

Nutrient suppression effect on growth and development of *Ochroma pyramidale* (Cav. ex Lam.) Urb. seedlings

Efecto de la supresión de nutrientes sobre el crecimiento y desarrollo de plántulas de *Ochroma pyramidale* (Cav. ex Lam.) Urb.

M. Isabel Higueta-Aguirre^{1*}; Juan D. León-Peláez¹; Nelson W. Osorio-Vega²

¹Universidad Nacional de Colombia, Departamento de Ciencias Forestales, Grupo de Investigación en Restauración Ecológica de Tierras Degradadas en el Trópico. Carrera 65 # 59 A–110. Medellín, Colombia.

²Universidad Nacional de Colombia, Escuela de Biociencias, Grupo de Investigación en Microbiología del Suelo. Carrera 65 # 59 A–110. Medellín, Colombia.

*Corresponding author: mihiguitaa@unal.edu.co; tel.: +57 4 430 90 10.

Abstract

Introduction: *Ochroma pyramidale* (Cav. ex Lam.) Urb. is a species with high potential for use in commercial reforestation. Knowledge of nutrient requirements in nursery increases the chances of success in the field by generating plants with adequate morphological and physiological characteristics.

Objective: To identify the key nutrients for *O. pyramidale* growth in nursery and to characterize the associated visual symptoms of deficiency.

Materials and methods: The design was completely randomized with 10 treatments: one treatment without fertilization, one treatment with complete fertilization (CF), and eight resulting from the CF treatment with suppression of N, P, K, Ca, Mg, S, B and cationic microelements (Mn, Fe, Cu and Zn). The effect of each treatment was determined by height, root collar diameter, aboveground dry biomass, root dry biomass, leaf area and relative growth rate. An analysis of variance and separation of means was performed using the Tukey's test ($P < 0.05$).

Results and discussion: Nutrient suppression had significant effects ($P < 0.05$) on growth after six months in nursery. P was the most limiting element, followed by N. The other treatments showed no significant differences compared to the FC treatment. N suppression caused yellowing, and lack of P caused necrosis with subsequent death and detachment in leaves. B suppression showed no clear deficiency symptoms.

Conclusion: *O. pyramidale* showed high nutrient uptake efficiency. Only N and P strongly limited its development, which represent the key nutrients for the species.

Resumen

Introducción: *Ochroma pyramidale* (Cav. ex Lam.) Urb. es una especie con alto potencial de uso en reforestación comercial. El conocimiento de los requerimientos nutritivos en vivero aumenta la probabilidad de éxito en campo, al generar plantas con características morfológicas y fisiológicas adecuadas.

Objetivo: Identificar los nutrientes clave para el crecimiento de *O. pyramidale* en vivero y caracterizar los síntomas visuales de deficiencia asociados.

Materiales y métodos: El diseño fue completamente al azar con 10 tratamientos: uno sin fertilización, otro con fertilización completa (FC), y ocho resultantes del tratamiento FC con supresión de N, P, K, Ca, Mg, S, B y microelementos catiónicos (Mn, Fe, Cu y Zn). El efecto de cada tratamiento se determinó a través de la altura, diámetro en el cuello de la raíz, biomasa seca aérea, biomasa seca radical, área foliar y tasa de crecimiento relativo. Se realizó un análisis de varianza y separación de medias con la prueba de Tukey ($P < 0.05$).

Resultados y discusión: La supresión de nutrientes tuvo efectos significativos ($P < 0.05$) en el crecimiento tras seis meses en vivero. El P fue el elemento más limitante, seguido del N. Los demás tratamientos no presentaron diferencias significativas con respecto al tratamiento FC. En las hojas, la supresión de N provocó coloración amarillenta y la falta de P produjo necrosis con posterior muerte y desprendimiento. La supresión de B no mostró síntomas claros de deficiencia.

Conclusión: *O. pyramidale* mostró eficiencia alta en la absorción de nutrientes. Únicamente N y P limitaron fuertemente su desarrollo, representando los nutrientes clave para la especie.

Keywords: forest nutrition; phosphorus; nitrogen; forest nursery; nutrient uptake.

Palabras clave: nutrición forestal; fósforo; nitrógeno; vivero forestal; absorción de nutrientes.

Introduction

The establishment of forest plantations represents one of the activities with the greatest potential to contribute to the reduction and mitigation of tropical forest deforestation (Cubillos et al., 2016; Hall, Ashton, Garen, & Jose, 2011). These reforestation activities contribute to supporting ecosystem services, such as greenhouse gas reduction and carbon sequestration (Keller & Fox, 2019). Usually, in forest plantations, the use of fast-growing exotic species has dominated (Hall et al., 2011; Peláez-Silva, León-Peláez, & Lema-Tapias, 2019), because the lack of knowledge of the technical management of native forest species, from their initial stages of development, limits their use (Hall et al., 2011).

The success of native species in reforestation activities depends partially on the quality and nutritional status of nursery-produced plant material (Gregorio, Herbohn, Harrison, & Smith, 2015; Oliet, Planelles, Artero, & Domingo-Santos, 2016; Wulandari, Cheng, & Tawaraya, 2016). Plants produced under precise fertilization management will offer greater guarantees of survival and development in the field (Clark & Zheng, 2015; Grossnickle & Macdonald, 2018), as a result of improved quality and vigor (Allen, Harper, Bayer, & Brazee, 2017; Ashiono, Kamiri, & Kinyanjui, 2019; Mack, Owen, Niemiera, & Sample, 2019). Unfortunately, these fertilization practices often fail to address the specific plant requirements (Camacho, Camara, & Rodriguez-Zardin, 2014).

Despite Colombia's potential for commercial reforestation (24.8 million ha), only about 450 000 ha are occupied by forest plantations (Unidad de Planificación Rural Agropecuaria [UPRA], 2014). Among the native species with the greatest employment potential, we found *Ochroma pyramidale* (Cav. ex Lam.) Urb., characterized by its rapid growth and high survival (Miyajima, Barreto, de Oliveira, Batistela, & Simões, 2018). Its wood, the lightest in the market (Borrega & Gibson, 2015; Miyajima et al., 2018), is distinguished by high mechanical yield in structural panels, sports equipment, boats and airplanes, which has determined high demand and value of its wood and, therefore, great interest in plantation expansion (Cañadas-López et al., 2019; Miyajima et al., 2018). However, the level of knowledge of nursery nutritional management of *O. pyramidale* is low, which may limit the success of planting.

The objectives of this study were to identify the key nutrients for growth and development of *O. pyramidale* plants at nursery stage and to characterize visual deficiency symptoms associated with the suppression of each nutrient element.

Introducción

El establecimiento de plantaciones forestales representa una de las actividades con mayor potencial de contribución en la disminución y mitigación de la deforestación de los bosques tropicales (Cubillos et al., 2016; Hall, Ashton, Garen, & Jose, 2011). Estas actividades de reforestación contribuyen en el soporte de servicios ecosistémicos, como la reducción de gases de efecto invernadero y el secuestro de carbono (Keller & Fox, 2019). Generalmente, en las plantaciones forestales, ha dominado el empleo de especies exóticas de crecimiento rápido (Hall et al., 2011; Peláez-Silva, León-Peláez, & Lema-Tapias, 2019), debido a que el desconocimiento del manejo técnico de las especies forestales nativas, desde sus etapas iniciales de desarrollo, limita su uso (Hall et al., 2011).

El éxito de las especies nativas en actividades de reforestación depende parcialmente de la calidad y del estado nutricional del material vegetal producido en vivero (Gregorio, Herbohn, Harrison, & Smith, 2015; Oliet, Planelles, Artero, & Domingo-Santos, 2016; Wulandari, Cheng, & Tawaraya, 2016). Las plantas producidas bajo un manejo preciso de fertilización ofrecerán garantías mayores de sobrevivencia y desarrollo en campo (Clark & Zheng, 2015; Grossnickle & Macdonald, 2018), como resultado del mejoramiento de calidad y vigor (Allen, Harper, Bayer, & Brazee, 2017; Ashiono, Kamiri, & Kinyanjui, 2019; Mack, Owen, Niemiera, & Sample, 2019). Desafortunadamente, estas prácticas de fertilización suelen no atender los requerimientos específicos de la planta (Camacho, Camara, & Rodriguez-Zardin, 2014).

A pesar del potencial de Colombia para la reforestación comercial (24.8 millones de ha), solo cerca de 450 000 ha están ocupadas por plantaciones forestales (Unidad de Planificación Rural Agropecuaria [UPRA], 2014). Entre las especies nativas con mayor potencial de empleo destaca *Ochroma pyramidale* (Cav. ex Lam.) Urb., caracterizada por su rápido crecimiento y alta supervivencia (Miyajima, Barreto, de Oliveira, Batistela, & Simões, 2018). Su madera, la más liviana en el mercado (Borrega & Gibson, 2015; Miyajima et al., 2018), se distingue por un rendimiento mecánico alto en paneles estructurales, equipos deportivos, embarcaciones y aviones, lo que ha determinado alta demanda y valor de su madera y, por tanto, un gran interés en la expansión de plantaciones (Cañadas-López et al., 2019; Miyajima et al., 2018). No obstante, el nivel de conocimiento del manejo nutricional en vivero de *O. pyramidale* es bajo, lo cual puede limitar el éxito de sus plantaciones.

Este estudio tuvo como objetivos identificar los nutrientes clave para el crecimiento y desarrollo de

Materials and Methods

Study site

The study was carried out in a greenhouse at the Piedras Blancas Forestry Station of the Universidad Nacional de Colombia (Medellín; 6° 15' 38" N and 75° 30' 23" W). This site is located at an altitude of 2400 m, with average annual precipitation of 1815 mm, mean annual temperature of 14.9 °C and relative humidity of 85 %. Bioclimatic conditions correspond to the low montane moist forest (bh-MB) life zone (Holdridge, 1987).

