

Lagascalía 15 (Extra): 509-526 (1988).

APORTACION AL CONOCIMIENTO DEL METABOLISMO  
FOTOSINTETICO UTILIZADO POR CORMOFITAS  
DEL PNMO (PARQUE NATURAL  
DE LAS MARISMAS DEL ODIEL).

C. ECHEVARRÍA, I. VAQUERO & F. GIL

Departamento de Fisiología Vegetal, Facultad de Biología, Universidad de Sevilla. Avda. Reina Mercedes s/n. 41012 Sevilla.

**Resumen.** Fueron examinadas especies del Parque Natural de las Marismas de Odiel, pertenecientes a 47 familias, en orden a detectar la presencia (+) o ausencia (-) de anatomía foliar tipo Kranz, así como las oscilaciones periódicas del pH celular y del acervo de ácidos orgánicos. Se detectó especies Kranz (+) en las familias *Cyperaceae*, *Poaceae*, *Chenopodiaceae* y *Euphorbiaceae* y una fluctuación significativa de pH y acidez en miembros incluidos en las *Isoetaceae*, *Agaveaceae*, *Aizoaceae*, *Cactaceae* y *Crassulaceae*. Además, se calcularon los índices  $I_{C_4}$  e  $I_{CAM}$  tanto de la zona de estudio, como de sus ecosistemas más característicos.

**Summary.** Species in 47 families of the Odiel Maarshes Natural Park were examined for the presence (+) or absence (-) of the Kranz leaf anatomy type, as well for a circadian variation in tritatable acidity and cellular pH. Species of *Cyperaceae*, *Poaceae*, *Chenopodiaceae* and *Euphorbiaceae* possess Kranz (+) leaf anatomy and a significant circadian variation in tritatable acidity and pH level was detected in species of *Isoetaceae*, *Agaveaceae*, *Cactaceae* and *Crassulaceae*. The  $I_{C_4}$  index and the  $I_{CAM}$  index were estimated for the W. Andalusian Flora and also for the studied area and its characteristic ecosystems.

## INTRODUCCION

En los últimos veinte años se han descubierto, como mínimo, dos variedades fisiológicas asimiladoras que difieren en sus modalidades fotosintéticas del tipo más común conocido como metabolismo  $C_3$  (HATCH & SLAK, 1970; BLACK, 1973). Dichas fisiologías de asimilación del  $CO_2$  difieren de la anterior en que, previamente a la carboxilación de la ribulosa-1.5-difosfato por la Rubisco

(BASSHAM & CALVIN, 1957; CALVIN & BASSHAM, 1962) que rinde una primera molécula estable de tres átomos de carbono (ácido-3-fosfoglicérico o PGA), presentan una primera carboxilación del ácido fosfoenolpirúvico (PEP) que origina como producto estable primario un ácido tetracarbonado (málico o aspártico) (HATCH & SLACK, 1966; BLACK, 1973; LAETSCH, 1974; OSMOND, 1978; KLUGE & TING, 1978; GIL & al., 1982; EDWARDS & WALKER, 1983). Estas variedades fotosintéticas, propias de vegetales superiores, se denominan  $C_4$  y CAM.

En relación a las plantas  $C_4$ , la diferencia esencial con los vegetales  $C_3$  estriba en que presentan una colaboración entre dos tejidos fotosintéticos: el mesófilo, generalmente dispuesto en corona alrededor de los haces vasculares, y la vaina vascular, que presenta cloroplastos funcionales. Este tipo estructural se conoce desde hace mucho tiempo con el nombre de anatomía Kranz (HABERLANDT, 1914) y se halla en la base de lo que se determinó primitivamente como «fotosíntesis cooperativa» (KARPILOV, 1970). En efecto, la primera carboxilación se produce en el mesófilo, originando ácidos C-4 que son transportados a la vaina, donde se produce la decarboxilación originante de  $CO_2$  y un ácido C-3. El  $CO_2$  liberado se procesa entonces por el ciclo reductor de las pentosas-fosfato, sintetizándose PGA, mientras que la anterior molécula C-3, transformada en alanina o pirúvico, regresa a las células del mesófilo, donde completa su conversión en la molécula aceptora primaria (PEP) (GIL & al., 1982; EDWARDS & WALKER, 1983). Las distintas dotaciones enzimáticas necesarias y las moléculas intermediarias en las rutas permiten distinguir 3 subtipos fisiológicos: NADP-ME, PCK y NAD-ME (GUTIÉRREZ & al., 1974). Otras características asociadas al síndrome Kranz son la aparente insensibilidad de la fotosíntesis  $C_4$  a la inhibición por el  $O_2$ , la mayor eficacia en la utilización del  $CO_2$  en atmósferas con baja concentración del mismo, así como la escasa acción incremental de las concentraciones superiores a la atmosférica, la concentración de compensación de  $CO_2$  próxima a 0, la incóspicua manifestación de actividad fotorrespiratoria, la menor discriminación de  $^{13}C$  respecto al isótopo ligero, la gran eficacia hídrica, los elevados valores de saturación lumínica de las tasas fotosintéticas, la capacidad positiva de respuesta a la temperatura, incluso por encima de los  $35^\circ C$  y el rendimiento cuántico fotosintético algo superior al de las plantas  $C_3$ , lo que determina que entre estos vegetales se hallen las especies más productoras (BJÖRKMAN, 1976; CABALLERO & al., 1977; GIL, & al., 1978; CABALLERO, 1981; EHLERINGER & PEARCY, 1983).

