



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA CHAPINGO



DEPARTAMENTO DE FITOTECNIA
COORDINACIÓN DE ESTUDIOS DE
POSGRADO

RELACIONES IÓNICAS DEL SISTEMA RADICAL PARA EL DISEÑO DE SOLUCIONES NUTRITIVAS EN CULTIVOS HIDROPÓNICOS

TESIS PROFESIONAL

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

Presenta:

JOSÉ EDUARDO HERNÁNDEZ HERNÁNDEZ

Bajo la supervisión de:

DR. JOEL PINEDA PINEDA



Chapingo, Estado de México, junio de 2025



RELACIONES IÓNICAS DEL SISTEMA RADICAL PARA EL DISEÑO DE SOLUCIONES NUTRITIVAS EN CULTIVOS HIDROPÓNICOS

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

DOCTOR EN CIENCIAS EN HORTICULTURA

DIRECTOR



DR. JOEL PINEDA PINEDA

ASESOR



DRA. ANA MARÍA CASTILLO GONZÁLEZ

ASESOR



DR. MATEO VARGAS HERNÁNDEZ

LECTOR EXTERNO



DR. MANUEL SANDOVAL VILLA

AGRADECIMIENTOS

A Dios y a mi familia por motivarme a culminar esta etapa profesional de mi vida.

A la Universidad Autónoma Chapingo por brindarme nuevamente la oportunidad de seguir adelante con mis estudios profesionales.

Al Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnologías (CONACyT), ahora Secretaría de Ciencia, Humanidades, Tecnología e Innovación (SECIHTI), por el apoyo económico brindado para la realización de mis estudios de posgrado,

Al Dr. Joel Pineda Pineda por darme la oportunidad de trabajar dentro de sus líneas de investigación y proporcionar el apoyo necesario a través de infraestructura física, humana y económica.

Al Dr. Edmundo Robledo Santoyo por todo el apoyo teórico brindado durante el desarrollo del experimento.

A la Lab. María Hayde Téllez Sánchez por su excelente apoyo para el manejo instrumental y metodológico de laboratorio en el análisis químico de las muestras recolectadas durante el experimento.

A los compañeros Paola, Christian, Ricardo, Víctor Manuel M. V. y José Elías H. de la C. por todo el apoyo técnico prestado durante el desarrollo del experimento y a quienes les tengo un profundo agradecimiento por hacer posible este proyecto de investigación.

DATOS BIOGRÁFICOS



José Eduardo Hernández Hernández nació el 26 de diciembre de 1991 en Tlaltecátla, localidad perteneciente al municipio de Xochiatipan en el estado de Hidalgo. Realizó sus estudios de primaria en diferentes escuelas debido al cambio continuo de residencia. Posteriormente realizó sus estudios de secundaria en el plantel Rafael Ramírez en la comunidad Plan de Palmar, Papantla de Olarte, Veracruz. Los estudios de nivel medio y superior los efectuó en la Universidad Autónoma Chapingo (UACH), egresando en 2015 como Ingeniero Agrónomo Especialista en Suelos. En los años 2016 y 2017 trabajó como técnico en la Componente Riego por Gravedad Tecnificado (RIGRAT) del Programa de Apoyo a la Infraestructura Hidroagrícola de la Comisión Nacional del Agua (CONAGUA), desarrollando trabajos de implantación, seguimiento y evaluación en los módulos de riego II-1 y II-2 del Distrito de Riego 026, Bajo Río San Juan, Tamaulipas. En 2018 ingresó al Instituto de Horticultura de la UACH para cursar sus estudios de posgrado en la Maestría en Ciencias en Horticultura concluyendo en el año 2020. Posteriormente, en 2021 ingresó nuevamente al Instituto de Horticultura para cursar sus estudios de Doctorado en Ciencias en Horticultura.

ÍNDICE GENERAL

ÍNDICE GENERAL	i
ÍNDICE DE CUADROS	iii
ÍNDICE DE FIGURAS	iv
RESUMEN GENERAL	vi
GENERAL ABSTRACT	vii
CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN	1
1.1. Introducción general	2
1.2. Literatura citada	5
CAPÍTULO 2. REVISIÓN DE LITERATURA: LA RIZÓSFERA Y SU IMPORTANCIA EN EL SUELO	8
Resumen	9
Abstract	10
2.1. Introducción	11
2.2. Dimensión, procesos y efectos de la rizósfera	14
2.3. Rizósfera y disponibilidad nutrimental	19
2.3.1. Características generales de las plantas y los microorganismos	20
2.3.2. Homeostasis del ionoma en las plantas	22
2.4. Perspectivas futuras	27
2.5. Conclusiones	28
2.6. Literatura citada	28
CAPÍTULO 3. RELACIONES IÓNICAS DEL SISTEMA RADICAL EN PLANTAS DE CHILE HABANERO (<i>Capsicum chinense</i> Jacq) BAJO DOS SISTEMAS HIDROPÓNICOS DE RAÍZ FLOTANTE	43
Resumen	44
Abstract	45
3.1. Introducción	46
3.2. Materiales y métodos	50
3.2.1. Localización	50
3.2.2. Material vegetal y medio de crecimiento	50
3.2.3. Tratamientos y diseño experimental	50
3.2.4. Variables evaluadas	52

3.2.5. Análisis estadístico	53
3.3. Resultados y discusión	54
3.3.1. Consumo de agua, CE y pH en el monitoreo	54
3.3.2. Concentraciones y relaciones iónicas, pH y CE en el muestreo.....	56
3.4. Conclusiones	66
3.5. Literatura citada	67
CAPÍTULO 4. RELACIONES IÓNICAS DEL SISTEMA RADICAL PARA EL DISEÑO DE SOLUCIONES NUTRITIVAS EN CULTIVOS HIDROPÓNICOS	72
Resumen	73
Abstract.....	74
4.1. Introducción.....	75
4.2. Materiales y métodos.....	79
4.2.1. Localización.....	79
4.2.2. Material vegetal y medio de crecimiento	79
4.2.3. Tratamientos y diseño experimental	80
4.2.4. Variables evaluadas	82
4.2.5. Análisis estadístico	84
4.3. Resultados y discusión	84
4.3.1. Arándano azul	84
4.3.2. Chile habanero	98
4.4. Conclusiones	115
4.5. Literatura citada.....	116

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 2.3.1.	Funciones del sistema vegetal para la homeostasis química a diferentes niveles de organización celular.....	26
Cuadro 3.3.1.	Análisis de varianza y prueba de DMS para pH y CE en la solución de crecimiento de plantas de chile habanero cv. Caloro bajo dos condiciones hidropónicas de raíz flotante.....	57
Cuadro 3.3.2.	Análisis e varianza y prueba DMS de las concentraciones de NO_3 , H_2PO_4 , NH_4 , K, Mg y Na en la solución de crecimiento de plantas de chile habanero cv. Caloro bajo dos condiciones hidropónicas de raíz flotante. .	60
Cuadro 3.3.3.	Análisis de varianza y prueba DMS de las relaciones NO_3/NH_4 , $\text{NO}_3/\text{H}_2\text{PO}_4$, K/NH_4 , K/Mg , K/Na y Mg/Na en la solución de crecimiento de plantas de chile habanero cv. Caloro bajo dos condiciones hidropónicas de raíz flotante.....	63
Cuadro 4.3.1.	ANOVA de las concentraciones foliares de las plantas de arándano azul cv. Biloxi al inicio y final del muestreo bajo dos condiciones hidropónicas de raíz flotante.....	85
Cuadro 4.3.2.	ANOVA del consumo acumulado de agua, el pH, la CE y las concentraciones iónicas evaluadas en la solución de crecimiento de plantas de arándano azul cv. Biloxi bajo dos condiciones hidropónicas de raíz flotante.....	87
Cuadro 4.3.3.	ANOVA de las relaciones iónicas en la solución de crecimiento de plantas de arándano azul cv. Biloxi bajo dos condiciones hidropónicas de raíz flotante.	93
Cuadro 4.3.4.	ANOVA de las concentraciones foliares de las plantas de chile habanero cv. Orange al inicio y final del muestreo bajo dos condiciones hidropónicas de raíz flotante.....	100
Cuadro 4.3.5.	ANOVA de pesos frescos y relaciones alométricas de los órganos vegetales en las plantas de chile habanero cv. Orange al final del muestreo bajo dos condiciones hidropónicas de raíz flotante.	102
Cuadro 4.3.6.	ANOVA del consumo acumulado de agua, el pH, la CE y las concentraciones iónicas evaluadas en la solución de crecimiento de plantas de chile habanero cv. Orange bajo dos condiciones hidropónicas de raíz flotante.....	105
Cuadro 4.3.7.	ANOVA de las relaciones iónicas en la solución de crecimiento de plantas de chile habanero cv. Orange bajo dos condiciones hidropónicas de raíz flotante.	110

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 2.2.1.	Dimensión, procesos y efectos de la rizósfera.....	19
Figura 3.2.1.	Unidades experimentales a los 51 DDT para el tratamiento estático (izq.) y el tratamiento dinámico (der.).	51
Figura 3.3.1.	Consumo promedio de agua en plantas de chile habanero cv. Caloro bajo dos condiciones hidropónicas de raíz flotante.	54
Figura 3.3.2.	Conductividad eléctrica promedio en la solución de crecimiento de plantas de chile habanero cv. Caloro bajo dos condiciones hidropónicas de raíz flotante.	55
Figura 3.3.3.	pH en la solución de crecimiento de plantas de chile habanero cv. Caloro bajo dos condiciones hidropónicas de raíz flotante.....	56
Figura 3.3.4.	Comportamiento del pH y la CE en la solución de crecimiento de plantas de chile habanero cv. Caloro bajo dos condiciones hidropónicas de raíz flotante.	58
Figura 3.3.5.	Comportamiento a través del tiempo de las concentraciones de NO_3 , H_2PO_4 , NH_4 , K, Mg y Na en la solución de crecimiento de plantas de chile habanero cv. Caloro bajo dos condiciones hidropónicas de raíz flotante. .	61
Figura 3.3.6.	Comportamiento a través del tiempo de las relaciones NO_3/NH_4 , $\text{NO}_3/\text{H}_2\text{PO}_4$, K/NH_4 , K/Mg , K/Na y Mg/Na en la solución de crecimiento de plantas de chile habanero cv. Caloro bajo dos condiciones hidropónicas de raíz flotante.....	64
Figura 4.2.1.	Experimento con plantas arándano cv. Biloxi bajo dos condiciones hidropónicas de raíz flotante por volumen de solución de crecimiento, 9 L (der.) y 15 L (izq.).	81
Figura 4.2.2.	Experimento con plantas de chile habanero bajo dos condiciones hidropónicas de raíz flotante, estático (der.) y dinámico (izq.).....	81
Figura 4.3.1.	Comportamiento a través del tiempo del consumo acumulado de agua, el pH, la CE y las concentraciones de NO_3 , NH_4 y H_2PO_4 , en la solución de crecimiento de plantas de arándano azul cv. Biloxi bajo dos condiciones hidropónicas de raíz flotante.....	89
Figura 4.3.2.	Comportamiento a través del tiempo de las concentraciones de Ca, Mg, K y Na, en la solución de crecimiento de plantas de arándano azul cv. Biloxi bajo dos condiciones hidropónicas de raíz flotante.....	90
Figura 4.3.3.	Comportamiento a través del tiempo de las concentraciones de Fe, Mn, Cu y Zn, en la solución de crecimiento de plantas de arándano azul cv. Biloxi bajo dos condiciones hidropónicas de raíz flotante.	91
Figura 4.3.4.	Comportamiento a través del tiempo de las relaciones NO_3/NH_4 , $\text{NO}_3/\text{H}_2\text{PO}_4$, K/NH_4 , K/Na , Ca/K y Mg/K en la solución de crecimiento de plantas de arándano azul cv. Biloxi bajo dos condiciones hidropónicas de raíz flotante.....	94

Figura 4.3.5.	Comportamiento a través del tiempo de las relaciones Ca/Na, Mg/Na, Ca/Mg y (Ca+Mg)/K en la solución de crecimiento de plantas de arándano azul cv. Biloxi bajo dos condiciones hidropónicas de raíz flotante.	95
Figura 4.3.6.	Comportamiento a través del tiempo de las relaciones Fe/Mn, Fe/Cu, Fe/Zn y Mn/Cu, Mn/Zn, Cu/Zn en la solución de crecimiento de plantas de arándano azul cv. Biloxi bajo dos condiciones hidropónicas de raíz flotante.	96
Figura 4.3.7.	Pesos frescos y relaciones alométricas de raíz, tallo, hoja y flor en las plantas de chile habanero cv. Orange al final del muestreo bajo dos condiciones hidropónicas de raíz flotante.	102
Figura 4.3.8.	Comportamiento a través del tiempo del consumo acumulado de agua, el pH, la CE y las concentraciones de NO_3 , NH_4 y H_2PO_4 , en la solución de crecimiento de plantas de chile habanero cv. Orange bajo dos condiciones hidropónicas de raíz flotante.....	106
Figura 4.3.9.	Comportamiento a través del tiempo de las concentraciones de Ca, Mg, K y Na, en la solución de crecimiento de plantas de chile habanero cv. Orange bajo dos condiciones hidropónicas de raíz flotante.	107
Figura 4.3.10.	Comportamiento a través del tiempo de las concentraciones de Fe, Mn, Cu y Zn, en la solución de crecimiento de plantas de chile habanero cv. Orange bajo dos condiciones hidropónicas de raíz flotante.	108
Figura 4.3.11.	Comportamiento a través del tiempo de las relaciones NO_3/NH_4 , $\text{NO}_3/\text{H}_2\text{PO}_4$, K/NH_4 , K/Na , Ca/K y Mg/K en la solución de crecimiento de plantas de chile habanero cv. Orange bajo dos condiciones hidropónicas de raíz flotante.....	111
Figura 4.3.12.	Comportamiento a través del tiempo de las relaciones Ca/Na, Mg/Na, Ca/Mg y (Ca+Mg)/K en la solución de crecimiento de plantas de chile habanero cv. Orange bajo dos condiciones hidropónicas de raíz flotante.	112

RESUMEN GENERAL

RELACIONES IÓNICAS DEL SISTEMA RADICAL PARA EL DISEÑO DE SOLUCIONES NUTRITIVAS EN CULTIVOS HIDROPÓNICOS

En un contexto general, la nutrición vegetal busca realizar un manejo adecuado de los nutrimentos maximizando la eficiencia en el uso de los fertilizantes. Pese a ello, aún en la práctica se utilizan fuertes aplicaciones de estos insumos provocando que algunos elementos químicos del medio de crecimiento se agoten y otros se depositen en exceso, lo que da como resultado un desequilibrio nutrimental y una reducción en la productividad. Con el propósito de mejorar la comprensión y aumentar la eficiencia en el manejo nutrimental de los cultivos, el presente trabajo consistió en determinar, durante un periodo de tiempo dentro de una etapa fenológica específica, los cambios de pH, la conductividad eléctrica (CE) y las concentraciones iónicas de N-NO_3 , N-NH_4 , H_2PO_4 , Ca, Mg, K, Na, Fe, Mn, Cu y Zn en la solución de crecimiento (volumen constante) de dos especies vegetales: chile habanero (cv. Caloro y cv. Orange) y arándano azul (cv. Biloxi), cada una bajo dos condiciones distintas de raíz flotante. Los datos de concentración obtenidos permitieron evaluar las relaciones porcentuales entre los iones. En chile habanero se estudiaron dos condiciones hidropónicas, estática y dinámica, y en arándano azul, se evaluaron dos volúmenes de solución nutritiva de crecimiento, 9 L y 15 L. En general, los resultados obtenidos en las condiciones hidropónicas evaluadas para ambas especies vegetales indicaron que la CE y las concentraciones iónicas disminuyeron significativamente en el tiempo. Sin embargo, también se observaron incrementos significativos en la concentración de H_2PO_4 en los primeros días de evaluación. Asimismo, para los dos tratamientos en arándano azul la concentración de Ca aumentó significativamente durante el periodo de evaluación. Los cambios en el tiempo de las concentraciones iónicas modificaron, estabilizaron y homogeneizaron las relaciones iónicas de la solución de crecimiento, lo que sugiere una alta capacidad del sistema radical para realizar cambios en las concentraciones de los iones disueltos a través del control eficiente de la absorción y liberación de iones a la solución de crecimiento. El pH se estabilizó en los primeros días del muestreo.

Palabras clave: Nutrimentos, raíz, iones, relaciones

Tesis de Doctorado en Ciencias en Horticultura, Universidad Autónoma Chapingo
Autor: José Eduardo Hernández Hernández
Director: Dr. Joel Pineda Pineda

GENERAL ABSTRACT

ROOT SYSTEM IONIC RATIOS FOR THE DESIGN OF NUTRIENT SOLUTIONS IN HYDROPONIC CULTIVATION

In general context, plant nutrition aims to properly manage nutrients to maximize the efficiency of fertilizer use. Despite this, in practice, high applications of these inputs are still used, leading to the depletion of some chemical elements in the growth medium and the accumulation of others, resulting in a nutrient imbalances and reduced productivity. With the purpose of improving understanding and increase efficiency in crop nutritional management, this study aimed to determine, on a specific period of time and a specific phenological stage, the changes in pH, electrical conductivity (EC), and ionic concentrations of N-NO_3 , N-NH_4 , H_2PO_4 , Ca, Mg, K, Na, Fe, Mn, Cu and Zn in growth solution (constant volume) of two plant species: habanero pepper (cv. Caloro and cv. Orange) and blueberry (cv. Biloxi), each under two different floating root conditions. The concentration data obtained allowed for the evaluation of ionic ratios. Two hydroponic conditions were studied for habanero peppers, static and dynamic, while two growth nutrient solution volumes were evaluated for blueberry plants, 9 L and 15 L. In general, the results obtained under the evaluated hydroponic conditions for both plant species indicate that EC and ionic concentrations significantly decreased over time. However, statistical increases in H_2PO_4 concentration were also observed in first days of evaluation. Likewise, for both blueberry treatments, Ca concentration increased significantly during evaluation period. The changes of ionic concentrations over time modified, stabilized and homogenized the ionic ratios of growth solution, suggesting a high capacity of radical system to make changes in concentrations of dissolved ions through efficient control of ions absorption and release in growth solution. The pH stabilized during the initial days of sampling.

Keywords: Nutrients, root, ions, ratios

Thesis of Doctor in Science in Horticulture, Universidad Autónoma Chapingo
Author: José Eduardo Hernández Hernández
Advisor: Dr. Joel Pineda Pineda

CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN

1.1. Introducción general

En las últimas tres décadas, el escenario agrícola global ha cambiado drásticamente debido a la adaptación de prácticas modernas en el manejo de los cultivos, en especial de los nutrimentos (Channarayappa & Biradar, 2019). Sin embargo, el uso excesivo de insumos en la agricultura moderna ha propiciado una disminución paulatina de la actividad agrícola debido a que los agricultores dependen cada vez más de fertilizantes y pesticidas químicos, cuyos costos aumentan periódicamente (Choudhary et al., 2018). Además, la mayoría de los insumos que se utilizan en la producción son de origen artificial, lo que genera un impacto negativo en la producción agrícola y en el medio ambiente (Channarayappa & Biradar, 2019).

Actualmente, una de las áreas de mayor relevancia para reducir la dependencia de los agroquímicos es la ingeniería de la rizósfera, la cual, es un enfoque interdisciplinario emergente que abre un nuevo horizonte de investigación hacia una agricultura sostenible con grandes beneficios potenciales para las plantas y el medio ambiente (Channarayappa & Biradar, 2019).

En este sentido, considerando que la disponibilidad de nutrimentos es consecuencia de interacciones químicas, físicas y biológicas que ocurren en la rizósfera, el conocimiento de estos fenómenos es crucial para predecir los ciclos nutrimentales en los agroecosistemas y establecer sistemas y prácticas agronómicas, incluidos programas de mejoramiento genético, con el fin de asegurar rendimientos adecuados (Mimmo et al., 2018).

La rizósfera se define como el volumen de suelo afectado por la presencia de raíces de plantas en crecimiento (Kuzyakov & Razavi, 2019). El cambio general puede considerarse biológico, pero las propiedades químicas, biológicas y físicas del medio de crecimiento, a su vez, se ven afectadas en diversos grados (Dotaniya & Meena, 2014; Alawiye & Babalola, 2019). El medio físico y químico de la rizósfera es la culminación de numerosos procesos en competencia e interacción que dependen del tipo de suelo o sustrato, el contenido de agua, la composición y las actividades

biológicas de las comunidades microbianas asociadas a las raíces y la fisiología de la planta misma (Mohanram & Kumar, 2019; de Faria et al., 2020; García et al., 2020).

Los procesos de la rizósfera reflejan cambios dinámicos en la biología y la química de la rizósfera para las interacciones entre plantas y medios de crecimiento, que pueden ser definitivos en el control de la transformación, disponibilidad y uso eficiente de los nutrientes por parte de las plantas (McNear, 2013; Mimmo et al., 2018). Además de las funciones clásicas de proporcionar apoyo mecánico y permitir la absorción de agua y nutrientes, las raíces también desempeñan ciertas funciones especializadas, incluida la capacidad de sintetizar, acumular y secretar una variedad diversa de compuestos (Gianfreda, 2015; Brunetto et al., 2016; Hassan et al., 2019).

La raíz es el componente principal de la rizósfera y es un órgano que requiere de una gran cantidad de recursos energéticos debido a que los procesos de absorción de nutrientes son energéticamente costosos (Taiz & Zeiger, 2015). Debido a esto, es importante tener una comprensión más profunda de la raíz, ya que al ser el órgano de la planta que se encuentra en contacto directo con los nutrientes, este se vuelve punto clave para las nuevas investigaciones en nutrición vegetal (Azcón-Bieto & Talón, 2013; Taiz & Zeiger, 2015). Una mejor manipulación de los procesos nutritivos en la raíz puede proporcionar un enfoque eficaz para mejorar la eficiencia en el uso de fertilizantes y aumentar la productividad de los cultivos simultáneamente (Badalucco & Nannipieri, 2007; Dijkstra, 2013).

Con el desarrollo de métodos de cuantificación química, la disponibilidad de reactivos puros para estudios en nutrición vegetal y los últimos avances en el conocimiento del genoma, se ha propuesto un nuevo enfoque para el estudio del equilibrio nutricional vegetal a través del concepto de ionoma (Salt et al., 2008; Salt, 2004).

El ionoma se define como la composición elemental mineral de una estructura subcelular, célula, tejido, órgano u organismo (Neugebauer et al., 2018; Satismruti et al., 2013) e incluye los cambios en la composición química como respuesta a los estímulos fisiológicos, el estado de desarrollo y las modificaciones genéticas (Huang &

Salt, 2016; Watanabe et al., 2016; Bouain et al., 2019). Está involucrado en una gama amplia de fenómenos biológicos importantes, incluida la electrofisiología, la señalización, la enzimología, la osmorregulación y el transporte (Salt, 2004).

Con base en el enfoque iónico de los elementos minerales en las plantas, los principios fisicoquímicos de las soluciones electrolíticas y los fundamentos de la solución universal de Steiner se plantea que el equilibrio iónico del medio de crecimiento más cercano al balance óptimo requerido por la planta es aquel que se obtiene del análisis químico de la fase líquida del medio de crecimiento, la cual, es el resultado final de numerosos procesos físicos, químicos y biológicos, y por lo tanto, es una solución en equilibrio termodinámico. Este planteamiento proporciona información altamente relevante, ya que no solo permite conocer las características del balance iónico óptimo para el crecimiento adecuado de la planta en donde teóricamente se obtendría la máxima eficiencia de los nutrimentos, sino que además proporciona una mayor precisión con respecto a la participación de cada elemento en las células radicales fisiológicamente activas (Ali, 2021; Tan, 2011; Steiner, 1980).

Recientemente este planteamiento teórico se estudió en arándano azul cv. Biloxi en condiciones hidropónicas; según los resultados obtenidos, las relaciones iónicas promedio de máxima eficiencia nutrimental para las relaciones $\text{NH}_4/\text{K}/\text{Mg}/\text{Ca}$, NO_3/NH_4 y $\text{NO}_3/\text{H}_2\text{PO}_4$ fueron 33.4/24.5/27.3/14.8, 17.5/82.5 y 42.3/57.7, respectivamente (Hernández-H., 2020).

Una forma de evaluar las relaciones iónicas producidas por el sistema radical es a través del uso de soluciones nutritivas, técnica conocida como hidroponia, la cual, permite aprovechar al máximo los recursos hídricos y los fertilizantes (Trejo-Téllez & Gómez-Merino, 2012). Esta técnica es muy útil para la investigación, ya que permite tener un control riguroso de los nutrimentos que se estén evaluando, así como de los elementos no esenciales presentes en el agua (Favela et al., 2006). Además, bajo condiciones hidropónicas, en particular en sistemas de raíz flotante, los efectos producidos por los gradientes de difusión iónica del sistema radical son mucho más extensos que cuando se utiliza suelo como medio de crecimiento (Leitner et al., 2009).

El presente trabajo consistió en estudiar los cambios a través del tiempo de las concentraciones y las relaciones de los iones presentes en el medio de crecimiento de dos especies vegetales, chile habanero y arándano, en condiciones hidropónicas de raíz flotante. La finalidad del estudio fue obtener, a partir del comportamiento de las relaciones iónicas del sistema radical, balances promedio de los nutrimentos, tanto esenciales (N-NH₄, N-NO₃, P, K, Ca, Mg, Fe, Mn, Cu, y Zn) como no esenciales (Na), que puedan ser utilizados para diseñar soluciones nutritivas específicas en cada especie vegetal evaluada.

La información generada en este estudio podrá emplearse para implementar el análisis de la fase líquida del medio de crecimiento en otras especies vegetales y obtener datos útiles para el diseño de soluciones nutritivas equilibradas que provean en suficiencia y balance los nutrimentos necesarios para un desarrollo óptimo del cultivo. El fomento de un uso más racional y eficiente de los recursos es crucial para aminorar el impacto provocado por el uso excesivo y descontrolado de agroquímicos sintéticos.

1.2. Literatura citada

- Alawiye, T. T., & Babalola, O. O. (2019). Bacterial diversity and community structure in typical plant rhizosphere. *Diversity*, 11(10), Article 179. <https://doi.org/10.3390/d11100179>
- Ali, S., Tyagi, A. & Bae, H. (2021). Ionomics approaches for discovery of novel stress-resilient genes in plants. *International Journal of Molecular Sciences*, 22(13), Article 7182. <https://doi.org/10.3390/ijms22137182>
- Azcón-Bieto, J., & Talón, M. (2013). *Fundamentos de fisiología vegetal* (2da ed.). McGraw-Hill.
- Badalucco, L., & Nannipieri, P. (2007). Nutrient transformations in the rhizosphere. In Pinton., R, Varanini, Z., & Nannipieri, P. (Eds.), *The rhizosphere: Biochemistry and organic substances at the soil-plant interface* (pp. 111-133). CRC Press.
- Bouain, N., Krouk, G., Lacombe, B., & Rouached, H. (2019). Getting to the root of plant mineral nutrition: Combinatorial nutrient stresses reveal emergent properties. *Trends in Plant Science*. 24(6), 542-552. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2019.03.008>
- Brunetto, G., Bastos de Melo, G. W., Terzano, R., del Buono, D., Astolfi, S., Tomasi, N, Pii, Y., Mimmo, T., & Cesco, S. (2016). Copper accumulation in vineyard soils: Rhizosphere processes and agronomic practices to limit its toxicity. *Chemosphere*, 162, 293-307. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2016.07.104>
- Channarayappa, & Biradar, D. P. (2019). *Soil basics, management, and rhizosphere engineering for sustainable agriculture*. CRC Press.
- Choudhary, M., Chand G., P., Prakash Y., R., Singh M, V., Mondal, T., & Bisht, J. K. (2018). Chapter 1 Towards plant-beneficiary rhizobacteria and agricultural sustainability. In

- Singh, M. V. (Ed.), *Role of rhizospheric microbes in soil. Vol. 2. Nutrient management and crop improvement* (pp. 1-16). Springer
- de Faria, M. R., Costa, L. S. A. S., Chiaramonte, J. B., Bettiol, W., & Mendes, R. (2020). The rhizosphere microbiome: functions, dynamics, and role in plant protection. *Tropical Plant Pathology*, 46, 13-25. <https://doi.org/10.1007/s40858-020-00390-5>
- Dijkstra, F. A., Carrillo, Y., Pendall, E., & Morgan, J. A. (2013). Rhizosphere priming: a nutrient perspective. *Frontiers on Microbiology*, 4, Article 216. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2013.00216>
- Dotaniya, M. L., & Meena, V. D. (2014). Rhizosphere effect on nutrient availability in soil and its uptake by plants: A review. *Proceedings of the National Academy of Sciences, India Section B: Biological Sciences*, 85, 1-12. <https://doi.org/10.1007/s40011-013-0297-0>
- Favela C., E., Preciado R., P., & Benavides M., A. (2006). *Manual para la preparación de soluciones nutritivas*. Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro.
- García, K., Bücking, H., & Zimmermann, S. D. (2020). Editorial: Importance of root symbiomes for plant nutrition: New insights, perspectives and future challenges. *Frontiers in Plant Science*, 11, 1-3. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00594>
- Gianfreda, L. (2015). Enzymes of importance to rhizosphere processes. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 15(2), 283-306. <http://dx.doi.org/10.4067/S0718-95162015005000022>
- Hassan, M. K., McInroy, J. A., & Kloepper, J. W. (2019). The interactions of rhizodeposits with plant growth-promoting rhizobacteria in the rhizosphere: A review. *Agriculture*, 9(7), 1-13. <https://doi.org/10.3390/agriculture9070142>
- Hernández-H., J. E. (2020). *Relaciones Ca/Mg/K y solución nutritiva magnetizada en la producción de arándano (Vaccinium spp.) cv. Biloxi bajo condiciones de hidroponía* [Tesis de maestría, Universidad Autónoma Chapingo]. <https://repositorio.chapingo.edu.mx/items/feb58b63-c0f4-4a5d-9ae6-89635ee312a4>
- Huang, X. Y., & Salt, D. E. (2016). Plant ionomics: From elemental profiling to environmental adaptation. *Molecular plant*, 9(6), 787-797. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2016.05.003>
- Kuzyakov, Y., & Razavi, B. S. (2019). Rhizosphere size and shape: Temporal dynamics and spatial stationarity. *Soil Biology and Biochemistry*, 135, 343-360. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2019.05.011>
- Leitner, D., Klepsch, S., Ptashnyk, M., Marchant, A., Kirk, G. J., Schnepf, A., & Roose, T. A dynamic model of nutrient uptake by root hairs. *New Phytopathology*, 185(3), 792-802. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03128.x>
- McNear Jr, D.H. (2013). The rhizosphere: Roots, soil and everything in between. *Nature Education Knowledge*, 4(3), Article 1. <https://www.nature.com/scitable/knowledge/library/the-rhizosphere-roots-soil-and-67500617/>
- Mimmo, T., Pii, Y., Valentinuzzi, F., Astolfi, S., Lehto, N., Robinson, B., Brunetto, G., Terzano, R., & Cesco, S. (2018). Nutrient availability in the rhizosphere: A review. *VIII International Symposium on Mineral Nutrition of Fruit Crops*, 1217, 13-28. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2018.1217.2>
- Mohanram, S., & Kumar, P. (2019). Rhizosphere microbiome: revisiting the synergy of plant-microbe interactions. *Annals of Microbiology*, 69, 307-320. <https://doi.org/10.1007/s13213-019-01448-9>

- Neugebauer, K., Broadley M. R., El-Serehy, H. A., George, T. S., McNicol, J. W., Moraes, M. F., & White, P. J. (2018). Variation in the angiosperm ionome. *Physiologia Plantarum*, 161, 306-322. <https://doi.org/10.1111/ppl.12700>
- Salt, D. E. (2004). Update on plant ionomics. *Plant Physiology*, 136(1), 2451-2456. <https://doi.org/10.1104/pp.104.047753>
- Salt, D. E., Baxter, I., & Lahner, B. (2008). Ionomics and the study of the plant ionome. *Annual Review of Plant Biology*, 59, 709-733. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092942>
- Satishruti, K., Senthil, N., Vellaikumar, S., Ranjani, R. V., & Raveendran, M. (2013). Plant ionomics: a platform for identifying novel gene regulating plant mineral nutrition. *American Journal of Plant Sciences*, 4(7), 1309-1315. <https://doi.org/10.4236/ajps.2013.47162>
- Steiner, A. A. (1980). The selective capacity of plants for ions and its importance for the composition and treatment of the nutrient solution. *Acta Horticulturae*, 98, 87-98. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.1980.98.7>
- Taiz, L., & Zeiger, E. (2015). *Plant physiology* (6th ed.). Sinauer Associates.
- Tan, K. H. (2011). *Principles of soil chemistry* (4th ed.). CRC Press.
- Trejo-Téllez, L. I., & Gómez-Merino, F. (2012). Nutrient solutions for hydroponic systems. In Asao, T. (Ed.), *Hydroponics: A standard methodology for plant biological researches* (pp. 1-22). InTech.
- Watanabe, T., Maejima, E., Yoshimura, T., Urayama, M., Yamauchi, A., Owadano, M., Okada, R., Osaki, M., Kanayama, Y., & Shinano, T. (2016). The ionomic study of vegetable crops. *PLoS One*, 11(8), Article e0160273. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0160273>

CAPÍTULO 2. REVISIÓN DE LITERATURA: LA RIZÓSFERA Y SU IMPORTANCIA EN EL SUELO

LA RIZÓSFERA Y SU IMPORTANCIA EN EL SUELO

José Eduardo Hernández-Hernández¹ (<https://orcid.org/0000-0001-7904-066X>), Joel Pineda-Pineda^{2*} (<https://orcid.org/0000-0002-7643-8987>), Ana María Castillo-González¹ (<https://orcid.org/0000-0002-8661-6433>), y Mateo Vargas-Hernández² (<https://orcid.org/0000-0002-0735-3242>)

¹Instituto de Horticultura-Universidad Autónoma Chapingo. Carretera México-Texcoco km 38.5, Chapingo, Estado de México. CP. 56230. (J.E.H.H.), (A.M.C.G.).

²Departamento de Enseñanza, Investigación y Servicio en Suelos-Universidad Autónoma Chapingo. Carretera México-Texcoco km 38.5, Chapingo, Estado de México. CP. 56230. (J.P.P.), (M.V.H.).

*Autor para correspondencia: jpinedap@chapingo.mx

Resumen

La rizósfera es un componente importante de los ecosistemas terrestres al regular procesos esenciales como el ciclo hidrológico, los ciclos biogeoquímicos, la resiliencia al estrés y la productividad de las plantas y, la formación, desarrollo y salud del suelo. En el suelo, el control de todos estos procesos da como resultado cambios fisicoquímicos que mejoran sustancialmente la disponibilidad de nutrimentos. Estos cambios se llevan a cabo gracias a las interacciones planta-microorganismo-suelo que son reguladas a través de la liberación de una gran diversidad de compuestos orgánicos denominados exudados. En los ecosistemas naturales, las plantas, debido a su alta capacidad de homeostasis química y su funcionamiento como unidad dinámica de adaptación y evolución en conjunto con su microbioma, son el componente principal de la rizósfera que influye en el medio edáfico, particularmente en el equilibrio de los ciclos biogeoquímicos, para adaptarlo a sus necesidades fisiológicas y nutrimentales influyendo positivamente en la salud y la fertilidad del suelo. En el presente estudio se realizó una revisión exhaustiva de diversas fuentes bibliográficas para una comprensión cualitativa más profunda de las complejas interacciones entre los distintos componentes de la rizósfera. La recopilación, integración y síntesis de la información ayudará a complementar y mejorar el manejo de los sistemas de producción agrícola actuales y promover un uso más consciente, racional y eficiente de los recursos, en particular del agua, los fertilizantes y los pesticidas.

Palabras clave: rizósfera, nutrimentos, exudados, suelo

RHIZOSPHERE AND ITS IMPORTANCE IN THE SOIL

Abstract

The rhizosphere is an important component of terrestrial ecosystems by regulating essential processes such as the hydrological cycle, biogeochemical cycles, plant productivity and resilience to stress, and soil formation, development and its health. In the soil, control of all these processes causes physicochemical changes that substantially improve nutrients availability. These changes are realized thanks to plant-microorganism-soil interactions that are regulated through release of a great diversity of organic compounds called exudates. In natural ecosystems, plants, due to their high capacity for chemical homeostasis and their functioning as an adaptation and evolution dynamic unit together with their microbiome, are the main component of the rhizosphere that influences on the soil environment, particularly in biogeochemical cycles equilibrium, to adapt it to plant physiological and nutritional requirements positively influencing on soil fertility and its health. In this present research realized an exhaustive review of diverse bibliographic sources to have a more extended qualitative understanding about complex interactions between different rhizosphere's components. The collected, integrated and systemized information will help to complement and improve management of current agricultural production systems and promote a more conscious, rational and efficient use of resources, particularly water, fertilizers and pesticides.

Keywords: rhizosphere, nutrients, exudates, soil

2.1. Introducción

La productividad agrícola mundial debe aumentar un 70 % para satisfacer la demanda de alimentos de aproximadamente 10 mil millones de personas que se espera poblarán la Tierra en 2050 (Hunter et al., 2017; Liu et al., 2021a). Este gran desafío debe realizarse sin la expansión de las tierras cultivables y reduciendo el uso de insumos agrícolas como fertilizantes y pesticidas (Chowdhury et al., 2017; Sattari et al., 2012; Tilman et al., 2011).

En la última parte del siglo XX la Revolución Verde desencadenó un auge mundial en el sector agrícola. La introducción de nuevas variedades de semillas de alto rendimiento y el incremento en el uso de fertilizantes sintéticos, pesticidas y otros agroquímicos, contribuyeron significativamente a mejorar el rendimiento de los cultivos (Kesavan & Swaminathan, 2018).

Sin embargo, durante las últimas décadas, el uso excesivo y descontrolado de agroquímicos sintéticos para mejorar la productividad de los cultivos ha deteriorado la salud biológica y fisicoquímica del suelo cultivable provocando una tendencia decreciente de la productividad agrícola en todo el mundo (Bishnoi, 2018; Oleńska et al., 2020; Pingali, 2012; Yang & Fang, 2015).

Los suelos (S) son cuerpos naturales que se forman a partir de las interacciones entre los cinco factores naturales de formación del suelo: clima (cl), organismos vivos (o), relieve (r), material parental (p) y tiempo (t) (Dokuchaev, 1883; Jenny, 1941; Kuzyakov & Zamanian, 2019).

Actualmente el factor antropogénico domina sobre los efectos de estos cinco factores (Kuzyakov & Zamanian, 2019), siendo la agricultura el nuevo factor determinante en la formación y desarrollo de los suelos, proceso denominado agropedogénesis (Acksel et al., 2019; Kuzyakov & Zamanian, 2019). Los sistemas actuales de producción de cultivos son una de las principales causas del cambio climático global ya que promueve la disminución de la biodiversidad, la degradación del suelo y la contaminación del agua (Kuzyakov & Zamanian, 2019; Shah et al., 2021).

Más del 50 % del suelo agrícola actual se ve moderada o gravemente afectado por procesos de degradación del suelo, como la erosión, la acidificación, la compactación, la salinización y la contaminación con graves consecuencias para la conservación de suelos fértiles (Díaz-Rodríguez et al., 2021; Mimmo et al., 2018). La gestión de las deficiencias nutrimentales en los agroecosistemas ha resultado ser difícil debido a que la eficiencia global de la aplicación de fertilizantes con frecuencia no supera el 50 % para el N, <10 % para el P y alrededor del 40 % para el K (Fageria, 2012; Lopez et al., 2023).

Hasta la fecha, la agropedogénesis se reconoce como el sexto factor de formación del suelo y complementa la conocida fórmula de Dokuchaev con respecto a los suelos de los agroecosistemas (Kuzyakov & Zamanian, 2019; Zamotaeva & Ivanov, 2020). Su característica principal es la limitación del desarrollo del suelo a una sola función, optimizar las condiciones para la producción de cultivos. El enfoque en una sola función y el desdén por otras funciones esenciales del suelo conducen inevitablemente a su degradación (Kuzyakov & Zamanian, 2019).

En la agricultura moderna, las plantas están expuestas a diferentes factores de estrés biótico y abiótico, y han desarrollado mecanismos de adaptación que se basan en una combinación de vías de señalización que les permiten reaccionar a condiciones adversas (Farvardin et al., 2020). Estos factores son las principales causas de la reducción del rendimiento y la productividad de los cultivos, lo que resulta en pérdidas económicas significativas (Atkinson & Urwin, 2012; Liao, 2023).

Una de las formas en que las plantas intentan superar estos estreses es desarrollando una variedad de estrategias para modificar la rizósfera y disminuir el impacto de las tensiones ambientales (Hinsinger et al., 2003; Kuzyakov & Razavi, 2019; Ryan et al., 2009).

La rizósfera es la porción más activa del suelo e influye en una serie de procesos biogeoquímicos de escala global y constituye sólo del 2 al 3 % del volumen total del

suelo (McNear, 2013). Pese a este bajo porcentaje, desde el punto de vista cualitativo y cuantitativo, los procesos de la rizósfera son mucho más importantes que los procesos del resto del suelo (Badalucco & Nannipieri, 2007).

Es un sistema multifacético de componentes y procesos que interactúan entre sí e influyen en diversos mecanismos que contribuyen a la salud y la productividad de las plantas y el suelo, afectando de esta manera, el funcionamiento de los ecosistemas terrestres (Ahmed et al., 2019; Liao, 2023; Mommer et al., 2016).

En el suelo, el control de todos estos procesos da como resultado cambios fisicoquímicos que mejoran sustancialmente la disponibilidad de nutrientes (Chen et al., 2022). Estos cambios se llevan a cabo gracias a las interacciones raíz-microorganismo-suelo que son reguladas a través de la liberación de una gran diversidad de compuestos orgánicos denominados exudados (McNear, 2013; Kuzyakov & Razavi, 2019).

En la rizósfera, las interacciones entre las raíces de las plantas, los microorganismos y el entorno abiótico del suelo desempeñan un papel fundamental en la regulación de procesos ecológicos importantes como los ciclos biogeoquímicos (Bianchi, 2021; Hallett et al., 2022; Naylor et al., 2020; Sun et al., 2023), la resiliencia de las plantas al estrés biótico y abiótico (Berendsen et al., 2012; Hinsinger et al., 2009; Visioli et al., 2015) y, la formación y salud del suelo (Chen et al., 2022; Keiluweit et al., 2015; Lambers et al., 2009; Lange et al., 2015).

Además de lo mencionado anteriormente, los procesos hidrológicos en la rizósfera controlan los mecanismos de interacción entre el agua, la energía y los ciclos biogeoquímicos (Vereecken et al., 2022; Wang et al., 2019). Aproximadamente el 40 % de la precipitación total terrestre transita por la rizósfera antes de ser transpirada por las plantas, lo que la convierte en una de las regiones hidrológicas más activas de la biósfera (Bengough, 2012).

Las nuevas herramientas moleculares y los avances biotecnológicos continuarán brindando un conocimiento más completo de las complejas interacciones físicas, químicas y biológicas que ocurren en la rizósfera para el desarrollo de estrategias benéficas y seguras que mejoren la productividad y la sustentabilidad de los sistemas agrícolas actuales (Mimmo et al., 2018; Ryan et al., 2009; Zhang et al., 2010).

2.2. Dimensión, procesos y efectos de la rizósfera

La vida en la Tierra depende indirectamente de los procesos que ocurren en el volumen de suelo que rodea las raíces denominado rizósfera (Hinsinger et al., 2009). Es una zona crítica donde tienen lugar numerosos procesos ecológicos (Johnson & Jost, 2011).

“Extender la interfaz de la vida” fue el lema de la Conferencia Internacional de la Rizósfera celebrada en Maastricht en junio de 2015 reflejando la posición clave que tiene la rizósfera en cada ecosistema terrestre (Mommer et al., 2016). La interacción planta-suelo-atmósfera es central para la producción de alimentos y el funcionamiento de los ecosistemas terrestres (Roose et al., 2016).

Lorenz Hiltner es reconocido como el primer científico en acuñar el término “rizósfera” en 1904 (Hartmann et al., 2008; Hiltner, 1904). Hiltner describió la rizósfera como el área alrededor del sistema radical de una planta que está habitada por una población única de microorganismos, los cuales, están influenciados continuamente por las sustancias químicas liberadas por las raíces (Hartmann et al., 2008; Pang et al., 2017).

La rizósfera es considerada un punto crítico de interacciones entre plantas y microorganismos (Eichmann, Richards & Schäfer, 2021). Es una zona estrecha de suelo (1-10 mm), rica en nutrientes, que rodea las raíces de las plantas, y está densamente poblada por diversos microorganismos (Hinsinger et al., 2009; Venturi & Kell, 2016), se incluyen bacterias, arqueas, hongos, virus, protistas, algas y nemátodos (Liu et al., 2021b; Solaiman & Anawar, 2015; Trivedi et al., 2021). La diversidad microbiana (población y actividad) en esta zona está influenciada por las propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo asociado a las raíces (Mhlongo et al., 2018).

Debido a la complejidad y diversidad inherentes de los sistemas radicales de las plantas, la rizósfera no es una región de tamaño o forma definible, sino que consiste en gradientes de propiedades químicas, biológicas y físicas que cambian radial y longitudinalmente en el sistema radical (McNear, 2013; Kuzyakov & Razavi, 2019). Dichos gradientes varían temporal y espacialmente como consecuencia de la interacción dinámica entre las raíces de las plantas, los microorganismos y el suelo (Kuzyakov & Razavi, 2019). Los flujos y gradientes radiales y longitudinales que se forman al exterior del sistema radical favorecen la movilización de nutrimentos de fuentes escasamente disponibles (Terzano et al., 2015a; Terzano et al., 2015b).

