

NUTRICION MINERAL DE LAS PLANTAS: AVANCES Y APLICACIONES¹

Marco V. Gutiérrez*

RESUMEN

Una revisión de los avances científicos más relevantes en el campo de la nutrición mineral de las plantas, con algunas aplicaciones a las ciencias agrícolas, es presentada. Se incluyen los descubrimientos más recientes en los campos de las relaciones hídricas y la translocación por el floema, y su impacto sobre el entendimiento de los procesos nutricionales de las plantas. Se hace énfasis en la economía nutricional a nivel de la planta completa, abarcando los órganos vegetativos más importantes de las plantas superiores: hojas, tallos y raíces.

ABSTRACT

Mineral plant nutrition: Applications and advances. A revision is presented of the most relevant scientific advances in the field of mineral plant nutrition, with some applications to the agricultural sciences. The most recent discoveries in the fields of water relations and phloem translocation are included with its impact on our understanding of plant nutritional processes. Emphasis is made on the nutritional economy of the whole plant, considering the most important vegetative organs of higher plants: leaves, stems and roots.

LOS NUTRIMENTOS ESENCIALES

Los nutrimentos minerales esenciales para las plantas son aquellos: a) necesarios para la ocurrencia de un ciclo de vida completo, b) involucrados en funciones metabólicas o estructurales en las cuales no pueden ser sustituidos, y c) cuya deficiencia se asocia a síntomas específicos (aunque no inconfundibles).

Los minerales esenciales incluyen: a) C, H, O, N y S (principales constituyentes de la materia orgánica), b) P, B y Si (esterificados con alcoholes en las plantas), c) K, Na, Mg, Ca, Mn y Cl (absorbidos como iones de la solución del suelo), y d) Fe, Cu, Zn y Mo (absorbidos como iones o quelatos). La adición más reciente al grupo de minerales esenciales es el Niquel (Welch 1981, 1995), involucrado en el metabolismo de la urea y de los ureidos, la absorción de Fe, la viabilidad de las semillas, la fijación de N y el crecimiento reproductivo.

El diagnóstico del estado nutricional de las plantas se ha basado tradicionalmente en el análisis químico de suelos y tejidos vegetales. El desarrollo de métodos de diagnóstico basados en procesos fisiológicos (actividad enzimática o niveles de metabolitos secundarios), o en el muestreo de los fluidos de los tejidos vasculares está aún en su infancia. Algunas técnicas fisiológicas basadas en la inyección de fluidos han sido olvidadas o escasamente aplicadas en el diagnóstico y la corrección del estado nutricional de las plantas.

LAS HOJAS

Las hojas y sus partes (pecíolos, láminas, fluidos) representan la inversión de los recursos nutricionales de las plantas en procesos fisiológicos directamente ligados a las tasas de intercambio gaseoso (asimilación fotosintética del CO₂, transpiración). La composición química típica de la materia seca de una hoja puede ser: 60% Carbohidratos, 25% Proteínas, 5% Lípidos y 10% Minerales. El destino fisiológico de estos minerales es variado, y depende de las relaciones fuente-sumidero y de la especificidad de

1/ Documento expuesto en el II Congreso Nacional de Suelos. Julio, 1996. San José, Costa Rica.

* Estación Experimental Fabio Baudrit, Universidad de Costa Rica. Alajuela, Costa Rica.

las funciones desempeñadas por cada mineral. La distribución de los asimilados orgánicos y de los minerales en las plantas parece estar determinada por la siguiente jerarquía fisiológica:

- 1) las semillas
- 2) los frutos carnosos, los meristemos y las hojas
- 3) el cambium
- 4) las raíces, y
- 5) el almacenamiento.

La demanda de nutrimentos por parte de las hojas cambia durante el ciclo de vida, y muestra una relación estrecha con la tasa y las características del crecimiento. La longevidad de las hojas está fuertemente determinada por el estado fisiológico de las plantas en el momento de su producción. La aplicación de nutrimentos en función de la demanda (una consecuencia del ciclo fenológico) debería constituir la base de la fertilización científica de los cultivos.

Los recursos nutricionales limitados de una planta se invierten en actividades fisiológicas (crecimiento vegetativo, crecimiento reproductivo, defensa) que compiten entre sí por esos recursos. La manera en que estos recursos son distribuidos determina la supervivencia de los individuos. La identificación de un indicador confiable del presupuesto de recursos de las plantas apenas empieza, aunque los mejores candidatos parecen ser el C, el N y el agua.

Por ejemplo, del total de N de una hoja C_3 , solo el 23% es no-cloroplástico, 19% es invertido en la captura de luz, 26% en la fijación enzimática de CO_2 , 23% en procesos biosintéticos y energéticos, y solo 7% es N estructural. Por lo tanto, la tasa fotosintética y su expresión final, o sea el crecimiento de las plantas, es altamente dependiente de la concentración de N en las hojas. Las especies C_3 y C_4 difieren sustancialmente en la respuesta de la fotosíntesis a la concentración de N foliar.

Los nutrimentos ascienden al follaje originalmente por el xilema (parte del apoplasto). En órganos subterráneos, el apoplasto mantiene la continuidad con el agua del suelo. Abundantes estudios demuestran, sin embargo, que la corriente de transpiración no es indispensable para llevar los minerales al follaje (Tanner y Beevers 1990). El xilema es la vía principal para el transporte de agua (y sus solutos) en las plantas, pero no la única.

