

Universidad de Granada

Facultad de Ciencias

**Estudio de la nutrición mineral de un arbusto
mediterráneo (*Capparis* sp)**

Tesis Doctoral

Francisco Ignacio Pugnaire de Iraola

1989

T-17-74




Universidad de Granada

Facultad de Ciencias

BIBLIOTECA UNIVERSITARIA
GRANADA
Nº Documento 29262
Nº Copia 29315



Estudio de la nutrición mineral de un arbusto mediterráneo (Capparis sp)

 BIBLIOTECA
UNIVERSITARIA DE GRANADA
Biblioteca de la Facultad de Ciencias
Nº Documento 630096541
Nº Copia 630241541

Tesis Doctoral

Francisco Ignacio Pugnaire de Iraola

1989

Estudio de la nutrición mineral de un arbusto mediterráneo (Capparis sp)

*Tesis doctoral defendida en la Facultad de Ciencias de la Universidad de
Granada el 9 de Febrero de 1989, ante un tribunal formado por*

Dr.D. José Andrés Cañadell	Presidente
Dra.Dña. Carmen Lluch Pla	Vocal
Dr.D. Aniceto Juan Sánchez Raya	Vocal
Dr.D. Juan Puigdefábregas Tomás	Vocal
Dra.Dña. Isabel Agüi	Secretaria

Obtuvo la calificación de *Apto cum Laude*.



UNIVERSIDAD DE GRANADA
FACULTAD DE CIENCIAS

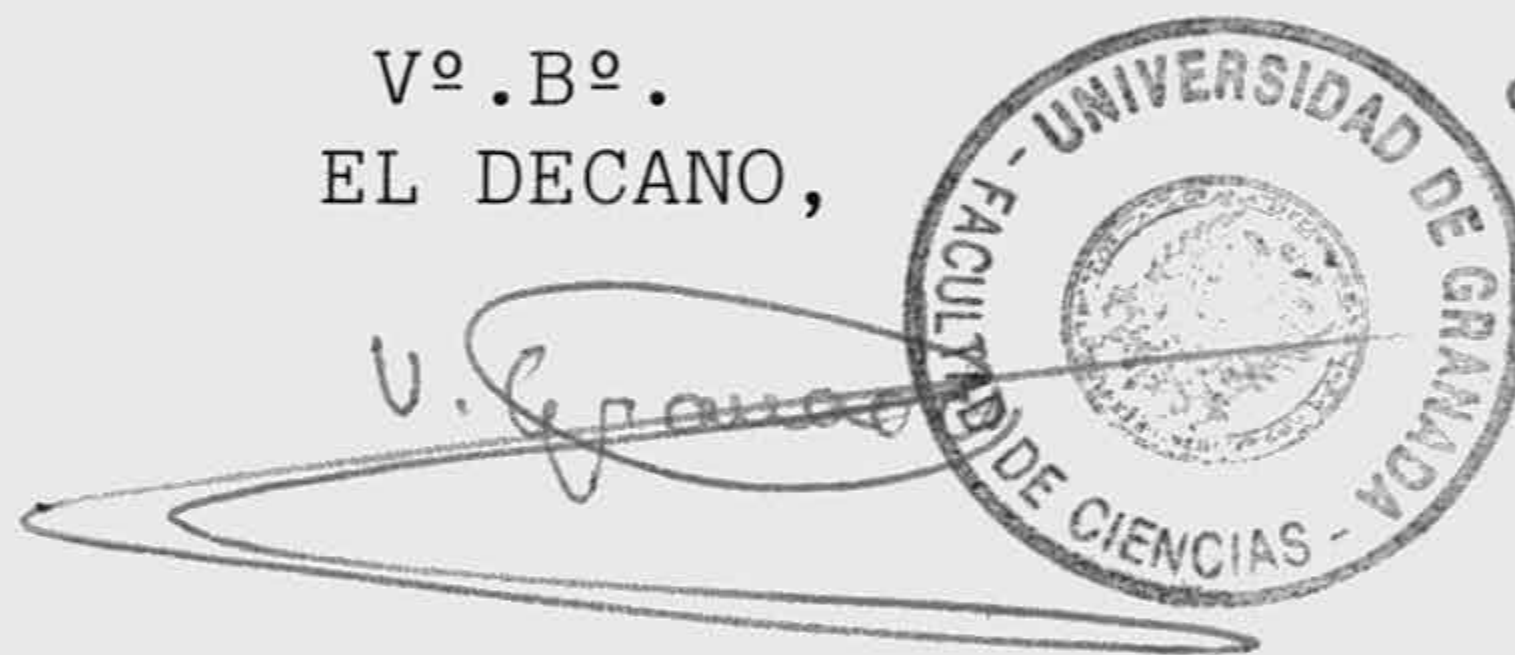
DON JUAN DE DIOS PEREZ JIMENEZ; PROFESOR TITULAR
Y SECRETARIO DE LA FACULTAD DE CIENCIAS DE LA -
UNIVERSIDAD DE GRANADA.-

Núm. 385

C E R T I F I C O: Que la presente Tesis
Doctoral corresponde a la presentada
en ésta Facultad por D. Francisco Ig-
nacio Pugnaire de Iraola y que fue ca-
lificada con Apto "Cum Laude" el dia
9 de Febrero de 1.989 por el Tribunál
correspondiente, y que fue aprobado -
en Comisión de Doctorado celebrada el
dia 18 de Enero de 1.989, siendo el -
Titulo de la Tesis: "Estudio de la -
nutrición mineral de un arbusto medi-
terraneeo (Capparis sp)".

Y para que conste expido la presente cer-
tificación con el Vº.Bº. del Ilmo. Sr. Decano
en Granada a seis de Marzo de mil novecientos
ochenta y nueve.

Vº.Bº.
EL DECANO,

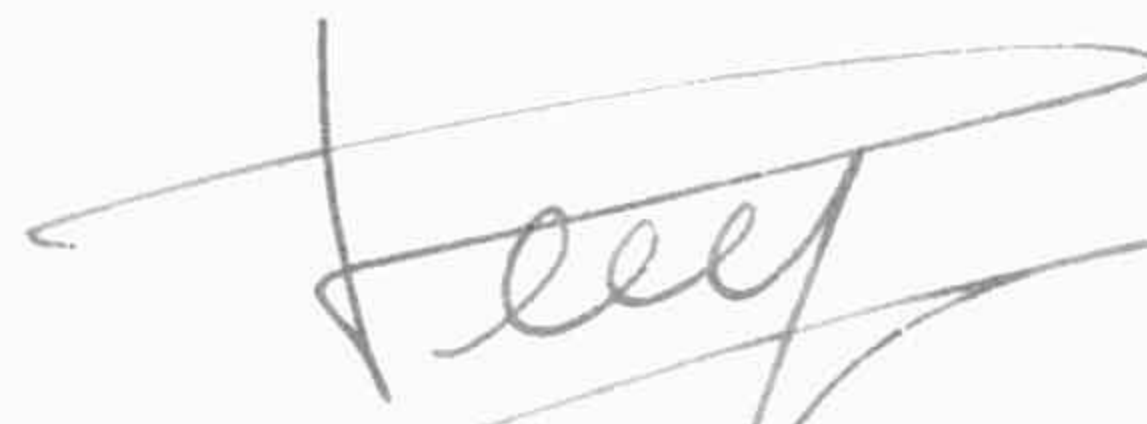


UNIVERSIDAD DE GRANADA
Facultad de Ciencias
Fecha 30 MAR. 1989
SALIDA NUM. 385

Estudio de la nutrición mineral de un arbusto mediterráneo (Capparis sp)

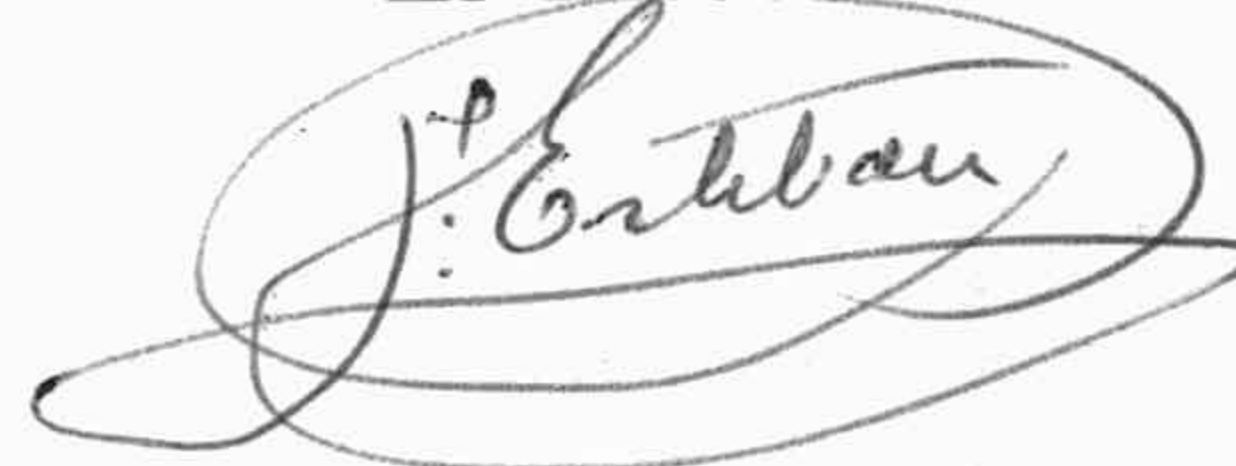
Memoria presentada para optar al título de Doctor en Ciencias Biológicas por el Licenciado D. Francisco Ignacio Pugnaire de Iraola; ha sido dirigida por el Dr. D. Eduardo Esteban Velasco, Profesor de Investigación del Consejo Superior de Investigaciones Científicas.

Granada, 21 de Diciembre de 1988



Francisco Ignacio Pugnaire de Iraola

El Director



Dr. D. Eduardo Esteban Velasco
Profesor de Investigación del C.S.I.C.
Estación Experimental del Zaidín

El que suscribe, D. Luis Recalde Manrique, Catedrático de Fisiología Vegetal de la Universidad de Granada, ha examinado la tesis doctoral presentada por el Licenciado D. Francisco Ignacio Pugnaire de Iraola, titulada ESTUDIO DE LA NUTRICIÓN MINERAL DE UN ARBUSTO MEDITERRÁNEO (*Capparis* sp), y considerando que cumple los requisitos exigidos por la legislación vigente para la obtención del título de Doctor en Ciencias Biológicas, manifiesta que no tiene inconveniente en ser el ponente de la misma.

Granada, 21 de Diciembre de 1988



Prof. Dr. D. Luis Recalde Manrique
*Catedrático de Fisiología Vegetal de
la Universidad de Granada*

Esta Tesis Doctoral se ha llevado a cabo en la ESTACIÓN EXPERIMENTAL DE ZONAS ARIDAS de Almería, del Consejo Superior de Investigaciones Científicas, y en la ESTACIÓN EXPERIMENTAL DEL ZAIDÍN, de Granada (C.S.I.C.).

a mis padres

AGRADECIMIENTOS

Quiero manifestar mi más profundo agradecimiento al Dr. D. Eduardo Esteban Velasco, Profesor de Investigación del CSIC, que a lo largo de numerosas conversaciones, durante años, me ha ido formando en los secretos del quehacer científico y de la nutrición mineral de las plantas.

A la Estación Experimental de Zonas Áridas (CSIC) de Almería, donde he desarrollado la mayor parte de este trabajo, y especialmente a su Director, Dr. D. Juan Ramón Vericad, debo las facilidades que lo han hecho posible.

A los miembros de la Unidad Estructural de Química Agrícola, de la Estación Experimental del Zaidín, donde se han llevado a cabo los análisis y donde he recibido siempre una calurosa acogida.

A José Luis Díaz (SIA, Sevilla) que me ha ayudado en la tipificación de suelos; al Dr. D. José Ferreira (E.E. Venta del Llano, Jaén) que ha realizado los análisis de semillas; a la Dra. Gloria Urbano (Facultad de Farmacia de Granada), que ha realizado alguno de los análisis de frutos; al Dr. Fernández López (Colegio Universitario de Jaén) que me ha proporcionado datos de distribución y ha revisado algún capítulo, lo mismo que Roberto Lázaro; D. Domingo Fernández, D. Carlos García y D. José Luis Martínez me han ayudado cuando ha hecho falta; al Sr. Heinz W. Hagen, que me ha facilitado su finca para alguna de las experiencias.

Todos ellos merecen mi más sincero agradecimiento. Especialmente Mercedes Lao, que ha mecanografiado la mayor parte de los textos.

Así mismo, a todos los que de una manera u otra me han ayudado, deseo manifestar mi gratitud.

Por último, quiero agradecer a la Caja de Ahorros de Almería, y en particular a su Director General, la ayuda prestada, sin la cual no se podría haber realizado el trabajo.

INDICE

I OBJETIVOS

II INTRODUCCION

1. Nutrición mineral de las plantas	23
1.1 Nutrición mineral	25
1.2 Sistemas naturales y artificiales	26
1.3 Absorción de nutrientes	27
1.4 Función de los principales nutrientes	31
1.4.1 Nitrógeno	31
1.4.2 Fósforo	34
1.4.3 Potasio	35
1.4.4 Calcio	35
1.4.5 Magnesio	36
1.4.6 Microelementos	37
1.5 Respuestas a la limitación de nutrientes	38
1.6 Estrategias ecológicas de las plantas	40
1.7 Almacenamiento estacional de nutrientes	44

1.8 Eficiencia en el uso de los nutrientes	46
1.9 Plantas perennes y esclerofilia	48
1.10 Envejecimiento de la hoja y retranslocación de nutrientes	51
1.11 Micorrizas	54
2. La alcaparra	59
2.1 Introducción	61
2.2 Taxonomía y distribución geográfica	67
2.3 Características quimiotaxonómicas	89
2.4 Anatomía	94
2.5 Genética	100
2.6 Farmacología	103
2.7 Fitopatología	109
2.8 Ecología	119
2.9 Técnicas culturales	126
2.10 Evolución del cultivo	148

III MATERIAL Y METODOS

1. Estudios de campo	157
1.1 Selección de localidades	157
1.2 Clima	167
1.3 Vegetación	171
1.4 Toma de muestras y análisis de suelos	173
1.5 Toma de muestras y análisis de hojas	173
1.5.1 Preparación de la muestra	175
1.5.2 Elementos determinados y métodos analíticos	176
1.6 Análisis de frutos y semillas	177
2. Estudios en macetas	178
2.1 Plantación	178
2.2 Diseño experimental y estadístico	179
2.3 Toma de muestras y análisis químico	181

3. Indices fisiológicos	182
3.1 Equilibrios fisiológicos	182
3.2 Índice vegetativo	183
3.3 Índice de hierro	185
3.4 Eficiencia en el uso de los nutrientes	186
3.5 Retranslocación de nutrientes	187

IV RESULTADOS Y DISCUSION

1. Cultivo en macetas

1.1 <i>Primer año</i>	191
1.1.1 Producción de hojas y tallos	191
1.1.2 Concentración de nutrientes en hoja	196
1.1.3 Equilibrio de nutrientes	200
1.1.4 Concentración de nutrientes en tallo	203
1.1.6 Equilibrio en tallo	206
1.1.7 Extracción total de nutrientes	208

1.2 Segundo año

1.2.1 <i>Primer corte</i>	211
1.2.1.1 Cultivo y producción	211
1.2.1.2 Concentración de nutrientes	214
1.2.1.3 Equilibrio de nutrientes	218
1.2.1.4 Extracción de nutrientes	221
1.2.1.5 Nutrientes en tallo	226
1.2.1.6 Equilibrio de nutrientes en tallo	229
1.2.1.7 Extracción total de nutrientes	232
1.2.2 <i>Segundo corte</i>	
1.2.2.1 Cultivo y producción	234
1.2.2.2 Concentración de nutrientes	236
1.2.2.3 Equilibrio de nutrientes	240
1.2.2.4 Extracción de nutrientes	243
1.2.2.5 Nutrientes en tallo	245
1.2.2.6 Equilibrio de nutrientes en tallo	246
1.2.2.7 Extracción de nutrientes	248
1.3 <i>Respuesta a la fertilización</i>	249

2. Datos de campo

2.1 *Ciclo 1*

2.1.1 Crecimiento	257
2.1.2 Concentración de nutrientes	259
2.1.3 Equilibrio de nutrientes	268
2.1.4 Contenido en nutrientes de la hoja	271
2.1.5 Eficiencia en el uso de los nutrientes	275

2.2 *Ciclo 2*

2.2.1 Características generales y crecimiento	285
2.2.2 Concentración de nutrientes	289
2.2.3 Equilibrio de nutrientes	293
2.2.4 Contenido en nutrientes de la hoja	295
2.2.5 Eficiencia en el uso de los nutrientes	297

2.3 *Ciclo 3*

305

2.4 *Ciclo 4*

2.4.1 Características y crecimiento	308
2.4.2 Concentración de nutrientes	313
2.4.3 Equilibrio de nutrientes	315
2.4.4 Contenido en nutrientes de la hoja	318
2.4.5 Eficiencia en el uso de los nutrientes	320

2.5 *Ciclo 5*

2.5.1 Crecimiento	325
2.5.2 Concentración de nutrientes	327
2.5.3 Equilibrio de nutrientes	332
2.5.4 Contenido en nutrientes de la hoja	337
2.5.5 Eficiencia en el uso de los nutrientes	339

2.6 *Balance global*

346

3. **Retranslocación de nutrientes**

3.1 Datos de macetas	353
3.2 Datos de campo	362

4. Frutos

4.1 Toma de muestras	371
4.2 Concentración de nutrientes en el fruto	373
4.3 Equilibrio de nutrientes	376
4.4 Acumulación de nutrientes en el fruto	381
4.5 Eficiencia en el uso de los nutrientes	382
4.6 Variación de la nutrición mineral del fruto con el tiempo	385
4.7 Variación de los equilibrios con la maduración	394
4.8 Variación del contenido en nutrientes y de la eficiencia en el uso de los nutrientes	394
4.9 Valor nutritivo	401

5. Asociaciones simbióticas en la rizosfera

5.1 Micorrizas	405
5.2 Organismos fijadores de nitrógeno	406

V CONCLUSIONES 409

VI BIBLIOGRAFIA 415

OBJETIVOS

La alcaparra es un arbusto típico de la región mediterránea, ampliamente citado en los más antiguos tratados agrícolas por la multiplicidad de sus utilizaciones. Aprovechado tradicionalmente por sus botones florales, las plantas silvestres se han mantenido o incluso se han llegado a cultivar en terrenos marginales.

En las tradicionales áreas de producción -Europa meridional, Africa del Norte y las islas mediterráneas- no ha tenido, hasta hace apenas unos años, un peso económico suficiente como para determinar un cultivo especializado. Sin embargo, en el último decenio se ha convertido en una planta de gran interés, experimentando la superficie cultivada un espectacular incremento. Aunque en los dos últimos años se ha estabilizado o incluso disminuido, ante la saturación del mercado, sigue teniendo gran importancia y sus necesidades y características siguen siendo prácticamente desconocidas.

Por otra parte, su capacidad para prosperar en lugares muy degradados, con suelo muy pobre o sin él; la actividad vegetativa que mantiene, aún en las condiciones climáticas más rigurosas del verano, y su capacidad para proteger el suelo pueden hacer de la alcaparra un instrumento útil en la lucha contra la desertización, que tan gravemente amenaza a la región SE de la península.

Se hace, pues, conveniente estudiar la ecología y la fisiología de este arbusto, con objeto de mejorar tanto las técnicas de cultivo como de conocer su estrategia ecológica, por si se puede usar en tareas de reforestación.

Con el presente trabajo, más concretamente, se pretenden alcanzar los siguientes objetivos:

a) Conocer los aspectos de la fisiología de la alcaparra relacionados con la absorción y dinámica de nutrientes

b) Conocer los requerimientos de la planta, las características de su crecimiento y desarrollo.

c) Estudiar su estrategia en el uso de los recursos disponibles, en vista a su empleo en procesos de reforestación.

Capítulo I

Introducción I.I

Nutrición mineral y ecología

1 NUTRICION MINERAL DE LAS PLANTAS

1.1 NUTRICION MINERAL

Nuestro conocimiento de la nutrición mineral de las plantas procede de los estudios que, sobre cultivos de plantas herbáceas fundamentalmente, se realizan desde hace 150 años.

Las afirmaciones de LIEBIG sobre la esencialidad de un cierto número de elementos para el crecimiento de las plantas abrieron el camino a una elevada cantidad de estudios, que han constituido a la nutrición mineral de las plantas como una disciplina científica.

El término "elemento mineral esencial" fue introducido ya por ARNON & STOUT en 1939 para designar a aquellos elementos que no pueden ser sustituidos por otros y en cuya ausencia la planta no puede completar su ciclo de vida; deben además estar relacionados directamente con la actividad metabólica, por lo que no son esenciales aquellos elementos cuyo papel fundamental es, por ejemplo, mantener la presión osmótica. Por esto, en plantas superiores, se consideran esenciales N, P, K, Ca, Mg, S, Fe, Mn, Zn, Cu, B, Mo y Cl, aunque éste último lo es sólo para un restringido número de plantas (MARSCHNER, 1986). Tanto la función como la

concentración de cada uno de ellos es diferente, y varía dependiendo de la especie, la edad y la concentración de otros elementos minerales.

1.2 SISTEMAS NATURALES Y ARTIFICIALES

Existen diferencias fundamentales en la nutrición mineral de las plantas cultivadas respecto a las que crecen en condiciones naturales.

En primer lugar, por el tipo de plantas, pues con el desarrollo de la agricultura se han ido seleccionando especies de gran productividad, en las que la eficiencia en el uso de los nutrientes constituye un factor de selección muy secundario, al contrario que en los sistemas naturales.

Por otra parte, los factores químicos del suelo, como pH, salinidad y disponibilidad de nutrientes determinan la distribución de la vegetación natural, hasta el punto de poder clasificarla en términos ecofisiológicos: calcícolas y calcífugas; halófilas y glicófilas; acidófilas, metalófilas, etc.

El comportamiento de las plantas cultivadas es muy diferente al de las naturales. En suelos deficientes en fósforo, por ejemplo, las plantas cultivadas crecen

pobrementemente, presentan bajos niveles de fósforo en sus tejidos y síntomas visuales de deficiencia. Por el contrario, las plantas silvestres adaptadas a estos sitios tienen niveles relativamente altos de fósforo y no presentan síntomas de deficiencia (CHAPIN & BIELESKY, 1982).

Esta alta eficiencia de las plantas silvestres no se debe a una mayor capacidad de absorción de las raíces para obtener fósforo del suelo o a una mayor eficiencia en el uso del fósforo, sino a un lento crecimiento, que evita el efecto de dilución del elemento (CHAPIN, 1983). Esto es justo lo contrario de lo que se considera como reflejo de una alta eficiencia en plantas cultivadas, consistente en una alta razón entre tejido (en p.s.) producido por unidad de nutriente (BIELESKI & LÄUCHLI, 1983).

1.3 ABSORCION DE NUTRIENTES

En general, existe una gran diferencia entre la concentración de nutrientes del suelo y las necesidades de la planta. Además, el suelo puede contener altas concentraciones de elementos no necesarios para el crecimiento. De esto se deduce que la absorción de nutrientes por la planta está caracterizada por ser selectiva, de forma que unos elementos

minerales son tomados preferentemente, mientras que otros son excluidos; como resultado, la concentración interna puede ser mucho más alta que en el exterior.

Entre las distintas especies, e incluso variedades; se dan diferencias respecto a la absorción. Las necesidades pueden ser muy diversas, y están controladas genéticamente; en algunos casos depende de un simple par de genes, aunque en la mayoría de los casos depende de un sistema genético complejo (GERLOFF & GABELMAN, 1983; GRAHAM, 1984).

La mayor parte de los nutrientes llegan a la raíz por difusión (PRENCHEL, 1979; BARBER, 1984) y ésta es generalmente más lenta que la absorción necesaria para un crecimiento adecuado (NYE, 1977). Algunos elementos, como Ca y Mg, son transportados por el flujo de agua hacia la raíz, a cuyo alrededor se acumulan por ser la absorción mucho más baja que el suministro (MARSCHNER, 1986; CHAPIN, 1980); sólo limitan el crecimiento de las plantas en raras ocasiones, o cuando la forma principal de absorción de N es NH_4^+ (HAYNES & GOH, 1978).

La concentración de nutrientes minerales en el suelo varía mucho, dependiendo de factores tales como humedad, pH, capacidad de intercambio catiónico, potencial redox, materia orgánica, actividad microbiana, etc.

El pH, por ejemplo, influye sobre todo en los cationes. Si baja, o lo hace el potencial redox, la concentración de

Fe, Mn, Zn y Cu se incrementa notablemente (SANDERS, 1983; KINZEL, 1983).

La concentración de nutrientes en la solución del suelo fluctúa considerablemente durante el año (VERESOGLOU & FIHER, 1984). Es predecible un aumento en primavera del flujo de nutrientes, junto a un aumento de la actividad microbiana, así como en otoño-invierno, debido a la caída de la hojarasca y al lavado de las hojas por la lluvia (BAVEL & BADSDATE, 1978; HARRISON, 1979). En estos momentos la absorción por la planta es mayor, la disponibilidad de agua condiciona notablemente la absorción por la raíz, no sólo por la influencia en la difusión de los elementos o en la transpiración. También influye en la distribución de las raíces: cuando se suministra de modo continuo una gran cantidad de agua y nutrientes, sólo se requiere un 10-20% del sistema radical (GREENWOOD, 1983); también influye sobre la profundidad a la que se encuentran las raíces (SCOTT RUSSELL, 1977) y por tanto el horizonte de donde se extraen los nutrientes (FLEIGE et al., 1983). En condiciones naturales, el nivel de nutrientes es normalmente mucho más alto en la parte superior del suelo que en el subsuelo, siguiendo las raíces una tendencia similar (GREENWOOD et al., 1982), proliferando en las zonas más ricas en nutrientes (DREW & SAKER, 1978).

La absorción de un nutriente depende con frecuencia de

la concentración de otros en el suelo y en la planta. En general, la introducción en el citoplasma de un ión requiere su unión más o menos específica con transportadores de la membrana. Entre iones de similares características fisicoquímicas se da una competencia para unirse a esos transportadores (BEHL & JESCHKE, 1982; BERTL et al., 1984; HEENAN & CAMPBELL, 1981; EPSTEIN, 1972). También puede darse un sinergismo: la estimulación de la absorción de un catión por un anión y al revés (efecto Viets).

Existe una gran variedad de interacciones, tanto específicas como inespecíficas (ROBSON & PITMAN, 1982). Las interacciones entre dos nutrientes minerales son importantes cuando el nivel de ambos está próximo a la deficiencia. Incrementando entonces el suministro de uno sólo se estimula el crecimiento, que en cambio causa la deficiencia del otro, por el efecto mal llamado "de dilución" (RASMUSSEN et al., 1977; BANSAL et al., 1983).

Ya en el tallo, los nutrientes móviles se dirigen preferentemente a los lugares de mayor actividad meristemática (McINTIRE, 1977; BENNER & BAZZAZ, 1985, 1987), en una distribución dirigida por la actividad hormonal (ZEEVAART & BOYER, 1984; KRAUS & MARSCHNER, 1982; MARSCHNER, 1986).

1.4 FUNCIONES DE LOS NUTRIENTES

Nitrógeno

El contenido de N de una planta es un carácter fenotípico, determinado por la interacción entre genotipo y medio. Por su papel central en todos los procesos metabólicos es un elemento crítico en el crecimiento de la planta. Es absorbido por la planta como nitrato y amonio, siendo incorporado a los compuestos orgánicos en la raíz, mientras que el nitrato es móvil en el xilema y puede ser también almacenado en las vacuolas de raíces, tallos y órganos de reserva. La acumulación de nitrato en vacuolas tiene gran importancia para el balance entre aniones y cationes (JUNGK, 1970; HUNTER et al., 1982) y para la osmoregulación, particularmente de las plantas llamadas "nitrófilas", como *Chenopodium album* y *Urtica dioica* (SMIRNOFF & STEWART, 1985). No obstante, el nitrato debe ser reducido a amonio, para ser incorporado a las estructuras de la planta, en un proceso de importancia capital regulado por dos enzimas: nitrato y nitrito reductasa (BEEVERS & HAGEMAN, 1983; ULLRICH, 1983; TIMPO & NEYRA, 1983).

El contenido en N de diferentes tejidos de una planta puede variar entre 0,03 y 7% sobre el peso seco (MATTSON,

1980).

Las más altas concentraciones (3-7%) se dan en tejidos jóvenes, en crecimiento activo, o en tejidos de almacenamiento, como semillas (PEARSON & MUIRHEAD, 1984).

Tan pronto como cesa el crecimiento, desciende la concentración de N, declinando gradualmente durante la estación de crecimiento hasta la senescencia del tejido, cuando baja rápidamente otra vez debido a una mínima síntesis de proteínas, hidrólisis y translocación a las partes perennes de la planta (MATTSON, 1980; HAYNES, 1986). La formación del fruto y las semillas requiere una gran cantidad de N, que es movilizado desde las hojas (HAYNES, 1986; BENNER & BAZZAZ, 1987).

La mínima concentración (0,5-1,5%) se da en la senescencia; entonces, el N es sólo el 20-40% del máximo (WHITTAKER et al., 1979).

En general, el nivel de N en la hojarasca depende de la concentración del tejido vivo (RODIN, 1967; VITOUSEK, 1982; BIRK & VITOUSEK, 1985).

Los órganos de la planta que tienen altas tasas de renovación (flores, frutos, hojas, etc) contienen más N que los demás tejidos (ej.: el leño y el xilema de los árboles tienen el más bajo nivel de N, sobre el 0,2%).

La demanda de N es alta durante los estadios juveniles, pero declina con la edad (MOONEY et al., 1981), cuando los

tejidos pobre en N se incorporan a la estructura de la planta. La disminución del crecimiento de la planta con la edad puede estar relacionada con el descenso de niveles de N, pero discernir entre cual es la causa y cual el efecto es difícil. Puede ser causada por una disminución en la disponibilidad de N, debida al desarrollo de la planta, con demandas superiores al disponible. De hecho, cuando se suprime el aporte de NO₃ se produce una caída del crecimiento en los tallos y en la actividad nitrato-reductásica (BLOM-ZANDSTRA & LAMPA, 1983). SELIGMAN et al., (1975) mantienen que una reducida disponibilidad de N causa una prematura reducción del crecimiento y la senescencia.

El aporte de N, por el contrario, puede llevar consigo importantes cambios, tanto en la cantidad como en la calidad de N. Aumenta rápidamente la concentración, retrasando la senescencia del tejido y estimulando el crecimiento, al tiempo que inhibe la elongación de la raíz (MARSCHNER, 1986). Aumenta la cantidad de proteínas, al estimular la división celular y la elongación, así como la actividad, fotosintética (FARGERSTROM & LOHM, 1977).

En el caso de limitaciones en la disponibilidad de N, la planta responde con una serie de adaptaciones fenotípicas que determinan la estrategia ecológica de la planta.

Fósforo

Es absorbido como ión fosfato, y permanece en el interior de la planta como fosfato inorgánico o unido a cadenas carboxílicas. Una de sus funciones más importantes es estructural, pues forma parte de los ácidos nucleicos y de los fosfolípidos de las membranas. Otra función muy importante es su intervención en la transferencia de energía (ATP). En el citoplasma de la célula predominan los ésteres fosfóricos, mientras que en las vacuolas es dominante la fracción inorgánica: 85 al 95% (BIELESKY & FERGUNSON, 1983). El requerimiento de P para un óptimo crecimiento se sitúa entre el 0,3 y el 0,5% del peso seco de la planta. Cuando es deficiente se retarda el crecimiento, y con frecuencia aparece una coloración rojiza, por la formación de antocianinas. También se observa un color verde oscuro en las hojas, debido a que no se retarda la formación de clorofila, como sucede con la expansión de las células y las hojas, por lo que la concentración de clorofila es alta, aunque la eficiencia es baja (RODIN & EIDENBOCK, 1984). Por su importancia metabólica se puede considerar como uno de los más limitantes del crecimiento, particularmente en la etapa reproductiva.

Potasio

Es un ión de gran movilidad, cuyas principales funciones son de tipo enzimático y osmoregulador. Su alta concentración en el citoplasma es necesaria para contrarrestar a los aniones, y mantener el pH entre 7 y 8. Interviene directa o indirectamente en la actividad de más de 50 enzimas (SUELTER, 1970) y, como el más importante soluto inorgánico, juega un papel primordial en procesos tales como la expansión celular, movimientos de los estomas, nastias, etc (MARSCHNER, 1986).

Las necesidades para un crecimiento adecuado se sitúan entre el 2 y 5% del peso seco. Cuando es deficiente, se retarda el crecimiento y es transportado a los meristemos desde las hojas maduras y los tallos, que pueden necrosarse. Del K depende la alta susceptibilidad de las plantas al ataque de los hongos y también la calidad de los frutos.

Calcio

Tiene muy escasa movilidad dentro de la planta y se encuentra siempre en una alta concentración, principalmente localizado en la pared celular. Interviene en la expansión de la célula, como estabilizador de la membrana y en la modulación de enzimas (HANSON, 1984; KIRBY & PILBEAM, 1984). Por ello, su función es importante frente a la acción de los

parásitos. Su concentración varía de 0,1 a más del 5% del peso seco, dependiendo de las condiciones de crecimiento de la planta y del órgano. El requerimiento de Ca es mucho más bajo en monocotiledóneas que en dicotiledóneas (LONERAGAN et al., 1968). La adaptación a altos niveles de Ca origina unas modificaciones fisiológicas en las que se basa la estrategia de las plantas calcícolas (BOUSQUET et al., 1981; MONESTIEZ et al., 1982).

Magnesio

Catión divalente cuya absorción está dificultada por otros cationes como K^+ , NH_4^+ , Ca^{2+} y Mn^{2+} (KURVITS & KIRBY, 1980; HEENAN & CAMPBELL, 1981). La deficiencia de Mg por este motivo es frecuente.

Forma complejos ternarios con enzimas; una proporción muy alta está relacionada con el control de pH y el balance de iones y forma parte de la clorofila. Su concentración óptima está en torno al 0,5%. En caso de deficiencia aparece una fuerte clorosis y se almacenan azúcares en órganos de reserva.

Micronutrientes

En comparación con los nutrientes más importantes, los micronutrientes presentan problemas más localizados y han recibido menos atención hasta el momento, aunque su deficiencia o exceso dificulta el crecimiento de las plantas de forma muy generalizada (MARSCHNER, 1986).

Su función principal es la de cofactores enzimáticos, como hemoproteínas y Fe-S proteínas (SANDMANN & BOGER, 1983) en el caso del hierro.

También manganeso, cinc y cobre están relacionados con los enzimas (SEVILLA et al., 1980; VAUGHAN et al., 1982; EDWARDS & WALKER, 1983; LASTRA et al., 1987). No está claro, sin embargo, el papel fisiológico del boro. Según LEWIS (1980) es principalmente extracelular, y está relacionado con la lignificación y la diferenciación del xilema.

El nivel normal de Fe varía entre 50 y 150 ppm. Puede ser "inactivado" por una elevada concentración de calcio, dando lugar a una clorosis (CHEN & BARAK, 1982; MENGEL et al., 1984). El nivel crítico en Mn se encuentra entre 10 y 20 ppm en hojas maduras (OHKI et al., 1979; a elevada concentración puede ser tóxico (FOY, 1983), variando de una planta a otra (EDWARDS & ASHER, 1982). El cinc también es tóxico por encima de 400-500 ppm, causando deficiencias por debajo de 15-20 ppm (WHITE et al., 1979). El Cu presenta

niveles normales de 5 a 15 ppm, llegando hasta 30 ppm (LASTRA et al., 1987) y por encima es tóxico (ROBSON & RENTER, 1981). En algunas especies silvestres se observa una gran tolerancia al cobre o a otros metales, que pueden llegar a constituir hasta el 0,1% del peso seco. Son las especies denominadas metalófilas (ERNST, 1982; WOOLHOUSE, 1983).

En el caso del boro, la deficiencia aparece por debajo de 5-10 ppm en monocotiledóneas y entre 30 y 100 ppm en dicotiledóneas, siendo muy tóxico para algunas plantas a partir de 100 ppm (BERGMAN, 1984).

1.5 RESPUESTAS A LA LIMITACION DE NUTRIENTES

La relación existente entre el crecimiento de una planta (generalmente expresado como producción de materia seca) y la disposición de nutrientes muestra una curva con tres regiones bien definidas. La primera, llamada de deficiencia, indica un crecimiento directamente proporcional a la cantidad de nutriente suministrado. La segunda presenta una zona plana, en la que a un aumento de nutrientes no corresponde un mayor crecimiento. La tercera es la zona de toxicidad, en la que el crecimiento disminuye al aumentar el suministro del nutriente. Una curva parecida relaciona el crecimiento con la

concentración en el tejido. Al principio, a un ligero aumento de concentración corresponde un gran incremento del crecimiento; en ocasiones, la curva puede comenzar en forma de C, debido a que el incremento en el nutriente que limita produce un crecimiento tal que disminuye su nivel en tejido (BATES, 1971), debido también posiblemente a una falta de movilización de nutrientes (REUTER et al., 1981). Este efecto frecuentemente se denomina de "dilución", aunque no se trata propiamente de eso sino de un mayor consumo del elemento (ESTEBAN, 1975). La disposición de agua y nutrientes en el suelo muestra una gran variabilidad, determinando, junto a otros factores como pH y salinidad, la distribución de la vegetación natural. Así, gran parte de las plantas presentan deficiencias de algún tipo, por acidez del suelo, falta de agua, salinidad, etc.

Centrándonos en las regiones áridas o semiáridas, el principal factor limitante es el agua, aunque algunos autores indican que también el N limita el crecimiento (GUTIERREZ & WHITFORD, 1987 a,b; SKUJINS, 1981), lo mismo que el fósforo u otros elementos.

La respuesta de la planta a las condiciones nutritivas del medio es una adaptación fenotípica, con una serie de manifestaciones a diversos niveles.

1.6 ESTRATEGIAS ECOLOGICAS DE LAS PLANTAS

GRIME (1974), basándose en los factores externos que limitan la biomasa de la planta, define tres estrategias primarias en el comportamiento evolutivo de las plantas. La "perturbación", definida como la total o parcial destrucción de la biomasa de la planta por fuego, herbívoros, etc, y el "estrés", o condiciones ambientales que restringen el crecimiento, como temperaturas, escasez de agua o nutrientes, etc. da lugar a tres posibles combinaciones que marcan los distintos tipos de estrategia. En el caso de bajo estrés y baja perturbación del medio tenemos las plantas "competitivas" (C); si el estrés es alto y la perturbación baja, las plantas "estrés-tolerantes" (S) y con estrés bajo y perturbación alta las "ruderales" (R). Una cuarta combinación no sería posible, pues el caso de estrés alto y perturbación alta impediría el desarrollo de las plantas.

Las tres estrategias así definidas, C, S y R, son casos extremos entre los que las plantas se encuentran, reuniendo en cada caso particular los caracteres resultantes de las presiones de selección. C y R ocuparían típicamente medios ricos, potencialmente más productivos, mientras que las plantas S se encontrarían en sitios pobres. C y R presentan altas tasas de crecimiento y una corta longevidad de las

hojas y las S, características opuestas. La forma de vida de C y S, no obstante, es similar, pues se trata de plantas perennes, mientras que las S son todas anuales. Las ruderales requieren altos niveles de N para sostener un rápido crecimiento y reproducirse en un corto periodo de vida, por lo que el alivio del estrés de N les lleva a un incremento del desarrollo vegetativo (GUTIERREZ & WHITFORD, 1987b). Esto se refleja en el hecho de que el 75% de las plantas anuales europeas se dan principalmente en suelos con un contenido de N medio o alto (ELLEMBERG, 1974) y en el 25% restante se encuentran plantas de medios pobres, asociadas a organismos fijadores de N.

Arbustos y árboles S tienen menos nitrógeno que los correspondientes C (MATTSON, 1980).

Dentro de una determinada forma de vida, las plantas perennes parecen estar relacionadas con situaciones de estrés y niveles bajos de nutrientes (KRUGER, 1987). Las plantas gimnospermas perennes tienen aproximadamente la mitad del N de las angiospermas caducas, a igualdad de condiciones ambientales, y entre unas y otras se encontrarían las esclerófilas mediterráneas (ESCARRE et al., 1987), propias de lugares al menos limitados por la escasez de agua, y por tanto S en la clasificación de GRIME.

En resumen, el modelo de GRIME propone que la vegetación que se desarrolla en un lugar concreto y en un momento

determinado es el resultado de un equilibrio establecido entre la intensidad del estrés y la perturbación, que controlan la intensidad de la competencia. A largo plazo, este control tiene lugar por la modificación de las especies y la composición genotípica de la vegetación, a través de un efecto selectivo sobre extinción y emigración (GRIME, 1988). Predica que los lugares de baja productividad (por escasez de nutrientes) serán ocupados por especies perennes de crecimiento lento, mientras que las plantas anuales ocuparían lugares de alta productividad (GRIME, 1985).

En una revisión de la bibliografía sobre la nutrición mineral de las plantas silvestres CHAPIN (1980) propone dos tendencias opuestas en los tipos de plantas propios de lugares fértiles e infértiles.

Los primeros se caracterizan por la presencia de plantas con una alta velocidad de crecimiento, que resulta claramente ventajosa a la hora de dominar los recursos disponibles. Tienen baja relación tallo/raíz, pues ésta posee gran capacidad de absorción de nutrientes, y responde rápidamente a las variaciones externas de concentración con un mayor o menor nivel de elementos en el tejido. Por ello tiene una alta tasa de respiración y de fotosíntesis y reservas de carbohidratos. Esta capacidad declina con la edad, por lo que exige para mantenerse una más alta velocidad de renovación, con la pérdida de nutrientes que lleva aneja. Por el

contrario, las plantas características de sitios pobres en nutrientes presentan una lenta velocidad de crecimiento y una lenta capacidad de absorción de la raíz. Aumentan la eficiencia con una elevada relación raíz/tallo y con la presencia de micorrizas, que son la consecuencia de una lenta velocidad de renovación, y que le permite mejorar la capacidad de absorción. Pueden almacenar gran cantidad de nutrientes en los órganos de reserva, y aumentan su concentración en tejido en las épocas de mayor disponibilidad, aunque no crecen por ello más deprisa. La deficiencia se manifiesta sólo por un ligero descenso en la concentración, y no aparecen síntomas visuales. El nivel normal de metabolismo se mantiene a bajas concentraciones en tejido; por ello se pueden mantener altas producciones a baja fertilidad y largos periodos de supervivencia cuando escasean los nutrientes.

En el caso de las plantas de crecimiento lento, CHAPIN (1988) indica las posibles ventajas que presentarían:

- 1) Pueden absorber más lentamente los nutrientes, evitando el agotamiento del suelo.
- 2) Encajan bien en lugares poco fértiles, por sus escasos requerimientos.
- 3) Almacenan reservas durante los flujos de nutrientes.

1.7 ALMACENAMIENTO DE NUTRIENTES

Los hábitats poco fértiles están dominados por plantas perennes (GRIME & HUNT, 1975), para las que es de vital importancia el almacenamiento de nutrientes en tejidos no fotosintéticos. Su rápido desarrollo en primavera está sostenido por los nutrientes almacenados más que por los absorbidos. Además, el incremento en la cantidad de nutrientes de la hoja en primavera coincide con un descenso de N y P en tallos y raíces (CHAPIN, 1980). Estos elementos son reemplazados durante el verano por los reabsorbidos del suelo y, en otoño, por los procedentes de las hojas (McNAUGHTON, 1983; LEE et al., 1983). La acumulación y distribución de los nutrientes puede estar afectada por las limitaciones fisiológicas y morfológicas impuestas por el desarrollo (WATSON & CASPER, 1984) e implica translocación entre estructuras vegetativas y reproductivas (BAZZAZ & REEKIE, 1985). Los elementos se distribuyen independientemente unos de otros, según las necesidades de cada parte de la planta en cada momento (BENNER & BAZZAZ, 1987).

Por la asincronía del crecimiento de las distintas partes de la planta, un mismo nutriente puede ser reutilizado varias veces durante el mismo ciclo vegetativo (CHAPIN &

JOHNSON, 1980).

El declive de N, P y K en las hojas de especies caducas es debido al crecimiento de la planta, que emplea los nutrientes en la síntesis de elementos estructurales y enzimas, provocando un efecto similar a una "dilución". En contraste, las plantas perennes mantienen los nutrientes en la hoja a niveles más bajos y más estables (CHAPIN & JOHNSON, 1980; CRAY & SCHLESINGER, 1983; ESCARRE et al., 1987) y pueden ganar nutrientes por consumo de lujo durante los periodos en que no hay crecimiento (MOONEY & RUNDEL, 1979).

El crecimiento de hojas y tallos en las plantas perennes comienza más tarde y de una forma más gradual que en las de hoja caduca, por lo que pueden ser mantenidos por absorción directa de los nutrientes del suelo, y almacenarlos en otoño-invierno (CHAPIN & JOHNSON, 1980); las hojas de estas plantas aparecen pues como lugares de almacenamiento de nutrientes, tan importantes como tallos y raíces (FARGERSTRÖM & LOHM, 1977). Este mecanismo faculta a la planta para el crecimiento cuando el agua, la temperatura y la radicación sean favorables, liberándola en cierto modo de la dependencia del suelo.

Los distintos compuestos nitrogenados orgánicos o inorgánicos y los de fósforo varían a lo largo del ciclo vegetativo (CHAPIN & KEDROWSKY, 1983). El almacenamiento de N y P durante el invierno, y en tiempo de consumo de lujo, tiene lugar primariamente como arginina y fosfato inorgánico en

las vacuolas (BIELESKY, 1973; CHAPIN, 1980), excepto en algunas especies asociadas a micorrizas que contienen polifosfatos (MARTIN et al., 1983; COX et al., 1980).

1.8 EFICIENCIA EN EL USO DE LOS NUTRIENTES

La existencia de diferentes niveles críticos en cuanto a la deficiencia de nutrientes es un carácter genotípico que puede ser debido a diferencias en cuanto a la utilización de un nutriente determinado. En términos fisiológicos esto puede ser expresado como materia seca producida por unidad de nutriente.

La eficiencia se refleja en la capacidad de una mayor producción en un suelo con limitación de nutrientes (GRAHAM, 1984).

Parece lógico esperar que plantas propias de sitios más pobres sean capaces de producir más materia orgánica por unidad de nutriente mineral absorbido que las plantas de lugares más ricos (VITOUSEK, 1982; CHAPIN & KEDROWSKY, 1983). El término eficiencia en el uso de los nutrientes ha sido empleado para describir las interacciones entre el crecimiento de las plantas, la formación de carbono orgánico y los elementos y disponibilidad de nutrientes en el suelo

(BRINSON et al., 1984; SHAVER & MELILLO, 1984).

En plantas de ciclo corto, la producción por unidad de elemento absorbido es simplemente la inversa de la concentración en el tejido (CHAPIN, 1980), pero en plantas perennes gran parte de los nutrientes provienen de retranslocación y la afectan fenómenos como la lixiviación. Por ello, VITOUSEK (1982) define la eficiencia como los gramos de materia orgánica perdidos por la planta o almacenados en la madera por unidad de nutriente perdido o permanentemente almacenado. Establece que la eficiencia de la planta varía con la disponibilidad de nutrientes, siendo la circulación de estos en la hojarasca un índice adecuado de dicha disponibilidad. Así, las plantas leñosas en lugares pobres en N producen hojarasca con una más alta relación C/N que las plantas de lugares más ricos, lo que favorece la retención de N por los descomponedores y disminuye la disponibilidad en el suelo. Así se aumenta la eficiencia del N, produciéndose hojarasca con una relación C/N todavía más baja. El objetivo final es aumentar la resistencia a una perturbación del ciclo del N (VITOUSEK, 1984; MELILLO & GOSZ, 1983; PASTOR et al., 1984; SHAVER & MELILLO, 1984).

BIRK & VITOUSEK (1986) sugieren tres mecanismos para incrementar la eficiencia:

- 1) Mayor retención de los nutrientes, por retranslocación

desde las hojas o aumentando la vida de éstas.

- 2) Aumentando la capacidad de absorción radical.
- 3) Funcionando con niveles bajos de nutrientes.

MARSCHNER (1986) indica como posibles causas de una mayor eficiencia en el uso de nutrientes la existencia de altas tasas de retranslocación durante el crecimiento vegetativo o reproductivo; un alto nivel de actividad nitrato-reductásica en hojas, y también la de sustitución de K por Na, lo que disminuye la limitación del K, además de bajar la proporción de nutrientes disponibles, por compartimentación o enmascaramiento.

1.9 PLANTAS PERENNES Y ESCLEROFILIA

El aumento de la longevidad de la hoja ya se ha apuntado que constituye un mecanismo para aumentar la eficiencia (BIRK & VITOUSEK, 1986). Las especies propias de lugares poco fértiles retienen las hojas verdes más tiempo que las de sitios más fértiles; esto facilita un menor costo de mantenimiento (MILLER, 1983; MERINO, 1987) y una menor pérdida de nutrientes que en las hojas caducas (ORIANI & SOLBRIDG, 1978). Sin embargo, tiene ciertas desventajas, como una disminución de la actividad fotosintética con la edad,

paralela al descenso de N (MOONEY, 1983; CROMER, 1984), y el ser una fuente más estable de N para los herbívoros (FEENY, 1976; RHOADES & CATES, 1976). Por eso están protegidos por altas concentraciones de compuestos defensivos antiherbívoros que son energéticamente caros de producir.

Esta defensa está mejor desarrollada en sitios infértiles, donde las plantas no pueden permitirse el lujo de perder nutrientes con las hojas (McKEY et al., 1978; VISER & MINKS, 1982).

La lixiviación puede causar una pérdida sustancial de nutrientes; TUKEY (1970) la define como la remoción de sustancias de la parte aérea de la planta por la acción de soluciones acuosas, como lluvia, rocío o niebla. Fundamentalmente se produce en hojas dañadas o por extracción desde el apoplasto de hojas intactas.

El daño de las hojas es muy frecuente (p.ej., por el viento), siendo más susceptibles los bordes, que es donde con frecuencia se acumulan los nutrientes suministrados en exceso (CHHABRA et al., 1977). Diversas condiciones ambientales, como oscuridad, altas temperaturas, etc, pueden aumentar la lixiviación. También, la presencia de contaminantes en el aire puede inducir la senescencia de la hoja y la modificación de la cutícula.

La lixiviación aumenta con la edad de la hoja, ya que se acumula en el apoplasto una mayor cantidad de solutos orgá-

nicos y minerales (WETSELAAR & FARQUAR, 1980), lo que facilita su extracción por el agua que recorre la superficie de la hoja.

La cantidad de un elemento perdida por lixiviación depende de la cantidad y la intensidad de la lluvia. En general los nutrientes perdidos en mayor proporción son N (HAYNES, 1986) K y P, dependiendo la magnitud del estado nutritivo de la planta (BOERNER, 1984). La lixiviación proporciona nutrientes para un nuevo crecimiento, y puede ser factor importante (como por ejemplo, en los trópicos), para la obtención de aquellos que se reabsorben poco por la planta, como el calcio.

Ciertos elementos y compuestos orgánicos pueden afectar a otras plantas o a los microorganismos del suelo al ser arrastrados por el agua.

Todo aquello que puede reducir el contacto del agua con las hojas (una fuerte cutícula, cierto tipo de pubescencia, etc) reduce las pérdidas por lixiviación. Así ocurre con las hojas esclerófilas, propias de sitios pobres en nutrientes (SPECHT & MOLL, 1983; MOONEY et al., 1983) frecuentemente también limitadas en recursos hídricos, como el mediterráneo. Sería precisamente la esclerofilia una respuesta fenotípica común a la deficiencia en N, y puede haberse desarrollado en respuesta a un stress de nutrientes o de agua en anteriores comunidades (CHAPIN, 1980). Con este criterio coincide HERRERA (1984), al indicar que en el ecosistema mediterráneo

la presencia de hojas esclerófilas o coriáceas perennes, de flores reducidas y polinización anemófila o por insectos pequeños correspondería a etapas sucesionales tardías y serían representantes de una flora que precedió a las condiciones mediterráneas, y sobre la que ha venido operando un proceso de extinción selectiva. Todo lo contrario que en las plantas que han evolucionado en clima mediterráneo, caracterizadas por hojas no esclerófilas, flores grandes, semillas pequeñas y polinización por insectos grandes. No obstante, habría que considerar la influencia que, junto a los caracteres climáticos, ejerce la limitación de nutrientes, como ya se ha indicado (CHAPIN, 1980; SPECHT et al., 1983; SPECHT, 1987). Por ello, la esclerofilia se toma generalmente como índice de tolerancia al estrés por parte de la hoja (MOONEY, 1987).

1.10 ENVEJECIMIENTO DE LA HOJA Y RETRANSLOCACION DE NUTRIENTES

Durante el ciclo vegetativo de la planta hay un movimiento continuo de nutrientes, que se dirigen a un sitio o a otro, dependiendo de la demanda de los órganos en crecimiento (BENNER & BAZZAZ, 1988). Sobre todo es importante durante la maduración del fruto (BAZZAZ et al., 1985; AGREN, 1988), cuando los nutrientes necesarios no suministrados

por la raíz son obtenidos de las hojas maduras.

La retranslocación es importante antes de la abscisión de la hoja, cuando una cantidad elevada de nutrientes es trasladada a lugares de reserva (CHAPIN, 1980) desde donde pueden ser movilizados en la siguiente etapa de crecimiento. La proporción depende del estado nutritivo de la planta, y en los lugares pobres en nutrientes constituye un recurso mediante el cual la planta evita la pérdida de éstos (CHAPIN & KEDROWSKY, 1983).

La proporción de nutrientes reabsorbidos no se debe a unas causas claras, pues mientras algunos estudios indican que, por ejemplo, el N retranslocado desde hojas en senescencia es generalmente alto en lugares pobres en N (SHAVER & MELILLO, 1984; BOERNER, 1984; RALHAN & SINGH, 1987) otros estudios no encuentran esta tendencia (ESCARRE et al., 1987), y así, BIRK & VITOUSEK (1986) indican que se produce una mayor retranslocación a medida que la concentración de N en el tejido es mayor, coincidiendo en esto con CHAPIN & KEDROWSKY (1983), quienes encuentran, por el contrario, una tendencia inversa en el caso del fósforo. Estos autores sugieren que una alta eficiencia en la retranslocación no es una adaptación importante a la deficiencia en nutrientes, sino que es característica de la mayor parte de las plantas.

Las diferencias interespecíficas en la proporción de nutrientes reabsorbidos son grandes. Así, el N varía entre el

0 y 79% del valor máximo, con una media del 52%; el P alcanza el 89%, y la media es del 43%; el K llega al 85%, con una media del 51% (CHAPIN & KEDROWSKY, 1983). El calcio también se reabsorbe (RALHAN & SINGH, 1987), aunque hay autores que no lo han encontrado (CHAPIN et al., 1980). Del resto de nutrientes no hay datos bibliográficos.

La mayor parte de la retranslocación ocurre durante los pocos días en que cambia el color de la hoja, antes de la abscisión, y los nutrientes son dirigidos hacia tallos viejos o raíces (CHAPIN & KEDROWSKY, 1983).

Las hojas de las especies caducifolias comienzan a crecer al principio de la primavera, y van ganando peso hasta la mitad o el final del verano, cuando se produce una pérdida de masa asociada a la senescencia y retranslocación antes de la caída de la hoja (CHAPIN & KEDROWSKY, 1983). Se da una correlación positiva entre pérdida de masa y reabsorción de nutrientes en la hoja (RALHAN & SINGH, 1987). El promedio de pérdida de masa es del 18%, como señalan CHAPIN & KEDROWSKY (1983), quienes indican que puede ser una medida adecuada de la cantidad total de nutrientes retranslocados.

En resumen, la retranslocación antes del desprendimiento de la hoja es un mecanismo de gran importancia para la planta, que le permite economizar una alta proporción de nutrientes. Constituiría, aunque no hay una clara evidencia de ello, un medio para mejorar la supervivencia sobre todo en

los lugares con una mayor limitación de nutrientes.

1.11 MICORRIZAS

El término micorriza se emplea para describir simbiosis mutualistas entre ciertos hongos y raíces de plantas, en los que el hongo crece frecuentemente dentro de la raíz y penetra en las células (MOSSE et al., 1981). No se presentan síntomas de enfermedad como resultado de la infección, y el crecimiento se incrementa frecuentemente (SMITH, 1980). Una gran proporción de plantas están habitualmente micorrizadas, y dependen a veces totalmente del hongo.

De los cinco grupos en que se pueden separar los hongos de este tipo, dos son los más importantes: ectomicorrizas y micorrizas vesículo-arbusculares (MVA o endomicorrizas), las primeras predominan en especies arbóreas de la zona templada y se pueden encontrar en árboles y arbustos de zonas semiáridas (HÖGBERG & NYLUND, 1981). Se forman por la penetración del hongo en el espacio intercelular del cortex (espacio libre), donde forma una red de hifas (red de HARTIG) además de un manto que rodea totalmente la raíz.

Las micorrizas vesículo-arbusculares son, sin duda, las más extendidas, y están asociadas a la mayoría de las plantas (AZCON-G.de AGUILAR & BAREA, 1988).

Pertenecen la mayoría de estos hongos a la familia Endogonadaceae (TRAPPE, 1982), de la que Glomus es el género más importante, ya que está considerado como el más abundante de los hongos del suelo (LAMONT, 1982). Es un simbiote obligado, de no muy elevada especificidad. Algunas especies pueden presentar ecto y endomicorrizas (MEJSTRIK & CUDLIN, 1983) mientras que en algunas familias no están presentes, como Crucíferas y Chenopodiaceae.

Las endomicorrizas se desarrollan tanto dentro como fuera de las células de la corteza radical. El hongo crece en el cortex y desarrolla unas vesículas ovoides ricas en lípidos y ramificaciones intracelulares llamadas arbusculos. La tasa de infección depende de varios factores del suelo, como pH y temperatura, mostrando valores óptimos a pH ligeramente ácido y temperaturas de 20-25°C. La infección del hongo descende al aumentar la profundidad, aunque han encontrado raíces micorrizadas hasta los 12 m (VIRGINIA & JARRELL, 1987). La infección es muy baja en plantas deficientes en N (HEPPER, 1983), lo mismo que si la concentración de amonio es alta (MEYER, 1983; BOXMAN & ROELOFS, 1988).

También está estrechamente relacionada con el nivel de carbohidratos solubles (SAME et al., 1984) y con la exudación de azúcares (AZCON & OCAMPO, 1981). No existe correlación, sin embargo, entre exudación e infección al comparar especies diversas (AZCON & OCAMPO, 1984). Influye, particularmente el

nivel de fósforo, por su influencia en la exudación de azúcares (BOLAN et al., 1984).

El efecto más importante de las micorrizas VA es el suministro de fósforo a la planta, aunque también induce la absorción de otros nutrientes (HAYMAN, 1982, 1983; MOSSE et al., 1981).

Las raíces con micorrizas pueden absorber varias veces más P que las no micorrizadas. Esto se debe fundamentalmente a la mayor superficie resultante del crecimiento de las hifas, que pueden llegar a varios centímetros de la superficie de la raíz. El hongo absorbe el fósforo de la solución del suelo (TINKER, 1980), lo mismo que las plantas (BOLAN et al., 1984).

Las micorrizas pueden aumentar la absorción de nutrientes distintos del fósforo, como potasio (RYGIEWICZ & BLEDSOE, 1984), amonio (RYGIEWICZ et al., 1984), cobre (GILDON & TINKER, 1983) y cinc (LAMBERT et al., 1979), así como metales pesados como níquel (KILLHAM & FIRESTONE, 1983); esto tiene un especial interés con respecto a la tolerancia de las plantas con MVA a las altas concentraciones de metales pesados (GILDON & TINKER, 1983).

La infección con MAV puede influir en el crecimiento de la planta, además, a través del cambio que se produce en las poblaciones de bacterias de la rizosfera (AMES et al., 1984). Puede influir también en la colonización de la raíz por otros

microorganismos (GIANINAZZI-PEARSON & GIANINAZZI, 1983) así como en la absorción de agua (SMUCKER & SAFIR, 1986).

Las micorrizas pueden tener gran importancia en el metabolismo del N, sobre todo si el más abundante es el amonio, ya que aumentan la velocidad de absorción de éste (BOWEN & SMITH, 1981), mientras que la de nitrato no se afecta (HAYNES, 1986). En general, la adición de N nítrico disminuye la infección de MVA (AZCON et al, 1982), lo mismo que el amonio (BOXMAN & ROELOFS, 1988). Los efectos de las micorrizas sobre los microorganismos fijadores de N son igualmente importantes. Aunque hay pocos estudios al respecto (GIANINAZZI-PEARSON & GIANINAZZI, 1983), la influencia sobre los microorganismos fijadores libres de N se puede resumir en los siguientes puntos:

- 1) Las micorrizas VA favorecen las poblaciones de Azotobacter en la rizosfera (BAREA et al., 1973; BAGYARAJ & MENGE, 1978).

- 2) La presencia de Azotobacter favorece la infección por el hongo (BAGYARAJ & MENGE, 1978), debido a la producción de hormonas de crecimiento (AZCON et al., 1978).

- 3) El crecimiento de las plantas se estimula cuando se inoculan con Azotobacter y micorrizas VA (BROWN et al., 1979).

Los fijadores simbióticos también se ven favorecidos por la infección con micorrizas (AZCON-G.de AGUILAR & BAREA, 1988; CARPENTER & ALLEN, 1988).

Las plantas micorrizadas han mostrado una mayor tolerancia a factores tales como sequía, suelos salinos y patógenos de la raíz (HARLEY & SMITH, 1983).

Por la influencia de las micorrizas sobre la actividad radical y sobre la planta, es preciso tener en cuenta su función en la ecología de ésta. GRIME (1985) considera que estas plantas se incluyen dentro de la estrategia de las perennes, propias de lugares pobres y, como hemos comentado anteriormente, están favorecidas por la lenta tasa de renovación de las raíces en estas condiciones (CHAPIN, 1980).

Capítulo I

Introducción I.II

LA ALCAPARRA (Capparidaceae)

2.1 INTRODUCCION

La alcaparra es una planta de porte arbustivo y tallos rastreros que se distribuye por la mayor parte de la región mediterránea. Su nombre, según la Real Academia, deriva del latín capparis, precedido de la partícula al-, de origen árabe. El nombre latino procede del griego kapparis, derivado de karpos (fruto), aplicado al botón floral de la planta, que es la parte aprovechable; quizá haya influido también el nombre árabe de la planta, kabar.

Distribuida por las regiones costeras del Mediterráneo fundamentalmente, puede considerarse tan característica de esta región como el almendro o el olivo, pues es conocida y estimada desde la más remota antigüedad en los países ribereños.

Usada frecuentemente como condimento, su efecto tónico-aperitivo era conocido y apreciado, administrándose en casos de inapetencia, sobre todo a los ancianos. A esto hace referencia el Eclesiastés (12, 5), escrito en 250-200 a.C.

Quizá por esto, los frutos maduros, pendientes sobre largos tallos, constituyen una imagen muy sugestiva para la mentalidad oriental, a la que encuentran un simbólico parecido con la cabeza, baja por el peso de los años, de una persona al final de sus días (MOLDENKE y MOLDENKE, 1969).

En muchas otras ocasiones se cita a la alcaparra en los

libros de la Biblia. El dato más claro y antiguo es el del Libro I de los Reyes (4, 33), escrito hacia el 600 a.C. En él se dice que Salomón trató de todas las plantas, desde el magnífico cedro del Líbano hasta el humilde hisopo, que crece sobre los muros. Con esta palabra, hisopo, es citada frecuentemente, aunque es, incuestionablemente, la más confusa y controvertida de todas las aplicadas en la Biblia a plantas o a sus productos. Esto fue ya ampliamente discutido por CELSIUS, en 1747, que pondera -en 42 páginas- las diversas plantas que puedan corresponder al hisopo, sin llegar a ninguna conclusión satisfactoria. Lo más probable es que sean varias -se han indicado Sorghun vulgare, Asplenium ruta-muraria, A. trichomanes, Origamun vulgare, etc-, a las que se aplica el nombre indistintamente.

No faltan, sin embargo, quienes indican que el hisopo es Capparis sicula Duham., muy común en las regiones desérticas y en las más rocosas zonas de Palestina, abundante en los alrededores de Jerusalén y en sus viejos muros. Su nombre árabe asaf o ezzof es muy similar al hebreo êzôv, usado en los textos bíblicos. Otros autores, sin embargo, sugieren que se trataría de Capparis spinosa, similar a la anterior aunque es menos abundante en la región.

Bien conocida en tiempos de Hipócrates (460-377 a.C.), era tenida en Grecia en tanta consideración, que se reproducía como motivo ornamental en columnas, esculturas,

vasos, etc, y como símbolo de feliz augurio (LEMNI & ROVESTI, 1979).

También Teofrasto de Ereso (372-287 a. C.), filósofo discípulo de Aristóteles, habla de ellas en su libro Descripción de las plantas.

Por parte de los romanos parece haber mayor conocimiento de esta planta, pues la citan tanto en tratados médicos como agrícolas, la cultivaron e hicieron un gran uso de ella.

Cayo Plinio Segundo el Viejo (ca. 23-79 d.C.) se refiere a las alcaparras en el capítulo XXIII de su Historia Natural diciendo que es "mata de firme madera, de simiente y manjar conocido, al tiempo que hace unas serias advertencias: es menester guardarse de sus géneros peregrinos, porque son las de Arabia pestilenciales; las africanas, dañosas a las encías y a la madre; y causan hinchazones en todos los miembros las marmaricanas. Las de Apulia provocan vómito, y aun perturban el estómago y vientre. Alguno llama a esta planta cynosbaton y otros ophiostaphila".

En su tratado De re rustica, Columela afirma que la alcaparra se siembra en ambos equinocios en sitios secos y ligeros (citado por LUNA & PÉREZ, 1985).

Todas las partes de la planta fueron empleadas ya tanto por los romanos como por los griegos, particularmente contra los carcinomas y verrugas (GUPTA et al., 1968).

A mediados del siglo I, su acción es ampliamente

comentada por Dioscórides en su *Materia medica*, indicando que no son convenientes al estómago. Este libro tuvo una gran repercusión en la Edad Media, pues fue enviado por Constantino VII a Abd-al-Rahman III, y traducido en Córdoba. Este hecho dio un gran impulso a los estudios botánicos y farmacológicos en la España musulmana. Del libro de Dioscórides se hicieron numerosos comentarios por parte de médicos árabes y judíos (SANCHEZ-ALBORNOZ, 1978).

También tuvo Dioscórides una notable influencia en la medicina europea renacentista. De las muchas ediciones comentadas de esa época, cabe citar la de Mathioli (1568) y, sobre todo, la del médico segoviano Andrés Laguna, que a propósito de las alcaparras indica que "aunque Dioscórides las infama como cosa no conveniente al estómago -lo cual se debe entender de las crudas- todavía no hay ninguno que no las coma ordinariamente para confortar el estómago y restituirle el apetito perdido; empero, suelen lavarlas y hervirlas ligeramente primero, para quitarles la sal, y echarlas después en aceite, vinagre y azúcar, porque, comidas en este modo, y al principio del pasto, no solamente no ofenden, empero también son en extremo útiles al estómago, cortando, adelgazando y rayendo todas aquellas flemas que se le apegan por la parte interior, y habilitándole para mejor recibir, abrazar y digerir las viandas. Demás desto, desopilan el hígado y bazo, y desembarazan los riñones y la

vejiga; verdad es que dan poco mantenimiento al cuerpo, a causa de que están compuestas de partes excesivamente sutiles, con las cuales hacen todos aquellos efectos. Nacen las más excelentes de todas en Alexandria de Egipto, de donde se traen ordinariamente a Venecia, conservadas en salmuera, sin la cual se corrompen luego". Describe también Laguna las distintas partes de la planta y sus características, indicando que también se sembraban (FONT QUER, 1962).

También son muy usadas otras plantas relacionadas con la alcaparra por sus propiedades medicinales. Así, C. tomentosa es bien conocida por los pueblos africanos debido a su reputación para curar un amplio rango de enfermedades, desde el resfriado común y la tos, hasta problemas de esterilidad (PALGRAVE, 1977); otras muchas especies de este género se han empleado frecuentemente con fines medicinales (GUPTA et al., 1968).

En Occidente, poco a poco van quedando olvidadas las características medicinales de la alcaparra a medida que se va produciendo el desarrollo de la Medicina moderna. Se la encuentra, no obstante, en la Officina Medicamentorum (Valencia, 1601) y en la Farmacopea Española de 1794 a 1884, así como en el Codex francés de 1818. También ha sido profusamente empleada en la farmacopea alemana, como indica SCHNEIDER (1974).

Tradicionalmente la parte más usada era la corteza de la

raíz, que tiene propiedades diuréticas y astringentes, aunque también se usaban las hojas y botones florales. En el siglo XIX, se empleaba asiduamente en Francia el vino aperitivo de Barthez, que incluía raíces de alcaparra junto a otras plantas medicinales, maceradas en vino rojo de Burdeos (CAZIN, 1876).

Pero si la alcaparra no se ha tenido en demasiada consideración por sus propiedades medicinales en las últimas épocas, sí es apreciadísima como condimento, particularmente en Centroeuropa, donde se le incluye en gran variedad de recetas culinarias. Hasta tal punto que, para satisfacer la demanda, se le mezcla con botones florales de otras plantas como los de Caltha palustris (LEMNI & ROVESTI, 1979).

No es el único caso de sucedáneos. Ya Cristóbal Acosta en 1578 habla de que los sargazos en sal y vinagre son semejantes a las alcaparras. También son conocidas las llamadas alcaparras de Indias, botones florales de Tropaeolum majus (capuchina), que, encurtidos en vinagre, tienen unos efectos semejantes a la alcaparra.

En los últimos años, alentados por el elevado consumo en los países del centro de Europa, el cultivo de alcaparra ha adquirido un importante desarrollo en algunas zonas del Suereste peninsular, dando lugar a unas elevadas producciones.

2.2 TAXONOMIA Y DISTRIBUCION

La familia Capparidaceae incluye 40 géneros y unas 700 especies de plantas herbáceas, arbustivas, pequeños árboles o lianas, presentes fundamentalmente en las zonas tropicales de ambos hemisferios. Se acostumbra a separarlas en dos grandes subfamilias: Capparidoideae y Cleomoideae. La primera incluye formas generalmente arbustivas o de matorral y su género representativo es Capparis, mientras que la segunda la integran formas herbáceas anuales, raramente formando matorrales, cuyo representante es el género Cleome.

Capparis spinosa fue descrita por LINNEO en 1753, en su Species plantarum (v.1 : 503); años antes, algunos ejemplares ya habían sido descritos, como lo hace BELON en 1553 (Observ. singul., Lib. II, Cap. 60) o SHAW en 1738 (Catal. Pl. Afr. et Asiae, n. 112).

En 1759, B. de JUSSIEU crea la familia Capparidaceae compuesta esencialmente por plantas de origen tropical, cuya principal característica es que el pistilo, y también los estambres, se hallan elevados sobre una prolongación pedicular del eje floral, el llamado ginóforo.

Pronto se describen nuevas especies que se van incluyendo en esta familia, y en el género Capparis, en un

proceso aún no terminado y que se muestra muy activo en el Nuevo Mundo, ya que existen endemismos en cada país tropical (ILTIS, 1978, 1981).

En 1780, TURRA, en Prodromus Flora Italiana, describe una variedad muy característica de C. spinosa a la que denomina inermis por carecer de espinas.

Cinco años más tarde, LAMARCK, en su Tableau Encyclopedique..., describe otra de las especies más características del género: C. aegyptia, y en 1878 DESFONTAINES, en Flora Atlantica, describe C. ovata. WILLDENEW en 1799, en Species Plantarum, reconoce ya la presencia de C. spinosa y C. ovata en Europa, y en 1809 describe C. herbacea.

Seis son las especies de este género que DUHAMEL cita en 1801; además de las ya indicadas, describe C. orientalis, C. sicula y Capparis sinaica, a las que se añade, en 1806, C. rupestris, descrita por SIBTHORP y SMITH (FL. gr. Prodr.). No se producen muchos cambios hasta 1848, en que COSSON (Not. Pl. Crit.) introduce la segunda variedad de Capparis spinosa: canescens, caracterizada por su mayor pubescencia y la mayor zigomorfia de sus flores.

En 1867 BOISSIER (Flora Orientalis) indica, como variedades de Capparis spinosa, 4 taxa antes descritos con categoría específica; son C. spinosa L. var. genuina, var. rupestris (Sibth. et Sm) y var. aegyptia (Lam.), además de la ya indicada variedad canescens. Describe también C. parviflora.

En 1893 aparece la variedad sicula, también de C. spinosa (HAUSSKNECHT, Mitt. thür bot. Verb.). En 1822, PRESL había descrito C. peduncularis y C. fontanesii, a las que hay que añadir, dos años más tarde, C. leucophylla (DE CANDOLLE, Prodromus).

BERTOLOLONI, en su Flora Italiana de 1842, indica la presencia de cuatro especies: C. spinosa, C. rupestris, C. ovata y C. sicula.

Ya en 1932, BATT, basándose en JAHANDIEZ & MAIRE (1931), incluye a C. ovata como una variedad de C. spinosa.

En 1965, MAIRE, en Flora de Africa del Norte, indica para C. spinosa L. dos subespecies: euspinosa, con seis variedades (rupestris, ovata, parviflora, genuina, aegyptia y canescens, esta última con dos formas: sicula y coriacea y ssp cartilaginea, que había sido descrita por DECNE como especie aparte en 1835, y que se correspondía con C. sinaica Duham. y C. galatea Fres., Boiss.

En 1891, PAX había creado la subfamilia Capparoidae y la tribu Capparideae, en la que había incluido el género Capparis.

Como se puede comprobar, la taxonomía de este género no ha estado claramente establecida hasta ahora, en parte por la similitud de sus formas y en parte por la ausencia de una revisión adecuada. Algo semejante ha ocurrido con la familia Capparidaceae, que ha dado pruebas de su heterogeneidad y ha

provocado diversas reclasificaciones, como las de PAX y HOFFMAN (1936), AIRY SHAW (1966) y HUTCHINSON (1967). Originalmente incluida en el Orden Rhoeadales, esta Familia se ha situado en otras ocasiones en el orden de las Crucíferas (WILLKOMM, 1880) e incluso se ha creado el Orden Capparidales (HUTCHINSON, 1956, 1967) o Capparales (TAKHTAJAN, 1970; CRONQUIST, 1981).

Al contrario que su situación sistemática, el número de especies del área mediterránea parece haber quedado clarificado. Siguiendo a ZOHARY (1960), se pueden distinguir seis especies del Género Capparis en la región mediterránea, que se pueden dividir en dos grupos, uno con flores ligeramente zigomorfas y hojas redondeadas u ovoides y otro con un marcado zigomorfismo en pétalos y sépalos, hojas oblongas o elípticas y una específica estructura de su pozo nectarífero. Al primer grupo corresponderían diversas formas de C. spinosa y al segundo formas de C. ovata.

Los límites, sin embargo, entre estas especies no son muy claros, pues existe una gradual transición de una especie a otra, particularmente en las zonas donde se solapan sus áreas. De hecho, se encuentran formas intermedias no sólo entre variedades de C. spinosa, sino entre éstas y formas de C. ovata, y entre C. ovata y C. leucophylla. Sin embargo, hay formas que revelan alta constancia de caracteres por lo que se pueden considerar fijadas genéticamente.

Así pues, según ZOHARY, se pueden distinguir siete variedades en C. spinosa, de las cuales cinco están presentes en la región mediterránea y dos son preferentemente arábigo-asiáticas. Son las siguientes:

1. a) Capparis spinosa L. var. spinosa

Es una planta grande, de hojas glabras, redondo-ovadas, con las flores más grandes del grupo, débilmente zigomorfas. El tallo y las ramas son relativamente espesas. Las espinas estipulares varían en longitud, siendo a veces cortas y frágiles.

1. b) C. spinosa var. inermis Turra

De ramas más péndulas que la anterior, hojas anchas y ovadas, a veces succulentas, ápice redondo, espinas estipulares frecuentemente caducas en estadios jóvenes. Confinada a riscos orientados al mar.

1. c) C. spinosa var. parviflora Gay

De flores muy pequeñas. Sin espinas. Descrita sobre un ejemplar cultivado en los alrededores de Niza.

1. d) C. spinosa L. var. aegyptia (Lam.) Boiss.

Se encuentra bien representada en los herbarios. En la forma más común, los tallos y ramas son rojos, al menos en las partes superiores. El conjunto es glabro, excepto las hojas jóvenes. Las hojas son más pequeñas que las de C. spinosa (1/2), y son orbiculares, ovado-orbiculares u orbicular-cuneiformes. Su ápice es redondeado, con un pequeño mucrón.

1. e) C. spinosa L. var. aravensis Zoh.

Arbusto de hojas suculentas, distribuido por Palestina.

1. f) C. spinosa L. var. pubescens Zoh.

Planta muy pelosa, semejante en lo demás a la var. aegyptia. Se encuentra en Egipto, Palestina e Irán.

1. g) C. spinosa L. var. deserti Zoh.

Con hojas muy pequeñas, de hasta 10 mm. Se distribuye desde Egipto hasta Afganistán y Pakistán.

Todas estas variedades, aunque presenten formas de

transición entre ellas, son generalmente distinguibles, muestran particularidades fitogeográficas y ecológicas precisas y parecen estar fijadas genéticamente.

2. a) Capparis ovata Desf. var. ovata

Este es un taxón principalmente del NW africano, y uno de los más confundidos, tanto en las determinaciones como en la nomenclatura, por su parecido con otras variedades de la especie y con C. spinosa. La hoja típica de la var. ovata es ovalada, pubescente o glabra, aguda o acuminada en el ápice y redondeada o ligeramente cordada en la base. Las espinas estipulares son generalmente cortas. Las flores son del tamaño de las de C. spinosa var. aegyptia.

2. b) C. ovata var. sicula (Duhamel)

Es la forma más común de las riberas del Mediterráneo. Ha sido frecuentemente confundida con la variedad anterior, especialmente después de la publicación de C. ovata M. B., posteriormente denominada por Willdenow C. herbacea. Es bastante polimorfa, e incluye formas extremas que se asemejan a la var. ovata en el NW de Africa y a la var. aegyptia en

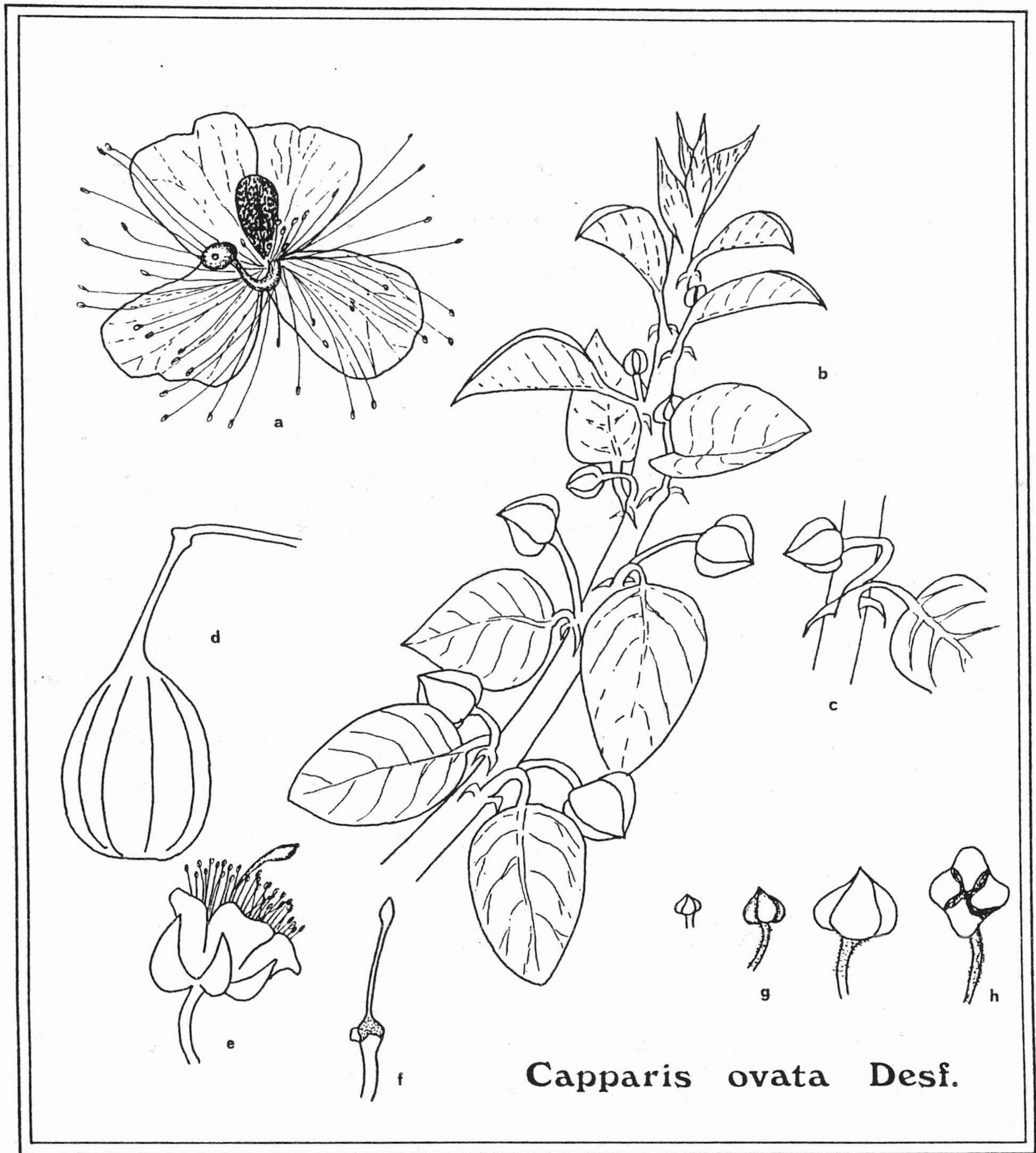


Figura nº 1. Detalle morfológicos de *Capparis ovata* Desf. ssp *sicula*. a) Flor zigomorfa; b) tallo en crecimiento; c) aspecto de la inserción del pedúnculo floral y las estípulas en la base del peciolo; d) fruto (x 0,5); e) situación del ginóforo; f) ginóforo; g y h) desarrollo del botón floral.

Creta y Chipre. No obstante, posee unas características propias, tales como hojas oblongas o elípticas, pubescencia en tallos y brotes y flores marcadamente zigomorfas (figura nº1).

2. c) C. ovata var. herbacea

Frecuentemente incluida en C. spinosa, presenta una corola claramente zigomorfa, hojas acuminadas, espinas estipulares erectas u horizontales y pétalos anteriores grandes. Es una forma propia del Cáucaso, Armenia y Crimea.

2. d) C. ovata var. palaestina

Puede ser una especie vicariante de la var. sicula, con la que está muy relacionada. Difiere, no obstante, por sus grandes sépalos y pétalos anteriores, filamentos blancos, indumento, etc. Propia de Oriente Medio, desde el N de Libia hasta Irán.

2. e) C. ovata var. microphylla

Muy próxima de la var. palaestina, de la que difiere por sus pequeñas flores y hojas. Es propia de los desiertos de Oriente Medio.

2. f) C. ovata var. kurdica

Planta pequeña, de hojas y flores también pequeñas. Se distribuye por Irán e Iraq.

3. a) Capparis leucophylla DC var. leucophylla

Reconocible por sus hojas redondeadas, peciolo muy corto y flores pequeñas y actinomorfas, así como por su pequeño fruto. Se distribuye por Irán e Iraq.

3. b) C. leucophylla var. parviflora (Boiss.)

Con la misma distribución de la anterior, fue descrita por Boissier como Capparis mucronifolia, incluyéndola posteriormente en la var. parviflora.

4. Capparis mucronifolia Boiss.

Sinónimo de C. elliptica, descrita por HAUSSKNECHT y BORNMÜLLER. Tiene hojas con un pequeño peciolo, elípticas u oblongas, acuminadas, coriáceas y perennes, de 3-6 mm de ancho y 17-25 de largo. Se encuentra en Arabia y Golfo Pérsico.

5. Capparis cartilaginea Decne

Se distribuye por Arabia, Afganistán, Baluchistán, Península del Sinaí, Egipto, etc.

6. Capparis decidua (Forsk.) Edgew

Se distribuye por Iraq, Egipto, Beluchistán, Arabia, etc.

VARIACION Y EVOLUCION DEL GRUPO

Las seis especies de Capparis que se dan en el Mediterráneo pueden ser clasificadas, según ZOHARY, en dos grupos: uno que comprende C. decidua, C. mucronifolia y C. cartilaginea, y otro formado por C. spinosa, C. ovata y C. leucophylla.

Las especies del primer grupo son tropicales, notablemente Nubo-Baluchianas, y muestran claras relaciones con las especies de Africa tropical. En este área están

confinadas a una franja de los desiertos de Oriente Medio. Se pueden considerar reliquias de la flora que dominaba la región en la Era Terciaria, y muestran poca relación con el otro grupo.

Las tres especies restantes están filogenéticamente interrelacionadas. Aunque tienen un origen tropical, han ido perdiendo su relación con el trópico y se han desarrollado independientemente en este área del Mediterráneo (figura 2).

Un detenido examen de sus formas y tendencias evolutivas llevan a asumir que C. spinosa L. var. aegyptia es la forma más primitiva del grupo, por las siguientes razones:

- 1) A diferencia de otras variedades, se encuentra predominantemente en habitats primarios no modificados.
- 2) Muestra un alto grado de variabilidad, que incluye toda la gama de variaciones del grupo.

Está principalmente limitada al Sur y Sureste del Mediterráneo, y avanza hacia zonas más meridionales como Sudán y Eritrea.

La forma nor-mediterránea spinosa se puede considerar un ecotipo de la variedad aegyptia, que por una selección hecha por el hombre durante centurias ha divergido considerablemente de su forma original. Por su distribución

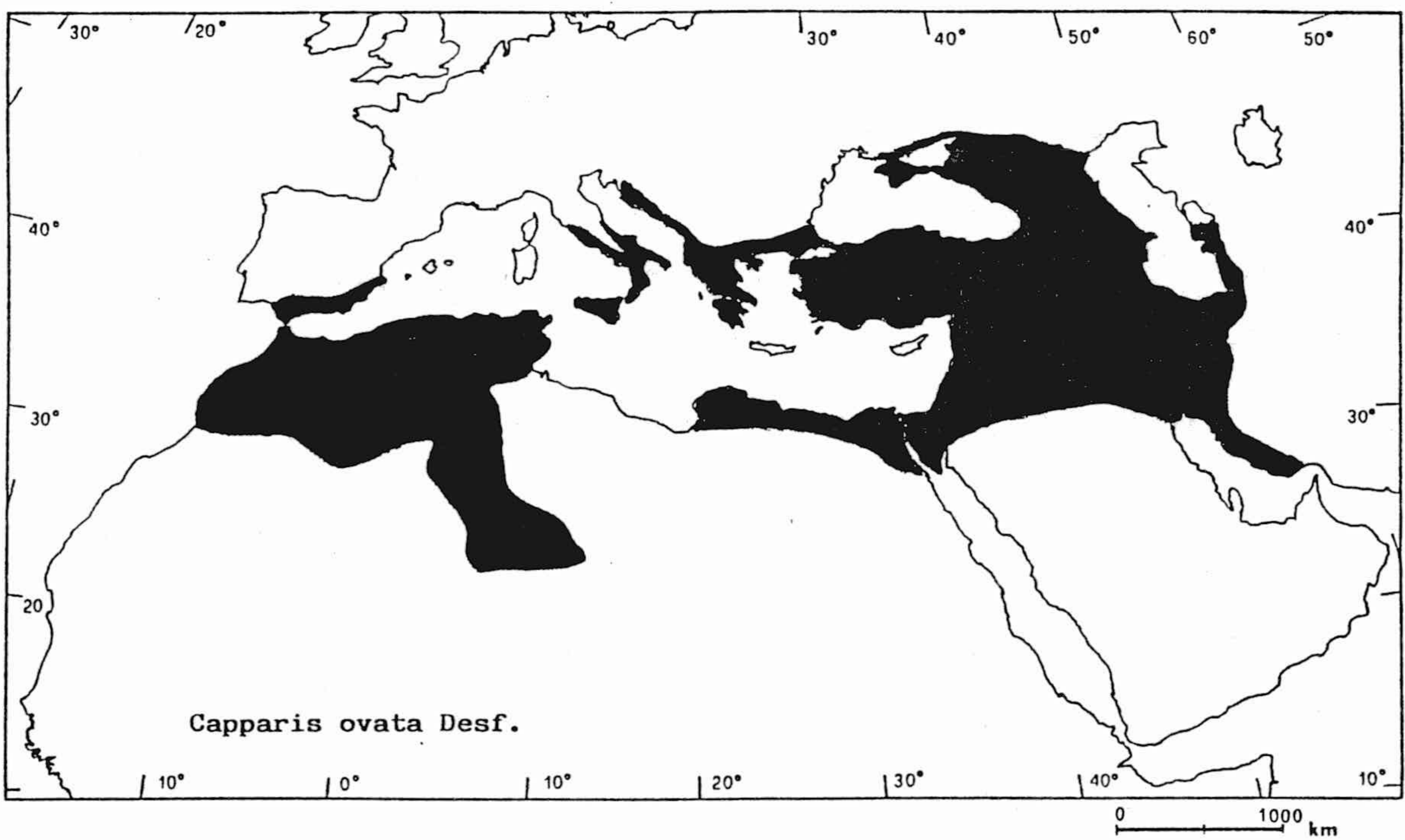
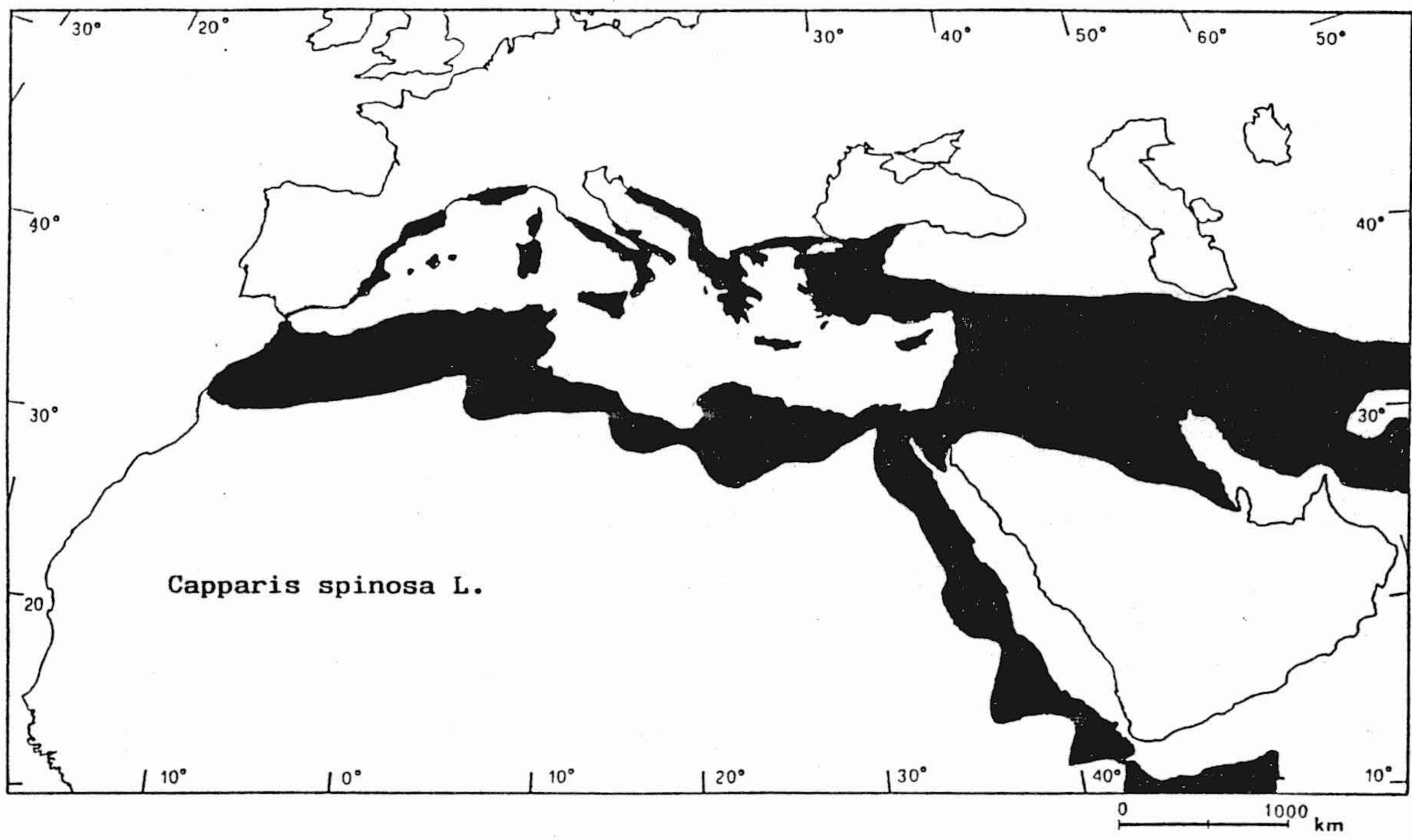


Figura nº 2. Distribución de Capparis spinosa y C. ovata.

en los países del Norte del Mediterráneo, parece ser un cultivo que ha escapado hacia otros habitats secundarios.

La variedad inermis es otro ecotipo confinado a algunas rocallas orientadas al mar, caracterizado por sus más bien suculentas hojas y por la frecuente pérdida de sus espinas estipulares, además de sus grandes flores. A veces se han encontrado formas intermedias con la var. spinosa. La variedad de pequeñas flores (parviflora J. Gay) encontrada en cultivo es un salto hacia atrás, hacia la forma original.

Las otras líneas de evolución conducen, desde la variedad aegyptia, hacia los grupos leucophylla y ovata. La muy común, glabra y redondeada hoja de aegyptia es reemplazada en la franja sur por la var. pubescens, que se aproxima al grupo de leucophylla por su indumento. Este grupo contiene dos variedades: una de hojas grandes, leucophylla (Iraq), y otra de hojas pequeñas, parviflora, (en el sur de Irán).

La otra línea, relacionada con la forma más oblonga de las hojas, velloso en los tallos, hojas y flores, así como por su claro zigomorfismo en cáliz y corola, conduce desde la variedad aegyptia al grupo ovata.

De la variedad ovata misma, limitada al NW de Africa, se ven formas intermedias entre aegyptia y sicula, la mayoría de naturaleza híbrida.

No obstante, la variedad ovata es, en su forma extrema,

una buena variedad, destacando por sus hojas redondo-ovadas y un poco coriáceas, de base truncada o acorazonada.

Parece que esta forma no ha sufrido otras diferenciaciones, y forma una especie de callejón sin salida en el grupo. Por contraste, la variedad sicula tiene un amplio margen de distribución, circundando el Mediterráneo, excepto en el sector sirio-libanés. Formas intermedias, que relacionan esta variedad con aegyptia, se han encontrado frecuentemente en el N de Africa y en Creta.

La variedad sicula muestra un pequeño número de variaciones en la forma de la hoja y en la pubescencia; es especialmente digna de mención la forma elíptica que se da en Chipre. En Turquía e Irán se hace más pubescente, y se funde hacia el sur y el este con la variedad palaestina. La variedad microphylla no es más que una desviación de esta forma, con hojas y flores pequeñas.

Una conexión directa entre aegyptia y palaestina se pone de manifiesto por la presencia de formas intermedias entre ambas en Israel.

La variedad herbacea, confinada a la región caucásica-armenia, destaca por la forma de sus hojas, sus espinas estipulares y la forma de sus pétalos. Está en contacto con la variedad sicula en el N de Turquía.

Se debe hacer mención de los modelos de variación paralela que, según ZOHARY, se dan dentro de este grupo de

especies. Algunos de ellos son los siguientes:

- pubescencia: Entre C. spinosa var. pubescens y C. ovata var. palaestina.
- microfilia y micrantia: C. spinosa var. parviflora y pubescens y C. ovata var. microphylla.
- pérdida de espinas estipulares: C. spinosa var. inermis y C. ovata var. ovata.

También se puede señalar la tendencia evolutiva que conduce de estructuras florales actinomorfas a zigomorfas, como se puede observar bien en la línea C. spinosa var. aegyptia y C. ovata var. sicula.

EL GENERO Capparis EN EUROPA

Teniendo en cuenta lo anterior, los representantes de la Familia Capparidaceae en Europa serían los siguientes:

1. Capparis spinosa L., Sp. Pl.:503 (1753)-FE 1: 259.

a. Subespecie spinosa

b. Subespecie inermis (Turra)

C. spinosa var. inermis Turra, Fl.

Ital. Prod. (1780); Savi, Fl. pis. 2: 2 (1798) -

C. spinosa var. rupestris (Sb & Sm) Viv.Fl.

lib. Spec.: 26 (1824); Boiss. Fl.or. 1: 421

(1867).

2. Capparis ovata Desf. Fl. at. 1: 404 (1789). FE 1:259.

- a. Subespecie sicula (Duham.)-C. ovata
ssp canescens (Coss.) A. Bolós y O. Bolós
Misc. Font.: 88 (1961)-C. ovata var.
canescens (Coss.) Heywood, FE 1:259- C. spinosa
var. canescens Cosson, Not. Plat. Crit., 1:28
(1848); Boiss. Fl. or. 1: 420 (1867).

DISTRIBUCION GEOGRAFICA

Capparis spinosa ocupa las regiones costeras de prácticamente toda la cuenca mediterránea (figura 1), aunque también hay citas del Sur de Portugal (LUNA, 1985; C. FONTES, in herb. MAC).

En la península ibérica se da en las regiones costeras mediterráneas: en Cataluña, hasta los 200 m sobre el nivel de mar (O. de BOLOS y VIGO, 1984), algunos puntos de la región valenciana, Murcia y Andalucía, exceptuando la mayor parte de la provincia de Huelva y las zonas más altas de las Béticas, aunque se le puede encontrar fácilmente hasta los 1.000 m en puntos de la Sierra de Los Filabres (Figura 3).

Ocupa generalmente terrenos marginales, terraplenes, zonas de elevada pendiente y junto a caminos, preferentemente

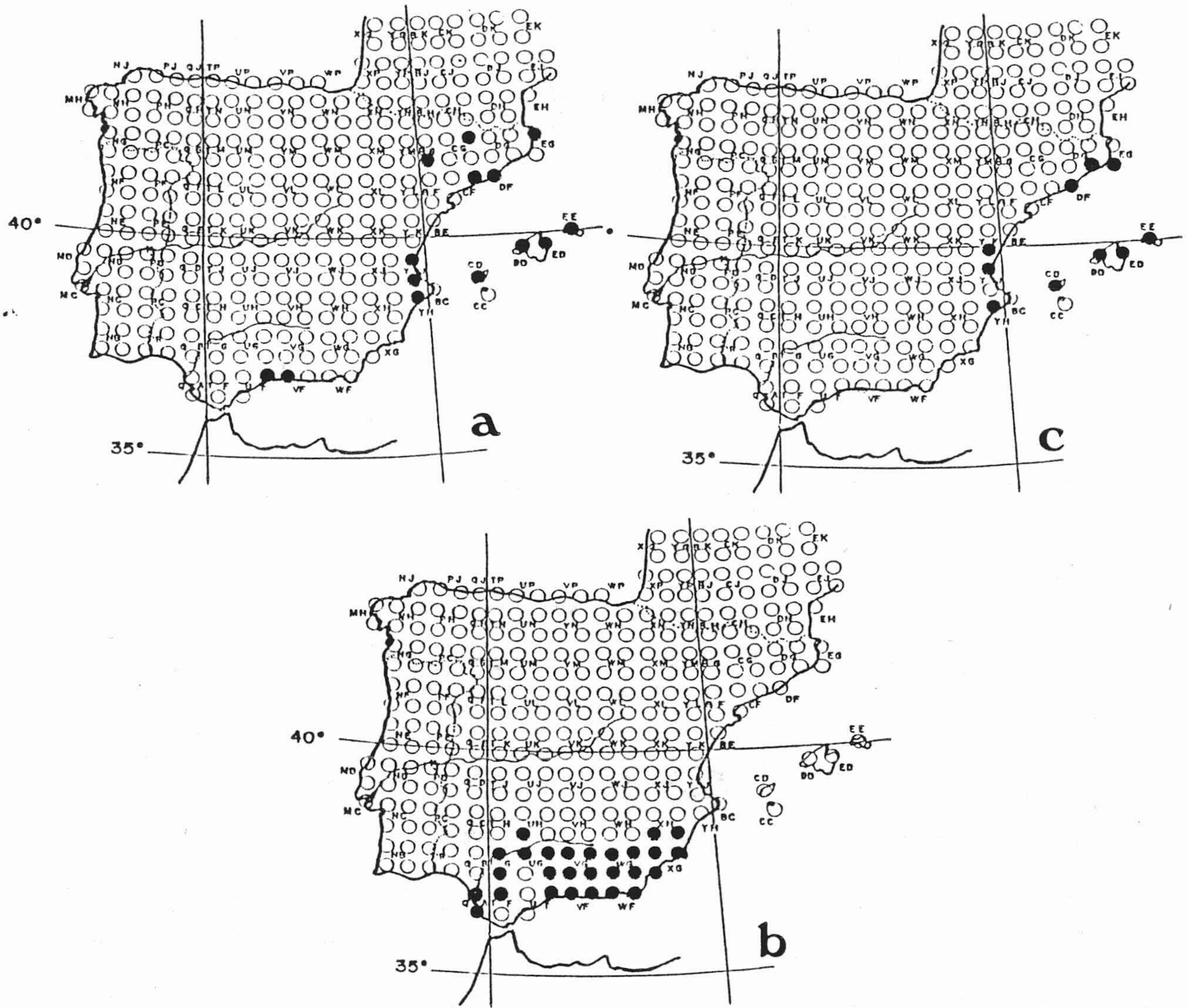


Figura nº 3. Distribución en la Península ibérica de las tres formas de *Capparis*. A *C. spinosa*. B *C. ovata* y C *C. spinosa* ssp. *inermis*.

sobre terreno ligero y fracturado. Sobre su distribución influye notablemente la naturaleza de las rocas del subsuelo, pues está ausente de zonas compactas o muy cristalizadas y sin diaclasas.

Su distribución coincide aproximadamente con la zona denominada por KOPPEN como de clima mediterráneo (Cs), en la que ningún mes tiene medias inferiores a 6 °C y, en general, con precipitaciones inferiores a los 500 mm. También se da en las zonas de clima estepárico cálido (BS de Köppen), aunque no se puede adscribir a un modelo determinado porque su distribución geográfica se enmascara por la extensión debida al cultivo.

De hecho, su distribución en la zona occidental europea suscita bastantes dudas, pues se supone que ha sido introducida en la mayor parte de esas regiones, aunque posteriormente se haya naturalizado y ahora se dé como espontánea o subespontánea. Ya en 1893 lo apuntaba RONY, y posteriormente BONNIER (1911), ZOHARY (1960) y HEYWOOD (1969). De hecho, en estas regiones se le encuentra normalmente en habitats secundarios, frecuentemente ligados a la actividad humana; así pues, se puede pensar, sin gran riesgo, que se trata de una especie que escapó al cultivo, al menos en nuestra región.

En las regiones con un menor influjo costero se va haciendo más rara, aunque es posible encontrarla en zonas del

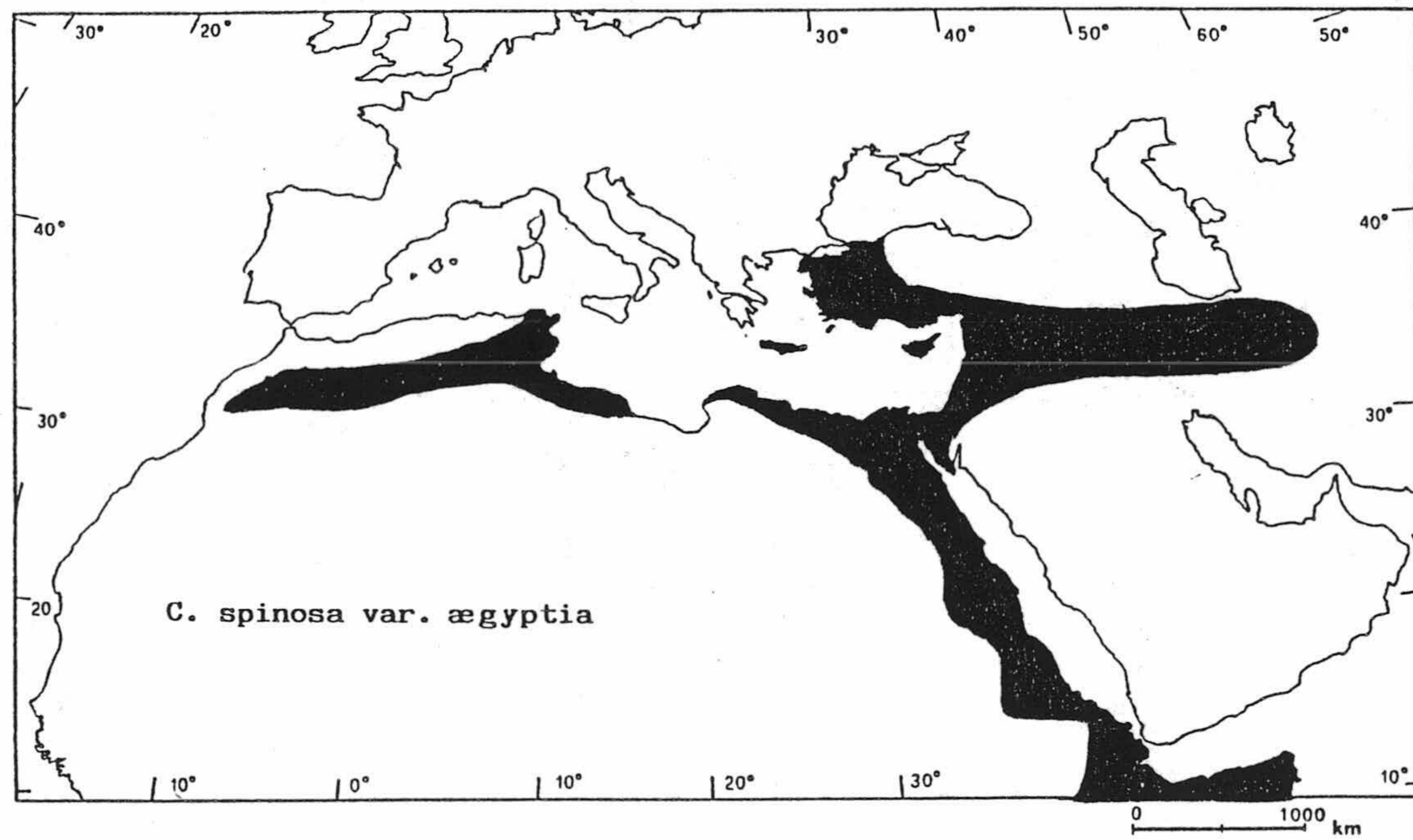
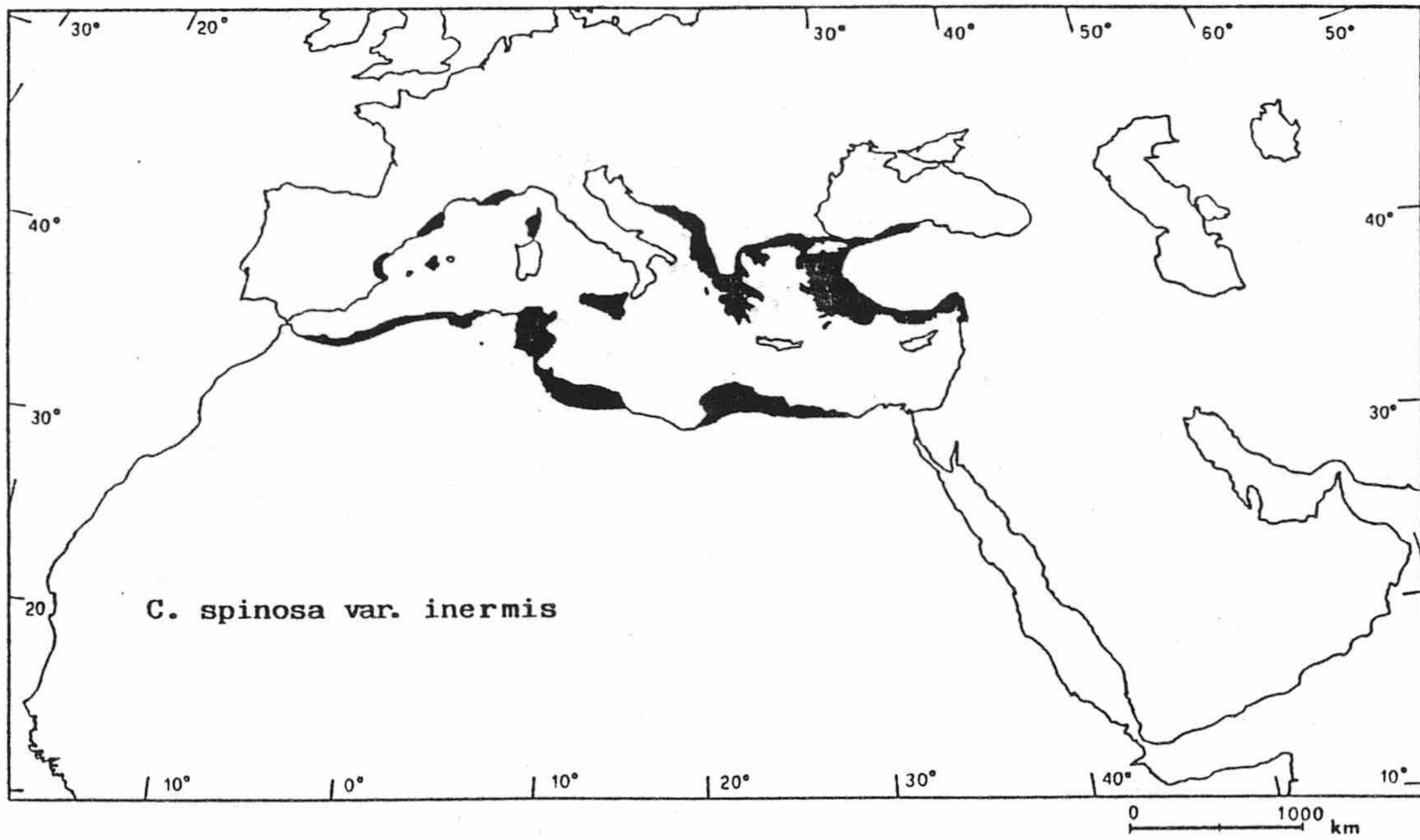


Figura nº 4. Distribución geográfica de las subespecies inermis y aegyptia de Capparis spinosa L.

interior de la península con un clima más extremado, como son las cercanías de la Sierra de Cazorla o Córdoba, en el Sur, y Zaragoza o Logroño, en el Norte. Se cita más recientemente en zonas de Albacete y Ciudad Real (LUNA, 1985), aunque lo más probable es que se trate de casos actuales de cultivo.

La subespecie inermis tiene también una distribución circunmediterránea (Figura 4).

La variedad aegyptia está presente en Asia Menor y Palestina hasta el N de Irán, y en Africa desde el Gran Atlas hasta Egipto y Abisinia (Figura 4). Las otras variedades tienen una distribución mucho más reducida.

Por lo que se refiere a C. ovata, en Europa su distribución coincide prácticamente con la de C. spinosa, aunque en la península ibérica no se ha citado en Cataluña (Figura 3) y está restringida a Andalucía y Murcia, donde es tanto o más abundante que C. spinosa, al menos en algunas zonas, como Jaén (FERNANDEZ & AMEZCUA, 1986) y Almería.

Falta también en las islas Baleares, Córcega, Cerdeña y Francia. Las otras subespecies o variedades son del mediterráneo oriental y el Cáucaso, y de distribución más reducida.

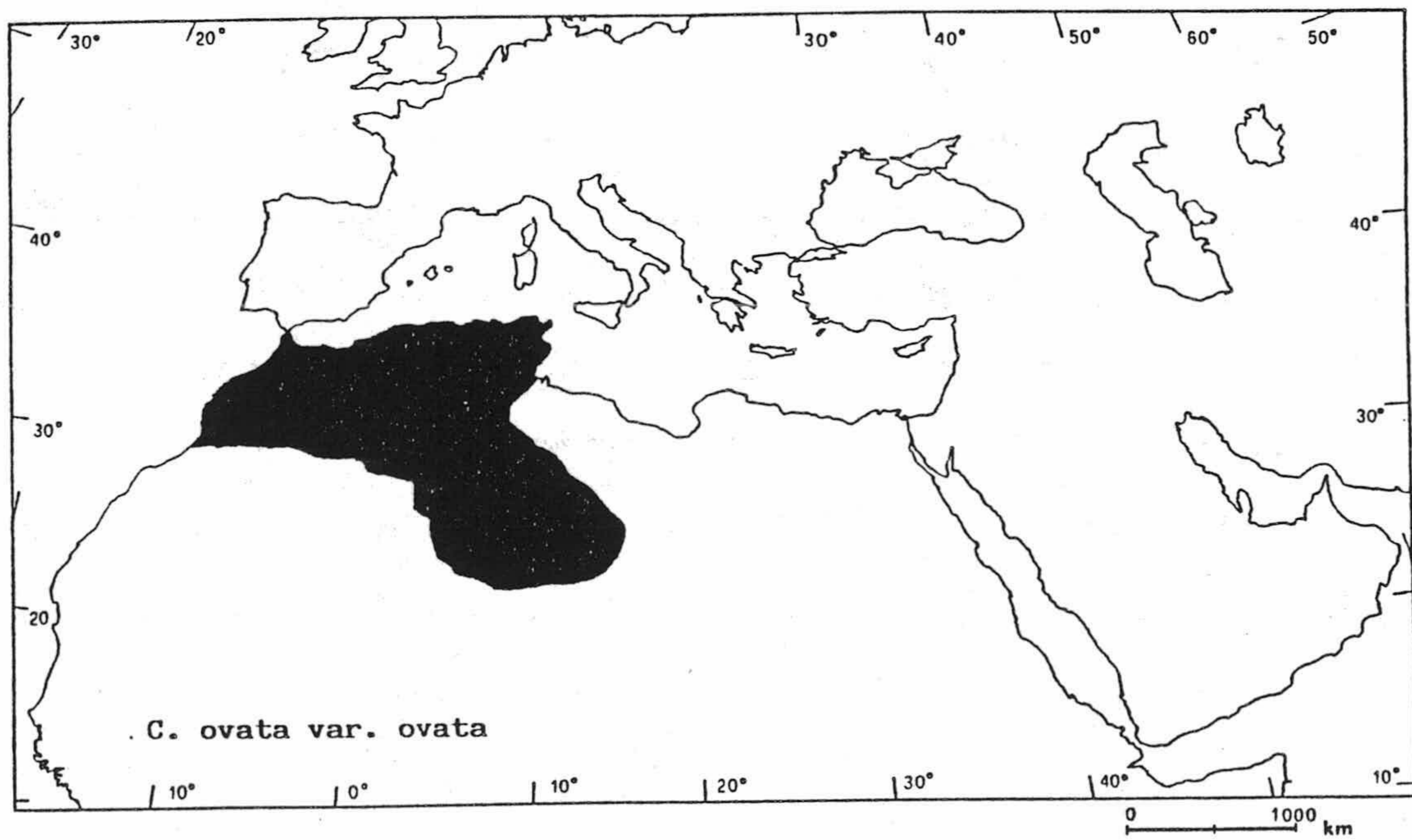
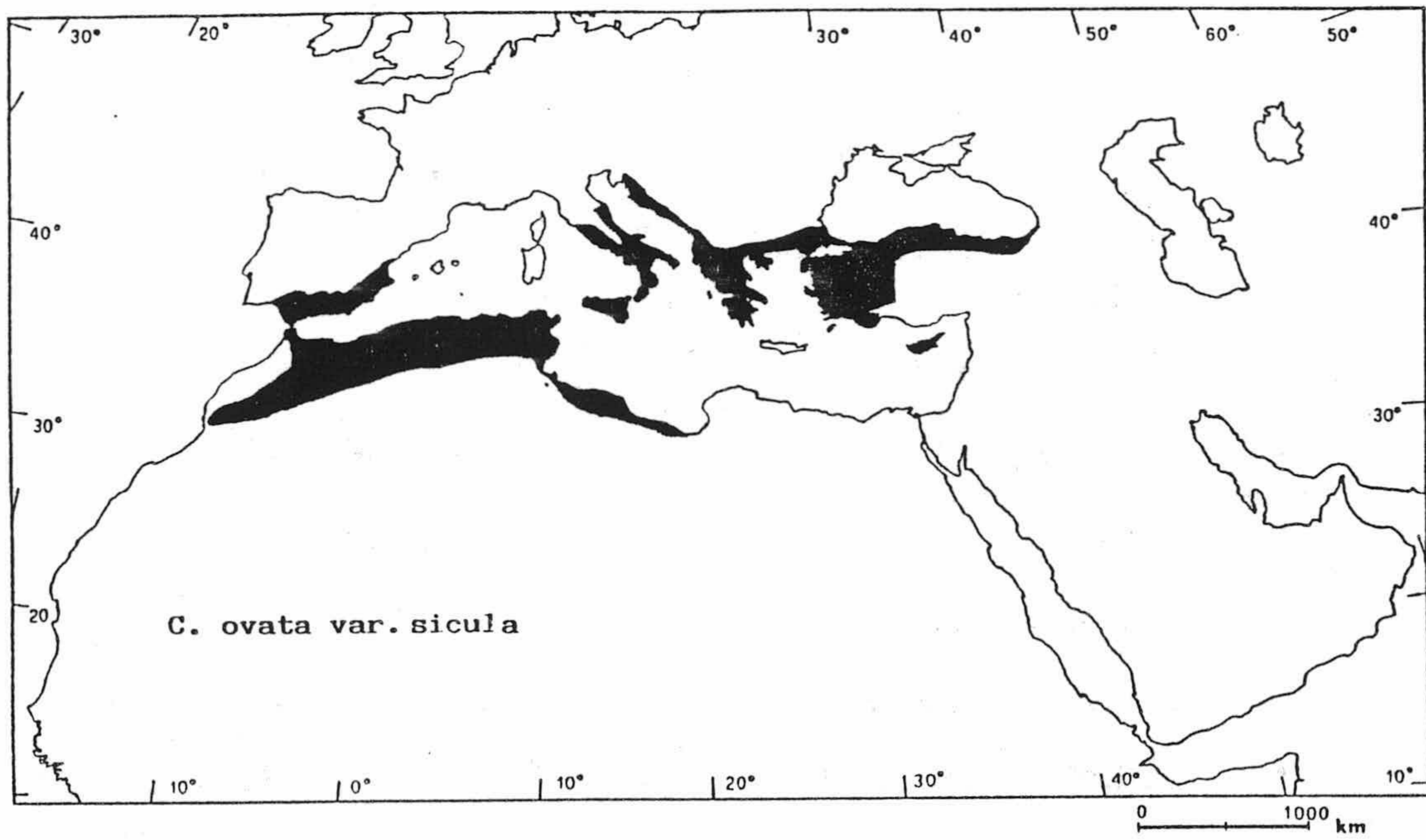


Figura nº 5. Distribución geográfica de Capparis ovata.

2.3 CARACTERISTICA QUIMIOTAXONOMICAS

La alcaparra, entendiendo por tal a las especies del Género Capparis a las que se le puede aplicar ese nombre, ha estado tradicionalmente incluida en una Familia denominada Capparidaceae hasta época reciente. Aunque tanto su constitución como su inclusión en un Orden determinado ha sido objeto de diversas modificaciones, mantiene unas estrechas relaciones con otras Familias, tanto por similitudes morfológicas como desde el punto de vista químico. Particularmente son próximas aquellas Familias con las que ENGLER (1924) formó el Orden Rhoeadales. Hasta tal punto, que en alguna ocasión se ha clasificado en el Orden Papaverales (ENGLER).

Desde un punto de vista estrictamente morfológico, ya indica BONNIER (1911) su relación con las Crucíferas por su semilla sin albumen y por la plántula plegada o enrollada entre los cotiledones. Además, coinciden en la estructura del pistilo, con dos carpelos, y en la inserción de los óvulos, sobre los bordes del ovario. Incluso algunos géneros de Capparidaceae tienen 4 pétalos y 4 sépalos, como las Crucíferas. Pero, sobre todo, la presencia de células con mirosina es lo que más acerca ambas Familias (METCALFE & CHALK, 1950; TREASE & EVANS, 1986).

Menos netamente, están relacionadas con las Papaveraceae, por el Género Capparis, que presenta 4 pétalos y numerosos estambres con anteras vueltas hacia el interior de la flor (BONNIER, 1911).

La presencia de espinas estipulares las pone en relación con las Resedáceas (BOLLE, 1936); en opinión de HENNIH (1929) la presencia de estas anómalas estructuras constituye una evidencia de esta relación.

En opinión de WEBERLING (1981), también están relacionadas con las Violales.

Sin embargo, más recientes clasificaciones, basadas frecuentemente en características químicas, han reagrupado éstas y otras Familias de muy diversas maneras.

El primero en usar datos químicos con cierta consistencia para relacionar familias de Angiospermas fue DAHLGREN (1975); en los últimos años esta práctica ha sido tan aceptada que, por ejemplo, CRONQUIST (1981) ha incluido este tipo de información en su descripción de las familias, en lo que él llama un "sistema integrado de clasificación de las Angiospermas". De todas formas, el impacto de este tipo de clasificación ha sido bajo, reducido a aquellos casos en los que la química tiene un papel decisivo en las distinciones conflictivas (KUBITZKI, 1984). Las mayores reclasificaciones, desde este punto de vista, son debidas a la presencia, entre otros, de glucosinolatos, sustancias

presentes en las Capparidaceae.

Como ya se ha indicado, esta familia ha sufrido una serie de reajustes, los más recientes de los cuales se deben a PAX & HOFFMAN (1936), AIRY SHAW (1966) y HUTCHINSON (1956). Después de dislocarla del Orden Rhoeadales, esta familia ha sido situada en los diferentes Ordenes de Capparidales formados por HUTCHINSON en 1956 y 1969, escisión apoyada, entre otros, por MERXMULLER & LEINS (1967) con datos químicos y con criterios serológicos y paleontológicos.

Los estudios químicos han demostrado la existencia de heterósidos azufrados en once familias de Angiospermas dicotiledóneas, entre ellas las Capparidaceas (ETTLINGER & KJAER, 1968), cinco de ellas del Orden Rhoeadales.

El Orden Capparidales, formado por HUTCHINSON (1959, 1964), comprendiendo Capparidaceae, Moringaceae y Tovariaceae, reagrupa precisamente tres familias con heterósidos azufrados. La primera está caracterizada por la presencia de glucocapparina; la segunda, por la glucotrapaeolina y la tercera por el isopropil glucosinolato y los heterósidos azufrados indólicos: glucobrassicina y neoglucobrassicina; la presencia de uno de éstos últimos caracterizaría también a la subfamilia Cleomoideae, transformada actualmente en familia Cleomaceae (SCHRAUDOLF, 1965).

Por lo que respecta a los alcaloides, sólo en la Familia

Capparidaceae, sensu stricto según HUTCHINSON (1967), coexisten la L-stachidrina y la hidroxí-3 L-stachidrina.

Estas inducen a KOUDOGBO & DELAVEAU (1974) a caracterizar el Orden Capparidales por la presencia constante de alcaloides y heterosidos azufrados en todas las especies de las Familias Capparidaceae y Moringaceae, además de la Familia Tovariaceae, que no presenta alcaloides.

En 1977, DAHLGREN incluye en su Orden Capparales todas las familias que producen estos compuestos, aunque recientemente ha separado Tropaeolaceae, Limnanthaceae y Salvadoraceae para formar otro Orden. Contra esta última clasificación se manifiesta KUBITZKI (1984), pues considera que la distribución errática de glucosinolatos, que tienen una presencia masiva en Crucíferas y Capparaceas pero que también se dan en otra media docena de familias, ha confundido la sistemática durante algunas décadas. Además, indica que, aunque no se quieran enfrentar consideraciones bioquímicas respecto a las distintas vías de producción de glucosinolato (RODMAN, 1981), las diferencias morfológicas entre varias de estas familias constituyen la clasificación de DAHLGREN en una extraña alianza. Sin embargo la clasificación de CRONQUIST (1981) le parece más aceptable. Este incluye, junto a Capparaceae, la Familia Brassicaceae (Cruciferae), por las similitudes morfológicas antes apuntadas. En 1950 GUNDERSEN, basándose en los caracteres

morfológicos, indicaba una relación entre ambas Familias, en el sentido de que las especies arborescentes tropicales de Capparidaceae pudieron haber dado lugar a la Familia Brassicaceae. Años después, DAS & RAO (1975), basándose en los contenidos de fenoles para establecer relaciones entre taxa (BATE-SMITH, 1968), indican que los niveles de ácido siríngico y sinápico en ambas Familias las relacionan. Las especies arbóreas de Capparaceae están caracterizadas por altos niveles de ácido siríngico, y las herbáceas de las Brassicaceae por sinápico. Estos autores postulan que las primeras han dado lugar a las segundas, por gradual supresión de la B-oxidación de ácido sinápico a siríngico, a través de formas intermedias semileñosas con trazas importantes de ácido sinápico o siríngico. Así, la tendencia evolutiva en los constituyentes fenólicos de las formas herbáceas y arbóreas es un fuerte soporte del punto de vista de GUNDERSEN.

2.4 ANATOMIA

La alcaparra pertenece a una Familia tradicionalmente denominada Capparidaceae, integrada por hierbas y arbustos -a veces lianas- de distribución fundamentalmente tropical. Presentan unos pocos caracteres constantes en toda la Familia, como el carecer de látex (WESTTEIN, 1944), disponer de estomas de tipo ranunculáceo, presencia de cristales -usualmente pequeños- de oxalato cálcico arracimados y, sobre todo, por la presencia de células que contienen mirosina (METCALFE, 1950).

Usualmente, con el nombre de alcaparra se denominan un grupo de especies y subespecies muy similares, compuesto en Europa por Capparis spinosa L., C. spinosa ssp inermis (Turra) y C. ovata Desf.

Se trata de arbustos de ramas decurrentes, de hasta 3 metros de longitud, que surgen de una cepa subterránea. La raíz es fuertemente pivotante, con varias ramas principales que se anastomosan frecuentemente; se introducen por las fisuras del subsuelo o entre las capas de estratos, y alcanzan hasta una profundidad de 40 metros. La raíz tiene una corteza muy gruesa, que se separa fácilmente, y que puede

almacenar una gran cantidad de agua.

Las hojas son alternas, más pubescentes en C. ovata que en C. spinosa, y más carnosas en la ssp inermis. Las de C. spinosa son oblongas, mientras que en C. ovata son elípticas; en ambos casos existe un mucrón espinoso en el ápice y están provistas de un peciolo claramente diferenciado.

En la base del peciolo se presentan dos espinas estipulares, de origen epidérmico, no foliar (ILTIS, 1957). En C. spinosa ssp inermis las estipulas son herbáceas y caducas (PIGNATI, 1982), por lo que la planta no es tan espinosa como las otras.

Las flores son grandes y aparentes, de un tamaño que depende de la época fisiológica, normalmente entre 3 y 7 cm; de color blanco o blanco-rosadas, más zigomórficas en C. ovata. Presentan un alargamiento del eje floral denominado ginóforo, que corresponde a la parte del receptáculo portadora de los carpelos (FAHN, 1982). El ovario es verde y pluriovular. El cáliz es tetrámero, con sépalos fuertemente cóncavos hacia el interior y de color verde; la corola está formada por 4 pétalos ovales, dispuestos diagonalmente. Presenta numerosos estambres, de filamentos rojos y tecas orientadas hacia dentro, fijas por el dorso, lineal oblongas y de unos 2 mm de longitud.

El nectario floral es del tipo denominado por FAHN (1952) talámico marginal, por estar situado en el tálamo,

entre la base de los sépalos y los pétalos. FAHN describe con detenimiento el nectario de C. ovata, que se ve externamente como un triángulo en el margen del tálamo (Figura 1,g). El ápice de ese triángulo se dirige hacia los estambres y la base es opuesta al mayor de los sépalos, de forma navicular y en el que se acumula gran cantidad de néctar. Los otros dos lados del triángulo están bordeados por dos pétalos, cuyas bases se pliegan un poco hacia dentro dejando una pequeña entalladura hacia el nectario. Los márgenes de las partes superiores de los pétalos se solapan. Para libar, la abeja se apoya en los dos pétalos y pasa la boca a través de la indicada hendidura, alcanzando así el sépalo navicular donde se acumula el néctar

En un corte longitudinal practicado a la flor, se puede ver que el tejido nectarífero penetra profundamente en el receptáculo. La epidermis de este tejido está recubierta por una cutícula muy fina con muchos estomas elípticos que permiten la secreción del néctar (FAHN, 1982).

Los pelos que recubren tallo y hojas son simples y unicelulares. Tienen paredes delgadas y forma curvada, con los extremos agudos (Figura 6).

La cutícula es fina, a veces estriada. Las nerviaduras están formadas por pequeñas venas muy próximas, encajadas en el mesófilo y a veces acompañadas por esclerénquima o colénquima.

La característica anatómica más importante, sin duda, es la presencia de células parenquimáticas idioblásticas, de gran trascendencia taxonómica (METCALFE & CHALK, 1950). Estas células contienen mirosina, un enzima que con su acción caracteriza el aroma de las alcaparras, y se encuentran libres en el mesófilo o acompañando los haces vasculares. No tienen un aspecto muy diferente de las demás, excepto por la tendencia a situarse verticales y a veces en grupos, y por ser alargadas. Están también presentes en el córtex primario y secundario de tallos y raíces, y se ha indicado que también están en las semillas.

En los tallos jóvenes, el periciclo incluye ramas de fibras alternando con células pétreas, que forman un anillo incompleto; también se observan grupos aislados de células pétreas.

El parénquima paratraqueal del leño es normalmente vasicéntrico y abundante. Los vasos son pequeños o medianos, muy cortos (METCALFE & CHALK, 1950).

El fruto es una baya ovoide u oblonga, más alargado en C. spinosa que en C. ovata. De color verde claro, presenta unas líneas longitudinales más amarillentas, por donde se abre la baya en la dehiscencia. Cuando está maduro, la pulpa es de color rojo intenso; antes, es de color blanco. La epidermis, muy fina, se rompe fácilmente.

Las semillas son pequeñas, de 3 mm aproximadamente, de

aspecto reniforme y de color negro. Entre los cotiledones se observa la radícula, muy larga y enrollada en espiral (Figura 6). Carecen de endospermo (WEBERLING, 1981).

En algunas especies del Género se han observado estomas en el tegumento externo de la testa (CORNER, 1976; JERNSTEDT & CLARK, 1979).

Según SANCHEZ-MONGE (1981) el número cromosómico puede ser 24 ó 38.

La floración, en nuestra zona, tiene lugar de marzo a agosto. En otros sitios, dependiendo de la climatología, puede variar, como en el desierto egipcio, donde la floración termina en abril (HAMMOUDA et al., 1975).

Planta perenne, puede alcanzar una gran longevidad, conociéndose ejemplares con más de 85 años.

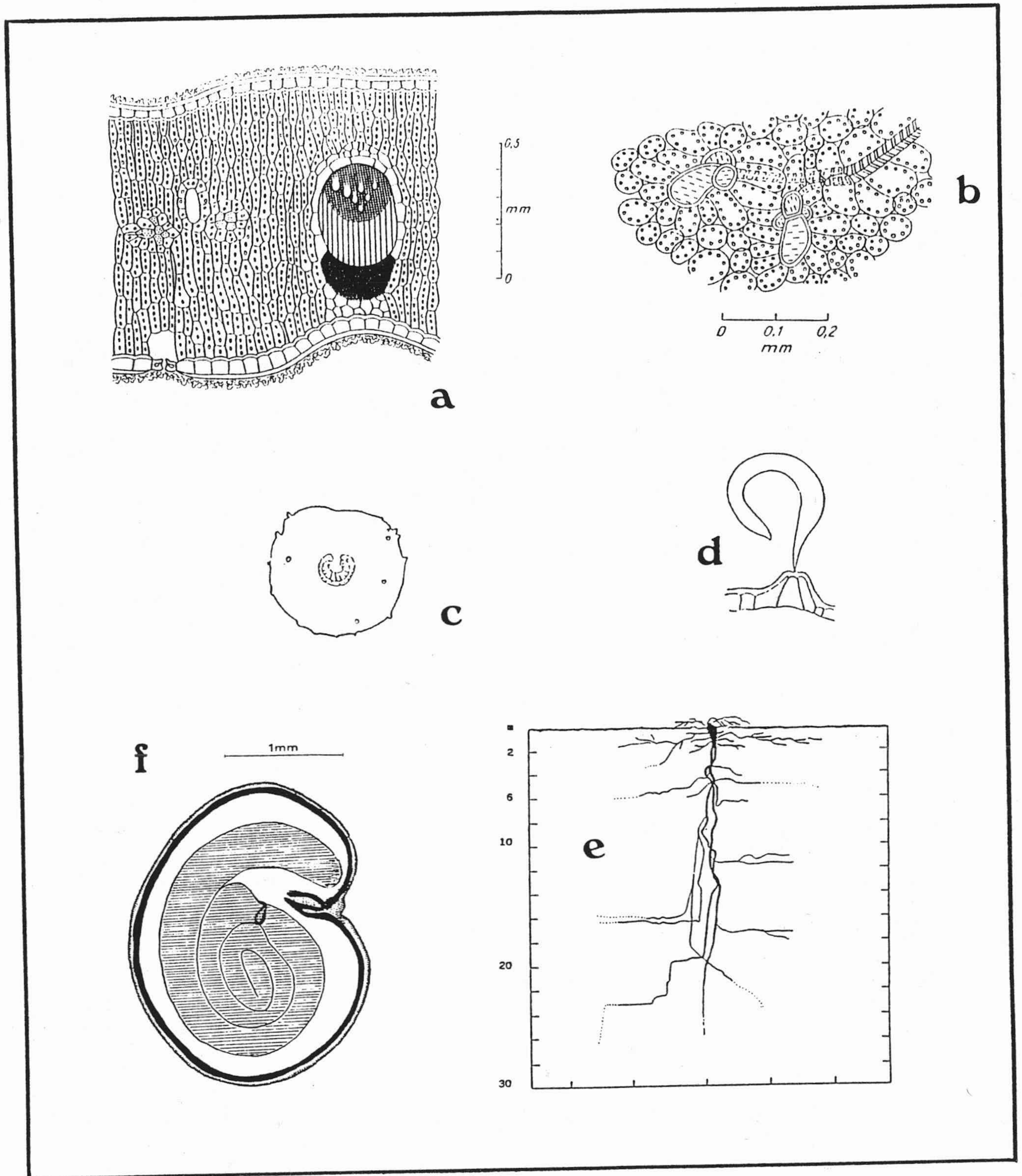


Figura nº 6. Detalles anatómicos de *Capparis*. a) Corte transversal de hoja, con células verticales; b) detalle de traqueidas y células de almacenamiento; c) corte transversal del peciolo; d) pelo simple, unicelular; e) proporciones del desarrollo radical; f) sección de la semilla.

2.5 GENETICA

Las especies de Capparis, al ser plantas predominantemente alógamas, presentan un flujo genético importante.

Debido a que son entomógamas, presentan una capacidad de dispersión de polen y, por tanto, de homogenización menor que otras plantas, de polinización anemógama.

El nivel de variabilidad genética presente en poblaciones peninsulares de C. spinosa es muy elevado (ROSALES, 1986). La amplia distribución geográfica, alta fecundidad, largo tiempo de generación y la fecundación cruzada serían las causantes de la variabilidad. Por este motivo, no parece que se estén perdiendo recursos genéticos de esta especie por acción del hombre, pues según ROSALES (1986), solamente tres poblaciones proporcionarían el 90 % de la variación genética existente.

Algo parecido ocurre en Baleares, aunque allí se nota la tradición del cultivo por una mayor presencia de homocigotos.

La situación es parecida a la de plantas autógamias, pero es debido a la multiplicación vegetativa (JIMENEZ, 1986).

Sí existe, al contrario que en la Península, una notable diferenciación genética entre las poblaciones, que corresponden al menos a 4 grupos diferentes, a uno de los cuales atribuye JIMENEZ (1987) carácter específico,

denominándolo Capparis inermis.

Los estudios, basados en isoenzimas, permiten diferenciar genéticamente esta especie, aparte de los caracteres morfológicos.

Particularmente, se ha detectado la existencia de un aislamiento reproductivo respecto a C. spinosa, observándose una mayor precocidad en C. inermis, lo que podía indicar un mecanismo temporal de aislamiento (JIMENEZ, 1986).

En los trabajos de divulgación editados por organismos oficiales y entre los cultivadores de alcaparra se suelen distinguir algunas variedades, aunque en general poco tipificadas.

En la Península se habla de la variedad "del país" para hacer referencia a las que crecen espontáneamente en cada zona. Pueden, por tanto, corresponder a C. spinosa o a C. ovata, indistintamente. De unas se dice que tienen aspecto más blanquecino, por la presencia de pubescencia (C. ovata), mientras que de otras se describen como más rojizas y agrestes, pues se dan en las zonas más altas.

Se nombra también en la península a la variedad italiana, C. spinosa var. inermis (C. inermis), fácilmente identificable por su ausencia de espinas, por las hojas y por su menor producción.

Otra variedad nombrada es la mallorquina, que presenta en todos los casos las mayores capacidades productivas.

Aunque está poco tipificada también, parece estar claro que se trata de C. spinosa, y puede corresponder a alguna de las variedades que reconocen los agricultores baleares.

En Mallorca se habla de las variedades rosa, que es la más productiva; cavall, que corresponde a C. inermis; figa seca, con espinas muy largas y curvas y botón floral plano y de poco peso; redona, con espinas y capullos muy duros y fulla - redona, sin espinas y con buen rendimiento en cantidad y calidad (JIMENEZ, 1986).

2.6 FARMACOLOGIA

La acción farmacológica de la alcaparra, como justamente observa FOURIER (1947), ha sido muy poco estudiada. Ya se ha citado su empleo por griegos, romanos y árabes, (HARTWELL, 1968) y su utilización en las farmacopeas europeas hasta el siglo XIX, generalmente en forma de trociscos y ungüentos.

La parte más usada era la corteza de la raíz, con propiedades diuréticas y astringentes. Al final de la temporada vegetativa, en otoño, la raíz era recogida, y la corteza puesta a secar al sol. De color gris ceniza, rugosa, inodora cuando está fresca, tiene un sabor acre, amargo y picante (NEGRI, 1948). Reducida a pequeños fragmentos irregulares, constituía la droga oficial. En el pasado fue también usada en casos de hidropesía, algunas formas de anemia, atonía general, artritis y gota. Se administraba generalmente como infusión, al 1,5-3%, o también en forma de polvos, en dosis de 2 ó 3 gramos subdivididos en tres o cuatro tomas al día (LEMNI & ROVESTI, 1979).

Algunos preparados tuvieron bastante difusión, como el vino tónico de Barthez, citado por CAZIN (1876). Su fórmula original era la recogida en la tabla nº 1.

Tabla nº 1. Composición del vino tónico de Barthez, según Cazin.

Corteza de raíz de alcaparra	120 g
Corteza de fresno	60 g
Corteza de <u>Tamarix</u>	60 g
Ramas floridas de Millepertuis	60 g
Vino rojo de Burdeos	3 l

Se dejaba en maceración 3 ó 4 días y después se filtraba. Era suministrado tres o cuatro veces al día.

En el Codex francés de 1818 se describe el siguiente aceite para fricciones:

Alcaparras en conserva	135 g
Corteza de raíz de alcaparra	135 g
Aceite de oliva	45 g
Vinagre	180 g

Se cuece, hasta que se evapora la humedad y se muele.

Si la alcaparra común no ha interesado a la moderna farmacología, muchas especies exóticas, sin embargo, han sido recientemente objeto de estudio, como los de DEKKER et al. (1987), que pone en duda las propiedades anticonvulsivas atribuidas desde antiguo a Capparis tomentosa.

Los trabajos de BONDEALLI & BELLARE (1960-61) y RAO (1964) han puesto de manifiesto la acción tuberculostática del fruto de Capparis mooni. MEROLA & RODRIGUEZ (1981) citan a C. linearis como empleada en Venezuela para fines

odontológicos. En el trabajo de PERNET (1972) se puede ver una amplia referencia de los usos medicinales de plantas de la Familia Capparidaceae.

PRINCIPIOS ACTIVOS

La farmacología contemporánea ignora casi completamente las especies Capparis spinosa o C. rupestris. Para encontrar algunas indicaciones hay que dar un salto atrás en el tiempo.

Desde que Paracelso, el brillante y revolucionario alquimista, afirmó que no bastaba conocer la virtud medicinal de la planta, sino que había que aislar la "quintaesencia", un fervor incontenido animó a los científicos y muchas plantas medicinales fueron estudiadas de nuevo.

Por estar relacionado con nuestro objeto de estudio, recordaremos que en 1842 WEISS extrajo de la ruda (Ruta graveolens) una sustancia que mostraba interesantes propiedades; fue llamada por BORNTRÄGER ácido rutínico. En un trabajo publicado en 1852, ROCHLEDER & HLASIWET, en Annalen der Chemie und Pharmacie, analizan el botón floral de la alcaparra y definen su composición: pectina, mucílago, trazas de una esencia, sustancias resinosas y una sustancia de naturaleza cristalina. Tras realizar diversas pruebas, los

investigadores de Praga concluyen que ésta se trata del mismo ácido rutínico aislado anteriormente por WEISS.

Diez años después, ZWENGER & BROUKE (1862), estudiando minuciosamente la estructura química de los cristales obtenidos de la alcaparra, demuestran que se trata no de un ácido, sino de una sustancia de naturaleza glucosídica, a la que llamaron rutina.

BRAUNS, en 1904, continuó los estudios analíticos de la flor de alcaparra. Confirmó la presencia y la naturaleza glucosídica de la rutina, que denominó caparirutina, y estableció su contenido cuantitativo: 0,32%, localizada la mayor parte en la superficie de la yema floral. BRAUNS demostró que la caparirutina era similar a la rutina de *Ruta graveolens* y a la soforina de *Sophora japonica*.

Desde entonces (1904), pocos estudios específicos se han hecho sobre las flores de alcaparra, y sí muchos sobre su constituyente activo, la rutina.

En 1979, LEMNI & ROVESTI indican la composición de los botones florales en algunos principios activos. No encuentran aceites esenciales, y obtienen un 0,3% de glucocaparina, glucósido aislado por KJAER (1962) del tipo esencia de mostaza (TREASE & EVANS, 1986; PERNET, 1972; HEGANVER, 1965; KARRER, 1958). Por acción de la mirosina, se escinde, produciendo isotiocianato de metilo ($\text{CH}_3\text{-N=C=S}$), al que se debe el aroma y el gusto característicos de la planta. TOMAS

Y FERRERES (1976) encuentran también quercetina, flavonoide originado por hidrólisis parcial de la rutina y kaempferos (FERRERES Y TOMAS , 1978). AHMED et al., (1978) han aislado 8 glucosacaridos, identificando glucoiberina, glucoaparina, sinigsina, glucoleomina, glucobrasicina y glucoapangulina.

La vitamina C está presente en el fruto fresco, con un contenido del orden de 26 mg/100 gr (la mitad que en el jugo de limón). De vitamina A hay 100 U.I. en 100 gr, y del grupo B están presentes las vitaminas B1 (72 microgramos/100 gr) y B2 (89 microgramos/100 gr). Coinciden estos datos con los aportados por NOSTI & de CASTRO (1987), reflejados en la tabla nº2. También tiene ácido pantoténico (40 microgramos/100 gr) (LEMNI & ROVESTI, 1979). Estos mismos autores comprueban los positivos efectos que ejercen sobre la piel diversos preparados en base a botones florales, por el efecto de la rutina sobre los capilares, con un efecto normalizador.

Tabla nº 2. Vitaminas en alcaparras verdes y en conserva (según NOSTI y de CASTRO, 1987).

		verdes	conserva
Carotenos	g/100 g	102,8	107,70
Tiamina	g/100 g	69,8	6,25
Riboflavina	g/100 g	216,0	84,10
Rutina	%	0,28	0,12
Acido ascórbico	%	0,23	---

En especies afines, se ha estudiado la presencia de taraxasterol (CHUDHURY, 1970), β -sitosterol (KANTHAMANI, 1968) y otros compuestos de interés oficial.

2.7 FITOPATOLOGIA

Aunque ya CIFFERI en 1949 indica algunas enfermedades y parásitos de la alcaparra, lo cierto es que se conocen poco los aspectos fitosanitarios de esta planta, quizá por haber sido objeto de atención desde hace sólo algunos años.

INSECTOS

Aparte de la acción esporádica de algunos insectos que actúan sobre gran número de especies, existen parásitos específicos de Capparis.

Entre los primeros se encuentra un coleóptero, Oxythyrea funesta Poda, que es habitual de la flores grandes, en las que puede provocar alteraciones morfológicas. Ha sido observado en alguna ocasión, pero raramente.

También a la flor pueden afectar las hormigas rojas, como indica JIMENEZ (1985).

Entre los Homópteros Coccoideos hay un par de especies que pueden afectar a la planta, si bien hasta el momento sólo

se han observado en C. mooni. Se trata del Coccido Coccus capparis (Green), descrito originalmente en Ceilán. En la región mediterránea fue detectado por primera vez en Israel, sobre cítricos (BEN-DOV, 1980). Son ovovivíparos y se reproducen partenogénicamente.

También sobre Capparis fue descrita una especie de la subfamilia Diaspididae: Diaspis capparidis Bodenheiner, en el Sinaí. BEN-DOV (1980) sugiere que su distribución alcanza desde el Sahara hasta Asia central.

Ambas especies, aunque en la actualidad no tienen gran importancia, pueden representar un peligro potencial.

Más importante es un Díptero Cecidomyiidae: Asphondylia capparis Rubs. que forma agallas en los frutos del algarrobo (Ceratonia siliqua), y causa bastantes daños en Chipre a la alcaparra. Los huevos los pone la hembra frecuentemente en los pétalos, los estambres o sobre el ovario, y en menor grado dentro de éste; raramente ocurre la ovoposición sobre el fruto. Dos o más larvas se encuentran en cada nódulo en la alcaparra. Presenta 3 estados larvarios y la pupa, de color gris-naranja permanece en el fruto o capullo floral hasta su completo desarrollo. La vida media del adulto, en laboratorio, es de 55 horas. La generación de invierno, al emerger, ataca sobre todo a la alcaparra, patatas y otras plantas, dejando el algarrobo preferentemente para dejar la generación invernante. Según indica ORPHANIDES (1975, 1976)

presenta un máximo de 7 generaciones anuales.

La mosca de las agallas del algarrobo (Asphondylia sp) tiene un amplio rango de especies hospedadoras, lo que no es muy frecuente (HARRIS, 1975).

Otro díptero, Paracerabittella eurycephala Hardy (Diptera: Tephritidae), infecta los botones florales de Capparis umbonata Lindl. en Australia, alimentándose de las anteras. Esta especie emplea una feromona que impide la ovoposición de otra hembra en la misma flor (FITZ, 1981).

En 1977, LIOTTA ha descrito una plaga de los cultivos de alcaparra en la isla de Pantelleria. Se trata de un coleóptero curculiónido denominado Acalles barbarus Lucas, de la subfamilia Crytorrhyninae.

El género Acalles tiene una amplia distribución, según HUSTADRE (1936): región Paleártica, América, Australia, archipiélagos del Pacífico, etc. Vive a expensas de plantas herbáceas, arbustivas y arbóreas, generalmente enfermas, de muy diversas familias. Fue señalada su presencia en el Sur de España por BRISONT (1864) y por HUSTACHE (1931).

Presenta una sola generación anual, apareciendo los adultos en Junio y Julio. Tiene un comportamiento torpe; aparenta estar muerto cuando oye ruido y se deja caer al suelo, donde se esconde. La vida del adulto puede alcanzar tres meses y es probable que alguno pueda pasar el invierno en ese estado. Un mes después de aparecer el adulto se

observan larvas sobre la corteza de plantas enfermas, no muertas. Las larvas excavan una galería, que van obturando con serrín y excrementos. La larva continua en actividad todo el otoño e invierno, hasta que en primavera se transforma en pupa.

Los daños que produce no son elevados, salvo que coincidan muchas larvas o realicen una galería anular. La planta enferma presenta tallos más cortos, hojas más pequeñas, cloróticas y con un mesófilo poco espeso (LIOTTA, 1977).

También se pueden observar Hemipteros Pentatómidos sobre la alcaparra.

Aparte de Nezara viridis L., de escasa importancia, es fácil observar sobre Capparis a Eurydema ornata, que sí la tiene. De color rojo, con puntos negros, con sus picaduras va produciendo el amarilleamiento de la hoja. Si el ataque es intenso, las hojas se deforman y se detiene el crecimiento, si bien no hemos observado que se seque totalmente la planta. Presenta tres o cuatro generaciones, apareciendo en el mes de Abril y desapareciendo casi por completo en Septiembre. La acción de la 2 generación coincide con el mayor efecto sobre la planta. En la provincia de Almería, se encuentra como plaga en toda la cuenca del Almanzora, sobre plantas espontáneas, y se nota que va ampliando su distribución. Según LOZANO (1985) en la intensidad del ataque

influye el grado de humedad ambiental, extremo que no hemos podido constatar.

Un hemíptero que parasita gran diversidad de plantas, desde cítricos a hortalizas y ornamentales Tryaleurodes sp., también se da sobre Capparis como hemos podido comprobar durante los veranos de 1986 y 1987, en la que ha constituido una plaga de importancia en toda la región costera de Almería.

También constituye un parásito de la alcaparra un Lepidóptero tortricido denominado (Laspeyresia) Cydia capparidana Zeller. Sus larvas minan las hojas.

Como curiosidad, indicaremos que está parasitado por un himenóptero (Braconidae): Chelonus eleaphilus Silv. Este es un conocido endoparásito de Prays oleae Bern., que deposita en el huevo de éste el suyo (FIMIANI, 1976) Es muy frecuente en Andalucía (RAMOS y PANIS, 1975).

LUNA y PEREZ (1985) indican como parásito de la planta de alcaparra una especie de Centhorrhynchus, cuyas larvas atacan la raíz, causan el marchitamiento de tallos tiernos y llegan a provocar la muerte de la planta.

Capparis spinosa constituye también, desde Junio y Agosto, la planta nutricia de Bagrade hilaris (Pentatomidae Heteroptera), plaga de la mostaza y otras crucíferas de semillas oleosas (MAHAR, 1973).

Mención especial merecen las relaciones entre las

Capparidaceae y un grupo de Lepidopteros que generalmente las parasitan, por sus connotaciones ecológicas y evolutivas.

La relación entre la familia de la mariposa blanca de la col y sus plantas nutricias revela que, aunque hay una considerable variación (TEROFAL, 1965), la mayor parte de los géneros están asociados a familias de plantas que presentan tioglucósidos, y parecen ser el grupo primario de hospedadores de Pieridae. La mayor parte de ellos están relacionados con el orden Capparidales, aunque muchas Pieridae paleárticas viven sobre Crucíferas (que son las que reemplazan a las Capparidaceae en las regiones más frías), lo que sugiere una sustitución en la elección de hospedador.

En opinión de MEEUSE (1973), las Capparidales han sido hospedadoras originiales de las Pieridae, ya que a partir de ellas han ido derivando hacia otras plantas con tioglucósidos, como Crucíferas, Euphorbiaceas o Salvadoraceas principalmente, mientras que la asociación con plantas carentes de derivados sulfurados (principalmente leguminosas) se ha dado en unos pocos géneros y de una manera secundaria.

En efecto, de los 63-67 géneros de Pieridae, unos 50 pertenecientes a las subfamilias Pierinae y Teracolinae emplean como plantas nutricias Capparidaceae, Cruciferae y otras con compuestos sulfurados (tioglucósidos) (TEROFAL, 1965).

La especialización es, pues, evidente; los Taxa que se

alimentan de Capparidales como barrenadores se guían por los glucósidos tipo aceite de mostaza, de tal forma que la ovoposición de hembras grávidas está conducida por los productos de degradación de estos glucósidos, como la aglycona, que son volátiles. En diversos experimentos se ha confirmado la relación entre la especificidad del hospedador y algunos tioglucósidos particulares (TEROFAL, 1965; SCHOONHOVEN, 1968; LONREUS, 1971); las larvas barrenadoras pueden distinguir entre diversos glucosinolatos y entre diversas concentraciones; si éstas son altas, parece prevalecer el efecto repulsivo sobre la atracción (MEEUSE, 1973) lo que en otras especies constituye un mecanismo de defensa (RHOADES & CATES, 1976; ROSENTHAL & JANZEN, 1979; LOUDE et al., 1987).

Además, las larvas que han crecido sobre una determinada planta dan lugar a hembras que normalmente la prefieren como hospedador (y su correspondiente glucósido). Los glucósidos tienen diferentes acciones, más o menos repulsivas, sobre las larvas de diferentes Pieridae.

Se trata de un claro ejemplo de coevolución, que lleva a una diversificación tanto de plantas como de sus parásitos específicos.

HONGOS

Son escasas las referencias a la acción de los hongos sobre *Capparis*. En la época de germinación, si las condiciones le son propicias, se desarrollan sobre las plántulas hongos de los géneros Pythium y Verticillium (LUNA Y PEREZ, 1985); afectan al cuello de la planta, y son muy peligrosos, pues pueden secarla. La raíz es muy sensible a los hongos si la humedad es elevada.

Entre las escasas citas de hongos, cabe destacar uno registrado sobre *Cleome spinosa*. Se trata de un ascomicete denominado Peronospora capparidis Sawade, (ROMASZEWSKA-SALAT, 1976).

Hay otras enfermedades, posiblemente provocadas por hongos, que causan el marchitamiento de ramas, y podredumbre en otros casos, cuya etiología es desconocida, aunque pueden ser bacterianas.

VIRUS

En 1949, CIFFERI y en 1960 BESTAGNO-BIGA, describieron los síntomas de una enfermedad vírica sobre Capparis spinosa

L., var inermis Turra. Se caracteriza por una clorosis perinerval de la hoja madura, que interesa a la nerviatura principal y de segundo orden; en algunos casos, la clorosis se extiende a las nerviaturas de orden inferior, formando una red casi completa de la hoja. Aparece en primavera, y sólo sobre hojas maduras, generalmente en la base de las ramas. La planta enferma también presenta manchas cloróticas difusas en sépalos y tallos más hundidos, con hojas más pequeñas.

Se trata de un virus alargado, con una longitud media de 676 nm , que MAJORANA (1970) ha relacionado con el virus S de la patata.

KOENIG, en 1982, lo asignó al grupo carlavirus, con el nombre de CapVBV (Caper vein banding virus).

En 1985 FRANCO y GALLITELLI; aislan un rhabdovirus de plantas de alcaparra, al que denominan CapVYV y que es el causante del amarilleamiento de las venas de la hoja; lo identifican con el CapVBV de MAJORANA (GALLITELLI & DI FRANCO, 1987a). Se trata de unas partículas baciliformes de 200-300 nm. de longitud y 80-90 de diámetro.

Posteriormente (GALLITELLI y DI FRANCO, 1987b) describen otro carlavirus, al que denominan CapLV, por su estado latente. Se encuentra en plantas de alcaparra, frecuentemente sin síntomas externos y, cuando los hay, se deben al CapVYV. Se trata de partículas filamentosas de un coeficiente de sedimentación de 168 S, formado por una

cápsula protéica, con unidades de p.m. 37500, que encierra una molécula de RNA de aproximadamente 9.100 nucleótidos. No produce alteraciones citológicas específicas.

2.8 ECOLOGIA

Las especies del género Capparis son plantas propias de regiones secas, ocupando generalmente terrenos marginales. Se puede observar frecuentemente junto a caminos y sitios de paso, como es característico también de otras especies de la misma familia, como Belencita nemorosa Jaq. o Spheritona elíptica Spreng (BABOS et al., 1983).

Usualmente crece solitaria, o en pequeñas poblaciones en taludes y colinas. También se le puede encontrar frecuentemente en muros viejos, llegando a veces a constituir un claro peligro para monumentos históricos, pues la raíz puede alcanzar hasta 50 cm. de circunferencia (FAIRUSHINA, 1974).

Capparis spinosa y las especies relacionadas prosperan en suelos secos, bien aireados, con pH próximo a la neutralidad, aunque oscila según la fuente entre 6,3 y 8,3 (DUKE, 1975; SIMON, 1984) y 7,5-8, como indica GORINI (1981).

El mismo autor apunta que el suelo debe ser compacto y calcáreo.

En nuestra región, la alcaparra se encuentra siempre en regiones calizas, y sí se da sobre rocas de tipo ácido, como

filitas, es porque éstas se encuentran saturadas de carbonato cálcico.

También se observa que se dispone sólo en zonas donde el sustrato rocoso permite la profundización de las raíces. Se da, por tanto, en filitas carbonatadas, en conglomerados, si están fracturados, margas, arenas, etc. A este respecto es significativa la ausencia de alcaparras en el margen izquierdo de la cuenca del Almanzora (Almería), sobre el glacis de erosión. Este tiene en superficie una costra caliza muy compacta, situada sobre potentes estratos de margas. Ahí se puede observar la presencia de *Capparis* sólo en las zonas donde se ha roto la costra caliza, o en grietas. Falta también, en general, en zonas cristalinas no fracturadas.

SHAUKAT et al. (1976) han caracterizado la zona donde se da una comunidad que incluye una especie próxima (*C. decidua*) por el suelo arenoso, moderadamente profundo, relativamente alto en materia orgánica, pobre capacidad de retención de agua, carbonato cálcico y potasio cambiante.

El suelo arenoso es un sustrato habitual, tanto en dunas como en zonas ribereñas (RAO & DAS, 1974; PEREZ, 1947; KAUL & THALEN, 1979; SHAHID SHAUTAK, 1980) y se encuentra también entre dunas, asociada a *Prosopis* (AYYAD, 1981). STOCKER (1974) indica que es propia de zonas rocosas en el Sahara.

Resiste bien la salinidad, tanto ambiental como del

suelo, como se deduce de encontrarla en localidades muy próximas al mar, como el campo de Dalías (Almería) o en las llanuras costeras de Colombia (PEREZ, 1947). Asociada a Tamarix y acompañada por otras plantas, se da en suelos estrictamente salinos (USDA, 1973), con una conductividad superior a 4 mmhos/cm y una capacidad de sodio cambiabile superior a 15 (SRIRASTAVA, 1971), de tal forma que la asociación Capparis - Tamarix puede ser usada como índice de salinidad del suelo y subsuelo (ATAEV, 1977; SRIRASTAVA, 1972).

Asociada a Acacia, forma un matorral semidesértico en Sudán (GREIG-SMITH & CHADWICK, 1965) relacionado directamente con factores del suelo que influyen en la humedad (AYYAD, 1981).

Por su capacidad para obtener agua, son plantas propias de regiones áridas ya que sus profundas raíces les permiten explotar el agua almacenada en las capas profundas del suelo, y así los períodos de aridez son más cortos que los de otras plantas (SOLRADO y CUENCA, 1979). Como idea del crecimiento de las raíces, FAIRUSHINA (1974), ha comprobado que penetraban hasta 25 cm en 30 días entre los sillares de construcciones antiguas, y llegaban hasta 20 m de profundidad (figura 6).

La raíz puede provocar un déficit de presión de 50-100 atmósferas, lo que le permite absorber la humedad a todo

su alrededor, incluso a través de ladrillos.

Quizá sea la competencia por el agua lo que motiva el que la alcaparra se encuentre normalmente aislada, o formando pequeñas poblaciones, rodeadas a lo sumo por hierbas anuales, de sistemas radicales superficiales.

Existe una correlación entre la adaptación a climas áridos y la especialización morfológica, como la que cita ILTIS (1957) en otros géneros de Capparidaceae; así Cleome ocupa habitats más méxicos, menos alcalinos y más elevados, Cleomella y Wislizencia, más especializados, se dan progresivamente más en habitats más áridos y alcalinos y a menor altura; por último, el género más especializado es Oxystylis, limitado a los más áridos y alcalinos habitats del continente americano: el Valle de la Muerte, entre California y Nevada (ILTIS, 1957).

La alcaparra predomina, junto a C. decidua, en la extremadamente árida región NW de la India, en los alrededores del Nanga Parbat, como indica TROLL (1939).

Se trata de una vegetación típica de semidesierto subtropical, lo mismo que la del valle del Indo, hacia Skardu, donde C. spinosa es un miembro típico (RAO, 1974). En Ghab se da en sitios muy secos, con precipitaciones inferiores a 150 mm. y también en la meseta entre el Indo y Ganges, junto a C. horrida y C. aphylla (MANI, 1974).

El ámbito propio de C. spinosa, según DUKE (1975)

incluye desde regiones templado-cálidas y secas, con temperaturas medias entre 12 y 18°C y precipitaciones de 500-1000 mm, hasta el bosque tropical húmedo, con temperaturas medias superiores a 24°C y de 2000-4000 mm de precipitación. SIMON (1984) indica un intervalo de temperaturas medias comprendidas entre 13° y 27°C, con precipitaciones entre 300 y 2.600 mm. Muy elevados parecen los límites de precipitaciones, pues *Capparis spinosa*, y las especies relacionadas, son propias de la región circunmediterránea, Oriente medio y la parte NW de la India, además de algunas zonas de Afganistan, Uzbekistan, etc., con características muy distantes de las indicadas por ambos autores.

A modo de ejemplo de las condiciones habituales de estas especies, podemos ver las del desierto Indio, donde la planta más característica es C. decidua, aunque también hay C. spinosa. Este desierto se caracteriza por una alta temperatura ambiente y bajas y esporádicas lluvias; más del 90% del agua cae en los monzones, de Julio a Septiembre. La cantidad varía de 88 a 425 mm (PRAMANIK HARIBARAN, 1952) y el número de días de lluvia varía de 2,7 a 28,5 por año. La amplitud térmica es grande : entre -4,4°C y 50,5°C, con medias de las mínimas de 16,4° C a 20,2°C y 32,2°- 34,6°C, la media de las máximas. La media anual de humedad relativa oscila entre el 26 y el 66 % . *C. decidua* se da en zonas aluviales arenosas, de 45 - 150 cm. de profundidad y también

en zonas pedregosas (DAVE, 1961; PRAKASH, 1974). Otra especie cercana, C. avicennifolia se da en el desierto de Talara (Perú), donde constituye toda la vegetación, fuera de algunas leguminosas xerofíticas, (PEREZ, 1947).

En nuestra región, *Capparis spinosa* ocupa el piso termomediterráneo (RIVAS MARTINEZ, 1987) caracterizado por una temperatura media anual de 17-19°C y media de las mínimas de 4-10°C. Está presente en regiones con precipitación inferior a 600 mm. También se presenta en el piso mesomediterráneo, un poco más moderado.

En la península se da acompañada de una serie de especies de la asociación Pegano-salsoletea (SANZ, 1986).

Su rusticidad, y especialización para la obtención de agua, le concede ventaja a la hora de colonizar ciertas regiones; así, puede formar la vegetación climax en comunidades degradadas (CHAGHTAI, 1976; CHAUDHRI, 1960).

De su adaptación a estas condiciones da idea su capacidad de regeneración en suelos erosionados, a partir de raíces (FAIRUSHINA, 1974), por su elevada capacidad de almacenamiento de energía (DAGAR et al., 1978).

C. spinosa tiene también una notable capacidad de producción de semillas superando, en regiones áridas, a plantas anuales en número producido por pie generativo (ZIROYAN, 1980); sin embargo, en números absolutos es la que menos semilla produce: 11 semillas/ m².

La producción de semillas depende estrechamente de las condiciones meteorológicas, según ZIROYAN (1980), que indica una gran diferencia entre la germinación de las plantas semidesérticas, generalmente muy baja, y la producción de semillas. El resultado es una baja densidad de plantas, que, en el caso de Capparis, puede estar relacionado con la alta energía necesaria para el desarrollo de profundas raíces, y hojas con una pequeña superficie eficaz (SOBRADO y CUENCA, 1979).

2.9 TECNICAS CULTURALES

La recolección de la alcaparra ha constituido tradicionalmente un aspecto secundario en el aprovechamiento agrícola de las regiones en que se produce. Aunque ya era cultivada por los romanos, como indica COLUMELA, su papel se ha reducido generalmente al de útil planta espontánea, apenas cultivada o favorecida en terrenos marginales.

La recolección de los botones florales constituía -y constituye- una actividad complementaria que permite incrementar los ingresos de la economía doméstica en las zonas, generalmente pobres, donde se produce. También se recolecta habitualmente para consumo familiar.

Sin embargo, la necesidad de hacer rendir las tierras de secano, antiguamente dedicadas a cereales, y desde mediados de siglo improductivas, por una parte y, por otra, intentar aumentar la productividad de zonas donde el almendro constituye monocultivo, originó una tendencia a cultivar alcaparras, a partir de 1970. También influye en algunas zonas el descenso de producción de cultivos más tradicionales como la viña, a causa del envejecimiento de la plantación y de las dificultades de mecanización. Todo ello, unido al constante aumento de precios que se ha dado durante unos años, dio lugar a un creciente interés por la alcaparra, que

ha dado lugar a la plantación de muchos miles de hectáreas, originando un cultivo especializado.

El rápido desarrollo del cultivo ha dado lugar a una situación en la que, desde un desconocimiento prácticamente total, se está en condiciones actualmente de obtener unas elevadas producciones.

La puesta en cultivo de la alcaparra ha ocasionado diversas modificaciones en la biología de la planta, que ha prolongado el ciclo vegetativo con una mayor producción de flores; al mismo tiempo que ha revelado la existencia de diversos problemas fitopatológicos.

PLANTACION

El primer problema, no obstante, con el que se encontraron los que pretendían su implantación fue el de la obtención de plantas.

Con anterioridad, el sistema de propagación era vegetativo, al menos en la península, a través de trozos de planta (raíces).

Sin embargo, ante las nuevas exigencias, se han desarrollado diversos sistemas de obtención de plantas a

partir de semillas.

La semilla se recoge de las bayas maduras, a partir de Agosto y Septiembre, cuando el fruto ha alcanzado la madurez y tiene una pulpa de color rojo intenso. La semilla entonces tiene un aspecto reniforme, de unos 3 mm. de longitud y color marrón.

Está recubierta de una fuerte testa, lo que dificulta en extremo su germinación. Aunque la prueba del tetrazolium (ISTA, 1976) indica una viabilidad superior al 95% , (ORPHANOS, 1983) la germinación obtenida es muy diferente. En los mejores casos, se han obtenido un 80% de semillas germinadas por estratificación en arena (TORRENTE, 1985), aunque la media real en viveros es del 30-45% . En la isla de Pantelleria, donde la propagación se hacía fundamentalmente por semillas, la germinación era del 5% (BARBERA & DI LORENZO, 1982). ORPHANOS (1983) removiendo la testa con ácido sulfúrico y empleando giberelinas (50-100 ppm) llega a obtener un 85% de germinación a los 20 días.

El estratificado consiste en poner la semilla en capas, alternando con arena o mezclada con ella, que se conserva húmeda y a temperatura más bien alta. Previamente se desinfecta, con fungicidas tipo TMTD, Captan, Captafol, Benomylo, etc, para prevenir el ataque de hongos, a los que son muy sensibles las plantas (LOZANO, 1983).

A los 30 ó 40 días las semillas aparecen hinchadas de

agua, con indicios de germinación.

A continuación se trasladan al vivero, preferentemente de regadío, pues es preciso dar algunos riegos en las primeras etapas de la vida de la planta.

En el vivero se pueden sembrar las semillas a 4-5 cm. de profundidad, en caballones de unos 25-30 cm. de altura, separados entre sí 50-70 cm. aproximadamente. Es aconsejable haber desinfectado antes el suelo, con fungicida del tipo Metam-sodio (TORRENTE, 1985). Se pueden sembrar también fuera de caballones, en líneas o a voleo, con o sin enarenado posterior.

Otra posibilidad es hacerlo en bolsas de plástico, que facilitan el trasplante; en seco, se siembran a voleo, sin pregerminación.

En sitios fríos se utilizan túneles de plástico (LUNA & PEREZ, 1985).

Las plantas procedentes de semilla presentan una gran dispersión genética, que se manifiesta en diferentes tipos de hoja y, con frecuencia, en un follaje de color rojizo, lo que indica quizá su relación con C. aegyptia (ZOHARY, 1960).

También influye en la productividad, pues aproximadamente un 10% de las plantas son improductivas al 2º ó 3er. año, y han de ser sustituidas. Esta improductividad no está relacionada, en principio, con caracteres morfológicos distintivos (BARBERA & DI LORENZO, 1984).

Aunque antiguamente se empleaba la división de la cepa con parte de raíz, hoy no se emplea este método, sino el esqueje o el injerto como medio de propagación vegetativa (LUNA & PEREZ, 1985).

El esqueje puede ser un trozo de tallo leñoso, de 12-15 cm, sin hojas y con yemas axilares.

Se nota una gran diferencia en el comportamiento de las diversas variedades empleadas, pues mientras que unas son muy difíciles de mantener, otras prestan más facilidades. Entre las segundas se encuentran las denominadas var. italiana y mallorquina, que pueden corresponder a Capparis spinosa y/o var. inermis, mientras que las primeras son las denominadas en las zonas de producción "del país", y corresponden seguramente a C. ovata. Los tallos de estas últimas se secan y no se pueden mantener durante el invierno, mientras que los otros no se secan completamente. Una vez recogidos al término del ciclo vegetativo, se estratifican en arena, tratándolos contra los hongos y manteniéndolos en ambiente húmedo y frío.

Se trasladan al vivero en Marzo, comenzando el rebrote en 20-25 días; la aplicación de calor y el empleo de fitohormonas proporcionan una mejora en los porcentajes de enraizamiento (JIMENEZ Y GUILLAMON, 1986).

También se pueden obtener plantas de esquejes herbáceos. Se trata de trozos de tallo de 6-9 cm. de longitud, que se

separan de la planta en Abril. Se le quitan las hojas y se entierran en posición vertical, dejando fuera sólo una yema (y su hoja) o la yema terminal (si es del extremo del tallo). Se pueden colocar de 150 a 200 esquejes por metro cuadrado. Se deben poner en invernadero.

La utilización de hormonas facilita el enraizamiento, consiguiéndose los mejores resultados con ácido maftalenacético al 4 por mil (LUNA & PEREZ, 1985).

Otro sistema, indicado por los mismos autores, consiste en el injerto en cabeza de plantas que pueden estar en el vivero o ya en producción.

Si el brote ha tenido lugar con normalidad y el desarrollo posterior es adecuado, el plantón habrá conseguido un desarrollo radical en torno a los 20 cm. de longitud, y 1 cm. o más de grosor (TORRENTE, 1985).

El trasplante se puede realizar de Diciembre a Marzo. Es conveniente preparar el terreno en profundidad, con un subsolador si es necesario, dado el carácter fuertemente pivotante de la raíz y su gran desarrollo desde los primeros años.

El marco de plantación depende del objeto que se pretenda. Si se planta de nuevo en un terreno (sola) el marco más adecuado parece ser de 4x4 ó 5x5 m (LUNA & PEREZ, 1985) o incluso 6 x 6 m (CANO, 1985), dependiendo de las características del terreno. En Pantelleria, el marco más

empleado es 2,5 x 2,5 m (BARBERA & DI LORENZO, 1982).

Si se planta asociada a otro cultivo, generalmente almendro, lo que es una práctica bastante frecuente, el marco depende de la distribución que ya tengan los árboles.

Cuando se quiere reducir la erosión por medio de plantas de alcaparra, la distancia será de 2 m o inferior.

Las plantas se ponen en hoyos de una profundidad de 30 cm aproximadamente, con objeto de que el cuello de la planta quede a unos 15 cm por debajo del nivel del suelo (LOZANO, 1983). El objeto es formar una depresión que facilite el riego, evitar el daño a la raíz en labores posteriores y favorecer el vigor de los tallos anuales, que son más fuertes cuando salen bajo el suelo que los que brotan sobre la superficie.

Las prácticas culturales posteriores son las propias de un cultivo de secano, procurando mantener la humedad y evitar el desarrollo de malas hierbas. Son importantes sobre todo durante el primer año, y si faltan las lluvias de primavera en los dos primeros años es preciso regarlas (LOZANO, 1983).

Como la alcaparra florece sobre tallos del año, la cantidad de la producción depende en gran parte del número de ellos emitidos. Además, para facilitar las labores y las tareas de recolección es muy conveniente podar la planta.

Las ramas de las variedades peninsulares se secan totalmente, mientras que en otras variedades, como la

italiana (var. inermis) o mallorquina, la base, en una longitud variable, queda en estado latente.

La poda es preciso realizarla en todas las variedades, quitando el leño seco y los chupones. Las ramas principales se cortan a 2-3 cm de la cepa, y las restantes lo más próximo posible.

En Pantelleria, en plantas jóvenes y vigorosas, se adopta una poda más larga, de 5-10 cm, realizada generalmente en Enero-Febrero, (BARBERA & DI LORENZO, 1982).

LOZANO (1983) recomienda hacerla con una grada de discos, al mismo tiempo que se realizan las labores de Otoño-Invierno.

Otra práctica de interés es la poda en verde (LUNA & PEREZ, 1985), que consiste en la eliminación, a los 30-40 días del rebrote, de los tallos más débiles, dejando sólo los 5 ó 6 más vigorosos, repartidos convenientemente. Después, en Mayo o Junio, se despuntan las ramas principales y secundarias con objeto de que se produzcan nuevas ramificaciones, en las que la planta tiende a florecer.

TRATAMIENTOS FITOSANITARIOS

Al ser reciente el cultivo regular de alcaparra, no existen datos fiables y contrastados en cuanto al tipo y proporción de herbicidas y plaguicidas.

Respecto a herbicidas, se han conseguido resultados aparentemente positivos con dosis de 2 Kg/Ha de linurón al 50% en preemergencia; también con 4 Kg/Ha de Prometina al 50%, en post-emergencia. Se han obtenido buenos resultados con 3 Kg/Ha de metribuzín al 30% , y peores con otros tratamientos, apreciándose procesos de fitotoxicidad con una mezcla de aminotriazol al 33,5% y diurón al 16,5% ;(LUNA & PEREZ, 1985); sin embargo, estos procesos no son frecuentes, según observan BARBERA & DI LORENZO (1982).

Por lo que respecta a plagas, en los casos en que se han producido, se consiguen buenos resultados con espolvoreos de insecticidas de baja persistencia (Malatión, Carbaril, etc.), en el caso de Eurydema ornata.

Más difícil de controlar resulta la mosca blanca de los cítricos o de los invernaderos (Tryaleurodes sp.). Aunque en alguna ocasión se han obtenido buenos resultados con orthodibrom al 0,1% , en otras ha sido ineficaz, apareciendo además síntomas de fitotoxicidad, igual que con el empleo de

lamnate al 1% Otros síntomas de fitotoxicidad han sido indicados por CANO (1985) al emplear Malation-50.

Cuando se presenta, una plaga del escarabajo de la raíz, Acalles, puede ser combatido con insecticidas de penetración, como Fentió, mojando el suelo alrededor de la planta (LOZANO, 1983).

En cuanto a los hongos, a los que la alcaparra es especialmente sensible en las primeras etapas de su desarrollo, se pueden tratar con Tiram, Captan, Benomylo, TMTD, Captafol, etc.

FERTILIZACION

En principio, el cultivo de alcaparra se adopta para hacer rentables terrenos marginales, difícilmente aprovechables de otra forma. Esto no quiere decir que no se deban aplicar los cuidados normales de cualquier cultivo, incluyendo los fertilizantes, también aunque se ponga en terrenos de regadío.

No se dispone de datos fiables sobre el tipo de abonado a seguir, pues son escasos y poco probados.

Como abonado de fondo, BARBERA (1982) indica que en

Pantelleria aplican 50 gr de nitrato amónico por planta. LOZANO (1983) recomienda 400 Kg/Ha de superfosfato del 18% , 150 Kg/Ha de sulfato o cloruro potásico y 100 Kg /Ha de sulfato amónico del 21%, que es un abonado general para terrenos de secano.

En primavera, en Pantelleria aplican 200-300 g/planta de 15-15-15.

LOZANO (1983) recomienda 100 Kg/Ha de sulfato amónico, 200 Kg/Ha de superfosfato de cal y 75 de cloruro o sulfato potásico.

Para cultivos en regadío, JIMENEZ (1985) indica aplicaciones de hasta 10,75 U.F. por planta, y recomienda del orden de 40-80-40 g de N-P-K , por planta.

RECOLECCION Y PRODUCCION

La floración en el Mediterráneo occidental tiene lugar en Mayo, aunque dependiendo de las condiciones climáticas puede adelantarse o retrasarse. La producción de botones florales es inmediata, ya que se da en el extremo de los tallos. Comienza, por tanto, a poco de iniciarse el rebrote. En ocasiones, casi a mediados de Abril ya se

pueden recoger (CANO, 1985), aunque lo normal es comenzar a principios de Mayo. La recolección es la tarea más laboriosa, pues el tipo de planta, el terreno y la época la dificultan. Tiene lugar, dependiendo de las zonas, hasta el mes de Agosto, coincidiendo el máximo de recolección a final de Junio. En cultivos de regadío puede continuar hasta finales de Octubre (JIMENEZ, 1985).

La recolección comercial de alcaparra espontánea disminuye a partir de Julio, mes en el que, por otra parte, se obtienen las máximas producciones en regadío. La floración parece depender, pues, de la disponibilidad de agua por parte de la planta.

En principio, la recolección es cada 8-10 días, aunque en las explotaciones comerciales se tiende a reducir el período entre recogidas. En total, a cada planta se le dan entre 8 y 10 pasadas (LUNA & PEREZ, 1985; BARBERA & DI LORENZO, 1984).

Las alcaparras más apreciadas son las más pequeñas, por lo que al aumentar la frecuencia de recogidas se obtiene una mayor proporción de éstas. Según los datos que proporciona JIMENEZ (1985), en regadío se obtiene una proporción de alcaparra fina entre el 12 y el 19% de la cosecha total. Esta oscila mucho, ya que al no existir una clara tipificación de variedades -al menos en la península- y al ser las circunstancias de cultivo muy diversas, las

producciones también lo son. El promedio estimado de producción de una planta espontánea es de 2-3 Kg/año, y en las cultivadas de 6-8 (LOZANO, 1983). Hay que resaltar, nuevamente, la variabilidad, por lo que las producciones pueden oscilar entre 1-2 hasta 9 Kg/planta. En la figura 7 se muestran las proporciones obtenidas y las cosechas, en promedio de varias fincas.

Aunque la planta produce botones florales ya desde el primer año, hasta el 4º ó el 5º no se alcanzan los niveles normales.

Existe una gran diferencia entre las variedades, pues la denominada "mallorquina" produce habitualmente mucho más que la llamada "del país", duplicando o triplicando las producciones.

