



Universidad Nacional de Lomas de Zamora
Facultad de Ciencias Agrarias

CÁTEDRAS
FISIOLOGÍA VEGETAL
FISIOLOGÍA DE LA PRODUCCIÓN PRIMARIA

García, M.D.

2002

ABSORCIÓN DE MICRONUTRIENTES MINERALES

García, M. D. 2002. Cátedras de Fisiología Vegetal y Fisiología de la Producción Primaria, Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Lomas de Zamora.

Introducción

Actualmente se sabe que existen 17 elementos de la Tabla Periódica que son requeridos por todas las plantas superiores. De estos elementos esenciales, nueve son macronutrientes (C, H, O, N, K, Ca, Mg, P y S), los cuales se encuentran presentes en los tejidos vegetales a concentraciones mayores a 0,1% (en peso seco, lo que equivale a 1000 mg.kg^{-1} ó 1000 ?g.g^{-1}). Actualmente se conocen ocho micronutrientes esenciales para las plantas superiores, definidos como elementos esenciales que son requeridos en los tejidos vegetales en concentraciones menores a 100 ?g.g^{-1} de peso seco (0,01% ó 100 mg.kg^{-1}), que son B, Cl, Cu, Fe, Mn, Mo, Ni y Zn. Otros elementos son considerados esenciales para ciertas especies vegetales o para algunas especies que crecen bajo condiciones ambientales específicas. Por ejemplo, el Cobalto (Co) es un elemento esencial para la fijación biológica del N por las leguminosas y otras especies que dependen del N_2 atmosférico para cubrir sus requerimientos. El Sodio (Na) es requerido por plantas que usan la vía fotosintética C_4 y bajo ciertas condiciones por las plantas con vía metabólica CAM (metabolismo ácido de las crasuláceas). El silicio (Si) ha mostrado tener efectos benéficos sobre una amplia variedad de plantas superiores, incluyendo resistencia mejorada a enfermedades fúngicas y daño por insectos y tolerancia mejorada a toxicidad por Mn y toxicidad de P inducida por deficiencia de Zn. Sin embargo, la evidencia actual no permite la adición del Si a la lista de elementos esenciales para todas las plantas superiores.

Mecanismos de absorción de micronutrientes

Los metales micronutrientes generalmente están como formas insolubles, ligadas a la fase sólida de fracciones del suelo que no están directamente accesibles para la absorción por las raíces de las plantas. Además, la concentración total de iones micronutrientes solubles, pares iónicos, quelatos metálicos y complejos metálicos es muy baja en la mayoría de las soluciones de suelos nativos y, en algunos suelos, demasiado baja para aportar cantidades solubles adecuadas de ciertos micronutrientes como para suplir los requerimientos metabólicos de las plantas, especialmente de aquellas plantas que crecen en suelos alcalinos ($\text{pH} \text{ ? } 7$). En otras palabras, la concentración total de especies solubles en la solución del suelo (iones inorgánicos, pares iónicos, complejos orgánicos e inorgánicos y quelatos) de algunos metales micronutrientes es demasiado baja para sostener el crecimiento óptimo de algunas de las especies vegetales que se cultivan en suelos básicos. Este es especialmente el caso de los iones solubles de Fe, para los cuales se ha estimado una actividad iónica de aproximadamente $10^{-39,3}$ en suelos de pH neutro.

En la tabla 1 se enumeran los principales elementos micronutrientes, el rango de concentración soluble total en la solución del suelo y el rango de valores críticos de actividad del micronutriente soluble en la solución del suelo para un crecimiento óptimo de las plantas en suelos típicos. Las actividades iónicas de la mayoría de los micronutrientes metálicos en la solución del suelo debería ser mayor a los 10^{-11} a 10^{-8} M, para que la mayoría de los cultivos agrícolas absorban cantidades suficientes de ese micronutriente para cubrir sus requerimientos de crecimiento. En el caso de especies con semillas de gran tamaño, la cantidad de ciertas reservas de micronutrientes almacenadas dentro de la semilla pueden influir en los requerimientos de la planta durante su ciclo de vida. Por ejemplo, las reservas de Ni de las semillas pueden ser suficientes para suplir adecuadamente los requerimientos de Ni de algunas plantas para que completen su ciclo de vida sin absorción de Ni del medio nutritivo. La cantidad de reserva en la

semilla de los micronutrientes Cu, Mn, Mo y B pueden también mejorar el crecimiento de algunas especies vegetales cuando se cultivan en suelos pobres en esos micronutrientes.

