

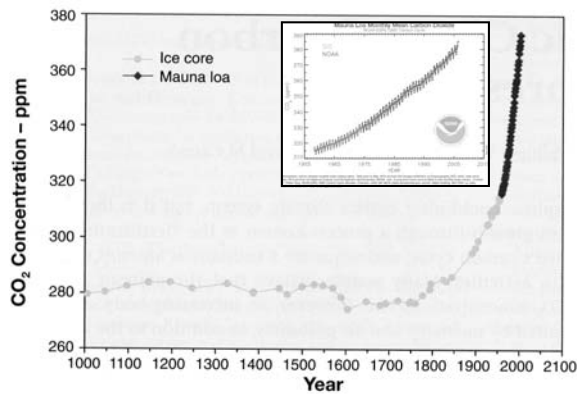
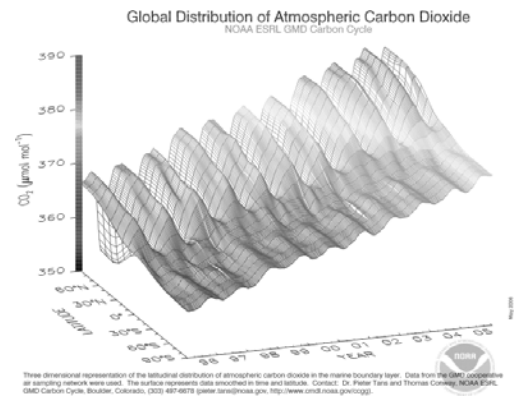
Fisiología Vegetal

Clase - 9

¿Preguntas de la clase anterior?

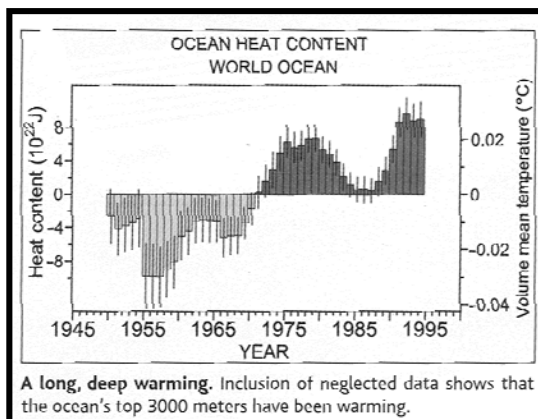
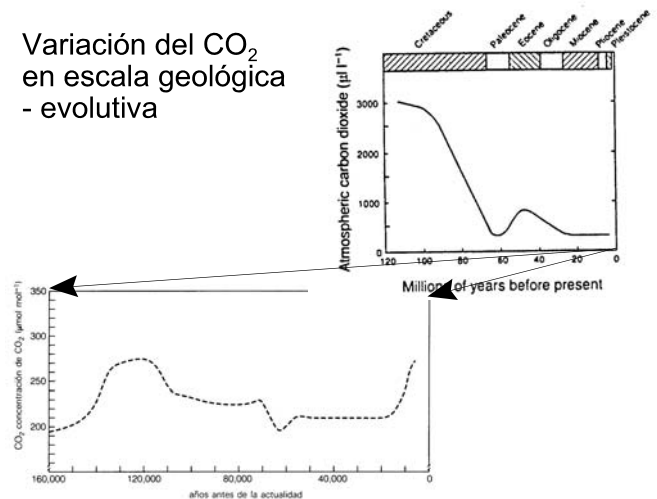
<http://www.biouls.cl>

CO₂ atmosférico versus latitud (1995-2005)



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)

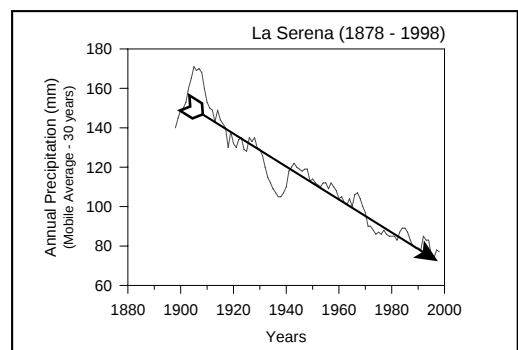
Variación del CO₂ en escala geológica - evolutiva



A long, deep warming. Inclusion of neglected data shows that the ocean's top 3000 meters have been warming.

