

Desempeño funcional del boro en las plantas

Functional performance of boron in plants

Auristela del Carmen MALAVÉ ACUÑA¹ y Pablo Eligio CARRERO MOLINA²

¹Postgrado en Agricultura Tropical, *Campus* Juanico, Universidad de Oriente. Núcleo de Monagas, Maturín-Estado Monagas, 6201. Venezuela e ²Instituto Venezolano Andino de Investigaciones Químicas (IVAIQUIM). Departamento de Química, Universidad de Los Andes, Mérida 5101-A. Venezuela.
Emails: auris@ula.ve y pcarrero@ula.ve ✉ Autor para correspondencia

Recibido: 05/11/2007 Fin de primer arbitraje: 04/12/2007 Primera revisión recibida: 12/12/2007
Fin de segundo arbitraje: 19/12/2007 Segunda revisión recibida: 23/12/2007 Aceptado: 26/12/2007

RESUMEN

A pesar de que hace nueve décadas desde que se demostró la esencialidad del boro (B) para el normal crecimiento de las plantas, hasta ahora su rol bioquímico aún no está bien definido. El B es un importante micronutriente con un difícil manejo debido a que su movilidad en el floema varía marcadamente entre las especies vegetales con síntomas de deficiencia y toxicidad en un rango bastante estrecho. Durante los últimos años numerosas investigaciones han contribuido a mejorar la comprensión acerca del rol del B en las plantas. Las recientes revisiones proponen que este elemento está involucrado en tres procesos principales que incluyen: preservación de la estructura de la pared celular, mantenimiento de las funciones de la membrana y cofactor de las actividades metabólicas. Sin embargo, debido a la ausencia de evidencias concluyentes, su rol primario en las plantas aún no está claro. El aislamiento y caracterización del complejo polisacárido-B a partir de las paredes celulares proporcionó evidencia directa para los eslabones cruzados de B en los polímeros de la pectina y confirmó *in vivo* su rol en la arquitectura de la pared celular. Hasta ahora, las evidencias han indicado que la esencialidad del boro en las plantas está relacionada con su capacidad para formar puentes diésteres con grupos cis-diol para producir moléculas estables como el complejo B-ramnogalacturonano II fundamental en la estructura de la pared celular. Esta revisión ayuda a sintetizar los más recientes avances en cuanto al rol funcional del B en el reino vegetal para un mejor entendimiento de su comportamiento fundamental e impacto directo sobre su manejo en los sistemas agrícolas.

Palabras claves: Boro, nutrición mineral, fisiología de cultivos

ABSTRACT

In spite of it is now nine decades since boron (B) was demonstrated to be essential for normal growth of plants, its biochemical role is not well understood at the moment. B is an important micronutrient with a difficult management because of its phloem mobility varies dramatically among vegetable species with deficiency and toxicity symptoms in a quite narrow range. Several new and exciting researches during the past few years greatly contributed to better understanding about B role in plants. Recent reviews propose that it is involved in three main processes that include: keeping cell wall structure, maintaining membrane functions, and supporting metabolic activities. However, because of the absence of conclusive evidence, its primary role in plants is still undefined. Isolation and characterization of the B-polysaccharide complex from cell walls provided direct evidence for B crosslinking of pectin polymers, and confirmed *in vivo* its role in cell wall architecture. At the present time, the evidences have indicated that the B essentiality in plants is related with its ability to form diester bridges with cis-diol groups to yield stable molecules as the complex B-ramnogalacturonan II fundamental in the cell wall structure. This review aims to summarize the most recent advances about B functional role into vegetal kingdom to a better understand of its fundamental behavior and direct impact on its management in agricultural systems.

Key words: Boron, mineral nutrition, crop physiology

INTRODUCCIÓN

El boro (B) es un elemento con propiedades intermedias entre los metales y no metales, es decir un metaloide, ampliamente utilizado como

semiconductor en la elaboración de una gran variedad de materiales (Hovanski *et al.*, 2007; Liu *et al.*, 2007; Weber y Tavanga, 2007; y Zhou *et al.*, 2007). Adicionalmente, muchos de sus compuestos son usados con fines clínicos en terapias para el

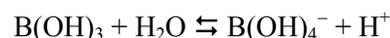
tratamiento de diferentes tipos de cáncer (Chandra y Loret, 2007; Conti *et al*, 2007; Kankaanranta *et al*, 2007; Matsumoto, 2007; Nakamura *et al*, 2007; Yanagie *et al*, 2007), como preservativo en el tratamiento de madera (Aydin y Colakoglu, 2007; Dhamodaran y Gnanaharan, 2007; Kartal *et al*, 2007) y en baterías (Xue *et al*, 2007).

En los últimos años gran cantidad de evidencia indica la importancia del B como elemento esencial o beneficioso en una gran variedad de organismos incluyendo humanos (Samman *et al*, 1998; Fort *et al*, 1999; Rowe y Eckhert, 1999; Armstrong *et al*, 2000; Nielsen, 2000; Miller y Bassler, 2001; Ralston y Hunt, 2001; Chen *et al*, 2002; Hunt, 2002, 2003; Moore y Hertweck, 2002; Newnham, 2002; Bakken y Hunt, 2003; Park *et al*, 2004, 2005; Pawa y Ali, 2006; Goldbach y Wimmer, 2007). Algunos estudios epidemiológicos indican que hay una relación inversa entre el consumo de B y el riesgo de desarrollar cáncer de próstata sugiriendo que cada célula expresa su capacidad particular para el transporte de las biomoléculas de borato (Barranco y Eckhert, 2004; Cui *et al*, 2004). Existen laboratorios expendedores de diferentes antibióticos a base de B, de los cuales el boromicin tiene aplicación en el control del virus de inmunodeficiencia adquirida, más conocido como SIDA, (Kohno *et al*, 1996).

A pesar de que está muy bien establecida la esencialidad del B como micronutriente para todas las plantas vasculares en la obtención de altas y buenas producciones de calidad en las prácticas agrícolas, el conocimiento acerca de sus funciones metabólicas en los vegetales aún permanece incompleto. Algunas investigaciones han ayudado a mejorar grandemente el entendimiento de algunos procesos en las plantas en cuanto a su consumo y transporte (Brown y Shelp, 1997; Hu y Brown, 1997; Brown *et al*, 2002; Takano *et al*, 2002, 2005a,b, 2006), formación de la pared celular (Matoh, 1997; O'Nelly *et al*, 2004), funciones de la membrana celular (Goldbach *et al*, 2001) y de defensa antioxidativa (Cakmak y Römheld, 1997). El presente trabajo tiene como finalidad dar a conocer los más recientes hallazgos en cuanto a los procesos involucrados en las diferentes funciones desempeñadas por el B en las plantas para una mejor comprensión de su comportamiento en cuanto a su manejo en los sistemas de producción agrícola.

Capacidad del boro para formar biomoléculas

El átomo de B es de los más pequeños, con sólo tres electrones de valencia, lo que le confiere una deficiencia de electrones que lo destacan, después del átomo de carbono, con una de las químicas más interesantes y diversas hasta ahora estudiadas (Greenwood y Earnshaw, 1984; Rodgers, 1995; Power y Word, 1997; WHO, 1998; Malavé Acuña, 2005). En la mayoría de los fluidos biológicos, el B existe principalmente como ácido bórico, $B(OH)_3$ ($\approx 96\%$), y una pequeña cantidad del anión borato, $B(OH)_4^-$, de acuerdo al equilibrio de disociación:



Debido a la tan llamada deficiencia de electrones del B, ambas especies reaccionan rápidamente para formar complejos con una variedad de azúcares y otros compuestos que contienen grupos cis-diol, generando ésteres de boratos cíclicos estables (Figura 1, A-D), sugiriéndose que la clave de la esencialidad del B radica en la estabilización de moléculas de importancia biológica en diferentes organismos (Bolaños *et al*, 2004a), lo cual está aún en debate (Goldbach y Wimmer, 2007).

