

## Impacto del cambio climático sobre la fotosíntesis, fotorrespiración y respiración de plantas C3

### Impact of climate change on photosynthesis, photorespiration and respiration of plants

Ma. Isabel Reyes-Santamaría<sup>a</sup>, Donovan Toledo-Cabrera<sup>a</sup>, Amaury Isáí López-Santiago<sup>a</sup>, Jaime Pacheco-Trejo<sup>a</sup>, Alfredo Madariaga-Navarrete<sup>a</sup>, Mariana Saucedo-García<sup>a\*</sup>

---

#### Abstract:

Climate change is one of the major challenges of our time by its negative impact on living organisms and on the environment. Food security could be highly threatened by reducing crop yields and damaging the ecosystems. To ensure the food availability around the world and access of healthier foods, it is necessary to understand climate change impact on plant development and how can it prevent. In this review, we discuss the effects of climate change on plant carbon metabolism. Given that, plants are autotrophs, they use an inorganic source of carbon (CO<sub>2</sub>) taken out of the atmosphere to manufacture their own food. Although some studies have shown the increase in growth and yield of some plant species caused by high levels of CO<sub>2</sub> in the atmosphere, there are other variables associated with climate change that could have a negative influence in the plant growth, such as high temperatures and drought.

#### Keywords:

Climate change, photosynthesis, photorespiration, carbon dioxide, heat stress, drought

---

#### Resumen:

El cambio climático es uno de los mayores retos de nuestros tiempos debido a sus efectos en cualquier forma de vida y en nuestro planeta. La seguridad alimentaria podría verse potencialmente amenazada por él al alterar el rendimiento de los cultivos y los ecosistemas. Para asegurar la disponibilidad de alimentos en cantidad y calidad, es necesario conocer el impacto de éste sobre el desarrollo de las plantas, para así anticipar escenarios y estrategias. En la presente revisión se describen los efectos del cambio climático en el ciclo de carbono de las plantas, ya que por su autotrofismo, captan grandes cantidades de CO<sub>2</sub> de la atmósfera. Si bien, algunos estudios sugieren un mayor crecimiento y rendimiento de cultivos, como consecuencia del aumento en la capacidad de fijación del CO<sub>2</sub> que presentan algunas especies, también se describen efectos negativos que responden a otras variables ambientales que también se ven afectadas por el cambio climático como lo son la temperatura atmosférica y la disponibilidad del agua.

#### Palabras Clave:

Cambio climático, fotosíntesis, fotorrespiración, dióxido de carbono, estrés por calor, sequía

---

#### Introducción

El clima es una descripción de la atmósfera que depende de la temporalidad y espacio geográfico de un lugar determinado. Históricamente, el planeta

Tierra ha experimentado cambios constantes en el clima provocados principalmente por la energía emitida por el Sol y la composición química de la atmósfera. En las últimas décadas, contrario a la tendencia descendente en el clima que venía

---

<sup>a</sup>Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Ma. Isabel Reyes-Santamaría, <https://orcid.org/0000-0002-7370-1276>, Email: [maisabel\\_reyes5598@uaeh.edu.mx](mailto:maisabel_reyes5598@uaeh.edu.mx); Donovan Toledo-Cabrera, <https://orcid.org/0009-0001-6259-2027>, Email: [to369105@uaeh.edu.mx](mailto:to369105@uaeh.edu.mx); Amaury I. López Santiago, <https://orcid.org/0009-0003-0994-1309>, Email: [lo378582@uaeh.edu.mx](mailto:lo378582@uaeh.edu.mx); Jaime Pacheco-Trejo, <https://orcid.org/0000-0001-7060-4959>, Email: [jaimo\\_pacheco@uaeh.edu.mx](mailto:jaimo_pacheco@uaeh.edu.mx); Alfredo Madariaga-Navarrete, <https://orcid.org/0000-0001-6812-2221>, [alfredo\\_madariaga@uaeh.edu.mx](mailto:alfredo_madariaga@uaeh.edu.mx); Mariana Saucedo-García, <https://orcid.org/0000-0001-7073-9263>

\* Autor de Correspondencia: Email: [saucedo@uaeh.edu.mx](mailto:saucedo@uaeh.edu.mx)

presentándose en los últimos siglos a causa de los ciclos de glaciación-interglaciación, se ha atestiguado un incremento acelerado en el clima.

