

MICRONUTRIENTES EN LA FISILOGIA DE LAS PLANTAS: FUNCIONES, ABSORCION Y MOVILIDAD¹

Ernest Kirkby² y Volker Römheld³

(Tercera Parte)

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

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

Agradecimiento al International Fertilizer Society, en especial al Sr. Chris Dawson y a los autores Dr. E. Kirkby y Dr. V. Römheld, por el permiso concedido a IPNI para la traducción e impresión de esta publicación.

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) -----	
	Cultivar Baccus	Cultivar Commander
- B	7.2	1.7
+ B	1.3	0.8

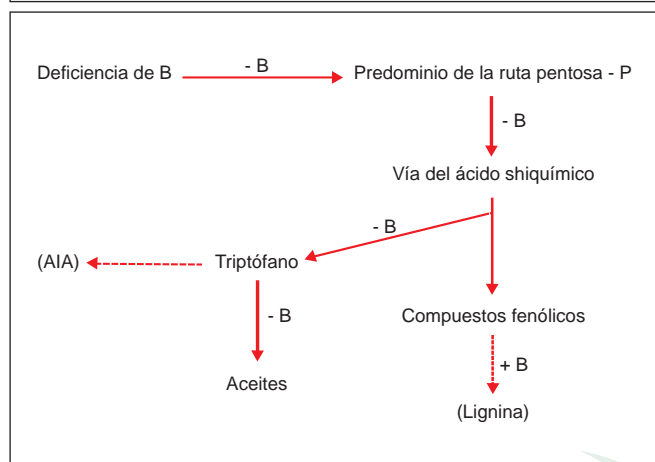


Figura 9. Diagrama de la formación de aceites de mostaza en relación al metabolismo secundario promovido por la deficiencia de B.

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**.

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).

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 fotosistema 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

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 brotes	Flores	Semillas	Producción de semillas
mg kg ⁻¹ de suelo	g maceta ⁻¹	----- 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

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, el mal del pie (*Pseudoperonospora cubensis*) 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 N₂ o abastecidas con NO₃ y NH₄, 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 µg 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. Welch. (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. ❖