

UNIDAD III

NUTRICION MINERAL- Absorción de nutrientes: activa y pasiva. Transporte a corta, mediana y larga distancia. Sistema de transporte. Nutrientes esenciales. Macro y micronutrientes. Función. Movilidad de nutrientes. Deficiencias y excesos nutricionales. Síntomas en las plantas. Metabolismo del Nitrógeno. Bacterias fijadoras de N_2 .



Dunas del desierto del Sáhara. / Foto: Joe Penney (Reuters)

ABSORCION DE NUTRIENTES

Las plantas normalmente absorben los nutrientes minerales del suelo a través de las raíces. El suelo es un sustrato físico, químico y biológico complejo. Constituye un material heterogéneo compuesto por fases sólidas, líquidas y gaseosas, que interactúan con los elementos minerales.

Asociado a la fase sólida hay partículas orgánicas que contienen entre otros N, P y S. La fase líquida constituye la solución del suelo, que contiene minerales disueltos y sirve como medio de difusión de los iones hacia la raíz.

Desde el aspecto biológico, el suelo constituye un ecosistema diverso, en el cual las raíces y los microorganismos compiten fuertemente por los nutrientes minerales. A pesar de ello pueden formar alianzas para beneficio mutuo (simbiosis).

Las partículas del suelo, tanto orgánicas como inorgánicas, tienen abundantes cargas (-) en su superficie. Las partículas orgánicas se originan de la descomposición microbiana de organismos muertos. Sus cargas negativas resultan de la disociación de los H^+ del ácido carboxílico (COO^-) y de los grupos fenólicos presentes en este componente. Entre las partículas inorgánicas, las arcillas son cristales de Al^{3+} y Si^{4+} unidos covalentemente con átomos de oxígeno, para formar aluminatos y silicatos. Partículas que se tornan negativas al reemplazar el Al^{3+} y Si^{4+} con cationes de carga menor: **sustitución isomorfica**.

La absorción raramente se realiza en forma de sales, sino en forma de iones, pero la simple presencia de un elemento en el suelo no es indicativa de su disponibilidad para la planta. Solamente se hallan disponibles para ella, aquellos elementos que se encuentran en forma soluble o por intercambio iónico, con las micelas del suelo.

Muchos cationes, como el NH_4^+ y el K^+ se hallan adsorbidos sobre las superficies negativas de las partículas del suelo. Esta adsorción es un factor importante para la fertilidad del suelo debido a que no se pierden los iones fácilmente cuando se inunda el terreno, por lo tanto constituyen una reserva nutritiva disponible para las plantas. Estos nutrientes pueden ser reemplazados por otros cationes, en un proceso conocido como **intercambio catiónico**.

Los aniones (Cl^- , NO_3^-) suelen ser repelidos por las cargas negativas y terminan disolviéndose en la solución del suelo, esto implica que la capacidad de intercambio aniónico, de la mayoría de los suelos agrícolas, es pequeña comparada con su capacidad de intercambio catiónico.

En el intercambio catiónico, se considera que juega un papel esencial la existencia de un **mucigel**, situado precisamente en la interfase comprendida entre las paredes de las células más externas de la raíz, a la que envuelve como una capucha y el suelo. Esta estructura se denomina **cofia**, **piloriza** o **caliptra** es una cobertura cónica que rodea al ápice de la raíz, lo recubre, protegiéndolo. Las evidencias más recientes lo sitúan en un lugar destacado en el estudio de las relaciones suelo-raíz. Se considera que el mucigel es segregado por el aparato de Golgi de las células externas de la cofia. En su composición predominan los hidratos de carbono y las funciones que se le atribuyen son: la formación

de un nicho protegido para la rápida multiplicación de microorganismos y para la acumulación de exudados solubles de las raíces y la transferencia de nutrientes a las raíces. Para explicar esto, se postula que las cargas (-) del mucigel juegan un papel en el intercambio catiónico directo entre las micelas del suelo y las raíces.

Como en el caso de la economía hídrica de la planta, también en nutrición mineral hay que distinguir entre **apoplasto** (zona de libre difusión) y **simplasto** (barrera selectiva), pero teniendo en cuenta la compartimentación que se da en las células, definida claramente por su composición iónica >>> pared celular, citoplasma y vacuola.

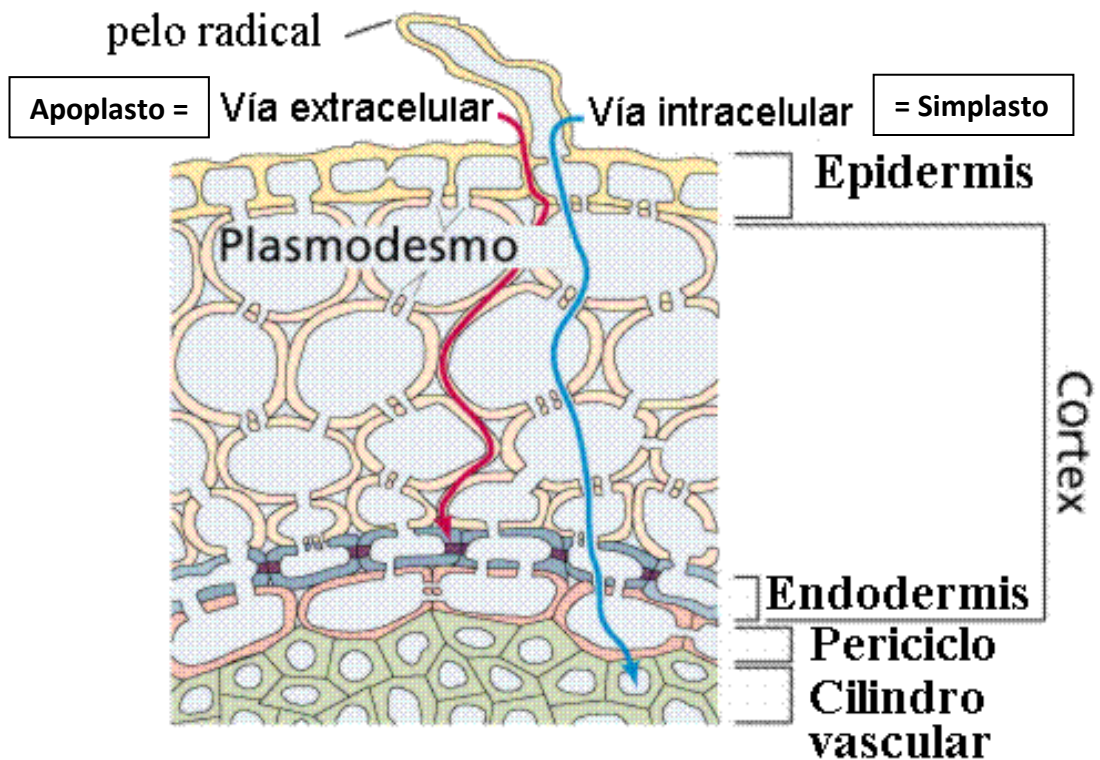


Fig. 1: Vías de circulación del agua y los nutrientes en la raíz

El citoplasma, no sólo es el sitio de mayor actividad metabólica, sino que constituye la vía simplástica. La vacuola sirve como reservorio de nutrientes, es el mayor espacio osmótico en las relaciones iónicas de las células. La pared celular, al no actuar como una barrera, tendría la misma composición iónica que el medio externo.

Formalmente se distingue en el transporte de iones, en transporte pasivo y transporte activo. El **transporte pasivo** ocurre por difusión libre de iones a favor de un gradiente electroquímico y en forma espontánea, hasta alcanzar el equilibrio electroquímico. Para ello debemos recordar la **Ecuación de Nernst**, que define el potencial de equilibrio para el ion **x**.

$$E_x = \frac{R \cdot T}{F \cdot z} \ln \frac{(x)_{II}}{(x)_I}$$

El **flujo masal** arrastra los iones de la solución del suelo, junto con la absorción pasiva de agua por las raíces, provocada por la corriente de transpiración. Pero este parece no ser un mecanismo importante para la absorción de iones en la planta.

El flujo de un ión a través de una membrana puede estimarse con el siguiente modelo

$$J_m = P \cdot \Delta\mu$$

dónde:

J_m: flujo a través de la membrana

P: es el coeficiente de permeabilidad

Δμ: diferencia de potencial electroquímico

Pronto se hizo evidente que las plantas acumulaban de forma selectiva los iones del suelo, muchas veces en contra del gradiente de concentración. Las membranas de las células radicales poseen un alto grado de selectividad en el transporte de iones y pueden absorberlos de soluciones muy diluidas. Estos hechos bien conocidos han llevado al concepto de **canales iónicos y transportadores específicos** para hablar del movimiento de iones, a través de la membrana de las células de la raíz.

La participación del sistema de transferencia de e⁻ (respiración o fotosíntesis), en la absorción activa, actúa a través de su acoplamiento con la fosforilación oxidativa o fotofosforilación. Es decir, se estableció una necesidad energética, suministrada por el ATP, para el proceso de acumulación contragradiante de concentraciones. La **hipótesis quimioosmótica de Mitchell** es la más acertada para explicar el proceso, ya que muestra cómo el ATP es producido por medio de la fosforilación oxidativa de la cadena respiratoria.

1. TRANSPORTE DE NUTRIENTES EN LA PLANTA

En el transporte a corta distancia, los iones del suelo o de una solución externa, son absorbidos por la raíz en el espacio de libre difusión, o sea el espacio que es libremente accesible del órgano, a través de los procesos estrictamente físico-químicos, pasivos (Δμ).

En la raíz los iones pueden continuar por la vía del **apoplasto** hasta la endodermis, en donde la **banda de Caspary** interrumpe la libre circulación, debiendo continuar por la vía del **simplasto**, previa carga activa de las células. O pueden ser absorbidos directamente en la epidermis (pelos radiculares) y transportados de célula en célula, por los plasmodesmos, en la vía del simplasto.

