

# NUTRICION MINERAL

- Elemento mineral esencial
- Fertilización: fertilizantes, relación pH y disponibilidad de nutrientes. Medicion de fertilidad
- Macronutrientes
- Micronutrientes
- Sintomas de deficiencias

## Elemento mineral esencial (Arnon y Stout, 1934) criterios

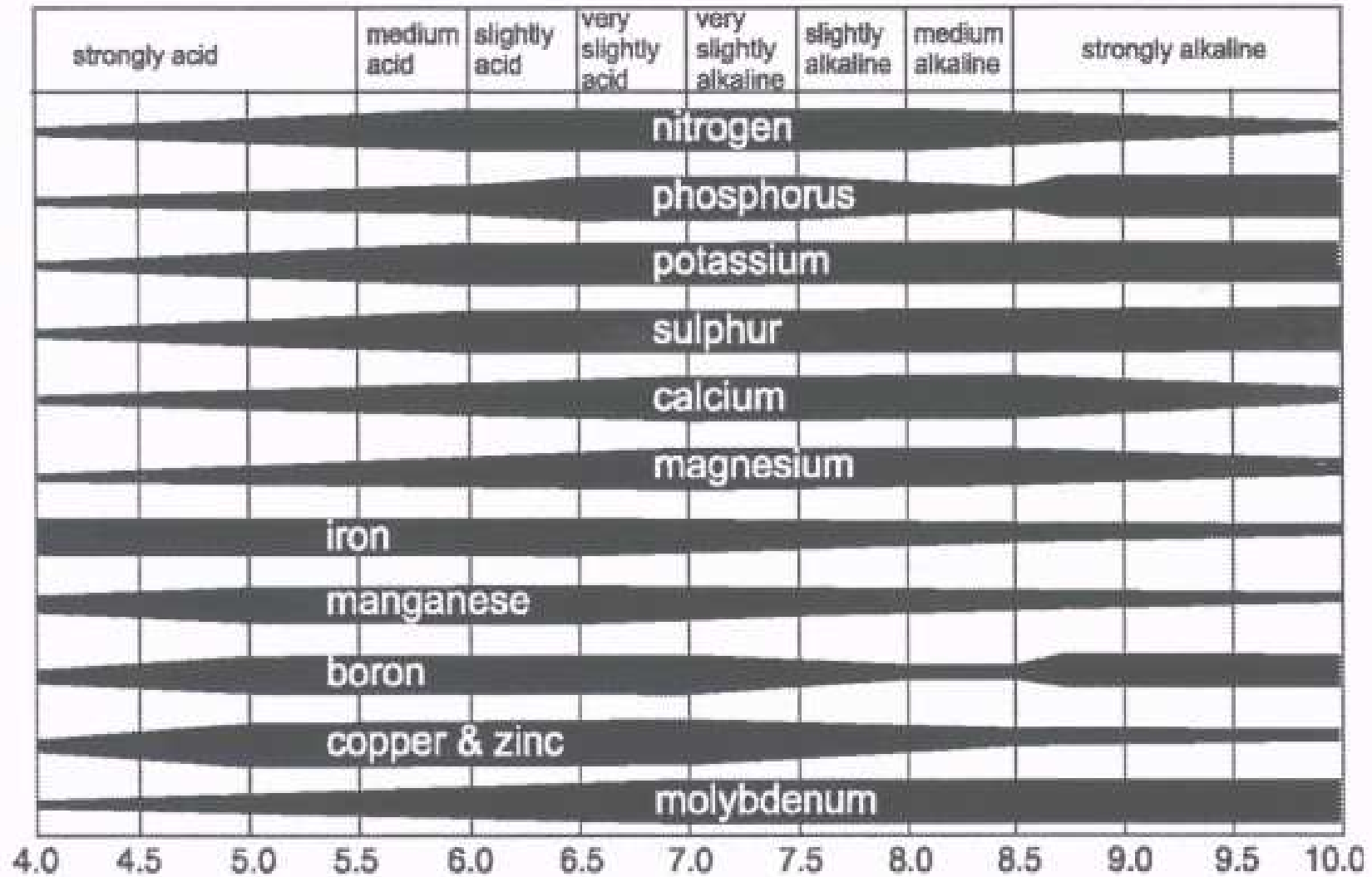
- Una planta no completa su ciclo en ausencia del mineral
- La función del mineral no podrá ser desempeñada por otro
- El elemento debe estar implicado directamente en el metabolismo: como componente de una molécula esencial o requerido en alguna fase metabólica

