

ABSORCIÓN DE IONES EN LA RAÍZ

Dr. Adalberto Benavides Mendoza

Departamento de Horticultura, Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro

Calzada Antonio Narro 1923, Buenavista, Saltillo, Coahuila, México 25315

abenmen@uaaan.mx

Agosto 2011

ABSORCIÓN DE NUTRIMENTOS MINERALES

La absorción de nutrientes minerales del suelo, por medio del tejido radical, es uno de los procesos primarios que dan cuenta de la capacidad productiva de las plantas. La absorción de nutrientes depende de tres factores principales:

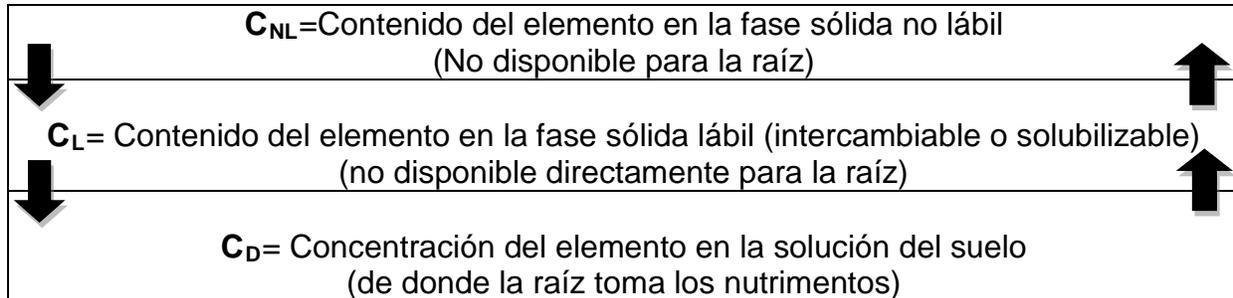
(a). **La tasa de aporte del nutriente por el suelo hacia la raíz.** Depende de la concentración de los iones en la solución del suelo o solución nutritiva, de la capacidad buffer del suelo o sustrato y de la movilidad del nutriente hacia la raíz dada por la difusión y el flujo de masa de agua del suelo.

(b). **La capacidad de absorción del nutriente por la raíz.** Depende del volumen de exploración y ramificación de la raíz así como de la cantidad de proteínas transportadoras de que dispongan las células radicales. Asimismo, la capacidad de absorción depende de:

(c). La **habilidad de la raíz de modificar el entorno edáfico para aumentar la concentración de iones y la capacidad buffer de la rizosfera.** Depende de la capacidad de extrusión de protones, de la exudación de ionóforos, metabolitos y proteínas que hacen solubles los nutrientes y, en gran medida, de la asociación de la raíz con bacterias y hongos de la rizosfera.

A continuación la explicación de cada factor.

(a). Tasa de aporte del nutrimento por el suelo hacia la raíz. La concentración de iones en la solución del suelo depende de factores naturales como el material madre del suelo, los aportes por precipitación, transporte de materiales por fenómenos diversos, la temperatura, el pH y el potencial redox (ORP) así como la aplicación de fertilizantes. En el corto plazo es posible elevar de forma artificial la concentración en formas solubles y lábiles de un nutrimento particular con aportes de fertilizantes, pero dicha situación se ve equilibrada rápidamente hasta ajustarse al estado original impuesto por la capacidad buffer del suelo. El siguiente esquema ilustra el concepto:



La explicación es: una vez se aplica el fertilizante se eleva de forma transitoria la concentración de los elementos aplicados en la solución del suelo. Sin embargo, cada suelo particular, de acuerdo a sus caracteres físicos, químicos y biológicos, tiene capacidad de mantener los elementos en forma soluble en cierto rango de concentraciones. Por ello en un tiempo muy corto las formas solubles (C_D) serán llevadas a la fase sólida lábil (C_L) en donde no estarán disponibles directamente para la planta, a no ser que retornen a la fase soluble (C_D). Del mismo modo, el elemento en la fase sólida lábil (C_L) podrá pasar a la fase sólida no lábil (C_{NL}), en donde ya no estará disponible para la planta a no ser que retorne a la fase sólida lábil (C_L) y de allí a la soluble (C_D) (Meyer y Jungk, 1993).

Al cociente $b=(C_L+C_D)/C_D$ del esquema anterior se le llama la **capacidad buffer del suelo** e indica la relación entre el tamaño del almacén lábil del nutrimento y la cantidad disuelta del mismo. El siguiente cuadro ilustra la relación para valores hipotéticos de C_L y C_D :

C_L (elemento intercambiable en la fase sólida lábil)	C_D (elemento presente en la solución del suelo)	b (capacidad buffer)
90	10	$(90+10)/10=10$
70	30	$(70+30)/30=3.3$
50	50	$(50+50)/50=2$

Mientras mayor sea la capacidad buffer del suelo menor será, en un instante dado, la concentración disuelta de un elemento en relación a su almacén lábil (**Figuras 1 y 2**) y más fácil será el reemplazo de los nutrimentos absorbidos por la raíz, bien sea a partir de los sitios de intercambio o de formas químicas lábiles que son solubilizadas. *Pero por otra parte, el mismo efecto hará más difícil elevar consistentemente la concentración natural del*

nutrimento en la solución del suelo al aplicar fertilizantes ya que el intercambio $C_L \leftrightarrow C_D$ ocurre muy rápidamente (Meyer y Jungk, 1993). Un suelo arcilloso tiene mucha mayor capacidad buffer que uno arenoso. Para el caso del potasio se sabe que se presenta una relación negativa entre la capacidad de intercambio catiónico y la capacidad buffer del suelo (Bugarin-Montoya *et al.*, 2007).

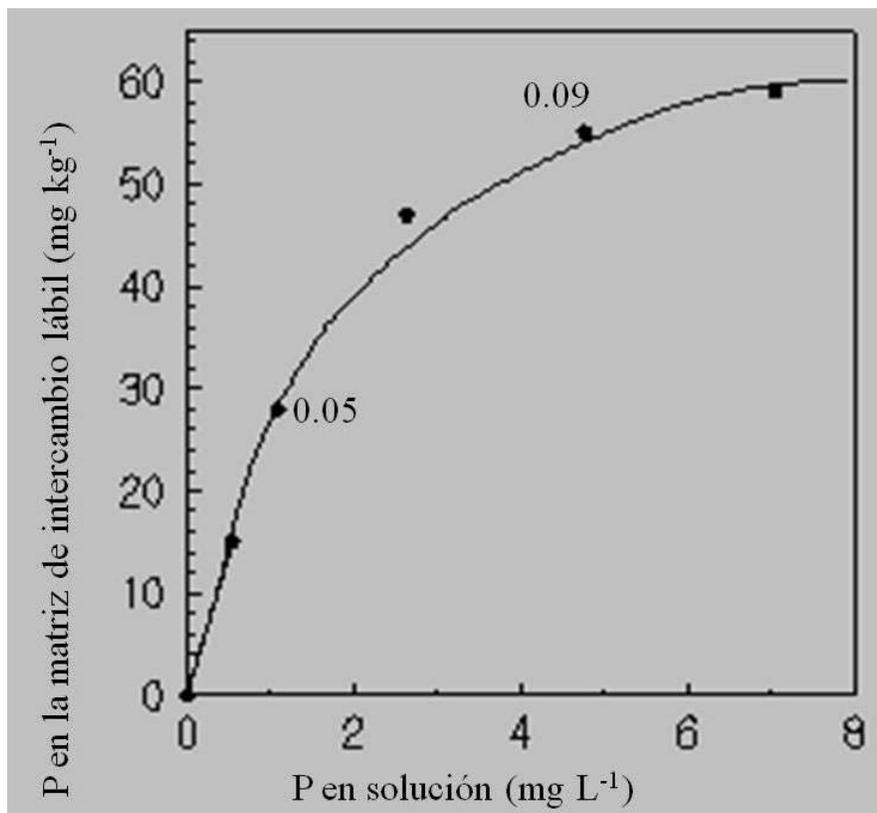


Figura 1. Mientras mayor sea la capacidad buffer del suelo menor será, en un instante dado, la concentración disuelta de un elemento en relación a su almacén lábil. En la figura se anotan dos valores (0.05 y 0.09) del cociente C_D/C_L . La capacidad buffer del suelo disminuye conforme se eleva C_D sin modificar de forma sustancial C_L .

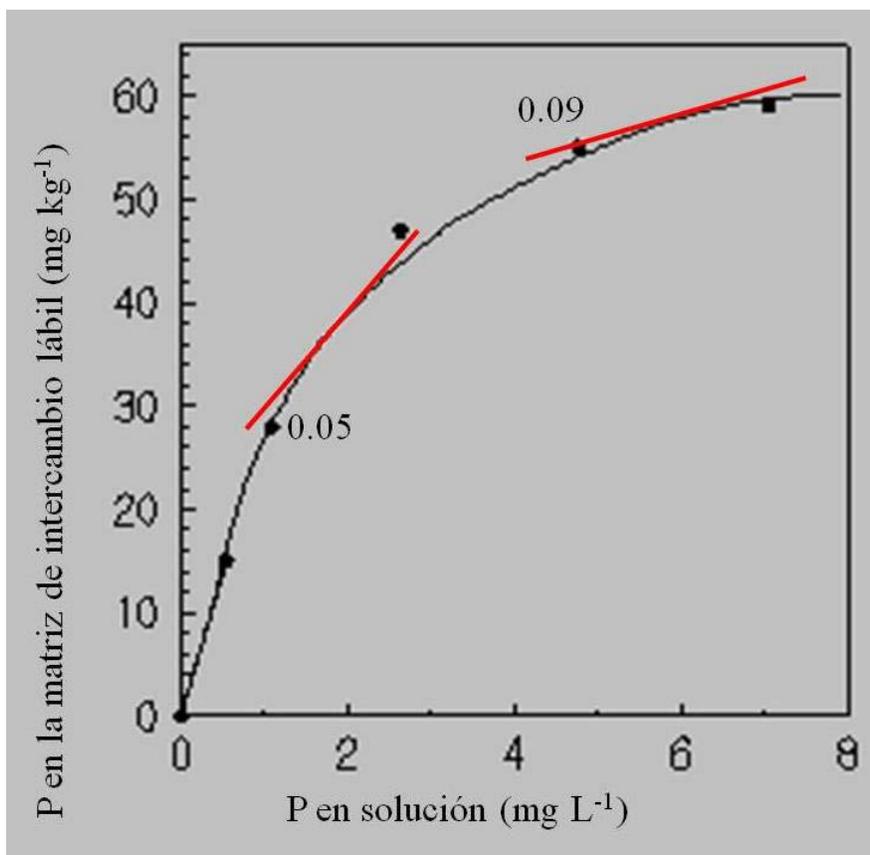


Figura 2. La capacidad buffer es la pendiente de la curva (marcada con líneas en rojo) de la figura anterior. La capacidad buffer del suelo disminuye conforme se eleva C_D sin modificar de forma sustancial C_L .

