

Fisiología Vegetal

Clase - 9

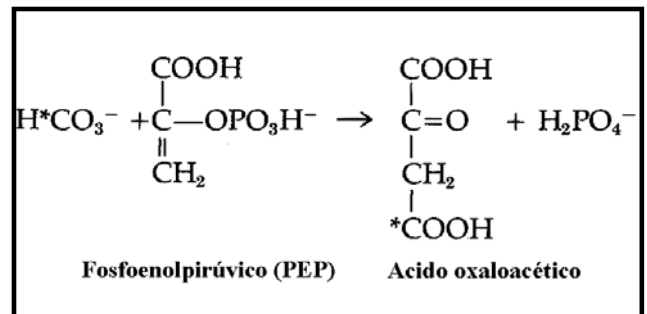
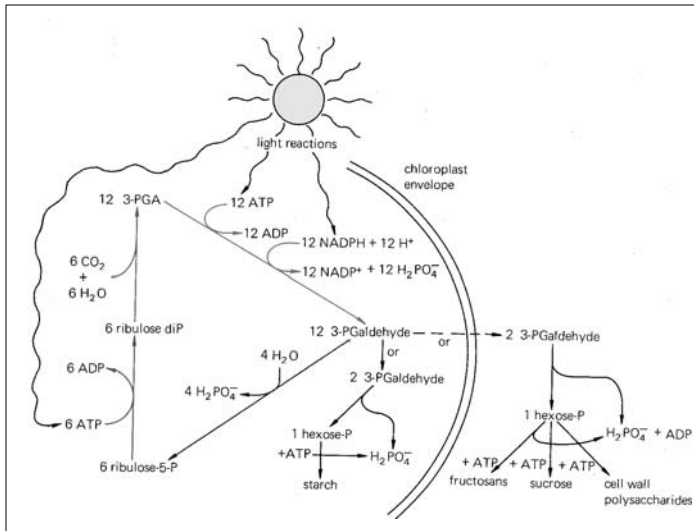
¿Preguntas de la clase anterior?

<http://www.biouls.cl>

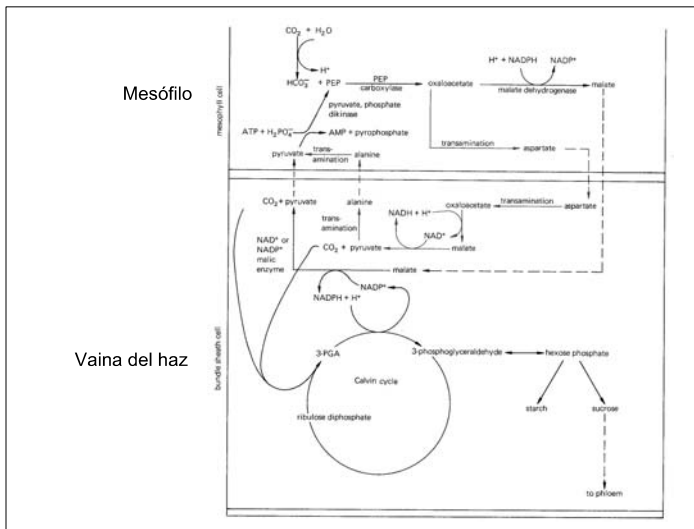
Fotosíntesis

Clase anterior: C3 - C4 - CAM

- Fase clara (NADPH + ATP)
- Fase oscura - Ciclo de Calvin (C3)
- Metabolismo C4 (PEP carboxilasa)
- Tres tipos de C4
- Metabolismo Acido de las Crasuláceas (CAM)



Enzima: PEP carboxilasa (en mesófilo)



Tipos de metabolismos C4

- - PEP + CO₂ → AOA + P
- → AOA + NADPH + H → malato + NADP⁺
- → AOA + alanina → aspartato + piruvato
- C4 tipo A (formadoras de aspartato): se exporta aspartato, se descarboxila en citoplasma por la enzima malica (NAD).
- C4 tipo B (formadoras de malato): malato deshidrogenasa en cloroplasto del mesófilo, se exporta malato a la célula de la vaina, y se descarboxila por la NADP malato deshidrogenasa
- C4 tipo C: se exporta aspartato, se descarboxila en citoplasma por la PEP carboxiquinasa

