

A través de su ciclo de vida, las plantas al nivel celular continuamente transmiten *señales* que pueden variar en calidad e intensidad de minuto a minuto dependiendo del estímulo, las usan para alterar su metabolismo y asegurar su sobrevivencia. Entre los estímulos externos e internos que generan estas señales tenemos los diversos tipos de estrés: nutricional, hídrico, temperatura, luminosidad, abióticos; también tenemos los metabolitos orgánicos, pH, tensiones mecánicas, reguladores de crecimiento, gases y plantas vecinas.

La baja biodisponibilidad de los nutrientes, es una característica de los suelos agrícolas, éstas desencadenan una cascada de señales moleculares capaces de alterar las actividades fisiológicas de las plantas cultivadas, ellas incluyen modificaciones en las estructuras y el metabolismo de la fotosíntesis, respiración, absorción y translocación de agua y nutrientes, entre otros. Por lo que es imprescindible conocer el metabolismo y nutrición de las plantas a fin de establecer eficientemente Programas de fertilización y nutrición mineral de las plantas cultivadas para optimizar la producción y productividad.

En las últimas décadas, se han desarrollado enormes avances en las áreas de bioquímica, fisiología vegetal, nutrición y metabolismo mineral de las plantas, por lo que muchos de estos progresos han sido cuidadosamente considerados en los diversos capítulos que comprende este libro, permitiendo además al lector, comprender un nuevo enfoque de la Fertilidad de suelos, que para su mejor aprehensión se hace imprescindible el conocimiento de la Nutrición y el metabolismo mineral de las plantas.

frivasyupanqui@yahoo.es
064-9923344



NUTRICIÓN Y METABOLISMO MINERAL DE LAS PLANTAS

Fredy Rivas Yupanqui

NUTRICIÓN Y METABOLISMO MINERAL DE LAS PLANTAS



Primera Edición

Fredy Rivas Yupanqui

**NUTRICIÓN Y
METABOLISMO MINERAL
DE LAS PLANTAS**

NUTRICIÓN Y METABOLISMO MINERAL DE LAS PLANTAS

Fredy Rivas Yupanqui

Profesor Principal del
Departamento Académico de Suelos e Ingeniería
Facultad de Agronomía
Universidad Nacional del Centro del Perú

Huancayo, Perú
2007

NUTRICIÓN Y METABOLISMO MINERAL DE LAS PLANTAS

Todos los derechos reservados; ninguna parte de esta publicación puede ser reproducido, almacenado en sistemas recuperables o transmitidos en alguna forma o por algunos medios electrónicos, mecánicos, fotocopiados u otros sin el permiso previo y por escrito al autor.

© **Autor – Editor**

Fredy Fernando Rivas Yupanqui

1^{era} Edición, Marzo **2007**

Para su información o venta dirigirse a:

E-mail: frivasyupanqui@yahoo.es

Telef: 064-9923344

E.E.A. “El Mantaro”,

Facultad de Agronomía,

Universidad Nacional del Centro del Perú

Huancayo, Perú.

**Hecho el Depósito Legal en la Biblioteca Nacional del Perú
N° 2007-00458**

ISBN 978-9972-33-363-7

Tiraje 1000 ejemplares
Impreso en Huancayo, Perú.

A Epifanía

Una fuente inacabable de inspiración ...

AGRADECIMIENTOS

Un gran reconocimiento, al maestro PhD. *Post doc.* Arnaldo Chaer Borgues, por sus sabias enseñanzas en mi formación académica, los recuerdos de aquellas largas horas de diálogo y su siempre actitud analítica, crítica e implacable durante mi formación en el Programa doctoral.

La permanencia en la Universidad Federal de Viçosa, ha permitido desarrollar un “*senso crítico de la esencia de los fenómenos*”, especialmente al culminar el Programa doctoral, que a través del presente deseo manifestarles gratitud a mis maestros de esa Universidad.

Mis agradecimientos al Dr. Fernando Teixeira Gomes por sus aportes bastante acertados, de igual modo hago extensivo mis agradecimientos a los distinguidos investigadores de las distintas Universidades de nuestro país que han participado en la revisión del presente.

