

MAESTRÍA EN CIENCIAS Y BIOTECNOLOGÍA DE PLANTAS

**Absorción Diferencial de Potasio por las
Raíces de las Palmas Nativas de Yucatán:
Thrinax radiata y *Coccothrinax readii***



Fausto Humberto Quintal Tun

Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.

**POSGRADO EN CIENCIAS Y
BIOTECNOLOGÍA DE PLANTAS**

**Absorción diferencial de potasio por las raíces de las
palmas nativas de Yucatán: *Thrinax radiata* y
*Coccothrinax readii***

**Tesis que para obtener el grado de Maestro en Ciencias
presenta**

Fausto Humberto Quintal Tun

Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.

Mérida, Yucatán, México

2003



DEDICATORIA

A mi familia, por todo su amor, su apoyo y por creer siempre en mí.

A Cinthia, por tu amor, tiempo, paciencia, comprensión y apoyo incondicional.

Ustedes son mi razón de seguir adelante.

RECONOCIMIENTOS

El presente trabajo se realizó en la Unidad de Bioquímica y Biología Molecular de Plantas del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. haciendo uso de sus equipos e instalaciones.

Esta tesis forma parte del proyecto "Características nutricionales de dos palmas nativas de la península de Yucatán", bajo la dirección del Dr. José Armando Escamilla Bencomo, quien también dirigió esta tesis.

El Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) apoyó parcialmente este trabajo a través del proyecto "Base de datos de suelos de la Península de Yucatán, incluyendo la nomenclatura maya y FAO" de la Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia de la Universidad Autónoma de Yucatán, con número de registro R31624-B

El autor recibió la beca-crédito No. 153781 otorgada por el CONACYT para los estudios de maestría.

AGRADECIMIENTOS

A las autoridades del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. (CICY). En especial a la Unidad de Bioquímica y Biología Molecular de Plantas (UBBMP) por las facilidades brindadas para la consecución de este trabajo.

De manera muy especial al Dr. José Armando Escamilla Bencomo. Agradezco la paciencia y el interés mostrados en mi formación académica. También por la amistad, el apoyo y las enseñanzas.

De manera importante al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, por la Beca-Crédito otorgada al autor.

Al Dr. Manuel Soria del ITA No. 2 de Conkal, Yuc. y a la Dra. Elisa Valenzuela del CIAD de Hermosillo, Son., quienes fungieron como revisores externos.

A los revisores internos: Dr. Armando Escamilla (UBBMP), Dr. Felipe Vázquez (UBBMP) y al Dr. José Luis Andrade (URN).

Al Dr. Felipe Augusto Vázquez Flota, Coordinador del posgrado del CICY. Gracias también por la amistad.

A la M.C. Lizette Borges, quien formó parte del Comité Tutoral en las primeras etapas de este trabajo.

A la Dra. Lourdes Miranda Ham por el apoyo y palabras de aliento en los momentos críticos.

A la QFB. María de Fátima Medina Lara y al I.A. Adolfo Alberto Guzmán Antonio, técnicos del laboratorio del Dr. Armando Escamilla.

A los amigos del grupo de investigación del Dr. Armando Escamilla, al personal de la UBBMP, y de todo el CICY.

Contenido

	Página
Resumen	1
Abstract	3
Introducción	5
Capítulo 1 Antecedentes	7
Nutrición mineral de plantas	7
Las raíces de las plantas	10
<i>Transporte de iones a través de la raíz</i>	10
Transporte activo y pasivo	11
Toma de nutrimentos a través de la membrana celular	12
El potasio en las plantas	13
<i>Función</i>	14
<i>Distribución</i>	21
<i>Absorción de K⁺ por raíces</i>	22
Transportadores de potasio en membrana	25
Cinética de la toma de nutrimentos	30
Factores que afectan la I_{max} y la K_m en la toma de K ⁺	31
Especies de cultivo vs especies silvestres	32
Síntomas de deficiencia en palmas	34
Justificación del estudio de K ⁺ en palmas	35
Descripción de las especies en estudio	37
<i>Thrinax radiata</i>	38
<i>Coccothrinax readii</i>	38
<i>Importancia</i>	39
Objetivos	42
Estrategia experimental	43

	<i>El rubidio como análogo de potasio</i>	43
	Referencias	44
Capítulo 2	Absorción de Rb⁺ (K⁺) por raíces de <i>Thrinax radiata</i> y <i>Coccothrinax readii</i>	58
	<i>Introducción</i>	58
	<i>Objetivo específico</i>	59
	<i>Metodología</i>	59
	<i>Resultados</i>	62
	<i>Discusión</i>	65
	Referencias	70
Capítulo 3	Distribución y movilización de K⁺ y otros nutrimentos en plántulas de <i>Thrinax radiata</i> y <i>Coccothrinax readii</i>	73
	<i>Introducción</i>	73
	<i>Objetivos específicos</i>	74
	<i>Metodología</i>	74
	<i>Resultados</i>	75
	<i>Discusión</i>	85
	Referencias	89
	Discusión general	91
	Referencias	94
	Conclusiones	95
	Perspectivas	98
Anexo	Cinética de absorción de nutrimentos por agotamiento en soluciones nutritivas	99
	Referencias	105

LISTADO DE CUADROS

	Página
Cuadro 1 Clasificación de los elementos esenciales y las concentraciones que se consideran adecuadas en plantas superiores.	9
Cuadro 2 Características de las proteínas de transporte de nutrimentos en las membranas de las células.	13
Cuadro 3 Genes de transportadores de K ⁺ clonados en plantas y sus características funcionales que han sido identificados a nivel molecular.	29
Cuadro 4 Algunas características de los sistemas radicales de las plántulas de ambas especies crecidas bajo condiciones de invernadero.	69
Cuadro 5 Movilización de elementos minerales en hojas de plántulas de <i>Thrinax radiata</i> y <i>Coccothrinax readii</i> .	85

LISTADO DE FIGURAS

	Página
Figura 1 Absorción de Rb^+ (K^+) 30 mM por las raíces de <i>Thrinax radiata</i> y <i>Coccothrinax readii</i> .	62
Figura 2 Absorción de Rb^+ (K^+) 30 μM por las raíces de <i>Thrinax radiata</i> y <i>Coccothrinax readii</i> .	63
Figura 3 Absorción de K^+ 30 μM por las raíces de plántulas de <i>T. radiata</i> en las que se observa el efecto de la adición de NaCl sobre la absorción de K^+ de esta especie.	64
Figura 4 Absorción de K^+ 30 μM por las raíces de plántulas de <i>C. readii</i> en las que se observa el efecto de la adición de NaCl sobre la absorción de K^+ de esta especie.	65
Figura 5 Dinámica de la concentración de nutrimentos en las hojas de plántulas de <i>T. radiata</i> y <i>C. readii</i> de acuerdo a su posición.	78
Figura 6 Concentración promedio de nutrimentos en el follaje de plántulas de <i>T. radiata</i> y <i>C. readii</i> .	79
Figura 7 Contenido neto promedio de nutrimentos en el follaje de plántulas de <i>T. radiata</i> y <i>C. readii</i> .	80
Figura 8 Concentración promedio de nutrimentos en raíces de plántulas de <i>T. radiata</i> y <i>C. readii</i> .	82
Figura 9 Concentración promedio de nutrimentos en semillas maduras de <i>T. radiata</i> y <i>C. readii</i> colectadas en la duna costera de San Benito, Yucatán.	83

Resumen

Veintidós géneros de palmas nativas han sido reportadas para México, entre ellas se encuentran *Thrinax radiata* Lodd. ex. J.A. y J.H. Schult. y *Coccothrinax readii* Quero. Estas especies son características de las dunas costeras y su distribución está restringidas a la península de Yucatán y representan un aspecto económico para los pobladores de la región debido a que sus hojas se usan para fabricar escobas, el techado de palapas y con sus tallos se construyen trampas para langostas. Debido a su uso extensivo y a la destrucción de su hábitat, estas palmas se consideran amenazadas desde 1994. Con el fin de aprovechar mejor estos recursos y al mismo tiempo evitar su posible extinción, se han propuesto planes de manejo sostenible, sobre todo para *T. radiata* que es la especie más afectada. Por lo tanto, el objetivo del presente trabajo se enfocó al conocimiento de las características nutrimentales de ambas especies desde el punto de vista de su capacidad competitiva en la absorción de potasio (K^+) y la estrategia de utilización de los recursos minerales captados. La absorción de K^+ por las raíces de ambas especies se midió basado en la absorción de rubidio (Rb^+). Los resultados muestran que en ausencia de sodio (Na^+) la absorción máxima (I_{max}) de Rb^+ es de 5 a 20 veces mayor para las raíces de *C. readii* en comparación con las de *T. radiata*. Al probar la absorción de K^+ por *T. radiata* en presencia de Na^+ 50 mM, se observó una absorción 7 veces mayor que en su ausencia. Estos resultados sugieren que esta especie requiere de la presencia de Na^+ para su nutrición. Ambas especies movilizan fósforo (P), potasio (K^+) y

magnesio (Mg^{2+}) en sus hojas y acumulan calcio (Ca^{2+}) en las hojas más viejas para su eliminación. En general *C. readii* presenta mayores concentraciones de P y Na^+ en hojas, raíces y semillas, en tanto que el contenido neto de K^+ es la misma para ambas especies. Solamente en el caso de las semillas, *T. radiata* presenta una mayor concentración de K^+ . Estos resultados sugieren que *C. readii* es una especie que depende más de la absorción de los nutrimentos del suelo para su subsistencia, en tanto que la estrategia de *T. radiata* está dirigida hacia el uso más eficiente de los nutrimentos captados por sus raíces.

Abstract

Twenty-two genera of native palm species have been recorded for Mexico. *Thrinax radiata* Lodd. ex. J.A. y J.H. Schult and *Coccothrinax readii* Quero are species characteristic of the coastal dune and their distribution is restricted to the Yucatan peninsula. The leaves of these species are used in the manufacture of brooms and tatching, and their trunks are used for building lobsters traps, so they posses an economic aspect for the people of the region. Due to its extensive use and their habitat destruction, they have been placed in the threatened species list since 1994. Therefore, a sustainable management plan has been propossed, specially for *T. radiata*, which is the more threatened. The objective of this study is focused on the knowledge of the nutrient characteristics of both species on their potassium (K^+) uptake competitive ability and on their nutrient use strategy. The K^+ uptake by the roots of both species was assesed based on the rubidium (Rb^+) uptake. The results showed that the maximum influx (I_{max}) of Rb^+ was five -to twenty- fold greater for the roots of *C. readii* compared with those of *T. radiata*. When we tested the K^+ uptake by *T. radiata* in the presence of Na^+ 50 mM, we observed that the maximum influx was seven fold higher than in its absence, which suggests that this species requires Na^+ as a nutrient. In both species, phosphorus (P), potassium (K^+), and magnesium (Mg^{2+}) were remobilized between leaves and calcium (Ca^{2+}) accumulates in the oldest leaves so it can be eliminated when they drop. *C. readii* had a higher P and Na^+ concentrations in leaves, roots and seeds compared to *T. radiata*, while the net content of

K^+ was the same for both species. Conversely, *T. radiata* seeds had higher K^+ concentration than *C. readii* seeds. These results suggest that *C. readii* is a species that relies mainly on nutrient uptake from the soil for survival, while *T. radiata* relies on more efficient use of nutrients.

Introducción

México posee una de las floras más ricas en el mundo debido a la gran diversidad de condiciones ambientales que posee. Veintidós especies de palmas nativas han sido registradas, entre ellas *Thrinax radiata* Lodd. Ex. J.A y J.H. Schult. y *C. readii* Quero. Estas dos especies de palmas características de la duna costera son nativas de la península de Yucatán donde se encuentran restringidas, crecen en el mismo hábitat pero con diferentes microambientes. *T. radiata* crece más tierra adentro, bajo condiciones de mayor humedad y en suelos con materia orgánica debido a la mayor aportación de sus hojas, mientras que *C. readii* crece más cercana al mar, en condiciones más oligotróficas. Ambas especies crecen en suelos con altos contenidos de sales debido a la cercanía con el mar.

Medina-Lara y colaboradores (1999) muestran que el aporte de K^+ al suelo de *T. radiata* debido a la caída de sus hojas es 30 veces mayor respecto a *C. readii*. Por otra parte, Pereyda (2000) reporta que en el suelo que se encuentra influenciado por el dosel de *T. radiata* la concentración de K^+ en la solución del suelo es del doble en comparación con la del suelo influenciado por *C. readii*. Por lo que *T. radiata* contribuye de manera más activa al reciclaje de nutrientes y a la formación del suelo.

En este estudio se documentó que las plántulas de *T. radiata* presentan una longitud radical cerca de 3 veces mayor que *C. readii*. Por otra parte, estudios preliminares muestran que esta última presenta micorrización en sus raíces, lo que le provee de ventajas para la toma

de P de la solución del suelo, lo que, a su vez, se refleja en la mayor concentración de este nutrimento en sus hojas. *T. radiata* crece en grupos llamados "chitales" mientras que *C. readii* es una palma más solitaria. Las hojas de ambas especies se usan para la manufactura de escobas y el techado de palapas, en tanto que los troncos de *T. radiata* son usados para la construcción de trampas para langosta. Debido a estos usos y a la destrucción de su hábitat natural, estas especies han sido catalogadas como amenazadas (NOM-059-ECOL, 1994; 2001), además de que *C. readii* ha sido incluida en las listas de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN, 1988) y en la de la Secretaría de Conservación de Jardines Botánicos (BGCS, 1989) de palmas raras amenazadas del nuevo mundo.

Ambas palmas son extraídas directamente de sus hábitats, lo que no permite la regeneración natural de ambas especies (Olmsted y Alvarez-Buylla, 1995; Calvo *et al.*, 1999). Por ello se ha planteado un plan de manejo sostenible para estos recursos, sin embargo, las características nutrimentales y estrategias de adaptación y de competitividad son desconocidos, de este modo, el presente trabajo se enfoca al estudio de estas características, tanto en la capacidad de absorción de K por sus raíces como en la distribución de P, K⁺, Mg²⁺, Ca²⁺ y Na⁺ en sus hojas, raíces y semillas.

Capítulo 1

Antecedentes

NUTRICION MINERAL DE PLANTAS

El efecto benéfico de adicionar elementos minerales (cenizas de plantas o cal) a los suelos para mejorar el crecimiento de las plantas se conoce en agricultura desde hace más de 2 000 años. Sin embargo, hasta hace 150 años la función de los elementos minerales como nutrimentos para el crecimiento de las plantas era todavía motivo de controversia. Con base en la determinación de la composición mineral de varias especies de plantas, se ha determinado la composición química de éstas y se han encontrado al menos 60 elementos, algunos de los cuales son esenciales para su crecimiento y desarrollo mientras que otros muchos no lo son e incluso pueden resultarles tóxicos (Marschner, 1995).

Son 17 los elementos considerados como esenciales para la mayoría de las plantas superiores. Con estos elementos, el carbono (como CO₂), la luz y el agua, la mayoría de las plantas son capaces de sintetizar todos los compuestos que requieren. El término "elemento mineral esencial" fue propuesto por Arnon y Stout (1939). Estos autores establecen que para que un elemento sea considerado como esencial se deben considerar tres criterios:

1. En la ausencia de este elemento mineral, la planta es incapaz de completar su ciclo de vida.
2. La función del elemento no es reemplazada por otro.
3. El elemento debe estar directamente involucrado en el metabolismo de la planta (por ejemplo, como componente de algún constituyente esencial, como una enzima -o debe ser requerido para llevar a cabo algún paso metabólico, como una reacción enzimática).

De acuerdo a esta definición, aquellos elementos minerales que compensan el efecto tóxico de otros o que simplemente los reemplazan en alguna de sus funciones menos específicas, tales como el mantenimiento del potencial osmótico, no son esenciales, sin embargo, pueden ser descritos como elementos benéficos. La lista de elementos esenciales y benéficos se muestra en el Cuadro 1.

Los micronutrientes son requeridos en pequeñas cantidades, la mayoría son predominantemente constituyentes de enzimas. En contraste, los macronutrientes forman parte de constituyentes orgánicos tales como proteínas y ácidos nucleicos o actúan como agentes osmóticos. Estas diferencias en sus funciones se ven reflejadas en las concentraciones promedio en los tejidos de plantas provistas de una cantidad adecuada de nutrientes (Marschner, 1995).

En general, existe una gran discrepancia entre la concentración de nutrientes en el suelo, por un lado, y los requerimientos nutricionales de las plantas, por el otro. Además, el suelo puede contener altas concentraciones de elementos minerales que no son

requeridos para el crecimiento de las plantas, por lo que los mecanismos por los cuales éstas toman nutrimentos deben ser selectivos (Salisbury y Ross, 1994).

Cuadro 1. Clasificación de los elementos esenciales y las concentraciones que se consideran adecuadas en plantas superiores.

Clasificación	Elemento	Símbolo químico	Forma asimilable	Concentración en tejido seco	
				(mg kg ⁻¹)	%
Macronutrimento	Nitrógeno	N	NO ₃ ⁻ , NH ₄ ⁺	1.5 E ⁴	1.5
	Fósforo	P	H ₂ PO ₄ ⁻ , HPO ₄ ²⁻	2 E ³	0.2
	Azufre	S	SO ₄ ²⁻	1 E ³	0.1
	Potasio	K	K ⁺	1 E ⁴	1.0
	Magnesio	Mg	Mg ²⁺	2 E ³	0.2
	Calcio	Ca	Ca ²⁺	5 E ³	0.5
Micronutrimento	Hierro	Fe	Fe ³⁺ , Fe ²⁺	100	0.01
	Manganeso	Mn	Mn ²⁺	50	5 E ⁻³
	Zinc	Zn	Zn ²⁺	20	2 E ⁻³
	Cobre	Cu	Cu ⁺ , Cu ²⁺	6	6 E ⁻⁴
	Boro	B	H ₃ BO ₃	20	2 E ⁻³
	Molibdeno	Mo	MoO ₄ ²⁻	0.1	1 E ⁻⁵
	Cloro	Cl	Cl ⁻	100	0.01
	Níquel ^a	Ni	Ni ²⁺	0.1 a 1.0	1 E ⁻⁵ a 1 E ⁻⁴
Benéfico	Sodio	Na	Na ⁺	2 E ² a 1 E ³	0.02 a 0.1
	Silicio	Si	H ₄ SiO ₄	5 E ³ a 1.5 E ⁴	0.5 a 1.5
	Cobalto	Co		0.05 a 0.3	5 E ⁻⁶ a 3 E ⁻⁵
	Yodo	I			
	Vanadio	V			

Sin considerar a los elementos C, H y O

^a Brown *et al.*, 1987.

Fuente: Salisbury y Ross, 1994; Marschner, 1995.

LAS RAÍCES DE LAS PLANTAS

La función tradicional reconocida de las raíces es la de anclaje (Ennos, 1993; Ennos y Fitter, 1992) así como la toma y el movimiento longitudinal de agua y nutrimentos minerales (Clarkson, 1985; Marschner, 1995). De manera general, los sistemas radicales están formados por dos tipos principales de raíces: raíces largas, las cuales usualmente son gruesas y definen el amplio alcance del volumen de suelo ocupado; y las raíces cortas (finas) que surgen de las raíces gruesas o como ramificaciones de órdenes mayores (McCully, 1999). A pesar de su apariencia, las raíces finas son los sitios de mayor actividad en la toma de agua y nutrimentos (Varney y Canny, 1993).

Transporte de iones a través de la raíz

Existen dos vías para el movimiento de iones y agua a través de las raíces: uno es por el apoplasto (a través de las paredes y los espacios intercelulares) y el otro es de célula a célula por el simplasto a través de los plasmodesmos (pasajes que conectan el citoplasma entre células vecinas). En la vía apoplástica el movimiento de los iones es drásticamente restringido por las bandas de Caspari de las células de la endodermis (Enstone y Peterson, 1997).

La vía simplástica juega un papel clave para la nutrición mineral de las plantas ya que el número de plasmodesmos en una célula varía considerablemente entre especies y entre tipos celulares. Por ejemplo, es muy alto en las células endodérmicas debido a que en éstas convergen las vías apoplástica y simplástica (Marschner, 1995).

Transporte activo y pasivo

Las membranas celulares funcionan como barreras efectivas al paso de iones y moléculas sin carga. Por otro lado, son también los sitios de selectividad y transporte en contra del gradiente de concentración de solutos. Se reconoce generalmente que tales procesos requieren, tanto de una fuente de energía que los impulse, como de sitios de unión específicos en las membranas, llamados *acarreadores* o *permeasas* (Pardee, 1967; Epstein, 1976).

Los solutos pueden estar más concentrados de un lado de la membrana (mayor energía libre) y difundirse de sitios de concentraciones mayores a otros de concentraciones menores (o de sitios de mayor potencial químico a sitios de menor potencial químico). Este transporte a través de la membrana, en el cual se reduce la energía hasta alcanzar el equilibrio, en términos termodinámicos es un transporte pasivo (Clarkson, 1977), que se da con la ayuda de acarreadores, poros acuosos y canales de iones. En contraste, el transporte en la membrana en contra de un gradiente de energía potencial está ligado directa o indirectamente a un mecanismo de consumo de energía, o sea, a una 'bomba' en la membrana. Dado que se requiere energía para el transporte de iones por estas proteínas, el transporte es un proceso activo.