Por lo que respecta al empleo de mano de obra, un recolector puede obtener entre 12 y 15 Kg de alcaparra en una jornada, aproximadamente de 80 plantas (BARBERA & DI LORENZO, 1982), cuando se trata de una plantación. Si es de planta espontánea, la cantidad disminuye a 8-10 Kg (LUNA & PEREZ, 1985). Si la producción de una hectárea de la variedad "del país" es de 1000-1500 Kg, será necesaria mano de obra por valor de 80-100 jornadas.

Por esto ha sido considerado un cultivo social, y ha sido impulsado por instancias oficiales, lo que explica el rápido desarrollo que ha sufrido.

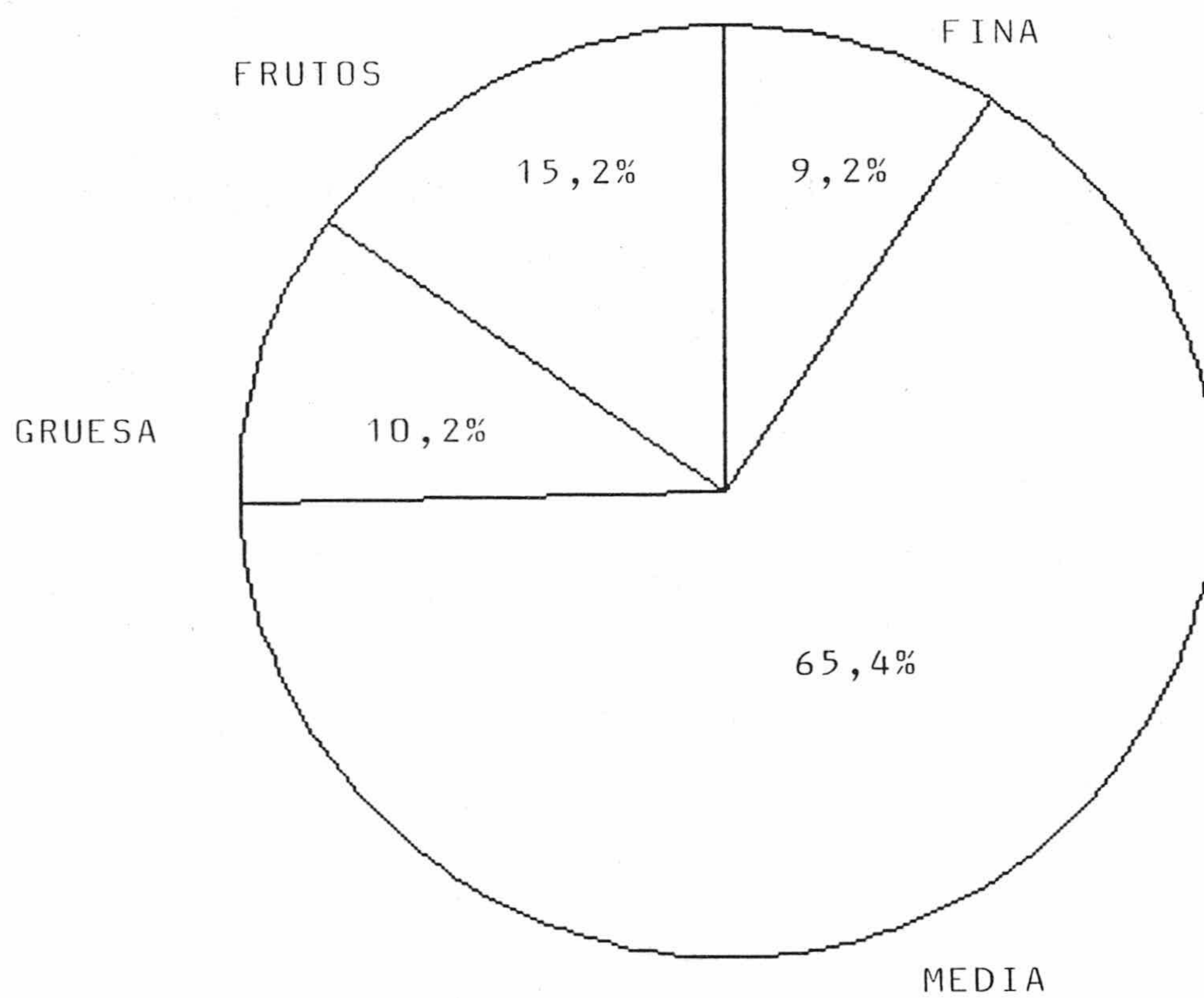


Figura nº 7. Proporción de los distintos calibres de alcaparra obtenidos mediante un aprovechamiento normal de la planta.

Los botones florales a punto de abrir y los más gruesos de alcaparra se dejan sin recoger, porque también se aprovecha el fruto tierno, llamado alcaparrón. Aunque su demanda es muy restringida, en la actualidad está teniendo aceptación en el mercado. Su cosecha oscila entre un 5 y un 10% de la de alcaparra (LOZANO, 1983).

También los tallos tiernos se están comercializando, en conserva en salmuera y vinagre. Se deben recoger sin dañar la planta, y sin comprometer la producción de flores.

Los frutos que no se recojan se utilizan para la obtención de semilla.

ELABORACION

Tanto las alcaparras como los frutos se comercializan en conserva, que se realiza en salmuera o en vinagre.

El primer proceso de elaboración incluye la clasificación de los botones florales. Aunque ésta varía según las regiones, en la península se suelen distinguir entre finas (hasta 8-9 mm de diámetro) y gruesas (mayores de este calibre).

Dentro de las 24 horas después de la recolección, se

ponen en salmuera, a una concentración inferior a los 25 grados Beaumé.

La salmuera extrae el jugo celular y facilita el desarrollo de los microorganismos responsables de la fermentación. Sigue un proceso similar al de las aceitunas verdes, que presenta tres fases.

En la primera, se desarrollan numerosos microorganismos, entre los que destacan los bacilos Gram negativos aerobios (BARBERA, 1974). Los microorganismos se desarrollan a partir de las 48 horas de haber puesto las alcaparras en salmuera y desaparecen a los 12-14 días.

Después, en la 2ª fase, se estimula un fuerte crecimiento de lactobacilos, que son los verdaderos responsables de la fermentación. Hacen que el pH disminuya.

En la 3ª fase, se desarrollan conjuntamente lactobacilos y levaduras. La acidez aumenta más o menos rápidamente hasta que desaparecen las materias fermentescibles, con lo cual se para la fermentación. El pH debe alcanzar el valor de 4.

A los 30 días de establecer la salmuera, se pueden acondicionar para su consumo, aunque pueden permanecer en esta situación varios meses.

Otra forma es prepararlas directamente en vinagre o ácido acético al 8%

Existen normas de calidad para el comercio exterior de alcaparras y alcaparrones, que regulan las características,

tipos, transporte e inspección del producto. Estas normas son semejantes a las francesas que, por su tradición, regulan el mercado internacional.

En ellas se establecen 4 categorías comerciales: Extra, Primera, Segunda y Substandard, en función del calibre, color, apertura de capullos florales y tamaño del pedúnculo.

Establecen también seis tipos de calibre para la alcaparra, cuyas características se recogen en la tabla nº 3.

Tabla nº 3. Calibres empleados en el comercio internacional con número de unidades por Kg y porcentaje medio sobre producción total.

	mm	nº/Kg	% en 1 kg
Non pareilles	< 7	7.000	4 - 5
Surfines	7-8	4.000	7 - 8
Fines	8-9	4.000	10 -12
Capucines	9-11	2.000	14 -15
Cappotes	11-13	1.300	29 -31
Grosses	>13	800	26 -29

En la producción de una planta se obtienen alcaparras de todos los calibres, dependiendo el que predomine uno u otro de la frecuencia de la recogida. El promedio se indica en la 3ª columna de la tabla nº 3.

También los alcaparrones pueden presentarse calibrados, no obligatoriamente, en finos (con diámetro inferior a 13

mm), medianos (13 - 20 mm) y gruesos, si tienen más de 20 mm (B.O.E. del 12-IV-1984).

Estas normas difieren de las tradicionalmente aplicadas en la península y Baleares, que sólo distinguen dos grupos de alcaparras: gruesas y finas, según tengan un diámetro superior o inferior a 8 mm.

Una vez clasificadas, se les da el tratamiento definitivo, que puede ser en vinagre (o ácido acético) o salmuera. También se pueden preparar en seco, realizando una mezcla homogénea con sal, en la que ésta no debe sobrepasar el 20% (GONZALEZ, 1973).

Dependiendo de las características del mercado de destino, se añaden a la preparación distintos componentes, como aromatizantes, azúcar, etc, (GONZALEZ, 1973; LUNA & PEREZ, 1985).

APROVECHAMIENTOS

La parte de la planta más aprovechada es el botón floral. Además del valor farmacológico -indicado en otro capítulo- se ha analizado su composición química desde distintos puntos de vista, fundamentalmente bromatológico (tabla nº 4 y siguientes).



Tabla nº 4. Composición del fruto.

Cenizas	2,1 %
Humedad	88 %
Grasas	0,5 %
Proteínas	3,2 %
Glúcidos	5,4 %

El valor bromatológico del botón floral, no obstante, carece de gran interés, por la escasa cantidad que se consume.

Más interés presenta la semilla, que se puede obtener en gran cantidad y tiene una gran proporción de aceites. Aunque no han sido estudiadas con gran detalle hasta fecha reciente, su utilización para la obtención industrial de grasa ya se ha sugerido por GRINDLEY en 1950 (citado por GUPTA Y CHAKRABARTY, 1964), así como por otros autores.

En un estudio comparativo entre diversas especies de Capparidaceae, GUPTA et al., (1964), realizan el estudio de dos de ellos, comparándolas con los datos conocidos hasta entonces (tabla nº 5).

Concluyen que el principal problema para la utilización industrial de semillas de Capparidaceae es la dificultad en su obtención, ya que por su composición pueden ser utilizadas incluso para alimentación.

Tabla n° 5. Composición de ácidos grasos en la grasa de semillas de varias especies de Capparis.

Planta	Origen	Acd.grasos sat.				Acd.g.insat.	
		C14	C16	C18	C20	oléico	linoléico
C. rothi	Sudán	-	15,5	25,5	-	38,0	22,0
C. spinosa	Rusia	----- (7-9) -----				42-46)	(51-45)
C. tomentosa	Sudán	-	23,4	21,3	-	29,2	26,1
C. aphylla	India	0,6	21,1	7,7	2	57,2	11,4

Su uso alimentario, sin embargo, habría que estudiarlo, pues el empleo de semillas de una caparidácea en alimentación animal tiene resultados negativos, aparentemente por la presencia de glucosinolatos (RUKMINI & DEOSTHALE, 1979).

Sin embargo, el empleo de semillas desengrasadas aparece como una buena fuente de proteínas y otros nutrientes, aunque algo pobre en triptófano.

Según PERLLET (1972) el contenido en aceite es el 34,6%, con una alta proporción de oléico y linoléico.

Los ácidos grasos de la hoja -al margen de frutos y semillas- han sido también estudiados por AHMED et al., (1972) que obtienen variaciones notables, tanto en la

cantidad como en la composición de los ácidos grasos, según la procedencia de las plantas. En la tabla nº 6 se expresan los resultados obtenidos.

Tabla nº 6. Porcentaje de ácidos grasos en diversas especies de Capparis y proporción total sobre materia seca.

	C.ovata palestina	C.spinosa aegyptia (*)
láurico	1,32	3,17
mirístico	1,42	3,05
palmítico	34,74	6,26
esteárico	16,23	5,69
oléico	18,60	5,24
linoléico	22,44	4,69
linolénico	6,15	71,92
% (**)	11,80	24,00

	C.spinosa aegyptia (*)	C.spinosa deserti
láurico	1,71	4,85
mirístico	1,86	5,27
palmítico	5,40	17,80
esteárico	6,49	20,29
oléico	6,61	16,57
linoléico	6,82	19,00
linolénico	71,03	16,15
% (**)	34,40	16,70

* : de distintos orígenes.

** : de ácidos grasos sobre materia seca.

Su adaptación a regiones muy áridas, donde otras especies no pueden prosperar satisfactoriamente hace de la

alcaparra un objeto de atención, en vistas a la obtención de múltiples aprovechamientos.

El deseo de aumentar la productividad de las zonas desérticas es muy antiguo, y a medida que la tecnología puede extraer compuestos valiosos de las plantas que en él viven se va haciendo realidad. Así, la obtención de azúcares, aceites insaturados, etc., ha recibido la atención de muchos autores (NABHAN, 1985 ; ILTIS, 1986). Entre ellos, KHERA & SINGH (1975) proponen el aprovechamiento de las bayas de Capparis aphylla, similares, aunque algo distintos, de los de C. spinosa. Su valor nutritivo se recoge en la tabla siguiente (tabla 7).

Tabla nº 7. Composición del fruto de Capparis aphylla.

Constituyentes	%
Humedad	55,10
Proteína cruda	8,62
Proteína verdadera	5,02
Azúcares totales	1,76
Azúcares reductores	1,14
Fósforo	0,057
Potasio	1,026
Calcio	0,055
Magnesio	0,053
Acido ascórbico (mg/100gr)	7,81

2.10 EVOLUCION DEL CULTIVO

El cultivo de alcaparra ha experimentado en los últimos años un crecimiento vertiginoso, tanto en superficie como en producción.

Las causas se pueden atribuir a la rusticidad del cultivo, propio de zonas marginales, las bajas inversiones iniciales y la promoción oficial.

La absorción de mano de obra, y su supuesta complementariedad con otros cultivos tradicionales (figura 8) han motivado la ayuda pública a su implantación.

La alcaparra espontánea se encuentra diseminada ampliamente por Andalucía, en una superficie equivalente a 84.000 Ha. (NAVARRO, 1985), la tendencia es a una disminución paulatina de su aprovechamiento, y, al parecer, está siendo arrancada, pues según la estadística oficial de la Consejería, sólo en Almería han desaparecido, desde 1985, 839.000 plantas, estimándose las actuales en casi 1,5 millones.

Respecto a la alcaparra cultivada, se la encuentra tanto sola como asociada a otros cultivos, como olivo, almendro o vid. En 1978 había en España 192 Ha. cultivadas, de ellas 100 en Baleares.

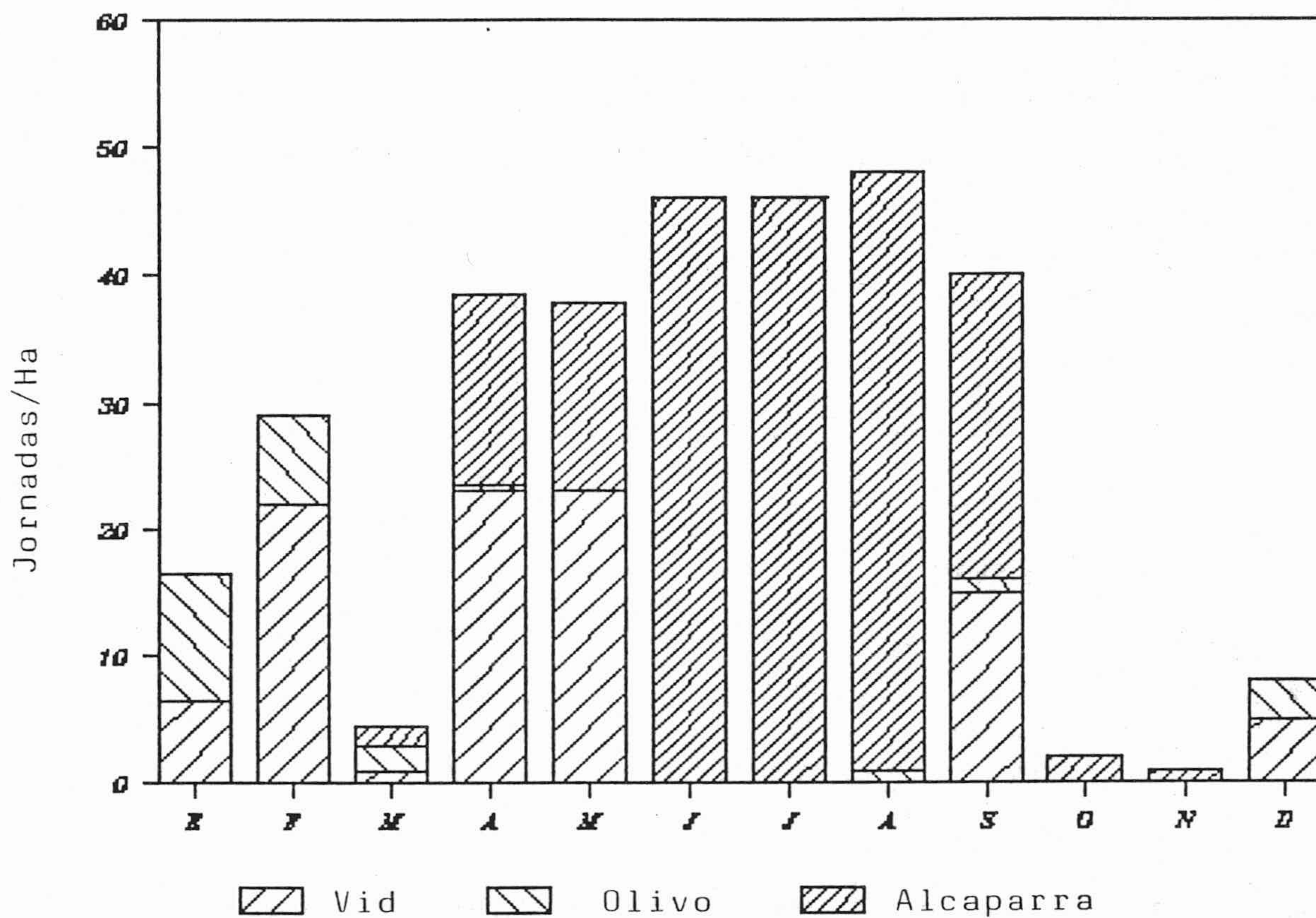


Figura nº 8. Complementaridad estimada en mano de obra entre diversos cultivos en tierras de secano.

En 1985 se puede estimar una superficie equivalente a 6.500 Ha., de las que una pequeña proporción están en regadío.

De ellas, casi 2.500 Ha se pusieron en 1984. Junto a las más de 1.000 Ha que se plantaron en el 83, constituyen casi el 60 % del total, que en ese año eran improductivas.

Por los datos disponibles, se puede apreciar que cuando entren todas en producción, la cosecha sería superior a las 9.000 Tm, de no seguir aumentando. Sin embargo, como sí ha aumentado, las cifras de producción son muy superiores a las que puede absorber el mercado.

Así, en Almería, la superficie ha seguido aumentando (figura 9) hasta alcanzar las 2.500 Ha, de ellas 450 en regadío. Cuando se encuentren en plena producción, podrán alcanzar fácilmente las 4.000 Tm , lo que equivale a la producción total cultivada y espontánea de 1984.

No es difícil, pues, predecir problemas de comercialización.

El comercio interior de alcaparra se puede estimar en 180-200 Tm/año, y está estabilizado (RUIZ, 1985) por lo que resulta de gran trascendencia el mercado exterior.

Las exportaciones de alcaparra alcanzaron, en 1986, 2357 Tm, lo que sitúa a España en segundo lugar en cuanto a cuota de mercado, con casi un tercio del total. El mercado

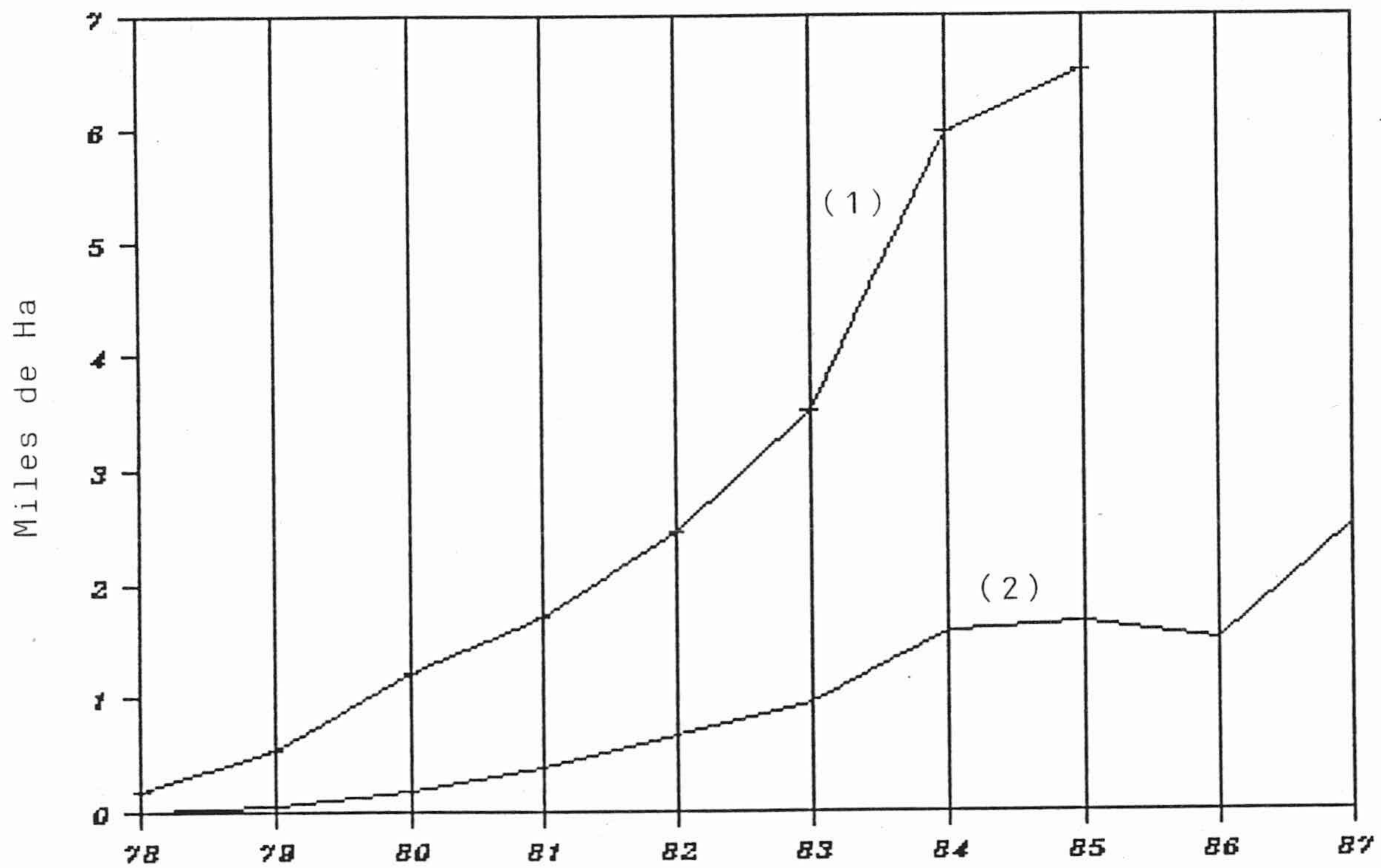


Figura nº 9. Evolución de la superficie cultivada en Almería (2) y en España (1), en miles de Ha.

mundial se encuentra estabilizado en torno a 7.500 Tm. (RUIZ, 1985). España importa una cantidad apreciable de alcaparras desde el Magreb, en torno a las 300 Tm, aunque en el 86 fueron sólo 56 Tm, casi todas naturales.

En cuanto al destino de las exportaciones, se dirigen a países occidentales, además de Venezuela, Rep. Dominicana y Méjico.

Existe una tendencia del mercado a favorecer los tamaños más finos, que tienen precios crecientes, mientras que los más gruesos descienden rápidamente (Figura 10).

CONSUMO

Hacia 1980, una empresa, Agrucapers, realizó una encuesta, de la que se puede deducir que el consumo de alcaparras es dicotómico: gustan o no, y se consumen o no en base a eso.

No existe un público consumidor diferenciado.

No se emplea sola, sino como condimento, y por su precio, no acostumbran los restaurantes a utilizarlas, sobre todo los económicos. De ahí su desconocimiento, particularmente en España. En consecuencia, el consumo es muy limitado: 9 g por persona y año en la CEE; 5 en España, 4

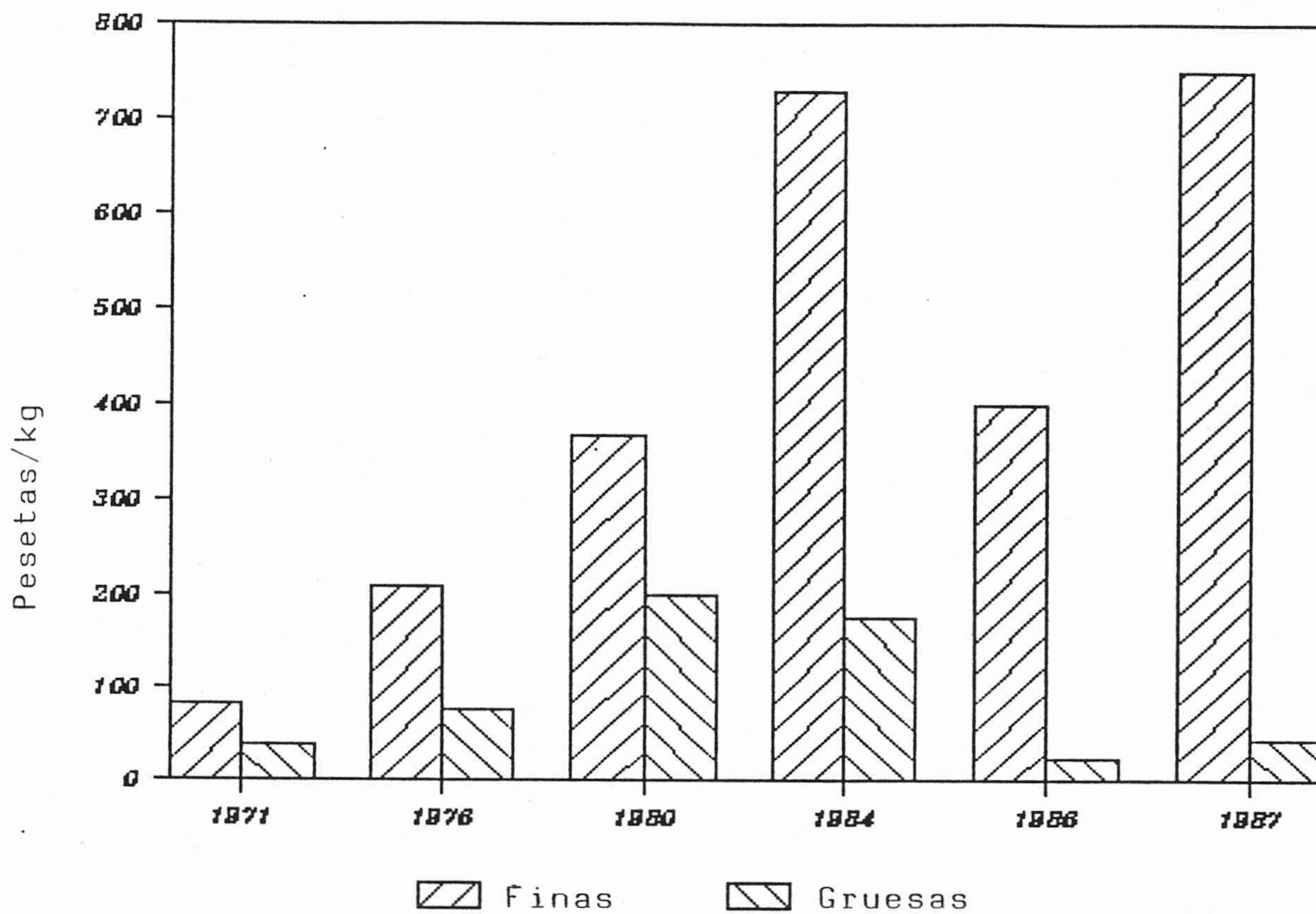


Figura nº 10. Evolución de los precios de exportación de alcaparras naturales.

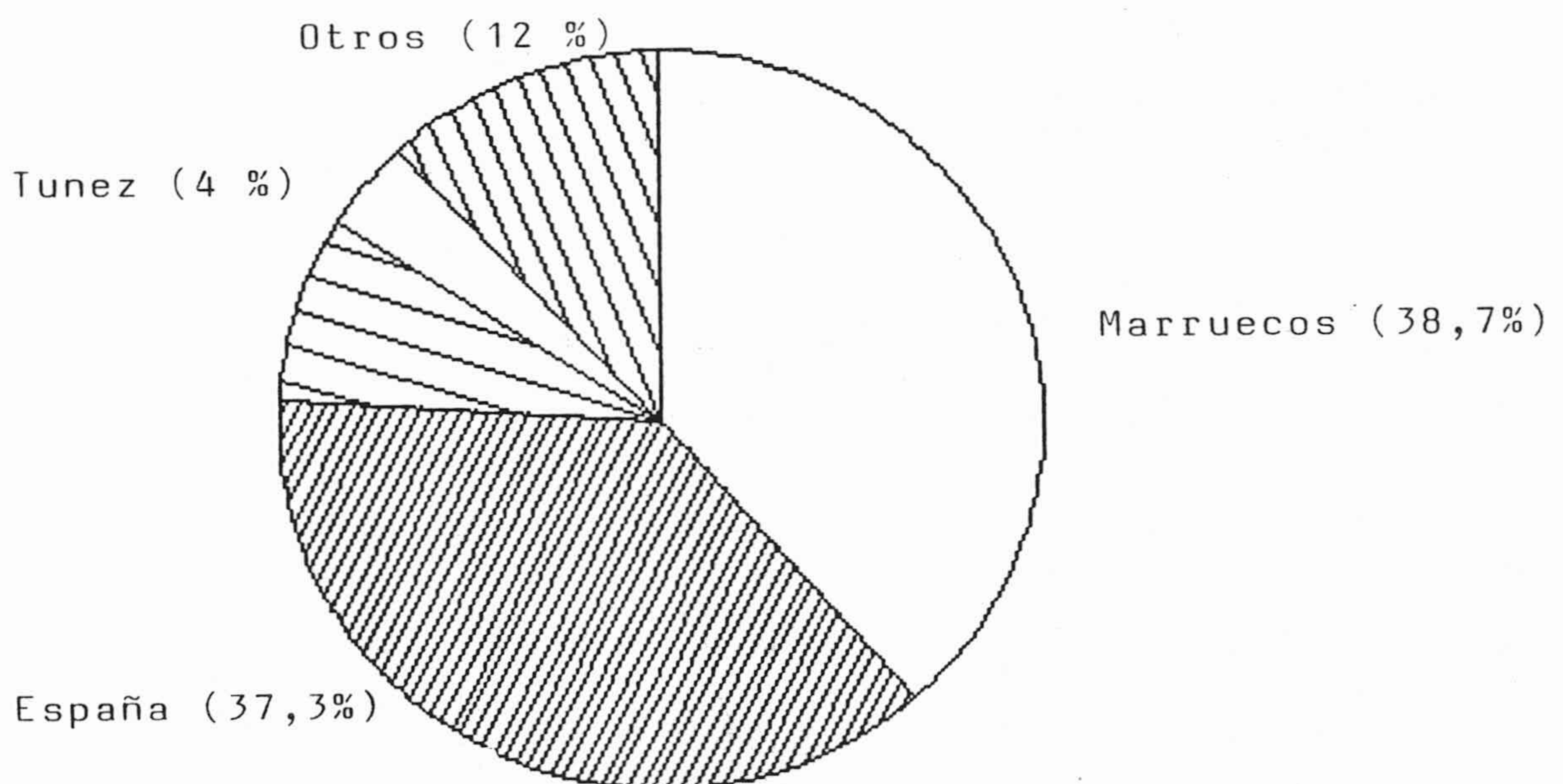


Figura nº 11. Cuota de mercado de cada país productor. (Fuente: Anuario de Comercio Exterior)

en EEUU, con un promedio mundial de 2 g.

Como producto no básico, está sometido a todo tipo de restricciones y condicionamientos de importación (RUIZ, 1985).

A corto y a medio plazo se puede esperar una saturación del mercado, con una caída de precios. Sin embargo, después de los bajos precios de 1986, que eran de 400 pts/kg de fina, 150 pts/kg las clases medianas y 25 pts/kg las gruesas (GARCIA, 1987), se ha pasado a 725, 210 y 50, respectivamente, en 1987 (LOPEZ, 1988).

Sin embargo, en 1986 no se recolectó aproximadamente el 30% de la cosecha, cantidad que aumentó hasta el 40 % en 1987. También es debido a los bajos precios, pues es preciso de 10 a 13 horas de trabajo para obtener el equivalente a 1.100-1.300 pts.

Para resolver esta situación, será necesario aumentar el consumo interno y la participación en el comercio mundial.

Capítulo II

Material y métodos

1 ESTUDIOS DE CAMPO

1.1 Selección de localidades

Ciclos 1 y 2

Se han seleccionado dos suelos diferentes en una región donde la alcaparra se da espontáneamente.

El valle del Almanzora es una zona muy apropiada para ello, por la abundancia de plantas de Capparis desde Huércal-Overa, en un extremo, hasta Serón o Baza en el otro.

Los suelos seleccionados se encuentran en el tramo medio del Almanzora, uno en cada vertiente, en los términos de Olula del Río y Macael.

La localización de Macael se encuentra en el margen derecho del río, sobre una zona que corresponde al complejo Alpujárride.

La población experimental de alcaparras, constituida por una decena de plantas, está situada al pie de una peña, que por sus características corresponde a la formación de cuarcitas y filitas de la Unidad Partaloa (VOEZMANS y cols., 1979).

Desde el punto de vista geológico, se caracteriza por

una fuerte tectonización, que presenta en la base rocas cuarcíticas bien estratificadas, sobre las que se encuentran rocas filíticas, de color púrpura o azulado a verde grisáceo. En la parte más alta de la formación se encuentran localmente intercalaciones delgadas de calizas y dolomias, con aspecto margoso algunas veces. En masas irregulares pequeñas se puede encontrar yeso, que se presenta en la parte más alta de la formación de cuarcitas y filitas o en el contacto entre esta formación y los carbonatos. Debido a la fuerte tectonización, las rocas de las distintas formaciones se encuentran frecuentemente mezcladas.

La potencia varía mucho de un sitio a otro, siendo la máxima de 150 m; se encuentra sobre micasquistos.

Las plantas están situadas sobre una ladera de pendientes del orden de 45° , con zonas intermedias más llanas.

Los suelos sobre los que se encuentra la población de alcaparras son de distinto tipo. Predominan los litosoles y regosoles calcáreos y, en los sitios en que disminuye la pendiente se puede formar un cambisol cálcico (AGUILAR y cols., 1987; DIAZ, 1987).

La erosión es elevada, por la fuerte pendiente, laminar y en cárcavas.

La vegetación fundamental son las alcaparras, con una cobertura del 5%

Las características morfológicas y químicas de uno de ellos, un regosol calcáreo, se exponen en los cuadros 1 y 2.

El segundo suelo se encuentra en la margen izquierda del río Almanzora, en un talud sobre la carretera C-323; geológicamente se encuentra sobre materiales del neógeno, en los depósitos post-manto que ocupan una amplia franja del valle, entre la Sierra de las Estancias y los Filabres. Comprenden sedimentos que varían en edad desde el Tortoniense superior al Cuaternario, con un neto predominio de materiales detríticos (VOEZMAN y cols., 1979).

El suelo está situado sobre una formación de margas y margocalizas con intercalación de areniscas. La coloración es amarillenta, y azulada en corte fresco, y las intercalaciones son más frecuentes y potentes en los tramos basales. La edad atribuida es Andaluciense, y la potencia máxima observada es de 100-150 m (VOEZMAN y cols., 1979).

Encima se encuentran depósitos cuaternarios del glacis, formados por conglomerados y arcillas de color rojo oscuro. En las zonas de fractura originan barrancos, con una fuerte erosión que da lugar a bad-lands.

Las alcaparras se encuentran sobre un regosol calcáreo, a media ladera. Su orientación es S-SE y la pendiente de 45°. Aparte de alcaparras hay una vegetación de crucíferas, pero rala y con cobertura inferior al 5%. Sus características morfológicas y químicas se indican en los cuadros 3 y 4.

Tabla nº 1. Características del suelo del ciclo 1

Clasificación: Regosol calcáreo.
 Situación: En Macael, al N de la población, en un camino que desciende al río de Laroya.
 Altitud: 520 m.
 Posición: En una ladera, al pie de una afloración rocosa.
 Pendiente: 50%
 Orientación: S-SW.
 Vegetación: Alcaparras. Cobertura < 5%
 Mat. original: Filitas violáceas y cuarcitas.
 Drenaje: Imperfecto.
 Pedregosidad: Clase 1-0. Fragmentos de 30 cm. de máximo, con medias de 5 cm.
 Afloramientos rocosos: Abundantes.

Horizonte	Prof.	Características
A	0-4 cm.	Color 7,5 4R 4,5/0 con humedad y 7,5 4R 5,5/0 en seco. Textura franco arenosa. Estructura en bloques subangulares finos. Frecuente grava de filitas. Con pocos poros, finos y muy finos. Adherente y plástico; friable y ligeramente duro. Con raíces comunes medias y finas. Límite de horizonte neto y ondulado.
C	4-10 cm.	Color con humedad 7,5 4R 4/0 y seco 7,5 4R 5,5/0. Textura franco limosa. Estructura en bloques subangulares medianos. Poca grava de filitas, ligeramente adherente y plástico; firme. No presenta cementación. El límite con la roca subyacente es gradual y ondulado.

Tabla nº 2. Análisis físico y químico del suelo del ciclo 1

Hrzt.	Prof.	%Arena	%Limo	%Arc.	%Grava	D.ap. (gr/cc)				
A	0-4	68,1	13,7	18,1	47,4	1,19				
AC	4-10	39,4	53,8	6,7	31,1	1,13				
C	>10									

PF						
Hrzt.	C.E. (mmhos/cm)	%H1/3	%H15	% MO	pH	%CO3Ca
A	4,7	21,06	----	2,09	8,2	3,45
AC	--	16,56	2,34	1,42	---	0,63

Hzt.	%C	%N	C/N	%P	%K	Complejo (meq/100g)				
						Ca+Mg	Na	K	ESP %sat	
A	1,21	0,08	15,1	0,07	0,012	5,2	0,3	0,2	4,6	34
AC	0,82	0,03	2,9	0,06	0,006	4,4	0,9	0,1	---	--

Pasta saturada (meq)						
Ca ⁺⁺	Mg ⁺⁺	Na ⁺	K ⁺	Cl ⁻	SO4 ⁼	CO3H ⁻
0,2	12,6	42,4	2,9	24,1	8,2	4,7

Tabla nº 3. Descripción del perfil del suelo del ciclo 2

Clasificación: Regosol calcáreo (FAO).
 Situación: C-323, a la salida de Olula del Río.
 Altitud: 490 m.
 Pendiente: 45 %
 Posición: En talud sobre la carretera
 Orientación: S-SE.
 Vegetación: Crucíferas y alcaparras. Cobertura 15%
 Mat. original: Margas y margocalizas con areniscas.
 Drenaje: Superficial bueno. En profundidad deficiente.
 Pedregosidad: Nula.
 Afloramientos rocosos: Inexistentes.
 Erosión: Elevada laminar, con vegetaciones y cárcavas.

Horizonte	Prof.	Características
Ah	0-7 cm.	Color amarillento tanto en seco como húmedo (54 5/3 y 54 7/3) . Textura franco-limosa. Estructura de bloques angulares gruesos. Cementación inexistente. Escasa porosidad intersticial. De consistencia adherente y plástica. Límite plano y gradual con el horizonte subyacente.
C	>7 cm.	El mismo color. Margas y margocalizas

Tabla n° 4. Análisis físico y químico del suelo del ciclo 2

Hzt.	Prof.	%Arena	%Limo	%Arc.	%Grav.	D.ap. (gr/cc)
A	0-7	4,0	81,3	14,7	0,74	0,94
C	>7	9,8	79,6	10,6	0	0,99

PF

Hrzt.	%Fe libre	C.E. (mmho/cm)	%H 1/3	%H15	pH	%CO3Ca
A	0,021	2,04	46,43	8,10	7,6	16,8
C	0,032	9,43	48,76	8,45	7,4	14,3

Complejo (meq/100g)

Hzt.	%C	%N	C/N	%P	%K	Ca+Mg	Na	K	CIC	ESP	%sat
A	0,6	0,05	11,5	0,04	0,02	11,1	0,7	0,4	12,2	5,9	68,4
C	0,5	0,05	9,5	0,04	0,01	30,8	4,4	0,3	35,5	12,5	70,0

Pasta saturada (meq)

Hrzt.	SAR	Ca ⁺⁺	Mg ⁺⁺	Na ⁺	K ⁺	Cl ⁻	SO4 ⁼	CO3H ⁻
A	2,7	31,8	6,0	11,7	0,8	22,6	25,9	2,0
C	16,8	51,8	82,2	137,4	0,5	198,0	71,5	1,8

Ciclos 4 y 5

Las plantas correspondientes a los ciclos 4 y 5 se han desarrollado sobre suelos volcánicos del Cabo de Gata, próximos a la localidad de S. José, en condiciones climáticas más extremas.

Se han seleccionado dos plantaciones comerciales, con objeto de impedir el aprovechamiento de los frutos durante la etapa de crecimiento y llevar el control de la producción.

Las del ciclo nº 4 se han desarrollado sobre un mollisol cálcico, con origen en rocas volcánicas (andesitas anfibólicas).

El cultivo está localizado al pie de una ladera suave, artificialmente horizontal.

El cultivo correspondiente al ciclo 5 está situado un poco por encima del anterior, a unos cientos de metros de distancia.

Presenta una clara diferencia con el nº 4, pues el horizonte A ha desaparecido por erosión. Las plantas se encuentran directamente sobre el horizonte inferior. Es visible el horizonte C, de roca alterada, a un lado de la parcela, por movimientos de tierra realizados para poner horizontal una adyacente. Los datos analíticos de la capa arable de los suelos se exponen en las tablas 5 y 6.

Tabla nº 5. Análisis del suelo del ciclo 4. Capa arable

pH (1:2)		8,67
Conductividad (1:2)	mmhos/cm	0,33
Carbonatos totales	(%)	7,00
Materia orgánica	(%)	0,93
Nitrógeno (NO ₃ ⁻)	(ppm)	6,20
Fósforo	(ppm)	7,00
Potasio	(ppm)	640
Sodio	(ppm)	520
Calcio	(ppm)	3422
Magnesio	(ppm)	751
C.I.C.	(meq/100 g)	27,15
Textura		
	Arcilla (%)	46
	Limo (%)	21
	Arena (%)	33

Tabla nº 6. Análisis del suelo del ciclo 5. Capa arable

pH (1:2)		8,59
Conductividad (1:2)	mmhos/cm	0,33
Carbonatos totales	(%)	34,70
Materia orgánica	(%)	1,23
Nitrógeno (NO ₃ ⁻)	(ppm)	7,60
Fósforo	(ppm)	9,70
Potasio	(ppm)	360
Sodio	(ppm)	300
Calcio	(ppm)	2658
Magnesio	(ppm)	322
C.I.C.	(meq/100 g)	18,10
Textura		
	Arcilla (%)	34
	Limo (%)	24
	Arena (%)	42

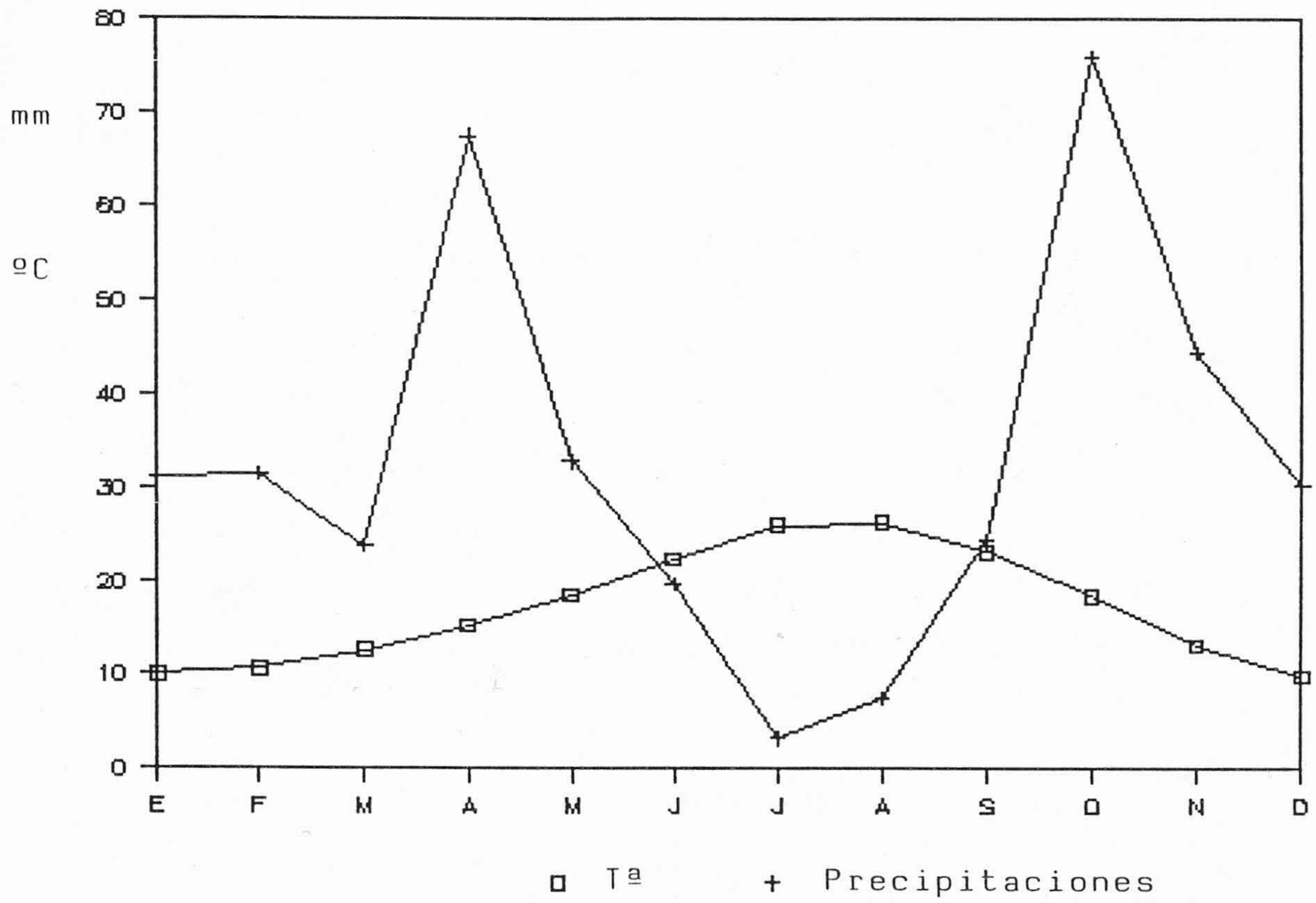


Figura nº 1. Valores medios de temperatura y precipitación en Olula del Rio y Macael.

Las plantas del ciclo 4 fueron plantadas dos años antes, después de un año en vivero, igual que las del ciclo 5; sin embargo, se observan unas diferencias muy notables entre ambos cultivos, en cuanto al desarrollo de las plantas y, como veremos más adelante, en producción.

Durante el año en que se ha seguido el ciclo de las plantas no se han llevado a cabo prácticas culturales.

1.2 CLIMATOLOGIA

Para caracterizar climáticamente los campos de Olula y Macael, se han utilizado las ecuaciones obtenidas por AGUILAR y cols. (1987), empleando datos de las estaciones más próximas.

Las ecuaciones de regresión proporcionan la precipitación y la temperatura media mensual de un punto comprendido dentro de su área de estudio en función de la altitud, longitud y altura.

En la figura nº 1 se expresan los valores medios calculados de t y, las precipitaciones en las dos localidades. En Olula, la temperatura media anual es de $17,1^{\circ}\text{C}$ y la precipitación total de $391,4$ mm; en Macael son

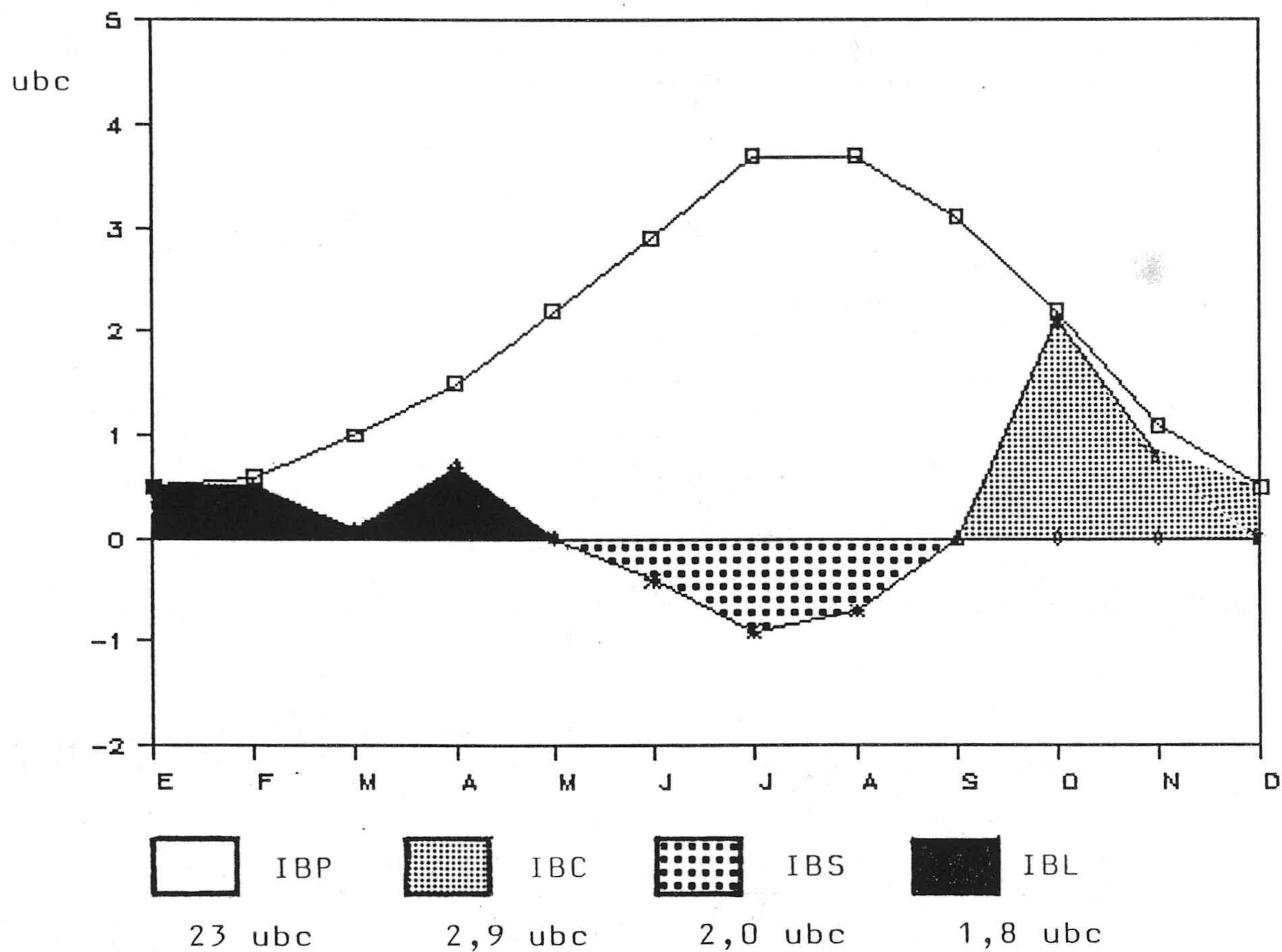


Figura nº 2. Diagrama bioclimático de Olula del Río.

respectivamente 16,7°C y 413,1 mm.

Como puede observarse, en la figura 1, la proximidad entre ambas localidades hace que presenten una climatología muy semejante.

Sus características bioclimáticas se recogen en la figura nº 2, diagrama realizado según la metodología de MONTERO de BURGOS y GONZALEZ REBOLLAR (1987).

Se observa que el agua siempre es condicionante para el crecimiento de las plantas, y que la compensación del déficit hídrico tiene lugar en Abril, por lo que permite sólo una escasa población de vegetación arbórea, que está reducida a arbustos con profundas raíces u órganos de reserva (Capparis, Zigophyllum).

Según ALLUE (1987), pertenece a la región climática sahariano submediterránea.

Por lo que respecta a la zona de Cabo de Gata, los datos disponibles corresponden a tres zonas que rodean la localidad muestreada. Corresponden al faro de Cabo de Gata, a S.José y a los que dispone la empresa Michelin desde 1973.

Existe una gran similitud entre los datos de precipitaciones de S. José y los de Michelin, entre los que está situado el campo de cultivo; por ello los vamos a emplear como los representativos de la zona estudiada. Los valores medios se expresan en la gráfica nº 3; la temperatura media anual es de 19,1°C y las precipitaciones de 175,3 mm.

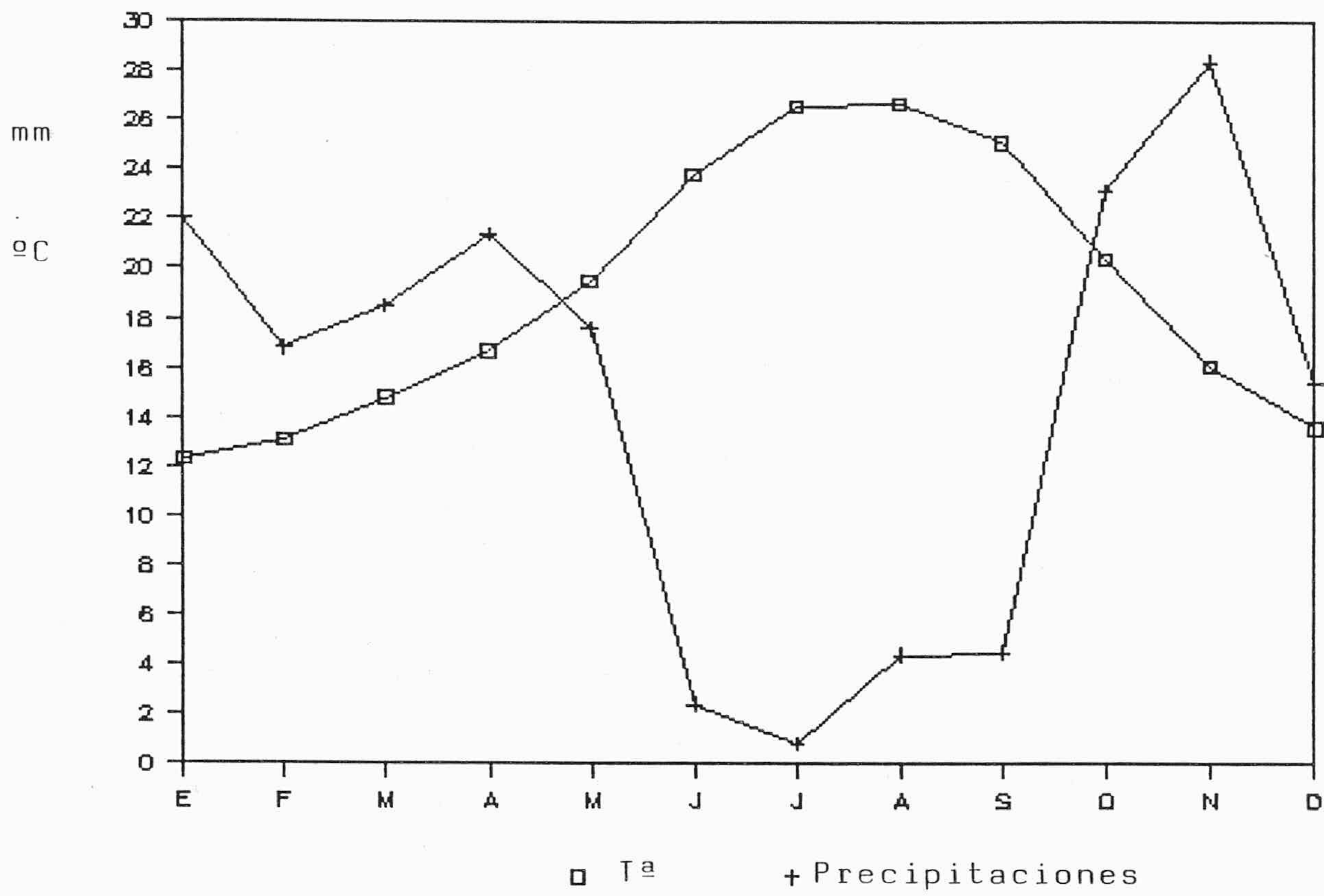


Figura nº 3. Precipitaciones y temperatura media en Cabo de Gata (S. José).

El diagrama climático (figura 4) nos muestra una zona imposibilitada para mantener vegetación arbórea sin riego adicional; el agua es el principal elemento limitante, que en ningún mes es suficiente para un crecimiento libre de las plantas (MONTERO DE B. y GONZALEZ REBOLLAR, 1987).

El clima, según ALLUE (1987) corresponde al sahariano atenuado.

1.3 VEGETACION

Los campos de Olula del Río y Macael se encuentran, por sus características climáticas, dentro del piso bioclimático de vegetación mesomediterráneo (RIVAS MARTINEZ, 1987).

La vegetación clímax sería la serie termomediterránea murciano-almeriense semiárida de Pistacea lentiscus (RIVAS MARTINEZ, 1987).

La región de Cabo de Gata corresponde al termomediterráneo, y la vegetación que circunda el campo donde se desarrolla la experiencia puede corresponder a la serie de los lentiscales y espinales murciano-almeriense termomediterránea, o a la litoral semiárido-árida del cornical (Periploca angustifolia) o del azofaifo.

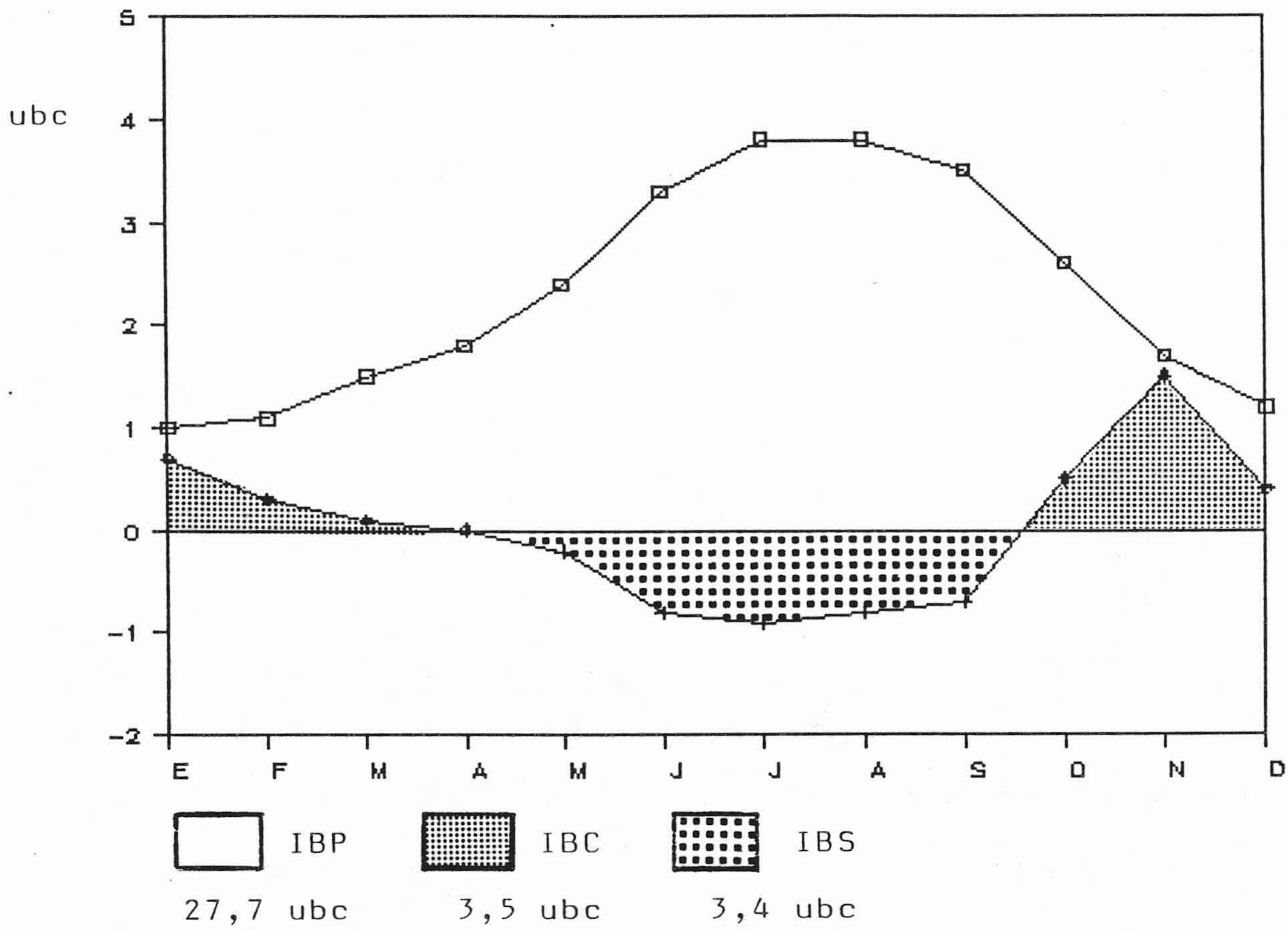


Figura nº 4. Diagrama bioclimático de S. José (Cabo de Gata).

1.4 TOMA DE MUESTRAS Y ANALISIS DE SUELOS

Las tomas de muestra, preparación y descripción de los suelos se han hecho de acuerdo con las indicaciones de la FAO (1977).

Las determinaciones analíticas, tanto físicas como químicas, se han hecho siguiendo los Métodos Oficiales de Análisis, del M^º de Agricultura (1986).

1.5 TOMA DE MUESTRAS Y ANALISIS DE HOJAS

Las muestras de hojas se han tomado con distinta periodicidad, según el caso. En los estudios de campo, el intervalo entre tomas ha oscilado entre 10 días (ciclos 1 y 2) y 20 días (ciclos 4 y 5), aproximadamente. En los experimentos en macetas se han tomado al finalizar el ciclo vegetativo, el primer año, y en dos ocasiones durante el segundo año.

Las fechas de recogida se indican en la tabla n^º 5.

Se han muestreado en campo las hojas maduras completamente desarrolladas situadas lo más próximas al ápice

Tabla nº 5. Fechas de las tomas de muestra en campo

Ciclos 1 y 2

Ciclos 4 y 5

14 - V	20 - IV
23 - V	31 - V
27 - V	2 - VII
3 - VI	5 - VIII
11 - VI	2 - IX
17 - VI	23 - IX
25 - VI	
3 - VII	
14 - VII	
6 - VIII	
13 - VIII	
26 - VIII	
4 - IX	
16 - IX	
24 - IX	
16 - X	

posible. Como criterio práctico, se recogieron generalmente las situadas entre 7 y 15 cm. desde el extremo. Las hojas se tomaron de cada rama, y de un grupo de 6-7 plantas de cada población.

En las macetas, se recogieron todas las hojas.

En ambos casos se han excluido los peciolos.

1.5.1 Preparación de la muestra

Las hojas se introdujeron en campo en un recipiente hermético, con objeto de determinar la humedad. El nº de hojas osciló entre 75 y 150. Una vez pesadas y determinado el peso en fresco, se lavaban con agua y detergente no iónico al 2% (Mistol), aclarando con agua corriente y después con agua desionizada o destilada.

Las muestras, depositadas en bandejas de papel, se secaban en estufa de aire forzado a 70°C durante 24 horas.

A continuación se pesaban, para determinar el peso seco y la proporción de humedad.

Después de secarse, las hojas se molieron con un molinillo eléctrico de aspas, con cubeta de plástico para evitar contaminaciones, y se guardaron en bolsas cerradas de polietileno. Antes de proceder a secarlas, según los casos, se determinaron en las hojas diversos parámetros morfológicos.

1.5.2 Elementos determinados y métodos analíticos

Análisis químico del material vegetal

a) Determinación de macronutrientes

La mineralización de la muestra, para la posterior determinación de N, P, K, Ca y Mg, se realizó por vía húmeda según la metodología de LACHICA et al., (1973).

Las determinación conjunta de N, P y K se realizó mediante el empleo del Technicon Autoanalyzer II (TECHNICAL PUBLICATION, 1974).

El análisis del N se efectuó por colorimetría, midiendo la intensidad del color rojo del complejo Amonio-sodialato.

Para el P y el K se utilizó el método descrito por LACHICA et al., (1973).

El análisis de Ca y Mg, se llevó a cabo mediante espectrofotometría de absorción atómica, en un espectrofotómetro Perkin-Elmer 290 B.

b) Determinación de micronutrientes

Para la determinación analítica de los micronutrientes, Fe, Mn, Cu, Zn y B en el material vegetal obtenido se calcinó

la muestra en crisoles de cuarzo en un horno de mufla a 450 °C. Las cenizas resultantes se llevaron a digestión con HCL, obteniendo posteriormente el mineralizado mediante filtración.

La determinación de B se realizó siguiendo el método de LACHICA (1976), utilizando Azometina-H y la posterior determinación colorimétrica del complejo Azometina-B. Se utilizó un Spectronic 70.

1.6 ANALISIS DE FRUTOS Y SEMILLAS

En los ciclos 4 y 5 se ha podido controlar la cosecha por encontrarse las plantas en una propiedad privada. Se han podido recolectar así los frutos, que se han separado en tres clases: desde más jóvenes a maduros. Se ha calculado su peso medio y contenido en humedad, secándolas en estufa con ventilación forzada a 70 °C. Previamente se han triturado con una batidora, para facilitar el secado. Se han determinado proteínas, azúcares, grasas y fibras, por los métodos oficiales de análisis (Ministerio de Agricultura, 1986).

Los elementos minerales se han determinado como en el caso de las hojas.

Las semillas fueron analizadas en la Estación de Olivicultura Venta del Llano, de Mengibar (Jaén), utilizando cromatografía de gases.

2 ESTUDIOS EN MACETAS

2.1 PLANTACION

Los experimentos con macetas comenzaron en Marzo de 1986.

Se eligieron macetas de polietileno, con capacidad para 10 Kg de tierra.

El suelo se recogió de la zona de La Joya, en Almería. Corresponde a un suelo desarrollado sobre margas azules, con un horizonte A de 3-4 cm. Mezclado con el subsuelo, se recogió hasta una profundidad de 40 cm. El total arrojó unas características que se expresan en la tabla 6. Se trata de un suelo franco arcillo-arenoso, muy pobre en N y P.

Tabla nº 6. Análisis físico y químico del suelo empleado en las macetas.

			meq/l					
-----			-----					
pH	SAT	C.E. (mmhos/cm)	Na	K	Ca	Mg	Cl	CO ₃ H
8,3	24,75%	4,49	29	1,3	6,28	6,17	30,9	3,0
Textura			elementos asimilables (ppm)					
-----			-----					
Arena	Arc.	Limo	N-NO ₃ -	P	K	Ca	Mg	CIC
60 %	28 %	12 %	6	25	156	370	480	7

Las alcaparras se trasplantaron desde el vivero el 26 de Marzo, cuando tenían dos años. Con objeto de homogeneizar las raíces se podaron, de forma que tuviesen unas dimensiones semejantes.

Las macetas se completaron con 8 Kg de tierra, y se regaron frecuentemente, manteniéndose durante los primeros días a capacidad de campo. El agua empleada para regarlas ha sido de algibe o destilada.

Las macetas, después de aplicarles el fertilizante, se situaron sobre bandejas de plástico, para recoger los líquidos de drenaje.

2.2 FERTILIZACION Y ANALISIS ESTADISTICO

Cuando fueron evidentes los signos de que las plantas se estaban desarrollando con normalidad, se fertilizaron. Con objeto de obtener diferencias significativas se han empleado dosis elevadas, que son 2,72 g N/maceta y 1,2 g/maceta de P y K. El N se ha aplicado en forma de nitrato amónico; el fósforo, como fosfato monocálcico hidratado $[(PO_4H_2)_2 Ca. H_2O]$ y el potasio, como sulfato potásico.

Los fertilizantes se han aplicado con un diseño

factorial de bloques al azar con cuatro repeticiones. Los tratamientos corresponden pues, a N0 y N1, P0 y P1, K0 y K1.

Las posibles combinaciones dan lugar a los siguientes tratamientos:

T = testigo sin abonar;	equivale a N0.P0.K0
N = se añade sólo N;	equivale a N1.P0.K0
P = se añade sólo P;	equivale a N0.P1.K0
K = se añade sólo K;	equivale a N0.P0.K1
NP= se añaden N-P;	equivale a N1.P1.K0
NK= se añaden N-K;	equivale a N1.P0.K1
PK= se añaden P-K;	equivale a N0.P1.K1
NPK= se añaden N, P y K;	equivale a N1.P1.K1

En el rebrote del 2º año aparecieron macetas perdidas, por lo que el número de repeticiones ese año desciende a 3.

El análisis estadístico de los resultados se hace de acuerdo con el descrito por SNEDECOR & COCHRAN (1984). Como el diseño corresponde a lo que LITTLE y HILLS (1985) llaman pruebas F planeadas, el análisis de la varianza que se realiza permite establecer comparaciones ortogonales, de forma que se obtienen respuestas de una gran significación estadística respecto a la acción de cada uno de los componentes individuales de los tratamientos. Además, el desglose de las sumas de cuadrados nos permite el cálculo de interacciones dobles y triples.

En la tabla 7 aparecen todos los componentes del análisis de la varianza, que en el capítulo de Resultados se exponen de forma abreviada, indicando sólo los valores de F

para los distintos factores que intervienen.

Tabla nº 7. Grados de libertad empleados en el análisis de la varianza aplicado a los datos obtenidos de macetas. Se desglosan los grados de libertad de los tratamientos en sus componentes.

g.l.		
Fuentes de variación	-----	
	Año 1	Año 2

Tratamientos	7	7
Repeticiones	3	2
Error	21	14

Total	31	23

Nitrógeno		1
Fósforo		1
Potasio		1
N x P		1
N x K		1
P x K		1
N x P x K		1

2.3 TOMA DE MUESTRAS Y ANALISIS QUIMICO

El material vegetal de las macetas se recogió a final de Septiembre, el primer año, y en dos ocasiones en el segundo: a final de Junio y el 10 de Septiembre.

En ambos casos se contaron y pesaron las hojas, tanto en

fresco como una vez secas.

El procedimiento seguido es el descrito anteriormente.

También se ha controlado el número, longitud y peso de las ramas, que se han tratado igual que las hojas.

3 INDICES FISIOLÓGICOS

Además de los contenidos de elementos en hojas o tallos, expresados en % sobre materia seca, para el estudio de la fisiología y metabolismo de la planta se emplean otros parámetros, que son los siguientes:

3.1 EQUILIBRIOS FISIOLÓGICOS

Son proporciones entre N.10P.K, K.Ca.Mg y Fe.Mn.Zn. Parece estar bien demostrado que estos índices poseen un valor diagnóstico muy superior al de los valores absolutos de concentración en hoja de los nutrientes, ya que parecen ser independientes de las condiciones climáticas y de cultivo (ESTEBAN, 1975; ESTEBAN, 1976; ESTEBAN Y AGUILAR, 1976; FERNANDEZ, 1974; JAIME et al., 1977; MAZUELOS et al., 1979; RECALDE, 1976; RECALDE Y ESTEBAN, 1976.

Se calculan a partir de las sumas N+10P+K y K+Ca+Mg,

viendo posteriormente el porcentaje de cada nutriente respecto a la suma.

Los equilibrios óptimos deben rondar en la mayoría de las plantas en torno a 50:30:20 de N:10P:K y 35:50:15 de K:Ca:Mg. El equilibrio óptimo Fe.Mn.Zn se puede considerar en torno a 50:30:20 (MAZUELOS et al., 1979).

3.2 INDICE VEGETATIVO

El índice vegetativo, según PIJOAN PASCUAL (1976) permite seguir el comportamiento de la actividad metabólica de la planta a lo largo del ciclo de cultivo. Durante éste se suceden, a veces con gran rapidez, las etapas de crecimiento, floración, cuaje y desarrollo del fruto y maduración. Estas etapas se caracterizan porque durante el desarrollo de las mismas el nivel o concentración de los nutrientes N, P y K desciende en hoja de forma casi continua, mientras que, por el contrario, aumenta el de Ca y Mg. Numerosos autores explican el fenómeno como consecuencia de un proceso de dilución (ULRICH, 1952; SMITH, 1962), pues el aumento de peso seco diluye los nutrientes a menos que el aporte de minerales compense este efecto (Ca y Mg).

Somos de la opinión de que el índice vegetativo define

muy bien el proceso de envejecimiento de un vegetal (ESTEBAN, 1976; JAIME Y ESTEBAN, 1977; JAIME et al., 1978; MAZUELOS et al., 1979) que a lo largo de su vida va disminuyendo su contenido en los tres nutrientes fundamentales para la misma, N, P y K, mientras que las células endurecen sus membranas perdiendo funcionalidad por aporte casi ininterrumpido de calcio. De acuerdo con su autor, se formula de la siguiente forma:

$$I.V. = \frac{0,365 (N+10P+K)}{Ca + Mg}$$

El factor 0,365 es universal, y se puede aplicar tanto a plantas hortícolas como tropicales. Durante las primeras etapas del crecimiento de la planta los valores son, generalmente, superiores a la unidad, siendo tanto más elevados cuanto más vigorosa es la planta. El descenso de este índice, como consecuencia del crecimiento y la cosecha, es muy acusado y se produce en un periodo de tiempo más o menos largo, que depende de las condiciones en que tengan lugar el crecimiento y desarrollo de la planta.

Existe, por el contrario, un grupo de vegetales, generalmente árboles frutales, de baja actividad, lento crecimiento y larga vida en los que el I.V. no alcanza la

unidad (olivo) y desciende en periodos de elevado consumo de nutrientes a valores próximos a 0,4 (MAZUELOS et al., 1979). Conviene indicar que en cultivos de hoja perenne existen etapas de reposo vegetativo durante las cuales la planta recupera sus niveles normales de nutrientes en hoja, preparándose así para una nueva etapa de actividad.

3.3 INDICE DE HIERRO

El índice de hierro, calculado según la expresión:

$$IFe = \frac{(10P + K)}{Fe \text{ (ppm)}} \times 50$$

Relaciona la dinámica de macro y micronutrientes de una forma muy eficaz, pues la absorción de Fe está frecuentemente mediatizada por los niveles de fósforo o potasio, con los que es antagonista.

Este índice, por tanto, expresa la mayor o menor dificultad, por parte de la planta, para absorber hierro. En condiciones adecuadas debe ser igual a la unidad; sin embargo, cuando existe un exceso de P o K que puede dificultar la absorción de Fe este índice se eleva

considerablemente. Lo habitual es que con el paso del tiempo, al descender los niveles del P y K, el índice baje, indicando una mayor facilidad en la absorción de Fe.

3.4 EFICIENCIA EN EL USO DE LOS NUTRIENTES

La eficiencia de un nutriente se puede medir de muy diversas formas. Según CHAPIN (1980), sería la inversa de la concentración en el tejido. VITOUSEK (1982) la define como la cantidad de materia orgánica perdida por la planta y permanentemente almacenada en la madera dividida por la cantidad de nutrientes perdidos o almacenados; la mide prácticamente como masa de hojarasca/N hojarasca. PASTOR et al., (1984) la estiman como la producción neta por unidad de N disponible.

Aplicando estos conceptos a la hoja en desarrollo, definiremos la eficiencia como la proporción de un determinado nutriente que induce una unidad de crecimiento. Se mide como peso seco de una hoja dividido entre el porcentaje de elemento.

En condiciones óptimas originaría una curva con una pendiente igual a 1, ya que el crecimiento sería directamente proporcional a la absorción del nutriente. Sin embargo esto

raramente será así, pues intervienen muy diversos factores, además de los nutrientes minerales; no obstante, en la medida en que depende del nutriente, la pendiente se acercará a 1.

Si el nutriente se absorbe más deprisa de lo que se consume aparecerá una pendiente negativa, indicativa de un consumo de lujo y acumulación.

Al principio del ciclo vegetativo la eficiencia de todos los nutrientes será mínima, pues no se han sintetizado las estructuras necesarias para el crecimiento de la planta. Con el tiempo se va completando la maquinaria fotosintetizadora y el conjunto de enzimas celulares, por lo que la respuesta a la absorción de nutrientes es mayor, lo mismo que la eficiencia.

3.5 RETRANSLOCACION DE NUTRIENTES

CHAPIN & KEDROWSKY (1983) calculan la reabsorción de nutrientes según la expresión:

$$\frac{\text{máxima concentración} - \text{mínima concentración}}{\text{máxima concentración}}$$

BOERNER (1984) emplea la expresión:

$$1 - (\text{concentración en hojarasca} / \text{máxima concentración}) \times 100$$

RALHAN & SINGH (1987) calculan la retranslocación de forma similar a CHAPIN & KEDROWSKY (1983).

Nosotros mediremos la retranslocación considerando el peso y la concentración de la hoja antes de la senescencia y en la senescencia, de forma que se medirá el descenso real de nutrientes que ha tenido lugar. La expresión utilizada en el cálculo del porcentaje de reabsorción es:

$$\frac{(M_v \times C_v - M_s \times C_s) \times 100}{M_v \times C_v}$$

donde M y C son, respectivamente, la masa foliar y la concentración de la hoja verde (v) y de la senescente (s).

Es similar a los indicados anteriormente, pero con una mayor precisión al determinar en valor absoluto la cantidad de nutriente reabsorbido.

Capítulo III

Resultados y discusión III.I

Cultivo en macetas

1 CULTIVO EN MACETAS

1.1 PRIMER AÑO

1.1.1 PRODUCCION DE HOJAS Y RAMAS

Las macetas se mantuvieron en una terraza de la Estación Experimental de Zonas Aridas desde su trasplante en el mes de Marzo.

Durante los primeros días los riegos fueron continuos, aunque en pequeñas cantidades. Más adelante se fueron espaciando, dependiendo de las condiciones ambientales. En ningún momento aparecieron síntomas de marchitamiento.

A finales de Mayo apareció una plaga de Tryaleurodes sp, muy extendida por esta zona del litoral a causa de los invernaderos. Fue combatida con diversos insecticidas, dado el carácter recurrente de la plaga y la poca eficacia de los productos.

Las plantas han mostrado una alta variabilidad de caracteres, distinguiéndose dos grupos. Uno, de plantas con coloración rojiza en tallos y hojas, más ramificadas, con hojas más redondeadas u oblongas. El otro grupo corresponde a plantas más verdes, con hojas más elípticas y alargadas.

Desde el punto de vista de la nutrición no ofrecen

diferencias, y su composición química elemental es muy similar (tabla 1).

Tabla nº 1. Análisis químico de los dos fenotipos de planta. N, 10P, K, Ca y Mg en % sobre m.s. El resto, en ppm.

	N	10P	K	Ca	Mg	Fe	Mn	Zn	Cu	B
R	4,60	1,2	3,36	1,24	0,63	79	21	21	8	95
V	4,82	1,3	3,62	1,44	0,66	75	26	25	11	71

Estos dos grupos de plantas pueden corresponder a híbridos entre C. spinosa y C. ovata, de los que presentan caracteres intermedios.

El carácter rojizo puede denotar el origen de C. spinosa a partir de C. aegyptia (ZOHARY, 1960).

Sólo esporádicamente se han abierto flores, que no han llegado a producir fruto.

Entre los tratamientos fitosanitarios empleados el de mejor resultado fue R-40 al 0,15 %, cuyo principio activo es dimetoato. Otros, como Ortodibrom al 0,1 % han resultado menos eficaces, causando síntomas de toxicidad. Muchas hojas presentaban quemaduras y llegaban a caer.

La fertilización se realizó en Junio, y las plantas se cortaron al final del ciclo vegetativo, en Octubre.

En cada maceta se determinaron una serie de parámetros, con objeto de establecer la influencia de la fertilización sobre la morfología de la planta. Los datos se recogen en la tabla 2. Corresponden a mediciones de número de hojas, número de ramas y longitud, peso en fresco y seco de ramas y hojas, eje máximo y mínimo de las hojas, obtenidos por muestreo en cada maceta.

Tabla nº 2. Valores medios de parámetros morfológicos. Eje mayor de la hoja (M) y menor (m), en cm. Cosecha en peso fresco (f) y seco (s) de hojas, en gr. Longitud (L) de las ramas, en cm. % H es porcentaje de humedad.

	T	N	P	K	NP	NK	PK	NPK
eje M	3,27	3,54	2,97	3,72	3,71	3,66	3,39	4,26
eje m	2,73	2,57	2,49	3,00	2,86	2,68	2,73	3,56
PF h	29,3	75,6	88,4	23,4	121,4	104,5	57,4	143,6
PS h	5,3	15,1	15,3	3,7	25,1	24,9	9,9	28,0
%H h	81,9	80,0	82,7	83,0	79,2	75,1	82,8	80,3
L r	287	449	405	310	388	457	317	317
%H r	46	55	54	45	59	46	49	59

En la tabla 3 aparecen los valores de F individuales para cada factor.

Tabla n° 3. Valores de F para cada uno de los factores de variación que influyen en los diversos parámetros de la planta.

	eje M	eje m	PF h	PS h	%H h	L r	%H r
N	7,62*	1,19	23,91**	34,68**	17,93**	2,86	9,29**
P	0,03	0,82	12,43**	8,64**	1,84	0,19	11,17**
K	5,43*	5,59*	0,07	0,34	0,46	0,54	3,31
NP	4,50*	9,56**	0,02	0,08	0,96	3,54	0,50
NK	0,08	0,04	3,04	3,85	1,71	0,00	0,05
PK	0,38	0,58	0,39	1,17	1,83	1,21	0,25
NPK	0,49	0,75	0,13	0,09	3,47	0,03	2,35

* significativa al 5%

** significativa al 1%

Tamaño de la hoja

Como se puede observar, el N produce un alargamiento de las hojas, lo mismo que el K. Existe influencia contraria por parte del P, aunque no es significativa, lo mismo que la que se da respecto al diámetro menor, que está incluido por el K ($p < 0,05$).

Las hojas tienen unas dimensiones medias de 3,56 X 2,82 cm, con una relación M/m que se mantiene constante en torno a 1,2 con diferencias no significativas ($F= 0,87$).

Respecto a la cosecha de hojas, tienen una gran influencia tanto el N ($p < 0,001$) como el P, aunque la de

éste es menor ($p < 0,01$).

La respuesta al N es fuerte, produciendo un incremento notable, que era de esperar en un suelo natural no cultivado, pobre en este elemento.

La respuesta al P es también lógica, y se suma a la del N, en un proceso sinérgico perfectamente establecido en la nutrición de numerosas plantas (ESTEBAN et al., 1982).

Las interacciones no han resultado significativas. Podría aparecer el efecto antagónico N -K ($p < 0,1$) pero no es lo suficientemente intenso como para tener importancia. El sinergismo N-P no ofrece dudas.

El efecto de los tratamientos se aprecia poco, quizá por el escaso desarrollo del sistema radical.

No se observan diferencias significativas respecto a los parámetros, como el número de hojas, aunque está influido por el N ($p < 0,05$); el número de brotes ($F=1,52$; NS) En las hojas el N induce un descenso de humedad (tabla 2). En cuanto al peso medio de las hojas, sólo el N ejerce cierta influencia ($F= 3,92$; $p < 0,1$), que no se recoge en la tabla.

Ramas

No se han obtenido resultados significativos en cuanto a la producción de ramas ($F = 1,09$; NS), ni en peso ni en longitud, aunque se observa una tendencia del N a alargarlas ($p < 20\%$). Sí existe significación en el peso fresco de las ramas por la acción ejercida por el N ($F = 4,97$; $p < 0,05$), pero es debido a la mayor cantidad de agua que retienen, ya que el N induce un aumento en la humedad de los tallos, significativa al 1% (tabla 3).

En resumen, se nota una importante acción del N sobre las hojas, que son más grandes y pesan más, y en menor medida del P, que actúa sinérgicamente. Los efectos sobre las ramas no son apreciables.

1.1.2 CONCENTRACION DE NUTRIENTES EN LA HOJA

Los resultados del análisis foliar se expresan en las Tablas 4 y 5, y su influencia por los diversos tratamientos -expresada por medio de la F de cada factor- se recogen en los cuadros 6 y 7. Los macronutrientes se expresan en porcentaje sobre materia seca.

El P se expresa como 10P, lo que permite una mayor facilidad para su manejo, así como la comparación con el

resto de los nutrientes en un proporción más acorde con su función.

Los micronutrientes se expresan en ppm.

Tabla nº 4. Valores medios del contenido de macronutrientes en hoja y en cada uno de los tratamientos, en % sobre materia seca.

	N	10P	K	Ca	Mg
T	1,12	0,83	3,09	1,95	0,69
N	2,03	0,75	3,63	2,40	0,99
P	1,11	1,33	3,15	2,24	0,82
K	1,01	0,73	3,78	1,47	0,45
NP	1,84	0,85	1,85	2,45	1,13
NK	1,65	0,75	3,35	2,08	0,86
PK	1,20	1,13	2,38	2,13	0,81
NPK	1,69	0,75	2,34	2,58	1,12

Tabla nº 5. Valores medios del contenido foliar de micronutrientes, en ppm.

	Fe	Mn	Zn	Cu	B
T	163	60	67	4,5	86,5
N	160	92	67	4,0	70,5
P	178	52	67	4,2	121,5
K	161	60	85	4,0	123,0
NP	148	80	57	3,7	102,0
NK	189	80	60	3,7	65,0
PK	127	35	115	3,3	113,0
NPK	144	77	57	4,5	103,0

Como se puede comprobar (tabla 4), las concentraciones de N en hoja están íntimamente ligadas a los tratamientos que contienen este elemento, que han resultado muy significativos ($F = 31,8$; $p < 0,001$) (tabla 5). Los valores medios obtenidos, sin embargo, son bajos en conjunto, como consecuencia del agotamiento de la planta al final de un ciclo vegetativo en el que se han consumido los nutrientes disponibles.

Los tratamientos que contienen N y P han influido notablemente en el nivel de P en la hoja ($p < 0,05$). Se observa una interacción significativa entre ambos (tabla 6), ya que el incremento de P en hoja lleva aparejada una disminución significativa de N, que podemos atribuir a un incremento del consumo de este nutriente por la planta, bajo el estímulo de la fertilización fosforada.

Tabla nº 6. Análisis de la varianza del contenido en macronutrientes. Valores de F de cada factor de variación.

	N	10P	K	Ca	Mg
N	31,80**	5,77*	0,45	5,73*	45,01**
P	0,01	7,05*	5,17*	4,36*	19,38**
K	1,23	1,14	0,01	1,18	3,79
NP	0,46	4,51*	0,63	0,31	0,18
NK	1,04	0,29	0,02	0,31	0,31
PK	0,82	0,27	0,15	1,31	2,97
NPK	0,00	0,00	1,50	0,01	0,28

El contenido de potasio sólo se ve afectado significativamente por la adición de fósforo ($F = 5,17$; $p < 0,05$) aunque con un efecto negativo: la adición de P disminuye el nivel de K. Por otra parte, aunque los tratamientos que incluyen K aumentan ligeramente el nivel de este elemento, las diferencias no son significativas.

En el nivel foliar de Ca han influido significativamente los tratamientos con N y P ($p < 0,05$). Es lógico este resultado, pues son los que un mayor crecimiento y estímulo

Tabla nº 7. Análisis de la varianza del contenido en micronutrientes. Valores de F de cada factor de variación.

	Fe	Mn	Zn	Cu	B
N	0,04	12,91**	4,53*	0,92	4,67*
P	1,99	2,10	0,18	0,64	3,84
K	0,24	0,96	1,67	0,41	0,24
NP	0,49	0,22	1,07	0,23	0,86
NK	1,98	0,01	2,98	0,10	0,45
PK	2,24	0,03	0,79	1,26	0,63
NPK	0,09	0,63	0,27	0,23	1,17

han inducido sobre las plantas. Lo mismo ocurre con el Mg, aunque en este caso la influencia de N y P es superior ($p < 0,001$) (tabla 6).

En cuanto a los micronutrientes, las diferencias no son



significativas en Fe, aunque parece que en el nivel de este elemento tengan efectos cruzados el P y el K, produciendo el primero un descenso de nivel.

El contenido de Mn en la hoja sí se ve fuertemente influido por el N ($F = 12,91$; $p < 0,01$) que lo eleva sensiblemente; la fertilización con P tiene un efecto contrario, aunque de baja significación (tabla 7).

En el nivel de Zn influye el N ($F = 4,53$; $p < 0,05$), pero negativamente : produce un descenso en el porcentaje sobre materia seca, mientras que P y K tienden a aumentarla, sin ser significativos.

Los valores de Cu no presentan diferencias significativas, y los de B que son muy altos, se ven influidos por la fertilización con N ($F = 4,67$; $p < 0,05$), que disminuye la proporción en hoja significativamente.

En resumen, el efecto negativo del N sobre Zn y B puede atribuirse al estímulo del crecimiento que produce.

1.1.3 EQUILIBRIOS

Los valores medios de los equilibrios de N-10P-K, por una parte, K-Ca-Mg, por otra, y Fe-Mn-Zn se recogen en la tabla 8, y los resultados del análisis de la varianza en la 9.

En el equilibrio N-10P-K han resultado significativos los tratamientos que llevan N, P o ambos (tabla 9). De acuerdo con los valores medios recogidos en los cuadros 8 y 2

Tabla nº 8. Valores medios de los equilibrios de macro y micronutrientes.

	T	N	P	K	NP	NK	PK	NPK
%N	26,9	32,5	21,4	18,2	41,7	28,0	26,0	35,9
%P	19,8	11,7	24,1	13,0	19,5	13,0	24,1	15,6
%K	53,3	55,8	54,5	68,8	38,7	58,9	49,9	48,5
%Ca	46,9	50,5	49,5	67,6	32,9	53,3	44,4	38,4
%K	39,4	35,0	36,5	25,2	45,9	33,0	40,1	42,9
%Mg	13,7	14,5	13,9	7,7	21,2	13,6	15,5	18,7
%Fe	56,2	50,1	59,9	52,6	51,9	57,4	45,8	51,8
%Mn	20,7	28,8	17,5	19,6	28,1	24,3	12,6	27,7
%Zn	23,1	21,0	23,6	27,8	20,0	22,3	41,6	20,5

el equilibrio más favorable sería el que arrojara la cosecha más elevada, que pueden ser los de los tratamientos NP o NPK. De los dos, el primero reúne una serie de características más favorables: una elevada proporción de N (42%), aceptable de P (19%) y la más baja posible de K (39%). Considerando que nos encontramos al final del ciclo vegetativo, esta parece ser la proporción más adecuada en vistas a la producción del 2º año, ya que la planta podrá disponer de una mayor proporción de N y P. La baja proporción de K, mínima de la serie, es otro factor favorable (relación

N/K = 0,99).

Tabla nº 9. Análisis de la varianza. Influencia de cada nutriente en el equilibrio. Valores de F.

	%N	%P	%K	%Ca	%K	%Mg	%Fe	%Mn	%Zn
N	13,5**	8,0*	2,2	3,8	1,4	13,3**	0,2	9,5**	7,7*
P	2,4	12,0**	7,6*	9,9**	6,2*	17,8**	0,2	0,2	1,3
K	1,3	1,5	2,1	1,9	1,4	2,8	0,7	0,3	3,1
NP	1,4	0,4	0,3	0,5	0,4	0,6	0,0	0,5	1,0
NK	0,2	0,3	0,0	0,1	0,2	0,0	3,7	0,0	5,9*
PK	0,9	0,0	0,6	1,8	1,6	1,5	1,6	0,0	2,2
NPK	1,4	2,6	2,6	2,8	2,0	3,9	0,0	0,2	0,5

En el equilibrio K-Ca-Mg, (muy influido por la fertilización con N y P ;tabla 9) los tratamientos más favorables, y que pueden definir el equilibrio óptimo, son el NP y NPK.

Los restantes pueden ser rechazados, si aplicamos el criterio, generalmente válido (ESTEBAN, 1975) de Ca>K>Mg. Esta condición sólo la cumplen los tratamientos antes mencionados. Entre ellos, vuelve el NP a ser preferible al NPK, por su mayor contenido en Ca y Mg, más de acuerdo con las proporciones fisiológicas normales.

En micronutrientes, las condiciones de normalidad fisiológica son Fe>Mn>Zn. En nuestro caso, los que mejor proporción presentan son los tratamientos con nitrógeno: N, NP,

NK y NPK. Se muestra una vez más el N como el elemento fundamental en la nutrición de la alcaparra.

Para obtener el equilibrio óptimo, podemos calcular la media entre los anteriores tratamientos o establecer como tal el de mayor producción; tendríamos así un equilibrio Fe-Mn-Zn de 52-28-20, prácticamente igual a los de NP y NPK, que son los de mayor producción (tabla 2) y los que venimos indicando como óptimos en la discusión de los resultados.

1.1.4 CONCENTRACION DE NUTRIENTES EN TALLOS

Ya se han indicado los efectos de la fertilización sobre la producción de ramas. Lo más significativo es la acción del N, que induce un mayor peso en fresco de ramas, aunque fundamentalmente debido al superior porcentaje en agua (tabla 3).

En general, se puede decir que las variaciones obtenidas son poco significativas. Las concentraciones de nutrientes son inferiores a las de hoja: desde el 75-80 % en el caso del Zn al 5-10% del B. La única excepción es el Cu, que presenta niveles superiores a los de la hoja (tabla 10).

La fertilización con N ha sido muy efectiva, con un nivel de significación del 0,001 ($F = 45,39$), por lo que los tratamientos que incorporan este elemento tienen un nivel me-

dio de 0,87% de N sobre materia seca, frente al 0,51% de los demás.

Una función parecida realiza el fósforo, pues induce diferencias significativas en los valores de concentración en tallo ($F= 35,18$; $p < 0,001$) con niveles medios del 0,38%, frente al 0,2% de los tratamientos que no incorporan P.

La fertilización con K no ha tenido, por el contrario, ninguna eficacia ($F = 0,07$; NS) y, aunque existen diferencias, no indican ninguna tendencia.

Tabla nº 10. Valores medios del contenido en macronutrientes del tallo, en % sobre m.s.

	T	N	P	K	NP	NK	PK	NPK
N	0,50	0,83	0,58	0,45	0,87	0,84	0,52	0,93
10P	0,20	0,20	0,37	0,20	0,35	0,22	0,47	0,32
K	0,55	0,60	0,41	0,48	0,73	0,53	0,82	0,56
Ca	0,65	0,75	0,60	0,58	0,65	0,71	0,76	0,74
Mg	0,15	0,22	0,15	0,15	0,22	0,17	0,21	0,19

El nivel de Ca no se ve afectado por la fertilización, aunque se observa algún efecto del N ($p < 0,1$). El nivel de Mg sí se ve influido por la fertilización con N ($F = 5,63$; $p < 0,05$), y se observa una interacción N-K (tabla nº 11).

Tabla n° 11. Análisis de la varianza. Valores de F para los macronutrientes

	N	10P	K	Ca	Mg
N	45,39**	1,61	0,18	3,59	5,63*
P	1,83	35,18**	0,83	0,20	1,81
K	0,05	0,72	0,07	1,03	0,02
NP	0,00	2,87	0,01	2,17	0,40
NK	0,72	0,72	1,98	0,08	5,25*
PK	0,04	0,18	0,85	6,90*	2,02
NPK	0,07	1,61	2,05	0,52	0,50

Tabla 12. Valores medios del contenido en micronutrientes

	T	N	P	K	NP	NK	PK	NPK
Fe	77	75	90	87	80	73	103	73
Mn	45	35	55	45	40	50	45	50
Zn	20	22	30	24	22	35	39	30
Cu	4	5	3	4	2	3	4	4
B	35	22	26	58	42	23	35	16

Por lo que respecta a los micronutrientes, aunque se observan algunas diferencias inducidas por los tratamientos (tabla n° 12), éstas no son significativas (tabla n° 13).

Tabla n° 13. Análisis de la varianza. Valores de F de los micronutrientes

	Fe	Mn	Zn	Cu	B
N	3,92	0,37	0,03	0,16	7,16*
P	1,41	0,66	1,38	1,75	0,89
K	0,33	0,50	3,88	0,08	0,14
NP	0,70	0,26	3,01	0,08	5,57*
NK	1,21	2,63	2,28	0,27	8,38*
PK	0,00	0,66	0,00	3,18	4,66*
NPK	0,09	0,01	0,31	0,56	0,39

1.1.5 EQUILIBRIOS EN LOS TALLOS

Las relaciones ternarias en tallos no han sido muy utilizadas, por sus especiales características. Las proporciones de N y 10P son superiores a las encontradas en

Tabla n° 14. Valores medios de los equilibrios.

	T	N	P	K	NP	NK	PK	NPK
N	40,7	51,9	41,9	40,2	48,6	51,8	30,1	50,9
10P	16,1	13,2	27,9	17,9	18,8	14,1	25,7	18,1
K	43,2	34,9	30,2	41,9	32,6	34,1	44,2	31,0
K	40,3	36,5	35,5	39,4	39,7	38,1	44,6	37,6
Ca	48,6	49,3	51,7	48,1	44,7	49,8	43,3	49,4
Mg	11,1	14,2	12,8	12,5	15,6	12,1	12,1	13,0
Fe	54,2	56,8	51,4	55,7	56,3	46,2	55,1	47,7
Mn	31,7	26,5	31,4	28,8	28,2	31,6	24,1	32,7
Zn	14,1	16,7	17,2	15,5	15,5	22,2	20,8	21,6

hoja, mientras que la de K es inferior; queda así un sistema más equilibrado, pero que posiblemente no da mayor garantía en el diagnóstico. La fertilización con N influye notablemente en el equilibrio de N y de 10P, aumentando el 1º

Tabla nº 15. Análisis de la varianza. Valores de F para los equilibrios

	N	10P	K	Ca	K	Mg	Fe	Mn	Zn
N	20,4**	17,1**	4,2	0,0	0,3	2,3	1,2	0,1	1,5
P	1,3	26,9**	1,5	0,3	0,0	0,6	0,1	0,0	0,2
K	0,8	0,0	0,6	0,1	0,3	0,8	2,2	0,0	3,3
NP	0,1	3,0	0,1	0,0	0,0	0,0	0,9	0,0	1,7
NK	1,6	0,0	1,3	1,3	0,3	1,5	1,5	2,3	0,8
PK	0,6	1,0	1,2	0,1	0,1	0,3	0,0	0,4	0,0
NPK	1,5	0,1	1,5	1,0	0,8	0,1	0,0	0,0	0,0

y disminuyendo el 2º, estando el 10P muy afectado por la fertilización con P, que tiende a aumentar la proporción (tabla 15). Se observa una interacción, significativa al 10%, entre N y P. ($F = 3,07$).

En la relación K-Ca-Mg, la fertilización con N P K no induce diferencias significativas. Los valores encontrados son inferiores a las de las hojas para el k, superiores para el Ca y similares en Mg.

1.1.6 EXTRACCION TOTAL DE NUTRIENTES

Las extracciones totales de elementos, suma de las realizadas para la producción de hojas y ramas, se recogen en las tablas 16 y 17, expresadas en mg/maceta.

Tabla nº 16. Extracciones de macroelementos por los distintos tratamientos, expresados en mg. Valores medios de 4 repeticiones.

	N	10P	K	Ca	Mg
T	2,16	1,06	3,34	3,07	0,82
N	6,26	1,89	7,85	6,44	2,34
P	3,91	3,68	6,72	5,91	1,87
K	1,99	0,99	3,05	2,52	0,68
NP	9,09	3,97	9,75	9,22	3,81
NK	7,82	3,01	11,01	8,82	3,04
PK	2,88	2,56	4,73	4,45	1,45
NPK	7,97	3,33	8,42	9,54	3,76

Tabla nº 17. Extracciones de micronutrientes (en µg).

	Fe	Mn	Zn	Cu	B
T	267,3	69,4	64,7	9,6	270
N	527,6	156,8	116,3	19,2	513
P	678,6	132,4	133,1	15,2	857
K	366,3	97,2	130,5	13,4	339
NP	753,0	248,4	175,3	16,1	1197
NK	915,6	251,4	244,7	21,8	791
PK	478,8	97,6	156,0	13,7	546
NPK	631,4	214,4	161,7	17,2	1211

Tabla nº 18. Análisis de la varianza. Valores de F de cada factor de variación. Extracciones de macronutrientes.

	N	10P	K	Ca	Mg
N	62,72**	5,26*	9,34**	41,44**	61,67**
P	4,88*	15,00**	0,48	8,65**	14,98**
K	0,08	0,17	0,00	0,06	0,01
NP	0,01	1,13	0,84	0,21	0,13
NK	0,41	0,97	0,43	2,80	1,36
PK	1,92	2,76	0,97	1,12	0,98
NPK	0,51	0,18	0,20	0,17	0,21

En las tablas 18 y 19 aparecen expresados los valores de F obtenidos en el análisis de la varianza.

Tabla nº 19. Análisis de la varianza. Valores de F para cada factor de variación. Extracciones de micronutrientes.

	Fe	Mn	Zn	Cu	B
N	6,36*	26,60**	3,62	5,19*	18,16**
P	1,28	1,64	0,38	0,03	22,64**
K	0,16	0,34	3,29	0,36	0,01
NP	2,01	0,01	1,10	1,88	0,06
NK	0,79	0,54	0,05	0,02	1,79
PK	3,87	4,31	2,71	0,49	2,59
NPK	0,26	0,51	0,78	0,14	0,08

Se observa el gran influjo de la fertilización con N,

tanto en la extracción total de N, muy significativo ($F = 62,72$; $p \leq 0,0001$), dado que influye en el contenido en hoja y tallo en la producción de ambos, como en la de Ca y Mg ($F = 41,44$ y $61,67$ respectivamente, $p < 0,0001$); en menor grado influye en las extracciones de P y K, aunque son también significativas. En la extracción de P tiene mayor importancia la fertilización con P ($F = 15$; $p < 0,001$), lo mismo que en las extracciones de Ca y Mg, en las que actúa sinérgicamente con el N.

El K no parece tener ninguna influencia, ya que no presenta valores significativos de F con respecto a ningún micronutriente.

1.2 SEGUNDO AÑO

1.2.1 PRIMER CORTE

1.2.1.1 CULTIVO Y PRODUCCION

Desde el mes de Octubre, en que se llevó a cabo la recolección de material vegetal, las macetas con las raíces permanecieron en el mismo lugar en que se encontraban, sin requerir especiales cuidados.

En febrero de 1987 se eliminaron los restos de tallos secos y el día 18 ya se observaban signos de movimiento en las yemas.

El 25 de marzo fueron fertilizadas con una disolución de fosfato monocálcico, con la misma distribución y concentración que la vez anterior.

Unos días después se añadió el K en las mismas condiciones y, cuando se hubieron desarrollado parcialmente las ramas, se le aplicó el N, observándose el efecto inmediatamente.

A mediados de mayo habían rebrotado la mayoría de las macetas, aunque irregularmente. En cada tratamiento falló alguna maceta, mientras que algunas otras mostraron síntomas de clorosis.

Durante los primeros meses de crecimiento, como en la ocasión anterior, las plantas sufrieron el ataque de la mosca blanca de los invernaderos (Tryaleurodes sp), muy abundante en

la región costera.

Una segunda aplicación de N, a la misma dosis que las anteriores, tuvo lugar a mediados de Junio, dos semanas antes de cortar las plantas.

Durante el periodo de crecimiento, los riegos se hacían dos veces por semana, con 750 cm³ de agua aproximadamente, variando según las características climáticas.

El 29 de junio se cortaron todas las macetas, determinándose la longitud total de las ramas, su peso en seco y la producción de hojas también en seco. Los valores medios se recogen en el tabla 20.

Como se puede observar, la mayor producción corresponde al tratamiento NP, tanto de hojas como de ramas.

El N influye significativamente en la producción de hojas ($F = 7,65$; $p < 0,05$), aumentándola; aparece un efecto

Tabla nº 20. Valores medios de producción. Peso seco de hojas y tallos (en g) y longitud de tallos (en cm).

	T	N	P	K	NP	NK	PK	NPK
PS hoj	1,78	2,22	2,05	1,71	4,07	2,12	1,75	1,63
PS t	2,06	1,77	1,62	1,78	3,85	2,33	1,62	2,17
L t	184	189	178	225	294	197	146	181
L/PS	92	107	113	127	76	85	92	85

Tabla nº 21. Análisis de la varianza. Valores de F.

	PS hoja	PS t	L t	L/PS
N	7,65*	22,29**	4,33*	4,57*
P	2,78	4,19	0,00	1,89
K	8,65*	4,86*	2,52	0,00
NP	1,12	15,45**	8,19*	0,29
NK	4,75	1,69	3,59	0,70
PK	6,71*	9,34**	10,12**	0,56
NPK	4,52*	15,37**	0,62	7,14*

antagónico por parte del K, pues disminuye significativamente ($F = 8,65$; $p < 0,05$) la producción, que pasa de 7,59 g en los tratamientos sin K a 5,41 g. Lo mismo ocurre con la producción de ramas, aunque con efectos más significativos para el N ($F = 22,29$; $p < 0,001$) que para el K ($F = 4,86$; $p < 0,05$).

La longitud de las ramas también está afectada por el N, aunque poco significativamente ($F = 4,33$; $p < 0,1$).

El N tiende a originar tallos más cortos y más pesados, aunque las diferencias no son muy significativas ($F = 4,57$; $p < 0,1$).

1.2.1.2 CONCENTRACION DE NUTRIENTES EN HOJA

Por lo que respecta al contenido medio de nutrientes en los tejidos de la hoja (tabla 22), se observa una influencia significativa de la fertilización nitrogenada en el porcentaje de N ($F = 8,39$; $p < 0,05$), que le hace subir del

Tabla nº 22. Valores medios del contenido de nutrientes en la hoja.

	T	N	P	K	NP	NK	PK	NPK
N	3,61	4,72	3,59	3,98	4,32	4,73	3,83	4,65
10P	1,70	1,03	2,57	1,53	1,70	1,47	2,77	1,93
K	2,48	1,10	2,45	2,87	2,11	2,12	3,21	2,72
Ca	1,56	2,06	1,73	1,20	2,17	1,64	1,60	1,77
Mg	1,00	0,82	1,25	1,02	1,23	0,89	1,18	1,11

Tabla nº 23. Valores de F del análisis de la varianza de macronutrientes.

	N	10P	K	Ca	Mg
N	8,39	17,76**	24,51**	13,08**	9,35**
P	0,30	31,36**	10,42**	3,61	59,05**
K	0,63	1,47	21,81**	9,33**	0,52
NP	0,07	2,80	4,73*	0,56	2,77
NK	0,05	1,20	0,67	0,56	0,00
PK	0,02	0,08	0,00	0,35	4,26
NPK	0,14	0,96	1,67	0,25	0,67

2,8% global de los tratamientos sin N al 3,45% de los que sí

lo tienen. La fertilización con P y K no influye nada en el contenido de este nutriente.

También influye el N sobre el contenido de 10P ($F = 17,76$; $p < 0,01$) haciéndolo disminuir del 1,6% al 1,15%, en un proceso antagónico al de la fertilización con fósforo, que aumenta significativamente el contenido desde el 1,07% al 1,68% ($F = 31,36$; $p < 0,001$), mientras la fertilización con K no influye en el contenido de P.

En el contenido de K influye significativamente la fertilización con cada uno de los nutrientes. El N provoca un descenso significativo ($F = 24,5$; $p < 0,001$) del porcentaje de K, que pasa del 2,06% al 1,51%

La fertilización con P aumenta significativamente el nivel de K ($F = 10,42$; $p < 0,01$) y se muestra antagónico al N ($F = 4,73$; $p < 0,05$). Más importante es el efecto de la fertilización potásica ($F = 21,81$; $p < 0,001$), que eleva el nivel de 1,5% a 2,05%

En el nivel de Ca se muestra también el antagonismo N-K, pues la fertilización con nitrógeno lo eleva significativamente ($F = 13,07$; $p < 0,01$), mientras que el potasio lo baja ($F = 9,33$; $p < 0,01$); el fósforo actúa sinérgicamente con el nitrógeno.

El nivel de Mg aparece muy afectado por P ($F = 59,05$; $p < 0,001$), que lo aumenta considerablemente. El N también influye, pero con un efecto contrario, significativo al 1%

(F = 9,35).

Resumiendo este apartado, se observa una respuesta más diversificada a los distintos fertilizantes que en la ocasión anterior.

El mayor efecto se debe al nitrógeno, que influye significativamente en la producción de material vegetal, provocando también un aumento en los niveles de N y Ca en hoja, y disminuciones significativas en los de P, K y Mg.

La fertilización con fósforo ha provocado aumentos significativos en los contenidos medios de 10P, K y Mg; por su parte, la fertilización con K ha elevado el nivel de este elemento en la hoja, haciendo disminuir la producción de hojas y tallos y la longitud de éstos. También ha disminuido significativamente el porcentaje de Ca.

Micronutrientes

La fertilización con N baja el nivel de hierro en el tejido muy significativamente (F = 43,56 ; p < 0,001), causando un descenso desde 115 ppm en los tratamientos sin N a 72 ppm en los que lo incorporan.

Entre las restantes influencias, sólo es significativa (F = 8,98 ; p < 0,05) la interacción P-K, ya que tienen un

efecto contrario sobre el nivel de Fe en la hoja: el P lo aumenta y el K lo disminuye ligeramente (tabla 26).

En el nivel de Mn sólo influye la fertilización nitrogenada, que da lugar a un descenso en la concentración ($F = 12,35$; $p < 0,001$). En el nivel de Zn, sin embargo, no aparecen diferencias significativas, aunque tiende a disminuir con la fertilización nitrogenada.

En el Cu tampoco influye la fertilización, aunque se observan interacciones de difícil explicación. En el caso del B, aunque el N causa un fuerte descenso del nivel, no es significativo ($F = 2,98$; NS).

Tabla nº 24. Niveles medios de micronutrientes en ppm.

	T	N	P	K	NP	NK	PK	NPK
Fe	93	68	140	111	89	75	119	55
Mn	47	28	75	53	32	29	45	44
Zn	44	43	38	31	21	38	42	29
Cu	7	3	5	3	2	3	4	10
B	63	50	57	66	42	45	57	56

Tabla nº 25. Análisis de la varianza. Valores de F para los micronutrientes

	Fe	Mn	Zn	Cu	B
N	43,56**	12,35**	2,27	0,05	2,98
P	4,60*	2,62	2,76	2,88	0,13
K	1,25	0,26	0,10	0,32	0,16
NP	4,18	0,03	5,20*	7,37*	0,33
NK	0,82	2,21	0,48	18,48**	0,04
PK	8,98**	1,06	3,73	13,94**	0,28
NPK	0,00	3,78	0,08	2,51	0,51

1.2.1.3 EQUILIBRIOS

En las tablas 26 y 27 se recogen los valores medios de equilibrio de cada tratamiento, así como su significación estadística.

Se observa una gran fluctuación, como era de esperar, en los valores de equilibrio de los tres nutrientes principales. La proporción de K ha descendido en casi todos los tratamientos, y particularmente en el que antes dimos como el tratamiento óptimo, el NP, que de un equilibrio de N-P-K de 42-19-39 ha pasado a 53-21-26. En esta ocasión sigue siendo el tratamiento que mejores resultados proporciona, y presenta una disminución en el porcentaje de K, al mismo

tiempo que aumenta la proporción de N y P.

Tabla n° 26. Valores de equilibrio entre macronutrientes en cada tratamiento.

	T	N	P	K	NP	NK	PK	NPK
N	45,32	68,86	41,45	47,23	53,18	57,32	30,90	49,99
10P	21,94	15,06	29,99	18,20	20,88	17,44	28,46	20,76
K	32,73	16,07	28,55	34,56	25,93	25,24	32,64	29,25
Ca	48,89	28,12	44,99	56,24	38,25	44,77	53,39	48,59
K	31,11	51,32	31,95	23,57	39,40	35,48	26,69	31,65
Mg	20,00	20,56	23,06	20,19	22,35	19,75	19,92	19,76

Tabla n° 27. Análisis de la varianza. Valores de F de los equilibrios.

	N	10P	K	Ca	K	Mg
N	38,6**	18,5**	13,7**	79,6**	39,3**	0,0
P	15,0**	23,3**	0,8	5,5*	1,0	1,6
K	2,8	0,2	4,5*	53,2**	37,4**	3,2
NP	1,4	2,6	5,3*	15,6**	8,7*	0,0
NK	2,4	1,7	0,5	4,6*	2,5	0,0
PK	0,1	0,0	0,1	4,3*	0,5	2,1
NPK	1,9	0,6	0,8	1,3	1,1	0,1

Respecto al equilibrio Ca-K-Mg, son varios los tratamientos que están de acuerdo con la regla general (Ca>K>Mg) Hay que tomar sin embargo como óptimo el del tratamiento NP,

que muestra mejores resultados respecto a la producción. Así, el equilibrio óptimo de Ca-K-Mg sería 40-38-22, aunque el de T, con 49-31-20 se acerque más al de los procesos fisiológicos normales (MAZUELOS et al., 1979).

Equilibrio Fe-Mn-Zn

El valor medio de la proporción Fe-Mn-Zn es prácticamente 54-25-21, estando todos los tratamientos, en general, distantes de la proporción 50-30-20, considerada la adecuada. El Fe aparece siempre en una proporción correcta o elevada, mientras que Mn y Zn varían mucho. El tratamiento que más cerca está de la normalidad es precisamente el testigo T.

La fertilización con N tiende a disminuir la proporción de Fe y a aumentar la de Zn, aunque sólo es significativa en este último caso ($F = 4,81$; $p < 0,05$).

El P, en la fertilización tiende a aumentar los niveles de Fe y Mn, siendo significativo en este caso ($F = 7,82$; $p < 0,05$), y a disminuir la de Zn.

El K, por último, tiende a disminuir el nivel medio de Fe, y a aumentar los de Mn y Zn, aunque sin ser significativo en ningún caso.

La proporción correspondiente al tratamiento con mejor producción, el NP, es 62,7-22,5-14,8.

Tabla nº 28. Valores de equilibrio en los micronutrientes.

	T	N	P	K	NP	NK	PK	NPK
%Fe	50,5	48,9	55,4	56,9	62,7	52,9	57,8	43,1
%Mn	25,6	20,2	29,6	27,2	22,5	20,4	21,8	34,4
%Zn	23,9	30,9	15,0	15,9	14,8	26,7	20,4	22,5

Tabla nº 29. Análisis de la varianza. Valores de F para el equilibrio de micronutrientes.

	%Fe	%Mn	%Zn
N	3,28	3,15	4,81*
P	2,28	7,82*	4,39*
K	0,52	0,12	0,43
NP	0,84	4,86*	1,88
NK	1,49	3,49	0,74
PK	7,76*	1,26	9,29**
NPK	0,74	7,31*	0,11

1.2.1.4 EXTRACCION DE NUTRIENTES POR LAS HOJAS

Las extracciones de nutrientes llevadas a cabo por las hojas son un resumen de lo descrito hasta ahora. El efecto de la fertilización con N es muy significativo en la extracción de este elemento ($F = 12,21$; $p < 0,01$), que

produce aumentos respecto a los no fertilizados con N del 60% en la cantidad extraída.

La fertilización con P produce aumentos igualmente significativos en la cantidad total de P extraída por las

Tabla nº 30. Valores medios de las extracciones de macronutrientes por las hojas (mg).

	T	N	P	K	NP	NK	PK	NPK
N	6,53	10,42	7,39	6,91	17,59	10,04	6,91	7,58
10P	3,11	2,27	5,23	2,69	7,04	3,15	4,80	3,18
K	4,34	2,46	5,04	4,97	8,52	4,89	5,75	4,45
Ca	2,79	4,78	3,53	2,07	8,79	3,63	2,74	2,89
Mg	1,80	1,90	2,56	1,73	5,00	1,90	2,06	1,79

Tabla nº 31. Valores de F para las extracciones de macronutrientes.

	N	10P	K	Ca	Mg
N	12,21**	0,00	0,00	16,58**	5,15*
P	1,18	14,65**	5,95*	4,51	14,49**
K	4,19	2,63	0,01	15,23**	12,41**
NP	0,56	0,06	2,03	0,72	3,17
NK	4,04	0,82	1,05	6,34*	6,09*
PK	4,20	4,03	4,90*	4,79*	11,56**
NPK	2,93	4,02	5,11*	4,52*	6,69*

hojas ($F = 14,65$; $p < 0,01$) induciendo aumentos superiores al 80%

En la extracción de K sólo tiene una influencia significativa la fertilización con P, debido al aumento en la producción de hojas que induce ($F = 5,95$; $p < 0,05$). También es significativa al 5% la interacción P-K, motivada por el antagonismo N-K en la producción de hojas (el fósforo es sinérgico con el N en este aspecto).

En cuanto al Ca, es muy significativa la acción del N ($F = 16,6$; $p < 0,01$), que influye muy positivamente en la cantidad extraída. También influye la fertilización con K ($F = 15,23$; $p < 0,01$) pero en sentido contrario, causando una disminución global próxima al 60%. Consecuencia de este antagonismo, las interacciones N-K y P-K son significativas, aunque a un nivel bajo ($p < 0,05$).

La misma situación, aunque con un menor grado de significación (tabla 32) se observa en la extracción de Mg, aunque en este caso el antagonismo P-K es más importante ($F = 12,3$; $p < 0,01$).

Micronutrientes

En las extracciones de Fe influye fundamentalmente la fertilización con K, que induce una disminución significativa

Tabla n° 32. Extracciones de micronutrientes por las hojas, en ugr.

	T	N	P	K	NP	NK	PK	NPK
Fe	163	153	285	188	362	163	208	88
Mn	87	58	154	87	132	59	79	70
Zn	79	93	77	53	87	79	73	47
Cu	13	7	10	5	10	6	6	16
B	110	111	120	119	171	100	93	92

Tabla n° 33. Análisis de la varianza. Valores de F para las extracciones de micronutrientes.

	Fe	Mn	Zn	Cu	B
N	0,65	2,11	0,39	0,65	0,17
P	8,19*	5,80*	0,22	2,85	0,19
K	10,72**	5,16*	4,30	0,84	1,80
NP	0,00	0,18	1,91	5,75*	0,70
NK	4,83*	0,05	0,40	7,56*	0,82
PK	16,10**	5,18*	0,00	3,31	1,70
NPK	3,50	0,04	1,40	0,12	0,17

desde 240,9 ppm de media a 162,1 ($F = 10,72$; $p < 0,01$) porque es causante de una menor producción de hojas; por el contrario, el P induce un aumento en las extracciones ($F = 8,19$; $p < 0,05$); la interacción entre ambos es positiva ($F = 16,1$; $p < 0,01$). El N, pese a aumentar la producción, no influye significativamente en las extracciones por presentar

un nivel más bajo en la hoja.

En las extracciones de Mn, por el mismo motivo, no influye la fertilización nitrogenada y sí la de fósforo ($F = 5,79$; $p < 0,05$).

En las extracciones de Zn las variaciones entre los tratamientos no son significativas, lo mismo que en las de Cu, en la que se aprecian unas interacciones N-P y N-K semejantes a las comentadas respecto al nivel de este elemento en hoja.

Por último, las diferencias respecto a las extracciones de B no son significativas, y no se pueden atribuir a la fertilización.

Indice vegetativo

Aunque originariamente tiene el IV una significación dinámica, y, por tanto, no debiera aplicarse en este caso, su empleo nos puede orientar sobre la utilización de los nutrientes y sobre la fisiología de la planta (tabla 34).

Como se puede observar, el valor más bajo corresponde a los tratamientos que, por sus equilibrios ternarios de N-P-K y Ca-K-Mg, hemos considerado los óptimos.

Tabla n° 34. Índice vegetativo.

	T	N	P	K	NP	NK	PK	NPK
IV	1,11	0,90	1,06	1,37	0,87	1,21	1,30	1,18

Esto indicaría una elevada actividad metabólica con alto índice de consumo de nutrientes, como corresponde a la mayor producción inducida por estos tratamientos.

En el IV tiene un especial peso la fertilización con K ($F = 24,6$; $p < 0,001$), pues a medida que disminuye su nivel en el tejido aumenta el IV. Un efecto contrario al del N ($F = 8,95$; $p < 0,01$), que demuestra el fuerte desequilibrio nutritivo de la planta que crece en estas condiciones.

1.2.1.5 NUTRIENTES EN TALLOS

En los tallos, la fertilización nitrogenada provoca un fuerte aumento en el porcentaje de N, ($F = 147,7$; $p < 0,001$), en el que influye también notablemente la fertilización con K ($F = 43,24$; $p < 0,001$). De hecho, el valor medio de los tratamientos sin N es 1,32 , y el de los

fertilizados es 2,38 . Aunque la fertilización con K hace pasar el nivel de N en los tallos de 1,56% a 2,14%, el análisis estadístico revela una fuerte interacción ($F = 16,76$; $p < 0,001$), entre N y K , así como una interacción triple.

Tabla nº 35. Valores medios del contenido en macronutrientes del tallo.

	T	N	P	K	NP	NK	PK	NPK
N	1,31	3,13	1,93	1,98	1,98	3,58	1,83	4,01
10P	0,70	0,43	2,07	0,83	1,13	0,80	1,87	1,00
K	1,03	0,30	1,29	1,35	0,74	0,68	2,06	1,61
Ca	0,50	0,73	0,60	0,43	0,63	0,63	0,45	0,75
Mg	0,34	0,52	0,48	0,34	0,40	0,54	0,54	0,60

Tabla nº 36. Valores de F para el contenido en macronutrientes del tallo.

	N	10P	K	Ca	Mg
N	147,7 **	17,77**	27,61**	30,09**	1,30
P	0,27	43,89**	26,54**	0,86	0,81
K	43,24**	0,11	26,24**	2,10	0,81
NP	6,63*	9,07**	0,81	0,47	1,74
NK	16,77**	0,36	0,12	2,84	0,29
PK	3,14	2,80	4,30	0,86	0,62
NPK	25,85**	0,11	0,00	4,67*	0,19

En cuanto al nivel de fósforo en los tallos, la

fertilización con P es muy significativa ($F = 43,89$; $p < 0,001$) elevando el contenido de 0,52% a 1,14% , más del 100%

Un efecto contrario y también significativo ($F = 17,77$; $p < 0,01$) ejerce la fertilización con N, mostrando un antagonismo significativo con el P ($F = 9,07$; $p < 0,01$).

En el contenido de K, se observan efectos contrarios entre la fertilización con P y K, que inducen aumentos significativos (tabla 36) y la fertilización nitrogenada, que hace bajar significativamente el porcentaje de K ($F = 27,61$; $p < 0,001$).

Tabla nº 37. Valores de equilibrio en tallos.

	T	N	P	K	NP	NK	PK	2PK
N	43,11	81,05	36,12	47,95	51,18	70,88	31,87	60,58
10P	22,99	11,20	40,12	19,85	29,55	15,63	32,33	15,00
K	33,90	7,75	23,76	32,20	19,27	13,49	35,80	24,42
K	55,25	19,72	52,39	62,75	42,42	36,43	67,81	54,45
Ca	26,62	47,00	27,37	20,78	36,00	34,35	14,88	25,37
Mg	8,14	33,28	20,23	16,47	21,57	29,21	17,30	20,18

Tabla n° 38. Análisis de la varianza. Valores de F de los equilibrios.

	N	10P	K	K	Ca	Mg
N	232,2**	18,02**	69,79**	44,73**	36,42**	7,16*
P	84,7**	20,95**	4,78*	11,37**	8,15*	2,21
K	0,0	4,14	8,52*	16,46**	22,39**	0,70
NP	6,2*	1,32	15,89**	9,15**	2,85	3,89
NK	0,0	0,00	0,00	0,21	0,32	0,00
PK	2,3	5,92*	3,26	0,06	0,28	0,01
NPK	17,4**	1,92	3,89	0,98	0,97	0,11

En el nivel de Ca, sin embargo, sólo influye la fertilización con N, significativa al 1% que produce un importante aumento ($F = 30,09$; $p < 0,001$), mientras que en el nivel de Mg no influye la adición de fertilizantes.

1.2.1.6 EQUILIBRIOS

El equilibrio N-P-K del tratamiento NP es el que presenta una proporción más adecuada, que se aproxima claramente al definido como óptimo en otras especies: de 50-30-20; igualmente, el equilibrio de K-Ca-Mg 36:42:22 está muy cerca del descrito como óptimo en otras especies (ESTEBAN et al., 1980).

Así pues, este resultado coincide plenamente con los valores encontrados en hoja, en el sentido de señalar al tratamiento con NP como el más adecuado de los empleados.

Tabla nº 39. Extracciones de macronutrientes por el tallo, en mg.

	T	N	P	K	NP	NK	PK	NPK
N	2,69	5,52	3,05	3,50	7,60	8,31	2,93	8,57
P	1,41	0,78	3,42	1,53	4,36	1,94	2,98	2,08
K	2,13	0,57	1,99	2,47	2,86	1,55	3,34	3,50
Ca	1,02	1,29	0,98	0,74	2,44	1,47	0,72	1,62
Mg	0,66	0,92	0,76	0,61	1,53	1,26	0,92	1,30

Tabla nº 40. Valores de F para las extracciones del tallo.

	N	10P	K	Ca	Mg
N	144,06**	0,02	1,52	68,16**	5,31*
P	2,07	32,90**	17,54**	9,00*	1,42
K	8,96*	1,32	7,75*	8,11*	0,05
NP	2,97	0,04	8,45*	11,47**	0,07
NK	4,27	0,04	0,00	0,07	0,00
PK	3,41	10,21**	0,31	6,20*	0,16
NPK	0,36	5,28*	1,27	5,77*	0,77

1.2.1.7 EXTRACCION DE NUTRIENTES POR LOS TALLOS

La fertilización con N ha tenido una gran influencia en la extracción de ese elemento ($F = 144,05$; $p < 0,001$) provocando aumentos del 150% en la cantidad extraída. También, y en menor medida, influye el K ($F = 8,9$; $p < 0,05$)

Respecto a la fertilización con P, lo más significativo es la extracción de fósforo ($F=32,89$; $p < 0,001$), que experimenta aumentos superiores al 100%. Aunque no significativamente, el K induce una disminución en la extracción, por lo que aparece una interacción P-K significativa ($F = 10,21$; $p < 0,001$).

La extracción de K está muy influida por la fertilización con P ($F = 17,54$; $p < 0,01$) y en menor medida por el K ($F = 7,75$; $p < 0,05$). El N muestra un efecto antagónico pues aparece una interacción significativa N-P ($F = 8,75$; $p < 0,05$) ; la extracción de Ca está marcadamente influida por la fertilización con N ($F = 68,16$; $p < 0,0001$), debido al gran aumento de producción que induce; también influye el fósforo ($F = 9,00$; $p < 0,01$).

En la extracción de Mg tiene poca importancia la fertilización, siendo significativa sólo la acción del N ($F = 5,31$; $p < 0,05$).

1.2.1.8 EXTRACCIONES TOTALES

Considerando las extracciones de nutrientes totales, constituidas por los elementos movilizados en tallos y hojas (tablas 41 y 42) se puede resumir diciendo que la fertilización con N influye mucho en la cantidad total extraída de este elemento ($F = 43,11$; $p < 0,0001$) y en la de Ca y Mg, por el aumento de producción de material vegetal que induce.

Tabla nº 41. Valores medios de las extracciones totales (hoja + tallo) de macronutrientes.

	T	N	P	K	NP	NK	PK	NPK
N	9,22	15,94	10,44	10,41	25,20	18,35	9,84	16,16
P	4,53	3,05	8,65	4,23	11,39	5,09	7,78	5,26
K	6,47	3,03	7,04	7,45	11,38	6,44	9,08	7,94
Ca	3,82	6,08	4,52	2,83	11,22	5,10	3,45	4,51
Mg	2,46	2,81	3,32	2,34	6,53	3,15	2,98	3,09

Tabla nº 42. Valores de F para las extracciones totales.

	N	P	K	Ca	Mg
N	43,11**	0,01	0,14	26,87**	22,63**
P	2,00	28,18**	13,24**	6,16*	29,77**
K	1,23	2,98	0,82	16,83**	14,32**
NP	1,39	0,07	5,33*	1,86	5,19*
NK	1,76	0,93	0,85	5,66*	7,79*
PK	5,92*	8,19*	3,04	6,02*	18,06**
NPK	3,15	6,21*	5,69*	5,66*	14,24**

La fertilización con P actúa igualmente sobre la extracción de este elemento ($F = 28,18$; $p < 0,001$) y en la de K ($F = 13,24$; $p < 0,01$) y Mg ($F = 29,77$; $p < 0,001$).

La fertilización con K sólo influye, negativamente, en las extracciones de Ca y Mg.

Se observan frecuentes interacciones P-K, significativas en el caso de la extracción de N, P y Mg, especialmente en este último ($F = 18,06$; $p < 0,001$).

1.2.2 SEGUNDO CORTE

1.2.2.1 CULTIVO Y PRODUCCION

El segundo año de los experimentos en macetas (1987), tras el corte realizado el 29 de Junio, se volvió a dar otro el 10 de Septiembre, con objeto de medir la capacidad de rebrote y la respuesta de las plantas.

El rebrote ha sido irregular, perdiéndose algunas plantas. Los resultados de producción se recogen en el tabla 43. Como en anteriores ocasiones, se ha determinado el peso en fresco de las hojas y el peso seco, la longitud y el peso de los tallos.

Como se puede observar, la producción de materia vegetal ha sido en esta ocasión notablemente inferior; así, la producción media de hojas no llega a la mitad de la anterior cosecha (48 %), mientras que la de tallos no alcanza el 20% (0,41 g de media frente a 2,15 g/maceta) y la longitud total ha disminuido al 38,5%

Las hojas más grandes corresponden al tratamiento K, y las más pequeñas a N.

La fertilización nitrogenada ha dado lugar a hojas más pequeñas ($F = 16,87$; $p < 0,01$), al contrario que los tratamientos con K, que han aumentado el peso de la hoja muy significativamente ($F = 23,8$; $p < 0,001$). La misma tendencia

se observa respecto al contenido hídrico, muy influido por el K y en menor medida por el N.

La mayor producción de tallos ha correspondido al tratamiento K, seguido por el testigo T. Los tratamientos con N tienen una producción significativamente menor ($F = 7,05$; $p < 0,05$) mientras que las diferencias entre los otros tratamientos no son significativas.

Tabla n° 43. Valores medios de producción. PT: producción total de hojas (g). PS h es el peso medio de una hoja (en mg). %H es la proporción de humedad; PS t, la producción de tallos y Lt la longitud total.

	T	N	P	K	NP	NK	PK	NPK
PT h	1,0	0,6	1,2	1,7	0,8	0,7	1,5	0,6
PS h	22,5	19,9	31,0	40,6	21,5	30,9	44,5	26,3
% H	84,6	79,4	84,1	81,9	79,4	84,5	85,2	84,9
PS t	0,5	0,4	0,4	0,6	0,3	0,3	0,4	0,4
L t	105	79	74	91	57	68	77	62

Tabla n° 44. Análisis de la varianza. Valores de F.

	PT h	PS h	% H	PSt	Lt
N	14,00**	16,87**	5,07*	7,05*	8,11*
P	0,00	0,93	0,92	2,76	6,47*
K	1,52	23,79**	6,81*	0,08	0,43
NP	0,00	2,52	0,46	5,16*	0,37
NK	2,10	2,66	11,97**	0,46	0,02
PK	0,95	1,26	1,39	0,03	1,25
NPK	0,05	0,02	0,93	0,76	0,00

Lo mismo ocurre con la longitud total de los tallos, que está afectada negativamente por la fertilización nitrogenada ($F = 8,11$; $p < 0,05$) y fosforada ($F = 6,47$; $p < 0,05$).

La producción total de hojas, finalmente, es máxima en el tratamiento K, seguida de PK y P.

Los tratamientos con N presentan una menor producción, y las diferencias con el resto son significativas a nivel del 1% ($F = 14,00$). La fertilización con P y K, por el contrario, no afecta significativamente.

1.2.2.2 CONCENTRACION DE NUTRIENTES EN LA HOJA

La fertilización con N origina un aumento de este nutriente en la hoja, con diferencias significativas ($F = 17,3$; $p < 0,01$) respecto a los tratamientos que no lo contienen.

La concentración de P en hoja no está influida por la fertilización, aunque presenta fuertes oscilaciones que no se pueden atribuir a ningún tratamiento concreto; se observa, no obstante, un antagonismo N-P, significativo al 5% (tabla 46).

Tabla n° 45. Valores medios del contenido de nutrientes en la hoja.

	T	N	P	K	NP	NK	PK	NPK
N	3,59	4,98	2,53	3,02	4,68	4,49	4,36	4,05
10P	1,60	1,08	1,80	1,43	1,90	1,23	0,93	1,90
K	3,67	2,05	3,33	4,22	3,24	3,22	3,21	2,75
Ca	1,58	1,70	2,10	1,30	2,12	2,10	1,74	1,80
Mg	1,68	1,08	2,20	1,62	1,57	1,47	1,12	1,84

El nivel de K sí está influido por la fertilización; el nitrógeno hace disminuir significativamente los niveles de este elemento en la hoja ($F = 6,54$; $p < 0,05$) mientras P y K no influyen. Tampoco induce la fertilización diferencias significativas en el nivel de Ca, que cuenta con niveles similares en todos los tratamientos.

Tabla n° 46. Análisis de la varianza. Valores de F para la concentración de macronutrientes.

	N	10P	K	Ca	Mg
N	17,32**	0,26	6,54*	3,34	3,89
P	0,16	2,99	0,26	3,80	1,14
K	0,01	1,67	0,79	1,07	3,48
NP	0,81	6,80*	2,78	2,36	16,27**
NK	4,45	2,99	0,04	1,76	6,54*
PK	4,04	1,54	3,52	2,10	4,25
NPK	5,07*	0,64	0,65	1,34	1,57

El nivel de Mg disminuye con la fertilización nitrogenada, aunque no significativamente. Se da, sin embargo, una interacción N-P significativa al 1% ($F = 16,2$) y otra N-K, significativa al 5% ($F = 6,54$).

Respecto a los micronutrientes, los niveles de Fe varían ligeramente, aumentando o descendiendo, sin que se pueda asignar una acción significativa a ninguno de los componentes de la fertilización.

El Mn sí oscila fuertemente, ya que los tratamientos con N tiene, globalmente, un 25% menos, siendo esta diferencia significativa ($F = 25,43$; $p < 0,001$). No está afectado por la fertilización con fósforo y sólo ligeramente por el K, que lo aumenta, pero no significativamente. Sí son significativas sin embargo las interacciones NP y NK, ambas al 5% (tabla 48)

Tabla nº 47. Concentración de micronutrientes en hojas, en ppm.

	T	N	P	K	NP	NK	PK	NPK
Fe	78	62	81	68	85	95	70	56
Mn	44	28	40	42	28	32	38	40
Zn	55	53	35	36	37	32	26	33
Cu	5	4	4	5	5	7	5	7
B	82	55	78	73	60	38	57	39

Tabla nº 48. Análisis de la varianza. Valores de F para la concentración de micronutrientes en hoja.

	Fe	Mn	Zn	Cu	B
N	0,00	25,43**	17,39**	3,50	65,79**
P	0,14	0,00	172,67**	0,07	0,65
K	0,28	3,58	59,77**	9,95*	6,48*
NP	0,44	5,56*	5,05*	0,69	12,04**
NK	0,59	7,98*	5,11*	1,27	1,69
PK	3,67	1,59	43,22**	0,01	7,86*
NPK	3,55	1,59	10,78**	0,44	1,42

El nivel de Zn se ve muy afectado por la fertilización. Cada uno de los tres elementos fertilizantes tiene una acción individual muy fuerte, disminuyendo en todos los casos la concentración de Zn en la hoja (tablas 47 y 48). Particularmente es fuerte la acción del P, que causa una disminución próxima al 60%, ($F = 172,7$; $p < 0,001$).

El nivel de Cu en la hoja aumenta por la fertilización nitrogenada, aunque no significativamente. El P no influye y el K lo aumenta significativamente ($F = 9,95$; $p < 0,01$).

Por último, el B, que aparece en una concentración muy elevada, depende fundamentalmente del N, que lo hace disminuir de 291,0 ppm a 165,2 ($F = 65,79$; $p < 0,001$).

También influye sobre el nivel del B la fertilización con K, que causa asimismo una disminución significativa ($F = 6,48$; $p < 0,05$).

En conjunto, la fertilización da lugar a disminuciones significativas en el contenido de micronutrientes, excepto el Cu, que aumenta.

En concreto, el N afecta a Mn, Zn y B; el P al Z y el K a Zn, Cu y B.

1.2.2.3 EQUILIBRIOS

Los equilibrios de macronutrientes (tabla 49), lo mismo que la concentración de elementos, están muy influidos por la fertilización, particularmente con N.

Se observa un fuerte desequilibrio P-K, pues aparece bajo el nivel de fósforo. La proporción más equilibrada es la de los tratamientos NP y NPK, que están en ambos casos en torno a 50-20-30. No coincide, sin embargo, con la mayor producción, que corresponde al tratamiento K, con un equilibrio de 34-16-50.

La otra relación ternaria entre macronutrientes, Ca-K-Mg no coincide con la óptima, pues hay un exceso de K y Mg, y falta Ca. La proporción del tratamiento con mejores rendimientos, el K, es 18-59-23.

Tabla n° 49. Valores de equilibrio de los macronutrientes en hoja.

	T	N	P	K	NP	NK	PK	NPK
N	42,2	61,5	33,0	33,5	48,2	50,3	51,2	46,5
10P	18,3	13,5	23,4	16,2	19,1	13,0	10,9	21,8
K	39,5	24,0	43,6	50,3	32,7	36,7	37,9	31,7
K	50,9	42,6	43,7	59,2	46,2	48,3	52,9	43,0
Ca	23,7	35,0	27,5	18,2	30,8	30,4	28,6	28,2
Mg	25,4	22,4	28,8	22,6	23,0	21,3	18,5	28,8

Tabla n° 50. Análisis de varianza. Valores de F para los equilibrios.

	N	10P	K	K	Ca	Mg
N	18,66**	0,06	17,33**	3,15	10,90**	0,00
P	0,63	6,76*	0,29	1,01	0,93	0,91
K	0,10	4,93*	2,11	1,75	2,10	1,41
NP	5,69*	6,93*	1,05	0,62	6,56*	1,26
NK	4,29	9,22**	0,26	1,01	0,11	5,28*
PK	11,44**	1,68	7,30*	0,29	1,20	0,00
NPK	2,56	5,87*	0,12	0,42	0,32	3,42

Tabla n° 51. Equilibrios de micronutrientes en hoja.

	T	N	P	K	NP	NK	PK	NPK
Fe	44,0	43,3	51,9	46,6	56,6	59,8	52,2	43,4
Mn	24,8	19,6	25,6	28,7	18,6	20,1	28,3	31,0
Zn	31,2	37,1	22,5	24,7	24,8	20,1	19,5	25,6

Tabla n° 52. Análisis de la varianza. Valores de F para los equilibrios de micronutrientes.

	Fe	Mn	Zn
N	3,42	2,97	3,22
P	19,45**	5,65*	29,97**
K	1,94	9,81**	4,70*
NP	0,27	3,88	0,90
NK	0,05	0,47	0,01
PK	23,24**	3,09	26,84**
NPK	13,66**	3,36	15,07**

Respecto al equilibrio Fe-Mn-Zn, se ve influido sobre todo por el P, que aumenta la proporción de Fe y disminuye significativamente la de Zn. El equilibrio más próximo al que se considera idóneo es el del tratamiento PK, precisamente uno de los de mayor producción de materia vegetal. El N no influye sobre el equilibrio, pero sí el P y el K.

El fósforo aumenta la proporción de Fe, y el K tiende a bajarla, por lo que aparece una interacción significativa entre ambos. Se muestran sinérgicos, sin embargo, en el aumento que inducen en la proporción de Mn y nuevamente antagónicos respecto a la de Zn (tabla 52).

1.2.2.4 EXTRACCION DE NUTRIENTES

Los nutrientes extraídos por las hojas (tablas 53 y 55) se ven influidos notablemente por la fertilización nitrogenada, que da lugar a diferencias significativas en la cantidad total extraída de cada uno de los nutrientes, tanto macro (tabla 54) como microelementos (tabla 56).

El N ocasiona en todos los casos un descenso en la extracción .

Lo mismo ocurre con el P, aunque sólo es significativo este efecto en el caso del Zn. El K, por último, no presenta efectos significativos.

Tabla nº 53. Valores medios de las extracciones de macronutrientes por las hojas (en mg).

	T	N	P	K	NP	NK	PK	NPK
N	3,71	3,31	3,17	4,23	3,90	6,47	6,47	2,60
P	1,64	0,71	2,28	2,57	1,70	0,92	1,42	1,21
K	3,72	1,39	4,17	7,26	2,73	2,44	4,82	1,75
Ca	1,65	1,09	2,65	2,22	1,70	1,60	2,60	1,15
Mg	1,04	0,66	1,24	1,72	0,81	0,76	1,50	0,64

Tabla nº 54. Valores de F para las extracciones.

	N	P	K	Ca	Mg
N	5,99*	5,77*	11,20**	16,45**	14,0**
P	0,70	0,29	0,14	3,04	0,0
K	2,12	0,02	1,49	0,28	1,5
NP	1,13	1,63	0,57	1,90	0,0
NK	7,92*	0,06	1,39	0,42	2,1
PK	0,60	3,16	1,99	3,58	0,9
NPK	5,41*	0,62	0,06	0,26	0,0

Tabla nº 55. Extracción de micronutrientes por la hoja (µg).

	T	N	P	K	NP	NK	PK	NPK
Fe	324,5	165,2	405,1	425,3	288,9	287,2	402,3	149,1
Mn	18,2	7,4	19,9	30,3	9,5	9,6	22,7	10,4
Zn	227,1	142,6	173,5	232,4	62,0	97,7	153,9	63,7
Cu	5,0	3,0	4,7	9,7	4,1	5,1	8,0	4,1
B	341,1	74,6	402,0	573,6	196,5	115,9	341,2	105,0

Tabla nº 56. Análisis de la varianza. Valores de F para las extracciones de micronutrientes.

	Fe	Mn	Zn	Cu	B
N	15,33**	15,86**	31,03**	5,45*	13,8**
P	0,06	0,04	10,65**	0,15	0,0
K	0,22	1,73	0,58	4,39	0,1
NP	0,18	0,41	0,05	0,21	0,8
NK	0,46	0,75	0,15	1,52	0,5
PK	4,61*	0,61	0,08	0,55	1,8
NPK	0,86	0,35	0,89	0,01	0,2

1.2.2.5 CONCENTRACION DE NUTRIENTES EN TALLOS

Dada la escasa producción de material vegetal en este corte, ha habido que agrupar la producción de todas las macetas de un mismo tratamiento para realizar el análisis; por eso, las tablas siguientes tienen una presentación distinta a las anteriores, recogiendo la desviación típica, el coeficiente de variación, el error standard y la diferencia mínima significativa para poder comparar los datos obtenidos. Por otra parte, éstos no tienen un gran valor, ya que se ha producido, además, una fuerte distorsión en la fisiología de la planta

La fertilización con N ha producido un incremento notable de este elemento en todos aquellos tratamientos que lo incorporan, con un valor muy alto en el caso del tratamiento con NPK. Algo semejante ocurre con el P y el K, cada uno muy influido por la respectiva fertilización.

La fertilización con N influye en los niveles de Ca y Mg, ya que son los tratamientos con N los que presentan valores más altos.

Tabla n° 57. Valores medios del contenido en nutrientes de los tallos.

	T	N	P	K	NP	NK	PK	NPK
N	1,65	2,62	1,06	1,33	2,58	3,07	1,37	4,45
10P	0,96	0,60	1,70	0,90	2,00	0,70	1,70	1,60
K	0,96	0,66	0,55	1,31	0,97	0,95	1,63	2,08
Ca	0,62	0,80	0,45	0,45	0,80	1,30	0,50	1,30
Mg	0,28	0,42	0,21	0,28	0,40	0,58	0,20	0,84

Tabla n° 58. Desviación típica, coeficiente de variación, error standard y mínima diferencia significativa ($p < 0,05$) de los valores medios del contenido en nutrientes de los tallos.

	σ	CV	SE	m.d.s
N	1,06	0,47	0,404	1,37
10P	0,50	0,39	0,189	0,64
K	0,47	0,41	0,180	0,61
Ca	0,32	0,42	0,123	0,42
Mg	0,20	0,51	0,076	0,26

1.2.2.6 EQUILIBRIOS EN TALLOS

El equilibrio más adecuado es el del tratamiento NP o el del testigo T, aunque presentan grandes variaciones entre sí, lo mismo que el resto de los tratamientos. Para la relación Ca-K-Mg, el tratamiento con una proporción mejor es el

NK. Estos valores, en general, indican el desequilibrio nutritivo que se ha producido en la planta a raíz del corte, y dan idea de la velocidad de recuperación de los niveles de los nutrientes. Parece claro que el potasio no tiene dificultad, pues se encuentra en exceso, mientras que N y P se absorben más lentamente.

Tabla nº 59. Valores de equilibrio de macronutrientes en el tallo.

	T	N	P	K	NP	NK	PK	NPK
N	46,2	67,5	32,0	37,6	46,5	65,0	29,1	54,7
P	26,9	15,5	51,4	25,4	36,0	14,8	36,2	19,7
K	26,9	17,0	16,6	37,0	17,5	20,2	34,7	25,6
Ca	33,3	42,5	37,2	22,0	36,8	45,9	21,5	30,8
K	51,6	35,1	45,4	64,2	44,7	33,6	69,9	49,3
Mg	15,1	22,4	17,4	13,8	18,5	20,5	8,5	19,9

Tabla nº 60. Desviación típica, coeficiente de variación, error standard y mínima diferencia significativa de los valores de equilibrio en los tallos.

	∇	CV	SE	mds
% N	13,4	0,28	5,07	17,20
% P	11,6	0,41	4,40	14,90
% K	7,5	0,30	2,84	9,65
% K	8,2	0,24	4,51	15,31
% Ca	11,9	0,24	3,11	10,57
% Mg	4,1	0,24	1,56	5,30

1.2.2.7 EXTRACCION DE NUTRIENTES POR EL TALLO

Se nota la influencia de la fertilización nitrogenada en las extracciones de este elemento, lo mismo que la fosforada sobre la extracción de P y la potásica sobre la de K.

Tabla nº 61. Extracciones de macronutrientes por el tallo. (en $gx10^{-2}$)

	T	N	P	K	NP	NK	PK	NPK
N	0,87	0,93	0,40	0,83	0,91	0,93	0,52	1,64
P	0,50	0,21	0,65	0,56	0,70	0,21	0,64	0,59
K	0,50	0,24	0,21	0,82	0,34	0,29	0,61	0,76
Ca	0,33	0,28	0,17	0,28	0,28	0,39	0,19	0,48
Mg	0,15	0,15	0,08	0,17	0,14	0,17	0,07	0,31

1.3 REPUESTA A LA FERTILIZACION

Aunque no es frecuente encontrar una correlación significativa entre la concentración de N de suelo y hojas en las plantas silvestres (TILMAN, 1986), sí se da una importante correlación entre estas concentraciones en las dos primeras muestras de las macetas.

La fuerte respuesta, tanto a la adición de nitrógeno como a la de fósforo, permite señalar a estos elementos como limitantes del crecimiento (GRIME, 1983). En contra de lo que se podría pensar, por los lugares donde crece naturalmente, la absorción ha sido muy elevada, por lo que no parece que sea una planta propia de lugares pobres en nutrientes (CHAPIN, 1980) a juzgar por la concentración que éstos alcanzan en el tejido.

No obstante, la asociación con microorganismos tipo micorriza puede facilitar la absorción de estos elementos (ROLDAN & BAREA, 1987), y tanto de N como de P.

El fuerte crecimiento provocado por el N, del que depende fundamentalmente la actividad fotosintética (MARSCHNER, 1986), provoca un consumo elevado de P, dando el efecto de una "dilución" (BANSAL et al., 1983). Lo mismo ocurre con la concentración de algunos micronutrientes, como Fe y B.

En las primeras muestras, la concentración obtenida de nutrientes es alta en general. No es de extrañar en el caso

de algunos elementos, como Ca, Mg, Fe, Mn y B, pues se van acumulando en la hoja a lo largo del ciclo vegetativo (ESTEBAN, 1982); resulta elevada, en cambio, para elementos como N y P, que van descendiendo con la edad (MOONEY et al., 1981; ESTEBAN, 1981) indicando una elevada disposición de nutrientes por parte de la planta. Los datos muestran un antagonismo nitrógeno-potasio característico que se refleja muy bien en las proporciones ternarias de NPK. El equilibrio óptimo, correspondiente al tratamiento NP, es de 52-21-26; e indica una correcta proporción de N, pero pobre en P y elevada de K, si la comparamos con los datos de otras plantas leñosas características del Mediterráneo, como el olivo (MAZUELOS et al., 1979) o el almendro (TOMAS et al., 1982).

En la segunda toma de muestras, realizada a la mitad del ciclo vegetativo, los valores obtenidos son característicos de plantas hortícolas (ESTEBAN, 1982), y muy elevados para tratarse de una planta de regiones áridas y pobres. Se sigue notando el antagonismo N-K, que se manifiesta en una menor producción de las plantas con mayor concentración de K. Se manifiesta también en el equilibrio óptimo de NPK, que es de 53-21-26. El fósforo sigue estando bajo, pues se aleja de la proporción óptima 50-30-20 (MAZUELOS et al., 1979). Esta parece fundamental, pues el tratamiento más productivo es el NP, que mantiene el mejor equilibrio nutritivo desde la ocasión anterior.

La mayor cantidad de N, en valor absoluto, se encuentra ahora en los tallos, mientras que en las hojas se acumula la mayor cantidad de los otros nutrientes. En términos de porcentaje, la hoja sigue siendo superior al tallo en todos los nutrientes.

La diferencia en cuanto a la distribución del N (tabla nº 62) sugiere un almacenamiento en invierno en la raíz, desde donde es movilizado en la época de crecimiento, (CHAPIN,

Tabla nº 62. Concentración media de macronutrientes en hojas (HM.1, 2 y 3) y tallos (TM.1, 2 y 3) en cada toma de muestra (en % sobre m.s.)

	N	10P	K	Ca	Mg
HM.1	1,45	0,89	2,95	2,16	0,86
HM.2	4,18	1,83	2,38	1,71	1,06
HM.3	3,96	1,48	3,21	1,83	1,57
<hr style="border-top: 1px dashed black;"/>					
TM.1	0,69	0,29	0,58	0,68	0,18
TM.2	2,46	1,10	1,13	0,59	0,47
TM.3	2,26	1,27	1,14	0,77	0,40

1980; CHAPIN & KEDROWSKY, 1983) ya que la cantidad de N disponible en el tallo al final del ciclo vegetativo es baja.

Tabla n° 63. Valores medios de extracción de macronutrientes en hojas (HM.1, 2 y 3) y tallos (TM.1, 2 y 3) en cada toma de muestra.

	N	10P	K	Ca	Mg
HM.1	2,55	1,40	4,48	3,59	1,50
HM.2	3,93	5,05	3,90	2,34	1,12
HM.3	3,84	1,55	3,53	1,83	1,64
TM.1	2,71	1,16	2,38	2,66	0,72
TM.2	5,28	2,41	2,28	1,31	0,97
TM.3	0,93	0,52	0,46	0,32	0,16

En la tercera muestra obtenida a poco de iniciar el rebrote, la producción total es menor; particularmente la producción de ramas es mucho menor, lo que se manifiesta en muy escasas extracciones de nutrientes. El motivo puede ser la escasa cantidad de sustancias minerales de reserva, ya movilizadas en el anterior crecimiento, así como la poca disponibilidad de carbohidratos (RUNDEL et al., 1987), que no han podido ser almacenados.

El mejor equilibrio encontrado dista del óptimo: 33,5-16,2-50,3. Da idea de una rápida absorción de K, que se acumula rápidamente en las hojas, y más lenta de P y N.

La raíz puede constituir un importante medio de almacenamiento de nutrientes, de donde la planta podría obtenerlos con más rapidez de lo que se absorben del suelo. En la tabla 64

se reflejan las concentraciones de nutrientes en la raíz, separada en dos fracciones: corteza y leño. La muestra procede de las plantas empleadas en los cultivos de macetas, antes del rebrote.

Tabla nº 64. Concentración de nutrientes en la raíz, en porcentaje sobre materia seca N, P, K, Ca y Mg y en ppm el resto

	N	10P	K	Ca	Mg	Fe	Mn	Zn	Cu	B
Corteza	4,59	0,8	2,12	0,76	0,18	115	20	22	4,5	70
Leño	1,12	0,6	0,57	0,28	0,08	150	10	18	7,5	43

Resalta la elevada concentración de N en la corteza, así como la de otros nutrientes como P, Fe y B, que sugieren la ción de almacenamiento. Los valores del leño son muy diferentes, y dentro de lo que cabe esperar (MATTSON, 1980), aunque son llamativas las concentraciones de Fe y Cu.

Capítulo III

Resultados y discusión III.II

Datos de campo

2.1 CICLO 1

2.1.1 CRECIMIENTO

El seguimiento de la nutrición de las plantas comenzó el día 13 de Mayo de 1986, en una población situada sobre un terreno heterogéneo -como ya se ha descrito- al pie de una peña. Pocos días antes había comenzado el desarrollo de las plantas, y todavía no se encontraron flores abiertas, aunque sí numerosos capullos (alcaparras). La presencia de frutos se puede observar ya al recoger la 2ª muestra. Las siguientes se recogieron con un intervalo aproximadamente semanal.

Durante todo el ciclo se ha observado la presencia de un hemíptero (*Eurydema ornata*) que constituye una plaga.

Las hojas han comenzado un rápido crecimiento (figura 2) limitado sólo parcialmente por los días fríos y lluviosos que se dieron entre los muestreos 4º y 5º, y después del 6º.

Se puede observar que el crecimiento ha cesado durante esos días, a la inversa de lo que ocurre con el porcentaje de humedad de las hojas, (figura 1) que presenta sendos picos en esas fechas, y a partir de los cuales comienza a descender. Algo similar ocurre en la muestra 14ª con las tormentas del mes de agosto.

Las lluvias de principios de septiembre disparan el crecimiento de la hoja, limitado ya principalmente por la escasez de agua. El efecto sobre la absorción de agua por la

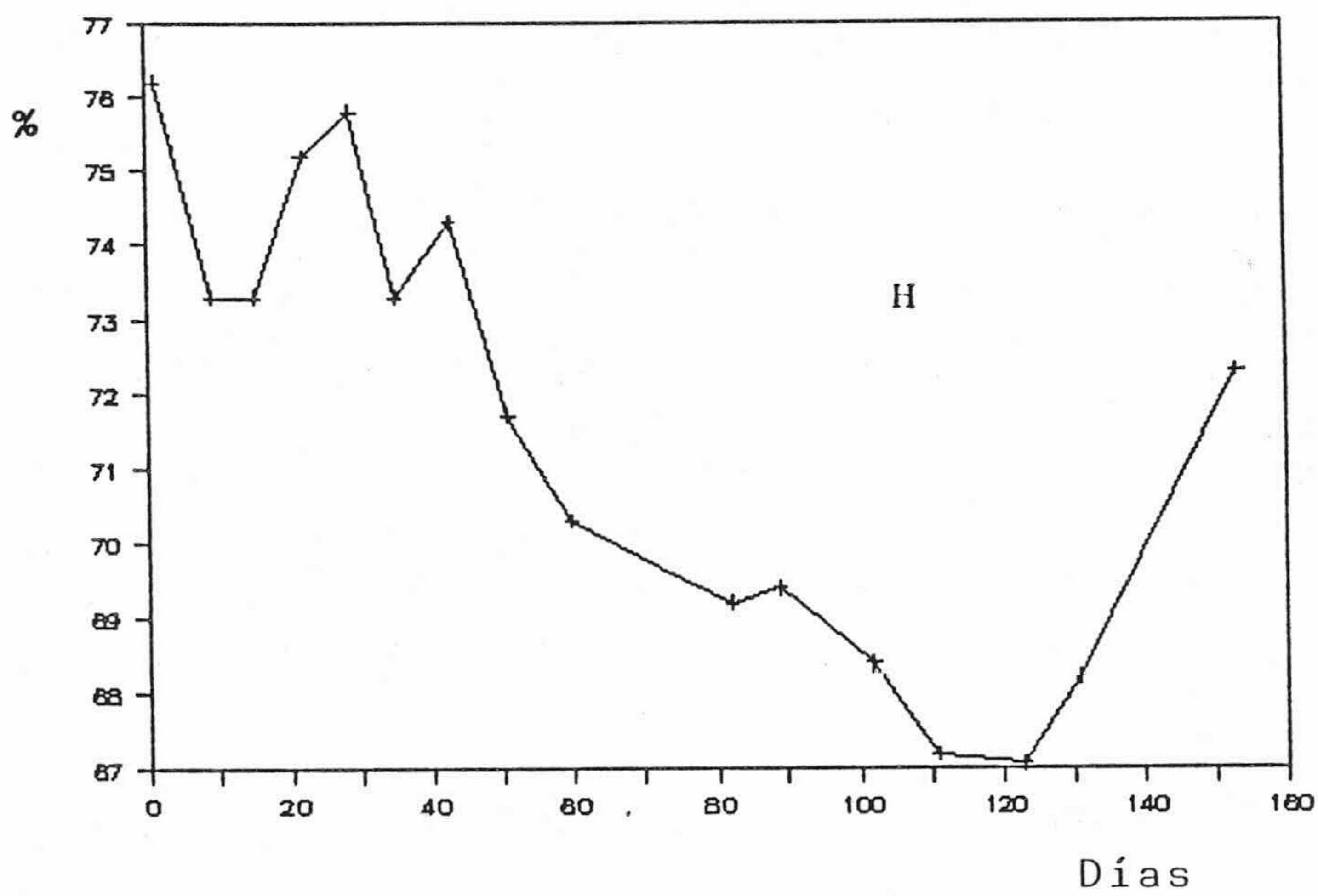
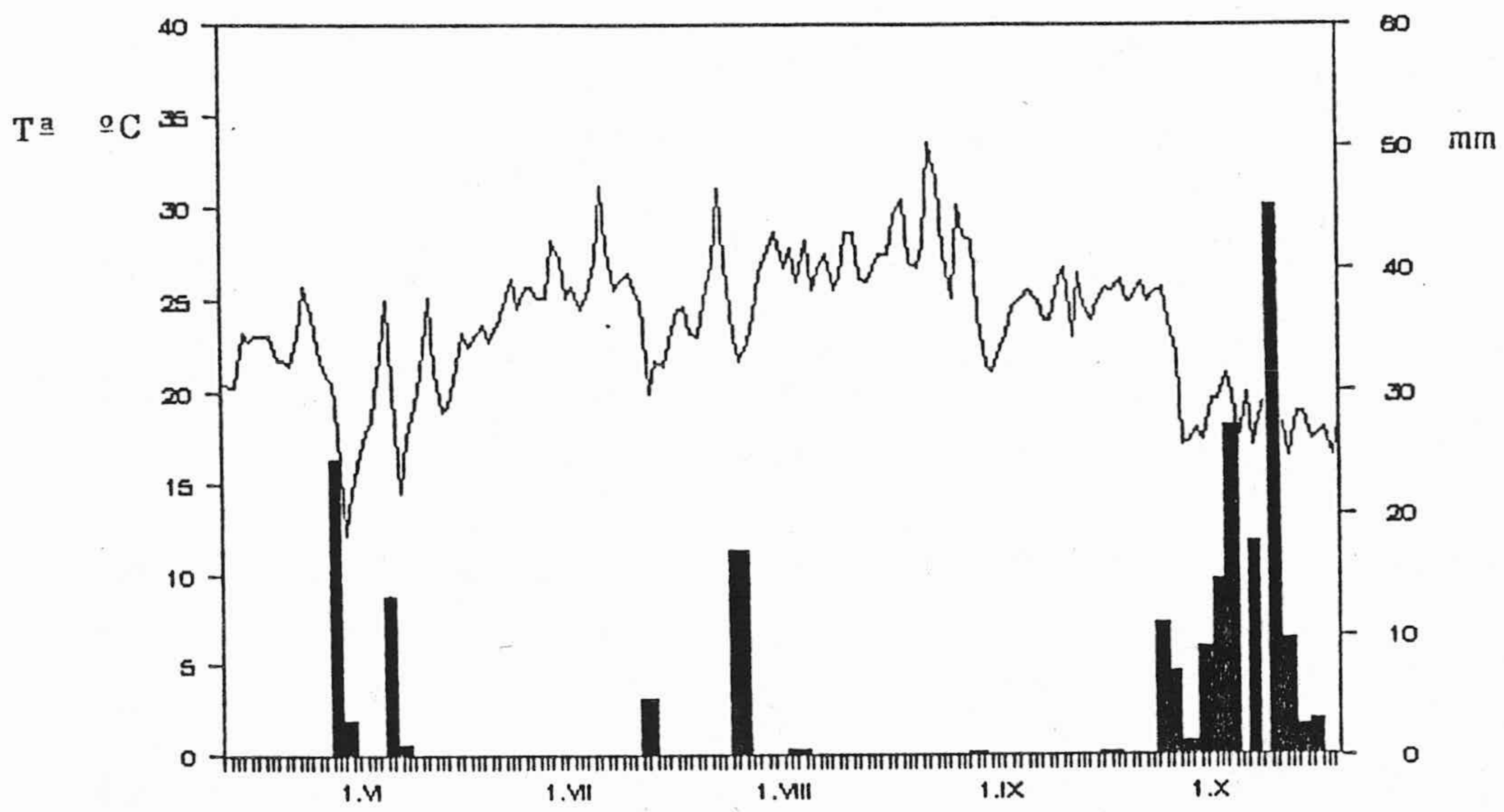


Figura nº 1. Variación de la temperatura media diaria y la precipitación durante el periodo de control de las plantas. En la gráfica inferior, variación del porcentaje de humedad en la hoja.

hoja es patente en la gráfica de la humedad.

La última muestra, tomada en octubre, presenta un descenso en el peso de la hoja, debido a la senescencia. Esta disminución, próxima al 11% del máximo de la hoja, tendrá gran importancia en el cálculo de la retranslocación de nutrientes.

2.1.2 CONCENTRACION DE NUTRIENTES

Indice Vegetativo

El IV, que relaciona los principales macronutrientes y es reflejo de la nutrición de la planta (PIJOAN, 1974) presenta una subida brusca al principio, consecuencia de la acumulación de nutrientes (N, P, K) y del limitado crecimiento experimentado por la hoja.

A partir de ese momento comienza un descenso continuo del IV, sólo atenuado en dos ocasiones, con motivo de un menor crecimiento de la hoja, condicionado por situaciones meteorológicas adversas, con lluvia y temperaturas más bajas.

El descenso del índice vegetativo, que presenta una regresión significativa frente al tiempo ($r=-0,8863$; $p<0,001$), va señalando el descenso de la actividad vegetativa de la planta y su envejecimiento, marcado por el acumulo de Ca y Mg, fundamentalmente.

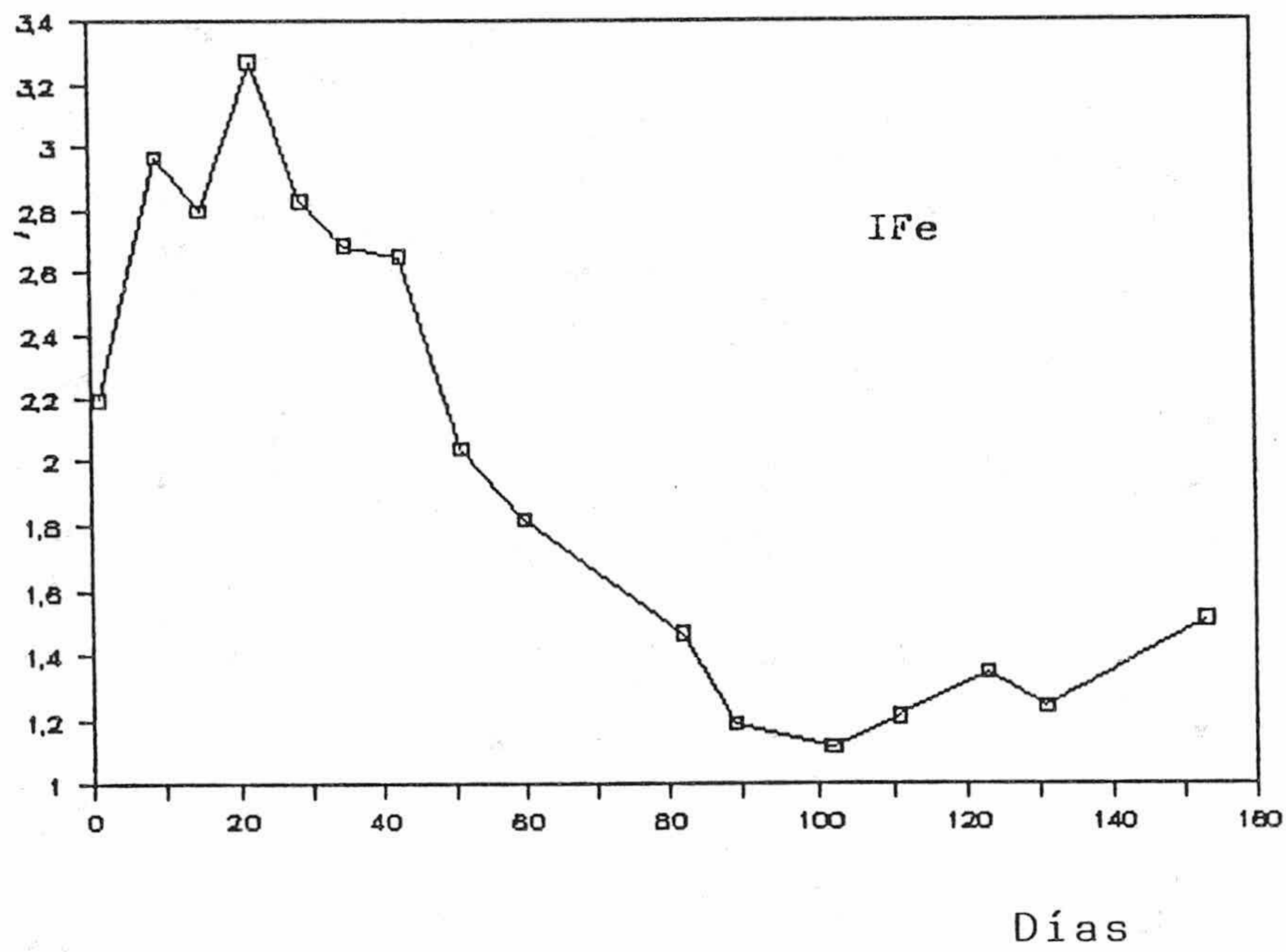
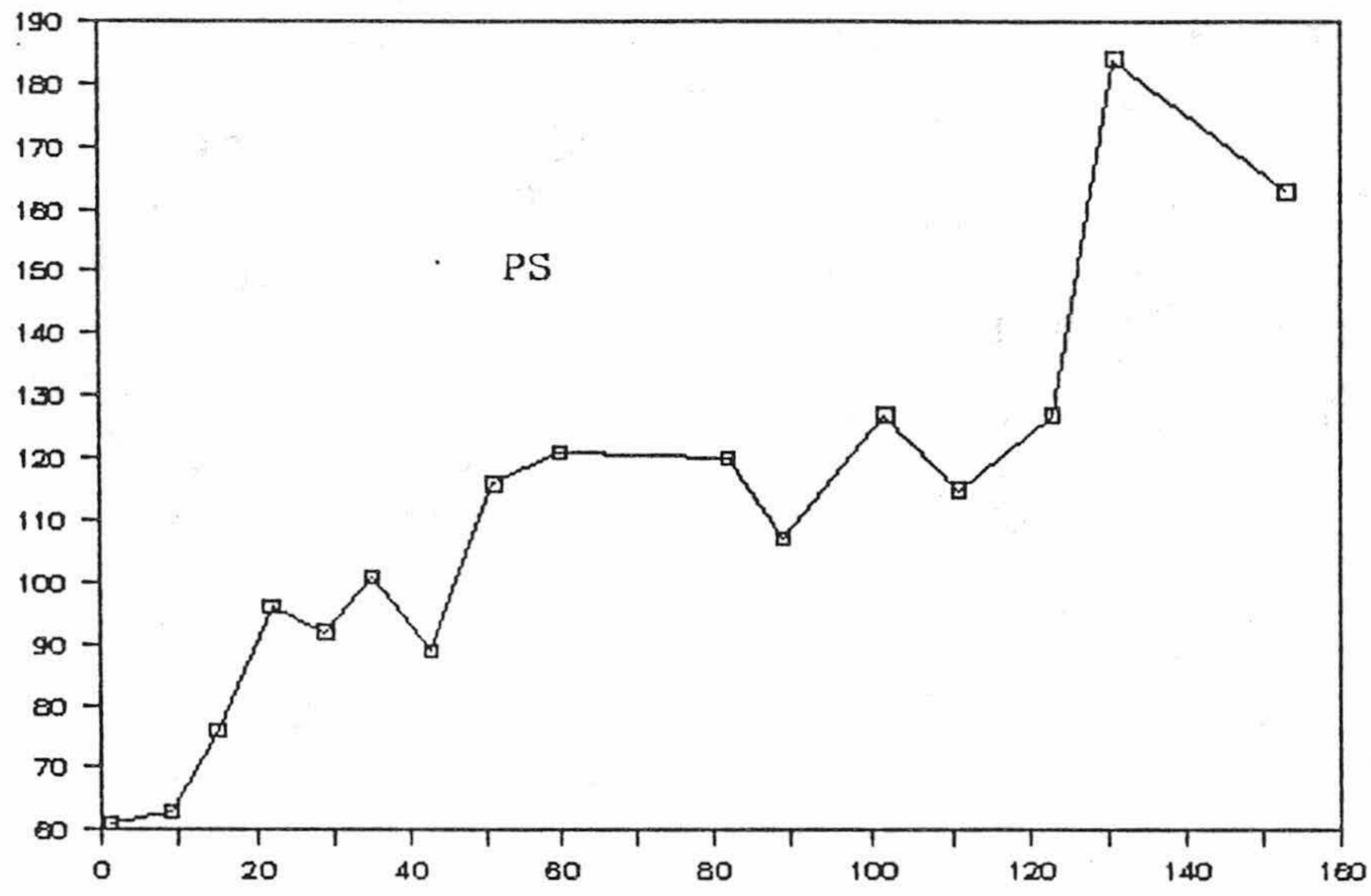


Figura nº 2. Variación del peso seco de 100 hojas (en g) y del índice de hierro (IFe) a lo largo del ciclo vegetativo de la planta.

Nitrógeno

La concentración de N en la hoja desciende, como es normal, a lo largo del ciclo vegetativo, con algunos altibajos dependiendo de las condiciones meteorológicas (figura 3). En efecto, se puede observar que el nivel asciende después de los días de frío, en los que la actividad vegetativa se atenúa ; esto permite a la planta reponer el nivel de N. Después desciende bruscamente, en un salto que se corresponde con la caída de humedad en la hoja, y más lentamente desde mediados de agosto hasta el final del ciclo vegetativo. El coeficiente de correlación con el tiempo es altamente significativo para el conjunto del ciclo ($r=-0,973$; $p<0,001$).

Es de destacar los elevados valores de la concentración de N, particularmente durante los primeros dos meses del ciclo, oscilando entre 5,78% y 4,27%. El valor medio de 3,47% de N se puede considerar muy alto, teniendo en cuenta las condiciones en que crece la planta con un escasísimo nivel de N en el suelo.

Fósforo

El fósforo, expresado como 10P para poder compararlo con el resto de los macronutrientes, presenta un comportamiento similar al del N, y en general desciende a lo largo del ciclo con ligerísimas excepciones. El porcentaje medio sobre materia seca es de 1,45%, valor que también es alto para las características del medio en que se desarrolla.

Potasio

El potasio, con un valor medio de 2,12%, varía poco con el tiempo. Presenta aumentos súbitos al principio y al final del ciclo con valores aproximadamente constantes entre ambos; por ello no es significativa su correlación con el tiempo ($r=0,108$; NS).

Calcio y Magnesio

Tienen un comportamiento paralelo. Presentan unos descensos bruscos al principio y al final del ciclo, el primero de ellos debido al crecimiento rápido de la hoja y el segundo por retranslocación, antes de la senescencia .