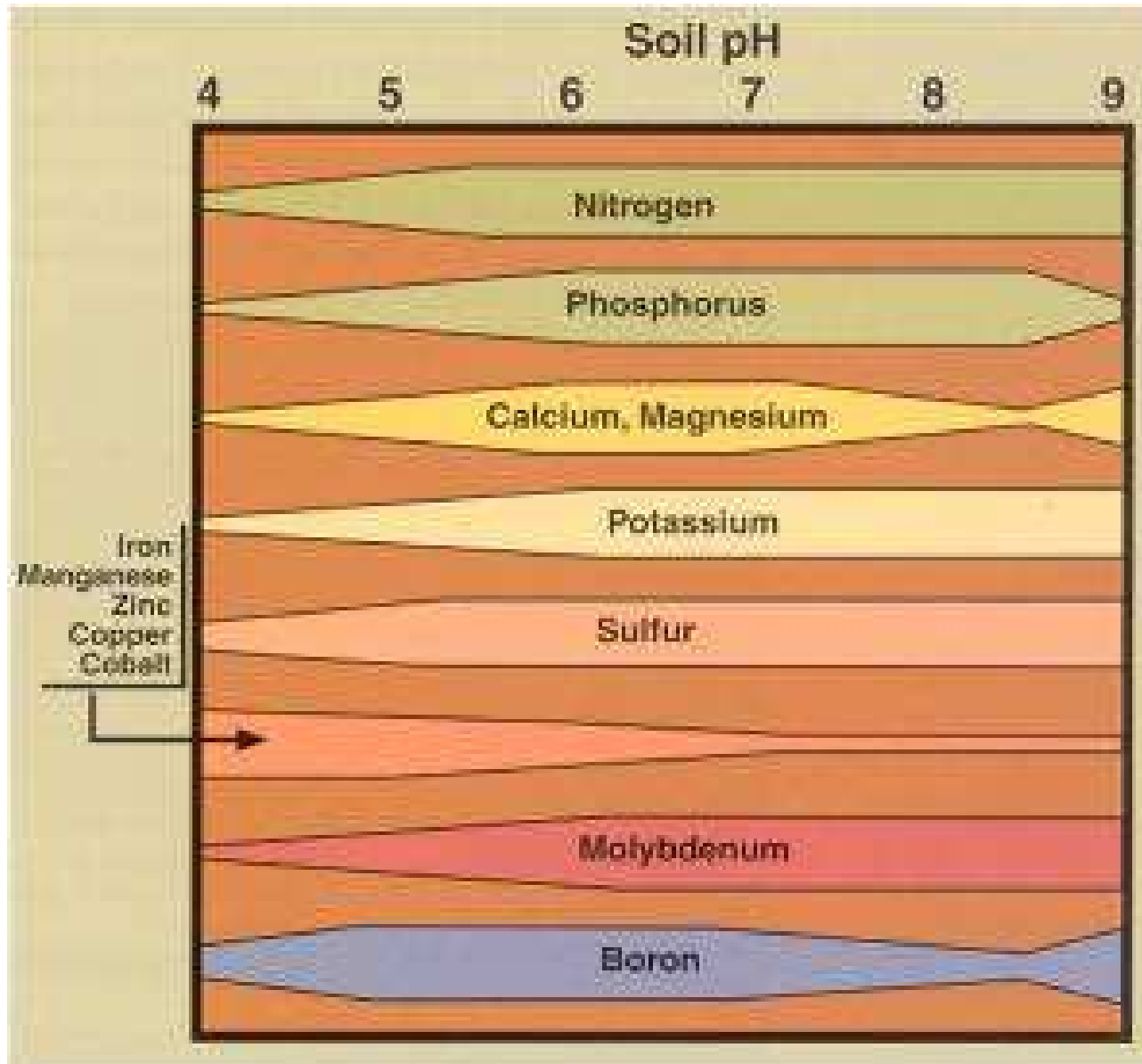
elemento	simbolo	$\mu\text{mol g}^{-1}$	Peso atómico
Molibdeno	Mo	0,001	95,95
Niquel	Ni	0,001	58,70
Cobre	Co	0,10	63,54
Cinc	Zn	0,30	65,38
Manganeso	Mn	1,0	54,94
Hierro	Fe	2,0	55,85
Boro	B	2,0	10,82
Cloro	Cl	3,0	35,46
Azufre	S	30	32,07
Fósforo	P	60	30,98
Magnesio	Mg	80	24,32
Calcio	Ca	125	40,38
Potasio	K	250	39,10
Nitrógeno	N	1000	14,01

**Tabla 1. Concentración usual de los elementos en las plantas superiores**

MACROELEMENTOS	(POR 100 g DE MATERIA SECA) (g)	
Carbono	45.0	
Oxígeno	45.0	
Hidrógeno	6.0	
Nitrógeno	1.5	
Calcio	0.5	
Potasio	1.0	
Azufre	0.1	
Fósforo	0.2	
Magnesio	0.2	
Silicio	0,1	
MICROELEMENTOS	MG POR 100 G DE MATERIA SECA	PARTE POR MILLON
Boro	2,0	20
Cloro	10,0	100
Cobre	0,6	6
Hierro	10,0	100
Manganeso	5,0	50
Molibdeno	0,01	0,1
Zinc	2,0	20
Níquel	0,3	3
Sodio	1.0	10

## Efecto del pH sobre la disponibilidad de nutrientes





Otras graficos difieren en la disponibilidad de nutrients en funcion del pH  
Sin embargo hay tendencias generales

# Análisis de suelo

- Es importante el análisis de suelo para poder realizar formulaciones de fertilización.
- Es necesario conocer el pH
- El muestreo se hace al azar en varios puntos del area a muestrear



## Conductividad

Con conductímetros podemos conocer la cantidad de sales en la solución del suelo

Las unidades son  $\text{ms/cm}$

Los valores están entre 0-3  $\text{ms/cm}$  y el Óptimo varia para la especie



# Análisis nutricional foliar

- Los valores de concentraciones foliares dependen de la especie, de la edad de la planta y de las condiciones ambientales.
- Los análisis se realizan en hojas maduras. Los análisis en hojas jóvenes se hacen para elementos de poca movilidad. Existen tablas para diferentes cultivos que
- Dan referencia de los valores adecuados de fertilización

Intervalos de concentración de nutrientes de algunas especies ( % en peso seco)

Cultivo	N	P	K	Ca
Maiz	2,7-3,5	0,4-0,7	2,5-3,5	0,7-1
Tomate	3,6-4,7	0,4-0,65	3,6'-6	3-4
Naranja	2,4-3,5	0,15-0,3	1,2-2	3,0-7

## **Classificación de nutrientes minerales de acuerdo a su función bioquímica**

### **Group 1: Nutrientes que son parte de compuesto de carbono**

**N:** Constituyente de amino ácidos, amidas, proteínas, ácidos nucleicos, nucleotidos, coenzimas, hexoaminas, etc.

**S:** Componente de cisteína, cistina, metionina y proteínas. Constituyente de ácido lipoico, coenzima A, tiamina pirofosfato, glutathioa, biotina, adenosina-5'-fosfosulfato, y 3-fosfoadenosina.

### **Group 2 Nutrientes que son importantes en almacenamiento de energía o en estructura**

**P:** Componente azúcar fosfatos, ácidos nucleicos, nucleotidos, coenzimss, fosfolipidos, etc. Tiene un papel importante en las reacciones relacionadas con ATP.

**Si:** Se deposita en la paredes celulares. Contribuye a las propiedades mecánicas de la pared de las células incluyendo la rigidez y la elasticidad

**B:** Intervienen en complejos con manitol y otros constituyentes de la pared de las células. Intervienen en el alargamiento de las células y el metabolismos del ácido nucleico.

### **Group 3 Nutrientes que permanecen en forma ionica**

**K** e requiere como cofactor para mas de 40 enzymes. Es el catión principal para mantener el turgor y la electroneutralidad en las células.

**Ca:** Forma parte de la lamela media de la pared celular. Se requiere como cofactor por algunas enzimas que intervienen en la hidrólisis de ATP y fosfolipidos. Actua como un segundo mensajero en regulaciones metabólicas.

**Mg:** **Se requiere por muchas enzimas que intervienen en la trasferencia de fosfato.** Es Constituyente de la molécula de clorofila.

**Cl:** Se requiere para reacciones fotosintéticas en la evolución del O<sub>2</sub>.

**Mn:** Se Requiere para actividad de algunas deshidrogenasas, descarboxilasas, kinasas, oxidasas, y peroxidasas. Interviene con otros cationes en la activación de enzimas-activadoras en la evolución del O<sub>2</sub> fotosintético .

