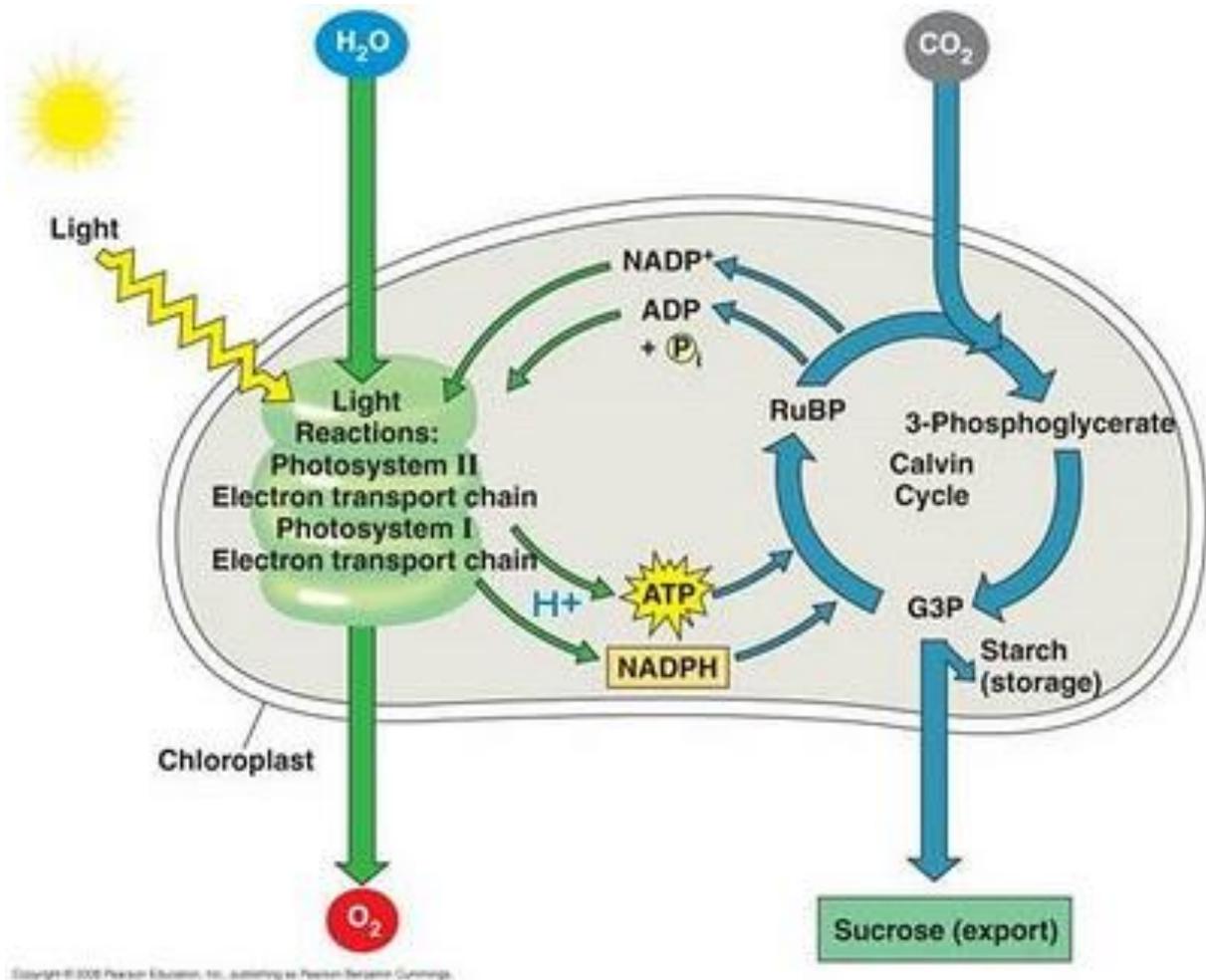


## Unidad V

**FOTOSINTESIS.** Sistemas fotosintéticos. Organización de los Fotosistemas. Fotoexcitación. Transporte de electrones. Fotofosforilación. Ciclos de fijación del carbono. Ciclo de Calvin. Ciclo de Hatch y Slack. CAM. Ventajas y desventajas de las plantas C-3, C-4 y CAM. Factores que influyen en la fotosíntesis. Punto de compensación de luz. Punto de compensación de CO<sub>2</sub>. Fotorrespiración. Consideraciones ecológicas.

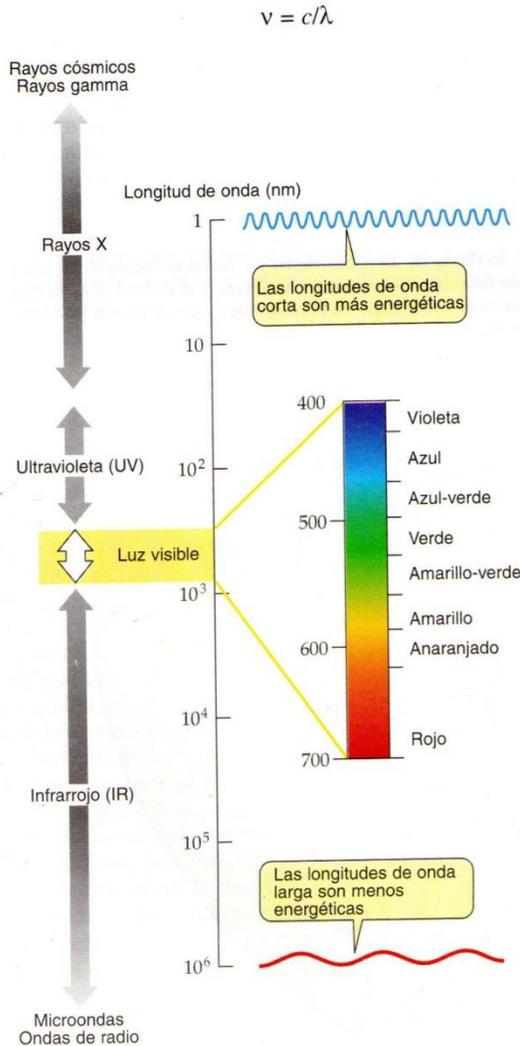


<http://curiosidadesdelamicrobiologia.blogspot.com.ar/2010/02/fotosintesis-evolucion-teoria-cuantica.html>

## ETAPA FOTOQUIMICA

### 1. PIGMENTOS FOTOSINTETICOS

Del total de energía luminosa que llega a la superficie atmosférica, no todo llega a la Tierra. Del total de energía que llega a la superficie terrestre solo unos  $900 \text{ wats.m}^{-2}$



**fig. 1: Espectro electromagnético**

eficacia de absorción y de fotosíntesis en la luz de longitudes de onda entre 500 y 600 nm.

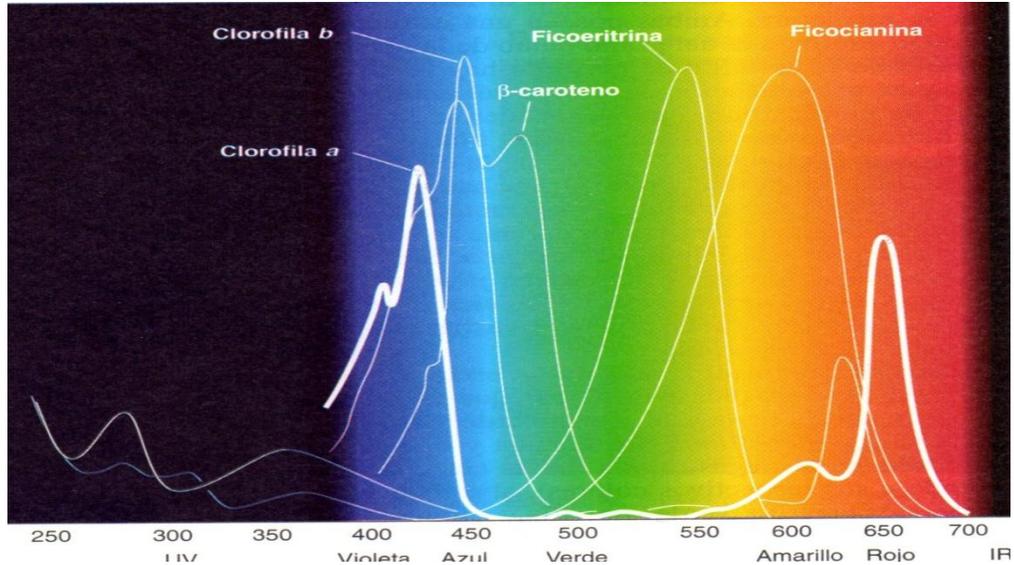
La mayor parte de la radiación que llega a la superficie terrestre queda entre 300 y 900 nm. Las plantas superiores aprovechan bien ésta radiación entre 400 y 700 nm.

alcanzan a las plantas. De dicho valor, la radiación fotosintéticamente activa es solo de  $400$  a  $500 \text{ wats.m}^{-2}$ . De la radiación que se absorbe por las plantas (algo se refleja), más del 95% se transforma en calor, así que durante la fotosíntesis se captura menos del 5%.

Los pigmentos fotosintéticos de las plantas superiores son compuestos capaces de absorber luz en distintas zonas del espectro visible (**fig. 1**), excepto del verde; lo que le da el color característico a estos compuestos.

El espectro de acción de la fotosíntesis, en el cual se ubica la eficacia relativa de las radiaciones de diferentes longitudes de onda para producir fotosíntesis, debe guardar un estrecho paralelismo con la absorción relativa con el espectro de absorción de la luz de diferentes longitudes de onda, en las estructuras fotosintéticas.

En efecto, existe correlación estrecha entre el espectro de acción y el espectro de absorción. Ambos muestran un máximo a 440 nm, en la región del azul y a 680 nm, en la región del rojo y baja

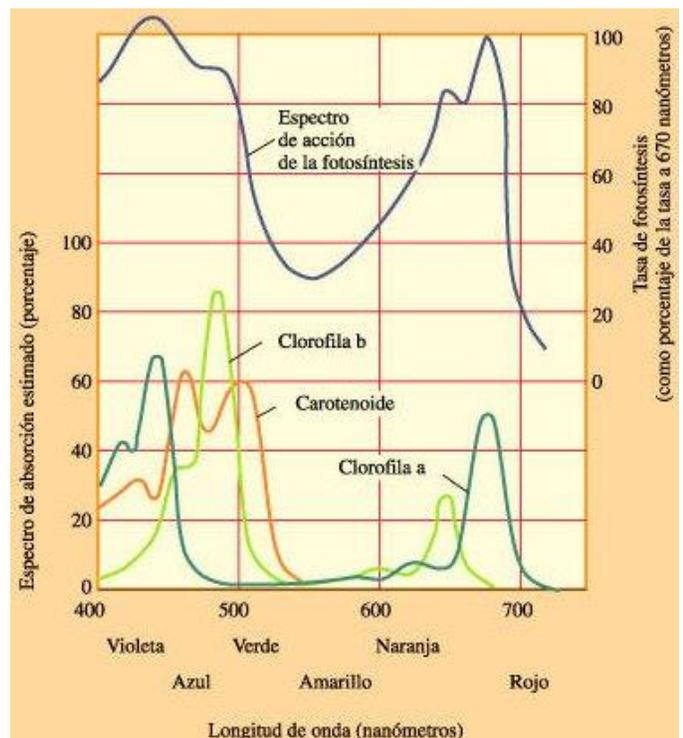


**fig. 2: Longitudes de onda del espectro lumínico.**

Organismos fotosintéticos con ficobilinas aprovechan bien radiaciones entre 500 y 650 nm y bacterias fotosintéticas aprovechan las longitudes mayores de 700 nm y menores de 400 nm. La adaptación fotosintética, en conjunto, cubre así una fracción muy importante del total de radiación solar.

