



Figura 1. Plantación de Agave sp. de la región de Cuitzeo, Mich., (Propiedad de los autores).

La importancia del metabolismo CAM en la familia *Agavaceae*

The importance of CAM metabolism in the Agavaceae family

Pedro Giovanni Lemus-Díaz¹ Yadira Belmonte-Izquierdo²
y Juan Carlos González-Hernández^{3*}

Tecnológico Nacional de México/Instituto Tecnológico de Morelia, Morelia, Mich., México
Contacto: juan.gh@morelia.tecnm.mx

Resumen. En el presente artículo se mencionan generalidades del metabolismo ácido de las crasuláceas (CAM) en las plantas de la familia *Agavaceae*, así como sus características vegetales y las diferencias con otras rutas metabólicas. El metabolismo CAM es una adaptación vegetal de los agaves para soportar las condiciones adversas de los climas del ambiente donde crecen y se desarrollan, por esta razón que ha sido de interés para los científicos conocer su influencia sobre la fisiología y el proceso de fotosíntesis.

Palabras clave: CAM, plantas, dióxido de carbono (CO₂)

Abstract. In this article, generalities of the Crassulaceae acid metabolism (CAM) in plants of the *Agavaceae* family are mentioned, as well as its plant characteristics and the differences with other metabolic routes. CAM metabolism is a plant adaptation of agaves to withstand the adverse conditions of the climates of the environment where they grow and develop, for this reason it has been of interest to scientists to know its influence on physiology and the photosynthesis process.

Keywords: CAM, plants, dioxide of carbon (CO₂)

La familia de las plantas *Agavaceae* son plantas que se pueden adaptar fácilmente a las condiciones de aridez (Domínguez *et al.*, 2008); destacando el género *Agave* (Figura 1), el cual acapara la atención debido a sus aplicaciones biotecnológicas (producción de bebidas alcohólicas, sustrato para la producción de biopolímeros y biocombustibles, obtención de prebióticos, saponinas, azúcares, compuestos fenólicos, fibras como Henequén y enzimas) (Eguiarte *et*

al., 2021; González *et al.*, 2005; Velázquez *et al.*, 2012). El género agave posee alrededor de 211 especies, de las cuales 159 se encuentran en México, es decir 75% del total, sin embargo, la especie más sobre explotada debido a su baja variabilidad genética es la de *Agave tequilana*, utilizada para la producción de bebidas alcohólicas destiladas, dejando de lado a otras especies, aunque actualmente, especies utilizadas para la producción de mezcal han incrementado su cultivo y uso,

(Machorro, 2018; Eguiarte *et al.*, 2021). Las especies de la familia *Agavaceae* son parecidas en su forma y desarrollo, se conforman de una roseta basal de hojas gruesas y carnosas, poseen raíces profundas, cutícula gruesa, hojas suculentas con espinas y estomas hundidos (García, 2012; Domínguez *et al.*, 2008). México es el origen de la diversidad natural de los agaves, los cuales se encuentran distribuidos a lo largo de su demografía, ecosistemas áridos y semiáridos (Esqueda *et al.*, 2011). Como respuesta a los climas adversos donde crecen, los agaves desarrollaron adaptaciones vegetales, como el metabolismo CAM el cual permite resistir las condiciones de sequía y estrés hídrico (Vázquez, 2010). Sin embargo, a pesar del CAM, existen factores que influyen en los procesos fisiológicos y de fotosíntesis de la familia *Agavaceae*, así como en su respiración, determinando la cantidad de azúcares que se forman en sus hojas (Casierra y González, 2009).

¿Qué es el CAM, cómo se lleva a cabo y para qué sirve?