Las interacciones que ocurren en la interfaz entre el suelo y las raíces de las plantas (interfaz raíz-suelo) están estrechamente vinculadas con la salud y la productividad vegetal (Schmidt et al., 2022). La absorción de nutrimentos y agua por las plantas, así como las interacciones benéficas con los microorganismos del suelo, ocurren principalmente en la interfaz raíz-suelo y está regulada por las propiedades de la superficie radical que está en contacto con las fases sólida y líquida (Ryan et al., 2009; Szatanik-Kloc et al., 2017). La interfaz raíz-suelo es una región dinámica en la que ocurren numerosos procesos biogeoquímicos impulsados por la actividad física y la diversidad de sustancias químicas liberadas por las raíces y los microorganismos (McNear, 2013; Philippot et al., 2013).

El ambiente de la rizósfera está influenciado continuamente por una alta diversidad química de compuestos orgánicos liberados por raíces y microorganismos que ayudan a conformar un sistema complejo de intercambio bidireccional de señales moleculares entre las plantas, los microorganismos y el ambiente fisicoquímico del suelo que dan como resultado una red funcional de interacciones (Berendsen et al., 2012; Cesaro et al., 2021; Deng et al., 2023; Saleem et al., 2019; Venturi & Keel, 2016; Zhalnina et al., 2018).

La red funcional de comunicación establecida por los exudados radicales de las plantas y los microorganismos favorecen la disponibilidad de nutrimentos en la solución del suelo mediante la regulación de la disolución de fases minerales insolubles, la desorción

de iones en minerales arcillosos y la descomposición de la materia orgánica (Kuzyakov & Razavi, 2019; Liu et al., 2022; McNear, 2013).

Debido a que todos los procesos edáficos se llevan a cabo de forma continua a través de la solución del suelo, existe un interés creciente por explorar las interacciones en la interfaz raíz-suelo en ecosistemas naturales y agrícolas basados en una comprensión de la entropía de los procesos dinámicos de la rizósfera (Sverdrup, 2009; Zhang et al., 2023). La disponibilidad de los nutrientes en la solución del suelo determina el crecimiento, el desarrollo y la productividad de las plantas debido a que regula las respuestas fisiológicas específicas que dependen del estado nutricional predominante (Farhangi-Abriz & Ghassemi-Golezani, 2023; Forde & Lorenzo, 2001; Liu et al., 2022; Shahzad & Amtmann, 2017).

Los análisis químicos estándar del suelo no son representativos de lo que realmente ocurre en la interfaz raíz-suelo y proporcionan sólo una aproximación de la fracción nutricional disponible para las plantas (Mimmo et al., 2018).

En la actualidad se han estudiado gran parte de los mecanismos que ocurren en la rizósfera para mejorar la disponibilidad nutricional y se ha determinado qué la rizodeposición o exudación radical es el impulsor clave de estos procesos (Ndour et al., 2021). Estos compuestos orgánicos liberados por las raíces tienen diversas actividades biológicas y desempeñan papeles importantes en la adaptación de las plantas a sus entornos y su defensa contra insectos patógenos y animales herbívoros (Pichersky & Lewinsohn, 2011; Nakayasu et al., 2021). En condiciones normales de desarrollo, se estima que las plantas liberan del 10-35 % de sus productos fotosintéticos como exudados radicales (Bais et al., 2006; Kuzyakov, 2002), mientras que en condiciones de máximo estrés la exudación puede llegar hasta el 60 % (Neumann & Ludewig, 2023).

Los exudados radicales, se han clasificado según su composición química, modo de liberación o función, pero se definen clásicamente para incluir compuestos de carbono derivados de productos fotosintéticos (enzimas extracelulares, azúcares, compuestos fenólicos, aminoácidos, vitaminas, ácidos orgánicos), iones inorgánicos (HCO_3^- , OH^- ,

H⁺), moléculas gaseosas (CO₂), agua (H₂O), electrones (e⁻), secreciones como el mucílago, que se liberan activamente, así como otras moléculas orgánicas que se liberan pasivamente debido a diferencias osmóticas entre la solución del suelo y la célula; también se incluyen los lisados, producto de la autólisis y desprendimiento de células epidérmicas y corticales (Dakora & Phillips, 2002; Neumann & Ludewig, 2023; McNear, 2013; Uren, 2007). La composición de los exudados radicales depende de factores como la especie vegetal, la edad y las condiciones ambientales (Bertin et al., 2003; Mimmo et al., 2011; Uren, 2007).

Las plantas modulan activamente los perfiles cualitativos y cuantitativos de la exudación radical ya que le permiten modificar las propiedades de la rizósfera para adaptarse a las condiciones ambientales del lugar (Vives-Peris et al., 2020). Algunos componentes de los exudados radicales, como los polisacáridos, ayudan a estabilizar la estructura del suelo de la rizósfera (Galloway et al., 2020).

La exudación radical crea un ambiente altamente selectivo en el que solo se favorecen especies microbianas que expresan actividades enzimáticas específicas que pueden aprovechar los compuestos orgánicos liberados (Dini-Andreote et al., 2018; Mhlongo et al., 2018; Walters et al., 2018).

Actualmente, se aplica el concepto de entropía a la rizósfera como la capacidad de autoorganización mínima requerida para que el sistema planta-suelo alcance la homeostasis química (Skinner & Dunkel, 2021; Young & Crawford, 2004).

Una mayor eficiencia en el uso de los nutrientes se logra mediante el manejo de la rizósfera basado en la autoorganización y la entropía minimizada a través de atractores de equilibrio que comprenden estrategias que mejoran los procesos de intercambio de información entre las raíces, los microorganismos y el suelo (Zhang et al., 2023). El aumento de la biodiversidad impulsa e incrementa este intercambio de información y mejora las funciones de los ecosistemas, en particular en aquellos sistemas con una biodiversidad muy baja como los agroecosistemas (Kazemi et al., 2018; Martin et al.,

2019; Lamy et al., 2020; Roscher & Schumacher, 2016; Tilman et al., 2014; Zhang et al., 2023).

La biodiversidad es la variación de la vida en todas sus formas, desde los genes hasta las especies, las comunidades y los ecosistemas (Garbach et al., 2014). La diversidad de macro y microorganismos en el suelo está relacionada positivamente con distintos servicios ecosistémicos de escala global (Delgado-Baquerizo et al., 2020; Marín et al., 2023).

La autoorganización de la rizósfera a través de las complejas interacciones entre las propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo dan como resultado su salud (Chen et al., 2022; Mo et al., 2023; Zhang et al., 2023). Por lo tanto, los mecanismos que vinculan la salud del suelo con el crecimiento y desarrollo de las plantas y los microorganismos son clave para comprender la homeostasis del ecosistema edáfico (Chen et al., 2022; Schlöter et al., 2018; Tahat et al., 2020).

La salud del suelo se define como la capacidad del suelo para funcionar y sostener, dentro de los límites del ecosistema, la productividad de los cultivos y los animales, así como mantener o mejorar la sostenibilidad ambiental y la salud humana (Krasilnikov et al., 2022; Yang et al., 2020). Un suelo sano brinda múltiples servicios ecosistémicos como el mantenimiento de la calidad del agua, la descomposición de la materia orgánica, el reciclaje de los nutrientes en el suelo y la eliminación de gases de efecto invernadero de la atmósfera (Dubey et al., 2019; Tahat et al., 2020).

El manejo de esta complejidad multicomponente y multifuncional de la rizósfera y su relación con la salud y fertilidad del suelo (Figura 2.2.1) es crucial para mantener la producción de alimentos y reducir la aplicación de insumos como fertilizantes y pesticidas (Bakker et al., 2012; Tahat et al., 2020; Yang et al., 2020).

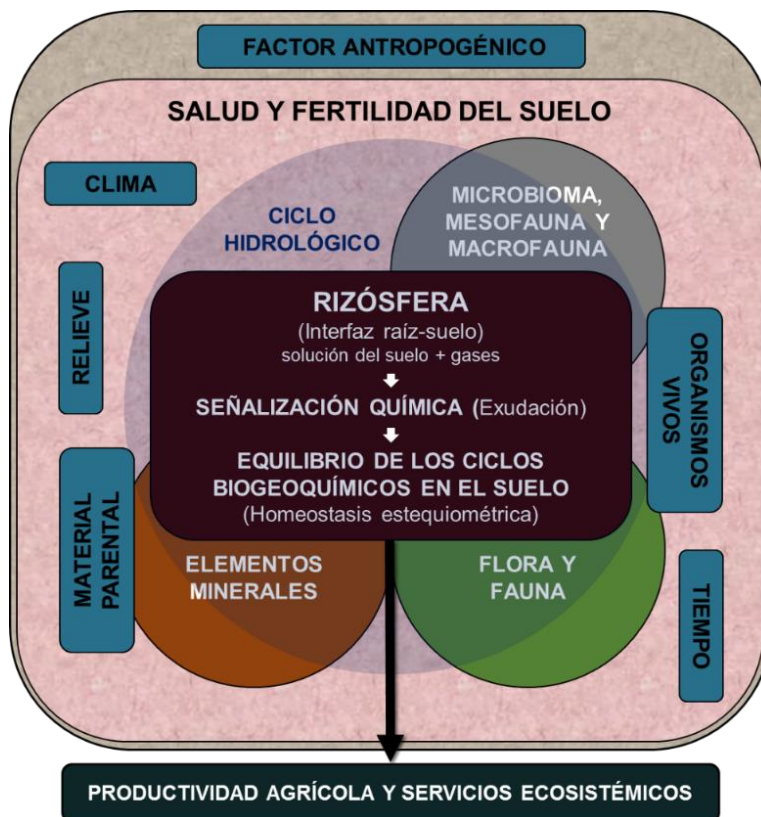


Figura 2.2.1. Dimensión, procesos y efectos de la rizósfera.

2.3. Rizósfera y disponibilidad nutrimental

La disponibilidad o biodisponibilidad de nutrimentos en la rizósfera (Farhangi-Abriz & Ghassemi-Golezani, 2023) es consecuencia de interacciones químicas, físicas y biológicas entre las raíces, los microorganismos y el suelo (Bhaduri et al., 2015; de la Fuente-Cantó et al., 2020).

Como las raíces ocupan solo una pequeña proporción del volumen del suelo, el transporte de la mayoría de los nutrimentos hacia a las raíces se limita principalmente a la rizósfera (Dalir, 2023), por lo tanto, este volumen es crucial para la nutrición de las plantas, ya que define la cantidad total de cada nutrimento disponible inmediatamente para la planta (Liu et al, 2022; Wang et al., 2007).

La disponibilidad nutrimental en la rizósfera está influenciada por diversos factores, estos se agrupan en tres categorías: a) características de las plantas y los microorganismos; b) propiedades del suelo y c) clima (Liu et al., 2022). De estas tres

categorías, la primera, en particular las plantas, es la más determinante, ya que el funcionamiento de la rizósfera tiene como objetivo ajustarse continuamente a los requerimientos fisiológicos y nutrimentales de las plantas a través del reclutamiento selectivo de microorganismos benéficos y la disminución de las tensiones edafoclimáticas (Berlanga-Clavero et al., 2020; Compant et al., 2019; French et al., 2021; Liu et al., 2022).

2.3.1. Características generales de las plantas y los microorganismos

Como todos los organismos superiores, las plantas han coevolucionado en el contexto de un mundo microbiano, dando forma tanto a su evolución como a su ecología. Las interacciones entre las raíces de las plantas y los microorganismos del suelo son fundamentales para la adaptación de las plantas a entornos naturales (Zhalnina et al., 2018).

Los microorganismos son esenciales para la formación del suelo, la adquisición de nutrimentos por los cultivos y la resistencia de las plantas a las plagas y enfermedades (Geetha et al., 2023; Liao, 2023). Son considerados indicadores importantes de la salud, fertilidad y productividad del suelo (Liang et al., 2018; Tahat et al., 2020; Yang et al., 2020). Entre el 80 y el 90 % de todas las especies de plantas conocidas viven en estrecha interacción simbiótica con hongos micorrízicos (Bücking et al., 2007).

Existe un interés considerable en desarrollar métodos para fomentar la proliferación de poblaciones microbianas benéficas, nativas o introducidas, que faciliten la disponibilidad nutrimental, promuevan el crecimiento vegetal y disminuyan las tensiones producidas por factores de estrés biótico y abiótico (Dhawi, 2023; Ryan et al., 2009). A este grupo especializado de microorganismos benéficos asociados a las raíces se les ha denominado microorganismos promotores del crecimiento vegetal (PGPM) (Dhawi, 2023). Los PGPM desempeñan un papel importante en la regulación del equilibrio osmótico y la homeostasis iónica en las plantas (Bhat et al., 2023).

Las complejas interacciones planta-microorganismo han sido desarrolladas durante la evolución para mejorar la capacidad de adaptación de las plantas. Como parte de este

proceso, las plantas desarrollaron estrategias reguladas por metabolitos para reclutar selectivamente microorganismos benéficos (Mesny et al., 2023). Los metabolitos especializados de las plantas son una familia de al menos 1,000,000 de compuestos estructural y funcionalmente diversos (Afendi et al., 2012).

La adaptación y evolución de la planta es, por lo tanto, una consecuencia de la planta y sus comunidades microbianas asociadas, que colectivamente forman un holobionte vegetal. El concepto de holobionte requiere una visión colectiva de las funciones e interacciones existentes entre un macroorganismo huésped y sus microorganismos asociados como una entidad dinámica única (Cesaro et al., 2021; Simon et al., 2019; Vandenkoornhuyse et al., 2015; Zilber-Rosenberg & Rosenberg, 2008).

Los microbiomas del suelo y de las plantas tienen un papel importante en la salud vegetal y la salud del suelo, ya que proporcionan un genoma secundario que codifica y activa la maquinaria genética involucrada en los procesos bioquímicos que regulan las funciones biológicas y ecológicas (Compant et al., 2019; French et al., 2021; Hu et al., 2020; Timmusk et al., 2017).

La rizósfera constituye el primer hábitat de influencia vegetal que encuentran los microorganismos del suelo. Es un entorno altamente dinámico y se ha demostrado que produce una diferenciación de las comunidades microbianas con respecto al suelo circundante (Lombardi et al., 2021; Peiffer et al., 2013; Schreiter et al., 2014).

El microbioma asociado a las raíces es un componente principal de la rizósfera (rizomicrobioma) y representa a todos los microorganismos presentes en el sistema radical (Lundberg et al., 2012; Mendes et al., 2013). La colonización microbiana de la superficie de la raíz de la planta no es uniforme y cubre entre el 15 y el 40 % de la superficie total de la raíz de la planta. La densidad y estructura de las poblaciones microbianas en la superficie de la raíz están determinadas por la disponibilidad de nutrientes y las variaciones fisicoquímicas en toda la superficie radical (McNear, 2013).

La interacción entre las raíces y el rizomicrobioma es determinante en el contenido de nutrientes disponibles en el suelo al regular tres tipos de procesos: a) la tasa de absorción nutrimental por las plantas y la liberación/inmovilización de nutrientes por descomposición microbiana de la materia orgánica; b) el transporte de los nutrientes en el suelo; y c) la transformación de los nutrientes a formas disponibles y no disponibles (Darrah, 1993; Venturi & Keel, 2016).

La definición de rizósfera se ha perfeccionado para incluir tres zonas que se definen en función de su ubicación en el sistema radical y, por lo tanto, de su influencia: a) la endorrizósfera, incluye porciones de la corteza y la endodermis en las que iones y microorganismos pueden ocupar el espacio libre existente entre las células (espacio apoplástico); b) el rizoplano, la zona medial directamente adyacente a la superficie radical que incluye la epidermis y el mucílago radical, donde interactúan los microorganismos y las partículas del suelo; y c) la ectorrizósfera, la zona más externa que se extiende desde el rizoplano hacia el suelo (McNear, 2013; Nazir, 2016).

2.3.2. Homeostasis del ionoma en las plantas

En entornos naturales y agrícolas, las plantas han desarrollado diferentes estrategias para adquirir eficientemente los recursos del suelo y hacer frente a la alta heterogeneidad espacio-temporal en la disponibilidad de agua y nutrientes determinando su éxito competitivo y productividad (Erktan et al., 2018). Los nutrientes son fundamentales para el crecimiento y desarrollo óptimo de los cultivos, por lo que su agotamiento afecta gravemente la productividad agrícola (Ogden et al., 2018).

Las plantas absorben los nutrientes de la solución del suelo en forma de iones inorgánicos en cantidades y proporciones adecuadas para una producción exitosa (Channarayappa & Biradar, 2019; Dalir, 2023). Las proporciones equilibradas de una variedad de macronutrientes y micronutrientes son esenciales para el crecimiento óptimo y el rendimiento de los cultivos (Ogden et al., 2018).

La principal fuerza impulsora que regula los mecanismos de absorción en las plantas es la proporción de nutrientes presentes, siendo incluso más importante que la

concentración real de cada nutriente específico (Mimmo et al., 2018; Steiner, 1961; Steiner, 1980). Una concentración excesiva o inadecuada de elementos químicos dentro de la rizósfera modifica la demanda interna de la planta afectando en consecuencia la tasa de absorción y asimilación de otros nutrientes disminuyendo la eficiencia de los fertilizantes y favoreciendo su pérdida (Mimmo et al., 2018; Zuchi et al., 2015).

La homeostasis estequiométrica es un rasgo importante de los organismos vivos para mantener su composición química relativamente constante ajustando internamente la concentración y proporción de elementos químicos cuando cambian las condiciones ambientales externas (Sterner & Elser, 2002; Zhao et al., 2018).

En las plantas, el término homeostasis hace referencia a una condición de equilibrio entre protones y electrones. En esta condición, el potencial redox (Eh) y el pH se encuentran dentro de un rango (Figura 2.3.1) en el que los procesos biológicos funcionan de manera óptima (Husson, 2023).

En un suelo con un equilibrio adecuado entre el Eh y el pH, las plantas gastan la mínima energía para mantener su homeostasis. Cuanto más desequilibrado esté el suelo en términos de su Eh y/o pH, más energía se requiere por parte de la planta para mantener las condiciones de homeostasis interna y externa (Husson, 2023; Husson et al., 2021). La regulación del Eh y el pH del suelo se logra mediante la liberación de exudados radicales en la rizósfera. Asimismo, la macrofauna, mesofauna y los microorganismos afectan el Eh y el pH del suelo (Husson, 2023).

En las últimas décadas, gracias a las mejoras tecnológicas en los equipos electrónicos de medición, se ha aumentado sustancialmente la precisión en la determinación de elementos químicos inorgánicos en las plantas. En este contexto, y con los últimos avances en el conocimiento del genoma, se ha propuesto un nuevo enfoque para el estudio del equilibrio nutrimental a través del concepto de ionoma (Baxter, 2009; Salt, 2004; Salt et al., 2008).

El ionoma vegetal hace referencia a la composición completa de elementos minerales (iones) presentes en un organismo vegetal (Satismruti et al., 2013) e incluye los cambios en la composición química como respuesta a los estímulos fisiológicos, el estado de desarrollo y las modificaciones genéticas (Huang & Salt, 2016; Watanabe et al., 2016; Bouain et al., 2019). Está involucrado en una variedad amplia de fenómenos biológicos importantes, incluida la electrofisiología, la señalización, la enzimología, la osmorregulación y el transporte (Salt, 2004).

El crecimiento y desarrollo de las plantas dependen del suministro equilibrado de los elementos minerales (Lorraine & Salt, 2009). Los procesos de homeostasis iónica son fundamentales para el desarrollo de la vida vegetal y su resiliencia en entornos hostiles por lo que el control selectivo de los elementos minerales esenciales y no esenciales es crucial para establecer condiciones definidas dentro de las células y los compartimentos celulares que permitan que se lleven a cabo diversos procesos bioquímicos de manera controlada (Dreyer, 2021; Tang et al., 2020).

La homeostasis iónica del sistema vegetal se realiza a diferentes niveles de organización celular (Cuadro 2.3.1). El perfil ionómico en toda la planta muestra diferencias significativas, entre células, tejidos y órganos (Broadley & White, 2012; White et al., 2012).

Los gastos de mantenimiento en las plantas son gastos de energía que se invierten en procesos que no determinan una ganancia neta de biomasa orgánica como el reemplazamiento de enzimas, la integridad estructural de las membranas, y la absorción y transporte de elementos inorgánicos (Azcón-Bieto & Talón, 2013). Estos gastos son mucho mayores en las raíces que en otros órganos de la planta, debido a que los procesos de absorción nutrimental son altamente costosos (Neumann & Ludewig, 2023; Taiz & Zeiger, 2015).

Las plantas responden a las limitaciones de agua y nutrientes alterando la morfología de las raíces, reclutando microorganismos benéficos y transformando el ambiente

fisicoquímico de la rizósfera a través de la liberación de exudados radicales (Almarío et al., 2017; McNear, 2013; Moreau et al., 2019).

Los rasgos de las raíces, como la longitud y la densidad de raíces finas y de pelos radicales, aumentan la productividad de las plantas, especialmente cuando los recursos del suelo son limitados (Bardgett et al., 2014; Holz et al., 2018; McCormack et al., 2015; Ogden et al., 2018; Pausch et al., 2016). Estos rasgos controlan la absorción de nutrimentos y agua del suelo y su transporte al sistema vascular (Bao et al., 2019; Durr et al., 2021; Sasse et al., 2018). El transporte de solutos en las plantas se realiza de dos maneras, el transporte a corta distancia de una célula a otra y el transporte a larga distancia dentro del xilema y el floema (White & Ding, 2023).

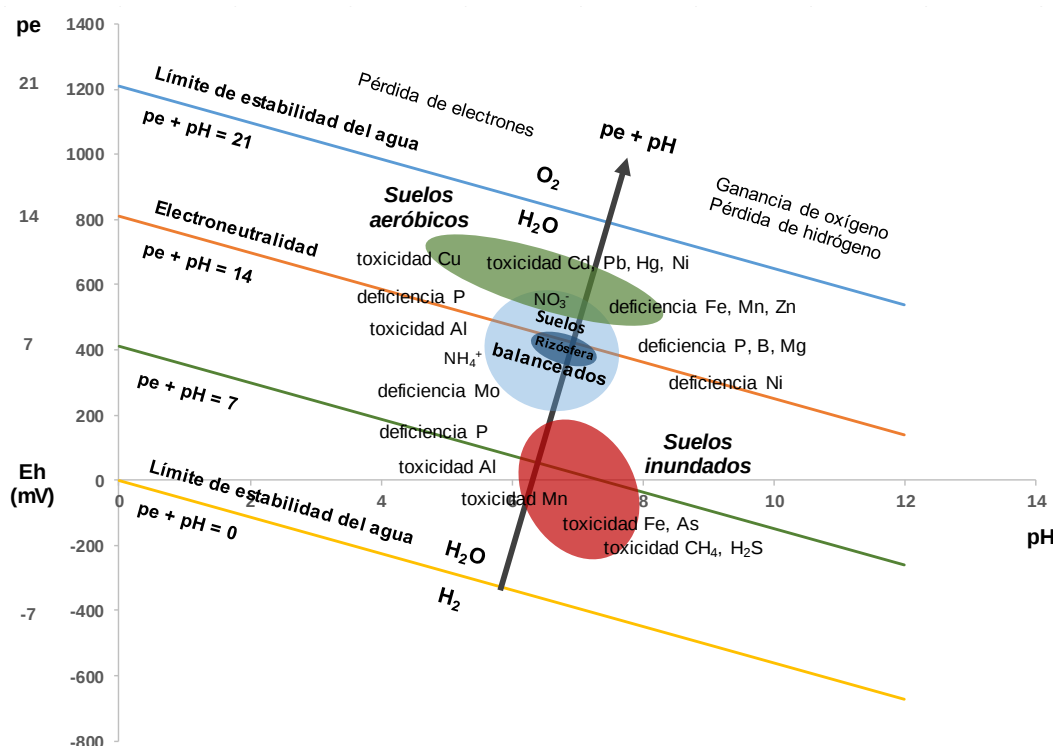


Figure 2.3.1. Diagrama Eh-pH que muestra a la rizósfera como el componente funcional principal para el mantenimiento del balance homeostático de los suelos y la disponibilidad nutrimental. El Eh al tener la ventaja de expresarse en una escala logarítmica puede transformarse en la variable teórica pe (potencial electrónico); transformando el Eh en pe es posible calcular el término $pe + pH$, que combina tanto el Eh como el pH y puede utilizarse para delimitar el dominio de la estabilidad del agua a una temperatura y una presión específicas (Adaptado de Husson, 2023).

Cuadro 2.3.1. Funciones del sistema vegetal para la homeostasis química a diferentes niveles de organización celular.

Estructura vegetal	Nivel de organización	Características generales	Funciones principales	Fuentes bibliográficas
Membrana celular	Celular	Estructura compuesta por una matriz compleja de distintos tipos de lípidos, proteínas y carbohidratos que forman una bicapa. Separa el interior de la célula del ambiente exterior.	- Regulación del transporte de agua y solutos a través de transportadores de membrana. - Absorción selectiva de cationes y aniones para la homeostasis iónica. - Mantenimiento de gradientes específicos de cationes y aniones para un potencial de membrana y un funcionamiento metabólico adecuados.	Coskun & White, 2023 Dalir, 2023 Dreyer, 2021 Martinoia et al., 2012 Mulet et al., 2020 Ray et al. 2016 Taiz & Zeiger, 2015 Tang et al., 2020
Pared celular	Celular	Red dinámica compuesta de celulosa, hemicelulosa, pectina, lignina y múltiples tipos de proteínas estructurales. En las raíces, es la primera estructura en contacto con la solución del suelo.	- Reacciones entre los grupos de intercambio iónico de los polímeros de la pared celular y los iones en solución para la homeostasis del apoplasto. - Cambios del pH apoplástico. - Ajuste osmótico. - Equilibrio de especies reactivas de oxígeno. - Barrera protectora contra factores de estrés biótico y abiótico.	Anderson & Kieber, 2020 Bacete et al., 2018 Houston et al., 2016 Le Gall et al., 2015 Liu et al., 2021a Meychik et al., 2021 Meychik & Yermakov, 2001 Zhang et al., 2020
Endodermis y Exodermis	Tejido	Barreras apoplásticas que se forman principalmente por la deposición de polímeros hidrófobos como la lignina y la suberina.	- Barreras de difusión homeostática para la regulación del agua y la selectividad de solutos, principalmente nutrimentos. - Reclutamiento de microorganismos específicos metabólicamente activos para regular la integridad homeostática. - Mantenimiento del equilibrio del ionoma vegetal para responder con éxito a las perturbaciones ambientales.	Bao et al., 2019 Liu & Kreszies, 2023 Nawrath et al., 2013 Salas-González et al., 2021 Schreiber & Franke, 2011
Xilema/ Floema	Tejido	Componentes del sistema vascular de transporte a larga distancia.	- Transporte y distribución a larga distancia de agua y solutos. - Coordinación y regulación de procesos de crecimiento y desarrollo de los órganos vegetales a través de mecanismos de señalización. - Transferencia de solutos y redistribución de elementos esenciales entre los tejidos durante la ontogenia. - Mantenimiento del equilibrio electroquímico en las hojas. - Eliminación de elementos potencialmente tóxicos de los tejidos.	Bangerth, 2008 Dalir, 2023 Satoh, 2006 White, 2017 White & Ding, 2023
Pelos radicales	Órgano	Extensiones de células epidérmicas radicales. Periodo de vida en escala de días a semanas.	- Aumento de la superficie radical para la adquisición de agua y nutrimentos. - Exudación intensiva para facilitar el intercambio de recursos entre las raíces, los microorganismos y la solución del suelo. - Formación y extensión de las rizovainas.	Ahmed et al., 2018 Brown et al., 2012 Holz et al. 2018 Liu et al. 2021b Opoku et al. 2022 Pang et al., 2017 Rabbi et al., 2022 White & Brown, 2010
Raíces finas	Órgano	Raíces absorbentes con un diámetro menor a 2 mm. Periodo de vida aproximado de meses a un año.	- Adquisición de agua y nutrimentos. - Percepción de señales ambientales. - Establecimiento de relaciones simbióticas con microorganismos benéficos. - Rol importante en los ciclos del agua, del carbono y de los nutrimentos en los ecosistemas terrestres.	McCormack et al., 2013 McCormack et al., 2015 Phillips et al., 2012 Schmidt et al., 2011 Sun et al., 2017 Tefs & Gleixner, 2012
Relación raíz/brote	Sistema	Asignación real de biomasa a las hojas, ramas, tallos y raíces.	- Regulación espacio-temporal en la asignación de recursos a los diferentes órganos vegetales para su crecimiento equilibrado. - Respuesta dinámica a la adaptación por cambios en factores ambientales como la luz y el suministro de agua y nutrimentos.	Agathokleous, 2019 Feller et al., 2015 Freschet et al., 2018 Mensah et al., 2016 Yin et al., 2019

Fuente: Elaboración propia.

La presencia de pelos radicales, de rizodeposición intensiva y de microorganismos activos fortalecen las interacciones raíz-microorganismo-suelo y mejoran el contacto de la superficie de la raíz con la fase líquida del suelo (Brown et al., 2017; Carminati et al., 2017; Galloway et al., 2020; Pang et al., 2017). Esto facilita la agregación del suelo alrededor de los sistemas radicales, desarrollando de esta manera, una estructura similar a una envoltura (vaina) en la superficie de las raíces. Este rasgo morfológico y fisiológico especial se conoce como rizovaina y se considera una manifestación típica de la evolución adaptativa de las plantas a condiciones limitadas de agua y nutrientes (Ndour et al., 2020; Pang et al., 2017).

2.4. Perspectivas futuras

El manejo de los nutrientes a través de los complejos procesos de la rizósfera es crucial para alcanzar la sostenibilidad/sustentabilidad agrícola. Esto ayudará a complementar y mejorar los sistemas de producción agrícola actuales y promover un uso más consciente, racional y eficiente de los recursos, en particular del agua, los fertilizantes y los pesticidas.

Por lo tanto, es indispensable que las futuras investigaciones en nutrición vegetal estén centradas y dirigidas hacia una mayor comprensión de las interacciones nutrimentales en la rizósfera, así como de los procesos de balance y equilibrio físico, químico y biológico en los suelos, que son esenciales para alcanzar la homeostasis estequiométrica en los ecosistemas terrestres. Los nuevos estudios deben presentar un esquema teórico más completo en el que se incluya la influencia de los ciclos biogeoquímicos, el ciclo hidrológico y la biodiversidad en la disponibilidad nutrimental. De igual manera, es importante incluir nuevos conceptos en la nutrición vegetal como el ionoma y el holobionte vegetal, los cuales, son términos que se empiezan a utilizar con mayor frecuencia en artículos científicos recientes.

Actualmente, la etnobotánica, la agroecología, la agroforestería, la permacultura, la agricultura regenerativa, la agricultura multifuncional, la ingeniería de la rizósfera y la intensificación ecológica/sostenible/sustentable, son las áreas más avanzadas que promueven el funcionamiento de la rizósfera en los agroecosistemas gracias a que

implementan prácticas agronómicas que impulsan y mejoran las interacciones planta-microorganismo-suelo influyendo positivamente en la fertilidad y salud del suelo.

2.5. Conclusiones

La posición de la rizósfera entre los cinco factores naturales de formación del suelo y el factor antropogénico es clave para la comunicación bidireccional, a través de la señalización química por exudación, entre el holobionte vegetal y los elementos minerales provenientes del material parental que, en conjunto, equilibran los ciclos biogeoquímicos de elementos esenciales y no esenciales, dando como resultado el mantenimiento de la fertilidad y salud del suelo que son dos aspectos determinantes para la productividad agrícola y los servicios ecosistémicos, los cuales, mejoran la calidad de vida de la sociedad.

Con la finalidad de reducir el uso de agroquímicos, es importante promover el manejo nutrimental de la rizósfera en los sistemas de producción agrícola actuales basado en la implementación de prácticas agronómicas que impulsen y mejoren las interacciones planta-microorganismo-suelo en la interfaz raíz-suelo. En los agroecosistemas, el aumento de la biodiversidad mejora sustancialmente estas interacciones con impactos positivos en la fertilidad y salud del suelo.

Las plantas tienen una alta capacidad de homeostasis química a diferentes niveles de organización celular, por lo que el estudio de sus funciones fisiológicas y nutrimentales para la homeostasis iónica interna, y su relación con el equilibrio bioquímico y fisicoquímico del suelo, es crucial para un manejo nutrimental de los cultivos más completo y eficiente, y reducir el uso excesivo de insumos agrícolas sintéticos.

2.6. Literatura citada

- Acksel, A., Giani, L., Stasch, C., Kühn, P., Eiter, S., Potthoff, K., Regier, T., & Leinweber, P. (2019). Humus-rich topsoils in SW Norway—Molecular and isotopic signatures of soil organic matter as indicators for anthropo-pedogenesis. *CATENA*, 172, 831-845. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2018.09.005>
- Afendi, F. M., Okada, T., Yamazaki, M., Hirai-Morita, A., Nakamura, Y., Nakamura, K., Ikeda, S., Takahashi, H., Altaf-Ul-Amin, M., & Darusman, L. K., et al. (2012). KNApSACK family databases: Integrated metabolite-plant species databases for multifaceted plant

- research. *Plant and Cell Physiology*, 53(2), Article e1.
<https://doi.org/10.1093/pcp/pcr165>
- Agathokleous, E., Belz, R. G., Kitao, M., Koike, T., & Calabrese, E. J. (2019). Does the root to shoot ratio show a hormetic response to stress? An ecological and environmental perspective. *Journal of Forestry Research*, 30(5), 1569-1580.
<https://doi.org/10.1007/s11676-018-0863-7>
- Ahmed, M. A., Passioura, J., & Carminati, A. (2018). Hydraulic processes in roots and the rhizosphere pertinent to increasing yield of water-limited grain crops: A critical review. *Journal of Experimental Botany*, 69(13), 3255-3265. <https://doi.org/10.1093/jxb/ery183>
- Ahmed, T., Shahid, M., Noman, M., Hussain, S., Khan, M. A., Zubair, M., & Mahmood, F. (2019). Plant growth-promoting rhizobacteria as biological tools for nutrient management and soil sustainability. In Kumar, A., & Meena, V. (Eds.), *Plant growth promoting rhizobacteria for agricultural sustainability: From theory to practices* (pp. 95-110). Springer.
- Almario, J., Jeena, G., Wunder, J., Langen, G., Zuccaro, A., Coupland, G., & Bucher, M. (2017). Root-associated fungal microbiota of nonmycorrhizal *Arabidopsis thaliana* and its contribution to plant phosphorus nutrition. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(44), E9403-E9412. <https://doi.org/10.1073/pnas.171045511>
- Anderson, C. T., & Kieber, J. J. (2020). Dynamic construction, perception, and remodeling of plant cell walls. *Annual Review of Plant Biology*, 71, 39-69.
<https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-081519-035846>
- Atkinson, N. J. & Urwin, P. E. (2012). The interaction of plant biotic and abiotic stresses: From genes to the field. *Journal of Experimental Botany*, 63(10), 3523-3543.
<https://doi.org/10.1093/jxb/ers100>
- Azcón-Bieto, J., & Talón, M. (2013). *Fundamentos de fisiología vegetal* (2nd ed.). McGraw-Hill.
- Bacete, L., Melida, H., Miedes, E., & Molina, A. (2018). Plant cell wall-mediated immunity: Cell wall changes trigger disease resistance responses. *The Plant Journal*, 93(4), 614-636.
<https://doi.org/10.1111/tpj.13807>
- Badalucco, L., & Nannipieri, P. (2007). Nutrient transformations in the rhizosphere. In Pinton, R., Varanini, Z., & Nannipieri, P. (Eds.), *The rhizosphere: Biochemistry and organic substances at the soil-plant interface* (pp. 111-133). CRC Press.
- Bais, H. P., Weir, T. L., Perry, L. G., Gilroy, S., & Vivanco, J. M. (2006). The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms. *Annual Review of Plant Biology*, 57, 233-266. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.57.032905.105159>
- Bakker, M. G., Manter, D. K., Sheflin, A. M., Weir, T. L., & Vivanco, J. M. (2012). Harnessing the rhizosphere microbiome through plant breeding and agricultural management. *Plant and Soil*, 360, 1-13. <https://doi.org/10.1007/s11104-012-1361-x>
- Bangerth, K. F. (2008). A novel, repeatable, and non-destructive method to collect root xylem exudate from mature apple trees in an orchard and to compare its constituents with shoot exudate. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 83(3), 374-380. <https://doi.org/10.1080/14620316.2008.11512394>
- Bao, Z., Bai, J., Cui, H., & Gong, C. (2019). A missing link in radial ion transport: Ion transporters in the endodermis. *Frontiers in Plant Science*, 10, Article 713.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00713>

- Bardgett, R. D., Mommer, L., & de Vries, F. T. (2014). Going underground: Root traits as drivers of ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 29(12), 692-699. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.10.006>
- Baxter I. (2009). Ionomics: Studying the social network of mineral nutrients. *Current Opinion in Plant Biology*, 12(3), 381-386. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2009.05.002>
- Bengough, A. G. (2012). Water dynamics of the root zone: Rhizosphere biophysics and its control on soil hydrology. *Vadose Zone Journal*, 11(2), Article vzj2011.0111. <https://doi.org/10.2136/vzj2011.0111>
- Berendsen, R. L., Pieterse, C. M., & Bakker, P. A. (2012). The rhizosphere microbiome and plant health. *Trends in Plant Science*, 17(8), 478-486. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2012.04.001>
- Berlanga-Clavero, M. V., Molina-Santiago, C., de Vicente, A., & Romero, D. (2020). More than words: The chemistry behind the interactions in the plant holobiont. *Environmental microbiology*, 22(11), 4532-4544. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.15197>
- Bertin, C., Yang, X., & Weston, L. A. (2003). The role of root exudates and allelochemicals in the rhizosphere. *Plant and Soil*, 256, 67-83. <https://doi.org/10.1023/A:1026290508166>
- Bhaduri, D., Pal, S., Purakayastha, T.J., Chakraborty, K., Yadav, R.S., & Akhtar, M.S. (2015). Soil quality and plant-microbe interactions in the rhizosphere. In Lichtfouse, E. (Ed.), *Sustainable Agriculture Reviews Vol. 17* (pp. 307-335). Springer.
- Bhat, M. A., Mishra, A. K., Jan, S., Bhat, M. A., Kamal, M. A., Rahman, S., Shah, A. A., & Jan, A. T. (2023). Plant growth promoting rhizobacteria in plant health: A perspective study of the underground interaction. *Plants (Basel)*, 12(3), 629. <https://doi.org/10.3390/plants12030629>
- Bianchi, T. S. (2021). The evolution of biogeochemistry: Revisited. *Biogeochemistry*, 154, 141-181. <https://doi.org/10.1007/s10533-020-00708-0>
- Bishnoi, U. (2018). Agriculture and the dark side of chemical fertilizers. *Environmental Analysis & Ecology Studies*, 3(1), 198-201. <https://doi.org/10.31031/EAES.2018.03.000552>
- Bouain, N., Krouk, G., Lacombe, B., & Rouached, H. (2019). Getting to the root of plant mineral nutrition: Combinatorial nutrient stresses reveal emergent properties. *Trends in Plant Science*. 24(6), 542-552. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2019.03.008>
- Broadley, M. R., White, P. J. (2012). Some elements are more equal than others: Soil-to-plant transfer of radiocaesium and radiostrontium, revisited. *Plant and Soil*, 355, 23-27. <https://doi.org/10.1007/s11104-012-1163-1>
- Brown, L. K., George, T. S., Neugebauer, K., & White, P. J. (2017). The rhizosheath: A potential trait for future agricultural sustainability occurs in orders throughout the angiosperms. *Plant and Soil*, 418, 115-128. <https://doi.org/10.1007/s11104-017-3220-2>
- Brown, L. K., George, T. S., Thompson, J. A., Wright, G., Lyon, J., Dupuy, L., Hubbard, S. F., & White, P. J. (2012). What are the implications of variation in root hair length on tolerance to phosphorus deficiency in combination with water stress in barley (*Hordeum vulgare*)?. *Annals of Botany*, 110(2), 319-328. <https://doi.org/10.1093/aob/mcs085>
- Bücking, H., Hans, R., Heyser, W. (2007). The apoplast of ectomycorrhizal roots: Site of nutrient uptake and nutrient exchange between the symbiotic partners. In Sattelmacher, B., & Horst, W. J. (Eds.), *The apoplast of higher plants: Compartment of storage, transport and reactions* (pp. 97-108). Springer.

