

Tipburn en hortalizas de hoja en hidroponía: posibles causas y control

Publicado online 06 de abril de 2022

Castañares, J.L.^{1,2}

RESUMEN

El *tipburn* es un desorden fisiológico muy común en hortalizas de hoja, caracterizado por la necrosis en los bordes de las hojas jóvenes y asociado a la deficiente acumulación de calcio. Predispone a la incidencia el desbalance nutricional, alta temperatura, alta humedad relativa diurna y baja nocturna, alta radiación y alta tasa de crecimiento. En sistemas de producción muy intensivos, como hidroponía, la tasa de aparición de este daño suele ser muy importante. También el control en tales producciones suele ser más difícil en comparación con una producción en el campo. El objetivo de esta revisión es enumerar las principales causantes conocidas del *tipburn* en hidroponía y algunas posibles alternativas para su prevención.

Palabras clave: calcio, desorden nutricional, pared celular, necrosis de hojas, producción intensiva.

ABSTRACT

Tipburn is a very common physiological disorder in leafy vegetables, characterized by a necrosis at the edge of young leaves associated with poor calcium accumulation. Nutritional imbalance, high temperature, high diurnal and low nocturnal relative humidity, high radiation and high growth rates predispose to this disorder. In very intensive production systems, such as hydroponics, the rate of occurrence of this damage is usually very important. Also, control, in such production systems, is usually more difficult compared to field production. The objective of this review is to list the main known causes of tipburn in hydroponics and some possible alternatives for its prevention.

Keywords: calcium, nutritional imbalance, cellular wall, leaf necrosis, intensive cultivation.

¹Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA), Estación Experimental Agropecuaria (EEA) Área Metropolitana de Buenos Aires (AMBA), Udaondo 1695, Ituzaingó, Buenos Aires, Argentina. Correo electrónico: castanares.jose@inta.gob.ar

²Universidad Nacional de Luján (UNLu), Departamento de Ciencias Básicas, Laboratorio de Fisiología Vegetal. Ruta 5 y Avenida Constitución, Luján, Buenos Aires, Argentina.

INTRODUCCIÓN

El *tipburn* es un desorden fisiológico frecuente en hortalizas de hojas que se manifiesta como una necrosis en los ápices y bordes de las hojas en activo crecimiento (Maruo y Johkan, 2019). Los síntomas pueden extenderse hacia la parte inferior de las hojas, pudiendo ser una vía de entrada a infecciones secundarias de hongos (ej. *Botritis*, *Sclerotinia*) o bacterias (ej. *Xanthomonas*, *Pseudomonas*), que terminan por afectar todo el cultivo (Obispo, 1997; Pauwelyn et al., 2011). Al mismo tiempo, la calidad del producto cosechado puede verse afectada por la menor palatabilidad de las hojas dañadas (Holmes et al., 2019).

Esta enfermedad fisiológica es conocida desde hace más de un siglo (Thompson, 1926). Kruger (1966) fue el primer investigador en proponer la relación entre el calcio (Ca) y la aparición del desorden. Actualmente, existe un acuerdo en que el *tipburn* se debe a una deficiencia de Ca puntual en los márgenes de las hojas (Maruo y Johkan, 2019). Este nutriente cumple un rol esencial en la formación y estabilidad de las paredes celulares (González-Fontes et al., 2017). Es por ello que valores subóptimos en tejidos comprometerán la formación y estabilidad celular y serán predisponentes para el daño.

No obstante, el *tipburn* no es sinónimo de deficiencia de Ca, dado que mientras una deficiencia puede conducir a una reducción o inhibición del crecimiento, el *tipburn* se manifiesta incluso en condiciones de consumo de lujo (Kuronuma et al., 2020). Diferentes condiciones pueden modificar la absorción y transporte del Ca y aún no existe un acuerdo en muchas de ellas, dado que aun

en situaciones diametralmente opuestas puede aparecer este daño, existiendo también una predisposición genética (Macias-González et al., 2019).

Si bien este desorden fisiológico no es exclusivo de alguna técnica de cultivo en particular, la tasa de aparición es mayor en cultivos en invernadero e hidroponía en comparación con cultivos en el campo (Vanhassel et al., 2015). La principal explicación estaría, por un lado, en la mayor tasa de crecimiento en sistemas de producción muy intensivos, que implica una más alta demanda de Ca en tejidos en expansión (Carassay et al., 2012). Por otro lado, en sistemas de producción en el campo es posible prevenir algunos cambios climáticos drásticos (Vanhassel et al., 2015).

El objetivo de esta revisión es enumerar las principales causantes conocidas del *tipburn* en hortalizas de hoja cultivadas en hidroponía y algunas posibles alternativas para su prevención.

CONDICIONES PREDISONENTES AL TIPBURN

Baja absorción de calcio

Los desequilibrios entre iones en la solución nutritiva suelen presentarse con frecuencia. Steiner (1961), luego de una larga serie de experimentos, llegó a la conclusión de la importancia de mantener las relaciones entre cationes y aniones dentro de ciertos límites (tabla 1). Excesos en la concentración relativa de algunos iones puede conducir a la deficiencia de otros debido a la precipitación, competencia o toxicidad.

	Cationes (%)				Aniones (%)			
	K ⁺	Ca ²⁺	Mg ²⁺	Na ⁺	NO ₃ ⁻	HPO ₄ ²⁻	SO ₄ ²⁻	Cl ⁻
Rango ideal	25-45	35-55	17-23	0-15	35-65	3-12	25-45	0-20

Tabla 1. Relaciones ideales entre iones (Steiner, 1961).