Establishing the experiment

Seeds were obtained from 15 seedling trees (at least 100 m away from each other) located in open areas of Southwestern Antioquia, characterized by high phenotypic and sanitary quality (Medina-Macedo et al., 2016). Seeds were sown in sterilized sand and watered daily until plants developed two true leaves (mean height = 2.70 ± 0.67 cm; mean diameter = 2.84 ± 0.63 mm; mean biomass = 0.09 ± 0.02 g), it was at this moment when the transplanting to the growth substrate was carried out.

The substrate consisted of a volumetric mixture of soil and river sand previously washed (3:2). The Andosol soil (Bw horizon, 30 to 50 cm) was sieved with a 4 mm mesh and air-dried. Subsequently, the substrate was disinfected with Basamid® (active ingredient: dazomet [tetrahydro-3,5-dimethyl-2H-1,3,5-thiadiazine-2-thione]) at a dose of $200 \text{ g}\cdot\text{m}^{-3}$ covered with plastic for 10 days and aerated for five days to eliminate toxic residues of the product.

Experimental design

The experiment was composed of 10 treatments: one treatment included complete fertilization (CF), seven with macro and microelements suppression (N, P, K, Ca, Mg, S and B), one without cationic microelements (Fe, Mn, Cu and Zn) and one without fertilization (control). Each treatment had 10 repetitions assigned completely at random to the experimental units (one plant). The amount of each nutrient applied to the substrate of the CF treatment was estimated based on average theoretical values of soil fertility as references, which allow proper implementation of tropical forest species in nursery (Sepúlveda, Diez, Moreno, León, & Osorio, 2014). Nutrient sources and amounts applied to the substrate, according to the fertilization treatment, are shown in Table 1.

Nutrient application in each treatment was performed on a single occasion before filling the plastic bags (10 x 22 cm, 2 kg). N dose was fractionated and supplied

plantas de *O. pyramidale* en fase de vivero y caracterizar los síntomas visuales de deficiencia asociados a la supresión de cada elemento nutritivo.

Materiales y métodos

Sitio de estudio

El estudio se realizó en un invernadero de la Estación Forestal Piedras Blancas de la Universidad Nacional de Colombia (Medellín; 6° 15' 38" N y 75° 30' 23" O). Este sitio se encuentra a una altitud de 2400 m, presenta precipitación media anual de 1815 mm, temperatura media anual de 14.9 °C y humedad relativa de 85 %. Sus condiciones bioclimáticas corresponden a la zona de vida bosque húmedo Montano Bajo (bh-MB) (Holdridge, 1987).

Establecimiento del ensayo

Las semillas se obtuvieron de 15 árboles semilleros (al menos 100 m de distancia entre sí) localizados en áreas abiertas del Suroeste Antioqueño, caracterizados por alta calidad fenotípica y sanitaria (Medina-Macedo et al., 2016). Las semillas se sembraron en arena esterilizada y se regaron diariamente hasta que las plantas desarrollaron dos hojas verdaderas (altura promedio = 2.70 ± 0.67 cm; diámetro promedio = 2.84 ± 0.63 mm; biomasa media = 0.09 ± 0.02 g), momento en que se realizó el trasplante al sustrato de crecimiento.

El sustrato consistió en una mezcla volumétrica de suelo y arena de río previamente lavada (3:2). El suelo de tipo Andosol (horizonte Bw, 30 a 50 cm) se tamizó con una malla de 4 mm y se secó al aire. Posteriormente, el sustrato se desinfectó con Basamid® (principio activo: dazomet [tetrahydro-3,5-dimetil-2H-1,3,5-tiadiazina-2-tiona]) a una dosis de $200 \text{ g}\cdot\text{m}^{-3}$, se cubrió con plástico durante 10 días y se aireó por cinco días para eliminar residuos tóxicos del producto.

Diseño experimental

El ensayo estuvo compuesto por 10 tratamientos: uno incluyó una fertilización completa (FC), siete con supresión de macro y microelementos (N, P, K, Ca, Mg, S y B), uno sin microelementos catiónicos (Fe, Mn, Cu y Zn) y otro sin fertilización (control). Cada tratamiento tuvo 10 repeticiones asignadas completamente al azar a las unidades experimentales (una planta). La cantidad de cada nutriente aplicado al sustrato del tratamiento FC se calculó con base en valores teóricos medios de fertilidad del suelo como referentes, los cuales permiten un desempeño adecuado de las especies forestales tropicales en vivero (Sepúlveda, Diez, Moreno, León, & Osorio, 2014). Las fuentes de nutrientes y cantidades aplicadas al sustrato, según el tratamiento de fertilización, se muestran en el Cuadro 1.

Table 1. Nutrient sources and amounts applied to the substrate according to the corresponding fertilization treatment for growing *Ochroma pyramidale*.**Cuadro 1. Fuentes de nutrientes y cantidades aplicadas al sustrato según el tratamiento de fertilización correspondiente para la siembra de *Ochroma pyramidale*.**

Nutrient sources/ Fuente de nutrientes	Fertilization treatments/Tratamientos de fertilización								
	CF/FC	-Ca	-Mg	-K	-S	-N	-P	-B	-MC/-CM
CaCl ₂ ·2H ₂ O (g)	2.28	-	2.28	2.28	2.28	2.28	2.28	2.28	2.28
MgCl ₂ ·6H ₂ O (g)	2.22	2.22	-	2.22	2.22	2.22	2.22	2.22	2.22
KCl (g)	0.42	0.42	0.42	-	0.42	0.42	0.42	0.42	0.42
(NH ₄) ₂ SO ₄ (g)	0.06	0.06	0.06	0.06	-	-	0.06	0.06	0.06
MgSO ₄ ·7H ₂ O (g)	-	-	-	-	-	7.34	-	-	-
CO(NH ₂) ₂ (g)	0.15	0.15	0.15	0.15	0.15	-	0.15	0.15	0.15
H ₃ PO ₄ (mL)	4.30	4.30	4.30	4.30	4.30	4.30	-	4.30	4.30
H ₃ BO ₃ (g)	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	-	0.01
ZnSO ₄ ·H ₂ O (mg)	0.01	0.01	0.01	0.01	-	0.01	0.01	0.01	-
FeSO ₄ (mg)	0.01	0.01	0.01	0.01	-	0.01	0.01	0.01	-
MnSO ₄ (mg)	0.01	0.01	0.01	0.01	-	0.01	0.01	0.01	-
CuSO ₄ (mg)	0.01	0.01	0.01	0.01	-	0.01	0.01	0.01	-
EDTA-Zn-Na ₂ (mg)	-	-	-	-	0.03	-	-	-	-
EDTA-Fe-Na (mg)	-	-	-	-	0.03	-	-	-	-
EDTA-Mn-Na ₂ (mg)	-	-	-	-	0.03	-	-	-	-
EDTA-Cu-Na ₂ (mg)	-	-	-	-	0.03	-	-	-	-

CF: Complete fertilization; -CM: suppression of cationic micronutrients.

FC: fertilización completa; -MC: supresión de micronutrientes catiónicos.

15 and 30 days after transplanting. CM were supplied at the beginning and 15 days after transplanting. The fractionation of the fertilization dose of these nutrients was intended to reduce toxicity and risks of nutritional imbalance (Raj, Rajamani, & Kumara, 2020). No additional nutrient applications were made to those indicated; in addition, a physicochemical analysis of the substrate was made before and after fertilization (Table 2).

Bags were filled with the substrate corresponding to each treatment. Homogeneous plants, previously selected, were placed in the bags and kept in the greenhouse for six months after transplanting, guaranteeing substrate moisture between 50 and 60 % of the maximum retention capacity, which coincides approximately with the moisture retained at field capacity. The maximum retention capacity was determined by placing sample (2 g) in humid chamber for total saturation by capillarity, subsequent drying at 105 °C for 12 h and weighted (Jaramillo, 2011). The bags were placed on growth tables inside plastic containers with disinfected gravel to allow drainage.

La dosificación de nutrientes en cada tratamiento se realizó en una sola ocasión antes de llenar las bolsas plásticas (10 x 22 cm, 2 kg). La dosis de N se fraccionó y se suministró a los 15 y 30 días después del trasplante. Los MC se suministraron al inicio y 15 días después del trasplante. El fraccionamiento de la dosis de fertilización de estos nutrientes pretendió reducir la toxicidad y riesgos de desequilibrio nutricional (Raj, Rajamani, & Kumara, 2020). No se realizaron aplicaciones adicionales de nutrientes a las indicadas; además, antes y después de la fertilización se hizo un análisis fisicoquímico del sustrato (Cuadro 2).

Las bolsas se llenaron con el sustrato correspondiente a cada tratamiento. Las plantas homogéneas, seleccionadas previamente, se colocaron en las bolsas y se mantuvieron en invernadero por seis meses después del trasplante, garantizando la humedad del sustrato entre 50 y 60 % de la capacidad máxima de retención, lo cual coincide aproximadamente con la humedad retenida a capacidad de campo. La capacidad máxima de retención se determinó mediante la colocación de muestra (2 g) en cámara húmeda para su saturación

Table 2. Physical and chemical characteristics of the substrate for growing *Ochroma pyramidale*. The fertilized substrate corresponds to the complete fertilization treatment.

Cuadro 2. Características físicas y químicas del sustrato para la siembra de *Ochroma pyramidale*. El sustrato fertilizado corresponde al tratamiento de fertilización completa.