La capacidad buffer se ve determinada por los componentes químicos contenidos en el material madre, depende de la magnitud de la capacidad de fijación aniónica, de la capacidad de intercambio catiónico de la matriz de intercambio de arcillas, el tipo de arcillas y en la materia orgánica. Esta última eleva la capacidad de reemplazo de nutrientes del suelo en parte a través de su efecto en el ORP, gracias al trabajo biológico de los microorganismos edáficos. Para un suelo agrícola promedio, existen diferentes grados de preferencia para la fijación de aniones y cationes la fase sólida lábil (C_L). La preferencia del suelo para fijar a los elementos en esta fase C_L es:

Mayor preferencia

Menor preferencia

Mayor preferencia	Menor preferencia
$Cs^+ > Rb^+ > Ca^{++} > Mg^{++} > NH_4^+ \geq K^+ > Al^{+3} \approx (H^+) > Na^+ > Li^+$	
Mayor fijación aniónica	Menor fijación aniónica
$H_2PO_4^- > HPO_4^{-2} > SeO_4^{-2} \approx HMoO^{-4} \approx F^- > SO_4^{-2} > Cl^- > NO_3^-$	

Como ejemplo: si un suelo tiene poco potasio disponible por abatimiento en sus fases C_D y C_L , entonces dicho suelo responderá positivamente a las aplicaciones de fuentes minerales con potasio, ya que al solubilizarse los iones K^+ reemplazarán (por mayor preferencia en la fase C_L) al H^+ (o Al^{+3}), al Na^+ y al Li^+ . Sin embargo, si se desarrolla un cultivo en ese suelo, surgirá competencia entre las plantas y el suelo por el potasio aplicado, ocurriendo esto hasta que la fase C_L del suelo alcance un equilibrio.

Un suelo con gran capacidad de reemplazo de nutrimentos no derivará en restricciones en la concentración de nutrimentos ya que todos los iones absorbidos por la planta serán rápidamente reemplazados. Ya se dijo que el reemplazo a la solución del suelo depende de la capacidad buffer, pero el reemplazo en el volumen de la interfase de la raíz con la solución del suelo depende de la **movilidad** del nutrimento. *La movilidad es una función directa del aporte por difusión y por flujo de masas.*

$$F_T = F_d + F_m$$

En donde F_T es el flujo total del nutrimento, F_d es el flujo por difusión y F_m es el flujo de masas.

En cuanto al flujo por difusión F_d , este es creado a partir de la absorción de iones por la planta, disminuyendo la concentración de los mismos en la interfase raíz-solución del suelo. Esa disminución crea una diferencia de potencial (un gradiente de concentración) que permite la realización de trabajo en forma de movimiento de iones desde el sitio de mayor al de menor concentración. La difusión es descrita por la primera ley de Fick:

$$F_d = -D A \frac{\partial c}{\partial x}$$

En donde $\frac{\partial c}{\partial x}$ es el gradiente de concentración, A es el área de la sección transversal en la cual difunde el ión y D es el coeficiente de difusión.

Los coeficientes de difusión en agua pura (D_a) de la mayoría de los elementos que utiliza la planta son muy parecidos entre sí, variando de 0.000078 a 0.000203 $cm^2 s^{-1}$. *La temperatura es el factor más importante para aumentar el valor de D_a .* En el suelo, sin embargo, la situación es más compleja y se habla entonces de un coeficiente de difusión efectivo D^* , que considera los factores edáficos:

$$D^* = D_a \theta \tau (1/b)$$

En donde D_a es el coeficiente de difusión en agua pura dependiente en gran medida de la temperatura; θ es el contenido volumétrico de agua del suelo (m^3 de agua por m^3 de suelo) relacionado obviamente con la cantidad de agua presente; τ es un factor denominado de impedancia (en realidad es un factor de permeabilidad) que indica la conectividad entre los volúmenes de agua del suelo, relacionado con la continuidad entre los poros que asegura el flujo de agua y nutrimentos, τ depende de la disponibilidad de agua y de la presencia de agregados en el suelo¹ y se ve afectado negativamente con la compactación del suelo; $(1/b)$ es el inverso de la capacidad buffer del suelo, lo que nos indica que mayor capacidad buffer da lugar a un menor coeficiente de difusión.

La impedancia o factor de permeabilidad de los poros del suelo se ve afectado negativamente por el excesivo laboreo mecánico, ya que los implementos por una parte cortan los volúmenes de suelo rompiendo la continuidad de los poros, exponen a la atmósfera mayor área de suelo lo cual acelera la oxidación de agregados y materia orgánica. El peso de la maquinaria, por otra parte, hace que el suelo aumente su compactación.

En cuanto al **flujo de masas** F_m , este es creado a partir de la absorción de agua por la raíz, actividad que se incrementa al aumentar la transpiración. La disminución local de agua en el volumen aledaño a la raíz, genera un diferencial de potencial de agua que permite la realización de trabajo en forma de flujo convectivo de agua desde el sitio de mayor al de menor contenido. El flujo de masas es descrito por:

$$F_m = C_D W_T$$

En donde F_m es el flujo de masas en $mol\ m^{-2}\ s^{-1}$, C_D es la concentración del elemento en la solución del suelo en $mol\ m^{-3}$ y W_T es el volumen de agua absorbida por la planta y disipada por transpiración en $m^3\ m^{-2}\ s^{-1}$. Este mecanismo de aporte de nutrimentos a la raíz por parte del suelo es efectivo en presencia de suficiente aporte de agua y una adecuada tasa de transpiración así como de una relativamente alta concentración del nutrimento mineral en cuestión. Asimismo, el flujo de masas aportará adecuadamente las necesidades de minerales a las plantas en aquellos casos en donde los requerimientos no sean altos, como en el caso de los elementos traza.

¹ La formación de agregados ocurre por la formación de mucílagos por la raíz y los microorganismos del suelo. Los agregados aumentan la capacidad de retención de agua del suelo y disminuyen la compactación en el volumen de la rizosfera causado por el crecimiento de la raíz.

Algunos iones como el calcio, el magnesio, el sulfato, el nitrato, el cobre, el boro, el manganeso y el molibdeno presentan buena movilidad en la solución del suelo y se incorporan a la interfase raíz-solución del suelo principalmente por flujo de masas y en menor medida por difusión. Otros, de escasa movilidad, como el fosfato, el potasio y el amonio dependen principalmente de la difusión para su reemplazo en la interfase de la raíz y la solución del suelo. El zinc y el hierro presentan un comportamiento intermedio.

Una consecuencia lógica de lo antes expuesto es que aquellos elementos con baja movilidad deberán aplicarse al suelo en forma sólida, de preferencia en formas químicas de liberación controlada, para asegurar un buen aporte en cantidad y oportunidad a la raíz. Entretanto, aquellos elementos que presenten buena movilidad en la solución del suelo (siempre que no existan restricciones de otro tipo), pueden aplicarse en la solución nutritiva vía sistema de riego. En el caso del calcio y el magnesio, la disponibilidad en la solución del suelo dependerá de la saturación del complejo de intercambio catiónico del suelo.

Todo lo antes mencionado se refiere a la capacidad *per se* que tiene el sistema suelo de aportar nutrimentos a la raíz. La parte siguiente se refiere a la capacidad de que dispone la planta para tomar por una parte los nutrimentos presentes en el suelo y, por otro lado, de manipular (a costa de gastar ATP) la interfase de la raíz y la solución del suelo para aumentar la disponibilidad de los nutrimentos minerales.

(b). Capacidad de absorción del nutrimento por la raíz. Depende del volumen de exploración y ramificación de la raíz así como de la cantidad de proteínas transportadoras de que dispongan las células radicales.

Las raíces forman estructuras muy ramificadas que les permiten explorar un gran volumen de suelo o sustrato. La razón de la ramificación parece ser el aumento en la superficie de exposición de los tejidos radicales a la solución de agua del suelo de donde la planta extrae los nutrimentos minerales. A la interfase de contacto entre la superficie de la raíz y la solución de agua del suelo o las partículas edáficas se le llama rizosfera.

El proceso de ramificación es dinámico, responde a las condiciones del suelo y puede aumentar en volúmenes edáficos en donde existe mayor disponibilidad de algunos nutrimentos (Robinson, 1994) sobre todo los más móviles; por otra parte, para el caso de los nutrimentos de baja movilidad como el P el factor de respuesta de la planta es aumentar la ramificación fina de las raíces y la densidad de pelos radicales cuando el elemento disminuye en disponibilidad (Aerts y Chapin, 2000). A este carácter se le llama **longitud específica de la raíz** (SLR en cm g^{-1}). Al aumentar SLR la misma biomasa de raíz puede dar lugar a una mayor longitud de raíces. *La longitud específica de la raíz es un carácter inducido por la baja*

disponibilidad de nutrientes (sobre todo P, Zn, Fe y K) y la planta puede aumentarla al asociarse con hongos micorrizantes, tal como se aprecia en la **Figura 3**.