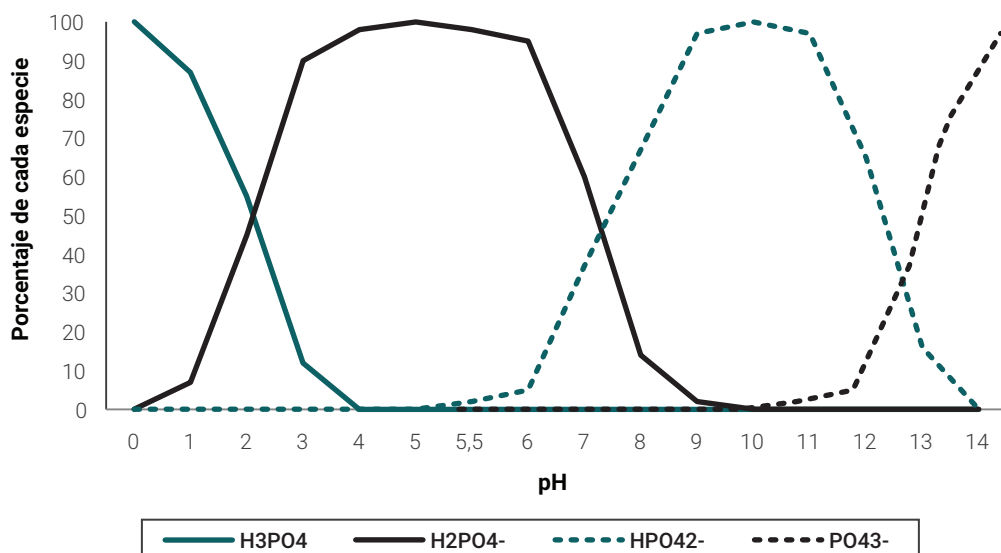


Figura 1. Formas del P según el pH (modificado de Trejo-Téllez y Gómez-Merino, 2012).

Una formulación nutritiva con niveles supraóptimos de Mg^{2+} , K^+ o NH_4^+ puede favorecer la aparición del *tipburn* debido al efecto antagónico de estos iones con el Ca^{2+} (Cubeta et al., 2000; Hagassou et al., 2019). El exceso de NH_4^+ , además de la competencia con el Ca^{2+} , puede conducir a una acidificación de la solución (Riaz et al., 2020) con el consiguiente daño en raíces y cambios en las formas químicas de los elementos. Altos niveles de Na^+ en la solución nutritiva, debido al uso de agua de mala calidad, también puede provocar un antagonismo con el Ca^{2+} (Parihar et al., 2015).

El Ca no se transporta por floema, de modo que no puede removilizarse de tejidos más viejos a órganos en formación (Macias-González et al., 2019), sino que estos dependerán exclusivamente del Ca proveniente de la solución nutritiva.

La precipitación del Ca como $CaHPO_4$ puede producirse por un aumento en el pH de la solución. Las formas en que habitualmente está presente el P en la solución $H_2PO_4^-$ y HPO_4^{2-} son variables en función del pH (Coello Santos y Ríos Mesa, 2016). Valores elevados de pH determinarán un aumento de la proporción de HPO_4^{2-} respecto del $H_2PO_4^-$ con el consiguiente riesgo de precipitación (fig. 1). El Ca precipitado no estará disponible para las plantas.

La conductividad eléctrica (CE) de la solución también puede influir en la absorción de nutrientes. Ha sido reportado el aumento de los desórdenes vinculados a la deficiente absorción de Ca como consecuencia de una elevada CE (Ho y White, 2005; Kleemann, 2000). Esto se debería a la reducción de la capacidad de absorción de agua, y con ello los iones disueltos, por la elevada presencia de solutos que reducen el potencial osmótico (Albornoz y Heinrich Lieth, 2015). En lechuga cultivada en hidroponía, Samarakoon et al. (2017) comprobaron que a partir de $1,8 \text{ dS m}^{-1}$ la tasa de aparición de *tipburn* aumenta significativamente.

Deficiencia de boro

El boro (B) es un micronutriente cuya principal función estaría asociada a la formación de la pared celular, dado que hasta el 90% del B celular se encuentra en este sitio (Rasheed, 2009). Es requerido para la correcta incorporación del Ca en las paredes celulares formando complejos (Bolaños et al., 2004). La deficiencia de B puede contribuir al aumento de la incidencia del *tipburn* (Archana y Verma, 2017; Riaz et al., 2020).

Temperatura

Existe común acuerdo en que elevadas temperaturas ambientales influyen en la manifestación del *tipburn* (Holmes et al., 2019; Lee et al., 2013). Nagata y Stratton (1995) propusieron la evaluación de la susceptibilidad al *tipburn* en nuevos cultivares de lechuga (*Lactuca sativa* L.) mediante el sometimiento a altas temperaturas.

Assimakopoulou et al. (2013) realizaron un ensayo para comparar el efecto de la estación del año (invierno y primavera) y la técnica de cultivo (hidroponía y campo) en la aparición del *tipburn* en lechuga. La mayor presencia fue registrada en primavera y en sistema hidropóni-

co, seguido en menor medida por el cultivo en el campo y en primavera. En invierno no se manifestó en ninguno de los dos sistemas de cultivo. La mayor severidad del *tipburn* en cultivos en invernáculos e hidroponía se debe a la mayor tasa de crecimiento, con hojas jóvenes que presentan una elevada demanda de Ca (Holmes et al., 2019).

