

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN

FACULTAD DE AGRONOMÍA



EFECTOS DE LAS FOTOSINTÉTICAS DE LAS  
PLANTAS Y SUS IMPLICACIONES EN LA  
ALIMENTACIÓN DE LOS HERBÍVOROS

SEMINARIO OPCIÓN III

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE  
INGENIERO AGRÓNOMO ZOOTECNISTA

PRESENTA

MA. DEL CARMEN RUSILDI GONZALEZ

382 040 581

33780

F  
OK 80  
28  
c. 1



1080063089



UNIVERSIDAD AUTONOMA DE NUEVO LEON

FACULTAD DE AGRONOMIA



INVENTARIADO  
AUDITORIA  
U.A.N.L.

DIFERENTES VIAS FOTOSINTETICAS DE LAS  
PLANTAS Y SUS IMPLICACIONES EN LA  
ALIMENTACION DE LOS HERBIVOROS

SEMINARIO (OPCION III)

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE  
INGENIERO AGRONOMO ZOOTECNISTA  
PRESENTA

MA. DEL CARMEN RUSSILDI GONZALEZ

MARIN, N. L.

FEBRERO DE 1981.



T  
QK882  
R8



A DIOS TODOPODEROSO

Que me ha permitido ser lo que soy.

D E D I C A T O R I A S

A QUIENES TODO ME HAN DADO

MIS PADRES

SR. HUMBERTO RUSSILDI GONZALEZ

SRA. MA. DEL SOCORRO GONZALEZ DE RUSSILDI

A MIS HERMANOS :

MA. JOSEFINA

HUMBERTO ANTONIO

FRANCISCO GERARDO

A TODOS MIS FAMILIARES :



## A G R A D E C I M I E N T O S

Mi profundo agradecimiento al  
ING. CESAREO GUZMAN FLORES y al  
DR. ULRICO LOPEZ DOMINGUEZ

Por su contribución a la elaboración de este trabajo.

A MI ESCUELA:

FACULTAD DE AGRONOMIA DE LA U.A.N.L.

Por su gran servicio

A MIS MAESTROS:

Por todos los conocimientos  
que me impartieron

A MIS COMPAÑEROS DE GENERACION  
ENERO 1976-JULIO 1980, DE INGE  
NIEROS AGRONOMOS ZOOTECNISTAS.

## CONTENIDO

CAPITULO	PAGINA
1. INTRODUCCION . . . . .	1
2. EL PROCESO FOTOSINTETICO . . . . .	4
2.1. Mecanismo de la fotosíntesis. . . . .	5
2.1.1. Fase luminosa. . . . .	5
2.1.2. Fase oscura. . . . .	7
2.1.3. Ecuación general "ruta C-3". . . . .	10
2.1.4. Plantas "ruta C-4" . . . . .	11
2.1.5. Plantas "CAM". . . . .	13
2.1.6. Fotorrespiración . . . . .	16
3. FACTORES QUE INFLUYEN EN LA VELOCIDAD DE FOTO-- SINTESIS. . . . .	18
3.1. Factores externos que intervienen en el fe nómeno . . . . .	18
3.1.1. Luz . . . . .	18
3.1.2. Agua. . . . .	20
3.1.3. Bióxido de carbono. . . . .	20
3.1.4. Temperatura . . . . .	21
3.1.5. Oxígeno . . . . .	22
3.2. Otros factores . . . . .	22
4. DIFERENCIAS ANATOMICAS Y FISIOLOGICAS ENTRE -- PLANTAS C-3 Y C-4 . . . . .	23

CAPITULO

PAGINA

4.1. Eficiencia energética de los ciclos. . . . . 26

5. SELECTIVIDAD DE LOS HERBIVOROS POR LAS PLAN-  
TAS C-3 Y C-4 . . . . . 29

5.1. Mecanismos posibles que pueden explicar  
el rechazo de las especies C-4. . . . . 31

6. IMPLICACIONES ECOLOGICAS Y DE MANEJO DE PASTI-  
ZALES . . . . . 34

7. BIBLIOGRAFIA. . . . . 39



BIBLIOTECA  
GRADUADOS



## 1. INTRODUCCION

La fotosíntesis es un proceso bioquímico por el cual las plantas transforman la energía radiante del sol en energía química para realizar sus procesos metabólicos. Este proceso es vital para la existencia de casi todos los seres vivos al proporcionarles la energía necesaria para realizar sus actividades vitales; también es el factor que junto con la respiración mantiene en equilibrio las concentraciones de  $\text{CO}_2$  y  $\text{O}_2$  en la atmósfera. El  $\text{CO}_2$  que se origina por el proceso de respiración animal y vegetal es utilizado en la fotosíntesis, y a su vez, el  $\text{O}_2$  necesario para respirar tiene su origen en el proceso fotosintético; radica en todo esto la gran importancia que tiene la fotosíntesis para todos los seres vivientes.

No obstante que el proceso es conocido desde hace dos siglos, no ha sido sino hasta las últimas décadas que se han logrado importantes avances; sin embargo, aún quedan muchos aspectos que no han sido totalmente comprendidos dentro del proceso fotosintético. Recientemente las investigaciones han establecido que existen tres mecanismos de fijación de  $\text{CO}_2$  atmosférico: El primero denominado "ruta C-3" es aquel en el cual el  $\text{CO}_2$  entra directamente al ciclo de Calvin-Benson y los primeros compuestos estables que aparecen son de tres car

bonos (ácido fosfoglicérico, fosfogliceraldehído, dihidroxia cetona), además las plantas que presentan este mecanismo - - efectúan el proceso de fotorrespiración el cual hace disminu ir la eficiencia fotosintética.

El segundo mecanismo, es aquel en el que el  $\text{CO}_2$  es fijado primeramente por un ácido de tres carbonos (fosfoenol-pirúvico) el cual dará lugar a un ácido de cuatro carbonos (oxalacetato) que sufre transformaciones dando lugar a otros ácidos de cuatro carbonos (malato y aspartato); estos posteriormente se descarboxilan en favor del ciclo de Calvin-Benson. Como -- los primeros compuestos que aparecen en la fijación atmosférica del  $\text{CO}_2$  son de cuatro carbonos, a este tipo de plantas se le denominó de "ruta C-4".

En el desierto una gran parte de las plantas mantienen - cerrados sus estomas durante el día para evitar excesiva transpiración, en detrimento del intercambio de  $\text{CO}_2$  necesario para el proceso fotosintético. Aquí dicho gas es absorbido y fijado durante la noche por medio del ácido fosfoenol-pirúvico -- (PEP), para formar el oxalacetato y de ésta manera se almacena hasta períodos luminosos del día; posteriormente se transforma en malato o aspartato, los cuales son descarboxilados - en favor del ciclo de Calvin-Benson. Como este mecanismo fué

detectado primeramente en las plantas de la familia Crasulaceae se le denominó "Metabolismo ácido de las Crasuláceas" - (CAM). Las plantas con "ruta C-4" y CAM aparentemente no presentan fotorrespiración.

Existen cultivos con ruta C-3 y C-4; si pudieran seleccionarse "evitando" los procesos aparentemente inútiles, como la fotorrespiración, o si pudieran escogerse "incluyendo" las características de las plantas C-4 que favorecen la eficiencia fotosintética, la productividad de las cosechas podría aumentarse considerablemente. En un mundo que está amenazado -- por la escasez de alimentos y aún por el hombre, el cultivo de las plantas con mayor eficiencia fotosintética constituiría una enorme ventaja (Allamong, 1979).

El presente trabajo tiene por objeto presentar un panorama general del conocimiento de la fotosíntesis por sus tres vías de fijación de carbono, así como de algunas de las implicaciones fisiológicas y ecológicas en plantas C-3, C-4 y CAM.

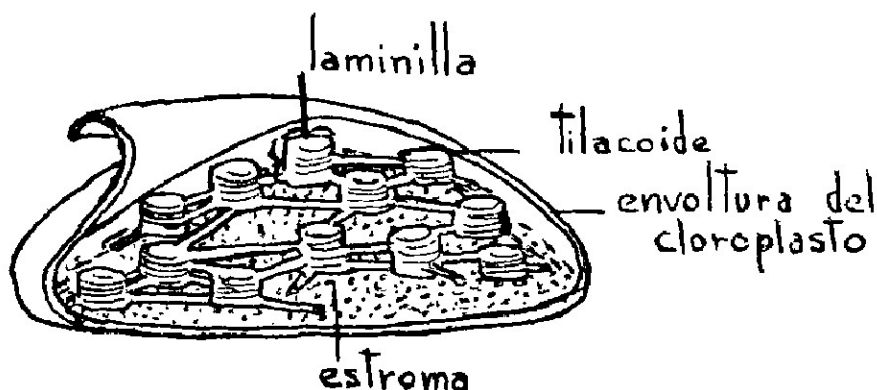


## 2. EL PROCESO FOTOSINTETICO

La fotosíntesis, es el proceso de síntesis de carbohidratos a partir del bióxido de carbono y agua utilizando la energía radiante de la luz captada por la clorofila en las células vegetales (Villey, 1968). En las plantas superiores la --clorofila se encuentra en los cloroplastos de la célula, por lo tanto es en éstos donde se realiza el proceso fotosintético.