Todas las células fotosintéticas contienen al menos un tipo de clorofila, la mayor parte tiene además carotenoides y/o ficobilinas (azules o rojas) que son pigmentos accesorios.

**1.1 CLOROFILA.** Es un pigmento fotosintético verde que consta de cuatro anillos pirrólicos, formando un ciclo, con diversos sustituyentes laterales. Los pirroles forman en el centro del anillo un complejo con el catión  $Mg^{+2}$ . En el anillo IV se encuentra un fitol, con 20 átomos de C. Unido al anillo III hay un V anillo. Las distintas *clorofilas a* y *b* se



**fig. 3: Espectro de acción de la fotosíntesis (arriba) y espectro de absorción de los pigmentos (abajo).**

diferencian por el anillo II, en la *clorofila a* tienen un radical metilo  $-\text{CH}_3$  y en la *clorofila b* lleva un radical cetona  $=\text{CHO}$ .

Todos los organismos fotosintéticos que producen oxígeno a partir del agua (a excepción de las bacterias fotosintéticas) contienen *clorofila a* y junto con la *clorofila b* constituyen las clorofilas de las plantas verdes. Las algas pardas, en lugar de *clorofila b* poseen *clorofila c* y las algas rojas tienen *clorofila d*. En bacterias fotosintéticas aparece la *bacterioclorigila*, que tiene un máximo de absorción en la zona del infrarrojo 700-720 nm y en el ultravioleta, cerca de 370 nm.

**1.2 CAROTENOIDES.** Son poliisoprenoides de 40 átomos de C. Muchos se hallan en estructuras fotosintéticas como pigmentos accesorios. Pueden ser del tipo *caroteno*, en cuyo caso la molécula consta exclusivamente de C e H; o pueden ser del tipo *xantofila*, que contiene C, H y O. Los principales carotenoides de plantas superiores son:  $\beta$  caroteno, *luteína*, *violaxantina* y *neoxantina*. En algas se ha encontrado una mayor variedad, que incluso se ha utilizado para la clasificación sistemática. En general presentan un máximo de absorción entre 450-490 nm, con un color entre amarillo y naranja.

**1.3 FICOBILINAS.** Son tetrapirroles que no forman un ciclo, se hallan asociados a proteínas, denominadas ficobiliproteínas y solo se hallan en los aparatos fotosintéticos de algas rojas, algas verde-azules y criptofitas, a las que se unen, captando longitudes entre 480 y 670 nm, poco utilizadas para las clorofilas. La unión covalente a proteínas parece

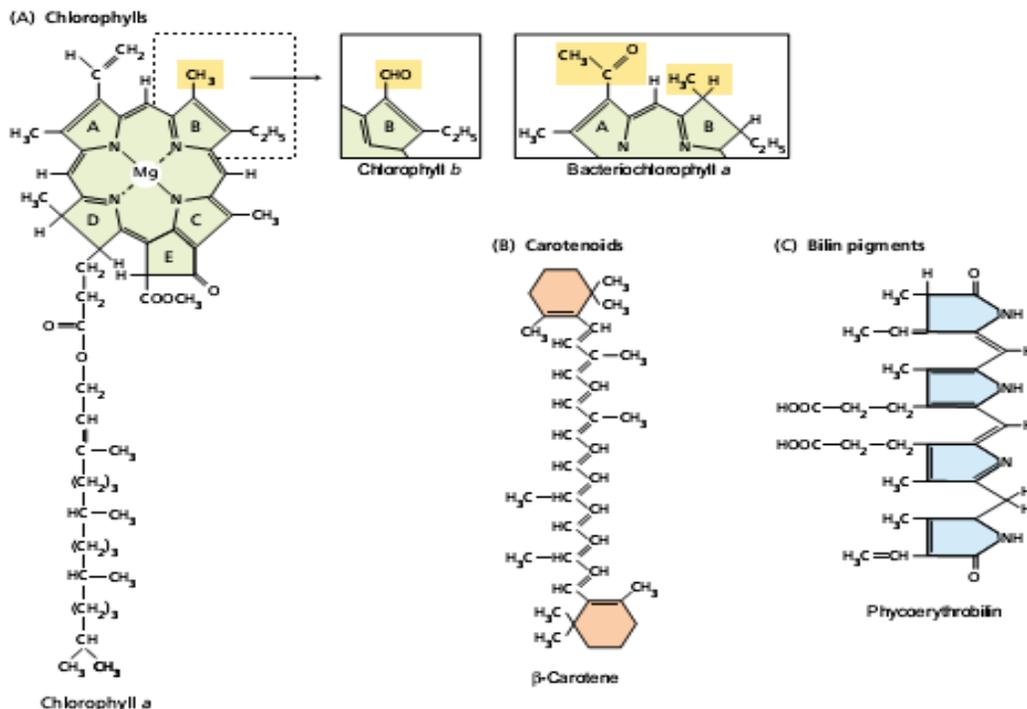
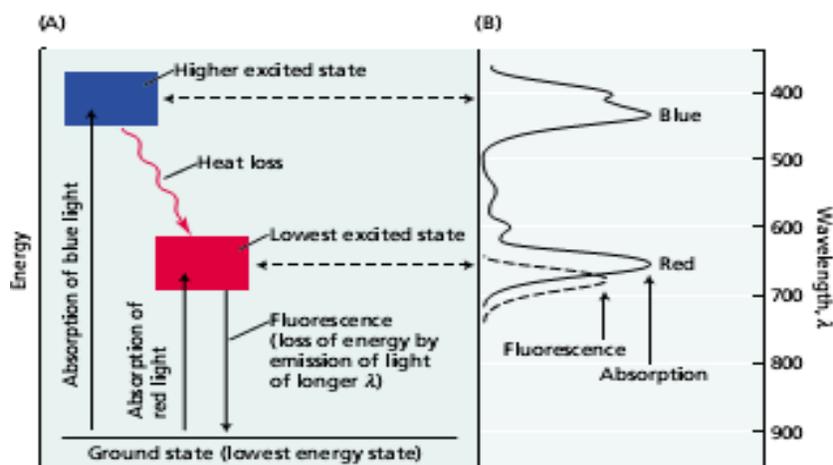


fig. 4: Pigmentos fotosintéticos.

realizarse por enlaces ester, con residuos de serina y mediante puentes de S con cisteína, cuyo grupo  $-SH$  se adiciona a un doble enlace del pigmento. Aparentemente las clorofilas se hallan ligadas no-covalentemente con proteínas específicas, en el complejo lipoproteico de los tilacoides. En este acoplamiento deben jugar un papel importante las fuerzas hidrofóbicas de los carotenoides, del grupo fitol de la clorofila y los lípidos de la membrana. En particular se ha sugerido una interacción precisa entre el grupo fitol y los galactolípidos.

## 2. FOTOEXITACION DE LOS PIGMENTOS FOTOSINTETICOS

Solo existen ciertos niveles energéticos concretos en una molécula, que se relacionan con el estado de sus electrones, la vibración de enlaces, etc. No es posible cualquier estado energético de las moléculas. La energía de las ondas electromagnéticas es absorbida y emitida solo en forma de partículas no fraccionables, llamados cuantos o fotones. La energía de cada fotón es inversamente proporcional a su longitud de onda, por lo que las longitudes de onda azul (450 nm) y violeta tienen fotones más energéticos que el rojo (660 nm) y el naranja. La luz azul es menos eficiente que la luz roja, en la fotosíntesis. El excitado con luz azul (450 nm) pierde con extrema rapidez su contenido energético al liberar calor y situarse en un nivel energético menor. Este nivel se alcanza con luz roja (660 nm), de menor energía, sin dicha pérdida de calor. Un fotón solo puede ser absorbido por una molécula si esta dispone de niveles de energía cuya diferencia sea exactamente igual a la energía del fotón. En el caso de los pigmentos fotosintéticos, la absorción de fotones determina la excitación de electrones de su sistema conjugado de dobles enlaces, a un nivel vacío de electrones de mayor energía. La diferencia de energía entre los dos



*fig. 5: Excitación de electrones con luz azul y roja.*

niveles considerados es exactamente igual a la del fotón. Para formar dobles enlaces entre los átomos de C ocurre un arreglo en el ángulo de enlace de los átomos, se pierde la distribución espacial para pasar al plano superficial. Estos enlaces (dobles o triples) tienen menor energía y son más fáciles de

romper. Los e- que se comparten oscilan en una nube de solapamiento de los lóbulos (p) y se denominan electrones  $\pi$ .

Por ej. La iluminación de clorofila a con luz azul, de 450 nm, determina el paso de 1e- de su última capa electrónica ocupada a otra capa electrónica, denominada *nivel 1*, que excede en energía a la anterior en unas 60 kcal/mol de *clorofila a*. Precisamente igual a la energía de 1 mol de fotones de luz de 450 nm. La molécula de clorofila puede permanecer en este nivel electrónico excitado unos  $10^{-12}$  seg y luego puede perder la energía alcanzada de distintas formas, de calor o de fluorescencia.

La iluminación de la *clorofila a* con longitudes de onda de 660 nm determina el paso de 1 e- de su nivel fundamental al *nivel 2*, con un aumento de 42,5 kcal/mol de *clorofila a*. Próximo al *nivel 2* se halla en *nivel 3*, en el cual se puede alcanzar desde el *nivel 2*, por pérdida de energía en forma de calor. Es significativamente más estable el *nivel 3*, los e- que suben a este nivel se hallan  $10^{-8}$  seg y desde él pueden volver directamente al nivel fundamental, con emisión de fluorescencia de 690 a 700 nm. Esta emisión es fácilmente apreciable en soluciones concentradas de clorofila iluminada con luz azul o blanca.