Parameters / Parámetros	Unfertilized substrate / Sustrato sin fertilizar	Fertilized substrate / Sustrato fertilizado
pH (1:1, water) / pH (1:1, agua)	6.0	5.8
Cation exchange capacity (cmol _c ·kg ⁻¹) / Capacidad de intercambio catiónico (cmol _c ·kg ⁻¹)	2.8	4.0
Sand (%) (Bouyoucos) / Arena (%) (Bouyoucos)	96	96
Silt (%) (Bouyoucos) / Limo (%) (Bouyoucos)	2	2
Clay (%) (Bouyoucos) / Arcilla (%) (Bouyoucos)	2	2
Ca (cmol _c ·kg ⁻¹) (ammonium acetate 1 N) / Ca (cmol _c ·kg ⁻¹) (acetato de amonio 1 N)	2.4	3
Mg (cmol _c ·kg ⁻¹ soil) (ammonium acetate 1 N) / Mg (cmol _c ·kg ⁻¹ suelo) (acetato de amonio 1 N)	0.3	1.1
K (cmol _c ·kg ⁻¹ soil) (ammonium acetate 1 N) / K (cmol _c ·kg ⁻¹ suelo) (acetato de amonio 1 N)	0.1	0.3
S (mg·kg ⁻¹) (calcium phosphate, 0.008 M) / S (mg·kg ⁻¹) (fosfato de calcio, 0.008 M)	14.0	15.0
N (%) (Micro-Kjeldahl)	0.2	0.3
P (mg·kg ⁻¹) (Bray II)	4.6	78.4
B (mg·kg ⁻¹) (hot water. Azomethine)	0.2	1.0
Cu (mg·kg ⁻¹) (Olsen-EDTA)	0.6	5.4
Fe (mg·kg ⁻¹) (Olsen-EDTA)	41.0	41.0
Mn (mg·kg ⁻¹) (Olsen-EDTA)	2.0	13.5
Zn (mg·kg ⁻¹) (Olsen-EDTA)	1.1	6.2

Evaluation of variables

The variables evaluated were height (H), from the cotyledon scar to the highest bud, and root collar diameter (RCD) measured with a digital caliper or caliper gauge (PCE Inst, DCP 600N, Spain). Measurements were taken monthly; in addition, visual symptoms of deficiency were described, and corresponding images were taken.

At harvest (t = 6 months) aboveground and root parts of each plant were separated. Leaf area (LA, cm²) of fresh leaves was determined with a LICOR LI-3000A meter (USA). Subsequently, both aboveground and root parts were oven-dried (60 °C, 72 h) until constant biomass. Aboveground dry biomass (ADB, g) and root dry biomass (RDB, g) were measured for each plant.

Data processing

Growth (area under the curve) and quality indices (Birchler, Royo, & Pardos, 1998; Dickson, Leaf, &

total por capilaridad, secado posterior a 105 °C durante 12 h y pesado (Jaramillo, 2011). Las bolsas se colocaron sobre mesas de crecimiento en recipientes de plástico con gravilla desinfectada para permitir el drenaje.

Evaluación de las variables

Las variables evaluadas fueron altura (H), desde la cicatriz de los cotiledones hasta la yema más alta, y diámetro del cuello de la raíz (DCR) medido con un calibrador digital o pie de rey (PCE Inst, DCP 600N, España). Las mediciones se realizaron mensualmente; además, se describieron los síntomas visuales de deficiencia y se tomaron las fotografías correspondientes.

Al momento de cosecha (t = 6 meses) se separaron las partes aérea y radical de cada planta. El área foliar (AF, cm²) de las hojas frescas se obtuvo con un medidor LICOR LI-3000A (EUA). Posteriormente, tanto la parte aérea como la parte radical se secaron en horno (60 °C, 72 h) hasta alcanzar biomasa constante. Para

Hosner, 1960) and functional traits (specific leaf area and relative growth rate) of the plant (Pérez-Harguindeguy et al., 2013) were estimated based on the values determined for the variables.

The area under the curve (AUC) represents the height gain of plants in the growing season:

$$AUC = \sum_{i=2}^n (t_i - t_{i-1}) * \left(\frac{h_{t_i} + h_{t_{i-1}}}{2} \right)$$

where,

n = number of periods evaluated

t_i = i-th day after transplanting

h_{t_i} = height recorded on the i-th day after transplanting (cm).

Plant quality index (PQI) integrates diameter and height with ratio between total plant dry weight (g) and aboveground/root part ratio (Dickson et al., 1960):

$$PQI = \frac{TDB}{\frac{H}{DRC} + \frac{ADB}{RDB}}$$

where,

H = height at harvest (cm)

DRC = diameter at root collar at harvest (mm)

ADB = aboveground dry biomass (g)

RDB = root dry biomass (g)

TDB = total dry biomass (g).

Relative growth rate (RGR) measures increase in plant size during a given time interval:

$$RGR = \frac{(\ln TDB_2 - \ln TDB_1)}{t_2 - t_1}$$

where,

TDB_1 = initial total dry biomass (g)

TDB_2 = total dry biomass at harvest (g)

t_2 = time between transplanting and harvesting (days)

t_1 = initial time (0 days).

To establish comparisons between nutrient suppression treatments and the complete fertilization treatment, relative yields were calculated: $RR = V_i$ (suppression treatment) / V_i (CF), where V_i is the biometric variable (i: H, DRC, ADB, RDB) and CF is the complete fertilization treatment.

Finally, the degree of limitation generated by the treatments was classified, considering both the effect on each variable and the effect on all of them. The degree of limitation was determined based on the RR values of the variables H, PQI, RGR and LA of each suppression treatment, with respect to the values

cada planta se obtuvo la biomasa seca aérea (BSA, g) y biomasa seca radical (BSR, g).

Procesamiento de datos

Con base en los valores obtenidos para las variables, se calcularon índices de crecimiento (área bajo la curva) y calidad (Birchler, Royo, & Pardos, 1998; Dickson, Leaf, & Hosner, 1960) y rasgos funcionales (área foliar específica y tasa de crecimiento relativo) de la planta (Pérez-Harguindeguy et al., 2013).

El área bajo la curva (ABC) representa la ganancia en altura de las plantas en el periodo de crecimiento:

$$ABC = \sum_{i=2}^n (t_i - t_{i-1}) * \left(\frac{h_{t_i} + h_{t_{i-1}}}{2} \right)$$

donde,

n = número de periodos evaluados

t_i = i-ésimo día después del trasplante

h_{t_i} = altura registrada en el i-ésimo día después del trasplante (cm).

El índice de calidad de la planta (ICP) integra el diámetro y altura con la relación entre el peso seco total de la planta (g) y la relación parte aérea/parte radical (Dickson et al., 1960):

$$ICP = \frac{BST}{\frac{H}{DCR} + \frac{BSA}{BSR}}$$

donde,

H = altura al momento de la cosecha (cm)

DCR = diámetro en el cuello de la raíz al momento de la cosecha (mm)

BSA = biomasa seca aérea (g)

BSR = biomasa seca radical (g)

BST = biomasa seca total (g).

La tasa de crecimiento relativo (TCR) mide el incremento del tamaño de la planta durante un determinado intervalo de tiempo:

$$TCR = \frac{(\ln BST_2 - \ln BST_1)}{t_2 - t_1}$$

donde,

BST_1 = biomasa seca total inicial (g)

BST_2 = biomasa seca total al momento de la cosecha (g)

t_2 = tiempo transcurrido desde el trasplante hasta la cosecha (días)

t_1 = tiempo inicial (0 días).

Con el fin de establecer comparaciones entre los tratamientos de supresión de nutrientes y el tratamiento

corresponding to these variables in the CF treatment. The four limitation groups were: low ($RR \geq 75\%$), intermediate ($50\% \leq RR < 75\%$), high ($25\% \leq RR < 50\%$) and very high ($RR < 25\%$). Nutrients within each limitation group were established according to the homogeneous groups as a result of the application of the Tukey's test ($P = 0.05$).

Statistical Analysis

Treatment effects were determined with a one-way analysis of variance and multiple comparisons were made with the Tukey's test ($P = 0.05$). Joint relationships between variables and differences between treatments were established with a principal component analysis. Analyses were programmed using the R language (R Core Team, 2019).

Results and Discussion

Biometric performance of plants

According to Table 3, nutrient suppression produced differential responses compared to CF. Plants in the -P treatment showed the lowest biometric performance with similar results to the control plants, but with

de fertilización completa, se calcularon rendimientos relativos: $RR = V_i$ (tratamiento de supresión) / V_i (FC), donde V_i es la variable biométrica (i: H, DCR, BSA, BSR) y FC es el tratamiento de fertilización completa.

Finalmente, se clasificó el grado de limitación generado por los tratamientos, considerando tanto el efecto sobre cada variable, como el producido sobre el conjunto de ellas. El grado de limitación se determinó con base en los valores de RR de las variables H, ICP, TCR y AF de cada tratamiento de supresión, con respecto a los valores correspondientes a dichas variables en el tratamiento FC. Los cuatro grupos de limitación fueron: baja ($RR \geq 75\%$), intermedia ($50\% \leq RR < 75\%$), alta ($25\% \leq RR < 50\%$) y muy alta ($RR < 25\%$). Los nutrientes dentro de cada grupo de limitación se establecieron de acuerdo con los grupos homogéneos resultantes de la aplicación de la prueba de Tukey ($P = 0.05$).

Análisis estadístico

Los efectos de los tratamientos se determinaron con un análisis de varianza de una vía y se hicieron comparaciones múltiples con la prueba de Tukey ($P = 0.05$). Las relaciones conjuntas entre las variables y las diferencias entre tratamientos se establecieron con

Table 3. Nutrient suppression effects on *Ochroma pyramidale* growth after six months in nursery.

Cuadro 3. Efectos de la supresión de nutrientes sobre el crecimiento de *Ochroma pyramidale* tras seis meses de crecimiento en vivero.