Normalmente, las raíces de las plantas pueden absorber cantidades suficientes de micronutrientes, incluyendo Fe, para cubrir sus requerimientos metabólicos, a partir de suelos que contienen bajos niveles de micronutrientes solubles totales, debido a que han desarrollado varias estrategias para modificar el ambiente de suelo que rodea las superficies de las raíces (o sea el microambiente interfase raíz-suelo o rizósfera). Estas estrategias incluyen: (1) solubilización de micronutrientes a partir de las fases sólidas del suelo; (2) movilización de especies soluble iónicas hacia las superficies de las raíces para su subsiguiente absorción; (3) mecanismos de absorción eficientes que incrementan el gradiente de difusión de los micronutrientes solubles entre la solución del suelo y los sitios de absorción de la membrana dentro del apoplasto de la raíz. Dichos mecanismos abarcan acidificación de la rizósfera vía eflujo de H^+ de las células de la raíz, incremento de la actividad de las reductasas de la membrana lo cual ocasiona una reducción directa de los complejos metálicos de micronutrientes permitiendo la disociación del metal a partir del complejo y la absorción del ion liberado, liberación de sustancias reductoras y agentes acomplejantes de los micronutrientes metálicos y, posiblemente, incremento del número o eficiencia de las proteínas de transporte de micronutrientes dentro del plasmalema.

En las Poaceae (Gramineae), se puede haber desarrollado una proteína de transporte para la absorción directa de complejos de micronutrientes metálicos, tales como Fe(III)-ácido mugineico, aunque la evidencia actual no es concluyente. El mucigel excretado por las células radicales puede también mejorar el contacto entre las células epidérmicas de la raíz, sus pelos radicales y las superficies de las partículas del suelo, permitiendo una vía de difusión a través del *continuum* célula de la raíz-mucigel-solución.

Además, las asociaciones microorganismo-raíz han evolucionado, permitiendo a las raíces utilizar los micronutrientes adquiridos por ciertos microorganismos asociados a la raíz (ciertos hongos y bacterias benéficos), especialmente en plantas superiores que evolucionaron o crecieron en suelos con bajo contenido de micronutrientes. Sin embargo, estas asociaciones de raíces-microorganismos implican un gasto de energía para la planta. Por otro lado, puede ocurrir la competencia entre las raíces y ciertos microorganismos por los micronutrientes disponibles (p. ej. Fe) y esta competencia ocasionar deficiencias en ciertos cultivos que crecen en determinados tipos de suelo.

Unos pocos estudios han publicado que los pools de reserva extracelular de micronutrientes metálicos precipitados o coprecipitados (p. ej. mezclas de Fe(III)-óxidos e hidróxidos y Fe(III)-fosfatos) dentro de los espacios apoplásticos epidérmicos y corticales de las raíces pueden ser fuentes importantes de algunos micronutrientes (p. ej. Fe, Mn, Cu y Zn) para las plantas durante los períodos de crecimiento de las raíces cuando el estrés por deficiencia de micronutrientes es más evidente. Ciertamente, la resistencia a la clorosis inducida por deficiencia de Fe en genotipos de soja se correlacionó con el tamaño de los pools corticales apoplásticos de almacenamiento de Fe en la raíz.