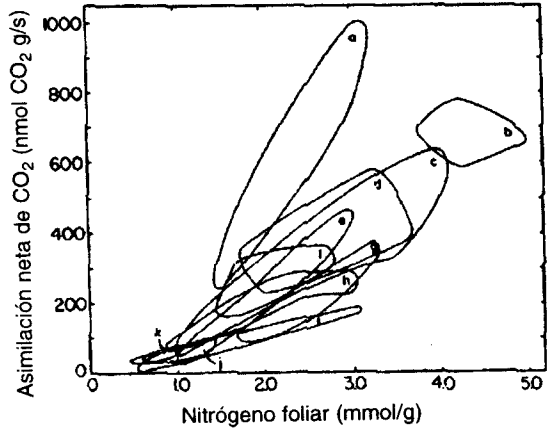


Fig. 1. Asimilación del CO_2 en función del contenido de nitrógeno foliar en una variedad de especies C_3 (33 especies, grupos b a k) y C_4 (11 especies, grupo a) (Field, C. y Mooney, H.A. 1986. The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. In On the economy of plant form and function. Ed. by T.J. Giunish. Cambridge Univ. p. 25-55).

Las transferencias floema-xilema, coordinadas por las células parenquimáticas asociadas a los tejidos de transporte, probablemente juegan un importante papel en la distribución interna de los minerales.

Los nutrimentos acarreados por la corriente de transpiración se acumulan (se separan del agua) en sitios específicos dentro de las hojas, no en los estomas. Estos sitios, de descubrimiento reciente, se han identificado en las terminaciones de las venas, los hidátodos, la superficie interior de las células del mestoma, y en las células fusiformes de los bambúes. A partir de estos puntos de acumulación, los minerales son probablemente translocados en el floema (Canny 1995).

Existe abundante evidencia de que las células parenquimáticas situadas a lo largo y en las terminaciones de los vasos del xilema, y de los tubos cribosos del floema (células compañeras) gobiernan la translocación de solutos en las venas, los pecíolos, los tallos, y las raíces principales (van Bel 1995). Las variaciones en el metabolismo celular y en la organización intercelular del parénquima asociado a estos canales de translocación, conduce a diferentes estrategias de distribución del C y del N, que a su vez parecen estar relacionadas con la forma de crecimiento y su ámbito de adaptación.

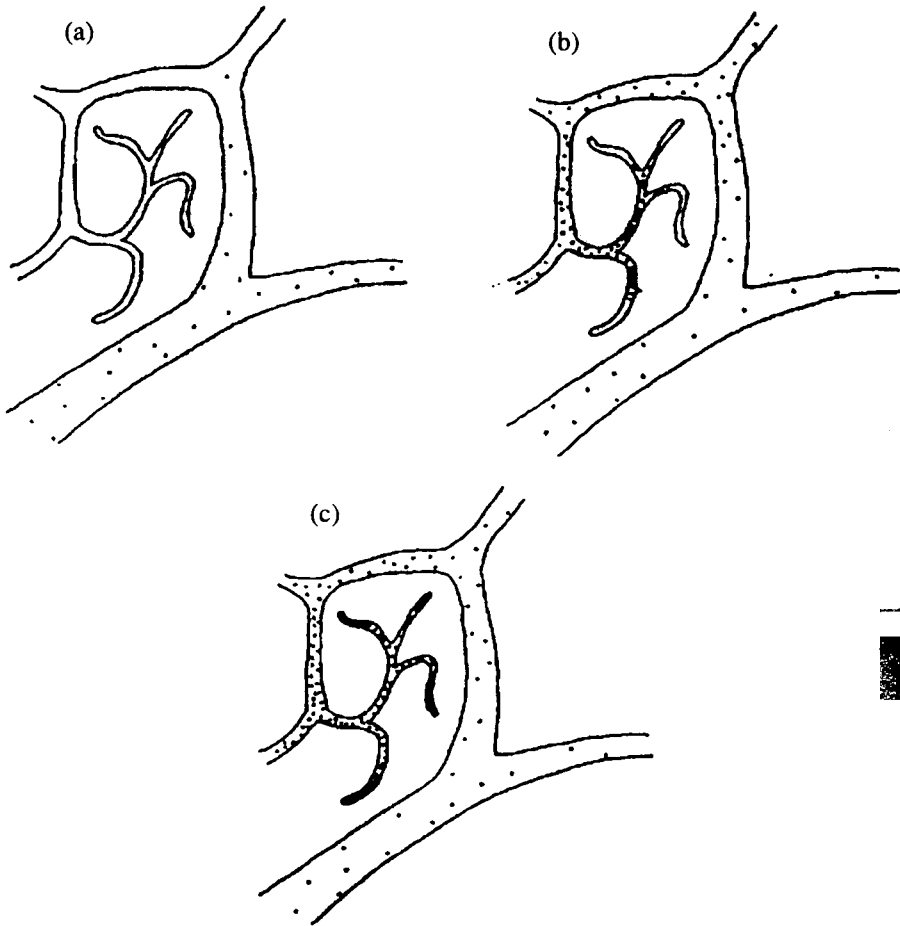


Fig. 2. Acumulación de solutos marcados en las traqueidas terminales de las venas en hojas de plantas de soja después de la introducción del marcador a través de un pecíolo cortado (Canny, M.J. 1993. The transpiration stream in the leaf apoplast: water and solutes. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* 341:87-100).

Como resultado de este, hasta recientemente, ignorado evento, el xilema se convierte en un sistema osmótico en el que tanto la magnitud del flujo volumétrico de la savia como la composición química de la misma tienen efectos fisiológicos importantes. Otra consecuencia de esta insospechada actividad es la posibilidad de que el xilema realmente funcione a tensiones menores que las requeridas por la teoría de la tensión-cohesión. De nuevo, el parénquima asociado a los canales de translocación (los tejidos accesorios del hidrosistema de Braun 1984) probablemente participan en la coordinación de las

relaciones hídricas y del funcionamiento integrado del xilema y del floema.

Desde el punto de vista del diagnóstico nutricional de las plantas, las hojas son de enorme utilidad. Por un lado, la relación entre el contenido de nutrientes en los tejidos (foliares) y el rendimiento es claro. Representa el fundamento científico del análisis químico de los tejidos para diagnosticar el estado nutricional de las plantas.