El cambio climático contemporáneo se atribuye principalmente al aumento en la concentración atmosférica de gases con efecto invernadero, tales como el dióxido de carbono (CO<sub>2</sub>), metano (CH<sub>4</sub>), óxido nitroso (N<sub>2</sub>O) y halocarbonos, producidos por las actividades antropogénicas. Desde la revolución industrial (1750), la concentración de CO<sub>2</sub> atmosférico ha aumentado 45% al pasar de 280 ppm a más de 410 ppm. La tendencia de incremento del CO<sub>2</sub> continúa en aceleración, y se estima que a finales del siglo XXI la concentración de este gas oscile entre 500 y 1,000 ppm.

El aumento del CO<sub>2</sub> en la atmósfera impacta indirectamente en el funcionamiento de las plantas, pues las emisiones de éste y otros gases de efecto invernadero están aumentando la temperatura global. Para comprender la magnitud del problema, es necesario mencionar que si bien, la disminución de la temperatura de la superficie terrestre durante los ciclos de glaciación-interglaciación (con una extensión de un milenio) apenas alcanzó 0.4 °C, en los últimos 100 años el incremento de la temperatura global ha alcanzado 0.8 °C, concentrándose el aumento en los últimos 40 años. Se estima que ni aun tomando decisiones inmediatas para revertir o detener el cambio climático se prevendría un aumento mínimo de 1.4 °C sobre la superficie terrestre a finales del siglo XXI.

### **Efecto del CO<sub>2</sub> atmosférico**

El CO<sub>2</sub> incide directamente sobre el metabolismo de las plantas, principalmente el del ciclo del carbono, que incluye a la fotosíntesis, fotorrespiración y respiración. En términos muy generales, la fotosíntesis es un proceso que comienza con la absorción de energía lumínica por pigmentos localizados en complejos proteicos, denominados centros de reacción, que se encuentran en las membranas tilacoidales del cloroplasto. Para absorber al máximo el espectro de luz, las plantas cuentan con diferentes pigmentos que conforman a los fotosistemas I y II: un pigmento central (clorofila a) y varios pigmentos accesorios que actúan a modo de antena para capturar la energía de los fotones y transferirla a los centros de reacción dentro del

fotosistema del cual forma parte. La energía recibida en el centro de reacción del PSII impulsa un electrón a un nivel alto de energía, el cual es transferido a un aceptor y es así como comienza el transporte transmembranal de electrones hasta llegar a un aceptor final de electrones (NADP<sup>+</sup>), esto gracias a una serie de reacciones redox impulsadas por la absorción de un fotón por la antena del fotosistema I. A lo largo de toda la vía, se genera un gradiente de protones entre la membrana tilacoidal, mismo que se usa para la síntesis de ATP vía ATP sintasa, y la oxidación de moléculas de agua que liberan oxígeno molecular (O<sub>2</sub>).

Los productos químicos (ATP y NADHP) generados en esta primera etapa de la fotosíntesis, conocida como fase lumínica, se integran a una serie de reacciones que se producen en el estroma de los cloroplastos. Esta segunda etapa de la fotosíntesis (Ciclo de Calvin o fase oscura) comienza con la actividad de la enzima RUBISCO que fija el CO<sub>2</sub>, proveniente de la atmósfera, para transferirlo a una molécula de ribulosa-1,5-bifosfato (RuBP), y así continuar con la serie de reacciones del ciclo del Calvin que libera moléculas de gliceraldehído-3-fosfato (G3P) para su utilización en la formación de carbohidratos. Aunque todas las plantas fijan CO<sub>2</sub>, mediante el ciclo de Calvin, las plantas C<sub>3</sub> lo fijan directamente a través de la RUBISCO, a diferencia de las plantas C<sub>4</sub> que lo fijan mediante un compuesto de cuatro carbonos (oxalacetato) en las células del mesófilo el cual es transportado después a las células de la vaina, donde se libera el CO<sub>2</sub> para continuar con el ciclo de Calvin. Se estima que aproximadamente el 90% de las plantas vasculares poseen metabolismo C<sub>3</sub>.

