

EFFECTO DE LA RELACIÓN N-NO₃:N-NH₄ SOBRE LA ACTIVIDAD DE LA NITRATO REDUCTASA Y GLUTAMINO SINTETASA EN *Opuntia ficus-indica* (L.) Mill.

C. Gallegos-Vázquez¹; R. E. Vázquez-Alvarado²; E. Olivares-Saénez²; F. Zavala-García²; M. Ortega-Escobar³.

¹Centro Regional Universitario Centro Norte, Universidad Autónoma Chapingo. Apartado Postal 196. 98000, Zacatecas, Zac., México. Fax 01(492)46147. Correo electrónico: cruce@gauss.logicnet.com.mx

²Facultad de Agronomía, Universidad Autónoma de Nuevo León. 66700, Marín, Nuevo León. México.

³Programa de Hidrociencias, Instituto de Recursos Naturales, Colegio de Postgraduados. 56230 Montecillo, Edo. de México., México.

RESUMEN

Los objetivos de la presente investigación fueron: a) estudiar el efecto de diferentes relaciones N-NO₃:N-NH₄ en la actividad de las enzimas nitrato reductasa (NR) y glutamino sintetasa (GS), y b) identificar los sitios de asimilación de NO₃⁻ en plantas de nopal (*Opuntia ficus-indica* (L.) Mill.). Se estudiaron cinco relaciones N-NO₃:N-NH₄ (mg·litro⁻¹ de N-NO₃:mg·litro⁻¹ de N-NH₄, respectivamente), [1:0 (150:0); 2:1 (100:50); 1:1 (75:75); 1:2 (50:100) y 0:1 (0:150)]. Se empleó un diseño experimental de bloques completos al azar, con cuatro repeticiones y un arreglo factorial de tratamientos. A los 21 días posteriores al establecimiento del experimento, se evaluó *in vivo* la actividad de las enzimas NR y GS en tallo (cladodio) y raíz. Se registró una mayor actividad de las enzimas NR y GS cuando el medio nutritivo se suministró con relaciones N-NO₃:N-NH₄ altas, corroborándose la dependencia de la actividad de NR de la concentración de N-NO₃ en el medio nutritivo. Ambas enzimas tuvieron un comportamiento similar, registrándose su mayor actividad en la raíz.

PALABRAS CLAVE: Nopal tunero, forma de nitrógeno, enzimas, hidroponía, nutrimento.

EFFECT OF N-NO₃:N-NH₄ RATIO ON NITRATE REDUCTASE AND GLUTAMINE SYNTHETASE ACTIVITY IN *Opuntia ficus-indica* (L.) Mill.

SUMMARY

The objectives of this research were: a) to study the effect of several N-NO₃:N-NH₄ ratios on the activity of the enzymes nitrate reductase (NR) and glutamine synthetase (GS) and b) to identify the NO₃⁻ assimilation sites in prickly pear cactus (*Opuntia ficus-indica* (L.) Mill.). Five N-NO₃:N-NH₄ ratios (mg·liter⁻¹ N-NO₃:mg·liter⁻¹ N-NH₄) were studied [1:0 (150:0), 2:1 (100:50), 1:1 (75:75), 1:2 (50:100, and 0:1 (0:150)]. An experimental design of random complete blocks was used with four replications with a factorial arrangement of treatments. In shoot (cladode) and root, the activity of the enzymes nitrate reductase (NR) and glutamine synthetase (GS) were evaluated *in vivo* at 21 days after establishment of the experiment. High NR and GS enzyme activity was registered when the nutrient solution was supplied with a higher ratio of N-NO₃:N-NH₄, thus confirming the dependence of NR activity on the concentration of N-NO₃ in the nutrient solution. Both enzymes had similar behavior, and more activity was detected in the roots.

KEY WORDS: Prickly pear, nitrogen form, enzymes, hydroponics, nutrition.