Se requiere de investigación previa para determinar la reacción del rendimiento ante cambios en la concentración de nutrientes en los tejidos. El significado fisiológico y la manipulación del

“consumo de lujo” (almacenamiento de minerales) puede ser explorado con el fin de manejar las reservas nutricionales de las plantas. Además de las láminas foliares, otros tejidos y órganos vegetales (pecíolos, flores, semillas) han sido utilizados con éxito para diagnosticar el estado nutricional de las plantas con propósitos variados.

Otros aspectos de la fisiología de las hojas pueden explotarse en nutrición mineral, principalmente las posibilidades de realizar diagnóstico bioquímico utilizando la actividad de algunas enzimas foliares, o cambios en la concentración de metabolitos secundarios. Algunas pruebas bioquímicas comúnmente mencionadas como de utilidad para fines de diagnóstico se incluyen en el Cuadro 1.

Cuadro 1. Pruebas bioquímicas útiles para fines de diagnóstico de los principales nutrientes.

Elemento	Prueba bioquímica
Nitrógeno	Nitrato reductasa Aminoácidos
Fósforo	Fosfatasa Arginina
Potasio	Putrescina y otras aminas Triptófano quinasa Triptofanasa Acetotioquinasa
Magnesio	Piruvato quinasa Catalasa Fenoloxidasa Aminas
Hierro	Fosfatasa Peroxidasa Catalasa Fenoloxidasa
Cobre	Polifenoloxidasa Acido ascórbico oxidasa Plastocianina
Manganeso	Peroxidasa Fenilalanina amonio liasa
Zinc	Anhidrasa carbónica Ribonucleasa
Molibdeno	Nitrato reductasa

Un componente importante del presupuesto de recursos de las plantas es la pérdida de minerales a través de procesos de lixiviación y de volatilización en las superficies de los tejidos

(Tukey 1970). La lixiviación es una consecuencia de la acción de sustancias acuosas como la lluvia, el rocío y la neblina. Muchos autores han reportado menores contenidos de “cenizas” en plantas creciendo en ambientes y estaciones húmedas, comparadas con plantas que crecen en ambientes secos o en invernaderos. Otros procesos fisiológicos como la gutación no parecen representar una fuente importante de remoción de minerales (Klepper y Kaufman 1966), en vista de que a su paso por los hidátodos, el fluido del xilema es despojado de sus solutos por la acción del epitema (parénquima “de rapiña”), que representa la última oportunidad de las hojas para extraer los nutrientes de la savia.

Aunque la importancia de la absorción foliar de agua a través de tricomas especializados es reconocida en algunas especies, (bromelias del género *Tillandsia*, por ejemplo, la capacidad de las hojas de las plantas (cultivadas) para humedecerse y realizar absorción foliar de agua y solutos es aún debatida. La evidencia a favor de un papel activo de las hojas en la captura de agua y minerales es considerable, y abundantes estudios agronómicos indican que las hojas pueden actuar como superficies para la absorción de fertilizantes foliares y productos sistémicos. La efectividad varía con la especie y las sustancias involucradas, y la duración del proceso de absorción fluctúa en un amplio rango que va desde pocas horas (absorción de urea por hojas de piña) a varios días (30 para la completa absorción de P por hojas de caña de azúcar).

Contrario a la mayoría de las suposiciones, el grosor de la cutícula no parece ser el factor determinante de la permeabilidad de las hojas, ni parece estar relacionado con el régimen hídrico del ambiente (Kerstiens 1996, Schreiber y Riederer 1996). Los resultados más bien indican que la composición química de la cutícula es la variable determinante de la magnitud de la absorción foliar de agua y de solutos. La morfología estomática, principalmente el recubrimiento de la cavidad subestomática por una cutícula interna, hace de los estomas un sitio de poca importancia para la absorción foliar de soluciones. Pocos surfactantes comerciales tienen la capacidad de reducir la tensión superficial de los líquidos depositados en la epidermis de las hojas, como para facilitar su penetración a través de los estomas (Schonherr y Bukovac 1972).