Existe una marcada relación entre la toma de iones por transportadores y la actividad de la ATPasa, con un acoplamiento directo entre el consumo de energía en forma de ATP y el transporte selectivo de los iones. Estos resultados demuestran que la toma de K

es un proceso de transporte activo que requiere de energía para llevarse a cabo (Fisher *et al.* 1970).

Toma de nutrimentos a través de la membrana celular

Las microfotografías electrónicas muestran que la mayoría de las membranas biológicas son similares, sin importar el tipo de célula u organelo del que se trate. Toda membrana consta en su mayoría de lípidos y proteínas. Se conocen tres tipos de proteínas de membranas: proteínas catalíticas, proteínas que forman canales, y proteínas transportadoras. En conjunto, bombas, canales y acarreadores, se denominan proteínas de transporte. Esta clasificación está basada en las diferentes formas de energía requerida para el transporte de iones y que incluyen a la energía de enlace químico (ATP) utilizada por las bombas; energía de los gradientes electroquímicos iónicos, requerida por los acarreadores (simporte o antiporte) y los canales (uniporte) (Sussman y Harper, 1989).

Los canales se pueden distinguir de los acarreadores iónicos por las mayores tasas de flujo de iones en varios órdenes de magnitud y el movimiento de iones a través de la membrana por difusión. Los acarreadores presentan comparativamente tasas menores de flujo de iones y pueden facilitar su movimiento a través de la membrana ya sea a favor o contra el gradiente electroquímico (Assmann y Haubrick, 1996). En el Cuadro 2 se comparan las tasas de flujo de nutrimentos de las proteínas de transporte en las membranas de las células.

Cuadro 2. Características de las proteínas de transporte de nutrientes en las membranas de las células

Tipo de proteína de transporte	Tipo de energía requerida	Tasa de flujo	Tipo de transporte	Sentido de flujo del transporte
Bombas	Enlace químico (ATP)	$< 10^2$ unidades s^{-1} bomba ⁻¹	Transporte activo	En contra del gradiente
Acarreadores	Gradientes electroquímicos	10^2 a 10^4 unidades s^{-1} acarreador ⁻¹	Difusión facilitada	A favor o en contra del gradiente (simporte o antiporte)
Canales	Gradientes electroquímicos	10^6 a 10^7 unidades s^{-1} canal ⁻¹	Transporte pasivo (difusión)	A favor del gradiente (uniporte)

Basado en Sussman y Harper, 1989.

EL POTASIO EN LAS PLANTAS

Después del nitrógeno, el potasio (K^+) es el nutriente mineral requerido por las plantas en mayores cantidades. Cuando existe una deficiencia de potasio, el crecimiento de las plantas se ve retardado y su movilización neta aumenta de las hojas maduras y tallos hacia las hojas nuevas. Bajo deficiencia severa, estos órganos se vuelven cloróticos cuando la intensidad lumínica es baja. Sin embargo, conforme la intensidad lumínica aumenta se va desarrollando una necrosis en ellas (Marschner y Cakmak, 1989).

La baja sensibilidad al estrés por sequía en plantas suplementadas con suficiente potasio está relacionada con factores como su papel en la regulación de la apertura estomática, el cuál es el mecanismo de mayor contribución en el control del régimen hídrico en plantas superiores, y su importancia para regular el potencial osmótico

en la vacuola, lo que mantiene un alto contenido de agua en los tejidos aún bajo condiciones de sequía (Lindhauer, 1985).

Función

El K^+ posee un papel sobresaliente en las plantas, sobre todo en las especies glucofitas, en las cuales el crecimiento y desarrollo se ve inhibido por la presencia de NaCl. En estas plantas, este catión y sus aniones acompañantes tienen una elevada contribución al potencial osmótico de sus células y tejidos (Hsiao y Läuchli, 1986). Por otro lado, debido a su alta concentración en el citosol y cloroplastos, el K^+ neutraliza a los aniones macromoleculares solubles e insolubles (aniones ácidos orgánicos e inorgánicos) y estabiliza el pH entre 7 y 8, que es el óptimo para la mayoría de las reacciones enzimáticas.

Entre las diversas funciones del K^+ en las células vegetales, se tiene que es requerido como agente catalítico para la activación y estabilización de enzimas y membranas (Suelter, 1985); para la síntesis de proteínas (Wyn Jones y Pollard, 1983), en el transporte membranar (Cheeseman y Hanson, 1980), para el balance de cargas (Clarkson y Hanson, 1980), en la osmoregulación, generación de turgencia y mantenimiento de volumen (Raschke, 1979), y para el transporte de nutrimentos y fotosintatos entre la raíz y las hojas (Lips *et al.*, 1987; Touraine *et al.*, 1988). Dada la importancia del K^+ en el correcto funcionamiento de células y tejidos, y en la salud de las plantas en general, a continuación se discuten sus funciones de manera más detallada.

Compartimentalización

La toma de K^+ es altamente selectiva y está marcadamente acoplado a la actividad metabólica. Sin embargo, su compartimentalización es específica en el interior de las células. Los análisis de las células del mesófilo en maíz muestran que la concentración de K^+ en el núcleo y en los cloroplastos es similar (180 mM) para ambos organelos. Esta concentración es mayor que en el citoplasma (150 a 160 mM), mientras que en la vacuola se encuentra en una concentración de 93 mM (Pallaghy, 1973). Aunque dependiendo de las condiciones pueden variar entre 10 y 200 mM (Hsaio y Läuchli, 1986) o aún alcanzar 500 mM como en las células guarda de los estomas (Outlaw, 1983).

Se sabe que la mitocondria contiene K^+ y que lo transporta en ambos sentidos a través de sus membranas aunque no se tienen mediciones de su contenido en este organelo (Hanson y Koeppel, 1975). En citosol y cloroplastos las funciones del potasio no son remplazadas por otros cationes inorgánicos como el sodio.

Activación de enzimas

Un gran número de enzimas son estimuladas o son dependientes del potasio (Suelter, 1970). El potasio y otros cationes monovalentes activan las enzimas induciendo en ellas cambios conformacionales. En general, estos aumentan la actividad catalítica de las reacciones (V_{max}), y en algunos casos también la afinidad por el substrato (K_m) (Evans y Wildes, 1971).

Otra función del potasio es la activación de las bombas H^+ -ATPasas unidas a la membrana. Esta activación no solamente facilita el transporte del potasio desde el espacio extracelular, hacia el interior de las células radicales, sino que además convierte al potasio en el elemento mineral más importante en la extensión celular y osmoregulación.

Síntesis de proteínas

El potasio es requerido para la síntesis de proteínas en concentraciones mayores que para la activación de enzimas (50 mM). Es probable que el potasio esté involucrado en varios pasos en el proceso de traducción, incluyendo la unión del RNAt a los ribosomas (Wyn Jones *et al.*, 1979). En plantas C3, RuBISCO es la proteína mayoritaria del cloroplasto. De manera concordante, la síntesis de esta enzima se ve particularmente reducida bajo deficiencia de potasio y responde rápidamente al suministro del mismo (Peoples y Koch, 1979).

Fotosíntesis

En plantas superiores el potasio afecta la fotosíntesis en varios niveles. Es el contraión dominante para el flujo de H^+ a través de las membranas tilacoidales inducido por la luz (Tester y Blatt, 1989) y para el establecimiento del gradiente de pH transmembranal necesario para la síntesis de ATP (fotofosforilación), en analogía a la síntesis de ATP en mitocondria.

El papel del potasio en la fijación del CO_2 puede ser demostrado claramente con cloroplastos aislados. Un aumento en la concentración

externa de potasio a 100 mM, estimula la fijación de CO₂ por más de tres veces en cloroplastos intactos de espinaca. Por otro lado, el ionóforo valinomicina, el cual evita el flujo pasivo de potasio en biomembranas, reduce severamente la fijación de CO₂. El efecto de la valinomicina puede ser compensado por altas concentraciones externas de potasio (Pflüger y Cassier, 1977). Durante la deshidratación, los cloroplastos aislados pierden grandes cantidades de su potasio y la fotosíntesis disminuye; esta disminución puede ser sobrellevada suplementando altas concentraciones de potasio extracloroplástico (Pier y Berkowitz, 1987).

Regulación osmótica

Un alto potencial osmótico en el estele de las raíces es un prerequisite para el transporte de solutos en el xilema, regido por la presión de turgencia y el balance hídrico. En principio, a nivel de células individuales o en ciertos tejidos, el mismo mecanismo es responsable de la extensión celular y de varios tipos de movimientos (Hsiao y Läuchli, 1986).

Extensión celular

La extensión celular implica la formación de una vacuola central grande la cual ocupa normalmente entre el 80 y el 90% del volumen celular. Hay dos requisitos principales para que se dé la extensión celular: i) un aumento en la extensibilidad de la pared celular y, ii) la acumulación de solutos para incrementar el potencial osmótico interno.

En la mayoría de los casos la extensión celular se da como consecuencia de la acumulación de potasio en las células.

Los resultados en la literatura sugieren que el potasio y los azúcares reductores actúan de manera complementaria para producir el potencial de turgencia requerido para la extensión celular. La relación inversa entre la concentración de potasio y el contenido de azúcares, en particular los reductores, en los tejidos, es un fenómeno ampliamente distribuido (Pitman *et al.*, 1971) y se puede observar durante el crecimiento de tejidos de almacenaje.

Movimiento estomático

En la mayoría de las especies, el potasio, asociado con un anión, es responsable de los cambios de turgencia en las células guarda durante el movimiento estomático. Un aumento en la concentración de potasio en las células guarda aumenta su potencial osmótico resultando en la toma de agua de las células adyacentes y un correspondiente aumento de su turgencia que conduce a la apertura estomática (Humble y Raschke, 1971).

La acumulación de potasio en la vacuola es balanceada por un contraión, principalmente Cl^- o malato²⁻, dependiendo de la especie y de la concentración de Cl^- en la vecindad de las células guarda (Raschke *et al.*, 1988). El cierre estomático es inducido por la oscuridad o por el ácido abscísico (ABA) y está asociado con una rápida pérdida de potasio y aniones acompañantes de las células guarda. El cierre estomático está asociado con un marcado incremento en la concentración de potasio y Cl^- en el apoplasto de las células guarda,

por ejemplo, de 3 mM de K^+ y 4.8 mM de Cl^- en estomas abiertos a 100 mM de K^+ y 33 mM de Cl^- en estomas cerrados de *Commelina communis* (Bowling, 1987).

Movimientos násticos e inducidos por luz

En las hojas de muchas plantas, particularmente en el género *Leguminosae*, las hojas re-orientan sus láminas fotonásticamente en respuesta a señales de luz (hacia la fuente de luz). Estos movimientos son dados a través de cambios reversibles de la turgencia en tejidos especializados como órganos motores (o pulvino). Los cambios de turgencia provocan una contracción o expansión de las células en regiones opuestas del órgano motor llevando al correspondiente movimiento de las hojas. En estos casos el K^+ , Cl^- y malato²⁻ son los solutos involucrados en los cambios de osmoregulación y de volumen. El flujo de K^+ hacia el interior de las células del pulvino provoca que éstas se vuelvan turgentes y como resultado, se da el correspondiente movimiento de apertura de las hojas. Con la pérdida de K^+ de las células del pulvino se pierde la turgencia observándose el cierre de las mismas (Satter *et al.*, 1988).

Transporte en floema

Esta función del potasio está relacionada con la necesidad de mantener un pH alto en los tubos cribosos para la obtención de sacarosa y la generación del potencial osmótico en ellos que permite el transporte de fotosintatos, desde los sitios de síntesis a los sitios de utilización. Esto ha sido demostrado por Hartt (1969) en caña de

azúcar. En plantas con suficiente potasio, cerca de la mitad de los fotosintatos -marcados con ^{14}C - son exportados de la hoja a otros órganos a los 90 minutos de su aplicación. Cerca del 20% de éstos se movilizan al tallo para convertirse en el principal órgano de almacenaje de esta planta. En contraste, en las plantas deficientes de potasio, las tasas de exportación son más lentas, aún después de cuatro horas.

Balance catión-anión

Potasio es el catión dominante en la compensación de cargas para el contra-balance de aniones inmóviles en el citoplasma, en los cloroplastos y con bastante frecuencia para aniones móviles en las vacuolas, el xilema y el floema. El papel del potasio en el balance catión-anión se refleja también en el metabolismo del nitrato (NO_3^-), en el cual, es con frecuencia el contraión dominante para su transporte a larga distancia en el xilema, así como para su almacenamiento en vacuolas.

Como consecuencia de la reducción del NO_3^- en hojas, se requiere de la síntesis estequiométrica de ácidos orgánicos para el balance de carga y pH que resulta alterada por el potasio remanente. Parte del malato de potasio recién formado puede ser movilizado a las raíces para la subsecuente utilización del potasio como contraión en las células de las raíces y para el transporte en xilema. (Jeschke *et al.*, 1985).

Distribución

A nivel de planta

Los cambios observados en el follaje de las plantas en el contenido y distribución de K^+ dadas su posición y edad es debido a su movilidad en el floema. En general, el contenido de K^+ en hojas (con base a peso seco) se incrementa durante la expansión alcanzando un máximo en aquellas totalmente expandidas y observándose una reducción en su contenido a partir de entonces (Wakhloo, 1980; Hill, 1980). La reducción en la concentración de K^+ en hojas viejas se agudiza cuando la disponibilidad del mismo es una limitante (Wakhloo, 1980).

Debido al proceso de movilización existen gradientes de concentración de nutrimentos entre brotes y aún entre hojas individuales de un mismo brote (Leuning *et al.*, 1991). En árboles perennes, donde las hojas se mantienen funcionales por más de un año, la movilización de elementos como N, P, K y Mg de las hojas viejas a las más nuevas o en crecimiento activo se puede dar mucho antes de que empiece la senescencia (Helmisaari, 1992; Nambiar y Fife, 1987). Debido a esta movilización y a sus efectos en los patrones de distribución, las hojas viejas o senescentes son la mejor opción para realizar los análisis del contenido de nutrimentos cuando se pretende diagnosticar la deficiencia de los elementos móviles (N, P, K y Mg) (Broschat, 1997).

Absorción de K^+ por raíces

La toma de K^+ por las células de las raíces se da esencialmente a través del plasmalema. Se sabe que las raíces de las plantas superiores son capaces de absorber K^+ rápidamente de la solución del suelo y que en sus células el K^+ puede acumularse hasta concentraciones que van de dos a tres órdenes de magnitud mayor que la concentración en la solución del suelo. De este modo, la toma de K^+ se da solamente si éste es transportado contra el gradiente de potencial electroquímico (transporte activo), el cual está en función de la concentración de K^+ en ambos lados de la membrana (Dainty, 1962).

Esta diferencia de potencial electroquímico, entre el interior de la célula y el medio externo, es creada por una bomba de protones (H^+) localizada en la membrana e impulsada por ATP (Hodges, 1973). La hidrólisis de ATP a ADP y fosfato inorgánico (P_i) resulta en la liberación de H^+ al medio externo. Este hecho polariza la membrana incrementando la carga eléctrica negativa del lado interno de la célula, esta carga atrae a los iones cargados positivamente, incluyendo K^+ y otros cationes, los cuáles son transportados hacia el interior de la membrana por proteínas específicas.

La tasa de absorción de K^+ por las raíces (en $\mu\text{mol cm}^{-1} \text{h}^{-1}$) está influenciada por diversos factores como el contenido de K^+ del tejido, su concentración en el medio externo, así como la de otros iones con los cuales compite (por ejemplo, Rb^+ y NH_4^+). La disponibilidad de energía metabólica en forma de ATP y la magnitud de la diferencia en el potencial electroquímico de la membrana plasmática también son

factores que afectan la tasa de absorción. A continuación se describe cómo dichos factores ejercen su influencia:

➤ *La concentración de K^+ en el tejido*

La tasa de absorción de K^+ en células radicales está regulada por el contenido de K^+ en los tejidos (Siddiqui y Glass, 1982; Glass, 1983). Inmediatamente después de que el contenido de K^+ en el tejido se incrementa, la tasa de absorción por las raíces disminuye. Dado que la determinación de K^+ en el tejido de las raíces (u hojas) refleja principalmente su contenido en la vacuola (la cual ocupa entre el 70 y el 90% del volumen), y dado que es poco probable que los niveles citoplasmáticos de K^+ cambien en proporción directa con los niveles vacuolares, parece que los niveles de K^+ en la vacuola influyen de alguna manera el transporte a través de la membrana plasmática.

➤ *La concentración de K^+ en la solución externa*

En cuanto se incrementa la concentración de K^+ en la solución externa se incrementa también de manera proporcional la tasa de absorción por las células radicales. Sin embargo, esto ocurre solamente hasta cierto punto, después del cual, solo se observan muy pequeños cambios en la tasa de absorción en respuesta a grandes incrementos en la concentración externa. Este tipo de respuesta es llamada de *saturación*.

➤ *La disponibilidad energética (ATP) para la absorción*

A las concentraciones de K^+ a las que se encuentran típicamente las raíces en la solución del suelo (1 mM o menos), la tasa de absorción está directamente relacionada con el consumo de ATP en las células radicales (Petraglia y Poole, 1980). Muchas sustancias (por ejemplo cianuro, oligomicina o arsenato) o condiciones como bajas temperaturas o falta de oxígeno que inhiben la absorción de K^+ por raíces, lo llevan a cabo reduciendo la síntesis de ATP en las células radicales (Kochian y Lucas, 1983).

➤ *El potencial electroquímico de la membrana plasmática*

Como en todas las células de las plantas, el citoplasma de las células radicales es eléctricamente negativo (de 50 a 200 mV, dependiendo de la especie de planta en estudio) respecto al voltaje de la solución externa. Esta diferencia en el potencial eléctrico a través de la membrana plasmática es generada, en parte, por una bomba electrogénica impulsada por ATP. La bomba electrogénica expulsa una carga neta positiva de la célula, en forma de H^+ , generando la carga negativa en el citoplasma. El citoplasma eléctricamente negativo atrae al potasio cargado positivamente (K^+), por lo que la energía requerida para el transporte de K^+ al interior de las células a través de la membrana plasmática es obtenida a partir del ATP (Mercier y Poole, 1980).

➤ *El pH de la rizosfera*

En general las células de las plantas, y en particular las de la raíz bombean grandes cantidades de H^+ (producido por el metabolismo ácido orgánico) desde el citoplasma hacia el espacio de la pared celular. Estos cambios de pH inducidos por la raíz en la rizosfera están bien documentados (Marschner y Römheld, 1983). Existe una marcada correspondencia entre el bombeo de H^+ de las células radicales y la toma de K^+ por los mismos (Glass y Siddiqui, 1982; Läuchli, 1984).

Transportadores de K^+ en membrana

Estudios clásicos de la toma de K^+ por raíces presentan dos componentes principales descritos como mecanismos de transporte de alta-afinidad (mecanismo I) y de baja-afinidad (mecanismo II) (Epstein, 1972). Estos dos mecanismos con parámetros cinéticos diferentes residen en la membrana plasmática. El mecanismo de toma de K^+ de alta-afinidad se induce removiendo este nutrimento de la solución, o cuando la concentración extracelular se encuentra en el rango micromolar (μM). El mecanismo de baja-afinidad opera cuando la concentración extracelular de K^+ se encuentra en el rango milimolar (mM).

El mecanismo de alta afinidad presenta características de saturación en función de la concentración externa de K^+ . Este mecanismo probablemente constituye la ruta dominante para la toma de K^+ dado que la concentración de este ion en los suelos normalmente se encuentra por debajo de 1 mM (Barber, 1981). Las tasas de toma de K^+

por el mecanismo de alta afinidad son extremadamente sensibles al estado nutricional de las plantas; los valores de I_{max} para la toma de K^+ ($^{86}Rb^+$) disminuyen y los valores de K_m aumentan al aumentar el contenido de este ion en las raíces (Glass, 1976).

El mecanismo de toma de K^+ de alta afinidad está mediado por el transportador HKT1 (High affinity K Transporter 1, por sus siglas en inglés) encontrado en trigo (*Triticum aestivum*), y está acoplado a H^+ o Na^+ (Schachtmann, 2000). Patrones de hibridación de ARN *In situ* en plántulas de trigo muestran que HKT1 se expresa en células corticales de la raíz y en células adyacentes al tejido vascular en hojas, este patrón de expresión es un indicativo del papel de HKT1 en el transporte de K^+ (Schachtmann y Schroeder, 1994).

En *Eucalyptus camaldulensis* se demostró que el transporte de K^+ por el homólogo EcHKT1 es estimulado por Na^+ (Fairbain *et al.*, 2000). Sin embargo, en *Arabidopsis thaliana*, el homólogo AtHKT1 es contrastante, ya que por medio de él se da la toma altamente selectiva de Na^+ y la toma de K^+ de baja afinidad, en cuyo caso el flujo de Na^+ no está acoplado al transporte de K^+ o H^+ (Rus *et al.*, 2001).

El mecanismo de la toma de K^+ de baja-afinidad presenta las características de transporte mediado por canales: es con frecuencia no-saturable y ocurre en función de la concentración externa de K^+ . Es inhibido de manera específica por bloqueadores de canales de K^+ y parece no requerir de energía para su transporte. Este mecanismo constituye el modo dominante de la toma de K^+ a concentraciones superiores de 1.0 mM en solución.