- Carminati, A., Passioura, J. B., Zarebanadkouki, M., Ahmed, M. A., Ryan, P. R., Watt, M., & Delhaize, E. (2017). Root hairs enable high transpiration rates in drying soils. *New Phytologist*, 216(3), 771-781. <https://doi.org/10.1111/nph.14715>
- Cesaro, P., Gamalero, E., Zhang, J., & Pivato, B. (2021). The plant holobiont volume I: Microbiota as part of the holobiont: Challenges for agriculture. *Frontiers in Plant Science*, 12, 799168. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.799168>
- Channarayappa, & Biradar, D. P. (2019). *Soil basics, management, and rhizosphere engineering for sustainable agriculture*. CRC Press
- Chen, D., Wang, X., Carrión, V. J., Yin, S., Yue, Z., Liao, Y., Dong, Y., & Li, X. (2022). Acidic amelioration of soil amendments improves soil health by impacting rhizosphere microbial assemblies. *Soil Biology and Biochemistry*, 167, Article 108599. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2022.108599>
- Choudhary, M., Chand G., P., Prakash Y., R., Singh M, V., Mondal, T., & Bisht, J. K. (2018). Chapter 1 Towards plant-beneficiary rhizobacteria and agricultural sustainability. In Singh, M. V. (Ed.), *Role of rhizospheric microbes in soil. Vol. 2. Nutrient management and crop improvement* (pp. 1-16). Springer.
- Chowdhury, R. B., Moore, G. A., Weatherley, A. J., & Arora, M. (2017). Key sustainability challenges for the global phosphorus resource, their implications for global food security, and options for mitigation. *Journal of Cleaner Production*, 140, 945-963. <https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2016.07.012>
- Compant, S., Samad, A., Faist, H., & Sessitsch, A. (2019). A review on the plant microbiome: Ecology, functions, and emerging trends in microbial application. *Journal of advanced research*, 19, 29-37. <https://doi.org/10.1016/j.jare.2019.03.004>
- Coskun, D., & White, P. J. (2023). Chapter 2 Ion-uptake mechanisms of individual cells and roots: short-distance transport. In Rengel, Z., Cakmak, I., & White, P. J. (Eds.), *Marschner's mineral nutrition of plants* (4th ed., pp. 11-72). Academic Press.
- Dakora, F. D., & Phillips, D. A. (2002). Root exudates as mediators of mineral acquisition in low-nutrient environments. *Plant and Soil*, 245(1), 35-47. <https://doi.org/10.1023/A:1020809400075>
- Dalir, N. (2023). Chapter 10 Nutrients uptake and transport in plants: An overview. In Singh, V. P. & Siddiqui, M. H. (Eds.), *Plant ionomics: Sensing, signaling, and regulation* (pp. 180-190). John Wiley & Sons.
- Darrah, P. R. (1993). The rhizosphere and plant nutrition: a quantitative approach. *Plant and Soil*, 155, 1-20. <https://doi.org/10.1007/BF00024980>
- de La Fuente-Cantó, C., Simonin, M., King, E., Moulin, L., Bennett, M. J., Castrillo, G., & Laplaze, L. (2020). An extended root phenotype: The rhizosphere, its formation and impacts on plant fitness. *The Plant Journal*, 103(3), 951-964. <https://doi.org/10.1111/tpj.14781>
- Delgado-Baquerizo, M., Reich, P. B., Trivedi, C., Eldridge, D. J., Abades, S., Alfaro, F. D., ... & Singh, B. K. (2020). Multiple elements of soil biodiversity drive ecosystem functions across biomes. *Nature Ecology & Evolution*, 4, 210-220. <https://doi.org/10.1038/s41559-019-1084-y>
- Deng, L., Luo, L., Li, Y., Wang, L., Zhang, J., Zi, B., Ye, C., Liu, Y., Huang, H., Mei, X., Deng, W., He, X., Zhu, S., & Yang, M. (2023). Autotoxic ginsenoside stress induces changes in root exudates to recruit the beneficial Burkholderia strain B36 as revealed by transcriptomic and metabolomic approaches. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 71(11), 4536-4549. <https://doi.org/10.1021/acs.jafc.3c00311>

- Dhawi, F. (2023). The role of plant growth-promoting microorganisms (PGPMs) and their feasibility in hydroponics and vertical farming. *Metabolites*, 13(2), Article 247. <https://doi.org/10.3390/metabo13020247>
- Díaz-Rodríguez, A. M., Salcedo-Gastelum, L. A., Félix-Pablos, C. M., Parra-Cota, F. I., Santoyo, G., Puente, M. L., Bhattacharya, D., Mukherjee, J., & de los Santos-Villalobos, S. (2021). The current and future role of microbial culture collections in food security worldwide. *Frontiers in Sustainable Food Systems*, 4, Article 614739. <https://doi.org/10.3389/fsufs.2020.614739>
- Dini-Andreote, F., & Raaijmakers, J. M. (2018). Embracing community ecology in plant microbiome research. *Trends in Plant Science*, 23(6), 467-469. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2018.03.013>
- Dokuchaev, V. (1883). *Russian chernozem*. Saint Petersburg, Russia.
- Dreyer, I. (2021). Nutrient cycling is an important mechanism for homeostasis in plant cells. *Plant Physiology*, 187(4), 2246-2261. <https://doi.org/10.1093/plphys/kiab217>
- Dubey, A., Malla, M. A., Khan, F., Chowdhary, K., Yadav, S., Kumar, A., Sharma, S., Khare, P. K. & Khan, M. L. (2019). Soil microbiome: A key player for conservation of soil health under changing climate. *Biodiversity and Conservation*, 28, 2405-2429. <https://doi.org/10.1007/s10531-019-01760-5>
- Durr, J., Rey, G., Spaepen, S., Hilton, S., Meehan, C., Qi, W., Kamiya, T., Flis, P., Dickinson, H. G., Feher, A., Shivshankar, U., Pavagadhi, S., Swarup, S., Salt, D., Bending, G. D., & Gutierrez-Marcos, J. (2021). A novel signaling pathway required for *Arabidopsis* endodermal root organization shapes the rhizosphere microbiome. *Plant and Cell Physiology*, 62(2), 248-261. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcaa170>
- Eichmann, R., Richards, L., and Schäfer, P. (2021). Hormones as go-betweens in plant microbiome assembly. *The Plant Journal*, 105(2), 518-541. <https://doi.org/10.1111/tpj.15135>
- Erktan, A., McCormack, M. L., & Roumet, C. (2018). Frontiers in root ecology: recent advances and future challenges. *Plant and Soil*, 424, 1-9. <https://doi.org/10.1007/s11104-018-3618-5>
- Fageria, N. K. (2012). *The role of plant roots in crop production*. CRC Press.
- Farhangi-Abriz, S., & Ghassemi-Golezani, K. (2023). Chapter 6 Nutrient availability regulates root system behavior. In Singh, V. P. & Siddiqui, M. H. (Eds.), *Plant ionomics: Sensing, signaling, and regulation* (pp. 96-119). John Wiley & Sons.
- Farvardin, A., González-Hernández, A. I., Llorens, E., García-Agustín, P., Scalschi, L., & Vicedo, B. (2020). The apoplast: A key player in plant survival. *Antioxidants*, 9(7), Article 604. <https://doi.org/10.3390/antiox9070604>
- Feller, C., Favre, P., Janka, A., Zeeman, S. C., Gabriel, J. P., & Reinhardt, D. (2015). Mathematical modeling of the dynamics of shoot-root interactions and resource partitioning in plant growth. *PLoS One*, 10(7), Article e0127905. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0127905>
- Forde, B. & Lorenzo, H. (2001). The nutritional control of root development. *Plant and Soil*, 232, 51-68. <https://doi.org/10.1023/A:1010329902165>
- French, E. A., Kaplan, I., Iyer-Pascuzzi, A. S., Nakatsu, C. H., & Enders, L. (2021). Emerging strategies for precision microbiome management in diverse agroecosystems. *Nature plants*, 7(3), 256-267. <https://doi.org/10.1038/s41477-020-00830-9>

- Freschet, G. T., Violle, C., Bourget, M. Y., Scherer-Lorenzen, M., & Fort, F. (2018). Allocation, morphology, physiology, architecture: The multiple facets of plant above-and below-ground responses to resource stress. *New Phytologist*, 219(4), 1338-1352. <https://doi.org/10.1111/nph.15225>
- Galloway, A. F., Akhtar, J., Marcus, S. E., Fletcher, N., Field, K., & Knox, P. (2020). Cereal root exudates contain highly structurally complex polysaccharides with soil-binding properties. *The Plant Journal*, 103(5), 1666-1678. <https://doi.org/10.1111/tpj.14852>
- Garbach, K., Milder, J. C., Montenegro, N., Karp, D. S., & DeClerck, F. A. J. (2014). Biodiversity and ecosystem services in agroecosystems. *Encyclopedia of Agriculture and Food Systems*, 2, 21-40. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-52512-3.00013-9>
- Geetha N., Sunilkumar C. R., Bhavya G., Nandini B., Abhijith P., Satapute P., Shetty H. S., Govarthan M., & Jogaiah S. (2023). Warhorses in soil bioremediation: Seed biopriming with PGPF secretome to phytostimulate crop health under heavy metal stress. *Environmental Research*, 216(1), Article 114498, <https://doi.org/10.1016/j.envres.2022.114498>
- Hallett, P. D., Marin, M., Bending, G. D., George, T. S., Collins, C. D., & Otten, W. (2022). Building soil sustainability from root-soil interface traits. *Trends in Plant Science*, 27(7), 688-698. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2022.01.010>
- Hartmann, A., Rothballer, M., & Schmid, M. (2008). Lorenz Hiltner, a pioneer in rhizosphere microbial ecology and soil bacteriology research. *Plant and soil*, 312, 7-14. <https://doi.org/10.1007/s11104-007-9514-z>
- Hiltner, L. (1904). Über neuere Erfahrungen und Probleme auf dem Gebiete der Bodenbakteriologie unter besonderer Berücksichtigung der Gründüngung und Brache". *Arbeiten der Deutschen Landwirtschaftlichen Gesellschaft*, 98, 59-78.
- Hinsinger, P., Bengough, A. G., Vetterlein, D., & Young, I. M. (2009). Rhizosphere: Biophysics, biogeochemistry and ecological relevance. *Plant and Soil*, 321(1-2), 117-152. <https://doi.org/10.1007/s11104-008-9885-9>
- Hinsinger, P., Plassard, C., Tang, C., & Jaillard, B. (2003). Origins of root-mediated pH changes in the rhizosphere and their responses to environmental constraints: A review. *Plant and soil*, 248, 43-59. <https://doi.org/10.1023/A:1022371130939>
- Holz, M., Zarebanadkouki, M., Kuzyakov, Y., Pausch, J., & Carminati, A. (2018). Root hairs increase rhizosphere extension and carbon input to soil. *Annals of Botany*, 121(1), 61-69. <https://doi.org/10.1093/aob/mcx127>
- Houston, K., Tucker, M. R., Chowdhury, J., Shirley, N., & Little, A. (2016). The plant cell wall: A complex and dynamic structure as revealed by the responses of genes under stress conditions. *Frontiers in Plant Science*, 7, Article 984. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00984>
- Hu, J., Wei, Z., Kowalchuk, G. A., Xu, Y., Shen, Q., & Jousset, A. (2020). Rhizosphere microbiome functional diversity and pathogen invasion resistance build up during plant development. *Environmental Microbiology*, 22(12), 5005-5018. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.15097>
- Huang, X. Y., & Salt, D. E. (2016). Plant ionomics: From elemental profiling to environmental adaptation. *Molecular plant*, 9(6), 787-797. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2016.05.003>
- Hunter, M. C., Smith, R. G., Schipanski, M. E., Atwood, L. W., & Mortensen, D. A. (2017). Agriculture in 2050: Recalibrating targets for sustainable intensification. *Bioscience*, 67(4), 386-391. <https://doi.org/10.1093/biosci/bix010>

- Husson, O. (2023). Chapter 21 How pH and Eh influence soil nutrient dynamics with microbial mediation. In Uphoff N., & Thies, J. E. (Eds.), *Biological approaches to regenerative soil systems* (pp. 221-237). CRC Press.
- Husson, O., Sarthou, J. P., Bousset, L., Ratnadass, A., Schmidt, H. P., Kempf, K., Husson, B., Tingry, S., Aubertot, J. N., Deguine, J. P., Goebel, F. R., & Lamichhane, J. R. (2021). Soil and plant health in relation to dynamic sustainment of Eh and pH homeostasis: A review. *Plant and Soil*, 466, 391-447. <https://doi.org/10.1007/s11104-021-05047-z>
- Jenny, H. (1941). *Factors of soil formation: a system of quantitative pedology*. Dover Publications.
- Johnson, M. S., & Jost, G. (2011). Ecohydrology and biogeochemistry of the rhizosphere in forested ecosystems. In Delphis F. L. (Ed.), *Forest hydrology and biogeochemistry: Synthesis of past research and future directions* (pp. 483-498). Springer.
- Jones, D. L., Hodge, A., & Kuzyakov, Y. (2004). Plant and mycorrhizal regulation of rhizodeposition. *New phytologist*, 163(3), 459-480. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01130.x>
- Kazemi, H., Klug, H., & Kamkar, B. (2018). New services and roles of biodiversity in modern agroecosystems: A review. *Ecological Indicators*, 93, 1126-1135. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.06.018>
- Keiluweit, M., Bougoure, J. J., Nico, P. S., Pett-Ridge, J., Weber, P. K., & Kleber, M. (2015). Mineral protection of soil carbon counteracted by root exudates. *Nature Climate Change*, 5, 588-595. <https://doi.org/10.1038/nclimate2580>
- Kesavan, P. C., & Swaminathan, M. S. (2018). Modern technologies for sustainable food and nutrition security. *Current Science*, 115(10), 1876-1883. <https://doi.org/10.18520/cs/v115/i10/1876-1883>
- Krasilnikov, P., Taboada, M. A., & Amanullah. (2022). Fertilizer use, soil health and agricultural sustainability. *Agriculture*, 12(4), Article 462. <https://doi.org/10.3390/agriculture12040462>
- Kuzyakov Y. (2002). Review: Factors affecting rhizosphere priming effects. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 165(4), 382-396. [https://doi.org/10.1002/1522-2624\(200208\)165:4<382::AID-JPLN382>3.0.CO;2-%23](https://doi.org/10.1002/1522-2624(200208)165:4<382::AID-JPLN382>3.0.CO;2-%23)
- Kuzyakov, Y., & Razavi, B. S. (2019). Rhizosphere size and shape: temporal dynamics and spatial stationarity. *Soil Biology and Biochemistry*, 135, 343-360. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2019.05.011>
- Kuzyakov, Y., & Zamanian, K. (2019). Reviews and syntheses: Agropedogenesis–humankind as the sixth soil-forming factor and attractors of agricultural soil degradation. *Biogeosciences*, 16(24), 4783-4803. <https://doi.org/10.5194/bg-16-4783-2019>
- Lambers, H., Mougel, C., Jaillard, B., & Hinsinger, P. (2009). Plant-microbe-soil interactions in the rhizosphere: an evolutionary perspective. *Plant and Soil*, 321, 83-115. <https://doi.org/10.1007/s11104-009-0042-x>
- Lamy, T., Koenigs, C., Holbrook, S. J., Miller, R. J., Stier, A. C., & Reed, D. C. (2020). Foundation species promote community stability by increasing diversity in a giant kelp forest. *Ecology*, 101(5), Article e02987. <https://doi.org/10.1002/ecy.2987>
- Lange, M., Eisenhauer, N., Sierra, C. A., Bessler, H., Engels, C., Griffiths, R. I., Mellado-Vázquez, P.G., Malik, A. A., Roy, J., Scheu, S., Steinbeiss, S., Thomson, B. C., Trumbore, S. E., & Gleixner, G. (2015). Plant diversity increases soil microbial activity

- and soil carbon storage. *Nature communications*, 6, 6707. <https://doi.org/10.1038/ncomms7707>
- Le Gall, H., Philippe, F., Domon, J. M., Gillet, F., Pelloux, J., & Rayon, C. (2015). Cell wall metabolism in response to abiotic stress. *Plants*, 4(1), 112-166. <https://doi.org/10.3390/plants4010112>
- Liang, B., Ma, C., Fan, L., Wang, Y., & Yuan, Y. (2018). Soil amendment alters soil physicochemical properties and bacterial community structure of a replanted apple orchard. *Microbiological Research*, 216, 1-11. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2018.07.010>
- Liao, H. L. (2023). Rhizosphere microbes and the roles they play in crop production and soil health. *Escuela de Desarrollo e Innovación Social*, 5, Article SL510. <https://doi.org/10.32473/edis-SS723-2023>
- Liu, J., Zhang, W., Long, S., & Zhao, C. (2021a). Maintenance of cell wall integrity under high salinity. *International Journal of Molecular Sciences*, 22(6), Article 3260. <https://doi.org/10.3390/ijms22063260>
- Liu, S., He, F., Kuzyakov, Y., Xiao, H., Hoang, D. T. T., Pu, S., & Razavi, B. S. (2022). Nutrients in the rhizosphere: A meta-analysis of content, availability, and influencing factors. *Science of the Total Environment*, 826, Article 153908. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.153908>
- Liu, T. Y., Ye, N., Wang, X., Das, D., Tan, Y., You, X., Long, M., Hu, T., Dai, L., & Zhang, J. (2021b). Drought stress and plant ecotype drive microbiome recruitment in switchgrass rhizosphere. *Journal of Integrative Plant Biology*, 63(10), 1753-1774. <https://doi.org/10.1111/jipb.13154>
- Liu, T., & Kreszies, T. (2023). The exodermis: a forgotten but promising apoplastic barrier, *Journal of Plant Physiology*, 290, Article 154118. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2023.154118>
- Lombardi, N., Woo, S. L., Vinale, F., Turrà, D., & Marra, R. (2021). The plant holobiont volume II: Impacts of the rhizosphere on plant health. *Frontiers in Plant Science*, 12, Article 809291. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.809291>
- Lopez, G., Ahmadi, S. H., Amelung, W., Athmann, M., Ewert, F., Gaiser, T., Gocke, M. I., Kautz, T., Postma, J., Rachmilevitch, S., Schaaf, G., Schnepf, A., Stoschus, A., Watt, M., Yu, P. & Seidel, S. J. (2023). Nutrient deficiency effects on root architecture and root-to-shoot ratio in arable crops. *Frontiers in Plant Science*, 13, Article 1067498. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1067498>
- Lorraine, W., & Salt D. E. (2009). The plant ionome coming into focus. *Current Opinion in Plant Biology*, 12(3), 247-249. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2009.05.009>
- Lundberg, D. S., Lebeis, S. L., Paredes, S. H., Yourstone, S., Gehring, J., Malfatti, S., Tremblay, J., Engelbrektson, A., Kunin, V., del Rio, T. G., Edgar, R. C., Eickhorst, T., Ley, R. E., Hugenholtz, P., Tringe, S. G. & Dangl, J. L. (2012). Defining the core *Arabidopsis thaliana* root microbiome. *Nature*, 488, 86-90. <https://doi.org/10.1038/nature11237>
- Marín, C., Bueno, C. G., Wang, J., & Kokkoris, V. (2023). Editorial: Biodiversity and ecosystem-level function of the rhizosphere. *Frontiers in Plant Science*, 14, Article 1278662. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1278662>
- Martin, E. A., Dainese, M., Clough, Y., Báldi, A., Bommarco, R., Gagic, V., ... & Steffan-Dewenter, I. (2019). The interplay of landscape composition and configuration: New

- pathways to manage functional biodiversity and agroecosystem services across Europe. *Ecology letters*, 22(7), 1083-1094. <https://doi.org/10.1111/ele.13265>
- Martinoia, E., Meyer, S., de Angeli, A., & Nagy, R. (2012). Vacuolar transporters in their physiological context. *Annual Review of Plant Biology*, 63, 183-213. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042811-105608>
- McCormack, L. M., Eissenstat, D. M., Prasad, A. M., & Smithwick, E. A. (2013). Regional scale patterns of fine root lifespan and turnover under current and future climate. *Global Change Biology*, 19(6), 1697-1708. <https://doi.org/10.1111/gcb.12163>
- McCormack, M. L., Dickie, I. A., Eissenstat, D. M., Fahey, T. J., Fernandez, C. W., Guo, D., Helmisaari, H. S., Hobbie, E. A., Iversen, C. M., Jackson, R. B., Leppälampi-Kujansuu, J., Norby, R. J., Phillips, R. P., Pregitzer, K. S., Pritchard, S. G., Rewald, B., & Zadworny, M. (2015). Redefining fine roots improves understanding of below-ground contributions to terrestrial biosphere processes. *New Phytologist*, 207(3), 505-518. <https://doi.org/10.1111/nph.13363>
- McNear Jr, D.H. (2013). The rhizosphere: Roots, soil and everything in between. *Nature Education Knowledge*, 4(3), Article 1. <https://www.nature.com/scitable/knowledge/library/the-rhizosphere-roots-soil-and-67500617/>
- Mendes, R., Garbeva, P., & Raaijmakers, J. M. (2013). The rhizosphere microbiome: significance of plant beneficial, plant pathogenic, and human pathogenic microorganisms. *FEMS Microbiology Reviews*, 37(5), 634-663. <https://doi.org/10.1111/1574-6976.12028>
- Mensah, S., Kakaï, R. G., & Seifert, T. (2016). Patterns of biomass allocation between foliage and woody structure: the effects of tree size and specific functional traits. *Annals of Forest Research*, 59(1), 1-12. <https://doi.org/10.15287/afr.2016.458>
- Mesny, F., Hacquard, S., & Thomma, B. P. (2023). Co-evolution within the plant holobiont drives host performance. *EMBO reports*, 24(9), Article e57455. <https://doi.org/10.15252/embr.202357455>
- Meychik, N. R., & Yermakov, I. P. (2001). Ion exchange properties of plant root cell walls. *Plant and Soil*, 234(2), 181-193. <https://doi.org/10.1023/A:1017936318435>
- Meychik, N., Nikolaeva, Y., & Kushunina, M. (2021). The significance of ion-exchange properties of plant root cell walls for nutrient and water uptake by plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, 166, 140-147. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2021.05.048>
- Mhlongo, M. I., Piater, L. A., Madala, N. E., Labuschagne, N., and Dubery, I. A. (2018) The chemistry of plant-microbe interactions in the rhizosphere and the potential for metabolomics to reveal signaling related to defense priming and induced systemic resistance. *Frontiers in Plant Science*, 9, 112. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00112>
- Mimmo, T., Hann, S., Jaitz, L., Cesco, S., Gessa, C.E., & Puschenreiter, M. (2011). Time and substrate dependent exudation of carboxylates by *Lupinus albus* L. and *Brassica napus* L. *Plant Physiology and Biochemistry*, 49(11), 1272-1278. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2011.08.012>
- Mimmo, T., Pii, Y., Valentinuzzi, F., Astolfi, S., Lehto, N., Robinson, B., Brunetto, G., Terzano, R., & Cesco, S. (2018). Nutrient availability in the rhizosphere: A review. *VIII International Symposium on Mineral Nutrition of Fruit Crops*, 1217, 13-28. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2018.1217.2>

- Mommer, L., Hinsinger, P., Prigent-Combaret, C., & Visser, E. J. W. (2016). Advances in the rhizosphere: Stretching the interface of life. *Plant and Soil*, 407, 1-8. <https://doi.org/10.1007/s11104-016-3040-9>
- Moreau, D., Bardgett, R. D., Finlay, R. D., Jones, D. L., & Philippot, L. (2019). A plant perspective on nitrogen cycling in the rhizosphere. *Functional Ecology*, 33(4), 540-552. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13303>
- Mulet, J. M., Campos, F., & Yenush, L. (2020). Editorial: Ion homeostasis in plant stress and development. *Frontiers in Plant Science*, 11, Article 618273. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.618273>
- Nakayasu, M., Ohno, K., Takamatsu, K., Aoki, Y., Yamazaki, S., Takase, H., Shoji, T., Yazaki, K., & Sugiyama, A. (2021). Tomato roots secrete tomatine to modulate the bacterial assemblage of the rhizosphere. *Plant Physiology*, 186(1), 270-284. <https://doi.org/10.1093/plphys/kiab069>
- Nawrath, C., Schreiber, L., Franke, R. B., Geldner, N., Reina-Pinto, J. J., & Kunst, L. (2013). Apoplastic diffusion barriers in *Arabidopsis*. *The Arabidopsis Book/American Society of Plant Biologists*, 11, Article e0167. <https://doi.org/10.1199/tab.0167>
- Naylor, D., Sadler, N., Bhattacharjee, Graham, E. B., Anderton, C. R., McClure, R., Lipton, M., Hofmockel, K. S., & Jansson, J. K. (2020). Soil microbiomes under climate change and implications for carbon cycling. *Annual Review of Environment and Resources*, 45(1), 29-59. <https://doi.org/10.1146/annurev-environ-012320-082720>
- Nazir, N., Kamili, A. N., Zargar, M. Y., Khan, I., Shah, D., Parray, J. A., & Tyub, S. (2016). Effect of root exudates on rhizosphere soil microbial communities. *Journal of Research & Development*, 16, Article ISSN 0972-5407.
- Ndour, P. M. S., Barry, C. M., Tine, D., de la Fuente-Cantó, C., Gueye, M., Barakat, M., Ortet, P., Achouak, W., Ndoye, I., Sine, B., Laplaze, L., Heulin, T., & Cournac, L. (2021). Pearl millet genotype impacts microbial diversity and enzymatic activities in relation to root-adhering soil aggregation. *Plant and Soil*, 464, 109-129. <https://doi.org/10.1007/s11104-021-04917-w>
- Ndour, P. M. S., Heulin, T., Achouak, W., Laplaze, L., & Cournac, L. (2020). The rhizosheath: From desert plants adaptation to crop breeding. *Plant and Soil*, 456, 1-13. <https://doi.org/10.1007/s11104-020-04700-3>
- Neumann G., & Ludewig, U. (2023). Chapter 14 Rhizosphere chemistry influencing plant nutrition. In Rengel, Z., Cakmak, I., & White, P. J. (Eds), *Marschner's mineral nutrition of plants* (4th ed., pp. 545-586). Academic Press.
- Ogden, M., Hoefgen, R., Roessner, U., Persson, S., & Khan, G. A. (2018). Feeding the walls: How does nutrient availability regulate cell wall composition?. *International Journal of Molecular Sciences*, 19(9), Article 2691. <https://doi.org/10.3390/ijms19092691>
- Oleńska, E., Małek, W., Wójcik, M., Swiecicka, I., Thijs, S., & Vangronsveld, J. (2020). Beneficial features of plant growth-promoting rhizobacteria for improving plant growth and health in challenging conditions: A methodical review. *Science of the Total Environment*, 743, 140682. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.140682>
- Opoku, V. A., Yawson, D. O., Asare, P. A., Afutu, E., Kotochi, M. C., Amoah, K. K., & Adu, M. O. (2022). Root hair and rhizosheath traits contribute to genetic variation and phosphorus use efficiency in cowpea (*Vigna unguiculata* (L.) Walp). *Rhizosphere*, 21, Article 100463. <https://doi.org/10.1016/j.rhisph.2021.100463>

- Pang, J., Ryan, M. H., Siddique, K. H., & Simpson, R. J. (2017). Unwrapping the rhizosheath. *Plant and Soil*, 418, 129-139. <https://doi.org/10.1007/s11104-017-3358-y>
- Pausch J, Loeppmann S, Kühnel A, Forbush, K., Kuzyakov, Y., & Cheng, W. (2016). Rhizosphere priming of barley with and without root hairs. *Soil Biology & Biochemistry*, 100, 74-82. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2016.05.009>
- Peiffer, J. A., Spor, A., Koren, O., Jin, Z., Tringe, S. G., Dangl, J. L., Buckler, E. S., & Ley, R. E. (2013). Diversity and heritability of the maize rhizosphere microbiome under field conditions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(16), 6548-6553. <https://doi.org/10.1073/pnas.1302837110>
- Philippot, L., Raaijmakers, J. M., Lemanceau, P., & Van Der Putten, W. H., (2013). Going back to the roots: The microbial ecology of the rhizosphere. *Nature Reviews Microbiology*, 11, 789-799. <https://doi.org/10.1038/nrmicro3109>
- Phillips, R. P., Meier, I. C., Bernhardt, E. S., Grandy, A. S., Wickings, K., & Finzi, A. C. (2012). Roots and fungi accelerate carbon and nitrogen cycling in forests exposed to elevated CO₂. *Ecology Letters*, 15(9), 1042-1049. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01827.x>
- Pichersky, E., & Lewinsohn, E. (2011). Convergent evolution in plant specialized metabolism. *Annual Review of Plant Biology*, 62(1), 549-566. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042110-103814>
- Pingali, P. L. (2012). Green revolution: Impacts, limits, and the path ahead. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(31), 12302-12308. <https://doi.org/10.1073/pnas.0912953109>
- Rabbi, S. M., Warren, C. R., Macdonald, C., Trethowan, R. M., & Young, I. M. (2022). Soil-root interaction in the rhizosheath regulates the water uptake of wheat. *Rhizosphere*, 21, 100462. <https://doi.org/10.1016/j.rhisph.2021.100462>
- Ray, S., Kassar, A., Busija, A. R., Rangamani, P., & Patel, H. H. (2016). The plasma membrane as a capacitor for energy and metabolism. *American Journal of Physiology-Cell Physiology*, 310(3), C181–C192. <https://doi.org/10.1152/ajpcell.00087.2015>
- Roose, T., Keyes, S. D., Daly, K. R., Carminati, A., Otten, W., Vetterlein, D., & Peth, S. (2016). Challenges in imaging and predictive modeling of rhizosphere processes. *Plant and soil*, 407, 9-38. <https://doi.org/10.1007/s11104-016-2872-7>
- Roscher C, & Schumacher, J. (2016). Positive diversity effects on productivity in mixtures of arable weed species as related to density-size relationships. *Journal of Plant Ecology*, 9(6), 792-804. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtw013>
- Ryan, P. R., Dessaux, Y., Thomashow, L. S. & Weller, D. M. (2009). Rhizosphere engineering and management for sustainable agriculture. *Plant and Soil*, 321, 363-383. <https://doi.org/10.1007/s11104-009-0001-6>
- Salas-González, I., Reyt, G., Flis, P., Custódio, V., Gopaulchan, D., Bakhoun, N., Dew, T. P., Suresh, K., Franke, R. B., Dangl, J. L., Salt, D. E., & Castrillo, G. (2021). Coordination between microbiota and root endodermis supports plant mineral nutrient homeostasis. *Science*, 371, Article eabd0695. <https://doi.org/10.1126/science.abd0695>
- Saleem, M., Hu, J., & Jousset, A. (2019). More than the sum of its parts: Microbiome biodiversity as a driver of plant growth and soil health. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 50, 145-168. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110617-062605>
- Salt, D. E. (2004). Update on plant ionomics. *Plant Physiology*, 136(1), 2451-2456. <https://doi.org/10.1104/pp.104.047753>

- Salt, D. E., Baxter, I., & Lahner, B. (2008). Ionomics and the study of the plant ionome. *Annual Review of Plant Biology*, 59, 709-733. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092942>
- Sasse, J., Martinoia, E., & Northen, T. (2018). Feed your friends: Do plant exudates shape the root microbiome?. *Trends in Plant Science*, 23(1), 25-41. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2017.09.003>
- Satishruti, K., Senthil, N., Vellaikumar, S., Ranjani, R. V., & Raveendran, M. (2013). Plant ionomics: A platform for identifying novel gene regulating plant mineral nutrition. *American Journal of Plant Sciences*, 4(7), 1309-1315. <https://doi.org/10.4236/ajps.2013.47162>
- Sato, S. (2006). Organic substances in xylem sap delivered to above-ground organs by the roots. *Journal of Plant Research*, 119(3), 179-187. <https://doi.org/10.1007/s10265-005-0257-8>
- Sattari, S. Z., Bouwman, A. F., Giller, K. E., & van Ittersum, M. K. (2012). Residual soil phosphorus as the missing piece in the global phosphorus crisis puzzle. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(16), 6348-6353. <https://doi.org/10.1073/pnas.1113675109>
- Schlöter, M., Nannipieri, P., Sørensen, S. J., & van Elsas, J. D., (2018). Microbial indicators for soil quality. *Biology and Fertility of Soils*, 54, 1-10. <https://doi.org/10.1007/s00374-017-1248-3>
- Schmidt, J. E., Firl, A., Hamran, H., Imaniar, N. I., Crow, T. M., & Forbes, S. J. (2022). Impacts of shade trees on the adjacent cacao rhizosphere in a young diversified agroforestry system. *Agronomy*, 12(1), 195. <https://doi.org/10.3390/agronomy12010195>
- Schmidt, M. W., Torn, M. S., Abiven, S., Dittmar, T., Guggenberger, G., Janssens, I. A., Kleber, M., Kögel-Knabner, I., Lehmann, J., Manning, D. A., Nannipieri, P., Rasse, D. P., Weiner, S., & Trumbore, S. E. (2011). Persistence of soil organic matter as an ecosystem property. *Nature*, 478, 49-56. <https://doi.org/10.1038/nature10386>
- Schreiber, L. & Franke, R. B. (2011). *Endodermis and exodermis in roots*. John Wiley & Sons. <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0002086.pub2>
- Schreiter, S., Ding, G. C., Heuer, H., Neumann, G., Sandmann, M., Grosch, R., Kropf, S., & Smalla, K. (2014). Effect of the soil type on the microbiome in the rhizosphere of field-grown lettuce. *Frontiers in microbiology*, 5, 144. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2014.00144>
- Shah, A., Nazari, M., Antar, M., Msimbira, L. A., Naamala, J., Lyu, D., Rabileh, M., Zajonc, J. & Smith, D. L. (2021). PGPR in agriculture: A sustainable approach to increasing climate change resilience. *Frontiers in Sustainable Food Systems*, 5, Article 667546. <https://doi.org/10.3389/fsufs.2021.667546>
- Shahzad, Z., & Amtmann, A. (2017). Food for thought: How nutrients regulate root system architecture. *Current Opinion in Plant Biology*, 39, 80-87. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2017.06.008>
- Simon, J. C., Marchesi, J. R., Mougel, C., & Selosse, M. (2019). Host-microbiota interactions: From holobiont theory to analysis. *Microbiome*, 7, 5. <https://doi.org/10.1186/s40168-019-0619-4>
- Skinner, D. J. & Dunkel, J. (2021). Improved bounds on entropy production in living systems. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118(18), Article e2024300118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2024300118>

- Solaiman, Z. M., & Anawar, H. M. (2015). Rhizosphere microbes interactions in medicinal plants. In Egamberdieva, D., Shrivastava, S., & Varma, A. (Ed.), *Plant-growth-promoting rhizobacteria (PGPR) and medicinal plants*, (pp. 19-42). Springer.
- Steiner, A. A. (1961). A universal method for preparing nutrient solutions of a certain desired composition. *Plant and Soil*, 15:34-154. <https://doi.org/10.1007/BF01347224>
- Steiner, A. A. (1980). The selective capacity of plants for ions and its importance for the composition and treatment of the nutrient solution. *Acta Horticulturae*, 98, 87-98. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.1980.98.7>
- Sterner, R. W. & Elser, J. J. (2002). *Ecological stoichiometry: Biology of elements from molecules to the biosphere*. Princeton University Press.
- Sun, S., Ma, B., Wang, G., & Tan, X. (2023). Linking microbial biogeochemical cycling genes to the rhizosphere of pioneering plants in a glacier foreland. *Science of the Total Environment*, 872, Article 161944. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.161944>
- Sverdrup, H. (2009). Chemical weathering of soil minerals and the role of biological processes. *Fungal Biology Reviews*, 23(4), 94-100. <https://doi.org/10.1016/j.fbr.2009.12.001>
- Szatanik-Kloc, A., Szerement, J., & Józefaciuk, G. The role of cell walls and pectins in cation exchange and surface area of plant roots. *Journal of Plant Physiology*, 215, 85-90. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2017.05.017>
- Tahat, M. M. Alananbeh, K., A. Othman, Y., & I. Leskovar, D. (2020). Soil health and sustainable agriculture. *Sustainability*, 12(12), Article 4859. <https://doi.org/10.3390/su12124859>
- Taiz, L., & Zeiger, E. (2015). *Plant physiology* (6th ed.). Sinauer Associates.
- Tang, R. J., Luan, M., Wang, C., Lhamo, D., Yang, Y., Zhao, F. G., Lan, W. Z., Fu, A. G., & Luan, S. (2020). Plant membrane transport research in the post-genomic era. *Plant communications*, 1(1), Article 100013. <https://doi.org/10.1016/j.xplc.2019.100013>
- Tan, K. H. (2011). *Principles of soil chemistry* (4th ed.). CRC Press.
- Tefs, C., & Gleixner, G. (2012). Importance of root derived carbon for soil organic matter storage in a temperate old-growth beech forest—Evidence from C, N and ¹⁴C content. *Forest Ecology and Management*, 263, 131-137. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.09.010>
- Terzano, R., Cesco, S., & Mimmo, T. (2015a). Dynamics, thermodynamics and kinetics of exudates: crucial issues in understanding rhizosphere processes. *Plant and Soil*, 386(1-2), 399-406. <https://doi.org/10.1007/s11104-014-2308-1>
- Terzano, R., Cuccovillo, G., Gattullo, C.E., Medici, L., Tomasi, N., Pinton, R., Mimmo, T., & Cesco, S. (2015b). Combined effect of organic acids and flavonoids on the mobilization of major and trace elements from soil. *Biology and Fertility of Soils*, 51(6), 685-695. <https://doi.org/10.1007/s00374-015-1009-0>
- Tilman, D., Balzer, C., Hill, J., & Befort, B. L. (2011). Global food demand and the sustainable intensification of agriculture. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(50), 20260-20264. <https://doi.org/10.1073/pnas.1116437108>
- Tilman, D., Isbell, F. & Cowles, J. M. (2014). Biodiversity and ecosystem functioning. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 45, 471-493. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-120213-091917>
- Timmusk, S., Behers, L., Muthoni, J., Muraya, A., & Aronsson, A. C. (2017). Perspectives and challenges of microbial application for crop improvement. *Frontiers in Plant Science*, 8, Article 49. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00049>

- Trivedi, P., Leach, J. E., Tringe, S. G., Sa, T., & Singh, B. K. (2020). Plant-microbiome interactions: from community assembly to plant health. *Nature Reviews Microbiology*, 18(11), 607-621. <https://doi.org/10.1038/s41579-020-00490-8>
- Uren, N. C. (2007). Types, amounts, and possible functions of compounds released into the rhizosphere by soil-grown plants. In Pinton, R., Varanini, Z., & Nannipieri, P. (Eds.), *The rhizosphere: Biochemistry and organic substances at the soil-plant interface* (pp. 1-21). CRC Press.
- Vandenkoornhuyse, P., Quaiser, A., Duhamel, M., Le Van, A., & Dufresne, A. (2015). The importance of the microbiome of the plant holobiont. *New Phytologist*, 206(4), 1196-1206. <https://doi.org/10.1111/nph.13312>
- Venturi, V., & Keel, C. (2016). Signaling in the rhizosphere. *Trends in Plant Science*, 21(3), 187-198. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2016.01.005>
- Vereecken, H., Amelung, W., Bauke, S. L., Bogen, H., Brüggemann, N., Montzka, C., Vanderborght, J., Bechtold, M., Blöschl, G., Carminati, A., Javaux, M., Konings, A. G., Kusche, J., Neuweiler, I., Or, D., Steele-Dunne, S., Verhoef, A., Young, M., Zhang, Y. (2022). Soil hydrology in the Earth system. *Nature Reviews Earth & Environment*, 3(9), 573-587. <https://doi.org/10.1038/s43017-022-00324-6>
- Visioli, G., D'Egidio, S., & Sanangelantoni, A. M. (2015). The bacterial rhizobiome of hyperaccumulators: Future perspectives based on omics analysis and advanced microscopy. *Frontiers in Plant Science*, 5, Article 752. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00752>
- Vives-Peris, V., de Ollas, C., Gómez-Cadenas, A., & Pérez-Clemente, R. M. (2020). Root exudates: From plant to rhizosphere and beyond. *Plant Cell Reports*, 39(1), 3-17. <https://doi.org/10.1007/s00299-019-02447-5>
- Walters, W. A., Jin, Z., Youngblut, N., Wallace, J. G., Sutter, J., Zhang, W., González-Peña, A., Peiffer, J., Koren, O., Shi, Q., Knight, R., Glavina del Rio, T., Tringe, S. G., Buckler, E. S., Dangl, J. L. & Ley, R. E. (2018). Large-scale replicated field study of maize rhizosphere identifies heritable microbes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(28), 7368-7373. <https://doi.org/10.1073/pnas.1800918115>
- Wang, C., Fu, B., Zhang, L., & Xu, Z. (2019). Soil moisture-plant interactions: An ecohydrological review. *Journal of Soils and Sediments*, 19, 1-9. <https://doi.org/10.1007/s11368-018-2167-0>
- Wang, Z. Y., Kelly, J. M., & Kovar, J. L. (2007). Depletion of macro-nutrients from rhizosphere soil solution by juvenile corn, cottonwood, and switchgrass plants. *Plant and Soil*, 270, 213-221. <https://doi.org/10.1007/s11104-004-1538-z>
- Watanabe, T., Maejima, E., Yoshimura, T., Urayama, M., Yamauchi, A., Owadano, M., Okada, R., Osaki, M., Kanayama, Y., & Shinano, T. (2016). The ionomic study of vegetable crops. *PLoS One*, 11(8), e0160273. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0160273>
- White, P. J. (2017). Ion transport. In Thomas, B., Murphy, D. J., & Murray, B. G. (Eds.), *Encyclopedia of Applied Plant Sciences* (2nd ed., pp. 238-245). Academic Press.
- White, P. J., & Brown, P. (2010). Plant nutrition for sustainable development and global health. *Annals of Botany*, 105(7), 1073-1080. <https://doi.org/10.1093/aob/mcq085>
- White, P. J., Broadley, M. R., Thompson, J. A., McNicol, J. W., Crawley, M. J., Poulton, P. R., Johnston, A. E. (2012). Testing the distinctness of shoot ionomes of angiosperm families using the Rothamsted Park Grass Continuous Hay Experiment. *New Phytologist*, 196, 101-109. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04228.x>

- White, P. J. & Ding, G. (2023). Chapter 3 Long-distance transport in the xylem and phloem. In Rengel, Z., Cakmak, I., & White, P. J. (Eds.), *Marschner's mineral nutrition of plants* (4th ed., pp. 73-104). Academic Press.
- Yang, T., Siddique, K. H., & Liu, K. (2020). Cropping systems in agriculture and their impact on soil health: A review. *Global Ecology and Conservation*, 23, Article e01118. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2020.e01118>
- Yang, X., & Fang, S. (2015). Practices, perceptions, and implications of fertilizer use in East-Central China. *Ambio: A Journal of the Human Environment*, 44(7), 647-652. <https://doi.org/10.1007/s13280-015-0639-7>
- Young, I. M., & Crawford, J. W. (2004). Interactions and selforganization in the soil-microbe complex. *Science*, 304, 1634-1637. <https://doi.org/10.1126/science.1097394>
- Zamotaev I. V., & Ivanov I. V. (2020). The origin of the theory of anthropogenic soil evolution and agropedogenesis: Contribution of F.I. Kozlovsky. *Izvestiya Rossiiskoi Akademii Nauk. Seriya Geograficheskaya*, 84(4), 611-616. <https://doi.org/10.31857/S2587556620040147>
- Zhalnina, K., Louie, K. B., Hao, Z., Mansoori, N., Da Rocha, U. N., Shi, S., Cho, H., Karaoz, U., Loqué, D., Bowen, B. P., Firestone, M. K., Northen, T. R. & Brodie, E. L. (2018). Dynamic root exudate chemistry and microbial substrate preferences drive patterns in rhizosphere microbial community assembly. *Nature microbiology*, 3, 470-480. <https://doi.org/10.1038/s41564-018-0129-3>
- Zhang, F., Shen, J., Zhang, J., Zuo, Y., Li, L., & Chen, X. (2010). Rhizosphere processes and management for improving nutrient use efficiency and crop productivity: Implications for China. *Advances in agronomy*, 107, 1-32. [https://doi.org/10.1016/S0065-2113\(10\)07001-X](https://doi.org/10.1016/S0065-2113(10)07001-X)
- Zhang, Y., Du, H., Gui, Y., Xu, F., Liu, J., Zhang, J., & Xu, W. (2020). Moderate water stress in rice induces rhizosheath formation associated with abscisic acid and auxin responses. *Journal of Experimental Botany*. 71(9), 2740-2751. <https://doi.org/10.1093/jxb/eraa021>
- Zhang, K., Rengel, Z., Zhang, F., White, P. J., & Shen, J. (2023). Rhizosphere engineering for sustainable crop production: Entropy-based insights. *Trends in Plant Science*, 28(4), 390-398. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2022.11.008>
- Zhao, C., Zayed, O., Yu, Z., Jiang, W., Zhu, P., Hsu, C. C., Zhang, L.; Tao, W. A., Lozano-Durán, R., & Zhu, J. K. (2018). Leucine-rich repeat extensin proteins regulate plant salt tolerance in *Arabidopsis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(51), 13123-13128. <https://doi.org/10.1073/pnas.1816991115>
- Zilber-Rosenberg, I., & Rosenberg, E. (2008). Role of microorganisms in the evolution of animals and plants: The hologenome theory of evolution. *FEMS microbiology reviews*, 32(5), 723-735. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6976.2008.00123.x>
- Zuchi, S., Watanabe, M., Hubberten, H. M., Bromke, M., Osorio, S., Fernie, A. R., Celletti, S., Paolacci, A. R., Catarcione, G., Ciaffi, M., Hoefgen R., & Astolfi, S. (2015). The interplay between sulfur and iron nutrition in tomato. *Plant Physiology*, 169(4), 2624-2639. <https://doi.org/10.1104/pp.15.00995>

**CAPÍTULO 3. RELACIONES IÓNICAS DEL SISTEMA RADICAL EN
PLANTAS DE CHILE HABANERO (*Capsicum chinense* Jacq)
BAJO DOS SISTEMAS HIDROPÓNICOS DE RAÍZ FLOTANTE**

RELACIONES IÓNICAS DEL SISTEMA RADICAL EN PLANTAS DE CHILE HABANERO (*Capsicum chinense* Jacq) BAJO DOS SISTEMAS HIDROPÓNICOS DE RAÍZ FLOTANTE

José Eduardo Hernández-Hernández¹ (<https://orcid.org/0000-0001-7904-066X>), Joel Pineda-Pineda^{2†} (<https://orcid.org/0000-0002-7643-8987>), Ana María Castillo-González¹ (<https://orcid.org/0000-0002-8661-6433>), y Mateo Vargas-Hernández² (<https://orcid.org/0000-0002-0735-3242>)

¹Instituto de Horticultura-Universidad Autónoma Chapingo. Carretera México-Texcoco km 38.5, Chapingo, Estado de México. CP. 56230. (J.E.H.H.), (A.M.C.G.).

²Departamento de Enseñanza, Investigación y Servicio en Suelos-Universidad Autónoma Chapingo. Carretera México-Texcoco km 38.5, Chapingo, Estado de México. CP. 56230. (J.P.P.), (M.V.H.).

†Autor para correspondencia: jpinedap@chapingo.mx

Resumen

El chile habanero (*Capsicum chinense* Jacq.) es un cultivo de importancia para la región sureste de México. Pese a que en los últimos años ha experimentado un auge económico al aumentar su demanda en los mercados nacionales e internacionales el chile habanero se sigue cultivando a campo abierto y su transición a sistemas hidropónicos ha sido lento, por lo que el conocimiento de su nutrición mineral en estas condiciones es escaso. Con la finalidad de mejorar la comprensión de los nutrimentos, y tener una base más sólida para la formulación de soluciones nutritivas en este cultivo, se llevó a cabo un experimento para estudiar plantas de chile habanero cv. Caloro bajo dos condiciones hidropónicas de raíz flotante: estática y dinámica. Se evaluó a los 171 DDT, en la solución de crecimiento a volumen constante (compensaciones con agua destilada) y con muestreos a 1, 3, 5 y 7 días (DDM, días de muestreo), el comportamiento en el tiempo del pH, la conductividad eléctrica (CE), las concentraciones de NO₃, NH₄, H₂PO₄, K, Mg y Na y las relaciones iónicas NO₃/NH₄, NO₃/H₂PO₄, K/Mg, K/NH₄, K/Na y Mg/Na. Las unidades experimentales fueron dispuestas en un diseño completamente al azar. Los resultados mostraron que el pH, la CE, las concentraciones NH₄, H₂PO₄ y Na, y las relaciones NO₃/NH₄, NO₃/H₂PO₄, K/NH₄ y Mg/Na fueron estadísticamente diferentes en el tiempo entre los dos sistemas hidropónicos de raíz flotante evaluados. En el sistema hidropónico de condición estática la CE y las concentraciones de NO₃, NH₄, K y Mg disminuyeron estadísticamente a través del tiempo. Sin embargo, en la condición dinámica, se registraron tanto disminuciones como incrementos de estas variables. La concentración de H₂PO₄ aumentó significativamente 1.53 meq·L⁻¹ en la solución de crecimiento con condición estática y hasta 2.43 en la condición dinámica. En los dos tratamientos hidropónicos de raíz flotante evaluadas, el pH y las relaciones iónicas NO₃/NH₄, K/Mg, K/NH₄, K/Na y Mg/Na se estabilizaron a los 5 y 7 DDM en la solución de crecimiento.