Levitus et al. 2000

Annual Precipitation in La Serena (30°S)





Present Water Surplus (PP - ETP) Change

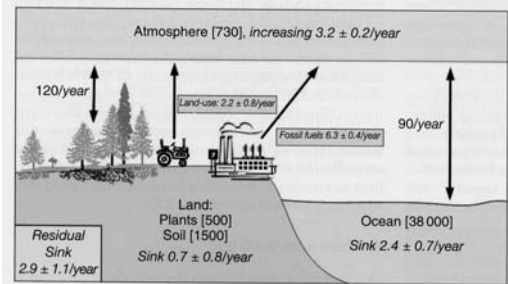


Figure 2. The global C cycle. The global C cycle is represented showing the C pools (in brackets), atmospheric exchanges (double-headed arrows), anthropogenic emissions (arrows), and sinks (in italics). All units are in Pg C (1 Pg = 10^{15} grams = one billion metric tons) and fluxes in Pg C per year. 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 of 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.)

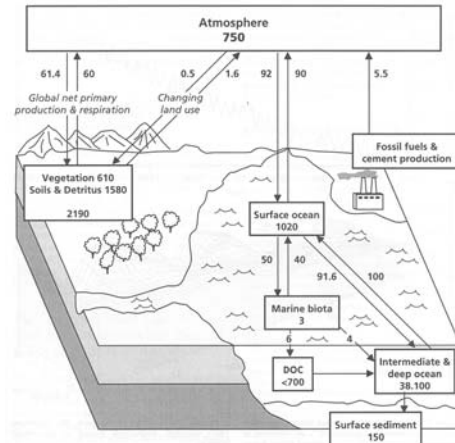
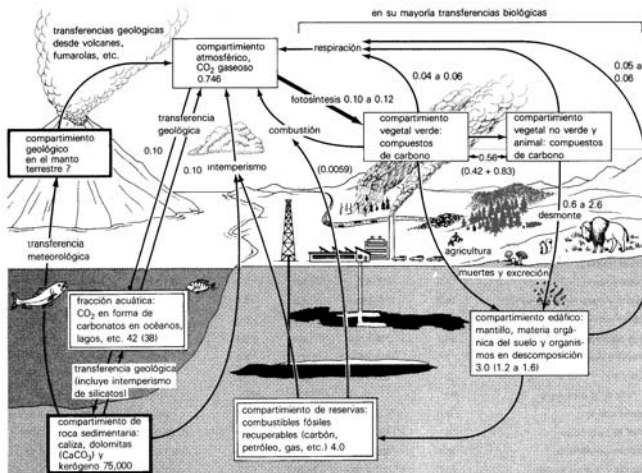


FIGURE 35. Global reservoirs and fluxes of carbon, expressed in 10^{15} g carbon per year. The atmosphere gains carbon from the burning of fossil fuel and loses carbon to the oceans. Carbon in plant biomass and soil carbon is lost through changes in land use, but may increase locally due to a "CO₂ fertilization 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*

Tipo de ecosistema	Área (10 ³ km ²)	Producción primaria neta por unidad de área (10 ³ ton/año)		Biomasa por unidad de área (kg/m ²)		Biomasa mundial (10 ¹² ton)
		Intervalo normal	Media	Intervalo normal	Media	
Bosque tropical lluvioso	17.0	1 000-3 500	2 200	37.4	45	765
Bosque tropical estacional	7.5	1 000-2 500	1 600	12.0	35	260
Bosque templado perenne	5.0	800-2 500	1 300	6.5	200	175
Bosque templado deciduo	7.0	800-2 500	1 200	8.4	30	210
Bosque boreal	12.0	400-2 000	800	9.6	20	240
Región boscosa y arbustiva	8.5	250-1 200	700	6.0	6	90
Sabana	15.0	200-2 000	900	13.5	4	60
Pastizal templado	9.0	200-1 500	600	5.4	1.6	14
Tundra y alpine	8.0	10-400	140	1.1	0.6	5
Desierto y matorral semidesértico	18.0	10-250	90	1.6	0.7	13
Desierto extremo, roca, arena y hielo	24.0	0-10	3	0.07	0.02	0.5
Tierra cultivada	14.0	100-3 500	650	9.1	1	14
Pantano y marisma	2.0	800-3 500	2 000	4.0	15	30
Lago y río	2.0	100-1 500	250	0.5	0.02	0.05
Total en el continente	149	-	773	119 ^a	12.3	1 480 ^a
Océano abierto	332.0	2-400	125	41.5	0.003	1.0
Zonas de surgencias	0.4	400-1 000	500	0.2	0.005-0.1	0.02
Plataforma continental	26.6	200-600	360	9.6	0.001-0.04	0.01
Arrecifes y mantos algales	0.6	500-4 000	2 500	1.6	0.04-4	2
Estuarios	1.4	200-3 500	1 500	2.1	0.01-6	1
Total en el mar	361	-	152	55.0	0.01	3.9
Gran total	510	-	333	170 ^a	3.6	1 940 ^a