El volumen total de la raíz desplaza un volumen equivalente de suelo, el trabajo mecánico de la raíz aumenta la densidad local del suelo y puede causar compactación en la periferia de la raíz cuando la cantidad de agregados del suelo es escasa. A la masa del volumen de suelo desplazado (en kg/ha) se le denomina **intercepción de la raíz**, y depende obviamente de la magnitud de ramificación de la raíz. *La asociación de las raíces con hongos micorrizantes incrementa la intercepción de la raíz a través del aporte de los rizomorfos.*

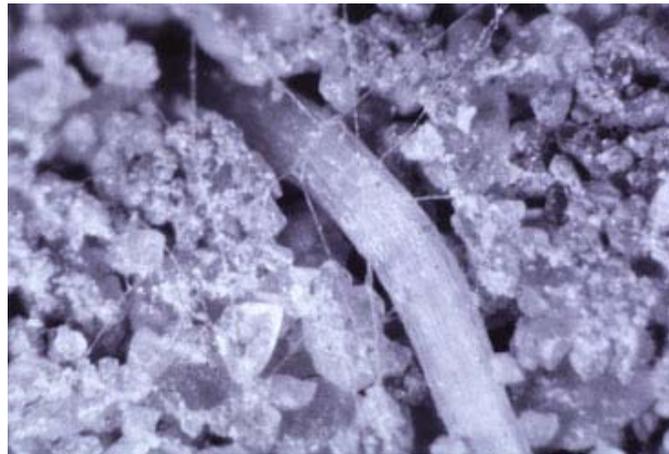


Figura 3. Hifas micorrízicas asociadas a una raíz, las fibras fúngicas son conocidas como *rizomorfos*. La simbiosis eleva significativamente el valor de SLR gracias a la suma de la muy significativa aportación de los rizomorfos. La figura se encuentra en http://www.uoguelph.ca/~mgoss/seven/410_n08.html

Los estudios realizados durante muchos años indican que la cinética de la absorción de los iones en la raíz sigue una cinética denominada de **Michaelis-Menten (ver Figura 4)**, modelo que describe la operación de sistemas bioquímicos que se basan en la operación de enzimas y proteínas. Una de las implicaciones del ajuste de los datos experimentales a este modelo es que la absorción de nutrientes minerales es un *proceso metabólicamente activo*, esto es, que requiere de inversión de energía por parte de la planta. La cinética de Michaelis-Menten ha sido demostrada para todos los elementos minerales incluyendo el silicio (Rains *et al.*, 2006) y el níquel (Cataldo *et al.*, 1978). Para mayor explicación ver el **Anexo 1** al final de este documento.

Las membranas bilipídicas que circunscriben la célula vegetal y sus compartimientos y organelos son permeables a los gases, como el O₂ y el CO₂, pero no a los iones, solutos

orgánicos y otros metabolitos. Por ello *la absorción de nutrientes minerales ocurre a través de proteínas especializadas de la membrana celular denominadas transportadores y que según su modo de funcionamiento pueden ser uniporters, antiporters y symporters*² (Chrispeels *et al.*, 1999).

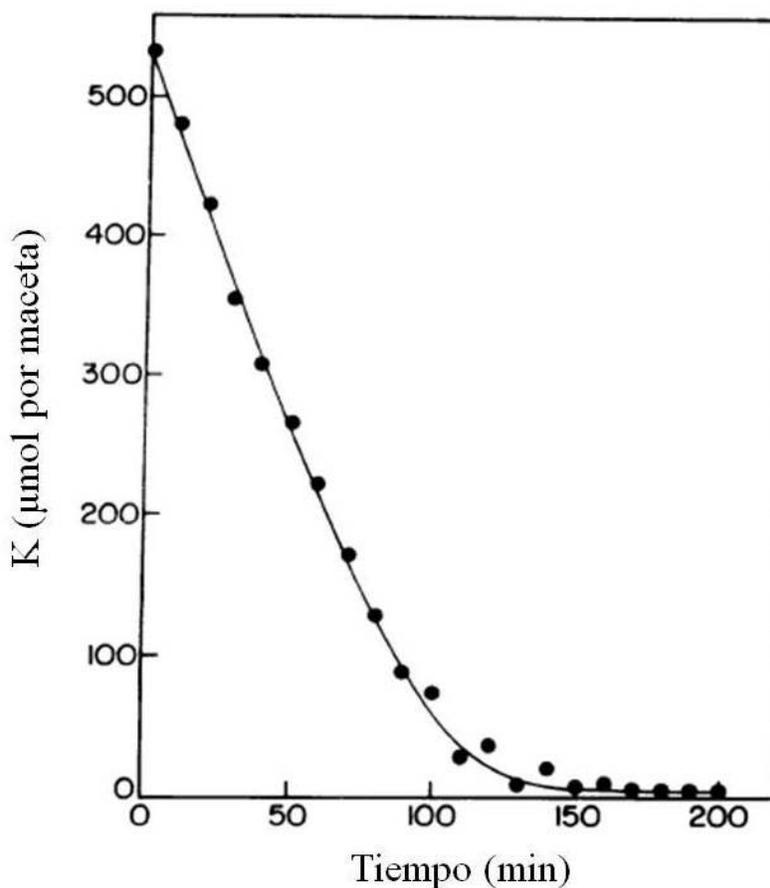


Figura 4. Disminución en la concentración de K en un volumen de 2.8 L de solución nutritiva resultante de la absorción de 10 plantas de maíz de 18 días de edad. Los puntos son los valores observados experimentalmente y la curva es la ecuación predictiva del comportamiento del sistema según el modelo de Michaelis-Menten. Obsérvese el excelente ajuste entre los datos y la curva. *La figura asimismo ilustra el efecto de una planta sobre la solución nutritiva cuando no ocurre aporte de nutrientes para reemplazar los absorbidos.* 1 µmol de K equivale a 0.0391 mg/L. La cantidad inicial de K fue entonces $0.0391 \times 550 \times 2.8 = 60.21$ mg/maceta (Modificado de Claassen y Barber, 1974.)

² Esta clasificación presupone por una parte que cada tipo de proteína tiene una función separada, sin embargo, los datos experimentales indican que puede existir traslape de funciones, esto es, una misma proteína pudiera funcionar como canal o como cotransportador según las condiciones ambientales. Por otro lado, considérese que las proteínas transportadoras no tienen una función única, es decir, no solamente transportan iones con propósitos de nutrición, sino que cumplen funciones varias como acidificación de compartimientos celulares, creación y mantenimiento de potenciales electroquímicos, entre otros.

Los **uniporters** no son energizados directamente por bombas de protones (H^+ -ATP-ases y H^+ -PPases) sino que utilizan la diferencia de potencial electroquímico generada por la diferente concentración de H^+ en el citoplasma, el apoplasto y al interior del tonoplasto para llevar a cabo un proceso de **difusión facilitada**. Otra opción para el funcionamiento de los uniporters es la disipación de gradientes de los iones que transportan que resultaron de otros procesos. **Los uniporters son transportadores de baja afinidad, con expresión constitutiva y cuyo control se da por cierre y apertura**. En una situación en donde la concentración de iones de un elemento específico toma valores altos en la solución del suelo, el transporte del mismo ocurrirá por medio de uniporters.

Los uniporters se clasifican en canales y en acarreadores (Figura 5).

Canales: Los canales son complejos protéicos transmembrana que forman poros hidrofílicos que atraviesan la bicapa de lípidos. Los solutos solubles en agua atraviesan los poros siguiendo un gradiente de difusión. El lumen del canal se accede desde ambos lados de la membrana de forma simultánea. Un ejemplo de canal son las *acuaporinas*. Las acuaporinas pertenecen a una familia génica llamada MIP que agrupa canales que transportan por difusión facilitada solutos de bajo peso molecular incluyendo H_2O , H_2O_2 , inositol, glicerol y urea. En *Arabidopsis thaliana* se han encontrado al menos 35 miembros de esta familia MIP (Johanson *et al.*, 2001), es decir 35 posibles proteínas diferentes cuya inducción de la expresión es variable según la condición hídrica del suelo y de la planta. Por ejemplo algunos de estos genes serán inducidos en presencia de déficit hídrico, alta salinidad y extremos de temperatura.

Acarreadores: La diferencia entre un canal y un acarreador es que el sitio de unión con el sustrato de este último no se accede de forma simultánea por ambos lados de la membrana. Por ello el acarreador realiza cambios conformacionales utilizando como fuente de energía el mencionado diferencial de potencial electroquímico.

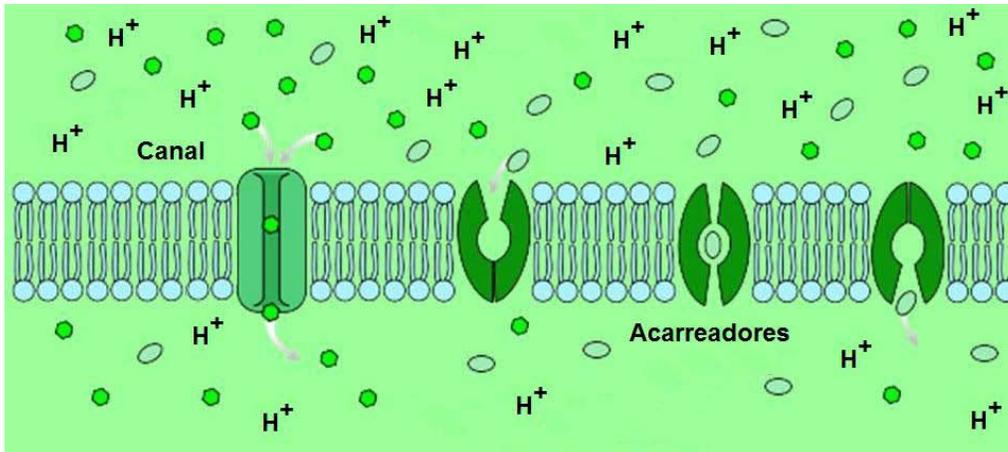


Figura 5. Modelo esquematizado de proteínas uniporter en una membrana biológica. La energización del proceso puede ser un gradiente preexistente o bien la diferencia en la densidad de cargas positivas de los protones (H^+) que son bombeados del citoplasma al apoplasto o hacia la vacuola (puede encontrarse una diferencia de 1000 veces en concentración de H^+ entre el citoplasma y el apoplasto o la vacuola), creando entonces una carga negativa neta en el citoplasma y un potencial electroquímico resultante de 120 a 200 mV, suficiente para energizar las proteínas de transporte. Los sistemas uniporter pueden movilizar de 10^6 a 10^7 iones por segundo por cada canal o acarreador.

El proceso de transporte de alta afinidad o cotransporte³ depende de la acción de proteínas denominadas **antiporters** y **simporters** (Figura 6). Al contrario que los uniporters, estas proteínas integrales de la membrana muestran *inducción*, es decir, su densidad en la membrana y su actividad son modificadas por las condiciones ambientales, básicamente cuando la concentración de iones que se encargan de transportar es muy baja en la solución del suelo. El caso del fósforo es especialmente interesante ya que las plantas expresan tres tipos de proteínas transportadoras: las de baja afinidad de expresión constitutiva, las de alta afinidad que se inducen en presencia de baja concentración de P en la solución del suelo y las de alta afinidad que son inducidas exclusivamente cuando la raíz se asocia con hongos micorrizantes (Uta *et al.*, 2002).