Mis reconocimientos a Orlando, Carmen, Elsa, Isabel, Enriqueta y Maruja.

Una eterna gratitud a mis hijos Epifanía y Paulo, gracias por su apoyo.

PREFACIO

A nutrição mineral é uma área de grande importância para o crescimento e desenvolvimento das plantas, sendo fundamental tanto para a ciência básica, como para a ciência aplicada. Significativa evolução tem sido obtida durante a última década sobre os conhecimentos relacionados aos mecanismos de absorção de nutrientes e suas funções no metabolismo das plantas. Paralelamente, tem-se conseguido grandes avanços no aumento da produtividade das culturas pelo suprimento racional dos elementos essenciais às plantas.

Os diferentes assuntos aqui abordados estão de forma abrangente e didática sobre os principais aspectos fisiológicos e bioquímicos dos vegetais, permitindo ao leitor uma visão atraente e expressiva dos princípios da nutrição e do metabolismo mineral das plantas, fundamentado no que de mais recente tem sido gerado pela pesquisa nesta área.

Esta obra apresenta novos tópicos atualizando os conhecimentos sobre como as raízes das plantas adquirem os nutrientes do solo, bem como, as relações entre o sistema radicular e a parte aérea, os mecanismos de absorção e transporte de água e íons pelas membranas celulares. Esses processos de absorção de nutrientes

pelas raízes das plantas são mediados por proteínas carregadoras e por canais iônicos que funcionam como poros seletivos, possibilitando a passagem de íons específicos, sempre a favor de um gradiente de potencial eletroquímico, os quais são regulados por uma baixa diferença de carga elétricas e de concentração entre os lados da membrana. Além disso, tratar de forma clara os aspectos bioquímicos da fotossíntese e respiração, do ponto de vista de como esses processos são afetados e regulados pelos nutrientes minerais.

O conteúdo desse livro visa dar suporte a diferentes cursos que tratam da fisiologia vegetal, da nutrição mineral de plantas e da fisiologia da produção e afins, ministrados em cursos de graduação e pós-graduação nas áreas de agronomia, biologia molecular de plantas, fisiologia, bioquímica, engenharia florestal, ecologia dentre outras que contemplam temas abordados neste livro. Além de atender a demanda acadêmica, será com certeza, material didático e de consulta útil a docentes, pesquisadores e interessados no estudo da nutrição e metabolismo das plantas.

Dr. *Fernando Teixeira Gomes*

Juiz de Fora, MG - **BRASIL**
Março, 2007

El Autor



Fredy Rivas Yupanqui, es docente Principal del Departamento Académico de Suelos e Ingeniería de la Facultad de Agronomía de la Universidad Nacional del Centro del Perú. Graduado como *Magister Scientiae* en “**Suelos**” por la Universidad Nacional Agraria La Molina, Lima - Perú, 1992 y como *Doctor Scientiae* en la especialidad de “**Suelos y Nutrición de Plantas**” por la Universidade Federal de Viçosa, MG - **BRASIL**, 1997. El Dr. Rivas ha concentrado sus trabajos de investigación en los aspectos relacionados a la capacidad tampón de fosfatos, fotosíntesis y la interacción *Rhizobium* sp. - *Azospirillum* sp. Tiene publicado artículos en revistas científicas y ha participado como ponente y conferencista en eventos académicos nacional e internacional.

Los Revisores



Fernando Teixeira Gomes, profesor de Bioquímica y Fisiología Vegetal en el Centro de Ensino Superior (CES) de **Juiz de Fora**, **MG-BRASIL**. Titulado como “Biólogo” por la Universidade Federal de Juiz de Fora, MG-Brasil, 1991. Obtuvo los Grados académicos de *Magíster Scientiae* en “Microbiología Agrícola”, 1995 y *Doctor Scientiae* en “Fisiología Vegetal” por la Universidade Federal de Viçosa, **MG-Brasil**, 2000. El Dr. Teixeira ha investigado la toxicidad del aluminio en suelos del trópico húmedo y el impacto de las relaciones Ca^{2+}/Mg^{2+} en sistemas simbióticos.