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	<i>Agave americana</i> (agave)	0.6-2.4
Árboles y arbustos perennes tropicales, subtropicales y mediterráneos; coníferas perennes de zonas templadas	<i>Pinus sylvestris</i> (pino escocés)	3-9
Árboles y arbustos deciduos de zonas templadas	<i>Fagus sylvatica</i> (haya europea)	3-12
Plantas C-3 cultivadas y hierbas de zonas templadas	<i>Glycine max</i> (soya)	10-20
Doce plantas alpinas herbáceas (Alpes austríacos, 2 600 m snm)	<i>Ligusticum mutellina</i> y otras	10-24
Pastos tropicales, dicotiledóneas y juncias con la ruta C-4	<i>Zea mays</i> (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.

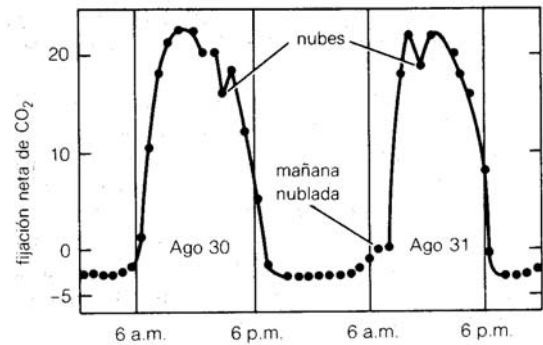


Figura 12-3 Fotosíntesis en un campo de alfalfa, graficada para un periodo de dos días, a fines del verano. Puede apreciarse el efecto de los periodos de sombra a causa de las nubes. Los valores negativos de fijación de CO₂ durante las horas de oscuridad indican las tasas respiratorias.

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.

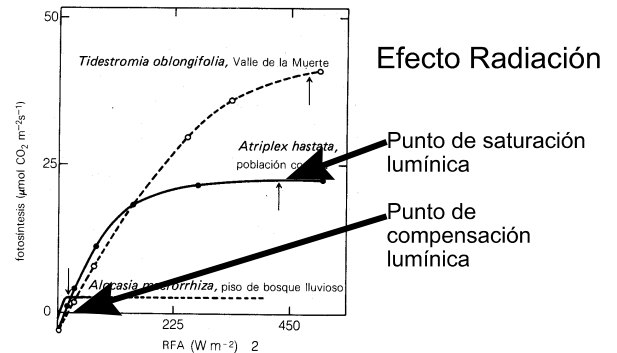


Figura 12-4 Influencia de la luz sobre las tasas fotosintéticas en hojas individuales, aún unidas al resto de la planta, de tres especies nativas de hábitats diferentes. Las irradiancias máximas a las que suelen estar expuestas las plantas (excepto por los manchones de sol que irradian a *Allocasia*)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

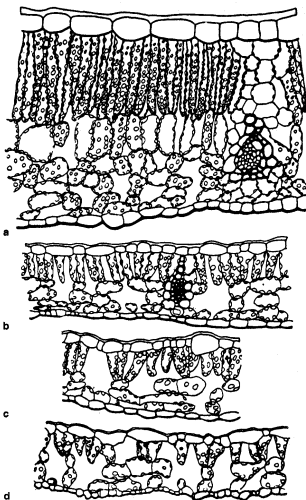


Figura 12-5 Secciones transversales de hojas de arce azucarero (*Acer saccharum*), árbol que tiene una tolerancia poco usual a la sombra, expuestas a diferentes intensidades durante su crecimiento. (a) Hoja de sol del lado meridional de un árbol aislado. Nótese la cutícula gruesa por encima de la epidermis 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.)