En cultivos hidropónicos, además de la temperatura ambiente, la temperatura de la solución nutritiva es un factor para considerar. Elevadas temperaturas pueden provocar una drástica reducción del oxígeno disuelto (OD) (Son et al., 2020) causando una reducción en la tasa de respiración de las raíces con perjuicios en la actividad metabólica de estas viéndose afectada la absorción de Ca (Assimakopoulou et al., 2013; Maruo y Johkan, 2019).

Sin embargo, muy bajas temperaturas en la zona de las raíces retrasarán el crecimiento de la parte aérea, además de inducir la producción de metabolitos secundarios, en respuesta al estrés térmico, que mejoran las características organolépticas de la planta (Sakamoto y Suzuki, 2015). Por tales motivos, debería buscarse el equilibrio de temperatura que garantice el mejor crecimiento y la mejor calidad organoléptica.

Humedad relativa

Existe una estrecha correlación entre la aparición del *tipburn* y la elevada humedad relativa (HR) diurna (Choi y Lee, 2008; Kubota, 2020). Por ello, el microambiente de elevada HR presente en el interior de las hojas jóvenes sería uno de los causantes de *tipburn* en estas (Kubota, 2020).

La transpiración es la principal fuerza generadora del movimiento del Ca en las plantas, dado que ese ion se mueve junto con el agua en el xilema (Demidchik et al., 2018). La ausencia de un gradiente de HR entre la planta y la atmósfera limitará el movimiento de agua en el xilema y comprometerá el transporte del Ca. Durante la noche, la presión radical, generada por la presencia de solutos en el xilema, es la principal determinante del transporte del agua junto con los nutrientes en el xilema (Maruo y Johkan, 2019). La mayor presión radical se generará en condiciones de alta HR (Vanhassel et al., 2015).

An et al. (2017) evaluaron la aparición de *tipburn* en plantas de apio de agua (*Oenanthe stolonifera* DC.) cultivadas en hidroponía y sometidas a diferentes regímenes de HR diurnos y nocturnos. En HR 60/90% (día/noche) la tasa de aparición de *tipburn* fue de 1,4%, mientras que en HR de 60/60% aumentó a 25%.

Radiación

En condiciones de alta intensidad lumínica puede observarse un incremento en la incidencia y severidad del *tipburn* (Bumgarner y Buck, 2016). Wissemeier y Zühlke (2002) estudiaron diferentes variables ambientales y su relación con el *tipburn*. El máximo coeficiente de correlación fue hallado con la suma de radiación desde la siembra a la cosecha, considerando que este parámetro podría ser un buen predictor de la aparición del *tipburn*, al eliminar el resto de las variables ambientales. Se cree que este aumento con la radiación se debe a la mayor

tasa de crecimiento y demanda de Ca por los tejidos (Olle y Bender, 2009).

Gaudreau *et al.* (1994) suplementaron con luz artificial plantas de lechuga durante la etapa oscura con el objetivo de incrementar el rendimiento. Sin embargo, esta condición aceleró la aparición del *tipburn*. Esto se confirma con los experimentos realizados por Goto y Takakura (2003), quienes registraron una menor incidencia del *tipburn* al reducir la duración de la etapa de iluminación, sin que se afectase el rendimiento del cultivo. Sago (2016) midió la concentración de Ca en diferentes hojas de plantas de lechuga, creciendo en distintas intensidades lumínicas y observó una correlación entre la absorción de Ca y la intensidad lumínica. Al mismo tiempo registró un aumento en la concentración de este elemento en hojas exteriores. Sin embargo, no hubo aumento en hojas interiores, más jóvenes, en las cuales se manifestó el *tipburn*.

Alta tasa de crecimiento

La mayoría de los investigadores concuerdan en que una elevada tasa de crecimiento predispone al *tipburn* (Uno *et al.*, 2016; Ahmed *et al.*, 2020). Por este motivo, en los cultivos protegidos y en hidroponía es frecuente la aparición de este desorden.

El aumento del metabolismo de las plantas con alta tasa de crecimiento determina que deba mantenerse un constante flujo transpiratorio y movimiento de iones. Por lo tanto, cualquier restricción en el movimiento del agua y el Ca en la planta serán predisponentes para la manifestación del *tipburn* (Yang *et al.*, 2018). De la conjunción de factores que pueden influir en el crecimiento, la temperatura es el que presenta la más estrecha correlación (Lee *et al.*, 2015). De modo que la temperatura puede relacionarse de manera directa e indirecta con el *tipburn*.

Asimismo, los factores que puedan afectar el crecimiento de las raíces (ej. cambios drásticos en el pH, baja temperatura, estrés hídrico o salino, etc.) influirán en la absorción del Ca y por ende en la incidencia del *tipburn* (Maruo y Johkan, 2019).

Un elevada tasa de crecimiento implica mayores niveles de ácido giberélico (GA) (Saure, 2014). Aunque aún no es del todo claro el mecanismo, se ha observado que el GA reduce la movilización del Ca. Se cree que esta hormona reduce la fijación del Ca a las membranas, aumentando la permeabilidad de estas (De Freitas *et al.*, 2012) y por consiguiente la predisposición al *tipburn*.

No obstante, la alta tasa de crecimiento no determina indefectiblemente la aparición del *tipburn* dado que no ha sido posible hallar una correlación directa entre ambos (Wissemeier y Zühlke, 2002).