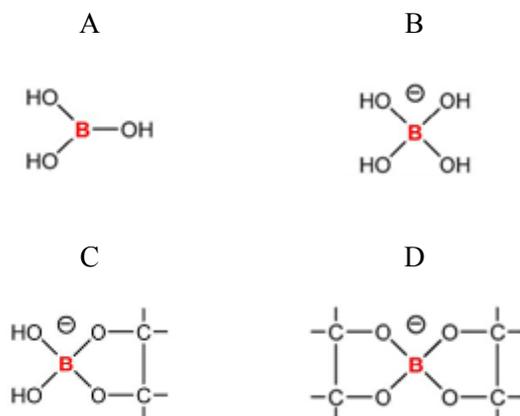


Figura 1. Estructuras químicas: A) ácido bórico, B) anión borato, C) complejo monoborato, D) complejo bis(diol) borato.

Sobre la base de la mayor estabilidad de los borato di-ésteres en sistemas acuosos y de la distribución de sitios de enlace cis-diol en células, es más probable que en estas moléculas el B juegue funciones metabólicas más relevantes de lo que lo haría en moléculas mono-ésteres, cuya formación es menos favorecida debido a las condiciones químicas

en sistemas vivientes más apropiadas para la generación de moléculas suficientemente estables como los di-ésteres (Goldbach y Wimmer, 2007). Diferentes estudios han logrado identificar algunas moléculas de importancia biológica ricas en grupos cis-diol libres ideales para la formación de boratos, cuyas estructuras están representadas en la Figura 2, A-F (Bolaños *et al.*, 2004a).

La primera molécula enlazada por borato identificada en el reino de las plantas es la ramnogalacturonano II (RGII), un componente péctico de la pared celular estable en condiciones fisiológicas, la cual es un dímero donde el B une dos monómeros de RGII a través de un puente borato (Fig. 2-A) para proporcionar estabilidad a la matriz de la pared celular (O'Neill *et al.*, 2004).

El boro en la pared celular

La pared celular es fundamental en la determinación del crecimiento y desarrollo de la célula vegetal, que involucra una dinámica y continua modificación durante la diferenciación celular (Pérez-Almeida y Carpita, 2006). De acuerdo con Taiz y

Zeiger (1991), la pared primaria de plantas dicotiledóneas normalmente está compuesta de un 25–30% de celulosa, de un 15–25% de hemicelulosa, de un 35% de pectina y de un 5–10% de proteínas; donde las microfibrillas de celulosa se disponen formando un entramado embebido en una matriz amorfa formada por hemicelulosa, pectinas y proteínas. En esta compleja estructura, mientras las microfibrillas sirven para soportar las tensiones ejercidas sobre la célula (Niklas, 1992) y dirigir su crecimiento (Darley *et al.*, 2001), la matriz controla la rigidez y grosor de la pared; en tanto que, la hemicelulosa sirve como puente de unión entre las microfibrillas de celulosa lo que facilita su interacción con el gel formado por las pectinas. Las proteínas presentes en la pared, ricas en prolina e hidróxiprolina, además de funcionar como un andamio donde se disponen los polisacáridos integrantes de la pared, también regulan las interacciones de las pectinas y hemicelulosa con la celulosa, debilitándolas durante el crecimiento celular (Redondo Nieto *et al.*, 2007). La matriz péctica es una mezcla compleja de homogalacturonano (HG) y polímeros de RGI y RGII, donde el boro participa como un puente borato en la formación del dímero B-

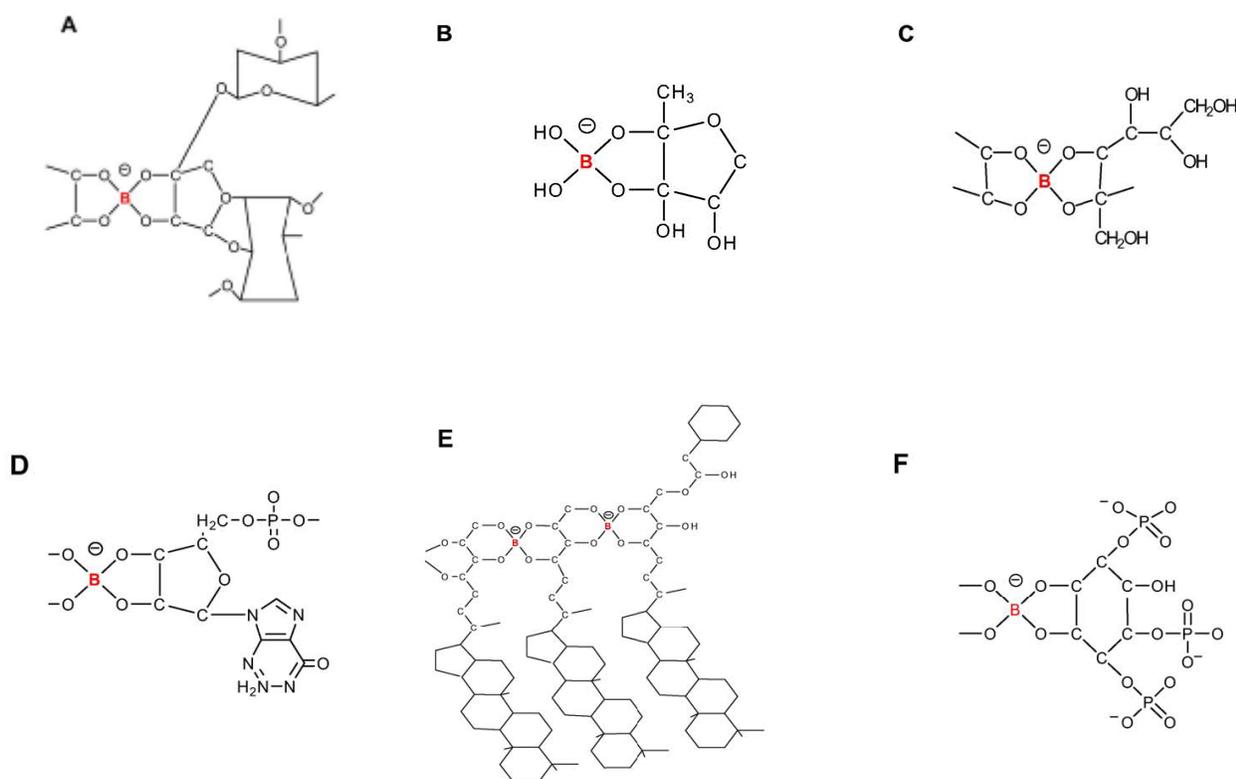


Figura 2. Estructuras de biomoléculas enlazadas a boro: A) complejo B-ramnogalacturonano II en la pared celular de las plantas, B) molécula de señal bacteriana *quórum sensing* autoinductor AI-2, C) complejo B-sorbitol de transporte en el floema, D) modelos hipotéticos de enlace de B con segundo mensajero GMP, E) bacteriohopanetetrol F) y fosfoinositol IP₃.

RGII componente fundamental en la arquitectura de la pared celular (Figura 3).

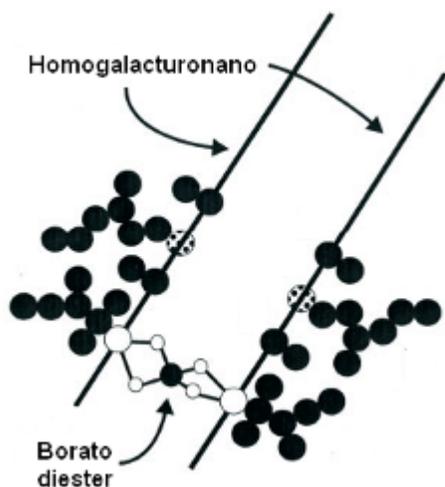


Figura 3. Estructura del dímero B-RGII mostrando el puente borato entre los residuos apiosil de cada monómero homogalacturonano. Adaptado de O'Neill *et al* (2001) y Reuhs *et al* (2004), (Goldbach y Wimmer, 2007).