INTRODUCCIÓN

El efecto de la forma nitrogenada sobre el crecimiento de las plantas ha sido objeto de un gran número de estudios, sin embargo, aun existen fuertes discrepancias en los resultados (Osaki *et al.*, 1995), sobre todo si se considera la especie de la planta y otros factores ambientales. Salisbury y Ross (1994) indicaron que en general, las

plantas cultivadas y muchas especies nativas absorben la mayor parte del N en forma de NO₃⁻, debido a que el NH₄⁺ es oxidado a NO₃⁻ con mucha rapidez por bacterias nitrificantes, reconociendo, sin embargo, que comunidades climax de coníferas y pastos absorben casi todo el N en forma de NH₄⁺ debido a que la nitrificación es inhibida por un pH bajo del suelo o por taninos y compuestos fenólicos. Al respecto, Gallegos *et al.* (1997) realizaron un estudio

para evaluar la cinética de la absorción de los iones NO_3^- y NH_4^+ en plantas de nopal (*Opuntia ficus-indica* (L.) Mill.) en función de la fuente nitrogenada en la solución nutritiva; los resultados obtenidos indicaron que la planta de nopal, creciendo en condiciones de hidroponía, mostró una tasa de absorción de nitrógeno mayor cuando el medio nutritivo se suministró con N-NO_3 que con sales de N-NH_4 , de manera tal que los niveles de absorción más altos de N-NO_3 se asociaron a una mayor producción de materia seca, con lo que se confirmó que el nopal, así como muchas otras especies de plantas, crece mejor cuando se suministra esta forma nitrogenada.

Por otro lado, existen reportes que indican que es posible obtener mayores producciones cuando ambas fuentes nitrogenadas se suministran en forma combinada ($\text{N-NO}_3:\text{N-NH}_4$) utilizando relaciones adecuadas (Hageman, 1992). Los incrementos en la producción podrían ser atribuibles a incrementos en la actividad de algunas enzimas relacionadas con el metabolismo del nitrógeno. El NO_3^- , antes de combinarse con compuestos de carbono para formar los diversos componentes nitrogenados de la célula, debe ser convertido en NH_3 . La conversión de N-NO_3 a N-amino incluye tres procesos reductivos y un proceso no reductivo; las cuatro enzimas involucradas son nitrato reductasa (NR), nitrito reductasa (NiR), glutamino sintetasa (GS) y la glutamato sintasa (GOGAT) (Salisbury y Ross, 1994). La nitrato reductasa (NR) es considerada como un factor limitante para el crecimiento, desarrollo y producción de proteínas en la planta (Botella *et al.*, 1993).

En relación al empleo de nitrato y amonio, solos o en combinación, Sandoval (1991), sostuvo que en el cultivo del trigo, es posible obtener una mayor producción de grano y de materia seca cuando se emplea NH_4^+ en relaciones menores o iguales a 50% de la cantidad total de N, que cuando la planta es suministrada exclusivamente con NO_3^- . Asimismo, Osaki *et al.* (1995), al evaluar el efecto de N-NO_3 , N-NH_4 y $\text{N-NH}_4\text{NO}_3$ en papa (*Solanum tuberosum* L.), reportaron que el total de materia seca de plantas a los 57 días después de la plantación fue en el orden $\text{N-NH}_4\text{NO}_3$ (36.7 g) > N-NH_4 (32.8 g) > N-NO_3 (30.9 g).

Sin embargo, para el caso de la planta de nopal se carece de información al respecto, de manera que surge la necesidad de emprender trabajos conducentes a dilucidar algunos aspectos del metabolismo del N. En consecuencia se desarrolló el presente trabajo de investigación con los objetivos siguientes: estudiar el efecto de diferentes relaciones $\text{N-NO}_3:\text{N-NH}_4$ en la actividad de las enzimas nitrato reductasa (NR) y glutamino sintetasa (GS), e identificar los sitios de asimilación de NO_3^- en plantas de nopal.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se utilizaron plantas del clon de nopal para verdura (*O. ficus-indica* (L.) Mill., cv. Milpa Alta), obtenidas de

una explotación comercial después de dos meses de su establecimiento. Las plantas se extrajeron cuidadosamente para no mutilar las raíces; posteriormente las plantas se lavaron con agua corriente y agua destilada, y fueron transferidas a contenedores de plástico con soluciones nutritivas; la aireación de estos recipientes, fue asegurada por medio de aire a baja presión.