Por lo que se refiere a las plantas CAM, la diferencia fundamental consiste en que se produce una separación temporal entre la primera carboxilación (nocturna) y la decarboxilación y carboxilación subsiguiente por el ciclo de

Calvin (diurnas) aunque ambos fenómenos se verifican en el mismo tejido mesofílico, con reacciones muy similares a las de los vegetales  $C_4$  (GIL, 1986). Las características de las plantas CAM pueden concretarse en una captura neta sustancial de  $CO_2$  en la oscuridad y depresión o anulación de la misma durante el día, lo cual se halla íntimamente relacionado con sus movimientos estomáticos, de fase opuesta a la del resto de los vegetales, una fluctuación diaria de la concentración vacuolar en ácidos orgánicos, particularmente del ácido málico libre, en los tejidos fotosintéticos, con acumulación nocturna y depauperación diurna y una transformación estequiométrica de las reservas glucídicas en forma de poliglúcános en ácido málico, durante la captura de  $CO_2$  en oscuridad, seguida de gluconeogénesis a partir de malato (KLUGE, 1976; TING, 1976; OSMOND, 1976). Aunque, en general, los vegetales CAM suelen ser suculentos (TING, 1978; KLUGE & TING, 1978; OSMOND, 1978), el único requerimiento estructural que presentan es la presencia de grandes vacuolas para poder acumular el acervo ácido durante la noche, sin dañar a los orgánulos subcelulares ni perturbar los procesos bioquímicos que transcurren en el citosol, la presencia de cloroplastos funcionales para la segunda carboxilación por la Rubisco y que las zonas de acumulación de málico y los sumideros del mismo se encuentren suficientemente próximos, es decir, en resumen, que se hallen en las mismas células grandes vacuolas y cloroplastos (KLUGE & TING, 1978). Ello determina que, en general, las plantas CAM sean vegetales suculentos aunque, para evitar el problema de la evaluación de la suculencia, se deba acudir a la medida del índice de suculencia del mesófilo ( $S_m$ ), cuyos valores típicos se sitúan por encima de la unidad (KLUGE & TING, 1978; JIMÉNEZ & al., 1983a). Otras características asociadas al síndrome CAM son la posible existencia de dos concentraciones de compensación de  $CO_2$ , intermedias entre las típicas de plantas  $C_3$  y  $C_4$ , una discriminación isotópica del  $^{13}C$  oscilante entre las propias de los vegetales  $C_4$  y  $C_3$ , bajos rendimientos fotosintéticos respecto a la energía consumida y muy altos respecto al consumo hídrico, escasa producción generalizada, descenso de la fotorrespiración a tasas prácticamente nulas en alguna fase diurna, acrecentada resistencia a la tensión hídrica y tránsito al metabolismo  $C_3$  si las condiciones ambientales lo permiten (KLUGE & TING, 1978; OSMOND, 1978; TING & GIBBS, 1982).

De todo lo anterior se desprende que los vegetales  $C_4$  y CAM se hallan preferentemente en las zonas áridas o semiáridas, con grandes valores de densidad de flujo cuántico, elevadas temperaturas medias y cierto nivel de déficit hídrico (JIMÉNEZ & al., 1981; OSMOND & al., 1982; GIL & al., 1982; EDWARDS & WALKER, 1983; GIL, 1986), por lo que los respectivos índices  $IC_4$  e  $I_{CAM}$  (MORALES & al., 1982; JIMÉNEZ & al., 1983b) pueden ser muy elevados en la

zona de estudio, existiendo precedentes de distribuciones correlativas en gradientes altitudinales, de irradiancia y de sequedad (EICKMEIER, 1978) que, en este caso, pueden acrecentarse por la existencia de vegetales CAM acuáticos (KEELEY, 1981).

## MATERIAL Y METODOS

Las 147 especies estudiadas fueron recolectadas en el Parque Natural de las Marismas del Odiel, en la ría de Huelva, que integra un conjunto interesante de ecosistemas que constituyen, después de Doñana, el área más valiosa del litoral suratlántico peninsular (FIGUEROA & RUBIO, 1981).

*Determinación de la estructura celular.* El material fresco fue trasladado en bolsas de plástico desde la zona de recolección al laboratorio, donde fue determinado y se obtuvo cortes transversales de los órganos fotosintéticos. Las preparaciones procedentes de cortes a mano alzada, fueron teñidas con safranina acuosa al 0,1% y tratadas con alcohol etílico al 70% para su decoloración. Los tiempos de tinción y decoloración, así como su montaje en glicerina o ácido láctico, se eligió en cada caso, según la especie y naturaleza del órgano.

La observación de las preparaciones microscópicas se verificó con un microscopio Olympus CHA-LB, para determinar la presencia o ausencia de la anatomía Kranz.

*Evaluación de la succulencia y valoración de la titulación de acidez y oscilaciones de pH.* Para la determinación de estos tres parámetros indicativos del metabolismo CAM se procedió de la forma siguiente: Dos veces al día (6 a.m. y 6 p.m., hora solar) se recogieron muestras de material fotosintético de igual posición y pertenecientes a la misma población (condiciones ambientales y genéticas similares) de las especies seleccionadas. Las muestras se congelaron in situ con nieve carbónica y fueron trasladadas al laboratorio, distante unos 130 km., donde permanecieron congeladas a  $-30^{\circ}\text{C}$ , hasta su posterior análisis.

De cada una de las dos muestras congeladas para cada especie, se separaron tres muestras de 1 g, una de las cuales se desecó a  $80^{\circ}\text{C}$ , durante 24 horas, para determinar el contenido hídrico a saturación. La segunda se utilizó para determinar la concentración de clorofilas, mediante extracción en acetona al 80% y medida de la absorbancia a 652 nm (coeficiente de extinción utilizado a 652 nm de  $34.4 \text{ ml mg}^{-1} \text{ cm}^{-1}$ ) en un espectrofotómetro Baush & Lomb modelo 2000.

La tercera muestra se utilizó para la valoración del pH celular y posterior neutralización con NaOH 0.02 N.

El índice de succulencia del mesófilo se calculó como la relación contenido hídrico a saturación (g) concentración de clorofilas<sup>-1</sup> (mg) y la titulación de acidez en que g PF<sup>-1</sup>.

Dado que el contenido hídrico a saturación en muchas de estas especies halófitas está afectado por la existencia de un parénquima acuífero no fotosintético, que resta significación al valor de Sm como criterio del síndrome CAM, se procedió a señalar, junto a dicho índice, la presencia (+) o ausencia (-) de este parénquima en los cortes transversales de las estructuras fotosintéticas.

