
MICRONUTRIENTES EN LA FISIOLÓGIA DE LAS PLANTAS: FUNCIONES, ABSORCIÓN Y MOVILIDAD¹

Ernest Kyrkby² y Volker Römheld³

Introducción

Los elementos con funciones específicas y esenciales en el metabolismo de las plantas se clasifican, según su concentración en la planta y conforme a sus requerimientos para el adecuado crecimiento y reproducción, en dos grupos: macronutrientes y micronutrientes (Marschner, 1995; Mengel y Kirkby, 2001; Epstein y Bloom, 2004). La esencialidad de los nutrientes minerales para las plantas se estableció en experimentos con cultivos en agua y arena que comparaban el crecimiento y los síntomas visuales de deficiencias nutricionales en plantas que recibieron soluciones nutritivas a las cuales se les suprimió elementos específicos, con las mismas plantas que recibieron soluciones nutritivas completas. A partir de estos experimentos se reconoció la esencialidad de los siguientes micronutrientes: hierro (Fe), manganeso (Mn), cobre (Cu), molibdeno (Mo), boro (B), cloro (Cl) y níquel (Ni). Las concentraciones requeridas de todos los nutrientes, incluyendo los micronutrientes, se presentan en la **Tabla 1**. Las concentraciones comparativas del Mo y Ni, expresadas tanto en términos de materia seca como de número relativo de átomos presentes, demuestran claramente las bajas concentraciones de los micronutrientes. No obstante, se debe siempre recordar que a pesar de estar presentes en bajas concentraciones, los micronutrientes tienen la misma importancia que los macronutrientes en el crecimiento de los cultivos.

Además de los elementos citados en la **Tabla 1**, a lo largo de los años se ha presentado testimonios que indican efecto positivo de otros elementos en el crecimiento de algunas especies vegetales, mientras que otros indican que existen elementos que parecen ser esenciales para especies específicas. Por ejemplo, los efectos benéficos de la fertilización con sodio (Na) en la producción de remolacha azucarera han sido demostrados con detalle por Marschner (1995). Se ha señalado también la importancia del Na para algunas especies de plantas C4 (Brownell, 1979), pero no todas las C4 responden igual (por ejemplo el maíz). El silicio (Si) es también un elemento de interés para cultivos como arroz y plantas como el equiseto (junco de agua). Se ha demostrado que cuando estas plantas crecen en condiciones de bajos contenidos de Si el desarrollo se reduce y aparecen síntomas foliares específicos. En caña de azúcar, la reducción de crecimiento y presencia de manchas en las hojas han sido asociadas con plantas cultivadas en suelos altamente intemperizados con bajos niveles de Si. El cultivo más importante que presenta respuesta al Si es el arroz (Savant et al., 1997). Park (1975) demostró que existe una relación significativa entre la concentración de Si en la paja y la productividad de arroz marrón. El Si parece promover especialmente el crecimiento de los órganos reproduc-

¹ Versión en español de: Kirkby, E.A. and V. Römheld. 2007. Micronutrients in plant physiology: functions, uptake and mobility. Proceedings 543, The International Fertilizer Society, P. O. Box, York, YO32 5YS, United Kingdom.

² Professor, University of Leeds, United Kingdom. Correo electrónico: ekirkby@ukonline.co.uk

³ Professor, University of Hohenheim, Stuttgart, Germany. Correo electrónico: romheld@uni-hohenheim.de

tivos del arroz, condición demostrada por Okuda y Takahashi (1965) en experimentos con cultivo en solución nutritiva. Sin embargo, también se ha demostrado que las plantas no tienen problema para completar el ciclo de vida en ausencia de Si. Por otro lado, existe evidencia sólida de que el Si tiene efecto benéfico para diferentes especies de plantas sometidas a estrés abiótico [por ejemplo, toxicidad de aluminio (Al), sales y metales pesados] y a estrés biótico (enfermedades) (Savant et al., 1997; Epstein, 1999; Liang et al., 2003). Se ha demostrado que el cobalto (Co) es esencial para la fijación simbiótica de N₂ en soya (Ahmed y Evans, 1960) y ahora se reconoce a este micronutriente como esencial para leguminosas y no leguminosas fijadoras de N₂ (Asher, 1991). Este elemento está presente en los nódulos en la coenzima cobalamina (vitamina B12 y sus derivados) y se determinó que el *Rhizobium* y otros organismo fijadores de N₂ tienen absoluta necesidad de Co. Aun cuando existen testimonios de efectos positivos de Co sobre el crecimiento de las plantas, no existe ninguna evidencia convincente de que este elemento sea esencial para las plantas superiores. Otros posibles micronutrientes de las plantas son el Al, lantano (La) y cerio (Ce). Una discusión de los elementos benéficos, nutrientes funcionales y posibles nuevos elementos esenciales se puede encontrar en Asher (1991).

Tabla 1. Niveles adecuados en los tejidos de nutrientes requeridos por las plantas (Epstein y Bloom, 2004).

Elemento	Contenido Mineral	Número de átomos relativo al Mo
	mg kg ⁻¹ PS	
Micronutriente		
Níquel (Ni)	0.05	1
Molibdeno (Mo)	0.1	1
Cobre (Cu)	6	100
Zinc (Zn)	20	300
Manganeso (Mn)	50	1 000
Hierro (Fe)	100	2 000
Boro (B)	20	2 000
Cloro (Cl)	100	3 000
Macronutriente		
Azufre (S)	1 000	30 000
Fósforo (P)	2 000	60 000
Magnesio (Mg)	2 000	80 000
Calcio (Ca)	5 000	125 000
Potasio (K)	10 000	250 000
Nitrógeno (N)	15 000	1 000 000
Oxígeno (O)	450 000	30 000 000
Carbono (C)	150 000	40 000 000
Hidrógeno (H)	60 000	60 000 000

También se debe mencionar que las plantas absorben un gran número de elementos que no desempeñan ningún papel en su metabolismo, sin embargo, algunos de éstos son micronutrientes esenciales para los seres humanos y los animales. Desde 1970, la lista de estos micronutrientes va creciendo y ahora es considerablemente mayor que aquella de solamente los micronutrientes esenciales para las plantas, debido a que se incluyen elementos como el arsénico (As), cromo (Cr), Co, flúor (F), yodo (I), plomo (Pb), litio (Li) y selenio (Se). Estos elementos atraen cada vez más atención en términos de nutrición de los cultivos, no

porque son esenciales para las plantas sino porque éstos son las fuentes principales de estos minerales para los seres humanos y los animales. Por ejemplo, en el Reino Unido la ingestión diaria de Se disminuyó a la mitad de la cantidad ingerida hace 30 años, condición que se atribuye a la reducción en la importación de cereales ricos en proteínas

provenientes de América del Norte y a la mayor dependencia de trigo cultivado domésticamente para la producción de pan (Adams et al., 2002).

Recientemente, el interés específico por los micronutrientes ha crecido por parte de especialistas en nutrición y fisiología vegetal, así como agrónomos en general. Existen muchas razones para esto, pero las que se mencionan a continuación son quizá las más importantes. En muchos agroecosistemas los micronutrientes limitan el crecimiento de los cultivos, frecuentemente esta condición no es evidente. En consecuencia, el suplemento adecuado de micronutrientes incrementa en forma apreciable la productividad del cultivo. Además, un nivel adecuado de micronutrientes en la planta es esencial para que el nitrógeno (N) y el fósforo (P) aplicados en los fertilizantes sean usados eficientemente por las plantas. Investigaciones recientes sobre fisiología vegetal han demostrado que los micronutrientes desempeñan un importante papel en la resistencia de las plantas al estrés abiótico y al biótico (particularmente en la resistencia a enfermedades y plagas). Las razones de esta resistencia y las consecuencias con respecto al manejo del cultivo se van aclarando día a día. De igual manera, se ha reconocido que los micronutrientes son vitales para el crecimiento reproductivo de las plantas y el significado de esto, tanto a nivel fisiológico como a nivel agronómico, todavía está siendo investigado. La enorme importancia de los micronutrientes para la salud de las plantas, seres humanos y animales los coloca en una posición de importancia en la investigación biológica, de las cuales el sistema suelo-planta es de especial interés.