El metabolismo CAM es una adaptación fisiológica que poseen algunas plantas para soportar el estrés ambiental en climas donde se tiene baja disponibilidad de agua, como en zonas áridas y semiáridas o de dióxido de carbono en ambientes acuáticos (Vázquez, 2010). Las plantas CAM tienen la característica de abrir sus estomas (células porosas por donde respiran las plantas), que realizan la respiración durante la noche para permitir el metabolismo, de tal modo que minimizan la pérdida de agua por transpiración, cosa que, si hicieran en el día, les ocasionaría una pérdida de agua considerable debido a las altas temperaturas, por lo que es crucial para su supervivencia. El metabolismo CAM representa desde el punto de vista biológico, el metabolismo fotosintético más importante para la supervivencia de las plantas de la familia *Agavaceae*, debido a los beneficios que les otorga, sin embargo, también limita su velocidad de crecimiento, aunque sin afectar negativamente a los organismos vegetales (Ruiz, 2014; Casierra y González, 2009; Olmedilla *et al.*, 2010).

A diferencia de la mayoría de las plantas, los agaves que presentan el metabolismo CAM, durante la noche

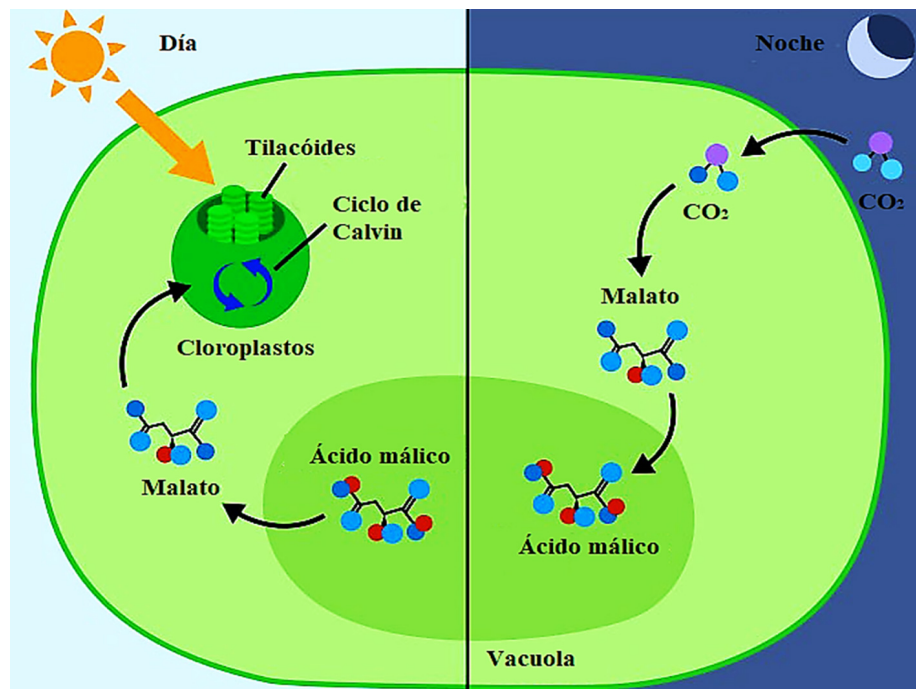


Figura 2. Metabolismo CAM en las células de las plantas (Tomado y modificado de Kropp y Halasey, 2017).

absorben CO_2 y producen malato (compuesto químico de 4 carbonos), que se almacena en las células de la planta como ácido málico, aunque también se pueden encontrar ácidos derivados de isocitrato, fumarato, y succinato, razón por la que estas plantas durante la noche presentan un sabor ácido. Una vez llegado el día los agaves transforman el ácido málico para que el CO_2 entre al ciclo de Calvin (ciclo de síntesis de carbohidratos para alimento de la planta) (Figura 2) (Ruiz, 2014; Vázquez, 2010). Este complejo proceso es mejor representado por medio de varias etapas, 3 durante la noche y 3 durante el día:

Durante la noche. (1) El fosfoenolpiruvato (PEP) absorbe el CO_2 de la atmósfera a partir de azúcares que se encuentran disponibles; (2) el CO_2 es fijado por la enzima fosfoenolpiruvato-carboxilasa (PEPC) y se comienza a producir el ácido málico; (3) el ácido málico es almacenado en las células de la planta.