Treatment/ Tratamiento	H (cm)	DRC (mm)/ DCR (mm)	ADB (g)/ BSA (g)	RDB (g)/ BSR (g)	AUC (cm ²)/ ABC (cm ²)
CF/FC	12.47 ± 0.36 b	9.10 ± 0.31 a	8.21 ± 0.28 ab	4.99 ± 0.15 a	786.90 ± 41.40 bc
-Ca	14.34 ± 0.47 a	9.45 ± 0.23 a	8.63 ± 0.24 a	4.83 ± 0.18 a	1041.90 ± 61.54 a
-Mg	11.79 ± 0.40 b	9.15 ± 0.27 a	7.47 ± 0.21 bc	4.68 ± 0.14 a	803.09 ± 38.66 bc
-K	12.65 ± 0.19 b	8.65 ± 0.17 a	6.67 ± 0.21 c	3.53 ± 0.12 c	892.65 ± 39.01 ab
-S	12.19 ± 0.36 b	9.52 ± 0.22 a	8.66 ± 0.26 a	3.80 ± 0.18 bc	959.25 ± 52.42 ab
-N	7.87 ± 0.27 c	6.54 ± 0.20 b	2.26 ± 0.15 d	1.14 ± 0.12 d	702.90 ± 24.92 c
-P	2.34 ± 0.15 d	2.65 ± 0.18 c	0.14 ± 0.04 e	0.10 ± 0.02 e	235.46 ± 11.84 d
-B	11.44 ± 0.30 b	2.62 ± 0.28 a	8.61 ± 0.20 a	3.53 ± 0.13 c	860.25 ± 38.64 abc
-MC/-CM	12.50 ± 0.34 b	9.67 ± 0.19 a	8.42 ± 0.20 a	4.51 ± 0.15 ab	990.15 ± 49.03 a
Control	3.61 ± 0.46 d	3.30 ± 0.20 c	0.64 ± 0.17 e	0.21 ± 0.05 e	293.46 ± 11.96 d

± standard error of the mean (n = 10). Different letters in the column represent significant differences between treatments for each variable (Tukey, $P = 0.05$). H = height, DRC = diameter at root collar, ADB = aboveground dry biomass, RDB = root dry biomass, AUC = area under the curve, CF = complete fertilization, -CM = cationic micronutrient suppression.

± error estándar de la media (n = 10). Letras distintas en la columna representan diferencias significativas entre tratamientos para cada variable (Tukey, $P = 0.05$). H = altura, DCR = diámetro del cuello de la raíz, BSA = biomasa seca aérea, BSR = biomasa seca radical, ABC = área bajo la curva, FC = fertilización completa, -MC = supresión de micronutrientes catiónicos.

statistically significant differences ($P < 0.05$) compared to other treatments. Consequently, P was the most limiting nutrient for *O. pyramidale*.

Similar negative effects of P suppression have been reported for other forest species, because of the impact of its role in crucial functions such as the synthesis of molecules (DNA, RNA, ATP and NADPH), participation in physiological processes such as photosynthesis and respiration, and activation of proteins by means of phosphorylation (Raij, 2017). Souza, Tucci, Silva, and Ribeiro (2010) studied *Swietenia macrophylla* King plants without P application and found relative yields of 23 % in ADB and 35 % in RDB. Similarly, Carlos, Venturin, Macedo, and Higashikawa (2013) obtained relative yields close to 40 % in height and 5 % in ADB of *Stryphnodendron adstringens* (Mart.) Coville. Moreover, seedlings of *Amburana acreana* (Ducke) A. C. Sm achieved yields lower than 10 % for RDB (Vieira, Weber, Scaramuzza, Costa, & de Souza, 2011).

After P, N was the element responsible for the lowest performance compared to the CF treatment ($P < 0.05$). Figure 1 shows that, although N suppression

un análisis de componentes principales. Los análisis se programaron mediante el lenguaje R (R Core Team, 2019).

Resultados y discusión

Desempeño biométrico de las plantas

Acorde con el Cuadro 3, la supresión de nutrientes produjo respuestas diferenciales con respecto a la FC. Las plantas del tratamiento -P mostraron el menor desempeño biométrico con resultados similares a las plantas del control, pero con diferencias estadísticamente significativas ($P < 0.05$) respecto a los otros tratamientos. Consecuentemente, el P fue el nutriente más limitante para *O. pyramidale*.

Efectos negativos similares por supresión de P han sido reportados para otras especies forestales, resultado de la afectación de su papel en funciones cruciales como la síntesis de moléculas (DNA, RNA, ATP y NADPH), participación en procesos fisiológicos como la fotosíntesis y respiración, y activación de proteínas por medio de la fosforilación (Raij, 2017). Souza, Tucci, Silva, y Ribeiro (2010) evaluaron plantas de *Swietenia macrophylla* King sin suministro de P y encontraron

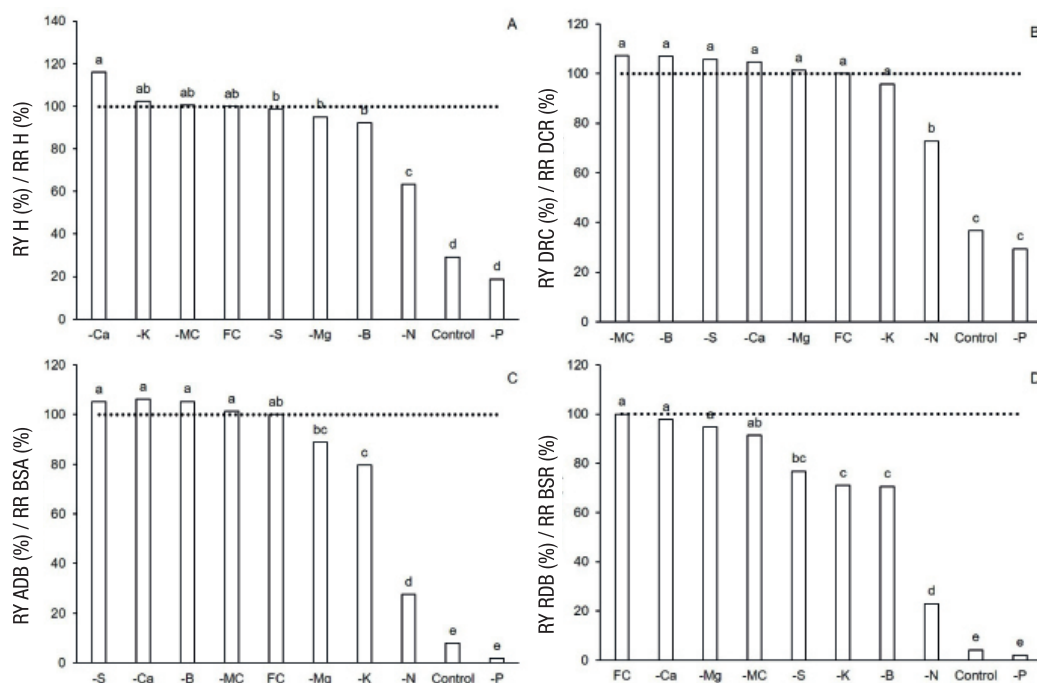


Figure 1. Relative yield (RY) of biometric variables of *Ochroma pyramidale* under nutrient suppression treatments after six months in nursery. Different letters represent significant differences in biometric variables between fertilization treatments (Tukey, $P = 0.05$). Dotted horizontal line represents the value of complete fertilization (FC). -CM = cationic micronutrient suppression, H = height, DRC = diameter at root collar, ADB = aerial dry biomass, RDB = root dry biomass.

Figura 1. Rendimiento relativo (RR) de las variables biométricas de *Ochroma pyramidale* bajo tratamientos de supresión de nutrientes tras seis meses de crecimiento en vivero. Letras distintas representan diferencias significativas de las variables biométricas entre tratamientos de fertilización (Tukey, $P = 0.05$). Línea horizontal punteada representa el valor de la fertilización completa (FC). -MC = supresión de micronutrientes catiónicos, H = altura, DCR = diámetro del cuello de la raíz, BSA = biomasa seca aérea, BSR = biomasa seca radical.

decreased relative height and DRC yields, its greatest impact occurred in dry biomass with relative yields of 28 % in ADB and 23 % in RDB. Similarly, other studies have shown how N suppression affects ADB and RDB of nursery forest species, because of its role in the synthesis of amino acids and nucleic acids necessary for plant production, in addition to participating in the composition of the chlorophyll molecule (Raij, 2017). Thus, N suppression has generated yields close to 13 % in ADB for *Tectona grandis* L. f. (Barroso, Figueiredo, Pereira, Mendonça, & Silva, 2005), and of 26 % and 20 % in RDB for *Tabebuia chrysantha* (Jacq.) G. Nicholson and *Margaritaria nobilis* L. f., respectively (Herrera-Ramírez et al., 2014). Other studies pointed out N as the most limiting for the development of *Bombacopsis glabra* (Pasq.) Robyns (Camacho et al., 2014), *Betula alnoides* Buch.-Ham. ex D. Don (Chen, Zeng, Xu, Zhao, & Guo, 2010) and *Khaya ivorensis* A. Chev. (Corcioli, Divino- Borges, & de Jesus, 2016).

As a general pattern, suppression of Ca, K, S, Mg, B and the CM had low influence on biometric performance of *O. pyramidale* with relative yields above 70 % for all variables (Figure 1).

CF and -Ca plants had the best biometric performance with no differences between them ($P > 0.05$), but differences were seen compared to the control (Table 3). Ca suppression, an element that contributes to cell wall stability, it is also important in the signaling and regulation of some enzymes (Pandey, 2015), but did not determine limitations. This was reflected in the high values of relative yield of variables, even higher than those of the CF treatment ($>100\%$), although Ca level in the growth substrate was relatively low ($2.4 \text{ cmol}_c \cdot \text{kg}^{-1}$). Carlos et al. (2013) and Vieira, de Oliveira, and Weber (2015) had similar results, where plants in the absence of Ca had superior performances compared to plants under CF.

