso seco de raíz y que por el contrario una baja relación K/Ca disminuyó el peso seco (Mortensen *et al.*, 2001). De manera similar, en el presente estudio se encontró un aumento significativo en el peso fresco y seco de raíz cuando la relación K/Ca de la solución nutritiva fue mayor (2.4-3.0) (Figura 3.3), lo que podría indicar que una alta relación K/Ca en el medio nutritivo puede incrementar la formación de materia vegetal.

Si bien los resultados obtenidos para esta variable parecen ser contradictorios con los encontrados para la longitud y diámetro de tallo, cabe resaltar que los muestreos de estas variables se realizaron en diferentes temporadas (Cuadro 3.3). Estudios realizados en plantas de zarzamora y frambuesa (Rempel *et al.*, 2004; Mohadjer, 2001) han demostrado que la acumulación de biomasa tiene variación a través de los meses y temporadas del año. Por lo cual, los valores de biomasa tienden a ser difíciles de comparar entre estudios diversos, aún más cuando se considera la variación dada por la edad de la planta al momento de realizar el muestreo.

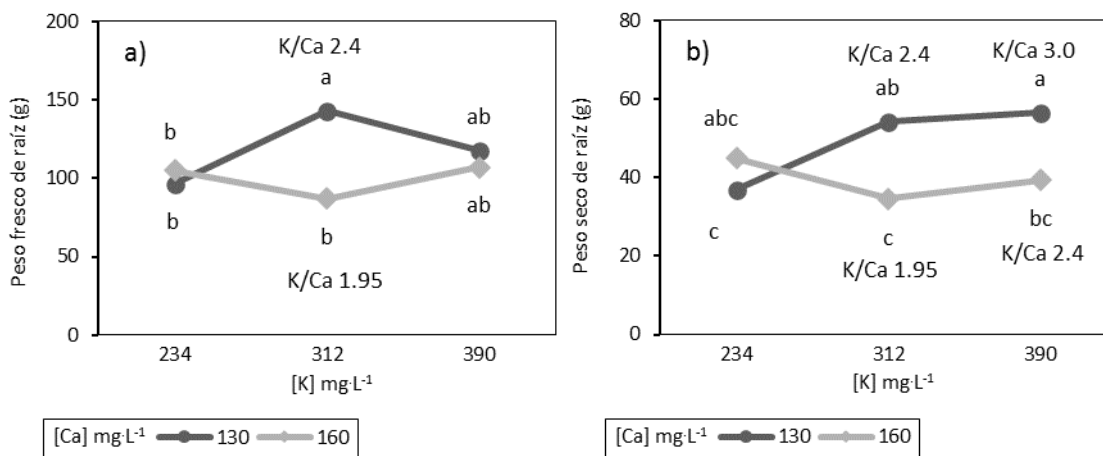


Figura 3.3. Efecto de la interacción de los niveles de K y Ca en a) peso fresco; b) peso seco de raíz.

3.3.4. Variables químicas en tejido foliar

3.3.4.1. Azúcares solubles totales

La concentración de azúcares solubles totales en tejido foliar mostró respuesta a la variación en la concentración de K y la interacción K x Ca (Cuadro 3.7). El aumento en la concentración de K en la solución tuvo un efecto negativo en la acumulación de azúcares en hoja. El mismo efecto se observó en la interacción K x Ca, ya que en ambas concentraciones de Ca (130 y 160 mg·L⁻¹), la disminución en la concentración de K en la solución generó un efecto positivo en la acumulación de azúcares solubles en hoja (Figura 3.4). Respecto al efecto del Ca en la interacción K x Ca, se observó que a nivel medio de K (312 mg·L⁻¹), el nivel más alto de Ca (160 mg·L⁻¹) mostró un incremento en el contenido de azúcares solubles. De acuerdo con la Figura 3.4, se observa que la concentración de azúcares solubles totales en hoja se vio favorecida cuando la relación K/Ca fue menor.

Cuadro 3.7. Concentración en hoja de azúcares solubles totales, clorofila a, clorofila b, clorofilas totales y carotenoides en tejido foliar de zarzamora cv. Tupy, en respuesta a diferentes concentraciones de Ca y K en la solución nutritiva.

