



CONTENIDO

	Pág.
Micronutrientes en la fisiología de las plantas: Funciones, absorción y movilidad (Primera Parte)	1
Evaluación de la capacidad tampón de fósforo de un suelo volcánico serie Osorno, del sur de Chile	7
Uso eficiente del nitrógeno de los fertilizantes convencionales	13
Reporte de Investigación Reciente	14
- Impacto ambiental y beneficio económico del manejo de nutrientes por sitio específico en sistemas de arroz bajo riego	
Cursos y Simposios	15
Publicaciones Disponibles	16

Editor: Dr. José Espinosa

Se permite copiar, citar o reimprimir los artículos de este boletín siempre y cuando no se altere el contenido y se citen la fuente y el autor.



MICRONUTRIENTES EN LA FISIOLÓGIA DE LAS PLANTAS: FUNCIONES, ABSORCIÓN Y MOVILIDAD¹

Ernest Kirkby² y Volker Römheld³

(Primera Parte)

Introducción

Los elementos con funciones específicas y esenciales en el metabolismo de las plantas se clasifican, según su concentración en la planta y conforme a sus requerimientos para el adecuado crecimiento y reproducción, en dos grupos: macronutrientes y micronutrientes (Marschner, 1995; Mengel y Kirkby, 2001; Epstein y Bloom, 2004). La esencialidad de los nutrientes minerales para las plantas se estableció en experimentos con cultivos en agua y arena que comparaban el crecimiento y los síntomas visuales de deficiencias nutricionales en plantas que recibieron soluciones nutritivas a las cuales se les suprimió elementos específicos, con las mismas plantas que recibieron soluciones nutritivas completas. A partir de estos experimentos se reconoció la esencialidad de los siguientes micronutrientes: hierro (Fe), manganeso (Mn), cobre (Cu), molibdeno (Mo), boro (B), cloro (Cl) y níquel (Ni). Las concentraciones requeridas de todos los nutrientes, incluyendo los micronutrientes, se presentan en la **Tabla 1**. Las concentraciones comparativas del Mo y Ni, expresadas tanto en términos de materia seca como de número relativo de átomos presentes, demuestran claramente las bajas concentraciones de los micronutrientes. No obstante, se debe siempre recordar que a pesar de estar presentes en bajas concentraciones, los micronutrientes tienen la misma importancia que los macronutrientes en el crecimiento de los cultivos.

¹ Versión en español de: Kirkby, E.A. and V. Römheld. 2007. Micronutrients in plant physiology: functions, uptake and mobility. Proceedings 543, The International Fertilizer Society, P. O. Box, York, YO32 5YS, United Kingdom.

² Professor, University of Leeds, United Kingdom. Correo electrónico: ekirkby@ukonline.co.uk

³ Professor, University of Hohenheim, Stuttgart, Germany. Correo electrónico: romheld@uni-hohenheim.de

Agradecimiento al International Fertilizer Society, en especial al Sr. Chris Dawson y a los autores Dr. E. Kirkby y Dr. V. Römheld, por el permiso concedido a IPNI para la traducción e impresión de esta publicación.

Además de los elementos citados en la **Tabla 1**, a lo largo de los años se ha presentado testimonios que indican efecto positivo de otros elementos en el crecimiento de algunas especies vegetales, mientras que otros indican que existen elementos que parecen ser esenciales para especies específicas. Por ejemplo, los efectos benéficos de la fertilización con sodio (Na) en la producción de remolacha azucarera han sido demostrados con detalle por Marschner (1995). Se ha señalado también la importancia del Na para algunas especies de plantas C4 (Brownell, 1979), pero no todas las C4 responden igual (por ejemplo el maíz). El silicio (Si) es también un elemento de interés para cultivos como arroz y plantas como el equiseto (junco de agua). Se ha demostrado que cuando estas plantas crecen en condiciones de bajos contenidos de Si el desarrollo se reduce y aparecen síntomas foliares específicos. En caña de azúcar, la reducción de crecimiento y presencia de manchas en las hojas han sido asociadas con plantas cultivadas en suelos altamente intemperizados con bajos niveles de Si. El cultivo más importante que presenta respuesta al Si es el arroz (Savant et al., 1997). Park (1975) demostró que existe una relación significativa entre la concentración de Si en la paja y la productividad de arroz marrón. El Si parece promover especialmente el crecimiento de los órganos reproductivos del arroz, condición demostrada por Okuda y Takahashi (1965) en experimentos con cultivo en solución nutritiva. Sin embargo, también se ha demostrado que las plantas no tienen problema para