**Na:** Intervienen en la regeneración de la of fosfoenolpiruvato en plantas C<sub>4</sub> and CAM. Sustituye al potasio en algunas funciones

### **Group 4 Nutrientes que intervienen en reacciones Redox**

**Fe:** forma parte de citocromos y proteínas que intervienen en la fotosíntesis, fijación de N, y respiración.

**Zn:** Forma parte de alcohol deshidrogenasa, glutámico deshidrogenasa, carbono anidrasa, etc.

**C:** Es parte de oxidasa acido ascorbico, tyrosinasa, monoamina oxidase, uricasa, cytochromo oxidasa, phenolasa y plastocyanina.

**Ni:** Forma parte de la ureasa. En bacteria fijadoras de N, forma parte de hydrogenasas.

**Mo:** forma parte de la nitrogenasa, nitrato reductasa, and xanthina

# Clasificación nutrientes según concentración en las plantas:

## Macronutrientes

- Es una distinción de tipo cualitativa entre macro y micronutriente. Sólo refleja la concentración que se encuentra en los tejidos vegetales o la concentración que se requiere en en soluciones.
- Están siempre por encima del 0,1 %  
(30  $\mu\text{mol g}^{-1}$  )

# Nitrógeno (N)

- Después del agua es el elemento mas importante en el desarrollo de las plantas.
- Formas iónicas de absorción por la raíz son nitrato ( $\text{NO}_3^-$ ) y amonio ( $\text{NH}_4^+$ ).
- También se consigue N atmosférico a través del proceso de fijación biológica del N por leguminosas y otras especies mediante la simbiosis con microorganismos
- La mayor parte de N del suelo se encuentra en la fracción del N orgánico, no asimilable por las plantas.
- Su contenido en las plantas varia entre 1,5 y 5 % con respecto al peso seco total de la planta
- Síntomas de deficiencia: Clorosis en hojas adultas. Algunas plantas muestran coloraciones purpúreas.
- El exceso de N se manifiesta por un alto follaje. Mínimo desarrollo radicular. Esto implica una alta relación parte aérea/raíz.

# Fósforo

- Se absorbe preferentemente como  $\text{H}_2\text{PO}_4^-$  en suelos con pH inferior a 7 y como anión divalente ( $\text{HPO}_4^{2-}$ ) en suelos básicos.
- Desempeña un papel fundamental en la fotosíntesis, respiración y en todo el metabolismo energético.
- Se encuentra en la planta como forma iónica libre en la vacuola (75%) y el restante en el citoplasma y organelos citoplasmáticos.
- Se redistribuye fácilmente de un órgano a otro acumulándose en las hojas jóvenes flores y semillas .
- La deficiencia se manifiesta en enanismo y hojas con un color verde intenso.
- El exceso de P produce un gran desarrollo de las raíces lo que determina un baja relación parte área/raíz

# POTASIO

- El catión mas abundante en el citoplasma y la vacuola
- Desempeña un papel importante en la osmoregulación que se da en la apertura y cierre de estomas.
- Es activador de mas de 50 sistemas enzimáticos.
- Su deficiencia se manifiesta en susceptibilidad a ataques de patógenos de las raíces y debilidad en los tallos.
- En exceso se incrementa su concentración y esto puede interferir en la absorción y disponibilidad fisiológica de Ca y Mg.



# Magnesio

- El magnesio se absorbe por las raíces de las plantas en la forma de  $Mg^{2+}$
- El magnesio tiene un papel estructural como componente de la molécula de clorofila, es requerido para mantener la integridad de los ribosomas y contribuye en mantener la estabilidad estructural de los ácidos nucleicos y membranas.
- El bombeo de los tilacoides hacia el estroma en la luz, sirve como activador de la enzima Ribulosa-bifosfato-carboxilasa-oxigenasa (Rubisco).
- La deficiencia de magnesio ocurre comúnmente en suelos ácidos, arenosos, en áreas de precipitación moderada a alta. La ausencia de  $Mg$  se caracteriza por una clorosis en hojas viejas, principalmente entre las nervaduras

Deficiencias en Tomate



# Azufre

- Se absorbe en forma de anión sulfato ( $\text{SO}_4^{2-}$ ) que es la forma como se mueve en el xilema. También se absorbe por la hojas bajo la forma de dióxido de azufre ( $\text{SO}_2$ ). Este reacciona con el agua formando bisulfito que desplaza el magnesio de la clorofila y disminuye la fotosíntesis.
- Se integra en diversas coenzimas.
- Los grupos SH son importantes en en muchas reacciones enzimáticas determinando según su forma oxidada o reducida, la actividad de las mismas.
- Las deficiencias son poco habituales, por la presencia de sulfatos en el suelo. Si ocurre las plantas se hacen rígidas y quebradizas y a nivel celular son los cloroplastos los mas afectados..

# Calcio

- Se absorbe como ión divalente ( $\text{Ca}^{2+}$ ).
- Es abundante en los suelos y raras veces se comporta como un factor limitante, salvo en suelos ácidos donde hay lluvias abundantes donde es necesario el aporte de carbonatos para elevar el pH.
- Los signos de deficiencias son evidentes en tejidos jóvenes y zonas meristemáticas de raíces tallos y hojas y esto se debe a que la división celular se ve afectada por la deficiencia de calcio.
- Su concentración intracelular es muy baja pese a que se absorbe en grandes cantidades. La mayor parte se localiza extracelularmente, en la pared celular, en los pectatos de la lamina media. En el citoplasma su concentración es baja. Altas concentraciones pueden inhibir algunas enzimas. En la vacuola precipita como sales de oxalato, fosfato, carbonato.
- Recientemente se ha descubierto su papel como mensajero en hormonas y respuestas medio ambientales.

## Sintomas deficiencia nutricionales en Tomate



# Silicio

- El silicio se deposita en forma amorfa en las paredes celulares. Contribuye con las propiedades mecánicas de la pared como son la rigidez y la elasticidad. El silicio es requerido solamente por miembros de la familia Equisetáceas para completar su ciclo de vida.
- Las plantas deficientes en silicio son quebradizas y susceptibles de infecciones fúngicas.
- El silicio, puede disminuir la toxicidad por metales pesados. El silicio aumenta la resistencia del arroz al ataque de hongos y aumenta el rendimiento del cultivo.



# Micronutrientes

- Las plantas utilizan en su nutrición pequeñas cantidades de ciertos elementos, denominados microelementos, oligoelementos o elementos trazas. Son 9 micro: boro, cloro, cobre, hierro manganeso, molibdeno, níquel, zinc y sodio. Los vegetales los requieren solamente en cantidades muy pequeñas que oscilan entre 0,01 a 0,5 ppm.
- Los micronutrientes tienen varias propiedades en común, entre las que están la de actuar como activadores de muchas enzimas esenciales para la vida animal y vegetal, aunque cuando presentes en cantidades elevadas en las soluciones nutritivas o solución del suelo, producen toxicidad.