Una vez transferidas a los contenedores, las plantas se mantuvieron por un período de 10 días con una solución nutritiva al 50% de la concentración definida ($\text{mg}\cdot\text{litro}^{-1}$): N (150), P (40), K (225), Ca (210), Mg (40), Fe (12), Mn (2), Cu (0.01), Zn (0.25), Mo (0.05) y B (0.6). Al término de este período, la solución nutritiva se cambió por otra, con un 50% de la concentración, pero sin N, las plantas se mantuvieron en esta condición durante 10 días con el propósito de incrementar la tasa de absorción de N. Después de este tiempo, las soluciones se cambiaron por aquellas que incluyeron cinco diferentes tratamientos (relaciones $\text{N-NO}_3:\text{N-NH}_4$). Se llevó un registro diario de los cambios del pH, ajustándolo a 5.8 con el uso de KOH o H_2SO_4 , según el caso.

Con base en los objetivos propuestos, el experimento se diseñó para evaluar dos factores: Factor A, relaciones $\text{N-NO}_3:\text{N-NH}_4$ ($\text{mg}\cdot\text{litro}^{-1}$ de $\text{N-NO}_3:\text{mg}\cdot\text{litro}^{-1}$ de N-NH_4 , respectivamente), presentes en las soluciones nutritivas [1:0 (150:0); 2:1 (100:50); 1:1 (75:75); 1:2 (50:100) y 0:1 (0:150)], y Factor B, órgano de la planta (raíz, cladodio basal y brotes). Se empleó un diseño experimental de bloques completos al azar, con cuatro repeticiones. La unidad experimental estuvo representada por una planta.

A los 21 días posteriores al establecimiento del experimento se evaluó *in vivo*, en raíz, cladodio basal y cladodios jóvenes (brotes), la actividad de dos de las enzimas involucradas en la reducción asimilatoria del nitrógeno, la nitrato reductasa (NR) y la glutamina sintetasa (GS). Para ello se tomaron muestras de 1.0 g de tejido vegetal de dichos órganos y se colocaron en hielo, para inmediatamente trasladarlas al laboratorio para el análisis respectivo, de acuerdo a los procedimientos siguientes:

Actividad nitrato reductasa (ANR). La medición de la actividad nitrato reductasa se llevó a cabo utilizando el método *in vivo* propuesto por Jaworski (1971, descrito por Peña, 1989). Este método se basa en la cuantificación colorimétrica del NO_2^- en un espectrofotómetro a 540 nm y se expresa en bien de NO_2^- por gramo de materia fresca por hora ($\text{nmol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$).

Actividad de la glutamino sintetasa (AGS). El método se basó en la descripción original realizada por O'Neal y Joy (1973, descrito por Sandoval, 1991). La medición de la actividad de esta enzima, se basó en la aparición del γ -glutamil hidroxamato ($\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$).

Los análisis estadísticos se verificaron utilizándose el Statistical Analysis System (SAS).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Los análisis de varianza señalan que existió diferencia ($P \leq 0.05$) por efecto de tratamientos y por órgano de la planta en la actividad de la nitrato reductasa y la glutamino sintetasa (Cuadro 1). La interacción tratamientos y órgano fue significativa sólo para ANR.

CUADRO 1. Efecto de diferentes relaciones N-NO₃:N-NH₄ sobre la actividad de las enzimas nitrato reductasa y glutamino sintetasa, en raíces y tallos de *Opuntia ficus-indica* (L.) Mill., en condiciones de invernadero.