En estos tres niveles los e- conservan el spin que tenían en el estado fundamental. El *nivel 3* es suficientemente estable como para dar tiempo a la interacción de la molécula de clorofila a con otras moléculas. En este nivel la molécula de clorofila a puede perder más rápidamente un e-, pues necesita menor energía (40 kcal/mol) que la molécula no excitada. Esto significa que es más reductora y situada adecuadamente en la cadena transportadora de electrones, desde el agua al NADP puede servir para que ocurra el transporte de e- en el sentido indicado.

### 3. SISTEMAS FOTOSINTETICOS

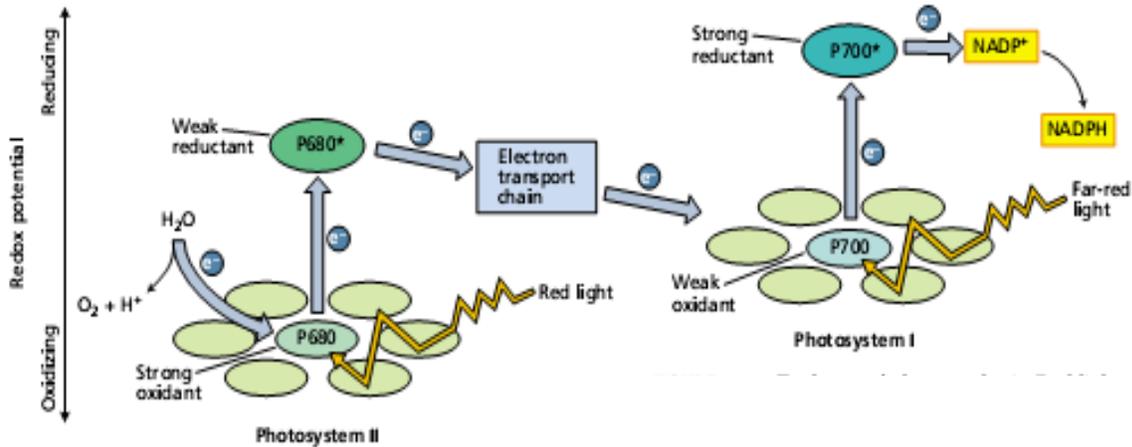
Para identificar los posibles intermediarios transportadores de e- se estudió el cambio espectral de la estructura fotosintética como resultado de la iluminación (ganancia o pérdida de e-). Con el uso de estas técnicas espectroscópicas se identificó en las células un componente con el máximo de absorción a 700 nm, que fue definido como P<sub>700</sub>. El compuesto es en realidad una molécula de *clorofila a* situada en un entorno especial que le hace modificar su espectro. Se estima que solo 1 de cada 400 moléculas de *clorofila a* se halla en la forma P<sub>700</sub>. La molécula de P<sub>700</sub> puede perder un e- por recibir excitaciones procedentes de otras moléculas de clorofila a que hayan sido iluminadas. A este centro de reacción se lo denominó **Fotosistema I**.

Del mismo modo, se ha identificado otro pigmento receptor que se designa como  $P_{680}$  debido a su máximo de absorbancia, que es otra molécula de clorofila *a* que tiene modificado su pico de máxima absorción en 680 nm. A este centro de reacción se lo denominó **Fotosistema II**. Los componentes de  $P_{680}$  y  $P_{700}$  actúan como colectores de las excitaciones de  $e^-$  que se producen en los pigmentos de sus respectivos fotosistemas. Solo ellos son capaces de perder el  $e^-$  excitado, que podría deberse a su ubicación en el tilacoide, que le permite interactuar con los otros transportadores de  $e^-$ . Los  $e^-$  tienden a pasar desde los transportadores en forma reducida, de bajo potencial redox, a los transportadores de forma oxidada, de más alto potencial redox. El par  $H_2O/O_2$  tiene un potencial redox alto (+0,82V), así que requiere un aceptor de  $e^-$  de muy alto potencial redox. El  $P_{680}$  cumple esta condición, luego de haber perdido  $e^-$ . La producción de una molécula de  $O_2$  requiere el uso de 2 moléculas de agua y la producción de 4  $e^-$ ; 2 por cada molécula de agua. El  $P_{680}$  al ser excitado por la energía lumínica se oxida, perdiendo 1  $e^-$  y queda como  $P_{680}^+$ . Pasa a funcionar como un oxidante lo bastante poderoso que puede extraer  $e^-$  del Mn del *Complejo Emisor de  $O_2$*  (Fotólisis del agua).

La serie de transportadores de  $e^-$  que le siguen al  $P_{680}$  son: *feofitina*; una molécula de *clorofila a* modificada, en la que 2 átomos de H reemplazan al  $Mg^{+2}$  central. Luego los  $e^-$  son cedidos a unas quinonas  $Q_A$  y  $Q_B$ , de la membrana y finalmente a una quinona móvil PQ (plastoquinona). Para reducir por completo a la PQ se requieren 2 $e^-$  y 2H $^+$ . Los  $e^-$  provienen de la hidrólisis del agua y los H $^+$  del estroma del cloroplasto. Al estar reducida, es un fuerte dador de  $e^-$ , cuyo poder reductor puede ser aprovechado para bombear H $^+$ , cosa que hace hacia el interior del tilacoide. Por cada 2 moléculas de  $H_2O$  que se oxidan, se desprende 1 molécula de  $O_2$ , se transportan 4 $e^-$  a través de las quinonas y se depositan un total de 8H $^+$  en el lumen del tilacoide: 4 provienen del agua y 4 de la matriz del cloroplasto, son transportados por la PQ. El complejo Cit. b6-f acepta los  $e^-$  de a uno, reduciendo el  $Fe^{+3}$  (férrico) de su estructura a  $Fe^{+2}$  (ferroso). Finalmente cede el  $e^-$  al  $Cu^{+2}$  de la *plastocianina* (PC), proteína muy móvil de la membrana, este se reduce a  $Cu^+$  y se vuelve a oxidar cuando cede 1 $e^-$  al  $P_{700}$  del Fotosistema I.

El  $P_{700}$  tiene un potencial redox muy alto, pero por excitación pasa a una forma de bajo potencial y por lo tanto, es capaz de donar su  $e^-$  excitado a un aceptor de  $e^-$ . Al pasar a la forma oxidada  $P_{700}^+$  es capaz de aceptar el  $e^-$  del Fotosistema II. Los aceptores de los  $e^-$  asociados al Fotosistema I son llamados  $A_0$ ,  $A_1$  y X.  $A_0$ , es una molécula de *clorofila a*;  $A_1$  es probablemente una quinona, llamada *filoquinona* (Vit. K) y X es un complejo semejante al *citocromo b6-f*, con un centro 4Fe-4S; hasta llegar finalmente a reducir a la *ferredoxina* (FD), una proteína periférica de la membrana del tilacoide. Los  $e^-$  provenientes de la FD móvil son usados como último paso para reducir  $NADP \gg NADPH$ . La FD pasa de los tilacoides a la matriz del cloroplasto y cede al  $NADP$  sus  $e^-$ . Estos 2  $e^-$  y los 2 H $^+$

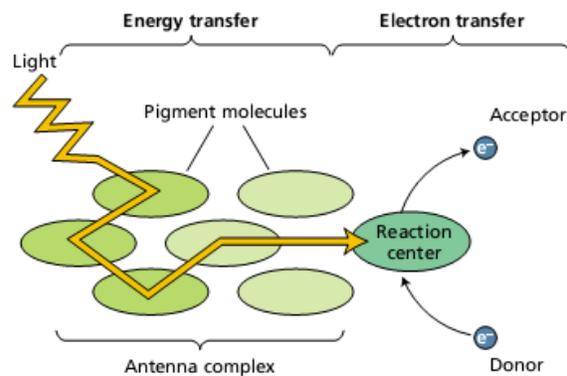
producidos por la fotólisis del H<sub>2</sub>O forman NADPH + H que se utiliza mayoritariamente en el llamado proceso bioquímico, de fijación de CO<sub>2</sub>. Asociado al transporte de e<sup>-</sup> desde la *feofitina* al P<sub>700</sub> tiene lugar la formación de ATP >> *fotofosforilación*.



**Fig. 6: Fotosistemas I y II**

Con respecto a las clorofilas que forman los fotosistemas, se acepta que el P<sub>680</sub> es una molécula de *clorofila a* que forma un complejo con lípidos y proteínas de la membrana; se ha sugerido que el P<sub>700</sub> es en realidad un derivado enólico de la *clorofila a*, que resulta de la modificación del grupo cetónico del anillo V. A cada centro de reacción del P<sub>680</sub> se le asignan unas 50 moléculas de *clorofila a*, un número equivalente de *clorofila b* y de *carotenoides*. El Fotosistema consta además del respectivo centro de reacción, de los elementos transportadores de e<sup>-</sup>, lípidos y proteínas, 4 iones de Mn, 1 ión de Fe, 1 o más iones de C<sup>++</sup> y varios iones de Cl<sup>-</sup> y de un *Complejo Cosechador de Luz*, formado por más de 200 moléculas de *clorofila a*, un número semejante de moléculas de *clorofila b* y numerosos *carotenoides*.

A diferencia de los centros de reacción, que son semejantes para todos los organismos fotosintéticos, los sistemas de antena, son muy diferentes entre especies y estas diferencias dependen de las necesidades energéticas en el medio en el cual vive el organismo, Las antenas funcionan para aportar energía eficientemente al centro de reacción y puede estar formado por 20/30 bacterioclorofilas en procariontas y



**Fig. 7: Complejo cosechador de luz.**

alrededor de 200 a 300 clorofilas en plantas superiores y algas.

Los pigmentos que constituyen la antena del *Complejo Cosechador de luz*, son excitados por la captación de fotones y la energía de excitación de sus e<sup>-</sup> es transferida por resonancia hasta el centro de reacción. Este es un fenómeno físico y no químico, como el que ocurre en la cadena transportadora de e<sup>-</sup>. El proceso, denominado Förster implica la transferencia de vibración de uno a otro pigmento según la cercanía y orientación que posean en la membrana. La eficiencia de esta transferencia depende de la cercanía entre las moléculas, de su orientación relativa o su frecuencia de vibración. Entre el 95 y 99% de la energía absorbida por la antena llega al centro de reacción.

#### 4. TRANSPORTE ACICLICO DE e<sup>-</sup>

Las reacciones luminosas por las que se transfieren e<sup>-</sup> a través de las membranas de los tilacoides para formar NADPH se conocen como transporte ACICLICO DE ELECTRONES, ya que los e<sup>-</sup> no regresan al H<sub>2</sub>O sino que son cedidos, junto con los H<sup>+</sup>, al NADP.