Este artículo discute la fisiología en términos de función, absorción y movilidad de los micronutrientes esenciales para las plantas: Fe, Mn, Cu, Mo, Zn, B, Cl y Ni. Este artículo no intenta discutir en detalle estos aspectos, los lectores pueden obtener información detallada en varios libros de texto y excelentes revistas científicas que discuten en forma extensa la bioquímica y fisiología de todos los micronutrientes (Mortvedt et al., 1991; Bergmann, 1992; Marschner, 1995; Mengel y Kirkby, 2001; Epstein y Bloom, 2004). El formato de este artículo está diseñado para discutir en forma breve y ágil las principales funciones de cada uno de los micronutrientes junto con los rangos de concentración apropiadas para cada cultivo y describir los síntomas de deficiencia. También se discute la importancia de los procesos que ocurren en la rizosfera para que las plantas absorban los micronutrientes, con ejemplos representativos de los procesos de transporte relacionados con la absorción y la distribución de los micronutrientes en toda la planta y en las células individualmente. Finalmente, se presentan algunos estudios de casos que ilustran estrategias de manejo para mantener niveles adecuados de micronutrientes en los cultivos.

Principales funciones de los micronutrientes de las plantas

El hecho de que las concentraciones de los micronutrientes son mucho más bajas, en comparación con los macronutrientes, en los tejidos de las plantas implicaría que cada uno de estos grupos de nutrientes tiene diferente papel en el crecimiento y metabolismo de las plantas y en la mayoría de los casos esto es verdad. Las concentraciones más bajas de los micronutrientes se reflejan en su función como constituyentes de los grupos protéticos en las metaloproteínas y como activadores de reacciones enzimáticas. Su

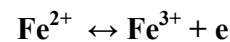
presencia en grupos prostéticos permite que éstos catalicen procesos redox por transferencia de electrones (principalmente los elementos de transición Fe, Mn, Cu y Mo). Los micronutrientes también forman complejos enzimáticos ligando una enzima con un sustrato (Fe y Zn). Al momento se conoce también que varios micronutrientes (Mn, Zn y Cu) están presentes en las isoenzimas superóxido dismutasa (SD), las cuales actúan como sistemas de barrido para erradicar radicales de oxígeno tóxicos, protegiendo las biomembranas, ADN, clorofila y proteínas. Para los no metales como B y Cl no existen enzimas u otros com-puestos orgánicos esenciales bien definidos que contengan estos micronutrientes. Sin embargo, se ha establecido que el B es un constituyente esencial de las paredes celulares. Las principales funciones de los micronutrientes se presentan en la **Tabla 2**.

Tabla 2. Principales funciones de los micronutrientes de las plantas

Micronutrientes	Función
Fe, Mn, Cu, Ni	Constituyente de enzimas (metalproteínas)
Mn, Zn	Activación de enzimas
Fe, Cu, Mn, (Cl)	Involucrado en el transporte de electrones en la fotosíntesis
Mn, Zn, Mo	Involucrado en la tolerancia al estrés
Cu, Mn, Zn, B	Involucrado en el crecimiento reproductivo (inducción al floración, polinización, establecimiento de fruto)
B, Zn	Constituyente de paredes celulares y membrana

Hierro (Fe)

La alta afinidad de Fe para formar complejos con varios ligandos (por ejemplo, ácidos orgánicos y fosfatos) y la facilidad de cambio de valencia son las dos características más importantes que forman parte de los numerosos efectos fisiológicos de este nutriente:



Los dos principales grupos de proteínas que contienen Fe son las proteínas hemo y las proteínas Fe-

S. Las proteínas hemo se caracterizan por la presencia de un complejo Fe hemo-porfirina, el cual actúa, por ejemplo, como grupo prostético de citocromos que facilitan el transporte de los electrones en la respiración. Otras proteínas hemo incluyen la citocromo oxidasa, catalasa, peroxidasa y leghemoglobina, una proteína que confiere el color rosado a los nódulos en las raíces de las leguminosas. El papel de Fe en la biosíntesis de esas proteínas se presenta en la **Figura 1**, que muestra que este micronutriente también activa algunas enzimas, incluyendo el ácido aminolevulínico sintetasa y la coproporfirinogénico oxidasa. Esta figura también demuestra que la biosíntesis de la clorofila comparte la misma vía de biosíntesis de las proteínas hemo a protoporfirina y a pesar de que la clorofila es una molécula que no contiene Fe, necesita de este micronutriente en tres periodos de su biosíntesis.

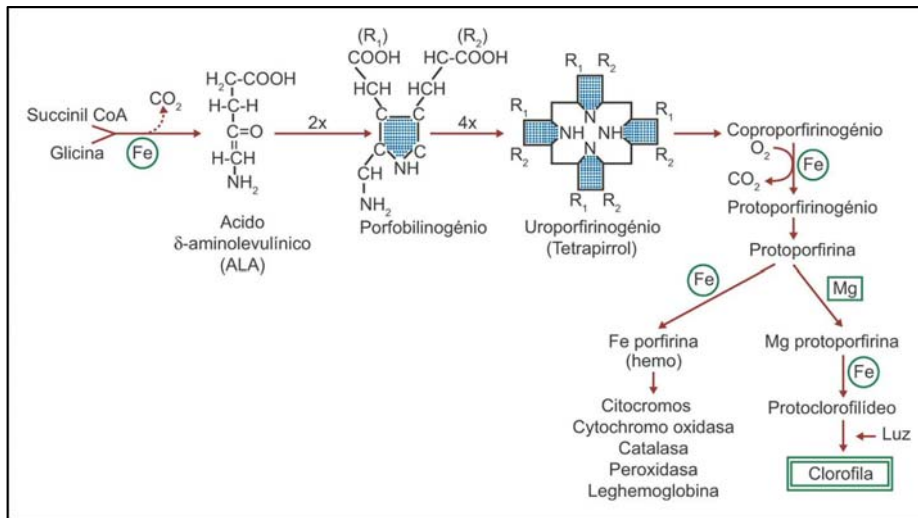
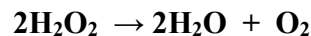


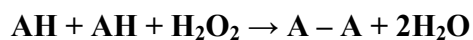
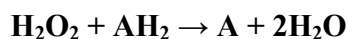
Figura 1. Biosíntesis de la clorofila (Marschner, 1995).

Las actividades de las enzimas hemo disminuyen bajo las condiciones de deficiencia de Fe, como es el caso particular de la catalasa y peroxidasa. La catalasa facilita la disminución de peróxido de hidrógeno en el agua y el oxígeno (O₂), de acuerdo con la siguiente reacción:



La enzima hemo desempeña un importante papel en asociación con el superóxido dismutasa (SD), condición que se discutirá posteriormente cuando se describan las funciones del Zn, así como la fotorrespiración en la vía acción del glifosato.

La presencia de peroxidasa es bastante difundida catalizando las siguientes reacciones:



Las peroxidasa ligadas a la pared celular catalizan un segundo tipo de reacción, la polimerización de fenoles para la formación de lignina. La actividad de la peroxidasa se reduce apreciablemente en raíces deficientes en Fe y esta condición deriva en problemas en la formación de la pared celular y en la lignificación, situación que ocurre junto con la acumulación de sustancias fenólicas en la superficie de las raíces deficientes en Fe. Ciertas sustancias fenólicas, como el ácido ceféico, son muy efectivas en la quelatación y en la reducción de Fe (III) y como un componente de la Estrategia 1 de adquisición de Fe (Marschner et al., 1986). Las actividades de las dos hemo enzimas, catalasa y peroxidasa, disminuyen acentuadamente en plantas deficientes en Fe y son un buen indicador del nivel de este micronutriente en la planta (Machold, 1968).