Durante el día. (1) Se libera el ácido málico en forma de sal; (2) el malato pierde una molécula de carbono (descarboxilación) y se libera CO_2 , formando piruvato necesario para el metabolismo; (3) el CO_2 liberado es asimilado por la enzima ribulosa-1,5-bisfosfato carboxilasa oxigenasa (rubisco) y llevado al ciclo de Calvin para producir carbohidratos para la planta y de este modo alimentarse

generando energía de la producción (Andrade *et al.*, 2007).

La fotosíntesis y el CAM

La fotosíntesis es la vía natural que usan las plantas para asimilar CO_2 y alimentarse. Consiste en la transformación de la energía solar a energía química y se lleva a cabo en 2 fases principales 1) las plantas absorben luz solar, agua y CO_2 y 2) el CO_2 es transformado a carbohidratos y oxígeno mediante enzimas. El metabolismo CAM puede cambiar la fotosíntesis de absorción de CO_2 a nocturna y viceversa (Vázquez, 2010). La fotosíntesis varía dependiendo del tipo de planta y de su tipo de ruta metabólica, existiendo principalmente 3 rutas: C_3 , C_4 y CAM. Se caracterizan por lo siguiente:

Ruta C_3 . Alrededor del 90% de las plantas presentan esta ruta, utilizan la ruta de fotosíntesis que involucra el ciclo de Calvin Benson.

Ruta C_4 . Tuvo su origen en varios grupos de plantas a la vez (polifilético), surgió hace millones de años como consecuencia de la baja concentración de CO_2 , ejemplos de la evolución de estas plantas son el maíz (*Zea mays*) y la caña de azúcar (*Saccharum officinarum*). Se diferencian de las plantas con metabolismo C_3 por su anatomía especial, ya que tienen una forma redondeada como una corona que les brinda la oportunidad de metabolizar el

CO₂ más fácil, por medio de una enzima fosfoenolpiruvato carboxilasa (PEPcase) donde se produce malato, el cual luego es descompuesto a CO₂ y se incorpora al ciclo de Calvin Benson por una reacción química con la enzima rubisco (Vázquez, 2010).

Las plantas CAM se desarrollaron a partir de las angiospermas (plantas con flor) y se diversificaron hace millones de años a modo polifilético de las plantas C₃, como consecuencia de la disminución del CO₂ en la atmósfera. Existe evidencia evolutiva de plantas intermedias C₃ – CAM, es decir, que usaban ambas rutas metabólicas, y a medida que pasaban las eras fueron diversificándose y adaptándose a nuevos ambientes, como evidencia de ello el CAM se encuentra en plantas prehistóricas como los pteridófitos (plantas que se reproducen mediante esporas), gimnospermas (plantas que producen semillas sin necesidad de fruto) y angiospermas, abarcando a 33 familias y 328 géneros. Es impresionante como las plantas CAM se desarrollaron y diversificaron desde eras tan antiguas como el mioceno prehistórico, a tal punto que algunas de las plantas con metabolismo C₃ se convirtieron completamente en CAM, por lo que ha sido todo un proceso evolutivo para formar a las plantas que se conocen ahora con metabolismo CAM, siendo la más popular los agaves (Geydan y Melgarejo, 2005; Moreno *et al*, 2015; White, 2015)

Diferencias entre las plantas con metabolismo C₃, C₄ y CAM

Para comprender mejor a las plantas CAM, es necesario comprender que son una adaptación de las plantas para resistir ambientes hostiles, dichas plantas se diferenciaron de las plantas con metabolismo C₃ y C₄ (plantas más comunes), ya que, las plantas CAM absorben el CO₂ en ácidos orgánicos de 4 carbonos, y lo fijan durante el día en el ciclo de Calvin, además, sus estomas minimizan su respiración al estar cerrados de día y abiertos de noche, por lo tanto, las plantas CAM utilizan eficientemente el agua, de 5 a 10 veces más que en las plantas C₄, lo que les otorga ventaja competitiva para aprovechar los nutrientes. Las plantas con metabolismo C₃ y C₄ también se diferencian de las plantas CAM, no solo por su acumulación de ácidos, sino por presentar diferente acumulación de