El proceso por el cual los iones salen del simplasto y entran al sistema conductor, se denomina **carga del xilema**. El mecanismo puede ser pasivo siempre que haya una diferencia de potencial electroquímico en la vía del simplasto, decreciente hacia el xilema, tal como ocurre para K⁺, Cl⁻, Na⁺, SO₄⁼, NO₃⁻.

Otras observaciones han demostrado que la carga del xilema puede ser un proceso activo, en el cual está involucrado el parénquima xilemático. Para ello, las células parenquimáticas poseen bombas de H^+ , canales acuosos y una variedad de canales iónicos especializados para el flujo de iones.

Una vez que los iones han alcanzado el xilema, son arrastrados pasivamente por la corriente de transpiración, a lo largo de toda la planta, en lo que se ha llamado transporte en masa, a larga distancia. Pero existe un mecanismo de discriminación iónica, por ej: la cantidad de Na^+ absorbida por la raíz, en ausencia de Ca^{2+} , es mayor que en presencia de este último ion. Las células que rodean al xilema absorben mucho más Na^+ que K^+ , que el resto de las células del tallo, controlando así la concentración de Na^+ de las hojas.

El Ca^{+2} y Mg^{+2} pueden moverse por las paredes del xilema en una serie de reacciones de intercambio iónico, muchos iones viajan bajo la misma forma en que entran a la planta, pero otros son metabolizados inmediatamente (NO_3^-).

La exportación por floema es de mucha importancia, la interacción entre floema, xilema y otros tejidos como el cambium, modela en forma muy efectiva la distribución de los nutrientes. Se ha demostrado que algunos nutrientes como P, K, N y S se hallan en cantidades relativas al ritmo de crecimiento del órgano en estudio (hojas). Los nutrientes que llegan a la hoja pueden depositarse en ella, pasando a formar parte de sus estructuras, o ingresan a su reservorio metabólico, o pueden volver a ser exportados.

La distribución de un nutriente depende del elemento de que se trate, de la edad de la hoja, del estado ontogénico de la planta y de la especie. La designación de móvil o inmóvil de un nutriente, se refiere a la tendencia de los elementos a moverse de un tejido a otro, dentro de la planta, una vez que han salido de la corriente transpiratoria. El floema constituye la vía de exportación de elementos móviles desde la hoja hacia otros órganos, y se ha demostrado que existe una transferencia lateral entre floema y xilema.

El Ca^{+2} , por ej: es considerado inmóvil por excelencia, se deposita en las hojas y su cantidad aumenta a través del tiempo. Cuando existen deficiencias en el suministro de nutrientes, la senectud de las hojas maduras se acelera y al igual que la exportación de elementos móviles hacia tejidos jóvenes. Esta exportación permite el suministro continuo de algunos nutrientes a los órganos en crecimiento; pero no ocurre así con el Ca^{+2} . Los tejidos jóvenes son los más afectados por deficiencia de nutrientes poco móviles.

2. PERDIDA DE NUTRIENTES POR LAVADO

La lluvia y el rocío producen el lavado de nutrientes de la parte aérea de la planta, gracias al funcionamiento de hidatodos, glándulas salinas, nectarios y probablemente las discontinuidades de la cutícula, que sirven de vía para los iones que provienen del espacio libre del mesófilo.

En general el K, Ca, Mg y Mn son los elementos más susceptibles de lavado, siendo el P, Zn y Al los más retenidos. El papel del lavado puede ser importante en la recirculación de nutrientes, sobre todo de los inmóviles, como el Ca.

Las hojas también pueden absorber nutrientes por esta vía y esta característica es la que se aprovecha para realizar fertilización foliar. La velocidad con que se absorben los nutrientes depende del elemento en cuestión, la sustancia química que lo contiene, la forma de aplicación y la planta. En general es elevada, absorbiéndose hasta el 50% del P en 10 días y hasta el 100% del N (urea) en 12 hs.

3. NUTRICION MINERAL

Las plantas, como todos los organismos vivos, poseen una composición química diferente del medio que las rodea, debido a la aparición de barreras que restringen y controlan el pasaje de sustancias a través de ellas. Absorben del medio que las rodea, agua, CO₂, O₂ y una serie de sustancias minerales, a partir de las cuales elaboran estructuras y compuestos que aseguran su funcionamiento.

Los requerimientos cuantitativos de una planta o de un cultivo no son fijos y cambian con las condiciones de crecimiento, la disponibilidad de agua, luz, temperatura, la especie, etc. Es importante tener en claro cuáles son los criterios que permiten distinguir entre elementos **esenciales** y **no esenciales**. Se considera esencial a un elemento:

- 1- Cuando en su ausencia la planta no puede completar su ciclo biológico.
- 2- La acción del elemento debe ser específica, es decir, ningún otro elemento puede sustituirlo totalmente.
- 3- El elemento debe estar implicado directamente en la nutrición vegetal, bien como constituyente de un metabolito esencial o que sea requerido para el funcionamiento de una enzima.

A su vez, los elementos esenciales pueden dividirse en **macronutrientes** y **micronutrientes**, según sean los requerimientos grandes o pequeños.

Para estudiar las relaciones cuantitativas que existen entre el suministro de sales minerales y el crecimiento de una planta, se utilizan varios métodos; uno de ellos el unifactorial, y consiste en introducir un elemento en un medio nutritivo, bajo diferentes concentraciones y medir el crecimiento correspondiente de las plantas.

Se obtiene así una **curva de acción** o **curva de cosecha**, en la que pueden distinguirse tres fases: **fase de deficiencia**, cuando es muy acusada va acompañada de síntomas patológicos; **fase óptima**, en la cual el crecimiento es máximo y **fase de toxicidad**, debida a un exceso del elemento que provoca la disminución del crecimiento. El punto crítico de la curva, normalmente se acepta como la concentración en la cual se reduce entre un 5 a 10% el rendimiento máximo y por debajo de él hay una deficiencia más o menos marcada del elemento en cuestión.

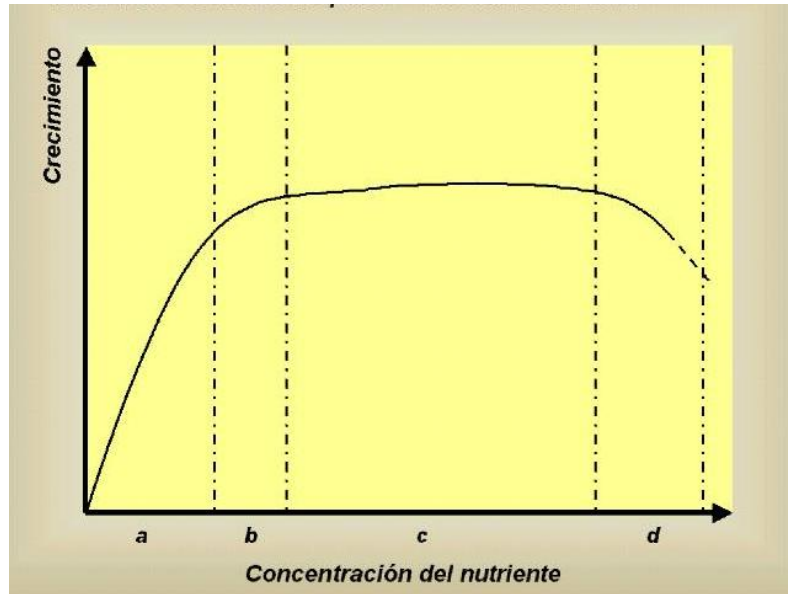


Fig. 2: Curva de crecimiento unifactorial. *a:* zona de déficit, *b:* punto crítico, *c:* zona de óptimo crecimiento, *d:* zona de toxicidad

Pero debemos tener en cuenta que los elementos interaccionan entre si y por lo tanto no solo hay que considerar las concentraciones de cada uno, sino las concentraciones relativas de ellos entre sí. Esto hace que la interacción de nutrientes sea muy compleja y los estudios se lleven al nivel de interacciones binarias y ternarias.

En las interacciones binarias se hacen variar las proporciones relativas de dos elementos, manteniendo siempre su suma constante y sin variación de los elementos restantes. La curva de crecimiento se presenta con una producción máxima Y_m para una proporción dada X_m de los dos nutrientes estudiados: X_1 y X_2 .

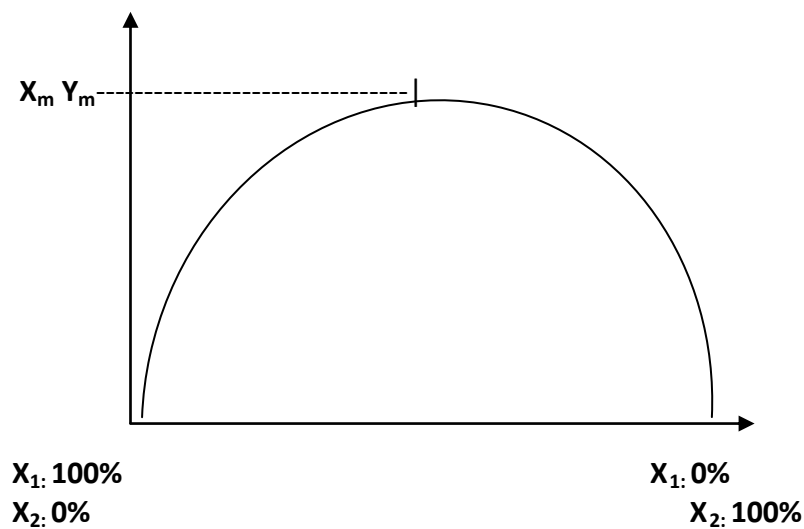


Fig. 3: Curva de crecimiento bifactorial

3.1. MACRONUTRIENTES

Son aquellos elementos esenciales requeridos en cantidades relativamente altas por las plantas superiores (1000 mg.kg^{-1} de materia seca)

MACRONUTRIENTE	$\mu\text{Mol.g}^{-1}$
Nitrógeno – N	1000
Potasio – K	250
Calcio – Ca	125
Magnesio – Mg	80
Fósforo – P	60
Azufre – S	30

NITROGENO

La cantidad de de nitrógeno en los suelos minerales es bastante pequeña, variando desde trazas hasta 0,5% en los suelos superficiales, disminuyendo con la profundidad. La cantidad de nitrógeno depende también del tipo de suelo, de la temperatura y pluviosidad. El clima juega un papel dominante en la determinación del estado de nitrógeno de los suelos. En regiones de condiciones de humedad uniforme y vegetación comparable, el contenido promedio de nitrógeno y de materia orgánica del suelo decrece exponencialmente a medida que aumenta la temperatura anual.