La cadena de transporte de electrones durante la fotosíntesis de las membranas tilacoides de los cloroplastos tiene varios grupos hemo que contienen Fe y combinaciones Fe-S. Cuando existe deficiencia de Fe, se reduce el contenido de clorofila, al igual que el de otros pigmentos que captan la luz, así como la actividad de transportadores de electrones de ambos fotosistemas. Por lo tanto, la deficiencia de Fe afecta inicialmente el desarrollo y el funcionamiento del cloroplasto. La ferridoxina (proteína Fe-S) es el primer compuesto redox estable en la cadena de transporte de electrones durante la fotosíntesis. El alto potencial redox negativo de esta proteína significa que es un reductor muy fuerte y transfiere electrones para varios procesos metabólicos básicos, como se muestra en la **Figura 2**. La falta de Fe reduce la producción de ferridoxina, lo que a su vez afecta el transporte de electrones necesarios para estos procesos, incluyendo la reducción a nitrito y sulfito, por esta razón, tanto nitrato como el sulfato se acumulan en plantas deficientes en Fe.

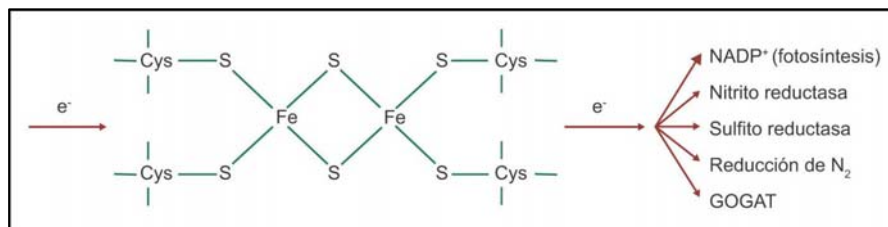


Figura 2. Papel de la ferridoxina en la transferencia de electrones en varios procesos metabólicos.

La clorosis presente en plantas deficientes en Fe no es solamente una expresión del efecto del Fe en el desarrollo y función de los cloroplastos para la biosíntesis de clorofila. Las menores concentraciones de carbohidratos en plantas deficientes indican también una reducción de la actividad fotosintética.

Investigación reciente conducida por biólogos moleculares se ha enfocado en la detección y señalización de Fe. El Fe es un nutriente modelo para los biólogos moleculares para estudiar los transportadores regulados por este micronutriente en la planta. Una compleja red de tráfico, dentro y fuera de la célula, parece que es la encargada de la distribución del Fe de acuerdo a las necesidades de la planta (Schmidt, 2003).

Los primeros síntomas visibles de deficiencia de Fe aparecen como clorosis en las hojas jóvenes. En la mayoría de las especies, la clorosis aparece entre las nervaduras en un reticulado fino, sin embargo, las nervaduras permanecen verdes en acentuado contraste con el fondo verde más claro o amarillento del resto del tejido. Las hojas más jóvenes pueden carecer completamente de clorofila. En cereales, la deficiencia de Fe se evidencia por fajas verdes y amarillas alternas. Como el 80% del Fe en las hojas está localizado en los cloroplastos, y este es el sitio primario de las funciones de Fe, no es sorprendente que la deficiencia de este micronutriente cause cambios marcados en la estructura de estos organelos, y en extrema deficiencia, los tilacoides pueden estar ausentes.

El intervalo de deficiencia está entre 50 a 100 mg kg⁻¹ de Fe en la hoja, dependiendo de la especie y en ocasiones del cultivar. Sin embargo, las hojas de las plantas en las cuales las concentraciones de Fe son mayores pueden mostrar síntomas de deficiencia como consecuencia de la inhibición del crecimiento en la hoja.

Manganeso (Mn)

El Mn está presente en las plantas principalmente en forma divalente Mn(II). Esta forma de Mn se combina rápidamente con ligandos orgánicos, en los cuales puede ser rápidamente oxidado a Mn(III) y Mn(IV). Además, el Mn desempeña un importante papel en los procesos de redox, tales como en el transporte de electrones en la fotosíntesis y en la desintoxicación de radicales de oxígeno libres. El Mn forma metaloproteínas, que a su vez son componentes de solo dos enzimas, la enzima que quiebra la molécula de agua en la fotosíntesis II (FS II) y superóxido dismutasa que contienen Mn. También es el activador de varias enzimas.

Los papeles más documentados y exclusivos del Mn en plantas verdes son la reacción que quiebra la molécula de agua y el sistema de evolución de O₂ de la fotosíntesis que ocurre en los cloroplastos y que se denomina reacción de Hill. Los electrones son liberados por la enzima que quiebra el agua, la cual contiene cuatro átomos de Mn y luego son transferidos para FS II. En el proceso de fotólisis, dos moléculas de agua liberan una molécula de O₂ y cuatro de H⁺ con una donación simultánea de cuatro electrones. Como consecuencia de esta función clave en la reacción de desdoblamiento del agua, la deficiencia de Mn afecta principalmente la fotosíntesis y la evolución de O₂ (**Figura 3**).

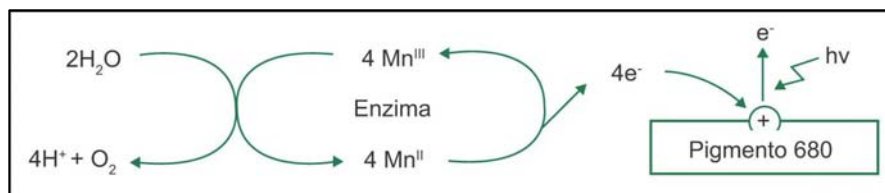


Figura 3. Actividad del Mn en proceso de desdoblamiento de la molécula de agua.

Una leve deficiencia de Mn afecta la fotosíntesis y reduce el nivel de carbohidratos solubles en la planta, pero el suplemento de este micronutriente reactiva la evolución fotosintética de oxígeno. Una deficiencia más severa de Mn rompe la estructura de cloroplastos y esta condición no se puede revertir. Debido a la participación fundamental del Mn en la cadena de transporte de electrones durante la fotosíntesis, cuando se presenta la deficiencia de este micronutriente, la reacción a la luz durante la fotosíntesis se perjudica seriamente, al igual que todas las otras reacciones asociadas con el transporte de electrones. Esto incluye la fotofosforilación y la reducción del CO₂, nitrito y sulfito. El

nitrito acumulado puede controlar la nitrato reductasa de modo que el nitrato se acumula como se observa algunas veces en plantas con deficiencia de Mn.

Como sucede con otras superóxido diminutasas (Cu-Zn-SOD y Fe-SOD), las Mn-SOD también desempeñan un importante papel en la protección de las células contra los efectos dañinos de los radicales de superóxido libres, los cuales se forman por varias reacciones en las cuales está envuelto el oxígeno molecular (O₂). Esta enzima está presente en la mitocondria, peroxisomas y glioxisomas.

El Mn también actúa como un importante co-factor para varias enzimas fundamentales en la biosíntesis de los metabolitos secundarios de la planta asociados con la vía de ácido shiquímico, incluyendo aminoácidos aromáticos fenólicos, cumarinas, ligninas y flavonóides (Burnell, 1988). Se han detectado concentraciones más bajas de compuestos fenólicos, lignina y flavonóides en tejidos deficientes en Mn, lo que puede ser, en parte, la causa de la mayor susceptibilidad a enfermedades de las plantas deficientes en este micronutriente (Graham, 1983).

Esta relación con el metabolismo secundario, la deficiencia de Mn probablemente puede también ser la causa de la reducción de la viabilidad de polen. Plantas de maíz deficientes en Mn desarrollan síntomas visibles de la deficiencia y presentan un desarrollo tardío de las anteras. La deficiencia de Mn afecta la tasa de germinación de las semillas como se observa en la **Tabla 3** (Sharma et al., 1991).

