CINÉTICA DE LA ABSORCIÓN DE POTASIO POR LAS RAÍCES DE CHILE HABANERO (*Capsicum chinense* Jacq.)

KINETICS OF POTASSIUM ABSORPTION BY HABANERO CHILI (*Capsicum chinense* Jacq.) ROOTS

Lizette **Borges-Gómez**[1], Josué **Chuc-Puc**[2], Armando **Escamilla-Bencomo**[1] y Fátima **Medina-Lara**[1]

[1]Centro de Investigación Científica de Yucatán. Calle 43, Núm. 130. Colonia Chuburná de Hidalgo. 97200. Mérida, Yucatán. (lizette_borges@hotmail.com). [2]Instituto Tecnológico Agropecuario de Conkal. Km. 16.3 Antigua carretera Mérida-Motul.

RESUMEN

Los estudios de absorción de nutrimentos basados en los principios de la cinética enzimática se han hecho principalmente en especies leñosas, gramíneas o leguminosas. En este trabajo se determinó la velocidad máxima de absorción de K (I_{max}) y la constante de Michaelis-Menten (K_m) en plantas intactas de chile habanero (*Capsicum chinense* Jacq.) utilizando la técnica de agotamiento. Para ello, las plantas estuvieron sin K y luego en soluciones de 2, 4, 6 y 8 mM K. El agotamiento de K se midió cada 30 min hasta los 210 min. Se midió el área superficial de raíz para obtener el agotamiento por cm^2. Los resultados analizados por regresión simple se ajustaron a un modelo exponencial mostrando diferencias ($p \leq 0.001$) entre las soluciones. La absorción de K por unidad de tiempo se ajustó por mínimos cuadrados para obtener I_{max} y K_m. No hubo diferencias en I_{max} pero sí en K_m, indicando una misma velocidad máxima de absorción a diferentes concentraciones de K en la solución. I_{max} no se afectó con las diferentes concentraciones de K en la solución externa y el promedio fue 4.7E-04 μM cm^2 s^{-1}; sin embargo, K_m estuvo en función de la concentración de K en la solución externa (entre 1.11 y 1.27 mM). I_{max} se puede utilizar para calcular la absorción de K en chile habanero en campo mediante la concentración de K en la solución del suelo y el área superficial radicular en diferentes etapas de desarrollo.

Palabras clave: *Capsicum chinense*, absorción de potasio, constante de Michaelis-Menten, velocidad máxima de absorción.

ABSTRACT

Nutrient absorption studies based on the enzymatic kinetic principles have been done mainly on woody species, grasses or legumes. In our study, the maximum rate of K absorption (I_{max}) and the Michaelis-Menten constant (K_m) in intact habanero chilli plants were determined using the depletion technique. For this purpose, the plants were without K and then with 2, 4, 6 and 8mM K solutions. Depletion of K was measured every 30 min up to 210 min. The root surface area was measured in order to obtain the depletion per cm^2. The results analyzed by simple regression were fitted to an exponential model showing differences ($p \leq 0.001$) between solutions. K absorption per unit of time was adjusted by minimum square to obtain I_{max} and K_m. There were no differences in I_{max}, but K_m did show differences indicating a similar maximum rate of absorption at different K concentrations in the solution. I_{max} was not affected by the different concentrations of K in the external solution and its average was 4.7E-04 μM cm^2 s^{-1}; however, K_m was a function of K concentration in the external solution (between 1.11 and 1.27 mM). I_{max} can be used to calculate K absorption in habanero chilli on the field through K concentration in the soil solution and the root surface area at different stages of development.

Key words: *Capsicum chinense,* potassium uptake, Michaelis-Menten constant, maximum uptake rate.

INTRODUCCIÓN

La absorción de K por las plantas está determinada por su concentración en la solución del suelo y por la capacidad de absorción radical. La relación entre la concentración en la solución externa y la tasa de absorción se conoce como isoterma, y la representación gráfica es semejante a una hipérbola (Tinker y Nye, 2000). La tasa de absorción aumenta con la concentración en la solución; sin embargo, existe una velocidad máxima de absorción en la cual

INTRODUCTION

The absorption of K by plants is determined by its concentration in the soil solution and by the root absorption capacity. The relationship between the concentration in the external solution and the absorption rate is known as isotherm, and the graphic representation is similar to a hyperbole (Tinker and Nye, 2000). The absorption rate increases with the concentration in the solution; however, there is a maximum absorption rate in which an increase in concentration does not generate an increase in the absorption rate. Hence the application of enzymatic kinetics to study the absorption mechanism of ions (Epstein and Hagen, 1952). It is based on the fact that, kinetically, the process of enzymatic catalysis and

Recibido: Mayo, 2005. Aprobado: Mayo, 2006.
Publicado como ARTÍCULO en Agrociencia 40: 431-440. 2006.

un aumento en la concentración no genera un incremento en la velocidad de absorción. De aquí surge la aplicación de la cinética enzimática para estudiar el mecanismo de absorción de iones (Epstein y Hagen, 1952). Se basa en que, cinéticamente, el proceso de catálisis enzimática y el transporte de iones por las membranas celulares son similares, y se fundamenta en la unión transitoria a los sitios activos de los agentes enzima-sustrato, como puede ser transportador-ion de la solución del suelo. De acuerdo con la cinética enzimática, la ecuación para expresar la velocidad de absorción de iones es (Claassen y Barber, 1974):

$$I=I_{max}\ C_s/K_m+C_s \qquad (1)$$

donde I es el influjo, I_{max} la tasa máxima de toma de nutrimentos, C_s la concentración del ion y K_m la constante de Michaelis-Menten, que es igual a la concentración del ion a 0.5 de I_{max}.

Los valores de I_{max} de la ecuación (1) denotan la velocidad máxima de transporte a través de la membrana cuando todos los acarreadores están ocupados. Por tanto, su valor está dado por el número de transportadores en la membrana y por sus características. K_m denota la afinidad de los transportadores hacia el ion, y cuanto mayor sea el valor de K_m menor será la afinidad de los transportadores (Marschner, 1995; Leigh, 2001). Esto es, un valor bajo de K_m implica una mayor sensibilidad para tomar iones.