Luis BendeZú Diaz, docente Principal del Departamento Académico de Suelos de la Facultad de Agronomía de la Universidad Nacional San Luis Gonzaga, **Ica** - Perú. Graduado como *Magíster Scientiae* en “Suelos” por la Universidad Nacional Agraria La Molina, Lima - Perú, 1999. El *M.Sc.* BendeZú ha investigado aspectos relacionados a la salinidad de los suelos de climas áridos.



José Remigio Arguello, docente Principal del Departamento Académico de Suelos de la Facultad de Agronomía de la Universidad Nacional de Piura, **Piura** - Perú. Graduado como *Magíster Scientiae* en “Suelos” por la Universidad Nacional Agraria La Molina, Lima - Perú, 1996. El impacto de la salinidad de los suelos de climas áridos y la contaminación de los suelos son temas de investigación del *M.Sc.* Remigio.



Alex Tineo Bermudez, profesor Principal de la Facultad de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional San Cristóbal de Huamanga, **Ayacucho** - Perú. Graduado como *Magíster Scientiae* en “Manejo Integrado de Recursos Naturales” por el Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE) Turrialba - **Costa Rica**, 1993. El *M.Sc.* Tineo ha investigado tópicos relacionados a la agricultura orgánica.



Félix Fuentes Quijandria, docente Principal del Departamento Académico de Suelos de la Facultad de Agronomía de la Universidad Nacional San Luis Gonzaga, **Ica** - Perú. Graduado como *Magíster Scientiae* en Agronomía, Mención “Producción Agrícola” por la Universidad Nacional San Luis Gonzaga, Ica - Perú, 2004. El *M.Sc.* Fuentes ha investigado la fertirrigación en suelos de zonas áridas.



César Aquino Zacarías, docente Principal del Departamento Académico de Cultivos de la Facultad de Agronomía de la Universidad Nacional del Centro del Perú. **Huancayo** – Perú. Graduado como *Magíster Scientiae* en “Producción Agrícola” por la Universidad Nacional Agraria La Molina, Lima - Perú, 1997. El *M.Sc.* Aquino ha investigado el metabolismo de la germinación en plantas malezas.



Narciso Gómez Villanes, profesor de Bioquímica adscrito al Departamento Académico de Cultivos de la Facultad de Agronomía de la Universidad Nacional del Centro del Perú, **Huancayo** - Perú. Graduado como *Magíster Scientiae* en “Bioquímica” por la Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima - Perú, 2005. El *M.Sc.* Gómez ha investigado la caracterización bioquímica de proteínas de varios cultivos andinos del Perú.



Gilberto Torres Suárez, docente Asociado del Área de Sanidad vegetal de la Facultad de Agronomía de la Universidad Nacional del Centro del Perú, **Huancayo** - Perú. El *Ing.* Torres se avoca al estudio de inductores de resistencia a enfermedades de plantas.

Contenido por capítulos

UNIDAD I	Raíz y Parte Aérea	1
Capítulo 1	Características y Funciones de los Sistemas Radiculares	3
Capítulo 2	La Raíz y la Parte Aérea de las Plantas	37
UNIDAD II	Membranas Celulares, Transporte y Absorción de Iones	51
Capítulo 3	Membranas Celulares	53
Capítulo 4	Transporte de Iones a Través de Membranas Celulares de las Plantas	73
Capítulo 5	Mecanismos de Absorción de Iones	99
UNIDAD III	Metabolismo del Transporte de Iones y Agua	125
Capítulo 6	La ATP-asa y la Energización de las Membranas Celulares	127
Capítulo 7	Los Canales Iónicos	153
Capítulo 8	Transportadores Iónicos	181
Capítulo 9	Los <i>Aquaporins</i> y el Transporte de Agua a través de las Membranas Celulares	227
UNIDAD IV	Bioquímica y Metabolismo	253
Capítulo 10	Fotosíntesis: Reacciones Lumínicas	255
Capítulo 11	Fotosíntesis: Metabolismo del Carbono	309
Capítulo 12	Respiración	339

