

## **Fotosíntesis y cambios en la composición de la atmósfera**

© Jesús M. Mercado 1999  
ecobiblio@ccuma.uma.es

### **RESUMEN**

El proceso de interacción entre la vegetación y su medio ambiente físico ha sido constante durante la evolución de la tierra. Así, las concentraciones de oxígeno (O<sub>2</sub>) y dióxido de carbono (CO<sub>2</sub>) han variado a lo largo de las diferentes eras geológicas, en parte debido a la actividad de los organismos fotosintéticos. Durante la aparición de las Cianobacterias, la presencia de O<sub>2</sub> en la atmósfera era muy escasa mientras que la concentración de CO<sub>2</sub> era unas 100 veces mayor que la actual. La fotosíntesis produjo un aumento global de la concentración de O<sub>2</sub> y disminución de la de CO<sub>2</sub>. La variación de la concentración de O<sub>2</sub> y CO<sub>2</sub> pudo dar lugar a presiones de selección a favor de moléculas de la enzima fotosintética Rubisco (ribulosa-1,5,-bisfosfato carboxilasa/oxigenasa) con una mayor afinidad y selectividad por el CO<sub>2</sub>. De hecho, existe cierta concordancia entre los niveles de CO<sub>2</sub> y O<sub>2</sub> en el momento de la aparición de los diferentes grupos vegetales presentes en la actualidad y su afinidad por el CO<sub>2</sub>. Sin embargo, la aparición de los mecanismos de concentración de carbono (cuya función es aumentar la concentración de CO<sub>2</sub> en el entorno de la Rubisco para suprimir la fotorrespiración) debió ser anterior a la disminución del CO<sub>2</sub> y el aumento del O<sub>2</sub>. Variaciones locales en la concentración de estos gases, con independencia de sus valores globales podrían explicar este hecho. Por lo tanto, la importancia del microambiente en la evolución de los organismos fotosintéticos cuestiona una aproximación global al problema del denominado cambio climático.

## ABSTRACT

The interaction between the vegetation and its physical environment has been a continuous process during the evolution of Earth. Oxygen (O<sub>2</sub>) and carbon dioxide (CO<sub>2</sub>) concentrations have varied across the different geologic periods partially due to the activity of photosynthetic organisms. At the moment of appearance of the Cyanobacteria, O<sub>2</sub> was very scarce and CO<sub>2</sub> concentration was close to 100-fold higher than the concentration at present. Photosynthesis lead to a global increase in O<sub>2</sub> and decrease in CO<sub>2</sub>. The CO<sub>2</sub> and O<sub>2</sub> level changes may have favored the selection of photosynthetic enzyme Rubisco (ribulose-1,5,-bisfosfate carboxilase/oxigenase) with an increasing affinity and selectivity for CO<sub>2</sub>. In fact, a certain correlation between CO<sub>2</sub> and O<sub>2</sub> levels present at the moment of appearance of different plant groups that exist today and Rubisco's affinity for CO<sub>2</sub>. However, the appearance of the carbon concentration mechanisms (whose function is to increase the CO<sub>2</sub> concentration around Rubisco to suppress photorespiration) had to be earlier than the decrease of CO<sub>2</sub> and O<sub>2</sub> levels. These mechanisms are not necessary under a high ambient CO<sub>2</sub> concentration. Only local variations (not related to the global concentration) in the concentration of CO<sub>2</sub> and O<sub>2</sub> could explain their appearance. Therefore, the importance of the micro-environment in the evolution of photosynthetic organisms has to be studied and presents a challenge to the global approach of the so-called climatic change.