Los aspectos generales del transporte de iones, tales como las fuerzas impulsoras termodinámicas, la estructura y función de las membranas vegetales y las proteínas de transporte de las membranas, se aplican igualmente bien a macro y micronutrientes. Sin embargo, ciertas características químicas (tendencia a formar complejos con grupos ligandos orgánicos, sensibilidad a los cambios ambientales redox y de pH) y las actividades químicas normales de las principales especies en solución de la mayoría de los micronutrientes (Fe^{2+} , Mn^{+2} , Cu^{+2} , Zn^{+2} , Ni^{+2} , MoO_4^{-2} y H_3BO_3 o $B_3O_3(OH)_4^-$; ver tabla 1) son muy diferentes a aquellas encontradas para los macronutrientes. Además, sitios de intercambio iónico cargados negativamente y grupos reactivos ligandos (p. ej., carbonil, hidroxil, tiol, carboxílico, amida-N y fenólico) en los constituyentes de las

paredes celulares de los espacios apoplásticos ligan ciertos cationes micronutrientes (p. ej. Fe^{3+} y Cu^{2+}) mucho más fuertemente que algunos cationes macronutrientes como el K^+ .

La fuerza impulsora para la absorción de micronutrientes por las plantas es el gradiente de potencial electroquímico que existe a través de la membrana plasmática para cada ion micronutriente absorbible. Debido a que las raíces de las células de muchas especies vegetales tienen un potencial transmembrana que varía entre -120 a -180 mV, existe un gran gradiente eléctrico desarrollado a través de esta membrana que favorece en gran medida la absorción de cationes. Además, la actividad de los cationes micronutrientes en el citoplasma debe ser mantenida a muy bajos niveles para evitar reacciones redox dañinas para las células, las cuales pueden resultar de la presencia de formas iónicas libres de estos metales reactivos químicamente. Por lo tanto, este potencial transmembrana muy electronegativo sumado a las bajas actividades intracelulares de los micronutrientes metálicos, resulta en una fuerza impulsora para la absorción del micronutriente metálico. Por lo tanto, no es necesaria la absorción activa secundaria para el proceso de absorción de los cationes micronutrientes.

Tabla 1. Micronutrientes: principales formas solubles disponibles, concentraciones totales en la solución del suelo, y actividades críticas en medios nutritivos para el crecimiento óptimo de las plantas superiores.

Micronutriente	Principales formas solubles disponibles	Rango de concentración total en la solución de un suelo típico (M)	Rango de actividad crítica en medios nutritivos ^a
Fe	Fe^{2+} , varios complejos-Fe (II, III), pares iónicos y quelatos.	10^{-6} a 10^{-10}	Fe^{3+} : ? 10^{-8} a 10^{-28} Fe^{2+} : ? 10^{-8} a 10^{-9}
Mn	Mn^{2+} , varios complejos-Mn (II, III, IV), pares iónicos y quelatos	10^{-4} a 10^{-9}	Mn^{2+} : ? 10^{-8} a 10^{-9}
Zn	Zn^{2+} , varios complejos-Zn (II), pares iónicos y quelatos	10^{-6} a 10^{-9}	Zn^{2+} : ? 10^{-10} a 10^{-11}
Cu	Cu^{2+} , varios complejos-Cu (I,II), pares iónicos y quelatos	10^{-6} a 10^{-10}	Cu^{2+} : ? 10^{-14} a 10^{-16}
Ni	Ni^{+2} , varios complejos-Ni (II), pares iónicos y quelatos	? 10^{-6}	Ni^{2+} : ? 10^{-15}
B	H_2BO_3 , $\text{B}_3\text{O}_3(\text{OH})_2^-$? $10^{-5.5}$? 10^{-5} ? ^b
Mo	MoO_4^{2-}	10^{-6} a 10^{-8}	? 10^{-6} ? ^b
Cl	Cl^-	? 10^{-1} a 10^{-4}	? 10^{-5} ? ^b

^a Actividad iónica del micronutriente estimada en medios de cultivo requeridos para un crecimiento óptimo de la planta (al menos el 80% del rendimiento máximo). ^b La actividad crítica del ion se desconoce, los valores están estimados a partir de la composición de soluciones nutritivas conocidas.

