UNIVERSIDAD TÉCNICA DE BABAHOYO
FACULTAD DE CIENCIAS AGROPECUARIAS
CARRERA DE INGENIERÍA AGROPECUARIA

TRABAJO DE TITULACIÓN

Componente práctico del Examen de Grado de carácter Complexivo, presentado al H. Consejo Directivo de la Facultad, como requisito previo para obtener el título de:

INGENIERO AGROPECUARIO

TEMA:

Comparación de los factores internos que inciden en el metabolismo del CO_2 en plantas C_3 y C_4.

AUTOR:

Pedro Alejandro Molina Cedeño

TUTOR:

Ing. Agr. Orlando Olvera Contreras, MAE.

Babahoyo - Los Ríos - Ecuador

2021

RESUMEN

La Tierra se enfrenta a dos grandes amenazas, la primera es el calentamiento global, que alcanza una etapa alarmante, y la segunda es la población mundial que también se está expandiendo rápidamente. Los factores ambientales afectan el proceso biológico más fundamental, incluida la fotosíntesis y diferentes vías metabólicas para asimilar el CO_2 del ambiente. Por lo que el presente estudio se centró en la caracterización de los factores internos que inciden en el metabolismo del CO_2 de plantas C_3 y C_4. En consecuencia, estas plantas tienen diferentes características de asimilación de carbono, anatómicas y bioquímicas. La mayoría de las plantas terrestres, incluidos los cultivos importantes como el arroz, la soja, el trigo y la papa, asimilan el CO_2 atmosférico mediante el ciclo de Calvin como un compuesto de tres carbonos (3C), 3-fosfoglicerato (3-PGA), también conocido como vía C_3 de la fotosíntesis. En este proceso, la enzima ribulosa-1,5-bisfosfato carboxilasa / oxigenasa (Rubisco) juega un papel importante en la asimilación del CO_2 atmosférico y, en condiciones de estrés, esta enzima tiene más afinidad por O_2, lo que resulta en el proceso contrario a la fotosíntesis, la fotorrespiración. Sin embargo, durante la evolución, se desarrollaron ambientes cálidos y plantas con fotosíntesis de C_4, con una serie de propiedades distintas (en particular, la anatomía de la hoja de Kranz y la división del ciclo de entre dos tipos de células) que permitían la captura de CO_2 en un compuesto de 4C (Oxalacetato) y su concentración en las proximidades de Rubisco, con el fin de reducir la actividad oxigenasa de aquella enzima y, por tanto, la tasa de fotorrespiración.

Palabras clave: células del mesófilo, células de la vaina del haz, ciclo de Calvin, fijación de carbono, fotosíntesis, fotorrespiración, Rubisco.

SUMMARY

The Earth is facing two major threats, the first is global warming, which is reaching an alarming stage, and the second is the world population which is also expanding rapidly. Environmental factors affect the most fundamental biological process including photosynthesis and different metabolic pathways to assimilate CO2 from the environment. Therefore, the present study focused on characterizing the internal factors affecting CO2 metabolism of C3 and C4 plants. Consequently, these plants have different carbon assimilation, anatomical and biochemical characteristics. Most land plants, including important crops such as rice, soybean, wheat and potato, assimilate atmospheric CO2 via the Calvin cycle as a three-carbon (3C) compound, 3-phosphoglycerate (3-PGA), also known as the C3 pathway of photosynthesis. In this process, the enzyme ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase (Rubisco) plays an important role in the assimilation of atmospheric CO2 and, under stress conditions, this enzyme has more affinity for O2, resulting in the opposite process to photosynthesis, photorespiration. However, during evolution, warm environments and plants with C4 photosynthesis evolved, with a series of distinct properties (in particular, the anatomy of the Kranz leaf and the division of the cycle between two cell types) that allowed the capture of CO2 in a 4C compound (Oxaloacetate) and its concentration in the vicinity of Rubisco, in order to reduce the oxygenase activity of that enzyme and, therefore, the rate of photorespiration.

Keywords: mesophyll cells, bundle sheath cells, Calvin cycle, carbon fixation, photosynthesis, photorespiration, Rubisco.

ÍNDICE DE CONTENIDO

RESUMEN....i
SUMMARY....ii
INTRODUCCIÓN....1
CAPÍTULO I....3
MARCO METODOLÓGICO....3
1.1 Definición del tema caso de estudio....3
1.2 Planteamiento del problema....3
1.3 Justificación....4
1.4 Objetivo....4
1.4.1 Objetivo General....4
1.4.2 Objetivos Específicos....4
1.5 Fundamentación teórica....4
1.5.1 El sitio de la fotosíntesis en las plantas....5
1.5.2 Etapas de la fotosíntesis....6
1.5.2.1 Ciclo de Calvin....7
1.5.3 Enzima Rubisco....10
1.5.4 Fotorrespiración....12
1.5.6 Mecanismos concentradores de CO_2....13
1.5.7 Eficiencia en el uso de recursos de plantas C_3 y C_4....16
1.6 Hipótesis....16
1.7 Metodología de la Investigación....17
CAPÍTULO II....17
RESULTADO DE LA INVESTIGACIÓN....17
2.1 Desarrollo del caso....17
2.2 Situaciones detectadas....17
2.3 Soluciones planteadas....18
2.4 Conclusiones....19
2.5 Recomendaciones....20
BIBLIOGRAFÍA....21

ÍNDICE DE IMÁGENES

Imagen 1: La fotosíntesis utiliza energía solar, dióxido de carbono y agua para liberar oxígeno y producir moléculas de azúcar que almacenan energía (OpenStax CNX s. f.). 5

Imagen 2: El proceso de fotosíntesis se puede representar mediante una ecuación, en la que el dióxido de carbono y el agua producen azúcar y oxígeno utilizando la energía de la luz solar (OpenStax CNX s. f.). 5

Imagen 3: La hoja: donde ocurre la fotosíntesis (Khan Academy s. f.). 6

Imagen 4: Las dos etapas de la fotosíntesis (Biología LibreTexts 2021). 7

Imagen 5: Reacción de fijación de CO_2 (Khan Academy s. f.). 8

Imagen 6: Reacción de reducción (Khan Academy s. f.). 8

Imagen 7: Reacciones del ciclo de Calvin (Schreier et al. 2019). 10

Imagen 8: (A) Estructura de la enzima Rubisco. (B) Activación del residuo de lisina dentro del sitio activo de Rubisco (Johnson 2016). 12

Imagen 9: La Fotorrespiración (Khan Academy s.f). 12

Imagen 10: Vía C4 (Johnson 2016). 15

Imagen 11: Anatomía foliar de plantas C3 y C4 (Aguilera y Whigham s. f.). 15

INTRODUCCIÓN

La seguridad alimentaria a nivel mundial se ve en riesgo por el incremento demográfico que subyace en la continua demanda de alimentos, la disminución de la disponibilidad de tierras cultivables y la rentabilidad en la producción agrícola. Por lo que se requiere mejorar tanto el rendimiento de los cultivos y la eficiencia del uso de los recursos.

Cabe recalcar que todos los organismos requieren energía para impulsar las reacciones metabólicas de crecimiento, desarrollo, reproducción e inclusive mantenimiento. Sin embargo, la utilización de la energía lumínica directa para dichas necesidades de los organismos es limitada, motivo a que esta debe convertirse en energía química mediante la fotosíntesis, específicamente en dos etapas según Khan Academy (s.f): las reacciones dependientes de la luz y el ciclo de Calvin, implicando varios pasos que utiliza tres sustratos (luz, agua y dióxido de carbono) para producir dos productos primarios (carbohidratos reducidos y oxígeno) de los que depende toda la vida en la biósfera (Sujatha 2015).

Es así, que la evidencia a nivel experimental indica que el progreso de la capacidad fotosintética puede conducir a una mejora del rendimiento (Long et al. 2015). Por lo tanto, es de particular interés estudiar las ineficiencias de la ribulosa-1,5-bisfosfato carboxilasa / oxigenasa (Rubisco), la enzima fijadora de CO_2 del ciclo de Calvin localizado en el cloroplasto (Parry et al. 2013).