Palabras clave: Hidroponía, pH, CE, nutrimentos, relaciones iónicas

ROOT SYSTEM IONIC RATIOS IN HABANERO PEPPER PLANTS (*Capsicum chinense* Jacq) UNDER TWO FLOATING ROOT HYDROPONIC SYSTEMS

Abstract

Habanero pepper (*Capsicum chinense* Jacq.) is an important crop for southeastern Mexico. Despite experiencing an economic boom in recent years due to increased demand in national and international markets, habanero peppers are still growing in open fields, and their transition to hydroponic systems has been slow. Therefore, knowledge of mineral nutrition under these conditions is limited. In order to improve the understanding of nutrients and provide a more solid basis for formulating nutrient solutions for this crop, an experiment was conducted to study habanero pepper plants cv. Caloro under two hydroponic conditions of floating roots, static and dynamic. Around 171 DDT, were evaluated over time of pH, electrical conductivity (EC), NO_3 , NH_4 , H_2PO_4 , K, Mg and Na concentrations, and NO_3/NH_4 , $\text{NO}_3/\text{H}_2\text{PO}_4$, K/Mg, K/ NH_4 , K/Na and Mg/Na ionic ratios, in the constant volume growth solution (compensations with distilled water) and with samplings at 1, 3, 5 and 7 days (DDM, sampling days). The experimental units were arranged in a completely randomized design. The results showed that pH, EC, NO_3 , H_2PO_4 and Na concentrations, and NO_3/NH_4 , $\text{NO}_3/\text{H}_2\text{PO}_4$, K/ NH_4 and Mg/Na ratios were statistically different over time between the two floating root hydroponic systems evaluated. Under both hydroponic conditions, EC and NO_3 , NH_4 , K, and Mg concentrations decreased over time. However, in the dynamic condition, both decreases and increases in these variables were recorded. H_2PO_4 concentration significantly increased by $1.53 \text{ meq}\cdot\text{L}^{-1}$ in the growth solution under static conditions and up to 2.43 in dynamic condition. In the two floating root hydroponic treatments evaluated, pH and the NO_3/NH_4 , K/Mg, K/ NH_4 , K/Na, and Mg/Na ionic ratios were statistically stabilized at 5 and 7 DDM in the growth solution.

Keywords: Hydroponics, pH, EC, nutrients, ionic ratios

3.1. Introducción

México se ha distinguido como uno de los países con mayor diversidad genética de chile (González-Cortés et al., 2023). El chile habanero (*Capsicum chinense* Jacq.) es un cultivo de importancia para la región sureste de México. En los últimos años ha experimentado un auge económico al aumentar su demanda en los mercados nacionales e internacionales (Chel-Guerrero et al., 2021; Medina-Lara, 2008; Tucuch-Haas et al., 2012).

Debido a la alta demanda y precios de los frutos, se ha iniciado su establecimiento en otras regiones del país, principalmente en zonas cercanas al Golfo de México (Ramírez et al., 2018). En 2019, se sembró este cultivo en 20 estados de la República Mexicana, con un total de 971.45 ha y una producción de 16,306.31 t (Vásquez-Velázquez et al., 2021).

Pese a que el chile habanero se introdujo por primera vez a México desde Cuba, actualmente, la península de Yucatán es considerada una reserva genética de esta especie (Urrea-López et al., 2014), y es la principal especie hortícola explotada comercialmente debido a sus altos contenidos de capsaicinoides acumulados en el fruto (Borges-Gómez, 2010; Guzmán et al., 2011).

El chile habanero es ampliamente consumido en los estados de Yucatán, Quintana Roo, Campeche y Tabasco. Yucatán ocupa uno de los primeros lugares de importancia en cuanto a la siembra de esta hortaliza (Tucuch-Haas et al., 2012). El chile habanero producido en la península de Yucatán se considera de calidad superior al que se cultiva en el resto del mundo debido a sus características organolépticas (Castillo-Aguilar, 2018; Medina-Lara, 2008). Las características del chile habanero como el sabor, aroma, picor, color y vida postcosecha dependen del clima y la ubicación de la región (Borges-Gómez et al., 2014), particularmente a las propiedades de los suelos en los que se cultiva (Castillo-Aguilar, 2018; Rodríguez-Buenfil et al., 2017).

Pese a su gran importancia económica en México, su producción es limitada debido a diversos factores que afectan la calidad del producto (González-Cortés et al., 2023; Rodríguez-Buenfil et al., 2017).

El chile habanero se produce tradicionalmente en suelo y a campo abierto (López-Gómez et al., 2020). Bajo este sistema de producción, el cultivo se ve afectado negativamente por diversos factores ambientales que reducen la calidad y rendimiento del producto con impactos negativos en su rentabilidad (Lugo-Jiménez et al., 2010). En la Península de Yucatán, el 93 % de la superficie sembrada se cultiva en campo abierto (Ramírez et al., 2018), y, aproximadamente, el 50 % de la superficie dedicada a esta hortaliza se siembra con materiales criollos (Ramírez et al., 2018).

El chile habanero se cultiva durante todo el año; sin embargo, las condiciones de producción no son las más adecuadas, lo que afecta el rendimiento y la calidad del fruto (González-Cortés et al., 2023). Se produce principalmente en dos clases de suelos característicos de la región de Yucatán, “Box luúm” o suelos negros, y “K’ánkab lu’um” o suelos rojos, ambos leptosoles (Oney-Montalvo et al., 2020; Rodríguez-Buenfil et al., 2017). Los leptosoles son los suelos más comunes en el estado de Yucatán (80 %) (Rodríguez-Buenfil et al., 2017).

Los requerimientos nutrimentales del chile habanero, especialmente cuando el cultivo se establece a campo libre, son aportados a través de una dosis de fertilización para obtener altos rendimientos. Sin embargo, los resultados de la fertilización en campo no son del todo satisfactorios ya que dependen directamente de las características del suelo, las cuales, pueden limitar la producción. Además, el manejo nutrimental en la mayoría de los casos no está basado en un análisis de suelo ni en el cálculo de dosis de fertilización de acuerdo con la extracción nutrimental total del cultivo (Borges-Gómez et al., 2014; Mimmo et al., 2018).

La floración y fructificación del chile habanero dependen de fuertes cantidades de macronutrientes para producir flores y frutos (Meneses-Lazo et al., 2020). La

producción de fotoasimilados y la competencia por nutrientes pueden alterar la fenología del chile habanero (Meneses-Lazo et al., 2018).

Como todas las especies hortícolas, el rendimiento y la calidad de los frutos dependen de la disponibilidad y contenido nutrimental del suelo (Borges-Gómez, 2010). Aplicar la cantidad adecuada de nutrientes a las plantas les permite realizar sus funciones metabólicas básicas (Nieves et al., 2015). Las condiciones del medio de crecimiento de las plantas influyen en la acumulación de metabolitos primarios y secundarios dentro del fruto afectando directamente sus propiedades organolépticas y nutricionales (Urrea-López et al., 2014).

El chile habanero en el sureste de México se cultiva en condiciones de temporal y riego por goteo. El riego por goteo en cultivos hortícolas es el método más simple y eficiente para suministrar agua y fertilizantes en la zona radical de las plantas (López-López et al., 2018).

Una alternativa para la producción de hortalizas son los sistemas hidropónicos, que utilizan soluciones nutritivas balanceadas que permiten que el agua y los nutrientes sean absorbidos eficientemente por las plantas (Meneses-Lazo et al., 2020). En los sistemas hidropónicos la nutrición mineral de las plantas influye sustancialmente en el tamaño y calidad de los frutos (López-Gómez et al., 2017).

Sin embargo, la información de la producción de chile habanero bajo condiciones hidropónicas es escasa, especialmente en el manejo de los nutrientes (López-Gómez et al., 2020). Considerando la fenología de las plantas y la calidad del producto cosechado, la solución nutritiva universal de Steiner (Steiner, 1984) es una opción adecuada para el cultivo de chile habanero en hidroponía (López-Gómez et al., 2017; Meneses-Lazo et al., 2020). Tucuch-Haas et al. (2012) utilizaron la solución nutritiva universal de Steiner, modificando las relaciones NO_3/NH_4 , y encontraron que con la relación 80/20 se observaron mejores resultados en rendimiento y calidad de frutos, característica que la ubica en el grupo de plantas calcícolas.

Con la finalidad de generar las dosis de fertilización y las soluciones nutritivas más adecuadas para un cultivo y obtener los máximos rendimientos es importante identificar la cantidad nutrimental demandada por las plantas, el momento de mayor requerimiento y las relaciones nutrimentales óptimas (Havlin et al., 2017).

Las plantas absorben los nutrientes de la solución del suelo en forma de iones inorgánicos (Channarayappa & Biradar, 2019; Dalir, 2023). Las proporciones equilibradas de una variedad de macronutrientes y micronutrientes son esenciales para el crecimiento óptimo y el rendimiento de los cultivos (Ogden et al., 2018).

Los procesos de homeostasis iónica en los sistemas radicales son fundamentales para el desarrollo de la vida vegetal y su resiliencia en entornos hostiles por lo que el control selectivo de los elementos minerales esenciales y no esenciales es crucial para establecer condiciones definidas dentro de las células y los compartimentos celulares que permitan que se lleven a cabo diversos procesos bioquímicos de manera óptima (Dreyer, 2021; Tang et al., 2020; Bao et al., 2019; Liu & Kreszies, 2023; Salas-González et al., 2021).

Una forma de evaluar las proporciones o relaciones nutrimentales del sistema radical es a través del uso de soluciones nutritivas, técnica conocida como hidroponía (Trejo-Téllez & Gómez-Merino, 2012). Esta técnica es muy útil para la investigación, ya que permite tener un control riguroso de los nutrientes que se están evaluando, así como de algunos elementos no esenciales presentes en el agua (Favela et al., 2006). Además, bajo condiciones hidropónicas, en particular en sistemas de raíz flotante, los efectos producidos por los gradientes de difusión iónica del sistema radical son mucho más extensos que cuando se utiliza suelo como medio de crecimiento (Leitner et al., 2009).

La presente investigación consistió en evaluar el comportamiento a través del tiempo, del pH, la conductividad eléctrica (CE), las concentraciones de N-NO_3 , N-NH_4 , P, K, Mg, y Na ($\text{meq}\cdot\text{L}^{-1}$), y las relaciones NO_3/NH_4 , $\text{NO}_3/\text{H}_2\text{PO}_4$, K/Mg, K/ NH_4 , K/Na y Mg/Na, en el medio de crecimiento de plantas de chile habanero, en etapa de fructificación,

cultivadas bajo dos condiciones hidropónicas de raíz flotante, estático y dinámico, y con solución universal de Steiner.

La finalidad del estudio fue obtener, a partir del comportamiento de las relaciones iónicas en la solución de crecimiento de plantas de chile habanero, relaciones promedio de los nutrimentos que puedan ser utilizados para proponer una solución nutritiva en etapa de fructificación para esta especie vegetal como representante de una planta calcícola.

3.2. Materiales y métodos

3.2.1. Localización

La investigación se desarrolló de octubre de 2022 a mayo de 2023 en un invernadero de vidrio, con malla sombra de color negro y sombreado de 30 %, ubicado en las coordenadas 19° 29' 36.9" latitud N y 98° 53' 6.8" longitud W, dentro de las instalaciones del Departamento de Suelos en la Universidad Autónoma Chapingo.

3.2.2. Material vegetal y medio de crecimiento

Se sembraron semillas de chile habanero (*Capsicum chinense* Jacq.) cultivar Caloro en una charola de polietileno de 50 cavidades con vermiculita como sustrato. Se utilizó una cámara con luz blanca artificial tipo led para la germinación y crecimiento de las plántulas.

Para la aplicación de agua y nutrimentos se utilizó la solución nutritiva universal de Steiner a pH de 5.5, conductividad eléctrica (CE) de 0.75 dS·m⁻¹ y relaciones K/Ca/Mg de 35/45/20, NO₃/H₂PO₄/SO₄ de 60/10/30 y NO₃/NH₄ de 90/10. Para los requerimientos de Fe, Mn, Zn, Cu, Mo y B se usaron concentraciones de 4.0, 1.0, 0.3, 0.22, 0.14 y 0.5 mg·L⁻¹, respectivamente.

3.2.3. Tratamientos y diseño experimental

A los 90 días después de la siembra (DDS) se realizó el trasplante a contenedores de polietileno translúcido de 33 L de capacidad que se utilizaron para establecer las unidades experimentales en los dos tratamientos hidropónicos de raíz flotante, estático

y dinámico (Figura 3.2.1). En cada contenedor se trasplantaron dos plántulas (unidad experimental) y se asignaron cuatro repeticiones por tratamiento. Las unidades experimentales fueron dispuestas en el invernadero en un diseño completamente al azar.



Figura 3.2.1. Unidades experimentales a los 51 DDT para el tratamiento estático (izq.) y el tratamiento dinámico (der.).

Para el tratamiento estático se utilizó la técnica de raíz dinámica flotante (Boonnoi et al., 2017; Kratky, 2009). Los contenedores se llenaron con solución nutritiva (SN) a un volumen de 30 L lo que permitió que una porción del sistema radical este dentro y otra porción fuera de la solución. En esta condición, se desarrollaron durante 50 días dos tipos funcionales de raíces. En este periodo no se realizaron compensaciones a las pérdidas de solución nutritiva lo que permitió el acondicionamiento y desarrollo de los dos tipos de raíces. La función del primer tipo de raíz fue la oxigenación de las plantas mientras que la función del segundo tipo fue la absorción de agua y nutrientes.

Posterior a los 50 días después del trasplante (DDT) el volumen de SN en los contenedores se mantuvo a un volumen constante de 20 L.

En el tratamiento dinámico se utilizó la técnica de raíz flotante (Son et al., 2020). Los contenedores se llenaron con SN al máximo de capacidad (33 L) permitiendo que todo el sistema radical quedara sumergido. La oxigenación de cada una de las unidades experimentales en este tratamiento se realizó artificialmente utilizando bombas de aire marca Q7 modelo HQ-602 de dos salidas con una capacidad de oxigenación de $5 \text{ L} \cdot \text{min}^{-1}$. El volumen de SN en los contenedores se mantuvo a un volumen constante de 33 L.

Según lo indicado en cada tratamiento, las pérdidas de SN fueron compensadas periódicamente con SN para mantener el volumen correspondiente hasta el periodo de muestreo de las unidades experimentales. Se utilizó la solución nutritiva universal de Steiner para los dos tratamientos hidropónicos a pH de 5.5 y CE de $1.25 \text{ dS} \cdot \text{m}^{-1}$. Las relaciones nutrimentales de macronutrientes y las concentraciones de micronutrientes fueron las mismas que se utilizaron en la etapa de almácigo.

Para prevenir el ataque de plagas como mosca blanca o trips se realizaron aplicaciones foliares cada 15 días de Imidacloprid a una dosis de $1\text{-}2 \text{ mL} \cdot \text{L}^{-1}$. Asimismo, con un medidor de oxígeno disuelto marca Hanna modelo Oxy-Check HI9147, se monitoreó durante el desarrollo del experimento, las concentraciones de oxígeno en las soluciones nutritivas de las unidades experimentales de cada tratamiento que fueron en promedio de 1.8 y $5.9 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ para las condiciones estática y dinámica, respectivamente. Durante el período de evaluación las temperaturas mínimas diarias oscilaron entre 9 y $16 \text{ }^{\circ}\text{C}$ y las temperaturas máximas diarias entre 25 y $35 \text{ }^{\circ}\text{C}$.

3.2.4. Variables evaluadas

Previamente al muestreo (171 DDT) se realizó un monitoreo del consumo de agua, pH y CE en las unidades experimentales a partir del día 71 DDT. Durante este periodo se hicieron tres lavados de raíces los días 121, 156 y 171 DDT y se reemplazó en su totalidad la SN de cada contenedor (solución de crecimiento). En cada reemplazamiento de SN se modificó la CE, sin alterar las relaciones de macronutrientes ni las

concentraciones de micronutrientes. Se utilizaron soluciones con CE de 0.75, 1.0 y 2.0 dS·m⁻¹, respectivamente. Se efectuó un cambio de pH, de 5.5 a 5.0, en el remplazo de la SN del día 156 DDT.

El último reemplazo de SN (171 DDT) fue la que se utilizó para la medición de las variables nutrimentales en el experimento, las cuales, se realizaron a través de muestreos de la solución nutritiva en las unidades experimentales a los 1, 3, 5 y 7 días (DDM). En esta etapa las pérdidas en volumen de la SN inicial se realizaron con agua destilada para evitar la incorporación de solutos que pudieran modificar el comportamiento de las concentraciones de los iones disueltos en estudio. En el periodo de muestreo las plantas de chile habanero se encontraban en etapa de fructificación.

En cada muestra de solución nutritiva obtenida, se realizaron determinaciones de pH y conductividad eléctrica (CE) utilizando un potenciómetro marca Hanna modelo HI991301. Se cuantificaron los elementos químicos N-NH₄, N-NO₃, H₂PO₄, K, Mg y Na a través de las metodologías propuestas por la NOM-021-SEMARNAT-2000; a) el método microKjeldahl de doble destilación para N; b) el método colorimétrico de vanadato-molibdato para H₂PO₄ (espectrofotómetro UV marca Thermo Scientific modelo Genesys 10uv); c) flamometría para Na y K (equipo marca Sherwood modelo M410); y e) espectrofotometría de absorción atómica para Mg (EAA marca GBC modelo Avanta). Los datos de concentración obtenidos se expresaron en unidades de meq·L⁻¹ y se calcularon las relaciones porcentuales NO₃/NH₄, NO₃/H₂PO₄, K/Mg, K/NH₄, K/Na y Mg/Na.

3.2.5. Análisis estadístico

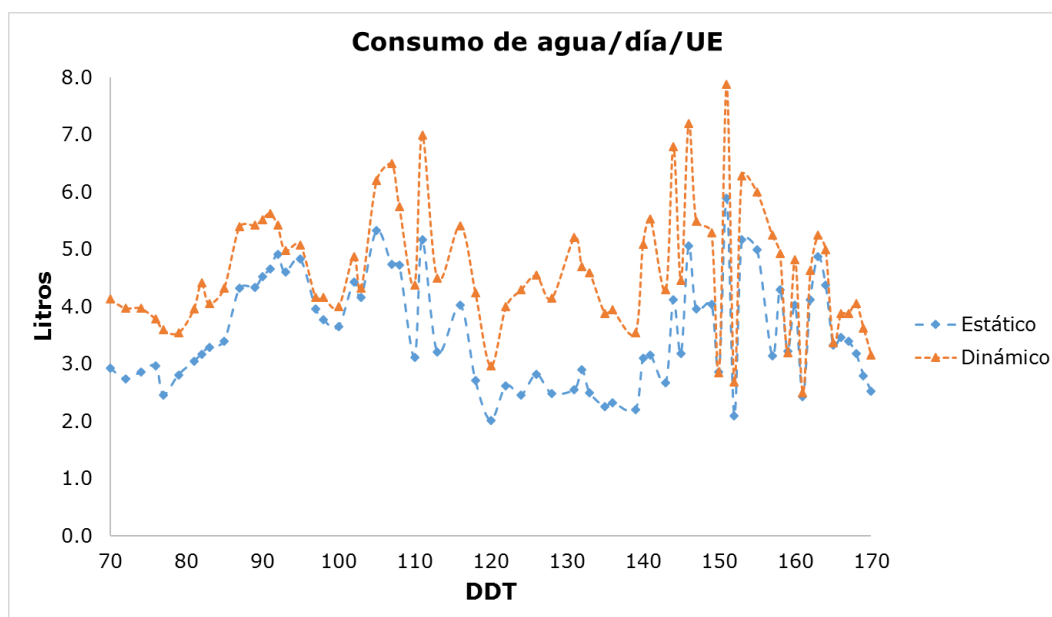
Los datos obtenidos del muestro de la solución de crecimiento se procesaron estadísticamente utilizando el programa SAS 9.4. Debido a que se hicieron mediciones en los mismos tratamientos y las mismas unidades experimentales a través del tiempo (Steel et al., 1997), para el análisis de varianza (ANOVA), los datos de pH, CE, concentración química de los iones y las relaciones iónicas porcentuales fueron procesadas como un modelo de mediciones repetidas. Asimismo, se realizó una comparación múltiple de medias de las variables evaluadas por DDM en cada

tratamiento, utilizando la prueba de Diferencia Mínima Significativa ($\alpha = 0.05$). Las medias fueron graficadas en Excel 2021 con sus errores estándar. Los datos de monitoreo consumo de agua, pH y CE se graficaron a través del tiempo utilizando valores promedio.

3.3. Resultados y discusión

3.3.1. Consumo de agua, CE y pH en el monitoreo

De acuerdo con la Figura 3.3.1 el tratamiento hidropónico de raíz flotante con condición dinámica presentó un mayor consumo de agua durante el monitoreo (71-171 DDT) en comparación con la condición estática. Esto podría atribuirse al movimiento continuo de la solución, que, por efecto del sistema de oxigenación con los dispositivos instalados en este tratamiento, se promovió mayor acceso del agua al impulsar el flujo de masas, mejorando así las condiciones de absorción por las raíces (Havlin et al., 2017).



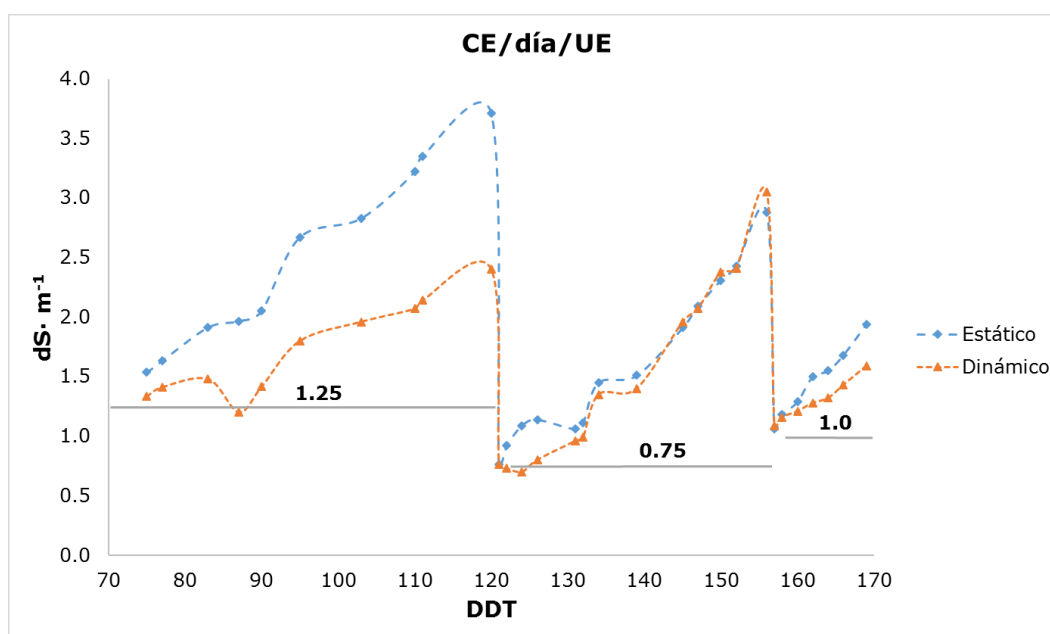
UE = unidad experimental; DDT = días después del trasplante.

Figura 3.3.1. Consumo promedio de agua en plantas de chile habanero cv. Caloro bajo dos condiciones hidropónicas de raíz flotante.

En contraste, en el tratamiento hidropónico bajo condición estática el agua y los iones tuvieron menor movimiento. Al respecto, Boonnoi et al. (2017) y Kuzyakov & Razavi (2019) indican que en suelo y sustratos el movimiento de agua y nutrientes está muy

influido por las leyes de difusión lo que resulta en una menor tasa de absorción. En este experimento, quizás el movimiento continuo de la solución de crecimiento disminuyó los efectos de la difusión e incrementó el flujo de masas mejorando el acceso nutrimental, tal como sucede en sistemas hidropónicos como el NFT (Nutrient Film Technique) (Guzmán-Valdivia et al., 2019).

Según la Figura 3.3.2 se observaron incrementos de la CE en la solución de crecimiento en los dos sistemas hidropónicos evaluados (71-171 DDT). El aumento de la CE es común en los sistemas de raíz flotante (Boonnoi et al., 2017). Se observó que el uso de la SN con CE de $1.25 \text{ dS} \cdot \text{m}^{-1}$ generó fuertes discrepancias de CE en la solución de crecimiento entre los dos tratamientos evaluados; mientras que la aplicación de SN con CE de 0.75 y $1.0 \text{ dS} \cdot \text{m}^{-1}$ generaron ligeras diferencias estadísticas entre los tratamientos en los días 121-171 DDT.



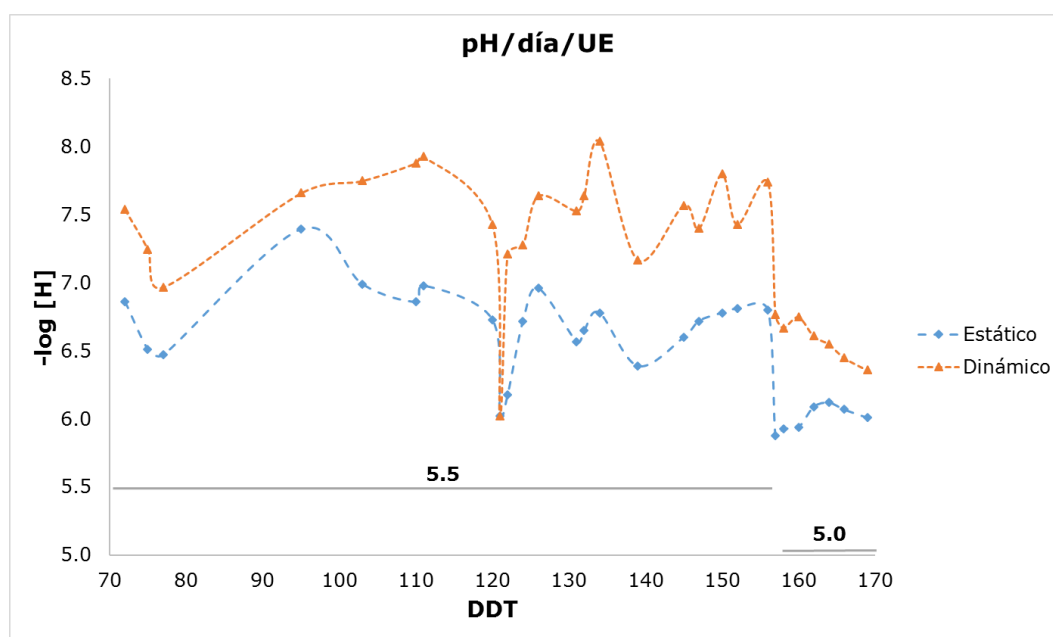
CE = conductividad eléctrica; UE = unidad experimental; DDT = días después del trasplante.

Figura 3.3.2. Conductividad eléctrica promedio en la solución de crecimiento de plantas de chile habanero cv. Caloro bajo dos condiciones hidropónicas de raíz flotante.

En ambos tratamientos, se sugiere que el aumento en la CE de la solución de crecimiento se debe a que las plantas de chile habanero, bajo estas condiciones hidropónicas, absorbieron más agua que iones. Este fenómeno, ha sido reportado, en

sistemas hidropónicos de raíz flotante (Boonnoi et al., 2017; Kratky, 2009), los autores sugieren que bajo una condición de alta demanda de agua por la planta el sistema radical aumenta la absorción de agua, pero no la absorción iónica, lo que provoca un acumulamiento de iones en la solución de crecimiento incrementando la CE

Con base en la Figura 3.3.3 el uso de la SN con pH de 5.5 mostró un comportamiento irregular en la estabilización del pH de la solución de crecimiento entre los días 75-155 DDT, mientras que con un pH de 5.0 en la SN, entre los días 156-171 DDT, el comportamiento fue más homogéneo en los dos tratamientos. Cambios en el comportamiento del pH de la solución de crecimiento del sistema radical por efecto de soluciones nutritivas con distintos valores de pH han sido reportados bajo condiciones hidropónicas de raíz flotante (Boonnoi et al., 2017; Son et al., 2020).



UE = unidad experimental; DDT = días después del trasplante.

Figura 3.3.3. pH en la solución de crecimiento de plantas de chile habanero cv. Caloro bajo dos condiciones hidropónicas de raíz flotante.

3.3.2. Concentraciones y relaciones iónicas, pH y CE en el muestreo

El Cuadro 3.3.1 muestra diferencias significativas entre los tratamientos estático y dinámico, en el comportamiento del pH y la CE en las soluciones de crecimiento a través del tiempo. Según la Figura 3.3.4, en la condición estática se observa que el pH

aumenta significativamente de 5.0 a 6.4 para el día 3 DDM. Por otro lado, en la condición dinámica el pH aumenta y disminuye entre los días 1 y 3 DDM de 6.3 y 5.4, respectivamente. Se observó que en los días 5 y 7 DDM no hubo diferencia significativa de pH en ambas condiciones, lo que sugiere una estabilización de este parámetro por las raíces. El día 7 DDM se registraron valores de pH de 6.1 y 5.3 para las condiciones estática y dinámica, respectivamente. La estabilización del pH por el sistema radical es importante para garantizar una absorción nutrimental óptima (Neumann & Ludewig, 2023). El pH en las soluciones nutritivas determina la forma iónica y la disponibilidad de los elementos esenciales (Sambo et al., 2019; Trejo-Téllez & Gómez-Merino, 2012).

Cuadro 3.3.1. Análisis de varianza y prueba de DMS para pH y CE en la solución de crecimiento de plantas de chile habanero cv. Caloro bajo dos condiciones hidropónicas de raíz flotante.

		pH				CE			
DDM		**				**			
TRAT		**				**			
DDMxTRAT		**				**			
CV (%)		1.95				2.49			
		Estático		Dinámico		Estático		Dinámico	
		0d	1d	3d	5d	7d	0d	1d	3d
DDM	0d	5.00	C	5.00	d	2.00	B	2.00	ab
	1d	6.20	AB	6.26	a	2.18	A	1.90	c
	3d	6.37	A	5.40	b	2.01	B	2.04	a
	5d	6.16	B	5.26	c	1.87	C	2.00	ab
	7d	6.10	B	5.34	bc	1.62	D	1.98	b
DMS		0.18		0.11		0.07		0.06	

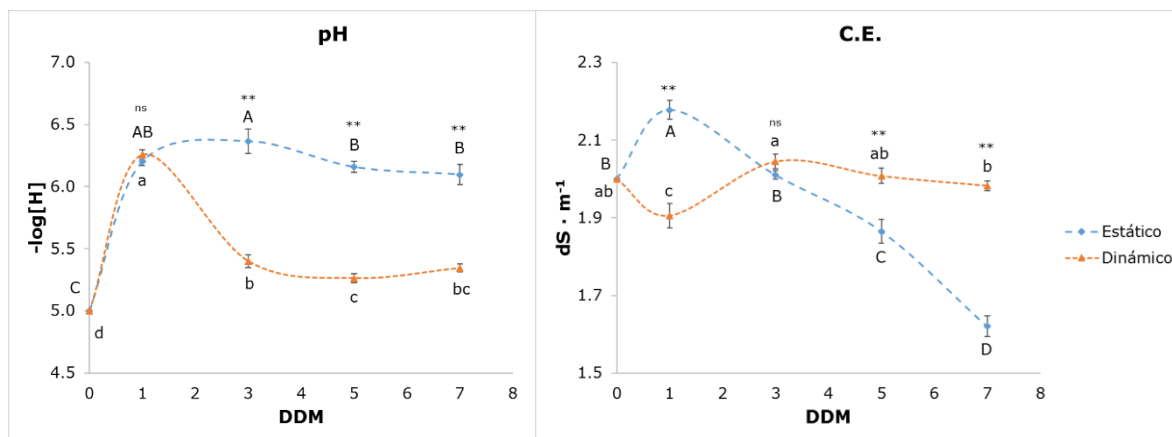
Valores con la misma letra en la misma columna no son estadísticamente diferentes (Comparación de medias con DMS, $\alpha = 0.05$). DMS = Diferencia mínima significativa; CV = Coeficiente de variación; DDM = días de muestreo; ns = no significativo.

* Significativo a $P \leq 0.05$

** Significativo a $P \leq 0.01$

Según el Cuadro 3.3.1 y la Figura 3.3.4 los tratamientos muestran diferencias significativas de CE a través de los DDM. Se observó un incremento significativo de $0.2 \text{ dS} \cdot \text{m}^{-1}$ en la CE de la solución de crecimiento en la condición estática para el día 1 DDM y se reportó evidencia significativa de una tendencia descendente de CE para los días 3, 5 y 7 DDM con valores correspondientes de 2.0, 1.9 y $1.6 \text{ dS} \cdot \text{m}^{-1}$. Por otra parte, en la condición dinámica, se observó una disminución y un aumento significativo de la CE, 1.9 y $2.1 \text{ dS} \cdot \text{m}^{-1}$, para los días 1 y 3 DDM, respectivamente. Se reportó un valor aproximado de $2.0 \text{ dS} \cdot \text{m}^{-1}$ de la CE en los días 5 y 7 DDM. Estos cambios en CE sugieren que hubo una mayor absorción de iones en la solución estática que en la

solución dinámica, ya que la CE está correlacionada directamente con la concentración total de iones (Song et al., 2019), por lo que un incremento o disminución de la CE en la solución de crecimiento sugiere cambios en las concentraciones iónicas por efecto del sistema radical (McNear, 2013). El comportamiento de la CE en los tratamientos se explica por los cambios significativos en las concentraciones iónicas que se muestran en el Cuadro 3.3.2.



Valores con la misma letra no son estadísticamente diferentes (Comparación de medias con DMS, $\alpha = 0.05$). Significancia entre tratamientos por DDM (días de muestreo): ns = no significativo; * $P \leq 0.05$; ** $P \leq 0.01$.

Figura 3.3.4. Comportamiento del pH y la CE en la solución de crecimiento de plantas de chile habanero cv. Caloro bajo dos condiciones hidropónicas de raíz flotante.

De acuerdo con el Cuadro 3.3.2 y la Figura 3.3.5 se registraron diferencias significativas entre las dos condiciones hidropónicas evaluadas en las concentraciones iónicas de NH_4 , H_2PO_4 , K, Mg y Na, a través de los DDM. La condición estática muestra evidencia significativa de tendencias descendentes en la concentración de iones NH_4 , NO_3 , K y Mg, lo que sugiere su absorción por el sistema radical desde el día 1 DDM al día 7 DDM. Por el contrario, para la concentración de H_2PO_4 se reportó un aumento significativo el día 1 DDM, de aproximadamente $1.53 \text{ meq} \cdot \text{L}^{-1}$, y una disminución para los días 3, 5 y 7 DDM.

Las concentraciones iónicas de NO_3 , NH_4 , K y Mg de la condición dinámica mostraron disminuciones y aumentos significativos en los DDM. Estas fluctuaciones se explican por la absorción y liberación de iones por las raíces a la solución de crecimiento (Dreyer,

2021; Tang et al., 2020). Según lo observado, las concentraciones de NO_3 y NH_4 disminuyeron estadísticamente hasta el día 5 DDM, 6.4 y $0.1 \text{ meq}\cdot\text{L}^{-1}$, respectivamente. Posteriormente, el día 7 DDM se registraron incrementos significativos de estos iones en la solución de crecimiento, $8.8 \text{ meq}\cdot\text{L}^{-1}$ para NO_3 y $0.2 \text{ meq}\cdot\text{L}^{-1}$ para NH_4 . Por otra parte, las concentraciones de K y Mg disminuyeron significativamente el día 1 DDM, 5.6 y $3.2 \text{ meq}\cdot\text{L}^{-1}$, respectivamente, y se incrementaron significativamente en los días 3, 5 y 7 DDM. Asimismo, los resultados muestran incrementos estadísticos en la concentración de H_2PO_4 los días 1 y 3 DDM, 2.9 y $4.4 \text{ meq}\cdot\text{L}^{-1}$, respectivamente, y una disminución para el día 7 DDM, $4.2 \text{ meq}\cdot\text{L}^{-1}$.

Los cambios de concentración de Na en los dos tratamientos evaluados no superó los $0.2 \text{ meq}\cdot\text{L}^{-1}$ a través de los DDM lo que sugiere una estabilización del Na a una concentración promedio que no cambió significativamente con el tiempo. La alta capacidad de las raíces para excluir elementos no esenciales como el Na y disminuir su absorción se reportan en numerosas especies vegetales (Neumann & Ludewig, 2023).

Los cambios estadísticos en las concentraciones NO_3 , NH_4 , H_2PO_4 , K, Mg y Na en ambas condiciones hidropónicas, a través de los DDM, determinaron las relaciones iónicas evaluadas en la solución de crecimiento (Cuadro 3.3.3). Según lo analizado, los cambios en las concentraciones iónicas modificaron significativamente las relaciones NO_3/NH_4 , $\text{NO}_3/\text{H}_2\text{PO}_4$, K/Mg, K/ NH_4 , K/Na y Mg/Na de la SN aplicada inicialmente en los dos tratamientos. Según la Figura 3.3.6, pese a los cambios significativos de concentración iónica en ambos tratamientos no se observaron diferencias significativas de las relaciones NO_3/NH_4 , $\text{NO}_3/\text{H}_2\text{PO}_4$ (solo estático), K/Mg, K/ NH_4 (solo estático), K/Na y Mg/Na para los días 5 y 7 DDM, lo que sugiere una estabilización de las relaciones iónicas por efecto de cambios en las concentraciones iónicas. El sistema radical regula las proporciones entre iones, esenciales y no esenciales, a través de cambios en las concentraciones iónicas de la solución del medio de crecimiento (Channarayappa & Biradar, 2019; Dalir, 2023; Mimmo et al., 2018). Steiner, 1961; Steiner, 1980).

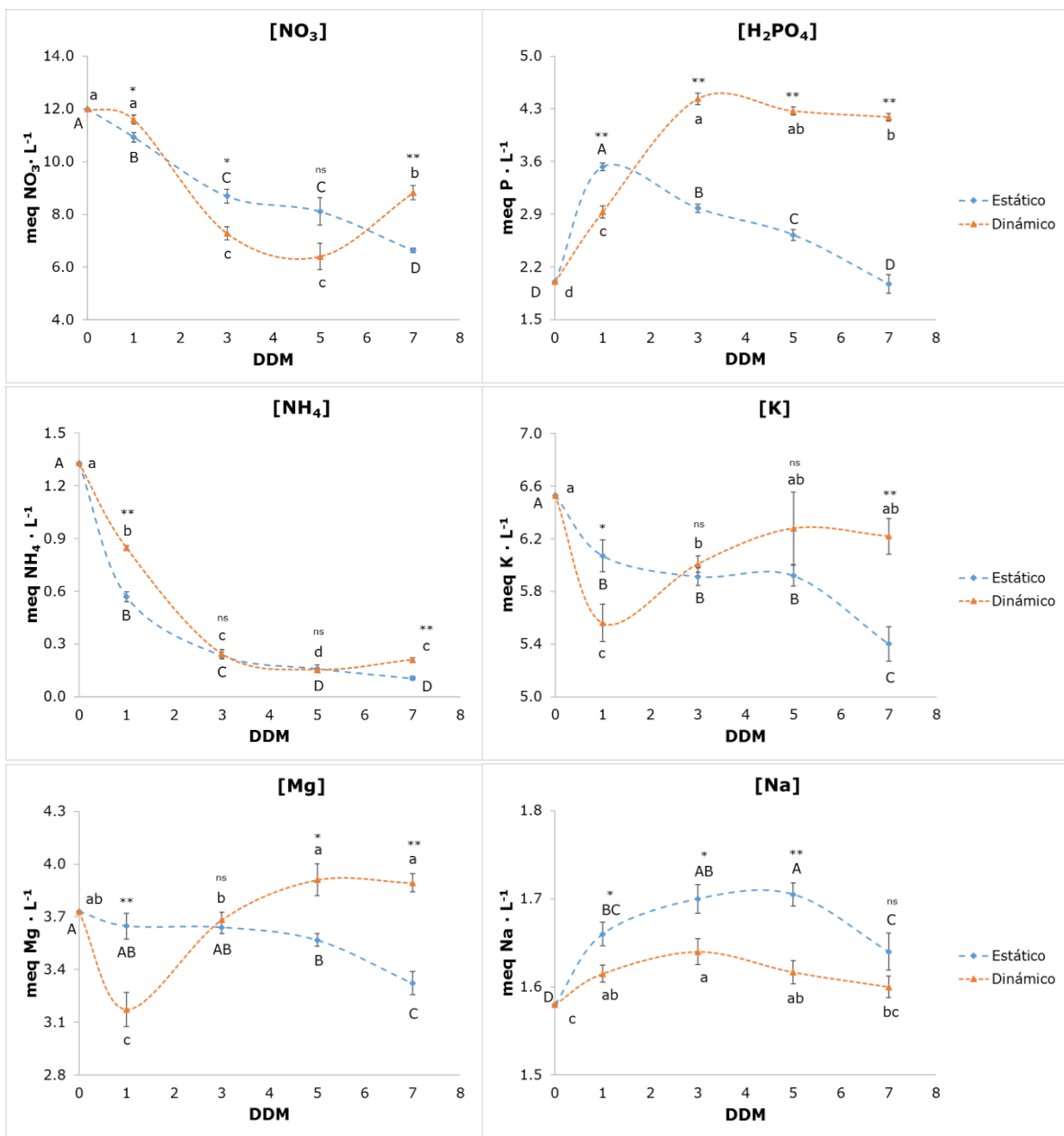
Cuadro 3.3.2. Análisis e varianza y prueba DMS de las concentraciones de NO₃, H₂PO₄, NH₄, K, Mg y Na en la solución de crecimiento de plantas de chile habanero cv. Caloro bajo dos condiciones hidropónicas de raíz flotante.

		NO ₃				H ₂ PO ₄			
DDM		**				**			
TRAT		ns				**			
DDMxTRAT		**				**			
CV (%)		6.99				4.29			
		Estático		Dinámico		Estático		Dinámico	
DDM	0d	12.00	A	12.00	a	2.00	D	2.00	d
	1d	10.93	B	11.59	a	3.53	A	2.93	c
	3d	8.69	C	7.28	c	2.98	B	4.43	a
	5d	8.11	C	6.41	d	2.63	C	4.27	ab
	7d	6.63	D	8.83	b	1.98	D	4.19	b
DMS		0.83		0.84		0.22		0.19	
		NH ₄				K			
DDM		**				**			
TRAT		**				*			
DDMxTRAT		**				**			
CV (%)		4.55				2.89			
		Estático		Dinámico		Estático		Dinámico	
DDM	0d	1.33	A	1.33	a	6.53	A	6.53	a
	1d	0.57	B	0.85	b	6.07	B	5.56	c
	3d	0.24	C	0.24	c	5.91	B	6.01	b
	5d	0.16	D	0.15	d	5.92	B	6.28	ab
	7d	0.11	D	0.21	c	5.40	C	6.22	ab
DMS		0.06		0.04		0.28		0.44	
		Mg				Na			
DDM		**				**			
TRAT		*				**			
DDMxTRAT		**				ns			
CV (%)		3.73				1.67			
		Estático		Dinámico		Estático		Dinámico	
DDM	0d	3.73	A	3.73	ab	1.58	D	1.58	c
	1d	3.65	AB	3.17	c	1.66	BC	1.62	ab
	3d	3.64	AB	3.68	b	1.70	AB	1.64	a
	5d	3.57	B	3.91	a	1.71	A	1.62	ab
	7d	3.32	C	3.89	a	1.64	C	1.60	bc
DMS		0.15		0.20		0.04		0.03	

Valores con la misma letra en la misma columna no son estadísticamente diferentes (Comparación de medias con DMS, $\alpha = 0.05$). DMS = Diferencia mínima significativa; CV = Coeficiente de variación; DDM = días de muestreo; ns = no significativo.

* Significativo a $P \leq 0.05$

** Significativo a $P \leq 0.01$



Valores con la misma letra no son estadísticamente diferentes (Comparación de medias con DMS, $\alpha = 0.05$). Significancia entre tratamientos por DDM (días de muestreo): ns = no significativo; * $P \leq 0.05$; ** $P \leq 0.01$.

Figura 3.3.5. Comportamiento a través del tiempo de las concentraciones de NO₃, H₂PO₄, NH₄, K, Mg y Na en la solución de crecimiento de plantas de chile habanero cv. Caloro bajo dos condiciones hidropónicas de raíz flotante.

Se registraron diferencias altamente significativas entre los tratamientos para las relaciones NO_3/NH_4 y $\text{NO}_3/\text{H}_2\text{PO}_4$ a través de los DDM (Figura 3.3.6). Se observaron tendencias estadísticas similares para la relación NO_3/NH_4 tanto en la solución nutritiva estática como dinámica.

Según el Cuadro 3.3.3, la relación NO_3/NH_4 se incrementó significativamente de 90/10 del día 0 DDM a 98.4/1.6, para la condición estática, y 97.6/2.4 para la dinámica, en el día 7 DDM. Por otro lado, en la condición estática, la relación $\text{NO}_3/\text{H}_2\text{PO}_4$ disminuyó el día 1 DDM y se mantuvo sin cambios significativos los días 3, 5 y 7 DDM con valores de 75.8/24.2, 75.4/24.6 y 76.4/23.6, respectivamente, mientras que en la condición dinámica se observaron disminuciones los días 1, 3 y 5 DDM y un incremento significativo el día 7 DDM, sus valores correspondientes fueron 79.5/20.5, 62.1/37.9, 60.2/39.8 y 66.9/33.1. Este comportamiento sugiere un alto impacto radical en la estabilización de la concentración de H_2PO_4 en la solución nutritiva bajo condición dinámica.

Debido a que el movimiento del H_2PO_4 se rige principalmente por difusión, la estabilización de $\text{NO}_3/\text{H}_2\text{PO}_4$ en la condición estática es más rápida que en la condición dinámica, en donde, debido al movimiento continuo de la solución de crecimiento, se limita la formación de los gradientes de difusión disminuyendo la capacidad del sistema radical para estabilizar al H_2PO_4 (Havlin et al., 2017; Graves, 1982).