Para los aniones micronutrientes (p. ej. Cl^- y MoO_4^{2-}), que tienen que enfrentarse con el potencial eléctrico negativo generado a través del plasmalema, existe la posibilidad de que sean absorbidos vía sistemas de cotransporte con H^+ que se encuentran en la membrana plasmática.

Sistemas redox en el plasmalema

Aunque se cree que las enzimas que bombean protones son los agentes primarios del transporte electrogénico en células vegetales, también hay otros mecanismos que pueden mover cargas a través de las membranas. La presencia de sistemas redox en las membranas de mamíferos, bacterias y levaduras está firmemente establecido actualmente. Sistemas similares están presentes en la membrana plasmática de células vegetales. Sin embargo hay poca evidencia referente al tonoplasto.

La membrana plasmática vegetal purificada ha mostrado ser capaz de oxidar NADH y NADPH reducidos (las dos co-enzimas se abrevian convencionalmente como NAD(P)H), tanto como citocromo *c* y ferricianuro (a ferrocianuro), cuando estuvieron presentes junto con NAD(P)H. Estas reacciones involucran un número de componentes redox, presentes en el plasmalema: citocromos tipo *b*, peroxidasa(s), y flavinas. Sin embargo, el papel exacto de los sistemas redox en la absorción de iones por las células vegetales es bastante desconocido. Mientras que es claramente posible que tal sistema pueda ser electrogénico, mediante el movimiento de cargas o protones a través de la membrana, no parece posible que el sistema redox excluya protones. Lo que parece más probable es que las reacciones redox actúen depolarizando el potencial transmembrana (exportando cargas negativas) y, consecuentemente, estimule la actividad de la ATPasa tipo P por reducción del gradiente de energía que ella está generando. Mientras que la posible función de los sistemas redox es aún una especulación, su único papel establecido hasta el momento es la reducción del hierro externo. El hierro se absorbe como ion ferroso por las raíces de la mayoría de las plantas (**Estrategia I**), a través de canales iónicos para cationes divalentes.

Sorprendentemente, en especies monocotiledóneas gramináceas, el hierro se absorbe generalmente en el estado férrico mediante su acomplejamiento a una molécula orgánica que ha sido secretada por las raíces (**Estrategia II**). Estas moléculas son muestras de un grupo de compuestos producidos por plantas y bacterias, que son capaces de quelar al ion férrico y se conocen como sideróforos; aquellos compuestos secretados por las plantas se conocen como fitosideróforos. Ellos son moléculas de bajo peso molecular que forman quelatos metálicos: aminoácidos que contienen α -hidroxycarboxilato y ligandos de α -amino carboxilatos). Por ejemplo el ácido mugineico es secretado por el trigo y el ácido avénico por la avena. En algunas especies se induce una capacidad adicional para reducir el hierro externo bajo condiciones de deficiencia de Fe: esto se denomina "sistema turbo". Este sistema turbo puede ser capaz de hacer nuevas fuentes de Fe disponible mediante su habilidad de reducir el Fe en fitosideróforos. Fundamental para la absorción de Fe por plantas con Estrategia II es la presencia de proteínas de transporte específico en las membranas plasmáticas de las células de la raíz, que contienen grupos ligando de alta especificidad para ligar Fe(III)-fitosideróforos y transportar estas moléculas a través de la membrana hacia el citosol.

Estos agentes complejantes de metales no son específicos para el ligamiento de iones Fe^{+2} o Fe^{+3} , sino que también pueden ligar Cu^{+2} , Mn^{+2} , Ni^{+2} , Zn^{+2} y Co^{+2} , por lo tanto puede usarse el término fitometalóforo o fitoquelato.

Bibliografía

- Welch, Ross M. 1995. Micronutrient nutrition of plants. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 14(1):49-82.
- Flowers, T.J. & Yeo, A.R. 1992. 3. Ion transport across the plasma membrane and tonoplast. En: "Solute transport in plants". Chapman & Hall, Glasgow, U.K.