Tabla de contenidos

Agradecimientos	vii
Prefacio	ix
El autor	xi
Los revisores	xiii
Contenido por capítulos	xv
Tabla de contenidos	xvii

UNIDAD I: Raíz y Parte Aérea	1
Capítulo 1 Características y Funciones de los Sistemas Radiculares	3
Funciones de los sistemas radiculares	5
Características de las raíces	6
El diámetro radicular	6
La superficie radicular	7
El color de la raíz	7
Los sistemas topológicos	8
Implicaciones funcionales de la arquitectura del sistema radicular	12
Costo	12
Transporte	13
Exploración y explotación del suelo por las raíces	14
Anclaje	17
Los pelos radiculares	17
Morfología y estructura de los pelos radiculares	17
Funciones de los pelos radiculares	19
Influencia medioambiental en la zona del pelo radicular	20

Metabolismo radicular	21
Factores medioambientales que controlan el crecimiento y el modelo de desarrollo radicular	22
Impedancia mecánica	23
Temperatura	26
Déficit hídrico	28
Deficiencia de oxígeno	29
Iones y pH de la rizósfera	32
Desarrollo de la interfase suelo/raíz	34
Capítulo 2 La Raíz y la Parte Aérea de las Plantas	37
Intercambio de sustancias inorgánicas entre la raíz y la parte aérea	38
Agua	38
Nutrientes minerales esenciales	40
Gases	43
Intercambio de sustancias orgánicas	45
Translocación de fotoasimilados entre la parte aérea y la raíz	46
Las raíces y la regulación de la relación raíz/parte aérea	48
Teoría del control del nutriente	48
UNIDAD II: Membranas Celulares, Transporte y Absorción de iones	51
Capítulo 3 Membranas Celulares	53
Funciones básicas de las membranas celulares	54
Estructura de las membranas biológicas	56
Modelo de Danielli-Davson	56
Modelo de Robertson	57
Modelo de Singer	57
Características de la membrana biológica según el modelo Singer	58
Asimetría	58
Fluidez	59
Movimiento de lípidos	60
Movimiento de proteínas	60
Composición química	60
Permeabilidad de las membranas celulares	67
Capítulo 4 Transporte de Iones a Través de Membranas Celulares de las Plantas	73
Transporte pasivo y activo	74
Origen de los potenciales de difusión	80
Potencial de membrana	82
Ecuación de Goldman	82

Ecuación de Donnan	83
Ecuación de Nernst	84
Consideraciones de la ecuación de Nernst	85
Ecuación de Ussing-Teorell	86
Sistema de mediciones electropotenciales dentro de las células de plantas	91
Proteínas para el transporte de nutrientes minerales y agua cruzando las membranas biológicas	91
Principios básicos del transporte de iones a través de membranas biológicas	94
Capítulo 5 Mecanismos de Absorción de Iones	99
Modelos cinéticos de la absorción de iones	102
Modelo cinético Simple + difusión	104
Modelo cinético Doble	106
Modelo cinético Doble + difusión	107
Modelo cinético Cooperativo	108
Modelo cinético de absorción multifásico	108
Experimentos iniciales con sulfato y glucosa	109
Sitios de absorción y sitios de transición separadas	111
Absorción de iones inorgánicos	114
Concentraciones externas de solutos bajas y altas	116
Características del modelo cinético Multifásico	118
Bases moleculares de la absorción Multifásica	118
Transportadores y canales iónicos	119
Sitios de transición	121
UNIDAD III: Metabolismo del Transporte de Iones y Agua	125
Capítulo 6 La ATP-asa y la Energización de las Membranas Celulares	127
Las H ⁺ -ATPasa de la membrana plasmática	131
Biología molecular y celular de la PM H ⁺ -ATPasa	132
Regulación mediambiental y hormonal	133
Regulación mediante el terminal de carbono y la fusicocina	134
Bioquímica de la PM-H ⁺ ATPasa	137
Distribución específica de las PM H ⁺ -ATPasa en los tejidos	139
Activación del transporte secundario	141
Turgor de la célula y funciones relacionadas	143
Regulación del pH intracelular	144
Las VH ⁺ -ATPasa del tonoplasto	145
Biología molecular y celular de la VH ⁺ -ATPasa	146
Biosíntesis y ensamblaje	148
Regulación	150
Desarrollo y regulación medioambiental	150