Los cloroplastos son organelos que se encuentran en el -citoplasma de la célula. En cada cloroplasto existen muchos -cuerpos menores llamados granos o tilacoides, dentro de los -cuales está la clorofila, cada grano está formado por varias capas de moléculas dispuestas en pila. Varios granos forman -una laminilla, la cual está compuesta por capas alternas de -proteína y pigmentos, así como variedades especiales de lípidos. Estos lípidos parecen estar adsorbidos entre las capas y sirven de estabilizadores para las laminillas; también se ha encontrado en las laminillas la presencia de unidades estructurales múltiples que han sido denominadas cuantosomas y que quizá sean unidades fotosintéticas funcionales. La sustancia que se encuentra dentro de los cloroplastos, entre los granos, se llama estroma; la cual contiene las enzimas de las reaccion

nes del ciclo de Calvin-Benson (Vilice, 1968).



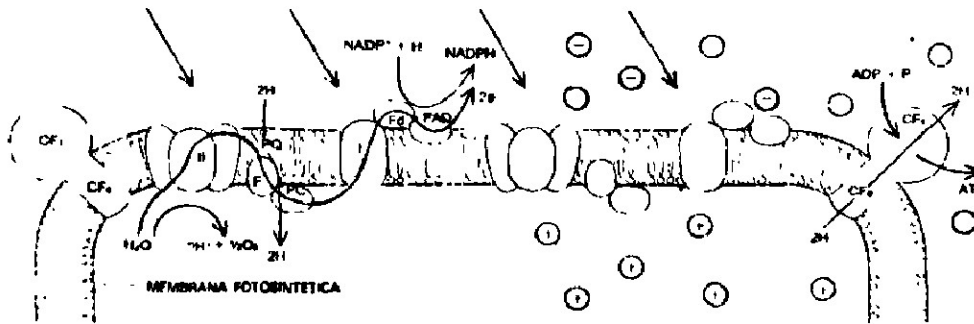
Representación del corte transversal de un cloroplasto mostrando su estructura tridimensional (Hall, 1979).

## 2.1. Mecanismo de la fotosíntesis

La fotosíntesis consiste en un proceso de dos fases, la luminosa y la oscura.

### 2.1.1. Fase luminosa

Durante la fase luminosa se produce ATP y  $\text{NADPH} + \text{H}^+$ . - Esto tiene lugar simultáneamente en la membrana de los tilacoide, como lo muestra la siguiente figura:



CF<sub>1</sub> = Factor de acoplamiento I    CF<sub>0</sub> = Factor de acoplamiento 0

I = Fotosistema I    II = Fotosistema II    PQ = Plastoquinona

F = Citocromo F    Fd = Ferredoxina    FAD = Flavín-adenín nu-  
cléico

PC = Plastocianina

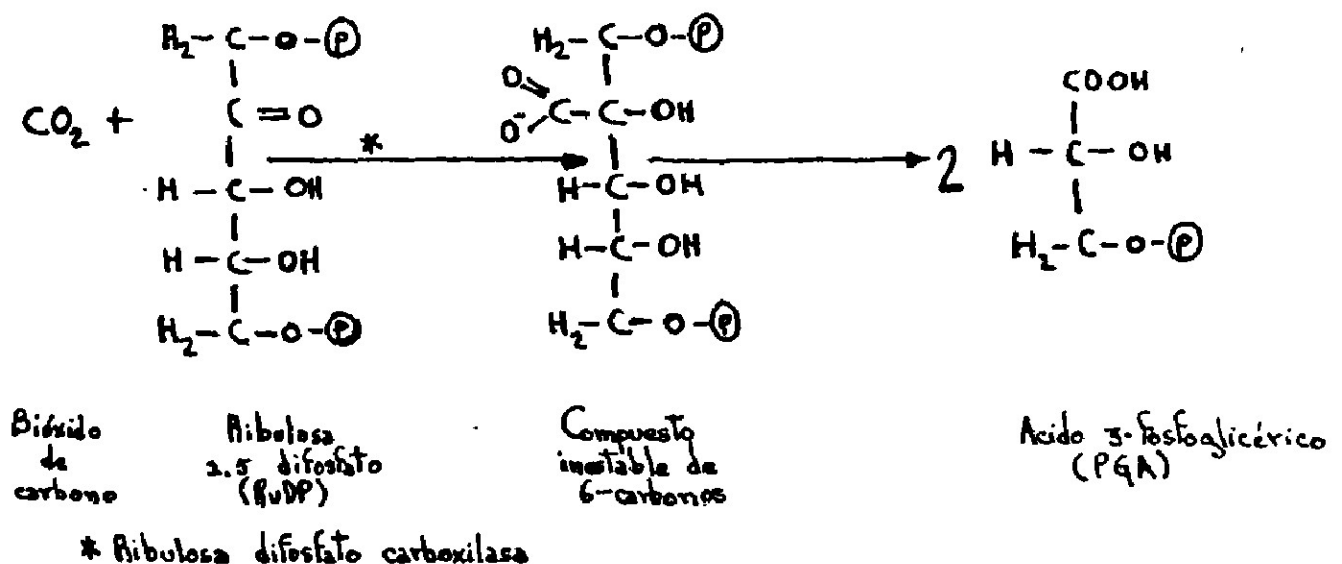
El fotosistema I es activado por una radiación con longitud de onda de 683 nanómetros, y el fotosistema II con una longitud de onda de 673 nanómetros. Primeramente en el fotosistema II se disocia el agua en dos protones (H<sup>+</sup>), dos electrones (e<sup>-</sup>) y oxígeno. Los electrones se transfieren a través de una cadena de transporte de electrones que consta de plastoquinona, citocromos, plastocianina, el fotosistema I, ferredoxina y flavín-adenín dinucleótido, hasta que, con la ayuda de un protón reducen el NADP<sup>+</sup> a NADPH en la superficie externa de la membrana del tilacoide. Se observa una acumulación -

de cargas positivas en la zona interna de la membrana del tilacoide las cuales proceden de dos fuentes: Primero, los protones liberados por la disociación del agua y cargas positivas que parecen ser translocadas desde el exterior a través de la membrana durante el transporte de electrones. Segundo, el flujo de protones hacia el exterior a través de los factores de acoplamiento (CF<sub>0</sub> y CF<sub>1</sub>) permite la síntesis de ATP a partir de ADP + Pi (Miller, 1979). Ya formados los productos de esta fase, el ATP y NADPH + H<sup>+</sup>, pasan a las reacciones de la fase oscura en la cual intervienen para la fijación y reducción de CO<sub>2</sub>.

### 2.1.2. Fase oscura

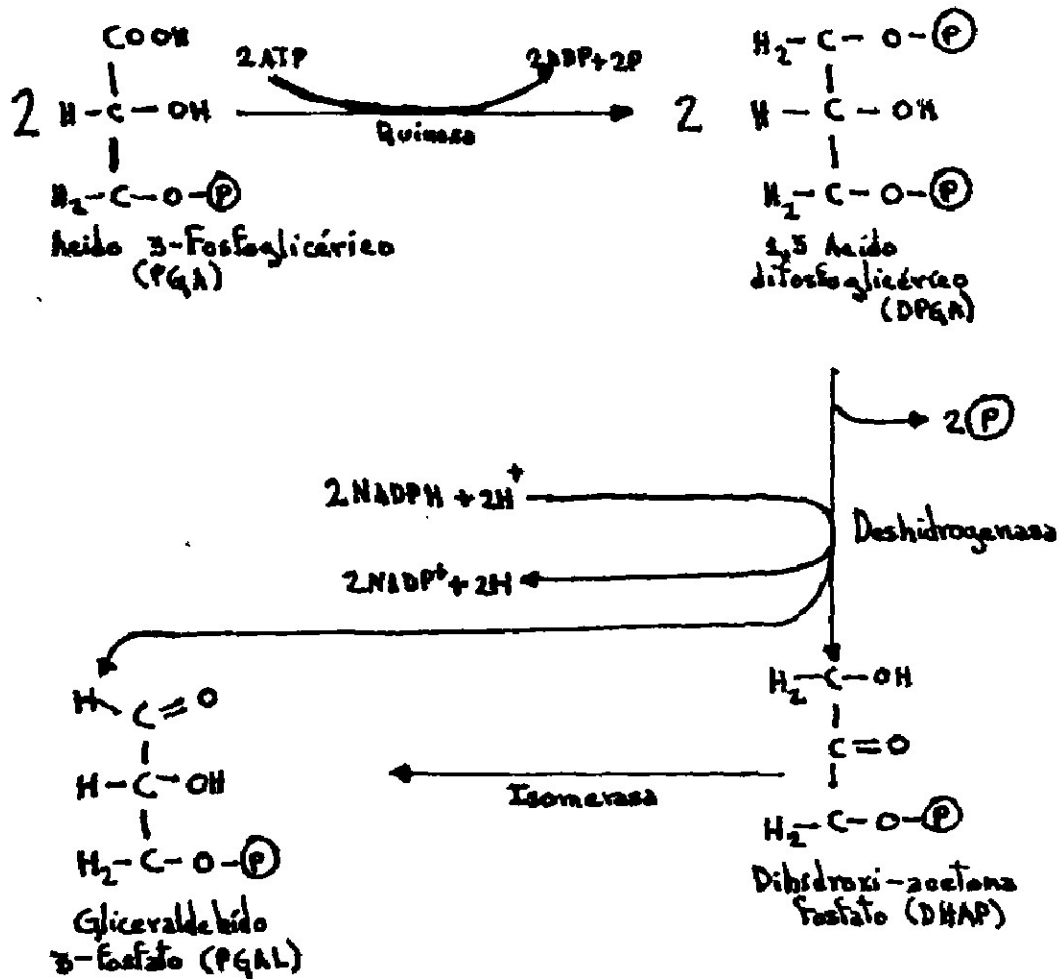
Se efectúa en el estroma, se puede considerar que ocurre en cuatro etapas distintas. Según Ray, 1964 y Allamong, 1979.