Se desconoce la concentración de K en la solución del suelo a la cual se obtiene la velocidad máxima de absorción por raíces de chile habanero. Se han reportado diferentes recomendaciones de fertilización de K (Tun, 2001; Soria *et al*., 2002); sin embargo, se desconoce la concentración de K obtenida al solubilizarse el fertilizante y la velocidad de absorción por las raíces. Conocer la concentración de K en solución en la cual no aumenta la absorción del ion, podría ser un punto de partida para definir recomendaciones de fertilización. Esto quiere decir que, a través de monitoreo de la concentración de K en la solución del suelo, puede definirse la necesidad de aplicar o no una fertilización potásica, ya que la incorporación de K al suelo cuando su concentración en la solución es superior a la velocidad máxima de absorción por las raíces, evita su uso por el cultivo, y es probable que se pierda por fijación o lixiviación. No obstante, la nutrición de los cultivos está influenciada por factores como los mecanismos de las plantas para absorber los nutrimentos y la capacidad de suministro de nutrimentos por el suelo (Tinker y Nye, 2000). Por tanto, la fertilidad del suelo debe definirse como el estatus del sistema suelo planta descrita a través de los mecanismos de: 1) liberación

transport of ions by the cell membranes are similar, and is based on the transitory union to the active sites of enzyme-substrate agents, as can be transporter-ion of the soil solution. According to enzymatic kinetics, the equation to express the absorption rate of ions is as follows (Claassen and Barber, 1974):

$$I=I_{max}\ C_s/K_m+C_s \qquad (1)$$

where I is the influx, I_{max} the maximum rate of nutrient uptake, C_s the ion concentration and K_m is the Michaelis-Menten constant, which is equal to the concentration of the ion at 0.5 of I_{max}.

The values of I_{max} of equation (1) denote the maximum rate of transport through the membrane when all of the transporters are occupied. Thus, their value is given by the number of transporters in the membrane and by their characteristics. K_m denotes the affinity of the transporters toward the ion, and the higher the value of K_m, the lower the affinity of the transporters (Marschner, 1995; Leigh, 2001). This means that a low value of K_m implies a greater sensitivity for ion uptake.

The concentration of K in the soil solution from which the maximum absorption rate of chilli habanero roots is obtained, is unknown. Different recommendations of fertilization of K have been reported (Tun, 2001; Soria *et al.,* 2002); however, the concentration of K obtained when dissolving the fertilizer and the rate of absorption by the roots are unknown. To know the concentration of K in solution in which there is not an increase in the absorption of the ion, could be a point of departure for defining recommendations of fertilization. This means that, through the monitoring of the concentration of K in the soil solution, the need for the application or non-application of a potassium fertilization can be defined, given that the incorporation of K to the soil when the concentration of this element in the solution is greater than the maximum rate of absorption by the roots, impedes its use by the crop, and it is likely that it will be lost due to fixation or lixiviation. However, crop nutrition is influenced by factors such as the mechanism of plants for absorbing the nutrients and the capacity of nutrient supply from the soil (Tinker and Nye, 2000). Hence, the fertility of the soil should be defined as the status of the soil plant system described through the mechanisms of: 1) release of nutrients from the solid phase to the liquid phase of the soil, known as the buffer capacity of the soil; 2) movement of the nutrients through the soil solution toward the roots of the plants, which can occur by diffusion or by flow of masses; and 3) absorption by the roots (Comerford, 1999). As for the K absorption

de nutrimentos de la fase sólida a la fase líquida del suelo, conocida como capacidad amortiguadora del suelo; 2) movimiento de los nutrimentos a través de la solución del suelo hacia las raíces de las plantas, el cual puede darse por difusión o por flujo de masas; 3) absorción por las raíces (Comerford, 1999). En cuanto a los mecanismos de absorción de K, en la literatura revisada no se encontraron estudios de aplicación de la cinética enzimática de Michaelis-Menten para evaluar la velocidad máxima de absorción de K (I_{max}) por raíces intactas de chile habanero y la afinidad de los transportadores (K_m).

Materiales y Métodos

Material vegetal y acondicionamiento de las plántulas

Se utilizaron plántulas de chile habanero (*Capsicum chinense* Jacq.) de la variedad criolla naranja de 45 d de edad; éstas se removieron de su contenedor y se eliminó el sustrato adherido a las raíces. Fueron puestas en adaptación en solución nutritiva de Hoagland (Salisbury y Ross, 1992) y después en abstinencia de K por 48 h utilizando la solución de Hoagland sin K. Luego se pusieron en grupos de 10 en 250 mL de solución de Hoagland con concentraciones de 0, 2, 4, 6 y 8 mM K. Cada grupo tuvo tres repeticiones para un total de 150 plántulas. El diseño fue completamente al azar y las medias se compararon con la prueba de Tukey.

Determinación de las curvas de agotamiento

El K absorbido por las plantas se determinó por el método de agotamiento de Claassen y Barber (1974), el cual requiere que las plantas estén en una solución de volumen constante. El decremento de un ion en la solución indica la cantidad de ion absorbido y está dada por la ecuación:

$$Q=c.v \qquad (2)$$

donde Q es la cantidad del ion en la solución (mM); c la concentración del ion; v el volumen de la solución.

Graficando Q contra t (tiempo) se obtiene la curva de la tasa de agotamiento como resultado de la absorción del ion por la planta. El influjo neto en cualquier punto de la curva está dado por $-dQ/dt$. La pendiente de la curva se puede calcular expresando Q como una función de t y calculando la derivada $Q=f(t)$. Para obtener la tasa de agotamiento de las diferentes concentraciones de K se tomaron 500 μL de las soluciones cada 30 min, para un total de siete muestreos en 210 min; el volumen se mantuvo constante añadiendo agua destilada. Se supone que no existieron pérdidas por evaporación ni por transpiración, ya que el muestreo se realizó en las primeras horas del día. Las concentraciones de K se determinaron por espectroscopía de absorción atómica con un equipo Perkin Elmer 3100™ con supresor de ionización.

mechanisms, in the literature reviewed no studies were found about applications of the enzymatic kinetics of Michaelis-Menten, to evaluate the maximum absorption rate of K (I_{max}) by intact roots of habanero chilli and the affinity of the transporters (K_m).