La fotorrespiración es considerada la principal vía competitiva de la fotosíntesis ya que se lleva a cabo en presencia de luz. Este proceso también requiere de la actividad de la RUBISCO; sin embargo, en este caso la enzima no captura CO<sub>2</sub>, sino que fija O<sub>2</sub> a la RuBP para formar dos moléculas: G3P y 2-fosfoglicolato (PG). Debido a la toxicidad del PG, éste es rápidamente transportado a los peroxisomas para su conversión a glioxilato, y posteriormente a glicina. Este aminoácido es llevado a mitocondria donde se convierte en serina con liberación de CO<sub>2</sub> y amonio (NH<sub>4</sub>). La fotorrespiración disminuye la eficiencia fotosintética debido a que reduce el

número de moléculas de G3P que potencialmente serviría en la síntesis de azúcares y otros compuestos.

La respiración vegetal es un conjunto de reacciones celulares que involucran a la glicólisis, ciclo de Krebs, la cadena respiratoria mitocondrial y la fosforilación oxidativa, por las cuales carbohidratos sintetizados por la fotosíntesis son oxidados a CO<sub>2</sub> y agua (H<sub>2</sub>O). Este proceso tiene la finalidad de producir energía (ATP) y compuestos de carbono intermediarios precursores de la síntesis de aminoácidos y compuestos nitrogenados derivados, entre otros. Además, con esta energía liberada funciona en el crecimiento de los órganos de la planta, transporte de metabolitos e iones, regeneración de proteínas y reparación y mantenimiento de este ser vivo.

La respiración y la fotorrespiración consumen O<sub>2</sub> y liberan CO<sub>2</sub>. Sin embargo, la respiración mitocondrial ocurre tanto en condiciones de luz como oscuridad, a diferencia de la fotorrespiración que opera sólo en presencia de luz. Altas concentraciones de CO<sub>2</sub> atmosférico estimulan la fotosíntesis al incrementar la disponibilidad del sustrato CO<sub>2</sub> utilizado por la RUBISCO, y al disminuir su actividad de oxigenasa que adquiere durante la fotorrespiración. Se calcula que anualmente, la fotosíntesis en las plantas terrestres absorbe cerca de 123 gigatoneladas de CO<sub>2</sub> de la atmósfera (1 gigatonelada equivale a 10<sup>9</sup> toneladas), de las cuales cerca de la mitad es fijado por las hojas (60 gigatoneladas) y lo restante es devuelto a la atmósfera a través de la respiración y fotorrespiración.

Ante esta situación, las plantas se han ido adaptando gradualmente al incremento de CO<sub>2</sub> atmosférico. Se estima que las plantas han aumentado su capacidad de asimilación del CO<sub>2</sub> 31% más de lo que solían capturar antes de la Revolución Industrial. Aun cuando las plantas han soportado los cambios en el ciclo de carbono, el riesgo de saturación de los sistemas biológicos continúa siendo latente, dicho en otras palabras, aún se desconoce los efectos que podría tener una hiperacumulación de CO<sub>2</sub> atmosférico sobre la fisiología de las plantas. Por el momento se sabe que la provisión de nitrógeno debe ser considerado en los requerimientos de las plantas con mayor

crecimiento a causa del CO<sub>2</sub>, el cual además de incrementar los costos de producción puede representar un riesgo ambiental.