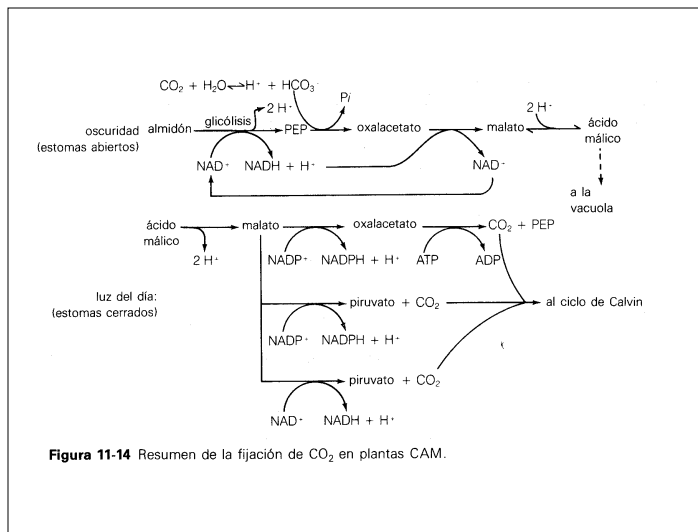
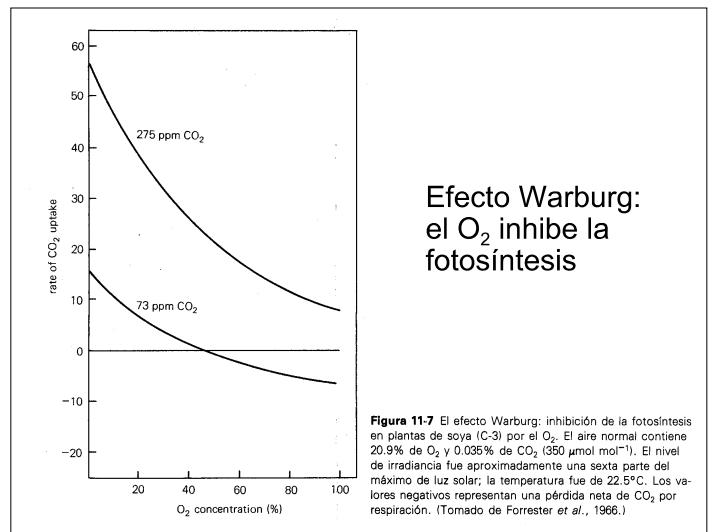
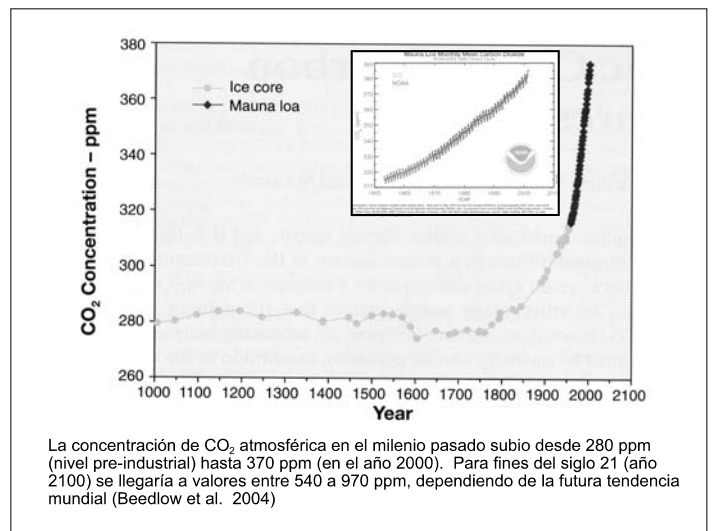
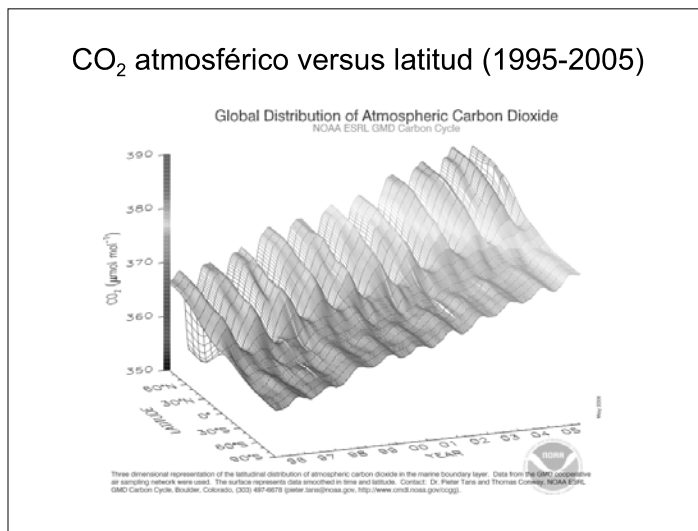
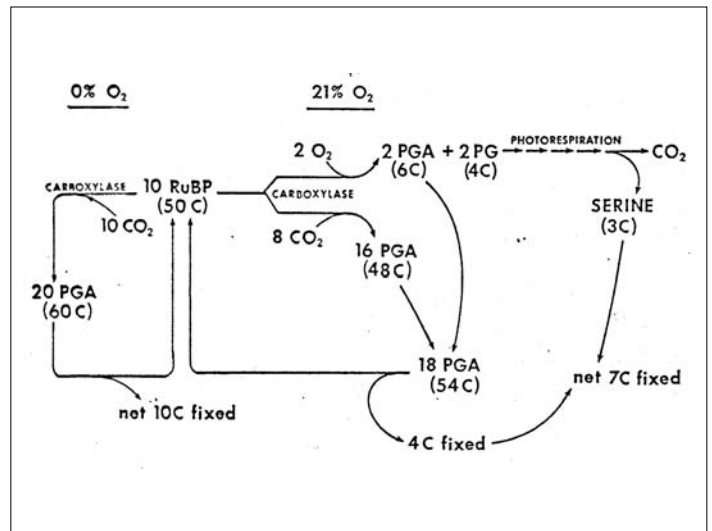
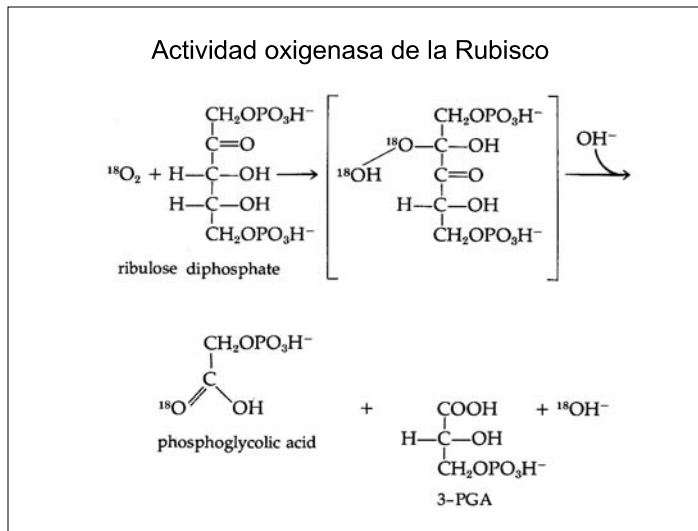


Figura 11-14 Resumen de la fijación de CO₂ en plantas CAM.