La eficiencia de esta enzima se ve comprometida por su complejo mecanismo catalítico, velocidad de carboxilación lenta (completando sólo unos pocos ciclos por segundo en las hojas) y varias reacciones secundarias abortivas (Whitney et al. 2011). Por ejemplo, la fotorrespiración, quién ocurre paralelo a la fotosíntesis, teniendo en cuenta que la mayoría de las plantas son C_3, y no tienen características especiales para combatir esta vía metabólica, mientras que las plantas C_4 la reducen al mínimo separando la fijación inicial de CO_2 y el ciclo de Calvin en el espacio al realizar estos pasos en tipos de células diferentes (Khan Academy s.f).

En condiciones no estresantes la fotorrespiración puede reducir la productividad en aproximadamente 30% (Zelitch 1973 citado por Sharwood *et al.* 2016). Estas pérdidas se agravan en condiciones que la promueven, como bajas emisiones de CO_2, estrés por sequía y altas temperaturas (Sharwood et al. 2016). Es decir, que cada vez se vuelve más importante esta diferencia en la concentración de CO_2 alrededor de Rubisco entre las plantas C_3 y C_4 en el contexto del impacto del cambio climático en la función de los agroecosistemas.

Por lo antes expuesto, el presente documento tiene como propósito fortalecer los conocimientos sobre los factores internos que inciden en el metabolismo del CO_2 de plantas C_3 y C_4.

CAPÍTULO I
MARCO METODOLÓGICO

1.1 Definición del tema caso de estudio

El presente documento trata sobre la comparación de los factores internos que inciden en el metabolismo del CO2 de plantas C3 y C4. Las diferencias anatómicas y bioquímicas de estos dos tipos de plantas al momento de ejecutar la fotosíntesis, toma relevancia respecto a los mecanismos de fijación de carbono en relación a sus condiciones óptimas de crecimiento y eficiencia en el uso de recursos.

1.2 Planteamiento del problema

A medida que las ganancias productivas de los cultivos tradicionales empiezan a retrasarse y la tierra cultivable a tornarse escasa, se percibe la cercanía hacia una agricultura insostenible. Es muy conocido en la actualidad sobre los pronósticos para los próximos años en el ámbito de la producción mundial de alimentos, teniendo en cuenta su debido incremento para satisfacer la demanda que se encamina al alza. Para influir más en la gravedad del problema están las inseguridades del cambio climático (altas temperaturas y sequías) y su impacto en la agricultura.

El interés por la mejora de los rendimientos de los cultivos radica en una eficiente fotosíntesis. Dependiendo de los mecanismos que use la planta para enfrentar variaciones de los factores medioambientales, durante el intercambio de gases (CO_2 y O_2) por medio de los estomas, a través de su acción basal también tienden a transpirar, por lo que se suspende dicha actividad con el fin de conservar agua.

Este suceso anterior contribuye a la fotorrespiración, proceso contrario a la fotosíntesis que busca oxigenar a la principal enzima fijadora de CO_2 (Rubisco), siendo más controlada esta labor en plantas que realizan la fotosíntesis de C_4,

por su eficiencia en el procesamiento de aquella molécula, factor que implica menor pérdida de agua (los estomas perduran más tiempo cerrados) que sus equivalentes de C_3.

1.3 Justificación

Al operar un mecanismo de concentración de CO_2, las plantas C_3 y C_4 poseen características diferenciales dentro del metabolismo de esta molécula, produciendo fluctuaciones en los costos de energía y carbono asociados con la fotorrespiración, limitando la productividad. Las estrategias para remediar la ineficacia de la enzima fijadora de CO_2 (Rubisco), y mejorar el potencial de rendimiento de los cultivos ha comenzado por el estudio de la fotosíntesis asociado a los mecanismos de fijación de carbono para impulsar una nueva "revolución verde".

1.4 Objetivo

1.4.1 Objetivo General

Caracterizar los factores internos que inciden en el metabolismo del CO_2 de plantas C_3 y C_4.

1.4.2 Objetivos Específicos

- ✓ Describir los mecanismos de plantas C_3 y C_4 para la fijación de CO_2.
- ✓ Identificar los factores internos que afectan el metabolismo de CO_2.
- ✓ Contrastar la eficiencia en el uso de recursos de plantas C_3 y C_4.

1.5 Fundamentación teórica

Las plantas son seres vivos que tienen la capacidad de generar energía utilizando agua, luz solar y dióxido de carbono (CO_2) mediante reacciones foto y bioquímicas; este proceso se conoce como *fotosíntesis* y en ella se producen

compuestos orgánicos necesarios para la planta y se libera oxígeno (O_2) a la atmósfera como subproducto (INTAGRI 2018).

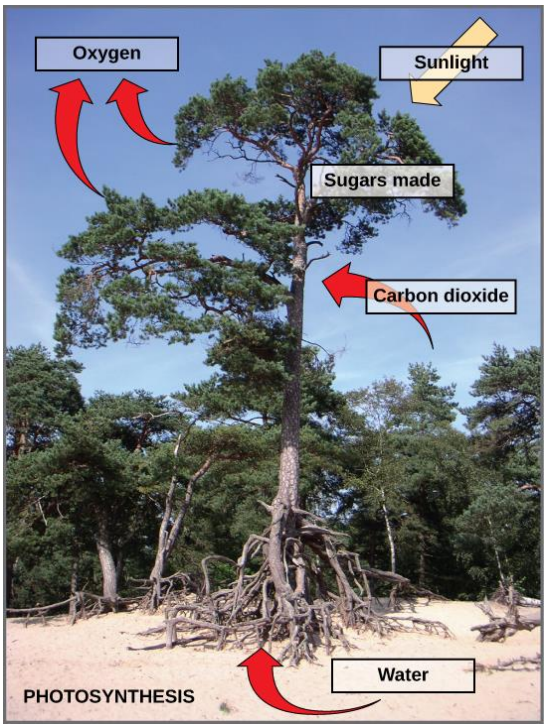

Imagen 1: *La fotosíntesis utiliza energía solar, dióxido de carbono y agua para liberar oxígeno y producir moléculas de azúcar que almacenan energía* (OpenStax CNX s. f.).

Las complejas reacciones de la fotosíntesis se pueden resumir mediante la ecuación química que se muestra en la Imagen 2.

Photosynthesis Equation						
Carbon dioxide	+	Water	SUNLIGHT →	Sugar	+	Oxygen
$6CO_2$		$6H_2O$		$C_6H_{12}O_6$		$6O_2$

Imagen 2: *El proceso de fotosíntesis se puede representar mediante una ecuación, en la que el dióxido de carbono y el agua producen azúcar y oxígeno utilizando la energía de la luz solar* (OpenStax CNX s. f.).

1.5.1 El sitio de la fotosíntesis en las plantas

En las plantas terrestres, los principales órganos de la fotosíntesis son las hojas. En casi todas las plantas hay unos pequeños poros llamados estomas en la superficie de las hojas, los cuales permiten que el CO_2

se difunda hacia el mesófilo (células de una capa intermedia de tejido foliar) y el oxígeno hacia el exterior. Dentro del tejido verde de la hoja (principalmente el mesófilo), cada célula contiene cloroplastos, los diminutos orgánulos donde tiene lugar la fotosíntesis (Khan Academy s. f.).