# BORO (B)

- No se conoce enzima o macromolécula estructural que incorpore boro. Inclusive no se sabe como es que entra el boro a la planta. Parece ser que la absorción de boro sigue el paso del flujo de agua, lo cual indica que es apoplástico, localizándose en la pared celular o membrana plasmática.
- Los requerimientos de boro se han deducido a partir de los efectos observados cuando se elimina el elemento. Las respuestas visibles tempranamente observadas son el cese del crecimiento de los meristemas y del tubo polínico. Se han observado cambios en los componentes de la pared celular. En estudios realizados con meristemas de ápices radicales, se ha encontrado que la síntesis de ADN y de la división celular cesan, sin afectar el alargamiento celular, produciendo hinchamiento del ápice de la raíz.
- Es uno de los elementos más inmóviles en la planta. Una vez depositado en la hoja, no es retranslocado hacia las hojas jóvenes, lo que hace que los nuevos crecimientos dependan de la absorción continua de boro del suelo. La deficiencia de boro causa daños serios y muerte de los meristemas apicales. Las plantas deficientes en boro contienen más azúcares y pentosanos, presentan tasas más bajas de absorción de agua y transpiración que las plantas normales. Los síntomas varían ampliamente entre especies



# Cloro (Cl)

- El anión cloruro ( $\text{Cl}^-$ ) es absorbido por las plantas de la solución del suelo, sin embargo no se ha reportado la pérdida de un cultivo por deficiencia de cloruro.
- El ión cloruro es un regulador de la presión osmótica y produce el balance de los cationes en la savia celular de las células vegetales. Una de las funciones del  $\text{Cl}^-$  es la de actuar como anión durante los flujos rápidos de  $\text{K}^+$ , contribuyendo así a mantener la turgencia.
- Su deficiencia se manifiesta en el marchitamiento de las hojas, clorosis, seguida por un bronceado, que finaliza en necrosis. Las raíces se vuelven enanas, pero gruesas o en forma de mazo cerca del ápice.

# Molibdeno

- Grandes cantidades de molibdato pueden ser absorbidas por las plantas sin efectos tóxicos.
- Gran parte del molibdeno se encuentra en la enzima nitrato reductasa de las raíces y tallos de las plantas superiores, la que cataliza la reducción del ión nitrato a nitrito. La nitrato reductasa de las plantas superiores se encuentra como una molibdoflavoproteína soluble, que en las hojas puede estar asociada con la envoltura de los cloroplastos.
- En las raíces noduladas de las plantas fijadoras de nitrógeno, el molibdeno se encuentra casi todo en la enzima nitrato reductasa y en la nitrogenasa de los bacteroides nodulares
- Cuando los suelos son ácidos, el encalado aumenta la disponibilidad de molibdeno, eliminando o reduciendo la severidad de esos desórdenes nutricionales.

# Cinc (Zn)

- El cinc es un microelemento esencial que sirve como cofactor enzimático, con muchas funciones
- Los primeros síntomas de deficiencia de Zn observados en el campo son la hoja pequeña y en roseta de los árboles frutales, lo que resulta en la reducción en tamaño de las hojas y de la longitud de los entrenudos
- Dependiendo del cultivo, el trastorno se denomina con media docena de nombres diferentes, tales como la yema blanca (en el maíz y el sorgo), hoja moteada o "frenching" (citrus) y la hoja falcada (cacao).

# Hierro (Fe)

- El hierro es un microelemento esencial, forma parte de citocromos, proteínas y participa en reacciones de oxidación-reducción. En las hojas casi todo el hierro se encuentra en los cloroplastos, donde juega un papel importante en la síntesis de proteínas cloroplásticas. También forma parte de una gran cantidad de enzimas respiratorias, como la peroxidasa, catalasa, ferredoxina y citocromo-oxidasa .
- El hierro participa en reacciones de oxidación-reducción en proteínas con y sin el grupo heme. Las metaloproteínas con hierro participan en reacciones de oxidación-reducción como deshidrogenasas y agentes reductores (proteínas Fe-S y ferredoxina), acopladas a reacciones de transferencia de electrones (citocromos del tipo b y c), oxidasas (citocromo-oxidasa), peroxidasas (catalasa y peroxidasa), oxigenasas con y sin heme (citocromo P450, monoxigenasa y dioxigenasa).
- En suelos ácidos se puede inducir una deficiencia de hierro cuando se presentan metales pesados en exceso, como Zn, Cu, Mn ó Ni.
- El efecto más característico de la deficiencia de hierro es la incapacidad de las hojas jóvenes para sintetizar clorofila, tornándose cloróticas, y algunas veces de color blanco. El hierro es virtualmente **inmóvil** en la planta, quizás porque es precipitado como un óxido insoluble o en las formas de fosfatos férricos inorgánicos y orgánicos. La entrada de hierro en la corriente floemática es disminuida probablemente por la formación de esos compuestos insolubles. En todo caso, una vez que el hierro es llevado a un órgano por el xilema, su redistribución es fuertemente limitada.

# Cobre (Cu)

- El cobre intercambiable está firmemente adsorbido especialmente por la **materia orgánica** del suelo. El ión Cu en una gran proporción es fijado por el humus, en una forma más estable que por la forma ordinaria intercambiable absorbida. Se ha demostrado experimentalmente que el Cu es adsorbido más firmemente por los suelos orgánicos, que por los suelos minerales. El Cu no intercambiable se considera unido parcialmente a la materia orgánica, como complejos estables o como constituyentes de residuos de plantas y parcialmente en minerales primarios y secundarios.
- Las plantas presentan muy raramente deficiencias de cobre, ya que este elemento se encuentra disponible en casi todos los suelos, las deficiencias de cobre son conocidas más que todo a partir de estudios en cultivos hidropónicos. En la deficiencia de Cu las hojas jóvenes se colorean de verde oscuro, se doblan y adquieren malas formas, algunas veces muestran manchas necróticas

# Manganeso

- Es un microelemento esencial para la síntesis de clorofila, su función principal está relacionada con la activación de enzimas como la arginasa y fosfotransferasas. Participa en el funcionamiento del fotosistema II de la fotosíntesis, responsable de la fotólisis del agua. El Mn puede actuar en el balance iónico como un contra-ión reaccionando con grupos aniónicos .
- El Mn es absorbido por las raíces en la forma de  $Mn^{2+}$  que es la forma biológicamente activa, mediante un proceso que demanda energía, el que se retarda en presencia de los iones divalentes  $Mg^{2+}$  y  $Ca^{2+}$  .

