

An. Aula Dei 20(1-2):91-101.

Revisión actualizada del papel de los oligoelementos en plantas superiores. II. Cinc

por J. Val y E. Monge

Estación Experimental de Aula Dei, ZARAGOZA

Palabras clave: oligoelementos, plantas superiores, cinc.

ABSTRACT

Val, J. and Monge, E. 1989. The role of oligoelements in higher plants. An updated review. II. Zinc. An. Aula Dei. 20(1-2):91-101.

Despite the indisputably essential role of zinc in the biological processes of photosynthetic autotrophs, its participation as prosthetic group of several enzymes like: Alcohol dehydrogenase, superoxide dismutase and carbonic anhydrase; its role as activator of others: dehydrogenases, aldolases, isomerases, transphosphorylases and RNA and DNA polymerases; and also the zinc-induced negative effects over hydrocarbon metabolism and protein synthesis; the functional role of zinc in the processes above mentioned is still unknown. The aim of this work has been to carry out a deep review over the more recent related knowledge. Besides, at the view of recent results obtained by several authors relating the zinc-deficiency-induced effects to light intensity received by the plant (Zhang y Wu, 1989) and its catalytic role in the kinase system acting in the phosphorylation of photosystem 2 proteins (Markwell et al. 1983, Baber, 1986); a work hypothesis is proposed: zinc plays a key role in the processes of photoinhibition and energy distribution into the photosynthetic apparatus.

INTRODUCCION

Hace más de cien años que Raulin (1869-1870) descubrió el efecto favorable del cinc en el desarrollo vegetal. Posteriormente Mazé (1914-1915) y Lipman (1926) propusieron la esencialidad de este elemento en plantas superiores.

El cinc es el último elemento de la primera serie de transición y tiene completos todos sus orbitales. De igual forma que el calcio, al que precede en la serie, y el manganeso con un solo electrón en cada orbital, no hay energía de estabilización de cam-

po ligando; es decir, no puede ganarse energía de enlace al dividir los orbitales d en el campo ligando. Interacciona con la mayor parte de proteínas metálicas no específicas con un décimo de la fuerza con que lo hace el cobre. El radio iónico del Zn^{+2} (0.6 Å) es similar al del cobre (0.72 Å), pero tiene una densidad catiónica relativa más alta (27 frente a 62) y de esta forma mayor tendencia a existir en forma aniónica (Turk et al, 1968). En algunas metaloenzimas, el Zn^{+2} puede intercambiarse con Mg^{+2} o Mn^{+2} (Ochiai, 1977); y al igual que estos iones (excepto el Mn^{+2} en el PS2) no se conocen sistemas biológicos en los que cambie de estado de oxidación.

Por razones todavía desconocidas, las células vegetales necesitan complejos metaloenzimáticos estables, en los cuales la coordinación sea básicamente tetrahédrica. Debido a su pequeño tamaño y a que sus orbitales d están saturados, el cinc es el elemento que mejor puede formar complejos tetrahédricos, forma enlaces covalentes estables con nitrógeno y azufre, y no está sujeto a reacciones de oxido-reducción en sistemas biológicos.

El cinc en el suelo

El nivel de cinc en la solución del suelo es muy bajo, especialmente a valores altos de pH (Hodgson et al., 1966). Las plantas toman cinc de forma activa, es decir por vía metabólica (Moore, 1972), fundamentalmente en forma de catión divalente (Zn^{+2}); a pH alto es presumible que también lo asimilen en forma de catión monovalente ($ZnOH^+$), lo que hace descender su contenido en la planta, aunque no en el suelo (Lins y Cox, 1988). Concentraciones altas de otros cationes divalentes tales como el Ca^{2+} inhiben la toma de cinc.

La deficiencia de cinc provoca el aumento de exudación radicular de solutos orgánicos de bajo peso molecular. En este sentido, Zhang et al. (1989) han encontrado que las raíces de trigo deficientes en cinc, al igual que las deficientes en hierro, exudan a la rizosfera el fitosideróro ácido 2'-deoximugénico. Esto hace que se movilicen los nutrientes de la rizosfera (Marschner, 1986, Marschner et al., 1987), bien sea por quelación directa, o indirectamente por estimulación de la actividad microbiana (Cakmak y Marschner, 1988b).