Los primeros canales identificados en plantas fueron dos canales de K^+ en *A. thaliana*; AKT1 (*Arabidopsis* K Transporter 1, por sus siglas en inglés) por Sentenac y colaboradores (1992) y KAT1 (K channel *Arabidopsis thaliana* 1, por sus siglas en inglés) por Anderson y colaboradores (1992). La expresión de AKT2 (también llamado AKT3) en tejido de floema sugiere un papel de canal de transporte de K^+ de larga distancia (Marten *et al.*, 1998). Tanto KAT1 como su homólogo el KST1 (K channel *Solanum tuberosum* 1, por sus siglas en inglés) (Müller-Röber *et al.*, 1995), han sido utilizados como modelos, debido a que son fácilmente caracterizados en oocitos de *Xenopus*. Hartje y colaboradores (2000) aislaron un canal de toma de K^+ homólogo en tomate llamado LKT1 (*Lycopersicon* K Transporter 1, por sus siglas en inglés).

La investigación sobre el transporte de K^+ muestra que éste es mediado por más de un tipo de transportadores; que su ubicación en las plantas es específica y que está relacionada con su función (Cuadro 2). Se ha propuesto que este traslape en el funcionamiento de transportadores estructuralmente distintos provee a las plantas de la capacidad para transportar este nutrimento bajo condiciones muy variables como diferencias en las concentraciones de K^+ , diferencias energéticas, diferencias genéticas y la presencia de otros cationes que pudieran bloquear este transporte o resultar tóxicos para las plantas (Schroeder *et al.*, 1994).

Entre los transportadores que se expresan en raíz se encuentran AKT1 (Sentenac *et al.*, 1992, Lagarde *et al.*, 1996), SKOR (Stellar K Outward Rectifier, por sus siglas en inglés), HKT1 (Schachtmann y

Schroeder, 1994; Rubio *et al.*, 1995; Gassmann *et al.*, 1996) y miembros de la familia KUP/HAK (Kim *et al.*, 1998; Fu y Luan, 1998; Rubio *et al.*, 2000). SKOR es estructuralmente similar a AKT1, sin embargo, se ha demostrado que éste transporta K^+ hacia el exterior de las células, de tal manera que se piensa está involucrado en su transporte del exterior de las células de la estele hacia el xilema (Gaymard *et al.*, 1998).

Se han reportado otros transportadores como el OsHKT1 que fue aislado de arroz (*Oryza sativa*) y que tiene una secuencia de permeabilidad $Rb^+ > Cs^+ > Na^+ > K^+ > Li^+$ en oocitos de *Xenopus*. Esto sugiere que OsHKT1 funciona como un transportador de cationes alcalinos en general (Golldack *et al.*, 2002).

Cuadro 3. Genes de transportadores de K⁺ clonados en plantas y sus características funcionales que han sido identificados a nivel molecular.

Gene	Especie	Homología	Tamaño de la proteína (kDa)	Localización	Función	Referencia
KAT1	<i>Arabidopsis thaliana</i>	Canal (Shaker)	78	Células guarda y tejido vascular	Canal rectificador de toma hacia el interior.	Anderson <i>et al.</i> , 1992
AKT1	<i>Arabidopsis thaliana</i>	Canal (Shaker)	95.4	Epidermis y corteza de raíz madura.	Canal rectificador de toma hacia el interior	Sentenac <i>et al.</i> , 1992
HKT1	<i>Triticum aestivum</i>		58.9	Corteza de la raíz y tejido vascular	Transportador de alta-afinidad.	Schachtman y Schroeder, 1994
AKT2	<i>Arabidopsis thaliana</i>	Canal (Shaker)	91.3	Hoja		Cao <i>et al.</i> , 1995
KST1	<i>Solanum tuberosum</i>	Canal (Shaker)	78	Células guarda, yema floral y hojas.	Canal rectificador de toma hacia el interior.	Müller-Röber <i>et al.</i> , 1995
SKT1	<i>Solanum tuberosum</i>	Canal	92	Fragmentos epidérmicos de hojas y en raíces.	Canal rectificador de toma hacia el interior.	Zimmermann <i>et al.</i> , 1998
SKOR	<i>Arabidopsis thaliana</i>	Canal (Shaker)	93.8	Solamente en raíces. En endodermis, periciclo y estela	Canal rectificador de flujo hacia el exterior	Gaymard <i>et al.</i> , 1998
LKT1	<i>Lycopersicon esculentum</i>	Canal (Shaker)	99.5	Pelos radicales, raíz y hojas	Canal rectificador de toma hacia el interior.	Hartje <i>et al.</i> , 2000
VFK1	<i>Vicia faba</i>	Canal (Shaker)		Cotiledones, flores, tallos y hojas. En floema	Canal recuperador	Ache <i>et al.</i> , 2001

Adaptado de Schachtman, 2000; Schachtman y Liu, 1999; Smart *et al.*, 1996.

Cinética de la toma de nutrimentos

Las membranas celulares de las raíces presentan baja permeabilidad por los iones y un alto grado de selectividad en su transporte, por ejemplo, el transporte selectivo de K^+ respecto a Na^+ (Epstein, 1972). Esta selectividad condujo al concepto del transporte de iones por acarreadores (Epstein, 1976). La toma de iones y su regulación presentan características de una cinética de saturación en cuanto al transporte de éstos a través de las membranas celulares en las raíces. Este transporte es descrito por la ecuación de Michaelis-Menten (1913).

$$\text{Absorción} = \frac{I_{max} \cdot C}{K_m + C} \quad (1)$$

Donde I_{max} es un factor que denota la tasa máxima de transporte cuando todos los acarreadores se encuentran ocupados; K_m es la constante de Michaelis y es igual a la concentración del ion a la mitad de la tasa máxima de transporte (I_{max}). El valor de K_m denota la afinidad de los transportadores hacia el ion (Marschner, 1995); cuanto menor es el valor de la K_m , mayor es la afinidad de los transportadores hacia el ion. Dicho de otro modo, un valor bajo de K_m significa una mayor sensibilidad para la toma de los iones, lo que implica que los transportadores son activados a pesar de las bajas concentraciones de un nutrimento en la solución. Dentro de límites razonables, éste valor se mantiene constante independientemente del número de acarreadores presentes en las membranas (Salisbury y Ross, 1994).

El valor de I_{max} es determinado por el número de transportadores presentes en la membrana y por las características intrínsecas de éstos. Cuanto mayor es el número de transportadores, mayor es el valor de I_{max} , asumiendo que la concentración del ion en la solución sea el factor limitante. Con base en las curvas de saturación, en general se acepta, que las isotermas de la toma de iones indican la existencia de un número finito de transportadores en la membrana (Jensén *et al.*, 1987).

Es posible que bajo condiciones de campo, las diferencias en los valores de estos parámetros sean un reflejo de las diferencias en la capacidad competitiva de las plantas. Poco se sabe acerca del control, ya sea genético o ambiental, de la I_{max} y la K_m . Sin embargo, existe evidencia de que la K_m se encuentra bajo control genético y ambiental y que plantas expuestas a concentraciones de nutrientes cercanas a su K_m crecen a tasas relativamente altas cuando no existen otras limitaciones (Bloom *et al.*, 1993). I_{max} ha recibido mayor atención que K_m , debido probablemente a que es más fácil de medir y a que es altamente responsivo a desequilibrios entre la tasa de toma de nutrientes y la demanda de los mismos (Comerford *et al.*, 1994).

Factores que afectan la I_{max} y la K_m en la toma de K^+

Los factores que influyen la relación entre la toma de los nutrientes y su concentración en solución, descritos como I_{max} y K_m , son:

➤ *La edad de la planta*

Conforme las plantas anuales se van haciendo viejas, la absorción de K^+ se reduce (Mengel y Barber, 1974).

➤ *La temperatura*

Para cada especie existe una temperatura media a la cual la I_{max} alcanza su valor máximo, temperaturas por arriba o debajo de la óptima reducen este valor (Barber, 1985).

➤ *El cultivar*

Existen diferencias entre cultivares que en ocasiones están relacionadas con la morfología de la raíz (Barber, 1985).

➤ *La especie*

Los requerimientos nutricionales varían para cada especie, ésta es una de las razones por las cuales algunas especies pueden crecer en suelos pobres en K^+ mientras que otras no (Mengel, 1983).

Especies de cultivo vs especies silvestres

La literatura sobre la toma de nutrimentos ha sido dominada por estudios llevados a cabo con especies agrícolas creciendo en condiciones de altos niveles de nutrimentos. Estos estudios revelan que la cinética en la toma de nutrimentos por las raíces es un factor determinante en su adquisición. Sin embargo, tal y como Chapin (1980) ha señalado, se debe tener mucho cuidado cuando se extrapolan estos

resultados a especies silvestres, más aún si se encuentran en su ecosistema natural bajo condiciones de ambientes pobres en nutrimentos.

La adquisición de nutrimentos en hábitats naturales pobres, depende de las características fisiológicas y morfológicas de las plantas. Los rasgos morfológicos son especialmente importantes para la adquisición de nutrimentos que se difunden lentamente en el suelo, como el fósforo (Aerts y Chapin, 1999). Estos rasgos morfológicos varían desde aquellos que operan a nivel de planta (relación follaje/raíz) a aquellos que operan a nivel celular (densidad de pelos radicales).

Ya ha sido demostrado que en microsítios con alta disponibilidad de nutrimentos las raíces de las especies de rápido crecimiento reaccionan rápidamente aumentando la velocidad de toma (Caldwell *et al*, 1996). Esto representa una ventaja competitiva para tales especies, ya que bajo estas condiciones, pueden agotar los nutrimentos en el suelo antes que las especies de lento crecimiento tengan acceso a los mismos.

Por otro lado, las especies de lento crecimiento que habitan sitios pobres en nutrimentos, generalmente no desarrollan velocidades de absorción elevadas debido precisamente, a la baja disponibilidad de nutrimentos y a que los iones en la solución del suelo en la zona de agotamiento tienen que difundirse hacia las raíces. Esto implica que el factor limitante para la toma de nutrimentos en estos sitios no es la cinética de toma, sino la tasa de difusión de los iones en la solución del suelo. De este modo, las especies que presentan elevadas tasas en la velocidad de absorción de nutrimentos (por lo general especies

cultivables) enfrentan una desventaja en sitios pobres en nutrientes, ya que dichas velocidades no conducen necesariamente a elevadas tasas de absorción, pero sí a elevados costos de carbono por la construcción de bombas de H⁺ y proteínas (Aerts, 1999).

Síntomas de deficiencia en palmas

Las palmas son susceptibles de presentar deficiencias de K⁺ debido quizás a sus elevados requerimientos (Von Uexküll, 1985). Los síntomas de la deficiencia de K⁺ varía entre especies, pero siempre se manifiesta primero en las hojas más viejas o senescentes. Las pinas de algunas palmas, como *Dictyosperma album*, se vuelven moteadas, con puntos amarillentos que se ven translúcidos cuando se miran desde la parte abaxial. En otras, como *Arenga* spp y *Roystonea* spp, los síntomas en las hojas más viejas aparecen como la necrosis marginal o apical de las pinas, presentando poco o nulo punteado amarillento (Broschat, 1991).

En *Caryota mitis*, el moteado clorótico es mínimo o inexistente, pero síntomas tempranos de deficiencia de K⁺ aparecen como bandas necróticas en las pinas. En otras muchas especies, incluyendo *Cocos nucifera*, *Elais guinensis*, *Neodypsis decaryi*, *Chamaerops humilis*, *Chrysalidocarpus* spp, *Livistona mariae*, y *Hyophorbe verschafeltii*, los síntomas tempranos aparecen como moteados amarillos translúcidos o naranjas en las pinas y pueden estar acompañados por punteados necróticos. En palmas con deficiencia severa pueden estar presentes necrosis marginal, apical o ambas al mismo tiempo. Las hojas y pinas

más severamente afectadas pueden estar completamente necróticas y marchitas en apariencia (Broschat, 1991).

Usualmente los síntomas visuales de deficiencia de K^+ son bastante claros por lo que muchas veces esta técnica es suficiente para su diagnóstico. Sin embargo, el análisis de nutrimentos en las hojas es de gran ayuda, como en el caso de *Phoenix* donde la deficiencia de K^+ se asemeja a la deficiencia de Mg^{2+} , o en *Caryota* donde los síntomas de deficiencia de K^+ son similares a aquellas enfermedades que se manifiestan con punteados en las hojas (Broschat, 1991).

JUSTIFICACION DEL ESTUDIO DE K^+ EN PALMAS

En la última década se han llevado a cabo una considerable cantidad de investigaciones sobre los mecanismos fisiológicos y moleculares relacionados con la adquisición y uso de los nutrimentos minerales. Estas investigaciones se han realizado sobre todo en especies de cultivo como maíz, arroz, tomate, cebada y trigo entre otros. Sin embargo, existen muy pocos trabajos que permitan comprender las características y mecanismos desarrollados por las especies silvestres para establecerse y competir exitosamente en su hábitat natural en condiciones de baja disponibilidad de nutrimentos.

En el caso de las palmas, se sabe que las especies cultivadas, como la palma aceitera y el cocotero, presentan elevados requerimientos de K^+ (Von Uexküll, 1985). El K^+ es el nutrimento mineral más importante en estas especies con requerimientos de entre

16 y 43 kg ha⁻¹ aplicados en forma de fertilizante para producir 1 tonelada de lípidos (Ochs y Ollagnier, 1977). La nutrición de K⁺ en palmas es importante si se considera que estas especies contribuyen con aproximadamente el 22% de la producción mundial de aceites vegetales (Von Uexküll, 1985).

Por otro lado, las palmas son utilizadas ampliamente como plantas de ornato. Broschat (1984, 1990, 1991) encontró que la deficiencia de K⁺ en ellas es un factor común. Este mismo autor señala que la deficiencia de K⁺ es capaz de matar a las palmas si no son tratadas adecuadamente. Además, las plantas afectadas tienden a producir menos hojas.

Para las palmas *Thrinax radiata* y *Coccothrinax readii*, Ayora y Orellana (1993) documentaron que su patrón de distribución en la duna costera de la Península de Yucatán está influenciada por el K⁺. La elevada correlación en el contenido de este ion en el suelo donde crecen estas especies ha sido comprobada por Quintal (2000) y por Pereyda (2000), quienes encontraron que la solución del suelo en la que crece *Thrinax radiata* posee el doble de K⁺ en comparación con la solución del suelo en la que crece *Coccothrinax readii*.

Se ha encontrado que la concentración de K⁺ en las hojas de estas palmas presenta un gradiente de distribución, donde la hoja de formación más reciente es la que presenta la concentración más alta, mientras que para el resto de las hojas se observa una reducción gradual con la edad. La hoja senescente es la que presenta la menor concentración. Este patrón es similar tanto para *T. radiata* como para *C. readii*. A pesar de que para ambas especies, las hojas senescentes son

las que presentan el menor contenido de K^+ , el aporte de este nutrimento por la caída de las hojas de *T. radiata* es aproximadamente 30 veces mayor que el de *C. readii* (Medina-Lara *et al*, 1999).

En otro estudio, Guillén (2001) reporta que la concentración de K^+ en las hojas de palmas adultas y jóvenes de *T. radiata* siempre es mayor que en las de *C. readii*. La tasa de movilización de K^+ en estas especies es mayor del 90%. Aunque la tasa de movilización de K^+ en las hojas de las palmas jóvenes es mayor respecto al de las palmas adultas en *T. radiata*, mientras que en *C. readii* es similar para ambas edades (Sosa, 2002).

DESCRIPCION DE LAS ESPECIES EN ESTUDIO

Thrinax radiata y *Coccothrinax readii* se distribuyen en la duna costera de la Península de Yucatán y forman parte de la vegetación de matorrales altos con palmas (Espejel, 1986; Orellana y Ayora, 1993), aunque también se encuentran en selvas baja y mediana subperennifolia (*C. readii*) y subcaducifolia (*T. radiata*) (Orellana, 1992). Ambas crecen preferentemente en condiciones de suelo calcáreo y con altas concentraciones de sales (Read, 1975; Quero, 1980). Aunque las dos especies se encuentran distribuidas en el mismo hábitat, crecen bajo diferentes microambientes (Espejel, 1986) ya que *C. readii* crece en condiciones más oligotróficas mientras que *T. radiata* se desarrolla en condiciones con mayor cantidad de materia orgánica debido a la mayor aportación de la caída de sus hojas (Ayora y Orellana, 1993).

El género *Coccothrinax* se distribuye en las Antillas y Florida. En México está representado por una sola especie: *Coccothrinax readii*, cuya distribución está restringida a la Península de Yucatán (Quero, 1980). *T. radiata* se distribuye en Jamaica, Haití, Cuba, México y Florida (Read, 1975). En México su distribución está limitada a la Península de Yucatán (Espejel, 1984).

Thrinax radiata (Lodd ex J.A. & J.H Schult).

Es una palma mediana solitaria, nativa de la Península de Yucatán, llega a alcanzar hasta 15 m de altura, pero generalmente es de menor tamaño. Presenta entre 10 y 15 hojas en forma de abanico de aproximadamente 120 cm de diámetro, el peciolo mide por lo general de 50 a 100 cm. La inflorescencia es interfoliar con gran cantidad de flores pequeñas color crema pediceladas perfectas, de alrededor de 5 mm de largo con 7 estambres con anteras biloculares basifijas. El fruto es globoso de color verde durante la inmadurez y blanco cuando maduro. La semilla es lisa, de color café claro brillante y está completamente perforada. La fructificación tiene lugar casi todo el año. Su nombre común es *Chit* (Quero, 1992).

Coccothrinax readii (Quero).

Es una palma solitaria pequeña, mide de 1 a 5 m de alto, su tronco es delgado de 3 a 5 cm de diámetro de color café grisáceo y una pequeña corona abierta de 9 a 16 hojas palmadas en abanico. Las hojas son de color verde oscuro en la superficie adaxial y presentan un color plateado en la superficie abaxial. La lámina de la hoja mide entre

40 y 110 cm de diámetro. El pecíolo mide hasta 1 m de largo. La inflorescencia es interfoliar de 40 a 85 cm de largo, muy delgada con flores fragantes color blanco crema. Los frutos son subglobosos y carnosos, de color púrpura-negro cuando son maduros. Las semillas son cafées subglobosas cerebriformes. La floración y la fructificación se dan prácticamente todo el año. Su nombre común es *Knac's* ó *Knakas* (Quero, 1992).

Importancia

Palmas nativas

Una causa importante de la reducción en la población de especies nativas es su explotación masiva, en particular los cactus, orquídeas y palmas, son sobrecolectadas. Una manera de resolver este problema, o al menos reducirlo, es mediante la implementación de programas de manejo y conservación. Para lograr esto, es de primordial importancia conocer los aspectos biológicos y nutricionales de tales especies así como las características del ecosistema en el cual crecen (Durán, 1995).

Bajo este contexto, muchas de estas especies son consideradas actualmente como vulnerables, amenazadas o en peligro de extinción (Quero, 1992). Las palmas *Thrinax radiata* Lodd ex. J.A. & J.H. Schult y *Coccothrinax readii* Quero, se consideran amenazadas desde 1994 (NOM-059-ECOL; 2001), debido a que ambas especies son extraídas directamente de sus hábitats, impidiendo así la regeneración natural de sus poblaciones.

Olmsted y Alvarez-Buylla (1995) reportan que en la dinámica poblacional para ambas especies, la supervivencia de los adultos es muy sensible a los cambios en su estructura poblacional y que los tiempos requeridos para recuperar una población de 400 palmas adultas por hectárea, bajo condiciones naturales, va de 47 a 84 años para *T. radiata* y de más de 100 años para *C. readii*. Estos tiempos de recuperación enfatizan la importancia en el cuidado que se debe tener antes de extraer las palmas de su hábitat natural.

Calvo y colaboradores (1999) reportan que la demanda actual de *T. radiata* es de 70 000 tallos año⁻¹; lo que confirma que la presión de extracción sobre esta palma es fuerte y se concluye que si la extracción de individuos adultos continúa, se perturbará la regeneración natural de estas especies, con la consecuente desaparición de las poblaciones naturales. A pesar de que para *C. readii* no existen estudios de este tipo, ya ha sido incluida en las listas de palmas raras y amenazadas del nuevo mundo de la International Union for the Conservation of Nature (IUCN, 1988) y de la Botanical Gardens Conservation Secretariat (BGCS, 1989).

Usos

Los troncos de *Coccothrinax readii* se utilizan para las paredes de construcciones rústicas y viviendas, ya que son lisos y derechos, en tanto que las hojas se emplean para el techado de casas y palapas, así como en la elaboración de escobas (Olmsted y Ercilla, 1988; Quero, 1992a; Orellana y Durán, 1992). Esta especie tiene además un gran potencial como planta ornamental, ya que puede utilizarse en sitios

abiertos como parques, avenidas y jardines, así como en la decoración de interiores, ya que tiene un buen crecimiento tanto en sol como en sombra (Durán *et al.*, 2000).