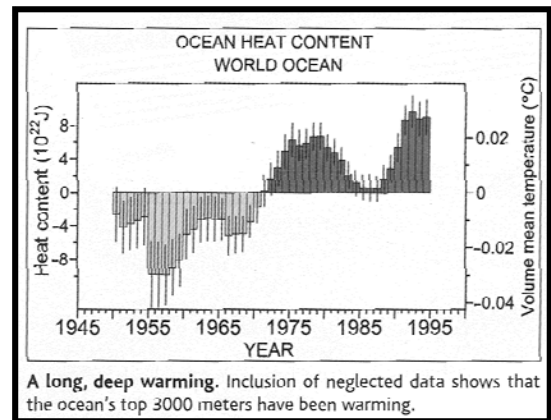
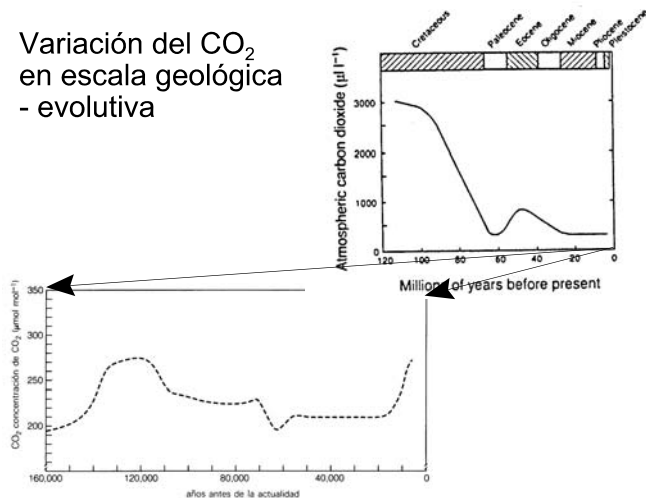
Efecto Warburg: el O₂ inhibe la fotosíntesis

Figura 11-7 El efecto Warburg: inhibición de la fotosíntesis en plantas de soja (C-3) por el O₂. El aire normal contiene 20.9% de O₂ y 0.035% de CO₂ (350 μmol mol⁻¹). El nivel de irradiación fue aproximadamente una sexta parte del máximo de luz solar; la temperatura fue de 22.5°C. Los valores negativos representan una pérdida neta de CO₂ por respiración. (Tomado de Forrester et al., 1966.)



La concentración de CO₂ atmosférica en el milenio pasado subió desde 280 ppm (nivel pre-industrial) hasta 370 ppm (en el año 2000). Para fines del siglo 21 (año 2100) se llegaría a valores entre 540 a 970 ppm, dependiendo de la futura tendencia mundial (Beedlow et al., 2004)

Variación del CO₂ en escala geológica - evolutiva



Levitus et al. 2000

Annual Precipitation in La Serena (30°S)

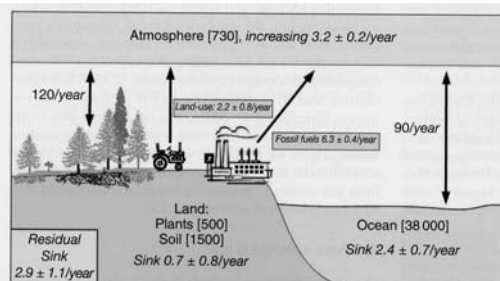
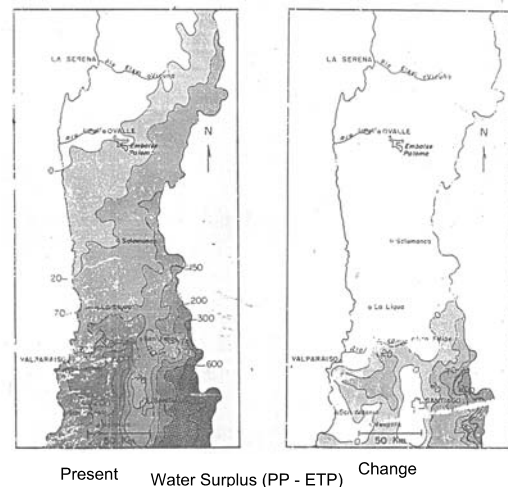
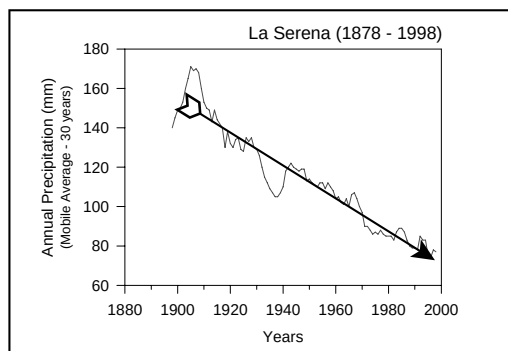
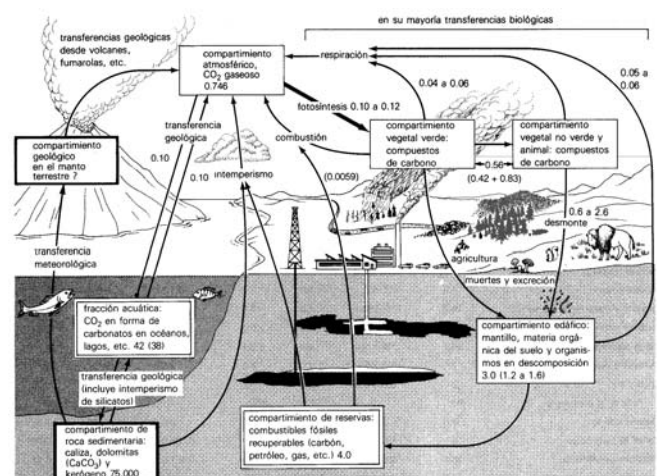


Figure 2. The global C cycle. The global C cycle is represented showing the C pools (in brackets), atmospheric exchanges (double-headed arrows), anthropogenic missions (arrows), and sinks (in italics). All units are in Pg C ($1 \text{ Pg} = 10^{15} \text{ grams} = \text{one billion metric tons}$) and fluxes in Pg C per year. The indicated C pools are annual averages over the 1980s. Atmospheric C is increasing by approximately 0.44% per year. To balance the global budget a residual sink for 2.9 Pg of C is needed; this represents C that is not accounted for – missing C (Houghton 2003). In contrast to the static view conveyed here, the C system is dynamic and coupled to the climate system on seasonal, interannual, and decadal timescales. (Data sources: pools and exchanges from Prentice et al. 2001; anthropogenic emissions and sinks from Houghton 2003.)