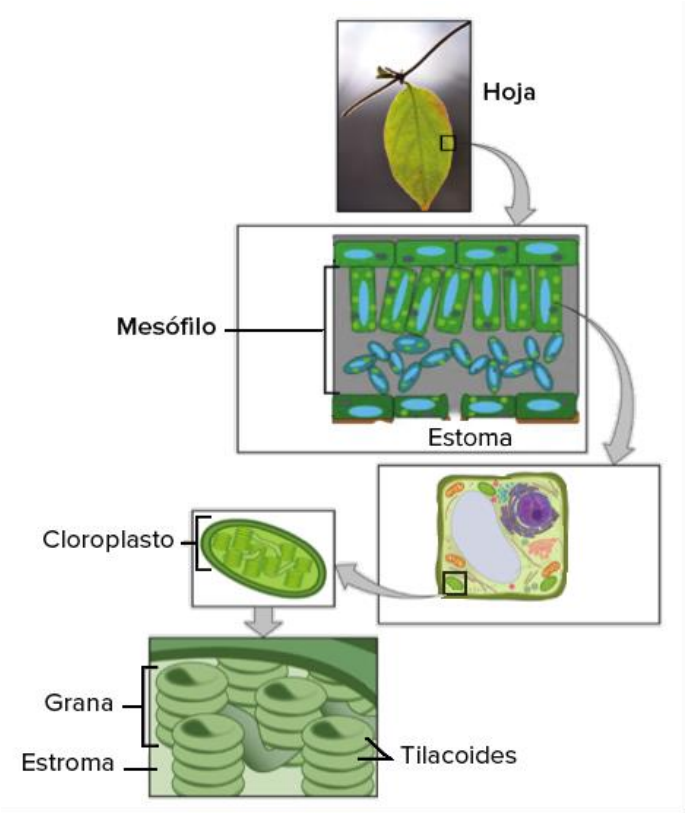

Imagen 3: *La hoja: donde ocurre la fotosíntesis (Khan Academy s.f.).*

1.5.2 Etapas de la fotosíntesis

La fotosíntesis se basa en *reacciones dependientes e independientes de luz* (Johnson 2016).

Este proceso fisiológico comprende cuatro etapas, cada una ocurre en un área definida del cloroplasto (Imagen 4): (1) absorción de luz, (2) transporte de electrones que conduce a la reducción de $NADP^+$ a NADPH (fosfato de dinucleótido de nicotinamida y adenina), (3) generación de ATP (trifosfato de adenosina) (membrana tilacoide), y (4) obtención de carbono, su principal macronutriente, del CO_2 atmosférico mediante una vía metabólica conocida como ciclo de Calvin-Benson (estroma) (Lodish et al. 2000).

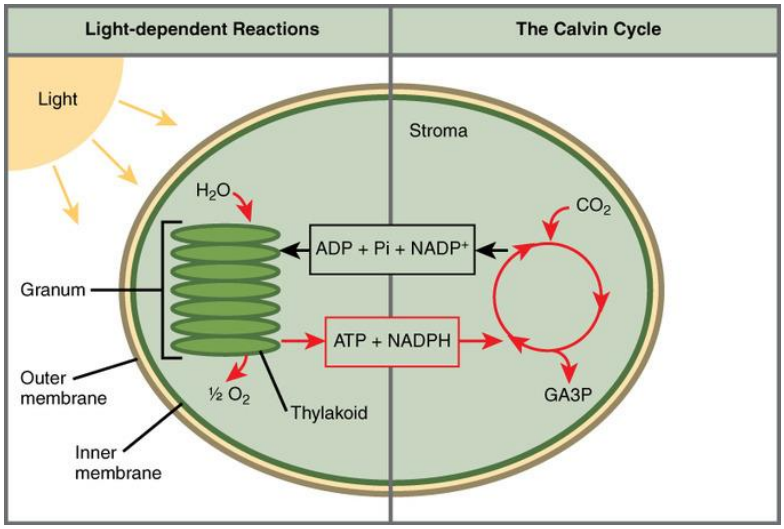

Imagen 4: *Las dos etapas de la fotosíntesis* (Biología LibreTexts 2021).

1.5.2.1 Ciclo de Calvin

Las reacciones independientes de la luz pueden proceder una vez que los productos (NADPH y ATP) de las reacciones dependientes de la luz están presentes en el cloroplasto (Lopez y Barclay 2017).

La incorporación del CO_2 a los hidratos de carbono se consigue gracias a la acción de 13 proteínas enzimáticas del ciclo de Calvin (CC) (llamado así por uno de sus descubridores, el bioquímico estadounidense Melvin Calvin, pero también denominado ciclo de reducción del carbono fotosintético o vía de las pentosas fosfato reductoras) situado en el estroma del cloroplasto (Keller 2015).

El CC se compone de tres fases: (1) fijación de carbono, (2) reducción y (3) regeneración del aceptor de CO_2 (Imagen 7), descritas a continuación, mediante una acoplamiento de los trabajos de Schreier et al. (2019); Johnson (2016); Raines (2011):

En el primer paso, CO_2 se combina con un azúcar de 5 carbonos (5C), ribulosa 1,5-bisfosfato (RuBP) en una reacción catalizada por la enzima ribulosa-1,5-bisfosfato carboxilasa / oxigenasa (Rubisco). La reacción forma un intermedio de 6C inestable que se divide inmediatamente en dos moléculas de 3-fosfoglicerato (3-GPA) (Imagen 5).

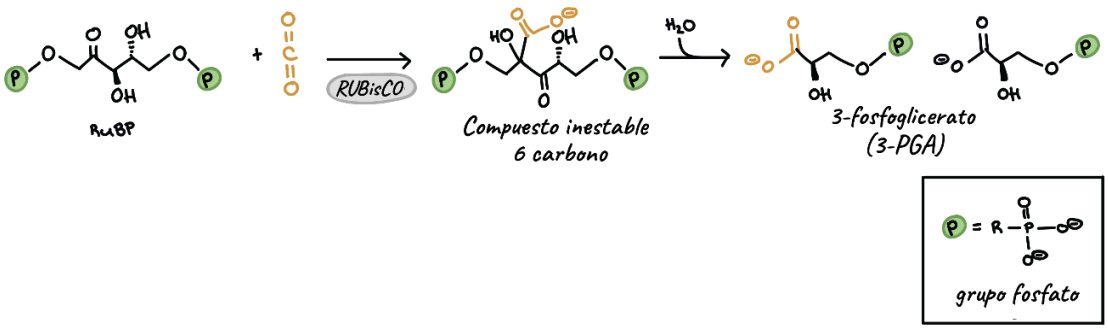

Imagen 5: *Reacción de fijación de CO_2* (Khan Academy s. f.).

El 3-GPA se fosforila primero mediante 3-fosfoglicerato quinasa (PGK) usando ATP para formar 1,3-bisfosfoglicerato (BGPA). Luego, el BGPA se reduce mediante la gliceraldehído 3-fosfato deshidrogenasa (GAPDH) usando NADPH para formar gliceraldehído 3-fosfato (GAP o G3P, una triosa o azúcar 3C) en reacciones, que son el reverso de la glucólisis (Imagen 6).

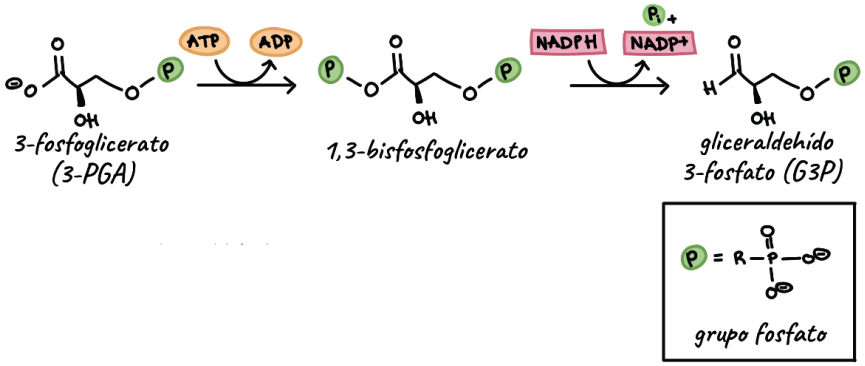

Imagen 6: *Reacción de reducción* (Khan Academy s. f.).

