

Aspectos relevantes sobre la bioquímica y la fisiología del hierro en plantas

Relevant aspects of the biochemistry and physiology of iron in plant

JAIME MIGUEL ORTEGA-MALDONADO¹, DÁMARIS LEOPOLDINA OJEDA-BARRIOS^{1,2}, JAIME JAVIER MARTÍNEZ-TÉLLEZ¹, ADRIANA HERNÁNDEZ-RODRÍGUEZ¹, TERESITA DE JESÚS RUIZ-ANCHONDO¹, Y DALILA JACQUELINE ESCUDERO-ALMANZA¹

Recibido: Diciembre 13, 2012

Aceptado: Abril 30, 2013

Resumen

La presencia de suelos calcáreos provoca la deficiencia de Hierro (Fe) en las plantas, por consecuencia, se provoca un mal funcionamiento de la planta, ya que la fotosíntesis requiere del Fe para sintetizar los foto-elaborados; también, la deficiencia de Fe modifica la arquitectura física de la hoja y se observa un mesófilo con estructura irregular, provocando que la apertura de estomas no sea eficiente, evitando así la asimilación de CO₂ y una falta de aprovechamiento de la humedad absorbida por la planta. La deficiencia de Fe inducida es un gran problema que afecta el rendimiento y la calidad de diversos cultivos. Las plantas han evolucionado estrategias multifacéticas, como la actividad quelato reductasa, la extrusión de protones y proteínas especializadas de almacenamiento, a fin de movilizar el Fe del ambiente y distribuirlo a través de la planta. Varias cuestiones relativas a la homeostasis del Fe en las plantas son actualmente estudiadas intensamente debido a su papel fundamental en la productividad de las plantas. La activación de las reacciones de absorción del Fe requiere una adaptación general del metabolismo primario porque estas actividades necesitan el constante suministro de sustratos energéticos. En los suelos calcáreos puede haber suficiente Fe pero no está disponible para las raíces. El presente escrito pone a consideración aspectos relevantes sobre la bioquímica y fisiología de las plantas.

Palabras clave: deficiencia de fierro, adquisición de fierro, clorosis férrica, cloroplastos.

Abstract

The presence of calcareous soils cause iron (Fe) deficiency in plants, consequently malfunctioning of the plant is raised, since photosynthesis requires Fe to complete the process. Fe deficiency also modifies the physical architecture of the leaf, Fe deficiency also alters the physical architecture of the leaf and a mesophilic with irregular structure is observed, causing that the opening of the stomata not to be efficient, thus avoiding the absorption of CO₂ and a lack of assimilation of the moisture absorbed by the plant. Induced Iron deficiency is a major problem affecting the yield and quality of crops. Plants have evolved multifaceted strategies, as reductase activity, proton extrusion, and specialized storage proteins, to mobilize Fe from the environment and distribute it throughout the plant. Several issues related to Fe homeostasis in plants are currently intensively studied because of the role of Fe in plant productivity. Activation of Fe absorption reactions requires an overall adaption of primary metabolism because these activities need a constant supply of energy substrates supplied through photosynthesis.. Iron may be sufficient in calcareous soils but is not available to the roots. This paper discusses relevant aspects of the biochemistry and physiology of iron in plants.

Keywords: iron deficiency, iron acquisition, iron chlorosis, chloroplasts.

¹ Universidad Autónoma de Chihuahua. Facultad de Ciencias Agrotecnológicas. Ciudad Universitaria S/N Campus #1. Chihuahua, Chih., México, 31310. Tel. (614) 439-1844.

² Dirección electrónica del autor de correspondencia: dojeda@uach.mx.

Introducción

El hierro (Fe) es un elemento químico perteneciente a los elementos de transición. Es absorbido por las raíces como Fe^{+2} y Fe^{+3} (Álvarez *et al.*, 2006); cuando el Fe es deficiente, la producción de clorofila es reducida (Valeska, 2003), que resulta en los síntomas característicos de clorosis de estrés férrico (Halvin *et al.*, 2005). Comparado con otros cationes, la concentración de solución de Fe^{+3} es muy baja. El Fe es un componente estructural de moléculas de porfirina; citocromos, hemos, hematina, ferrocromo y lehemoglobina. Estas sustancias están involucradas en las reacciones de reducción - oxidación en respiración y fotosíntesis (Vigani, 2012).

La deficiencia de Fe altera la morfología y fisiología de las hojas, consistentes en una disminución del número de células por unidad de superficie y desorganización en la estructura del cloroplasto, sin afectar el crecimiento de las hojas. Cuando el estrés es severo, disminuye drásticamente la actividad fotosintética, se detiene la división en los meristemos y se inhibe la producción de primordios foliares en los ápices del brote y con ello el crecimiento foliar (Zavala *et al.*, 2011). De acuerdo a lo anteriormente expuesto, se considera relevante analizar algunos de los procesos bioquímicos y fisiológicos en los que interviene el Fe.

Propiedades químicas del Fe

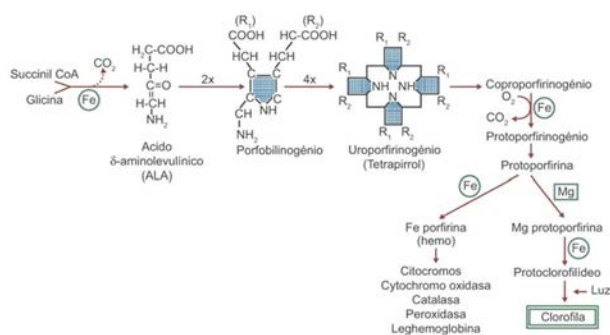
El hierro es un elemento químico de símbolo Fe, de número atómico 26 situado en el grupo 8, periodo 4 de la tabla periódica de los elementos; tiene una masa atómica de 55.6 unidades de masa atómica. Este metal de transición es el cuarto elemento más abundante en la corteza terrestre, representando un 5%; entre los metales, sólo el aluminio es más abundante.