³ El trabajo original de Epstein (1966) indicó la presencia de dos mecanismos de absorción, uno de alta afinidad llamado Mecanismo I, activado cuando el nutrimento se encontraba en baja concentración (200 μ M o menos) y otro de baja afinidad llamado Mecanismo II que opera cuando el nutrimento se encuentra en concentración relativamente alta (0.5 mM o más). Como se aprecia, es posible encontrar similitudes entre la descripción de Epstein y los modelos aquí descritos.

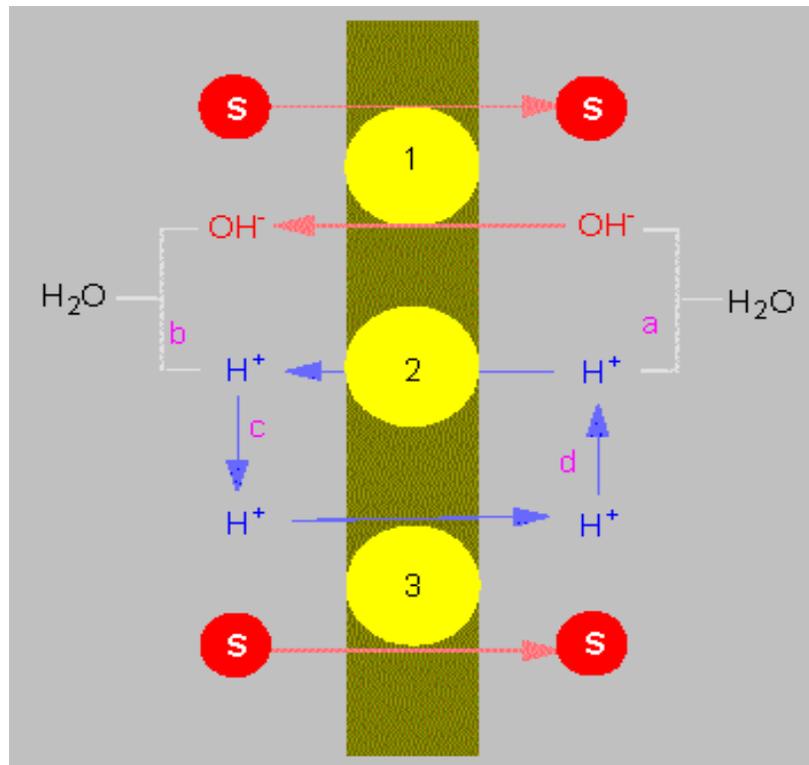


Figura 6. Sistema de acoplamiento para el cotransporte. (1) antiporte y (2,3) simporte. El antiporte es una proteína integral de membrana que se une a una molécula de soluto S1 y lo transporta contra el gradiente de concentración de S1 utilizando el gradiente favorable de un segundo soluto S2. El simporte es una proteína integral de membrana que se une a dos moléculas de soluto a la vez y usa el gradiente favorable de una de ellas para lograr el transporte de la otra contra su gradiente de concentración. Los sistemas de cotransporte pueden movilizar de 10^2 a 10^4 iones por segundo por cada sistema de proteínas.

La fuente de energía para la operación de las antiporters y simporters es el gradiente de protones creado por el funcionamiento de dos tipos de bombas de protones secundarias:

- ATP-asas
- ATP-PPasas (ATP-pirofosforilasas)

Al disiparse el gradiente de protones la energía libre se utiliza para transportar otros iones en el sistema de cotransporte. *En términos de la cinética de Michaelis-Menten (ver el Anexo 1) la operación de estas proteínas que bombean protones disminuye el valor de K_m de las células de la raíz y las vuelve más eficientes para la absorción de nutrimentos minerales.*

La fuente de energía primaria para la obtención del ATP utilizado por las bombas de protones proviene de la respiración de la raíz (**Figura 7**), actividad que depende del transporte de fotosintatos de las partes aéreas (Rogers *et al.*, 1992). En ese sentido, **el mayor aporte de**

fotosintatos y los factores de los que depende (concentración de CO_2 , irradiancia, temperatura, etc.) deben de considerarse como parte de la estrategia integral de manejo de la capacidad de la raíz de absorber nutrientes minerales (Bassirrad, H. 2000).

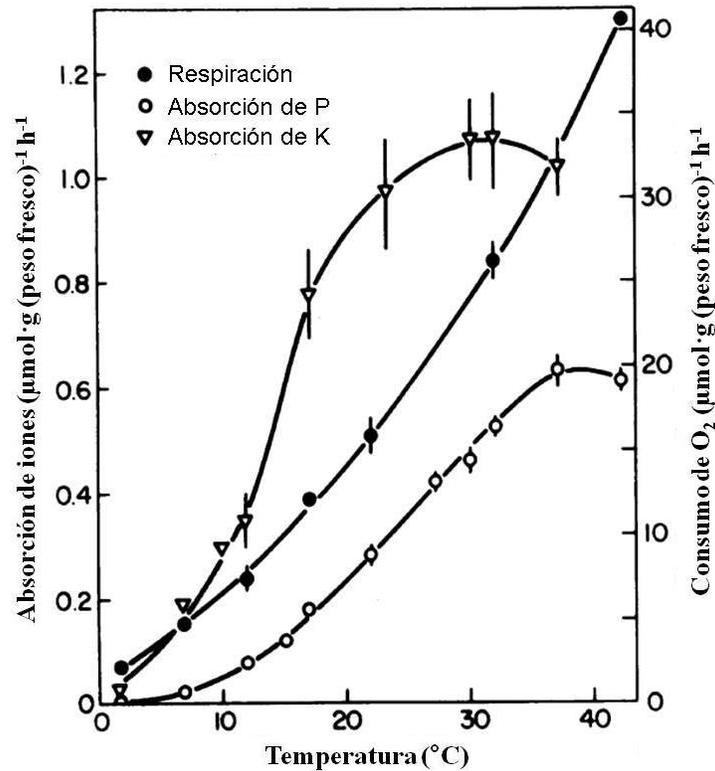


Figura 7. La respiración de la raíz depende de la temperatura y correlaciona con la absorción de P y K en un rango amplio de temperaturas. (Modificado de Bravo y Uribe, 1981).

En 1967 Asher y Ozanne reportaron un sistema experimental en donde diferentes concentraciones de K^+ podían utilizarse sin causar restricciones por difusión. Bajo esta condición las especies vegetales probadas fueron capaces de crecer bajo concentraciones de K^+ en la solución nutritiva tan bajas como 1, 8 y 24 μM (0.04, 0.40 y 0.94 mg/L, respectivamente). Adicionalmente, al añadir a la solución 1000 μM de K^+ (39.1 mg/L), la concentración de este elemento en las partes aéreas y raíz de las plantas solamente creció de 6 a 14 veces más. El análisis de estos resultados nos lleva a considerar el hecho de que las plantas tienen la capacidad para realizar grandes ajustes en su crecimiento, en el reparto selectivo de biomasa, así como en la composición mineral y bioquímica de sus tejidos, dependiendo esto de la disponibilidad de nutrientes minerales (Bassirrad, H. 2000). Ver la **Figura 8** y el **Anexo 2**.

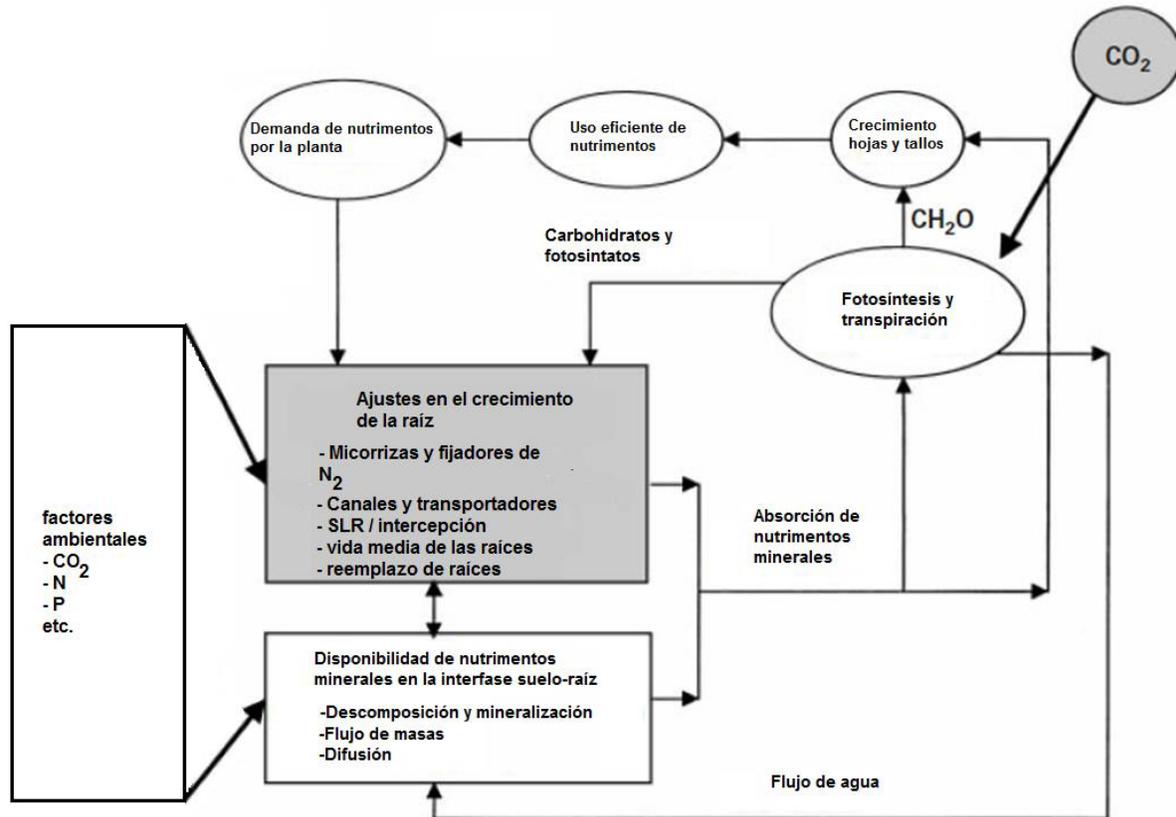


Figura 8. Modelo que ilustra la dependencia recíproca entre los ajustes en la raíz y la disponibilidad y absorción de nutrientes minerales en la interfase suelo-raíz. Los factores ambientales influyen directamente en cada conjunto de reacciones, tanto del suelo como de las plantas, aumentando o disminuyendo la velocidad de reacción, la disponibilidad de fotosintatos para fabricar ATP, la tasa respiratoria de la raíz; a su vez los procesos metabólicos influyen posteriormente en la disponibilidad de nutrientes. (Modificado de Bassirad, 2000.)