Materials and Methods

Plant material and conditioning of the seedlings

Seedlings of habanero chilli (*Capsicum chinense* Jacq.) of the orange Creole variety were used, of 45 d of age; these were removed from their container and the substrate adhered to the roots was eliminated. They were placed in adaptation in a Hoagland nutritive solution (Salisbury and Ross, 1992) and then in abstinence of K for 48 h using the Hoagland solution without K. Afterwards, they were placed in groups of 10 in 250 mL of Hoagland solution with concentrations of 0, 2, 4, 6 and 8 mM K. Each group had three replicates for a total of 150 seedlings. The experimental design was completely randomized and the means were compared with Tukey's test.

Determination of the depletion curves

The K absorbed by the plants was determined by the depletion method of Claassen and Barber (1974), which requires that the plants be in a solution of constant volume. The decrease of an ion in the solution indicates the amount of ion absorbed and is given by the following equation:

$$Q=c.v \qquad (2)$$

where Q is the amount of ion in the solution (mM); c is the concentration of the ion; v is the volume of the solution.

When Q is graphed against t (time), depletion rate curve is obtained as a result of the absorption of the ion by the plant. The net influx in any point of the curve is given by $-dQ/dt$. The slope of the curve can be calculated expressing Q as a function of t and by calculating the derivate $Q=f(t)$. To obtain the depletion rate of the different concentrations of K, 500 μL of the solutions were taken every 30 min, for a total of seven samplings in 210 min; distilled water was added to maintain a constant volume. It is assumed that there were no losses due to evaporation or transpiration, given that the sampling was carried out in the first hours of the day. The concentrations of K were determined through atomic absorption spectroscopy with a Perkin Elmer 3100™ apparatus with an ionization suppressor.

Determination of K absorption rate

The absorption rate of K was calculated from the difference in concentration per unit of time and the root surface area, according to the equation:

Determinación de la velocidad de absorción de K

La velocidad de absorción de K se calculó a partir de la diferencia en concentración por unidad de tiempo y del área superficial radicular, de acuerdo con la ecuación:

$$V = \left[(C_1 - C_2)/(t_1 - t_2)\right]/A_r \quad (3)$$

donde V es velocidad de absorción (mM cm^{-2} s^{-1}); C_1 la concentración de la solución en el tiempo inicial (t_1); C_2 la concentración al tiempo final (t_2); A_r el área superficial de la raíz. La toma del nutrimento se inició a las 5:30 h, con siete muestreos posteriores, uno cada 30 min.

Determinación del área superficial radicular

Después de evaluar el agotamiento de K, las plántulas se retiraron de las soluciones. Las raíces se separaron de la parte aérea y se tiñeron con una solución de rojo congo a 0.5 % durante 10 min. Se extendieron en un recipiente transparente y se digitalizó la imagen usando el programa RootEdge Ver. 2.3 (Ewing y Kaspar, 1995). La longitud y radio de las raíces se usaron para calcular el área superficial con la ecuación:

$$A_r = 2\pi r_o L \quad (4)$$

donde A_r , r_o y L son área superficial, radio y longitud de raíz.

Determinación de I_{max} y K_m

El K absorbido obtenido en las curvas de agotamiento por unidad de tiempo (s), se dividió por el área superficial de raíz para calcular la absorción de K en mmol cm^{-2} s^{-1}. Los valores de absorción de K se graficaron con las soluciones de K de diferentes concentraciones, y las curvas se ajustaron a la ecuación cinética de Michaelis-Menten. I_{max} y K_m se determinaron por el método de mínimos cuadrados con el programa KyPlot (Yoshioka, 2001).

Resultados y Discusión

Efecto del tiempo sobre el agotamiento de potasio

Las curvas de agotamiento del influjo de K *vs* tiempo se ajustaron a un modelo exponencial, hubo diferencias significativas ($p \leq 0.001$), y una relación de moderada a relativamente fuerte entre el agotamiento de K con el tiempo (Cuadro 1). Cuando se restringe temporalmente un nutrimento, la tasa de absorción es más rápida; este incremento es selectivo y sólo ocurre para el ion restringido (Peterson y Kasimir-Klemedtsson, 1990). Esto ocurre si no hay condiciones restrictivas en el metabolismo, por ejemplo: los cambios de temperatura en el suelo afectan la respiración de las paredes celulares de la raíz y la presión hidrostática del xilema

$$V = \left[(C_1 - C_2)/(t_1 - t_2)\right]/A_r \quad (3)$$

where V is the absorption rate (mM cm^{-2} s^{-1}); C_1 is the concentration of the solution at the initial time (t_1); C_2 is the concentration at the final time (t_2); A_r is the surface area of the root. The taking of the nutrient was begun at 5:30 h, with seven posterior samplings, one every 30 min.

Determination of the root surface area

After evaluating the depletion of K, the seedlings were removed from the solutions. The roots were separated from the aboveground part and were stained with a solution of congo red at 0.5% during 10 min. They were extended in a transparent container and the image was digitalized using the program RootEdge Ver. 2.3 (Ewing and Kaspar, 1995). The length and radius of the roots were used to calculate the surface area with the equation:

$$A_r = 2\pi r_o L \quad (4)$$

where A_r, r_o and L are surface area, radius and length of root.

Determination of I_{max} and K_m

The absorbed K obtained in the depletion curves per time unit (s), was divided by the root surface area to calculate the absorption of K in mmol cm^{-2} s^{-1}. The values of absorption of K were graphed with the solutions of K of different concentrations, and the curves were fitted to the kinetic equation of Michaelis-Menten. I_{max} and K_m were determined through the minimum squares method with the program KyPlot (Yoshioka, 2001).

Results and Discussion

Effect of time on potassium depletion

The depletion curves of the influx of K *vs* time were fitted to an exponential model, there were significant differences ($p \leq 0.001$) and a moderate to relatively strong relationship between K depletion and time (Table 1). When a nutrient is temporarily restricted, the absorption rate is faster; this increase is selective and only occurs for the restricted ion (Peterson and Kasimir-Klemedtsson, 1990). This occurs if there are no restrictive conditions in the metabolism, for example: the changes in temperature in the soil affect the respiration of the cell walls of the root and the hydrostatic pressure of the xylem becomes more negative as the transpiration rate increases (Nobel, 1991). The changes of sunlight have a direct or indirect effect on the metabolism of plants; therefore, the studies on absorption mechanisms are carried out in short periods of time, and both selectivity and affinity for the ions are characteristics of the absorption mechanism.

Cuadro 1. Medidas de tendencia central y dispersión en el agotamiento de potasio por plántulas de chile habanero (*Capsicum chinense* Jacq.) en soluciones con concentraciones de potasio durante 210 min.