Por medio de una vía un poco diferente la luz puede hacer que los e<sup>-</sup> entren en un ciclo que inicia en el P<sub>700</sub> y pasa por la FD, de regreso a ciertos componentes del sistema portador de e<sup>-</sup>, de la vía aciclica (FSII), como la PQ y el Cit b6-f, antes de regresar nuevamente al P<sub>700</sub>. Este proceso se conoce como transporte CICLICO DE ELECTRONES. Los e<sup>-</sup> que la FD no cede al NADP pueden, en cambio, transportarse al complejo cit b6-f, de aquí a la PQ.

#### 5. BALANCE ENERGÉTICO

En resumen para que se transporte 1 e<sup>-</sup> en este modelo, se necesitan 2 fotones, 1 para excitar cada Fotosistema. Cada molécula de H<sub>2</sub>O libera 2 e<sup>-</sup>, por lo tanto son necesarios 4 fotones para oxidar 1 molécula de H<sub>2</sub>O. Para fijar 1 molécula de CO<sub>2</sub> o liberar una molécula de O<sub>2</sub> son necesarias 2 moléculas de H<sub>2</sub>O. Por lo tanto son necesarios 8 fotones para transportar los 4 e<sup>-</sup> que se desprenden del H<sub>2</sub>O. Las 2 moléculas de H<sub>2</sub>O también producen 4 H<sup>+</sup>, pero dada la función de la PQ finalmente son 8 H<sup>+</sup> los que se concentran en el interior del tilacoide. Para producir las 4 moléculas de ATP que se necesitan en la etapa bioquímica, son necesarios 12 H<sup>+</sup> (3 H<sup>+</sup> para obtener cada ATP). Los 8 fotones que se utilizan para oxidar 2 moléculas de agua, desprender 4 e<sup>-</sup> y 8 H<sup>+</sup> siguen la **vía acíclica** de la Fotosíntesis. Por lo que se supone que los 4 H<sup>+</sup> restantes, que son necesarios para obtener ATP, se producen por la **vía cíclica**, consumiendo 4 fotones adicionales.

## 6. FOTOLISIS DEL AGUA

Es un proceso de oxidación, dependiente de la luz, que demanda mucha energía dado que la molécula de agua es muy estable. Asociados al centro de reacción del Fotosistema II hay 4 átomos de Mn y son esenciales para la liberación del  $O_2$  del  $H_2O$ . Luego de cada destello de luz, el Mn sufre una modificación de su estado de oxidación, y pasa sucesivamente de Mn a  $Mn^{+2} > Mn^{+3} > Mn^{+4}$ , en estadios denominados  $S_0$ ,  $S_1$ ,  $S_2$ ,  $S_3$  y  $S_4$  al perder  $e^-$  (oxidación). Este estado de oxidación le permite recuperar 4  $e^-$  de un solo paso, de 2 moléculas de  $H_2O$ . Un residuo de Tirosina, de la proteína D1, que forma parte del Fotosistema II, actúa como intermediario, de los  $e^-$  entre el Mn y el  $P_{680}$  oxidado (que ha perdido  $e^-$ ).

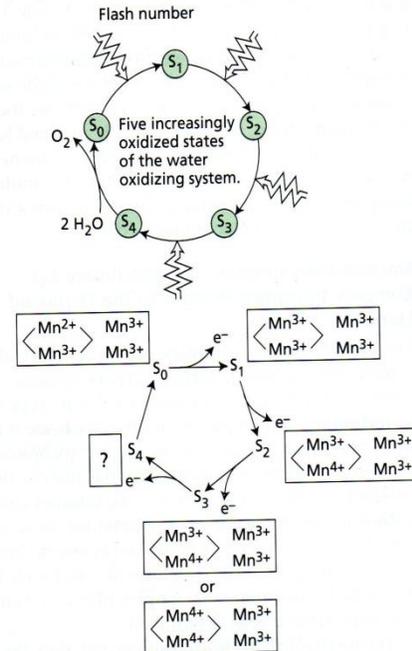


Fig. 8: Complejo emisor de  $O_2$ .

## 7. FOTOFOSFORILACION

La fotofosforilación de ADP a ATP ocurre a medida que los  $e^-$  recorren la cadena de transportadores de  $e^-$  desde el Fotosistema II hasta el Fotosistema I, a través de un proceso quimioosmótico, semejante a la fosforilación oxidativa de la respiración celular, en mitocondrias. Los transportadores de  $e^-$  están incluidos en la membrana tilacoidea del cloroplasto y a medida que los  $e^-$  recorren la cadena transportadora se establece un gradiente electroquímico de  $H^+$  que son bombeados al espacio tilacoideo, utilizando la energía liberada en el transporte de  $e^-$ . A medida que los  $H^+$  pasan a favor de su gradiente de energía potencial, al estroma, por los complejos de *ATP sintasa*, se fosforila ADP a ATP. Aparentemente se deben transportar  $3H^+$  para formar 1 ATP.

La enzima de membrana *ATP sintasa* constituye un gran complejo que trabaja con un grado de efectividad cerca al 100% y está formado por dos partes principales. Una anclada a la membrana del tilacoide, llamada  $CF_0$ , es el motor impulsado por protones y otra que sobresale por la cara interna de la estructura llamada  $CF_1$  compuesta por cinco subunidades. Cada rotación de  $120^\circ$  de la subunidad  $\gamma$  y de  $CF_1$  induce la aparición de cambios de conformación en los centros

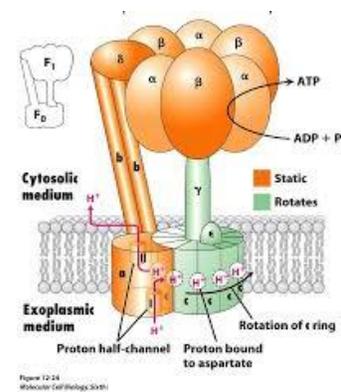


Fig. 9: *ATP sintasa*

catalíticos, provocando la alteración de los centros de fijación de los nucleótidos situados en  $\beta$ , liberando finalmente el ATP.

## 8. TRANSPORTE CICLICO DE e-

Para fijar 1 molécula de  $\text{CO}_2$  hacen falta 2 NADPH, para reducir 2 NADP se necesitan 4e-, para transportar los 4e- que derivan de los Fotosistemas, son necesarios 8 fotones de luz.

A la vez, se proporcionan 4H+ de la fotólisis del  $\text{H}_2\text{O}$  y 4 H+ extra provienen del estroma del cloroplasto, por transporte de la PQ. Estos 8 H+ no serían suficientes para formar 3 ATP, lo mínimo que se necesita para fijar 1 molécula de  $\text{CO}_2$  en el Ciclo de Calvin y formar una molécula compleja. Hay especies vegetales en las cuales se necesitan entre 15 y 20 fotones para fijar 1  $\text{CO}_2$ . Otras especies solo requieren 12 fotones. En espinaca se citan entre 9 y 10 fotones. La mayoría de los investigadores piensa que el ATP adicional se obtiene por una ruta Cíclica de los e- en los Fotosistemas.

Aparentemente se necesitan 3 H+ para sintetizar 1 ATP a través de la *ATP sintasa*, en la membrana del tilacoide, por lo que el requerimiento mínimo sería de 12 H+, para formar 4 ATP. 8 H+ provienen de la vía Acíclica y los 4 H+ restantes provienen de la vía Cíclica, en la cual no se reduce NADP, ni se hidroliza  $\text{H}_2\text{O}$ .

Hasta 1980 los investigadores supusieron que los dos Fotosistemas existían en proporciones semejantes en cada cloroplasto, sin embargo se demostró que las proporciones de FSI/FSII varían entre 0,43 y 4,1. Las proporciones mayores de FSI se observaron en plantas cultivadas en sombra profunda.

## ETAPA BIOQUIMICA

### 9. ASIMILACION DEL $\text{CO}_2$

En la 2da etapa de la fotosíntesis, la energía química almacenada en el ATP y NADPH se utiliza para reducir al carbono, proceso que ocurre en la matriz del cloroplasto, por medio del **Ciclo de Calvin**. El  $\text{CO}_2$  es fijado por una molécula de 5C, la **Ribulosa 1,5- difosfato** (RuDP) -1er aceptor- catalizado por la enzima *RuDP-carboxilasa* (*Rubisco*). De manera sencilla podemos describir al ciclo en tres fases: *Carboxilación*, *Reducción* y *Regeneración*. La *Carboxilación* implica la incorporación de  $\text{CO}_2$  y  $\text{H}_2\text{O}$  a la RuDP para formar 2 moléculas de Acido 3-fosfoglicérico (3-PGA). En la fase de *Reducción*, el grupo carboxilo del 3-PGA se reduce a un grupo aldehído de 3-fosfoglicer aldehído (3PG).

Lo que se regenera en la fase de *Regeneración* es la RuDP necesaria para reaccionar con el  $\text{CO}_2$ , que constantemente difunde a las hojas por los estomas.

Por cada vuelta del ciclo se fija 1 molécula de  $\text{CO}_2$  y se consumen 3 moléculas de ATP y 2 de NADPH. A partir de los diversos intermediarios del ciclo, pueden partir diferentes rutas biosintéticas. En condiciones normales las rutas mayoritarias son las que utilizan Fru-6P para sintetizar almidón y sacarosa; ya sea para exportar a órganos no fotosintéticos o para acumular en los mismos cloroplastos. Muchos de los procesos metabólicos que ocurren son llevados en el citoplasma, por lo tanto hay sistemas de

