



PLANTAS DE METABOLISMO FOTOSINTÉTICO C-3, C-4 Y CAM

Salvador Cordero Rodríguez

El problema principal del intercambio gaseoso en las plantas consiste en oscilar entre morir de sed o de hambre. O. STOCKER

Introducción

La fotosíntesis se divide en dos etapas: Fase lumínica o electroquímica y fase oscura o química, desarrollándose ambas con la planta iluminada.

Durante la fase electroquímica, la energía lumínica asociada a los fotones, cuya longitud de onda se encuentra comprendida dentro del espectro de la luz visible (longitud de onda $\lambda = 400-700$ nm), es captada por los pigmentos fotosintéticos y transformada en energía electrónica y ésta, finalmente, en poder reductor en forma de $\text{NADPH} + \text{H}^+$ y energía química de enlace en forma de ATP. Como producto secundario se produce O_2 cuando el agua, sufriendo el denominado proceso de fotólisis, es la fuente última de los equivalentes de reducción transferidos al NADP^+ .

Durante la fase química, el poder reductor en forma de $\text{NADPH} + \text{H}^+$ y la energía química de enlace en forma de ATP, generados durante la fase electroquímica, son utilizados para proceder a la asimilación reductora de los elementos biógenos C, N, S y P, que son captados por la planta, bajo la forma de compuestos con un alto grado de oxidación: CO_2 atmosférico captado por los estomas de las hojas y sales minerales NO_3^- , SO_4^{2-} y PO_4^{3-} absorbidas en disolución acuosa por las raíces y transportadas (savia bruta) hasta las hojas a través de los elementos conductores del xilema. Los elementos biógenos quedan incorporados a la nueva materia orgánica, hidratos de carbono, aminoácidos...

Por término medio y de forma aproximada la energía lumínica disponible es de 174 W m^{-2} , las cifras de producción primaria en diferentes ecosistemas se escalonan entre amplios límites, con una media de $0,35 \text{ g de C} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{día}^{-1}$ que son equivalentes a $240 \text{ mW} \cdot \text{m}^{-2}$. La eficiencia total de la fotosíntesis es, pues, de $0,240/174 = 1,3$ por mil, eficiencia asombrosamente baja, si se compara con la forma en que los organismos vivos, bajo la presión de la selección

natural, han resuelto otros problemas. Todo parece indicar que el principio rector en la evolución de la fotosíntesis y de los ecosistemas en su conjunto no ha sido maximizar el aprovechamiento de la energía disponible y sí utilizar la energía necesaria para el mantenimiento del máximo grado de organización, que en cada planta y en la totalidad de cada ecosistema permiten los factores limitantes, y entre ellos, como veremos aquí, el agua.

La fijación fotosintética del CO_2 sucede en las plantas superiores en el estroma de los cloroplastos y se produce, generalmente, mediante el ciclo reductor de las pentosas-fosfato, aunque algunas plantas han desarrollado rutas metabólicas auxiliares, que les permiten crecer eficazmente en zonas tropicales (plantas C4) o desérticas (plantas CAM).

Plantas de metabolismo fotosintético C-3

El ciclo de Calvin-Benson o ciclo de las pentosas-fosfato es el conjunto de reacciones que propician la fijación y asimilación reductiva del CO_2 hasta formar compuestos orgánicos $(\text{CH}_2\text{O})_n$. Las plantas en las que sucede se denominan C-3 porque el primer compuesto orgánico que incorpora el CO_2 atmosférico, el fosfoglicerato, tiene tres átomos de carbono.

En este ciclo se distinguen tres etapas:

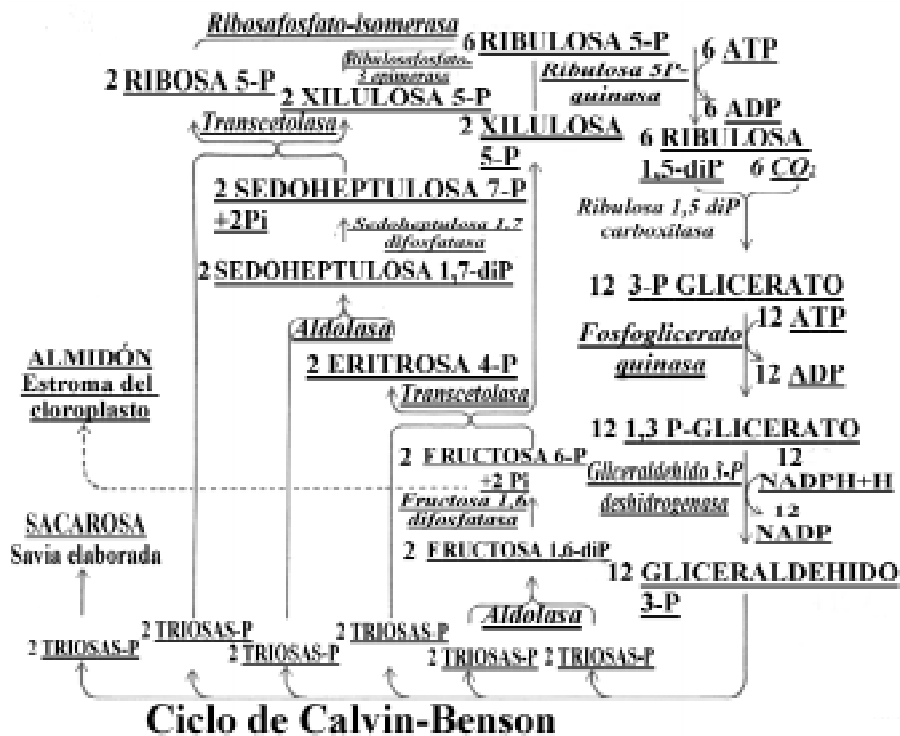
1) Carboxilación de seis unidades de ribulosa 1,5 difosfato (5C), con seis unidades de CO_2 , para originar doce moléculas de 3 fosfoglicerato (3C). Esta reacción está catalizada por el enzima **ribulosa 1,5 difosfato carboxilasa-oxigenasa**.