Table 1. Central tendency and dispersion measures in potassium depletion by seedlings of habanero chilli (*Capsicum chinense* Jacq.) in solutions with concentrations of potassium during 210 min.

Resumen estadístico	Concentración de K en la solución (mM)			
	2	4	6	8
C_{max} (mM)[†]	1.80	3.54	5.40	6.70
C_{min} (mM)[¶]	1.47	2.79	4.19	6.62
Varianza	0.009	0.02	0.12	0.09
CM[§]	0.12	0.094	0.14	0.059
ε[Þ]	0.021	0.035	0.075	0.066
Modelo	$y=0.53e^{-0.001x}$	$y=1.22e^{-0.0009x}$	$y=1.68e^{-0.001x}$	$y=1.9e^{-0.0007x}$
Valor F	35.65[††]	64.26[††]	139.66[††]	186.51[††]
r	−0.79	−0.86	−0.93	−0.95
CV (%)[¤]	6.5	5.2	7.3	4.9

[†] Concentración inicial de K. [¶] concentración final de K. [§] cuadrado medio. [Þ] error estándar. [¤] coeficiente de variación. [††] ($p \leq 0.001$).

se vuelve más negativa al aumentar la tasa de transpiración (Nobel, 1991). Los cambios de la luz solar afectan directa o indirectamente el metabolismo de las plantas; por ello, los estudios sobre mecanismos de absorción se realizan en períodos cortos de tiempo, y tanto la selectividad como la afinidad por los iones son características del mecanismo de absorción.

La cantidad de K agotado en 210 min fue 0.3, 0.73, 1.1 y 0.95 mM en las soluciones 2, 4, 6 y 8 mM (Figura 1). Las diferencias en el agotamiento de K se debieron a la proporción de raíz presente en cada solución. La superficie de la raíz en contacto con las soluciones externas de 2, 4, 6 y 8 mM fue 274, 250, 295 y 178 cm^2. Si se considera la superficie de contacto, la cantidad total de K agotado por cm^2 de raíz mostró diferencias significativas ($p \leq 0.001$); la cantidad total agotada fue 1, 3, 4 y 5 μM cm^2 para las concentraciones 2, 4, 6 y 8 mM. Estos resultados muestran que la absorción de K aumenta con la concentración en la solución externa; sin embargo, como se verá más adelante, el aumento en la concentración no aumentó la velocidad de absorción. Las plántulas puestas en 0 mM de K mostraron liberación de K a la solución externa (Figura 1a); este es un fenómeno conocido como exflujo, en el que a través del proceso de difusión, el K pasa de la raíz a la solución (Engels *et al.*, 2000). Esto indica la demanda de una concentración mínima de K en la solución del suelo para que ocurra una absorción efectiva.

El tratamiento previo en las plantas y la concentración del ion en la solución externa de la cual se parte, fueron definitivos para cuantificar el agotamiento (%). Classen y Barber (1974) reportaron el agotamiento total de una solución de 190 μM K en 200 min en plántulas de maíz cuando éstas fueron mantenidas previamente en una solución de 0.5 mM. El agotamiento de 100 μM K en plantas de cebada puestas durante 0,

The amount of K depleted in 210 min was 0.3, 0.73, 1.1 and 0.95 mM in solutions 2, 4, 6 and 8 mM (Figure 1). The differences in the depletion of K were due to the proportion of root present in each solution. The root surface in contact with the external solutions of 2, 4, 6 and 8 mM was 274, 250, 295 and 178 cm^2. If the contact surface is considered, the total amount of K depleted per cm^2 of root showed significant differences ($p \leq 0.001$), the total depleted amount being 1, 3, 4 and 5 μM cm^2 for concentrations 2, 4, 6 and 8 mM. These results show that the absorption of K increases with the concentration in the external solution; however, as will be seen next, the increase in concentration did not increase the absorption rate. The seedlings placed in 0 mM of K showed release of K to the external solution (Figure 1a); this is a phenomenon known as efflux, in which through the process of diffusion, the K passes from the root to the solution (Engels *et al.*, 2000). This indicates the demand of a minimum concentration of K in the soil solution for an effective absorption to occur.

The previous treatment in the plants and the concentration of the ion in the external solution from which it comes, were definitive for quantifying (%) the depletion. Claassen and Barber (1974) reported the total depletion of a solution of 190 μM K in 200 min in maize seedlings when they were previously maintained in a solution of 0.5 mM evaluated. The depletion of 100 μM K in barley plants placed during 0, 1 and 4 d in absence of K was 100% at 300, 180 and 90 min (Drew *et al.*, 1984).

The low proportion of depleted K in habanero chilli in 210 min, was due to the fact that high concentrations of K were used. The reason to use these concentrations was to consider that the concentration of K in the Hoagland nutritive solution is 6mM K;