Thrinax radiata ha sido utilizada tradicionalmente en la construcción de viviendas rústicas: las hojas se utilizan para el techado de las casas y los troncos para las paredes. Además, con los troncos se construyen trampas (llamadas "sombras") para la captura de langostas (Olmsted y Ercilla, 1988). Las hojas también se utilizan para la elaboración de escobas (Quero, 1992a). Al igual que *C. readii*, esta especie tiene un gran potencial como planta de ornato. Sin embargo, son pocos los ejemplares que se pueden encontrar en viveros y en muchos de los casos estos ejemplares han sido extraídos directamente de su medio natural. *T. radiata* crece bien tanto en sombra como en sol y puede utilizarse en parques, avenidas y jardines, así como en la decoración de interiores. Por lo general estas palmas requieren de poco cuidado (Durán *et al.*, 2000).

OBJETIVOS

Objetivo general

Evaluar la capacidad de absorción de K^+ así como la movilización interna de algunos recursos nutrimentales en *Thrinax radiata* y en *Coccothrinax readii*.

Objetivos específicos

- a) Cuantificar la absorción de Rb^+ (K^+) por las raíces de *Thrinax radiata* y *Coccothrinax readii* mediante los parámetros I_{max} y K_m de la ecuación de Michaelis-Menten.
- b) Medir la concentración de P, K, Ca, Mg y Na, en hojas, raíces y semillas de *Thrinax radiata* y *Coccothrinax readii*.
- c) Estudiar la tasa de movilización de P, K, Ca, y Na en las hojas de *Thrinax radiata* y *Coccothrinax readii*.

ESTRATEGIA EXPERIMENTAL

El rubidio (Rb^+) como análogo de potasio (K^+)

A pesar del mayor peso molecular del Rb^+ respecto al K^+ , ambos comparten muchas similitudes. Las relaciones químicas entre Rb^+ y K^+ , con radios iónicos de 0.149 y 0.133 nm respectivamente, proveen las condiciones para la sustitución de K^+ por Rb^+ en minerales comunes como la muscovita y la biotita. El comportamiento en la captación de ambos iones por las raíces de las plantas se considera similar, ya que el Rb^+ no es discriminado durante este proceso (Hafez y Stout, 1973).

Se ha sugerido que los análisis de Rb^+ en hojas pueden ser usados como un método para estimar estados tempranos de deficiencia de K^+ en plantas que crecen en suelos ácidos ya que en *Carex pilulifera* existe una relación entre la disponibilidad de K^+ en el suelo y la absorción de Rb^+ (Drobner y Tyler, 1998).

Por otro lado, se han encontrado semejanzas entre ambos iones para la activación de ciertas enzimas. Las concentraciones de K^+ y Rb^+ requerida para la activación de la triptofanasa son similares, así como también son similares los valores de I_{max} y de K_m , tanto por K^+ como por Rb^+ , por S-ortonitrofenil-L-cisteína (Suelter y Snell, 1977). La actividad de la almidón sintasa es similar al utilizar K^+ o Rb^+ para su activación (Nitsos y Evans, 1969).

Estas relaciones han justificado el uso de Rb^+ como marcador de K^+ en estudios de absorción por raíces (Jensén y Petterson, 1978; Murphy, *et al.*, 1995); aún en condiciones de campo (Tyler, 1982; 1983).

Referencias

- Ache, P.; Becker, D.; Deeken, R.; Dreyer, I.; Weber, H.; Fromm, J. and R. Hedrich.** 2001. VFK1, a *Vicia faba* K⁺ channel involved in phloem unloading. *Plant J.* 27: 571-580.
- Aerts, R.** 1999. Interspecific competition in natural plant communities: mechanisms, trade-offs and plant-soil feedbacks. *J. Exp. Botany.* 50: 29-37.
- Anderson, J.A.; Huprikar, S.S.; Kochian, L.V.; Lucas, W.J. and R.F. Gaber.** 1992. Functional expression of a probable *Arabidopsis thaliana* potassium channel in *Saccharomyces cerevisiae*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 89: 3736-3740.
- Arnon, D.I. and P.R. Stout.** 1939. The essentiality of certain elements in minute quantity for plants with special reference to copper. *Plant Physiol.* 14: 371-375.
- Assmann, S.M. and L.L. Haubrick.** 1996. Transport proteins of the plant plasma membrane. *Current Opinion in Cell Biol.* 8: 458-467.
- Ayora, N. and R. Orellana.** 1993. Physicochemical soil factors influencing the distribution of two coastal palms in Yucatan, Mexico. *Principes*, 37: 82-91.
- Barber, S.A.** 1985. Potassium availability at the soil root interface and factors influencing potassium uptake. In R.D. Munson (ed.) Potassium in agriculture. Published by ASA, CSSA, SSSA. Madison, WI.
- Barber, S.A.** 1981. Soil Nutrient Bioavailability. Wiley, New York.
- BGCS (Botanical Gardens Conservation Secretariat).** 1989. Rare and threatened plants of Central America for CICY (Centro de Investigación Científica de Yucatán). Document. pp. 23. U.K.

- Bloom, A.J.; Jackson, L.E. and D.R. Smart.** 1993. Root growth as a function of ammonium and nitrate in the root zone. *Plant Cell Environment*. 16:199-206.
- Bowling, D.J.F.** 1987. Measurement of the apoplastic activity of K⁺ and Cl⁻ in the leaf epidermis of *Commelia communis* in relation to stomatal activity. *J. Exp. Bot.* 38: 1351-1355.
- Broschat, T.K.** 1997. Nutrient distribution, dynamics, and sampling in coconut and canary island date palms. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 122: 884-890.
- Broschat, T.K.** 1991. Potassium deficiency. In Diseases and disorders of ornamental palms. Chase, A.R. and T.K. Broschat (Eds.). The American Phytopathological Society. Minnesota, USA.
- Broschat, T.K.** 1990. Potassium deficiency of palms in South Florida. *Principes*. 34: 151-155.
- Broschat, T.K.** 1984. Nutrient deficiency symptoms in five species of palms grown as foliage plants. *Principes*. 28: 6-14.
- Brown, P.H.; Welch, R.M. and E.E. Cary.** 1987. Nickel: A micronutrient essential for higher plants. *Plant Physiol.* 85: 801-803.
- Caldwell, M.M.; Manwaring, J.H. and S.L. Durham.** 1996. Species interactions at the level of fine roots in the field influence soil heterogeneity and plant size. *Oecologia*, 106: 440-447.
- Calvo, L.M.; Olmsted, I.C.; Durán, R.; Macías, H. y H. Almanza.** 1999. Programa de manejo para la palma *Thrinax radiata* (Chit) en los ejidos de Kantunilkin, Solferino y Chiquilá-San Angel, Quintana Roo. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. Mérida, México.
- Cao, Y.; Ward, J.M.; Kelly, W.B.; Ichida, A.M.; Gaber, R.F.; Anderson, J.A.; Uozumi, N.; Schroeder, J.I. and N.M. Crawford.** 1995. Multiple genes, tissue specificity, and expression-dependent modulation contribute to the functional

diversity of potassium channels in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiol.* 109: 1093-1106.

Chapin, F.S. III. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics.* 11: 233-260.

Cheeseman, J.M. and J.B. Hanson. 1980. Does active K^+ influx to root occur? *Plant Sci. Lett.* 18: 84-87.

Clarkson, D.T. 1977. Membrane structure and transport. In *The molecular biology of plant cells.* (H. Smith, ed.). pp 24-63. Blackwell, Oxford.

Clarkson, D.T. 1985. Factors affecting mineral nutrient acquisition by plants. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 36: 77-115.

Clarkson, D.T. and J.B. Hanson. 1980. The mineral nutrition of higher plants. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 31: 239-298.

Comerford, N.B; Smethurst, P.J. and J.A. Escamilla. 1994. Nutrient uptake by woody root systems. *New Zealand Journal of Forestry Science.* 24(2/3): 195-212.

Dainty, J. 1962. Ion transport and electrical potentials in plant cells. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 13: 379-402.

Drobner, U. and G. Tyler. 1998. Conditions controlling relative uptake of potassium and rubidium by plants from soils. *Plant and Soil.* 201: 285-293.

Durán, R. 1995. *Pseudophoenix sargentii*: an endangered palm species. *Principes.* 39: 219-224.

Durán, R.; Dorantes, A.; Simá, P. y M. Méndez. 2000. Manual de propagación de plantas nativas de la Península de Yucatán. Vol II. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. Mérida, Yucatán, México.

- Ennos, A.R. and A.H. Fitter.** 1992. Comparative functional morphology of the anchorage systems of annual dicots. *Functional Ecology*. 6: 71-78.
- Ennos, A.R.** 1993. The function and formation of buttresses. *Trends in Ecology and Evolution*. 8:350-351.
- Enstone, D.E: and C.A. Peterson.** 1997. Suberin deposition and band plasmolysis in the corn (*Zea mays* L.) root exodermis. *Can. J. Bot.* 75: 1188-1199.
- Epstein, E.** 1972. Mineral nutrition of plants: principles and perspectives. John Wiley & Sons. New York.
- Epstein, E.** 1976. Kinetics of ion transport and the carrier concept. p 70-94. In U. Lüttge and M.G. Pitman (ed.) Encyclopedia of plant physiology. New series. Vol. 2, Part B. Springer-Verlag, New York.
- Espejel, I.** 1984. La vegetación de las dunas costeras de la Península de Yucatán. I. Análisis florístico del Estado de Yucatán. *Biótica*. 9: 183-210.
- Espejel, I.** 1986. Studies in coastal sand dune vegetation of the Yucatan Peninsula. Ph. D. Thesis. Institute of Ecological Botany, Uppsala, Sweden.
- Evans, H.J. and R.A. Wildes.** 1971. Potassium and its role in enzyme activation. *Proc. 8th Colloq. Int. Potash Inst. Bern.* pp. 13-39.
- Fairbain, D.J.; Liu, W.H.Schachtmann, D.P.; Gómez-Gallego,S.; Day, S.R. and R.D. Teasdale.** 2000. Characterization of two distinct-like potassium transporters from *Eucalyptus camaldulensis*. *Plant Mol. Biol.* 43: 515-525.
- Fisher, J.D.; Hausen, D. and T.K. Hodges.** 1970. Correlation between ion fluxes and ion stimulated adenosin triphosphatase activity of plant roots. *Plant Physiol.* 46: 812-814.

- Fu, H.H. and S. Luan.** 1998. AtKUP1: a dual-affinity K⁺ transporter from *Arabidopsis*. *The Plant Cell*. 10: 63-73.
- Gassmann, W.; Rubio, F. and J.I. Schroeder.** 1996. Alkali cation selectivity of the wheat root high-affinity potassium transporter HKT1. *The Plant Journal*. 10: 869-882.
- Gaymard, F.; Pilot, G.; Lacombe, B.; Bouches, D.; Bruneau, D.; Boucerez, J.; Michaux-Ferrière, N.; Thibaud, J.D. and H. Sentenac.** 1998. Identification and disruption of a plant Shaker-like outward channel involved in K⁺ release into the xylem sap. *Cell*. 94:647-655.
- Glass, A.D.M.** 1983. Regulation of ion transport. *Annu. Rev. Plant Physiol*. 34: 311-326.
- Glass, A.D.M.** 1976. The regulation of potassium absorption in barley roots: an allosteric model. *Plant Physiol* 58: 33-37.
- Glass, A.D.M. and M.Y. Siddiqui.** 1982. Cation-stimulated H⁺ efflux by intact roots of barley. *Plant Cell Environ*. 5: 385-393.
- Gollmack, D.; Su, H.; Quigley, F.; Kamasani, U.R.; Muñoz-Garay, C.; Balderas, E.; Popova, O.V.; Bennett, J.; Bohnert, H.J. and O. Pantoja.** 2002. Characterization of a HKT-type transporter in rice as a general alkali cation transporter. *The Plant Journal*. 31: 529-542.
- Hafez, A.A.R. and P.R. Stout.** 1973. Use of indigenous soil-rubidium absorbed by cotton plants in determining labile soil-potassium pool sizes. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 37: 572-579.
- Hanson, J.B. and D.E. Koeppe.** 1975. Mitochondria. In Baker, D.A. and J.L. Hall. (eds.). Ion transport in plant cells and tissues. Elsevier/North-Holland, Amsterdam.
- Hartje, S.; Zimmermann, S.; Klonus, D. and B. Müller-Röeber.** 2000. Functional characterization of LKT1, a K⁺ uptake channel from tomato root hairs, and comparison with the closely related

potato inwardly rectifying K⁺ channel SKT1 after expression in *Xenopus oocytes*. *Planta*. 210: 723-731.

- Hartt, C.E.** 1969. Effect of potassium deficiency upon translocation of ¹⁴C in attached blades and entire plants of sugarcane. *Plant Physiol.* 44: 1461-1469.
- Hill, J.** 1980. The remobilization of nutrients from leaves. *J. Plant Nut.* 2: 407-444.
- Hodges, T.K.** 1973. Ion absorption by plant roots. *Adv. Agron.* 25: 163-207.
- Hsaio, T.C. and A. Läuchli.** 1986. Role of potassium in plant-water relations. In 'Advances in plant nutrition' (B. Tinker and A. Läuchli, eds.) Vol. 2, pp 281-312. Praeger Scientific, New York.
- Humble, G.D. and K. Raschke.** 1971. Stomatal opening quantitatively related to potassium transport. *Plant Physiol.* 48: 447-453.
- IUCN (International Union for the Conservation of Nature).** 1988. Rare and threatened palms of the New World. IUCN-BGC. pp 6. Switzerland.
- Jensén, P.; Erdei, L. and I.M. Møller.** 1987. K⁺ uptake in plant roots: Experimental approach and influx models. *Physiol. Plant.* 70: 743-748.
- Jensén, P and S. Petterson.** 1978. Allosteric regulation of potassium uptake in plant roots. *Physiol Plant.* 42: 207-213.
- Jeschke, W.D.; Atkins, C.A. and J.S. Pate.** 1985. Ion circulation via floem and xylem between roots and shoot of nodulated white lupin. *J. Plant Physiol.* 117: 319-330.
- Kim, E.J.; Kwak, J.M.; Uozumi, N. and J.I. Schroeder.** 1998. *AtKUP1*: an *Arabidopsis* gene encoding high-affinity potassium transport activity. *The Plant Cell.* 10: 51-62.

- Kochian, L.V. and W.J. Lucas.** 1983. Potassium transport in corn roots: II. The significance of the root periphery. *Plant Physiol.* 73: 208-215.
- Lagarde, D.; Basset, M.; Lepetit, M.; Gaymard, F.; Astruc, S. and C. Grignon.** 1996. Tissue-specific expression of *Arabidopsis* AKT1 gene is consistent with a role in K⁺ nutrition. *The Plant Journal.* 9: 195-203.
- Läuchli, A.** 1984. Mechanisms of nutrient fluxes at membranes of the root surface and their regulation in the whole plant. p. 1-25. In S.A. Barber and D. Bolden (eds.) Roots, nutrient and water influx, and plant growth. Spec. Pub. 49. American Society of Agronomy, Crop Science Society of America, and Soil Science Society of America, Madison, WI.
- Leuning, R.; Cromer, R.N. and S.Rance.** 1991. Spatial distribution of foliar nitrogen and phosphorus in crowns of *Eucalyptus grandis*. *Oecologia.* 88: 504-510.
- Lindhauer, M.G.** 1985. Influence of potassium nutrition and drought on water relations and growth of sunflower (*Heliantus annuus* L.). *Z. Pflanzenemärh. Bodenk.* 148: 654-669.
- Lips, S.H.; Soares, M.I.M.; Kaiser, J.J. and O.E.M. Lewis.** 1987. K⁺ modulation of nitrogen uptake and assimilation in plants. In Inorganic nitrogen metabolism. Eds. W.R. Ullrich, P.J. Aparicio, P.J. Syrett and F. Castillo. pp. 233-239. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- Marschner, H.** 1995. Mineral nutrition of higher plants. 2nd edn. *Academic Press.* London. 889 p.
- Marschner, H. and I. Cakmak.** 1989. High light intensity enhances chlorosis and necrosis in leaves of zinc, potassium, and magnesium deficient bean (*Phaseolus vulgaris*) plants. *J. Plant Physiol.* 134: 308-315.

- Marschner, H. and V. Römheld.** 1983. *In vivo* measurement of root-induced pH changes at the soil-root interface: Effect of plant species and nitrogen source. *Z. Pflanzenphysiol.* 111: 241-251.
- Marten, I.; Hoth, S.; Deeken, R.; Ache, P.; Ketchum, K.A.; Hoshi, T. and R. Hedrich.** 1998. AKT3, a phloem-localized K⁺ channel, is blocked by protons. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 96: 7581-7586.
- McCully, M.E.** 1999. Roots in soil: unearthing the complexities of roots and their rhizospheres. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 50:695-718.
- Medina-Lara, F.; Pech-Cauich, O. y J.A. Escamilla-Bencomo.** 1999. Muestreo y distribución de potasio (K) en hojas de palmas endémicas de la duna costera de Yucatán. *En V Reunión de investigación química en el sureste de México.* Universidad Autónoma de Yucatán. Facultad de Química. Memorias de congreso. Mayo de 1999. Mérida, Yucatán, México.
- Mengel, D. B. and S. Barber.** 1974. Nutrient uptake rates per unit of root of corn grown under field conditions. *Agron. J.* 66: 399-402.
- Mengel, K.** 1983. Response of various crop species and cultivars to fertilizer application. *Plant Soil.* 72: 305-319.
- Mercier, A.J. and R.J. Poole.** 1980. Electrogenic pump activity in red beet: Its relation to ATP levels and to cation influx. *J. Memb. Biol.* 55: 165-174.
- Michaelis, L. and M.L. Menten.** 1913. Die Kinetik der Invertinwirkung. *Biochem. Zeitschrift.* 49: 333.
- Müller-Röber, B.; Ellenberg, J.; Provar, N.; Willmitzer, L.; Busch, H.; Becker, D.; Dietrich, P.; Hoth, S. and Hiedrich, R.** 1995. Cloning and electrophysiological analysis of KST1, an inward rectifying K⁺ channel expressed in potato guard cells. *EMBO J.* 14: 2409-2416.

- Murphy, W.S.; Hunter, A.H. and P.F. Pratt.** 1995. Absorption of rubidium by plants from solution and soils. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 19: 433-435.
- Nambiar, E.K.S. and D.N. Fife.** 1987. Growth and nutrient retranslocation in needles in radiata pine in relation to nitrogen supply. *Ann. Bot.* 60: 147-156.
- Nitsos, R.E. and H.J. Evans.** 1969. Effects of univalent cations on the activity of particulate starch synthetasa. *Plant Physiol.* 44: 1260-1266.
- NOM-059-ECOL. 2001.** Norma Oficial Mexicana. Que determina las especies y subespecies de la flora y fauna silvestres, terrestres y acuáticas en peligro de extinción, amenazadas, raras y las sujetas a protección especial. *En Diario Oficial de la Federación* de fecha 6 de Marzo de 2002. Segunda edición. México, D.F., pp. 2-85. SEDESOL.
- NOM-059-ECOL. 1994.** Norma Oficial Mexicana. Que determina las especies y subespecies de la flora y fauna silvestres, terrestres y acuáticas en peligro de extinción, amenazadas, raras y las sujetas a protección especial. *En Diario Oficial de la Federación* de fecha 16 de Mayo de 1994. México, D.F., pp. 2-60. SEDESOL.
- Ochs, R. and M. Ollagnier.** 1977. The effect of fertilizers on the yield and composition of lipids in some tropical crops. *In Fertilizer use and production of carbohydrates and lipids. Proc. Colloq. Int. Potash Inst.* 13: 269-293.
- Olmsted, I. and E. Alvarez-Buylla.** 1955. Sustainable harvesting of tropical trees: demography and matrix models of two palm species in Mexico. *Ecol. Applics.* 5: 484-500.
- Olmsted, I. y M. Ercilla.** 1988. Historia natural de las palmas *chit* y *nakas* en Quintana Roo. *Cuadernos de Sian Ka'an* 2. Amigos de sian Ka'an. Cancún, Quintana Roo, México. pp. 28.

- Orellana, R.** 1992. Síndromes morfológicos y funcionales de las palmas de la Península de Yucatán. *Bull. Inst. fr. études andines*. 21: 651-667.
- Orellana, R. y R. Durán.** 1992. Las palmas de la Península de Yucatán: un patrimonio que debemos conservar. *Gaceta universitaria* 14. Mérida, Yucatán. p. 22-28.
- Orellana, R. and N. Ayora.** 1993. Population structure of two palm species in a community of sand dune scrub in the Yucatan Peninsula, Mexico. *Principes*. 37: 26-34.
- Outlaw jr. W.H.** 1983. Current concepts on the role of potassium in stomatal movements. *Physiol. Plant.* 49:302-311.
- Pagès, L. and S. Pellerin.** 1994. Evaluation of parameters describing the root system architecture of field grown maize plants (*Zea mays* L.). II. Density, length, and branching of first order lateral roots. *Plant Soil*. 164: 169-176.
- Pallaghy, C.K.** 1973. Electron probe microanalysis of potassium and chloride in freeze-substitute leaf sections of *Zea mays*. *Aust. J. Biol. Sci.* 26: 1015-1034.
- Pardee, A.B.** 1967. Crystallization of a sulfate binding protein (permease) from *Salmonella tiphymurium*. *Science*. 156: 1627-1628.
- Peoples, T.R. and D.W. Koch.** 1979. Role of potassium in carbon dioxide assimilation in *Medicago sativa* L. *Plant Physiol.* 63:878-881.
- Pereyda, C.M.** 2000. Determinación nutrimental en suelos asociados a dos palmas endémicas de la Península de Yucatán *Thrinax radiata* y *Coccothrinax readii*. Instituto Tecnológico Agropecuario No. 2. Memorias de residencia profesional. Conkal, Yucatán, México.

