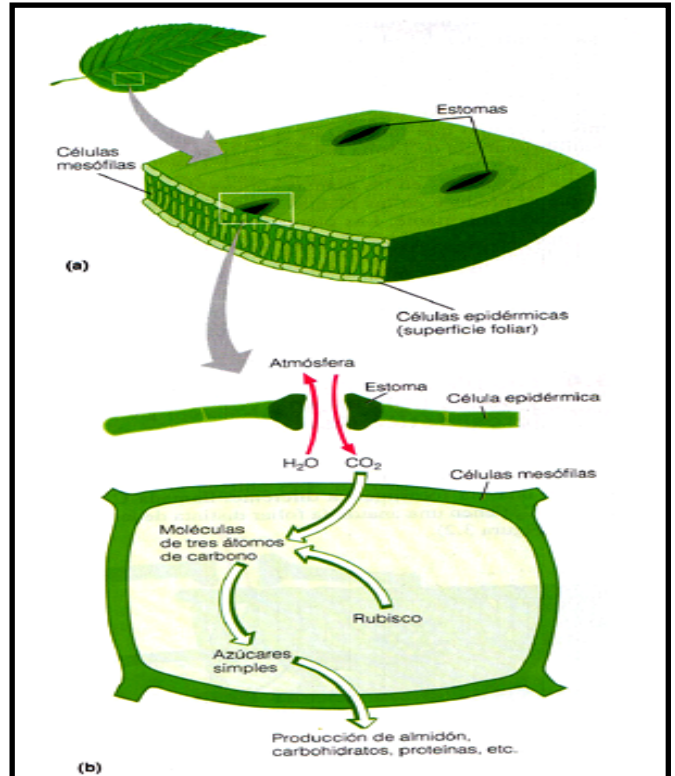


FOTOSINTESIS: DIFERENCIAS EN LAS VIAS METABOLICAS C₃, C₄ Y CAM

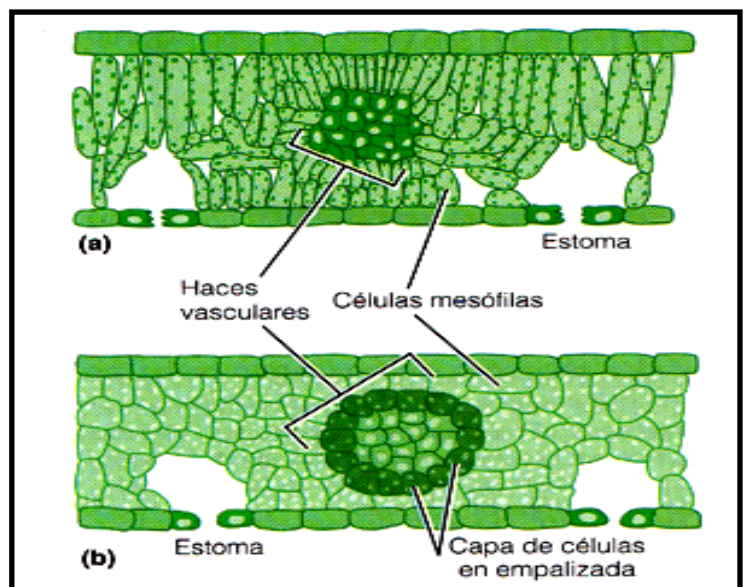
Por: Dr. A. Benavides

Tesis: Las modificaciones en estructura y fisiología de las plantas C₄ y CAM frente a las C₃ son el resultado de la presión selectiva del ambiente sobre un carácter complejo: uso eficiente del agua frente a la asimilación de CO₂.