Nivel K	Nivel Ca	Azúcares totales	Clorofila a	Clorofila b	Clorofilas totales	Carotenoides
(mg·L ⁻¹)		(mg · g ⁻¹ de p.f.)				
234 [♦]		65.45a	1.021b	0.397b	1.418b	0.216b
312 [♦]		55.81b	0.892b	0.343b	1.236b	0.196b
390 [♦]		53.59b	1.280a	0.496a	1.776a	0.272a
LSD (p<0.05)		3.6	0.2	0.08	0.2	0.04
	130 [♦]	57.68a	1.07a	0.41a	1.49a	0.22a
	160 [♦]	58.89a	1.05a	0.40a	1.46a	0.22a
LSD (p<0.05)		-	-	-	-	-
234	130	67.89a	1.187ab	0.462ab	1.652ab	0.247abc
	160	63.02a	0.855bc	0.332bc	1.185bc	0.185bc
312	130	51.49c	0.745c	0.285c	1.030c	0.165c
	160	60.13ab	1.040abc	0.402abc	1.442abc	0.227abc
390	130	53.65bc	1.290a	0.507a	1.797a	0.270ab
	160	53.53bc	1.270ab	0.485ab	1.755ab	0.275a
Interacción						
	K	**	**	**	**	**
	Ca	NS	NS	NS	NS	NS
	K x Ca	**	*	*	*	*
	CV%	5.9	18.01	18.8	18.1	17.5

(NS) Efecto no significativo cuando P > 0.05. (*) Efecto significativo cuando P < 0.05. (**) Efecto altamente significativo cuando P < 0.01. Las letras diferentes en cada columna indican diferencias significativas en la prueba de [♦]LSD y Tukey (P < 0.05).

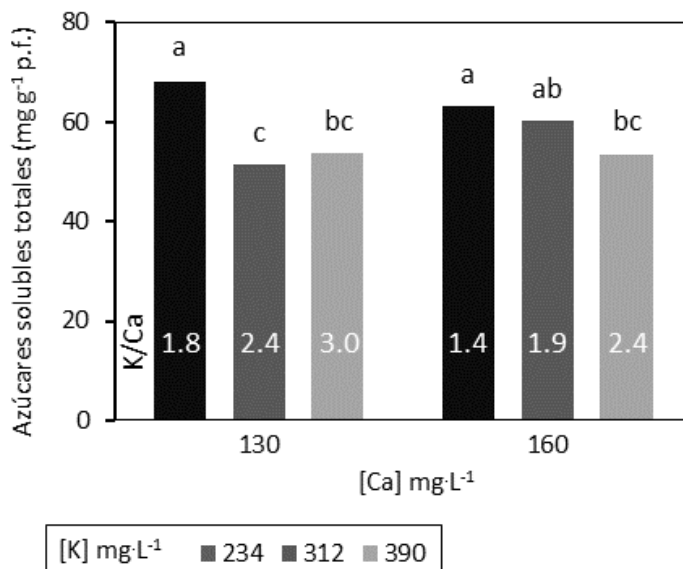


Figura 3.4. Interacción de los niveles de K y Ca en el contenido de azúcares solubles totales en tejido foliar en zarcamora cv. Tupy.

En diversos estudios se ha demostrado que los altos niveles de K afectan el contenido de azúcares en hoja (Mengel & Kirkby, 2000). En algodón se ha documentado que las altas dosis de fertilización con K generan una disminución en la concentración de glucosa (Pettigrew, 1999). Del Amor & Rubio (2009), reportan que una alta relación K/Ca decreció significativamente la concentración de fructuosa en hojas de pimiento. En trigo, la deficiencia de K resultó en una mayor acumulación de azúcar soluble en el tejido foliar (Ding *et al.*, 2006).

Más de 50 enzimas dependen completa o parcialmente de la presencia del potasio (Alcántar-González *et al.*, 2016), consecuentemente, el K actúa como cofactor de gran cantidad de enzimas involucradas en el metabolismo de los carbohidratos y proteínas (Barker & Pilbeam, 2015). De modo que, el aumento en la acumulación de azúcares en hoja como resultado de la deficiencia de K se ha atribuido a una disminución de la actividad de enzimas dependientes de K como la piruvato quinasa (Huber, 1985). Asimismo, se ha documentado que el K facilita la translocación de fotosintatos y proteínas, interviniendo en la carga y descarga de estas sustancias en el floema (Mengel & Kirkby, 2000). De acuerdo a Ding *et al.* (2006), la acumulación de carbohidratos solubles en las hojas se

cree que puede deberse a un déficit en la exportación de carbohidratos desde la fuente a los sitios de sumidero.

3.3.4.2. Pigmentos vegetales fotosintéticos

Los resultados obtenidos de la cuantificación en tejido foliar de clorofila a, clorofila b, clorofilas totales y carotenoides se muestran en el Cuadro 3.7. En todos los pigmentos evaluados se obtuvo una respuesta homogénea a los tratamientos. Se observó que la concentración de pigmentos aumentó significativamente con el incremento en los niveles de K en la solución. Por el contrario, los niveles de Ca no provocaron un efecto significativo en el contenido de pigmentos. En la interacción K x Ca se observó que la concentración baja de Ca ($130 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$) y aumento de 312 a $390 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ en K generó un incremento significativo en la concentración de pigmentos (Figura 3.5). Además, en el caso específico de los carotenoides se observó un incremento derivado del aumento en la concentración de K cuando la concentración de Ca fue alta ($160 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$).