- Petraglia, T. and R.J. Poole.** 1980. ATP levels and their effects on plasmalemma influxes of potassium chloride in red beet. *Plant Physiol.* 65: 969-972.
- Pflüger, R. and A. Cassier.** 1977. Influence of monovalent cations on photosynthetic CO₂ fixation. *Proc. 13th Colloq. Int. Potash Inst. Bern.* pp. 95-100.
- Pier, P.A. and G.A. Berkowitz.** 1987. Modulation of water stress affects on photosynthesis by altered leaf potassium. *Plant Physiol.* 85: 655-651.
- Pitman, M.G.; Wellfare, D. and C. Carter.** 1971. Reduction of hydraulic conductivity during inhibition of exudation from excised maize and barley roots. *Plant Physiol.* 61: 802-808.
- Quero, H.J.** 1992a. Las palmas silvestres de la Península de Yucatán. Instituto de biología, UNAM. Publicaciones especiales 10. México, D.F.
- Quero, H.J.** 1992. Current status of mexican palms. *Principes.* 36: 203-216.
- Quero, H.J.** 1980. *Coccothrinax readii*, a new species from the Peninsula of Yucatan, Mexico. *Principes.* 24: 118-124.
- Quintal, F.H.** 2000. Disponibilidad de potasio del suelo de la duna costera de San Benito, Yucatán, para las raíces de *Thrinax radiata* y *Coccothrinax readii*. Universidad Autónoma de Yucatán. Facultad de Química. Tesis de Licenciatura. p. 62. Mérida, Yucatán, México.
- Raschke, K.** 1979. Movements of stomata. *In* Physiology of movements. Eds. W. Haupt and M.E. Feinleib. pp. 383-441. Encyc. Plant Physiol. New Series, Vol 7. Spriger-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- Read, R.** 1975. The genus *Thrinax*. Palmae: Coryphoideae. Smithsonian contribution to botany. No. 19. pp. 98.

- Ribaillier, D.; Jacob, J.L. and J. d' Auzac.** 1971. Sur certain caracteres vacuolaires des lutoids du latex d' *Hevea brasiliensis*. *Physiol. Veg.* 9: 423-437.
- Rubio, F.; Gassmann, W. and J.I. Schroeder.** 1995. Sodium-driven potassium uptake by the plant potassium transporter HKT1 and mutations conferring salt tolerance. *Science.* 270: 1660-1663.
- Rubio, F.; Santa-María, G.E. and A. Rodriguez-Navarro.** 2000. Cloning of *Arabidopsis* and barley cDNAs encoding HAK potassium transporters in root and shoot cells. *Physiol. Plantarum.* 109: 34-43.
- Rus, A.; Yokoi, S.; Sharkhuu, A.; Reddy, M.; Lee, Byeong-ha; Matsumoto, T.K.; Koiwa, H.; Zhu, Jian-Kang; Bressan, R.A. and P.M. Hasegawa.** 2001. AtHKT1 is a salt tolerance determinant that controls Na⁺ entry into plant roots. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 98: 14150-14155.
- Salisbury, F.B. y C.W. Ross.** 1994. Fisiología Vegetal. Grupo Editorial Iberoamérica, S.A. de C.V. México, D.F. 759 p.
- Satter, R.; Morse, M.J.; Lee, Y.; Crain, R.C.; Coté, G.G. and N. Moran.** 1988. Light and clock controlled leaflet movements in *Samanea saman*: a physiological, biophysical and biochemical analysis. *Bot. Acta.* 101: 205-213.
- Schachtmann, D.P.** 2000. Molecular insights into the structure and function of plant K⁺ transport mechanisms. *Biochim. Biophys. Acta.* 1465: 127-139.
- Schachtmann, D.P. and J.I. Schroeder.** 1994. Structure and transport mechanism of a high-affinity potassium transporter from higher plants. *Nature.* 370: 655-658.
- Schroeder, J.I.; Ward, J.M. and W. Gassmann.** 1994. Perspectives on the physiology and structure of inward rectifying K⁺ channels in

higher plants: biophysical implications for K⁺ uptake. *Annu. Rev. Biophys. Biomol.* 23: 441-471.

Sentenac, H.; Bonneaud, N.; Minet, M.; Lacroute, F.; Salmon, J.M.; Gaymard, F. and C. Grignon. 1992. Cloning and expression in yeast of a plant potassium ion transport system. *Science.* 256: 663-665.

Siddiqui, M.J. and A.D.M. Glass. 1982. Simultaneous consideration of tissue and substrate potassium concentration in K⁺ uptake kinetics: A model. *Plant Physiol.* 69: 283-285.

Smart, C.J.; Garvin, D.F.; Prince, J.P.; Lucas, W.J. and L.V. Kochian. 1996. The molecular basis of potassium nutrition in plants. *Plant Soil.* 187: 81-89.

Sosa, I.F. 2002. Concentración temporal de nutrimentos en dos tipos de palmas nativas de la Península de Yucatán *Thrinax radiata* y *Coccothrinax readii*. Universidad Autónoma de Yucatán. Facultad de Química. Tesis de licenciatura. Mérida, Yucatán, México.

Suelter, C.H. 1985. Role of potassium in enzyme catalysis. In Potassium in Agriculture. Ed. R.D. Munson. pp. 337-349. American Society of Agronomy, Crop Science Society of America and Soil Science Society of America, Madison, WI.

Suelter, C.H. 1970. Enzymes activated by monovalent cations. *Science.* 168: 789-795.

Suelter, C.H. and E.E. Snell. 1977. Monovalent cation activation of tryptophanase. *J. Biol. Chem.* 252: 1852-1857.

Sussman, M.R. and J.F. Harper. 1989. Molecular biology of the plasma membrane of higher plants. *The Plant Cell.* 1:953-960.

Tester, M and M.R. Blatt. 1989. Direct measurement of K⁺ channels in tylocoid membranes by incorporation of vesicles into planar lipid bilayers. *Plant Physiol.* 91: 249-252.

- Touraine, B.N.; Grignon, N. and C. Grignon.** 1988. Charge balance in NO₃-fed soybean. Estimation of K⁺ and carboxylate recirculation. *Plant Physiol.* 88: 605-612.
- Tyler, G.** 1982. Accumulation and exclusion of metals in *Collybia peronata* and *Amanita rubescens*. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 79: 239-245.
- Tyler, G.** 1983. Rubidium - availability and plant uptake in natural soils. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.* 14: 1075-1089.
- Varney, G. and M.J. Canny.** 1993. Rates of water uptake into the mature root system of maize plants. *New Phytol.* 123:775-789.
- Von Uexküll, H.R.** 1985. Potassium nutrition of some tropical plantation crops. p. 931-938. *In* Munson R.D. (Ed.) Potassium in agriculture. American Society of Agronomy, Crop Science Society of America, Soil Science Society of America. Madison, WI.
- Wakhloo, J.L.** 1980. Vertical profiles in accumulation of potassium and organic acids as related to potassium supply and significance in growth in *Lycopersicon esculentum*. *Z. Pflanzenphysiol.* 99: 159-172.
- Wyn Jones, R.G. and A. Pollard.** 1983. Proteins, enzymes and inorganic ions. *In* Inorganic Plant Nutrition. Eds. A. Läuchli and R.L. Bielesky. pp. 528-562. *Encycl. Plant Physiol., New Series*, Vol. 15B. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- Wyn Jones, R.G.; Brady, C.J. and J. Speirs.** 1979. Ionic and osmotic relations in plant cells. *In* 'Recent advances in the biochemistry of cereals' (D.L. Laidman and R.G. Wyn Jones, eds.) pp. 62-103. Academic Press, London.
- Zimmermann, S.; Talke, I.; Ehrhardt, T.; Nast, G. and B Müller-Röber.** 1998. Characterization of SKT1, an inward rectifying K⁺ channel from potato, by heterologous expression in insect cells. *Plant Physiol.* 116: 879-890.

Capítulo 2

ABSORCION DE Rb^+ (K^+) POR RAICES DE *Thrinax radiata* Y *Coccothrinax readii*

Introducción

El conjunto de procesos que describen la disponibilidad de nutrientes para las raíces de las plantas consta de tres fases que se dan de manera simultánea: i) su liberación de las formas sólidas a la solución del suelo, ii) su movimiento hacia las raíces a través de la solución del suelo, y iii) su absorción a partir de la superficie de las raíces (Barber, 1984). Este último aspecto está intrínsecamente relacionado a la demanda de nutrientes por parte de las plantas.

Una vez que los nutrientes llegan a la superficie de las raíces (por difusión o flujo de masa) es entonces que se puede dar su absorción (Comerford, 1999). La tasa de absorción que describe el flujo de iones hacia la raíz en relación con la concentración externa del nutriente puede ser descrita a través de los parámetros I_{max} y K_m de la ecuación de cinética de Michaelis-Menten (Epstein, 1972).

Mucha de la investigación sobre la absorción de nutrientes y agua ha sido llevada a cabo en especies anuales, cultivables, o en ambas, sobre todo bajo condiciones de alta disponibilidad de agua y nutrientes. Sin embargo, se sabe muy poco sobre la absorción de agua y nutrientes por las raíces de especies perennes y aún menos

de especies silvestres (George y Marschner, 1996). Este capítulo describe la absorción de nutrientes en *T. radiata* y *C. readii*.

Objetivo específico

Cuantificar la absorción de Rb^+ (K^+) por las raíces de *Thrinax radiata* y *Coccothrinax readii* mediante los parámetros I_{max} y K_m de la ecuación de Michaelis-Menten.

Metodología

Germinación

Se colectaron frutos maduros de *T. radiata* y *C. readii* de la duna costera de San Benito, Yucatán. Estos frutos fueron llevados al laboratorio secados a la sombra sobre papel por dos semanas. Ya secos, se obtuvieron las semillas y se remojaron en una solución de ácido giberélico (AG_3) al 1% por 48 horas. Transcurrido este tiempo, las semillas fueron sembradas en charolas de plástico utilizando arena como sustrato. Las charolas se cubrieron con un plástico negro y se depositaron en un cuarto a temperatura promedio de 27 °C y humedad relativa de 60%. Las semillas fueron regadas con agua de la llave cada segundo día hasta su germinación. Las plántulas obtenidas fueron transplantadas en bolsas negras de plástico en una mezcla de arena/tierra (luvisol) en proporción 2:1 y llevadas al invernadero hasta el momento de su utilización.

Absorción

La determinación de los parámetros de Michaelis-Menten I_{max} y K_m , para la toma de Rb^+ (K^+) se llevó a cabo por el método de agotamiento propuesto por Claassen y Barber (1974). Para ello, se tomaron 4 plántulas de cada especie de 20 meses de edad, de 20 cm de altura y con 5 hojas en promedio. Se limpiaron las raíces del suelo adherido con agua de la llave y luego con agua destilada, inmediatamente después fueron puestas en una bolsa de plástico conteniendo 300 cm³ de solución de Hoagland al 20% libre de K^+ , con aireación y en un fotoperiodo de 16 horas ($17.3 \pm 0.2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de flujo fotónico). Este periodo libre de K^+ fue por 24 h a una temperatura de 27 °C y humedad relativa del 60%.

Experimento 1: Absorción de Rb^+ (K^+) en ausencia de Na^+

Pasadas las 24 horas en ausencia de K^+ , se cambió la solución libre de K^+ por una solución modificada de Hoagland al 20%, pH 6.7, con Rb 30 μM ó 30 mM (como $RbCl$); Ca 5.0 mM (como $CaCl_2$); P 6.45 μM (como $NH_4H_2PO_4$). A partir de este momento se tomaron 500 μL de la solución a intervalos de 4 h durante 72 h. Por cada muestra tomada se repuso la misma cantidad con agua destilada con el fin de mantener el volumen constante en el sistema. La luz se mantuvo continua durante todo el experimento.

Experimento 2: Absorción de K^+ en presencia de Na^+

Se llevó a cabo bajo las mismas condiciones que el experimento 1. Excepto que se utilizó 30 μM K^+ (como KCl) en lugar de Rb^+ y se

adicionó 15 o 50 mM de Na^+ (como NaCl). Estas concentraciones de Na^+ obedecen a las concentraciones bajo las cuales crecen, en su hábitat natural, ambas especies.

La concentración de K^+ y Rb^+ para cada alícuota se determinó por Espectroscopía de Absorción Atómica (EAA) con un espectrómetro Perkin Elmer 3100™ a longitudes de onda de 766.5 nm para K^+ y de 780 nm para Rb^+ de acuerdo al manual de operación de Perkin Elmer.

Una vez finalizado el periodo de absorción, las palmas fueron retiradas de la solución y las raíces fueron escindidas, separadas y colocadas sobre una ventana de acrílico transparente para su digitalización. La longitud radical de ambas especies fue determinada mediante el programa RootEdge (Ewing, T. [ISUFR] y T. Kaspar [USDA-ARS], 1995[©]).

Con los datos obtenidos se construyeron curvas de agotamiento del nutrimento remanente en la solución a través del tiempo, estas curvas fueron ajustadas a la ecuación cinética de Michaelis-Menten (Claassen y Barber, 1974). La I_{max} y la K_m se determinaron por el método de mínimos cuadrados utilizando el programa KyPlot (Koichi Yoshioka Versión 2 Beta 1997-2000[©]).

Resultados

Las curvas de absorción de Rb^+ (K^+) se muestran en las Figuras 1 y 2. La I_{max} para *Thrinax radiata* fue de $2.08 \times 10^{-4} \mu\text{mol cm}^{-1} \text{s}^{-1}$, mientras que para *Coccothrinax readii* la I_{max} fue de $10.18 \times 10^{-4} \mu\text{mol cm}^{-1} \text{s}^{-1}$. La K_m fue de 1.03 mM para ambas especies para el experimento realizado con Rb^+ 30 mM (Figura 1).

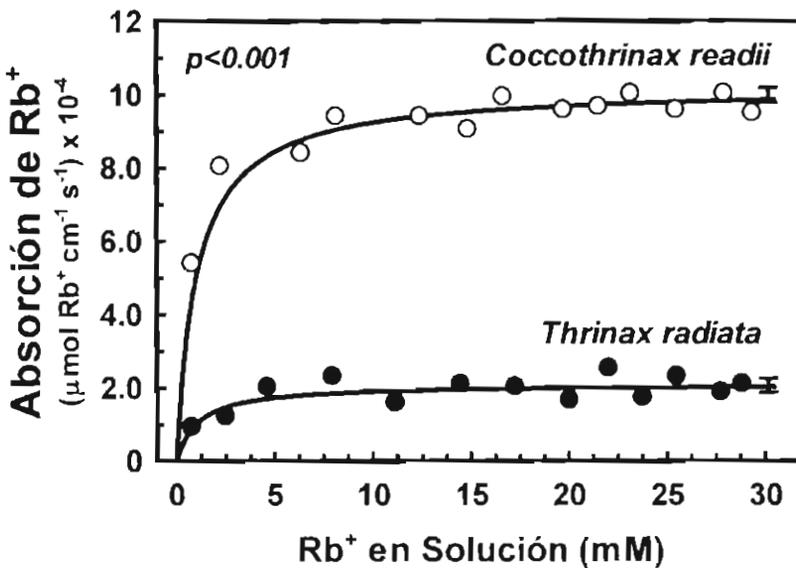


Figura 1.- Absorción de Rb^+ (K^+) por las raíces de *Thrinax radiata* y *Coccothrinax readii* en condiciones de invernadero. Las raíces fueron expuestas a una solución modificada de Hoagland al 20%, pH 6.7, con una concentración inicial de Rb^+ 30 mM. El experimento fue conducido durante 72 h. Las barras en las curvas representan el error estándar ($n=4$).

Para analizar la absorción de Rb^+ en condiciones de baja concentraciones (rango micromolar), se probó la absorción por las raíces de ambas especies con una concentración de Rb^+ 30 μM . Bajo

estas condiciones, la I_{max} para *Thrinax radiata* fue de $0.267 \times 10^{-6} \mu\text{mol cm}^{-1} \text{s}^{-1}$ y su K_m de $1.01 \mu\text{M}$, en tanto que para *Coccothrinax readii* la I_{max} fue de $5.09 \times 10^{-6} \mu\text{mol cm}^{-1} \text{s}^{-1}$ y su K_m de $1.02 \mu\text{M}$ (Figura 2).

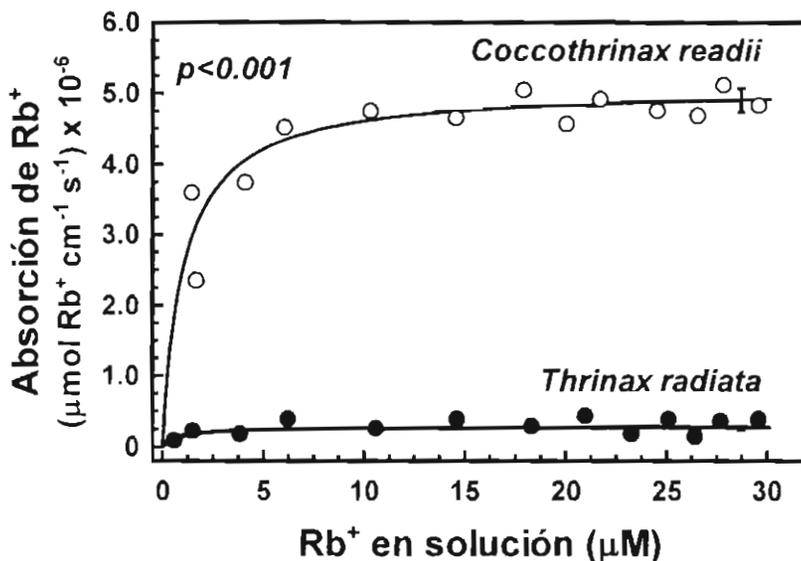


Figura 2.- Absorción de Rb^+ (K^+) por las raíces de *Thrinax radiata* y *Coccothrinax readii* en condiciones de invernadero. Las raíces fueron expuestas a una solución modificada de Hoagland al 20%, pH 6.7, con una concentración inicial de Rb^+ $30 \mu\text{M}$. El experimento fue conducido durante 72 h. Las barras en las curvas representan el error estándar ($n=4$).

Quando las raíces de estas especies fueron expuestas a soluciones con Na^+ (Experimento 2), la absorción de K^+ se incrementó respecto a su absorción en ausencia de Na^+ . La I_{max} de *T. radiata* fue de $0.599 \times 10^{-6} \mu\text{mol cm}^{-1} \text{s}^{-1}$ cuando sus raíces fueron expuestas a 50 mM de Na^+ en la solución y de $0.302 \times 10^{-6} \mu\text{mol cm}^{-1} \text{s}^{-1}$ cuando fueron

expuestas a 15 mM Na⁺, la K_m fue de 1.05 μ M para ambas condiciones (Figura 3).

Las plántulas de *C. readii* mostraron el mismo patrón de absorción de K⁺ que *T. radiata* en presencia de Na⁺. Cuando las raíces de *C. readii* fueron expuestas a 15 mM de Na⁺, su I_{max} fue de 8.11×10^{-6} μ mol cm⁻¹ s⁻¹, mientras que cuando fueron expuestas a 50 mM de Na⁺, la I_{max} se incrementó a 13.7×10^{-6} μ mol cm⁻¹ s⁻¹. Bajo ambas condiciones su K_m fue de 1.05 μ M (Figura 4) al igual que para *T. radiata*.

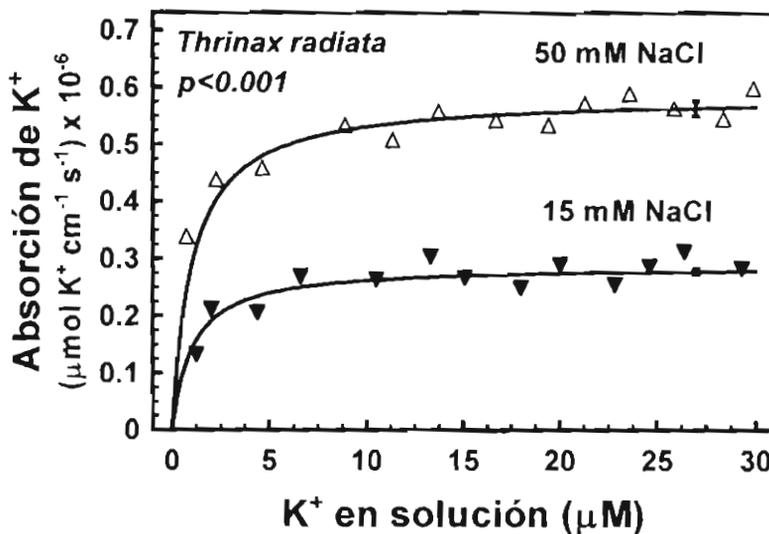


Figura 3.- Absorción de K⁺ por las raíces de plántulas de *T. radiata* en las que se observa el efecto de la adición de NaCl sobre la absorción de K⁺ de esta especie. Las raíces fueron expuestas a una solución modificada de Hoagland al 20%, pH 6.7, con una concentración inicial de K⁺ 30 μ M y 15 mM o 50 mM de NaCl. El experimento fue conducido durante 72 h. Las barras en las curvas representan el error estándar (n=4).