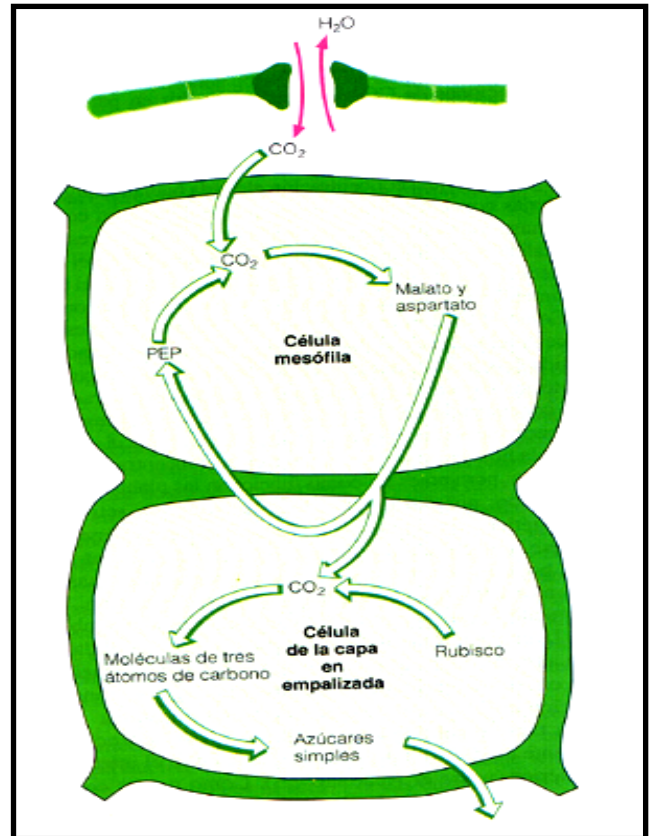
Argumento: La ruta metabólica C₃ se encuentra en los organismos fotosintéticos como las cianobacterias, algas verdes y en la mayoría de las plantas vasculares. Las vías metabólicas C₄ y CAM se encuentran solo en plantas vasculares. Las vías C₄ y CAM involucran mecanismos especializados para la concentración y transporte del CO₂ a los sitios de fijación por **RUBISCO** (vía C₃), pagando un precio extra en términos de ATP por unidad de CO₂ fijado, sin presentar ninguna modalidad o mejora bioquímica en términos de la eficiencia de RUBISCO sobre la vía C₃. De las especies estudiadas hasta el momento aproximadamente el 89% son C₃, el 10% son CAM y el restante 1% son C₄; adicionalmente se conocen unas cuantas especies que son intermedias C₃-C₄.



Porqué la presencia de un mecanismo energéticamente más costoso para la fijación de CO₂ por RUBISCO? La respuesta aparentemente se relaciona con la presión selectiva que ejercen ciertos ambientes en cuanto a la relación CO₂ fijado vs. H₂O transpirada o **Eficiencia en el Uso del Agua (EUA)**. Puede demostrarse que incluso bajo condiciones ambientales favorables una planta C₃ pierde por los **estomas** aproximadamente 100 moléculas de H₂O por molécula de CO₂ que entra por ellos. En zonas con aporte constante de agua este hecho no representa un problema pero en regiones áridas y semiáridas si llega a serlo.



Por otro lado, dado que la planta (a través de la actividad estomática) responde finamente al balance entre CO_2 ganado/ H_2O perdida, aquellas condiciones que lleven a un balance desfavorable como alta temperatura e irradiancia, alto déficit de presión de vapor entre mesófilo y atmósfera, aporte limitado de agua por el suelo o conductividad eléctrica muy alta en la solución de agua del suelo, tenderán al incremento en la restricción difusiva del agua con el cierre estomático parcial o total. Sin embargo dicho cierre estomático también impacta negativamente la difusión de CO_2 lo cual se traduce en aumento en la **actividad fotorespiratoria** de la planta, cosa que no ocurre en las plantas C_4 o CAM. En diferentes estudios ha sido demostrado que bajo condiciones de enriquecimiento atmosférico con CO_2 o mantenimiento de niveles óptimos de humedad en el suelo las plantas C_4 no muestran ventaja significativa sobre las C_3 (Black, 1986).