Tratamiento (N-NO ₃ :N-NH ₄)	Actividad nitrato reductasa (nmol·g ⁻¹ ·h ⁻¹) ^y	Actividad glutamino sintetasa (μmol·g ⁻¹ ·h ⁻¹) ^y
1 (150:0)	328.85 a ^z	5.92 a
2 (100:50)	293.51 b	4.45 ab
3 (75:75)	269.04 b	4.81ab
4 (50:100)	191.56 c	4.55 ab
5 (0:150)	111.01 d	3.90 b
Efecto lineal	**	**
Efecto cuadrático	NS	NS
Órgano		
Raíz	516.08 a ^z	5.56 a
Cladodio basal	93.51 b	4.74 a b
Brote	116.15 b	3.88 b

^z Medias con la misma letra dentro de columnas no son estadísticamente diferentes de acuerdo a la prueba de Tukey a un $P \leq 0.05$.

^y Con base en peso fresco.

** Diferencias altamente significativas; NS=No significativo.

Actividad de la nitrato reductasa. Cuando se analizó el efecto de tratamientos, los resultados del experimento (Cuadro 1) brindan evidencias de que existió diferencia ($P \leq 0.0001$) en la ANR en función de la relación N-NO₃:N-NH₄ suministrada en la solución nutritiva, registrándose los valores más altos en la ANR en los tratamientos que incluyeron una mayor proporción de nitrógeno en forma de NO₃⁻.

Con la finalidad de conocer la tendencia en la respuesta de la ANR a las diferentes proporciones N-NO₃:N-NH₄, se realizó un análisis por polinomios ortogonales. El análisis de varianza correspondiente, mostró que únicamente el efecto lineal fue altamente significativo ($P \leq 0.0001$), registrándose una tendencia al incremento de la ANR conforme el contenido de N-NO₃ se incrementó en las proporciones N-NO₃:N-NH₄. Del Cuadro 1 se desprende que la ANR fue tres veces más alta (328.85 nmol·g⁻¹·h⁻¹ de NO₂⁻) cuando el total de N se aplicó en forma de NO₃⁻, que cuando éste se suministró

en forma de NH₄⁺ (111.01 nmol·g⁻¹ h⁻¹ de NO₂⁻); los tratamientos intermedios mostraron una tendencia acorde a lo anterior (Figura 1), es decir, en la medida que la cantidad de N-NO₃ disminuyó en la solución nutritiva la ANR fue menor.

Estos resultados corroboran lo reportado por Nerd y Nobel (1995) quienes encontraron que la ANR en cladodios de *Opuntia ficus-indica* de seis semanas de edad, se incrementó seis veces cuando la concentración del N-NO₃ en la solución nutritiva se aumentó de 0.8 a 4.0 nmol ($P \leq 0.01$) y más del doble cuando el nivel del N-NO₃ fue de 16 nmol ($P \leq 0.05$). Otros autores han indicado resultados similares pero en otro tipo de plantas, es el caso de Ayala (1989), quien concluyó que la ANR en plantas de sorgo aumentó en la medida que se incrementó la concentración de NO₃⁻ en la solución

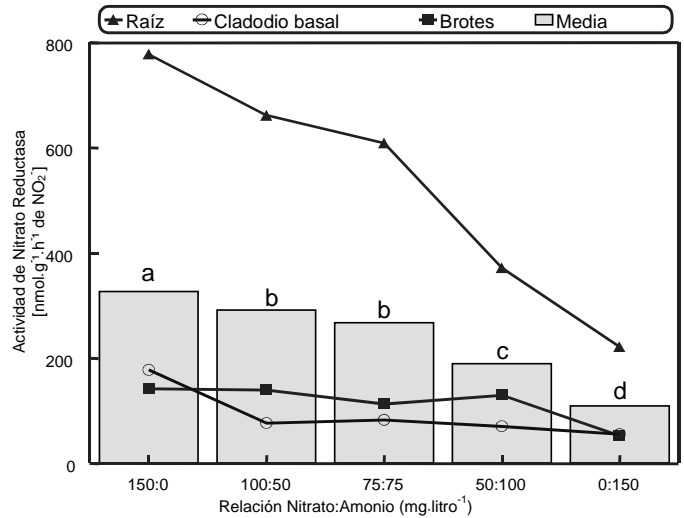


Figura 1. Efecto de la relación N-NO₃:N-NH₄ sobre la actividad de la nitrato reductasa en plantas de nopal desarrolladas en soluciones nutritivas aireadas bajo condiciones de invernadero. Barras con la misma letra dentro de columnas no son estadísticamente diferentes de acuerdo a la prueba de Tukey a un $P \leq 0.05$.

