

---

## ABSORCIÓN DE NUTRIENTES A TRAVÉS DE LA HOJA

### NUTRIENT UPTAKE BY LEAF

#### **Ritma Giordana Murillo Castillo**

giordanamc@gmail.com  
Emerson Electric C.R., Ltda,  
Heredia, Costa Rica

#### **Gilberto Piedra Marín**

gpiedra@una.ac.cr  
Escuela de Química,  
Universidad Nacional,  
Heredia, Costa Rica,

#### **Ramón G. León**

rleon@earth.ac.cr  
Universidad EARTH,  
Guácimo, Limón, Costa Rica,

Recibido el 8 de setiembre de 2011. Corregido el 20 de febrero de 2012. Aceptado el 10 de octubre de 2012.

**Resumen.** La fertilización foliar es una práctica efectiva para la corrección de deficiencias nutricionales en plantas que se encuentran bajo condiciones de estrés o en suelos con baja disponibilidad de nutrientes. Consiste en aplicar disoluciones de nutrientes directamente sobre las hojas. Esta absorción en la hoja se desarrolla mayoritariamente a través de la epidermis, por difusión, debido al gradiente de concentración del nutriente que se establece entre la superficie de la hoja y en el interior de la epidermis. Una vez que el nutriente ha ingresado al citoplasma de las células epidermales, la movilización de este ocurre en forma relativamente expedita. La principal barrera que el nutriente debe atravesar es la cutícula, la cual está compuesta de ceras. Las características físico-químicas del nutriente, tales como tamaño y polaridad controlan la tasa de absorción. El presente artículo provee una descripción detallada del proceso de absorción foliar de nutrientes y su influencia en el desarrollo y uso de fertilizantes foliares.

**Palabras claves:** Hoja, absorción, mecanismos de transporte, gradientes de concentración, nutrientes.

**Abstract.** Foliar fertilization is an effective practice to correct nutritional deficiencies in plants that are under stress conditions or in soils with low nutrient availability, and consists in applying nutrient solutions directly on leaves. Nutrient absorption in the leaf occurs mainly through the epidermis, by diffusion, due to the nutrient concentration gradient established between the leaf surface and the epidermis interior. Once the nutrient has entered the cytoplasm of the epidermal cells, its movement happens in a relatively expedited fashion. The main barrier the nutrient has to pass is the cuticle, which is comprised of waxes. The physico-chemical characteristics of the nutrient, such as size and polarity, control the absorption rate. The present article provides a detailed description of the foliar absorption of nutrients and its influence on the development and use of foliar fertilizers.

**Keywords:** Leaf, absorption, transport mechanisms, concentration gradients, nutrients.

En la mayoría de los sistemas agrícolas, la fertilización de cultivos se realiza aplicando los nutrientes directamente al suelo. La eficiencia de este tipo de fertilización depende tanto de la capacidad de la planta para movilizar los nutrientes desde las raíces hasta los diferentes órganos y tejidos, como de las condiciones del suelo (pH, disponibilidad de agua, temperatura y contenido de arcillas, entre otros) y de la forma de presentación del fertilizante (en polvo, granulado, líquido, etc.).

Cuando la planta se encuentra bajo condiciones de estrés o en suelos con baja disponibilidad de nutrientes, los tejidos de su parte aérea experimentan deficiencias nutricionales que la planta por sí sola no puede mitigar. Para resolver dichas carencias, se emplea la fertilización foliar, técnica que consiste en aplicar disoluciones de nutrientes directamente sobre el tejido foliar, lo cual permite corregir rápidamente las deficiencias nutricionales y ayuda a la planta a recuperar su homeostasis metabólica (Weinbaum, Brown y Johnson, 2002). La fertilización foliar no compite con la aplicación tradicional de fertilizantes al suelo, sino que la complementa, lo cual ayuda a que los cultivos alcancen altos niveles de producción (Trinidad y Aguilar, 2000; Trejo-Téllez, Rodríguez-Mendoza, Alcántar-González y Gómez-Merino, 2007b).