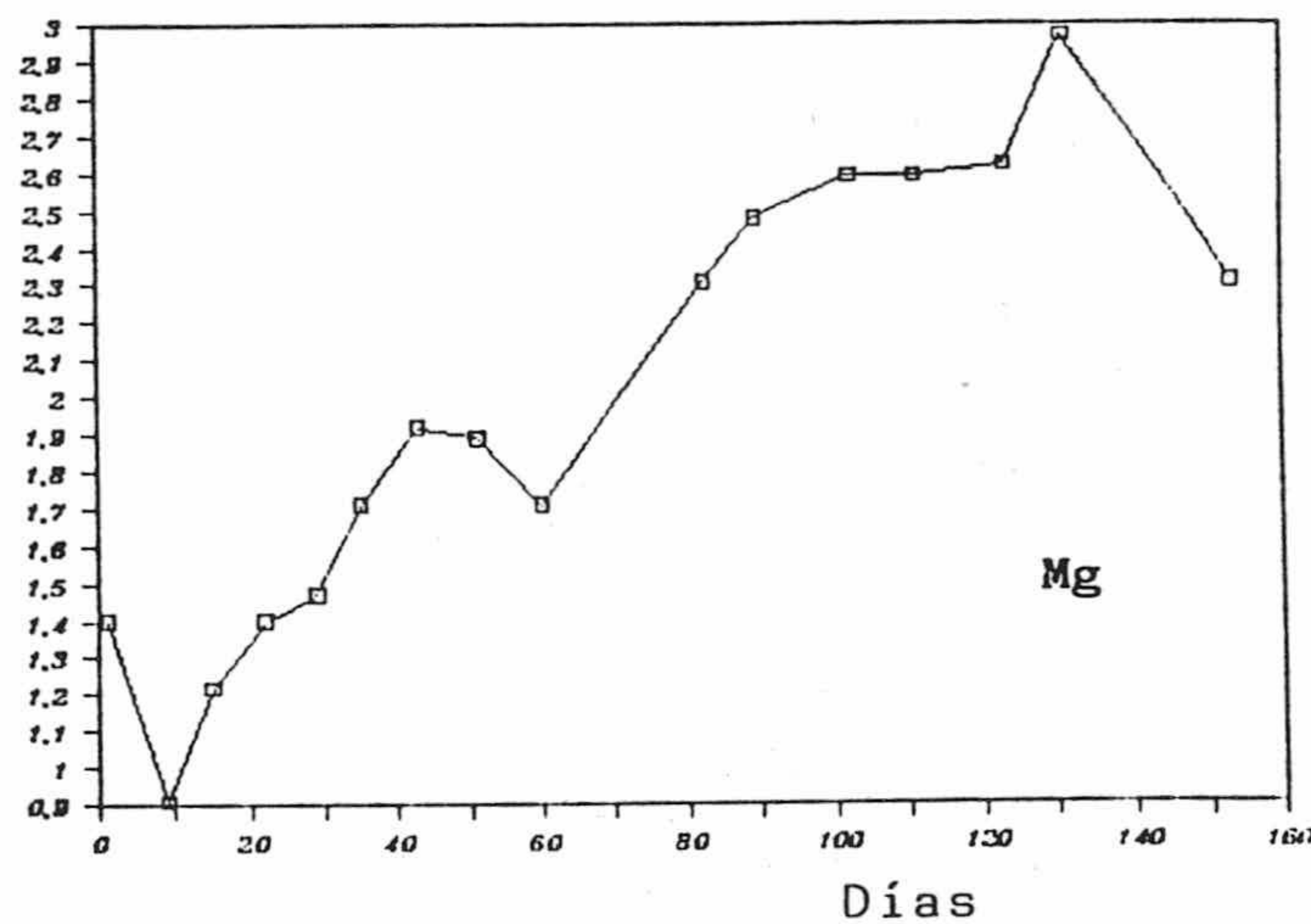
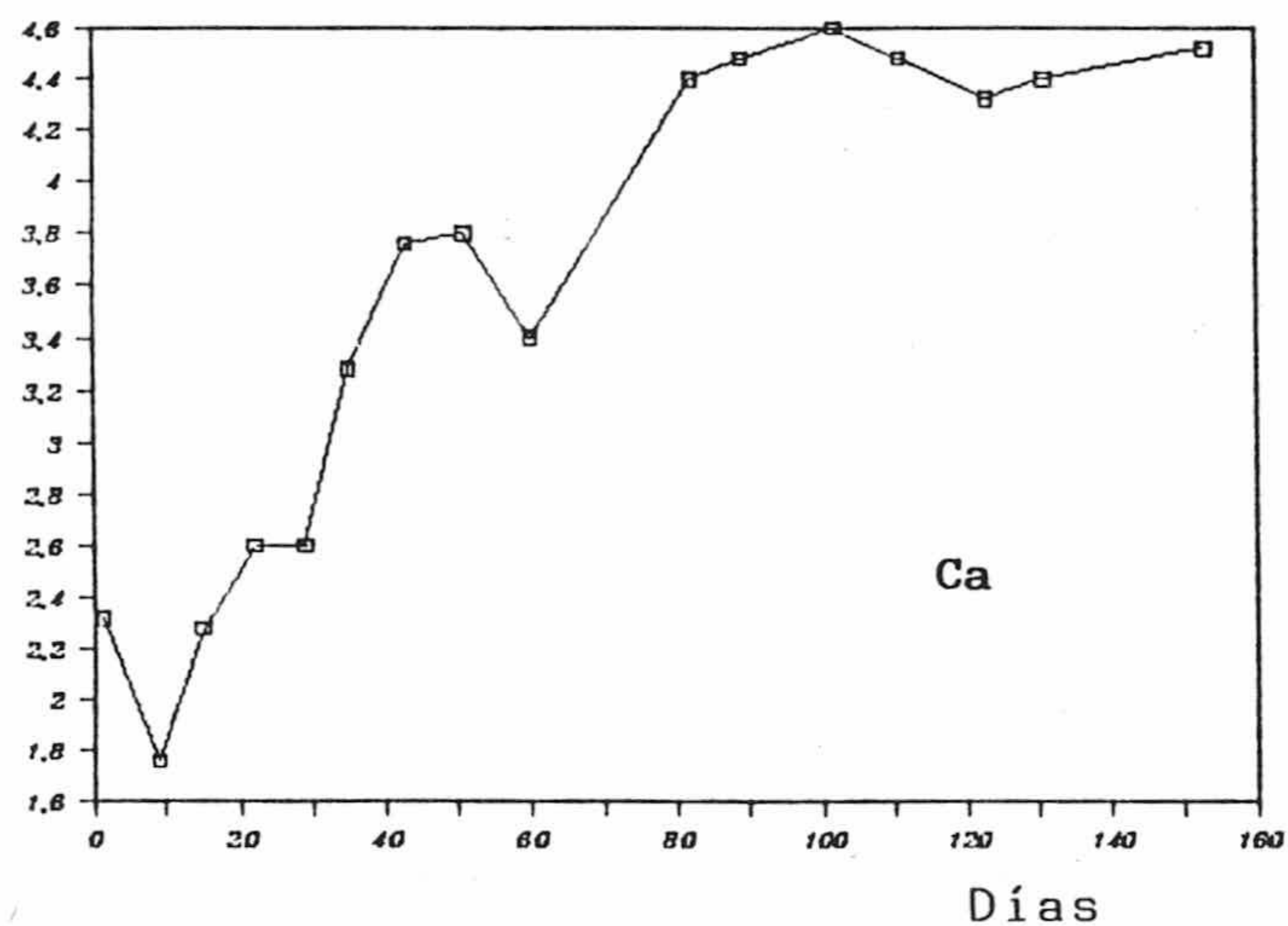
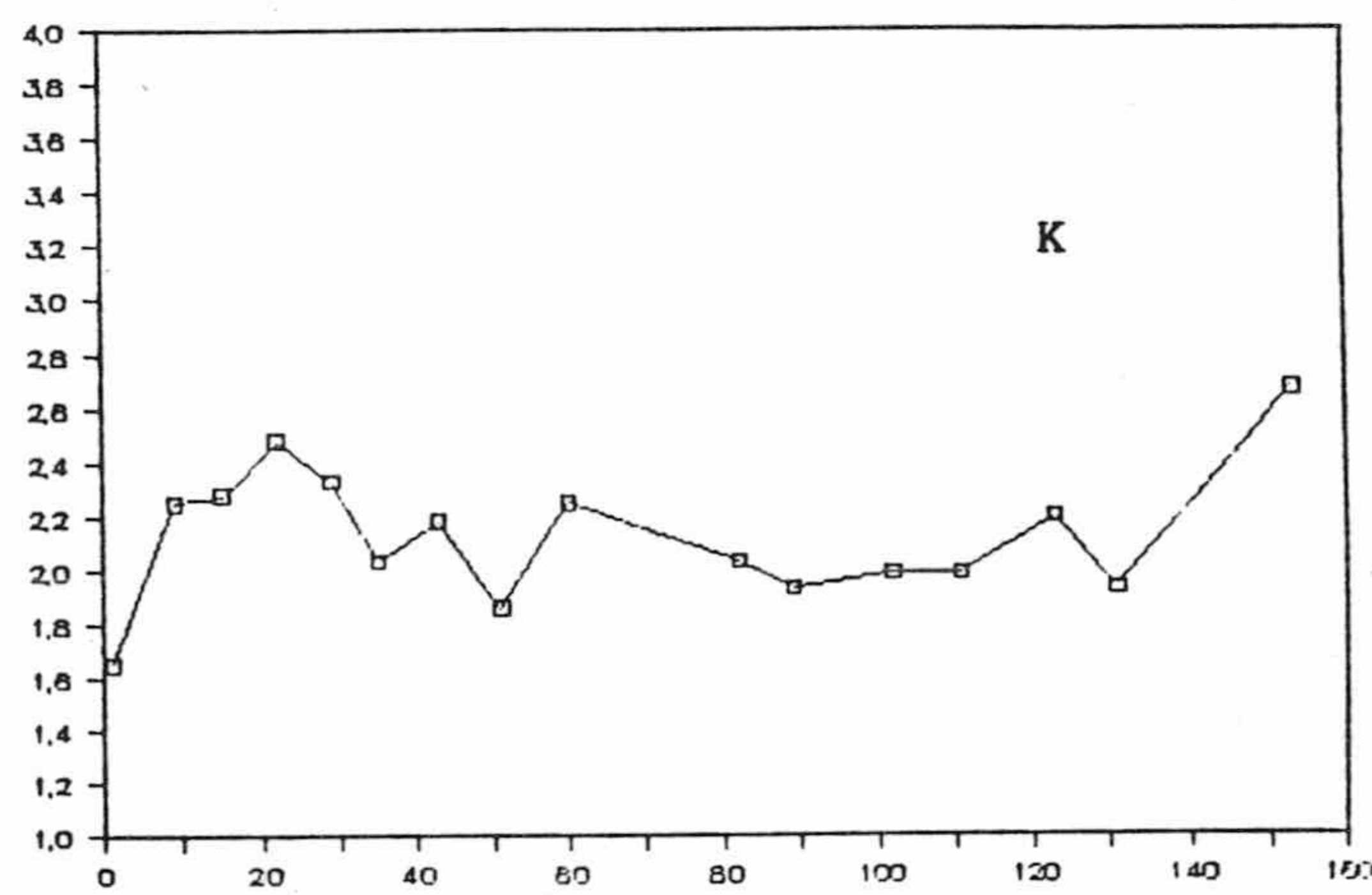
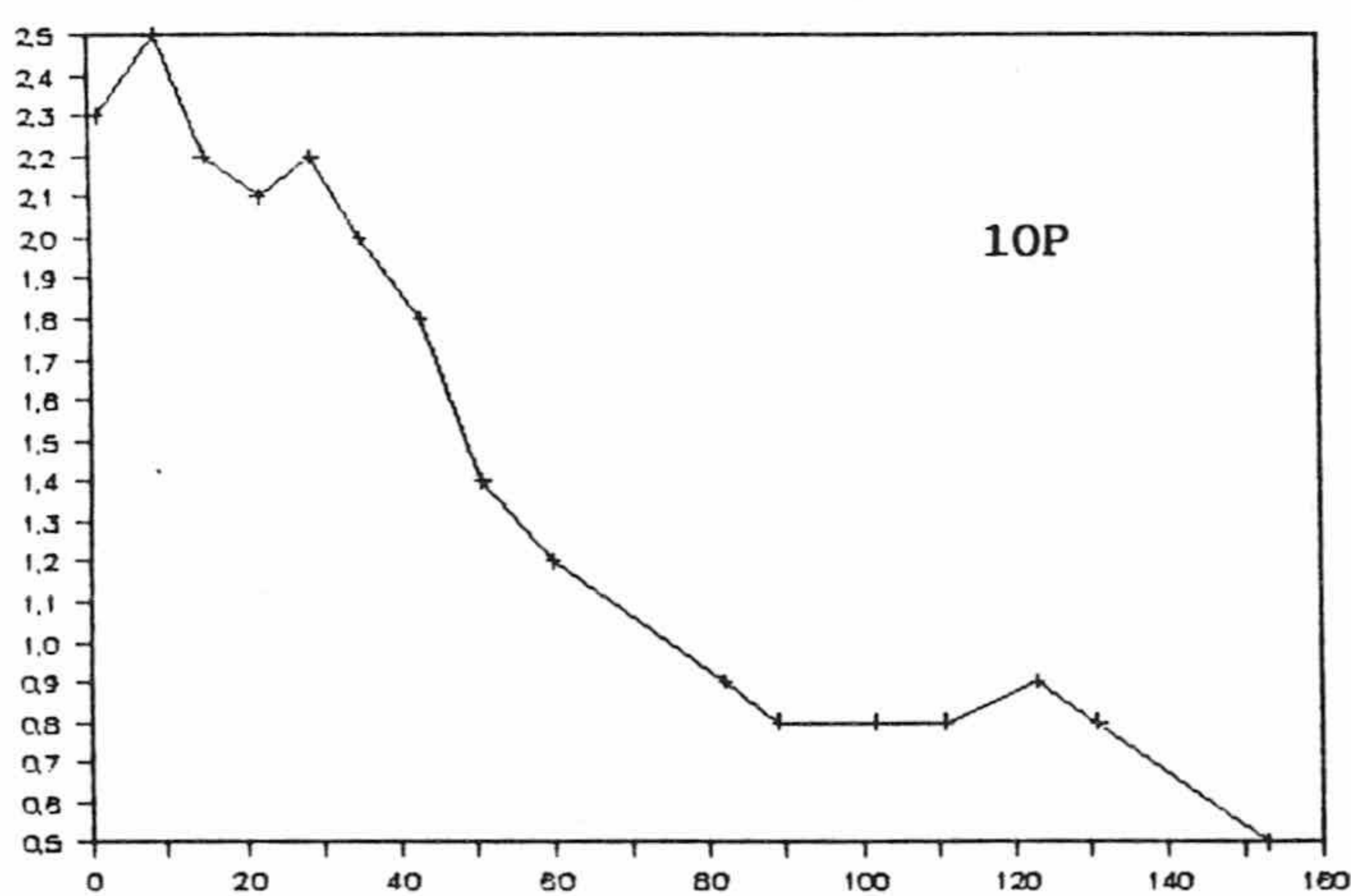
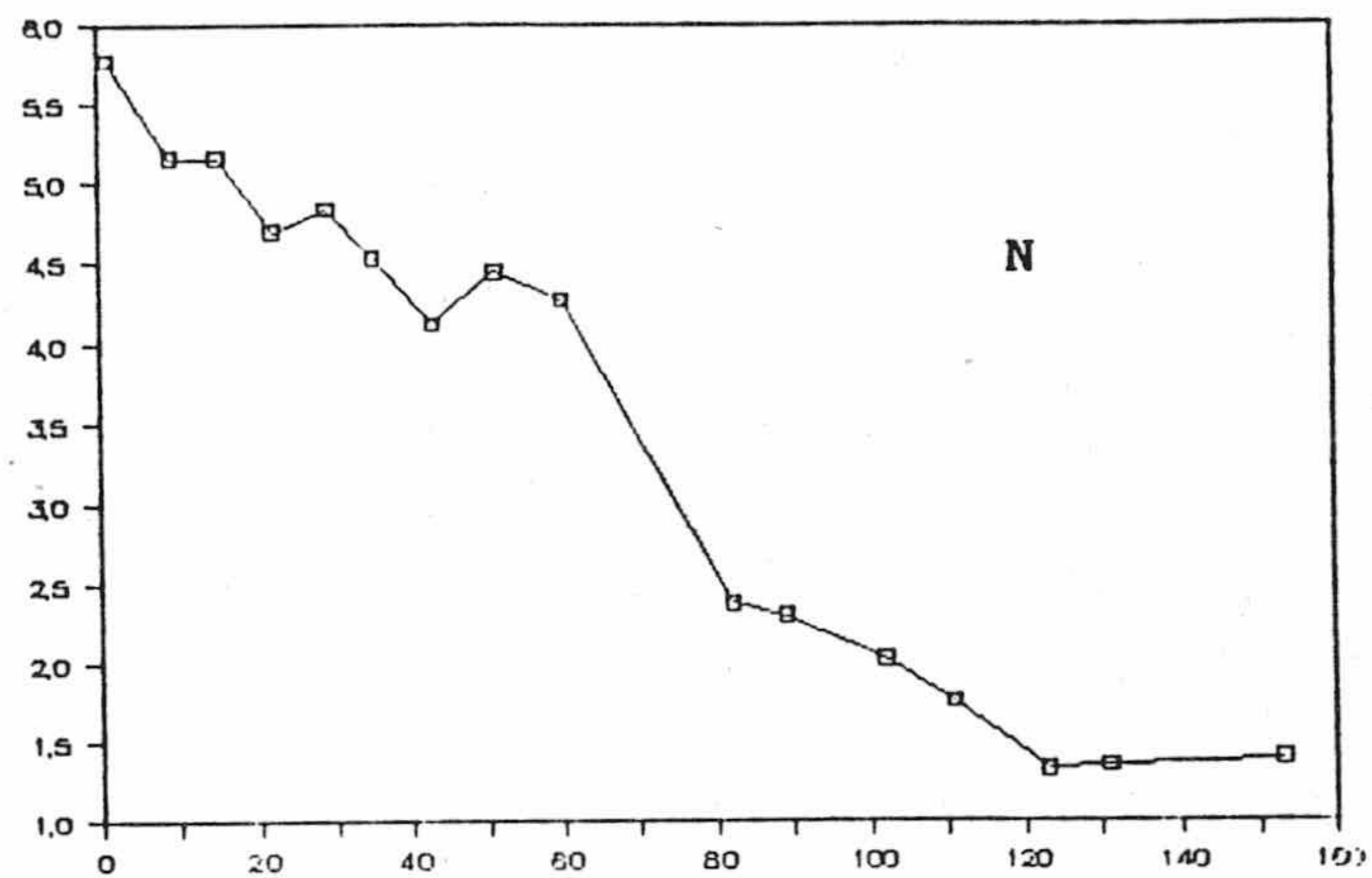
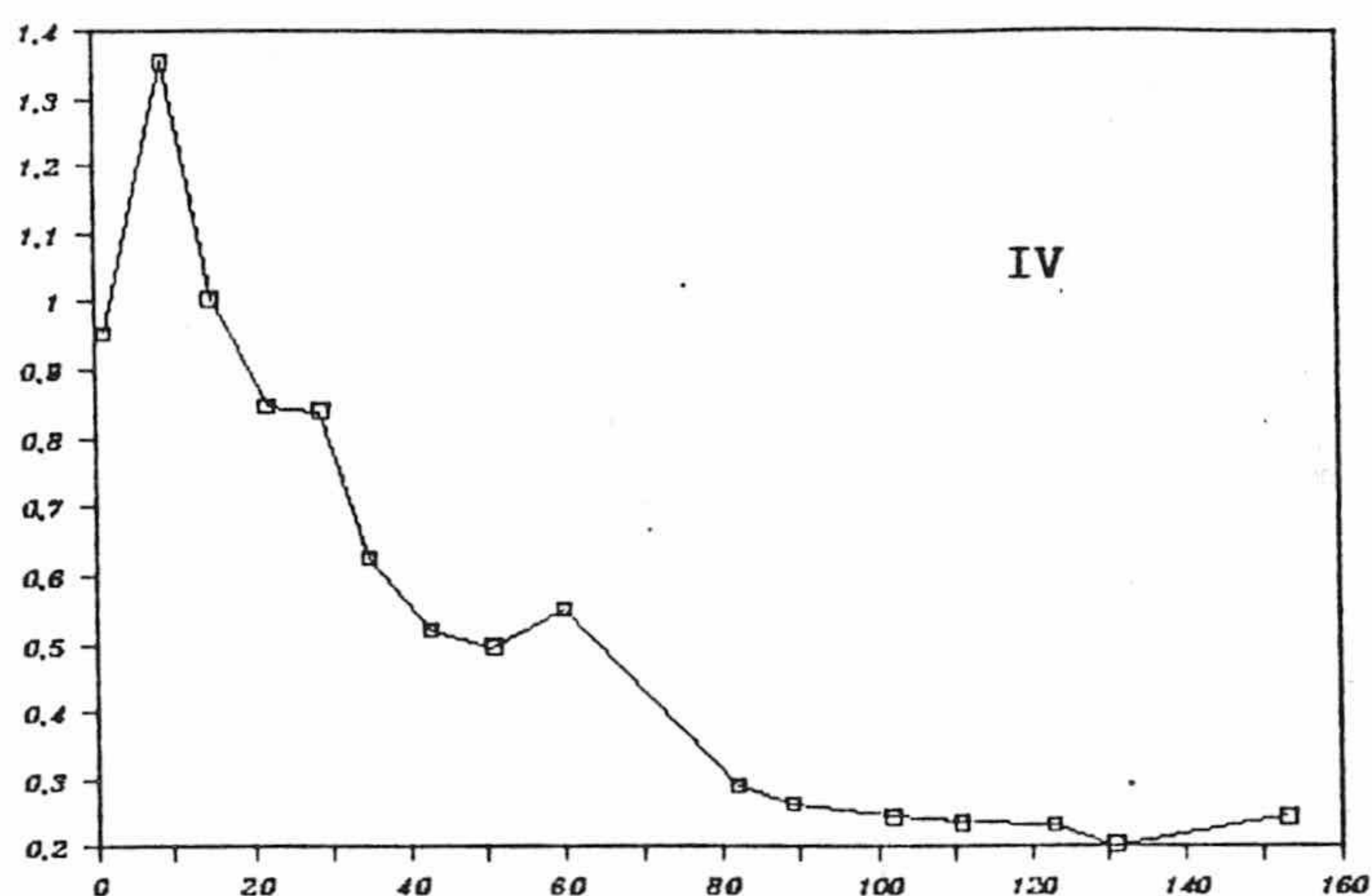


Figura nº 3. Evolución del índice vegetativo (IV) y de la concentración de macronutrientes a lo largo del ciclo. En ordenadas, porcentaje del elemento sobre materia seca; en abscisas, tiempo en días a partir de la primera muestra.

Se da también un descenso marcado en ambos elementos a mediados de julio, coincidiendo con días de lluvia. Esto queda suficientemente reflejado en el índice vegetativo, que experimenta las recuperaciones ya comentadas.

El nivel máximo de Ca está próximo al 5%, y el de Mg al 3% sobre materia seca.

El aumento de ambos nutrientes es correlativo al tiempo, y muy significativo ($r=0,89$ y $r=0,90$, para Ca y Mg; $p < 0,001$ en ambos).

Índice de hierro

El nivel del índice de hierro se encuentra muy alto durante todo el ciclo, lo que indica que el hierro ve dificultada su absorción. El índice baja con el tiempo significativamente pero en todo momento es superior a 1. Más que el K, el limitante es el fósforo, con el que resulta antagónico significativamente ($r=-0,8398$; $p<0,001$).

Hierro

La proporción de hierro en la hoja desciende durante las primeras semanas del ciclo, manteniéndose especialmente baja durante los momentos en que el crecimiento de la hoja es más

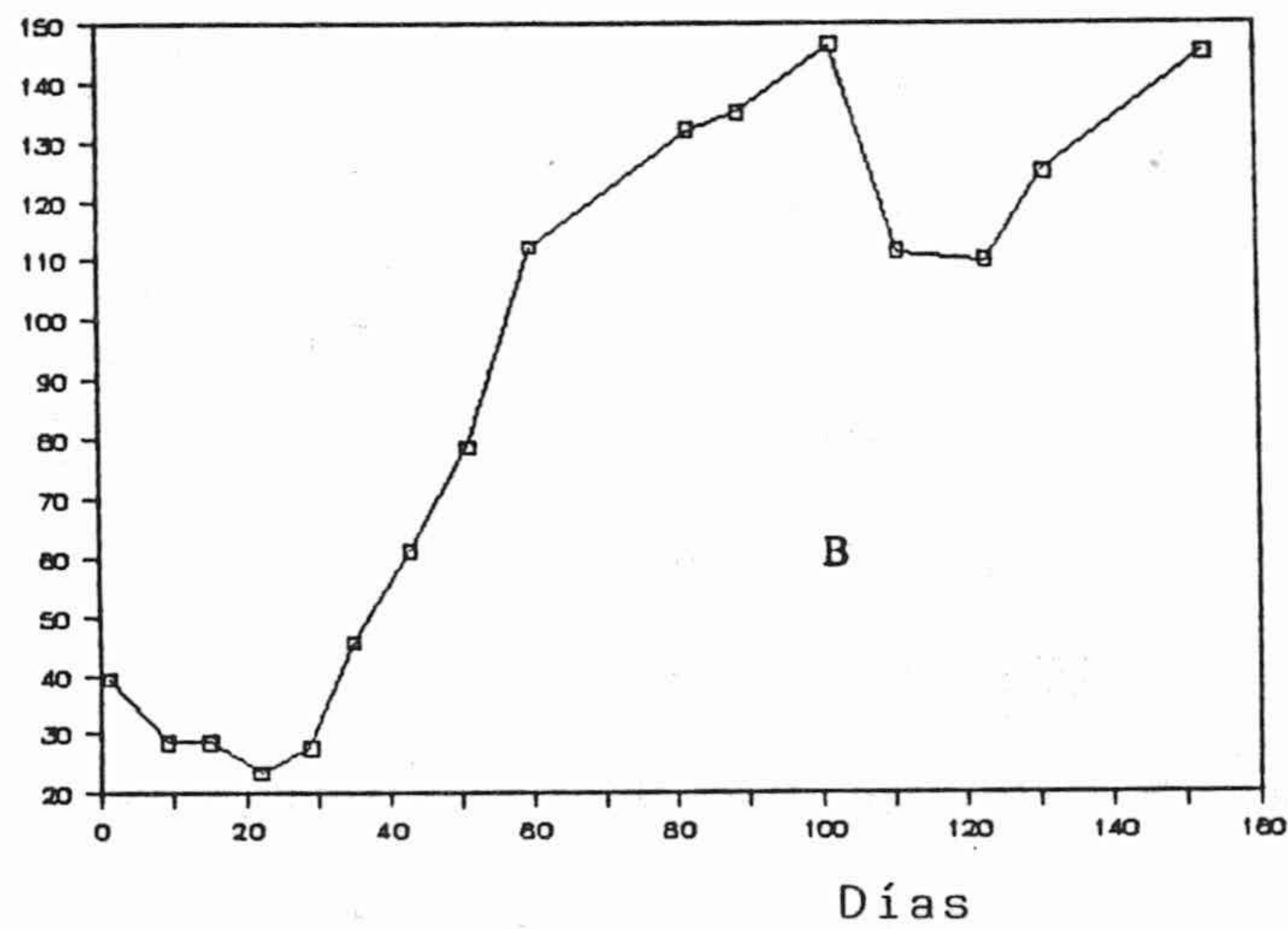
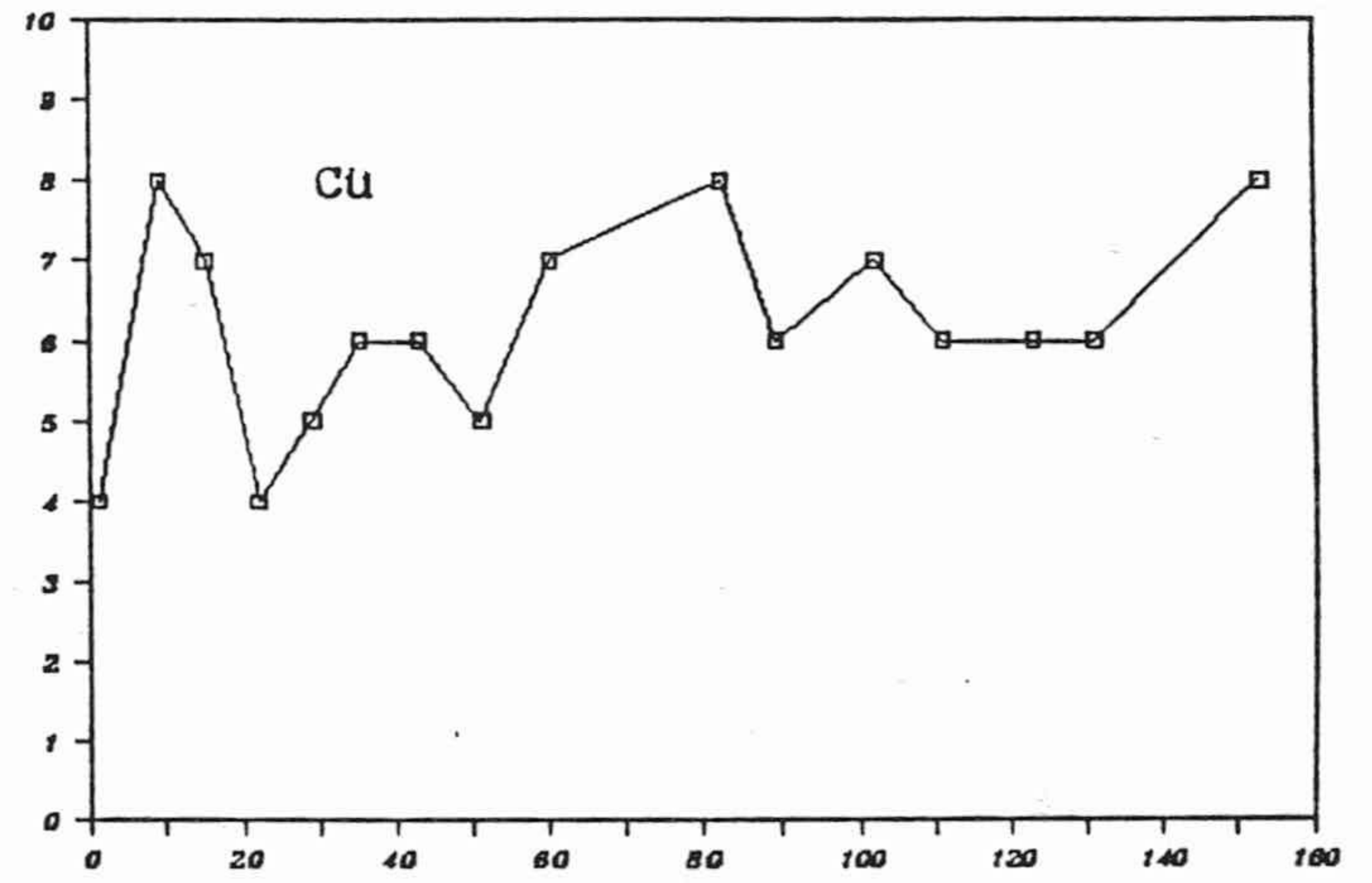
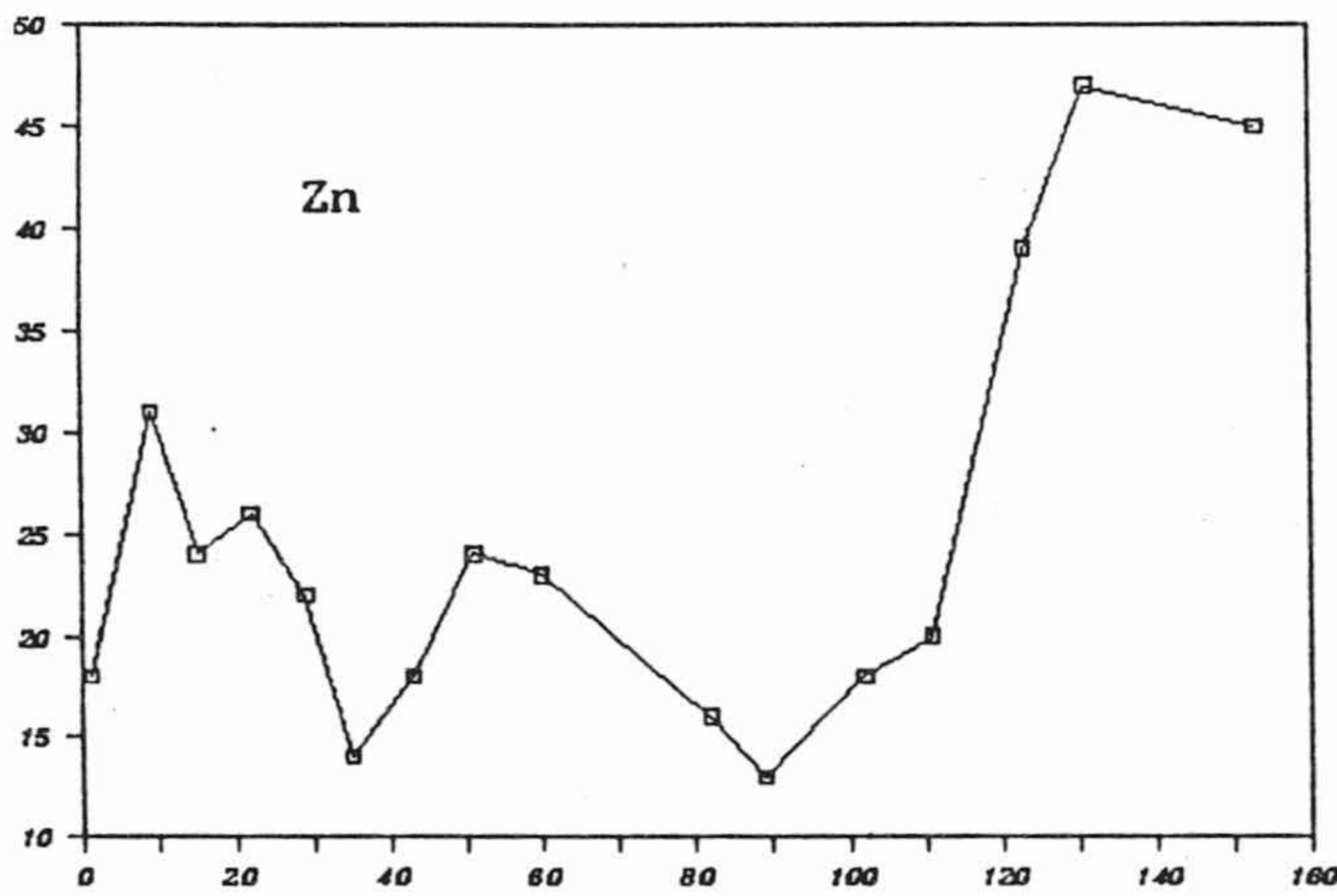
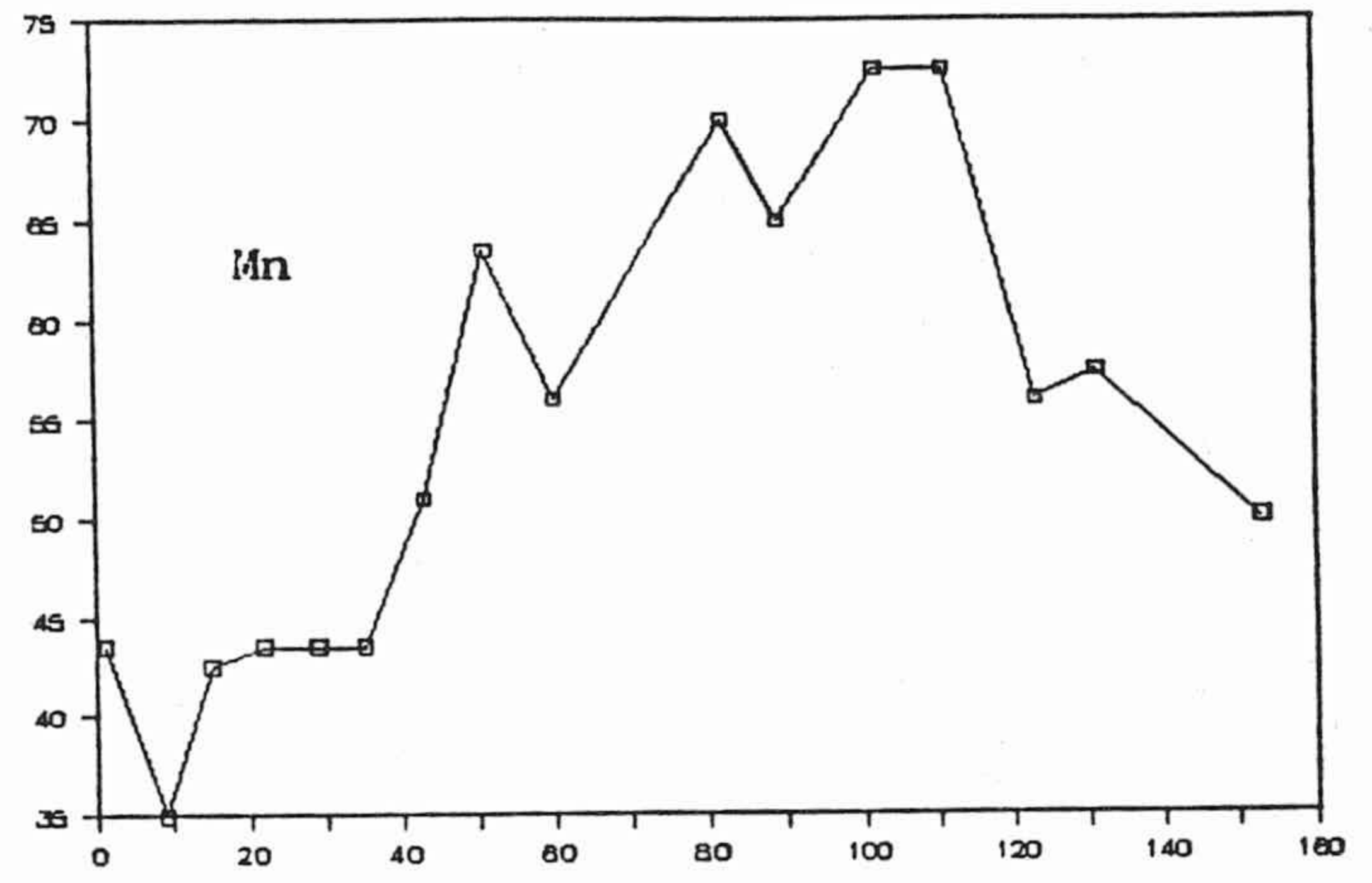
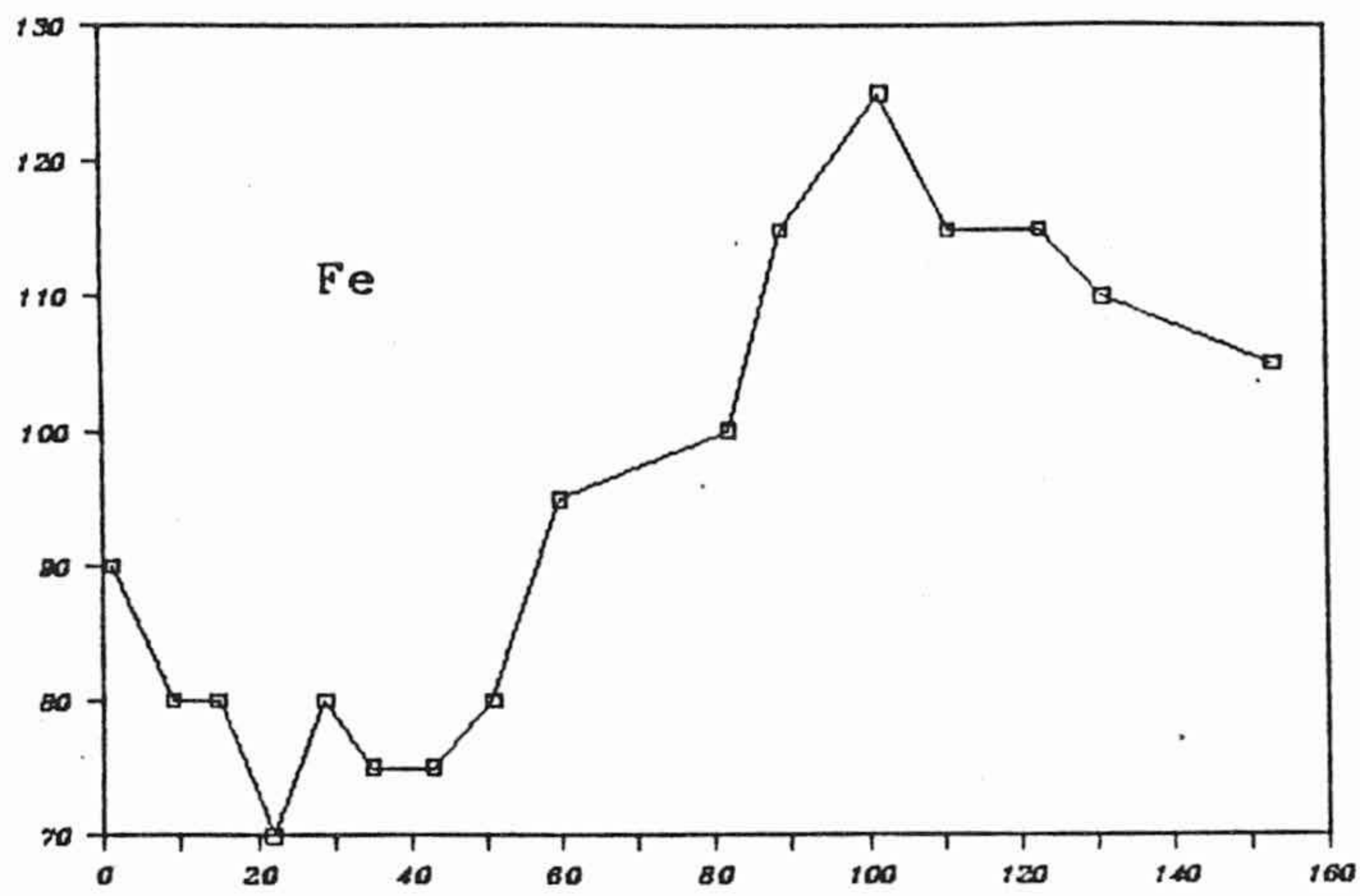


Figura nº 4. Evolución de la concentración de micronutrientes a lo largo del ciclo vegetativo (en ppm).

rápido. A partir de ahí comienza a aumentar rápidamente, hasta que desciende a principios de septiembre (figura 4).

En conjunto, la gráfica del Fe tiene un aspecto sigmoïdal, y presenta correlaciones positivas con Ca, Mg, Mn y B, y negativas con N y 10P, todas ellas significativas.

Manganeso

El manganeso, a grandes rasgos, tiene un comportamiento similar al del Fe, con el que presenta una correlación positiva. Aunque con pequeñas oscilaciones a lo largo del ciclo, la concentración es alta, en general.

Cinc y Cobre

Los contenidos de cinc y cobre, aunque varían a lo largo del ciclo, no tienen correlaciones significativas con ningún elemento ni frente al tiempo.

Ambos aumentan al principio, para disminuir durante las etapas que están dominadas por un rápido crecimiento de la hoja, provocando quizá escasez de estos elementos. Después, el Zn aumenta y disminuye sucesivamente, para aumentar fuertemente desde finales de agosto hasta la senescencia. El Cu se mantiene más estable, con una concentración media de 6,18 ppm.

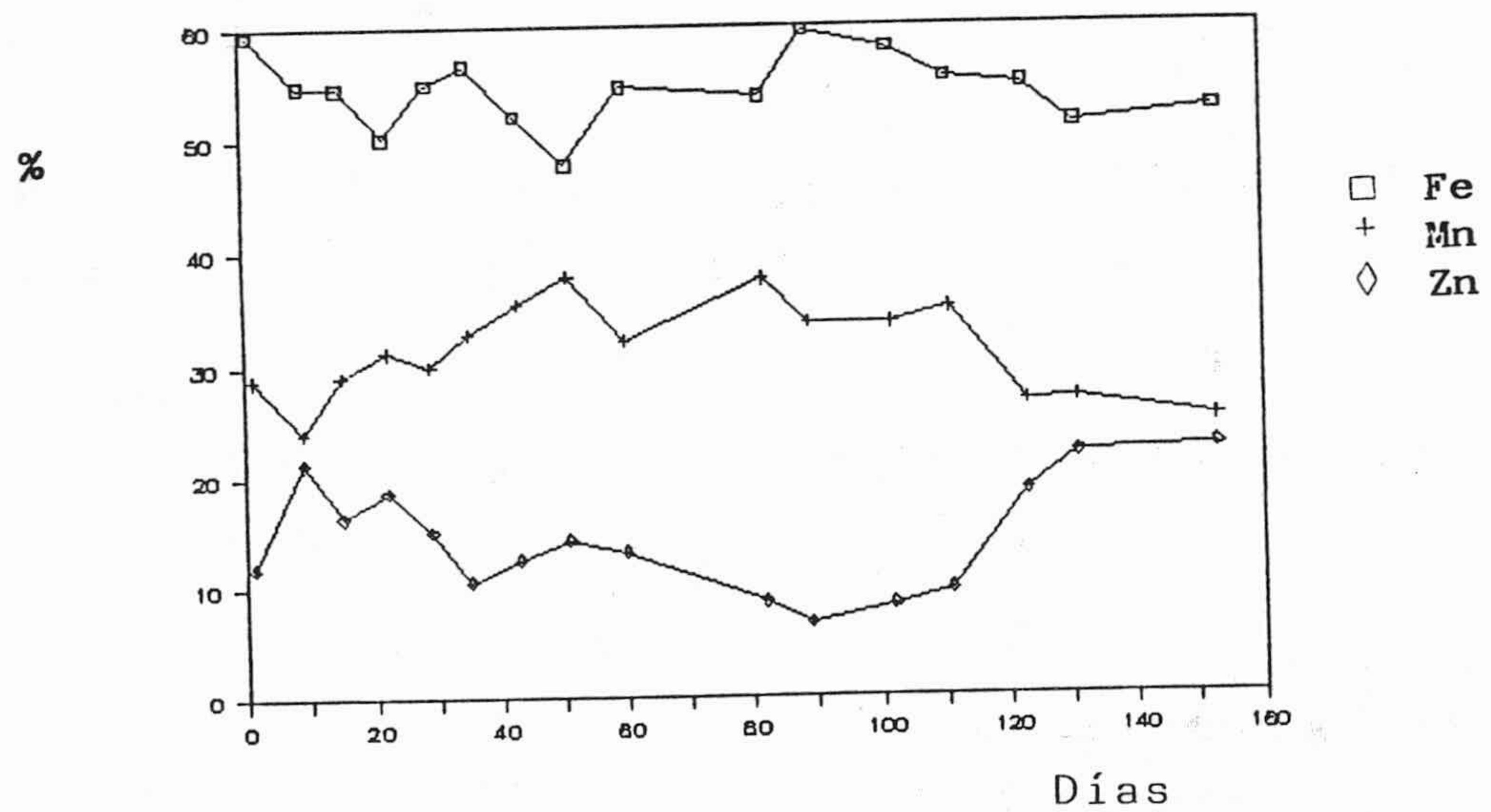
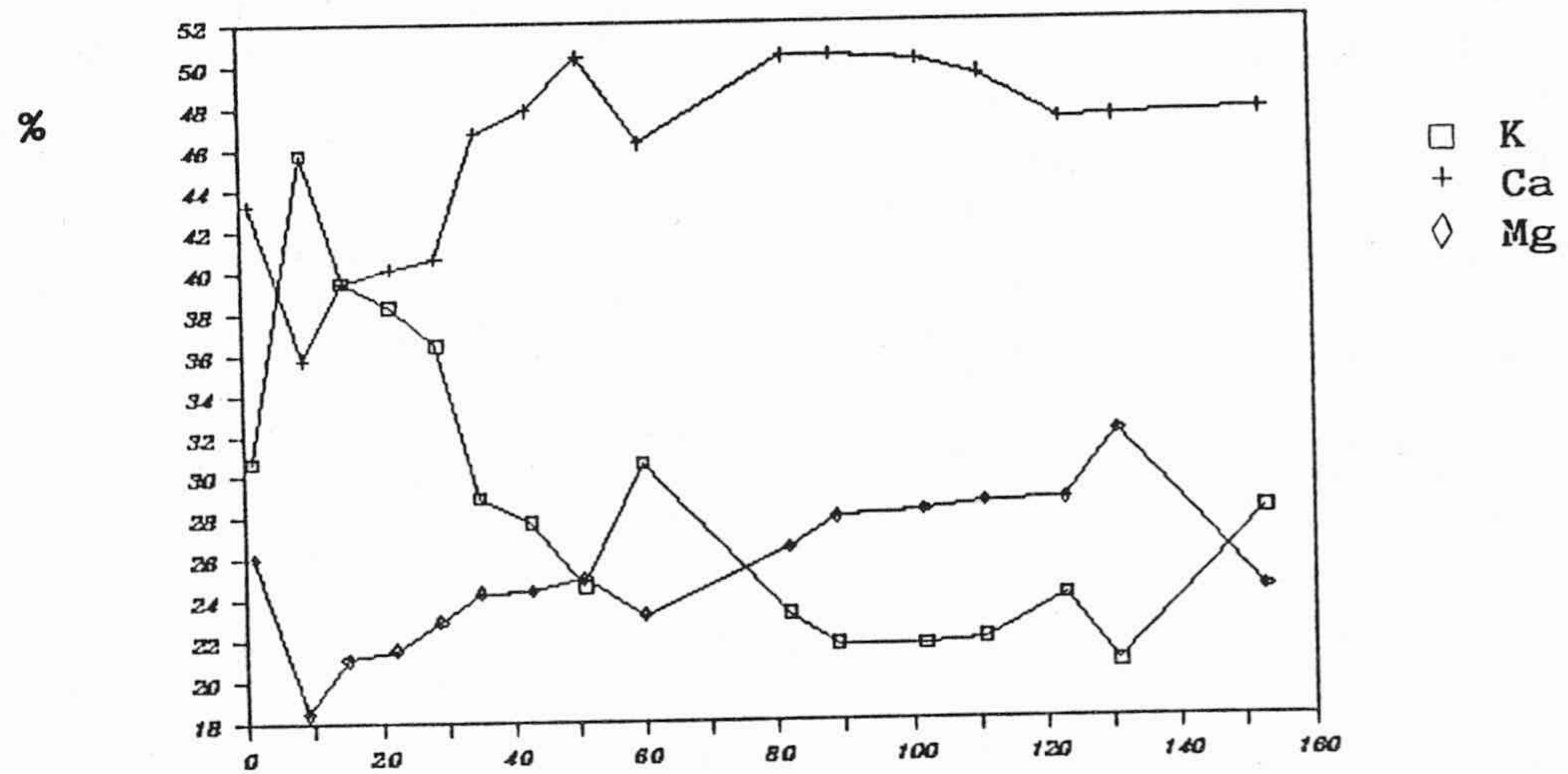
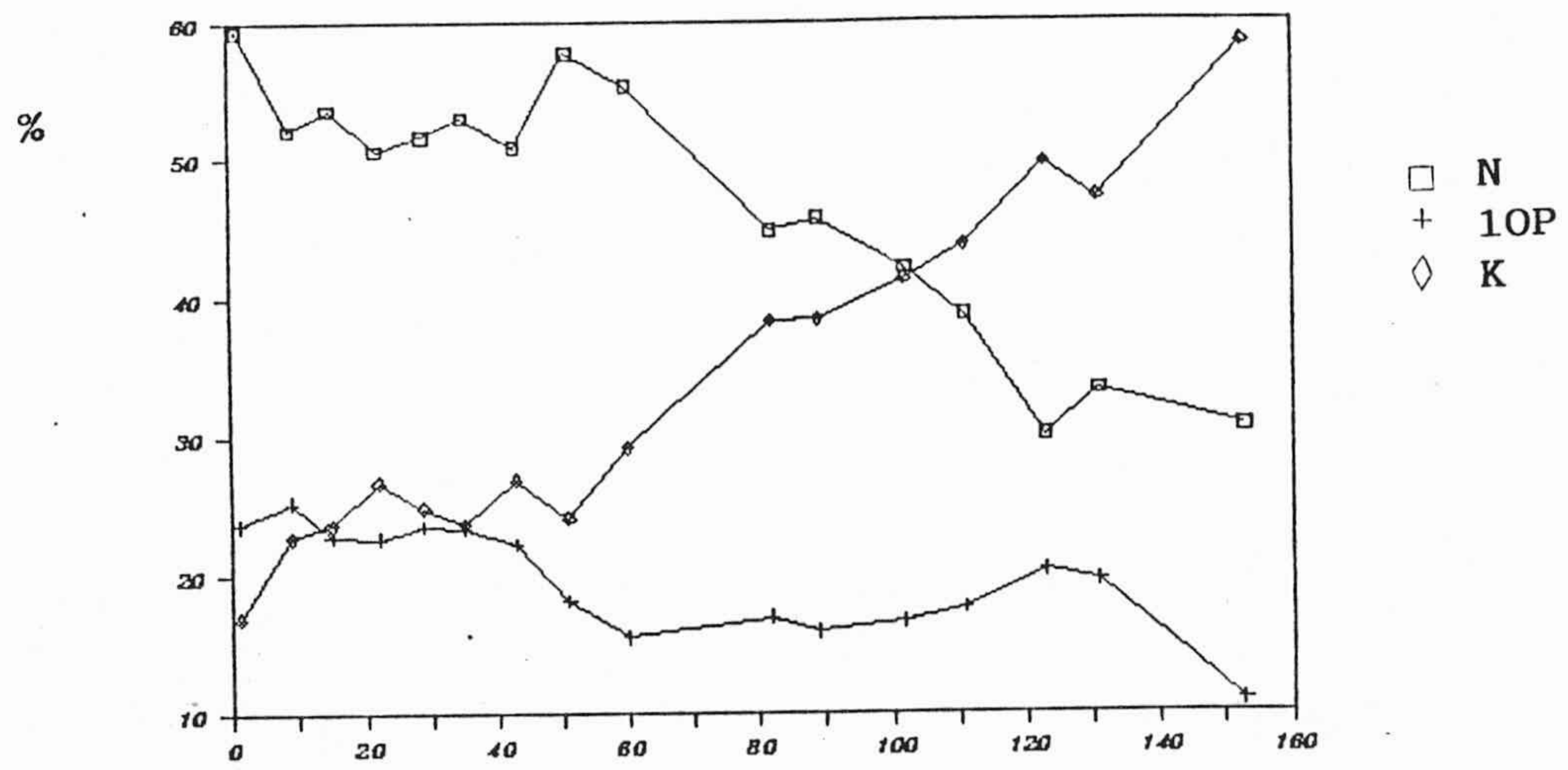


Figura nº 5. Variación de los equilibrios de macro y micro-nutrientes.

Boro

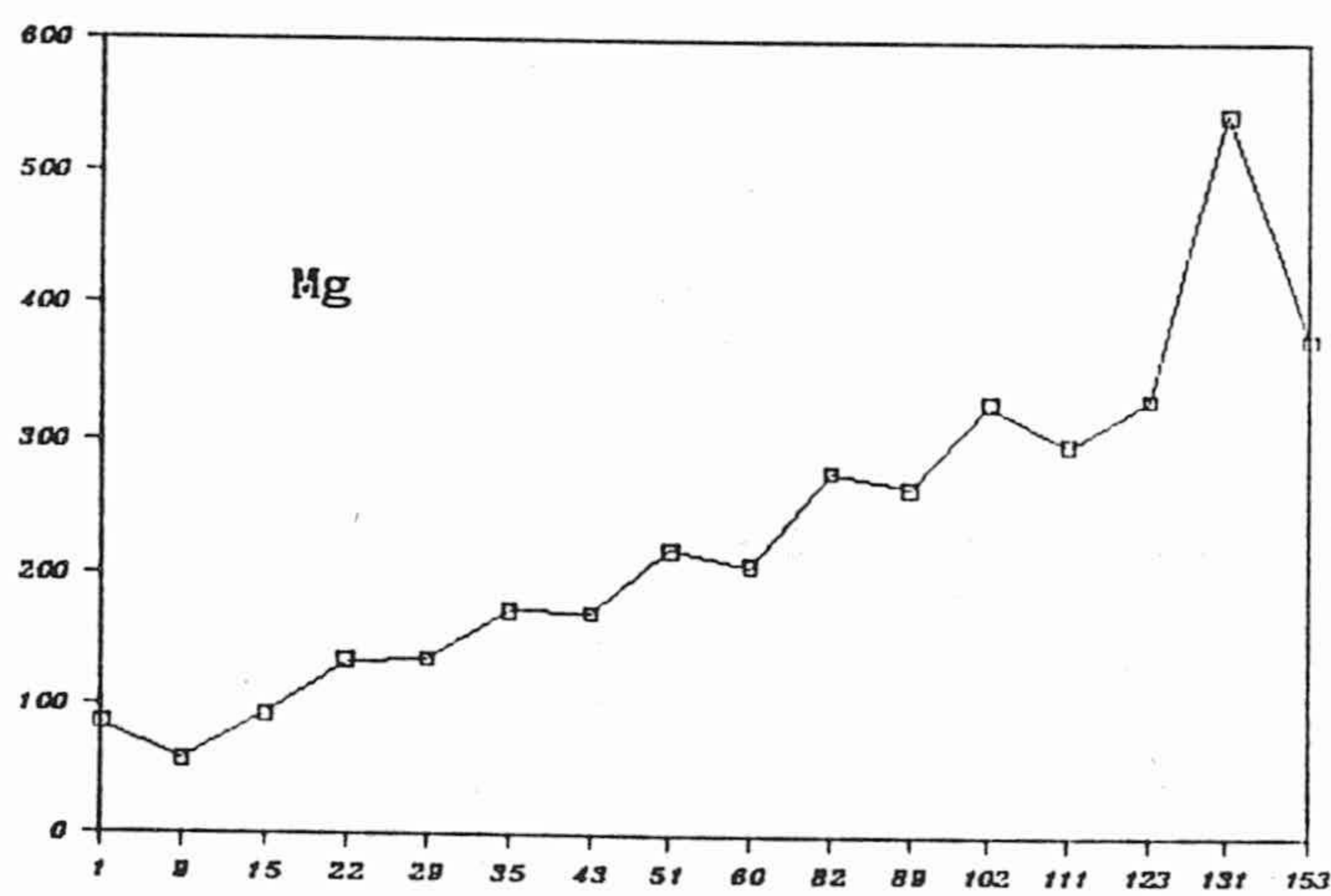
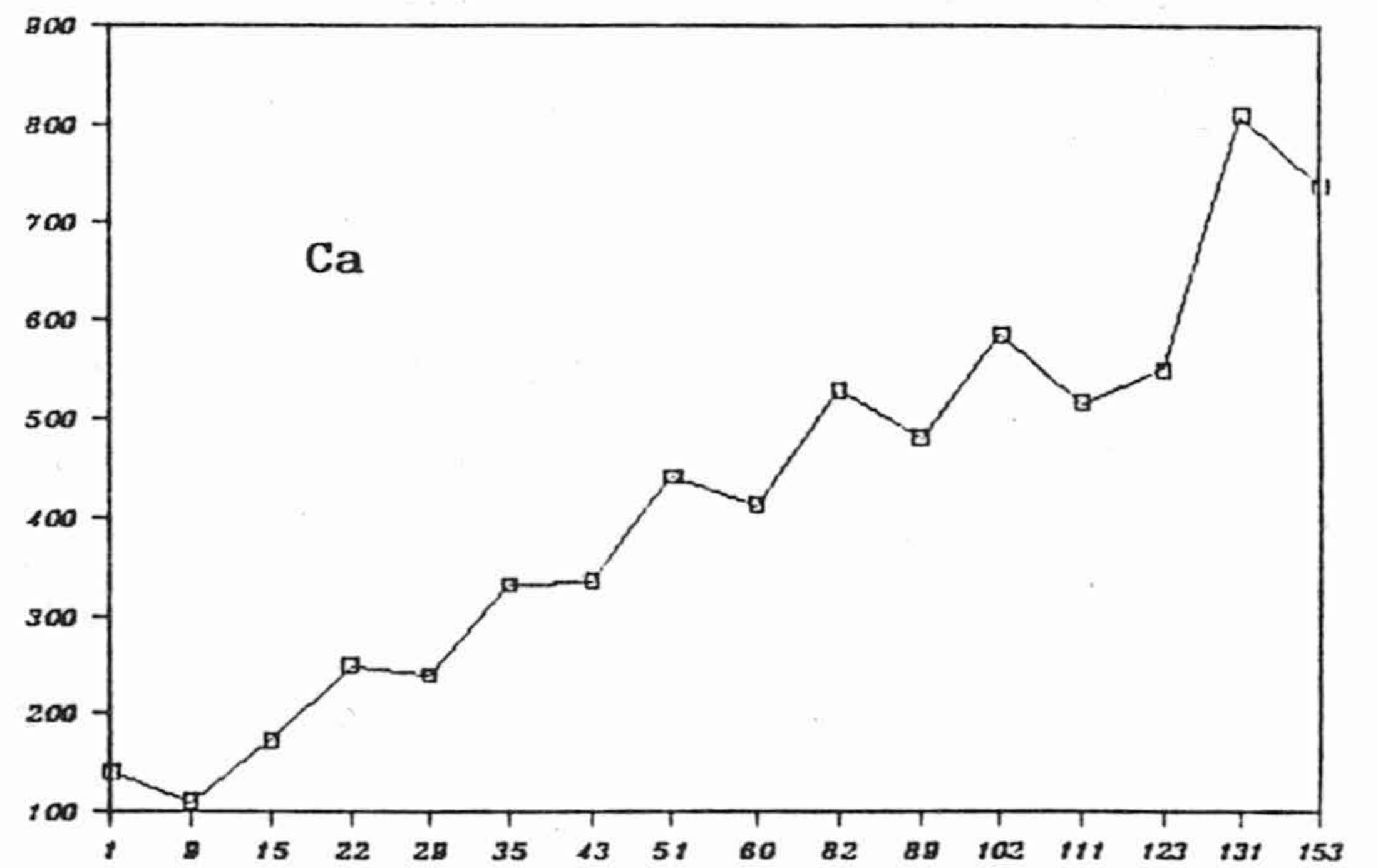
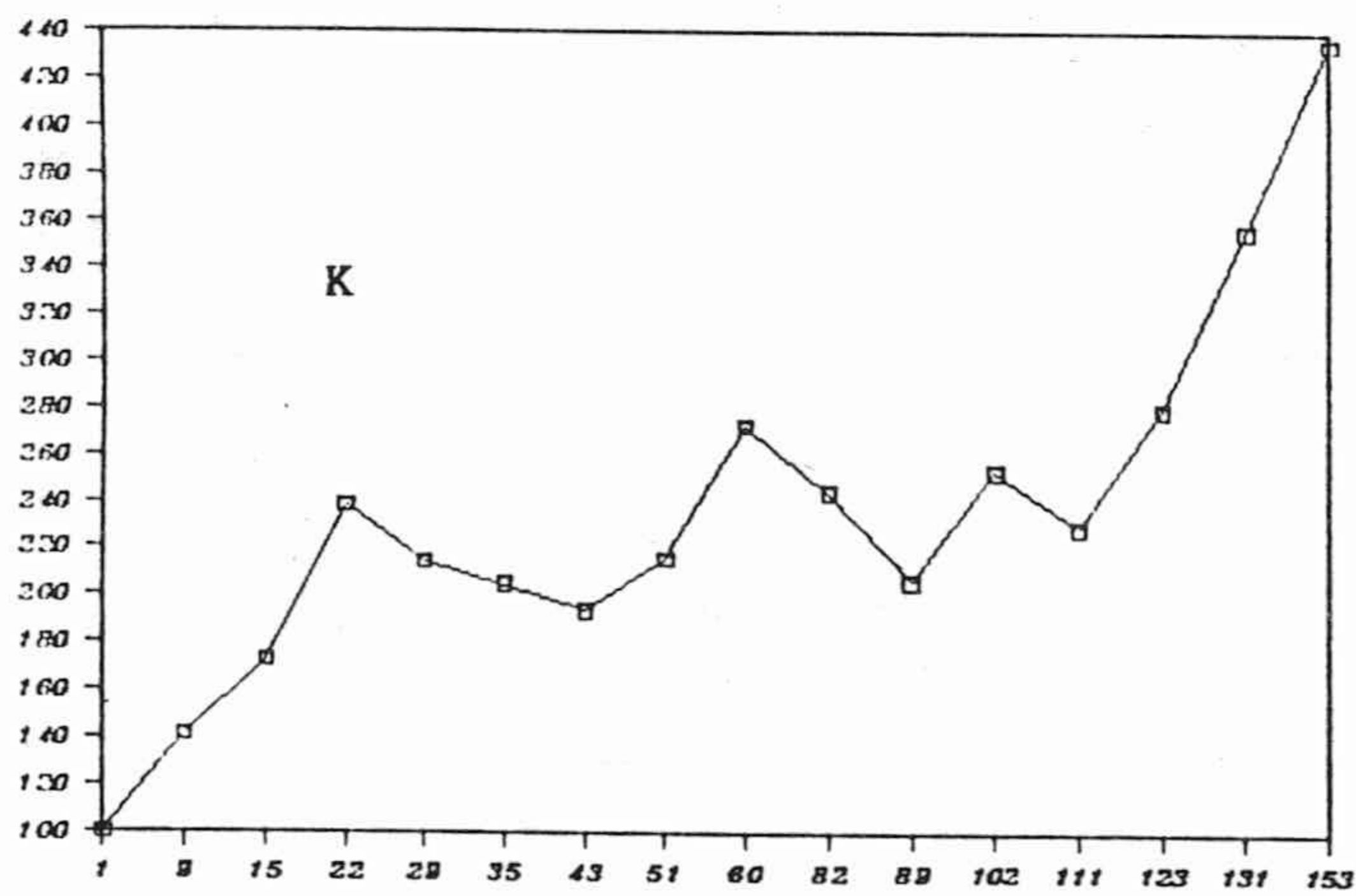
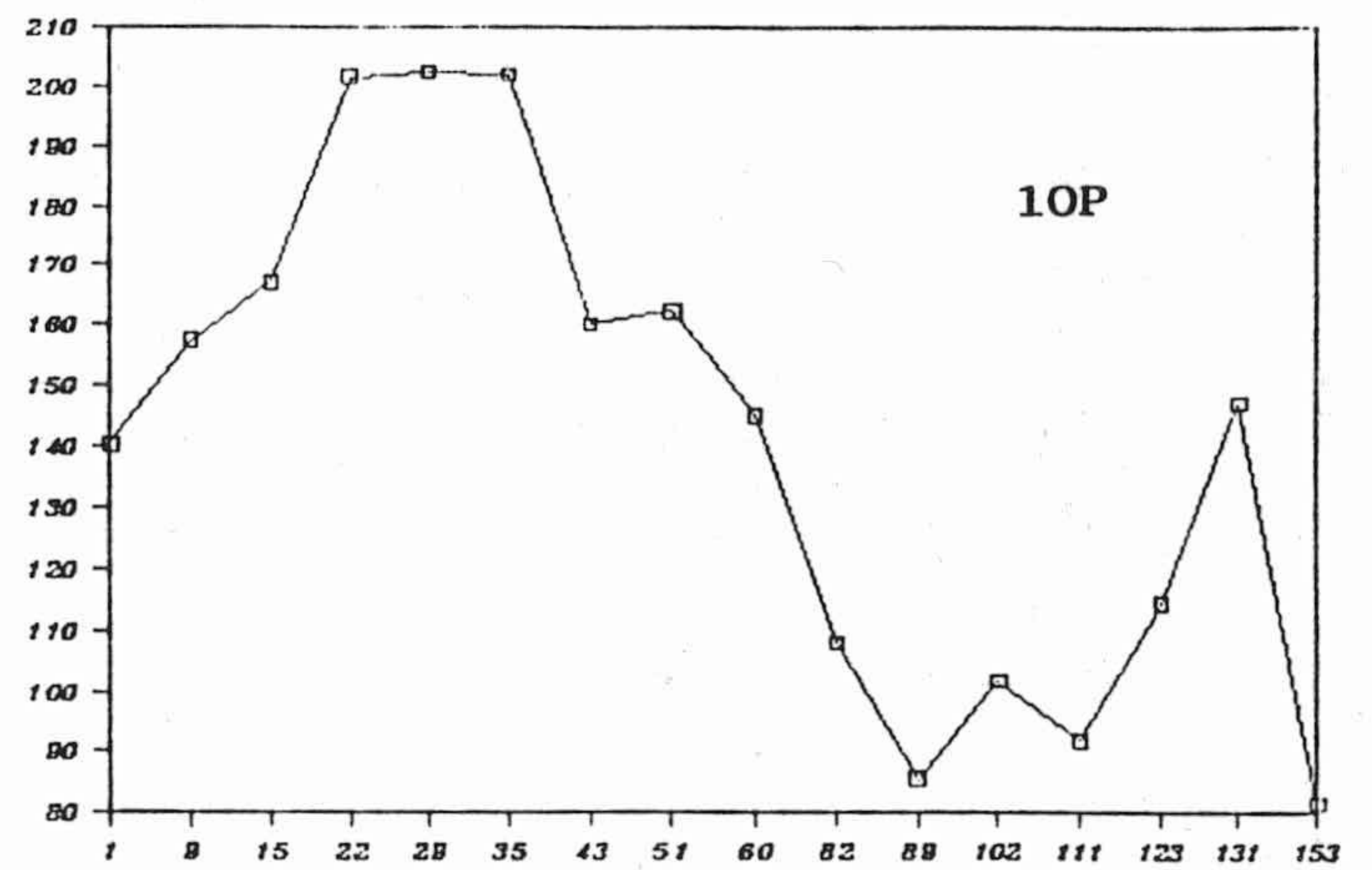
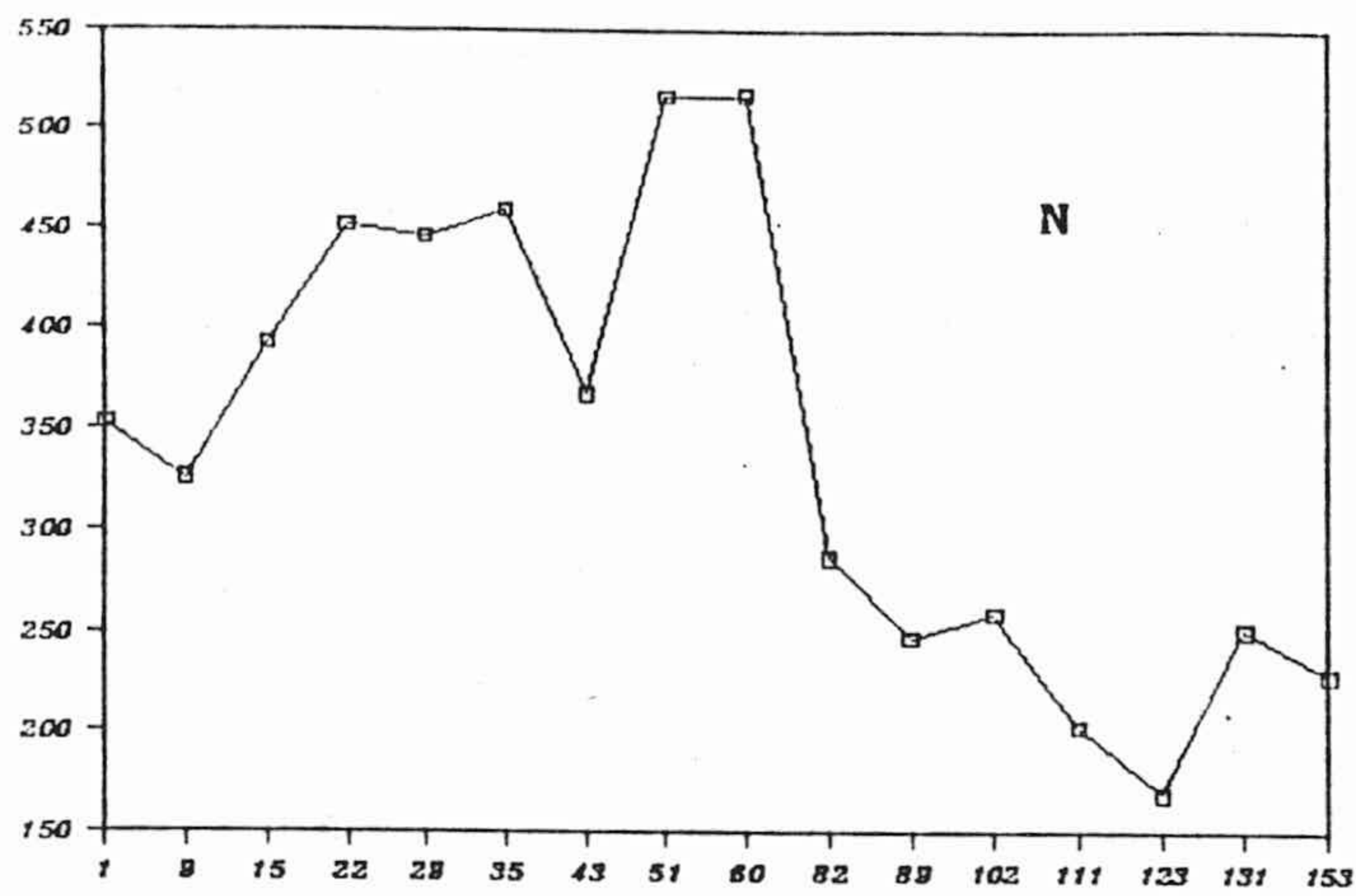
El boro disminuye ligeramente al comienzo del ciclo, para luego aumentar gradualmente, hasta que sufre una brusca caída en su concentración a final del verano. Puede ser debida a dificultades de transporte a través del xilema, por la escasez de agua disponible, ya que el nivel se recupera rápidamente con las primeras lluvias, hasta alcanzar el anterior. El aumento de concentración con el tiempo es significativo ($r=0,817$; $p<0,001$).

2.1.3 EQUILIBRIO DE NUTRIENTES

En las gráficas siguientes se muestra la evolución de las relaciones ternarias entre los principales nutrientes.

En el equilibrio N-10P-K (figura 5) se observa un claro antagonismo entre N y K: cuando uno sube, el otro baja, y al contrario. Las primeras semanas, sin embargo, se muestran aproximadamente constantes en torno a un equilibrio de 51-24-25, que indica una correcta proporción de N, pero algo baja la de 10P, que debería situarse en torno al 30%. El K, por tanto, aparece un poco alto.

Sin embargo, en julio y agosto la proporción de N baja casi continuamente, indicando un claro desequilibrio entre



Días

Figura nº 6. Evolución del contenido en macronutrientes de la hoja, expresados en µg.

consumo y suministro, mientras que la de K sube en proporción inversa, y el P fluctúa ligeramente.

Las variaciones de la proporción de N y de K son muy significativas frente al tiempo ($r=-0,777$; $p<0,01$ y $r=0,975$; $p<0,001$).

Los valores medios del equilibrio son 47-20-33, y nos indican que, si bien el N está a un nivel un poco bajo, pero aceptable, el 10P está muy bajo y el K alto, por lo que el fósforo aparece como limitante a lo largo de todo el ciclo.

En cuanto a la proporción Ca-K-Mg, (figura 5) se observa un aumento significativo del Ca ($r=0,669$; $p<0,01$) que tiene un comportamiento antagónico al K.

El K desciende a lo largo del ciclo significativamente ($r=-0,733$; $p<0,01$), de forma antagónica también con la proporción de Mg, que aumenta significativamente ($r=0,712$; $p<0,01$).

Después de las primeras semanas, en que se alcanza el valor más bajo de K y el más alto de Ca, tienden a estabilizarse las proporciones en torno a un equilibrio de 50-22-28. El nivel de Ca es correcto, mientras que el de K aparece bajo y el de Mg alto.

En el conjunto del ciclo, los valores medios de este equilibrio de Ca-K-Mg son 45,8-29,0-25,2 por lo que aparece bastante equilibrado y semejante al encontrado para otras plantas (ESTEBAN, 1982), aunque Ca aparece un poco bajo y el

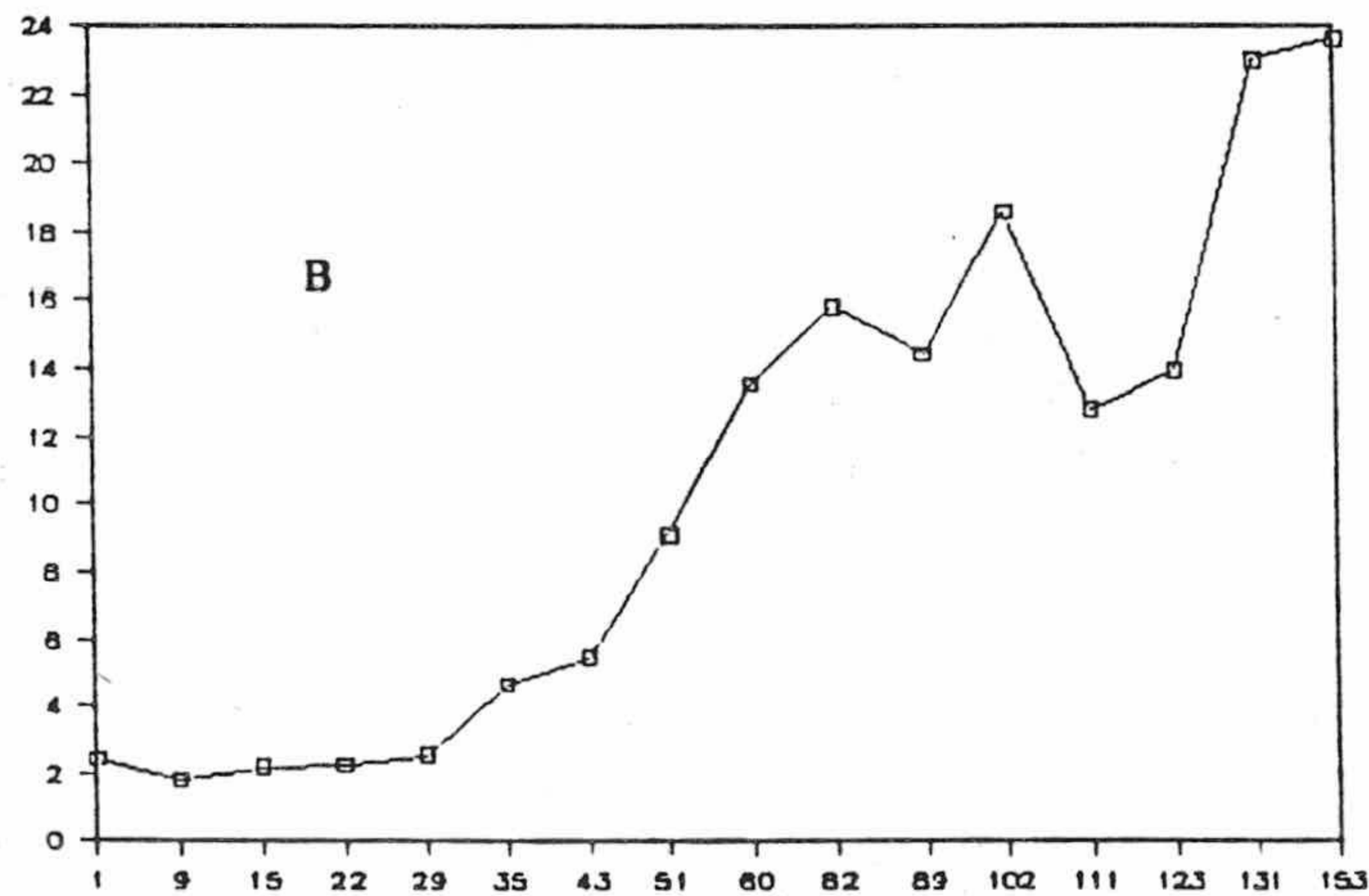
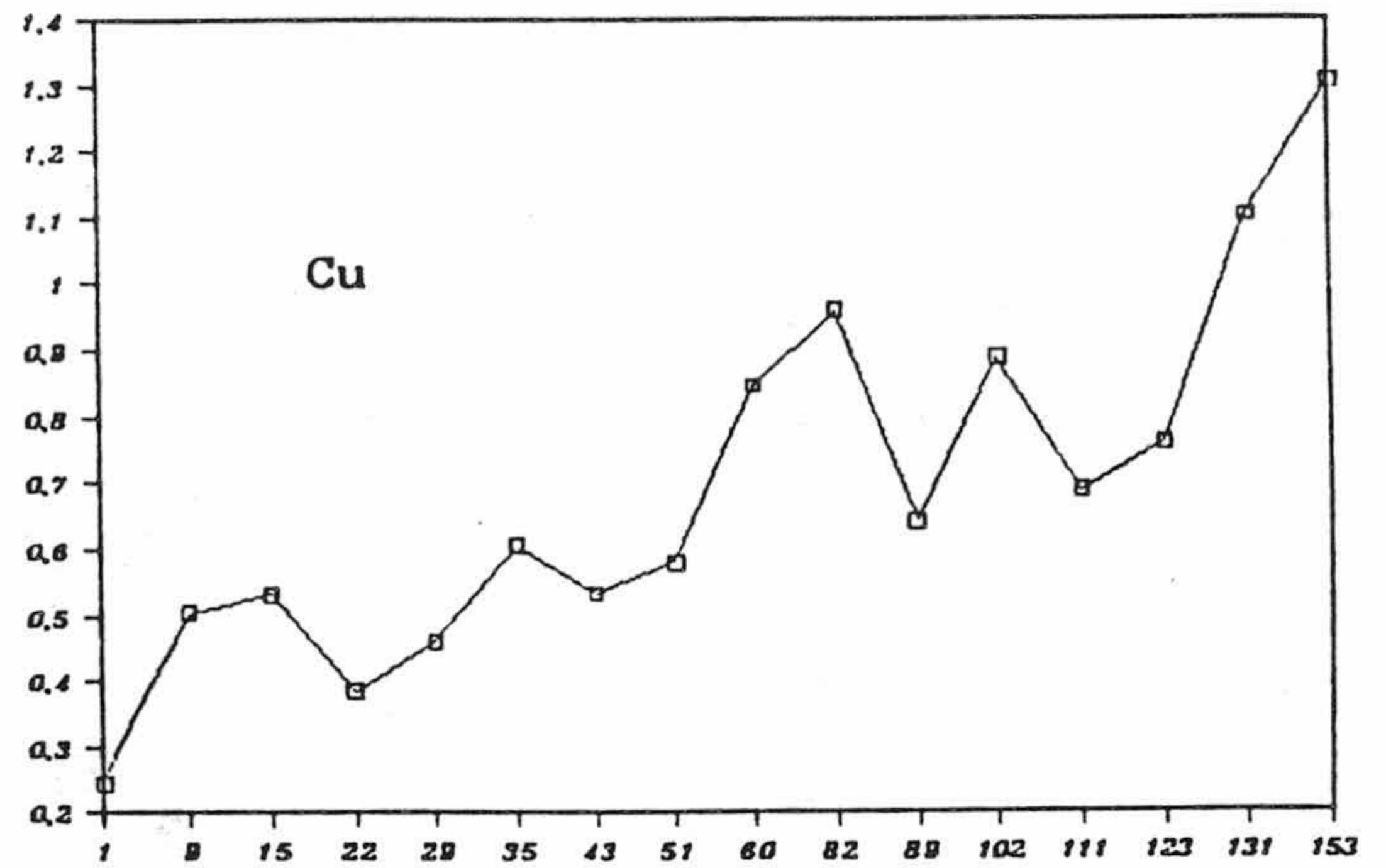
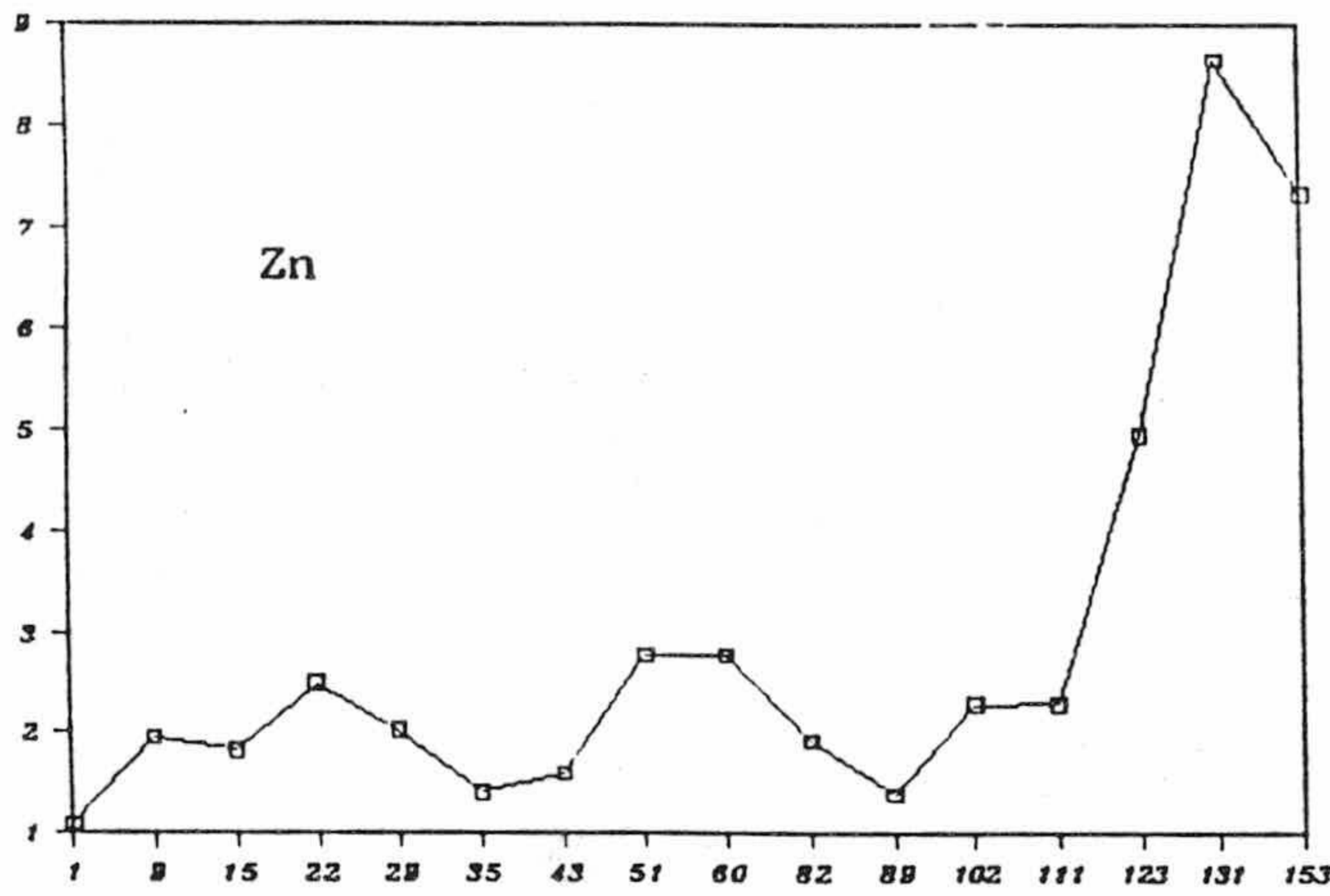
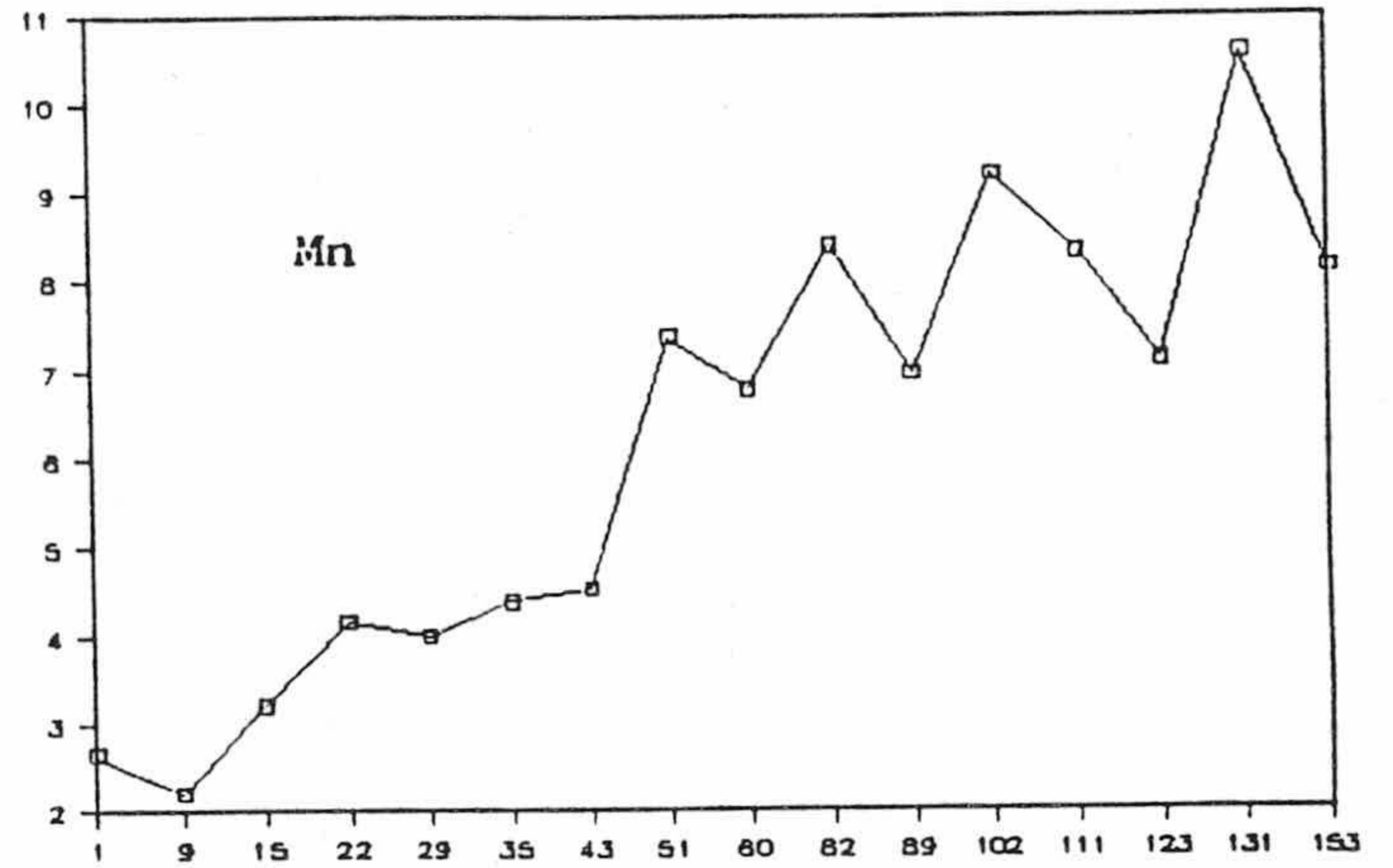
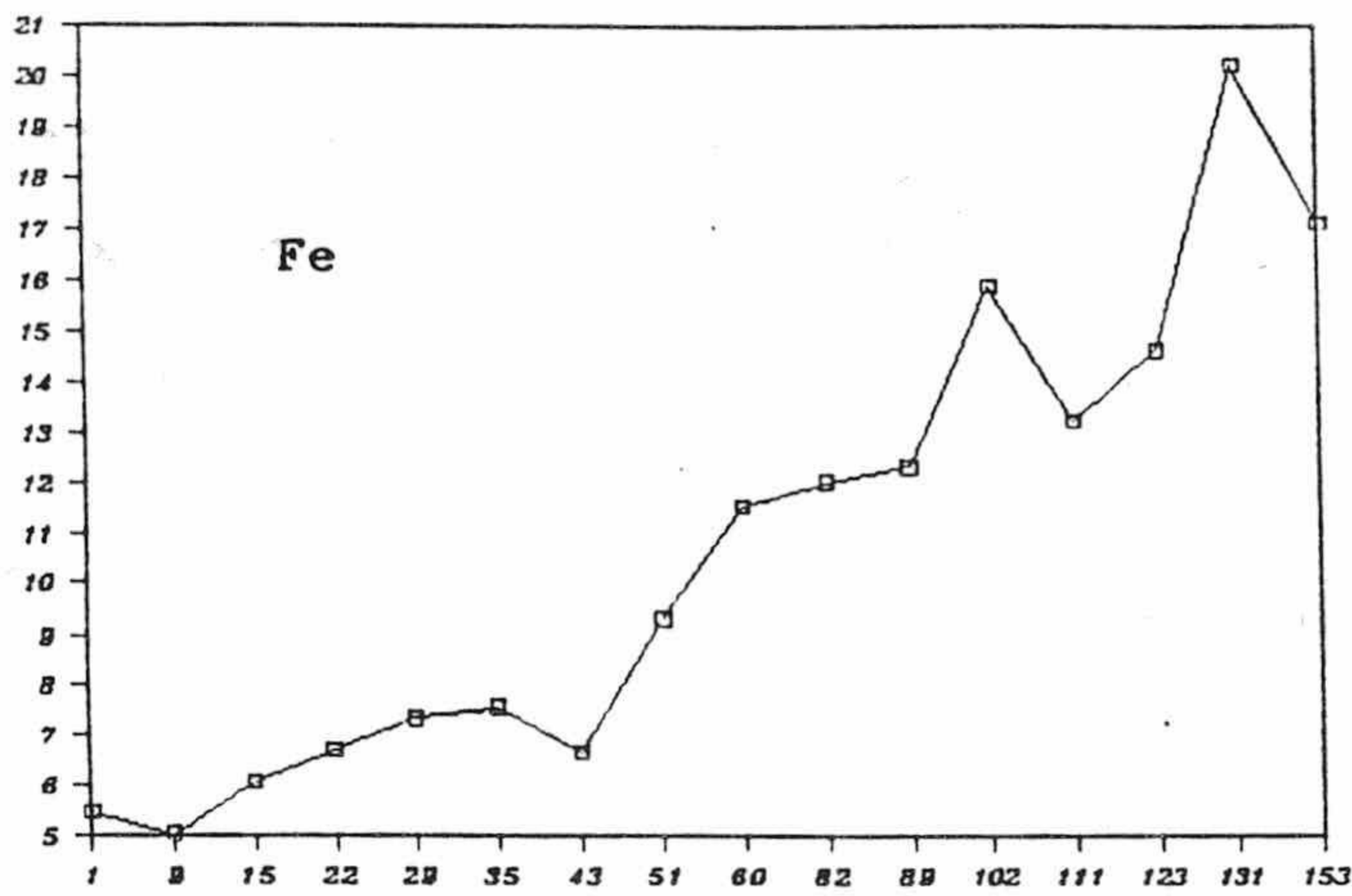
Mg alto.

Por lo que respecta a micronutrientes, el equilibrio Fe-Mn-Zn (figura 5) nos muestra un comportamiento antagónico entre Fe y Mn significativo ($r=-0,51$; $p<0,05$).

En general, los tres micronutrientes se mantienen en niveles relativamente constantes, por lo que no muestran variaciones significativas con el tiempo. Los valores medios se sitúan en 54,4-31,4-14,2.

2.1.4 CONTENIDO DE NUTRIENTES EN LA HOJA

La cantidad total de nitrógeno en la hoja (figura 6) está caracterizada, como la de fósforo, por un período de acumulación, que en este caso tiene lugar hasta mediados de julio, seguido de un descenso paulatino hasta septiembre, en el que la activación metabólica causada por las lluvias y un descenso de temperaturas hace que aumente la cantidad de N. Al final del ciclo, la hidrólisis de las proteínas y su retirada previa a la senescencia (CHAPIN Y KEDROWSKI, 1983 ; RALHAN & SINGH, 1987) la hace disminuir. A principios de julio se observa un marcado descenso del contenido de N de las hojas, junto a una disminución en el peso medio de éstas.



Días

Figura nº 7. Evolución del contenido en micronutrientes de la hoja, expresados en µg.

Se podría atribuir a la limitación del crecimiento impuesta por las condiciones ambientales, de frío relativo y abundantes lluvias, más que a una variación en la actividad metabólica de los compuestos nitrogenados.

El fósforo sigue una conducta semejante a la del N, con la excepción de que no se recupera el nivel previo tras los días de lluvia de primeros de julio.

Así pues, el período de acumulación de P es inferior al del N, y abarca poco más de un mes.

A partir de esa fecha disminuye hasta que las temperaturas y las lluvias de final del verano propician una mayor absorción.

La retirada previa a la senescencia hace disminuir notablemente el contenido de P en la hoja.

El resto de los elementos aumenta con el tiempo, de forma directamente proporcional en los casos del Ca y Mg (figura 6) que no se llegan a estabilizar.

Fe, Mn y Zn también aumentan, pero en ellos se notan más los estados fisiológicos, como la retranslocación que tiene lugar hacia los frutos a comienzos de julio y el estrés de final de verano, con la reacción similar a la de otros nutrientes con la llegada de las lluvias y la posterior senescencia (figura 6).

El Zn, sin embargo, se mantiene prácticamente estable

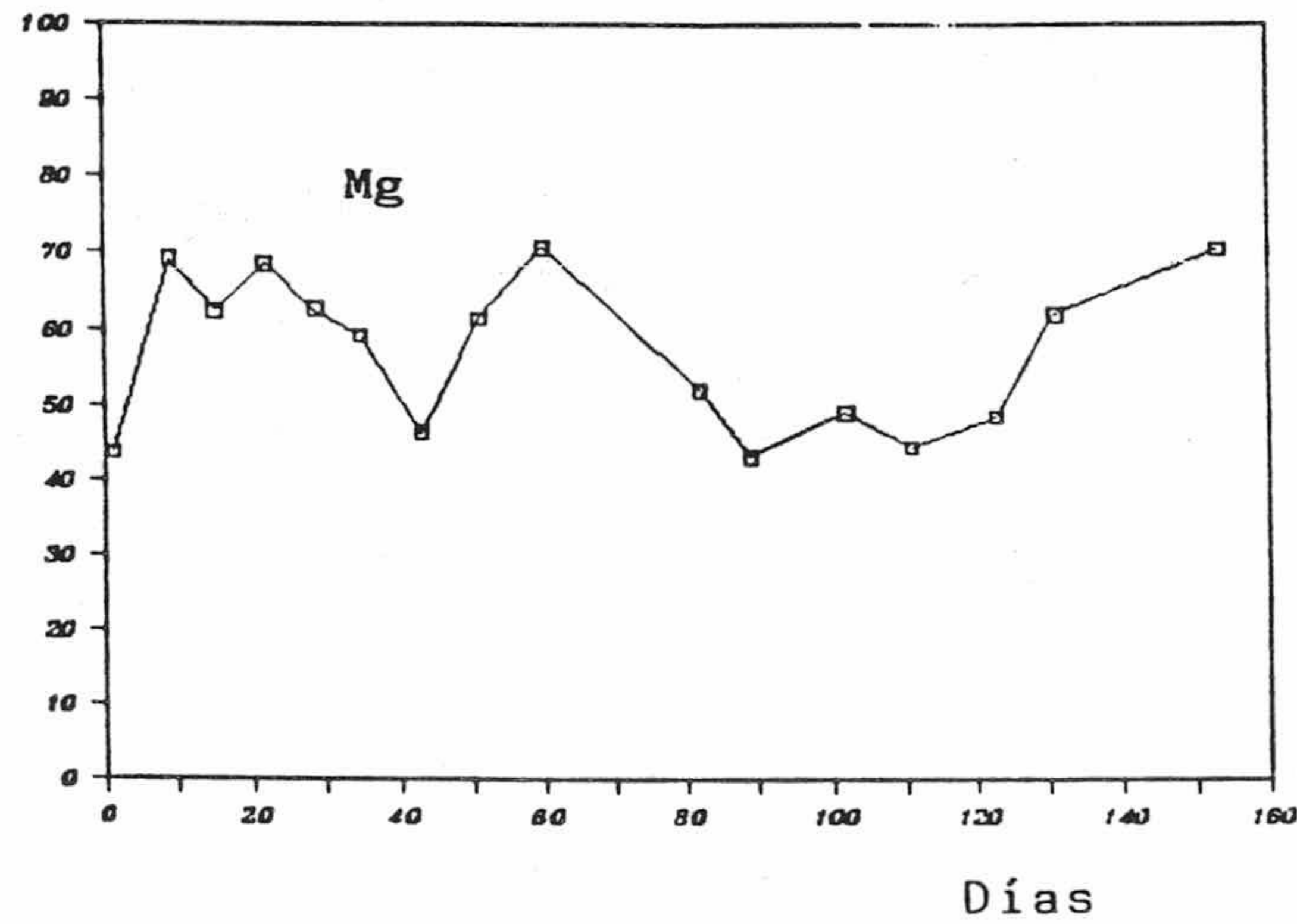
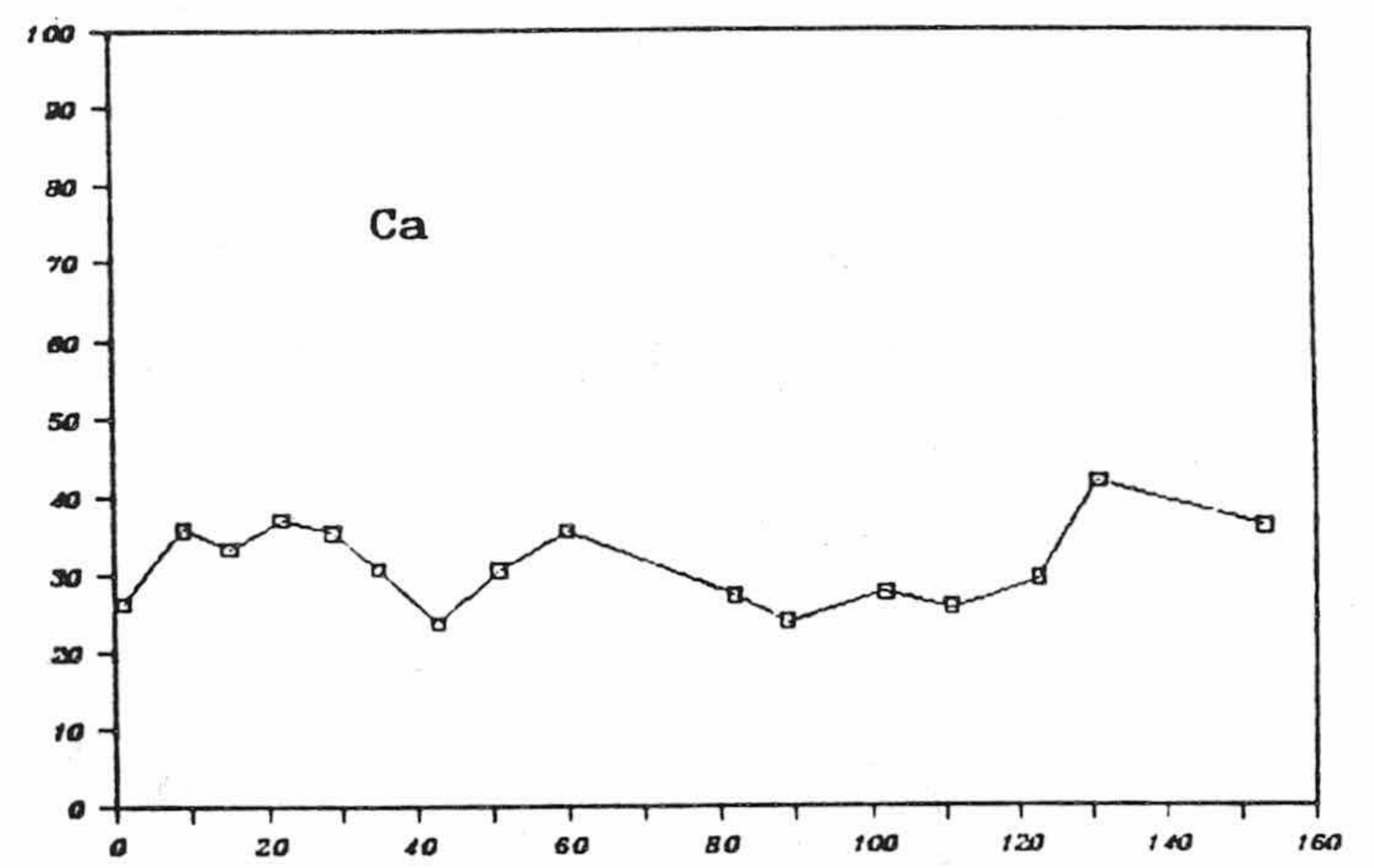
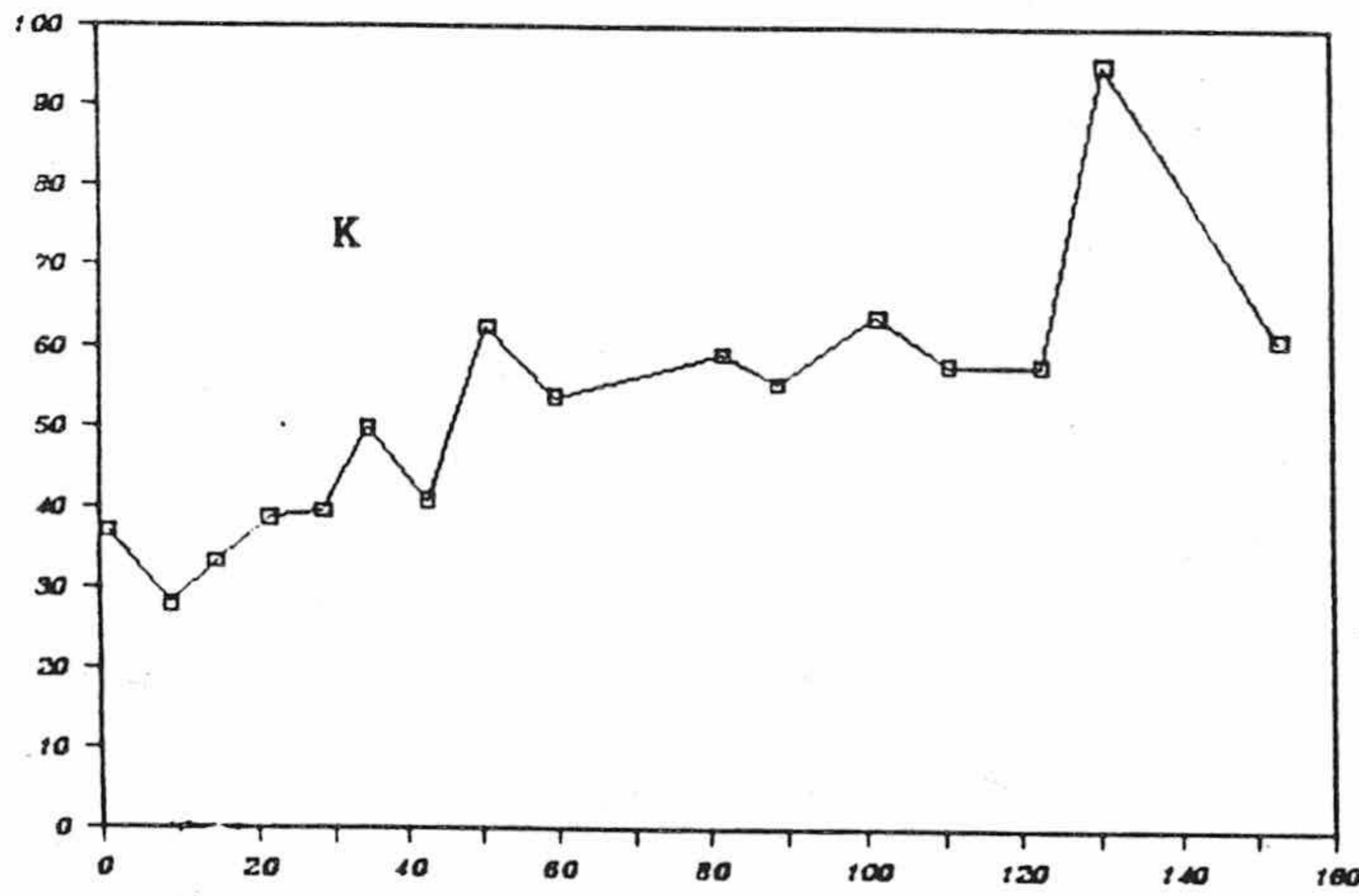
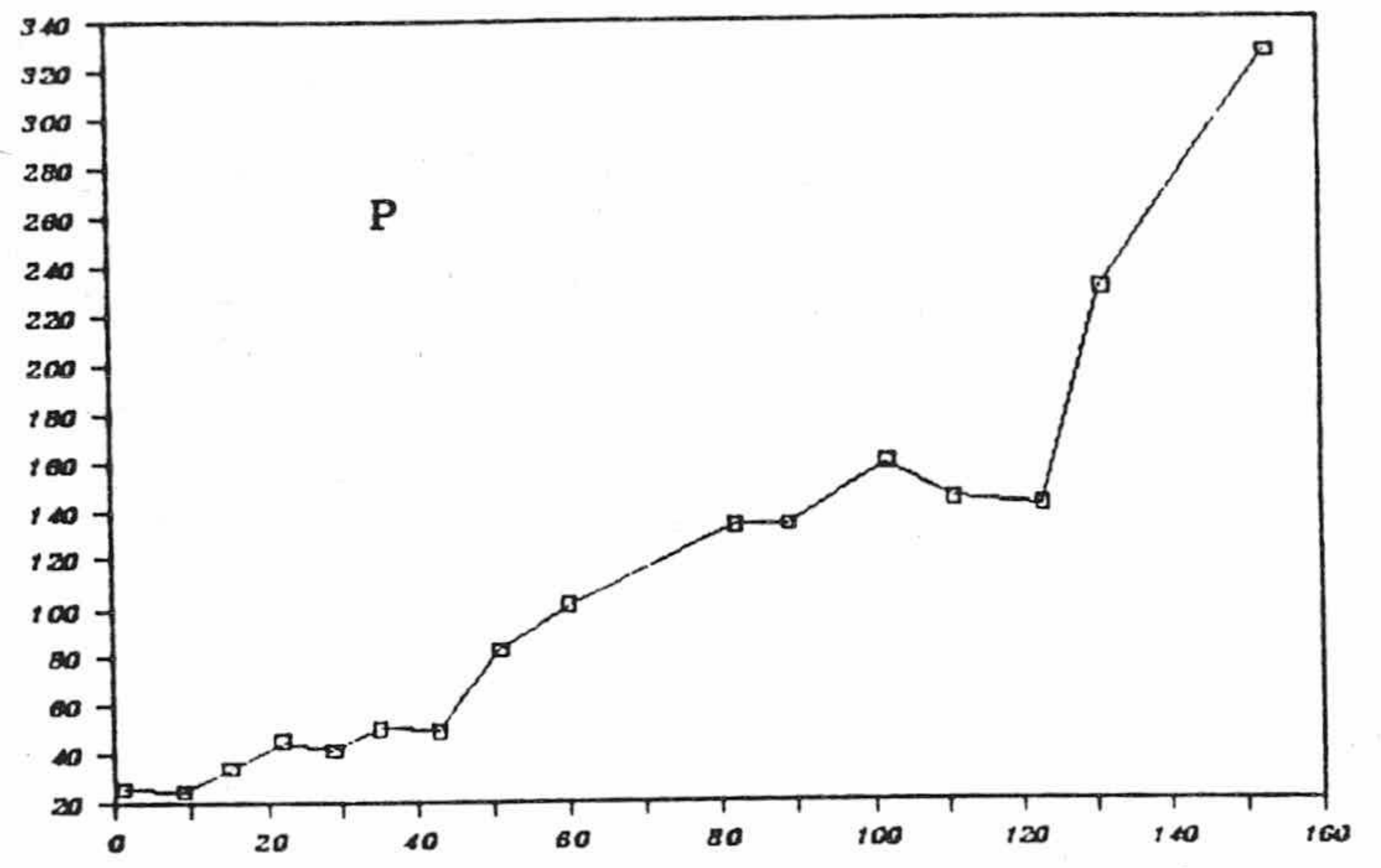
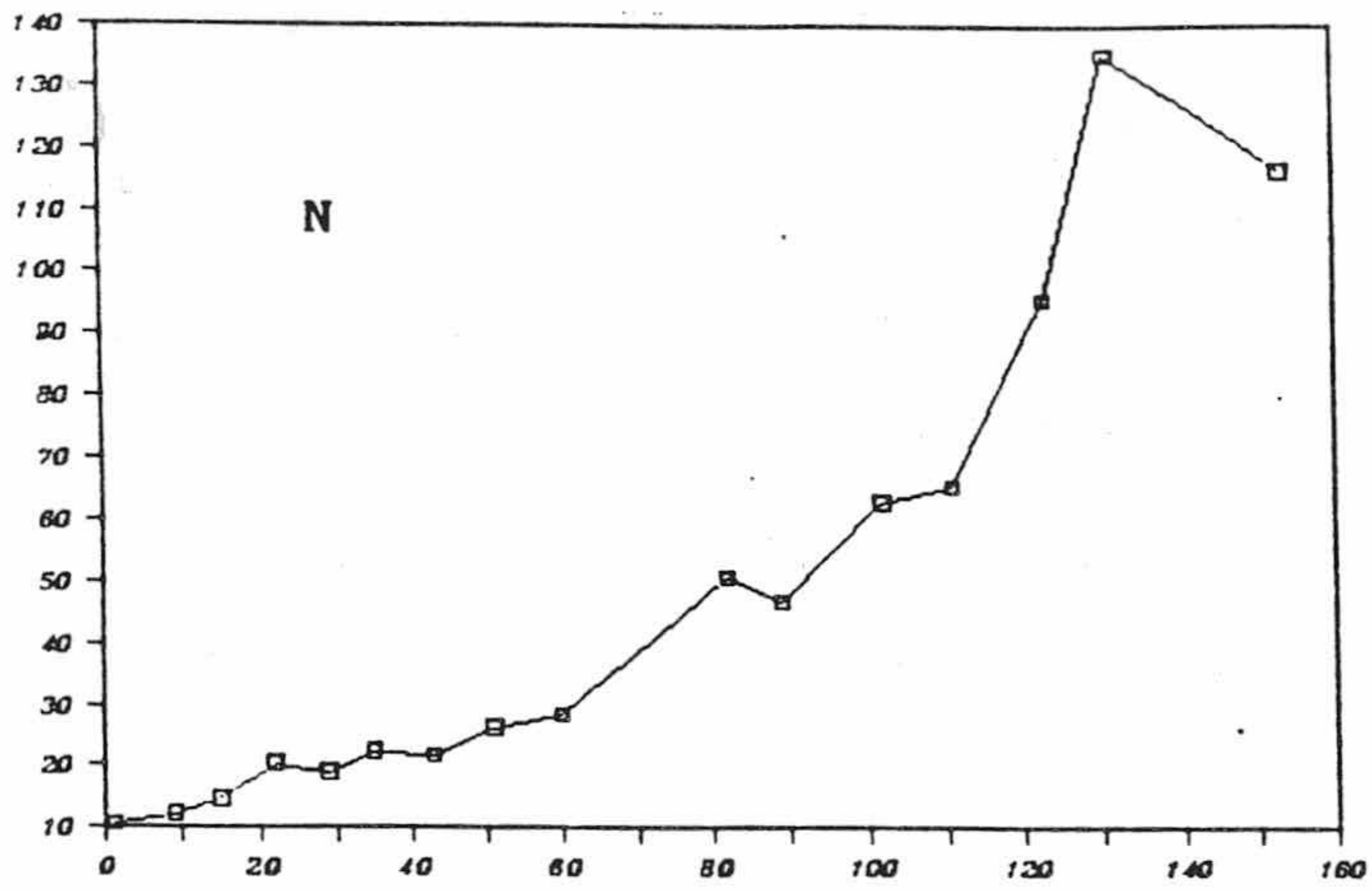


Figura nº 8. Eficiencia en el uso de los nutrientes a lo largo del ciclo. En ordenadas, peso seco/porcentaje en hoja; en abscisas, el tiempo.

durante todo el ciclo, aumentando bruscamente al final.

El Cu aumenta a lo largo del ciclo, reflejando los estados fisiológicos ya mencionados y dando muestras de gran movilidad.

El contenido en B de la hoja aumenta continuamente hasta el final del verano, momento en el que decae bruscamente para iniciar luego su recuperación.

En todos los nutrientes, excepto K y Cu, se observa un descenso más o menos marcado al final del ciclo, que corresponde a la retranslocación previa a la abscisión de la hoja.

2.1.5 EFICIENCIA EN EL USO DE LOS NUTRIENTES

El concepto de eficiencia en el uso de los nutrientes, aplicado a la planta en crecimiento, es un índice que nos puede permitir el seguimiento de la absorción de un nutriente determinado y, secundariamente, conocer su importancia en el metabolismo en el instante considerado.

Si el nutriente fuese el único limitante del crecimiento, el aumento de peso de la hoja o de la planta sería directamente proporcional a la concentración, mostrando la curva de la eficiencia una pendiente unidad. A medida que

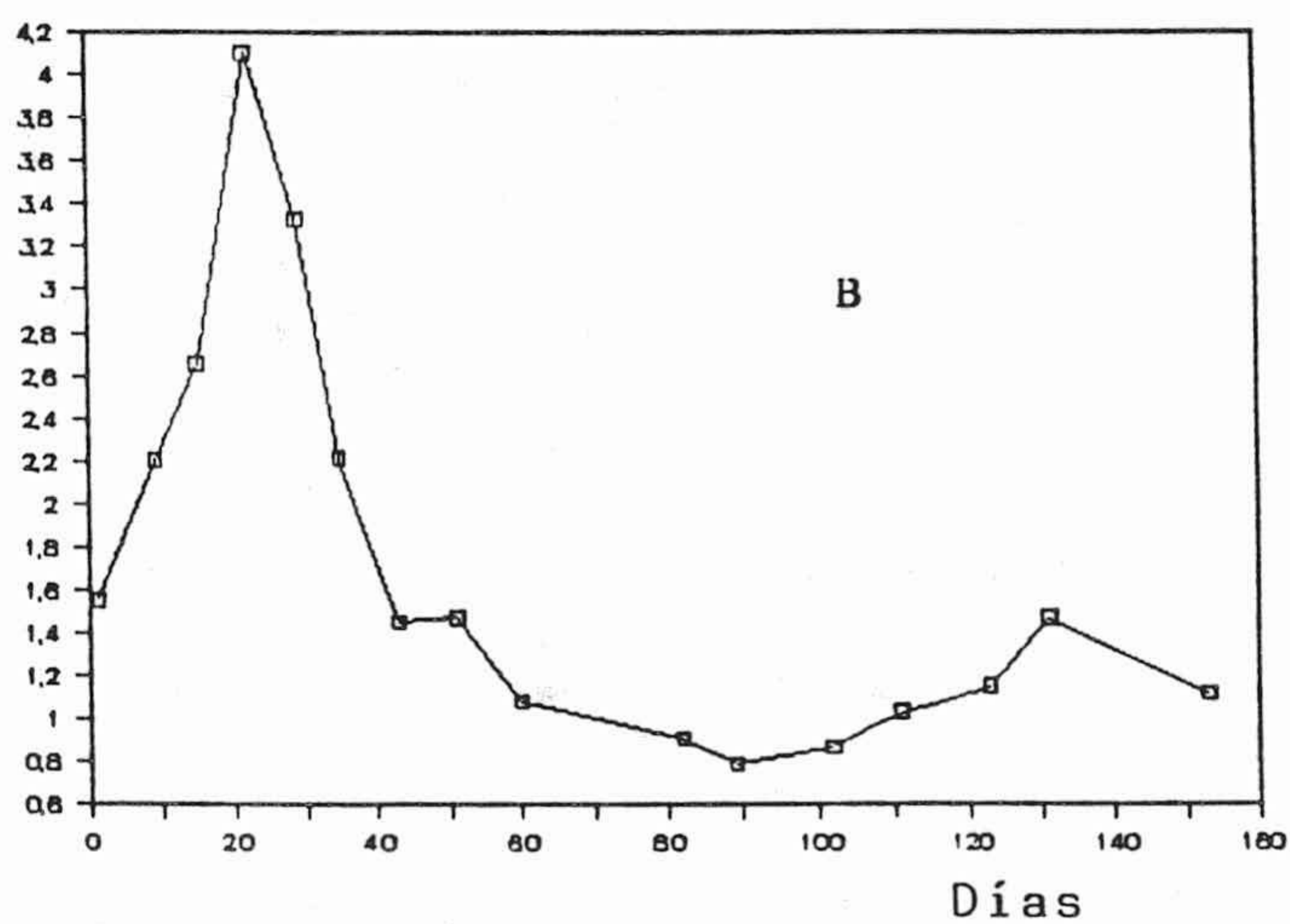
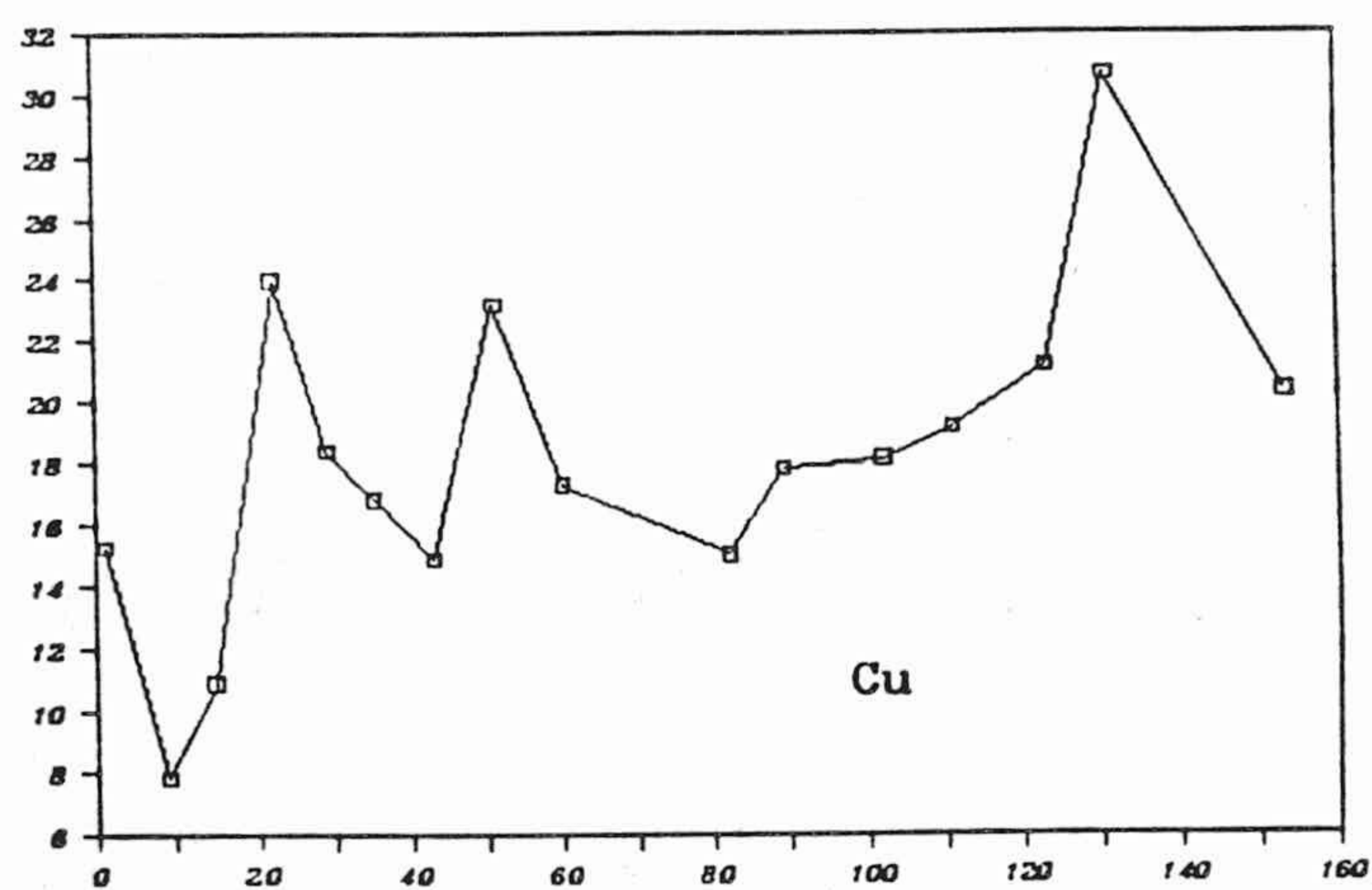
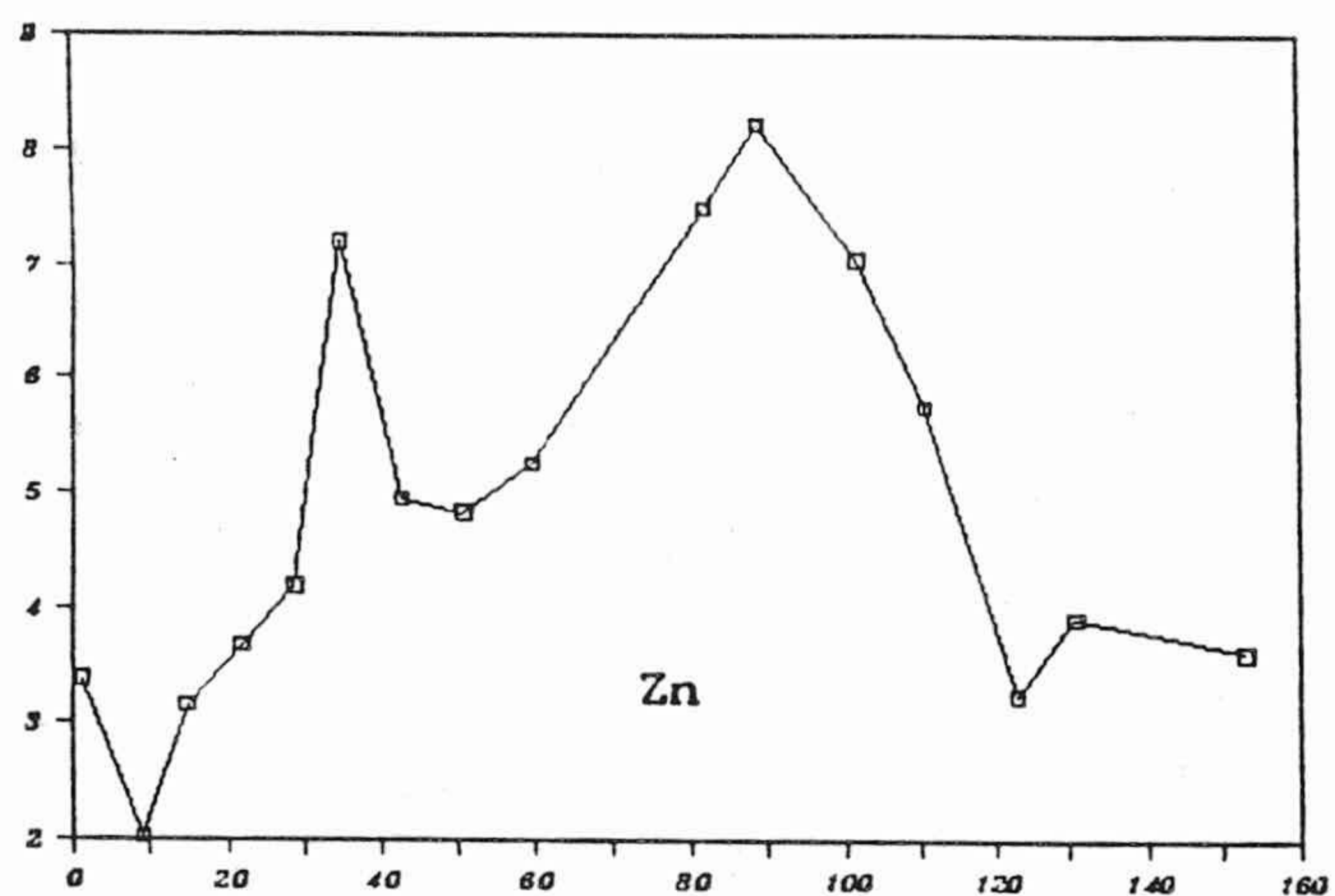
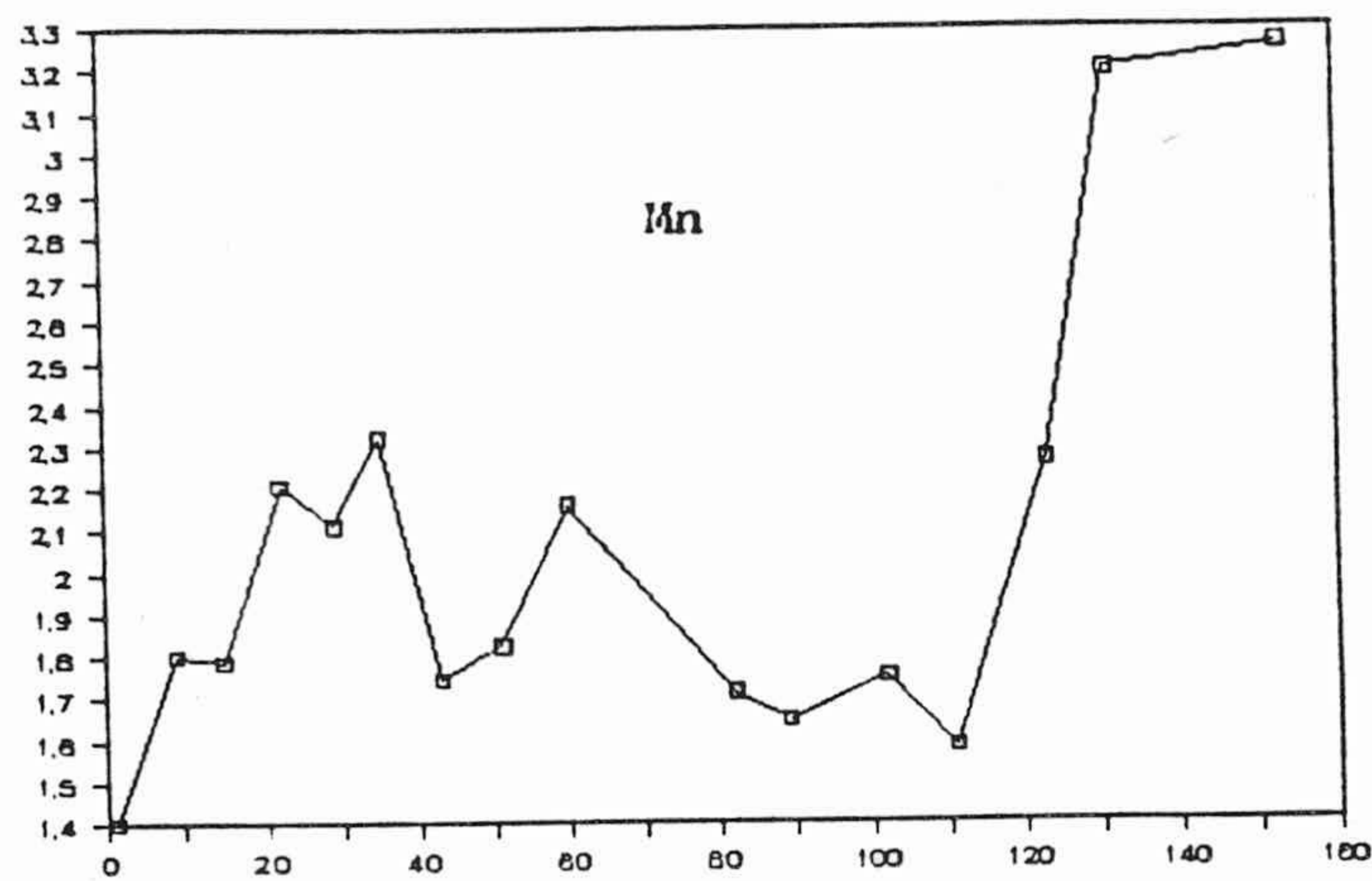
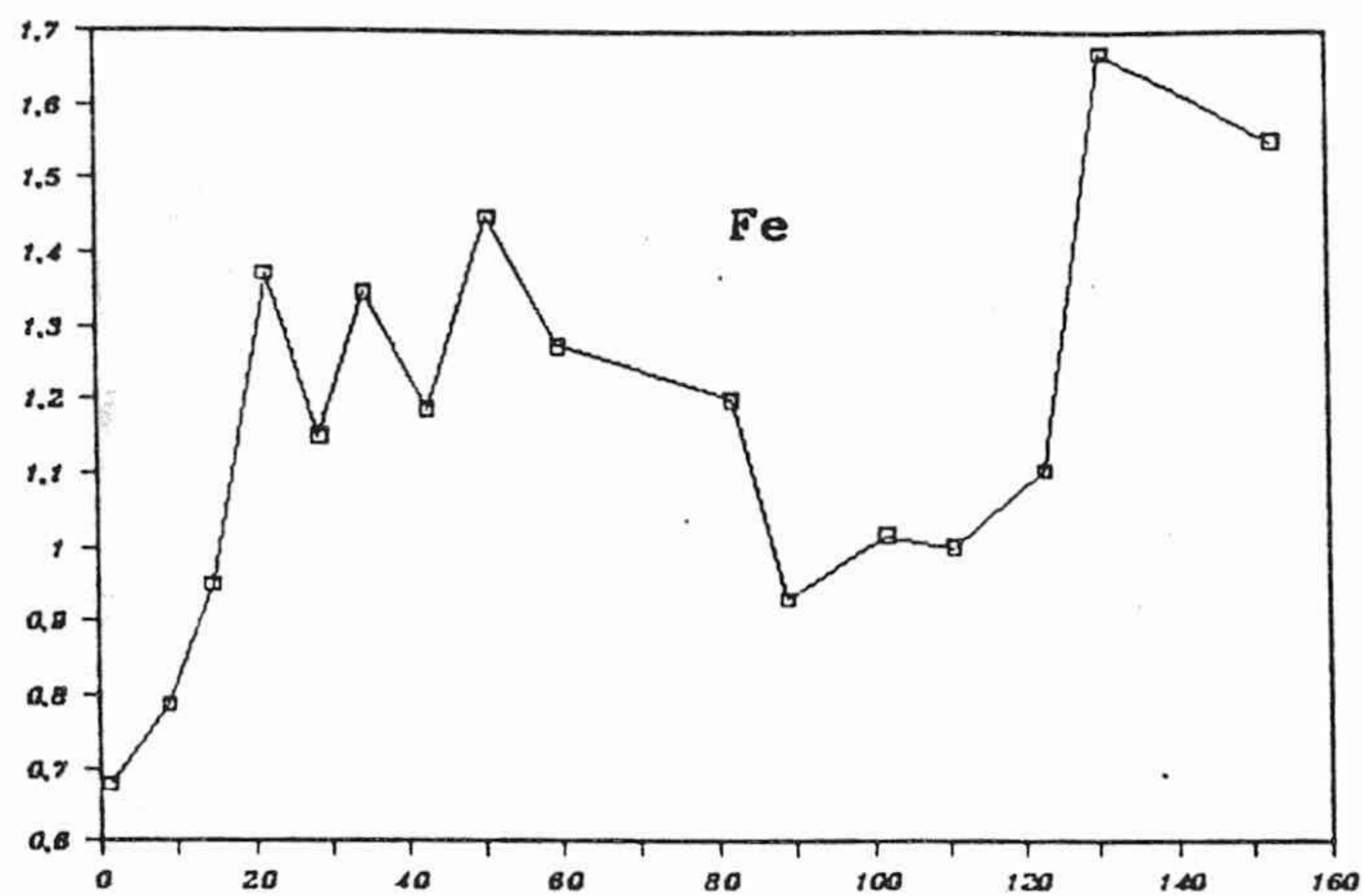


Figura nº 9. Eficiencia en el uso de los micronutrientes a lo largo del ciclo vegetativo. En ordenadas, PS/ppm; en abscisas, el tiempo.

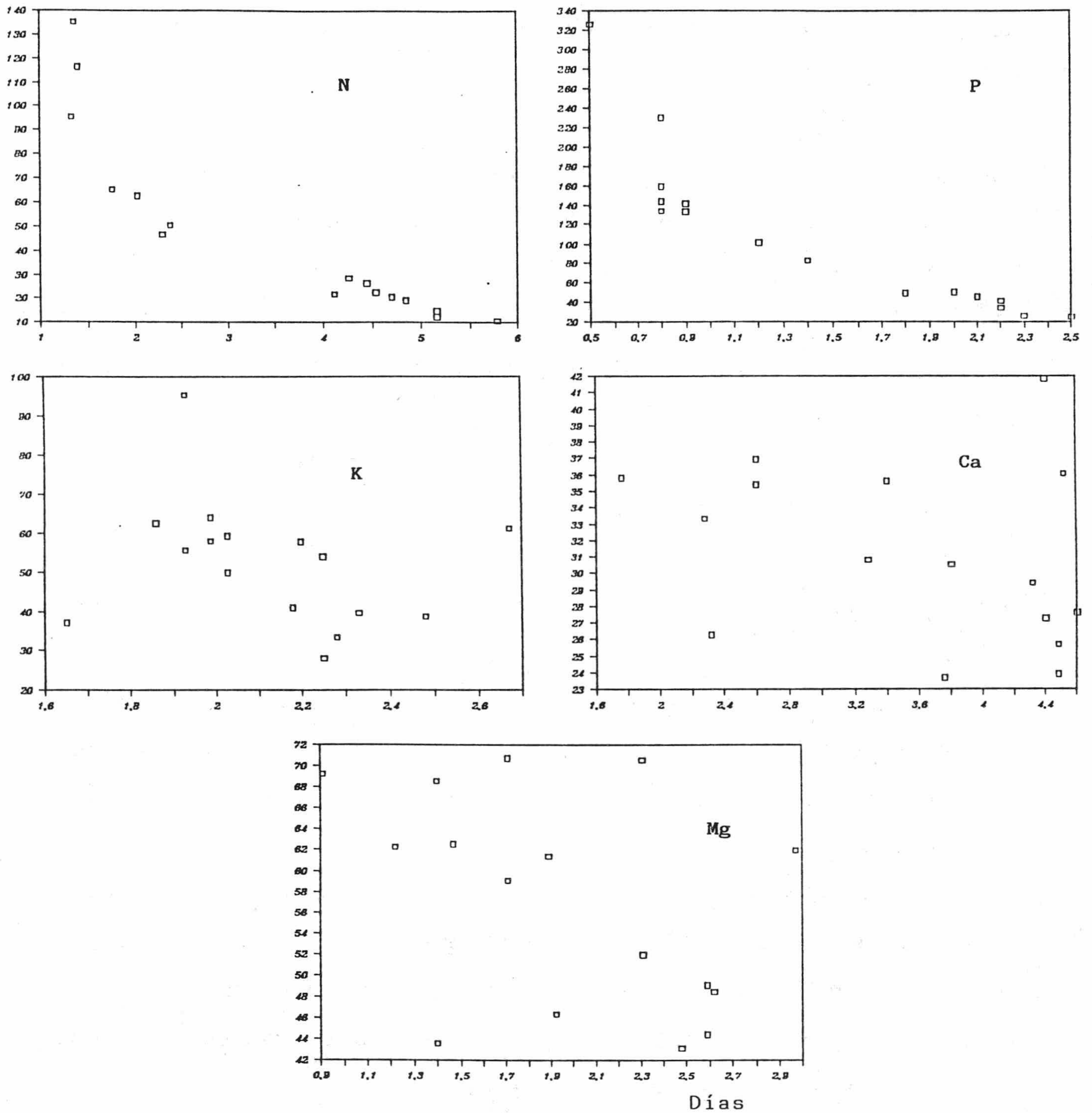


Figura nº 10. Relación de la eficiencia en el uso de los nutrientes con la concentración en la hoja. En ordenadas, eficiencia y en abscisas concentración.

ésta disminuya, el nutriente considerado será menos limitante, dependiendo el crecimiento entonces de otros factores.

En la hoja activa, aplicando en el mismo concepto de eficiencia en el uso de los nutrientes, se puede llegar a la conclusión de VITOUSEK (1982) y otros autores, en el sentido de que a una menor concentración corresponde una mayor producción (figuras 10 y 11).

Esto está claro para el N, por ejemplo, ya que al principio del desarrollo de la hoja está siempre a una mayor concentración que al final, mientras que la velocidad de crecimiento de la hoja es superior a medida que pasa el tiempo. Es debido a que, al principio, la maquinaria implicada en la producción de materia orgánica es mucho más reducida que al final, por lo que la eficiencia de fijación de carbono es menor.

Si observamos la relación entre producción (en términos de PS de la hoja) y la proporción de nutriente invertida (figuras 8 y 9) observamos el distinto comportamiento de los elementos.

La eficacia del N va aumentando con el paso del tiempo de forma continua, de tal modo que cada vez una menor proporción de N produce una mayor cantidad de materia orgánica. El crecimiento de la eficiencia es exponencial, si exceptuamos la parte final de la curva, en la que la disminución del peso de la hoja hace bajar la eficiencia.

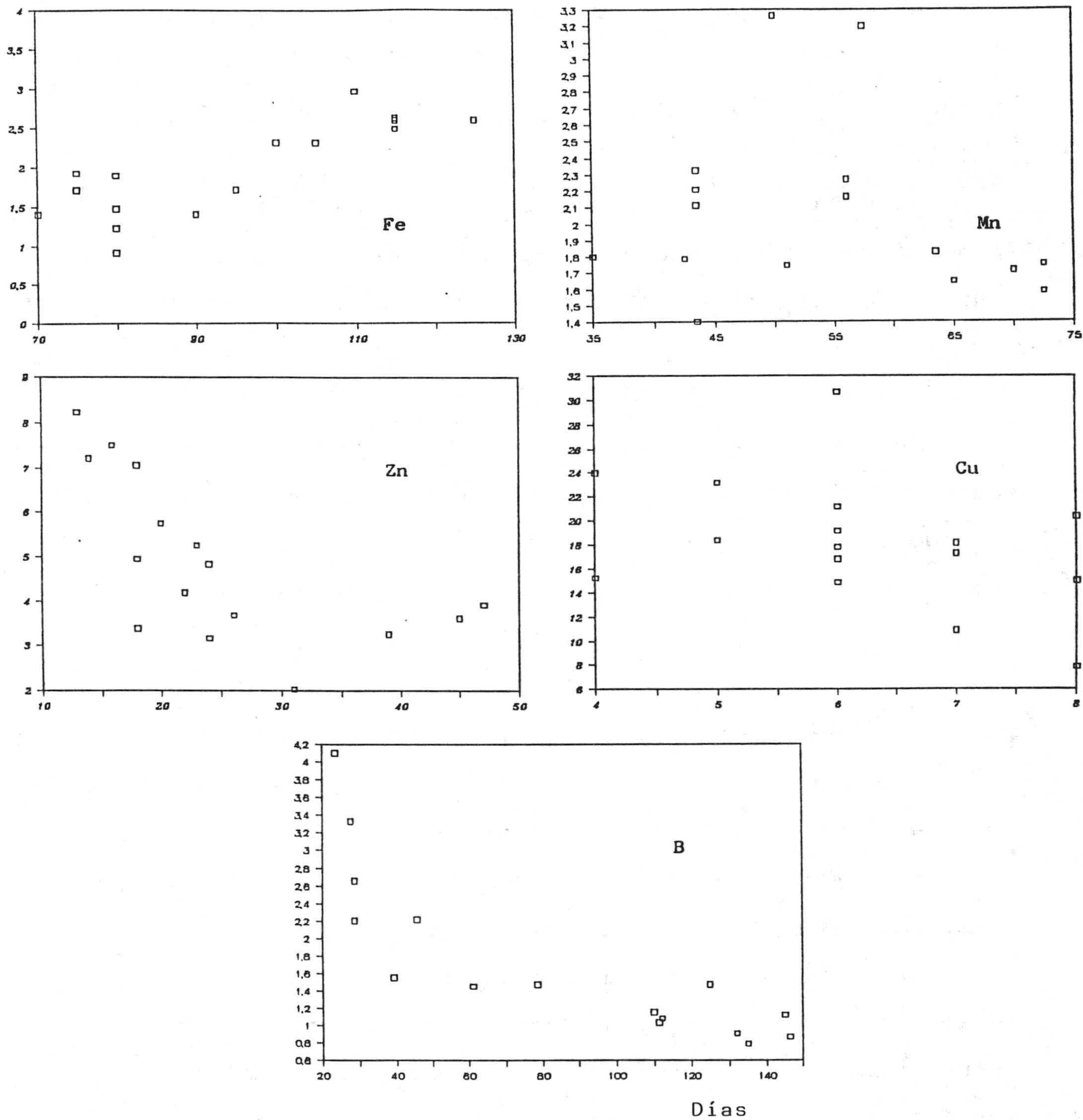


Figura nº 11. Variación de la eficiencia en el uso de los nutrientes con la concentración en hoja. En ordenadas, eficiencia; en abscisas, concentración.

Algo semejante ocurre con el fósforo, aunque presenta varios escalones en la curva, uno de ellos importante, debido a la ralentización del crecimiento causado por motivos ambientales.

El potasio, sin embargo, aunque en general tiende a aumentar su eficiencia, lo hace de modo mucho menos rápido que los otros dos nutrientes mencionados, con una gran tendencia a mantenerse constante. Puede ser debido a que se presente en exceso en la hoja.

Más estabilidad todavía presenta el Ca, que se mantiene durante todo el ciclo dentro de un estrecho margen de productividad. El magnesio también se puede considerar constante, en este sentido, aunque presenta oscilaciones mayores que el Ca.

La eficiencia del hierro aumenta rápidamente al principio del ciclo; luego tiende a estabilizarse e incluso a bajar para aumentar finalmente. En conjunto, se puede considerar que su eficiencia aumenta a lo largo del ciclo, aunque es más importante al principio, cuando por su escasez puede originar lo que se denomina clorosis de crecimiento.

La eficiencia del Mn permanece aproximadamente constante a lo largo del ciclo, y al final aumenta rápidamente. Por el contrario, el Cinc presenta un aumento general hasta mediados de agosto y a partir de ahí desciende rápidamente.

El cobre, con altibajos, tiende a aumentar y el boro,

que aumenta al principio rápidamente, desciende casi continuamente a partir del primer mes, con una elevación a comienzos de septiembre, consecuencia del súbito descenso de concentración que se produce en esa época.

La mayor parte de los elementos presentan una disminución de la eficiencia a final del ciclo, en los días previos a la senescencia, y que son consecuencia de la pérdida de peso de la hoja y la retirada de nutrientes antes de la caída de la hoja.

La relación PS:elemento puede indicar la importancia del nutriente para la síntesis de las estructuras de la hoja y, por tanto, de su actividad metabólica, de la que un índice puede ser la pendiente de la curva.

Se observa en este caso la gran importancia que tienen N y P durante todo el ciclo y la inactividad metabólica del Ca y Mg, ya señalada por diversos autores (SALISBURY & ROSS, 1978 ; VITOUSEK, 1982).

En los micronutrientes, destaca su influjo en los momentos de crecimiento de la hoja, en los que participan en la actividad enzimática (MARSCHNER, 1986), particularmente clorofila y enzimas de la fotosíntesis.

Comparando esta eficiencia con la concentración de elemento, en el sentido que aplica VITOUSEK (1982) a la producción de hojarasca, se pueden obtener unos resultados concordantes en algunos casos (figuras 9 y 10).

En el caso del N , se observa una curva en la que la eficiencia aumenta exponencialmente al disminuir la concentración de N en el tejido.

Hay un mínimo en torno a 1,3% de N, en el que hay una mayor eficiencia.

Debe corresponder al N que forma parte de las proteínas que intervienen en la asimilación de C y que, hasta cierto punto, se puede considerar el valor crítico para este elemento.

Algo similar se puede indicar del fósforo, aunque presenta una tendencia más lineal que el N. El nivel mínimo se puede establecer en 0,8% de 10P.

Potasio, calcio y magnesio no muestran ninguna tendencia concreta, lo que indica lo ya comentado respecto a su escasa actividad metabólica.

Entre los micronutrientes, sólo manganeso y cobre no muestran una tendencia respecto a su eficiencia.

El hierro tiende a aumentar, de forma que a mayor concentración corresponde una mayor eficiencia, aunque la pendiente de la curva no es muy elevada.

El Cinc muestra una fuerte tendencia contraria, de forma que es más eficiente a más baja concentración, con un máximo en torno a las 13-14 ppm.

Por último, el boro presenta una curva exponencial descendente, similar a la del N y que da idea de su

importante actividad metabólica. Se observa en torno a 10 ppm su máxima eficiencia.

Como resumen del ciclo, destaca la alta concentración de N que presenta la planta, particularmente atendiendo a los niveles y a la escasa importancia de este elemento en el suelo.

Se muestra como el elemento más importante, junto con el fósforo. La concentración alta y su escasa reabsorción en la senescencia hace pensar en una fuente de N, que pudiera ser debida a microorganismos tipo Azotobacter.

El fósforo aparece como de gran importancia para la planta, tanto por su eficiencia como por el porcentaje de reabsorción, próximo al 50% desde tempranas etapas de retranslocación. Durante todo el ciclo se muestra como limitante, lo que explica su alta reabsorción.

Las diferencias entre estos dos nutrientes confirman que la reabsorción en la senescencia depende de la riqueza del elemento en el tejido (CHAPIN & KEDROWSKI, 1983 ; RAHLAN & SINGH, 1987 ; MILLER et al., 1976 ; TURNER & OLSON, 1976).

Potasio, calcio y magnesio se encuentran en abundancia a disposición de la planta, que no presenta problemas para obtenerlos.

El Fe aparece bajo, y de una gran importancia al principio del crecimiento.

Los otros micronutrientes mantienen niveles adecuados, y



se muestran importantes y activos en el metabolismo en las distintas fases de la fisiología de la planta; en particular el boro.

2.2 CICLO 2

2.2.1 CARACTERISTICAS GENERALES Y CRECIMIENTO

Las plantas correspondientes a este ciclo se encuentran en un talud margoso en la salida de Olula del Río, hacia Albox. Está compuesta por una población de Capparis, de la que se seleccionaron 6 plantas. La toma de muestras se ha hecho según se indicó en el anterior ciclo.

En el momento de la primera muestra el 13 de mayo, ya había abundantes flores, que abrieron un par de días antes. Pronto adquieren un gran desarrollo, y se pueden ver frutos grandes dos semanas después. A final de mes se suceden varios días de lluvia en los que la temperatura desciende (figura 12) y aparecen flores marchitas más pequeñas.

La humedad de las hojas, que depende de la lluvia fundamentalmente, está muy estrechamente relacionada con el PS de la hoja durante el primer mes, de forma que a mayor humedad de la hoja le corresponde un mayor peso seco de ésta. Esta relación sugiere que el aporte de nutrientes y por tanto de fijación de C y la síntesis de materia orgánica depende estrechamente del aporte hídrico a la hoja. Considerando en general el ciclo, la humedad media de la hoja baja, indicando el agotamiento de las reservas hídricas de la planta, con gran significación estadística ($r = -0,754$; $p < 0,001$). El peso

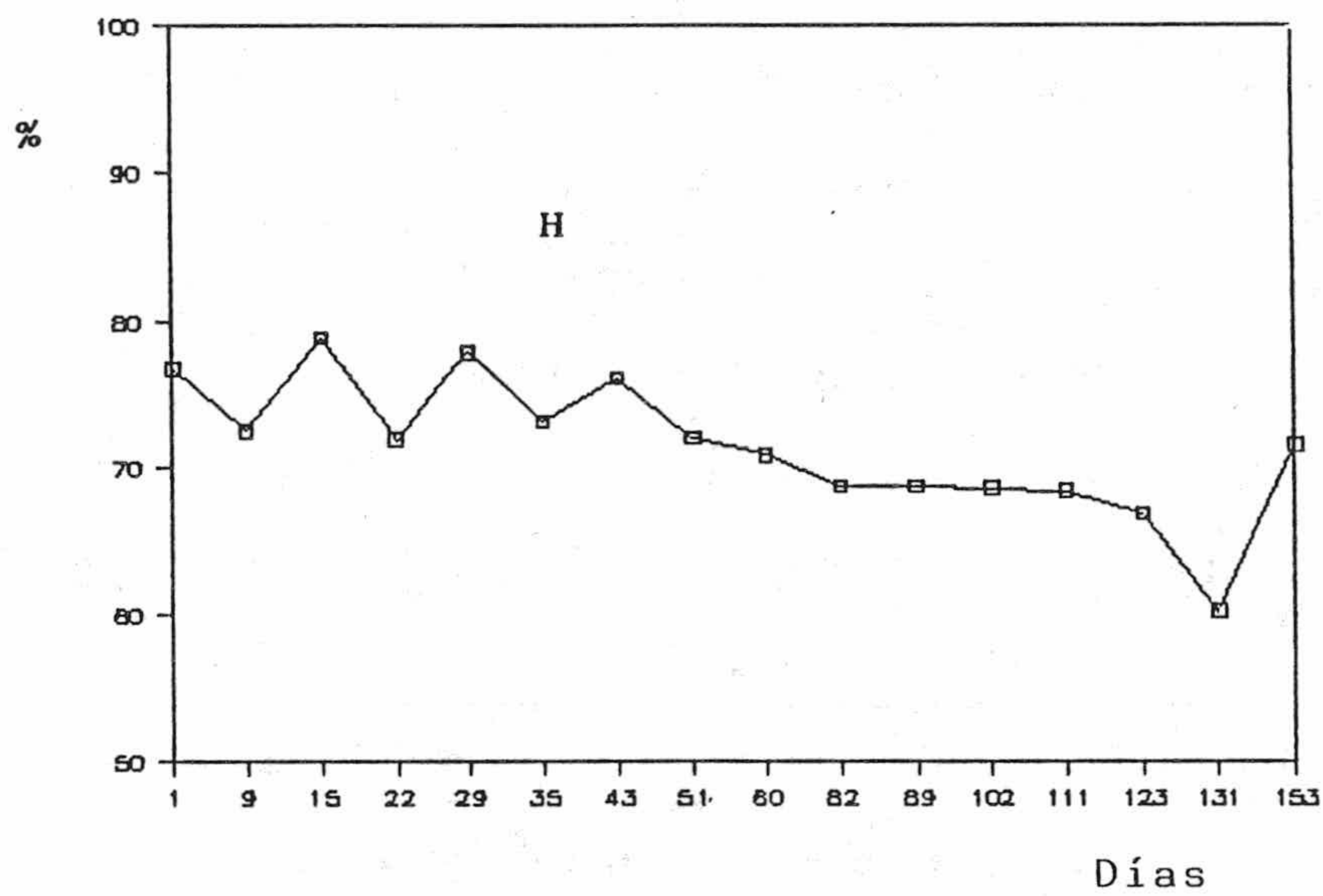
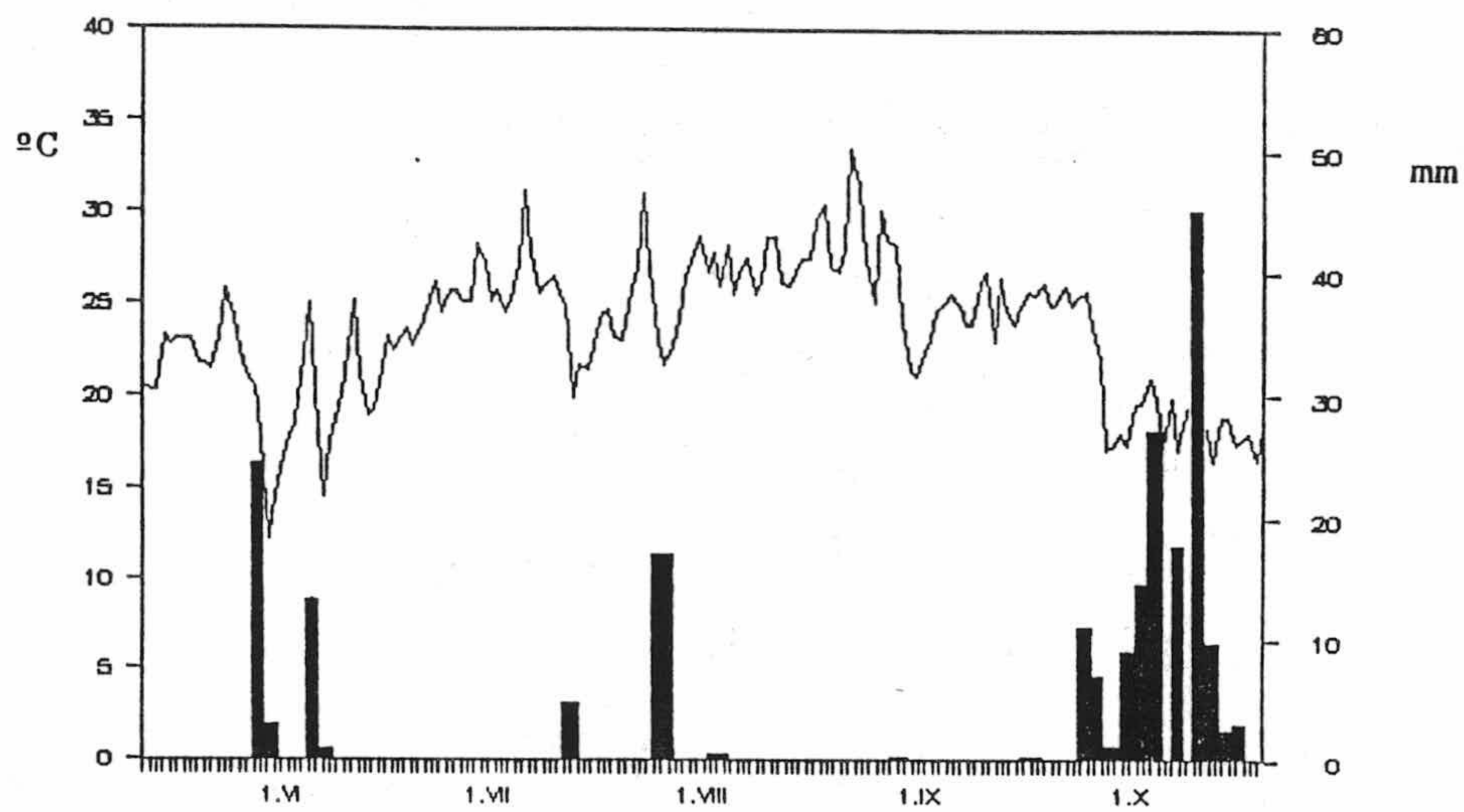
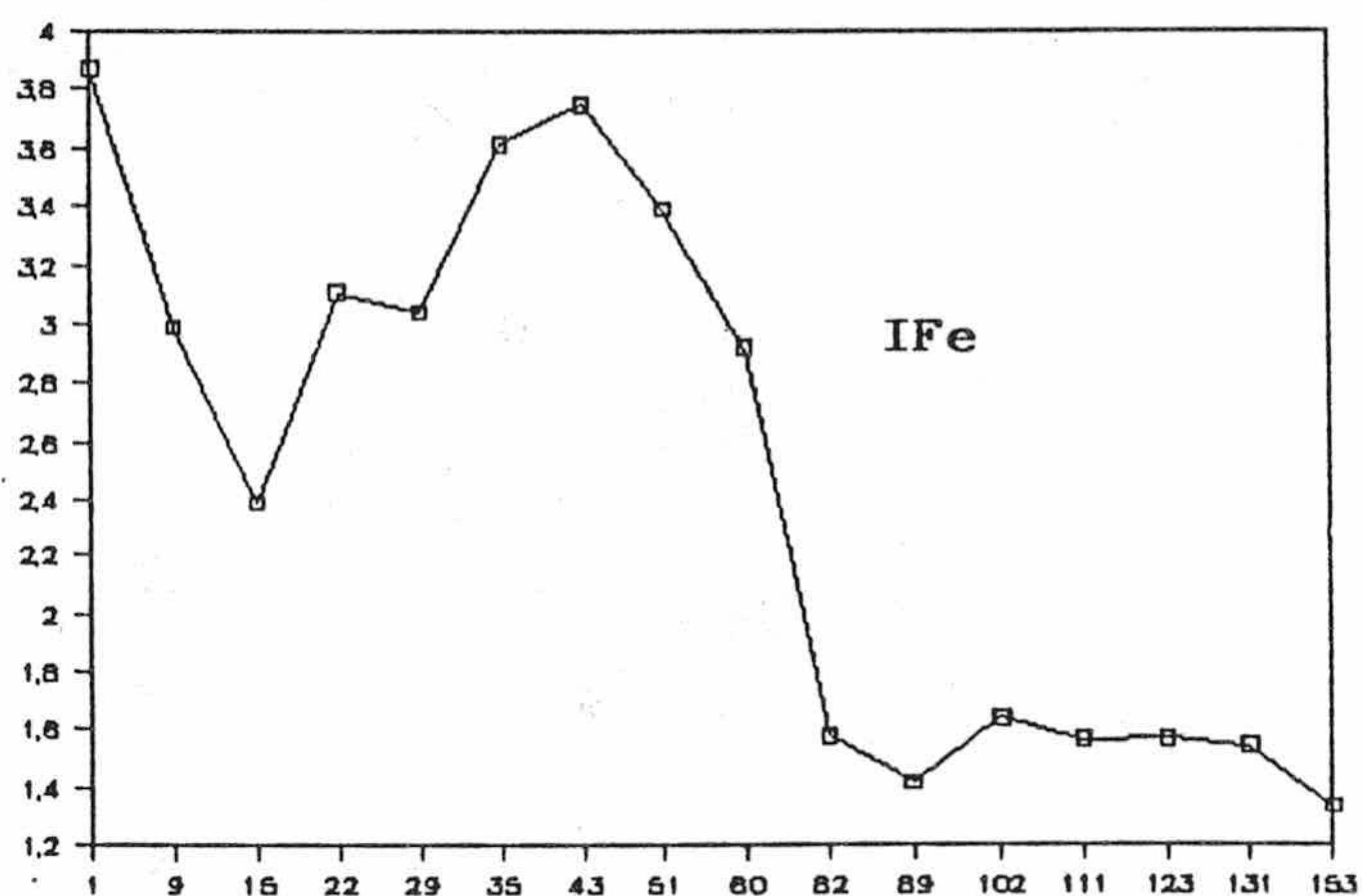
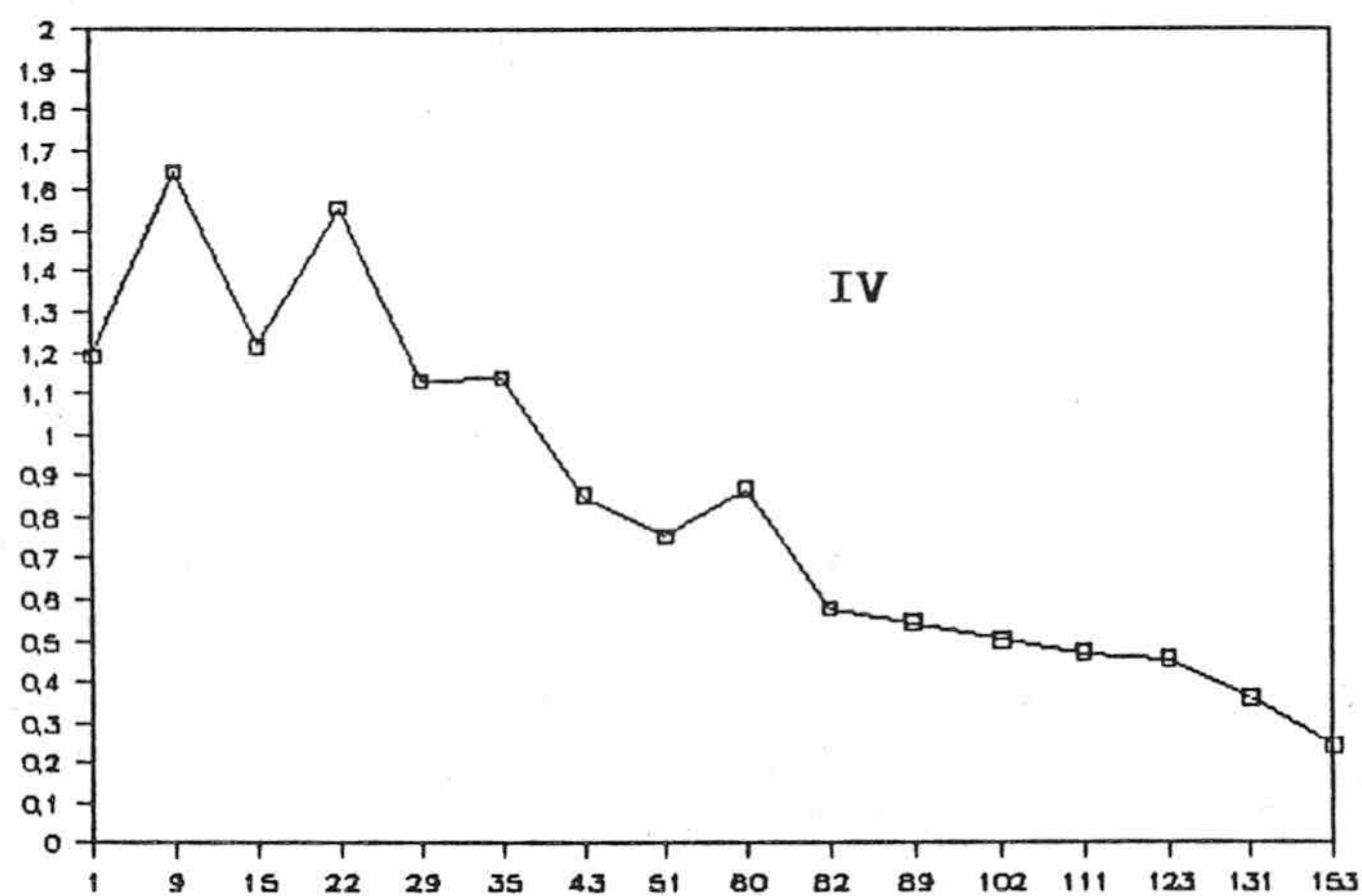
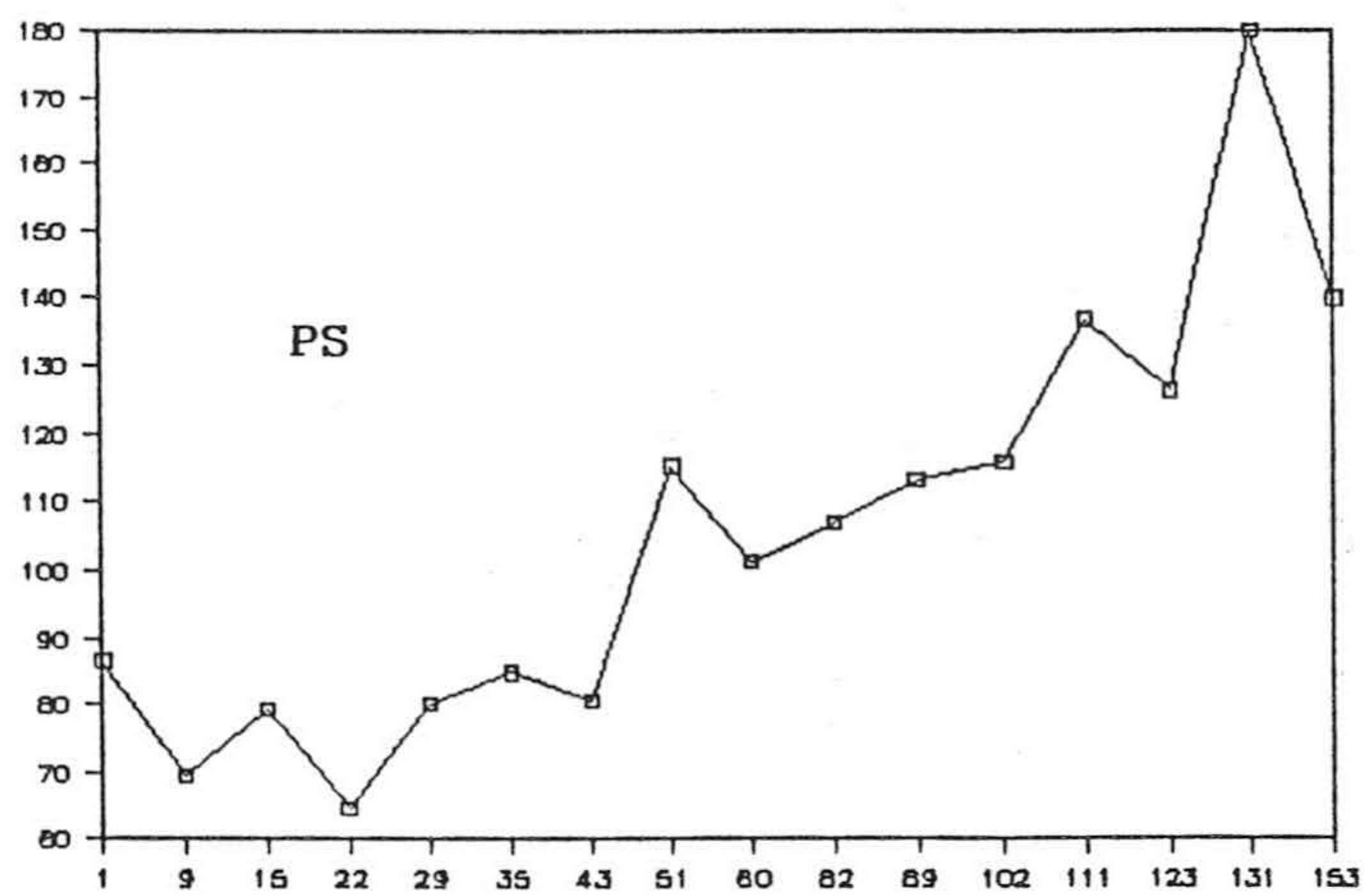


Figura nº 12. Variación de la temperatura media y las precipitaciones a lo largo del ciclo. En la figura inferior, porcentaje de humedad de la hoja.

de la hoja, sin embargo va aumentando ($r= 0,885$; $p<0,001$) por lo que la correlación entre ambas variables es negativa ($r=-0,804$; $p<0,001$). Al final del ciclo, tras un marcado descenso, la humedad de la hoja vuelve a subir, a consecuencia de las lluvias otoñales.

El rápido crecimiento de la planta, favorecido en las primeras semanas por el agua, marca la rápida caída del índice vegetativo; PS e IV son estrechamente antagónicos durante esos días. Lo mismo ocurre entre el IV y la humedad, lo que quiere decir que los días de lluvia o bajas temperaturas el crecimiento de la planta se detiene, dando lugar a que se recobren los niveles de nutrientes, bajos por el crecimiento anterior. Esto se puede ver bien en las curvas de la figura 13. El índice vegetativo se mantiene durante el primer mes por encima de 1 debido al nivel elevado de nutrientes, aunque cae rápidamente en las épocas de crecimiento rápido y, en general, a lo largo del ciclo ($r=-0,923$; $p<0,001$), en un proceso contrario al crecimiento de la hoja ($r=-0,870$; $p<0,001$). También relacionado con la humedad en las primeras semanas está el índice de hierro, pues aunque en general desciende con el tiempo ($r=-0,838$; $p<0,001$), y al principio muy rápidamente, aumenta justo después de los días de mal tiempo, en los que el crecimiento de la hoja se ha detenido y se ha frenado el gasto de fósforo y potasio.



Días

Figura nº 13. Variación del peso seco de 100 hojas (en g), del índice vegetativo (IV) y del índice de hierro (IFe).

2.2.2 CONCENTRACION DE NUTRIENTES

La concentración de los macronutrientes (figura 14) sigue tendencias muy significativas, excepto en el K.

El N sigue, durante el primer mes, estrictamente el ritmo de humedad de la hoja. Indica esto que su suministro coincide con el mayor o menor aporte de agua, en la que va disuelto desde su lugar de almacenamiento.

Desciende a continuación, cuando se dispara el crecimiento de la hoja y permanece casi inalterado durante 2 meses (julio y agosto), época en la que el aporte de agua disminuye, como indica el porcentaje de humedad de la hoja y la lentitud de crecimiento en ese tiempo (PS); el índice vegetativo en esos días casi se estabiliza (figura 13). A continuación, el % de N desciende rápidamente, hasta el final ($r=-0,908$; $p<0,001$).

El fósforo desciende al principio rápidamente, para aumentar después su concentración, debido a las condiciones ambientales ya comentadas. Inicia a continuación un rápido descenso, estabilizándose, como el N, durante los meses de julio y agosto.

El descenso, en general, es muy significativo ($r=-0,850$

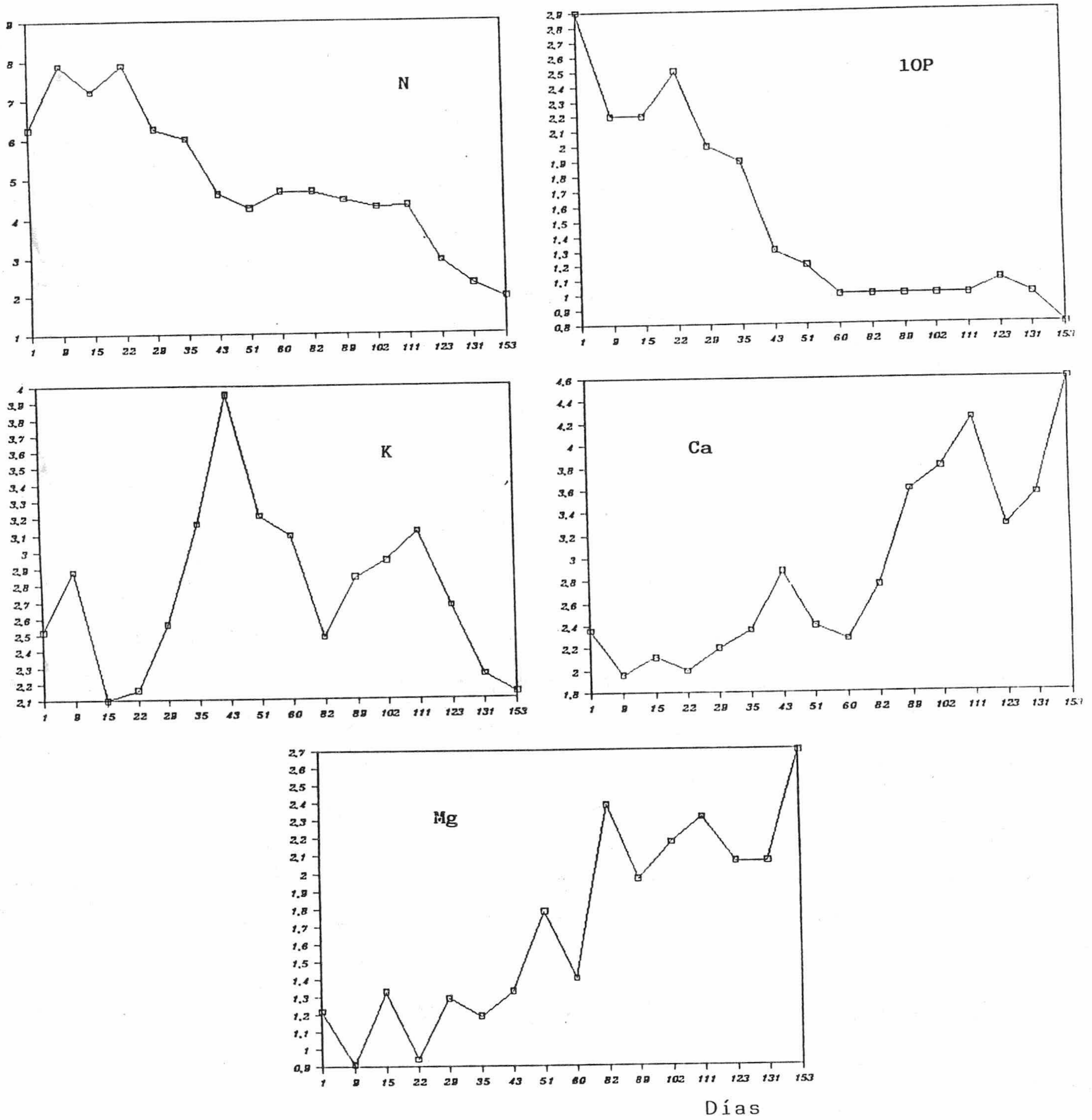


Figura nº 14. Evolución de la concentración de nutrientes a lo largo del ciclo, en porcentaje sobre materia seca.

; $p < 0,001$), y es sinérgico con el N ($r = 0,843$; $p < 0,001$).

El K constituye la excepción entre los macronutrientes, al no tener una tendencia concreta con el tiempo ($r = -0,12$; NS). Después de descender, sufre un fuerte aumento, sin más causa aparente que una acumulación debida a la ralentización del crecimiento de la hoja. A partir de ahí comienza a descender, con aumentos cuando disminuye la velocidad de crecimiento.

El calcio aumenta en general, con algunas oscilaciones ($r = 0,898$; $p < 0,001$), lo mismo que el Mg ($r = 0,907$; $p < 0,001$).

Micronutrientes

El hierro y el manganeso, tras permanecer casi constantes durante las primeras semanas, sufren un aumento significativo ($r = 0,745$; $p < 0,001$ y $r = 0,723$; $p < 0,001$, respectivamente) más marcado el del hierro.

El Zn, al contrario, desciende significativamente ($r = -0,746$; $p < 0,001$). Mientras el cobre ($r = 0,67$; $p < 0,001$) y boro ($r = 0,887$; $p < 0,001$) ascienden a lo largo del ciclo.