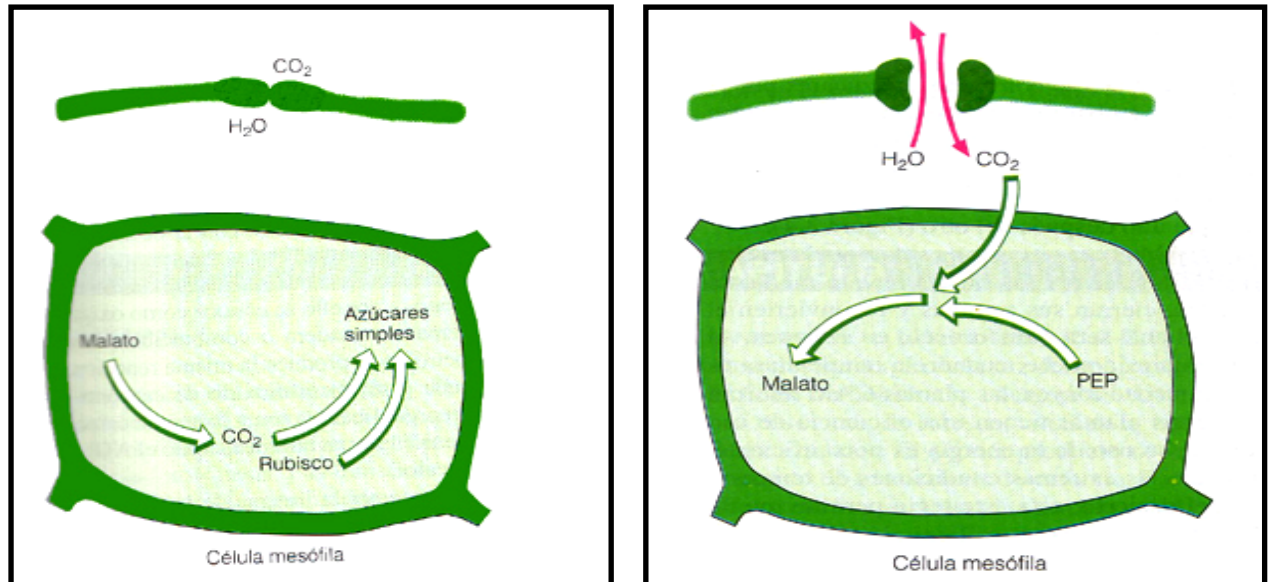
En aquellos ambientes con restricciones hídricas constantes, estacionales o diarias como son las zonas áridas, semiáridas y ambientes epifíticos las plantas C_4 y CAM funcionan como especialistas de gran éxito con mayor EUA en comparación con las plantas C_3 . Las modificaciones bioquímicas con lo cual se consigue esto se relacionan con el aumento en la cantidad y eficiencia de acción de la **anhidrasa carbónica** (AC), la cual según Badger y Price (1994) tiene importancia marginal en las plantas C_3 , y con la acción de un sistema de bombeo del CO_2 conseguido a través de la acción de la **fosfoenolpiruvatocarboxilasa** (PEPc) y **ATPasas** de membrana.

Para las plantas C_4 el resultado de las modificaciones evolutivas es que el CO_2 es fijado en dos compartimientos diferentes: en el mesófilo el CO_2 es fijado como HCO_3^- por la AC para ser tomado a continuación por la PEPc que incorpora el carbono en un ácido C_4 . Este ácido C_4 es transportado hacia la vaina del haz vascular por la acción de acarreadores específicos ATP dependientes en donde es descarboxilado para liberar CO_2 que es fijado por RUBISCO e incorporado en el ciclo de Calvin-Benson. Con la acción de este mecanismo de concentración y bombeo de CO_2 hacia los sitios de fijación por RUBISCO la planta es capaz mantener tasas altas de asimilación de CO_2 en presencia de baja concentración intercelular de dicho gas. A pesar de estas adaptaciones las plantas C_4 no son más tolerantes al estrés hídrico severo que las C_3 ; esto es, el mecanismo C_4 es una adaptación encaminada al uso eficiente del agua, no a la tolerancia al estrés hídrico.

Por otro lado las plantas CAM si muestran adaptaciones para tolerar **estrés hídrico** severo: succulencia de tejidos o succulencia celular, disminución drástica en la relación área/volumen de los órganos fotosintéticos, cierre estomático diurno que limita fuertemente la pérdida de agua combinado con apertura nocturna con lo cual no se compromete la ganancia de CO_2 , presencia de sistemas radicales extensivos, etc.