2) Reducción de las 12 unidades de 3 fosfoglicerato a doce unidades de gliceraldehído 3-fosfato a través de dos reacciones catalizadas por la 3-fosfogliceratoquinasa y por la gliceraldehído-3-fosfato deshidroge-

nasa, con el consumo de seis unidades de ATP y otras tantas de NADPH+H⁺.

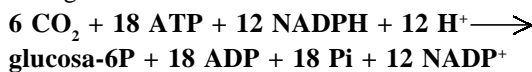
3) Regeneración de las seis unidades de ribulosa 1-5 difosfato, a expensas de diez de las doce unidades de gliceraldehído 3 fosfato, en una serie de reacciones en las que intervienen azúcares-fosfato de tres a siete átomos de carbono, generados a partir de los restos de gliceraldehído 3 fosfato y que implican la intervención del enzima ribulosa 5-fosfoquinasa que teniendo como sustrato seis unidades de ribulosa 5-P procede a su fosforilación con consumo de seis unidades de ATP.

-52,6 kilocalorías por mol y que en la hidrólisis del ATP es de -7,6 kilocalorías por mol, la cantidad de energía consumida en cada vuelta de ciclo será de 768 kilocalorías. Puesto que la energía química almacenada en un mol de triosa-fosfato es de +350,4 kilocalorías, se deduce que la energía disipada en cada vuelta del ciclo es sólo de 67,2 kilocalorías, Ello representa un rendimiento aproximado del 91%. Sin embargo, cuando una hoja o cloroplastos aislados se iluminan, la tasa de fijación de CO₂ es mucho más baja. Veamos la causa.



Las dos unidades de gliceraldehído 3 fosfato restantes, para evitar un peligroso incremento de la presión osmótica pueden ser almacenadas, en el estroma del cloroplasto, en forma de almidón (n-glucosa) o ser exportadas en forma de sacarosa (O-β-D fructofuranosil (2-1) α-D glucopiranosido-savia elaborada) que a través de los haces conductores del floema será transferida al resto de la planta.

El balance del ciclo hasta hexosa fosfato nos da la reacción global:



Por cada seis moléculas de CO₂ asimiladas en cada vuelta del ciclo se consumen 18 de ATP y 12 de NADPH+H⁺, con una formación neta de dos unidades de triosa-fosfato. Teniendo en cuenta que el cambio de energía libre en la oxidación del NADPH es de

La ribulosa 1-5 difosfato carboxilasa-oxigenasa es el primer enzima que interviene en el ciclo de Calvin-Benson. Está considerada como la proteína más abundante de la Tierra, pues representa el 50 % de la proteína soluble que se encuentra en las hojas verdes.

Es una enzima bifuncional, que puede catalizar la combinación de la ribulosa bifosfato, tanto con el CO₂ (actividad carboxilasa) como con el oxígeno (actividad oxigenasa) y ello en función de las concentraciones relativas de ambos gases .

La oxigenación de la ribulosa 1-5 difosfato da origen a la fotorrespiración, un ciclo metabólico que se produce al mismo tiempo que la fotosíntesis y por tanto, en presencia de luz. Implica un desprendimiento de dióxido de carbono y un consumo de oxígeno por la actividad oxidativa de la ribulosa 1-5 difosfato carboxilasa-oxigenasa y de una oxidasa flavínica presente en los peroxisomas..



La oxigenación de la ribulosa 1-5 difosfato por la ribulosa 1-5 difosfato carboxilasa-oxigenasa se opone al ciclo de las pentosas-fosfato y origina la formación de dos moléculas: una de fosfoglicerato (3C) que se incorpora al ciclo de las pentosas-fosfato y una de fosfoglicolato (2C) que queda fuera del ciclo. Muchas algas producen, como consecuencia de ello, grandes cantidades de ácido fosfoglicólico que, tras su desfosforilización, expulsan al exterior, lujo que no pueden permitirse las plantas terrestres, por las razones que a continuación comentaremos.

En las plantas C-3, con el objeto de minimizar la pérdida de eficiencia en la fijación del CO_2 y la amenaza de colapso del ciclo de Calvin, el ácido glicólico sufre una serie de transformaciones que implican a tres compartimentos celulares: cloroplastos, peroxisomas y mitocondrias.