La fertilización foliar no es una técnica nueva. En 1844 se reportó en Francia la aplicación de sulfato de hierro (II) en el follaje de la vid para corregir la clorosis en las plantas; adicionalmente, para esa época en diferentes partes del sur de Europa ya la

fertilización foliar era ampliamente utilizada por los agricultores (Soria, 2008). Sin embargo, los procesos que regulan la penetración de los nutrientes a través de la superficie de la hoja no son ampliamente conocidos. La comprensión adecuada de tales procesos es indispensable tanto para realizar fertilizaciones foliares efectivas como para identificar las causas que provocan fallos en la aplicación.

La absorción foliar de nutrientes a través de la hoja se puede visualizar como un proceso compuesto de tres etapas:

**Etapa 1:** Retención del producto en la hoja. En esta etapa, el nutriente es aplicado por aspersión sobre la superficie de la hoja; es recomendable que el nutriente se mantenga en contacto con la hoja el mayor tiempo posible, preferiblemente de 3 a 4 horas, lo que aumenta la probabilidad de ser absorbido por esta (Fageria, Barbosa, Moreira y Guimaraes, 2009). Generalmente, condiciones de alta humedad relativa favorecen la permeabilidad de la cutícula; la temperatura media (20°C) y el uso de agentes tensoactivos ayuda a que la gota que contiene los nutrientes se mantenga por más tiempo en contacto con la superficie foliar (Stevens, Baker y Anderson, 1988; Tarango, 1992).

**Etapa 2:** Transporte del nutriente a las células. En esta fase el nutriente es transportado a través de las diferentes capas de la hoja, donde supera una serie de barreras naturales, hasta llegar a las células epidermales.

**Etapa 3:** Movimiento del nutriente hasta los órganos. En este paso los nutrientes son transportados desde las células epidermales hasta los órganos donde la planta los requiera, para lo cual atraviesan espacios intercelulares (apoplasto) o células de diferentes tejidos (simplasto). Una vez que los nutrientes llegan al tejido vascular (xilema y especialmente floema), se acelera dramáticamente su movilidad hasta los tejidos destino.

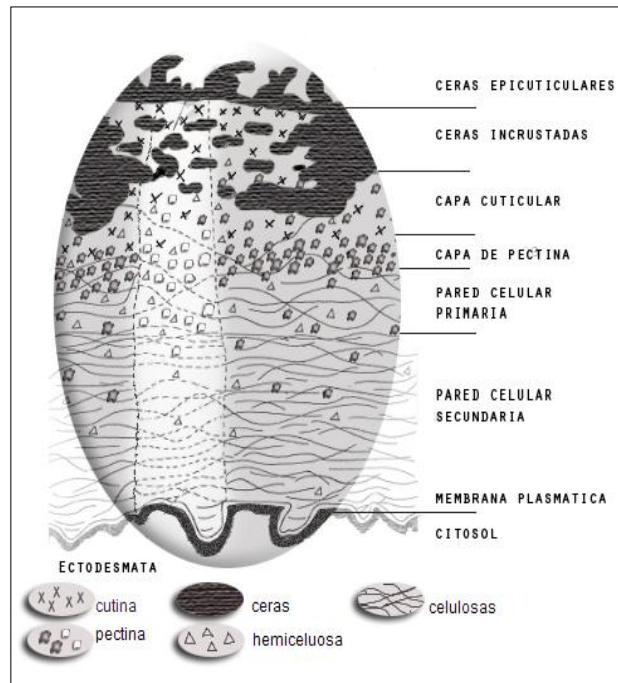
El presente trabajo se enfoca en la segunda etapa del proceso de absorción por considerarse el paso limitante de todo el mecanismo.

## Anatomía de la hoja

En la Figura 1 se muestra un esquema que describe las capas de la hoja que deben atravesar los nutrientes durante el proceso de absorción foliar, para poder llegar a los sitios donde realizan su función bioquímica (Wójcik, 2004).