En las plantas CAM el resultado de las modificaciones evolutivas es que el CO_2 es fijado en dos etapas separadas temporalmente, más que físicamente como ocurre en las C_4 . Durante la noche la apertura de los estomas permite la difusión de CO_2 que es fijado como HCO_3^- por la AC y es tomado por la PEPc que lo incorpora en ácidos C_4 que se acumulan en las vacuolas vía una bomba

de membrana ATP dependiente. Durante el día los estomas cierran y los ácidos C_4 son llevados al citoplasma, a través de un mecanismo aparentemente pasivo, en donde son descarboxilados. El CO_2 liberado, que alcanza concentraciones internas muy altas, es fijado en los cloroplastos por RUBISCO para incorporarlo al ciclo de Calvin-Benson.



La fotosíntesis en las plantas CAM durante el día y durante la noche (Smith y Smith, 2001)

Aproximadamente la mitad de las plantas CAM conocidas son epífitas de zonas tropicales o subtropicales. En este nicho en particular es factible la presencia periódica de deficiencia severa de agua dada la inaccesibilidad de los recursos hídricos del suelo.

Bajo condiciones severas de deficiencia de agua las plantas CAM son capaces de mantener una tasa de crecimiento pequeña sin comprometer la supervivencia. Por otro lado, bajo condiciones de no deficiencia en el aporte de agua las plantas CAM se encuentran entre las más productivas conocidas, como es el caso de la piña (*Ananas comosus*) y las cactáceas como *Opuntia* spp.

CONCLUSION: Más que adaptaciones en la eficiencia de los mecanismos de fijación de CO_2 por RUBISCO o en el metabolismo posterior de las triosas fosfato hacia lípidos, proteínas, etc. las plantas C_4 y CAM presentan adaptaciones específicas para ambientes en donde la pérdida de agua acoplada a la ganancia de CO_2 pueda comprometer la capacidad de crecimiento y reproducción o incluso la supervivencia de la planta.

Literatura Citada

Black, C.C. 1986. Effects of CO_2 Concentration on Photosynthesis and Respiration of C_4 and CAM Plants. In: H.Z. Enoch and B.A. Kimball (Eds.). Carbon Dioxide Enrichment of Greenhouse Crops. Volume II. Physiology, Yield, and Economics. CRC Press, Inc. Boca Raton, Fla. USA. pp. 29-40.

Badger, M.R. and D. Price. 1994. The Role of Carbonic Anhydrase in Photosynthesis. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 45:369-392.

Leegood, R.C. 1993. Carbon Dioxide Concentrating Mechanisms. In: P.J. Lea and R.C. Leegood (Eds.). *Plant Biochemistry and Molecular Biology*. John Wiley and Sons, Ltd. Chichester, U.K.

Cuadro 1. Algunas Diferencias entre Plantas C₃, C₄ y CAM

<i>Especies Típicas de Importancia económica</i>	<i>C₃</i> <i>Trigo, cebada, papa, frijol, arroz, tomate</i>	<i>C₄</i> <i>Maíz, sorgo, caña de azúcar, mijo perla</i>	<i>CAM</i> <i>Piña, nopal</i>
% de la flora mundial en numero de especies	89%	<1%	10%
Hábitat típico	Distribución amplia	Sitios cálidos y praderas	Sitios xéricos y epifíticos
Primer producto estable de la fijación de CO ₂	PGA	Malato	Malato
Anatomía	Vaina del haz vascular no presente o sin cloroplastos	Vaina del haz vascular con cloroplastos (Kranz)	Suculencia celular o de los tejidos
Fotorespiración	Hasta 40% de la fotosíntesis	No detectable	No detectable
Puntode compensación para la asimilación de CO ₂ (Γ)	40-100 μ l l ⁻¹	0-10 μ l l ⁻¹	0-10 μ l l ⁻¹ (en oscuridad)
[CO ₂] intracelular en luz de día (μ l l ⁻¹)	200	100	10 000
Frecuencia estomática (estomas mm ⁻²)	40 - 300	100 - 160	1 - 8
EUA (g CO ₂ fijado por kg H ₂ O transpirada)	1 - 3	2 - 5	10 - 40
Tasa maxima de crecimiento (g m ⁻² d ⁻¹)	5-20	40-50	0.2
Productividad maxima (ton ha ⁻¹ año ⁻¹)	10-30	60-80	Generalmente menor a 10*

Fuente: Leegood (1993)

* Sin embargo bajo condiciones de riego las plantas CAM se encuentran entre las más productivas conocidas.