carbohidratos como: almidón, glucanos o hexosas. Por otro lado, las plantas CAM, poseen en sus tejidos a las células parenquimáticas en empalizada o lagunares, conocidas como mesófilo. Las células en empalizada realizan la fotosíntesis mientras que los lagunares actúan como el medio de transporte del dióxido de carbono (CO₂), como si se fuese un taxi de CO₂, ambas son células alargadas, cubicas y continuas; las empalizadas son cercanas y rellenan los huecos entre los tejidos de las plantas como si se tratase de postes o una reja de madera, a diferencia de los lagunares que tienen más espacios entre sí (Figura 3). Su función es acumular agua, y proteínas, pudiendo almacenar más agua que las plantas C₃ y C₄ para obtener más energía y resistir las sequías prolongadas. (Geydan y Melgarejo, 2005; Contreras, 2018).

Ventaja del metabolismo CAM en los agaves

En México, se tienen muchas regiones con climas cálidos y secos, donde la deficiencia de agua, las elevadas temperaturas y los suelos ricos en sales, son factores adversos para el desarrollo de los cultivos, siendo el de mayor impacto el déficit de agua para la fotosíntesis de las plantas. Las especies de la familia *agavaceae* más eficientes para el uso del agua que las plantas con metabolismo C₃ y C₄, como el frijol y el maíz respectivamente. En este sentido, cultivar agaves como: el *Agave salmiana Otto ex Salm-Dyck* o el *Agave tequilana Weber*, representan una excelente alternativa, puesto que son muy utilizados, sobre todo para la producción de bebidas alcohólicas a gran escala (Ruiz *et al*, 2007). Además, las plantaciones de agave poseen la ventaja, de que debido al metabolismo

CAM, pueden prosperar durante periodos de sequía de hasta 6 meses sin necesidad de riego (Pimienta *et al*, 2005).

Conclusión

El metabolismo CAM es quizá el metabolismo fotosintético más relevante para las plantas de la familia *Agavaceae*, no solo por sus ventajas benéficas a dichas plantas, sino también a que este les permite sobrevivir a las condiciones adversas donde crecen y se desarrollan. Además, su nivel de complejidad otorga una pauta acerca de la evolución de ciertas especies vegetales para adaptarse a ambientes desfavorables y a la necesidad de asegurar su especie sin comprometer el medio ambiente que les rodea, aunque esto implique limitar su crecimiento. Por otro lado, la evolución de las plantas C₃ y C₄ a lo que ahora se conoce como plantas CAM abrió la puerta a nuevas investigaciones para conocer la evolución de las especies vegetales en los ecosistemas, destacando las especies del género agave por su elevado potencial biotecnológico y sus aplicaciones en la industria alimenticia y nutracéutica, siendo una base fundamental para el desarrollo de nuevos subproductos cada vez más variados, tales como la producción de bebidas alcohólicas; biopolímeros, biocombustibles, azúcares, prebióticos, sustancias saponinas, entre otros. Es por ello, que los agaves tienen una gran importancia en los lugares donde se desarrollan, destacando México, como centro de diversificación y mayor cantidad de especies de agaves de todo el mundo, los cuales sin importar la especie pueden aprovecharse en su totalidad como materia prima para diversas aplicaciones, ayudando a