La epidermis es el tejido protector de la hoja; cubre la superficie de la planta protegiéndola de pérdidas excesivas de agua por transpiración, así como de la pérdida excesiva de solutos orgánicos e inorgánicos por lixiviación (Radosevich, Holt, y Ghera, 1997; Romheld y El-Fouly, 1999; Wójcik, 2004). Las células de la epidermis secretan la sustancia denominada cutina, un polímero compuesto de ácidos grasos hidroxilados entrecruzados, que da origen a una capa lipofílica llamada *cutícula* y que juega un papel central en las relaciones hídricas de la planta y la interacción de la hoja con elementos externos. Inclusive, se ha demostrado que la secreción de ceras que conforman la cutícula puede reducir la infección de patógenos foliares (Mohammadian, Watling y Hill, 2009). Existe una gran variabilidad entre especies en el grosor y composición de la cutícula. Esta variedad se traduce no solamente en diferencias en la capacidad de la hoja de minimizar su riesgo de deshidratación, sino que también afecta la movilización de solutos a través de la cutícula, tanto hacia el interior como el exterior de la epidermis (Baur, Schnherr y Buchholz, 1997). Generalmente, especies con mayor cantidad de ceras presentan menores tasas de movilidad de sustancias a través de la cutícula. También, las características de la cutícula varían con la edad de la hoja y esto afecta directamente procesos como la transpiración: hojas jóvenes tienden a tener altas transpiración que se reducen progresiva y proporcionalmente con respecto al aumento en la acumulación de ceras en la cutícula (Hauke y Schreiber, 1998).

Las cutículas vegetales son membranas sólidas de lípidos formadas por cutina, cutan (biopolímero de cadena alifáticas), ceras y algunos polisacáridos. La cutícula constituye la barrera principal que deben superar los solutos para iniciar el proceso de absorción dentro de la planta (Radosevich *et al.*, 1997). La cutícula es de naturaleza hidrofóbica, aunque también posee componentes hidrofílicos; está compuesta por biopolímeros de alto peso molecular como cutina y pectina, y por ceras epicuticulares hidrofóbicas C<sub>14</sub>-C<sub>72</sub> (Holloway, 1993) y ceras incrustadas (Figura 1). Hauke y Schreiber (1998) determinaron que la cantidad de ceras no-polares de la cutícula de *Hedera hélix* representó el doble que las polares. A pH fisiológico (~7,4) la cutícula posee una carga negativa (Hess y Foy, 2000; Radosevich *et al.*, 1997), lo que favorece la interacción y, en algunos casos, la absorción de iones positivos (Fernández y Eichert, 2009; Tyree, Scherbatskoy y Tabor, 1990<sup>a</sup>; Tyree, Tabor y Wescott, 1990b).



**Figura 1.** Esquema general de la pared exterior de una hoja (modificado de Wójcik, 2004)  
El componente más externo de la cutícula es la cera superficial (cera epicuticular), la cual se encuentra incrustada en la matriz de cutina. Esta cera de naturaleza hidrofóbica está constituida por largas cadenas de alcanos, alcoholes, aldehídos, ácidos grasos, cetonas y ésteres, que se encuentran acomodados de manera paralela a la superficie de la planta (Radosevich *et al.*, 1997; Romheld *et al.*, 1999; Wójcik, 2004).

El segundo componente de la cutícula es la cutina, la cual está compuesta por polímeros, ácidos grasos hidroxilados y algunos ácidos grasos hidroxiepóxicos que, en conjunto, poseen propiedades semihidrofílicas. Dentro de este grupo de ácidos grasos esterificados aparecen grupos hidroxilo y carboxilo libres, por lo que se establece una relación hidrofílico/lipofílico en la capa de cutina, la cual influye en el proceso de absorción, al permitir que tanto solutos polares como no polares puedan penetrar la capa cuticular (Baur *et al.*, 1997; Hess *et al.*, 2000; Marschner, 1986; Mengel y Kirkby, 1987; Radosevich *et al.*, 1997; Tyree *et al.*, 1990a; Wójcik, 2004).

El tercer componente de la cutícula se encuentra en la base de esta misma, junto a la pared celular, y se denomina pectina. La pectina se presenta en forma de fibras y está constituida por polímeros de ácido galacturónico, los cuales son responsables de que adquiera una carga negativa. Junto a las fibras de pectina se encuentran la celulosa y la hemicelulosa, las cuales poseen grupos hidroxilos y carboxilos libres que también aportan

cargas negativas a la capa de pectina (Yamada *et al.*, 1964, citado por Hess *et al.*, 2000; Marschner, 1986; Meléndez y Molina, 2002; Wójcik, 2004).