# Niquel (Ni)

- El níquel forma parte de la metaloenzima ureasa (que contiene dos átomos por molécula) , la cual descompone la urea en amoníaco y dióxido de carbono. Resulta entonces esencial para las plantas que se abonan con urea o con sus derivados( por ejemplo, en la fertilización foliar), jugando entonces un papel importante en el metabolismo nitrogenado. Algunos investigadores han reportado respuestas en plantas a la adición de Ni, cuando se ha utilizado urea como fuente de nitrógeno.
- El Ni participa en el metabolismo normal del nitrógeno de las leguminosas.
- Las leguminosas deficientes en Ni, acumulan urea que es el agente causal de la necrosis de los folíolos. La urea es producida durante el metabolismo nitrogenado normal de las plantas superiores y el Ni evita la acumulación de concentraciones tóxicas de urea

# Sodio (Na)

- El sodio se encuentra como catión monovalente, se adsorbe a los coloides de arcilla y a niveles elevados, es capaz de desplazar al calcio y al potasio, deteriorando la estructura del suelo.
- Las plantas se dividen en natrofilicas y natrofólicas de acuerdo a su tolerancia a este elemento. Es un activador de enzimas ATP-  
asas en animales, y probablemente en plantas.
- El ion sodio es requerido por la mayoría de las especies que utilizan la vía metabólica y con metabolismo ácido de Crasuláceas (CAM). En esas plantas el sodio es vital para la regeneración del ácido fosfoenolpirúvico, sustrato de la primera carboxilación de las plantas y CAM. Muchas especies se benefician también de concentraciones de sodio bajas.
- El sodio estimula el crecimiento a través del alargamiento celular y puede sustituir al potasio como un soluto osmóticamente activo.
- La deficiencia de sodio causa en esas plantas clorosis y necrosis, e inclusive impide la formación de flores.



# Elementos beneficiosos

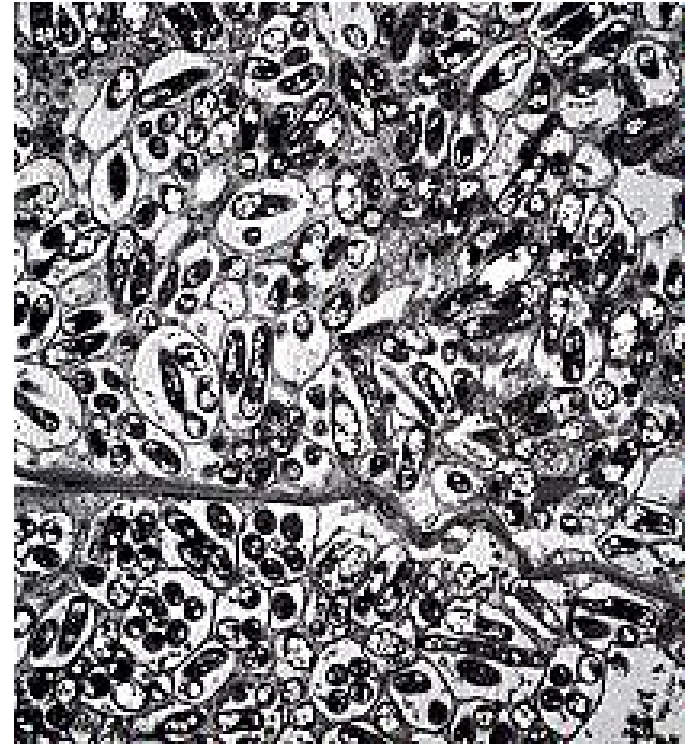
- No son necesarios para la generalidad de las plantas
- Cumplen funciones de aumentar la tolerancia de los excesos de absorción de algún otro elemento
- Los elementos son: aluminio, selenio, titanio, cobalto, sodio, silicio

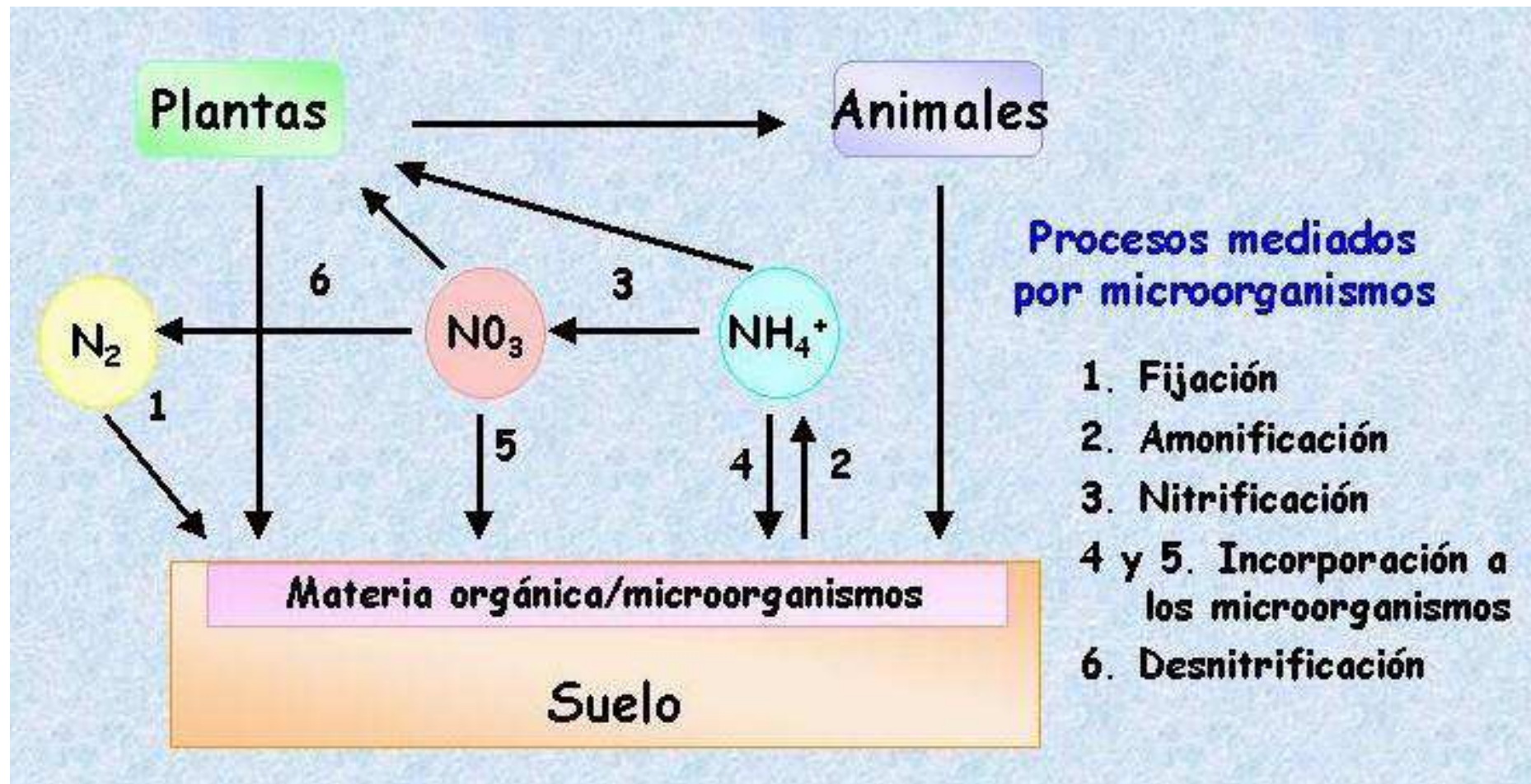
# Síntoma visible de alteraciones nutricionales