completar el ciclo de vida en ausencia de Si. Por otro lado, existe evidencia sólida de que el Si tiene efecto benéfico para diferentes especies de plantas sometidas a estrés abiótico [por ejemplo, toxicidad de aluminio (Al), sales y metales pesados] y a estrés biótico (enfermedades) (Savant et al., 1997; Epstein, 1999; Liang et al., 2003). Se ha demostrado que el cobalto (Co) es esencial para la fijación simbiótica de N₂ en soya (Ahmed y Evans, 1960) y ahora se reconoce a este micronutriente como esencial para leguminosas y no leguminosas fijadoras de N₂ (Asher, 1991). Este elemento está presente en los nódulos en la coenzima cobalamina (vitamina B12 y sus derivados) y se determinó que el Rhizobium y otros organismo fijadores de N₂ tienen absoluta necesidad de Co. Aun cuando existen testimonios de efectos positivos de Co sobre el crecimiento de las plantas, no existe ninguna evidencia convincente de que este elemento sea esencial para las plantas superiores. Otros posibles micronutrientes de las plantas son el Al, lantano (La) y cerio (Ce). Una discusión de los elementos benéficos, nutrientes funcionales y posibles nuevos elementos esenciales se puede encontrar en Asher (1991).

También se debe mencionar que las plantas absorben un gran número de elementos que no desempeñan ningún papel en su metabolismo, sin embargo, algunos de éstos son micronutrientes esenciales para los seres humanos y los animales. Desde 1970, la lista de estos micronutrientes va creciendo y ahora es considerablemente mayor que aquella de solamente los micronutrientes esenciales para las plantas, debido a que se incluyen elementos como el arsénico (AS), cromo (Cr), Co, flúor (F), yodo (I), plomo (Pb), litio (Li) y selenio (Se). Estos elementos atraen cada vez más atención en términos de nutrición de los cultivos, no porque son esenciales para las plantas sino porque éstos son las fuentes principales de estos minerales para los seres humanos y los animales. Por ejemplo, en el Reino Unido la ingestión diaria de Se disminuyó a la mitad de la cantidad ingerida hace 30 años, condición que se atribuye a la reducción en la importación de cereales ricos en proteínas provenientes de América del Norte y a la mayor dependencia de trigo cultivado domésticamente para la producción de pan (Adams et al., 2002).

Recientemente, el interés específico por los micronutrientes ha crecido por parte de especialistas en nutrición y fisiología vegetal, así como agrónomos en general. Existen muchas razones para esto, pero las que se mencionan a continuación son quizá las más importantes. En muchos agroecosistemas los micronutrientes limitan del crecimiento de los cultivos, frecuentemente esta condición no es evidente. En consecuencia, el suplemento adecuado de micronutrientes incrementa en forma apreciable la

Tabla 1. Niveles adecuados en los tejidos de nutrientes requeridos por las plantas (Epstein y Bloom, 2004).

Elemento	Contenido mineral	Número de átomos relativo al Mo
	mg kg ⁻¹ PS	
Micronutriente		
Níquel (Ni)	0.05	1
Molibdeno (Mo)	0.1	1
Cobre (Cu)	6	100
Zinc (Zn)	20	300
Manganeso (Mn)	50	1 000
Hierro (Fe)	100	2 000
Boro (B)	20	2 000
Cloro (Cl)	100	3 000
Macronutriente		
Azufre (S)	1 000	30 000
Fósforo (P)	2 000	60 000
Magnesio (Mg)	2 000	80 000
Calcio (Ca)	5 000	125 000
Potasio (K)	10 000	250 000
Nitrógeno (N)	15 000	1 000 000
Oxígeno (O)	450 000	30 000 000
Carbono (C)	450 000	40 000 000
Hidrógeno (H)	60 000	60 000 000

productividad del cultivo. Además, un nivel adecuado de micronutrientes en la planta es esencial para que el nitrógeno (N) y el fósforo (P) aplicados en los fertilizantes sean usados eficientemente por las plantas. Investigaciones recientes sobre fisiología vegetal han demostrado que los micronutrientes desempeñan un importante papel en la resistencia de las plantas al estrés abiótico y al biótico (particularmente en la resistencia a enfermedades y plagas). Las razones de esta resistencia y las consecuencias con respecto al manejo del cultivo se van aclarando día a día. De igual manera, se ha reconocido que los micronutrientes son vitales para el crecimiento reproductivo de las plantas y el significado de esto, tanto a nivel fisiológico como a nivel agronómico, todavía está siendo investigado. La enorme importancia de los micronutrientes para la salud de las plantas, seres humanos y animales los coloca en una posición de importancia en la investigación biológica, de las cuales el sistema suelo-planta es de especial interés.