El Fe se presenta en dos estados de oxidación: el Fe^{+3} ($\text{Ar}3d^5$) o férrico y el Fe^{+2} ($\text{Ar}3d^6$) o ferroso. En presencia de O_2 el Fe^{+2} es oxidado rápidamente a Fe^{+3} , el cual es poco soluble en agua y en donde precipita como óxidos de Fe. Por lo tanto, en nuestra atmósfera, rica en O_2 , la forma termodinámicamente más estable del Fe es también la de más difícil acceso para los organismos (Álvarez *et al.*, 2006).

Importancia fisiológica del Fe en plantas

De acuerdo con Abadía *et al.* (2002), el Fe es un elemento vital para el crecimiento y desarrollo de las plantas, ya que es esencial para el buen funcionamiento de múltiples procesos metabólicos y enzimáticos, tales como los relacionados con el transporte de oxígeno y electrones, la fijación de nitrógeno, síntesis del ADN, la biosíntesis de clorofila (Figura 1) y hormonas, además de su participación en la fotosíntesis y de ser constituyente de hemoproteínas (citocromos, catalasa y peroxidasa).

Figura 1. Biosíntesis de clorofila (Marschner, 2012).



Una de las razones principales de la importancia del Fe es su participación activa en la síntesis del material genético de las células, el denominado ADN, según explican los investigadores. En concreto, se sabe que una enzima esencial conocida como ribonucleótido reductasa (abreviadamente RNR) necesita Fe

para llevar a cabo su función, que consiste en la síntesis de los «ladrillos» que forman el ADN, los llamados dNTPs (Sanvisens *et al.*, 2011). Además, el Fe está implicado en diversos procesos enzimáticos (Figura 2).

Figura 2. Funciones del Fe en la planta (Álvarez *et al.*, 2006).



Absorción y disponibilidad del Fe

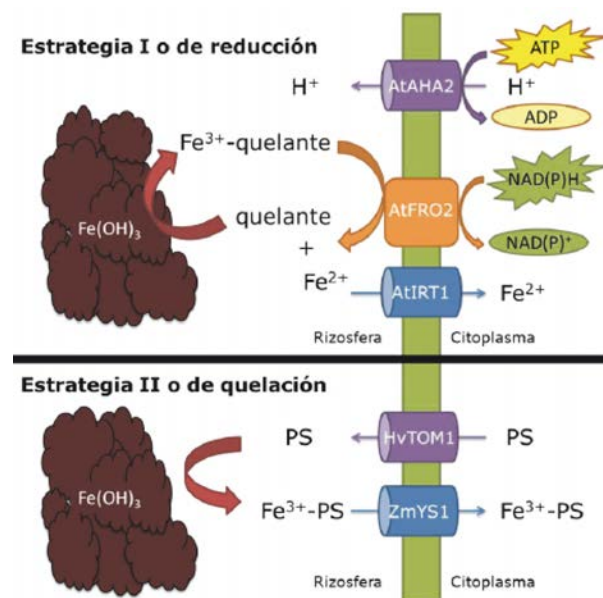
Comparado con otros cationes, la concentración de solución de Fe^{+3} es muy baja. En suelos bien drenados y oxidados, la solución de Fe^{+2} es menor que la de Fe^{+3} . El Fe^{+2} soluble se incrementa significativamente cuando el suelo se vuelve anegado. Sobre el nivel de pH normal del suelo, la solución total del Fe no es suficiente para satisfacer los requerimientos de Fe en la planta, incluso en suelos ácidos, donde las deficiencias de Fe ocurren con menos frecuencia que en suelos calcáreos y con pH alto (Halvin *et al.*, 2005).

La disponibilidad de Fe en las plantas es primeramente a través de fracciones minerales y orgánicas en suelos. Los minerales del Fe se disuelven para sostener los niveles de Fe en la solución en el suelo. La presencia de cationes como Ca^{+2} , Mg^{+2} , K^{+} y Na^{+} en suelos alcalinos y Al^{+3} en suelos ácidos, inhiben la absorción de Fe (Fernández *et al.*, 2008).

El Fe está presente en todos los suelos (Razeto y Valdés, 2006), sin embargo, el Fe disponible para las plantas es extremadamente bajo debido a la escasa solubilidad de los óxidos férricos (Fe^{+3}) en condiciones aeróbicas (Zavala *et al.*, 2011), lo que origina una disminución significativa del rendimiento y calidad de las cosechas (Fernández *et al.*, 2008).

Adquisición de Fe por la raíz. Las plantas se pueden clasificar en dos grandes grupos en función de su mecanismo de adquisición de Fe por la raíz. La estrategia I, o reductora, incorpora el Fe en forma de $\text{Fe}(\text{II})$, mientras que la estrategia II, o quelante, adquiere el Fe en forma de quelato de $\text{Fe}(\text{III})$ (Figura 3) (Abadía *et al.*, 2011).

Figura 3. Mecanismos de adquisición de Fe por la planta (Abadía *et al.*, 2011).



