

13

Fotosíntesis, factores ambientales y cambio climático

JOAQUÍN AZCÓN-BIETO, ISABEL FLECK, XAVIER ARANDA Y NURIA GÓMEZ-CASANOVAS



1. Introducción. 2. Disponibilidad de CO₂. 3. La luz como factor ambiental más variable que afecta a la fotosíntesis. 4. Temperatura. 5. Otros factores que afectan a la fotosíntesis. 6. Interacción entre los factores que afectan a la fotosíntesis. 7. Fotosíntesis y cambio climático.

1. INTRODUCCIÓN

El complejo proceso de la fotosíntesis, descrito en los cuatro capítulos anteriores, debe funcionar de forma integrada y eficiente en un medio en el que existe una enorme **variabilidad natural** de factores que afectan a la tasa de fotosíntesis, tales como la **luz**, la **temperatura**, la **humedad del aire**, la **disponibilidad hídrica** y de **nutrientes minerales** en el suelo, etc. A estos factores puede añadirse también el **dióxido de carbono** (CO₂), principal sustrato de la fotosíntesis, ya que en los últimos años se está observando un rápido aumento de la concentración de este gas en la atmósfera, hecho que muy probablemente está en la base de un **cambio climático** de alcance global (véanse los últimos informes del *Intergovernmental Panel on Climate Change*, IPCC, publicados en 2007: www.ipcc.ch).

La tasa de fotosíntesis de una hoja depende de más de 50 reacciones individuales, cada una de las cuales presenta su propia respuesta a cada variable ambiental. Esta tasa fotosintética puede variar ampliamente en el curso de un día y, también, entre las diferentes estaciones del año, debido a variaciones **naturales** de factores ambientales como la luz y la temperatura. La tasa de fotosíntesis puede variar también a más largo plazo en los próximos decenios, como respuesta a los **crecientes niveles de CO₂ atmosférico**, debido a los efectos directos del propio CO₂ en la fotosíntesis, y también a los efectos indirectos, a través de posibles cambios en la temperatura y el régimen hídrico causados por el incremento de CO₂ y de otros gases «invernadero» en la atmósfera, lo que puede conducir a un **cambio climático global de consecuencias no del todo previsibles**.

Cada uno de los factores ambientales citados afecta a la tasa de fotosíntesis de manera distinta, dependiendo también de la escala de tiempo que se considere, por lo que en este capítulo los analizaremos por separado, sin olvidar que, en condiciones naturales, pueden darse **interacciones** importantes entre ellos. Los factores que se estudiarán en este capítulo son principalmente el CO₂, la luz, la temperatura y los nutrientes minerales; el efecto del déficit hídrico en la fotosíntesis se trata en los Capítulos 3, 4 y 29. De la habilidad que las plantas manifiesten para compensar los efectos ambientales cambiantes en la fotosíntesis depende en gran medida su rendimiento y supervivencia en un determinado medio, especialmente cuando se dan situaciones de estrés (por ejemplo, estrés hídrico).

2. DISPONIBILIDAD DE CO₂

2.1. La tasa de fotosíntesis está relacionada con la difusión del CO₂

El CO₂ es un gas que se encuentra de forma natural en la atmósfera en niveles muy bajos (380 partes por millón o ppm, aproximadamente). A pesar de ello, es el sustrato principal de la fotosíntesis, ya que es la fuente de carbono para la síntesis de los distintos compuestos orgánicos de las plantas.

La concentración de CO₂ en el aire alrededor de las hojas influye marcadamente en el crecimiento de las plantas, pues éstas tienen que incorporar dióxido de carbono en cantidades suficientes. La mayor parte de las plantas

depende de la **difusión del CO_2** desde la atmósfera hasta los cloroplastos, donde tendrá lugar la fijación del dióxido de carbono gracias a la actividad carboxilasa de la enzima rubisco (véase el Capítulo 11). Estas plantas en las que la absorción de CO_2 depende de la difusión son las denominadas **plantas C3**. Otras plantas dependen menos de la difusión, ya que tienen mecanismos que les permiten concentrar el CO_2 para la fotosíntesis, aunque con un cierto coste energético. Son ejemplo de ellas las **plantas C4** y las **plantas CAM** (metabolismo ácido de las crasuláceas) (véase el Capítulo 12).

2.2. El CO_2 debe atravesar distintas barreras de la hoja hasta poder ser utilizado por la rubisco

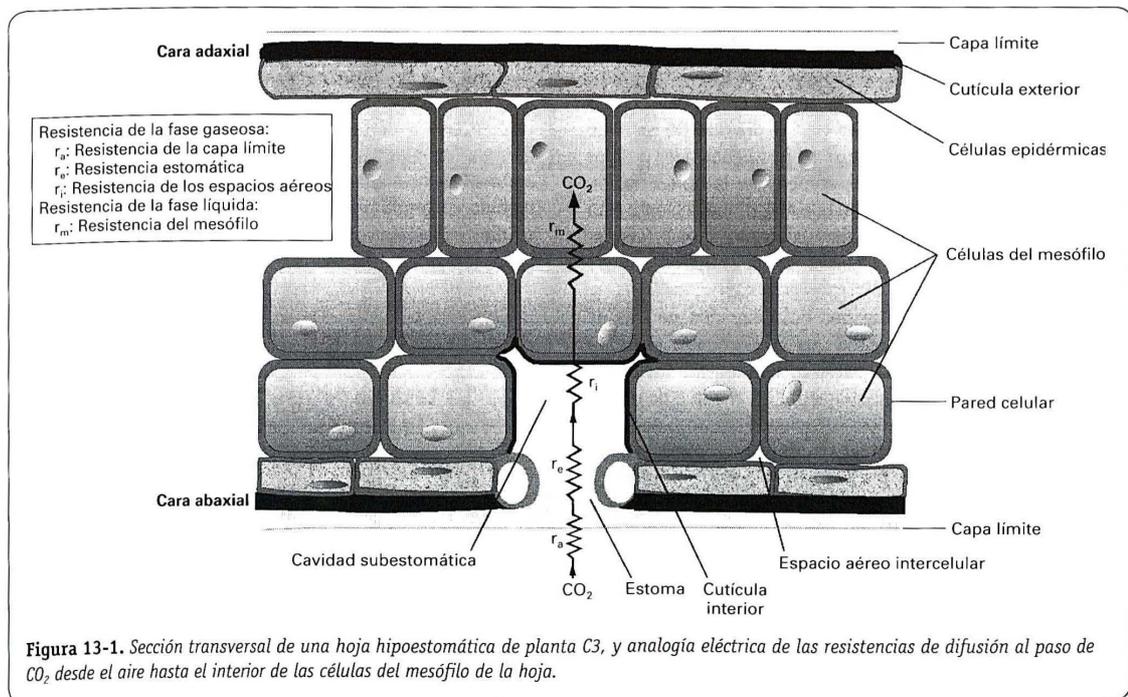
El CO_2 difunde desde el aire hasta el cloroplasto, y para ello debe pasar por distintas partes de la hoja: 1) la capa límite o *boundary layer*; 2) los estomas; 3) los espacios aéreos del interior de la hoja, y 4) la fase líquida en el interior de la hoja, que incluye la disolución del CO_2 . La concentración de CO_2 disminuye en cada uno de estos espacios de la hoja, ya que actúan como resistencia, de forma análoga a un circuito eléctrico (Fig. 13-1). Las **resistencias foliares** al paso del CO_2 se pueden agrupar en dos tipos:

I) Resistencia de la fase gaseosa: abarca las resistencias ofrecidas por la capa límite (r_a), la estomática (r_e) y la de los

espacios aéreos del interior de la hoja (r_i). La **capa límite**, o **capa estacionaria**, es una fina película de aire quieto que rodea la hoja ofreciendo resistencia a la difusión del CO_2 , de manera que la concentración de este gas en dicha zona es intermedia entre la concentración externa del aire no atrapado por la hoja y la interna de ésta. La magnitud de tal resistencia disminuye con el tamaño de la hoja y con la velocidad del viento (véase el Capítulo 3).

Una vez que el CO_2 ha difundido a través de la capa límite, entra por los poros estomáticos. Los **estomas** ofrecen una resistencia variable, según el grado de apertura en que se encuentren (véase el Capítulo 3). Una vez superada la resistencia estomática, el último obstáculo de la fase gaseosa son los **espacios aéreos del interior de la hoja**, es decir, las cavidades delimitadas por las paredes de las células del mesófilo, incluidas las cavidades subestomáticas (resistencia de los espacios intercelulares, r_i).

Como es difícil determinar la resistencia a la difusión correspondiente a cada uno de los pasos, la fase gaseosa se considera como un único reostato, es decir, como una única resistencia variable, dado que la resistencia estomática tiene un efecto dominante. La determinación de la resistencia gaseosa al CO_2 se hace mediante la medida previa de la resistencia a la difusión del vapor de agua (véase el Capítulo 3). Dado que la molécula de CO_2 es más pesada que la de agua, aquélla difunde más lentamente, de manera que la resistencia al paso del CO_2 es aproximadamente 1.6 veces mayor que la resistencia al paso del vapor de agua. En términos de conductancia, que es el parámetro inverso de la resistencia



($g = 1/r$), la conductancia al CO_2 (g_c) es 1.6 veces menor que la conductancia al vapor de agua (g_w):

$$g_c = g_w/1.6 \quad [13-1]$$

El cálculo de la conductancia al CO_2 permite estimar la **concentración de CO_2 intercelular (C_i)**, siempre y cuando se haya medido también la concentración externa de CO_2 (C_a) y la tasa de asimilación neta de CO_2 (A):

$$C_i = C_a - A/g_c \quad [13-2]$$

o bien,

$$C_i = C_a - 1.6 A/g_w \quad [13-3]$$

donde las unidades son:

$C_i, C_a = \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mol}^{-1}$ de aire o ppm (fracción molar de CO_2)

$$A = \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$$

$$g_c, g_w = \text{mol de aire} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$$

II) Resistencia de la fase líquida: una vez que el CO_2 ha superado la resistencia a la fase gaseosa, tiene que disolverse en la fase líquida que baña las células, atravesar la pared y la membrana celulares, el citosol, la membrana de los cloroplastos y el estroma antes de que pueda ser utilizado por la rubisco. Todos estos pasos pueden englobarse en uno solo, la llamada **resistencia del mesófilo (r_m)**. Las recientes medidas de la conductancia del mesófilo (g_m , inversa de la resistencia del mesófilo) han determinado que la fracción molar efectiva de CO_2 ($\mu\text{mol mol}^{-1}$ o ppm) en el interior del estroma se sitúa, generalmente, entre un 30 y un 70% de la existente en el aire que rodea las hojas (véase el Capítulo 12). Ello hace que las plantas C3, que básicamente dependen de la difusión del CO_2 , tengan unos niveles de dióxido de carbono alrededor de la rubisco por debajo de su K_m para el CO_2 , lo que implica un alto requerimiento proteico (y, por tanto, de nitrógeno); es decir, las plantas C3 se ven obligadas a contener elevadas cantidades de rubisco para mantener altas tasas de fotosíntesis (véase también el Capítulo 12).