#### 1ª Etapa de carboxilación



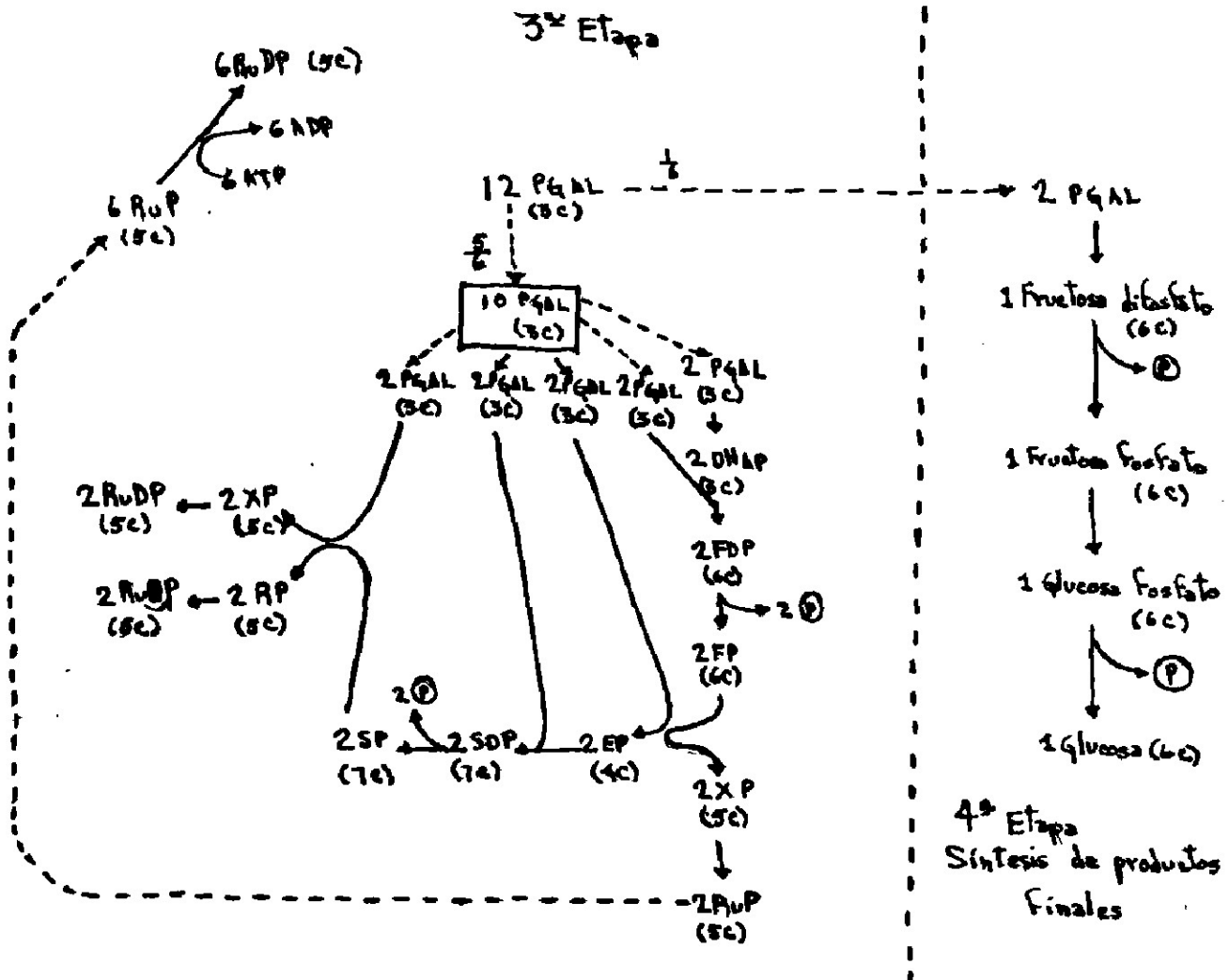
## 2ª Etapa de reducción

El PGA formado es esencialmente un ácido orgánico y no está a el nivel energético de un azúcar; para ser convertido en azúcar de tres carbonos el fosfogliceraldehído, es usado el poder reductor del  $\text{NADPH}_2$  y la energía del ATP. La reacción se lleva a cabo en dos pasos, primero fosforilando, añadiendo un P del ATP y en seguida reduciéndose con  $\text{NADPH}_2$ .



### 3ª Etapa de regeneración

Para continuar la fijación de moléculas el RuDP se regenera por medio de una compleja serie de reacciones que involucran azúcares fosfatados de 3, 4, 5, 6 y 7 carbonos.



Clave que identifica a los azúcares:

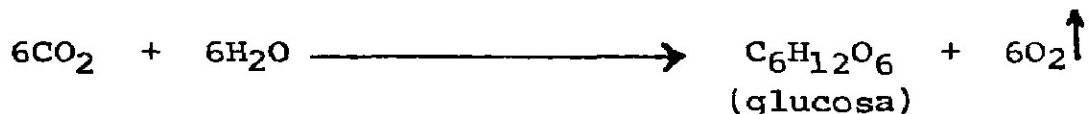
EP: azúcar de 4 carbonos, eritrosa fosfato; FDP: azúcar de 6 carbonos, fructosa difosfato; FP: azúcar de 6 carbonos, fructosa fosfato; RP: azúcar de 5 carbonos, ribosa fosfato; --SDP: azúcar de 7 carbonos, sedoheptulosa difosfato; SP: azúcar de 7 carbonos, sedoheptulosa fosfato; XP: azúcar de 5 -- carbonos, xilulosa fosfato.

#### 4ª Etapa de síntesis de productos finales

En esta etapa son formados los productos finales de la fotosíntesis, azúcares y carbohidratos, comprendiendo además a las grasas, aminoácidos y ácidos orgánicos. Estos parecen ser formados bajo diferentes condiciones de luz y concentraciones de  $\text{CO}_2$  y  $\text{O}_2$  (Ray, 1964).

#### 2.1.3. Ecuación general

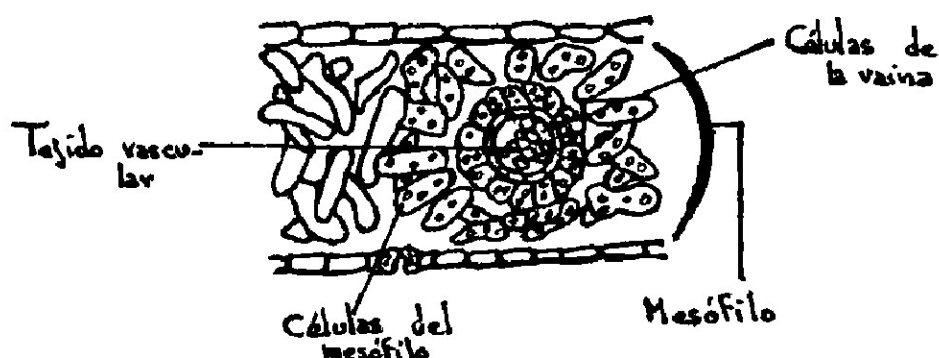
Ya habiéndose analizado el proceso, podemos establecer su reacción general:



Formados los compuestos carbonados, estos son utilizados posteriormente por la propia planta y organismos heterótrofos para obtener la energía requerida en su metabolismo. Las plantas cuyo mecanismo de la fase oscura en el cual el  $\text{CO}_2$  entra directo al ciclo de Calvin-Benson, tal como se describió anteriormente, y los primeros compuestos estables son de tres carbonos se les denominó plantas "ruta C-3" a diferencia de las "ruta C-4" y CAM en las cuales el primer compuesto estable es de cuatro carbonos; en seguida se explican sus mecanismos.

#### 2.1.4. Plantas "ruta C-4"

Las plantas como el maíz, caña de azúcar y pastos tropicales, presentan dos tipos de células fotosintéticas, las del mesófilo y las de la vaina del haz vascular, cuyos cloroplastos de manera característica difieren en tamaño y/o estructura como se ilustra en la siguiente figura:



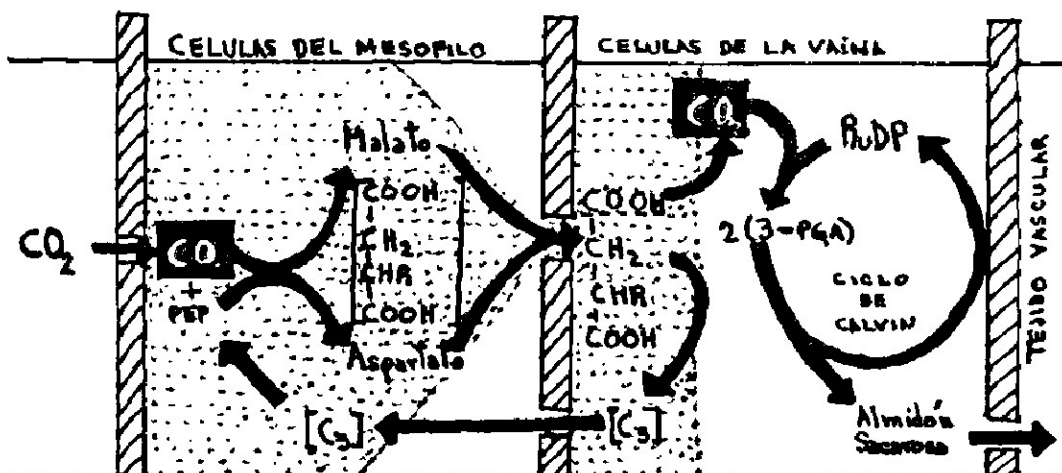
Corte transversal de la hoja de una planta "ruta C-4"  
(Allamong, 1979).