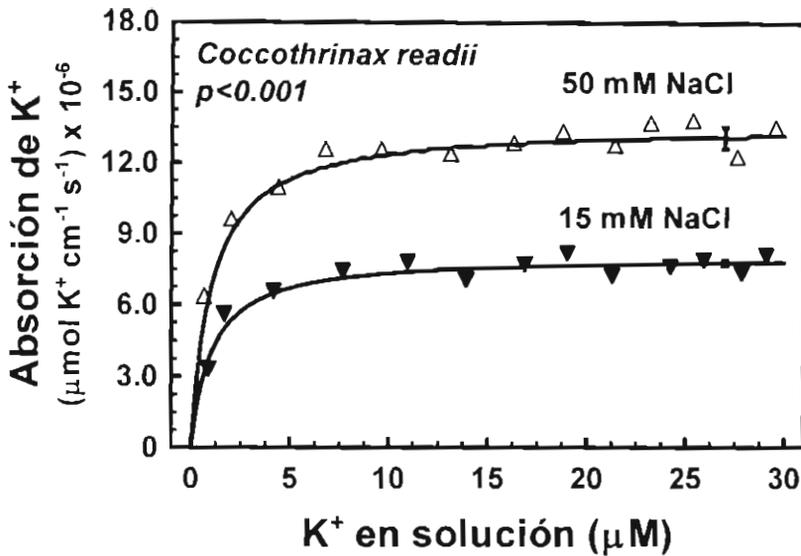


Figura 4.- Absorción de K^+ por las raíces de plántulas de *C. readii* en las que se observa el efecto de la adición de NaCl sobre la absorción de K^+ de esta especie. Las raíces fueron expuestas a una solución modificada de Hoagland al 20%, pH 6.7, con una concentración inicial de K^+ 30 μM y 15 mM o 50 mM de NaCl. El experimento fue conducido durante 72 h. Las barras en las curvas representan el error estándar ($n=4$).

Discusión

Los resultados muestran la existencia de dos mecanismos de absorción para Rb^+ (K^+) en las raíces de ambas especies de palmas. El mecanismo I, o de "alta afinidad" se detectó en el rango de 30 μM de Rb^+ y el mecanismo II o de "baja afinidad" se detectó con 30 mM de Rb^+ de acuerdo a Epstein *et al.* (1963). Estos mecanismos han sido descritos previamente en cebada (*Hordeum vulgare*; Epstein *et al.*, 1963; Epstein, 1972), en girasol (Benlloch *et al.*, 1989), y en maíz

(Kochian y Lucas, 1982). Este es el primer reporte de dichos mecanismos en palmas y aún más en especies de tipo silvestre.

Aunque el mecanismo II no presenta relevancia en ecosistemas naturales, se considera importante en condiciones de manejo con fertilización, como en el caso de cultivos y especies ornamentales. El mecanismo I ("alta afinidad") es importante porque, aunque la mayoría de los suelos alrededor del mundo poseen cantidades considerables de K^+ , las formas disponibles para las plantas son con frecuencia deficientes (Larson *et al.*, 1985).

Las plantas han desarrollado mecanismos para adaptarse a concentraciones tan bajas como unos pocos μmoles de K^+ , esto sugiere que el mecanismo predominante para la toma de K^+ en ecosistemas naturales es el mecanismo I o de "alta afinidad". Se ha documentado que la solución del suelo al que están expuestas estas palmas contiene una concentración de K^+ alrededor de 0.75 mM para *C. readii* en la duna costera (Quintal, 2000; Pereyda, 2000), mientras que para *T. radiata* varía de 1.5 mM en la duna costera hasta 0.30 mM en la selva baja (Pérez, 2003).

C. readii absorbe 5 veces más Rb^+ (K^+) que *T. radiata* bajo las condiciones en las que opera el mecanismo de baja afinidad (Figura 1), pero esta diferencia se incrementa a casi 20 veces al inducir la activación del mecanismo de alta afinidad (Figura 2), a pesar de que las raíces de ambas especies poseen la misma afinidad por este ion. Estos resultados sugieren que los mecanismos de captación de K^+ de *C. readii* son más dependientes de las concentraciones de este nutrimento en el suelo. De este modo, bajo estas condiciones, las raíces de *C.*

readii presentan ventajas competitivas sobre las de *T. radiata* por la toma de K^+ .

Por otro lado, bajo las condiciones de la duna costera en la cual crecen de manera natural, la cercanía con el mar impone otro reto para estas especies debido a las altas concentraciones de NaCl. Al probar la respuesta de *T. radiata* y *C. readii* en presencia de Na^+ (50 mM NaCl), su absorción máxima (I_{max}) se incrementó en más de 2 veces respecto a su respuesta en ausencia de Na^+ . Los resultados obtenidos con *T. radiata* y *C. readii* (Figuras 3 y 4) sugieren la existencia de un transportador, probablemente del tipo HKT1 acoplado a Na^+ .

La actividad de las bombas y acarreadores de K^+ han sido clásicamente asociados con mecanismos de absorción de alta afinidad. Por lo que la actividad de un homólogo de HKT1 en *T. radiata*, en los experimentos de absorción utilizando concentraciones milimolares de K^+ se podría refutar. Sin embargo, los resultados obtenidos por Uozumi *et al.*, (2000) muestran que al expresar AtHKT1 en sistemas heterólogos, este transportador media la toma altamente selectiva de Na^+ y la absorción de K^+ de baja afinidad, lo que apoya la posibilidad de la existencia de un homólogo de HKT1 en *T. radiata*.

Los valores de K_m reportados en este estudio muestran que los transportadores para *T. radiata*, así como para *C. readii*, son del mismo tipo ya que ambos presentan la misma afinidad por el Rb^+ (K^+), mientras que las diferencias en los valores de I_{max} sugieren que el número de transportadores en *C. readii* es mayor que en *T. radiata* al observarse una mayor absorción de los iones por cm de raíz. En maíz, la K_m por

Rb⁺ es de 30 μM (Newman *et al.*, 1987). Mientras que para girasol este valor es de 6 μM (Benlloch *et al.*, 1989).

La I_{max} determinada en este estudio para ambas especies de palmas es menor que las reportadas en la literatura para cultivos anuales. Por ejemplo, para maíz este valor varía de 16 a 39 x 10⁻⁴ μmol cm⁻¹ s⁻¹ (Barber, 1984), en tanto que para cebada es de 24 x 10⁻⁴ μmol cm⁻¹ s⁻¹ (Marschner, 1995). Así, los valores de este parámetro en maíz son de 7 a 18 veces mayores y en cebada más de 11 veces mayores respecto a *T. radiata*. Al compararlos con *C. readii*, la I_{max} de maíz es de 1.5 a 4 veces mayor, mientras que en cebada es 2 veces mayor. En el caso de las raíces de pino (*Pinus elliottii*) la I_{max} es de 0.0125 x 10⁻⁴ μmol cm⁻¹ s⁻¹ (Van Rees, 1995), 2 órdenes de magnitud menor que la I_{max} de estas dos especies de palmas.

En conjunto, estos resultados muestran que los parámetros de absorción (I_{max}) de Rb⁺ (K⁺) de *T. radiata* y *C. readii* presentan valores intermedios entre la alta absorción de K⁺, típica de las especies de cultivo y la baja absorción, característica de especies perennes forestales. Por otra parte, el bajo valor de la K_m sugiere que la afinidad de las raíces de *T. radiata* y *C. readii* por el K⁺ es de 10 a 30 veces mayor que en especies de cultivo, como el maíz o girasol.

A pesar de que una alta densidad radical es importante en la toma de los nutrimentos provistos por difusión, la relación entre la densidad radical y la tasa de toma de nutrimentos no es lineal. Conforme se incrementa la densidad radical, la tasa de absorción de nutrimentos se abate. Esto es causado por el traslape de la zona de agotamiento entre raíces individuales y refleja la competencia por

nutrimentos entre raíces adyacentes (Fusseder y Kraus, 1986). En estas palmas no se determinó la densidad radical pero se midió la longitud de las raíces. Para *T. radiata* dicho valor fue aproximadamente 3 veces mayor que para *C. readii* (Cuadro 4).

Cuadro 4.- Algunas características de los sistemas radicales de las plántulas de ambas especies crecidas bajo condiciones de invernadero.

Características	Especies	
	<i>Thrinax radiata</i>	<i>Coccothrinax readii</i>
<i>Finas</i>		
Diámetro (mm)	0.58 ^a	0.91 ^b
Longitud (cm)	127.2 ^a	34.3 ^b
<i>Gruesas</i>		
Diámetro (mm)	1.26 ^a	2.20 ^b
Longitud (cm)	81.1 ^a	29.0 ^b

$p < 0.05$ para los diámetros
 $p < 0.001$ para las longitudes

Bajo las condiciones que su hábitat natural les impone, *T. radiata* y *C. readii* pueden competir por los nutrimentos disponibles con tasas de absorción de nutrimentos (I_{max}) intermedios sin agotar rápidamente los pocos nutrimentos disponibles en el suelo, aprovechando la elevada afinidad (K_m) de los transportadores para captar exitosamente estos recursos antes que otras especies.

Referencias

- Aerts, R.** 1999. Interspecific competition in natural plant communities: mechanisms, trade-offs and plant-soil feedbacks. *J. Exp. Bot.* 50: 29-37.
- Barber, S.A.** 1984. Soil nutrient bioavailability. A mechanistic approach. Johnn Wiley & Sons, Inc. USA.
- Benlloch, M.; Moreno, I. and A. Rodriguez-Navarro.** 1989. Two modes of rubidium uptake in sunflower plants. *Plant Physiol.* 90: 939-942.
- 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.
- Comerford, N.B.** 1999. Mecanismos de captación de nutrientes en ecosistemas forestales: de cómo interpretar la fertilidad en el contexto de la conservación de recursos genéticos. *En Orellana, R.; Escamilla, J.A. y A. Larqué-Saavedra (eds.) Ecofisiología vegetal y conservación de recursos genéticos.* Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. Mérida, México.
- Epstein, E.** 1972. Mineral nutrition of plants. Principles and perspectives. Wiley. New York.
- Epstein, E.; Rains, D.W. and O.E. Elzam.** 1963. Resolution of dual mechanism of potassium absorption by barley roots. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 49: 684-692.
- Fusseder, A. und M. Kraus.** 1986. Individuelle wurzelkonkurrenz und ausnutzung der immobilen makronährstoffe im wurzelraum von maiz. *Flora.* 178: 11-18.
- George, E. and H. Marschner.** 1996. Nutrient and water uptake by roots of forest trees. *Z. Pflanzenemähr. Bodenkd.* 159: 11-21.

- Kochian, L.V. and W.J. Lucas.** 1982. Potassium transport in corn roots: I. Resolution of kinetics into a saturable and linear component. *Plant Physiol.* 70: 1723-1731.
- Larson, W.E.; Barnes, R.F. and E.C.A. Runge.** 1985. In Potassium in agriculture. Munson, R. D. (ed.). p. xvii. American Society of Agronomy, Crop Science Society of America, Soil Science Society of America. Madison, WI.
- Maathuis, F.J.M.; Ichida, A.M.; Sanders, D. and J.I. Schroeder.** 1997. Roles of higher plant K⁺ channels. *Plant Physiol.* 114: 1141-1149.
- Marschner, H.** 1995. Mineral nutrition of higher plants. 2nd edn. *Academic Press.* London. 889 p.
- Newman, I.A.; Kochian, L.V.; Grusak, M.A. and W.J. Lucas.** 1987. Fluxes of H⁺ and K⁺ in maize roots: characterization and stoichiometries using ion-selective microelectrodes. *Plant Physiol.* 84:1177-1184.
- Pereyda, C.M.** 2000. Determinación nutrimental en suelos asociados a dos palmas endémicas de la Península de Yucatán *Thrinax radiata* y *Coccothrinax readii*. Instituto Tecnológico Agropecuario No. 2. Memorias de residencia profesional. Conkal, Yucatán, México.
- Pérez, E.C.** 2003. Nutrientes del suelo y de las hojas de la palma *Thrinax radiata* en Quintana Roo. Tesis de Licenciatura. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Autónoma de Yucatán. Mérida, México.
- Quintal, F.H.** 2000. Disponibilidad de potasio del suelo de la duna costera de San Benito, Yucatán, para las raíces de *Thrinax radiata* y *Coccothrinax readii*. Universidad Autónoma de Yucatán. Facultad de Química. Tesis de Licenciatura. p. 62. Mérida, Yucatán, México.
- Rus, A.; Yokoi, S.; Sharkhuu, A.; Reddy, M.; Lee, B.; Matsumoto, T.; Koiwa, H.; Zhu, J.; Bressan, R. and P.M. Hasegawa.** 2001.

AtHKT1 is a salt tolerant determinant that controls Na⁺ entry into plant roots. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 98: 14150-14155.

Uozumi, N.; Kim, E.J.; Rubio, F.; Yamaguchi, T.; Muto, S.; Tsuboi, A.; Bakker, E.P.; Nakamura, T. and J.I. Schroeder. 2000. The *Arabidopsis* HKT1 gene homolog mediates inward Na⁺ currents in *Xenopus leavis* oocytes and Na⁺ uptake in *Saccharomyces cerevisiae*. *Plant Physiol.* 122: 1249-1259.

Van Rees, K.C.J. 1995. Michaelis-Menten kinetics: calculation and use in nutrient uptake model. *New Zealand J. Forest. Sci.* 24: 226-233.

Capítulo 3

DISTRIBUCION Y MOVILIZACION DE K^+ Y OTROS NUTRIMENTOS EN PLANTULAS DE *Thrinax radiata* Y *Coccothrinax readii*

Introducción

El uso de los análisis químicos en plantas como una herramienta de diagnóstico data de estudios realizados sobre el contenido de cenizas a principios de 1800. Desde entonces se han desarrollado métodos cuantitativos enfocados a la interpretación de las relaciones entre la composición química de las plantas y su capacidad de producción (Smith y Loneragan, 1997).

Los análisis sobre los contenidos de minerales en los tejidos ha sido desarrollado principalmente para obtener información sobre su estado nutricional, como una guía para el manejo adecuado de estos minerales con vistas a la obtención de una producción óptima. Sin embargo, la información obtenida también puede ser usada en otros aspectos como evitar la sobrefertilización, control de la calidad de los productos derivados de las plantas, el estado de fertilidad de los diferentes tipos de suelos y como un indicador de la presencia de elementos tóxicos en el medio ambiente (Smith y Loneragan, 1997).

Objetivos específicos

- a) Medir la concentración de P, K, Ca, Mg y Na, en hojas, raíces y semillas de *Thrinax radiata* y *Coccothrinax readii*.

- b) Estudiar la tasa de movilización de P, K, Ca, y Na en las hojas de *Thrinax radiata* y *Coccothrinax readii*.

Metodología

Se cuantificó el contenido de P, K⁺, Ca²⁺, Mg²⁺ y Na⁺ en las hojas, raíces y semillas de *Thrinax radiata* y *Coccothrinax readii*. Se evaluó el contenido de cada elemento en las hojas, de acuerdo a su posición, clasificándolas como: hoja 0 a la hoja nueva; hoja 1, a la penúltima en aparición y así sucesivamente hasta la hoja 5 como la hoja más vieja. En el caso de las raíces, éstas fueron escindidas y clasificadas de acuerdo a su diámetro externo; como finas (diámetro menor que 1.0 mm) y como gruesas (diámetro mayor de 1.0 mm).

Las hojas, raíces y semillas fueron secadas individualmente a 65 °C hasta peso constante. Una vez secos, los tejidos se molieron en un molino tipo Willey y se tamizaron a través de una malla No. 20. Se tomaron 0.25 g de la muestra y se calcinaron en la mufla a 250 °C por una hora, y a 500 °C por las siguientes tres horas en crisoles de porcelana. Una vez frías, las cenizas fueron digeridas con 5 mL de HCl al 40% casi hasta sequedad y después redisueltas con 1 mL de HCl puro. Estas soluciones fueron aforadas a 5 mL finales con agua destilada y de ellas se tomaron las alícuotas correspondientes para la determinación de la concentración de cada elemento.

Las concentraciones de K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} y Na^+ se determinaron por espectroscopía de absorción atómica con un espectrómetro Perkin Elmer™ 3100 y las de P por colorimetría por la formación del complejo fosfomolibdato (espectroscopía ultravioleta-visible; UV-Vis; Murphy-Riley, 1962) con un espectrofotómetro Beckman™ DU-65.

Con los resultados obtenidos de la concentración de nutrientes en las hojas, se calculó el porcentaje de movilización de P, K y Mg en ambas especies, para ello se aplicó la siguiente fórmula, según Broschat (1997):

$$\% \text{ de Movilización} = \frac{C_p - C_u}{C_p} \times 100 \quad (2)$$

Donde: C_p = concentración del nutriente en la primera hoja, y
 C_u = Concentración del nutriente en la última hoja.

Posteriormente la concentración total de cada nutriente ($g\ kg^{-1}$) en cada palma en el follaje fue multiplicado por el peso total del follaje (g) para obtener el contenido neto de nutrientes (mg) para ambas especies.

Resultados

Dinámica de la concentración de P, K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} y Na^+ en hojas

La dinámica de concentración de P, K^+ y Mg^{2+} mostró patrones similares para ambas especies. Las mayores concentraciones se encontraron en las hojas nuevas, mientras que las menores se

observaron en las hojas más viejas (Figura 5 A, B y D), excepto para el Ca^{2+} donde este patrón se invirtió (Figura 5C). La concentración de Na^+ se mantuvo casi constante en las hojas de *T. radiata*, en tanto que para *C. readii* fue muy variable y no mostró un patrón definido (Figura 5D).

Las diferencias encontradas entre las dos especies fueron para los elementos P, Ca^{2+} ($P < 0.0001$) y K^+ ($P < 0.05$). Se encontraron también diferencias para estos mismos, así como para el Mg^{2+} , debido a la posición de las hojas. La concentración de P para la hoja 0 de *T. radiata* fue de $1.66 \pm 0.1952 \text{ g kg}^{-1}$ y la más baja fue en la hoja 5 ($0.694 \pm 0.1316 \text{ g kg}^{-1}$), en tanto que para *C. readii* fue de $2.115 \pm 0.1782 \text{ g kg}^{-1}$ y de $1.47 \pm 0.2519 \text{ g kg}^{-1}$ para las hojas 0 y 5 respectivamente (Figura 5A). En general, las plántulas de *C. readii* presentaron una mayor concentración ($P < 0.0001$) de P en su follaje ($1.504 \pm 0.06 \text{ g kg}^{-1}$) con respecto a las de *T. radiata* ($0.86 \pm 0.07 \text{ g kg}^{-1}$; Figuras 6 y 7).

El promedio de la concentración de K^+ fue mayor en *C. readii* que en *T. radiata* (Figura 6). Sin embargo, el contenido neto es el mismo para ambas especies ($P > 0.05$), debido a la diferencia en la biomasa acumulada y tuvo un valor promedio de $6.09 \pm 0.88 \text{ mg}$ para *T. radiata* y de $6.46 \pm 0.916 \text{ mg}$ para *C. readii* (Figura 7). En tanto que la concentración para la hoja 0 de *T. radiata* fue de $14.38 \pm 2.24 \text{ g kg}^{-1}$ y para la hoja 5 fue de $7.09 \pm 1.51 \text{ g kg}^{-1}$. Para *C. readii* la hoja 0 tuvo una concentración de $19.05 \pm 2.045 \text{ g kg}^{-1}$ mientras que en la hoja 5 se encontraron $14.63 \pm 2.892 \text{ g kg}^{-1}$ de K^+ (Figura 5B).

La hoja con mayor concentración de Ca^{2+} para *T. radiata* fue la 5, con $20.45 \pm 2.05 \text{ g kg}^{-1}$, mientras que la hoja 0 presentó una concentración de $9.15 \pm 3.04 \text{ g kg}^{-1}$. En la hoja 5 de *C. readii* se

encontró una concentración de $12.63 \pm 3.93 \text{ g kg}^{-1}$ mientras que la 0 tuvo $8.03 \pm 2.78 \text{ g kg}^{-1}$. La media de la concentración de Ca^{2+} para *T. radiata* fue de $16.8 \pm 1.14 \text{ g kg}^{-1}$ y para *C. readii* fue de $10.7 \pm 1.03 \text{ g kg}^{-1}$ (Figura 6).

No se encontraron diferencias estadísticas en la concentración promedio de Mg^{2+} entre ambas especies (Figura 6), aunque el contenido neto de este nutrimento en el follaje fue mayor en *C. readii* que en *T. radiata* (Figura 7). Para *T. radiata* la concentración más alta se encontró en la hoja 0 ($1.488 \pm 0.233 \text{ g kg}^{-1}$) mientras que la menor fue en la hoja 5 ($0.895 \pm 0.157 \text{ g kg}^{-1}$). La hoja 0 de *C. readii* presentó una concentración de $1.670 \pm 0.213 \text{ g kg}^{-1}$, la concentración menor se presentó en la hoja 5 ($0.580 \pm 0.301 \text{ g kg}^{-1}$; Figura 5).