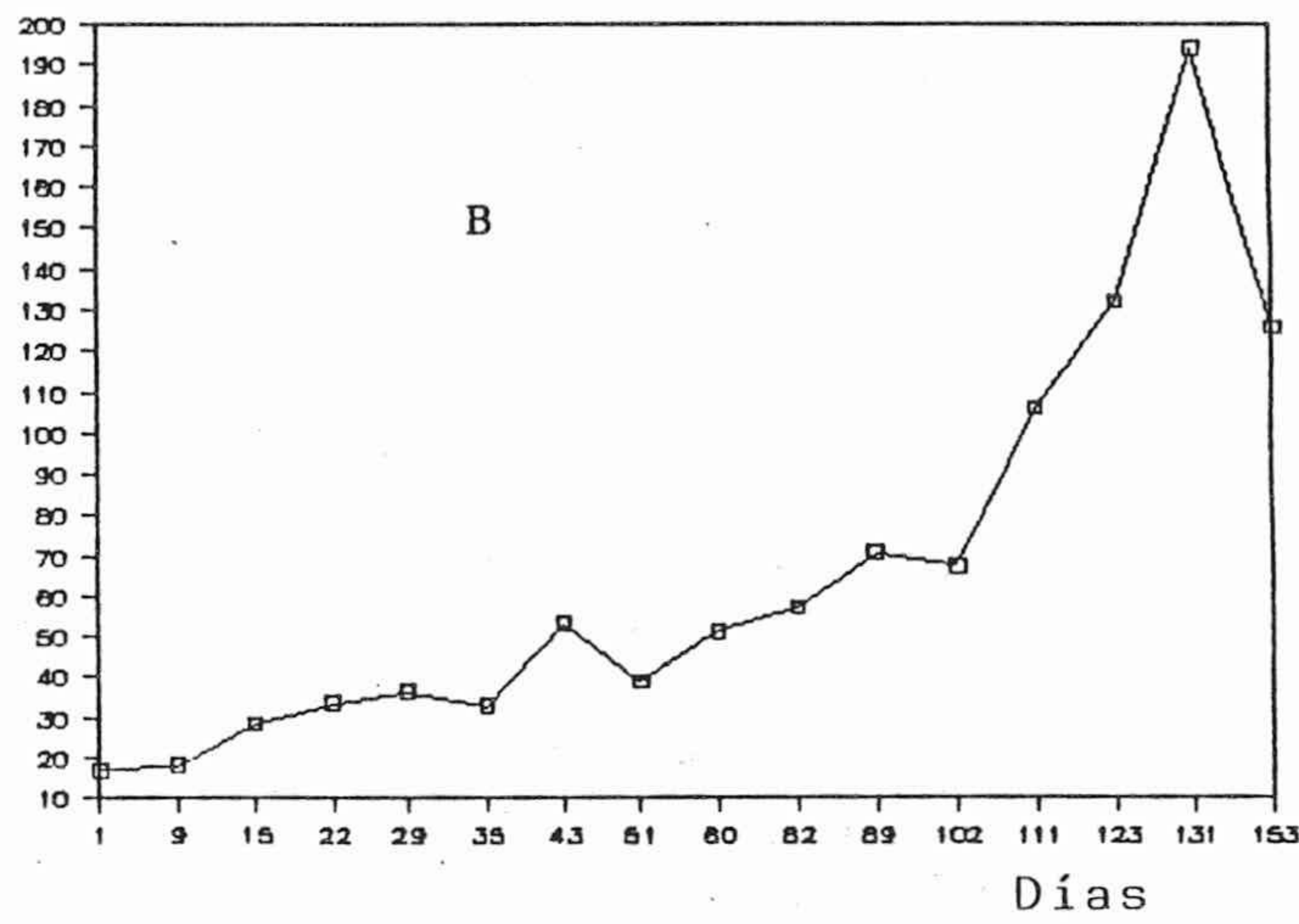
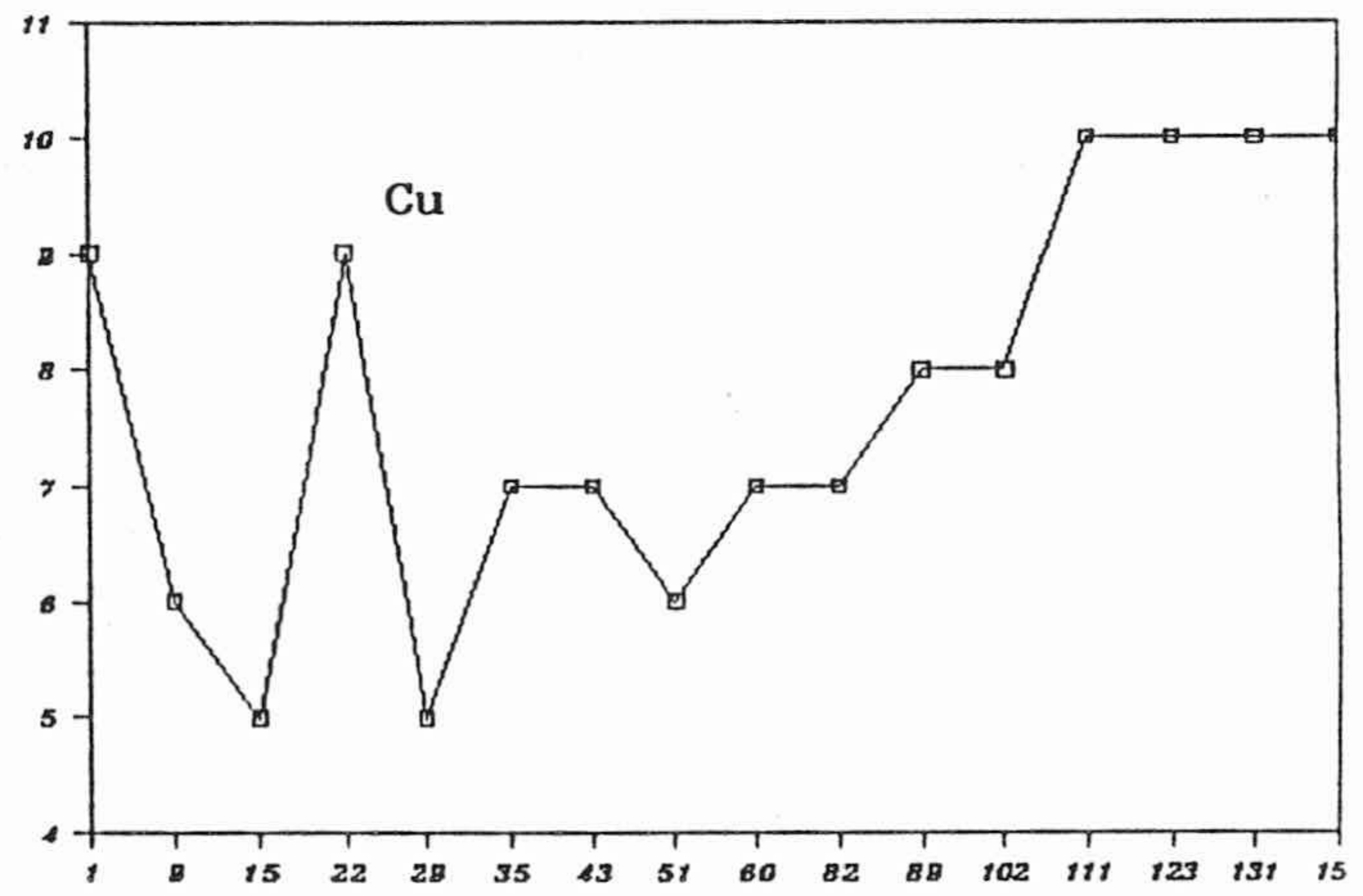
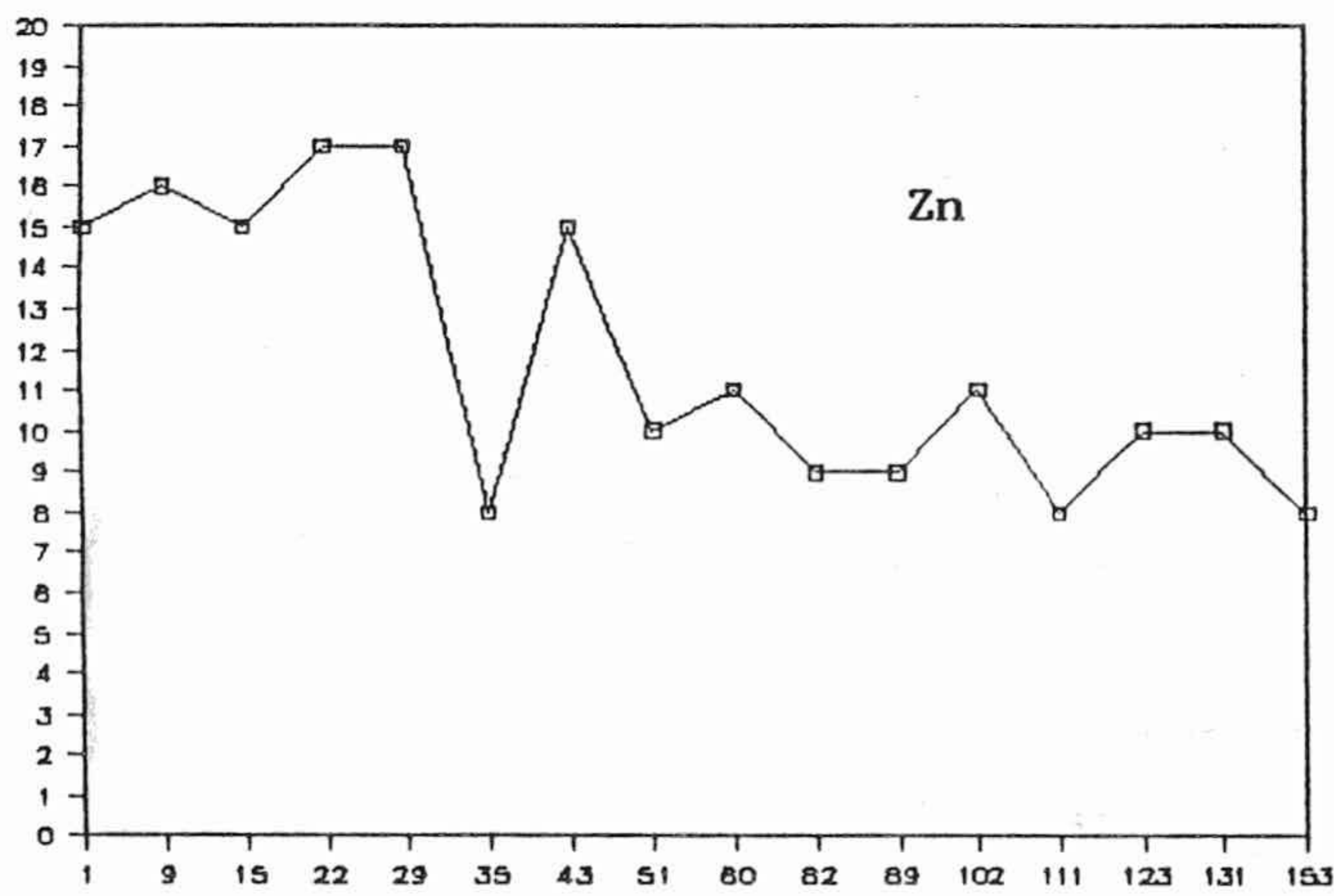
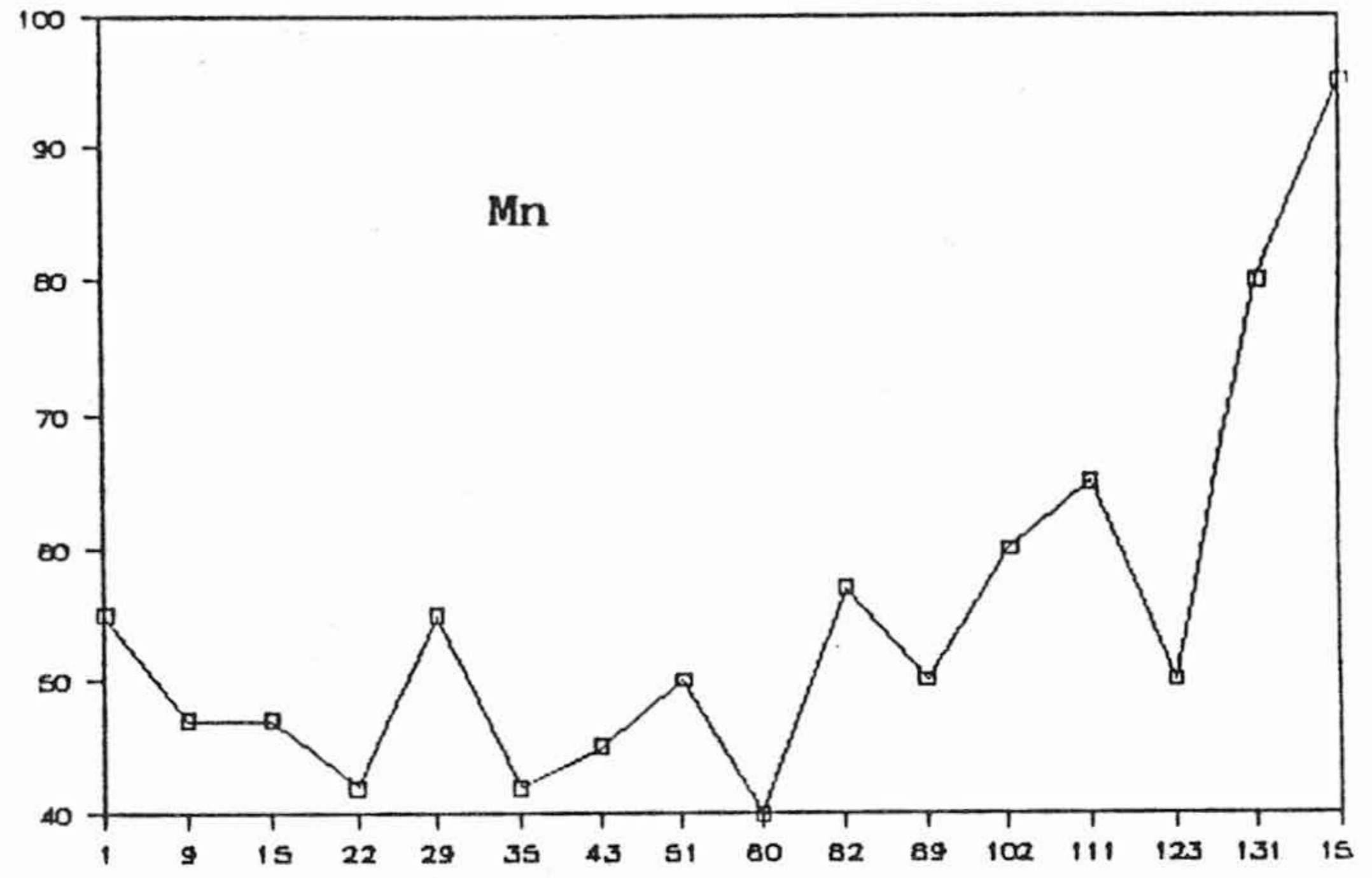
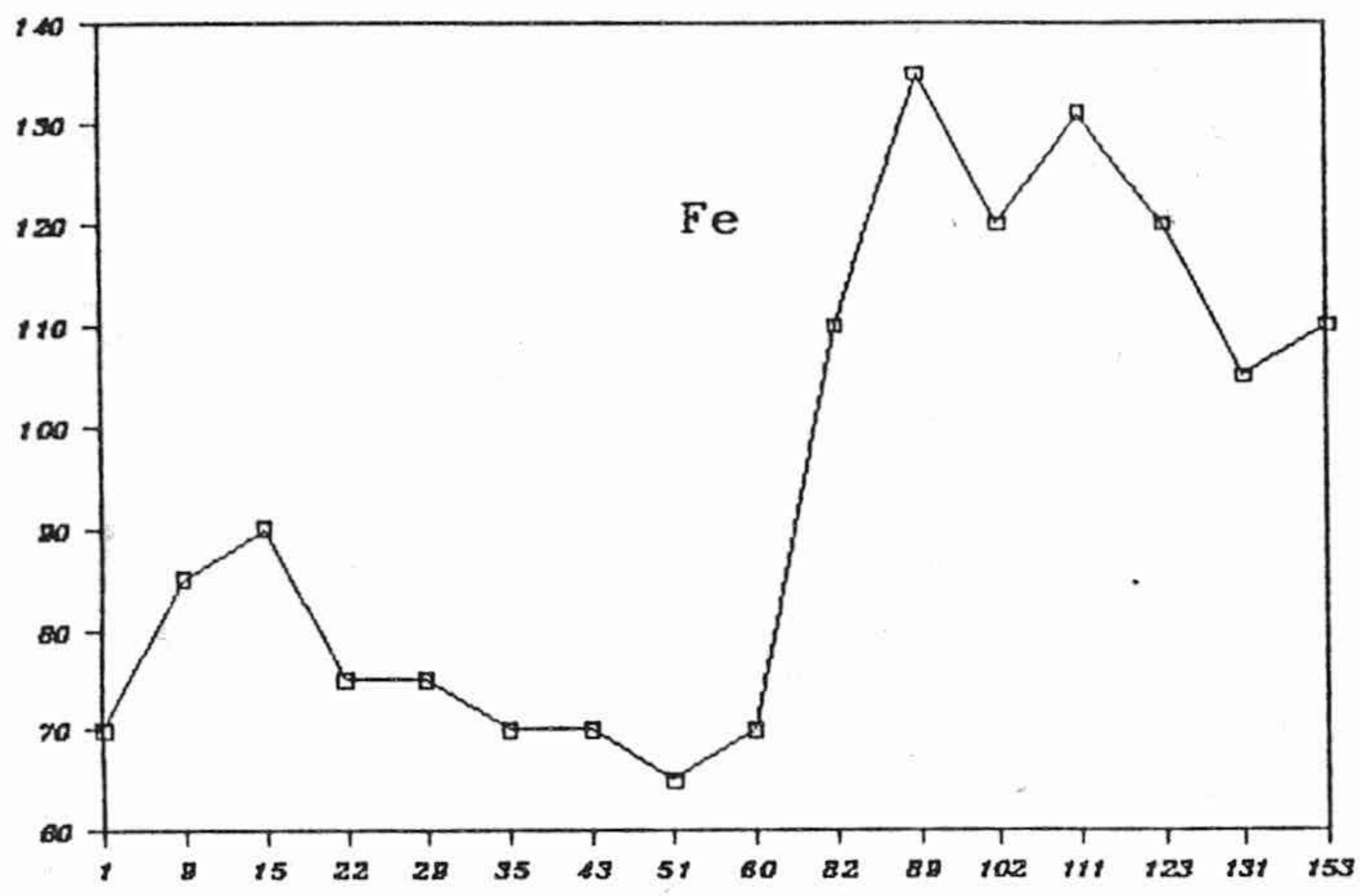


Figura nº 15. Evolución de la concentración de micronutrientes, en ppm.

2.2.3 EQUILIBRIO DE NUTRIENTES

En la figura 16 puede observarse el antagonismo N-K. La proporción de N disminuye significativamente con el tiempo ($r=-0,772$; $p<0,001$), lo contrario que el K, que aumenta ($r=0,833$; $p<0,001$) presentando un antagonismo muy fuerte ($r=-0,905$; $p<0,001$). El equilibrio del fósforo, en cambio, disminuye lentamente, pero el descenso es poco importante. El valor medio del equilibrio es 52-16-32, lo que indica una correcta proporción de N, un poco alta quizá, muy elevada la de K y muy baja la de fósforo, que aparece como limitante.

En el equilibrio Ca-K-Mg, calcio y magnesio aumentan significativamente ($r=0,752$; $p<0,001$ y $r=0,711$; $p<0,001$) a medida que desciende la proporción de K ($r=-0,842$; $p<0,001$).

Los valores medios (38-39-23) indican una elevada proporción de Mg, y baja de Ca, en tanto que el K está un poco alto. Indicaría esto que el Mg sustituye al Ca en la absorción.

Entre los micronutrientes, sólo el cinc baja significativamente ($r=-0,861$; $p<0,001$) y se observa un antagonismo Fe-Mn ($r=-0,853$; $p<0,001$). Los valores medios del ciclo, 58-34-8, indican una nutrición incorrecta de estos elementos. El Fe no parece tener dificultades en su asimilación, pues aunque los niveles de 10P y K sean relativamente altos,

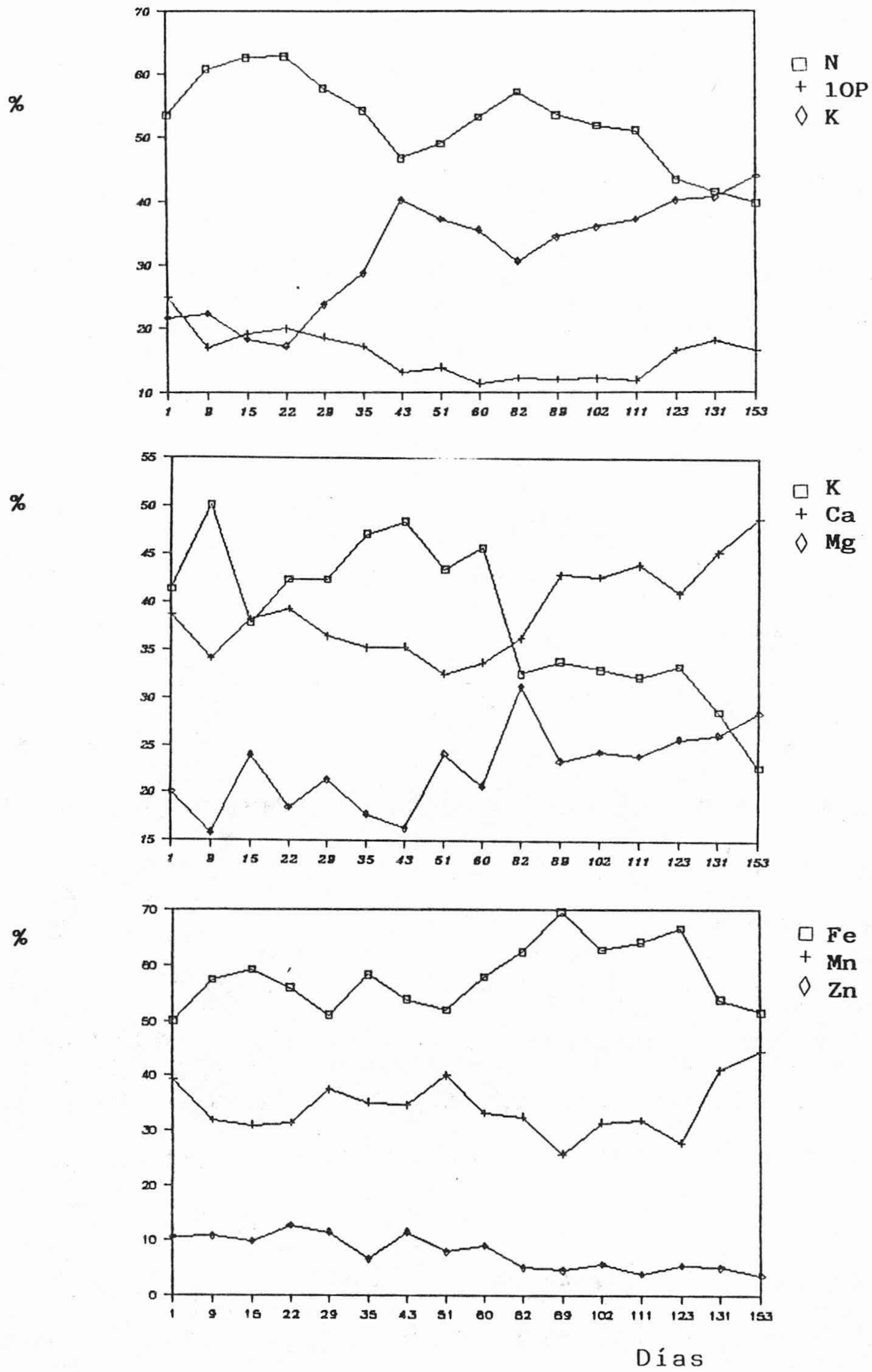


Figura nº 16. Variación de los equilibrios de macro y micro nutrientes en el tiempo.

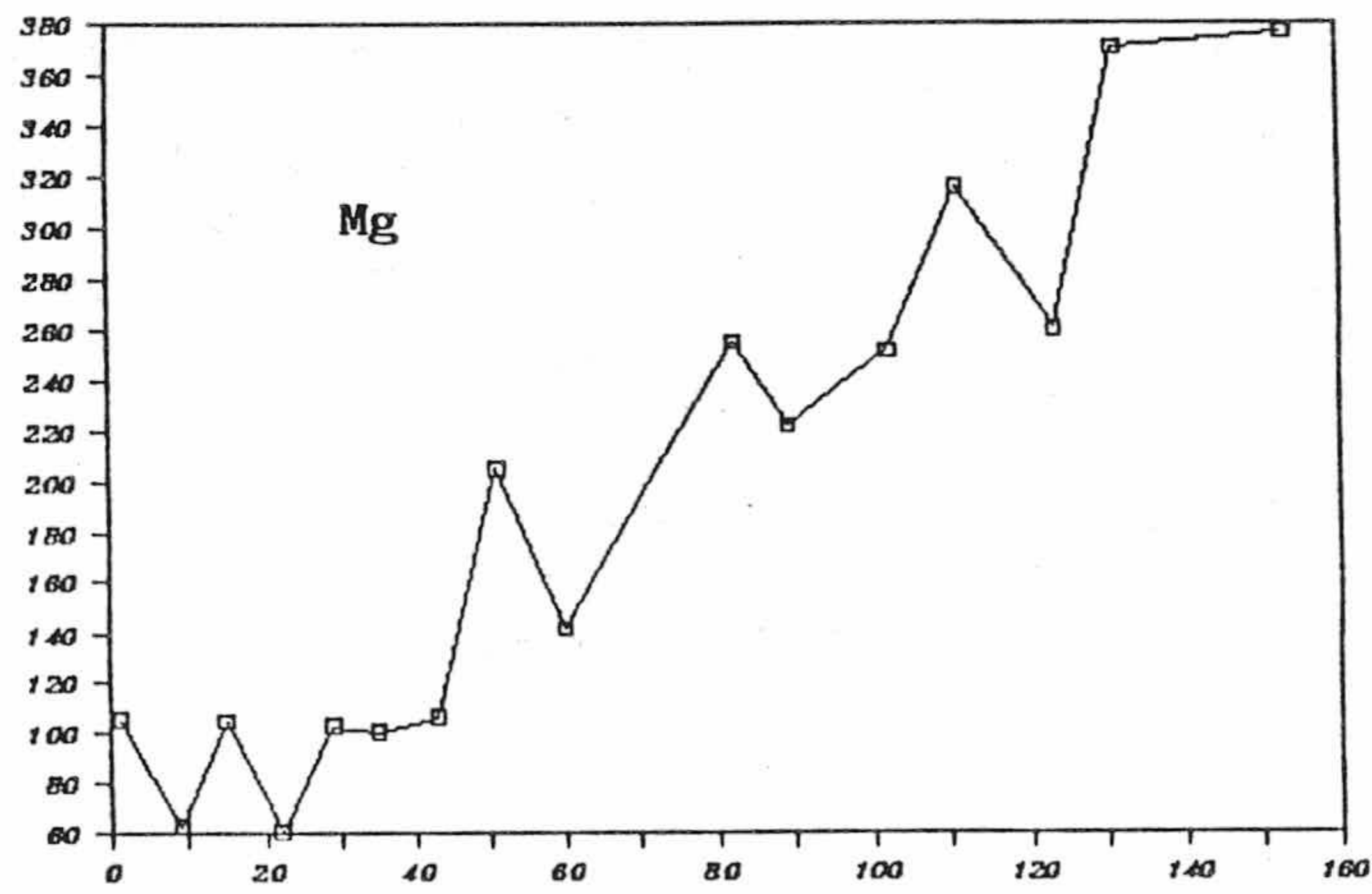
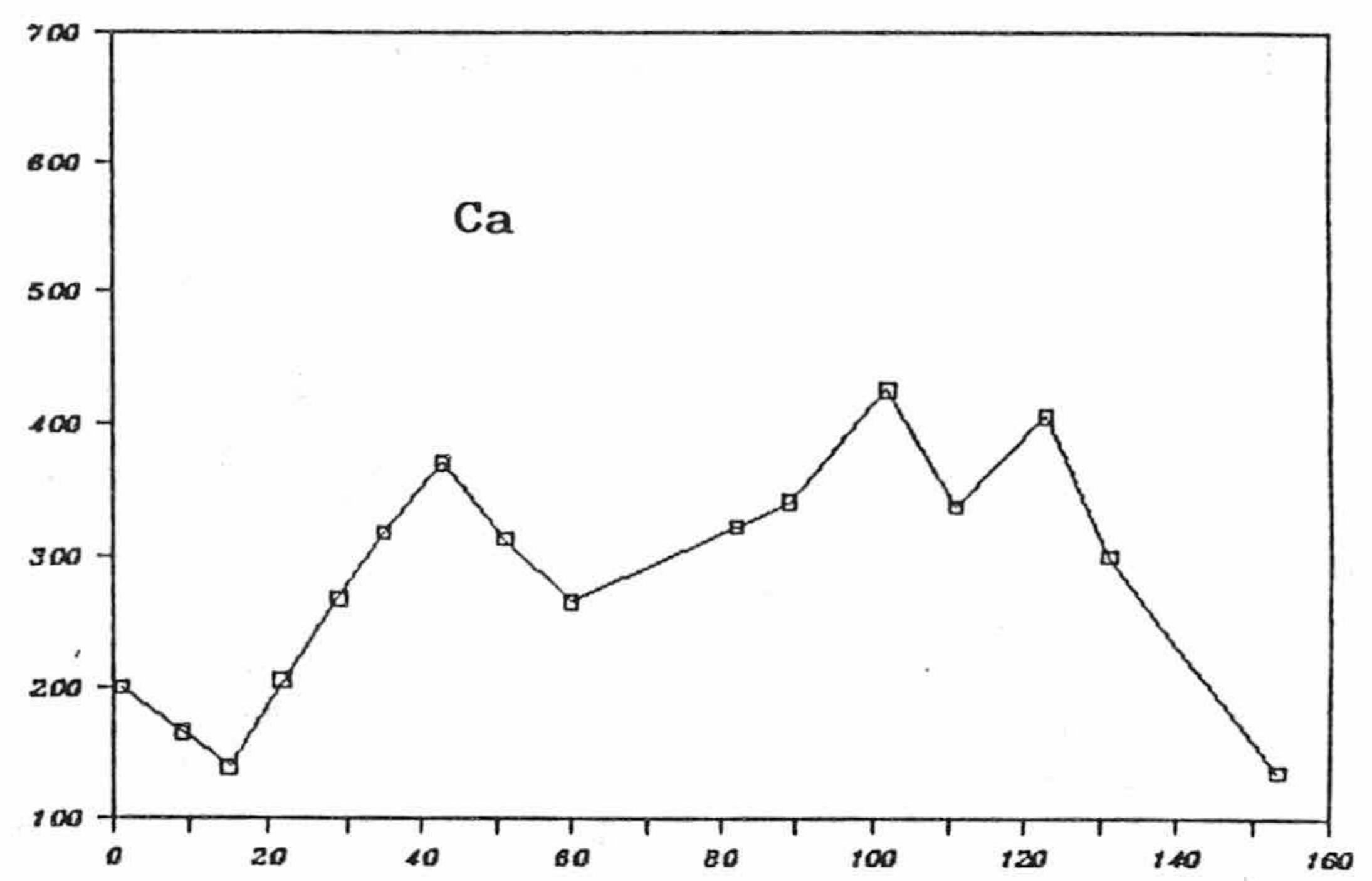
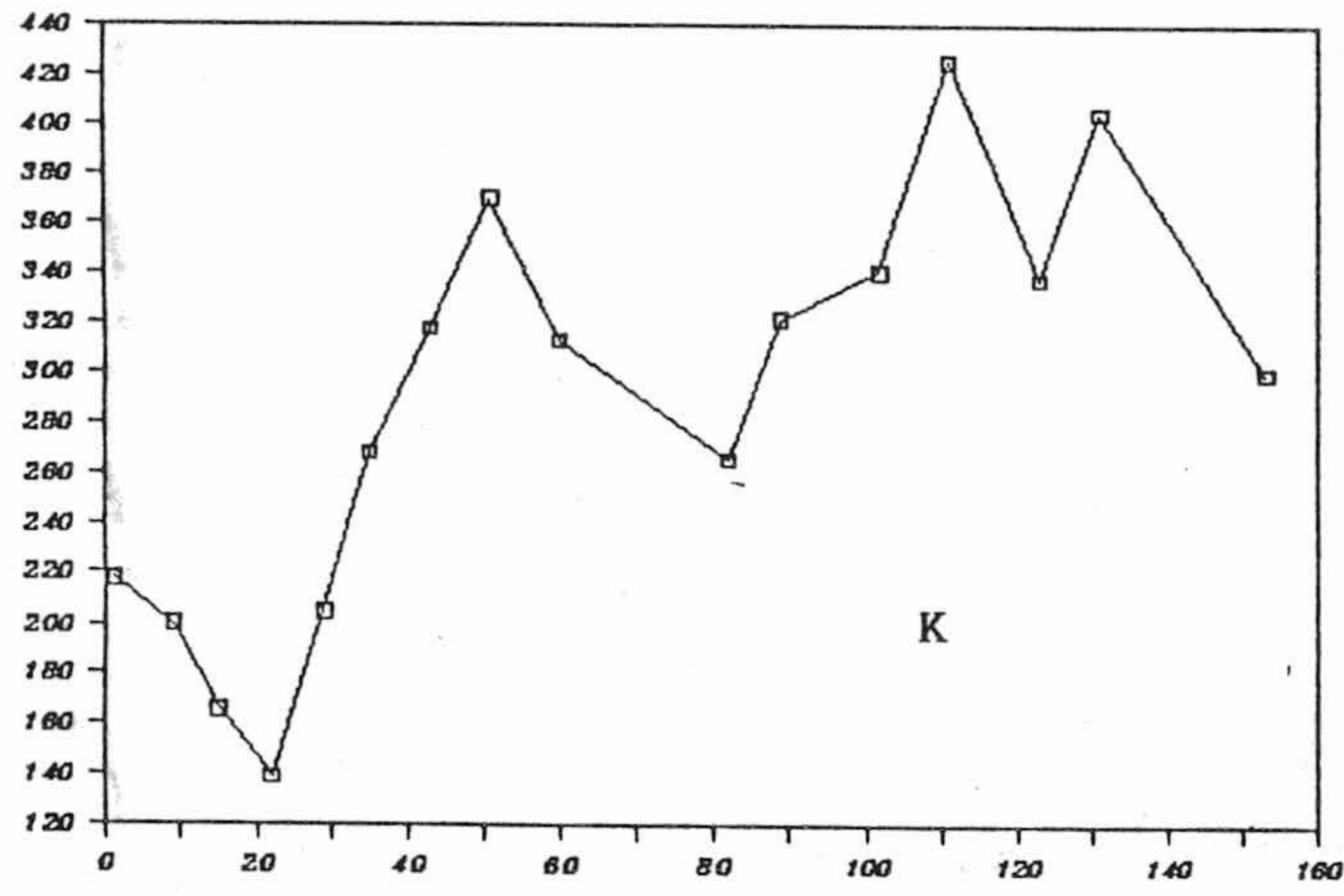
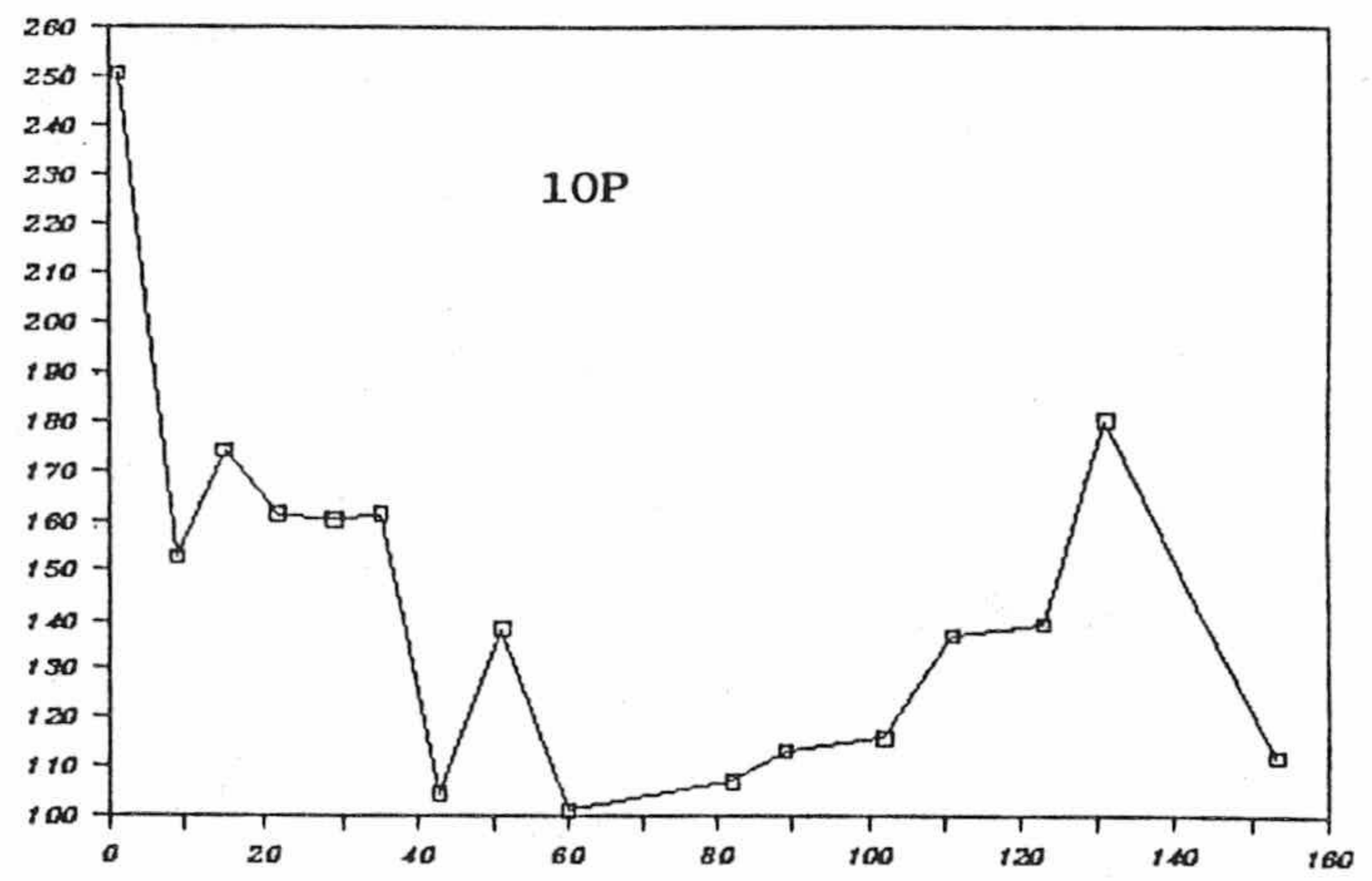
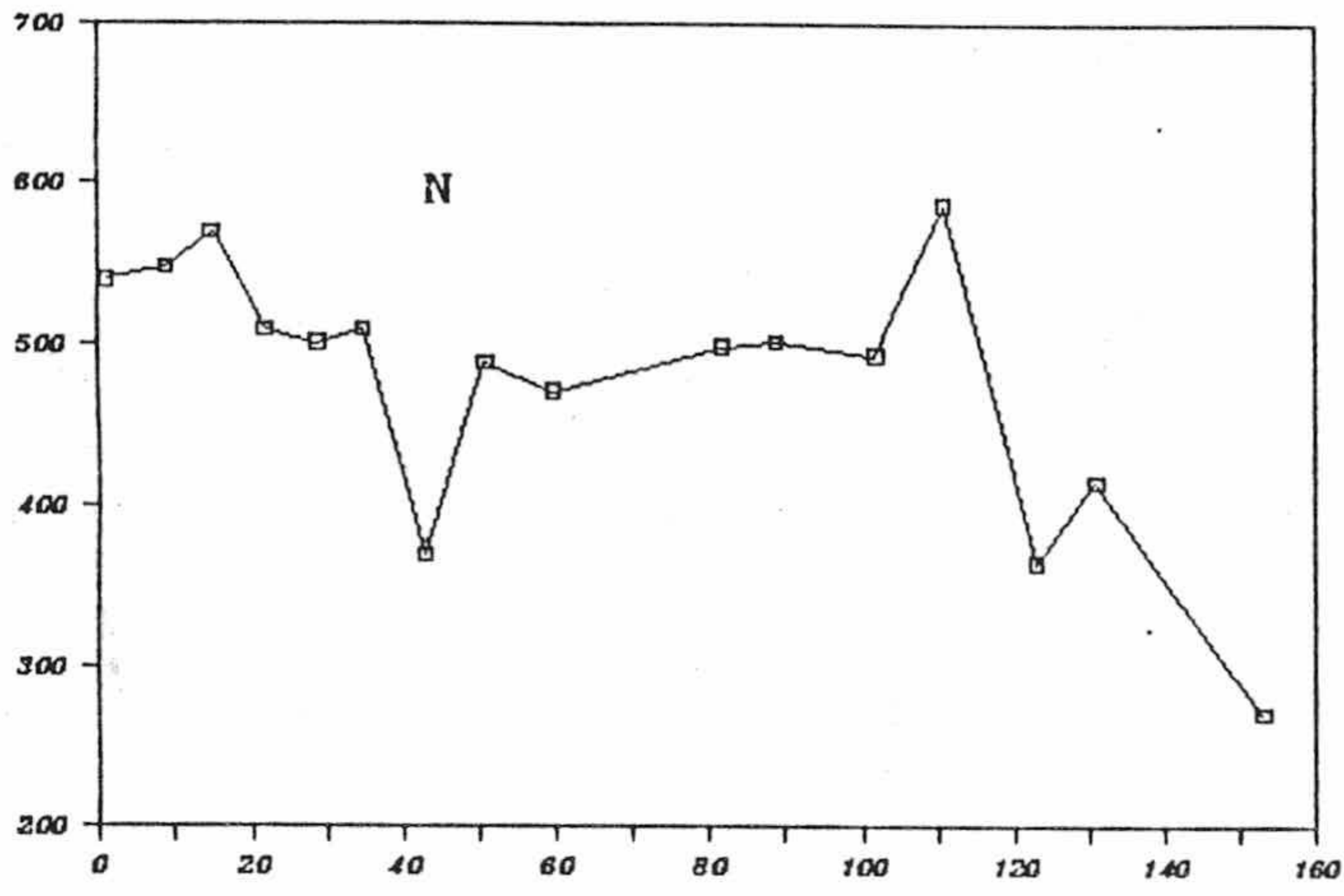
y el índice de hierro permanezca por encima de 1, la proporción de hierro es correcta, tanto en términos absolutos como relativos.

2.2.4 CONTENIDO DE NUTRIENTES DE LA HOJA

La cantidad de N disminuye significativamente con el paso del tiempo en la hoja ($r=-0,59$; $p<0,01$), aunque permanece más o menos constante durante gran parte del ciclo (figura 17). Este hecho anormal puede explicarse por el fuerte crecimiento que se produce en la planta entera como consecuencia de la disponibilidad de nutrientes, lo que impide que el N se acumule en la hoja. Las lluvias de septiembre producen un aumento a partir del cual comienza la retirada de elementos nitrogenados.

El fósforo, por su parte, desciende rápidamente durante los dos primeros meses, sin un periodo previo de acumulación, como en el ciclo anterior. Puede ser esto índice de su escasa disponibilidad, lo que obliga a la planta a mantener en la hoja la cantidad mínima indispensable.

En la segunda mitad del ciclo, en el que el crecimiento de la hoja se retarda, se produce una acumulación de fósforo,



Días

Figura nº 17. Evolución del contenido en nutrientes de la hoja, en ug.

hasta el momento de la senescencia.

El potasio aumenta, en general, en la hoja, aunque se producen fuertes oscilaciones, dependiendo de la velocidad de crecimiento de la planta ($r=0,733$; $p<0,001$). Al final se produce también una retirada de la hoja.

El calcio y el magnesio tienden a acumularse muy significativamente en la hoja ($r=0,937$; $p<0,001$ y $r=0,949$; $p<0,001$) como es habitual en estos elementos.

Los micronutrientes también se acumulan significativamente (figura 18), excepto el Zn, que se puede considerar más o menos constante.

En todos ellos se observa una acusada reabsorción al final del ciclo.

2.2.5 EFICIENCIA EN EL USO DE LOS NUTRIENTES

La eficiencia del N durante la mayor parte del ciclo no es muy alta, lo que puede indicar que se encuentra en exceso, hecho que no es de extrañar considerando los niveles a los que se encuentra (figura 14).

Después, en la parte final del ciclo antes de la senescencia su eficiencia aumenta muy fuertemente, pues, por su proporción, en estas fechas comienza a ser escaso. Durante la senescencia disminuye la eficiencia, ya que se produce degradación de las proteínas.

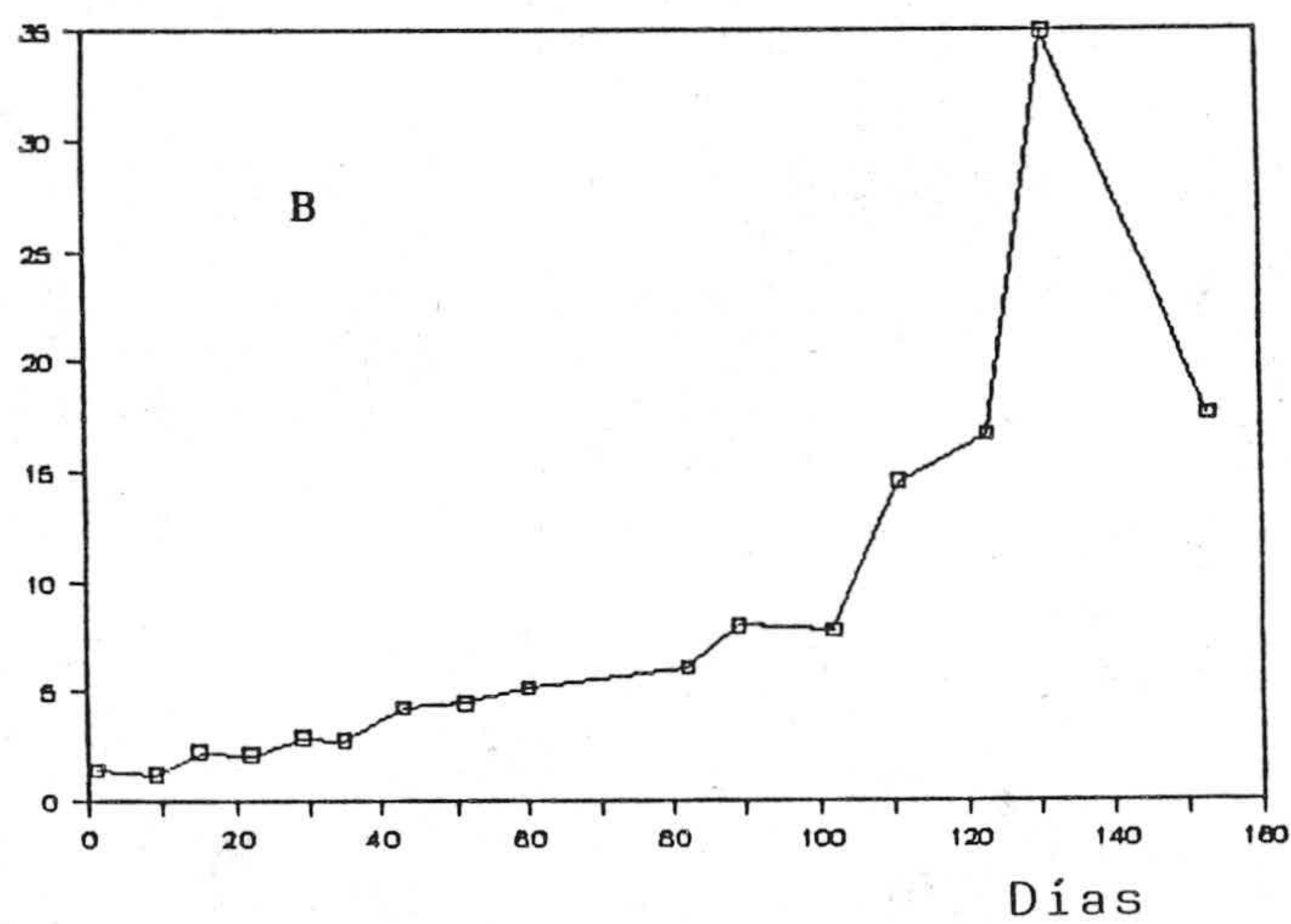
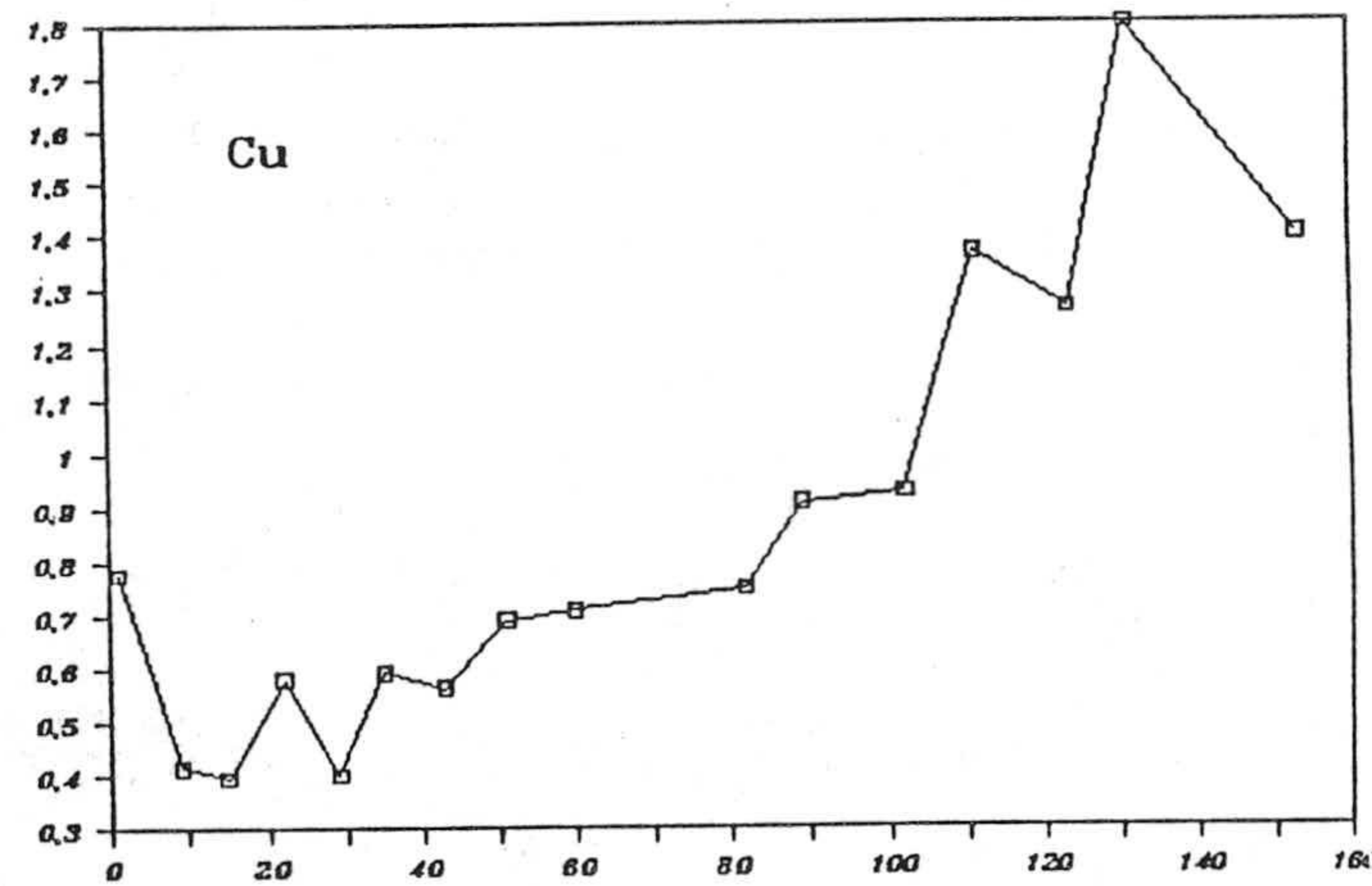
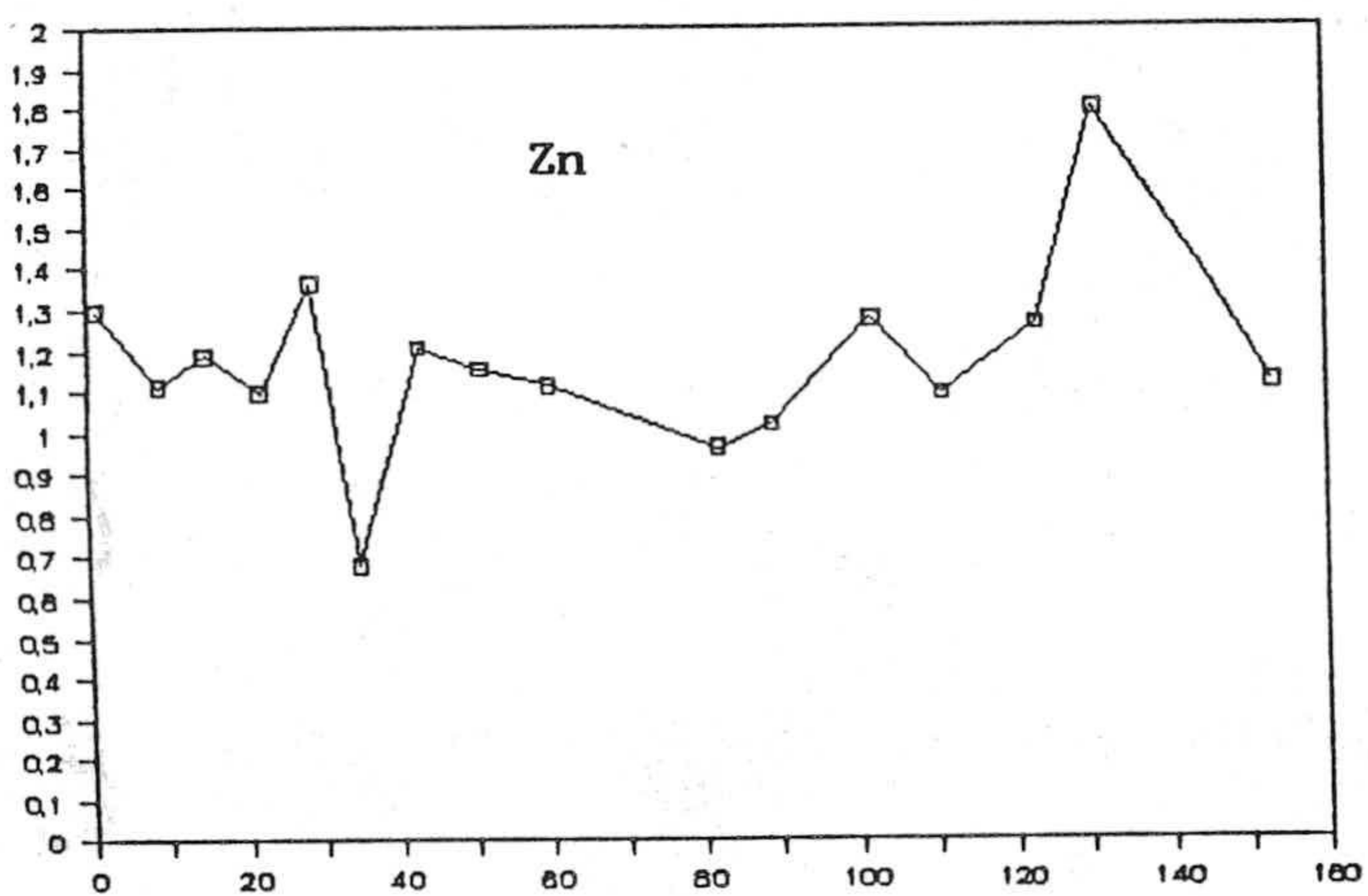
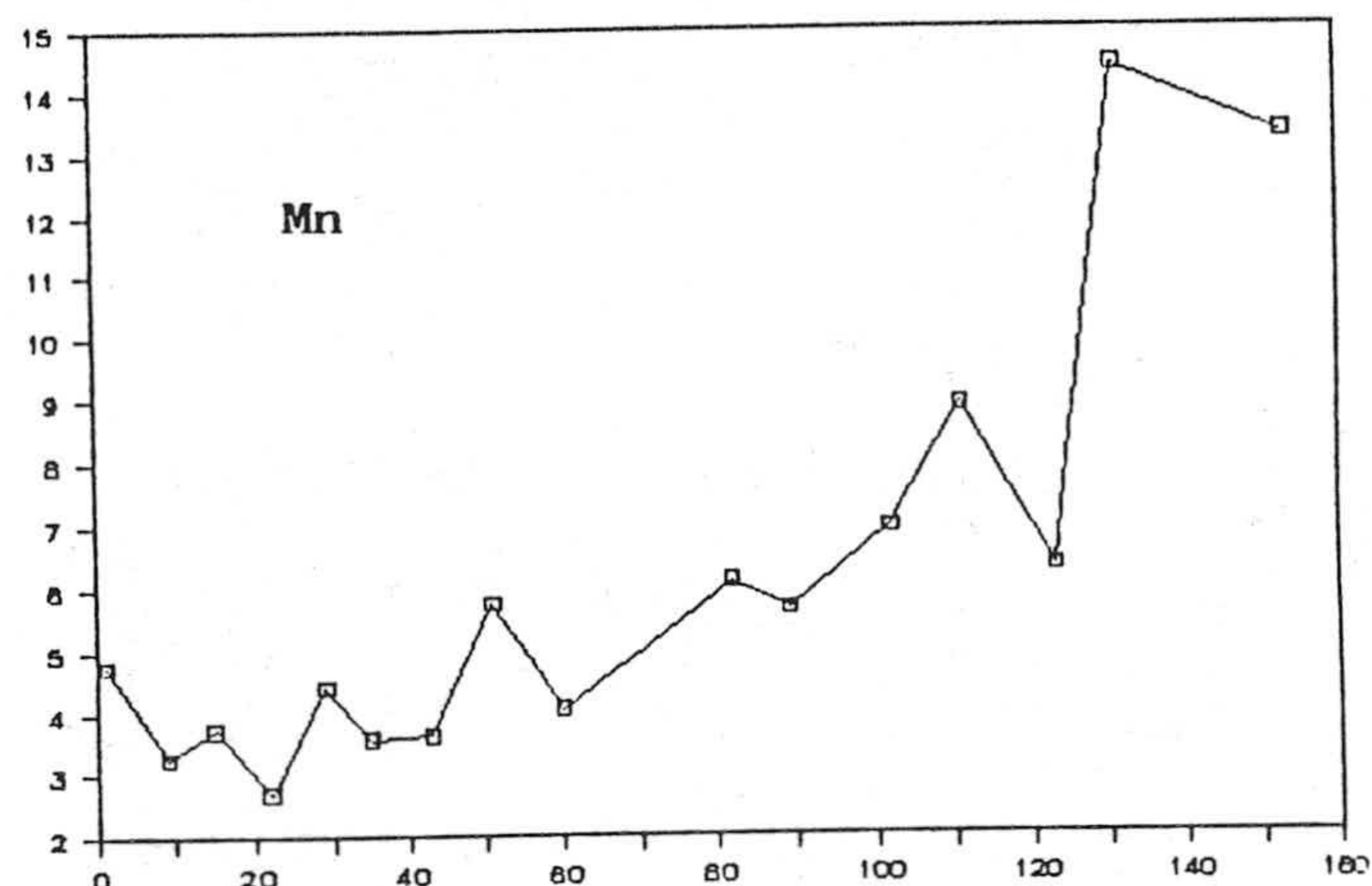
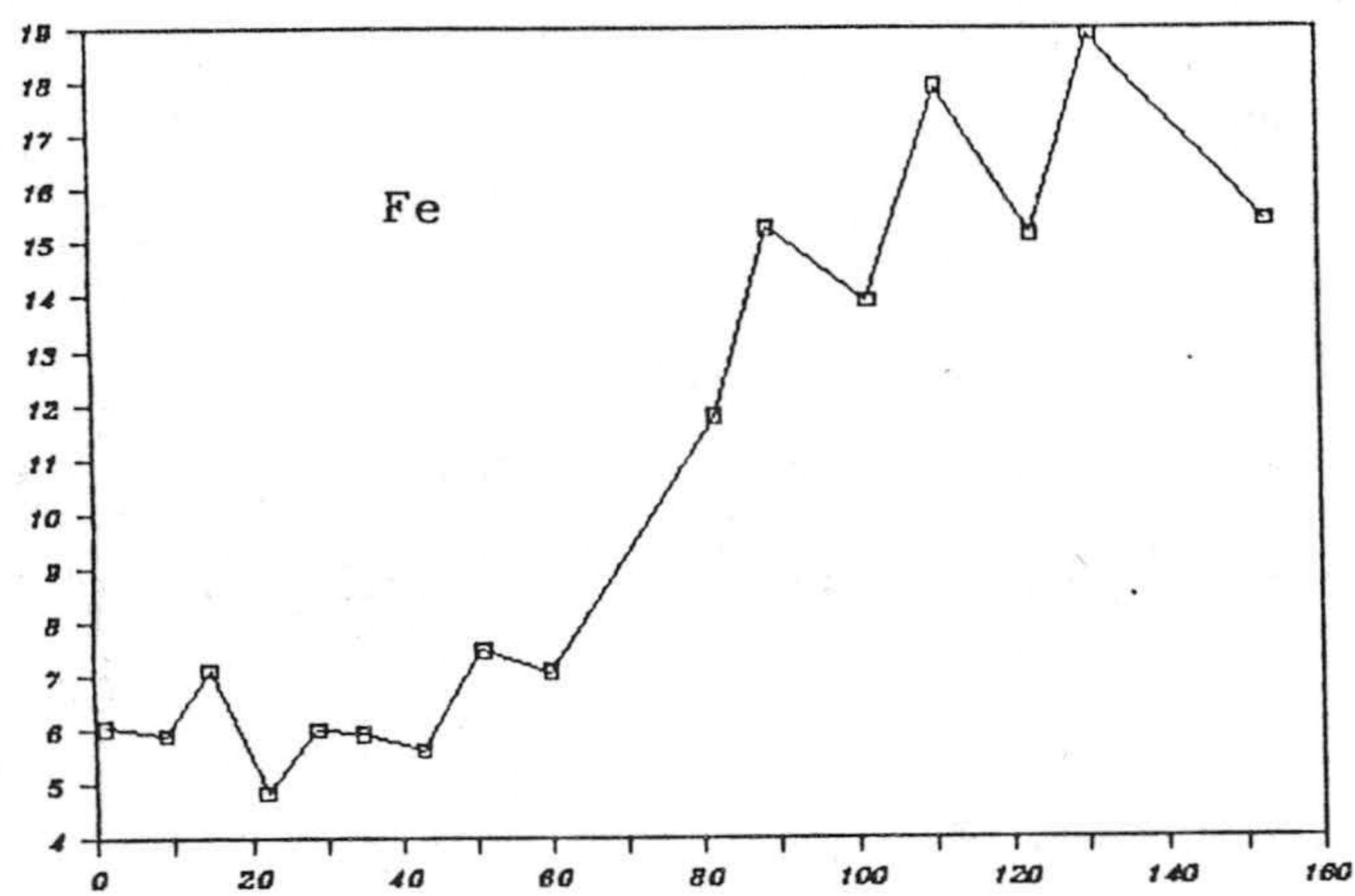


Figura nº 18. Evolución del contenido de nutrientes en la hoja, en µg.

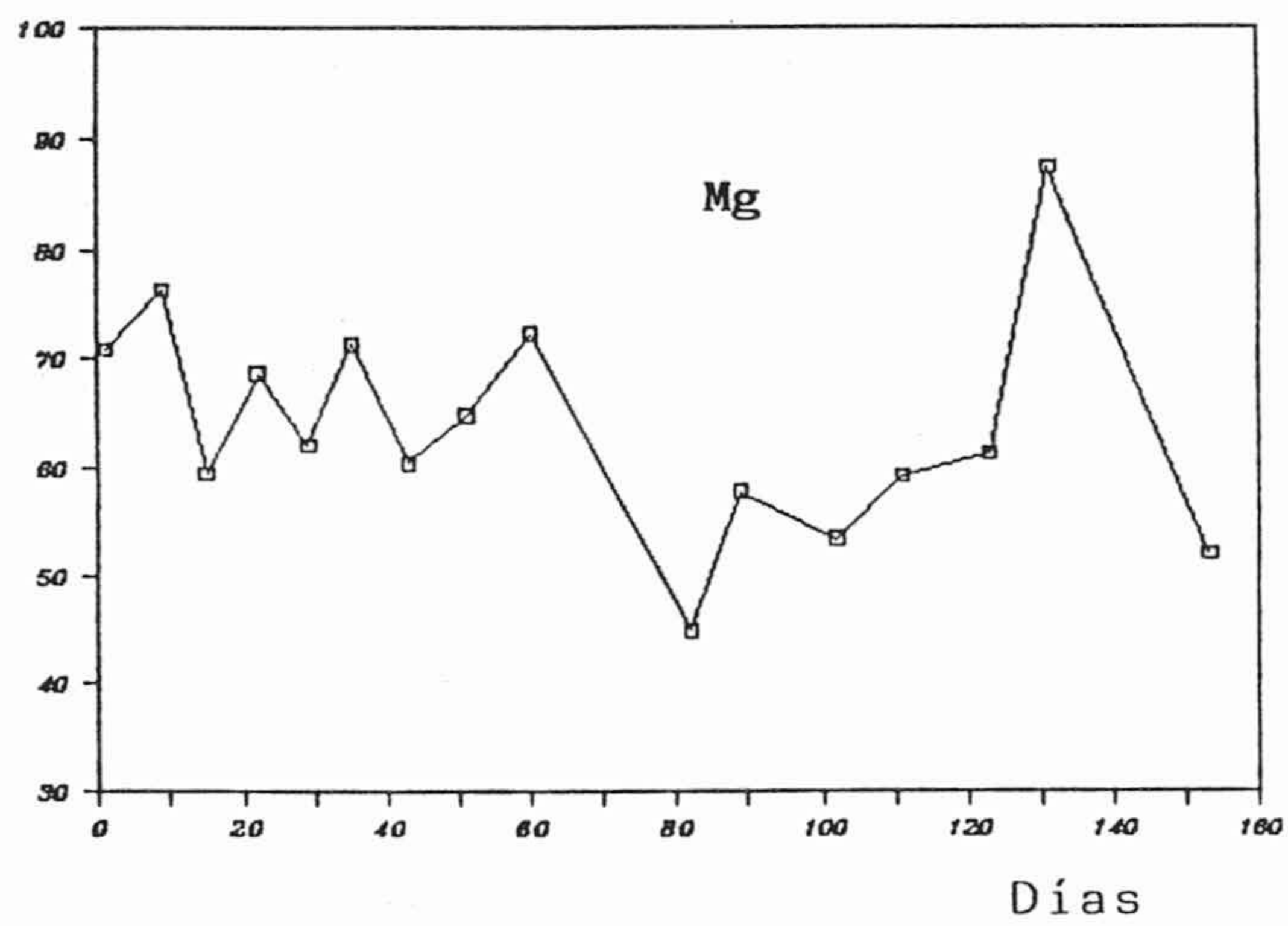
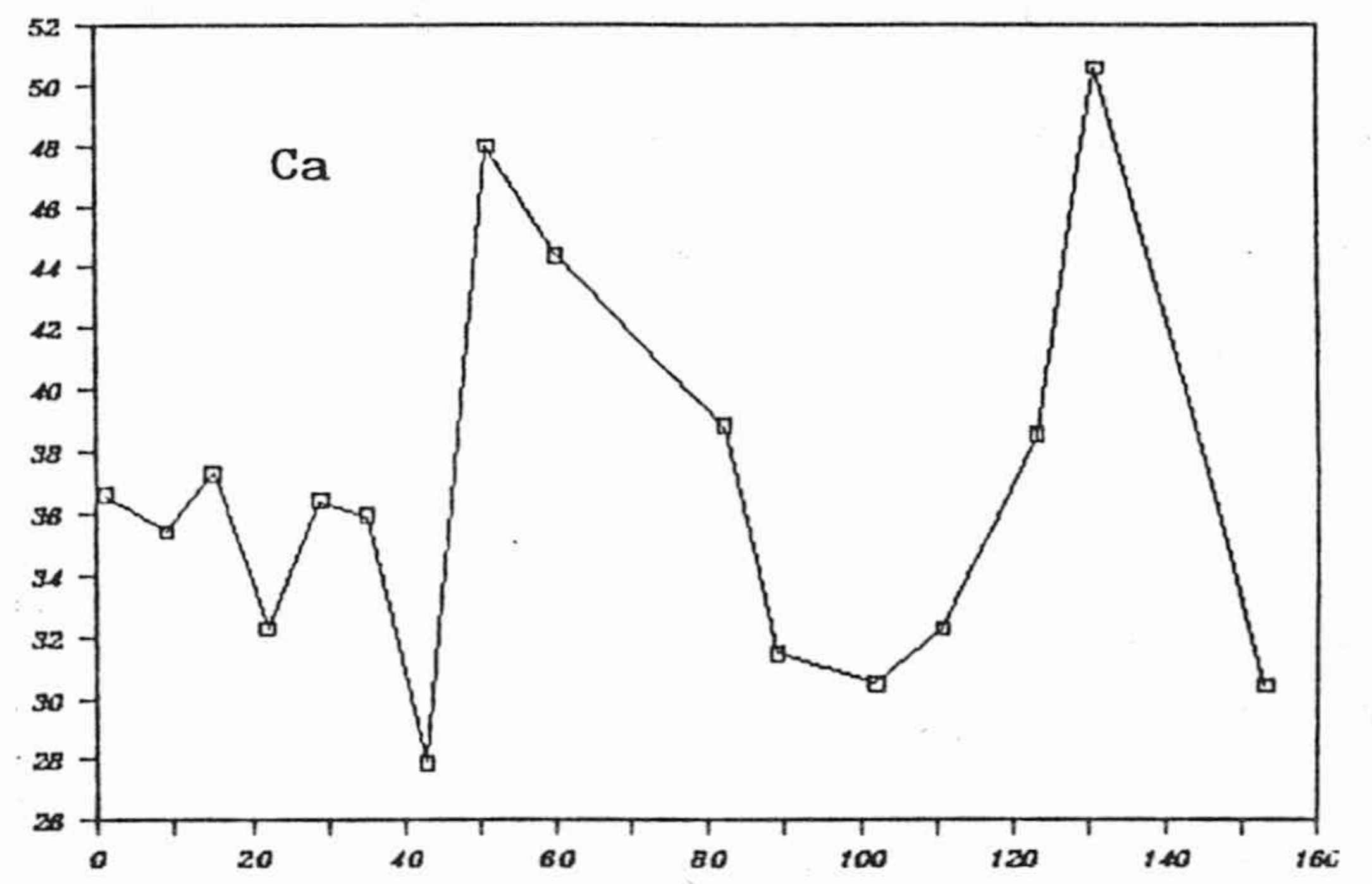
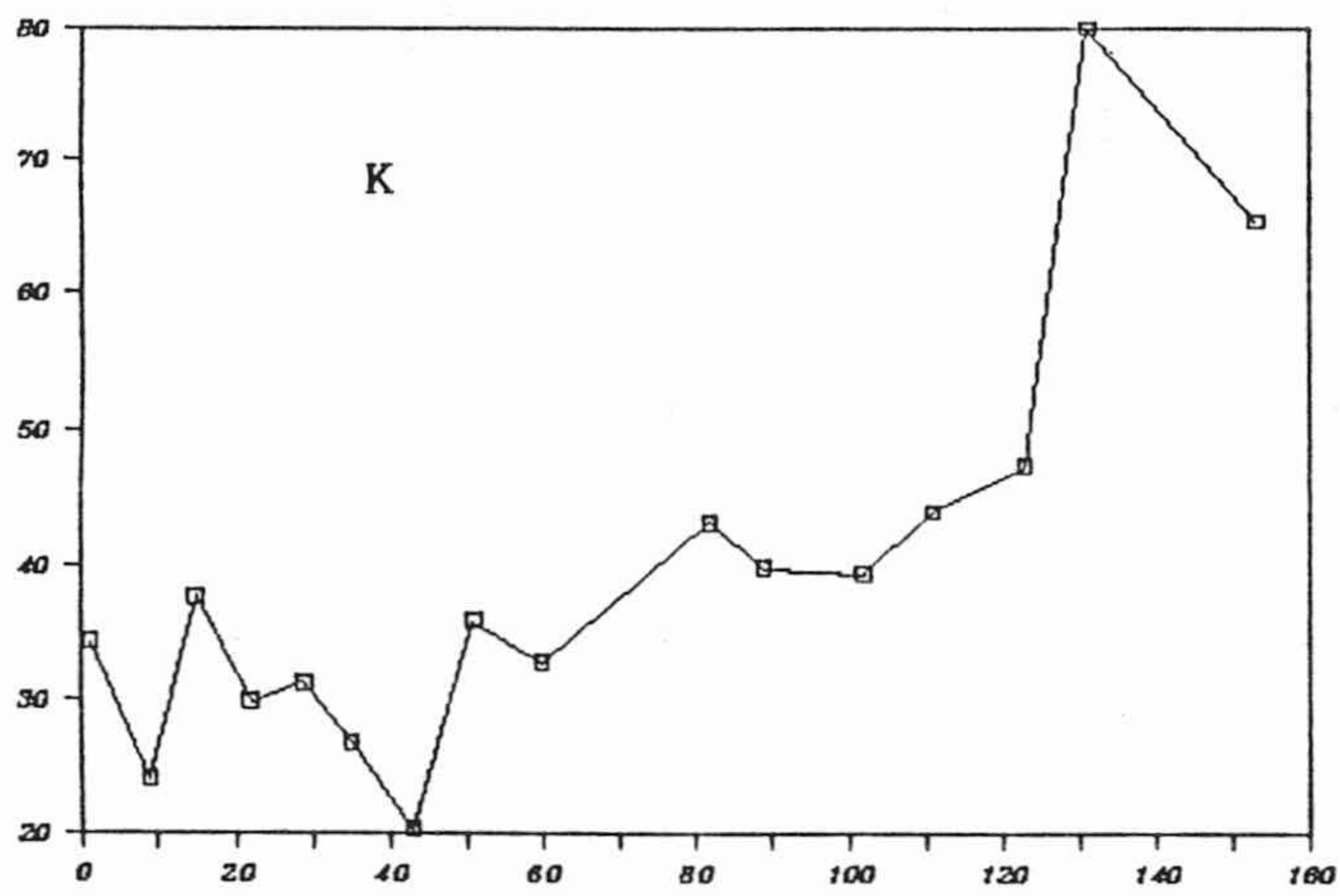
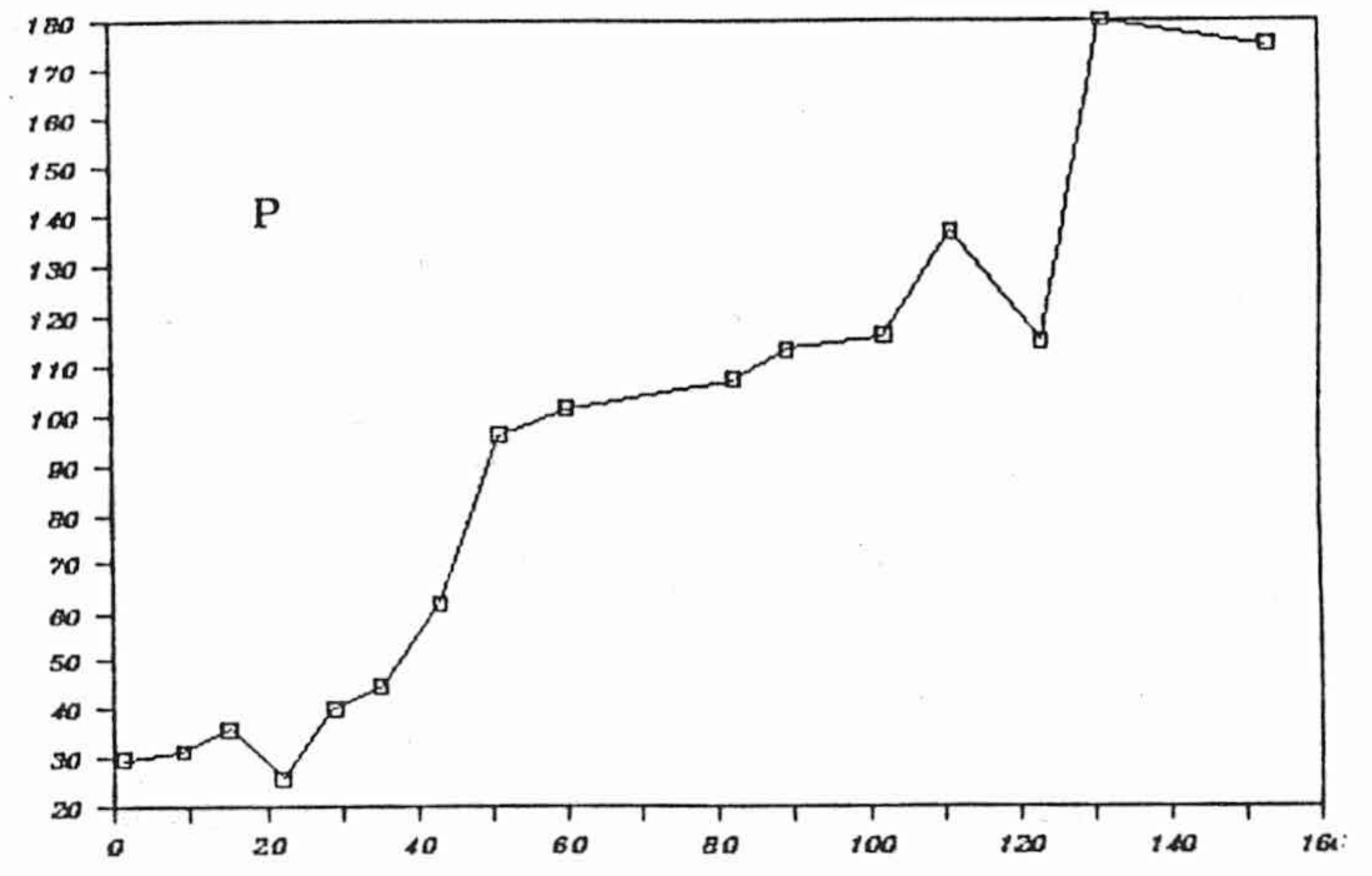
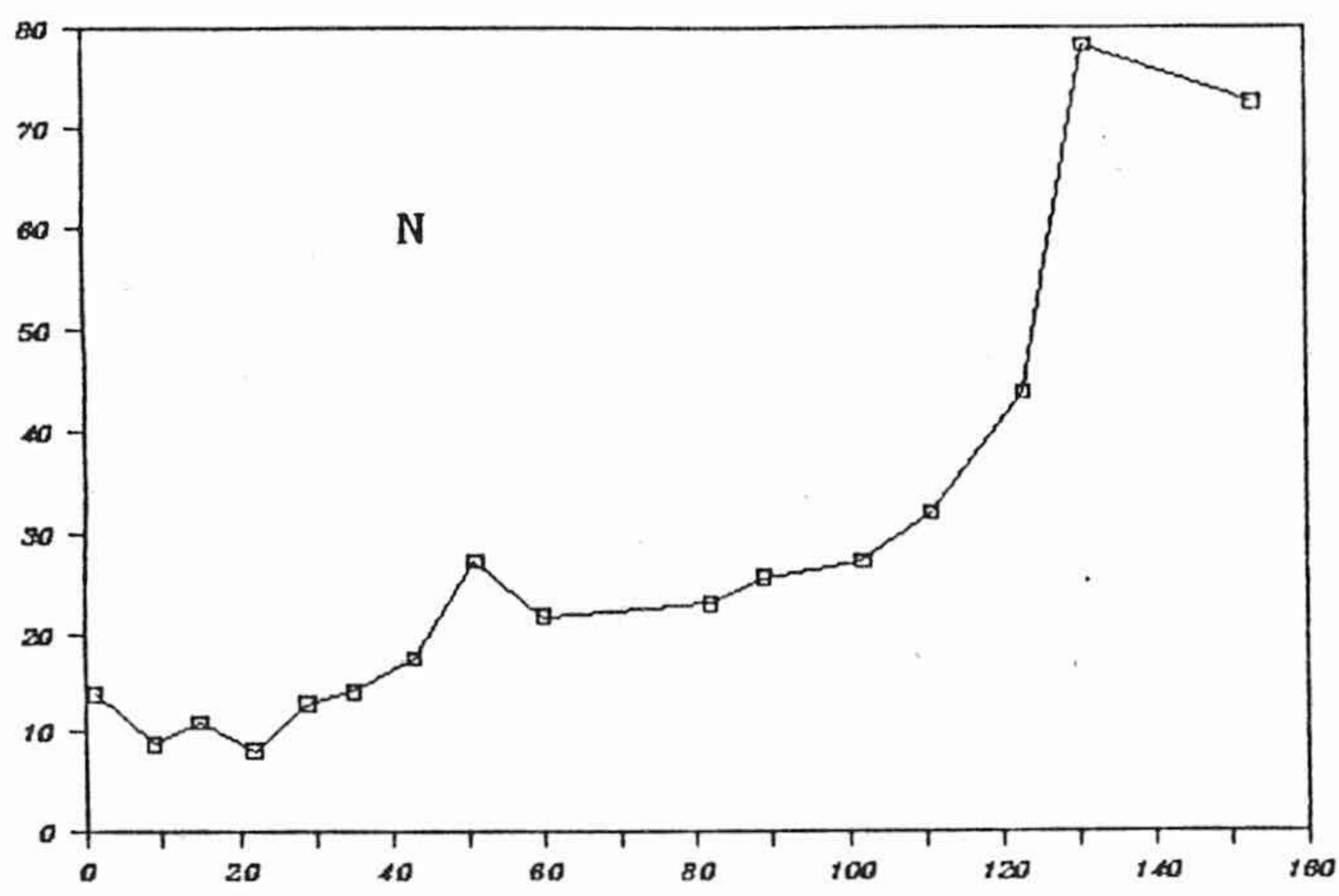


Figura nº 19. Eficiencia en el uso de los nutrientes.

En la curva del fósforo (figura 19) se pueden distinguir varias fases. La primera, durante las primeras semanas en las que se encuentra en exceso, muestra una baja eficiencia, pero con el fuerte crecimiento posterior en la hoja se reduce su proporción relativa y gana en eficiencia. Nuevamente se produce, durante la parte final del verano, una estabilización de la eficiencia, en la que se produce una acumulación de P. La eficiencia aumenta, nuevamente, antes de la senescencia, cuando se produce un aumento fuerte de crecimiento.

La eficiencia del K es baja durante casi todo el ciclo, lo que indica un aporte de este elemento superior a sus necesidades; llega incluso a descender, en el momento en que el crecimiento de la hoja se detiene. Como el ritmo de suministro continúa, se obtiene una eficiencia negativa, produciéndose acumulación. Sólo crece al final, cuando el crecimiento es superior al aporte.

El Ca, con fuertes oscilaciones, no tiene una tendencia concreta, por lo que se mantiene siempre por encima de sus necesidades por parte de la hoja, frecuentemente con una eficiencia negativa, señal de que tiende a acumularse.

El magnesio sigue un comportamiento general semejante al del Ca, aunque con mayor estabilidad, e igualmente se acumula.

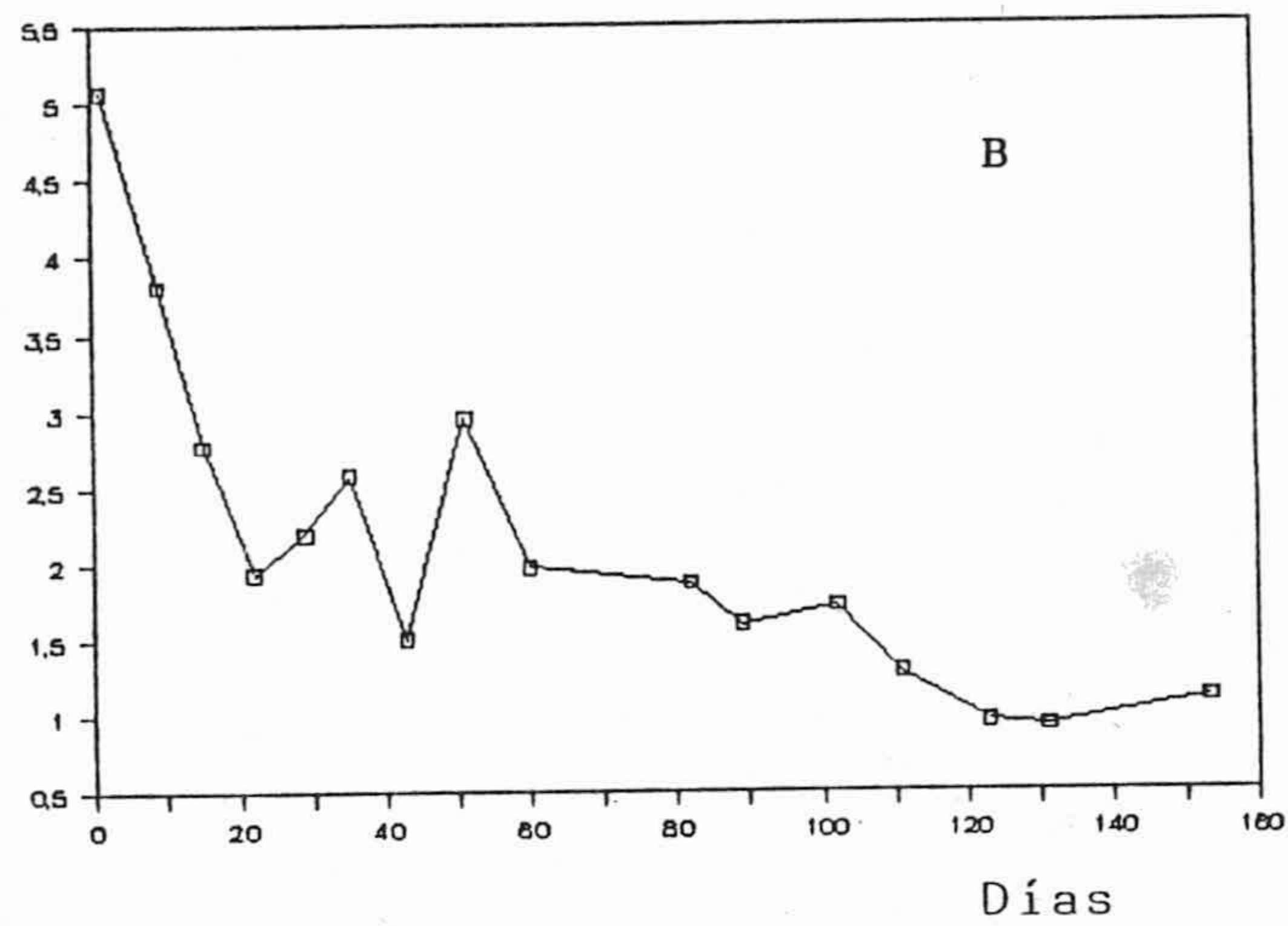
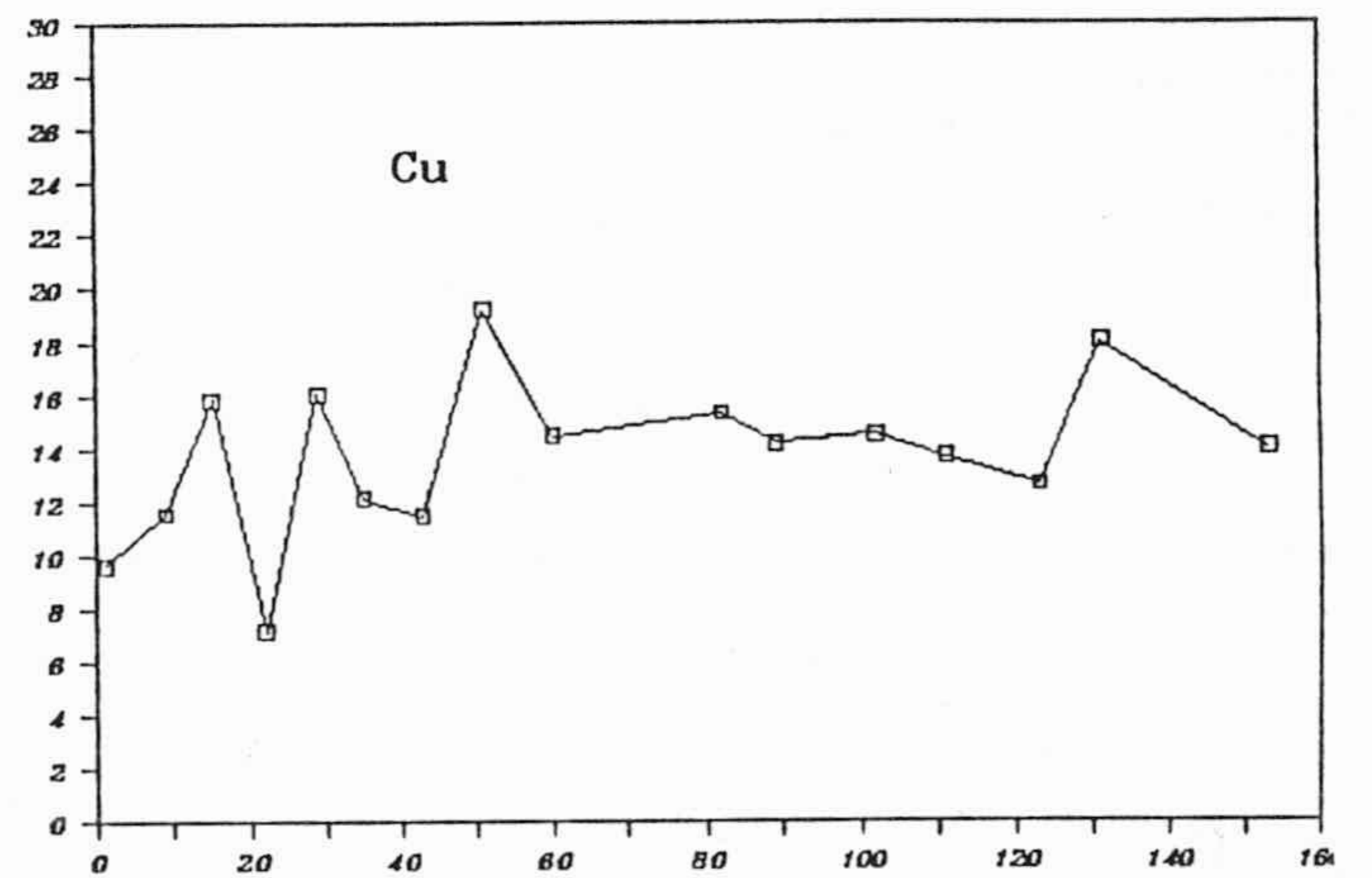
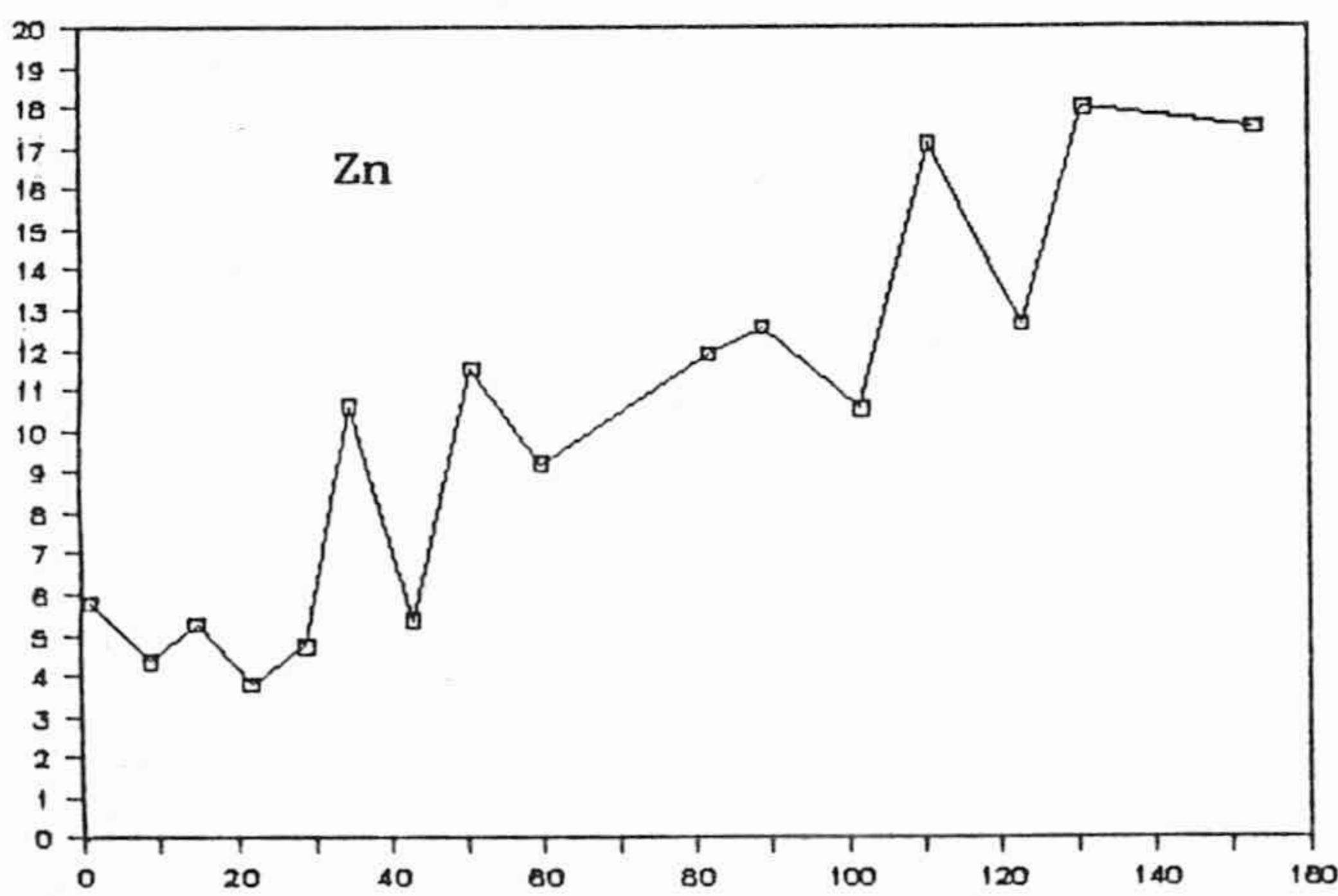
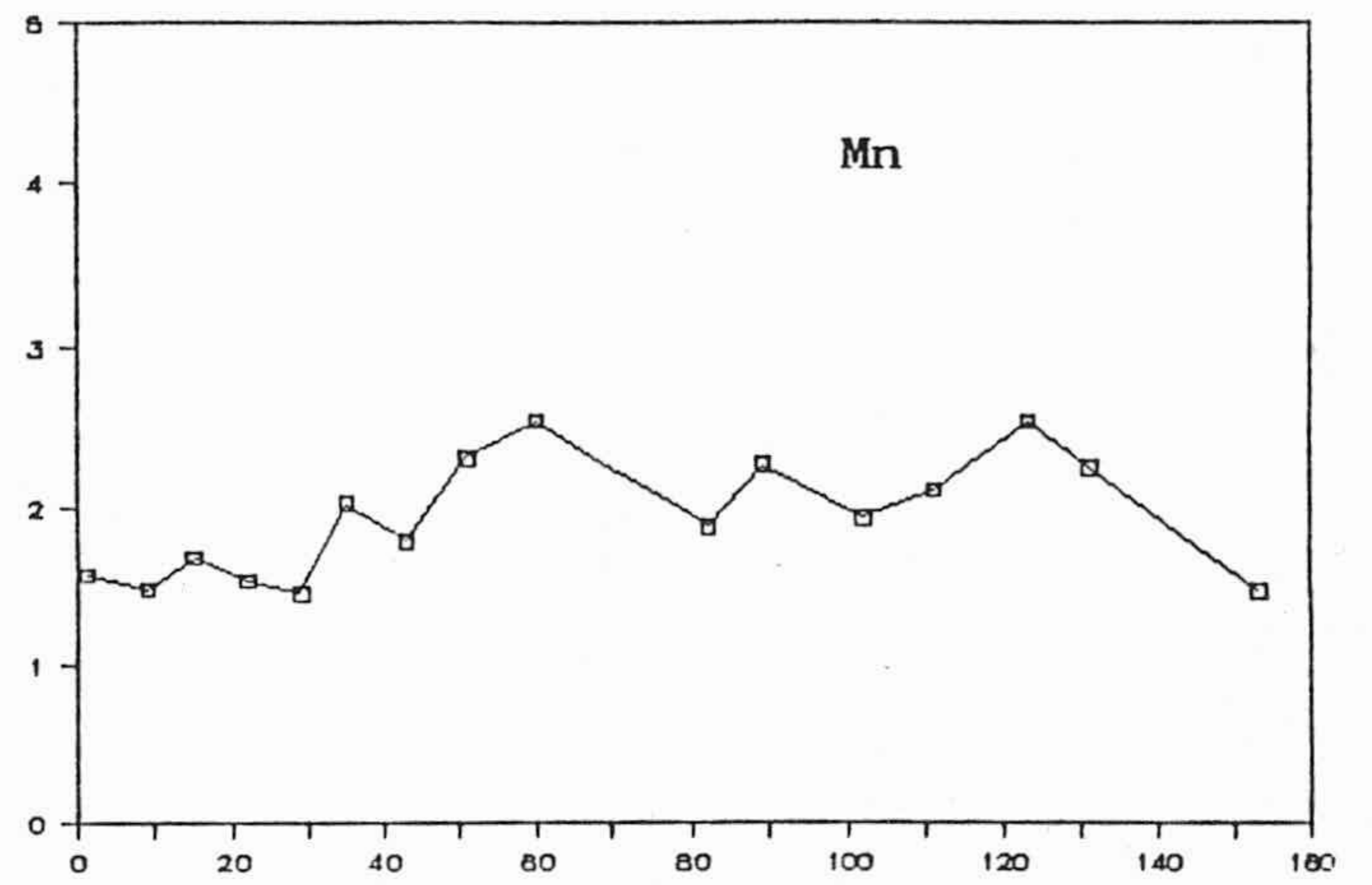
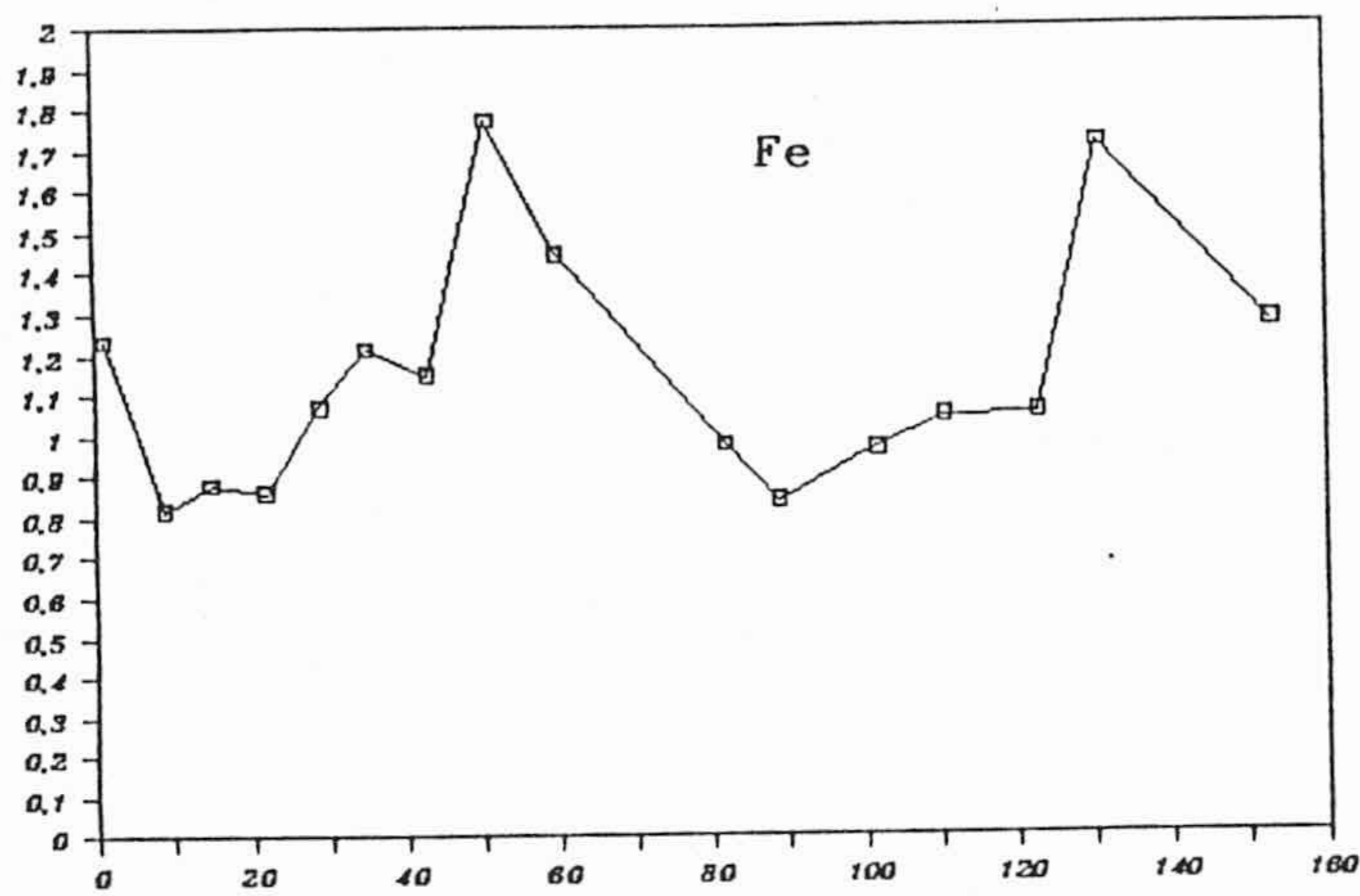
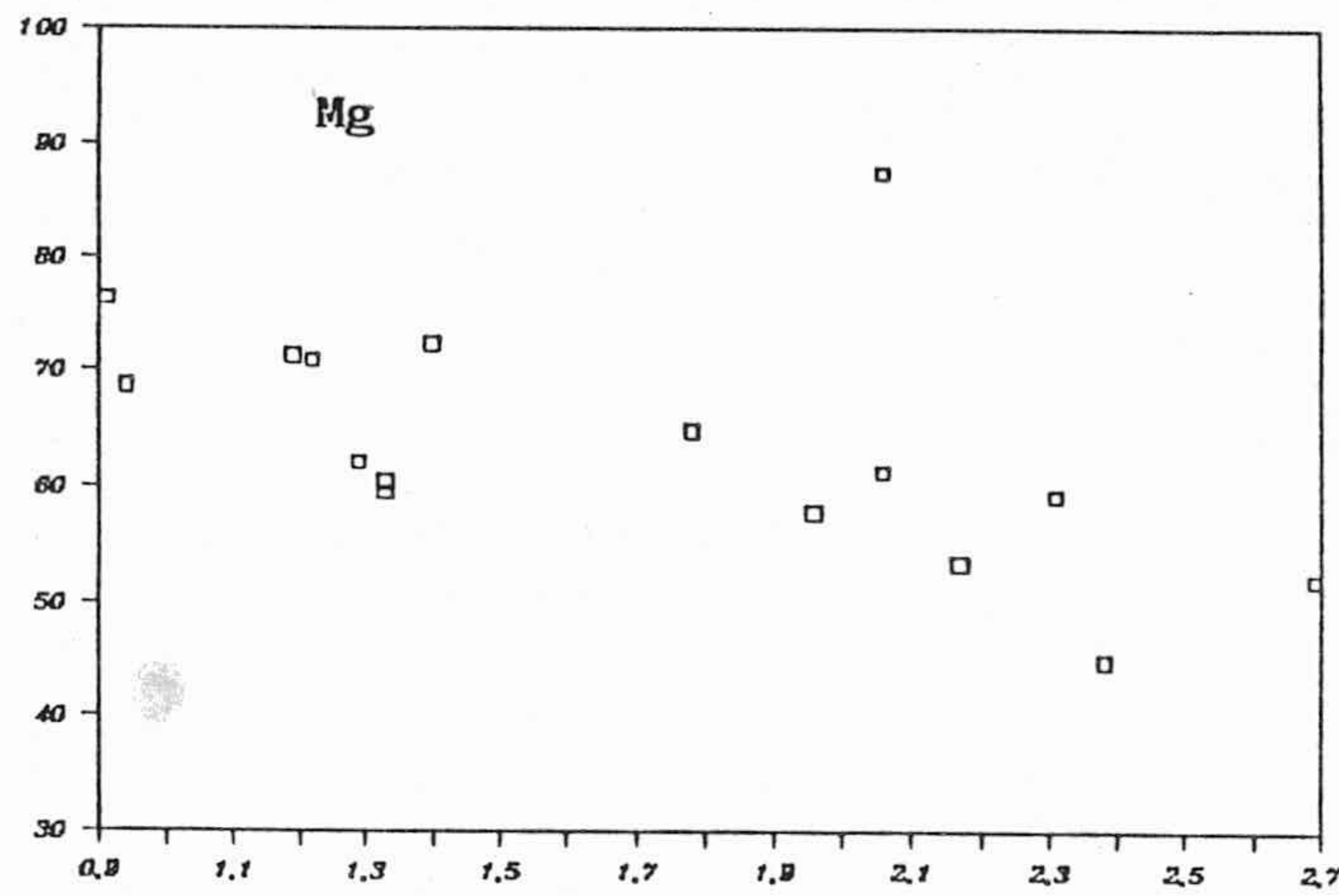
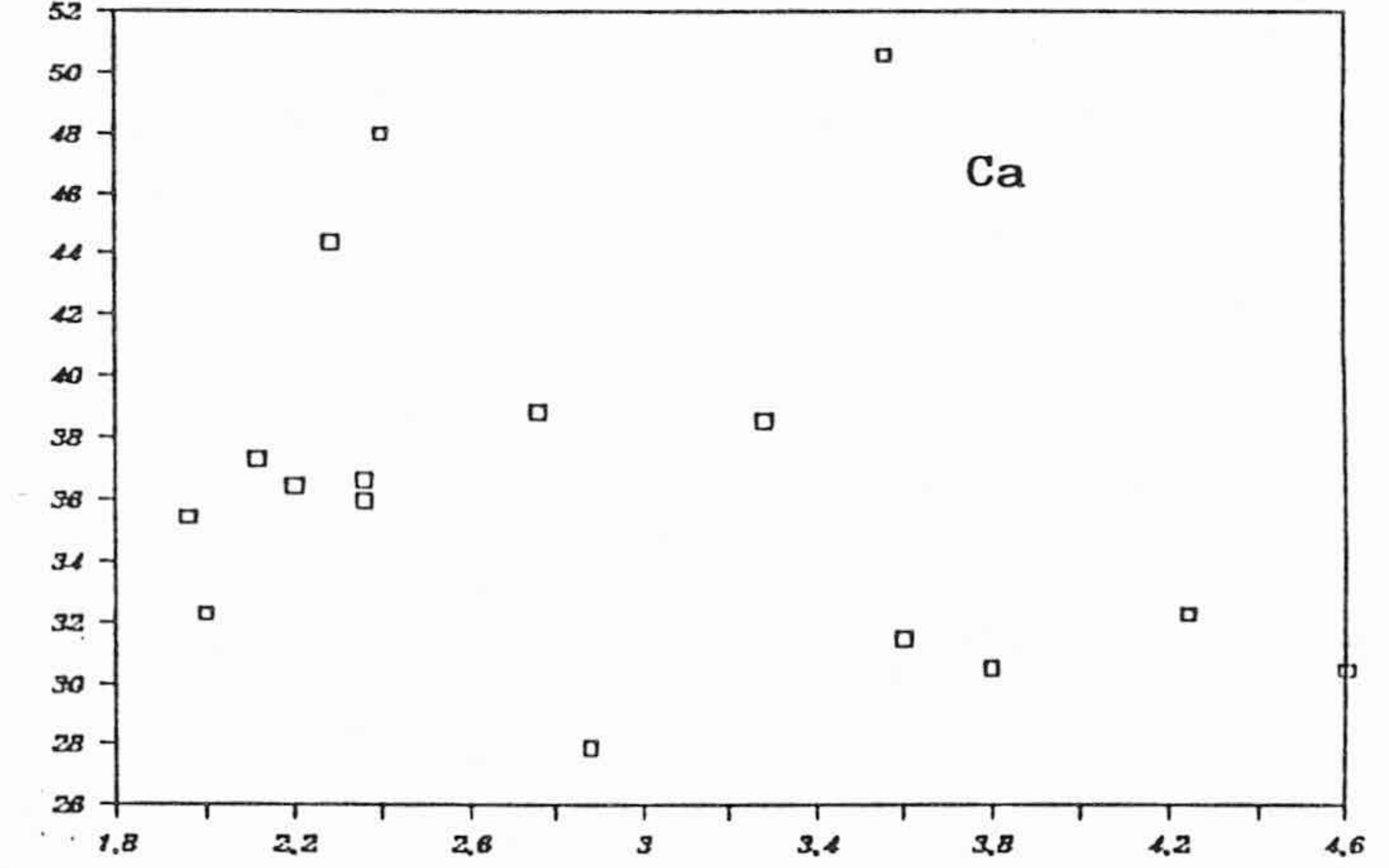
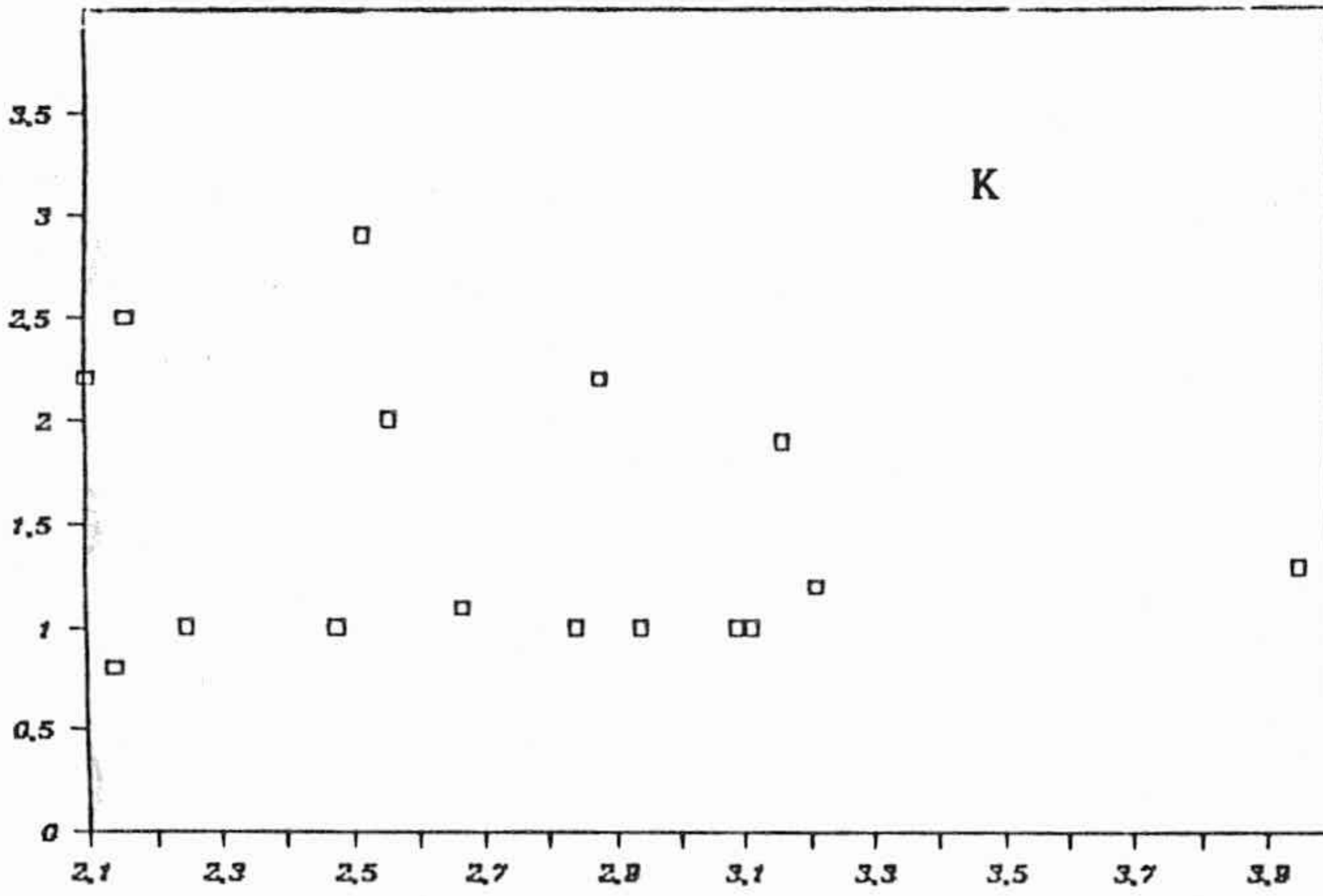
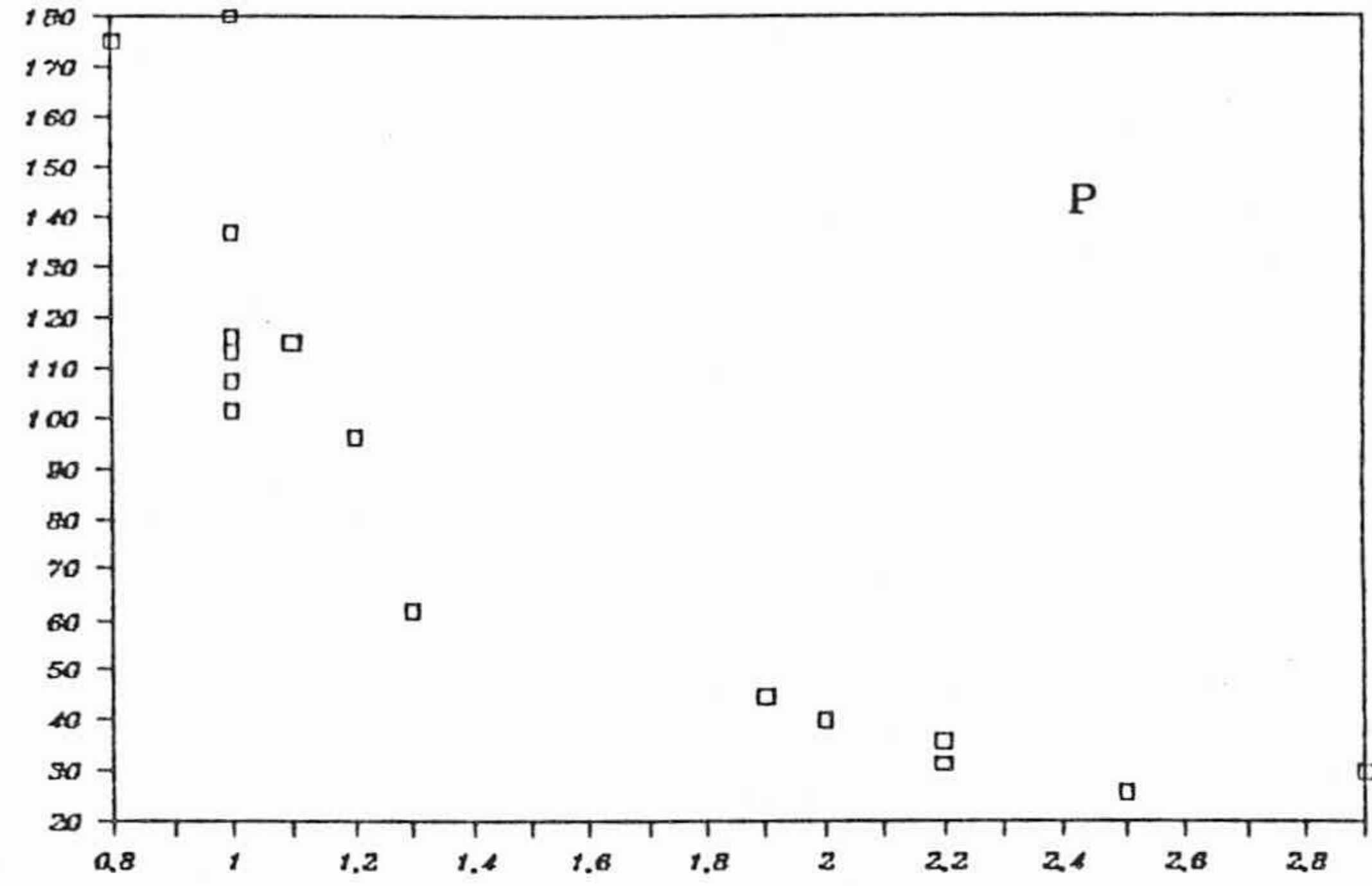
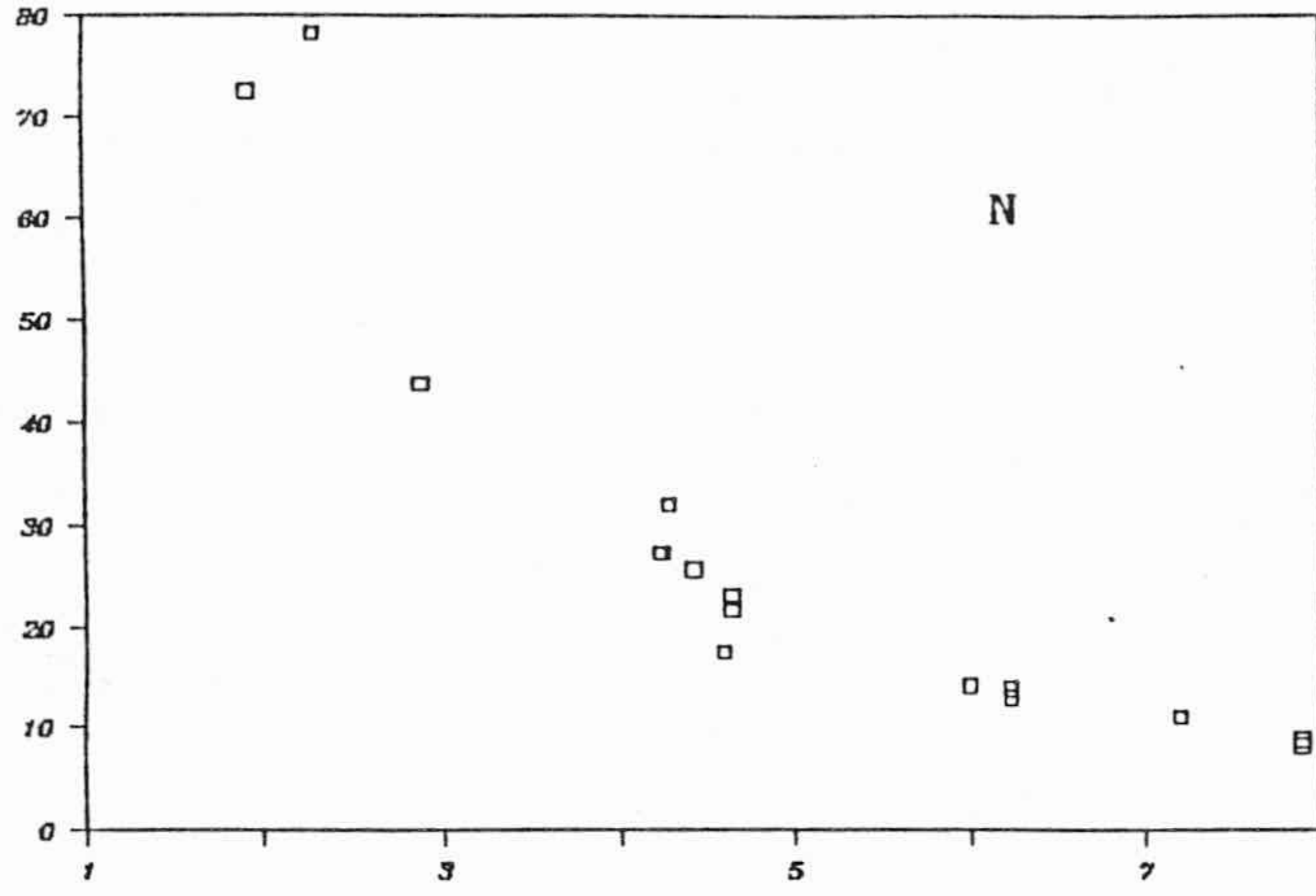


Figura nº 20. Eficiencia en el uso de los micronutrientes.



Días

Figura nº 21. Relación entre la eficiencia en el uso de los nutrientes (en ordenadas) y la concentración (en abscisas).

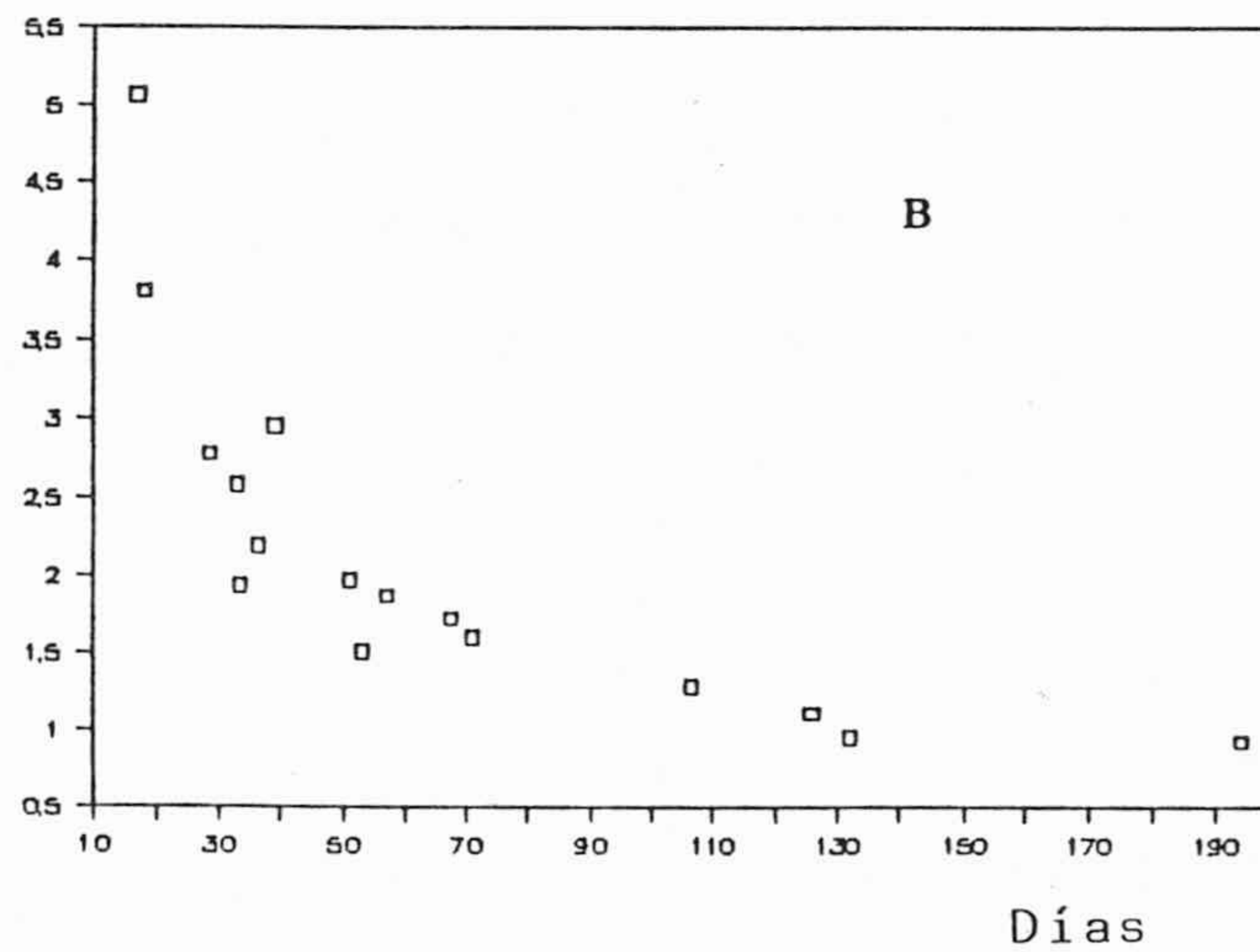
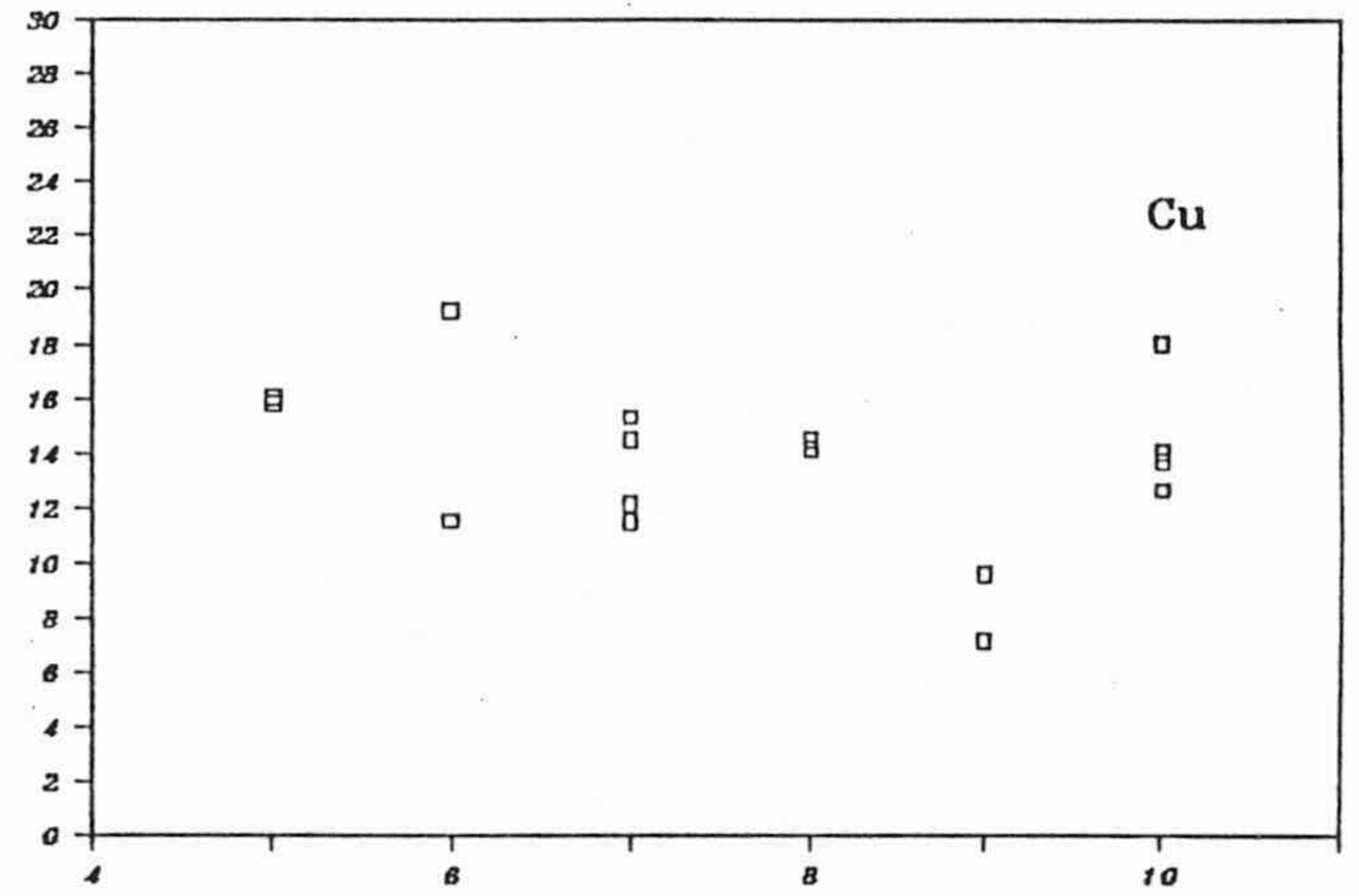
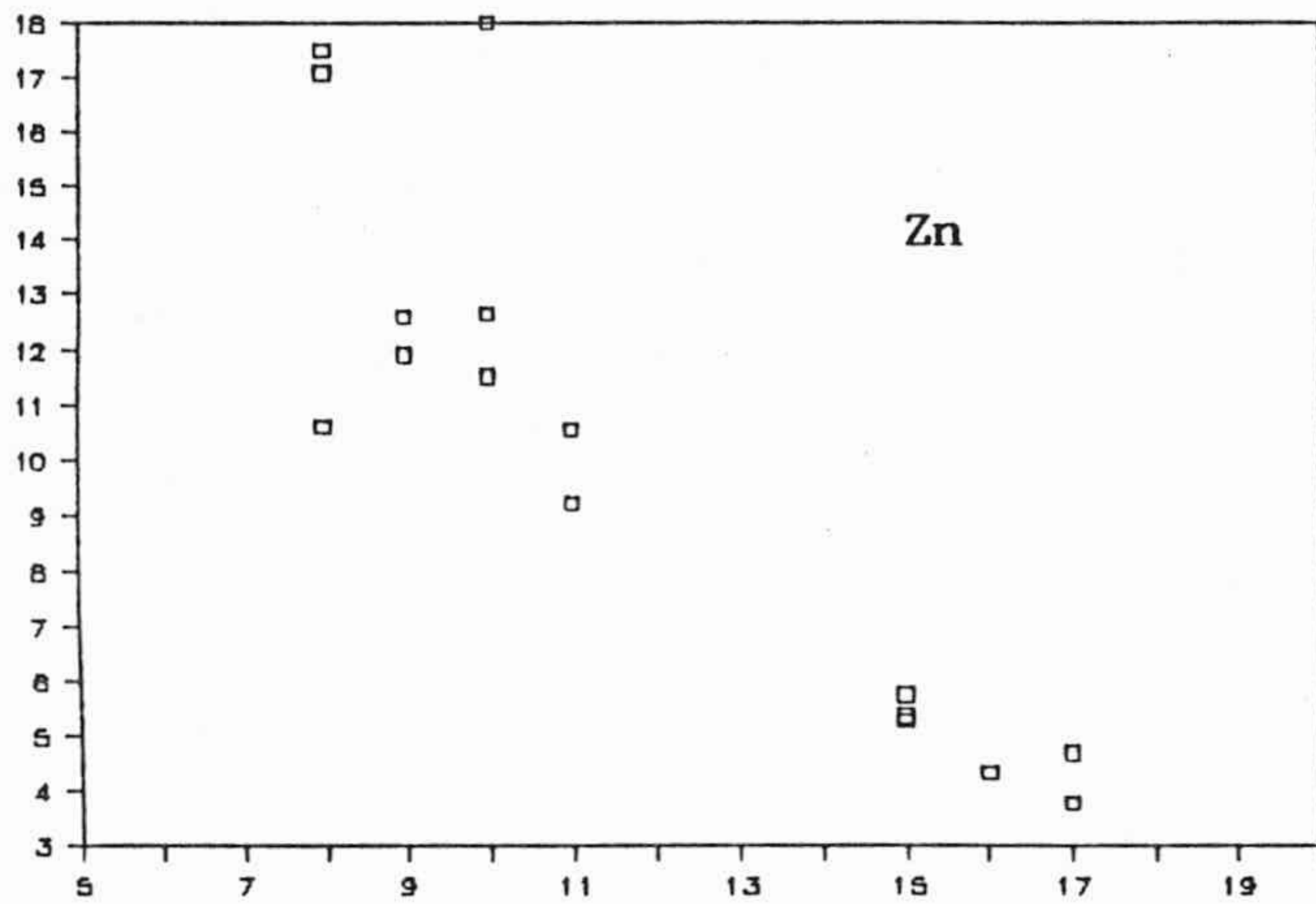
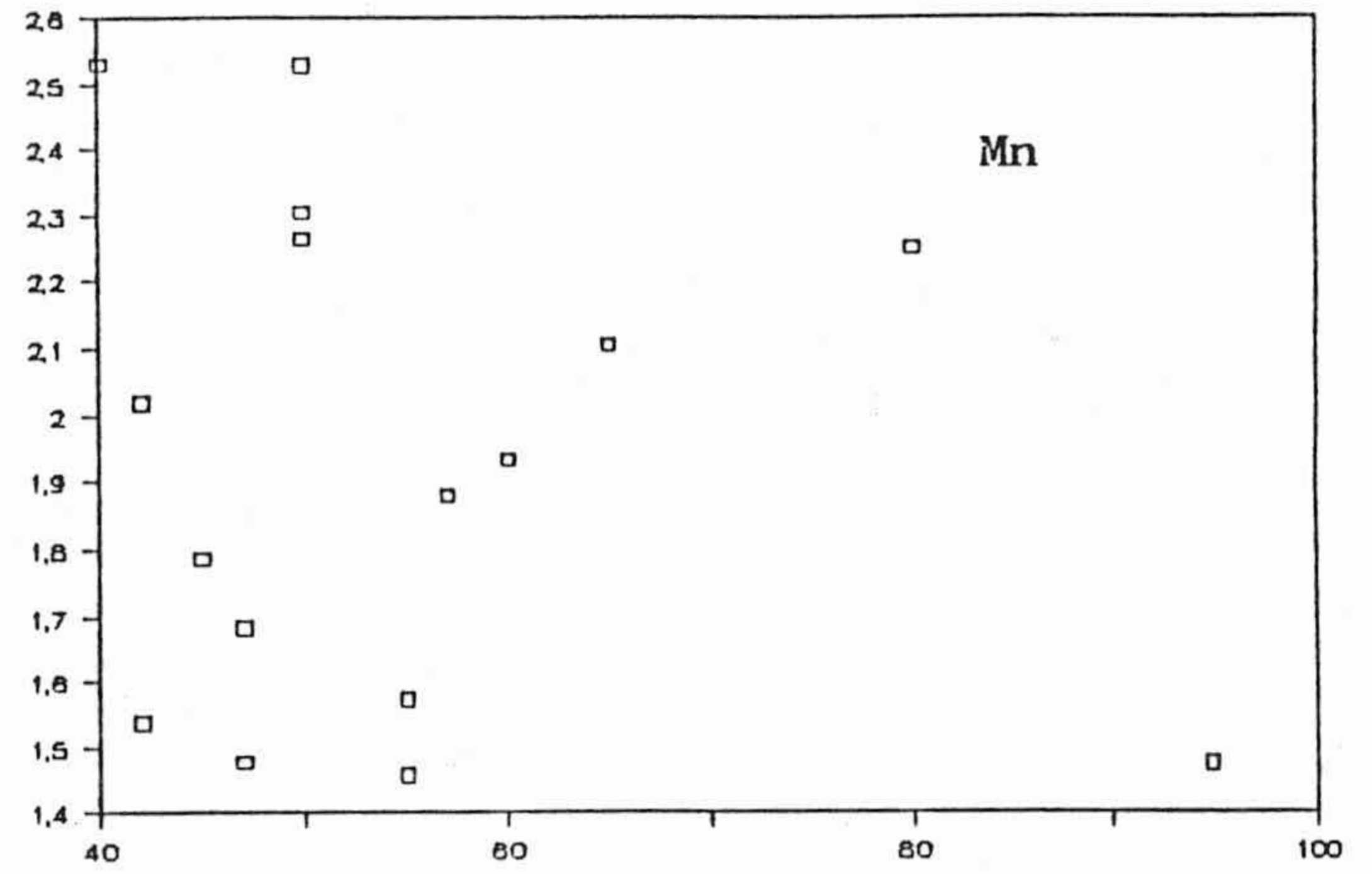
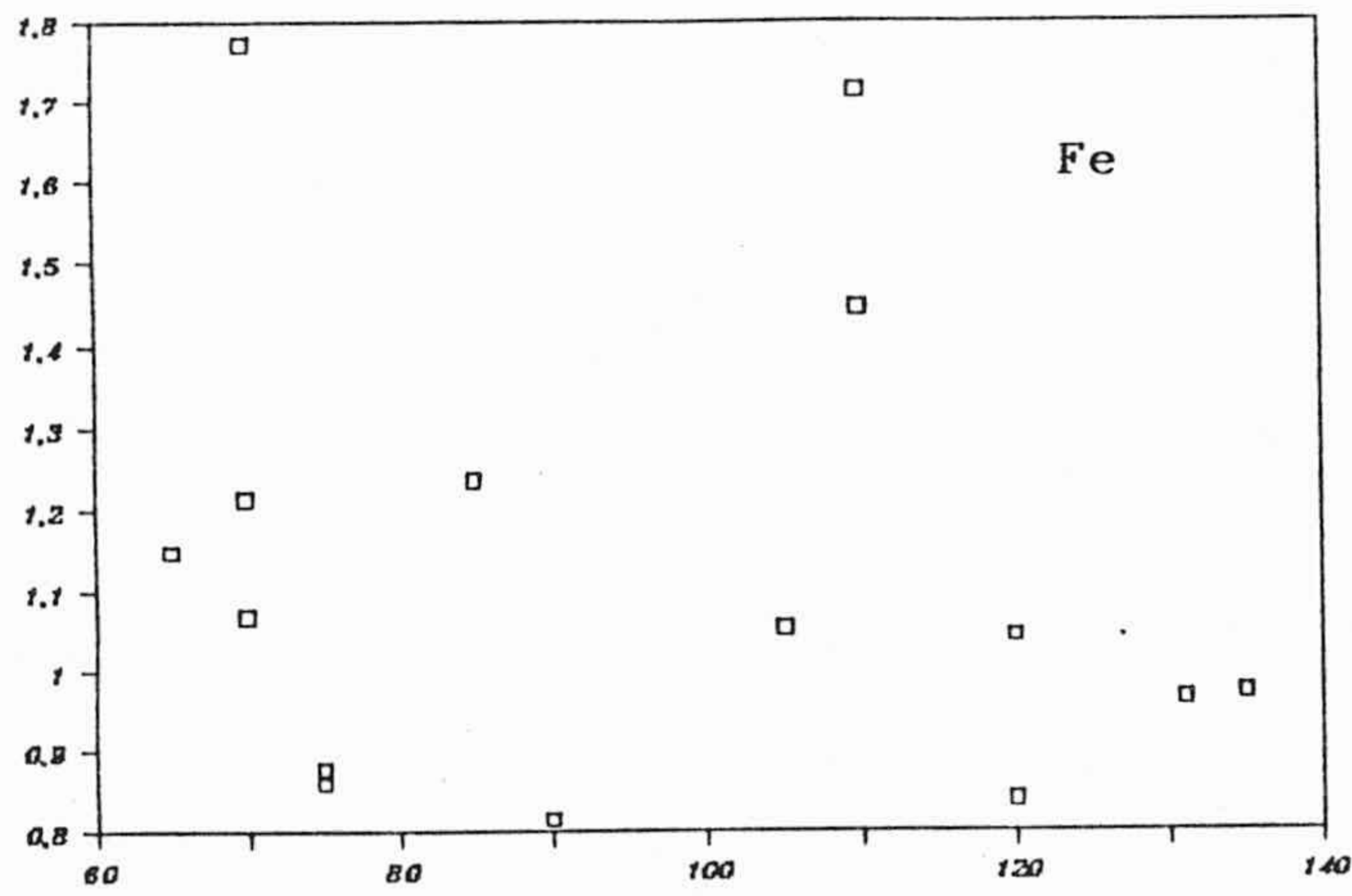


Figura n° 22. Relación entre la eficiencia en el uso de los nutrientes (ordenadas) y la concentración en la hoja (en abscisas).

Entre los micronutrientes, Fe, Mn, y Cu se pueden considerar constantes, aunque presentan diversas fases en las que el consumo del nutriente puede retener el crecimiento de la planta. Esto es más claro para el Zn, que se encuentra a niveles bajos, y cuya eficiencia aumenta significativamente con el tiempo.

El boro, por el contrario, desciende al principio rápidamente, para mantenerse después casi constante. Indicaría una abundante disposición de este nutriente al principio, proveniente quizá de los órganos de reserva, que se va empleando posteriormente hasta mantener unos niveles normales.

En resumen, existen tendencias muy marcadas por parte de N y P, que son más eficientes a más bajas concentraciones en hoja, lo mismo que Zn y B (figuras 21 y 22), mientras que los restantes elementos muestran una función metabólica menos activa, quizá por encontrarse en todo momento por encima de las exigencias mínimas de la planta.

2.3 CICLO 3

No se trata propiamente de un ciclo, sino de una corta serie de muestras (4) tomadas de una planta que crecía a unos metros de la localidad anterior. Coinciden con las muestras 9 a 12 de los ciclos 1 y 2, y abarcan un período de poco más de un mes : desde mediados de julio a finales de agosto. Tienen la particularidad de corresponder a una planta con un desarrollo muy vigoroso, no sometida a ningún aprovechamiento, y que en ese período presentaba simultáneamente gran cantidad de flores y frutos.

Estaba situada en medio de una explanada amplia, gran parte de ella cubierta de cemento. El suelo es similar al del ciclo 2.

Se recogieron las muestras hasta que fue arrancada. Hasta el final se observaron flores, aunque cada vez más pequeñas. Estas se encontraban en el extremo de los tallos, que presentaban un activo crecimiento. Más hacia el tronco estaban los frutos dispuestos según la edad.

En comparación con las mismas muestras del ciclo 2, se observa que el tamaño de las hojas está dentro del mismo rango, coincidiendo prácticamente los valores medios. Lo mismo puede decirse de los demás valores, tanto de contenido como de equilibrio y eficiencia de los nutrientes. Aparecen pequeñas diferencias, como un menor porcentaje de Mg y una

mayor proporción de Mn y Zn. No obstante, existen pocas variaciones significativas (figura 22'). La alta productividad de esta planta puede ser explicada por una mayor disponibilidad de recursos hídricos, ya que la evaporación está muy disminuida por la capa de cemento y asfalto que cubre la explanada. Esto hace que la planta pueda disponer de más agua, por lo que continúa con un crecimiento vigoroso aún casi al final de su ciclo, y cuando otras plantas han dejado de producir flores y frutos. Sin embargo, el no haber llevado el control de la humedad de la hoja impide contrastar esta hipótesis.

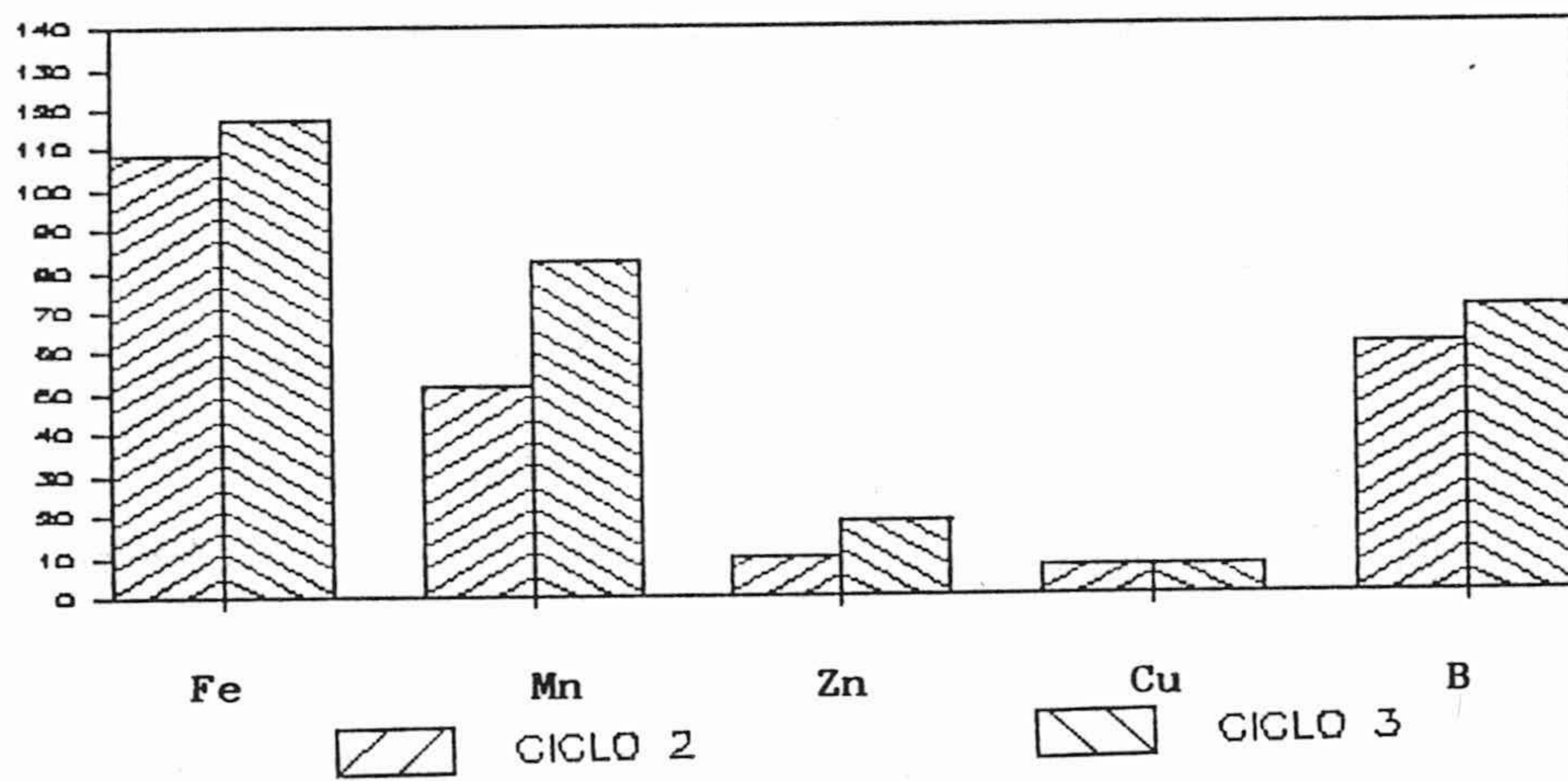
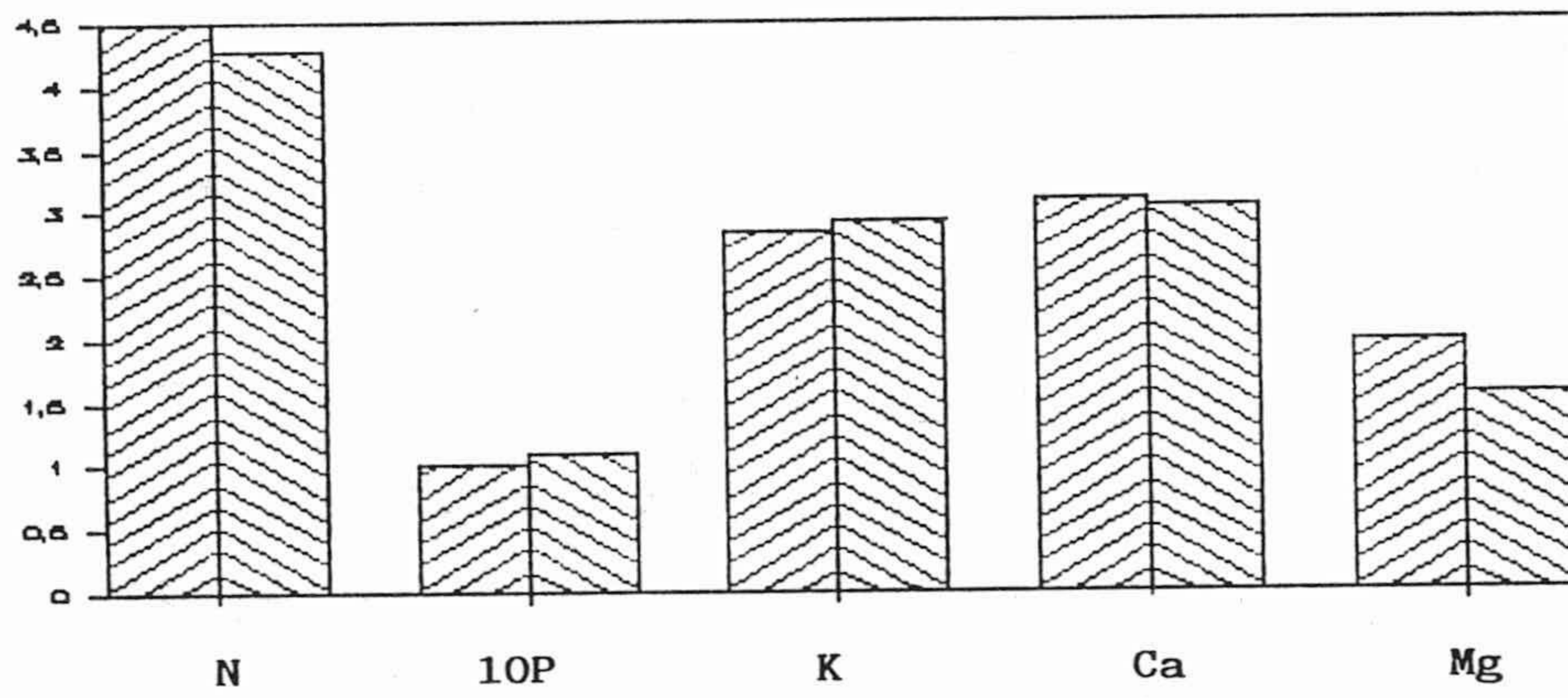
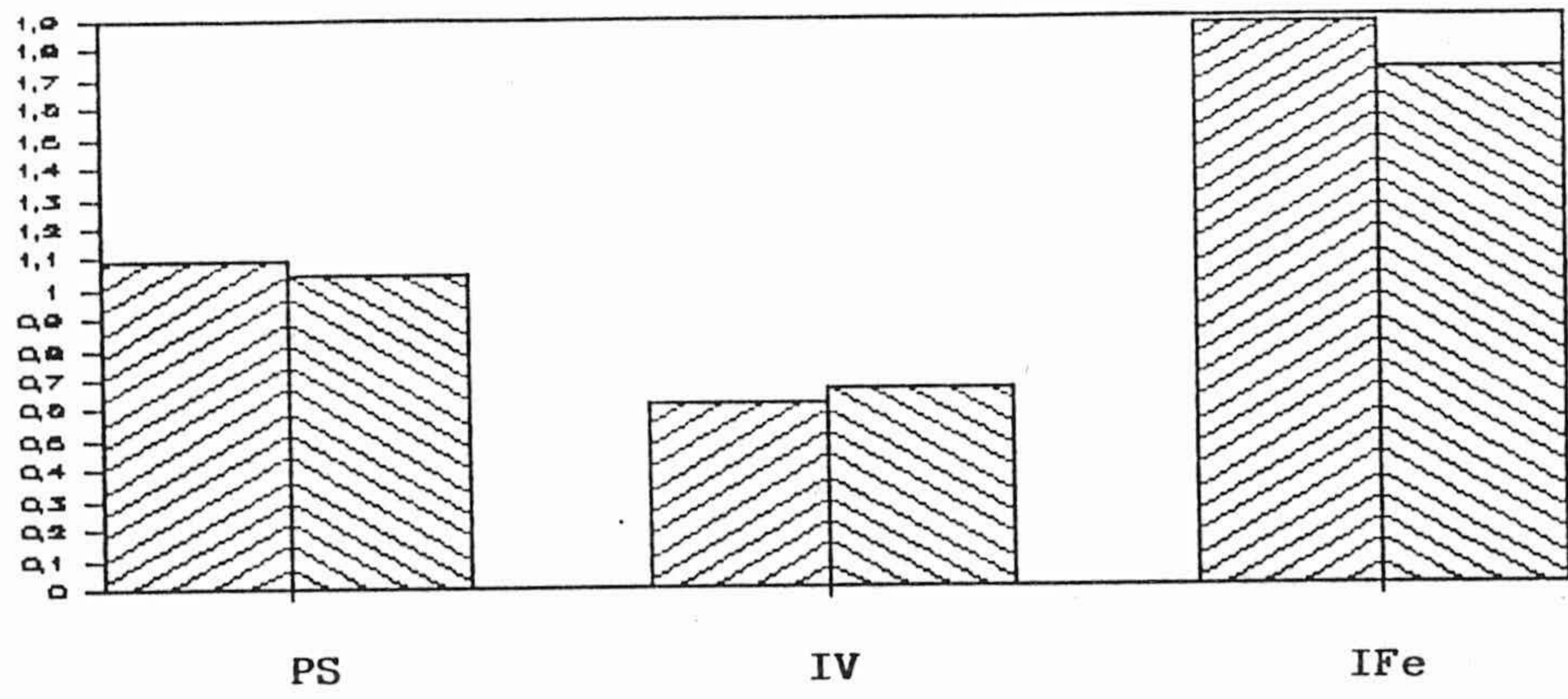


Figura nº 22'. Comparación entre los valores del contenido de nutrientes, peso de la hoja, IV e IFe del ciclo 3 y los equivalentes del ciclo 2.

2.4 CICLO 4

2.4.1 CARACTERISTICAS. CRECIMIENTO

Las plantas correspondientes a este ciclo se encontraban en el término de Níjar, a unos 3 Km. de S.José, en la población de El Pozo de los Frailes. Se hallan plantadas en un suelo de origen volcánico de características ya descritas. Las plantas fueron trasplantadas 3 años antes, después de estar dos en vivero. Se tomaron seis muestras a lo largo del ciclo vegetativo. La primera de ellas, a poco de comenzar el rebrote, el 20 de abril.

Las características climáticas se expresan en la figura 23. Si habitualmente el clima de esta región es desértico, este año, con una precipitación total de 107 mm, está más acentuado. En concreto, desde mediados de Abril a mediados de octubre se recogieron apenas 11 litros. En estas condiciones, como se indica en el diagrama bioclimático, las posibilidades de vegetación arborea son nulas, según MONTERO y GONZALEZ (1987).

La temperatura asciende continuamente hasta mediados de agosto (figura 23), manteniéndose hasta casi finales de septiembre, cuando se inicia un rápido descenso. La temperatura media durante el ciclo se ha mantenido en torno a 24 °C.

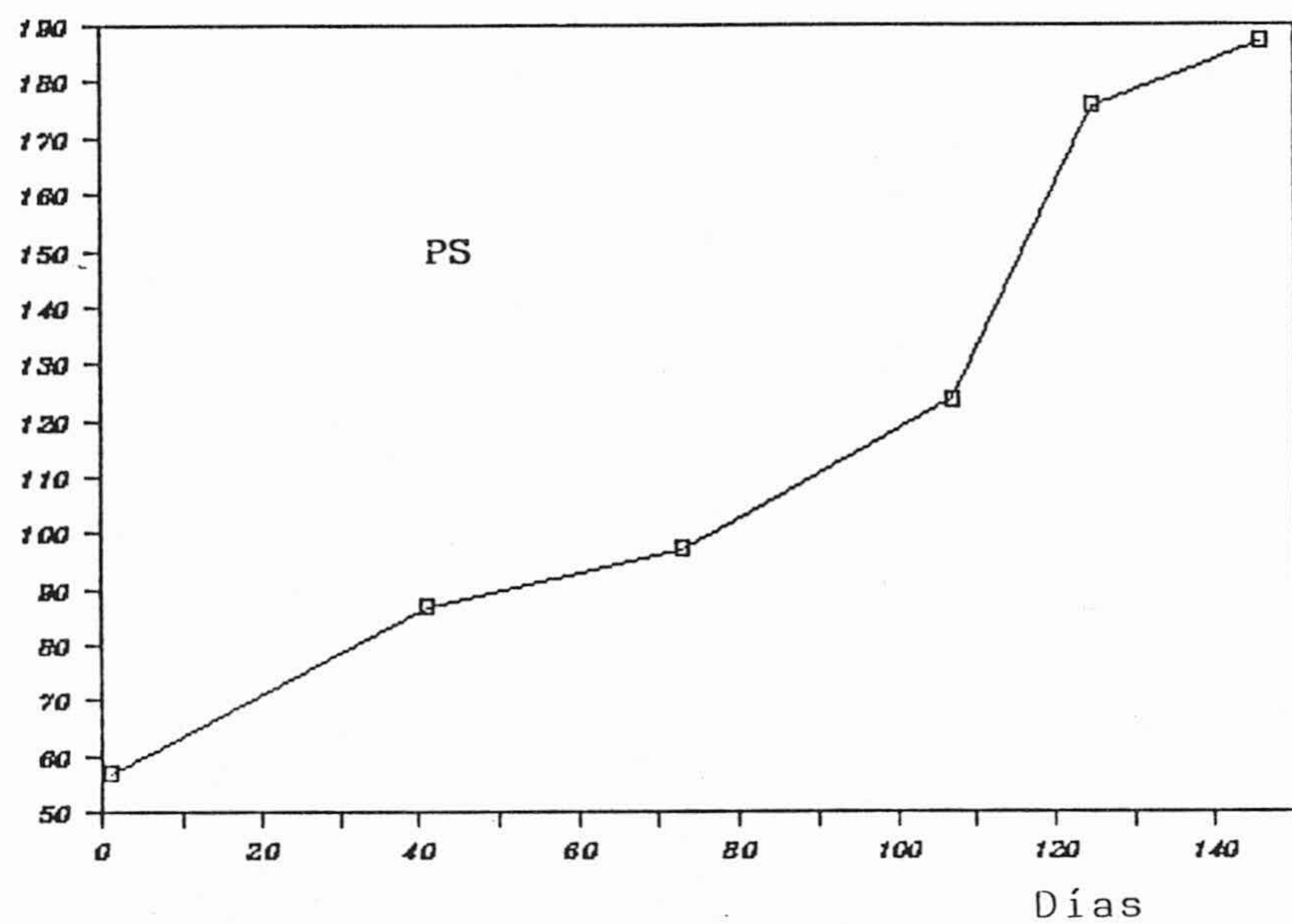
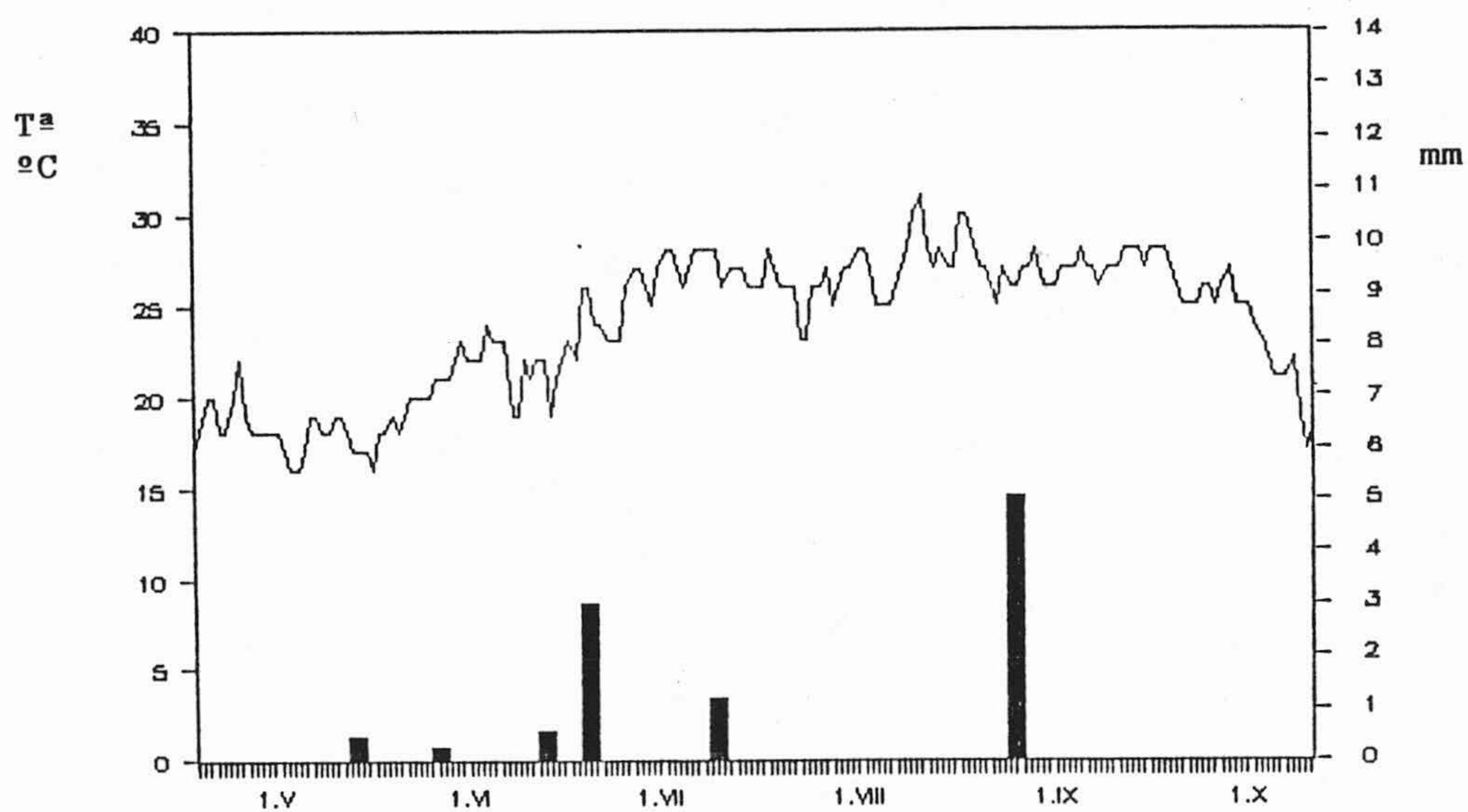


Figura nº 23. Variación de la temperatura media y precipitaciones desde Abril a Octubre en S. José. En abscisas, el tiempo. En la figura inferior, evolución del peso de 100 hojas (en g).

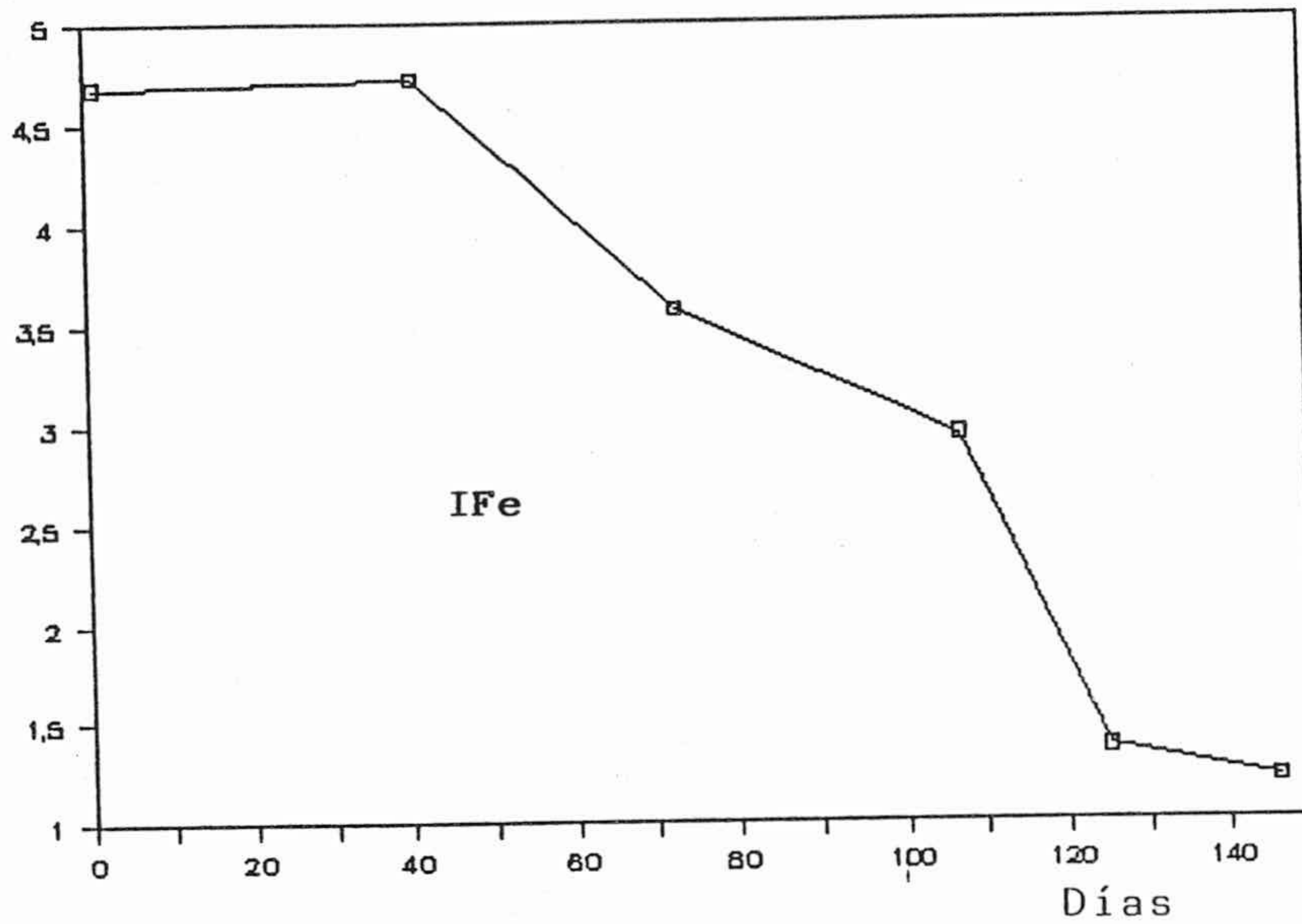
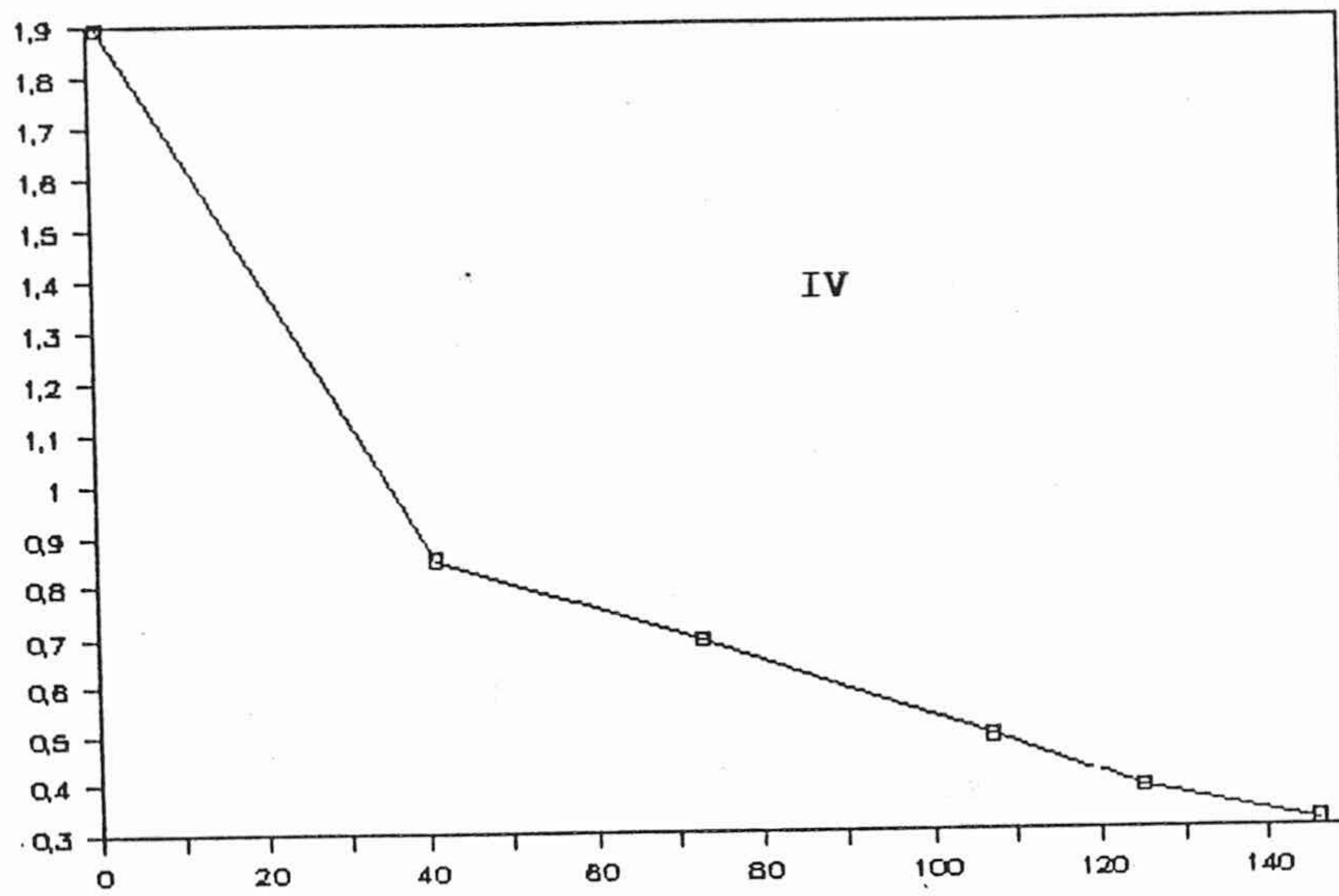


Figura nº 24. Evolución del índice vegetativo (IV) y del índice de hierro (IFe) a lo largo del ciclo vegetativo.

Es de destacar que durante el mes de agosto han sido 8 los días con menos de 1 hora de sol, debido a tormentas.

Las hojas se han tomado de 4 plantas seleccionadas por sus características homogéneas, y se han desarrollado con normalidad y vigorosamente. No se han recogido botones florales, pero sí los frutos antes de la dehiscencia. Se recogieron el 31 de Mayo un total de 3,9 Kg. El 2 de Julio se volvieron a recoger 4,1 Kg. El 5 de Agosto había todavía frutos, pero en pequeña cantidad: 0,133 Kg.

Se observaba en esa fecha síntomas de clorosis en 2 de las plantas. En las fechas siguientes no se encontraron flores ni frutos, aunque sí hojas todavía verdes, muy viejas, sobre todo en octubre.

La parcela, plantada años antes con fines comerciales, no ha recibido tratamiento de ningún tipo este año. No se han observado parásitos, salvo algunas orugas de Pieridae.

El crecimiento de la hoja es continuo a lo largo del ciclo, significativo al 1%. El peso medio de la hoja es de 121,3 mg. El índice vegetativo desciende, como es habitual, significativamente con el tiempo ($r=-0,934$; $p<0,01$). Durante las primeras semanas se mantiene por encima de 1, indicando la disponibilidad de nutrientes y el vigor del crecimiento. Después decae significativamente ($p < 0,01$). También desciende, sin significación, el índice de hierro ($r=-0,11$; NS).

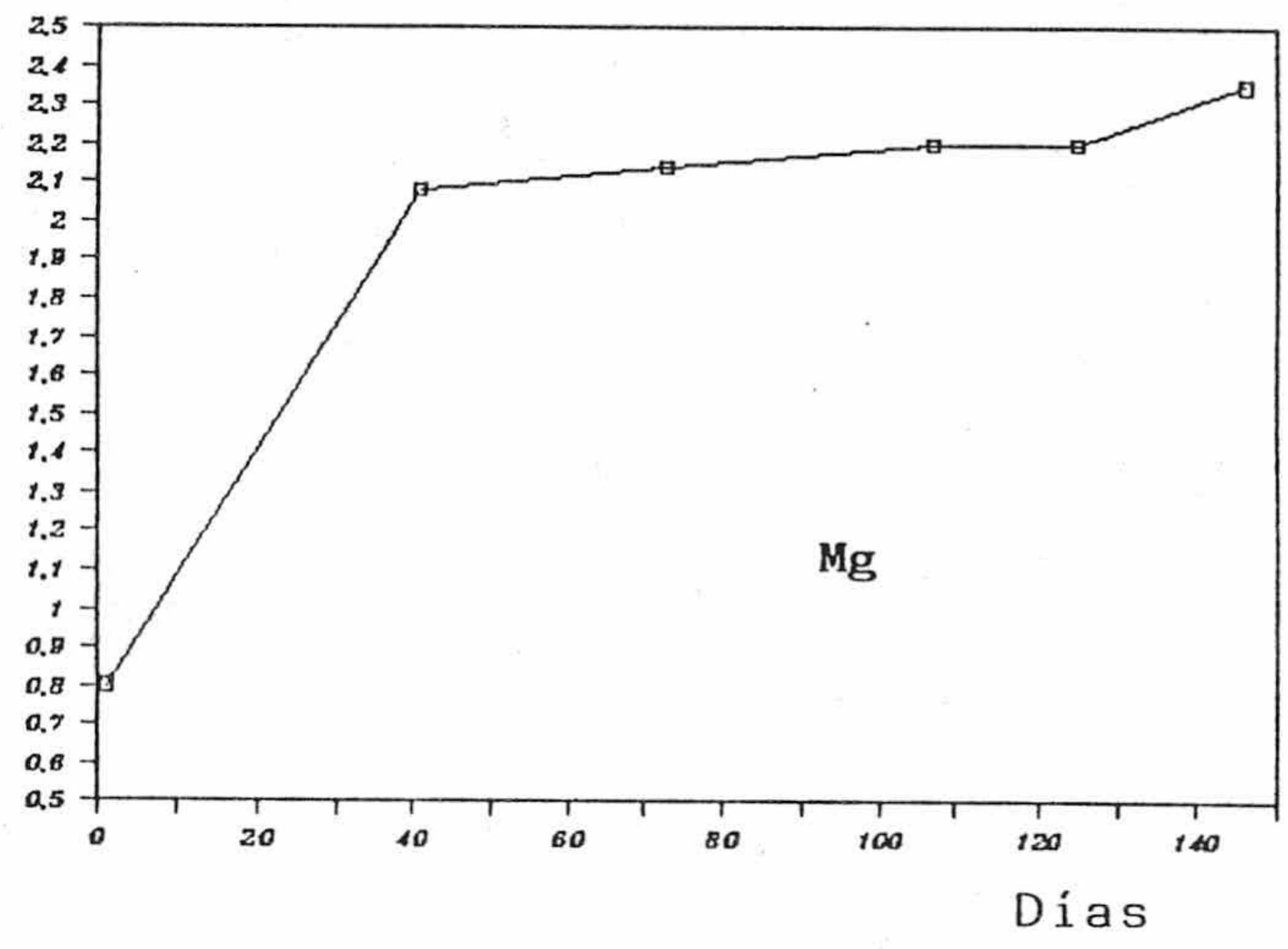
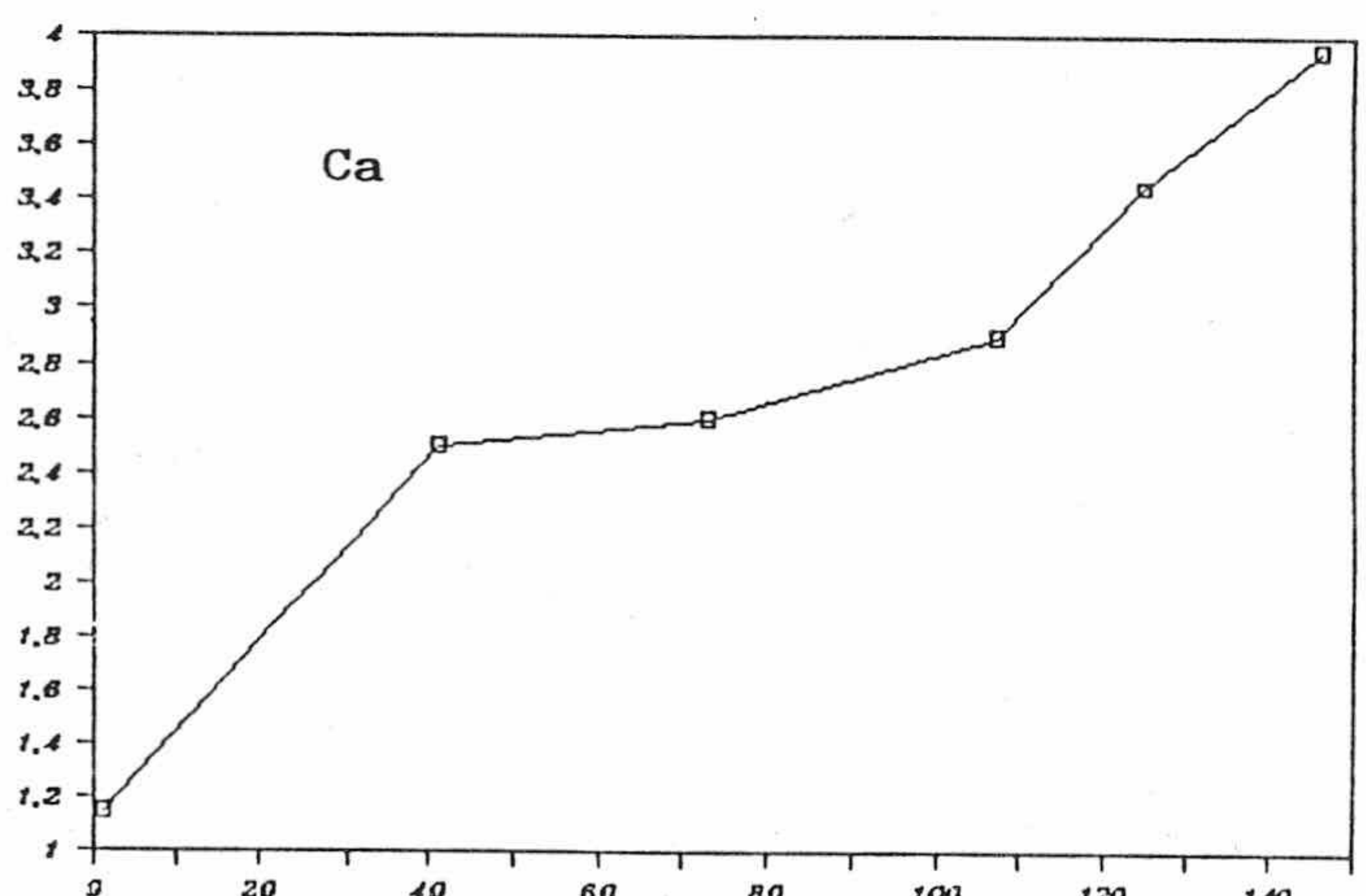
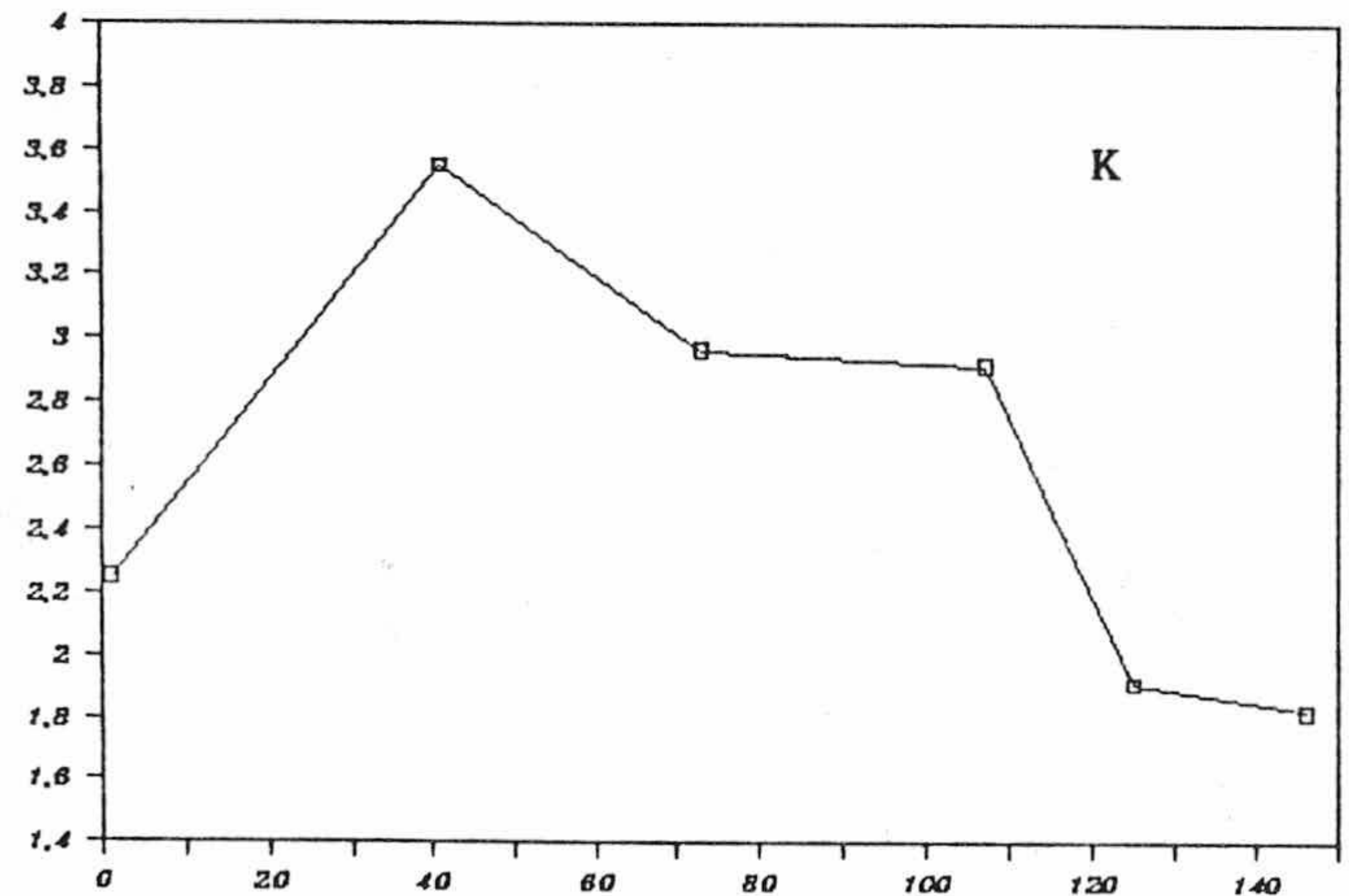
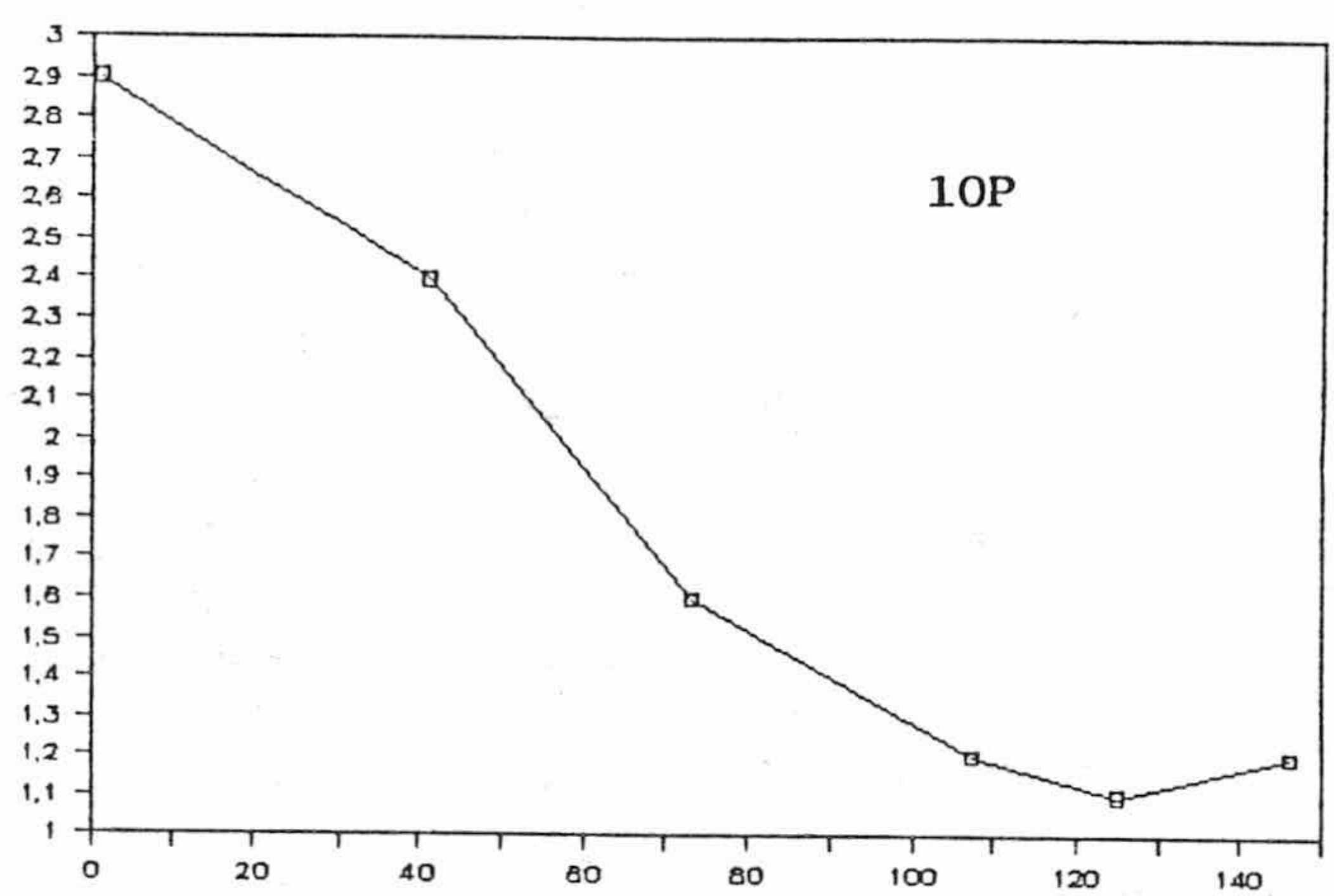
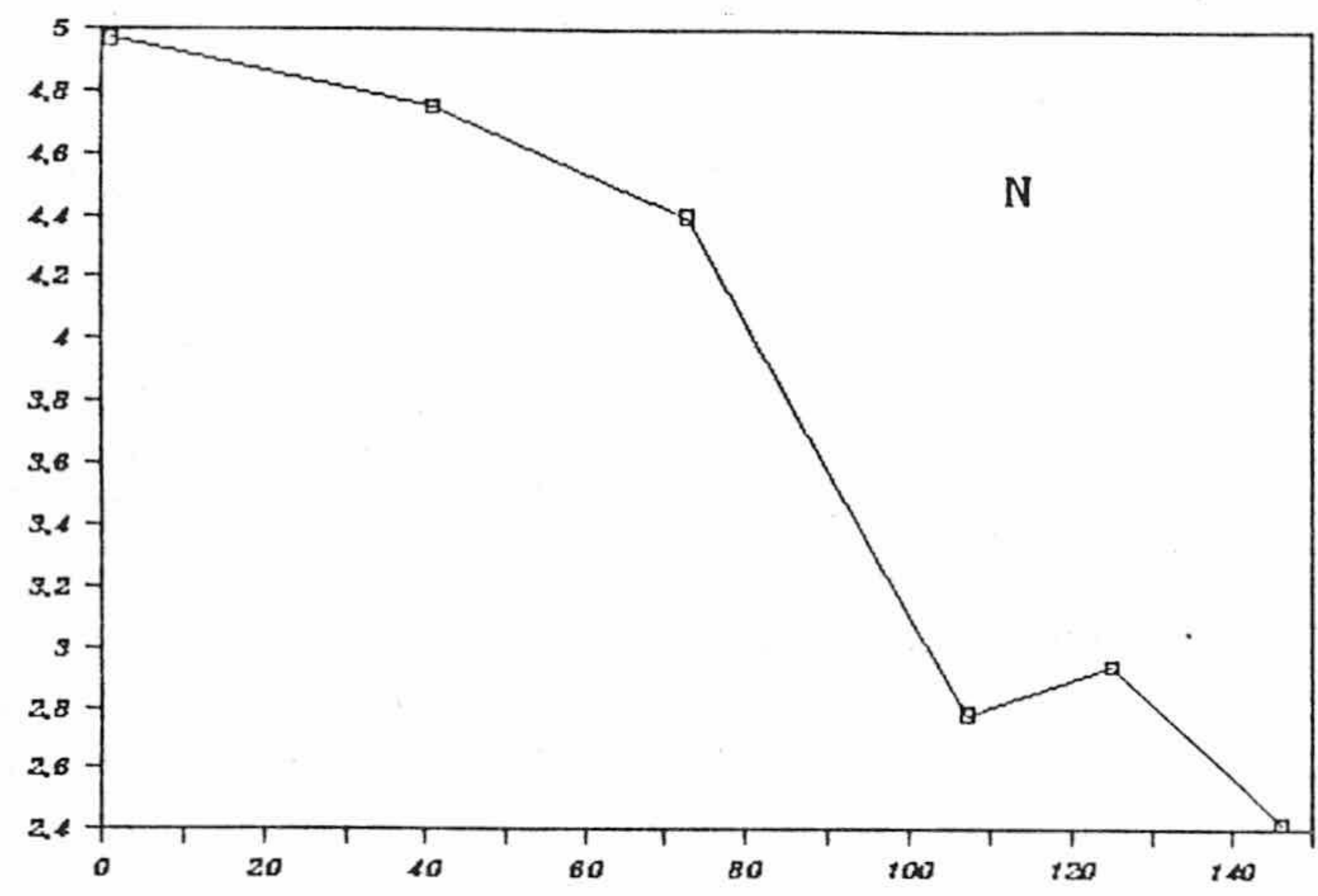


Figura nº 25. Evolución de la concentración de nutrientes a lo largo del ciclo.