2.3. La apertura de los estomas durante la absorción de CO_2 comporta un coste de agua para la planta

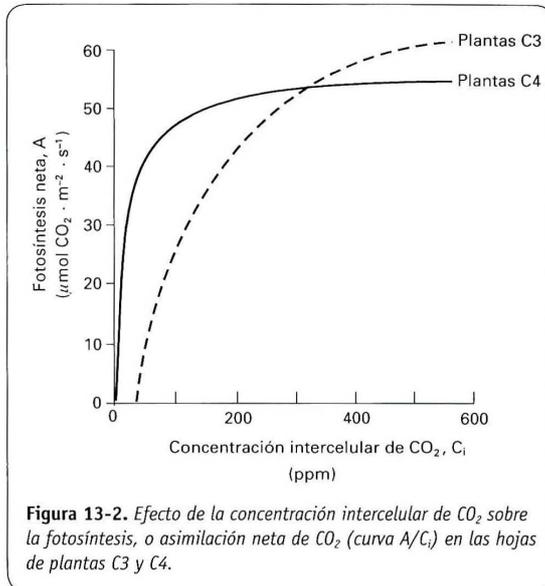
Para que el CO_2 difunda a través de la fase gaseosa, los estomas deben estar abiertos. Como consecuencia, se exponen las superficies húmedas del interior de la hoja a la atmósfera, lo que provoca una pérdida de agua. Ello supone, aproximadamente, entre 100 y 1000 moléculas de agua perdidas (habitualmente 240) por cada molécula de CO_2 incorporada en la fotosíntesis. Debido a este efecto, en los climas desfavora-

bles desde el punto de vista hídrico, la pérdida de agua para mantener los estomas abiertos puede suponer un factor crítico para la planta. Por ello, existen varios mecanismos para reducir estas pérdidas, como el de las plantas C4, el cual consiste en concentrar el CO_2 en las células de la vaina, lo que permite que estas plantas trabajen con menor concentración de CO_2 intercelular que las plantas C3 y, por tanto, que se mantenga una apertura estomática menor; o bien el mecanismo de las plantas CAM, que consiste en fijar el CO_2 por la noche y mantener los estomas cerrados durante el día, cuando la transpiración podría ser muy elevada (véase el Capítulo 12).

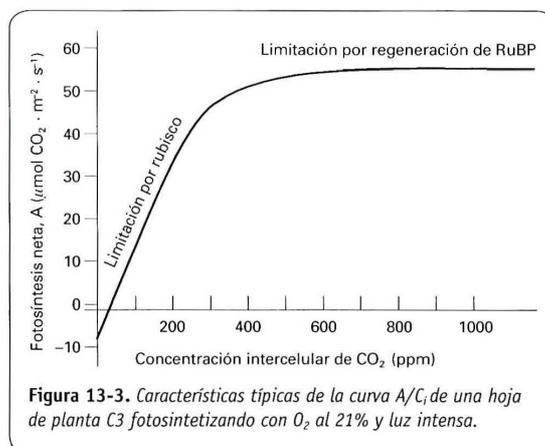
2.4. El CO_2 estimula la fotosíntesis a través de su acción como sustrato

A pesar de que existen otros factores limitantes, el CO_2 es un factor clave que determina la tasa de fotosíntesis, puesto que es uno de los principales sustratos de ese proceso (véanse los Capítulos 11 y 12). En general, si las plantas no presentan limitaciones por otros factores, responden incrementando la fotosíntesis a medida que la concentración de CO_2 aumenta. Estos incrementos de la fotosíntesis no son idénticos en todas las plantas, sino que varían según la fisiología de cada una de ellas, tal como se muestra en la Figura 13-2. En las plantas C3, el aumento del C_i se traduce en un incremento complejo de la tasa de fotosíntesis neta (A), ya que no sólo aumenta la asimilación bruta de CO_2 , sino que la fotorrespiración disminuye, al incrementar la concentración de CO_2 . En las plantas C4, en cambio, la gran acumulación de CO_2 en las células en las que se encuentra la rubisco reprime la manifestación de la fotorrespiración y, por tanto, el aumento de C_i da lugar a una rápida respuesta inicial de la fotosíntesis, alcanzándose la saturación con niveles menores de C_i que en el caso de las plantas C3 (Fig. 13-2). Así pues, la tasa de fotosíntesis de las plantas C3 es sensible a las variaciones de CO_2 en un rango mayor que en el caso de las C4. Esta sensibilidad de la fotosíntesis C3 al CO_2 puede ser utilizada para mejorar la productividad vegetal en invernaderos comerciales con control de CO_2 y, por supuesto, tendrá un impacto en la fotosíntesis de las plantas en el futuro en una atmósfera con elevado CO_2 (véase el apartado 7).

La región inicial de la curva A/C_i (Fig. 13-3), en la que no se manifiesta saturación de la fotosíntesis, expresa la utilización fotosintética del CO_2 ; la pendiente de la curva en esta región permite calcular la eficiencia de los procesos de carboxilación. En el caso de las plantas C3, esto se corresponde con la eficiencia de la rubisco, que cataliza la reacción del CO_2 con la ribulosa 1,5-bisfosfato (RuBP) en cantidades equimolares (véase el Capítulo 11). Cuando los niveles de CO_2 son bajos, la RuBP se sintetiza en la fase de regeneración del ciclo de Calvin, más rápidamente de lo que es utilizada por la rubisco y, por tanto, la RuBP se encuentra en exceso. En estas condiciones, la fotosíntesis está **limitada por la actividad carboxilasa de la rubisco**, dado que los niveles del otro sustrato de esta enzima (CO_2) son bajos. Al aumentar los niveles de este gas, también se incrementa



la tasa total de fotosíntesis, y la RuBP se utiliza con mayor velocidad. Al llegar el punto en el que la rubisco puede usar la RuBP más rápidamente de lo que se sintetiza, la tasa de fotosíntesis ya no aumenta más, y ello corresponde a la zona de saturación de la curva. Así pues, la velocidad de regeneración de RuBP en el ciclo de Calvin impone otro límite a la tasa fotosintética. Dado que, normalmente, la tasa de regeneración de RuBP viene dada por la tasa de producción de ATP y NADPH tras la captación de la luz en los tilacoides, se suele afirmar que en esta segunda parte de la curva A/C_i la fotosíntesis está limitada por la luz (transporte de electrones y otras reacciones luminosas), en contraposición a la **limitación por rubisco**, que se atribuye a la primera parte de la curva. En todo caso, hay que tener en cuenta que la regeneración de la RuBP también puede verse limitada por



la velocidad con que el ion fosfato es liberado en la síntesis de sacarosa y almidón a partir de las triosas-fosfato formadas en el ciclo de Calvin, ya que este mismo fosfato es el que se utiliza en el cloroplasto para la fosforilación de la ribulosa 5-fosfato a RuBP en el último paso del ciclo de Calvin (véase el Capítulo 11). Por tanto, lo más correcto y genérico es hablar de **limitación por regeneración de RuBP** (en lugar de limitación por luz) en la zona de saturación de la curva A/C_i .

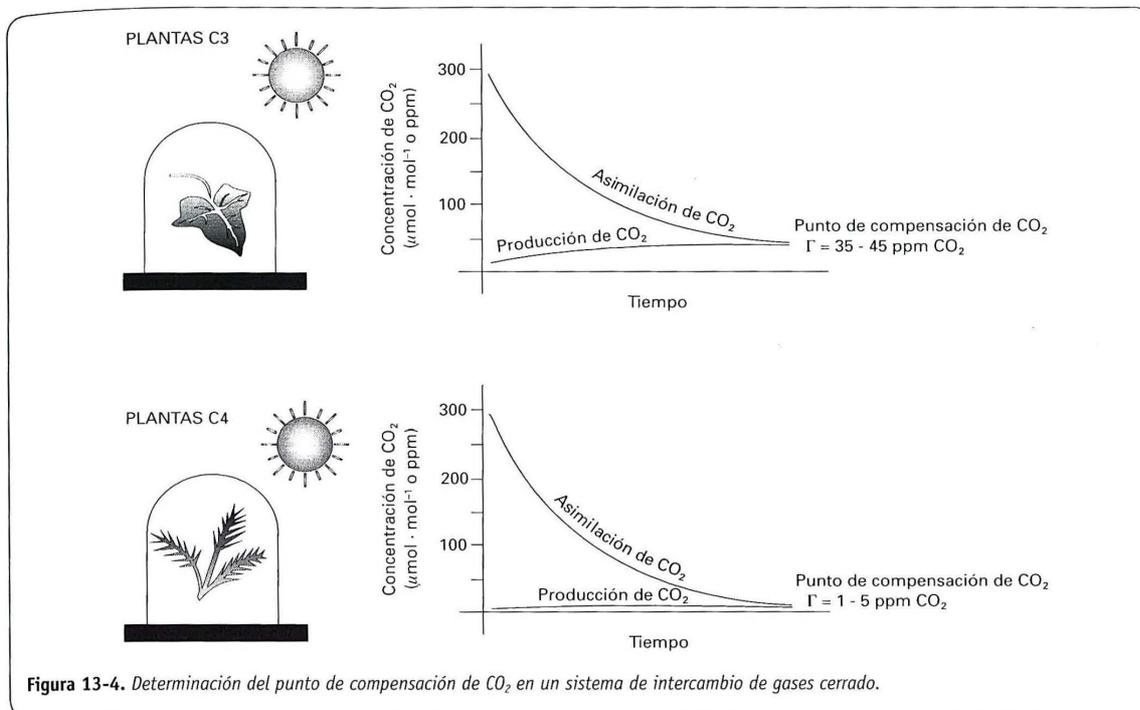
En la curva A/C_i puede observarse también que la fotosíntesis neta de la planta C3 se hace nula ante cierta concentración de CO_2 superior a cero (Figs. 13-2 y 13-3). Este fenómeno puede explicarse mejor con el siguiente experimento: si en una cámara cerrada se expone una planta a la luz, se observa que la concentración de CO_2 contenida en el aire de la cámara se va reduciendo por acción de la fotosíntesis (Fig. 13-4). La concentración de CO_2 en el interior del recinto cerrado va disminuyendo gradualmente, pero nunca alcanza valores nulos, porque se establece un equilibrio entre el CO_2 captado por la fotosíntesis y el CO_2 emitido por la fotorrespiración y la respiración. Este equilibrio se conoce como **punto de compensación de CO_2 (Γ)**, que es aquella concentración de CO_2 en la que el balance entre la fijación de CO_2 y la emisión de CO_2 es cero, y en la curva A/C_i corresponde al punto de intersección de la curva con el eje de abscisas (es decir, cuando $A = 0$) (Figs. 13-2 y 13-3). En las plantas C3, el valor de Γ suele ser de 35 a 45 ppm de CO_2 , mientras que las plantas C4 presentan valores del punto de compensación mucho menores (0-5 ppm de CO_2), debido a la ausencia de fotorrespiración.

3. LA LUZ COMO FACTOR AMBIENTAL MÁS VARIABLE QUE AFECTA A LA FOTOSÍNTESIS

La radiación luminosa, o luz, es el elemento clave de la fotosíntesis, dado que es su fuente primaria de energía. La naturaleza de la luz y su papel en el proceso fotosintético se estudian pormenorizadamente en los Capítulos 9 y 10. Por otra parte, la luz también actúa como factor regulador del crecimiento y desarrollo de los vegetales; esta función de fotomorfogénesis se analiza en el Capítulo 23. En este capítulo estudiaremos cómo se relaciona la cantidad de luz, en tanto que parámetro ambiental de carácter muy variable, con las propiedades fotosintéticas que manifiestan las plantas en sus adaptaciones a largo plazo y en sus respuestas rápidas en la tasa de fotosíntesis.