Por muchos años, se pensó que la fotorrespiración era un desperdicio energético al eliminar una fuente de carbono; sin embargo, ahora comienza a ganar importancia por los recientes descubrimientos. Actualmente se sabe, que la fotorrespiración mitiga el daño de las plantas provocado por sequía, salinidad o frío. La inhibición de la fotorrespiración por las altas concentraciones ambientales del CO<sub>2</sub> está afectando la tolerancia de las plantas al estrés abiótico, ya que son incapaces de disminuir el daño oxidativo de las células. Una de las principales respuestas que desarrollan las plantas ante cualquier estímulo es la producción de especies reactivas de oxígeno (ROS). El incremento de los niveles celulares de ROS puede llegar a producir la oxidación del DNA, RNA, proteínas y lípidos.

### **Efecto de la temperatura**

Como se mencionó anteriormente, la acumulación de los gases con efecto invernadero trae consigo un incremento en la temperatura global. La temperatura es un factor físico importante que regula el crecimiento, distribución y estacionalidad de las plantas, así como la germinación de las semillas. La temperatura, al igual que el CO<sub>2</sub>, afecta la fotosíntesis. Altas temperaturas tienden a incrementar la velocidad de las reacciones enzimáticas. La fotosíntesis es un conjunto de reacciones químicas, de forma que la mayoría de estas reacciones incrementa casi inmediatamente después de percibir el estímulo. Esto no significa necesariamente un beneficio para la planta, pues si las altas temperaturas persisten, las plantas tienden a cerrar sus estomas, como un mecanismo de defensa, para prevenir la pérdida de humedad de sus tejidos. Al cerrar sus estomas, se disminuye la captación de CO<sub>2</sub>, y la RUBISCO enriquece su actividad oxigenasa, favoreciéndose la fotorrespiración y reduciéndose la efectividad de la fotosíntesis. Asimismo, a altas temperaturas la solubilidad del O<sub>2</sub> disminuye menos que la solubilidad del CO<sub>2</sub>, aumentando la disponibilidad del O<sub>2</sub> para las reacciones. En condiciones extremas de calor, la velocidad de la fotorrespiración es mayor que la de la fotosíntesis.

El calor intenso, tiene efectos importantes en algunos de los componentes del cloroplasto. Ejemplo de ello, son los niveles de la proteína RUBISCO que requiere para su correcto plegamiento la asistencia de una chaperona. La estabilidad de esta chaperona disminuye a medida que aumenta la temperatura, de forma que cuando ésta excede el rango óptimo de las plantas, se inhibe la fotosíntesis.

De los complejos proteicos ubicados en las membranas tilacoidales, el PSII es el más sensible al estrés por calor, afectando la transferencia de electrones y la síntesis de ATP. A altas temperaturas la fluidez de las membranas incrementa, provocando daños en la integridad del PSII y afectando la transferencia de electrones fotosintéticos. Las altas temperaturas tienden a producir un estrés oxidativo en las plantas, pues en estas condiciones un subproducto de la fotosíntesis, el oxígeno singulete  $^1\text{O}_2$ , comienza a acumularse produciendo daños en las proteínas del centro de reacción del PSII, disminuyendo la eficiencia fotosintética de las plantas.

En condiciones normales de crecimiento de las plantas, la síntesis y la degradación de la clorofila (principal pigmento fotosintético en la membrana tilacoidal) alcanzan un equilibrio. Sin embargo, en condiciones de estrés, como el calor, se rompe esta homeostasis, disminuyendo la concentración de la clorofila y llevando a la planta a la senescencia o a la clorosis. La degradación de clorofila, parece ser un mecanismo de sobrevivencia para prevenir una captura excesiva de energía lumínica que pueda afectar a la fotosíntesis.

### **Efecto de la sequía**

El crecimiento y desarrollo de las plantas no depende exclusivamente del  $\text{CO}_2$ , pues a mayor crecimiento, mayor demanda de agua. Sin embargo, como es sabido, la disponibilidad de este recurso es cada vez es más escasa a consecuencia del cambio climático. La sequía es uno de los fenómenos naturales que se ha convertido en una anomalía climatológica transitoria en todo el mundo. Las altas temperaturas enriquecen la evaporación, reduciendo el agua de la superficie y secando suelos y vegetación. Se estima que para el año 2050, la sequía provoque serios daños en más del 50% de

las tierras cultivables. La sequía puede tener diferentes consecuencias como incendios forestales, salinidad de suelos y la desertificación.