Este artículo discute la fisiología en términos de función, absorción y movilidad de los micronutrientes esenciales para las plantas: Fe, Mn, Cu, Mo, Zn, B, Cl y Ni. Este artículo no intenta discutir en detalle estos aspectos, los lectores pueden obtener información detallada en varios libros de texto y excelentes revistas científicas que discuten en forma extensa la bioquímica y fisiología de todos los micronutrientes (Mortvedt et al., 1991; Bergmann, 1992; Marschner, 1995; Mengel y Kirkby, 2001; Epstein y Bloom, 2004). El formato de este artículo está diseñado para discutir en forma breve y ágil las principales funciones de cada uno de los micronutrientes junto con los rangos de concentración apropiadas para cada cultivo y describir los síntomas de deficiencia. También se discute la importancia de los procesos que ocurren en la rizosfera para que las plantas absorban los micronutrientes, con ejemplos representativos de los procesos de transporte relacionados con la absorción y la distribución de los micronutrientes en toda la planta y en las células individualmente. Finalmente, se presentan algunos estudios de casos que ilustran estrategias de manejo para mantener niveles adecuados de micronutrientes en los cultivos.

Principales funciones de los micronutrientes de las plantas

El hecho de que las concentraciones de los micronutrientes son mucho más bajas, en comparación con los macronutrientes, en los tejidos de las plantas

Tabla 2. Principales funciones de los micronutrientes esenciales para las plantas.

Micronutriente	Función
Fe, Mn, Cu, Ni Mn, Zn	Constituyente de enzimas (metaloproteínas). Activación de enzimas.
Fe, Cu, Mn, Cl Mn, Zn, Mo	Involucrados en el transporte de electrones en la fotosíntesis. Involucrados en la tolerancia al estrés.
Cu, Mn, Zn, B	Involucrados en el crecimiento reproductivo (inducción de la floración, polinización, establecimiento de fruto).
B, Zn	Constituyente de paredes y membranas celulares.

implicaría que cada uno de estos grupos de nutrientes tiene diferente papel en el crecimiento y metabolismo de las plantas y en la mayoría de los casos esto es verdad. Las concentraciones más bajas de los micronutrientes se reflejan en su función como constituyentes de los grupos prostéticos en las metaloproteínas y como activadores de reacciones enzimáticas. Su presencia en grupos prostéticos permite que éstos catalicen procesos redox por transferencia de electrones (principalmente los elementos de transición Fe, Mn, Cu y Mo). Los micronutrientes también forman complejos enzimáticos ligando una enzima con un sustrato (Fe y Zn). Al momento se conoce también que varios micronutrientes (Mn, Zn y Cu) están presentes en las isoenzimas superóxido dismutasa (SD), las cuales actúan como sistemas de barrido para erradicar radicales de oxígeno tóxicos, protegiendo las biomembranas, ADN, clorofila y proteínas. Para los no metales como B y Cl no existen enzimas u otros compuestos orgánicos esenciales bien definidos que contengan estos micronutrientes. Sin embargo, se ha establecido que el B es un constituyente esencial de las paredes celulares. Las principales funciones de los micronutrientes se presentan en la **Tabla 2**.