Las plantas pertenecientes a la estrategia I, dicotiledóneas y monocotiledoneas no gramíneas, necesitan reducir el Fe antes de su adquisición. El mecanismo de adquisición consta de al menos tres componentes principales: una reductasa férrica de membrana perteneciente a la familia FRO (Ferric Reductase Oxidase) (Robinson *et al.*, 1999), un transportador específico de Fe perteneciente a la familia ZIP (ZNT-IRT) como proteínas de transportadores de metales AtIRT1 (Eide *et al.*, 1996; Fox y Guerinot, 1998) y una H^{+} -ATPasa que disminuye el pH de la rizosfera (Santi y Schmidt, 2009).

Las plantas pertenecientes a la estrategia II son las gramíneas. Las raíces de estas plantas sintetizan y excretan compuestos de bajo peso molecular, llamados fitosideróforos

(PS), que son péptidos de aminoácidos no proteogénicos derivados del ácido mugineico. Estos fitosideróforos son excretados por transportes específicos (HvTOM1, transporter of mugineic acid family phytosiderophores 1) y debido a su alta afinidad por el Fe lo solubilizan de forma muy eficaz por quelación, produciendo complejos Fe (III)-fitosideróforo que son introducidos al interior de la raíz a través de un transportador específico situado en la membrana plasmática (ZmYS1; Yellow Stripe), sin que exista reducción previa (Von Wiren *et al.*, 1994; Curie *et al.*, 2001). Una vez dentro de la planta, se produce la liberación de Fe y el fitosideróforo se degrada o se excreta al exterior.

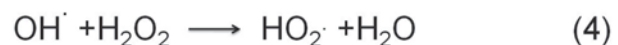
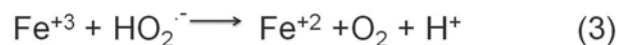
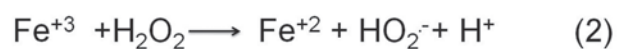
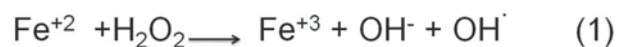
Bioquímica del Fe en la planta

El Fe es un componente estructural de moléculas de porfirina; citocromos, hemos, hematina, ferrocromo y lehemoglobina. Estas sustancias están involucradas en las reacciones de óxido-reducción implicadas en la respiración y en la fotosíntesis (Vigani, 2012). El 75% de células de Fe es asociado con los cloroplastos, y más de un 90% del Fe presente en las hojas se asocia con lipoproteínas de las membranas del cloroplasto y de la mitocondria (Zavala *et al.*, 2011).

Como regla, Fe (II) es tomado de forma preferente comparado con Fe (III), pero esto también depende en las especies de las plantas. En el transporte de larga distancia del xilema, existe un predominio de complejos de Fe (III). El Fe como elemento de transición es caracterizado por la facilidad relativa por el cual pueda cambiar su estado de oxidación. La alta afinidad del Fe por varias ligaduras, ácidos orgánicos o fosfato inorgánico hace poco probable que el Fe se encuentre en su estado iónico (Fe^{+3} o Fe^{+2}) durante su transporte dentro de la planta. Sin embargo, el Fe, al no estar unido y en solución, se presenta en forma catiónica (Fe^{+3} o Fe^{+2}) pudiendo participar en otro tipo de procesos como la reacción de Fenton (Figura 4) en la cual se cataliza el peróxido de hidrógeno con metales de transición, generalmente Fe, dando como resultado la generación de radicales altamente reactivos del oxhidrilo ($OH\cdot$), el radical

$OH\cdot$ es altamente oxidante, por lo cual se ha estudiado su participación en mecanismos biológicos de degradación no enzimáticos. En la reacción Fenton estos radicales son principalmente responsables por la peroxidación de ácidos grasos poliinsaturados de lípidos de membrana. El Fe debe estar incorporado a proteínas hemos y no hemos que permiten llevar a cabo de manera controlada las reacciones reversibles de oxidación-reducción. A continuación se muestran constituyentes que contienen Fe en los sistemas redox (Abadía *et al.*, 2011).

Figura 4. Reacción Fenton (Valko *et al.*, 2005).



Proteínas hemo. Las proteínas hemo, más conocidas son los citocromos, contienen un complejo hemo de hierro-porfirina como un grupo prostético. Los citocromos son constituyentes de los sistemas redox en los cloroplastos y en la mitocondria, y también son un componente en la cadena redox donde actúa la nitrato reductasa. Hay evidencia que pequeñas cantidades de leghemoglobina están también presentes en las raíces (Capece *et al.*, 2006).

La catalasa y las peroxidasas también pertenecen a las proteínas hemo, por lo que, en condiciones de deficiencia de Fe, la actividad de ambos tipos de enzimas declinan. Este es particularmente el caso de actividad catalasa en hojas, la actividad de esta enzima es, por lo tanto, un indicador del estatus nutricional de Fe en plantas. Por otro lado, la catalasa juega un papel importante en asociación con el superóxido dismutasa, así como en la fotorespiración y la vía del glicolato. Por otro lado, la peroxidasa ascorbato juega un importante papel en la detoxificación de H_2O_2 en los

cloroplastos. Las peroxididasas son particularmente abundantes en paredes celulares de la epidermis y requeridas para la biosíntesis de substratos (Apel *et al.*, 2004)

En raíces con deficiencia de Fe, la actividad de las peroxididasas y los compuestos fenólicos acumulados en la rizodermis, declinan. Los compuestos fenólicos se liberan a tasas más altas de las raíces con deficiencia de Fe comparadas con plantas con suficiencia de Fe (Apel *et al.*, 2004; Marschner *et al.*, 2012).