Para profundizar acerca de la geoquímica del cinc, adsorción, transporte y asimilación pueden consultarse las revisiones de Thorne (1957), Dartigues (1964), Chapman (1966), Lindasy (1972), Lotti (1973) y Loué (1988).

Papel fisiológico del cinc en las células foliares

Se ha demostrado que el cinc es necesario para mantener la integridad de las membranas tanto en plantas (Welch et al., 1982, Cakmak y Marschner, 1988b) como en animales (Chvapil, 1973, Bettger y O'Dell, 1981). El modo de acción de este Zn^{+2} en membranas biológicas todavía no se conoce en profundidad, pero hay algunas evidencias que indican que el Zn^{+2} puede inhibir la generación de radicales de oxígeno como los superóxidos ($O_2^{\cdot-}$) y oxidrilos (OH^{\cdot}) (Willson, 1977, Girotti et al., 1985) que son potencialmente dañinos para las membranas biológicas (Fridovich, 1986).

El cinc es esencial para la función y/o estructura de numerosas enzimas como: distintas deshidrogenasas, aldolasas, fosfatasas, isomerasas, una transfosforilasa, y la aspartato transamilasa

(Vallee, 1977). Sin embargo, tras largo tiempo de exposición a niveles tóxicos de cinc, disminuye el crecimiento radicular en mayor medida que la producción de fotosintetizados (Ruano et al. 1988). El cinc puede separarse in vitro, del grupo protéico con relativa facilidad, pudiendo ser sustituido en su funcionalidad por iones Mg^{+2} , Ca^{+2} o Mn^{+2} . Esto hace que con frecuencia, no se sepa cuál es el elemento funcional in vivo, y que existan dudas sobre el carácter de metaloenzima, o de complejo metal-proteína de algunos enzimas que contienen Zn^{+2} (López-Gorjé y Chueca, 1986).

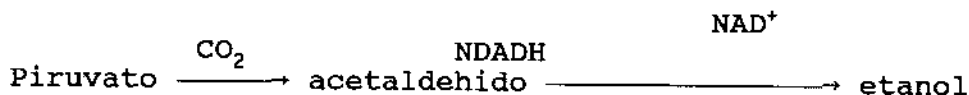
Según Vallee y Wacker (1976) solo hay tres enzimas vegetales en las que se ha demostrado inequívocamente el papel activador del cinc: alcohol deshidrogenasa, anhidrasa carbónica y superóxido dismutasa.

Este elemento actúa tanto como componente metálico de los enzimas, como cofactor funcional, estructural o regulador de un gran número de ellas. Por esta razón, los cambios metabólicos producidos por la deficiencia de cinc son bastante complejos, aunque alguno de ellos puede identificarse inequívocamente con esta deficiencia y pueden muy bien explicarse por las funciones del cinc en determinadas reacciones enzimáticas o en los distintos pasos de una ruta metabólica (Marschner, 1986).

Enzimas que contienen cinc

1) Alcohol deshidrogenasa.

Esta enzima cataliza la reducción de acetaldehído a etanol:



En plantas superiores bajo condiciones anaeróbicas, la formación de etanol tiene lugar en las zonas meristemáticas, tales como los ápices radiculares. Las plantas deficientes en cinc muestran un descenso en la actividad de la alcohol deshidrogenasa, pero no hay evidencias de que esto se deba a cambios metabólicos importantes (Marschner, 1986). Si bien algunos autores asocian los desórdenes metabólicos producidos por la deficiencia de cinc a descensos en las actividades de la alcohol deshidrogenasa y/o glutamato deshidrogenasa localizadas en las células radiculares (Moore y Patrick, 1988).

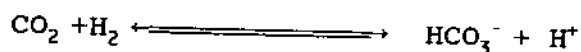
2) Superóxidosmutasa.