Coordinación de las PM H ⁺ -ATPasa y las V H ⁺ -ATPasa	151
Capítulo 7 Los Canales Iónicos	153
Canales iónicos de K ⁺ en acción	154
Estructura de los canales iónicos de K ⁺ de las células de plantas	157
Selectividad de los canales iónicos de K ⁺	159
Disparador dependiente de voltaje	160
Los canales iónicos de K ⁺ y la concentración externa de K ⁺	161
Regulación del voltaje	162
Los canales iónicos de K ⁺ y la nutrición potásica de las plantas	164
Movimientos foliares	167
Carga / descarga en el xilema	168
Canales iónicos de K ⁺ en las vacuolas	170
Bases moleculares de los canales iónicos de absorción de K ⁺	172
Los H ⁺ modulan la dependencia de voltaje	173
Rol de las histidinas en la sensibilización del pH	174
Canales iónicos de Ca ²⁺ en acción	176
Canales de Ca ²⁺ de la membrana plasmática	178
Canales de Ca ²⁺ dependientes de voltaje (VDCC)	178
Canales de Ca ²⁺ activados por el ABA	178
Canales de Ca ²⁺ activados por estiramiento	179
Canales de liberación de Ca ²⁺	179
Canales de Ca ²⁺ activados por InsP3	180
Capítulo 8 Transportadores Iónicos	181
Nomenclatura	181
Transportadores de aniones y cationes inorgánicos	182
Topología y estructura de los transportadores iónicos	183
Absorción del NO ₃ ⁻	188
Caracterización fisiológica de la absorción de NO ₃ ⁻	189
Aspectos genéticos y moleculares de la absorción de NO ₃ ⁻	193
Efectos del NO ₃ ⁻ en la transcripción del gen HvNRT2 y el influjo del NO ₃ ⁻	196
Influencia del NH ₄ ⁺ en el influjo de NO ₃ ⁻ y la elevada transcripción del gen HvNRT2	197
Regulación de la elevada transcripción del gen HvNRT2 y el influjo de NO ₃ ⁻ por los aminoácidos	197
Genes que codifican transportadores de NH ₄ ⁺ y NO ₃ ⁻ de alta afinidad	199
La familia NRT1 de transportadores de NO ₃ ⁻	201
La familia NRT2 de transportadores de NO ₃ ⁻	203
Función y regulación del transportador de NO ₃ ⁻	204
Absorción del NH ₄ ⁺	205
Caracterización fisiológica de la absorción de NH ₄ ⁺	205

Cinética de absorción del NH_4^+	209
Estructura y propiedades bioquímicas de la familia de transportadores de iones NH_4^+ AMT	211
Absorción del anión fosfato	212
Transporte de fosfato a través de membranas celulares	216
Características de la absorción de Pi por las plantas	217
Efecto de la insuficiencia fosforada sobre la absorción de Pi	221
Transportadores de Pi en plantas	222
Estructura de los transportadores de Pi	222
Expresión y regulación de los transportadores de Pi	224
Capítulo 9 Los Aquaporins y el Transporte de Agua a través de las Membranas Celulares	227
Los indicios de la existencia de <i>aquaporins</i> en células de plantas	231
Rasgos moleculares de los <i>aquaporins</i>	232
Los <i>aquaporins</i> y el transporte de agua	235
Selectividad del transporte	236
Regulación de la actividad del <i>aquaporin</i>	237
Fosforilación del aminoácido Ser-274	240
Los <i>aquaporins</i> y el estrés por salinidad	242
Los <i>aquaporins</i> y el estrés nutricional	244
Deficiencia nutricional y crecimiento radicular	247
Funciones integradas de los <i>aquaporins</i> en plantas	248
Transporte de agua transcelular y de larga distancia	249
Volumen celular y osmoregulación	250
UNIDAD IV: Bioquímica y Metabolismo	253
Capítulo 10 Fotosíntesis: Reacciones Lumínicas	255
Fotosíntesis en plantas superiores	256
Características de la luz	258
La absorción y emisión de luz y el cambio del estado electrónico de las moléculas	261
Pigmentos y cromóforos	262
Los pigmentos fotosintéticos y la absorción de luz	263
Los complejos conteniendo antenas recolectoras de luz y los centros de reacción fotoquímica	268
Los estados excitados	268
Excitación de las clorofilas y resonancia inductiva	273
Conversión de la energía de excitación	276
a) Fluorescencia	276
b) Conversión interna	276
c) Desactivación colisional	277
d) Resonancia inductiva	277
Fotoquímica	279