Plant functional traits and quality indices

Based on Table 4, treatments generated differences in quality indices ($P < 0.05$), as well as in functional traits. Again, P suppression was determinant, affecting quality and functional traits with similar performance to the control. Thus, P suppression determined relative yields, with respect to the highest performing group of treatments, of 18.1 % for RGR, 41.1 % for LA and 2.5 % for PQI. Regarding the latter, Carlos et al. (2013) obtained relative yields close to 30 % when comparing *S. adstringens* plants without P application with others that received CF formulas.

Contrary to the effect of P suppression on plant quality and functional traits, the suppression of most of the other nutrients had less effect. Specially, for treatments CF, -Ca, -Mg and -CM, the highest PQI values (mean of

rendimientos relativos de 23 % en BSA y 35 % en BSR. Similarmente, Carlos, Venturin, Macedo, e Higashikawa (2013) obtuvieron rendimientos relativos cercanos a 40 % en altura y 5 % en BSA de *Stryphnodendron adstringens* (Mart.) Coville. Asimismo, plántulas de *Amburana acreana* (Ducke) A. C. Sm alcanzaron rendimientos menores de 10 % para BSR (Vieira, Weber, Scaramuzza, Costa, & de Souza, 2011).

Después del P, el N fue el elemento que causó menor desempeño con respecto al tratamiento FC ($P < 0.05$). La Figura 1 muestra que, aunque la supresión de N disminuyó los rendimientos relativos de altura y DCR, su mayor afectación ocurrió en la biomasa seca con rendimientos relativos de 28 % en BSA y 23 % en BSR. Similarmente, otros estudios han mostrado cómo la supresión de N afecta la BSA y BSR de especies forestales en vivero, dado su papel en la síntesis de aminoácidos y ácidos nucleicos necesarios para el funcionamiento de la planta, además de participar en la composición de la molécula de clorofila (Raij, 2017). Así, la supresión de N ha generado rendimientos cercanos al 13 % en BSA para *Tectona grandis* L. f. (Barroso, Figueiredo, Pereira, Mendonça, & Silva, 2005), y de 26 % y 20 % en BSR para *Tabebuia chrysantha* (Jacq.) G. Nicholson y *Margaritaria nobilis* L. f., respectivamente (Herrera-Ramírez et al., 2014). Otros estudios señalaron al N como el más limitante para el desarrollo de *Bombacopsis glabra* (Pasq.) Robyns (Camacho et al., 2014), *Betula alnoides* Buch.-Ham. ex D. Don (Chen, Zeng, Xu, Zhao, & Guo, 2010) y *Khaya ivorensis* A. Chev. (Corcioli, Divino- Borges, & de Jesus, 2016).

Como patrón general, la supresión de Ca, K, S, Mg, B y los MC tuvo baja influencia sobre el desempeño biométrico de *O. pyramidale* con rendimientos relativos superiores al 70 % para todas las variables (Figura 1).

Las plantas de FC y -Ca fueron las de mejor desempeño biométrico sin diferencias entre ellos ($P > 0.05$), pero sí con respecto al control (Cuadro 3). La supresión de Ca, elemento que contribuye a la estabilidad de la pared celular, además de ser importante en la señalización y la regulación de algunas enzimas (Pandey, 2015), no determinó limitaciones. Ello se reflejó en los valores altos de rendimiento relativo de las variables, incluso superiores a los del tratamiento FC ($>100\%$), aunque el nivel de Ca en el sustrato de crecimiento fue relativamente bajo ($2.4 \text{ cmol}_c \cdot \text{kg}^{-1}$). Carlos et al. (2013) y Vieira, de Oliveira, y Weber (2015) tuvieron resultados similares, donde las plantas en ausencia de Ca presentaron desempeños superiores en comparación con las plantas bajo FC.

Rasgos funcionales e índices de calidad de las plantas

Con base en el Cuadro 4, los tratamientos generaron diferencias en los índices de calidad ($P < 0.05$), así

Table 4. Quality index and functional traits of *Ochroma pyramidale* under nutrient suppression treatments after six months in nursery.**Cuadro 4. Índice de calidad y rasgos funcionales de *Ochroma pyramidale* bajo tratamientos de supresión de nutrientes tras seis meses de crecimiento en vivero.**

Treatments/ Tratamientos	PQI/ICP	LA (cm ²)/AF (cm ²)	RGR (g·day ⁻¹)/TCR (g·día ⁻¹)
CF/FC	4.36 ± 0.11 a	156.73 ± 9.66 a	0.0304 ± 0.0002 a
-Ca	4.08 ± 0.16 a	136.53 ± 8.46 a	0.0305 ± 0.0002 a
-Mg	4.20 ± 0.14 a	138.79 ± 7.42 a	0.0299 ± 0.0001 a
-K	3.03 ± 0.09 b	146.66 ± 6.67 a	0.0290 ± 0.0001 a
-S	3.50 ± 0.15 b	153.79 ± 8.43 a	0.0303 ± 0.0002 a
-N	1.06 ± 0.10 c	145.33 ± 11.61 a	0.0232 ± 0.0005 b
-P	0.11 ± 0.02 d	64.42 ± 6.85 b	0.0055 ± 0.0010 c
-B	3.35 ± 0.14 b	153.44 ± 6.49 a	0.0299 ± 0.0002 a
-MC/-CM	4.09 ± 0.13 a	139.59 ± 8.04 a	0.0303 ± 0.0002 a
Control	0.20 ± 0.04 d	91.89 ± 5.86 b	0.0135 ± 0.0024 c

± standard error of the mean (n = 10). Different letters in the column represent significant differences between treatments for each variable (Tukey, $P = 0.05$). PQI = plant quality index, LA = leaf area, RGR = relative growth rate, CF = complete fertilization, -CM = cationic micronutrient suppression.

± error estándar de la media (n = 10). Letras distintas en la columna representan diferencias significativas entre tratamientos para cada variable (Tukey, $P = 0.05$). ICP = índice de calidad de la planta, AF = área foliar, TCR = tasa de crecimiento relativo, FC = fertilización completa, -MC = supresión de micronutrientes catiónicos.

4.2) had differences with the rest of the treatments ($P < 0.05$). With respect to functional traits, plants from treatments CF, -Ca, -Mg, -CM, -K, -S and -B had the highest RGR values, with no differences among them ($P > 0.05$), but with differences compared to the control, -P and -N treatments. Although the latter treatment showed differences compared to the control and -P, the results identified N as the nutrient that determines, after P, the greatest limitations.

Relationship between the variables evaluated

The principal component analysis supports the determinant influence of P, followed by N, both on growth and development (Figure 2) and on plant functional traits and quality; moreover, the analysis reflected the low influence of suppressing most of the nutrients. This low influence can be attributed to the root morphology of fast-growing pioneer species such as *O. pyramidale*, whose branched root with abundant root-absorbing hairs allows it to be very efficient in nutrient absorption and thus less susceptible to nutrient suppression (Coll, Potvin, Messier, & Delagrangé, 2008; Paz, 2003).

Visual symptoms of nutritional deficiency

Figure 3 shows the deficiency symptoms, which began to appear after two months of growth, especially in height. After six months, differences between treatments were also evident in leaf coloration,

como en los rasgos funcionales. De nuevo, la supresión de P fue determinante, afectando la calidad y rasgos funcionales con un desempeño similar al control. Así, la supresión de P ocasionó rendimientos relativos, con respecto al grupo de tratamientos de mayor desempeño, de 18.1 % para TCR, 41.1 % para AF y 2.5 % para ICP. Con respecto a este último, Carlos et al. (2013) obtuvieron rendimientos relativos cercanos a 30 % al comparar plantas de *S. adstringens* sin suministro de P con otras que recibieron fórmulas FC.

Contrario al efecto observado de la supresión de P en los rasgos funcionales y de calidad de las plantas, la supresión de la mayoría de los nutrientes restantes generó menor afectación. Particularmente, para los tratamientos FC, -Ca, -Mg y -MC, los mayores valores del ICP (promedio de 4.2) tuvieron diferencias con el resto de los tratamientos ($P < 0.05$). Con respecto a los rasgos funcionales, las plantas de los tratamientos FC, -Ca, -Mg, -MC, -K, -S y -B presentaron los mayores valores de TCR, sin diferencias entre ellos ($P > 0.05$), pero sí con respecto a los tratamientos control, -P y -N. A pesar de que este último tratamiento presentó diferencias con respecto al control y a -P, los resultados permitieron identificar al N como el nutriente que determina, luego de P, las mayores limitaciones.