Tabla 3. Efecto del suplemento de manganeso en el crecimiento de la plántula, concentración de Mn en el tejido, producción de semilla y tasa de germinación de maíz (cultivo en arena)

Suplemento de Mn	Concentración de Mn		Materia seca de la plántula	Producción de semillas	Tasas de germinación
	Hoja bandera	Polén			
mg L ⁻¹			g por planta	g por espiga	%
0.0055	18	9	57.8	11.8	9.4
0.55	366	37	82.5	69.3	85.6

Los cloroplastos son los más sensibles de todos los organelos de la célula a la deficiencia de Mn, lo que lleva la desorganización del sistema lamelar y a síntomas visibles de clorosis. Por esta razón, la deficiencia de Mn se parece a la deficiencia de Mg, porque ambas aparecen como clorosis intervenal en las hojas. Sin embargo, a diferencia de la deficiencia de Mg que aparece en las hojas viejas, los síntomas de deficiencia de Mn son inicialmente visibles en las hojas más jóvenes. En las dicotiledóneas aparecen frecuentemente pequeñas manchas amarillas en las hojas más jóvenes. En las monocotiledóneas, los síntomas de deficiencia de Mn aparecen en la parte basal de las hojas como manchas o tiras de color gris-verdosas. El nivel crítico de deficiencia de este micronutriente, para la mayoría de las especies, se sitúa en el rango de 10 - 20 mg kg⁻¹.

Cobre (Cu)

El Cu se parece en algo al Fe, debido que forma quelatos altamente estables que permiten la transferencia de electrones ($\text{Cu}^{2+} + \text{e}^- \leftrightarrow \text{Cu}^+$). Por esta razón, desempeñan un papel comparable al del Fe en los procesos redox de la fisiología de la planta. Sin embargo, a diferencia de Fe, las enzimas que contienen Cu pueden reaccionar con oxígeno molecular y catalizan preferentemente procesos terminales de oxidación.

Varias proteínas que contienen Cu desempeñan un papel fundamental en procesos tales como la fotosíntesis, respiración, desintoxicación de radicales superóxido y lignificación. Cuando se presenta una deficiencia de Cu, la actividad de estas enzimas se reduce drásticamente. La reducción del transporte fotosintético de electrones, como consecuencia de menores contenidos de plastocianina, una proteína que contiene Cu, disminuye la tasa de fijación de CO_2 , de modo que el contenido de almidón y de carbohidratos solubles (especialmente sacarosa) también se reduce. Este es el principal factor que provoca la reducción de la producción de materia seca en plantas que sufren de deficiencia de Cu durante el crecimiento vegetativo. La falta de abastecimiento de carbohidratos para los nódulos de las leguminosas, que causa crecimiento restringido y deficiencia de N en la planta hospedera, parece también ser un efecto indirecto de la deficiencia de Cu, puesto que no se ha encontrado evidencia específica de que el Cu sea requerido en el proceso de fijación de N_2 .

Las enzimas superóxido dismutasa (SOD) han atraído recientemente una atención especial por el papel que desempeñan en la desintoxicación de radicales superóxido, los cuales pueden causar severos daños a las células por varios mecanismos (Cakmak, 2000). La Cu-Zn-SOD está localizada en los estromas de los cloroplastos, sitio donde el átomo de Cu está directamente involucrado en la desintoxicación de O_2^- generado durante la fotosíntesis. La actividad de las enzimas es mucho más baja cuando existe deficiencia de Cu.

El papel del Cu en el metabolismo secundario puede ser más bien el agente que provoca la presencia de síntomas de deficiencia. Las enzimas polifenol oxidasa, ascorbato oxidasa y diamino oxidasa que contienen Cu aparecen en las paredes celulares y desempeñan un papel importante en la biosíntesis del fenol, vía quinona, a sustancias melanóticas y a lignina (**Figura 4**).

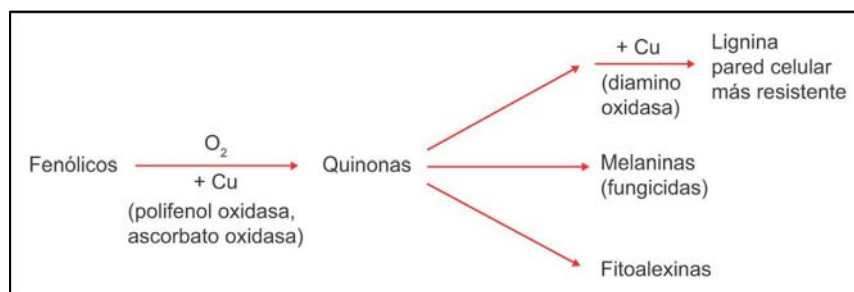


Figura 4. Ilustración de la función crítica de Cu en la transformación del fenol.

La deficiencia de Cu disminuye la actividad de esas enzimas, provocando la acumulación de fenoles y la reducción de la lignificación (**Tabla 4**) y de sustancias melanóticas. El papel del Cu en el metabolismo secundario es importante para incrementar la resistencia de la planta a enfermedades. La formación de lignina interpone una barrera mecánica contra la entrada de organismos y la producción de sustancias melanóticas también aumenta la resistencia, puesto que algunos de estos compuestos, como las fitoalexinas, inhiben la germinación de esporas y el crecimiento de hongos.

Tabla 4. Efecto del estado nutricional del cobre en la composición de la pared celular en hojas de trigo más jóvenes totalmente abiertas

Tratamiento	Concentraciones de Cu mg kg ⁻¹ MS	Pared celular % MS	Composición de la pared celular (% de la pared celular)		
			A-celulosa	Hemicelulose	Lignina
-Cu	1.0	42.9	55.3	41.4	3.3
+Cu	7.1	46.2	46.8	46.7	6.5

El retraso en la floración y la senescencia, observados frecuentemente en plantas con deficiencia de Cu (Reuter et al., 1981), pueden ser causados por elevadas concentraciones del ácido indolacético (AIA) resultante de la acumulación de ciertas sustancias fenólicas, las cuales inhiben la acción del AIA oxidasa.

La falta de Cu afecta al crecimiento reproductivo (formación de granos, semillas y frutos) mucho más que al crecimiento vegetativo. En las flores de plantas con adecuado suplemento de Cu, las anteras (que contienen polen) y los ovarios tienen mayor contenido y demanda de este nutriente. De igual forma, el polen proveniente de plantas con deficiencia de Cu no es viable (Agarwala et al., 1980). Entre las causas de esterilidad masculina se incluyen la falta de almidón en el polen y la inhibición de la liberación de estambres como resultado de problemas en la lignificación de las paredes celulares de las anteras. Jewell et al. (1988) sugiere también que el desarrollo anormal tanto del tapete como de las microesporas pueden ser la causa de la esterilidad masculina. En trigo, el efecto más marcado de la deficiencia de Cu es la reducción del crecimiento del sistema reproductivo, condición que luego se expresa en la producción de granos (**Tabla 5**).

Tabla 5. Efecto del suplemento de cobre en el crecimiento vegetativo y reproductivo de trigo en cultivo en arena (Nambiar, 1976).

Suplemento de Cu mg por vaso	Crecimiento vegetativo de la planta g por vaso	Crecimiento reproductivo de los granos g por vaso
0.0	6.7	0.0
0.1	10.5	0.0
0.4	12.9	1.0
2.0	12.7	10.5

Los síntomas típicos de la deficiencia de Cu son clorosis, necrosis, distrofia foliar y muerte descendente. Los síntomas generalmente aparecen en los tejidos de los brotes, lo que es un indicativo de la pobre distribución de Cu en plantas con deficiencia de este nutriente (Loneragan, 1981).

Los cereales deficientes en Cu tienen la apariencia de un arbusto, con la punta de las hojas enrolladas y blancas y con una reducida formación de panículas. Las espigas no se desarrollan totalmente y pueden quedarse parcialmente torcidas. Otros síntomas típicos son la reducción de la lignificación, que se asocia con brotaciones caídas y acame, principalmente en cereales, y baja resistencia a enfermedades. La deficiencia de Cu reduce drásticamente la producción de frutos y semillas como consecuencia de la esterilidad masculina inducida.

Molibdeno (Mo)

El Mo difiere del Fe, Mn y Cu, en el hecho de que está presente en las plantas como anión, principalmente en la forma más oxidada, Mo(VI), pero también como Mo(V) y Mo(IV). Además, diferente a todas las otras deficiencias de micronutrientes, la deficiencia de Mo está asociada con las condiciones de pH bajo. También es importante anotar que de todos los micronutrientes el Mo está presente en las plantas en menor concentración ($<1 \text{ mg kg}^{-1}$ de MS), sin embargo, eso es suficiente para suplir adecuadamente la planta. Solamente algunas enzimas contienen Mo en las plantas superiores. Las dos más importantes y más investigadas son la nitrato reductasa y la nitrogenasa, presente en las leguminosas noduladas. Las enzimas que contienen Mo se pueden describir como proteínas multicentro de transferencia de electrones.