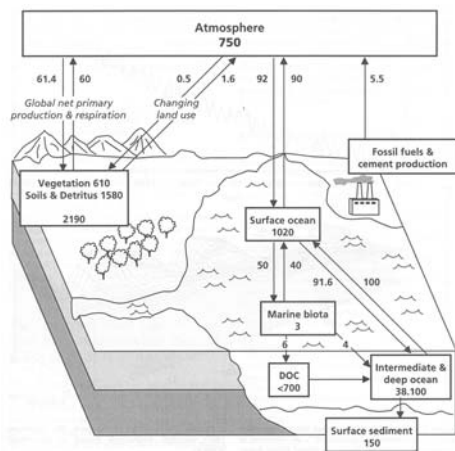


FIGURA 35. Global reservoirs and fluxes of carbon, expressed in 10^{15} kg carbon per year. The atmosphere gains carbon from the burning of fossil fuel and loses carbon to the oceans. Carbon in plant biomass and soil carbon is lost through changes in land use, but may increase locally due to a "CO₂ fertilization effect". DOC is organic carbon that is dissolved in ocean water (Schmidt 1995). Copyright Blackwell Science Ltd.

Tabla 12-1 Estimaciones de productividad primaria neta y biomasa vegetal para diversos ecosistemas^a

Tipo de ecosistema	Área (10 ⁶ km ²)	Producción primaria neta por unidad de área (g/m ² /año)		Biomasa por unidad de área (g/m ²)	
		Intervalo normal	Media	Intervalo normal	Media
Bosque tropical lluvioso	17.0	1 000-3 500	2 200	37.4	45
Bosque tropical estacional	7.5	1 000-2 500	1 600	12.0	35
Bosque templado perenne	5.0	800-2 500	1 300	6.5	260
Bosque templado deceduo	7.0	800-2 500	1 200	8.4	35
Bosque boreal	12.0	400-2 000	800	9.6	20
Región boscosa y arbustiva	8.5	250-1 200	700	6.0	240
Sabana	15.0	200-2 000	900	13.5	6
Pantano templado	9.0	200-1 500	600	5.4	4
Tundra y alpine	8.0	10-400	140	1.1	1.6
Desierto y matorral semidesértico	18.0	10-250	90	1.6	0.7
Desierto extremo, roca, arena y hielo	24.0	0-10	3	0.07	0.02
Tierra cultivada	14.0	100-3 500	650	9.1	14
Pantano y marisma	2.0	800-3 500	2 000	4.0	30
Lago y río	2.0	100-1 500	250	0.5	0.02
Total en el continente	149	-	773	119 ^b	12.3
Océano abierto	332.0	2-400	125	41.5	0.003
Zonas de surgencias	0.4	400-1 000	500	0.2	0.005-0.1
Plataforma continental	26.6	200-600	360	9.8	0.001-0.04
Arrecifes y mantos algales	0.6	500-4 000	2 500	1.6	0.04-4
Estuarios	1.4	200-3 500	1 500	2.1	0.01-6
Total en el mar	361	-	152	55.0	0.01
Gran total	510	-	333	170 ^b	3.6

Tabla 12-2 Cantidad de carbono en el planeta, en sus diversas formas

Forma	Masa del carbono (10 ¹⁵ kg)	Porcentaje del total ^a
Carbonato de calcio (caliza) y carbonato de calcio y magnesio (dolomita); sobre todo en rocas sedimentarias.	60 000	80
Materia orgánica sedimentaria (querógeno)	15 000	20
Bicarbonato y carbonato (disueltos en el océano)	42	0.05
Combustibles fósiles recuperables (carbón y petróleo)	4.0	0.005
Carbono inanimado de la superficie (humus, caliche, etc.)	3.0	0.004
Dióxido de carbono atmosférico	0.75	0.001
Toda forma de vida (animal y vegetal)	0.56	0.00075

^a Como las cantidades no se conocen de manera exacta, los porcentajes se redondearon al mismo número de cifras significativas.

Tabla 12-3 Tasas fotosintéticas máximas de los principales grupos de plantas en condiciones naturales

Tipo de planta	Ejemplo	Fotosíntesis máxima (CO ₂ fijado, $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) ^a
CAM	Agave americana (agave)	0.6-2.4
Árboles y arbustos perennes tropicales, subtropicales y mediterráneos; coníferas perennes de zonas templadas	Pinus sylvestris (pino escocés)	3-9
Árboles y arbustos deciduos de zonas templadas	Fagus sylvatica (haya europea)	3-12
Plantas C-3 cultivadas y hierbas de zonas templadas	Glycine max (soya)	10-20
Doce plantas alpinas herbáceas (Alpes austríacos, 2 600 m snm)	Ligusticum mutellina Taraxacum alpinum y otras	10-24
Pastos tropicales, dicotiledóneas y juncias con la ruta C-4	Zea mays (maíz)	20-40

^a Los valores se calcularon con base en la superficie foliar; para coníferas, los datos se refieren a la proyección óptica de las agujas. Larcher (1969) compiló una lista extensa de tasas fotosintéticas de árboles. Radmer y Kok (1977) presentan datos para varias especies C-3 y C-4 cultivadas. Björkman (1981) proporciona valores para muchas plantas C-3 nativas. Körner y Diemer (1987) informan sobre plantas alpinas.

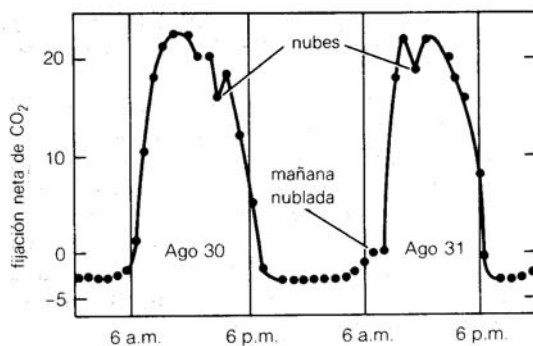


Figura 12-3 Fotosíntesis en un campo de alfalfa, graficada para un periodo de dos días, a fines del verano. Puede apreciarse el efecto de los periodos de sombra a causa de las nubes. Los valores negativos de fijación de CO₂ durante las horas de oscuridad indican las tasas respiratorias.

Factores que influyen sobre la fotosíntesis

- Efecto de la luz: punto de compensación y saturación lumínica
- Efecto fotorrespiración: actividad oxigenasa de la rubisco.
- Efecto de la [CO₂]: pto. compensación de CO₂.
- Efecto de la temperatura: temperatura óptima.
- Efecto de la edad de las hojas.