Un aspecto sobresaliente relacionado con lo anterior, es que la nitrato reductasa (NiR) también se induce por la concentración de NO₃⁻; Salisbury y Ross (1994) indicaron que al suministrar NO₃⁻ a la solución nutritiva se indujo tanto la NR como la NiR en hojas de plantas de cebada, concluyendo, no obstante, que el ion activo es el NO₃⁻ y que, para ser funcional, el NO₂⁻ primero tiene que oxidarse a NO₃⁻.

Con relación a la actividad de la NR en los distintos órganos de la planta, se registraron diferencias ($P \leq 0.0001$), es decir los resultados del experimento muestran que al menos uno de los tratamientos evalua-

dos causó una actividad de la NR en la raíz, cladodio basal y brotes, diferente a los demás (Cuadro 2).

CUADRO 2. Efecto de diferentes relaciones N-NO₃:N-NH₄ sobre la actividad de la nitrato reductasa (nmol·g⁻¹·h⁻¹ de NO₂⁻ en peso fresco) en raíces y tallos de *Opuntia ficus-indica* (L.) Mill., en condiciones de invernadero.

Tratamiento (N-NO ₃ :N-NH ₄)	Raíz	Cladodio basal	Brotes
1 (150:0)	778.37	178.12	142.42
2 (100:50)	662.90	77.48	140.10
3 (75:75)	609.98	83.23	113.70
4 (50:100)	372.23	71.75	130.70
5 (0:150)	222.47	56.98	53.58
Efecto lineal	**	**	**
Efecto cuadrático	NS	NS	NS

**Diferencias altamente significativas; NS=No significativo.

En la Figura 1, se aprecia claramente que la mayor ANR se registró en la raíz, observándose asimismo que ésta disminuyó de manera muy marcada conforme la concentración del N-NO₃ fue menor, mientras que en cladodios basales y cladodios en crecimiento, la ANR fue aproximadamente cinco veces menor que en la raíz ($P \leq 0.05$), siendo ligeramente mayor en los brotes que en el cladodio basal, registrándose también una tendencia a la disminución de la ANR en los tratamientos suministrados con mayores concentraciones de N-NH₄.

Los resultados anteriores contrastan con los encontrados por Nerd y Nobel (1995) quienes reportaron que los sitios de asimilación del NO₃⁻ se localizan en los cladodios jóvenes en virtud de que la mayor actividad de la nitrato reductasa se registra en este tipo de órganos. Estas diferencias se deben posiblemente a las características de las plantas empleadas, al medio y al tiempo de establecimiento de las mismas; es decir, la edad de las plantas y por tanto, el grado de desarrollo de sus órganos están relacionados con la absorción y asimilación del nitrógeno. De acuerdo con Pan *et al.* (1985) la cantidad de tejido de raíz que es activo en la adquisición de nitrógeno y la tasa de absorción por unidad de masa contribuyen a la tasa total de absorción de nitrógeno por la planta, aunque ambos componentes son distintivos genéticos de las especies.

Estos autores, al estudiar la absorción y distribución (acumulación, reducción y traslocación) del nitrato en plántulas de maíz, reportaron que la tasa de absorción de N-NO₃ fue significativamente afectada por el genotipo, determinando que del N-NO₃ total absorbido, el 23-59 % fue reducido, el 28-73 % fue acumulado y el 4-25 % fue translocado a la parte aérea, diferencias atribuidas a la diferenciación morfológica y edad o estado de crecimen-

to de la raíz, relacionando un incremento de la translocación con una edad mayor de la raíz. Otra evidencia la presentaron Dias *et al.* (1995), quienes midieron la ANR en plántulas de caucho (*Hevea brasiliensis* (Muell) Arg.), y concluyeron que la ANR más alta se registró en la raíz cuando las hojas estuvieron completamente extendidas pero fisiológicamente inmaduras, mientras que la ANR más alta se localizó en las hojas cuando estas estuvieron totalmente extendidas y fisiológicamente maduras.