Se sabe que el aparato fotosintético requiere de K^+ , en muchas especies se ha observado que su carencia genera una reducción en la actividad fotosintética, el contenido de clorofila y la fijación de carbono (Amtmann *et al.*, 2006; Marschner, 2012; Szczerba *et al.*, 2009). En amaranto (*Amaranthus hypochondriacus* L.) y en tea (*Camellia sinensis* L.) se encontró que el incremento en la concentración de K en la solución nutritiva induce un aumento en la concentración de clorofila en tejido foliar (Krishnapillai & Ediriweera, 1986; Miguel-Chávez *et al.*, 1999). En tomate, también se ha reportado que K genera un efecto positivo en el contenido de carotenoides (Trudel & Ozburn, 1970). Esto indica que el potasio juega un papel importante en la síntesis de clorofila al participar en diversas actividades enzimáticas necesarias para su proceso de construcción (Krishnapillai & Ediriweera, 1986).

En general, se admite que los carotenoides y clorofilas están interrelacionados, los dos sistemas de pigmentos están asociados morfológica y funcionalmente, pues ambos pigmentos se encuentran unidos a las mismas proteínas en las granas del cloroplasto, permitiendo que la luz absorbida por los carotenoides sea

transferida a las clorofilas, haciendo más eficiente la captación de luz en la planta (Taiz & Zeiger, 2006; Trudel & Ozburn, 1970). La similitud entre los resultados obtenidos para clorofilas y carotenoides (Figura 3.6) podrían sugerir la posibilidad de una relación biosintética en la que el K estaría implicado en algún punto, tal como señalan Trudel & Ozburn (1970).