Hasta la fecha son muchas las evidencias que enfatizan el rol estructural del B en la pared celular de las plantas superiores soportadas a través de diversas revisiones (Goldbach y Wimmer, 2007). Debido a que las briofitas no vasculares contienen sólo alrededor del 1% de la cantidad de RGII de las especies de plantas vasculares y que la cantidad de RGII en la pared celular se incrementó durante la evolución de las plantas vasculares (Matsunaga *et al*, 2004); es probable que exista una estrecha relación entre la formación del borato de RGII y la evolución de la tierra. Consecuentemente, el desarrollo de la dependencia del B durante la evolución puede también correlacionarse con el desarrollo y lignificado de las paredes secundarias. Adicionalmente, la estructura altamente concentrada del complejo B-RGII (Figura 3) y el hecho de que sus genes aparecieron durante las etapas tempranas de la evolución de las plantas terrestres, señalan a la RGII como una molécula fundamental en la estructura de la pared (Matsunaga *et al*, 2004).

Diversos experimentos han sido direccionados a determinar los efectos estructurales de la pared al inducir pequeños cambios a nivel molecular dentro de la estructura del complejo B-RGII (Figura 3). Reuhs *et al.*, (2004), observaron una reducción del crecimiento y malformación de las

plantas al reemplazar parcialmente fragmentos de L-fucosil por L-galactosil en xiloglucanos y en RGII del mutante *murl1* de *Arabidopsis thaliana*; mientras que en otro experimento conducido por Ryden *et al.*, (2003), se observó una reducción en la resistencia de tensión al compararla con la planta del tipo silvestre. El hecho de que las plantas pudieron ser rescatadas totalmente con más altos niveles de B en el hipocotileo y pecíolo, demostró que la carencia de fucosa en RGII más que en xiloglucan es de importancia para el fenotipo. Estas observaciones, entre otras (Goldbach y Wimmer, 2007), resaltan la gran contribución de las pectinas como moléculas de adhesión (Lord y Mollet, 2002), cuyo rol es alterado, afectando así la estructura de la pared celular cuando no tiene lugar la dimerización de la RGII en condiciones de deficiencia de B (Fleischer *et al*, 1999; Lord y Mollet, 2002). Aunado a esto, Ryden *et al.*, (2003) sugirieron que el complejo B-RGII contribuye significativamente en la expansión de la pared primaria y ensamblaje de la pared secundaria. De este modo, tanto el B como la RGII pueden también interactuar en procesos que van más allá del eslabonamiento cruzado de la pared celular (Kohorn *et al*, 2006). Los resultados de Noguchi *et al* (2003), también concuerdan con el hecho de que el B es indispensable para mantener la integridad de la pared celular; no obstante, es un tópico que aún exige grandes esfuerzos para futuras investigaciones (Goldbach y Wimmer, 2007).

El boro en la membrana

Son amplios los estudios que han demostrado la importancia del B para la completa funcionalidad de los diferentes procesos a nivel celular en las plantas, donde participan una diversidad de enzimas y otras proteínas plasmáticas, además de los procesos de transporte a través de la membrana y de su integridad (Cakman y Römheld, 1997; Goldbach *et al*, 2001; Brown *et al*, 2002). De acuerdo con estudios realizados, se encontró que la deficiencia de B altera el potencial de la membrana (Blaser-Grill *et al*, 1989), reduce la actividad de la ATPasa en el bombeo de protones y consecuentemente el gradiente de protones a través de la membrana plasmática (Ferro y Donaire, 1992; Obermeyer *et al*, 1996) y reduce la actividad de la Fe-reductasa (Goldbach *et al*, 1991; Ferro y Donaire, 1992). De estos efectos, al menos el de la inhibición de la actividad de la oxido-reductasa enlazada a la membrana plasmática se observó repetidamente dentro de los cinco minutos de privación de B (Bar *et al*, 1993; Wimmer, 2000),

lo cual está en concordancia con la suposición de una interacción directa entre el B y las membranas (Goldbach y Wimmer, 2007).

Algunos autores han propuesto que la participación directa del B en el mantenimiento de la integridad de la membrana probablemente tiene lugar mediante la complejación cis-diol con glicoproteínas, las cuales son constituyentes estructurales de la membrana plasmática (Goldbach *et al*, 2001; Brown *et al*, 2002). Algunos efectos de deficiencia del elemento, que lo señalan como fundamental en la estabilización de la membrana, incluyen: alteración de permeabilidad por potasio y azúcares (Parr y Loughman, 1983; Goldbach, 1985; Cakmak *et al*, 1995; Wang *et al*, 1999), daño de la membrana peribacterioide en nódulos (Bolaños *et al*, 1994) o un cambio en los niveles de calcio enlazado a la membrana (Mühling *et al*, 1998; Wimmer y Goldbach, 1999), lo cual puede ser corregido por un suministro de calcio en cianobacterias compensando así las reacciones de deficiencia de B (Bolaños *et al*, 1993).

El desempeño del B y su importancia para los organismos fijadores de nitrógeno, así como su esencialidad en el establecimiento del sistema simbiótico *Rhizobium*-leguminosas ha sido revisado extensivamente (Bolaños *et al*, 2004a). El rol del B en la señalización bacteriana se reveló recientemente con el descubrimiento del autoinductor AI-2 (Chen *et al*, 2002), una nueva molécula de señal bacteriana "quórum sensing", tanto en estructura como en función, identificada como un borato diéster furanosil (Figura 2-B). Como producto de la señalización molecular, mediada por planta-bacteria, se originan glicoconjugados en su mayoría ricos en grupos cis-diol con una subsecuente integración física y metabólica rhizobia/células hospederas que se vuelve progresivamente más íntima (Kannenberg y Brewin, 1994). Una vez que el *Rhizobium* está dentro de la célula el B promueve a los bacteroides a fijar el nitrógeno; siendo el elemento necesario para el correcto enfoque de las glicoproteínas derivadas de un nódulo específico de la planta (Bolaños *et al*, 2001), que son cruciales como señales para la diferenciación de bacteroides dentro de una forma de fijación de nitrógeno (Bolaños *et al*, 2004b). Se ha indicado la posibilidad de que el autoinductor AI-2 (Fig. 2-B) podría servir no sólo como una señal bacteriana universal para comunicación entre especies (Chen *et al*, 2002; Winans, 2002), sino también como un transportador de B hacia dentro y fuera de la célula

dependiendo del crecimiento o condiciones ambientales (Coulthurst *et al*, 2002).

Por otro lado, Verstraeten *et al* (2005) sugieren que a nivel celular el B interacciona con fosfolípidos cargados negativamente o con aquellos que contienen residuos de azúcares móviles, tal como el residuo apiosa donde se establece el puente borato en el dímero RGII (Fig. 2-A y 3). En este caso los autores mostraron la interacción B con la bicapa lipídica usando concentraciones tan bajas como 0,5 μM de ácido bórico, determinándose así la magnitud y dirección de los efectos del elemento y su posible rol en el mantenimiento reológico de la membrana al modular la hidratación y fluidez de las bicapas lipídicas. No obstante, aún se requieren evidencias de esta función modular que podría ser distribuida por igual tanto en animales como en vegetales (Goldbach y Wimmer, 2007). El hecho de que las actividades enzimáticas relacionadas con enlaces a plasmalemas respondan marcadamente rápido (desde minutos a una hora) a los cambios en el suministro de B, señala, al menos en parte, un control post-transcripcional y post-translacional regulado por el nivel del elemento. Así mismo, otra evidencia para un control post-translacional de proteínas enlazadas a plasmolemas radica en la observación de que el transportador de B de *Arabidopsis thaliana* (AtBOR1-1) está regulado por el nivel de B (Takano *et al*, 2005a). Adicionalmente, el normal funcionamiento de la membrana también puede ser afectado por la acumulación de radicales libres oxidativos (incluyendo la especie $\cdot\text{OH}$) en las células, siendo ésta una de las consecuencias indirectas de deficiencia de B en las células de la raíz y de las hojas (Cakmak y Römheld, 1997) que puede ser sobrellevado, incluso en células animales, incrementando los niveles de B (Pawa y Ali, 2006). Una probable respuesta secundaria producto de los radicales $\cdot\text{OH}$ es el cierre reversible de los canales de agua de la membrana plasmática (Henzler *et al*, 2004), lo cual está en línea con los hallazgos de Yu *et al*. (2002) en raíces de tabaco.

