

A FONDO

La gran chapuza

Ignacio Martínez Mendizábal

Departamento de Geología (Área de Paleontología). Edificio de Ciencias, Universidad de Alcalá, E-28.871. Alcalá de Henares.

Uno de los argumentos más importantes esgrimidos por Darwin para probar la realidad del hecho evolutivo, frente a la idea de la creación directa, es la presencia de imperfecciones en los seres vivos. Quizá la más notable de todas esas imperfecciones se encuentre anidada en el seno de uno de los procesos más importantes de la materia viva, la fotosíntesis, y en el funcionamiento de la enzima más abundante de la Naturaleza: la ribulosa 1,5 difosfato carboxilasa-oxigenasa, generalmente abreviada como Rubisco.

La existencia de dos tipos principales de angiospermas, diferenciables por el modo de captar el CO₂ atmosférico durante ¿la fase oscura? de la fotosíntesis y denominadas plantas C₃ y C₄, se debe a la incapacidad de la selección natural de perfeccionar el funcionamiento de la Rubisco. Como resultado de diferente manera de fijar el CO₂, las plantas C₃ y C₄ presentan proporciones ligeramente distintas de los dos isótopos estables del carbono el ¹²C y el ¹³C, lo que habilita a los paleontólogos a determinar cuál de los dos tipos de planta apareció primero en la historia de la vida.

La *¿fase oscura?* de la fotosíntesis no solo consiste en la fijación del dióxido de carbono para formar moléculas orgánicas, sino que también incluye la del nitrógeno (en forma de amoníaco) y la del azufre (a través del sulfuro de hidrógeno), elementos indispensables en la síntesis de aminoácidos. Las plantas son capaces de emplear los productos de la fase luminosa de la fotosíntesis (ATP y NADPH) para producir amoníaco y sulfuro de hidrógeno a partir de dos sales presentes en el suelo y el agua: **los sulfatos** y los nitratos (que por eso son, junto con los fosfatos **y el potasio**, los productos que empleamos como fertilizantes en macetas, jardines y campos de labor).

El conjunto de reacciones químicas (más de una docena) que componen el proceso de síntesis de moléculas de glucosa a partir del dióxido de carbono es conocido como Ciclo de Calvin¹, en honor de su descubridor, y Premio Nobel de Química, Melvin Calvin (1911-1997). Los ingredientes principales de dicho ciclo son

¹ En realidad, el Ciclo de Calvin produce moléculas de *gliceraldehído 3 fosfato* (de tres carbonos cada una), que pueden usarse como punto de partida para la síntesis, tanto de glucosa, como de otras biomoléculas como los lípidos y los aminoácidos.

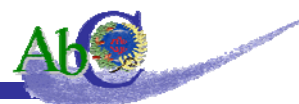


(además del dióxido de carbono): un glúcido de cinco átomos de carbono (cuyo nombre es *1-5 ribulosa difosfato*); moléculas de ATP, que aportan la energía requerida en el proceso; y moléculas de NADPH, que serán las encargadas de reducir a los carbonos procedentes del dióxido de carbono (cediéndole sus hidrógenos). Por cada molécula de glucosa formada se requieren seis moléculas de dióxido de carbono, dieciocho de ATP y doce de NADPH. La planta es capaz de generar las moléculas de ATP y de NADPH en la fase luminosa de la fotosíntesis.

La etapa decisiva en el Ciclo de Calvin es aquella en la que el dióxido de carbono es atrapado y pasa a formar parte de una molécula orgánica. Para que esta reacción tenga lugar es preciso el concurso de una de las más extraordinarias enzimas presentes en el conjunto de los seres vivos y conocida por la abreviatura *Rubisco* (aunque su nombre completo es: *ribulosa 1,5 difosfato carboxilasa-oxigenasa*). Ésta es una enzima polifacética que presenta afinidad química tanto por el dióxido de carbono como por el oxígeno, lo que hace que sea capaz de catalizar dos reacciones de consecuencias opuestas para la planta. La primera de ellas (a la que se refiere el término de carboxilasa) consiste en incorporar el dióxido de carbono a una molécula orgánica e iniciar el proceso de síntesis de la glucosa. La otra reacción que esta enzima puede catalizar (a la que se refiere el nombre de oxigenasa) consiste en la captación de una molécula de oxígeno (en vez de una de dióxido de carbono).