2.4.2 CONCENTRACION DE NUTRIENTES

Macronutrientes

El N desciende gradualmente durante todo el ciclo (figura 25), excepto una ligera subida que tiene lugar durante la segunda quincena de agosto. Es significativa la correlación con el tiempo ($r=-0,948$; $p<0,01$). Durante los tres primeros meses, la concentración de N es superior al 4%, muy alta para el tipo de suelo en que vive la planta.

El fósforo tiene un comportamiento similar, aunque la caída de concentración con el tiempo es más rápida ($r=-0,9361$; $p<0,01$); sin embargo, el nivel es menos llamativo que el de N, y está más de acuerdo con el de otras plantas.

El K, aunque al principio aumenta, después del primer mes comienza a descender de forma continuada aunque no significativa. Se puede considerar, pues, constante en torno al 2,57%

El Ca aumenta su concentración en hoja desde el principio al final del ciclo, como es habitual, en correlación significativa con el tiempo ($r=0,962$; $p<0,1$). Lo mismo ocurre con el Mg, aunque siguiendo una curva de tipo potencial, por lo que la correlación lineal tiene menos significación ($p<0,05$). A partir del primer mes se mantiene bastante estable.

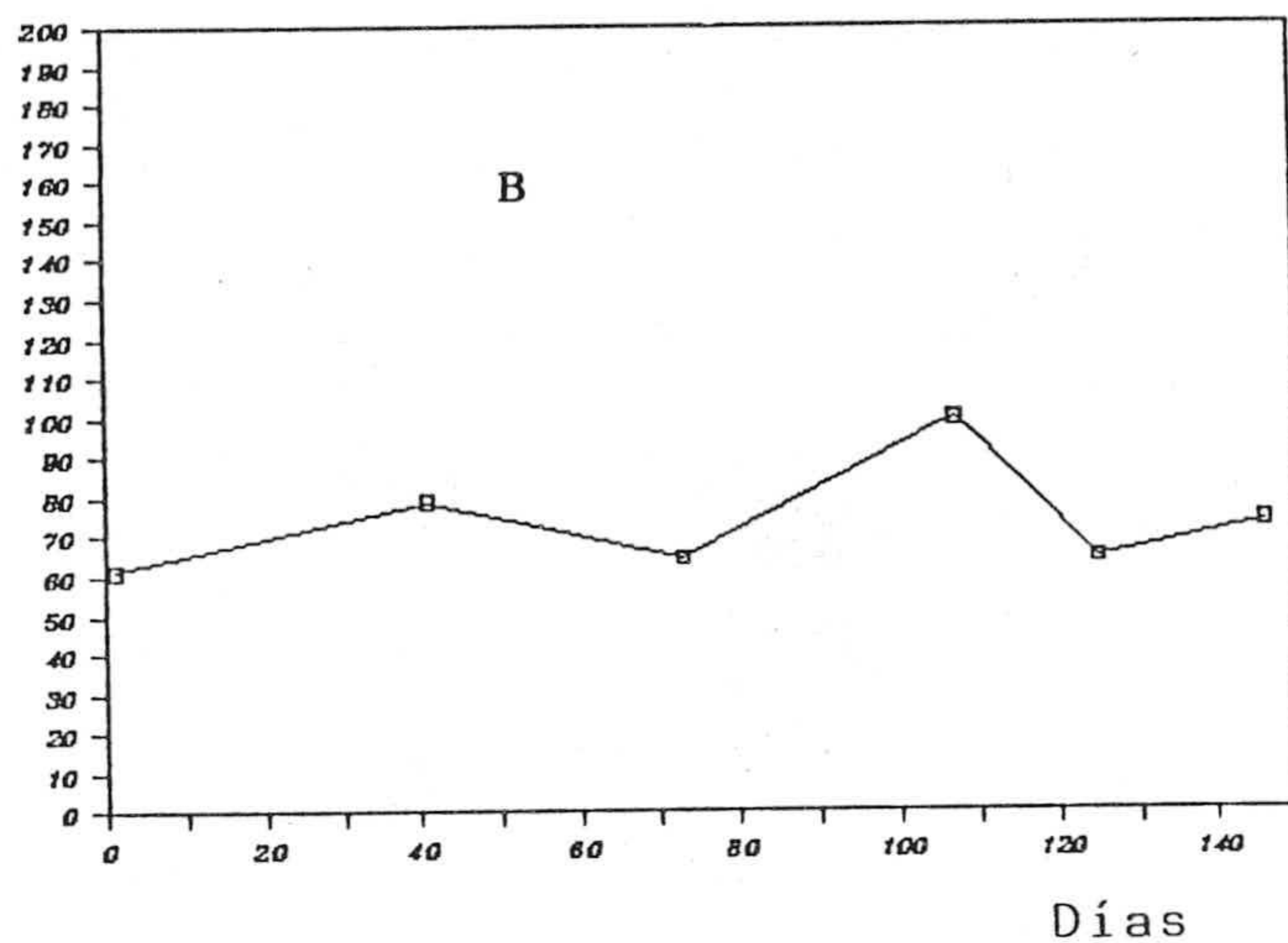
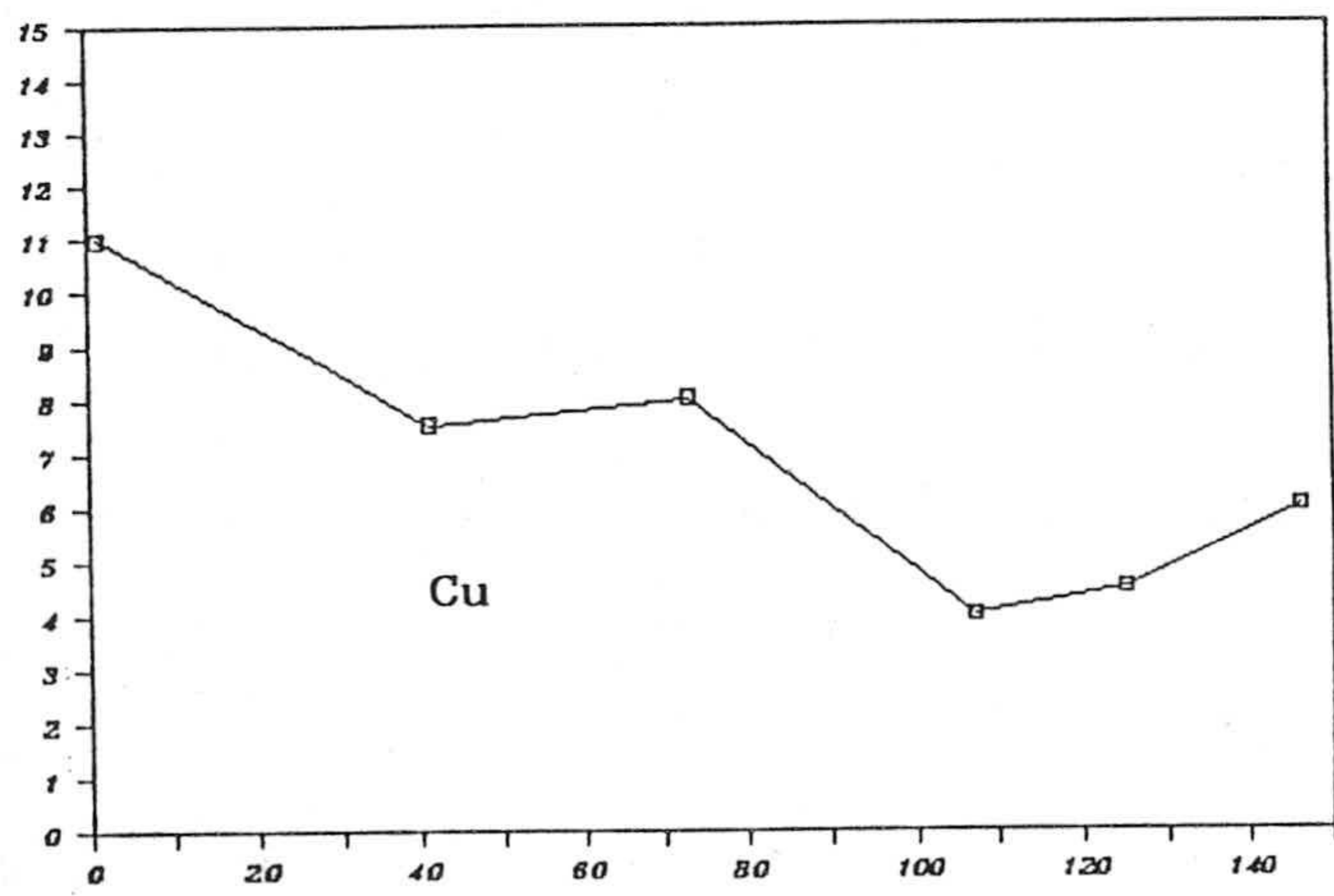
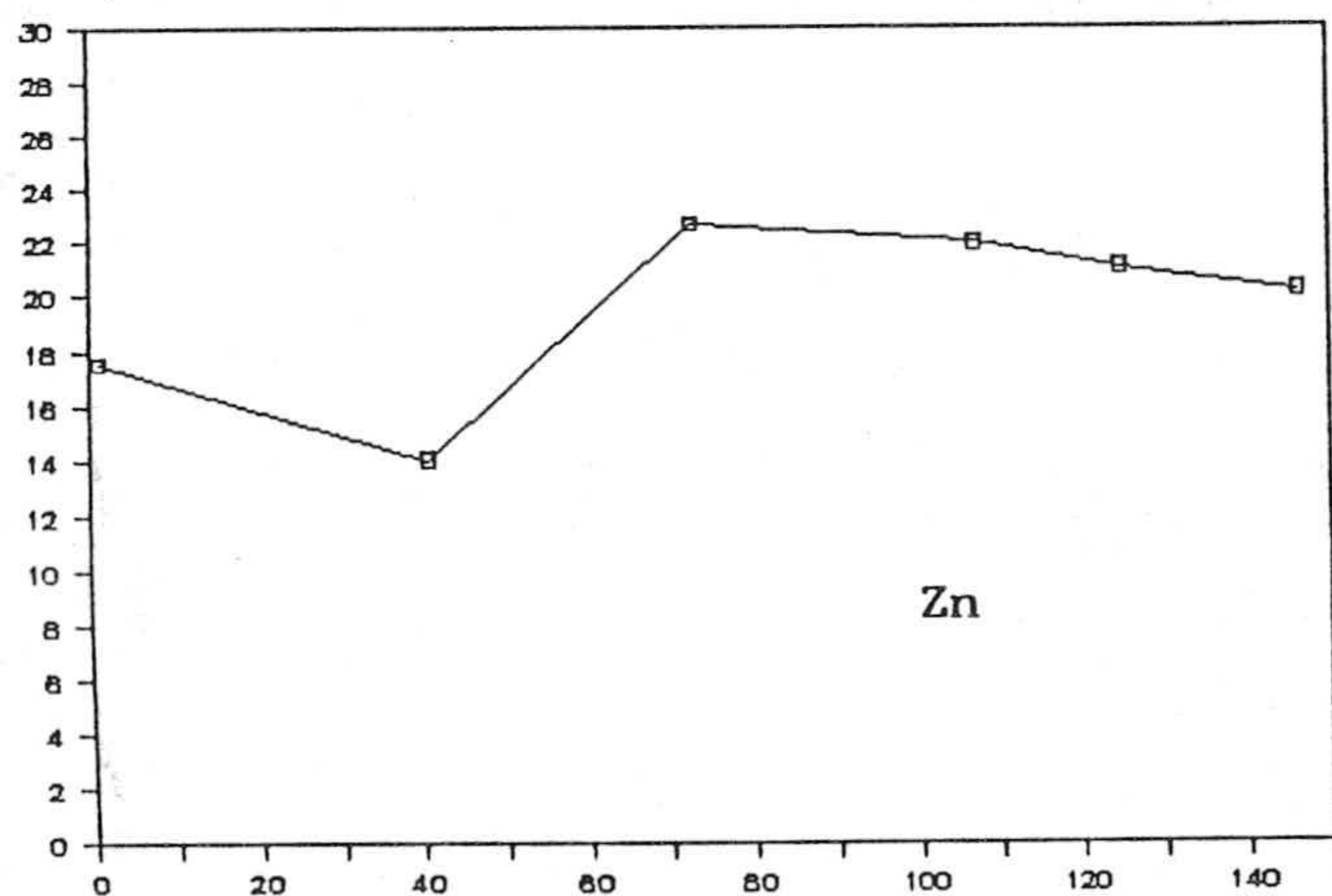
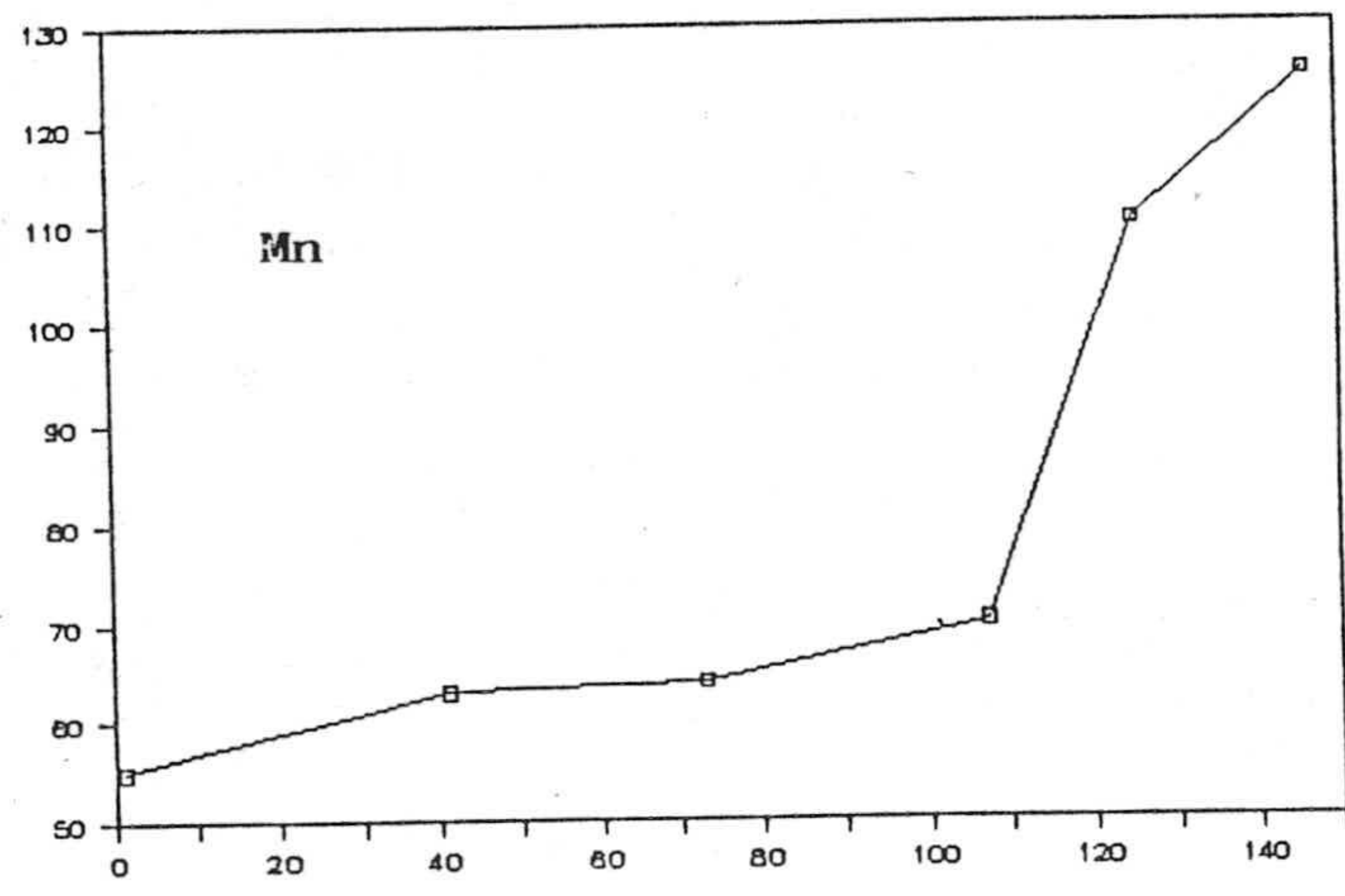
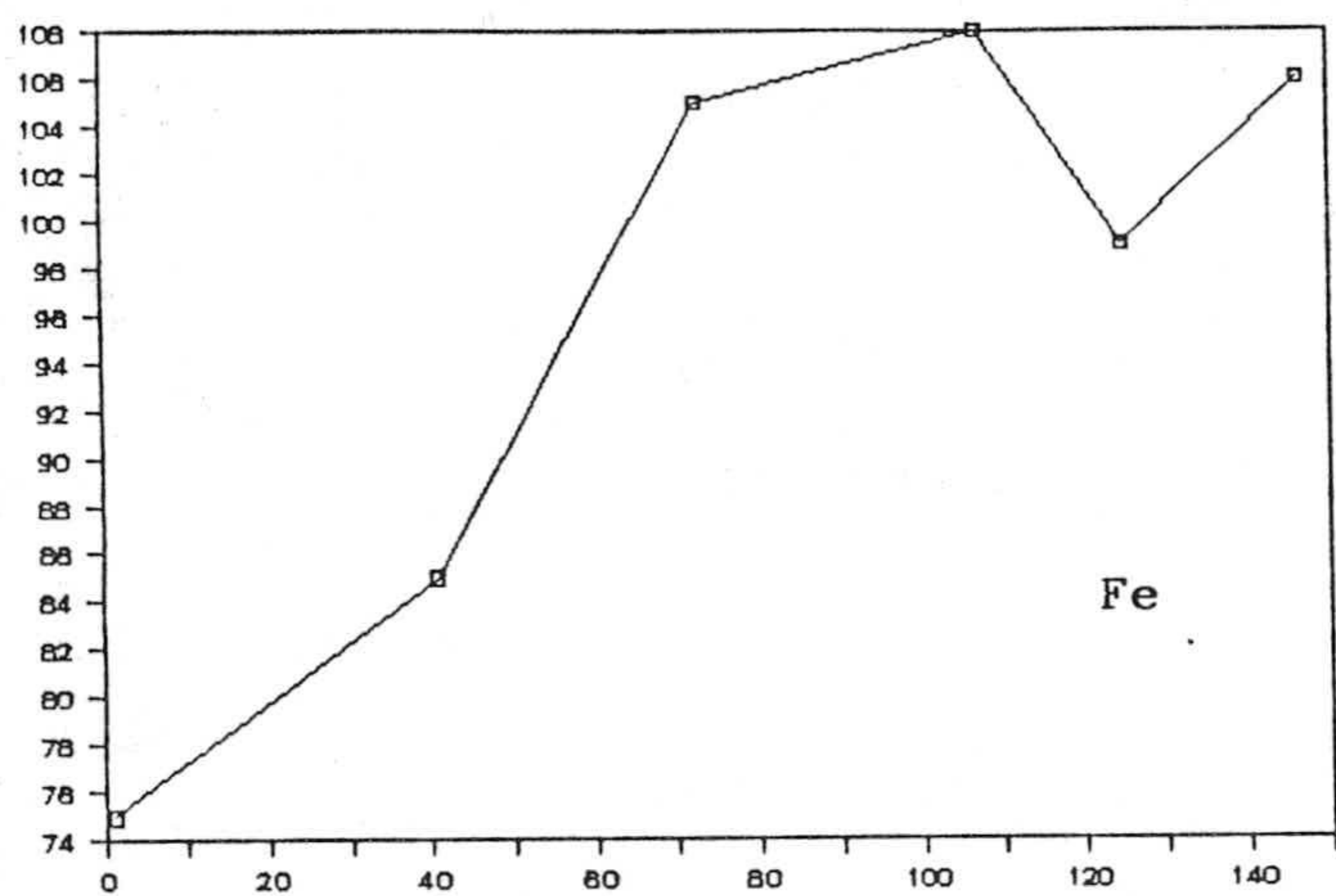


Figura nº 26. Evolución de la concentración de micronutrientes (en ppm).

Micronutrientes

La concentración de hierro (figura 26) aumenta con el tiempo, pero no de forma significativa. Se mantiene, pues, en torno a 95 ppm, que constituye un nivel aceptable. Aunque el índice de hierro (figura 24) se mantiene durante gran parte del ciclo por encima de 1, e incluso de 2, no parece que la interacción entre P y Fe dificulte la absorción de este último.

Por su parte, el Mn aumenta continuamente, de forma significativa ($r=0,937$; $p<0,01$). El Zn, aunque en líneas generales aumenta, no lo hace de forma significativa, por lo que se puede considerar estabilizado en torno a 19,6 ppm.

Tampoco son significativos los descensos de Cu y B, que se sitúan alrededor de 7 ppm y 73,5 ppm, respectivamente.

2.4.3 EQUILIBRIO DE NUTRIENTES

El equilibrio de N se encuentra bastante estable a lo largo de todo el ciclo (figura 27), con una media del 46,5%. El K, que en todo momento se muestra antagónico del N,

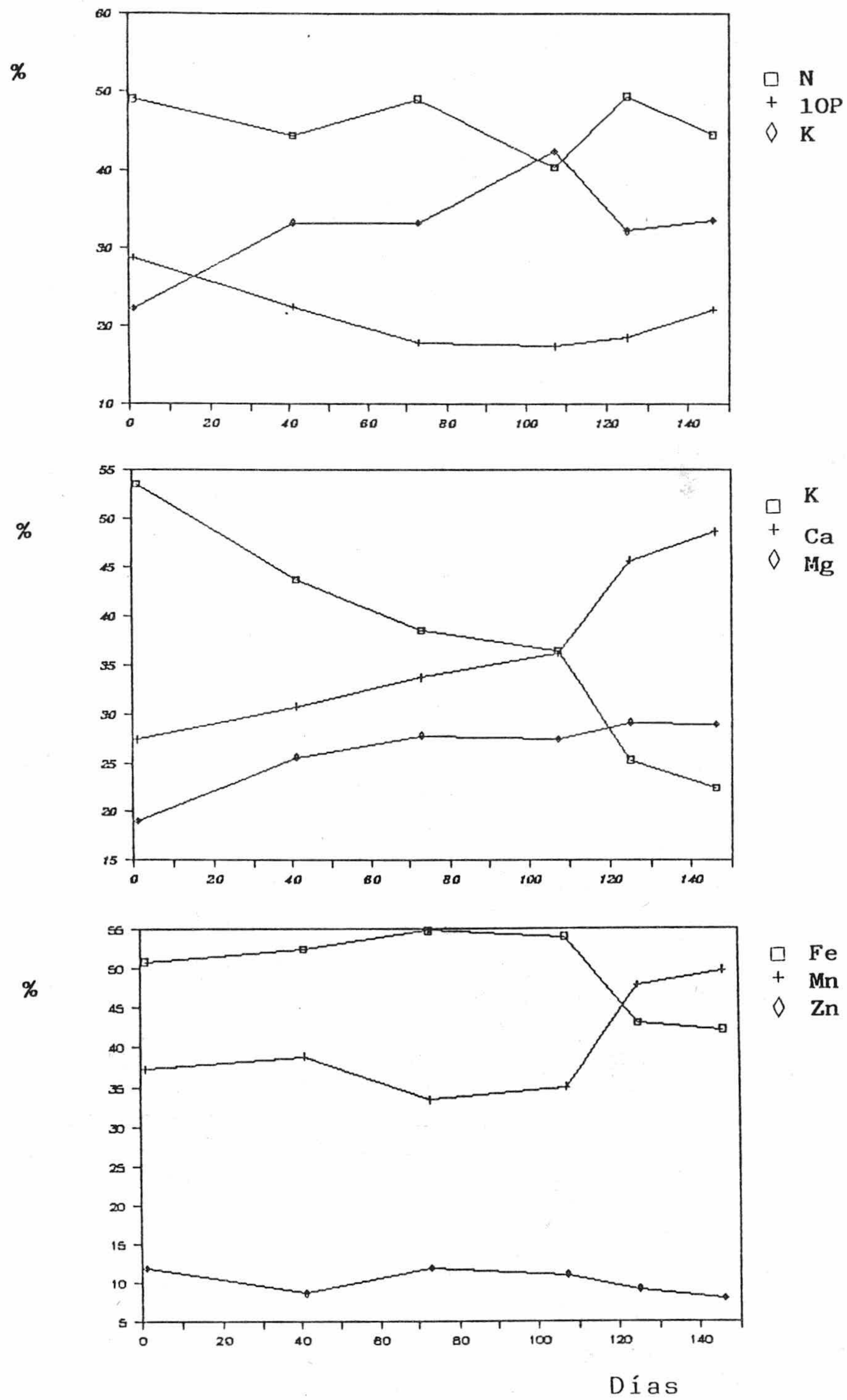


Figura nº 27. Variación de los equilibrios de macro y micro-nutrientes a lo largo del ciclo.

asciende ligeramente, de forma no significativa, con una proporción media del 33%. El equilibrio de fósforo desciende ligeramente durante casi todo el ciclo, pero tampoco con diferencias significativas; su valor medio es de 20,5%. Así pues, el valor medio del equilibrio para este ciclo es de 46,5-20,5-33 para N-10P-K. Indica un desequilibrio P-K, que presenta sus proporciones cambiadas.

El N se puede considerar con una proporción adecuada, mientras que el P se encuentra muy bajo, en comparación con la cantidad de K, con el que se muestra antagónico la mayor parte del tiempo.

El equilibrio Ca-K-Mg sí presenta variaciones significativas con respecto al tiempo. La proporción de K desciende significativamente ($r=-0,9746$; $p<0,001$) desde el 54 al 22%. Un comportamiento perfectamente contrario presenta la proporción de Ca, que aumenta desde el 27% hasta casi el 50% ($r=0,942$; $p<0,01$). La correlación entre ambas muestra un antagonismo claro ($r=-0,9788$; $p<0,001$). El Mg también aumenta significativamente ($r=0,894$; $p<0,01$). Los valores medios para este equilibrio son de 37-26-37 para Ca-K-Mg. Destacan la elevada proporción de Mg y la baja de Ca, de tal forma que está lejos de los equilibrios indicados en otras plantas (ESTEBAN et al., 1982) que lo sitúan en 51-38-11.

Respecto al equilibrio de micronutrientes, se pueden considerar aproximadamente constantes, puesto que ninguno

varía significativamente con el tiempo. Los valores medios son de 49-41-10 para Fe-Mn-Zn. La proporción coincide con la observada en otras plantas (ESTEBAN et al., 1979), aunque el Zn puede considerarse bajo en comparación con el Mn.

2.4.4 CONTENIDO DE NUTRIENTES EN LA HOJA

En la figura 28 se puede observar como el N, en general, aumenta su contenido, salvo a final del verano, en el que se observa una fuerte bajada de difícil explicación; quizá por esto no es significativo el aumento ($r=0,69$; NS) después aumenta, hasta que se produce la reabsorción previa a la abscisión de la hoja. La pauta del fósforo es parecida, aunque el tiempo de acumulación es menor; sin embargo, al final aumenta, y no se produce reabsorción. Tampoco es significativo ($r=0,53$; NS).

La cantidad de K en la hoja aumenta de forma potencial, significativa. ($r=0,833$; $p<0,05$). Sí lo es la acumulación de Mg, ($r=0,9774$; $p<0,001$), que aumenta linealmente, lo mismo que el Ca ($r=0,946$; $p<0,01$).

Entre los micronutrientes (figura 29), se observan subidas significativas en Mn ($r=0,92$; $p<0,01$), Zn ($r=0,972$; $p<0,001$) y B ($r=0,949$; $p<0,01$). El hierro y el cobre se acumulan también en la hoja, pero no significativamente. Como

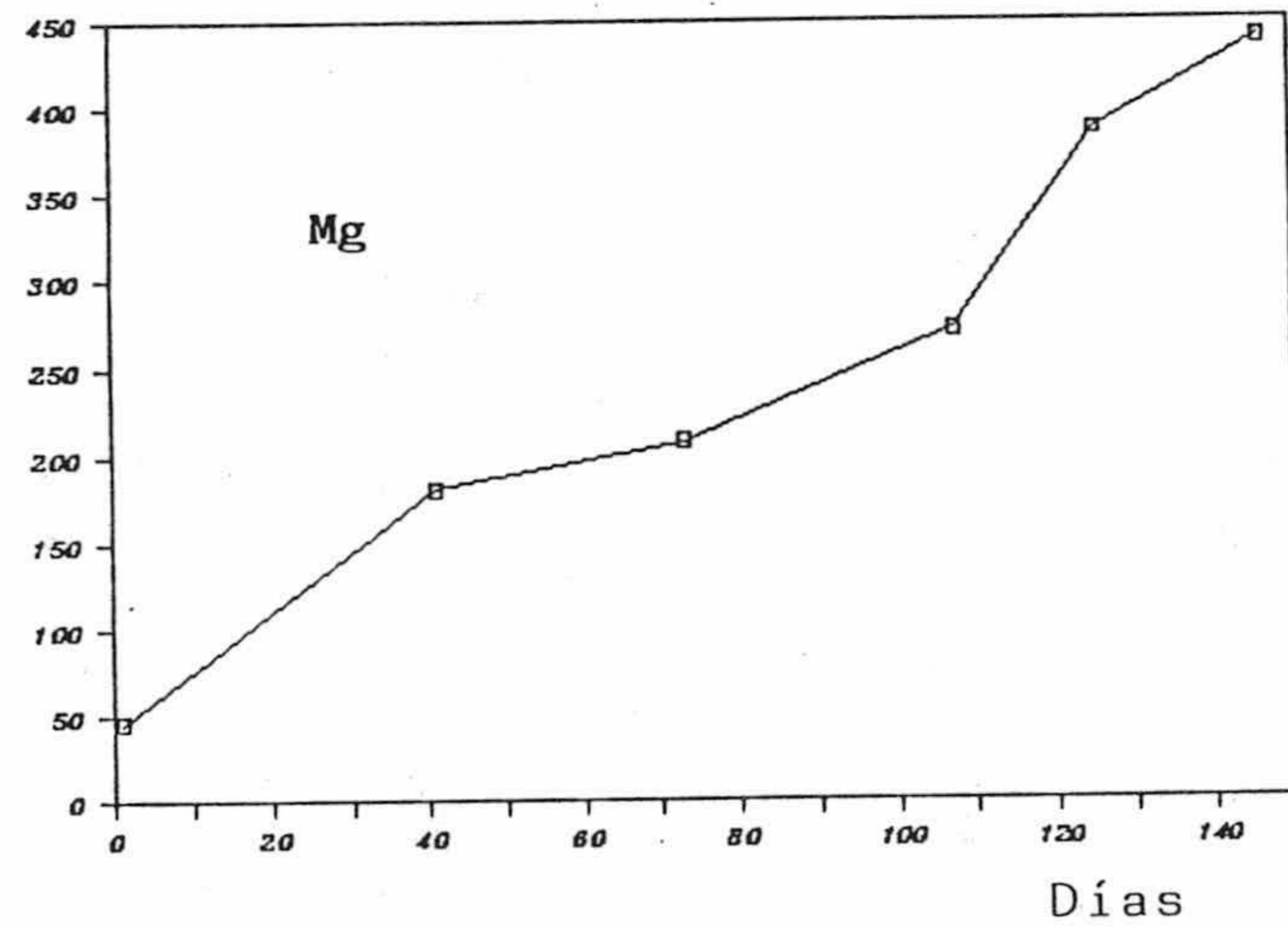
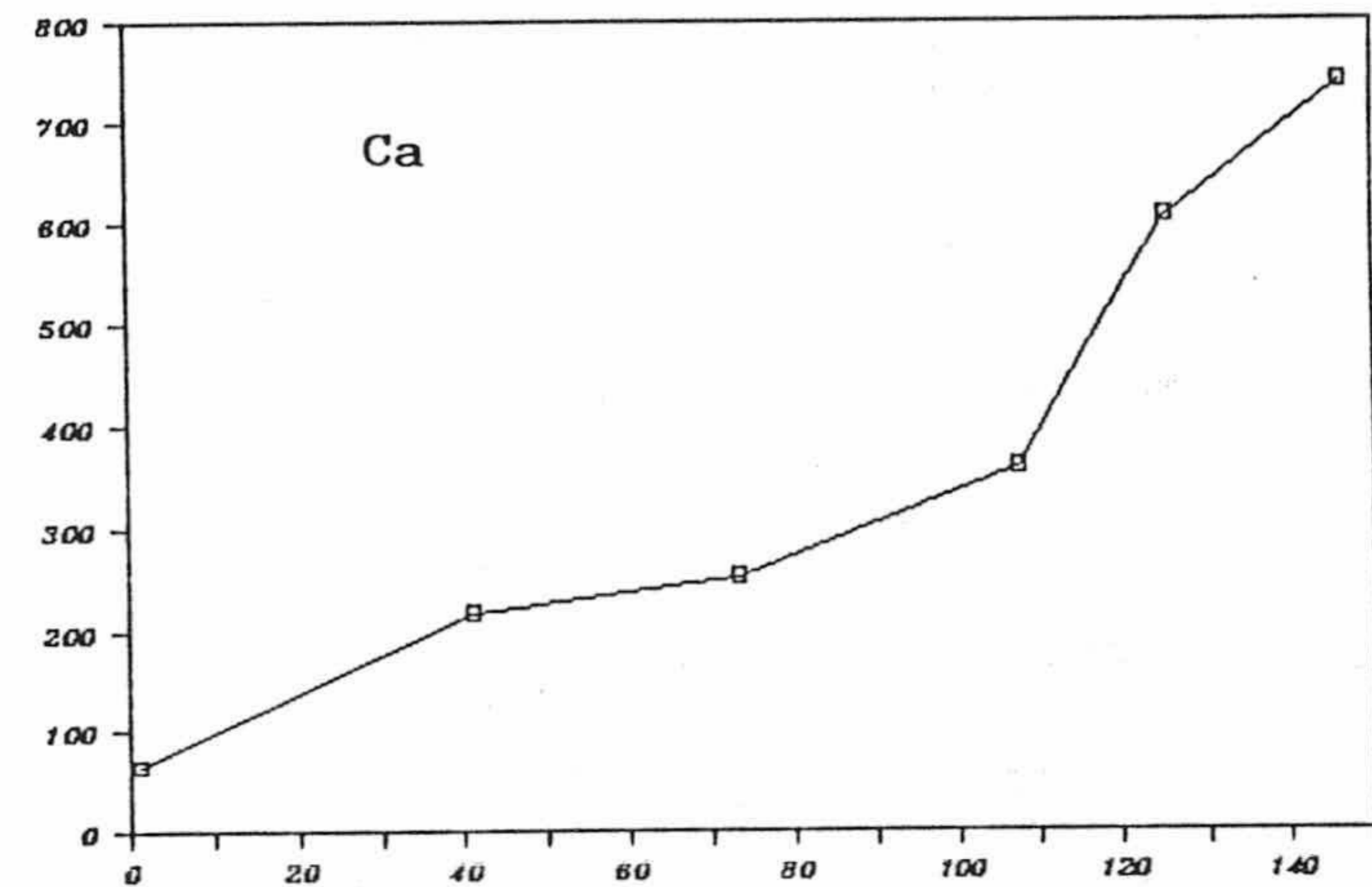
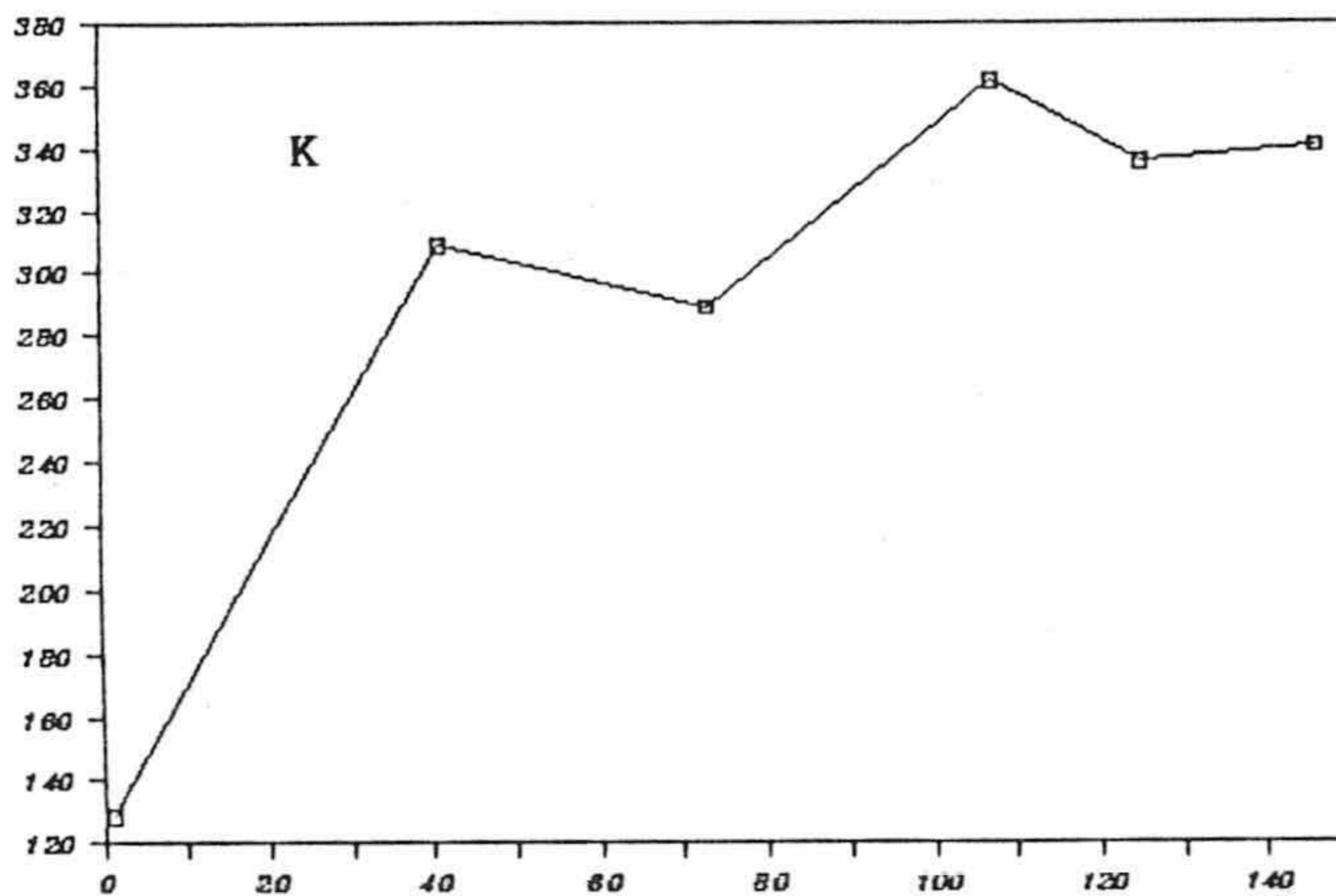
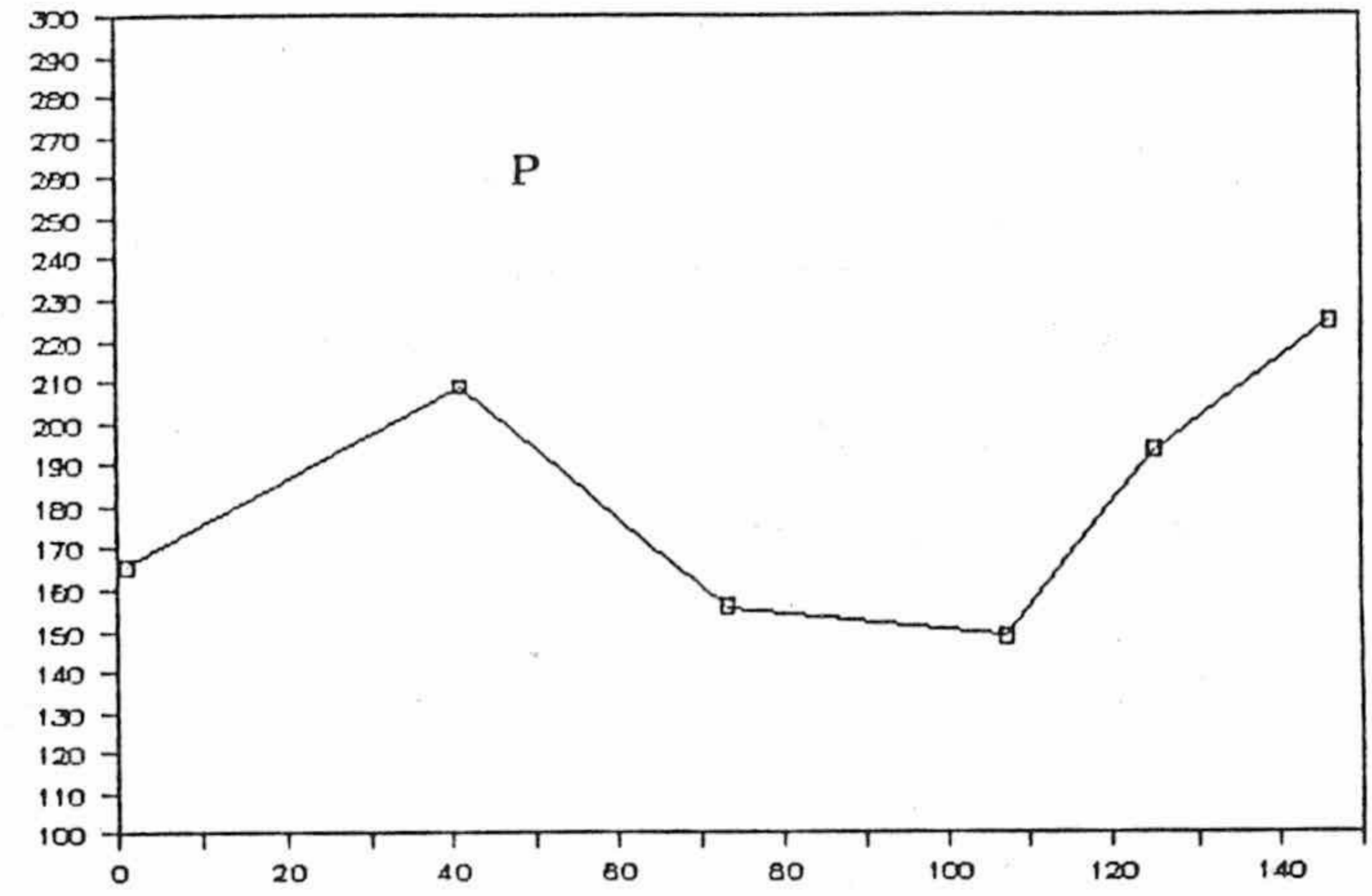
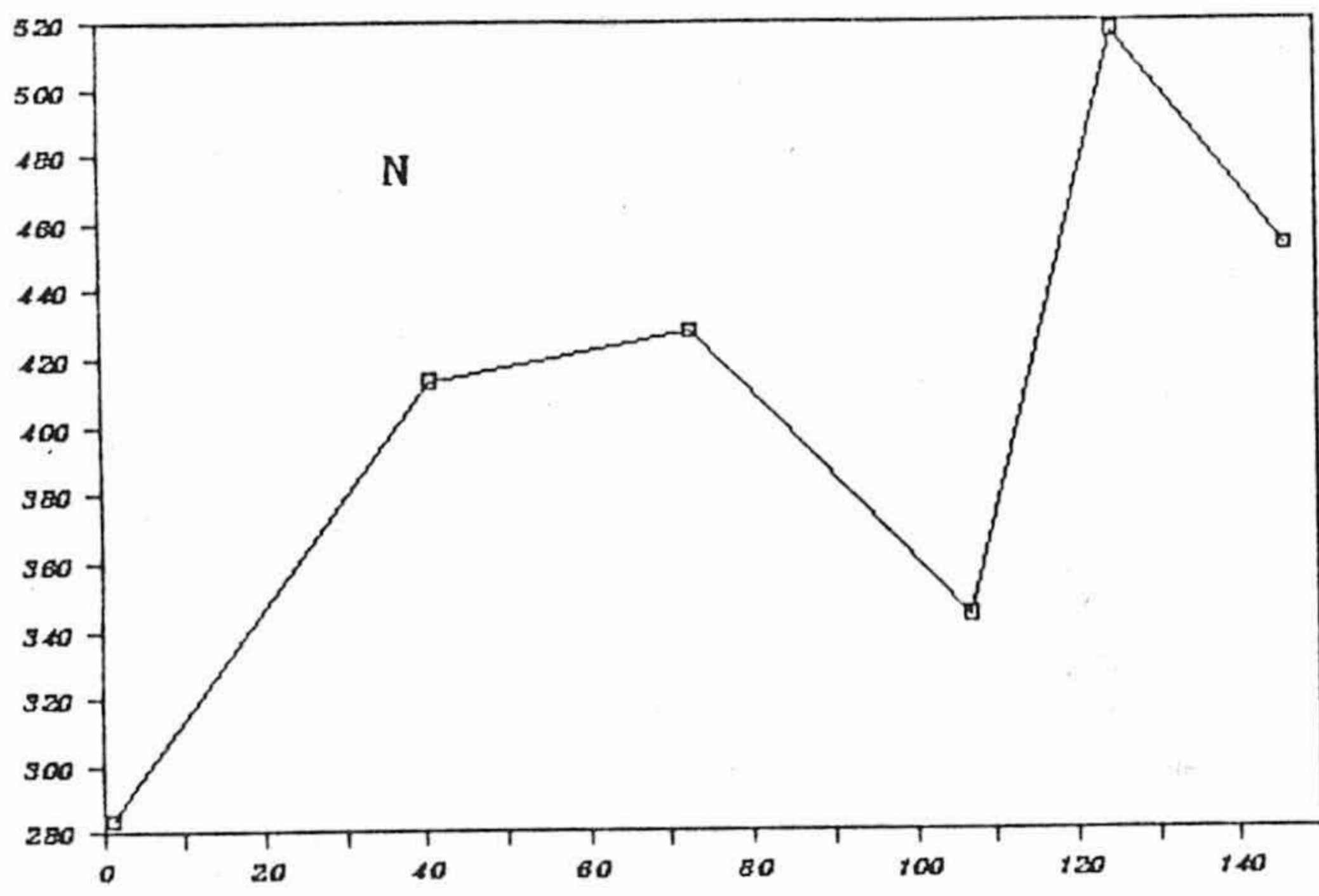


Figura nº 28. Evolución del contenido de macronutrientes en la hoja, expresados en ug.

el N, a final de verano presentan una fuerte depresión, de la que se recuperan más adelante.

2.4.5 EFICIENCIA EN EL USO DE LOS NUTRIENTES

La eficiencia del N (figura 30) aumenta muy significativamente con el tiempo ($r=0,943$; $p<0,01$) igual que la del fósforo ($r=0,952$; $p<0,01$) y el potasio, aunque la significación de éste es menor ($r=0,859$; $p<0,05$).

Ca y Mg presentan pequeñas oscilaciones, pero en general se les puede considerar constantes.

La eficiencia de los micronutrientes, va aumentando con el tiempo, no siempre con la misma significación. En el caso del cobre es mayor ($r=0,9135$; $p<0,01$) que en el de los demás ($p<0,05$). Las gráficas de eficiencia (figura 30) indican un suministro a la planta de nutrientes superior al consumo; por esto, la eficiencia de K, Ca y Mg es negativa al principio, y muy baja la de N y P. Después, el crecimiento de la planta hace que N, P y K vayan escaseando, por lo que aumenta la eficiencia.

En el caso de los micronutrientes (figura 31) se nota un exceso durante las primeras fases del desarrollo del ciclo, por lo que las curvas no presentan fuertes inclinaciones. Con

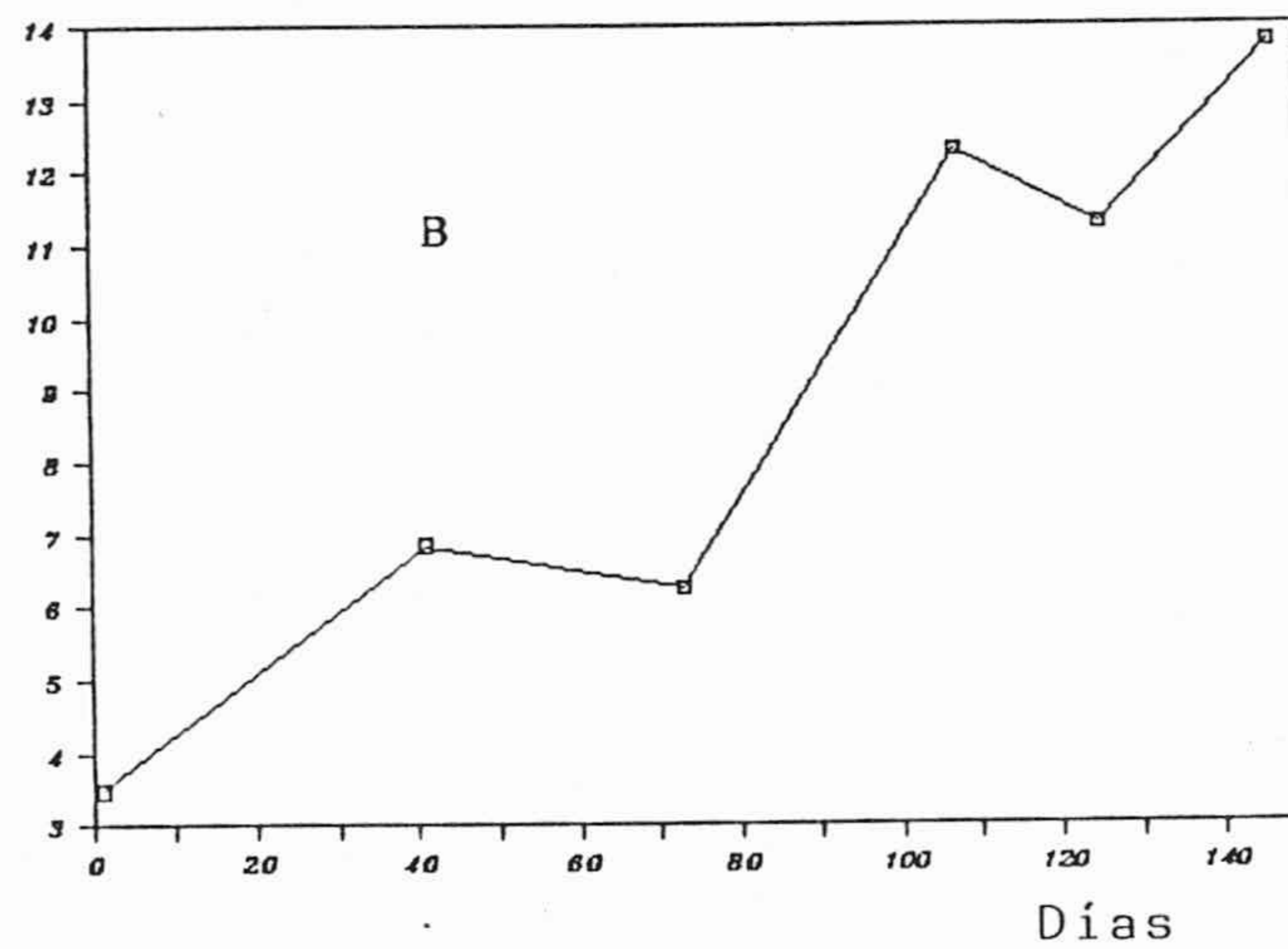
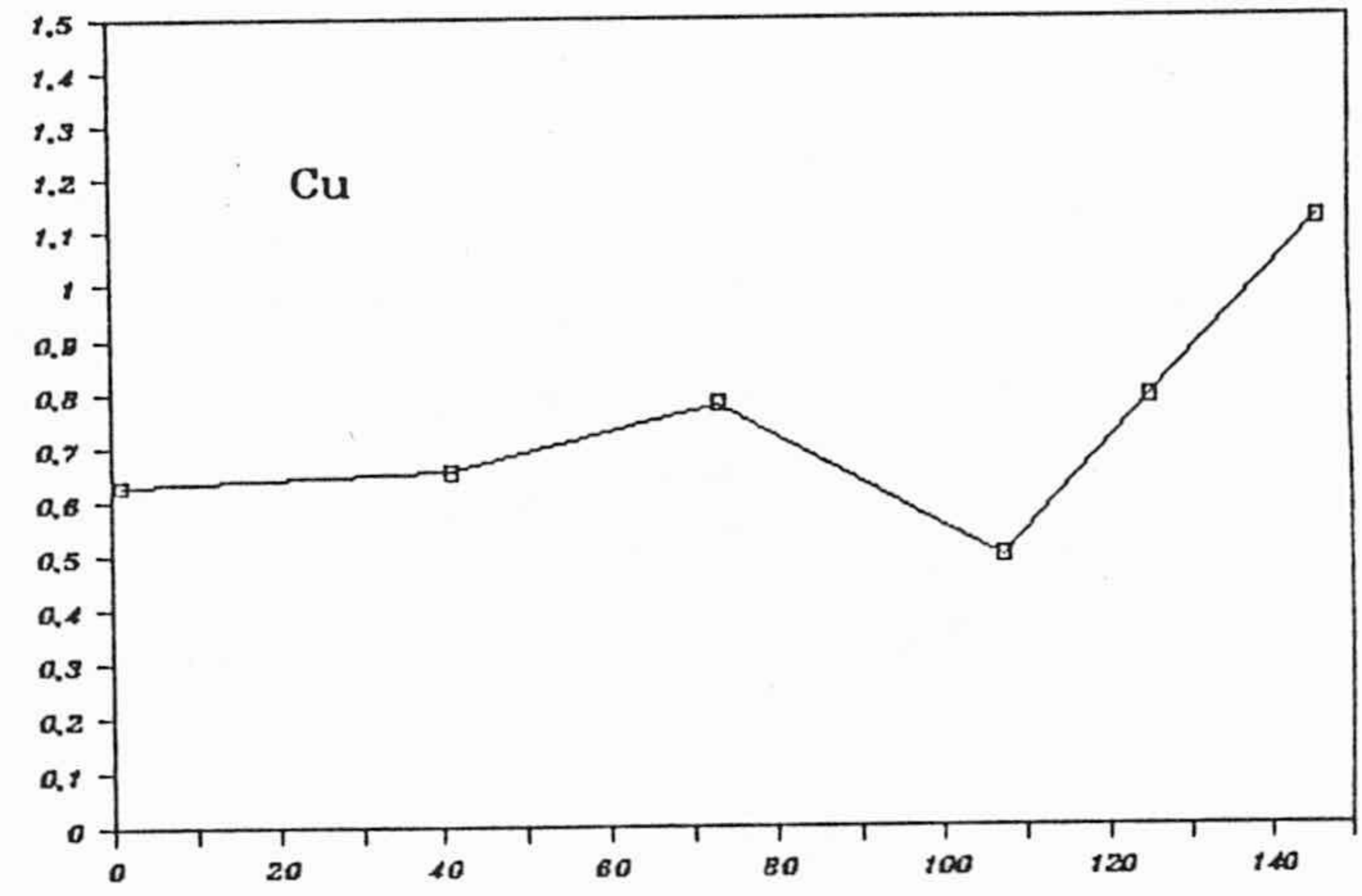
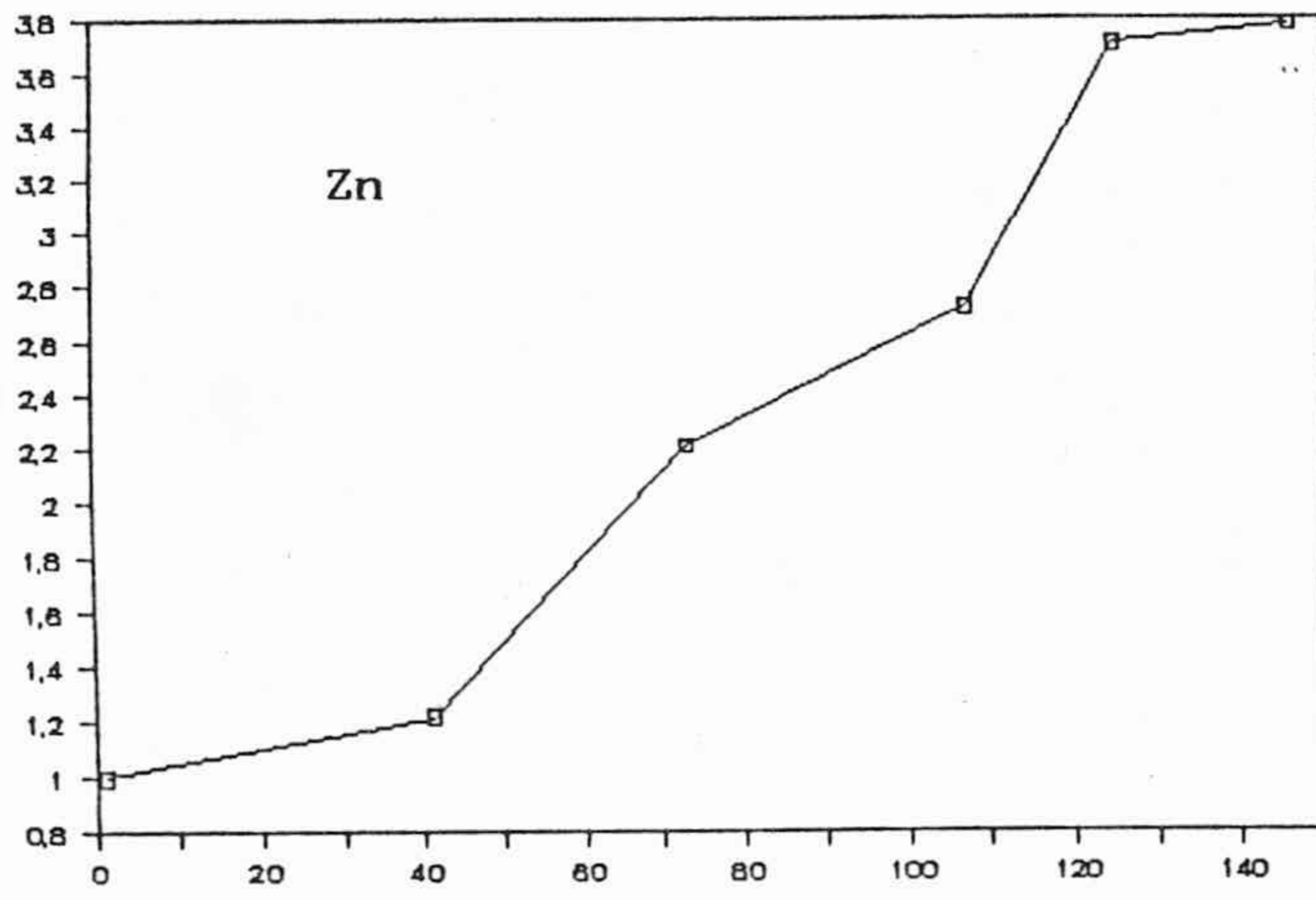
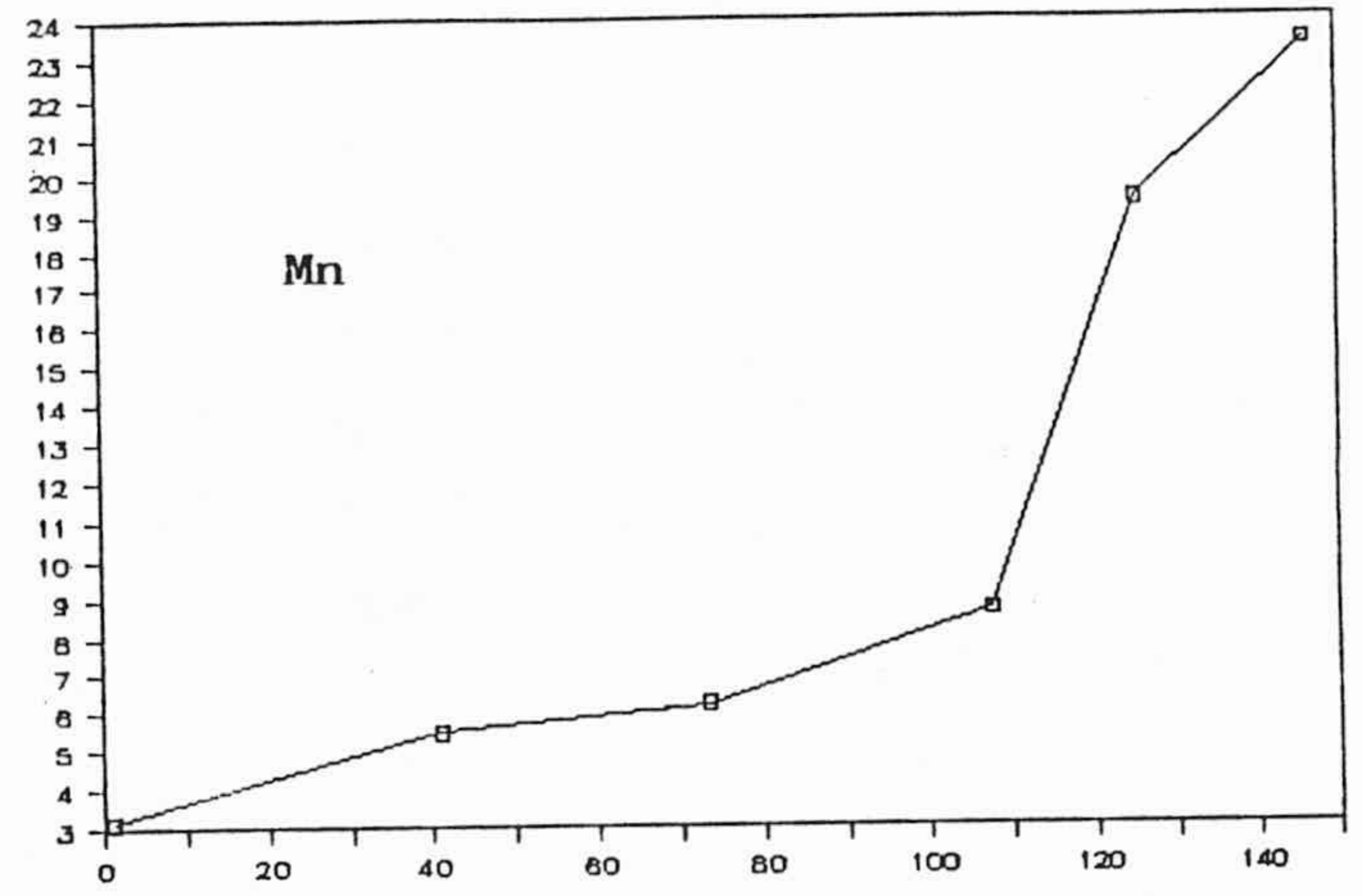
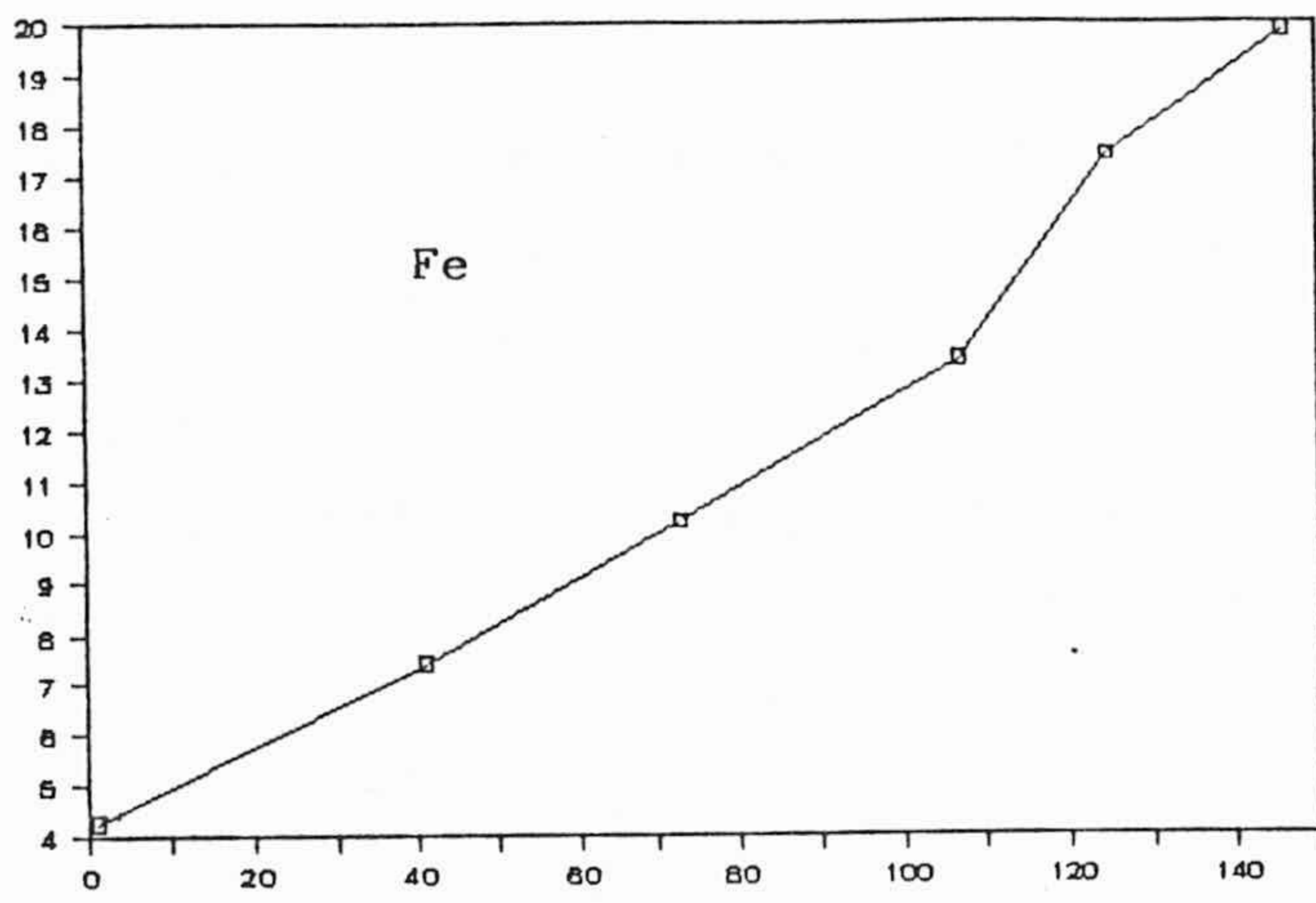


Figura nº 29. Evolución del contenido en micronutrientes en la hoja, en ug.

el paso del tiempo, la mayor demanda de la planta hace aumentar la eficiencia de todos los micronutrientes.

Comparando la eficiencia con la concentración (figura 32) se observa que la del N disminuye a medida que aumenta la concentración en hoja, como en otras ocasiones se ha señalado. Los valores de máxima eficiencia se dan al final del ciclo, cuando la concentración es menor, debido a que antes se ha formado el equipo proteico necesario para realizar con la máxima eficiencia la fijación de C en la fotosíntesis. Lo mismo ocurre con el fósforo, En ambos casos, el descenso es significativo ($r=-0,948$; $p<0,01$ y $r=-0,906$; $p<0,01$ para N y P, respectivamente). Sin embargo, las eficiencias de K, Ca y Mg no son significativas, lo que indicaría la escasa necesidad de una alta concentración de estos elementos, bastando sólo cantidades muy bajas para satisfacer la demanda de la planta.

Otro tanto puede decirse de los micronutrientes; Fe, Mn, Zn y B no muestran tendencias significativas, pero sí el cobre, cuya eficiencia disminuye al aumentar su concentración ($r=-0,907$; $p<0,01$), indicando una elevada actividad metabólica. La falta de regresiones significativas puede ser debido a los pocos datos muestrales.

Destaca, no obstante, la estabilidad del Mn, que permite fijar el nivel crítico en torno a 70 ppm.

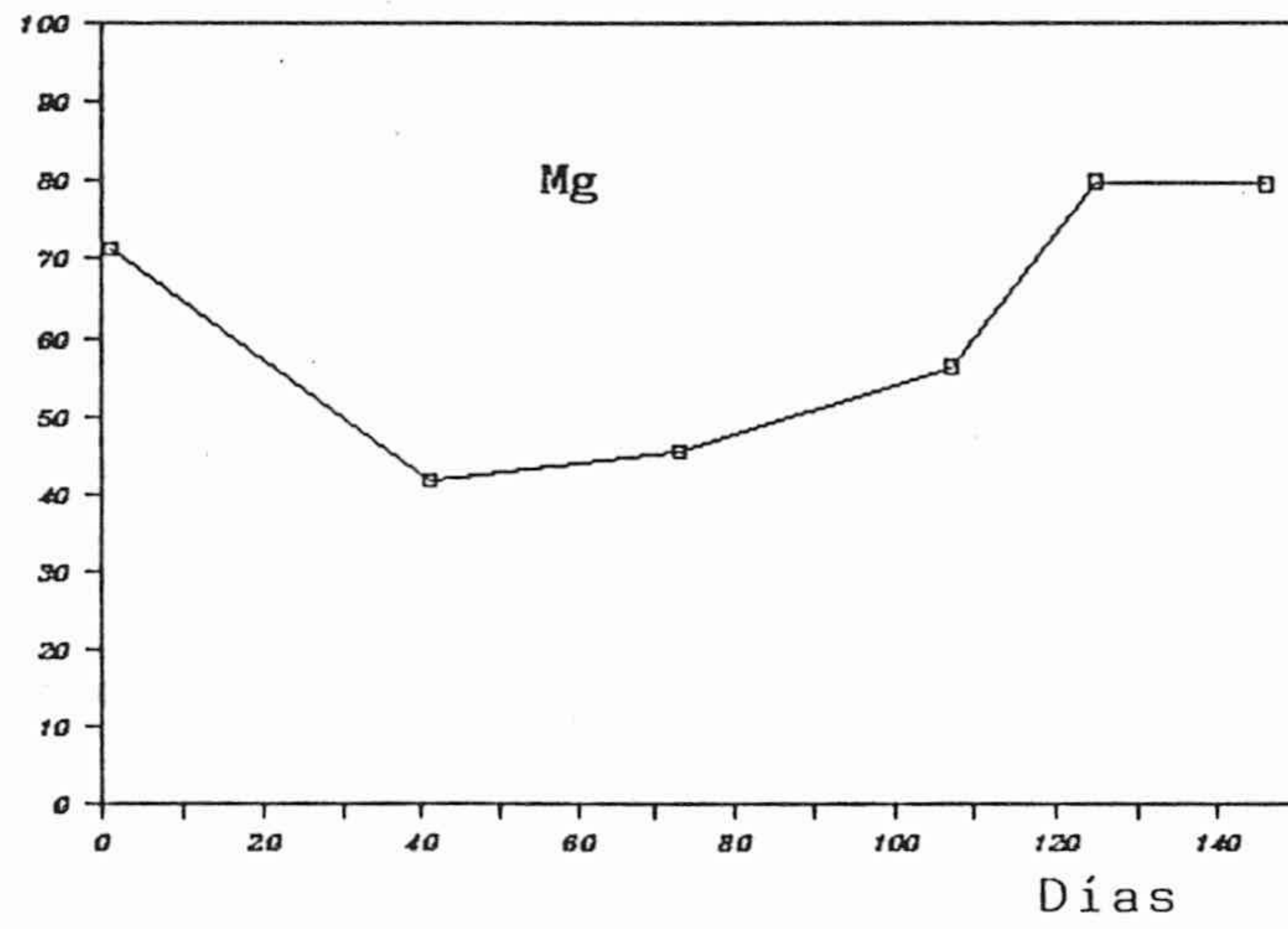
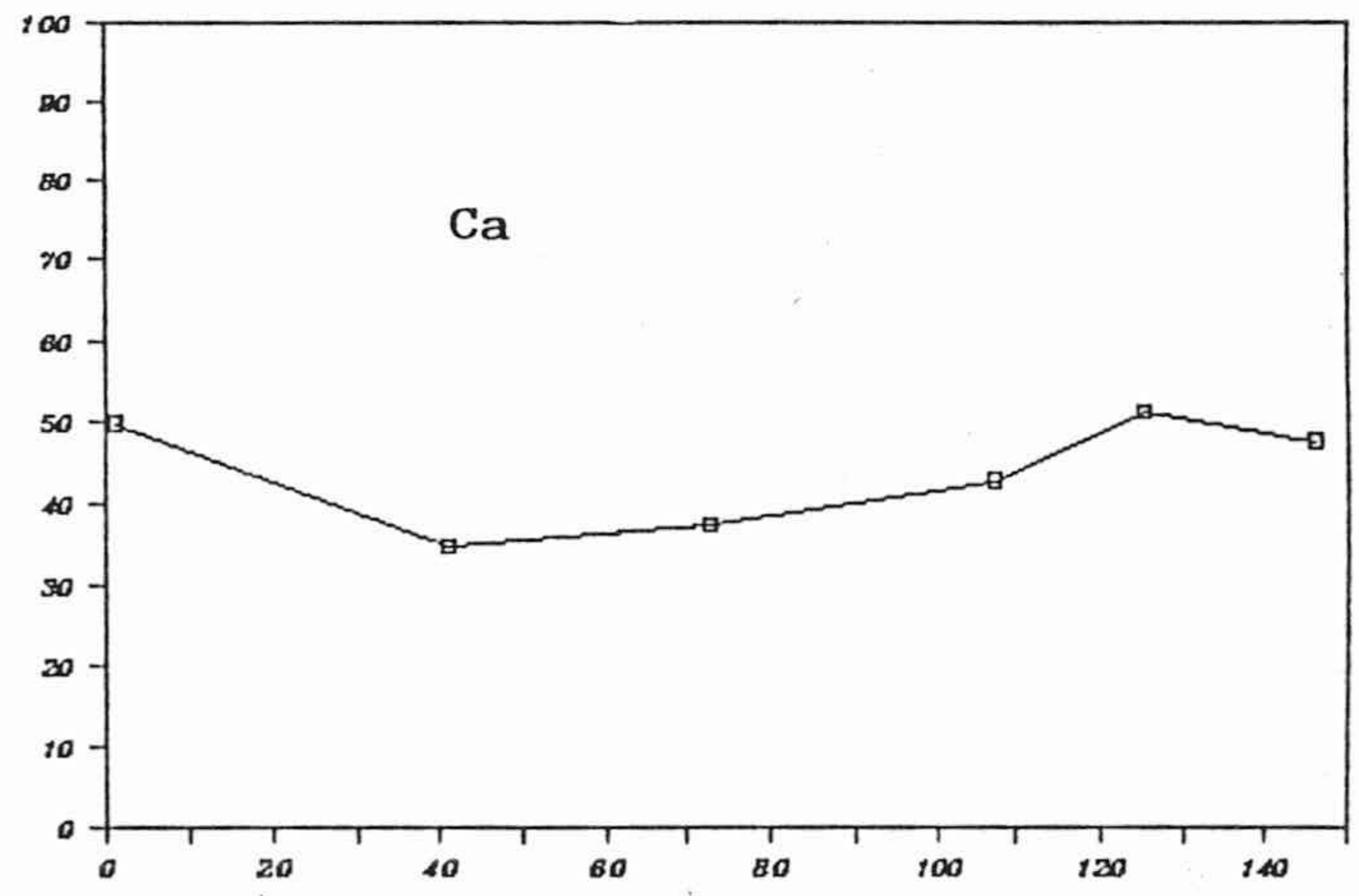
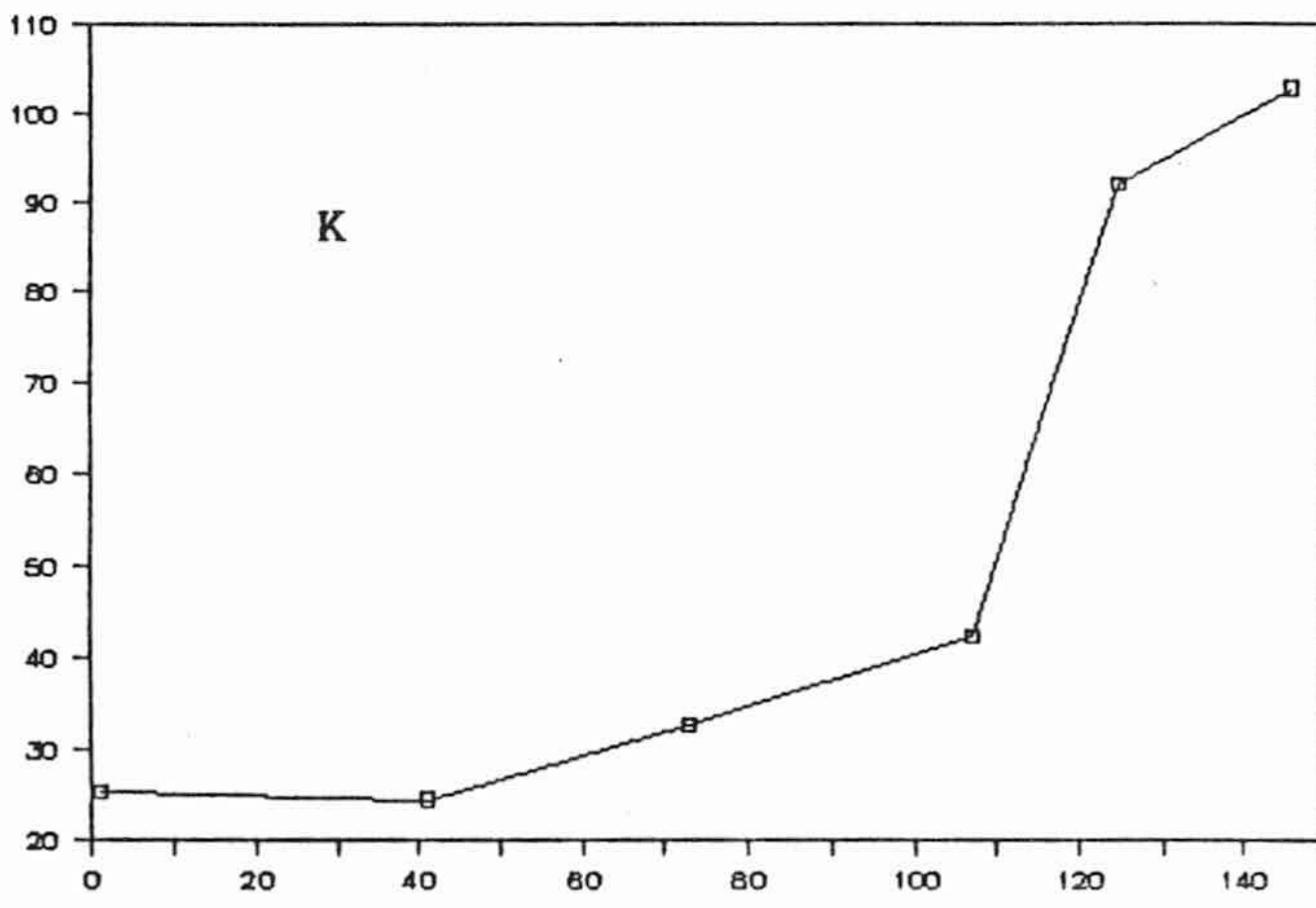
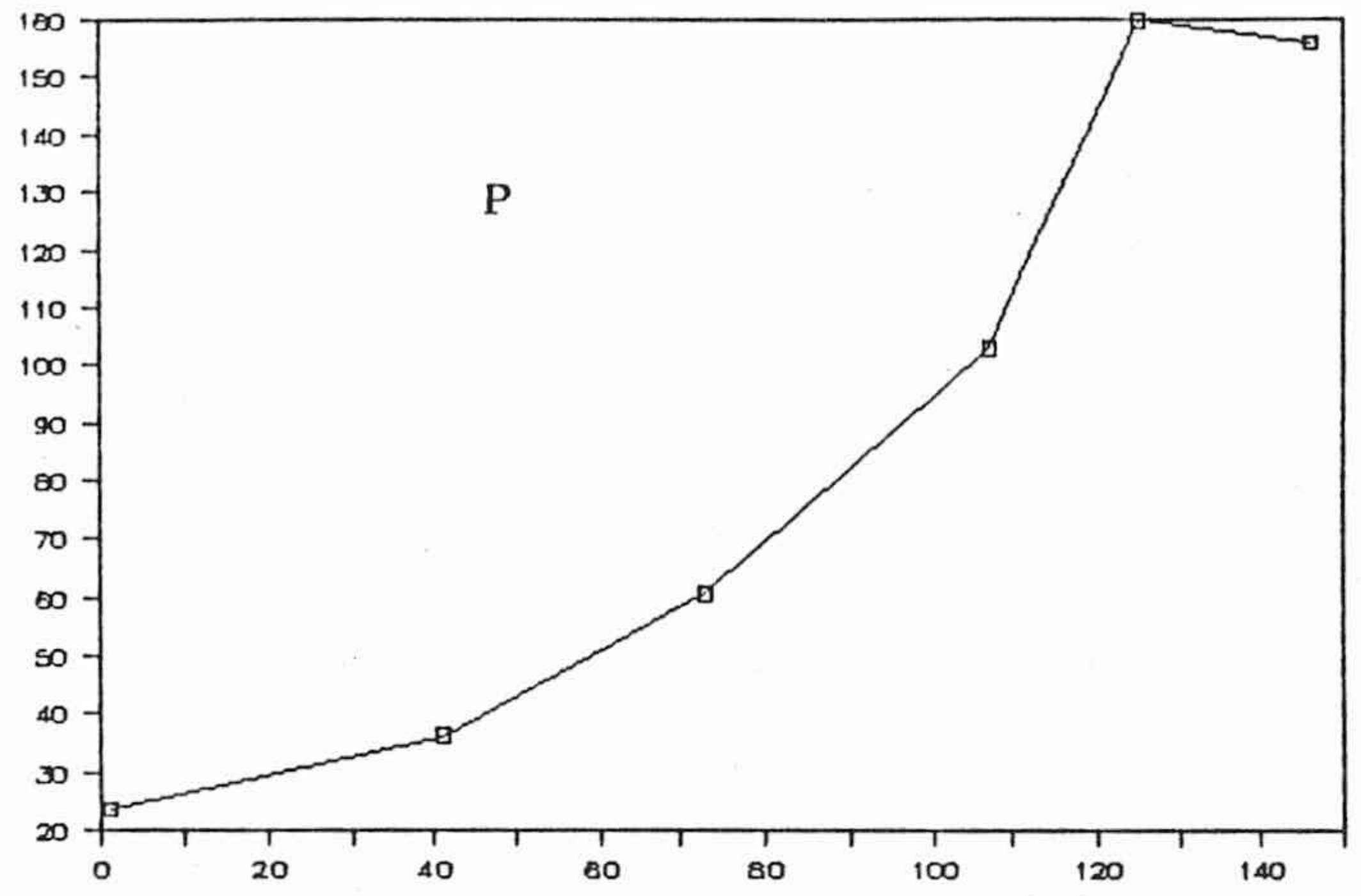
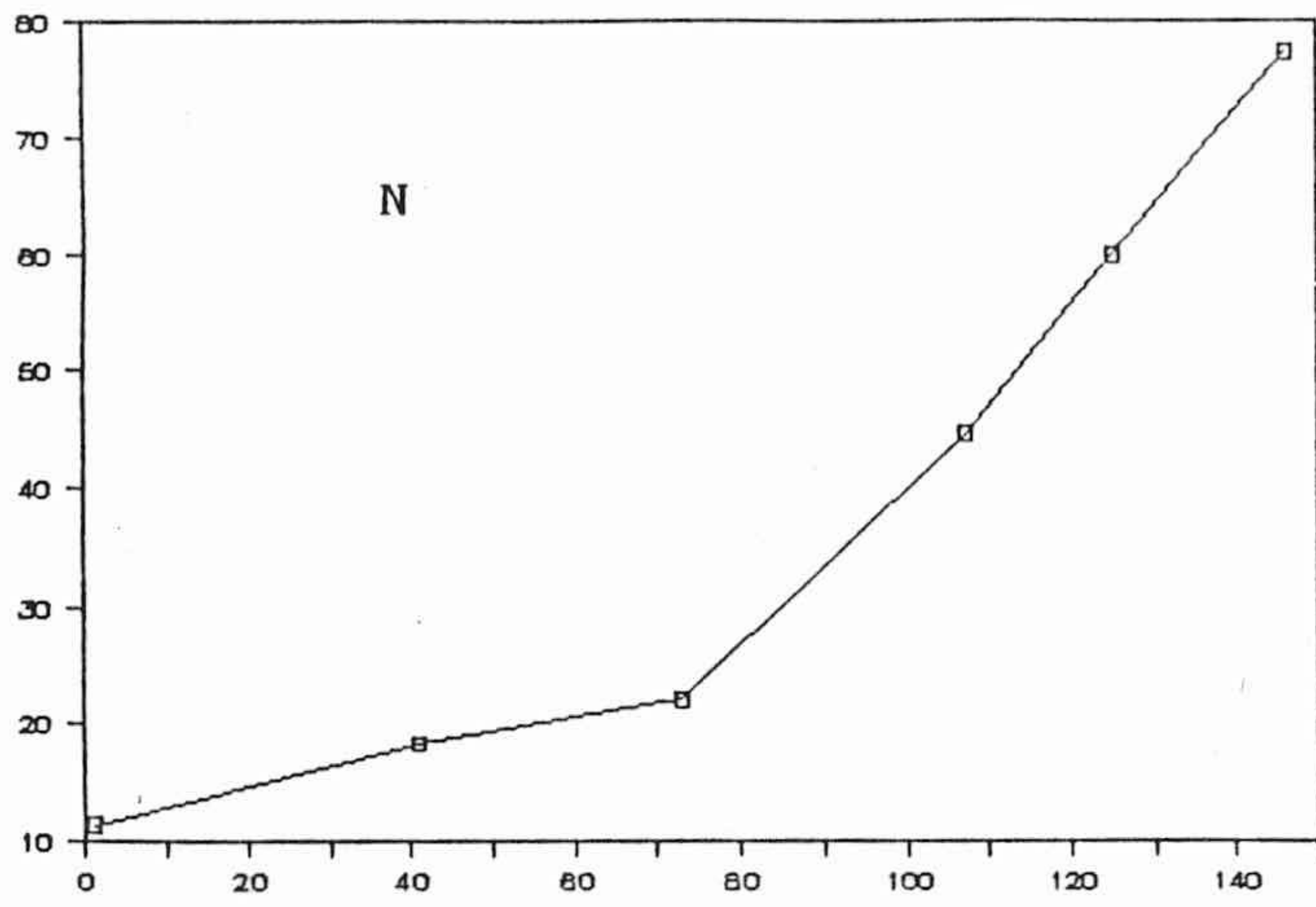


Figura nº 30. Eficiencia en el uso de los nutrientes a lo largo del ciclo.

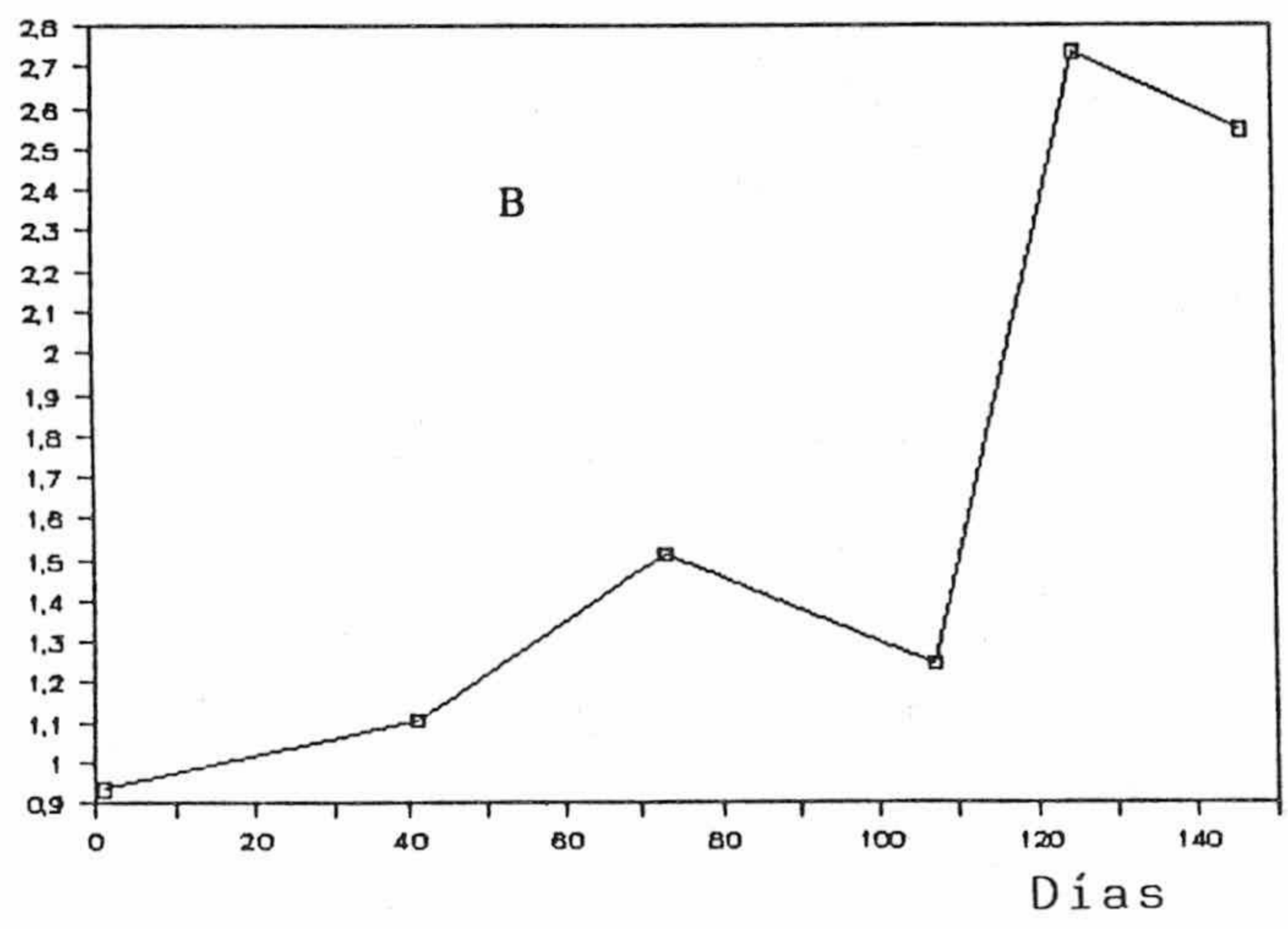
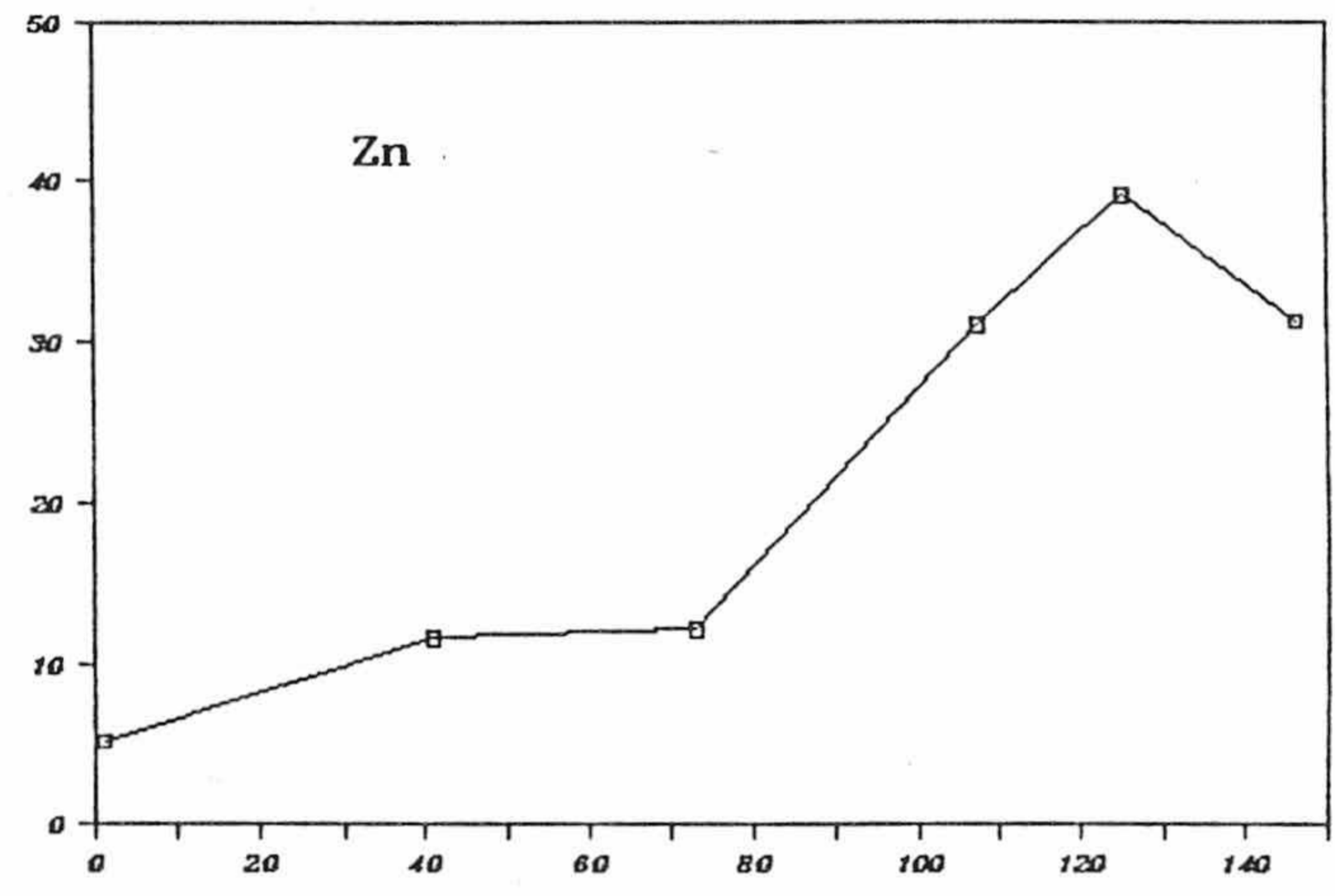
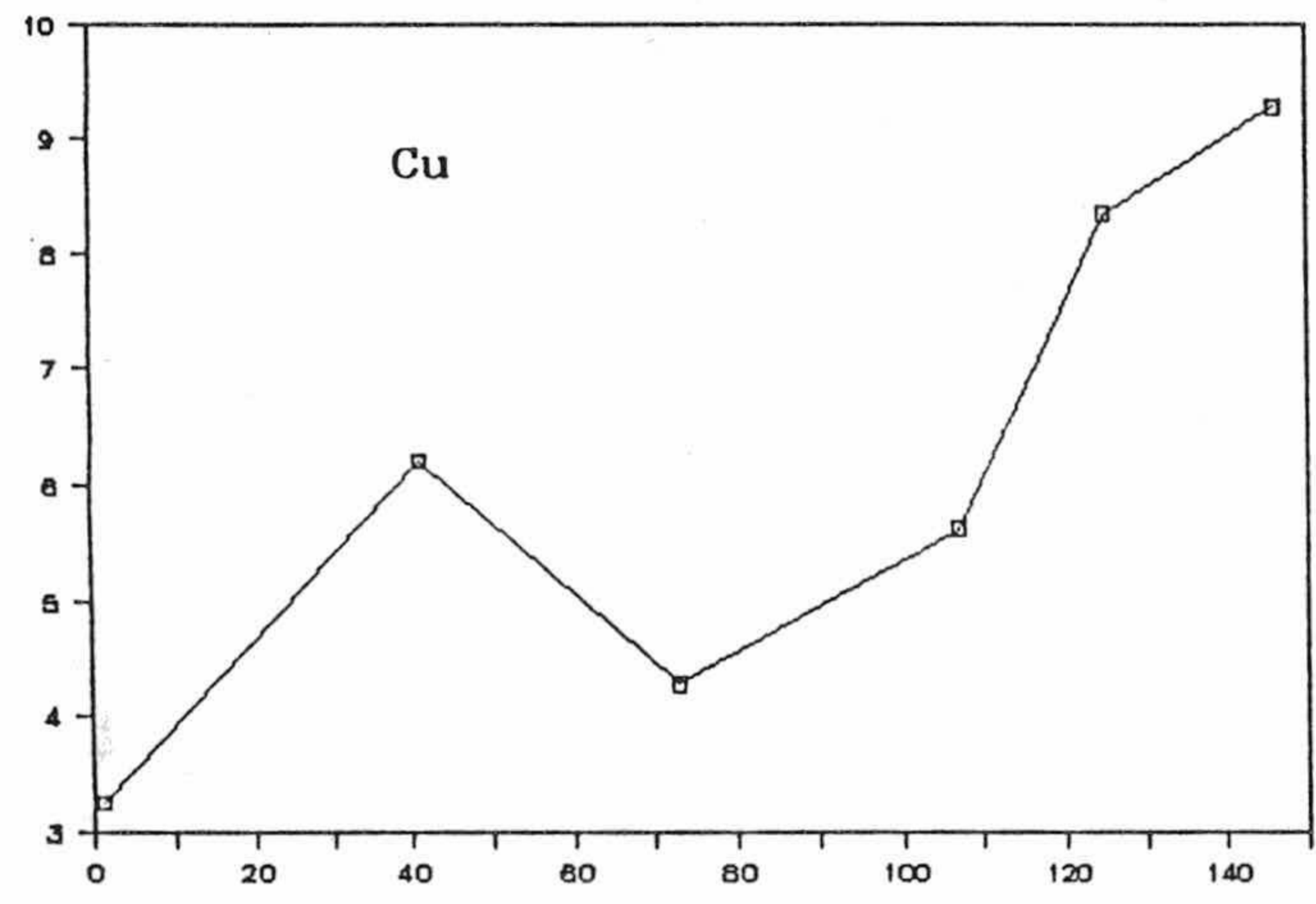
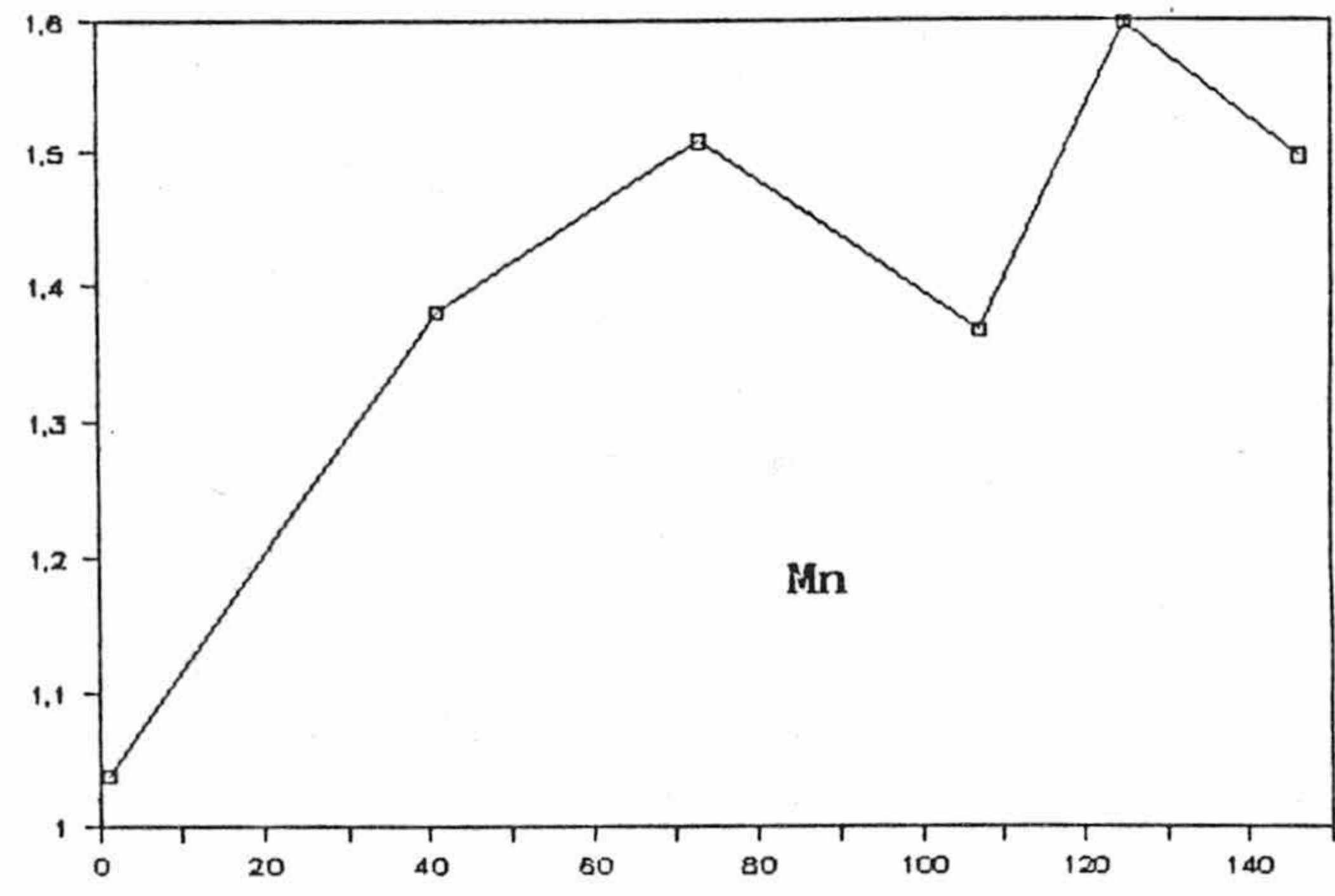
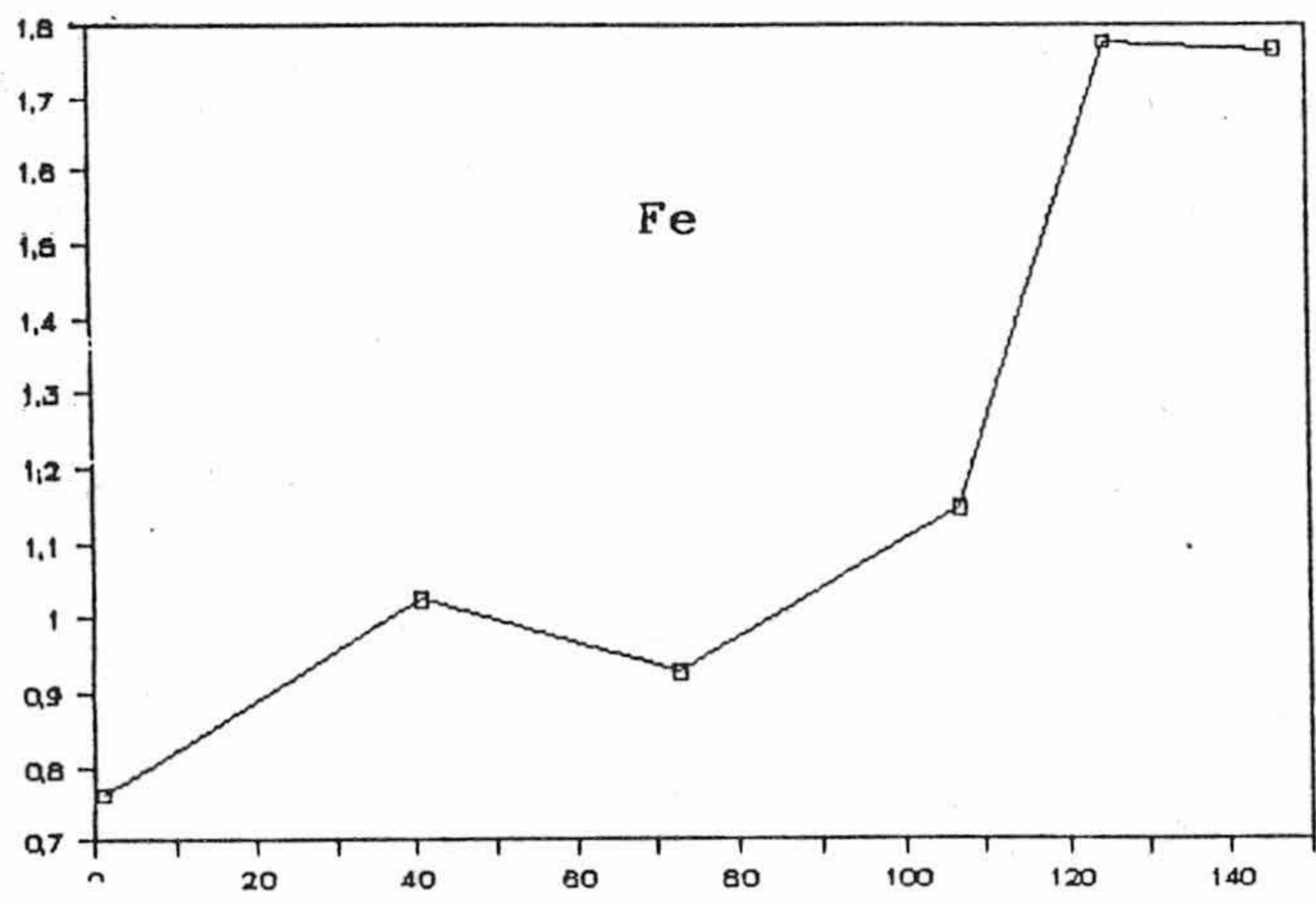


Figura nº 31. Eficiencia en el uso de los micronutrientes a lo largo del ciclo.

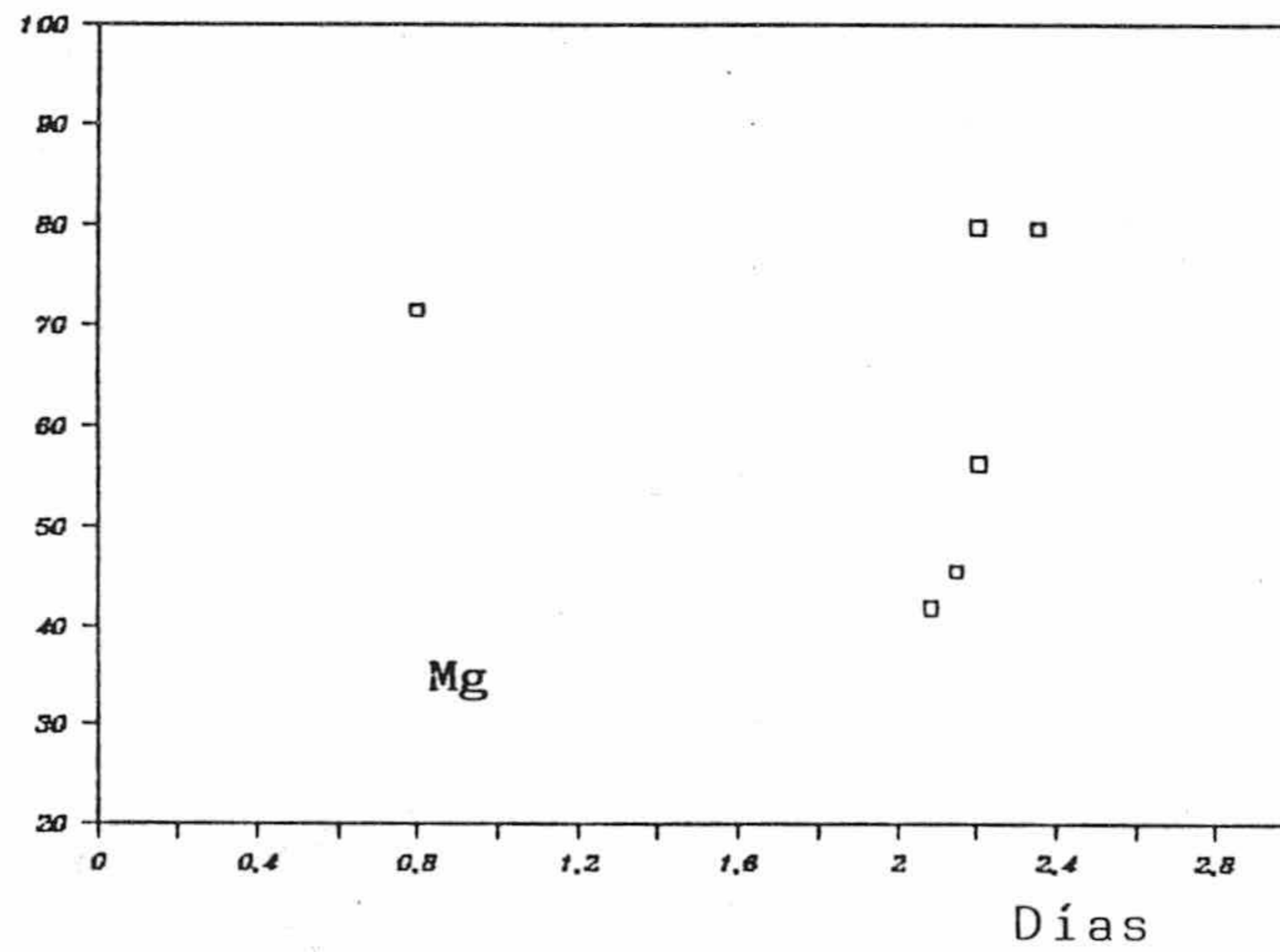
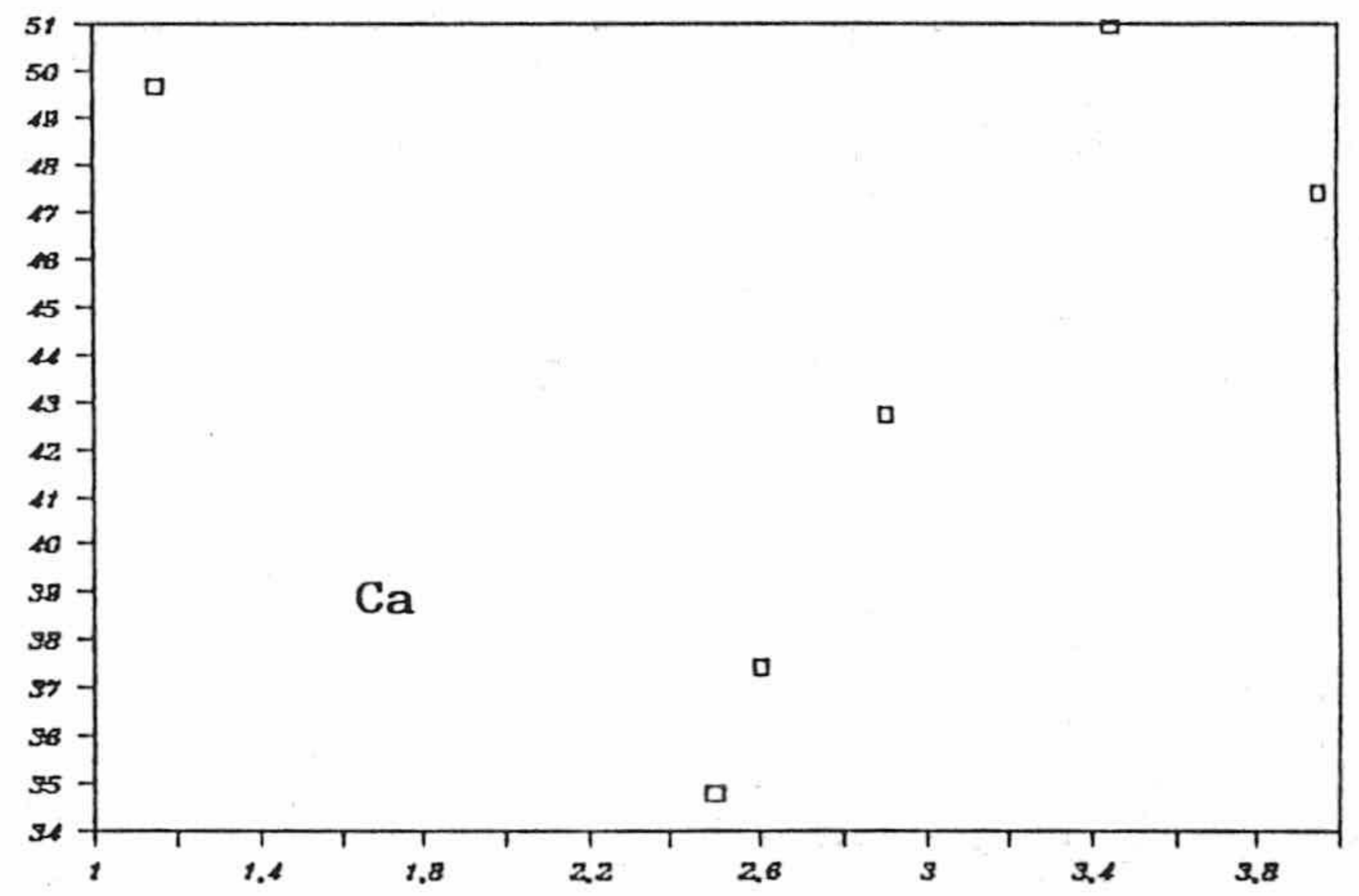
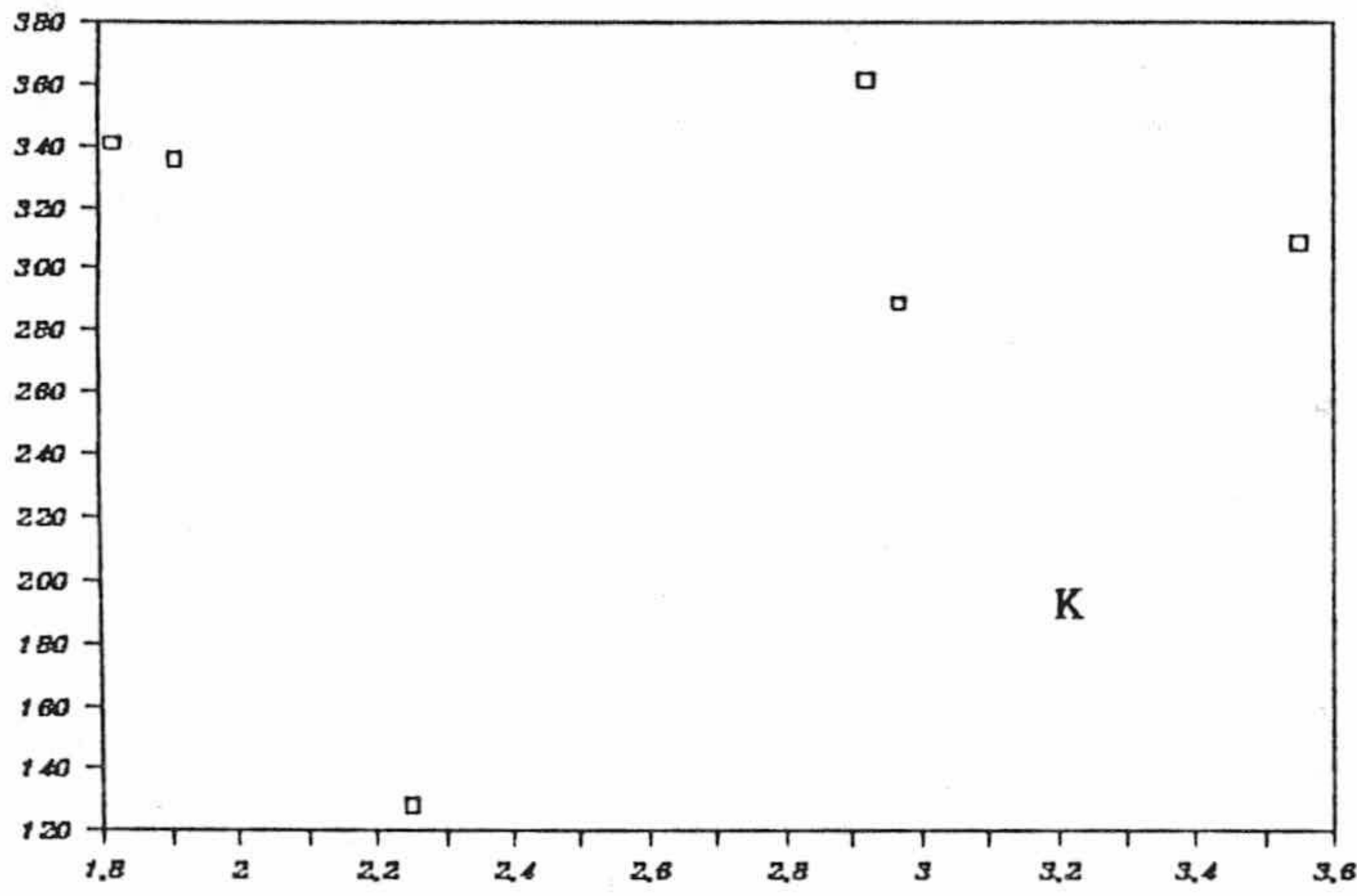
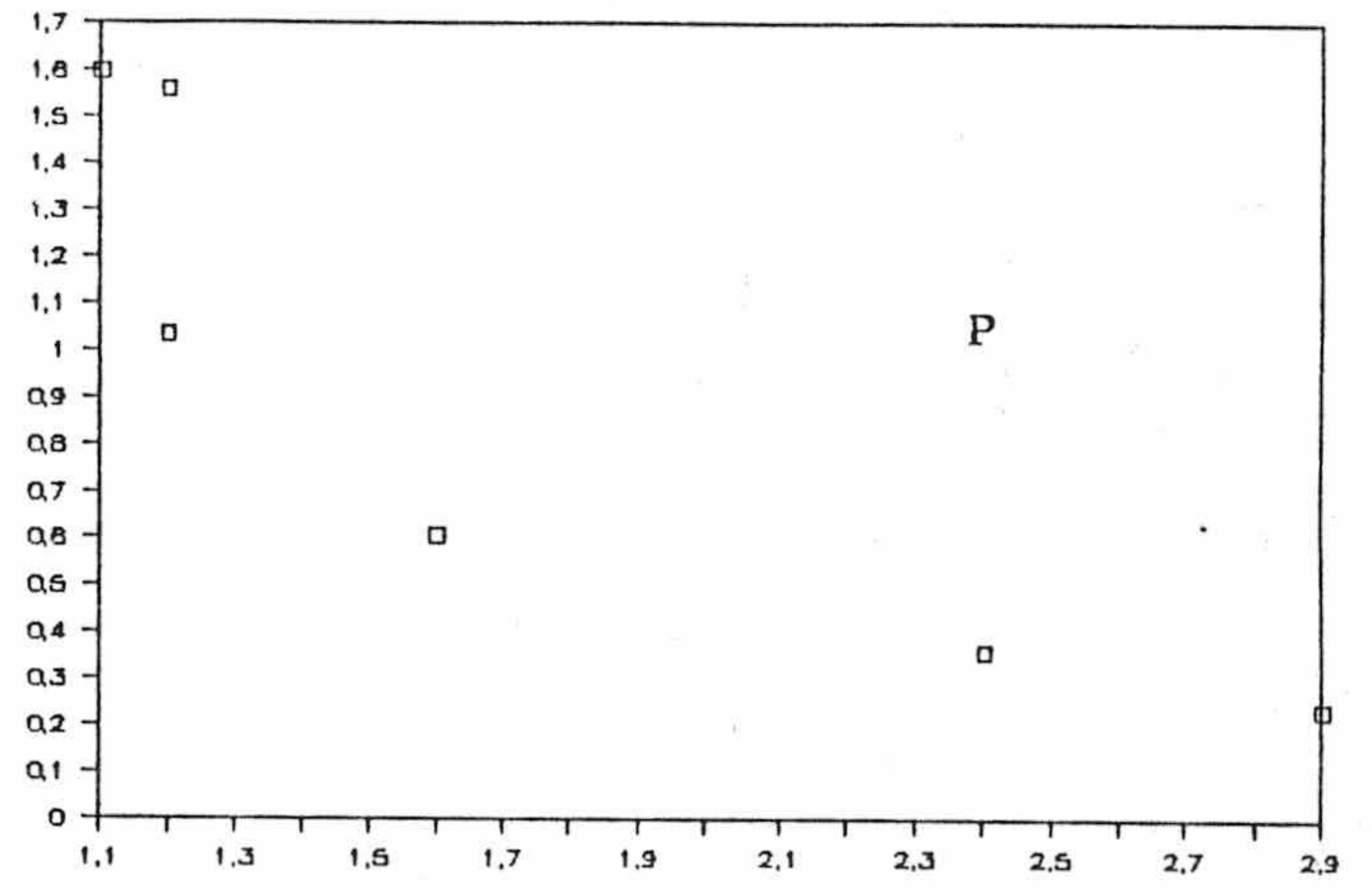
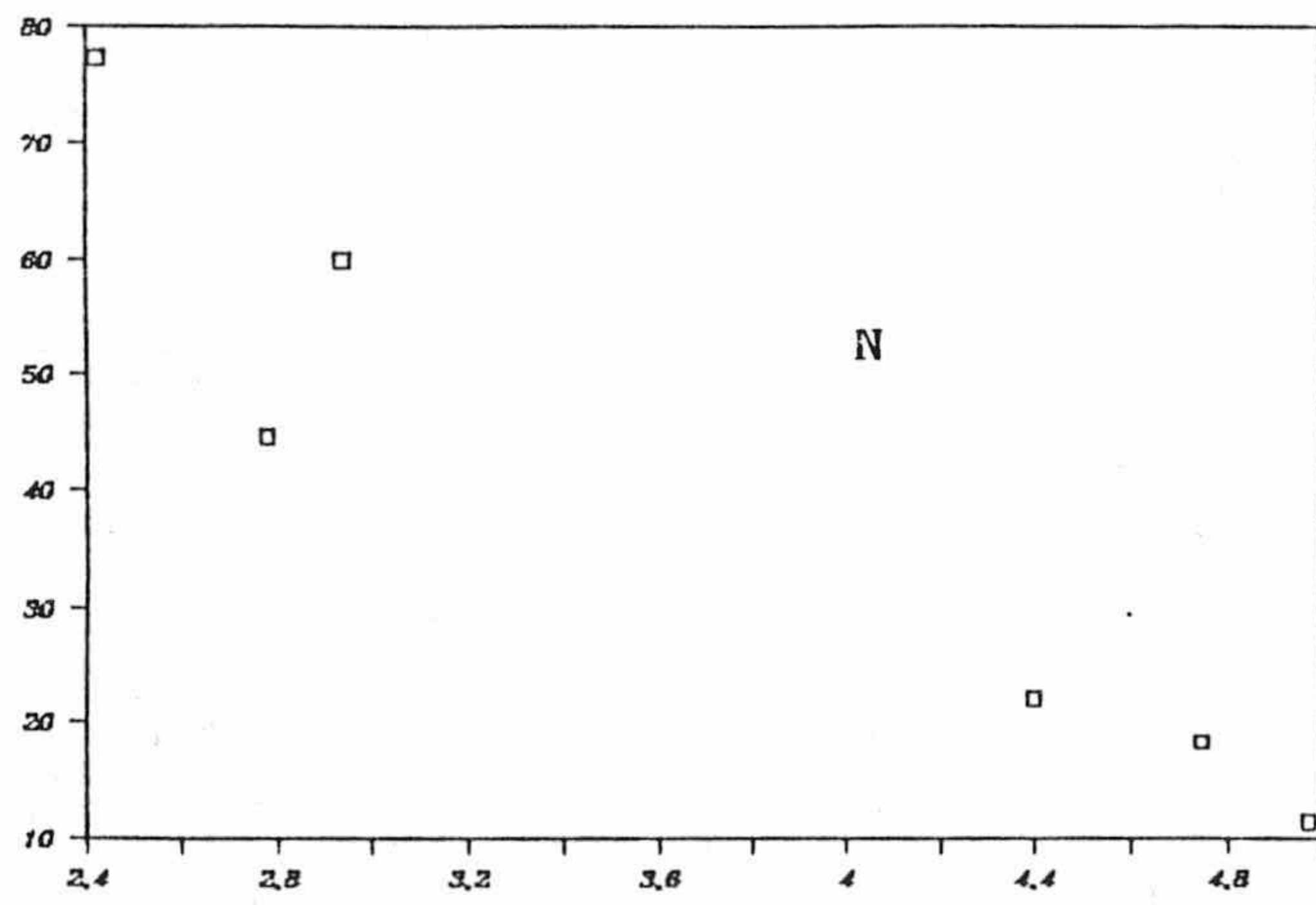


Figura n° 32. Relación de la eficiencia en el uso de los nutrientes (en ordenadas) con la concentración en la hoja (en abscisas).

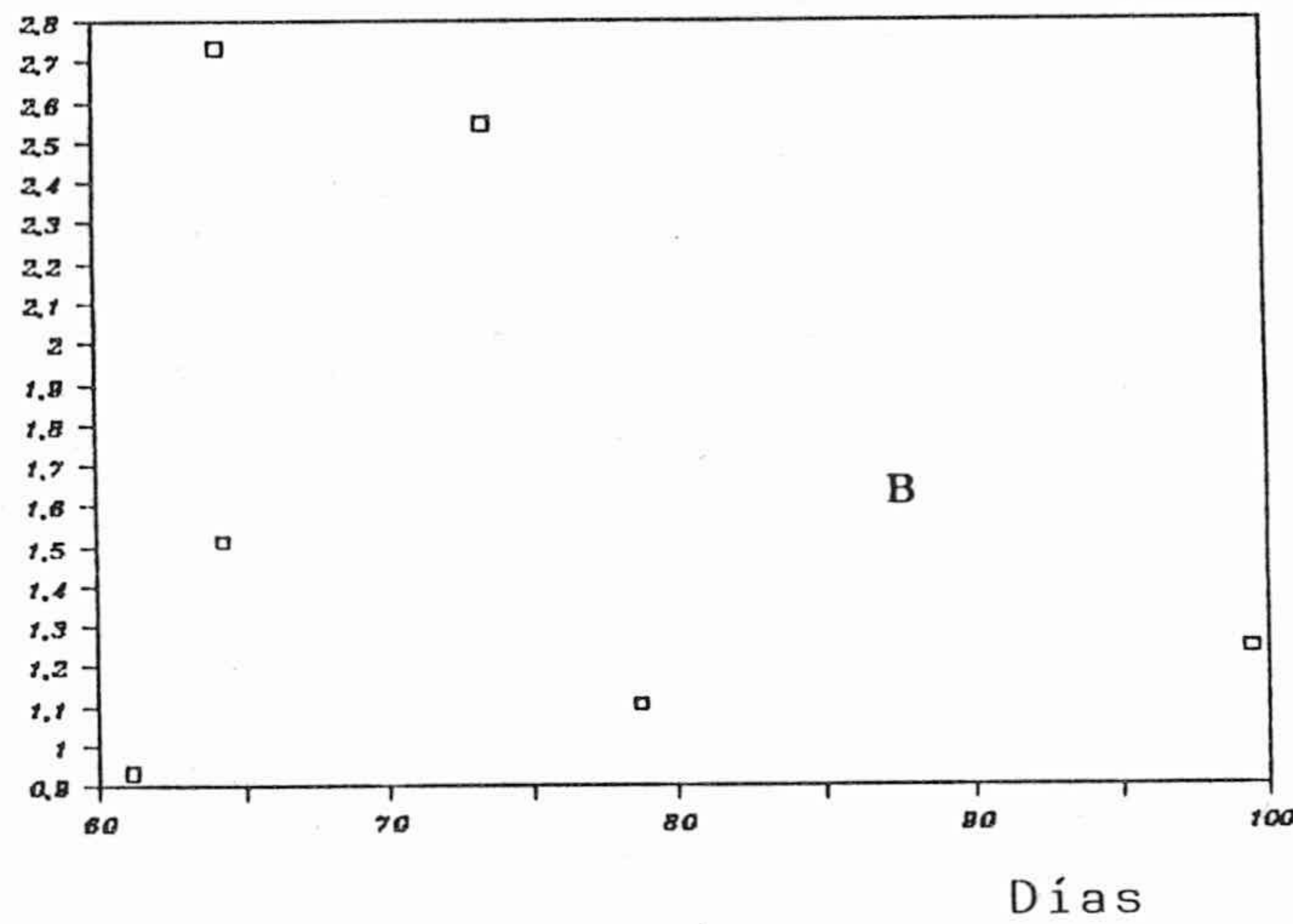
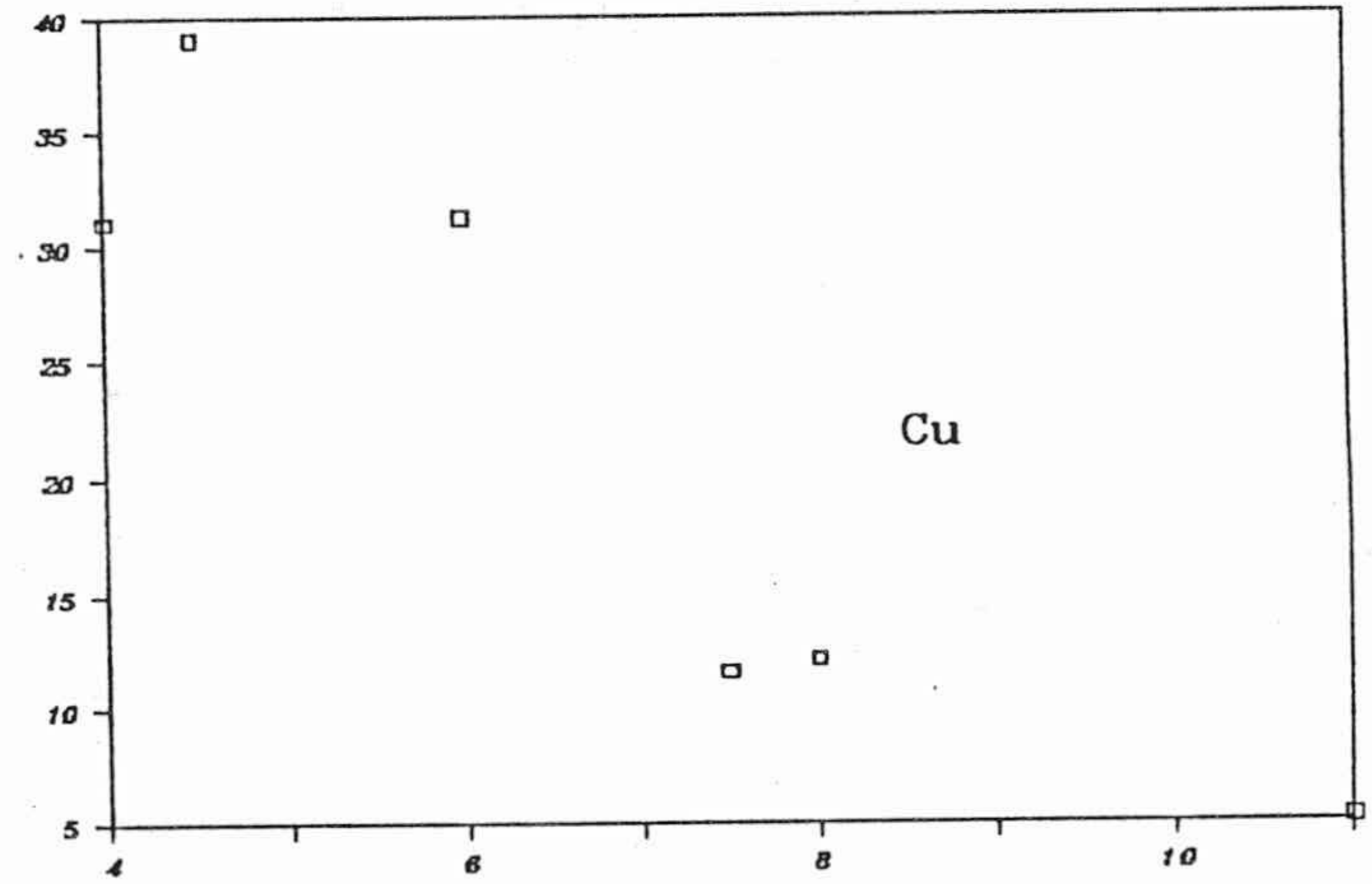
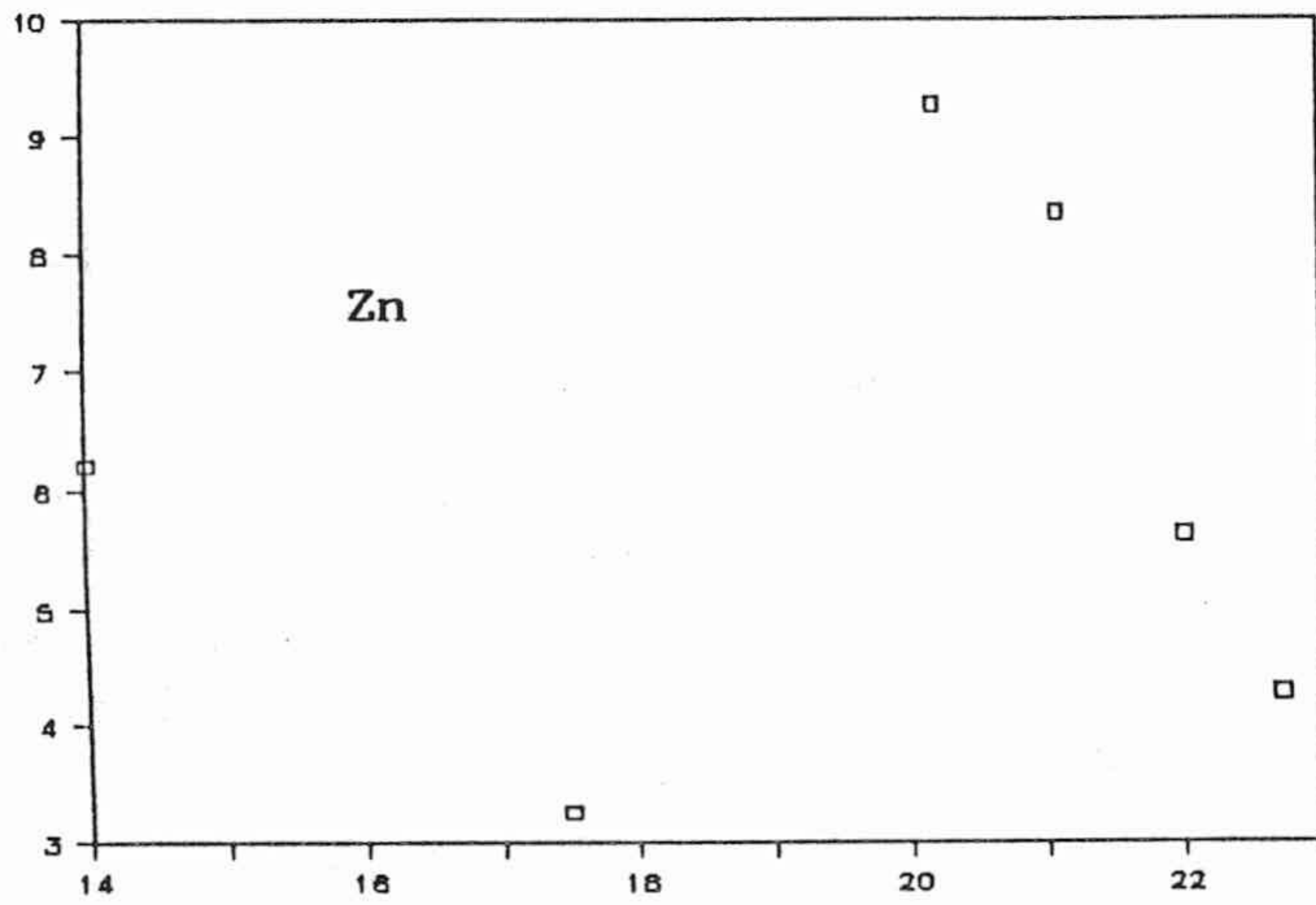
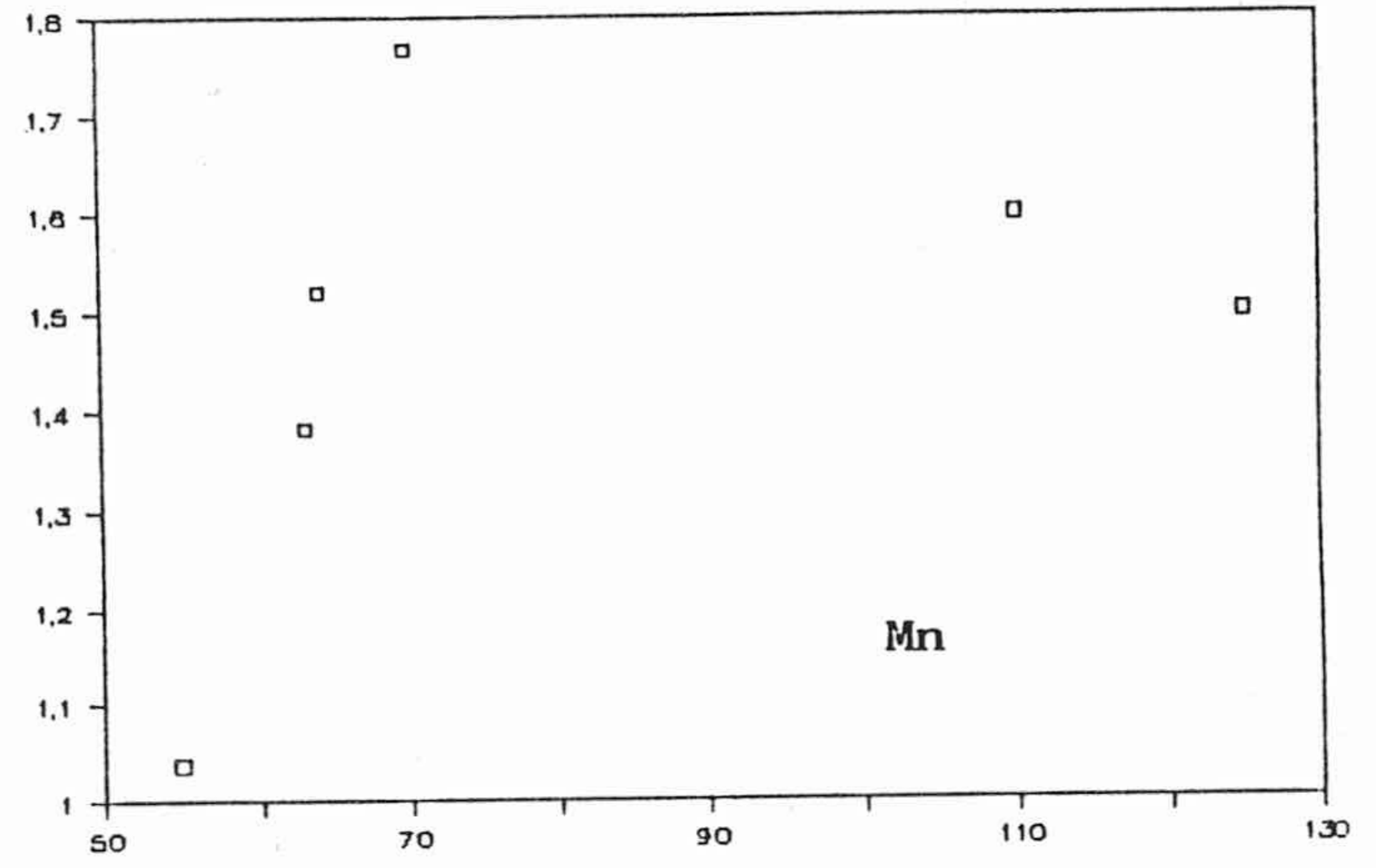
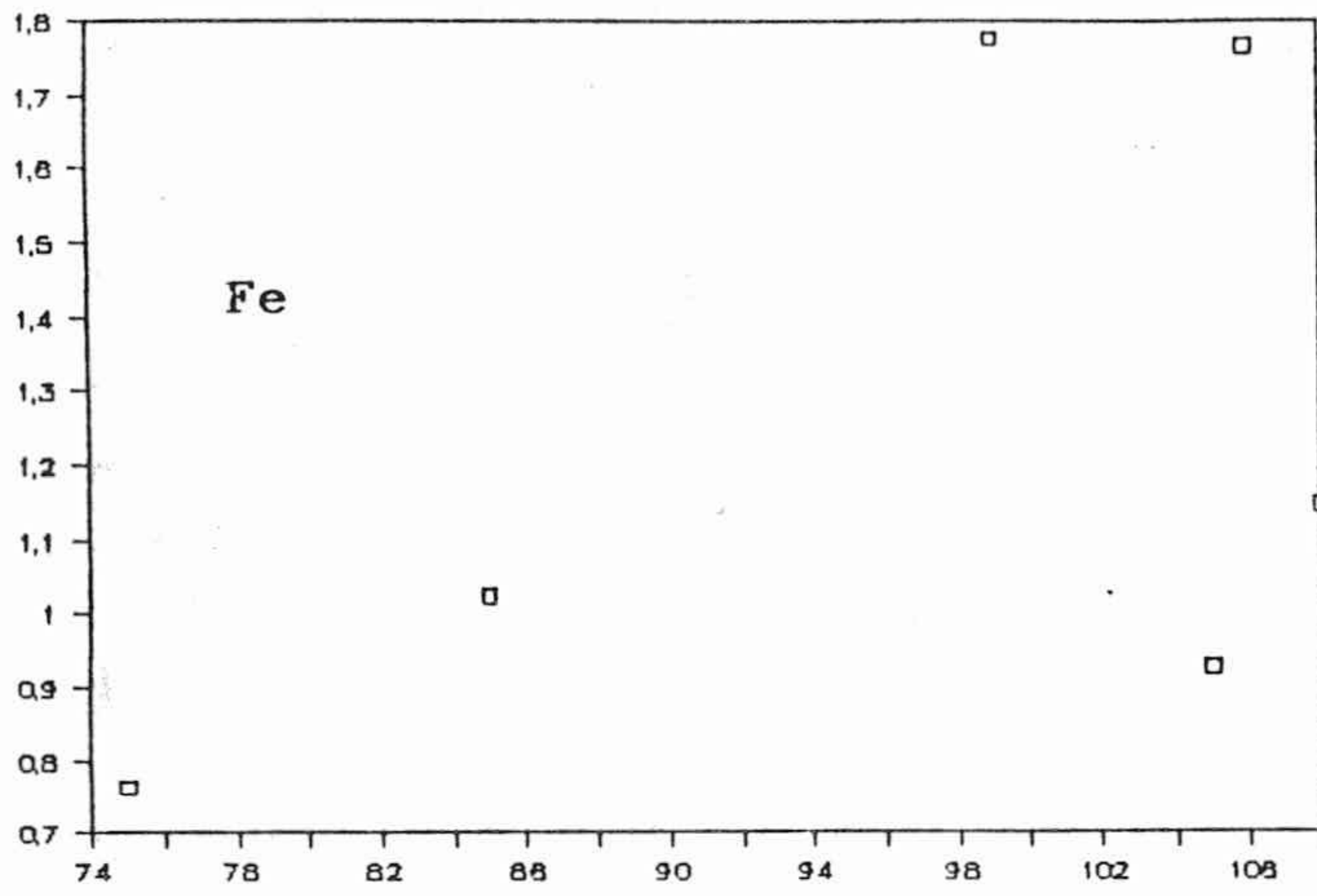


Figura nº 33. Relación de la eficiencia en el uso de los nutrientes (en ordenadas) con la concentración en la hoja (en abscisas).

2.5 CICLO 5

2.5.1 CRECIMIENTO

Las plantas, situadas a unos 500 m de las anteriores y un poco más altas, han crecido sobre el mismo tipo de suelo volcánico que las anteriores, con la particularidad de que ha perdido el horizonte original A. Al igual que en el caso anterior, se tomaron muestras con una frecuencia aproximadamente mensual, desde el día 20 de abril. Las condiciones de temperatura y humedad son las mismas que las del ciclo 4 (figura 34).

La influencia del suelo y del subsuelo ha resultado decisiva, pues al contrario que las plantas del ciclo anterior, éstas han tenido un desarrollo muy limitado, que en conjunto se puede aproximar al 25% de las anteriores.

Posiblemente la naturaleza del subsuelo, formado por un tipo de roca no fracturado, ha dificultado el crecimiento de las raíces, condicionando la disponibilidad de agua durante todo el desarrollo de la planta. Una idea de esto pueden ser los 400 gramos de frutos obtenidos, frente a los 8.000 gr de las otras plantas. Igualmente, el desarrollo de las hojas (figura 34) muestra una situación anómala. Las hojas son cada vez más grandes, aunque siempre ligeramente más pequeñas que

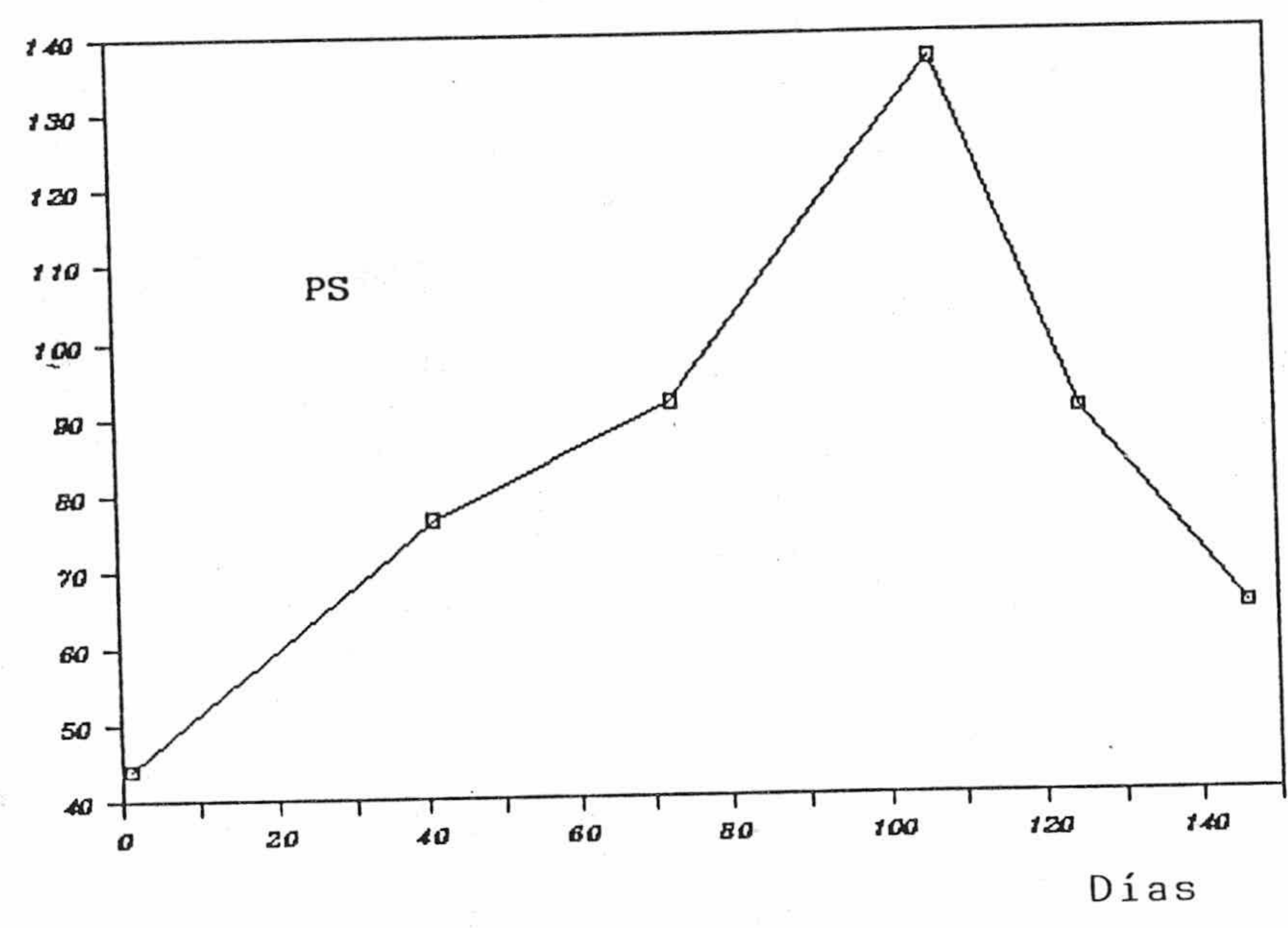
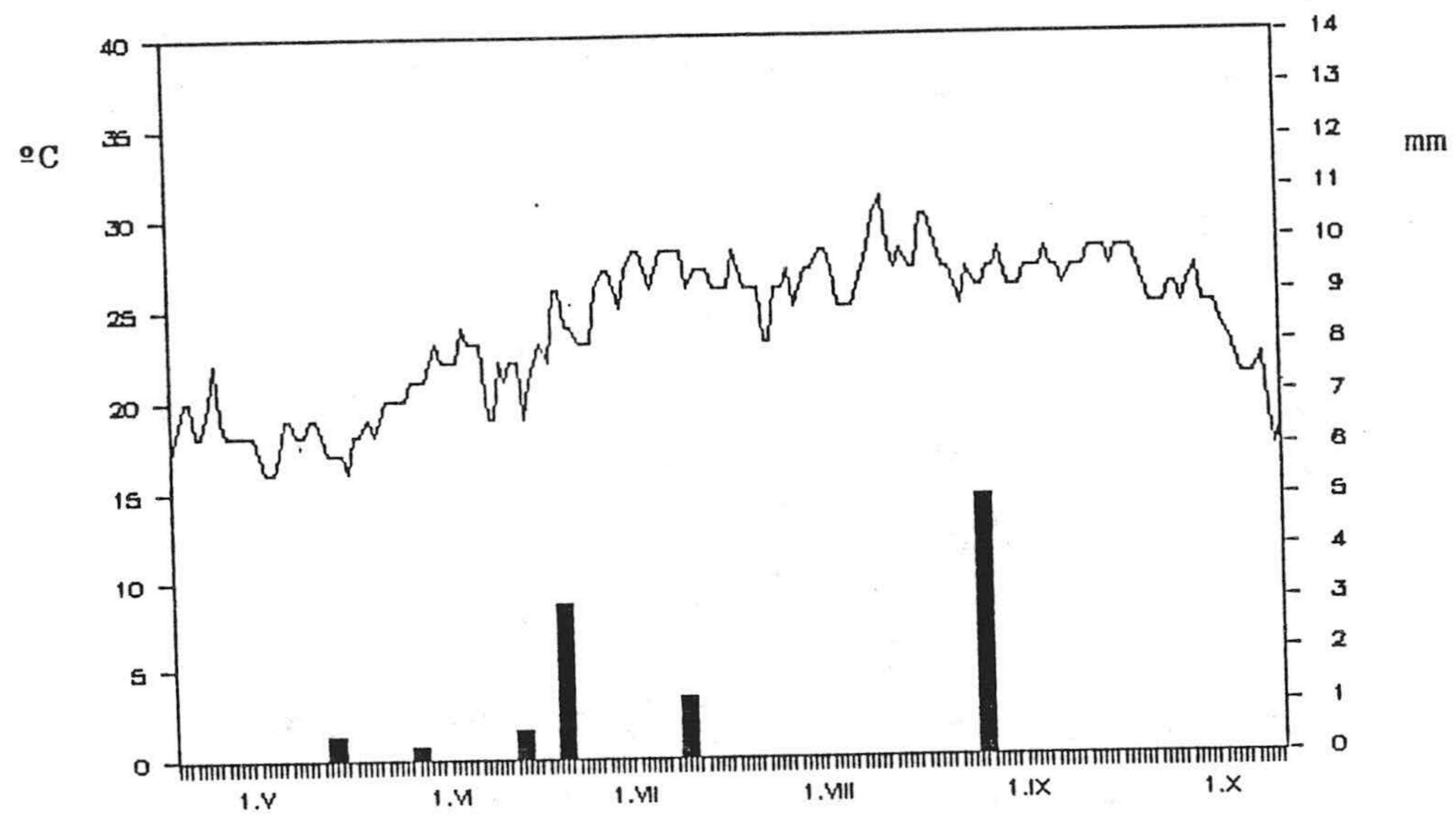


Figura nº 34. Variación de la temperatura media y las precipitaciones desde Abril a Octubre en S. José. En la figura inferior, evolución del peso de 100 hojas (g).

las del ciclo anterior, hasta mediados de agosto. Desde entonces, el tamaño de la hoja disminuye drásticamente, indicando quizá la limitación de agua.

Como hemos observado en otras ocasiones, esta limitación suele aparecer a mediados o final de agosto, antes de las primeras lluvias de otoño.

2.5.2 CONCENTRACION DE NUTRIENTES

El índice vegetativo nos indica las características de la nutrición global. Al principio el valor es elevado, demostrando un gran vigor, acorde con los niveles de nutrientes. Rápidamente baja, con una pendiente característica de un fuerte crecimiento. Sin embargo, después se estabiliza, indicando una disminución en el crecimiento, que vuelve a aumentar casi al final del ciclo. El descenso es significativo respecto al tiempo ($r=-0,91$; $p<0,01$) y el valor medio de 0,93 se muestra muy alto, indicando que no se han llegado a agotar los principales nutrientes, por alguna limitación en el crecimiento.

El índice de hierro presenta unos valores excepcionalmente altos, que pueden indicar un impedimento en la absorción de Fe, por antagonismo con K o P. El IFe sigue una pauta parecida a la del IV, indicando una nutrición anómala.

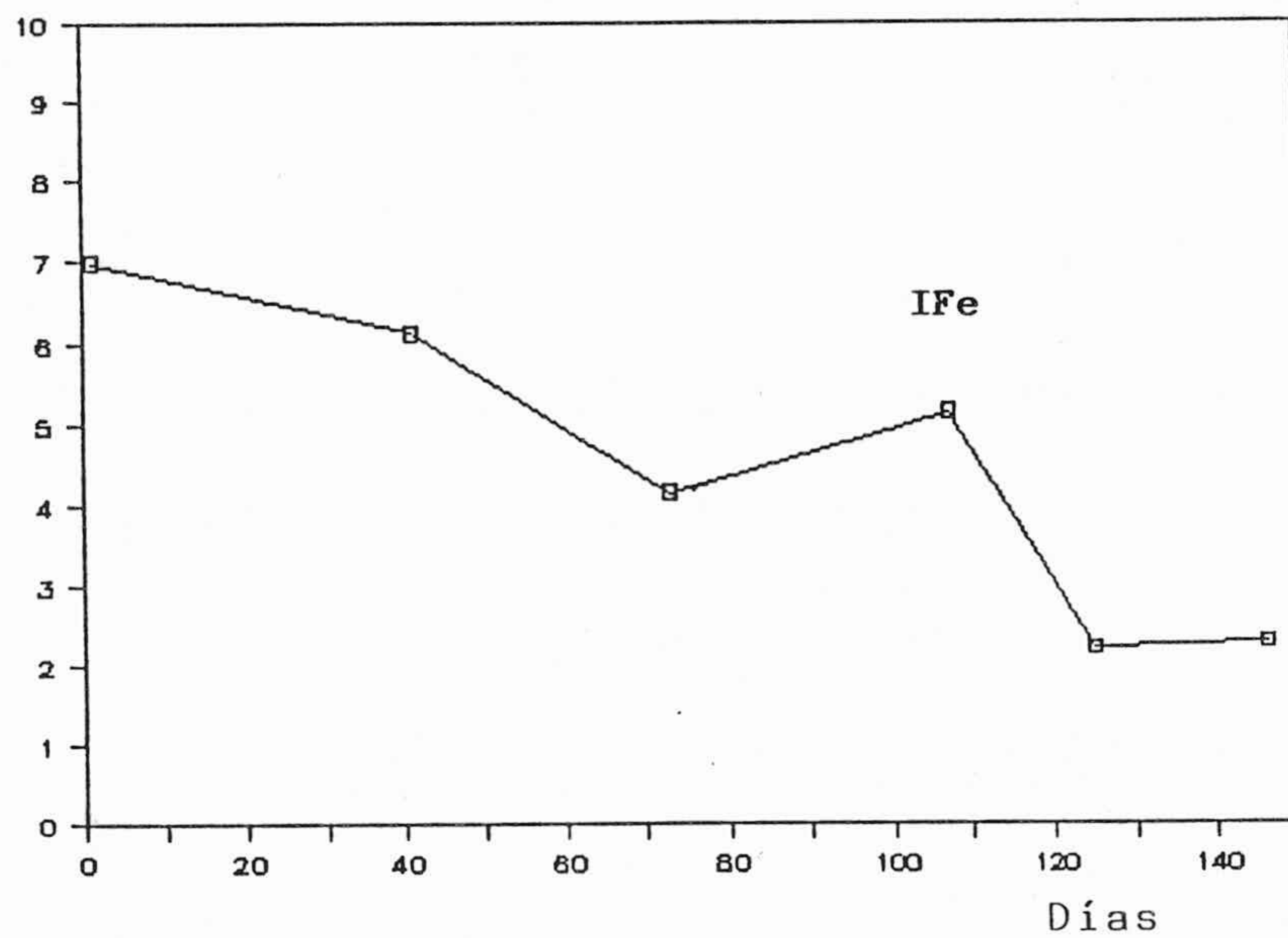
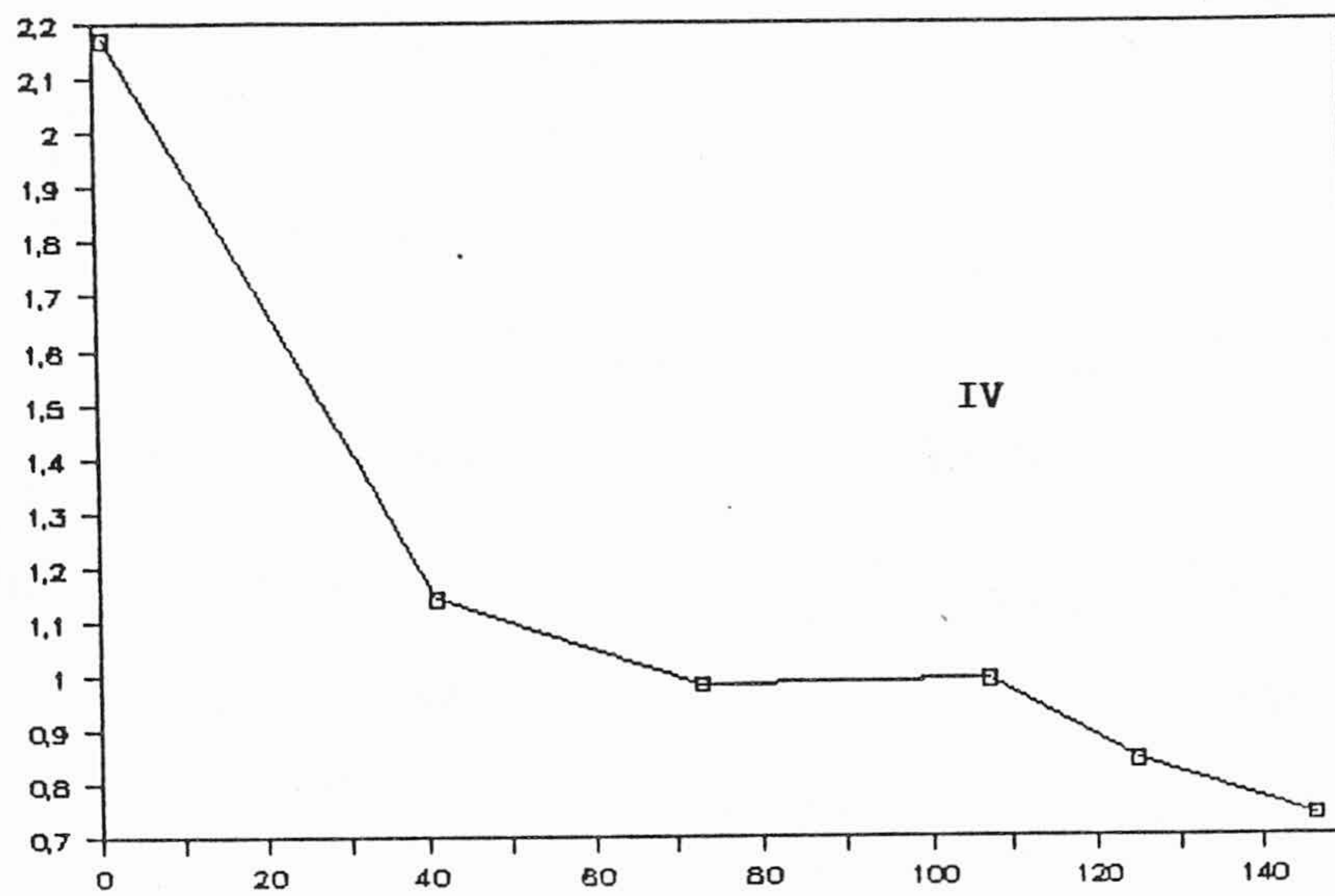


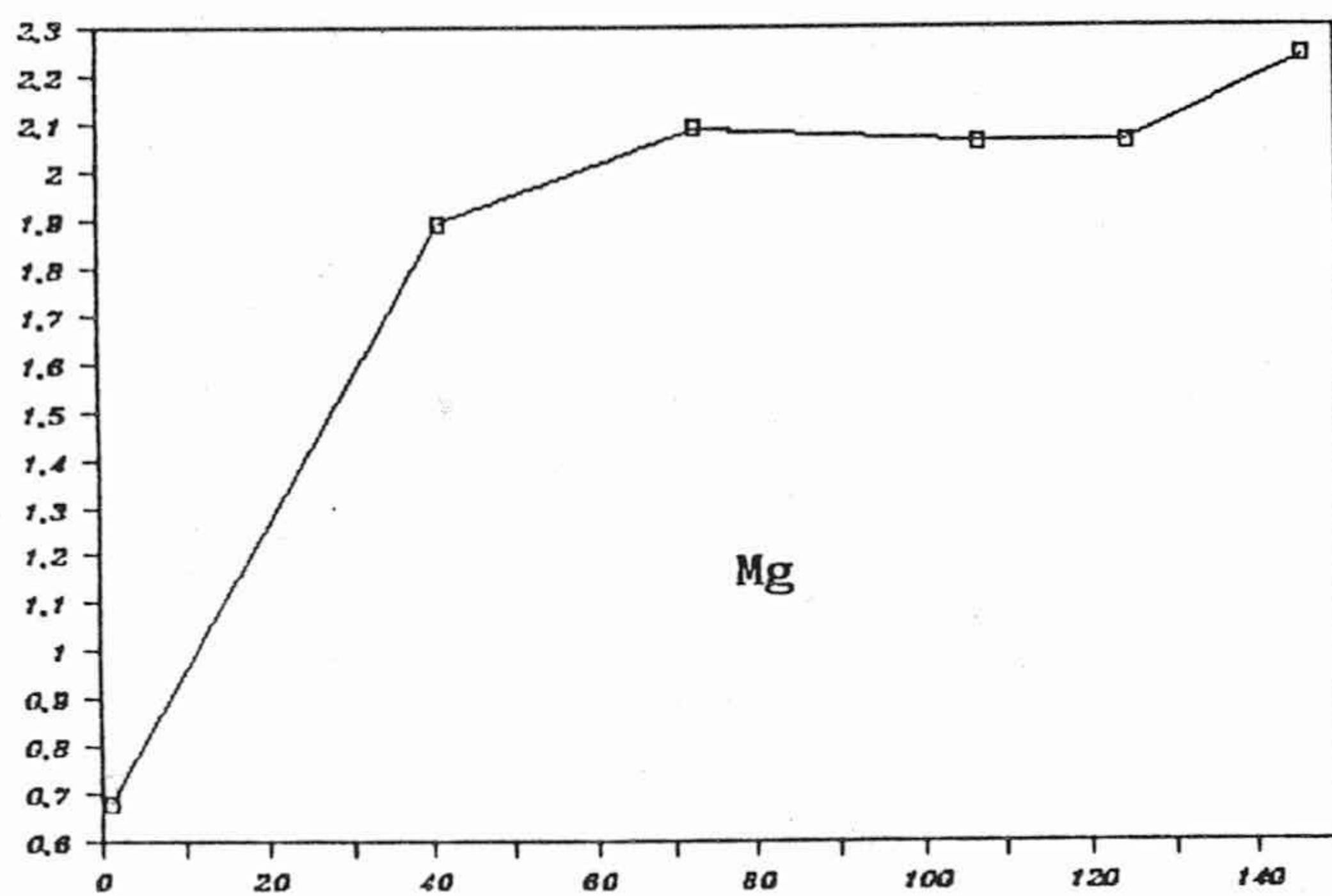
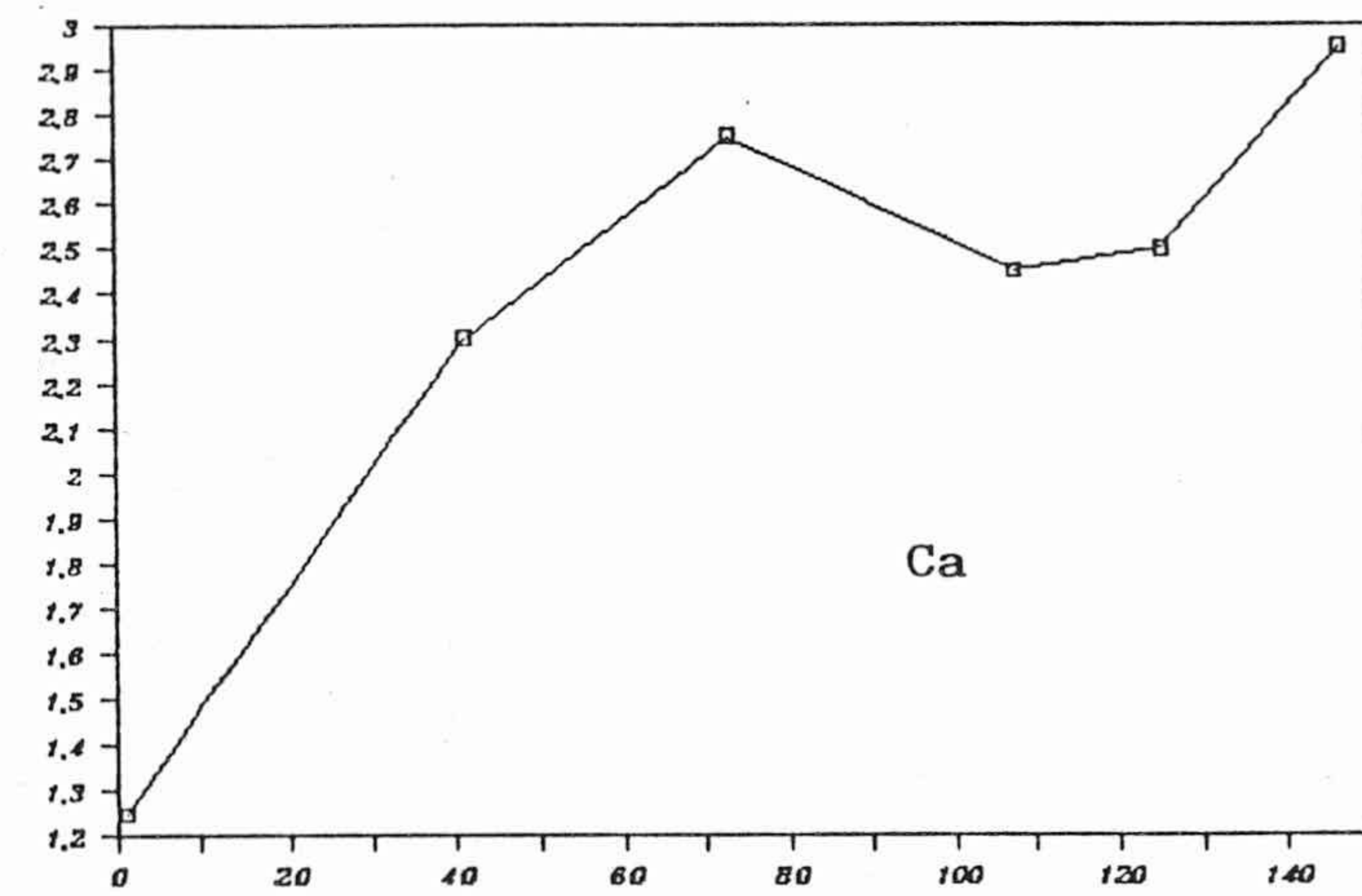
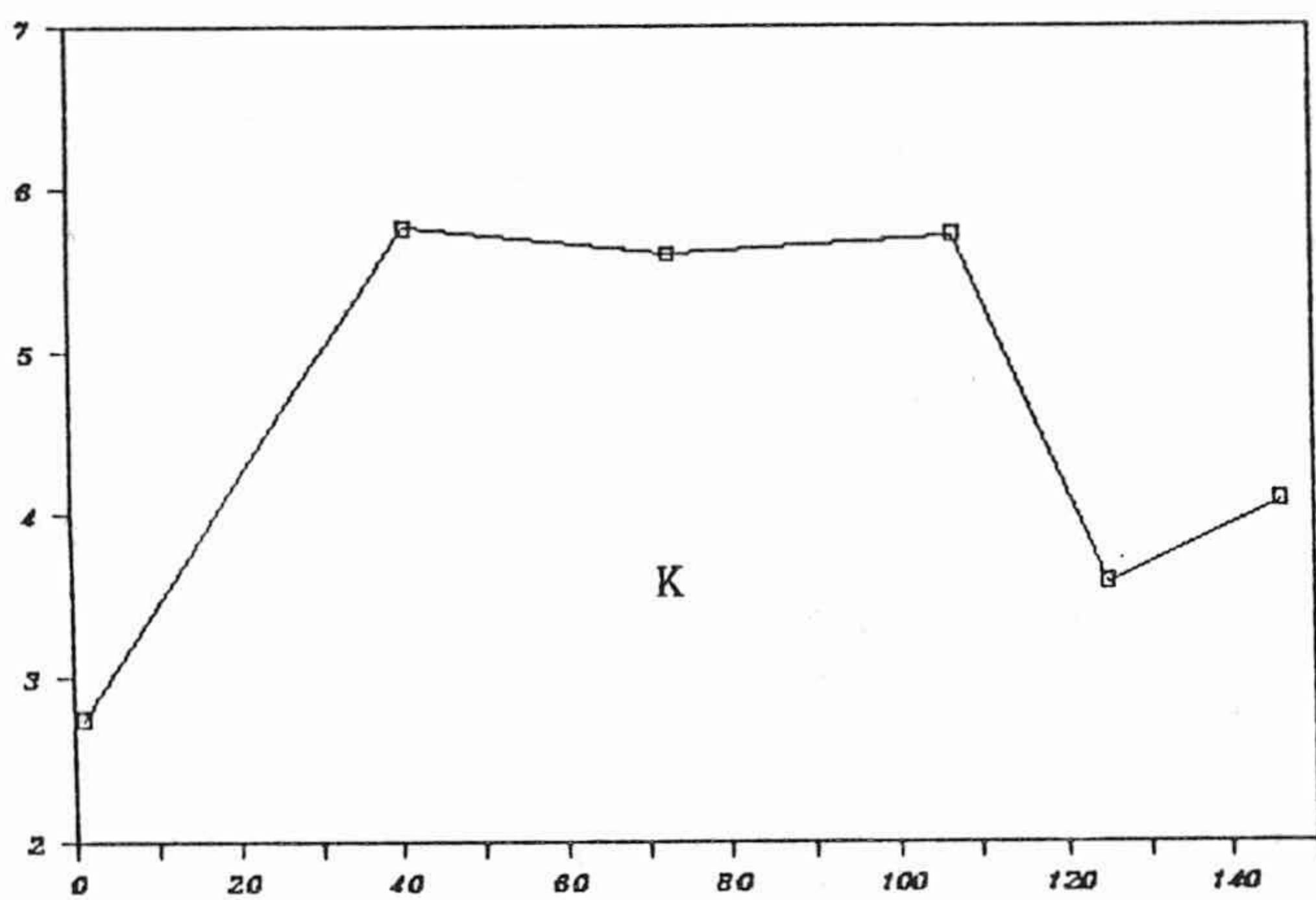
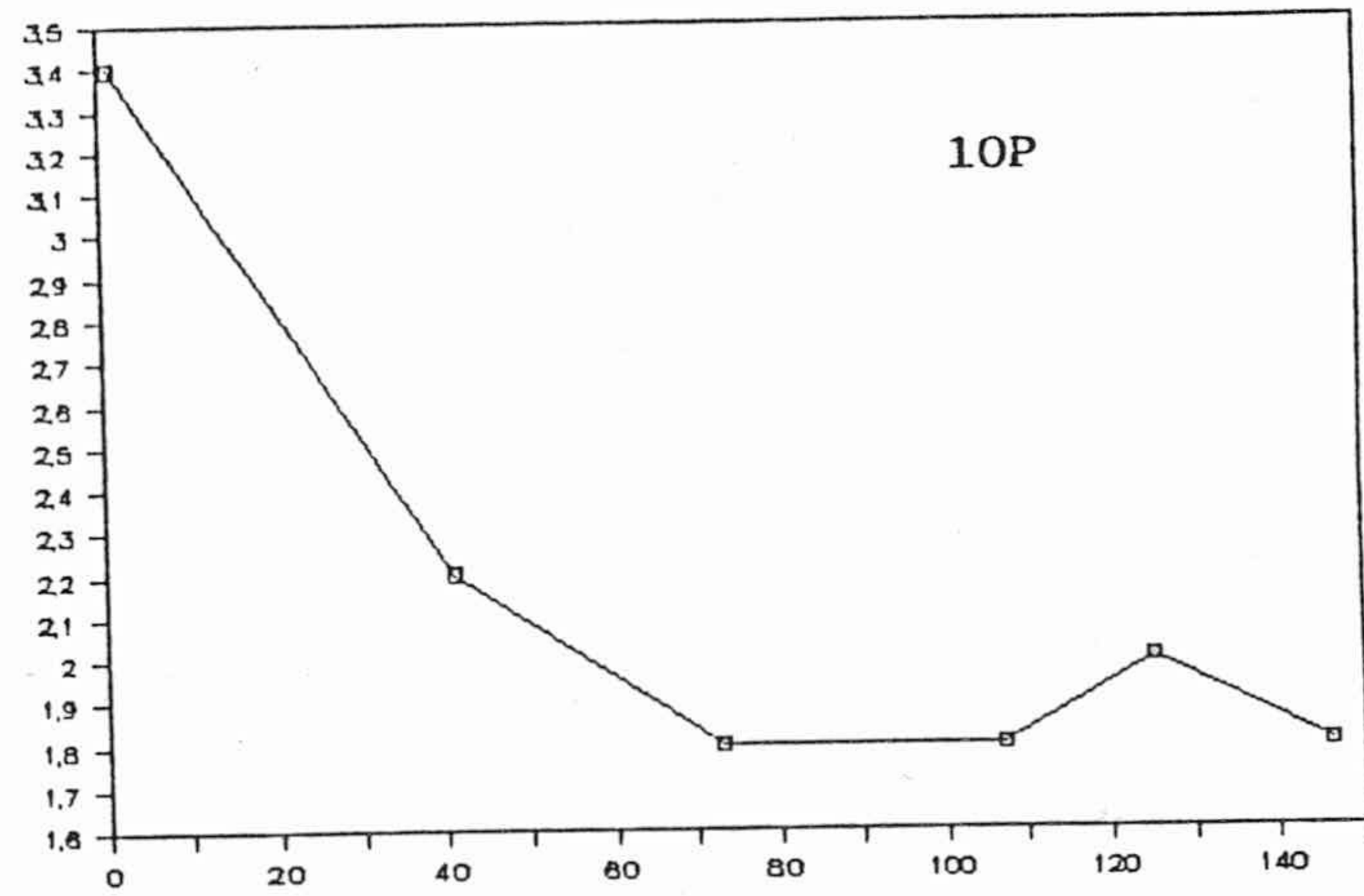
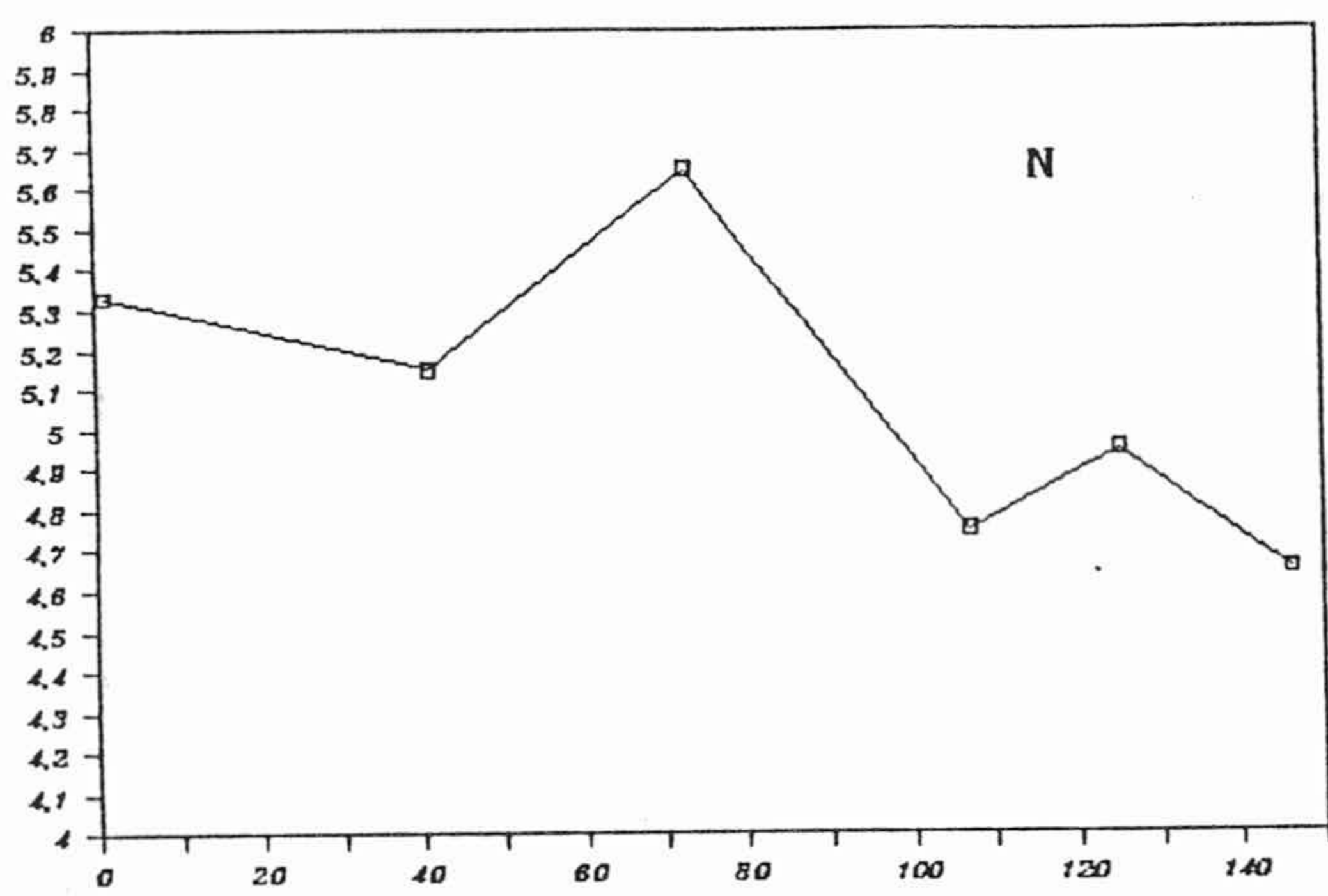
Figura nº 35. Evolución del índice vegetativo (IV) y del índice de hierro (IFe) con el tiempo.