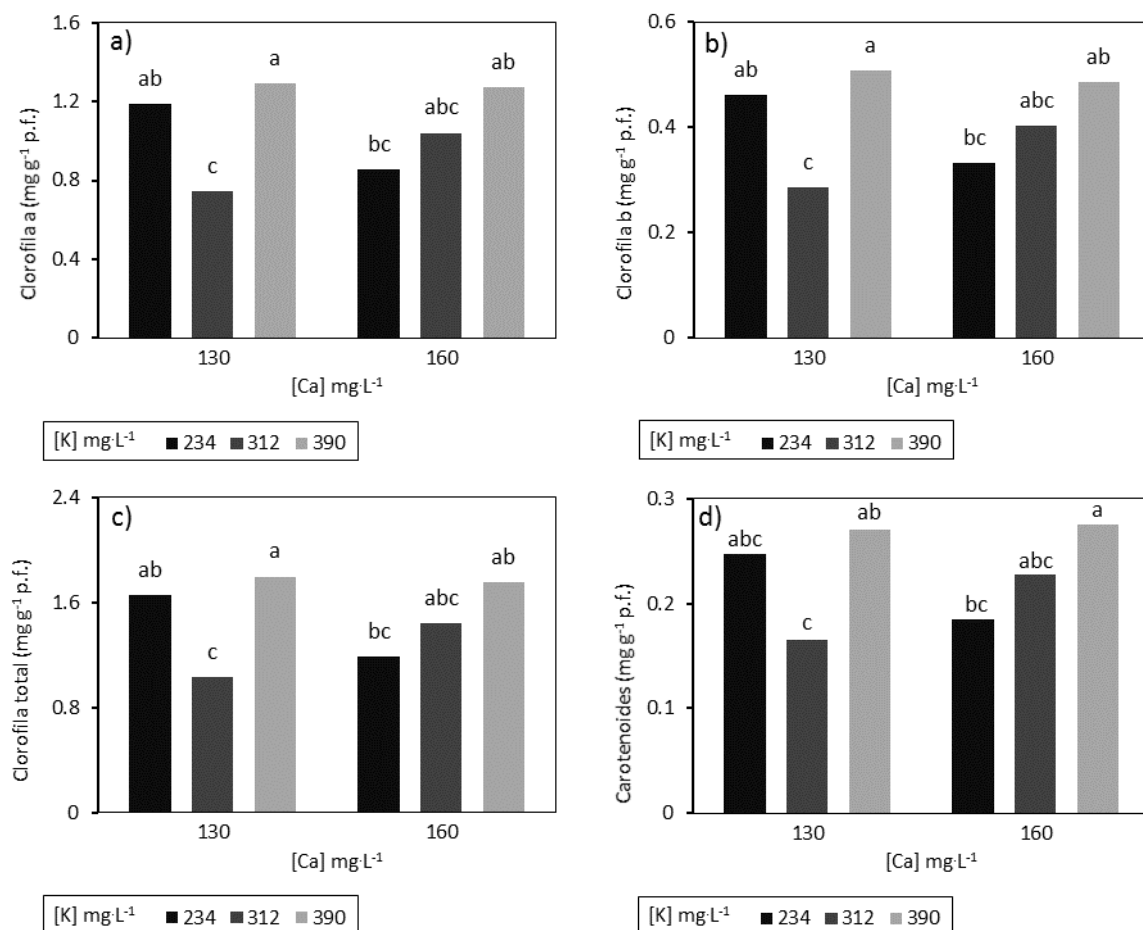


Figura 3.5. Efecto de la interacción de los niveles de K y Ca en la concentración de a) clorofila a; b) clorofila b; c) clorofilas totales; d) carotenoides en tejido foliar de zarzamora cv. Tupy.

Por su parte, el Ca también desempeña funciones vinculadas a la actividad fotosintética de la planta. El Ca puede mediar la actividad de la citoquinina, una hormona involucrada en la regulación de la tasa fotosintética, la relación fuente/demanda, la estimulación de la Rubisco y relación clorofila a/b (Del Amor & Marcelis, 2003). Sin embargo, los resultados obtenidos indican que las

variaciones de concentración en este elemento no afectaron la síntesis de clorofilas.

Por otro lado, el magnesio es un elemento crítico en la biosíntesis de la clorofila, ya que forma parte estructural de estos pigmentos en su sección hidrofílica donde el Mg es rodeado por un anillo tetrapirrólico, el magnesio es esencial en estas moléculas pues no puede ser sustituido por algún otro ion metálico, incluso por aquellos iones con los que comparte características químicas como el Mn^{2+} , Zn^{2+} , Cd^{2+} o Cu^{2+} (Barker & Pilbeam, 2015). De acuerdo con Xiuming & Papadopoulos (2004), el incremento en las dosis de Mg en la fertilización puede aumentar el contenido de clorofila en las hojas.

El exceso de K puede inducir una deficiencia de Ca y Mg, en zarzamora se sugiere mantener una relación K/Mg menor de 5 para evitar dichas deficiencias (Bolda *et al.*, 2012). En todos los casos la relación K/Mg conformada en las soluciones nutritivas fue mayor a 5 (Cuadro 3.2). No obstante, se descarta que las variaciones de clorofila en la planta hayan estado relacionadas a la disponibilidad de Mg, debido a que el aumento en los niveles de K afectó de forma positiva en la concentración de clorofilas.

La clorofila *a* es el pigmento principal que transforma la energía lumínica a energía química, mientras que la clorofila *b* se considera un pigmento accesorio, ya que absorbe luz a longitudes de onda que no son absorbidas por la clorofila *a* y cede esta energía a la clorofila *a* (Cambrón-Sandoval *et al.*, 2011). Cuando la radiación solar es escasa, la planta activa mecanismos de adaptación en los cuales sintetiza mayor cantidad de clorofila *b* para poder aprovechar mejor la radiación luminosa y con ello evitar la caída en la tasa fotosintética, de tal forma que la relación clorofila *a/b* se ve afectada (Azcón-Bieto & Talón, 2013).

Los resultados del Cuadro 3.7 indican que la relación clorofila *a/b* fue de 2.5-2.6, lo que denota una variación prácticamente nula en los distintos tratamientos. Los rangos óptimos en la relación de clorofila *a/b* son bastante variables y dependen de la especie vegetal y condiciones donde se desarrolle. De acuerdo con Barker & Pilbeam (2015), la proporción óptima de clorofila *a/b* se encuentra en un rango

de 1 a 3, mientras que Azcón-Bieto & Talón (2013) señalan que en plantas que crecen a pleno sol la relación óptima es de 4 a 5, y de 2.5 para aquellas que crecen en condiciones de sombra. Lo que sugiere que la relación clorofila *a/b* encontrada en tejido foliar de zarzamora cv. Tupy, estuvo determinada por las condiciones de luz en las cuales se desarrolló el experimento y por la especie vegetal, y no por el suministro de K y Ca.