Por cada unidad de CO_2 que a partir del ácido glicólico la planta logra retener en forma de aminoácidos (glicina y serina) y triosas-P se habrán consumido ahora no tres, sino cuatro ATP y no dos sino cinco equivalentes de reducción $\text{NADPH} + \text{H}^+$. Y ello además del costo que supone la pérdida no evitada en forma de CO_2 de parte del carbono previamente reducido y fijado en la unidad de ribulosa 1-5 difosfato, objeto de la oxigenación promovida por la ribulosa 1-5 difosfato carboxilasa-oxigenasa.

La fotorrespiración es un proceso de malversación cuyo resultado es la oxidación de 1/6 a un 1/2 de la ribulosa-1,5 difosfato, pilar en la asimilación reductora del CO_2 . Ello provoca una pérdida de energía química de enlace (ATP) y de equivalentes de reducción ($\text{NADPH} + \text{H}^+$) y una disminución de eficacia fotosintética de un 30-50 %. El ritmo fotorrespiratorio de las plantas C-3 es tal que supone la cesión a la atmósfera de un volumen de CO_2 que es 5 veces superior al liberado en oscuridad a resultas de la respiración mitocondrial.

Para compensar esta pérdida de eficiencia, en la fijación de CO_2 , la planta se ve obligada a mantener sus estomas abiertos un tiempo extra, perdiendo importantes volúmenes de H_2O_v por evapotranspiración estomática. Por ello las plantas C-3 sólo pueden ocupar hábitats cuyo suelo y clima les garantice la disponibilidad de recursos hídricos. Hay que tener en cuenta que en el caso, por ejemplo, del arroz, acompañando a la generación de 1gr. de materia seca, se pierden o ceden por evapotranspiración estomática hasta 680 g. de H_2O_v .

La idea más aceptada hoy día para explicar la razón de la pérdida de eficiencia que en la fijación del CO_2 presenta la ribulosa 1-5 difosfato carboxilasa-oxigenasa, al promover la oxigenación de la ribulosa 1-5 difosfato, es que en la atmósfera primitiva, imperante cuando aparecieron los primeros organismos fotosintéticos,

no había apenas oxígeno y en consecuencia la fotosíntesis no se veía disminuida por la fotorrespiración. Fue precisamente la acción de los organismos fotosintéticos la que determinó un aumento de la concentración de O_2 en la atmósfera y así lo que en principio no era un problema, finalmente significó una disminución sustancial de la eficacia fotosintética. Sólo en este contexto fue significativa una presión evolutiva para reducir la fotorrespiración. El desarrollo del metabolismo fotosintético C-4, permitió a las plantas que lo lograron ciertas ventajas selectivas, al menos en zonas de climas calurosos y secos, e incluso a veces también en ambientes salinos. TABLA-1

ESPECIES	Tª en °C	FOTOSÍNTESIS NETA	
		21 % de O_2	2% de O_2
C-3			
<i>Cebada</i>	22	28	40
<i>Trigo</i>	25	17	23
<i>Girasol</i>	30	37	53
<i>Tabaco</i>	30	17	24
<i>Remolacha</i>	25	25	35
C-4			
<i>Maíz</i>	30	49	52
<i>Caña de azúcar</i>	26	52	52

TABLA-1 Efecto de la concentración de O_2 sobre la fotosíntesis neta (mg de CO_2 por dm^{-2} de superficie foliar simple por hora) en hojas de varias especies situadas en atmósfera de 300 ppm de O_2 y alta intensidad luminosa

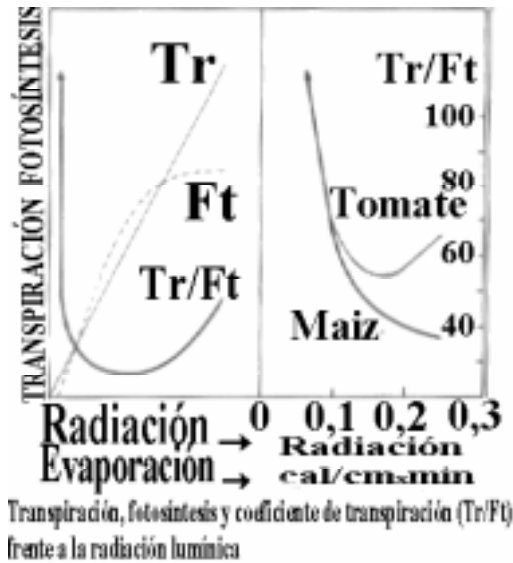
De todas formas, en zonas más templadas o frías y húmedas no se dieron motivos para un desplazamiento importante de plantas C-3 por plantas C-4. Hoy en día, en climas templados o fríos siguen predominando las plantas de tipo C-3. En latitudes próximas al ecuador, con climas cálidos, las plantas C-3 abundan en los bosques húmedos. Las plantas C-4 son plantas herbáceas características de los medios abiertos, secos y soleados, tipo sabana.

En el arroz, la eficacia del transporte de oxígeno del tallo a la raíz es 10 veces mayor que en la cebada y cuatro veces mayor que en el maíz. Las raíces respiran aeróbicamente aun cuando se cultiven en un ambiente anegado, anaeróbico.

Plantas de metabolismo fotosintético C-4

La captación de CO_2 requiere que los estomas se encuentren abiertos. La planta ha de ceder agua para

poder captar CO_2 . Disminuir las pérdidas de agua, cerrando los estomas, también hace disminuir el flujo de entrada de CO_2 .