Otros procesos implicados en la relación B-planta a nivel celular

Algunos estudios han demostrado que la deficiencia de B afecta el proceso de fotosíntesis en las plantas; sin embargo, es necesario destacar que la evidencia existente hasta ahora, en su mayoría, se obtuvo a partir de experimentos *in vivo* con tratamientos bastante distantes (10 días o más) en

plantas con un deficiente suministro del micronutriente (Kastori *et al*, 1995; El-Shintinawy, 1999). Los mecanismos primarios del desempeño del B en la fotosíntesis no se conocen, pero podría afectar las funciones a nivel de las membranas cloroplásticas por interrupción del transporte de electrones y del gradiente de energía a través de la membrana resultando en una fotoinhibición (Goldbach y Wimmer, 2007).

Otros estudios indican la existencia de una estrecha relación entre el B y el Ca donde ambos coactúan a nivel de la membrana celular por interacciones aún desconocidas (Bolaños *et al*, 2004a). En este aspecto, las evidencias obtenidas a partir de diferentes investigaciones señalan que esta relación es un factor determinante en la expresión genética (Redondo-Nieto, 2002; Redondo-Nieto *et al*, 2002), además de que la participación del Ca es importante en la estabilización de los complejos de B (Mühling *et al*, 1998; Kobayashi *et al*, 1999; Wimmer y Goldbach, 1999). Adicionalmente, el Ca reduce los efectos de la deficiencia de B en el desarrollo de los nódulos (Redondo-Nieto *et al*, 2003) incluso bajo estrés salino (El-Hamdaoui *et al*, 2003a; 2003b).

Recientemente se revisaron los efectos que la interacción entre el B y las bajas temperaturas produce en especies de clima tropical, particularmente en cuanto a las funciones de la raíz, uso del agua en el tallo y consumo y utilización del B en estos tipos de plantas (Huang *et al*, 2005). Es un desafío seguir más de cerca las posibles interacciones entre el suministro de B y el posterior estrés originado tanto al frío (Ye *et al*, 2000, 2003) como a la salinidad (Wimmer *et al*, 2005), cuyos efectos parecen ser aditivos (Ye *et al*, 2000, 2003), permaneciendo aún con dudas los procesos y reacciones involucrados en la tolerancia de las plantas a ambos estreses (Goldbach y Wimmer, 2007). Dordas y Brown (2000), demostraron que las diferentes proporciones de esteroides y ácidos grasos de cadenas más largas en la membrana plasmática de células de raíz cambia significativamente el consumo de B en mutantes de *Arabidopsis thaliana* y relacionaron estos cambios a diferentes coeficientes de permeabilidad para el ácido bórico a través de membranas plasmáticas que contienen diferentes grupos de lípidos y ácidos grasos. Así, el descenso del nivel de esteroides en la membrana plasmática puede incrementar su fluidez y permeabilidad al agua y a iones, lo cual está correlacionado con la tolerancia de la planta al frío (Hugly *et al*, 1990), siendo una respuesta común el incremento de la rigidez en la

membrana en especies susceptibles a las bajas temperaturas tales como las de café, *Coffea arabica* L., (Queiroz *et al*, 1998). Como resultado, la reducción inducida por el frío en la fluidez y permeabilidad en la membrana de células de raíz, puede también contribuir a la inhibición del consumo de B en especies susceptibles al frío (Ye *et al*, 2000, 2003). Adicionalmente, los requerimientos internos de B en las células de hojas también pueden sufrir cambios bajo condiciones de estrés debido a la alteración de sus niveles de antioxidante (Cakmak y Römhel, 1997). Asimismo, Huang *et al*. (2005) señalaron que la coincidencia de un bajo suministro de B junto con frío (u otro estrés) puede exceder la capacidad de las células para hacer frente a una excesiva producción de especies de oxígeno reactivas.

La pérdida de agua inducida por el frío es una de las más significativas consecuencias fisiológicas resultantes de una reducida conductancia hidráulica de la raíz y de una transpiración excesiva debido a un descontrol estomático en cuanto a un retardo o falla de cierre (Allen y Ort, 2001), lo que además tendría un impacto negativo en el suministro de B a los sitios de crecimiento debido a un limitado consumo y transporte del elemento desde la raíz hacia el resto de la planta. Considerando que la deficiencia de B incrementa la acumulación de radicales libres oxidativos ($\bullet\text{OH}$) (Cakmak y Römhel, 1997), los cuales influyen en el cierre reversible de ciertas acuaporinas (Henzler *et al*, 2004), se puede entonces decir que la deficiencia inducida de B, al reducir el flujo de agua a través de las acuaporinas, puede añadir un elemento más a tener en cuenta en el manejo de los sistemas agrícolas sujetos a condiciones tanto de frío como de sequía.

Aspectos y perspectivas resaltantes del rol funcional del boro en las plantas

Se ha hipotetizado que el rol primario del B en todo sistema consiste en estabilizar moléculas de importancia biológica mediante la formación de puentes diésteres con grupos cis-diol independientemente de la función de cada una de ellas (Bolaños *et al*, 2004a). Esta capacidad particular del átomo de B radica en su química, la cual no sería posible para otros átomos tales como fósforo o azufre, que aunque puedan formar uniones a través de puentes diésteres, la estructura molecular resultante sería inestable debido a una densidad electrónica marcadamente grande propia de los átomos más pesados.

A pesar de que hoy esta bien documentada la importancia del B como elemento de unión en la formación del dímero ramnogalacturonano II (RGII), componente estructural de la fracción péctica fundamental en el ensamblaje de la pared celular de las plantas, sus funciones en la membrana plasmática han sido postuladas sólo en base a un gran número de observaciones cuyos mecanismos aún son tema de especulación (Goldbach, 1997; Blevins y Lukaszewski, 1998; Brown *et al.*, 2002; Bolaños *et al.*, 2004a; Goldbach y Wimmer, 2007). Al parecer, la presencia de moléculas aceptoras específicas capaces de formar complejos con el par ácido bórico/borato, son indispensables en la existencia de cualquier rol funcional desempeñado por el B. Así, el B puede formar complejos borato con una variedad de moléculas que contengan ligandos hidroxilados tales como serina o treonina, además de fragmentos de azúcares como manosa, apiosa o galactosa entre otros (Ralston y Hunt, 2000); siendo las glicoproteínas y glicolípidos buenos candidatos para una posible función del B en las membranas. En cuanto a esto, se ha reportado un número de estructuras específicas de interés, que incluyen proteínas enlazadas o que forman parte de la membrana, que están probablemente relacionadas con procesos dependientes del B a nivel celular como crecimiento, diferenciación y percepción cuyos mecanismos aún permanecen sin aclarar (Kohorn, 2000). La mayoría de estas estructuras enlazadas a la membrana pueden contener residuos de manosa o fosfatidil-inositol, los cuales son posibles ligandos para B con una capacidad de enlace fuerte (Ralston y Hunt, 2000). De este modo, la proporción de proteínas libres y unidas a la membrana puede cambiar bajo una deficiencia de B con consecuencias que pueden incluir más bajos contenidos de proteínas ricas en hidróxiprolina en la pared celular de *Phaseolus vulgaris* (Bonilla *et al.*, 1997). Existe una notable coincidencia entre muchos procesos sujetos a los arabinogalactán-proteína (AGP) y su dependencia en el suministro de B que involucran diferenciación del xilema (Stacey *et al.*, 1995) y crecimiento del tubo de polen (Majewska-Sawka y Nothnagel, 2000). Las proteínas ancla de glicosil-fosfatidilinositol (GPI) son componentes de los transportadores de membrana con funciones específicas, ricas en esfingolípidos y colesterol e insolubles en detergentes no iónicos (Brown y London, 2000). Estos transportadores requieren del B debido a su rol específico tanto en su formación como en su estabilización mediante la posible formación de complejos bis-borato con residuos de manosa (Brown *et al.*, 2002).

Manejo del boro en los sistemas agrícolas

Los desequilibrios originados por deficiencia y toxicidad de B son problemas existentes en muchas regiones agrícolas del mundo, siendo necesaria su identificación y corrección sólo a través de un buen conocimiento de los procesos involucrados en su absorción, movilización y distribución en la planta (Brown y Hu, 1998a).