De acuerdo con Chvapil (1973), el Zn^{+2} restringe la peroxidación de ácidos grasos insaturados y así contribuye al mantenimiento de la integridad de las membranas interfiriendo con la oxidación del NADPH, también actúa como componente metálico de la isoenzima superóxido dismutasa (SOD) (Cakmak y Marschner, 1988), en la que el Zn está asociado con el Cu (Cu·Zn-SOD). En hojas de arroz se han encontrado cuatro isoenzimas Cu·Zn-SOD y dos Mn-SOD (Kanematsu Asada, 1989). En células de plantas superiores, la Cu·Zn-SOD es la más abundante de las SOD, mientras que la Mn-SOD y Fe-SOD constituyen solo una pequeña proporción de la actividad total SOD (Asada et al., 1980). En cotiledones de melón se han encontrado dos Cu·Zn-SOD con pesos moleculares de 39 y 32 kDa, la primera de estas enzimas se distribuye entre mitocondrias y citosol y la segunda se localiza principalmente en los glioxisomas (Sandalio y Del Rio, 1985). Esta localización subcelular de la SOD sugiere su

participación en el metabolismo de los microcuerpos (glioxisomas y peroxisomas), probablemente en procesos en los que interviene el oxígeno en alguna de sus formas (Sandalo y Del Rio, 1987). Si bien las funciones del cinc en esta enzima, todavía no están claras (Walker y Webb, 1981), la actividad de la Cu-Zn-SOD es mucho menor de lo normal en condiciones de deficiencia de cinc, si bien esta se restaura *in vitro* por la adición de cinc al medio de ensayo (Vaughan et al., 1982). No obstante, los resultados de Fridovich (1986), sugieren que al controlar la formación de radicales O_2^{\cdot} , las superóxido dismutasas juegan un importante papel en la protección de las biomembranas.

3) Anhidrasa carbónica (CA).

Cataliza la hidratación de CO_2 :



El equilibrio depende del pH de la solución y la acción catalítica de la anhidrasa carbónica (CA), es la que incrementa la tasa de equilibrio. La CA aislada de dicotiledóneas consiste en seis subunidades, tiene un peso molecular de 180000 y seis átomos de cinc por molécula (Sandman y Borger, 1983). La enzima se localiza en el citoplasma y en el cloroplasto. La función de la CA, particularmente la cloroplástica y su relación con la asimilación fotosintética de CO_2 no está todavía clara. De acuerdo con Edwards y Walker (1983), la CA tiene los siguientes efectos en los equilibrios de CO_2 en las células verdes: en plantas C_3 la deficiencia puede aumentar la actividad de Ca en el citosol de las células del mesófilo. Sin embargo, no es el HCO_3^- , sino el CO_2 el que se mueve rápida y libremente a través de la envoltura del cloroplasto, y el CA en el estroma puede de nuevo aumentar el reservorio de CO_2 , si bien el sustrato de RuBP carbo-xilasa, es el CO_2 en vez de HCO_3^- .

La falta de una relación directa entre la actividad CA y la asimilación fotosintética del CO_2 está demostrada por experimentos que implican variaciones en el suministro de cinc a las plantas. La actividad CA está estrechamente asociada al contenido foliar de cinc (Dell y Wilson, 1989, Márquez et al. 1990), pero la asimilación de CO_2 por unidad de área sólo está muy ligeramente afectada cuando la actividad CA es muy baja (Randall y Bouma, 1973). Bajo condiciones de deficiencia extrema de cinc no hay actividad CA, pero incluso cuando ésta es baja, se da el máximo de fotosíntesis neta. Así, parece que las plantas contienen normalmente un exceso considerable de CA, con lo que queda abierta la cuestión de si esta enzima tiene otra función aparte del almacenamiento de CO_2 (Marschner, 1986).

Activación enzimática

Varios tipos de enzimas necesitan cinc para ser activas: deshidrogenasas, aldolasas, isomerasas, transfosforilasas y RNA y DNA polimerasas. Por lo tanto, es lógico suponer que la deficiencia de cinc esté asociada con un desapareamiento del metabolismo de carbohidratos y síntesis de proteínas.

1) Metabolismo de carbohidratos.

El cambio más evidente en plantas bajo deficiencia de cinc es el descenso en la actividad de la CA (Shrotri et al., 1983). También declina rápidamente la actividad de la fructosa-1,6-

bifosfatasa, mientras que el resto de enzimas en que interviene están afectadas en menor extensión.