En estas circunstancias, cuando la temperatura es de 20°C y la humedad relativa del 50%, el gradiente de concentración CO_2 atmósfera \rightarrow mesófilo de la hoja es 20 veces inferior al gradiente de concentración H_2O_v mesófilo de la hoja \rightarrow atmósfera. Si a ello se añade que el H_2O_v difunde con una velocidad 1'54 veces superior a la que lo hace el CO_2 , se comprende que al aumentar la temperatura y disminuir la humedad relativa se incrementen las pérdidas de H_2O_v más deprisa que la captación de CO_2 . El camino de la difusión es también esencialmente distinto. El CO_2 ha de llegar

hasta el cloroplasto y su camino es más largo, viéndose además dificultado porque el transporte del CO_2 en disolución es muy lento

Para evitar que al mantener los estomas abiertos las pérdidas de H_2O_v (evapotranspiración estomática en gramos de $\text{H}_2\text{O}_v \times \text{cm}^{-2} \cdot \text{seg}^{-1}$) pongan en peligro el equilibrio hídrico de la planta, esta ha de fijar con eficiencia el CO_2 aunque éste no sea un factor limitante. Tal como indicó O. STOCKER, el problema principal del intercambio gaseoso en las plantas consiste en oscilar, entre morir de sed o de hambre,

Algunas plantas (C-4 y CAM) pueden solventar el problema mejor que otras (C-3) y en lugares secos son más competitivas. La relación entre consumo de agua y producción, puede expresarse mediante el *coeficiente de transpiración*, que indica la cantidad de agua empleada por la planta durante el período vegetativo por unidad de peso de materia seca producida. TABLA-2.

Dado que el proceso de fotorrespiración tiene su origen en la acción oxidativa de la ribulosa 1-5 difosfato carboxilasa, las plantas C-4 (maíz) y CAM (cactáceas), para evitar la fotorrespiración y así la pérdida de eficiencia en la fijación de CO_2 que ello supone aportan a dicho enzima tal cantidad de CO_2 que deja de tener afinidad por el O_2 . En las plantas C-4 y CAM no existe fotorrespiración.

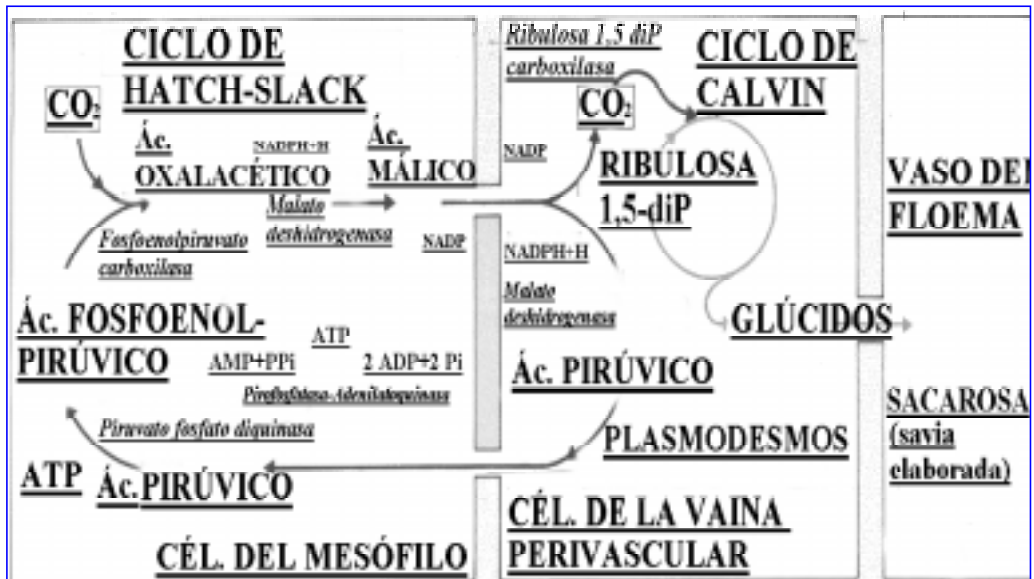
En las plantas C-3 el CO_2 a un tiempo es fijado e incorporado al ciclo de Calvin-Benson por la ribulosa 1-5 difosfato carboxilasa.

En las plantas C-4 las hojas reflejan anatómicamente una especialización bioquímica. Presentan dos tipos celulares, las células de la túnica vascular en torno a los vasos y las células del mesófilo en torno a aquellas.

En las plantas C-4, los cloroplastos de las células

PLANTAS C-3		PLANTAS C-4	PLANTAS CAM
<i>Herbáceas de Explotación agrícola</i>	<i>Árboles planifolios</i>	Maiz 370	A la luz 150-600
Arroz 680	Encina 340	Panicum 300	En la oscuridad 25-150
Centeno 630	Abedul 320	Amaranthus 300	
Trigo 580	Haya 170	Verdolaga 280	
Avena 540	<i>Coníferas</i>		
Cebada 520	Pino 300		
Alfalfa 840	Alerce 260		
Judía 700	Abeto rojo 230		
Patata 640	Pseudotsuga 170		
Girasol 600			
Sandía 580			
Algodón 570			

TABLA-2
Consumo promedio de agua en la producción de materia seca (gramo de agua transpirada por gramo de materia seca producida).
De Estocker-1929; Polster 1967; Black 1971 y Szanek-Ting 1975.



del mesófilo parecen no contener en su estroma el enzima ribulosadifosfato-carboxilasa. El CO_2 es fijado con la participación de un enzima citoplasmático que tiene una extraordinaria afinidad por él, la fosfoenolpiruvato-carboxilasa. Este fija el CO_2 a una molécula de fosfoenolpiruvato (3C), siendo así que el carbono del CO_2 queda incorporado a un primer compuesto, el oxalacetato (4C). Este compuesto de cuatro carbonos da nombre a las plantas C-4.