(c). Habilidad de la raíz de modificar el entorno edáfico para aumentar la concentración de iones y la capacidad buffer de la rizosfera. Depende de la capacidad de extrusión de protones, de la exudación de ionóforos, metabolitos y proteínas que hacen solubles los nutrientes y, en gran medida, de la asociación de la raíz con bacterias y hongos de la rizosfera. Ver la **Figura 9** en donde se anota un ejemplo para la inducción de respuestas por las células de la raíz frente al déficit de fósforo.

Además de los cambios originados por la ramificación y extensión, la actividad metabólica de la raíz modifica el entorno edáfico de diferentes formas; ejemplo, la tasa de absorción de agua y iones crea el juego de fuerzas químicas que cambian el flujo de iones en el suelo a

través de flujo de masas o difusión; igualmente la exudación de iones, metabolitos o proteínas induce cambios en las propiedades químicas de la solución del suelo rizosférico, alterando la capacidad buffer del suelo, solubilizando nutrientes fijados o precipitados y promoviendo la asociación con microorganismos benéficos como las rizobacterias y las micorrizas (Tester y Leigh, 2001). Todas estas actividades de manipulación química del volumen de la rizosfera, que realiza la planta a costa de gran gasto de ATP, son procesos inducidos, es decir, regulados por los factores ambientales. Como involucran gasto de energía se pondrán en operación solo si es necesario.

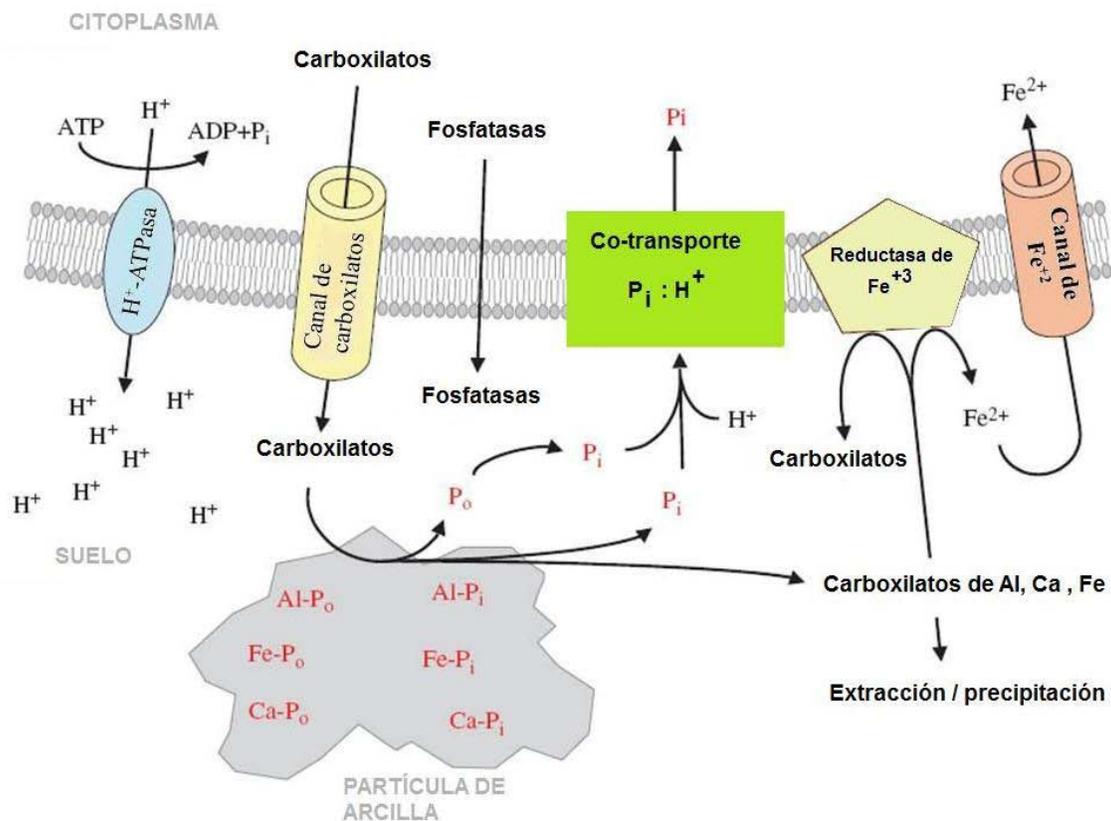


Figura 9. Existe gran traslape en las respuestas de inducción génica entre nutrientes como el P, el Ca y metales como el Fe y el Zn. En este ejemplo, las respuestas orientadas a incrementar la solubilidad del P en la rizosfera (extrusión de H⁺ para energizar los sistemas de cotransporte de P, acidificación del medio con los mismos H⁺, excreción de carboxilatos que funcionan como una parte como ácidos débiles y por otra como agentes complejantes de metales, excreción de enzimas fosfatasas que extraen el P atrapado en la matriz lábil y en los minerales del suelo) se ven acompañadas de la inducción de procesos de reducción, solubilización y cotransporte de Fe y otros metales. Estas reacciones dependen de la actividad metabólica de la raíz y son grandes consumidoras de ATP.

De forma artificial es posible modificar el entorno de la rizosfera aplicando compuestos que modifiquen el pH, que solubilicen elementos que se encuentren formando complejos en el suelo; ejemplos de dichos compuestos son los quelatos, los ácidos orgánicos como el ácido cítrico, ácidos inorgánicos como el ácido sulfúrico o el fosfórico, ácidos húmicos o fúlvicos que no son otra cosa que polímeros orgánicos, que funcionan como moléculas redox donando o aceptando electrones, con gran capacidad de intercambio iónico y que, al descomponerse en el suelo gracias a la acción de los microorganismos del suelo, liberan ácidos orgánicos y otros metabolitos que facilitan la disolución y absorción de elementos como el P, el K y los metales.

FACTORES CON IMPACTO SOBRE LA ABSORCIÓN DE IONES

Se incluye como [anexo](#) un documento en formato pdf para impresión que indica en formato matricial las relaciones entre los factores mencionados en este escrito. El listado no es exhaustivo y considera solamente el aporte de nutrimentos minerales y su absorción en la raíz. Dicho documento sirve como guía para el establecimiento de las estrategias de manejo que de forma oportuna aseguren la absorción adecuada de iones por la raíz.

LITERATURA CITADA

- Aerts, R. and F.S. Chapin III. 2000. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of process and patterns. *Adv. Ecol. Res.* 30:1-67.
- Asher, C.J. and P.G. Ozanne. 1967. Growth and Potassium Content of Plants in Solution Cultures Maintained At Constant Potassium Concentrations. *Soil Sci.* 103:155-161.
- Bassirirad, H. 2000. Kinetics of nutrient uptake by roots: responses to global change. *New Phytol.* 147:155-169.
- Bravo, P. and E.G. Uribe. 1981. Temperature dependence of the concentration kinetics of absorption of phosphate and potassium in corn roots. *Plant Physiol.* 67:815-819.
- Bugarín-Montoya, R., A. Galvis-Spinola, T.M. Hernández-Mendoza, D. García-Paredes. 2007. Capacidad amortiguadora y cinética de liberación de potasio en suelos. *Agricultura Técnica en México* 33:73-81.
- Cataldo, D.A., T.R. Garland, R.E. Wildung. 1978. Nickel in Plants I. Uptake Kinetics Using Intact Soybean Seedlings. *Plant Physiol.* 62:563-565.

- Chrispeels, M.J., N.M. Crawford, J.I. Schroeder. 1999. Proteins for transport of water and mineral nutrients across the membranes of plant cells. *Plant Cell* 11:661-675.
- Claassen, N. and S.A. Barber. 1974. A method for characterizing the relation between nutrient concentration and flux into roots of intact plants. *Plant Physiol.* 54:564-568.
- Epstein, E. (1966). Dual pattern of ion absorption by plant cells and by plants. *Nature* 212:1324-1327.
- Fageria, N.K., V.C. Baligar, Y.C. Li. 2008. The role of nutrient efficient plants in improving crop yields in the twenty first century. *J. Plant Nutr.* 31:1121-1157.
- Gajdanowicz, P., E. Michard, M. Sandmann, M. Rocha, L.G. Guedes Corrêa, S.J. Ramírez-Aguilar, J.L. Gomez-Porras, W. González, J.B. Thibaud, J.T. van Dongen, I. Dreyer. 2011. Potassium (K⁺) gradients serve as a mobile energy source in plant vascular tissues. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 108:864-869.
- Johanson, U., M. Karlsson, I. Johansson, S. Gustavsson, S. Sjövall, L. Fraysse, A.R. Weig, P. Kjellbom. 2001. The complete set of genes encoding major intrinsic proteins in *Arabidopsis* provides a framework for a new nomenclature for major intrinsic proteins in plants. *Plant Physiol.* 126:1358-1369.
- Meyer, D. and Jungk, A. 1993. A new approach to quantify the utilization of non-exchangeable soil potassium by plants. *Plant and Soil* 149:235-243.
- Plhák, F. 1987. Diurnal variations of potassium content in lucerne plants. *Biol. Plant.* 29:221-229.
- Rains, D.W., E. Epstein, R.J. Zasoski, M. Aslam. 2006. Active silicon uptake by wheat. *Plant Soil* 280:223-228.
- Robinson, D. 1994. The responses of plants to non-uniform supplies of nutrients. *New Phytol.* 127:635-674.
- Rogers, H.H., C.M. Peterson, J.N. McCrimmon, J.D. Cure. 1992. Response of plant roots to elevated atmospheric carbon dioxide. *Plant, Cell Environ.* 15:749-752.
- Tester, M. and R.A. Leigh. 2001. Partitioning of nutrient transport processes in roots. *J. Exp. Bot.* 52:445-457.
- Uta, P., S. Kroken, C. Roux, S.P. Briggs. 2002. Rice phosphate transporters include an evolutionarily divergent gene specifically activated in arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 99:13324-13329.

ANEXO 1: CINÉTICA DE MICHAELIS-MENTEN Y ABSORCIÓN DE IONES.