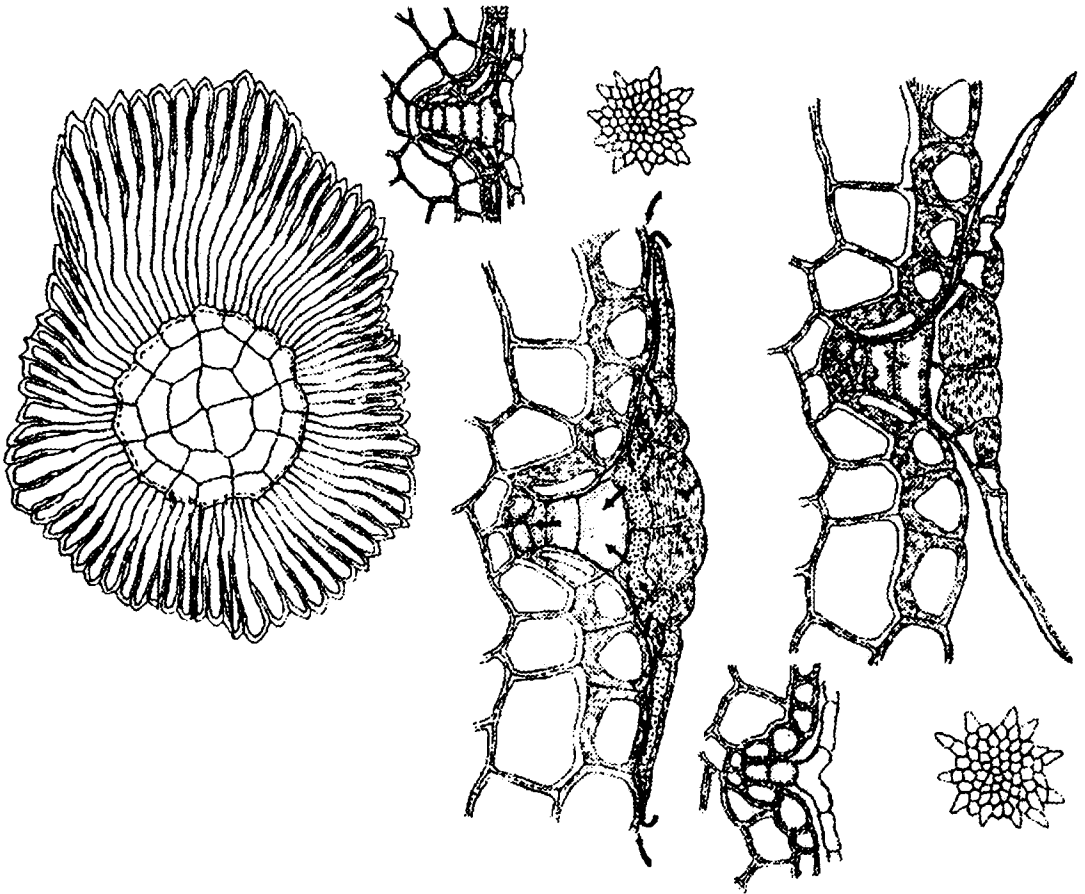


Fig. 3. Tricomas absorbentes en las hojas de bromelias epífitas xerófitas de la subtribu Tillandsioidae (Benzing, D.H., Henderson, K., Kessel, B. y Sulak, J. 1976. The absorptive capacity of the bromeliad trichomes. *Amer. J. Bot.* 63:1009-1014).

En resumen, las hojas representan uno de los principales consumidores de los nutrientes minerales del suelo extraídos por los cultivos. Sin embargo, el reciclaje (removilización) de algunos minerales durante la senectud de las hojas o la reproducción es muy reducido. Una proporción importante de los minerales permanece en los tejidos vegetativos no cosechados y su reincorporación puede contribuir a mejorar la fertilidad del suelo.

LOS TALLOS

Los tallos constituyen la vía para el tráfico de minerales a larga distancia dentro de las plantas,

tanto en el xilema como en el floema, de la raíz al follaje y viceversa. Representan a la vez un importante consumidor de recursos minerales para sustentar la producción de tejidos vasculares y accesorios, la actividad del cambium y el crecimiento expansivo en especies perennes, y el almacenamiento de reservas en general.

Las "decisiones" necesarias para la distribución de estos recursos minerales limitados entre las variadas actividades fisiológicas que los demandan están controladas por la anatomía de los sistemas vasculares, la naturaleza de sus conexiones, y por la acción de las plantas como organismos modulares. Más adelante se verá que la distribución de los minerales últimamente está gobernada por los procesos responsables de la

coordinación de las relaciones entre fuentes y sumideros, incluidas desde luego las relaciones floema-xilema, el intercambio de señales químicas entre distintos órganos y tejidos, y el efecto de las variables ambientales.

La visión simplificada de la operación de los tejidos vasculares sugiere la existencia de flujo circular de materiales dentro de la planta, hacia arriba en el xilema y hacia abajo en el floema. En realidad, el xilema de muchas plantas puede formar redes intrincadas, y sus conexiones son discretas y organizadas en ortósticos. La aplicación circular de fertilizantes a los árboles es una consecuencia práctica de estas restricciones anatómicas. La importancia de la segmentación longitudinal y transversal de los conductos vasculares es también intensamente debatida. La segmentación es un tema central en la controversia que rodea la teoría clásica de la tensión-cohesión para explicar el transporte en el xilema (Zimmerman et al. 1994).

El xilema es apoplásmico, y la composición química de su savia no está sujeta a las restricciones impuestas por la naturaleza simplásmica del floema. Aún así, los patrones de flujo en el xilema son complejos y caracterizados por la operación de conexiones vasculares "preferenciales" entre órganos individuales, que pueden tener su origen en la actividad de los meristemas. Variaciones en la arquitectura hidráulica del xilema han sido asociadas a diferentes formas de vida y a estrategias ecológicas, y pueden determinar, por ejemplo, desde la forma de los troncos hasta la longevidad de los árboles.

El descubrimiento reciente de un simbionte fijador de N en los espacios intercelulares de los tallos de la caña de azúcar ha despertado enorme interés (Dong et al. 1994). Este se alimenta de la sacarosa almacenada en el apoplasto de los tallos de la caña, y ha cambiado nuestra percepción acerca de las posibles funciones del "espacio libre" de las plantas.

El floema es simplásmico, y la composición química de su savia refleja el ambiente requerido para mantener la actividad enzimática en el sistema de transporte. El floema transporta los solutos (incluidos los minerales) de las fuentes a los sumideros activos en metabolismo, crecimiento o almacenamiento de recursos. El grado de autonomía simplásmica del floema varía con la especie y a lo largo del sistema: floema recolector (en las hojas), floema

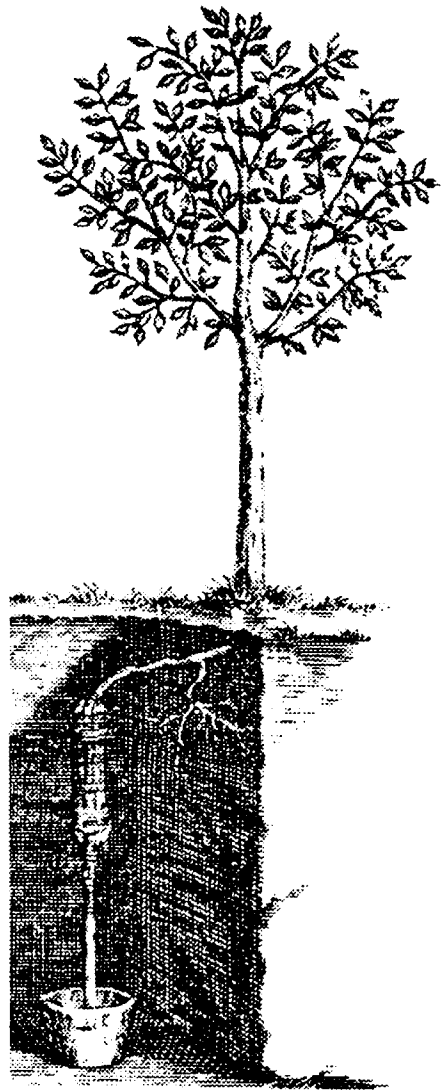


Fig. 4. Ortósticos. Demostración de que las conexiones vasculares en las plantas son preferenciales. La sustancia absorbida por la raíz tratada es transportada solo a la rama situada por encima del punto de inyección (Hales, S. 1727. *Vegetable Statics*. McDonald-Elsevier. 214 p.).

conductor (en peciolo y tallos), floema de descarga (en los sumideros).