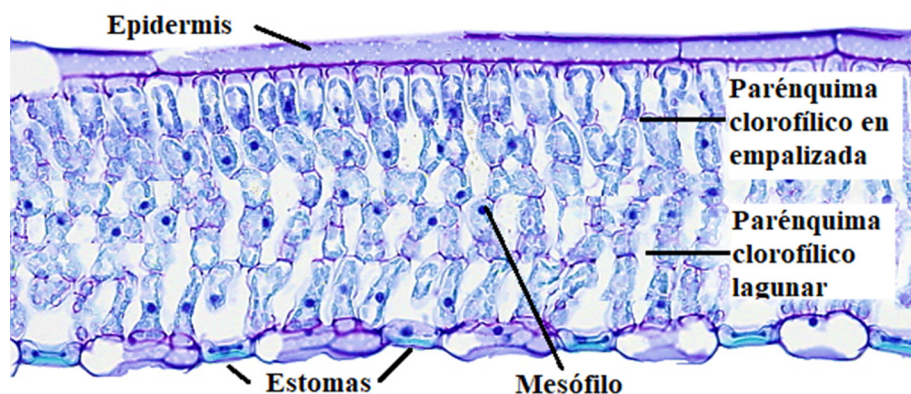


Figura 3. Estructuras del tejido celular de las plantas CAM (Tomado de Megías *et al*, 2022).

contribuir a la supervivencia de especies que no son utilizadas o que son poco conocidas, para mantener la enorme diversidad genética de la familia *agavaceae*.

Referencias

- Andrade, J., De la Barrera, E., Reyes, C., Ricalde, M., Soto, G., & Cervera, J. (2007). El metabolismo ácido de las crasuláceas: diversidad, fisiología ambiental y productividad. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, (81), 37-50.
- Casierra, F., & González, D. (2009). Cambio circadiano de pH y acidez titulable en la savia de fique (*Furcraea castilla* y *F. macrophylla*). *Orinoquia*, 13(1), 5-13.
- Contreras, R. (2018). Tejidos vegetales: Parénquima en empalizada. De la guía, sitio web: <https://biologia.laguia2000.com/histologia/tejidos-vegetales-parenquima-en-empalizada>
- Domínguez, M., González M., Rosales, C., Quiñones, C., Díaz de León, S., Mireles, S., & Pérez, E. (2008). El cultivo *in vitro* como herramienta para el aprovechamiento, mejoramiento y conservación de especies del género *Agave*. *Investigación y Ciencia*, 41: 53-62.
- Eguarte, L., Jiménez, O., Aguirre, E., Scheinvar, E., Gámez, N., Gasca, J., Castellanos, G., Moreno, A., & Souza, V. (2021). Evolutionary ecology of *Agave*: distribution patterns, phylogeny, and coevolution (an homage to Howard S. Gentry). *American Journal of Botany*, 108(2):216-235.
- Esqueda, M., Coronado, M., Gutiérrez, A., & Fragoso T. (2011). *Agave angustifolia* Haw. Técnicas para el transplante de vitroplantas a condiciones de agostadero. Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación. México 20 p
- García, A. (2012): México, país de magueyes. De "La jornada del campo", del diario La Jornada (México), pág. 4, sitio web: <https://www.jornada.com.mx/2012/02/18/cam-pais.html>
- Geydan, T., & Melgarejo, L. (2005). Metabolismo ácido de las crasuláceas. *Acta Biológica Colombiana*, 10(2), 3-16.
- González, Y., González, O., & Nungaray, J. (2005). Potencial del bagazo de agave tequilero para la producción de biopolímeros y carbohidrasas por bacterias celulolíticas y para la obtención de compuestos fenólicos. *E-Gnosis*, (3), 0.
- Kropp, H., & Halasey, A. (2017). Plantas CAM, (Mariana Grizante, Trans.). ASU - Pregúntele a un biólogo. Sitio web: <https://askabiologist.asu.edu/plantas-cam>
- Machorro, J. (2018). Descubren 4 nuevas variedades de agave en México. De Mi Ambiente, sitio web: <https://www.miambiente.com.mx/campus/descubren-4-nuevas-variedades-de-agave-en-mexico/>
- Moreno, J., Pataro, L., & Pajarón, S. (2015). Atlas de los pteridófitos de la península ibérica e islas baleares. *Acta Botánica Malacitana*, 40, 5-55.
- Olmedilla, A., Alché, J., & Rodríguez, M. (2010). Identificación histológica y ultraestructural de plantas C4 y CAM. <http://hdl.handle.net/10261/39651>
- Megías, M., Molist, P., & Pombal, M. (2023). Atlas de histología vegetal y animal. http://mmegias.webs.uvigo.es/1-vegetal/v-imagenes-grandes/parenquima_clorofilico.php
- Pimienta, E., Zañudo, J., Nobel, P., & García, J. (2005). Respuesta fisiológica a factores ambientales del agave azul (*Agave tequilana* Weber). *Scientia-CUCBA*, 7(2), 85-97.
- Ruiz, M. (2014). Variación de la fotosíntesis cam en dos especies de agave por el desarrollo y el ambiente. <https://repositorioinstitucional.uaslp.mx/xmlui/handle/i/3457>
- Ruiz, G., Peña, C., Trejo, L., & Sánchez, A. (2007). Respuesta fisiológica del maguey (*Agave salmiana* Otto ex Salm-Dyck) a la sequía intermitente. *Revista de la Facultad de Agronomía (LUZ)*, 24(1), 318-325.
- Vázquez, E. (2010). Cambios de acidez en hojas del maguey *Agave salmiana* Otto Ex Salm-Dyck dependientes de la edad de la hoja y la planta. <http://hdl.handle.net/10521/164>
- Velázquez, G., Mateos, J., Flores, J., & Camacho, R. (2012). Producción de fructanhidrolasas fúngicas con especificidad sobre fructanos de agave. <http://ciatej.repositorioinstitucional.mx/jspui/handle/1023/239>
- White, L. (2015). Angiospermas. Universidad Autónoma del Estado de México. <http://ri.uaemex.mx/bitstream/handle/20.500.11799/32141/secme-17406.pdf?sequence=2>