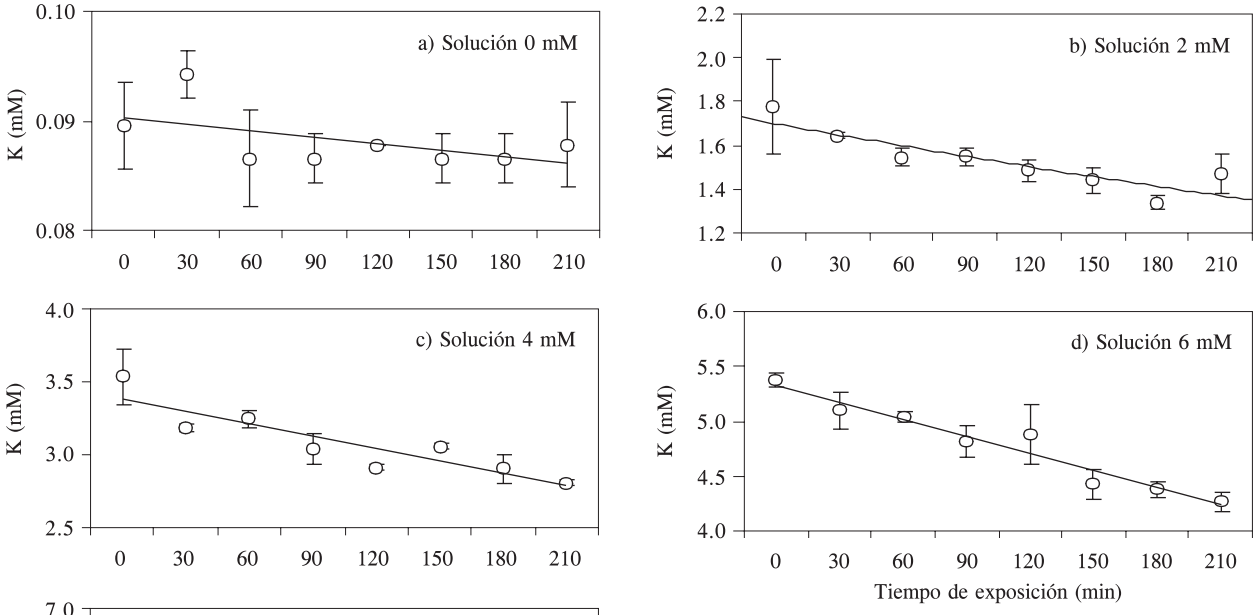

Figura 1. Agotamiento de K por plántulas de chile habanero (*Capsicum chinense* Jacq.), 45 d de edad, en soluciones con concentraciones de K.

Figure 1. Depletion of K by seedlings of habanero chilli (*Capsicum chinense* Jacq.), 45 d of age, in solutions with concentrations of K.

1 y 4 d en ausencia de K fue 100% a los 300, 180 y 90 min (Drew *et al*., 1984).

La baja proporción de K agotado en chile habanero en 210 min, se debió al uso de concentraciones altas de K. La razón para elegir estas concentraciones fue considerar que la concentración de K en la solución nutritiva de Hoagland es 6 mM K; a esta concentración junto con los demás elementos esenciales en las concentraciones propuestas por Hoagland, hay un crecimiento adecuado de las plantas (Salisbury y Ross, 1992). No obstante, las concentraciones de K en la solución del suelo disponible para la planta son menores a la utilizada en la solución de Hoagland; por ejemplo, Borges *et al*., (2005) evaluaron el K soluble de 16 suelos y reportaron concentraciones de 0.07 a 2.6 mM. Además, el paso del K de la fase sólida a la soluble del suelo depende del tipo de arcillas predominantes (Aguado-Lara *et al*., 2002) y de la capacidad de la fase sólida del suelo para mantener una concentración en solución conforme el K es removido (Tinker y Nye, 2000). Sin embargo, en estudios de nutrición de cultivos se utilizan concentraciones altas y bajas de K para evaluar la cinética de absorción (Maathuis y Sanders, 1996; Sheahan *et al*. 1993). Por ello en este estudio se eligió un intervalo de 0 a 8 mM de K.

at this concentration, along with the other essential elements in the concentrations proposed by Hoagland, there is an adequate growth of the plants (Salisbury and Ross, 1992). However, the concentrations of K in the soil solution available to the plant are smaller than that used in the Hoagland solution; for example, Borges *et al.* (2005) evaluated the soluble K of 16 soils and reported concentrations of 0.07 to 2.6 mM. Furthermore, the passage of K from the solid phase to the soluble phase of the soil depends on the type of predominant clays (Aguado-Lara *et al*., 2002) and on the capacity of the solid phase of the soil to maintain a concentration in solution as the K is removed (Tinker and Nye, 2000). However, in studies of crop nutrition, both high and low concentrations of K are used to evaluate the absorption kinetics (Maathuis and Sandersm 1996; Sheahan *et al*., 1993). Therefore, in this study an interval of 0 to 8 mM of K was chosen.

The time of K abstinence and the concentrations of solution used, are conditions that can occur in the soil solution when there are limitations in the diffusion of K prior to reaching the root surface (Tinker and Nye, 2000), or when there are prolonged periods between applications of fertilizers. Given that induced stress conditions modify the capacity of the roots to transport ions to the interior, these changes can be important for defining the frequency of incorporating K to the soil (Willigen *et al*., 2000).

El tiempo de abstinencia de K y las concentraciones de solución usadas, son condiciones que pueden ocurrir en la solución del suelo cuando se presentan limitaciones en la difusión de K antes de alcanzar la superficie de la raíz (Tinker y Nye, 2000), o cuando hay periodos prolongados entre dosificaciones de fertilizantes. Dado que situaciones de estrés inducido modifican la habilidad de las raíces para transportar iones al interior, estos cambios pueden ser importantes para definir frecuencia de incorporación de K al suelo (Willigen *et al.*, 2000).

Absorción de potasio en soluciones con diferente concentración

La cinética de absorción de K en las concentraciones estudiadas tuvo una respuesta positiva (Figura 2), aumentando la absorción con el tiempo. En los primeros 60 min la absorción de K no fue significativamente diferente entre concentraciones; después hubo diferencias significativas ($p \leq 0.001$). En la Figura 2 se observa que la absorción de K aumentó con la concentración de K en la solución, lo que coincide con lo señalado por Jensén *et al*. (1987).

En estudios de absorción es difícil definir las mejores concentraciones de K en solución para evaluar la cinética de absorción. Maathuis y Sanders (1996) señalan que en varias especies es posible observar la absorción de K a concentraciones menores a 1 μM, mientras que Sheahan *et al*. (1993) indican que en algunas especies la absorción de K desde la solución se observa a concentraciones de 50 a 100 mM.

El análisis químico de la solución de 0 mM K mostró que contenía 0.089±0.003 mM K como resultado de impurezas de materiales y agentes químicos utilizados; entonces, la concentración mínima de K presente en la solución debe ser superior a 0.089 mM para impedir la liberación de K a la solución externa, aunque en este momento el influjo (I) o absorción neta de K todavía no ocurre. Las demandas del chile habanero para la absorción de K son superiores a 3.5 mg L^{-1} (0.089 mM) K de la solución en contacto con la superficie radicular. Según Wild y Jones (1992), las demandas de concentración de la solución externa dependen de la tasa de crecimiento de las especies. Así, mientras las demandas del pasto ovillo (*Lolium multiflorum* Lam.) son menores a 0.05 mg L^{-1} K, en rábano forrajero son 4 mg L^{-1}.

Velocidad máxima de absorción y constante de Michaelis-Menten para la absorción de potasio

La velocidad máxima de absorción de K (I_{max}) en las soluciones con diferentes concentraciones de K no

Potassium absorption in solutions with different concentration

The kinetics of K absorption in the concentrations tested showed a positive response (Figure 2), increasing the absorption with time. In the first 60 min, the absorption of K was not significantly different among concentrations; afterwards there were significant differences ($p \leq 0.001$). In Figure 2, it is observed that the absorption of K increased with the concentration of K in the solution, which coincides with what was pointed out by Jensén *et al.* (1987).