Para las relaciones K/Mg y K/Na no se reportaron diferencias significativas entre las dos condiciones hidropónicas evaluadas ($P \leq 0.01$). No se encontraron diferencias significativas de K/Mg y K/Na entre los días 3, 5 y 7 DDM en ambos tratamientos. El día 7 DDM se registraron valores K/Mg y K/Na de 60.9/39.1 y 77.8/22.2, y, 60.5/39.5 y 78.7/21.3, para las condiciones estática y dinámica, respectivamente (Cuadro 3.3.3). La proporción Ca/Mg/K es considerada un balance crítico de una solución nutritiva ya que cuando estos nutrimentos no están en equilibrio, el estrés producido en la planta es muy alto, disminuyendo tanto calidad como rendimiento (Azcón-Bieto & Talón, 2013; Neumann & Ludewig, 2023; Steiner, 1984; Taiz & Zeiger, 2015).

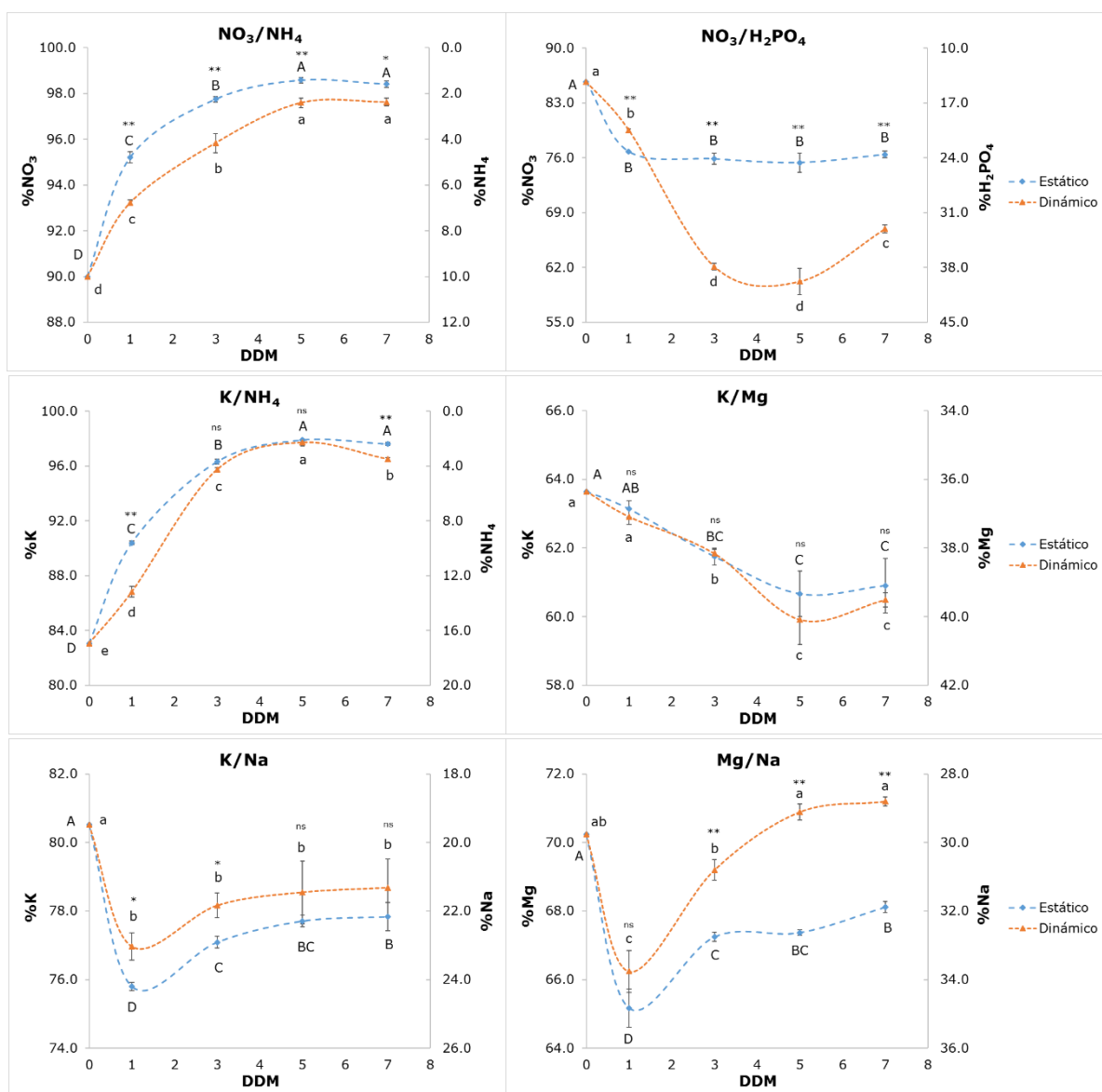
Cuadro 3.3.3. Análisis de varianza y prueba DMS de las relaciones NO₃/NH₄, NO₃/H₂PO₄, K/NH₄, K/Mg, K/Na y Mg/Na en la solución de crecimiento de plantas de chile habanero cv. Caloro bajo dos condiciones hidropónicas de raíz flotante.

	NO ₃ / NH ₄			NO ₃ / H ₂ PO ₄	
DDM	**	**		**	**
TRAT	**	**		**	**
DDMxTRAT	**	**		**	**
CV(%)	0.27	5.52		1.86	5.65
	Estático			Estático	
	NO ₃ / NH ₄			NO ₃ / H ₂ PO ₄	
DDM	0d 90.00 / 10.00	D	90.00 / 10.00	d 85.71 / 14.29	A
	1d 95.21 / 4.79	C	93.22 / 6.78	c 76.76 / 23.24	B
	3d 97.75 / 2.25	B	95.84 / 4.16	b 75.85 / 24.15	B
	5d 98.59 / 1.41	A	97.59 / 2.41	a 75.38 / 24.62	B
	7d 98.41 / 1.59	A	97.62 / 2.38	a 76.40 / 23.60	B
DMS	0.44	0.64		2.00	2.33
	K / NH ₄			K / Mg	
DDM	**	**		**	**
TRAT	**	**		ns	ns
DDMxTRAT	**	**		ns	ns
CV(%)	0.32	3.87		1.07	1.74
	Estático			Estático	
	K / NH ₄			K / Mg	
DDM	0d 83.05 / 16.95	D	83.05 / 16.95	e 63.65 / 36.35	A
	1d 90.39 / 9.61	C	86.82 / 13.18	d 63.14 / 36.86	AB
	3d 96.32 / 3.68	B	95.74 / 4.26	c 61.75 / 38.25	BC
	5d 97.91 / 2.09	A	97.71 / 2.29	a 60.67 / 39.33	C
	7d 97.61 / 2.39	A	96.50 / 3.50	b 60.90 / 39.10	C
DMS	0.37	0.65		1.47	0.99
	K / Na			Mg / Na	
DDM	**	**		**	**
TRAT	*	*		**	**
DDMxTRAT	ns	ns		**	**
CV(%)	0.92	3.30		1.23	2.67
	Estático			Estático	
	K / Na			Mg / Na	
DDM	0d 80.52 / 19.48	A	80.52 / 19.48	a 70.24 / 29.76	A
	1d 75.81 / 24.19	D	76.96 / 23.04	b 65.17 / 34.83	D
	3d 77.09 / 22.91	C	78.16 / 21.84	b 67.25 / 32.75	C
	5d 77.71 / 22.29	BC	78.55 / 21.45	b 67.37 / 32.63	BC
	7d 77.84 / 22.16	B	78.68 / 21.32	b 68.11 / 31.89	B
DMS	0.67	1.74		0.82	1.11

Valores con la misma letra en la misma columna no son estadísticamente diferentes (Comparación de medias con DMS, $\alpha = 0.05$). DMS = Diferencia mínima significativa; CV = Coeficiente de variación; DDM = días de muestreo; ns = no significativo.

* Significativo a $P \leq 0.05$

** Significativo a $P \leq 0.01$



Valores con la misma letra no son estadísticamente diferentes (Comparación de medias con DMS, $\alpha = 0.05$). Significancia entre tratamientos por DDM (días de muestreo): ns = no significativo; * $P \leq 0.05$; ** $P \leq 0.01$.

Figura 3.3.6. Comportamiento a través del tiempo de las relaciones NO₃/NH₄, NO₃/H₂PO₄, K/NH₄, K/Mg, K/Na y Mg/Na en la solución de crecimiento de plantas de chile habanero cv. Caloro bajo dos condiciones hidropónicas de raíz flotante.

La tendencia estadística de la relación K/NH_4 en las dos condiciones hidropónicas evaluadas fue similar (Cuadro 3.3.3). No hubo diferencias significativas en las relaciones K/NH_4 para los días 3 y 5 DDM. El ajuste de la relación K/NH_4 del día 0 DDM, 83.1/16.9, para el día 7 DDM fue de 97.6/2.4 y 96.5/3.5 para el tratamiento estático y dinámico, respectivamente. Las tendencias de las relaciones NO_3/NH_4 y K/NH_4 indican una menor participación iónica del NH_4 en la solución de crecimiento para esta etapa fenológica.

La relación Mg/Na , con excepción del día 1 DDM, también mostró diferencias estadísticas entre los tratamientos. En ambas condiciones se observó una disminución y un incremento significativo de la relación Mg/Na por los días 1 y 3 DDM. La relación Mg/Na permaneció constante los días 5 y 7 DDM. Se reportó para el día 7 DDM, valores respectivos de 68.1/31.9 y 71.2/28.8 para la condición estática y para la condición dinámica (Cuadro 3.3.3).

Pese a las diferencias estadísticas de las concentraciones iónicas observadas en ambas condiciones hidropónicas, a través de los DDM, es importante mencionar que las tendencias de las relaciones iónicas evaluadas fueron similares, homogéneas y definidas, lo que indica una alta capacidad de las raíces para realizar cambios en las concentraciones iónicas, y con ello, estabilizar el balance nutricional en la solución de crecimiento. La principal fuerza impulsora que regula los mecanismos de absorción en las plantas es la proporción de nutrientes presentes, siendo incluso más importante que la concentración real de cada nutriente específico (Mimmo et al., 2018;

Varias investigaciones indican que las raíces de las plantas absorben selectivamente nutrientes minerales y agua de la solución de crecimiento (Barberon, 2016; Singh et al., 2013), y para ello, han desarrollado mecanismos homeostáticos para controlar su contenido iónico (Salas-González et al., 2021; Sterner & Elser, 2002). Para mantener esta homeostasis, se requiere una regulación estricta de los procesos de entrada y salida de los iones a través del funcionamiento de las membranas vegetales (Coskun & White, 2023).

La endodermis y la exodermis son tejidos del sistema radical que contribuyen potencialmente a la formación de barreras apoplásticas que son importantes para que las raíces puedan establecer y mantener su selectividad (Liu & Kreszies, 2023; Liu et al., 2022; Schreiber & Franke, 2011). Estos tejidos involucran capas celulares especializadas que funcionan como una barrera de difusión para el agua y los solutos (Bao et al., 2019). Las barreras de difusión en organismos multicelulares integran la función microbiana para mantener la homeostasis de elementos minerales (Bao et al., 2019; Salas-González et al., 2021). La coordinación entre las funciones de las barreras de difusión de las raíces y el microbioma conduce a un equilibrio del ionoma de la planta que le permite responder con éxito a las perturbaciones ambientales (Salas-González et al., 2021).

En este sentido, algunos autores proponen que las paredes de las células radicales, al ser las primeras estructuras que entran en contacto con la solución de crecimiento, ayudan a modificar la composición iónica del medio a través de reacciones químicas entre los grupos de intercambio iónico de los polímeros y los iones disueltos (Meychik et al., 2021).

3.4. Conclusiones

El comportamiento en el tiempo (7 días, DDM) del pH, la CE, las concentraciones de NH_4 , H_2PO_4 y Na, y las relaciones iónicas NO_3/NH_4 , $\text{NO}_3/\text{H}_2\text{PO}_4$, K/NH_4 y Mg/Na de la solución nutritiva de crecimiento en las plantas de chile habanero cv. Caloro fueron estadísticamente diferentes entre los tratamientos, pero no hubo diferencias significativas en las concentraciones de NO_3 , K, Mg, y las relaciones K/Na y K/Mg.

En el sistema hidropónico de raíz flotante en condición estática, las concentraciones de NO_3 , NH_4 , K, Mg y Na disminuyeron significativamente a través del tiempo por efecto de absorción de las raíces. Por otro lado, en la condición dinámica se registraron disminuciones y aumentos significativos en el contenido de estos iones en los DDM. Los aumentos en concentración iónica indica la liberación de iones por el sistema radical. La concentración de H_2PO_4 se incrementó significativamente los primeros días

de muestreo con valores de $1.53 \text{ meq}\cdot\text{L}^{-1}$ en la solución de crecimiento en el tratamiento estático y hasta $2.43 \text{ meq}\cdot\text{L}^{-1}$ en el tratamiento dinámico.

Las relaciones iónicas NO_3/NH_4 , K/Mg , K/NH_4 , K/Na y Mg/Na en la solución de crecimiento de chile habanero en las dos condiciones de raíz flotante: estática y dinámica, se estabilizaron a los 5 y 7 DDM. Las tendencias de las relaciones iónicas evaluadas en el tiempo fueron similares y homogéneas en ambas condiciones hidropónicas. Asimismo, el pH se estabilizó en valores promedio de 6.1 y 5.3 para las condiciones estática y dinámica, respectivamente. Por otro lado, la relación $\text{NO}_3/\text{H}_2\text{PO}_4$ se estabilizó únicamente para el sistema estático el día 1 DDM.

Con base en los resultados de esta investigación se propone que los ajustes observados en las relaciones iónicas promedio de la solución de crecimiento en las plantas de chile habanero cv. Caloro pueden ser utilizados para proponer una solución nutritiva específica para etapa de fructificación bajo condiciones hidropónicas.

3.5. Literatura citada

- Alipio, M. I., De la Cruz, A. E. M., Doria, J. D. A. & Fruto, R. M. S. (2019). On the design of Nutrient Film Technique hydroponics farm for smart agriculture. *Engineering in Agriculture, Environment and Food*. <https://doi.org/10.1016/j.eaef.2019.02.008>
- Azcón-Bieto, J., & Talón, M. (2013). *Fundamentos de fisiología vegetal* (2da ed.). McGraw-Hill
- Bao, Z., Bai, J., Cui, H., & Gong, C. (2019). A missing link in radial ion transport: Ion transporters in the endodermis. *Frontiers in Plant Science*, 10, Article 713. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00713>
- Barberon M. (2016). The endodermis as a checkpoint for nutrients. *New Phytologist*, 213(4), 1604-1610. <https://doi.org/10.1111/nph.14140>
- Boonnoi, N., Nuntagij, I., & Koohakan, P. (2017). Growth and yield of chinese kale grown in dynamic root floating technique (DRFT) by reused nutrient solution. *International Journal of Agricultural Technology*, 13, 1469-1477. [http://www.aatsea.org/images/conference_publications/pdf/v13_n7_1_2017_December/49_IJAT_13\(7.1\)_2017_Nakorn%20Boonnoi_Plant%20and%20Food%20Technology.pdf](http://www.aatsea.org/images/conference_publications/pdf/v13_n7_1_2017_December/49_IJAT_13(7.1)_2017_Nakorn%20Boonnoi_Plant%20and%20Food%20Technology.pdf)
- Borges-Gómez, L., Cervantes C., L., Ruiz N., J, Soria F., M., Reyes O., V., & Villanueva C., E. (2010). Capsaicinoides en chile habanero (*Capsicum chinense* Jacq.) bajo diferentes condiciones de humedad y nutrición. *Terra Latinoamericana*, 28, 35-41. http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0187-57792010000100004&lng=es&tlng=es
- Borges-Gómez, L., Moo-Kauil, C., Ruíz-Novelo, J., Osalde-Balam, M., González-Valencia, C., Yam-Chimal, C., & Can-Puc, F. (2014). Suelos destinados a la producción de chile

- habanero en Yucatán: características físicas y químicas predominantes. *Agrociencia*. 48(4), 347-359. http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1405-31952014000400001&lng=es&tlng=es
- Castillo-Aguilar, C. de la C. (2018). Producción de planta de chile habanero (*Capsicum chinense* Jacq.). *Agro Productividad*, 8(4). <https://www.revista-agroproductividad.org/index.php/agroproductividad/article/view/676>
- Channarayappa, & Biradar, D. P. (2019). *Soil basics, management, and rhizosphere engineering for sustainable agriculture*. CRC Press
- Chel-Guerrero, L. D., Oney-Montalvo, J. E., & Rodríguez-Buenfil, I. M. (2021). Phytochemical characterization of by-products of habanero pepper grown in two different types of soils from Yucatán, Mexico. *Plants*, 10(4), 779. <https://doi.org/10.3390/plants10040779>
- Dalir, N. (2023). Chapter 10 Nutrients uptake and transport in plants: An overview. In Singh, V. P. & Siddiqui, M. H. (Eds.), *Plant ionomics: Sensing, signaling, and regulation* (pp. 180-190). John Wiley & Sons.
- Domínguez-May, Á. V., Carrillo-Pech, M., Barredo-Pool, F. A., Martínez-Estévez, M., Us-Camas, R. Y., Moreno-Valenzuela, O. A., & Echevarría-Machado, I. (2013). A novel effect for glycine on root system growth of habanero pepper. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 138(6), 433-442. <https://doi.org/10.21273/JASHS.138.6.433>
- Dreyer, I. (2021). Nutrient cycling is an important mechanism for homeostasis in plant cells. *Plant Physiology*, 187(4), 2246-2261. <https://doi.org/10.1093/plphys/kiab217>
- Favela C., E., Preciado R., P., & Benavides M., A. (2006). *Manual para la preparación de soluciones nutritivas*. Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro.
- González-Cortés, A., Robledo-Torres, V., Luna-García, L. R., Mendoza-Villarreal, R., & Pérez-Rodríguez, M. Á. (2023). Yield and antioxidant quality of habanero chili pepper by supplementing potassium with organic products. *Horticulturae*, 9(7), 797. <https://doi.org/10.3390/horticulturae9070797>
- Graves, C. (1982). The Nutrient Film Technique. *Horticultural Reviews*. <https://doi.org/10.1002/9781118060728.ch1>
- Guzman, I., Bosland, P. W., & O'Connell, M. A. (2011). Chapter 8 Heat, color, and flavor compounds in capsicum fruit. In Gang, D. R. (Ed.), *The biological activity of phytochemicals Vol. 41* (pp. 109–126). Springer.
- Guzmán-Valdivia, C. H., Talavera-Otero, J., & Désiga-Orenday, O. (2019). Turbulent kinetic energy distribution of nutrient solution flow in NFT hydroponic systems using computational fluid dynamics. *AgriEngineering*, 1(2), 283-290. <https://doi.org/10.3390/agriengineering1020021>
- Havlin, J. L., Tisdale, S. L., Nelson, W. L. & Beaton, J. D. (2017). *Soil fertility and fertilizers: an introduction to nutrient management* (8th ed). Pearson.
- Kratky, B.A. (2009). Three non-circulating hydroponic methods for growing lettuce. *Acta Horticulturae*. 843, 65-72. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2009.843.6>
- Kuzyakov, Y., & Razavi, B. S. (2019). Rhizosphere size and shape: Temporal dynamics and spatial stationarity. *Soil Biology and Biochemistry*, 135, 343-360. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2019.05.011>
- Leitner et al, (2009). A dynamic model of nutrient uptake by root hairs. *New Phytologist*, 185 (3), 792-802. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03128.x>
- Liu, S., He, F., Kuzyakov, Y., Xiao, H., Hoang, D. T. T., Pu, S., & Razavi, B. S. (2022). Nutrients in the rhizosphere: A meta-analysis of content, availability, and influencing factors.

- Science of the Total Environment*, 826, Article 153908.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.153908>
- Liu, T., & Kreszies, T. (2023). The exodermis: A forgotten but promising apoplastic barrier, *Journal of Plant Physiology*, 290, Article 154118.
<https://doi.org/10.1016/j.jplph.2023.154118>
- López-Gómez, J. D., Sotelo N., H., Villegas-Torres, O. G., & Andrade R., M. (2020). Yield and quality of habanero chili in response to driving pruning and nutritional regime. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 11(2), 315-325.
<https://doi.org/10.29312/remexca.v11i2.1777>
- López-Gómez, J. D., Villegas-Torres, O. G., Sotelo N., H., Andrade R., M., Juárez L., P., & Martínez F., E. (2017). Rendimiento y calidad del chile habanero (*Capsicum chinense* Jacq.) por efecto del régimen nutrimental. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 8(8), 1747-1758. <https://doi.org/10.29312/remexca.v8i8.699>
- López-López, R., Inzunza-Ibarra, M. A., Fierro-Álvarez, A., & Palma-López, D. J. (2018). Dates of transplantation and productivity of habanero pepper with drip irrigation. *Revista mexicana de ciencias agrícolas*, 9(1), 51-64.
<https://doi.org/10.29312/remexca.v9i1.847>
- Lugo-Jiménez, N., Carballo-Bautista, M., Sauri-Duch, E., Centurión-Yah, A., & Tamayo-Canul, E. (2010). Efecto del sistema de cultivo sobre la calidad microbiológica del chile habanero (*Capsicum chinense* Jacq.) después de su cosecha. *Revista Iberoamericana de Tecnología Postcosecha*. 11(2), 171-179.
<https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=81315809009>
- Neumann G., & Ludewig, U. (2023). Chapter 14 Rhizosphere chemistry influencing plant nutrition. In Rengel, Z., Cakmak, I., & White, P. J. (Eds), *Marschner's mineral nutrition of plants* (4th ed., pp. 545-586). Academic Press.
- McNear Jr, D.H. (2013). The rhizosphere: Roots, soil and everything in between. *Nature Education Knowledge*, 4(3), Article 1.
<https://www.nature.com/scitable/knowledge/library/the-rhizosphere-roots-soil-and-67500617/>
- Medina-Lara, F., Echevarría-Machado, I., Pacheco-Arjona, R., Ruiz-Lau, N., Guzmán-Antonio, A., & Martinez-Estevez, M. (2008). Influence of nitrogen and potassium fertilization on fruiting and capsaicin content in habanero pepper (*Capsicum chinense* Jacq.). *HortScience*, 43(5), 1549-1554. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.43.5.1549>
- Meneses-Lazo, R. E., Garruña-Hernández, R., Latournerie-Moreno, L., Andrade-Torres, J. L., & Pérez-Gutiérrez, A. (2018). Caracterización fenológica y fisiológica de variedades experimentales de chile habanero con alto potencial agronómico. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 41(1), 67-74.
http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0187-73802018000100067&lng=es
- Meneses-Lazo, R. E., May-Lugo, S. E., Villanueva-Couoh, E., Medina-Dzul, K., Echevarría-Machado, I., & Garruña, R. (2020). Phenology and quality of habanero pepper fruits (*Capsicum chinense* Jacq.) due to nutrient solution in hydroponics. *Agro Productividad*, 13(9), 33-38. <https://doi.org/10.32854/agrop.vi.1673>
- Meychik, N., Nikolaeva, Y., & Kushunina, M. (2021). The significance of ion-exchange properties of plant root cell walls for nutrient and water uptake by plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, 166, 140-147. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2021.05.048>

- Mimmo, T., Pii, Y., Valentinuzzi, F., Astolfi, S., Lehto, N., Robinson, B., Brunetto, G., Terzano, R., & Cesco, S. (2018). Nutrient availability in the rhizosphere: A review. In *VIII International Symposium on Mineral Nutrition of Fruit Crops*, 1217, 13-28. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2018.1217.2>
- Nieves G., F., Alejo S., G., Luna E., G., Lemus F., C., Juárez L., P., & Salcedo P., E. (2015). Extracción y requerimiento de fósforo en chile habanero (*Capsicum chinense* Jacq.) 'Big Brother'. *Interciencia*, 40(4), 282-286. <https://www.redalyc.org/pdf/339/33935906008.pdf>
- Ogden, M., Hoefgen, R., Roessner, U., Persson, S., & Khan, G. A. (2018). Feeding the walls: How does nutrient availability regulate cell wall composition?. *International Journal of Molecular Sciences*, 19(9), Article 2691. <https://doi.org/10.3390/ijms19092691>
- Oney-Montalvo, J., Uc-Varguez, A., Ramírez-Rivera, E., Ramírez-Sucre, M., & Rodríguez-Buenfil, I. (2020). Influence of soil composition on the profile and content of polyphenols in habanero peppers (*Capsicum chinense* Jacq.). *Agronomy*, 10(9), Article 1234. <https://doi.org/10.3390/agronomy10091234>
- Ramírez M., M., Arcos C., G., & Méndez A., R. (2018). Jaguar: cultivate habanero pepper for Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 9(2), 487-492. <https://doi.org/10.29312/remexca.v9i2.1089>
- Rodríguez-Buenfil, I. M., Ramírez-Sucre, M. O., & Echevarría-Machado, I. (2017). Soils of Yucatan: effect on the growth of the habanero chili plant (*Capsicum chinense*). *Agricultural Research & Technology Open Access Journal*, 8, 20-21. <https://doi.org/10.19080/ARTOAJ.2017.08.555730>
- Salas-González, I., Reyt, G., Flis, P., Custódio, V., Gopaulchan, D., Bakhoun, N., Dew, T. P., Suresh, K., Franke, R. B., Dangl, J. L., Salt, D. E., & Castrillo, G. (2021). Coordination between microbiota and root endodermis supports plant mineral nutrient homeostasis. *Science*, 371, Article eabd0695. <https://doi.org/10.1126/science.abd0695>
- Sambo, P., Nicoletto, C., Giro, A., Pii, Y., Valentinuzzi, F., Mimmo, T., Lugli, P., Orzes, G., Mazzetto, F., Astolfi, S., Terzano, R., & Cesco, S. (2019). Hydroponic solutions for soilless production systems: issues and opportunities in a smart agriculture perspective. *Frontiers in Plant Science*, 10, Article 923. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00923>
- Schreiber, L. & Franke, R. B. (2011). *Endodermis and exodermis in roots*. John Wiley & Sons. <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0002086.pub2>
- Singh, U. M., Sareen, P., Sengar, R. S. & Kumar, A. (2013). Plant ionomics: A newer approach to study mineral transport and its regulation. *Acta Physiologiae Plantarum*, 35, 2641-2653. <https://doi.org/10.1007/s11738-013-1316-8>
- Son, J. E., Kim, H. J., & Ahn, T. I. (2020). Chapter 20 Hydroponic systems. In Kozai, T., Niu, G. & Takagaki, M. (Eds.), *Plant factory: An indoor vertical farming system for efficient quality food production* (2nd ed., pp. 273-283). Academic Press.
- Song, J., Xu, L., He, D., Tuskagoshi, S., Kozai, T., & Shinohara, Y. (2019). Estimating EC and ionic EC contribution percentage of nutrient solution based on ionic activity. *International Journal of Agricultural and Biological Engineering*, 12(2), 42-48. <https://www.ijabe.org/index.php/ijabe/article/view/4399>
- Steel, R. G. D., Torrie, J. H. & Dicky, D.A. (1997) *Principles and procedures of statistics: A biometrical approach* (3rd ed.). McGraw Hill.

- Steiner, A. A. (1961). A universal method for preparing nutrient solutions of a certain desired composition. *Plant and Soil*, 15, 34-154. <https://doi.org/10.1007/BF01347224>
- Steiner, A. A. (1980). The selective capacity of plants for ions and its importance for the composition and treatment of the nutrient solution. *Acta Horticulturae*, 98, 87-98. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.1980.98.7>
- Steiner, A. A. (1984). The universal nutrient solution. *Proceedings of the 6th International Congress on Soilless Culture* (pp. 633-649). International Society for Soilless Culture, ISOSC.
- Sterner, R. W. & Elser, J. J. (2002). *Ecological Stoichiometry: Biology of elements from molecules to the biosphere*. Princeton University Press.
- Taiz, L., & Zeiger, E. (2015). *Plant physiology* (6th edn.). Sinauer Associates
- Tang, R. J., Luan, M., Wang, C., Lhamo, D., Yang, Y., Zhao, F. G., Lan, W. Z., Fu, A. G., & Luan, S. (2020). Plant membrane transport research in the post-genomic era. *Plant communications*, 1(1), Article 100013. <https://doi.org/10.1016/j.xplc.2019.100013>
- Trejo-Téllez, L. I., & Gómez-Merino, F. C. (2012) Nutrient solutions for hydroponic systems. In Asao, T. (Ed.), *Hydroponics: A standard methodology for plant biological researches* (pp. 1-22). Croatia: InTech.
- Tucuch-Haas, C. J., Alcántar-González, G., Ordaz-Chaparro, V. M., Santizo-Rincón, J.A., & Larqué-Saavedra, A. (2012). Producción y calidad de chile habanero (*Capsicum chinense* Jacq.) con diferentes relaciones NH_4/NO_3 y tamaño de partícula de sustratos. *Terra Latinoamericana*, 30(1), 9-15. http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0187-57792012000100009&lng=es&tlng=es
- Tucuch-Haas, C. J., Angulo-Castro, A., & Tucuch-Haas, J. I. (2021). Production and quality of habanero pepper (*Capsicum chinense* Jacq.) with chemical and organic fertilization. *Agro Productividad*, 14(1), 63-68 <https://doi.org/10.32854/agrop.v14i14.1777>
- Urrea-López, R., Díaz de la Garza, R. I., & Valiente-Banuet, J. I. (2014). Effects of substrate salinity and nutrient levels on physiological response, yield, and fruit quality of habanero pepper. *HortScience*, 49(6), 812-818. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.49.6.812>
- Vásquez-Velázquez, M. V., López-Vázquez, J. S., Ruiz-Sánchez, E., Medina-Dzul, K. B., & Latournerie-Moreno, L. (2021). Agronomic behavior and fruit quality in habanero peppers (*Capsicum chinense* Jacq.) as a response to formative pruning. *Agro Productividad*, 14(5), 107-112. <https://doi.org/10.32854/agrop.v14i05.1909>
- Zhao, C., Zayed, O., Yu, Z., Jiang, W., Zhu, P., Hsu, C. C., Zhang, L.; Tao, W. A., Lozano-Durán, R., & Zhu, J. K. (2018). Leucine-rich repeat extensin proteins regulate plant salt tolerance in *Arabidopsis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(51), 13123-13128. <https://doi.org/10.1073/pnas.1816991115>

**CAPÍTULO 4. RELACIONES IÓNICAS DEL SISTEMA RADICAL
PARA EL DISEÑO DE SOLUCIONES NUTRITIVAS EN CULTIVOS
HIDROPÓNICOS**

RELACIONES IÓNICAS DEL SISTEMA RADICAL PARA EL DISEÑO DE SOLUCIONES NUTRITIVAS EN CULTIVOS HIDROPÓNICOS

Resumen

La nutrición vegetal es uno de los factores más determinantes en la producción, calidad y rentabilidad de un cultivo. Sin embargo, el uso excesivo y descontrolado de fertilizantes para mejorar el rendimiento de los cultivos ha deteriorado la salud biológica y fisicoquímica del suelo cultivable provocando desequilibrios nutrimentales que disminuyen la productividad agrícola. Con el propósito de mejorar la comprensión y aumentar la eficiencia en el manejo nutrimental de los cultivos, el presente trabajo consistió en determinar, durante un periodo de tiempo determinado (1, 2, 3, 5, 7, 10 y 14 días de muestreo, DDM) y en una etapa fenológica específica, los cambios del pH, la conductividad eléctrica (CE) y las concentraciones iónicas N-NO_3 , N-NH_4 , H_2PO_4 , Ca, Mg, K, Na, Fe, Mn, Cu y Zn en la solución de crecimiento (volumen constante) de dos especies vegetales, arándano azul (cv. Biloxi) y chile habanero (cv. Orange) cada una bajo dos condiciones distintas de raíz flotante. Los datos de concentración obtenidos permitieron evaluar las relaciones porcentuales entre los iones. En arándano azul, se evaluaron dos volúmenes de solución nutritiva de crecimiento en etapa vegetativa, 9 y 15 L, y en chile habanero se estudiaron dos condiciones hidropónicas, estática y dinámica, en etapa de floración. Las unidades experimentales se dispusieron en un diseño de bloques completos al azar. Los resultados obtenidos en las condiciones hidropónicas evaluadas, para ambas especies vegetales, indicaron que la CE y las concentraciones iónicas disminuyeron significativamente en el tiempo. Sin embargo, también se observaron incrementos significativos en la concentración de H_2PO_4 en los primeros DDM. Asimismo, para los dos tratamientos en arándano azul la concentración de Ca aumentó significativamente durante el periodo de evaluación. En ambas especies, los cambios en el tiempo en las concentraciones de los iones modificaron, estabilizaron y homogeneizaron las relaciones iónicas de la solución de crecimiento lo que sugiere una alta capacidad del sistema radical para el control eficiente de la absorción y liberación de iones a la solución de crecimiento. El pH se estabilizó en los primeros DDM en los tratamientos hidropónicos evaluados en 9 y 15 L de solución nutritiva en la condición estática.

Palabras clave: Hidroponia, pH, CE, nutrimentos, relaciones iónicas

ROOT SYSTEM IONIC RATIOS FOR THE DESIGN OF NUTRIENT SOLUTIONS IN HYDROPONIC CULTIVATION

Abstract

Plant nutrition is one of the most determining factors in the production, quality, and profitability of a crop. However, excessive and uncontrolled use of fertilizers to improve crop yield has deteriorated biological and physicochemical health of arable soil, causing nutrient imbalances that decrease agricultural productivity. For the purpose to improve understanding and increase efficiency in crop nutritional management, this study consisted of determining, in a specific time period (1, 2, 3, 5, 7, 10, and 14 sampling days, DDM) and at a specific phenological stage, changes in pH, electrical conductivity (EC), and ionic concentrations of N-NO_3 , N-NH_4 , H_2PO_4 , Ca, Mg, K, Na, Fe, Mn, Cu y Zn in growth solution (constant volume) of two plant species, blueberry (cv. Biloxi) and habanero pepper (cv. Orange), each under two different floating root conditions. The concentration data obtained allowed for the evaluation of percentage ratios between ions. In blueberry, two volumes of nutrient solution were evaluated during vegetative stage, 9 L and 15 L. For habanero pepper, two hydroponic conditions were studied during flowering stage, static and dynamic. The experimental units were arranged in a randomized complete block design. Results obtained under the hydroponic conditions evaluated for both plant species indicated that EC and ionic concentrations decreased significantly in time. However, significant increases in H_2PO_4 concentration were also observed in the first DDM. Likewise, for both blueberry treatments, the Ca concentration increased significantly during the evaluation period. In both species, temporal changes in ion concentrations modified, stabilized, and homogenized ionic ratios of the growth solution, suggesting a high capacity of root system to efficiently control uptake and release of ions into the growth solution. The pH stabilized in first DDM in the hydroponic treatments evaluated in 9 and 15 L of nutrient solution in static condition.

Keywords: Hydroponics, pH, EC, nutrients, ionic ratios

4.1. Introducción

La productividad agrícola mundial debe aumentar un 70 % para satisfacer la demanda de alimentos de aproximadamente 10 mil millones de personas que se espera que poblarán la Tierra en 2050 (Hunter et al., 2017; Liu et al., 2021). Este gran desafío debe realizarse sin la expansión de las tierras cultivables y reduciendo el uso de insumos agrícolas como fertilizantes y pesticidas (Chowdhury et al., 2017; Sattari et al., 2012).

En la última parte del siglo XX la Revolución Verde desencadenó un auge mundial en el sector agrícola. La introducción de nuevas variedades de semillas de alto rendimiento y el incremento en el uso de fertilizantes sintéticos, pesticidas y otros agroquímicos, contribuyeron significativamente a mejorar el rendimiento de los cultivos (Kesavan & Swaminathan, 2018).

Sin embargo, el uso excesivo y descontrolado de agroquímicos sintéticos para mejorar el rendimiento de los cultivos ha deteriorado la salud biológica y fisicoquímica del suelo cultivable provocando una tendencia decreciente de la productividad agrícola en todo el mundo (Bishnoi, 2018; Choudhary et al, 2018; Oleńska et al., 2020; Yang & Fang, 2015). Los sistemas actuales de producción de cultivos son una de las principales causas del cambio climático global ya que promueven la disminución de la biodiversidad, la degradación del suelo y la contaminación del agua (Kuzyakov & Zamanian, 2019; Shah et al., 2021).

Más del 50% del suelo agrícola actual se ve moderada o gravemente afectado por procesos de degradación del suelo, como la erosión, la acidificación, la compactación, la salinización y la contaminación con graves consecuencias para la conservación de suelos fértiles (Díaz-Rodríguez et al., 2021; Mimmo et al., 2018). La gestión de las deficiencias nutrimentales en los agroecosistemas ha resultado ser difícil debido a que la eficiencia global de la aplicación de fertilizantes con frecuencia no supera el 50 % para el N, <10 % para el P y alrededor del 40 % para el K (Fageria, 2012; Lopez et al., 2023).

Pese a estas bajas eficiencias en el uso de los nutrientes, actualmente el 40 % del aumento de la producción agrícola es atribuido a los fertilizantes inorgánicos que elevan los costos de producción y generan daños ambientales (Alejo-Santiago et al., 2015; Channarayappa & Biradar, 2019; Salgado & Núñez, 2012). Desde el punto de vista nutrimental, una dosis deficiente genera bajos rendimientos mientras que una excesiva genera altos costos económicos y ambientales (Alejo-Santiago et al., 2015). Además, estos costos se incrementan al mantener, dentro de los límites de humedad aprovechable, el contenido de agua en el suelo. El agua es importante en la solubilidad y transporte nutrimental, debido a que permite la redistribución de iones hacia las zonas de agotamiento por absorción radical y acelera el proceso de acceso de nutrientes por flujo de masas (Kuzakov & Razavi, 2019; Mimmo et al., 2018).

En la agricultura moderna, las plantas están expuestas a diferentes factores de estrés biótico y abiótico, y han desarrollado mecanismos de adaptación que se basan en una combinación de vías de señalización que les permiten reaccionar a condiciones adversas (Farvadin et al., 2020). Estos factores son las principales causas de la reducción del rendimiento y la productividad de los cultivos, lo que resulta en pérdidas económicas significativas (Atkinson & Urwin, 2012; Liao, 2023). Los nutrientes minerales están particular y directamente involucrados en la protección de las plantas como componentes estructurales y reguladores metabólicos. El estado nutrimental de la planta puede desempeñar un papel decisivo en la determinación de su susceptibilidad o resistencia a los patógenos (Eichert & Fernández, 2023; Velasquez et al., 2018).

Una de las formas en que las plantas intentan superar estos estreses es desarrollando una variedad de estrategias para modificar la rizósfera y disminuir el impacto de las tensiones ambientales (Hinsinger et al., 2009; Kuzakov & Razavi, 2019; Ryan et al., 2009). Ya que el rendimiento y la calidad óptimos de los cultivos se alcanzan con una fertilización equilibrada y adaptada a las especies vegetales, las características del suelo y la etapa fenológica, el manejo de los procesos de la rizósfera representa una herramienta eficiente para aumentar tanto rendimiento como calidad de un sistema de producción agrícola sostenible (Mimmo et al., 2018; Zhang et al., 2023).

La rizósfera se define como el volumen de suelo con presencia e influencia de las raíces de las plantas en crecimiento (Kuzakov & Razavi, 2019) en donde las características físicas (temperatura, disponibilidad de agua y estructura del suelo), químicas (pH, potencial redox, concentración nutrimental y exudación radical), y biológicas (asociaciones microbianas) están determinadas por las interacciones planta-microorganismo-suelo (Mimmo et al., 2018). No es una región de tamaño o forma definible, sino que consiste en gradientes de propiedades químicas, físicas y biológicas que cambian radial y longitudinalmente en el sistema radical (McNear, 2013). Los procesos de la rizósfera, al influir directamente en las características químicas, físicas y biológicas de la interfaz raíz-suelo, favorecen la movilización de nutrimentos de fuentes escasamente disponibles a través de reacciones de acidificación, reducción/complejación y/o intercambio de ligandos (Terzano et al., 2015a; Terzano 2015b).

El sistema radical es el componente principal de la rizósfera y es un órgano que requiere de una gran cantidad de recursos energéticos debido a que los procesos de homeostasis iónica y absorción de nutrimentos son energéticamente costosos (Azcón-Bieto & Talón, Dalir, 2023; Taiz & Zeiger, 2015). Además de las funciones clásicas de proporcionar apoyo mecánico y permitir la absorción de agua y nutrimentos, las raíces también desempeñan ciertas funciones especializadas como la capacidad de sintetizar, acumular y liberar una diversidad de compuestos orgánicos, denominados exudados radicales, para transformar el ambiente fisicoquímico de la rizósfera y reclutar microorganismos benéficos (Brunetto et al., 2016; McNear, 2013; Hassan et al., 2019). Por lo tanto, una mejor comprensión de los procesos nutrimentales en las raíces puede proporcionar un enfoque eficaz para mejorar la eficiencia en el uso de fertilizantes y aumentar la productividad de los cultivos simultáneamente (Badalucco & Nannipieri, 2007; Dijkstra, 2013).

Los procesos de homeostasis iónica en los sistemas radicales son fundamentales para el desarrollo de la vida vegetal y su resiliencia en entornos hostiles por lo que el control selectivo de los elementos minerales, esenciales y no esenciales, es crucial para establecer condiciones definidas dentro de las células y los compartimentos celulares

que permitan que se realicen diversos procesos bioquímicos de manera óptima (Dreyer, 2021; Tang et al., 2020; Bao et al., 2019; Liu & Kreszies, 2023; Salas-González et al., 2021). Debido a ello, la principal fuerza impulsora que regula los mecanismos de absorción en las plantas es la proporción de nutrimentos presentes, siendo incluso más importante que la concentración real de cada nutrimento específico (Mimmo et al., 2018; Steiner, 1961; Steiner, 1980).

Una concentración excesiva o inadecuada de elementos químicos dentro de la rizósfera puede modificar la demanda interna de la planta, afectando en consecuencia la tasa de absorción y asimilación de otros nutrimentos, disminuyendo la eficiencia de los fertilizantes y favoreciendo su pérdida (Mimmo et al., 2018; Zuchi et al., 2015). Las proporciones equilibradas de macro y micronutrimentos son esenciales para el crecimiento óptimo y el rendimiento de los cultivos (Ogden et al., 2018).

Dada la importancia de las proporciones o relaciones nutrimentales/iónicas en la homeostasis iónica es necesario evaluarlos en el medio de crecimiento del sistema radical bajo una condición nutrimental específica. Una forma de evaluar las relaciones iónicas es a través del uso de soluciones nutritivas, técnica conocida como hidroponía (Trejo-Téllez & Gómez-Merino, 2012) que permite tener un control riguroso de los nutrimentos que se estén evaluando, así como de los elementos no esenciales presentes en el agua (Favela et al., 2006). Además, bajo condiciones hidropónicas, en particular en sistemas de raíz flotante, existe una mayor influencia de los gradientes de difusión iónica formados alrededor del sistema radical que cuando se utiliza suelo como medio de crecimiento (Leitner et al., 2009).

La presente investigación consistió en evaluar, el comportamiento en el tiempo del consumo acumulado de agua, el pH, la CE, las concentraciones y las relaciones iónicas del medio de crecimiento de dos especies vegetales, arándano (cv. Biloxi) y chile habanero (cv. Orange) en etapa la vegetativa y de floración, respectivamente, bajo condiciones hidropónicas de raíz flotante.

La finalidad del estudio fue obtener, a partir del comportamiento de las relaciones iónicas del sistema radical, balances promedio de los iones, tanto esenciales como no esenciales, que puedan ser utilizados para diseñar soluciones nutritivas específicas en cada especie vegetal y etapa fenológica evaluada.

4.2. Materiales y métodos

4.2.1. Localización

La investigación se desarrolló de septiembre 2023 a abril de 2024 en un invernadero de vidrio, con malla sombra de color negro y sombreado de 30 %, ubicado en las coordenadas 19° 29' 36.9" latitud N y 98° 53' 6.8" longitud W, dentro de las instalaciones del Departamento de Suelos en la Universidad Autónoma Chapingo.

4.2.2. Material vegetal y medio de crecimiento

Se establecieron 10 plantas de arándano azul (*Vaccinium* spp.) cultivar Biloxi de dos años, en bolsas de polietileno de 10 L con fibra de coco como sustrato. Estas plantas fueron monitoreadas y acondicionadas durante 90 días. A los 30 días de monitoreo se realizó una poda de rejuvenecimiento. Se efectuaron aportes diarios de agua y nutrimentos utilizando una solución nutritiva específica para plantas calcífugas (Frías-Ortega et al., 2020; Hernández-H. et al., 2020) a pH de 4.5, conductividad eléctrica (CE) de $1.0 \text{ dS} \cdot \text{m}^{-1}$ y relaciones Ca/Mg/K de 22/40/38, $\text{NO}_3/\text{H}_2\text{PO}_4/\text{SO}_4$ de 8/12/80 y NO_3/NH_4 de 20/80. Para los requerimientos de Fe, Mn, Cu, Zn, Mo y B se usaron concentraciones de 6.0, 1.5, 0.32, 0.45, 0.2 y $0.5 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$, respectivamente.

Asimismo, se sembraron semillas de chile habanero (*Capsicum chinense* Jacq.) cultivar Orange en una charola de polietileno de 50 cavidades con vermiculita como sustrato. Se utilizó una cámara con luz blanca artificial tipo led para la germinación y crecimiento de las plántulas en 90 días. Para los requerimientos aplicación de agua y nutrimentos se utilizó la solución nutritiva universal de Steiner a pH de 5.5, CE de $0.75 \text{ dS} \cdot \text{m}^{-1}$ y relaciones Ca/Mg/K de 45/20/35, $\text{NO}_3/\text{H}_2\text{PO}_4/\text{SO}_4$ de 60/10/30 y NO_3/NH_4 de 90/10. Para los requerimientos de Fe, Mn, Cu, Zn, Mo y B se usaron concentraciones de 4.0, 1.0, 0.22, 0.3, 0.14 y $0.5 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$, respectivamente.