Los sistemas antena colectores de energía lumínica	280
Los complejos principales de la tilacoides	284
A. El complejo <i>PSII-LHCII</i>	286
El complejo central del complejo <i>PSII-LHCII</i>	286
El sistema colector de luz del fotosistema II (<i>LHCII</i>)	289
B. El complejo citocromo b_6-f	290
C. El complejo <i>PSI-LHCI</i>	290
Complejo central del complejo <i>PSI-LHCI</i>	290
Sistema colector de luz del fotosistema I (<i>LHCI</i>)	290
Proteínas extrínsecas	291
D. El complejo ATP- <i>sintasa</i>	292
CF_0	292
CF_1	292
Mecanismos de transporte de electrones y protones	293
Reacciones de las plastoquinonas	301
Flujo de electrones por el complejo citocromo b_6-f y la acumulación de H^+ en el lumen	303
Transporte de electrones	305
Fotofosforilación	307
Capítulo 11 Fotosíntesis: Metabolismo del Carbono	309
Ciclo de reducción del carbono fotosintético C_3 (PCR)	309
Carboxilación de la Ribulosa 1,5-bisfosfato	310
Reducción del 3-fosfoglicerato	312
Regeneración de la Ribulosa 1,5-bisfosfato	312
Regulación del ciclo de Calvin	314
A) Los movimientos iónicos dependientes de la luz regulan varias enzimas del ciclo PCR	315
B) Los movimientos iónicos dependientes de la luz promueven la activación de la <i>Rubisco</i> por la formación de carbamato	317
C) La luz estimula la actividad de varias enzimas del ciclo PCR a través de un sistema de redox covalente basado en thiol	318
Ciclo de oxidación del carbono fotorespiratorio C_2 (PCO)	318
Balance de los ciclos de Calvin y el PCO	321
Función biológica de la fotorespiración	323
Síntesis de la sacarosa y almidón	324
Control del transporte durante la fotosíntesis	327
La Fructosa-2,6-bisfosfato regula el metabolismo en el cloroplasto y citosol	330
Regulación de la síntesis de sacarosa fotosintética	331
Control <i>Feedforward</i>	331
Control <i>Feedback</i>	332

La deficiencia de fósforo inorgánico y los cambios metabólicos de las plantas	334
Capítulo 12 Respiración	339
Glicólisis	343
La fermentación y la regeneración del NAD ⁺ en ausencia de O ₂	345
Gluconeogénesis	346
La fermentación anaeróbica y la liberación de energía disponible	348
Ciclo de los ácidos tricarbóxicos	348
Oxidación del piruvato en la vía del ciclo ATC	349
El ciclo de ATC de las células de plantas y animales	351
Cadena de transporte de electrones	353
La cadena de transporte de electrones y la síntesis de ATP mitocondrial	356
La deficiencia nutricional de fosfato y las adaptaciones del metabolismo respiratorio en plantas superiores	359
<i>Pool</i> de fosfatos dinucleótido	361
Los adenilatos y la limitación de Pi en el metabolismo respiratorio	361
El pirofosfato como donador de energía autónomo del citosol	363
La flexibilidad del metabolismo de la PEP de la planta	365
La Pirofosfato: <i>fructosa-6-fosfato 1-fosfotransferasa</i> (PF ₁) una enzima adaptativa	367
Respiración y el transporte de electrones mitocondrial durante la deficiencia de Pi	367
Vía oxidativa de las pentosas fosfato	369
Referencias Bibliográficas	375
Anexos	381