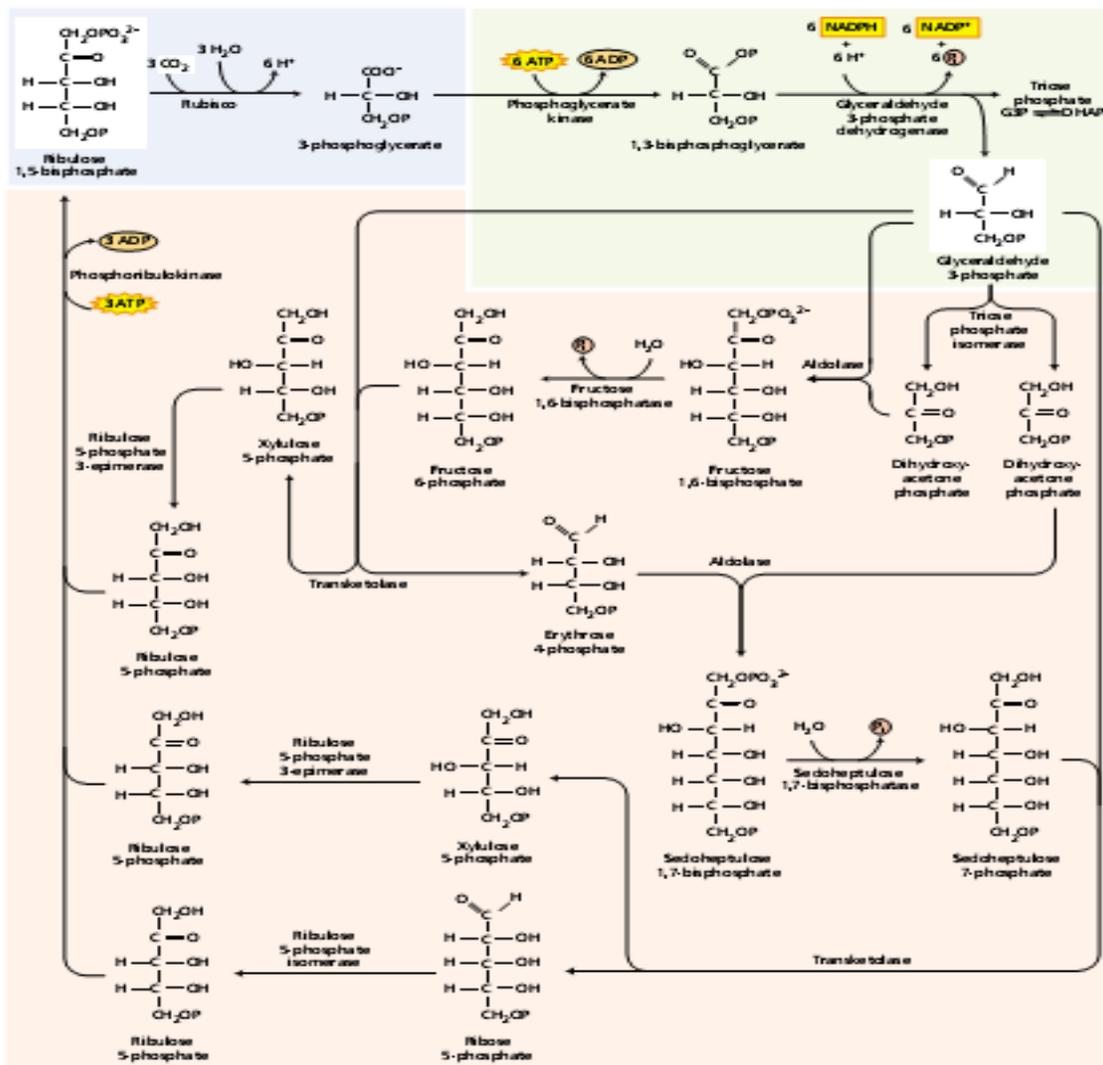
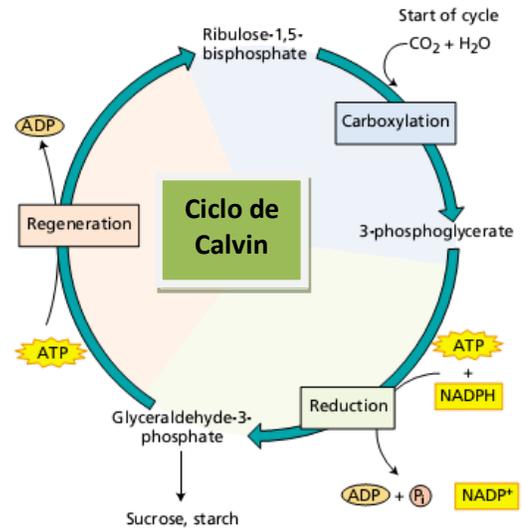


Fig. 10: Ciclo de Calvin con varias rutas metabólicas alternativas.

transporte en la membrana del cloroplasto, para transportar 3PGA, 3PG y Pdi-hidroxicetona. En el citoplasma también están las enzimas requeridas para formar F6P a partir de 3PGA.

## 10. FIJACION DE CO<sub>2</sub> POR LA VIA C-4

Ciertas investigaciones demostraron que en algunas especies la reacción primaria de carboxilación es diferente de la que implica a la RuDP. Las especies que producen ácidos de 4 C como producto primario de la fijación de CO<sub>2</sub>, en la actualidad se conocen como especies C4. La mayoría de estas plantas son monocotiledoneas (pastos, caña de azúcar, maíz, sorgo) y unas 300 dicotiledoneas que, se considera que constituyen un 0,4% de las especies estudiadas. La gran atención que han recibido se debe a la importancia económica de algunas de ellas y a la mayor tasa de producción de biomasa.

La reacción de fijación de CO<sub>2</sub> ocurre por combinación con el *ácido fosfoenolpirúvico* (PEP), para formar ácido oxalacético y Pi, por reacción catalizada por la enzima *PEP-carboxilasa*. Inmediatamente el ácido oxalacético se convierte en ácido málico y/o en ácido aspártico, en el citosol. En este modelo de fijación se ha comprobado que participan dos tipos celulares; rodeando a los haces vasculares foliares se hallan las células *de la vaina*, de paredes gruesas, cloroplastos grandes y numerosos, con pocos grana, elevada cantidad de acúmulos de almidón y abundantes mitocondrias. Las células *del mesófilo*, son células clorofílicas, más pequeñas, sin almidón en sus cloroplastos pero con numerosos grana.

El CO<sub>2</sub> entra por los estomas a las células del mesófilo donde es fijado por al PEP

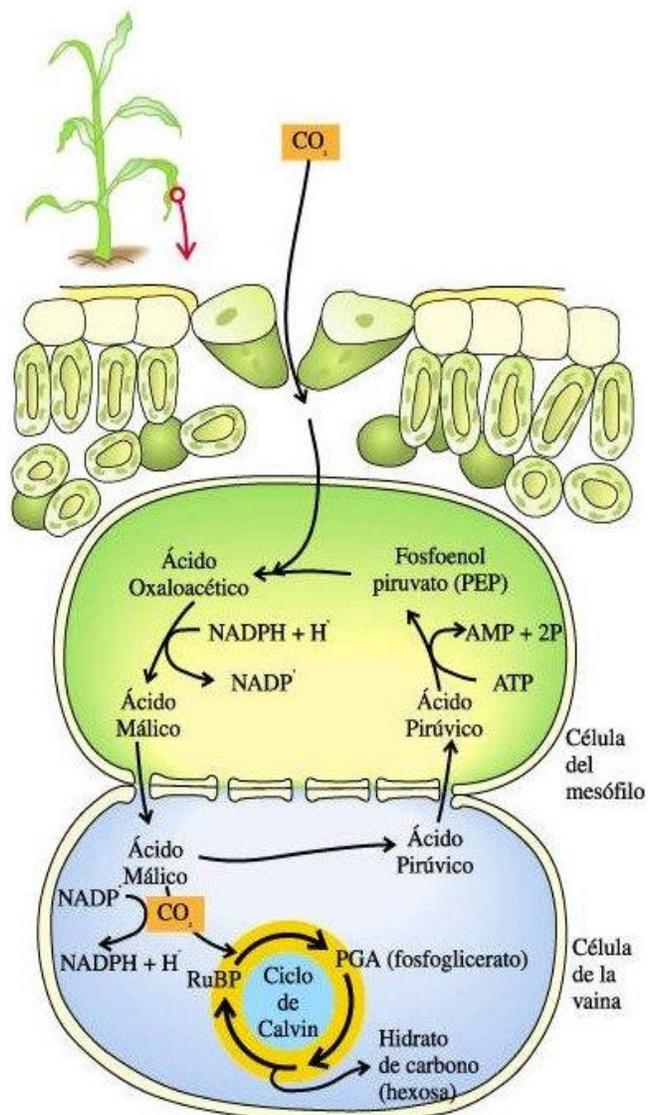


Fig. 11: Fijación de CO<sub>2</sub> en especies C4

mediante la enzima *PEP-carboxilasa* y transformado a ácido málico y ácido aspártico. Estos ácidos se transfieren con rapidez a través de los plasmodesmos a las células de la vaina, donde sufren descarboxilación. El  $\text{CO}_2$  es fijado en la Ribulosa 1,5 difosfato (RuDP), mediante la enzima *Rubisco*. Por consiguiente la fuente de  $\text{CO}_2$  para las células de la vaina son los ácidos tetracarboxilados que se forman en el mesófilo. En las células de la vaina ocurre el Ciclo de Calvin y a partir del Acido 3 fosfoglicérico (3PGA) se sintetiza sacarosa y/o almidón.

Los ácidos tricarboxilados resultantes de la descarboxilación en las células de la vaina (pirúvico y alanina) se regresan entonces a las células del mesófilo, donde se convierten en PEP y mantienen activo el ciclo. La energía necesaria para que opere esta ruta C-4 indica que por cada  $\text{CO}_2$  que se fija se necesitan 2 ATP además de los 3 ATP que se requieren en el Ciclo de Calvin. Estos 2 ATP extra son necesarios para la síntesis continua de PEP. No hay necesidad de NADPH, pues por cada uno que se utiliza para reducir al ácido oxalacético en las células del mesófilo, se recupera uno en las células de la vaina, por acción de la enzima málica.

A pesar de que tienen mayor requerimiento de energía, respecto a las especies C-3, casi siempre las plantas C-4 exhiben tasas más altas de fotosíntesis por unidad de superficie foliar, cuando se exponen ambas a iluminación y temperaturas elevadas.

Las especies C-4 están adaptadas a regiones de sequía periódica. A temperaturas de 25 a 35 °C, con niveles de irradiancia elevados, las plantas C-4 son el doble de eficientes que las C-3. Esto se debe a que a temperaturas más elevadas el  $\text{CO}_2$  es menos soluble en el agua de los cloroplastos, reduciéndose la fotosíntesis en las especies C-3 más que en las C-4 porque en las C-4 la *PEP-carboxilasa* tiene mayor afinidad por el  $\text{CO}_2$  que la *Rubisco* y con poco aporte de  $\text{CO}_2$  hay elevada tasa de fotosíntesis.

Frente a situaciones de estrés hídrico, el cierre de los estomas por pérdida de turgencia reduce la disponibilidad de  $\text{CO}_2$ . Sin embargo la mayor afinidad de la *PEP-carboxilasa* le permite tener los estomas poco abiertos para una misma velocidad de fotosíntesis que una especie C-3, reduciendo por lo tanto la transpiración y, por ende, la pérdida de agua. La concentración limitada de  $\text{CO}_2$  atmosférico puede afectar a las plantas C-3 pero no a las C-4, que lo pueden bombear de forma efectiva a las células de la vaina, cuando transportan ácido málico o aspártico.

También hay una sugerencia de que las plantas C-4 se hallan mejor adaptadas a los ambientes salinos ya que en respuesta a este tipo de suelo se produce la acumulación de ácidos dicarboxílicos. Esto coincide con la presencia del ion  $\text{Na}^+$  como micronutriente esencial (necesario para el metabolismo de los ácidos dicarboxílicos).