Proteínas fierro-sulfúricas. Las proteínas fierro-sulfúricas son aquellas que contienen Fe como un componente metálico del grupo prostético, en estas proteínas no hemos, el Fe es coordinado con el grupo tiol de la cisteína o con sulfuro inorgánico, o bien, con ambos. Dentro de las proteínas fierro-sulfúricas la más conocida es la ferredoxina, que actúa como un emisor de electrones en un gran número de procesos metabólicos. En hojas con deficiencia de Fe, el contenido de ferredoxina es disminuido en un grado similar al de la disminución del contenido de clorofila, y la caída en el nivel de ferredoxina es asociada con una actividad más baja de nitrato de reductasa (Kawano y Muto, 2000; Maldonado-Torres *et al.*, 2006).

La superóxido dismutasas desintoxica los radicales anión superóxido libres por la formación de H₂O₂ y pueden contener cobre (Cu), Zinc (Zn), Manganese (Mn) o hierro (Fe) como componentes metálicos. En cloroplastos FeSOD es la típica isoenzima de SOD, pero también se puede encontrar en la mitocondria y en las peroxisomas en el citoplasma (Kawano y Muto, 2000; Marschner *et al.*, 2012).

La aconitasa es otro ejemplo de proteína fierro-sulfúrica que cataliza la isomeración de citrato para el isocitrato en el ciclo de los ácidos tricarbónicos. En plantas con deficiencia de Fe se observa que la actividad de la aconitasa es baja y las reacciones en el ciclo de los ácidos tricarbónicos son perturbadas (Frishman y Hentze, 1996). En las raíces de plantas de tomate, la deficiencia de Fe causa un

incremento en el contenido de ácidos orgánicos, lo que se correlaciona estrechamente con una mejora de oscura fijación del CO₂ y la excreción neta del H⁺. Las relaciones causales entre la actividad inferior de la acotinasas y la acumulación de ácidos orgánicos en las raíces de plantas con deficiencia de Fe son aún una cuestión de controversia (Paredes y Espinoza, 2010).

La riboflavina también se acumula en gran parte de especies de plantas dicotiledóneas como consecuencia de las alteraciones en el metabolismo de las purinas debido a la discapacidad de la xantina oxidasa, otra enzima con grupos fierro-sulfúricos como grupo prostético (Hille, 2006).

Otras enzimas que requieren de Fe. Existe un número menor de enzimas caracterizadas en las cuales el Fe actúa, ya sea como componente metálico, en reacciones redox o como un elemento que une la enzima y al sustrato. Para la biosíntesis del etileno, la metionina es el principal precursor, catalizado por Fe (II). El etileno es bastante inferior en células deficientes de Fe. Las liposigenasas son enzimas que contienen un átomo de Fe por molécula, y catalizan la peroxidación de ácido linólico y linolénico. En las hojas de plantas con deficiencia de Fe, la actividad lipoxigenasa y contenido de clorofila son positiva y estrechamente correlacionadas, indicando la posibilidad de una asociación cerrada de la enzima con membranas tilacoidales (Hille, 2006).

Desarrollo de cloroplastos y fotosíntesis. Como regla, la deficiencia de Fe tiene menos efectos en el crecimiento de hojas, menor número de células por unidad de área, o un menor número de cloroplastos por célula y menor contenido de proteína por cloroplasto. Los sitios de síntesis de proteínas- disminuyen en las células de las hojas con deficiencia de Fe. En las membranas de los ticaloides hay alrededor de 20 átomos de Fe involucrados directamente en la cadena de transporte de electrones por cada unidad de FS (foto-sistema)

III y FS (foto-sistema) I (Terry y Abadia, 1986). Este alto requerimiento de Fe para la integridad estructural y funcional de las membranas tilacoidales, y del requerimiento adicional de Fe para la ferredoxina y la biosíntesis de clorofila, explican la alta sensibilidad de cloroplastos, en particular de los tilacoides, a la deficiencia de Fe. El reabastecimiento de Fe en hojas cloróticas aumenta la función de FS I. Los componentes individuales de FS I, P 700, citocromos, y proteínas aumentan de manera similar, indicando que el Fe se involucra en la regulación del desarrollo de FS I y ensamblando las sub-unidades en las membranas tilacoidales. Si la deficiencia de Fe llega a ser más severa, la actividad de FS II también disminuye drásticamente y es mucho más difícil de restaurar (Morales *et al.*, 1991). En contraste con la discapacidad de transporte de electrones fotosintéticos, la actividad respiratoria en hojas con deficiencia de Fe no es afectada, ya que la oxidación terminal por citocromo oxidasa en la mitocondria es catalizada por cobre y no por Fe.