La concentración de Na^+ entre las hojas de *T. radiata* no fue diferente, mientras que sí lo fueron para las de *C. readii* (Figura 5). La hojas 5 y 0 presentaron concentraciones de $6.12 \pm 1.122 \text{ g kg}^{-1}$ y de $5.99 \pm 1.664 \text{ g kg}^{-1}$ respectivamente para *T. radiata*, mientras que para *C. readii* las concentraciones en las mismas posiciones fueron de 2.38 ± 1.15 y $6.28 \pm 1.519 \text{ g kg}^{-1}$ respectivamente. Al igual que con el Mg^{2+} , la concentración promedio de Na^+ para *T. radiata* ($5.92 \pm 0.622 \text{ g kg}^{-1}$) y *C. readii* ($6.42 \pm 0.561 \text{ g kg}^{-1}$) no presentaron diferencias significativas ($P > 0.05$; Figura 6). Sin embargo, al obtener el contenido neto por especie, éste fue mayor en *C. readii* que en *T. radiata* (Figura 7).

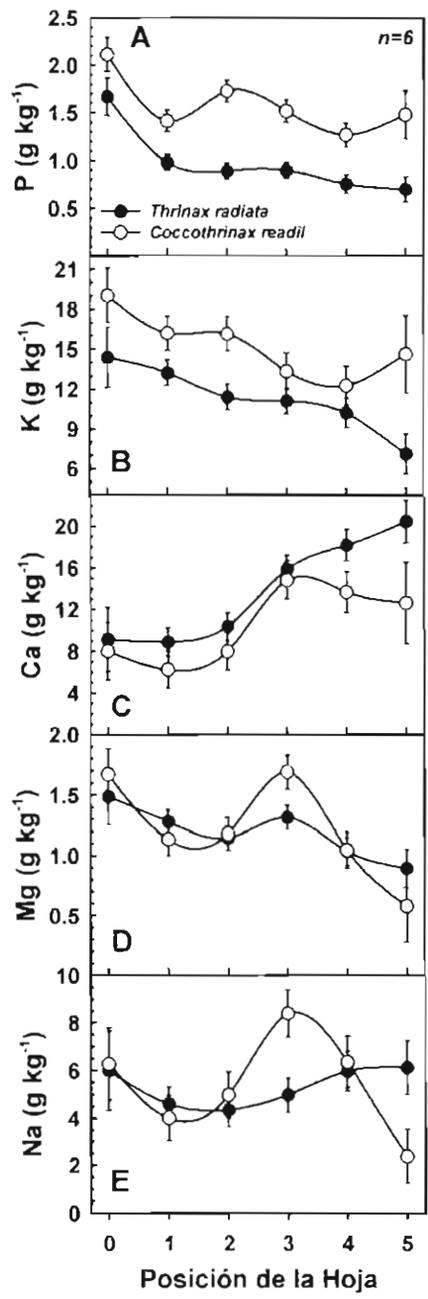


Figura 5.- Dinámica de la concentración de nutrientes en las hojas de plántulas de *T. radiata* y *C. readii* de acuerdo a su posición. Las plántulas fueron crecidas bajo condiciones de invernadero. La hoja 0 es la hoja más joven y la 5 es la más vieja o senescente. Las barras en las curvas representan el error estándar.

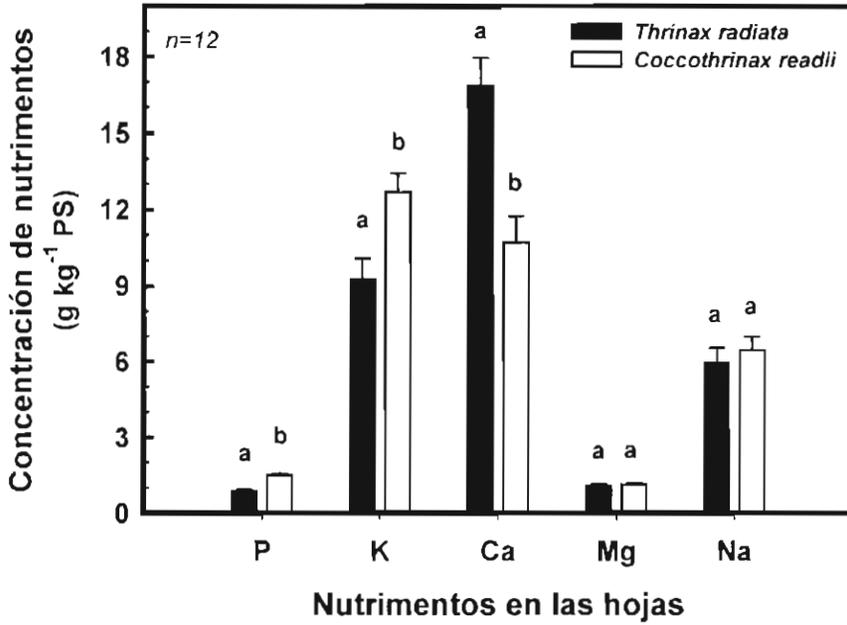


Figura 6.- Concentración promedio de nutrientes en el follaje de plántulas de *T. radiata* y *C. readii*. Las plántulas fueron crecidas bajo condiciones de invernadero. Las letras representan diferencias estadísticas entre las medias de cada nutriente para cada especie. Las barras representan el error estándar.

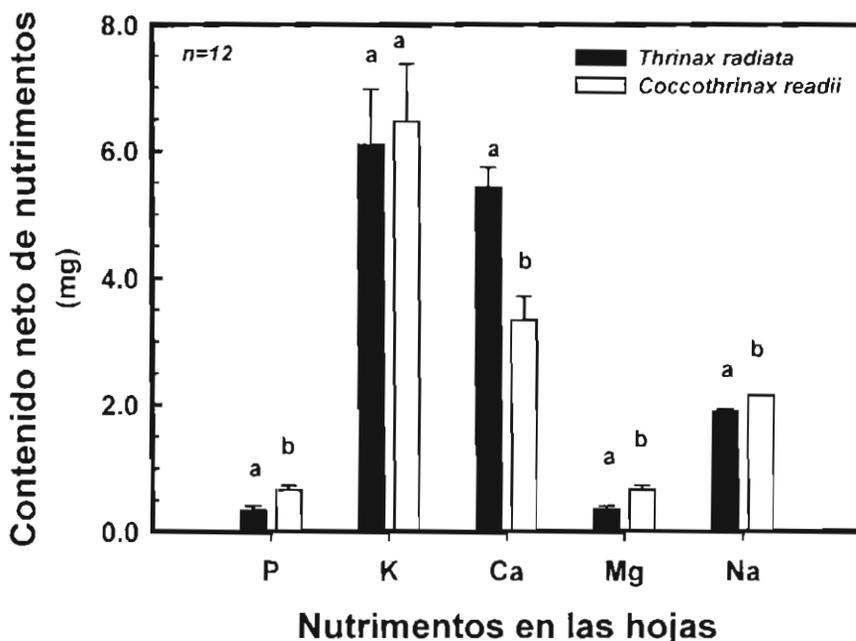


Figura 7.- Contenido neto promedio de nutrimentos en el follaje de plántulas de *T. radiata* y *C. readii*. Las plántulas fueron crecidas bajo condiciones de invernadero. El contenido neto se obtuvo al multiplicar la concentración de los nutrimentos del follaje las palmas por el peso de cada una. Las letras representan diferencias estadísticas entre las medias de cada nutrimento para cada especie. Las barras representan el error estándar.

Concentración de P , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} y Na^+ en raíces

Existen diferencias estadísticas significativas en el contenido de P en raíces debido a la especie ($p=0.0049$), pero no debido al grosor de las raíces. *C. readii* presenta la mayor concentración de P en sus raíces con un promedio de $1.910 (\pm 0.276)$ g kg^{-1} en comparación con las raíces de *Thrinax radiata* que presentan $0.842 (\pm 0.206)$ g kg^{-1} como media.

Para K^+ se encontraron diferencias significativas por especie ($P=0.0002$), no así debidas al grosor. El promedio de la concentración

de K^+ para las raíces de *C. readii* fue de $9.99 \pm 1.158 \text{ g kg}^{-1}$ y las de *T. radiata* fue de $3.67 \pm 0.863 \text{ g kg}^{-1}$ (Figura 8).

Las diferencias en la concentración de Ca^{2+} se debieron al grosor de las raíces ($P=0.0113$) y no a la especie, siendo las raíces finas las que presentaron la mayor concentración promedio para ambas especies ($13.91 \pm 2.86 \text{ g kg}^{-1}$). La concentración promedio en las raíces gruesas fue de $2.81 \pm 0.86 \text{ g kg}^{-1}$ (datos no mostrados). En la Figura 8 se presentan las medias de la concentración de Ca^{2+} entre especies, para *T. radiata* $8.35 \pm 2.42 \text{ g kg}^{-1}$ y $8.37 \pm 3.25 \text{ g kg}^{-1}$ para *C. readii*.

En cuanto al Mg^{2+} , se encontraron diferencias con respecto al grosor de las raíces ($P=0.0308$) y la especie. La concentración fue mayor en las raíces finas ($3.57 \pm 0.678 \text{ g kg}^{-1}$), en comparación con las raíces gruesas tanto para *C. readii* como para las raíces de *T. radiata*. La concentración promedio de Mg^{2+} en las raíces finas fue de $2.65 \pm 0.423 \text{ g kg}^{-1}$ y la de las raíces gruesas de $1.28 \pm 0.423 \text{ g kg}^{-1}$. Las medias por especie fueron de $1.38 \pm 0.357 \text{ g kg}^{-1}$ para *T. radiata* y de $2.56 \pm 0.479 \text{ g kg}^{-1}$ para *C. readii* (Figura 8).

Para el Na^+ se encontraron diferencias significativas por especie y por el grosor. Las raíces finas de *C. readii* presentaron una concentración mayor de Na^+ ($14.47 \pm 3.92 \text{ g kg}^{-1}$) respecto a las raíces gruesas y a las de *T. radiata*. El promedio para las raíces finas fue de $11.0 \pm 2.44 \text{ g kg}^{-1}$, mientras que para las gruesas fue de $3.59 \pm 1.02 \text{ g kg}^{-1}$. *C. readii* presenta una mayor concentración ($9.64 \pm 2.07 \text{ g kg}^{-1}$) que *T. radiata* ($4.95 \pm 1.96 \text{ g kg}^{-1}$) (Figura 8).

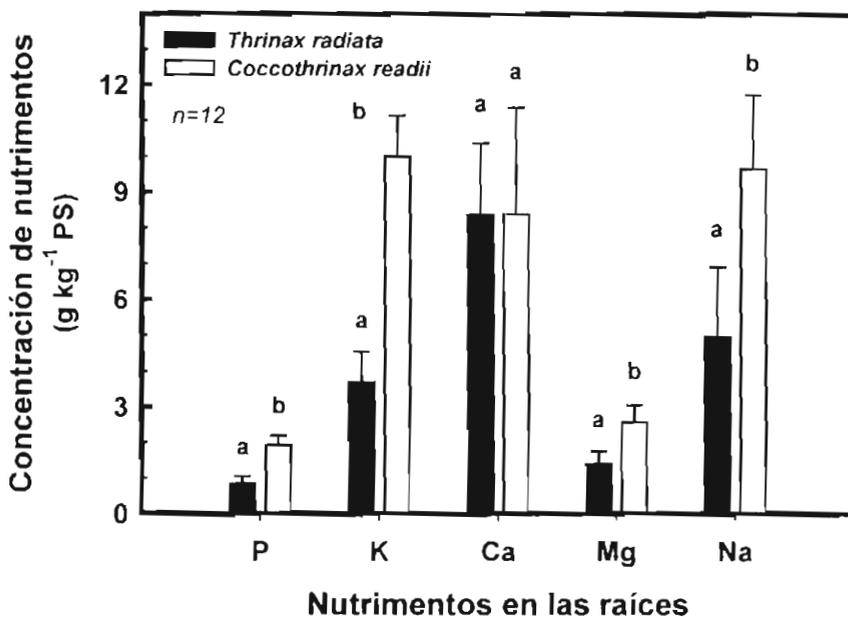


Figura 8.- Concentración promedio de nutrientes en raíces totales de plántulas de *T. radiata* y *C. readii*. Las raíces fueron escindidas de plántulas crecidas bajo condiciones de invernadero. Las letras representan diferencias estadísticas entre las medias de cada nutriente para cada especie. Las barras representan el error estándar.

Concentración de P , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} y Na^+ en semillas

La concentración de K^+ y Ca^{2+} fue mayor en las semillas de *C. readii*, mientras que para *T. radiata* las concentraciones mayores fueron para los nutrientes Mg^{2+} y Na^+ (Figura 9). No se encontraron diferencias en la concentración de P entre *T. radiata* y *C. readii* ($P=0.3081$; Figura 9). La concentración promedio de P en las semillas de *T. radiata* fue de 1.40 ± 0.0469 g kg⁻¹ mientras que en *C. readii* fue de 1.51 ± 0.0949 g kg⁻¹.

Para el K^+ se encontraron diferencias en las concentraciones en las semillas debido a la especie ($P=0.0037$). Las semillas de *C. readii*

presentaron una mayor concentración de K^+ ($3.74 \pm 0.3061 \text{ g kg}^{-1}$) respecto a las de *T. radiata* ($2.71 \pm 0.0525 \text{ g kg}^{-1}$; Figura 9).

El análisis estadístico demostró que las concentraciones de Ca^{2+} fueron diferentes entre las especies. En *C. readii* fue de $1.211 \pm 0.1023 \text{ g kg}^{-1}$ que es mayor que la encontrada en *T. radiata* ($0.914 \pm 0.0629 \text{ g kg}^{-1}$; Figura 9). La concentración promedio de Mg^{2+} en las semillas de *T. radiata* fue de $1.043 \pm 0.0375 \text{ g kg}^{-1}$ mientras que en *C. readii* fue de $0.850 \pm 0.0676 \text{ g kg}^{-1}$ ($P=0.0225$; Figura 9).

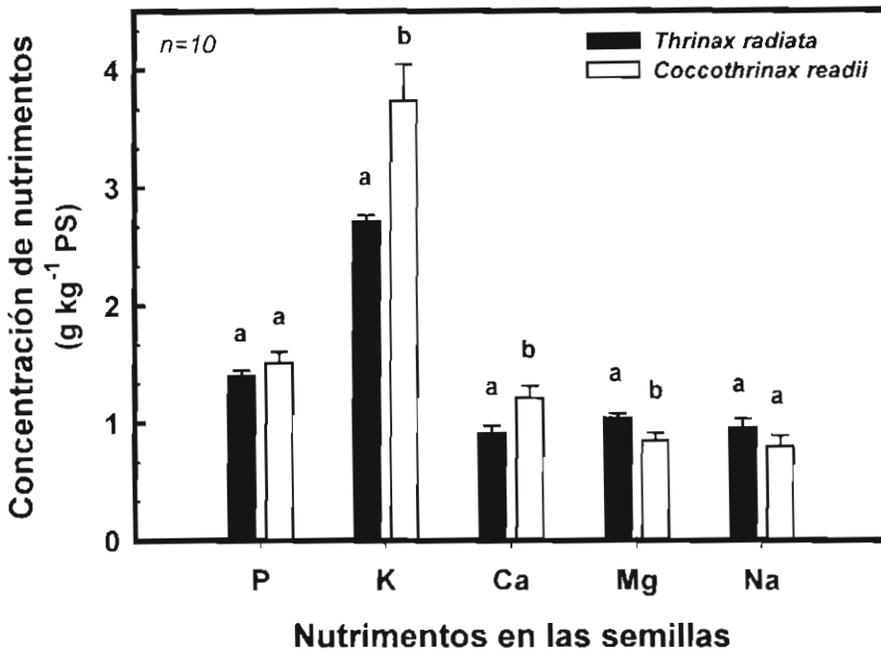


Figura 9.- Concentración promedio de nutrientes en semillas maduras de *T. radiata* y *C. readii* colectadas en la duna costera de San Benito, Yucatán. Las letras representan diferencias estadísticas entre las medias de cada nutriente para cada especie. Las barras representan el error estándar.

En las semillas de *T. radiata* y *C. readii*, no se encontraron diferencias en la concentración de Na^+ ($P=0.1381$). La concentración promedio en *T. radiata* fue de $0.959 \pm 0.0452 \text{ g kg}^{-1}$ y en *C. readii* fue de $0.803 \pm 0.0898 \text{ g kg}^{-1}$ (Figura 9).

Movilización de nutrientes en tejidos de Thrinax radiata y Coccothrinax readii

En el Cuadro 5 se reportan las tasas de movilización calculadas de los nutrientes para *T. radiata* y *C. readii*. Se encontraron diferencias en las tasas de movilización de los nutrientes en las plántulas de ambas especies en todos los casos. La tasa de movilización de P fue alrededor del 30% en *C. readii* y de 60% para *T. radiata*. Para K^+ , la tasa de movilización en *T. radiata* duplicó el valor encontrado en *C. readii*. La movilización del Mg^{2+} en *T. radiata* fue la mitad de lo que se movilizó en *C. readii*.

Aunque el Ca^{2+} y el Na^+ , se clasifican como elementos no móviles, o de muy baja movilidad, ambos poseen cierta movilidad en el floema. La tasa de movilización estimada de acuerdo a Broschat (1997), resultó negativa, debido a que su concentración aumenta en las hojas más viejas (se acumulan) y no en las nuevas, como ocurre con P y K^+ .

Cuadro 5.- Movilización de elementos minerales en hojas de plántulas de *Thrinax radiata* y *Coccothrinax readii*.

ELEMENTO	% DE MOVILIZACION	
	<i>Thrinax radiata</i>	<i>Coccothrinax readii</i>
P	58.19	30.49
K	50.69	23.20
Mg	39.85	65.26
Ca	-123.49	-57.28
Na	-2.17	62.10

Discusión

Los resultados de la movilización de P en este estudio concuerdan con los reportados por Guillén (2001) y por Sosa (2002) para palmas adultas y juveniles de ambas especies. La mayor movilización de P en plántulas de *T. radiata* en comparación con plántulas de *C. readii* (58.19 vs 30.49%) (Cuadro 5), sugieren que este último es más dependiente del contenido de P del suelo en su etapa de establecimiento en comparación con *T. radiata* que depende en mayor medida del mecanismo de movilización para proveer de P a sus hojas. La mayor movilización de P por parte de *T. radiata* en comparación con *C. readii*, podría deberse a que *C. readii* presenta micorrización en sus raíces (Carrillo, comunicación personal), lo que le permite explotar de manera más eficiente el P del suelo.

En el caso del K⁺, los valores de movilización fueron mucho menores que los reportados por Guillén (2001) quien encontró mayores

del 93% en hojas de palmas adultas de ambas especies. Por otro lado, Sosa (2002) reporta valores mayores al 88% en palmas juveniles y adultas de ambas especies. Los resultados de este trabajo corresponden a palmas en la etapa de plántulas, por lo que sugieren que tanto *T. radiata* como *C. readii* dependen del K^+ disponible en el suelo más que del mecanismo de movilización en la etapa de establecimiento.

El Ca^{2+} es un elemento que se encuentra en grandes cantidades dado el origen del suelo de la duna costera. Por ello, las plantas que crecen en estos hábitats deben presentar mecanismos de tolerancia a las altas concentraciones. La concentración de Ca^{2+} en las hojas, tanto de *T. radiata* como de *C. readii*, aumenta con la edad. De este modo se puede hablar en términos de una acumulación en las hojas más viejas. El signo negativo del resultado mostrado en el Cuadro 5, representa esa acumulación en los tejidos más viejos. Este signo negativo es el resultado del ordenamiento de la fórmula propuesta por Broschat (1997), en la que se asume que la mayor concentración de nutrimentos se encuentra en las hojas más recientes y la concentración menor en las hojas más viejas.

El Mg^{2+} es importante en las plantas ya que forma parte de la clorofila, participa en el metabolismo energético y en la síntesis de ADN. Broschat (1999) reporta que la deficiencia de Mg^{2+} es la segunda deficiencia más común en palmas, después de la de K^+ . Al igual que la deficiencia de éste, la deficiencia de Mg^{2+} puede causar la muerte de las palmas si no es tratada a tiempo (Broschat, 1990).

Las concentraciones de Na^+ en solución, reportadas por Pereyda (2000) para los suelos donde crecen estas dos especies de palmas (San Benito, Yucatán), muestran que aquellos influenciados por *T. radiata* (debajo del dosel) presentan una concentración de 45 mM, en tanto que aquellos en los que crece *C. readii* es de 15 mM en promedio. Estos resultados sugieren que *T. radiata* presenta algún mecanismo que le permite mantener los niveles en sus hojas, en tanto que *C. readii* parece incluso movilizarlo hacia sus hojas nuevas (Cuadro 5). Esto indica que esta última puede tomar Na^+ de manera menos específica, mientras que *T. radiata* muestra una ligera acumulación de este nutrimento en las hojas más viejas para su eliminación con la caída de las mismas (Cuadro 5).

