

EL BALANCE DE SODIO Y POTASIO EN PLANTAS: LA DOSIS HACE EL VENENO *THE SODIUM AND POTASSIUM BALANCE IN PLANTS: THE DOSE MAKES THE POISON*

por JOSÉ MANUEL PARDO

INSTITUTO DE BIOQUÍMICA VEGETAL Y FOTOSÍNTESIS, CIC CARTUJA, CSIC-UNIVERSIDAD DE SEVILLA, SEVILLA.

Palabras clave: Sodio, potasio, salinidad, nutrición, plantas.

Keywords: sodium, potassium, salinity, nutrition, plants.

Resumen: Aunque los elementos sodio (Na) y potasio (K) tienen una abundancia muy similar en la corteza terrestre, todos los organismos prefieren acumular K en sus células evitando altos niveles de Na. En las plantas, la intoxicación por un exceso de Na es el principal componente deletéreo de la salinidad. Para defenderse cuentan con un entramado de transportadores iónicos entre los que destaca por su importancia funcional la ruta SOS (*Salt-Overly Sensitive*) que promueve la expulsión del Na radicular al medio o su vertido al xilema para un adecuado reparto de Na con la parte aérea y su dilución por crecimiento. Por su parte, la toma de K requiere un sistema complejo y redundante de transportadores iónicos que permite una correcta nutrición en condiciones de disponibilidad de K muy variadas, llegando a capturar todo el K disponible en el medio. Sin embargo, esta avidez por el K puede llevarles a la intoxicación cuando se desacopla la toma de K de la distribución entre tejidos y su acumulación en vacuolas. Además, en condiciones de déficit de K muchas plantas optan por acumular Na activamente para sustituir al K en sus funciones osmorreguladoras. Así la distinción entre nutriente y tóxico se desdibuja y recuerda el enunciado de Paracelso de que “*La dosis hace al veneno*”.

Abstract: Although sodium (Na) and potassium (K) have similar abundances in the Earth's crust, all living organisms preferentially accumulate K within their cells while avoiding high levels of Na. In plants, Na toxicity is the main harmful effect of salinity. To counteract this, plants possess a network of ion transporters, among which the SOS (*Salt Overly Sensitive*) pathway stands out for its functional importance. This pathway promotes Na extrusion from root cells into the medium or its loading into the xylem, allowing proper Na distribution to the shoots and dilution through growth. Potassium uptake, on the other hand, relies on a complex and redundant system of ion transporters that ensures adequate nutrition under widely varying K availability, often capturing all available K from the medium. However, this strong affinity for K can lead to toxicity when uptake becomes uncoupled from its tissue distribution or vacuolar storage. Furthermore, under K deficiency, many plants actively accumulate Na to substitute for K in osmoregulatory functions. Thus, the distinction between nutrient and toxin becomes blurred, recalling Paracelsus's principle that “*the dose makes the poison*”.

El potasio (K) es un macronutriente esencial para plantas por su papel en la activación de enzimas, la regulación del potencial eléctrico de las membranas, el control del pH celular y la generación de turgencia para la expansión celular y los movimientos estomáticos (1). Mientras que la concentración de K en la solución del suelo puede variar ampliamente, las células vegetales consiguen mantener una concentración relativamente constante en su citoplasma (80-100 mM), además de acumular grandes cantidades de K en sus vacuolas por encima de los requerimientos puramente nutricionales. Para ello, cuentan con un amplísimo repertorio de sistemas parcialmente redundantes que incluyen (i) canales iónicos selectivos que responden al potencial eléctrico de las membranas y/o a cambios en los niveles de calcio y de especies reactivas de oxígeno (ROS) y nitrógeno (RNS), y (ii) simportadores y antiportadores que acoplan el transporte de K a la entrada o salida de protones en función de la dirección del gradiente electroquímico

de ambos (Figura 1) (1, 2). Algunos de estos sistemas tienen una afinidad muy alta por su sustrato (e.g. HAK5), llegando a consumir todo el K presente en el suelo. Aunque la respuesta de las plantas al déficit de K está bien documentada en sus aspectos fisiológicos y transcripcionales, los mecanismos reguladores subyacentes a esa respuesta son bastante desconocidos (1, 2). No se sabe cómo las plantas perciben el déficit de K para reajustar la toma desde el suelo y satisfacer sus necesidades nutricionales. Este es un aspecto crítico en la agricultura moderna, que es muy dependiente de la fertilización mineral pero que también debe evolucionar hacia una práctica más respetuosa con el medio ambiente. Otro aspecto fundamental en la nutrición de K es su acumulación en vacuolas, lo que sirve para facilitar el ajuste osmótico y crear turgencia contra las paredes celulares para sostener la elongación celular o permitir el movimiento de los estomas (3, 4).