Si a 25°C se dejan estas plantas con suficiente luz, fijarán el CO_2 de la atmósfera hasta dejar sólo 10 ppm o menos. En las plantas C-3 la fijación de CO_2 cesa cuando el contenido de CO_2 en el aire desciende por debajo de 40-80 ppm.

En realidad el verdadero sustrato de la fosfoenolpiruvato-carboxilasa es el bicarbonato CO_3H^- . Una intensa actividad anhidrasa carbónica asegura un rápido equilibrio $\text{CO}_2 / \text{CO}_3\text{H}^-$.

La fosfoenolpiruvato-carboxilasa discrimina entre los distintos tipos de isótopos del carbono menos que la ribulosa difosfato-carboxilasa. En plantas C-4 la desviación de la proporción de fijación de $^{13}\text{CO}_2 / ^{12}\text{CO}_2$ respecto de la proporción atmosférica es de sólo -11 por 1.000, mientras que en plantas C-3 la desviación es de -27 por 1.000. Estas diferencias de composición isotópica se pueden medir sensiblemente y sirven, así, como un criterio para saber si una planta tiene fotosíntesis C-4 o C-3. En un ejemplo práctico, dicha discriminación sirve para, en base a la proporción que contengan de ^{13}C , distinguir azúcar de caña (planta C-4) de azúcar de remolacha (planta C-3).

En el maíz y la caña de azúcar, el oxalacetato generado en el citoplasma por la actividad de la fosfoenolpiruvato-carboxilasa se reduce a malato en el estro-

ma del cloroplasto con la participación de una malico-deshidrogenasa dependiente del $\text{NADPH} + \text{H}^+$ generado en el marco de la fase electroquímica de la fotosíntesis.

Las células del mesófilo generadoras de malato poseen cloroplastos con tilacoides del estroma, numerosos tilacoides de los grana y poco almidón. El malato pasa desde las células del mesófilo a las células de la túnica vascular, a través de los plasmodesmos de las paredes celulares. Una vez en las células de la túnica, el malato con la participación de un enzima malato-deshidrogenasa ubicada en el estroma del cloroplasto, se desdobra en CO_2 , y piruvato y ello al tiempo que se transfiere poder reductor en forma de $\text{NADPH} + \text{H}^+$; poder reductor que se empleará posteriormente en el desarrollo del ciclo de Calvin.

El CO_2 desprendido en las células de la vaina es captado por la ribulosa 1-5 difosfato carboxilasa y sigue el proceso por el ciclo de Calvin-Benson. Es así que, al contrario de lo que ocurre con las células del mesófilo, los cloroplastos de las células de la vaina sí acumulan almidón y exportan a través de los haces conductores del floema sacarosa.

El proceso descrito se desarrolla con tal intensidad que, en el estroma del cloroplasto de la célula de la túnica vascular, la concentración de CO_2 se hace tan alta como lo sería si la planta viviera en una atmósfera con una concentración de CO_2 entre una vez y media y dos la concentración normal. Ello hace que la ribulosa 1-5 difosfato carboxilasa sólo carboxile su sustrato, no teniendo apetencia por el O_2 que así no compite con el CO_2 por su centro activo. No se dan fenómenos de fotorrespiración.

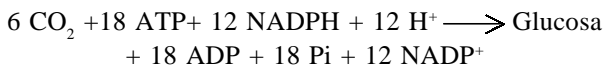
Del CO_2 , fijado por la ribulosa 1-5 difosfato carboxilasa en el estroma del cloroplasto de la célula de

la túnica vascular, se estima que el 85% proviene del desarrollo del ciclo descrito por Hatch-Slack y que sólo penetra por difusión directa el 15%.

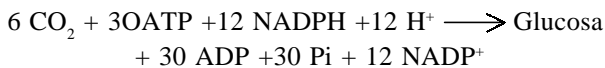
El piruvato vuelve a las células del mesófilo y puede utilizarse en la regeneración de fosfoenolpiruvato, reacción catalizada por la piruvato fosfato diquinasa y acoplada a un proceso en el que también está implicado el enzima pirofosfatasa y que, en conjunto, supone el consumo de dos moles de ATP por mol de piruvato convertido en fosfoenolpiruvato.

Este consumo extra de 2 ATP por unidad de CO₂ fijada en las plantas C-4 no supone una desventaja en relación a las plantas C-3, toda vez que este gasto resulta sobradamente compensado por el ahorro energético y en H₂O_v que supone mantener la fotorrespiración en niveles muy bajos o inexistentes.