3.1. El ambiente luminoso durante el crecimiento condiciona las características fotosintéticas de las hojas

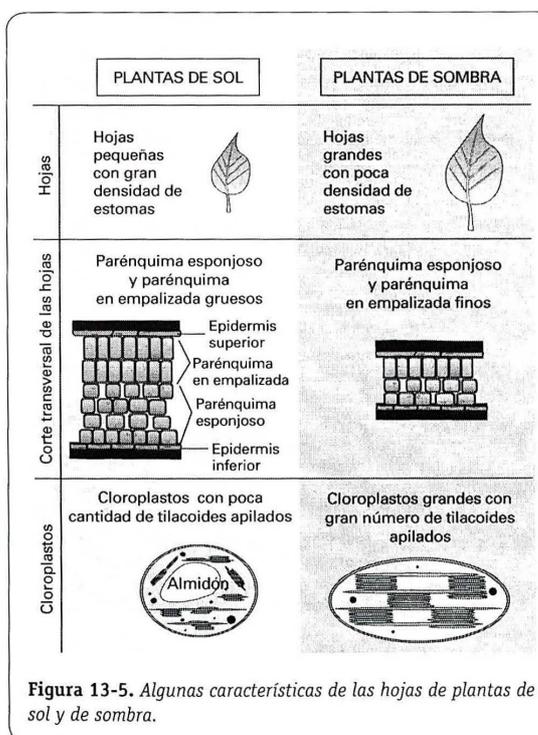
El ambiente luminoso al que se encuentran expuestas las plantas afecta a su crecimiento y desarrollo, y determina su morfología foliar y su fisiología, hasta el punto de que únicamente sobreviven las plantas cuya fotosíntesis está adaptada a dichas condiciones de luz. Cabe diferenciar dos



tipos de adaptaciones: la de las **plantas de sol** (o heliófilas) y la de las **plantas de sombra** (o esciófilas). También existen adaptaciones en los árboles; así, en un mismo árbol hay hojas de sol y de sombra, que corresponden a emplazamientos soleados o sombreados, respectivamente.

Las hojas crecidas en condiciones de luz débil (hojas de sombra), aunque normalmente pueden tener mayor superficie que las desarrolladas con una luz intensa (hojas de sol), son más delgadas porque poseen menos capas de células del mesófilo en empalizada, células más cortas, y menor peso por unidad de área foliar (Fig. 13-5). En las hojas de sol, la epidermis, el mesófilo esponjoso y los sistemas vasculares están más desarrollados. También existen diferencias en el aparato fotosintético: las hojas de sombra poseen más grana por cloroplasto y un mayor número de tilacoides apilados por grana que las de sol.

Asimismo, las plantas de sombra poseen mayor número de pigmentos en las antenas de los fotosistemas (especialmente, clorofila *b*), con el fin de aprovechar mejor la escasa radiación luminosa incidente. Ello se refleja en un descenso de la relación clorofila *a*/clorofila *b* desde valores de 4-5 en las hojas de las plantas crecidas a pleno sol, hasta valores de alrededor de 2.5, característicos de las hojas situadas en plena sombra. Las hojas más gruesas de las plantas de sol poseen mayor contenido de clorofila total y carotenos por unidad de área, mientras que las de sombra, más finas y con un peso seco relativamente bajo, contienen más clorofilas por unidad de peso fresco o peso seco, en especial clorofila *b*. La inversión



de nitrógeno es también distinta en ambos tipos de hojas: las de sombra invierten más nitrógeno en la producción de pigmentos fotosintéticos para la captación de la escasa radiación incidente, mientras que en las hojas de sol hay una gran inversión en proteínas del estroma cloroplástico, principalmente rubisco. Este hecho se traduce en una relación clorofila/proteína soluble baja en las hojas de sol y elevada en las de sombra. Las plantas de sol poseen, asimismo, una composición química distinta de las de sombra, con mayor proporción de lípidos, almidón, carbohidratos solubles y cuitinas (Cuadro 13-1).

3.2. La respuesta fotosintética a la luz varía en las plantas de sol y de sombra

Las curvas de respuesta de la tasa de fotosíntesis neta a la luz (o curvas de saturación de luz) proporcionan mucha información sobre el funcionamiento fotosintético de las hojas. En dichas curvas (Fig. 13-6) se utiliza comúnmente, como medida de luz incidente, la densidad de flujo fotónico fotosintético (PPFD), o **radiación fotosintéticamente activa**

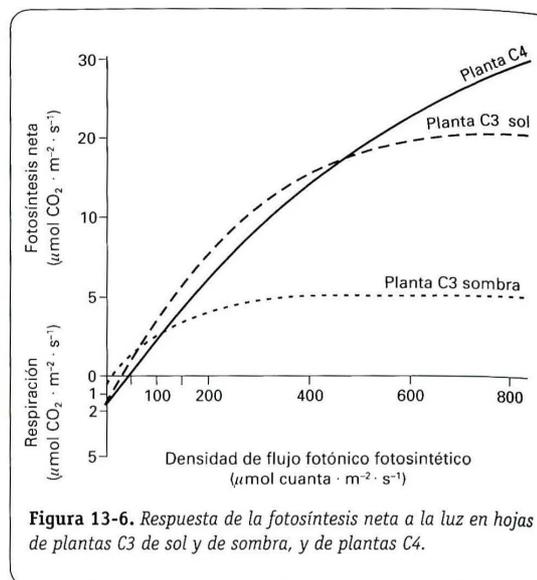


Figura 13-6. Respuesta de la fotosíntesis neta a la luz en hojas de plantas C3 de sol y de sombra, y de plantas C4.

Cuadro 13-1. Diferencias entre plantas adaptadas a condiciones de sol o de sombra.

Rasgos	Sol	Sombra
De la hoja		
Respuesta fotosintética a la luz		
Tasa de saturación a la luz	Alta	Baja
Irradiancia de saturación (PPFD)	Alta	Baja
Irradiancia de compensación (PPFD)	Alta	Baja
Bioquímica		
Contenido de N, rubisco y proteína soluble/masa	Alto	Ligeramente inferior
% Clorofila a/clorofila b	Alto	Bajo
% Clorofila/proteína soluble	Bajo	Alto
Anatomía y ultraestructura		
Tamaño del cloroplasto	Pequeño	Grande
Tilacoide/grana	Bajo	Alto
Morfología		
Masa de la hoja/área	Alto	Bajo
Grosor de la hoja	Grande	Pequeño
Tamaño de los estomas	Pequeño	Grande
Densidad estomática	Elevada	Baja
% Mesófilo en empalizada/mesófilo esponjoso	Alto	Bajo
% Área del mesófilo/área foliar	Alto	Bajo
Orientación de la hoja	Erecta	Horizontal
Del dosel		
Índice de área foliar	De alto a bajo	Bajo
Filotaxis	Espiral	Dística
Orientación de las ramas	Erecta	± Horizontal
Asimetría de la base foliar	Casi nunca	Infrecuente
De la planta		
Partición fraccional en hojas	Baja	Alta
Partición fraccional en raíces	Elevada	Baja
Esfuerzo reproductivo	Elevado	Bajo

(PAR), que corresponde al **flujo de fotones** o cuanta con longitudes de onda efectivas para la fotosíntesis (dentro del intervalo 400-700 nm del espectro de radiación solar; véase el Capítulo 9) que incide sobre la hoja. Los valores máximos de PAR que se pueden medir en un día soleado en latitudes medias oscilan entre 2000 y 2300 μmol de fotones $\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$.

En la parte inicial de la curva de saturación de luz se encuentra el **punto de compensación de luz**, que corresponde a la densidad de flujo fotónico en el que el intercambio neto de CO_2 de la hoja es cero, debido a que se igualan las tasas de consumo fotosintético de CO_2 y de producción de CO_2 mediante procesos respiratorios. Este punto de compensación dependerá del tipo de planta, de la fase de desarrollo de la hoja y de factores ambientales. Por ejemplo, el valor del punto de compensación luminoso en hojas de plantas de sol es de 20-30 μmol de fotones $\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, mientras que las hojas de plantas de sombra presentan valores inferiores (1-10 μmol de fotones $\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). Los bajos valores del punto de compensación de luz de las plantas de sombra se deben a su reducida tasa de respiración, que es compensada con facilidad por una fotosíntesis poco elevada. Las tasas de fijación de CO_2 y de respiración son más elevadas en las hojas de plantas de sol que en las de sombra, expresadas tanto por unidad de área como por contenido en clorofila.

Con una determinada densidad de flujo fotónico, la fotosíntesis neta se satura; esto corresponde al **punto de saturación luminoso**. Dicho punto es menor en las plantas de sombra (entre 60 y 200 μmol de fotones $\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) que en plantas de sol. En las plantas C3 de sol, la saturación luminosa se sitúa entre 400 y 600 μmol de fotones $\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, correspondiente aproximadamente al 25% de la radiación luminosa solar máxima, mientras que en algunas plantas C4 no se observa ni siquiera la saturación (Fig. 13-6). Los puntos de saturación luminosa generalmente reflejan las densidades de flujo fotónico a las que estuvo expuesta la hoja durante su desarrollo. Las plantas de sol muestran tasas mayores de asimilación de CO_2 con saturación de luz, considerándose esta tasa como una medida de su **capacidad fotosintética** ($A_{\text{máx}}$). Este parámetro varía enormemente entre especies, y también entre plantas C3 y C4, habiéndose detectado en estas últimas tasas máximas de hasta 60 μmol $\text{CO}_2 \cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, hecho que repercute en su gran productividad. La capacidad fotosintética de una planta depende de todos los factores ambientales que afectan el proceso fotosintético, así como de la ontogenia foliar (véase el Capítulo 28).

La pendiente inicial de la curva de saturación de luz viene determinada por las reacciones fotoquímicas de la fotosíntesis, mientras que la fase propiamente de saturación de la curva depende de las características bioquímicas de la fotosíntesis o reacciones de asimilación del CO_2 . La pendiente inicial puede describirse como el **rendimiento cuántico** (Φ) o eficiencia fotosintética en función de los fotones absorbidos (mol de $\text{CO}_2 \text{ mol}^{-1}$ de fotones) (Fig. 13-6). Las plantas C3 tienen un Φ de aproximadamente 0.05 en condiciones naturales (corresponde a 1 molécula de CO_2 fijado por 20 fotones absorbidos); si se inhibe el proceso de fotorrespiración mediante la exposición a bajas concentraciones de O_2 (1-2%)

o altas concentraciones de CO_2 (véase el Capítulo 12), el rendimiento cuántico aumenta a 0.07-0.08 (1 CO_2 fijado por cada 12-14 fotones absorbidos) (Fig. 13-7). Las plantas C4 poseen un Φ de 0.05 a prácticamente cualquier concentración de CO_2 y O_2 (Fig. 13-7). Gracias a la presencia de gran cantidad de fosfoenolpiruvato carboxilasa, dichas plantas acumulan mucho CO_2 alrededor de los sitios de carboxilación de la rubisco, de manera que la fotorrespiración se inhibe (véase el Capítulo 12) y, como consecuencia, su rendimiento cuántico presenta una menor dependencia del suministro de CO_2 (Fig. 13-7). El menor rendimiento cuántico de las plantas C4 ($\Phi = 0.05$) en comparación con el de las plantas C3 a CO_2 elevado ($\Phi = 0.08$), se debe al mayor requerimiento de ATP que tiene la vía C4 de fijación del CO_2 (véase el Capítulo 12); por ello, las plantas C4 son relativamente ineficientes en condiciones de escasez de luz.