3.3.5. Variables anatómicas del tejido foliar

Los tratamientos de K y Ca suministrados a las plantas tuvieron poco efecto en las variables anatómicas del tejido foliar (Cuadro 3.8). Se observó un aumento significativo en el grosor de la hoja y epidermis superior cuando el contenido de K en la solución se incrementó de 312 a 390 mg·L⁻¹. De forma similar la densidad estomática se incrementó con el aumento en la concentración de K en el medio nutritivo. No se encontraron diferencias significativas en el grosor del parénquima en empalizada bajo ningún nivel de K, Ca o su interacción K x Ca.

En términos general se puede destacar que el K favoreció el incremento del grosor de hoja, grosor de epidermis superior y frecuencia estomática. Se sospecha que este comportamiento se relacionó con el papel del K en los procesos de osmorregulación y expansión celular durante los procesos de división celular (Amtmann *et al.*, 2006; Szczerba *et al.*, 2009), particularmente en la epidermis superior.

La cutícula de la planta es impermeable tanto al agua como al CO₂, la pérdida de agua por transpiración y la entrada de CO₂ en las plantas está regulada por la apertura y el cierre de los estomas en los tejidos aéreos (Kim *et al.*, 2010). Este proceso depende del flujo de potasio en la célula, ya que el ingreso de K dentro de las células guarda genera una elevada presión de turgencia que causa la apertura del estoma, y por el contrario su salida de la célula guarda lleva al cierre del estoma (Mengel & Kirkby, 2000).

Cuadro 3.8. Grosor de hoja, epidermis superior, parénquima en empalizada y densidad estomática en zarzamora cv. Tupy, en respuesta a diferentes concentraciones de Ca y K en la solución nutritiva.

Nivel K	Nivel Ca	Grosor de hoja	Grosor de epidermis superior	Grosor de parénquima en empalizada	Densidad estomática
(mgL ⁻¹)			(μ m)		(No. estomas por mm ²)
234	♦	104.0b	22.77ab	45.13a	643b
312	♦	99.72b	20.55b	42.36a	628b
390	♦	114.8a	24.30a	48.05a	704a
LSD (p<0.05)		5.5	2.2	5.06	50.7
	130	106.1a	22.12a	42.92a	648a
	160	106.2a	22.96a	44.44a	668a
LSD (p<0.05)		-	-	-	-
234	130	103.0a	21.38a	46.11a	662a
	160	105.0a	24.16a	44.16a	625a
312	130	101.3a	20.83a	45.00a	604a
	160	98.05a	20.27a	39.72a	651a
390	130	113.8a	24.16a	46.66a	679a
	160	115.8a	24.44a	49.44a	729a
Interacción					
	K	**	**	NS	**
	Ca	NS	NS	NS	NS
	K x Ca	NS	NS	NS	NS
	CV%	7.7	14.8	16.7	13.3

(NS) Efecto no significativo cuando $P > 0.05$. (*) Efecto significativo cuando $P < 0.05$. () Efecto altamente significativo cuando $P < 0.01$. Las letras diferentes en cada columna indican diferencias significativas en la prueba de ♦LSD y Tukey ($P < 0.05$).**

Los cambios en la densidad estomática, que con frecuencia acarrearán una afectación en el tamaño del estoma, han representado una estrategia adaptativa importante en respuesta a las señales inducidas por las variaciones ambientales (Lawson & Matthews, 2020). Por ejemplo, las concentraciones elevadas de CO₂ reducen la conductancia estomática, se ha observado a que, a corto plazo, el CO₂ provoca el cierre de estomas, mientras que la exposición a largo plazo conlleva a la disminución de la densidad estomática en las hojas (Kim *et al.*, 2010). El aumento en la densidad estomática permite aumentar la tasa fotosintética por la mejora en la difusión de CO₂. El interés en este tema ha llevado a realizar pruebas a través de métodos de modificación genética para aumentar la densidad estomática, con el objetivo de mejorar la difusión de CO₂ y producir plantas más grandes (Tanaka *et al.*, 2013).

Los resultados obtenidos indican que el aumento en las concentraciones de K en la solución, conducen a un aumento en la densidad o frecuencia estomática, el fundamento de esta respuesta fisiológica no se conoce y tampoco se conocen estudios donde se haya evaluado el efecto de la dosis de K en el medio nutritivo en la densidad estomática, por lo que, los presentes datos podrían representar un precedente.

La anatomía de las hojas está altamente especializada para la absorción de la luz (Taiz & Zeiger, 2006), por lo que se considera que más que el aspecto nutricional, las condiciones lumínicas juegan un papel determinante en las características anatómicas de la hoja. Según Azcón-Bieto & Talón (2013), las hojas que se desarrollan en condiciones de baja luz tienden a tener menor grosor, debido a que presentan menor número de capas de células en el mesófilo en empalizada, y células más cortas en comparación con las hojas que se desarrollan con una alta radiación lumínica. En función de la Figura 3.6, es posible reconocer que la anatomía de la hoja en las plantas de zarzamora corresponde a un estado de baja radiación lumínica, por el reducido grosor de hoja y número de capas de parénquima en empalizada, y, en consecuencia, la baja relación de clorofila *a/b* (2.5-2.6) encontrada en hoja consolida esta premisa.