Proceso Fotosintético Plantas C-3



Proceso Fotosintético Plantas C4



La *capacidad fotosintética neta*, referida a la superficie foliar simple como receptor de radiación, es definida como: capacidad de trabajo de la maquinaria fotosintética de una planta en condiciones naturales de suministro de CO₂ (el aire normal posee un contenido en CO₂ de ~ 0.03% o sea 300 ppm), saturación de luz, temperatura óptima y buen suministro de agua.

Las plantas explotadas en agricultura, que fijan el CO₂ a través del ciclo de Calvin-Benson, plantas C-3 como el trigo, arroz, patata y girasol presentan valores de fijación de CO₂ de 20-40 mg · dm⁻² · h⁻¹. Estos valores se elevan hasta los 50-80 mg de CO₂ · dm⁻² · h⁻¹, en el caso de las plantas de metabolismo C-4, esto es casi el doble que aquellas y 9 veces más que las especies esclerófilas de zonas de sequía estival o las coníferas perennifolias cuyos valores oscilan entre 5-15 mg de CO₂ · dm⁻² · h⁻¹.

Las plantas C-4, poseen los enzimas que en las plantas C-3 se encuentran implicados en la fotorrespiración, pero parecen no operar, por no ser ello necesario. En el maíz, el glicolato marcado con ¹⁴C, suministrado en oscuridad, estimula el desprendimiento de CO₂. Con luz es completamente asimilado.

La posibilidad de cultivar plantas con ritmos de fotorrespiración bajos o la inhibición del ciclo del glicolato son posibilidades que se están considerando.

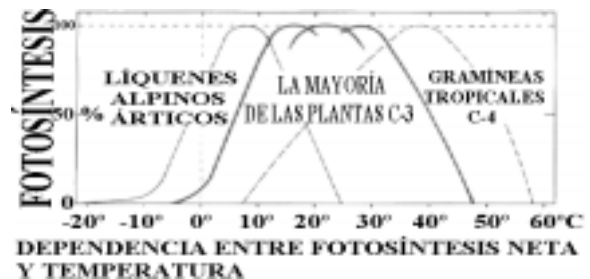
La alta eficiencia con que fijan el CO₂ las plantas

C-4 les permite captar en poco tiempo el CO₂ que precisan para mantener su tasa de crecimiento y así mantener los estomas cerrados durante más tiempo. Evitan pérdidas de H₂O_v por evapotranspiración estomática. Ello les permitió colonizar hábitats en los que una incontrolada evapotranspiración estomática condicionaría su equilibrio hídrico por ser el agua un factor limitante.

Se toma como *temperatura óptima* el intervalo de temperatura que proporciona un rendimiento de la fotosíntesis neta superior al 90 % del máximo. La zona de temperatura óptima de la fotosíntesis neta es menor que la que corresponde a la temperatura óptima de los principales enzimas que intervienen en la fotosíntesis; hemos de tener en cuenta que al aumentar la temperatura, mientras la fotosíntesis bruta actúa a gran rendimiento también aumenta la respiración y lo hace a un ritmo mayor, lo que hace que disminuya así el rendimiento neto.

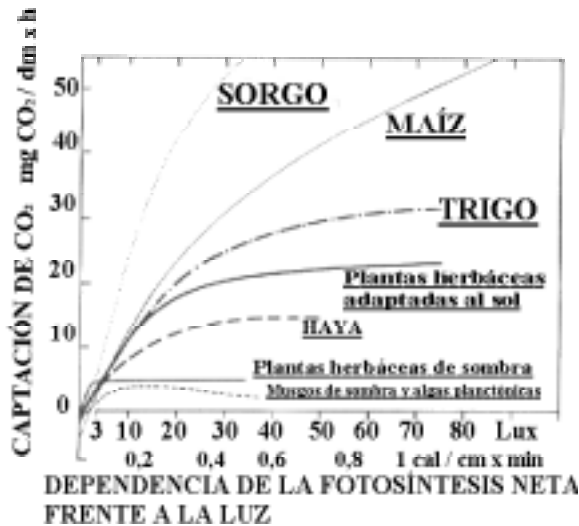
En las plantas C-4 el rendimiento óptimo se encuentra a temperaturas por encima de los 30 °C y en casos aislados alcanza los 50 °C y el límite mínimo frente a la fijación de CO₂ se sitúa en 5-7 °C. La vía C-4 de la asimilación del carbono proporciona la base genética para la colonización de terrenos extremadamente cálidos.

Entre las plantas C-3 explotadas en agricultura,



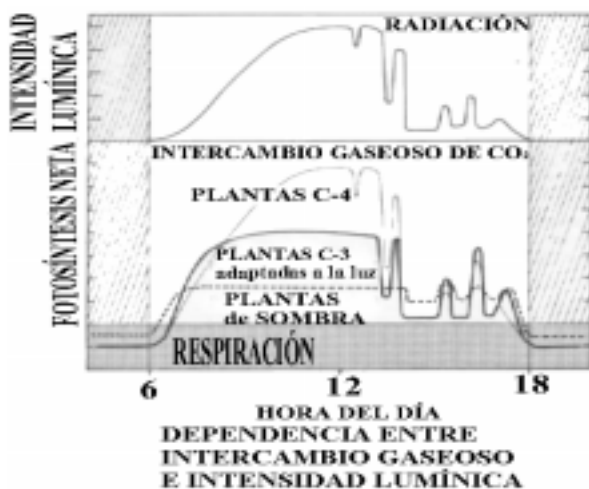
la temperatura óptima para el desarrollo de la actividad fotosintética 20-30 °C ya no es una característica específica del grupo, más bien viene determinado por las condiciones climáticas del hábitat de la planta en el tiempo de vegetación activa. En este caso el límite frente al frío se reduce de -2 a más de 0.