Relación entre las variables evaluadas

El análisis de componentes principales corroboró la influencia determinante del P, seguido del N, tanto en

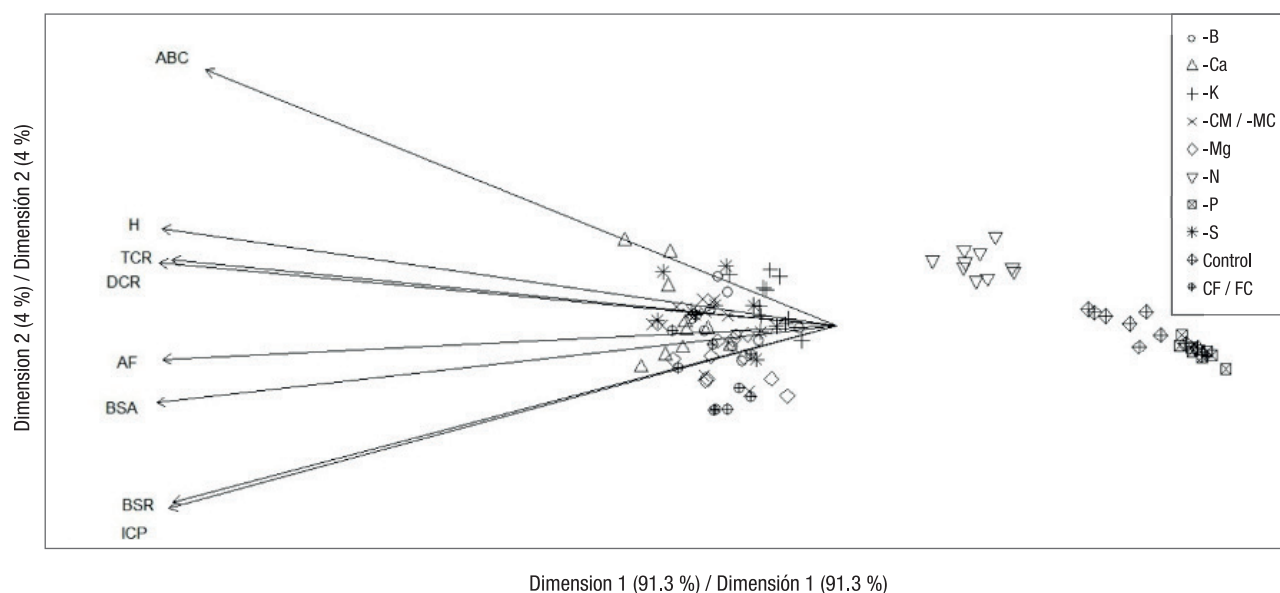


Figure 2. Principal component analysis of variables evaluated in *Ochroma pyramidale* after six months in nursery under nutrient suppression treatments. H = height, DRC = diameter at root collar, ADB = aboveground dry biomass, RDB = root dry biomass, AUC = area under the curve, CF = complete fertilization, -CM = cationic micronutrient suppression, PQI = plant quality index, RGR = relative growth rate, LA = leaf area.

Figura 2. Análisis de componentes principales de las variables evaluadas en *Ochroma pyramidale* tras seis meses de crecimiento en vivero bajo tratamientos de supresión de nutrientes. H = altura, DCR = diámetro del cuello de la raíz, BSA = biomasa seca aérea, BSR = biomasa seca radical, ABC = área bajo la curva, FC = fertilización completa, -MC = supresión de micronutrientes catiónicos, ICP = índice de calidad de la planta, TCR = tasa de crecimiento relativo, AF = área foliar.



Figure 3. Appearance of *Ochroma pyramidale* seedlings after six months in nursery under nutrient suppression.

Figura 3. Aspecto de las plántulas de *Ochroma pyramidale* tras seis meses de crecimiento en vivero bajo la supresión de nutrientes.

shape, texture and size. Deficiencies found for each suppressed element are described below and illustrated in Figure 4.

-Mg: Plants smaller than those of CF. Chlorosis in old leaves and necrotic spots from the apex. These deficiency symptoms are similar to those found in *Tabebuia rosea* (Bertol.) Bertero ex A. DC. (Higuita-Aguirre, León - Peláez, Osorio, & Correa, 2021) and *Plathymenia reticulata* Benth (Vieira et al., 2015).

-K: Plants of smaller size and biomass than those of CF. Burnt edges were found on old leaves, similar to those in *T. rosea* and *P. reticulata* (Higuita-Aguirre et al., 2021; Vieira et al., 2015).

-S: Plants smaller than those of CF. There was chlorosis from the base to the apex in young leaves, a symptom also found in *Amburana acreana* (Ducke) A. C. Sm and in *T. rosea* (Higuita-Aguirre et al., 2021; Vieira et al., 2011).

-N: Delayed growth compared to the CF treatment. Yellow coloration on leaves, more noticeable on young leaves. Similar symptoms were recorded for *T. grandis* and *Quercus humboldtii* Bonpl. (Barroso et al., 2005; Sepúlveda et al., 2014).

-P: Strong growth retardation. Leaf necrosis and subsequent death and detachment. Similar symptoms were found in other studies (Barroso et al., 2005; Camacho et al., 2014), old leaves showed red spots and curled ends.

el crecimiento y desarrollo (Figura 2) como en los rasgos funcionales y la calidad de las plantas; asimismo, el análisis reflejó la baja influencia de suprimir la mayoría de los nutrientes. Esta baja influencia puede atribuirse a la morfología radicular de las especies pioneras de crecimiento rápido como es *O. pyramidale*, cuya raíz ramificada y con abundantes pelos absorbentes le permite ser muy eficiente en la absorción de nutrientes y presentar así menor susceptibilidad a la supresión (Coll, Potvin, Messier, & Delagrangue, 2008; Paz, 2003).

Síntomas visuales de deficiencia nutricional

La Figura 3 presenta los síntomas de deficiencia, los cuales comenzaron a notarse a los dos meses de crecimiento, sobre todo en la altura. A los seis meses, las diferencias entre tratamientos se manifestaron también en la coloración de las hojas, su forma, textura y tamaño. Las deficiencias observadas por cada elemento suprimido se describen a continuación y se ilustran en la Figura 4.

-Mg: Plantas de menor tamaño que las de FC. Clorosis en hojas viejas y puntos necróticos desde el ápice. Estos síntomas de deficiencia son similares a los observados en *Tabebuia rosea* (Bertol.) Bertero ex A. DC. (Higuita-Aguirre, León - Peláez, Osorio, & Correa, 2021) y *Plathymenia reticulata* Benth (Vieira et al., 2015).

-K: Plantas de tamaño y biomasa menores que las de FC. Se observaron bordes quemados en hojas viejas,

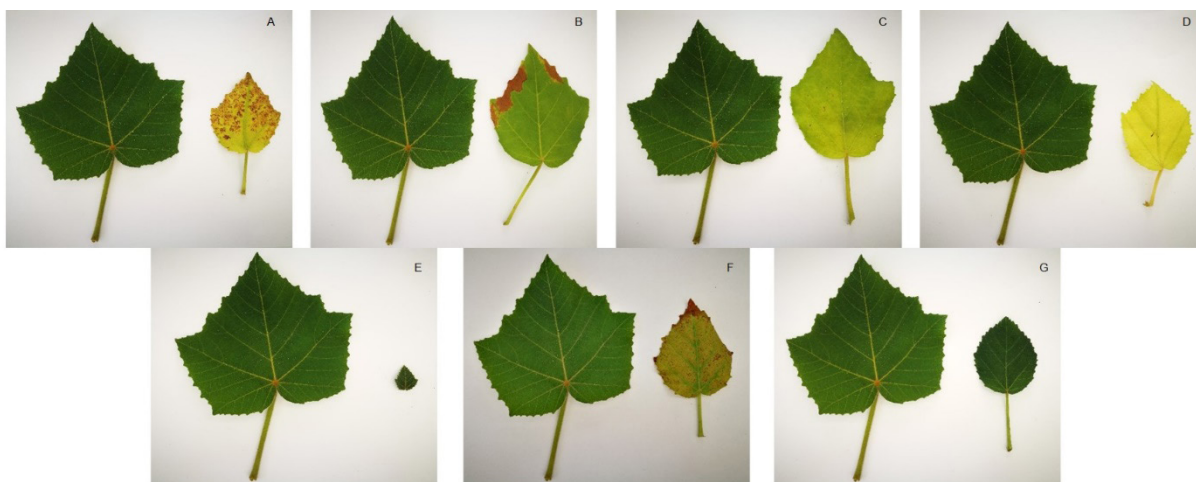


Figure 4. Comparison among leaves of *Ochroma pyramidale* from the complete fertilization treatment (left leaf in each photograph) and nutrient suppression treatments -Mg, -K, -S, -N, -P, cationic microelements and control according to the alphabetical order shown.

Figura 4. Comparación entre hojas de *Ochroma pyramidale* procedentes del tratamiento de fertilización completa (hoja izquierda en cada fotografía) y tratamientos de supresión de nutrientes -Mg, -K, -S, -N, -P, microelementos catiónicos y control con respecto al orden alfabético mostrado.

-B: Decreased growth compared to CF. No clear deficiency symptoms were found.

-CM: Decreased growth and interveinal chlorosis.

Control: Very low development compared to CF plants. Very low leaf area, short internodes, necrosis and continuous leaf loss.

Classification of nutrient limitation degree

To synthesize the effect of nutrient suppression, four variables related to plant vigor and quality were selected, which can determine better field performance: H, PQI, RGR and LA. Height (H) is commonly used as an indicator for output of plant material from the nursery, because of its close relationship with photosynthetic capacity and competitive vigor (Pérez-Harguindeguy et al., 2013). However, regarding only this criterion, we can lose sight of key aspects such as proportionality of development according to structural components (aboveground and root biomass) or functional traits that can determine better performance in terms of ability to acquire resources (water and light). Therefore, three variables from the latter two groups (PQI, RGR and LA) were additionally included. Thus, PQI allows choosing balanced plants according to their

similares a los observados en *T. rosea* y *P. reticulata* (Higuita-Aguirre et al., 2021; Vieira et al., 2015).

-S: Plantas de menor tamaño que las de FC. Existió clorosis desde la base hasta el ápice en las hojas nuevas, síntoma también observado en *Amburana acreana* (Ducke) A. C. Sm y en *T. rosea* (Higuita-Aguirre et al., 2021; Vieira et al., 2011).

-N: Retraso en crecimiento con respecto al tratamiento FC. Coloración amarillenta en las hojas, más notoria en las nuevas. Síntomas similares se registraron en *T. grandis* y *Quercus humboldtii* Bonpl. (Barroso et al., 2005; Sepúlveda et al., 2014).

-P: Fuerte retraso en el crecimiento. Necrosis en las hojas y posterior muerte y desprendimiento. Síntomas similares se encontraron en otros estudios (Barroso et al., 2005; Camacho et al., 2014), donde las hojas viejas presentaron manchas rojas y extremos enroscados.

-B: Disminución en el crecimiento en comparación con las de FC. No se observaron síntomas claros de deficiencia.

-MC: Disminución en el crecimiento y clorosis intervenal.