A pesar de la drástica reducción en la tasa de fotosíntesis, indicada por la actividad de la reacción de Hill, las hojas deficientes en cinc acumulan azúcares y almidón. Ahora bien, a las 24 horas de la restauración del suministro de cinc la actividad de la reacción de Hill es comparable a la de las hojas normalmente nutridas (Sharma et al, 1982).

Como conclusión puede apuntarse que la deficiencia de cinc induce cambios en el metabolismo de carbohidratos que no son responsables directos del retraso en crecimiento o en los síntomas visibles de la deficiencia (Marschner, 1986).

2) Síntesis de proteínas.

La tasa de síntesis de proteínas y el contenido protéico de las plantas deficientes en cinc está drásticamente reducido, pero no se altera la estiquiometría de proteínas, como se demuestra mediante análisis de electroforesis en gel de poliacrilamina (Obtat y Umehayashi, 1988). La acumulación de aminoácidos y amidas en estas plantas demuestra la importancia del cinc en la síntesis de proteínas, mucho mayor, a este nivel, que la de otros micronutrientes tales como manganeso y cobre que no dan lugar a una acumulación de estos precursores (Tabla 1., Possingham, 1957).

Tabla 1.- Efectos de las deficiencias de cinc, Mn, y Cu en el contenido de aminoácidos libres y amidas en plantas de tomate.

Parámetro	Deficiencia			
	Control	Cinc	Manganeso	Cobre
Peso seco (µg/planta)	213.6	66.0	69.4	75.8
Aminoácidos (µg/mg peso seco)	16.0	31.6	18.3	21.5
Amidas (µg/mg peso seco)	4.2	42.9	3.0	1.9

Basado en Possingham (1957)

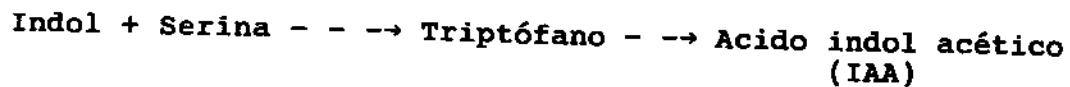
Se dan, al menos, tres mecanismos distintos que justifican el efecto adverso de la deficiencia de Zn en la síntesis y contenido de proteínas. A partir de estudios realizados en *Euglena* se ha establecido claramente que el cinc es un componente esencial de la RNA polimerasa. Esta contiene aproximadamente dos átomos de cinc por molécula, que si se retiran provocan la inactivación de la enzima (Falchuck et al, 1977). Además, el cinc es un constituyente de los ribosomas y es esencial para su integridad estructural. El contenido en cinc del RNA ribosómico en células de *Euglena* normalmente nutridas se encuentra en el rango de 650-1280, mientras que en células deficientes éste es de 300-380 µg/g de RNA. En ausencia

de cinc, se desintegran los ribosomas, pero su reconstitución tiene lugar tras el resuministro de cinc (Prask Procke, 1971).

La disminución del contenido proteico en plantas deficientes en cinc es también resultado del aumento en la tasa de degradación de RNA. Tasas altas de la actividad RNasa son una de las características típicas de la deficiencia de cinc (Sharma et al. 1982).

3) Síntesis de ácido indolacético y triptófano.

Existe un acuerdo generalizado de que el síntoma que mejor caracteriza la deficiencia de cinc es el "el enanismo, la hoja pequeña" y la disposición de las hojas en forma de "roseta". Estas manifestaciones están relacionadas con el metabolismo de las auxinas, y en especial del ácido Indol Acético (IAA). La forma de actuación no está aclarada, sin embargo, los niveles de auxina decrecen como paso previo a la aparición de los síntomas de deficiencia (Skoog, 1940). Por otra parte, las plantas deficientes en cinc con bajo contenido en asuxinas, responden favorablemente a la fertilización con este microelemento y aumentan el nivel de ácido indol acético en el tejido radicular (Salam y Subramanian, 1988). La mayor parte de la evidencia experimental apunta a que el cinc interviene en la síntesis de triptófano, precursor de la síntesis de auxina de acuerdo a al siguiente esquema:



Los niveles de triptófano en las hojas deficientes en cinc son muy bajos (Tsui, 1948) y en hojas de maiz deficientes en cinc pueden corregirse los síntomas, bien suministrando cinc o triptófano (Salami y Kenefick, 1970).