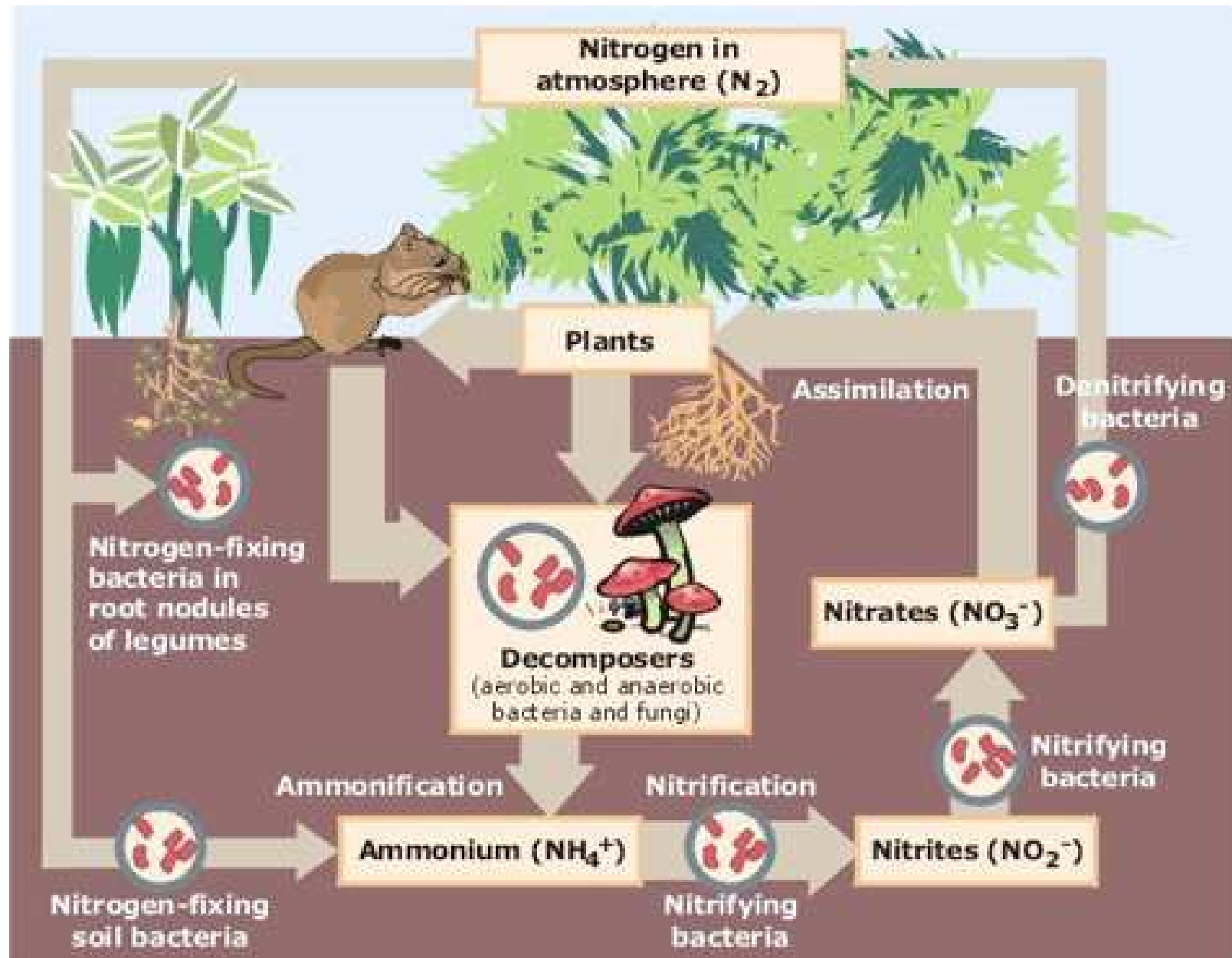
Parte de la planta	síntoma predominate		deficiencia
Hojas adultas	clorosis	uniforme intervenal o manchas	N Mg
	necrosis	Borde y puntas intervenal	K Mg (Mn)
Hojas jóvenes y apices	clorosis	uniforme intervenal o manchas	Fe (S) Zn (Mn)
	necrosis Deformaciones		Ca, B, Cu) Mo (Zn, B)

Adaptado de Marschner, 1995

# Fijación biológica del nitrógeno







Esquema ciclo del nitrógeno.

La desnitrificación, o reducción del nitrato hasta nitrógeno molecular o dinitrógeno,  $N_2$ , es una actividad microbiana importante, cuantitativamente considerada y por su efecto contaminante del ambiente. Las pérdidas de nitrógeno asimilable que esta actividad conlleva son compensadas por la llamada fijación de nitrógeno, que se entiende como la oxidación o reducción de este elemento para dar óxidos o amonio.