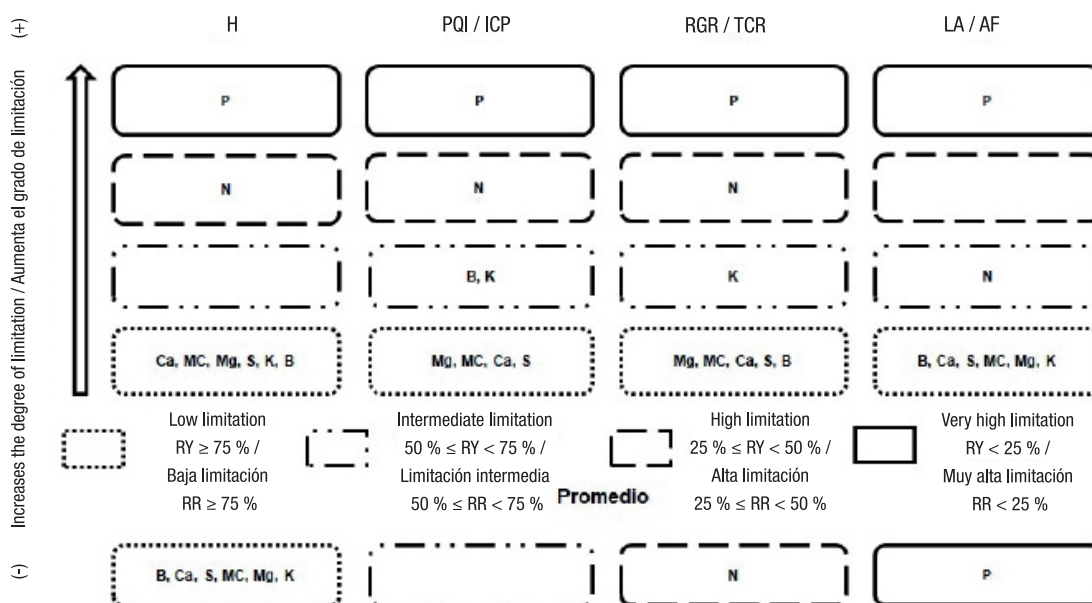


Figure 5. Degree of nutrient limitation on growth and development of *Ochroma pyramidale*. RY: relative yield, H = height, CF = complete fertilization, CM = cationic micronutrients, PQI = plant quality index, RGR = relative growth rate, LA = leaf area.

Figura 5. Grado de limitación de los nutrientes sobre el crecimiento y desarrollo de *Ochroma pyramidale*. RR: rendimiento relativo, H = altura, FC = fertilización completa, MC = micronutrientes catiónicos, ICP = índice de calidad de la planta, TCR = tasa de crecimiento relativo, AF = área foliar.

quality and aboveground and root dry biomass (Pérez-Harguindeguy et al., 2013). RGR identifies plants with the capacity to acquire greater biomass in less time (Kołodziejek, 2019), while LA allows the selection of plants with greater photosynthetic capacity and consequently, better growth and productivity (Pérez-Harguindeguy et al., 2013).

Figure 5 shows a proposed classification of degree of limitation determined by nutrient suppression treatments, considering both the effect generated on each of the variables, and that produced on the set of variables as a whole. Based on the average of the four variables, degree of limitation imposed by the nutrient set followed the decreasing pattern: $P > N > K, Mg, CM, S, Ca, B$. The two most limiting nutrients coincided with those reported for the species *T. rosea* (Higuaita-Aguirre et al., 2021) and *Cedrela fissilis* Vell. (Souza et al., 2009).

Conclusions

P and N suppression drastically limited growth and development of *Ochroma pyramidale*, while suppression of the remaining nutrients had little effect on the biometric performance of seedlings in the nursery, probably due to the root system, characterized by high branching and abundant absorbing hairs. Such characteristics allow this species to be very efficient in the absorption of some nutrients, despite the low contents of the soil used as substrate. Average relative yields were higher than 80 % for Ca, Mg, K and cationic microelements, compared to those obtained in seedlings supplied with complete fertilization. This study highlights the importance of obtaining knowledge of particular nutritional requirements of each species, for the optimization of fertilization practices in the nursery and the production of high vigor and quality plants.

Acknowledgments

This research was supported by the Vicerrectoría de Investigación of the Universidad Nacional de Colombia (Support granted for the Development of Graduate Theses or Final Works 2017-2018). The authors thank the Biogeochemistry Laboratory (Universidad Nacional de Colombia), the Piedras Blancas Experimental Forestry Station and the Santa Elena Nursery in Medellín for technical support and provision of facilities and materials.

Control: Muy bajo desarrollo con respecto a las plantas de FC. Área foliar muy baja, entrenudos cortos, necrosis y pérdida continua de hojas.

Clasificación del grado de limitación nutricional

Con el fin de sintetizar integralmente el efecto de la supresión de nutrientes, se seleccionaron cuatro variables relacionadas con el vigor y la calidad de las plantas, que pueden determinar un mejor desempeño en campo: H, ICP, TCR y AF. La altura (H) es utilizada comúnmente como indicador para la salida del material vegetal del vivero, dada su estrecha relación con la capacidad fotosintética y el vigor competitivo (Pérez-Harguindeguy et al., 2013). No obstante, considerando únicamente este criterio, se pueden perder de vista aspectos clave como la proporcionalidad de desarrollo con respecto a los componentes estructurales (biomasa aérea y radical) o rasgos funcionales que pueden determinar un mejor desempeño en cuanto a la capacidad para adquirir recursos (agua y luz). Por ello, se incluyeron adicionalmente tres variables de estos dos últimos grupos (ICP, TCR y AF). Así, el ICP permite elegir plantas equilibradas con respecto a su calidad y a la biomasa seca aérea y radical (Pérez-Harguindeguy et al., 2013). Por su parte, la TCR identifica plantas con capacidad de adquirir mayor biomasa en menor tiempo (Kołodziejek, 2019), mientras que el AF permite seleccionar plantas con mayor capacidad fotosintética y consecuentemente, mejor crecimiento y productividad (Pérez-Harguindeguy et al., 2013).

La Figura 5 muestra una propuesta de clasificación del grado de limitación determinado por los tratamientos de supresión de nutrientes, considerando tanto el efecto generado sobre cada una de las variables, así como el producido sobre el conjunto de ellas. Con base en el promedio de las cuatro variables, el grado de limitación impuesto por el conjunto de nutrientes siguió el patrón decreciente: $P > N > K, Mg, MC, S, Ca, B$. Los dos nutrientes más limitantes coincidieron con los reportados para las especies *T. rosea* (Higuaita-Aguirre et al., 2021) y *Cedrela fissilis* Vell. (Souza et al., 2009).

Conclusiones

La supresión de P y N limitó drásticamente el crecimiento y desarrollo de *Ochroma pyramidale*, mientras que la supresión del resto de nutrientes afectó poco el desempeño biométrico de las plántulas en vivero, probablemente debido al sistema de raíces, caracterizado por su alta ramificación y abundantes pelos absorbentes. Tales características le permiten a esta especie ser muy eficiente en la absorción de algunos nutrientes, a pesar de los bajos contenidos del suelo empleado como sustrato. Los rendimientos relativos medios fueron superiores al 80 % para Ca, Mg, K y

End of English version

References / Referencias

- Allen, K. S., Harper, R. W., Bayer, A., & Brazee, N. J. (2017). A review of nursery production systems and their influence on urban tree survival. *Urban Forestry & Urban Greening*, 21, 183–191. doi: 10.1016/j.ufug.2016.12.002
- Ashiono, F., Kamiri, H. W., & Kinyanjui, M. (2019). Evaluation of mineral nutrition and growth of *Eucalyptus saligna* seedlings raised on organic-enriched nursery potting media. *Journal of Research in Forestry, Wildlife and Environment*, 11(1), 39–50. Retrieved from <https://www.ajol.info/index.php/jrfwe/article/view/186259>
- Barroso, D. G., Figueiredo, F. A. M. M. D., Pereira, R. D. C., Mendonça, A. V. R., & Silva, L. D. C. (2005). Diagnóstico de deficiências de macronutrientes em mudas de teca. *Revista Árvore*, 29(5), 671–679. doi: 10.1590/S0100-67622005000500002
- Birchler, T. A., Royo, A., & Pardos, M. (1998). La planta ideal: revisión del concepto, parámetros definitorios e implementación práctica. *Forest Systems*, 7(1), 109–121. Retrieved from <https://recyt.fecyt.es/index.php/IA/article/view/2806/2169>
- Borrega, M., & Gibson, L. J. (2015). Mechanics of balsa (*Ochroma pyramidale*) wood. *Mechanics of Materials*, 84, 75–90. doi: 10.1016/j.mechmat.2015.01.014
- Camacho, M. A., Camara, A. P., & Rodriguez-Zardin, A. (2014). Diagnose visual de deficiência de nutrientes em mudas de *Bombacopsis glabra*. *CERNE*, 20(3), 427–431. doi: 10.1590/01047760201420031304
- Cañadas-López, Á., Rade-Loor, D., Siegmund-Schultze, M., Moreira-Muñoz, G., Vargas-Hernández, J. J., & Wehenkel, C. (2019). Growth and yield models for balsa wood plantations in the coastal lowlands of Ecuador. *Forests*, 10(9), 733. doi: 10.3390/f10090733
- Carlos, L., Venturin, N., Macedo, R. L. G., & Higashikawa, E. M. (2013). Crescimento e nutrição mineral de mudas de barbatimão sob efeito da omissão de nutrientes. *Floresta*, 43(4), 569–568. doi: 10.5380/rf.v43i4.29443
- Chen, L., Zeng, J., Xu, D. P., Zhao, Z. G., & Guo, J. J. (2010). Macronutrient deficiency symptoms in *Betula alnoides* seedlings. *Journal of Tropical Forest Science*, 22(4), 403–413. Retrieved from <https://www.frim.gov.my/v1/JTFOnline/jtfs/v22n4/403-413.pdf>
- Clark, M. J., & Zheng, Y. (2015). Species-specific fertilization can benefit container nursery crop production. *Canadian Journal of Plant Science*, 95(2), 251–262. doi: 10.4141/cjps-2014-340
- Coll, L., Potvin, C., Messier, C., & Delagrangue, S. (2008). Root architecture and allocation patterns of eight native tropical species with different successional status used in open-grown mixed plantations in Panama. *Trees*, 22, 585. doi: 10.1007/s00468-008-0219-6
- Corcioli, G., Divino-Borges, J., & de Jesus, R. P. (2016). Deficiência de macro e micronutrientes em mudas maduras de *Khaya ivorensis* estudadas em viveiro. *CERNE*, 22(1), 121–128. doi: 10.1590/01047760201622012085
- Cubillos, A. M., Vallejo, V. E., Arbeli, Z., Terán, W., Dick, R. P., Molina, C. H., ... Roldan, F. (2016). Effect of the microelementos catiónicos, con respecto a lo obtenido en plántulas a las que se suministró fertilización completa. Este estudio realza la importancia de obtener conocimiento de los requerimientos nutritivos particulares de cada especie, para la optimización de las prácticas de fertilización en vivero y la producción de plantas de alto vigor y calidad.