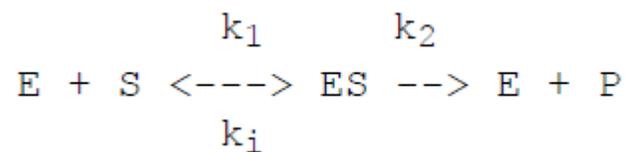
En una reacción con catálisis enzimática que sigue el mecanismo conocido como “cinética de Michaelis-Menten” se tiene:

un reactivo (S) (para nuestro caso es el ión en la solución del suelo) que:

se combina con un catalizador (E) (para nuestro caso una proteína transportadora) para:

formar un complejo (ES) (para nuestro caso es el ión en su paso por el sitio activo del transportador sin importar si es uniporter, antiporter o symporter) con una tasa de formación k_1 y una tasa de disociación k_i .

Una vez que se forma el complejo se libera un producto (P) (en nuestro caso es el traslado de un ión de un lado al otro de la membrana) con una tasa de reacción k_2 . Ocurrido esto el catalizador E se regenera.



El cambio en cada uno de los parámetros del sistema está dado por:

$$\begin{aligned} dE/dt &= -k_1 * E * S + k_i * ES + k_2 * ES \\ dS/dt &= -k_1 * E * S + k_i * ES \\ dES/dt &= k_1 * E * S - k_i * ES - k_2 * ES \\ dP/dt &= k_2 * ES \end{aligned}$$

Al integrar los datos experimentales relativos a la absorción de nutrimentos minerales por la raíz, se encuentra ajuste entre los resultados medidos y los calculados a partir de este modelo. Por ello se dice que la absorción de iones por la raíz sigue una cinética de Michaelis-Menten.

Cuando la absorción de iones (eje Y) sigue una cinética de Michaelis-Menten y se grafica contra la concentración del nutrimento mineral (eje X) se obtiene una curva de respuesta de tipo cuadrático (**Figura 10**). El valor máximo obtenido en el eje Y se le llama V_{max} , el valor de 50% de esa velocidad, proyectado sobre el eje X se designa K_m . Cuando los valores de K_m son bajos indican una alta eficiencia de absorción del nutrimento por la raíz en condiciones de baja concentración del nutrimento.

En la **Figura 10** se muestra la respuesta de dos variedades de planta designadas A y B. Aunque las dos variedades tienen el mismo valor de V_{max} , la variedad A tiene un valor de K_m menor a la variedad B, por ello la variedad A será más eficiente en extraer el nutrimento cuando este se encuentre en baja concentración.

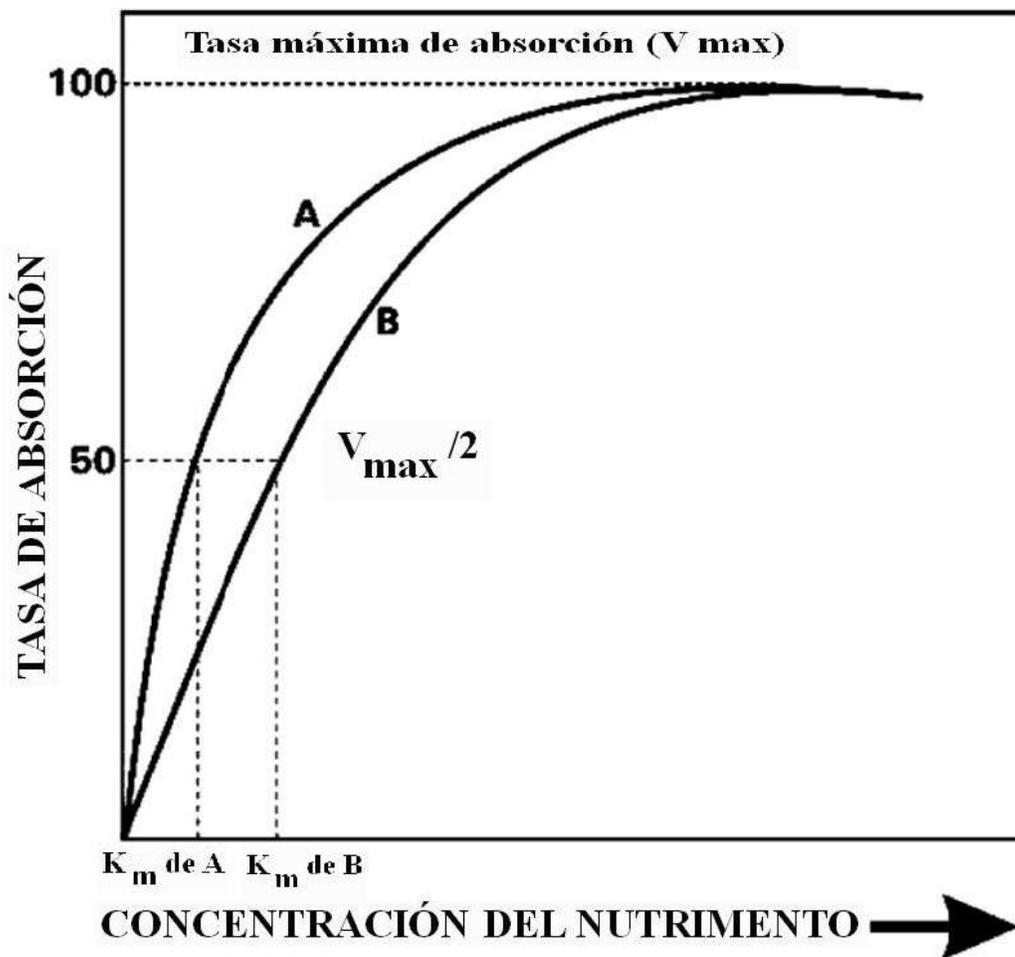


Figura 10. Relación hipotética entre la concentración del nutrimento y la tasa de absorción así como los V_{max} y K_m resultantes para dos variedades. (Modificado de Fageria *et al.*, 2008.)

ANEXO 2: UN EJEMPLO SOBRE EL K⁺ ACERCA DEL CAMBIO EN LAS CONCENTRACIONES DE UN IÓN EN SU TRAYECTO DEL SUELO A LAS CÉLULAS VEGETALES

Las concentraciones de K⁺ en el suelo y en los diferentes compartimientos celulares y de la planta muestran un gran dinamismo. De forma continua, de acuerdo a los niveles de irradiancia y temperatura por un lado, así como a la magnitud de la actividad de fijación de CO₂ o transporte de sacarosa, es posible verificar grandes cambios en la concentración de K⁺ en la solución de agua del suelo así como en los extractos celulares de pecíolos. Estos cambios, a lo largo de un día, pueden variar en decenas de mg/L en la solución de agua del suelo y en miles de mg/L en el extracto de los pecíolos. La **Figura 11** muestra esta clase de comportamiento dinámico para las variables concentración de K⁺ en el extracto acuoso obtenido por el rompimiento mecánico de los pecíolos así como el índice refractométrico del mismo extracto. El índice refractométrico es una medida de la cantidad de sólidos disueltos, incluye a la sacarosa, que es un fotosintato transportado desde las hojas hacia el resto de la planta. Las dos variables, a pesar de su variabilidad a través del tiempo muestran cierto acoplamiento dinámico, tal como se indica en la **Figura 12**.

Por otra parte, en el trayecto desde la solución de agua del suelo, pasando por el apoplasto de la raíz, las células del cortex y la médula de la raíz, el sistema de transporte vascular (xilema y floema), hasta llegar a las estructuras fotosintéticas y las semillas y frutos, el K⁺ muestra grandes diferencias en la concentración entre los diferentes compartimientos de la planta (**Cuadro 1**). Dichas diferencias son conseguidas a través de la operación de canales de tipo uniporter y symporter que son energizados por bombas de protones.

Las diferencias de concentración de K⁺ entre la vacuola y el apoplasto generan un potencial redox⁴ de -64 mV, mientras que entre el citoplasma y el apoplasto producen -37 mV. Recientemente Gajdanowicz *et al.* (2011) demostraron que esos gradientes electroquímicos pueden energizar los sistemas de transporte y descarga de sacarosa por parte del floema, sobre todo en las horas de mayor irradiancia. Por otra parte, es posible que este proceso permita explicar en parte el porqué de la recirculación de K⁺ que se sabe ocurre de forma constante entre las partes altas y bajas de las plantas, y que se sabe llega a un promedio de 1.48 μmol K⁺ g⁻¹ hora⁻¹ en términos de peso fresco (Plhák, 1987). El mismo autor reportó que el aumento en la irradiancia incrementaba la movilidad interna del potasio.

En la **Figura 13** se aprecia la relación entre el comportamiento dinámico del K⁺ en mg/L en el extracto celular de pecíolos de frambuesa y el potencial redox (ORP) en mV. Es posible apreciar que parece presentarse cierta relación entre las dos variables durante las horas de luz así como durante varias horas después de la puesta del Sol. Por otro lado se verifica que la diferencia de potencial redox en el extracto de los pecíolos, que se consigue durante las

⁴ El potencial redox tiene un equivalente en energía libre o capacidad de realizar trabajo $\Delta G = -nF(\Delta \text{Redox})$, en donde n es el número de electrones movilizados en la reacción, F es la constante de Faraday (la magnitud de carga eléctrica en coulombs por mol de electrones) y ΔRedox es el potencial redox. El valor de la constante de Faraday es 96485.34 C mol⁻¹.

horas de luz, es de unos -50 mV. Esa diferencia de potencial parece asociarse con la actividad de asimilación de CO₂, según puede verse en la **Figura 14**.