La elevada ANR en la raíz, detectada en el presente estudio se puede comparar con los resultados reportados por Agbaria *et al.* (1996), quienes al estudiar el efecto de la interacción raíz-parte aérea sobre la actividad de las enzimas NR y GS en rosas (*Rosa x hybrida* cvs. Ilseta y Mercedes y *Rosa indica*), encontraron que en los cultivares Ilseta y Mercedes la ANR se localizó en las hojas en tanto que la actividad enzimática se dió principalmente en la raíz de *Rosa indica*. Los autores del trabajo de referencia hipotetizaron que la elevada ANR en la raíz de *R. indica* pudo resultar de un nivel alto de síntesis de enzimas, debido al reducido cambio de la enzima o de una alta habilidad de factores adicionales, tales como NADH y NAD(P)H, involucrados en la regulación de la ANR, tal y como lo sugirieron Oaks y Hirel (1985). En el caso de determinación de la ANR en planta del género *Opuntia*, se dispone como único antecedente el trabajo de Nerd y Nobel (1995), de ahí que estas hipótesis requieren aún de más investigación.

Los valores de la ANR para el tratamiento en el que estuvo ausente el N-NO₃ se deben considerar altos (111 nmol·g⁻¹·h⁻¹ de NO₂⁻) puesto que debería esperarse valores de la ANR cercanos a cero, tal y como lo reportaron Botella *et al.* (1993) cuando estudiaron el efecto de diferentes relaciones en la ANR en plántulas de maíz; sin embargo, aun cuando se adicionó el inhibidor de la nitrificación N-SERVE {Nitrapiyridin (2-cloro-6-triclorometil) piri-dina}, el cual es un producto químico que bloquea la oxidación del NH₄⁺ a NO₂⁻ por especies de *Nitrosomonas*, *Nitrosocystus* y *Nitrosospira* (Mengel y Kirkby, 1987), las condiciones bajo las que se condujo el experimento no pueden garantizar las condiciones de esterilidad para evitar la acción de tales microorganismos, y por tanto con seguridad los valores encontrados para la ANR se deben a que una parte apreciable del NH₄⁺ suministrado debió de oxidarse hasta NO₃⁻. Este problema lo corroboraron Engels y Marschner (1993) en plantas de maíz abastecidas con NH₄⁺ como fuente única de N, sin embargo detectaron cantidades de NO₃⁻ en el xilema, atribuyéndolo a que la solución nutritiva fue contaminada por microorganismos nitrificantes, aunque los valores del NO₃⁻ fueron más bajos que los registrados en el presente estudio.

Actividad de la glutamino sintetasa (AGS). Cuando se analizó el efecto de tratamientos, los resultados del experimento mostraron evidencias de que existió diferencia significativa ($P=0.04$) en la AGS en función de la relación N-NO₃:N-NH₄ suministrada en la solución nutritiva. El

análisis de varianza de los polinomios ortogonales confirmó una tendencia lineal ($P \leq 0.009$) de la respuesta de AGS a las diferentes proporciones $\text{NO}_3\text{:N-NH}_4$ (Cuadro 1), registrándose los valores más altos en la AGS en los tratamientos que incluyeron una mayor proporción de N en forma de NO_3^- (Figura 2), disminuyendo conforme se incrementó la proporción de NH_4^+ en la solución nutritiva.

Al analizar el comportamiento de esta misma variable en diferentes órganos de la planta (raíces y cladodio basal y brotes) se registraron diferencias significativas ($P=0.006$), detectándose una mayor actividad de la GS en la raíz que en cladodios en crecimiento y se encontró que el cladodio basal presentó una AGS estadísticamente igual a los valores encontrados para raíz y cladodio en crecimiento.

Toda vez que la asimilación de amonio es considerado como un verdadero proceso fotosintético, la mayor actividad de la GS en las raíces, debe estar asociada a una alta degradación de carbohidratos para generar NADH, indispensable para la enzima NR y ATP para la enzima GS (Maldonado, 1993).