Síntomas visuales de la deficiencia de cinc.

Se da principalmente en árboles de hoja caduca. Los brotes jóvenes tienen entrenudos cortos, las hojas jóvenes se quedan pequeñas y se desarrolla clorosis intervenal. Debido a los entrenudos cortos, las hojas se disponen en forma de roseta. En ausencia de cinc no se forman los precursores de la auxina, responsable de la elongación. También pueden formarse rosetas en cultivos anuales; en estos casos aparece clorosis en la hojas viejas, jóvenes e intermedias, con coloración rojiza o parda y necrosis (Bussler, 1986). Las plantas en estado carencial de cinc manifiestan una marcada disminución del contenido en pigmentos. En determinados casos, y en función del genotipo, la deficiencia de cinc potencia la absorción de hierro por la planta (Brown, 1981).

Los resultados obtenidos por Hewitt y Needham (1983), Scaife et al. (1983) y Winsor et al. (1987), muestran que dependiendo de las especies, los síntomas de la deficiencia de cinc pueden variar, si bien en todos ellos se observan manifestaciones comunes. Así en **tomate**: el follaje es verde mate o amarillo-verdoso con un ligero tinte anaranjado. Zonas irregulares de puntos necróticos cerca de las bases de las hojas o en las hojas laterales. Los peciolos se curvan hacia abajo dando un perfil convexo muy pronunciado, con las hojas giradas hacia el envés. Las venas principales permanecen verdes, pero las intervenas se vuelven amarillas cerca de la nervadura central y el peciolo. En **judía**: el limbo intervenal está salpicado de motas amarillo-verdosas con amarillez

marginal de las hojas expandidas, se observan zonas irregulares de puntos necróticos y márgenes irregulares con las puntas curvadas hacia atrás. En **lechuga**: se afectan, en primer lugar, las hojas más viejas. Cuando crecen en solución hidrónica, las plantas deficientes son pequeñas y en forma de roseta, con grandes áreas necróticas apergaminadas y márgenes intervenales oscuros. En **espinaca**: Se aprecian grandes áreas perfectamente delineadas de tejido apergaminado hacia las puntas de las hojas que posteriormente se hace intervenal en las hojas viejas.

Estado actual y perspectivas

Parece ser que el Zn^{2+} estimula la actividad quinasa en el proceso de fosforilación de las proteínas del PS2 (Markwell et al, 1983, Barber, 1986). En este sentido, se ha encontrado una enorme influencia del cinc en plantas de tomate crecidas en deficiencia de este elemento. En condiciones normales de iluminación no se afectan: el crecimiento, desarrollo y metabolismo de clorofila, por el contrario bajo alta intensidad de luz disminuyeron todos estos factores (Zhang y Wu, 1989). Nuestro punto de vista es que estos resultados apoyan la hipótesis de la esencialidad del cinc en la acción de las kinasas. Al no poder distribuir el exceso de energía, las hojas deficientes en cinc, son muy susceptibles a la fotoinhibición lo que provoca la destrucción de la clorofila y consecuentemente el descenso en fotosíntesis y por lo tanto en el desarrollo de la planta.

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean reconocer la ayuda de Dña M^a Angeles Gracia y las facilidades prestadas por el personal de la Biblioteca de la Estación Experimental de Aula Dei.