El resultado de esta segunda acción es desastroso para la planta y da lugar a un proceso conocido como *fotorrespiración*, en el transcurso del cual la planta absorbe oxígeno y libera dióxido de carbono. En el transcurso de la fotorrespiración, la célula consume parte del ATP y de los hidrógenos que tanto le había costado conseguir en la fase luminosa sin que haya síntesis de materia orgánica. Este fenómeno, desencadenado por la acción oxigenasa de la Rubisco, constituye un auténtico cortocircuito en el Ciclo de Calvin y una malversación de los recursos obtenidos durante la fase luminosa: la fotorrespiración disminuye la eficacia de la fotosíntesis entre un treinta y un cincuenta por ciento. ¿Cuál es la explicación de este desaguisado?

Durante mucho tiempo esta pregunta ha resultado un auténtico enigma para los bioquímicos. La explicación puede encontrarse en el proceso evolutivo seguido por los organismos fotosintetizadores. La Rubisco fue promovida por la selección natural en una época en la que aún no había apenas oxígeno libre en la atmósfera del planeta, por lo que su afinidad por ese elemento y, por tanto, su perniciosa acción como oxigenasa, pasó desapercibida. Cuando, cientos de millones de años después, los niveles de oxígeno fueron lo suficientemente elevados como para interferir en la acción carboxilasa de la Rubisco, y ésta mostró su auténtica faz, ya



era demasiado tarde para dar marcha atrás. El entramado de reacciones químicas de la fotosíntesis era ya tan complejo y sutil que no fue posible la alteración sustancial de una de sus piezas capitales. Aparentemente, el mejorar el funcionamiento de la Rubisco ha resultado un hueso demasiado duro de roer para la selección natural, que no ha encontrado ninguna variante de esta enzima que mejore sus prestaciones como carboxilasa sin alterar el funcionamiento general de la fotosíntesis.

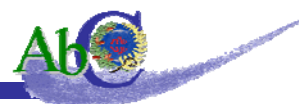
Pero aunque la selección natural no ha podido mejorar la acción carboxilasa de la Rubisco, eso no quiere decir que no haya encontrado alguna solución alternativa, a través de un mecanismo que impulsa activamente el dióxido de carbono del aire hacia los tejidos internos de la planta. La acción de esta auténtica bomba química determina un notable incremento de los niveles de dióxido de carbono en las células que realizan la fotosíntesis, potenciando la actividad carboxilasa de la Rubisco y atenuando mucho su acción oxigenasa, lo que mantiene en niveles muy bajos a la fotorrespiración.

A este mecanismo se le conoce como Ciclo de Hatch-Slack (por los dos científicos que detallaron el proceso, Marshal Hatch y Rodger Slack) y lo emplean un conjunto reducido de plantas (que suman algo menos del 1 por ciento del total de especies) conocidas como plantas C_4 . Estas plantas son tropicales o subtropicales, e incluyen algunas especies de tanta importancia económica como la caña de azúcar, el maíz y el sorgo.

Las plantas “corrientes”, es decir, las que no cuentan con este dispositivo químico, fijan el dióxido de carbono en la primera reacción del Ciclo de Calvin a través de una molécula orgánica de tres átomos de carbono, por lo que a este tipo de plantas se las conoce genéricamente como plantas C_3 . Por su parte, las plantas C_4 captan el dióxido de carbono a través de una molécula de cuatro carbonos, en una reacción catalizada por una enzima que muestra mucha más afinidad por el dióxido de carbono que la “torpe” Rubisco. Veamos cómo lo hacen.