Dentro de una misma planta, esta autonomía parece ser mayor en las hojas y menor en los sumideros. El mecanismo de "carga del floema"

(en las fuentes), fácilmente predecible mediante la observación anatómica de las terminaciones de las venas de las hojas, puede ser simplásmico (a través de plasmodesmos) o apoplásmico (a través de las paredes y membranas), y parece tener importantes implicaciones ecofisiológicas (van Bel y Gamalei 1992, van Bel 1996).

Por ejemplo, la presencia de carga simplásmica en las especies hasta ahora examinadas parece ser más abundante en los trópicos y subtropicos, y se correlaciona con la predominancia de los sumideros axiales (meristemas apicales) sobre los laterales (cambium, frutos, yemas), y con tasas de crecimiento relativo menores (árboles y arbustos). La carga apoplásmica del floema, en contraste, es común en hierbas y plantas nativas de ambientes fríos. Los sumideros laterales muestran predominancia sobre los sumideros apicales y la tasa de crecimiento relativo es mayor.

El grado de plasticidad morfológica y fisiológica de estos mecanismos es desconocido. Las consecuencias funcionales de la arquitectura hidráulica del floema apenas se sospechan.

El grado de integración de los ortósticos y de las unidades fuente/sumidero de las plantas es también desconocido, pero las primeras observaciones utilizando Resonancia Magnética Nuclear (Anderson y Hopmans 1994) indican que el agua y los solutos del floema no absorbidos por los sumideros regresan al follaje en el xilema. Esto refuerza la visión del xilema como un sistema osmóticamente asistido por el floema, y la importancia del parénquima accesorio para el funcionamiento de los tejidos vasculares.

La composición química de la savia del xilema que ingresa al follaje puede indicar a las hojas el estado nutricional de los sumideros (las raíces) y de otras fuentes (el suelo), de manera que éstas puedan coordinar la producción y exportación de asimilados en respuesta tanto a factores fisiológicos como edáficos.

El análisis químico de la savia es un método de enorme potencial en el estudio del estado nutricional de las plantas. En leguminosas fijadoras de N, finas técnicas fisiológicas ("sangrado" de las venas) y bioquímicas (sustancias marcadas) han sido utilizadas para delucidar la economía de C, N, agua y otros minerales durante la ontogenia de varias especies de plantas (Pate y Jeschke 1995). Diversos métodos para la extracción rápida de savia y la determinación semicuantitativa de algunos minerales han sido

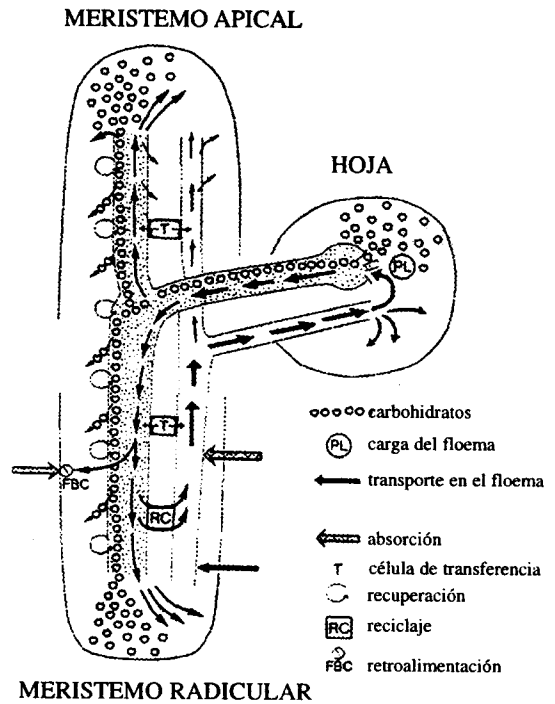


Fig. 5. Modelo para la partición de asimilados y nutrientes minerales y su reciclaje a través del floema y del xilema (Pate, J.S. y Jeschke, W.D. 1995. Role of stems in transport, storage and circulation of ions and metabolites by the whole plant. *In Plant stems: physiology and functional morphology*. Ed. by Gartner. Academic Press. p. 177-204.

desarrollados para algunas plantas herbáceas (papa, tomate, pepino) con resultados variados (Coltman 1987, MacKerron et al. 1995). Sin embargo, estos avances técnicos no han sido ampliamente incorporados al manejo agronómico de la nutrición de las leguminosas y de las hortalizas.

En especies perennes, los estudios pioneros con especies de clima templado (uva, manzana, pera) muestran marcadas variaciones estacionales en los requerimientos de minerales y en la composición química de la savia del xilema, relacionadas con cambios climáticos y fenológicos (Anderssen 1929, Andersen y Brodbeck 1991, Bollard 1953). Las posibilidades de aplicar técnicas basadas en el muestreo de la savia en la planificación de la fertilización de los cultivos, y el control de las demandas nutricionales mediante prácticas agrícolas (podas, fertilización, irrigación) deben

ser exploradas, especialmente en especies perennes tropicales.