La cutícula seca es casi impermeable al agua; sin embargo, al humedecerse se hincha y aumenta su permeabilidad permitiendo, de esta forma, la penetración de los nutrientes (Crocomo, Neptune y Reyes-Zumeta, 1965; Meléndez y Molina, 2003). Los polímeros que contienen grandes cantidades de grupos funcionales polares absorben agua mediante puentes de hidrógeno. Dependiendo de la distribución de los grupos polares, dentro del polímero lipofílico se pueden desarrollar grupos (clústers) acuosos aislados, o una fase acuosa continua, en caso de distribuirse los grupos polares de forma homogénea; las estructuras formadas se denominan poros acuosos y son estructuras dinámicas que se desarrollan únicamente en la presencia de agua (Schönherr, 2006). Las cadenas en la cutícula se encuentran unidas mediante fuerzas intermoleculares, incluidos puentes de hidrógeno entre las moléculas de agua dentro de la estructura y los grupos polares. Sin embargo, cuando la cutícula seca se humedece, las moléculas de agua que se internan establecen nuevos enlaces de hidrógeno y provocan que la estructura de la cutícula se abra; lo anterior genera canales, poros y cavidades de diversos tamaños en su estructura con grupos aniónicos que permiten el transporte de nutrientes hacia las células.

### **Rutas de absorción foliar**

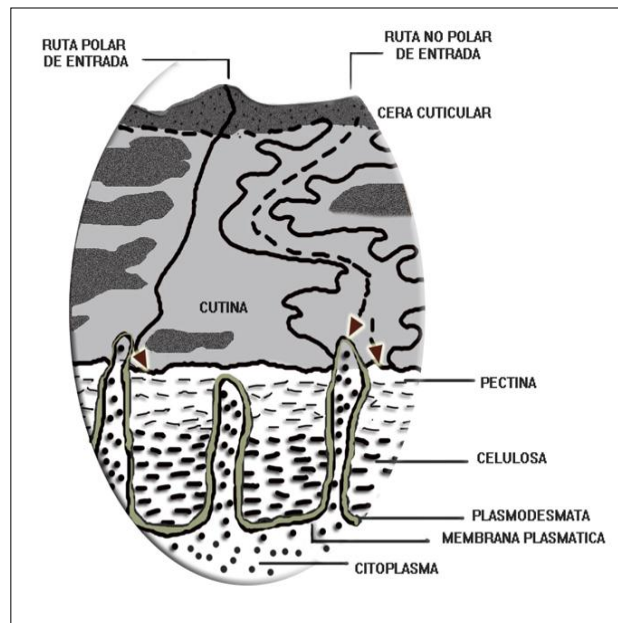
Los estomas son pequeños poros localizados en la superficie de las hojas; se consideran parte de la epidermis y están compuestos por células modificadas que tienen la capacidad de abrirse y cerrarse para regular el intercambio gaseoso. Por ejemplo, a través de los estomas ocurre la entrada de dióxido de carbono y la salida de oxígeno, subproducto de la fotosíntesis, así como la salida de vapor de agua en los procesos de transpiración. Contrario a la creencia popular, la absorción de nutrientes a través de los estomas es poco probable, se le atribuye la mayoría de la absorción a la cutícula. Se considera que la absorción por estomas es difícil porque el contacto gota-estoma es mínimo, debido a que las gotas son más grandes que la apertura estomática, y porque el agua tiene alta tensión superficial (Schönherr y Bukovac, 1972). Adicionalmente, la difusión del soluto tendría que ocurrir mayoritariamente de una fase líquida a una gaseosa, lo que es poco probable (Trejo-Téllez *et al.*, 2007a). La cutícula, por su mayor capacidad de intercepción de las gotas, su elevada superficie de contacto y su composición química, es considerada la ruta predominante en el proceso de absorción foliar.

Cuando los solutos se mueven a través de las distintas capas de la hoja, interactúan con las ceras epicuticulares, la cutícula, las capas de pectina, la pared celular y la membrana

celular. Los solutos se difunden a través de las capas de la hoja, debido a un gradiente de concentración que se establece entre la disolución aplicada sobre la superficie de la hoja y la concentración de soluto en las células.