Para la determinación de estos parámetros se realizó a lo largo de un año, cuatro muestreos cuyos resultados se presentan en el Cuadro 1 y 2.

*Determinación de los índices  $I_{C_4}$  e  $I_{CAM}$ .* Se procedió a definir cinco áreas representativas de cinco ecosistemas característicos del PNMO: dunas, playas y arenales costeros en estadios primarios de sucesión (A), marismas mareales (M), contactos arenosos con marisma alta, zonas a veces perturbadas de forma natural o artificial (C), arenales costeros en estadios avanzados de sucesión con pinares y sabinas (P) y depresiones húmedas oligosalinas y dulces (E), para cada una de las cuales se determinó la presencia o ausencia de las especies estudiadas.

El índice de  $I_{C_4}$  y el índice  $I_{CAM}$  fueron calculados como frecuencia de especies  $C_4$  o CAM en el área concreta en relación a la frecuencia de especies  $C_4$  o CAM de la flora mundial.

*Abreviaturas.* CAM, Metabolismo Acido de las Crasulaceas;  $F_{CAM}$ , Frecuencia de especies CAM;  $F_{C_4}$ , Frecuencia de especies  $C_4$ ; g PF, Gramo de peso fresco; PNMO, Parque Natural de las Marismas del Odiel; Sm, Índice de succulencia del mesófilo.

## RESULTADOS Y DISCUSION

En el Cuadro 1 se presenta la distribución específica de los parámetros estudiados como aproximación al conocimiento del tipo de metabolismo fotosintético ( $C_3$ ,  $C_4$  o CAM) utilizado por los cormofitas del PNMO, que comprende a 147 especies pertenecientes a 113 géneros incluidos en 47 familias que constituyen un alto porcentaje de las que integran la flora más representativa del Parque.

La columna primera exhibe los resultados en orden a la presencia (+) o ausencia (-) de anatomía Kranz de las estructuras foliares, para elucidar la posibilidad de manifestación de metabolismo  $C_4$ .

	1	2	3	4	A	M	C	P	E
<b>PTERIDOPHYTA</b>									
<b>ISOETACEAE</b>									
<i>Isoetes setacea</i> Lam.	(-)	1(-)	B,A						+
<b>PINOPHYTA</b>									
<b>PINACEAE</b>									
<i>Pinus pinea</i> L.	(-)							+	
<b>CUPRESSACEAE</b>									
<i>Juniperus macrocarpa</i> (Sibth. & Sm.) Ball.	(-)							+	
<i>Juniperus phoenica</i> L. subsp. <i>turbinata</i> (Guss.) E. F.									
Galiano	(-)							+	
<b>MAGNOLIOPHYTA</b>									
<b>JUNCAGINACEAE</b>									
<i>Tryglochin bearrelieri</i> Loisel	(-)					+			+
<b>RUPPIACEAE</b>									
<i>Ruppia cirrhosa</i> (Petagne.) Grande	(-)								+
<b>ZOSTERACEA</b>									
<i>Zostera noltii</i> (Hornem)	(-)	1(-)					+		
<b>ARACEAE</b>									
<i>Arisarum simorrhinum</i> Durieu	(-)	1(-)			+				
<b>JUNCACEAE</b>									
<i>Juncus maritimus</i> Lam.	(-)	1(-)				+			+
<i>Juncus acutus</i> L.	(-)							+	
<i>Juncus bufonius</i> L.	(-)								+
<b>CYPERACEAE</b>									
<i>Scirpus holoschoenus</i> L.	(-)								+
<i>Eleocharis multicaulis</i> (Sm.) Desu	(-)								+
<i>Cyperus capitatus</i> Vandelli	(+)	1(-)			+				
<b>POACEAE</b>									
<i>Puccinellia festuciformis</i> (Host) Parl.	(-)				+				
<i>Vulpia alopecuros</i> (Schousboe) Dumort.	(-)	1(-)						+	
<i>Cutandia maritima</i> (L.) W. Barley.	(-)				+			+	
<i>Briza maxima</i> L.								+	
<i>Parapholi incurva</i> (L.) C. E. Hubbard	(-)	(-)				+	+	+	

C<sub>3</sub> (48)



		1	2	3	4	A	M	C	P	E
<i>URTICACEAE</i>										
	<i>Urtica dioica</i> L.	(-)	1(-)							+
<i>AIZOACEAE</i>										
	<i>Mesembryanthemum nodiflorum</i> L.	CAM (37,44)	(-)	1(-)	A,B	A,B	+	+		
	<i>Mesembryanthemum crystallinum</i> L.	CAM (37,44)					+		+	
	<i>Carpobrotus chilensis</i> (Molina) N. E. Dr.	CAM					+			+
	<i>Carpobrotus acinaciformis</i> (L.) L. Bolus	CAM					+			+
<i>CACTACEAE</i>										
	<i>Opuntia tuna</i> (L.) Miller		(-)	1	A	A	+	+	+	
	<i>Opuntia ficus-indica</i> (L.) Miller	CAM (4,44)					+			+
<i>CHENOPODIACEAE</i>										
	<i>Chenopodium album</i> L.	C <sub>3</sub> (34)			—				+	+
	<i>Atriplex halimus</i> L.	C <sub>4</sub> (10,25,28)	(+)	1(-)					+	
	<i>Halimione portulacoides</i> (L.) Aellen		(-)	1(-)	B	B		+		
	<i>Salicornia europaea</i> L.		(-)					+		
	<i>Salicornia ramosissima</i> J. Woods		(-)	1(+)	B	B		+		
	<i>Sarcocornia fruticosa</i> (L.) A. J. Scott		(-)	1(+)	B	B		+		
	<i>Sarcocornia perennis</i> (Miller) A. J. Scott		(-)	1(+)	B	B		+		
	<i>Arthrocnemum macrostachyum</i> (Moric.)	C <sub>3</sub> (8)	(-)	1(+)	B	B		+		+
	<i>Suaeda splendens</i> (Pourret.) Gren. & Godron		(-)	1(+)	B	B		+	+	
	<i>Suaeda vera</i> J. F. Gmelin		(-)	1(+)	B	BMA		+		+
	<i>Salsola kali</i> L.	C <sub>4</sub> (10,11,15,28,34,42)	(+)	1(+)	B	M	+			
	<i>Salsola vermiculata</i> L.		(+)	1(+)	B	M			+	
<i>CARYOPHYLLACEAE</i>										
	<i>Paronychia argentea</i> Lam.		(-)				+			+
	<i>Spergula arvensis</i> L.		(-)							+
	<i>Spergularia fimbriata</i> Boiss. & Reuter.		(-)						+	
	<i>Spergularia maritima</i> (All.) Chiov.		(-)	1(+)	M	M		+		
	<i>Silene micaensis</i> All.		(-)	1(-)	B	B	+			
	<i>Silene littorea</i> Brot.		(-)	(-)			+			+
<i>POLYGONACEAE</i>										
	<i>Polygonum equisetiforme</i> Sibth. & Sm.		(-)	1(-)						+
	<i>Polygonum maritimum</i> L.		(-)		B	B	+			
	<i>Rumex bucephalophorus</i> L.		(-)						+	+