PREVENCIÓN DEL TIPBURN

Como se ha visto en los párrafos previos, numerosos factores ambientales pueden, directa o indirectamente, influir en la manifestación del *tipburn*, por lo que resulta sumamente complejo indicar prácticas que garanticen la prevención de este.

Además del ambiente, existe una predisposición genética a la aparición de este daño (Macías-González *et al.*, 2019). La búsqueda de los genes responsables del *tipburn* aún es incipiente debido a la complejidad de este desorden fisiológico, que es gobernado por varios genes (Uno *et al.*, 2016).

Se discutirán a continuación algunos resultados de investigaciones que han demostrado un efecto positivo en la atenuación de este desorden fisiológico. Se concluye el apartado con una tabla resumen (tabla 4) de algunas prácticas con relativo éxito.

Equilibrio de iones

La formulación y mantenimiento de la solución nutritiva respetando el equilibrio de iones será de suma importancia para garantizar una adecuada absorción del Ca. En este sentido, resulta de gran utilidad tener presente la relación propuesta por Steiner (1961), y que fuera indicada en la primera parte de esta revisión (tabla 1), en la formulación y manejo de la solución nutritiva.

Teniendo presente las relaciones entre cationes y aniones, y realizando análisis químicos diarios de la solución nutritiva a fin de conocer el comportamiento de los iones, Maruo *et al.* (1992) desarrollaron una solución nutritiva para lechuga en hidroponía con relativa efectividad en la prevención del *tipburn* (tabla 2).

Por último, resulta de suma importancia ajustar la CE a los valores recomendados para cada especie (tabla 3), a fin de garantizar la adecuada absorción del Ca (Santos Coello y Ríos Mesa, 2016).

Control de temperatura, HR, radiación

La modificación de la temperatura y HR a valores ideales es una acción difícil de concretar. Por ello podría esperarse una mayor incidencia del *tipburn* en cultivos protegidos (Assimakopoulou *et al.*, 2013).

El mantenimiento de la temperatura óptima en la solución hidropónica (alrededor de 20 °C) contribuiría a la prevención del *tipburn* por la mejora del funcionamiento de las raíces y la mejor oxigenación de estas (Cometti *et al.*, 2013). Asimismo, los efectos negativos de una elevada relación K/Ca podrían atenuarse, mejorando la absorción y translocación del Ca (Napier y Combrink, 2005).

	meq L ⁻¹						
Fórmula	NO ₃ ⁻	NH ₄ ⁺	HPO ₄ ²⁻	K ⁺	Ca ²⁺	Mg ²⁺	SO ₄ ²⁻
Inicio	12,0	0,0	4,0	8,3	5,0	2,0	2,0
Reposición	12,0	1,3	4,0	8,0	4,0	2,0	2,0

Tabla 2. Fórmula nutritiva para lechuga hidropónica (Maruo *et al.*, 1992).

Especie	Umbral de CE (dS m ⁻¹)
Lechuga	1,3
Espinaca	2,0
Frutilla	1,0
Col	1,8
Tomate	2,5
Melón	2,5
Pimiento	1,5
Brócoli	2,8
Berenjena	1,1

Tabla 3. Umbral de conductividad eléctrica (CE) que no compromete el rendimiento de algunos cultivos hortícolas (Coello Santos y Ríos Mesa, 2016).

La mejora del flujo de aire al interior de las plantas cultivadas en hidroponía mediante ventiladores ha demostrado ser una técnica eficaz en la reducción del *tipburn* (Zhang *et al.*, 2016; Ahmed *et al.*, 2019). El movimiento de aire permite, además de disminuir la temperatura, asegurar una tasa constante de transpiración que permita optimizar el transporte del Ca a las hojas interiores y más nuevas (Lee *et al.*, 2013).

Una práctica que ha reportado resultados positivos en la prevención es el recubrimiento de las plantas durante la noche con polietileno, a fin de aumentar la HR y con ello la presión radical, permitiendo, de este modo, una mejor movilización del Ca (Kroggel y Kubota, 2016; Wien y de Villiers, 2005). La complementación de lo anterior con nebulización de las plantas por debajo de las cañerías que las sostienen (en sistemas NFT) permitiría mejorar aún más el control del *tipburn* (Vanhassel *et al.*, 2015).

Con referencia a la radiación en condiciones de iluminación artificial debe evitarse la prolongación excesiva del fotoperíodo así como el uso de lámparas de muy alta intensidad (Kleemann, 2018; Olle y Bender, 2009). Goto y Takakura (2003) cultivaron lechuga en dos ciclos de luz: 14 h luz /10 h oscuridad y 105 min luz/75 min de oscuridad. La cantidad de luz total recibida durante todo el día no varió

en ambos ciclos. Llegaron a la conclusión que la repetición frecuente de ciclos cortos de luz/oscuridad permite reducir la aparición del *tipburn* sin afectar el rendimiento.

En invernaderos, el sombreado de las plantas ha demostrado reducir la aparición de los desórdenes vinculados al Ca (Bárcena *et al.*, 2019; Kratky *et al.*, 2002), lo que puede deberse fundamentalmente a la reducción de la transpiración y de la tasa de crecimiento.

Control del crecimiento

Dado que, como fuera indicado anteriormente, muchas de las condiciones que predisponen a la manifestación del *tipburn* determinan, al mismo tiempo, una elevada tasa de crecimiento (Wissemeier y Zühlke, 2002), ha sido propuesta la utilización de retardadores de crecimiento como práctica preventiva (Corriveau *et al.*, 2012).