En general, las técnicas de muestreo para diagnosticar el estatus de B en las plantas están basadas en la premisa de que el B es inmóvil, no se desplaza en el floema, como sucede en la mayoría de las especies. Sin embargo, actualmente se sabe que el B es móvil en el floema de aquellas especies que utilizan polioles (azúcares simples: manitol, sorbitol) como un metabolito fotosintético primario con alta afinidad para enlazar al B para su posterior transporte en el floema hacia zonas de acumulación activa, como los meristemas vegetativos o reproductivos (Brown *et al.*, 1999; Brown y Hu, 1996; 1998a; Hu *et al.*, 1997). En estas especies la toxicidad de B se presenta como muerte descendente de los brotes jóvenes, abundante secreción de resina en la axila de la hoja y presencia de lesiones corchosas de color marrón a lo largo del tallo y los peciolo que son síntomas observables en almendra, manzana, albaricoque, cereza, melocotón, pera, níspero, olivo y ciruela (Brown y Hu, 1998a). Por el contrario, en las especies que no producen cantidades significativas de polioles, el B una vez translocado con el flujo de la transpiración hasta las hojas permanece inmóvil sin poder reentrar en el floema. En estas especies, el B se acumula en las partes terminales de las venas de las hojas describiendo un gradiente abrupto de modo que la concentración en el peciolo o nervadura central es menor que en la lámina media y ésta a su vez es menor que en los márgenes y ápices, así estas especies exhiben los síntomas clásicos de toxicidad de B presentes como quemaduras en las márgenes y puntas de las hojas en fresa, nuez, pecano y tomate (Brown y Hu, 1998a).

La diferencia de movilidad del B influye en el diagnóstico de su estatus para corregir su deficiencia y toxicidad en las plantas, teniendo en cuenta su movilidad en el floema para la selección del tejido a muestrear. Esto es debido a que el B no se acumula en las hojas más viejas, pero sí en las más jóvenes, de las especies donde es móvil; mientras que por el contrario, en las especies donde es inmóvil su acumulación es mayor en las hojas más viejas, con

respecto a las más jóvenes, por una mayor transpiración. De igual manera, un diagnóstico de deficiencia de B en hojas con una madurez reciente o de completa expansión no es adecuado para especies donde el B es inmóvil debido a que no refleja la concentración de los sitios en crecimiento cuyo muestreo si será válido para tal diagnóstico como único enfoque válido a pesar de su naturaleza de ser un proceso difícil e inconsistente. Por el contrario, en las especies con movilidad, las hojas maduras son apropiadas para diagnosticar la deficiencia ya que su contenido sí refleja el estatus de B en toda la planta incluyendo los tejidos en crecimiento (Brown y Hu, 1998a).

La fertilización de B debe ser manejada muy cuidadosamente para no crear problemas de contaminación en el ambiente de los cultivos, teniendo en cuenta los patrones de movilidad en las plantas. De acuerdo con evidencias experimentales, el B aplicado foliarmente es retranslocado hacia los órganos en crecimiento en las especies donde es móvil, siendo ésta una práctica efectiva en cualquier momento que estén presentes hojas funcionales, para corregir su deficiencia y suministrarlo a los futuros tejidos incluyendo flores y frutos (Christensen *et al*, 2006; Nyomora *et al*, 2000; Nyomora y Brown, 1999; Brown y Hu, 1998a; 1998b). Sin embargo, en especies donde el B es inmóvil su aplicación foliar no lo transloca del sitio aplicado, no pudiéndose suplir sus requerimientos en los tejidos aún no formados. En tal sentido, la corrección de la deficiencia se logra por aplicación directa en los sitios de interés. Así, en frutales donde el B es inmóvil, pero esencial para el proceso de floración, las aplicaciones son efectivas directamente en los botones o en las flores (Brown y Hu, 1998a).

CONCLUSIONES

El gran cúmulo de evidencias existentes hasta ahora, destacan al B como un elemento dinámico que afecta un número excepcionalmente grande de funciones biológicas involucradas en un amplio espectro de procesos englobados en las plantas, que en gran parte carecen de una clara y satisfactoria elucidación de los mecanismos involucrados para la ocurrencia de tales procesos. En tal sentido, las investigaciones futuras cuentan con muchos retos que incluyen la identificación de los componentes de relevancia y de los ligandos enlazados al B además de definir su función. Entre las herramientas promisorias para estos intentos se pueden incluir el

uso de mutantes, la disponibilidad de marcadores fluorescentes y estudios *in vivo* para determinar la estabilidad de los complejos de B y su dependencia con el medio. Estos son, entre otros, algunos experimentos que pueden ayudar a mejorar la comprensión en cuanto a las funciones del B en el reino vegetal. Adicionalmente, se dispone de una herramienta bastante útil basada en el uso de ácidos fenilborónicos que incluyen al ácido 3-naftil-borónico muy recientemente utilizado para prevenir la formación de puentes borato debido a que enlazan fuertemente a los cis-dioles (Bassil *et al*, 2004). A pesar de los grandes avances y mejoras logradas en los instrumentos analíticos durante la presente década, son necesarios mayores esfuerzos conducentes al desarrollo de nuevas metodologías con mayores capacidades de análisis de B a concentraciones fisiológicas en los tejidos de las plantas. En cuando al manejo del B en los sistemas agrícolas, es fundamental conocer la relativa movilidad del B en las especies para el muestreo de tejido cuyo análisis indicará el estatus de B en la planta y la consecuente estrategia de aplicar o no fertilización teniendo en cuenta el estrecho margen entre deficiencia y toxicidad.

LITERATURA CITADA

- Allen, D. J. and D. R. Ort. 2001. Impacts of chilling temperatures on photosynthesis in warm-climate plants. *Trends Plant Sci.* 6(1): 36–42.
- Armstrong, T. A.; J. W. Spears, T. D. Crenshaw and F. H. Nielsen. 2000. Boron supplementation of a semipurified diet for weanling pigs improves feed efficiency and bone strength characteristics and alters plasma lipid metabolites. *J. Nutr.*, 130 (10): 2575–2581.
- Aydin, I. and G. Colakoglu. 2007. Variation in surface roughness, wettability and some plywood properties after preservative treatment with boron compounds. *Building and Environment*, 42 (11): 3837-3840.
- Bakken, N. A. and C. D. Hunt. 2003. Dietary boron decreases peak pancreatic in situ insulin release in chicks and plasma insulin concentrations in rats regardless of vitamin D or magnesium status. *J. Nutr.*, 133 (11): 3577–3583.
- Barr, R.; M. Böttger and F. L. Crane. 1993. The effect of boron on plasma membrane electron transport