La *curva captación luminosa-fotosíntesis neta* sigue una curva de saturación. Empieza para una luz débil con un desprendimiento neto de CO₂, ya que el que se libera por la respiración es mayor que el fijado a través de la actividad fotosintética. Para una *intensidad luminosa compensadora*, la fotosíntesis fija todo el CO₂ liberado en la respiración. Una vez se supera el punto de compensación, al aumentar la intensidad lumínica, aumenta rápida y proporcionalmente la captación de CO₂.



Las plantas C-4 alcanzan su punto de compensación a unos 100 lux, las plantas C-3 lo alcanzan cuando los valores se encuentran comprendidos entre 1000 y 5000 lux. Debemos tener en cuenta que la luz en las plantas C-3, además de la fotosíntesis, activa la fotorrespiración, por lo que requerirán de más luz para conseguir captar, a través de una actividad fotosintética mermada en su eficiencia por la fotorrespiración, el CO₂ liberado en la respiración mitocondrial.

En condiciones de radiación muy intensa el rendimiento fotosintético aumenta poco o incluso nada, la maquinaria fotosintética está saturada. No obstante, plantas C-4, como el mijo y el maíz no alcanzan la saturación luminosa total incluso con iluminación muy intensa y para una luminosidad intermedia actúan con mayor rendimiento que las plantas C-3.



Las variaciones en la captación de CO₂ a lo largo del día, en las plantas C-4 sigue fielmente las de la intensidad lumínica. Las plantas C-3 alcanzan rápidamente el punto de saturación, momento a partir del

cual nuevos incrementos en la intensidad lumínica dejan de verse acompañados de incrementos en la captación de CO₂.

Ello se debe a que aparentemente la fosfoenolpiruvato-carboxilasa es capaz, incluso a gran intensidad de luz, de trabajar al mismo ritmo que las reacciones luminosas desarrolladas a nivel de la etapa electroquímica.

Con todo ello las plantas C-4 pueden por unidad de superficie de hoja sintetizar hexosas mucho más rápidamente, crecen mucho más deprisa, tienen menos requerimientos de agua y funcionan eficazmente con intensidades lumínicas más altas que las plantas C-3.

Se trata de especies vegetales tropicales y subtropicales. En dicotiledóneas, el metabolismo fotosintético C-4, sólo se ha encontrado en las consideradas más modernas, y concretamente en plantas de Centrospermas (familias Quenopodiáceas, Nictagináceas, Amaranáceas, Aizoáceas y Portulacáceas), Geraniales (familia Euforbiáceas), Campanuladas (familia Compuestas), Gruinales (familia Zigofiláceas). Dentro de monocotiledóneas se han encontrado abundantes plantas C-4 en las familias Ciperáceas y Gramíneas, algunas de gran importancia económica, como las gramíneas maíz, caña de azúcar, mijo y sorgo.

Al no haberse encontrado fotosíntesis C-4 en las angiospermas consideradas más primitivas, parece como si el metabolismo fotosintético C-4 sólo se hubiera desarrollado en plantas que permitían unas complejas posibilidades estructurales en su anatomía foliar, como ocurre en las angiospermas más evolucionadas, lo que indica que el carácter de fotosíntesis C-4 es de origen reciente y polifilético. Incluso dentro de un mismo género (*Atriplex* quenopodiácea) se han encontrado plantas C-3 y plantas C-4.

Thure Cerling ha llevado a cabo un exhaustivo análisis de la relación ¹³CO₂ / ¹²CO₂ en el esmalte de dientes fósiles de équidos, en proboscídeos, en unos mamíferos sudamericanos extinguidos llamados notoungulados y en otros grupos de grandes herbívoros. Las regiones estudiadas fueron Europa, este de África, Pakistán, América del Norte y Sudamérica, y el periodo abarcado los últimos 20 m.a. Ha encontrado que las relaciones eran bajas en todos los grupos hace 8 m.a. o más, indicando un mundo dominado por las plantas del tipo C-3. Sin embargo, 2 m.a. después la situación empezó a cambiar en el este de África, Pakistán, América del Norte en latitudes bajas y Sudamérica. Hace entre 8 y 6 m.a. comenzó un descenso de la concentración de CO₂ en la atmósfera, con la reducción de las masas forestales y la consiguiente expansión de los ecosistemas abiertos y secos, tipo sabana, dominados por plantas del tipo C4.