El nitrógeno disponible en el suelo se encuentra principalmente como nitrato (NO_3^-). La capa arable del suelo puede tener un contenido de nitrógeno bajo la forma de nitrato entre 2 a 60 ppm. Este contenido varía con la estación, ya que es muy soluble en agua y las aguas de lluvia o riego lo pueden arrastrar hacia el subsuelo. Las plantas pueden absorber el nitrógeno también bajo la forma de ión amonio (NH_4^+). El nitrógeno absorbido como (NO_3^-) es rápidamente reducido a ión nitrito (NO_2^-) mediante la acción de la enzima nitrato reductasa, que contiene molibdeno (Mo). La transformación del nitrito a ión amonio (NH_4^+) es catalizada por la enzima nitrito reductasa.

La principal diferencia entre el nitrógeno en forma de (NO_3^-) y (NH_4^+), es que todo el nitrato del suelo se encuentra disuelto en la solución del suelo; mientras que si el suelo contiene mucha arcilla y humus, gran parte del ión (NH_4^+) se encuentra como catión intercambiable y no en solución. Quizás por esta razón un fertilizante en forma de nitrato actúa mucho más rápido que uno en forma de amonio. Se estima en suelos naturales una lixiviación de $5 \text{ a } 20 \text{ kg. Ha}^{-1} \cdot \text{año}^{-1}$. La irrigación y la aplicación de fertilizantes aumentan las pérdidas por lixiviación, llegando a alcanzar magnitudes hasta de $80 \text{ kg. Ha}^{-1} \cdot \text{año}^{-1}$.

Las plantas pueden almacenar elevados niveles de nitratos y pueden traslocarlo de tejido en tejido sin sufrir efectos deletéreos. Sin embargo si el ganado o las personas consumen alimentos con elevada cantidad de nitratos, pueden sufrir metahemoglobinemia, una enfermedad en la que el hígado reduce el nitrato a nitrito, que se combina con la

hemoglobina y la deja inhibida para unirse al oxígeno. En seres humanos y animales el nitrato se puede convertir en nitrosaminas, que son potentes carcinógenos. En algunos países se limita el contenido de nitrato en los alimentos de origen vegetal. En contraste con el nitrato, elevados niveles de amonio son tóxicos tanto para las plantas como para los animales, es por ello que los animales han desarrollado una gran aversión a su olor, provocado por carbonato de amonio. Las plantas asimilan el amonio cerca del sitio de producción y rápidamente almacenan el exceso en las vacuolas, evitando el efecto tóxico en membranas y en citosol.

Ciertas plantas pertenecientes a la familia de las leguminosas, tienen la capacidad de asimilar el nitrógeno atmosférico, por las raíces al formar una asociación simbiótica con bacterias del género *Rhizobium*. Así mismo, existe una cantidad de plantas no leguminosas que fijan el nitrógeno atmosférico por las raíces, como por ejemplo: *Casuarina*, *Myrica*, *Alnus*, *Ceanothus*, *Coriaria*, *Dryas*; otras lo hacen por las hojas como *Ardisia*, *Pavetta*, *Psychotria*, *Azolla*, *Gunnera*. Algunas especies de Cycadaceae, Gunneraceae, líquenes y el helecho acuático *Azolla*, fijan el nitrógeno mediante una asociación con algas verde-azules (Cianofíceas).

POTASIO

El potasio es uno de los elementos esenciales en la nutrición de la planta y uno de los tres que, si se encuentra en pequeñas cantidades en los suelos, limita el rendimiento de los cultivos. Es el catión celular más abundante con concentraciones de 100 mM o mayores. Altas concentraciones de potasio se requieren para la conformación activa de muchas enzimas que participan en el metabolismo. Concentraciones abundantes de K^+ son necesarias para neutralizar los aniones solubles y macromoleculares del citoplasma, que tiene pocos cationes orgánicos. De esta manera el K^+ contribuye bastante con el potencial osmótico.

El transporte de potasio puede efectuarse por medio de una ATPasa de la membrana celular, activada por Mg^{+2} . El ión K^+ parece estar implicado en varias funciones fisiológicas como son: transporte en el floema, turgencia de las células guardianes de los estomas, movimientos foliares (nastias) de los pulvínulos y crecimiento celular. De tal manera que, las necesidades nutricionales de K^+ se centran en cuatro roles bioquímicos y fisiológicos a saber: activación enzimática, procesos de transporte a través de membranas, neutralización aniónica y potencial osmótico.

El potasio actúa como un cofactor o activador de muchas enzimas del metabolismo de carbohidratos y proteínas. Una de las más importantes la piruvato-quinasa, es una enzima principal de la glucólisis y respiración. Los iones K^+ son también importantes en la fijación del RNAm a los ribosomas. En la célula el potasio no se introduce en compuestos orgánicos. Las preguntas acerca de la especificidad del K^+ son difíciles de responder, ya que es bien conocido que el Na^+ y Rb^+ tienen ciertos efectos ligeros en corregir la deficiencia de K^+ y esto se atribuye a la substitución en su rol osmótico. Está bien establecido que el ión rubidio Rb^+ puede sustituir al potasio en el transporte dependiente de energía. Los tres elementos cuya disponibilidad en el suelo pueden limitar el crecimiento de las plantas son: nitrógeno, fósforo y potasio. Debido a la importancia de estos tres elementos, las fórmulas de los fertilizantes comerciales señalan los porcentajes en peso

de N, P y K que contienen; aunque los dos últimos elementos se expresan como porcentajes equivalentes de P_2O_5 y K_2O , ejemplo la fórmula *Triple 15*, contiene 15% de nitrógeno, 15% P_2O_5 y 15% K_2O , siendo el material de relleno el 55% del fertilizante.

CALCIO

El calcio es acumulado por las plantas, especialmente en las hojas donde se deposita irreversiblemente, es un elemento esencial para el crecimiento de meristemas y particularmente para el crecimiento y funcionamiento apropiado de los ápices radicales. La fracción principal de este Ca^{+2} está en las paredes celulares o en las vacuolas y organelos como sales de ácidos orgánicos, fosfato o fitato y puede ser especialmente alta en plantas sintetizadoras de oxalato. El oxalato de calcio, es un producto insoluble que se deposita en la vacuola, esto constituye quizás una función antitóxica. El calcio es un componente de la lámina media, donde cumple una función cementante como pectato cálcico.

El calcio tiene la función de impedir daños a la membrana celular, evitando el escape de sustancias intracelulares, cumpliendo un papel estructural al mantener la integridad de la membrana. Es curioso constatar que, ciertas algas y hongos parecen no tener necesidad de calcio o a menos que el calcio no actúe sino como un oligoelemento. Se piensa que el calcio actúa como un regulador de la división y extensión celular, a través de la activación de una proteína modulada por calcio (calmodulina).

El calcio parece actuar modulando la acción de todas las hormonas vegetales, regulando la germinación, el crecimiento y senescencia. Retarda la senescencia y abscisión de hojas y frutos. El ión calcio juega un papel importante en el desarrollo vegetal y regulación metabólica; un aumento en la concentración del calcio citoplasmático, activa la enzima 1,3 β -glucano sintetasa, situada en la membrana plasmática, dando lugar a la formación de calosa.

El ión Ca^{+2} libre, se reconoce actualmente como un regulador intracelular importante de numerosos procesos bioquímicos y fisiológicos. El modo de acción del calcio sobre mecanismos que dependen de Ca^{+2} , se puede resumir en tres partes:

- 1) La concentración citoplásmica de Ca^{+2} libre es baja (menos de un μmol) y está bajo control metabólico;
- 2) La concentración de calcio citoplasmática puede ser regulada por varias señales intra o extracelular;
- 3) El calcio citoplasmático se une a proteínas receptoras (calmodulinas), que son activadas y capaces de modificar enzimas, otras actividades metabólicas como la mitosis, el crecimiento del ápice, la corriente citoplasmática, la germinación de las esporas inducida por los fitocromos, la formación de yemas en los musgos causada por la citoquinina, la secreción de la α -amilasa estimulada por la giberelina y el transporte polar de AIA. Ciertas actividades enzimáticas dependen de una calmodulina regulada por calcio, como son la NAD quinasa (citoplasma), NAD quinasa (membrana externa mitocondrial), NAD quinasa (membrana externa del cloroplasto), $Ca^{+2} + Mg^{+2}$ ATPasa (membrana plasmática), kinasas proteicas (soluble y unida a membranas). Se puede concluir que el calcio actúa como un segundo mensajero en bioregulación, vía calmodulina, regulada por calcio.