Por otra parte, el rendimiento cuántico de las plantas de sol y de sombra es similar, excepto cuando aparecen procesos de fotoinhibición (véanse el apartado 3.3 y los Capítulos 10 y 29), los cuales producen una disminución del rendimiento cuántico, especialmente en las plantas de sombra.

3.3. En los cloroplastos existen diversos procesos de disipación de la energía luminosa

La radiación incidente es absorbida en las membranas fotosintéticas de algas y plantas por parte de los complejos pigmento-proteína de las antenas (*light harvesting complexes* o LHC) del fotosistema I (PSI) y del fotosistema II (PSII) (Fig. 13-8) (véanse los Capítulos 9 y 10).

Al absorber un fotón de luz, las clorofilas de las antenas adquieren el estado de **singlete excitado**, cuya energía de excitación puede transferirse a los centros de reacción de los fotosistemas y generar un transporte de electrones que oxida el H_2O y produce energía química en forma de NADPH

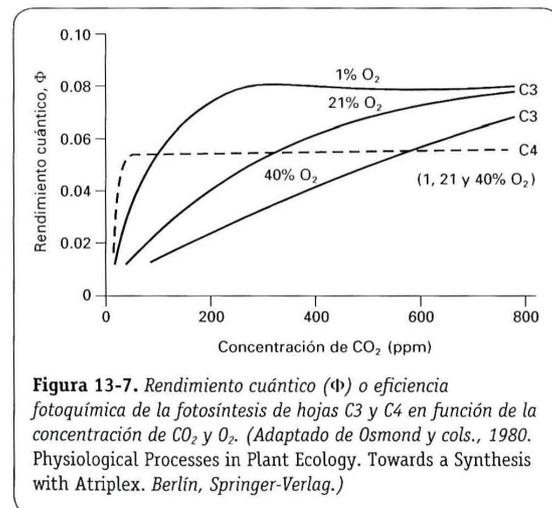


Figura 13-7. Rendimiento cuántico (Φ) o eficiencia fotoquímica de la fotosíntesis de hojas C3 y C4 en función de la concentración de CO_2 y O_2 . (Adaptado de Osmond y cols., 1980. *Physiological Processes in Plant Ecology. Towards a Synthesis with Atriplax*. Berlin, Springer-Verlag.)

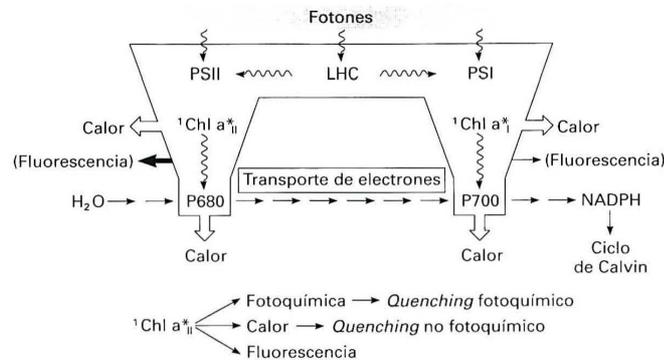


Figura 13-8. Los diferentes procesos de disipación de la energía luminosa en la fotosíntesis. (Adaptado de Schreiber y cols., 1995. En: Schulze y Caldwell (eds.), *Ecophysiology of Photosynthesis*. Springer-Verlag.) LHC: complejo captador de luz de los fotosistemas (PSI y PSII).

y ATP, coenzimas que se utilizarán para la reducción del CO_2 (véase el Capítulo 10). La regulación de la captación de luz y el transporte de electrones es fundamental para que exista un equilibrio entre la producción de energía química y su consumo. En condiciones de baja densidad de flujo fotónico (PPFD, PAR), es necesario que la planta capture y utilice la luz de la forma más eficiente, mientras que con niveles de PAR más elevados, el exceso de energía de excitación debe ser disipado de forma inocua para evitar un deterioro en los centros de reacción (**fotoinhibición**) y en otros constituyentes celulares. A menudo, en la naturaleza la absorción de energía luminosa en las superficies foliares es superior a su capacidad fotosintética, lo que origina un estado de exceso de reducción de los transportadores de la cadena de electrones y una acumulación de energía de excitación no disipada en las antenas asociadas a los centros de reacción. Como consecuencia, la fotoinhibición se favorece y, también, la reducción directa del O_2 por la cadena de transporte de electrones (reacción de Mehler) y la posterior formación de especies activadas de oxígeno (ion superóxido, peróxido de hidrógeno, etc.), que pueden provocar en último término un deterioro fotooxidativo, especialmente del PSII (véanse los Capítulos 10 y 29).

Diversos procesos constituyen formas de **disipación de energía de excitación**: entre las vías fotoquímicas se encuentra fundamentalmente la asimilación de CO_2 , que consume mucho ATP y NADPH generados en la fase fotoquímica de la fotosíntesis (véase el Capítulo 11), aunque otros procesos, como la fotorrespiración, la reducción de nitrato y la asimilación de amonio, también consumen ATP y poder reductor (véanse los Capítulos 12 y 15), y contribuyen a la disipación de la energía. Asimismo, la reacción de Mehler constituye otra vía fotoquímica de disipación de energía. Los procesos no fotoquímicos consisten principalmente en la disipación térmica (no radiante) de la energía de excitación (Fig. 13-8).

3.4. La medida de la emisión de fluorescencia de las clorofilas es indicativa del funcionamiento fotoquímico de los cloroplastos

Además de los procesos fotoquímicos y no fotoquímicos de disipación de la energía radiante mencionados en el apartado anterior, cierta cantidad de la energía luminosa absorbida por las clorofilas se disipa en forma de fluorescencia (véanse los Capítulos 9 y 10). Es decir, la energía de los fotones absorbidos se distribuye entre estos tres procesos disipativos, que compiten entre sí. La emisión de fluorescencia constituye una fracción pequeña (3-4%) de la energía total disipada, pero su medida puede servir para conocer la eficiencia de la conversión de energía radiante, ya que los cambios en la cantidad de energía utilizada por los otros procesos da lugar a cambios en la fluorescencia debido a la mencionada competencia entre todos ellos (Fig. 13-8). La fluorescencia se origina casi exclusivamente en el PSII, de modo que los cambios de esta radiación reflejan el estado de dicho fotosistema. Por medio de mediciones rápidas y no destructivas, la **emisión de fluorescencia** puede ser analizada y evaluada cuantitativamente, lo que proporciona información sobre la tasa de transporte de electrones, el rendimiento cuántico y la existencia de fotoinhibición de la fotosíntesis. Los fluorómetros utilizados para dichas medidas de la fluorescencia son aparatos portátiles o semiportátiles y de bajo consumo, ideales para mediciones *in situ*; y son muy utilizados en estudios ecofisiológicos sobre los factores de estrés que afectan a la fotosíntesis, constituyendo una alternativa a los métodos de intercambio de gases (véanse el apartado 2 y el Capítulo 3).

En una hoja iluminada, los procesos de captación de luz, de canalización de la energía de excitación hasta la clorofila del centro de reacción del PSII (P680), y de la posterior separación de cargas que lleva al electrón desde

esta clorofila hasta las quinonas (Q_A, etc.), son mucho más rápidos que los siguientes pasos de la cadena de transporte de electrones (véase el Capítulo 10), por lo que se produce una cierta acumulación de quinonas reducidas, a la espera de ser oxidadas por el siguiente aceptor de electrones. Como resultado de ello, aquellos centros de reacción del PSII cuyas quinonas estén reducidas no podrán, temporalmente, procesar más energía de excitación procedente de las antenas, con lo que la emisión de fluorescencia aumentará. Estos centros de reacción se denominan «cerrados», en contraposición con los centros «abiertos», es decir, aquellos cuyas quinonas están total o parcialmente oxidadas y que, por tanto, pueden seguir procesando energía, dando lugar a una menor emisión de fluorescencia. Así, si se ilumina una hoja con un pulso de luz blanca suficientemente alto (saturante), se conseguirán cerrar momentáneamente todos los centros de reacción, lo cual, combinado con la relativa lentitud del transporte de electrones, dará lugar a un nivel de fluorescencia máximo. A partir de aquí, cuanto más energía es utilizada en las reacciones fotoquímicas o en disipación térmica, menos energía queda disponible para emitirse como fluorescencia. Por ello se distinguen dos tipos de *quenching* o atenuación de la fluorescencia: el *quenching* fotoquímico (q_P) y el *quenching* no fotoquímico (q_N). Las medidas de fluorescencia modulada permiten la distinción y la cuantificación del q_P y del q_N.

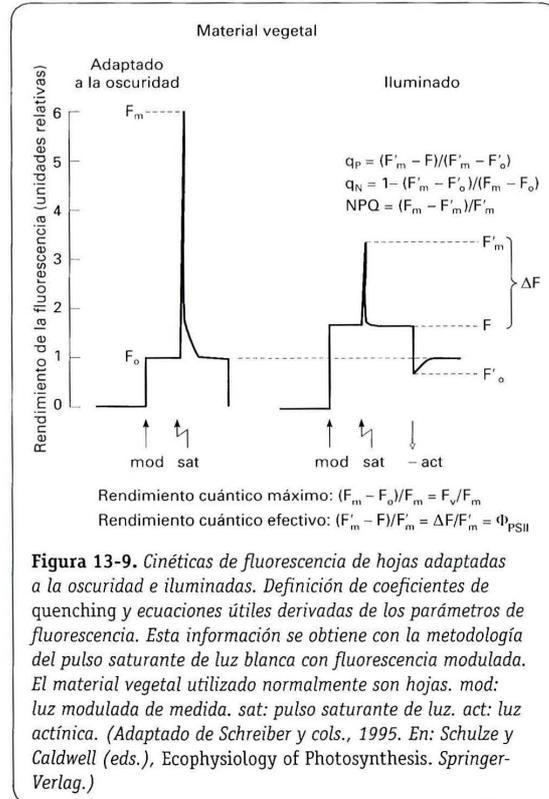
En la práctica, la separación y la cuantificación de los dos tipos de *quenching* se realizan precisamente mediante la aplicación de un pulso saturante de luz a un material fotosintético previamente adaptado a la oscuridad (15-30 minutos). El material se ilumina con la llamada luz de medida, que es de muy baja intensidad (< 1 μmol de fotones · m⁻² · s⁻¹), por lo que la proporción de centros de reacción cerrados es prácticamente nula y el *quenching* fotoquímico es máximo al no haber ninguna restricción al transporte de electrones. Como consecuencia de ello, el nivel de fluorescencia es mínimo (F₀). Al aplicar el pulso saturante de luz (> 4000 μmol fotones · m⁻² · s⁻¹), la fluorescencia aumenta hasta un valor máximo (F_m), dado que todos los centros de reacción se hallan cerrados y, por tanto, en estas condiciones el *quenching* fotoquímico queda completamente suprimido, el *quenching* restante es no fotoquímico.