Macronutrientes

El N, partiendo de un nivel alto (5,3%) desciende en general, con alguna oscilación (figura 36); sin embargo, la variación no es significativa ($r=-0,68$; NS), por lo que la media es la más alta de las encontradas hasta ahora (5,08%). El fósforo también desciende gradualmente, pero tampoco de forma significativa, quizá por no ajustarse a una recta, y su valor medio es igualmente alto (2,16%).

El potasio describe una curva parabólica en casi todo el ciclo, pero aumenta su concentración al final, quizá como consecuencia de la lluvia de primeros de septiembre (5 l/m²). Algo similar ocurre con el Ca, pues aumenta rápidamente al principio y después baja, para volver a subir después de la lluvia. En conjunto, su aumento es significativo ($r=0,832$; $p<0,05$) y su valor medio no muy elevado. Comparando con otras observaciones, y dado el carácter de pasividad por parte del calcio, el descenso en la concentración que tiene lugar desde el mes de julio puede dar una idea del estrés de humedad que padece la planta.

El comportamiento del Mg es similar al observado en otras ocasiones: aumenta rápidamente para estabilizarse en torno al 2%, notándose un ligero aumento al final, por lo ya indicado de las lluvias. El incremento en el porcentaje es significativo ($r=0,826$; $p<0,05$).



Días

Figura nº 36. Evolución de la concentración de nutrientes a lo largo del ciclo, en porcentaje sobre materia seca.

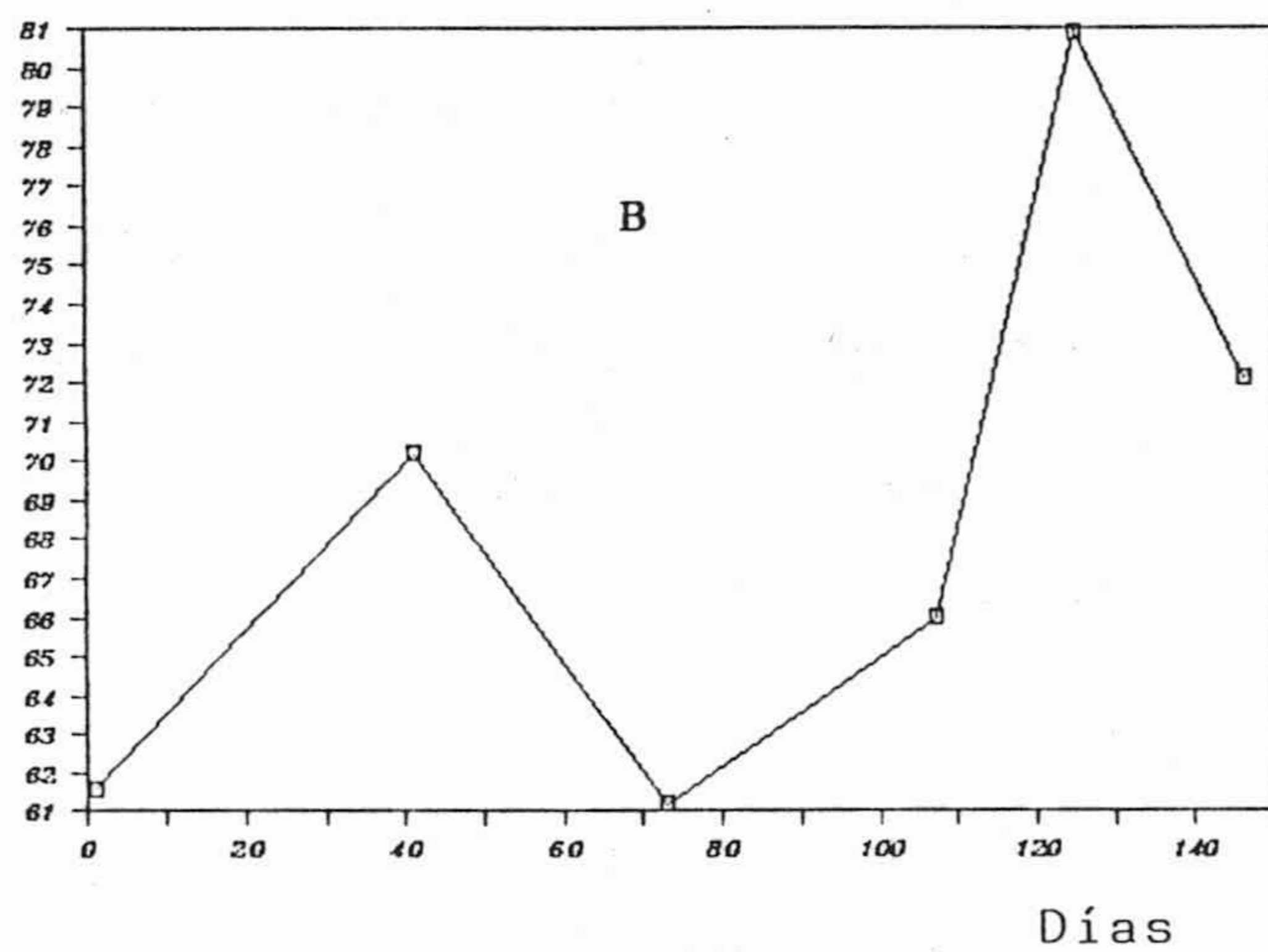
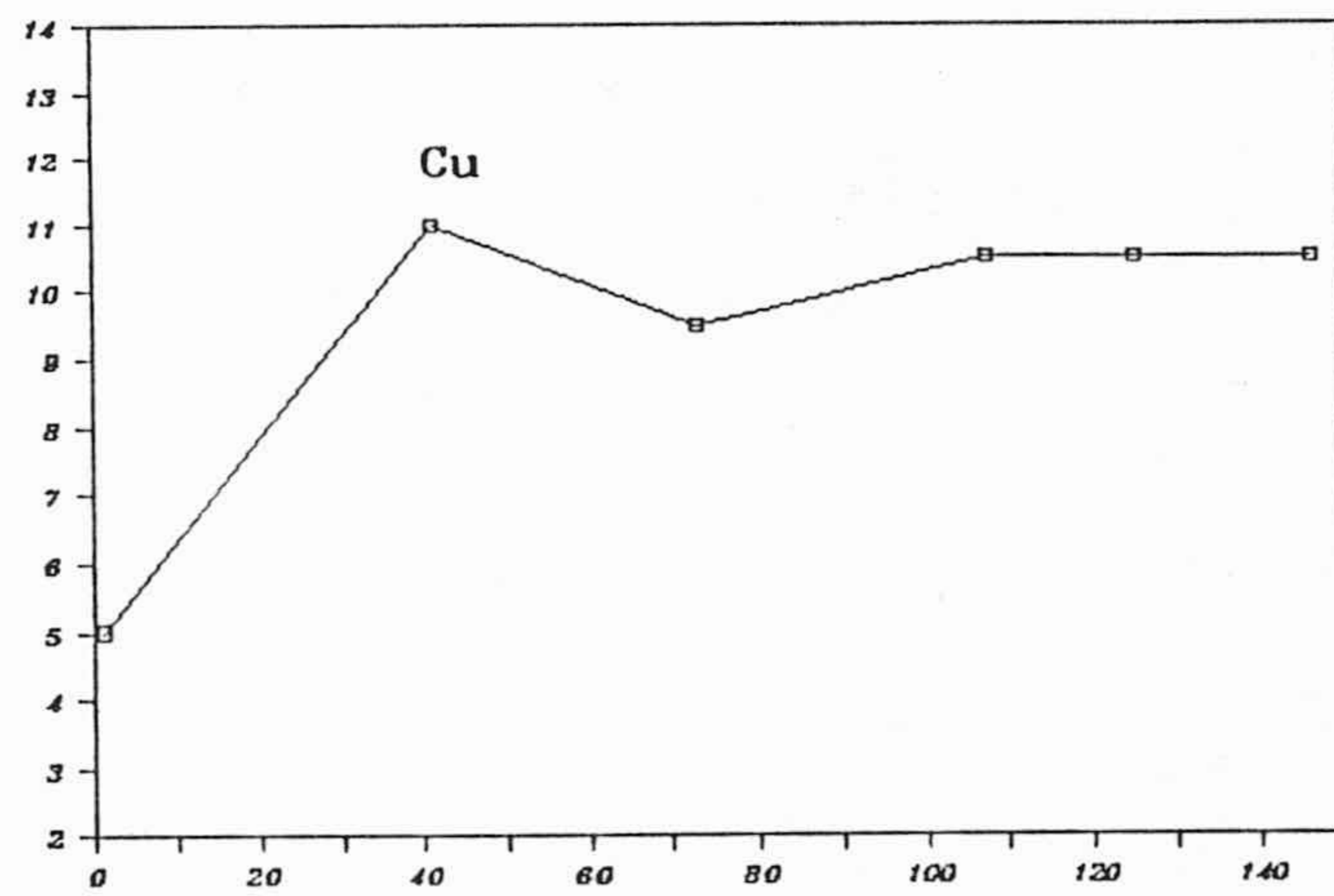
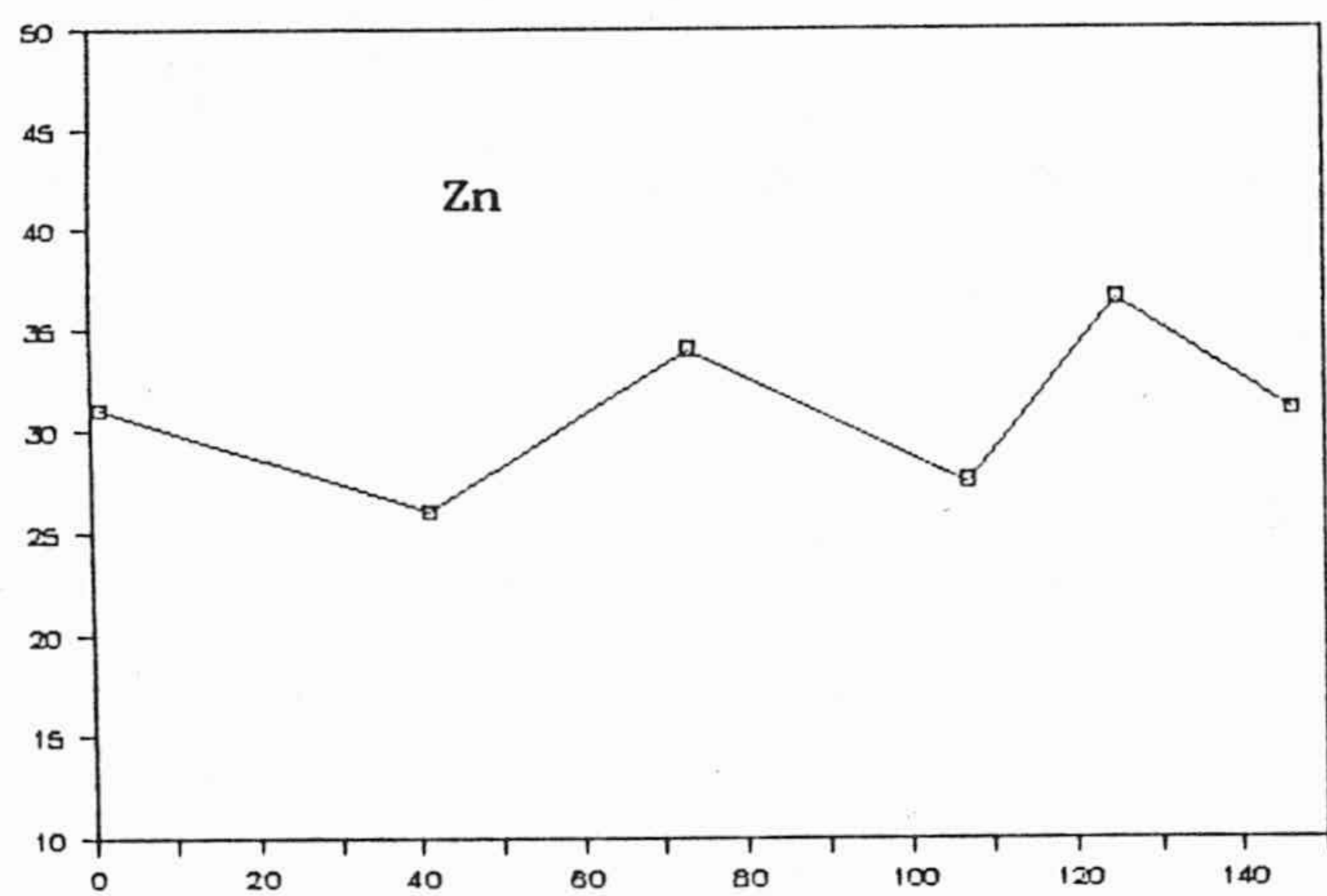
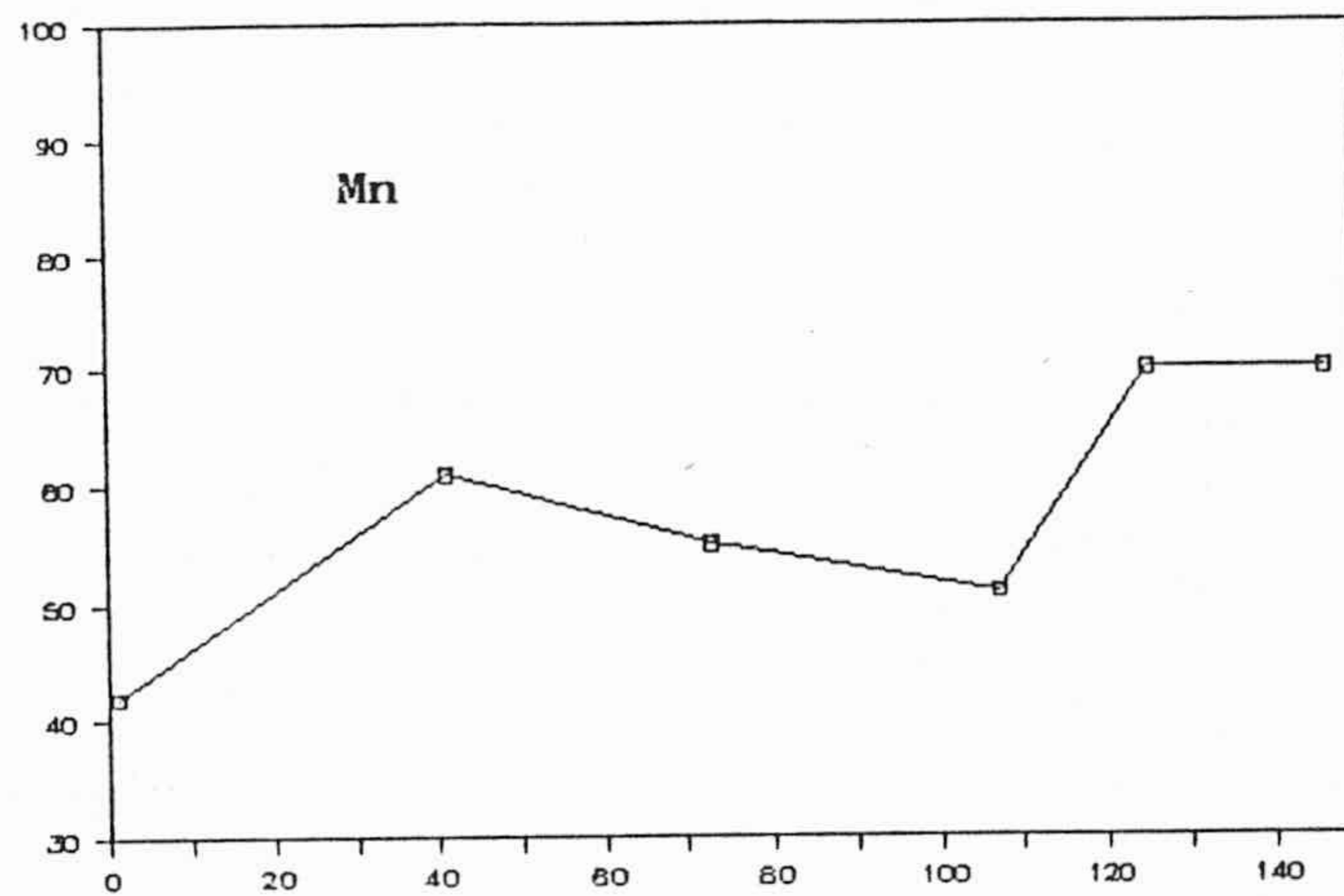
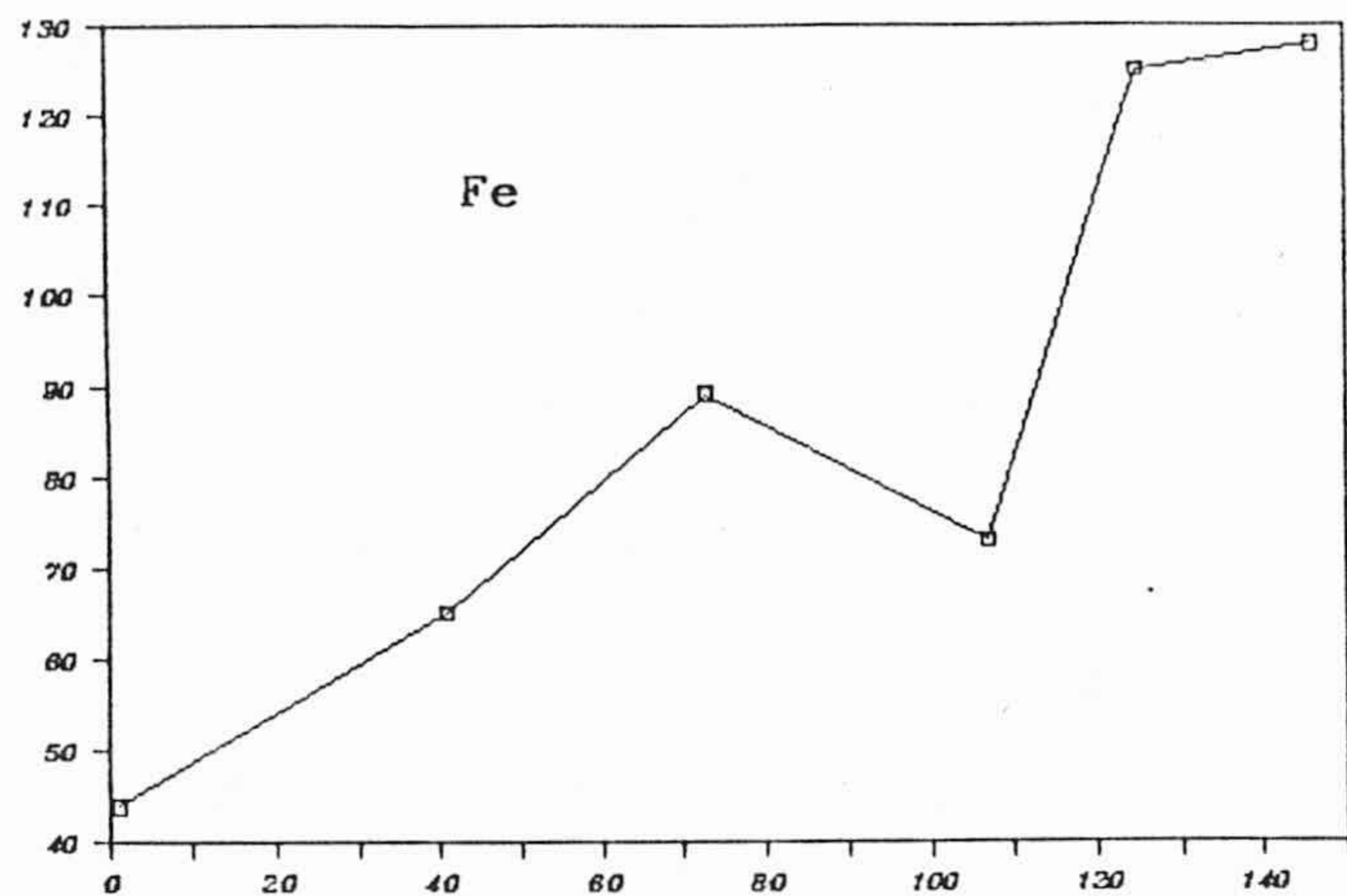


Figura nº 37. Evolución de la concentración de micro-nutrientes (en ppm).

Micronutrientes

El Fe aumenta a lo largo del ciclo significativamente ($r=0,901$; $p<0,01$), aunque desciende en agosto (figura 37). El Mn aumenta a lo largo del ciclo en general, pero poco significativamente. El Zn, se mantiene bastante constante mientras que cobre y boro aumentan sin significación.

2.5.3 EQUILIBRIO DE NUTRIENTES

El equilibrio N-10P-K (figura 38) muestra el antagonismo N-K, que es significativo ($r=-0.831$; $p<0,05$) así como un antagonismo P-K muy significativo ($r=-0,941$; $p<0,01$). La proporción de los tres elementos no varía significativamente con el tiempo, y presenta unos valores medios de 43-19-38. En este equilibrio se observa un valor muy bajo de fósforo y excesivo de K; aunque el N se encuentra bajo, por su concentración en la hoja no se puede considerar deficiente. Lo que destaca, sin duda, es la elevada proporción de K, que se manifiesta también en el equilibrio Ca-K-Mg. Este se encuentra fuertemente alterado, destacando la baja proporción de Ca.

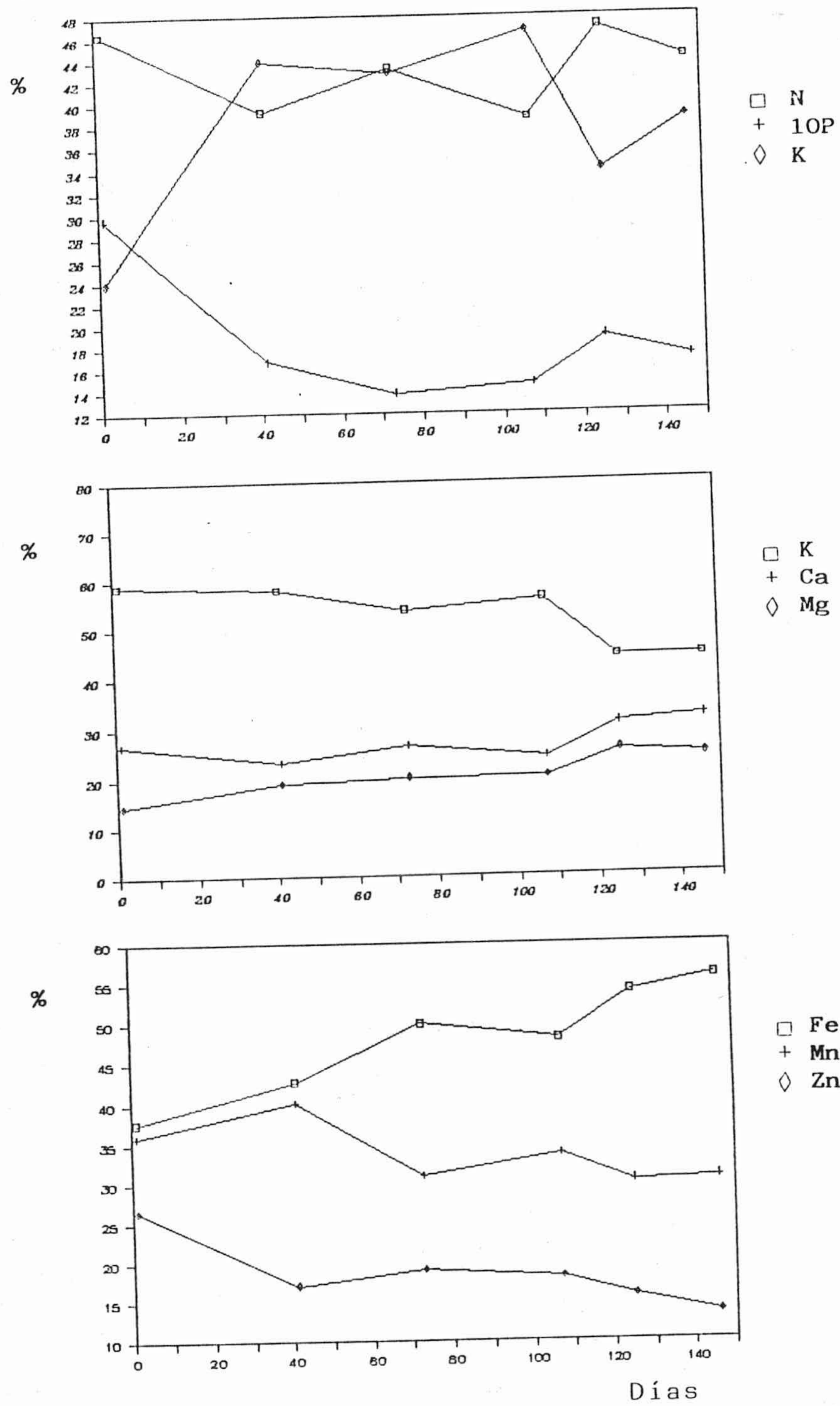


Figura nº 38. Variación de los equilibrios durante el ciclo vegetativo.

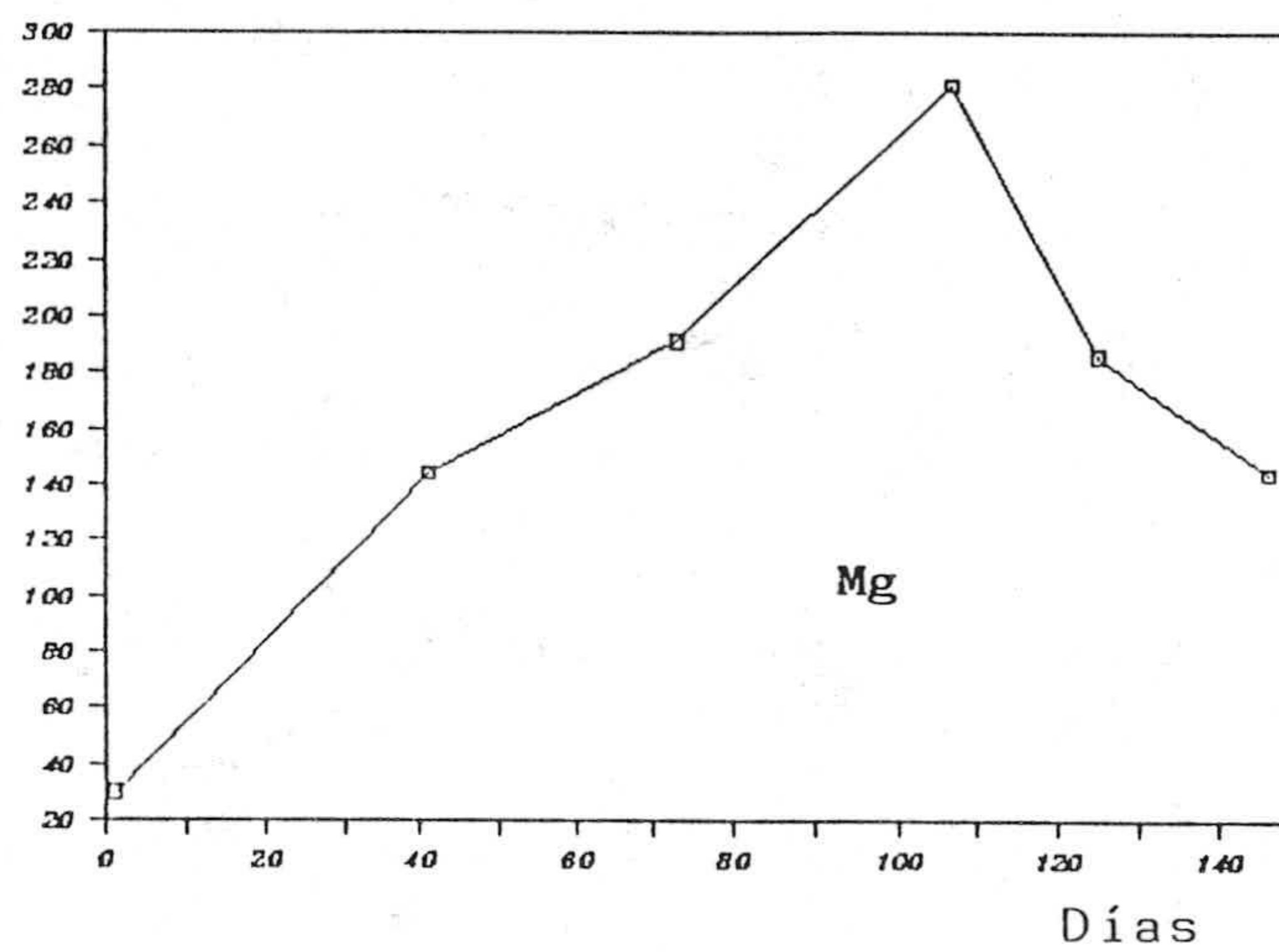
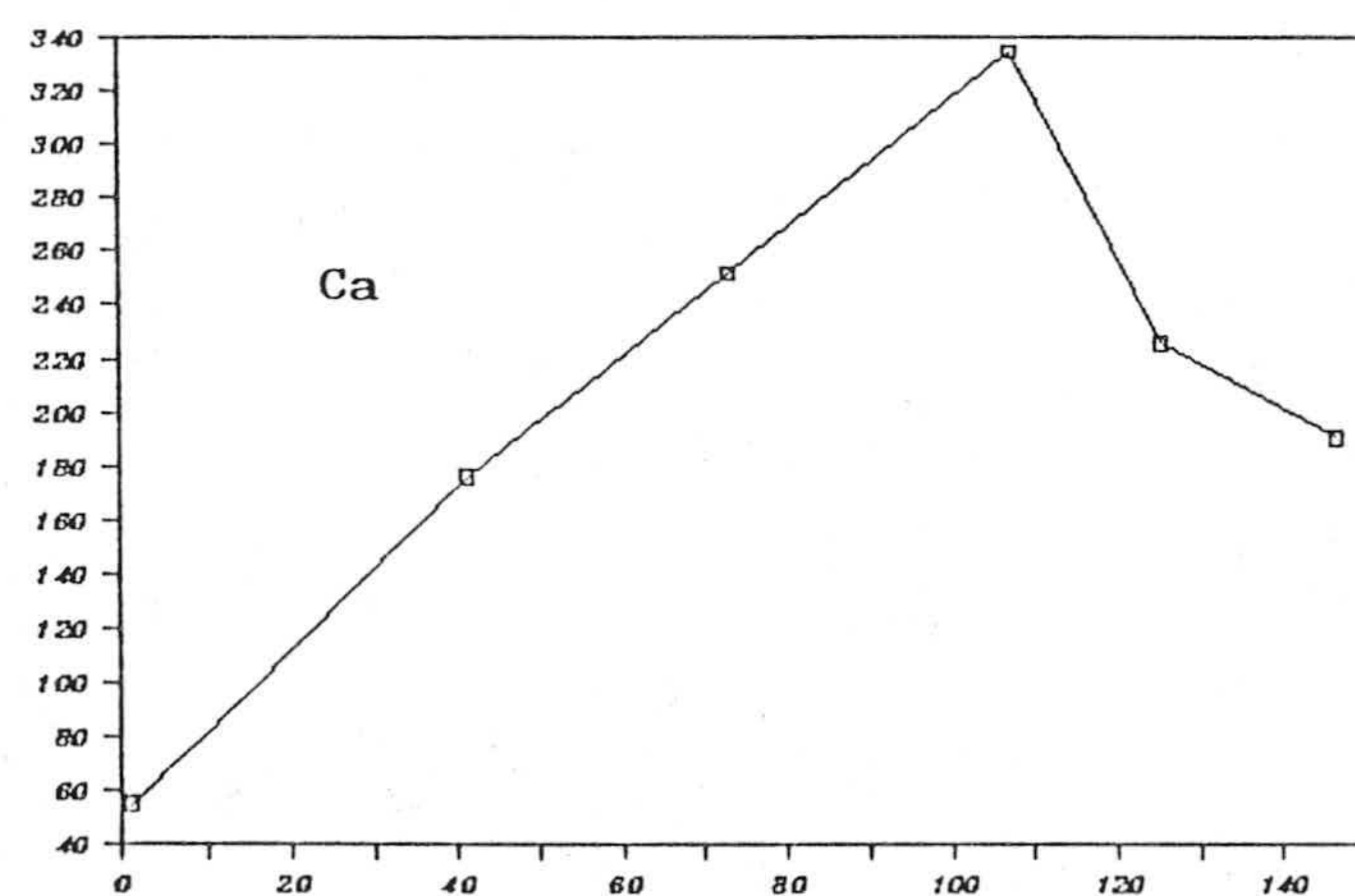
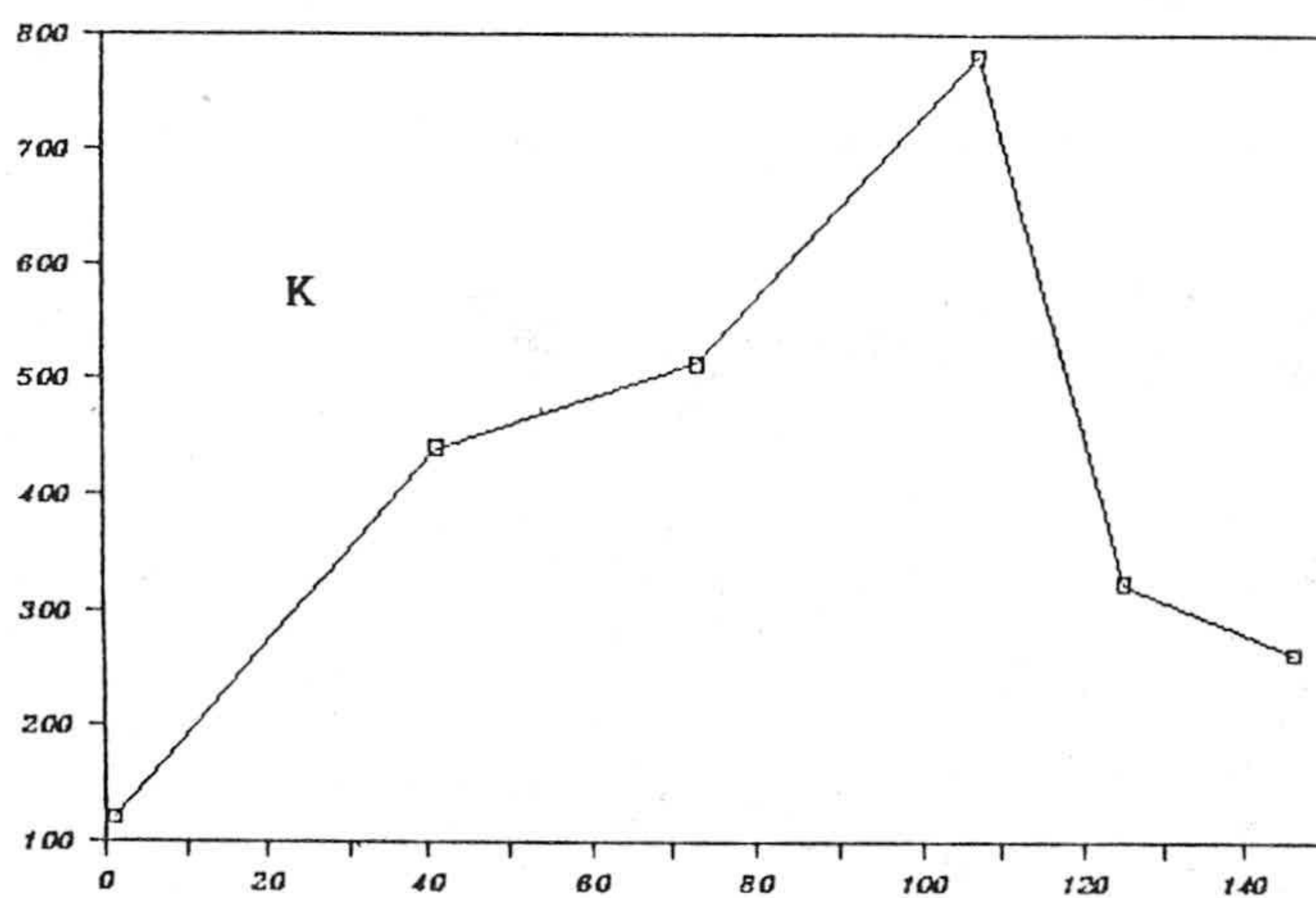
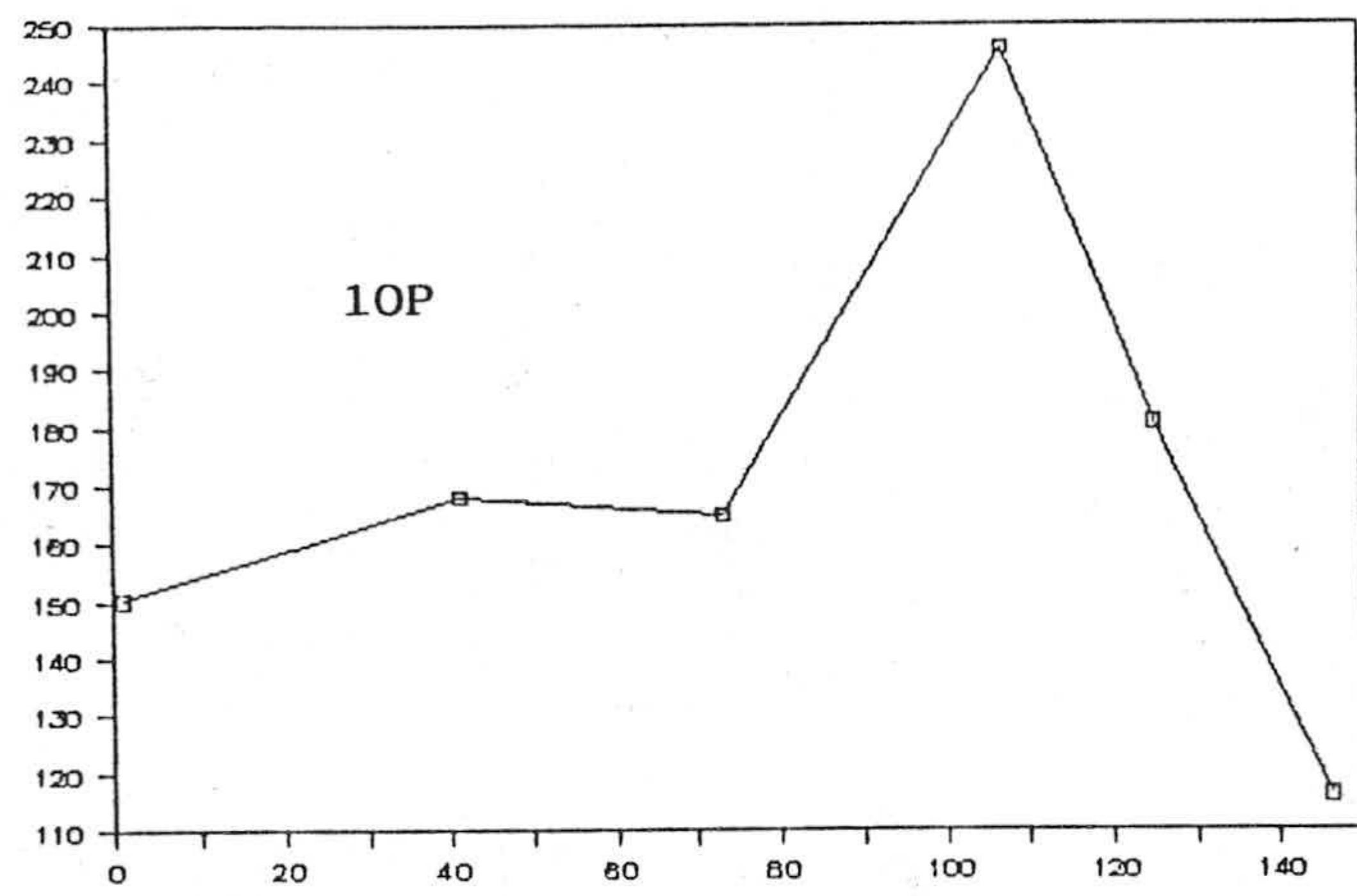
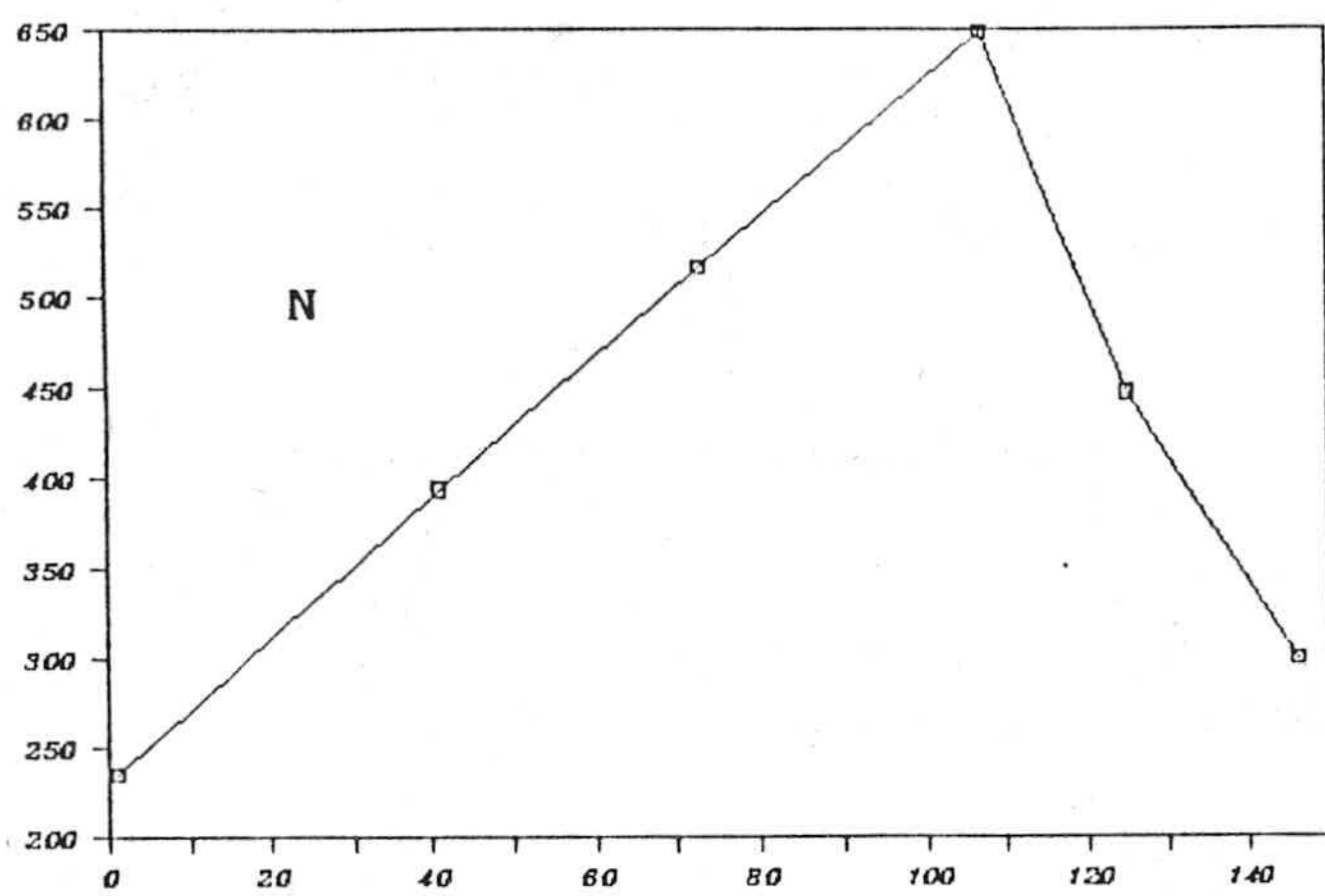


Figura nº 39. Evolución del contenido de macronutrientes (en ug).

El valor medio 27-52-21 para Ca-K-Mg, contrasta con los obtenidos en otros ciclos de 46-29-25 (ciclo 1), más próximos a los establecidos como óptimos (ESTEBAN, 1982). En la figura se observa cómo la proporción de Ca y Mg aumenta a medida que baja el K, antagonismos que son estadísticamente significativos ($r=-0,900$ y $r=-0,918$; $p<0,01$ respectivamente para Ca y Mg frente a K).

Respecto a los micronutrientes, el equilibrio Fe-Mn-Zn refleja un antagonismo Fe-Mn no significativo y otro Fe-Zn, que sí lo es ($r=-0,966$; $p<0,001$). La proporción de Fe va aumentando con el tiempo significativamente, al mismo tiempo que desciende la de Zn. El valor medio del equilibrio, 48-34-18, ofrece una proporción bastante equilibrada, aunque el hierro aparece ligeramente bajo. La deficiencia de Fe, reflejada tanto en el equilibrio como en la concentración en hoja, puede ser sin duda debido a la elevada proporción de K, pues el índice de hierro aparece también muy alto (figura 35) y desciende, fundamentalmente, cuando lo hace la concentración de potasio.

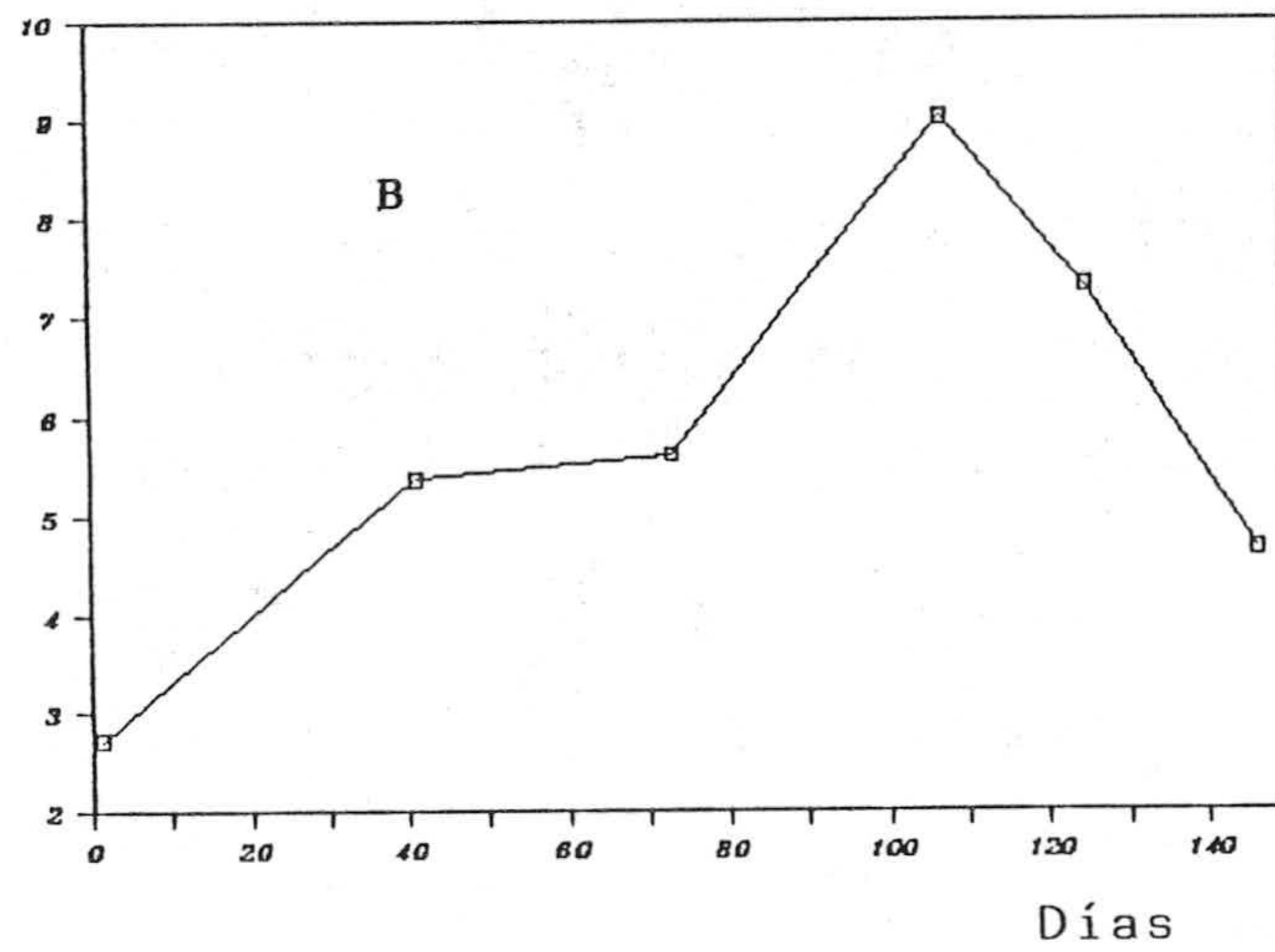
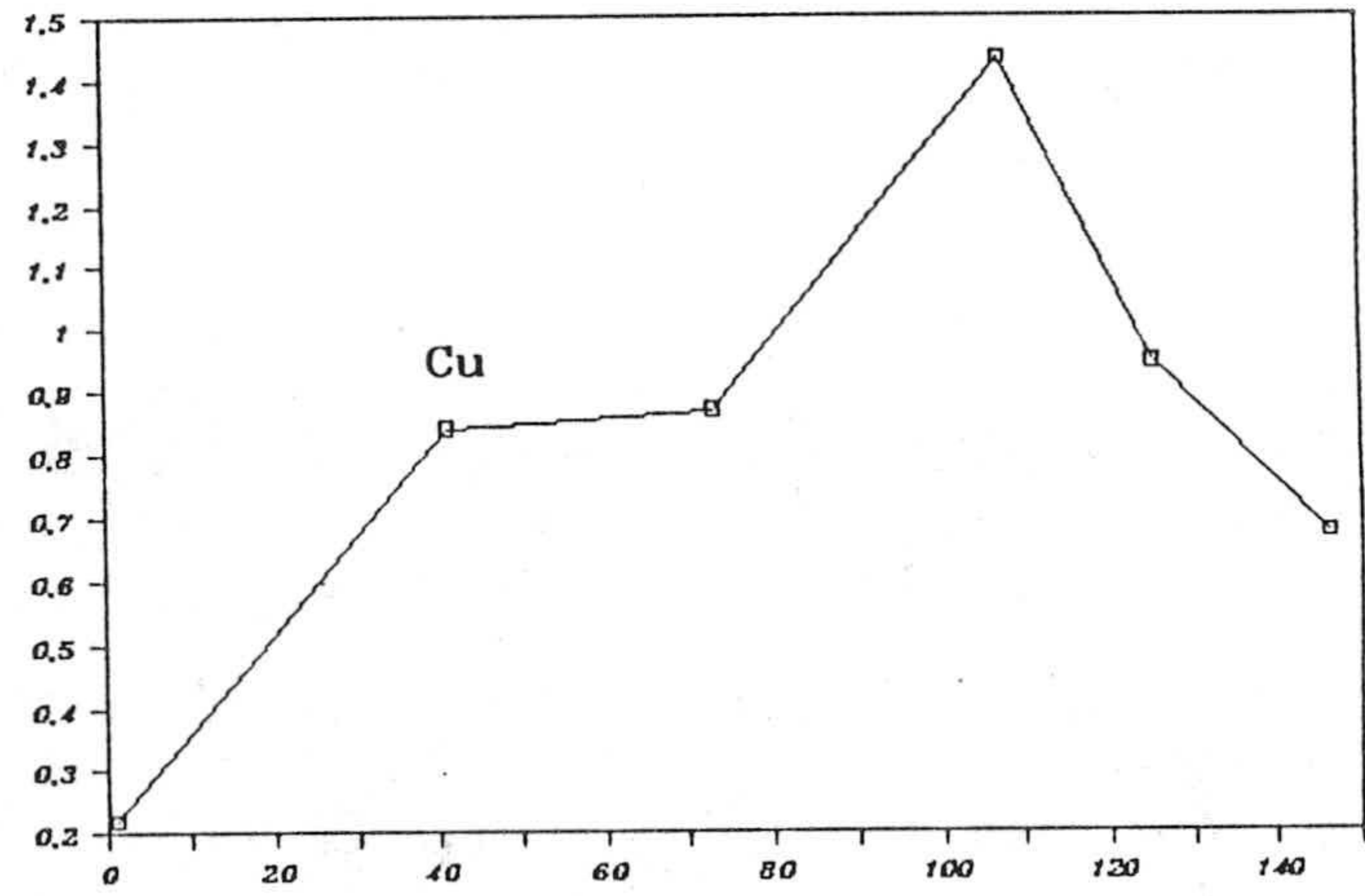
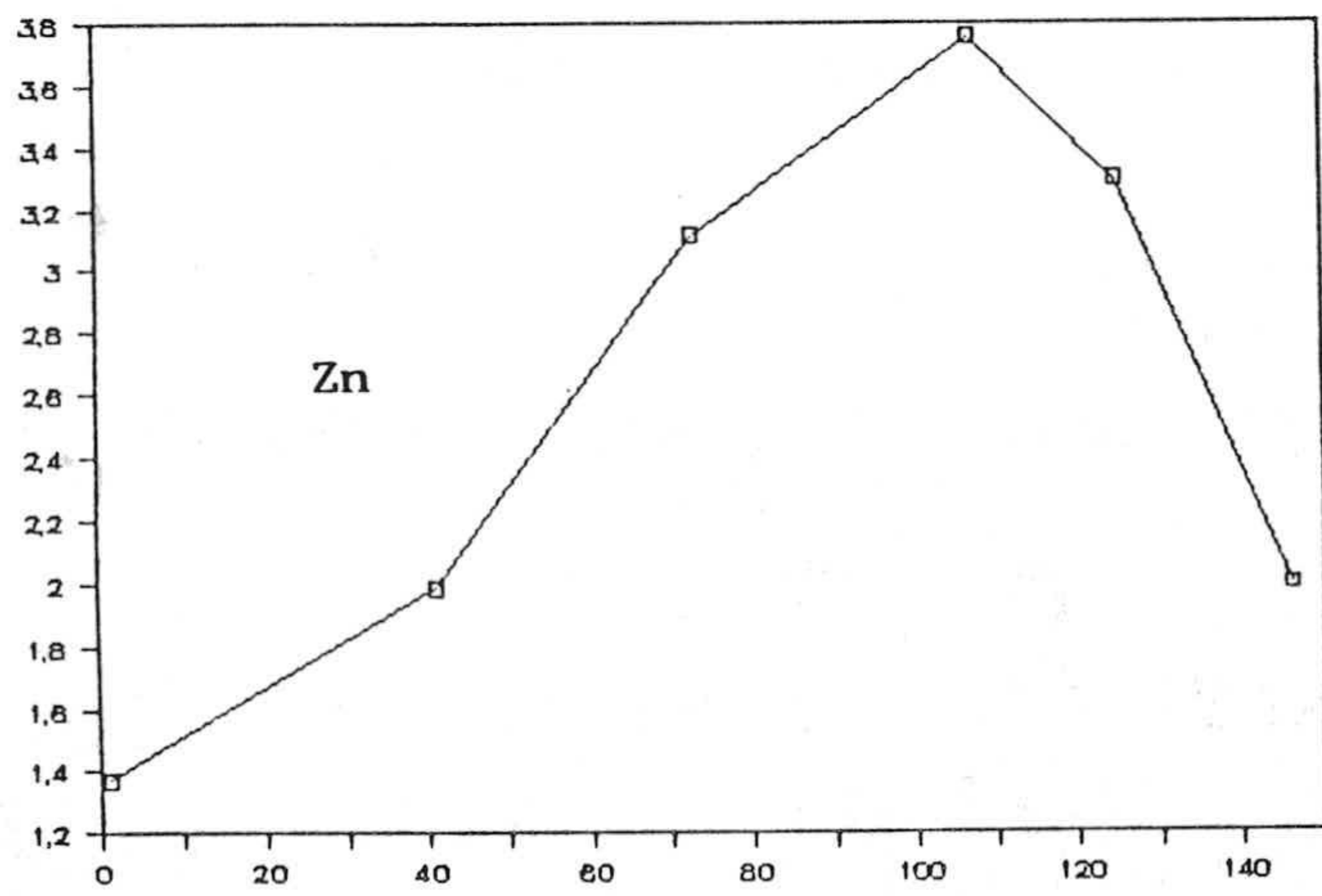
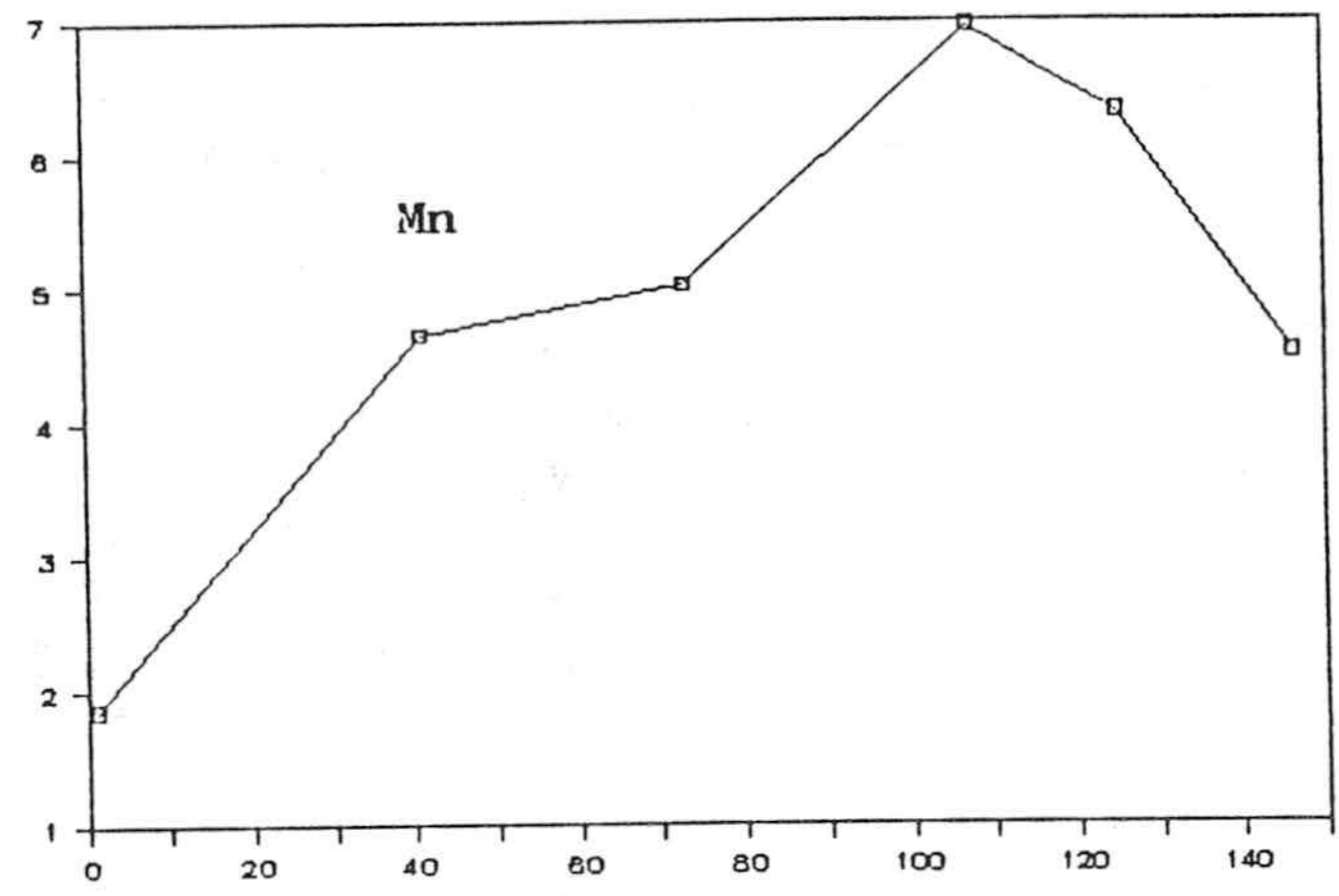
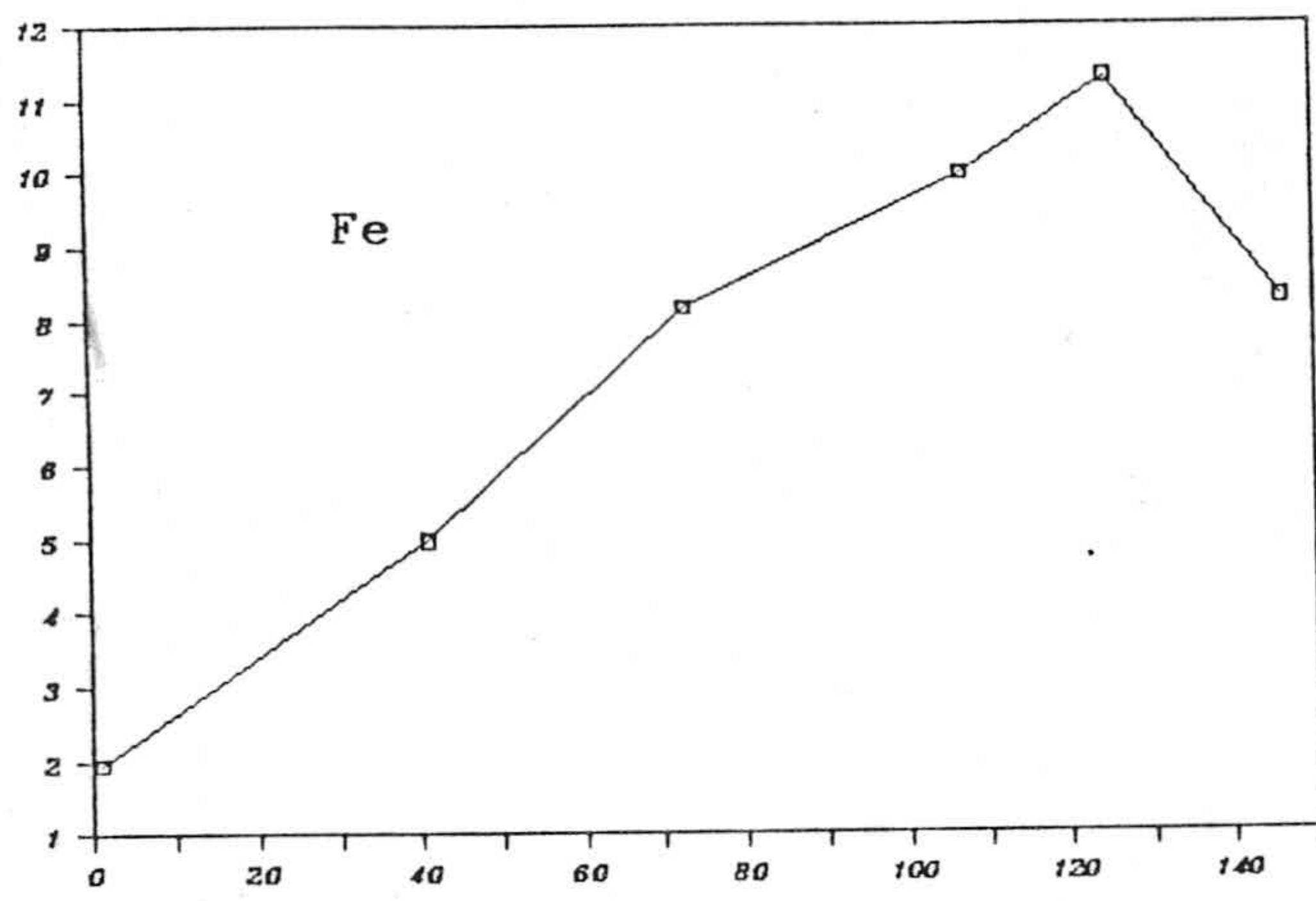


Figura nº 40. Evolución del contenido en micronutrientes de la hoja.

2.5.4 CONTENIDO EN NUTRIENTES DE LA HOJA

El contenido total de elementos en la hoja (figura 39) se ve muy afectado por la evolución del peso de ésta, presentando un fuerte descenso a partir de la primera semana de agosto.

El N aumenta fuertemente desde el principio, para descender también rápidamente después. El fósforo, al contrario, aumenta muy lentamente durante la primera mitad del ciclo, para aumentar a continuación y descender.

Potasio, calcio y magnesio tienen similar comportamiento, parecido al del N, aunque la disminución es más fuerte en el K.

Los micronutrientes también se van acumulando en la hoja hasta agosto (figura 40) descendiendo después fuertemente. El elemento que desciende menos es el Fe, quizá porque su absorción se ve facilitada entonces al disminuir la proporción de K. Por ello, es el único elemento que se acumula en la hoja significativamente ($r=0,878$; $p<0,05$); los demás no tienen significación.

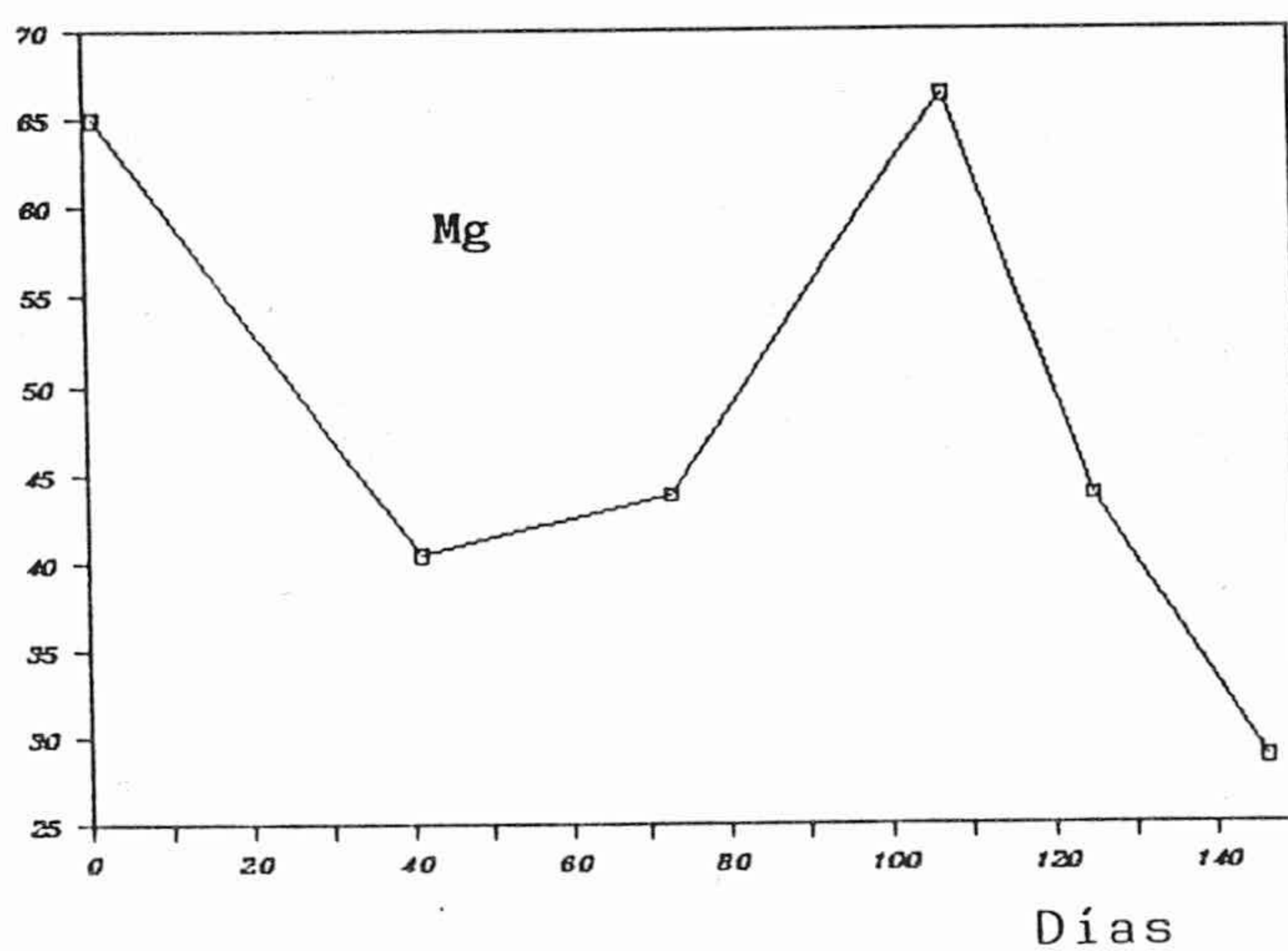
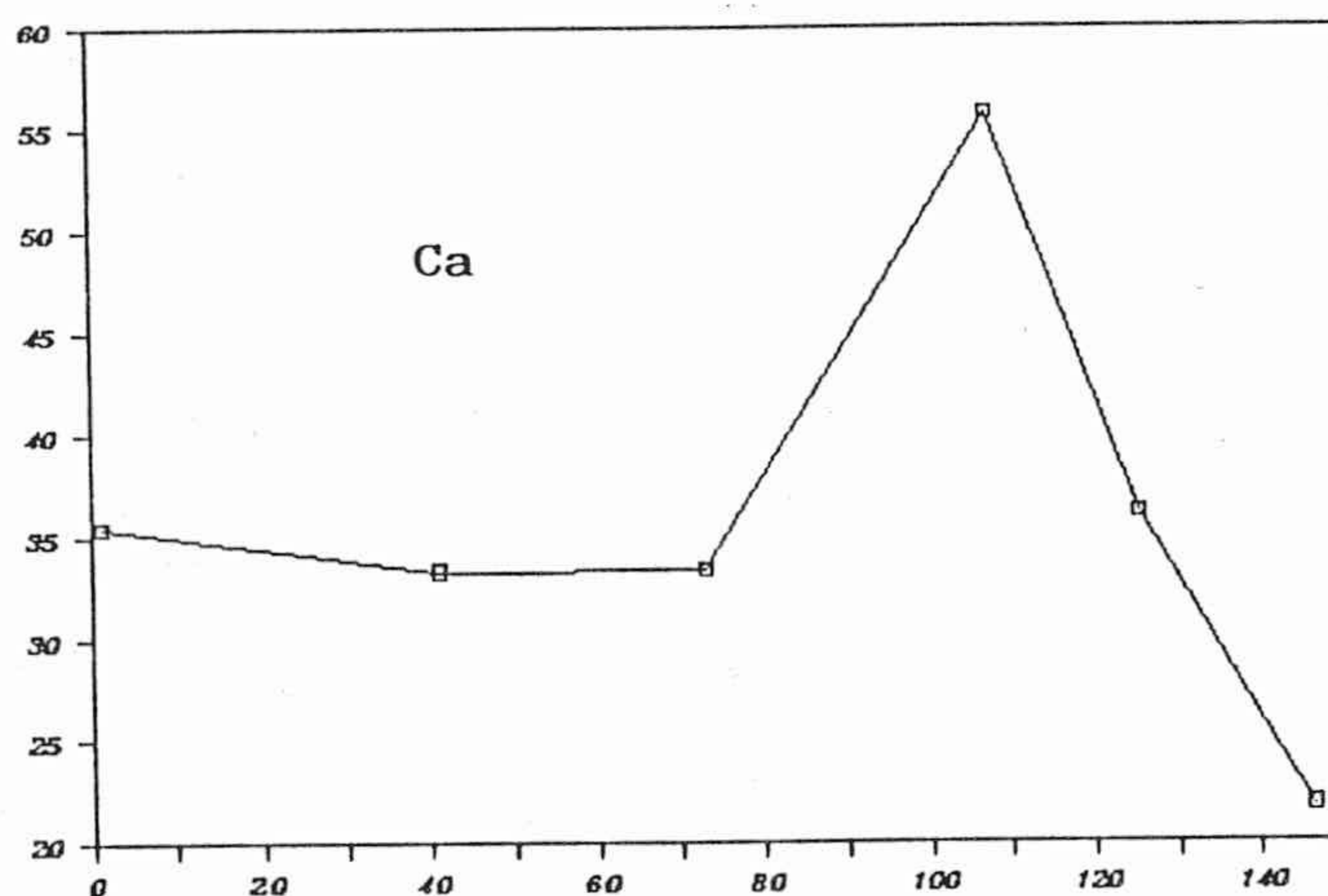
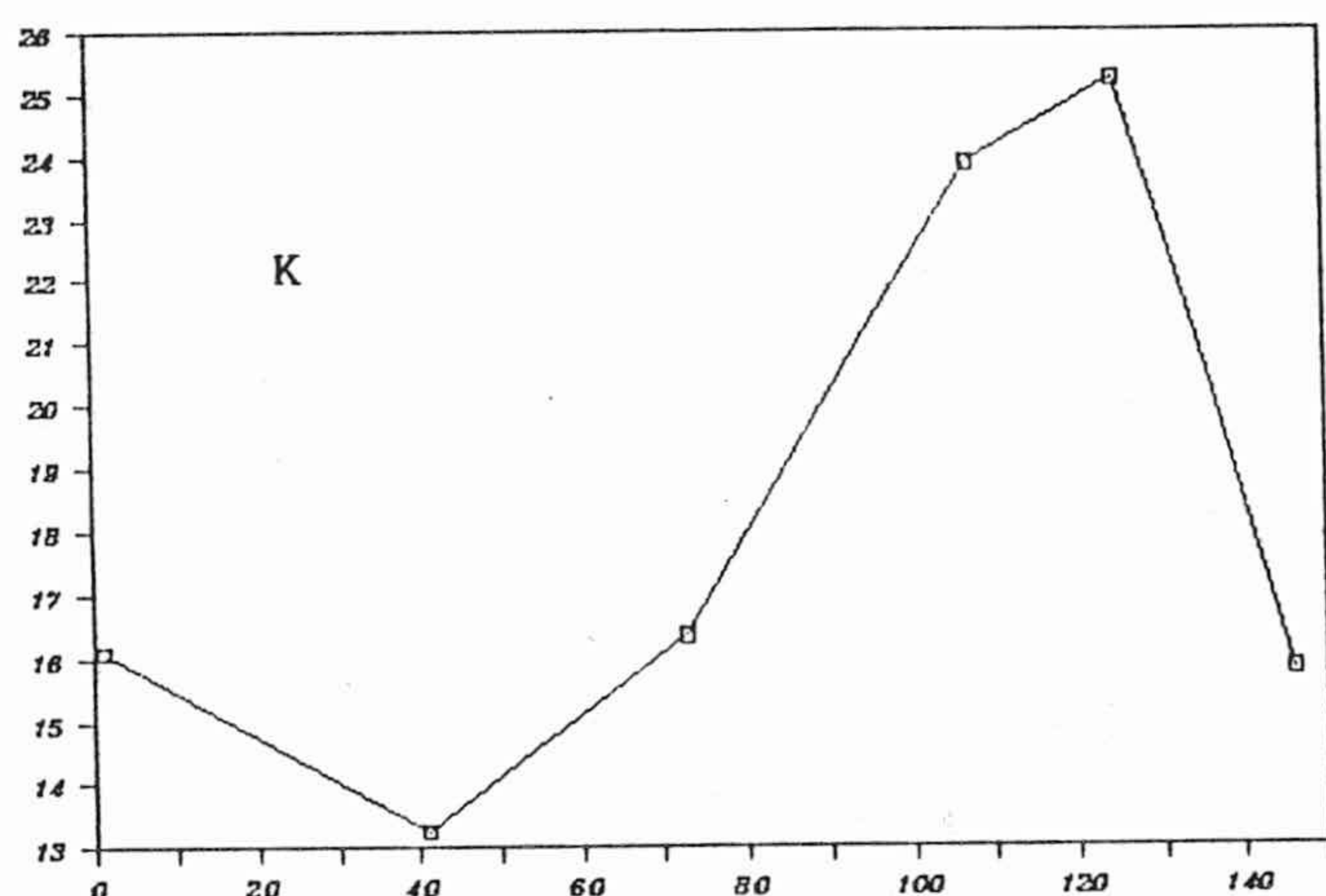
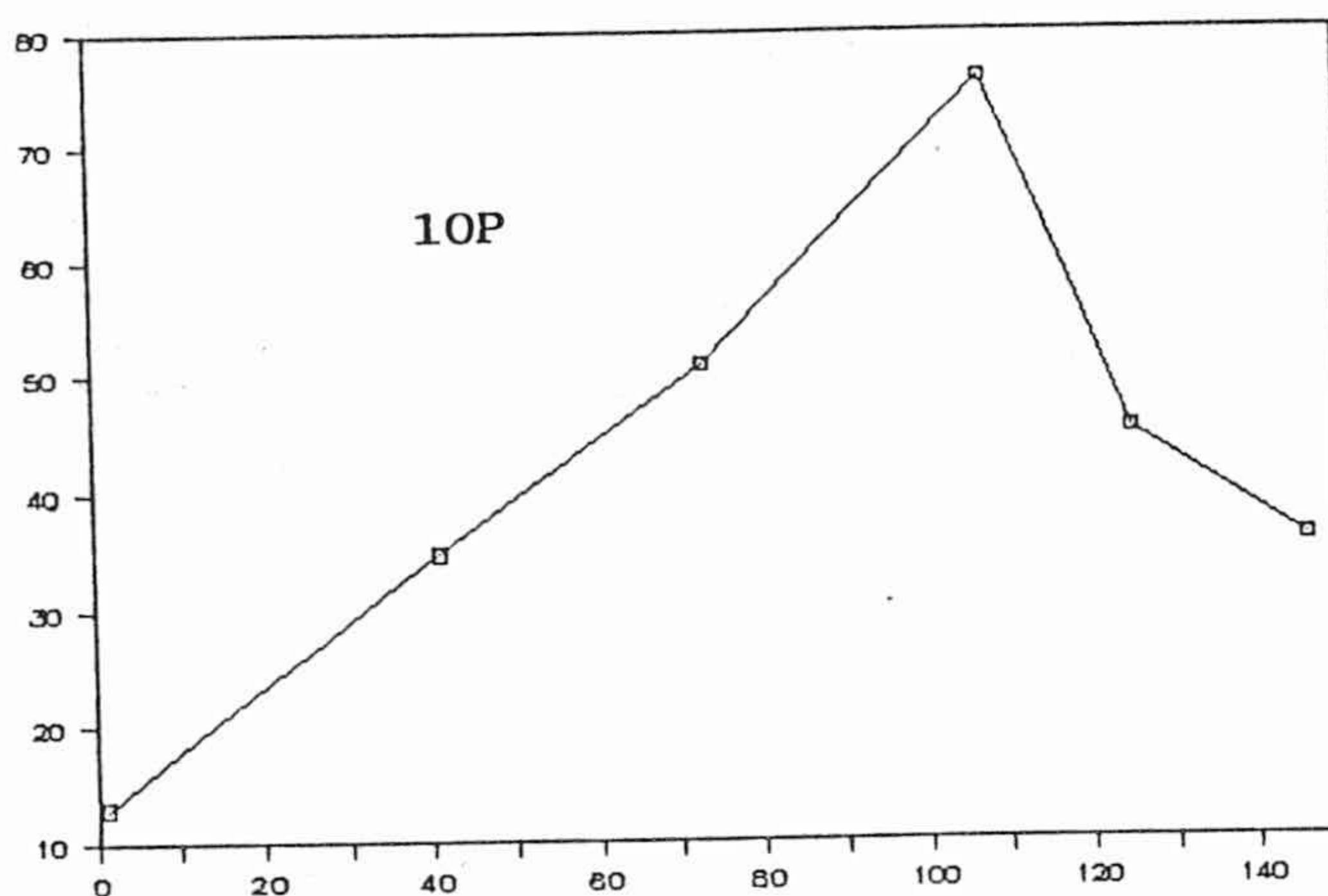
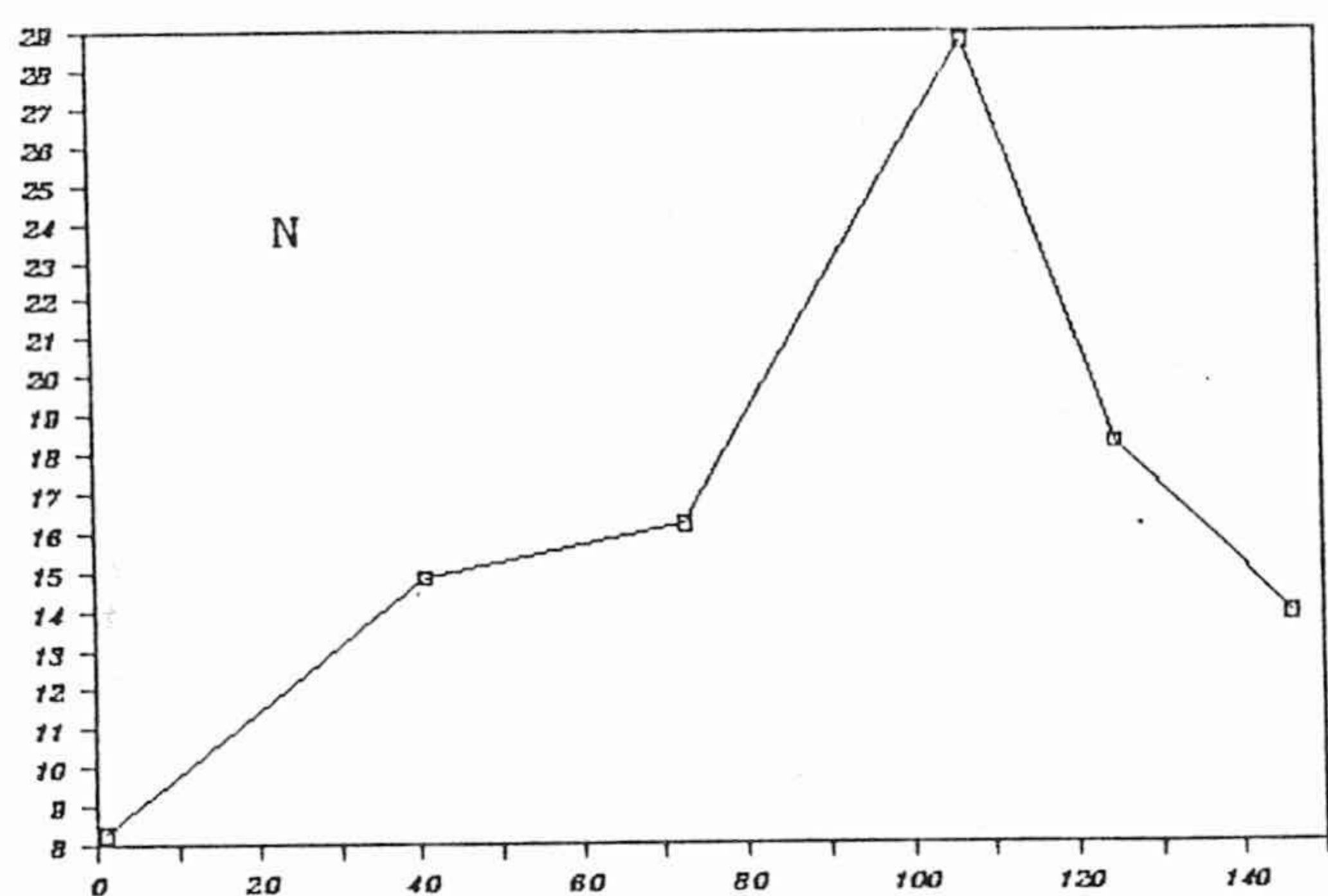


Figura nº 41. Eficiencia en el uso de los macronutrientes.

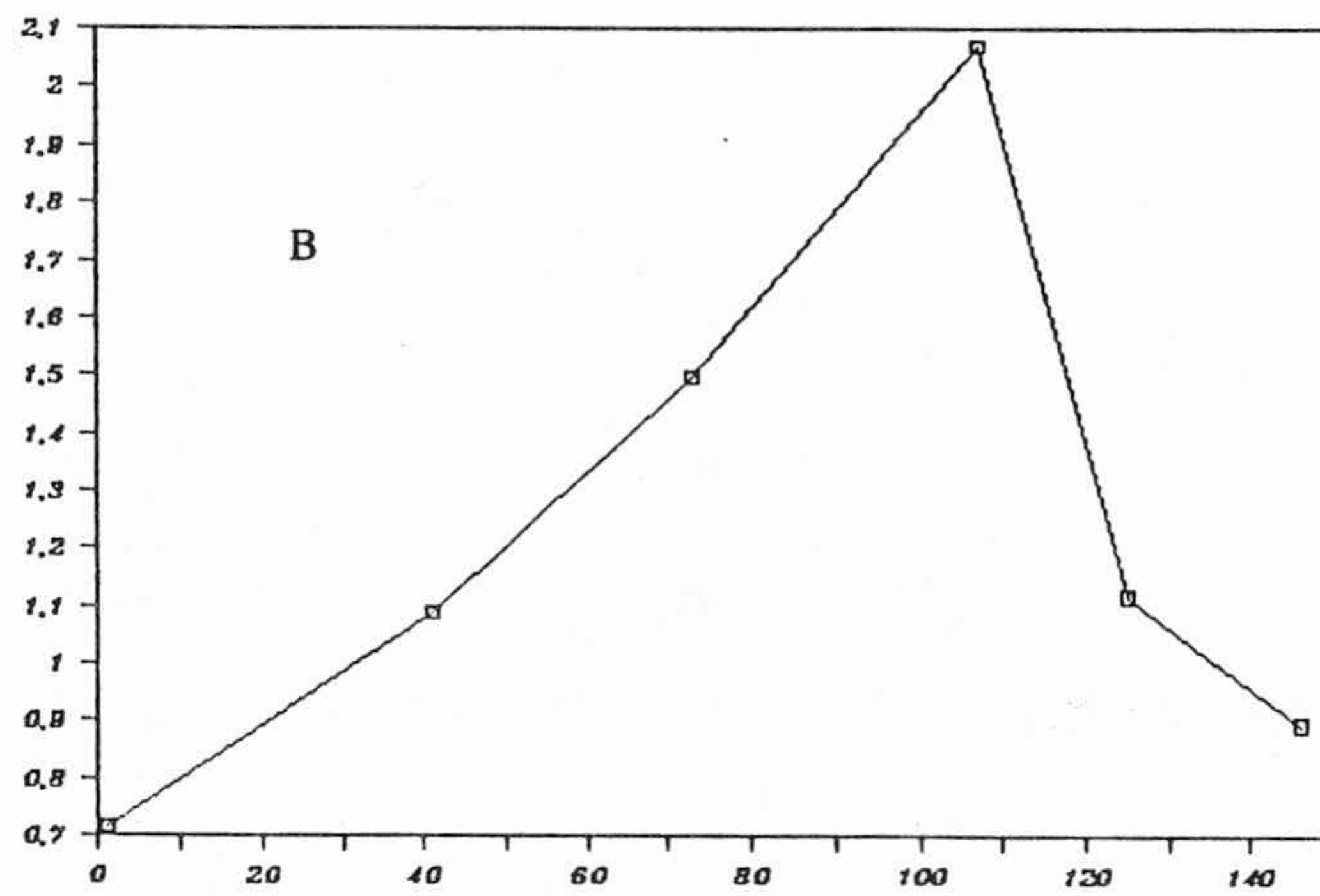
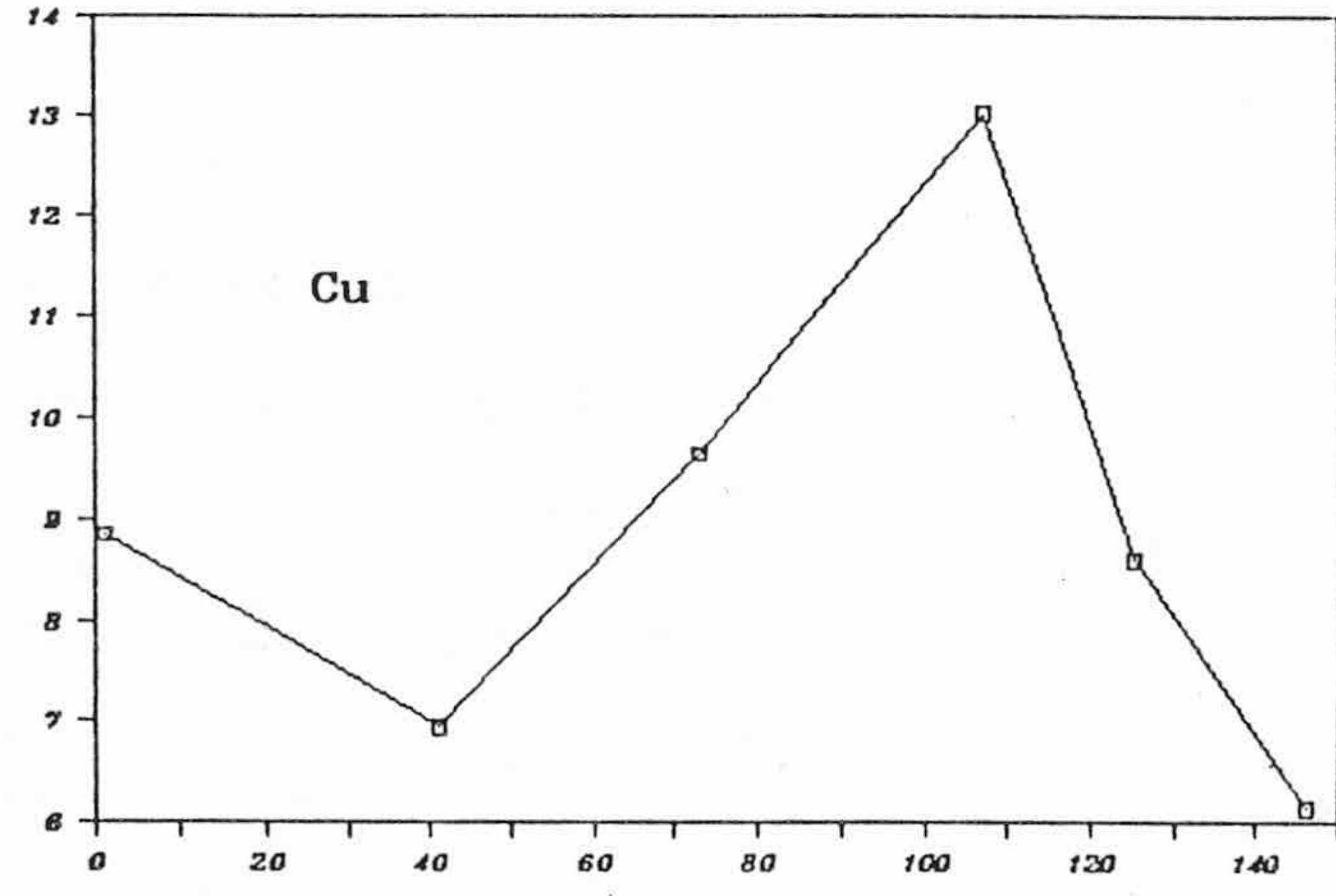
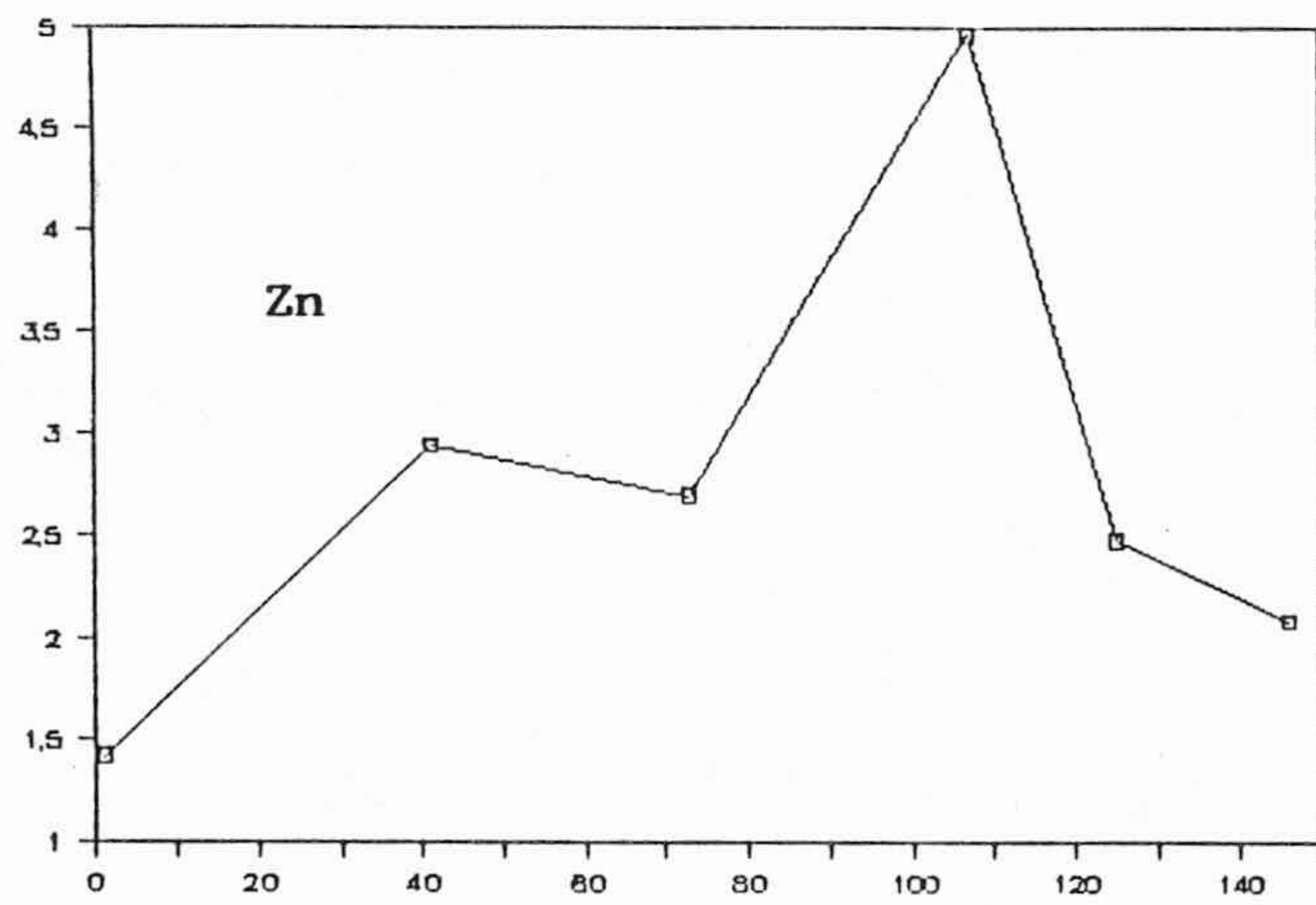
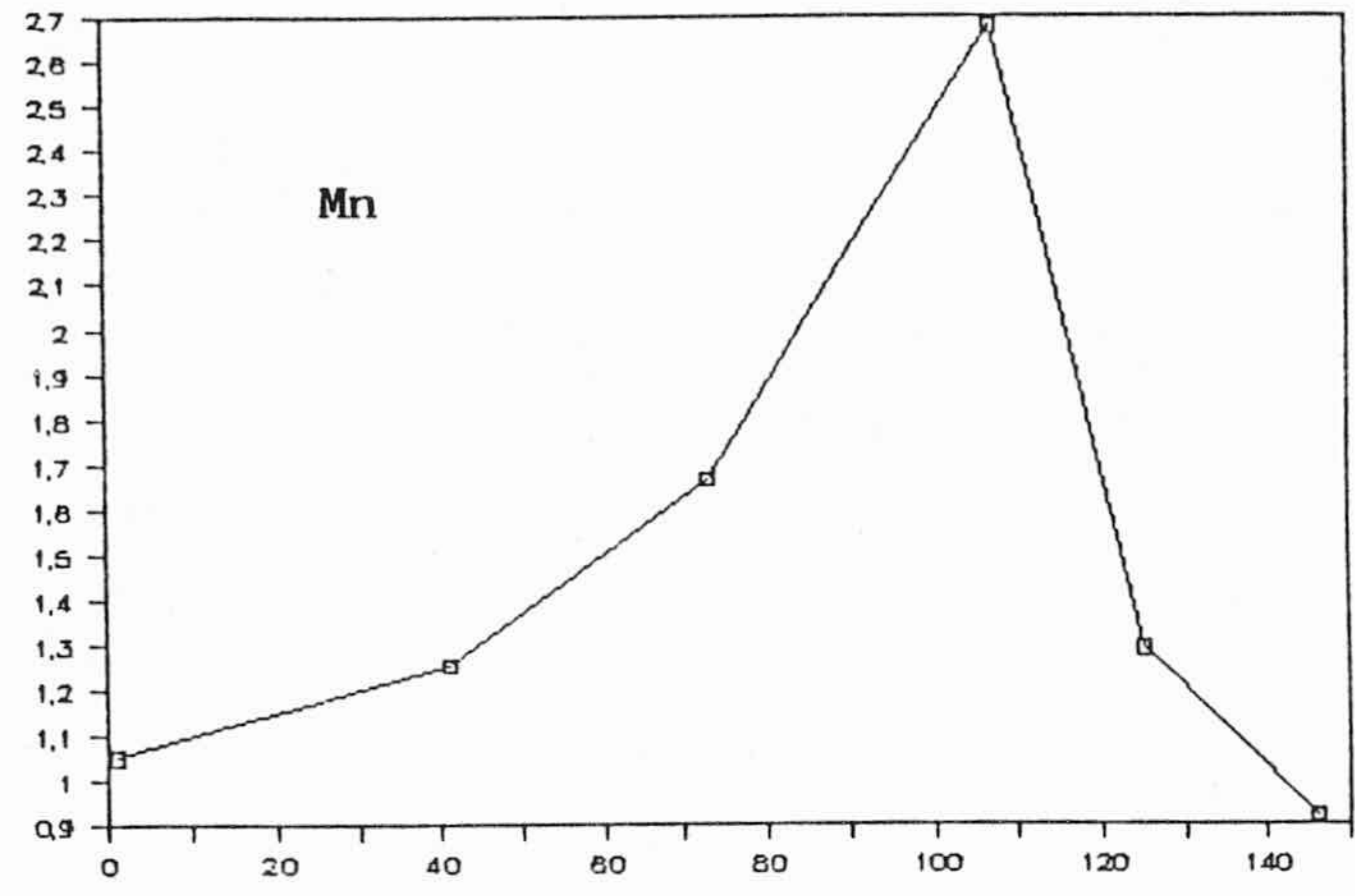
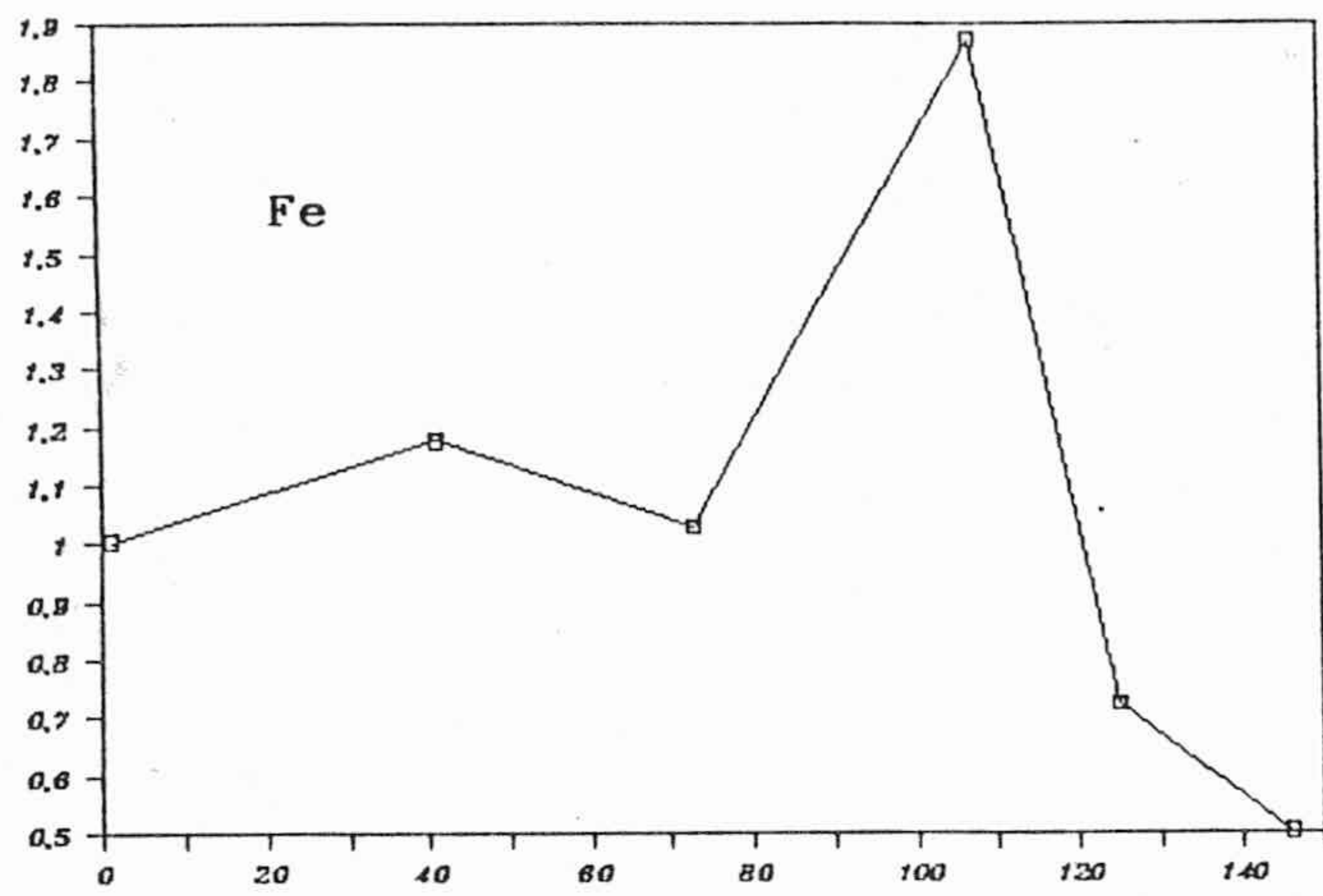
2.5.5 EFICIENCIA EN EL USO DE LOS NUTRIENTES

La eficiencia del N aumenta rápidamente durante las primeras semanas del ciclo (figura 41), cuando hay un crecimiento activo de la hoja; después disminuye la pendiente, indicando una acumulación excesiva del elemento. Poco después, como consecuencia quizá de las lluvias del mes de junio, se activa el crecimiento de la hoja, por lo que aumenta la eficiencia del N.

En las últimas semanas, la retirada del elementos nitrogenadas de la hoja, principalmente por degradación de proteínas (CHAPIN Y KEDROWSKI, 1983) hace que la eficiencia del N sea negativa.

En el caso del fósforo, la pendiente de la curva es mayor que en el N, lo que indica la alta eficiencia de este elemento, que actúa como limitante del crecimiento. Al final se movilizan hacia la raíz los compuestos con fósforo, por lo que la pendiente negativa que se observa no se puede atribuir a una especie de consumo de lujo, sino a la reabsorción a la que se ha hecho referencia.

En el caso del K, que presenta al principio del ciclo una pendiente negativa, sí se produce una acumulación excesiva, que es por lo que disminuye su eficacia.



Días

Figura nº 42. Eficiencia en el uso de los micronutrientes.

Después, a medida que crece la hoja, su proporción relativa aumenta, por lo que es mayor la eficacia, Como se puede observar en la figura 41, la reabsorción es muy rápida.

El Ca, que durante la mitad del ciclo presenta una pendiente ligeramente negativa, manifiesta un exceso de concentración y una escasa o nula actividad. Después con el crecimiento más fuerte de julio, provocado por las lluvias, deja de estar en exceso y aumenta su eficiencia. Al final desciende, siendo retirado con los demás elementos. El Mg, del que ya hemos comentado que se encontraba en exceso, presenta al principio una eficiencia negativa, correspondiendo al denominado consumo de lujo. Después, el crecimiento de la hoja da lugar a un mayor consumo, por lo que el Mg aumenta su eficiencia hasta la reabsorción.

El Fe, en la primera mitad del ciclo (figura 42) se mantiene casi constante, lo que demostraría un exceso en su acumulación; después, el fuerte crecimiento de la hoja lo hace más escaso, aumentando su eficiencia.

La del Mn, por el contrario, aumenta continuamente, aunque la poca pendiente del principio de la curva indica un relativo exceso del elemento.

Cinc y boro, por el contrario, tienen una fuerte pendiente, que indica que en ningún momento se produce exceso del elemento, cuya eficiencia está en estrecha relación con

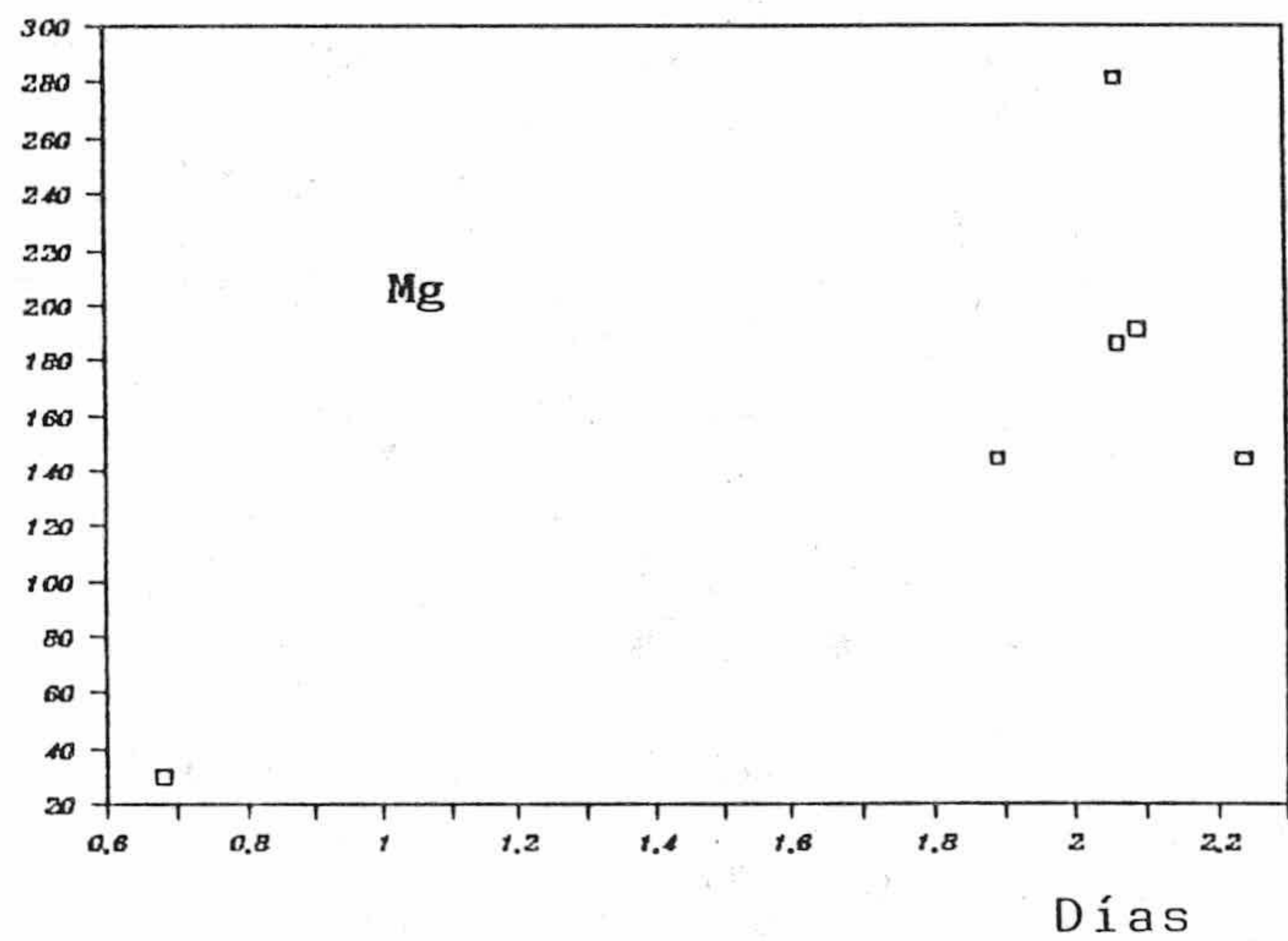
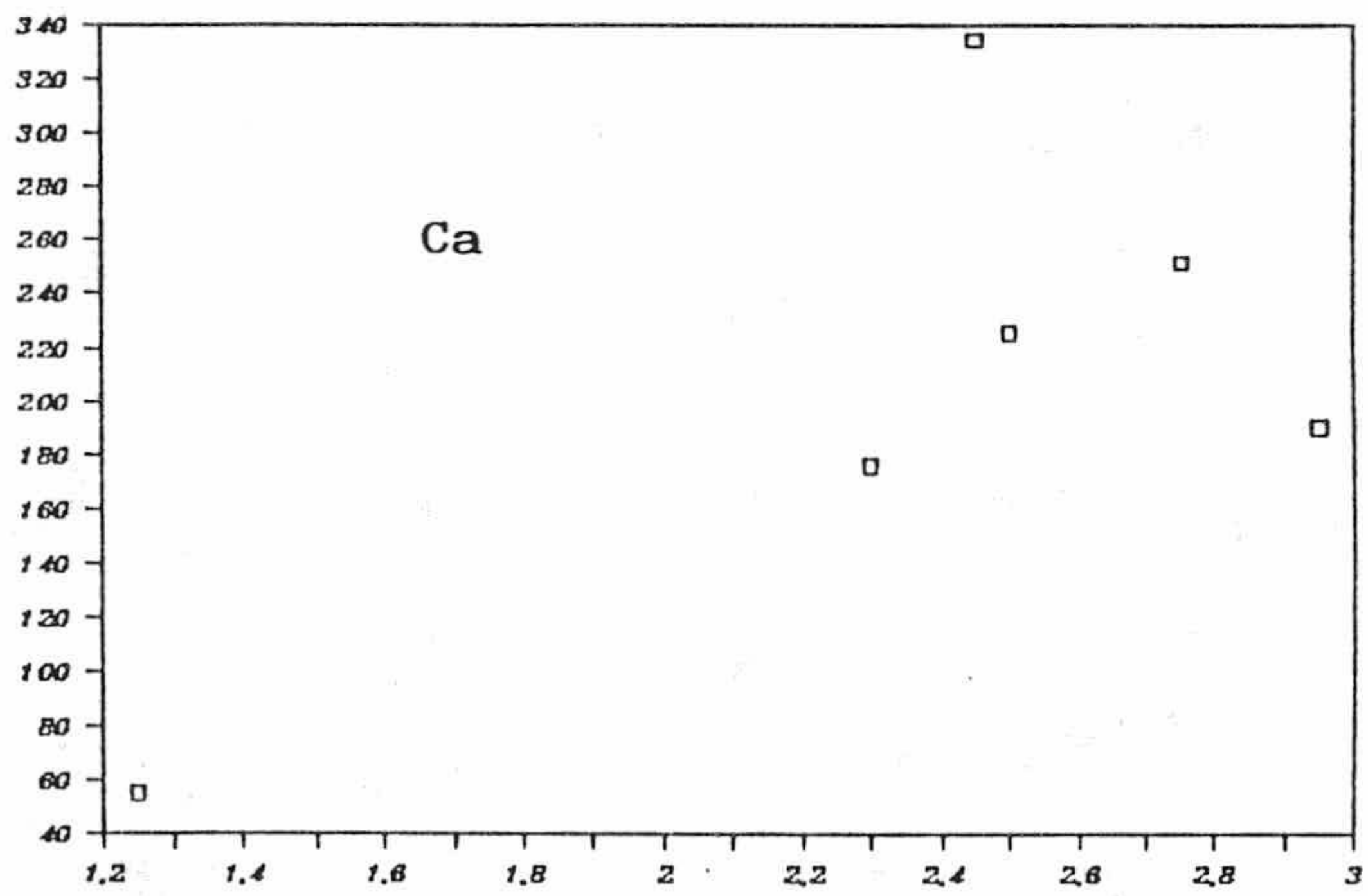
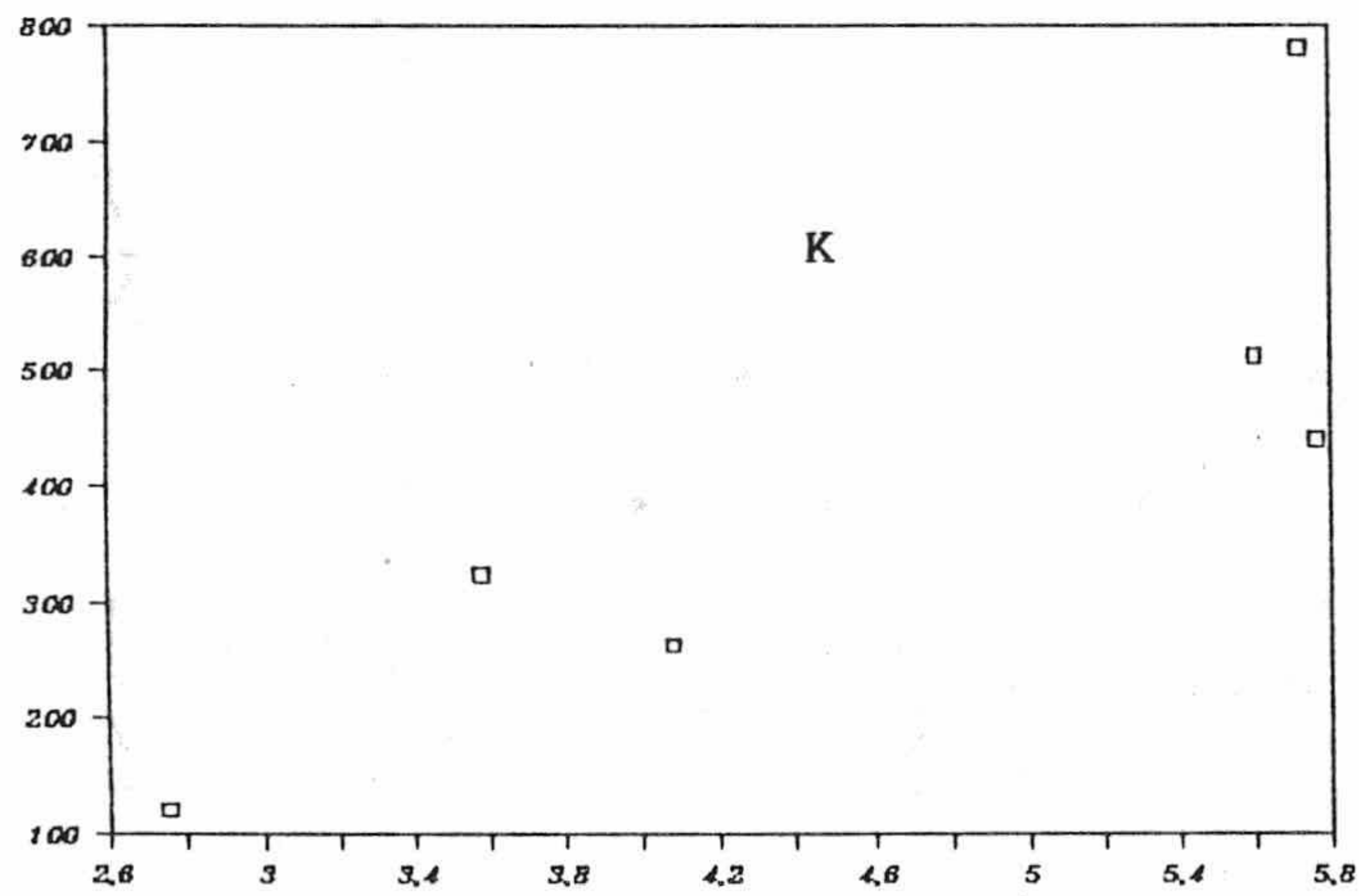
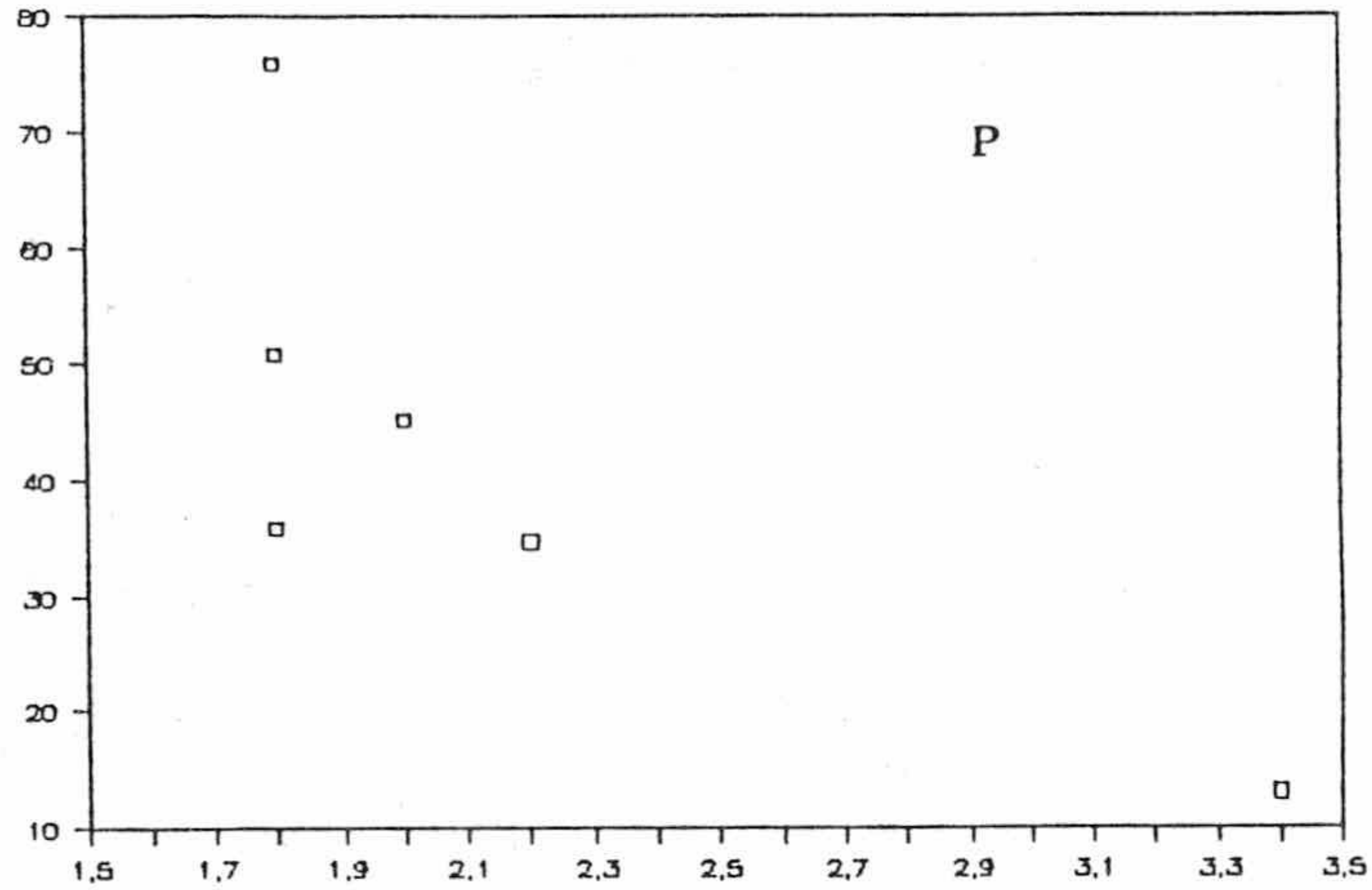
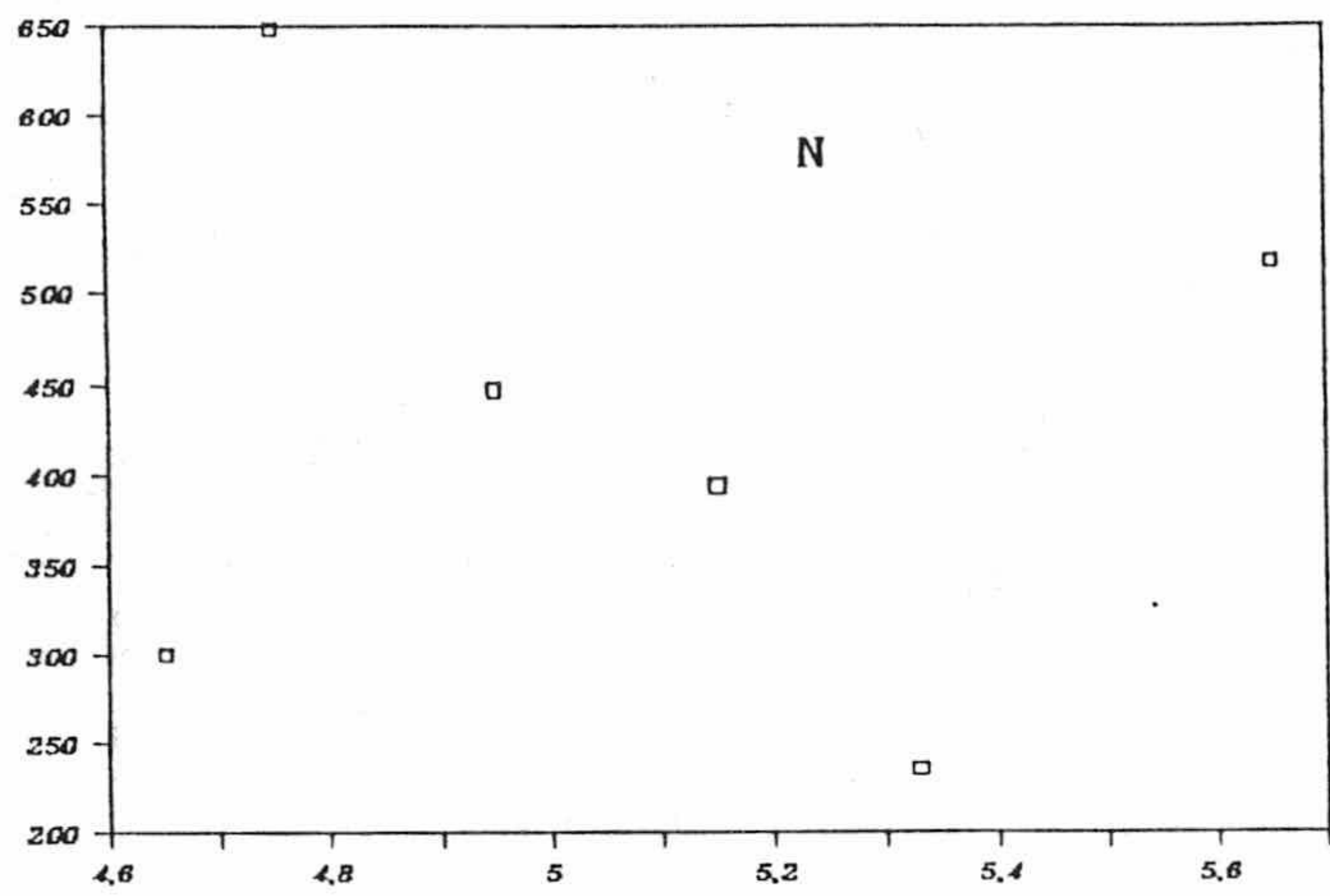


Figura nº 43. Relación de la eficiencia (en ordenadas) con la concentración (en abscisas).

el aumento en peso de la hoja ($r=0,963$; $p<0,01$ y $r=0,965$; $p<0,001$, respectivamente).

No es el caso del Cu, que se encuentra al principio en exceso, lo que implica el descenso de eficiencia; después, cuando el crecimiento de la hoja desciende su proporción por el consumo, sí se hace más eficiente, estando entonces estrechamente relacionado con el crecimiento.

La relación entre eficiencia y concentración en hoja se representa en las figuras 43 y 44.

En el caso del N, se observa una disminución de la eficiencia a medida que aumenta la concentración, aunque la escasez de puntos impide una más clara definición.

Influye también la situación anómala ocasionada por la retirada de los nutrientes durante la senescencia, que sitúa puntos fuera de un rango normal.

Lo mismo que del N puede decirse del P.

En el K se observa una linealidad ascendente, que contrasta con otros resultados. Los pocos datos le restan significación, por lo que no se puede asegurar nada, lo mismo que ocurre con Ca y Mg. Las gráficas de los micronutrientes (figura 44), aun con las mismas limitaciones, parecen indicar un aumento de la eficiencia con la concentración, en contra de lo observado en otras ocasiones. De todas formas, las escasas observaciones y su falta de significación (ninguna lo

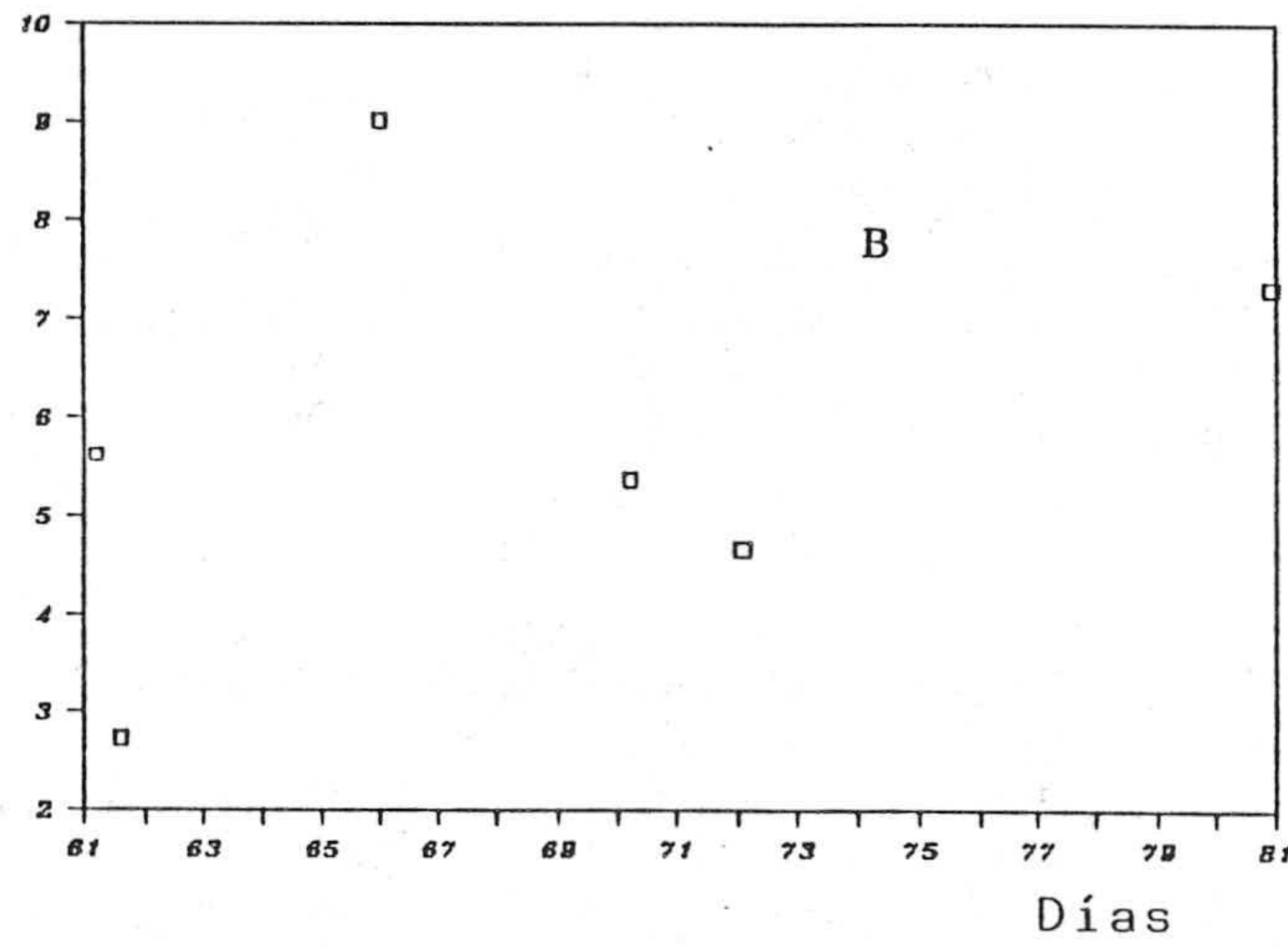
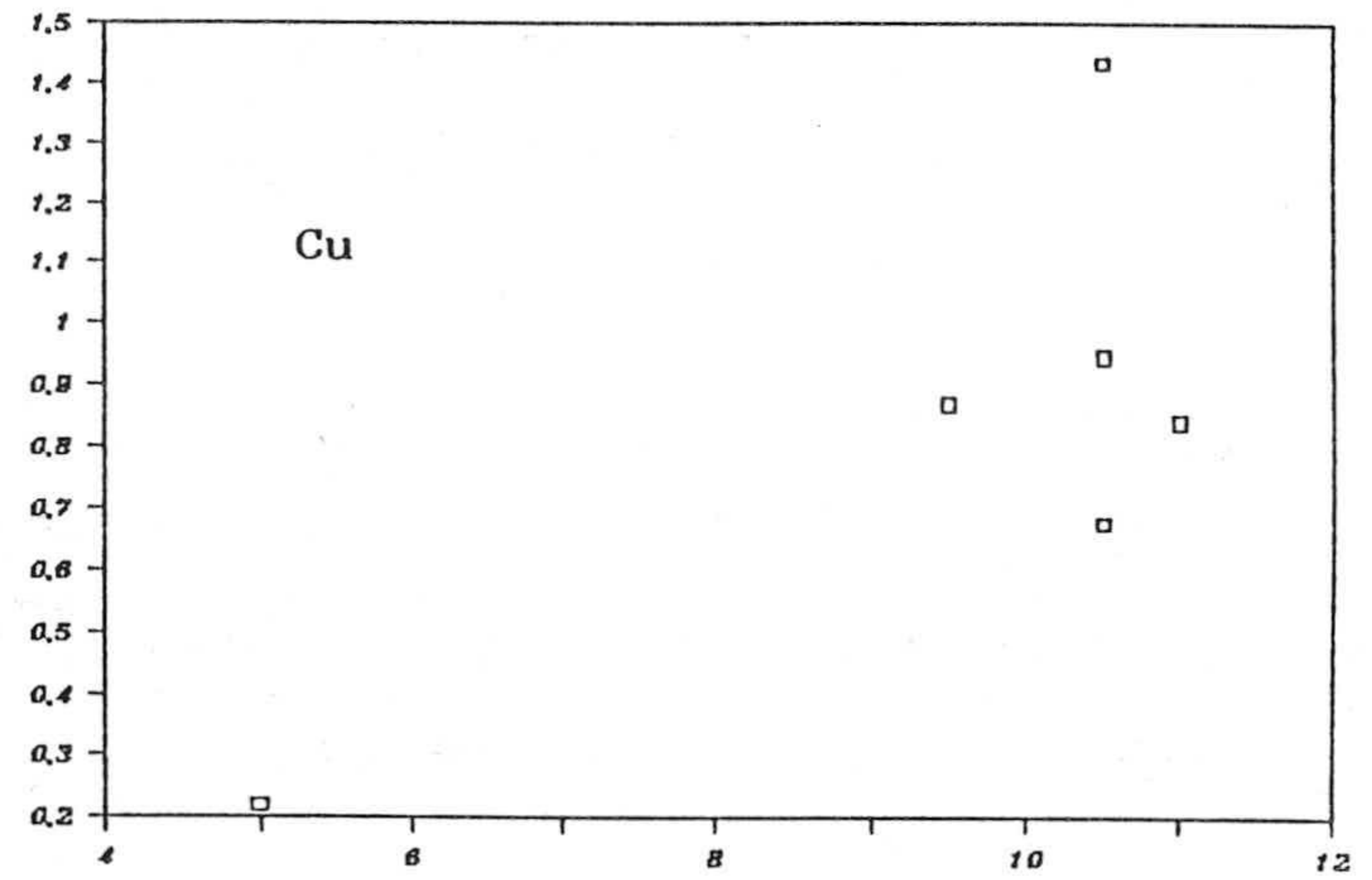
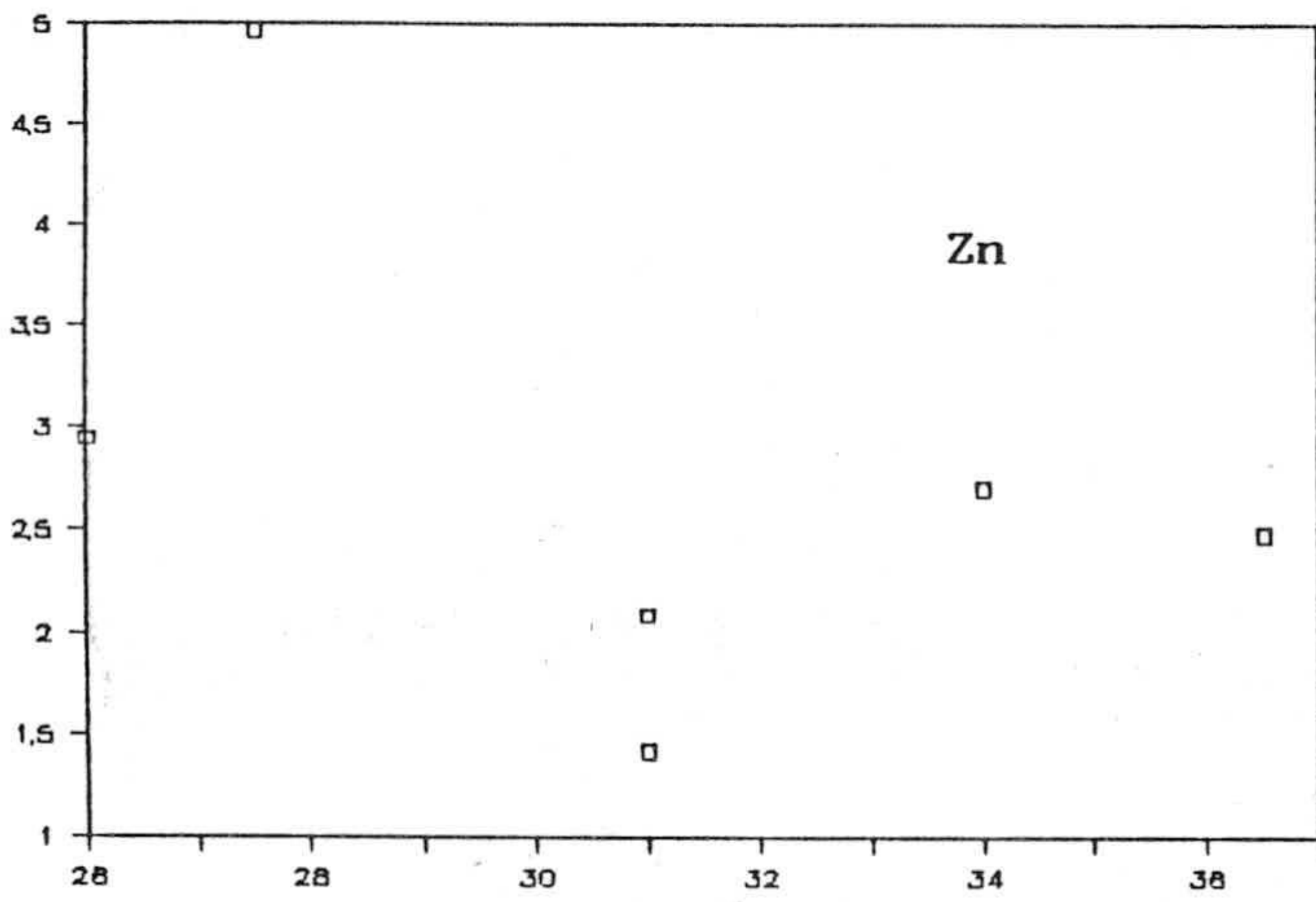
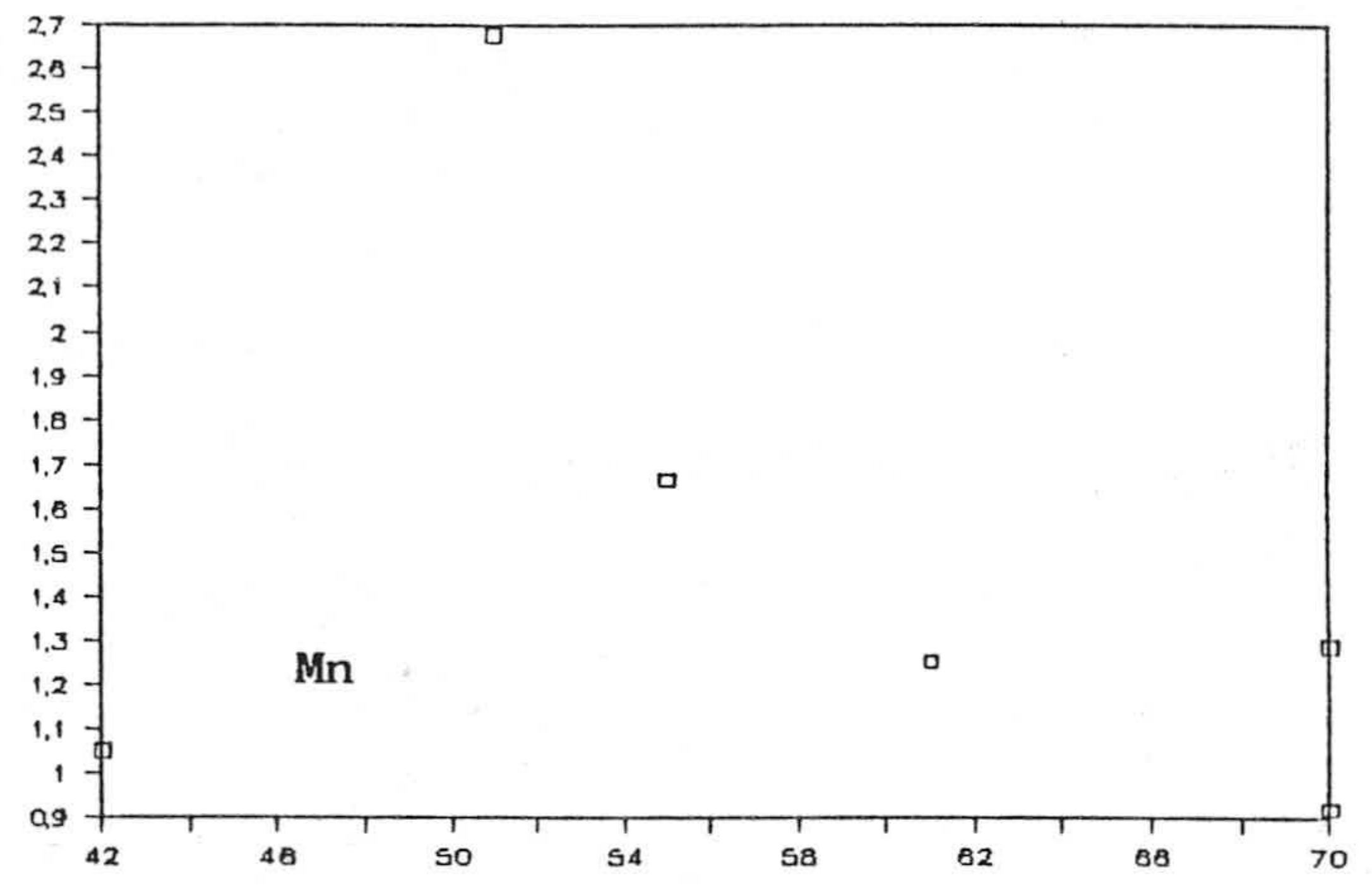
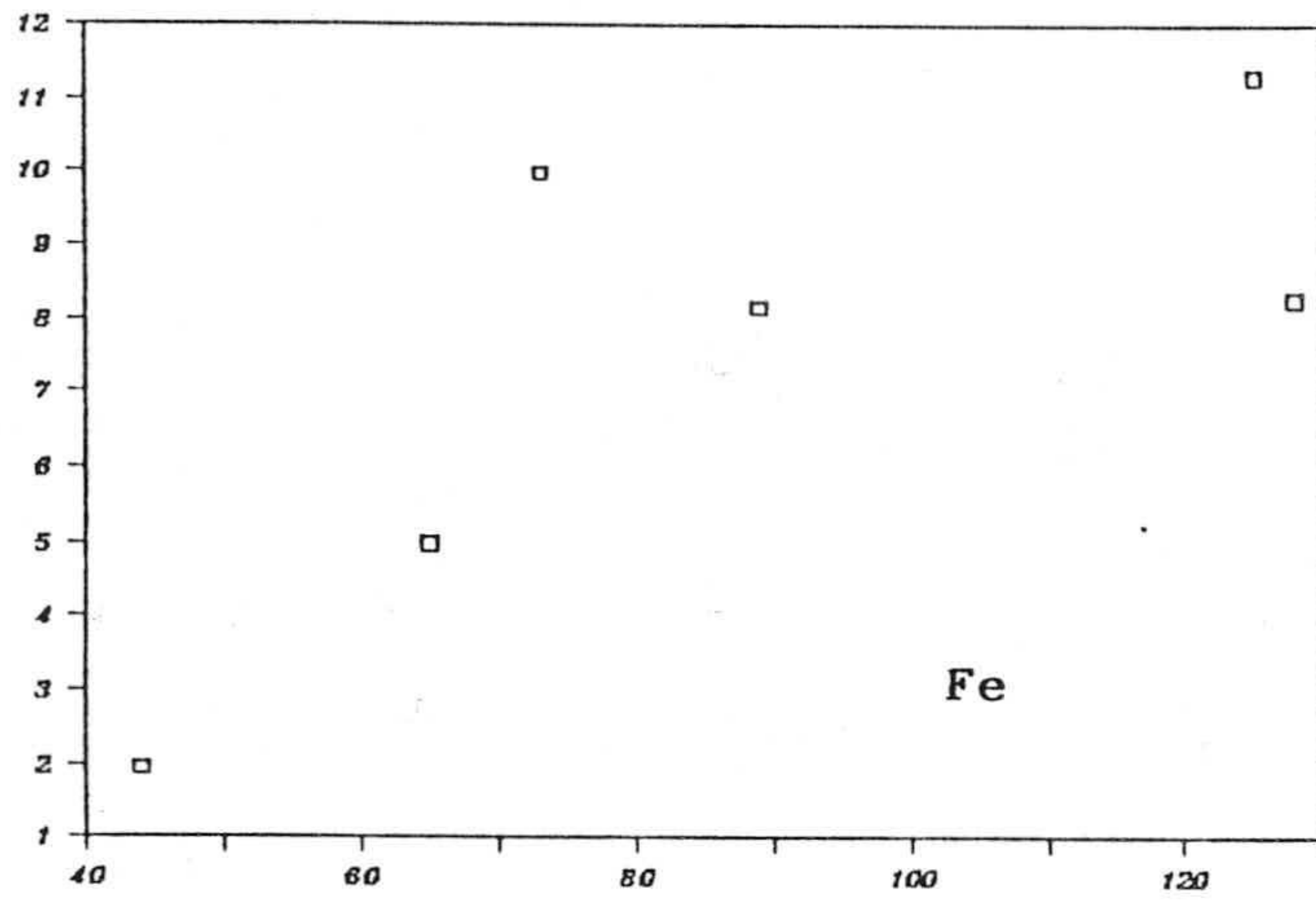


Figura nº 44. Relación de la eficiencia con la concentración.

es para $p < 0,05$), unido al anómalo desarrollo del crecimiento no permiten tomar en consideración estos resultados.

En resumen el crecimiento de estas plantas ha estado caracterizado por:

- Escaso desarrollo vegetativo, limitado presumiblemente por la poca disponibilidad de agua.

- Alto nivel foliar de nutrientes, consecuencia de la tasa baja de crecimientos.

- Dificultad en la absorción de P.

- Alta eficiencia de Zn y B junto al P.

- Acumulación excesiva de K, Ca, Mg, Fe y Cu, al menos en algunas fases del ciclo vegetativo.

- Fuerte reducción del crecimiento a partir de agosto, con reabsorción de nutrientes, particularmente N, P y micronutrientes, entre los que destacan Zn y B.

2.6 BALANCE GLOBAL

Una comparación entre los diferentes ciclos se puede ver en las figuras 45 y 46.

Se observa que hay una gran homogeneidad entre los ciclos 1, 2 y 4, mientras que el ciclo 5 presenta una serie de características que lo diferencian. Así se observa en el tamaño medio de las hojas, la absorción de nutrientes y el desarrollo vegetativo, que se puede establecer así: $C1 > C2 > C4 > C5$. El último ciclo presenta un índice de hierro mucho más alto que los demás, y lo mismo ocurre con la concentración en el tejido foliar de N, P y K. El calcio, por el contrario, está más bajo. Esta situación indica que en las plantas del ciclo 5 hay una disponibilidad de nutrientes superior al consumo, que se encontraría limitado por el agua. El efecto es similar a un consumo de lujo, como ya hemos indicado, y se refleja en una menor eficiencia en el uso de los nutrientes (figura 46). Precisamente el más bajo nivel de Ca indicaría que es arrastrado pasivamente al interior de la planta, por lo que es superior su concentración en los tejidos más activos.

En los micronutrientes, las diferencias son menos claras, siendo la concentración de Fe más baja en el ciclo 5 y más altas las de Zn y Cu.

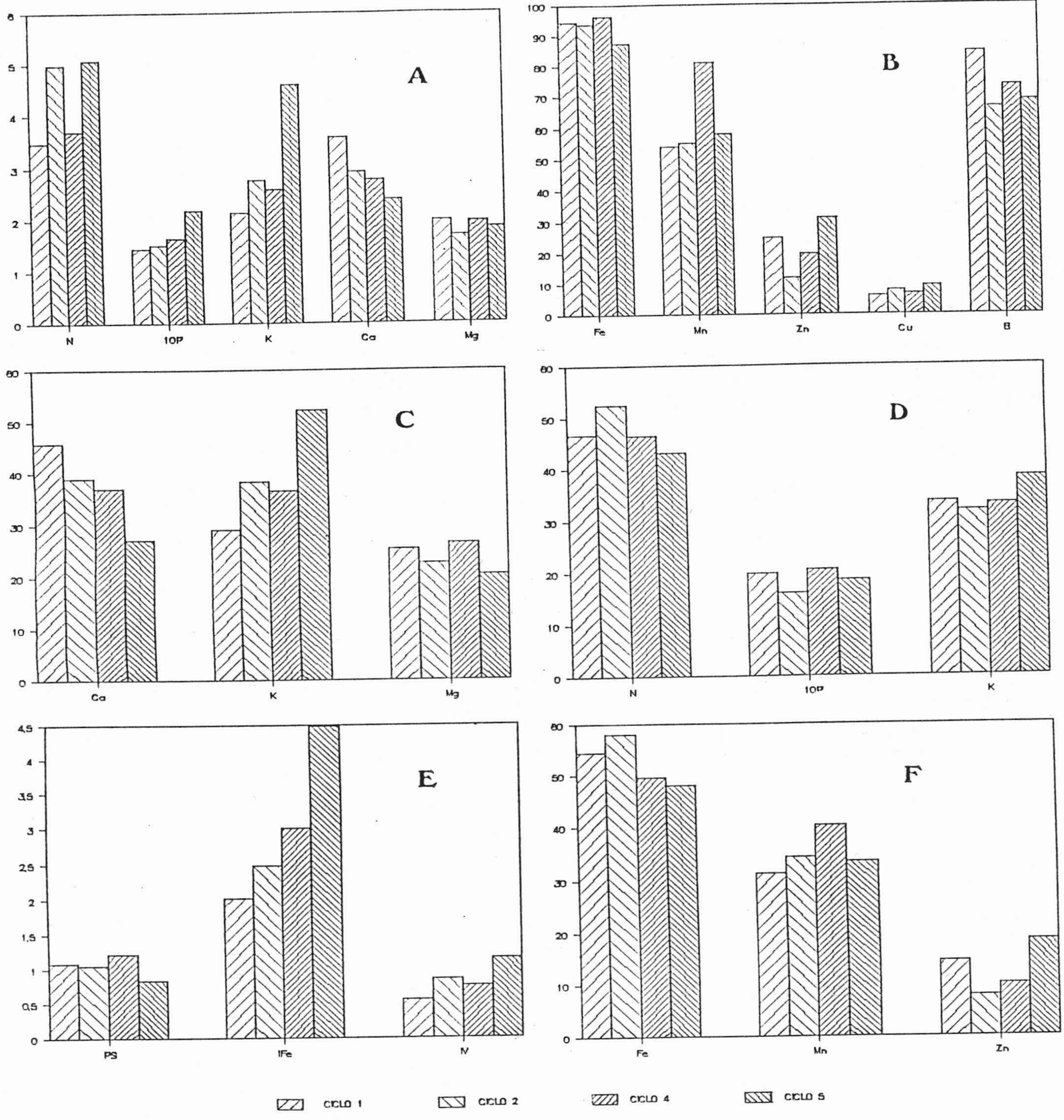


Figura nº 45. Com paración de los datos medios de cada ciclo. A y B: Concentración media de nutrientes. C, D y F: Equilibrios. E: PS, índice vegetativo e índice de hierro.

En cuanto a los equilibrios (figura 45) el punto medio de la proporción N-10P-K se sitúa en torno a 45-20-35, lo que indica una deficiente proporción de fósforo, que constituiría el principal limitante del crecimiento de la planta, después del agua.

La proporción Ca-K-Mg presenta un valor medio de 35-35-30, que indica un nivel alto de K y bajo de Ca. La de Fe-Mn-Zn la podemos considerar correcta, con un valor medio de 50-35-15.

En las eficiencias aparecen, a grandes rasgos, lo que ya hemos comentado acerca de la disponibilidad de los nutrientes.

Los valores medios del conjunto de los ciclos se reflejan en la figura 47.

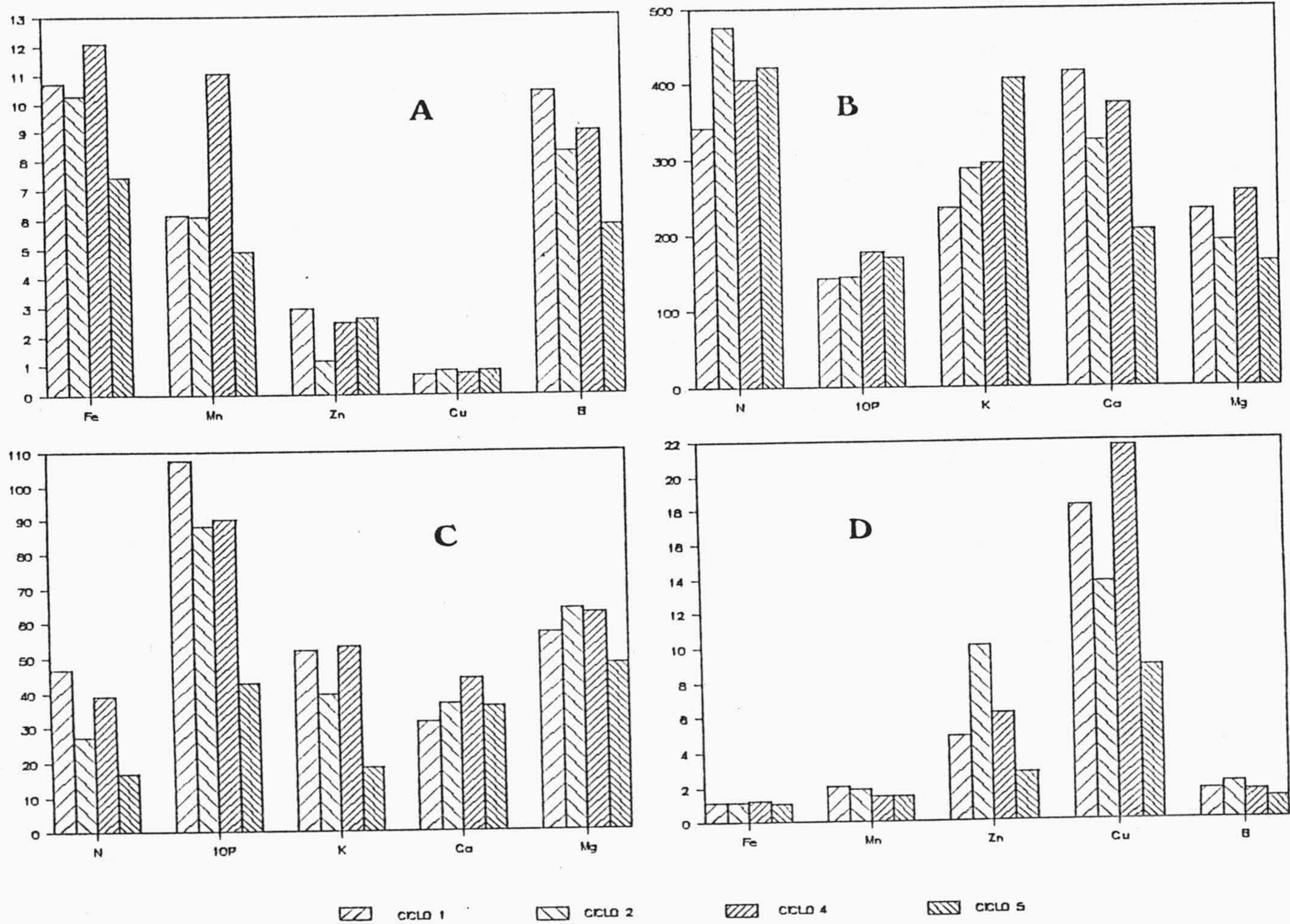


Figura nº 46. Valores medios de los ciclos. A y B: Contenido medio de nutrientes en la hoja (ug). C y D: Eficiencia.

Capítulo III

Resultados y discusión III.III

Retranslocación de nutrientes

3 RETRANSLOCACION DE NUTRIENTES

3.1 EXPERIENCIAS EN MACETAS

Al realizar la toma de muestras del primer año, a comienzos del otoño, se recogió la hojarasca que se encontró sobre el suelo de cada maceta. Por la escasa cantidad de muestra obtenida se agruparon las correspondientes a cada tratamiento. Los resultados del análisis foliar se muestran en la tabla nº 1. Del tratamiento NPK no se obtuvieron hojas, por lo que se omite en adelante.

Tabla nº 1. Análisis de la hojarasca total obtenida en cada uno de los tratamientos. N, 10P, K, Ca y Mg en % sobre materia seca; Fe, Mn, Zn, Cu, y B en p.p.m.

	T	N	P	K	NP	NK	PK
N	1,05	1,43	1,16	1,05	1,59	1,70	1,07
10P	1,04	0,40	0,60	0,50	0,50	0,40	1,00
K	1,40	0,91	1,33	1,42	0,53	1,46	1,65
Ca	2,72	3,00	3,00	2,10	4,00	2,96	3,12
Mg	0,78	0,89	0,89	0,62	1,26	0,89	0,88
Fe	63	79	56	85	40	41	77
Mn	27	37	47	30	42	30	25
Zn	24	22	22	49	25	51	54
Cu	7	5	4,5	5	2	2,5	7
B	101	90	91	151	104	77	99

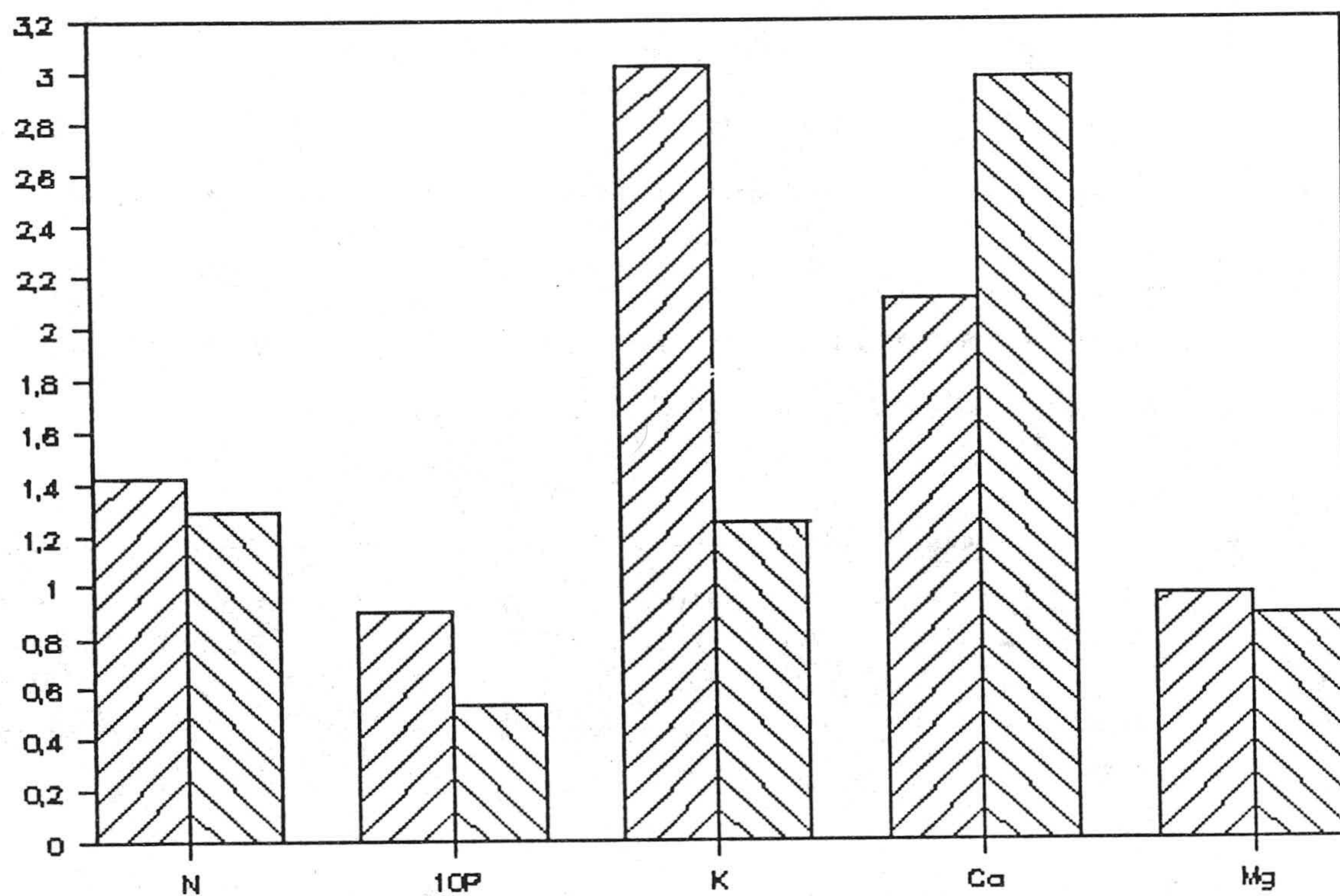


Figura n° 1. Concentración de nutrientes en la hoja verde (a la izquierda) y en la hojarasca (a la derecha), en % sobre materia seca.

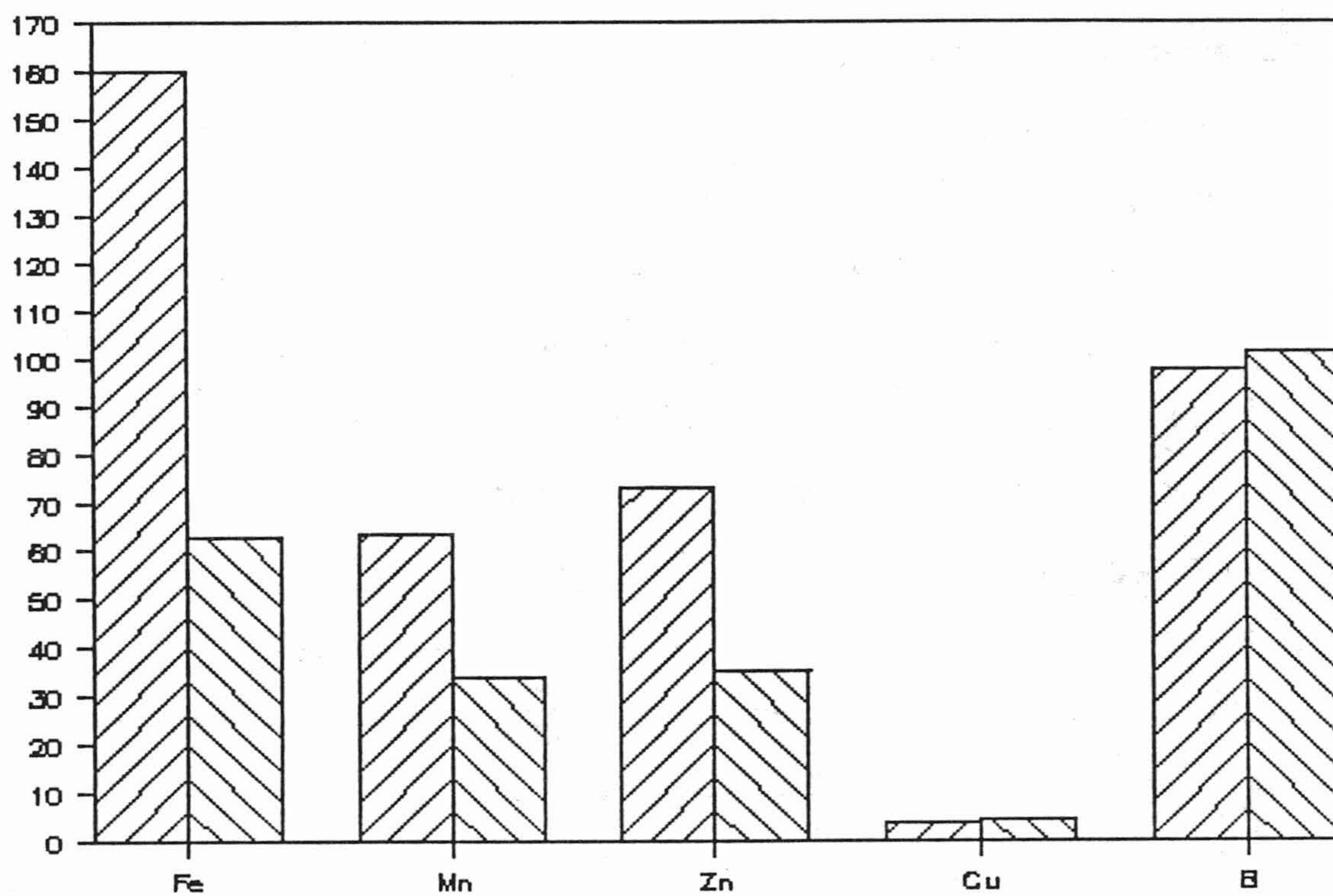


Figura n° 2. Concentración de micronutrientes en la hoja verde (a la izquierda) y en la hojarasca (a la derecha), en ppm sobre materia seca.

El valor medio del contenido en nutrientes en la hoja verde se compara con el de la hoja seca en las figura 1 y 2.

Nótese cómo la proporción de Ca, Cu y B es superior en la hoja seca, lo que indica que al retirar la planta la mayor parte de los nutrientes antes de la abscisión se quedan aquellos que son más abundantes, como es el caso del Ca y Mg, que se suelen acumular en exceso. Lo mismo ocurre con Cu y B entre los micronutrientes, que se deben encontrar en una concentración demasiado elevada para las necesidades de la planta. Aprovecharía ésta la caída de la hoja para recomponer el equilibrio entre los distintos elementos minerales, hasta donde es posible, porque con frecuencia elementos tales como N y P forman parte de estructuras insolubles y son, por tanto, irrecuperables.

La reabsorción, en porcentaje sobre el contenido en la hoja verde, se representa en la figura nº 3. Es de notar en este caso como sólo se reabsorbe el 6,75% de N, siendo éste el elemento frecuentemente más escaso, y el que limita más el crecimiento; debería ser, por tanto, el que antes se reabsorbiera.

Puede ser, sin duda, por la elevada proporción en que se encuentra en la hoja verde, con un valor medio del 1,42%, que resulta muy alto para una planta al final de su ciclo vegetativo. Por este exceso de N, la planta no tiende a recuperarlo, por lo que se presenta en elevada proporción en

la hojarasca, ya que existe una proporción entre disponibilidad de N y concentración en la hojarasca (VITOUSEK, 1982).

El resto de los elementos, más escasos, sí se reabsorben en una elevada proporción, que va desde el 40,3% de P hasta casi el 60% de Fe. Aunque de micronutrientes no hay datos bibliográficos, sí los hay de macronutrientes.

En la tabla nº 2 se recogen los valores máximos de reabsorción indicados por algunos autores y el promedio. Aunque las condiciones son muy variadas, en general a menor disponibilidad de un nutriente, en mayor proporción se reabsorbe (BOERNER, 1984).

Tabla nº 2. Proporción de nutrientes reabsorbidos antes de la abscisión de la hoja. Valores máximos indicados.

Referencia	N	P	K	Ca
BIRK & VITOUSEK (1986)	60-80	---	---	---
RALHAN & SHING (1987)	55,6	68,4	54,3	27,9
CHAPIN & KEDROWSKY (1983)	79	81	---	---
CHAPIN & KEDROWSKY (promedio)	52	43	51	---
TILTON (1977)	59	---	50	---
BOERNER (1984)	63,7	79	---	---
media	64,2	67,8	51,7	27,9

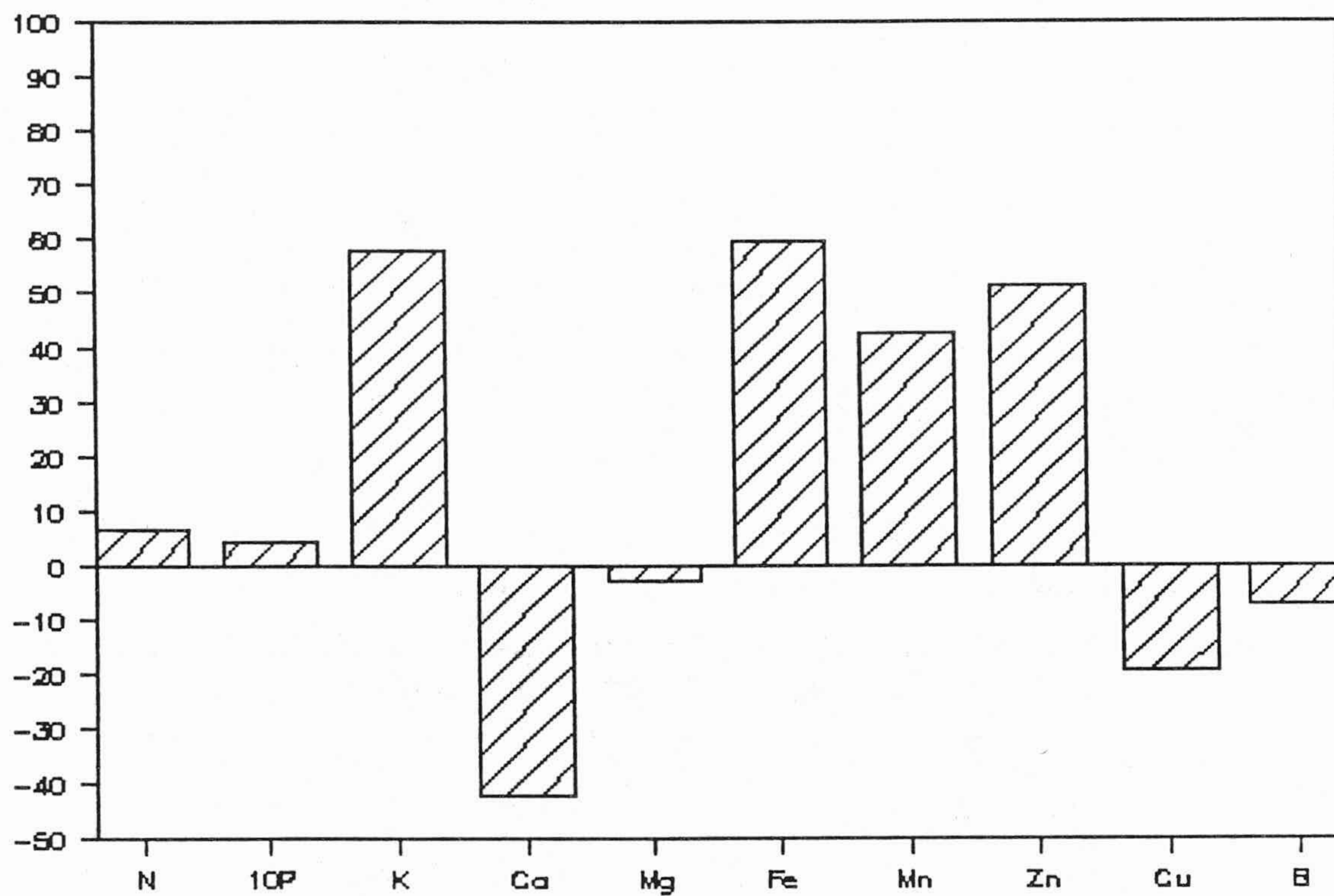


Figura n° 3. Porcentaje de elementos reabsorbidos en la senescencia. Los valores negativos indican un enriquecimiento relativo de la hojarasca.

Destaca, por comparación, el bajo porcentaje de nitrógeno que hemos encontrado.

Los valores de P, K, Fe, Mn y Zn se encuentran dentro del rango más normal, aunque destaca especialmente la elevada proporción en que se reabsorben los micronutrientes.

Fijándonos solamente en los 3 elementos que se han añadido en la fertilización (NPK) podemos observar el promedio de reabsorción que induce la presencia o ausencia de fertilizante (figura 4).

Salvo en el caso del N, la reabsorción de un nutriente es mayor en aquellos tratamientos que no lo incorporan en la fertilización. Así, el promedio es del 43,87%, en los tratamientos sin fósforo (P0), frente al 35,45% de los tratamientos con fósforo (P1). En el caso del potasio ocurre algo similar, pues en los tratamientos sin K la reabsorción es del 64,6% y en los que sí lo incluyen es de un 53,6%.

El comportamiento del N confirmaría los resultados de algunos autores (STAAF, 1982 ; OSTMAN & WEAVER, 1982 ; CHAPIN & KEDROWSKY, 1983 ; BIRK & VITOUSEK, 1986) que encuentran una mayor reabsorción, tanto absoluta como relativa, en especies con mayor contenido foliar de N; son distintos también a los de otros autores, que obtuvieron resultados diferentes (STACHURSKI & ZIMKA, 1975 ; TURNER, 1977 ; RYAN & BORMAN, 1982 ; SHAVER & MELILLO, 1984).

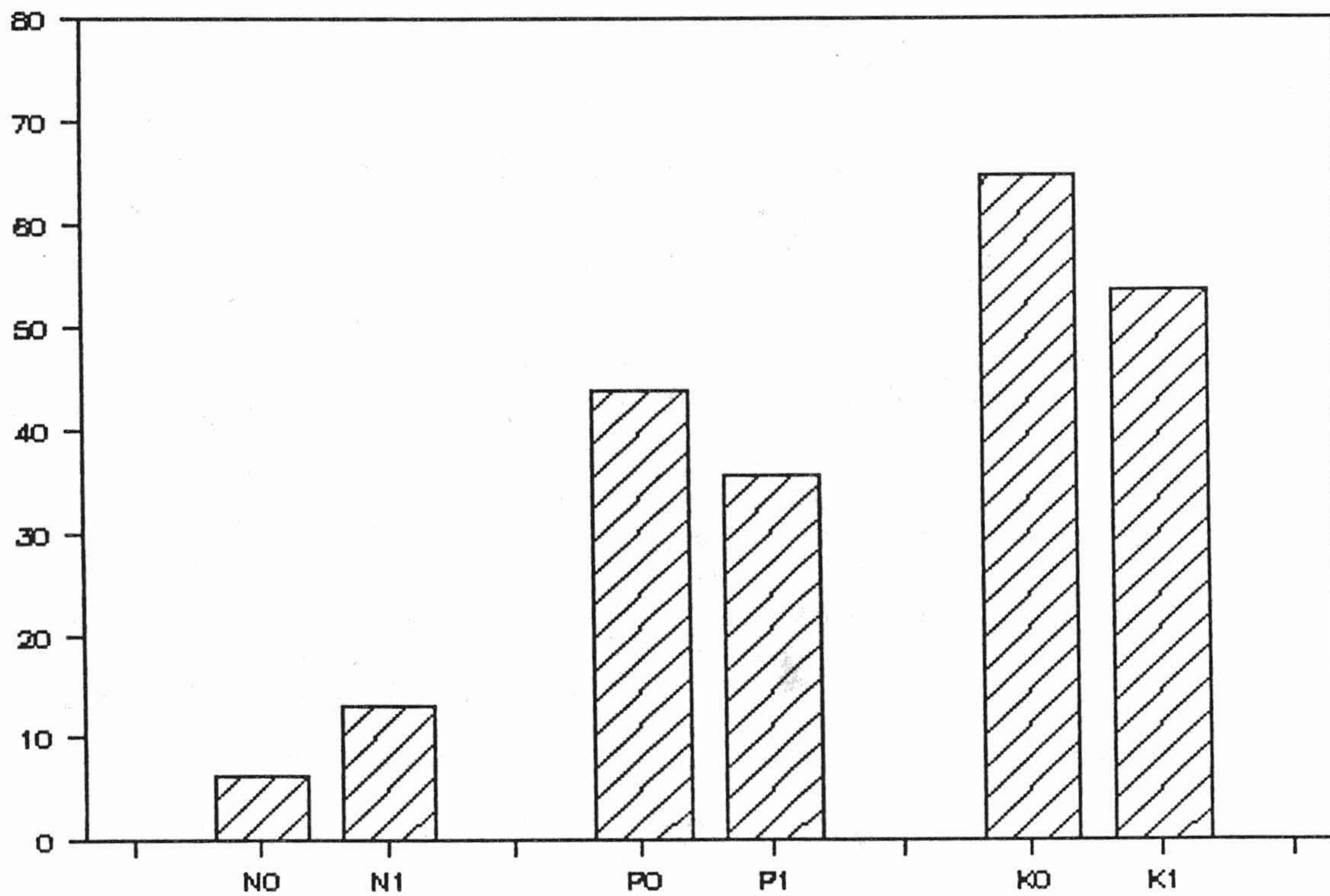


Figura nº 4. Efecto de la fertilización sobre la retranslocación de nutrientes antes de la caída de la hoja. NO, PO, y KO corresponden al promedio de tratamientos no fertilizados; N1, P1 y K1, al de fertilizados con una dosis del respectivo nutriente.

Sí coinciden con estos autores y con otros estudios (BOERNER, 1984 ; KHERALE & SINGH, 1987) los resultados de P y K y aun con los de CHAPIN & KEDROWSKY (1983) pues muestran un comportamiento del N -que aumenta su porcentaje de retranslocación a medida que aumenta la concentración en hoja- distinto al de P y K -con una tendencia contraria-.

Así pues, la reabsorción de N depende directa y linealmente de la concentración en hoja y la de P y K en proporción inversa.

Tabla n° 3. Componentes de la recta de regresión ($y = A+Bx$), coeficiente de correlación (r) y significación del ajuste entre los valores medios de concentración en la hoja verde y el porcentaje de retranslocación.

	A	Bx	r	Prob.
	-----	-----	-----	-----
N	-24,3	21,8	0,715	0,07
P	44,78	-4,95	0,07	0,87
K	42,3	5,26	0,25	0,58
Ca	-40,3	-0,81	-0,02	0,96
Mg	-58,7	58,2	0,939	0,0016
Fe	-19,6	0,49	0,678	0,09
Mn	-4,73	0,74	0,731	0,0617
Zn	44,21	0,097	0,098	0,833
Cu	-72,58	13,00	0,308	0,501
B	-56,6	0,507	0,60	0,15

3.2 DATOS DE CAMPO

En la tabla n° 4 se recogen los valores de reabsorción de nutrientes que se han obtenido en los ciclos estudiados.

CICLO 1

Se ha calculado el porcentaje de retranslocación de los nutrientes tomando como valor final el de la última toma de muestra, aunque posiblemente el proceso no haya concluido (CHAPIN, 1980), ya que la mayor parte de la reabsorción de nutrientes tiene lugar pocos días antes de la caída de la hoja, cuando se produce el cambio en la coloración (CHAPIN Y KEDROWSKY, 1983).

Sin embargo, se ha calculado la reabsorción en valor absoluto, por diferencia en el contenido de nutrientes al final del ciclo. Los resultados se recogen en la tabla 4. No se ha calculado como indican CHAPIN y KEDROWSKY (1983) [cantidad máxima - cantidad mínima/cantidad máxima] porque a lo largo del ciclo hay grandes oscilaciones, que no se corresponden estrictamente con la absorción otoñal manifestada claramente en las gráficas de contenido de nutrientes. Sorprende la alta proporción de P reabsorbido, en comparación

con el N, ya que los valores de retranslocación de éste se sitúan con frecuencia por encima del 50% y muchas veces son superiores al 70%. Los de P se suelen situar en torno al 40-60%. Aunque es de esperar que el proceso continúe, pues la pérdida de masa de la hoja es todavía baja si la comparamos con el promedio que indican CHAPIN y KEDROWSKY (1983) que es del 18,6% para un conjunto amplio de plantas; puede llegar incluso hasta el 60% (GRIZZARD et al., 1976). El promedio de retranslocación que estos mismos autores obtienen para N, P y K es del 52, 43 y 51%, respectivamente.

El nulo porcentaje de K reabsorbido no es de extrañar, pues en esto coinciden varios autores (CHAPIN, 1980 ; CHAPIN et al, 1980 ; MERTON, 1977). Son escasos los datos bibliográficos con la que comparar la absorción de los otros elementos. Sólo del calcio hay referencias, que coinciden aproximadamente con la calculada (10% : RALHAN & SINGH, 1987).

CICLO 2

Son diferentes los valores obtenidos a los del ciclo 1. El N, aunque durante gran parte del ciclo se muestra como si estuviera en exceso, al final presenta un aumento de eficiencia. En general es mucho menos eficiente. No obstante, el porcentaje reabsorbido es mayor que en el ciclo 1. Quizá

por ello la planta puede disponer de una mayor cantidad de elementos (tabla 4).

El P reabsorbido es menor, aunque próximo al 40% El K, sin embargo, que se muestra más eficiente en el ciclo 2, es más absorbido (26,6%). Por el contrario no se reabsorben Ca ni Mg, que son muy abundantes lo que coincide con observaciones de otros autores (CHAPIN et al., 1980; VITOUSEK, 1982). El resto de los elementos son reabsorbidos en proporciones muy diversas, destacando la de B, próxima al 50%

CICLO 4

Quizá por haber finalizado el muestreo antes de la abscisión, el porcentaje de retranslocación es escaso (CHAPIN et al., 1980), sólo se da en el caso del N y del K, con niveles todavía muy bajos, lo que indicaría que no ha hecho más que comenzar la retirada de nutrientes. Son precisamente los primeros en retirarse los que tienen las mayores pendientes en la eficacia.