Por cada tres moléculas de CO_2 inicialmente combinadas con RuBP, se producen seis moléculas de GAP en los pasos posteriores. Sin embargo, solo una de estas seis moléculas puede considerarse un producto del CC, ya que las cinco restantes son necesarias para regenerar la RuBP en una serie compleja de reacciones que también requieren ATP. La única molécula de GAP que se produce en cada vuelta del ciclo puede convertirse rápidamente mediante una variedad de vías metabólicas en aminoácidos, lípidos o azúcares como la glucosa.

Una compleja 'danza' bioquímica participa en la regeneración de tres RuBP a partir de las cinco moléculas GAP restantes. La regeneración comienza con la conversión de dos moléculas de GAP en fosfato de dihidroxiacetona (DHAP)

por triosa fosfato isomerasa; una de las moléculas de DHAP se combina con otra molécula de GAP para producir fructosa 1,6-bisfosfato (FBP) mediante la aldolasa. La FBP después se desfosforila por la fructosa-1,6-bisfosfatasa (FBPasa) a la fructosa 6-fosfato (F6P) y la liberación de P_i.

De esta manera, se eliminan dos carbonos de la F6P mediante transcetolasa (TK), lo que genera eritrosa 4-fosfato (E4P); los dos carbonos se transfieren a otra molécula de GAP que genera xilulosa 5-fosfato (Xu5P). Luego se combina otra molécula de DHAP, formada a partir de GAP por triosa fosfato isomerasa con E4P por aldolasa para formar sedoheptulosa 1,7-bisfosfato (SBP).

Por consiguiente, la S7BP se desfosforila a sedoheptulosa 7-fosfato (S7P) mediante la liberación de sedoheptulosa-1,7-bisfosfatasa (SBPasa) P_i. La S7P tiene dos carbonos eliminados por TK para producir ribosa 5-fosfato (R5P) y los dos carbonos se transfieren a otra molécula de GAP que produce otra Xu5P.

A continuación, la R5P y las dos moléculas de Xu5P son luego convertidas por la fosfopentosa isomerasa en tres moléculas de ribulosa 5-fosfato (Ru5P). A continuación, las tres moléculas de Ru5P se fosforilan usando tres ATP mediante fosforribuloquinasa (PRK) para regenerar tres ribulosa 1,5-bisfosfato (5C).

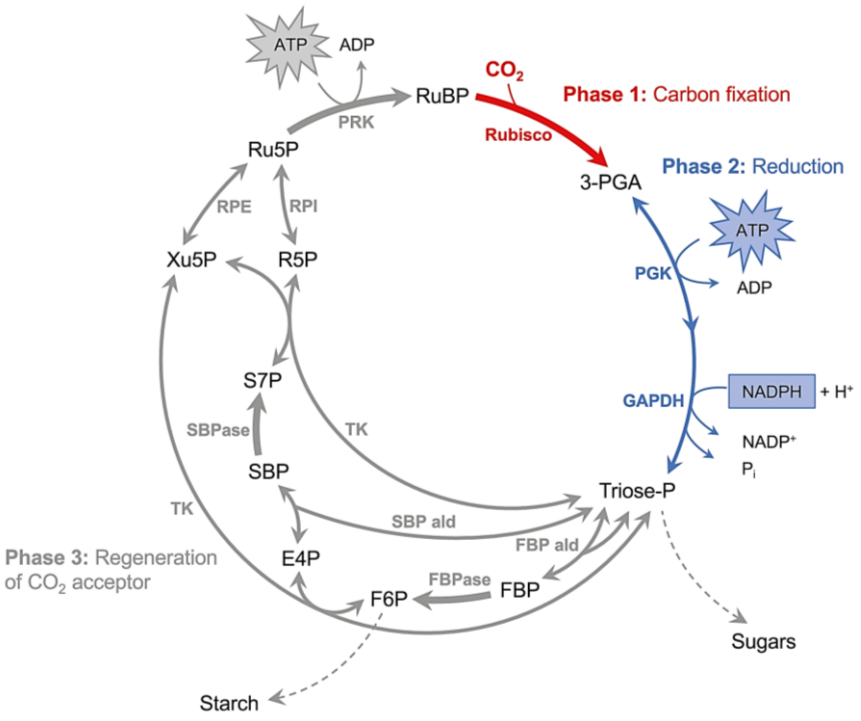

Imagen 7: *Reacciones del ciclo de Calvin (Schreier et al. 2019).*

1.5.3 Enzima Rubisco

En la gran mayoría de las plantas terrestres, junto con las reacciones de fotosíntesis dependientes de la luz, el ciclo de CC se lleva a cabo principalmente en las células mesófilas de las hojas (Schreier et al. 2019). Sin embargo, el principal problema que radica en las plantas C_3 es la enzima Rubisco.

Rubisco es un gran complejo proteico soluble de múltiples subunidades que se encuentra en el estroma del cloroplasto. Esta enzima cuyo peso molecular es de 560 kDa consta de ocho subunidades grandes (llamadas L, large) (54 kDa) que contienen dominios tanto catalíticos como reguladores y ocho subunidades pequeñas (llamadas S, small) (16 kDa) que mejoran la función catalítica de las subunidades L, se disponen alrededor formando dos capas de cuatro unidades cada una (Alonso 2008).

El sitio activo en la enzima Rubisco contiene un residuo de lisina clave, que reacciona con otra molécula (no sustrato) de CO_2 para formar un anión carbamato que luego es capaz de unirse al Mg^{2+}. El Mg^{2+} en el sitio activo es

esencial para la función catalítica de Rubisco, desempeñando un papel clave en la unión de la ribulosa 1,5-bisfosfato y activándola de manera que reaccione fácilmente con el CO_2 (Johnson 2016).

El mismo autor expresa que la actividad de Rubisco está coordinada con la de las reacciones de luz dado que la formación de carbamato requiere una alta concentración de Mg^{2+} y condiciones alcalinas, que son proporcionadas por los cambios impulsados por la luz en el ambiente estromal (Imagen 8).

Como se ha comentado anteriormente es la primera enzima del CC, puede catalizar la adición tanto de CO_2 como de O_2 a la ribulosa-1,5-bisfosfato. Esto último se denomina oxigenación y es la principal reacción que se produce durante un proceso conocido como fotorrespiración (Spreitzer y Salvucci 2002, citado por Keller 2015).

Esta bifuncionalidad hace que la enzima Rubisco opere de forma ineficiente, ya que aunque la enzima reacciona más fácilmente con el CO_2 que con el O_2, la velocidad de oxigenación es mayor dado que la atmósfera actual contiene mucho más O_2 (21%) que CO_2 (0,036%) y debido a la liberación de O_2 en la reacción de separación del agua, la relación O_2:CO_2 en el fluido del cloroplasto es aproximadamente 24:1 a 25 ºC. Además, la solubilidad del CO_2 disminuye con el aumento de la temperatura, la relación O_2:CO_2 también aumenta, por lo que las temperaturas más altas favorecen la fotorrespiración (Keller 2015).