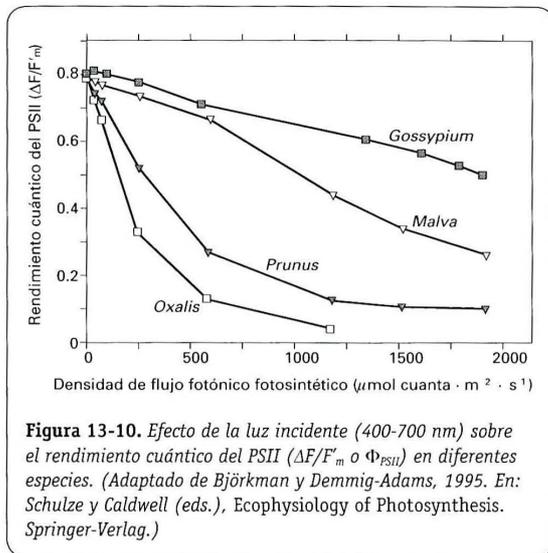
La diferencia entre F₀ y F_m constituye la fluorescencia variable, F_v. Los valores de F_v/F_m de una gran variedad de plantas no estresadas adaptadas a la oscuridad es de 0.75-0.85. El parámetro F_v/F_m es una estimación del rendimiento cuántico máximo del PSII, y su disminución indica daño por fotoinhibición. El rendimiento cuántico del PSII informa de la probabilidad de que un fotón de luz absorbido sea utilizado en el PSII liberando un electrón a la cadena de transporte electrónico.

Pese a que al principio sólo era posible realizar mediciones de fluorescencia en ausencia de luz ambiental, los modernos fluorómetros presentan mejoras técnicas que permiten distinguir la emisión de fluorescencia en presencia de intensa luz ambiental o actínica; es la llamada fluorescencia modulada. Con el uso de la luz modulada de medida (de muy baja intensidad), de la luz saturante y de la luz actínica, es

posible observar los cambios en la fluorescencia que sufren las hojas adaptadas a la oscuridad cuando son iluminadas, y también los cambios de las hojas previamente iluminadas, tal como se observa en la Figura 13-9. Ello permite calcular el rendimiento cuántico efectivo, o eficiencia fotoquímica del PSII (Φ_{PSII}) (Genty y cols., *Biochimica et Biophysica Acta* 990: 87-92, 1989) en hojas expuestas a la luz ambiental, y la tasa relativa de transporte de electrones (ETR = 0.5 · 0.84 · PAR · Φ_{PSII}, donde 0.5 es un factor que asume una distribución igual de energía entre los dos fotosistemas y 0.84 el coeficiente de absorbancia luminosa).

Tal como se muestra en la Figura 13-10, el Φ_{PSII} disminuye al aumentar la luz incidente. La técnica de fluorescencia modulada permite calcular parámetros como el *quenching* fotoquímico (q_P) y el *quenching* no fotoquímico (expresado como q_N o NPQ), que describe principalmente la disipación térmica en las antenas del PSII. La Figura 13-11 muestra también el aumento de la participación en procesos de disipación de energía térmica (NPQ) al aumentar el flujo fotónico incidente. Los carotenoides de la membrana tilacoidal, y especialmente las xantofilas, desempeñan un papel decisivo en la disipación térmica del exceso de energía luminosa absorbida por las clorofilas. En situaciones de exceso de luz, el incremento de la concentración de protones en el lumen tilacoidal generado por el transporte de electrones activa enzimas que producen





zeaxantina en el llamado **ciclo de la violaxantina**, o ciclo VAZ, (véanse también los Capítulos 10 y 29). Se ha observado que en muchas especies y ante distintas circunstancias estresantes existe una clara relación entre el contenido de zeaxantina y el *quenching* no fotoquímico (NPQ) (Fig. 13-11), lo que ha llevado a proponer que la **zeaxantina** es la principal responsable de los procesos de disipación térmica que explique el *quenching* no fotoquímico. Sin embargo, también se

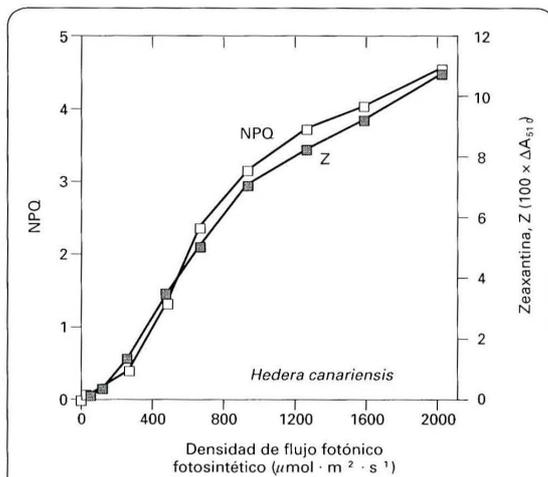


Figura 13-11. Paralelismo de la respuesta a la luz del *quenching* no fotoquímico (NPQ) y del contenido relativo de zeaxantina en hojas de *Hedera canariensis*. La formación de zeaxantina fue monitorizada mediante el incremento de la absorbancia foliar a 510 nm. (Adaptado de Björkman y Demmig-Adams, 1995. En: Schulze y Caldwell (eds.), *Ecophysiology of Photosynthesis*. Springer-Verlag.)

ha propuesto la participación del llamado ciclo de la luteína epóxido en la disipación del exceso de energía radiante en las plantas parásitas (Bungard y cols., *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 96:1135-1139, 1999; Matsubara y cols., *Australian Journal of Plant Physiology* 28:793-800, 2001) y en especies leñosas (Llorens y cols., *Functional Plant Biology* 29:81-88, 2002; García-Plazaola y cols., *Functional Plant Biology* 29:1075-1080, 2002).

Recientemente se han propuesto diversos componentes del NPQ. El componente predominante proviene de un mecanismo llamado **qE**, o *quenching* energético. La mayoría de las plantas utilizan este tipo de disipación térmica en situaciones de estrés moderado. El qE depende del gradiente de pH transtilaoidal y es rápidamente reversible (segundos-minutos). Asimismo, requiere la presencia no sólo de zeaxantina, sino de la proteína PsbS del LHCII (Li y cols., *Nature* 403: 391-395, 2000), habiéndose demostrado la máxima capacidad del NPQ en *Arabidopsis* con sobreexpresión de dicha proteína. En condiciones de elevada irradiancia, el bajo pH del lumen provocaría la protonización de una serie de residuos aminoacídicos (glutamato y aspartato) de la proteína PsbS que desencadenaría una reordenación física de la membrana tilacooidal y una rápida participación de la zeaxantina en la disipación térmica (Niyogi y cols., *Journal of Experimental Botany* 56: 375-382, 2005). El segundo componente es el *quenching* transitorio o **qT**, debido al llamado «estado de transición» por desacoplamiento o separación entre los centros de reacción y el PSII. El qT se relaja en unos minutos y puede ser importante en las algas. Finalmente, otro componente del NPQ es el *quenching* fotoinhibitorio o **qI**, poco conocido, que se relaja lentamente (horas) y está relacionado con la fotoinhibición y el daño por exceso de luz (*photodamage*); la parte del qI que persiste en los vegetales sometidos a bajas temperaturas se denomina qE «sostenido» debido a su dependencia del pH (Müller y cols., *Plant Physiology* 125:1558-1566, 2001, Demmig-Adams y Adams, *New Phytologist* 172:11-21, 2006).

4. TEMPERATURA

4.1. La fotosíntesis puede operar en un amplio rango de temperaturas

Las plantas viven y realizan la fotosíntesis en una gran variedad de hábitats que presentan grandes diferencias en sus regímenes térmicos. A ello hay que añadir las fluctuaciones diarias y anuales que presenta la temperatura en estos hábitats. La temperatura de la planta, como organismo poiquiloterma que es, está estrechamente relacionada con la temperatura ambiental. Ello significa que la fotosíntesis deberá enfrentarse con ese amplio rango de temperaturas, así, se encontrará actividad fotosintética próxima a los 0 °C en plantas alpinas, y cercana a los 50 °C en algunas especies de desiertos cálidos.

¿Cómo responde la fotosíntesis a la temperatura? En la Figura 13-12 se observan curvas de respuesta en forma de

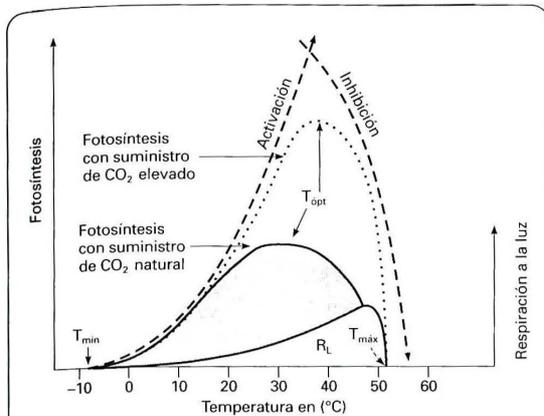


Figura 13-12. Respuestas a la temperatura de la fotosíntesis a niveles de CO_2 ambiental y elevado, en plantas C3. T_{opt} : temperatura óptima para la fotosíntesis de temperatura; T_{min} : límite inferior de temperatura; T_{max} : límite superior de temperatura; R_L : estimación de la respiración a la luz (principalmente fotorrespiración). (Adaptado de Larcher, 1995. *Physiological Plant Ecology*. Springer-Verlag.)

campana, típicas de la mayoría de los procesos biológicos, con tres puntos característicos: una temperatura óptima (T_{opt}) en la que la asimilación neta de CO_2 es máxima, y las temperaturas mínima (T_{min}) y máxima (T_{max}), en las que la fotosíntesis se anula. Se trata de curvas complejas a pesar de su apariencia, ya que resumen varios procesos: fotosíntesis bruta, fotorrespiración y respiración. Cada uno de estos procesos comprende varias reacciones químicas sobre las que la temperatura tiene un efecto, pero que son catalizadas por enzimas que presentan una respuesta a la temperatura típicamente acampanada, con una temperatura óptima diferente para cada enzima.

En la Figura 13-13 se observan dos respuestas reales diferentes de la fotosíntesis a la temperatura. La curva superior corresponde a una planta C4, con una marcada respuesta a la temperatura. La curva inferior, más aplanada, muestra una respuesta de la fotosíntesis con una menor dependencia frente a la temperatura en un amplio rango térmico. Es la respuesta típica de la mayoría de las plantas C3, en las que la estimulación de la asimilación neta de CO_2 por la temperatura se ve compensada por un aumento de la respiración total a la luz (R_L) (Fig. 13-12), la cual incluye la fotorrespiración y, en menor medida, la respiración de oscuridad a la luz. El incremento de la fotorrespiración con la temperatura se debe, por una parte, a la mayor pérdida de afinidad de la rubisco por el CO_2 que por el O_2 a medida que la temperatura aumenta y, por otra parte, a que se incrementa la proporción de O_2 disuelto respecto a la proporción de CO_2 en el medio donde se encuentra la rubisco (véase también el Capítulo 12). En la Figura 13-12 podemos ver además cómo, por causa de la fotorrespiración, la temperatura óptima de la fotosíntesis neta está desplazada respecto a la temperatura óptima de la fotosíntesis bruta (sin fotorrespiración). Cabe

resaltar también la respuesta que presenta la misma planta C3 medida a CO_2 elevado: el aspecto de esta curva es similar al que presenta una planta C4 (Figs. 13-13 y 13-14), dado que en ambos casos se da una concentración elevada de CO_2 en el lugar de carboxilación que elimina funcionalmente la fotorrespiración.