Se han propuesto dos posibles rutas de absorción de nutrientes (Radosevich *et al.*, 1997), las cuales se muestran en la Figura 2. La primera ruta se denomina *acuosa* y en ella intervienen la cutina y la pectina, en tanto la segunda es considerada *lipídica* e involucra a las porciones no polares de la cutícula.

De acuerdo con Radosevich y colaboradores (1997) en la ruta acuosa, luego de atravesar la capa epicuticular en la superficie de la hoja, el nutriente se mueve por las secciones donde se encuentran los componentes polares. Por el contrario, en la ruta *lipídica* los solutos no polares atraviesan la barrera cuticular por difusión molecular a través de los componentes lipofílicos; se cree que la difusión de las sustancias ocurre a través de las ceras que se encuentran en estado amorfo (Hess *et al.*, 2000; Radosevich *et al.*, 1997).



**Figura 2.** Esquema de las rutas de absorción foliar (modificado de Radosevich *et al.*, 1997)

En el pasado se ha sugerido que los ectodesmos, canales perpendiculares a la cutícula, constituyen también posibles zonas de absorción de nutrientes. Tales estructuras son zonas ubicadas entre la cutícula y la membrana celular de las células epidérmicas donde la deposición de ceras, cutina, pectina, celulosa, etc., ha sido limitada, lo que forma una especie de canal conector entre la superficie de la cutícula y la célula, por donde se facilita

el flujo de solutos (Trejo-Téllez *et al.*, 2007a; Trinidad y Aguilar, 1999). Sin embargo, la importancia de los ectodesmos en el proceso de absorción foliar no ha sido confirmada. Recientemente, se han descubierto poros acuosos que se forman producto de la hidratación de dipolos permanentes de grupos funcionales iónicos que se encuentran en la base de tricomas y en las paredes anticlinales de la epidermis. Estos poros acuosos, aparentemente, tienen la capacidad de facilitar la absorción de solutos a través de la cutícula y el movimiento del soluto hasta la pared celular de las células epidermales (Schönherr, 2006).

### **Transporte por medio de la membrana celular**

La membrana celular está formada en su mayor parte por proteínas y lípidos. Los lípidos que conforman la membrana tienen un esqueleto de glicerol tricarbonado, al que se esterifican dos ácidos grasos de cadena larga. Como los ácidos grasos son de naturaleza hidrofóbica y el esqueleto de glicerol es hidrofílico, los lípidos son considerados anfipáticos: una parte de su estructura es de naturaleza polar (la cabeza) y la otra parte de su molécula es no polar (la cola). En la membrana celular, las zonas hidrofóbicas de los lípidos se orientan hacia el interior de la misma (Salisbury y Ross, 2000).

La membrana celular regula, empleando proteínas, la entrada de moléculas a las células de la planta. Con el uso de proteínas catalíticas para bombear protones, se crea un gradiente protónico a través de la membrana (Hess *et al.*, 2000; Salisbury y Ross, 2000), el cual se establece por la diferencia de pH y de cargas a ambos lados de esta. Las diferencias de pH oscilan entre 5 y 8, donde el valor más alto corresponde al de la parte interna de la membrana. Consecuentemente, si los solutos son ácidos, el pH del medio puede afectar directamente su movimiento a través de la membrana, ya que se altera su solubilidad en los lípidos, debido a la ionización (Hess *et al.*, 2000).

Otras proteínas de la membrana forman canales a través de los cuales se transportan los solutos. En los canales la mayor parte del transporte ocurre por difusión o movimiento pasivo; los solutos hidrofóbicos penetran con una rapidez que se relaciona positivamente con su solubilidad (Hess *et al.*, 2000; Salisbury y Ross, 2000). El movimiento de las sustancias hidrofílicas a través de la membrana está condicionado por el tamaño de la molécula y por el coeficiente de partición aceite/agua de la misma, el cual puede ser influido por el pH celular. Las moléculas e iones hidrofílicos, cuya solubilidad lipídica es similar, penetran la membrana a una velocidad inversamente proporcional a su tamaño (Hess *et al.*, 2000; Salisbury y Ross, 2000).

Una vez que los solutos atraviesan la membrana plasmática, llegan al citoplasma y luego son translocados a través del floema o transportados con el movimiento del agua en



el xilema hacia las regiones donde son utilizados para mantener el metabolismo y crecimiento de la planta (Frossard, Bucher, Mächler, Mozafar y Hurrell, 2000).