Hoy en día resulta obvio que la vegetación ejerce una importante influencia sobre su medio ambiente físico. Así, la cobertura vegetal modifica el balance de radiación de la superficie terrestre al alterar el albedo, afecta al régimen de lluvias en una determinada región o cambia las características del suelo en el que crece. Dado que estos efectos modulan el crecimiento de la propia vegetación, este proceso de interacción puede ser calificado como de retroalimentación o "feed back" (Raven 1998a). Un ejemplo de dicho proceso a escala planetaria podría ser el aumento de la concentración del CO<sub>2</sub> atmosférico producido durante las últimas décadas. Como es sabido, el CO<sub>2</sub> es el principal gas causante del conocido como efecto invernadero, cuya consecuencia más dramática podría ser el calentamiento global de la atmósfera con el consiguiente cambio climático. Aunque la causa última de la acumulación del CO<sub>2</sub> no es la vegetación, sí parece ser que ésta es la responsable de se esté produciendo a un ritmo menor del que podría hacerlo. Esta hipótesis se basa en que parte del "exceso" de CO<sub>2</sub> emitido por la actividad humana, podría ser fijado por la vegetación mediante un aumento de sus tasas de fotosíntesis (en definitiva, de sus tasas de crecimiento). Dado que las tasas de fijación de CO<sub>2</sub> varían de una especie a otra, se espera que la contribución de cada una de éstas al citado efecto amortiguador sea diferente.

Por lo tanto, la hipótesis enunciada lleva a una segunda hipótesis, tal es que el mayor aumento en las tasas de crecimiento de unas especies frente a otras podría producir cambios en la estructura de los ecosistemas vegetales. Una buena forma de abordar esta pregunta es desde una perspectiva global (si bien partiendo de una escala temporal totalmente diferente), y que consiste en analizar cómo han coevolucionado atmósfera y vegetación desde la aparición de los primeros organismos fotosintéticos. La fotosíntesis es un proceso complejo en el que se implican diferentes compartimentos celulares y mecanismos enzimáticos. Además, es un proceso fuertemente dependiente de las variables físico-químicas del medio. Es debido a esta dependencia que la vegetación (y sus restos fósiles) se encuentra tan íntimamente ligada al clima (o paleoclima) de una determinada región. Siguiendo el mismo principio, se podría esperar que los cambios producidos durante la evolución en la compleja “maquinaria fotosintética”, reflejen los cambios producidos en la composición de la atmósfera (Raven 1998b).

Los registros fósiles indican que la composición de la atmósfera terrestre ha variado sustancialmente a lo largo de las diferentes eras geológicas (Berner 1990, 1993, 1994). Algunos de dichos cambios han ido ligados a la evolución de la actividad biológica sobre el planeta. En particular, los organismos fotosintéticos capaces de utilizar  $H_2O$  como fuente de electrones, con el consiguiente desprendimiento de  $O_2$ , son los responsables de la acumulación de éste en la atmósfera actual, dado que, según Holland (1984), el principal proceso no biológico capaz de producir  $O_2$ , la fotodisociación del vapor de  $H_2O$ , sólo pudo dar lugar a un aumento de la concentración de este gas de menos de  $10^{-8}$  veces la actual. Las primeras células capaces de realizar fotosíntesis oxigénica fueron cianobacterias que aparecieron hace unos 3450 millones de años (Ma) (Berbee y Taylor 1993, Kooistra y Mellin 1996, Raven 1995). Antes de la aparición de estos organismos, el  $O_2$  estaba presente en la atmósfera sólo en muy pequeñas cantidades. Durante el Proterozoico (hace 2000 Ma), y coincidiendo con la aparición de los primeros organismos vegetales con estructura parecida a una alga, este gas empezó a acumularse en la atmósfera. Hacia el final de este período, se alcanzaron niveles similares al actual, coincidiendo con la aparición de los primeros ecosistemas terrestres vegetales (que datan de hace unos 1200 Ma). Posteriormente se han producido oscilaciones de la concentración de  $O_2$ , alcanzándose muy altos niveles en el Carbonífero, coincidiendo con la probable aparición de las haptofitas, los ancestros de las embriofitas (cuyos primeros restos fósiles datan de 428 Ma). Paralelamente a estos eventos evolutivos, el  $CO_2$  ha sufrido también variaciones atribuibles en parte a su consumo por los organismos fotosintéticos. Así, y en contraste con la variación del contenido de  $O_2$ , la concentración de  $CO_2$  en la atmósfera ha disminuido desde niveles superiores a 3 kiloPascal (kPa) hace 3500 Ma, hasta su nivel actual (unos 30 Pa).