Hierro (Fe)

La alta afinidad de Fe para formar complejos con varios ligandos (por ejemplo, ácidos orgánicos y fosfatos) y la facilidad de cambio de valencia son las dos características más importantes que forman parte de los numerosos efectos fisiológicos de este nutriente:



Los dos principales grupos de proteínas que contienen Fe son las proteínas hemo y las proteínas Fe-S. Las proteínas hemo se caracterizan por la presencia de un complejo Fe hemo-porfirina, el cual actúa, por ejemplo, como grupo prostético de citocromos que facilitan el transporte de los electrones en la respiración. Otras proteínas hemo incluyen la citocromo oxidasa, catalasa, peroxidasa y leghemoglobina, una proteína que confiere el color rosado a los nódulos en las raíces de

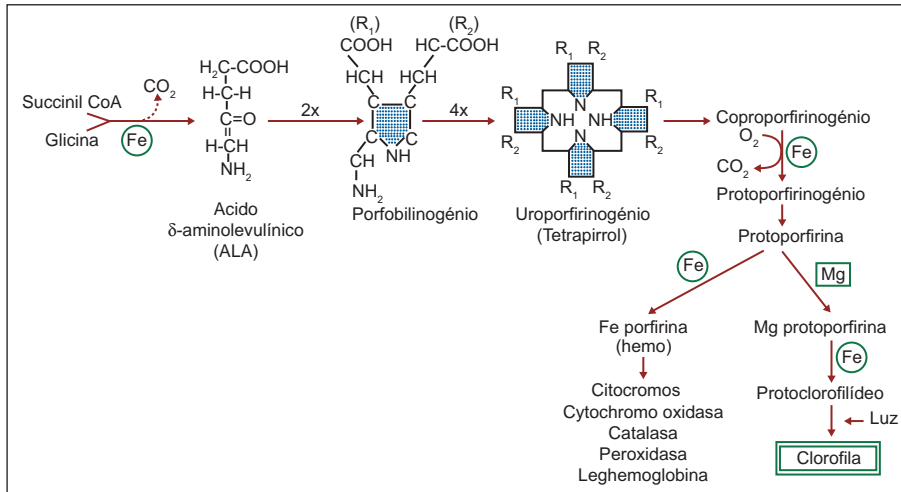


Figura 1. Biosíntesis de la clorofila (Marschner, 1995).

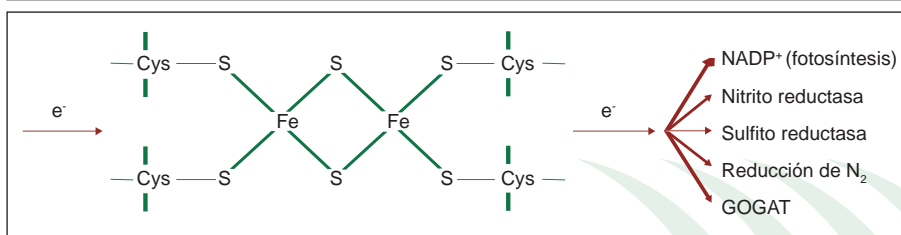


Figura 2. Papel de la ferridoxina en la transferencia de electrones en varios procesos metabólicos.

Las peroxidasa ligadas a la pared celular catalizan un segundo tipo de reacción, la polimerización de fenoles para la formación de lignina. La actividad de la peroxidasa se reduce apreciablemente en raíces deficientes en Fe y esta condición deriva en problemas en la formación de la pared celular y en la lignificación, situación que ocurre junto con la acumulación de sustancias fenólicas en la superficie de las raíces deficientes en Fe. Ciertas sustancias fenólicas, como el ácido ceféico, son muy efectivas en la quelatación y en la reducción de Fe(III) y como un componente de la Estrategia 1 de adquisición de Fe (Marschner et al., 1986). Las actividades de las dos hemo enzimas, catalasa y peroxidasa, disminuyen acentuadamente en plantas deficientes en Fe y son un buen indicador del nivel de este micronutriente en la planta (Machold, 1968).

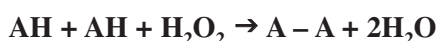
las leguminosas. El papel de Fe en la biosíntesis de esas proteínas se presenta en la **Figura 1**, que muestra que este micronutriente también activa algunas enzimas, incluyendo el ácido aminolevulínico sintetasa y la coproporfirinógeno oxidasa. Esta figura también demuestra que la biosíntesis de la clorofila comparte la misma vía de biosíntesis de las proteínas hemo a protoporfirina y a pesar de que la clorofila es una molécula que no contiene Fe, necesita de este micronutriente en tres periodos de su biosíntesis.

Las actividades de las enzimas hemo disminuyen bajo las condiciones de deficiencia de Fe, como es el caso particular de la catalasa y peroxidasa. La catalasa facilita la disminución de peróxido de hidrógeno en el agua y el oxígeno (O₂), de acuerdo con la siguiente reacción:



La enzima hemo desempeña un importante papel en asociación con el superóxido dismutasa (SD), condición que se discutirá posteriormente cuando se describan las funciones del Zn, así como la fotorespiración en la vía acción del glifosato.