### **Fertilización foliar**

En la fertilización foliar, los nutrientes son aplicados por aspersión sobre la superficie de las hojas. Esta técnica no substituye a la tradicional fertilización al suelo, más bien la complementa, pues permite abastecer a las plantas de nutrientes que no pueden obtener mediante la fertilización edáfica. Adicionalmente, para ciertos nutrimentos y cultivos, en ciertas etapas del desarrollo de la planta y del medio, la aplicación foliar es más ventajosa y a veces más eficiente en la corrección de deficiencias que la fertilización edáfica (Trinidad y Aguilar, 1999).

El suministro de nutrientes a través del sistema radicular durante sequías o en suelos salinos está restringido, debido al efecto negativo que ejercen la ausencia de agua y la salinidad sobre la disponibilidad de nutrientes. La eficacia de la fertilización foliar es mayor que la aplicación de fertilizante al suelo en tales situaciones, pues, por un lado el nutriente requerido es suministrado directamente sobre el sitio de demanda en las hojas, lo que permite una absorción relativamente rápida (e.g. 0,5-2 h para N y 10-24 h para el K) y, por otra parte, la aplicación foliar tiene independencia de la actividad radicular y de la disponibilidad de agua en el suelo (Hu, Burucs y Schmidhalter, 2006).

La comprensión de las propiedades lipofílicas/hidrofílicas de los solutos es importante para explicar el proceso de absorción a través de la cutícula de la planta. Así, por ejemplo, al conocer la solubilidad en agua del nutriente o determinar el coeficiente de partición octanol/agua ( $K_{ow}$ ) para el soluto, se podría tener una idea de la facilidad con que el nutriente se difunde a través de la hoja: un soluto lipofílico posee un valor de  $K_{ow}$  alto, en tanto que un soluto hidrofílico posee un  $K_{ow}$  bajo (Hess *et al.*, 2000). Paralelamente, los solutos que poseen grupos ionizables (-COOH,-OH) presentan coeficientes de partición que son directamente afectados por el estado en el que se encuentre el grupo ionizable: en su forma protonada el soluto es más lipofílico, pero en su forma aniónica el soluto tiene un carácter más hidrofílico (Hess *et al.*, 2000).

A la hora de preparar la formulación foliar se debe controlar el pH de la disolución, utilizar agentes tensoactivos y adherentes, en conjunto con el agroquímico, y regular el tamaño de la gota del fertilizante líquido (Trinidad y Aguilar, 1999). En general, si se fertiliza utilizando dosis altas del soluto, se favorecerá una mayor y más rápida absorción (Knoche, Petracek y Bukovac, 1994), pues se favorece el establecimiento del gradiente de

concentraciones. Sin embargo, si se aplican concentraciones excesivamente altas de sales, se podría dañar la epidermis de la hoja, al deshidratar sus células y causar necrosis foliar. En ese sentido, se hace muy importante determinar la dosis óptima para facilitar la absorción del soluto, sin dañar el tejido foliar (Trejo-Téllez *et al.*, 2007a).

## Conclusión

La absorción de nutrientes vía foliar ocurre como resultado de un gradiente que se establece entre la concentración de la disolución aplicada sobre la superficie de la hoja y la correspondiente en el interior de la epidermis (células). Cuando la cutícula seca se humedece, las moléculas de agua interactúan, mediante puentes de hidrógeno, con los grupos ionizables de las cadenas carbonadas, con lo cual provocan que estas últimas se separen formando canales, poros y cavidades que permiten el transporte de nutrientes, desde la superficie de la hoja hacia las células epidermales.

Con el objetivo de maximizar la eficiencia del proceso de absorción de nutrientes a nivel foliar, es necesario considerar tanto las características de la cutícula y epidermis de la planta, como las características físico-químicas de los fertilizantes a utilizar, de tal forma que se favorezca la penetración de estos a través de la epidermis. Existen nuevas formulaciones y fuentes de fertilizantes con mayores eficiencias de absorción. Ejemplo de estos nuevos productos son las formas quelatadas de elementos menores, la combinación con adyuvantes como los órgano-silicones e inclusive la aplicación foliar de péptidos de cadena corta y aminoácidos libres. El desarrollar estos productos tomando en cuenta las diferentes etapas de la absorción y las barreras que el nutriente debe atravesar, incrementará la eficiencia de las aplicaciones y, además, reducirá el riesgo de fitotoxicidad en el cultivo.