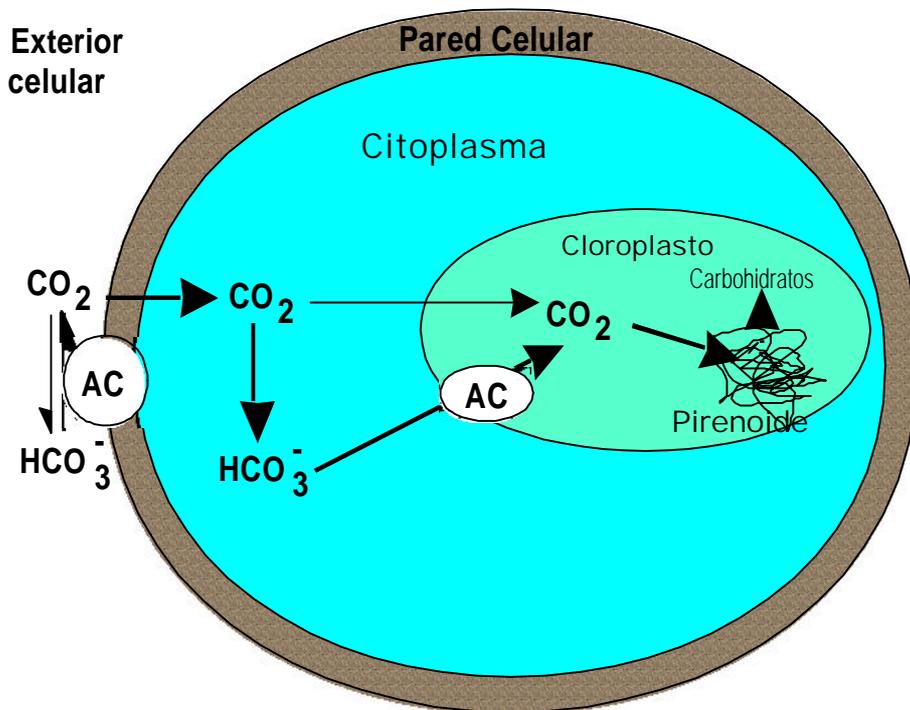
Los cambios en la composición de la atmósfera durante la evolución de la

Tierra tuvieron importantes consecuencias sobre las condiciones de habitabilidad en ella. Siguiendo con el O<sub>2</sub>, su acumulación supuso el paso de una atmósfera neutra a ligeramente reductora, lo que afectó el ciclo biogeoquímico de otros nutrientes esenciales. Así, se produjo la oxidación del Fe(II) a Fe(III) con la consiguiente precipitación de este como óxido (Couturect et al. 1994). La presencia de fases sólidas de Fe(III), capaces de enlazar fósforo en forma de ortofosfato, produjo una limitación en la disponibilidad de este último elemento. También se favoreció la aparición de nitrógeno combinado así como la inhibición de la fijación biológica del N<sub>2</sub>. La acumulación de O<sub>2</sub> también condujo a la formación de la capa de ozono estratosférica, con importantes consecuencias en la protección frente a la radiación ultravioleta (Rozema et al. 1997).