In studies of absorption, it is difficult to define the best concentrations of K in solution to evaluate the absorption kinetic. Maathuis and Sanders (1996) indicate that in various species it is possible to observe the absorption of K at concentrations lower than 1 μM, whereas Sheahan *et al.* (1993) indicate that in some species the absorption of K from the solution is observed at concentrations of 50 to 100 mM.

The chemical analysis of the solution of 0 mM K showed that it contained 0.089±0.003 mM of K as a result of impurities of materials and chemical agents used; then, the minimum concentration of K present in the solution must be higher than 0.089 mM to impede the release of K to the external solution, although at this moment the influx (I) or net absorption of K has not yet occurred. The demands of habanero chilli for the absorption of K are higher than 3.5 mg L^{-1} (0.089 mM) K of the solution in contact with the root surface.

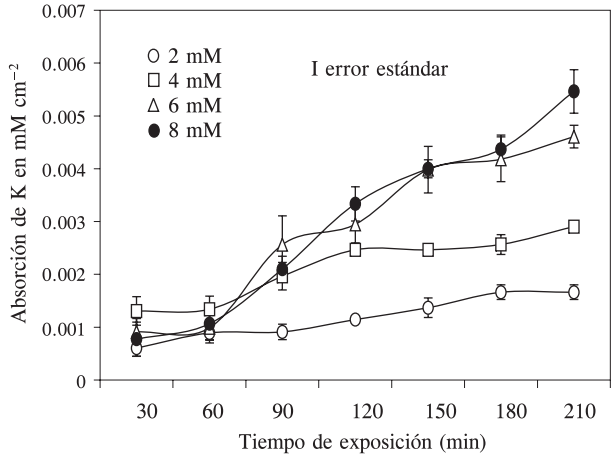

Figura 2. Cinética de absorción de K por unidad de área superficial de raíz de plantas de chile habanero (*Capsicum chinense* Jacq.), 45 d de edad, en soluciones con concentraciones de K.

Figure 2. Kinetic of absorption of K per unit of root surface area of habanero chilli plants (*Capsicum chinense* Jacq.), 45 d of age, in solutions with concentrations of K.

mostró diferencias significativas. Es decir, a concentraciones de 2 a 8 mM K se tiene una misma velocidad máxima de absorción de K (Cuadro 2).

Aun cuando I_{max} fue similar para las concentraciones evaluadas, el valor de K_m fue diferente para cada solución ($p \leq 0.001$). Sin embargo, las diferencias de K_m entre soluciones son mínimas (entre 6 y 12%) con un promedio de 1.17 mM. Glass (1976) señaló que cambios en I_{max} pueden deberse a una mayor producción de proteínas de transporte, pero cambios en K_m se pueden atribuir a cambios en la estructura de transporte, como cambios alostéricos (Rubio *et al.*, 2004), o por activación de genes que producen diferente tipo de proteína.

Hay dos tipos de mecanismos de absorción de K (Epstein, 1966): I, con una K_m baja, es decir con alta afinidad para los iones, y la saturación ocurre cuando la solución externa es menor a 1 mM; II con una K_m alta, es decir con baja afinidad y la saturación ocurre a concentraciones mayores de 1 mM. Ambos mecanismos se llevan a cabo en la membrana plasmática. Los resultados de K_m en chile habanero corresponden al mecanismo de baja afinidad debido a las concentraciones de K evaluadas (0-8 mM). No obstante, se observa que a menores concentraciones de la solución externa se tiene mayor afinidad hacia los iones, dado que K_m cambia de 1.27 a 1.11 mM. Este tipo de mecanismo se ha descrito en diferentes cultivos y se considera importante en el manejo de fertilizantes (Barber, 1984; Tinker y Nye, 2000).

Dado que los valores de I_{max} para las diferentes concentraciones de K no fueron estadísticamente diferentes (Cuadro 2), es posible usar un solo valor de I_{max}, 4.6E-04 μM cm^2 s^{-1}, que es el promedio de I_{max} de las diferentes concentraciones de K. Esto sugiere que una concentración de 18 mg L^{-1} K en la solución del suelo es lo que puede absorber 1 cm^2 de raíz de chile habanero por segundo. Por tanto, las raíces de chile habanero podrían alcanzar su máxima capacidad de absorción sólo en suelos que pueden mantener una alta concentración de K en la solución. Dado que la absorción de iones presenta características de cinética de saturación (Marschner, 1995), la concentración en la cual se obtiene I_{max} se relaciona con el hecho de que todos los sitios implicados en el transporte estén ocupados. En esos casos la velocidad de absorción adquiere un valor asintótico debido a la saturación de los transportadores (Barceló *et al.*, 1995). Estos resultados pueden ser útiles para prevenir pérdidas de K cuando se incorpora al suelo en concentraciones que pueden no ser usadas por la planta y lixiviadas antes de alcanzar la superficie de la raíz.

Valores de K_m entre 1.11 y 1.27 mM (Cuadro 2) indican que la absorción ocurre por el mecanismo de

According to Wild and Jones (1992), the demands of concentration of the external solution depend on the growth rate of the species. Thus, whereas the demands of rye grass (*Lolium multiflorum* Lam.) are less than 0.05 mg L^{-1} K, in forage radish they are 4 mg L^{-1}.

Maximum absorption rate and Michaelis-Menten constant for potassium absorption

The maximum absorption rate of K (I_{max}) in the solutions with different concentrations of K showed no significant differences. This means that at concentrations of 2 to 8 mM of K, the same maximum absorption rate of K is obtained (Table 2).

Even when I_{max} was similar for the concentrations evaluated, the value of K_m was different for each solution ($p \leq 0.001$). However, the differences of K_m among solutions are minimal (between 6 and 12%), the average being 1.17 mM. Glass (1976) pointed out that changes in I_{max}, may be due to a greater production of transport proteins, but for changes in K_m, they may be attributable to changes in the transport structure such as allosteric changes (Rubio *et al.*, 2004), or by activation of genes that produce a different type of protein.