El nitrato reductasa, que promueve la reducción de NO_3 a NO_2 , está presente en el citoplasma. En una enzima dímera, con tres grupos prostéticos que transfieren electrones por subunidad, flavina, hemo y Mo (**Figura 5**). Durante la reducción, los electrones son transferidos directamente del Mo al nitrato. Existe una estrecha relación entre el suplemento de Mo, la actividad de la nitrato reductasa y el crecimiento. Por lo tanto, el suplemento de Mo está íntimamente relacionado con la utilización y el metabolismo del N.

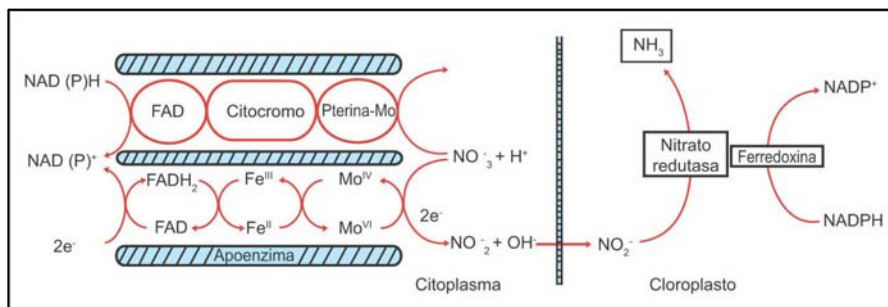


Figura 5. Modelo estructural de la nitrato reductasa con sus dos subunidades. Cada subunidad contiene tres grupos prostéticos. FAD, heme-Fe y Mo-pterin (Campbell, 1988).

Como era de esperarse, las plantas nutridas de amonio (NH_4) tienen requerimientos de Mo mucho más bajos que aquellas nutridas con NO_3 . Los síntomas de deficiencia de Mo son menos severos, e inclusive ausentes, en las plantas que reciben NH_4 , en comparación con plantas que reciben NO_3 .

La fijación biológica de N_2 es catalizada por la enzima nitrogenasa que contiene dos metaloproteínas: la proteína Mo-Fe-S y la proteína de la combinación Fe-S. El Mo de la proteína de combinación Fe-S transfiere electrones directamente para el N_2 , mientras que el Fe actúa como transmisor de electrones. Esta función de Mo en la fijación de N_2 significa que la necesidad de este micronutriente en los nódulos de las leguminosas y de las no leguminosas (por ejemplo, *Alnus glutinosa*) es muy alta. La energía requerida para la fijación de N_2 se deriva del ATP que proviene de los fotosintatos entregados por la planta hospedera (**Figura 6**).

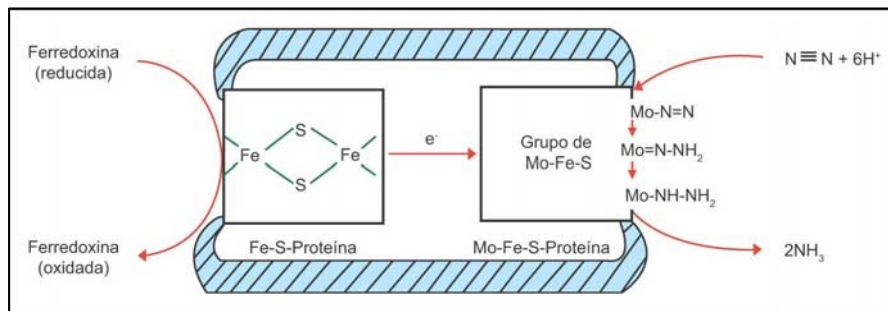


Figura 6. Modelo de la reducción de N_2 por el Mo contenido en la nitrogenasa.

Las plantas con deficiencia de Mo muestran un aumento de compuestos solubles de N, como amidas, y la actividad de la ribonucleasa, en cuanto a las concentraciones de proteínas, se reduce indicando que el Mo está envuelto en la síntesis de estos compuestos. Este papel en la síntesis de proteínas puede ser el responsable del efecto directo del Mo sobre la concentración de la clorofila, la estructura de los cloroplastos y el crecimiento. Los síntomas de deficiencia de Mo difieren entre especies vegetales, pero los síntomas típicos son el punteado intervenal, la clorosis marginal de las hojas más viejas y enrollamiento hacia arriba de los márgenes de las hojas. A medida que la deficiencia progresa, aparecen manchas necróticas en las puntas y los márgenes de las hojas, las cuales se asocian con altas concentraciones de nitrato en el tejido. Quizá el ejemplo más conocido de esta deficiencia aparece en la coliflor, en la cual el tejido foliar no se forma adecuadamente y en casos extremos solamente se forman las nervaduras de las hojas. Por esta razón, la deficiencia de Mo en este cultivo se conoce como cola del látigo.

Algunos aspectos del papel del Mo en las plantas todavía no se entienden bien. En varios cultivos la deficiencia de Mo parece afectar más la fase reproductiva que el crecimiento vegetativo. En maíz con deficiencia de Mo la floración se retrasa, una buena cantidad de flores no se abre y se reduce la formación de polen, tanto en tamaño como en viabilidad

(Agarwala et al., 1979). De igual manera, la pobre y tardía floración y la menor viabilidad del polen pueden también explicar la reducción de la formación de frutos de las plantas de melón con deficiencia de Mo cultivadas en suelos ácidos (Gubler et al., 1982 citados por Römheld y Marschner, 1991).

Existen varios cambios metabólicos que no son tan fáciles de explicar en términos de funciones conocidas del Mo. Por ejemplo, la resistencia a bajas temperaturas se reduce en plantas deficientes en este micronutriente (Vunkova-Radeva et al., 1988). Cuando se presenta deficiencia de Mo en los granos de maíz, el riesgo de brotación prematura aumenta y este efecto se acentúa con la aplicación de N (Tanner, 1978). Al parecer el Mo es un componente del aldehído oxidasa que participa en la síntesis de ácido abscísico (Leydecker et al., 1995). Cuando existe deficiencia de Mo, particularmente con alto suplemento de N, se bloquea la síntesis de este ácido.

Zinc (Zn)

En contraste con el Fe, Mn, Cu y Mo, el Zn es un elemento de transición que no está sujeto a cambios de valencia y está presente en las plantas solamente con Zn(II). El elemento funciona principalmente como catión divalente en metaloenzimas, algunas de las cuales ligan las enzimas y sus correspondientes sustratos, mientras que en otros casos, el Zn forma complejos tetrahídricos con el N y el O, y particularmente ligados de S en una variedad de compuestos orgánicos.

Las plantas superiores tienen pocas enzimas que contienen Zn como la alcohol dehidrogenasa, anhidrasa carbónica (AC) y RNA polimerasa. Sin embargo, existen muchas enzimas que son activadas por el Zn. Aun cuando los cambios provocados por la deficiencia de Zn en el crecimiento y desarrollo de las plantas son bastante complejos, existen algunos cambios que son típicos y que se relacionan con las funciones de este micronutriente en reacciones o en pasos específicos de las funciones metabólicas. Estos cambios inducidos en el metabolismo de la planta incluyen efectos sobre los carbohidratos, proteínas, auxinas y daños de la integridad de las membranas.