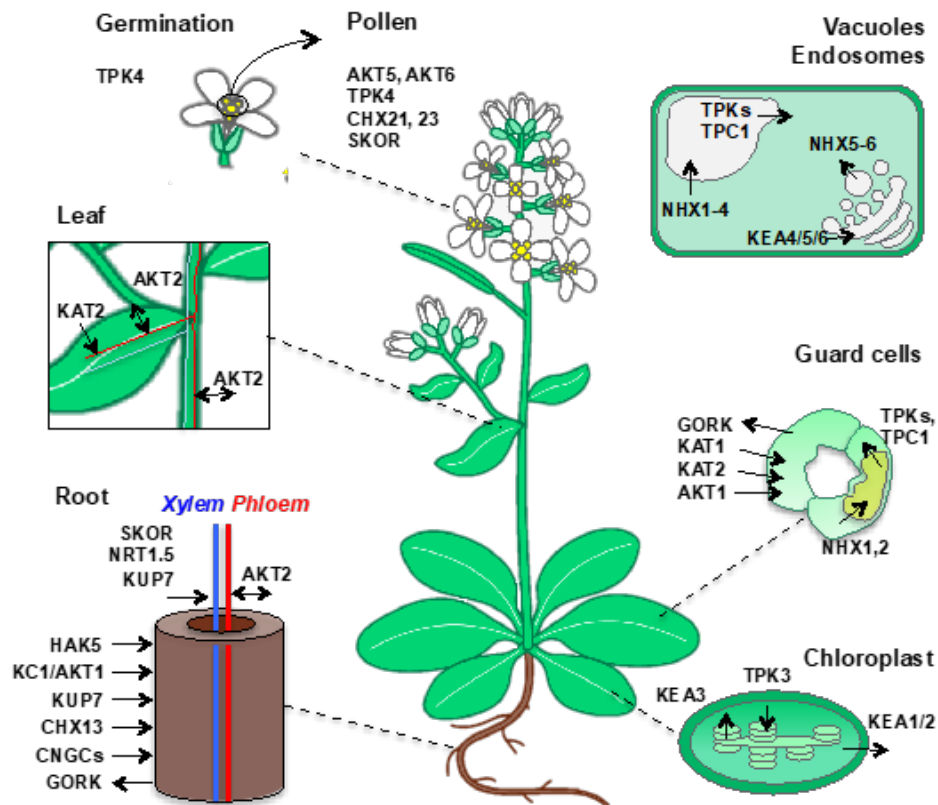


Figura 1. Multiplicidad de proteínas transportadoras de K^+ en *Arabidopsis thaliana*. El esquema muestra la localización principal y dirección del flujo de K que median las proteínas transportadoras caracterizadas hasta la fecha en la planta modelo *Arabidopsis thaliana*.

Al contrario de lo que ocurre con el K, la mayoría de las plantas evitan la toma de sodio (Na). Son plantas glicofitas (amantes del agua dulce y sensibles a concentraciones moderadas de sales). La intoxicación por un exceso de Na citosólico es el principal componente deletéreo de la salinidad (5). Por ello, la llamada la ruta SOS (*Salt Overtly Sensitive*) está presente en todas las especies vegetales analizadas. Los componentes principales de esta ruta son la proteína SOS1 transportadora de sodio que se localiza mayoritariamente en la membrana plasmática, una o más proteínas kinasas (familia CIPK) que fosforilan y activan a SOS1, y una o más proteínas unidoras de calcio (familia CBL) que activan y reclutan a las

CIPKs (Figura 2). El sistema SOS es responsable tanto de la expulsión de Na por la raíces como de la carga de Na en el xilema para su reparto con la parte aérea de la planta y su dilución por crecimiento (6). La segunda línea de defensa frente a un estrés sódico está constituida por sistemas de transporte, cuya identidad está todavía en discusión, que promueven la acumulación de Na en las grandes vacuolas de las células vegetales, evitando así la intoxicación de la maquinaria citosólica mientras se contribuye a un mejor ajuste osmótico a un medio salinizado. El Na se acumula preferentemente en tejidos y hojas senescentes, que una vez desprendidas contribuyen a la descarga del sodio acumulado.