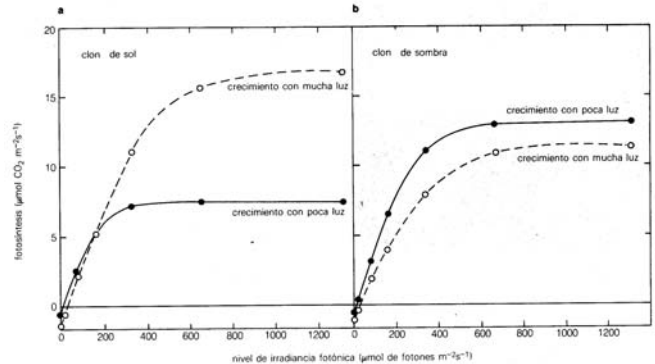


Figura 12-6 Diferencias entre clones de sol y clones de sombra de *Solidago virgaurea*, en la capacidad de adaptarse fotosintéticamente a niveles de irradiación elevados; las líneas sólidas representan las tasas después de crecer con niveles bajos de irradiación. (a) El clono de sol se adaptó a los niveles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

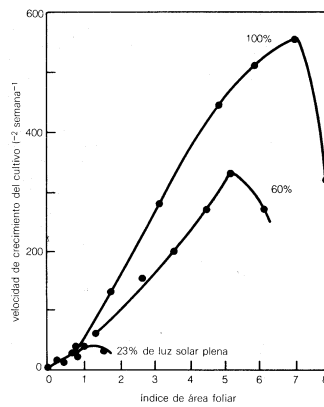


Figura 12-13 Crecimiento de comunidades de girasoles (100 plantas m^{-2}) con diversos índices de área foliar (IAF), y los niveles de luz dados como porcentaje de luz solar plena. Con luz solar plena, el IAF óptimo es 7; con 60% de luz solar plena, el óptimo es de 5; con 23% de luz solar plena, es de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

Efecto LAI

Efecto CO₂

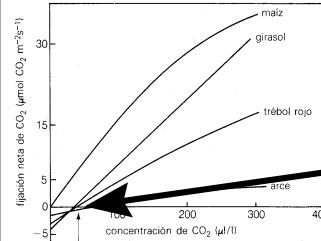
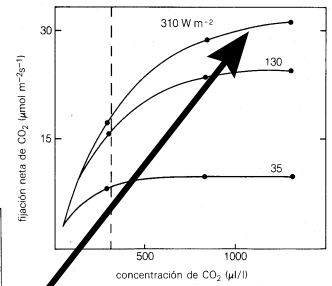


Figura 12-10 Influencia de concentraciones reducidas de CO₂ sobre la tasa fotosintética en plantas C-4 (maíz) y C-3.



Punto de compensación de CO₂

Punto de saturación de CO₂

Efecto Temperatura

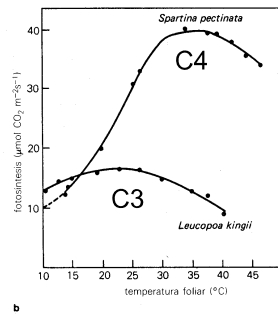
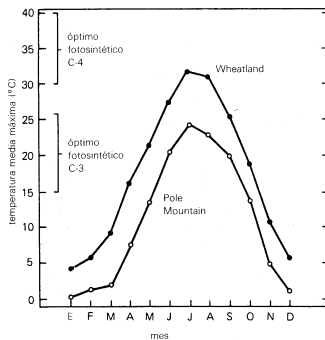


Tabla 12-4 Algunas características fotosintéticas de tres grandes grupos de plantas

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 ₂ O/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 ≈ 35°C
Temperatura óptima para la fotosíntesis	15-25°C	30-47°C	≈ 35°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 CO₂

- Tamaño del estoma (variaciones en 100-150 ppm)
- Difusión a través de epidermis (muy baja)
- Pared celular y citoplasma (afectan movimiento de CO₂). Difusión en agua.