En 1966, dos fisiólogos australianos M.D. Hatch y C.R. Slack, descubrieron este proceso que se denomina "ruta C-4". A diferencia del proceso descrito anteriormente llamado "ruta C-3", el producto primario de la fijación del  $\text{CO}_2$  es un ácido orgánico de cuatro carbonos (ácido oxalacético) en vez del --PGA de tres carbonos. Este ciclo (C-4) está acoplado directamente al ciclo de Calvin-Benson. En el mecanismo de fijación C-4, el bióxido de carbono se fija durante las horas luz por adición al PEP (ácido fosfoenol-pirúvico), catalizado por la enzima PEP carboxilasa. El producto de esta reacción es el -



ácido oxalacético; este ácido de cuatro carbonos es capaz de generar otros ácidos de cuatro carbonos como el málico y aspártico, cualquiera de estos dos ácidos, dependiendo de la especie de planta, migra a la vaina del haz donde es descarboxilado para dar finalmente  $\text{CO}_2$  y un compuesto de tres carbonos que origina la regeneración del PEP. El  $\text{CO}_2$  liberado internamente, es fijado por la acción de la carboxilasa del RuDP, --siguiendo el ciclo de Calvin- Benson hasta formar los productos finales de la fotosíntesis

En seguida se presenta un esquema general del proceso:



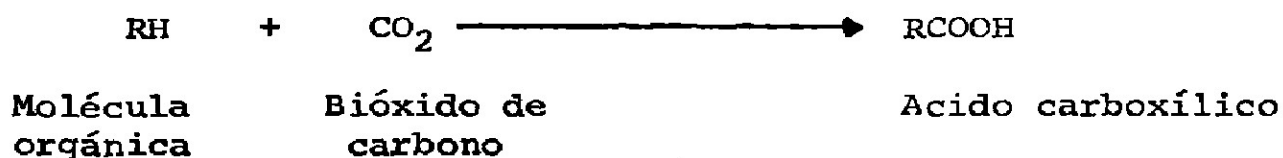
Representación esquemática del modo de fijación del  $\text{CO}_2$  en plantas con "ruta C-4" (Hatch, 1972).

La enzima PEP carboxilasa, parece estar asociada particularmente con las células del mesófilo que contienen cloroplastos y las enzimas del ciclo de Calvin-Benson se encuentran principalmente en las células de la vaina del haz vascular (Allamong, 1979).

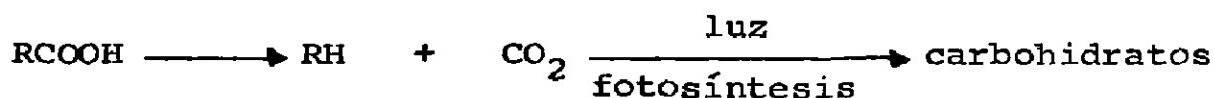
#### 2.1.5. Plantas "CAM"

Para evitar una pérdida excesiva de agua, las plantas -- que se encuentran bajo condiciones de clima caluroso y seco -- han desarrollado diversas adaptaciones. Estas plantas absorben  $\text{CO}_2$  durante la noche, ya que cierran sus estomas durante las horas calurosas del día, evitando así la pérdida de agua por evaporación. El  $\text{CO}_2$  que se almacena en la planta, puede utilizarse durante el día en la fotosíntesis.

Los científicos han encontrado que las plantas donde los estomas se abren durante la noche pueden acumular bióxido de carbono por períodos de tiempo que varían entre unas cuantas horas hasta el lapso de oscuridad completo. La cantidad de -- energía que se requiere para llevar a cabo esto es mayor que la suministrada por la fotofosforilación. Esta energía, en -- forma de ATP, proviene de la respiración celular. Las mismas plantas acumulan el bióxido de carbono adicionándolo a una molécula receptora existente, formando un ácido orgánico. Según se ilustra en la siguiente reacción.

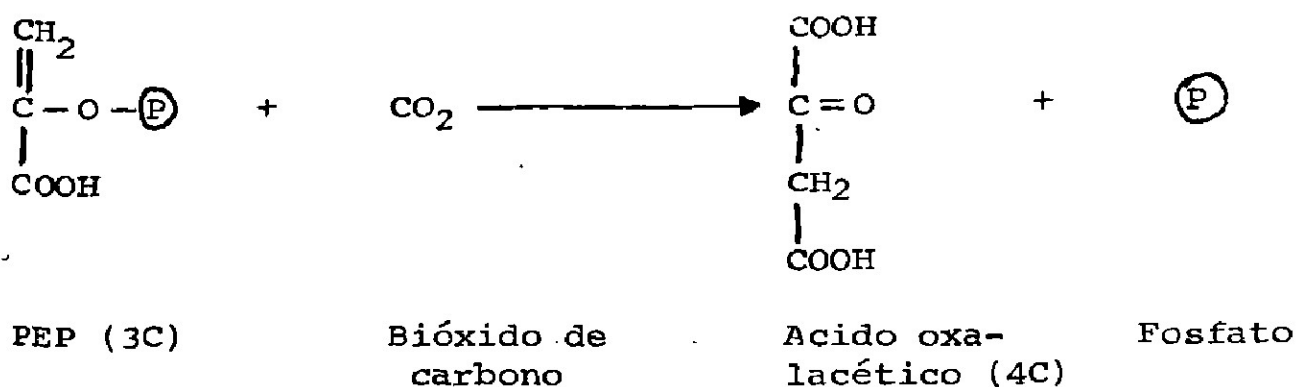


Bajo la acción de la luz, ésta reacción puede invertirse (aunque los estomas esten cerrados en ese momento) dicho proceso puede representarse de la siguiente forma:



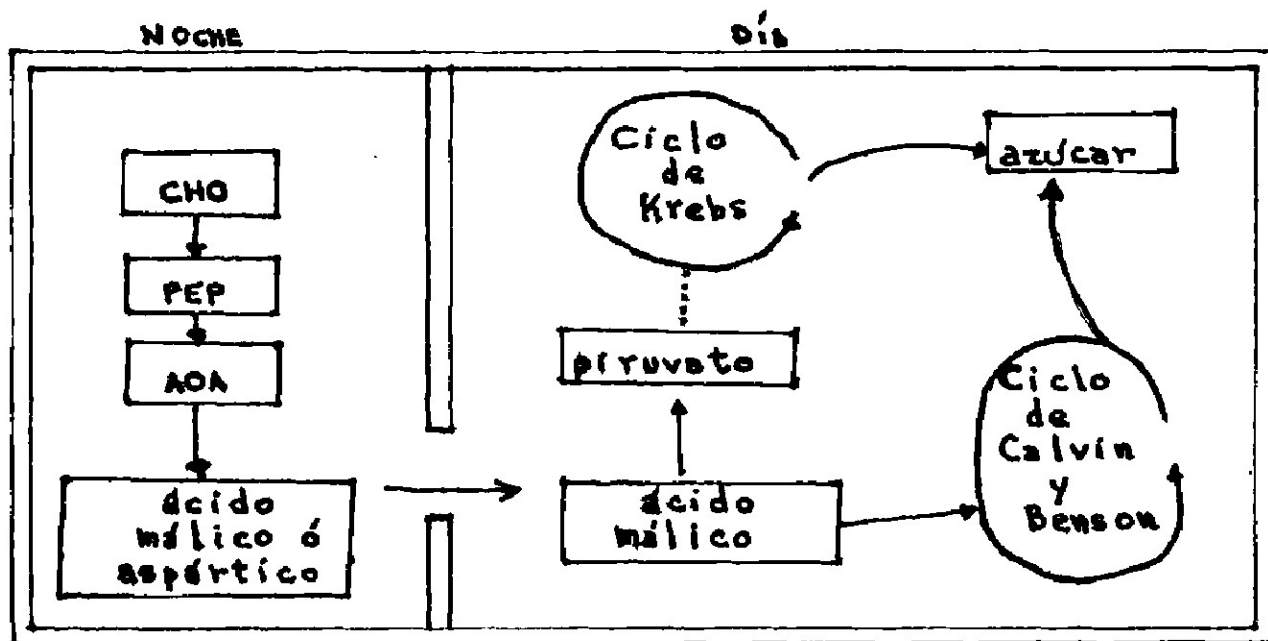
Entonces se forman los carbohidratos ya que se dispone de un suministro de carbono en la forma de ácido orgánico. Aunque la energía respiratoria se utiliza para transformar el  $\text{CO}_2$  en un ácido carboxílico, el carbohidrato formado a la luz representa un aumento en energía mayor que la cantidad correspondiente que se utilizó para formar y retener el ácido carboxílico.