RESUMEN

A pesar de la indiscutible esencialidad del cinc en los procesos biológicos de los autótrofos fotosintéticos y de haberse comprobado su participación estructural como grupo prostético de numerosas enzimas: alcohol deshidrogenasa, superóxidodismutasa y anhidrasa carbónica; su papel como activador de otras: deshidrogenasas, aldolasas, isomerasas, transfosforilasas y RNA y DNA polimerasas; y el efecto negativo de la deficiencia que se refleja en descensos en el metabolismo de carbohidratos y síntesis de proteínas; todavía no se conoce con precisión su papel funcional en la mayoría de los procesos anteriormente enumerados. En este artículo se realiza una revisión de los conocimientos más recientes relacionados con el tema. Asimismo, a la vista de los resultados obtenidos por varios autores que relacionan la intensidad de los efectos de la deficiencia de este elemento con la intensidad de luz recibida por la planta (Zhang y Wu, 1989) y del papel del cinc en la activación del sistema de quinasa que actúa en la fosforilación de proteínas del fotosistema 2 (Markwell et al. 1983, Barber, 1986); se propone, como hipótesis de trabajo que el cinc pueda jugar un papel esencial en el proceso de fotoinhibición y distribución de energía en el aparato fotosintético.

REFERENCIAS

- Asada, K., Kanematsu, S., Okada, S. y Hayawaka, T. (1980) Phylogenetic distribution of three types of superoxide dismutase in organisms and cell organelles. En: *Developments in Biochemistry*, Vol 11A. Chemical and Biochemical Aspects of Superoxide and Superoxide Dismutase (J.V. Banister y H.A.O. Hill, eds.). pp. 136-153. Elsevier/North Holland, New York.
- Barber, J. (1986) Regulation of energy transfer by cations and protein phosphorylation in relation to thylakoid membrane organisation. *Photosynthesis Research*. 10: 243-253.
- Bettger, W.J. y O'Dell, B.L. (1981) A critical physiological role of zinc in the structure and function of biomembranes. *Life Sciences*. 28: 1425-1438.
- Bussler, W. (1986) Microelementos en agricultura: deficiencia y exceso. En: *Problemática actual en el uso de los fertilizantes*. (Montañas, L. y Heras, L. Eds.). ITEA n. 6. Zaragoza. (Traducido del inglés por J. Val).
- Cakmak, I. y Marschner, H. (1988) Zinc-dependent changes in ESR signals, NADPH oxidase and plasma membrane permeability in cotton roots. *Physiologi Plantarum*. 73: 182-186.
- Cakmak, I. y Marschner, H. (1988) Increase in membrane permeability and exudation in roots of zinc deficient plants. *Journal of Plant Physiology*, 132: 356-361.
- Chapman, H.D. (1966) Diagnostic criteria for plants and soils. Riverside Division of Agricultural Sciences. University of California.
- Chvapil, M. (1973) New aspects in the biological role of zinc: a stabilizer of macromolecules membranes. *Life Sciences*. 13: 1041-1049.
- Dartigues, A. (1964) Les deficiences en zinc chez les végétaux et leurs causes. *Annales en Agronomie*. 15: 667-691.
- Dell, B. y Wilson, S.A. (1989) Zinc nutrition and leaf carbonic anhydrase activity of *Eucalyptus maculata* seedlings and *Trifolium subterraneum*. *Plant Science*. 113: 287-290.
- Edwards, G. y Walker, D. (1983) C3 y C4: Mechanisms, and cellular and environmental regulation, of photosynthesis. Blackwell, Oxford.
- Falchuk, K.H., Ulpino, L., Mazus, B. y Valee, B.L. (1977) *E. gracilis* RNA polymerase. I. A zinc metalloenzyme. *Biochemistry and Biophysics Research Communications*. 74: 1206-1212.
- Fridovich, I. (1986) Biological effects of the superoxide radical. *Archives Biochemistry and Biophysics*. 247: 1-11.
- Girotti, A.W., Thomas, J.P. y Jordan, J.E. (1985) Inhibitory effect of zinc(II) on free radical lipid peroxidation in erythrocyte membranes. *Journal of Free Radicals in Biological Medicine*. 1: 395-401.
- Hewitt, E.J. y Needham, P. (1983) Diagnosis of mineral disorders in plants. (Robinson, J.B.D. Ed.). Vol. 1. Her Majesty's Stationery Office. Londres.
- Hodgson, J.F., Lindsay, W.L. y Trierweiler, J.T. (1966) Micronutrient cation complexing in soil solution. II. Complexing of zinc and copper in displaced solution from calcareous soils. *Soil Science American Proceedings*. 30: 723-726.
- Kanematsu, S. y Asada, K. (1989) Copper zinc-superoxide dismutase in rice: occurrence of an active, monomeric enzyme and two