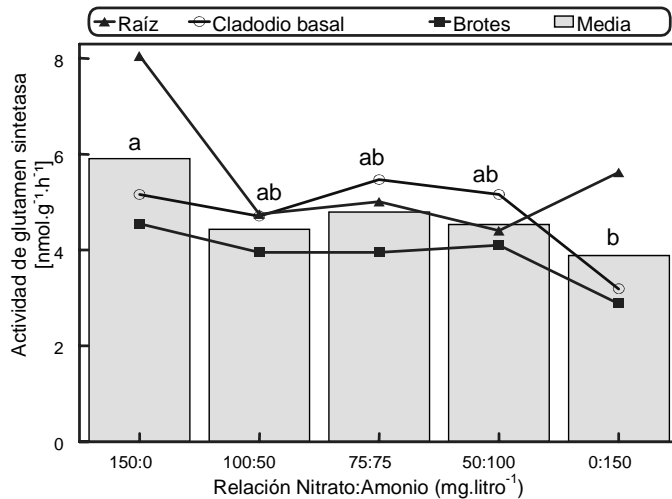


Figura 2. Efecto de la relación $\text{N-NO}_3\text{:N-NH}_4$ sobre la actividad de la glutamino sintetasa en plantas de nopal desarrolladas en soluciones nutritivas aireadas bajo condiciones de invernadero. Barras con la misma letra dentro de columnas no son estadísticamente diferentes de acuerdo a la prueba de Tukey a un $P=0.05$.

Al respecto Sandoval (1991) estudiando el efecto de cinco relaciones $\text{N-NO}_3\text{:N-NH}_4$ en la actividad de la GS en plántulas de trigo, argumentó que los tratamientos con mayor proporción de N-NH_4 deben degradar carbohidratos para abastecer de esqueletos carbonados para la asimilación del amonio, de manera que es posible entonces un descenso en la actividad de la GS por indisponibilidad de energía (ATP), reportando que este fenómeno se acentuó conforme la planta maduró.

Por otra parte, es obvio que en los cladodios en crecimiento la actividad de la GS depende de la ANR, toda vez que el amonio no se transporta por el xilema a las partes superiores de la planta, lo cual fue corroborado por Wang *et al.* (1993) con el uso del isotopo $^{13}\text{NH}_4^+$, de manera que los valores más bajos de la ANR, y por tanto a la menor disponibilidad de N reducido, registrados en los cladodios se asoció también a los menores niveles de la actividad de la GS.

CONCLUSIONES

La planta de nopal mostró una mayor actividad de las enzimas nitrato reductasa y glutamino sintetasa, cuando el medio nutritivo se suministró con relaciones $\text{N-NO}_3\text{:N-NH}_4$ altas, corroborándose la dependencia de la ANR de la concentración de N-NO_3 en el medio externo.

La nitrato reductasa y la glutamino sintetasa tuvieron un comportamiento similar, registrándose su mayor actividad en la raíz comparativamente con la actividad que fue observada en los cladodios, lo que sugiere que bajo las condiciones en que se condujo el experimento, el sitio de asimilación del NO_3^- se localizó preferentemente en la raíz.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen el apoyo de los Dres. Gabriel Alcantar G. y Prometeo Sánchez G., del Programa de Edafología del Colegio de Postgraduados, por brindar la oportunidad de realizar los análisis químicos en el Laboratorio de Nutrición Vegetal.