PLUMBAGINACEAE

<i>Armeria pungens</i> Link) Hoffmanns & Link.	(-)	1(-)		+				+
<i>Limonium ferulaceum</i> (L.) Chaz.	(-)	1(+)	A(-)	M(-)	+	+		
<i>Limonium diffusum</i> (Pourret.) O. Kuntze	(-)				+			
<i>Limonium angustifolium</i> (Tausch) Degen	(-)	1(-)			+	+		
<i>Limonium algarvense</i> Erben	(-)	1(-)	B	M			+	
<i>Limonium echioides</i> (L.) Miller	(-)	(?)			+			+
<i>Limoniastrum monoptalum</i> (L.) Boiss.	(-)	1(-)	A(-)	A(-)			+	+
CISTACEAE								
<i>Cistus crispus</i> L.	(-)							+
<i>Cistus libanotis</i> L.	(-)							+
<i>Cistus monspeliensis</i> L.	(-)	1(-)						+
<i>Cistus salvifolius</i> L.	(-)	1(-)						+
<i>Halimium halimifolium</i> (L.) Willk.	(-)	1(-)	B	B				+
<i>Halimium commutatum</i> Pau.	(-)							+
<i>Tuberaria guttata</i> (L.) Fourr.	(-)	(-)						+
TAMARICACEAE								
<i>Tamarix canariensis</i> Willd.	(-)?	1(-)						+
FRANKENIACEAE								
<i>Frankenia laevis</i> L.	(-)	1(-)	M(-)	B(-)				+
BRASSICACEAE								
<i>Malcomia littorea</i> (L.) R. Br.	(-)	1(-)			+			
<i>Malcomia lacera</i> (L.) Dc.	(-)				+			+
<i>Lobularia maritima</i> (L.) Desv.	(-)							+
<i>Cakile maritima</i> Scop.	(-)	1(-)	B	B				+
CRASSULACEAE								
<i>Sedum arenarium</i> Brot.	(-)	1(-)	M,A	B,A	+			+
FABACEAE								
<i>Lotus creticus</i> L.	(-)				+			
<i>Medicago marina</i> L.	(-)				+			
<i>Medicago litoralis</i> Rohde ex. Loisel.	(-)				+			
<i>Ononis</i> sp	(-)							+
<i>Retama monosperma</i> L.	(-)	1(+)			+			+

Cuadro 1. (Continuación)

	1	2	3	4	A	M	C	P	E
<i>Stauracanthus genistoides</i> (Brot.) Samp.	(-)	(+)						+	
<i>Citisis grandiflorus</i> D. C.	(-)							+	
<i>Lupinus angustifolius</i> L.	(-)						+	+	
<b>THYMELAEACEAE</b>									
<i>Daphne gnidium</i> L.	(-)							+	
<b>SANTALACEAE</b>									
<i>Osyris quadripartita</i> Salzam.	(-)	(-)						+	
<b>EUPHORBIACEAE</b>									
<i>Euphorbia peplis</i> L.	(+)	1(-)				+			
<i>Euphorbia helioscopia</i> L.	(-)	1						+	
<i>Euphorbia paralias</i> L.	(-)		B	B		+			
<b>RHAMNACEAE</b>									
<i>Rhamnus lycioides</i> L. subsp. <i>oleoides</i> (L.) Jahandiez & Maire	(-)							+	
<b>ANACARDIACEAE</b>									
<i>Pistacia lentiscus</i> L.	(-)	1(-)						+	
<b>RUTACEAE</b>									
<i>Ruta graveolens</i> L.	(-)	1(-)						+	
<b>GERANIACEAE</b>									
<i>Geranium rotundifolium</i> L.	(-)							+	
<i>Erodium cicutarium</i> (L.) L'Her	(-)	1(-)	B	B		+		+	
<b>APIACEAE</b>									
<i>Eringium maritimum</i> L.	(-)					+			
<i>Crithmum maritimum</i> L.	(-)	1(+)	B	B		+			
<i>Ridolfia segetum</i> Moris	(-)	1(+)				+		+	
<i>Tapsia villosa</i> L.	(-)							+	
<b>BORRAGINACEAE</b>									
<i>Echium gaditanum</i> Boiss.	(-)	1(-)				+		+	
<b>LAMIACEAE</b>									
<i>Rosmarinus officinalis</i> L.	(-)							+	
<i>Lavandula stoechas</i> L.	(-)	1(-)						+	
<i>Thymus mastichina</i> L.	(-)							+	