Sin duda, la consecuencia más directa de los cambios en la concentración de O<sub>2</sub> y CO<sub>2</sub> sobre los organismos fotosintéticos, pudieron ser variaciones en las tasas de carboxilación de la Rubisco. Como es sabido, la Rubisco es la principal enzima encargada de la fijación fotosintética del CO<sub>2</sub>, lo que determina finalmente las tasas de crecimiento vegetal. El O<sub>2</sub> compite con el CO<sub>2</sub> por el sitio activo del enzima, de manera que las tasas de carboxilación dependen de la concentración de CO<sub>2</sub> relativa a la de O<sub>2</sub> así como de la selectividad del enzima para el CO<sub>2</sub> frente al O<sub>2</sub>. Altos valores del índice CO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub> suprimen la actividad oxigenasa de la Rubisco. Por el contrario, cuanto menor sea dicho índice, más limitada podría estar la fotosíntesis por el CO<sub>2</sub>. Así, y a modo de ejemplo, la concentración de CO<sub>2</sub> atmosférico actual no es suficiente para suprimir la actividad oxigenasa de la Rubisco y saturar las tasas de carboxilación. Los principales grupos de plantas presentes en la actualidad surgieron bajo ambientes con muy diferentes valores del índice CO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub>. Las primeras cianobacterias con fotosíntesis oxigénica debieron realizar la fotosíntesis bajo una atmósfera rica en CO<sub>2</sub> y carente prácticamente de O<sub>2</sub>. Durante la aparición de las primeras células fotosintéticas eucariotes, el valor del índice CO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub> pudo ser aproximadamente unas 10 veces mayor al actual. El desarrollo posterior de la vegetación (en especial la aparición de la vegetación embriofítica terrestre) se produjo bajo valores del índice similares al actual, aunque hubo importantes oscilaciones (principalmente en el Carbonífero).

Hoy en día está bien establecido que los grupos vegetales tienen afinidades diferentes por el CO<sub>2</sub> debido a (1) las propias características cinéticas de la Rubisco y (2) la presencia de mecanismos de concentración de carbono (MCC) cuya función es aumentar la concentración de CO<sub>2</sub> en el entorno del enzima, favoreciendo así la actividad carboxilasa y suprimiendo la actividad oxigenasa. La Rubisco de las cianobacterias tiene una menor selectividad para el CO<sub>2</sub> frente al O<sub>2</sub> que la de las algas verdes y plantas terrestres. Los valores mayores de selectividad para el CO<sub>2</sub> se encuentran, sin embargo, entre algas rojas y pardas. La Rubisco de las algas verdes y embriofitas fue adquirida directamente de una cianobacteria mientras que la de las algas rojas y pardas fue derivada de otro

grupo primitivo de bacterias (Bhattacharye y Medlin 1995). Así pues, los diferentes valores de selectividad de la Rubisco de estos organismos podrían resultar de su diferente origen filogenético así como de su desarrollo evolutivo posterior. Además, ambas moléculas primitivas, surgidas bajo ambientes ricos en  $\text{CO}_2$ , debieron evolucionar en paralelo hacia mayores valores de selectividad para el  $\text{CO}_2$  cuando el nivel de este declinó en la atmósfera. Por lo tanto, la afinidad de la Rubisco por el  $\text{CO}_2$  en algunos grupos de plantas podría reflejar las características de la atmósfera bajo la que surgieron. Sin embargo, como se ha señalado, además de la Rubisco, muchas cianobacterias, algas y plantas terrestres presentan mecanismos de concentración de  $\text{CO}_2$  que están estrechamente ligados a la actividad de esta enzima. Existen dos tipos de mecanismos: (a) basados en el transporte de carbono inorgánico ( $\text{CO}_2$  o  $\text{HCO}_3^-$ ) a través de las membranas (presentes en plantas acuáticas, principalmente en cianobacterias y algas) y (2) basados en ciclos de carboxilación/descarboxilación que preceden la acción de la Rubisco (presentes en plantas denominadas  $\text{C}_4$  y CAM según el tipo de ruta fotosintética que posean). El origen polifilético de estos mecanismos es generalmente aceptado (Apel 1994), si bien el momento evolutivo en que pudieron aparecer sigue siendo materia de controversia. No obstante, las rutas  $\text{C}_4$  y CAM no deben ser más antiguas, ya que surgieron hace 200 Ma con niveles de  $\text{CO}_2$  y  $\text{O}_2$  similares al actual (esto es, concentraciones de  $\text{CO}_2$  no saturantes para la fotosíntesis). Sin embargo, los MCC basados en el transporte del carbono inorgánico a través de membranas, debieron surgir mucho antes de que el nivel de  $\text{CO}_2$  o la razón  $\text{CO}_2/\text{O}_2$  hayan podido favorecer su selección, ya que las cianobacterias datan de 3500 Ma y los macrófitos acuáticos de hace unos 600 Ma. Un componente esencial de los MCC basados en el transporte a través de membrana es la enzima denominada anhidrasa carbónica (AC). Esta enzima se encuentra ampliamente distribuida en todos los grupos vegetales, desde las cianobacterias hasta las plantas vasculares terrestres. Su función es la de acelerar la transformación reversible del  $\text{CO}_2$  a  $\text{HCO}_3^-$ . La presencia de AC en la superficie de las células de plantas acuáticas permite el uso de  $\text{HCO}_3^-$  como fuente de carbono inorgánico para la fotosíntesis al acelerar su transformación en  $\text{CO}_2$ , que puede difundir fácilmente hacia el interior de la célula (Figura 1). Dado que la concentración de  $\text{HCO}_3^-$  en el agua de mar es unas 200 veces mayor que la de  $\text{CO}_2$  (aproximadamente 12  $\mu\text{M}$ ), la presencia de AC externa en plantas acuáticas supone el acceso a una fuente mayor de carbono inorgánico que la que tendría si sólo pudiera usar este  $\text{CO}_2$ .