CICLO 5

Aunque ha tenido lugar el muestreo al mismo tiempo que en el ciclo 4, los valores de reabsorción de nutrientes son muy distintos a los de aquél. Se da reabsorción de todos los nutrientes, incluidos Ca y Mg. Habría que indicar, como en el caso anterior, que las proporciones posiblemente seguirían aumentando a medida que avance la estación.

Tabla nº 4. Porcentaje de retranslocación de nutrientes en los ciclos de campo. DPS es la pérdida de peso de la hoja.

	Retranslocación (%)				media
	Ciclo 1	Ciclo 2	Ciclo 4	Ciclo 5	
N	8,81	34,73	12,35	32,90	33,81
10P	44,63	37,77	---	35,70	39,36
K	---	26,20	5,75	18,59	22,39
Ca	8,99	---	---	15,71	12,35
Mg	31,10	---	---	22,33	26,71
Fe	15,44	18,52	---	26,86	22,69
Mn	22,97	7,63	---	28,57	19,72
Zn	15,18	37,77	---	39,51	30,82
Cu	---	22,22	---	28,57	25,39
B	---	49,58	---	39,51	44,04
DPS	11,41	22,22	---	52,78	37,50



Valores medios

Los valores medios de reabsorción, en porcentaje sobre el contenido en la hoja verde, se presentan en la tabla 4.

Destaca el valor del P, con casi el 40%, indicando de esta manera que es el elemento que limita principalmente el crecimiento de la planta, como ya habíamos apuntado. También es elevado el valor del B, que da idea de su importancia para la planta. A continuación, N y Zn son reabsorbidos en cantidades superiores al 30%, aunque en general están lejos de los valores máximos indicados por otros autores; no obstante son indicativos de la importancia que tienen para la planta.

Comparando los valores de reabsorción con los contenidos medios en cada ciclo (figura 5) se observa que existe una correlación positiva entre concentración de N y porcentaje de reabsorción, (tabla 5) como ya habíamos indicado en las macetas ($r = 0,994$; $p < 0,01$); también es positiva la correlación entre el nivel de Cu en la hoja y el reabsorbido ($r = 0,934$; $p < 0,01$). Por el contrario, es negativa la que se da en el caso del Fe ($r = -0,982$; $p < 0,01$). En los demás elementos no se da significación. La pérdida de peso de la hoja presenta un promedio del 37%, lo que se encuentra dentro del rango normal (CHAPIN & KEDROWSKY, 1983; RALHAN & SINGH, 1987)

Tabla nº 5. Coeficientes de la recta de regresión ($y = A + Bx$) y coeficiente de correlación entre contenido medio de nutrientes en los ciclos de campo y el porcentaje de retranslocación.

	A	B	r	
	-----	-----	-----	
N	-47,05	16,07	0,994	**
Cu	-62,39	9,78	0,9345	**
Fe	197,13	-1,93	-0,9821	**

** Significativo al 1%

Parece pues claro que en esta especie al menos la reabsorción de N depende de la concentración en hoja de forma directamente proporcional, como han encontrado otros autores (CHAPIN & KEDROWSKY, 1983; BIRK & VITOUSEK, 1986). No parece ser pues una adaptación a la deficiencia en N, aunque haya datos a favor (BOERNER, 1984), sino que se puede observar una cierta "pasividad" por parte de este elemento, que sería más o menos reabsorbido según la mayor o menor abundancia de estructuras nitrogenadas que se hidrolizan en la hoja.

Semejante actividad cabría aplicar a cationes poco móviles y de escasa actividad metabólica como Ca y Mg, cuya reabsorción estaría estrechamente ligada a la pérdida de peso de la hoja.

La reabsorción de Cu está estrechamente ligada a la de N ($r = 0,9859$; $p < 0,01$), lo que ya ha sido indicado por NABLE &

LONERAGAN (1984) y HILL et al., (1978), así como la de Mn y Zn, que no aparece como significativa en nuestros datos.

El Fe, por último, presenta resultados contradictorios, pues mientras en macetas existe una correlación positiva, aunque de escasa significación ($p < 0,1$), en los datos de campo es negativa, por lo que no se puede emitir un juicio con suficiente fundamento.

Capítulo III

Resultados y discusión III.IV

Frutos

4 FRUTOS

4.1 TOMA DE MUESTRAS

Los frutos se recogieron en las plantas indicadas en los ciclos 4 y 5 (campos A y B, en adelante). Se tomaron de la planta en las 3 ocasiones en que se encontraron, coincidiendo con la recogida de las muestras 2ª y 3ª de hojas.

Del campo A se recogió en la primera ocasión un total de 3,94 kg correspondientes a las tres plantas controladas, dejando los de tamaño inferior a 2 cm de longitud. En el campo B no había ningún fruto, los que se recogieron fueron divididos en tres categorías, dependiendo de su desarrollo, con objeto de seguir su evolución. Los frutos más jóvenes, entre una semana y diez días después de la fecundación, tenían un peso en seco promedio de 0,69 g, con un 84,67% de humedad. El siguiente grupo, de un tamaño intermedio, tenía un peso de 1,21 g, y casi la misma humedad 84,8%. Por último, el fruto completamente desarrollado pesaba por término medio 5,56 g y tenía un 85,5% de humedad. Su tamaño estaba comprendido entre 5-6 cm de longitud y 4-5 de diámetro.

En la siguiente toma de muestra, el 2 de julio, se obtuvieron 4100 g de frutos en el campo A, y 50 en el 5. Se repitió el proceso con ambas muestras, obteniéndose para los

frutos pequeños un peso medio de 0,56 g, 2,24 g para los de tamaño medio y 7,16 g para los frutos maduros. El porcentaje de humedad respectivo es 79,4 %, 76,2 % y 73,0 %

En el campo B los frutos eran mucho más pequeños, por lo que se clasificaron sólo en las 2 primeras categorías, pues ninguno alcanzó un desarrollo completo. El peso medio del primer grupo fue de 0,45 g y el del segundo de 1,69 g. La humedad, del 76,6% y 78,2% respectivamente.

Con el fin de hacer un análisis global de la nutrición del fruto, se han considerado las tres muestras de cada categoría de frutos como repeticiones y se les ha aplicado el análisis de la varianza como a un diseño de bloques al azar (LITTLE & HILLS, 1985).

Los resultados obtenidos indican que los frutos, separados convencionalmente en tres grupos, (de forma artificial) se muestran bastante homogéneos dentro de cada grupo, pues sólo hay diferencias significativas a nivel del 5% para la concentración de K. Así pues, se puede considerar la división adecuada, pudiéndose dar por válidos los resultados.

Como se puede observar, el fruto adquiere un peso considerable con el tiempo (figura 1), con diferencias muy significativas ($F=143,2$; $p<0,001$). La humedad se mantiene en los tres casos muy próxima al 80%, y prácticamente constante, como se puede observar en la figura 11.

4.2 CONCENTRACION DE NUTRIENTES

La concentración de N aumenta sobre todo en la segunda mitad del desarrollo del fruto (figura 1), tras mantenerse a un nivel más bajo que el de la hoja. Después, y a medida que desciende en la hoja, en el fruto aumenta hasta una concentración superior al 4%, en la que debe tener gran importancia la acumulación de compuestos nitrogenados que tiene lugar en las semillas (HAYNES, 1986).

Tabla nº 1. Valores de F, significación y mínimas diferencias significativas para el contenido de nutrientes y peso medio de los frutos.

	F	significación
PS	143,20	0,001
N	27,24	0,001
P	1,67	NS
K	1,42	NS
Ca	3,23	NS
Mg	3,20	NS
Fe	9,32	0,01
Mn	1,56	NS
Zn	3,30	NS
Cu	0,35	NS
B	12,41	0,01

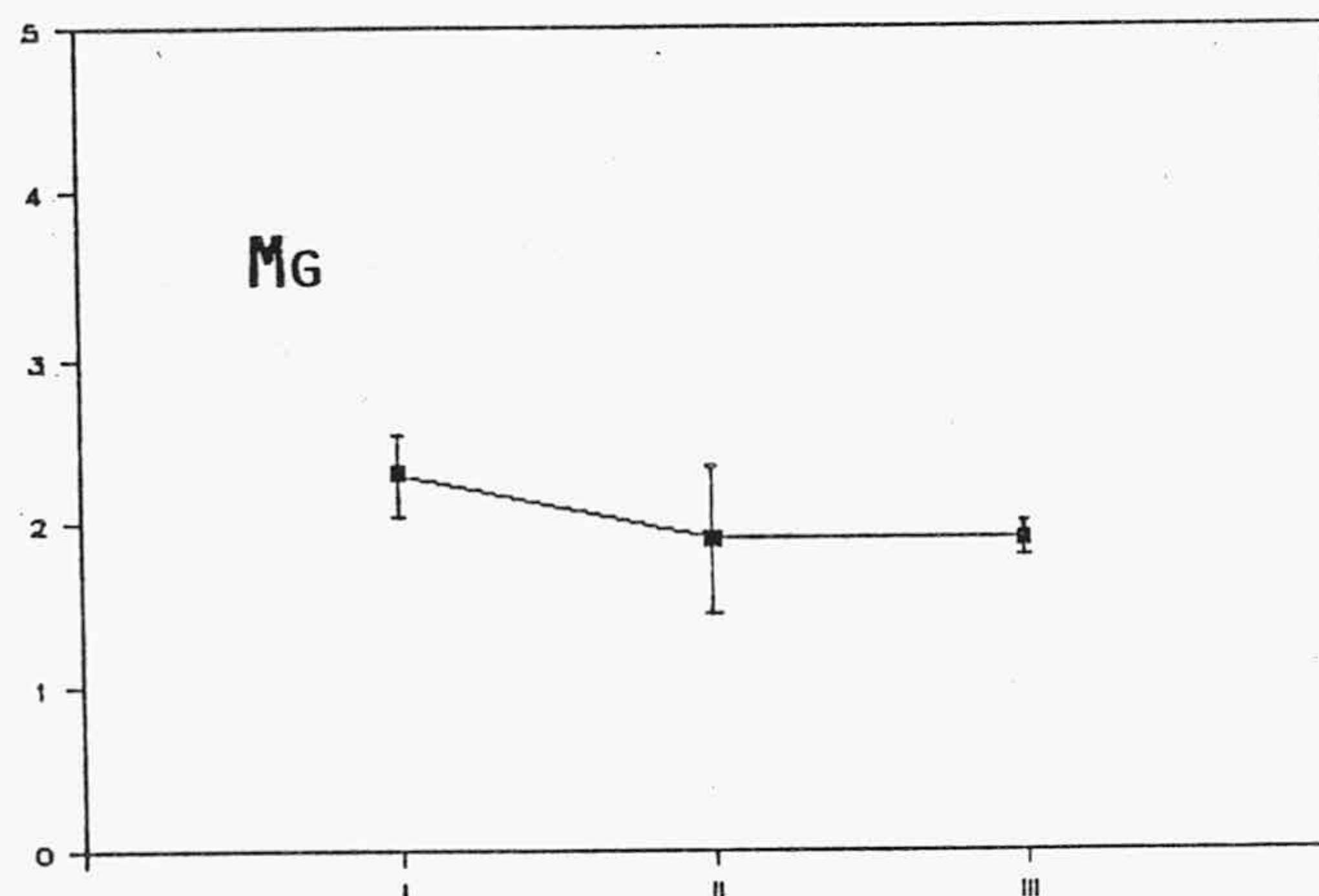
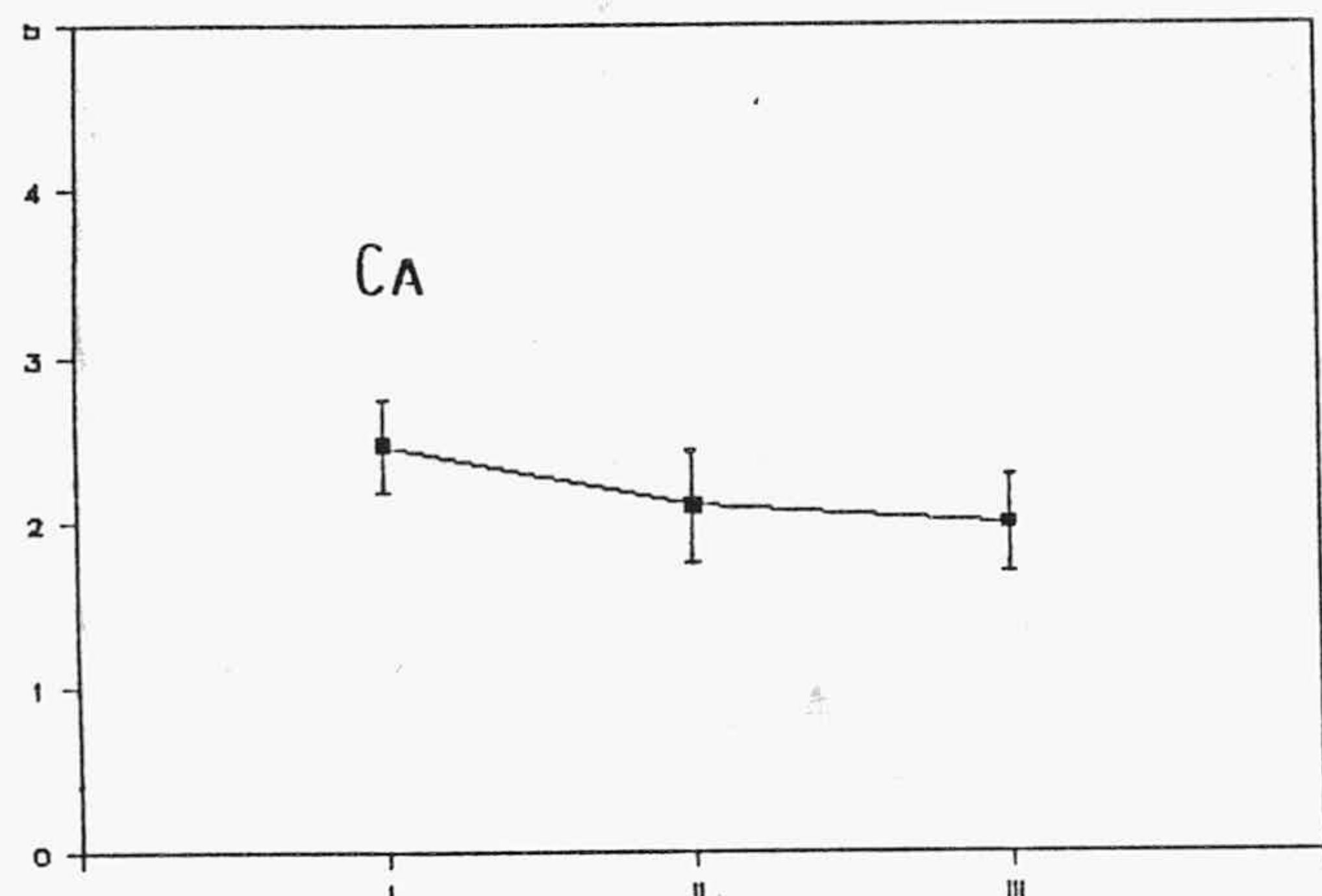
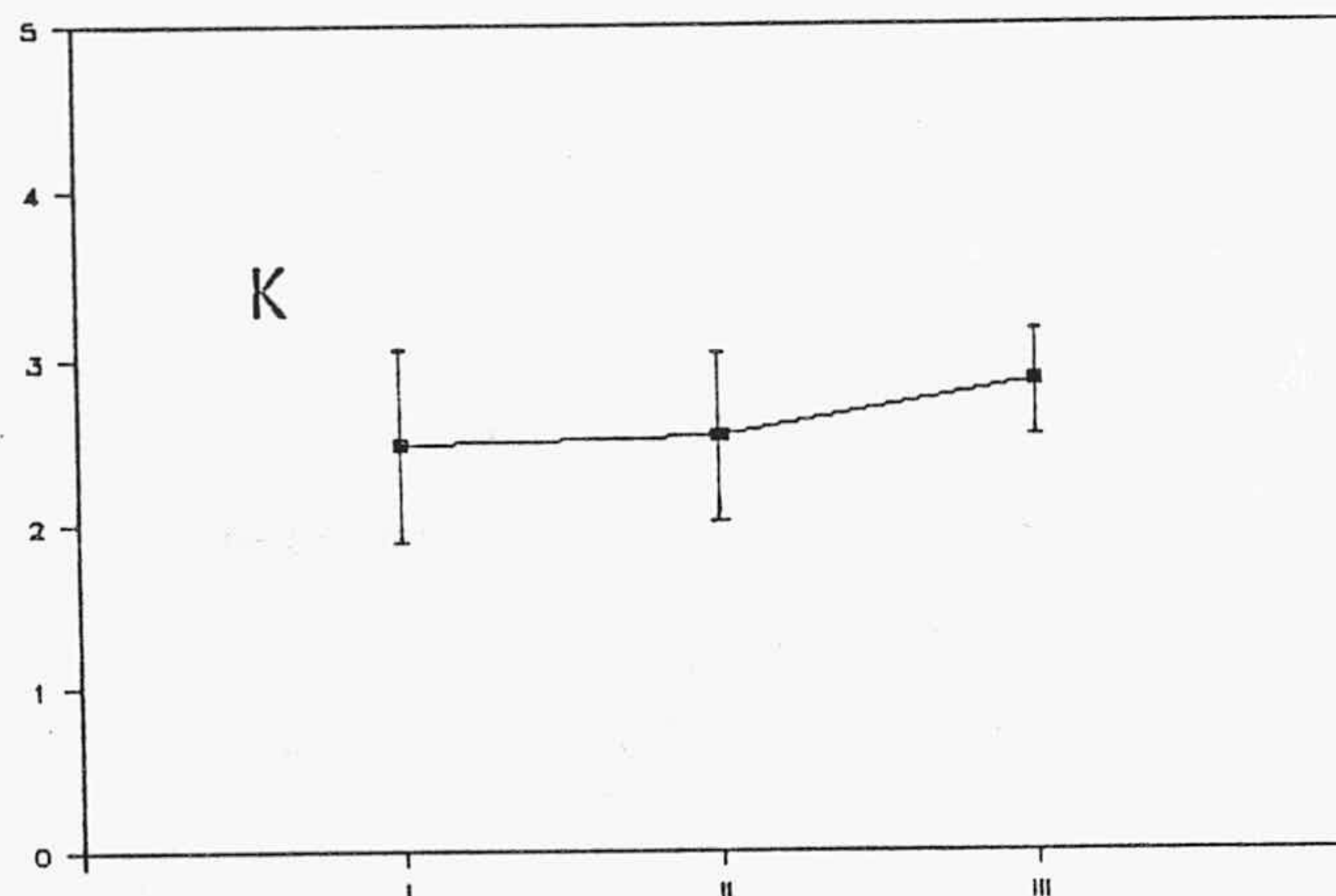
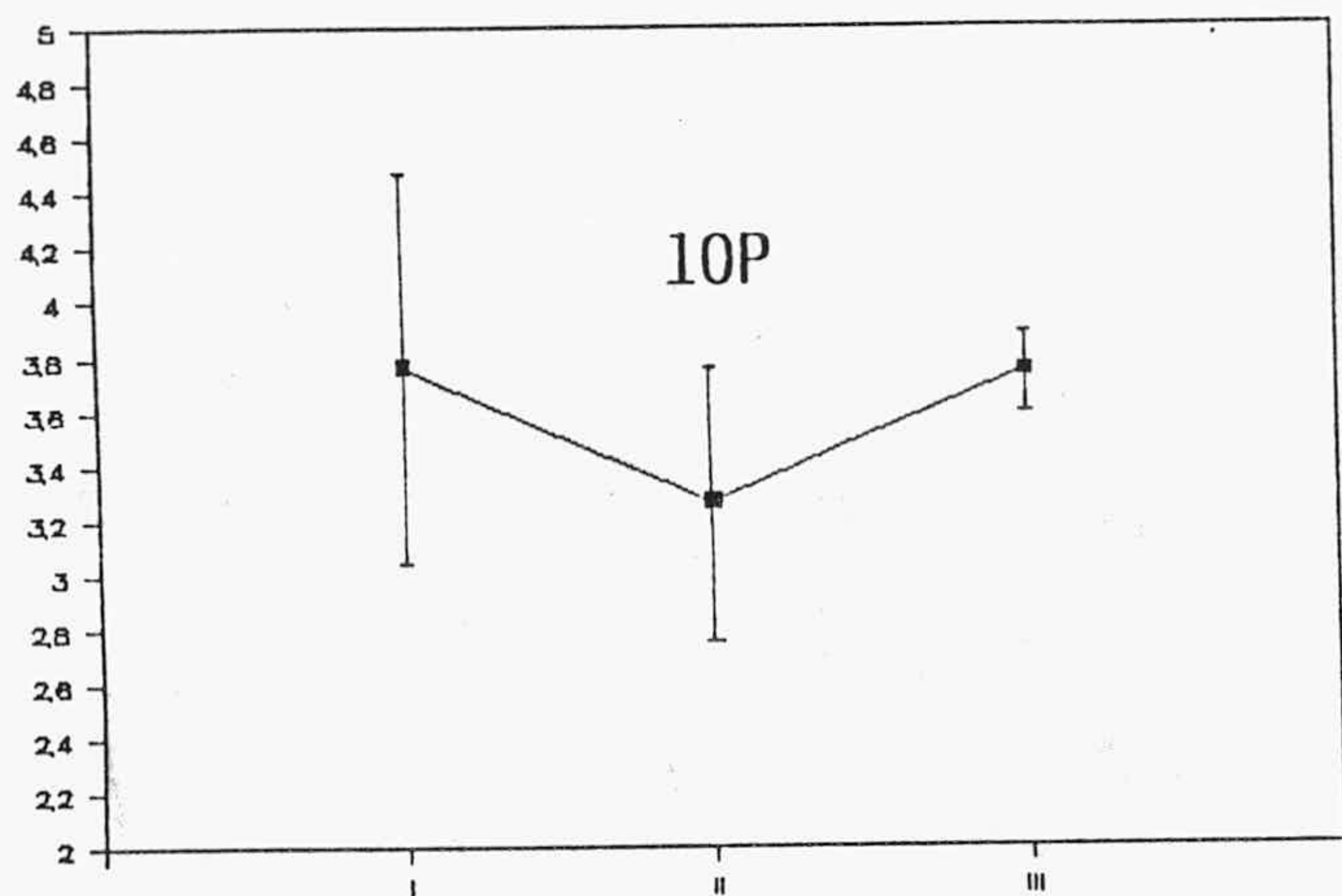
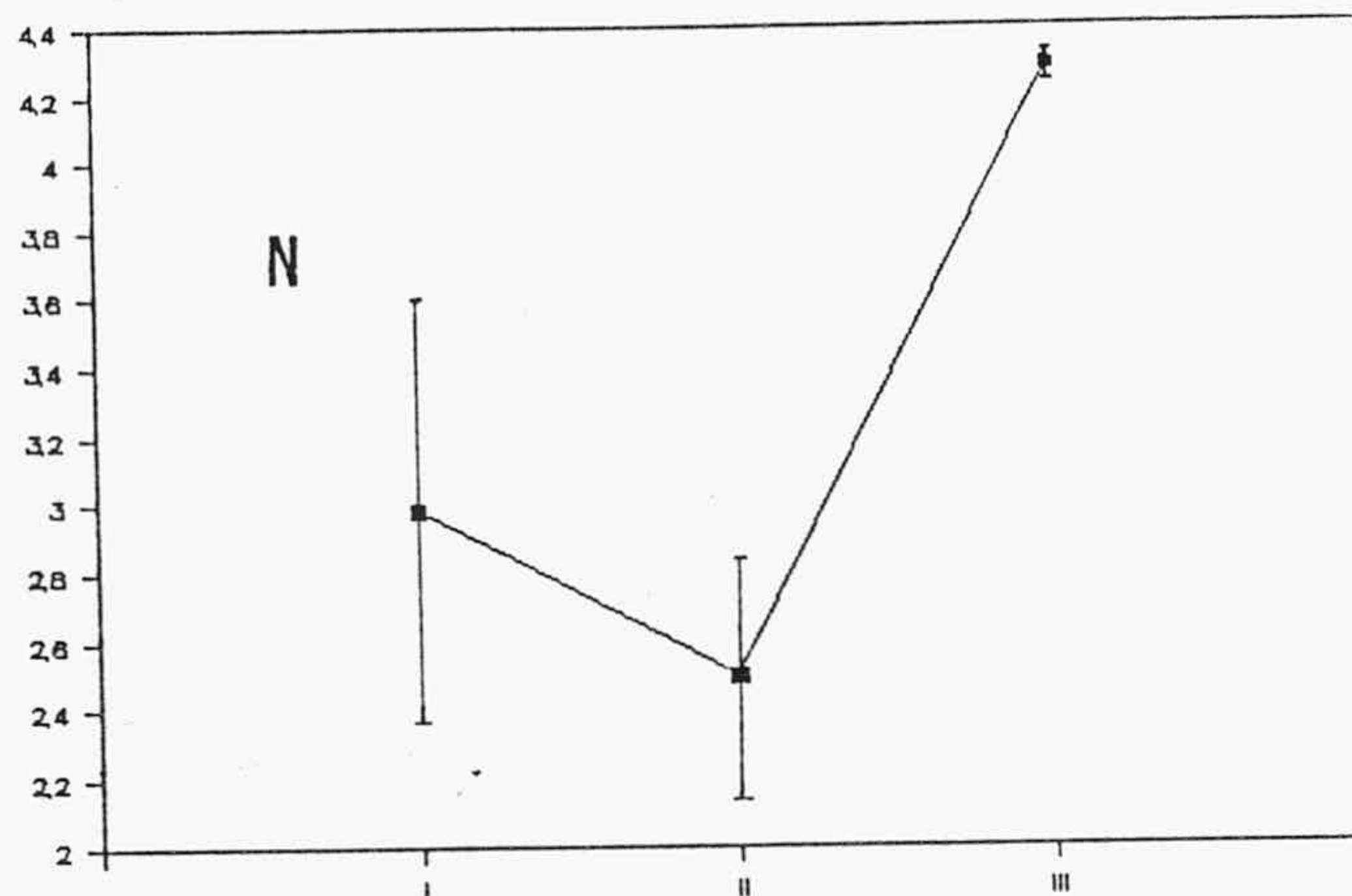
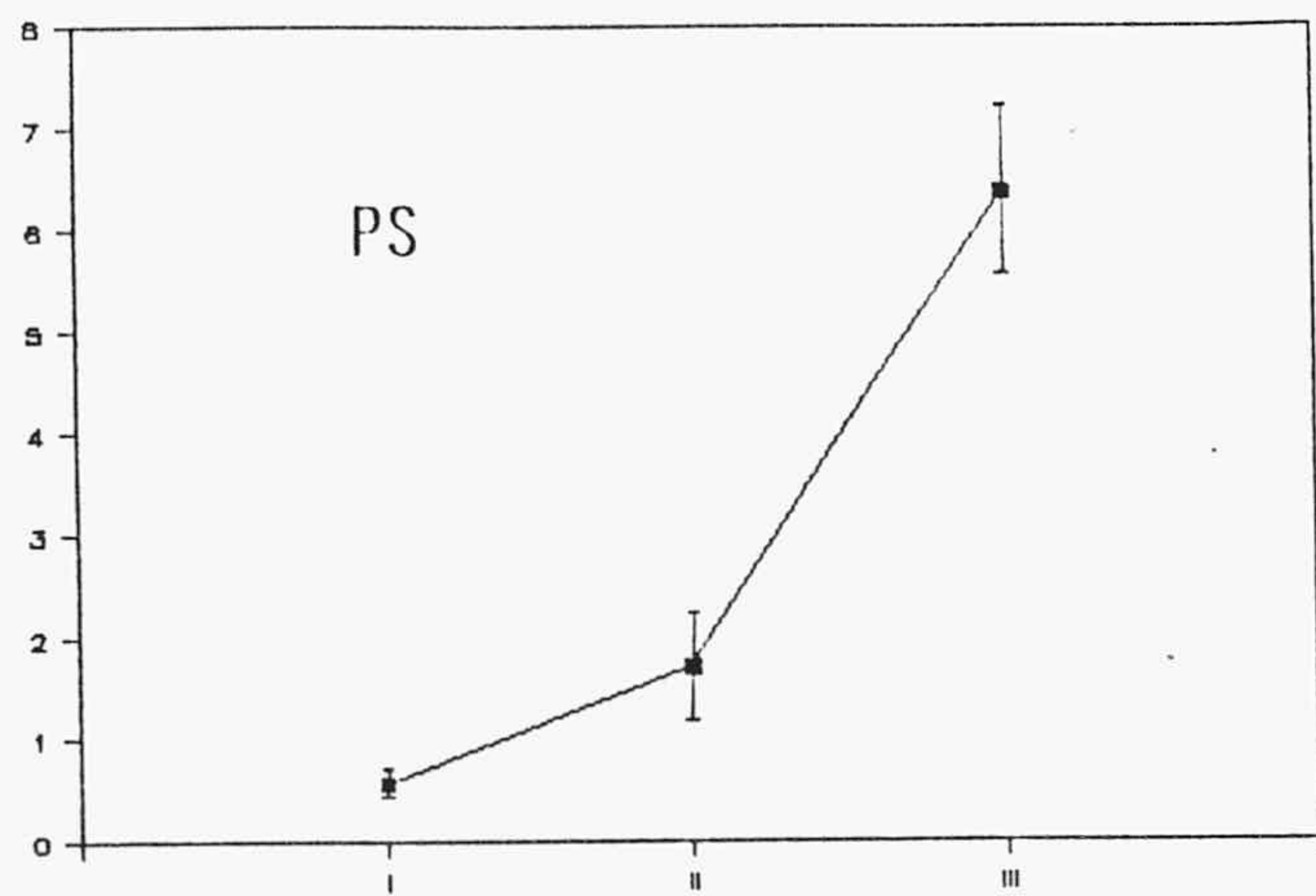


Figura n° 1. Variación del peso seco (PS, en g) y de la concentración de nutrientes (en % sobre m.s.) durante los tres estadios del desarrollo del fruto (I, II y III). Las barras verticales indican el error standard.

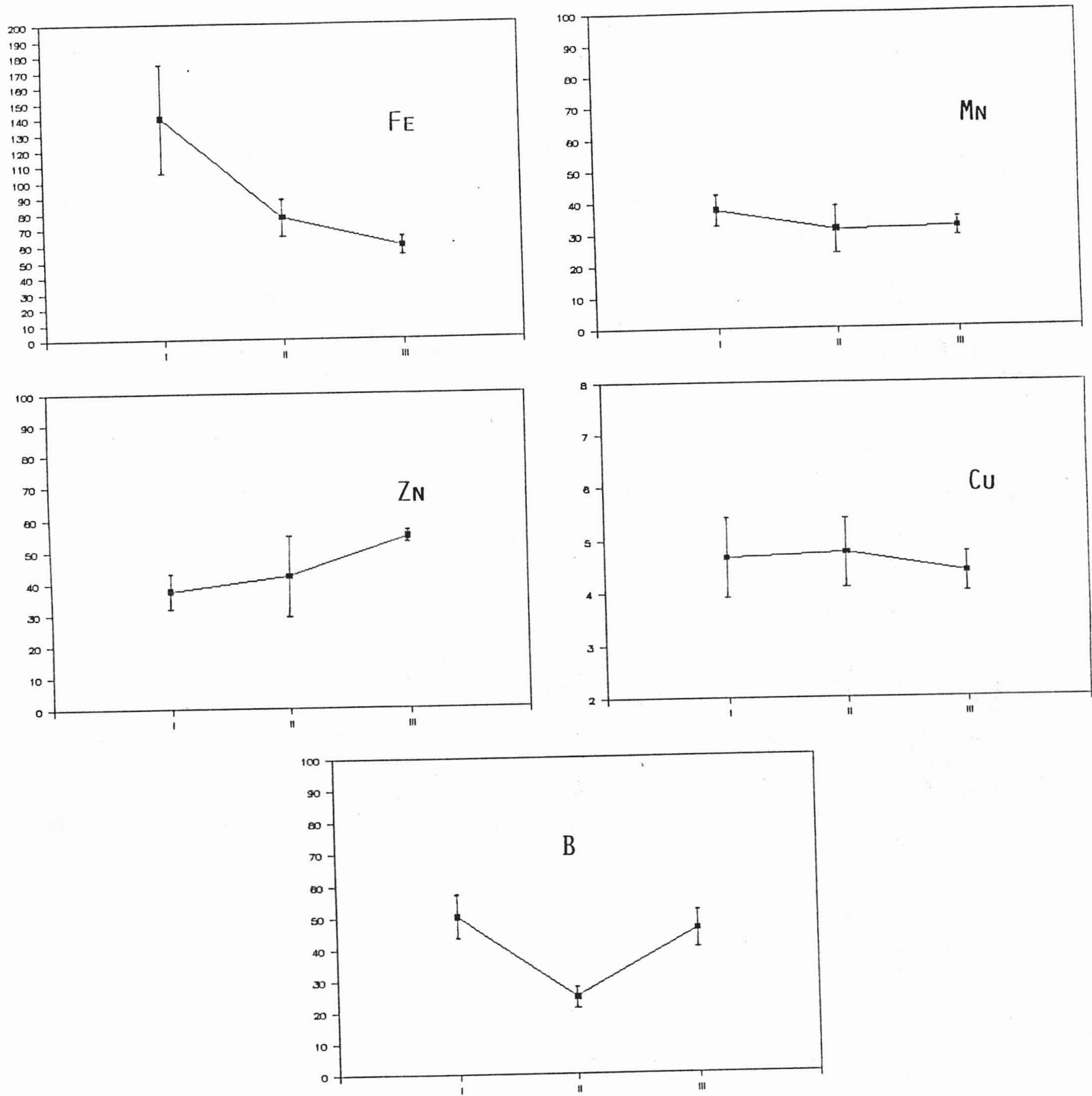


Figura nº 2. Variación de la concentración de micronutrientes (en ppm) en el fruto.

Sin embargo, la concentración de 10P se mantiene prácticamente constante, con oscilaciones no significativas (tabla 1), lo mismo que las de K, Ca y Mg.

El Fe, por el contrario desciende significativamente (figura 1 ; tabla 1) a medida que va madurando el fruto. Manganeso, zinc y cobre se mantienen también constantes (figura 2) por lo que no son significativas las diferencias que presentan (tabla 1). Sí lo son las que presenta el B, que primero desciende muy significativamente ($p < 0,001$) y después aumenta.

Los valores, constantes en general, de la concentración de elementos en los frutos no es extraña, y es conocida. Es lógico que tanto N como P aumenten, dada su importancia en la síntesis de estructuras celulares, propia del crecimiento de los frutos (BENNER & BAZZAZ, 1987).

4.3 EQUILIBRIO DE NUTRIENTES

En el equilibrio de nutrientes se observa un antagonismo significativo entre N y K, que presentan distintas proporciones con el desarrollo del fruto (figura 3). Aunque

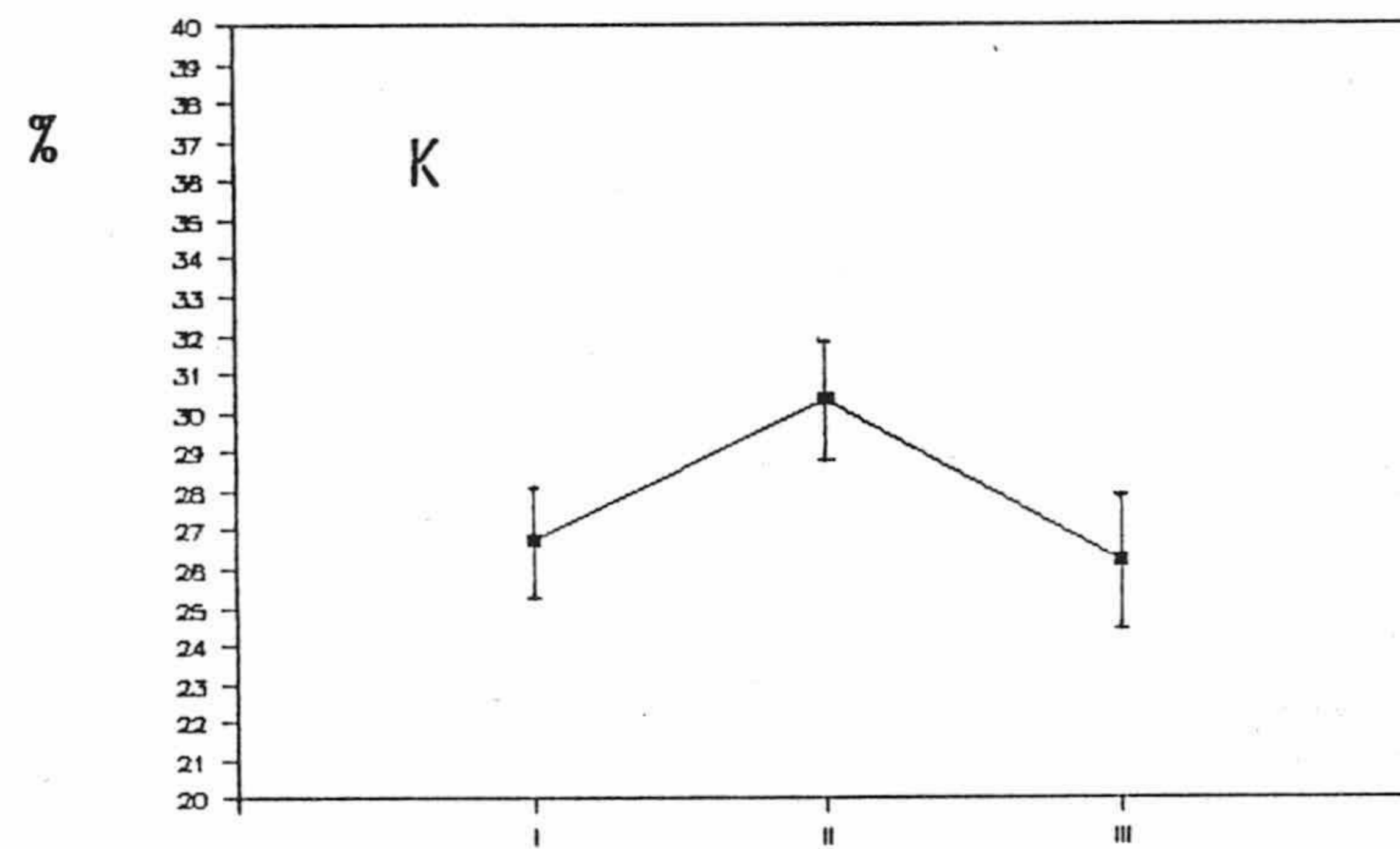
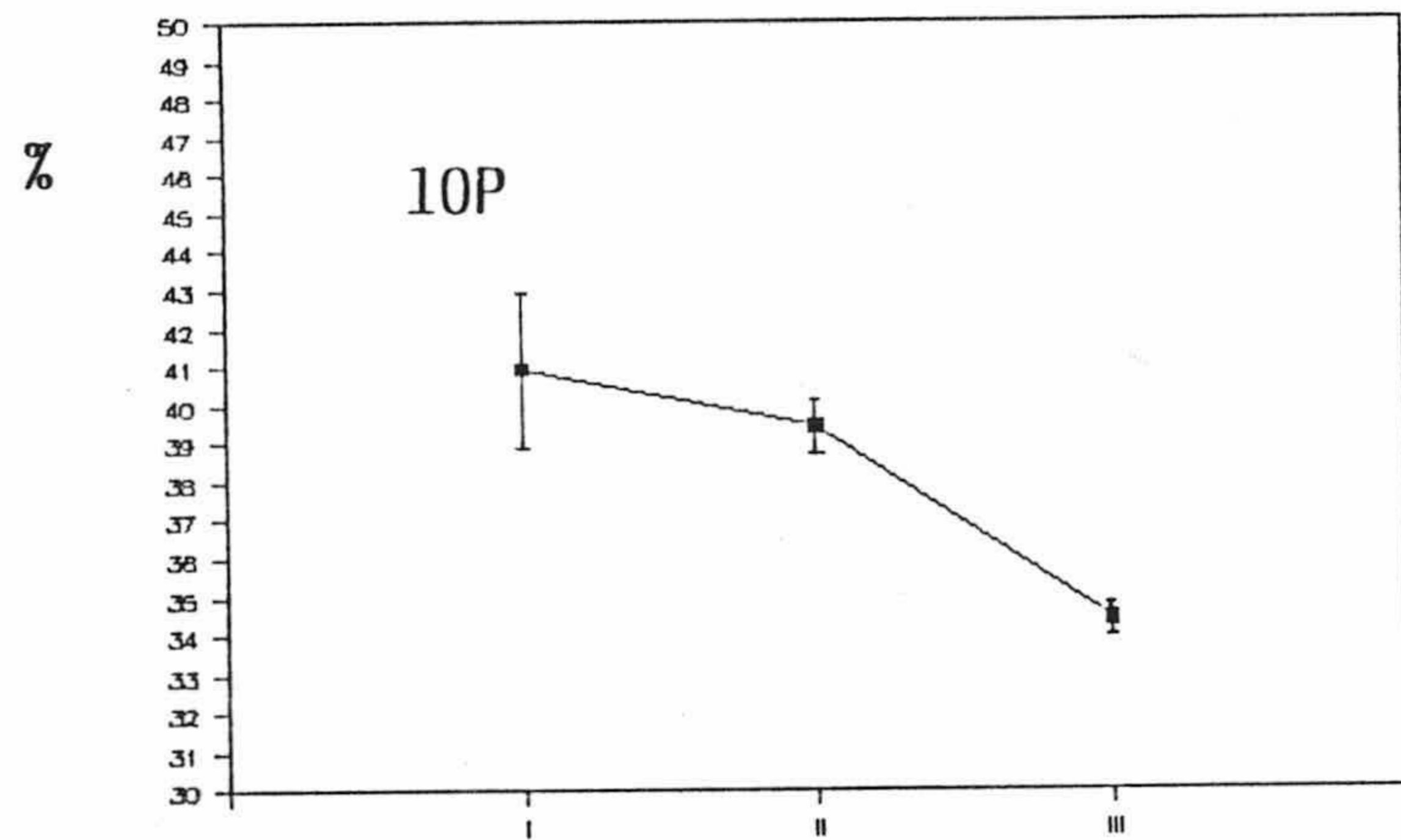
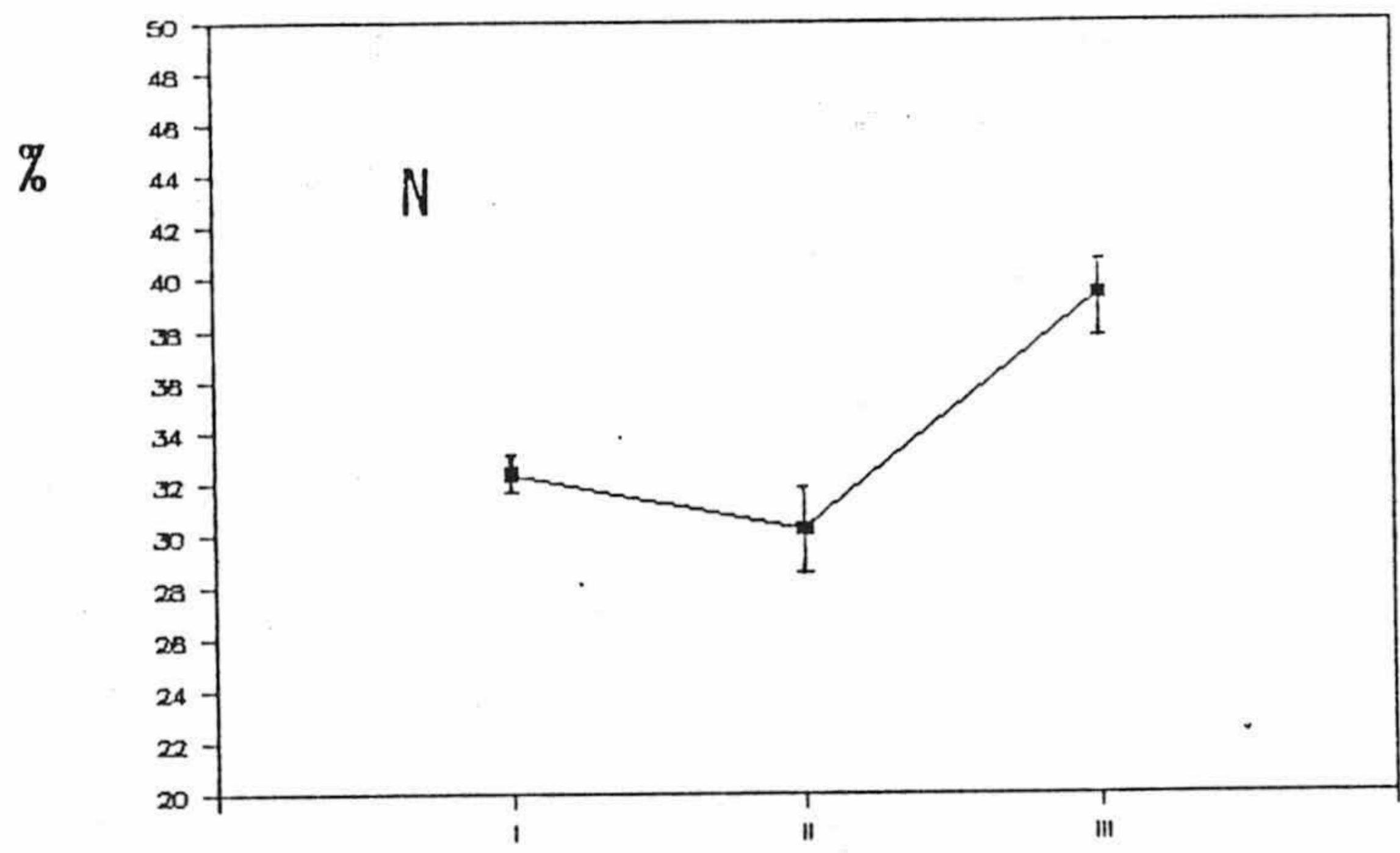


Figura nº 3. Variación de los equilibrios N:P:K con la maduración del fruto.

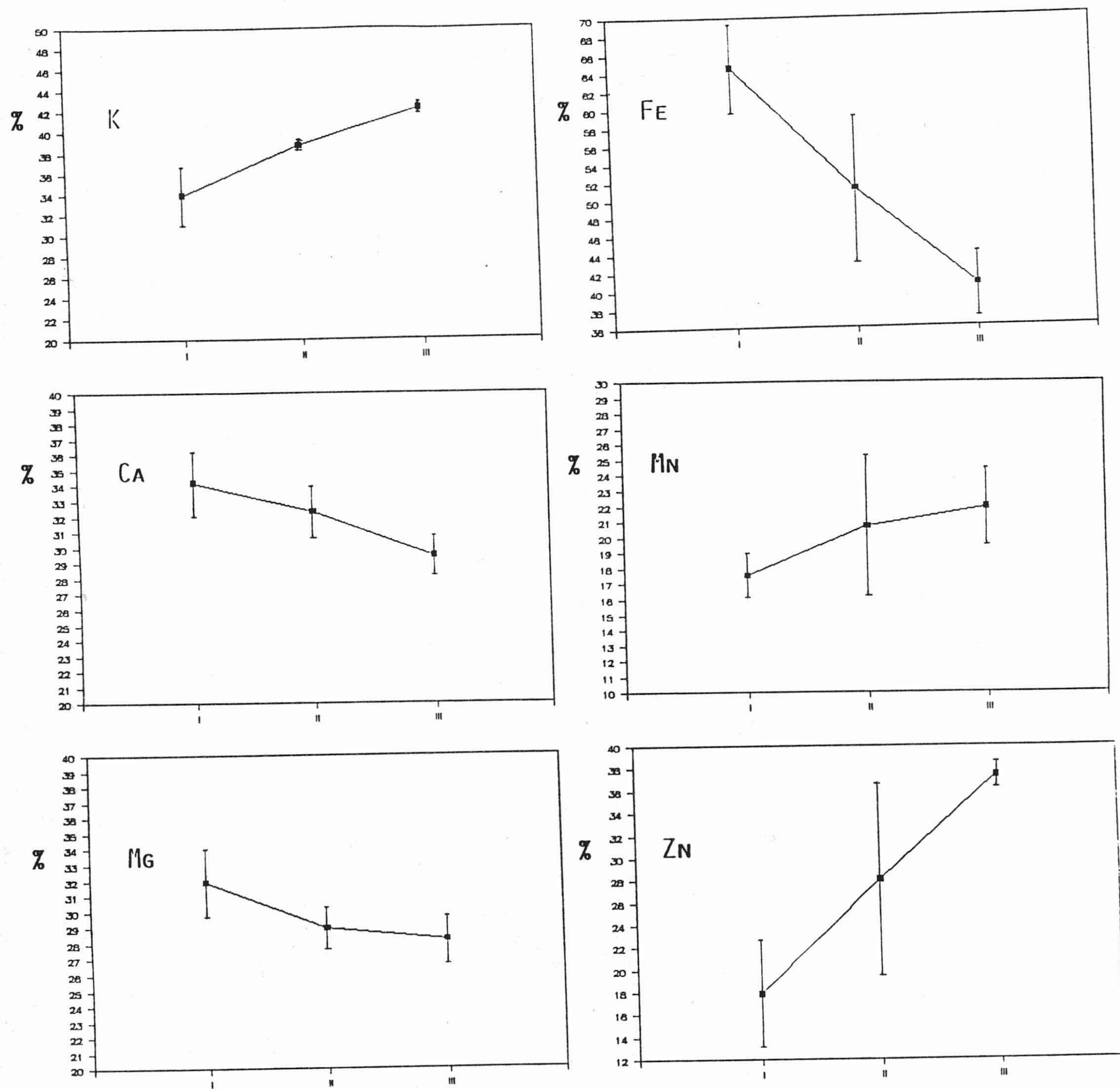


Figura nº 4. Variación de los equilibrios K:Ca:Mg y Fe:Mn:Zn en el fruto.

el fósforo desciende significativamente (tabla 2), en el fruto se encuentra en una proporción alta, que se manifiesta en los valores medios de equilibrio: 34-38-28.

Si se tratase de hojas, indicarían una proporción baja de N y alta de K; sin embargo, no hay por qué aplicar los mismos criterios que en el caso del análisis foliar, pues elementos como el K se acumulan en el fruto durante la maduración, alterando las proporciones.

Tabla nº 2. Valores de F, significación y mínimas diferencias significativas de la variación de los equilibrios de nutrientes en los frutos.

	F	significación
N	26,00	0,001
P	21,01	0,001
K	7,47	0,01
Ca	6,06	0,05
K	22,17	0,001
Mg	3,88	NS
Fe	8,20	0,01
Mn	3,09	NS
Zn	6,83	0,01

En el equilibrio K-Ca-Mg (figura 4), destaca la continua subida de la proporción de K, que hace disminuir las de Ca y Mg. Sugiere esto un activo aporte de K al fruto, como se ha indicado frecuentemente (MAZUELOS et al., 1979).

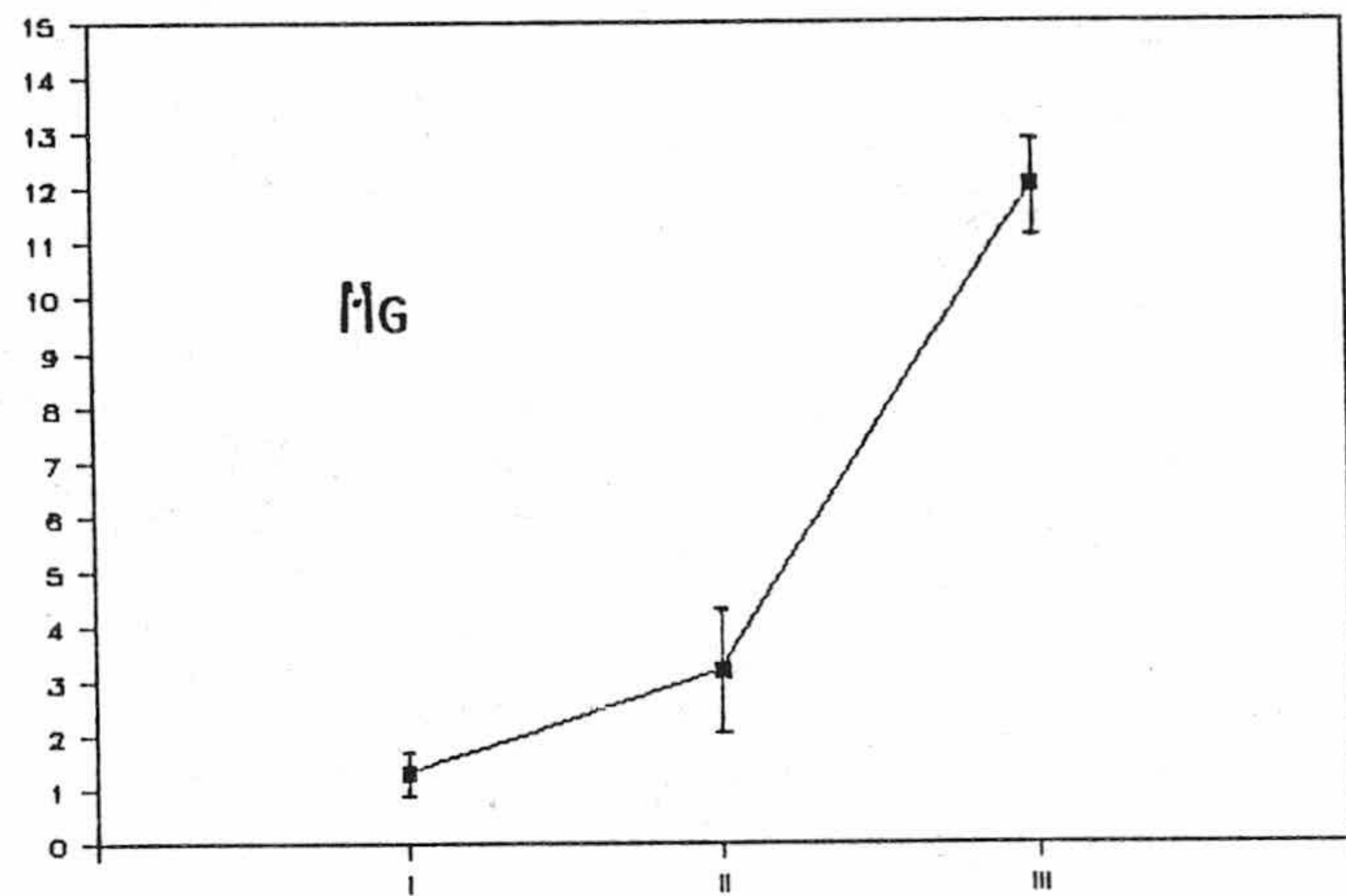
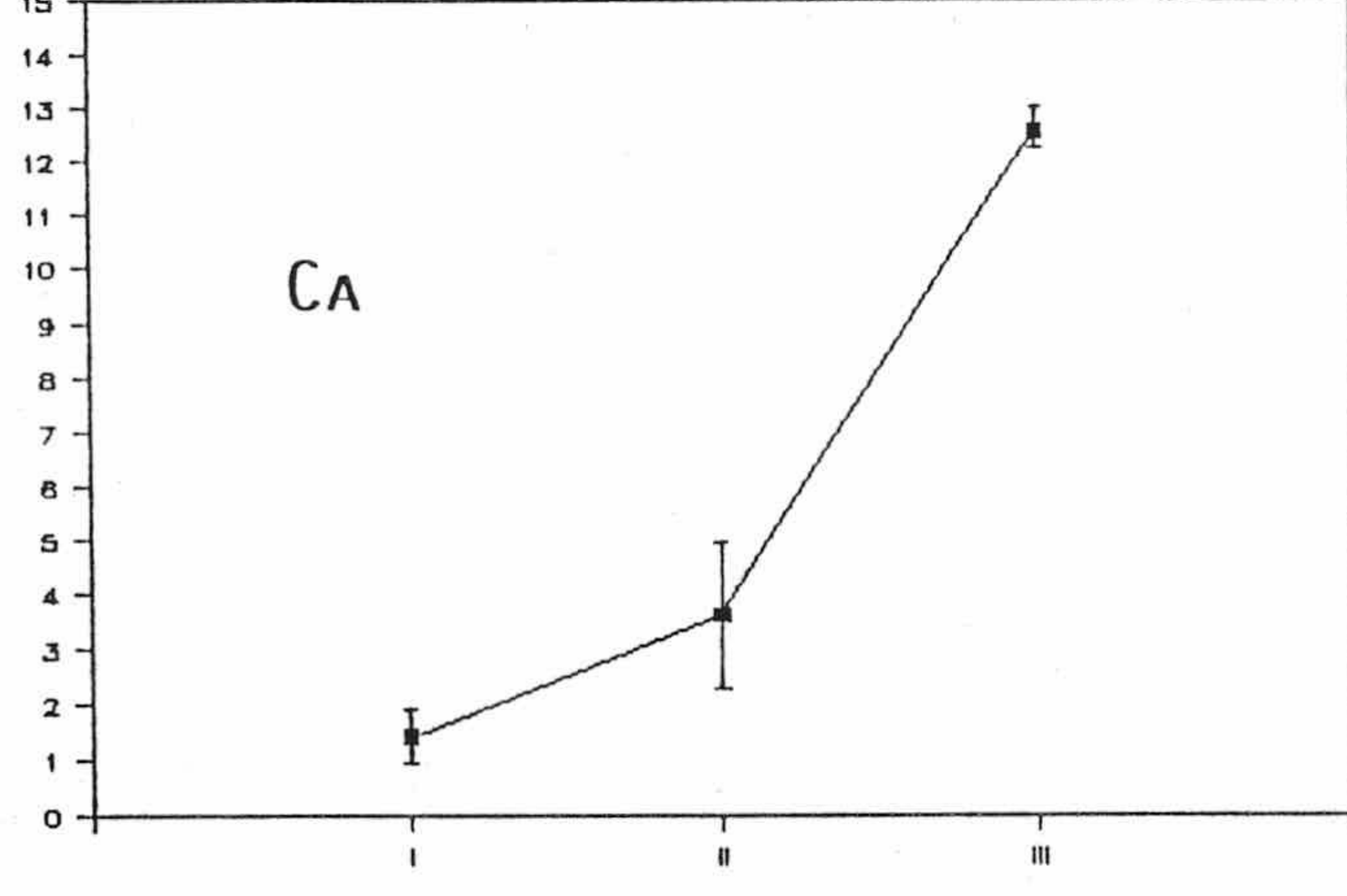
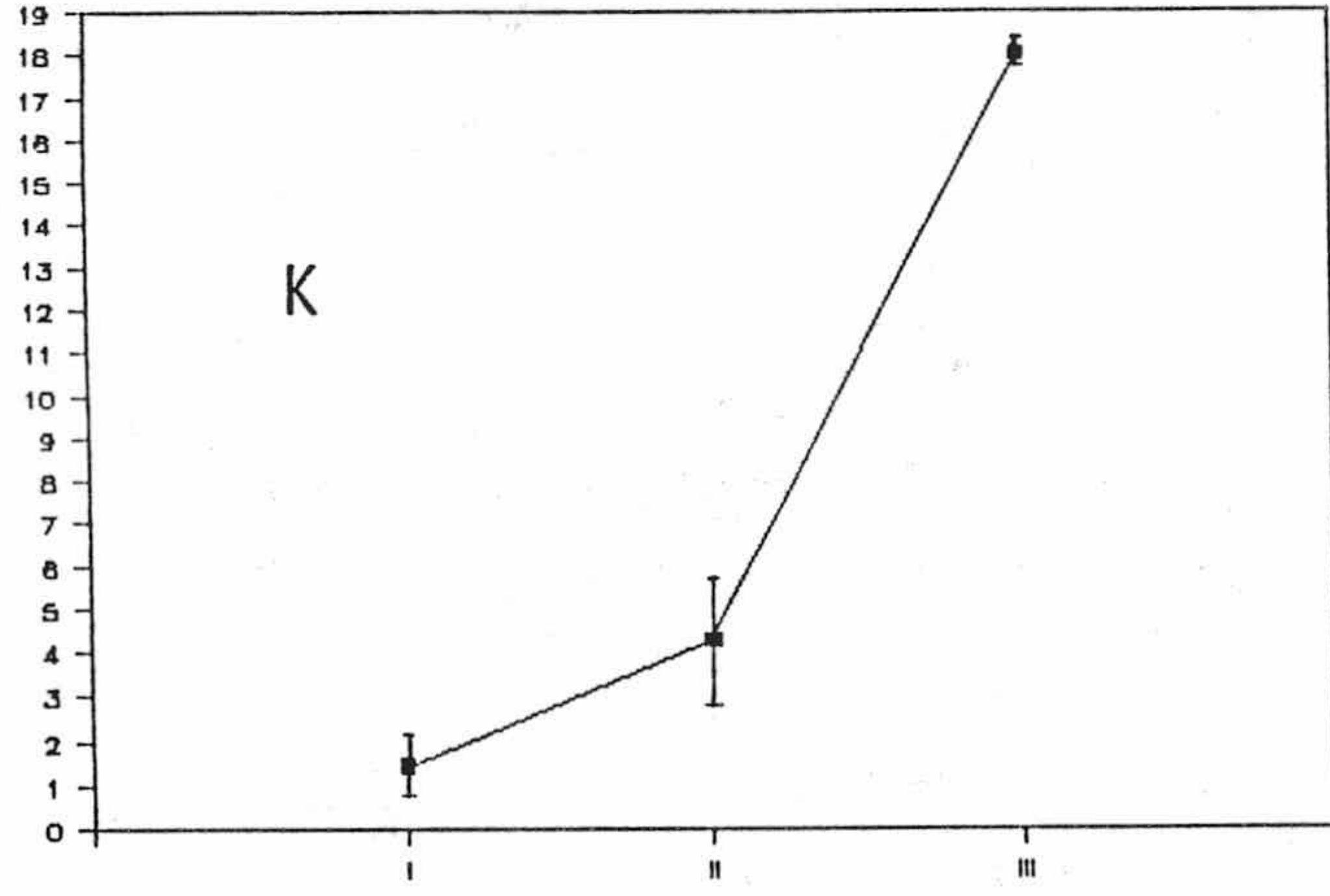
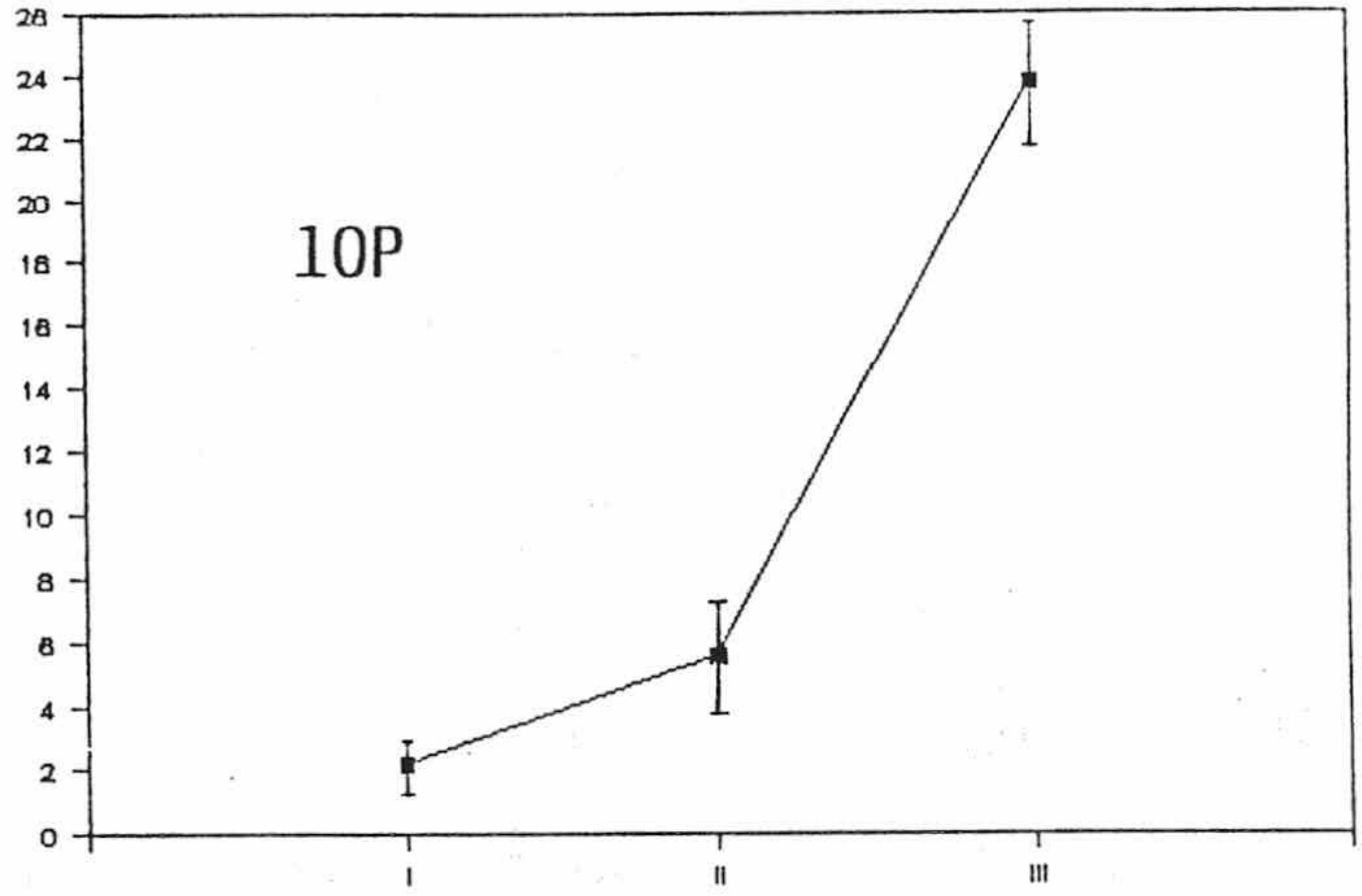
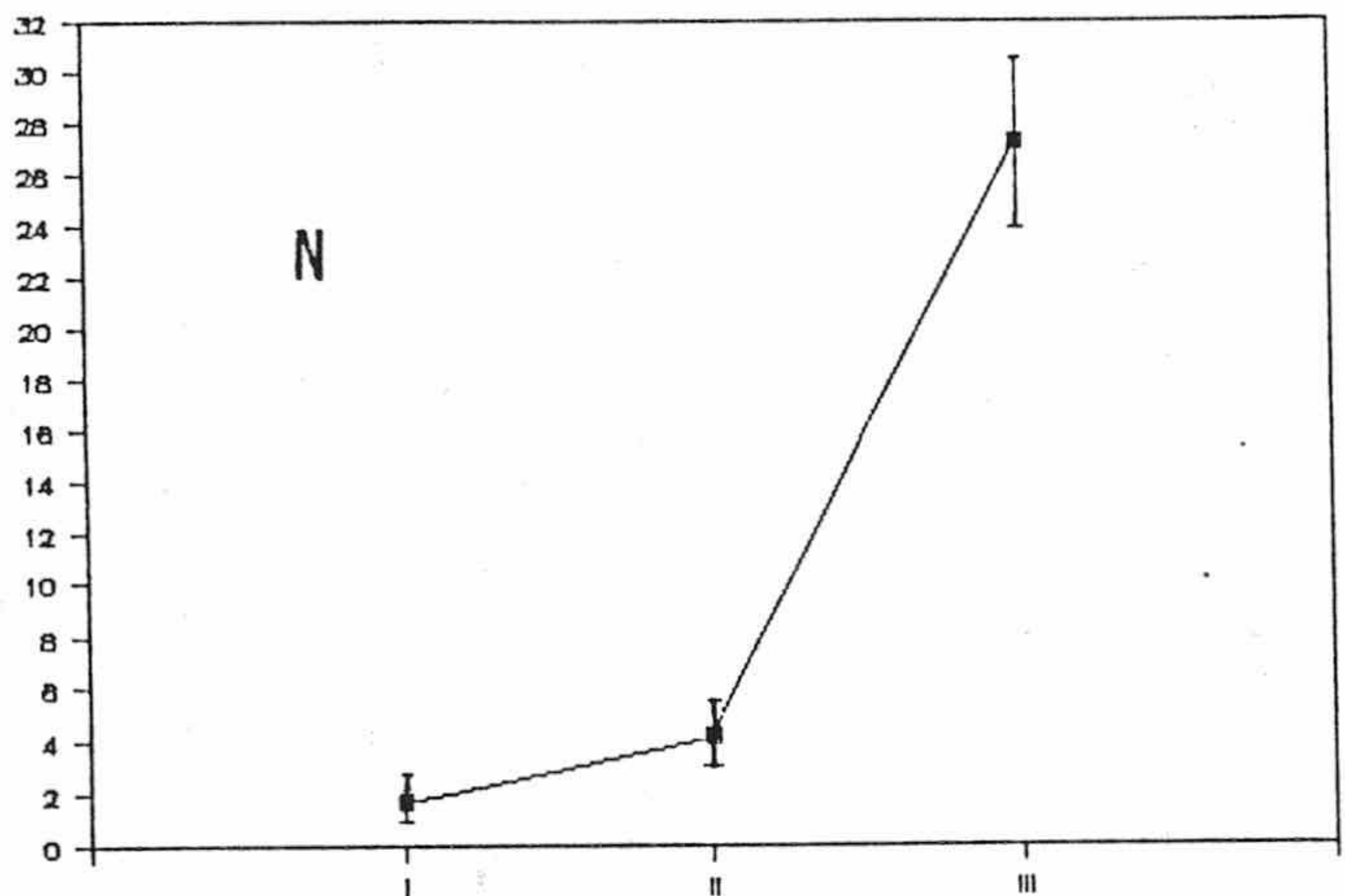


Figura nº 5. Evolución del contenido en macronutrientes en el fruto (mg).

En los micronutrientes (figura 4), la concentración de hierro baja claramente, mientras que Mg y Zn suben. Aparece un significativo antagonismo Fe-Zn (tabla 2), mientras que la variación de Mn no tiene significación.

4.4 ACUMULACION DE NUTRIENTES EN EL FRUTO

El contenido de nutrientes en el fruto (figuras 5 y 6) está fuertemente influido por el crecimiento de éste (figura 11), por lo que la tendencia en todos los casos es a acumularse, con crecimientos muy significativos (tabla 3).

Tabla nº 3. Valores de F y significación de la cantidad absoluta de nutrientes en el fruto.

	F	Significación
N	155,8	***
P	174,7	***
K	255,2	***
Ca	116,1	***
Mg	187,2	***
Fe	35,6	***
Mn	362,3	***
Zn	140,9	***
Cu	49,8	***
B	38,6	***

*** : $p < 0,001$

4.5 EFICIENCIA EN EL USO DE LOS NUTRIENTES

Algo semejante ocurre con la eficiencia (figuras 7 y 8), muy marcada por el rápido crecimiento del fruto. En todos los casos aumenta significativamente (tabla 4). La pendiente de la curva muestra una mayor eficiencia de N y B, que serían los que limitan el crecimiento, como ya ocurrió al considerar la eficiencia de los nutrientes en la hoja.

Aunque con tres puntos es muy difícil obtener una representación significativa e indicativa, en las figuras que relacionan la eficiencia con la concentración (nº 9 y 10) aparece como la eficiencia del K aumenta linealmente con la concentración, al contrario que Ca y Mg, que presentan una curva potencial descendente con valores óptimos en torno al 2% y 1,9% respectivamente. Lo mismo ocurre con el Fe, con un óptimo en 68 ppm.

El Zn, por otra parte, presenta una relación lineal, mientras que de los demás elementos no se puede afirmar nada con seguridad.

Tabla n° 4. Valores de F y significación de la eficiencia de los nutrientes en el fruto.

	F	Significación
N	71,5	***
10P	92,4	***
K	43,2	***
Ca	33,5	***
Mg	69,8	***
Fe	229,5	***
Mn	46,0	***
Zn	71,7	***
Cu	194,8	***
B	286,1	***

*** : $p < 0,0001$

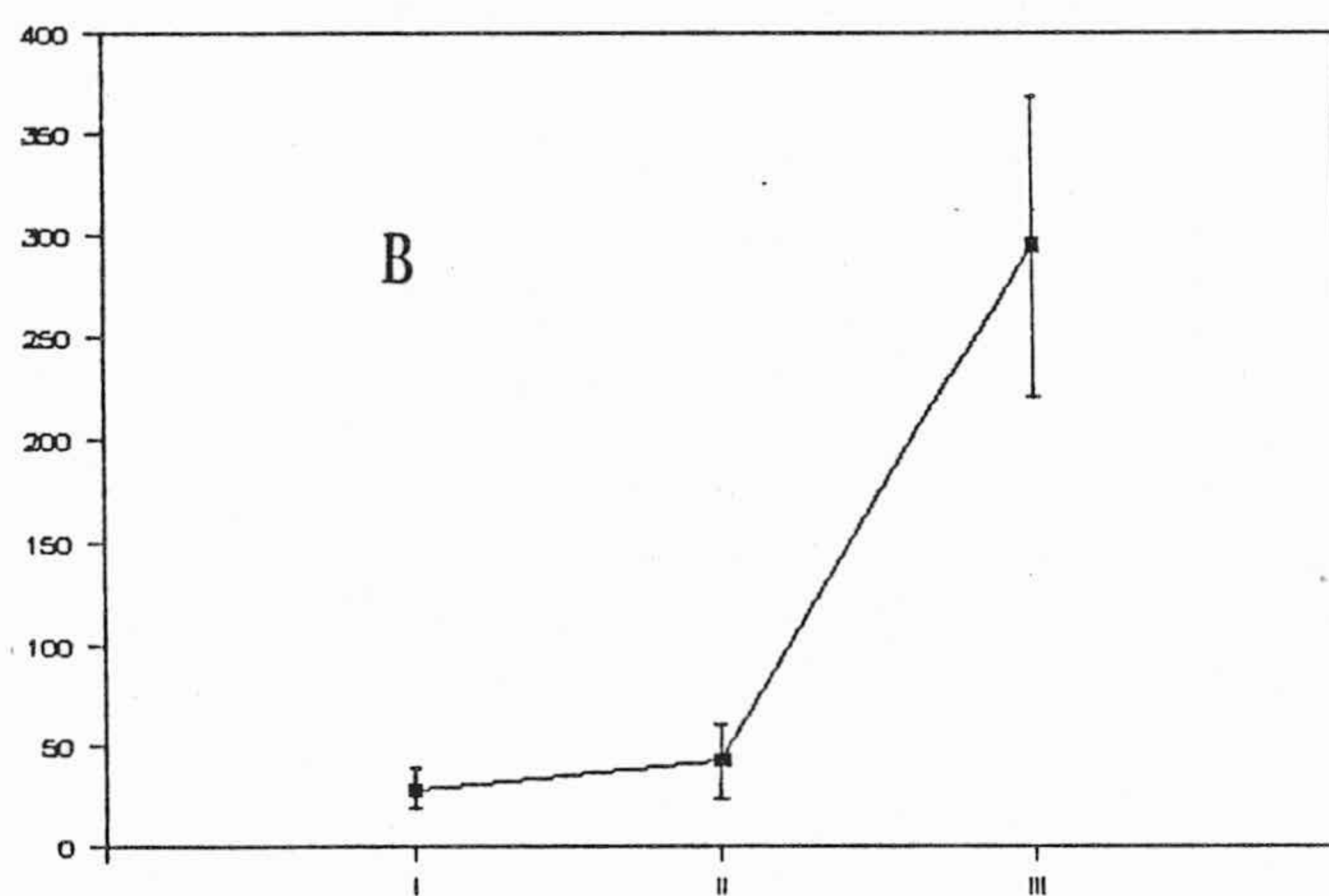
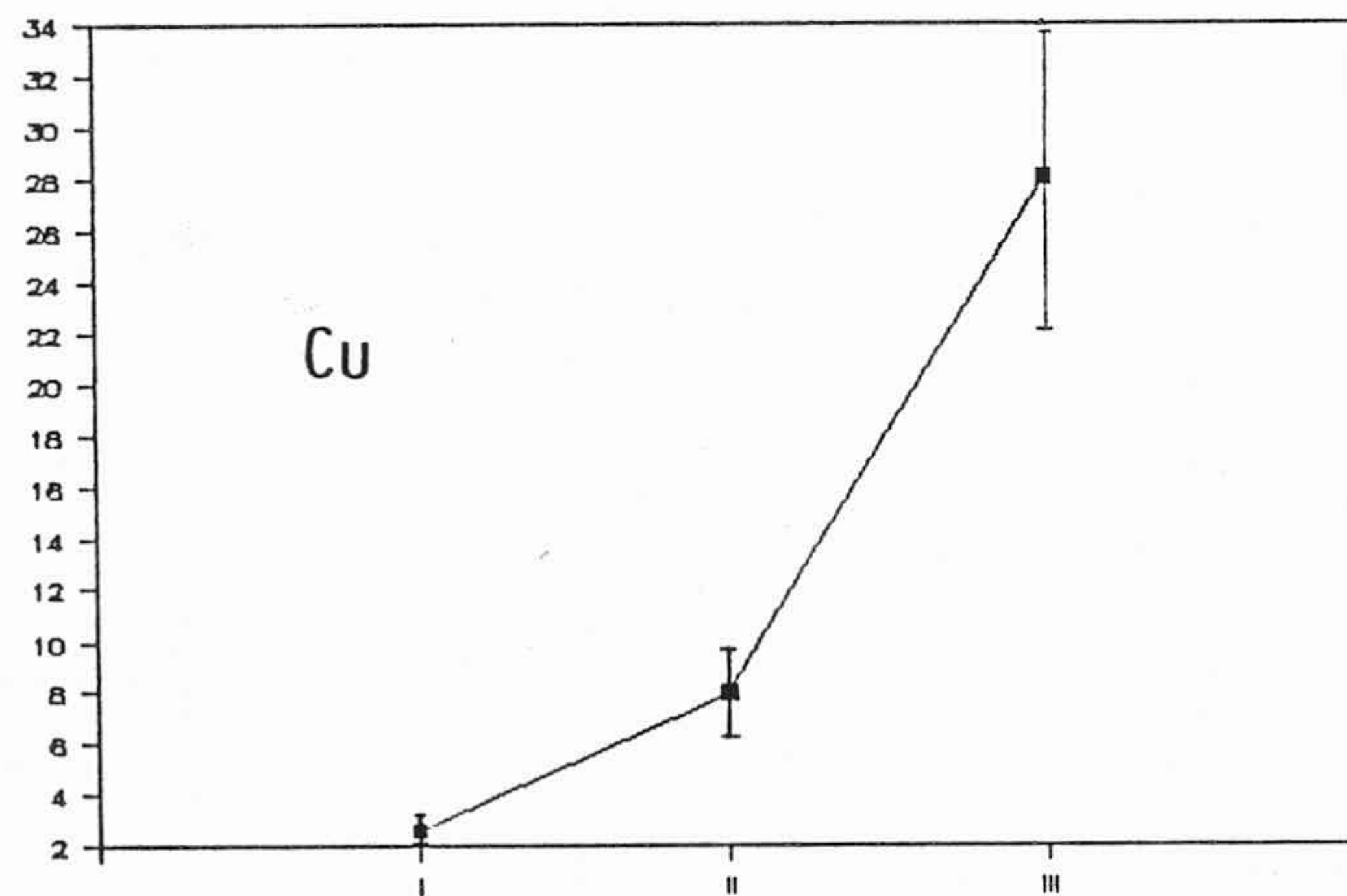
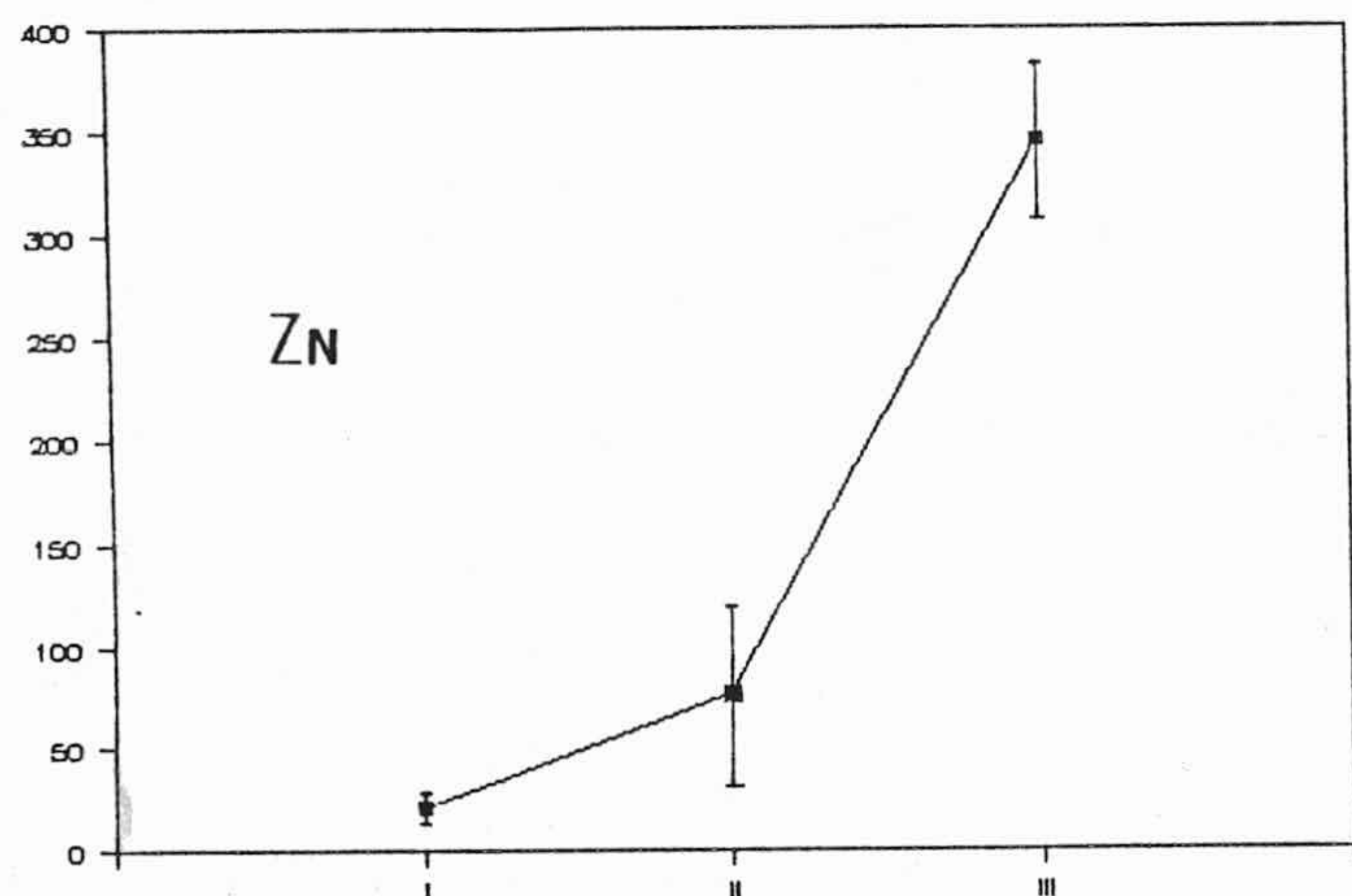
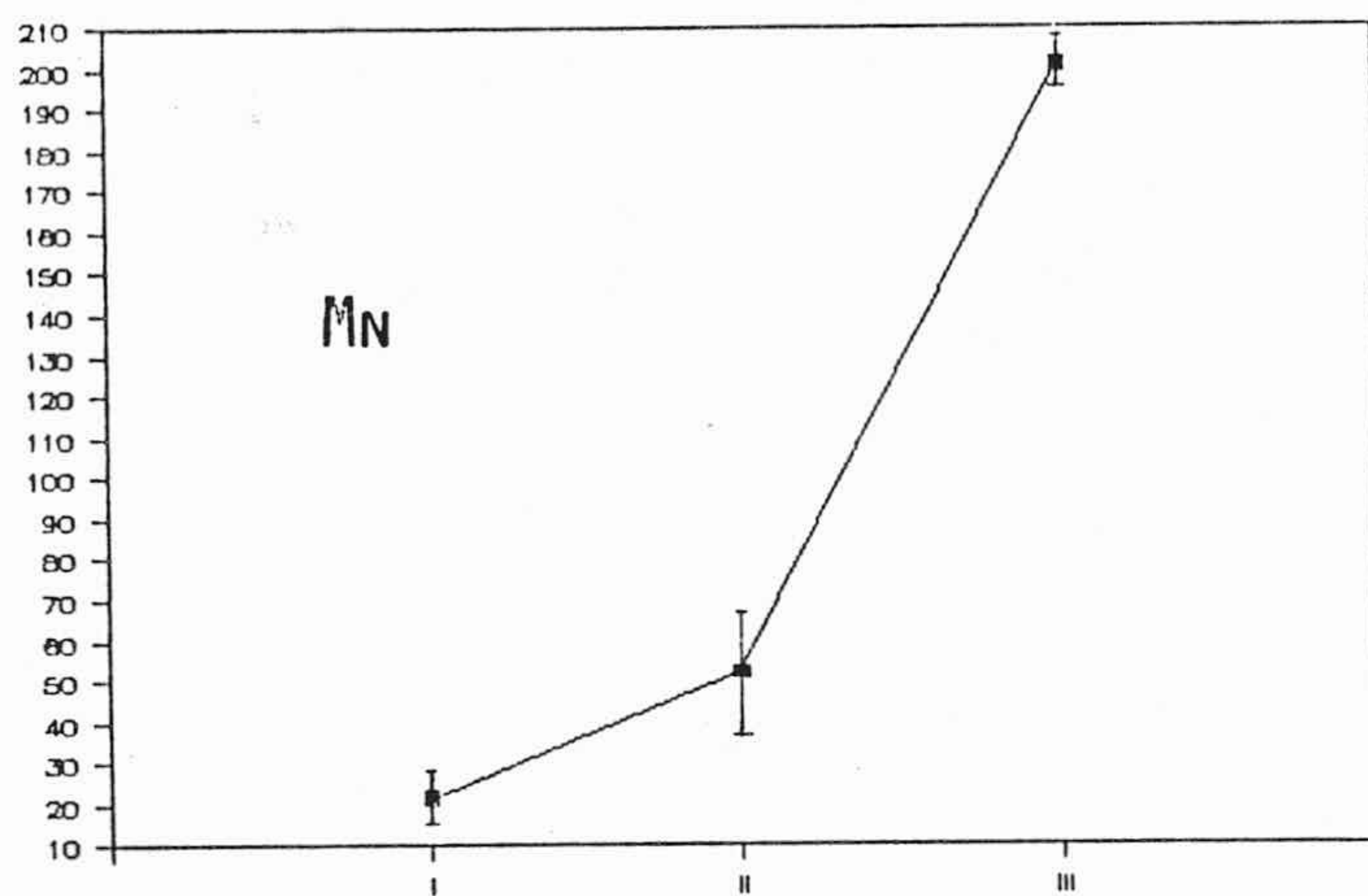
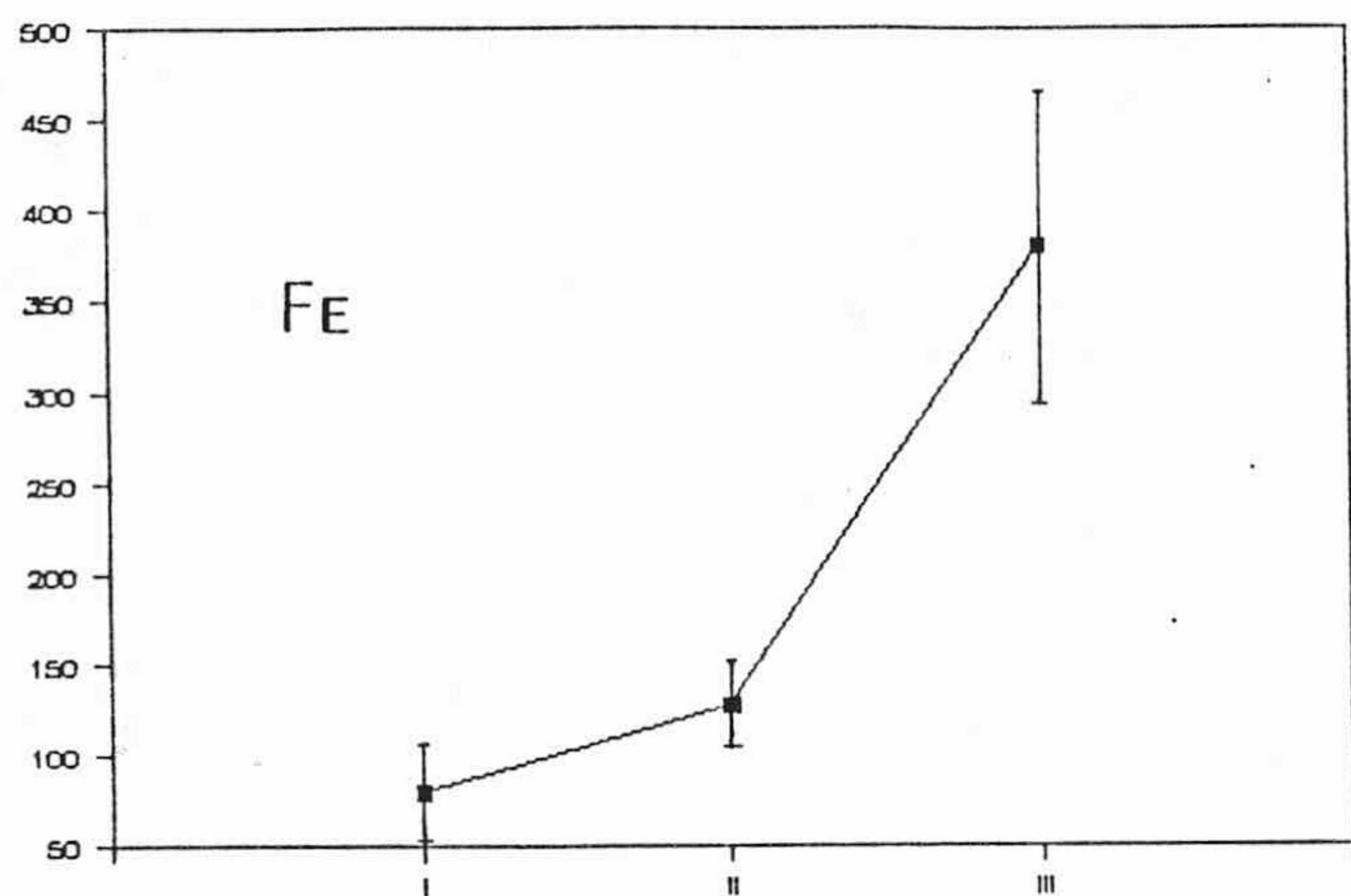


Figura nº 6. Evolución del contenido en micronutrientes (µg).

4.6 VARIACION DE LA NUTRICION DEL FRUTO CON EL TIEMPO

En la figura 12 y siguientes se puede apreciar cómo varía la concentración sobre materia seca de los nutrientes en el fruto, a medida que avanza la estación.

En los frutos más pequeños, el N está por debajo del nivel de N en hoja, mientras que en el fruto maduro se aproxima más a esa concentración. El descenso de N en hoja se nota también en los frutos, que tienen una concentración más baja en la segunda muestra. La variación es mínima en el fruto maduro. En los frutos del campo B, la concentración en los dos tipos de frutos de los que se tienen datos es más baja que en el otro campo.

Algo parecido ocurre en el fósforo, siendo el descenso particularmente acusado en los frutos más jóvenes. Sin embargo su concentración está muy por encima de la de la hoja, lo que indica una acumulación activa de este elemento en el fruto.

La concentración de K de la segunda muestra es también inferior a la de la primera y ambas están ligeramente por debajo de la de la hoja; el nivel es, sin embargo, bastante alto, y puede explicar el descenso de K que se produce en la hoja, ante la demanda -importante en valor absoluto- del

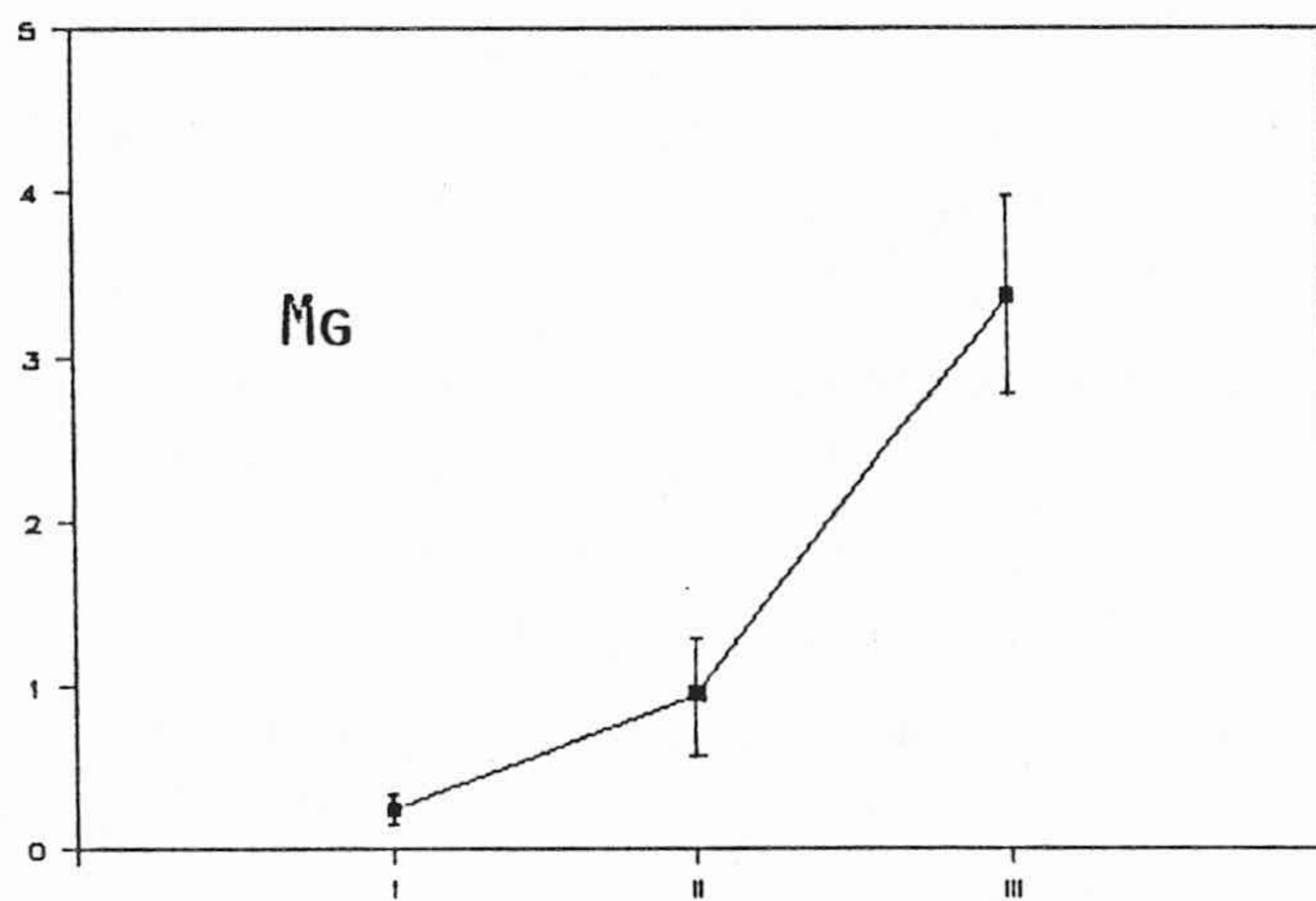
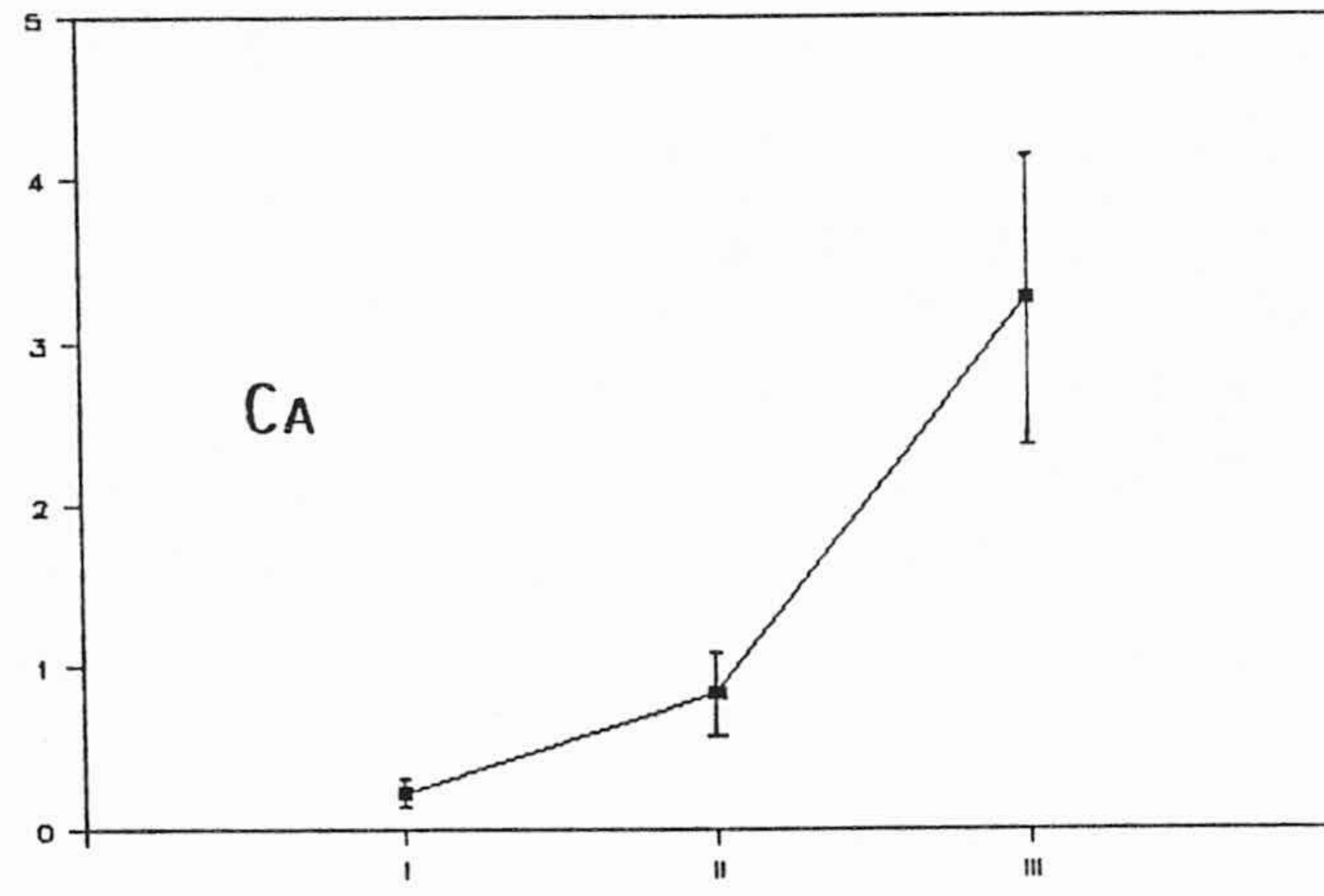
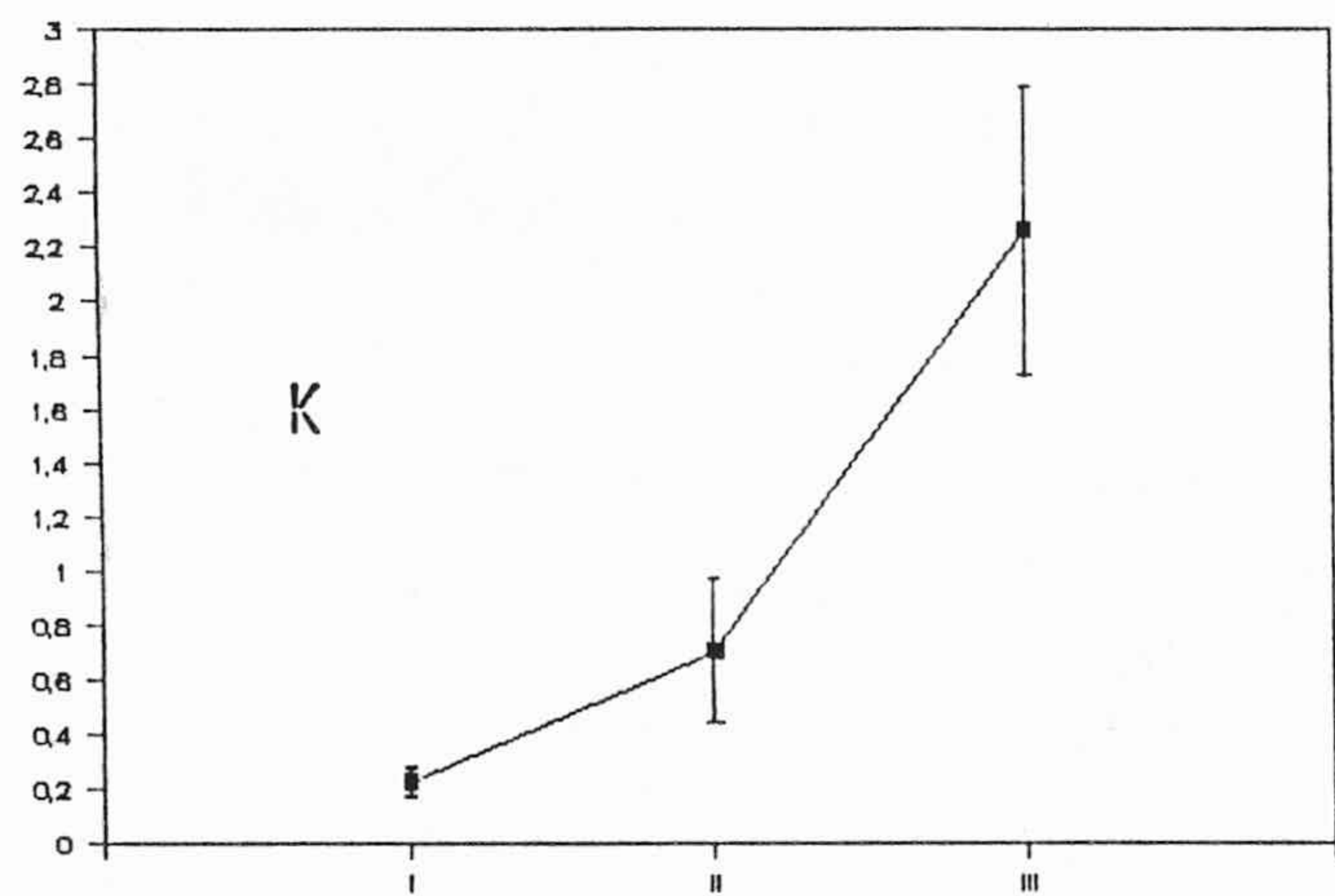
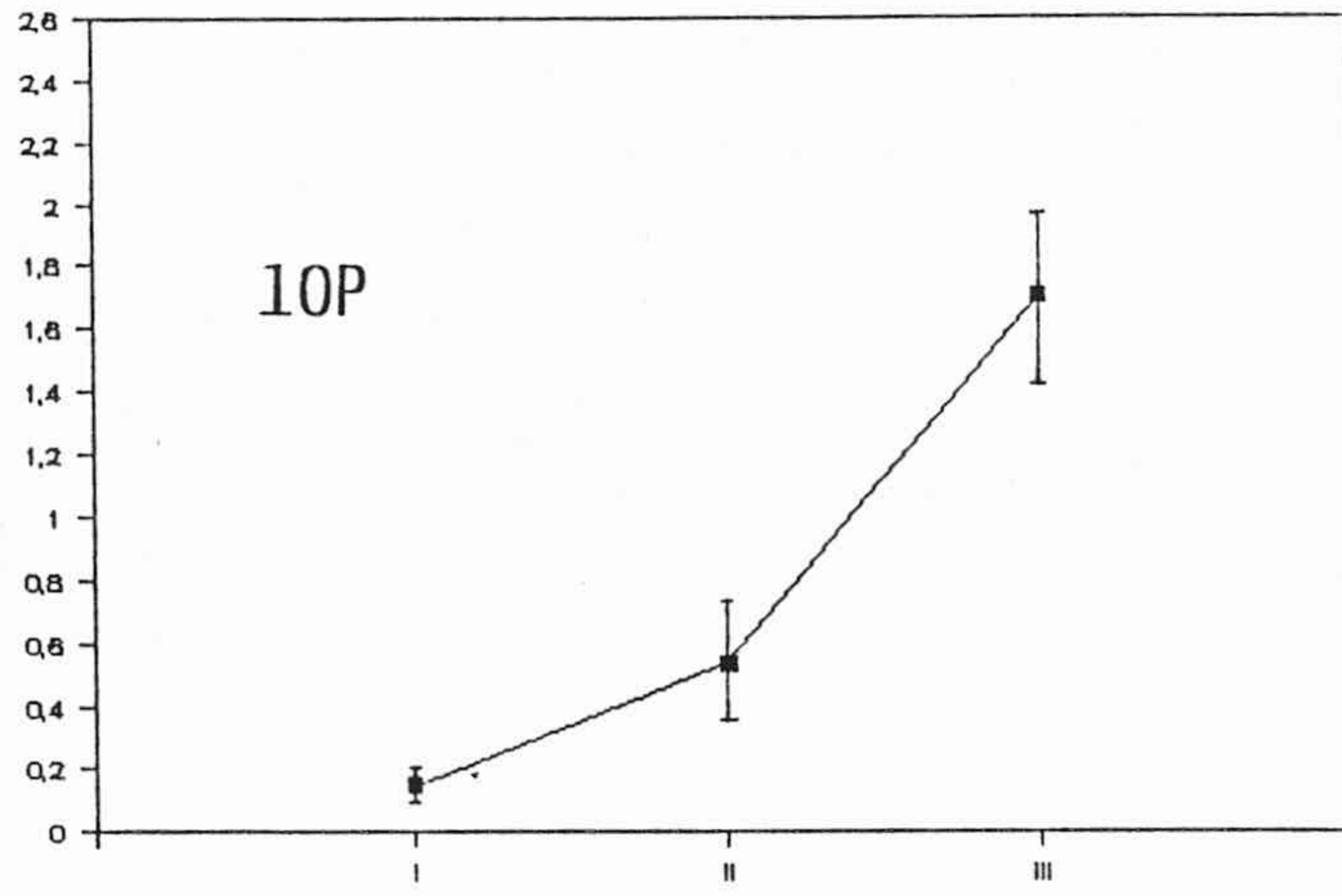
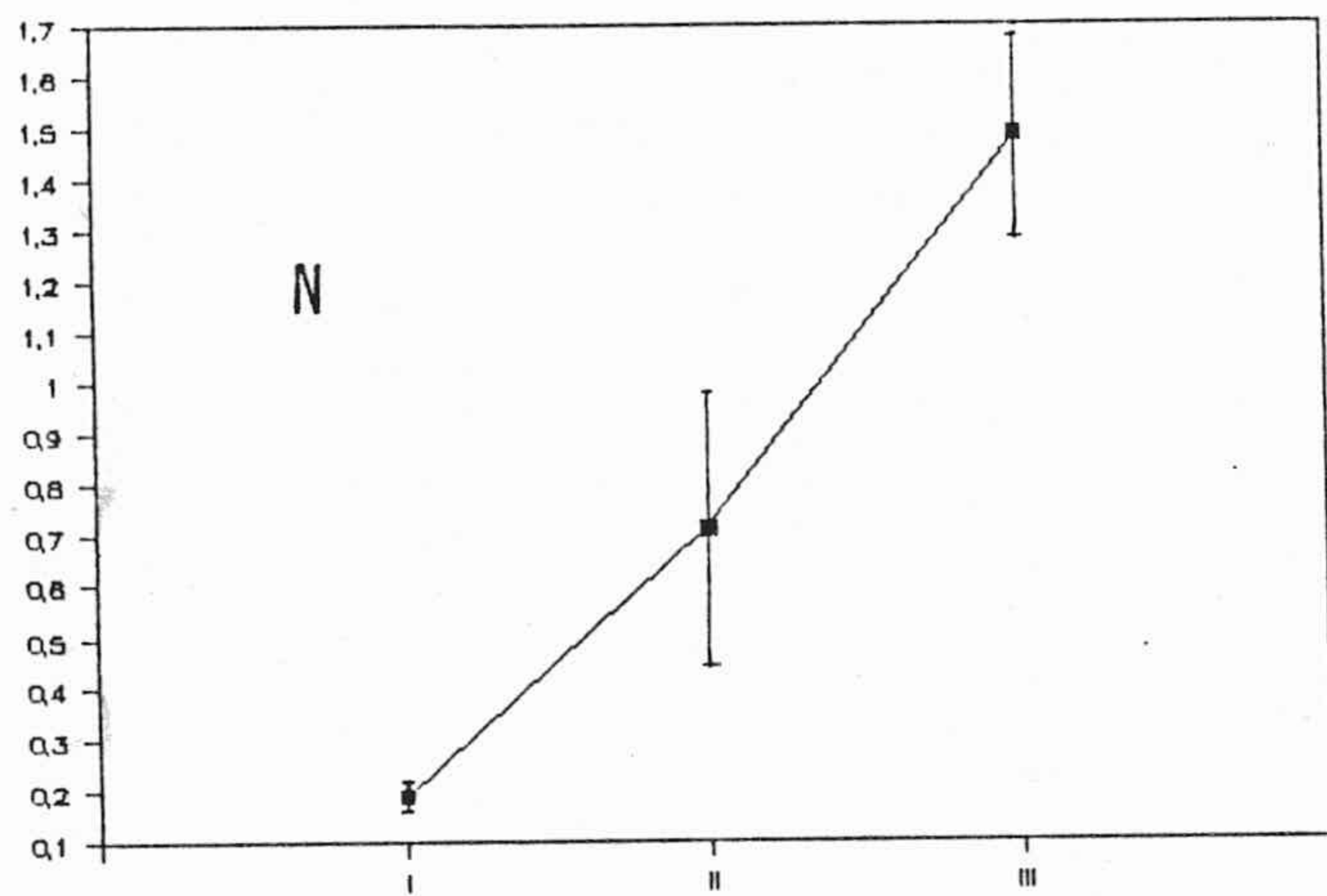


Figura nº 7. Eficiencia en el uso de los nutrientes (en ordenadas) en los tres estadios de maduración del fruto.

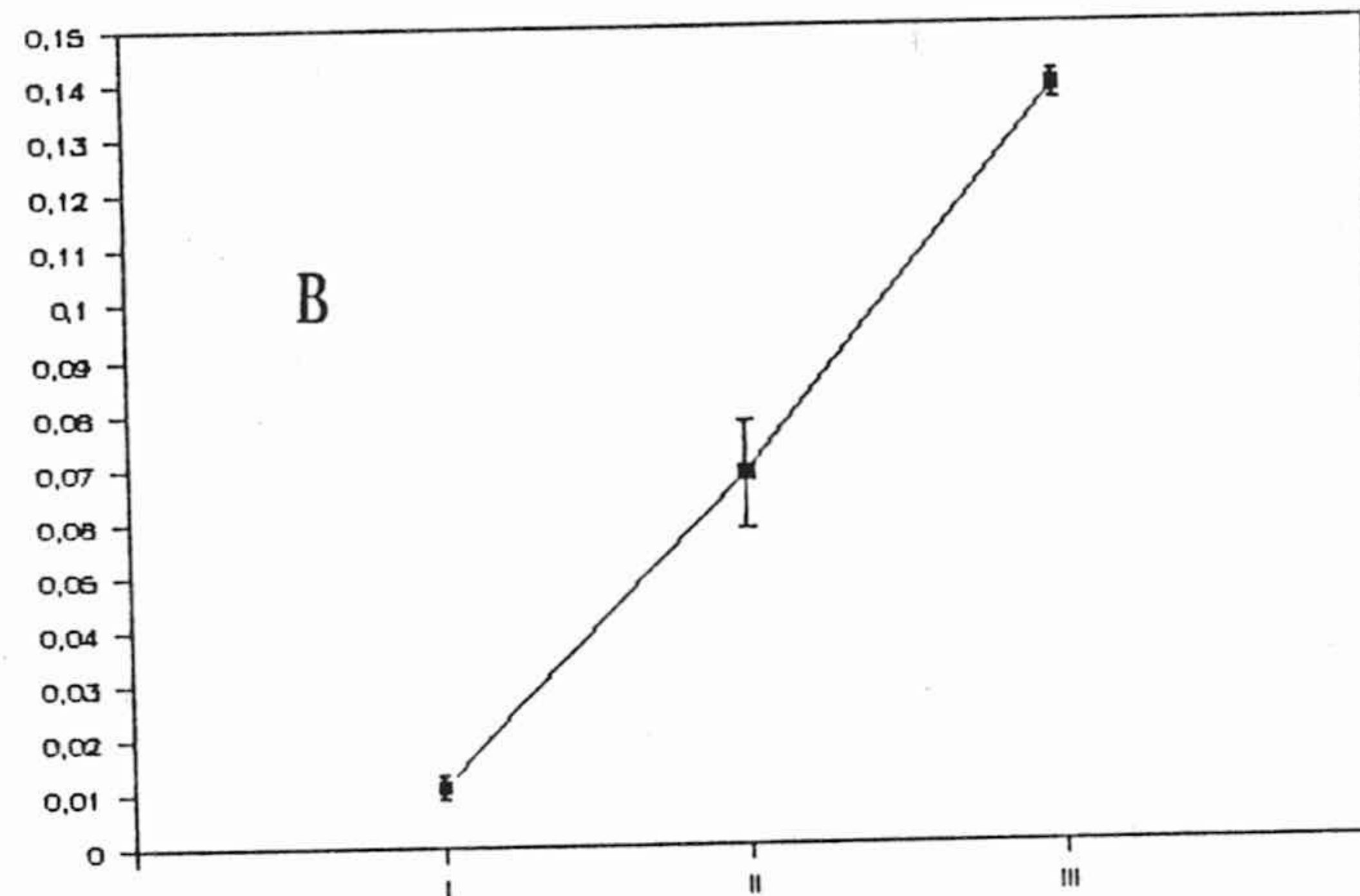
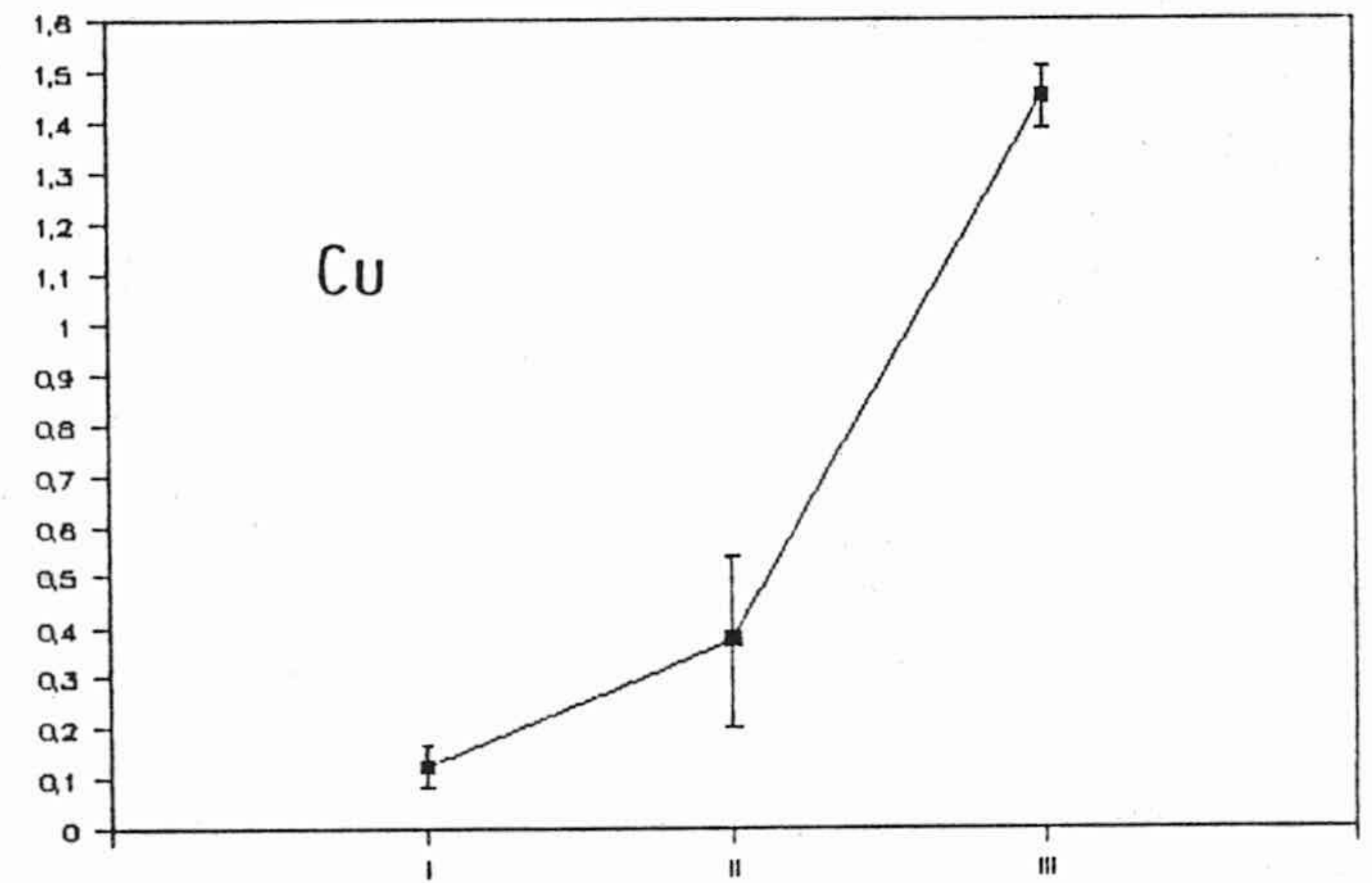
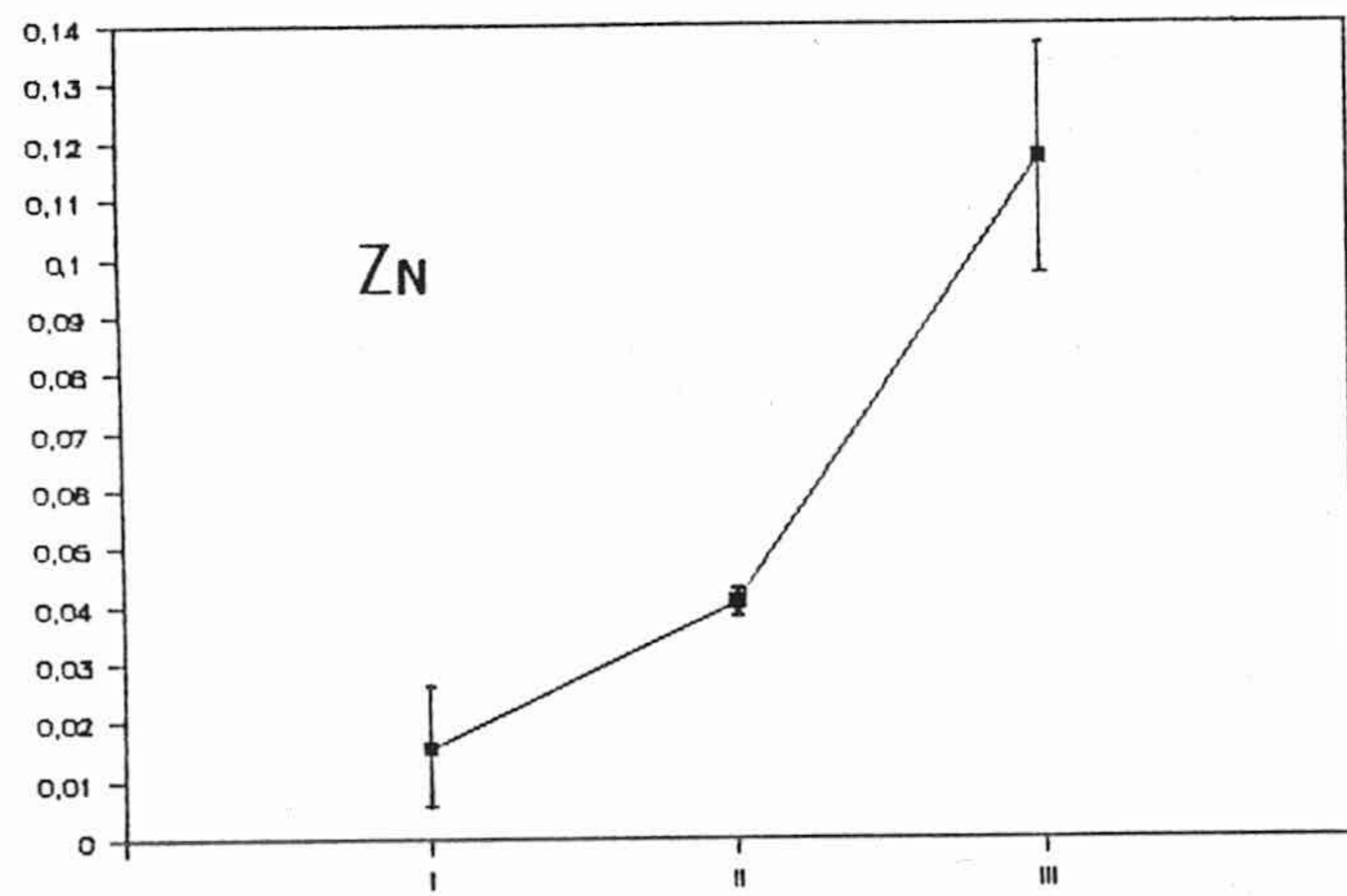
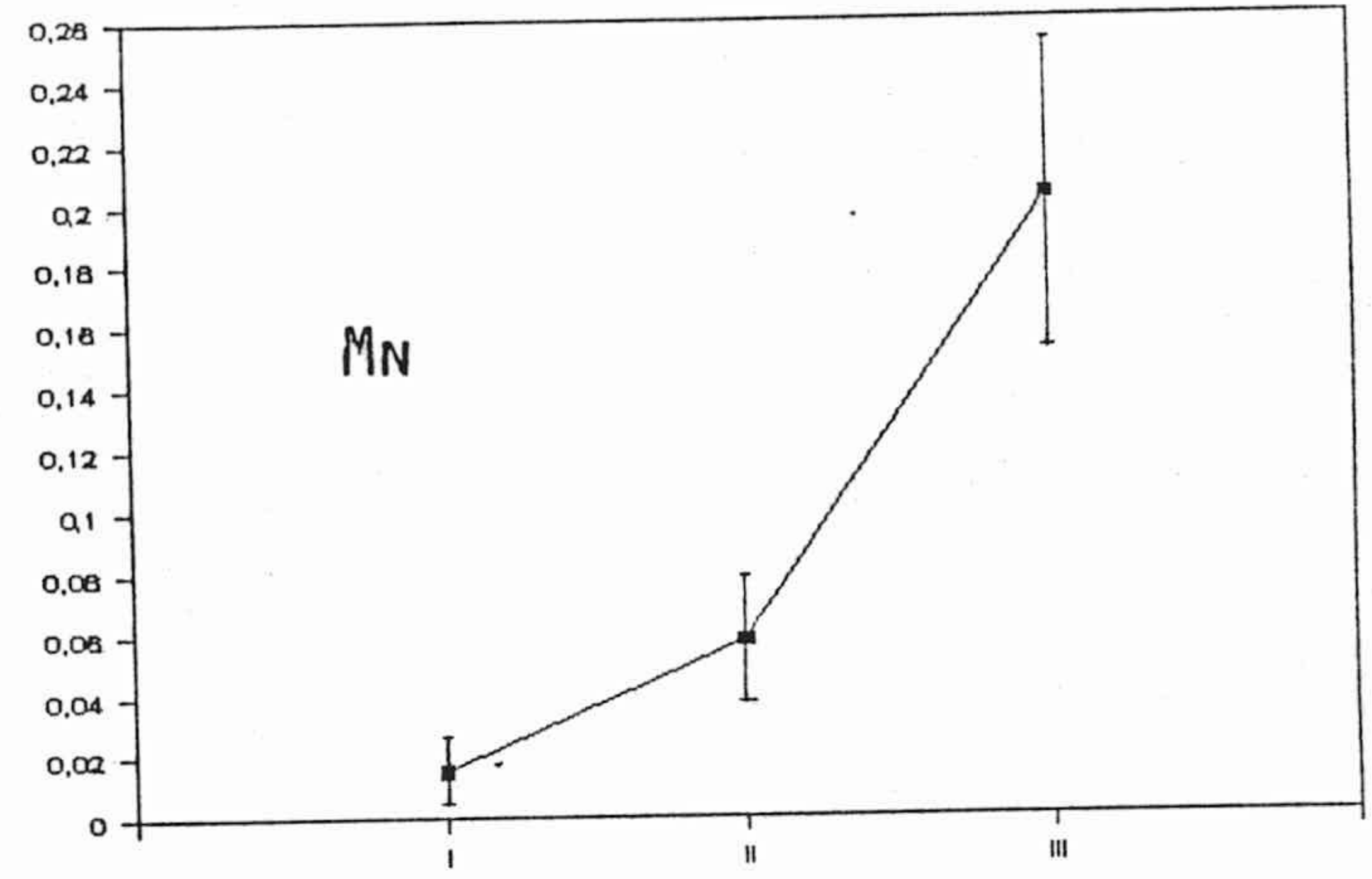
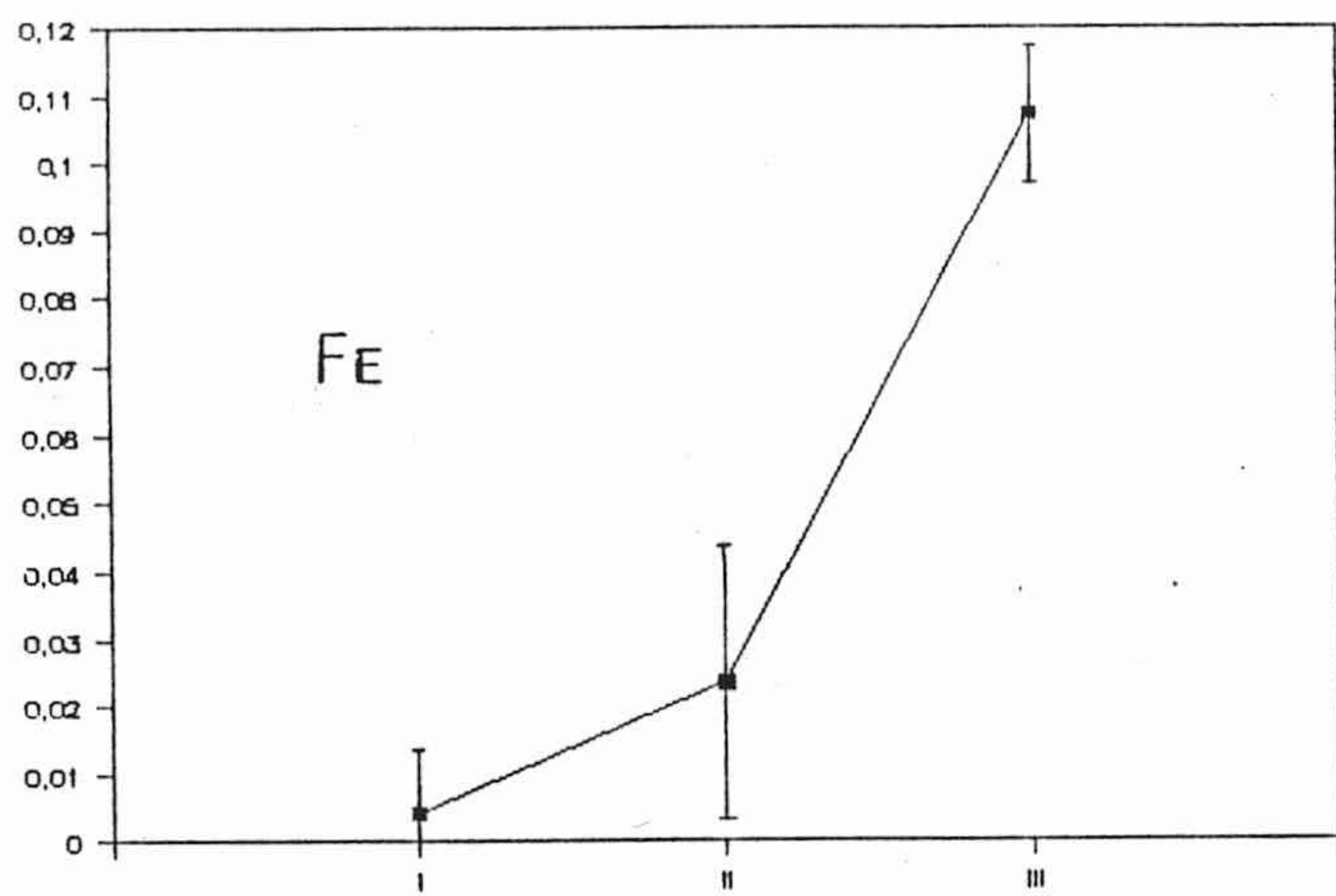


Figura n° 8. Eficiencia en el uso de los micronutrientes.

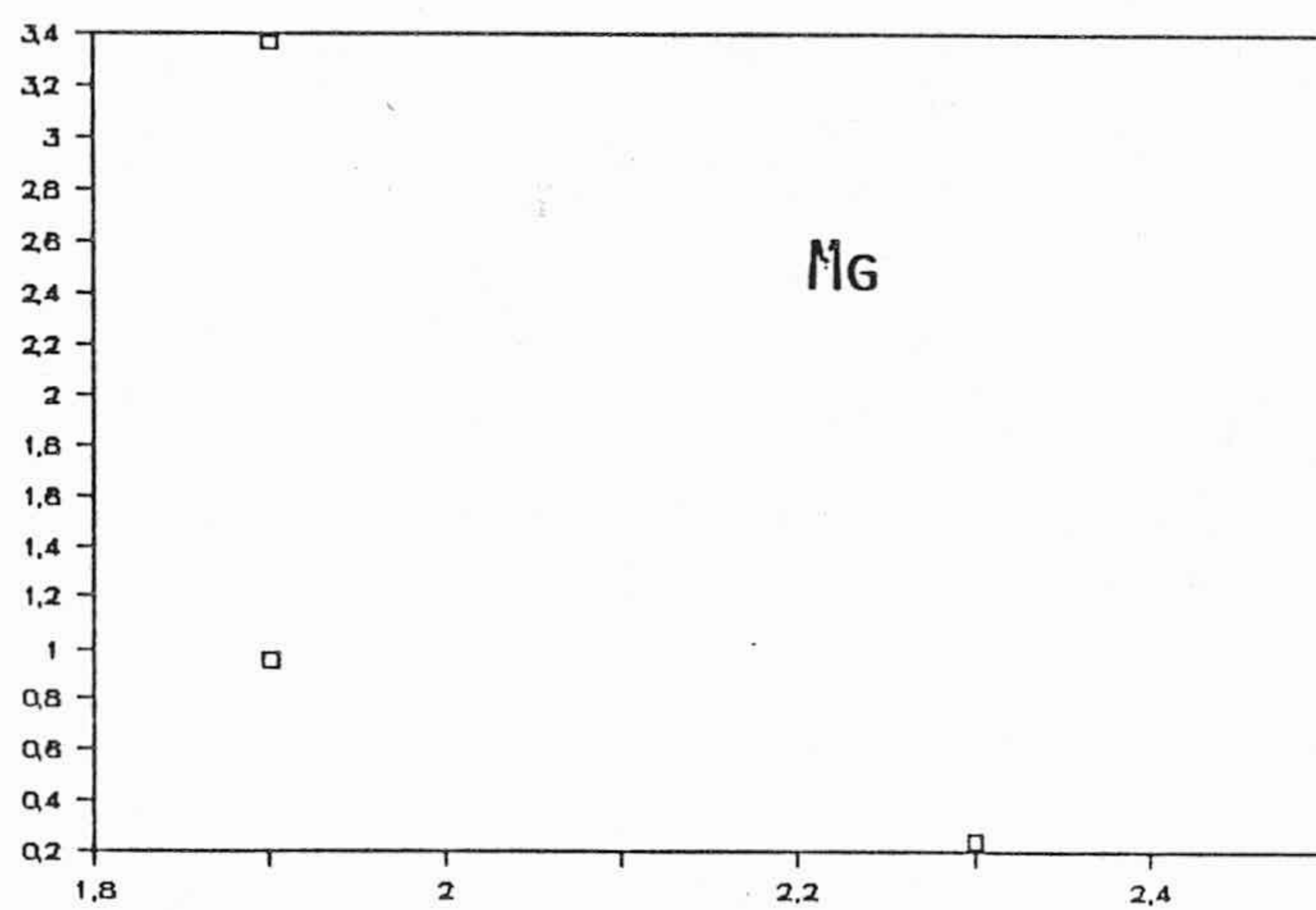
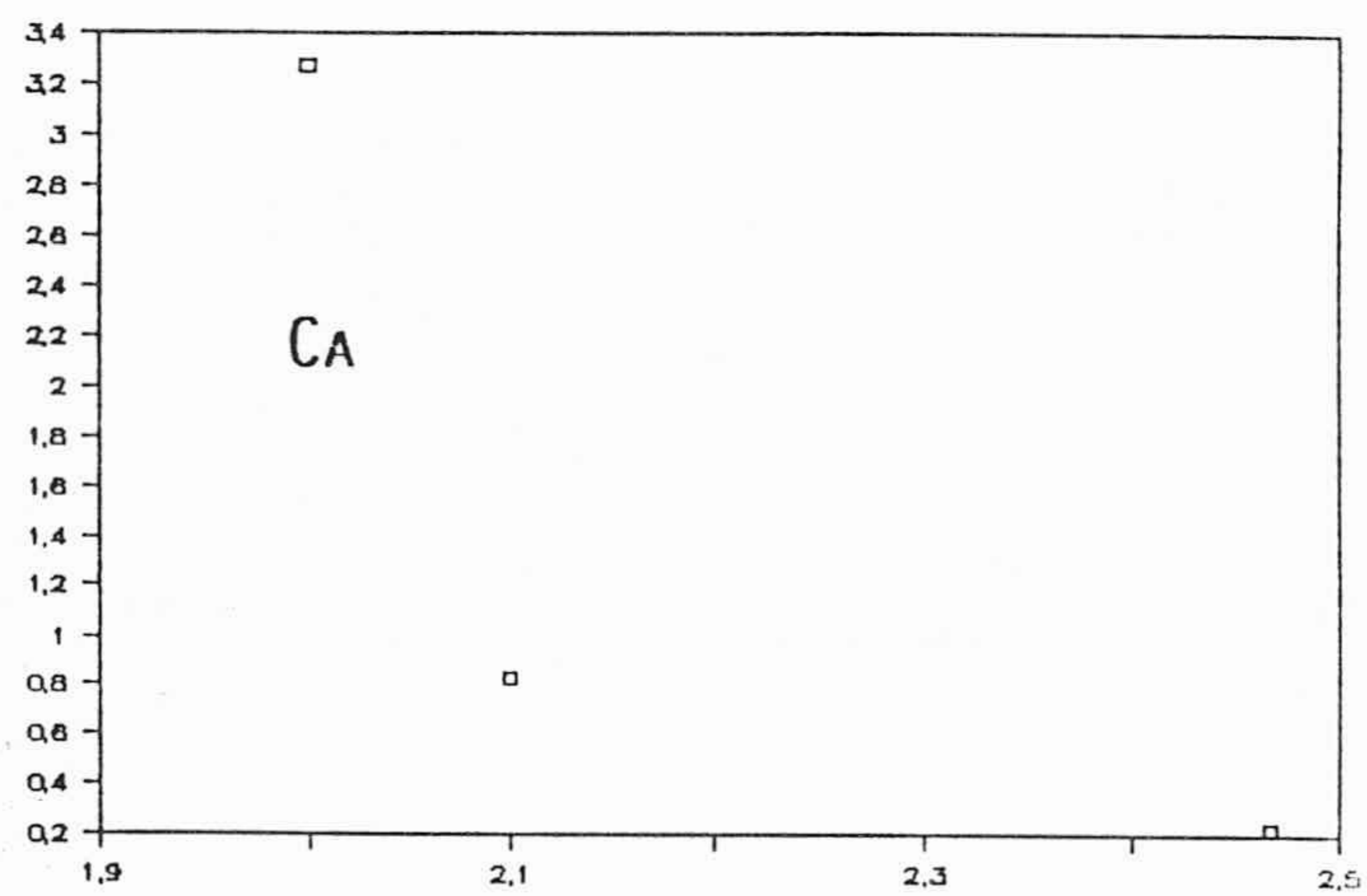
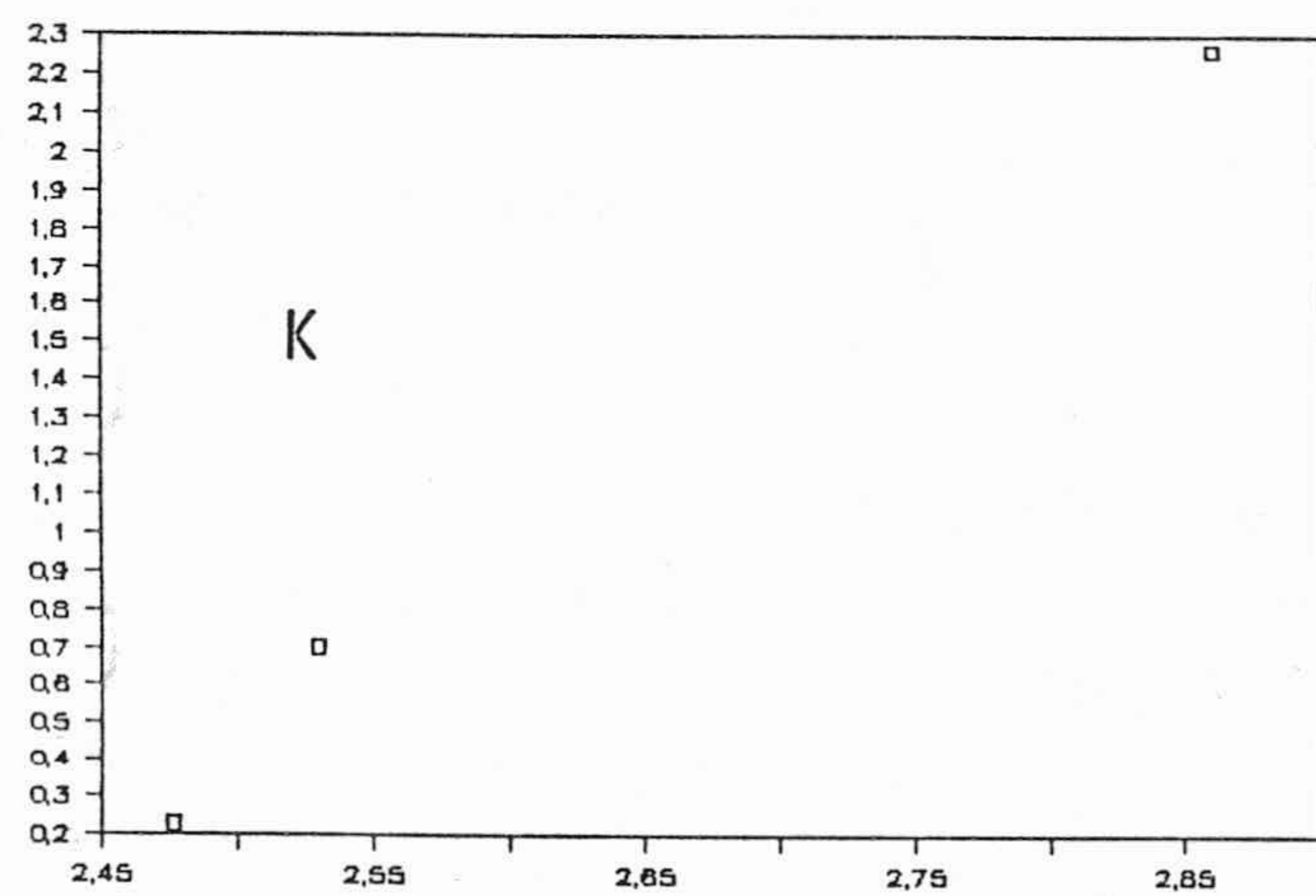
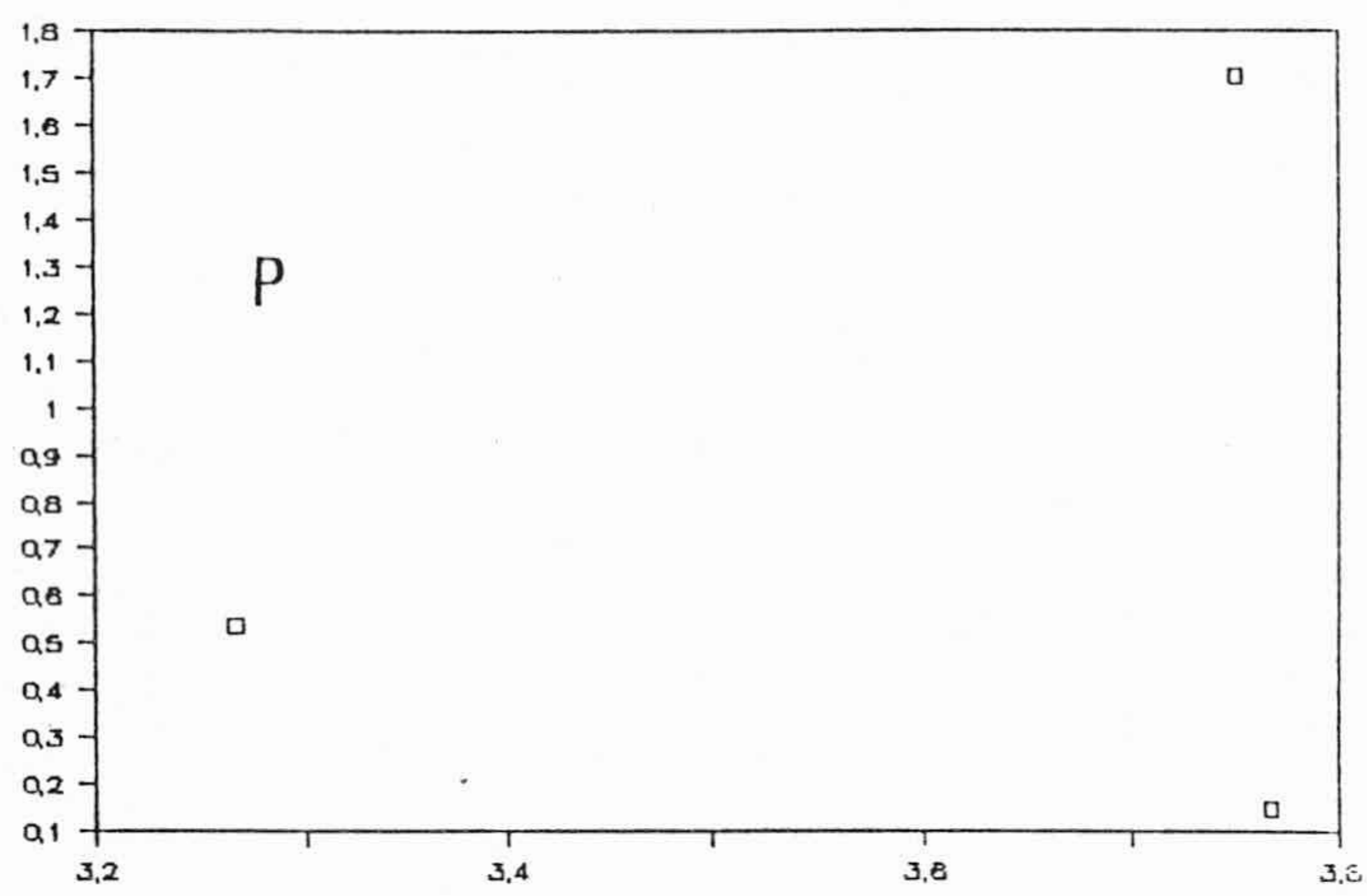
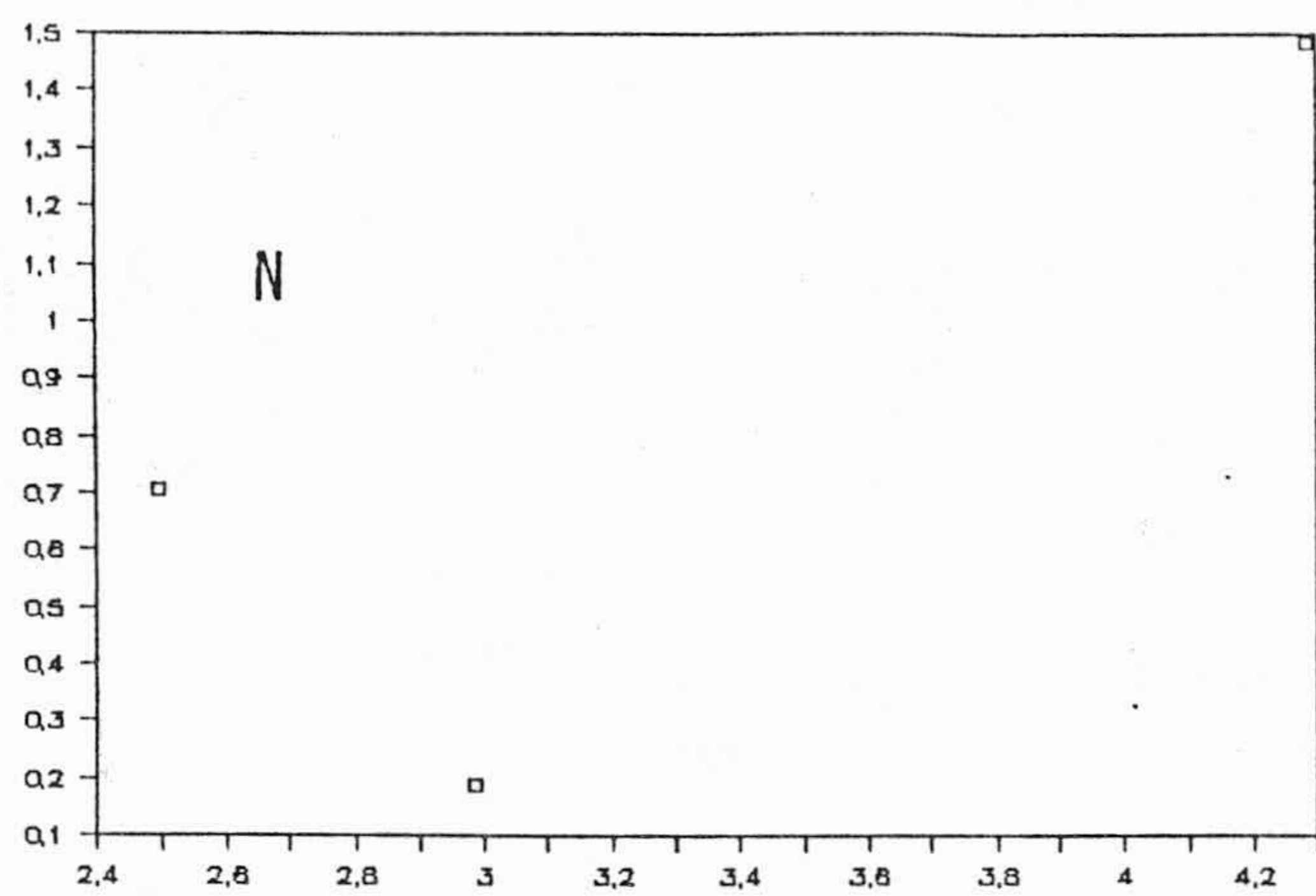


Figura nº 9. Relación entre eficiencia y concentración en el fruto.

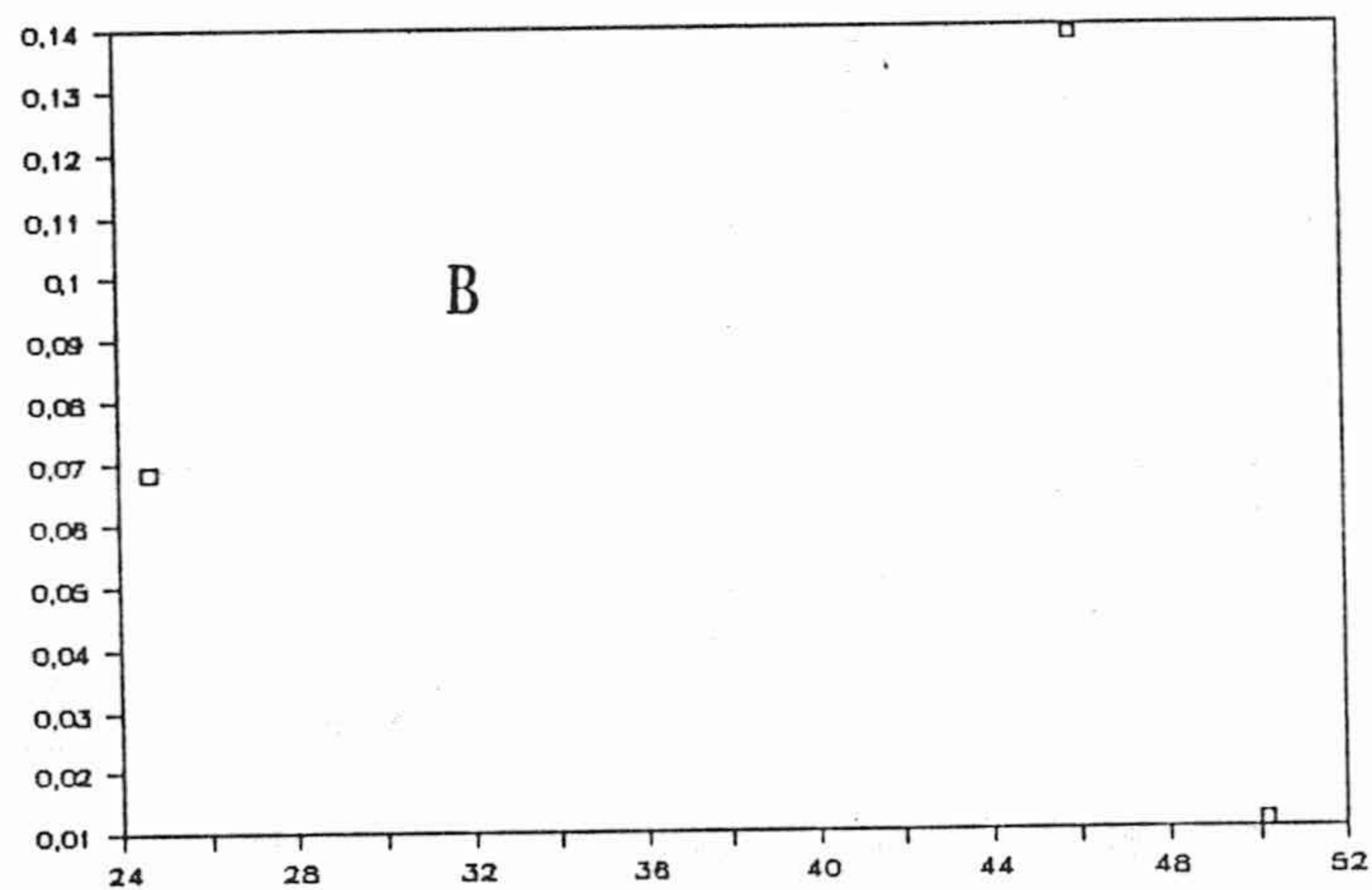
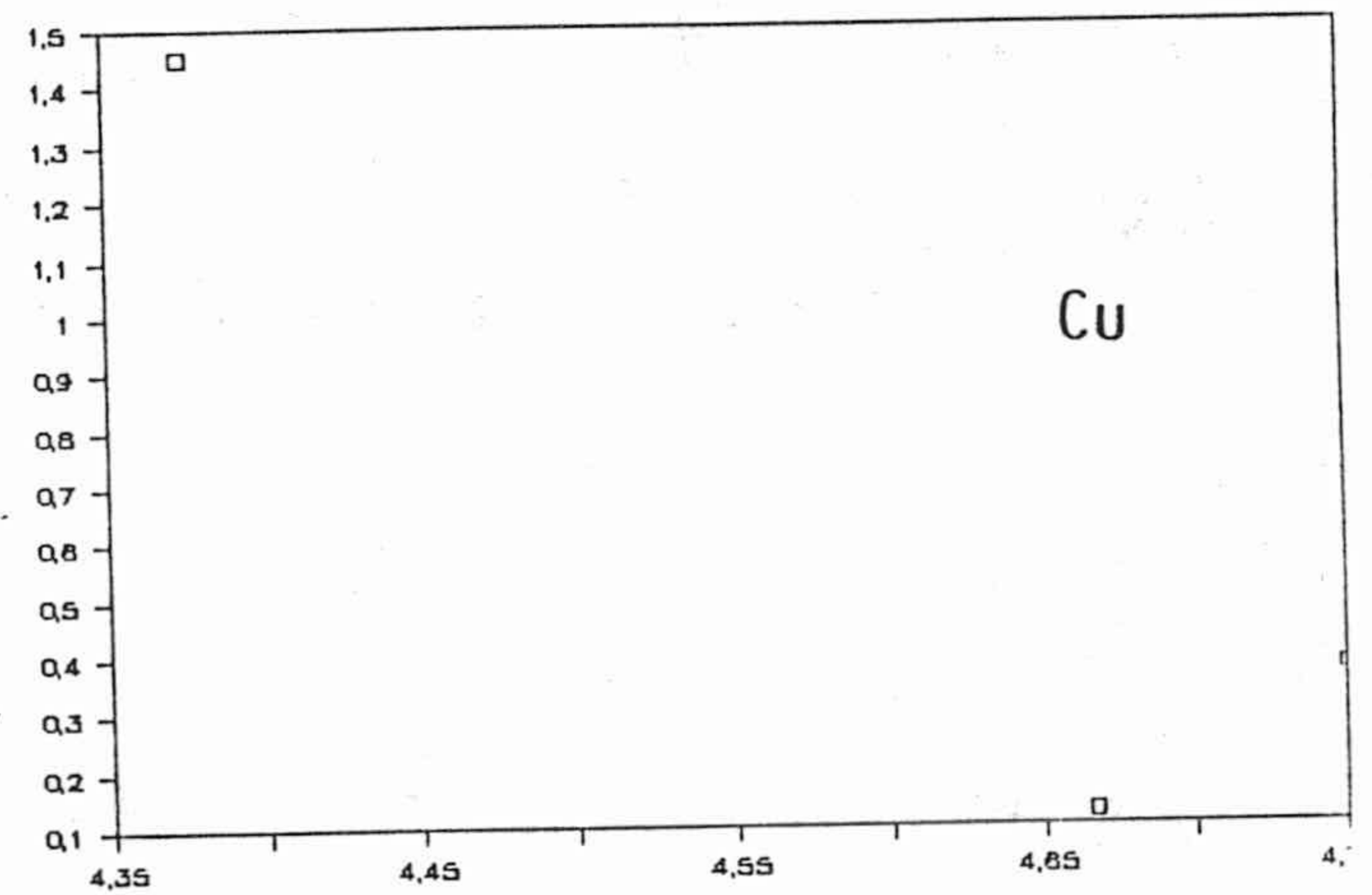
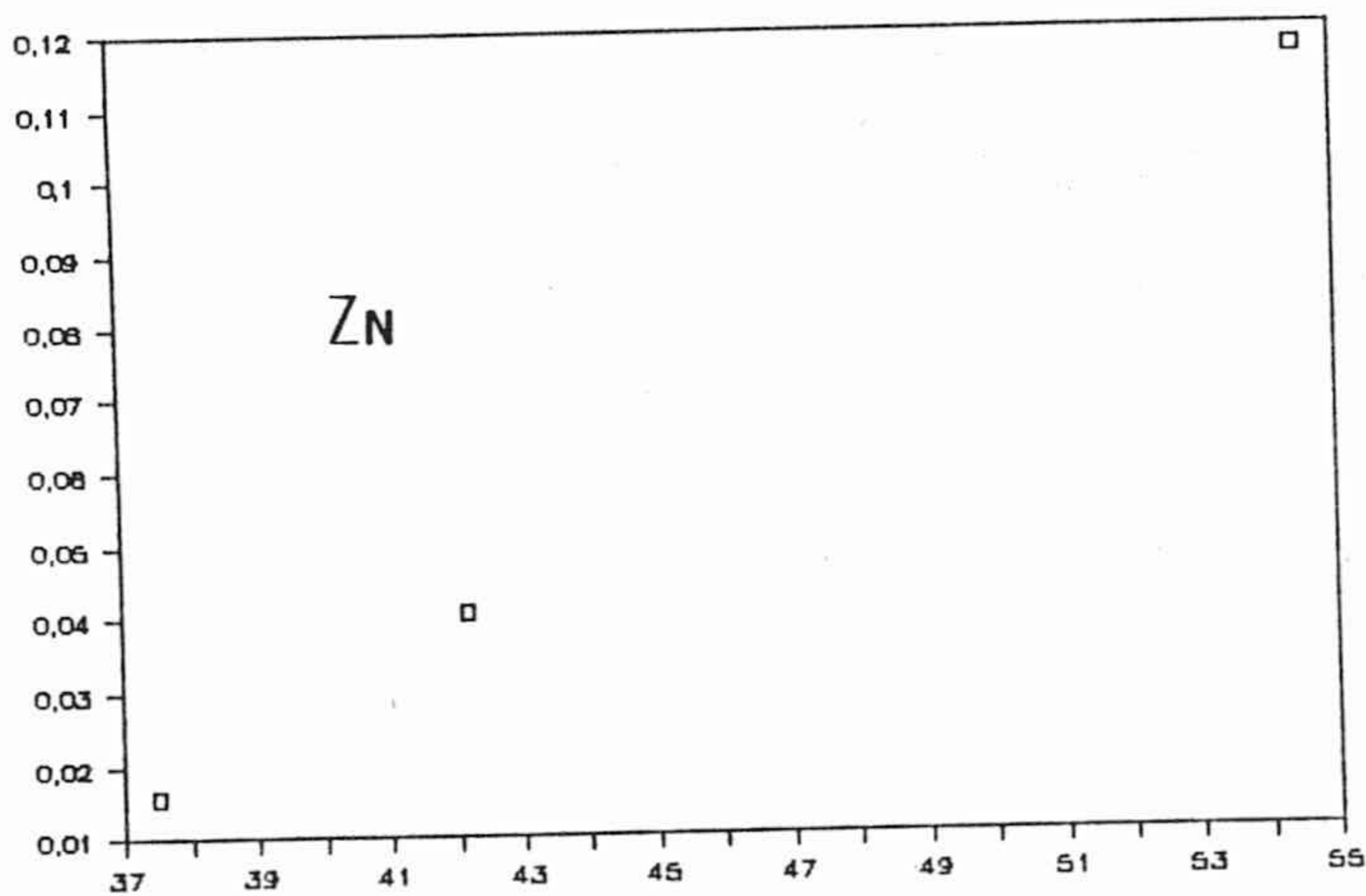
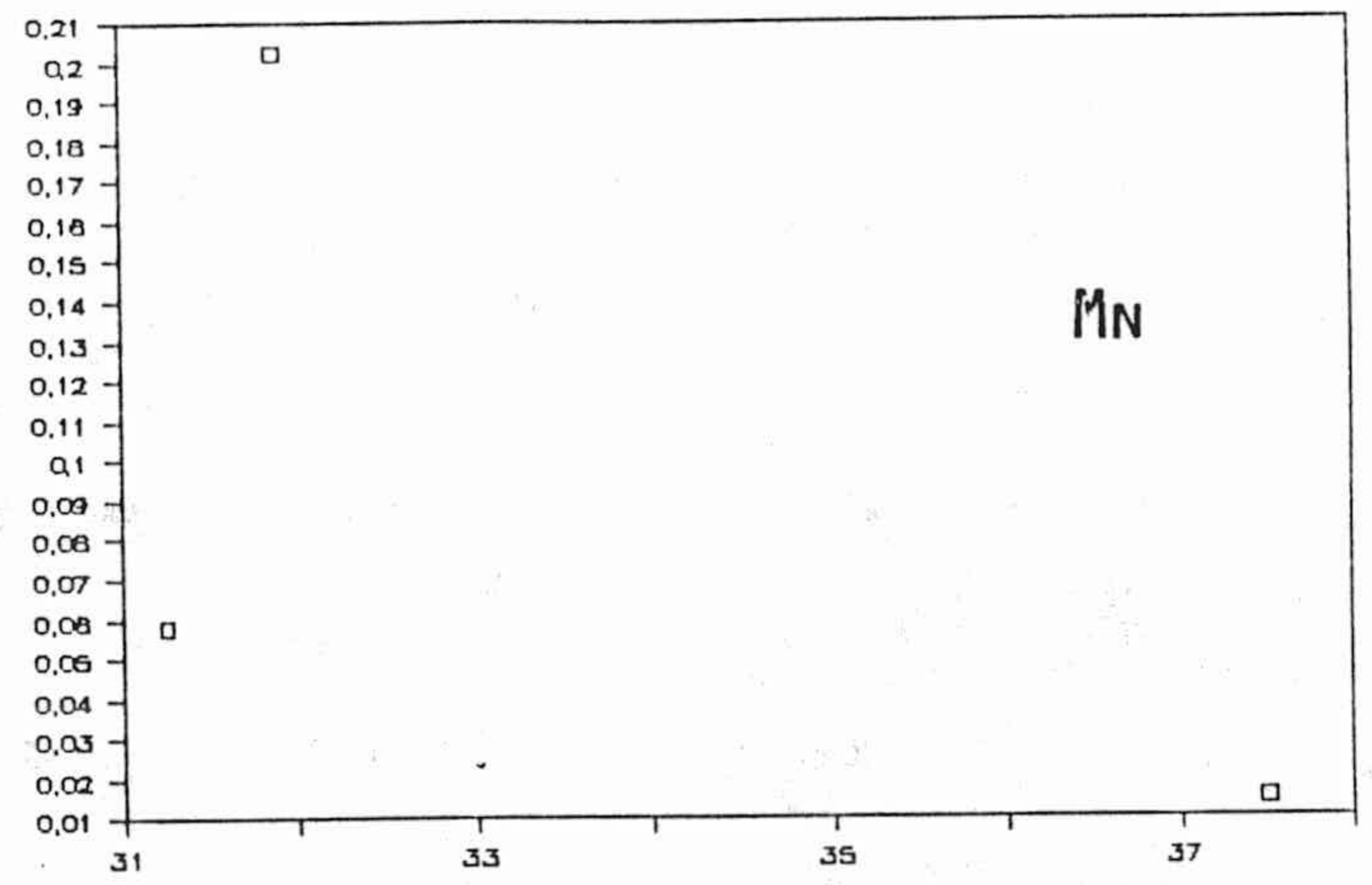
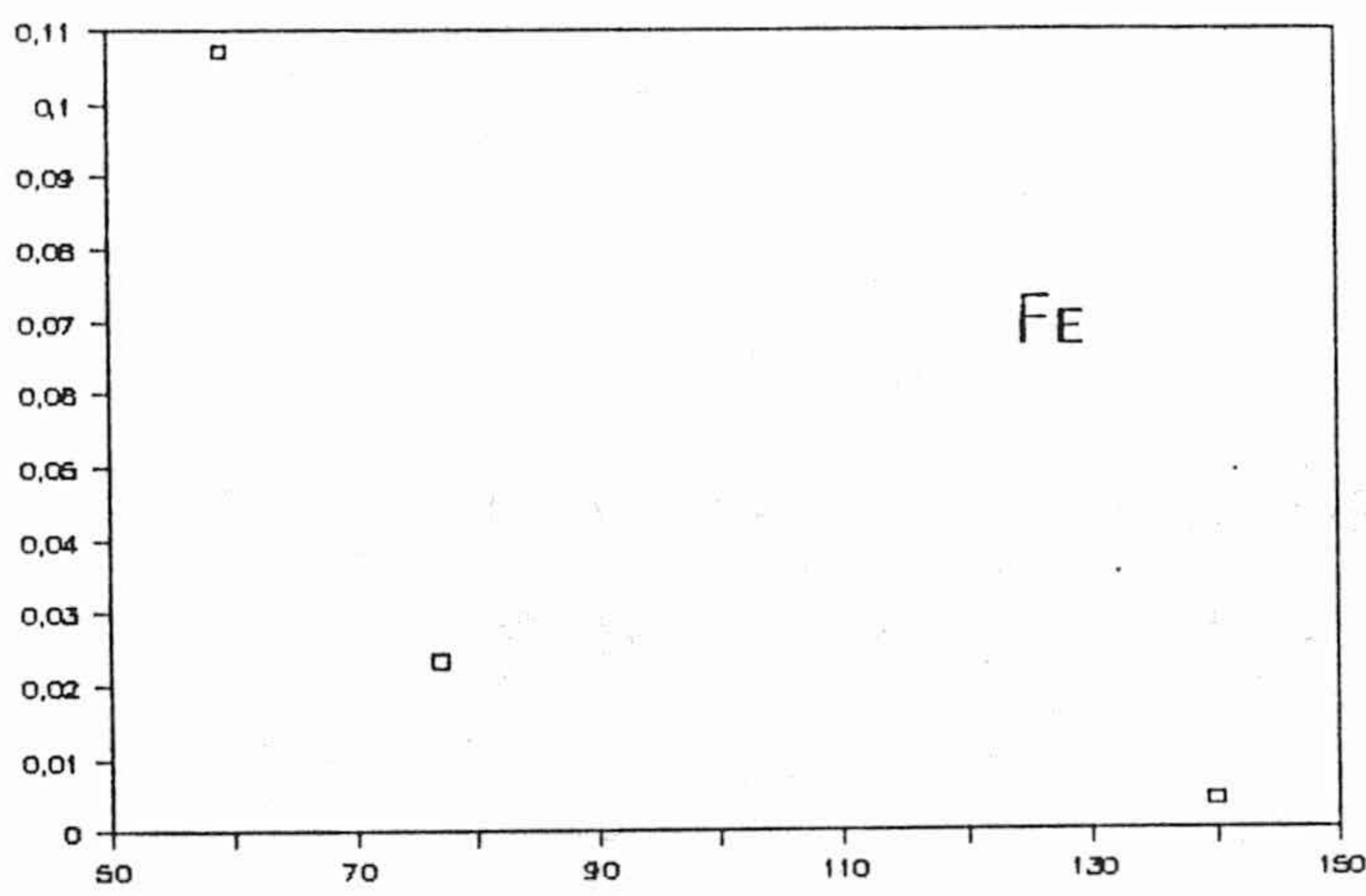


Figura n° 10. Relación entre eficiencia y concentración en el fruto.

fruto.

El valor de Ca es más estático, y sólo desciende en los tamaños primero y último. Permanece en ambos casos casi al nivel de la hoja, lo que indica una nueva acumulación pasiva en el fruto.

El Mg, aunque se mantiene prácticamente constante en hoja en el intervalo considerado, disminuye en los frutos, en donde es más abundante en los primeros estadios.

En el Fe (figura 13), su nivel aumenta en la segunda muestra de frutos jóvenes y maduros, en un proceso paralelo al de la hoja. Los niveles, sin embargo, son más altos y tienden a bajar con la edad del fruto posiblemente por dilución.

El Mn se mantiene más estable, y el descenso que se observa se puede explicar también por dilución, no obstante aumentar en hoja.

El Zn aumenta en los frutos jóvenes, paralelamente a la hoja, y tiende a acumularse en el fruto.

El cobre en los frutos más jóvenes disminuye ligeramente aunque con oscilaciones no significativas.

El B al principio del desarrollo del fruto tiene la misma concentración que en la hoja. Después disminuye notablemente y vuelve a aumentar, indicando un proceso de acumulación.

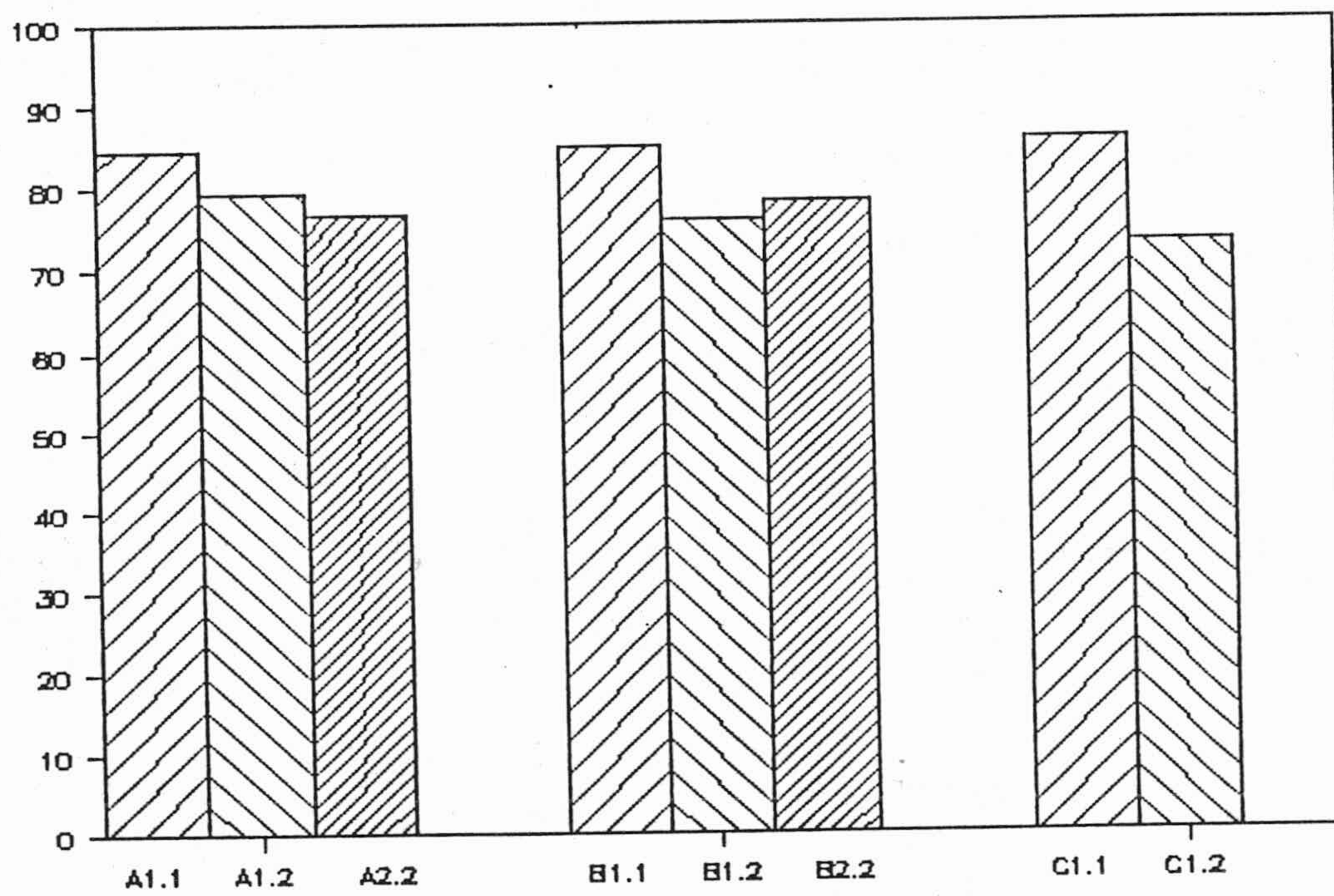


Figura nº 11. Variación de la humedad en el fruto. A, B y C son las tres categorías de frutos establecidas. Los índices 1.1 y 1.2 corresponden a las muestras 1 y 2 del campo 1 (ciclo 4); el índice 2.2 corresponde a la muestra del campo 2 (ciclo 5).