- and associated proton secretion by cultured carrot cells. *Biochem. Mol. Biol. Intern.* 31 (1): 31–39.
- Barranco, W. T. and C. D. Eckhert. 2004. Boric acid inhibits human prostate cancer cell proliferation. *Cancer Lett.*, 216 (1): 21–29.
- Bassil, E.; H. N. Hu and P. H. Brown. 2004. Use of phenylboronic acids to investigate boron function in plants. Possible role of boron in transvacuolar cytoplasmic strands and cell-to-wall adhesion. *Plant Physiol.* 136 (2): 3383–3395.
- Blaser Grill, J.; D. Knoppik, A. Amberger and H. E. Goldbach. 1989. Influence of boron on the membrane potential in *Elodea densa* and *Helianthus annuus* roots and H⁺ extrusion of suspension cultured *Daucus carota* cells. *Plant Physiol.* 90 (1): 280–284.
- Blevins, D. G. and K. M. Lukaszewski. 1998. Boron in plant structure and function. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 49 (1): 481–500.
- Bolaños, L.; P. Mateo and I. Bonilla. 1993. Calcium-mediated recovery of boron deficient *Anabaena* sp. PCC 7119 grown under nitrogen fixing conditions. *J. Plant Physiol.* 142 (5): 513–517.
- Bolaños, L.; E. Esteban, C. Delorenzo, M. Fernandez Pascual, M. R. Defelipe, A. Garate and I. Bonilla. 1994. Essentiality of boron for symbiotic dinitrogen fixation in pea (*Pisum sativum*) rhizobium nodules. *Plant Physiol.* 104 (1): 85–90.
- Bolaños, L.; A. Cebrián, M. Redondo Nieto, R. Rivilla and I. Bonilla. 2001. Lectin-like glycoprotein PsNLEC-1 is not correctly glycosylated and targeted in boron-deficient pea nodules, *Mol. Plant-Microbe Interact.* 14 (5): 663–670.
- Bolaños, L.; K. Lukaszewski, I. Bonilla and D. Blevins. 2004a. Why boron? *Plant Physiol. Biochem.* 42 (11): 907–912.
- Bolaños, L.; M. Redondo Nieto, R. Rivilla, N. J. Brewin and I. Bonilla. 2004b. Cell surface interactions of *Rhizobium* bacteroids and other bacterial strains with symbiosomal and peribacteroid membrane components from pea nodules, *Mol. Plant-Microbe Interact.* 17 (2): 216–223.
- Bonilla, I.; C. Mergold Villasenor, M. E. Campos, N. Sánchez, H. Pérez, L. López, L. Castrejón, F. Sánchez and G. I. Cassab. 1997. The aberrant cell walls of boron-deficient bean root nodules have no covalently bound hydroxyproline-/proline-rich proteins. *Plant Physiol.* 115 (4): 1329–1340.
- Brown, P. H. and H. Hu. 1996. Phloem mobility of boron in species dependent: evidence for phloem mobility in sorbitol-rich species. *Ann. Bot.*, 77(5): 497–505.
- Brown, P. H. and H. Hu. 1998a. Boron mobility and consequent management in different crops. *Better Crops* 82 (2): 28–31.
- Brown, P. H. and H. Hu. 1998b. Phloem boron mobility in diverse plant species. *Bot. Acta*, 111 (1): 331–335.
- Brown, P. H. and B. J. Shelp. 1997. Boron mobility in plants. *Plant Soil* 193 (1–2): 85–101.
- Brown, P. H.; N. Bellaloui, M. A. Wimmer, E. S. Bassil, J. Ruiz, H. Hu, H. Pfeffer, F. Dannel and V. Römheld. 2002. Boron in plant biology. *Plant Biol.* 4 (2): 205–223.
- Cakmak, I. and V. Römheld. 1997. Boron deficiency-induced impairments of cellular functions in plants. *Plant Soil*, 193 (1–2): 71–83.
- Cakmak, I.; H. Kurz and H. Marschner. 1995. Short-term effects of boron, germanium and high light intensity on membrane permeability in boron deficient leaves of sunflower. *Physiol. Plant.* 95 (1): 11–18.
- Chandra, S. and D. R. Lorey. 2007. SIMS ion microscopy imaging of boronophenylalanine (BPA) and ¹³C¹⁵N-labeled phenylalanine in human glioblastoma cells: Relevance of subcellular scale observations to BPA-mediated boron neutron capture therapy of cancer. *International Journal of Mass Spectrometry*, 260 (2–3): 90–101.
- Chen, X.; S. Schauder, N. Potier, A. Van Dorsselaer, I. Pelczar, B. L. Bassler and F. M. Hughson. 2002. Structural identification of a bacterial quorum-sensing signal containing boron. *Nature*, 415 (6871): 545–549.

- Christensen, L. P.; R. H. Beede and W. L. Peacock. 2006. Fall foliar sprays prevent boron-deficiency symptoms in grapes. *California Agriculture*, 60 (2): 100-103.
- Coulthurst, S. J.; N. A. Whitehead, M. Welch and G. P. C. Salmond. 2002. Can boron get bacteria talking? *Trends Biochem. Sci.* 27 (5): 217–219.
- Conti, V.; G. Bartesaghi, D. Bolognini, V. Mascagna, C. Perboni, M. Prest, S. Scazzi, A. Mozzanica, P. Cappelletti, M. Frigerio, S. Gelosa, A. Monti, A. Ostinelli, G. Giannini and E. Vallazza. 2007. A time-of-flight detector for thermal neutrons from radiotherapy Linacs. *Nuclear Instruments and Methods in Physics Research Section A: Accelerators, Spectrometers, Detectors and Associated Equipment* 581 (1-2): 88-90.
- Cui, Y.; M. I. Winton, Z. F. Zhang, C. Rainey J. Marshall, J. B. De Kernion and C. D. Eckhart. 2004. Dietary boron intake and prostate cancer risk. *Oncol. Rep.* 11 (4): 887-892.
- Darley, C. P.; A. M. Forrester and S. J. McQueen Mason. 2001. The molecular basis of plant cell wall extension. *Plant Mol. Biol.* 47 (1-2): 179–195.
- Dhamodaran, T. K. and R. Gnanaharan. 2007. Boron impregnation treatment of *Eucalyptus grandis* wood. *Bioresource Technology*, 98 (11): 2240-2242.
- Dordas, C. and P. H. Brown. 2000. Permeability of boric acid across lipid bilayers and factors affecting it. *J. Membr. Biol.* 175 (2): 95–105.
- El-Hamdaoui, A.; M. Redondo Nieto, R. Rivilla, I. Bonilla and L. Bolaños. 2003a. Effects of boron and calcium nutrition on the establishment of the *Rhizobium leguminosarum*-pea (*Pisum sativum*) symbiosis and nodule development under salt stress. *Plant Cell Environ.*, 26 (7): 1003–1011.
- El-Hamdaoui, A.; M. Redondo Nieto, B. Torralba, R. Rivilla, I. Bonilla and L. Bolaños. 2003b. Influence of boron calcium on the tolerance to salinity of nitrogen-fixing pea plants, *Plant Soil*, 251 (1): 93–103.
- El-Shintinawy, F. 1999. Structural and functional damage caused by boron deficiency in sunflower leaves. *Photosynthetica* 36 (4): 565–573.
- Ferrol, N. and J. P. Donaire. 1992. Effect of boron on plasma membrane proton extrusion and redox activity in sunflower cells. *Plant Sci.* 86 (1): 41–47.
- Fleischer, A.; M. A. O'Neill and R. Ehwald. 1999. The pore size of nongraminaceous plant cell walls is rapidly decreased by borate ester cross-linking of the pectic polysaccharide rhamnogalacturonan II. *Plant Physiol.* 121 (3): 829–838.
- Fort, D. J.; E. L. Stover, P. L. Strong, F. J. Murray and C. L. Keen. 1999. Chronic feeding of low boron diet adversely affects reproduction and development in *Xenopus laevis*. *J. Nutr.*, 129 (11): 2055–2060.
- Goldbach, H. E. 1985. Influence of boron nutrition on net uptake and efflux of ^{32}P and ^{14}C -glucose in *Helianthus annuus* roots and cell cultures of *Daucus carota*. *J. Plant Physiol.* 118 (1): 431–438.
- Goldbach, H. E. 1997. A critical review on current hypotheses concerning the role of boron in higher plants: suggestions for further research and methodological requirements. *J. Trace Microprobe Tech.* 15 (1): 51–91.
- Goldbach, H. E.; J. Blaser Grill, N. Lindemann, M. Porzelt, C. Hörrmann, B. Lupp and B. Gessner. 1991. Influence of boron on net proton release and its relation to other metabolic processes, in Randall, D. D., et al.: *Current Topics in Plant Biochemistry and Physiology*. Vol. 10, University of Missouri-Columbia, p. 195–220.
- Goldbach, H.; Q. Yu, R. Wingender, M. Schulz, M. Wimmer, P. Findekle and F. Baluska. 2001. Rapid response reactions of roots to boron deprivation. *J. Plant Nutr. Soil Sci.*, 164 (2): 173-181.
- Goldbach, H. E. and M. A. Wimmer. 2007. Boron in plants and animals: is there a role beyond cell-wall structure?. *J. Plant Nutr. Soil Sci.*, 170 (1): 39-48.
- Greenwood, N. and A. Earnshaw. 1997. *Chemistry of the elements*. Second edition, Pergamon Press, New York. p. 139-213.
- Henzler, T.; Q. Ye and E. Steudle. 2004. Oxidative gating of water channels (aquaporins) in *Chara* by