Como consecuencia de todos los factores mencionados, existe una importante variabilidad entre las temperaturas óptima, máxima y mínima en las diferentes especies. Así, cabe destacar que el rango óptimo abarca de 15 a 30 °C para la mayoría de las especies C3, pero las plantas de sombra y las especies que florecen al principio de la primavera tienen un rango óptimo entre 10 y 20 °C; las plantas de sol, entre 25 y 35 °C; algunos arbustos de desierto, hasta por encima de 40 °C, mientras que muchas plantas C4 siguen fotosintetizando bien a temperaturas superiores a 40 °C. También es variable la temperatura máxima (T_{max}), que podríamos calificar de punto de compensación de calor: con temperaturas altas, la fotosíntesis bruta se reduce rápidamente y la respiración y la fotorrespiración aumentan con gran velocidad, hasta llegar a un punto en que todo el CO_2 asimilado es liberado de nuevo; más allá de este punto, que oscila entre los 40 y los 60 °C, según se trate de plantas leñosas o herbáceas, se observa una emisión neta de CO_2 a la luz. La causa de la reducción de la fotosíntesis bruta a elevada temperatura todavía no se conoce bien: en primer lugar está la pérdida de funcionalidad que debe sufrir la rubisco, como cualquier otra enzima (cambios conformacionales y estructurales), al aumentar la temperatura (proceso de desnaturalización de las proteínas).

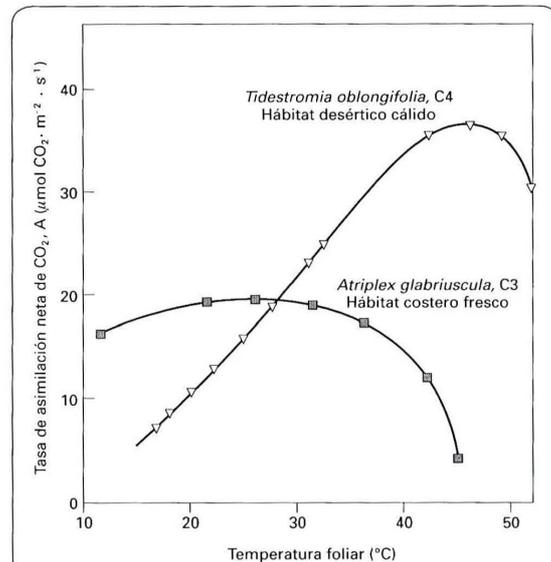
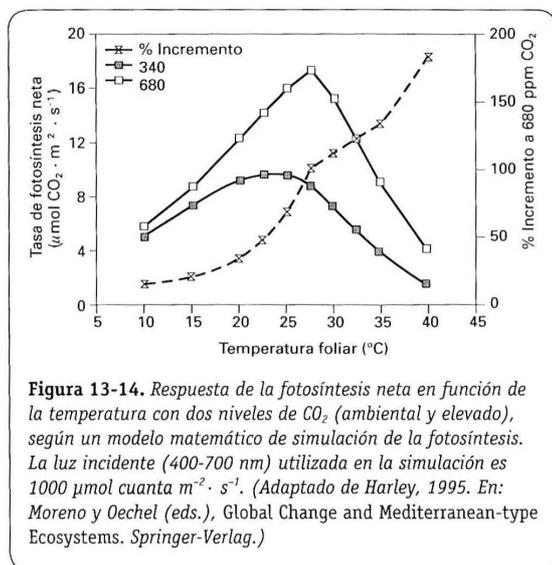


Figura 13-13. Comparación de la respuesta de la fotosíntesis neta a la temperatura en plantas enteras C3 y C4 crecidas en diferentes hábitats con temperaturas contrastadas. (Adaptado de Berry y Björkman, 1980. *Annual Review of Plant Physiology* 31:491-543.)



En el caso de la rubisco se ha observado que a temperaturas altas la producción de xilulosa 1,5-bisfosfato aumenta, un producto del mal funcionamiento de la rubisco causado por una protonación anormal del grupo enediol, intermediario de la reacción (véase el Capítulo 11), que impide la fijación de CO₂ (Salvucci y Crafts-Brandner, *Physiologia Plantarum* 122:513–519, 2004). Por otra parte, se ha observado que la **rubisco activasa** (véase el Capítulo 11) es una enzima bastante termolábil, dado que a temperaturas moderadamente altas (> 35 °C) pierde funcionalidad, por lo que el estado de activación de la rubisco *in vivo* también disminuye de forma importante, afectando a la tasa de fotosíntesis (Yamori y cols., *Plant, Cell and Environment* 29:1659–1670, 2006; Crafts-Brandner y Salvucci, *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 97:13430–13435, 2000). Finalmente, la membrana tilacoidal parece aumentar excesivamente su permeabilidad con temperaturas elevadas, lo que dificulta mucho la formación del gradiente de protones, necesario para la síntesis de ATP (Sharkey, *Plant, Cell and Environment* 28:269–277, 2005).

En cuanto a la temperatura mínima (T_{\min}) aceptable para la fotosíntesis, ésta se sitúa por encima del punto de congelación en las plantas tropicales (debido a que las membranas tilacoidales pierden fluidez y funcionalidad a temperaturas bajas), pero descendiendo algunos grados bajo cero en las plantas de climas templados, al menos hasta que se forma hielo, lo que suele ocurrir entre -3 y -5 °C (véanse también los Capítulos 1 y 29). Antes de llegar a este valor extremo, la disminución de la tasa de fotosíntesis con temperaturas bajas parece estar relacionada con una escasa disponibilidad de fosfato libre en el cloroplasto, ya que tanto la utilización de triosas fosfato para la síntesis de almidón como el transporte de triosas fosfato al citosol, para la síntesis de sacarosa, disminuyen mucho, con lo que el fosfato queda atrapado en los

compuestos intermediarios (véase el Capítulo 11). Además de la falta de fosfato libre en el cloroplasto, necesario para la formación de ATP, también se ha sugerido que la acumulación de estos compuestos intermediarios podría inducir una disminución de los niveles de enzimas que participan en el proceso de fijación del CO₂, mediante la represión de la expresión de los genes que las codifican.

De los ejemplos anteriores se puede deducir que existe una estrecha relación entre la respuesta a la temperatura de las plantas y las condiciones ambientales en que se desarrollan. De hecho, las temperaturas óptimas para la fotosíntesis suelen ser similares a las temperaturas diurnas de los ambientes en los que las plantas crecen. Ello se debe no sólo a un proceso de adaptación genotípica que asegura un ajuste a la temperatura media del hábitat de la especie, sino también a una capacidad de las plantas para aclimatarse a la temperatura a la que se encuentran en un determinado momento, de forma que la curva de respuesta a la temperatura se puede modificar en cuestión de días, e incluso de horas, como consecuencia de un cambio en el régimen térmico. Los mecanismos implicados en esta aclimatación pueden ser: sustitución de unas isoenzimas por otras con temperaturas óptimas más adecuadas; cambios químicos y estructurales en las membranas, especialmente las tilacoidales (Sharkey, *Plant, Cell and Environment* 28: 269–277, 2005) (véase también el Capítulo 1) o, en el caso de la aclimatación a temperaturas bajo cero, acumulación de azúcares u otros solutos que disminuyen el punto de congelación (véase el Capítulo 29). De hecho, la capacidad para aclimatarse a una cierta temperatura suele ser la principal característica de la adaptación genotípica; así, las plantas de hábitats fríos aclimatan su fotosíntesis mucho más rápidamente y mejor a las temperaturas bajas que aquellas plantas de la misma especie procedentes de hábitats más cálidos, y viceversa.

5. OTROS FACTORES QUE AFECTAN A LA FOTOSÍNTESIS

En condiciones hídricas adecuadas, la tasa fotosintética de las plantas alcanza su valor máximo cuando se combinan condiciones óptimas de CO₂, luz y temperatura, descritas en los apartados anteriores. Así se llega a determinar la llamada **capacidad fotosintética** (véase también el apartado 3.2), que puede variar enormemente entre especies y también como respuesta a otros factores diferentes. Por ejemplo, la disponibilidad de nutrientes minerales en el suelo, especialmente nitrógeno y fósforo, puede afectar mucho a la capacidad fotosintética de las plantas. El **nitrógeno** forma parte de las enzimas y de la clorofila, y normalmente existe una fuerte correlación entre el contenido de nitrógeno de las hojas y los contenidos de clorofila y, sobre todo, de rubisco (aproximadamente un 40% del nitrógeno foliar se encuentra invertido en esta proteína en las plantas C3). En cuanto al **fósforo**, forma parte de la molécula de ATP, que se produce en la fotosíntesis mediante el acoplamiento de la ATP sintasa con el transporte electrónico

en la membrana tilacoidal (véase el Capítulo 10). También forma parte de todos los productos intermediarios del ciclo de Calvin. Una deficiencia de fósforo provoca una reducción de la fotosíntesis (Fig. 13-15) debido a la falta de ATP y también a la limitación de la exportación de triosas-fosfato del cloroplasto, favoreciéndose la síntesis de almidón en detrimento de la de sacarosa (véase el Capítulo 11). Esta situación se agrava cuando la concentración de CO₂ es alta, dado que la producción de triosas-fosfato es más elevada cuando se estimula la fotosíntesis por el CO₂.

La capacidad fotosintética es también sensible a otros factores, como el estrés hídrico, las infecciones por organismos parásitos, simbióticos o patógenos (hongos, bacterias, virus), y la presencia de contaminantes ambientales, tanto en el aire (dióxido de azufre, óxidos de nitrógeno, ozono) como en el suelo (metales pesados como el cadmio, el plomo o el arsénico). En los Capítulos 4, 6, 8, 16 y 29 se explican con más detalle todos estos factores, entre ellos los nutrientes minerales.

6. INTERACCIÓN ENTRE LOS FACTORES QUE AFECTAN A LA FOTOSÍNTESIS

Todos los factores que antes se han presentado por separado, pueden darse en realidad al mismo tiempo en condiciones naturales, e interactúan para ejercer una influencia compleja sobre la fotosíntesis. Así, las temperaturas óptima y máxima de la fotosíntesis aumentan con el CO₂ (Figs. 13-12 y 13-14), y la respuesta de la fotosíntesis al CO₂ intercelular varía según la disponibilidad de fósforo (Fig. 13-15). La curva de respuesta a la luz también experimenta cambios dependiendo de la concentración de CO₂ (Fig. 13-16) y de la humedad del aire (Fig. 13-17). En situaciones naturales, siempre hay, al menos, algún factor que no presenta valores

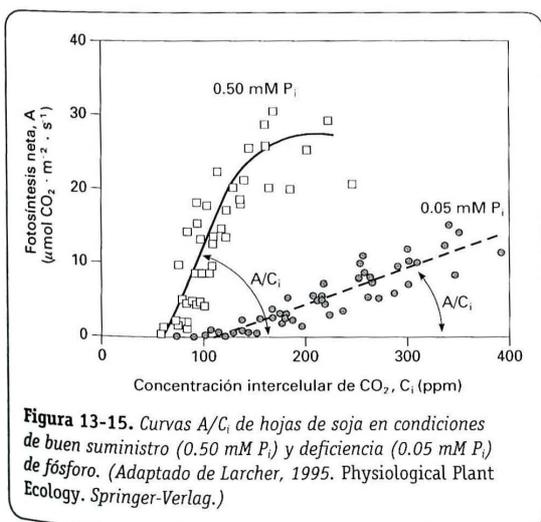


Figura 13-15. Curvas A/C_i de hojas de soja en condiciones de buen suministro (0.50 mM P_i) y deficiencia (0.05 mM P_i) de fósforo. (Adaptado de Larcher, 1995. Physiological Plant Ecology. Springer-Verlag.)