La molécula receptora de  $\text{CO}_2$  en el ciclo de CAM se ha identificado como un producto intermedio del proceso de respiración celular y se llama ácido fosfoenol-pirúvico o PEP. La enzima que cataliza la fijación del bióxido de carbono es una carboxilasa; por lo tanto, se conoce más adecuadamente como PEP carboxilasa. Esta reacción se puede presentar como sigue:



Generalmente el ácido oxalacético se convierte en otros ácidos orgánicos como el ácido málico o el ácido aspártico - que se almacenan dentro de la vacuola celular (Allamong, 1979).

En seguida se presenta un esquema general del proceso:



CHO = Carbohidrato

PEP = Acido fosfoenol-pirúvico

AOA = Acido oxalacético

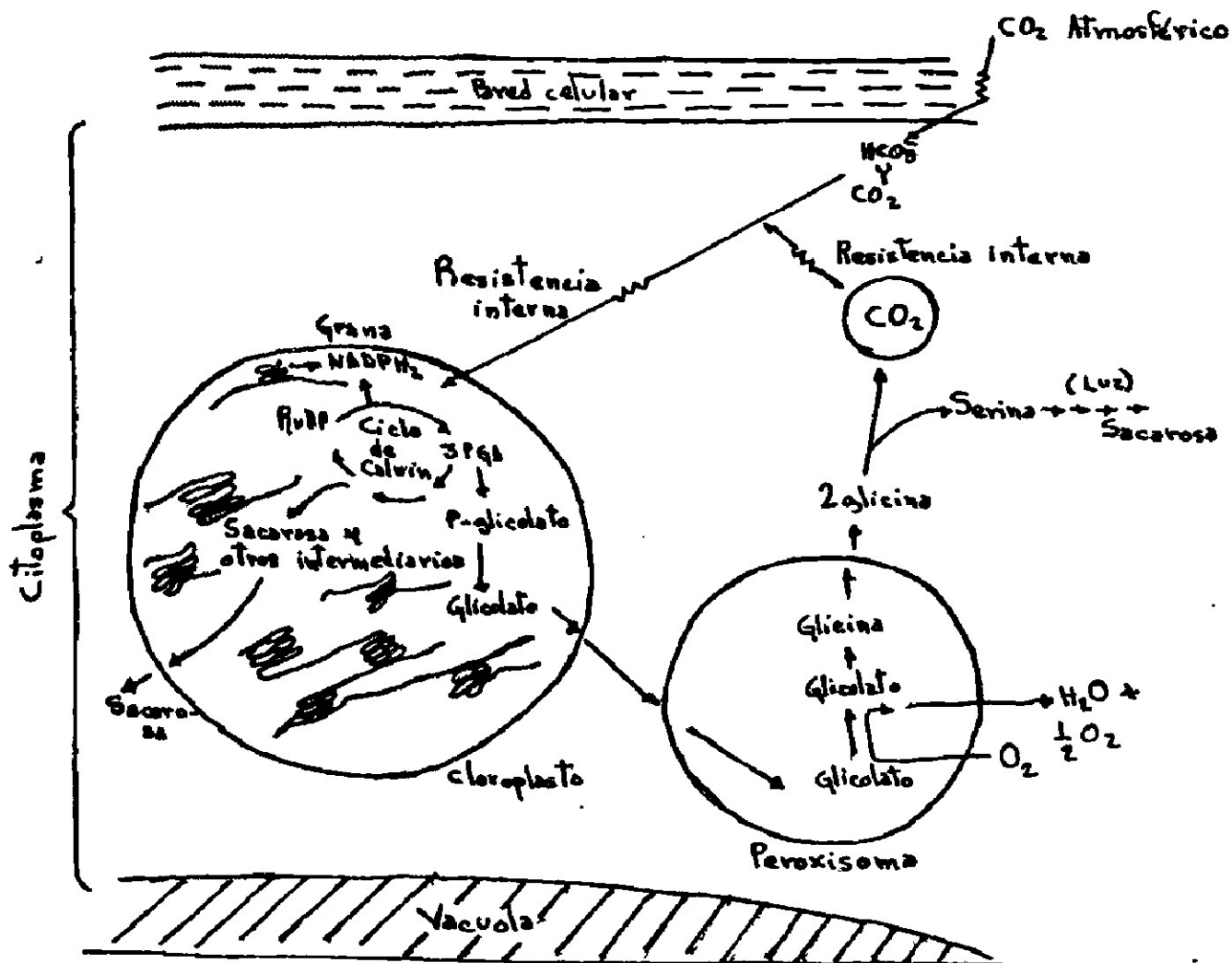
### 2.1.6. Fotorrespiración

Algunas plantas producen una gran cantidad de  $\text{CO}_2$  bajo condiciones de iluminación, éste tipo de plantas llevan a cabo un proceso denominado fotorrespiración que involucra a un organelo especial llamado peroxisoma; el cual contiene un sistema enzimático de oxidasas glicólicas que pueden oxidar el ácido glicólico hasta  $\text{CO}_2$ . Es probable que el ácido glicólico que se genera en la fotosíntesis se origine de la descomposición del difosfato de ribulosa o de los productos intermedios de dos carbonos en el ciclo reductor del fosfato de pentosa - (Ray, 1975).

En seguida se presenta un esquema general del proceso de fotorrespiración:



BIBLIOTECA  
GRADUADOS



Representación esquemática del proceso de fotorrespiración (Leopold, 1975).

Si esencialmente el proceso de fotorrespiración no produce compuestos que puedan aprovecharse en la fotosíntesis, entonces las plantas donde este proceso sea limitado serán más productivas. Las plantas C-4 parecen producir ácido glicólico a menor velocidad que las plantas C-3. Esta disminución en la producción de ácido glicólico explica parcialmente la casi -- ausencia de fotorrespiración en las plantas C-4 y la conse-

cuenta conservación de productos fotosintéticos. Por otra parte, la fotorrespiración aumenta considerablemente a temperaturas elevadas, y a 30°C algunas de las plantas liberan hasta ocho veces la cantidad de CO<sub>2</sub> que la que desprenden por éste proceso a 20°C. En plantas con altas velocidades de fotorrespiración, generalmente plantas C-3, se observa una considerable disminución de los productos fotosintéticos (Allamong, -- 1979).

### 3. FACTORES QUE INFLUYEN EN LA VELOCIDAD DE FOTOSÍNTESIS

Es claro que en las condiciones naturales, la intensidad de fotosíntesis en las plantas presentan variaciones considerables. El proceso puede ser limitado por uno o más factores.

#### 3.1. Factores externos que intervienen en el fenómeno:

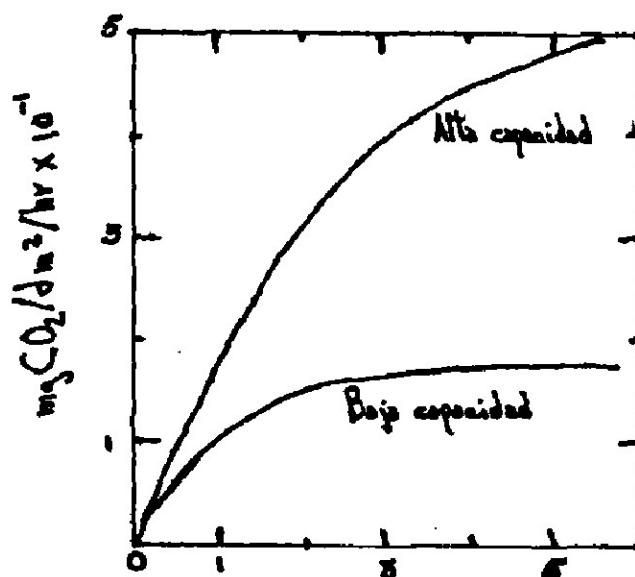
##### 3.1.1. Luz

La luz es la única fuente de energía en la fotosíntesis; con pocas excepciones, toda la vida del planeta es debida al hecho de que las plantas verdes son capaces de almacenar la energía del sol. La intensidad de la luz que llega a la tierra disminuye por las partículas (nubes, niebla, polvo) y el vapor de agua de la atmósfera.

Experimentos de laboratorio han demostrado que, siendo -

favorables las demás condiciones, la intensidad de fotosíntesis aumenta con la intensidad de luz. Es probable que para el crecimiento normal de la mayoría de las plantas, la máxima -- intensidad de luz del sol en condiciones naturales, compensa las partes que no reciben toda la luz solar (Miller, 1967). El punto de compensación de luz es aquella intensidad bajo la cual la tasa de fijación de  $\text{CO}_2$  (fotosíntesis) es igual a la de su producción (respiración).

En la siguiente figura se muestran las curvas de respuesta general a la intensidad de luz, de plantas con alta y baja capacidad fotosintética (Hartt, 1965).



Intensidad de luz en bujías-pie  $\times 10^{-3}$





### 3.1.2. Agua

La cantidad de agua que necesita la fotosíntesis es pequeña comparada con todo el volumen de agua que circula en la planta por transpiración. En realidad es menor del 1% de toda el agua absorbida. Cuando a una planta se le priva de agua, la fotosíntesis se reduce. Algunos de los efectos de la sequía son secundarios, pues los estomas se cierran cuando la planta no tiene agua y por lo tanto no hay absorción de  $\text{CO}_2$ . Un efecto más específico de la sequía sobre la fotosíntesis se debe a la deshidratación del protoplasma, lo cual fué demostrado por H. Walter, que trabajó con la planta acuática Anacharis canadensis (Miller, 1967).