La presencia de peroxidasa es bastante difundida catalizando las siguientes reacciones:



La cadena de transporte de electrones durante la fotosíntesis de las membranas tilacoides de los cloroplastos tiene varios grupos hemo que contienen Fe y combinaciones Fe-S. Cuando existe deficiencia de Fe, se reduce el contenido de clorofila, al igual que el de otros pigmentos que captan la luz, así como la actividad de transportadores de electrones de ambos fotosistemas. Por lo tanto, la deficiencia de Fe afecta inicialmente el desarrollo y el funcionamiento del cloroplasto. La ferridoxina (proteína Fe-S) es el primer compuesto redox estable en la cadena de transporte de electrones durante la fotosíntesis. El alto potencial redox negativo de esta proteína significa que es un reductor muy fuerte y transfiere electrones para varios procesos metabólicos básicos, como se muestra en la **Figura 2**. La falta de Fe reduce la producción de ferridoxina, lo que a su vez afecta el transporte de electrones necesarios para estos procesos, incluyendo la reducción a nitrito y sulfito, por esta razón, tanto nitrato como el sulfato se acumulan en plantas deficientes en Fe.

La clorosis presente en plantas deficientes en Fe no es solamente una expresión del efecto del Fe en el desarrollo y función de los cloroplastos para la biosíntesis de clorofila. Las menores concentraciones de carbohidratos en plantas deficientes indican también una reducción de la actividad fotosintética.

Investigación reciente conducida por biólogos moleculares se ha enfocando en la detección y

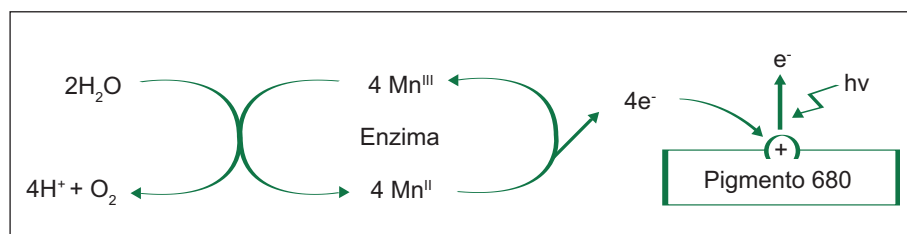


Figura 3. Actividad del Mn en proceso de desdoblamiento de la molécula de agua.

Tabla 3. Efecto del suplemento de manganeso en el crecimiento de la plántula, concentración de Mn en el tejido, producción de semilla y tasa de germinación de maíz (cultivo en arena) (Sharma et al., 1991).

Suplemento de Mn mg L ⁻¹	Concentración de Mn		Materia seca de la plántula g por planta	Producción de semillas g por espiga	Tasa de germinación %
	Hoja bandera	Polen			
0.0055	18	9	57.8	11.8	9.4
0.55	366	37	82.5	69.3	85.6

señalización de Fe. El Fe es un nutriente modelo para los biólogos moleculares para estudiar los transportadores regulados por este micronutriente en la planta. Una compleja red de tráfico, dentro y fuera de la célula, parece que es la encargada de la distribución del Fe de acuerdo a las necesidades de la planta (Schmidt, 2003).

Los primeros síntomas visibles de deficiencia de Fe aparecen como clorosis en las hojas jóvenes. En la mayoría de las especies, la clorosis aparece entre las nervaduras en un reticulado fino, sin embargo, las nervaduras permanecen verdes en acentuado contraste con el fondo verde más claro o amarillento del resto del tejido. Las hojas más jóvenes pueden carecer completamente de clorofila. En cereales, la deficiencia de Fe se evidencia por fajas verdes y amarillas alternas. Como el 80% del Fe en las hojas está localizado en los cloroplastos, y este es el sitio primario de las funciones de Fe, no es sorprendente que la deficiencia de este micronutriente cause cambios marcados en la estructura de estos organelos, y en extrema deficiencia, los tilacoides pueden estar ausentes.