En hojas con deficiencia de Fe, los contenidos de clorofila y de β -carotenos declinan al mismo nivel en donde ciertos xantófilos puedan incluso aumentar. Las hojas con deficiencia de Fe son caracterizadas por bajos contenidos de almidón y azúcares. Un factor adicional contribuyente al bajo contenido de carbohidratos es la regeneración retardada de ribulosa bifosfato. En las hojas de todas las especies de plantas el mayor síntoma de deficiencia de Fe es la inhibición del desarrollo de los cloroplastos. Sin embargo, para las raíces, los cambios morfológicos y fisiológicos provocados por la deficiencia Fe dependen de la especie de la planta. Tanto en dicotiledóneas como en monocotiledóneas, con la excepción de los pastos (especies gramináceas), la deficiencia de Fe es asociada con la inhibición de la elongación en la raíz, aumento en el diámetro de zonas apicales de raíces y formación abundante de pelo en la raíz (Römheld y Marchner, 1990). Por otro lado, las raíces proteiformes en dicotiledóneas son caracterizadas particularmente por su alta capacidad de reducir Fe (III) y excretar protones.

En especies gramíneas, estos cambios morfológicos y fisiológicos de deficiencia de Fe inducida están ausentes. En su lugar, las raíces liberan fitosideróforos (FS) como quelantes para Fe (III). La nicotianamina (NA) no es sólo un precursor de la biosíntesis de FS, sino también un fuerte quelante de Fe (III) (Fernández *et al.*, 2008; Marschner, 2012).

La absorción de la luz, el foto-sistema II, la eficiencia de carboxilación y la RuBisCO (ribulosa-1,5-bisfosfato carboxilasa oxigenasa) tienden a reducirse conforme a la deficiencia de Fe. Los resultados de menores tasas fotosintéticas de hojas gravemente fierrocloróticas resultan en aberturas inferiores de los estomas y, por lo tanto, en la tasa de transpiración. Sin embargo, la reducción en la tasa fotosintética es para superar la reducción concomitante de la tasa de transpiración, resultando en una reducida eficiencia del uso del agua en comparación con las hojas verdes (Fernández *et al.*, 2008).

Los citocromos que contienen Fe en los cloroplastos funcionan en los procesos de reducción fotosintética donde la ferredoxina, una proteína Fe-S, es un electrón aceptor. Las ferredoxinas son el primer compuesto estable de la cadena de transporte fotosintético. La reducción de O_2 al H_2O durante la respiración es también una función común de los compuestos férricos (Vigani, 2012). El Fe es un constituyente de la nitrogenasa, la enzima esencial para la fijación de N_2 por microorganismos de fijación de nitrógeno. El Fe puede también ser capaz de sustitución parcial por Mo involucrado en NO^3 -reductasa en soya (Halvin *et al.*, 2005).

Deficiencia de Fe

La deficiencia de Fe es por lo general observada en pH altos y suelos calcáreos en regiones áridas, pero también pueden ocurrir en suelos ácidos con bajas concentraciones de Fe total (Valko *et al.*, 2005). El pH de suelos calcáreos varía desde 7.3 a 8.5, coincidiendo con la mayor incidencia de deficiencia de Fe y más baja solubilidad de Fe en el suelo (Maldonado-Torres *et al.*, 2006).

Los suelos pesados en condiciones de alta humedad y de naturaleza calcárea, así como en climas frescos impiden la absorción de Fe por las plantas (Fernández *et al.*, 2009). La clorosis férrica se asocia principalmente con el crecimiento de plantas en alto pH, los suelos calcáreos y a la presencia de altas concentraciones de bicarbonato que pueden inhibir los mecanismos de captación de Fe (El-Jendoubi *et al.*, 2012).

La clorosis férrica es un problema que afecta a diferentes especies dentro de los frutales que se desarrollan en la zona central y norte del país, afectando directamente a los árboles de duraznos (Lee *et al.*, 1998). El área en que se presenta el problema corresponde a suelos de naturaleza calcárea en todo el perfil o en alguna profundidad del mismo (Yanguas *et al.*, 1997; Zavala *et al.*, 2011). Cuando el estrés es severo, disminuye drásticamente la actividad fotosintética, se detiene la división en los meristemos y se inhibe la producción de primordios foliares en los ápices del brote, y con ello el crecimiento foliar (Zavala *et al.*, 2011). A nivel estructural, se hace evidente la inadecuada formación de las membranas de los tilacoides. El descenso en la concentración de clorofila está asociado con la disminución de proteínas, ya que ambas se unen mediante un enlace no covalente para formar un complejo pigmento-proteínico que constituye la membrana de los tilacoides (Vigani, 2012). Se observó que en hojas hierro-cloróticas, el haz vascular parecía ser desorganizado y heterogéneo en tamaño y forma, por lo que es probable que la deficiencia de Fe también podría afectar a la hidráulica de la hoja (Fernández *et al.*, 2008).

El crecimiento de las plantas con baja disponibilidad de Fe tiene importancia económica, dado que disminuye de manera significativa el rendimiento y calidad de las cosechas (Fernández *et al.*, 2008), aunado a que las medidas correctivas que llevan a cabo los agricultores para prevenir o controlar la clorosis por deficiencia de Fe repercute en los costos de producción (Zavala *et al.*, 2011).

En diversas investigaciones relativas a parámetros fisiológicos en hojas hierro-deficientes, se menciona que aún es escasa la información referente a los cambios que ocurren tanto en la estructura interna como en la superficie de las hojas afectadas por estrés abiótico (El-Jendoubi *et al.*, 2012). Dichos cambios pueden ser típicos de cada especie de cultivo; en hojas deficientes en Fe en los cloroplastos, los tilacoides se apilan de manera desordenada, con escaso desarrollo del grana; además, se afecta el grosor de los parénquimas de empalizada y esponjoso por cambios en las dimensiones de las células (Eichert *et al.*, 2009). En hojas de pera y durazno hierro-deficientes, no se muestran cambios aparentes en cuanto al grosor, pero disminuyen el tamaño y el peso de materia fresca y el diámetro de los poros estomatales, sin afectar la densidad estomatal (Zavala *et al.*, 2011).