El muestreo *in situ* de la savia del xilema con fines de diagnóstico es un instrumento potencial de gran valor, pero presenta enormes dificultades técnicas debido a que el tejido se encuentra bajo tensión (succión, de magnitud debatida). Las columnas de agua bajo tensión son susceptibles a cavitarse ante la penetración de las paredes del xilema con microcapilares (como los de las sondas de presión celular modernas). Hasta el momento, las sondas de presión (Figura 8) constituyen el único instrumento capaz de medir directamente la presión del xilema, y de extraer muestras de sus fluidos. Los resultados obtenidos con la sonda de presión y con la cámara de presión de Scholander (un método indirecto) difieren sustancialmente (Zimmerman et al. 1994). Algunos insectos (Homóptera) se alimentan de la corriente de transpiración. En vista de que los sistemas bucales de los insectos difícilmente pueden generar succiones mayores a los 0.3 MPa, es una evidencia de que el xilema efectivamente opera a tensiones menores que las esperadas con base en las teorías de cohesión y tensión.

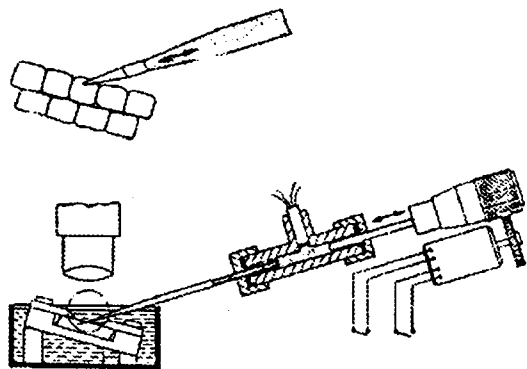


Fig. 6. Representación esquemática de la sonda de presión para medir la turgencia de células vivas, la presión del xilema, los flujos de agua, la conductividad hidráulica y la elasticidad de las células vegetales (Steudle, E., Tyerman, S.D. y Wendler, S. 1983. Water relations of plant cells. *In* Effects of stress on photosynthesis. Ed. by R. Marcelle, H. Clijsters and M. van Poucke. Martinus Nijhoff/Dr. W. Junk).

Dado el limitado entendimiento de las interacciones floema-ambiente, los factores que afectan el patrón de transporte y la composición química de la savia del floema son aún difíciles de predecir. Desde el punto de vista técnico, es relativamente sencillo medir la presión y obtener muestras de los fluidos del floema (Hammel 1968, Milburn y Ranasinghe 1996) ya que, a diferencia del xilema, la savia del floema se encuentra bajo considerable presión (positiva, comúnmente alrededor de 1 a 2 MPa). Por ejemplo, el estilete de los áfidos ha sido empleado por décadas en el estudio del transporte vía floema.

El tallo puede constituir un importante órgano de reserva (particularmente en especies perennes) de agua, minerales y compuestos orgánicos, movilizables durante períodos de estrés (déficit hídrico, defoliación, podas). El crecimiento secundario de las especies perennes representa una alta demanda de minerales, necesarios para la actividad del cambium. Una proporción importante de estos minerales es inmovilizada en el duramen (xilema no conductor) de los troncos y de las raíces. Las consecuencias de este fenómeno sobre la longevidad de las plantas y la dinámica sucesional de los ecosistemas apenas empiezan a ser exploradas.

La inyección de minerales a través de tallos, raíces y pecíolos y otras prácticas como la inserción de clavos para solucionar problemas nutricionales pueden producir más daño que beneficio. La reacción de los árboles a las infecciones y a las heridas (compartimentalización), invalida el uso de clavos para suplir minerales a los tallos, y demuestra la importancia de la segmentación y la redundancia para la supervivencia de las plantas en el campo. Las técnicas de inyección, implementadas correctamente, pueden producir resultados espectaculares. Los posibles usos prácticos de las técnicas de inyección son innumerables.

LA RAIZ Y LA RIZOSFERA

Sin olvidar la intensa demanda fisiológica impuesta por las hojas y los tallos sobre los minerales esenciales, ni la importancia de los procesos de distribución de los mismos por parte de los tejidos vasculares, se puede decir que el proceso de nutrición mineral es fundamentalmente "responsabilidad" de los sistemas radicales de las plantas.

Las raíces son los órganos involucrados en la absorción de agua y minerales por excelencia. Sus atributos morfológicos y fisiológicos, expresados por ejemplo en su alta relación superficie/volumen y en la plasticidad de su arquitectura, determinan su éxito ecológico en el forrajeo de nutrientes y agua en un ambiente hostil y competitivo (el suelo), donde el abastecimiento de los recursos es limitado, local y variable.

El suelo constituye el sustrato más común para el crecimiento y la nutrición de las plantas, y contiene el principal suministro de agua líquida. Adicionalmente, es una fuente importante de algunas moléculas orgánicas (sustancias hormonales, vitaminas). El suelo genera además múltiples estímulos ambientales que afectan la fisiología de la raíz. Estos se originan en la actividad de los microorganismos, y en las variaciones diurnas, estacionales y espaciales en las propiedades físicas y químicas del suelo (contenido de agua, pH, concentración de gases, temperatura, compactación, etc.).

Debido a la asociación casi universal de las raíces con microorganismos de la rizosfera (micorrizas, *Rhizobium*, algas azulverdosas), las plantas son, al menos, organismos dobles. Los eventos fenológicos observados en los tallos reflejan en muchos casos el estado fisiológico de la relación simbiótica, así como otros tipos de relaciones interespecíficas subterráneas (alelopatía). Asimismo, algunas prácticas culturales aplicadas a los tallos de las plantas (la poda de las leguminosas de sombra) afecta el estado fisiológico de las raíces y de sus simbioses (las poblaciones de nódulos). El injerto espontáneo de las raíces ocurre frecuentemente en monocultivos, por lo que el concepto de plantas individuales pierde relevancia a nivel de campo.

El suelo y la planta están separados por la compleja epidermis radical. Gracias a ésta, la concentración de minerales en la planta es relativamente independiente de la concentración de minerales en el suelo. La utilidad del análisis químico del suelo como herramienta de diagnóstico de las demandas nutricionales de las plantas es, por lo tanto, restringida debido a estas propiedades de selectividad de las raíces.