MAGNESIO

El magnesio se encuentra presente en el suelo bajo las formas no-intercambiable, y soluble en agua. El magnesio en la forma no-intercambiable se encuentra principalmente en los minerales primarios y secundarios biotita, augita, hornblenda, olivina, serpentina, clorita, montmorillonita, illita, vermiculita, y en los carbonatos minerales dolomita ($Mg\ Ca(CO_3)_2$), magnesita ($Mg\ CO_3$) y sal de Epsom ($Mg\ SO_4 \cdot 7H_2O$). En las regiones áridas y semiáridas predominan los minerales dolomita, magnesita y sal de Epsom. Una pequeña parte de Mg se asocia con la materia orgánica del suelo. El contenido de magnesio total en los suelos no calcáreos, varía entre 0,1 a 1%.

El contenido total de magnesio en un suelo no es un índice de su disponibilidad. La disponibilidad de magnesio en un suelo depende no solamente de la cantidad total presente, sino de la cantidad en relación a la capacidad de intercambio de los coloides del suelo y de la naturaleza de los iones complementarios. Las pérdidas de magnesio del suelo son, en general, menores que las de calcio; estimándose que las cosechas extraen entre 10 y 60 $Kg \cdot Ha^{-1} \cdot cosecha^{-1}$.

Las concentraciones de Mg^{+2} en tejidos vegetales son variables, pero más bien altas. Más del 70% del magnesio se difunde libremente en la solución celular, aunque puede estar asociado a componentes cargados negativamente, tales como proteínas y nucleótidos a través de enlaces iónicos. Una gran cantidad de magnesio está probablemente enlazada a polifosfatos como el Mg-ATP.

Dependiendo de la abundancia relativa de K^+ , el magnesio puede contribuir a neutralizar los fosfoazúcares, azúcares-nucleótidos, ácidos orgánicos y aminoácidos. La propiedad más importante del Mg^{+2} es su solubilidad. Su abundancia sugiere una multiplicidad de funciones, principalmente como activador de reacciones enzimáticas. Entre las reacciones en las que participa el Mg^{+2} están las de transferencia de fosfatos o nucleótidos (fosfatasas, kinasas, ATPasas, sintetasas, nucleótido-transferasas), de grupos carboxilos (carboxilasas, descarboxilasas) y activador de deshidrogenasas, mutasas y liasas. El magnesio tiene un papel estructural como componente de la molécula de clorofila, es requerido para mantener la integridad de los ribosomas y sin duda contribuye en mantener la estabilidad estructural de los ácidos nucleicos y membranas. El magnesio puede activar a la enzima uniéndose fuera del sitio de unión al sustrato. Existen evidencias que los flujos de Mg^{+2} pueden servir para regular la actividad enzimática, como ocurre con el aumento en la fijación de CO_2 por los cloroplastos, activada por la luz. El bombeo de Mg^{+2} de los tilacoides hacia el estroma en la luz, sirve como activador de la enzima Ribulosa-bifosfato-carboxilasa-oxigenasa (Rubisco).

FOSFORO

El contenido medio total de fósforo de la litosfera es de 0,28% expresando como P_2O_5 , pero muchos suelos superficiales contienen de 0,022 a 0,083% de fósforo. El fósforo no se encuentra libre en la naturaleza excepto en algunos meteoritos, se encuentra en compuestos que están distribuidos en muchas rocas, minerales, plantas y animales. El fósforo en el suelo se puede dividir en dos clases principales, orgánico e inorgánico.

El orgánico se presenta en la forma de fosfolípidos, ácidos nucleicos y fosfatos de inositol. Como fósforo de fosfolípidos, raramente excede 3 ppm, pero se han encontrado valores tan altos como 34 ppm. El fósforo en la forma de ácidos nucleicos puede alcanzar valores entre 17 y 58%. El fósforo orgánico, expresado como porcentaje del fósforo total, puede variar entre 2,6 a 75%. El fósforo orgánico debe ser mineralizado antes de ser absorbido por las plantas. El fósforo inorgánico se encuentra bajo varias formas, las cuales dependen del pH. Una pequeña fracción, normalmente menor de 1 ppm, está presente en la solución del suelo y se encuentra en equilibrio con el fósforo adsorbido por los coloides. Las plantas toman el fósforo casi exclusivamente como iones fosfato inorgánico de la forma monovalente (H_2PO_4^-), ya que éste es absorbido más fácilmente que el HPO_4^{2-} .

El pH del suelo controla la abundancia relativa de esas dos formas iónicas del fosfato. El ión H_2PO_4^- se favorece por debajo de pH 7 y el ión divalente HPO_4^{2-} por encima de pH 7. Si el pH es muy alcalino todo el fósforo se encuentra bajo la forma de PO_4^{3-} , la cual no es absorbible por las plantas. En suelos muy ácidos las concentraciones de hierro y aluminio disueltos son bastante altas como para precipitar el PO_4^{3-} , como fosfatos de hierro y aluminio insolubles, como por ejemplo la estrengita ($\text{Fe}(\text{OH})_2\text{H}_2\text{PO}_4$) y variscita ($\text{Al}(\text{OH})_2\text{H}_2\text{PO}_4$). En suelos alcalinos y calcáreos el fósforo del suelo se encuentra presente como apatita ($\text{Fe}_2\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2\text{Ca}_3$), hidroxiapatita ($\text{Ca}_{10}(\text{PO}_4)_6(\text{OH})_2$) y carbonatoapatita ($\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2\text{CaCO}_3$).

El fósforo se encuentra en la planta como un componente de carbohidratos activados (por ejemplo la glucosa -6- fosfato, fructosa -6- fosfato, fosfoglicerato, fosfoenolpiruvato, glucosa -1- fosfato, etc). Ácidos nucleicos, fosfolípidos, fosfoaminoácidos que forman parte de fosfoproteínas. El papel central del fósforo es en la transferencia de energía. Los carbohidratos antes de ser metabolizados son fosforilados. La presencia de fósforo en la estructura molecular de los azúcares, los hace más reactivos. En la transferencia de energía por fosforilación, juegan un papel importante los nucleótidos altamente reactivos: ATP (adenosina trifosfato), ADP (adenosina difosfato), GTP (guanosina trifosfato), GDP (guanosina difosfato), UTP (uridina trifosfato), UDP (uridina difosfato), CTP (citosina trifosfato) y CDP (citosina difosfato).

El fósforo, como ortofosfato PO_4^{3-} participa en un gran número de reacciones enzimáticas que dependen de la fosforilación. Posiblemente por esta razón es un constituyente del núcleo y es esencial para la división celular y el desarrollo de tejidos meristemáticos. El fósforo se acumula principalmente en las regiones meristemática del tallo y raíces; en donde las células en división activa pueden tener varios cientos a miles de veces más fósforo que las células que han dejado de dividirse. Un aspecto de suma importancia en el crecimiento de las plantas es la función de las asociaciones con micorrizas, del tipo "vesicular-arbuscular" (VA) en la absorción de fósforo. Se ha observado que en suelos con bajos contenidos de fósforo disponible, las plantas con micorrizas tienen mayores tasas de crecimiento que las plantas sin micorrizas. Las micorrizas parecen modificar las propiedades de absorción por el sistema radical a través de:

a) El desarrollo de hifas en el suelo provenientes de las raíces; b) Absorción de fósforo por las hifas; c) Translocación de fosfato a grandes distancias por las hifas y d) La

transferencia de fosfato desde el hongo a las células de la raíz. Las plantas con micorrizas al mejorar su alimentación con fosfatos, incrementan la absorción de otros macronutrientes, tales como K y S y de los micronutrientes Cu y Zn.

AZUFRE

El azufre en la forma de sulfuros, sulfatos y azufre elemental. El azufre nativo o libre se encuentra principalmente en depósitos volcánicos sedimentarios. El azufre está presente en los suelos bajo dos formas inorgánicas y orgánicas. En suelos húmedos se presenta principalmente como pirita (FeS_2); blenda (Zn S), las piritas de cobre o calcopirita (S_2FeCu); cobaltina (CoAS); varias cantidades de yeso ($\text{SO}_4\text{Ca}\cdot 2\text{H}_2\text{O}$) y sal de Epsom ($\text{MgSO}_4\cdot 7\text{H}_2\text{O}$). En la solución del suelo el azufre está presente como ión sulfato. Los suelos de las regiones húmedas contienen 50-500 ppm de sulfato soluble en agua o ácidos débiles. El azufre total en esos suelos varía de 0,01 a 0,15%. En suelos de regiones áridas o semiáridas gran parte del azufre total está presente como sulfato soluble de calcio, magnesio, potasio y sodio. En suelos de invernadero la acumulación de sulfato puede ocasionar daños a la raíz y retardo en el crecimiento de las plantas.

Gran parte del azufre funcional de la planta se reduce a las formas sulfhidrilo (-SH) o disulfuro (-S-S-). El azufre es absorbido por las plantas principalmente en la forma inorgánica como sulfato (SO_4^-), luego es reducido e incorporado a compuestos orgánicos. En el reciclaje del azufre, retorna al suelo en la forma orgánica, donde se mineraliza por acción de microorganismos antes de ser utilizado por las plantas superiores.

El azufre se encuentra bajo las formas orgánicas de los aminoácidos, cisteína, cistina y metionina, así como en compuestos de azufre activados análogos al ATP, adenosina 5'-fosfosulfato (APS) y 3'-fosfoadenosina 5'-fosfosulfato (PAPS). Además, el azufre se encuentra en una variedad de ésteres de sulfato, tales como el sulfato de colina, glicósidos del aceite de mostaza y sulfatos de polisacáridos. El azufre participa como un ligando en un gran número de enzimas y metalo-proteínas, de forma resaltante en ferro-sulfo-proteínas y en cupro-proteínas.