Fotosíntesis puede ser descrita usando la ley de Ohm

- $A = (c_a - c_i) * g_{(CO_2)}$
 - ▷ donde A= tasa de fotosíntesis,
 - ▷ c_a y c_i son la concentración de CO₂ en la atmosfera e intracelular, respectivamente,
 - ▷ $g_{(CO_2)}$ es el conductancia al CO₂ ($= g_{(H_2O)}/1.6$).
- $E = (DPV) * g_{(H_2O)}$
- Eficiencia en el Uso del Agua (EUA) = A / E

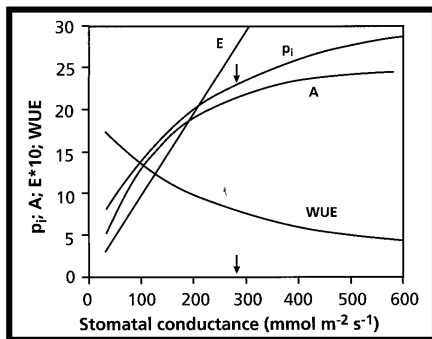


FIGURE 28. The effect of stomatal conductance (g_s) on the transpiration rate (E , $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), rate of CO_2 assimilation (A , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), intercellular CO_2 partial pressure (p_i , Pa), and photosynthetic water-use efficiency (WUE , $\text{mmol CO}_2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

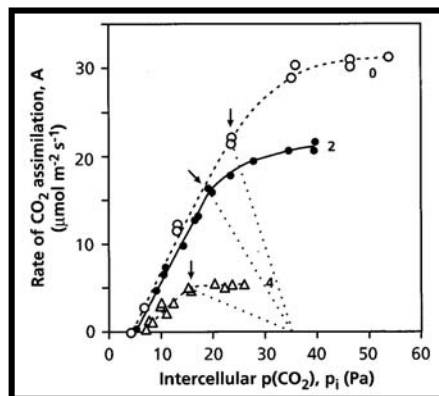
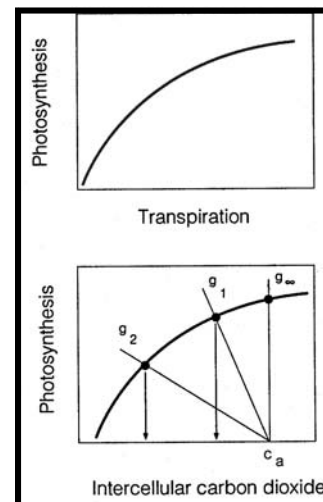
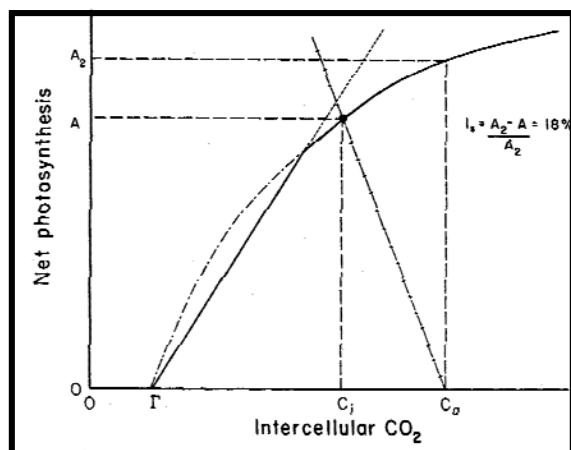


FIGURE 29. Photosynthesis (A) versus intercellular CO_2 (p_i) relationships for leaves of *Phaseolus vulgaris* (bean). Plants were grown in pots from which water was withheld for the indicated number of days. Arrows indicate p_i at ambient CO_2 . The broken lines indicate the supply function.



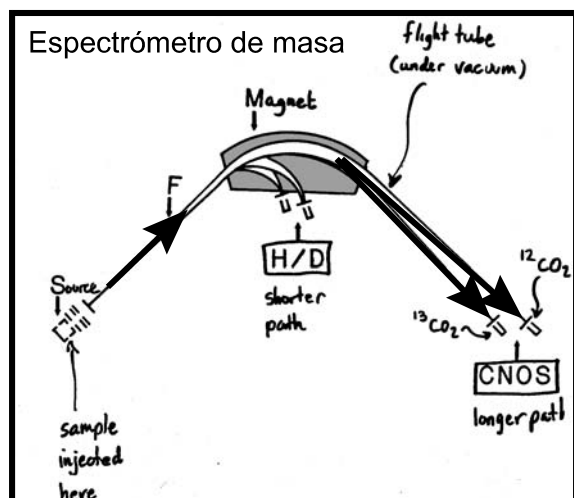
EUA



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)