Agradecimientos

Esta investigación fue apoyada por la Vicerrectoría de Investigación de la Universidad Nacional de Colombia (Apoyo al Desarrollo de Tesis de Posgrado o de Trabajos Finales 2017-2018). Los autores agradecen al Laboratorio de Biogeoquímica (Universidad Nacional de Colombia), a la Estación Forestal Experimental de Piedras Blancas y al Vivero Santa Elena de Medellín por el apoyo técnico y la provisión de instalaciones y materiales.

Fin de la versión en español

conversion of conventional pasture to intensive silvopastoral systems on edaphic bacterial and ammonia oxidizer communities in Colombia. *European Journal of Soil Biology*, 72, 42–50. doi: 10.1016/j.ejsobi.2015.12.003

- Dickson, A., Leaf, A. L., & Hosner, J. F. (1960). Quality appraisal of white spruce and white pine seedling stock in nurseries. *The Forestry Chronicle*, 36(1), 10–13. doi: 10.5558/tfc36010-1
- Gregorio, N., Herbohn, J., Harrison, S., & Smith, C. (2015). A systems approach to improving the quality of tree seedlings for agroforestry, tree farming and reforestation in the Philippines. *Land Use Policy*, 47, 29–41. doi: 10.1016/j.landusepol.2015.03.009
- Grossnickle, S. C., & Macdonald, J. E. (2018). Why seedlings grow: influence of plant attributes. *New Forests*, 49(1), 1–34. doi: 10.1007/s11056-017-9606-4
- Hall, J. S., Ashton, M. S., Garen, E. J., & Jose, S. (2011). The ecology and ecosystem services of native trees: Implications for reforestation and land restoration in Mesoamerica. *Forest Ecology and Management*, 261(10), 1553–1557. doi: 10.1016/j.foreco.2010.12.011
- Herrera-Ramírez, D. A., León-Peláez, J. D., Ruiz-Rendón, M., Osorio-Vega, N. W., Correa-Londoño, G., Ricardo, R. E., & Uribe Bravo, Á. (2014). Evaluation of nutritional requirements in nurseries for certain species used in urban forestry. *Escuela de Ingeniería de Antioquia*, 11(21), 41–54. doi: 10.14508/reia.2014.11.21.41-54
- Higuita-Aguirre, M. I., León-Peláez, J. D., Osorio, N. W., & Correa, G. A. (2021). Effects of nutrient deprivation on the growth and development of *Tabebuia rosea* seedlings. *Floresta e Ambiente*, 28(1). doi: 10.1590/2179-8087-FLORAM-2019-0112

- Holdridge, L. R. (1987). *Ecología basada en zonas de vida*. San José de Costa Rica, Costa Rica: Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura.
- Jaramillo, D. F. (2011). *El suelo: origen, propiedades, espacialidad*. Medellín, Colombia: Universidad Nacional de Colombia.
- Keller, A. A., & Fox, J. (2019). Giving credit to reforestation for water quality benefits. *PLoS ONE*, 14(6), 1–18. doi: 10.1371/journal.pone.0217756
- Kołodziejek, J. (2019). Growth and competitive interaction between seedlings of an invasive *Rumex confertus* and of co-occurring two native *Rumex* species in relation to nutrient availability. *Scientific Reports*, 9(1), 1–12. doi: 10.1038/s41598-019-39947-z
- Mack, R., Owen, J. S., Niemiera, A. X., & Sample, D. J. (2019). Workshop: Validation of nursery and greenhouse best management practices through scientific evidence. *Hort Technology*, 29(6), 700–715. doi: 10.21273/HORTTECH04303-19
- Medina-Macedo, L., de Lacerda, A. E. B., Sebbenn, A. M., Ribeiro, J. Z., Soccol, C. R., & Bittencourt, J. V. M. (2016). Using genetic diversity and mating system parameters estimated from genetic markers to determine strategies for the conservation of *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Kuntze (Araucariaceae). *Conservation Genetics*, 17(2), 413–423. doi: 10.1007/s10592-015-0793-2
- Miyajima, R. H., Barreto, V. C. S., de Oliveira, P. A., Batistela, G. C., & Simões, D. (2018). Risk analysis of the economic benefits of *Ochroma pyramidale*: A case study of forest planting in Brazil. *Journal of Agricultural Science and Technology B*, 8(7), 444–453. doi: 10.17265/2161-6264/2018.07.004
- Oliet, J. A., Planelles, R., Artero, F., & Domingo-Santos, J. M. (2016). Establishing *Acacia salicina* under dry Mediterranean conditions: The effects of nursery fertilization and tree shelters on a mid-term experiment with saline. *Ciencia e Investigación Agraria*, 43(1), 69–84. doi: 10.4067/S0718-16202016000100007
- Pandey, R. (2015). Mineral nutrition of plants. In B. Bahadur, R. M. Venkat, L. Sahijram, & K. Krishnamurthy (Eds.), *Plant biology and biotechnology* (pp. 499–538). New Delhi, República de la India: Springer.
- Paz, H. (2003). Root/Shoot allocation and root architecture in seedlings: variation among forest sites, microhabitats, and ecological groups. *Biotropica*, 35(3), 318–332. doi: 10.1111/j.1744-7429.2003.tb00586.x
- Peláez-Silva, J. A., León-Peláez, J. D., & Lema-Tapias, A. (2019). Conifer tree plantations for land rehabilitation: an ecological–functional evaluation. *Restoration Ecology*, 27(3), 607–615. doi: 10.1111/rec.12910
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Gamier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., ...Cornelissen, C. (2013). New handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61(3), 167–234. doi: 10.1071/BT12225
- Raij, B. V. (2017). *Fertilidade do solo e manejo de nutrientes* (2.ª ed.). Piracicaba, Brasil: International Plant Nutrition Institute.
- Raj, G. B., Rajamani, K., & Kumara, B. H. (2020). Influence of silicon fertilization on nitrogen fractions and nutrient status of rice grown soils in Telangana state. *Current Journal of Applied Science and Technology*, 39(7), 26–34. doi: 10.9734/cjast/2020/v39i730573
- R Core Team. (2019). R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Sepúlveda, Y. L., Diez, M. C., Moreno, F. H., León, J. D., & Osorio, N. W. (2014). Efectos de la iluminación relativa y la fertilización sobre el crecimiento de plántulas de roble andino en vivero. *Acta Biológica Colombiana*, 19(2), 211–220. Retrieved from <https://www.redalyc.org/pdf/3190/319030502009.pdf>
- Souza, C. A. S. D., Tucci, C. A. F., Silva, J. F. D., & Ribeiro, W. O. (2010). Exigências nutricionais e crescimento de plantas de mogno (*Swietenia macrophylla* King.). *Acta Amazônica*, 40(3), 515–522. doi: 10.1590/S0044-59672010000300010
- Souza, P. A., Venturin, N., de Macedo, R. L. G., Venturin, R. P., Tucci, C. A. F., & Carlos, L. (2009). Nutritional assessment of cedar seedlings (*Cedrela fissilis* Vell.) grown in a greenhouse. *CERNE*, 15(2), 236–243. Retrieved from <http://cerne.ufla.br/site/index.php/CERNE/article/view/208>
- Unidad de Planificación Rural Agropecuaria (UPRA). (2014). Zonificación para plantaciones forestales con fines comerciales, escala 1: 100.000. Retrieved from <http://bibliotecadigital.agronet.gov.co/handle/11438/8496>
- Vieira, C. R., de Oliveira, D. P., & Weber, O. L. S. (2015). Omissão de macronutrientes no crescimento e deficiência nutricional de mudas do vinhático (*Plathymenia reticulata*). *Revista Biotecnologias*, 21(2), 74–85. Retrieved from <http://periodicos.unitau.br/ojs/index.php/biotecnologias/article/view/2112>
- Vieira, C. R., Weber, O. L. S., Scaramuzza, J. F., Costa, A. C., & de Souza, T. R. (2011). Descrição de sintomas visuais em função das deficiências de macronutrientes em mudas de cerejeira (*Amburana acreana*). *Floresta*, 41(4), 789–796. doi: 10.5380/rf.v41i4.25343
- Wulandari, D., Cheng, W., & Tawaraya, K. (2016). Arbuscular mycorrhizal fungal inoculation improves *Albizia saman* and *Paraserianthes falcataria* growth in post-opencast coal mine field in East Kalimantan, Indonesia. *Forest Ecology and Management*, 376, 67–73. doi: 10.1016/j.foreco.2016.06.008