Yang *et al.* (2018) estudiaron el efecto de la aplicación de espermidina en plantas de lechuga en hidroponía, registrando un aumento de la absorción de Ca, del transporte a las hojas interiores y una menor aparición de *tipburn*. Obispo (1997) comparó el efecto de dos retardadores de crecimiento que interfieren en la síntesis de GA, daminozida y paclobutrazol, concluyendo que las plantas de lechuga tratadas con este último redujeron la tasa de aparición del *tipburn*. Sin embargo, Corriveau *et al.* (2012) no lograron encontrar un efecto positivo al aplicar prohexadiona de calcio en lechuga.

Aplicación foliar de Ca y B

Las primeras experiencias de aplicación foliar de Ca para prevenir o retrasar la aparición de *tipburn* en lechuga fueron realizadas por Kruger (1966). Desde entonces diversos investigadores han reportado las ventajas de esta práctica (Corriveau *et al.*, 2012; Saleh, 2008) dado que el Ca tiene la capacidad de atravesar la cutícula a través de los estomas o ectodesmos (Gilliam *et al.*, 2011). Borkowski *et al.* (2016) redujeron la aparición de *tipburn* en col china (*Brassica rapa* L. var. *pekinensis*) aplicando Ca(NO₃)₂ 1,5% foliarmente. En lechuga en hidroponía, Samarakoon *et al.* (2018) lograron disminuir este daño con la aplicación foliar de 800 mg L⁻¹ CaCl₂

Práctica	Referencias
Mantenimiento de un adecuado equilibrio de iones	Steiner, 1961; Maruo <i>et al.</i> , 1992
Ajuste de la CE	Olle y Bender, 2009; Santos Coello y Ríos Mesa, 2016
Control de la temperatura	Napier y Combrink, 2005; Zhang <i>et al.</i> , 2016; Ahmed <i>et al.</i> , 2019
Aumento de HR nocturna	Wien y de Villiers, 2005; Kroggel y Kubota, 2016; Vanhassel <i>et al.</i> , 2015
Reducción de la radiación	Kratky <i>et al.</i> , 2002; Goto y Takakura, 2003; Olle y Bender, 2009; Kleemann, 2018; Bárcena <i>et al.</i> , 2019;
Retardadores del crecimiento	Obispo, 1997; Wissemeier y Zühlke, 2002; Corriveau <i>et al.</i> , 2012; Yang <i>et al.</i> , 2018
Aplicación foliar de Ca y B	Kruger, 1966; Saleh, 2008; Olle y Bender, 2009; Rasheed, 2009; Corriveau <i>et al.</i> , 2012; Samarakoon <i>et al.</i> , 2018

Tabla 4. Resumen de algunas prácticas para reducir el *tipburn*.

dos veces por semana, sin que resultara afectado el rendimiento. Esto concuerda con lo reportado por Corriveau *et al.* (2012).

La aplicación foliar de B, sola o combinada con Ca, podría contribuir también a la prevención del *tipburn*, considerando que es un elemento que se necesita en relativamente pocas cantidades, en relación con los macronutrientes (Rasheed, 2009).

Sin embargo, existen resultados de investigaciones que no han podido hallar una correlación entre la aplicación foliar de Ca y la prevención del *tipburn* (Holtzschulze, 2005; Jenni *et al.*, 2008; Uno *et al.*, 2016). Esto podría explicarse por el hecho de que el Ca pulverizado no siempre puede alcanzar los órganos sensibles en las cantidades ideales para prevenirlo (Saure, 1998). A esto se le suma, como limitación, la escasa movilidad de este elemento que implica que deban realizarse varias aplicaciones en el transcurso del cultivo (Singh *et al.*, 2018). Queda claro, entonces, que no es posible establecer una recomendación respecto de la práctica de aplicación foliar de Ca que invariablemente permita prevenir el *tipburn*.

CONCLUSIONES

Si bien el *tipburn* es un desorden fisiológico ampliamente reportado y estudiado, dada la multiplicidad de factores que pueden desencadenarlo, la tasa de aparición en sistemas de producción muy intensivos es relativamente alta y su control no siempre es posible. No todas las prácticas comentadas en los párrafos anteriores son de fácil aplicación. Sin embargo, el seguimiento de las variables ambientales y el monitoreo del cultivo, para la rápida detección del desorden, resultan de suma importancia a fin de poder implementar medidas atenuadoras y obtener los máximos beneficios de los sistemas productivos intensivos.

BIBLIOGRAFÍA

AHMED, H.A.; YU-XIN, T.; QI-CHANG, Y. 2019. Lettuce plant growth and tipburn occurrence as affected by airflow using a multi-fan system in a plant factory with artificial light. *Journal of Thermal Biology* 88, 102496.

AHMED, H.A.; YU-XIN, T.; QI-CHANG, Y. 2020. Optimal control of environmental conditions affecting lettuce plant growth in a controlled environment with artificial lighting: A review. *South African Journal of Botany* 130, 75-89.

ALBORNOZ, F.; HEINRICH LIETH, J. 2015. Over fertilization limits lettuce productivity because of osmotic stress. *Chilean Journal of Agricultural Research* 75, 284-290.