4.2.3. Tratamientos y diseño experimental

Al finalizar los 90 días de monitoreo y acondicionamiento de las plantas de arándano estas fueron trasplantadas. Las raíces se lavaron cuidadosamente para disminuir daños mecánicos. El trasplante se realizó a contenedores de polietileno translúcido de 15 L de capacidad que se utilizaron para establecer las unidades experimentales para las dos condiciones hidropónicas. Los tratamientos consistieron en dos condiciones de volumen de solución nutritiva (SN) distintas en sistema de raíz flotante, uno al 100 % de capacidad del contenedor (15 L) y el otro al 60 % (9 L). Se asignaron cinco repeticiones por tratamiento. Los contenedores se llenaron con SN permitiendo que el sistema radical quedara sumergido al volumen correspondiente. En ambos tratamientos, el volumen de SN en los contenedores se mantuvo constante (solución de crecimiento). La oxigenación en los contenedores se realizó artificialmente utilizando bombas de aire marca Q7 modelo HQ-602 de dos salidas con capacidad de aireación de $5.0 \text{ L} \cdot \text{min}^{-1}$. Las unidades experimentales fueron dispuestas en el invernadero como un diseño de bloques completos al azar (Figura 4.2.1).

El trasplante de las plántulas de chile habanero se realizó a los 90 días después de la siembra (DDS) a contenedores de polietileno translúcido de 33 L de capacidad que se utilizaron para establecer las unidades experimentales (UE) en los dos tratamientos hidropónicos de raíz flotante: estático y dinámico. Se lavaron cuidadosamente las raíces y se trasplantaron dos plántulas por contenedor (UE). Se asignaron cinco repeticiones por tratamiento. Las unidades experimentales fueron dispuestas en el invernadero como un diseño de bloques completos al azar (Figura 4.2.2).

Para el tratamiento estático se utilizó la técnica de raíz dinámica flotante (Boonnoi et al., 2017; Kratky, 2009). Los contenedores se llenaron con SN a un volumen de 30 L lo que permitió que una porción del sistema radical este dentro y otra porción fuera de la solución. En esta condición se desarrollaron durante 45 días después del trasplante (DDT) dos tipos funcionales de raíces, respectivamente. En este periodo no se realizaron compensaciones a las pérdidas de solución nutritiva permitiendo el acondicionamiento radical. La función del primer tipo de raíz fue la oxigenación de las plantas mientras que la función del segundo tipo fue la absorción de agua y nutrientes.

Posterior a los 45 DDT, el volumen de SN en los contenedores se mantuvo a un volumen constante de 20 L.



Figura 4.2.1. Experimento con plantas arándano cv. Biloxi bajo dos condiciones hidropónicas de raíz flotante por volumen de solución de crecimiento, 9 L (der.) y 15 L (izq.).



Figura 4.2.2. Experimento con plantas de chile habanero bajo dos condiciones hidropónicas de raíz flotante, estático (der.) y dinámico (izq.).

En el tratamiento dinámico se utilizó la técnica de raíz flotante (Son et al., 2020). Los contenedores se llenaron con SN al máximo de capacidad (33 L) permitiendo que todo el sistema radical quedara sumergido. La oxigenación de los contenedores en este tratamiento se realizó artificialmente utilizando bombas de aire marca Q7 modelo HQ-602 de dos salidas con una capacidad de aireación de $5 \text{ L} \cdot \text{min}^{-1}$. El volumen de SN en los contenedores se mantuvo a un volumen constante de 33 L.

Las soluciones nutritivas aplicadas a cada especie vegetal evaluada fueron las mismas que se utilizaron antes del trasplante. Durante los DDT, las pérdidas de SN en cada tratamiento fueron compensadas periódicamente con SN para mantener el volumen correspondiente hasta el periodo de muestreo de las unidades experimentales.

Para prevenir el ataque de plagas de mosca blanca y trips en las plantas de chile habanero y enfermedades fúngicas en las plantas de arándano, se realizaron aplicaciones foliares cada 15 días de Imidacloprid a una dosis de $1\text{-}2 \text{ mL} \cdot \text{L}^{-1}$ y benomilo a una dosis de $2\text{-}3 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$, respectivamente. Asimismo, con un medidor de oxígeno disuelto marca Hanna modelo Oxy-Check HI9147, se monitoreó durante el desarrollo del experimento, las concentraciones de oxígeno en las soluciones nutritivas de las unidades experimentales de las cuatro condiciones hidropónicas evaluadas. Estas fueron en promedio de $5.8 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ para los tratamientos a volumen de 9 L y 15 L en arándano azul. Para el tratamiento en sistema dinámico de chile habanero se registró una concentración promedio de oxígeno de $6.1 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$, mientras que para el tratamiento en sistema estático sin movimiento de solución fue de $1.5 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$. Durante el período de evaluación las temperaturas mínimas diarias oscilaron entre 8 y 15 °C y las temperaturas máximas diarias entre 25 y 35 °C.

4.2.4. Variables evaluadas

A los 95 DDT se reemplazó en su totalidad la SN de cada contenedor al volumen correspondiente asignado a cada tratamiento en ambos cultivos. Para este paso, se realizaron cálculos de ácidos y fertilizantes para modificar el pH y la CE de la SN nueva, sin alterar las relaciones nutrimentales. Se utilizaron soluciones con CE y pH de 4.0 y $1.5 \text{ dS} \cdot \text{m}^{-1}$ para el arándano azul, y de 5.0 y $2.0 \text{ dS} \cdot \text{m}^{-1}$ para el chile habanero.

Posteriormente, para la medición de las variables nutrimentales en el experimento, se realizaron muestreos de la solución nutritiva en las unidades experimentales a volumen constante (solución de crecimiento) a los 0 (SN), 1, 2, 3, 5, 7, 10 y 14 días (DDM). En esta etapa las pérdidas en volumen de la SN inicial se realizaron con agua destilada para evitar la incorporación de solutos que pudieran modificar el comportamiento de las concentraciones de los iones disueltos. El consumo de agua destilada por cada unidad experimental fue registrado como agua consumida acumulada. En el periodo de muestreo las plantas de arándano azul se encontraban en etapa vegetativa y las plantas de chile habanero en etapa de floración.

Se tomaron muestras de solución de crecimiento directamente de los contenedores. En cada muestra de solución obtenida, se realizaron determinaciones de pH y conductividad eléctrica (CE) utilizando un potenciómetro marca Hanna modelo HI991301. Se cuantificaron los elementos químicos N, N-NO₃, N-NH₄, H₂PO₄, Ca, Mg, K, Na, Fe, Mn, Cu y Zn a través de las metodologías propuestas por la NOM-021-SEMARNAT-2000; a) el método microKjeldahl de destilación para N en tejido vegetal, y de doble destilación para N-NO₃ y N-NH₄ en agua; b) el método colorimétrico de vanadato-molibdato para H₂PO₄ (espectrofotómetro UV marca Thermo Scientific modelo Genesys 10uv); c) flamometría para K y Na (equipo marca Sherwood modelo M410); y e) espectrofotometría de absorción atómica (EAA marca GBC modelo Avanta) para Ca, Mg, Fe, Mn, Cu y Zn. Los datos de concentración obtenidos se expresaron en unidades meq·L⁻¹ para macronutrientes y mg·L⁻¹ para micronutrientes. Se calcularon las relaciones porcentuales NO₃/NH₄, NO₃/H₂PO₄, K/NH₄, K/Na, Ca/K, Mg/K, Ca/Na, Mg/Na, Ca/Mg y (Ca+Mg)/K. También se calcularon con base en µeq·L⁻¹ las relaciones Fe/Mn, Fe/Cu, Fe/Zn, Mn/Cu, Mn/Zn y Cu/Zn para el cultivo de arándano.

Adicionalmente, para cada especie vegetal se determinaron las concentraciones foliares de N, P, Ca, Mg, K y Na (%), y Fe, Mn, Cu y Zn (mg·kg⁻¹ en peso seco) para conocer el estado nutrimental antes y después del periodo de muestreo y registrar diferencias.

Asimismo, posterior al último muestreo de solución de crecimiento, las plantas de chile habanero fueron seccionadas por raíces, tallos, hojas y flores, y se obtuvieron los pesos frescos (g). A partir de estos datos se calcularon las relaciones porcentuales entre los órganos (relaciones alométricas).

4.2.5. Análisis estadístico

Los datos obtenidos del muestro de la solución de crecimiento se procesaron estadísticamente utilizando el programa SAS 9.4. Debido a que se hicieron mediciones en los mismos tratamientos y las mismas unidades experimentales a través del tiempo (Steel et al., 1997), para el análisis de varianza (ANOVA), los datos de pH, CE, concentración química de los iones y las relaciones iónicas porcentuales fueron procesadas como un modelo de mediciones repetidas. También se realizó una comparación múltiple de medias de las variables evaluadas por DDM en cada tratamiento, utilizando la prueba de Diferencia Mínima Significativa ($\alpha = 0.05$). Las medias fueron graficadas con sus errores estándar utilizando Excel 2021.

Asimismo, se aplicó un ANOVA y una prueba de Tukey ($\alpha = 0.05$) para las concentraciones foliares antes y después del muestreo en ambos cultivos evaluados, y para los datos de peso fresco obtenidos de las plantas de chile habanero.

4.3. Resultados y discusión

4.3.1. Arándano azul

Concentraciones nutrimentales en tejido foliar

El análisis de tejido foliar se utiliza comúnmente en los sistemas agrícolas modernos para representar el estado nutrimental de las plantas. Sin embargo, para que los análisis foliares sean útiles, es necesario que exista un rango óptimo o deseado para cada nutrimento (Barlow et al., 2017).

Las concentraciones críticas de macro y micronutrientes en las hojas consideradas adecuadas para el crecimiento máximo de la planta son N (1.5-4.0% p.s.), K (0.5-4.0% p.s.), P (0.2%-0.5% p.s.), Ca (0.05%-1.0% p.s.), Mg (0.15%-0.35% p.s.), Fe (50-150 mg·kg⁻¹ p.s.), Mn (10-20 mg·kg⁻¹ p.s.), Zn (15-30 mg·kg⁻¹ p.s.) y Cu (1-5 mg·kg⁻¹ p.s.)

(Grusak et al., 2016; Eichert & Fernández, 2023). Aunque las plantas solo requieren entre 10 y 40 mg·kg⁻¹ de Mn para sus diversas funciones, la mayoría de las plantas contienen entre 30 y 500 mg·kg⁻¹ de Mn (Millaleo et al., 2010).

En el Cuadro 4.3.1 se reportan por tratamiento las concentraciones foliares evaluadas en las plantas de arándano azul al inicio y final del muestreo. Según los rangos de concentraciones foliares críticas para un crecimiento máximo reportados por Grusak (2016), las concentraciones de N, P, Ca, Mg, K, Fe, Mn, Cu y Zn en hoja registradas para el arándano azul (Cuadro 4.3.1) fueron óptimas en ambos tratamientos. Frías-Ortega et al. (2020) reportaron resultados similares para N, P, Ca, Mg y K. Existen estándares nutrimentales específicos para el arándano y se actualizan ocasionalmente, sin embargo, gran parte de los datos se basan en cultivares no tan recientes y no son necesariamente aplicables a todas las regiones de cultivo (Barlow et al., 2017).

Cuadro 4.3.1. ANOVA de las concentraciones foliares de las plantas de arándano azul cv. Biloxi al inicio y final del muestreo bajo dos condiciones hidropónicas de raíz flotante.

TRAT	DDM	N		P	Ca	Mg	K
		%					
9L	0	1.18	A	0.18 a	0.10	0.14	1.47 a
	14	1.16		0.18 a	0.12	0.14	1.19 b
15L	0	1.18	B	0.15 b	0.10	0.13	1.34 a
	14	1.23		0.18 a	0.11	0.14	1.31 a
Significancia	TRAT	ns		*	ns	ns	ns
	DDM	ns		*	ns	ns	***
	TRATxDDM	ns		*	ns	ns	***
CV		3.0		6.6	10.1	5.9	1.6
TRAT	DDM	Na		Fe	Mn	Cu	Zn
		mg·kg ⁻¹					
9L	0	A	0.06 a	A	214.75 a	A	36.80 a
	14		0.07 a		176.93 b		40.58 a
15L	0	B	0.06 a	B	189.45 a	B	30.93 a
	14		0.06 a		139.65 b		34.85 a
Significancia	TRAT		*	***	***	***	*
	DDM		*	***	**	ns	*
	TRATxDDM		*	ns	**	ns	ns
CV			6.5	5.0	4.9	3.7	9.9

Valores con la misma letra en la misma columna no son estadísticamente diferentes (Prueba de Tukey, $\alpha = 0.05$). Las letras mayúsculas comparan medias entre tratamientos y las letras minúsculas entre DDM. DDM = días de muestreo; CV = coeficiente de variación; ns = no significativo;

* Significativo a $P \leq 0.05$

** Significativo a $P \leq 0.01$

*** Significativo a $P \leq 0.001$

Las concentraciones foliares de P, Na, Fe, Mn, Cu y Zn fueron estadísticamente más altos en la condición hidropónica con volumen de 9 L en comparación con la condición de 15 L. No hubo diferencias significativas para las concentraciones N, Ca, Mg, K. La CE entre 0.5 y 1.0 dS·m⁻¹ no afecta los niveles de concentración nutrimental foliar en cultivo hidropónico; cuando el valor de CE es mayor a 1.0 dS·m⁻¹, afecta el crecimiento, producción y calidad del arándano (Frías-Ortega et al., 2020). Los arándanos tienen bajos requerimientos nutrimentales y son sensibles a los excesos de fertilización (Retamales & Hancock, 2018).

Se observó una disminución significativa en el contenido foliar de K, Fe y Mn al final del periodo de muestreo para la condición hidropónica de 9 L. Asimismo, en la condición de 15 L se registró un incremento estadístico en la concentración foliar de P y una disminución en el contenido de Fe. No hubo diferencias significativas para las concentraciones N, Ca, Mg, Na y Cu al final del periodo de muestreo. Esto se atribuye a la alta capacidad del sistema radical del arándano azul para crecer en condiciones deficientes de nutrimentos (Retamales & Hancock, 2018). Barlow et al. (2017) observaron cambios significativos en los niveles foliares de N y P entre primavera y verano en arándanos cv. Sunset Blue y cv. Centra Blue cultivados a campo abierto. Los valores promedio de las concentraciones nutrimentales del Cuadro 4.3.1 permitieron establecer gradientes de concentración nutrimental en hoja, K > N > P > Mg > Ca > Na > Mn > Fe > Zn > Cu, para ambas condiciones hidropónicas.

Consumo acumulado de agua, pH, CE, y concentraciones iónicas de macro- y micronutrientes en la solución de crecimiento

De acuerdo con el Cuadro 4.3.2, el comportamiento en el tiempo del pH, la CE y las concentraciones NO₃, NH₄, H₂PO₄, Ca, Mg, Mn, Cu y Zn en la solución de crecimiento fueron estadísticamente diferentes entre los tratamientos hidropónicos evaluados a volumen de 9 y 15 L. No se observaron diferencias estadísticas en las concentraciones de K, Na y Fe. Por otro lado, el consumo de agua fue significativamente más alto en el tratamiento de 15 L en contraste con el tratamiento de 9 L. Los valores registrados para el día 14 DDM fueron de 9.3 y 9.2 L·unidad⁻¹, respectivamente.

Cuadro 4.3.2. ANOVA del consumo acumulado de agua, el pH, la CE y las concentraciones iónicas evaluadas en la solución de crecimiento de plantas de arándano azul cv. Biloxi bajo dos condiciones hidropónicas de raíz flotante.

	TRAT	Agua	pH	CE	NO ₃	NH ₄	H ₂ PO ₄	Ca
		L·unidad ⁻¹	log [H]	dS·m ⁻¹				
Arándano	9L	3.25	4.00	1.33	1.02	4.27	1.88	2.45
	15L	3.47	4.12	1.35	1.03	4.40	1.91	2.39
Significancia	TRAT	***	***	***	*	***	***	***
	DDM	***	***	***	***	***	***	***
	TRATxDDM	**	ns	ns	ns	***	***	**
	CV	2.9	1.5	3.6	3.3	1.6	1.9	2.4
	TRAT	Mg	K	Na	Fe	Mn	Cu	Zn
		mg·L ⁻¹			mg·L ⁻¹			
Arándano	9L	3.87	3.61	1.55	5.58	0.99	0.30	0.36
	15L	3.90	3.62	1.55	5.54	1.12	0.29	0.38
Significancia	TRAT	*	ns	ns	ns	***	**	***
	DDM	***	***	***	***	***	***	***
	TRATxDDM	***	***	ns	**	***	ns	***
	CV	1.5	1.4	1.7	1.8	5.7	3.8	2.4

DDM = días de muestreo; CV = coeficiente de variación; ns = no significativo;

* Significativo a $P \leq 0.05$

** Significativo a $P \leq 0.01$

*** Significativo a $P \leq 0.001$

La Figura 4.3.1 muestra tendencias similares en el consumo acumulado de agua, el pH y la CE en ambos tratamientos. Se observó un incremento significativo del pH el día 1 DDM con valores de 4.42 y 4.48 para la condición de 9 y 15 L, respectivamente. El pH disminuyó significativamente los días 2, 3, y 5 DDM y se estabilizó, sin cambios significativos, los días 7, 10 y 14 DDM. Los valores registrados el día 14 DDM son de 3.7 para el tratamiento de 9 L y 3.8 para el tratamiento de 15 L. Los arándanos crecen y se desarrollan de manera óptima en suelos ácidos. A estos pH, la disponibilidad de la mayoría de los nutrientes del suelo es limitada y esto reduce la cantidad de iones que absorbe la planta (Retamales & Hancock, 2018). El mayor crecimiento y productividad se obtienen cuando crecen a un pH del suelo en el rango de 4.2 a 5.5 (Frías-Ortega et al., 2020).

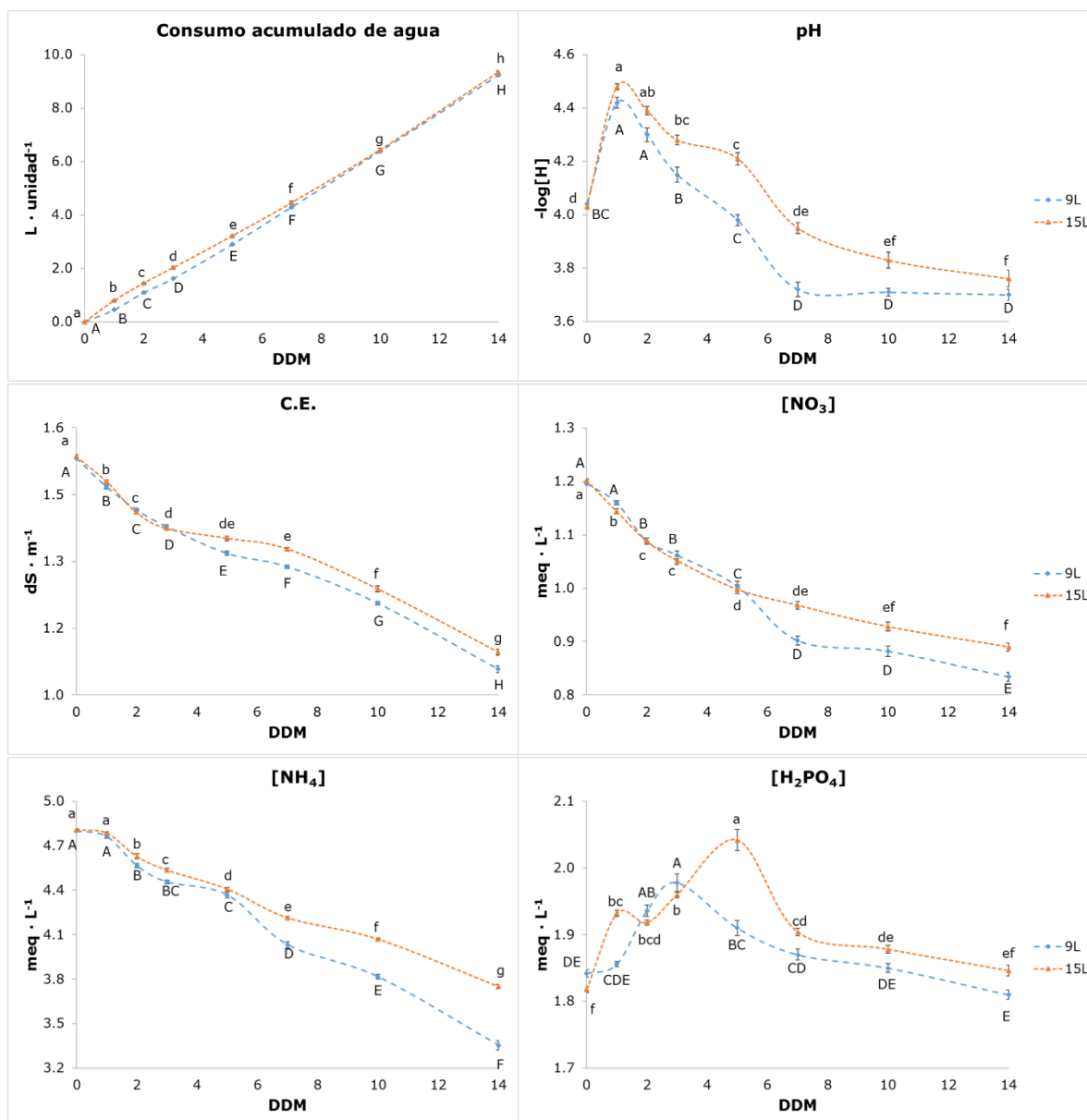
En ambos tratamientos, la CE disminuyó significativamente desde el día 0 DDM con 1.5 dS·m⁻¹ hasta el día 14 DDM con un valor promedio de 1.1 dS·m⁻¹. La tendencia descendente de la CE indica la absorción de iones por el sistema radical de las plantas de arándano. La CE está correlacionada directamente con la concentración total de

iones (Song et al., 2019), por lo que un cambio de la CE en la solución de crecimiento indica cambios en las concentraciones iónicas por efecto de las raíces (McNear, 2013). Las señales de desarrollo y la necesidad de responder a los cambios en su entorno exigen que las plantas ajusten constantemente su pH celular y su contenido iónico (Bassil & Blumwald, 2014).

Según las Figuras 4.3.1, 4.3.2 y 4.3.3 las concentraciones de NO_3 , NH_4 , Mg, K, Fe, Mn, Cu y Zn de la solución de crecimiento disminuyeron significativamente en el tiempo en ambos tratamientos. Los comportamientos de estas variables fueron estadísticamente similares en las dos condiciones hidropónicas evaluadas. Los contenidos de NO_3 , NH_4 y Mg muestran sus mayores diferencias estadísticas entre tratamientos los días 7, 10 y 14 DDM, mientras que para las concentraciones de Mn y Zn esto se observa a partir del día 5 DDM. En general, las disminuciones de concentración de NO_3 , NH_4 , Mg, Mn y Zn por efecto del sistema radical fueron más altas en el tratamiento con condición de 9 L en contraste con el de 15 L. Sin embargo, con excepción del día 14 DDM, el consumo de Cu fue estadísticamente más alto en la condición de 15 L.

En ambos tratamientos hidropónicos, las concentraciones de Mg y K presentaron disminuciones y aumentos significativos entre los días 1, 2, 3 y 5 DDM. Se observaron tendencias descendentes más definidas de los contenidos de Mg y K en la solución de crecimiento a partir del día 7 DDM.

La concentración de H_2PO_4 en la solución de crecimiento incremento estadísticamente del día 0 DDM hasta los días 3 y 5 DDM para los tratamientos a volumen de 9 L y 15 L, respectivamente, a una concentración aproximada de $2.0 \text{ meq}\cdot\text{L}^{-1}$. Posteriormente se observó una tendencia descendente del contenido de H_2PO_4 para los días 7, 10 y 14 DDM en ambos tratamientos, siendo el tratamiento de 9 L la condición donde se observó el mayor consumo de H_2PO_4 la final del muestreo. Xiu et al. (2017) mencionan que el exceso de P_i se almacena en las vacuolas desde donde puede ser removilizado al citosol según sea necesario, aunque la naturaleza molecular de los transportadores que liberan P_i vacuolar al citoplasma sigue siendo incierta.

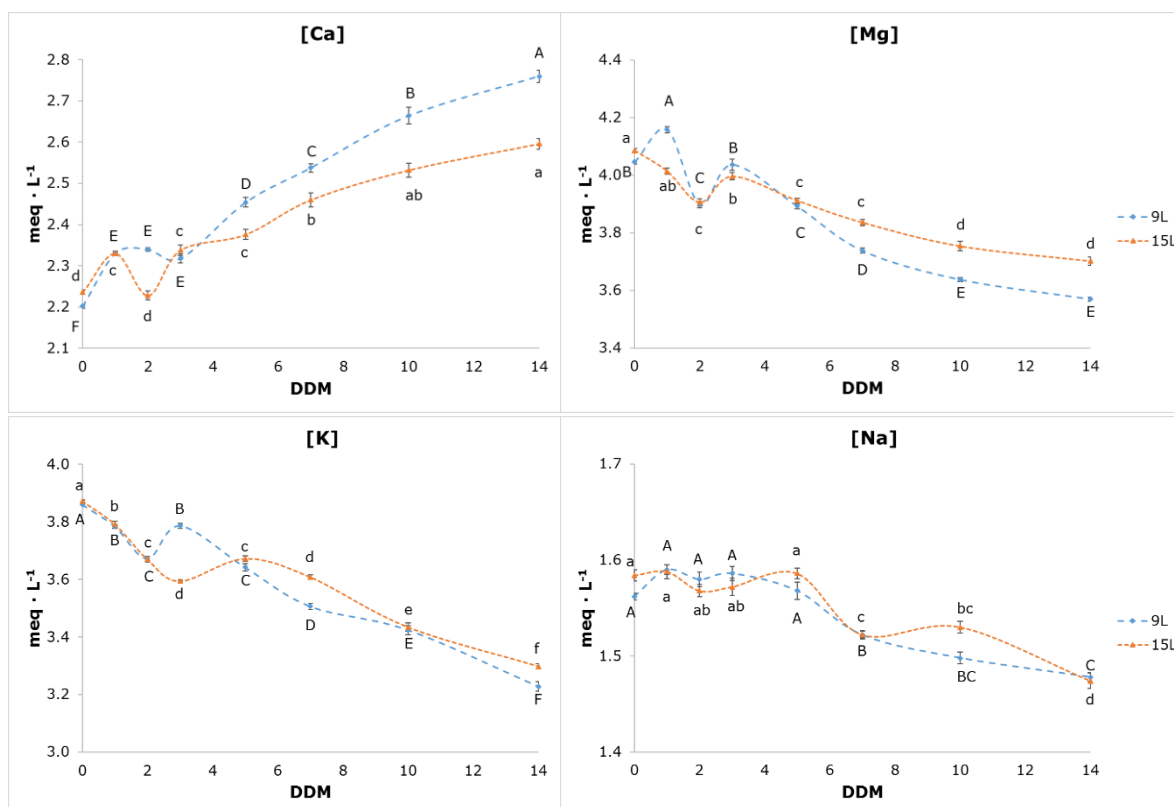


Valores con la misma letra no son estadísticamente diferentes (Comparación de medias con DMS, $\alpha = 0.05$). DMS = Diferencia mínima significativa; DDM = días de muestreo.

Figura 4.3.1. Comportamiento a través del tiempo del consumo acumulado de agua, el pH, la CE y las concentraciones de NO₃, NH₄ y H₂PO₄, en la solución de crecimiento de plantas de arándano azul cv. Biloxi bajo dos condiciones hidropónicas de raíz flotante.

Tanto en el tratamiento con volumen de 9 L, así como el de 15 L, la concentración de Ca aumentó significativamente en el tiempo. Las plantas de arándano azul en el tratamiento de 9 L liberaron cantidades significativas de Ca a la solución de crecimiento.

Las mayores diferencias entre ambos tratamientos se observaron a partir del día 5 DDM. Para el día 14 DDM se reportaron valores de 2.8 y 2.6 meq·L⁻¹ para los tratamientos de 9 y 15 L, respectivamente.



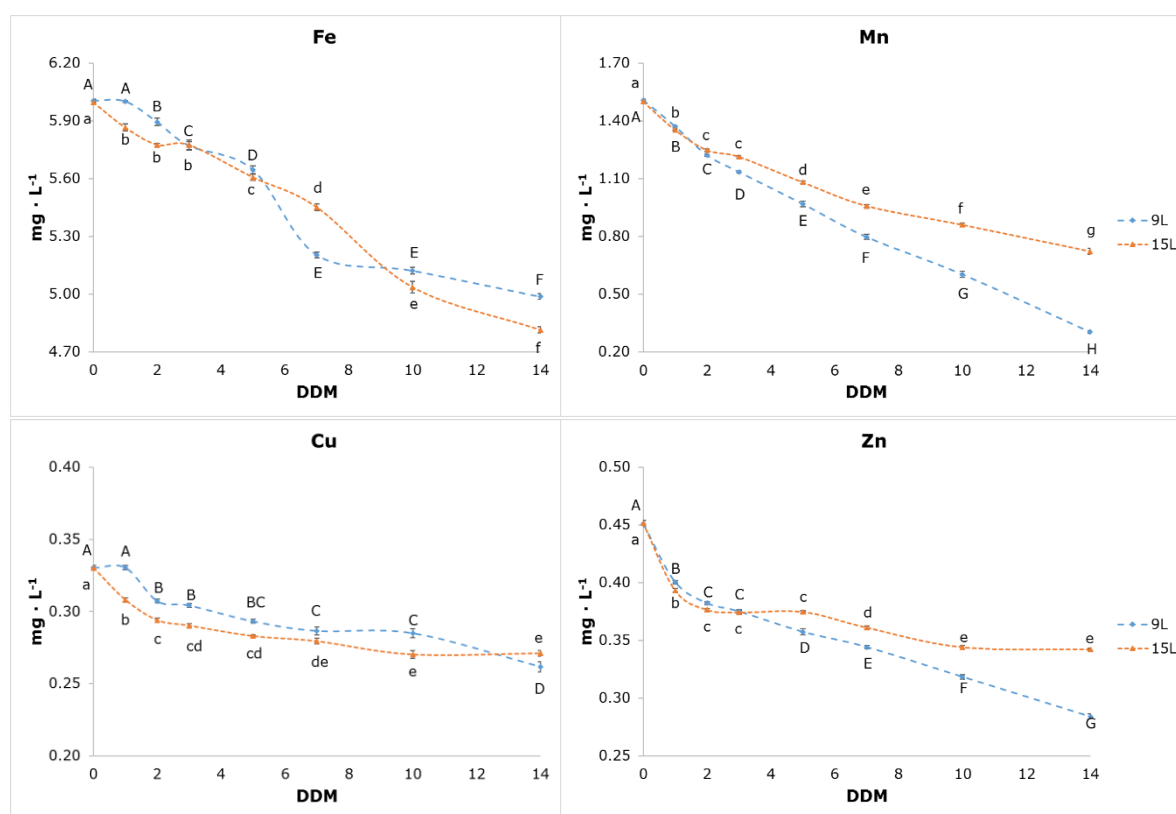
Valores con la misma letra no son estadísticamente diferentes (Comparación de medias con DMS, $\alpha = 0.05$). DMS = Diferencia mínima significativa; DDM = días de muestreo.

Figura 4.3.2. Comportamiento a través del tiempo de las concentraciones de Ca, Mg, K y Na, en la solución de crecimiento de plantas de arándano azul cv. Biloxi bajo dos condiciones hidropónicas de raíz flotante.

El incremento en el contenido de Ca en la solución de crecimiento indica su liberación por el sistema radical de las plantas. El Ca puede ser un compuesto celular tóxico en altas concentraciones, ya que desencadena la precipitación de fosfatos (presentes en el ATP) y afecta la integridad de las membranas celulares. Como resultado, las plantas han desarrollado mecanismos eficientes de salida de Ca para mantener bajas concentraciones en el citosol (Bose et al., 2011). El arándano es altamente eficiente en

la absorción del Ca y por tal motivo tienen bajos requerimientos de este nutrimento con respecto a otros frutales de clima templado (Retamales y Hancock, 2018).

La concentración de Na se mantiene constante en un valor promedio de $1.58 \text{ meq} \cdot \text{L}^{-1}$ para los días 0, 1, 2, 3 y 5 DDM y disminuyó significativamente los días 7, 10 y 14 DDM. Esta disminución en la concentración de Na no supera los $0.1 \text{ meq} \cdot \text{L}^{-1}$ lo que indica una alta capacidad de las raíces de las plantas de arándano para excluir el Na y mantenerlo en la solución de crecimiento (Neumann & Ludewig, 2023; Retamales y Hancock, 2018).



Valores con la misma letra no son estadísticamente diferentes (Comparación de medias con DMS, $\alpha = 0.05$). DMS = Diferencia mínima significativa; DDM = días de muestreo.

Figura 4.3.3. Comportamiento a través del tiempo de las concentraciones de Fe, Mn, Cu y Zn, en la solución de crecimiento de plantas de arándano azul cv. Biloxi bajo dos condiciones hidropónicas de raíz flotante.

Relaciones iónicas de macronutrientes y micronutrientes

Según el Cuadro 4.3.3 se observaron diferencias significativas entre los tratamientos hidropónicos de 9 y 15 L para las relaciones K/NH₄, Ca/K, Ca/Na, Ca/Mg, Fe/Mn, Fe/Cu, Fe/Zn, Mn/Cu, Mn/Zn y Cu/Zn para el cultivo de arándano. La falta de significancia en las relaciones NO₃/NH₄, NO₃/H₂PO₄, K/Na, Mg/K, Mg/Na y (Ca+Mg)/K indica una alta capacidad de las raíces de las plantas de arándano para mantener la estabilidad de las relaciones entre macronutrientes independientemente del volumen de solución de crecimiento utilizado en cada tratamiento.

Los resultados muestran que la relación NO₃/NH₄ en ambos tratamientos disminuyó estadísticamente en el tiempo (Figura 4.3.4), y se estabilizó el día 3 DDM, sin embargo, estas diferencias no superaron el 2.0 %. En el tratamiento de 9 L la relación NO₃/NH₄ del día 14 DDM fue igual que el día 1 DDM con un valor promedio de 20/80.

González et al. (2018) estudiaron el efecto de la fertilización de tres diferentes relaciones de NO₃/NH₄, 0/100, 50/50, 100/0 con respecto a un testigo sobre el crecimiento de arándano andino (*Vaccinium meridionale* Swartz) en etapa vegetativa. Los autores reportaron que las plantas fertilizadas con la relación NO₃/NH₄ 0/100 presentaron un mayor número de hojas y mayores pesos secos de los órganos.

La relación NO₃/H₂PO₄ en las dos condiciones hidropónicas se estabilizó a partir del día 7 DDM y se mantuvo sin cambios significativos los días 10 y 14 DDM con valores promedio de 32.3/67.7 y 33.0/67.0, y 31.5/68.5 y 32.5/67.5 para las condiciones con volumen de 9 L y 15 L, respectivamente.

Las relaciones K/NH₄, Ca/K, Mg/K, Ca/Na, Ca/Mg y (Ca+Mg)/K (Figuras 4.3.5 y 4.3.6) se incrementaron significativamente en el tiempo. Se observaron aumentos y disminuciones de estas relaciones en los días 0, 1, 2 y 3 DDM. Las tendencias ascendentes de estas variables fueron más definidas para los días 5, 7, 10 y 14. El incremento significativo de las relaciones Ca/K, Ca/Na, Ca/Mg y (Ca+Mg)/K se debió al rápido aumento de la concentración de Ca en la solución de crecimiento (Figura 4.3.2).

Cuadro 4.3.3. ANOVA de las relaciones iónicas en la solución de crecimiento de plantas de arándano azul cv. Biloxi bajo dos condiciones hidropónicas de raíz flotante.

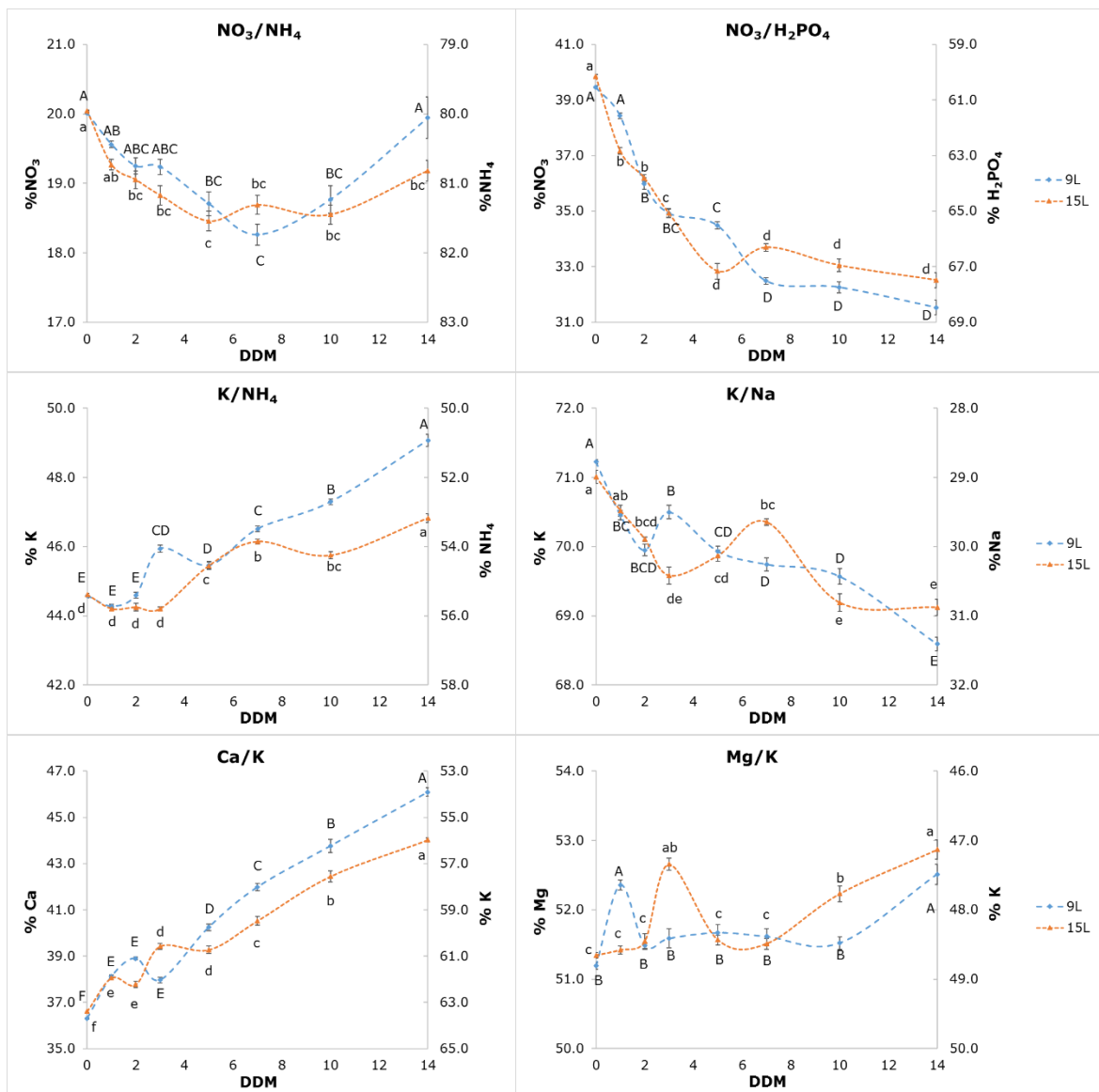
TRAT		NO ₃	NH ₄	NO ₃	H ₂ PO ₄	K	NH ₄	K	Na	Ca	K		
		%											
Arándano	9L	19.22	80.78	34.95	65.05	45.97	54.03	70.00	30.00	40.43	59.57		
	15L	19.01	80.99	35.03	64.97	45.18	54.82	69.97	30.03	39.77	60.23		
Significancia	TRAT	ns	ns	ns	ns	***	***	ns	ns	***	***		
	DDM	**	**	***	**	***	***	***	***	***	***		
	TRATxDDM	ns	ns	**	*	***	***	**	**	***	***		
	CV	3.4	0.8	2.5	1.4	1.1	1.0	0.6	1.4	1.7	1.1		
TRAT		Mg	K	Ca	Na	Mg	Na	Ca	Mg	Ca+Mg	K		
		%											
Arándano	9L	51.74	48.26	61.23	38.77	71.44	28.56	38.76	61.24	63.66	36.34		
	15L	51.89	48.11	60.57	39.43	71.54	28.46	37.97	62.03	63.49	36.51		
Significancia	TRAT	ns	ns	***	***	ns	ns	***	***	ns	ns		
	DDM	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***		
	TRATxDDM	*	*	*	*	**	**	***	***	**	**		
	CV	1.2	1.2	1.1	1.8	0.5	1.2	1.9	1.2	0.7	1.3		
TRAT		Fe	Mn	Fe	Cu	Fe	Zn	Mn	Cu	Mn	Zn	Cu	Zn
		%											
Arándano	9L	85.24	14.76	95.49	4.51	94.74	5.26	76.69	23.31	74.02	25.98	46.01	53.99
	15L	83.19	16.81	95.58	4.42	94.50	5.50	81.12	18.88	77.37	22.63	44.27	55.74
Significancia	TRAT	***	***	*	*	***	***	***	***	***	***	***	***
	DDM	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
	TRATxDDM	***	***	*	*	***	***	***	***	***	***	**	**
	CV	1.1	5.6	0.2	3.7	0.2	3.2	2.0	7.5	2.3	7.1	2.3	1.9

DDM = días de muestreo; CV = coeficiente de variación; ns = no significativo;

* Significativo a $P \leq 0.05$

** Significativo a $P \leq 0.01$

*** Significativo a $P \leq 0.001$

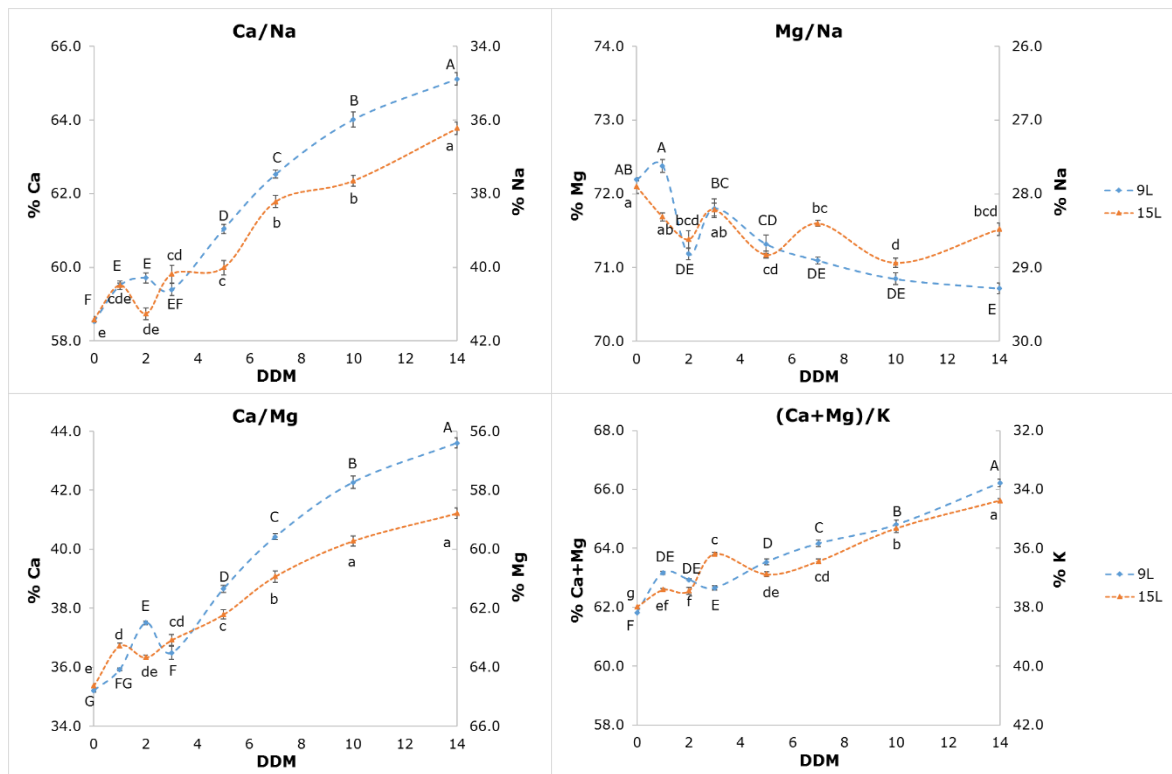


Valores con la misma letra no son estadísticamente diferentes (Comparación de medias con DMS, $\alpha = 0.05$). DMS = Diferencia mínima significativa; DDM = días de muestreo.

Figura 4.3.4. Comportamiento a través del tiempo de las relaciones NO₃/NH₄, NO₃/H₂PO₄, K/NH₄, K/Na, Ca/K y Mg/K en la solución de crecimiento de plantas de arándano azul cv. Biloxi bajo dos condiciones hidropónicas de raíz flotante.

En las dos condiciones hidropónicas evaluadas se reportaron disminuciones significativas de las relaciones K/Na y Mg/Na en el tiempo debido al consumo de K y Mg por las raíces y la estabilización del contenido de Na en la solución de crecimiento

(Figura 4.3.2). Se observaron incrementos y disminuciones significativas entre los días 1, 2, 3, 5 y 7 DDM. Asimismo, se registró una tendencia más definida de estas relaciones para los días 7, 10 y 14 DDM.