### 3.1.3. Bióxido de carbono

Las materias primas de la fotosíntesis son el bióxido de carbono y el agua. En condiciones naturales, frecuentemente el bióxido de carbono puede ser el factor limitante en la actividad fotosintética. La atmósfera normalmente contiene 0.03 a 0.04% de este gas, porcentaje que se mantiene bastante estable (Miller, 1967).

Todas las plantas hasta ahora estudiadas han dado un mejor rendimiento cuando la concentración de  $\text{CO}_2$  se incrementa por encima del nivel que se encuentra presente en la atmósfe-

ra (Gaffron, 1974).

El "Punto de compensación del  $\text{CO}_2$ " (concentración del  $\text{CO}_2$  ambiental en el cual la tasa de fotosíntesis iguala a la tasa de respiración) para muchas plantas se encuentra en un rango de 0.005 a 0.01% de  $\text{CO}_2$  en las temperaturas óptimas para la fotosíntesis (Ray, 1975). El  $\text{CO}_2$  que las plantas extraen de la atmósfera es reemplazado por varias fuentes: respiración de plantas y animales, quema de combustibles, fósiles, etc. El agua de mar contiene de 30 a 40 veces más  $\text{CO}_2$  que la atmósfera. Si se cuentan los carbonatos y bicarbonatos, el agua de mar contiene el 5% de bióxido de carbono, o sea, 125 veces más de lo que existe en la atmósfera (Miller, 1967).

#### 3.1.4. Temperatura

La fotosíntesis puede ser efectuada en un amplio rango de temperaturas, habiéndose detectado en experimentos, desde  $-35^\circ\text{C}$  en ciertas coníferas, hasta los  $75^\circ\text{C}$  en la algas de las fuentes termales. No es posible establecer una temperatura óptima para la fotosíntesis. Experimentos hechos con plantas de  $25$ ,  $30$ ,  $35$  y  $40^\circ\text{C}$  indican que la intensidad inicial de la fotosíntesis aumenta con la temperatura; pero al final de 30 minutos del experimento, solo las plantas de  $25^\circ\text{C}$  mantienen la intensidad original de fotosíntesis (Miller, 1967).

El hecho de que las plantas no puedan aprovechar el aumento de la tasa de fotosíntesis al incrementarse la temperatura bajo saturación de luz, se debe probablemente a que al rebasar la temperatura el nivel óptimo (25 a 30°C) la tasa declina con mucha rapidez. El punto de compensación del CO<sub>2</sub> aumenta con rapidez a medida que la temperatura se eleva por encima del óptimo (Ray, 1975). Por otra parte aumentos de temperatura, favorecen la fotorrespiración en detrimento de la fotosíntesis.

### 3.1.5. Oxígeno

Este gas influye en forma indirecta sobre la fotosíntesis, debido a que interviene en el proceso de fotorrespiración, y sus reacciones se aceleran a alta intensidad de luz y bajas concentraciones de CO<sub>2</sub> (Ray, 1975).

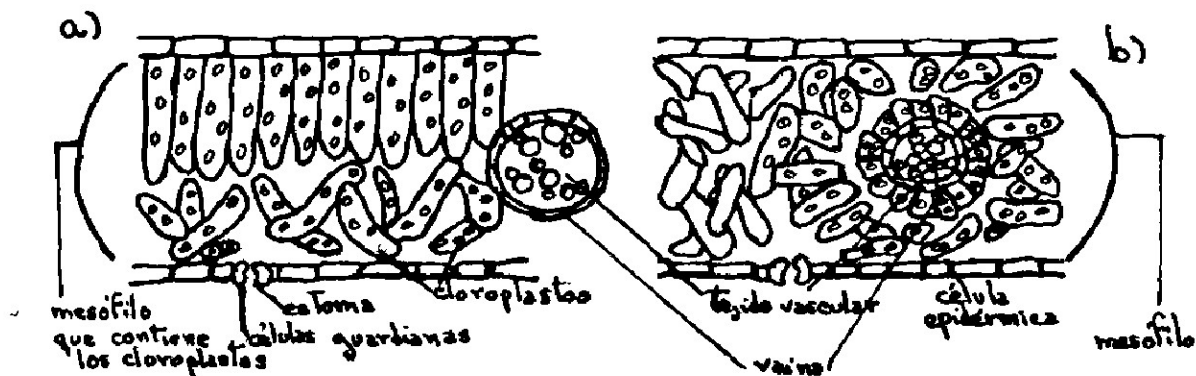
### 3.2. Otros factores

La diferencia de ciertos elementos esenciales como el magnesio, hierro y fósforo, reducen la actividad fotosintética, debido a que la deficiencia de minerales disminuye la producción de clorofila. Por otra parte algunos elementos son indispensables en los procesos enzimáticos y su carencia es perjudicial para la fotosíntesis. Los factores internos también influyen en la actividad fotosintética, entre ellos el

grado de hidratación del protoplasma y la estructura de la hoja (Miller, 1967).

#### 4. DIFERENCIAS ANATOMICAS Y FISIOLÓGICAS ENTRE PLANTAS C-3 y C-4

Se ha observado que en plantas C-3 los cloroplastos parecen estar dispersos en la estructura interna de la hoja. En las plantas C-4 los cloroplastos están localizados en los tejidos que rodean a los haces vasculares; estos haces contienen el tejido vascular (xilema y floema) y el tejido de soporte de la hoja. La capa de células que rodea el tejido vascular tiene paredes muy gruesas y contiene muchos cloroplastos; a estas células se les conoce como células de la vaina. Las plantas C-3 no poseen esta vaina grande y bien desarrollada, ni contienen el gran número de cloroplastos en las células comparables con las de las plantas C-4. La otra área con abundantes cloroplastos en las plantas C-4, es la de las células internas de la hoja que rodean inmediatamente a las células de la vaina en la región de la hoja que comúnmente se llama mesófilo.



Corte transversal de hojas de plantas: a) "ruta C-3" y b) "ruta C-4", mostrando sus diferencias estructurales y anatómicas (Allamong, 1979).

Existen muchas razones para explicar la mayor velocidad de la fotosíntesis y la mayor productividad de las plantas C-4. Al comparar las plantas C-3 y C-4, los científicos observaron que las segundas eran más productivas que las primeras al aumentar la temperatura y la iluminación; como muchas plantas C-4 son tropicales esto podría ser una adaptación. Como se ha mencionado, las plantas C-3 reducen su producción de carbohidratos durante las horas en que la luz solar es muy brillante. Las plantas C-4 también necesitan evitar la pérdida excesiva de agua y cierran sus estomas durante estas horas luz; sin embargo, continúan realizando la fotosíntesis cuando las plantas C-3 se detienen por carecer de bióxido de carbono. La respuesta parece radicar en el nivel de  $\text{CO}_2$  nece

sario para realizar la fotosíntesis. La enzima ribulosa difosfato carboxilasa tiene una afinidad muy baja por el  $\text{CO}_2$ ; por lo tanto, el ciclo C-3 solo se realiza en forma efectiva cuando los estomas están totalmente abiertos y hay una gran abundancia de  $\text{CO}_2$ . La enzima PEP carboxilasa, tiene una alta afinidad por el  $\text{CO}_2$ , por lo tanto puede continuar fijando  $\text{CO}_2$  aún después de que el nivel de este gas ha disminuido a concentraciones muy bajas donde la enzima C-3 no funcionaría.

Otro factor que influye sobre la eficiencia fotosintética de las plantas C-4, es que los cloroplastos que contienen las enzimas del ciclo de Calvin-Benson están localizadas en las células de la vaina, que rodean inmediatamente al tejido vascular. Esta distribución permite que los productos fotosintéticos se difundan de inmediato al tejido que conduce los alimentos al tejido vascular, el floema. En las plantas C-3 los cloroplastos están dispersos en toda la estructura interna de la hoja y todos ellos contienen enzimas para el ciclo Calvin-Benson, por lo tanto, los productos fotosintéticos deben transportarse a través de distancias relativamente largas antes de llegar al floema (Allamong, 1979).

Puesto que las plantas C-4 son muy productivas y en vista de que una alta concentración de oxígeno podría disminuir

su productividad, inmediatamente se piensa que deben presentar adaptaciones que limiten la cantidad de oxígeno. Algunos investigadores han observado que los cloroplastos de las células de la vaina contienen escasos, si acaso algunos grana; según investigaciones hechas hacen suponer que esta falta de grana también induciría la ausencia de fotosistemas y en especial el desprendimiento de oxígeno asociado con el fotosistema II. Así pues, en las plantas C-4 la cantidad limitada de oxígeno que liberan los cloroplastos de las células de la vaina tendría un efecto benéfico al inhibir la fotorrespiración. Otros científicos han encontrado una razón adicional que explica la alta eficiencia en las plantas C-4 aún cuando existan altas concentraciones de oxígeno: La RuDP carboxilasa es inhibida por el oxígeno, mientras que la PEP carboxilasa no. Así pues, la absorción de  $\text{CO}_2$  es más eficiente en las plantas C-4 porque en el proceso utilizan PEP carboxilasa -- (Allamong, 1979).