## 11. VIAS ALTERNATIVAS DE FIJACION EN PLANTAS C-4

Se pueden diferenciar plantas en las cuales se favorece una vía distinta de carboxilación y descarboxilación entre las células del mesófilo y de la vaina, dentro del grupo C-4.

Las **Especies Formadoras de Malato** son aquellas que destinan el C a las células de la vaina, como ácido málico. Allí el ácido málico es descarboxilado oxidativamente a  $\text{CO}_2$  y ácido pirúvico, mediante intervención de una enzima málica NADP dependiente.

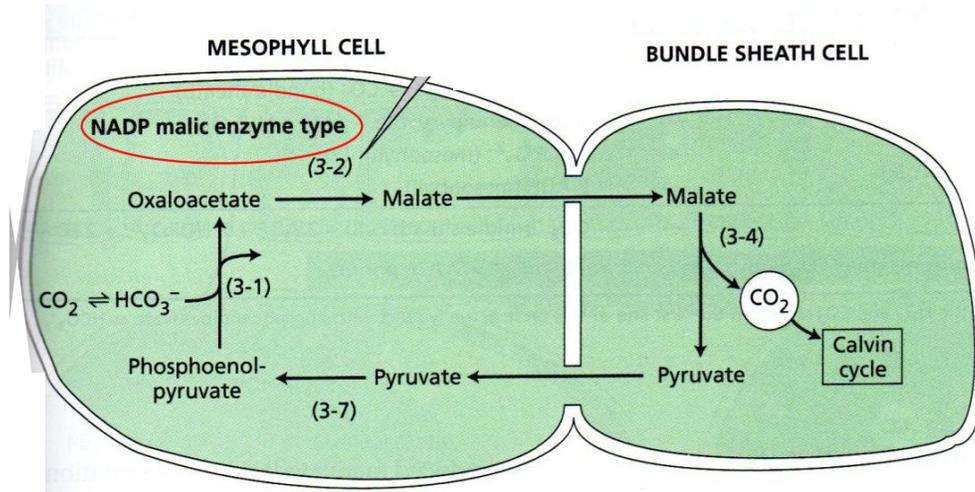


Fig. 12: Fijación de  $\text{CO}_2$  en especies C4 formadoras de malato

Se denominan **Especies Formadoras de Aspartato**, aquellas que forman más aspartato que malato. El ácido aspártico, se obtiene a partir del ácido oxalacético por transaminación y se moviliza a las células de la vaina del haz vascular, donde se transforma nuevamente en ácido oxalacético, por transaminación. En seguida se reduce a ácido málico nuevamente, por acción de la *Malato-deshidrogenasa NADH dependiente*. El ácido málico es descarboxilado por una enzima málica que utiliza  $\text{NAD}^+$  que actúa como aceptor de  $e^-$ . El ácido pirúvico resultante es convertido en alanina por efecto de una transaminasa y regresa a las células del mesófilo.

El tercer sistema de descarboxilación que opera entre las **Especies Formadoras de Aspartato** es aquel en el cual se forma ácido aspártico a partir del ácido oxalacético en las células del mesófilo, este se moviliza a las células de la vaina, donde vuelve a dar ácido oxalacético. Este reacciona con ATP catalizado por *PEP-carboxiquinasa* para liberar  $\text{CO}_2$ , PEP y ADP, Sin recurrir a grupos reductores.

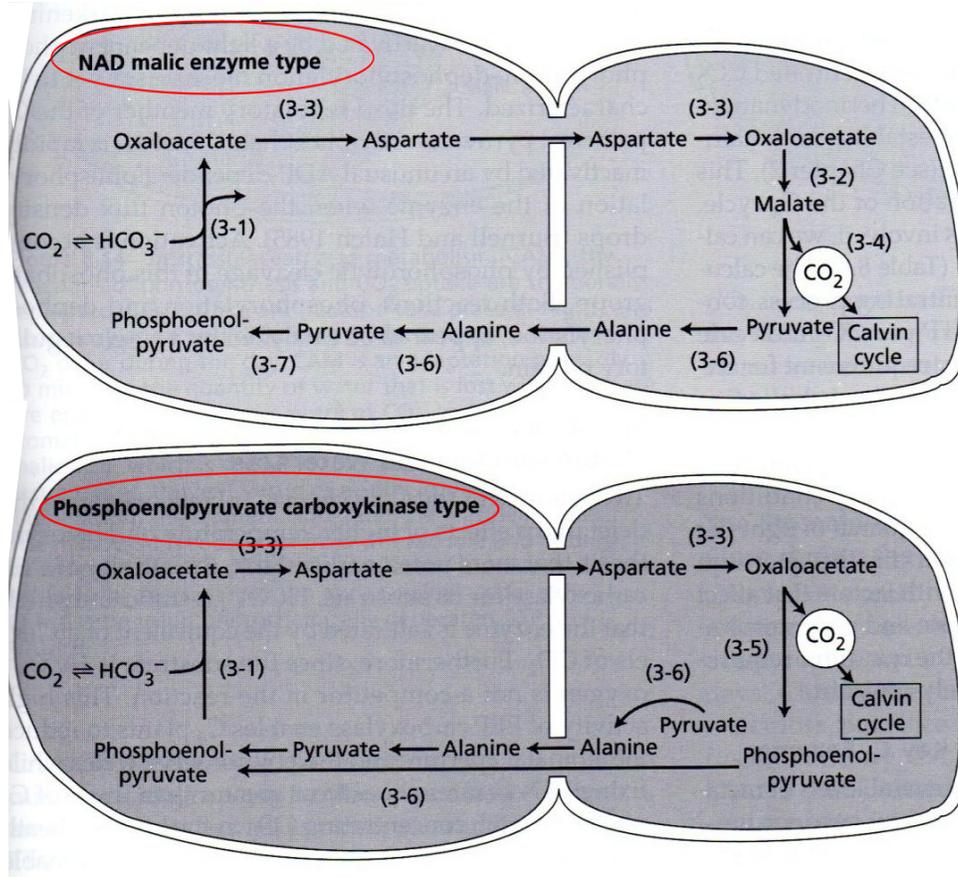


Fig. 13: Fijación de  $\text{CO}_2$  en especies C4 formadoras de aspartato

## 12. FIJACIÓN DE $\text{CO}_2$ POR LA VIA CAM (Metabolismo Acido de Crasulaceas)

Muchas especies de ambiente árido poseen hojas gruesas, de gruesas cutículas, baja tasa de transpiración y baja proporción superficie/volumen. Estas plantas suelen llamarse suculentas. La mayoría de sus células son de del tipo mesófilo esponjoso, de vacuolas muy grandes, normalmente sin células en empalizada y, si existieran células de la vaina, se hallan poco diferenciadas. Se encuentran en unas 26 familias de angiospermas, entre Bromeliaceas, Liliaceas, Orquideaceas, Euforbiaceas, Cactaceas y Crasulaceas.

Suelen encontrarse donde el agua es escasa o de difícil acceso. Su adaptación consiste en abrir los estomas y fijar  $\text{CO}_2$  como ácido málico, por la noche, cuando la  $T^\circ$  es más baja y la humedad relativa (HR) es mayor. El ácido málico que se forma por la noche desaparece durante el día al ser captado el  $\text{CO}_2$  generado por descarboxilación, por la RuDP, para seguir el Ciclo de Calvin. En las plantas CAM ambos procesos se realizan en las mismas células, uno ocurre durante la noche y el otro con la luz del día. La gran vacuola central

almacena el ácido málico fijado durante la noche para evitar el descenso excesivo de pH en el citoplasma.

Un proceso importante para estas plantas es la forma en que solucionan la falta de agua en un suelo seco o salino. Durante la noche el almidón de las células se degrada, vía glicolisis, hasta ácido fosfoenolpirúvico -PEP- para formar ácido oxalacético, que se reduce en presencia de NADH, a ácido málico. Los H<sup>+</sup> provenientes del ácido málico son transportados activamente a una vacuola central y los iones malato siguen a los H<sup>+</sup>. Aquí se acumula el ácido málico hasta concentraciones de 0,3M o más. Esta acumulación disminuye mucho el potencial osmótico de las células, por ende, disminuye el potencial hídrico, de manera que pueden absorber agua y almacenarla. Durante el día el ácido málico difunde fuera de la vacuola y se descarboxila. El CO<sub>2</sub> liberado es captado por RuDP ingresando en el Ciclo de Calvin.

Mientras que en las plantas C-4 hay una separación espacial de los procesos de carboxilación y descarboxilación, en las plantas CAM lo que sucede es una separación temporal de los mismos. Los mecanismos de control que aseguran los cambios metabólicos de la noche al día serían el pasaje de la *PEP-carboxilasa* a una forma inactiva, que tendría menor afinidad por el PEP. Además, esta enzima, es fuertemente inhibida por el ácido málico que se libera de la vacuola, durante las horas del día.

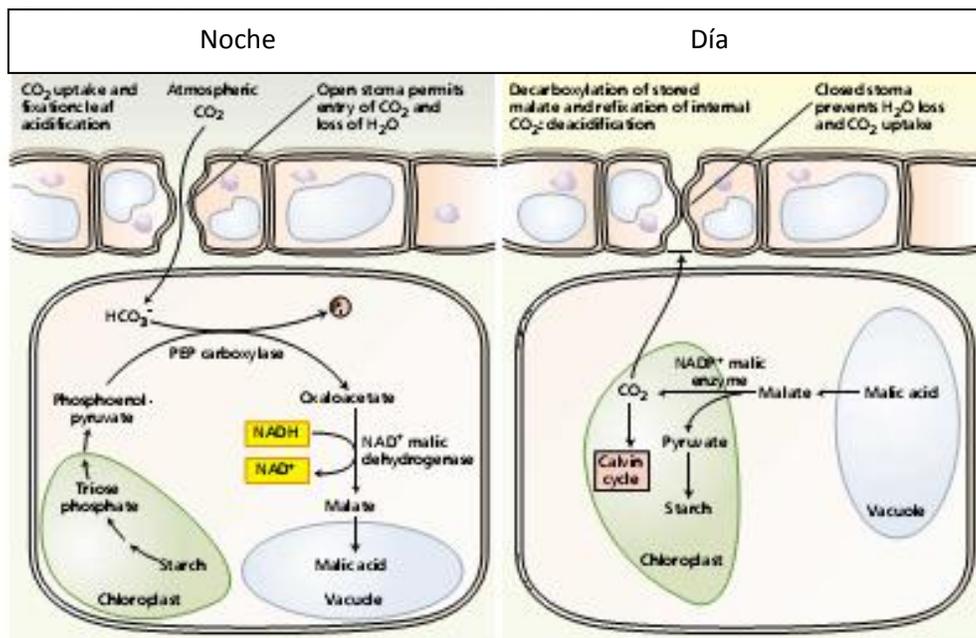


Fig. 14: Fijación de CO<sub>2</sub> en especies CAM

La capacidad de las plantas para realizar un metabolismo CAM está genéticamente determinada, pero son las condiciones ambientales las que definen una u otra vía de fijación. Bajo condiciones ambientales favorables para la planta funcionan como plantas C-3 y en condiciones adversas, como plantas CAM. En general los días calurosos, la elevada irradiación, los suelos secos y las noches frías favorecerían el metabolismo CAM, por lo que se denominan CAM facultativas.