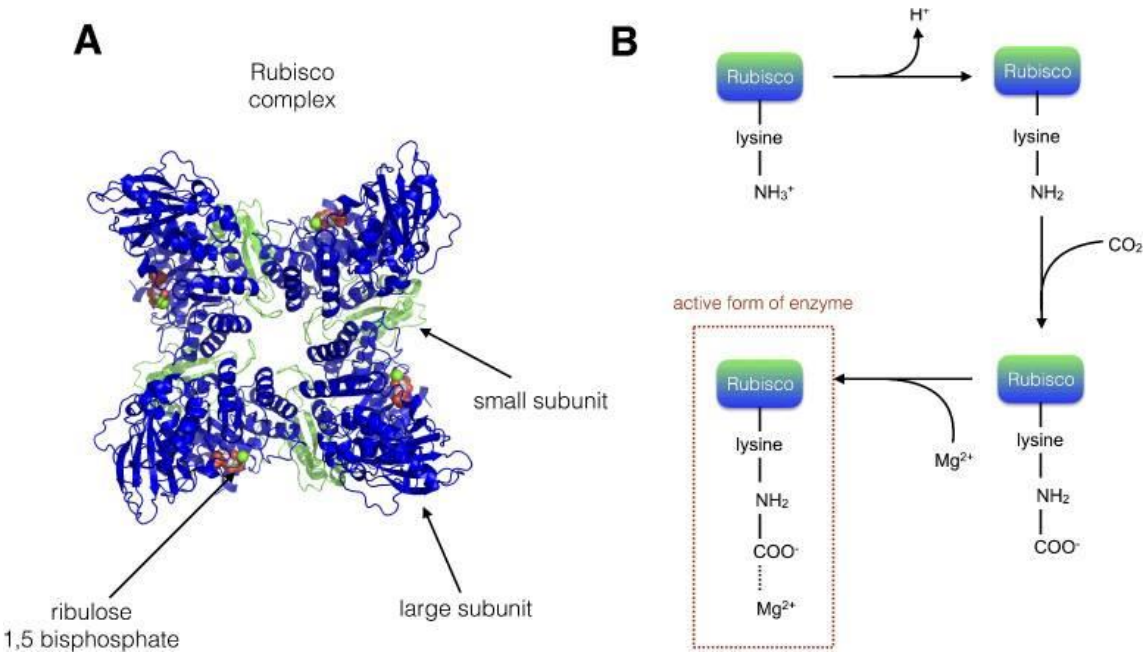

Imagen 8: *(A) Estructura de la enzima Rubisco. (B) Activación del residuo de lisina dentro del sitio activo de Rubisco* (Johnson 2016).

1.5.4 Fotorrespiración

Según Khan Academy (s. f.), la fotorrespiración sigue la vía del fosfoglicolato (C_2) (Imagen 9), de la siguiente manera:

El fosfoglicolato primero se convierte en glicolato dentro del cloroplasto. Luego, el glicolato viaja al peroxisoma, donde se convierte en el aminoácido glicina.

La glicina viaja del peroxisoma a una mitocondria. Allí, dos moléculas de glicina (por ejemplo, de dos iteraciones de la vía) se convierten en serina, un aminoácido de tres carbonos. Este proceso libera una molécula de CO_2.

La serina regresa al peroxisoma, donde se convierte en glicerato. En el cloroplasto, el glicerato se convierte en 3-PGA y, por lo tanto, puede entrar en el ciclo de Calvin.

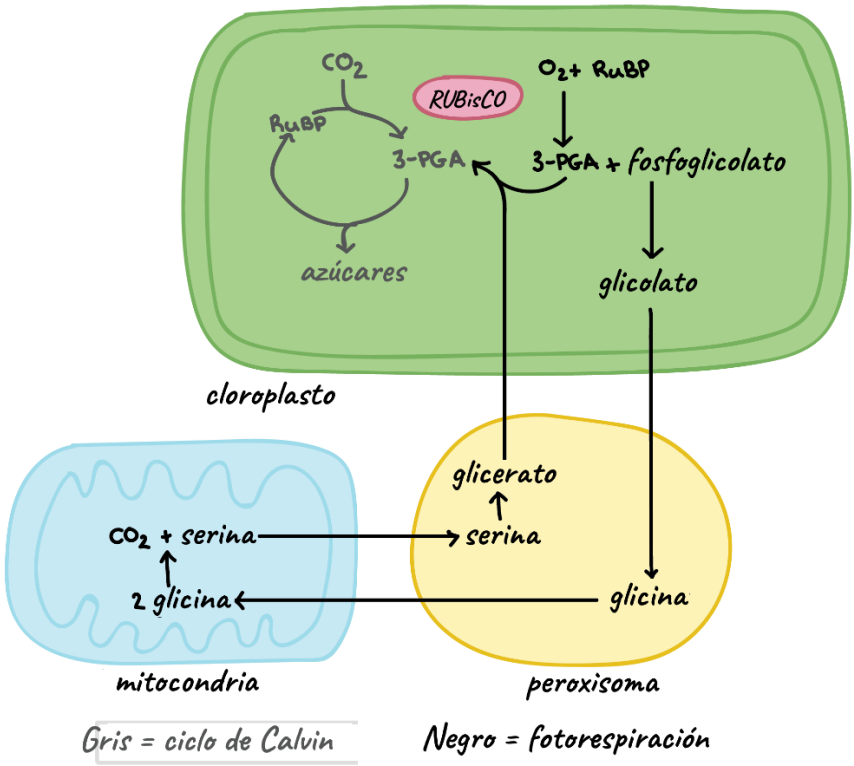

Imagen 9: *La Fotorrespiración (Khan Academy s.f).*

Peterhansel et al. (2010), expresan que los flujos fotorrespiratorios son aún mayores en condiciones de crecimiento seco y caliente principalmente por tres razones:

1. La especificidad de Rubisco por el CO_2 en relación con el O_2 disminuye con la temperatura.
2. La solubilidad del O_2 en soluciones acuosas como el citoplasma y el estroma del cloroplasto se ve menos afectada por temperaturas más altas que la solubilidad del CO_2.
3. Las plantas expuestas a un suministro de agua limitado reducen el intercambio de gases para minimizar la evaporación. Las concentraciones de CO_2 alrededor de Rubisco disminuyen rápidamente mientras que el O_2 está disponible en exceso. Esto favorece la reacción de la oxigenasa sobre la carboxilasa.

1.5.6 Mecanismos concentradores de CO_2

El primer producto estable del CC como se mencionó anteriormente es 3-PGA (compuesto de 3C), y por esta razón este proceso se conoce como ciclo o vía C_3, y es la vía principal de asimilación del carbono en la mayoría de los organismos fotosintéticos.

Los cultivos que utilizan las vías C_3 son cereales (trigo, arroz, cebada, avena, centeno, triticale, etc.), legumbres (frijol seco, soja, maní, habas, guisante común, garbanzo, lentejas), frutas (incluyendo banano y coco), raíces y tubérculos (papa, camote, mandioca y remolacha azucarera), cultivos de fibra (algodón, yute, etc.), cultivos oleaginosos (sésamo, girasol, colza, cártamo, etc.) y árboles (Jalota et al. 2018).

Después de que la concentración de CO_2 atmosférico cayera drásticamente hace 2.300 millones de años (Bekker et al. 2004), algunas plantas mejoraron su capacidad para discriminar entre CO_2 y O_2 modificando la estructura del sitio catalítico de su enzima Rubisco, con la finalidad de favorecer la velocidad de carboxilación (Almeraya y Sánchez 2015).

Los investigadores citados anteriormente señalan una teoría en donde las plantas tipo C_3 se originaron en un ambiente donde no era necesario competir por el CO_2, mientras que las plantas tipo C_4 evolucionaron durante un periodo geológico (conocida como Mioceno, hace 10 millones a 33 millones de años) en el que fue necesario concentrar el CO_2 (debido al aumento de la aridez, ocurrencia de incendios y disminución de la concentración del CO_2 ambiental, desde más de 400 mmol/mol de aire, hasta alcanzar los valores actuales de 390 mmol/mol de aire) al interior de sus hojas para disminuir la competencia entre el CO_2 y el O_2 por alcanzar el sitio catalítico de la enzima Rubisco.

En 1966, Hal Hatch y Roger Slack descubrieron la fotosíntesis de C_4 (Hatch y Slack 1966). Un mecanismo de concentración de carbono (MCC) que evolucionó a partir de progenitores de C_3 (MCC añadido a la vía de fijación regular de carbono C_3) (Sage et al. 2011). Según INTAGRI (2018), las cultivos que utilizan esta MCC son el maíz, la caña de azúcar y el sorgo.

El MCC C_4 se describe a continuación, mediante el aporte de Sage (2008):

Las C_4 primero hidratan el CO_2 usando anhidrasa carbónica (AC). La enzima fosfoenolpiruvato (PEP) carboxilasa se expresa en gran medida en una capa de células mesófilas que rodean el tejido de la vaina del haz. Esta enzima une al bicarbonato a la PEP para formar un ácido orgánico de cuatro carbonos, el ácido oxaloacético (OAA).