En el interior de las hojas de las plantas C_3 todas las células fotosintetizadoras son iguales. Cuando los poros de las hojas (los *estomas*) están abiertos, el aire atmosférico difunde hacia el interior de la hoja a través de estas aberturas. Así, la concentración del dióxido de carbono en los tejidos de las hojas es la misma que hay en el aire. Las células fotosintetizadoras captan entonces el dióxido de carbono a través de las moléculas de tres carbonos.

Esta situación es distinta en las plantas C_4 , cuyas células fotosintetizadoras están organizadas en dos tipos de tejidos, uno de los cuales envuelve al otro. El tejido más externo (o *mesófilo*) está dotado del dispositivo químico del Ciclo de Hatch-Slack, mientras que las células del tejido situado en el interior (*células de la*

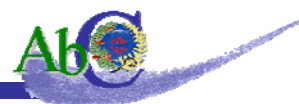


vaina vascular) carecen de él. Cuando los estomas se abren, el aire se pone en contacto con las células del mesófilo, que captan activamente el dióxido de carbono formando moléculas de cuatro carbonos. Éstas son exportadas a las células de la vaina vascular en donde se escinden en dióxido de carbono y una molécula de tres átomos de carbono, que vuelve a las células del mesófilo para comenzar un nuevo Ciclo de Hatch-Slack. Como resultado, las células de la vaina vascular se ven “inundadas” del dióxido de carbono captado por las células del mesófilo, lo que potencia la acción carboxilasa de la Rubisco y reduce considerablemente la fotorrespiración.

Sin embargo, esta solución no es tan buena como podría parecer a simple vista. El Ciclo de Hatch-Slack no le sale gratis a la planta, sino que consume energía en forma de ATP. Concretamente, las plantas de tipo C_4 requieren treinta unidades de ATP para sintetizar una molécula de glucosa, mientras que las de tipo C_3 solo necesitan 18 moléculas de ATP. O sea, que cada molécula de glucosa les cuesta a las plantas C_4 casi un setenta por ciento más cara que a las plantas C_3 ¡Casi es peor el remedio que la enfermedad!

En realidad, el mecanismo de fijación del dióxido de carbono de las plantas C_4 solo es más eficaz que el de las plantas C_3 en determinadas condiciones. Una de ellas es en ambientes con niveles muy bajos de dióxido de carbono, en los que la Rubisco desvía la mayor parte de los recursos de la planta hacia la fotorrespiración, llegando a bloquear el Ciclo de Calvin. Pero como la concentración de dicho gas es equivalente en toda la atmósfera del planeta, no parece que este factor determine la existencia de unos lugares más propicios que otros para las plantas de tipo C_4 . Sin embargo, lo cierto es que este tipo de plantas, como ya hemos indicado, proliferan en las zonas tropicales y subtropicales. ¿Cuál es la explicación?

Dos son las claves del éxito de las plantas C_4 en las regiones cálidas de nuestro mundo. En primer lugar, a medida que asciende la temperatura, aumenta la afinidad de la Rubisco por el oxígeno, potenciándose su acción oxigenasa e incrementándose la tasa de fotorrespiración. De este modo, en las zonas cálidas el mayor coste (en ATP) que arrostran las plantas C_4 en la síntesis de su materia orgánica, se ve ampliamente compensado por las elevadas pérdidas que sufren sus competidoras de tipo C_3 debido al aumento de la fotorrespiración. En consecuencia, en esos ambientes las plantas de tipo C_4 crecen más y más deprisa. Por el contrario, en las regiones templadas o frías la fotorrespiración se mantiene en niveles más bajos debido a que disminuye la afinidad de la Rubisco por el oxígeno, lo que determina que el mecanismo de las plantas de tipo C_3 sea más eficiente y que no haya en dichas regiones plantas C_4 (salvo contadísimas excepciones).