#### 4.1. Eficiencia energética de los ciclos

La eficiencia de las plantas depende de la efectividad con que se fije la energía. A continuación se hace el balance energético entre "C-3" y "C-4".

## C-4

5	ATP'S	x	11.0 Kcal =	55.0 Kcal
2	NADPH'S	x	56.2 Kcal =	<u>112.4 Kcal</u>
				167.4 Kcal

## C-3

3	ATP'S	x	11.0 Kcal =	33.0 Kcal
2	NADPH'S	x	56.2 Kcal =	<u>112.4 Kcal</u>
				145.4 Kcal

En resumen, C-4 necesita 2 ATP'S más, por lo tanto es menos eficiente en cuanto a gasto de energía se refiere, sin -- embargo en la fijación de carbono, C-4 es más eficiente.

El ciclo "CAM" es característico de la pira y otras plantas tropicales, es tan similar al C-4 que los investigadores piensan que solo es un cambio evolutivo. Básicamente consiste en la fijación de carbono en la noche y en el día ocurre el - reciclado; esto es, durante la noche se produce ácido málico y en el día ese ácido málico es utilizado para sintetizar - - azúcares y carbohidratos.

A continuación se presenta un resumen de las caracterís-  
ticas y requerimientos fisiológicos para las plantas que tie-  
nen ruta "C-3", "C-4" y "CAM".



Características y requerimientos fisiológicos para las plantas que tienen ruta "C-3", "C-4" y "CAM". (Black, 1971).

Característica	C-4	C-3	CAM
1.- Enzimas	PEP alto Rib bajo	Rib alto	ambos
2.- Temperatura °C	30 - 40	15 - 25	día 35°C noche 5-10
3.- Saturación de luz	sol completo	1/3 - 1/4 sol	1/3 sol
4.- Inhibición por el O <sub>2</sub>	no ó muy pequeña	sí alta	si
5.- Fotorrespiración	no	sí	sí
6.- Fotosíntesis mg CO <sub>2</sub> /dm <sup>2</sup> /hr	40 - 80	10 - 35	5 - 10
7.- Uso eficiente del agua grs.de agua/ grs.de materia se ca producida	300	450 - 950	50 - 55
8.- Compensación de CO <sub>2</sub>	baja menor de 10 ppm.	alta (30- 100 ppm.)	- - -
9.- Tasa Ts/Tp	más efi-- ciente	menbs efi ciente	- - -

PEP = Fosfoenol-pirúvico carboxilasa

Rib = Ribulosa difosfato carboxilasa

Ts/Tp = Transpiración/Fotosíntesis

## 5. SELECTIVIDAD DE LOS HERBIVOROS POR LAS PLANTAS C-3 y C-4.

Se han realizado trabajos de investigación relacionados con la alimentación preferente de herbívoros sobre las plantas que poseen el modo de fijación de carbono C-3 y aquellas que poseen el C-4, así como las implicaciones ecológicas sobre el manejo de estas plantas cuando esten asociadas. Estas experiencias son descritas a continuación.

Se ha establecido de manera general que las plantas C-4 que forman el ácido oxalacético son una alimentación muy pobre comparadas con aquellas que efectúan el ciclo C-3, y esta diferencia se refleja en una tendencia de los herbívoros a evitar alimentarse con especies C-4. Se realizaron varios trabajos para comprobar esto, entre algunos de ellos están los efectuados por Hansen y Ueckert (1970), los cuales midieron dietas de saltamontes en Colorado: las especies dominantes en la comunidad eran Bouteloua gracilis (una especie C-4) y Calamovilfa longifolia (una especie C-3), las cuales aportaron 42 y 18% de biomasa respectivamente. Calamovilfa longifolia fué ingerida en mayor proporción y Bouteloua gracilis fué muy poco preferida por los saltamones. Flinders y Hansen (1972) estudiaron dietas de conejos cola blanca y conejos cola negra en las praderas de zacates cortos en Colorado: aun--

que las especies C-4 estaban entre las plantas dominantes en las áreas estudiadas, un examen de los datos muestra que ambas especies de conejos ingirieron plantas C-4 en menor proporción que las que estuvieron presentes en el campo.

Otros estudios realizados sobre la supervivencia y reproducción de herbívoros (insectos), muestran que las ninfas de éstos alimentados con especies C-4 murieron. Smith y Northcott (1951) aplicaron diferentes niveles de nitrógeno a plantas de trigo y posteriormente alimentaron a saltamones Melanoplus mexicanus con estas plantas y observaron su supervivencia y fecundidad, sus resultados son presentados en el siguiente cuadro.

Supervivencia y reproducción de Melanoplus mexicanus alimentados con trigo (Triticum aestivum) con diferentes niveles de nitrógeno (Smith y Northcott, 1951).

Peso de N seco (%)	Supervivencia por adulto %	Huevos / ♀
6.16	48	57.6
4.29	29	34.7
3.33	0	----

Las especies C-4 como regla general tienen más bajo contenido de nitrógeno que las especies C-3. Con respecto a las impresiones emergidas, Caswell (1973) menciona que en general, pero no universalmente, existe una tendencia de los herbívoros (insectos) a evitar especies C-4 y que estas son recursos de alimentación inferior en términos de supervivencia y reproducción. Un caso de excepción fué estudiado en Texas, en donde un zacate C-4 fué preferido como alimento por una especie de saltamontes.

#### 5.1. Mecanismos posibles que pueden explicar el rechazo de las especies C-4.

Un número de diferencias posibles entre especies C-3 y C-4 pueden ser importantes influencias para explicar la preferencia de especies C-3 por los herbívoros y porqué éstos tienden a evitar alimentarse con especies C-4.

Plantas con el modo de fijación C-4 tienden a carecer de fotorrespiración, tienen bajos puntos de compensación de CO<sub>2</sub>, baja actividad anhídrida carbónica, altas temperaturas óptimas, más alta intensidad de saturación de luz y más alta eficiencia neta de fotosíntesis (Black 1971, Welkie y Caldwell - 1970, Hatch y Slack 1970, Hatch, Osmond y Slatyer, 1971), -- ninguno de estos factores parece tener relación obvia en cuan

to a la selección de alimentación, y a la supervivencia y fecundidad de los herbívoros estudiados.

El modo de fijación C-4 produce ácido málico y aspártico así como productos oxalacéticos, es probable que esto pudiera ser un factor significativo, pero esto aún no se ha investigado completamente.

Moss y Rasmussen (1969) expusieron hojas de maíz (una especie C-4) y remolacha azucarera (una especie C-3) a  $^{14}\text{CO}_2$ . Encontraron que el  $^{14}\text{CO}_2$  estaba concentrado inicialmente y casi por completo en las células de la vaina de las especies C-4, mientras que en las plantas C-3 éste ( $^{14}\text{CO}_2$ ) estaba totalmente distribuido a través de las hojas de las especies C-3, después midieron el valor de la translocación y encontraron que fué cinco veces mayor en especies C-4 que en especies C-3.

Hofstra y Nelson (1969) estudiaron la translocación del  $^{14}\text{C}$  en productos fotosintéticos sobre tres especies de plantas C-4 y seis especies C-3. Las especies C-4 transportaron más del 70% de el  $^{14}\text{C}$  asimilado dentro de seis horas de asimilación, mientras que las especies C-3 tuvieron un rango de 45 a 50%. Estos modelos de acumulación y translocación de productos fotosintéticos se aparejaron con la distribución anatomi-

ca de cloroplastos y la estructura de la epidermis en especies C-4, y parecen indicar la posibilidad de que estas especies puedan proporcionar menos alimento útil para herbívoros que las especies C-3. Minson (1971) efectuó estudios sobre pastos y encontró que los pastos tropicales (C-4) contienen gran cantidad de hemicelulosa, celulosa y ligninas comparadas con los pastos templados (C-3) y llegó a la conclusión de que ésto era el responsable de la baja digestibilidad de las especies C-4.

Otros estudios combinados han demostrado que las especies C-4 requieren más tiempo de licuado para molerse que las especies C-3 y que esto se debe a la rigidez de las células de la vaina la cual puede influir en la digestibilidad (Tolbert et al., 1969).

Las diferencias anteriores entre las especies C-3 y C-4 implican las posibilidades de la cantidad de alimento útil para los herbívoros. Harper (1969) sugiere que podría presentarse el caso de que debido a las variaciones en gustosidad del pasto los animales podrían "morir de hambre en medio de la abundancia". En una escala más amplia, las diferencias entre las especies C-3 y C-4, ambas como recursos de alimentación para herbívoros y como competidoras sugieren un gran número de

problemas interesantes de gran importancia ecológica y de manejo de pastizales.

## 6. IMPLICACIONES ECOLOGICAS Y DE MANEJO DE PASTIZALES

En base a lo descrito anteriormente podemos establecer - que existen dos grupos de plantas de los cuales pueden derivarse varias consecuencias e implicaciones ecológicas, las -- cuales son importantes conocer con miras a aplicarlas y mejorar las técnicas de manejo.

Entre algunas de las características que hacen a las plantas C-4 tener una alta capacidad fotosintética están:

- a) Aumentan su crecimiento y vigor a alta intensidad de luz.
- b) No inhiben su crecimiento por el oxígeno producido en la fotosíntesis.
- c) Baja pérdida de carbón reducido.
- d) Baja oxidación de glicolato que trae como consecuencia un ahorro de energía y sustratos para otros procesos metabólicos.
- e) La fijación neta de  $\text{CO}_2$  es menos limitada por una baja concentración de  $\text{CO}_2$ ; todos estos factores hacen más - eficientes a las plantas C-4 comparándolas con aquellas

de baja capacidad fotosintética (C-3) (Hartt y Korschak, 1967).