LITERATURA CITADA

- AGBARIA, H.; HEUER, B.; ZIESLIN, N. 1996. Shoot-root effects on nitrate reductase and glutamine synthetase in rose (*Rosa x hybrida* cvs. Ilseta and Mercedes) graftings. *J. Plant Physiol.* 149: 559-563.
- AYALA O., J. M. 1989. Evaluación del grado de susceptibilidad de 12 genotipos de sorgo (*Sorghum bicolor* L. Moench) a la clorosis férrica y su relación con la absorción de N-Nitratos. Tesis Maestría en Ciencias, Centro de Edafología, Colegio de Postgraduados. Montecillo, Edo. Méx. 95 p.
- BOTELLA, M. A.; CRUZ, C.; MARTINS-LOUÇAO, M. A.; CERDA, A. 1993. Nitrate reductase activity in wheat seedlings as affected by $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$ ratio and salinity. *J. Plant Physiol.* 142: 531-536.
- DIAS, E. G.; QUEIROZ, DE-C. G.; LEMOS-FILO, DE-J. P. 1995. Nitrate reductase activity at different stages of development of rubber (*Hevea brasiliensis* Muell. Arg.) seedlings. *Revista Brasileira de Botânica* 18(2): 133-136.
- ENGELS, C.; MARSCHNER, H. 1993. Influence of the form of nitrogen supply on root uptake and translocation of cations in the xylem exudate of maize (*Zea mays* L.). *J. Exp. Bot.* 268(44): 1595-1701.
- GALLEGOS V., C.; OLIVARES S., E.; VÁZQUEZ A., R.; ZAVALA G., F. 1997. Estudio de la absorción de nitrato y amonio por plantas de nopal (*Opuntia ficus-indica* L., cv. Jalpa) en condiciones de hidroponía. Memorias del VII Nacional y V Internacional Con-

- greso sobre Conocimiento y Aprovechamiento del Nopal. FAUANL-FAO. Monterrey, Nuevo León, México. pp. 125-126
- HAGEMAN, R. H. 1992. Ammonium versus nitrate nutrition of higher plants, pp 67-68. *In: Nitrogen in Crop Production*. American Society of Agronomy Inc., Crop Science Society of America Inc. and Soil Science Society of America Inc., USA.
- MALDONADO, J. M. 1993. Asimilación del nitrógeno y del azufre, pp 215-236. *In: Fisiología y Bioquímica Vegetal* J. Azcon B. y M. Talon (eds.). Interamericana-Mc Grow-Hill. Madrid, España.
- MENGEL, K.; KIRKBY, E. A. 1987. Principles of Plant Nutrition. 4th ed. International Potash Institute. Bern, Switzerland. 687 p.
- NERD, A.; NOBEL, P. S. 1995. Accumulation, partitioning, and assimilation nitrate in *Opuntia ficus-indica*. *J. Plant Nutrition* 18(12): 2533-2549.
- OAKS A., P.; HIREL, B. 1985. Nitrogen metabolism in roots. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 36: 345-365.
- OSAKI, M.; SHIRAI, J.; SHINANO, T.; TADANO, T. 1995. Effects of ammonium and nitrate assimilation on the growth and tuber swelling of potato plants. *Soil Sci. Plant Nutrition* 41(4): 709-719.
- PAN, W. L.; JACKSON, W. A.; MOLL, R. H. 1985. Nitrate uptake and partitioning by corn (*Zea mays* L.) root systems and associated morphological differences among genotypes and stages of root development. *J. Exp. Bot.* 170(36): 1341-1351.
- PEÑA R., R. 1989. Contribución al estudio de algunos mecanismos de adaptación de la soya (*Glicine max* L.) a la clorosis férrica. Tesis Maestría en Ciencias, Centro de Edafología, Colegio de Postgraduados. Montecillo, Texcoco, México. 162 p.
- SANDOVAL V., M. 1991. Efecto de diferentes relaciones amonio nitrato sobre el cultivo del trigo (*Triticum aestivum* L. cv. Salamanca s-75). Tesis de Maestría en Ciencias, Programa de Edafología, Instituto Recursos Naturales, Colegio de Postgraduados. Montecillo, Méx. 123 p.
- SALISBURY, F. B.; ROSS, C.W. 1994. Fisiología Vegetal. Grupo Editorial Iberoamérica. D.F., México. 759 p.
- WANG, M. Y.; SDDIQUI, M. Y.; RUTH, T. J.; GLASS, A. D. M. 1993. Ammonium uptake by rice roots. I. Fluxes and subcelular distribution of ¹³NH₄⁺. *Plant Physiol.* 103: 1249: 1258.