**Figura 1:** Esquema de una célula de un alga eucariote marina mostrando la ubicación probable y la función de la AC. En el agua de mar, el pH es aproximadamente 8.1 y la concentración de carbono inorgánico total es 2.2 mM. Debido al pH alcalino del agua de mar aproximadamente el 95% del carbono inorgánico se encuentra como  $\text{HCO}_3^-$ , que no puede difundir libremente hacia el interior de la célula. La presencia de AC en el exterior de la célula permite que el  $\text{HCO}_3^-$  se transforme rápidamente en  $\text{CO}_2$  que puede entrar en la célula por difusión. En el interior el  $\text{CO}_2$  se almacena como  $\text{HCO}_3^-$ . La AC interna facilita el transporte del  $\text{HCO}_3^-$  almacenado hacia el interior del cloroplasto. Como resultado, se mantienen una alta concentración de  $\text{CO}_2$  alrededor de la Rubisco, saturándose sus tasas de carboxilación y reduciéndose su actividad oxigenasa.

Como consecuencia, las tasas de fotosíntesis de muchas de estas plantas están saturadas a la concentración de carbono inorgánico presente en su medio. En cianobacterias y algas con CCM la presencia de AC es, además, necesaria en el citoplasma y estroma del cloroplasto, puesto que el carbono inorgánico se almacena en el interior como  $\text{HCO}_3^-$ , que ha de ser transformado posteriormente en  $\text{CO}_2$  para que pueda ser fijado por la Rubisco (Suzuki et al. 1994). Diferentes estudios experimentales llevan a la conclusión de que la AC interna no es precisa cuando la concentración de  $\text{CO}_2$  externa es alta (Mercado et al. 1997a,b), esto es, la AC no tiene función fotosintética aparente en una atmósfera con elevada concentración de  $\text{CO}_2$  (como debió ser la atmósfera bajo la que surgieron las

cianobacterias y algunos de los principales grupos de algas). Otro componente de los MCC basados en el transporte es el pirenoide, una estructura proteínica que se encuentra en el interior del cloroplasto y se supone ligada estrechamente a la actividad de la Rubisco. Los registros fósiles indican que estructuras celulares tipo pirenoide aparecieron ya en eucariotas con 1000 Ma de antigüedad, esto es, en una atmósfera con una concentración de CO<sub>2</sub> unas 40 veces mayor que la actual. Por lo tanto, los datos disponibles indican que algunos componentes de los mecanismos de concentración de carbono basados en el transporte de carbono inorgánico no surgieron bajo una atmósfera global con elevados "déficit" de CO<sub>2</sub>.