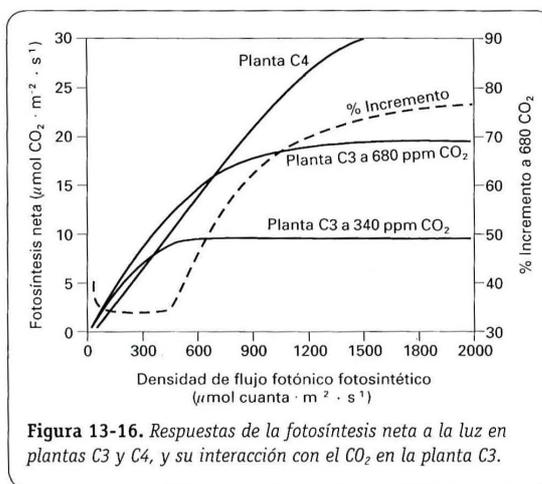


Figura 13-16. Respuestas de la fotosíntesis neta a la luz en plantas C₃ y C₄, y su interacción con el CO₂ en la planta C₃.

óptimos y limita la tasa de fotosíntesis (**factor limitante**). De hecho, es difícil que todos los factores de los que depende la fotosíntesis presenten, a la vez, valores favorables, de forma que normalmente la tasa de fotosíntesis es muy inferior a la capacidad fotosintética, hasta el punto de que los valores máximos diarios no suelen superar un 80% de esta capacidad máxima.

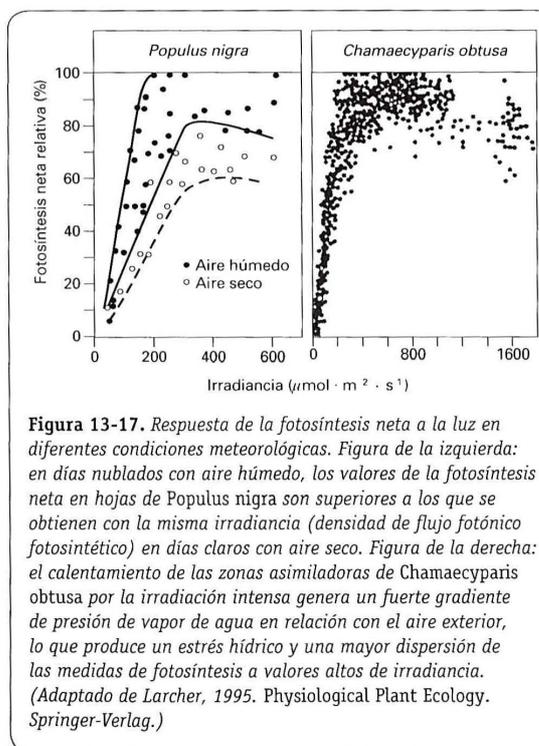


Figura 13-17. Respuesta de la fotosíntesis neta a la luz en diferentes condiciones meteorológicas. Figura de la izquierda: en días nublados con aire húmedo, los valores de la fotosíntesis neta en hojas de Populus nigra son superiores a los que se obtienen con la misma irradiancia (densidad de flujo fotónico fotosintético) en días claros con aire seco. Figura de la derecha: el calentamiento de las zonas asimiladoras de Chamaecyparis obtusa por la irradiación intensa genera un fuerte gradiente de presión de vapor de agua en relación con el aire exterior, lo que produce un estrés hídrico y una mayor dispersión de las medidas de fotosíntesis a valores altos de irradiancia. (Adaptado de Larcher, 1995. Physiological Plant Ecology. Springer-Verlag.)

Como consecuencia de ello, los valores obtenidos en situaciones naturales no adquieren una forma tan definida como en el laboratorio, y las curvas conocidas aparecen más bien como límites de la nube de puntos que forman los resultados (Fig. 13-17). Es más, los factores naturales no sólo interactúan, sino que son interdependientes: por ejemplo, una curva de respuesta a la luz medida en condiciones naturales implica un sobrecalentamiento de las hojas con los niveles más altos de radiación luminosa, por lo que en vez de obtenerse una curva de saturación como en el laboratorio, aparece más bien una curva con un óptimo de luz a partir del cual la fotosíntesis vuelve a decrecer a causa del sobrecalentamiento y del estrés hídrico que éste llega a producir (Fig. 13-17).

En este sentido, para interpretar correctamente las observaciones realizadas en condiciones naturales es importante determinar qué factor o factores están limitando la fotosíntesis en unas condiciones dadas. Así, el **déficit hídrico** es el mayor factor de limitación, aunque con distinta importancia en las plantas C3, C4 y CAM; pero en las latitudes intermedias, el factor de limitación más frecuente es la **luz**, debido a la presencia de nubes y al pequeño ángulo con que incide el sol buena parte del año. Las **bajas temperaturas** suelen limitar la fotosíntesis en los otoños e inviernos de los climas templados, mientras que el **exceso calor** sólo suele ser importante en las zonas áridas y tropicales.

7. FOTOSÍNTESIS Y CAMBIO CLIMÁTICO

7.1. El aumento del CO₂ atmosférico puede producir una aclimatación de la fotosíntesis

Las actividades humanas como el transporte, la industria, la deforestación, la agricultura, etc., están provocando un aumento de la concentración atmosférica de CO₂ (a razón de casi 2 ppm por año) y de otros gases «invernadero» (metano, etc.). Debido a que estos gases de efecto invernadero tienen un período de permanencia en la atmósfera muy prolongado (de décadas a siglos), se produce una acumulación de ellos en la atmósfera (Karl y Trenberth, *Science*, 302:1719-1723, 2003). La acumulación de estos gases tiende a calentar la atmósfera, lo que puede conducir, a la larga, a cambios regionales e incluso globales del clima que afectarán a parámetros como la temperatura, las precipitaciones, la humedad del suelo y el nivel del mar. Las previsiones del Panel Intergubernamental de Expertos en el Cambio Climático (IPCC), basadas en complejos modelos climáticos, indican que la temperatura media de la superficie del planeta y el nivel del mar podrían aumentar de 1.8 a 4 °C y de 18 a 59 cm, respectivamente, en torno al año 2100. Además, el IPCC ha desarrollado una serie de escenarios posibles en los que se prevé la concentración futura de CO₂ atmosférico, estimando que en el año 2100 la

concentración de CO₂ atmosférico podría llegar a alcanzar, aproximadamente, las 700 ppm, lo que supone un incremento cercano a 325 ppm respecto a los niveles de CO₂ actuales (de aproximadamente 375 ppm).

Aún no se conoce bien cómo afectarán los cambios de CO₂, temperatura y régimen hídrico a los ecosistemas terrestres, y en particular a las plantas, pero la cuestión es crucial, ya que la vegetación y los bosques pueden asumir un papel fundamental en la mitigación de los efectos del cambio climático, dada su gran capacidad de absorción de CO₂ mediante la fotosíntesis. Se sabe que un aumento del CO₂ produce un incremento inmediato de la tasa de fotosíntesis, especialmente en las plantas C3 (véanse los apartados 2.4 y 7.2 y las Figs. 13-2 y 13-3), puesto que el CO₂ es el sustrato principal de la rubisco (véase el Capítulo 11). Sin embargo, cuando las plantas crecen continuamente en atmósferas con un CO₂ elevado, tienen lugar una serie de cambios bioquímicos que disminuyen la capacidad fotosintética de la hoja, de manera que los grandes incrementos iniciales de la fotosíntesis debido a atmósferas con un alto contenido en CO₂ no suelen mantenerse tan elevados cuando pasan semanas o meses. Este fenómeno se conoce con el nombre de **aclimatación de la fotosíntesis**. En este caso, la pendiente inicial de la curva A/C_i suele ser menor en las plantas crecidas en ambientes con elevado CO₂, lo cual es indicativo de que la actividad y el contenido de la rubisco han disminuido (véase el apartado 2.4). La aclimatación a largo plazo de la fotosíntesis al CO₂, que no permite que las plantas puedan expresar al máximo su potencial fotosintético, se ha relacionado con la acumulación de carbohidratos y la reducción de la concentración de enzimas fotosintéticas clave, como la rubisco, que frecuentemente se observan en hojas crecidas con elevado CO₂. En consecuencia, estas hojas presentan una reducción del contenido en N (que oscila entre 5-15%) y un aumento de la relación C/N (sobre todo debido a la acumulación de carbohidratos no estructurales). Esta regulación a la baja (*down-regulation*) de la fotosíntesis aumenta con la duración del período de exposición al CO₂, y se hace más pronunciada cuando las plantas crecen con niveles limitantes de nutrientes (nitrógeno, fósforo, etc.), o cuando tienen sumideros de carbohidratos de tamaño insuficiente para acoger el exceso de fotoasimilados, aunque raramente la tasa de fotosíntesis debida al elevado CO₂ disminuye hasta el extremo de alcanzar las tasas de fotosíntesis iniciales a CO₂ actual.

En principio, la reducción de la capacidad fotosintética, básicamente debida a la disminución de la cantidad de rubisco y de su actividad, parece estar asociada a una reducción de la expresión génica de genes fotosintéticos específicos o de productos génicos como respuesta al incremento de carbohidratos no estructurales, y en particular de azúcares (hexosas). Este aumento de la cantidad de hexosas se produce principalmente en el momento en que la capacidad de la fotosíntesis excede la de exportación y utilización de carbohidratos de la célula. Además, estudios recientes que han intentado dilucidar el mecanismo molecular de la aclimatación de la fotosíntesis

sugieren que la enzima hexoquinasa (que fosforila las hexosas para generar sacarosa) podría estar involucrada en reprimir la expresión transcripcional o transduccional de genes fotosintéticos, como la pequeña subunidad de la rubisco, o bien interferir en el ensamblaje de las subunidades de la rubisco (véase el Capítulo 11), lo que podría explicar la disminución de las enzimas fotosintéticas, y por lo tanto el fenómeno de la aclimatación. Se especula que este mecanismo «sensor» de azúcares también podría desempeñar un papel en la aclimatación de la fotosíntesis a otros factores ambientales, como la luz, el suministro de N y el estrés hídrico. Sin embargo, otros estudios apuntan a que la aclimatación a la baja de la fotosíntesis sólo se debe a la reducción no selectiva del contenido de nitrógeno y, por tanto, a la disminución del contenido de rubisco, que provocaría una reducción de la capacidad de fotosíntesis (Long y cols., *Annual Review of Plant Biology* 55: 591-628, 2004).