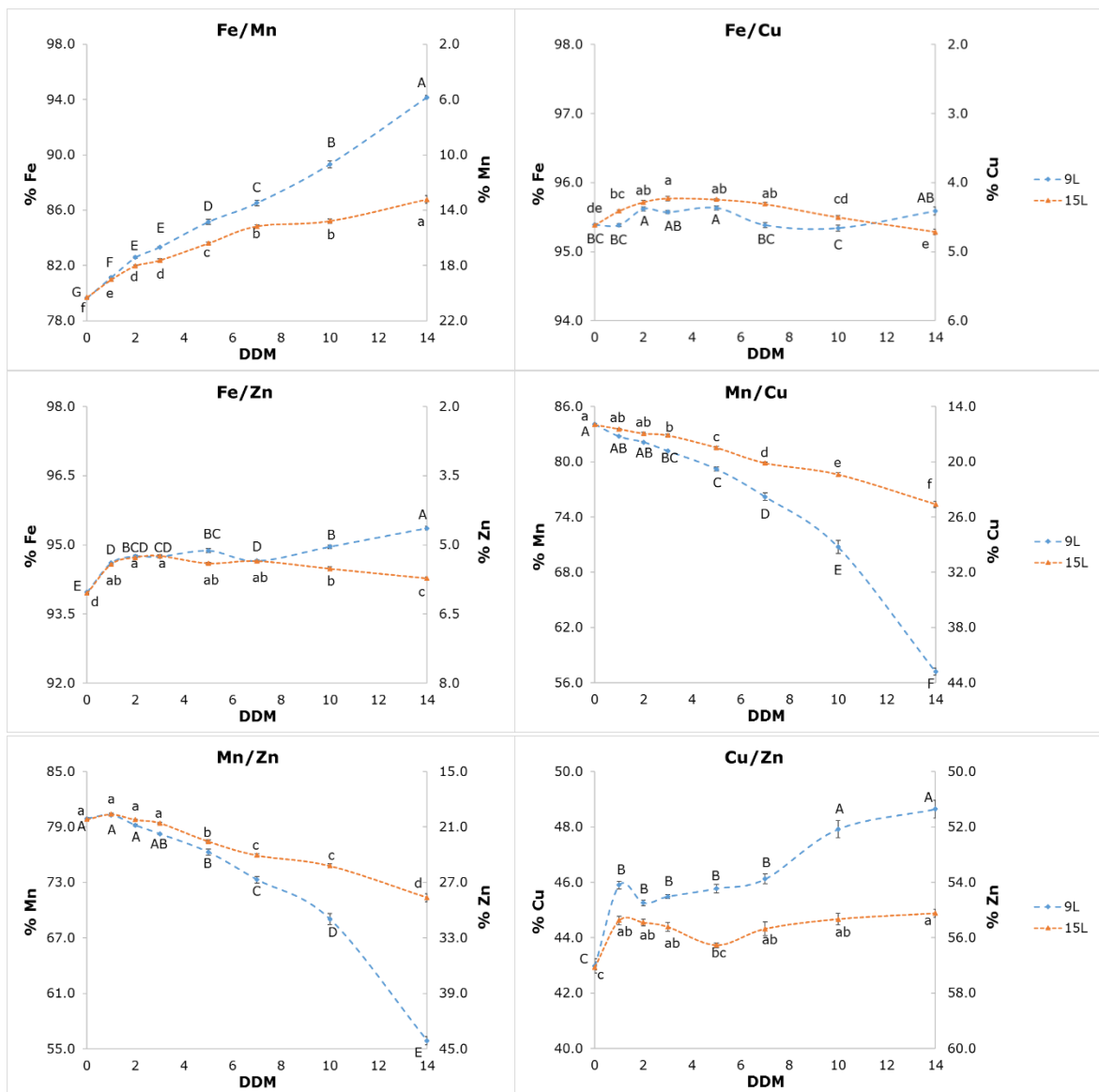


Valores con la misma letra no son estadísticamente diferentes (Comparación de medias con DMS, $\alpha = 0.05$). DMS = Diferencia mínima significativa; DDM = días de muestreo.

Figura 4.3.5. Comportamiento a través del tiempo de las relaciones Ca/Na, Mg/Na, Ca/Mg y (Ca+Mg)/K en la solución de crecimiento de plantas de arándano azul cv. Biloxi bajo dos condiciones hidropónicas de raíz flotante.

Por otra parte, las relaciones entre micronutrientes, Fe/Mn, Fe/Cu, Fe/Zn, Mn/Cu, Mn/Zn y Cu/Zn (Figura 4.3.6) mostraron diferencias significativas entre los tratamientos. Las relaciones Fe/Mn y Cu/Zn aumentaron con el tiempo mientras que las relaciones Mn/Zn y Mn/Cu disminuyeron. El comportamiento de las relaciones Fe/Mn, Mn/Zn y Mn/Cu indican un alto consumo de Mn en el tiempo en comparación con los demás micronutrientes Fe, Cu y Zn. En arándanos, los niveles de Mn en el tejido aumentan a medida que el pH disminuye. Niveles por encima de $450 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ en tejido son

considerados excesivos, sin embargo, está reportado que los arándanos de arbustos altos pueden crecer normalmente con concentraciones de Mn hasta $650 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ en tejido foliar (Hart *et al.*, 2006).



Valores con la misma letra no son estadísticamente diferentes (Comparación de medias con DMS, $\alpha = 0.05$). DMS = Diferencia mínima significativa; DDM = días de muestreo.

Figura 4.3.6. Comportamiento a través del tiempo de las relaciones Fe/Mn, Fe/Cu, Fe/Zn y Mn/Cu, Mn/Zn, Cu/Zn en la solución de crecimiento de plantas de arándano azul cv. Biloxi bajo dos condiciones hidropónicas de raíz flotante.

Las relaciones Fe/Cu y Fe/Zn evaluados en los DDM se mantuvieron estadísticamente sin cambios altamente significativos en el tiempo. En el tratamiento de 9 L la relación Cu/Zn incrementó significativamente el día 1 DDM y se mantuvo constante hasta el día 7 DDM. Esta relación aumentó nuevamente los días 10 y 14 DDM con valores respectivos de 47.9/52.1 y 48.6/51.4. Similarmente, en el tratamiento de 15 L la relación Cu/Zn incrementó el día 1 DDM con un valor promedio de 44.6/55.4 y se mantuvo sin cambios significativos hasta el día 14 DDM.

El sistema radical de las plantas de arándano azul reguló y estabilizó en el tiempo las relaciones iónicas a través de cambios positivos y negativos en las concentraciones de los iones de la solución de crecimiento (Channarayappa & Biradar, 2019; Dalir, 2023; Mimmo et al., 2018). Esto se debe a que la principal fuerza que impulsa y regula los mecanismos de absorción en las plantas es la proporción de nutrientes presentes, siendo incluso más importante que la concentración real de cada nutriente específico (Mimmo et al., 2018; Steiner, 1961; Steiner, 1980).

Las raíces se adaptan a las limitaciones de su entorno local y, como adaptación evolutiva, han desarrollado barreras apoplásticas específicas para equilibrar la absorción de nutrientes, agua e interacciones con microorganismos simbióticos que le proporcionan protección contra factores bióticos y abióticos adversos (Artur & Kajala, 2021; Robbins et al., 2014).

En las plantas, la endodermis y la exodermis son tejidos del sistema radical que contribuyen potencialmente a la formación de barreras apoplásticas que son importantes para que las raíces puedan establecer y mantener su selectividad (Liu & Kreszies, 2023; Liu et al., 2022; Schreiber & Franke, 2011). El sistema radical regula la extensión de estas barreras, así como su composición química, para controlar eficazmente la absorción o pérdida de agua y solutos (Liu & Kreszies, 2023). La endodermis se encuentra en casi todas las plantas vasculares, sin embargo, algunas especies vegetales importantes, como la planta modelo *Arabidopsis*, no poseen exodermis (Kreszies et al., 2018; Liu & Kreszies, 2023).

Las paredes celulares radiales de las células endodérmicas se caracterizan por la aparición de la banda de Caspary (BC) y capas de suberina (CS) (Bao et al., 2019; Liu & Kreszies, 2023). La banda de Caspary es un conjunto de paredes celulares altamente lignificadas e hidrófobas que abarcan los dominios radiales y transversales de las células endodérmicas de la raíz en la zona de maduración. Sellan la pared celular entre cada célula endodérmica, creando una barrera apoplástica para la difusión de agua y nutrientes. Dentro esta zona, los nutrientes deben moverse por las vías simplástica y transcelular acoplada debido al bloqueo de la conexión apoplástica entre las capas celulares externas y el sistema vascular (Bao et al., 2019; Liu & Kreszies, 2023; Naseer et al., 2012).

La suberina se deposita en la superficie interna de la pared celular primaria de las células endodérmicas de la raíz para actuar como una barrera para la difusión de agua y nutrientes a la estela (Andersen et al., 2015; Bao et al., 2019; Liu & Kreszies, 2023). Al igual que la Banda de Caspary las capas de suberina aseguran que, en células endodérmicas completamente diferenciadas, los nutrientes solo puedan ingresar o salir del sistema vascular a través de transportadores transmembranales especializados o células de paso especiales no suberizadas (Andersen et al., 2018, Doblas et al., 2017).

La BC y las CS proporcionan una barrera extracelular para limitar la difusión apoplástica de agua y nutrientes y mantener la homeostasis iónica a través del funcionamiento de los transportadores de membrana (Dalir, 2023; Namyslov et al., 2020; Ogden et al., 2018), protegiendo así a la planta de la entrada de elementos a niveles tóxicos o de la pérdida excesiva de nutrientes por fugas en la estela (Barberon et al., 2016; Doblas et al., 2017; Naseer et al., 2012).

4.3.2. Chile habanero

Concentraciones nutrimentales en tejido foliar

La determinación del estado nutrimental real de las plantas puede confirmarse mediante el análisis del tejido foliar (Barlow et al., 2017). La importancia del equilibrio nutrimental

en las hojas para un crecimiento y desarrollo óptimo en los cultivos ha sido ampliamente documentada (Bryla & Strik, 2015; Byers et al., 2015).

En el Cuadro 4.3.4 se reportan por tratamiento las concentraciones foliares evaluadas en las plantas de chile habanero. Con base en los rangos de concentraciones foliares críticas para un crecimiento máximo, reportados por Grusak et al. (2016), las concentraciones de N, P, Ca, Mg, K y Fe en hoja registradas para el chile habanero fueron óptimas en ambos tratamientos. Sin embargo, las concentraciones foliares de Mn, Cu y Zn encontradas fueron más altas de lo sugerido por los autores. Resultados similares han sido reportados por Alejo-Santiago et al. (2015) para el contenido foliar de N, P, K, Mg, Mn, Cu y Zn.

Las concentraciones foliares de Ca, Mg, K y Mn fueron significativamente más altas en el tratamiento hidropónico con sistema dinámico en contraste con el sistema estático. Sin embargo, en el sistema estático se reportaron las concentraciones estadísticamente más altas de Na, Fe y Zn. No hubo diferencias estadísticas significativas para las concentraciones de N, P y Cu. Estas diferencias en las concentraciones foliares sugieren que las condiciones nutrimentales fueron estadísticamente distintas en cada una de las condiciones hidropónicas evaluadas (Eichert & Fernández, 2023).

Pese a estas diferencias de concentración en hojas entre los dos tratamientos hidropónicos, estático y dinámico, su comportamiento con respecto al contenido nutrimental en el tiempo, 0 a 14 DDM, fueron estadísticamente iguales. Se reportaron en ambos tratamientos disminuciones significativas en el contenido nutrimental de P, Ca, Mg, Na, Fe, Mn, Cu y Zn en las hojas al final del periodo de muestreo (14 DDM), mientras que la concentración foliar de K se incrementó. La concentración foliar de N no presentó diferencias significativas en el tiempo.

Estas bajas concentraciones de P, Ca, Mg, Na, Fe, Mn, Cu y Zn en las hojas para el día 14 DDM indican una falta de concentración de estos nutrimentos en la solución de crecimiento en comparación con las demandas internas de las plantas durante el

periodo evaluado. Estas demandas nutrimentales son relativamente altas debido a la tasa de crecimiento del chile habanero (Borges-Gómez et al., 2014; Meneses-Lazo et al., 2018). La floración y fructificación del chile habanero dependen de fuertes cantidades de macro y micronutrientes para producir flores y frutos (Meneses-Lazo et al., 2020).

Cuadro 4.3.4. ANOVA de las concentraciones foliares de las plantas de chile habanero cv. Orange al inicio y final del muestreo bajo dos condiciones hidropónicas de raíz flotante.

TRAT	DDM	N		P		Ca		Mg		K
						%				
Estático	0	3.57		0.42 a		B	0.21 a	B	0.49 a	4.57 b
	14	3.73		0.36 b			0.20 b		0.36 b	4.75 a
Dinámico	0	3.84		0.41 a		A	0.62 a	A	0.71 a	4.76 b
	14	3.83		0.37 b			0.48 b		0.45 b	4.88 a
Significancia	TRAT	ns		ns			***		***	**
	DDM	ns		**			***		***	*
	TRATxDDM	ns		ns			***		*	ns
CV		7.3		5.0			2.8		9.0	1.2
TRAT	DDM	Na		Fe		Mn		Cu		Zn
		%				mg·kg ⁻¹				
Estático	0	A	0.85 a	A	215.50 a	B	162.90 a	A	17.05 a	71.15 a
	14		0.24 b		180.83 b		138.68 b		10.93 b	54.30 b
Dinámico	0	B	0.19 a	B	197.43 a	A	212.30 a	B	17.45 a	57.80 a
	14		0.11 b		139.50 b		187.05 b		10.90 b	51.38 b
Significancia	TRAT	***		*			***		ns	***
	DDM	***		**			*		***	**
	TRATxDDM	***		ns			ns		ns	**
CV		3.4		10.3			2.5		2.3	3.7

Valores con la misma letra en la misma columna no son estadísticamente diferentes (Prueba de Tukey, $\alpha = 0.05$). Las letras mayúsculas comparan medias entre tratamientos y las letras minúsculas entre DDM. DDM = días de muestreo; CV = coeficiente de variación; ns = no significativo;

* Significativo a $P \leq 0.05$

** Significativo a $P \leq 0.01$

*** Significativo a $P \leq 0.001$

Por otra parte, el comportamiento del contenido del N y el K indican una alta capacidad de las plantas de chile habanero para mantener en concentraciones óptimas de estos nutrimentos. Tanto el N como K son de suma importancia en la fisiología celular vegetal. El N desempeña un papel fundamental en la fotosíntesis, la respiración y el metabolismo celular, mientras que el K es un macronutriente que cumple funciones críticas relacionadas con la activación enzimática, el ajuste osmótico, la generación de

turgencia, la expansión celular, la regulación del potencial eléctrico de membrana y la homeostasis del pH (Grusak et al., 2016). El K en las células vegetales se mantiene a una concentración relativamente constante. Las plantas acumulan grandes cantidades de K en sus vacuolas, superando incluso sus requerimientos nutrimentales (Kirkby, 2023; Ragel et al., 2019).

Peso fresco y relaciones alométricas

La intrincada organización espacial en el flujo de los fotosintatos y las interacciones entre los distintos órganos de la planta, raíz, tallo, hojas, flores y frutos, implican complejos mecanismos de regulación espacio-temporal de asignación de biomasa, debido a esto, el crecimiento de los órganos vegetales está altamente controlado y se adapta dinámicamente a los cambios en los factores ambientales, principalmente de luz y disponibilidad de nutrimentos (Feller et al., 2015; Yin et al., 2019). Para mantener las actividades fisiológicas necesarias y lograr un crecimiento regular, las plantas tienen que equilibrar la distribución de biomasa a las raíces, tallos y hojas (Mensah et al., 2016).

De acuerdo con el Cuadro 4.3.5 y la Figura 4.3.7, los pesos frescos de las raíces, el tallo, las hojas y las flores en las plantas de chile habanero fueron significativamente mayores en la condición dinámica en contraste con la condición estática. Se sugiere que en el tratamiento en sistema estático las plantas realizan un gasto energético adicional para equilibrar el suministro de oxígeno en el sistema radical mientras que en el tratamiento en sistema dinámico esto se realiza artificialmente con bombas de aire (Boonnoi et al., 2017; Sambo et al., 2019). Además, debido al movimiento continuo de la solución de crecimiento en la condición dinámica, se promueve un mayor acceso de agua y nutrimentos al impulsar el flujo de masas, mejorando así el acceso nutrimental (Guzmán-Valdivia et al., 2019; Havlin et al., 2017). En esta condición, se reduce la formación y el establecimiento de gradientes de difusión iónica y se mejora el estado nutrimental de las plantas e incrementa la tasa de crecimiento aéreo (Alipio et al., 2019; Graves, 1982).

Por otra parte, las relaciones porcentuales (alométricas) en tallo y en raíz no mostraron diferencias significativas entre los dos tratamientos. El mayor porcentaje asignado a hojas se observó en la condición dinámica con 29.5 %, y el mayor porcentaje asignado a raíces fue en la condición estática con 33.9 %.

Cuadro 4.3.5. ANOVA de pesos frescos y relaciones alométricas de los órganos vegetales en las plantas de chile habanero cv. Orange al final del muestreo bajo dos condiciones hidropónicas de raíz flotante.

	TRAT	Raíz	Tallo	Hoja	Flor
Peso Fresco (g)	Estático	436.40 B	489.90 B	258.48 B	115.58 B
	Dinámico	574.40 A	934.33 A	720.65 A	217.43 A
Significancia	TRAT	*	***	***	***
	CV	9.5	6.1	2.5	2.9
Relación Alométrica (%)	Estático	33.91 A	37.51	19.71 B	8.88
	Dinámico	23.42 B	38.18	29.51 A	8.89
Significancia	TRAT	***	ns	***	ns
	CV	3.8	1.2	1.4	4.1

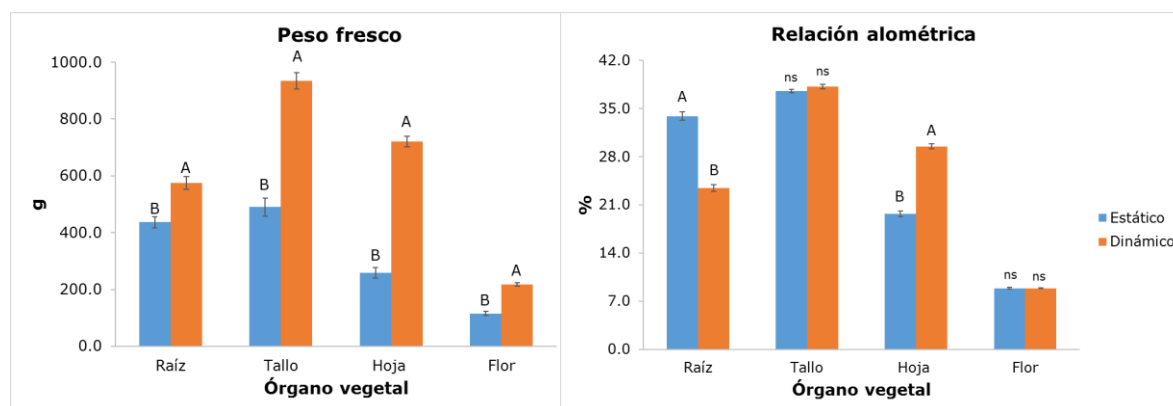
Valores con la misma letra en la misma columna no son estadísticamente diferentes (Prueba de Tukey, $\alpha = 0.05$).

CV = coeficiente de variación; ns = no significativo;

* Significativo a $P \leq 0.05$

** Significativo a $P \leq 0.01$

*** Significativo a $P \leq 0.001$



Valores con la misma letra no son estadísticamente diferentes (Prueba de Tukey, $\alpha = 0.05$).

Figura 4.3.7. Pesos frescos y relaciones alométricas de raíz, tallo, hoja y flor en las plantas de chile habanero cv. Orange al final del muestreo bajo dos condiciones hidropónicas de raíz flotante.

Esto indica que las plantas en el tratamiento en sistema estático al tener un menor acceso nutrimental asignaron una mayor proporción de biomasa a las raíces, mientras que, en el sistema dinámico al potenciarse la disponibilidad de nutrimentos, a través del movimiento continuo de la solución de crecimiento, las plantas asignaron un mayor porcentaje de biomasa a las hojas. Bajo condiciones de deficiencia nutrimental las plantas hacen cambios cuantitativos importantes en la asignación de biomasa a los distintos órganos (Feller et al., 2015; Wang & Ruan, 2016). La concentración de oxígeno y la temperatura pueden afectar la relación de biomasa en las plantas (Rogers et al., 2019). La baja concentración de oxígeno en el sistema estático, $1.5 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$, explica en parte el bajo consumo de agua y el crecimiento lento de las plantas de chile habanero (Moreno-Roblero et al., 2020).

La distribución de biomasa es un factor importante en la respuesta de las plantas al suministro limitado de recursos (Agathokleous, 2019; Feller et al., 2015; Yin et al., 2019). Según la Teoría de Asignación Óptima (Mccarthy & Enquist, 2007), las plantas asignan biomasa a los órganos con mayor fuerza de demanda y con ello disminuir los niveles de estrés (Freschet et al., 2018). Bajo una condición específica, es la asignación real de biomasa la que determina el rendimiento fisiológico y la tasa de crecimiento de la planta en un momento determinado (Feller et al., 2015; Poorter & Nagel, 2000; Wang & Ruan, 2016).

Consumo de agua, pH, CE, y concentraciones iónicas de macro- y micronutrientes en la solución de crecimiento

De acuerdo con el Cuadro 4.3.6, el comportamiento en el tiempo del pH, la CE, y las concentraciones NO_3 , NH_4 , H_2PO_4 , Ca, Mg, K., Na, Mn, Cu y Zn en la solución de crecimiento fueron estadísticamente diferentes entre los tratamientos hidropónicos evaluados, estático y dinámico. No se observaron diferencias en el contenido de Fe. El consumo acumulado de agua en el tiempo fue significativamente más alto en el tratamiento hidropónico en sistema dinámico en contraste con el sistema estático. Los valores registrados para el día 14 DDM fueron 53.5 y $26.9 \text{ L} \cdot \text{unidad}^{-1}$, respectivamente (Figura 4.3.8).

Se observaron incrementos significativos de pH los días 1, 2 y 3 DDM en la solución de crecimiento bajo condición estática con valores de 5.9, 6.0 y 6.1, respectivamente. No hubo cambios significativos los días 5, 7, 10 y 14 DDM, esto indicó la estabilización del pH a partir del día 5 DDM con un valor aproximado de 6.2. Caso contrario con el pH en el tratamiento en sistema dinámico, en el cual se observaron aumentos los días 1 y 2 DDM, disminuciones los días 3, 5 y 7 DDM, y nuevamente incrementos en 10 DDM con 5.9, y en 14 DDM con 6.4.

En ambos tratamientos la CE disminuyó significativamente desde el día 0 DDM con 2.0 $\text{dS}\cdot\text{m}^{-1}$ hasta el día 14 DDM con valores de 1.1 y 0.7 $\text{dS}\cdot\text{m}^{-1}$ para los tratamientos estático y dinámico, respectivamente. La tendencia descendente de la CE indica la absorción de iones por el sistema radical de las plantas de chile habanero (McNear, 2013; Song et al., 2019). El mayor consumo total de iones se registró en el tratamiento dinámico (Figura 4.3.8).

Según las Figuras 4.3.8, 4.3.9 y 4.3.10 las concentraciones de NO_3 , NH_4 , H_2PO_4 , Ca, Mg, K, Na, Fe, Mn, Cu y Zn de la solución de crecimiento disminuyeron significativamente en el tiempo en ambos tratamientos. Los comportamientos de estas variables fueron estadísticamente similares para las concentraciones de NO_3 , NH_4 , K, Mn y Zn, siendo el tratamiento dinámico en donde se registraron las concentraciones estadísticas más bajas por efecto de absorción del sistema radical.

Los contenidos de NO_3 y K muestran sus mayores diferencias estadísticas entre tratamientos en los días 5, 7, 10 y 14 DDM, mientras que para la concentración Mn esto se observa a partir del día 1 DDM y 2 DDM para el Zn.

Por otra parte, en el tratamiento hidropónico en sistema estático la absorción de H_2PO_4 aumentó significativamente el día 1 DDM a 2.1 $\text{meq}\cdot\text{L}^{-1}$, y disminuyó los DDM restantes. Este comportamiento no se observó en el sistema dinámico, en el cual, se registró una tendencia descendente en la concentración de H_2PO_4 desde el día 0 DDM hasta el 14 DDM. El mayor consumo en el tiempo de H_2PO_4 se reportó en el sistema estático. La

concentración de H_2PO_4 para el día 14 DDM fue de $1.2 \text{ meq}\cdot\text{L}^{-1}$ para la condición estática y de $1.4 \text{ meq}\cdot\text{L}^{-1}$ para la condición dinámica (Figura 4.3.8).

Cuadro 4.3.6. ANOVA del consumo acumulado de agua, el pH, la CE y las concentraciones iónicas evaluadas en la solución de crecimiento de plantas de chile habanero cv. Orange bajo dos condiciones hidropónicas de raíz flotante.

	TRAT	Agua	pH	CE	NO ₃	NH ₄	H ₂ PO ₄	Ca
		L·unidad ⁻¹	log [H]	dS·m ⁻¹				
Habanero	Estático	10.51	5.99	1.67	9.51	0.65	1.71	7.45
	Dinámico	19.33	5.80	1.51	8.55	0.54	1.82	7.56
Significancia	TRAT	***	***	***	***	***	***	***
	DDM	***	***	***	***	***	***	***
	TRATxDDM	***	***	***	***	***	***	***
	CV	6.8	1.1	2.3	2.7	7.0	3.4	1.6
	TRAT	Mg	K	Na	Fe	Mn	Cu	Zn
		meq·L ⁻¹						
Habanero	Estático	3.40	5.29	1.44	2.57	0.48	0.17	0.21
	Dinámico	3.46	4.15	1.53	2.59	0.18	0.18	0.13
Significancia	TRAT	*	***	***	ns	***	***	***
	DDM	***	***	***	***	***	***	***
	TRATxDDM	***	***	***	***	***	***	***
	CV	3.2	2.3	3.4	3.1	8.5	4.4	5.3

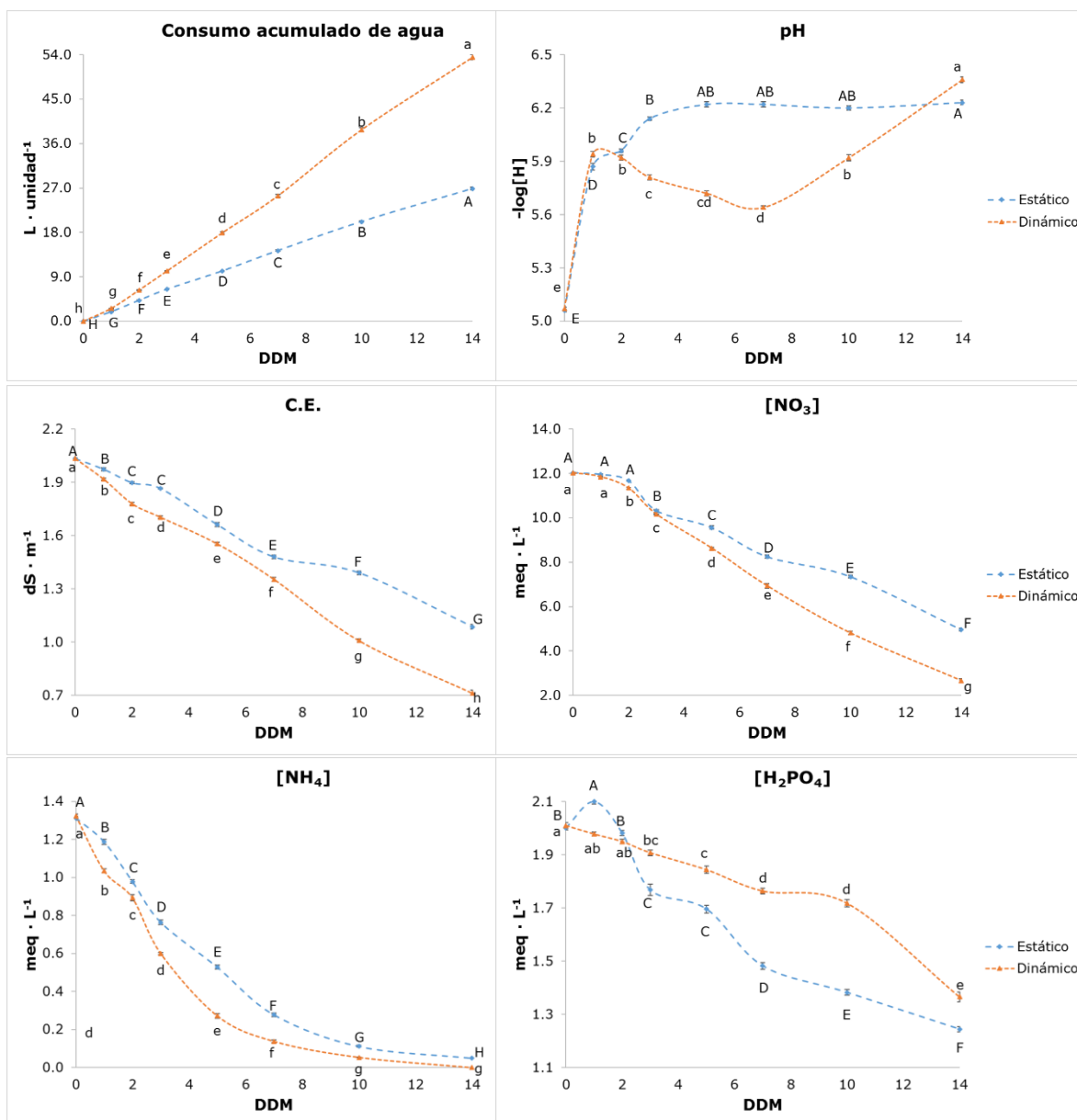
DDM = días de muestreo; CV = coeficiente de variación; ns = no significativo;

* Significativo a $P \leq 0.05$

** Significativo a $P \leq 0.01$

*** Significativo a $P \leq 0.001$

Es importante señalar que el consumo de K en el tiempo por las raíces en sistema dinámico fue significativamente mayor que en el sistema estático. Para el día 14 DDM el contenido de K fue de $3.4 \text{ meq}\cdot\text{L}^{-1}$ y $0.2 \text{ meq}\cdot\text{L}^{-1}$ para los tratamientos hidropónicos estático y dinámico, respectivamente. Esto sugiere que en condición dinámica al mejorarse las condiciones de acceso por flujo de masas mejora significativamente el acceso de K a las raíces. Además, bajo esta condición, en comparación con la condición estática, la disponibilidad óptima de oxígeno mejora a nivel radical distintos procesos metabólicos como el metabolismo de carbohidratos, la reducción de nitratos, la renovación de proteínas, el mantenimiento del gradiente de H^+ y la absorción nutrimental por las raíces, con efectos inmediatos sobre el crecimiento del sistema radical y de la parte aérea, repercutiendo en el desarrollo general de la planta (Makita *et al.*, 2015; Moreno-Roblero *et al.*, 2020).

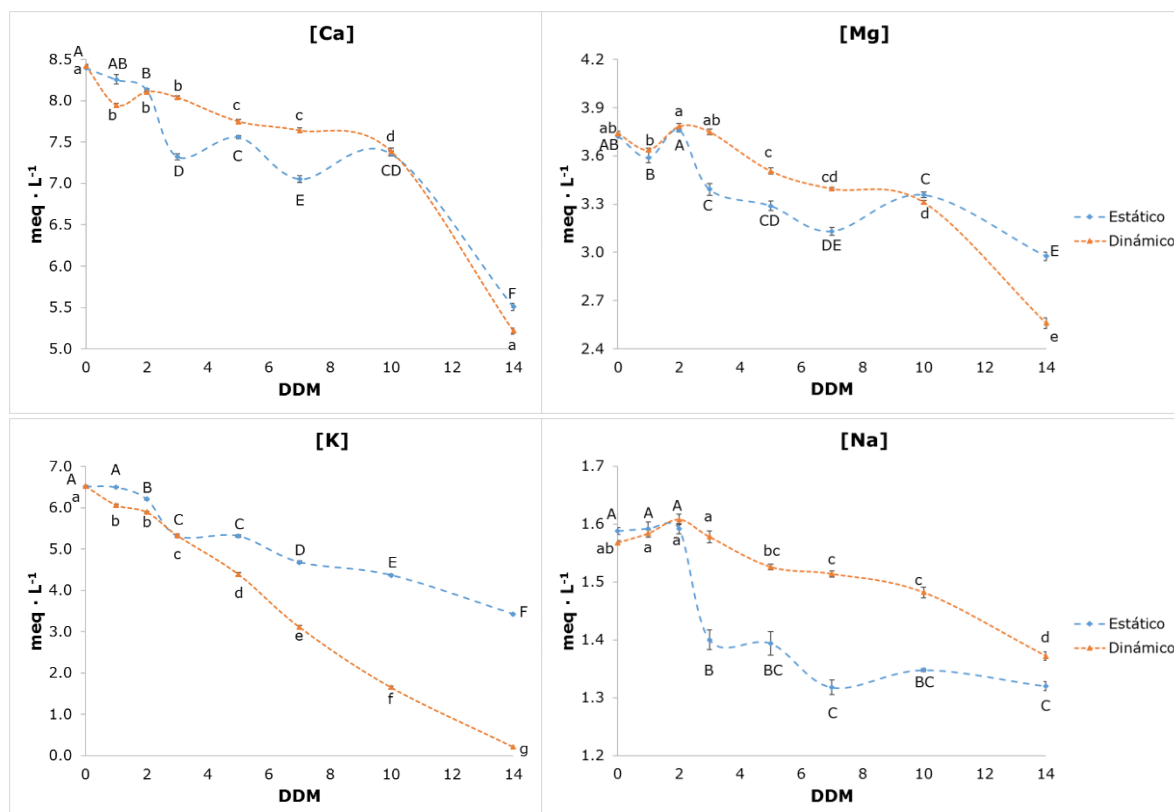


Valores con la misma letra no son estadísticamente diferentes (Comparación de medias con DMS, $\alpha = 0.05$). DMS = Diferencia mínima significativa; DDM = días de muestreo.

Figura 4.3.8. Comportamiento a través del tiempo del consumo acumulado de agua, el pH, la CE y las concentraciones de NO₃, NH₄ y H₂PO₄, en la solución de crecimiento de plantas de chile habanero cv. Orange bajo dos condiciones hidropónicas de raíz flotante.

Dada la importancia del K en la regulación del potencial eléctrico de las membranas celulares y la homeostasis del pH citoplasmático, se sugiere que el rápido consumo de este macronutriente en la condición dinámica los días 5, 7, 10 y 14 DDM explicarían

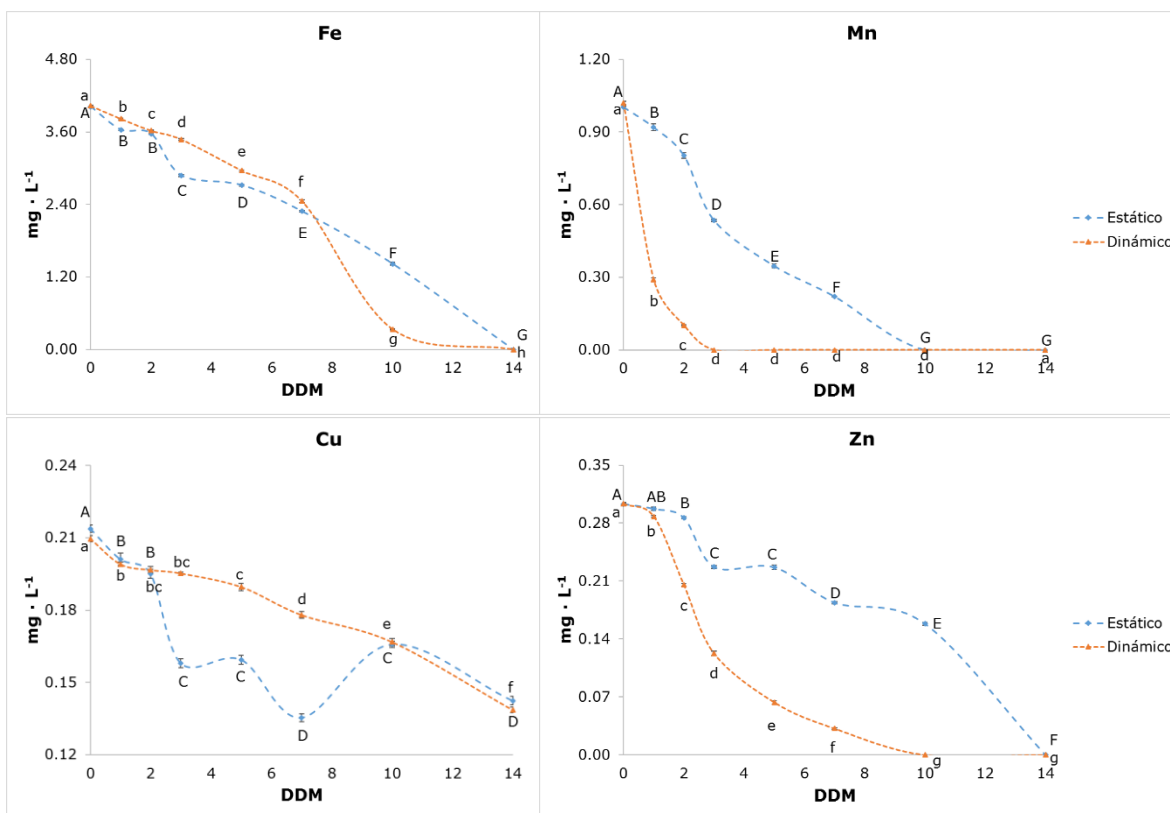
la falta de estabilidad del pH en el tiempo bajo esta condición según la Figura 4.3.8 (Leigh, 2001; Kirkby, 2023; Sze & Chanroj, 2018).



Valores con la misma letra no son estadísticamente diferentes (Comparación de medias con DMS, $\alpha = 0.05$). DMS = Diferencia mínima significativa; DDM = días de muestreo.

Figura 4.3.9. Comportamiento a través del tiempo de las concentraciones de Ca, Mg, K y Na, en la solución de crecimiento de plantas de chile habanero cv. Orange bajo dos condiciones hidropónicas de raíz flotante.

En ambos tratamientos las concentraciones de Ca y Mg disminuyen significativamente a partir del día 3 DDM. La tendencia descendente en concentración se mantiene para los días 5, 7, 10 y 14 DDM. Asimismo, se observó una absorción más rápida de Ca del día 10 al 14 DDM en ambos tratamientos. En la condición estática se registraron aumentos y disminuciones en las concentraciones de Ca y Mg en los días 5, 7 y 10 DDM.



Valores con la misma letra no son estadísticamente diferentes (Comparación de medias con DMS, $\alpha = 0.05$). DMS = Diferencia mínima significativa; DDM = días de muestreo.

Figura 4.3.10. Comportamiento a través del tiempo de las concentraciones de Fe, Mn, Cu y Zn, en la solución de crecimiento de plantas de chile habanero cv. Orange bajo dos condiciones hidropónicas de raíz flotante.

En el sistema estático la concentración de Na (Figura 4.3.9) en la solución de crecimiento se mantuvo sin cambios significativos los días 0, 1 y 2 DDM, posteriormente descendió bruscamente el día 3 DDM y se estabilizó los días 5, 7, 10 y 14 DDM a un valor aproximado de $1.35 \text{ meq} \cdot \text{L}^{-1}$. Por otro lado, en el dinámico la concentración de Na se mantuvo sin cambios significativos los días 0, 1, 2 y 3 DDM y disminuyó paulatinamente los días 5, 7, 10 y 14 DDM. Para el día 14 DDM se registraron valores promedio de 1.3 y $1.4 \text{ meq} \cdot \text{L}^{-1}$ en el contenido de Na para los tratamientos en sistema estático y sistema dinámico, respectivamente. El consumo de Na por el sistema radical en ambas condiciones no supera $0.3 \text{ meq} \cdot \text{L}^{-1}$ de Na lo que indica una alta capacidad de las raíces de chile habanero para estabilizar la concentración externa de Na (Coskun & White, 2023).

Según el Cuadro 4.3.10, en el sistema dinámico los contenidos de Mn y Zn fueron absorbidos totalmente el día 3 DDM y 10 DDM, respectivamente, lo que sugiere un consumo más rápido de estos micronutrientes en este sistema con respecto al sistema estático, en el cual, el contenido de Mn se acabó el día 10 DDM, y el de Zn hasta el día 14 DDM. Por otra parte, en ambos sistemas el contenido de Fe es totalmente absorbido el día 14 DDM (Figura 4.3.10).

La concentración de Cu presentó una tendencia descendente definida en la condición dinámica. En la condición estática se observaron disminuciones significativas entre los días 3, 5 y 7 DDM. Para el día 10 DDM aumentó la concentración de Cu y en 14 DDM disminuyó nuevamente. La concentración de Cu registrado para el día 14 DDM en ambos tratamientos fue de aproximadamente $0.14 \text{ meq} \cdot \text{L}^{-1}$.

Relaciones iónicas de macronutrientes

Según el Cuadro 4.3.7 se observaron diferencias significativas entre los tratamientos hidropónicos estático y dinámico para las relaciones NO_3/NH_4 , $\text{NO}_3/\text{H}_2\text{PO}_4$, K/NH_4 , K/Na , Ca/K , Mg/K , Ca/Na , Mg/Na y $(\text{Ca}+\text{Mg})/\text{K}$ para el cultivo de chile habanero. No hubo diferencias estadísticas para la relación Ca/Mg .

La Figura 4.3.11 muestra incrementos estadísticos en las relaciones NO_3/NH_4 y K/NH_4 en el tiempo para ambos tratamientos. Este comportamiento se debe al rápido consumo de NH_4 con respecto a NO_3 y K debido a la baja concentración de NH_4 aplicada inicialmente. Se reportaron valores cercanos a $0.0 \text{ meq} \cdot \text{L}^{-1}$ para el día 14 DDM en ambos tratamientos. Tucuch-Haas et al. (2012) estudiaron el efecto de distintas relaciones NO_3/NH_4 en plantas de chile habanero cv. Orange bajo condiciones hidropónicas y encontraron que la relación 20/80 fue la que dió los mejores resultados en rendimiento y calidad de los frutos. Asimismo, estos autores registraron los valores más altos en altura y diámetro del tallo con la relación 0/100.

Cuadro 4.3.7. ANOVA de las relaciones iónicas en la solución de crecimiento de plantas de chile habanero cv. Orange bajo dos condiciones hidropónicas de raíz flotante.