El cambio climático hace a las sequías más frecuentes, severas y persistentes. La sequía se ha reconocido como la amenaza más grande y potencial para la productividad de cultivos en todo el mundo, ya que limita el crecimiento y, por lo tanto, rendimiento de las plantas. La sequía puede afectar la respiración, la fotosíntesis y el movimiento de los estomas. Tanto la velocidad fotosintética como la transpiración disminuyen conforme baja el contenido relativo de agua en el suelo. La baja difusión del  $\text{CO}_2$  de la atmósfera al sitio de la carboxilación se considera la principal causa por la cual disminuye la fotosíntesis en condiciones limitantes de agua.

La transpiración, representa una pérdida importante de agua que escapa de las hojas hacia la atmósfera, a través de los estomas que se encuentran en la superficie de las hojas. El tamaño del poro estomático depende de la turgencia de las células guarda. A mayor turgencia, mayor es el tamaño del poro estomático. Los estomas juegan un papel fundamental en el equilibrio entre la pérdida de agua a través de la transpiración, y la entrada de  $\text{CO}_2$  para su fijación en el ciclo de Calvin.

La conductancia estomática depende de varios factores como la fotosíntesis neta, la humedad relativa (HR) del aire y la concentración intercelular de  $\text{CO}_2$ . En condiciones de sequía, la fotosíntesis disminuye al bajar la disponibilidad del  $\text{CO}_2$  debido a limitaciones en su difusión en los estomas y células mesofílicas. A bajas concentraciones de  $\text{CO}_2$  intercelular, el poro estomático se abre, sin importar los demás factores ambientales, excepto en condiciones de fuerte estrés hídrico.

El decremento en la tasa fotosintética en plantas bajo estrés por sequía es el resultado tanto de la limitación estomática como la que no depende de ella. El cierre estomático limita la absorción de  $\text{CO}_2$  y previene la pérdida de agua a través de la transpiración debido a la presión de turgor o al bajo potencial hídrico. La limitación estomática es el principal factor que disminuye la fotosíntesis cuando el estrés hídrico es moderado. Bajo estas condiciones la fotorrespiración aumenta. En condiciones extremas de sequía, la tasa fotosintética

no depende de la limitación estomática, ya que aún adicionando CO<sub>2</sub> externo, no se restaura la tasa fotosintética. En este caso, la fotosíntesis se ve afectada por la baja en las actividades enzimáticas o en el contenido de componentes que participan en procesos relacionados a la fotosíntesis. Ejemplo de ello es el contenido de la RuBP, el cual está restringido en condiciones de estrés hídrico por la inhibición de la actividad de las enzimas que están involucradas en sus síntesis. Si bien, la actividad de la RUBISCO no se ve afectada en condiciones moderadas de sequía, cuando es severa disminuye su actividad, afectando no sólo a la fotosíntesis, sino también a la fotorrespiración.

Cuando regularmente la conductancia estomática disminuye, la planta continúa recibiendo altas radiaciones, de manera que las hojas experimentan un exceso de energía en relación al CO<sub>2</sub> intercelular disponible, y la velocidad de la producción del poder reductor supera la velocidad de su uso en el ciclo de Calvin. En estas circunstancias, se produce una inhibición de la fotosíntesis, llamada fotoinhibición. Este proceso es un mecanismo de defensa de las plantas C3 en el que se disipa energía térmica en los fotosistemas. En condiciones extremas de estrés, también se ha identificado afectaciones en el PSII, en el transporte de electrones y en la fotofosforilación, que en conjunto establecen la fotoinhibición.