<i>Thymus carnosus</i> Boiss.	(-)	(-)			+			+
<b>PLANTAGINACEAE</b>								
<i>Plantago coronopus</i> L.	(-)				+		+	+
<i>Plantago lagopus</i> L.	(-)				+			+
<b>OLEACEAE</b>								
<i>Olea europaea</i> L.	(-)							+
<b>SCROPHULARIACEAE</b>								
<i>Linaria espartea</i> (L.) Chaz	(-)							+
<i>Linaria pedunculata</i> (L.) Chaz	(-)	1(-)			+			+
<b>OROBANCHACEAE</b>								
<i>Cistanche phelypaea</i> (L.) Cautinho							+	
<b>RUBIACEAE</b>								
<i>Crucianella maritima</i> L.	(-)	1(-)			+			
<b>VALERIANACEAE</b>								
<i>Centranthus calcitrapa</i> L. Dufour.	(-)							+
<b>ASTERACEAE</b>								
<i>Inula crithmoides</i> L.	(-)	1(-)	B	B			+	
<i>Ditrichia viscosa</i> (L.) W. Greuter	(-)	1(-)						+
<i>Evax lusitanica</i> Sam.	(-)	1(-)						+
<i>Helichrysum picardii</i> Boiss. & Reuter.	(-)	1(-)			+			+
<i>Phagnalon rupestre</i> (L.) D. C.	(-)				+			+
<i>Otanthus maritimus</i> (L.) Hoffmanns. & Link.	(-)	1(-)	B	B	+			
<i>Artemisia campestris</i> L. subsp. <i>maritima</i> Arcangeli	(-)	1(+)			+			
<i>Artemisia caerulea</i> L. subsp. <i>caerulea</i>	(-)	1(+)					+	
<i>Cotula coronopifolia</i> L.	(-)							+
<i>Senecio gallicus</i> Chaix.	(-)				+			+
<i>Sonchus oleraceus</i> L.								+
<i>Reichardia gaditana</i> (Wilk.) Coutinho	(-)				+			
<i>Aetheorhiza bulbosa</i> (L.) Cass.	(-)				+		+	+
<i>Hypochaeris radicata</i> L.	(-)	1(-)						+
<i>Centaurea sphaerocephala</i> L.	(-)	1(-)			+			

Cuadro I. (Continuación)

Del conjunto de especies estudiadas, 12 presentaron dicha anatomía, de las cuales 5 (*Cyperus capitatus* Vandelli, *Sporobolus pungens* (Schreber) Kunth, *Spartina densiflora* Broung, *Saccharum rabennae* (L.) Murray y *Salsola vermiculata* L. se aportan en este trabajo como nuevas especies posibles poseedoras del síndrome C<sub>4</sub>.

En la columna segunda se presentan los índices Sm, cuyo valor por encima de la unidad se considera, frecuentemente, como un criterio rápido de la modalidad CAM (JIMÉNEZ & al. 1983a). La existencia de un parénquima acuífero no fotosintético puede restar fiabilidad a dicho índice (KLUGE & TING, 1978) dado que la presencia de los tejidos de reserva hídrica es bastante frecuente en las halófitas (FAHN, 1978). Por consiguiente, es necesario relacionar los resultados de esta columna con los que se hallan en la columna 3 (fluctuación diurna del acervo de ácidos orgánicos) y en la 4 (oscilaciones diarias de pH), en aquellas especies dotadas de un parénquima fotosintético capaz de soportar la operación del CAM, es decir, con grandes vacuolas centrales rodeadas por una capa fina de citoplasma que contiene las estructuras metaplasmaicas (JIMÉNEZ & al. 1983a).

Seis de las especies estudiadas están citadas por distintos autores como plantas CAM. Otras tres, *Isoetes setacea* Lam., *Opuntia tuna* (L.) Miller y *Sedum arenarium* Brot. mostraron poseer un parénquima fotosintético homogéneo formado por células vacuoladas y unas variaciones diarias de acidez y subsiguientes oscilaciones de pH significativas ( $\Delta$  de acidez en el rango 31-200 ueq.g PF<sup>-1</sup> e  $\Delta$  pH > 0.5), criterios muy concluyentes del CAM ya que dicho metabolismo está ampliamente representado en las familias *Cactaceae* y *Crassulaceae*, en géneros tales como *Opuntia* (SZAREK & TING, 1977; BLACK & WILLIAMS, 1976) y *Sedum* (KLUGE & TING, 1978) y dada la existencia de esta modalidad fotosintética en especies del género *Isoetes* (KEELEY, 1981, 1982). Por todo ello, estas tres especies podrían ser consideradas e incorporadas a los catálogos mundiales como nuevas especies CAM.

En *Isoetes setacea* Lam., *Mesembryanthemum nodiflorum* L. y *Sedum arenarium* Brot., se ha detectado en determinadas ocasiones oscilaciones significativas del acervo de ácidos orgánicos, fenómeno que no se manifiesta de un modo constante. Se puede concluir, por consiguiente, que puede tratarse de especies que verifican el cambio CAM/C<sub>3</sub> y C<sub>3</sub>/CAM inducido por factores ambientales (KLUGE & TING, 1978; GIL, 1986).

Por otro lado, *Spergularia maritima* (All.) Chior. mostró fluctuaciones medias de pH y acidez (11-30 ueq.g PF<sup>-1</sup>), por lo que debe ser sometida a valoraciones fisiológicas posteriores de intercambio de CO<sub>2</sub> o bien a determinaciones de las actividades enzimáticas características. Especies como *Limonium*

*ferulaceum* (L.) Chaz, *Limoniastrum monopetalum* (L.) Boiss. y *Frankenia laevis* L. exhibieron fluctuaciones diarias negativas de acidez, es decir, concentración inferior de ácidos a primera hora de la mañana que a última hora de la tarde.

En el mismo Cuadro 1, se menciona también la presencia o ausencia de cada una de las especies estudiadas en los cinco ecosistemas más representativos del PNMO descritos en el apartado de material y métodos.