### 13. FOTORRESPIRACIÓN

Cuando se mide el consumo de  $O_2$  y la producción de  $CO_2$  en hojas de una planta C-3, se puede apreciar que en oscuridad la velocidad de respiración se satura, ya a bajas concentraciones de  $O_2$  (10-18%). En cambio en presencia de luz, la velocidad de respiración continúa aumentando y no se satura, aún en concentraciones elevadas de  $O_2$  (50- 60%). Esta respiración adicional en presencia de luz se ha llamado fotorrespiración.

Un bioquímico famoso, Otto Warburg, descubrió que la fotosíntesis en plantas C-3 es inhibida por el  $O_2$ , condición que se llamó efecto Warburg. En contraste, la fotosíntesis en especies C-4 no se ve afectada de manera significativa por las variaciones de  $O_2$  en el medio. La respiración en órganos fotosintéticos iluminados se realiza mediante dos procesos: uno que ocurre en todas las plantas, aún en oscuridad, llamado **escotorrespiración**, que se lleva adelante en las mitocondrias específicamente y por el cual se degradan azúcares, liberando  $CO_2$  y ATP. Otro proceso más rápido, dependiente de la luz, que se desarrolla por cooperación entre cloroplastos, peroxisomas y mitocondrias, es la **fotorrespiración**.

Diversos experimentos demostraron que el Efecto Warburg, por el cual el  $O_2$  es capaz de inhibir la fijación de  $CO_2$  por la *RuDP-carboxilasa* (rubisco), es debido a que la misma enzima puede actuar como oxidasa, catalizando la fijación de  $O_2$  en el mismo sustrato > *RuDP-oxidasa*. De este modo se demostró que tanto el  $O_2$  como el  $CO_2$  compiten por la misma enzima (Rubisco) y por el mismo sustrato (RuDP). Esta competencia explica la inhibición de la fotosíntesis en plantas C-3 cuando disminuyen los niveles de  $CO_2$  atmosférico.

La afinidad de la Rubisco es mucho mayor por el  $CO_2$  que por el  $O_2$ . Si ofrecemos iguales concentraciones de  $CO_2$  y de  $O_2$  la velocidad de fijación del  $CO_2$  será 80 veces mayor que la velocidad de fijación del  $O_2$ . Bajo las condiciones atmosféricas de estos gases;  $CO_2=0,03\%$   $O_2=20,9\%$  la velocidad de fijación de  $CO_2$  se hace tres veces mayor que la del  $O_2$ . Cuando aumenta la  $T^\circ$  la dilución de  $CO_2$  disminuye, por lo que hay más  $O_2$  disponible para fijar, por lo tanto, en presencia de luz y con  $T^\circ$  elevadas, la vía fotosintética es derivada a la vía

de fotorrespiración. Debemos recordar que para ambos procesos metabólicos el sustrato (RuDP) y la enzima (rubisco) son los mismos.

En las plantas C-4 la fotorrespiración es prácticamente nula por dos razones; todas las enzimas del Ciclo de Calvin se hallan solo en las células de la vaina, por lo tanto no tienen contacto con los niveles atmosféricos de los gases y, la concentración de CO<sub>2</sub> en dichas células se mantiene a niveles elevados, debido a la rápida descarboxilación del malato y del aspartato que provienen de las células del mesofilo.

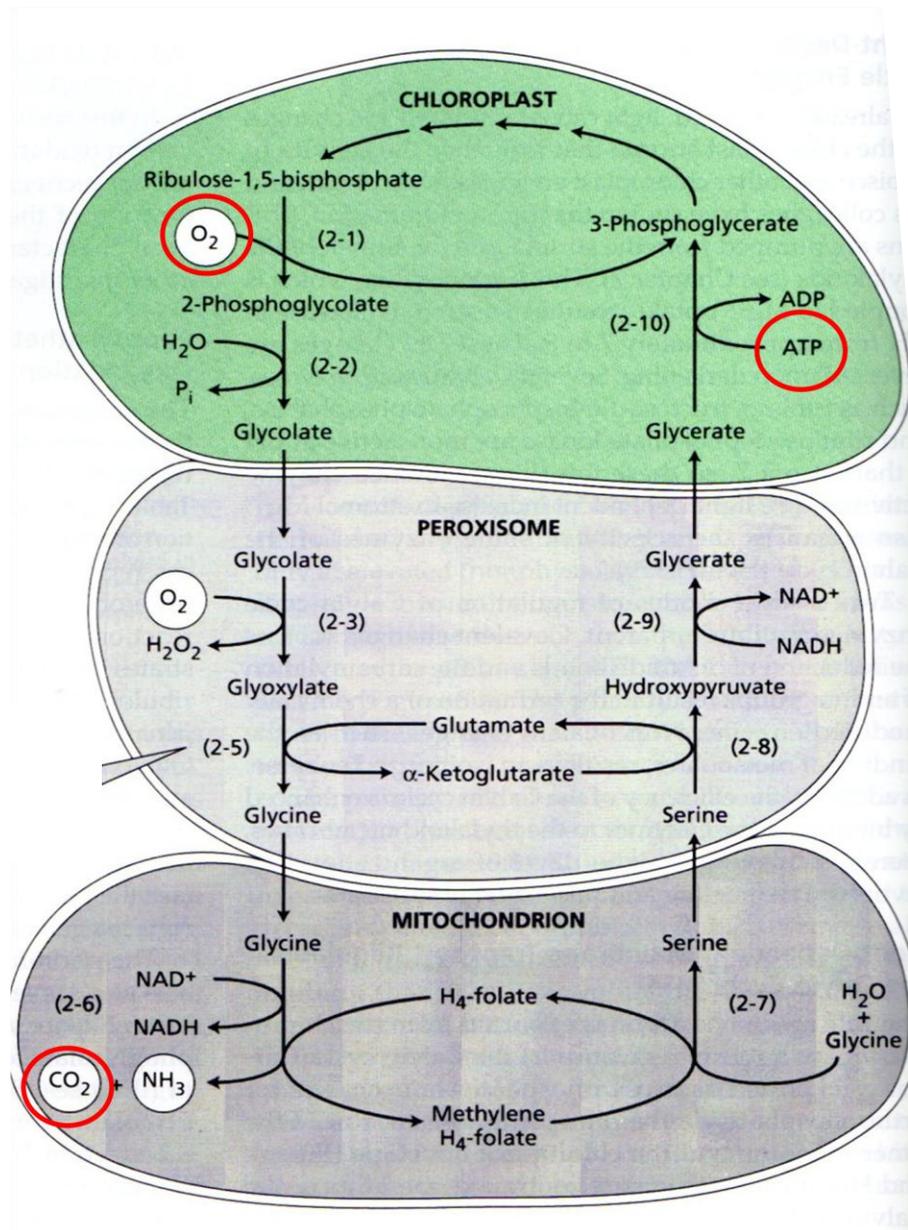


Fig. 15: Fotorrespiración

La ruta por la cual la *Rubisco* hace fotorrespiración, libera  $\text{CO}_2$  se denomina **Ciclo Fotosintético Oxidativo del C** o **Ciclo C-2**. En general este proceso utiliza  $\text{H}_2\text{O}$ , ATP y ferredoxina reducida, a diferencia de la respiración mitocondrial. Según algunos investigadores la finalidad de este proceso sería eliminar los excesos de ATP y NADPH cuando hay niveles altos de irradiancia. Otros sugieren que ha sido una consecuencia necesaria debido a la estructura de la enzima *Rubisco*, que evolucionó para fijar  $\text{CO}_2$  en bacterias fotosintetizadoras primitivas cuando los niveles atmosféricos del  $\text{CO}_2$  eran altos y los del  $\text{O}_2$  bajos y que, al aumentar los niveles de  $\text{O}_2$ , como consecuencia de la fotosíntesis, comenzó a fijarlo debido a la imposibilidad de discriminar entre ambos gases, semejantes en PM y tamaño.

El  $\text{O}_2$  actúa oxidando a la RuDP a través de la *Rubisco*, se obtiene 3PGA y ácido fosfoglicólico (ácido fosforilado de 2C). Este ácido representa la fuente de  $\text{CO}_2$  liberada en la fotorrespiración. El grupo fosfato es hidrolizado primero por una fosfatasa específica, liberando Pi y ácido glicólico; que sale de los cloroplastos hacia los peroxisomas adyacentes (pequeñas organelas ricas de enzimas oxidantes). En los peroxisomas el glicolato se oxida a ácido glioxílico, por acción de la *Ácido glicólico oxidasa*, que cede los e- del glicolato al  $\text{O}_2$ , reduciéndolo a  $\text{H}_2\text{O}_2$ . El  $\text{H}_2\text{O}_2$  se degrada por acción de una catalasa dando  $\text{H}_2\text{O}$  y  $\text{O}_2$ .

En seguida el glioxilato se convierte en glicina, por transaminación con un aminoácido de 2C. Dos moléculas de glicina se transforman en una de serina +  $\text{CO}_2$  +  $\text{NH}_4^+$  en la mitocondria. El ion  $\text{NH}_4^+$  debe reincorporarse para que pueda continuar la formación de glicina, proceso que requiere ATP y FD reducida.

#### **14. FACTORES QUE REGULAN LA FOTOSINTESIS**

Naturalmente no todas las plantas tienen la misma eficiencia a la hora de transformar el  $\text{CO}_2$  en materia orgánica, La capacidad fotosintética foliar, o la tasa fotosintética por unidad de área foliar, varía según las condiciones ambientales a las cuales está sometida la planta. Pero en general, se puede decir que las especies que crecen en ambientes ricos en recursos tienen capacidades fotosintéticas mucho mayores que aquellas que crecen donde el agua, los nutrientes o la luz son escasos. Las especies que poseen la ruta de fijación de  $\text{CO}_2$  C-4, por lo general poseen las tasas fotosintéticas mayores, mientras que las plantas con metabolismo CAM poseen tasas que se hallan entre las más bajas.

En los primeros estudios que se realizaron para conocer la influencia de los factores ambientales sobre la fotosíntesis se analizaron los mínimos, los óptimos y los máximos para cada factor. Así se encontró que resultaba difícil definir estos valores ya que eran

muy variables en función del resto de los factores ambientales. Por esto se enunció la *Ley del Mínimo*, según la cual cuando un proceso está regulado por una serie de factores, la tasa total del proceso (fotosíntesis) estará limitada por el factor que se halle en situación limitante.