La fijación biológica del nitrógeno atmosférico, consistente en la reducción de  $N_2$  a  $NH_4^+$  por la enzima nitrogenasa, es, después de la fotosíntesis, la ruta metabólica más importante para el mantenimiento de la vida en la Biosfera. Curiosamente, este proceso crucial sólo puede ser llevado a cabo por unos pocos grupos de seres vivos, todos ellos procariotas

Dichas bacterias comprenden organismos fototrofos, como bacterias pertenecientes a la familia Rhodospirillaceae, Clorobiaceae y Cyanobacteriae; organismos quimioautotrofos, como bacterias de los géneros *Thiobacillus*, *Xanthobacter* y *Desulfovibrio* y organismos heterotrofos como las bacterias pertenecientes a la familia Frankiaceae, al grupo Rhizobiaceae y a los géneros *Azotobacter*, *Enterobacter*, *Klebsiella* y *Clostridium*



Un primer sistema recoge lo que se llaman rizocenosis asociativas, por no formarse en la asociación microbio-planta estructuras especializadas en las raíces. Entre estas asociaciones se encuentra la formada por plantas C4 del tipo maíz o caña de azúcar y *Gluconacetobacter*, *Azoarcus*, *Herbaspirillum* o *Azospirillum*. Aquí la bacteria fija nitrógeno a expensas del exudado radical que aprovecha muy bien al colonizar los espacios intercelulares del cortex de la raíz.

Aunque estas asociaciones han dado mucho que hablar, pues se ha asociado siempre la mayor producción vegetal a la fijación de  $N_2$ , por lo menos, en el caso de *Azospirillum*, está demostrado que el efecto beneficioso de la asociación es debido mayoritariamente a la capacidad que posee la bacteria de producir fitohormonas que determinan un mayor desarrollo del sistema radical y, por tanto, la posibilidad de explorar un volumen más amplio de suelo

El  $N_2$  que fijan estas otras bacterias no es exportado y solamente puede ser aprovechado después de su muerte y lisis y una vez que haya sido mineralizado. Pero, aunque estas bacterias no se puedan usar en la práctica como fijadoras, hay estudios que demuestran su utilidad en inoculaciones conjuntas, con *Rhizobium* o solas

En un segundo sistema intervienen cianobacterias y algunas plantas entre las que ciertos helechos como Azolla pueden jugar un papel importante en la fertilización de los cultivos de arroz. Aunque las cianobacterias están provistas de fotosíntesis oxigénica han desarrollado estrategias especiales dirigidas a la convivencia de la fijación, proceso anaerobio, con la fotosíntesis.

En unos casos, algunas células vegetativas se diferencian en ausencia de nitrógeno combinado en los llamados heteroquistes donde no hay fotosíntesis y sí fijación de nitrógeno. Los niveles de nitrógeno aportados a estos cultivos pueden hacer al arroz bastante independiente de la fertilización nitrogenada.



Dentro de un tercer sistema, que encuadra las endorrizobiosis mutualistas, se encuentran la conocida como actinorriza, que se establece entre Frankia , un actinomiceto, y algunas plantas leñosas, como el aliso o la casuarina, y la asociación Rhizobium-leguminosa. Se ha indicado que es la que tiene más importancia desde el punto de vista agronómico. Ha sido y es la más estudiada y se toma como modelo para una posible extensión de la capacidad fijadora a otros cultivos. Adicionalmente, el papel del uso de leguminosas arbustivas en la recuperación o regeneración de suelos degradados es de reseñar y donde las micorrizas tienen también una gran importancia.

Si bien estas bacterias, de la subclase  $\alpha$  de las proteobacterias, se engloban colectivamente bajo el término genérico de Rhizobium, pertenecen a los géneros: Rhizobium, Sinorhizobium, Allorhizobium, Bradyrhizobium, Mesorhizobium y Azorhizobium.

La mayoría de las especies de la familia Leguminosae forman esta asociación, y es especialmente frecuente en las subfamilias Papilionoideae y Mimosoideae y escasa en Cesalpinoideae. En las raíces de estas plantas aparecen cuando son infectadas por Rhizobium unas tumoraciones de distinta forma y tamaño, nódulos (

En líneas generales, cada leguminosa libera al medio unos determinados inductores (p. e. la alfalfa, luteolina y la soja genisteína) que la bacteria reconoce y la lleva a sintetizar el factor nod correspondiente, que está constituido por un esqueleto de 4 a 5 N-acetil glucosaminas con bastantes sustituciones que determinan la especificidad. Estos factores, que se conocen también por su composición como lipoquitooligosacáridos (LCOs), determinan modificaciones en los pelos radicales, la formación del canal de infección y la división de células del cortex, que conducen a la formación del nódulo en cuyo interior, perfectamente estructurado, se va a llevar a cabo la fijación

Al nódulo llega el fotosintetizado, en forma de sacarosa, para soportar el proceso. Servirá de fuente de energía, poder reductor y esqueleto carbonado para la incorporación del amonio resultante de la fijación, que será transportado por el xilema al resto de la planta en forma de amidas o ureidos, según el hospedador sea de origen templado o tropical . Aunque por mucho tiempo se ha creído que el amonio producido era transferido a la célula hospedadora por simple difusión pasiva, y así muestra esta figura, se ha descrito que tan pronto como el amonio aparece se convierte en alanina y de esta forma es transportado fuera de la bacteria. ¿Por qué alanina? Se especula que esto impide la utilización del amonio por la propia bacteria. Una vez fuera este aminoácido es convertido rápidamente en glutamato para su transporte como amidas y/o ureidos al resto de la planta. Sin embargo, la implicación de la alanina, aunque llamativa, es una hipótesis actualmente muy controvertida (metabolismo del carbono y nitrógeno en el nódulo).

Se puede definir como rizosfera a la porción de suelo íntimamente asociada a las raíces de plantas en crecimiento con propiedades físicas, químicas y biológicas diferentes a las del resto del suelo y con una estructura extraordinariamente compleja en la que inciden gran número de variables y en la que se establecen multitud de relaciones biológicas. De hecho, las características físico-químicas de dicha región hacen de ella un lugar muy adecuado para el crecimiento de microorganismos (Bazin M.J. y col., 1990), de los cuales los más abundantes son las bacterias, en gran parte propiciado por la presencia de los exudados de la planta ricos, entre otros, en compuestos carbonados. Entre el 10% y el 30% de los fotosintatos de la planta son secretados en los exudados radiculares (Bowen G.D. y Rovira A.D., 1999) abarcando carbohidratos, ácidos orgánicos, vitaminas, aminoácidos y derivados fenólicos. Entre dichos compuestos se encuentran los flavonoides (derivados del 2-fenil-1,4-benzopirona) (Fig. 1) cuya composición va a variar dependiendo de la especie, y que además de ser metabolizados, desencadenan una serie de respuestas específicas en los rizobios circundantes apropiados. Así, algunos de estos flavonoides a concentraciones nanomolar, provocan la quimiotaxis activa de los rizobios hacia la superficie radical (Sánchez F. y col., 1991). En cambio, estos mismos flavonoides a concentración micromolar, activan en *Rhizobium* a los genes responsables de la nodulación (genes *nod*).