El intervalo de deficiencia está entre 50 a 100 mg kg⁻¹ de Fe en la hoja, dependiendo de la especie y en ocasiones del cultivar. Sin embargo, las hojas de las plantas en las cuales las concentraciones de Fe son mayores pueden mostrar síntomas de deficiencia como consecuencia de la inhibición del crecimiento en la hoja.

Manganeso (Mn)

El Mn está presente en las plantas principalmente en forma divalente Mn(II). Esta forma de Mn se combina rápidamente con ligandos orgánicos, en los cuales puede

ser rápidamente oxidado a Mn(III) y Mn(IV). Además, el Mn desempeña un importante papel en los procesos de redox, tales como en el transporte de electrones en la fotosíntesis y en la desintoxicación de radicales de oxígeno libres. El Mn forma metaloproteínas, que a su vez son componentes de solo dos enzimas, la enzima que quiebra la molécula de agua en la fotosíntesis II (FS II) y superóxido dismutasa que contienen Mn. También es el activador de varias enzimas.

Los papeles más documentados y exclusivos del Mn en plantas verdes son la reacción que quiebra la molécula de agua y el sistema de evolución de O₂ de la fotosíntesis que ocurre en los cloroplastos y que

se denomina reacción de Hill. Los electrones son liberados por la enzima que quiebra el agua, la cual contiene cuatro átomos de Mn y luego son transferidos para FS II. En el proceso de fotólisis, dos moléculas de agua liberan una molécula de O₂ y cuatro de H⁺ con una donación simultánea de cuatro electrones. Como consecuencia de esta función clave en la reacción de desdoblamiento del agua, la deficiencia de Mn afecta principalmente la fotosíntesis y la evolución de O₂ (Figura 3).

Una leve deficiencia de Mn afecta la fotosíntesis y reduce el nivel de carbohidratos solubles en la planta, pero el suplemento de este micronutriente reactiva la evolución fotosintética de oxígeno. Una deficiencia más severa de Mn rompe la estructura de cloroplastos y esta condición no se puede revertir. Debido a la participación fundamental del Mn en la cadena de transporte de electrones durante la fotosíntesis, cuando se presenta la deficiencia de este micronutriente, la reacción a la luz durante la fotosíntesis se perjudica seriamente, al igual que todas las otras reacciones asociadas con el transporte de electrones. Esto incluye la fotofosforilación y la reducción del CO₂, nitrito y sulfito. El nitrito acumulado puede controlar la nitrato reductasa de modo que el nitrato se acumula como se observa algunas veces en plantas con deficiencia de Mn.

Como sucede con otras superóxido dismutasas (Cu-Zn-SOD y Fe-SOD), las Mn-SOD también desempeñan un importante papel en la protección de las células contra los efectos dañinos de los radicales de superóxido libres, los cuales se forman por varias reacciones en las cuales está envuelto el oxígeno

molecular (O₂). Esta enzima está presente en la mitocondria, peroxisomas y glioxisomas.

El Mn también actúa como un importante co-factor para varias enzimas fundamentales en la biosíntesis de los metabolitos secundarios de la planta asociados con la vía de ácido shiquímico, incluyendo aminoácidos aromáticos fenólicos, cumarinas, ligninas y flavonóides (Burnell, 1988). Se han detectado concentraciones más bajas de compuestos fenólicos, lignina y flavonóides en tejidos deficientes en Mn, lo que puede ser, en parte, la causa de la mayor susceptibilidad a enfermedades de las plantas deficientes en este micronutriente (Graham, 1983).

Esta relación con el metabolismo secundario, la deficiencia de Mn probablemente puede también ser la causa de la reducción de la viabilidad de polen. Plantas de maíz deficientes en Mn desarrollan síntomas visibles de la deficiencia y presentan un desarrollo tardío de las anteras. La deficiencia de Mn afecta la tasa de germinación de las semillas como se observa en la **Tabla 3** (Sharma et al., 1991).

Los cloroplastos son los más sensibles de todos los organelos de la célula a la deficiencia de Mn, lo que lleva la desorganización del sistema lamelar y a síntomas visibles de clorosis. Por esta razón, la deficiencia de Mn se parece a la deficiencia de Mg, porque ambas aparecen como clorosis intervenal en las hojas. Sin embargo, a diferencia de la deficiencia de Mg que aparece en las hojas viejas, los síntomas de deficiencia de Mn son inicialmente visibles en las hojas más jóvenes. En las dicotiledóneas aparecen frecuentemente pequeñas manchas amarillas en las hojas más jóvenes. En las monocotiledóneas, los síntomas de deficiencia de Mn aparecen en la parte basal de las hojas como manchas o tiras de color gris-verdosas. El nivel crítico de deficiencia de este micronutriente, para la mayoría de las especies, se sitúa en el rango de 10 - 20 mg kg⁻¹.