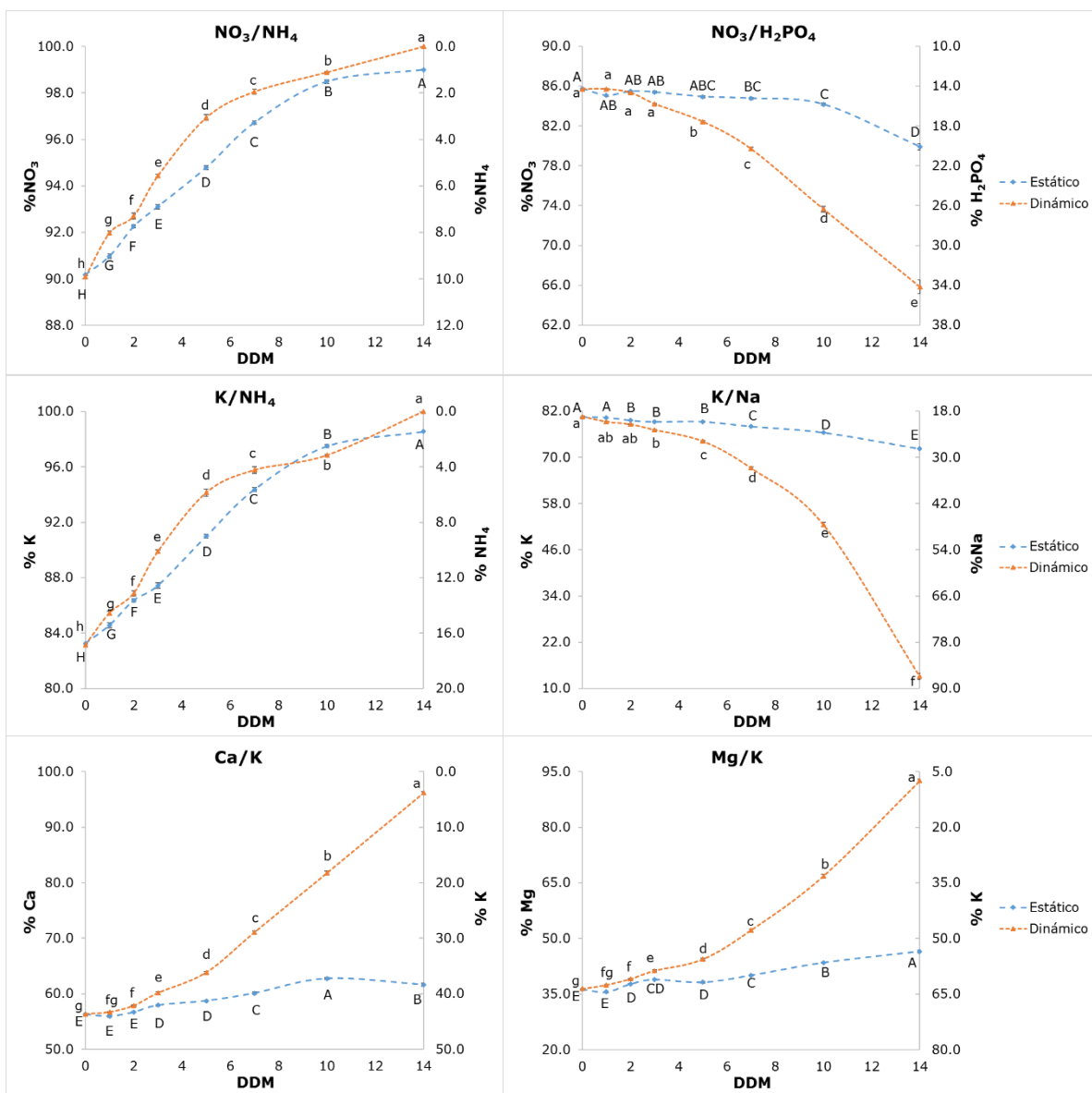
TRAT		NO ₃	NH ₄	NO ₃	H ₂ PO ₄	K	NH ₄	K	Na	Ca	K
		%									
Habanero	Estático	94.44	5.56	84.43	15.57	90.38	9.62	78.17	21.83	58.77	41.23
	Dinámico	95.39	4.61	80.31	19.69	91.51	8.49	65.34	34.66	67.99	32.01
Significancia	TRAT	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
	DDM	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
	TRATxDDM	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
CV		0.4	6.7	1.2	5.6	0.7	7.3	1.9	4.9	1.3	2.2
TRAT		Mg	K	Ca	Na	Mg	Na	Ca	Mg	Ca+Mg	K
		%									
Habanero	Estático	39.61	60.39	83.68	16.32	70.21	29.79	68.53	31.47	67.51	32.49
	Dinámico	51.28	48.72	83.02	16.98	69.20	30.80	68.55	31.45	75.04	24.96
Significancia	TRAT	***	***	***	***	***	***	ns	ns	***	***
	DDM	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
	TRATxDDM	***	***	*	*	***	***	***	***	***	***
CV		2.3	2.0	0.6	2.9	1.1	2.4	1.0	2.2	0.9	2.3

DDM = días de muestreo; CV = coeficiente de variación; ns = no significativo;

* Significativo a $P \leq 0.05$

** Significativo a $P \leq 0.01$

*** Significativo a $P \leq 0.001$



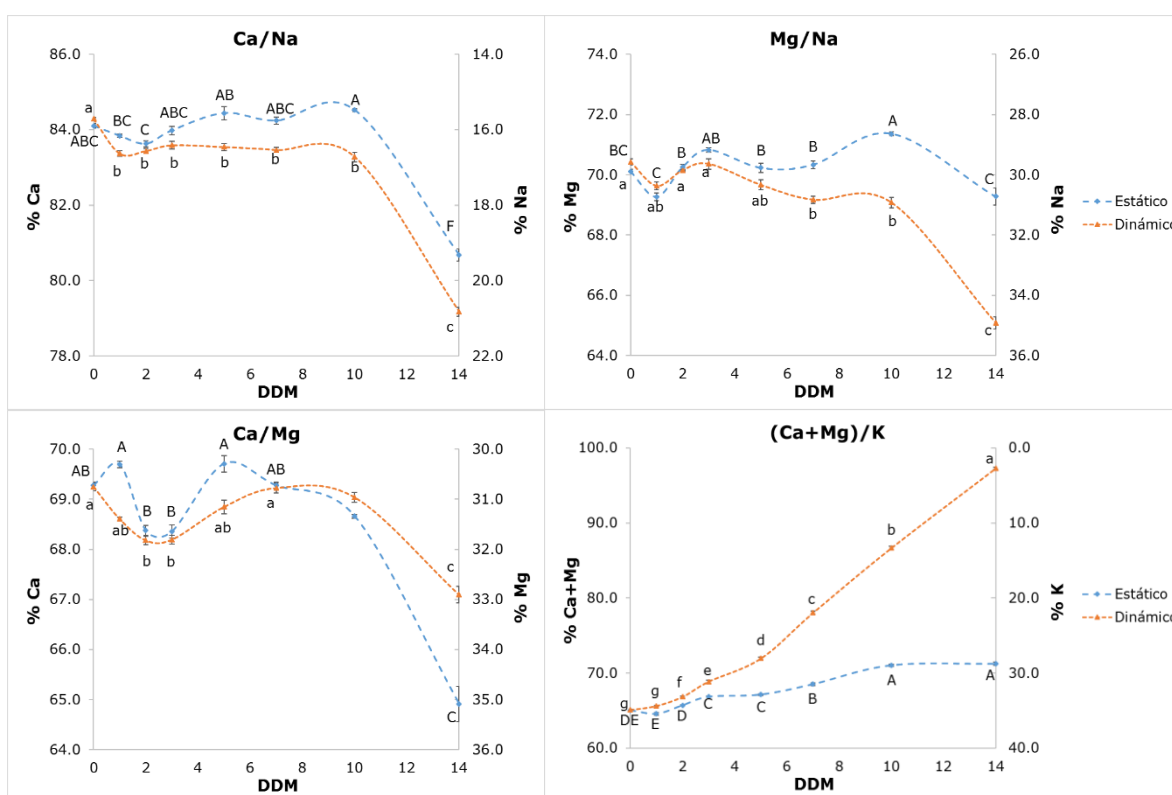
Valores con la misma letra no son estadísticamente diferentes (Comparación de medias con DMS, $\alpha = 0.05$). DMS = Diferencia mínima significativa; DDM = días de muestreo.

Figura 4.3.11. Comportamiento a través del tiempo de las relaciones NO₃/NH₄, NO₃/H₂PO₄, K/NH₄, K/Na, Ca/K y Mg/K en la solución de crecimiento de plantas de chile habanero cv. Orange bajo dos condiciones hidropónicas de raíz flotante.

Por otro lado, las relaciones NO₃/H₂PO₄ y K/Na muestran tendencias descendentes definidas en los dos tratamientos. En la condición estática se observó una mejor estabilización en el tiempo de estas relaciones iónicas en comparación con la condición dinámica donde se observaron disminuciones significativas más bajas. Las mayores

diferencias estadísticas entre tratamientos se observaron del día 5 al 14 DDM. Los valores promedio de las relaciones $\text{NO}_3/\text{H}_2\text{PO}_4$ y K/Na en el día 14 DDM fueron de 79.9/20.1 y 72.2/27.8, y 65.9/34.1 y 13.1/86.9, para el sistema estático y dinámico, respectivamente.

Las relaciones Ca/K , Mg/K y $(\text{Ca}+\text{Mg})/\text{K}$ de la Figura 4.3.12 presentaron una tendencia ascendente en ambos tratamientos. Los cambios de estas relaciones en el sistema dinámico son estadísticamente más acentuados que en el estático debido al consumo más rápido de K bajo esta condición (Figura 4.3.8).



Valores con la misma letra no son estadísticamente diferentes (Comparación de medias con DMS, $\alpha = 0.05$). DMS = Diferencia mínima significativa; DDM = días de muestreo.

Figura 4.3.12. Comportamiento a través del tiempo de las relaciones Ca/Na , Mg/Na , Ca/Mg y $(\text{Ca}+\text{Mg})/\text{K}$ en la solución de crecimiento de plantas de chile habanero cv. Orange bajo dos condiciones hidropónicas de raíz flotante.

En el sistema estático se observó una mejor estabilización en el tiempo de las relaciones Ca/K, Mg/K y (Ca+Mg)/K. Las mayores diferencias estadísticas entre tratamientos se observaron los días 5, 7, 10 y 14 DDM (Figuras 4.3.11 y 4.3.12).

Existe evidencia estadística de que las relaciones Ca/Na, Mg/Na y Ca/Mg se estabilizaron desde el día 1 DDM al día 10 DDM, periodo en donde se observan ligeras diferencias estadísticas en el tiempo y entre los tratamientos. Se registraron las relaciones Ca/Mg más altas en los días 1 y 5 DDM con un valor aproximado de 69.7/30.3. Las mayores diferencias estadísticas se observaron el día 14 DDM.

Según lo analizado en esta sección, las disminuciones y los incrementos significativos de las concentraciones de los iones en la solución de crecimiento estabilizaron en el tiempo el comportamiento de las relaciones iónicas en los tratamientos evaluados en chile habanero, lo que sugiere una alta capacidad del sistema radical para modificar las concentraciones iónicas del medio. Las raíces de las plantas absorben selectivamente nutrimentos y agua de la solución de crecimiento (Barberon, 2016; Singh et al., 2013), y para ello, han desarrollado mecanismos homeostáticos, como la formación de barreras apoplásticas y la participación de transportadores de membrana, para controlar su contenido iónico (Salas-González et al., 2021; Sterner & Elser, 2002). La expansión celular, y por lo tanto el crecimiento, depende de la presión de turgencia generada por la regulación coordinada en la captación vacuolar de iones y agua (Bassil & Blumwald, 2014).

El agua y los iones nutrimentales se translocan hasta el xilema a través de tres vías: la vía apoplástica, donde los solutos se difunden libremente en el espacio apoplástico; la vía simplástica, que se caracteriza por el movimiento de nutrimentos entre células a través de conexiones entre células adyacentes denominados plasmodesmos; y la vía transcelular acoplada, que describe el flujo de nutrimentos dentro y fuera de las células como resultado de la actividad de los transportadores de membrana (Bao et al., 2019; Barberon, 2016; Dalir, 2023; Doblas, 2017).

Tomando en consideración que la membrana plasmática de las células individuales es la principal estructura de selectividad en la absorción de cationes y aniones, así como de otros compuestos orgánicos (Dalir, 2023), el funcionamiento de los transportadores de membrana ubicados en las células radicales explicaría lo observado en este experimento (Coskun, & White, 2023; Ricachenevsky et al., 2018). Desde un punto de vista funcional, estos transportadores iónicos son esenciales para la homeostasis iónica en el sistema radical evaluados como relaciones iónicas (Bao et al., 2019).

La absorción de un nutrimento puede influir en la absorción de otro indirectamente a través de cambios en el potencial de membrana y en el gradiente electroquímico de H^+ . La estimulación de la absorción de cationes por aniones, y de la absorción de aniones por cationes, se observa con frecuencia y es una respuesta generalizada de las membranas para mantener el equilibrio de carga y la homeostasis iónica (Bagur & Hajnóczky 2017; Bassil & Blumwald, 2014; Demidchik et al., 2018; Hermans et al., 2013; Heven & Chanroj, 2018; Milner et al., 2012; Ronchi et al., 2017; Shao et al., 2017; Wang et al., 2021; Wild et al., 2016).

La exodermis y la endodermis son tejidos del sistema radical que contribuyen potencialmente a la formación de barreras apoplásticas que son importantes para que las raíces puedan establecer y mantener su selectividad (Liu & Kreszies, 2023; Liu et al., 2022; Schreiber & Franke, 2011). Aunque la exodermis es similar a la endodermis ejerce una mayor variabilidad evolutiva y en su capacidad de respuesta a los cambios ambientales (Namyslov et al., 2020). Los iones nutrimentales disueltos en el apoplasto tienen que atravesar la exo/endodermis mediante transportadores transmembranales (Bao et al., 2019; Andersen et al., 2015; Pauluzzi et al., 2012).

Las barreras apoplásticas como la banda de Caspary (BC) y las capas de suberina (CS) que se forman en la endodermis y la exodermis bloquean la libre difusión de iones desde la rizósfera hacia el xilema, lo que permite que los transportadores selectivos de la membrana plasmática puedan controlar la entrada de iones al simplasto del sistema

radical, la salida al xilema y la translocación a los brotes (Bao et al., 2019; Liu & Kreszies, 2023; Ricachenevsky et al., 2018).

Debido que las células endodérmicas entran en contacto con los compartimentos apoplásticos externos (conectados a la solución de crecimiento) e internos (conectados al xilema), los transportadores de membrana son cruciales para la absorción de nutrimentos por el sistema radical (Geldner, 2013; Barberon et al., 2016).

El transporte de iones a través de las membranas es fundamental para la homeostasis citoplasmática y la desintoxicación celular, la generación de energía en mitocondrias y cloroplastos, la compartimentación del metabolismo intermediario, la señalización celular, la regulación del volumen celular y el crecimiento de extensión, y la absorción y distribución de nutrimentos dentro de la planta (White, 2017).

4.4. Conclusiones

El sistema radical de las plantas de arándano azul y chile habanero bajo condiciones de raíz flotante disminuyeron y aumentaron las concentraciones de los iones de la solución de crecimiento en los DDM permitiéndoles estabilizar las relaciones iónicas en el tiempo.

En arándano azul cv. Biloxi se liberó aproximadamente 0.6 y 0.4 meq·L⁻¹ de Ca a la solución de crecimiento durante el periodo de muestreo en los tratamientos de 9 L y 15 L, respectivamente.

En las condiciones hidropónicas evaluadas en arándano azul cv. Biloxi con 9 L y 15 L y en el sistema estático en chile habanero cv. Orange, se liberaron 0.1-0.2 meq·L⁻¹ de H₂PO₄ a la solución de crecimiento en los primeros días de muestreo.

Con base en los resultados de esta investigación se sugiere que las relaciones iónicas promedio evaluadas a través de los DDM bajo condiciones hidropónicas pueden ser

utilizadas para diseñar soluciones nutritivas para arándano azul cv. Biloxi y chile habanero cv. Orange en etapa vegetativa y etapa de floración, respectivamente.

La solución de crecimiento (fase líquida) puede proporcionar información relevante acerca de la homeostasis iónica del sistema radical en otras especies vegetales y etapas fenológicas, a través de la evaluación de las concentraciones y las relaciones iónicas. La información generada puede ser utilizada para complementar el manejo nutrimental de los cultivos y mejorar la eficiencia en el uso de los fertilizantes.

4.5. Literatura citada

- Agathokleous, E., Belz, R.G., Kitao, M., Koike, T., & Calabrese, E. J. (2019). Does the root to shoot ratio show a hormetic response to stress? An ecological and environmental perspective. *Journal of Forestry Research*, 30, 1569-1580. <https://doi.org/10.1007/s11676-018-0863-7>
- Alejo-Santiago, G., Luna-Esquivel, G., Sánchez-Hernández, R., Salcedo-Pérez, E., García-Paredes, J. D., & Jiménez-Meza, V. M. (2015). Determination of the nitrogen requirement for habanero pepper (*Capsicum chinense* Jacq.). *Revista Chapingo Serie Horticultura*, 21(3), 215-227. <https://doi.org/10.5154/r.rchsh.2014.04.015>
- Alipio, M. I., Dela Cruz, A. E. M., Doria, J. D. A., & Fruto, R. M. S. (2019). On the design of Nutrient Film Technique hydroponics farm for smart agriculture. *Engineering in Agriculture, Environment and Food*. <https://doi.org/10.1016/j.eaef.2019.02.008>
- Andersen, T. G., Barberon, M., & Geldner, N. (2015). Suberization: The second life of an endodermal cell. *Current Opinion in Plant Biology*, 28, 9-15. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2015.08.004>
- Andersen, T. G., Naseer, S., Ursache, R., Wybouw, B., Smet, W., de Rybel, B., Vermeer, J. E. M., & Geldner, N. (2018) Diffusible repression of cytokinin signalling produces endodermal symmetry and passage cells. *Nature*, 555, 529-533. <https://doi.org/10.1038/nature25976>
- Artur, M. A. S., & Kajala, K. (2021). Convergent evolution of gene regulatory networks underlying plant adaptations to dry environments. *Plant, Cell & Environment*, 44(10), 3211-3222. <https://doi.org/10.1111/pce.14143>
- Atkinson, N. J. & Urwin, P. E. (2012). The interaction of plant biotic and abiotic stresses: from genes to the field. *Journal of Experimental Botany*, 63(10), 3523-3543. <https://doi.org/10.1093/jxb/ers100>
- Azcón-Bieto, J., & Talón, M. (2013). *Fundamentos de fisiología vegetal* (2da ed.). McGraw-Hill.
- Badalucco, L., & Nannipieri, P. (2007). Nutrient transformations in the rhizosphere. In Pinton., R, Varanini, Z., & Nannipieri, P. (Eds.), *The rhizosphere: Biochemistry and organic substances at the soil-plant interface* (pp. 111-133). CRC Press.

- Bagur, R., & Hajnóczky, G. (2017). Intracellular Ca^{2+} sensing: Its role in calcium homeostasis and signaling. *Molecular Cell*, 66(6), 780-788. <https://doi.org/10.1016/j.molcel.2017.05.028>
- Bao, Z., Bai, J., Cui, H., & Gong, C. (2019). A missing link in radial ion transport: Ion transporters in the endodermis. *Frontiers in Plant Science*, 10, Article 713. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00713>
- Barberon, M. (2016). The endodermis as a checkpoint for nutrients. *New Phytologist*, 213(4), 1604-1610. <https://doi.org/10.1111/nph.14140>
- Barlow, P., McCurran, A. & Miller, S. (2017). Opportunities for better nutrient management in blueberry. *Acta Horticulturae*. 1180, 161-168. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2017.1180.22>
- Bassil, E., & Blumwald, E. (2014). The ins and outs of intracellular ion homeostasis: NHX-type cation/ H^{+} transporters. *Current opinion in plant biology*, 22, 1-6. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2014.08.002>
- Bishnoi, U. (2018). Agriculture and the dark side of chemical fertilizers. *Environmental Analysis & Ecology Studies*, 3(1), 198-201. <https://doi.org/10.31031/EAES.2018.03.000552>
- Boonnoi, N., Nuntagij, I., & Koohakan, P. (2017). Growth and yield of chinese kale grown in dynamic root floating technique (DRFT) by reused nutrient solution. *International Journal of Agricultural Technology*, 13, 1469-1477. [http://www.aatsea.org/images/conference_publications/pdf/v13_n7_1_2017_December/49_IJAT_13\(7.1\)_2017_Nakorn%20Boonnoi_Plant%20and%20Food%20Technology.pdf](http://www.aatsea.org/images/conference_publications/pdf/v13_n7_1_2017_December/49_IJAT_13(7.1)_2017_Nakorn%20Boonnoi_Plant%20and%20Food%20Technology.pdf)
- Bose, J., Pottosin, I. I., Shabala, S. S., Palmgren, M. G., & Shabala, S. (2011). Calcium efflux systems in stress signaling and adaptation in plants. *Frontiers in Plant Science*, 2, Article 85. <https://doi.org/10.3389/fpls.2011.00085>
- Brunetto, G., Bastos de Melo, G. W., Terzano, R., del Buono, D., Astolfi, S., Tomasi, N, Pii, Y., Mimmo, T., & Cesco, S. (2016). Copper accumulation in vineyard soils: Rhizosphere processes and agronomic practices to limit its toxicity. *Chemosphere*, 162, 293-307. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2016.07.104>
- Bryla, D.R., & Strik, B.C. (2015). Nutrient requirements, leaf tissue standards, and new options for fertigation of northern highbush blueberry. *HortTechnology*, 25, 464-470. <https://doi.org/10.21273/HORTTECH.25.4.464>
- Byers, P. L., Thomas, A. L., & Nathan, M. (2015). Effect of genotype, environment, growth stage, and foliage type on american elderberry leaf elemental status. *Acta Horticulturae*, 1061, 183-189. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2015.1061.19>
- Channarayappa, & Biradar, D. P. (2019). *Soil basics, management, and rhizosphere engineering for sustainable agriculture*. CRC Press
- Choudhary, M., Chand G., P., Prakash Y., R., Singh M, V., Mondal, T., & Bisht, J. K. (2018). Chapter 1 Towards plant-beneficiary rhizobacteria and agricultural sustainability. In Singh, M. V. (Ed.), *Role of rhizospheric microbes in soil. Vol. 2. Nutrient management and crop improvement* (pp. 1-16). Springer
- Chowdhury, R. B., Moore, G. A., Weatherley, A. J., & Arora, M. (2017). Key sustainability challenges for the global phosphorus resource, their implications for global food security, and options for mitigation. *Journal of Cleaner Production*, 140, 945-963. <https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2016.07.012>

- Coskun, D., & White, P. J. (2023). Chapter 2 Ion-uptake mechanisms of individual cells and roots: short-distance transport. In Rengel, Z., Cakmak, I., & White, P. J. (Eds.), *Marschner's mineral nutrition of plants* (4th ed., pp. 11-72). Academic Press.
- Dalir, N. (2023). Chapter 10 Nutrients uptake and transport in plants: An overview. In Singh, V. P. & Siddiqui, M. H. (Eds.), *Plant ionomics: Sensing, signaling, and regulation* (pp. 180-190). John Wiley & Sons.
- Demidchik, V., Shabala, S., Isayenkov, S., Cuin, T. A., & Pottosin, I. (2018). Calcium transport across plant membranes: Mechanisms and functions. *The New Phytologist*, 220(1), 49-69. <https://doi.org/10.1111/nph.15266>
- Díaz-Rodríguez, A. M., Salcedo-Gastelum, L. A., Félix-Pablos, C. M., Parra-Cota, F. I., Santoyo, G., Puente, M. L., Bhattacharya, D., Mukherjee, J., & de los Santos-Villalobos, S. (2021). The current and future role of microbial culture collections in food security worldwide. *Frontiers in Sustainable Food Systems*, 4, Article 614739. <https://doi.org/10.3389/fsufs.2020.614739>
- Dijkstra, F. A., Carrillo, Y., Pendall, E., & Morgan, J. A. (2013). Rhizosphere priming: a nutrient perspective. *Frontiers on Microbiology*, 4, 1-8. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2013.00216>
- Doblas, V. G., Geldner, N., & Barberon, M. (2017). The endodermis, a tightly controlled barrier for nutrients. *Current Opinion in Plant Biology*, 39, 136-143. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2017.06.010>
- Dreyer, I. (2021). Nutrient cycling is an important mechanism for homeostasis in plant cells. *Plant Physiology*, 187(4), 2246-2261. <https://doi.org/10.1093/plphys/kiab217>
- Eichert, T. & Fernández, V. (2023). Chapter 4 Uptake and release of elements by leaves and other aerial plant parts. In Rengel, Z., Cakmak, I., & White, P. J. (Eds.), *Marschner's mineral nutrition of plants* (4th ed., pp. 105-130). Academic Press.
- Fageria, N. K. (2012). *The role of plant roots in crop production*. CRC Press.
- Farvardin, A., González-Hernández, A., Llorens, E., García-Agustín, P., Scalschi, L., & Vicedo, B. The apoplast: A key player in plant survival. *Antioxidants*, 9(7), 604. <https://doi.org/10.3390/antiox9070604>
- Favela C., E., Preciado R., P., & Benavides M., A. (2006). *Manual para la preparación de soluciones nutritivas*. Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro.
- Feller, C., Favre, P., Janka, A., Zeeman, S. C., Gabriel, J. P., & Reinhardt, D. (2015). Mathematical modeling of the dynamics of shoot-root interactions and resource partitioning in plant growth. *PLoS One*, 10(7), Article e0127905. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0127905>
- Freschet, G. T., Violle, C., Bourget, M. Y., Scherer-Lorenzen, & M., Fort, F., (2018). Allocation, morphology, physiology, architecture: The multiple facets of plant above- and belowground responses to resource stress. *New Phytologist*, 219, 1338-1352. <https://doi.org/10.1111/nph.15225>
- Frías-Ortega, C. E., Alejo Santiago, G., Bugarín-Montoya, R., Aburto-González, C. A., Juárez-Rosete, C. R., Urbina-Sánchez, E., & Sánchez-Hernández, E. (2020). Concentración de la solución nutritiva y su relación con la producción y calidad de arándano azul. *Ciencia Y Tecnología Agropecuaria*, 21(3), 1-14. https://doi.org/10.21930/rcta.vol21_num3_art:1296

- Garruña-Hernández, R., Canto, A., Mijangos-Cortés, J.O., Islas, I., Pinzón, L., & Orellana, R. (2012). Changes in flowering and fruiting of habanero pepper in response to higher temperature and CO₂. *Journal of Food, Agriculture and Environment*, 10 (3&4), 802-808. <https://conkal.tecnm.mx/index.php/component/phocadownload/category/75-lgac-recursos-fitogeneticos?download=403:23-garrunia-hernandez-et-al-2012>
- Geldner N. (2013). The endodermis. *Annual Review of Plant Biology*, 64, 531-58. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050312-120050>
- González, L. K., Rugeles, L. N., & Magnitskiy, S. (2018). Effect of different sources of nitrogen on the vegetative growth of Andean blueberry (*Vaccinium méridionale* Swartz). *Agronomía Colombiana*, 36(1), 58-67. <https://doi.org/10.15446/agron.colomb.v36n1.69304>
- Graves, C. (1982). The Nutrient Film Technique. *Horticultural Reviews*. <https://doi.org/10.1002/9781118060728.ch1>
- Grusak, M. A., Broadley, M. R., & White, P. J., (2016). Plant macro- and micronutrient minerals. In John Wiley & Sons (Eds.), *Encyclopedia of Life Sciences* (pp. 1-6). <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0001306.pub2>
- Guzmán-Valdivia, C. H., Talavera-Otero, J., & Désiga-Orenday, O. (2019). Turbulent kinetic energy distribution of nutrient solution flow in NFT hydroponic systems using computational fluid dynamics. *AgriEngineering*, 1(2), 283-290. <https://doi.org/10.3390/agriengineering1020021>
- Hart, J., Strik, B., White, L. & Yang, W. (2006). *Nutrient management for blueberries in Oregon*. Oregon State University Extension Service.
- Hassan, M. K., McInroy, J. A., & Kloepper, J. W. (2019). The interactions of rhizodeposits with plant growth-promoting rhizobacteria in the rhizosphere: A review. *Agriculture*, 9(7), 142. <https://doi.org/10.3390/agriculture9070142>
- Havlin, J. L., Tisdale, S. L., Nelson, W. L. & Beaton, J. D. (2017). *Soil fertility and fertilizers: An introduction to nutrient management* (8th Edn). Pearson.
- Hermans, C., Conn, S. J., Chen, J., Xiao, Q., & Verbruggen, N. (2013). An update on magnesium homeostasis mechanisms in plants. *Metallomics*. 5(9), 1170-1183. <https://doi.org/10.1039/c3mt20223b>
- Hernández-H., J. E. (2020). *Relaciones Ca/Mg/K y solución nutritiva magnetizada en la producción de arándano azul (Vaccinium spp.) cv. Biloxi bajo condiciones de hidroponía*. [Tesis de maestría, Universidad Autónoma Chapingo]. <https://repositorio.chapingo.edu.mx/items/feb58b63-c0f4-4a5d-9ae6-89635ee312a4>
- Hinsinger, P., Bengough, A. G., Vetterlein, D., & Young, I. M. (2009). Rhizosphere: Biophysics, biogeochemistry and ecological relevance. *Plant and Soil*, 321(1-2), 117-152. <https://doi.org/10.1007/s11104-008-9885-9>
- Hunter, M. C., Smith, R. G., Schipanski, M. E., Atwood, L. W., & Mortensen, D. A. (2017). Agriculture in 2050: Recalibrating targets for sustainable intensification. *Bioscience*, 67(4), 386-391. <https://doi.org/10.1093/biosci/bix010>
- Kesavan, P. C., & Swaminathan, M. S. (2018). Modern technologies for sustainable food and nutrition security. *Current Science*, 115(10), 1876-1883. <https://doi.org/10.18520/cs/v115/i10/1876-1883>

- Kirkby, E. A. (2023). Chapter 1 Introduction, definition, and classification of nutrients. In Rengel, Z., Cakmak, I., & White, P. J. (Eds.), *Marschner's mineral nutrition of plants* (4th ed., pp. 105-130). Academic Press.
- Kreszies, T., Schreiber, L., & Ranathunge, K. (2018). Suberized transport barriers in *Arabidopsis*, barley and rice roots: From the model plant to crop species. *Journal of Plant Physiology*, 227, 75-83. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2018.02.002>
- Kuzyakov, Y., & Razavi, B. S. (2019). Rhizosphere size and shape: Temporal dynamics and spatial stationarity. *Soil Biology and Biochemistry*, 135, 343-360. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2019.05.011>
- Kuzyakov, Y., & Zamanian, K. (2019). Reviews and syntheses: Agropedogenesis–humankind as the sixth soil-forming factor and attractors of agricultural soil degradation. *Biogeosciences*, 16(24), 4783-4803. <https://doi.org/10.5194/bg-16-4783-2019>
- Leigh, R. (2001). Potassium homeostasis and membrane transport. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 164, 193-198. [https://doi.org/10.1002/1522-2624\(200104\)164:2<193::AID-JPLN193>3.0.CO;2-7](https://doi.org/10.1002/1522-2624(200104)164:2<193::AID-JPLN193>3.0.CO;2-7)
- Leitner, D., Klepsch, S., Ptashnyk, M., Marchant, A., Kirk, G. J., Schnepf, A., & Roose, T. A dynamic model of nutrient uptake by root hairs. *New Phytologist*, 185(3), 792-802. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03128.x>
- Liao, H. L. (2023). Rhizosphere microbes and the roles they play in crop production and soil health. *Escuela de Desarrollo e Innovación Social*, 5, Article SL510. <https://doi.org/10.32473/edis-SS723-2023>
- Liu, J., Zhang, W., Long, S., & Zhao, C. (2021). Maintenance of cell wall integrity under high salinity. *International Journal of Molecular Sciences*, 22(6), Article 3260. <https://doi.org/10.3390/ijms22063260>
- Liu, S., He, F., Kuzyakov, Y., Xiao, H., Hoang, D. T. T., Pu, S., & Razavi, B. S. (2022). Nutrients in the rhizosphere: A meta-analysis of content, availability, and influencing factors. *Science of the Total Environment*, 826, Article 153908. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.153908>
- Liu, T., & Kreszies, T. (2023). The exodermis: a forgotten but promising apoplastic barrier. *Journal of Plant Physiology*, 290, Article 154118. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2023.154118>
- Lopez, G., Ahmadi, S. H., Amelung, W., Athmann, M., Ewert, F., Gaiser, T., Gocke, M. I., Kautz, T., Postma, J., Rachmilevitch, S., Schaaf, G., Schnepf, A., Stoschus, A., Watt, M., Yu, P. & Seidel, S. J. (2023). Nutrient deficiency effects on root architecture and root-to-shoot ratio in arable crops. *Frontiers in Plant Science*, 13, Article 1067498. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1067498>
- Makita, N., Hirano, Y., Sugimoto, T., Tanikawa, T., & Ishii, H. (2015). Intraspecific variation in fine root respiration and morphology in response to in situ soil nitrogen fertility in a 100-year-old *Chamaecyparis obtusa* forest. *Oecologia*, 179(4), 959-967. <https://doi.org/10.1007/s00442-015-3413-4>
- Mccarthy, M. C., & Enquist, B. J., (2007). Consistency between an allometric approach and optimal partitioning theory in global patterns of plant biomass allocation. *Functional Ecology*, 21, 713-720. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01276.x>
- McNear Jr, D.H. (2013). The rhizosphere: Roots, soil and everything in between. *Nature Education Knowledge*, 4(3), Article 1.

- <https://www.nature.com/scitable/knowledge/library/the-rhizosphere-roots-soil-and-67500617/>
- Meneses-Lazo, R. E., Garruña-Hernández, R., Latournerie-Moreno, L., Andrade-Torres, J. L., & Pérez-Gutiérrez, A. (2018). Caracterización fenológica y fisiológica de variedades experimentales de chile habanero con alto potencial agronómico. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 41(1), 67-74. http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0187-73802018000100067&lng=es
- Meneses-Lazo, R. E., May-Lugo, S. E., Villanueva-Couoh, E., Medina-Dzul, K., Echevarría-Machado, I., & Garruña, R. (2020). Phenology and quality of habanero pepper fruits (*Capsicum chinense* Jacq.) due to nutrient solution in hydroponics. *Agro Productividad*, 13(9), 33-38. <https://doi.org/10.32854/agrop.vi.1673>
- Mensah, S., Glèlè-Kakaï, R., & Seifert, T., (2016). Patterns of biomass allocation between foliage and woody structure: The effects of tree size and specific functional traits. *Annals of Forest Research*, 59, 49-60. <https://doi.org/10.15287/afr.2016.458>
- Millaleo, R., Reyes- Diaz, M., Ivanov, A.G, Mora, M.L, & Alberdi, M. (2010). Manganese as essential and toxic element for plants: Transport, accumulation and resistance mechanismS. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 10(4), 470-481. <https://dx.doi.org/10.4067/S0718-95162010000200008>
- Milner, M. J, Seamon, J., Craft, E., & Kochian, L. V. (2013). Transport properties of members of the ZIP family in plants and their role in Zn and Mn homeostasis. *Journal of Experimental Botany*, 64(1), 369-81. <https://doi.org/10.1093/jxb/ers315>.
- Mimmo, T., Pii, Y., Valentinuzzi, F., Astolfi, S., Lehto, N., Robinson, B., Brunetto, G., Terzano, R., & Cesco, S. (2018). Nutrient availability in the rhizosphere: A review. In *VIII International Symposium on Mineral Nutrition of Fruit Crops*, 1217, 13-28. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2018.1217.2>
- Moreno-Roblero, M. de J., Pineda-Pineda, J., Colinas-León, M. T., & Sahagún-Castellanos, J. (2020). El oxígeno en la zona radical y su efecto en las plantas. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 11(4), 931-943. <https://doi.org/10.29312/remexca.v11i4.2128>
- Namyslov, J., Bauriedlová, Z., Janoušková, J., Soukup, A., & Tylová, E. (2020). Exodermis and endodermis respond to nutrient deficiency in nutrient-specific and localized manner. *Plants*, 9(2), Article 201. <https://doi.org/10.3390/plants9020201>
- Naseer, S., Lee, Y., Lapierre, C., Franke, R., Nawrath, C. & Geldner, N. (2012). Casparian strip diffusion barrier in *Arabidopsis* is made of a lignin polymer without suberin. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109(25), 10101-10106. <https://doi.org/10.1073/pnas.1205726109>
- Neina, D. (2019). The role of soil pH in plant nutrition and soil remediation. *Applied and Environmental Soil Science*, Article 5794869. <https://doi.org/10.1155/2019/5794869>
- Neumann G., & Ludewig, U. (2023). Chapter 14 Rhizosphere chemistry influencing plant nutrition. In Rengel, Z., Cakmak, I., & White, P. J. (Eds.), *Marschner's mineral nutrition of plants* (4th ed., pp. 545-586). Academic Press.
- Nieves-González, F., Alejo-Santiago, G., & Luna-Esquivel, G. (2013). Técnicas sustentables para el manejo de la producción del chile habanero (*Capsicum chinense* Jacq.). *Revista Bio Ciencias*, 2(3), 98-101. <https://doi.org/10.15741/revbio.02.03.03>

- Ogden, M., Hoefgen, R., Roessner, U., Persson, S., & Khan, G. A. (2018). Feeding the walls: How does nutrient availability regulate cell wall composition?. *International Journal of Molecular Sciences*, 19(9), Article 2691. <https://doi.org/10.3390/ijms19092691>
- Oleńska, E., Małek, W., Wójcik, M., Swiecicka, I., Thijs, S., & Vangronsveld, J. (2020). Beneficial features of plant growth-promoting rhizobacteria for improving plant growth and health in challenging conditions: A methodical review. *Science of the Total Environment*, 743, Article 140682. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.140682>
- Poorter, H. & Nagel, O. (2000). The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: A quantitative review. *Australian Journal of Plant Physiology*, 27, 595-607. https://doi.org/10.1071/PP99173_CO
- Puig, J., Pauluzzi, G., Guiderdoni, E., & Gantet, P. (2012). Regulation of shoot and root development through mutual signaling. *Molecular Plant*, 5(5), 974–983. <https://doi.org/10.1093/mp/sss047>
- Ragel, P., Raddatz, N., Leidi, E. O., Quintero, F. J. & Pardo, J. M. (2019) Regulation of K⁺ nutrition in plants. *Frontiers in Plant Science*, 10, Article 281 <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00281>
- Retamales, J. B. & Hancock, J. F. (2018). *Blueberries* (2nd ed.). CABI.
- Ricachenevsky, F. K., de Araújo Junior, A. T., Fett, J. P., & Sperotto, R. A. (2018). You shall not pass: root vacuoles as a symplastic checkpoint for metal translocation to shoots and possible application to grain nutritional quality. *Frontiers in Plant Science*, 9, Article 412. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00412>
- Robbins, N. E., Trontin, C., Duan, L., & Dinnyeny, J. R. (2014). Beyond the barrier: Communication in the root through the endodermis. *Plant Physiology*, 166(2), 551-559. <https://doi.org/10.1104/pp.114.244871>
- Rogers, E. R., Zalesny, R. S., Jr., Hallett, R. A., Headlee, W. L., & Wiese, A. H. (2019). Relationships among root-shoot ratio, early growth, and health of hybrid poplar and willow clones grown in different landfill soils. *Forests*, 10(1), Article 49. <https://doi.org/10.3390/f10010049>
- Ryan, P. R., Dessaux, Y., Thomashow, L. S. & Weller, D. M. (2009). Rhizosphere engineering and management for sustainable agriculture. *Plant and Soil*, 321, 363-383. <https://doi.org/10.1007/s11104-009-0001-6>
- Salas-González, I., Reyt, G., Flis, P., Custódio, V., Gopaulchan, D., Bakhoun, N., Dew, T. P., Suresh, K., Franke, R. B., Dangl, J. L., Salt, D. E., & Castrillo, G. (2021). Coordination between microbiota and root endodermis supports plant mineral nutrient homeostasis. *Science*, 371, Article eabd0695. <https://doi.org/10.1126/science.abd0695>
- Salgado, G. S., & Núñez, E. R. (2012). *Manejo de fertilizantes químicos y orgánicos* (1ra ed.). Biblioteca Básica de Agricultura.
- Sambo, P., Nicoletto, C., Giro, A., Pii, Y., Valentinuzzi, F., Mimmo, T., Lugli, P., Orzes, G., Mazzetto, F., Astolfi, S., Terzano, R., & Cesco, S. (2019). Hydroponic solutions for soilless production systems: issues and opportunities in a smart agriculture perspective. *Frontiers in Plant Science*, 10, 923. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00923>
- Sattari, S. Z., Bouwman, A. F., Giller, K. E., & van Ittersum, M. K. (2012). Residual soil phosphorus as the missing piece in the global phosphorus crisis puzzle. *Proceedings*

- of the National Academy of Sciences, 109(16), 6348-6353.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1113675109>
- Schjoerring, J.K., Cakmak, I. & White, P.J. (2019). Plant nutrition and soil fertility: synergies for acquiring global green growth and sustainable development. *Plant and Soil*, 434, 1-6.
<https://doi.org/10.1007/s11104-018-03898-7>
- Schreiber, L. & Franke, R. B. (2011). *Endodermis and exodermis in roots*. John Wiley & Sons.
<https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0002086.pub2>
- Shah, A., Nazari, M., Antar, M., Msimbira, L. A., Naamala, J., Lyu, D., Rabileh, M., Zajonc, J. & Smith, D. L. (2021). PGPR in agriculture: A sustainable approach to increasing climate change resilience. *Frontiers in Sustainable Food Systems*, 5, Article 667546.
<https://doi.org/10.3389/fsufs.2021.667546>
- Shao, J. F., Yamaji, N., Shen, R. F., & Ma, J. F. (2017). The key to Mn homeostasis in plants: Regulation of Mn transporters. *Trends in Plant Science*, 22(3), 215-224.
<https://doi.org/10.1016/j.tplants.2016.12.005>
- Song, J., Xu, L., He, D., Tuskagoshi, S., Kozai, T., & Shinohara, Y. (2019). Estimating EC and ionic EC contribution percentage of nutrient solution based on ionic activity. *International Journal of Agricultural and Biological Engineering*, 12(2), 42-48.
<https://www.ijabe.org/index.php/ijabe/article/view/4399>
- Steel, R. G. D., Torrie, J. H. & Dicky, D.A. (1997) *Principles and procedures of statistics: A biometrical approach* (3rd ed.). McGraw Hill.
- Steiner, A. A. (1961). A universal method for preparing nutrient solutions of a certain desired composition. *Plant and Soil*, 15, 34-154. <https://doi.org/10.1007/BF01347224>
- Steiner, A. A. (1980). The selective capacity of plants for ions and its importance for the composition and treatment of the nutrient solution. *Acta Horticulturae*, 98, 87-98.
<https://doi.org/10.17660/ActaHortic.1980.98.7>
- Strik, B.C., & Vance, A.J. (2015). Seasonal variation in leaf nutrient concentration of northern highbush blueberry cultivars grown in conventional and organic production systems. *HortScience*, 50, 1453-1466. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.50.10.1453>
- Sze, H., & Chanroj, S. (2018). Plant endomembrane dynamics: studies of K⁺/H⁺ antiporters provide insights on the effects of pH and ion homeostasis. *Plant Physiology*, 177(3), 875-895. <https://doi.org/10.1104/pp.18.00142>
- Taiz, L., & Zeiger, E. (2015). *Plant physiology* (6th ed.). Sinauer Associates.
- Tang, R. J., Luan, M., Wang, C., Lhamo, D., Yang, Y., Zhao, F. G., Lan, W. Z., Fu, A. G., & Luan, S. (2020). Plant membrane transport research in the post-genomic era. *Plant Communications*, 1(1), Article 100013. <https://doi.org/10.1016/j.xplc.2019.100013>
- Terzano, R., Cesco, S., & Mimmo, T. (2015a). Dynamics, thermodynamics and kinetics of exudates: crucial issues in understanding rhizosphere processes. *Plant and Soil*, 386(1-2), 399-406. <https://doi.org/10.1007/s11104-014-2308-1>
- Terzano, R., Cuccovillo, G., Gattullo, C.E., Medici, L., Tomasi, N., Pinton, R., Mimmo, T., & Cesco, S. (2015b). Combined effect of organic acids and flavonoids on the mobilization of major and trace elements from soil. *Biology and Fertility of Soils*, 51(6), 685-695.
<https://doi.org/10.1007/s00374-015-1009-0>
- Trejo-Téllez L. I. & Gómez-Merino, F. C. (2012) Nutrient solutions for hydroponic systems. In Asao, T. (Ed.), *Hydroponics: A standard methodology for plant biological researches* (pp. 1-22). InTech.

- Tripathi, R., Tewari, R., Singh, K. P., Keswani, C., Minkina, T., Srivastava, A. K., De Corato, U. & Sansinenea, E. (2022). Plant mineral nutrition and disease resistance: a significant linkage for sustainable crop protection. *Frontiers in Plant Science*, 13, 883970. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.883970>
- Velasquez, A. C., Castroverde, C., & He, S. Y. (2018). Plant-pathogen warfare under changing climate conditions. *Current Biology*, 28, 619-634. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.03.054>
- Voogt, W., van Dijk, P., Douven, F. & van der Maas, R. (2014). Development of a soilless growing system for blueberries (*Vaccinium corymbosum*): Nutrient demand and nutrient solution. *Acta Horticulturae*. 1017, 215-221. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2014.1017.27>
- Wang, L., & Ruan, Y. L. (2016). Shoot-root carbon allocation, sugar signalling and their coupling with nitrogen uptake and assimilation. *Functional Plant Biology*, 43(2), 105-113. <https://doi.org/10.1071/FP15249>
- Wang, Y., Wang, F., Lu, H., Liu, Y., & Mao, C. (2021). Phosphate uptake and transport in plants: an elaborate regulatory system. *Plant & Cell Physiology*, 62(4), 564–572. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcab011>
- White, P. J. (2017). Ion transport. In Thomas, B., Murray, B.G. & Murphy, D. J. (Eds.), *Encyclopedia of Applied Plant Sciences* (2nd ed., pp. 238-245). Academic Press.
- Wild, R., Gerasimaite, R., Jung, J. Y., Truffault, V., Pavlovic, I., Schmidt, A., Saiardi, A., Jessen, H. J., Poirier, Y., Hothorn, M., & Mayer, A. (2016). Control of eukaryotic phosphate homeostasis by inositol polyphosphate sensor domains. *Science*, 352, 986-990. <https://doi.org/10.1126/science.aad9858>
- Xu, L., Zhao, H., Wan, R., Liu, Y., Xu, Z., Tian, W., Ruan, W., Wang, F., Deng, M., Wang, J., Dolan, L., Luan, S., Xue, S., & Yi, K. (2019). Identification of vacuolar phosphate efflux transporters in land plants. *Nature plants*, 5(1), 84-94. <https://doi.org/10.1038/s41477-018-0334-3>
- Yang, X., & Fang, S. (2015). Practices, perceptions, and implications of fertilizer use in East-Central China. *Ambio*, 44(7), 647-652. <https://doi.org/10.1007/s13280-015-0639-7>
- Yin, Q., Tian, T., Han, X., Jinshi, X., Chai, Y., Mo, J., Lei, M., Wang, L., & Yue, M. (2019). The relationships between biomass allocation and plant functional trait. *Ecological Indicators*, 102, 302-308. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.02.047>
- Zhang, K., Rengel, Z., Zhang, F., White, P. J., & Shen, J. (2023). Rhizosphere engineering for sustainable crop production: Entropy-based insights. *Trends in Plant Science*, 28(4), 390-398. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2022.11.008>
- Zuchi, S., Watanabe, M., Hubberten, H. M., Bromke, M., Osorio, S., Fernie, A. R., Celletti, S., Paolacci, A. R., Catarcione, G., Ciaffi, M., Hoefgen R., & Astolfi, S. (2015). The interplay between sulfur and iron nutrition in tomato. *Plant Physiology*, 169(4), 2624-2639. <https://doi.org/10.1104/pp.15.00995>