Directrices para autores/as

La Revista Milenaria recibe propuestas originales de Divulgación, relacionadas con la Ciencia y el Arte, de temática libre. Los trabajos deberán tratar sobre hallazgos científicos, expresiones artísticas o presentar reflexiones sobre temas sociales, en un lenguaje claro y sencillo.

Los textos que deseen publicar, podrán postularse a través de la plataforma de Milenaria, Ciencia y Arte en la siguiente dirección: <http://www.milenaria.umich.mx/ojs/index.php/milenaria/about/submissions>

El autor debe registrarse en el portal de la revista para obtener su clave de usuario y contraseña, con las cuales podrá ingresar y subir a la plataforma su manuscrito, así como continuar el proceso editorial, revisando el estatus del mismo.

Los manuscritos recibidos estarán sujetos a un proceso editorial que se desarrolla en etapas, donde los autores deberán atender cada una de las observaciones y sugerencias que se le indiquen durante las revisiones. Los trabajos serán revisados por pares evaluadores, miembros del comité editorial de la Revista Milenaria y por revisores externos.

La extensión de los manuscritos tendrá un máximo de 6 cuartillas (incluyendo referencias), deberán estar escritos en formato Word de 12 puntos e interlineado de 1.5 y tener tres autores como máximo (al menos uno con clave ORCID). Deberá incluir figuras con un pie descriptivo adecuado. Revise los trabajos previos en: www.milenaria.umich.mx/ojs

Cada texto debe incluir: Título, identificación de los autores, resumen (de hasta 250 palabras), 3 palabras clave, traducción al inglés del resumen y palabras clave (abstract, key words), cuerpo del texto (en el que se podrán incluir subtítulos relacionados al tema) conclusión y referencias. Redactar en Formato de Divulgación para el público en general, evitando la estructura de textos de investigación.

La lista de referencias deberá incluir únicamente las obras que fueron citadas en el texto y que hayan sido publicadas, señaladas en el sistema de la American Psychological Association (APA). Las referencias se presentarán en orden alfabético, sin enumeración ni viñetas, y en caso de más de una referencia del mismo autor(es) deberán registrarse en orden cronológico, agregando DOI o URL de acuerdo a lo que corresponda.

No se publicarán los textos donde se transcriban citas de otros autores o propias publicadas en otras fuentes, sin hacer el señalamiento preciso.

Una vez emitido el dictamen, se notificará al autor el resultado del proceso correspondiente.

Comité Editorial

Facultad de Salud Pública y Enfermería, UMSNH.