En el Cuadro 2 se recoge la distribución taxonómica cuantitativa de las especies afectadas por los síndromes  $C_4$  y CAM en la zona de estudio. El metabolismo  $C_4$  se ha detectado, en el PNMO, exclusivamente en las *Magnoliófitas* de las familias *Poaceae*, *Chenopodiaceae*, *Cyperaceae* y *Euphorbiaceae*, por orden de representatividad. Por el contrario, el CAM se halla representado tanto en *Pteridofitas* (familia *Isoetaceae*) como en *Magnoliófitas* (familias *Aizoaceae*, *Cactaceae*, *Agaveaceae* y *Crassulaceae*, por orden creciente de porcentaje).

Esta distribución se encuentra en la línea de las teorías existentes en orden a considerar que el CAM es una adquisición fotosintética evolutiva más primitiva que la del metabolismo  $C_4$  ya que, persistiendo en las rutas bioquímicas de ambos el ciclo  $C_3$ , se encuentran especies CAM entre *Pteridofitas*, *Pinofitas* y *Magnoliófitas*, mientras que las especies  $C_4$  solamente se hallan en las *Magnoliófitas* de más reciente aparición (GIL, 1986).

Se sabe que las condiciones de alta irradiancia y temperaturas altas determinan una presión de selección favorable a las especies  $C_4$  y CAM, en las que la demanda energética es superior a la correspondiente en especies  $C_3$  (CHEN & al., 1969) y las temperaturas óptimas de los principales enzimas involucrados en sus rutas bioquímicas son superiores (LAETSCH, 1968; DOWTON, 1971).

Estos factores determinan el hecho de que los índices de presencia relativa de especies  $C_4$  y CAM (Cuadro 2) sean notablemente superiores en el PNMO que en AO los cuales, a su vez, rebasan ampliamente los valores medios mundiales establecidos como  $F_{C_4}=0.45$  (JIMÉNEZ & al., 1983) y  $F_{CAM}=0.28$  (MORALES & al., 1983).

Existe, además, una considerable proporción de especies  $C_4$  que están adaptadas a los ambientes salinos siendo, con frecuencia, halófitas (JIMÉNEZ & al., 1981b). Este fenómeno, unido con una cierta preferencia de las mismas por colonizar zonas con sequedad intermitente, determinaría una mayor abundancia relativa de plantas  $C_4$  en el PNMO que en AO. Asimismo, los factores ligados al descenso del potencial hídrico y a las propias variaciones ambientales intermitentes que posibilitan el cambio de metabolismo CAM a  $C_3$  y viceversa.

	TOTAL	C <sub>4</sub>		CAM	
		n°	%	n°	%
	147	12	8,2	9	6,0
<i>Pteridophyta</i>	1	0	0,0	1	100,0
<i>Isoetaceae</i>	1	0	0,0	1	100,1
<i>Pinophyta</i>	4	0	0,0	0	0,0
<i>Magnoliophyta</i>	142	12	8,5	8	5,6
<i>Cyperaceae</i>	3	1	33,3	0	0,0
<i>Poaceae</i>	24	7	29,0	0	0,0
<i>Agavaceae</i>	1	0	0,0	1	100,0
<i>Aizoaceae</i>	4	0	0,0	4	100,0
<i>Cactaceae</i>	2	0	0,0	2	100,0
<i>Chenopodiaceae</i>	12	3	25,0	0	0,0
<i>Crassulaceae</i>	1	0	0,0	1	100,0
<i>Euphorbiaceae</i>	3	1	33,3	0	0,0

Cuadro 2. Distribución taxonómica cuantitativa (n° y %), de especies C<sub>4</sub> o CAM, en cormofitas del PNMO.

facilitan, en conjunto, una presión de selección más favorable a los vegetales CAM que a los C<sub>4</sub>.

En el Cuadro 3 se incluye los índices  $I_{C_4}$  e  $I_{CAM}$  calculados para los cinco ecosistemas diferenciados dentro del PNMO. En general, es posible observar unos altos valores de índice, fenómeno que se puede interpretar en parte al considerar que se trata de ecosistemas potencialmente ventajosos para ambos metabolismos fotosintéticos en los que, sin embargo, se pueden manifestar aspectos competitivos de diversificación. En esta línea, destacan los elevados  $I_{C_4}$  en M, C y E, zonas que combinan períodos de encharcamiento con épocas de sequedad extrema. También cabe destacar el bajo  $I_{C_4}$  en P, zona de arenas en estadios avanzados de sucesión con pinares y sabinares, donde la densidad de

	AO	PNMO	A	M	C	P	E
$I_{C_4}$	5.6	17.6	24.0	38.0	42.0	3.5	44.0
$I_{CAM}$	1.57	21.4	78.5	29.6	6.8	23.2	17.8

Cuadro 3. Índices C<sub>4</sub> y CAM de la flora de Andalucía Occidental (AO), del Parque Natural de las Marismas del Odiel (PNMO) y de sus diferentes ecosistemas: dunas, playas y arenas costeros en estadios primarios de sucesión (A), marismas mareales (M), contactos arenosos con marisma alta; zonas a veces perturbadas de forma natural o artificial (C), arenas costeros en estadios más avanzados de sucesión con pinares y sabinares (P) y depresiones húmedas oligosalinas y dulces.

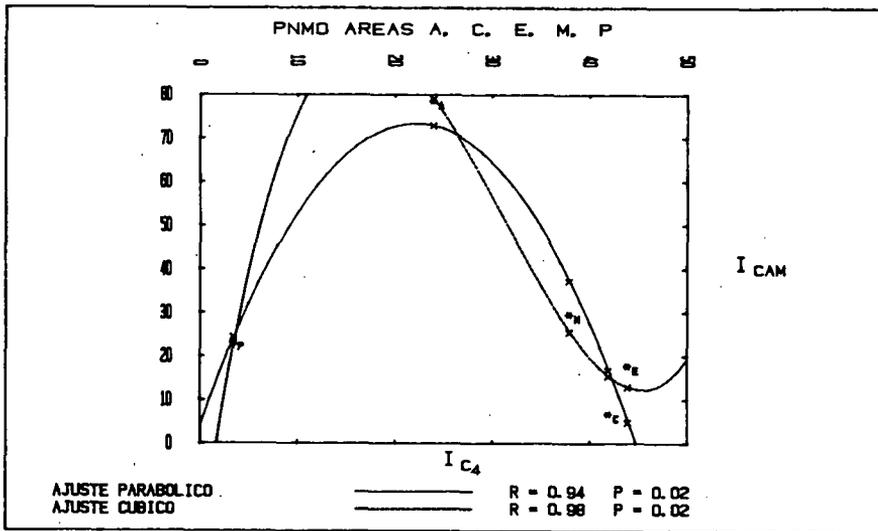


Fig. 1. Regresiones parabólica y cúbica de  $IC_4$  sobre  $ICAM$  en los cinco ecosistemas (A, M, C, P, E) del PNMO.

flujo cuántico y la temperatura se hallan amortiguadas, favoreciendo la competencia de las especies  $C_3$ .