La distribución geográfica de los primeros fósiles de homínidos hace pensar en un origen esteafricano de nuestro linaje. Meave Leakey ha encontrado a un lado y otro del lago Turkana (Kenia) fósiles de homínidos de en torno a los 4 m.a. de antigüedad (de 3,9 a 4,2 m.a.), especie como *Australopithecus anamensis* («australopiteco del lago»). Parece ser que a lo largo del Mioceno un gran cinturón de selva tropical se extendía desde el Golfo de Guinea hasta el océano Índico. La gran fractura en expansión de la corteza terrestre que constituye el Great Rift Valley se extiende desde Mozambique, a través de Malawi, por la región de los Grandes Lagos, el País de los Afar en Etiopía, el mar Rojo y llega hasta el mar Muerto, entre Israel y Jordania. Los cambios en el relieve que supone este proceso tectónico, levantando grandes barreras montañosas y altas planicies, habrían ido separando desde finales del Mioceno los ecosistemas occidentales, forestales y húmedos tipo pluvisilva, dominados por plantas C-3 y poblados por los antepasados de los chimpancés y gorilas de los ecosistemas orientales, con ambientes cada vez más abiertos, secos y soleados tipo sabana y habitados por homínidos y herbívoros de coronas dentales altas para pacer las plantas C4 de tallos fibrosos y mineralizados. ¿Estaría nuestro origen ligado al de las plantas C-4? Según los estudios de los biólogos moleculares, hace entre 4,5 y 7 m.a. que nuestro linaje se separó de la línea de los chimpancés. De ser así no debemos olvidar que el desarrollo de la agricultura en el Neolítico estuvo propiciado por la domesticación de especies C-3.

La capacidad de fijar el CO_2 al fosfoenolpiruvato no es una propiedad exclusiva de las llamadas plantas C4. Las plantas CAM (Crassulacean acid metabolism) tienen los estomas abiertos durante la noche. En este momento fijan el CO_2 sobre fosfoenolpiruvato, en reacción catalizada por el enzima fosfoenolpiruvato-carboxilasa, en un proceso semejante al que ocurre en plantas C-4. También, como en plantas C-4, el oxalacetato formado pasa a málico, en reacción catalizada por una malato-deshidrogenasa, pero en este caso dependiente del NADH^+ producido al igual que el fosfoenolpiruvato por glucólisis, previa movilización de la glucosa almacenada en forma de almidón. Debido a la intensa síntesis de malato que se produce durante la noche, desciende la presión parcial de CO_2 intercelular. Ello provoca la apertura de los estomas, y la incorporación de CO_2 a través de estos. El málico se acumula en las vacuolas y parcialmente se transforma en otros ácidos del ciclo de Krebs, como cítrico e isocítrico. Como se ve, a diferencia de plantas C-4, el málico se forma en la oscuridad, no a la luz y además no se transporta a otras células, se acumula en las vacuolas.

Durante el día, el málico y los otros ácidos for-

mados salen de la vacuola y dan oxalacetato, que por acción de un enzima fosfoenolpiruvato-carboxikinasa da fosfoenolpiruvato y CO_2 . Es este incremento de la presión parcial del CO_2 intercelular lo que ahora provoca el cierre de los estomas, para evitar la pérdida de agua por evapotranspiración. El fosfoenolpiruvato formado, vía gluconeogénesis, regenera el almidón movilizado en el proceso nocturno y el CO_2 , liberado es captado por la ribulosa 1-5 difosfato carboxilasa y fijado sobre ribulosa-difosfato, para a través del ciclo de Calvin-Benson dar azúcares. El ATP y el $\text{NADPH}+\text{H}^+$, requeridos en las diversas etapas, son proporcionados por el transporte electrónico fotosintético.

Mientras que las plantas C-4 optan por una separación espacial de los procesos de fijación del CO_2 (células del mesófilo) e incorporación al ciclo de Calvin-Benson (células de la vaina perivascular), en plantas CAM lo que sucede es una separación temporal entre los procesos de fijación de CO_2 (día) e incorporación al ciclo de Calvin-Benson (noche). Esta separación temporal entre la fijación nocturna de CO_2 y su incorporación al ciclo de Calvin al día siguiente y ya con los estomas cerrados, son ventajosas para las plantas suculentas que habitan generalmente terrenos secos. De este modo aseguran el suministro de carbono, sin arriesgar al mismo tiempo el contenido en agua.

Muchas plantas suculentas, sobre todo de las familias de las liliáceas, bromeliáceas, labiadas, geraniáceas, euforbiáceas, cucurbitáceas, orquidáceas, cactáceas, crasuláceas, y asclepiadáceas fijan, en forma de ácido málico, gran cantidad de CO_2 durante la noche y no lo utilizarán en el proceso fotosintético hasta el día siguiente. Incluso existe evidencia de fotosíntesis CAM en algún helecho. No puede, pues, trazarse una idea evolutiva clara sobre la aparición de la fotosíntesis CAM. También es frecuente que plantas C-3 desarrollen estructuras suculentas con fotosíntesis CAM en condiciones de sequía.

BIBLIOGRAFÍA

- ECOFISIOLOGÍA VEGETAL. Walter Lacher. Editorial Omega.
ASIMILACIÓN DEL CARBONO POR LA PLANTA. Pla, A. y col. Investigación y Ciencia. Marzo 1985.
FISIOLOGÍA VEGETAL Barceló Coll, J. y col. Editorial Pirámide.
LA ESPECIE ELEGIDA. Arsuaga, J.L. y Martínez, I. Ediciones temas de hoy.

Salvador Cordero Rodríguez

I.E.S. PABLO PICASSO