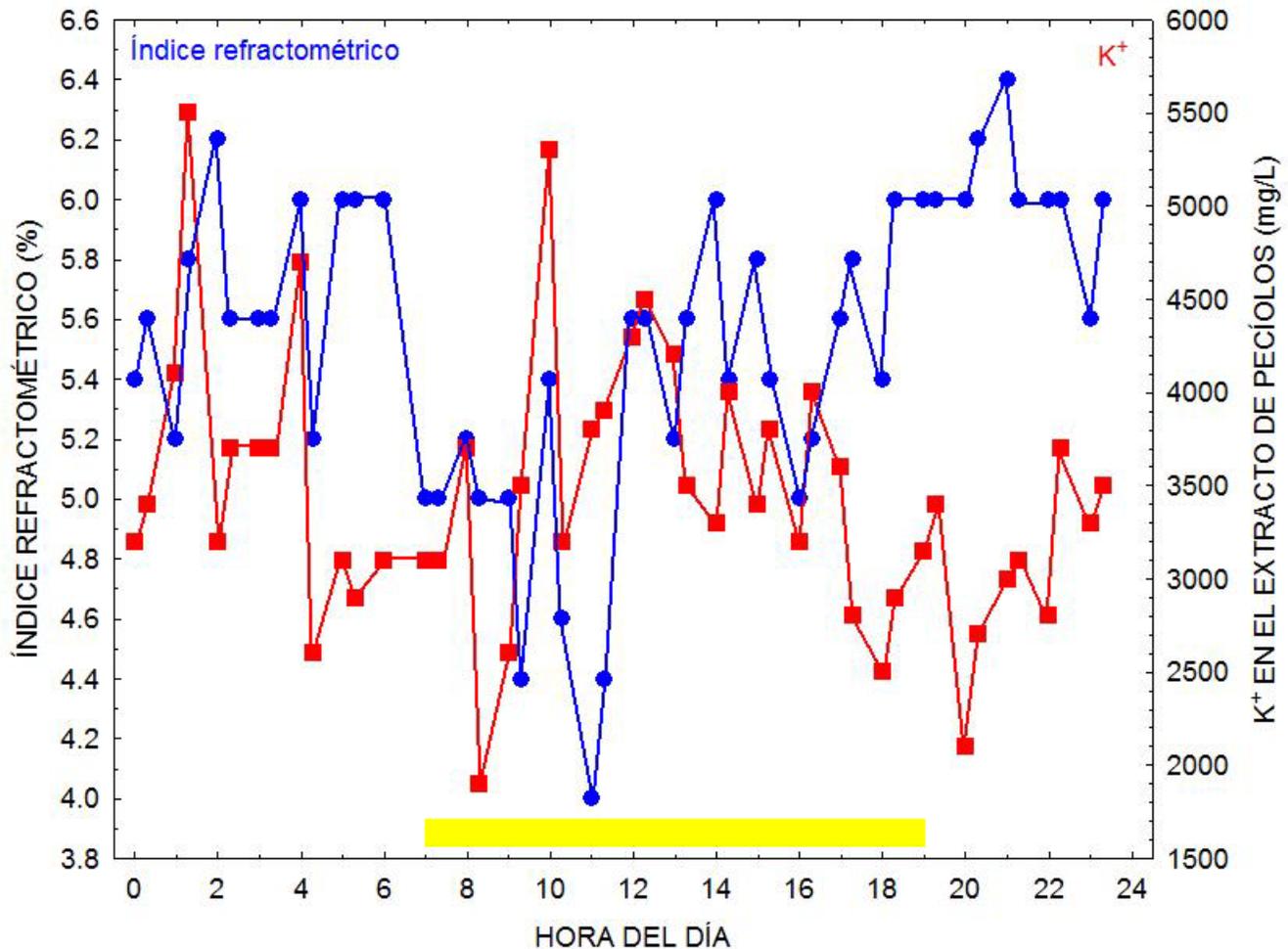


Figura 11. Comportamiento dinámico en un día completo del índice refractométrico (% sólidos solubles totales) y de la concentración de K⁺ (mg/L) en el extracto fresco de pecíolos de frambuesa variedad Amity en campo abierto. Las muestras fueron colectadas cada 30 minutos y procesadas *in situ* para la obtención por presión mecánica del extracto acuoso de los pecíolos de las hojas más jóvenes totalmente expandidas sin sombreado de tallos elegidos al azar. El índice refractométrico fue determinado con un refractómetro manual marca ATAGO; la concentración de potasio con un equipo portátil Horiba Cardy Ion para potasio. Las plantas no fueron sometidas a ningún tratamiento salvo el manejo de riego y fertilización necesario para la producción de fruto. El cultivo estaba ubicado cerca de Zamora, Michoacán, México en diciembre de 1996 y fue trasplantado en mayo de ese año. El rectángulo amarillo indica el período del día en donde se presentó una irradiación PAR mayor a 5 μmol m⁻² s⁻¹. Los datos en azul corresponden al índice refractométrico y los datos en rojo al K⁺. El valor promedio de K⁺ fue de 3441.49 mg/L con error estándar de 103.55.

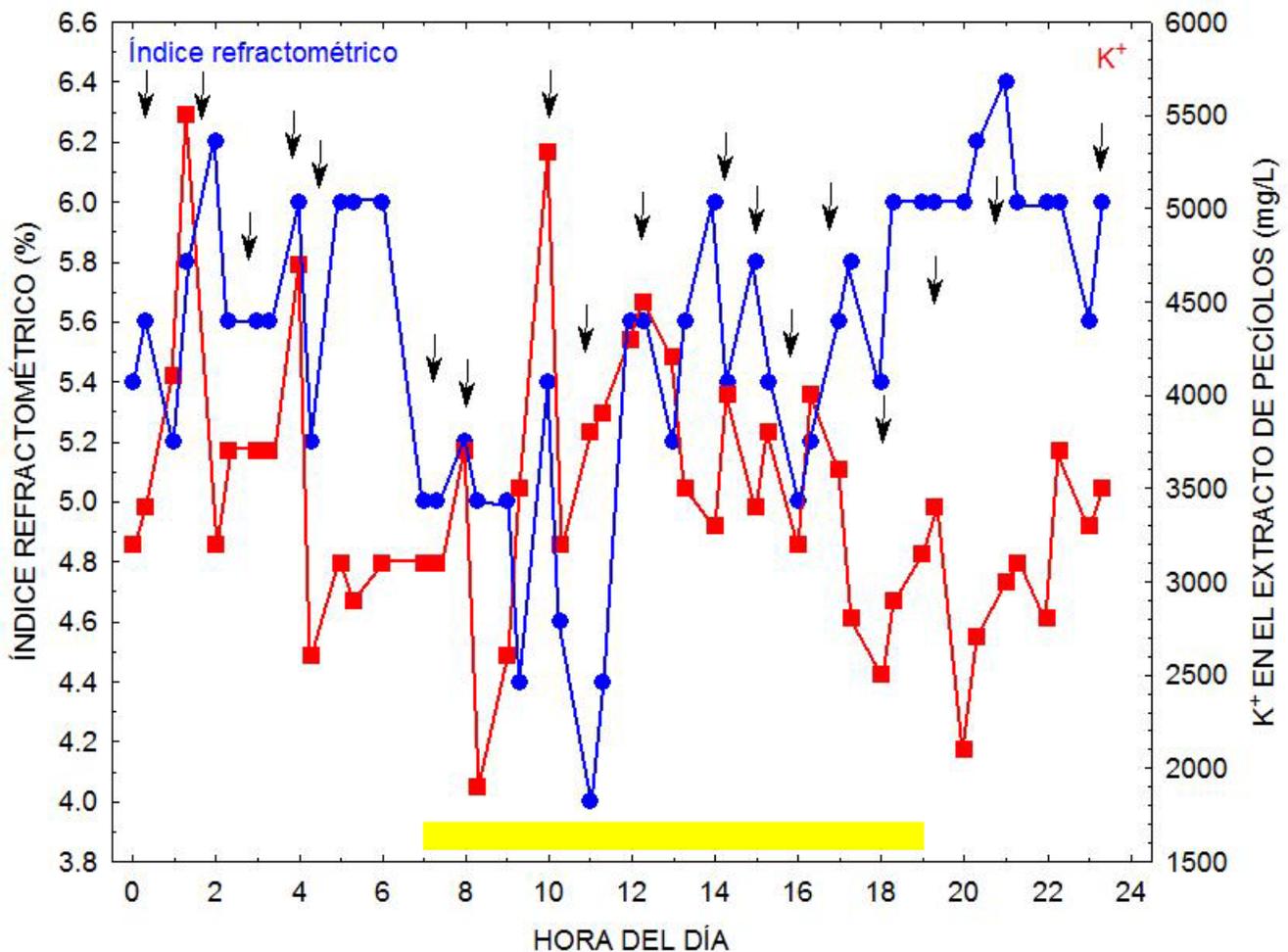


Figura 12. Comportamiento dinámico en un día completo del índice refractométrico (% sólidos solubles totales) y de la concentración de K⁺ (mg/L) en el extracto fresco de pecíolos de frambuesa variedad Amity en campo abierto. Estos son los mismos datos de la **Figura 11**, pero indicando con flechas los puntos en donde existe concordancia, en el sentido de que ambas variables suben o bajan su valor en tiempos cercanos. Posiblemente el acoplamiento se asocie con la energización del transporte de sacarosa o con los flujos de agua necesarios para la citada actividad.

Cuadro 1. Concentraciones de K^+ reportadas en la solución de agua del suelo y para diferentes compartimientos celulares u órganos de plantas. Cada mM equivale a 39.1 mg L^{-1} .

Solución de agua del suelo (profundidad 15 a 60 cm)	Concentración de K^+ (mMol L^{-1})	Comentarios
Suelos bajo invernadero en Almería, España	5 a 12	Suelos con cultivos de tomate muy productivos
Suelos en campo abierto, Michoacán, México	0.2 a 3	Suelos con cultivo de fresa, con o sin acolchado plástico de suelo
En la célula		
Compartimiento de la célula	Concentración de K^+ (mMol L^{-1})	Comentarios
Vacuola	120 a 600	Ver nota al pie del Cuadro [¥] .
Citoplasma	40 a 200	
Apoplasto	5 a 25	
En la planta		
Compartimiento de la planta	Concentración de K^+ (mMol L^{-1})	Comentarios
Apoplasto de la raíz	15 a 70	En especie arbórea
Xilema de la raíz	0.5 a 3.5	En especie arbórea
Xilema de la raíz (maíz)	8 a 20	En maíz
Floema de la raíz	47 a 66 hasta mayor a 100	
Xilema del tallo	3 a 7	La tasa de descarga del xilema en los sitios de utilización es de $4 \text{ a } 10 \text{ nmol K}^+ \text{ s}^{-1}$
Floema del tallo	50 a 100	
Apoplasto de la hoja (adaxial)	5 a 8	
Apoplasto de la hoja (abaxial)	20 a 25	

[¥] Como resultado de las diferencias de concentración entre el K^+ del apoplasto y de la vacuola se genera una diferencia de potencial electroquímico (potencial redox, ORP) de hasta -64 mV ; en cuanto a la diferencia entre el citoplasma y el apoplasto la diferencia induce un potencial de hasta -37 mV . Esa diferencia de potencial ocurre gracias al trabajo realizado por las bombas de protones al crear los gradientes de potasio, y sirve a su vez para energizar otras actividades celulares.