El grupo sulfhidrilo (-SH) puede participar directamente en reacciones de oxido-reducción, como con el ácido lipóico y el glutatión. Los grupos sulfhídricos pueden ser sitios reactivos de enzimas o coenzimas, ejemplo: 3-fosfogliceraldehido deshidrogenasa y coenzima A. Muchas enzimas son inhibidas de forma no-competitiva por reactivos que se unen a los grupos sulfhidrilos, ejemplo: Pb, Hg, As, Ag. El azufre en forma reducida se encuentra en los anillos heterocíclicos de algunas coenzimas, como tiamina o bioheterocíclicos de algunas coenzimas, como tiamina o biotina y en una cantidad de metabolitos secundarios como la sinigrina de *Brassica nigra*, que contiene azufre en forma reducida y oxidada o la alicina, la sustancia olorosa del ajo y el factor causante de lagrimeo en la cebolla.

3.2. MICRONUTRIENTES

Son aquellos elementos esenciales requeridos en cantidades relativamente altas por las plantas superiores (100 mg.kg^{-1} de materia seca)

MICRONUTRIENTE	$\mu\text{Mol.g}^{-1}$
Cloro – Cl	3
Hierro – Fe	3
Boro – B	2
Manganeso – Mn	1
Zinc – Zn	0.3
Cobre – Cu	0.1
Niquel – Ni	0.002
Molibdeno – Mo	0.001

HIERRO- El hierro en el suelo existe en forma divalente y trivalente. Muchos suelos cultivados tienen un bajo contenido de hierro disuelto en la solución del suelo y adsorbido en forma intercambiable. Altas concentraciones de hierro disuelto se encuentran en suelos forestales podzólicos. El hierro en la forma ferrosa Fe^{+2} entra en el complejo de intercambio iónico de los suelos. La forma férrica Fe^{+3} es fuertemente adsorbida por los coloides del suelo, con los que forma complejos con los ácidos húmicos y coloides orgánicos; sin embargo, puede ser transportado por el agua. El contenido de hierro férrico Fe^{+3} aumenta al aumentar la acidez, alcanzando grandes concentraciones solamente en suelos muy ácidos, con pH menores de 3 y en suelos ricos en ácidos húmicos y coloides capaces de formar complejos solubles con hierro. Los suelos bajo condiciones reductoras o anegados tienen un alto contenido de hierro ferroso Fe^{+2} .

El hierro no intercambiable está presente en varios minerales primarios, tales como biotita, hornblenda, augita y olivina. El hierro se encuentra en cantidades apreciables en los minerales oxidados hidratados similares a la geotita y limonita ($\text{Fe}_2\text{O}_3 \cdot n\text{H}_2\text{O}$) y como sulfuros en las piritas (S_2Fe). Se encuentra también presente en complejos orgánicos.

El hierro es un microelemento esencial, forma parte de citocromos, proteínas y participa en reacciones de oxido-reducción. En las hojas casi todo el hierro se encuentra en los cloroplastos, donde juega un papel importante en la síntesis de proteínas cloroplásticas. También forma parte de una gran cantidad de enzimas respiratorias, como la peroxidasa, catalasa, ferredoxina y citocromo-oxidasa.

Presumiblemente el ión requerido en el metabolismo es el ferroso Fe^{+2} , en cuya forma es absorbido por la planta, ya que es la forma de mayor movilidad y disponibilidad para su incorporación en estructuras biomoleculares. Ciertamente el ión férrico Fe^{+3} se forma y parte de éste es traslocado a las hojas como un quelato aniónico del citrato, donde aparece como una ferrifosfoproteína, la fitoferritina. Mediante microscopía electrónica se

ha demostrado la presencia de gránulos de fitoferritina en cloroplastos en vías de desarrollo y senescencia.

El hierro participa en reacciones de óxido-reducción en proteínas con y sin el grupo hemo. Las metaloproteínas con hierro participan en reacciones de óxido-reducción como deshidrogenasas y agentes reductores (proteínas Fe-S y ferredoxina), acopladas a reacciones de transferencia de electrones (citocromos del tipo b y c), oxidasas (citocromo-oxidasa), peroxidasas (catalasa y peroxidasa), oxigenasas con y sin hemo (citocromo P₄₅₀, monooxigenasa y dioxigenasa). Aunque sin haber una reacción de oxidoreducción, en la oxigenación reversible de la leghemoglobina (presente en los nódulos de las raíces de leguminosas), participan propiedades de coordinación similares a la asociación porfirina-Fe⁺².

A pesar de que la mayor parte del hierro activo de la planta, participa en reacciones de óxido-reducción a nivel de cloroplastos, mitocondrias, peroxisomas, existe un requerimiento de hierro en la síntesis de porfirinas, la cual se pone de manifiesto en la clorosis producida por carencia de hierro. En la enzima aconitasa el ión ferroso Fe⁺² se une al ión citrato y a la enzima en el sitio catalítico; no conociéndose aún el requerimiento específico del ión ferroso Fe⁺².

En los microorganismos procariotas fijadores de nitrógeno, el hierro forma parte del complejo enzimático nitrogenasa, la cual consta de dos componentes, que se conocen actualmente como proteína 1 (llamada antiguamente molibdoferredoxina) y proteína 2 (llamada antiguamente azoferredoxina). La proteína 2 es una proteína con azufre y hierro, muy sensible al oxígeno, que contiene 4 átomos de hierro y 4 átomos de azufre. La proteína 1 contiene 2 átomos de Mo, 24 átomos de Fe y 24 átomos de S. La nitrato-reductasa, contiene una hemina, la sirohemina que contiene 6 átomos de hierro y 4 átomos de azufre, por mol de sirohemina.

CLORO- El ión cloruro Cl⁻ es un regulador de la presión osmótica y produce el balance de los cationes en la savia celular de las células vegetales. Una de las funciones del Cl⁻ es la de actuar como anión durante los flujos rápidos de K⁺, contribuyendo así a mantener la turgencia, como en el caso de la distensión de las células guardianes. La pérdida de la turgencia celular es un síntoma de la deficiencia de ión Cl⁻.

El ión Cl⁻ es esencial en el proceso de la liberación de oxígeno por cloroplastos aislados, en el Fotosistema II de la fotosíntesis.

BORO- Se cree que el boro tiene su sitio de acción en la membrana celular, esto se sustenta en el hecho de que raíces deficientes en boro, recobran después de una hora el transporte iónico asociado al metabolismo al añadirles boro. Paralelamente se ha observado la reactivación de la actividad ATPasa estimulada por K⁺.

Parece ser que el boro reacciona con las membranas de una forma que afecta el transporte dependiente de un aporte energético y que potencia el efecto hormonal. El ácido bórico (H₃BO₃) forma fuertes complejos con átomos de oxígeno de los grupos hidroxilos vecinos presentes en los azúcares y polisacáridos, gran parte del boro en las plantas se encuentra en esas formas. Se ha sugerido que el boro puede jugar un papel

importante en la síntesis de pirimidinas, flavonoides, así como en el transporte de azúcares a través del floema, bajo la forma de complejos tipo boratos. El boro estaría implicado junto al calcio en el metabolismo de la pared celular. Se ha encontrado que una relación constante de calcio y boro debe ser óptima para el crecimiento vegetal.

MANGANESO- La parte importante del Mn en suelos se encuentra presente como óxidos insolubles, el más común parece ser la pirolusita como Mn^{+4} , tanto en la forma hidratada como activa, $MnO_2 \cdot 2H_2O$ y en la forma cristalizada e inerte MnO_2 . Existen evidencias de la presencia de la forma trivalente de óxido de Mn, braunita, $MnO_2 \cdot nH_2O$. Se considera presente en los suelos la hausmanita, un óxido mangano mangánico Mn_3O_4 . Suelos ligeramente meteorizados pueden contener también cantidades considerables de Mn^{+2} junto con Fe^{+2} como constituyentes de minerales silicados, entre los que el silicato oscuro es el que contiene más manganeso. La biotita contiene hasta 1% de MnO, augita 0,4%, hornblenda 0,3% y la moscovita 0,1%. Así mismo la piedra caliza y la dolomita algunas veces tienen alto contenido de Mn.

Los principales factores del suelo que determinan la disponibilidad del Mn son el pH y las condiciones de óxido-reducción. Los valores de pH entre 6 y 6,5 parecen ser críticos. Valores bajos favorecen la reducción, mientras que valores altos favorecen la oxidación.

Las plantas pueden utilizar con seguridad el Mn^{+2} y es casi seguro que no pueden usar el Mn^{+4} , mientras que se desconoce su capacidad para absorber apreciables proporciones de Mn^{+3} , el que es muy inestable. Se cree que existe un equilibrio dinámico entre las formas de Mn, de modo que la forma Mn^{+4} es muy probable que se de en suelos alcalinos, la forma Mn^{+3} probablemente está favorecida por valores de pH del suelo próximos a la neutralidad y la forma divalente (Mn^{+2}) se encuentra en suelos ácidos. Se cree que los microorganismos son principalmente responsables de su oxidación entre pH 5 y 7,9, mientras que la oxidación no biológica es marcada solamente por encima de pH 8.

Es un microelemento esencial para la síntesis de clorofila, su función principal está relacionada con la activación de enzimas como la arginasa y fosfotransferasas. Participa en el funcionamiento del fotosistema II de la fotosíntesis, responsable de la fotólisis del agua. El Mn puede actuar en el balance iónico como un contra-ión reaccionando con grupos aniónicos.

El Mn es absorbido por las raíces en la forma de Mn^{+2} que es la forma biológicamente activa, mediante un proceso que demanda energía, el que se retarda en presencia de los iones divalentes Mg^{+2} y Ca^{+2} . Se mueve en la planta principalmente como ión libre en el floema.

Se ha encontrado que un gran número de enzimas aisladas del metabolismo intermedio, son activadas por Mn^{+2} . Las proteínas lectinas, como la *concanavalina A*, que enlaza Mn^{+2} y Ca^{+2} a través de residuos carboxilados e imidazoles, atribuyéndose las necesidades de estos cationes para el mantenimiento de la conformación protéica.