- hydroxyl radicals. *Plant Cell Environ.* 27 (9): 1184–1195.
- Hu, H. and P. Brown. 1997. Absorption of boron by plant roots. *Plant Soil* 193 (1-2): 49-58.
- Huang, L. B.; Z. Q. Ye, R. W. Bell and B. Dell. 2005. Boron nutrition and chilling tolerance of warm climate crop species. *Ann. Bot.* 96 (5) 755–767.
- Hugly, S.; P. McCourt, J. Browse, G. W. Patterson and C. Somerville. 1990. A chilling sensitive mutant of *Arabidopsis* with altered steryl-ester metabolism. *Plant Physiol.* 93 (3): 1053–1062.
- Hunt, C. D. 2002. Boron-binding biomolecules: A key to understanding the beneficial physiological effects of dietary boron from prokaryotes to humans, in Goldbach, H. E., *et al.*: Boron in plant and animal nutrition. Kluwer Academic/Plenum Publ., New York, p. 21–36.
- Hunt, C. D. 2003. Dietary boron: An overview of the evidence for its roles in immune function. *Trace Elem. Exp. Med.*, 16 (4): 291–306.
- Hovanski, Y.; M. L. Santella and G. J. Grant. 2007. Friction stir spot welding of hot-stamped boron steel. *Scripta Materialia*, 57 (9): 873-876.
- Kankaanranta, L.; T. Seppälä, H. Koivunoro and K. Saarilahti. 2007. Boron neutron capture therapy in the treatment of locally recurred head and neck cancer. *International Journal of Radiation Oncology Biology Physics*, 69 (2): 475-482.
- Kannenbergh, E. L. and N. J. Brewin. 1994. Host-plant invasion by *Rhizobium*: the role of cell-surface components, *Trends Microbiol.* 2 (8): 277–283.
- Kartal, S. N.; W. J. Hwang and Y. Imamura. 2007. Combined effect of boron compounds and heat treatments on Wood properties: chemical and strength properties of wood. *Journal of Materials Processing Technology*, *In Press*.
- Kastori, R.; M. Plesnicar, D. Pankovic and Z. Sakac. 1995. Photosynthesis, chlorophyll fluorescence and soluble carbohydrates in sunflower leaves as affected by boron deficiency. *J. Plant Nutr.* 18 (9): 1751–1763.
- Kobayashi, M.; H. Nakagawa, T. Asaka and T. Matoh. 1999. Boraterhamnogalacturonan II bonding reinforced by Ca^{2+} retains pectic polysaccharides in higher plant cell walls, *Plant Physiol.*, 119 (1): 199–204.
- Kohno, J.; T. Kawahata, T. Otake, M. Morimoto, H. Mori, N. Ueba, M. Nishio, A. Kinumaki, S. Komatsubara and K. Kawashima. 1996. Boromycin, an anti-HIV antibiotic. *Biosci. Biotech. Biochem.*, 60 (6): 1036–1037.
- Kohorn, B. D. 2000. Plasma membrane-cell wall contacts. *Plant Physiol.* 12 (1): 31–38.
- Kohorn, B. D.; M. Kobayashi, S. Johansen, H. P. Friedman, A. Fischer and N. Byers. 2006. Wall-associated kinase 1 (WAK1) is crosslinked in endomembranes, and transport to the cell surface requires correct cell-wall synthesis. *J. Cell Sci.* 119 (11): 2282–2290.
- Liu, Y.; L. Cheng, L. Zhang and S. Wu. 2007. Oxidation protection of multilayer CVD SiC/B/SiC coatings for 3D C/SiC composite. *Material Science and Engineering: A*, 466 (1-2): 172-177.
- Lord, E. M. and J. C. Mollet. 2002. Plant cell adhesion: A bioassay facilitates discovery of the first pectin biosynthetic gene. *Proc. Natl. Acad. Sci. Unit. States Am.* 99 (25): 15843–15845.
- Majewska Sawka, A. and E. A. Nothnagel. 2000. The multiple roles of arabinogalactan proteins in plant development. *Plant Physiol.* 122 (1): 3–9.
- Malavé Acuña, A. 2005. Los suelos como fuente de boro para las plantas. *Rev. Cientif. UDO Agric.*, 5 (1): 10-26.
- Matoh, T. 1997. Boron in plant cell walls. *Plant Soil* 193 (1-2): 59–70.
- Matsunaga, T.; T. Ishii, S. Matsumoto, M. Higuchi, A. Darvill, P. Albersheim and M. O'Neill. 2004. Occurrence of the primary cell wall polysaccharide rhamnogalacturonan II in pteridophytes, lycophytes, and bryophytes. Implications for the evolution of vascular plants. *Plant Physiol.*, 134 (1): 339–351.

- Matsumoto, T. 2007. Monte Carlo simulation of depth-dose distribution in several organic models for boron neutron capture therapy. *Nuclear Instruments and Methods in Physics Research Section A: Accelerators, Spectrometers, Detectors and Associated Equipment*, 580 (1): 552-557.
- Miller, M. B. and B. L. Bassler. 2001. Quorum sensing in bacteria. *Ann. Rev. Microbiol.*, 55 (1): 165-199.
- Moore, B. S. and C. Hertweck. 2002. Biosynthesis and attachment of novel bacterial polyketide synthase starter units. *Nat. Product Rep.*, 19 (1): 70-99.
- Mühling, K. H.; M. Wimmer and H. E. Goldbach. 1998. Apoplastic and membrane-associated Ca^{2+} in leaves and roots as affected by boron deficiency. *Physiol. Plant.* 102 (2): 179-184.
- Nakamura, H.; M. Ueno, J. D. Lee, H. S. Ban and E. Justus. 2007. Synthesis of dodecaborate-conjugated cholesterol for efficient boron delivery in neutron capture therapy. *Tetrahedron Letters*, 48 (18): 3151-3154.
- Newnham, R. E. 2002. How boron is being used in medical practice, in Goldbach, H. E., *et al.*: Boron in Plant and Animal Nutrition. Kluwer Academic Publishers, New York, p. 59-62.
- Nielsen, F. H. 2000. The emergence of boron as nutritionally important throughout the life cycle. *Nutrition*, 16 (7-8): 512-514.
- Niklas, K. J. 1992. *Plant Biomechanics. An engineering approach to plant form and function.* Univ. Chicago Press. Chicago.
- Noguchi, K.; T. Ishii, T. Matsunaga, K. Kakegawa, H. Hayashi and T. Fujiwara. 2003. Biochemical properties of the cell wall in the Arabidopsis mutant bor1-1 in relation to boron nutrition. *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 166 (2): 175-178.
- Nyomora, A. M. and P. H. Brown. 1999. Rate and time of boron application increase almond productivity and tissue boron concentration. *Hort Sci.*, 34 (2): 242-245.
- Nyomora, A. M.; P. H. Brown, K. Pinney and V. S. Polito. 2000. Foliar application of boron to almond trees affects pollen quality. *J. Am. Soc. Hort Sci.*, 125 (2): 265-270.
- Obermeyer, G.; R. Kriechbaumer, D. Strasser, A. Maschessnig and F. W. Bentrup. 1996. Boric acid stimulates the plasma membrane H^+ -ATPase of ungerminated lily pollen grains. *Physiol. Plant.* 98 (2): 281-290.
- O'Neill, M.; S. Eberhard, P. Albersheim and A. Darvill. 2001. Requirement of borate cross-linking of cell wall rhamnogalacturonan II for Arabidopsis growth. *Science* 294 (5543): 846-849.
- O'Neill, M. A.; T. Ishii, P. Albersheim and A. G. Darvill. 2004. Rhamnogalacturonan II: Structure and function of a borate cross-linked cell wall pectic polysaccharide. *Ann. Rev. Plant Biol.* 55 (1): 109-139.
- Park, M.; Q. Li, N. Shcheynikov, W. Z. Zeng and S. Muallem. 2004. NaBC1 is an ubiquitous electrogenic Na^+ -coupled borate transporter essential for cellular boron homeostasis and cell growth and proliferation. *Molecular Cell*, 16 (3): 331-341.
- Park, M.; Q. Li, N. Shcheynikov, S. Muallem and W. Z. Zeng. 2005. Borate transport and cell growth and proliferation: not only in plants. *Cell Cycle*, 4 (1): 24-26.
- Parr, A. J. and B. C. Loughman. 1983. Boron and membrane function in plants, *In* Robb, D. A., *et al.*: Metals and micronutrients: uptake and utilization by plants. Academic Press, New York. p. 87-107.
- Pawa, S. and S. Ali. 2006. Boron ameliorates fulminant hepatic failure by counteracting the changes associated with the oxidative stress. *Chem. Biol. Interact.* 160 (2): 89-98.
- Pérez Almeida, I. y N. C. Carpita. 2006. Las β -galactosidasas y la dinámica de la pared celular. *Interciencia*, 31 (7): 476-483.
- Power, P. and W. Woods. 1997. The chemistry of boron and its speciation in plants. *Plant Soil*, 193 (1-2): 1-13.
- Queiroz, C. G. S.; A. Alonso, M. Mares Guia and A. C. Magalhaes. 1998 Chilling-induced changes in membrane fluidity and antioxidant enzyme