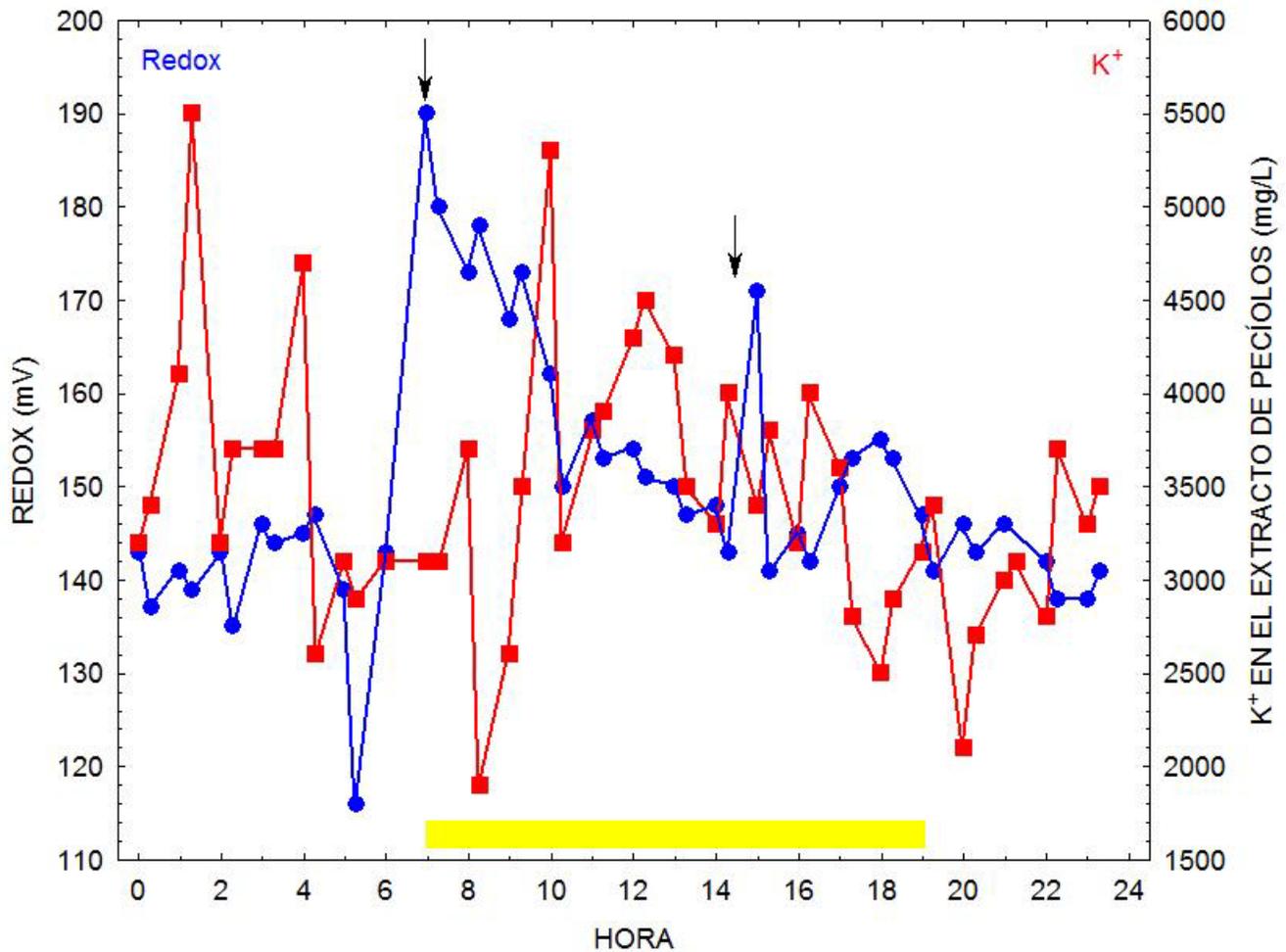


Figura 13. Comportamiento dinámico en un día completo del potencial redox (ORP en mV) y de la concentración de K⁺ (mg/L) en el extracto fresco de pecíolos de frambuesa variedad Amity en campo abierto. Las muestras fueron colectadas cada 30 minutos y procesadas *in situ* para la obtención por presión mecánica del extracto acuoso de los pecíolos de las hojas más jóvenes totalmente expandidas sin sombreado de tallos elegidos al azar. El potencial redox fue determinado con un potenciómetro redox marca Omega Engineering; la concentración de potasio con un equipo portátil Horiba Cardy Ion para potasio. Las plantas no fueron sometidas a ningún tratamiento salvo el manejo de riego y fertilización necesario para la producción de fruto. El cultivo estaba ubicado cerca de Zamora, Michoacán, México en diciembre de 1996 y fue trasplantado en mayo de ese año. El rectángulo amarillo indica el período del día en donde se presentó una irradiación PAR mayor a 5 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Los datos en azul corresponden al potencial redox y los datos en rojo al K⁺. Los puntos indicados con flechas marcan las horas del día, después del amanecer en que registra una diferencia de potencial de unos -50 mV.

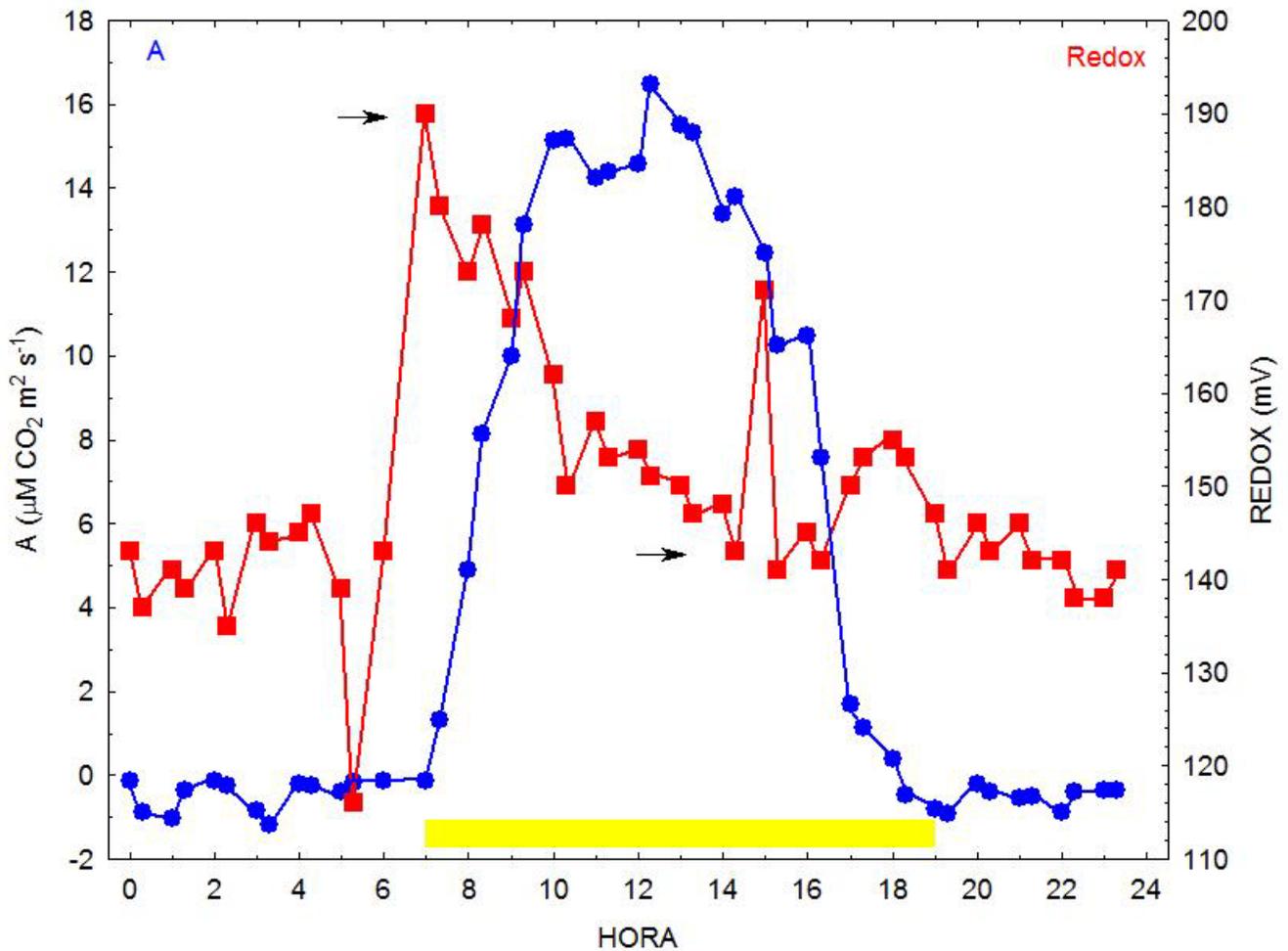


Figura 14. Comportamiento dinámico en un día completo de la actividad de asimilación de CO_2 ($\mu\text{M m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) y del potencial redox (ORP en mV), este último determinado en el extracto fresco de pecíolos de frambuesa variedad Amity en campo abierto. Las muestras de pecíolo fueron colectadas cada 30 minutos y procesadas *in situ* para la obtención por presión mecánica del extracto acuoso de los pecíolos de las hojas más jóvenes totalmente expandidas sin sombreado de tallos elegidos al azar. La asimilación de CO_2 se midió utilizando un IRGA LI-6200 de LI-COR, Inc. El potencial redox fue determinado con un potenciómetro redox marca Omega Engineering. Las plantas no fueron sometidas a ningún tratamiento salvo el manejo de riego y fertilización necesario para la producción de fruto. El cultivo estaba ubicado cerca de Zamora, Michoacán, México en diciembre de 1996 y fue trasplantado en mayo de ese año. El rectángulo amarillo indica el período del día en donde se presentó una irradiación PAR mayor a $5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Los datos en azul corresponden a la asimilación de CO_2 y los datos en rojo al potencial redox. Los puntos indicados con flechas marcan las horas del día, después del amanecer en que registra una diferencia de potencial de unos -50 mV. Es posible apreciar una gran correspondencia entre las dos actividades fisiológicas.