Muchas enzimas dependientes del Zn actúan en el metabolismo de los carbohidratos en especial en las hojas. Cuando ocurre la deficiencia de Zn, la actividad de AC disminuye acentuadamente. Esta enzima está localizada en el citoplasma de los cloroplastos y puede facilitar la transferencia de CO_2/HCO_3 para la fijación fotosintética de CO_2 . Como lo demuestra la muy baja tasa de fotosíntesis en el citosol de las células del mesófilo de las plantas C4, y posiblemente también de las plantas C3, AC es de gran importancia para garantizar una alta tasa de fotosíntesis. Dos otras enzimas también son afectadas por la deficiencia de Zn y también están presentes en los cloroplastos y en el citoplasma. Estas son la fructosa 1.6 difosfato, que regula los azúcares C6 en el cloroplasto y en el citoplasma, y la aldolasa, que promueve la transferencia de los fotosintatos C3 de los cloroplastos al citoplasma, y dentro del citoplasma controla el flujo de metabolitos vía procesos glicolíticos. En todos los casos, la actividad de estas enzimas se deprime como efecto de la deficiencia de Zn, pero a pesar de esta reducción la tasa de fotosíntesis no es afectada considerablemente y los almidones y azúcares frecuentemente se acumulan en

plantas deficientes en Zn. En consecuencia, se puede concluir que los cambios en el metabolismo de los carbohidratos inducidos por la deficiencia de Zn no son fundamentalmente responsables por el retraso en el crecimiento y tampoco por los síntomas visibles de la deficiencia de este micronutriente.

La alteración del metabolismo de la auxina, particularmente del ácido indolacético (AIA), está estrechamente relacionada con los síntomas de deficiencia de Zn como crecimiento retardado y “hojas pequeña”, es decir, inhibición en la elongación de los internodos y reducción del tamaño de la hoja. La forma cómo funciona el Zn en el metabolismo de las auxinas no está completamente clara; pero parece probable que el triptófano, el cual requiere de Zn para su formación, sea el precursor en la biosíntesis del AIA. De todas maneras, cuando se da la deficiencia de Zn, no solo que existe menos AIA sintetizado, sino que éste se ve sujeto a una mayor degradación oxidativa (**Figura 7**).

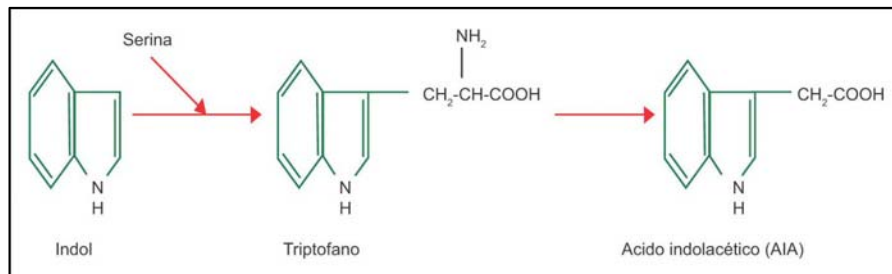


Figura 7. Esquema que muestra la probable dependencia de la síntesis del AIA en el abastecimiento de Zn.

La deficiencia de Zn está íntimamente relacionada con el metabolismo del N. Cuando se suprime el Zn, la concentración de proteínas disminuye y aumenta la de los aminoácidos. Al volver a proveer el Zn, rápidamente se induce la síntesis de proteínas. Este efecto de la deficiencia de Zn al inhibir la síntesis de proteínas, es principalmente el resultado de la disminución del ácido ribonucleico (ARN). Esto último es atribuido a la actividad más baja de la Zn polimerasa, a una menor integridad estructural de los ribosomas y a una mayor degradación del ARN. La fuerte disminución del crecimiento como consecuencia de la inhibición en la formación de proteínas (bajo una deficiencia de Zn) resulta a la vez en un consumo más bajo de carbohidratos lo que conduce a una disminución de la fotosíntesis y propicia una mayor producción de radicales de oxígeno, los cuales al no ser removidos promueven síntomas más fuertes de la deficiencia de Zn, particularmente bajo alta intensidad luminosa.

La isoenzima superóxido dismutasa (SOD o Cu-Zn-SOD), la cual contiene Zn, desempeña un importante papel en la remoción de los radicales superoxidados (O_2^-), y por lo tanto en la protección de las membranas y las proteínas contra la oxidación (**Figura 8**). El Zn controla la generación de radicales tóxicos de O_2 al interferir en la oxidación del NADPH, como también en la remoción de radicales de O_2 por su rol en la enzima Cu-Zn-SOD. Al sufrir una deficiencia de Zn, la generación de O_2^- aumenta y se produce un aumento típico de la permeabilidad de la membrana plasmática a medida que

los radicales tóxicos de O_2^- libres rompen los dobles enlaces de los ácidos grasos poli-insaturados y los fosfolípidos de las membranas. Esto lleva a una pérdida de azúcares, aminoácidos y potasio (K). El aumento de la oxidación de lípidos en las hojas lleva a la destrucción de la clorofila, necrosis y crecimiento atrofiado producto de la oxidación del AIA, particularmente bajo una alta intensidad luminosa (Marschner y Cakmak, 1989; Cakmak, 2000).

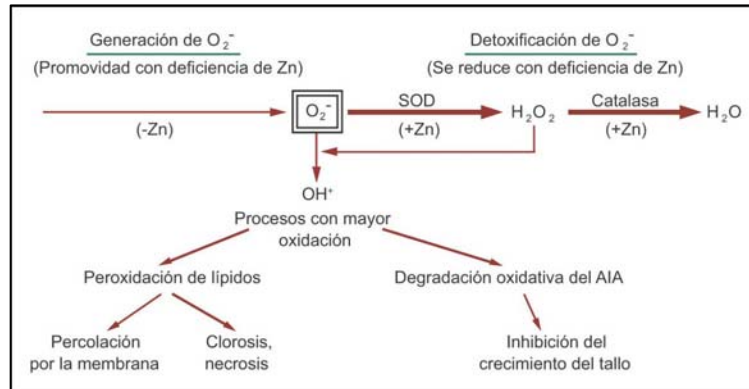


Figura 8. Intervención de Zn en la detoxificación de los radicales de superóxido y los efectos de los radicales libres de oxígeno en la función de la membrana y el metabolismo del AIA (Marschner, 1995).

Existen cada vez más evidencias de que el Zn, al mantener la estructura e integridad de la membrana y el control de la permeabilidad; también protege la planta contra varios agentes patógenos. En plantas con deficiencia de este micronutriente, las membranas pierden sus características de permeabilidad de tal modo que los carbohidratos y los aminoácidos son liberados, atrayendo agentes patógenos e insectos tanto hacia las raíces y nuevos brotes.

Las concentraciones críticas típicas para deficiencia de Zn en los tejidos se encuentran entre 15 mg kg^{-1} y 30 mg kg^{-1} y pueden ser mayores en plantas con alto contenido de P. Los síntomas visuales más característicos en dicotiledóneas son los internodios cortos y la disminución de la expansión foliar (hojas pequeñas). En las monocotiledóneas se forman franjas cloróticas en ambos lados de la nervadura central; las cuales, posteriormente, se tornan necróticas.

La disminución del crecimiento y especialmente la necrosis de hojas viejas en las plantas deficientes de Zn se intensifica con alta intensidad luminosa. En los árboles, el lado más expuesto a la luz del sol se ve particularmente afectado, indicando la intervención de radicales superoxidados (Marschner y Cakmak, 1989; Cakmak, 2000). El Zn también es requerido para el crecimiento generativo y la viabilidad del polen es altamente dependiente de un adecuado suplemento de este nutriente (Sharma et al., 1990).

Boro (B)

El B es el menos entendido de todos los nutrientes, a pesar de que, en términos molares, las dicotiledóneas lo requieren en mayores cantidades que otros micronutrientes. Parece que no es requerido por hongos o bacterias y no existe evidencia que sea un activador o un constituyente de alguna enzima. La deficiencia de B es relativamente fácil de inducir y los síntomas aparecen rápidamente junto con los cambios peculiares en la actividad metabólica. Estos cambios se han investigado a través de los años y las funciones en las que se piensa que participa el B incluyen el transporte de azúcares, lignificación de la pared celular, estructura de la pared celular, metabolismo de los carbohidratos, metabolismo del ARN, respiración, metabolismo del AIA, metabolismo de los fenoles, función de la membrana, fijación de N₂, metabolismo de ascorbato y disminución de la toxicidad del Al. Existe evidencia creciente de que algunos de estos efectos son los que Marschner (1995) describió como efectos secundarios originados por la falta de B en la pared celular, en la membrana o en la interfase de la membrana plasmática con la pared celular.