## Referencias

- Baur, P., Schnherr, J. y Buchholz, A. (1997). Diffusion in plant cuticles as affected by temperature and size of organic solutes: similarity and diversity among species [Difusión en cutículas de plantas que son afectadas por la temperatura y el tamaño de solutos orgánicos: similaridad y diversidad entre especies]. *Plant, Cell and Environment*, 20, 982-994.
- Crocomo, O. J.; Neptune, L. y Reyes-Zumeta, A.M. (1965) *Absorción de iones por las plantas*. Caracas: Editorial Maracaibo.
- Fageria, N., Barbosa Filho, M., Moreira, A. y Guimaraes, C. (2009). Foliar fertilization of crop plants [Fertilización foliar en plantas de cultivo]. *Journal of Plant Nutrition*, 32, 1044-1064.

- Fernández, V. y Eichert, T. (2009). Uptake of hydrophilic solutes through plant leaves: Current state of knowledge and perspectives of foliar fertilization [Absorción de solutos hidrofílicos a través de las hojas de las plantas: Estado actual del conocimiento y perspectivas de la fertilización foliar]. *Critical Reviews in Plant Science*, 28, 36-68.
- Frossard, E., Bucher, M., Mächler, F., Mozafar, A. y Hurrell, R. (2000). Potential for increasing the content and bioavailability of Fe, Zn and Ca in plants for human nutrition [Posibilidad de incrementar el contenido y la biodisponibilidad de Fe, Zn y Ca en plantas utilizadas en nutrición humana]. *Journal of the Science and Food and Agriculture*, 80, 866.
- Hauke, V. y Schreiber, L. (1998). Ontogenic and seasonal development of wax composition and cuticular transpiration of ivy (*Hedera helix* L.) sun and shade leaves [Desarrollo ontogénico y estacional de la composición de las grasas y la transpiración cuticular de las hojas de sol y de sombra de la hiedra (*Hedera helix* L.)]. *Planta*, 207, 67-75.
- Hess, F. y Foy, C. (2000). Interaction of surfactants with plant cuticles [Interacción de agentes tensoactivos con las cutículas de las plantas]. *Weed Technology*, 14, 807-812.
- Holloway, P. J., (1993). Adjuvants for agrochemicals: Why do we need them? [Coadyuvantes para agroquímicos: ¿Por qué los necesitamos?]. *Mededelingen - Faculteit Landbouwkundige en Toegepaste Biologische Wetenschappen. Universiteit Gent*, 58(2a), 125-140.
- Hu, Y., Burucs, Z. y Schmidhalter, U. (2008) Effect of foliar fertilization application on the growth and mineral nutrient content of maize seedlings under drought and salinity [Efecto de la aplicación de fertilización foliar en el crecimiento y el contenido de nutrientes minerales de plántulas de maíz bajo condiciones de sequía y salinidad]. *Soil Science and Plant Nutrition*, 54, 133–141.
- Knoche, M., Petracek, P. y Bukovac, M. (1994). Urea penetration of isolated tomato fruit cuticles [Penetración de urea en cutículas aisladas de frutos de tomate]. *Journal of the American Society of Horticultural Science*, 119, 761-764.
- Marschner, H. (1986). *Mineral Nutrition of Higher Plants* [Nutrición mineral de plantas superiores] (4ta ed.). New York: Academic Press.
- Meléndez, G. y Molina, E. (2003). *Fertilizantes: características y manejo*. Asociación Costarricense de la Ciencia del Suelo. Centro de Investigaciones Agronómicas de la Universidad de Costa Rica. San José. Costa Rica.
- Mengel, K. y Kirkby, E. (1987). *Principles of Plant Nutrition* [Principios de Nutrición de plantas] (4ta ed.). Berna: International Potash Institute.
- Mohammadian, M., Watling, J. y Hill, R. (2009). Stomatal plugs and their impact on fungal invasion [Taponés estomáticos y su impacto en la invasión de hongos]. *Agathis robusta. Australian Journal of Botany*, 57, 389-395.