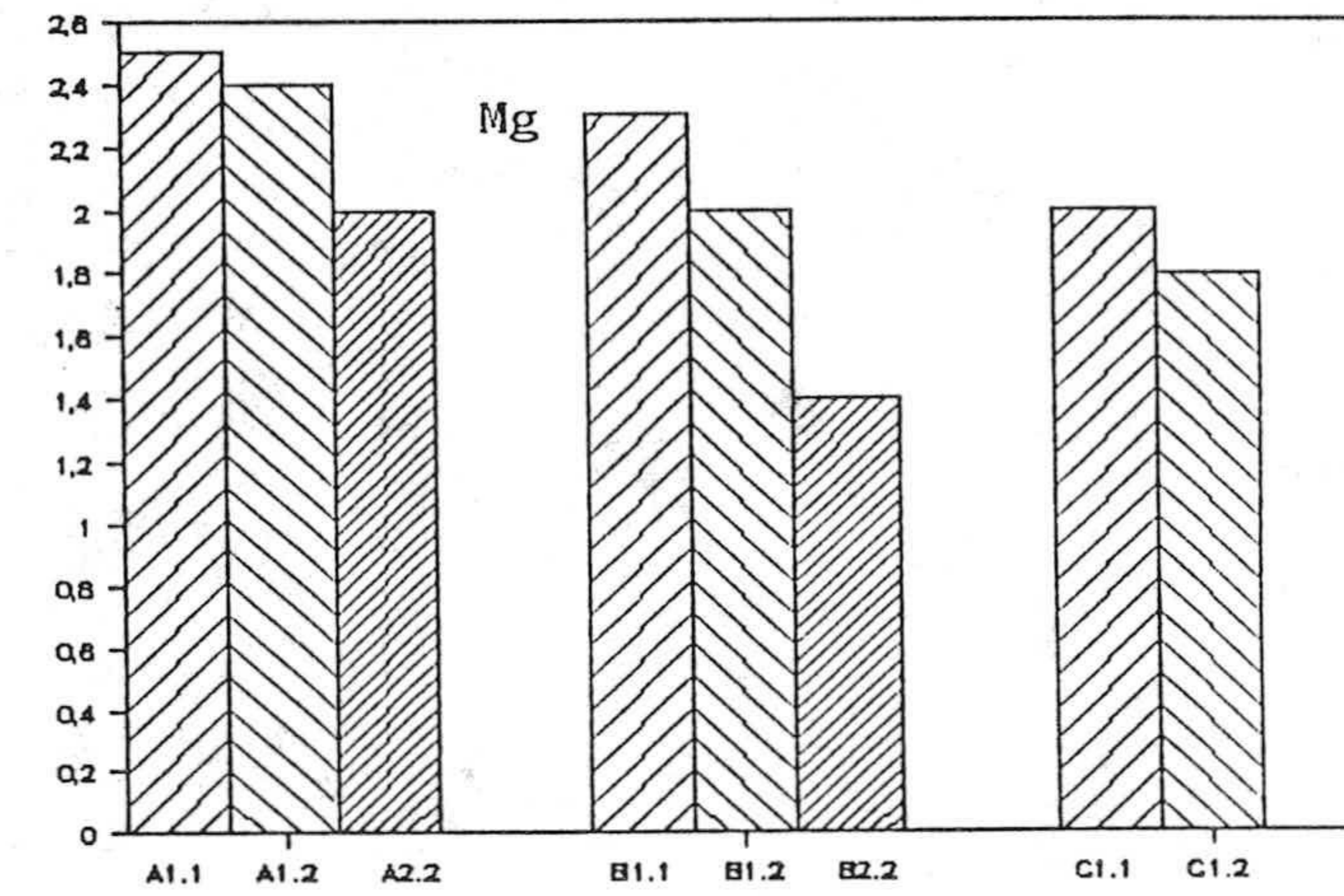
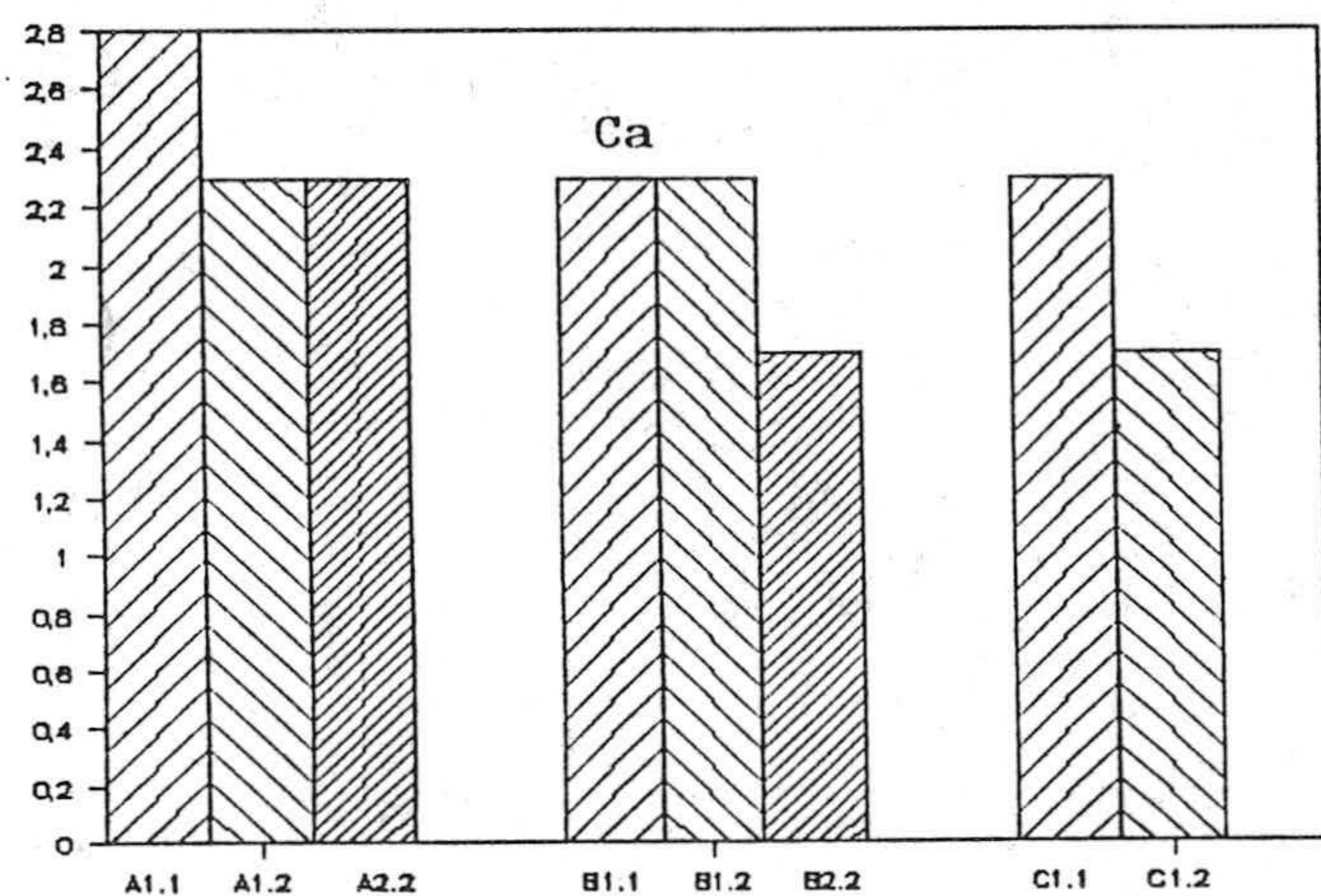
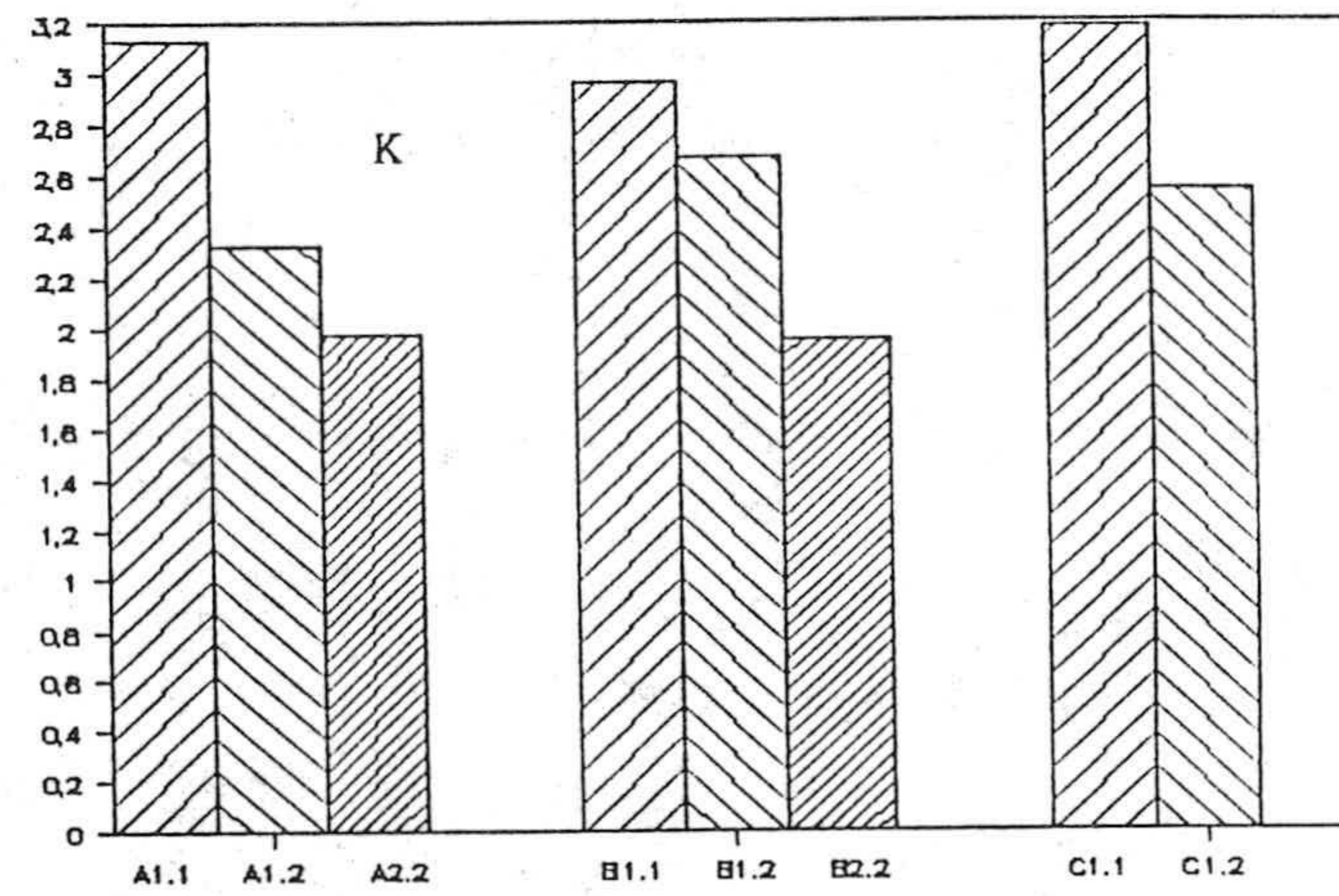
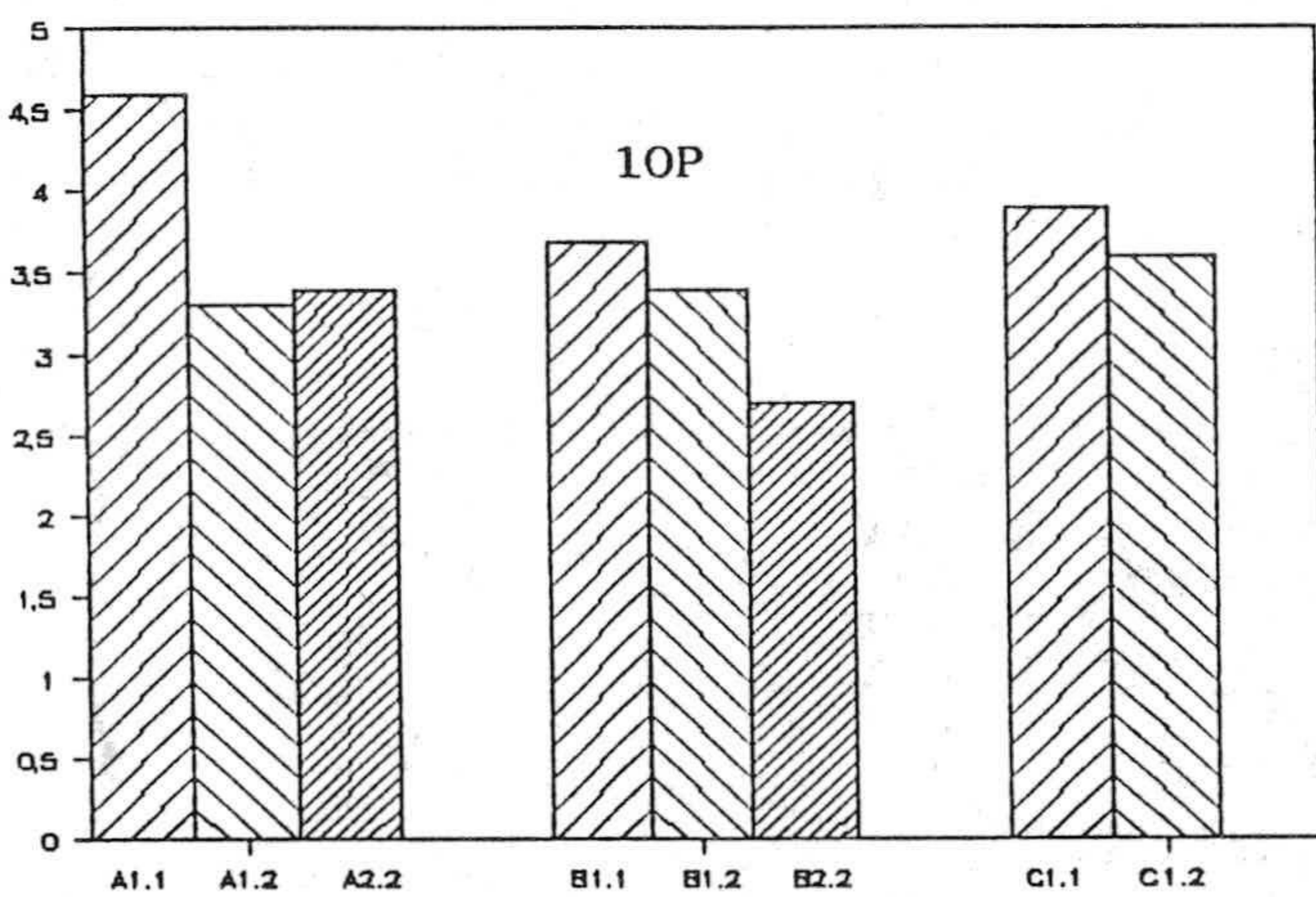
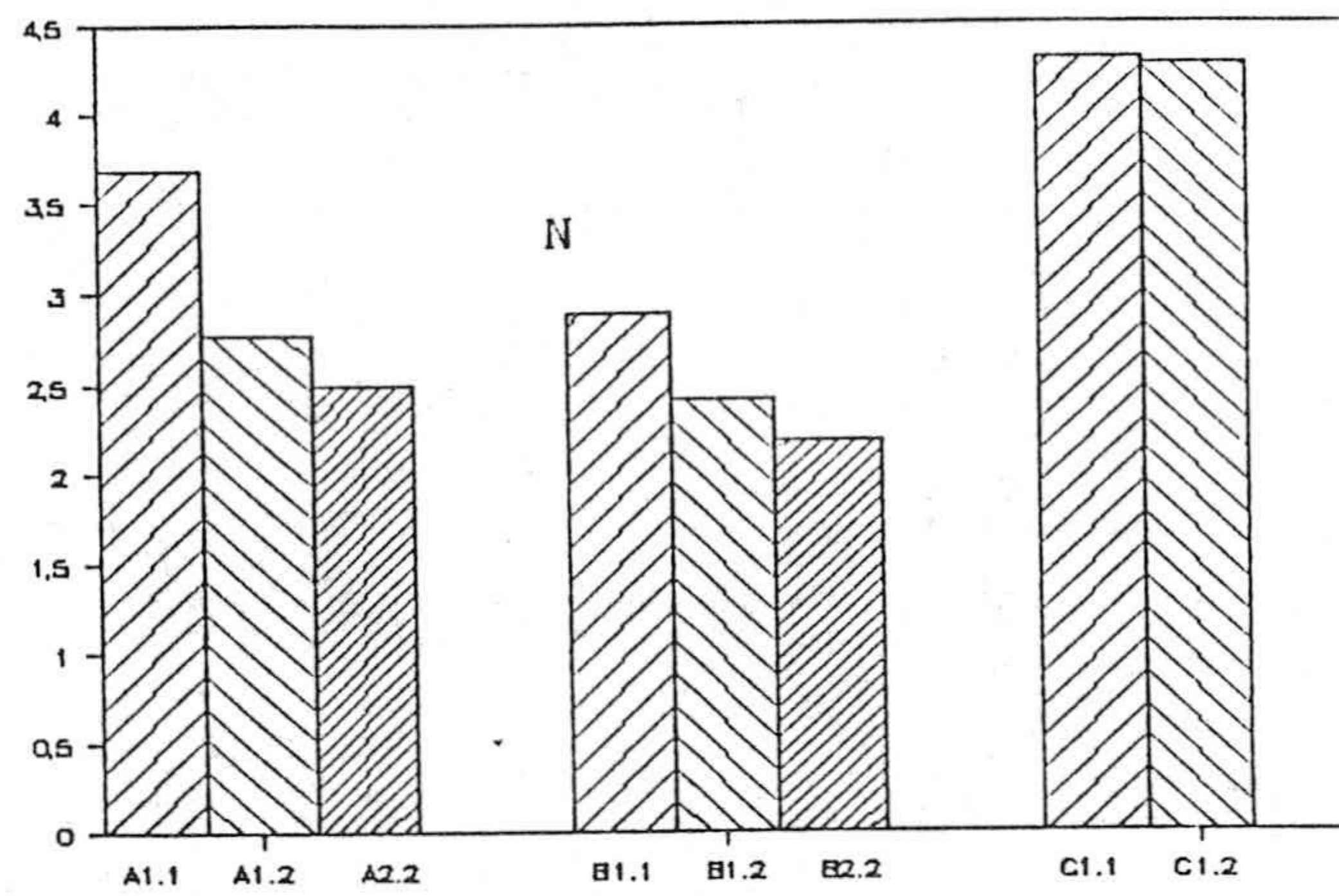
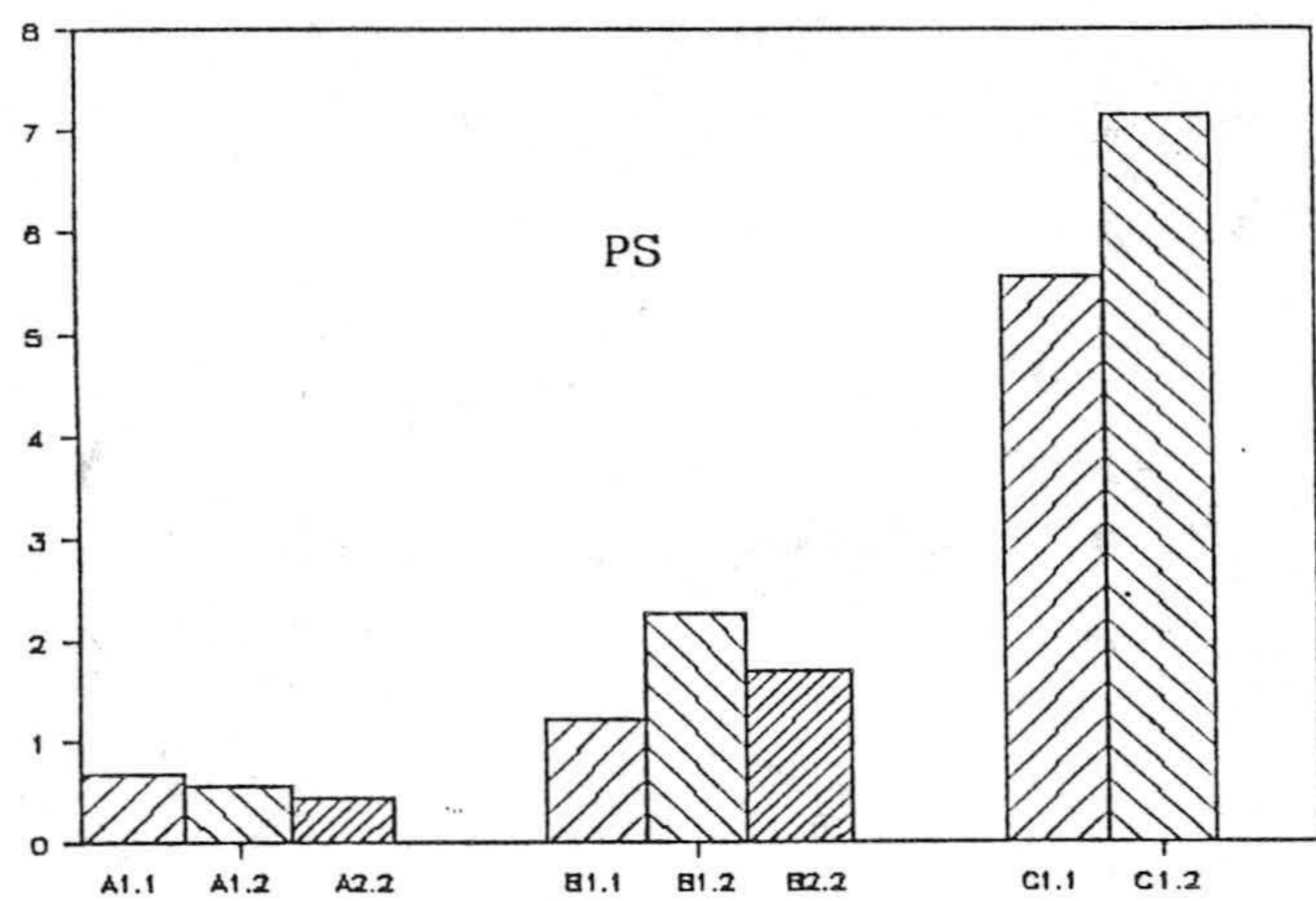


Figura nº 12. Diferencias en el peso seco de los frutos y en la concentración de nutrientes en cada una de las muestras.

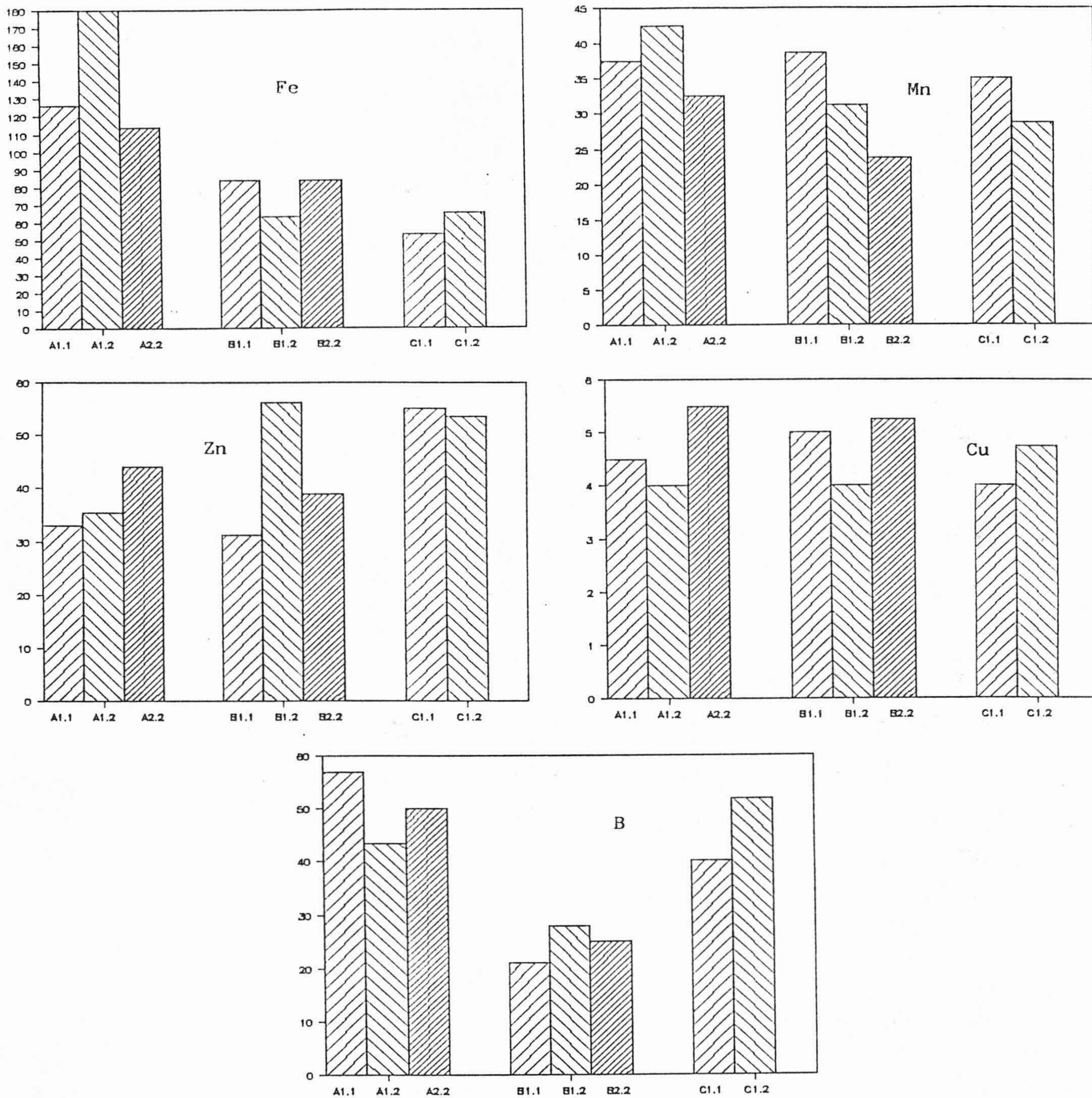


Figura nº 13. Variación de la concentración de micronutrientes.

4.7 VARIACION DE LOS EQUILIBRIOS CON LA MADURACION

En las figuras 14 y 15 aparece la evolución de los equilibrios. La relación N-10-K permanece bastante constante, mostrando siempre el antagonismo N-K.

El N tiende a acumularse en el fruto maduro más rápidamente que el K. El equilibrio medio (34-38-28) es muy distinto al de la hoja.

El K, en relación al Ca y Mg (figura 15) se mantiene bastante constante.

En los micronutrientes, se nota una mayor proporción de Fe en los tamaños extremos, pues presentan aumentos en la 2^a toma de muestra, al contrario que Mn y Zn.

4.8 VARIACION DEL CONTENIDO DE NUTRIENTES EN EL FRUTO Y DE LA EFICIENCIA CON LA MADURACION

Al ser bastante similares, en general, las concentraciones en las dos muestras, la acumulación de nutrientes depende muy estrechamente del tamaño de los frutos

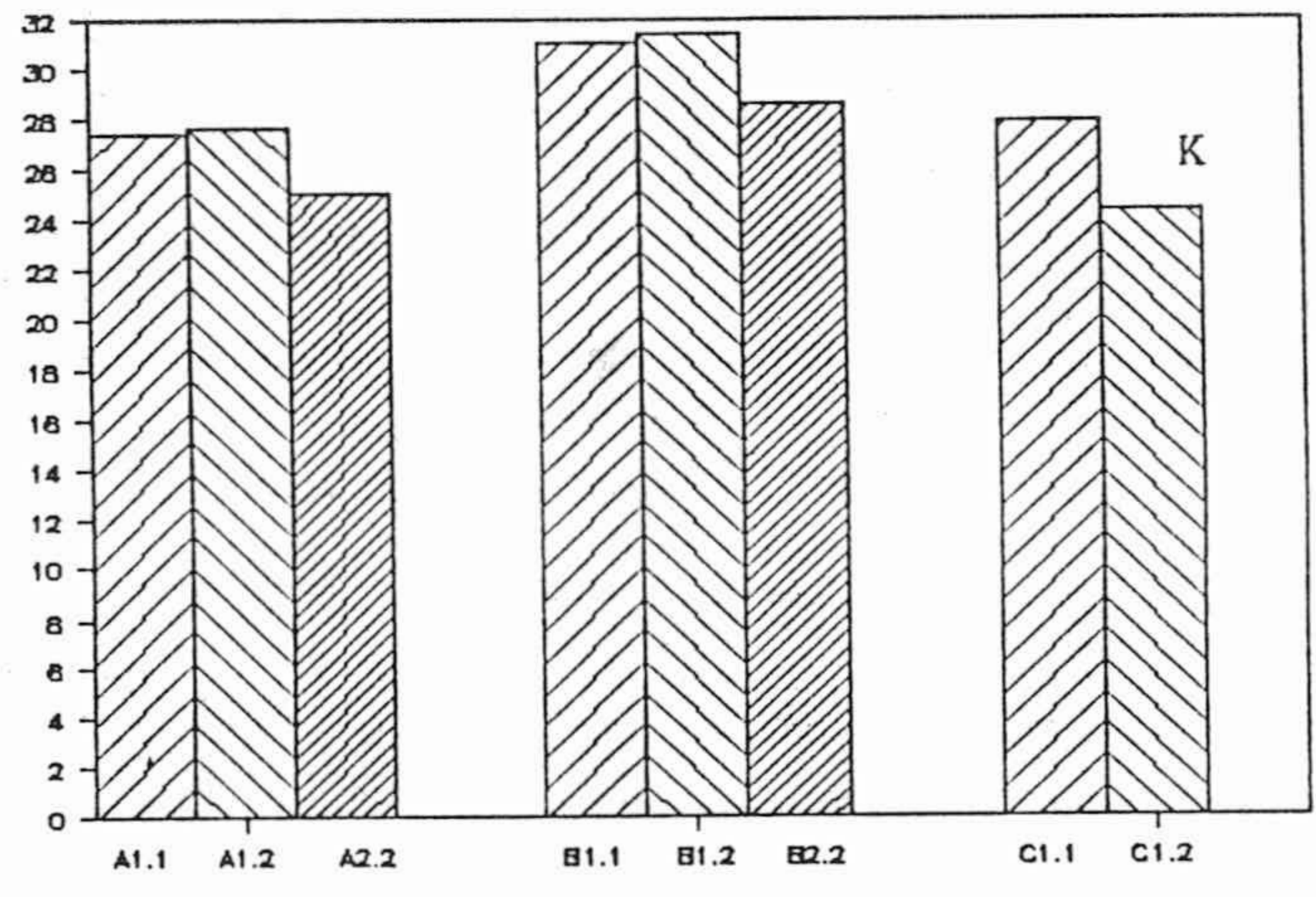
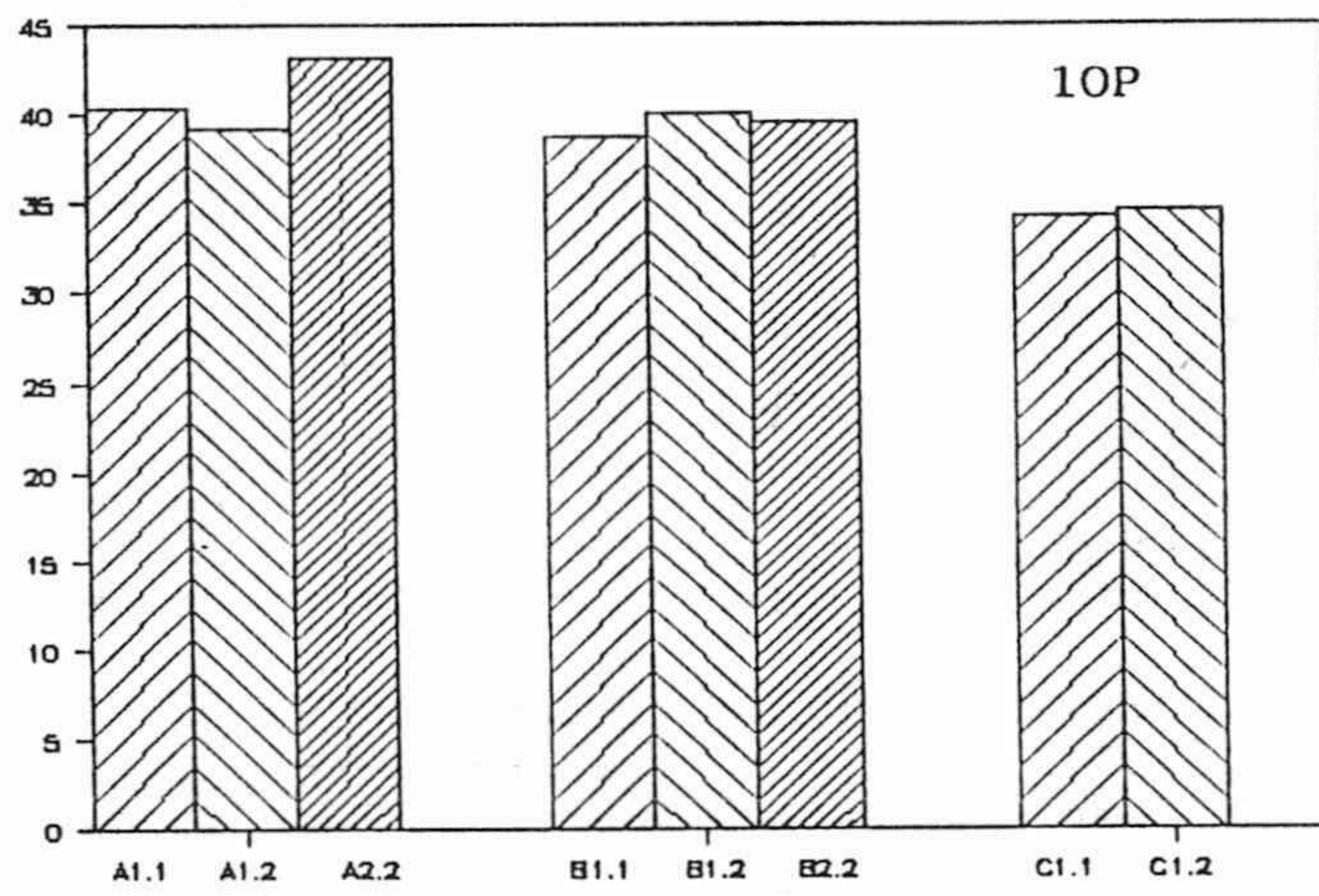
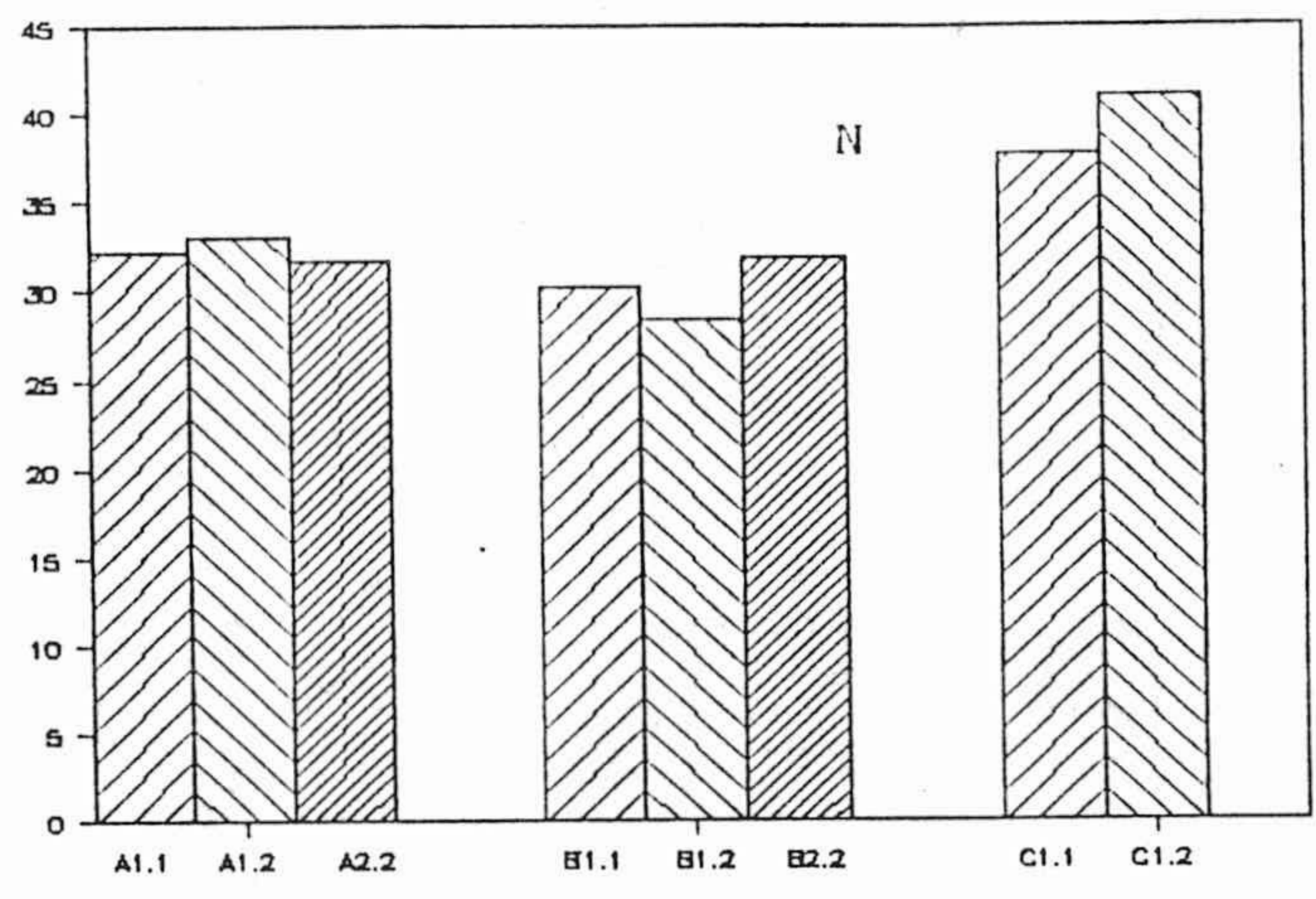


Figura nº 14. Variación del equilibrio N:10P:K.

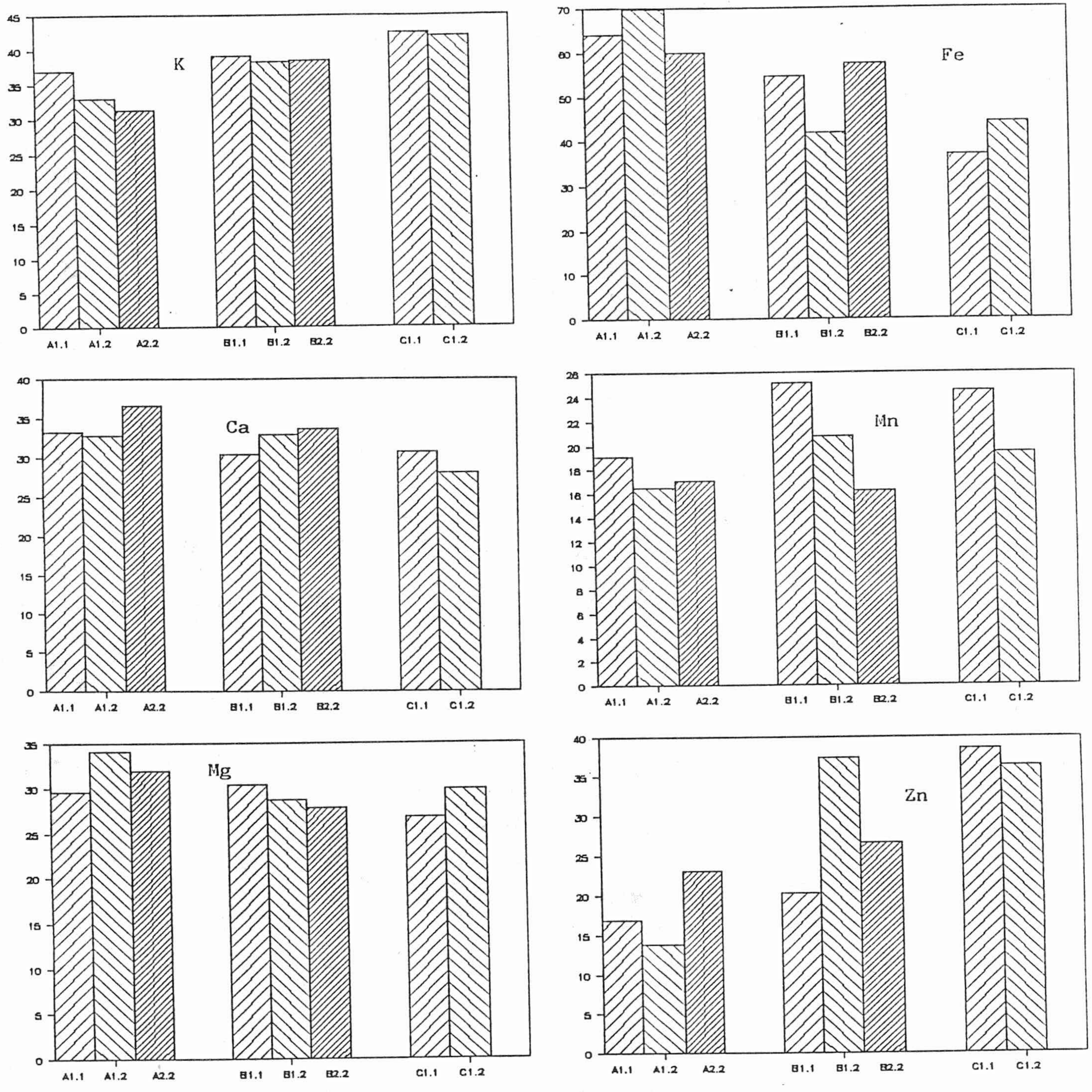


Figura n° 15. Equilibrios K:Ca:Mg y Fe:Mn:Zn en los frutos.

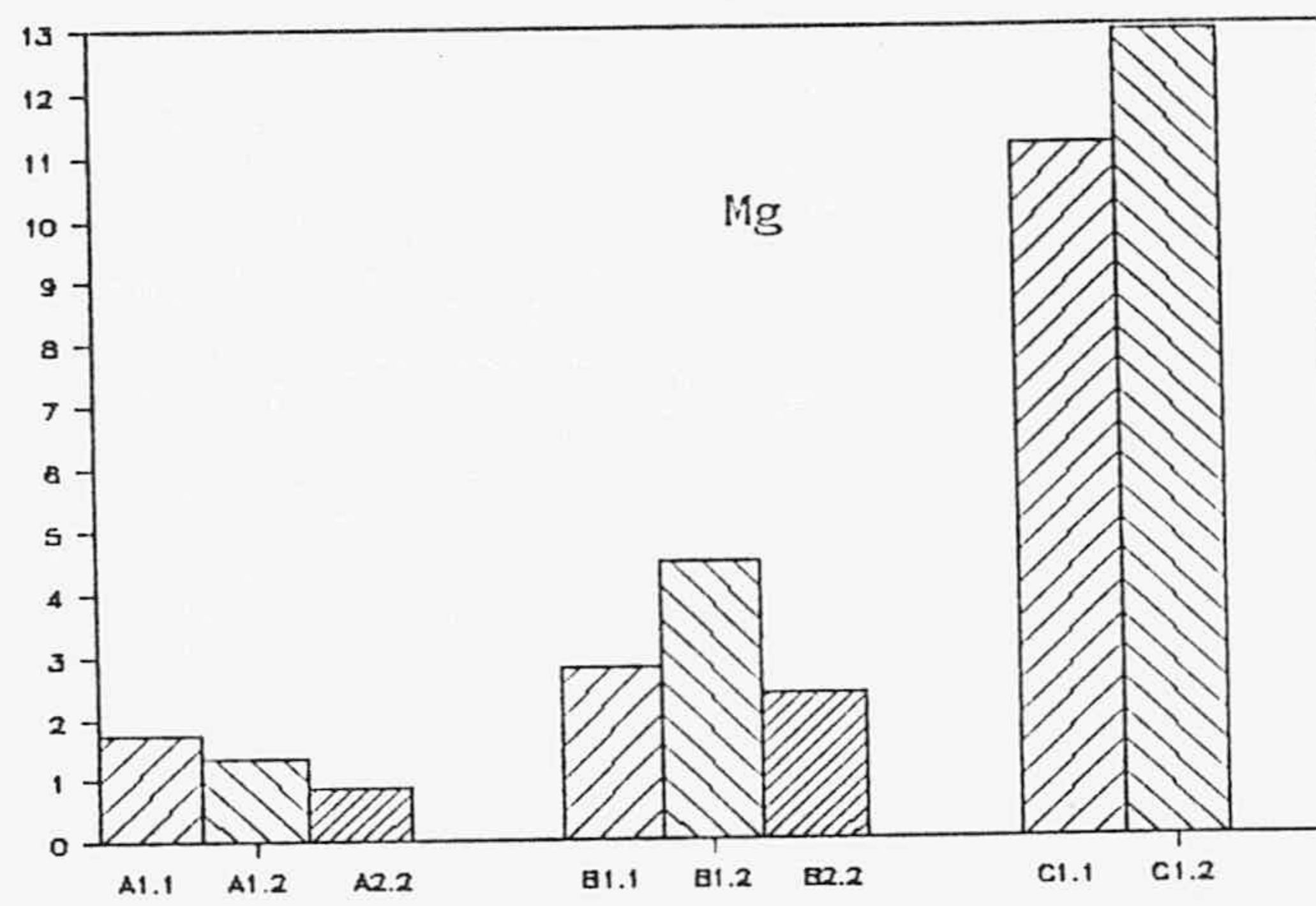
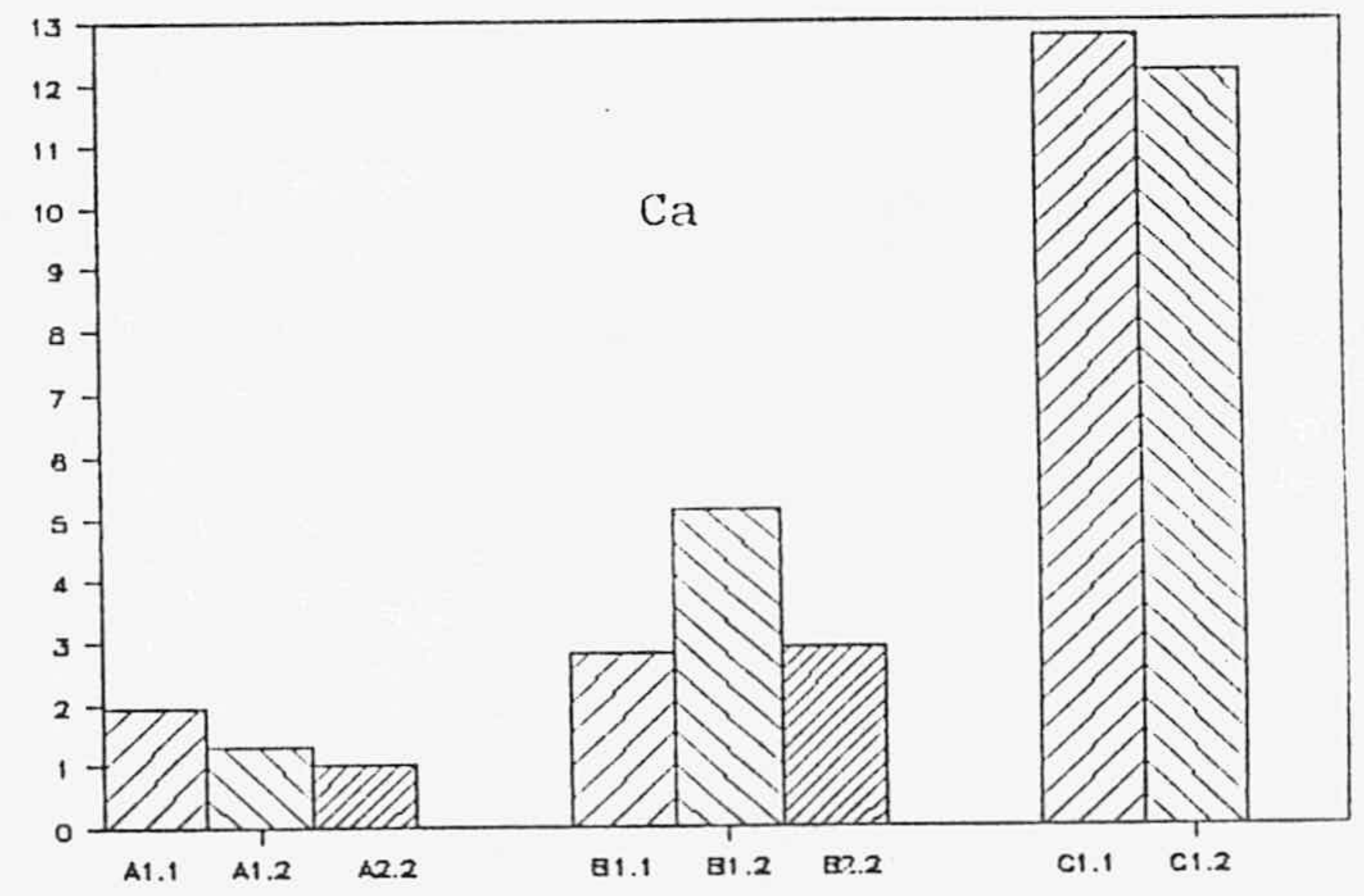
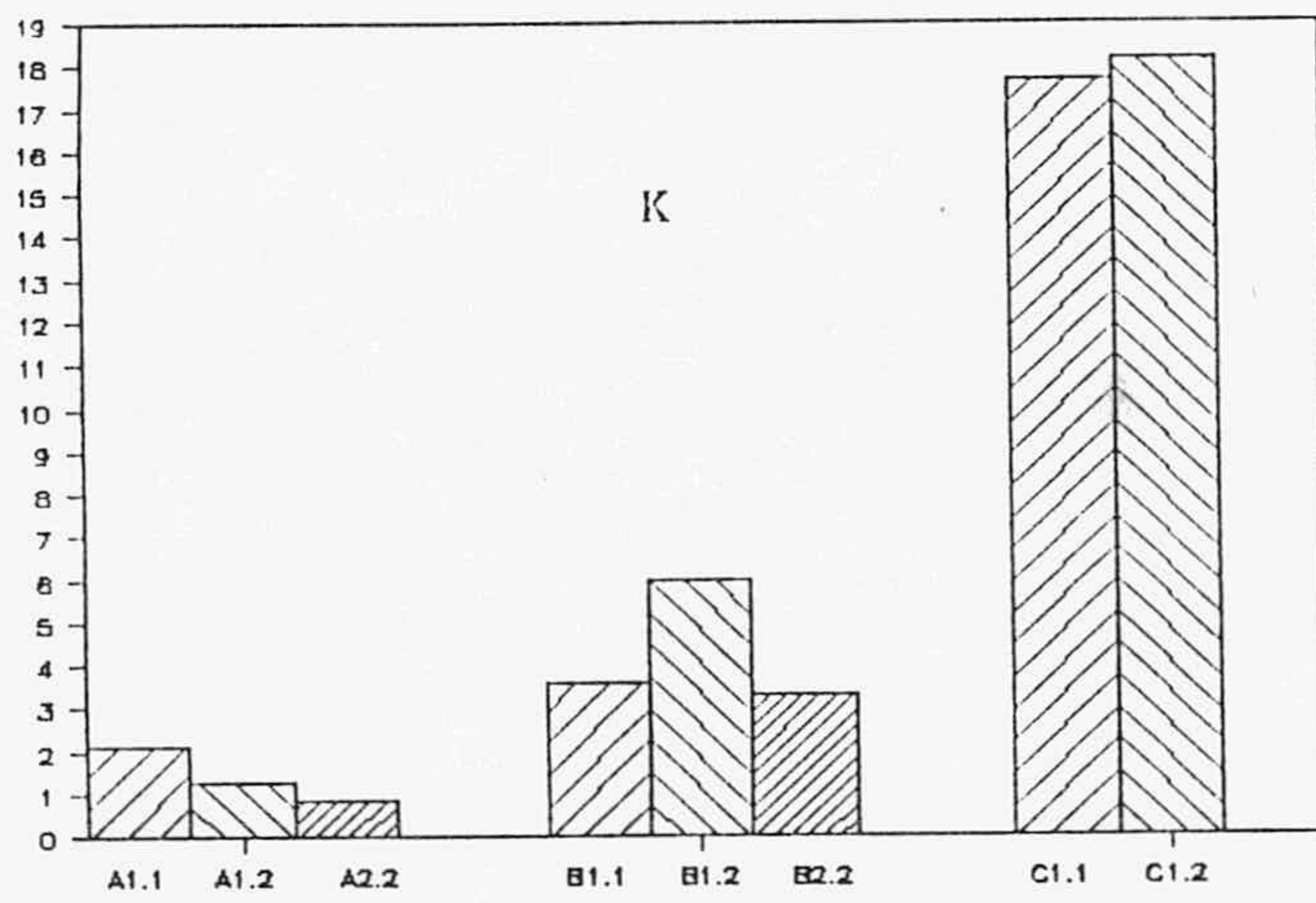
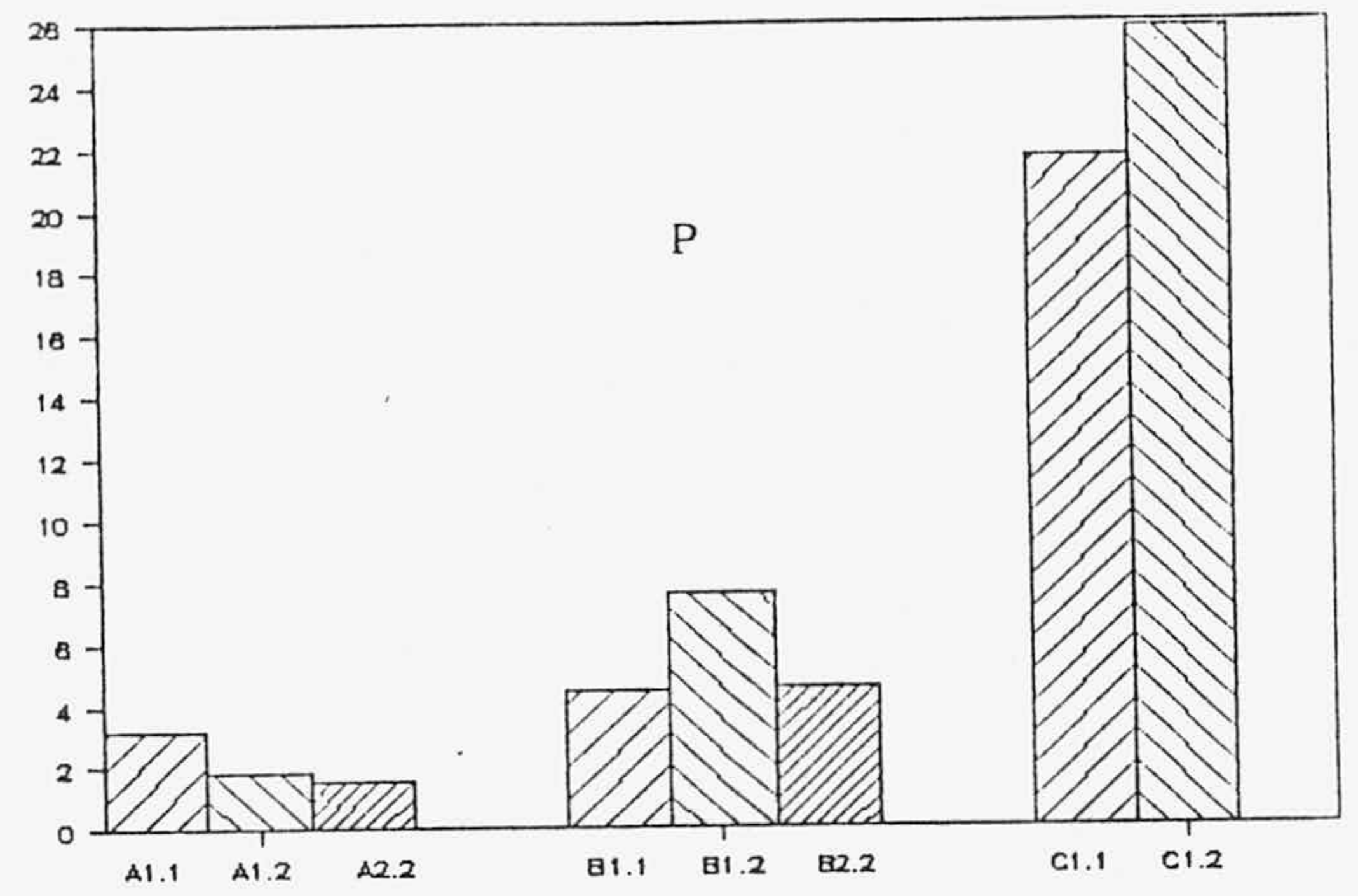
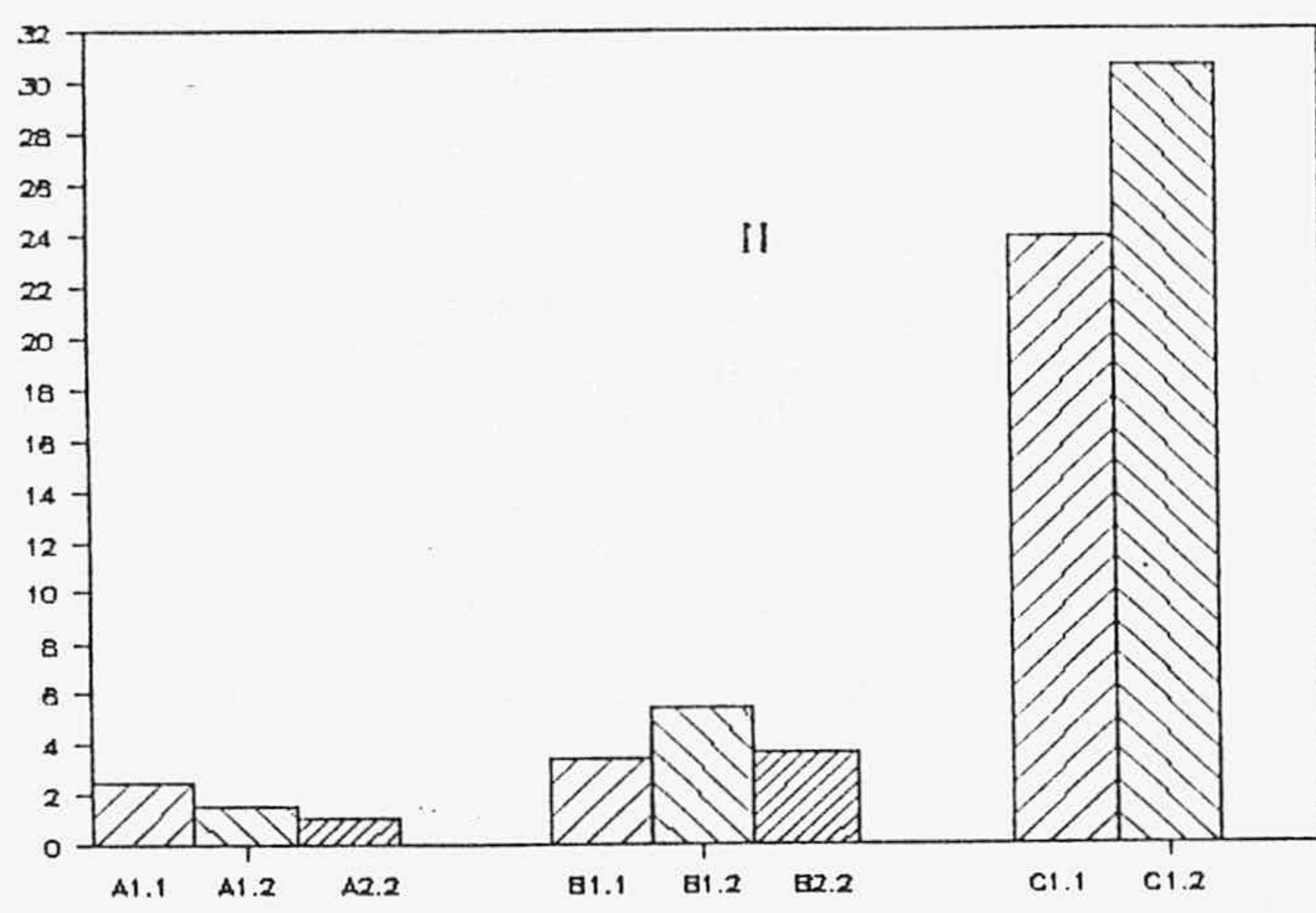


Figura nº 16. Evolución del contenido total de nutrientes en las muestras de frutos.

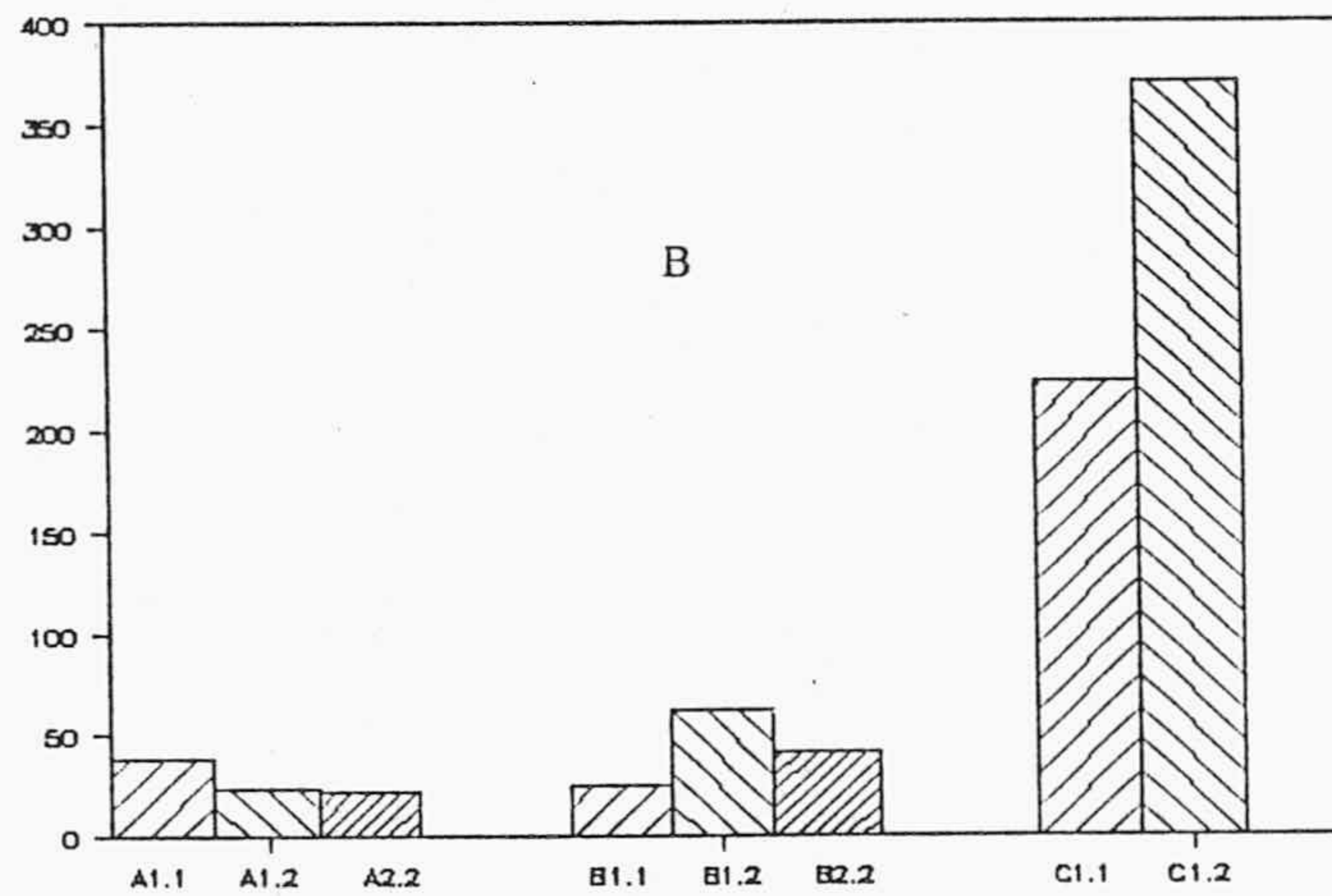
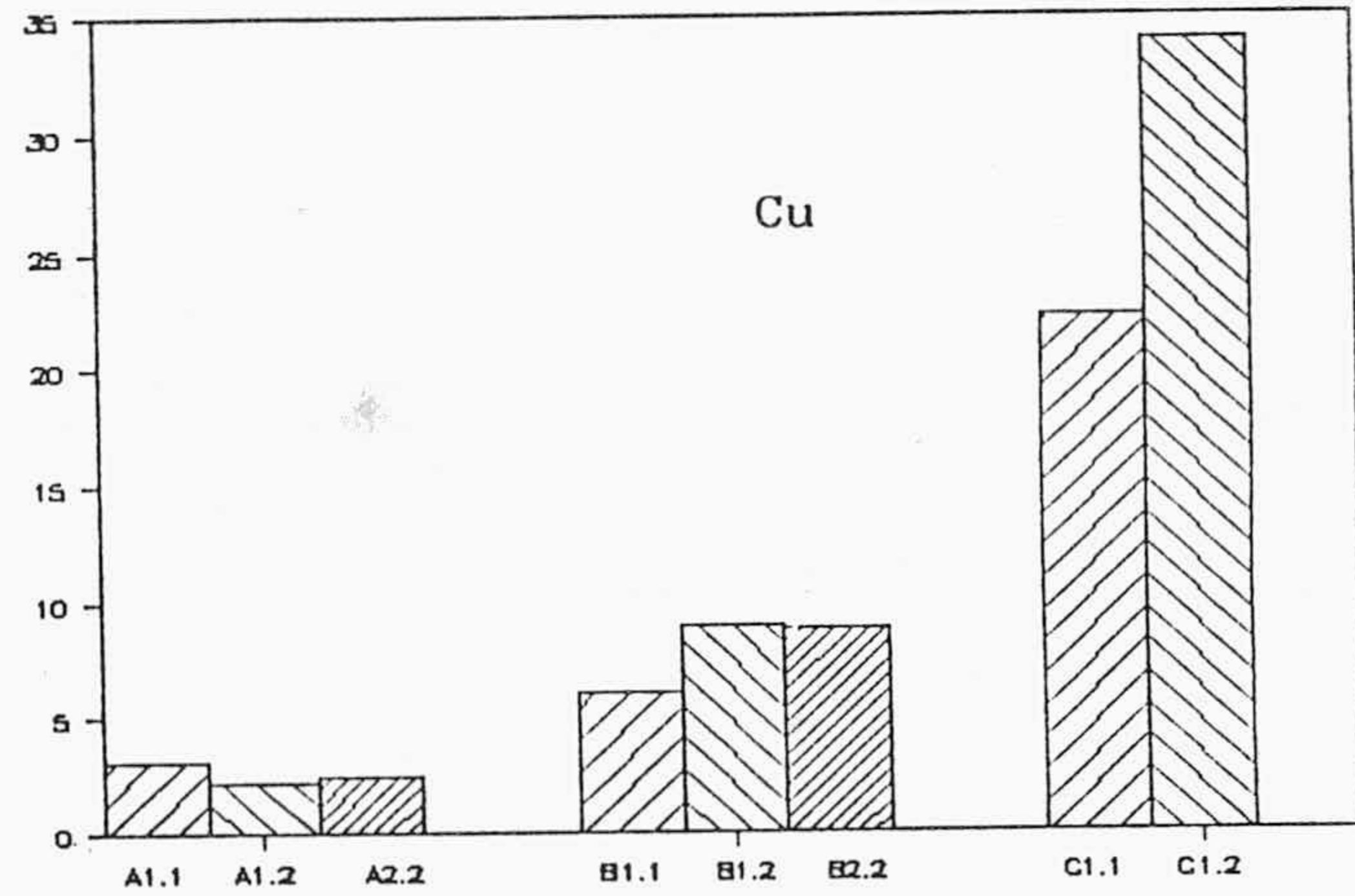
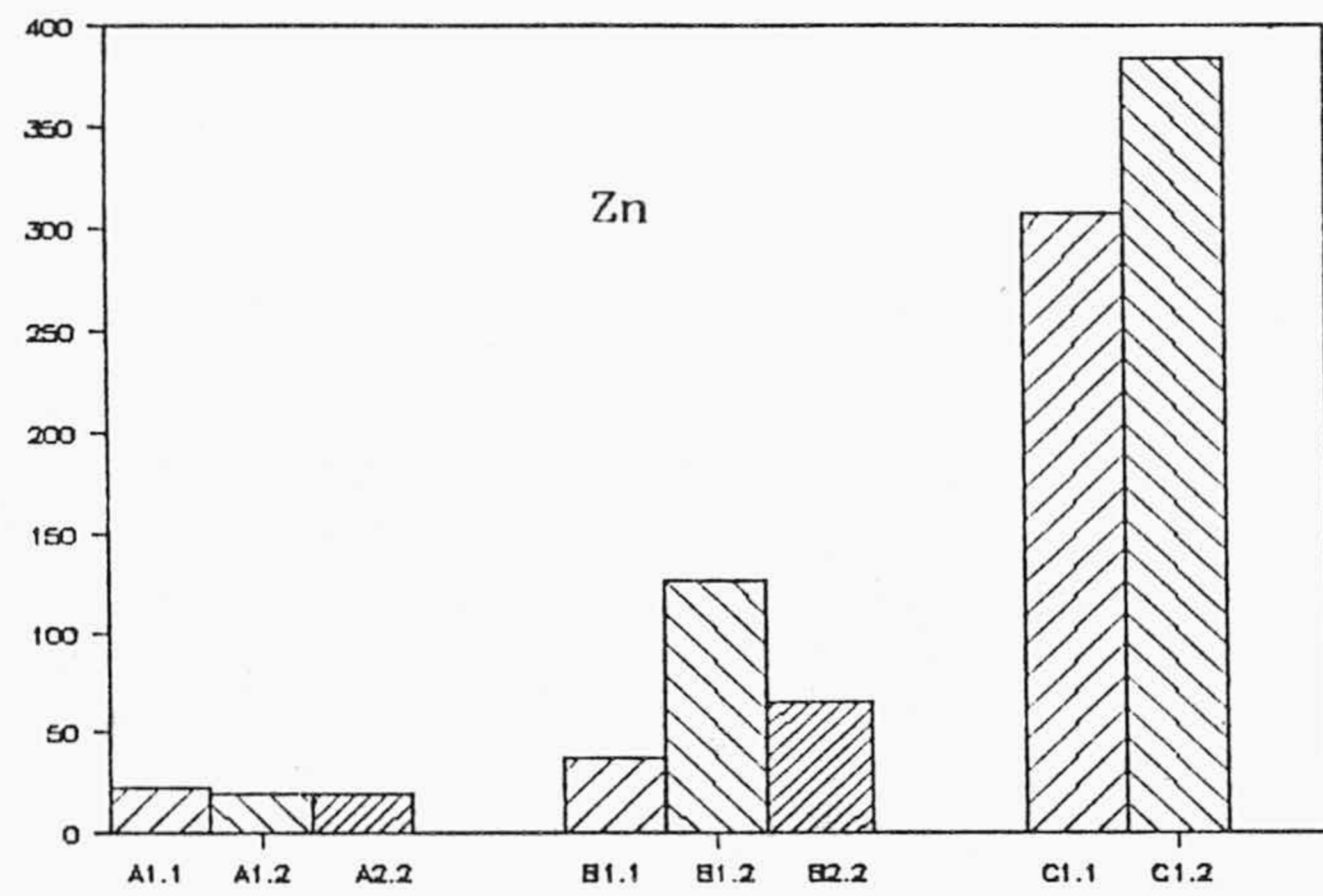
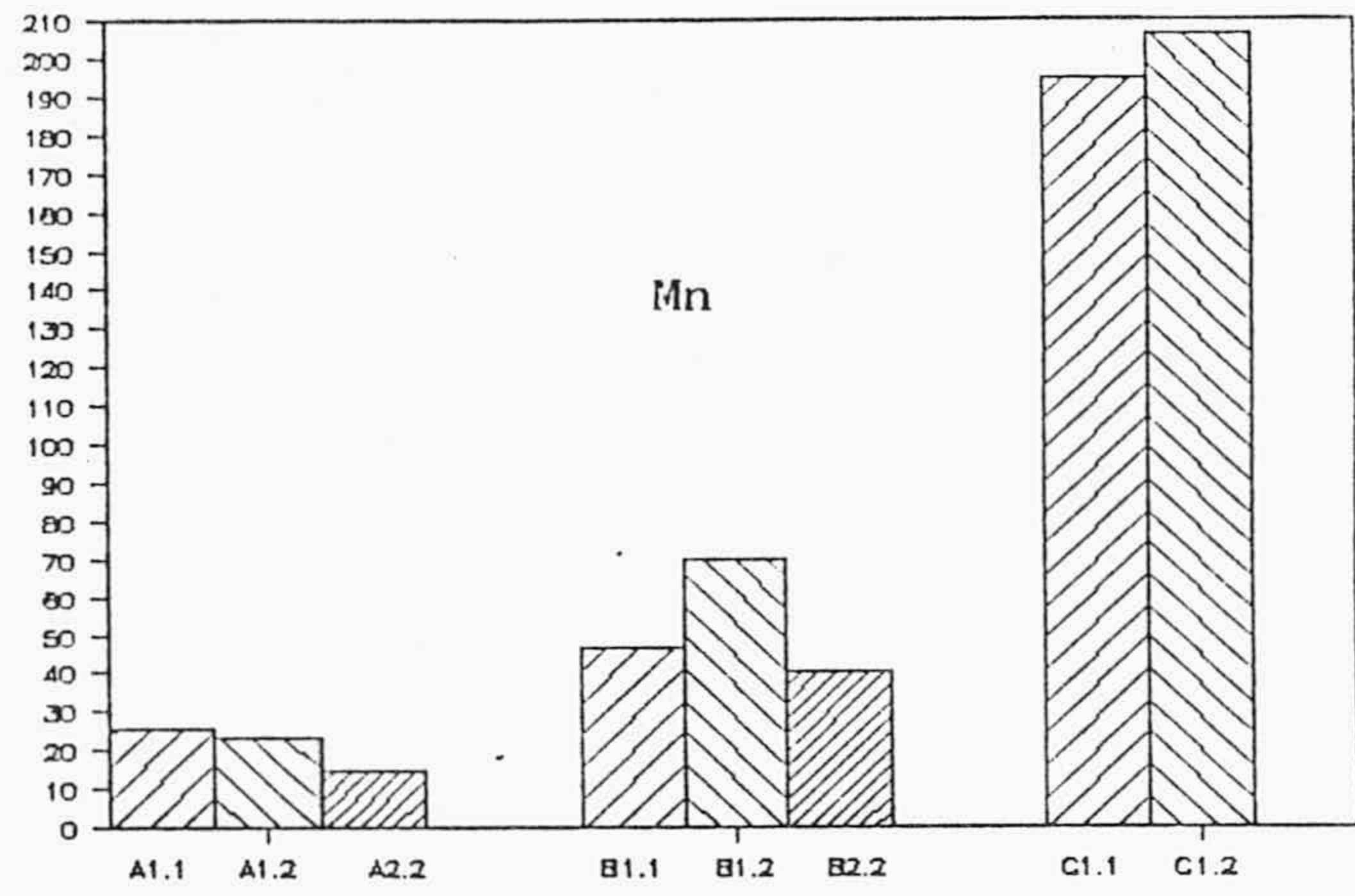
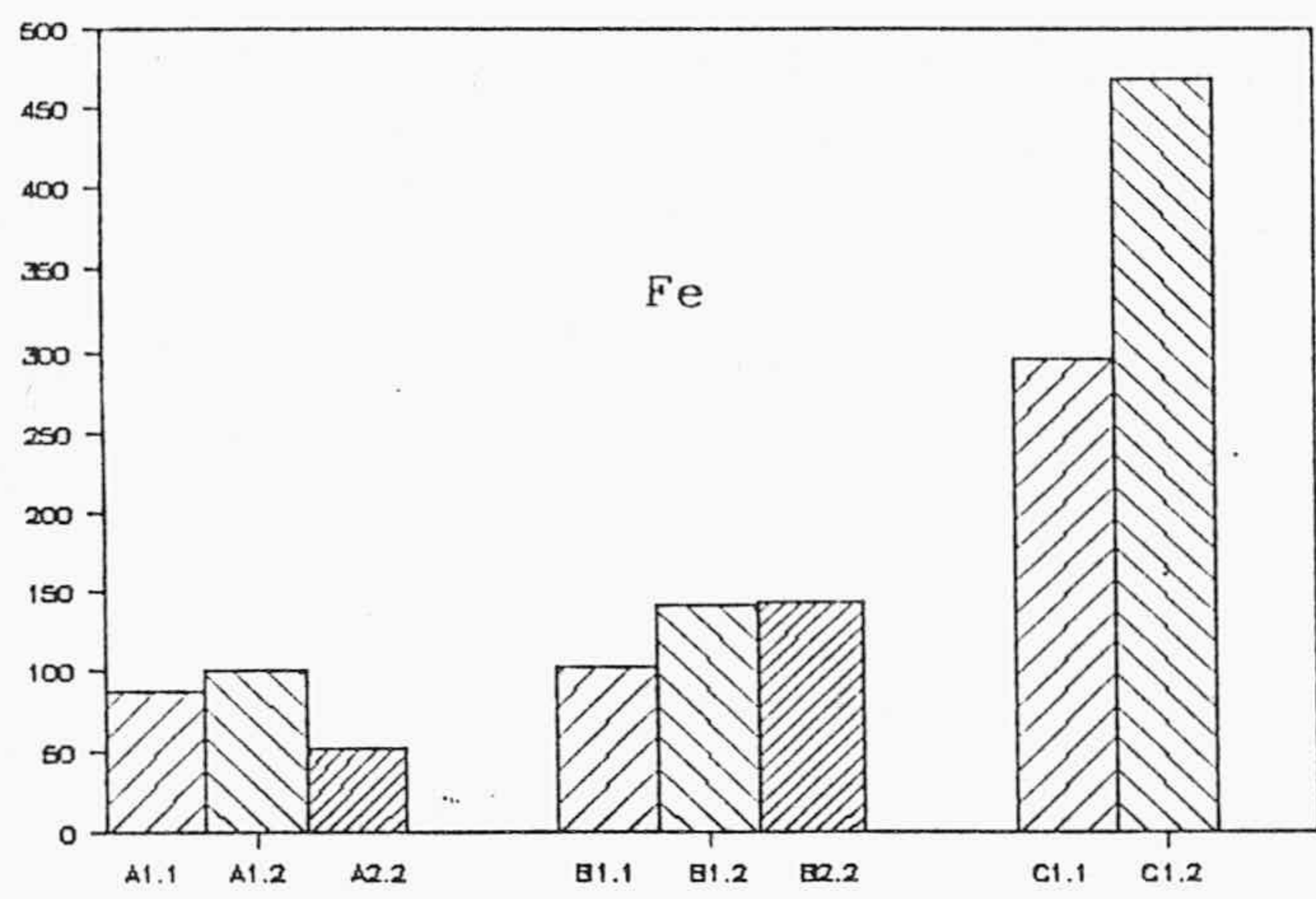


Figura nº 17. Evolución del contenido en micronutrientes.

como aparece en las figuras 16 y 17, todas muy significativas.

Lo mismo se puede decir de la eficiencia en el uso de los nutrientes por el fruto, (figuras 18 y 19), aunque aquí es posible hacer algunas distinciones.

Hay un aumento en la eficiencia del N particularmente importante en los tamaños más grandes, que indica la trascendencia de este elemento en el crecimiento del fruto.

En el fósforo ocurre lo mismo, aunque con una menor pendiente, que indica una menor limitación del crecimiento.

El K se muestra de gran importancia casi en la madurez del fruto, cuando el crecimiento es mayor. Mientras, parece acumularse pasivamente, lo mismo que el Ca y Mg. Este parece tener menos importancia, por su menor pendiente.

Entre los micronutrientes (figura 19) destaca el Fe, pues no parece tener importancia cuando el fruto ha madurado, pero sí antes. Como en el caso de Mn, Zn y Cu, al comienzo del desarrollo tiene una eficiencia negativa, lo que indicaría una acumulación pasiva durante esos estadios. Mn y Zn parecen tener más importancia en la maduración del fruto y mientras que Cu y B parecen tenerla en estadios intermedios.

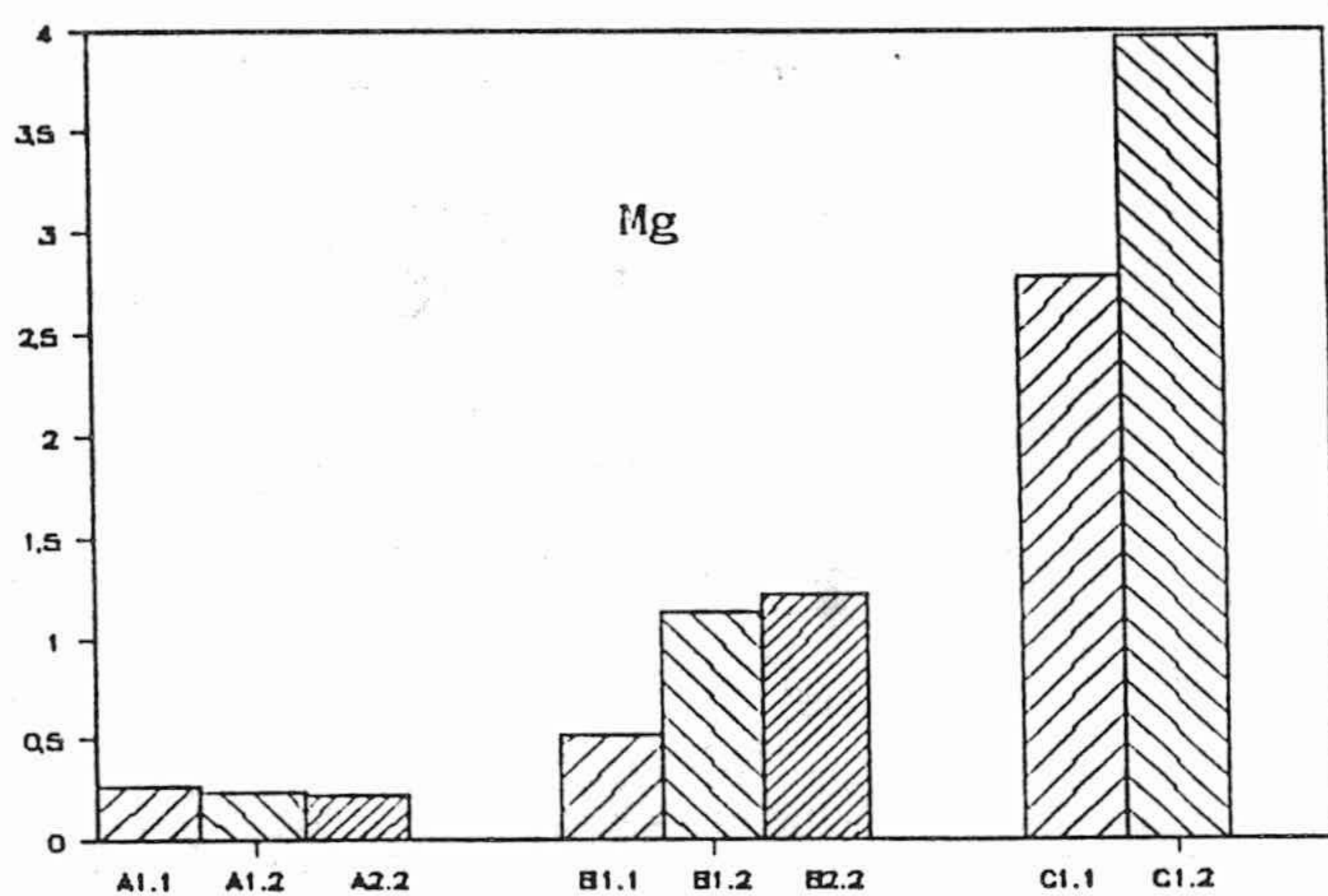
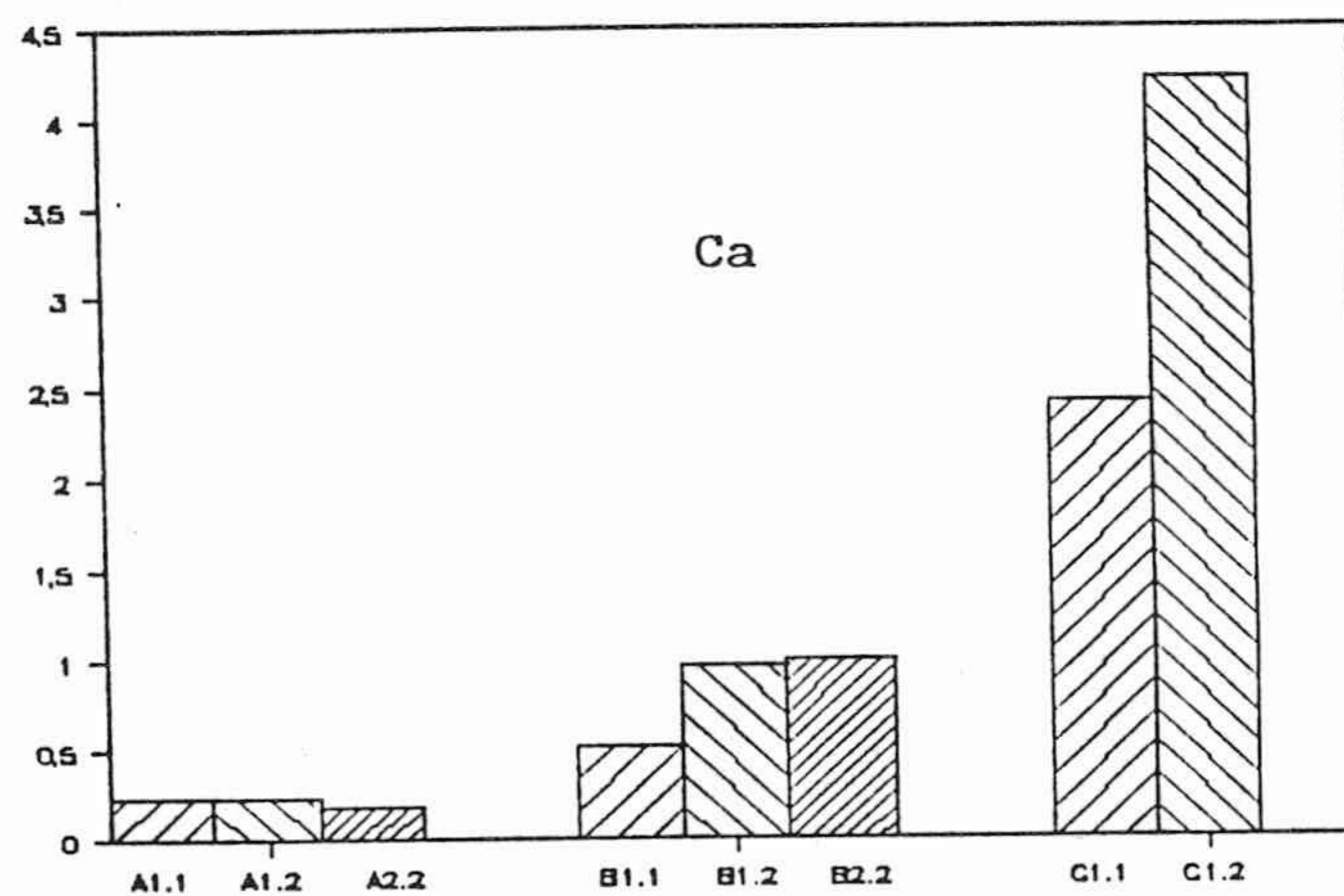
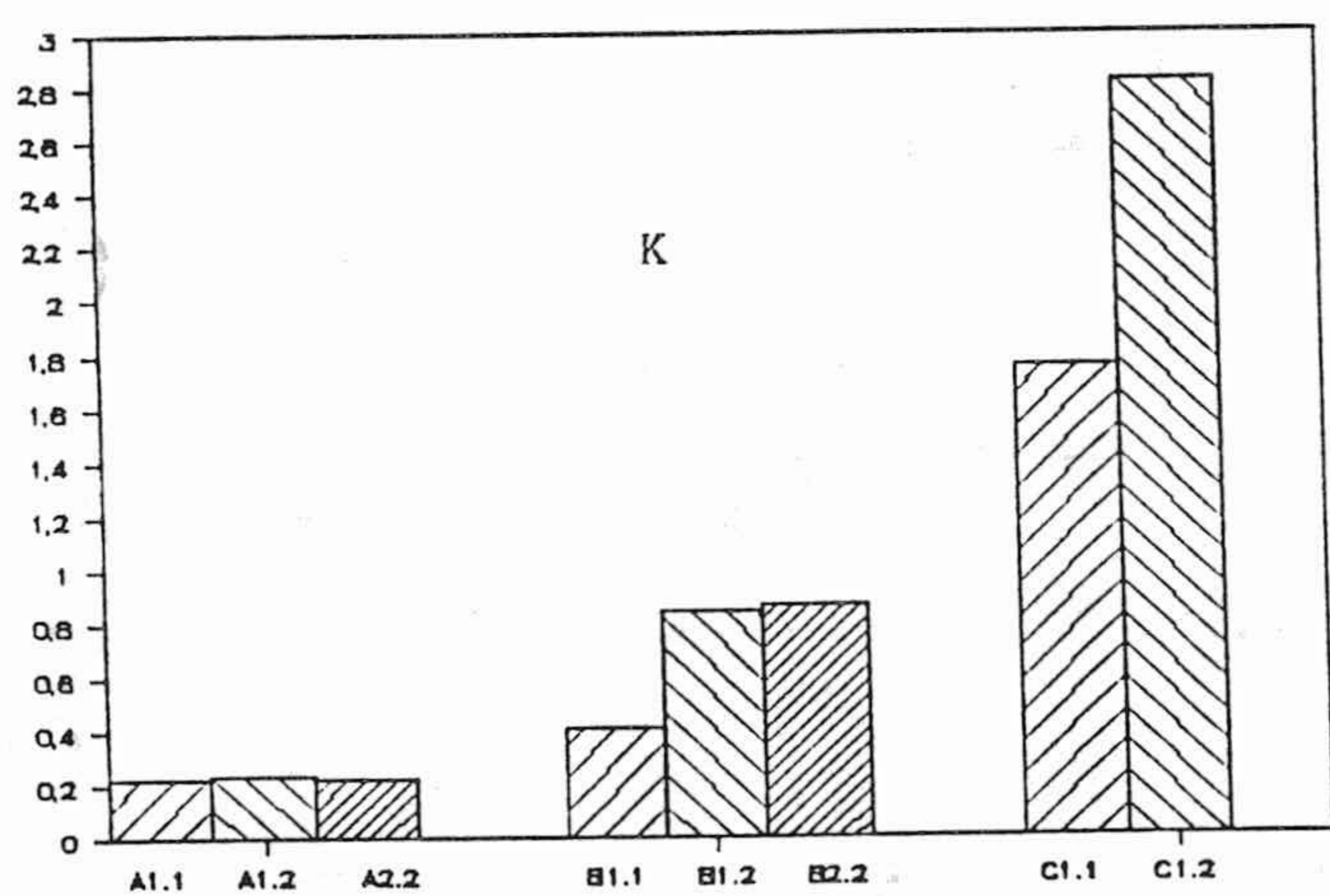
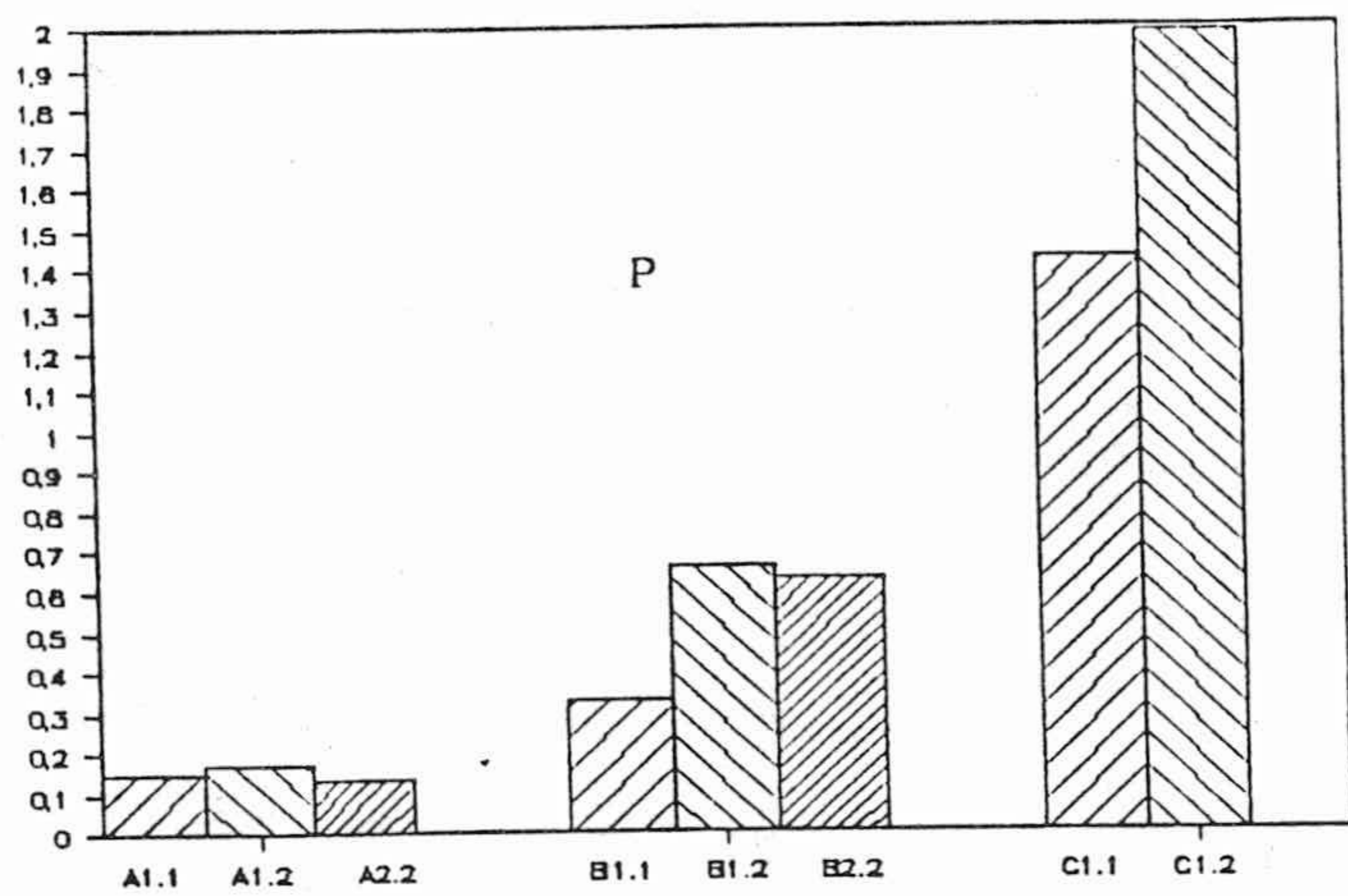
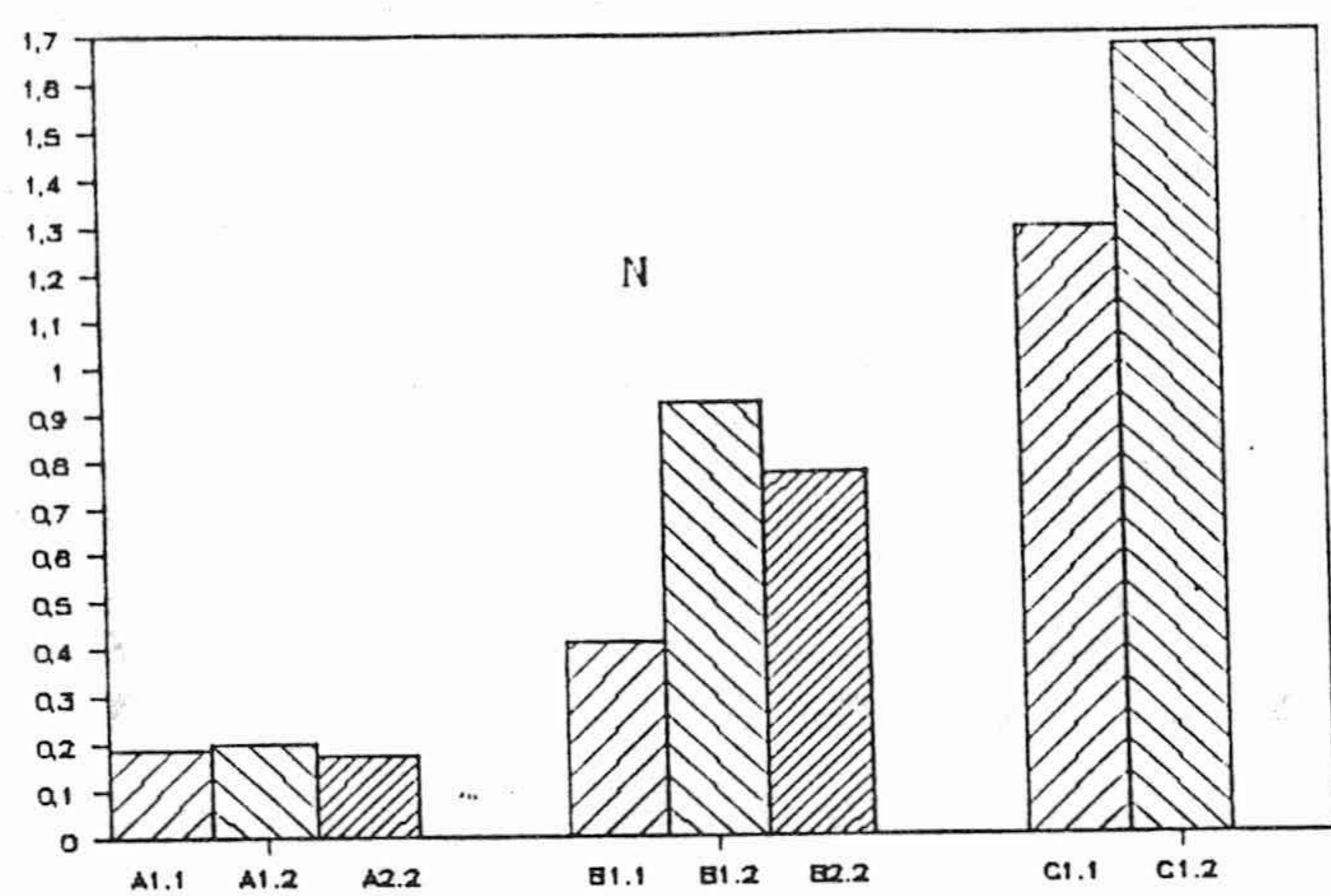


Figura nº 18. Variación de la eficiencia en el uso de los nutrientes.

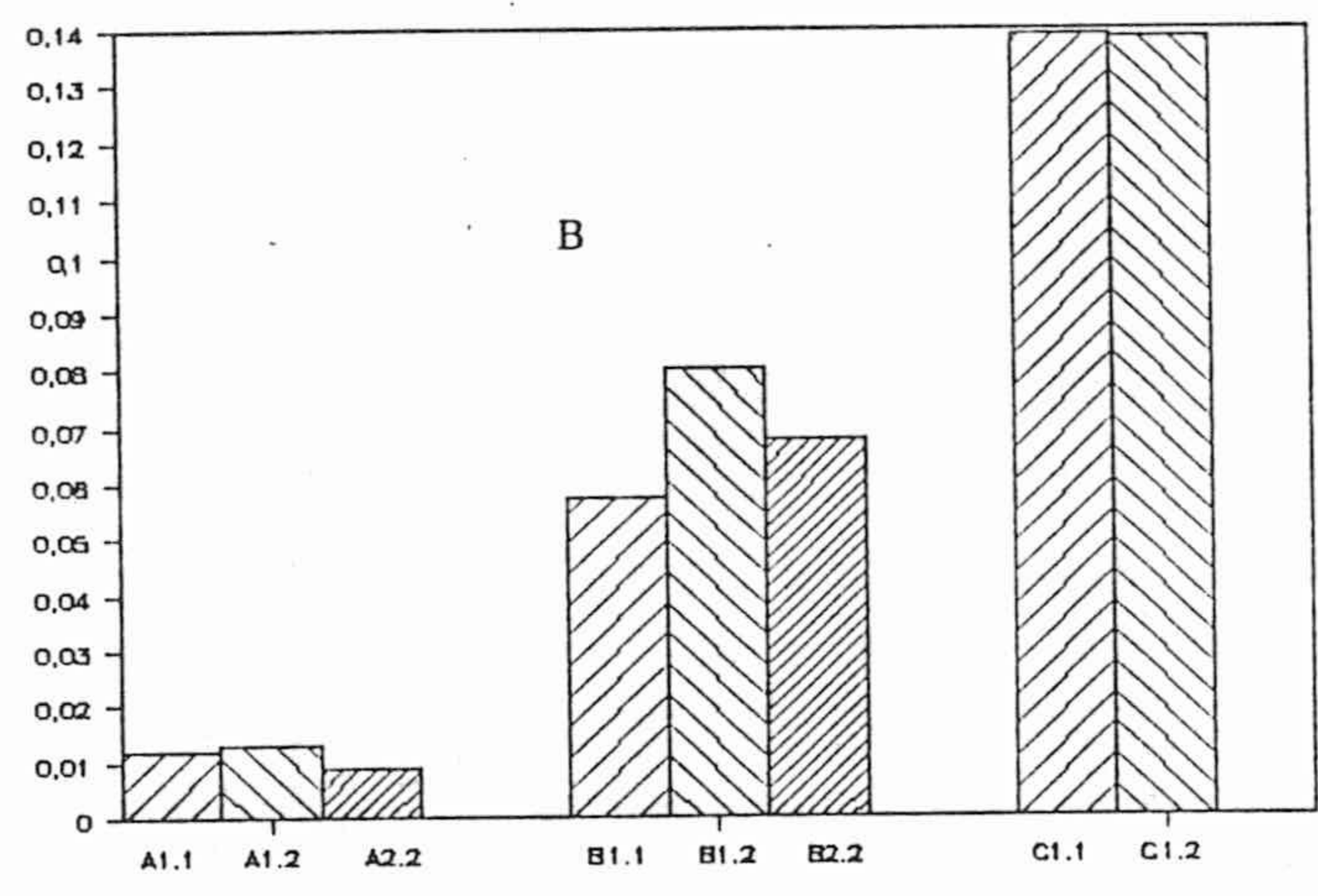
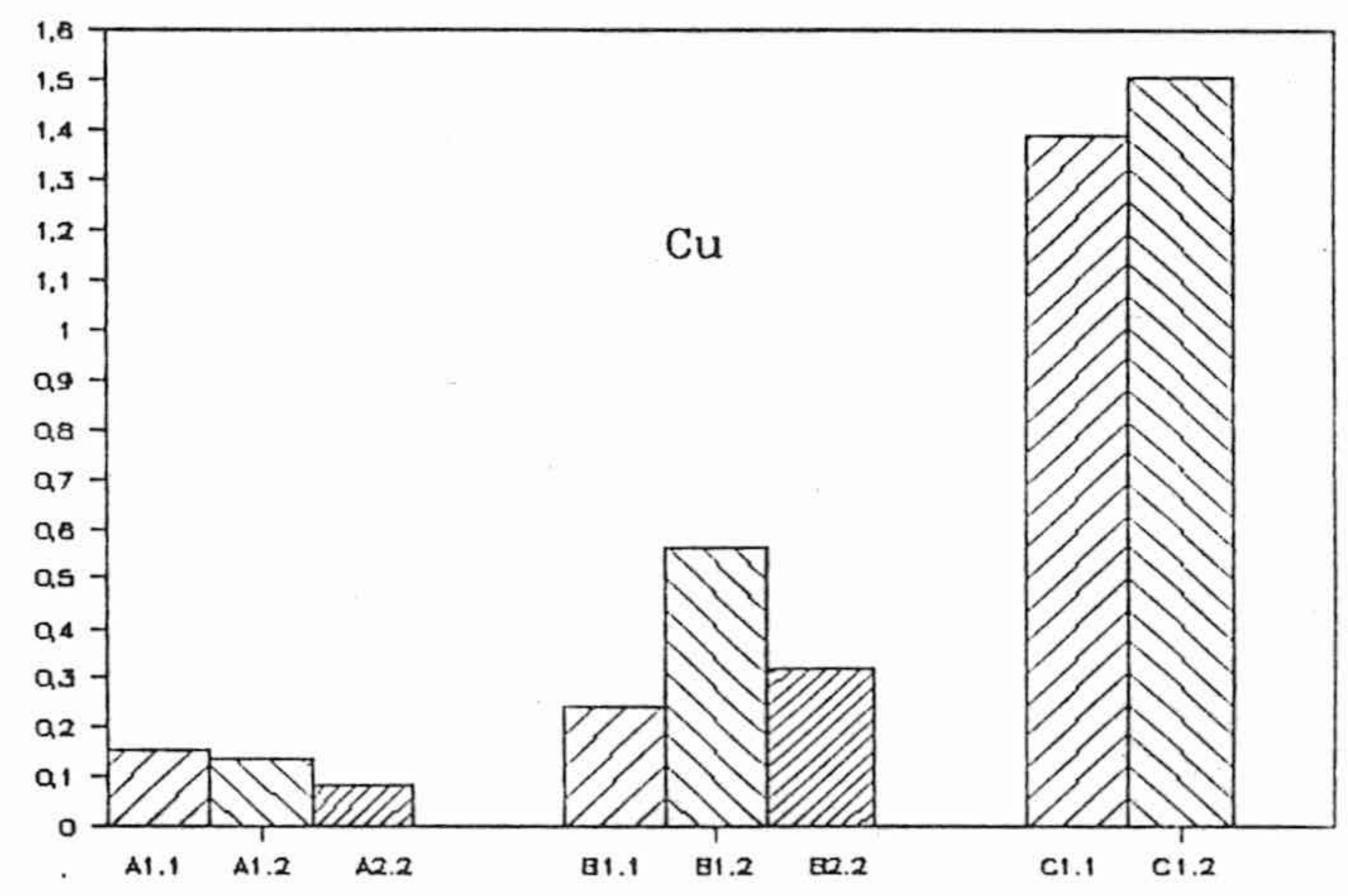
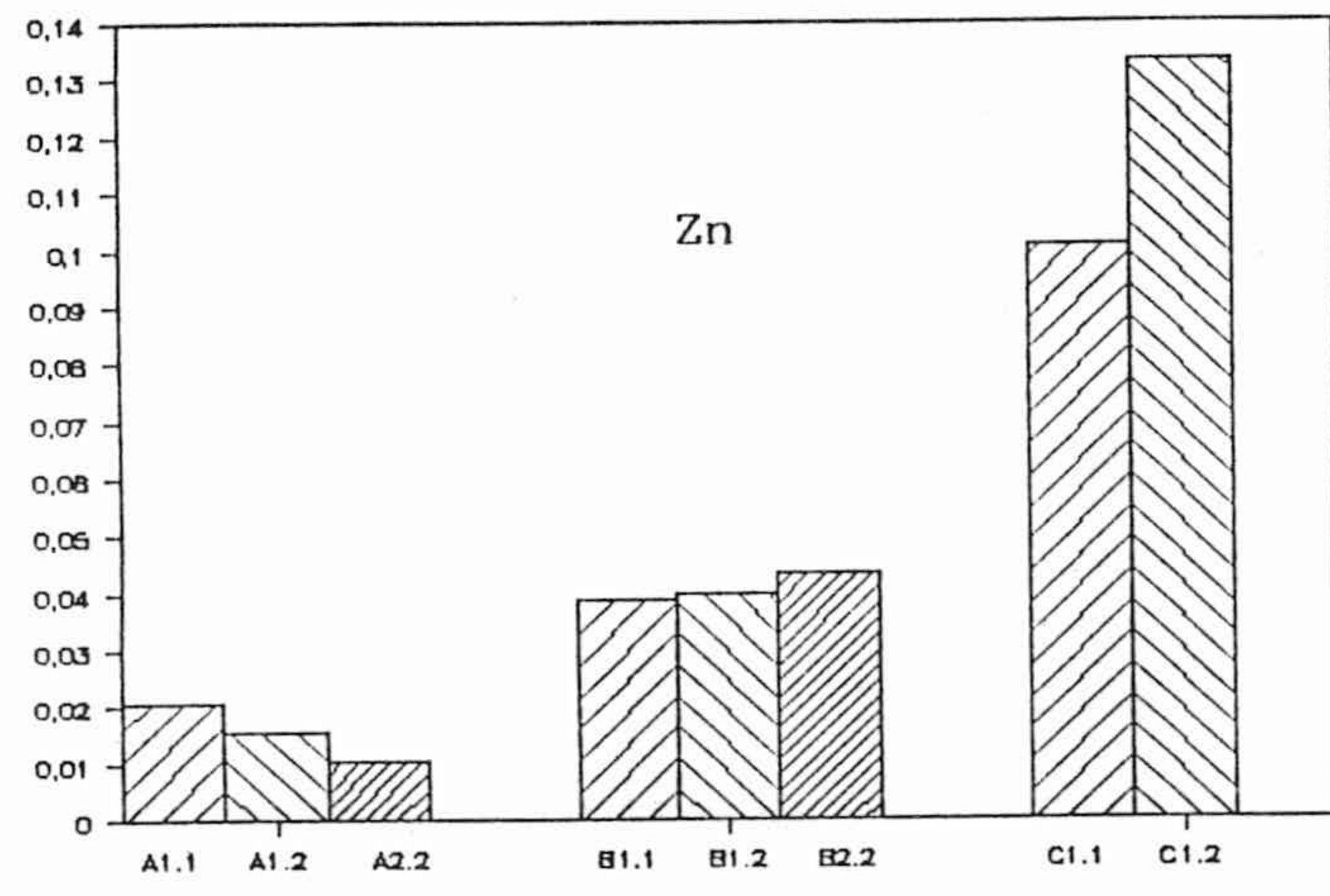
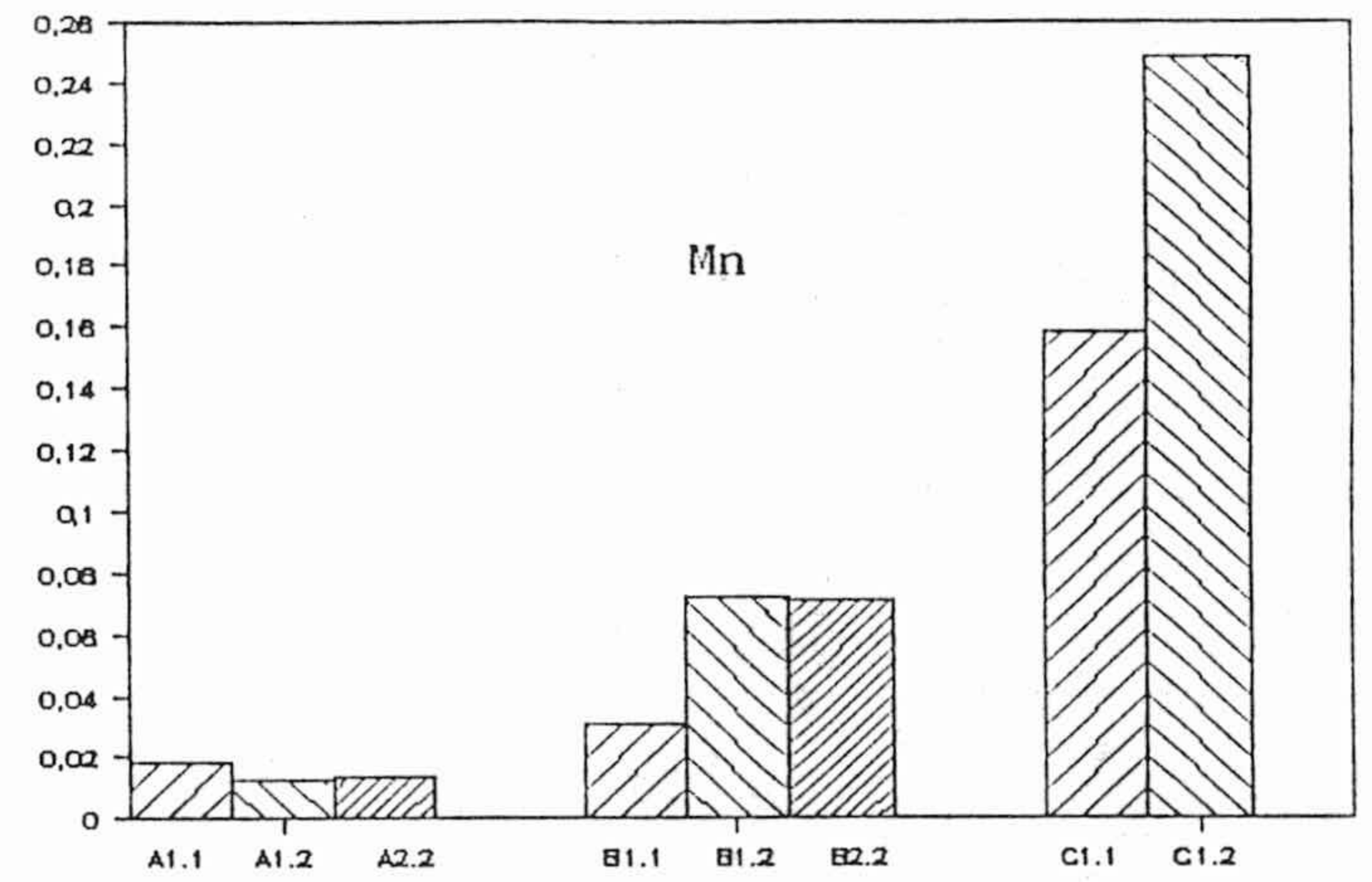
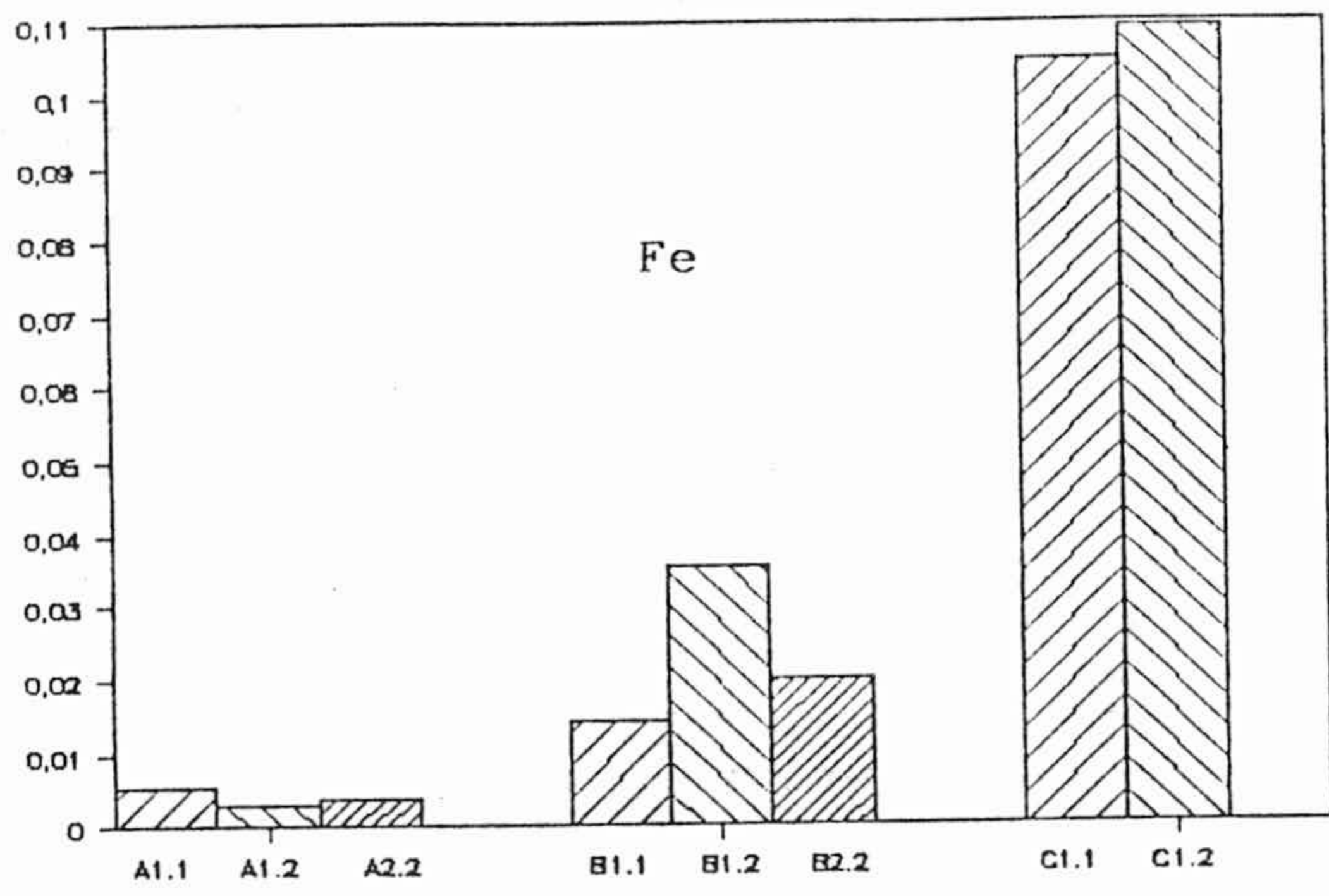


Figura nº 19. Variación de la eficiencia en el uso de los nutrientes.

4.9 VALOR NUTRITIVO

El valor nutritivo de los frutos se recoge en la tabla nº 5.

Tabla nº 5. Valor nutritivo de los frutos (sobre m.s.)

Proteínas	13,00 %
Grasa	15,00 %
Cenizas	6,40 %
Fibras	15,25 %

La proporción de proteína puede ser superior a la indicada, pues aumenta al madurar el fruto. Es una cantidad importante, superior a la de muchas frutas.

La gran proporción de grasa se debe a la de la semilla, de una gran riqueza en ácidos grasos, como se indica en la tabla nº 6.

Tabla nº 6. Proporción de ácidos grasos en la semilla.

Láurico	2,52
Mirístico	5,85
Palmitico	41,25
Palmitoléico	2,82
Esteárico	3,52
Oléico	33,45
Linoléico	10,59
Linolénico	---
Aráquico	---

Por sus características es asimilable al aceite de palma.

Capítulo III

Resultados y discusión III.V

Asociaciones simbióticas en la rizosfera

5 ASOCIACION MICORRIZAS-ORGANISMOS FIJADORES DE NITROGENO

5.1 MICORRIZAS

La presencia de micorrizas se ha puesto de manifiesto mediante el procedimiento de tinción de PHILLIPS & HAYMAN (1970), cuya metodología es la siguiente:

- a) se sumergen las raíces en KOH al 10%, manteniéndolas en ebullición durante 1 hora, para clarificarlas.
- b) después se elimina el KOH y se lavan las raíces 4-5 veces con agua.
- c) se acidifica con unos ml de ClH 0,1 N.
- d) se colorea con una solución de azul tripán al 0,05% en lactofenol y se mantienen 5 minutos en ebullición. Así se tiñe el hongo del interior de la raíz, permaneciendo ésta incolora.
- e) por último, se elimina el exceso de colorante y las raíces se conservan en lactofenol. Su fórmula es la siguiente:

Acido láctico	100 ml
Fenol	20 gr
Glicerol	50 ml
Agua	40 ml

Esta técnica ha mostrado la presencia de micorrizas en la raíz a partir de muestras tomadas en campo.

5.2 ORGANISMOS FIJADORES DE N

La relación entre micorrizas y diversos tipos de microorganismos de la rizosfera es bien conocida; tanto con bacterias que solubilizan fosfatos (BAREA et al., 1976; AZCON et al., 1975) como fijadoras de N libres (GIANINAZZI-PEARSON & GIANINAZZI, 1982), simbióticas, tipo *Rhizobium* (AZCON et al., 1988) o actinomicetes (ROSE, 1980).

Para determinar la presencia de estos organismos fijadores de N que puedan explicar el alto nivel de este elemento en el tejido de la planta, se han llevado a cabo varias pruebas de tipo químico, a falta de un método de microbiología, encaminadas a poner de manifiesto la existencia de un mayor nivel de N en la zona rizosférica, si lo hubiera.

La primera consiste en la determinación de N-NO₃. Se tomaron muestras de suelo rizosférico y de la capa arable, a una profundidad de 25 cm. Los resultados (tabla 1) muestran una elevada concentración en la mayoría de las muestras rizosféricas, significativamente diferentes a las de la capa arable.

Tabla n° 1. Valores de NO₃⁻ en zona rizosférica y capa arable.

Muestras	Rizosfera		Capa arable	
	MO	NO ₃ ⁻	MO	NO ₃ ⁻
1	1,68	0,39	1,34	0,19
2	1,26	4,57	1,34	0,19
3	1,34	5,61	1,34	0,19
4	1,68	4,90	0,50	0,11
5	0,48	0,52	0,50	0,11
6	1,51	0,81	0,08	0,23
\bar{x}	1,32	2,78	0,85	0,17

La cantidad de materia orgánica en la capa superior es más elevada que en la zona más profunda, en la que, por el contrario, los nitratos son bastante más altos.

En zonas áridas, sin embargo, la mayor proporción de MO se debe a la hojarasca acumulada bajo las plantas (GARCIA-MOYA & McKELL, 1970), por lo que aparece efectivamente un mayor nivel en la zona rizosférica; sin embargo, el nivel de nitratos es desproporcionado, por lo que podría atribuirse a microorganismos asociados a la rizosfera, tipo Azotobacter o Azospirillum (MASCARUA et al., 1988).

No consideramos, sin embargo, esta prueba como concluyente de la existencia de organismos fijadores de N, pues podrían ser debidos los niveles superiores de NO₃ a

lixiviación o exudados radicales.

Otras pruebas para determinar con precisión la existencia de estos microorganismos y la naturaleza de su asociación con micorrizas en la rizosfera de Capparis las estamos llevando a cabo en estos momento, con la seguridad de que el origen del elevado nivel de nitrógeno que hemos observado en los tejidos de la planta no puede ser otro.

Capítulo IV

Conclusiones

CONCLUSIONES

1. Ha habido una respuesta muy positiva a la fertilización con nitrógeno y fósforo, que se ha traducido tanto en un incremento de la producción como en unos mayores niveles de concentración en tejido.

2. Por sus características, se puede definir como una planta de estrategia competitiva, que emplea recursos tales como profundas raíces, asociaciones con micorrizas y con organismos fijadores de nitrógeno para colonizar medios muy adversos.

3. Por esto mismo, los niveles medios de nutrientes son muy superiores a los que cabría esperar por los lugares en que se encuentra.

4. En estas condiciones, el nutriente mineral que limita en mayor grado el crecimiento es el fósforo. El equilibrio óptimo encontrado es de 53:21:26 para la proporción de N:10P:K.

5. Potasio, calcio y magnesio no limitan el crecimiento, al encontrarse fácilmente accesibles por la planta.

6. Los micronutrientes que se han mostrado más importantes, capaces de limitar el crecimiento en algunas etapas, son hierro y boro.

7. La eficiencia en el uso de los nutrientes se muestra como un modelo dinámico de la absorción y utilización de éstos por la planta.

8. Una escasa disponibilidad de agua limita el desarrollo vegetativo, provocando una acumulación de nutrientes en la hoja, con las características de un consumo de lujo.

9. Al final del ciclo vegetativo, los nutrientes que limitan el crecimiento son reabsorbidos en una mayor proporción por la planta, que los almacena en órganos permanentes como la raíz, desde donde son movilizados en la siguiente etapa de crecimiento.

10. La proporción en que un elemento es retranslocado es inversamente proporcional a la concentración en hoja, excepto en el caso de N y Cu.

11. La nutrición del fruto sigue unas pautas distintas a las de la hoja, desde donde se movilizan los recursos necesarios para el crecimiento del fruto. Aumenta con el tiempo la concentración de N, 10P, K, Zn y B, y disminuye la de los demás.

12. La mayor proporción de nutrientes exportados se debe a la que realiza el fruto.

13. Los valores medios de concentración encontrados son los siguientes:

macronutrientes	N	10P	K	Ca	Mg
(% sobre m.s.)	4	1,75	2,6	2,6	1,9

micronutrientes **Fe** **Mn** **Zn** **Cu** **B**

(ppm) 95 59 22 7,5 70

14. Los equilibrios medios encontrados son:

N:10P:K **Ca:K:Mg** **Fe:Mn:Zn**

45:20:35 35:37:28 50:35:15

Capítulo V

Bibliografía

BIBLIOGRAFIA

- AGREN, J. 1988. Sexual differences in biomass and nutrient allocation in the dioecious *Rubus chamaemorus*. *Ecology* 69: 962-973.
- AGUILAR, J., RODRIGUEZ, T., SIMON, M., FERNANDEZ, J. y SANCHEZ, J.A. 1987. Proyecto LUCDEME. Mapa de suelos. Hoja 1013 (Macael). M^o Agricultura. Madrid.
- AHMED, Z.F., RIZK, A.M., HAMMOUDA, F.M. & SEIF EL-NASR, M.M. 1978. Phytochemical investigation of Egyptian *Capparis* species. *Planta Med.* 26: 156-160.
- AHMED, Z.F., RIZK, A.M., HAMMOUDA, F.M. & SEIF EL-NASR, M.M. 1972. Glucosinolates of Egyptian *Capparis* species. *Phytochemistry* 11: 252-256.
- AIRY SHAW. 1966. *Capparidaceae*. En: "A Dictionary of the Flowering plants and Genus" (J.C. Willis, ed.), pp. 194-195. 7^a ed. Cambridge University Press. Cambridge.
- ALEYKUTTY, K.M., INAMDAR, J.A. & AVITA, K.M. 1978. Structure ontogeny and taxonomic significance of trichomes and stomate in some *Capparidaceae*. *Feddes Report.* 89: 19-30.
- ALLUE, J.L. 1987. Memoria del Mapa de subregiones fitoclimáticas. En: "Memoria del mapa de series de vegetación de España" (Rivas Martínez, S. ed.). pp. 219-223. M^o Agricultura. Madrid.
- AMES, R.N., REID, C.P.P. & INGHAN, E.R. 1984. Rhizosphere bacterial population responses to root colonization by a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus. *New Phytol.* 96: 555-563.

- ARBER, A. 1986. "Herbals". 3th ed. Cambridge University Press. Cambridge.
- ARNON, D.I. & STOUT, P.R. 1939. The essentiality of certain elements in minute quantity for plants with special reference to copper. *Plant Physiol.* 14: 371-375
- ATAEV, E.S. 1977. *Tamarix meyeri* associations and their relationships with the saline soils of the piedmont plain of central Kopet-Dag (USSR). *Izv. Akad. Nauk. Turkm. SSR* 6: 64-66.
- AYYAD, M.A., 1981. Soil-vegetation-atmosphere interactions. En: "Arid land ecosystems" (D.W. Godell & R.A. Pevvy, eds.) pp 9-33. Cambridge University Press. Cambridge.
- AZCON, R. & OCAMPO, J.A. 1981. Factors affecting the vesicular-arbuscular infection and mycorrhizal dependency of thirteen wheat cultivars. *New Phytol.* 91: 677-685.
- AZCON, R. & OCAMPO, J.A. 1984. Effect of root exudation on VA mycorrhizal infection at early stages of plant growth. *Plant Soil* 82: 133-138.
- AZCON, R., AZCON G. DE AGUILAR, C. & BAREA, J.M. 1978. Effects of plant hormones present in bacterial cultures on the formation and responses to VA endomycorrhiza. *New Phytol.* 87: 359-364.
- AZCON, R., GOMEZ-ORTEGA, M. & BAREA, J.M. 1982. Comparative effects of foliar -or soil- applied nitrate on vesicular-arbuscular mycorrhizal infection in maize. *New Phytol.* 92: 553-559.
- AZCON-G. DE AGUILAR, C. & BAREA, J.M. 1988. Micorrizas. En: "Biología vegetal". (J.M. Barea, ed.) pp. 83-93. Prensa Científica. Madrid.

- BABOS, K., BERMUDEZ, I.R. & CUMANA, L.X. 1983. Xylotomic examinations of some venezuelan species of Cappariaceae I. *Acta Botanica Hungarica* 30: 333-340.
- BAGYARAJ, D.J. & MENGE, J.A. 1978. Interactions between a VA mycorrhiza and *Azotobacter* and their effects on rhizosphere microflora and plant growth. *New Phytol.* 80: 567-573.
- BANSAL, K.N. & NIOTIRANANI, D.P. & PAL, A.R. 1983. Studies on sulphur in vertisols, I. Soil and Plat tests for diagnosing sulphur deficiency in soybean (*Glycine max* (L.) Merr.). *Plant Soil* 70: 133-140.
- BARBERA, G. & DI LORENZO, R. 1982. La coltura specializzata del cappero nell'isola di Pantelleria. *L'Informatore Agrario*, 38: 22113-22118,
- BARBERA, G. & DI LORENZO, R. 1984. The caper culture in Italy. *Acta Horticulturae* 144: 167-171.
- BARBER, S.A. 1984. "Soil nutrient bioavailability. A mechanistic approach". John Wiley. New York.
- BAREA, J.M., BROWN, M.E. & MOSSE, B. 1973. Association between VA mycorrhiza and *Azotobacter*. Rothamsted. Exp. Stat. Report for 1972, pp. 81-82.
- BAREL, D. & BARSDATE, J.R. 1978. Environmental chemistry and cycling processes. (D.C. Adriano & I.L. Brisbin, eds.). pp. 516-537. DOE Symp. Series CONF-760429. Washington.
- BATES, T.E. 1971. Factors affecting critical nutrient concentrations in plants and their evaluation: A review. *Soil Sci.* 112: 116-126.

- BAZILIEVSKAYA, N.A. 1977. Useful properties of poisonous plants of tropical South Africa. Part. III: A source for arrow poison. *Rastit. Resur.* 13: 388-395.
- BAZZAZ F.A. & REEKIE E.G. 1985. The meaning and measurement of reproductive effort in plants. En: "Studies in plant demography" (J. White, ed.). pp. 373-387. Academic Press. New York.
- BEARDSLEY, J.W. 1972. Notes and exhibitions *Coccus capparidis* (Green). *Proc. Hawaii Ent. Soc.* 21: 142.
- BEEVERS, L. & HAGEMAN, R.H. 1983. Uptake and reduction of nitrate: bacteria and higher plants. En: "Encyclopedia of Plant Physiology, New Series" (A. Läuchli and R.L. Bielesky, eds.). Vol. 15A, pp. 351-375. Springer-Verlag. Berlin, New York.
- BEHL, R. & JESCHKE, W.D. 1982. Potassium fluxes in excised barley roots. *J. Exp. Bot.* 33: 584-600.
- BENNER, B.L. & BAZZAZ, F.A. 1985. Response of the annual *Abutilon theophrasti* Medic. (Malvaceae) to timing of nutrient availability. *Am. J. Bot.* 72: 320-323.
- BENNER, B.L. & BAZZAZ, F.A. 1987. Effects of timing of nutrient addition on competition within and between two annual plant species. *J. Ecol.* 75: 229-245.
- BENNER, B.L. & BAZZAZ, F.A. 1988. Carbon and mineral element accumulation and allocation in two annual plant species in response to timing of nutrient addition. *J. Ecol.* 76: 19-40.
- BEN-DOV, Y. 1980. Observations on scale insects (Homoptera: Coccoidea) of the Middle East. *Bull. Ent. Res.* 70: 261-271.

- BERENDSE, F., BELTMAN, B., BOBBINK, R. KWANT, R. & SCHMITZ, M. 1987. Primary production and nutrient availability in wet heatland ecosystems. *Acta Oecol./Oecol. Plant.* 8: 265-279. Berlin, Heidelberg.
- BERTL, A., FELLE, H. & BENTRUP, F.W. 1984. Amine transport in *Riccia fluitans*. Cytoplasmatic and vacuolar pH recorded by a pH-sensitive microelectroder. *Plant Physiol.* 76: 75-78.
- BESTAGNO-BIGA, M.L. 1960. Una virosi a reticolatura fogliare del Cappero. *Notiz. Mal. Piante* 53-54: 189-191.
- BIELESKY, R.L. 1973. Phosphate pools, phosphate transport and phosphate availability. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 24: 225-252.
- BIELESKY, R.L. & FERGUSON, I.B. 1983. Physiology and metabolism of phosphate and its compounds. En: "Encyclopedia of Plant Physiology, New Series" (A. Läuchli & R.L. Bielelesky, eds.). Vol. 15A, pp. 422-499. Springer-Verlag. Berlin, New York.
- BIELESKY, R.L. & LAÜCHLY, A. 1983. Synthesis and outlook. En: "Encyclopedia of Plant Physiology, New Series" (A. Läuchli & R.L. Bielelesky, eds.). Vol. 15B, pp. 745-755. Springer-Verlag. Berlin, New York.
- BIRK E.M. & VITOUSEK, P.M. 1986. Nitrogen availability and nitrogen use efficiency in Loblolly pine stands. *Ecology* 67: 67-79.
- BLOM-ZANDSTRA, G. & LAMPE, J.E.M. 1983. The effect of chloride and sulphate salts on the nitrate content in lettuce plants (*Lactuca sativa* L.). *J. Plant Nutr.* 6-611-628.

- BOERNER, R.E.J. 1984. Folian nutrient dynamics and nutrient use efficiency of four tree species in relation to site fertility. *J. Ap. Ecol.* 21: 1029-1040.
- BOLAN, N.S., ROBSON, A.D. & BARROW, N.J. 1984a. Increasing phosphorus supply can increase the infection of plant roots by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Biol. Biochem.* 16: 419-420.
- BOLAN, N.S., ROBSON, A.D., BARROW, N.J. & AYLMOORE, L.A.G. 1984. Specific activity of phosphorus in mycorrhizal and non-mycorrhizal plants in relation to the availability of phosphorus to plants. *Soil Biol. Biochem.* 16: 299-304.
- BOLOS, O. DE & VIGO, J. 1984. *Flora dels Països catalans*. vol. 1. Ed. Barcino. Barcelona.
- BONNIER, G. 1911. *Flore complète de France*. Librairie Générale de l'Enseignement. Paris.
- BOUMAN, F. & CALIS, J.I.M. Integumentary shifting. A third way to unitegmy. *Ber. dt. bot. Ges.*, 90: 15-28.
- BOWEN, G.D. & SMITH, S.E. 1981. The effects of mycorrhizas on nitrogen uptake by plants. En: "Terrestrial Nitrogen Cycles" (F.E. Clark & T. Rosswall, eds.) pp. 477-491. *Ecol. Bull.* (33). Stockholm.
- BOUSQUET, U., SCHEIDECKER, D. & HELLER, R. 1981. Effet des conditions de culture sur la nutrition calcique de plantules calcifuge ou calcicoles. *Physiol. Veg.* 19: 253-262.
- BOXMAN, A.E. & ROELOFS, J.G.M. 1988. Some effects of nitrate versus ammonium nutrition on the nutrient fluxes in *Pinus sylvestris* seedling. Effects of micorrhizal infection. *Can. J. Bot.* 66: 1091-1097.

- BROWN, J.C., FOY, C.D., BENNETT, J.H. & CHRISTIANSEN, M.N. 1979. Two light sources differentially affected ferric iron reduction and growth of cotton. *Plant Physiol.* 63: 692-695.
- BURRIS R.H. 1974. Methodology. En: "Biology of nitrogen fixation" (A. Quispel ed.), pp. 3-42. North Holland Pub. Co. Amsterdam.
- CANO, D. 1985. Técnicas de plantación y cultivo de la alcaparra. Junta de Andalucía. I Jornadas Técnicas sobre la alcaparra. Huercal-Overa y Sorbas (Almería).
- CASTRO, R. DE & NOSTI, M. 1987. El alcaparro (*Capparis spinosa* L.). *Grasas y Aceites* 38: 183-186.
- CHAGTAI, S.M. & YUSAF, M. 1976. The ecology of the native vegetation of Kohat (N.W. Frontier province). *Pakistan. Park. J. Bot.* 8: 27-36.
- CHAPIN III, F.S. 1980. Mineral nutrition of wild plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 233-260.
- CHAPIN III, F.S. 1983. Adaptation of selected trees and grasses to low availability of phosphorus. *Plant Soil* 72: 293-297.
- CHAPIN III, F.S. 1988. Ecological Aspects of Plant Mineral Nutrition. En: "Advances in Plant Nutrition". Vol. 3, pp. 160-191.
- CHAPIN III, F.S. & BIELESKY, R.L. 1982. Mild phosphorus stress in barley and a related low-phosphorus adapted barley grass: Phosphorus fractions and phosphate absorption in relation to growth. *Physiol. Plant.* 54: 309-317.

- CHAPIN III, F.S. & KEDROWSKY, R.A. 1983. Seasonal changes in nitrogen and phosphorus fractions and autumn retranslocation in evergreen and taiga trees. *Ecology* 64: 376-391.
- CHAPIN III, F.S. & SHAVER, G. 1988. Differences in growth and nutrient use among arctic plant growth forms. *Funct. Ecol.* (en prensa).
- CHAPIN III, F.S., JOHNSON, D.A. & MCKENDRICK. 1980. Seasonal movement of nutrients in plants of differing growth form in an Alaskan tundra ecosystem: implications for herbivory. *J. Ecol.* 68: 189-209.
- CHAUDHRI, I.J. 1960. The vegetation of the Kaghan valley Park. *J. of Forestry*, 10: 285-294.
- CHEN, Y. & BARAK, P. 1982. Iron nutrition of plants in calcareous soils. *Adv. Agron.* 35: 217-240.
- CHHABRA, R., RINGOET, A., LAMBERTS, D. & SCHEYS, I. 1977. Chloride losses from tomato plants. (*Lycopersicon esculentum* Mill.). *Z. Pflanzenphysiol.* 81: 89-94.
- CHRISTODOULAKIS, N.S. & MITRAKOS, K.A. 1987. Structural analysis of the sclerophylly in eleven phanerophytes in Greece. En: "Plant response to stress" (J.D. Tenhunen, F.M. Catarino, O.L. Lange, W.C. Oechel, eds.). NATO ASI Series, vol 15G, pp. 547-552. Springer-Verlag. Berlin, Heidelberg.
- CIFFERI, R. 1949. Rassegna di malattie e parassiti del Capperò (*Capparis spinosa* L.) in Italia. *Notiz. Mal. Piante* 3: 33-35.
- COCHRANE, T.S. 1978. Podandrogyne formose, new-species of Capparidaceae from Central America. *Brittonia* 30: 405-410.

- CORNER, E.J.H. 1976. "The seeds of Dicotyledons". Cambridge University Press. Cambridge.
- COX, G., MORAN, K.J., SANDERS, F., NOCKOLDS, C. & TINKER, P.B. 1980. Translocation and transfer of nutrients in vesicular-arbuscular mycorrhizas. III. Polyphosphate granules and phosphorus translocation. *New Phytol.* 84: 649-654.
- CROMER, R.N., WHEELER, A.M. & BARR, N.J. 1984. Mineral nutrition and growth of eucalyptus. *N. Z. J. Forest. Sci.* 14: 229-239.
- CRONQUIST, A. 1981. "An Integrated System of Classification of Flowering Plants". 1262 pp. Columbia University Press. New York.
- DAGAR, J.C., SINGH, V.P. & MALL, L.P. 1978. Regeneration in plant growing on eroded soil. *Ann. Arid Zone* 17: 68-74.
- DAHLGREN, R. 1975. A system of classification of the angiosperms to be used to demonstrate the distribution of characters. *Bot. Not.* 128: 119-147.
- DAHLGREN, R. 1977. A note on the taxonomy of the "Sympetalae" and related groups. *Publ. Cairo Herb.* 6 & 7: 83-102.
- DANIEL, M. & SABNIS, S.D. 1977. Chemotaxonomical studies on Capparidaceae-Clomaceae. *Current Science*, 46: 472-474.
- DAS, V.S.R. & RAO, K.N. 1975. Phytochemical phylogeny of the Brassicaceae (Cruciferae) from the Capparidaceae. *Naturwissenschaften* 62: 577-578.

- DEKKER, T.G., FOURIE, T.G., MATTHEE, E. & SNYCKERS, F.O. 1987. An oxindole grow the roots of *Capparis tomentosa*. *Phytochemistry* 26: 1845-1846.
- DIAZ, J.L. 1987. "Estudio edáfico y evaluación forestal en la Sierra de los Filabres (Almería)". Junta de Andalucía. Sevilla.
- DREW, M.C. & SAKER C.R. 1978. Nutrient supply and the growth of the seminal root system in barley. *J. Exp. Bot.* 29: 435-451.
- DUKE, J.A. & HURST, S.J. 1975. Ecological Amplitudes of Herbs: Spices and Medicinal Plants. *Lloydia* 38: 404:410.
- EDWARDS, D.G. & ASHER, C.J. 1982. Tolerance of crop and pasture species to manganese toxicity. En: "Proceedings of the Ninth Plant Nutrition Colloquium, Warwick, England" (A. Scaife, ed.), pp. 145-150. Commonw. Agric. Bur., Farnham Royal, Buks.
- EDWARDS, G. & WALKER, D. 1983. "C3, C4: Mechanisms, and Cellular and Environmental Regulation of Photosynthesis." Blackwell, Oxford.
- ELLEMBERG, H. 1974. Zeigewerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas. *Scripta Geobotanica* 9:97.
- ENGLER, A. & PRANKL, K. 1924. Die natürlichen Pflanzenfamilien. 2^a ed. 14 vols. Liepzig.
- EPSTEIN, E. 1972. "Mineral nutrition of plants: principles and perspectives". John Wiley. New York. 412 pp.
- ERNST, W.H.O. 1982. Schwermetallpflanzen. En: "Pflanzenökologie und Mineral-stoffwechsel" (H. Kinzel, ed.), pp. 472-506. Ulmer, Stuttgart.

ESCARRE, A., FERRES, L.L., LOPEZ, R., MARTIN, J., RODA, F. & TERRADES, J. 1987. Nutrient use strategy by evergreen-oak in NE Spain. En: "Plant response to stress" (J.D. Tenhunen, F.M. Catarino, O.L. Lange, W.C. Oechel, eds.) NATO ASI Series vol 15G, pp. 429-436. Springer-Verlag. Berlin.

ESTEBAN, E. 1975. El equilibrio fisiológico como índice para el diagnóstico de deficiencias nutritivas. I. Árboles frutales. An. Edaf. Agrobiol. 34: 623-632.

ESTEBAN, E. 1976. Análisis foliar en patata. Importancia del índice vegetativo en relación con los equilibrios fisiológicos. Vol. Hom. D. Luis Recalde, pp. 323-331. Est. Exp. Zaidín. Granada.

ESTEBAN, E. & AGUILAR, A. 1976. Análisis foliar en cultivos hortícolas. I. Patata. 4º Coll. Int. Contrôle de l'Alim. Plantes cultivées. Gent. I: 219-228

ESTEBAN, E., GALLARDO-LARA, F., ROBLES, F. y AZCON, M. 1980. Efecto de la adición de B a cultivos de remolacha azucarera y su repercusión sobre los equilibrios fisiológicos. 5º Coll. Int. Contrôle l'Alim. Plantes cultivées II.

ESTEBAN, E., GALLARDO-LARA, F. y ROBLES, F. 1982. Estudios de nutrición del cultivo de haba (*Vicia faba* L.). An. Edaf. Agrobiol. 41: 1459-1468.

FAHN, A. 1952. On the structure of floral nectarion. Bot. Gaz. 113: 464-70.

FAHN, A. 1953. The topography of the nectary in the flower and its phylogenetical trend. Phytomorphology, 3: 424-426.

FAHN, A. 1982. "Plant-Anatomy". 3ª ed. Pergamon Press, Londres. 544 pp.

- FAIRUSHINA, S.A. 1974. *Capparis spinosa* L. a destroyer of architectural monuments in Uzbekistan. *Uzbekskii Biologicheskii Zhurnal* 18: 39-42.
- FAO. 1977. Guía para la descripción de perfiles del suelo. Roma.
- FARGERSTROM, T. & LOHM, U. 1977. Growth in Scots pine (*Pinus silvestris* L.). Mechanism of response to nitrogen. *Oecologia* 26: 305-315.
- FEENY, P. 1976. Plant apparency and chemical defense. *Recent. Adv. Phytochem* 10: 1-40.
- FERNANDEZ, C. & AMEZCUA, C. 1986. Anotaciones a plantas vasculares poco conocidas de la provincia de Jaén. *Blancoana* 4: 5-20.
- FERNANDEZ, S. 1974. Estudio del equilibrio de los nutrientes minerales en el maíz. Tesis Doctoral. ETSIA. Madrid.
- FERRERES, F. & TOMAS, F. 1978. 3-O-rhamnuronosil del kaempferol en los botones florales de *Capparis spinosa* (Capparidaceae). *Rev. Agroquim. Tecnol. Alim.* 18: 232-235.
- FIMIANI, P. 1976. Un nuovo ospite di *Chelonus eleophilus* Silv. (Hym. Braconidae). *Proceedings XI Congr. Ital. Ent.* pp. 297-302. Portici-Sorrento.
- FITT, G.P. 1981. Observations on the biology and behavior of *Paraceratitella eurycephala* (Diptera, Tephritidae) in Northern Australia. *J. Aust. Entomol. Soc.* 20: 1-8.
- FLEIGE, H., GRIMME, H., RENGER, M. & STREBEL. 1983. Zur erfassung der nährstoffanlieferung durch diffusion im effektiven wurzelaum. *Mitt. Disch. Bodenk. Ges* 38: 381-386.

FONT QUER, P. 1962. "Plantas medicinales". Lábor, S.A. Barcelona.

FOURNIER. 1947. Le livre des plantes médicinales et vénéneuses de France. Ed. Le Chevalier. Paris.

FOY, C.D. 1983. The physiology of plant adaptation to mineral stress. Iowa State J. Res. 57: 355-391.

FRANCO, A. DI & GALLITELLI, D. 1985. Rhabdovirus like particles in caper leaves with vein yellowing. Phytopath. medit. 24: 234-236.

GALLITELLI, D. & DI FRANCO, A. 1987. Characterization of Caper latent virus. J. Phytopathology 119: 97-105.

GARCIA, L.J. 1987. Estudio sobre cultivo y producción del alcaparro en la provincia de Almería. Del. Consejería Agricultura y Pesca. Almería. Inédito.

GARCIA-MOYA, E. & McKELL, C.M. 1970. Contribution of shrubs to nitrogen economy of a desert wash plant community. Ecology 51: 81-88.

GAVALAS, N.A. & MANETAS, Y. 1980. Calcium Inhibition of Pyrophosphatase in Crude Plant Extracts. Plant. Physiol. 65: 860-863.

GERLOFF, G.C. & GABERMAN, W.H. 1983. Genetic basis of inorganic plant nutrition. En: "Encyclopedia of Plant Physiology, New Series" (A. Läuchli and R.L. Bielecky, eds.). vol. 15B, pp. 453-480. Springer-Verlag, Berlin, New York.

- GIANINAZZI-PEARSON, V. & GIANINAZZI, S. 1983. The physiology of vesicular-arbuscular mycorrhizal roots. *Plant Soil* 71: 197-209.
- GILDON, A. & TINKER, P.B. 1983. Interactions of vesicular-arbuscular mycorrhizal infection and heavy metals in plants. I. The effects of heavy metals on the development of vesicular-arbuscular mycorrhizas. *New Phytol.* 94: 247-261.
- GILL, R.J., NAKAHARA, S. & WILLIAMS, M. 1977. A review of the genus *Coccus* L. in America North of Panama. *Occ. Pap. Ent. Calif. Fd. Agric.* n° 24.
- GONZALEZ, S. 1973. La alcaparra. *Agricultura* 42: 422-425.
- GORINI, F. 1981. Schede orticole: Cappero. *L'Informatore d'Ortoflorofrutticult.* 22: 3-4.
- GRAHAM, R.D. 1984. Breeding for nutritional characteristic in cereals. En: "Advances in plant nutrition". (P.B. Tinker & A. Läuchli, eds.). Vol. 1, pp. 57-102. Praeger. New York.
- GRAY, J.T. & SCHLESINGER, W.H. 1983. Nutrient use by evergreen and deciduous shrubs in southern California. II. *J. Ecol.* 71: 43-56.
- GREENWOOD, D.J. 1983. Quantitative theory and the control of soil fertility. *New Phytol.* 94: 1-18.
- GREENWOOD, D.J., GERWITZ, A., STONE, D.A. & BARNES, A. 1982. Root development of vegetable crops. *Plant Soil* 68: 75-96.
- GRIME, J.P. 1974. Vegetation classification by reference to strategies. *Nature* 244: 310-311.

GRIME, J.P. 1985. Towards a functional description of vegetation. En: "The population structure of vegetation" (J. White, ed.). pp. 503-514. Dr. Junk. Dordrecht.

GRIME, J.P. & HODGSON, J.G. 1987a. Botanical contributions to contemporary ecological theory. *New Phytol.* 106 (Suppl.): 283-295.

GRIME, J.P. 1987b. Dominant and subordinate components of plant communities: implications for succession, stability and diversity. In: "Colonization, succession and stability" (P.J. Gray, M.J. Crawley & P.J. Edwards, eds.) pp. 413-428. Blackwell Sci.

P. Oxford.

GRIME, J.P. & HUNT, R. 1975. Relative growth rate: its range and adaptative significance in a local flora. *J. Ecol.* 63: 393-422.

GRIME, J.P., HODGSON, J.G. & R. HUNT. 1988. "Comparative Plant Ecology". Unwin Hyman. Londres

GUNDERSEN, A. 1950. "Families of Dycotiledons". Waltham. Blaidell (Mass., USA).

GUPTA, A.S. & CHAKKABARTY, M.M. 1964. Composition of the seeds fats of the Capparidaceae family. *J. Sci. Fd. Agric.* 15: 69-73

GUPTA, R.K., CHANDRA, S. & MAHADEVAN, V. 1968. Chemical examination of the seeds of *Gynandropsis pentaphylla*. *Indian J. Pharm.* 30: 127-128.

GUTIERREZ, J.R. & WHITFORD W.G. 1987a. Chihuahuan desert annuals: importance of water and nitrogen. *Ecology* 68: 2032-2045.

- GUTIERREZ, J.R. & WHITFORD W.G. 1987b. Response of chichuahuan desert annuals to rainfall augmentation. *J. Arid Env.* 12: 127-129.
- HAMMOUDA, F.M., SEIF EL-NASR, M.M. & RIZK, A.M. 1975. Constituents of Egyptian Capparis species. *Pharmazie* 30: 747-748.
- HANSON, J.B. 1984. The function of calcium in plant nutrition. En: "Advances in Plant Nutrition" (P.B. Tinker and A. Läuchli, eds.), pp. 149-208. Praeger, New York.
- HARLEY, J.L. & SMITH, S.E. 1983. "Mycorrhizal Symbiosis". Academic Press. Londres, New York.
- HARRISON, A.F. 1979. Variation of four phosphorus properties in woodland soils. *Soil Biol. Biochem.* 11: 393-403.
- HARRIS, K.M. 1975. The taxonomic status of the carob gall midge, *Asphondylia gennadii* (Marchal), comb. n. (Diptera, Cecidomyiidae) and of other *Asphondylia* species recorded from Cyprus. *Bull. Ent. Res.* 65: 377-380.
- HARTWEL, J.L. 1968. Plant used against cancer. *Lloydia* 31: 101-103.
- HAYNES, R.J. 1986. "Mineral nitrogen in the plant-soil system". Academic Press. Londres & Orlando.
- HAYNES, R.J. & GOH, K.M. 1978. Ammonium and nitrate nutrition of plants. *Bull. Rev. Cambridge Philos. Soc.* 53: 465-510.
- HEENAN, D.P. & CAMPBELL, L.C. 1981. Influence of potassium and manganese on growth and uptake of magnesium by soybeans (*Glycine max* (L.) Merr.). *Plant Soil* 61: 447-456.

HEPPER, C.M. 1983. The effect of nitrate and phosphate on the vesicular-arbuscular mycorrhizal infection of lettuce. *New Phytol.* 93: 389-399.

HERRERA, C.M. 1984. Tipos morfológicos y funcionales en plantas del matorral mediterráneo del sur de España. *Studia Oecologica* 5: 7-34.

HEYWOOD, V.H. 1969. *Capparis*. En: "Flora Europaeae" (Tutin, T.G. et al., eds.). Cambridge University Press. Cambridge.

HEYWOOD, V.H. & MOOSE, D.M. 1984. "Current concepts in plant taxonomy". Academic Press. London.

HODBERG, P. & NYLUND, J.E. 1981. Ectomycorrhizae in coastal miombo woodland of Tanzania. *Plant Soil* 63: 283-289.

HOVANITZ, W. & CHANG, V.C.S. 1963. Selection of allyl isothiocyanate by larvae of *Pieris rapae* and the inheritance of this tract. *J. Res. Lepidopt.* 1: 169-182.

HOVANITZ, W. & CHANG, V.C.S. 1964. Adult ovoposition responses in *Pieris rapae*. *J. Res. Lepidopt.* 3: 159-172.

HUNTER, W.J., FAHRING, C.J., OLSEN, S.R. & PORTER, L.K. 1982. Location of nitrate reduction in different soybean cultivars. *Crop Sci.* 22: 944-948.

HUTCHINSON, J. 1959. "The Families of Flowering Plants". Vol. I. 2^a ed. Clarendon Press. Oxford.

HUTCHINSON, J. 1967. "The Genera of Flowering plants". vol. II. Clarendon Press. Oxford.

- HUTCHINSON, J. 1969. "Evolution and Phylogeny of Flowering Plants". Academic Press. London.
- ILTIS, H.H. 1957. Studies in the Capparidaceae. III. Evolution and Phylogeny of the Western North American Clemoideae. Ann. Missouri Bot. Gard. 44: 77-119.
- ILTIS, H.H. 1981. Studies in the Capparidaceae. XV: *Capparis panamensis*. N. sp. Ann. Missouri Bot. Gard. 68: 681-685.
- ILTIS, H.H. 1986. Bounty of a Marsh and Meager Land. Natural History 95: 74-79.
- I.S.T.A. 1976. "Reglas internacionales para el ensayo de semillas". M^o de Agricultura. Madrid.
- JAIME, S. & ESTEBAN, E. 1977. Estudio de la nutrición del aguacate por análisis foliar. An. Edaf. Agrobiol. 36: 1265-1275
- JERUSTEDT, J.A. & CLARK, C. 1979. Stomak on the fruits and seeds of *Eschschozic* (Papavera-ceae). Am. J. Bot. 66: 586-90.
- JIMENEZ, A. 1986. Diferenciación genética entre variedades de alcaparra (*Capparis spinosa* L.). Memoria de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad de Granada.
- JIMENEZ, A. 1987. A new species of caper. Isozyme Bull. 20: 28.
- JIMENEZ, J.M. 1985. Cultivo de alcaparra en riego por goteo. Junta de Andalucía. I Jornadas Técnicas sobre la alcaparra. Huércal-Overa y Sorbas (Almería).

- JIMENEZ, J.M. & GUILLAMON, P. 1986. Reproducción vegetativa de la alcaparra. Junta de Andalucía. Col. Divulgación Agraria. Tríptico nº 1. Sevilla.
- JORGENSEN, L.B. 1981. Myrosin cells in the Capparaceae: structure and ontogeny. *J. Ultrastruct. Res.* 76: 313-314.
- JUNGK, A. 1970. Wechselwirkungen Zwischen Stickstoffkonzentration (NH_4 , NH_4NO_3 und NO_3) und pH der Nährlösung auf Wuchs von Tomatenpflanzen. *Gartenbauwissenschaft* 35:13-28.
- KASSAS, M. & GIRGIS, W.A. 1964. Habitat and plant communities in the Egyptian desert. III: The wadi bed ecosystem. *Journal of Ecology*, 42: 424-441.
- KAUL, R.N. & THALEN, D.C. 1979. South-west Asia. En: "Arid-land ecosystems" (D.W. Goodell & R.A. Pevy eds.) vol. 1. Cambridge University Press. Cambridge.
- KHAN, A.G. 1974. The occurrence of mycorrhizas in halophytes, hydrophytes and xerophytes, and of Endogone spores in adjacent soils. *J. Gen. Microbiol.* 81: 7-14.
- KHERA, A.P. & SINGH, J.P. 1975. *Capparis apphylla* a nutritive fruit for arid regions. *Indian Horticulture* 20: 10-22.
- KILLHAM, K. & FIRESTONE, M.K. 1983. Vesicular-arbuscular mycorrhizal mediation of grass response to acidic and heavy metal depositions. *Plant Soil* 72: 39-48.
- KINZEL, H. 1983. Influence of limestone, silicates and soil pH on vegetation. En: "Encyclopedia of Plant Physiology, New Series" (O.L. Lange, P.S. Nobel, C.B. Osmond & H. Ziegler, eds.). Vol. 12c, pp. 201-244. Springer-Verlag. Berlin.

- KIRKBY, E.A. & PILBEAM, D.J. 1984. Calcium as a plant nutrient. *Plant Cell Environ.* 7: 397-405.
- KJAER, A. & THOMSEN, T. 1963. Isothiocyanate-producing glucosides in species of Capparidaceae. *Phytochem.* 2: 29-32.
- KOUDOGBO, B. & DELAVEAU, P. 1974. Chimiotaxonomie des Capparidaceae. *Plantes médicinales et phytothérapie*, 8: 96-103.
- KRAUSS, A. & MARSCHNER, H. 1982. Influence of nitrogen nutrition, daylength and temperature on contents of gibberellic and abscisic acid and on tuberization in potato plants. *Potato Res.* 25: 13-21.
- KRUGER, F.J. 1987. Responses of plants to nutrient supply in mediterranean-type ecosystems. En: "Plant response to stress" (J.D. Tenhunen, F.M. Catarino, O.L. Lange, W.C. Oechel, eds.) NATO ASI Series, vol. 15G, pp. 415-428. Springer-Verlag. Berlin.
- KUBITZKI, K. 1984. Phytochemistry in Plant Systematic and Evolution. En: "Current Concepts in Plant Taxonomy" (V.H. Heywood & D.M. Moose, eds.). Academic Press. London.
- KURVITS, A. & KIRKBY, E.A. 1980. The uptake of nutrients by sunflower plants (*Helianthus annuus*) growing in a continuous flowing culture system, supplied with nitrate or ammonium as nitrogen source. *Z. Pflanzenernaehr. Bodenkd.* 143: 140-149.
- LACHICA, M., AGUILAR, A. & YAÑEZ, J. 1973. Análisis foliar. Métodos utilizados en la Estación Experimental del Zaidín (II). *An. Edaf. Agrobiol.* 32: 1033-1047.
- LAMONT, B. 1982. Mechanisms for enhancing nutrient uptake, with particular reference to Mediterranean South Africa and Western Australia. *Bot. Rev.* 48: 597-689.

- LASTRA, O., CHUECA, A., GONZALEZ, C., LACHICA, M. & LOPEZ-GORGE, J. 1987. El cobre como nutriente de la planta. *An. Edaf. Agrobiol.* 46: 1005-1020.
- LEE, J.A., HARMER, R. & IGNACIUK, R. 1983. Nitrogen as a limiting factor in plant communities. En: "Nitrogen as a ecological factor" (J.A. Lee, S. McNeill & I.H. Rorison, eds.) pp. 95-112. Blackwell Sci. Oxford.
- LEMNI, C.T. & ROVESTI, P. 1979. Ricerche sperimentali sull'azione cosmetologica del capperro. *Rev. Ital. E.P.P.O.S.* 61: 2-9.
- LEWIS, D.H. 1980. Boron, lignification and the origen of vascular plants - A unified hypotesis. *New Phytol.* 84: 209-229.
- LIOTTA, G. 1977. *Acalles barbarus* Lucas (s.l.) su *Capparis spinosa* L. a Pantelleria. Nota bioetologica. *Il Naturalista siciliano*, Ser. IV 1: 39-45.
- LITTLE, T.M. & HILLS, F.J. 1985. "Métodos estadísticos para la investigación en la agricultura". Ed. Trillas. México.
- LONERAGAN, J.F., SMOWBALL, K. & SIMONS, W.I. 1968. Response of plants to calcium concentration in solution culture. *Aust. J. Agric. Res.* 19: 845-857.
- LOPEZ, M.M. 1988. Seguimiento del cultivo y producción de la alcaparra en la provincia de Almería. Del. Consejería Agricultura y Pesca. Almería. Inédito.
- LOUDA, S.M., FARRIS, M.A. & BLVA, M.J. 1987. Variation in methylglucosinolate and insect damage to *Cleome serrulate* (Capparaceae) along a natural soil moisture gradient. *J. Chem. Ecol.* 13: 569-581.

- LOZANO, J. 1983. Estado actual del cultivo. En: "El Alcaparro", pp. 3-21. Junta de Andalucía-Diputación de Granada. Granada.
- LUNA, F. & PEREZ, M. 1985. "La tapenera o alcaparra. Cultivo y aprovechamiento". Ed. M^o Agricultura, Pesca y Alimentación. Madrid.
- MAHAR, M. 1973. Carry over and host plants of painted Bagarade picta Fabr.: a pest of rabi oil seed crops. Agric. Pakistan 24: 9-10.
- MAJORANA, G. 1970. La reticolatura fogliare del capperò: una malattia associata ad un virus del gruppo S della patata. Phytopath. medit. 9: 106-110.
- MANI, M.S. 1974. "Ecology and Biogeography in India". Dr. Junk B.U. Publishers. The Hague.
- MARSCHNER, H. 1986. "Mineral nutrition of higher plants". Academic Press. Londres. 674 pp.
- MARTIN, F., CANET, D., ROLIN, D., MARCHAL, J.P. & LARHER, F. 1983. Phosphorus-31 nuclear magnetic resonance study of polyphosphate metabolism in intact ectomycorrhizal fungi. Plant Soil 71: 469-476.
- MASCARUA, M.A., VILLA, R. & CABALLERO, J. 1988. Acetylene reduction and indolacetic acid production by Azospirillum isolates from Cactaceous plants. Plant Soil 106: 91-95.
- MATTSON, W.J. 1980. Herbivory in relation to plant nitrogen content. Ann. Rev. Ecol. Syst. 11: 119-161.
- MAZUELOS, S.C., PRIETO, J., LIÑAN, J. & ESTEBAN, E. 1979. Evolución de los equilibrios biológicos y sus relaciones con el metabolismo de macro y micronutrientes en el olivo. An.

Edaf. Agrobiol. 38: 1090-1097.

McINTYRE, G.I. 1977. Integration of activity in the higher plants. Soc. Exp. Biol. Symp. 31 (D.H. Jennings ed.) pp 251-273. Cambridge University Press. Cambridge.

McKEY, D., WATERMAN, P.G., MBI, C.N., GARTLAN, J.S. & STRUHSAKER, T.T. 1978. Phenolic content of vegetation in two african rain forest: ecological implications. Science 202: 61-64.

McNAUGTON, S.J. 1983. Serengeti grassland ecology: the role of composite environmental factors and contingency in community organization. Ecol. Monographs. 53: 291-320.

MEEUSE, A.D.J. 1973. Co-evolution of plant host and parasites. En: "Taxonomy and Ecology" (C.V. Heywood, ed.). pp. 289-316. Academic Press. London.

MEJSTRIK, V.K. & CUDLIN, P. 1983. Mycorrhiza in some plant desert species in Algeria. Plant Soil 71: 363-366.

MELILLO, J.M. & GOSZ, J.R. 1983. Interactions of biogeochemical cycles in forest ecosystems. En: "The major biogeochemical cycles and their interactions" pp. 177-222. John Wiley & Sons, New York.

MENGEL, K., BREININGER, M.T. & BUBL, W. 1984. Bicarbonate, the most important factor inducing iron chlorosis in vine grapes on calcareous soil. Plant Soil 81: 333-344.

MERINO, J. 1987. The cost of growing and maintaining leaves of mediterranean plants. En: "Plant response to stress" (J.D. Tenhunen, E.M. Catarino, O.L. Lange & W.C. Oechel, eds.) NATO ASI Series, vol. 15G, pp. 553-564. Springer-Verlag. Berlin.

- MEROLA, G. & RODRIGUEZ, P. 1981. Plantas de la etnobotánica venezolana utilizadas con fines odontológicos. Rev. Fac. Farm., 49-51: 49-56.
- METCALFE, C.R. & CHALK, L. 1950. Anatomy of the Dicotyledous. Clarendon Press. Oxford.
- METODOS OFICIALES DE ANALISIS. 1986. Vol. 3. M^o Agricultura, Pesca y Alimentación. Madrid.
- MOLDENKE, H.N. & MOLDENKE, A.L. 1969. "Plants of the Bible". Chronica Botanica Co. Waltham (Mass. USA).
- MONESTIEZ, M., LAMANT, A. & HELLER, R. 1982. Endocellular distribution of calcium and Ca-ATPases in horse-bean roots: Possible relation to the ecological status of the plant. Physiol. Plant. 55: 445-452.
- MONTERO, J.L. & GONZALEZ-REBOLLAR, J.L. 1987. Diagramas bioclimáticos. En: "Memoria del mapa de series de vegetación de España" (Rivas-Martínez, S. ed.). pp. 225-268. M^o Agricultura. Madrid.
- MOONEY, H.A. 1983. Carbon-gaining capacity and allocation patterns of mediterranean-climate plants. En: "Mediterranean-type ecosystems" (F.J. Kruger, D.T. Mitchell, & J.U.M. Jarvis, eds.) pp. 103-119. Springer-Verlag. Berlin.
- MOONEY, H.A. 1987. The impact of environmental stress on planta performance in mediterranean climate ecosystems: differing levels of analysis. En: "Plant response to stress" (J.D. Tenhunen, F.M. Catarino, O.L. Lange, W.C. Oechel, eds) NATO ASI Series , vol. 15G, pp. 661-668. Springer-Verlag. Berlin.
- MOONEY, H.A. & RUNDEL, P.W. 1979. Nutrient relations of the evergreen shrub *Adenostoma fasciculatum* in the California chaparral. Bot. Gaz. 140: 109-113.

- MOONEY, H.A., FIELD, C., GULMON, S.L. & BAZZAZ, F.A. 1981. Photosynthetic capacity in relation to leaf position in desert versus old-field annuals. *Oecologia* 50: 109-112.
- MOONEY, H.A., FIELD, C., GULMON, S.L., RUNDEL, P. & KRUIER, F.J. 1983. Photosynthetic characteristics of South African sclerophylls. *Oecologia* (Berlin) 58: 398-401.
- MOSSE, B., STRIBLEY, D.P. & LETACON, F. 1981. Ecology of mycorrhiza and mycorrhizal fungi. En: "Advances in Microbial Ecology" vol. 5 (M. Alexander ed.) pp 137-210. Plenum Press. New York.
- NABHAN, G.P. 1985. "Gathering the desert". University of Arizona Press. Tucson. Arizona.
- NAVARRO, L. 1985. Producción actual de alcaparras. Previsiones a corto y medio plazo. Junta de Andalucía. I Jornadas Técnicas sobre la alcaparra. Huercal-Overa y Sorbas (Almería).
- NEGRI, G. 1948. "Erbario Figurato". Ed. Ulrico Hoepli. Milán.
- NOSTI, M. & DE CASTRO, R. 1987. Los constituyentes de la alcaparra y su variación con el aderezo. *Grasas y Aceites* 38: 172-174.
- NYE, P.H. 1977. The rate limiting step in plant nutrient absorption from soil. *Soil Sci.* 123: 292-297.
- OHKI, K., BOSWELL, F.C., PARKER, M.B., SHUMAN, L.M. & WILSON, D.O. 1979. Critical manganese deficiency level of soybean related to leaf position. *Agron. J.* 71: 233-234.
- ORIAN, G.H. & SOLBRIG, O.T. 1977. A cost-income model of leaves and roots with special reference to arid and semiarid areas. *Amer. Nat.* 111: 677-690.

- ORPHANIDES, G.M. 1975. Biology of the carob midge complex, *Asphondylia* spp. in Cyprus. Bull. Ent. Res. Portici 65: 381-390.
- ORPHANIDES, G.M. 1976. Damage Assessment and Natural Control of the carob midge complex, *Asphondylia* sp. in Cyprus. Bol. Lab. Ent. Agric. Portici 33: 80-98.
- ORPHANOS, P.I. 1983. Germination of caper (*Capparis spinosa* L.) seeds. J. of Horticultural Science, 58: 267-270.
- PALGRAVE, K.C. 1977. "Trees of Southern Africa". Ed. C. Struick. Capetown.
- PAX, F. & HOFFMAN. 1936. Capparidaceae. En: "Die natürlichen Pflanzenfamilien" (A. Engler & K. Prankl, eds.), 2^a ed. Liepzig. Berlin.
- PEARSON, C.J. & MUIRHEAD, W.A. 1984. Nitrogen uptake. En: "Control of crop productivity" (C.J. Pearson ed.) pp. 73-88. Academic Press. New York.
- PEREZ, E. 1947. Plantas útiles de Colombia. Ed. Contraloria General. Bogotá.
- PERNET, R. 1972. Les capparidacées. Plantes médicinales et phytothérapie 6: 68-77.
- PHILLIPS, J.M. & HAYMAN, D.S. 1970. Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. Trans. British Myc. Soc. 55: 158-160.
- PIGNATI, S. 1982. "Flora d'Italia". Edagricole. Bologna.

PIJOAN, J. 1976. L'Index végétatif dans le domaine de la fruticulture et la dynamique des valeurs pendant le cycle végétatif. 4^e Coll. Int. Contrôle l'Alim. Plants cultivées. Gent. vol. 2: 187-198.

PRAKASH, I. 1974. The ecology of vertebrates of the Indian Desert. En: "Ecology and Biogeography in India" (M.B. Mani ed.). pp. 369-420. Dr. Junk Publ. The Hague.

PRAMANIK, S.K., & HARIHARAN, P.S. 1952. The climate of Rajasthan. Bull. Nat. Inst. Sci. India 1: 167-178.

PRENZEL, J. 1979. Mass flow to the root system and mineral uptake of a beech stand calculated from 3 year field data. Plant Soil. 51: 39-49.

RAMOS, P. & PANIS, A. 1975. Les Chalcidiens parasites de *Prays oleae* (Lep. Plutellidae) en Andalousie. Entomophage 20: 225-227.

RAO, G.V., KUMARI, G.R. & CHANDRASEKARAN, V. 1981. *Capparis milgiriensis*, new species of Capparidaceae from South India. J. Bombay Nat. Hist. Soc. 78: 146-148.

RAO, M.A. 1974. Vegetation and Phytogeography of the Himalaya. En: "Ecology and Biogeography in India" (M.S. Mani, ed.) pp 274-275. Dr. W. Junk B.V. Publishers. The Hague.

RAO, R.S. & RAGHVAN, R.S. 1964. *Capparis mooni* Wt.: a reinvestigation of its identity and value as a drug. J. Sci. Ind. Res. 23: 53-57.

RASMUSSEN, P.E., RAMIG, R.E., EKING, L.G. & RHODE, C.R. 1977. Tissue analyses guidelines for diagnosing sulphur deficiency in white wheat. Plant Soil 46: 153-163.

- RECALDE, L. & ESTEBAN, E. 1976. Diagnosis of mineral deficiencies in olive tree crops by leaf analysis. 1^o Coll. Int. Contrôl. l'Alim. Plants cultivées. Montpellier.
- REUTER, D.J., ROBSON, A.D., LONERAGAN, J.F. & TRANTHIM-FRYER, D.J. 1981. Copper nutrition of subterranean clover (*Trifolium subterraneum* L. cv. Seaton Park). II. Aust. J. Agric. Res. 32: 267-282.
- RHOADES, D. & CATES, R.G. 1976. Toward a general theory of plant antiherbivore chemistry. Recent Adv. Phytochem. 10: 168-213.
- RIGUAL, A. 1984. "Flora y vegetación de la provincia de Alicante". 2^a ed. Diputación Provincial. Alicante.
- RIVAS-MARTINEZ, S. 1987. "La vegetación de España". Universidad de Alcalá. Madrid.
- ROBSON, A.D. & PITMAN, M.G. 1983. Interactions between nutrients in higher plants. En: "Encyclopedia of Plant Physiology, New Series" (A. Läuchli and R.L. Bielecky, eds.), Vol 15A, pp. 147-180. Springer-Verlag. Berlin, New York.
- ROBSON, A.D. & REUTER, D.J. 1981. Diagnosis of copper deficiency and toxicity. En: "Copper in Soils and Plants" (J. F. Loneragan, A.D. Robson & R.D. Graham, eds.), pp. 287-312. Academic Press, London, Orlando.
- RODIN L.E. & BAZILEVICH, N.I. 1967. "Production and mineral cycling in terrestrial vegetation". Oliver & Boyd. Londres.
- RODMAN, J.E. 1981. Divergence, convergence and parallelism in phytochemical characters: the glucosinolate-myrosinase system. En: "Phytochemistry and Angiosperm Phylogeny" (D.A. Young & D.S. Seigler, eds.). pp. 43-75. Praeger. New York

- ROLDAN-FAJARDO, B.E. & BAREA, J.M. 1987. Micorrizas VA en árboles y arbustos. An. Edaf. Agrobiol. 46: 229-246.
- ROMAZEWSKA-SALAT, J. 1976. Two species of parasitic mushrooms new for the flora of Poland. Ann. Univ. Mariae Curie. Sec. C. 31: 109-112.
- RONY, G. & FOUCAUD, J. 1893. "Flore de France". Ed. Soc. Sciences Naturelles. Rochefort.
- ROSALES, I.G. 1986. Polimorfismos isoenzimáticos en la alcaparra (*Capparis spinosa* L.). Memoria de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad de Granada.
- ROSENTHAL, G.S. & JANZEN, D.H. 1979. "Herbivores: their interactions with secondary plant metabolites". Academic Press. New York.
- ROVESTI, P. 1975. Azione antiforforate della cappuccina. Civ. farmac. Milán.
- ROVIRA, A.P., BOWEN, G.D. & FOSTER, R.C. 1983. The significance of rhizosphere microflora and mycorrhizas in plant nutrition. En: "Encyclopedia of Plant Physiology, New Series" (A. Läuchli & R.L. Bielecky, eds.) Vol. 15A, pp. 61-89. Springer-Verlag. Berlin
- RUIZ, P. 1985. Análisis de la comercialización de la alcaparra. Mercado Nacional e Internacional. Junta de Andalucía. I Jornadas Técnicas sobre la Alcaparra. Huerca-Overa y Sorbas (Almería).
- RUKMINI, C. & DEOSTHALE, Y.G. 1979. Nutritive value of defatted seed cake of *Cleome viscosa*. J. Am. Oil. Chem. Soc. 56: 503-505.

RYGIEWICZ, P.T. & BLEDSOE, G.S. 1984. Mycorrhizal effects on potassium fluxes by northwest coniferous seedlings. *Plant Physiol.* 76: 918-923.

RYGIEWICZ, P.T., BLEDSOE, C.S. & ZASOSKI, R.J. 1984. Effects of ectomycorrhizae and solution pH on (¹⁵N) ammonium uptake by coniferous seedlings. *Can. J. For. Res.* 14: 885-892.

SANCHEZ-ALBORNOZ, L. 1978. "La España musulmana". Espasa-Calpe, S.A. Madrid.

SANCHEZ-MONGE, E. 1981. "Diccionario de Plantas Agrícolas". M^o de Agricultura. Madrid.

SANDERS, J.R. 1983. The effect of pH on the total and free ionic concentrations of manganese, zinc and cobalt in soil solutions. *J. Soil Sci.* 34: 315-323.

SANDMAN, G. & BOGER, P. 1983. The enzymatological function of heavy metals and their role in electron transfer processes of plants. En: "Encyclopedia of Plant Physiology, New Series" (A.Läuchli & R.L. Bielecky, eds.), Vol 15A, pp. 563-596. Springer- Verlag. Berlin.

SANZ, F. 1986. Flora y vegetación del N. de Cabo de Gata. Memoria de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Complutense. Madrid.

SCHNEIDER, W. 1974. "Pflanzliche drogen". Govi Verlag. Frankfurt.

SCHOONHOVEN, L.M. 1968. Chemosensory bases of host plant selection. *An. Rev. Ent.* 13: 115-136.

- SCOTT-RUSSELL, R. 1977. "Plant root systems: their function and interaction with the soil". McGraw-Hill. New York.
- SELIGMAN, N.G., van KEULEN, H. & GOUDRIAAN, J. 1975. An elementary model of nitrogen uptake and redistribution by annual plant species. *Oecologia* 21: 243-261.
- SEVILLA, F., LOPEZ-GORGE, J., GOMEZ, M. & DEL RIO, L.A. 1980. Manganese superoxide dismutase from higher plant. Purification of a new Mn-containing enzyme. *Planta* 150: 153-157.
- SHAUKAT, S.S., KHAIRI, A. & AHMED, R. 1976. A phytosociological study of Gadap area. *Pak. J. Bot.* 8: 133-149.
- SHAUKAT, S.S., KHAIRI, A., KHAN, D. & AHMED, J. 1980. Multivariate approaches to the analysis of the vegetation of Gadap area (Southern Sind. Pakistan). *Trop. Ecol.* 21: 81-102.
- SHAVER, G.R. & MELILLO, J.M. 1984. Nutrient budgets of marsh plants: efficiency concepts and relation to availability. *Ecology* 65: 1491-1510.
- SIMON, J.E., CHADWICK, A.E. & CRAKER, L.E. 1984. "The herbs. An indexed bibliography". Elsevier. Amsterdam.
- SKUJINS, J.J. 1981. Nitrogen cycling in arid ecosystems. En: "Terrestrial Nitrogen Cycles" (F.E. Clark & T. Rosswall, eds.) pp. 477-491. *Ecol. Bull.* (33). Stockholm.
- SMIRNOFF, N. & STEWART, G.R. 1985. Nitrate assimilation and translocation by higher plants: comparative physiology and ecological consequences. *Physiol. Plant.* 64: 133-140.

- SMITH, M.S. & RICE, C.W. 1986. The role of microorganism in the soil N cycle. En: "Microfloral and Faunal Interactions in Natural and Agro-Ecosystems" (M.J. Mitchell & J.P. Nakas, eds.) pp 245-284. Nijhoff & Junk Publishers. Dordrecht.
- SMITH, S.S.E. 1980. Mycorrhizas of autotrophic higher plants. *Biol. Rev.* 55: 475-510.
- SMUCKER, A.J.M. & SAFIR, G.R. 1986. Root and soil microbial interactions which influence the availability of photoassimilate carbon to the rhizosphere. En: "Microfloral and Faunal Interactions in Natural and Agro-Ecosystems" (M.J. Mitchell & J.P. Nakas, eds.) pp 203-244. Nijhoff & Junk Publishers. Dordrecht.
- SNEDECOR, G.W. & COCHRAN, W.E. 1984. "Métodos estadísticos". 10^a impr. C.E.C.S.A. México.
- SOBRADO, M.A. & CUENCA, G. 1979. Aspect of water use of deciduous an evergreen species in a tropical dry forest of Venezuela. *Acta Cient. Venez.* 30: 302-308.
- SPECHT, R.L. 1987. The effect of summer drought on the vegetation structure in the mediterranean climate region of Australian. En: "Plant response to stress" (J.D. Tenhunen, F.M. Catarino, O.L. Lange, W.C. Oechel, eds.) NATO ASI Series, vol. 15G, pp. 625-640. Springer-Verlag. Berlin.
- SPECHT, R.L. & MOLL, E.J. 1983. Mediterranean-type Heatlands and sclerophyllous shrublands of the world: an overview. En: "Mediterranean-type ecosystems" (F.J. Kruger, D.T. Mitchell, & J.U.M. Jarvis, eds.). Springer-Verlag. Berlin.
- SRIRASTAVA, A.K. 1972. A study of some plant associations in relation to edaphic factors. *J. Res. Punjab Agric. Univ.* 8: 476-479.

- STOCKER, O. 1974. Water and photosynthesis relations of desert plants in the South-Algerian Sahara. *Flora (Jena)* 163: 46-88.
- SUELTER, C.H. 1970. Enzymes activated by monovalent cations. *Science* 168: 789-795.
- TAKHTAJAN, A.L. 1970. "The life of plants". Flowering plants. Culture. Moscú.
- TEROFAL, F. 1965. Zum Problem der Wirtsspezifität bei Pieriden (Lep.). *Mitteil. Münchener Entom. Ges.* 55: 1-76.
- TIMPO, E.E. & NEYRA, C.A. 1983. Expression of nitrate and nitrite reductase activities under various forms of nitrogen nutrition in *Phaseolus vulgaris* L. *Plant. Physiol.* 72: 71-75.
- TINKER, P.B. 1980. Role of rhizosphere microorganisms in phosphorus uptake by plants. *Role Phosphorus Agric., Proc. Symp., 1976. Chapter 22, pp. 617-654.*
- TOMAS, F. & FERRERES, F. 1976. Contribución al estudio de la dotación flavonoidea en *Capparis spinosa*. *Rev. Agroquim. Tecn. Aliment.* 16: 252-256.
- TOMAS, J., JAIME, S. & ESTEBAN, E. 1982. Estudio de la nutrición del almendro. Niveles críticos y equilibrios óptimos de macro y micronutrientes. *An. Edaf. Agrobiol.* 41: 1003-1025.
- TORRENTE, F. 1985. Obtención de plantas de alcaparra y establecimiento de viveros. Junta de Andalucía. I Jornadas Técnicas sobre la alcaparra. Huerca-Overa y Sorbas (Almería).
- TRAPPE, J.M. 1982. Synoptic keys to the genera and species of Xigomycetous mycorrhizal fungi. *Phitopathology* 72: 1102-1108.

- TREASE, G.E. & EVANS, W.C. 1986. "Tratado de farmacognosia". Ed. Interamericana (12^a ed.). Madrid.
- TROLL, C. 1939. Das Pflanzenkleid des Naugeparbat. Wissenschaftliches Veroeffentlichungen der Deutschen Museum (Liepzig) 7: 151-180.
- TUKEY, H.B., Jr. 1970. The leaching of substances from plants. Ann. Rev. Plant Physiol. 21: 305-324.
- TUTIN, T.G., HEYWOOD, V.G., BURGESS, N.A., VALENTINE, D.H., WALTERS, S.M. & WEBB, D.A. 1969-1980. "Flora Europaeae". Cambridge University Press. Cambridge.
- ULLRICH, W.R. 1983. Uptake and reduction of nitrate: Algae and fungi. En: "Encyclopedia of Plant Physiology, New Series" (A.Läuchli & R.L. Bielecky, eds.), Vol. 15A, pp. 376-397. Springer-Verlag. Berlin, New York.
- U.S.D.A. 1975. *Soil taxonomy Agriculture*. Handbook núm. 436. |
- VAUGHAN, D., DEKOCK, P.C. & ORD, B.G. 1982. The nature and localization of superoxido dismutase in fronds of *Lemna gibba* L. and the effect of copper and zinc deficiency on its activity. *Physiol. Plant.* 54: 253-257.
- VERESOGLOU, D.S. & FITTER, A.H. 1984. Spatial and temporal patterns of growth and nutrient uptake of five coexisting grasses. *J. Ecol.* 72: 259-272.
- VIRGINIA, R.A. & JARREL, W.M. 1987. Approaches for studying the function of deep root systems. En: "Plant response to stress" (J.D. Tenhunen, F.M. Catarino, O.L. Lange, W.C. Oechel, eds.) NATO ASI Series, vol. 15G, pp. 107-128. Springer-Verlag. Berlin.

- VITOUSEK, P.M. 1982. Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *Amer. Nat.* 119: 553-572.
- VITOUSEK, P.M. 1984. Litterfall, nutrient cycling and nutrient limitation in tropical forests. *Ecology* 65: 285-298.
- VOEZMANS, F.M., MARTIN, L. GOMEZ, J.A. & SIMON, A.J. 1979. Memoria del mapa geológico de España. Hoja nº 995. Cantoria. Serv. Publ. Mº Industria y Energía. Madrid.
- VOLKENS, G. 1887. Die flora der aegyptisch-arabischen Wüste auf Grundlage anatomisch-physiologischer Forschungen. Gebr. Bortraeger.
- WATSON, M.A. & CASPER, B.B. 1984. Morphogenetic constrains on patterns of carbon distribution in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15: 233-258.
- WEBERLING, F. & SCHWANTES, H.O. 1981. "Botánica sistemática". Omega. Barcelona.
- WESTTEIN, R. 1944. "Tratado de botánica sistemática". Labor. Barcelona-Madrid.
- WETSELAAR, R. & FARQUHAR, G.D. 1980. Nitrogen losses from tops of plants. *Adv. Agron.* 33: 263-302.
- WHITE, M.C., DECKER, A.M. & CHANEY, R.L. 1979. Differential cultivar tolerance in soybean to phytotoxic levels of soil Zn. I. Range of cultivar response. *Agron. J.* 71: 121-126.
- WHITTAKER, R.H., LIKENS, G.E., BORMANN, F.H., EATON J.S. & SICCAMI, T.G. 1979. The Hubbard Brook ecosystem study: Forest nutrient cycling and element behavior. *Ecology* 60: 203-210.

WILLKOMM, M. & LANGE, J. 1880. "Prodromus Florae Hispanicae". E. Schweizerbart Verlag. Stuttgart.

WOOLHOUSE, H.W. 1983. Toxicity and tolerance in response of plants to metals. En: "Encyclopedia of Plant Physiology, New Series" (O.L.Lange, P.S. Nobel, C.B. Osmond & H. Ziegler, eds.) Vol. 12C, pp. 246-300. Springer-Verlag. Berlin, New York.

ZEEVAART, J.A.D. & BOYER, G.L. 1984. Accumulation and transport of abscisic acid and its metabolites in Ricinus and Xanthium. Plant Physiol. 74: 934-939.

ZIROYAN, A.N. 1980. Seed productivity and renewal of some semi-desert plant species on the large southern slope of Mount Aragats. Armenia. Biol. ZH. Arm. 33: 91-94.

ZOHARY, M. 1960. The species of Capparis in the Mediterranean and the Near Eastern Countries. Bol. Res. Counc. of Israel 8D: 49-64.

BIBLIOTECA UNIVERSITARIA DE GRANADA



800029315