Cantidades sustanciales de B pueden estar presentes en la pared celular. Una función primaria de este nutriente en la pared celular se refleja en un cambio completo de la composición química y de la ultraestructura de los tejidos deficientes de B. Tan rápido como 3 a 6 horas después de la interrupción del abastecimiento de B ocurre un engrosamiento de la pared celular caracterizado por depósitos irregulares de agregados vesiculares, intercalados con materiales membranosos en los ápices de las raíces. El hecho de que el B juega un papel importante en las paredes celulares fue establecido por Kobayashi et al. (1996), quienes aislaron en las plantas un complejo polisacárido péptico que contiene B (boro-ramnogalacturona II, RG II). Se descubrió que la B-RG II está compuesta por ácido bórico y dos cadenas de polisacáridos pépticos enlazados por medio del di-éster borato, formando una red de polisacáridos pépticos en las paredes celulares. Al parecer, éste es el modo exclusivo para la fijación de los polisacáridos en las paredes celulares y está presente en todas las plantas superiores.

Existen más evidencias de que el B desempeña un importante papel en la función de la membrana plasmática. En tejidos deficientes en B, la actividad de la enzima ATPasa, ligada a la membrana plasmática y la tasa de absorción de iones, disminuyen. Las membranas presentan fugas, pero pueden ser rápidamente restauradas por el abastecimiento de este nutriente. Este efecto de la deficiencia de B en la reducción de la actividad de la membrana plasmática puede estar relacionado a los cambios en el metabolismo de los fenoles en la pared celular asociados con esta deficiencia. En condiciones de deficiencia de B, la ruta de la pentosa fosfato, y no la de la glicólisis, es la que se torna predominante en la degradación de carbohidratos, llevando a la formación de compuestos fenólicos (y triptófano) por la vía del ácido shiquímico. La consecuente acumulación de fenoles y el aumento de la actividad de la polifenil oxidasa conducen a la formación de compuestos intermedios altamente reactivos, tales como las quinonas. Estos compuestos, y también los fenoles foto activados, son altamente efectivos en la producción de radicales superoxidados, que son potencialmente capaces de dañar las membranas mediante la peroxidación de lípidos.

Un ejemplo práctico que muestra como la calidad de un cultivo y su productividad pueden ser perjudicadas por la deficiencia de B que afecta el metabolismo de la planta, lo mostraron Shelp et al. (1992). Estos investigadores consiguieron demostrar que el sabor desagradable del brócoli cultivado con deficiencia de B era causado por el aumento del contenido del indolmetilglucosinolato (**Tabla 6**). Este compuesto es un derivado de triptófano, un producto secundario de la vía del ácido shiquímico, que aumenta extremadamente cuando existe deficiencia de B como se muestra en la **Figura 9**.

Tabla 6. La acumulación de glucosinolatos (aceites de mostaza) en hojas jóvenes de brócoli (*Brassica oleraceae* var. *Itálica*) con deficiencia de boro (Shelp et al., 1992).

Suministro de B	----- Contenido de aceites de mostaza ($\mu\text{g g}^{-1}$ PS) -----	
	Cultivos Baccus	Cultivos Commander
-B	7.2	1.7
+B	1.3	0.8

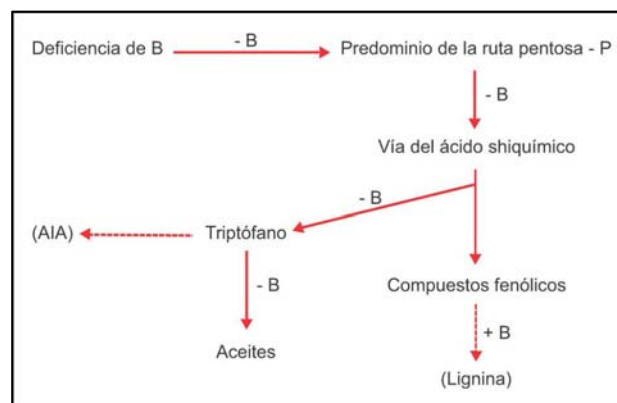


Figura 9. Diagrama de la formación de aceites de mostaza en relación al metabolismo secundario promovido por la deficiencia de B.

La intervención del B en la germinación del polen y en el crecimiento del tubo polínico son particularmente importantes para la producción de los cultivos. Ambos procesos se inhiben severamente cuando existe deficiencia de B. Son necesarias altas concentraciones de B para promover el crecimiento del tubo polínico en el estigma y en el estilo, esto se logra por la desactivación fisiológica de la calosa mediante la formación de borato de calosa en la interfase del tubo polínico con el estilo (Lewis, 1980). Este alto requerimiento de B para el crecimiento generativo fue observado por varios autores y un ejemplo que muestra el efecto del B sobre el crecimiento vegetativo y varios parámetros de crecimiento reproductivo del trébol rojo se presenta en la Tabla 7 (Sherell, 1983).

Tabla 7. Efecto del suplemento de B sobre el crecimiento vegetativo y sobre varios parámetros del crecimiento reproductivo (Sherell, 1983).

Aplicación de B	Peso seco de brotaciones	Flores	Semillas	Producción de semillas
mg kg ⁻¹ de suelo	g maceta	----- N° maceta ⁻¹ -----		mg maceta ⁻¹
0.0	12.8	0	0	0
0.25	13.0	6	0	0
0.5	12.6	13	0	0
1.0	12.3	37	7	430
2.0	12.3	37	20	1 190
4.0	8.7	34	12	740

La importancia del abastecimiento adecuado de B para que ocurra la infección de micorriza en plántulas de cítricos puede deducirse del trabajo de Dixon et al. (1989). Al parecer el B actúa por medio de alteraciones del metabolismo de los fenoles, específicamente en el reconocimiento del huésped en el establecimiento de la simbiosis.

Las especies de plantas varían en sus requerimientos de B. Las plantas productoras de látex, como la amapola (*Papaver*) y el diente de león (*Taraxacum*), presentan valores de 80-100 mg kg⁻¹; las dicotiledóneas de 20-70 mg kg⁻¹ y las monocotiledóneas de 5-10 mg kg⁻¹. Estas diferencias probablemente se relacionan con las diferencias en la composición de la pared celular. En muchos cultivos donde la movilidad de B dentro de la planta es baja, las hojas jóvenes y los brotes terminales muestran un crecimiento retardado o necrosis. Los internodos son más cortos y las láminas foliares se deforman. El diámetro de los tallos y pecíolos se incrementa y esto puede llevar a la quebradura del tallo, como sucede en el apio. En la lechuga, los síntomas típicos de deficiencia de B se presentan como áreas acuosas y márgenes quemados en las hojas. En remolacha azucarera los síntomas se presentan como pudrición de la corona y del corazón del tubérculo y necrosis de las áreas meristemáticas que pueden facilitar el ingreso de infecciones. La deficiencia de B aumenta la caída de botones florales, flores y frutos en desarrollo y no se establecen los frutos y las semillas.

Cloro (Cl)

El Cl es un nutriente excepcional en las plantas. Por ser generalmente requerido en muy bajas concentraciones puede clasificarse como un micronutriente, pero es común que se presente en los tejidos de las plantas en concentraciones mucho mayores, semejantes a las que normalmente serían asociadas con los macronutrientes. Esto es un reflejo de la amplia distribución de Cl en la naturaleza. De hecho, cuando Broyer et al. (1954) demostraron que el Cl era un elemento esencial para las plantas fueron necesarias medidas extremas para evitar contaminaciones. A pesar de las altas concentraciones de Cl en el tejido de casi todas las plantas, el requerimiento para el crecimiento óptimo de la mayoría es mucho más bajo (100-200 mg kg⁻¹).