La escasa relación que existe entre la clorosis férrica y la concentración de Fe total en las hojas es un hecho comprobado en diversas especies frutales (Díaz *et al.*, 2009), al punto que muchos laboratorios de análisis foliar no incluyen este nutriente en los trabajos rutinarios de diagnóstico (Jiménez *et al.*, 2009). Los síntomas de deficiencia de Fe son fácilmente reconocibles en las hojas, pero el diagnóstico se puede realizar cuando la planta ya ha sufrido los efectos negativos de la carencia (Razeto y Valdez, 2006).

Por otra parte, el análisis de clorofila en las hojas se ha postulado como una herramienta de diagnóstico para la deficiencia de Fe, pero el nivel de clorofila también se afecta por otros elementos minerales, lo cual, en cierta medida, restringe su empleo (Neaman y Espinoza, 2012).

El problema con este nutriente ha llevado a postular al análisis de Fe activo o Fe soluble (Fe^{++}) en la hoja como un indicador del nivel de abastecimiento de Fe en la planta. Sin embargo, este análisis es complicado y con resultados variables, debido principalmente al hecho de emplear tejido fresco. No obstante, se encontró gran sensibilidad en el análisis de Fe activo para detectar diferencias de sintomatología carencial


de Fe en diversas especies frutales, por lo que se sugiere establecer análisis de flor y pedúnculo, ya que estos se pueden realizar al inicio de la temporada, pudiendo establecer una corrección antes de que se manifieste en verano (Valdés, 2004). Por otra parte, se encontró una alta relación entre la concentración de clorofila y la de Fe soluble en la hoja de duraznero (*Prunus persica* (L.) Batsch.), tanto en tejido fresco como en tejido seco (Razeto y Valdez, 2006).

Conclusiones

Las plantas han evolucionado estrategias multifacéticas, como la actividad quelato reductasa, la extrusión de protones, proteínas especializadas de almacenamiento, a fin de movilizar el Fe del ambiente y distribuirlo a través de la planta. Existen varias cuestiones relativas a la homeostasis del Fe en las plantas que son estudiadas, debido al papel fundamental en la productividad de las plantas. Después de revisar aspectos relevantes en la bioquímica y fisiología del Fe en las plantas, se puede concluir que el Fe es un elemento multifacético, ya que se puede encontrar en solución en forma iónica, estructuralmente se encuentra presente en diversas proteínas y participa como catalizador o activador en diversas reacciones enzimáticas, además de ser un catión divalente, lo cual lo hace participe en reacciones de REDOX. Por otro lado, regula el funcionamiento de múltiples procesos metabólicos relacionados con el transporte de oxígeno y electrones, la fijación de nitrógeno, síntesis del ADN y la biosíntesis de clorofila, entre otros, por lo cual en las plantas es vital para un óptimo crecimiento y desarrollo.