En la fotólisis del agua se requiere Mn fuertemente enlazado en el lado oxidante del fotosistema II. La liberación de O_2 por la fotosíntesis depende del enlace en cuatro Mn por cada centro de reacción de la P_{680} , con una fuerte indicación de que el complejo Mn-

proteína, participa directamente en el almacenamiento de los cuatro equivalentes de oxidación, requeridos para la transferencia de 4 electrones de dos moléculas de H₂O, para producir O₂. No ha sido establecido aún el papel que juega el Mn en las reacciones de óxido-reducción.

ZINC- El cinc sirve como cofactor enzimático, con muchas funciones, ya que el Zn debe ser esencial para la actividad, regulación y estabilización de la estructura proteica o una combinación de estas. Existen tres enzimas vegetales donde se ha realizado la determinación del Zn enlazado, que son: deshidrogenasa alcohólica, anhidrasa carbónica y la dismutasa de superóxidos. Sin embargo, la producción de la deficiencia de Zn en plantas con su efecto drástico sobre la actividad enzimática, desarrollo de los cloroplastos, contenido de proteínas y ácidos nucleicos, más la dependencia de algunas enzimas aisladas de la adición de Zn, hacen pensar que las mismas enzimas dependientes de Zn en otros organismos, dependerán de Zn en las plantas superiores también. Así mismo, hay interés en conocer las propiedades del Zn que hacen que este elemento sea requerido por la anhidrasa carbónica, varias deshidrogenasas, superóxido - dismutasa, la piridin nucleotido deshidrogenasa, ARN y ADN polimerasas, fosfatasa alcalina, fosfolipasas, carboxi y amino peptidasas, síntesis de triptófano y ácido indolacético, estabilidad ribosomal, así mismo tiene otras funciones como cofactor de enzimas.

COBRE- En los suelos el cobre se encuentra presente principalmente en la forma divalente. La concentración de Cu en la solución del suelo ordinario puede llegar a valores tan bajos como 0,01 ppm; mientras que la cantidad soluble en agua no excede de 1 ppm, esto es aproximadamente 1% del Cu total. Se considera que la fracción principal del Cu disuelto existe como complejo soluble de ácidos orgánicos, tales como cítrico y oxálico.

El cobre intercambiable está firmemente adsorbido especialmente por la materia orgánica del suelo. El ión Cu⁺² en una gran proporción es fijado por el humus, en una forma más estable que por la forma ordinaria intercambiable adsorbida. Se ha demostrado experimentalmente que el Cu es adsorbido más firmemente por los suelos orgánicos, que por los suelos minerales. El Cu no intercambiable se considera unido parcialmente a la materia orgánica, como complejos estables o como constituyentes de residuos de plantas y parcialmente en minerales primarios y secundarios. El Cu orgánico se hace disponible solamente después de la mineralización. La distribución de Cu entre los componentes inorgánicos y orgánicos del suelo varía notablemente con el contenido de humus.

El compuesto más importante de cobre en las rocas primarias es la calcopirita (CuFeS₂) y minerales de las rocas ígneas básicas. En suelos inundados, el cobre se presenta también como CuS o posiblemente como Cu₂S, que al exponerse al aire se oxidan a sulfato. En los suelos se han hallado así mismo, carbonatos y fosfatos de cobre.

Las deficiencias de cobre se detectan en suelos orgánicos ácidos, en suelos derivados de rocas ígneas muy ácidas y en suelos lixiviados de textura gruesa. Cantidades considerables de Cu, son añadidas al suelo asperjado como plaguicidas. En algunas regiones de Centroamérica se ha reportado una concentración de 1000 ppm de cobre en los 10 cm superiores del suelo. En la región vitícola de Mosell en Alemania, donde se utilizó el Cu

por más de 30 años, se reportó un contenido de Cu en suelos de 925 ppm; mientras que los suelos no asperjados mostraron solamente 50-80 ppm.

El cobre es un microelemento constituyente de ciertas enzimas, incluyendo la oxidasa del ácido ascórbico (Vitamina C), tirosinasa, citocromo-oxidasa y la plastocianina que es una proteína de color azul, que se encuentra en los cloroplastos.

El cobre enlazado participa en enzimas de óxido-reducción, con la excepción de ciertas amino-oxidasas y galactosa oxidasas, este elemento participa en reacciones de óxido-reducción.

Una gran parte de las enzimas con cobre reaccionan con O_2 y lo reducen a H_2O_2 o H_2O (tirosinasa, laccasa, ácido ascórbico oxidasa, mono y diamino-oxidasa, D-galactosa oxidasa, citocromo-oxidasa). La enzima superóxido-dismutasa, que en las plantas es una enzima que requiere Cu y Zn, reacciona con iones de superóxido en lugar de O_2 .

La principal proteína redox sin funciones de oxidasa es la plastocianina, que suministra equivalentes de reducción al fotosistema I, siendo así el elemento terminal en la cadena transportadora de electrones del cloroplasto.

Resumiendo podemos decir que el cobre provee a la planta con un metal, que en su estado reducido (Cu^+) se enlaza y reduce el O_2 . En su forma oxidada (Cu^{+2}), el metal es realmente reducido. En los complejos formados con proteínas, tiene un alto potencial de oxidación-reducción. El Cu forma parte de la fenol-oxidasa, que cataliza la oxidación de compuestos fenólicos a cetonas durante la formación de la lignina y en la curtiembre.

NIQUEL- El níquel forma parte de la metaloenzima ureasa (que contiene dos átomos por molécula), la cual descompone la urea en amoníaco y dióxido de carbono. Resulta entonces esencial para las plantas que se abonan con urea o con sus derivados (por ejemplo, en la fertilización foliar), jugando entonces un papel importante en el metabolismo nitrogenado. Algunos investigadores han reportado respuestas en plantas a la adición de Ni, cuando se ha utilizado urea como fuente de nitrógeno. Se ha estimulado el crecimiento al añadir Ni en arroz, soya y cultivo de tejidos de tabaco, y en *Lemna paucicostata* cuando se ha utilizado la urea como fuente única de nitrógeno. En la soja el Ni aumenta la actividad de la ureasa foliar, impidiendo la acumulación de niveles tóxicos de urea. El Ni participa en el metabolismo normal del nitrógeno de las leguminosas.

MOLIBDENO- El molibdato MoO_4^{4-} es un ácido débil que puede formar complejos polianiónicos con el fósforo, como el fosfomolibdato, posiblemente altas concentraciones son secuestradas bajo esta forma en las plantas. Gran parte del molibdeno se encuentra en la enzima nitrato reductasa de las raíces y tallos de las plantas superiores, la que cataliza la reducción del ión nitrato (NO_3^-) a nitrito (NO_2^-). La nitrato reductasa de las plantas superiores se encuentra como una molibdoflavoproteína soluble, que en las hojas puede estar asociada con la envoltura de los cloroplastos. La enzima oxidada contiene casi siempre molibdeno Mo^{+5} . La enzima nitrato reductasa tiene el molibdeno enlazado de una forma reversible.

En las raíces noduladas de las plantas fijadoras de nitrógeno, el molibdeno se encuentra casi todo en la enzima nitrato-reductasa y en la nitrogenasa de los bacteroides nodulares. Aunque los microorganismos poseen otras enzimas con molibdeno (sulfito oxidasa, aldehído oxidasa, xantina deshidrogenasa y oxidasa), no existen evidencias de la presencia de estas enzimas en las plantas superiores. La enzima nitrogenasa es actualmente un constituyente de las bacterias simbióticas y actinomicetes, mientras que la nitrato-reductasa es la única enzima con Mo en las plantas superiores. Las plantas superiores pueden crecer en ausencia de Mo si se les suministra el nitrógeno en la forma de ión amonio (NH_4^+).

4. DEFICIENCIAS MINERALES

Se considera que una planta es deficiente en un elemento, cuando su concentración en los tejidos cae por debajo de los niveles que permiten un crecimiento óptimo. Una deficiencia puede presentarse por ausencia del elemento o bien, porque éste se halla en una forma química que no puede ser utilizada por la planta. A veces pueden presentarse efectos antagónicos entre diferentes elementos, de tal forma que la presencia de un nutriente en una determinada concentración, puede impedir la absorción de otro.

Cuando un tejido es deficiente de un nutriente esencial, se producen una serie de alteraciones metabólicas que pueden retrasar e incluso interrumpir el crecimiento y desarrollo vegetal. Las deficiencias presentan en las plantas una serie de patologías que permiten a los agricultores identificar las deficiencias en los cultivos.

El método más utilizado se basa en el análisis de los tejidos para determinar la concentración crítica, para ello se realiza la curva de crecimiento, teniendo en cuenta qué parte de la planta es más indicativa de su estado nutritivo, qué método de muestreo de campo es el indicado y en qué momento del ciclo biológico deben realizarse estos análisis. Realizar el análisis es lo más recomendado, ya que la aparición de síntomas patológicos puede ir acompañada de una disminución en el rendimiento del cultivo. Una observación muy importante para emitir un diagnóstico, es el sitio de aparición de los síntomas: tejidos jóvenes o viejos, ya que esto nos da una idea sobre la movilidad o inmovilidad del elemento dentro de la planta. Si se manifiesta una carencia durante el crecimiento, los elementos móviles presentes en las hojas viejas se traslocan a los meristemas, apareciendo primero los síntomas en las hojas viejas, mientras que los inmóviles permanecen fijos en los tejidos maduros, apareciendo los síntomas en los órganos jóvenes, que no tienen de dónde obtenerlos.

También hay que tener en cuenta que los síntomas pueden variar mucho entre distintas plantas, por lo que el conocimiento de la sintomatología, a veces no alcanza para una correcta determinación. Otro hecho a tener en cuenta, es que numerosos síntomas, como el amarillamiento y la necrosis, son comunes a las deficiencias de varios elementos.