There are to two types of K absorption mechanisms (Epstein, 1966): I, with a low K_m, that is, with high affinity for the ions, and the saturation occurs when the external solution is less than 1 mM; II with a high K_m, that is with low affinity and with saturation occurring at concentrations of over 1 mM. Both mechanisms are carried out in the plasmatic membrane. The results of K_m in habanero chilli correspond to the low affinity mechanism due to the concentrations of K evaluated (0-8 mM). However, it is observed that at lower concentrations of the external solution, there is

Cuadro 2. Velocidad máxima de absorción de K (I_{max}) y constante de Michelis-Menten (K_m) en plantas de chile habanero (*Capsicum chinense* Jacq.) 45 d de edad, en soluciones con concentraciones de K.

Table 2. Maximum absorption rate of K (I_{max}) and Michelis-Menten constant (K_m) in habanero chilli plants (*Capsicum chinense Jacq.*) 45 d of age, in solutions with concentrations of K.

Solución de K	K_m	I_{max}
	mM	μM cm^{-2} s^{-1}
2 mM	1.11 a	3.3×10^{-4} a
4 mM	1.14 b	5.1×10^{-4} a
6 mM	1.19 c	5.0×10^{-4} a
8 mM	1.27 d	4.8×10^{-4} a
C.V. (%)	5	24

Valores con diferente letra son estadísticamente diferentes ($p \leq 0.05$).

baja afinidad (mecanismo II). Existen evidencias de que K_m es afectado por factores ambientales y genéticos de la planta. Cuando los cultivos se establecen en el campo y en la solución del suelo hay concentraciones cercanas a su K_m, las plantas crecen a una tasa relativamente alta, si no hay otros factores limitantes (Bloom *et al.*, 1993).

Se han estudiado los mecanismos de absorción de nitrógeno, fósforo y elementos menores; Tinker y Nye (2000) citan resultados en trigo, maíz, soya y cebada. Se han realizado estudios de cinética de absorción de K en palmas nativas[3]; en diferentes especies leñosas (Kelly *et al.*, 2001); en gramíneas (Mmolawa y Or, 2000); en leguminosas (Roca-Jove y Vallejo-Calzada, 2000); pero no hemos encontrado trabajos sobre la cinética de absorción en especies hortícolas con raíces intactas, y éstos serían los primeros datos de K_m y de I_{max} para el cultivo de chile habanero.

Conclusiones

La absorción de K por unidad de superficie radical aumentó con la concentración de K de la solución externa. Sin embargo, la velocidad máxima de absorción no fue afectada por las concentraciones de las soluciones externas de K (2, 4, 6 y 8 mM).

El valor de K_m estuvo en función de la concentración de K en la solución externa, para un intervalo 1.11 a 1.27 mM; sin embargo, la I_{max} no cambió significativamente y el promedio fue 4.7E-04 μM cm^2 s^{-1}.

El valor de K_m indica un mecanismo de baja afinidad (mecanismo II), y al disminuir la concentración externa aumenta la sensibilidad para la toma de K.

Los valores de I_{max} y K_m pueden utilizarse para predecir la absorción de K durante el ciclo del cultivo de acuerdo con la concentración de K en la solución del suelo y al incremento del área superficial radicular en proporción al desarrollo de la planta.

Cuando la concentración externa de la solución en contacto con la raíz es 3.5 mg L^{-1} K se produce exflujo o liberación de K de la raíz hacia la solución. Por tanto, la toma de K podría ocurrir sólo en suelo con una concentración superior a 3.5 m L^{-1} en la solución.

Literatura Citada

Aguado-Lara G., J. Etchevers-Barra, y C. Hidalgo-Moreno. 2002. Dinámica del potasio en suelos agrícolas. Agrociencia 36: 11-21.

more affinity toward the ions, given that K_m changes from 1.27 to 1.11 mM. This type of mechanism has been described in different crops and is considered important in the management of fertilizers (Barber, 1984; Tinker and Nye, 2000).

Given that the values of I_{max} for the different concentrations of K were not statistically different (Table 2), it is possible to utilize only one value of I_{max}, 4.6E-04 μM cm^2 s^{-1}, which is the average of I_{max} of the different concentrations of K. This suggests that a concentration of 18 mg L^{-1} K in the soil solution is what 1 cm^2 of habanero chilli root can absorb per second. Therefore, the roots of habanero chilli can reach their maximum capacity of absorption only in soils that can maintain a high concentration of K in the solution. Given that ion absorption presents characteristics of saturation kinetics (Marschner, 1995), the concentration in which I_{max} is obtained is related to the fact that all of the sites implied in transport are occupied. In these cases, absorption rate acquires an asyntotic value due to the saturation of the transporters (Barceló *et al.*, 1995). These results can be useful for preventing losses of J when it is incorporated into the soil in concentrations that may not be used by the plant and lixiviated before reaching the root surface.

K_m values between 1.11 and 1.27 mM (Table 2) indicate that absorption occurs through the low affinity mechanism (mechanism II). There is evidence that K_m is affected by environmental and genetic factors of the plant. When the crops are established in the field and there are concentrations close to their K_m in the soil solution, the plants grow at a relatively high rate, providing there are no other limiting factors (Bloom *et al.*, 1993).

The absorption mechanisms of nitrogen, phosphorus and minor elements have been studied; Tinker and Nye (2000) cite results in wheat, maize, soybean and barley. Studies of absorption kinetics of K have been carried out in native palms[3]; in different woody species (Kelly *et al.*, 2001); in gramineous (Mmolawa and Or, 2000); in legumes (Roca-Jove and Vallejo-Calzado, 2000). We have not found works about the kinetics of absorption in horticultural species with intact roots, and these seem to be the first data of K_m and of I_{max} for habanero chilli crops.

Conclusions

The absorption of K per unit of root surface increased with the concentration of K of the external solution. However, the maximum rate of absorption

[3] Quintal T. F. 2003. Absorción diferencial de potasio por las raíces de las palmas nativas de Yucatán: *Thrinax radiata* y *Coccothrinax readii*. Tesis de Maestría. Centro de Investigación Científica de Yucatán. Mérida, Yucatán. México. 105 p.

Barber, S. A. 1984. Soil Nutrient Bioavailability. A Mechanistic Approach. J. Wiley & Sons. NY. USA. 397 p.

Barceló C., J., G. Nicolás R., B. Sabater G., y R. Sánchez T. 1995. Fisiología Vegetal. Ediciones Pirámide. Madrid, España. pp: 108-124.