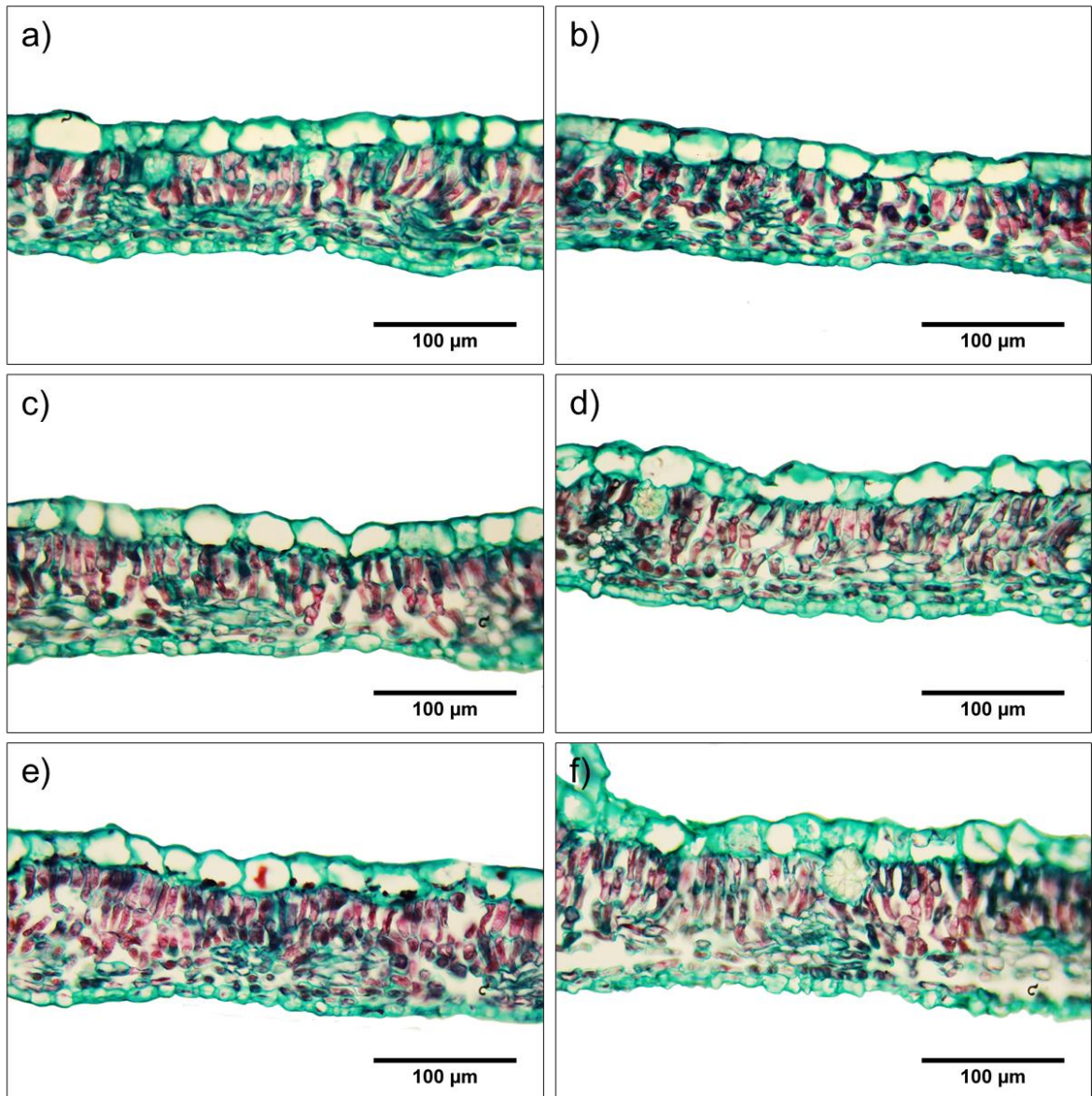


Figura 3.6. Sección transversal de hoja de zarzamora (*Rubus* sp.) cv. Tupy crecidas bajo distintas concentraciones ($\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$) de K y Ca: a) 234/130 (K/Ca); b) 234/160; c) 312/130; d) 312/160; e) 390/130; f) 390/160.