Bibliografía

- Adams, M.L., E. Lombi, F. Zhao, and S.P. McGrath. 2002. Evidence of low selenium concentrations in UK bread-making wheat grains. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, London 82:1160-1165.
- Ahmed, S. and H.J. Evans. 1960. Cobalt: a micronutrient element for the growth of soybean plants under symbiotic conditions. *Soil Science*, Baltimore 90:205-210.
- Asher, C.J. 1991. Beneficial elements, functional nutrients and possible new essential elements. In: Mortvedt, J.J., F.R. Cox, L.M. Shuman, R.M. Welsh. (Ed.). *Micronutrients in Agriculture*. Madison: Soil Science Society of America 2:703-723.
- Bergmann, W. 1992. *Nutritional Disorders of Plants: development, visual and analytical diagnosis*. Stuttgart: Gustav Fisher Verlag, 741 p.
- Brownell, P.F. 1979. Sodium as an essential micronutrient element for plants and its possible role in metabolism. *Advances in Botanical Research*, Oxford 7:117-224.
- Burnell, J.N. 1988. The biochemistry of manganese in plants. In: Graham, R.D., R.J. Hannam, N.C. Uren. *Manganese in Soils and Plants*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, p. 125-137.
- Epstein, E. 1999. Silicon. *Annual Review of Plant Physiology and Molecular Biology*, Palo Alto 50:641-644.
- Epstein, E. and A.J. Bloom. 2004. *Mineral Nutrition of Plants: principles and perspectives*. 2. Ed. Sunderland: Sinauer Associates.
- Graham, R.D. 1983. Effect of nutrient stress on susceptibility of plants to disease with particular reference to the trace elements. *Advances in Botanical Research*, London 10:221-276.
- Liang, Y.C., Q. Chen, Q. Lui, W.H. Zhang, and R.X. Ding. 2003. Exogenous silicon (Si) increases antioxidant enzyme activity and reduces lipid peroxidation in roots of salt-stressed barley (*Hordeum vulgare* L.). *Journal of Plants Physiology*, Stuttgart 160(10):1157-1164.
- Machold, O. 1968. Einfluss der Ernährungsbedingungen auf den Zustand des Eisens in den Blättern, den Chlorophyllgehalt und die Katalase – sowie Peroxidaseaktivität. *Flora (Jena)* 159:1-25.
- Marschner, H. 1995. *Mineral Nutrition of Higher Plants*. New York: Academic Press 2:889.
- Marschner, H., V. Romheld, and M. Kissel. 1986. Different strategies in higher plants in mobilization and uptake of iron. *Journal of Plant Nutrition*, Stuttgart 9:695-713.
- Mengel, K. and E.A. Kirkby. 2001. *Principles of Plant Nutrition*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. 849 p.
- Mortvedt, J.J., F.R. Cox, L.M. Shuman, and R.M. Welsh. 1991. (Ed.). *Micronutrients in Agriculture*. Madison: Soil Science Society of America 2:760.
- Okuda, A. and E. Takahashi. 1965. The role of silicon. In: *Symposium of Mineral Nutrition of Rice Plant of the Institute of Rice Research*. Proceedings Baltimore: John Hopkins. p. 123-146.
- Park, C.S. 1975. The micronutrient problem of Korean culture. In: *National Academy of Sciences of the Republic of Korea. Symposium commemorating the 30th anniversary of Korean liberation*. Seoul, p. 847-862.
- Savant, N.K., G.H. Snyder, and L.E. Datnoff. 1997. Silicon management and sustainable rice production. *Advances in Agronomy*, New York 58:151-199.
- Schmidt, W. 2003. Iron homeostasis in plants: sensing and signaling pathways. *Journal of Plant Nutrition*, Athens 26:2211-2230
- Sharma, C.P., P.N. Sharma, C. Chatterjee, and S.C. Agarwala. 1991. Manganese deficiency in Maize affects pollen. *Plant and Soil*, Dordrecht 138:139-142. □