Al igual que los tallos, las raíces pueden constituir un importante órgano para el almacenamiento de agua, minerales y carbohidratos. Asimismo, señales químicas provenientes de la raíz, tanto de naturaleza hormonal (ABA, Citoquininas) como mineral ([Ca], [K]) regulan las

relaciones hídricas y el metabolismo de las hojas y de los tallos.

Los atributos arquitecturales y fisiológicos de las raíces son frecuentemente observados, pero poco explotados en agricultura. La disposición subterránea de estos órganos vegetales continúa restringiendo su estudio. Para simplificar el trabajo con los sistemas radicales de las plantas, un simposio reciente en técnicas en ecofisiología recomendó el desarrollo de "suelos transparentes". Abundantes estudios (Guadamuz 1980) demuestran la correlación existente entre algunos atributos morfológicos de las raíces y varios componentes de la productividad de las plantas cultivadas. Diversos trabajos en frijol común (Guadamuz 1980) es un claro ejemplo de la falta de aplicación de tales conocimientos en los programas de mejoramiento de los cultivos locales.

Este componente genético de la nutrición mineral puede ser demostrado a través de experimentos de injertación. Por ejemplo, el sistema radical de las plantas de soya controla la absorción de Fe. Patrones de variedades eficientes en la extracción de Fe, pueden suplir completamente las demandas de tallos injertados provenientes de plantas ineficientes. La injertación de especies perennes es claramente una posibilidad para solucionar problemas nutricionales en muchos cultivos.

La rizosfera es el volumen de suelo afectado por la actividad de la raíz, y la complejidad y las propiedades de la misma varían longitudinalmente. Como se verá más adelante, el desarrollo de la rizosfera está íntimamente relacionado con el desarrollo de las raíces, y la continuidad entre el agua del suelo y el apoplasto de las raíces ya ha sido mencionada.

La absorción de minerales ocurre mediante la operación de moléculas transportadoras, de naturaleza proteica, incrustadas en las membranas celulares. Las propiedades bioquímicas de los transportadores explican la ocurrencia de transporte activo durante la nutrición mineral, la importancia de las relaciones nutricionales, y posibles causas de toxicidad. Los detalles bioquímicos de la operación de los transportadores continúa siendo un área de intensa investigación y controversia (Kochian y Lucas 1982).

La existencia de plantas en las que hasta el 50% del peso seco de la savia del xilema es mineral (un solo mineral en algunos casos), es el origen de los métodos modernos de "fitoextracción".

Estos consisten en la reclamación de suelos contaminados mediante el cultivo de estas especies "hiperacumuladoras", y el procesamiento posterior del material vegetal cosechado. Especies capaces de extraer cantidades importantes de Se (alfalfa), Mn (*Macadamia neurophylla*), Al (Té), Cu (*Ipomoea alpina*) y Ni (*Psychotria caerulea*) entre otras, han sido identificadas. Adicionalmente, la comunidad microbiana de la rizosfera, estimulada por la actividad de la raíz, puede contribuir sustancialmente a reducir la contaminación del suelo (descomposición del petróleo).

El pH es la característica química más importante de un suelo. Las plantas muestran una alta capacidad de adaptación a esta variable edáfica. La tolerancia a elementos tóxicos asociados con la acidez del suelo (Al, Mn) ha sido relacionada con la desactivación química (en forma de quelatos) de estos elementos tanto en el suelo como en las células de las raíces y de las hojas. Adicionalmente, las raíces pueden modificar el pH de la rizosfera mediante la secreción activa de sustancias, lo que resulta en cambios en la disponibilidad de los recursos minerales.

Nuevas interpretaciones de la estructura y función de la raíz han emergido del trabajo de McCully (1995). El redescubrimiento de envolturas de suelo alrededor de la zona de los pelos radicales en las raíces de las gramíneas, y su relación con el patrón de diferenciación del xilema, es otro ejemplo de la capacidad de las raíces para modificar el ambiente del suelo y contribuir al desarrollo de la rizosfera.

La exudación de agua y otras sustancias a lo largo de la zona de los pelos radicales (1 m de longitud en plantas de banano) conduce al humedecimiento de un volumen cilíndrico de suelo alrededor de la raíz y su adherencia (mediante mucílagos) a la epidermis radicular. Esto facilita el desarrollo de poblaciones microbianas y la solubilización y transporte de minerales y otros solutos al interior de la raíz, e inicia el proceso de anclaje de la raíz en su sustrato. Conforme el desarrollo longitudinal de la raíz progresa, la posición distal de la zona de los pelos radicales se conserva, mientras que las zonas basales en maduración secuencialmente experimentan plena diferenciación del xilema.

Una consecuencia de este patrón de desarrollo es que la exudación desaparece de las partes de la raíz que muestran xilema diferenciado.

Otra es que los minerales, incorporados primero en el simplasto de las puntas de las raíces (por los pelos radicales), son liberados irregularmente en el xilema (parte del apoplasto) y arriban a las hojas "en pulsaciones", cuya frecuencia y magnitud dependen de la disolución de las paredes terminales de los vasos de las raíces, al final de su proceso de diferenciación.

Los resultados indican, además, que la superficie de las zonas de los pelos radicales de las raíces no es suficiente para suplir las demandas hídricas de las plantas a las tasas de transpiración observadas en el campo (McCully y Canny 1988). Una proporción importante del presupuesto de agua y de minerales de las plantas probablemente ingresa a través de raíces laterales desprovistas de pelos radicales y de envolturas de suelo.

Debido a que esta discusión está centrada en aspectos nutricionales de las plantas, los detalles fisiológicos del proceso de exudación, y de otros fenómenos hidrodinámicos como la presión de raíz y el movimiento radial del agua del suelo al xilema, no serán discutidos. Ciertamente, los hallazgos recientes demandan nuevos conceptos de exudación y transporte en las raíces. Los interesados pueden consultar a Schwenke y Wagner (1992) y a Clarkson (1993).