AN, J.U.; JOUNG, K.H.; YOON, H.S.; HWANG, Y.H.; HONG, G.P. 2017. Effects of photo/dark period and relative humidity during dark period on growth and tipburn occurrence of water dropwort (*Oenanthe stolonifera* DC.) in a closed-type plant factory. *Protected Horticulture and Plant Factory* 26, 146-150.

ARCHANA, N.P.; VERMA, P. 2017. Boron deficiency and toxicity and their tolerance in plants: a review. *Journal of Global Biosciences* 6, 4958-4965.

ASSIMAKOPOULOU, A.; KOTSIRAS, A.; NIFAKOS, K. 2013. Incidence of lettuce tipburn as related to hydroponic system and cultivar. *Journal of Plant Nutrition* 36, 1383-1400.

BÁRCENA, A.; GRACIANO, C.; LUCA, T.; GUIAMET, J.J.; COSTA, L. 2019. Shade cloths and polyethylene covers have opposite effects on tipburn development in greenhouse grown lettuce. *Scientia Horticulturae* 249, 93-99.

BOLAÑOS, L.; LUKASZEWSKI, K.; BONILLA, I.; BLEVINS, D. 2004. Why boron? *Plant Physiology and Biochemistry* 42, 907-912.

BORKOWSKI, J.; DYKI, B.; OSKIERA, M.; MACHLAŃSKA, A.; FELCZYŃSKA, A.; 2016. The prevention of tipburn on Chinese cabbage (*Brassica rapa* L.

var. *pekinensis* (Lour.) Olson) with foliar fertilizers and biostimulators. *Journal of Horticultural Research* 24, 47-56.

BUMGARNER, N.; BUCK, J. 2016. Light emitting diode and metal halide supplemental lighting for greenhouse Bibb lettuce production in the Midwestern United States. *Journal of Applied Horticulture* 18, 889-899.

CARASSAY, L.R.; BUSTOS, D.A.; GOLBERG, A.D.; TALEISNIK, E. 2012. Tipburn in salt-affected lettuce (*Lactuca sativa* L.) plants results from local oxidative stress. *Journal of Plant Physiology* 169, 285-293.

CHOI, K.; LEE, Y. 2008. Effects of relative humidity on the apparent variability in the incidence of tipburn symptom and distribution of mineral nutrients between morphologically different lettuce (*Lactuca sativa* L.) cultivars. *Horticulture, Environment and Biotechnology* 49, 20-24.

COELLO SANTOS, B.; RÍOS MESA, D. 2016. Cálculo de soluciones nutritivas en suelo y sin suelo. Servicio de Agricultura y Desarrollo Rural. Cabildo Insular de Tenerife, Tenerife, 113 p.

COMETTI, N.N.; BREMENKAMP, D.M.; GALON, K.; HELL, L.R.; ZANOTELLI, M.F. 2013. Cooling and concentration of nutrient solution in hydroponic lettuce crop. *Horticultura Brasileira* 31, 287-292.

CORRIVEAU, J.; GAUDREAU, L.; CARON, J.; JENNI, S.; GOSSELIN, A. 2012. Testing irrigation, day/night foliar spraying, foliar calcium and growth inhibitor as possible cultural practices to reduce tipburn in lettuce. *Canadian Journal of Plant Science* 92, 889-899.

CUBETA, M.A.; CODY, B.R.; SUGG, R.E.; CROZIER, C.R. 2000. Influence of soil calcium, potassium, and pH on development of leaf tipburn of cabbage in eastern North Carolina. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 31, 259-275.

DE FREITAS, S.T.; JIANG, C.-Z.; MITCHAM, E.J. 2012. Mechanisms involved in calcium deficiency development in tomato fruit in response to gibberellins. *Journal of Plant Growth Regulation* 31, 221-234.

DEMIDCHIK, V.; SHABALA, S.; ISAYENKOV, S.; CUIN, T.A.; POTTOSIN, I. 2018. Calcium transport across plant membranes: mechanisms and functions. *New Phytologist* 220, 49-69.

GAUDREAU, L.; CHARBONNEAU, J.; VÉZINA, L.-P.; GOSSELIN, A. 1994. Photoperiod and photosynthetic photon flux influence growth and quality of greenhouse-grown lettuce. *HortScience* 29, 1285-1289.

GILLIHAM, M.; DAYOD, M.; HOCKING, B.J.; XU, B.; CONN, S.J.; KAISER, B.N.; LEIGH, R.A.; TYERMAN, S.D. 2011. Calcium delivery and storage in plant leaves: exploring the link with water flow. *Journal of Experimental Botany* 62, 2233- 2250.

GONZÁLEZ-FONTES, A.; NAVARRO-GOCHICOA, M.T.; CEACERO, C.J.; HERRERA-RODRÍGUEZ, M.B.; CAMACHO-CRISTÓBAL, J.J.; REXACH, J. 2017. Chapter 9 Understanding calcium transport and signaling, and its use efficiency in vascular plants. En: HOSSAIN, M.A.; KAMIYA, T.; BURRITT, D.J.; TRAN, L.-S.P.; FUJIWARA, T. (Eds.). *Plant Macronutrient Use Efficiency. Molecular and Genomic Perspectives in Crop Plants*. Academic Press. 165-180 pp.

GOTO, E.; TAKAKURA, T. 2003. Reduction of lettuce tipburn by shortening day/night cycle. *Journal of Agricultural Meteorology* 59, 219-225.

HAGASSOU, D.; FRANCIA, E.; RONGA, D.; BUTI, M. 2019. Blossom end-rot in tomato (*Solanum lycopersicum* L.): A multi-disciplinary overview of inducing factors and control strategies. *Scientia Horticulturae* 249, 49-58.