Espectrómetro de masa



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‰

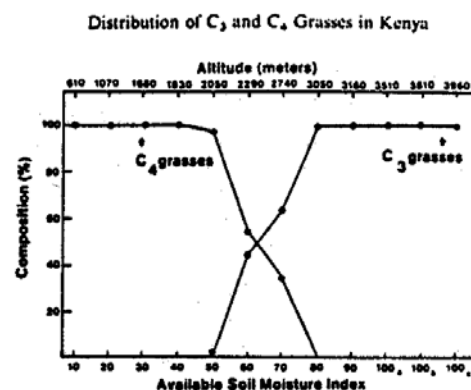
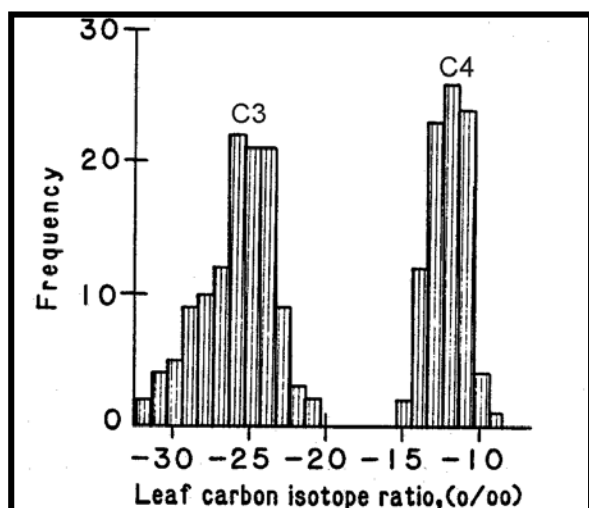
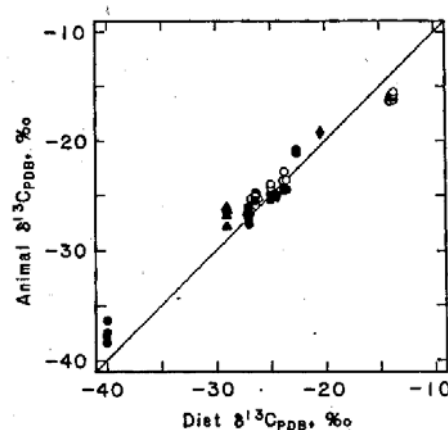
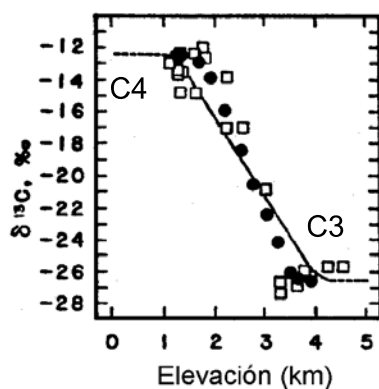


Fig. 4. Percentage of grass species which are C₄ or C₃ along the altitudinal transect

Pastizales en Kenia

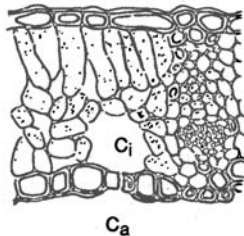


Eficiencia en el uso del agua (EUA = A/E)

- $A = (c_a - c_i) * g / 1.6$, donde A= tasa de fotosíntesis, c_a y c_i son la concentración de CO_2 en la atmosfera e intracelular, respectivamente, y g es el conductancia al agua (= $1.6 g_{(CO_2)}$).
- $E = (e_i - e_a) * g$, 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).
- $EUA = A/E = (c_a / 1,6 DPV)) * (1 - (c_i/c_a))$

$\delta^{13}C$ como estimación de la eficiencia en el uso del agua (EUA= A/E)

- $EUA = A/E = (c_a / 1,6 DPV)) * (1 - (c_i/c_a))$
- $\Delta = a + ((b-a) * (c_i/c_a))$, 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 isótopos de carbono, que depende de c_i , es proporcional a A/E.