Síntomas producidos por la carencia de algunos elementos esenciales (macroelementos)

Azufre (S)	Clorosis intervenal; sin necrosis; afecta a las hojas jóvenes. Raramente deficiente.
Fósforo (P)	Enanismo, pigmentación verde oscura; acumulación de pigmentos antociánicos; madurez retrasada; afecta a la planta completa. Después del N, es el elemento que más suele escasear.
Magnesio (Mg)	Clorosis y enrojecimiento de las hojas; los ápices de las hojas se retuercen; las hojas adultas son más afectadas.
Calcio (Ca)	Muerte de los ápices caulinares y radicales; las hojas jóvenes y los tallos son más afectados.
Potasio (K)	Clorosis y necrosis; debilitamiento de tallos y raíces; las raíces se hacen más susceptibles a coger enfermedades; las hojas adultas son más afectadas.
Nitrógeno (N)	Clorosis general; enanismo; coloración púrpura debido a la acumulación de antocianos. Es el elemento que más suele escasear.

Síntomas producidos por la carencia de algunos elementos esenciales (microelementos)

Molibdeno (Mo)	Clorosis o enrollamiento de hojas jóvenes.
Cobre (Cu)	Las hojas jóvenes se vuelven oscuras, enrolladas y marchitas; los ápices de los tallos y de las raíces permanecen vivos; raramente deficiente.
Zinc (Zn)	Clorosis, hojas pequeñas; internudos reducidos; márgenes de las hojas muy distorsionados; las hojas adultas son las más afectadas.
Manganeso (Mn)	Clorosis intervenal; aparece primero en las hojas más viejas; necrosis comunes; desorganización de las membranas tilacoidales.
Boro (B)	Muerte de los meristemos apicales; hojas enrolladas y pálidas en su base; ápices radicales decolorados e hinchados; las hojas jóvenes las más afectadas.
Hierro (Fe)	Clorosis intervenal; tallos cortos y delgados; las yemas permanecen vivas; afecta primero a las hojas jóvenes.
Cloro (Cl)	Hojas marchitadas; clorosis; necrosis; enanismo; raíces engrosadas.

5. EXCESO DE NUTRIENTES EN EL SUELO

Salinidad

La sal restringe el crecimiento de las plantas, más que ninguna otra sustancia inhibidora de las que se encuentran en condiciones naturales. Las plantas que crecen en suelos salinos y pueden completar su ciclo biológico en este ambiente, se denominan **halófitas** y la mayoría pertenecen a un reducido grupo de familias: Quenopodiaceae y Plumbaginaceae, con los géneros *Atriplex*, *Beta*, *Halimione*, *Salicornia*, *Suaeda* y *Salsola*.

Se debe diferenciar a las especies **glicófitas** o no halófitas, que no están capacitadas para resistir concentraciones muy altas de sales en el suelo. A partir de una determinada cantidad de sales disueltas, su desarrollo comienza a verse afectado.

Las condiciones salinas presentan dos problemas fundamentales a las plantas, el perjuicio indirecto causado por los potenciales osmóticos $-\Psi_s-$ tan bajos que crea en el suelo y el perjuicio directo de toxicidad, causado por la elevada concentración de la sal.

Las plantas, en estas condiciones, deben realizar un ajuste osmótico, o sea, mantener Ψ_s celulares más bajos que el suelo, para evitar la desecación y lo logran tomando elevadas concentraciones de sal o bien produciendo altas cantidades de azúcar solubles: sacarosa, glucosa y fructosa.

Los efectos de daño específico que producen algunos iones son: inactivar enzimas, inhibir la síntesis de proteínas; el Na^+ puede desplazar al Ca^{+2} de la membrana plasmática de las células radiculares, alterando su permeabilidad y provocando la pérdida de K^+ . También puede inhibir la fotosíntesis, al igual que el Cl^- , cuando se acumula en los cloroplastos.

La resistencia de las plantas a la salinidad puede estar asociada con tres mecanismos diferentes:

* **la exclusión de sal**; en alguna especies halófitas (*Agropirum junceiforme*) se han encontrado altas concentraciones de Na^+ y Cl^- en las células, lo que sugiere que el Na^+ es bombeado activamente fuera de la célula mientras que su entrada es pasiva. En otras especies (*Eragrostis tenella*) opera un mecanismo de exclusión parcial de Na^+ , ya que las altas concentraciones quedan confinadas a las raíces y no pasan al tallo.

* **la excreción de sal**; el género *Atriplex* presenta un sistema de excreción salina, mediante la presencia de glándulas especializadas en las hoja, que no son más que pelos vesiculares, que eliminan activamente la sal del interior de la hoja al exterior. Tal tipo de glándulas está presente en los géneros *Spartina*, *Glaux*, *Armeria*, *Tamarix*.

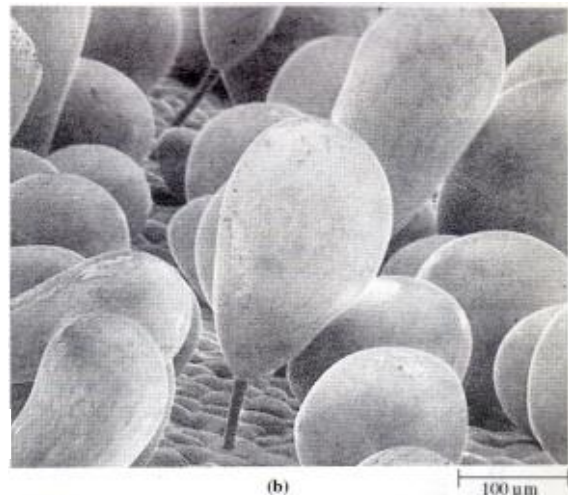


Fig. 4: Glándulas de la sal en *A. lampa*

* **la dilución**; ciertas especies controlan la acumulación de sal mediante el desarrollo de succulencia. Tal es el caso de *Suaeda maritima*, que presenta hojas delgadas después de la germinación, en primavera, y al final del verano las hojas se hinchan, aumentando su contenido de agua y regulando su Ψ_s . Las especies caducifolias pierden sus hojas en otoño, de esa forma eliminan la sal, para las especies perennes el problema es mayor, porque deben sostener la succulencia.



Fig. 5: Cactus

Calcio

Debido a la fuerte relación que existe entre la cantidad de Ca^{+2} y el pH del suelo, se ha creado una gran confusión entre los efectos que ambos provocan. Si consideramos exclusivamente sus efectos, las plantas tolerantes a elevados niveles de Ca^{+2} se denominan **calcícolas** y tienen altos requerimientos intracelulares de este elemento, así como de ácido málico, debido a la formación de malato cálcico (forma soluble).

El efecto tóxico más típico del Ca^{+2} es la clorosis generalizada, debido a la competencia que tiene con el Fe, impidiendo su utilización. Puede ser responsable de la exclusión de algunas especies de los suelos calcáreos.

Metales pesados

Numerosas plantas pueden crecer en suelos que contienen concentraciones elevadas de ciertos iones, lo que indica que deben estar de alguna forma adaptadas a estas condiciones. Las plantas pueden evitar los efectos tóxicos colonizando las áreas donde la concentración metálica sea menor dentro del área contaminada, o mediante mecanismos de exclusión o absorción selectiva.

Algunos vegetales presentan concentraciones elevadas de Zn, Pb, Ni, Cr, Cu, Co. A estas especies se las considera tolerantes a los metales pesados y algunas, incluso, se utilizan como indicadores de yacimientos metálicos; como *Astragalus*, que acumula selenio.

La tolerancia está genéticamente determinada y parece ser un carácter dominante. Suele ser muy específica, por lo que plantas que son tolerantes a un ion determinado no suelen serlo a otros iones. Las tolerancias múltiples aparecen cuando varios iones están presentes en el mismo suelo, como Ni y Mg o Zn y Ni.

No se conocen bien los mecanismos de resistencia, en el caso del Zn se ha encontrado que las plantas tolerantes acumulan el metal en las paredes celulares y así lo eliminan del interior de la célula. Una hipótesis interesante es la que supone que las plantas sintetizan agentes quelantes, que formarían complejos con los metales pesados de forma de transformarlos en inocuos. Estos quelantes podrían ser pequeños péptidos, ricos en cisteína (que contiene S, útil para unirse a los átomos de metal), llamadas **fitoquelatinas**.

6. METABOLISMO DEL NITROGENO

Nos vamos a detener en el metabolismo del N, por ser especialmente importante para la vida del vegetal y por el papel especial que poseen las plantas en la economía del N en la naturaleza, convirtiendo las formas inorgánicas, simples (N_2 , NO_3^- , NH_4^+), en formas orgánicas de mayor complejidad (aminoácidos, amidas, proteínas, ácidos nucleicos).

En el medio existen dos fuentes principales de N, una inmediata, constituida por los nitratos del suelo $-NO_3^-$ y otra mediata, que corresponde al N_2 atmosférico. Este último es fijado por microorganismos del suelo, de vida libre o simbióticos con las raíces de determinadas especies y reducido a amonio $-NH_4^+$.

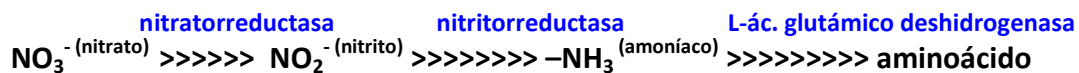
La materia orgánica del suelo (excreciones nitrogenadas, animales y vegetales en descomposición, deyecciones, fertilizantes, etc.) se descompone por acción de microorganismos de la putrefacción y libera amoníaco $-NH_3$, en un proceso llamado **amonificación**.

La forma $-NH_4^+$ puede ser absorbida por las plantas, pero comúnmente se oxida a nitritos $-NO_2^-$ y nitratos $-NO_3^-$, por medio de los organismos nitrificantes.