La mera presencia de los factores Nod en concentraciones del orden  $10^{-12}$  M es suficiente para que en la planta se produzca la deformación de los pelos radiculares

Uno de los primeros efectos que se observa tras la percepción del factor Nod en el pelo radicular es la entrada de  $\text{Ca}^{2+}$  al citoplasma. Ello conduce a la activación de ciertos canales aniónicos que originan la expulsión de  $\text{Cl}^-$  y por tanto la despolarización de la membrana del pelo.

La unión de las bacterias a la superficie de la raíz es un paso preliminar muy importante que precede a la invasión. Fibrillas de celulosa producida por la bacteria pueden ayudar a enredar al rizobio en la superficie mucilaginosa de la raíz,

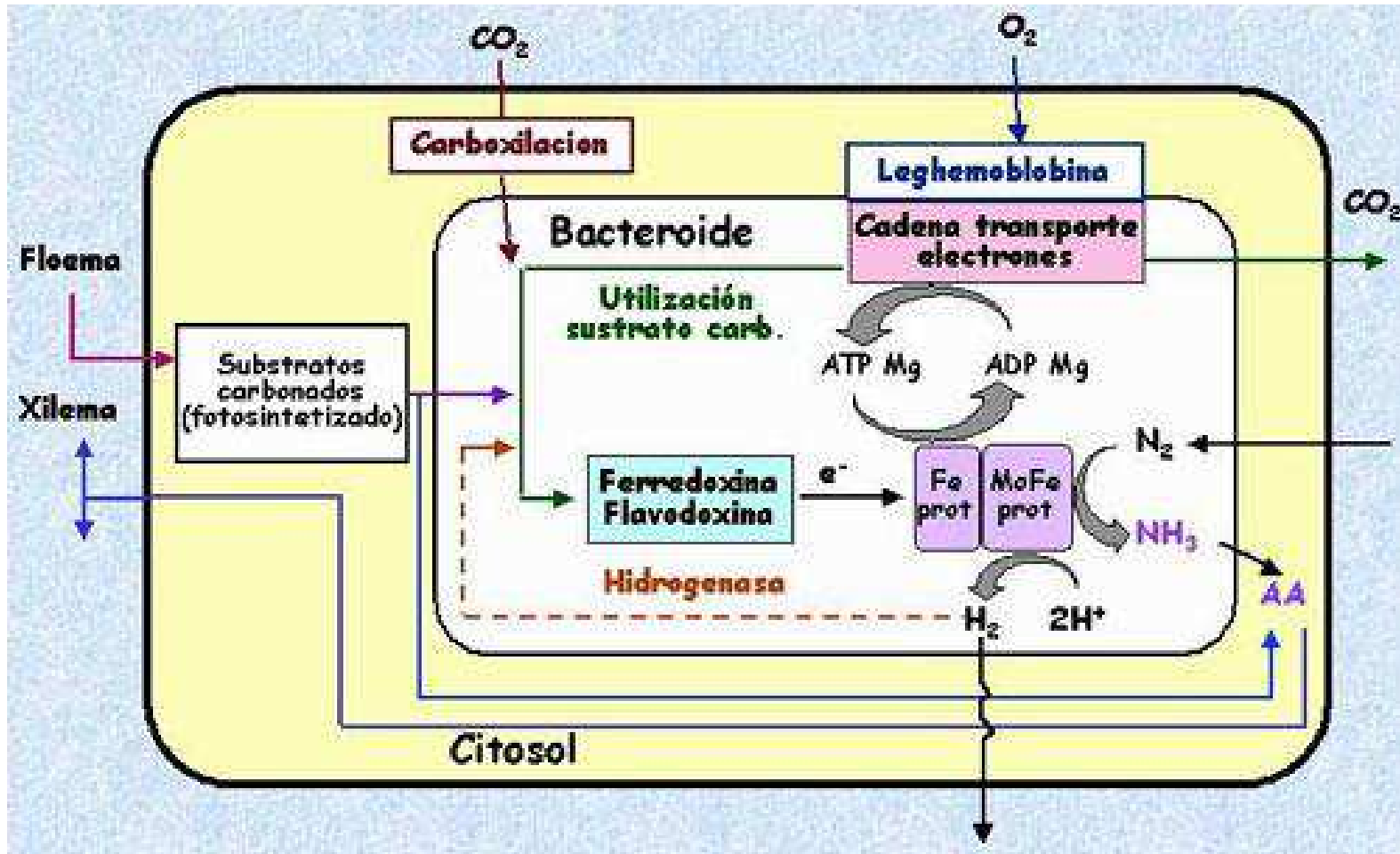
Otro factor a considerar es el hecho de que esta matriz extracelular puede formar una estructura gelatinosa en presencia de iones de calcio (Morris V. y col., 1989). Dicha capacidad podría servir para retirar los iones de  $\text{Ca}^{2+}$  presentes en el entorno de la pared vegetal, que normalmente son utilizados para estabilizar y organizar a las pectinas recién sintetizadas y, por tanto, debilita esa zona de la pared habilitando así un lugar propicio para la infección. Además, la presencia de un gel de naturaleza tan rígida puede servir a la bacteria como punto de apoyo para entrar en el pelo aprovechando la presión que ejercen las sucesivas divisiones de la bacteria. De este modo se origina una invaginación de la membrana del pelo por la cual las bacterias infectan a la planta

Dependiendo del sistema simbiótico podemos encontrar dos tipos de nódulos: determinados o indeterminados. Ello va a venir dado por el lugar en donde se induzcan las divisiones mitóticas en la raíz. Así, si se originan en el córtex interno se originan nódulos indeterminados y si lo hacen en el córtex externo nódulos determinados. Ambos tipos de nódulos, además de presentar una estructura anatómica distinta, también difieren en la forma en que se comporta la bacteria dentro del nódulo en formación. A pesar de ello, la inducción del ciclo celular en ambos sistemas sigue la misma regulación.

De forma paralela al desarrollo del nódulo, *Rhizobium* se distribuye por el mismo a través de los canales de infección, o a través de la división de células previamente infectadas, según se trate de un nódulo indeterminado o determinado, a la par que va sufriendo una serie de modificaciones que culminan en la formación del simbiosoma, el cual presenta una serie de características que son indispensables para realizar la actividad fijadora de nitrógeno.

En un simbiosoma se pueden distinguir los siguientes componentes:

- 1) Membrana peribacteroidea (mpb)
- 2) Fluido peribacteroideo (fpb)
- 3) Bacteroide



Esquema funcionamiento de un nódulo.