$$\Delta = \underbrace{a}_{4.4} \frac{c_a - c_i}{c_a} + \underbrace{b}_{27} \frac{c_i}{c_a} = a + (b - a) \frac{c_i}{c_a}$$

Relación entre Δ y $\delta^{13}C$

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

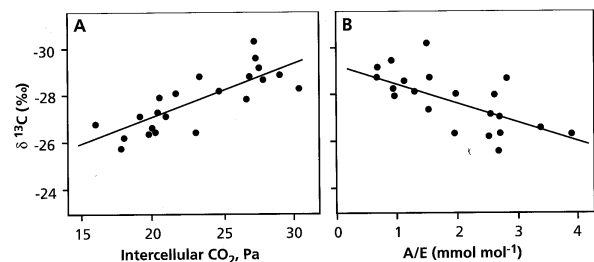
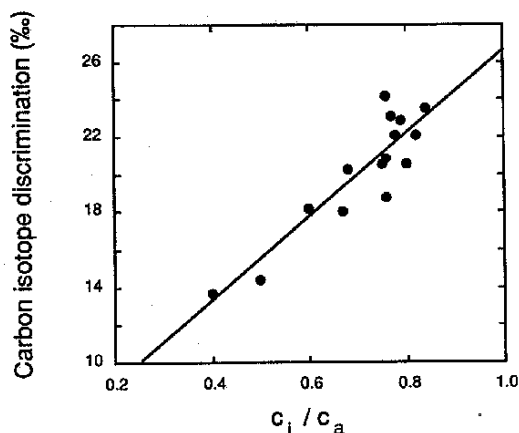


FIGURE 36. The relationship between carbon isotope composition ($\delta^{13}C$) and (A) average intercellular CO_2 concentration, and (B) daily photosynthetic water-use efficiency, assimilation/transpiration (A/E). The data points refer to mistletoes and host plants in central Australia (Reprinted with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

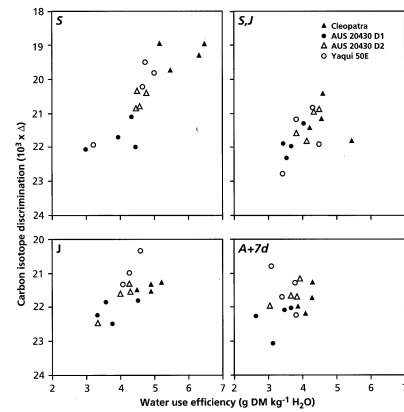
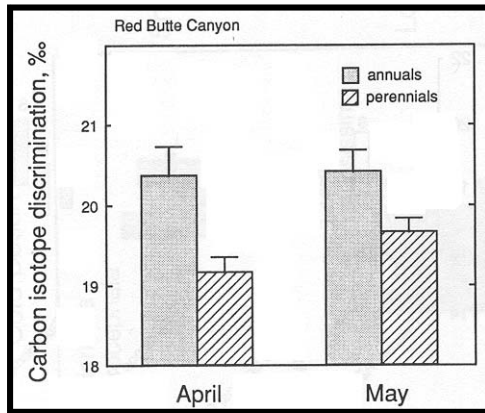


FIGURE 30. A comparison of the water-use efficiency (WUE) of four *Triticum aestivum* (wheat) cultivars, grown under different conditions. S, tubes watered to field capacity at sowing, and not watered again; S.J, same, except that tubes were watered to about one-half of field capacity at jointing; J, 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

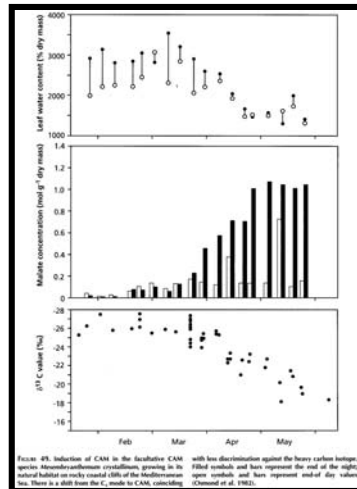


FIGURE 38. Induction of CAM in the facultative CAM species *Adansonia baobab* over time. Filled symbols and bars represent the soil of the right, open symbols and bars represent soil of the left. There is a 4.6‰ shift from the C₃ mode to CAM, coinciding with low discrimination against the heavy carbon isotope.

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.