Podemos considerar a la nutrición nitrogenada como la utilización de los nitratos como fuente de N inorgánico natural. Después de ser absorbido el $-NO_3^-$ es reducido a $-NH_3$ y convertido en aminoácidos por un proceso conocido como **asimilación del nitrato**.

-Asimilación del Nitrato-



La primera etapa de la reducción ($NO_3^- \gg NO_2^-$) es catalizada por la enzima *nitrato-reductasa* (metal-flavo-proteína), que posee Mo como componente metálico, FAD como grupo prostético y NADH como coenzima dadora de H^+ o e^- .

La etapa siguiente ($NO_2^- \gg NH_3$) es catalizada por la enzima *nitrito-reductasa* (metal, flavo, proteína) que posee Fe o Cu como componente metálico, FAD o FMN como grupo prostético y NADH o NADPH como coenzima dadora de H^+ , además de consumir ATP.

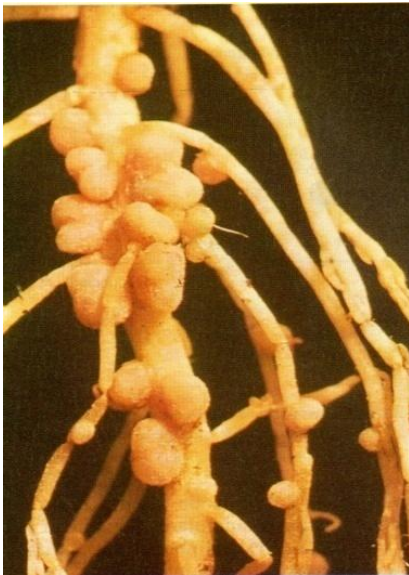
La parte final de esta cadena de reacciones constituye el pasaje de N inorgánico (NH_4^+) a la forma orgánica (aminoácido). Aparentemente el ácido α -cetoglutárico (intermediario del Ciclo de Krebs) a través de una aminación reductiva, es el principal aceptor del NH_3 y

forma el ácido glutámico. Hay evidencias de que también el ácido oxalacético y el ácido pirúvico son aceptores de NH_3 y forman respectivamente ácido aspártico y alanina, que por esta razón son considerados aminoácidos primarios.

En oscuridad (raíz), la respiración constituye la fuente principal de los H^+ que se requieren para la reducción de los nitratos. Bajo la presencia de luz (hojas) el proceso se liga a la fotosíntesis, que provee los NADPH y ATP necesarios para la reducción.

El N_2 atmosférico puede ser llevado a la circulación biológica por una serie de organismos muy especializados que lo fijan, reducen y posteriormente convierten en proteína. La capacidad de fijar nitrógeno es bastante restringida, las plantas superiores son incapaces de fijarlo, excepto en asociación simbiótica.

La fijación simbiótica incluye distintos tipos de plantas y microorganismos. Las asociaciones mejor conocidas son las de leguminosas con bacterias del género **Rhizobium**, en nódulos radicales. Pero también ocurren en *Alnus* (aliso), *Eleagnus* (falso olivo), *Casuarina*, *Myrica* (mirto). En nódulos foliares se citan casos en las familias de Rubiaceae, y Myrecinaceae.



En la asociación simbiótica la planta hospedante contribuye con compuestos carbonados como fuente energética. En el caso de las leguminosas, los hechos se inician con la penetración de la bacteria en la raíz y la formación del nódulo, donde se realiza la fijación. Normalmente la penetración ocurre por los pelos radiculares o por una herida de la epidermis. Una vez que ha invadido el citoplasma de las células cercanas al endodermo y periciclo, se comienza a reproducir. La célula huésped se empieza a dividir e hipertrofiar y da lugar a un nódulo que crece hacia la periferia y que madura cuando se diferencia el sistema vascular.

La bacteria se aloja en los tejidos centrales del nódulo y cuando comienza a fijar N_2 cesa su multiplicación. La **nitrogenasa** es un sistema multienzimático, que

Fig. 6: Nódulos fijadores de N_2

contiene Fe y Mo, responsable de la fijación y reducción del N_2 . Se encuentra en la bacteria y es activada por un

ARNm que pasa de la planta huésped a la bacteria. El Fe y el Mo intervendrían fijando y activando la molécula inerte de N_2 y formarían un complejo activado de **Fe<N>Mo**, que acarrearía un cambio en la estructura electrónica interna del N_2 . De esta forma el N_2 sería susceptible a la reducción por parte de H^+ metabólicos. La sacarosa provista por la planta huésped, es el sustrato que da la energía y el poder reductor para el metabolismo de la bacteria.

sacarosa >>>> glucosa >>>> glucólisis >>> ciclo de Krebs >>> β -hidroxibutirato >>> NADH



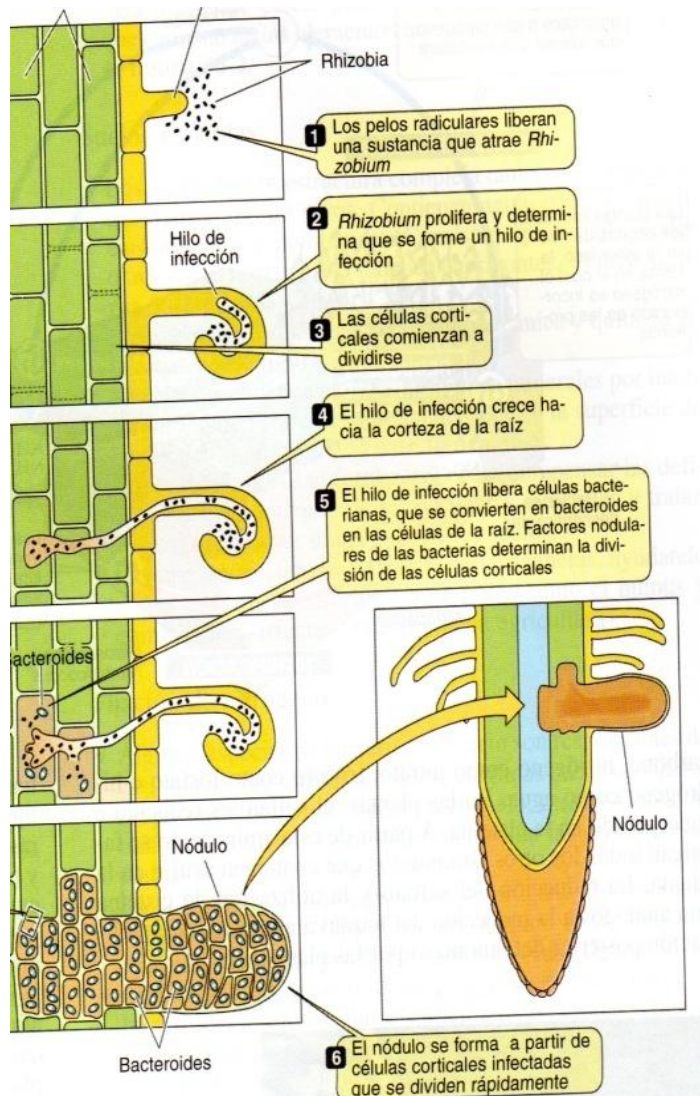


Fig. 7: Proceso de infección del Rizobio

es excretado por la bacteria hacia el nódulo, lugar donde se forman otros aminoácidos por transaminación. Estos pasan por la vía del xilema nodular a la corriente transpiratoria y se trasladan rápidamente a las zonas de crecimiento de la planta huésped.

La fijación del N_2 que ocurre en los nódulos de leguminosas, se calcula que en condiciones de campo, puede llegar a ser de 200 a 300 $kg \cdot ha^{-1} \cdot a^{-1}$. Del 10 al 30% del N fijado puede ser excretado hacia el suelo, en forma de amidas, lo que beneficia a las plantas no leguminosas.

BIBLIOGRAFIA

- *Salisbury, F. & Ross, C.- 1994- Fisiología Vegetal- Ed. Interamericana- 759 pp-
 - *Sivori, E.; Montaldi, E. & Caso, O.- 1986- Fisiología Vegetal- Ed. Hemiasferio Sur- 681 pp-
 - *Strasburger, E.- 1986- Tratado de Botánica- 7ma Edición- Ed. Marín S.A.- 1098 pp-
 - *Taiz, L & Zeiger, E. 1998- Plant Physiology- 2da Edición- Sinauer Assoc. Inc. Pub. Sunderland, Massachusetts- 792 pp.
- <http://www.forest.ula.ve/~rubenhg/nutricionmineral/>

La planta libera al medio **favonoides** (Flavonas e Isoflavonas) que interaccionan con la proteína **Nod D** bacteriana. **Nod D** es un factor de transcripción presente en todas las especies de rizobios; regula la transcripción de genes *nod*.

Dichos genes *nod* inducen la síntesis de **Factores Nod**, que generan la deformación y enrulamiento del pelo radicular, la formación del hilo de infección y la división celular cortical en la planta huésped >>> **INDUCEN LA NODULACION**

Los factores Nod D son determinantes de la especificidad de huésped, ya que se activan con un flavonoide específico

El N_2 fijado es rápidamente reducido a NH_3 , que luego es incorporado por la vía de los cetoácidos, como ácido glutámico y glutamina. El N en forma de aminoácidos y amidas,

ACTIVIDADES

- 1- En qué se diferencia el transporte de nutrientes a corta y mediana distancia del transporte a larga distancia.
- 2- Los nutrientes minerales se pueden clasificar en móviles y semimóviles o poco móviles. A qué se debe esta clasificación? Detalla cómo ocurre la movilización por exportación de nutrientes y cita ej.
- 3- Elabora un cuadro con los macro y micronutrientes, en el cuál identifiques qué función desempeña cada uno en la planta.
- 4- ¿De qué forma se absorbe el Nitrógeno en las plantas y de qué forma se utiliza?