HO, L.C.; WHITE, P.J. 2005. A cellular hypothesis for the induction of blossom-end rot in tomato fruit. *Annals of Botany* 95, 571-581.

HOLMES, S.C.; WELLS, D.E.; PICKENS, J.M.; KEMBLE, J.M. 2019. Selection of heat tolerant lettuce (*Lactuca sativa* L.) cultivars grown in deep water culture and their marketability. *Horticulturae* 5, 50.

HOLTZSCHULZE, M. 2005. Tipburn in head lettuce: the role of calcium and strategies for preventing the disorder. MSc Thesis. University of Bonn.

JENNI, S.; DUBUC, J.F.; DESROSIERS, J.C.; STEWART, K.A. 2008. Cooling the canopy with sprinkler irrigation to reduce tipburn in endive. *Acta Horticulturae* 792, 379-384.

KLEEMANN, M. 2018. Effect of light on calcium accumulation and tipburn in chervil (*Anthriscus cerefolium* (L.) Hoffm.). Integrated View of Fruit and Vegetable Quality. CRC Press, Florida. 54-63 pp.

KLEEMANN, M. 2000. Effects of salinity, nutrients and spraying with CaCl₂ solution on the development of calcium deficiency in chervil (*Anthriscus cerefolium* (L.) Hoffm.) and curled parsley (*Petroselinum crispum* (mill.) nym. Convar. *Crispum*). Integrated View of Fruit and Vegetable Quality. CRC Press, Florida. 41-53 pp.

KRATKY, B.A.; MAEHIRA, G.T.; CUPPLES, R.J. 2002. Shading and periodic replacement of nutrient solution improve production of hydroponically-grown