La aplicación de tecnología médica como la tomografía computarizada (TAC) y la resonancia magnética nuclear (RMN) al estudio de los procesos que ocurren en la interface suelo-raíz (Anderson y Hopmans 1994) es un campo de mucha actividad. La posibilidad de obtener imágenes de fenómenos tan complejos como el desarrollo de zonas de agotamiento de agua alrededor de las raíces, abre una gama enorme de posibilidades. Otras áreas de aplicación reciente de estas técnicas incluyen la distribución del agua y los gases y la dinámica del congelamiento en los tejidos vegetales, y el transporte de agua en el xilema.

LITERATURA CONSULTADA

- ANDERSEN, P.C.; BRODBECK, B.V. 1991. Influence of fertilization on xylem fluid chemistry of *Vitis rotundifolia* Noble and *Vitis* hybrid Suwannee. Amer. J. Vitic. 42:245-251.
- ANDERSEN, F.G. 1929. Some seasonal changes in the tracheal sap of pear and apricot trees. Plant Physiol. 4:459-476.

- ANDERSON, S.H.; HOPMANS, J.W. 1994. Tomography of soil-water-root processes. Madison, Wisconsin. ASA-SSSA Special Publication No. 36. 148 p.
- BOLLARD, E.G. 1953. The use of tracheal sap in the study of apple tree nutrition. *J. Exp. Bot.* 4:363-368.
- BRAUN, H.J. 1984. The significance of the accessory tissues of the hydrosystem for osmotic water shifting as the second principle of water ascent, with some thoughts concerning the evolution of trees. *IAWA Bulletin n.s.* 5.
- CANNY, M.J. 1995. Apoplastic water and solute movement: New rules for an old space. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 46:215-236.
- CLARCKSON, D.T. 1993. Roots and the delivery of solutes to the xylem. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lon. B.* 341:5-17.
- COLTMAN, R.R. 1987. Sampling considerations for nitrate quick tests of greenhouse-grown tomatoes. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 112:922-927.
- DONG, X.X.; CANNY, M.J.; MCCULLY, M.E.; ROBOREDO, M.R.; CABADILLA, C.F. 1994. A nitrogen-fixing endophyte of sugarcane stems: a new role for the apoplast. *Plant Physiol.* 105:1139-1147.
- GUADAMUZ, E. 1980. Relación entre la morfología radical y componentes de producción en frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.). Tesis Ing. Agr. San José, Escuela de Fitotecnia, Facultad de Agronomía, Universidad de Costa Rica. 69 p.
- HAMMEL, H.T. 1968. Measurement of turgor pressure and its gradient in the phloem of oak. *Plant Physiol.* 43:1042-1048.
- KERSTIENS, G. 1996. Cuticular water permeability and its physiological significance. *Plant, Cell and Env.* 47:1813-1832.
- KLEPPER, B.; KAUFMANN, M.R. 1966. Removal of salt from xylem sap by leaves and stems of guttating plants. *Plant Physiol.* 41:1743-1747.
- KOCHIAN, L.V.; LUCAS, W.J. 1982. A re-evaluation of the carrier-kinetic approach to ion transport in roots of higher plants. *What's New in Plant Physiol.* 13:45-48.
- MACKERRON, D.K.L.; YOUNG, M.W.; DAVIES, H.V. 1995. A critical assessment of the value of petiole sap analysis in optimizing the nitrogen nutrition of the potato crop. *Plant and Soil* 172:247-260.
- MC CULLY, M. 1995. How do real roots work? *Plant Physiol.* 109:1-6.
- MC CULLY, M.; CANNY, M.J. 1988. Pathways and processes of water and nutrient movement in roots. *Plant and Soil* 111:159-170.
- MILBURN, J.; RANASINGHE, M.S. 1996. A comparison of methods for studying pressure and solute potentials in xylem and also in phloem laticifers of *Hevea brasiliensis*. *J. Exp. Bot.* 47:135-143.
- PATE, J.S.; JESCHKE, W.D. 1995. Role of stems in transport, storage and circulation of ions and metabolites by the whole plant. In *Plant Stems; physiology and functional morphology*. Ed by. B. Gartner. Academic Press. 440 p.
- SCHREIBER, L.; RIEDERER, M. 1996. Ecophysiology of cuticular transpiration: comparative investigation of cuticular water permeability of plant species from different habitats. *Oecologia* 107:426-432.
- SCHONHERR, J.; BUKOVAC, M.J. 1972. Penetration of stomata by liquids. Dependence on surface tension, wettability, and stomatal morphology. *Plant Physiol.* 49:813-819.
- SCHWENKE, H.; WAGNER, E. 1992. A new concept of root exudation. *Plant, Cell and Env.* 15:289-299.
- TANNER, W.; BEEVERS, H. 1990. Does transpiration have an essential function in long-distance ion transport in plants? *Plant, Cell and Env.* 13:745-750.
- TUKEY, H.B. 1970. The leaching of substances from plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 21:305-324.
- VAN BEL, A.J.E. 1995. The low profile directors of carbon and nitrogen economy in plants: parenchyma cells associated with translocation channels. In *Plant stems; physiology and functional morphology*. Ed. by B. Gartner. Academic Press. 440 p.
- VAN BEL, A.J.E. 1996. Interaction between sieve element and companion cell and the consequences for photoassimilate distribution. Two structural hardware frames with associated physiological software packages in dicotyledons? *J. Exp. Bot.* 47:1129-1140.
- VAN BEL, A.J.E.; GAMALEI, Y.V. 1992. Ecophysiology of phloem loading in source leaves. *Plant, Cell and Env.* 15:265-270.
- WELCH, R.M. 1981. The biological significance of nickel. *J. Plant Nutr.* 3:345-356
- WELCH, R.M. 1995. Micronutrient nutrition of plants. *Crit. Rev. Plant Sci.* 14:49-82
- ZIMMERMAN, U.; MEINZER, F.C.; BENKERT, R.; SCHNEIDER, H.; GOLDSTEIN, G.; KUCHENBROD, E.; HAASE, A. 1994. Xylem water transport: is the available evidence consistent with the cohesion theory? *Plant, Cell and Env.* 17:1169-1181.