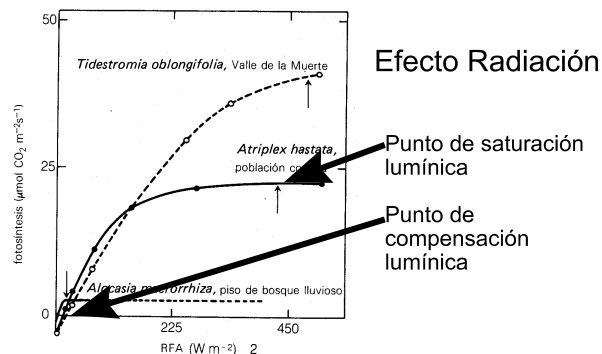


Figura 12-4 Influencia de la luz sobre las tasas fotosintéticas en hojas individuales, aún unidas al resto de la planta, de tres especies nativas de hábitats diferentes. Las irradiancias máximas a las que suelen estar expuestas las plantas (excepto por los manchones de sol que irradian a *Allocasía*) se indican mediante flechas. Los puntos de compensación luminica se indican en la gráfica en donde las líneas atraviesan el eje de las abscisas. (Redibujado de Berry, 1975.)

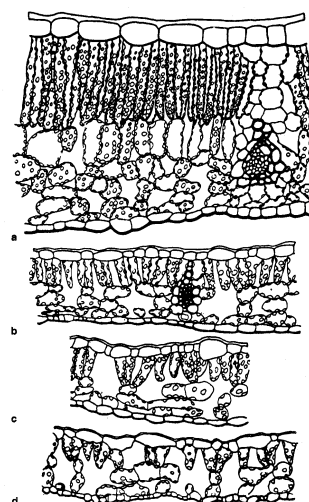


Figura 12-5 Secciones transversales de hojas de arce azucarero (*Acer saccharum*), árbol que tiene una tolerancia poco usual a la sombra, expuestas a diferentes intensidades durante su crecimiento. (a) Hoja de sol del lado meridional de un árbol aislado. Nótese la cutícula gruesa por encima de la epidermis superior y las largas células de parénquima en palizada. (b) Hoja de sombra del centro de la copa de un árbol aislado. (c, d) Hojas de sombra de la base de dos árboles de bosque. Todos los árboles crecieron en las cercanías de Minneapolis, estado norteamericano de Minnesota. (Tomado de Hanson, 1917.)

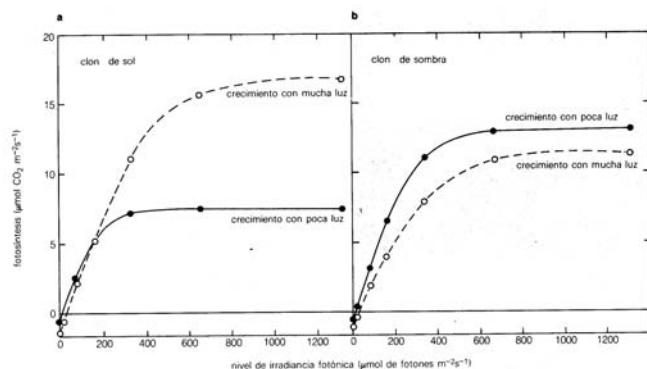


Figura 12-6 Diferencias entre clones de sol y clones de sombra de *Solidago virgaurea*, en la capacidad de adaptarse fotosintéticamente a niveles de irradiación elevados; las líneas sólidas representan las tasas después de crecer con niveles bajos de irradiación. (a) El clon de sol se adaptó a los niveles de luz elevados presentes durante el crecimiento; después necesitó más luz para saturar la fotosíntesis y fotosintetizó más rápido que plantas del mismo clon que crecieron con niveles de luz bajos. (b) El clon de sombra respondió de manera diferente; fotosintetizó con menor rapidez después de crecer con niveles elevados de luz que con niveles bajos. (De Björkman y Holmgren, 1963. Utilizado

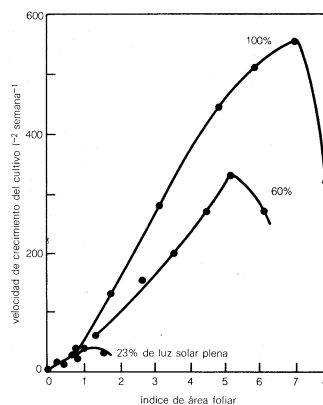


Figura 12-13 Crecimiento de comunidades de girasoles ($100 \text{ plantas m}^{-2}$) con diversos índices de área foliar (IAF), y los niveles de luz dados como porcentaje de luz solar plena. Con luz solar plena, el IAF óptimo es 7; con 60% de luz solar plena, el óptimo es de 5; con 23% de luz solar plena, es de sólo 1.5. (Tomado de Leopold y Kriedemann,

Efecto LAI

Efecto CO₂

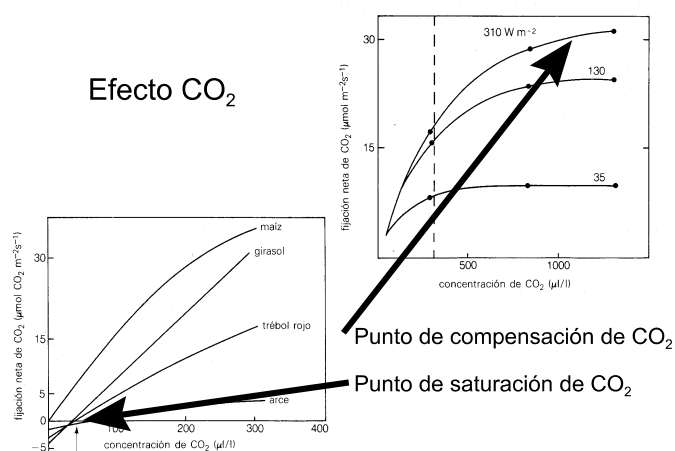


Figura 12-10 Influencia de concentraciones reducidas de CO_2 sobre la tasa fotosintética en plantas C-4 (maíz) y C-3. Utilizado

Efecto Temperatura

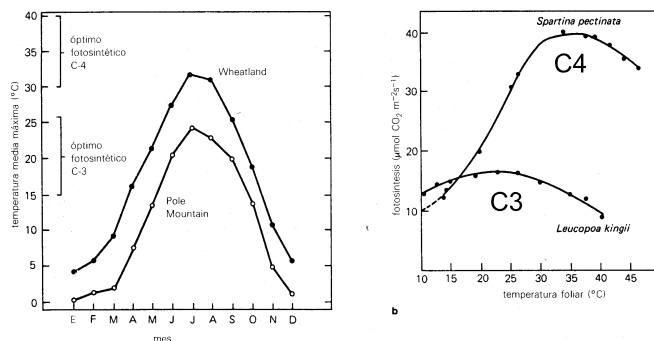


Tabla 12-4 Algunas características fotosintéticas de tres grandes grupos de plantas