En la Fig. 1 se ha representado las curvas de regresión parabólica y cúbica de  $IC_4$  sobre  $ICAM$  de los cinco ecosistemas (A, M, C, P y E) del PNMO. Se puede apreciar en ellas un gran intervalo en que las condiciones ambientales se manifiestan favorables a la proliferación de ambos metabolismos fotosintéticos que, sin embargo, divergen en un determinado rango, posiblemente por presiones de selección más específicas. Aunque las ecuaciones correspondientes presentan coeficientes de determinación significativos de ajuste ( $< 0.2$ ) en el ajuste a los datos reales, tiene mayor interés biológico la de menor exponente, dados los grados de libertad respectivos.

**Agradecimientos.** Los autores agradecen la colaboración prestada por el Dpto. de Botánica de la Facultad de Biología de la Universidad de Sevilla, como particularmente al Prof. Salvador Talavera, por su colaboración en la determinación de las especies vegetales. Asimismo agradecemos a José María Fernández Palacios, del Dpto. de Ecología de esta misma Facultad, su colaboración en el trabajo de campo.

Este trabajo ha sido realizado con cargo al proyecto 2857 de la CAICYT.

## BIBLIOGRAFIA

- BASSHAM, J. A. & M. CALVIN (1957) *The path of carbon in photosynthesis*. Englewood Cliffs N. J. Prentice Hall.
- BJÖRKHAN, O. (1976) Adaptative and genetic aspects of  $C_4$  photosynthesis. En  $CO_2$  Metabolism and Plant Productivity. (R. H. BURRIS & C. C. BLACK, eds.) 287-309. Univ. Park Press. Baltimore, London, Tokyo.
- BLACK, C. C. (1973) Photosynthetic carbon fixation in relation to net  $CO_2$  uptake. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, **24**: 253-286.
- \_\_\_\_ & S. WILLIAMS (1976) Plants exhibiting characteristics common to Crassulacean acid metabolism. En  $CO_2$  Metabolism and Plant Productivity (R. H. BURRIS & C. C. BLACK, eds.) 407-424. Univ. Park Press. Baltimore, London, Tokyo.
- CABALLERO, A. (1981) Eficiencia fotosintética y producción. En *Productividad Vegetal* (V. CORDOBA, ed.). Univ. Complutense. Madrid.
- \_\_\_\_, F. GIL & M. BERBEL (1977) La productividad de prados mediterráneos. *Investigación y Ciencia*, **6**: 83-97.
- CALVIN, M. & J. M. BASSHAM (1962) *The photosynthesis of carbon compounds*. W. A. Benjamin Inc. New York.
- CATERINO, F., J. D. TENHUNEN, V. BROTA & O. L. LANGE (1985) Application of  $CO_2$  -porometer methods to assessment of components of photosynthetic production in estuarine ecosystems. *Marine Biology* **89**: 37-43.
- CHEN, T. M., R. H. BROWN & C. C. BLACK (1969) Photosynthetic activity of chloroplasts isolated from Bermudagrass (*Cynodon dactylon* L.) a species with a high photosynthetic capacity. *Plant Physiol.* **44**: 649-654.
- DOWNTON, W. J. S. (1971) Check List of  $C_4$  Species. En *Photosynthesis and photorespiration* (M. D. HATCH, C. B. OSMOND & R. O. SLATYER, eds.) 554-558. Wiley Interscience New York.
- \_\_\_\_ (1975) The Occurrence of  $C_4$  Photosynthesis Among Plants. *Photosynthetica* **9(1)**: 96-105.
- EDWARDS, G. E. & D. WALKER (1983)  $C_3$  &  $C_4$ : *Mechanisms and cellular and environmental regulation of photosynthesis*. Blackwell Scient. Pub. Oxford.
- EHLERINGER, J. R. & R. W. PEARCY (1983) Variation in quantum yield for  $CO_2$  uptake among  $C_3$  and  $C_4$  plants. *Plant Physiol* **73**: 555-559.
- EICKMEIER, W. G. (1978) Photosynthetic Pathway Distribution Along an Aridity Gradient in Big Bend National Park and Implications for Enhanced Resource Partitioning. *Photosynthetica* **12**: 290-297.
- ELMORE, C. D. & R. N. PAUL (1983) Composite list of  $C_4$  Weeds. *Weed Science* **31**: 686-692.
- FAHN, A. (1974) *Anatomía Vegetal*. H. Blume. Madrid.
- FIGUEROA CLEMENTE, M. E. & J. C. RUBIO GARCÍA (1981) *Las marismas del Odiel. Descripción de la vegetación y medio físico*. Coloquio Hispano-Francés sobre Espacios Litorales. Madrid.
- GIL, F. (1986) Origin of CAM as an Alternative Photosynthetic Carbon Fixation Pathway. *Photosynthetica* **20(4)**: 494-507.
- \_\_\_\_, A. CABALLERO & D. GUADILLA (1978) Efectos del nitrato y del amonio en la producción estacional de *Lolium perenne*. 2ª parte. *III Rev. S.E.F.V.* Granada.
- \_\_\_\_, J. IRIARTE & M. S. JIMÉNEZ (1982) *Fotosíntesis  $C_4$* . Col. Maior I. Sec. Pub. Univ. La Laguna. Tenerife.
- GUTIÉRREZ, M., V. E. GRACEN & G. E. EDWARDS (1974) Biochemical and cytological relationships in  $C_4$  plants. *Planta* **119**: 279-300.