Bloom, A. J., L. E. Jackson, and D. R. Smart. 1993. Root growth as a function of ammonium and nitrate in the root zone. Plant Cell Enviroment 16: 199-206.

Borges-Gómez L., A. Escamilla-Bencomo, M. Soria-Fregoso, y V. Casanova-Villareal. 2005. Potasio en suelos de Yucatán. Terralatinoamericana 23: 437-445.

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. 1999. Mecanismos de captación de nutrimentos en ecosistemas forestales: de cómo interpretar la fertilidad en el contexto de la conservación de recursos genéticos. *In*: Ecofisiología vegetal y conservación de recursos genéticos. Orellana, R., A. Escamilla, y A. Larqué (eds). Centro de Investigación Científica de Yucatán. Mérida, Yucatán. México. pp: 127-135.

Drew, M. C., L. R. Saker, S. A. Barber, and W. Jenkins. 1984. Changes in the kinetics of phosphate and potassium absorption in nutrient-deficient barley roots measured by solution-depletion technique. Planta 16: 490-499.

Engels, Ch., G. Neumann, T. S. Gahoonia, E. George, and M. Schenk. 2000. Assessing the ability of roots for nutrient acquisition. *In*: Root Methods. A Handbook. Smit, A. L., A. G. Bengough, C. Engels. M. Van Noordwijk, S. Pellerin, and S. C. Van de Geijn (eds). Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, Germany. pp: 403-459.

Epstein, E. 1966. Dual pattern of ion absorption by plant cells and by plants. Nature 212: 1324-1327.

Epstein, E., and C. E. Hagen. 1952. A kinetic study of absorption of alkali cations by barley roots. Plant Physiol. 27: 457-474.

Ewing, R. P., and T. C. Kaspar. 1995. Accurate perimeter and length measurement using edge chard algorithm. J. Computer Assist Microsc. 7: 91-100.

Glass, A. D. M. 1976. Regulation of potassium absorption in barley roots: an allosteric model. Plant Physiol. 58: 33-37.

Jensén, P., L. Erdei, and I. A. Moller. 1987. K^+ uptake in plant roots: Experimental approach and influx models. Physiologia Plantarum 70: 743-748.

Kelly, J. M., J. D. Scarbrough, and P. A. Mays. 2001. Harwood seedling root and nutrient parameters for a model of nutrient uptake. J. Environ. Qual. 30: 427-439.

Leigh, R., A. 2001. Potassium homeostasis and membrane transport. J. Plant Nutr. Soil Sci. 164: 193-198.

Maathuis, F. J., and D. Sanders. 1996. Mechanism of potassium by higher plant root. Physiolgia Plantarum 96: 158-168.

Marschner, H. 1995. Mineral Nutrition of Higher Plants (2nd ed.). Academic Press. NY. USA. pp: 18-30.

Mmolawa, K., and D. Or. 2000. Root zone solute dynamics under drip irrigation. A review. Plant and Soil 222: 163-190.

Nobel, P. S. 1991. Physicochemical and Environmental Plant Physiology. Academic Press. Inc. San Diego, California. USA. 635 p.

Peterson, S., and A. Kasimir-Klemedtsson. 1990. Influx and efflux of K^+ in sunflower roots after transfer between solutions with different K^+ concentrations. Physiologia Plantarum 79: 686-692.

was not affected by the concentrations of the external solutions of K (2, 4, 6 and 8 mM).

The value of K_m was a function of the concentration of K in the external solution, for an interval 1.11 to 1.27 mM; however, the I_{max} did not change significantly, and the average was 4.7E-04 μM cm^2 s^{-1}.

The value of K indicates a mechanism of low affinity (mechanism II), and as the external concentration decreases, sensitivity for K uptake is increased.

The values of I_{max} and K_m can be used to predict the absorption of K during the crop cycle according to the concentration of K in the soil solution and to the increase of the root surface area in proportion to the development of the plant.

When the external concentration of the solution in contact with the root is 3.5 mg L^{-1} K, efflux or release of K is produced from the root to the solution. Therefore, the uptake of K can occur only in soils that can maintain a concentration higher than 3.5 m L^{-1} in the soil solution.

—End of the English version—

Roca-Jove, M. C., and R. Vallejo-Calzada. 2000. Predicting radiocaesium root uptake based on potassium uptake parameters. A mechanistic approach. Plant and Soil 222: 35-49.

Rubio L., A. Rosado, A. Linares-Rueda, O. Borsani, M. J. García-Sánchez, V. Valpuesta, J. A. Fernández, and M. A. Botella. 2004. Regulation of K^+ transport in tomato roots by the TSS1 locus. Implications in salt tolerance. Plant Physiol. 134: 452-459.

Salisbury F., and C. W. Ross. 1992. Plant Physiology. 4th ed. Wadsworth Publishing. California. USA. 673 p.

Sheahan, J. J., L. Ribeiro-Neto, and M. R. Sussman. 1993. Cesium intensitive mutants of *Arabidopsis thaliana*. Plant J. 3: 647-656.

Soria F., M., J. Tún, A. Trejo, y R. Terán. 2002. Paquete tecnológico para la producción de chile habanero (*Capsicum chinense* J.). SEP. DGTA. ITA-2. Conkal, Yuc. México. 75 p.

Tinker, P. B., and P. H. Nye. 2000. Solute Movement in the Rhizosphere. Oxford University Press. NY. USA. 444 p.

Tun D. C. 2001. Características y tecnología de producción del chile habanero. SAGARPA. INIFAP-PRODUCE. Mérida, Yuc. México. 74 p.

Wild, A., and L. H. P. Jones. 1992. Potasio, sodio, calcio, magnesio y azufre. *In*: Condiciones del Suelo y Desarrollo de las Plantas según Russel. Mundi-Prensa. Madrid. España. pp: 783-818.

Willigen, P., N. E. Nielsen, N. Claassen, and A. M. Castrignamo. 2000. Modeling water and nutrient uptake. *In*: Root Methods. A Handbook. Smit, A. L., A. G. Bengough, C. Engels, M. van Noordwijk, S. Pellerin, and S. C. van de Geijn (eds). Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, Germany. pp: 509-544.

Yoshioka, K. 2001. KyPlot Software. V2.00 beta 14. 1997-2000c. [En línea] Disponible: http://www.ime.usp.br/~leo/free-i.html. Fecha de consulta, enero de 2003.