Características	C-3	C-4	CAM
Anatomía de la hoja	Sin una vaina del haz bien definida para células fotosintéticas	Vaina del haz bien organizada, rica en organelos	Por lo común sin células en palizada, con grandes vacuolas en células del mesófilo
Enzima carboxilante	Rubisco	PEP carboxilada, después rubisco	Oscuridad: PEP carboxilasa Luz: sobre todo rubisco
Requerimiento energético teórico (CO_2 , ATP, NADPH)	1:3:2	1:5:2	1:6.5:2
Tasa de transpiración (H_2O / incremento en el peso seco)	450-950	250-350	18-125
Proporción de clorofilas a a b en la hoja	2.8 ± 0.4	3.9 ± 0.6	2.5-3.0
Se requiere NA^+ como micronutriento	No	Si	Si
Punto de compensación de CO_2 (μmol de CO_2 por mol)	30-70	0-10	0-5 en la oscuridad
¿La fotosíntesis se inhibe con O_2 al 21%?	Si	No	Si
¿Hay fotorrespiración detectable?	Si	Sólo en la vaina del haz	Detectable al caer la tarde
Temperatura óptima para la fotosíntesis	$15-25^\circ\text{C}$	$30-47^\circ\text{C}$	$\approx 35^\circ\text{C}$
Producción de materia seca (toneladas/hectárea/año)	22 ± 0.3	39 ± 17	Baja y muy variable
Máximo registrado ^a	34-39	50-54	

Barreras físicas a la difusión de CO_2

- Tamaño del estoma (variaciones en 100-150 ppm)
- Difusión a través de epidermis (muy baja)
- Pared celular y citoplasma (afectan movimiento de CO_2). Difusión en agua.

Fotosíntesis puede ser descrita usando la ley de Ohm

- $A = (c_a - c_i) * g_{(\text{CO}_2)}$
 - ▷ donde A= tasa de fotosíntesis,
 - ▷ c_a y c_i son la concentración de CO_2 en la atmosfera e intracelular, respectivamente,
 - ▷ $g_{(\text{CO}_2)}$ es el conductancia al CO_2 ($= g_{(\text{H}_2\text{O})}/1.6$).
- $E = (\text{DPV}) * g_{(\text{H}_2\text{O})}$
- Eficiencia en el Uso del Agua (EUA) = A / E

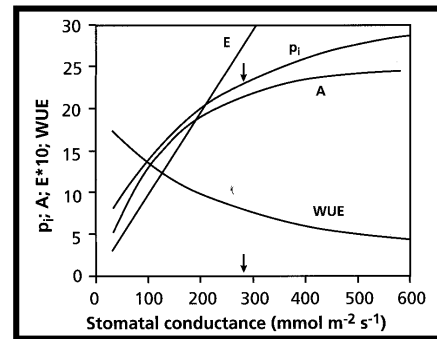


FIGURE 28. The effect of stomatal conductance (g_s) on the transpiration rate (E , $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), rate of CO_2 assimilation (A , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), intercellular CO_2 partial pressure (p_i , Pa), and photosynthetic water-use efficiency (WUE , $\text{mmol CO}_2 (\text{mol H}_2\text{O})^{-1}$). Calculations were made for a constant leaf temperature of 25°C and without any boundary layer resistance. The arrow indicates g_s at the colimation point of carboxylation and electron transport. For the calcula-

TABLE 8. The photosynthetic water-use efficiency of plants with different photosynthetic pathway and belong to different functional groups.

Functional type	Water-use efficiency (mmol mol^{-1})
CAM-plants	4-20
C_4 plants	4-12
Woody C_3 plants	2-11
Herbaceous C_3 plants	2-5
Hemiparasitic C_3 plants	0.3-2.5

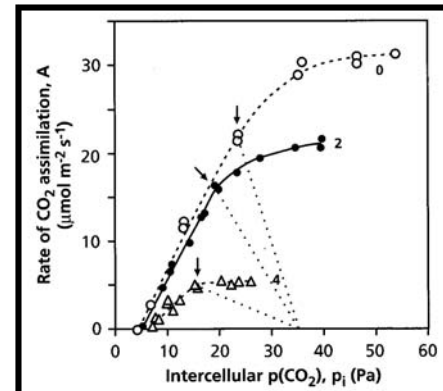
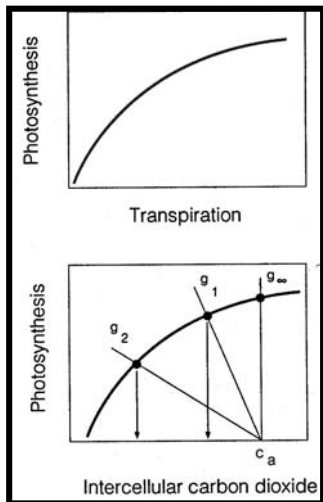
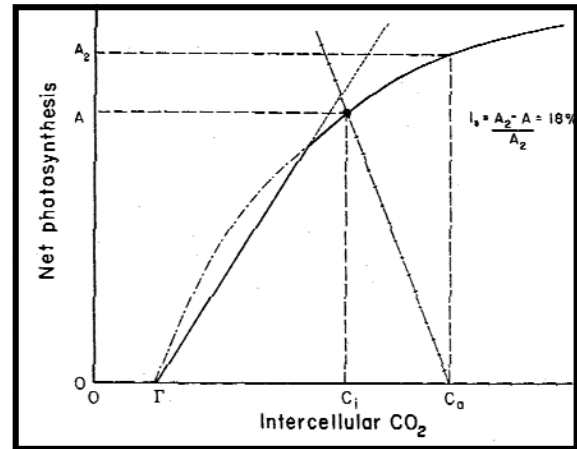


FIGURE 29. Photosynthesis (A) versus intercellular CO_2 (p_i) relationships for leaves of *Phaseolus vulgaris* (bean). Plants were grown in pots from which water was withheld for the indicated number of days. Arrows indicate p_i at ambient CO_2 . The broken lines indicate the supply function.