- HABERLANDT, G. (1884) *Physiological plant anatomy*. Translation of the 4th Ed. MacMillan 1914. London.
- HATCH, M. D. & C. R. SLACK (1966) Photosynthesis by sugarcane leaves. A new carboxylation reaction and the pathway of sugar formation. *Biochem. J.* **101**: 103-111.
- \_\_\_\_ (1970) Photosynthetic CO<sub>2</sub> fixation pathway. *Annu. Rev. Plant. Physiol.* **21**: 141-162.
- IMBANBA, S. K. & G. PAPA (1979) Distribution of the Kranz Type Anatomy in Some Dicotyledoneous Families of Kenya. *Photosynthetica* **13**(3): 315-322.
- JIMÉNEZ, M. S., A. CABALLERO-RUANO & F. GIL (1981) *Atriplex glauca*, a New Plant with Kranz Syndrome. *Photosynthetica* **15**: 23-35.
- JIMÉNEZ, M. S., D. MORALES, J. IRIARTE & F. GIL (1983a) Succulence and CAM relationships in *Aeonium* genus. *Photosynthesis Research* **4**: 9-20.
- \_\_\_\_ (1983b) Distribución de las Especies C<sub>4</sub> en los Archipiélagos de la Región Macaronésica. *Vieraea* **12**(1,2): 305-316.
- KARPILOV, Y. S. (1970) Cooperation photosynthesis in xerophytes. *Proc. Mold. Inst. Irrigation Vegetable Res.* **11**: 3-66.
- KEELEY, J. E. (1981) *Isoetes Howellii*: a submerged aquatic CAM plant? *Amer. J. Bot.* **68**(3): 420-424.
- \_\_\_\_ (1982) Distribution of diurnal acid metabolism in the genus *isoetes*. *Amer. J. Bot.* **69**(2): 254-257.
- KLUGE, M. (1976) Crassulacean acid metabolism (CAM): CO<sub>2</sub> and water economy. En *Water and Plant Life. Problems and modern approaches. Ecological Studies* Vol. 19 (O. L. LANGE, L. KAPPEN & E. D. SCHULZE eds.) 205-216. Univ. Park Press. Baltimore. London. Tokyo.
- \_\_\_\_ & I. P. TING (1978) *Crassulacean Acid Metabolism*. Springer-Verlag, Berlin.
- KRENZER, E. G., D. N. MOSS & R. K. CROOKSTON (1975) Carbon Dioxide Compensation Points of Flowering Plants. *Plant Physiol* **56**: 194-206.
- LAETSCH, W. M. (1968) Chloroplasts specialization in dicotyledons possessing the C<sub>4</sub>-dicarboxylic acid pathway of photosynthetic CO<sub>2</sub> fixation. *Amer. J. Bot.* **55**: 875-883.
- \_\_\_\_ (1974) The C<sub>4</sub> syndrome: a structural analysis. *Annu. Rev. Plant Physiol* **25**: 27-52.
- MORALES, D., M. S. JIMÉNEZ, J. IRIARTE & F. GIL (1983) Distribución de las especies CAM en los Archipiélagos de la Región Macaronésica. *Sección Científica* 31-33.
- OSMOND, C. B. (1976) CO<sub>2</sub> assimilation and dissimilation in the light and dark in CAM plants, *En CO<sub>2</sub> metabolism and plant productivity*. (R. H. BURRIS & C. C. BLACK, eds.) 217-234. Univ. Park Press. Baltimore, London, Tokyo.
- \_\_\_\_ (1978) Crassulacean acid metabolism: a curiosity in context. *Annu. Rev. Plant Physiol.* **29**: 379-414.
- OSMOND, C. B., K. WINTER & H. ZEGLER (1982) Functional significance of different pathways of CO<sub>2</sub> fixation in photosynthesis. *En Physiological Plant Ecology*. (O. L. LANGE, P. S. NOBEL, C. B. OSMOND & H. ZIEGLES, eds.) Vol II, 479-547. Springer Verlag. Berlin. Heidelberg, New York.
- RAGHAVENDRA, A. S. & V. R. S. DAS (1978) The Occurrence of C<sub>4</sub>-Photosynthesis: A Supplementary List of C<sub>4</sub> Plant Reported During Late 1974-Mid 1977. *Photosynthetica* **12**(2): 200-208.
- SCHMITT, M. (1979) NADP-ME; NADP-malic enzyme; PEP-CK, PEP carboxykinase. Comunicación personal.
- SHOMER-ILAN, A. & Y. WAISEL (1975) Further comments on the effects of NaCl on photosynthesis in *Aeluropus litorales*. *Z. Pflanzenphysiol* **77**: 272-273.
- SZAREK, S. R. (1979) The Occurrence of Crassulacean Acid Metabolism: A Supplementary List During 1976 to 1979. *Photosynthetica* **13**(4): 467-473.

- \_\_\_\_ & I.P. TING (1977) The Occurrence of Crassulacean Acid Metabolism Among Plants. *Photosynthetica* **11**(3): 330-342.
- TING, I. P. (1976) Crassulacean acid metabolism in natural ecosystems in relation to annual CO<sub>2</sub> uptake pattern and water utilization. *En CO<sub>2</sub> Metabolism and Plant Productivity*. (R. H. BURRIS & C. C. BLECK, eds.) 251-268. Univ. Park Press. Baltimore, London, Tokyo.
- \_\_\_\_ & M. GIBBS (1982) Crassulacean Acid Metabolism. *Proc. 5th Annu. Symp. Bot. Univ. Riverside*.
- WALLER, S. S. & LEWIS, J. K. (1979) Occurrence of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> Photosynthetic Pathways in North American Grasses. *Journal of Range Management* **32**(1): 12-28.