En resumen, la afinidad para el CO<sub>2</sub> en algunos grupos de plantas podría reflejar las características de la atmósfera global bajo la que surgieron. Sin embargo, estas características ambientales globales no justifican la aparición y su selección por evolución de algunos mecanismos fotosintéticos, como los MCC basados en el transporte de carbono inorgánico a través de membranas. Aunque las razones para explicar esta "falta de correlación" son obviamente materia de especulación, el origen temprano de algunos MCC puede deberse a que el CO<sub>2</sub> pudo limitar la fotosíntesis mucho antes de que su concentración en la atmósfera descendiera. Así por ejemplo, los microorganismos fotosintéticos bentónicos que crecen en mantos microbianos bajo el agua o en tierra (Raven 1993) e incluso algunos macrófitos acuáticos (Mercado et al. 1998) podrían llegar a estar limitados por el CO<sub>2</sub> debido a la "lenta" velocidad de difusión de este gas unida a una disminución de su concentración al ser consumido por el propio organismo. Nótese que al aludir a distancias de difusión y concentraciones locales se ha de pasar de considerar la interacción planta-medio ambiente desde una escala global a una micro- o mesoescala, poco dependiente en principio de las características medias de la atmósfera. Este hecho lleva a reorientar la cuestión que dio partida a esta disertación, a saber, en qué medida podrían responder los ecosistemas vegetales terrestres al aumento relativamente vertiginoso de la concentración del CO<sub>2</sub> atmosférico: debido a la importancia de las condiciones ambientales "locales" es muy probable que el aumento del CO<sub>2</sub> atmosférico que se está produciendo en la actualidad tenga poco efecto sobre algunos ecosistemas vegetales, principalmente sobre los ecosistemas vegetales acuáticos. No obstante, dada la escasez de datos y de estudios adecuadamente orientados, es preciso aún mucho trabajo experimental y de campo para poder emitir alguna predicción suficientemente fundada.

## Bibliografía

- Apel P. 1994. Evolution of the C<sub>4</sub> photosynthetic pathway: a physiologists point of view. *Photosynthetica* 30: 495-502.
- Bhattacharya D. & Merlin L. 1995. The phylogeny of plastids: a review based on comparisons of small-subunit ribosomal RNA coding regions. *J. Phycol* 31: 489-498.
- Berbee M. L. & Taylor J. W. 1993. Dating the evolutionary radiations of the true fungi. *Can. J. Bot.* 71: 1114-1127.
- Berner R. A. 1990. Atmospheric carbon dioxide levels over Phanerozoic time. *Science* 249: 1382-1386.
- Berner R. A. 1993. Paleozoic atmospheric CO<sub>2</sub>: importance of solar radiation and plant evolution. *Science* 261: 68-70.
- Berner R. A. 1994. Geocarb II: a revised model for atmospheric oxygen over Phanerozoic time. *Am. J. Sci.* 289: 331-361.
- Couture M., Chamberland H., St-Pierre B. & Guertin M. 1994. Nuclear genes encoding chloroplasts hemoglobins in the unicellular green alga *Chlamydomonas eugametos*. *Mol. Gen. Genet.* 243: 185-197.
- Holland H. D. 1984. *The Chemical Evolution of the Atmosphere and Oceans*. Princeton University Press, Princeton, N. J.
- Kooistra W.H.C.F. & Mellin L. 1996. The origin of the pigmented heterokonts and diatoms. *J. Phycol.* 32: 25s
- Mercado J. M., Figueroa F. L. & Niell F. X. 1997a. Regulation of the mechanism for HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> using by the inorganic carbon level in *Porphyra leucosticta*. *Planta* 201: 319-325.
- Mercado J. M., Niell F. X., Figueroa F. L. & Axelsson L. 1997b. A new method for estimating external carbonic anhydrase activity in macroalgae. *J Phycol* 33: 999-1006.
- Mercado J. M., Gordillo F. J. L., Figueroa F. L. & Niell F. X. 1998. External carbonic anhydrase in tidal macroalgae. *J Exp Mar Biol Ecol* 221: 209-220.
- Raven J. A. 1993. The evolution of vascular land plants in relation to quantitative function of dead water-conducting cells and stomata. *Biol. Revs.* 68: 337-363
- Raven J. A. 1995. The early evolution of land plants: aquatic ancestors and atmospheric interactions. *Bot. J. Scotland* 47: 151-175.
- Raven J. A. 1998a. Extrapolating feedback processes from the present to the past. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* 353, 19-28.
- Raven J.A. 1998b. Phylogeny, paleoatmosphera and the evolution of phototrophy. *Stable isotopes* (ed. H. Griffiths). BIOS Scientific Publishers Ltd., Oxford.
- Rozema J., van de Staiij J., Björn L. O. & Cadwell M. 1997. UV-B as an environmental factor in plant life: stress and regulation. *Trends Ecol. Evoln.* 12, 22-28.
- Suzuki E., Shirawa Y. & Miyachi S. 1994. The cellular and molecular aspects of carbonic anhydrase in photosynthetic organisms. *Progress in Pycological Research*. Vol 10 (F. E. Round, D. J. Chapman, eds).