La intervención como cofactor para activar el fraccionamiento de la molécula del agua en el foto-sistema II (FS II) es la función más conocida del Cl. Ha sido más fácil demostrar la necesidad del Cl en el FS II utilizando fragmentos de cloroplasto que con experimentos con cloroplastos intactos aislados de plantas con deficiencia de este nutriente. Esto probablemente sucede por la rigurosa regulación de la concentración de Cl en los cloroplastos in vivo, por lo que se torna difícil obtener cloroplastos con deficiencia de este micronutriente (Römheld y Marschner, 1991). El Cl puede afectar el crecimiento de las plantas indirectamente por intermedio de la regulación estomatal, como ión contrario del K^+ . La acción del Cl, en lugar de malato, es de particular importancia para las plantas en las cuales los cloroplastos de las células guardianes de los estomas no están presentes, o tienen desarrollo incipiente, como la cebolla o el coco. En estas especies, la inhibición del crecimiento por deficiencia de Cl parece ser causada por una disminución del control del cierre estomatal durante el estrés por sequía. Las plantas de kiwi también presentan requerimientos muy altos de Cl, que parecen estar relacionados con el uso preferencial de este micronutriente en lugar de aniones orgánicos para el balance de las cargas (Buwalda y Smith, 1991). El papel del Cl en el balance de cargas es probablemente la razón de la respuesta de estas especies a aplicación de este micronutriente. Otros efectos del Cl que promueven el crecimiento de la planta pueden proceder de la acción del Cl en la supresión de enfermedades, como la mancha gris en las hojas de palma de coco, el mal del pie en el trigo (Römheld y Marschner, 1991).

Los síntomas típicos de deficiencia de Cl incluyen la caída de las hojas, enrollamiento de los folíolos, bronceamiento y clorosis similares a la deficiencia de Mn y severa inhibición del crecimiento radicular (Bergmann, 1992). Para una revisión detallada del Cl como nutriente ver Xu et al., 2000.

Níquel (Ni)

Hasta hace muy poco solamente se consideraban los efectos tóxicos del Ni en la nutrición de las plantas. Existió especial interés por entender porqué ciertas especies de plantas eran capaces de tolerar las altas concentraciones de Ni presentes en suelos de serpentina. Sin embargo, Dixon et al. (1975) descubrieron que la ureasa de la *Canavalia ensiformis* L. era una metalo-proteína que contiene Ni. Como se muestra en una revisión hecha por Asher (1991), este descubrimiento elevó al Ni a la condición de nutriente funcional. Shimada y Ando (1980), citados por Asher (1991), trabajando con plantas de tomate y soya con bajo contenido de Ni, pudieron demostrar que existe una acumulación de urea en los tejidos, conjuntamente con el desarrollo de necrosis en la punta de la hoja. En plantas de soya con bajo contenido de Ni, dependientes de la fijación de N_2 o abastecidas con NO_3 y NH_4 , se encontraron concentraciones extremadamente altas de urea en la punta de las hojas, situación que se evitó con la aplicación de Ni (Eskew et al., 1983; Eskew et al., 1984). A partir de este y otros experimentos similares, fue posible concluir que el Ni es un elemento esencial, puesto que se demostró su función en la actividad de la ureasa. No existió ninguna evidencia de que la falta de Ni redujera la producción o viabilidad de semillas.

La confirmación final de que el Ni es un nutriente esencial para las plantas se logró con el trabajo de Brown y sus colaboradores (Brown et al., 1987a), quienes fueron capaces de demostrar que el Ni es requerido para la viabilidad de las semillas de cebada. Se cultivaron plantas de cebada por tres generaciones en un medio nutritivo sin Ni. Las semillas producidas presentaron concentraciones extremadamente bajas de este micronutriente y el porcentaje de germinación se redujo linealmente en relación a las concentraciones de Ni que estaban por debajo del nivel crítico de $100 \mu\text{g kg}^{-1}$. La viabilidad de las semillas deficientes de Ni no pudo restablecerse con la inmersión en soluciones con Ni, demostrando que este micronutriente es esencial para el desenvolvimiento normal de las plantas madre, y por lo tanto, para que se complete el ciclo de vida de la planta de cebada. Los autores también lograron inducir síntomas de deficiencia de Ni en trigo, avena y cebada mostrando clorosis intervenal semejantes a las provocadas por la deficiencia de Fe, Mn, Zn, y Cu (Brown et al., 1987b).

La deficiencia de Ni en plantas cultivadas en el campo solamente se ha reportado una sola vez en árboles de nuez pecano en el sureste de los Estados Unidos. Los árboles presentaron hojas pequeñas en forma de caparazón (oreja de ratón) y la madera se tornó quebradiza (Wood et al., 2003).

Bibliografía

- Asher, C.J. 1991. Beneficial elements, functional nutrients and possible new essential elements. In: Mortvedt, J.J., F.R. Cox, L.M. Shuman, R.M. Welsh. (Ed.). *Micronutrients in Agriculture*. Madison: Soil Science Society of America 2:703-723.
- Bergmann, W. 1992. *Nutritional Disorders of Plants: development, visual and analytical diagnosis*. Stuttgart: Gustav Fisher Verlag, 741 p.
- Brown, P.H., R.M. Welch, and E.E. Cary. 1987a. Nickel: a micronutrient essential for higher plants. *Plant Physiol.* 85:801-803.
- Brown, P.H., R.M. Welch, E.E. Cary, and R.T. Checkai. 1987b. Beneficial effects of nickel on plant growth. *Plant Nutr.* 10:2125-2135.
- Broyer, T., A.B. Carlton, C.M. Johnson, and P.R. Stout. 1954. Chlorine – a micronutrient element for higher plants. *Plant Physiol.* 29:526-532.
- Buwalda, J.G. and G.S. Smith. 1991. Influence of anions on the potassium status and productivity of kiwifruit (*Actinidia deliciosa*) vines. *Plant Soil.* 133: 209-218.
- Dixon, N.E., C. Gazola, R.L. Blakeley, and B. Zerner. 1975. Jack bean urease (EC 3.5.1.5), a metalloenzyme. A simple biological role for nickel?. *J. Am Chem. Soc.* 97:4131-4133.
-

-
- Dixon, R.K., H.E. Garrett, and G.S. Cox. 1989. Boron fertilization, vesicular-arbuscular mycorrhizal colonization and growth of citrus. *Citrus jambhiri* Lash. *J. Plant Nutr.* 12:687-700.
- Eskew, D.L., R.M. Welch, and E.E. Cary. 1983. An essential micronutrient for legumes and possibly all higher plants. *Science.* 222:621-623.
- Eskew, D.L., R.M. Welch, and W.A. Norwell. 1984. Nickel in higher plants. Further evidence for an essential role. *Plant Physiol.* 76:691-693.
- Kobayashi, M., T. Matoh, and J. Azuma. 1996. Two chains of rhamnogalacturonan II are cross linked by borate-diol ester bonds in higher plant cell walls. *Plant Physiol.* 110:1017-1020.
- Lewis, D.H. 1980. Are there any inter-relations between the metabolic role of boron, synthesis of phenolic phytoalexins and the germination of pollen?. *New Phytol.* 84:261-270.
- Marschner, H. 1995. *Mineral Nutrition of Higher Plants.* New York: Academic Press. 2:889.
- Romheld, V. and H. Marschner. 1991. Functions of micronutrients in plants. In: Mortvedt, J.J., F.R. Cox, L.M. Shuman, R.M. Welch. (Ed.). *Micronutrients in Agriculture.* Madison Wisconsin, USA: SSSA. 2:297-328.
- Shelp, B.J., V.I. Shattuck, D. McLellan, and L. Lin. 1992. Boron nutrition and the composition of glucosinolates and soluble nitrogen compounds in two broccoli (*Brassica oleracea* var. *Italica*) cultivars. *Can. J. Plant. Sci.* 72:889-899.
- Sherell, C.G. 1983. Effect of boron application on seed production of New Zealand herbage legumes. *N.Z. J. Exp. Agric.* 11:113-117.
- Wood, B.W., C.C. Relly, and Nyczepir. 2003. Nickel corrects mouse-ear. *The Pecan Grower.* 14:3-5.
- Xu, G., H. Mangan, J. Tarchitzky, and U. Kafkafi. 2000. Advances in chloride nutrition of plants. *Advances in Agronomy.* 68:97-150.
-