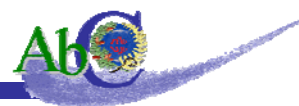


El otro factor ambiental que puede favorecer a las plantas de tipo C_4 , frente a las C_3 , es la humedad ambiental. O mejor dicho, la falta de humedad ambiental. Una de las principales causas por la que las plantas pierden agua de sus tejidos es la necesidad de mantener abiertos los estomas para captar el dióxido de carbono del aire. Mientras estas “escotillas” están abiertas, el agua se escapa a su través hacia el seco aire externo. No es de extrañar, por tanto, que en ambientes muy áridos sea de capital importancia para las plantas la capacidad de reducir al máximo el tiempo de apertura de sus estomas. Las plantas C_4 , con su mecanismo de bombeo de dióxido de carbono, pueden minimizar el tiempo en que sus estomas deben estar abiertos, pero esto es algo que queda fuera del alcance de las plantas C_3 , que necesitan mantenerlos abiertos durante mucho tiempo para que el dióxido de carbono difunda pasivamente hacia sus tejidos.

Existe otro tipo de plantas, denominadas plantas CAM (iniciales, en inglés, de la expresión *Metabolismo Ácido de las Crasuláceas*, por haberse encontrado en este tipo de plantas en primer lugar), que bombean también activamente el dióxido de carbono mediante un mecanismo químico muy similar al de las plantas C_4 . Las plantas CAM están adaptadas a ambientes áridos y su particularidad reside en que solo abren sus estomas durante la noche. Esto es posible porque en las horas nocturnas son capaces de incorporar activamente (a través de la misma molécula de cuatro carbonos que las plantas C_4) el suficiente dióxido de carbono para sintetizar su materia orgánica. El dióxido de carbono es liberado durante las horas de luz e incorporado al Ciclo de Calvin. De este modo, las plantas CAM no necesitan abrir sus estomas durante las tórridas horas del día y minimizan las pérdidas de agua.

Existe un aspecto del funcionamiento al nivel molecular de las plantas C_3 y C_4 (y también las plantas CAM) que es especialmente interesante. Se trata del diferente trato que unas y otras dan a los distintos isótopos del carbono. Ya hemos comentado que existen dos isótopos estables del carbono, el ^{13}C (o isótopo pesado) y el ^{12}C (o isótopo ligero). Pues bien, debido a la acción de la Rubisco, las plantas C_3 muestran mayor afinidad por el isótopo ligero, de manera que producen materia orgánica ligeramente enriquecida en este isótopo, respecto de la proporción entre ambos isótopos que se encuentra en la atmósfera.

Como ya hemos visto, en las plantas C_4 (y en las CAM) la enzima responsable, en primer lugar, de la captación del dióxido de carbono no es la Rubisco, sino otra enzima, que no es tan exquisita a la hora de captar el dióxido de carbono y apenas distingue entre uno u otro isótopo. Como resultado, las plantas C_4 (y las CAM) apenas enriquecen su materia orgánica de isótopo ligero. Este hecho resulta utilísimo porque ha permitido establecer, estudiando las



proporciones entre ambos isótopos en los correspondientes fósiles, que las plantas de tipo C_4 aparecieron más tarde que las de tipo C_3 en la historia de la vida. Del mismo modo, estudiando la composición química de sus fósiles, es posible determinar si los animales vegetarianos del pasado consumieron preferentemente plantas de tipo C_4 (o CAM) o C_3 , lo que resulta de gran interés para establecer el tipo de medio en el que vivieron.

El hecho de que existan diferentes tipos de plantas que crecen mejor en unos u otros ambientes se debe, recordémoslo, a que la selección natural no ha conseguido ni mejorar el funcionamiento de la enzima Rubisco, ni encontrar una alternativa que resulte más eficaz en todas las situaciones. Estos “fallos” en la acción de la selección natural nos muestran su verdadera naturaleza. Existe la idea, muy extendida, de que la selección natural es omnipotente, que basta con darle el tiempo suficiente para que resuelva todos los problemas de los seres vivos y optimice todas las soluciones. Sin embargo, la selección natural no puede cambiarlo ni mejorarlo todo. Sencillamente, adapta, de la mejor manera posible, las características de los seres vivos a sus entornos inmediatos, actuando, no como un ingeniero todopoderoso, sino, más bien, como un mecánico bastante chapucero. Pero es en esas “imperfecciones” dónde encontramos la huella de su acción y la mejor prueba de su existencia.