- watercress. Proc. 30th National Agricultural Plastics Association Congress. 60-65 pp.
- KROGGEL, M.; KUBOTA, C. 2016. Controlled environment strategies for tipburn management in greenhouse strawberry production. VIII International Strawberry Symposium 1156. 529-536 pp.
- KRUGER, N.S. 1966. Tip-burn of lettuce in relation to calcium nutrition. Queensland Journal of Agricultural and Animal Science 23, 379-385.
- KUBOTA, C. 2020. Growth, Development, Transpiration and Translocation as Affected by Abiotic Environmental Factors. En: KOZAI, T.; NIU, G.; TAKAGAKI, M.B.T.-P.F. (Eds.). Plant Factory. An Indoor Vertical Farming System for Efficient Quality Food Production. Academic Press, San Diego. 207-220 pp.
- KURONUMA, T.; ANDO, M.; WATANABE, H. 2020. Tipburn Incidence and Ca Acquisition and Distribution in *Lisianthus* (*Eustoma grandiflorum* (Raf.) Shinn.) Cultivars under different Ca concentrations in nutrient solution. Agronomy 10, 216.
- LEE, A.-C.; LIAO, F.-S.; LO, H.-F. 2015. Temperature, daylength, and cultivar interact to affect the growth and yield of lettuce grown in high tunnels in subtropical regions. HortScience 50, 1412-1418.
- LEE, J.G.; CHOI, C.S.; JANG, Y.A.; JANG, S.W.; LEE, S.G.; UM, Y.C. 2013. Effects of air temperature and air flow rate control on the tipburn occurrence of leaf lettuce in a closed-type plant factory system. Horticulture, Environment and Biotechnology 54, 303-310.
- MACIAS-GONZÁLEZ, M.; TRUCO, M.J.; BERTIER, L.D.; JENNI, S.; SIMKO, I.; HAYES, R.J.; MICHELMORE, R.W. 2019. Genetic architecture of tipburn resistance in lettuce. Theoretical and Applied Genetics 132, 2209-2222.
- MARUO, T.; ITO, T.; ISHII, S. 1992. Studies on the feasible management of nutrient solution in hydroponically grown lettuce (*Lactuca sativa* L.). Technical Bulletin of the Faculty of Horticulture 46, 235-240.
- MARUO, T.; JOHKAN, M. 2019. Tipburn. En: KOZAI, T.; NIU, G.; TAKAGAKI, M. (Eds.). Plant Factory: An Indoor Vertical Farming System for Efficient Quality Food Production. Academic Press, Londres. 231-234 pp.
- NAGATA, R.T.; STRATTON, M.L. 1995. Development of an objective test for tipburn evaluation. Proceedings of Florida State Horticultural Society Meeting 107, 99-101.
- NAPIER, D.R.; Combrink, N.J.J. 2005. Aspects of calcium nutrition to limit plant physiological disorders. v International Pineapple Symposium 702. 107-116 pp.
- OBISPO, L.A. 1997. Control del "Tipburn" en lechuga. Horticultura Revista de Industria y Distribución Socioeconómica Horticola, Frutas, Hortalizas, Flores, Plantas, Árboles Ornamentales y Viveros, 13-22.
- OLLE, M.; BENDER, I. 2009. Causes and control of calcium deficiency disorders in vegetables: A review. Journal of Horticultural Science and Biotechnology 84, 577-584.
- PARIHAR, P.; SINGH, S.; SINGH, R.; SINGH, V.P.; PRASAD, S.M. 2015. Effect of salinity stress on plants and its tolerance strategies: a review. Environmental Science and Pollution Research 22, 4056-4075.
- PAUWELYN, E.; VANHOUTEGHEM, K.; COTTYN, B.; DE VOS, P.; MAES, M.; BLEYAERT, P.; HÖFTE, M. 2011. Epidemiology of *Pseudomonas cichorii*, the cause of lettuce midrib rot. Journal of Phytopathology 159, 298-305.
- RASHEED, M.K. 2009. Role of boron in plant growth: a review. Journal of Agricultural Research 47, 329-338.
- RIAZ, M.; MAHMOOD, R.; KHAN, S.N.; HAIDER, M.S.; RAMZAN, S. 2020. Onion tip burn: Significance, and response to amount and form of nitrogen. Scientia Horticulturae 261, 108773.
- SAGO, Y. 2016. Effects of light intensity and growth rate on tipburn development and leaf calcium concentration in butterhead lettuce. HortScience 51, 1087-1091.
- SAKAMOTO, M.; SUZUKI, T. 2015. Effect of root-zone temperature on growth and quality of hydroponically grown red leaf lettuce (*Lactuca sativa* L. cv. Red Wave). American Journal of Plant Sciences 6, 23-50.
- SALEH, S.A. 2008. Precision stressing by supplemental Ca and *Bacillus subtilis* FZB24 to improve quality of lettuce under protected cultivation. International Symposium on Application of Precision Agriculture for Fruits and Vegetables 824. 297-302 pp.
- SAMARAKOON, U.; FYFFE, C.; BALE, J.; LING, P.; BASNAGALA, S.; DONLEY, N.; ALTLAND, J. 2017. Effect of electrical conductivity on the productivity and nutrient uptake of *Lactuca sativa* L. grown using nutrient film technique (NFT). International Symposium on Growing Media, Soilless Cultivation, and Compost Utilization in Horticulture 1266. 137-144 pp.
- SAMARAKOON, U.; PALMER, J.; LING, P.; ALTLAND, J. 2018. Quantifying the Effects of Electrical Conductivity, pH and Foliar Application of Calcium Chloride on Yield and Tipburn of *Lactuca sativa* L. Grown Using Nutrient Film Technique (NFT). ASHS Annual Conference.
- SANTOS COELLO, B.; RÍOS MESA, D. 2016. Cálculo de soluciones nutritivas en suelo y sin suelo. Servicio de Agricultura y Desarrollo Rural. Cabildo Insular de Tenerife, Tenerife, 133 p.
- SAURE, M.C. 2014. Why calcium deficiency is not the cause of blossom-end rot in tomato and pepper fruit—a reappraisal. Scientia Horticulturae 174, 151-154.
- SAURE, M.C. 1998. Causes of the tipburn disorder in leaves of vegetables. Scientia Horticulturae 76, 131-147.
- SINGH, S.P.; SINGH, S.; RAJPUT, R.K.; KUMAR, R. 2018. Plant Mineral Nutrition: Functions, Deficiency and Toxicity Symptoms and Correcting Deficiency with Foliar Application of Nutrients. A Technique Achieving Maximum Economic Return. Review Paper. International Journal of Trend in Research and Development 5, 363-370.
- SON, J.E.; KIM, H.J.; AHN, T.I. 2020. Hydroponic Systems. En: KOZAI, T.; NIU, G.; TAKAGAKI, M. (Eds.). Plant Factory: An Indoor Vertical Farming System for Efficient Quality Food Production. Academic Press, Londres. 213-221 pp.
- STEINER, A.A. 1961. A universal method for preparing nutrient solutions of a certain desired composition. Plant Soil 15, 134-154.
- THOMPSON, R.C. 1926. Tipburn of lettuce. Bull. Colorado Agricultural Experimental Station. 311.
- TREJO-TÉLLEZ, L.I.; GÓMEZ-MERINO, F.C. 2012. Nutrient solutions for hydroponic systems. Hydroponics-A Standard Methodology for Plant Biological Researches. En Tech Open, Londres. 1-24 pp.
- UNO, Y.; OKUBO, H.; ITOH, H.; KOYAMA, R. 2016. Reduction of leaf lettuce tipburn using an indicator cultivar. Scientia Horticulturae 210, 14-18.
- VANHASSEL, P.; BLEYAERT, P.; VAN LOMMEL, J.; VANDELDELDE, I.; CRAPÉ, S.; VAN HESE, N.; HANSSSENS, J.; STEPPE, K.; VAN LABEKE, M.-C. 2015. Rise of nightly air humidity as a measure for tipburn prevention in hydroponic cultivation of butterhead lettuce. xxix International Horticultural Congress on Horticulture: Sustaining Lives, Livelihoods and Landscapes (IHC2014): 1107. 195-202 pp.
- WIEN, H.C.; DE VILLIERS, D.S. 2005. Inducing Lettuce Tipburn with Relative Humidity Modification. HortScience 40, 1053C-1053.
- WISSEMEIER, A.H.; ZÜHLKE, G. 2002. Relation between climatic variables, growth and the incidence of tipburn in field-grown lettuce as evaluated by simple, partial and multiple regression analysis. Scientia Horticulturae 93, 193-204.
- YANG, Q.; LU, N.; WANG, L.; HUANG, X.; YANG, D.; SUN, J. 2018. Exogenous Spermidine Promoted Ca²⁺ Absorption in Lettuce Roots and Reduced the Incidence of Tipburn. Horticultural Science and Technology 36, 702-712.
- ZHANG, Y.; KACIRA, M.; AN, L. 2016. A CFD study on improving air flow uniformity in indoor plant factory system. Biosystems Engineering 147, 193-205.