- activities in *Coffea arabica* L. roots. Biol. Plant. 41 (3): 403–413.
- Ralston, N. V. C. and C. D. Hunt. 2000. Biological boron interactions: Charge and structure characteristics required for boroester formation with biomolecules. FASEB J. 14: A538-538.
- Ralston, N. V. C. and C. D. Hunt. 2001. Diadenosine phosphates and S-adenosylmethionine: novel boron binding biomolecules detected by capillary electrophoresis. Biochim. Biophys. Acta, 1527 (1-2): 20–30.
- Redondo Nieto, M. 2002. Boron and Calcium Relationship in *Rhizobium*–Legumes Symbioses, Ph.D. Tesis, Universidad Autónoma de Madrid, Madrid-España.
- Redondo Nieto, M.; I. Bonilla y L. Bolaños. 2007. El boro (B) y la relación boro-calcio (B-Ca²⁺). http://www.uam.es/personal_pdi/ciencias/bolarios/Investigacion/boro.htm. Última visita 18 de diciembre de 2007.
- Redondo Nieto, M.; P. Mergaert, A. Kondorosi, E. Kondorosi, I. Bonilla and L. Bolaños. 2002. Nutritional Influence of Boron and Ca²⁺ on Nodule Organogenesis in Legumes, Fifth European Nitrogen Fixation Conference, Abstract 8.22, Norwich.
- Redondo Nieto, M.; A. Wilmot, A. El-Hamdaoui, I. Bonilla and L. Bolaños. 2003. Relationship between boron and calcium in the N₂-fixing legume–rhizobia symbiosis, Plant Cell Environ., 26 (11): 1905–1915.
- Reuhs, B. L.; J. Glenn, S. B. Stephens, J. S. Kim, D. B. Christie, J. G. Glushka, E. Zablackis, P. Albersheim, A. G. Darvill and M. A. O'Neill. 2004. L-Galactose replaces L-fucose in the pectic polysaccharide rhamnogalacturonan II synthesized by the L-fucose-deficient mur1 Arabidopsis mutant. Planta, 219 (1): 147–157.
- Rodgers, G. 1995. Química Inorgánica. McGraw-Hill/Interamericana de España. 415 p.
- Rowe, R. I. and C. D. Eckhart. 1999. Boron is required for zebrafish embryogenesis. J. Exp. Biol. 202 (12): 1649–1654.
- Ryden, P.; K. Sugimoto Shirasu, A. C. Smith, K. Findlay, W. D. Reiter and M. C. McCann. 2003. Tensile properties of Arabidopsis cell walls depend on both a xyloglucan cross-linked microfibrillar network and rhamnogalacturonan II-borate complexes. Plant Physiol. 132 (2): 1033–1040.
- Samman, S.; M. R. Naghii, P. M. Lyons Wall and A. P. Verus. 1998. The nutritional and metabolic effects of boron in humans and animals. Biol. Trace Elem. Res., 66 (1-3): 227–235.
- Stacey, N. J.; K. Roberts, N. C. Carpita, B. Wells and M. C. McCann. 1995. Dynamic changes in cell surface molecules are very early events in the differentiation of mesophyll cells from *Zinnia elegans* into tracheary elements. Plant J. 8 (6): 891–906.
- Taiz, L. and E. Zeiger. 1991. Plant physiology. The Benjamin/Cumming Publish Company, Inc. California, USA. 559 p.
- Takano, J.; K. Noguchi, M. Yasumori, M. Kobayashi, Z. Gajdos, K. Miwa, H. Hayashi, T. Yoneyama and T. Fujiwara. 2002. Arabidopsis boron transporter for xylem loading. Nature, 420 (6913): 337–340.
- Takano, J.; K. Miwa, N. von Wiren and T. Fujiwara. 2005a. Boron dependent endocytosis and degradation of boron transporter AtBOR1. Plant Cell Phys., 46, S151–S151.
- Takano, J.; K. Miwa, X. Yuan, N. von Wiren and T. Fujiwara. 2005b. Endocytosis and degradation of BOR1, a boron transporter of *Arabidopsis thaliana*, regulated by boron availability. Proc. Natl. Acad. Sci. Unit. States Am., 102 (34): 12276–12281.
- Takano, J.; M. Wada, U. Ludewig, G. Schaaf, N. von Wiren and T. Fujiwara. 2006. The Arabidopsis major intrinsic protein NIP5;1 is essential for efficient boron uptake and plant development under boron limitation. Plant Cell 18 (6): 1498–1509.
- Wang, Z. Y.; Y. L. Tang, F. S. Zhang and H. Wang. 1999. Effect of boron and low temperature on membrane integrity of cucumber leaves. J. Plant Nutr. 22 (3): 543–550.

- Weber, L. and R. Tavanga. 2007. On the influence of active element content on the thermal conductivity and thermal expansion of Cu-X (X = Cr, B) diamond composites. *Scripta Materialia*, 57 (11): 988-991.
- World Health Organization (WHO). 1998. Environmental health criteria 204: boron. Geneva, Switzerland: World Health Organization.
- Wimmer, M. 2000. Untersuchungen zur Funktion von Bor im Apoplasten der Ackerbohne (*Vicia faba* L.). *Bonner agrikulturchemische Reihe*, Vol. 3, Agrikulturchemisches Institut, University Bonn, Bonn, Germany, p. 115.
- Wimmer, M. A. and H. E. Goldbach. 1999. Influence of Ca²⁺ and pH on the stability of different boron fractions in intact roots of *Vicia faba* L. *Plant Biol.* 1 (6): 632-637.
- Wimmer, M. A.; E. S. Bassil, P. H. Brown and A. Läuchli. 2005. Boron response in wheat is genotype-dependent and related to boron uptake, translocation, allocation, plant phenological development and growth rate. *Funct. Plant Biol.* 32 (6): 507-515
- Winans, S. 2002. Bacterial esperanto, *Nat. Struct. Biol.* 9 (1): 83-84.
- Xue, Z. M.; K. N. Wu and B. Liu. 2007. New lithium salts with croconato-complexes of boron for lithium battery electrolytes. *J. Power Sources*, 171 (2): 944-947.
- Yanagie, H.; Y. Sakurai, K. Ogura and T. Kobayashi. 2007. Evaluation of neutron dosimetry on pancreatic cancer phantom model for application of intraoperative boron neutron-capture therapy. *Biomedicine & Pharmacotherapy*, 61 (8): 505-514.
- Ye, Z. Q.; R. W. Bell, B. Dell and L. B Huang. 2000. Response of sunflower to boron supply at low root zone temperature. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.* 31 (11-14): 2379-2392.
- Ye, Z. Q.; L. B. Huang, R. W. Bell and B. Dell. 2003. Low root zone temperature favours shoot B partitioning into young leaves of oilseed rape (*Brassica napus*). *Physiol. Plant.* 118 (2): 213-220.
- Yu, Q.; A. Hlavacka, T. Matoh, D. Volkmann, D. Menzel, H. E. Goldbach and F. Baluska. 2002. Short-term boron deprivation inhibits endocytosis of cell wall pectins in meristematic cells of maize and wheat root apices. *Plant Physiol.* 130 (1): 415-421.
- Zhou, W.; S. Qi, Q. An and H. Zhao. 2007. Thermal conductivity of boron nitride reinforced polyethylene composites. *Materials Research Bulletin*, 42 (10): 1863-1873.