- Radosevich, S., Holt, J. y Ghera, C. (1997). *Weed Ecology: Implications for Management [Ecología de malezas: Implicaciones para su manejo]*. New York: John Wiley & Sons.
- Romheld, V. y El-Fouly, M. (1999). Foliar nutrient application: Challenges and limits in crop production [Aplicación foliar de nutrientes: Desafíos y límites en la producción de cultivos]. *Proceedings of the 2nd International Workshop on Foliar Fertilization [Actas del 2do Taller Internacional de Fertilización Foliar]*. Fertilizer Society of Thailand. Bangkok, Thailand.
- Salisbury, F. y Ross, C. (2000). *Fisiología de las plantas*. Madrid: Paraninfo.
- Schönherr, J. (2006). Characterization of aqueous pores in plant cuticles and permeation of ionic solutes [Caracterización de poros acuosos en cutículas de plantas y permeación de solutos iónicos]. *Journal of Experimental Botany*, 57, 2471-2491.
- Schönherr, J. y Bukovac, M. (1972). Penetration of stomata by liquids. Dependence on surface tension, wettability, and stomatal morphology [Penetración de los estomas mediante líquidos. Dependencia de la tensión superficial, la humectación y la morfología estomática]. *Plant Physiology*, 49, 813-819.
- Soria Idrovo, N. (2008) Nutrición foliar y defensa natural. XI Congreso Ecuatoriano de la Ciencia del Suelo. Recuperado de <http://www.secsuelo.org>
- Stevens, P., Baker, F. y Anderson, N. (1988). Factors affecting the foliar absorption and redistribution of pesticides. 2. Physicochemical properties of the active ingredient and the role of surfactant [Factores que afectan la absorción foliar y la redistribución de plaguicidas. 2. Propiedades Fisicoquímicas del ingrediente activo y rol de los agentes tensoactivos]. *Pesticide Science*. 24, 31-53.
- Tarango, R. (1992). Surfactantes y su uso en las aspersiones foliares. *Agromundo*, 5, 26-31.
- Trejo-Téllez, L., Rodríguez-Mendoza, M. y Alcántar-González, G. (2007a). Fertilización foliar. En Alcántar-González, G. y Trejo-Téllez, L. (Eds), *Nutrición de cultivos* (pp 325-371). México: Mundi-Prensa.
- Trejo-Téllez, L., M. Rodríguez-Mendoza, Alcántar-González, G. y Gómez-Merino, F. (2007b). Micronutrient foliar fertilization increases quality of tomato (*Lycopersicon esculentum* L.) in alkaline soils [La fertilización foliar de micronutrientes incrementa la calidad del tomate (*Lycopersicon esculentum* L) en suelos alcalinos]. *Acta Horticulturae*, 729, 301-306.
- Trinidad Santos, A. y Aguilar Manjarrez, D. (2000). Fertilización foliar, un respaldo importante en el rendimiento de los cultivos. *Terra*, 17, 247-255.
- Tyree, M., Scherbatskoy, T. y Tabor, C. (1990a). Leaf cuticles behave as asymmetric membranes. Evidence from the measurement of diffusion potentials [Las cutículas de la hoja se comportan como membranas asimétricas. Evidencias obtenidas a partir de la medición de potenciales de difusión]. *Plant Physiology*, 92, 103-109.

- 
- Tyree, M., Tabor, C. y Wescott, C. (1990b). Movement of cations through cuticles of *Citrus aurantium* and *Acer saccharum* [Movimiento de cationes a través de las cutículas de *Citrus aurantium* y *Acer saccharum*]. *Plant Physiology*, 94, 120-126.
- Weinbaum, S., Brown, P. y Johnson, R. (2002). Application of selected macronutrients (N, K) in deciduous orchards: physiological and agro technical perspectives [Aplicación de macronutrientes seleccionados (N, K) en huertos caducifolios: perspectivas fisiológicas y agro técnicas]. *Acta Horticulturae*, 594, 59-64.
- Wójcik, P. (2004). Uptake of mineral nutrients from foliar fertilization [Absorción de nutrientes minerales mediante fertilización foliar]. *Journal of Fruit and Ornamental Plant Research*, 12, 202-204, 212-213.