El control en la expresión de genes cuyos productos están involucrados en la fotosíntesis también se ha explorado. Los factores de transcripción que regulan la expresión de estos genes se han relacionado con la regulación del número de estomas y su tamaño, y con la regulación de componentes del sistema fotosintético. Con respecto a los niveles de la clorofila, no todas las plantas muestran afectación bajo condiciones de estrés por sequía; sin embargo, en algunos cultivos, el contenido de clorofila se utiliza como un marcador para la identificación de especies susceptibles y tolerantes al estrés, ya que las plantas con mayor contenido de clorofila generalmente son más resistentes a la sequía.

## Conclusiones

Si bien, cada año se hace más evidente la transformación que el cambio climático está

provocando en nuestro planeta, no se ha logrado evitar su negacionismo, que retrasa y obstaculiza acciones contra él.

Una de las acciones propuestas para mitigar las altas concentraciones de los gases de efecto invernadero en la atmósfera es la plantación de árboles y cultivos. Sin embargo, esta medida debe ser analizada con cautela, pues representaría un aumento en el consumo de agua y nutrientes por parte de la vegetación para no interferir en sus funciones fisiológicas, tales como la fotosíntesis, la fotorrespiración y la respiración.

Dada la demora en tomar acciones contundentes contra el cambio climático, lo inmediato es reducir las emisiones de los gases de efecto invernadero que ralenticen las afectaciones que trae consigo. La eliminación de grandes cantidades de gases de efecto invernadero no es aún asequible; sin embargo, mientras más tardemos en intentarlo, la reversión del cambio climático parece cada vez más lejana de alcanzarse.

## Agradecimientos

Los autores agradecen el apoyo de Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) (255265), México.

## Conflicto de intereses

Los autores declaran no tener conflictos de interés.

## Referencias

- [1] Calbó J. ¿Por qué cambia el clima? los fenómenos que configuran el clima de la Tierra y los factores que explican los cambios climáticos *Mètode*. 2015; 87: 20-26.
- [2] Dusenge ME, Duarte AG, Way DA. Plant carbon metabolism and climate change: elevated CO<sub>2</sub> and temperature impacts on photosynthesis, photorespiration and respiration. *New Phytol*. 2019; 221: 32-49.
- [3] Ballester F, Díaz J, Moreno JM. Cambio climático y salud pública: escenarios después de la entrada en vigor del Protocolo de Kioto [Climatic change and public health: scenarios after the coming into force of the Kyoto Protocol]. *Gaceta sanitaria*. 2006; 20 Suppl 1, 160-174.
- [4] Buchanan BB, Gruissem W, Jones RL editors. *Biochemistry and Molecular Biology of Plants*, 2nd Ed. Wiley-Blackwell. 2015; pp. 508-564; 610-654.
- [5] Voss I, Sunil B, Scheibe R, Raghavendra AS. Emerging concept for the role of photorespiration as an important part of abiotic stress response. *Plant Biol (Stuttg)*. 2013; 15(4):713-722.
- [6] Ding Y, Shi Y, Yang S. Molecular Regulation of Plant Responses to Environmental Temperatures. *Mol. Plant*. 2020; 13(4), 544-564.

- [7] Hu S, Ding Y, Zhu C. Sensitivity and Responses of Chloroplasts to Heat Stress in Plants. *Front Plant Sci.* 2020;11:375.
- [8] Vurukonda, S.S.; Vardharajula, S.; Shrivastava, M.; SkZ, A. Enhancement of drought stress tolerance in crops by plant growth promoting rhizobacteria. *Microbiol. Res.* 2016, 184, 13–24.
- [9] Khan MIR, Fatma M, Per TS, Anjum NA, Khan NA (2015) Salicylic acid-induced abiotic stress tolerance and underlying mechanisms in plants. *Front Plant Sci*; 6: 462.
- [10] Yang X, Lu M, Wang Y, Wang Y, Liu Z, Chen S. Response mechanism of plants to drought stress. *Horticulturae.* 2021; 7: 50.
- [11] C. Pinheiro, M. M. Chaves, Photosynthesis and drought: can we make metabolic connections from available data?, *Journal of Experimental Botany*, Volume 62, Issue 3, January 2011, Pages 869–882,