Este último se modifica a malato o un aminoácido y se transporta al tejido de la vaina del haz donde se localiza Rubisco. Allí, el ácido de cuatro carbonos (o ácido C_4) se descarboxila mediante el uso de una a tres enzimas: el enzima málico dependiente de NADP (EM–NADP), o dependiente de NAD (EM–NAD) o fosfoenolpiruvato carboxiquinasa (PEP Carboxiquinasa) (Raya y Aguirre 2008) para liberar CO_2 y formar un producto de tres carbonos.

Este producto luego se devuelve al tejido del mesófilo donde se convierte nuevamente en PEP usando ATP. El CO_2 liberado se acumula a una alta concentración en la vaina del haz, donde se vuelve a fijar por Rubisco y se procesa en azúcares por el modo normal de fotosíntesis C_3.

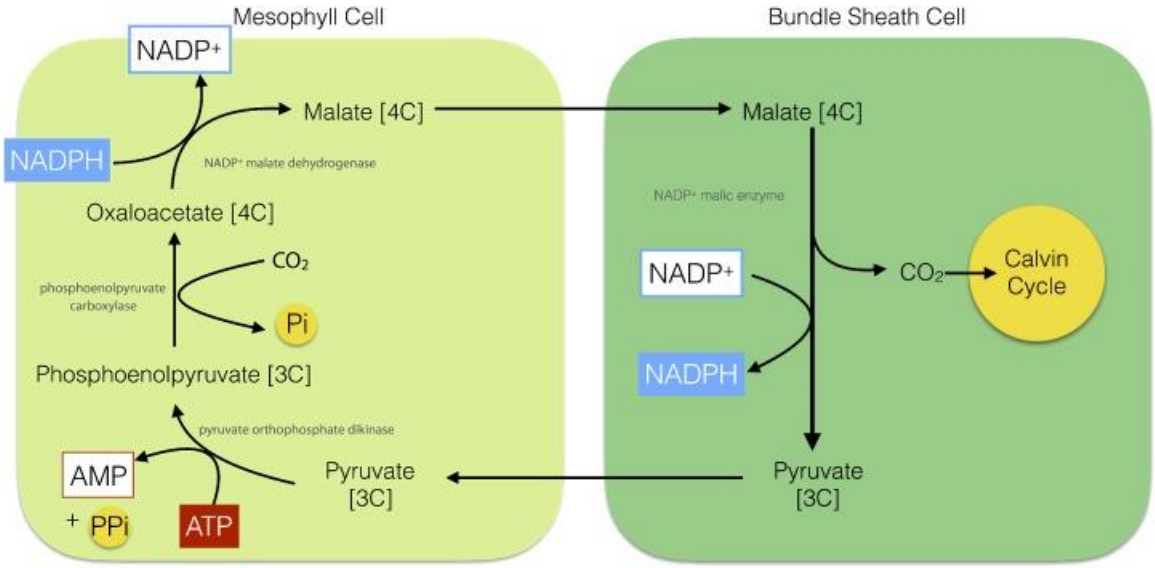

Imagen 10: *Vía C4* (Johnson 2016).

Además de una reconfiguración de las enzimas metabólicas existentes, la vía C4 requiere el desarrollo de una anatomía foliar especializada (anatomía de Kranz) que incluye un aumento en el espaciamiento de las venas y el tamaño de las células de la vaina del haz (Schreier et al. 2019).

La anatomía de Kranz se refiere a los rasgos estructurales en forma de corona que compartimentan la bioquímica de la fotosíntesis de C_4 y permiten la concentración de CO_2 alrededor de Rubisco (Sage et al. 2014).

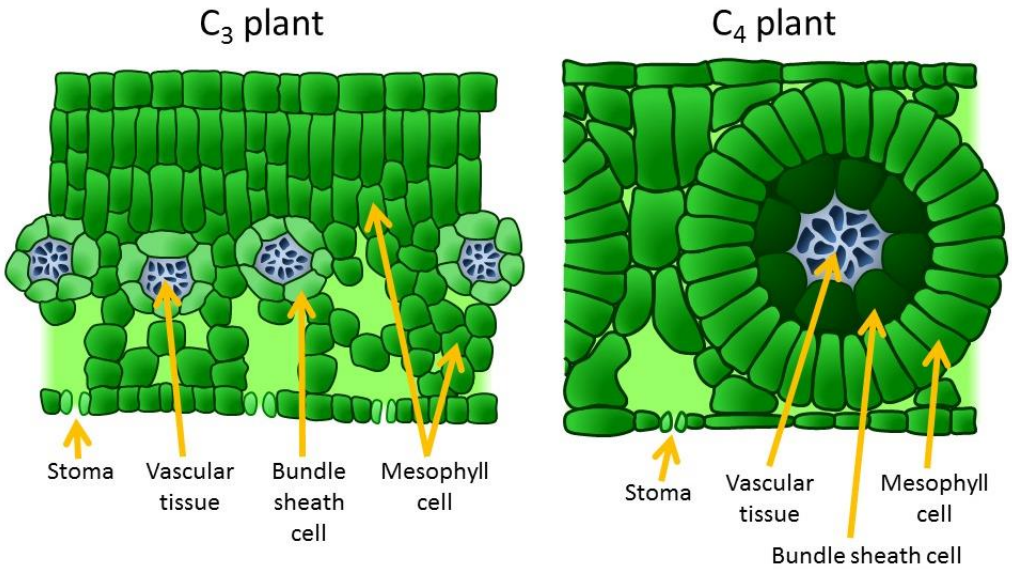

Imagen 11: *Anatomía foliar de plantas C3 y C4* (Aguilera y Whigham s.f.).

1.5.7 Eficiencia en el uso de recursos de plantas C_3 y C_4

En el contexto de un clima cambiante, la sequía es uno de los principales factores que limitan el crecimiento y el rendimiento de las plantas. Por lo tanto, los esfuerzos de mejoramiento están dirigidos a optimizar la eficiencia del uso del agua (WUE), como un factor clave en la resiliencia climática y la sostenibilidad de la producción de cultivos (Eggels et al. 2021).

A nivel de hoja, WUE es la relación entre la fotosíntesis y la transpiración. Mantener una alta fotosíntesis bajo estrés hídrico, mientras se mejora la WUE, requiere aumentar la conductancia del mesófilo y / o mejorar la capacidad bioquímica para la asimilación de CO_2, en lo que las propiedades de Rubisco juegan un papel clave, especialmente en las plantas C_3 con el CO_2 atmosférico actual (Flexas et al. 2016).

Para compensar ciertas deficiencias, las plantas han desarrollado varias estrategias. Una de ellas, y que es común para todas las plantas, consiste en usar alrededor de 50% del Nitrógeno (N) de sus hojas tan sólo para llevar a cabo la síntesis de Rubisco, con el resultado de que esta proteína sea la más abundante de los tejidos vegetales (Almeraya y Sánchez 2015).

Es así, que en condiciones de alta temperatura, mucha luz y la concentración actual de CO_2 en la atmósfera, la vía C_4 es más eficiente que la C_3 porque aumenta la concentración de CO_2 alrededor de la principal enzima fijadora de CO_2, Rubisco (Bräutigam y Gowik 2016).

Además, se consideran las más productivas, ya que contienen menor fotorrespiración y mayores eficiencias en el uso del agua y la asimilación de N, en comparación con las plantas C_3 (Yadav y Mishra 2020).

1.6 Hipótesis

Ho: Los factores internos no inciden en el metabolismo de CO_2 de plantas C_3 y C_4.

Ha: Los factores internos inciden en el metabolismo de CO_2 de plantas C_3 y C_4.

1.7 Metodología de la Investigación

La presente investigación se centró en la exploración de documentos vinculados a los factores internos que influyen en el metabolismo del CO_2, asimismo su influencia y eficiencia en el uso de los recursos utilizados para el proceso en plantas C_3 y C_4.