## Glosario

Cianobacterias: También denominadas algas verde-azuladas, son organismos unicelulares procariotas más relacionados con las bacterias que con las algas eucariotas. Poseen clorofila y biliproteínas y fueron las primeras

- células con fotosíntesis oxigénica.
- Carbonífero: el quinto de los seis periodos en que se divide la era paleozoica, durante el cual se formaron los yacimientos de carbón a partir de grandes bosques pantanosos y aparecieron los primeros reptiles.
- Albedo: razón entre la energía luminosa que difunde una superficie por reflexión y la energía incidente.
- Proterozoico: periodo geológico que comprende desde los 2500 hasta los 600 millones de años.
- Haptofitas: grupo de organismos fotosintéticos, unicelulares y flagelados con clorofila a,  $c_1$  y  $c_2$ . Presentan una estructura a modo de apéndice filamentoso denominado haptonema (de ahí el nombre del grupo) que les permite adherirse a diferentes superficies.
- Embriofitas: división vegetal que incluye a todas las plantas con tejidos y órganos diferenciados (plantas vasculares).
- Pascal: unidad de medida equivalente a la presión uniforme que ejerce la fuerza de un newton sobre la superficie de un metro cuadrado (Kilopascal = 1000 pascales).
- Carboxilación: reacción enzimática mediante la cual una molécula de carbono inorgánico es enlazada a una molécula orgánica. Mediante la actividad carboxilasa de la Rubisco, una molécula de  $CO_2$  se enlaza con una molécula de ribulosa-1,5-bisfosfato (de 5 átomos de C), rindiendo dos moléculas de 3-fosfoglicerato (3C).
- Sitio activo de una enzima: entorno físico-químico originado por el plegamiento del enzima que configura el espacio tridimensional en el que el sustrato se une al enzima y tiene lugar la reacción catalítica.
- Actividad oxigenasa: actividad enzimática catalizada por la Rubisco que consiste en el enlace de una molécula de oxígeno a otra de ribulosa-1,5-bisfosfato rindiendo una molécula de 2-fosfoglicolato y 3-fosfoglicerato como productos.
- Eucariotes: células con núcleo diferenciado envuelto por una membrana y con citoplasma organizado.
- Bacterias: organismo unicelular, microscópico y sin núcleo, provisto a veces de flagelos y cilios mediante los cuales se mueve en un medio líquido.
- Estroma: matriz no membranosa que ocupa el interior del cloroplasto

**Jesús M. Mercado** es becario postdoctoral en el Departamento de Ecología de la Universidad de Málaga, donde recibió el título de Doctor en Biología en 1997. Durante estos últimos años ha desarrollado su trabajo sobre ecofisiología de algas, con especial interés en los mecanismos de incorporación y asimilación de carbono inorgánico en rodófitas.