3.4. CONCLUSIONES

Longitud del tallo. Solo se observaron efectos significativos en la interacción K x Ca, lo que indica que tanto el K como el Ca no generaron una respuesta importante cuando se considera su efecto por separado. En la interacción, el Ca mostró un efecto positivo en la longitud del tallo para todos los periodos de evaluación.

Diámetro del tallo. Se observó una baja respuesta a las variaciones en el suministro de K y Ca en la solución nutritiva. La reducción en el suministro de K generó un aumento en dicha variable.

Acumulación de materia vegetal. Los diferentes niveles de K y Ca, así como su interacción, mostraron efectos significativos en la acumulación de materia fresca y seca en zarzamora (*Rubus* sp) cv. Tupy. Una alta relación K/Ca demostró ser un factor importante en la acumulación de materia vegetal, por lo que el incremento de K⁺ en la solución nutritiva es un factor favorable, pero el aumento de Ca afectó negativamente la producción de materia vegetal.

Variables químicas en tejido foliar. El incremento en la concentración de K en la solución llevó a una disminución en la concentración de azúcares solubles totales en tejido foliar. El contenido de pigmentos vegetales, se afectó positivamente y de manera homogénea en tejido foliar por el suministro de K.

Variables anatómicas del tejido foliar. El grosor del parénquima en empalizada no presentó diferencias significativas a ninguno de los niveles de K, Ca o su interacción. Por su parte, el grosor de hoja y epidermis superior mostró un incremento cuando aumentó la concentración de K en la solución nutritiva. De igual manera se observó que la frecuencia estomática aumentó con el incremento en la concentración de K en solución.

3.5. LITERATURA CITADA

- Amtmann, A., Hammond, P. J., Armengaud, P., & White, J.** (2006). Nutrient sensing and signalling in plants: potassium and phosphorus. *Advances in Botanical Research*, 43: 209-257.
- Alcántar-González, G., Trejo-Téllez, L., & Gómez-Merino, F. C.** (2016). *Nutrición de cultivos* (2ª ed.). México: Biblioteca Básica de Agricultura. 443 pp.
- Álvarez-Sánchez, E., Maldonado-Torres, R., García-Mateos, R., Almaguer-Vargas, G., Rupit-Ayala, J., & Zavala-Estrada, F.** (2008). Suministro de calcio en el desarrollo y nutrición de *Lilium* asiático. *Agrociencia*, 42(8): 881-889.
- Azcón-Bieto, J., & Talón, M.** (2013). *Fundamentos de fisiología vegetal* (2ª ed.). España: McGraw-Hill – Interamericana. 651 pp.
- Barker, A., & Pilbeam, D.** (2015). *Handbook of plant nutrition* (2ª ed.). EUA: CRC Press. 608 pp.
- Bolda, M., Gaskell M., Mitcham E., & Cahn M.** (2012). *Fresh market caneberry production manual*. EUA: University of California. 74 pp.
- Buskiene, L., & Uselis, N.** (2008). The influence of nitrogen and potassium fertilizers on the growth and the yield of raspberries cv. 'Polana'. *Agronomy Research* 6(1): 27-35.
- Cambrón-Sandoval, V. H., España-Boquera, M. L., Sánchez-Vargas, N., Sáenz-Romero, C., Vargas-Hernández, J. J., & Herrerías-Diego, Y.** (2011). Producción de clorofila en *Pinus pseudostrobus* en etapas juveniles bajo diferentes ambientes de desarrollo. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 17(2): 253-260.
- Curtis, H., Barnes, N. S., Schnek, A., & Massarini, A.** (2008). *Biología* (7ª Ed.). Chile: Editorial Panamericana. 1009 pp.