- types of isozyme in leaf and non-photosynthetic tissues. **Plant and Cell Physiology**. 30: 381-391.
- Lindsay, W.L. (1972) Zinc in soils and plant nutrition. **Advances in Agronomy**. 24: 147-186.
- Lins, I.D.G. y Cox, F.R. (1988) Effect of soil and clay content on the zinc soil test interpretation for corn. **Soil Science Society American Journal**. 52: 1681-1685.
- López-Gorgé, J. y Chueca, A. (1986) Papel biológico de los nutrientes en la planta. En: *Nutrición Vegetal. Algunos Aspectos químicos y biológicos.* (Lachica, M. y Gonzalez, C. eds.) pp. 1-43. Organización de las Naciones Unidas Para la Educación y la Cultura. Sevilla.
- Lotti, G. (1973) Lo zinco nel metabolismo vegetale. **Agrochimica**. 17: 141-180.
- Loué, A. (1988) Los microelementos en agricultura. Ediciones Mundi-Prensa. Madrid.
- Markwell, J.P., Baker, N.R. y Thornber, J.P. (1983) Evidence for multiple protein kinase activities in tobacco thylakoids. **Photobiochemistry and Photobiophysics**. 5: 201-207.
- Marschner, H. (1986) Mineral nutrition of higher plants. Academic Press. London.
- Marschner, H., Romheld, V., y Cakmak, I. (1987) Root-induced changes of nutrient availability in the rizosphere. **Journal of Plant Nutrition**. 10: 1175-1184.
- Márquez, L.A., Gómez, M. y Leal, A. (1989) Dinámica de la absorción del zinc en plantas de trigo duro y su relación con la actividad anhidrasa carbónica. En: *III Simposium Nacional sobre Nutrición Mineral de Plantas.* pp 67-73. Servei de Publicacions i Intercambi Científic de la UIB, Palma de Mallorca.
- Moore, D.P. (1972) Mechanisms of micronutrient uptake by plants. En: *Micronutrients in agriculture.* (J.J. Mortvedt, P.M. Giordano y W.L. Lindsay, eds.) pp. 171-198. Soil Science Society. Madison.
- Moore, P.A. y Patrick, W.H. (1988) Effect of zinc deficiency on alcohol dehydrogenase activity and nutrient uptake in rice. **Agronomical Journal**. 80: 882-885.
- Obtat, H. y Umabayashi, M. (1988) Effect of zinc deficiency on protein synthesis in cultured tobacco plant cells. **Soil Science and Plant Nutrition**. 34: 351-357.
- Ochiai, E.-L. (1977) *Bioinorganic Chemistry.* Allyn and Bacon. Boston.
- Possingham, J.V. (1957) The effect of mineral nutrition on the content of free amino acids and amides in tomato plants. I. A comparison of the effects of deficiencies of copper, zinc, manganese, iron, and molybdenum. **Australian Journal of Biological Sciences**. 10: 539-551.
- Prask, J.A. y Plocke, D.J. (1971) A role of zinc in the structural integrity of the cytoplasmic ribosomes of *Euglena gracilis*. **Plant Physiology**. 48:150-155.
- Randall, P.J. y Bouma, D. (1973) Zinc deficiency, carbonic anhydrase, and photosynthesis in leaves of spinach. **Plant Physiology**. 52:229-232.
- Ruano, A., Poschenrieder, C. y Barceló, J. (1988) Growth and biomass partitioning in zinc-toxic bush beans. **Journal of Plant Nutrition**. 11: 577-588.