Otro de los factores limitantes para el crecimiento de las plantas es el abastecimiento de agua. Se han realizado investigaciones en las cuales las plantas con alta capacidad fotosintética tienen bajos requerimientos de agua, en comparación con aquellas que tienen baja capacidad fotosintética (El Sharkawy y Hesketh, 1965, Osmond et al., 1969). Entre otras de las ventajas importantes que poseen las plantas C-4 es la de carecer de fotorrespiración, lo cual las hace más eficientes. La competencia entre plantas puede depender de muchas características tales como su capacidad para tomar nutrientes, humedad del suelo, diferentes respuestas a la temperatura, morfología, viabilidad de la semilla, o una variedad de otros factores. Sin embargo la habilidad competitiva depende de la capacidad neta de las plantas para asimilar  $\text{CO}_2$  y el uso de fotosintatos para explicar el aumento de follaje y tamaño de la planta (Black et al., 1969). Recientemente se presentó una hipótesis general de que las plantas con gran capacidad fotosintética son más competitivas y que esta competencia puede ser explicada sobre bases bioquímicas (Black et al., 1969). Por otra parte Morover, Bull (1971), y Slatyer (1971) presentaron datos los cuales parecen sostener que el alto nivel de



productividad de las especies C-4 no está siempre directamente asociado con un alto nivel de crecimiento. Black (1971) -- sugirió que las diferencias entre especies C-3 y C-4 son importantes en la competencia intraespecífica.

Se han hecho listas de especies de plantas y la vía de fijación de carbono que poseen, estas son descritas por -- (Black, 1971).

Todos los conocimientos anteriores son importantes ya -- que existen varios tipos de ecosistemas sobre los cuales se -- pueden ubicar las diferentes plantas, en seguida se hace una breve descripción:

### Trópicos

Los ecosistemas tropicales son probablemente áreas en -- las cuales se encuentran plantas con gran capacidad fotosintética, también están sujetos a altos niveles de temperatura y alta intensidad de luz lo que parece favorecer a las plantas con alta capacidad fotosintética (Haberland, 1914). Sin embargo otras plantas de tipo tropical como el arroz son plantas -- con baja capacidad fotosintética.

### Regiones áridas y desiertas

Entre los factores limitantes que se han encontrado en --

este tipo de ecosistemas están, la humedad y las bajas temperaturas en la noche lo cual afecta el crecimiento de las plantas en este medio ambiente (Hillard y West, 1970).

### Montañas

Dentro de este tipo de ecosistema se han reportado plantas con gran capacidad fotosintética (Rabinowitch, 1951). -- Otra vez la alta intensidad de luz es común en este medio ambiente, sin embargo, aquí la temperatura no alcanza los niveles óptimos.

### Estuarios

Estos ecosistemas se encuentran entre los más productivos del mundo. Está formado por tierras con varios tipos de sales, lo cual los hace muy productivos, dentro de el se han encontrado plantas con gran capacidad fotosintética.

### Agricultura

Dentro de éste ecosistema se encuentran también plantas de gran capacidad fotosintética, algunas de las cuales se utilizan para la alimentación del hombre y otras para los animales (Black, et al., 1969). Entre los problemas que se presentan en este tipo de ecosistema está la competencia entre plantas cultivadas y malas hierbas, ambas tienen alta capacidad -

fotosintética por lo que se recomienda hacer prácticas de cultivo para favorecer el crecimiento de las plantas cultivadas y evitar así la competencia con las malas hierbas.

Se han realizado investigaciones sobre la hibridación entre plantas C-3 y C-4 para mejorar la capacidad fotosintética de plantas C-3 que pueden ser importantes para la alimentación tanto del hombre como de los animales (Björkman et al., 1971).

Es importante para la productividad agrícola el control de la fotorrespiración y el  $O_2$  asociado, los cuales inhiben la fotosíntesis, pero aún no se han encontrado medios eficaces para lograr ésto, tal vez en investigaciones futuras se logren obtener buenos resultados ya que de ser así se lograría una gran mejoría en la productividad de las cosechas.

## 7. BIBLIOGRAFIA

- Allamong, B.D., y T.R. Mertens. 1979. Energía de los procesos biológicos. Limusa. México. pp. 108, 109, 114 - 116, 123, 138.
- Björkman, O., et al. 1971. Characteristics of hybrids between  $C_3$  and  $C_4$  species of Atriplex. Wiley-Interscience, New - York. pp. 105-119.
- Black, C.C., T.M. Chen, y R.H. Brown. 1969. Biochemical basis for plant competition. *Weed Sci.* 17:338-344.
- Black, C.C. 1971. Ecological implications of dividing plants into groups with distinct photosynthetic production capacities. *Advances in Ecological Research* 7:87-114.
- Bull, T.A. 1971. The  $C_4$  pathway related to growth in sugarcane. Wiley-Interscience, New York. p. 8-75.
- Caswell, H., et al. 1973. Photosynthetic pathways and selective herbivory: A hypothesis. *The American Naturalist* 107 - - (1956):465-480.
- El-Sharkawy, M.A., y J.D. Hesketh. 1965. Photosynthesis among species in relation to characteristics of leaf anatomy - and  $CO_2$  diffusion resistances. *Crop. Sci* 5:517-521.

- Flinders, J.T., y R.N. Hansen. 1972. Diets and feeding habits of jackrabbits within a short grass ecosystem. I.B.P. -- Grassland Biome Reprint.
- Gaffron, H. 1974. Fotosíntesis. C.E.C.S.A. México. pp. 5-10, 14-15.
- Haberlandt, G. 1914. Physiological plant anatomy. McMillan, - London.
- Hall, D.O., y K.K. Rao. 1979. Fotosíntesis. Omega. España. -- p. 18.
- Hansen, R.M., y D.N. Ueckert. 1970. Dietary similarity of some primary consumers. Ecology 51:640-648.
- Harper, J.L. 1969. The role of predation in vegetational diversity, Brookhaven Symp. Biol. 22:48-62.
- Hartt, C.E. 1965. Light and translocation of  $^{14}\text{C}$  in detached blades of sugarcane. Pl. Physiol. 40:718-724.
- Hartt, C.E., y H.P. Kortschak. 1967. Translocation of  $^{14}\text{C}$  in the sugarcane plant during the day and night. Plant - - - Physiol. 42:89-94.

- Hatch, M.D., y C.R. Slack. 1970. Photosynthetic CO<sub>2</sub>-fixation pathways. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 21:141-162.
- Hatch, M.D., C.B. Osmond, y R.O. Slatyer (ed). 1971. Photosynthesis and photorespiration. Wiley-Interscience, New York. 565 p.
- Hillard, J.H., y S.H. West. 1970. Starch accumulation associated with growth reduction at low temperatures in a tropical plant. *Science* 168:494-496.
- Hofstra, G., y C.D. Nelson. 1969. Acompetitive study of translocation of assimilated <sup>14</sup>C from leaves of different species. *Planta* 88:103-112.
- Leopold, A.C., y P.E. Kriedemann. 1975. Plant growth and development. McGraw-Hill, New York. p. 26.
- Miller, E.V. 1967. Fisiología Vegetal. U.T.E.H.A México. pp. 71-76.
- Miller, K.R. 1979. La membrana fotosintética. *Investigación y Ciencia (España)* Diciembre. pp. 62-74.
- Minson, D.J. 1971. Influence of lignin and silicon on a summative system for assessing the organic matter digestibility of Panicum. *Australian. J. Agr. Res.* 22:589-598.

- Moss, D.N., y H.R. Rasmussen. 1969. Cellular localization of CO<sub>2</sub> fixation and translocation of metabolites. *Plant -- Physiol.* 44:1063-1068.
- Osmond, C.B., J.H. Troughton, y D.J. Goodchild. 1969. Physiological biochemical and structural studies of photosynthesis and photorespiration in two species of Atriplex. *Z. Pflanzenphysiol* 61:218-237.
- Rabinowitch, E.I. 1951. Photosynthesis and related process. Vol II, Part I. Interscience Publishers, New York.
- Ray, P.M. 1964. La planta viviente. Continental. México. pp. 49-54.
- \_\_\_\_\_ 1975. La planta viviente. C.E.C.S.A.México. pp. 66, 71-73, 93, 230-231.
- Slatyer, R.O. 1971. Relation between plant growth and leaf -- photosynthesis in C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> species of Atriplex. Wiley-Interscience, New York. p. 76-81.
- Smith, D.S., y F.E. Northcott. 1951. The effects of the grasshopper Melanoplus mexicanus (Sauss) (Orthoptera: Acrididae) of varying the nitrogen content in its food plant. *Can. Zool.* 29:297-304.

Tolbert, N.E., et al. 1969. A survey of plants for leaf peroxisomes. *Plant Physiol*, 44:135-147.

Villee, C.A. 1968. *Biología. Interamericana. México.* pp. 96-97, 659.

Welkie, G.W., y Y.M. Caldwell. 1970. Leaf anatomy of species in some dicotyledon families as related to the C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> pathways of carbon fixation. *Can. J. Bot.* 48:1235-1246.