Se utilizaron varias fuentes bibliográficas (artículos de revista, sitios web, documentos de sitios web y otros medios electrónicos) para la consulta de información relevante con la ayuda de palabras clave, entre ellos el buscador google académico, semantic scholar, además de la fuente autorizada de una amplia gama de información que reúne revistas y libros de diversa índole, pero en este caso del área vegetal como es DirectScience, además de SciELO y ResearchGate.

CAPÍTULO II
RESULTADO DE LA INVESTIGACIÓN

2.1 Desarrollo del caso

El presente documento tiene como propósito caracterizar los factores internos que inciden en el metabolismo del CO_2 de plantas C_3 y C_4. Debido a que uno de los desafíos principales para la biología vegetal de la actualidad consiste en satisfacer las demandas de alimentos de una población mundial en aumento, colocando la manipulación de la fotosíntesis en una posición central para lograr aumentos en el rendimiento de los cultivos de una forma sostenible (considerando las condiciones de disponibilidad de agua, temperatura y proporción de gases ($CO_{2:}$ O_2) en la atmósfera).

2.2 Situaciones detectadas

Las plantas que crecen en condiciones cálidas, brillantes y secas inevitablemente deben tener sus estomas cerrados durante gran parte del día para evitar la pérdida excesiva de agua y el marchitamiento. El resultado neto es que la concentración interna de CO_2 en la hoja es muy baja, lo que significa que la fotosíntesis de C_3 no es posible.

La principal enzima para la fijación de C durante el CC es Rubisco. Sin embargo, esta es considerada un catalizador muy ineficiente por dos motivos: (1) su actividad catalítica de CO_2 es lenta y (2) lleva a cabo actividades, tanto de carboxilación como oxigenación, de ahí su nombre.

La velocidad de oxigenación de Rubisco es mayor a la de carboxilación debido a que en el aire la concentración del O_2 es superior (21%) a la del CO_2 (0.036%) y la fijación de una molécula de O_2 en lugar de CO_2 da como resultado fotorrespiración, una vía de rescate energéticamente costosa para recuperar RuBP.

En el proceso de fotorrespiración la planta consume O_2. Esta molécula desplaza al CO_2 del sitio activo de la enzima, y esto disminuye su tasa de fijación y la eficiencia de la fotosíntesis. En condiciones de alta temperatura y sequía, las pérdidas por fotorrespiración aumentan sustancialmente (30-50% del carbono fijado).

Para compensar estas deficiencias, las plantas han desarrollado varias estrategias. Una de las más comunes para todas las plantas, consiste en usar alrededor de 50% del nitrógeno de sus hojas tan sólo para llevar a cabo la síntesis de Rubisco.

2.3 Soluciones planteadas

Aunque conociendo que las plantas C_4 surgieron por selección natural, como una adaptación beneficiosa (mayor WUE y pueden crecer en condiciones de alta intensidad de luz y suelen tener una mayor capacidad fotosintética que las plantas C_3 por encima de los 30°C) y que permite a ciertas especies reducir al mínimo la fotorrespiración. Es preciso mencionar que la proporción de O_2: CO2 en la atmósfera cambia con el pasar de los años y se cree que estos

cambios contribuyen a que algunas especies de plantas desarrollen mecanismos de concentración de carbono.

Probablemente catalizar más estudios sobre cómo las plantas han adaptado esta vía fundamental y antigua de fijación de carbono a diferentes entornos sea una de las principales soluciones a plantear.

Si bien, un mecanismo para mejorar radicalmente las reservas mundiales de alimentos es introducir la fotosíntesis C_4 en cultivos C_3 de climas cálidos, y como ejemplo especial se encuentra el arroz. Para ello, el Consorcio Internacional del Arroz C_4 está trabajando para introducir un mecanismo fotosintético de mayor capacidad (la vía C_4) en el arroz para aumentar el rendimiento. El objetivo es identificar los genes necesarios para instalar la fotosíntesis C_4 en el arroz a través de diferentes enfoques, incluidas las comparaciones de secuencias genómicas y transcripcionales y el cribado de mutantes (Von Caemmerer et al. 2012).

Sin embargo, Leegood (2002), menciona que la alternativa es adoptar un enfoque diferente para reducir la fotorrespiración. Un enfoque sería introducir pirenoides o carboxisomas (compartimentos intracelulares para la concentración de CO_2 que se encuentran en algas y cianobacterias) en los cloroplastos de plantas C_3.

2.4 Conclusiones

Durante la evolución, varias plantas han desarrollado mecanismos concentradores de CO_2 en la periferia de Rubisco, lo que beneficia en forma significativa la carboxilación. Éste es la situación de las denominadas plantas tipo C_4 que, comparativamente con las plantas C_3, presentan superiores rendimientos ya que es más grande su eficiencia fotosintética. La fotosíntesis de C_4 tiene una secuencia de características diversas que permiten la captura de CO_2 y su concentración en las proximidades de Rubisco, con el objetivo de minimizar la actividad oxigenasa de esta y, por ende, la tasa de fotorrespiración.

C_3 y C_4 hace referencia al número de carbonos que tiene la primera molécula estable que se forma al incorporarse el CO_2 en la planta. En la situación de la vía fotosintética C_3, esa molécula es el ácido 3 fosfoglicérico, de la misma forma que se explicó en la Imagen 7, y podría considerarse como la vía canónica donde el CO_2 es capturado por Rubisco para conducirlo de manera directa al periodo de Calvin.

Sin embargo, para las plantas C_4, el primer producto de la carboxilación es el ácido oxaloacético (de 4C), que velozmente es convertido a otro compuesto denominado malato. En esta situación, la enzima PEP carboxilasa captura al principio el CO_2, el cual se difunde velozmente hacia la periferia de Rubisco, evitando con ello la competencia del O_2 y, por consiguiente, la oxigenación.

2.5 Recomendaciones

Una serie de ajustes anatómicos y bioquímicos son los que admiten las diferencias en el metabolismo del CO_2 de plantas C_3 y C_4. Por lo que es recomendable un avanzado estudio de los agentes que durante años han llevado a cabo la evolución de ciertas especies. No obstante, el uso de la Biotecnología promisoriamente sería otra herramienta que podría ayudar a mejorar los mecanismos de concentración de CO_2, específicamente en plantas C_3.

Por otra parte, un arma clave para la optimización de los cultivos y su adaptación al cambio climático, se refiere a datos actuales de sus verdaderas zonas de distribución geográfica.

BIBLIOGRAFÍA

Aguilera, J; Whigham, LD. (s. f.). Using the 13 C/ 12 C carbon isotope ratio to characterize the emission sources of airborne particulate matter: a review of literature 1. s.l., s.e.

Almeraya del Valle, V; Sánchez Quintanar, E. 2015. Adaptaciones fotosintéticas en las plantas para mejorar la captación del carbono (en línea). Revista Ciencia 66(4):74-79. Consultado 18 abr. 2021. Disponible en https://www.revistaciencia.amc.edu.mx/images/revista/66_4/PDF/AdaptacionesFotosinteticas.pdf.

Alonso Nieto, A. 2008. Mecanismos de aclimatación de la asimilación fotosintética de carbono a los aumentos de CO2 y temperatura del aire en el trigo. (en línea). Salamanca, Universidad de Salamanca. 1-170 p. Consultado 18 abr. 2021. Disponible en https://digital.csic.es/bitstream/10261/22415/1/Alonso%2CA_Tesis.pdf.

Bekker, A; Holland, HD; Wang, PL; Rumble, D; Stein, HJ; Hannah, JL; Coetzee, LL; Beukes, NJ. 2004. Dating the rise of atmospheric oxygen (en línea). Nature 427(6970):117-120. DOI: https://doi.org/10.1038/nature02260.