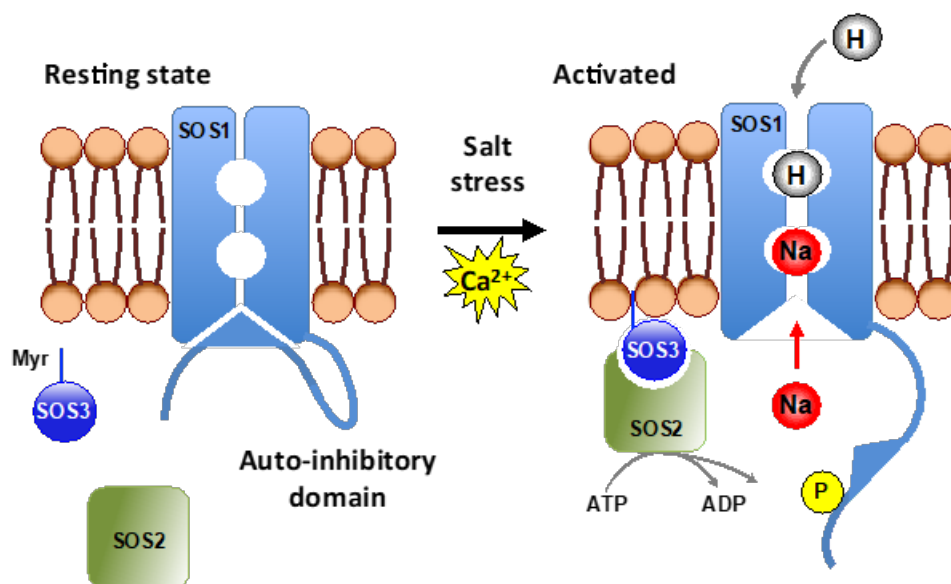


Figura 2. Principales componentes de la ruta SOS en *Arabidopsis thaliana*. La proteína SOS1 es un intercambiador sodio/protón en la membrana plasmática que en condiciones de reposo está autoinhibida por un dominio C-terminal de la proteína. En una situación de estrés salino se produce una señal de calcio que es percibida por la proteína SOS3/CBL4 que a su vez se une y activa a la proteína quinasa SOS2/CIPK24. El complejo SOS2/SOS3 se recluta a la membrana plasmática por la miristoilación N-terminal de SOS3 para fosforilar el extremo C-terminal de SOS1 y anular la acción del dominio autoinhibidor.

Como es habitual en biología, el modelo simplista “K bueno, Na malo” no recoge la diversidad dinámica y plasticidad de la fisiología vegetal. Ante un déficit crónico de K, muchas plantas, especialmente los cereales, optan por la toma activa de Na a través de proteínas de la familia HKT (7). Este Na es acumulado en las vacuolas donde sustituye al K en sus funciones osmóticas, que es entonces “liberado” para cumplir sus funciones más críticas y específicas en el citosol (5). Por otro lado, la extrema avidez de las plantas por el K puede llevarles a la intoxicación cuando se desacopla la toma de K de la distribución entre tejidos y su acumulación en vacuolas (3). Como decía Paracelso: “*La dosis hace al veneno*”.

Sobre el autor

José Manuel Pardo es Profesor de Investigación en el IBFV, un centro mixto del CSIC y la Universidad de Sevilla. También ha sido investigador en el *European Molecular Biology Laboratory* (EMBL) en Heidelberg (Alemania), el Instituto de Recursos Naturales y Agrobiología (CSIC, Sevilla), *Center for Plant Environmental Stress Physiology* en *Purdue University* (EE.UU.) y *Center for Plant Stress Genomics* en KAUST (Arabia Saudí).

Referencias

1. Ragel P, Raddatz N, Leidi EO, Quintero FJ, & Pardo JM (2019) Regulation of K⁺ Nutrition in Plants. *Front Plant Sci* 10:281.
2. Podar D & Maathuis FJM (2022) Primary nutrient sensors in plants. *iScience* 25(4):104029.
3. Barragan V, et al. (2012) Ion Exchangers NHX1 and NHX2 Mediate Active Potassium Uptake into Vacuoles to Regulate Cell Turgor and Stomatal Function in *Arabidopsis*. *The Plant cell* 24:1127-1142.
4. Andrés Z, et al. (2014) Control of vacuolar dynamics and regulation of stomatal aperture by tonoplast potassium uptake. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 111(17):E1806-E1814.
5. Raddatz N, Morales de Los Rios L, Lindahl M, Quintero FJ, & Pardo JM (2020) Coordinated Transport of Nitrate, Potassium, and Sodium. *Front Plant Sci* 11:247.
6. El Mahi H, et al. (2019) A Critical Role of Sodium Flux via the Plasma Membrane Na(+)/H(+) Exchanger SOS1 in the Salt Tolerance of Rice. *Plant physiology* 180(2):1046-1065.
7. Riedelsberger J, et al. (2021) Plant HKT Channels: An Updated View on Structure, Function and Gene Regulation. *Int J Mol Sci* 22(4).