Literatura Citada

- ABADÍA, J., S. Vázquez, R. Rellán-Álvarez, H. El-Jendoubi, A. Abadía, A. Álvarez-Fernández, and A.F. López-Millán. 2011. Towards a knowledge-based correction of iron chlorosis. *Plant Physiology and Biochemistry* 49: 471-482
- ABADÍA, J., A. López, A. Rombolá, and A. Abadía. 2002. Organic acids and Fe deficiency: a review. *Plant Soil* 241: 75-86.
- ÁLVAREZ, A., S. García, and J. Lucena. 2006. Evaluations of synthetic iron (III)-Chelates (EDDHA/Fe³⁺, EDDHMA/Fe³⁺ and the novel EDDHSA/Fe³⁺) to correct iron chlorosis. *European Journal of Agronomy* 22: 119-130.
- APEL, K., and H. Hirt. 2004. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress and signal transduction. *Annual Review of Plant Biology* 55: 373-399.
- CAPECE, L., M.A. Martí, A. Crespo, F. Doctorovich, and D.A. Estrin. 2006. Heme Protein Oxygen affinity regulation exerted by proximal effects. *Journal of the American Chemical Society* 128: 12455-12461.
- CURIE, C., Z. Panaviene, C. Loulergue, S. L. Dellaporta, J. F. Briat, and E. L. Walker. 2001. Maize yellow stripel encodes a membrane protein directly involved in Fe (III) uptake. *Nature* 409: 346-349.
- DÍAZ, I., M. Campillo, M. Cantos, and J. Torrent. 2009. Iron deficiency symptoms in grapevine as affected by the iron oxide and carbonate contents of model substrates. *Plant and Soil* 322:293-302.
- EIDE, D., M. Broderius, J. Fett, and M. L. Guerinot. 1996. A novel iron-regulated metal transporter from plants identified by functional expression in yeast. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 93: 5624-5628.
- EICHERT, T., J. Peguero, E. Gil, A. Heredia, and V. Fernandez. 2009. Effects of iron chlorosis and iron resupply on leaf xylem architecture, water relations, gas exchange and stomatal performance of field-grown peach (*Prunus persica*). *Physiologia Plantarum* 138: 48-59.
- EL-JENDOUBI, H., E. Igartua, J. Abadía, and A. Abadía. 2012. Prognosis of iron chlorosis in pear (*Pyrus communis* L.) and peach (*Prunus persica* L. Batsch) trees using bud, flower and leaf mineral concentration. *Plant Soil* 354:121-139.
- FRISHMAN, D., and M.W. Hentze. 1996. Conservation of aconitase residues revealed by multiple sequence analysis. *European Journal of Biochemistry* 239: 197-200
- FERNÁNDEZ, V., I. Orera, J. Abadía, and A. Abadía. 2009. Foliar iron-fertilization of fruit trees: present knowledge and future perspective: a review. *Journal of Horticultural Science and Biotechnology* 84 (1):1-6.
- FERNÁNDEZ, V., T. Eichert, V. Del Río, G. López, J. Heredia, A. Abadía, A. Heredia, and J. Abadía. 2008. Leaf structural changes associated with iron deficiency chlorosis in field-grown pear and peach: Physiological implications. *Plant and Soil* 311:161-172.
- FOX, T.C., and M.L. Guerinot. 1998. Molecular biology of cation transport in plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 49: 669-696.
- HALVIN, J., S. Tisdale, J. Beaton, and W. Nelson. 2005. Soil Fertility and Fertilizers: An introduction to nutrient management. Pearson. Unit states of America. 56 p.
- HILLE, R. 2006. Structure and Function of Xanthine Oxidoreductase. *European Journal of Inorganic Chemistry* 10:1905-2095.
- JIMÉNEZ, S., F. Morales, A. Abadía, J. Abadía, M. Moreno, and Y. Gogorcena. 2009. Elemental 2-D mapping and changes in leaf iron and chlorophyll in response to iron re-supply in iron-deficient GF 677 peach-almond hybrid. *Plant and Soil* 315:93-106.
- KAWANO, T., and S. Muto. 2000. Mechanism of peroxidase actions for salicylic acid-induced generation of active oxygen species and an increase in cytosolic calcium in tobacco cell suspension culture. *Journal of Experimental Botany* 51: 685-693
- LEE, V., M. Beltrán, J. Lerma, and L. Licón. 1998. Aplicación de ácido sulfúrico en el riego corrige la clorosis férrica de los cultivos en suelos calcáreos. *Terra Latinoamericana* 16 (2): 149-161.
- MALDONADO-TORRES, R., J. Etcheverez-Barra, G. Alcántar-González, J. Rodríguez-Alcázar, and M.T. Colinas-León. 2006. Morphological changes in leaves of Mexican lime affected by iron chlorosis. *Journal of Plant Nutrition* 20: 615-628.
- MARSCHNER, 2012. Mineral Nutrition of Higher Plants. Elsevier Ltd. 645 p.
- MORALES, V. M., A. Backman, and M. Bagdasarian. 1991. A series of wide-host-range low-copy-number vectors that allow direct screening for recombinants. *Gene* 97: 39-47.
- NEAMAN, A., and G. Espinoza. 2012. Advances in diagnosis of iron deficiency in avocado. *Journal of Plant Nutrition* 33: 38-45.
- PAREDES-MENDOZA, M., y D. Espinosa-Victoria. 2010. Ácidos orgánicos producidos por rizobacterias que solubilizan fosfato: Una revisión crítica. *Terra Latinoamericana* 28 (1): 61-70.

- RAZETO, B., and G. Valdez. 2006. Análisis de Hierro soluble en tejidos para diagnosticar el déficit de Hierro en nectarino: Tissue soluble iron deficiency in nectarin. Universidad de Chile, Facultad de Ciencias Agronómicas; Agricultura Técnica, Santiago, Chile. 79-84 p.
- RÖMHELD, V., and H. Marschner. 1990. Genotypical differences among graminaceous species in release of phytosiderophores and uptake of iron phytosiderophores. *Plant and Soil* 123: 147-153.
- ROBINSON, N.J., C.M. Procter, E.L. Connolly, and M.L. Gueriot. 1999. A ferric-chelate reductase for iron uptake from soils. *Nature* 397: 694-697.
- SANTI, S., and W. Schmidt. 2009. Dissecting iron deficiency-induced proton extrusion in arabidopsis roots. *New Phytologist* 183: 1072-1084.
- SANVISENS, N., M.C. Bañó, M. Huang, and S. Puig. 2011. Regulation of ribonucleotide reductase in response to iron deficiency. *Molecular Cell* 44 (5): 759-69.
- TERRY, N., and J. Abadia. 1986. Function of iron in chloroplasts. *Journal of Plant Nutrition* 9: 609-646.
- VALDÉS, G. 2004. Diagnóstico de la clorosis férrica en duraznero mediante el análisis de hierro en distintos tejidos; Facultad de ciencias agronómicas; Escuela de Agronomía; Santiago, Chile. 109 p.
- VALESKA, J. 2003. «Clorosis Férrica» y su relación con el nivel de clorofila y Hierro en diferentes órganos en palto (*persea americana mill.*). Facultad de ciencias agronómicas; Escuela de agronomía; Santiago, Chile. 3-22p.
- VALKO, M., H. Morris, and M. Cronin. 2005. Metals, toxicity and oxidative stress. *Current Medicinal Chemistry* 12(10): 1161-1208.
- VIGANI, G. 2012. Discovering the role of mitochondria in the iron deficiency-induced metabolic responses of plants. *Journal of Plant Physiology* 169(1): 11-14.
- VON, W.N., S. Mori, H. Marschner, and V. Romheld. 1994. Iron inefficiency in maize mutant *ys1* (*Zea mays* L. cv Yellow-Stripe) is caused by defect in uptake of iron phytosiderophores. *Plant Physiology* 106: 71-77.
- YANGUAS, R., M. Campillo, and J. Torrent. 1997. Predicción de la incidencia de la clorosis férrica en melocotonero cultivado en suelos calcáreos; *Agroquímica*; Córdoba, España. 3-4 p.
- ZAVALA, F., R. Maldonado, M. Sandoval, M. Álvarez, M. Colinas, y P. Ramírez. 2011. Cambios morfológicos y fisiológicos en hojas de frijol tolerante y susceptible a deficiencia de hierro. *Terra Latinoamericana* 29(3): 161-172. 