- Del Amor, F. M., & Marcelis, L. F.** (2003). Regulation of nutrient uptake, water uptake and growth under calcium starvation and recovery, *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 78(3): 343-349.
- Del Amor, F., & Rubio, S. J.** (2009). Effects of antitranspirant spray and potassium: calcium: magnesium ratio on photosynthesis, nutrient and water uptake, growth, and yield of sweet pepper. *Journal of Plant Nutrition* 32:1, 97-111.
- Ding, Y., Luo, W., & Xu, G.** (2006). Characterisation of magnesium nutrition and interaction of magnesium and potassium in rice. *Annals of Applied Biology*, 149: 111-123.
- Huber, D. L.** (1985). Role of potassium in photosynthesis and respiration. p. 369-395. En: R.D. Munson (ed.) *Potassium in agriculture*. EUA: American Society of Agronomy.
- Kabir, R., Yeasmin, S., Islam, M., & Rahman, S.** (2013). Effect of phosphorus, calcium and boron on the growth and yield of groundnut (*Arachis hypogea* L.). *International Journal of Bio-Science and Bio-Technology*, 5(3): 51-60.
- Kim, T.-H., Böhmer, M., Hu, H., Nishimura, N., & Schroeder, J. I.** (2010). Guard cell signal transduction network: Advances in understanding abscisic acid, CO₂, and Ca²⁺ signaling. *Annual Review of Plant Biology*, 61(1), 561–591.
- Krishnapillai, S., & Ediriweera, V. L.** (1986). Influence of levels of nitrogen and potassium fertilizers on chlorophyll content in mature clonal tea leaves. *Sri Lanka Journal of Tea Science*, 55(2): 71-76.
- Lawson, T., & Matthews, J.** (2020). Guard Cell Metabolism and Stomatal Function. *Annual Review of Plant Biology*, 71(1): 22.1-22.30
- Lichtenthaler, H. K.** (1984). Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods in Enzymology*, 148: 350-382.
- Marschner, P.** (2012). *Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants* (3^a ed.). EUA: Elsevier. 651 pp.

- Mengel, K., & Kirkby, E. A.** (2000). *Principios de nutrición vegetal* (4^a ed.). Suiza: Instituto Internacional del Potasio. 608 pp.
- Miguel-Chávez, R. S., Hernández-Sequera, V., Rosas-Calleja, D., Trinidad-Santos, A., & Larqué-Saavedra, A.** (1999). Efecto del potasio sobre la conductancia estomática y contenido de clorofila en amaranto (*Amaranthus hypochondriacus* L.). *Revista Chapingo Serie Horticultura* 5(1): 19-22.
- Mohadjer, P., Strik, B. C., Zebarth, B. J., & Righetti, T. L.** (2001). Nitrogen uptake, partitioning and remobilization in 'Kotata' blackberry in alternate-year production. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 76(6): 700-708.
- Mortensen, L. M., Ottosen, C. O., & Gislerod, H. R.** (2001). Effects of air humidity and K:Ca ratio on growth, morphology, flowering and keeping quality of pot roses. *Scientia Horticulturae*, 90(2001): 131-141.
- Nava-Martínez, E., Villegas-Torres, O. G., Alia-Tejacal, I., López-Martínez, V., Acosta-Durán, C. M., Andrade-Rodríguez, M., & Guillén-Sánchez, D.** (2009). Crecimiento de plántulas de tomate en soluciones nutritivas con diferente concentración de calcio. *Investigación Agropecuaria*, 6(2): 195-204.
- Pettigrew, T. W.** (1999). Potassium deficiency increases specific leaf weights and leaf glucose levels in field-grown cotton. *Agronomy Journal*, 91: 962-968.
- Ramírez, M. M., Trejo-Téllez, L., Gómez, M. F., & Sánchez, G. P.** (2010). La relación K^+/Ca^{2+} de la solución nutritiva afecta el crecimiento y calidad postcosecha del tulipán. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 33(2): 149-156.
- Rempel, H. G., Strik, B. C., & Righetti, T. L.** (2004). Uptake, partitioning, and storage of fertilizer nitrogen in red raspberry as affected by rate and timing of application. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 129(3): 439-448.

- Sanz, M. A., Blanco, A., & Val, J.** (2000). Inhibición del crecimiento de plantas de tomate por la deficiencia inducida de calcio. *ITEA*, 96(3): 207-217.
- Szczerba, W. M., Britto, T. D., & Kronzucker, J. H.** (2009). K⁺ transport in plants: Physiology and molecular biology. *Journal of Plant Physiology*, 166(2009): 447-466.
- Taiz, L., & Zeiger, E.** (2006). *Fisiología vegetal* (3^a ed.). España: Publicacions de la Universitat Jaume. 1338 pp.
- Tanaka, Y., Sugano, S. S., Shimada, T., Hara-Nishimura, I.** (2013). Enhancement of leaf photosynthetic capacity through increased stomatal density in Arabidopsis. *New Phytologist*. 198(3):757–64
- Trudel, M. J., & Ozbun, J. L.** (1970). Relationship between chlorophylls and carotenoids of ripening tomato fruit as influenced by potassium nutrition. *Journal of Experimental Botany*, 21(4): 881-886.
- Witham, F. H., Blaydes, D. F., & Devlin, R. M.** (1971). *Experiments in Plant Physiology*. USA: Van Nostrand Reinhold. 245 p.
- Xiuming, H., & Papadopoulos, P.** (2004). Effects of calcium and magnesium on plant growth, biomass partitioning, and fruit yield of winter greenhouse tomato. *HortScience* 39(3): 512-515.