Biología LibreTexts. 2021. Las dos partes de la fotosíntesis (en línea, sitio web). Consultado 5 abr. 2021. Disponible en https://bio.libretexts.org/Bookshelves/Microbiology/Book%3A_Microbiology_(Boundless)/5%3A_Microbial_Metabolism/5.11%3A_Phototrophy/5.11C%3A_The_Two_Parts_of_Photosynthesis.

Bräutigam, A; Gowik, U. 2016. Photorespiration connects C3 and C4 photosynthesis (en línea). Journal of Experimental Botany 67(10):2953-2962. DOI: https://doi.org/10.1093/jxb/erw056.

Eggels, S; Blankenagel, S; Schön, CC; Avramova, V. 2021. The carbon isotopic signature of C4 crops and its applicability in breeding for climate resilience (en línea). Theoretical and Applied Genetics . DOI: https://doi.org/10.1007/s00122-020-03761-3.

Flexas, J; Díaz-Espejo, A; Conesa, MA; Coopman, RE; Douthe, C; Gago, J; Gallé, A; Galmés, J; Medrano, H; Ribas-Carbo, M; Tomàs, M; Niinemets, U. 2016. Mesophyll conductance to CO2 and Rubisco as targets for improving intrinsic water use efficiency in C3 plants (en línea). Plant Cell and Environment 39(5):965-982. DOI: https://doi.org/10.1111/pce.12622.

Hatch, MD; Slack, CR. (1966). Photosynthesis by Sugar-cane Leaves A NEW CARBOXYLATION REACTION AND THE PATHWAY OF SUGAR FORMATION. 101. s.l., s.e.

INTAGRI. (2018). Plantas C3, C4 y CAM (en línea). s.l., s.e. Disponible en https://www.intagri.com/public_files/125.-Plantas-C3-C4-y-CAM.pdf.

Johnson, MP. 2016. Photosynthesis (en línea). Essays in Biochemistry 60(3):255-273. DOI: https://doi.org/10.1042/EBC20160016.

Keller, M. 2015. Photosynthesis and Respiration (en línea). s.l., Elsevier. p. 125-143 DOI: https://doi.org/10.1016/B978-0-12-419987-3.00004-2.

Khan Academy. 2021. El ciclo de Calvin (artículo) (en línea, sitio web). Consultado 9 abr. 2021. Disponible en https://es.khanacademy.org/science/ap-biology/cellular-energetics/photosynthesis/a/calvin-cycle.

Khan Academy. 2021. Fotorrespiración (en línea, sitio web). Consultado 19 abr. 2021. Disponible en https://es.khanacademy.org/science/biology/photosynthesis-in-plants/photorespiration--c3-c4-cam-plants/a/c3-c4-cam-plants.

Khan Academy. 2021. Introducción a la fotosíntesis (en línea, sitio web). Consultado 4 abr. 2021. Disponible en https://es.khanacademy.org/science/ap-biology/cellular-energetics/photosynthesis/a/intro-to-photosynthesis.

Khan Academy. 2021. Plantas C3, C4 y CAM (en línea, sitio web). Consultado 27 ene. 2021. Disponible en https://es.khanacademy.org/science/biology/photosynthesis-in-plants/photorespiration--c3-c4-cam-plants/a/c3-c4-and-cam-plants-agriculture.

Leegood, RC. 2002. C4 photosynthesis: principles of CO2 concentration and prospects for its introduction into C3 plants (en línea). Journal of Experimental Botany 53(369):581-590. DOI: https://doi.org/10.1093/jexbot/53.369.581.

Lodish, H; Berk, A; Zipursky, SL; Matsudaira, P; Baltimore, D; Darnell, J. 2000. Photosynthetic Stages and Light-Absorbing Pigments (en línea). New York, W. H. Freeman. Consultado 3 abr. 2021. Disponible en https://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK21598/.

Long, SP; Marshall-Colon, A; Zhu, XG. 2015. Meeting the global food demand of the future by engineering crop photosynthesis and yield potential. s.l., Cell Press, vol.161. p. 56-66 DOI: https://doi.org/10.1016/j.cell.2015.03.019.

Lopez, FB; Barclay, GF. 2017. Plant Anatomy and Physiology. s.l., Elsevier Inc. p. 45-60 DOI: https://doi.org/10.1016/B978-0-12-802104-0.00004-4.

OpenStax CNX. 2021. Overview of Photosynthesis (en línea, sitio web). Consultado 4 abr. 2021. Disponible en https://cnx.org/contents/s8Hh0oOc@8.56:cInR-Trg@7/Overview-of-Photosynthesis.

Parry, MAJ; Andralojc, PJ; Scales, JC; Salvucci, ME; Carmo-Silva, AE; Alonso, H; Whitney, SM. 2013. Rubisco activity and regulation as targets for crop improvement (en línea). s.l., Oxford Academic, vol.64. p. 717-730 DOI: https://doi.org/10.1093/jxb/ers336.

Peterhansel, C; Horst, I; Niessen, M; Blume, C; Kebeish, R; Kürkcüoglu, S; Kreuzaler, F. 2010. Photorespiration (en línea). The Arabidopsis Book 8:e0130. DOI: https://doi.org/10.1199/tab.0130.

Raines, CA. 2011. Increasing photosynthetic carbon assimilation in C3 plants to improve crop yield: Current and future strategies (en línea). Plant Physiology 155(1):36-42. DOI: https://doi.org/10.1104/pp.110.168559.

Raya-Pérez, JC; Aguirre-Mancilla, ; C L. 2008. Aparición y evolución de la fotosíntesis C4. Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente 14(1):45-50.

Sage, RF. 2008. Autotrophs. s.l., Elsevier Inc. p. 291-300 DOI: https://doi.org/10.1016/B978-008045405-4.00851-X.

Sage, RF; Khoshravesh, R; Sage, TL. 2014. From proto-Kranz to C4 Kranz: Building the bridge to C 4 photosynthesis (en línea). s.l., Oxford University Press, vol.65. p. 3341-3356 DOI: https://doi.org/10.1093/jxb/eru180.

Sage, TL; Sage, RF; Vogan, PJ; Rahman, B; Johnson, DC; Oakley, JC; Heckel, MA. 2011. The occurrence of C 2 photosynthesis in Euphorbia subgenus Chamaesyce (Euphorbiaceae) (en línea). Journal of Experimental Botany 62(9):3183-3195. DOI: https://doi.org/10.1093/jxb/err059.

Schreier, TB; Hibberd, JM; 1954, I; Calvin, M; Benson, A; Bassham, J. 2019. Botany Variations in the Calvin-Benson cycle: selection pressures and optimization? (en línea). Journal of Experimental Botany 70(6):1697-1701. DOI: https://doi.org/10.1093/jxb/erz078.

Sharwood, RE; Ghannoum, O; Whitney, SM. 2016. Prospects for improving CO2 fixation in C3-crops through understanding C4-Rubisco biogenesis and catalytic diversity. s.l., Elsevier Ltd, vol.31. p. 135-142 DOI: https://doi.org/10.1016/j.pbi.2016.04.002.

Sujatha, B. 2015. Photosynthesis (en línea). s.l., Springer India, vol.1. p. 569-591 DOI: https://doi.org/10.1007/978-81-322-2286-6_22.

Whitney, SM; Houtz, RL; Alonso, H. 2011. Advancing our understanding and capacity to engineer nature's CO2-sequestering enzyme, Rubisco (en línea). Plant Physiology 155(1):27-35. DOI: https://doi.org/10.1104/pp.110.164814.

Yadav, S; Mishra, A. 2020. Ectopic expression of C4 photosynthetic pathway genes improves carbon assimilation and alleviate stress tolerance for future climate change (en línea). Physiology and Molecular Biology of Plants 26(2):195-209. DOI: https://doi.org/10.1007/s12298-019-00751-8.

Zelitch, I. 1973. Plant Productivity and the Control of Photorespiration (en línea). Proceedings of the National Academy of Sciences 70(2):579-584. DOI: https://doi.org/10.1073/pnas.70.2.579.