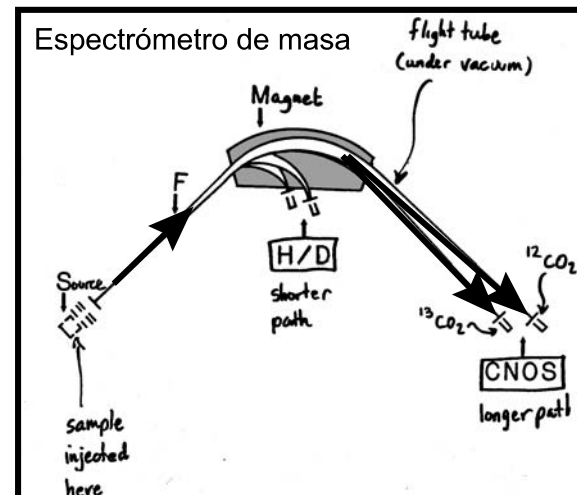


EUA



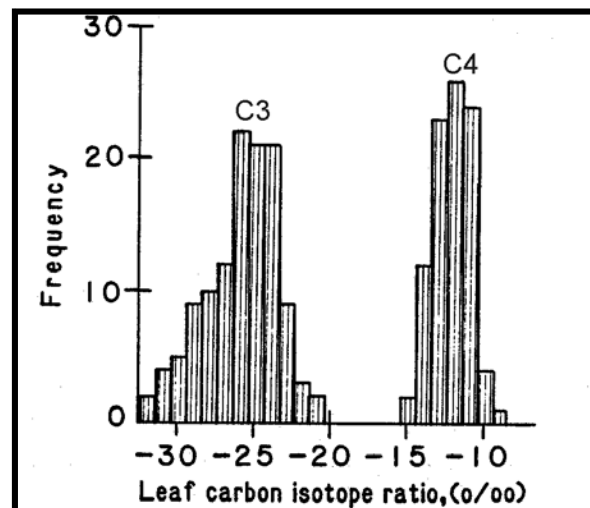
LIMITACION ESTOMATICA Y LA PROPORCION DE ISOTOPOS DE CARBONO

- $\delta^{13}\text{C}$ = la proporción de isótopos estables de carbono ^{13}C y ^{12}C (^{11}C y ^{14}C son radioactivos e inestables) relativo a un estándar.
- ^{13}C es cerca del 1,1% del carbono total y ^{12}C es cerca del 98,9%.
- $R = ^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$, se mide en un espectrómetro de masa
- $\delta^{13}\text{C} = ((R_{\text{muestra}}/R_{\text{estandar}}) - 1) \cdot 1000 (\text{‰})$, R_{estandar} es de una formación fósil (PDB = Pee Dee Belemnita)



Valores de $\delta^{13}\text{C}$

- valores biológicos de $\delta^{13}\text{C}$: entre -5‰ y -35‰
- $\delta^{13}\text{C}$ de plantas C3 = -21 a -35‰ (-27‰)
- $\delta^{13}\text{C}$ de plantas C4 = -12 a -15‰
- $\delta^{13}\text{C}$ de plantas CAM = -12 a -20‰
- $\delta^{13}\text{C}$ de aire = -8‰



Distribution of C₃ and C₄ Grasses in Kenya

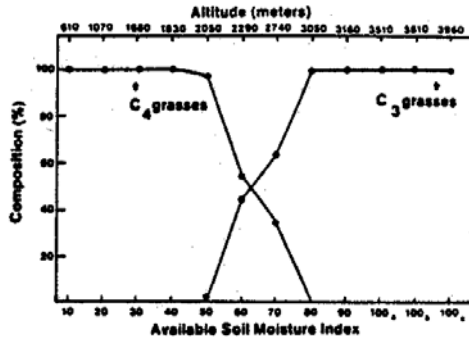
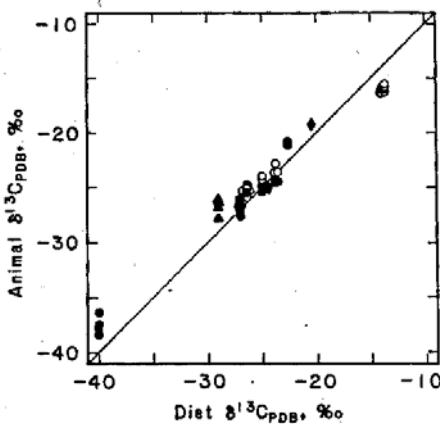
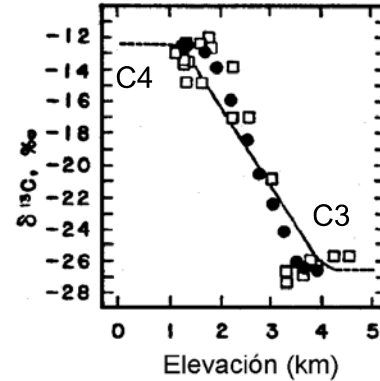


Fig. 4. Percentage of grass species which are C₄ or C₃ along the altitudinal transect

Pastizales en Kenia

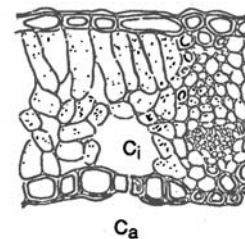


Eficiencia en el uso del agua (EUA = A/E)

- $A = (c_a - c_i) \cdot g / 1.6$, donde A= tasa de fotosíntesis, c_a y c_i son la concentración de CO₂ en la atmósfera e intracelular, respectivamente, y g es el conductancia al agua (= $1.6 g_{(CO_2)}$).
- $E = (e_i - e_a) \cdot g$, donde E= tasa de transpiración, e_i y e_a son la presión de vapor de agua en la hoja (cámara subestomática) y en la aire (DPV).
- $EUA = A/E = (c_a / 1,6 \text{ DPV}) \cdot (1 - (c_i/c_a))$

δ¹³C como estimación de la eficiencia en el uso del agua (EUA= A/E)