7.2. Los vegetales como sumideros de carbono: importancia de la fotosíntesis en el ciclo del carbono

Debido a la aclimatación de la fotosíntesis, cabría esperar que las altas tasas de fotosíntesis con elevado CO_2 sólo se mantendrían si no existiera limitación alguna por sumideros y nutrientes (como por ejemplo de nitrógeno, que podría acelerar aún más la aclimatación de la fotosíntesis), aunque esta situación es bastante excepcional en las plantas crecidas en condiciones naturales. Sin embargo, aún puede esperarse un cierto aumento global de la fotosíntesis en una atmósfera futura con elevado CO_2 (aunque menos que si no hubiera aclimatación), lo que en conjunto hace que las plantas actúen como **sumideros biológicos** del CO_2 emitido en exceso a la atmósfera.

Es decir, los ecosistemas terrestres vegetales tienen la capacidad de retener cada año aproximadamente la mitad del CO_2 emitido a causa de actividades antropogénicas. Sin embargo, la capacidad potencial de los ecosistemas para retener el CO_2 atmosférico no sólo depende de la fotosíntesis que haga de manera global el ecosistema (captación de CO_2 atmosférico), sino también de la respiración (liberación de CO_2 a la atmósfera). Así, la captación neta de carbono de los ecosistemas depende del balance neto entre la fotosíntesis y la respiración en el tiempo, ya que aproximadamente la mitad del CO_2 fijado por la fotosíntesis es liberado después por la respiración (véase el Cap. 14). Esta capacidad de los ecosistemas vegetales para actuar como sumidero biológico potencial se conoce con el nombre de **secuestro de carbono**, y se define como la acumulación a largo plazo de carbono en la biosfera, de manera que no es liberado inmediatamente a la atmósfera.

Por tanto, en el contexto del cambio climático, la vegetación no debe ser considerada únicamente un elemento estático o estético de un paisaje, o reconocida sólo por su contribución al mantenimiento de la biodiversidad: ha de ser valorada también por su contribución clave al mantenimiento de los delicados equilibrios de la atmósfera de nuestro planeta. No obstante, pese a que este potencial «sumidero» biológico está mitigando la tasa de acumulación de carbono en la atmósfera, su magnitud y sostenibilidad son inciertas (Schimel y cols., *Nature* 414:169-172, 2001), puesto que el equilibrio entre la biosfera y la atmósfera está siendo alterado por las enormes emisiones de dióxido de carbono y de otros gases invernadero procedentes de las actividades humanas, que provocarán con toda seguridad un cambio climático global de consecuencias no del todo previsibles. La conservación de la vegetación, especialmente de los bosques, puede ser vital para amortiguar la magnitud de este cambio climático en un mundo futuro con elevado CO_2 .

RESUMEN



- En este capítulo hemos estudiado la integración de la fotosíntesis en el medio siempre cambiante en que tiene lugar.
- Hemos visto cómo responde al CO_2 , a la luz, a la temperatura y a los nutrientes minerales, y de qué manera se acomodan las diferentes especies a los niveles de estos parámetros que predominan en su ambiente natural.
- También hemos puesto de relieve el hecho de que, en condiciones naturales, todos estos parámetros (y otros como la humedad y la disponibilidad hídrica) actúan al mismo tiempo sobre la fotosíntesis, interactuando entre sí, de forma que es importante identificar cuál o cuáles de ellos están determinando realmente la tasa fotosintética en cada momento, en un medio cambiante.
- Finalmente, se ha considerado la posibilidad de una aclimatación a la baja de la fotosíntesis en una atmósfera futura con elevado CO_2 , y la importancia de los ecosistemas vegetales en la mitigación del aumento del CO_2 atmosférico.



PROBLEMAS Y CUESTIONES

- 1 Una hoja presenta una tasa de fotosíntesis neta de $20 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ en condiciones de CO_2 ambiental ($C_a = 380 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mol}^{-1}$ aire), con una conductancia total al vapor de agua (g_w) de $0.32 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. Calcule: a) el CO_2 intercelular (C_i) en las condiciones descritas, y b) la variación del C_i cuando la tasa de fotosíntesis neta se reduce un 10 % y se cierran parcialmente los estomas debido a un ligero estrés hídrico ($g_w = 0.288 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$).
- 2 Describa las principales partes de una curva de respuesta de la fotosíntesis neta al CO_2 intercelular (curva A/ C_i).
- 3 Parte de la energía luminosa absorbida por el PSII es reemitida en forma de fluorescencia. ¿Cómo puede utilizarse esta emisión para obtener información sobre las restantes vías de disipación de la energía?
- 4 ¿Qué factores afectan a la respuesta de la fotosíntesis neta a la temperatura?
- 5 ¿De qué manera puede reflejarse en una curva A/ C_i de una hoja un cambio en la nutrición nitrogenada de la planta?
- 6 En condiciones naturales, ¿qué importancia tienen las interacciones entre factores que afectan a la fotosíntesis?
- 7 ¿Cuáles son los procesos fisiológicos que están implicados en la captación neta de carbono por los ecosistemas vegetales? ¿Cree que la capacidad de secuestrar carbono de los ecosistemas vegetales, es ilimitada y también su contribución a la mitigación del aumento de CO_2 ?



RESPUESTAS A LOS PROBLEMAS Y CUESTIONES

- 1 a) $C_i = 280 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mol}^{-1}$ aire o ppm CO_2 ; b) El C_i no varía debido a que la tasa de fotosíntesis neta (A) y la conductancia de la hoja se reducen en la misma proporción (véase el apartado 2.2).
- 2 Las principales partes de la curva A/ C_i son: a) el punto de compensación de CO_2 (Γ), que es aquella concentración de CO_2 en la que la fotosíntesis neta (A) es igual a cero (punto de corte de la curva con el eje de abscisas), de manera que la tasa de fotosíntesis bruta iguala la tasa conjunta de producción de CO_2 por fotorrespiración y respiración y, por tanto, estas tasas se compensan. El valor de Γ es de 35-45 ppm de CO_2 para las hojas de plantas C3, y de 0-5 ppm para las hojas de plantas C4, a 20-25 °C; b) pendiente inicial de la curva, donde A está limitada por la actividad de la rubisco, y c) zona de saturación de la curva, donde A está limitada por la tasa de regeneración de RuBP, ya sea por restricciones impuestas por la velocidad de transporte electrónico fotosintético (que depende de la cantidad de luz que recibe la hoja), o por la tasa de utilización de las triosas-fosfato (véase el apartado 2.4).
- 3 La emisión de fluorescencia en hojas adaptadas a la oscuridad o a la luz se estudia mediante pulsaciones de iluminación intensa que provoquen niveles de fluorescencia máxima en cada estado; de esta manera se puede calcular la parte de energía disipada en forma de calor en la antena y la que da lugar a un transporte electrónico (vía fotoquímica), así como el estado de reducción de los centros de reacción del PSII (véase el apartado 3.4).
- 4 La respuesta de la fotosíntesis neta a la temperatura básicamente depende de las respuestas individuales de la fotosíntesis bruta, la fotorrespiración y la respiración (véase la Fig. 13-12; véase también el Capítulo 14). Un factor condicionante diferencial de las plantas C3 y C4 es la fotorrespiración, ya que su ausencia en las plantas C4 favorece que el punto óptimo de la fotosíntesis neta tenga lugar a temperaturas más altas (véase la Fig. 13-13). De forma similar, el punto óptimo de la fotosíntesis se desplaza a temperaturas más altas en las plantas C3 cuando se inhibe la fotorrespiración con un CO_2 elevado (véanse las Figs. 13-12 y 13-14). Por otra parte, los puntos característicos de la curva ($T_{\text{mín}}$, $T_{\text{ópt}}$, $T_{\text{máx}}$) también se ven influidos por el ambiente térmico en que ha crecido la planta, o por el ambiente en el que la especie se desenvuelve normalmente, a través de adaptaciones a largo plazo de la fotosíntesis y de la respiración (véanse el apartado 4 y el Capítulo 14).

RESPUESTAS A LOS PROBLEMAS Y CUESTIONES (Cont.)



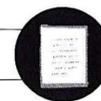
Por otra parte, la enzima potencialmente más afectada por la temperatura elevada sería la rubisco, tanto por su sensibilidad a los cambios de afinidad y solubilidad de sus sustratos (CO_2 y O_2), como por su propia desactivación debida a la reducida termostabilidad de la rubisco activasa.

- 5 Un cambio de nutrición nitrogenada puede dar lugar a cambios de la pendiente inicial de la curva, así como de la zona de saturación. Un aumento de la concentración de nitrógeno en la hoja normalmente se reflejará en unos niveles mayores de rubisco, con lo cual la pendiente inicial de la curva A/C_i será mayor, y también en un aumento en el contenido de

proteínas de transporte de electrones y de clorofilas, por lo que en la zona de limitación por regeneración de RuBP (limitación por luz) la capacidad fotosintética aumentará (véanse los apartados 2.4 y 2.5).

- 6 En condiciones naturales, no encontramos un único factor que esté actuando sobre la fotosíntesis, sino que lo hacen todos a la vez, de forma que al menos uno de ellos está limitando la tasa de fotosíntesis. Además, algunos de estos factores son dependientes unos de otros (por ejemplo, la temperatura suele aumentar con la intensidad de la luz), por lo que la influencia será compleja (véase el apartado 6).
- 7 Véase el apartado 7.2.

BIBLIOGRAFÍA RECOMENDADA



1. Drake BG, Gonzalez-Meler MA, Long SP. More efficient plants: a consequence of rising atmospheric CO_2 ? *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 1997; 48:609-639.
2. Gil F. *Elementos de Fisiología Vegetal*. Madrid, Ediciones Mundi-Prensa, 1995.
3. Lambers H, Chapin FS III, Pons TL. *Plant Physiological Ecology*. New York, Springer-Verlag, 1998.
4. Larcher W. *Physiological Plant Ecology*, 4ª ed. New York, Springer Verlag, 2003.
5. Long SP, Humphries S, Falkowski PG. Photoinhibition of photosynthesis in nature. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 1994; 45:633-662.
6. Long SP, Ainsworth EA, Rogers A et al. Rising atmospheric carbon dioxide: plants FACE the future. *Annual Review of Plant Biology* 2004; 55:591-628.
7. Lüttge U, Kluge M, Bauer G. *Botánica*. Madrid, McGraw-Hill/Interamericana, 1993; 397-439.
8. Moreno JM, Oechel WC (eds.). *Global Change and Mediterranean-type Ecosystems*. Ecological Studies 117. New York, Springer-Verlag, 1995.
9. Nobel PS. *Physicochemical and Environmental Plant Physiology*. San Diego, Academic Press Inc., 1991.
10. Reigosa MJ, Pedrol N, Sánchez-Moreiras A (eds.). *La Ecofisiología Vegetal. Una Ciencia de Síntesis*. Madrid, Thomson Paraninfo, 2003.
11. Sharkey TD. Fotosíntesis. Absorción y utilización del dióxido de carbono en un contexto ecológico. En: *Fisiología y Bioquímica Vegetal*. Azcón-Bieto J, Talón M (eds.). Madrid, McGraw-Hill/Interamericana, 1993; 135-147.
12. Schulze ED, Caldwell MM (eds.). *Ecophysiology of Photosynthesis*. Ecological Studies 100. New York, Springer-Verlag, 1995.
13. Schulze ED, Beck E, Müller-Hohenstein K. *Plant Ecology*. New York, Springer Verlag, 2002.
14. Wilkinson RE (ed.). *Plant-Environment Interactions*. New York, Marcel Dekker Inc., 1994.