- Salam, M.A. y Subramanian, S. (Indole-3-acetic acid concentration in roots and production of roots in rice due to application of zinc and granular insecticides. *Indian Journal of Plant Physiology*. 31: 209-212.
- Salami, A.U. y Kenefick, D.G. (1970) Stimulation of growth in zinc-deficient corn seedlings by the addition of tryptophan. *Crop Science*. 10:291-294.
- Sandalio, L.M. y Del Rio, L.A. (1985) Presence of superoxide dismutase activity in glyoxisomes from watermelon, *Citrullus vulgaris*, Superoxide Dismutase Chemistry Biological Medical Proceedings International Conference. 4th, (Rotillo, G. ed.) pp. 319-321. Elsevier, Amsterdam.
- Sandalio, L.M. y Del Rio, L.A. (1987) Localisation of superoxide dismutase in glyoxisomes from *Citrullus vulgaris*. Functional implications in cellular metabolism. *Journal of Plant Physiology*. 127:396-409.
- Sandmann, G. y Boger, P. (1983) The enzymatological function of heavy metal and their role in electron transfer processes of plants. In: *Encyclopedia of Plant Physiology, New Series*, (A. Lauchli y R.L. Bielecki, eds.) Vol 15, pp. 563-596. Springer-Verlag, Berlin.
- Scaife, A. y Turner, M. (1983) Diagnosis of mineral disorders in plants. *Vegetables* (Robinson, J.B.D. Ed.). Vol. 2. Her Majesty's Stationery Office. Londres.
- Sharma, B.D., Takkar, P.N. y Sadana, U.S. (1982) Evaluation of levels and methods of zinc application to rice in sodic soils. *Fertilizer Research*. 3:161-167.
- Shrotri, C.K., Mohanty, O., Rathore, V.C. y Tewari, M.N. (1983) Zinc deficiency limits the photosynthetic enzyme activation in *Zea mays* L. *Biochem. Physiol. Pflanz*. 178: 213-217.
- Skoog, F. (1940) Relationship between zinc and auxin in the growth of higher plants. *American Journal of Botany*. 27: 939-950.
- Thorne, W. (1957) Zinc deficiency and its control. *Advances in Agronomy*. 9: 31-
- Tsui, C. (1948) The role of zinc in auxin synthesis in the tomato plant. *American Journal of Botany*. 35:172-179.
- Turk, A., Meislich, H., Brescia, F. y Arents, J. (1968) *Introduction to Chemistry*. Academic Press, New York.
- Vallee, B.L., Wacker, W.E.C. (1976) En: *CRC Handbook of Biochemistry and Molecular Biology Proteins*. (G.D. Fasman, ed.) Vol 2, pp. 276-292.
- Vallee, B.L. (1977) En: *Biological aspects of inorganic chemistry*. (A.W. Adison, W.R. Cullen, D. Dolphin y B.R.
- Vaughan, D., DeKock, P. y Ord, B.G. (1982) The nature and localization of superoxide dismutase in fronds of *Lemma gibba* L. and the effect of copper and zinc deficiency on its activity. *Physiologia Plantarum*. 54:253-257.
- Walker, C.D. y Webb, J. (1981) Copper in plants, forms and behaviour. In: *Copper in Soils and Plants*. (J.F. Loneragan, A.D. Robson y R.D. Graham, eds.) pp. 189-212. Academic Press. London.
- Welch, R.M., Webb, M.J. y Loneragan, J.F. (1982) Zinc in membrane function and its role in phosphorous toxicity. En: *Proceedings of the 9th International Plant Nutrition Colloquium*. (A. Scaife, ed.) pp. 710-715. Commonwealth Agricultural Bureau

- Farnham Royal. Bucks.
- Willson, R.L. (1977) Iron, zinc, free radicals and oxygen in tissue disorders and cancer control. En: Iron metabolism, CIBA Foundation Symposium 51 (New Series) pp. 331-354. Excerpta Medica. Amsterdam.
- Winsor, G. y Adams, P. (1987) Diagnosis of mineral disorders in plants. Glasshouse Crops. (Robinson, J.B.D. Ed.) Vol. 3. Her Majesty's Stationery Office. Londres.
- Zhang, G. y Wu, Z. (1989) Relationship between light intensity and requirement for zinc in tomato leaves. *Journal of Plant Nutrition*. 12: 633-646.
- Zhang, F. Romheld, V. y Marschner, H. (1989) Effect of zinc deficiency in wheat on the release of zinc and iron mobilizing root exudates. *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde*. 152: 205-210.