- $EUA = A/E = (c_a / 1,6 \text{ DPV}) \cdot (1 - (c_i/c_a))$
- $\Delta = a + ((b-a) \cdot (c_i/c_a))$, donde a es el fraccionamiento debido a la difusión en el aire (4,4‰), b es el fraccionamiento neto que ocurre durante la carboxilación (27‰)
- usualmente c_a y DPV son constante, por lo que la proporción de isotopos de carbono, que depende de c_i , es proporcional a A/E.



$$\Delta = a \frac{c_a - c_i}{c_a} + b \frac{c_i}{c_a} = a + (b - a) \frac{c_i}{c_a}$$

4.4 27

Relación entre Δ y $\delta^{13}\text{C}$

- $\Delta = (\delta^{13}\text{C}_a - \delta^{13}\text{C}_p) / (1 + \delta^{13}\text{C}_p)$
 - ▶ donde $\delta^{13}\text{C}_a$ y $\delta^{13}\text{C}_p$ corresponden a la proporción de isótopos estables de carbono del aire y planta, respectivamente.
- $\delta^{13}\text{C} = ((R_{\text{muestra}}/R_{\text{estandar}}) - 1) \cdot 1000 (\text{‰})$
 - ▶ $R = {}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}$, se mide en un espectrómetro de masa

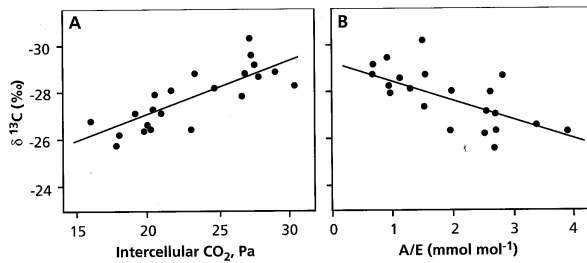
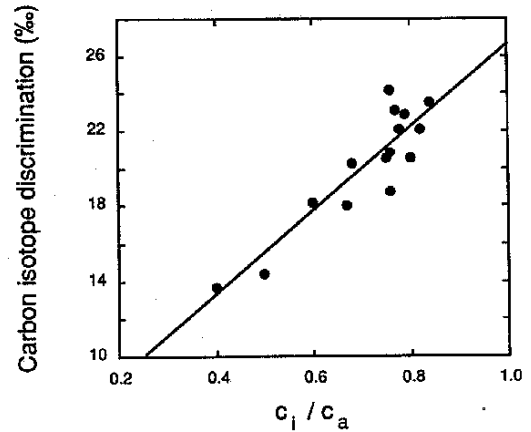


FIGURE 36. The relationship between carbon isotope composition ($\delta^{13}\text{C}$) and (A) average intercellular CO_2 concentration, and (B) daily photosynthetic water-use efficiency, assimilation/transpiration (A/E). The data points refer to mistletoes and host plants in central Australia (Reprinted with permission from Ehleringer et al. 1985). Copyright 1985 American Association for the Advancement of Science.

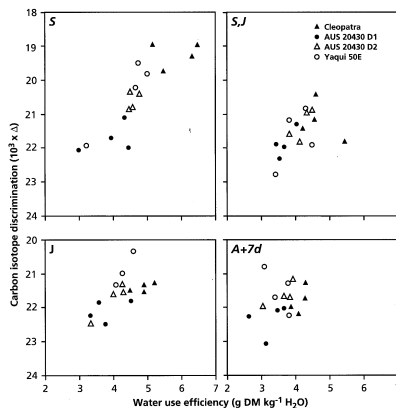
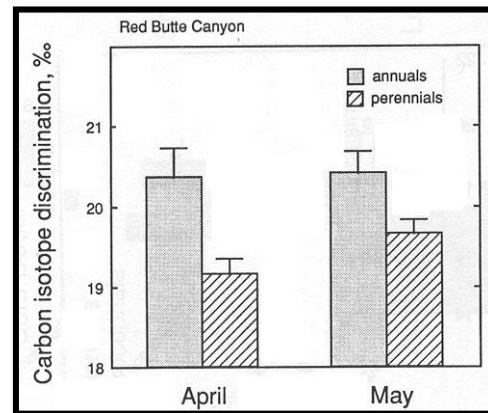


FIGURE 30. A comparison of the water-use efficiency (WUE) of four *Triticum aestivum* (wheat) cultivars, grown under different conditions. S, tubes watered to field capacity at sowing, and not watered again; S.J, same, except that tubes were watered to about one-half of field capacity at jointing; J, tubes were maintained at field capacity until plants were at the jointing stage; A + 7d, soil in tubes was maintained just below field capacity by replacing the water used each week, returned to field capacity at anthesis and no longer watered 7 days after anthesis. In this experiment, WUE was derived from the aboveground biomass produced and the cumulative water use during the production of that biomass, not from gas exchange experiments (cf. Sect. 6 in the chapter on plant water relations) (Farquhar & Richards 1984). Copyright CSIRO, Australia.

CAM - C3 facultativa

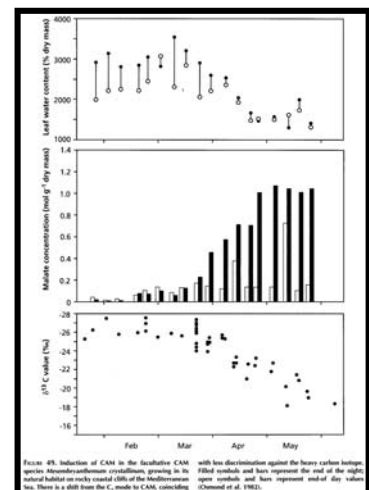


FIGURE 48. Induction of CAM in the facultative CAM species *Nicotiana glauca* (tobacco), growing in its native habitat. Filled symbols and bars represent the end of the night, open symbols and bars represent the end of the day values. There is a 4000 from the C, made to CAM, collecting (Reprinted from Ehleringer et al. 1985).

Leer

- Salisbury, F.B. y C.W. Ross (1992) Fisiología Vegetal. Grupo Editorial Iberoamérica, México. Capítulo 12.
- Pearcy RW, Ehleringer J, Mooney HA y Rundel PW (1991) Plant Physiological Ecology. Chapman and Hall. Cap.11, 12 y 13.
- Lambers H, Chapin III FS y Pons TL (1998) Plant Physiological Ecology. Springer, NY. Cap. 2A.