Las raíces generalmente exportan los nutrimentos hacia las hojas, por lo que usualmente presentan menores concentraciones. Sin embargo, en el caso del Na^+ las concentraciones en las raíces (Figura 8) son similares a las de las hojas. Estos resultados sugieren que los mecanismo por los cuales estas especies evitan la toxicidad por altas concentraciones de Na^+ es mediante su restricción en las raíces (Flowers *et al*, 1977) y su eliminación con la caída de las hojas.

Por otro lado, se evaluó también la concentración de los nutrimentos en las semillas maduras de ambas especies (Figura 9). Estas concentraciones reflejan la capacidad potencial para el establecimiento de las plantas en el suelo. Dado que los desórdenes nutrimentales afectan el vigor y la viabilidad de las semillas y el establecimiento de las plántulas, estos resultados se pueden usar como un indicativo de la fertilidad del suelo (Smith y Loneragan, 1997).

Las semillas tienden a incorporar con facilidad elementos precursores de ácidos nucleicos y proteínas como: P, Mg, N y K (Esau, 1977). En especies de cultivo como chícharo (*Pisum sativum* L) y frijol, las concentraciones mayores de nutrimentos en las semillas son $K > P > Mg > Ca > Na$ (Peck *et al.*, 1982). En las semillas de *T. radiata* se observó este mismo patrón en tanto que en *C. readii* el orden fue el siguiente: $K > P > Ca > Mg > Na$ (Figura 9). Al comparar el patrón de distribución de los nutrimentos en ambas especies, se puede observar que en *T. radiata* el Na^+ se encuentra en una concentración mayor que el Ca^{2+} , por lo que el Na^+ debe tener alguna función importante para las semillas de esta especie.

En general, debido a que el análisis del contenido de nutrimentos en semillas está enfocado a su calidad para la nutrición humana o animal, se requiere de más investigación sobre la capacidad competitiva de las semillas que relacione las condiciones de fertilidad del suelo con la calidad de las mismas para el establecimiento de las plántulas germinadas.

Referencias

- Broschat, T.K.** 1999. Nutrition and fertilization of palms. *Palms*. 43: 73-76.
- Broschat, T.K.** 1997. Nutrient distribution, dynamics and sampling in Coconut and Canary Island date palms. *J. Amer. Sci. Hort. Sci.* 122 (6): 884-890.
- Broschat, T.K.** 1990. Potassium deficiency of palms in south Florida. *Principes*. 34: 151-155.
- Esau, K.** 1977. Anatomy of seed plants. 2nd Ed. 550 p. Wiley & Sons. NY.
- Flowers, T.J.; Troke, P.F. and A.R. Yeo.** 1977. The mechanism of salt tolerance in halophytes. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28: 89-121.
- Guillén, D.K.** 2001. Determinación de nutrimentos de palmas de la duna costera de San Benito, Yucatán, *Thrinax radiata* y *Coccothrinax readii*. Universidad Autónoma de Yucatán. Facultad de Química. Tesis de licenciatura. Mérida, Yucatán, México.
- Murphy, J. and J.P. Riley.** 1962. A modified single solution for determination of phosphate in natural waters. *Anal. Chem. Acta.* 27:31-36.
- Peck, N.H.; Grunes, D.L.; Welch, R.M. and G.E. McDonald.** 1982. Nutritional quality of vegetable crops as affected by phosphorus and zinc fertilizers. *Agron. J.* 74:583-585.
- Pereyda, C.M.** 2000. Determinación nutrimental en suelos asociados a dos palmas endémicas de la Península de Yucatán *Thrinax radiata* y *Coccothrinax readii*. Instituto Tecnológico Agropecuario No. 2. Memorias de residencia profesional. Conkal, Yucatán, México.
- Smith, F.W. and J.F. Loneragan.** 1997. Interpretation of plant analysis: concepts and principles. *In* Reuter, D.J. and J.B. Robinson (eds.).

Plant Analysis: an interpretation manual. 2nd Edition. CSIRO Publishing. Collingwood, Australia.

Sosa, I.F. 2002. Concentración temporal de nutrimentos en dos tipos de palmas nativas de la Península de Yucatán *Thrinax radiata* y *Coccothrinax readii*. Universidad Autónoma de Yucatán. Facultad de Química. Tesis de licenciatura. Mérida, Yucatán, México.

DISCUSION GENERAL

Los factores físicos y químicos del suelo como pH, salinidad y la disponibilidad de nutrimentos determinan los patrones de distribución de la vegetación. Las especies de cultivo son seleccionadas para suelos con alta fertilidad, por ello sus características y requerimientos nutrimentales son muy diferentes de la vegetación natural que crecen en condiciones de baja disponibilidad de nutrimentos (Chapin, 1988).

Ya se ha mencionado que *T. radiata* y *C. readii* están adaptadas a la baja disponibilidad de nutrimentos, pero ¿cómo se puede estimar esta adaptación que les permite competir en un sitio pobre en recursos? Muchos sitios se encuentran limitados por los bajos contenidos de P en el suelo, en especies como *C. readii* la presencia de las micorrizas en sus raíces le permite resolver este problema, por otra parte, se puede pensar que aumentando la capacidad de absorción de nutrimentos se puede sobrellevar la baja disponibilidad. No obstante, esto no siempre es así, ya que en la competencia por los nutrimentos disponibles a bajas concentraciones, las especies con valores de K_m bajos (mayor sensibilidad a bajas concentraciones) tienen la ventaja.

En ambientes con alta disponibilidad de nutrimentos, la I_{max} de las especies aumenta rápidamente mientras que la K_m se vuelve mayor. Por el contrario, en ambientes con baja disponibilidad de nutrimentos, la I_{max} aumenta muy lentamente, mientras que la K_m presenta valores menores. Los valores altos o bajos de K_m en las plantas son el resultado de las condiciones limitantes impuestas vía el mecanismo de selección natural para adaptarse a ellas (Crowley, 1975).

Las plantas pueden desarrollar otras estrategias para compensar las limitaciones en las tasas de absorción de nutrimentos, como la movilización y el reciclaje. Las palmas, en general, son especies que presentan altos requerimientos de K^+ (Von Uexküll, 1985) y Mg^{2+} (Broschat, 1999), la deficiencia de alguno de estos dos iones pueden llevar a la muerte. Las bajas tasas de movilización de K^+ en plántulas de las dos especies de palmas aquí estudiadas, en comparación con los estados juvenil y adulto, junto con los valores del contenido neto de K^+ (mg) en sus hojas, sugieren que en su etapa de establecimiento existe una mayor dependencia del potasio captado por las raíces. En la etapa de plántula es probable que las raíces de ambas especies sean más activas que cuando son juveniles o adultas.

Sin embargo, bajo las condiciones del suelo de la duna costera, de baja disponibilidad de nutrimentos, bajo contenido de materia orgánica y altas concentraciones de sales, la adaptación de estas especies debe ser más compleja que la simple diferencia en la capacidad de toma de nutrimentos y su movilización de nutrimentos en las hojas.

Los índices de K/Na en las hojas de las plantas reflejan en parte la absorción o exclusión del Na^+ . Dado que para las especies glucofitas el Na^+ es un elemento tóxico aún a concentraciones muy bajas, éstas tienden a excluirlo de sus tejidos, por lo que sus índices de K/Na son altos. Por otro lado, las especies que absorben Na^+ presentan índices menores de K/Na en sus tejidos. Los valores del índice de K/Na para *T. radiata* y *C. readii* son similares ($P=0.7892$), $2.92 (\pm 0.324)$ y $3.02 (\pm 0.755)$ respectivamente, lo cual significa que ambas especies absorben

Na de la solución externa a razón de 1:3, este dato es importante para aportar evidencia que indique la tolerancia o susceptibilidad de estas especies a la salinidad.

En este trabajo nos dimos a la tarea de averiguar si alguna de las dos especies estudiadas presenta una mayor reserva de nutrimentos en sus semillas que le brinde ventajas competitivas para su germinación sobre la otra. Los resultados sugieren que *T. radiata* depende en mayor medida del contenido de K^+ y Ca^{2+} en el suelo, en tanto que *C. readii* depende más de las concentraciones de Mg en el suelo para su germinación. Estos resultados llevan a pensar que las semillas de *T. radiata* germinan cuando las condiciones de humedad y nutrimentos les son favorables, ya que cuando adultas, estas palmas tienen la capacidad de generar las condiciones necesarias para su desarrollo mejorando las condiciones en el suelo para sí misma.

Referencias

- Broschat, T.K.** 1999. Nutrition and fertilization of palms. *Palms*. 43: 73-76.
- Chapin, F.S. III.** 1988. Ecological aspects of plant mineral nutrition. *In* Advances in plant nutrition. Vol. 3 (B. Tinker and A. Läuchli, eds.). pp. 161-191. Praeger, New York.
- Crowley, P.H.** 1975. Natural selection and the Michaelis constant. *J. Theor. Biol.* 50: 461-475.
- Von Uexküll, H.R.** 1985. Potassium nutrition of some tropical plantation crops. *In* Munson, R.D. (ed.). Potassium in agriculture. ASA, CSSA, SSSA. Madison, WI. pp 929-954.

CONCLUSIONES

- ❖ Tanto las raíces de *T. radiata* como las de *C. readii* presentan los mecanismos I y II (alta y baja afinidad) en la absorción de Rb^+ (K^+).
- ❖ En la absorción de Rb^+ (K^+) de baja afinidad (rango mM), la absorción máxima (I_{max}) por las raíces de *C. readii* es cinco veces mayor que la de *T. radiata*, y 20 veces mayor en condiciones de alta afinidad (rango μM), en ausencia de NaCl.
- ❖ La absorción máxima (I_{max}) de K^+ por las raíces de *T. radiata* y *C. readii* es dos veces mayor cuando se exponen sus raíces a NaCl 50 mM.
- ❖ La afinidad (K_m) por Rb^+ (K^+) de las proteínas transportadoras en las raíces, es la misma para ambas especies de palmas.
- ❖ Los nutrientes P, K^+ y Mg^{2+} son elementos móviles en las hojas de *T. radiata* y *C. readii*.
- ❖ El Ca^{2+} es un elemento que se acumula en las hojas más viejas y que se elimina con la caída de las hojas en ambas especies.
- ❖ La movilización de K^+ es de dos a tres veces menor en las hojas de las plántulas en comparación con las palmas adultas de *T. radiata* y *C. readii*.

- ❖ La movilización de P y K^+ es dos veces mayor en las hojas de las plántulas de *T. radiata* que en las de *C. readii*.
- ❖ El contenido neto de K^+ es el mismo en las hojas de ambas especies de palmas.
- ❖ Los contenidos netos de P, Mg^{2+} y Na^+ son mayores en las hojas de *C. readii* en comparación con *T. radiata*.
- ❖ Las concentraciones de P, K^+ , Mg^{2+} y Na^+ son mayores en las raíces de las plántulas de *C. readii* que en las de *T. radiata*.
- ❖ Las concentraciones de P y Ca^{2+} son mayores en las semillas de *C. readii* en comparación con las semillas de *T. radiata*.
- ❖ Las concentraciones de P y Na^+ son similares en las semillas de ambas especies de palmas.
- ❖ El índice de K/Na es similar en las hojas de las plántulas de *T. radiata* y *C. readii*.
- ❖ El índice de K/Na en las semillas de *T. radiata* es menor que en *C. readii*, que a su vez es aproximadamente 15 veces menor en comparación con especies típicas de cultivo.

- ❖ El índice raíz/hoja expresado como biomasa (peso seco) es dos veces mayor para *T. radiata* que para *C. readii*.
- ❖ La longitud radical total en plántulas de *T. radiata* es tres veces mayor que en plántulas de *C. readii*.

PERSPECTIVAS

Estudiar si la absorción de Rb^+ es de igual magnitud a la de K^+ .

Determinar con herramientas moleculares la presencia de un homólogo de HKT1 en las raíces de ambas especies.

Analizar los efectos de la baja disponibilidad de nutrientes sobre la capacidad de germinación de ambas especies.

Probar el efecto de fertilización sobre la distribución de los nutrientes en las hojas, raíces y semillas de ambas especies de palmas.

Investigar el efecto del NaCl sobre la capacidad de germinación de ambas especies.

Establecer los parámetros radicales que permitan explicar las diferencias en la toma de nutrientes entre ambas especies.

Anexo

CINÉTICA DE ABSORCIÓN DE NUTRIMENTOS POR AGOTAMIENTO EN SOLUCIONES NUTRITIVAS

La mayoría de los estudios realizados sobre la absorción de nutrientes por las raíces han sido llevados a cabo en soluciones nutritivas de composición química conocida, en recipientes o contenedores. Estos se basan en la relación existente entre la tasa de absorción por las raíces del ion en cuestión y su concentración en la solución nutritiva externa (Nye y Marriott, 1969). Claassen y Barber (1974) propusieron un método de agotamiento para caracterizar la tasa de absorción de iones de una solución por raíces intactas en un rango de concentraciones.

Este método determina la absorción del ion basado en su agotamiento de la solución externa debido a su toma por las raíces, a partir de una concentración inicial en la solución y cuantificando los cambios de concentración del mismo a través del tiempo. Este comportamiento puede ser descrito matemáticamente usando la ecuación de cinética enzimática de Michaelis-Menten:

$$\text{Absorción} = \frac{I_{max} \cdot C}{K_m + C} \quad (3)$$

Donde: I_{max} es la absorción máxima, el cual fue introducido por Claassen y Barber (1976) en lugar de la V_{max} que se utiliza para cinética

enzimática, K_m es la constante de Michaelis, que es la concentración del ion en la solución cuando la absorción es 0.5 de I_{max} .

Este método analiza los principios de la toma de nutrimentos por las raíces, ya que cuando éstas son expuestas a una solución conteniendo al ion (nutrimento) en cuestión, los iones pueden moverse o ser absorbidos (I - *Influx*) al interior de las células. Cuando el volumen (v) de la solución se mantiene constante, la disminución del contenido del ion en la solución representa la cantidad neta absorbida por las raíces. La cantidad neta (Q) del ion en la solución nutritiva, está dado por la ecuación 4.

$$Q = c \cdot v \quad (4)$$

donde c es la concentración del ion en solución y v el volumen de dicha solución (Claassen y Barber, 1974).

Cuando se grafican Q contra t (tiempo), el resultado es una curva que muestra las tasas de agotamiento del ion en la solución como resultado de la absorción por las raíces. Esta curva es llamada *curva de agotamiento*. La absorción neta del ion en cualquier punto de la curva está dado por $-\delta Q/\delta t$. La pendiente de la curva puede ser estimada al expresar Q como una función de t y calcular la derivada. Se puede obtener una relación $Q=f(t)$ ajustando los datos obtenidos a una función parabólica (Du Chateau, *et al*, 1973), o una cúbica (PCCL, 1972). Ambas funciones consisten de un número de segmentos llamados nodos que son fijados por el experimentador.

Los nodos describen la relación de una serie de funciones parabólicas o cúbicas. Para ambos casos, la función y la primera derivada son continuos a lo largo de todos los segmentos de la curva. En la función cúbica, la segunda derivada es también continua. Ambas funciones ofrecen la posibilidad de obtener la función matemática más aproximada que describe el comportamiento de los datos observados cuando se ajustan a cualquiera de estas funciones (Claassen y Barber, 1974). Otro enfoque consiste en desarrollar una ecuación que relaciona $-dQ/dt$ a los parámetros de absorción, la integral de la función $Q=f(t)$.

Los datos experimentales obtenidos pueden ser ajustados a esta ecuación integral para estimar los parámetros que caracterizan la cinética de toma de iones por las raíces. La absorción del ion (I) se expresa en términos de unidades de longitud radical L :

$$I_n = -\frac{I}{L} \cdot \frac{dQ}{dt} \quad (5)$$

Por definición, la absorción neta (I_n), es la diferencia entre la absorción y la liberación (E) del ion a la solución externa:

$$I_n = I - E \quad (6)$$

Para aplicar este procedimiento se requiere conocer la relación entre I y c (que es (Q/v)) y entre E y c para sustituirlo en la ecuación (6).

En general existe el consenso de que para muchos iones, su absorción a concentraciones menores de 1 mM se describe

adecuadamente por la ecuación cinética de Michaelis-Menten (Ecuación 3), por lo que es común su aplicación en la mayoría de los trabajos de absorción de iones.

Se sabe poco acerca de la relación entre E y c . La cinética de Michaelis-Menten asume que no existe pérdida de iones (E) a través de los acarreadores en la membrana. Se asume que para K^+ , E es un proceso pasivo debido al gradiente electroquímico que ocurre al utilizar soluciones de bajas concentraciones. Se asume que su absorción se da por los mecanismos de transporte activo y que bajo estas condiciones I se aproxima a I_{max} . Por ello la concentración interna se mantiene constante. Así mismo E se aproxima a un valor de cero. Al combinar y reordenar las ecuaciones 5 y 6, asumiendo que E se mantiene constante y substituyendo Q/v por c , como se muestra en la ecuación 4, se obtiene la función que describe la ecuación de la tasa de absorción:

$$\frac{dQ}{dt} = -L \left[\frac{I_{max} \cdot \frac{Q}{v}}{K_m + \frac{Q}{v}} - E \right] \quad (7)$$

La ecuación 7 también puede ser expresada en términos de c cuando v se mantiene constante, como se muestra a continuación:

$$\frac{dc}{dt} = -\frac{L}{v} \left[\frac{I_{max} \cdot c}{K_m + c} - E \right] \quad (8)$$

Cuando los datos experimentales se ajustan a la integral de la ecuación 7 por el procedimiento de mínimos cuadrados, la función obtenida describe la curva de agotamiento de estos datos.

Cuando los experimentos de agotamiento son llevados a cabo por periodos de tiempo lo suficientemente largos como para tener un crecimiento apreciable de las raíces, el aumento de L a través del tiempo t puede ser incorporado al usar la siguiente expresión:

$$L = L_0 \cdot e^{kt} \quad (9)$$

Donde L_0 es la longitud radical al inicio del experimento y k es una constante que se calcula con los datos de crecimiento y que describe los cambios observados en L a través del tiempo t .

Se pueden obtener valores aproximados de I_n a partir de la tangente de la pendiente de la curva de agotamiento, sobre una serie de puntos. De manera más precisa, al ajustar los datos experimentales a las ecuaciones parabólicas o cúbicas y al calcular su derivada, se obtiene I_n a diferentes niveles de c . Integrando numéricamente la ecuación 7 y asociando los datos experimentales a la integración numérica se pueden ajustar dichos datos a las curvas mediante un programa de regresión no lineal. Como resultado de estos pasos se obtienen los valores de predicción de Q , I_{max} , K_m y E . Estos valores se substituyen en la siguiente ecuación:

$$I_n = \frac{I_{max} \cdot c}{K_m + c} - E \quad (10)$$

Con estos datos se construye una curva de I_n contra c , en el cual el valor máximo de I_n es igual a $I_{max}-E$, y K_m es igual a c cuando I es igual a $\frac{1}{2} I_{max}$, y no cuando I_n es igual a $\frac{1}{2} I_{max} - E$ (Claassen y Barber, 1974). La curva de I_n contra c , es llamada curva de saturación de Michaelis-Menten.

En la práctica, los valores de I_{max} y K_m son difíciles de determinar con exactitud de la curva de saturación de Michaelis-Menten, ya que la tasa de absorción se acerca a su máximo de manera asintótica. Por ello, se han desarrollado métodos para analizar los datos mediante transformaciones, como la de Lineweaver-Burk también conocida como de dobles recíprocos. Mediante esta transformación se obtiene una línea recta cuando se grafica el recíproco de la absorción en función del recíproco de la concentración del ion. Al extrapolar la línea, ésta se intercepta con el eje de las abscisas en el valor que corresponde al recíproco negativo de la concentración del ion ($-1/K_m$). La intercepción con el eje de las ordenadas corresponde al valor del recíproco de la tasa de absorción ($1/I_{max}$). Existen además otras transformaciones como la de Naqui (1986) o la de Gannon (1986), con las que se puede calcular también I_{max} y K_m .

Referencias

- Claassen, N. and S.B. Barber.** 1976. Simulation model for nutrient uptake from soil by a growing plant root system. *Agron. J.* 68: 961-964.
- Claassen, N. and S.B. Barber.** 1974. A method for characterizing the relation between nutrient concentration and flux into roots of intact plants. *Plant Physiol.* 54: 564-568.
- Du Chateau, P.C; Nofziger, D.L.; Ahuja, L.R. and D. Swartzendruber.** 1973. Experimental curves and rates of change from piecewise parabolic fits. *Agron. J.* 64: 538-542.
- Gannon, M.N.** 1986. Where are the asymptotes of Michaelis-Menten? A simple method to visualize and determine the maximum response. *Trends in Biochemical Sciences.* 11: 509-510.
- Naqui, A.** 1986. Where are the asymptotes of Michaelis-Menten? *Trends in Biochemical Sciences.* 11: 64-65.
- Nye, P.H. and F.H.C. Marriott.** 1969. A theoretical study of the distribution of substances around roots resulting from simultaneous diffusion and mass-flow. *Plant Soil.* 3: 152-164.
- PCCL.** Purdue Computer Center Library. 1972. E.Z. Spline-1.



CICY

CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA DE YUCATÁN, A. C.