Este artículo es citado así:

Ortega-Maldonado, J. M., D. L. Ojeda-Barríos, J. J. Martínez-Téllez, A. Hernández-Rodríguez, T. J. Ruiz-Anchondo, y D. J. Escudero-Almanza. 2014. Aspectos relevantes sobre la bioquímica y la fisiología del hierro en plantas. *Tecnociencia Chihuahua* 8(1): 30-38.

Resumen curricular del autor y coautores

JAIME MIGUEL ORTEGA MALDONADO. Egresado de la carrera de Ingeniero Fruticultor de la Facultad de Ciencias Agrotecnológicas-UACH. Actualmente es becario CONACYT para realizar estudios de Maestría en Ciencias de la Productividad Frutícola de la Facultad de Ciencias Agrotecnológicas en la Universidad Autónoma de Chihuahua.

DÁMARIS LEOPOLDINA OJEDA BARRIOS. Maestra-Investigadora de la Facultad de Ciencias Agrotecnológicas de la Universidad Autónoma de Chihuahua. Obtuvo su doctorado y maestría en la Universidad Autónoma Agraria "Antonio Narro", su licenciatura en la Universidad Autónoma de Chihuahua. Actualmente conduce investigaciones sobre desórdenes nutricionales en frutales caducifolios. Imparte los cursos de Nutrición Vegetal, Fisiología Vegetal y Anatomía Vegetal. Asesora de estudiantes de posgrado y licenciatura. Ha participado como ponente en congresos científicos nacionales e internacionales, y en publicaciones de artículos científicos y de divulgación como autora y coautora. Es responsable del área de Fisiología y Nutrición Vegetal con énfasis en Frutales Caducifolios en los cultivos de manzano y nogal pecanero, en el Laboratorio de Bioquímica Vegetal de la Facultad de Ciencias Agrotecnológicas-UACH.

JAIME JAVIER MARTÍNEZ TÉLLEZ. Profesor Investigador de la Facultad de Ciencias Agrotecnológicas de la Universidad Autónoma de Chihuahua. Los estudios de Licenciatura los llevó a cabo en la Universidad Autónoma de Chihuahua, la maestría y doctorado los realizó en la Universidad de Bordeaux II Francia. Es asesor de estudiantes de posgrado y licenciatura. Actualmente lleva a cabo proyectos de investigación en patología en diferentes cultivos, con énfasis en agricultura orgánica.

OFELIA ADRIANA HERNÁNDEZ RODRÍGUEZ. Maestra-Investigadora de la Facultad de Ciencias Agrotecnológicas de la Universidad Autónoma de Chihuahua (UACH). Cursó la licenciatura en la Facultad de Fruticultura de la UACH, otorgándosele en 1985 el título de Ingeniero Fruticultor. Realizó estudios de posgrado en la misma Facultad, obteniendo en el año de 1994 el grado de Maestro en Ciencias de la Productividad Frutícola. Posee el Doctorado in Philosophia, con Área mayor en Manejo de Recursos Naturales, grado conferido en 2008 por la Facultad de Zootecnia y Ecología de la UACH. Se desempeña como maestra de tiempo completo en la UACH desde 1986. Ha sido responsable de varios proyectos de investigación en proceso y concluidos a nivel licenciatura. Ha participado como ponente en congresos científicos nacionales e internacionales, y en publicaciones de artículos científicos y de divulgación como autora y coautora.

TERESITA DE JESÚS RUIZ ANCHONDO. Maestra-Investigadora de la Facultad de Ciencias Agrotecnológicas de la Universidad Autónoma de Chihuahua. Obtuvo su Doctorado en Ciencia de Materiales por el Centro de Investigación en Materiales Avanzados S. C. La maestría en Ciencias de la Productividad Frutícola en la Facultad de Ciencias Agrotecnológicas y la licenciatura en Ingeniería Química Industrial en la Facultad de Ciencias Químicas de la Universidad Autónoma de Chihuahua. Ha participado como ponente en congresos científicos nacionales e internacionales, y en publicaciones de artículos científicos y de divulgación como autora y coautora. Asesora de estudiantes de posgrado y licenciatura. Ha conducido y concluido proyectos de Investigación con financiamiento externo para transferencia de tecnología. Trabaja directamente con los sistemas Producto Durazno y Vid. Dirige el laboratorio de Biotecnología, especializado en el área de cultivo de tejidos de la Facultad de Ciencias Agrotecnológicas-UACH.

DALILA JAQUELINE ESCUDERO-ALMANZA. Egresada de la carrera de Químico Bacteriólogo Parasitólogo en la Facultad de Ciencias Químicas en 2009. Cursó sus estudios de posgrado en la Facultad de Ciencias Agrotecnológicas obteniendo el grado de Maestro en Ciencias de la Productividad Frutícola en el año 2011. Actualmente se desempeña como catedrática en la Facultad de Ingeniería en la UACH.