**14.1 ILUMINACIÓN.** Del total de energía luminosa que llega a la superficie atmosférica, no todo llega a la superficie terrestre. De la energía que llega a la Tierra solo unos  $900 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$  alcanzan a las plantas. De dicho valor, la radiación fotosintéticamente activa (RFA = PAR) es solo de  $400$  a  $500 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$ , debido a que solo son eficientes fotosintéticamente las longitudes de onda de  $400$ - $700 \text{ nm}$ . De la radiación que absorben las plantas, algo se refleja, un  $95\%$  se transforma en calor y el  $5\%$  se aprovecha para hacer fotosíntesis.

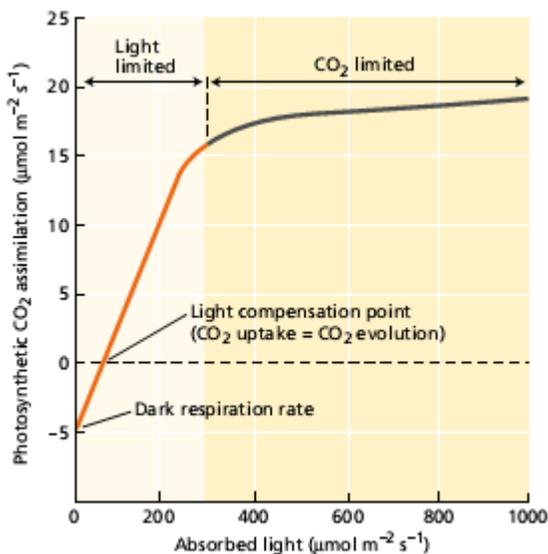


Fig. 16: Curva de Fotosíntesis en plantas C-3

conoce como *Punto de Compensación Lumínica*. Varía con la especie, con la  $T^\circ$ , con la edad de la hoja y con la concentración de  $\text{CO}_2$ . El incremento de masa -Peso Seco- solo puede ocurrir cuando la irradiancia se encuentra por encima del Punto de Compensación Lumínico.

Cuando la tasa de respiración es baja la hoja necesita menos luz para fotosintetizar con una rapidez suficiente a fin de compensar el  $\text{CO}_2$  que se pierde, de manera que el punto de compensación también es bajo (*especies umbrófilas*). A fin de evaluar la influencia de la

Por encima de cierto nivel de Irradiancia, conocido como *Punto de Saturación lumínica*, el incremento de radiación ya no causa mayor tasa fotosintética. Entre la oscuridad y el Punto de Saturación lumínica, la tasa fotosintética aumenta en forma logarítmica a medida que aumenta la intensidad lumínica. Hay un nivel de irradiancia en el cual la fijación de  $\text{CO}_2$  de la fotosíntesis se halla en equilibrio con el desprendimiento de  $\text{CO}_2$  de la respiración. A este nivel de equilibrio en el que el *Intercambio Neto de  $\text{CO}_2$  -INC = 0* se lo

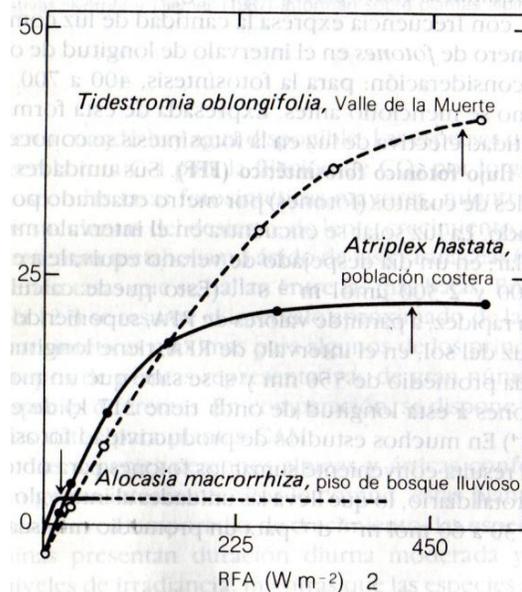
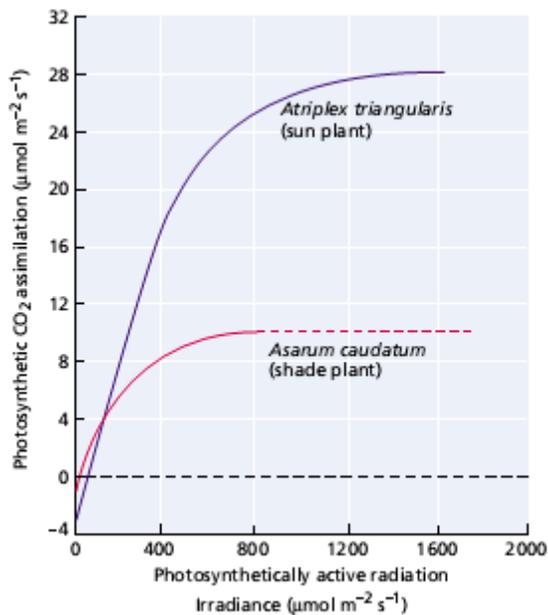


Fig. 17: Curva de fijación de  $\text{CO}_2$  en plantas C-3: heliófila y umbrófila y C-4



**Fig. 18: Curva de fijación de CO<sub>2</sub> en plantas C-3 heliófila y umbrófila**

luz sobre las tasas fotosintéticas en hojas individuales se analizaron plantas nativas de hábitat diferentes.

*Atriplex triangularis* y *A. hastata* son plantas representativas de especies de sol (*heliófilas*), como por ej. papa, remolacha, soja, alfalfa, tomate, césped de jardín. Presentan una saturación lumínica a irradiancias de ¼ a ½ de luz de sol pleno. *Asarum caudatum* y *Alocasia macrorrhiza* tienen una respuesta típica de especies de sombra (*umbrófilas*), con tasas fotosintéticas mucho menores bajo luz brillante y se saturan con irradiancias más bajas. Su punto de compensación lumínico es inversamente bajo. Se caracterizan por crecer con lentitud pero sobreviven en donde otras especies no lo logran.

#### 14.1.1 PLANTAS DE SOMBRA

Poseen adaptaciones que le permiten aumentar la cosecha de luz, debido a que ésta es escasa. Por ello cuentan con hojas con mayor superficie, más delgadas, con pocas células en empalizada y en general bajas. Tienen mayor cantidad de clorofila, mayor cantidad de grana por cloroplasto y mayor cantidad de tilacoides. Poseen menor cantidad de proteínas totales en el estroma. Invierten más energía en la producción de pigmentos para la colecta de luz, lo que le permite hacer uso de la cantidad limitada de luz que incide en ellas. Los cloroplastos se ordenan en la célula en patrones que maximizan la absorción de luz, generalmente ubicados debajo de la epidermis superior.

#### 14.1.2 EXCESO DE LUZ

La función más importante de los carotenos en las plantas vasculares es la disipación de la energía en exceso y la detoxificación de las formas reactivas del oxígeno que se forman durante la fotosíntesis. En presencia de luz el oxígeno reacciona con la clorofila excitada originándose un singlete de oxígeno que es muy reactivo, pudiendo oxidar las clorofilas (blanqueamiento), los ácidos grasos poliinsaturados que forman peróxidos y otros compuestos. En presencia de luz en exceso el oxígeno se hace tóxico y la fotosíntesis autodestructiva. Los carotenoides disipan el radical peróxido y también la clorofila

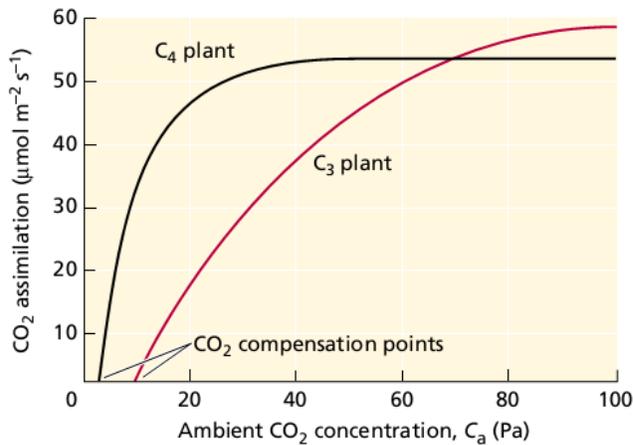
excitada adquiriendo el estado triplete que a su vez se disipa desprendiendo calor que cede al medio.

Las plantas que están aclimatadas a altas intensidades lumínicas consiguen disipar el exceso de energía absorbida a través de las reacciones que tienen lugar en un grupo muy particular de carotenoides. Durante el proceso fotoquímico el transporte de e<sup>-</sup> en los portadores de la membrana tilacoidal conlleva el bombeo de H<sup>+</sup> desde el estroma cloroplástico al lumen tilacoidal donde se acumulan. Esta acumulación implica una bajada del pH en el interior del lumen hecho que dispara la activación de la enzima *violaxantina deepoxidasa*, localizada en la cara interna de los sacos tilacoidales. Esta enzima es la encargada de transformar el *diepóxido violaxantina* en *zeaxantina deepoxidada* a través del intermediario *monoepoxidado anteraxantina*. En cada paso la violaxantina pierde uno de los dos grupos epoxi que posee en cada uno sus anillos. Esto implica un alargamiento del sistema de dobles enlaces conjugados pasando de 9 en violaxantina a 10 en anteraxantina y 11 en zeaxantina. La zeaxantina es capaz de recibir la energía directamente de la clorofila excitada disipándola posteriormente en forma de calor, sin emisión de radiación. El proceso se invierte cuando la luz desaparece o se va haciendo progresivamente menos intensa, cerrándose el ciclo. La disipación de la energía debida a la zeaxantina puede seguirse mediante la medición de la fluorescencia de la *clorofila a*, ya que la emisión de fluorescencia se reduce proporcionalmente a la capacidad disipadora de la zeaxantina.

## 14.2 CONCENTRACION DE CO<sub>2</sub>.

La tasa fotosintética se ve aumentada no sólo por la irradiancia sino también por una mayor concentración de CO<sub>2</sub>. En el gráfico se muestra la manera en que aumenta la fotosíntesis en una planta C-3 a diferentes niveles de irradiancia, por elevación del nivel de CO<sub>2</sub> en el aire. En este caso el CO<sub>2</sub> adicional hace disminuir la fotorrespiración, lo que provoca una fotosíntesis neta mayor. En especies C-4 la fotosíntesis por lo general se satura a niveles de CO<sub>2</sub> cercanos a los 400 µmol.mol<sup>-1</sup>, justo por encima de las concentraciones atmosféricas actuales.

Si la irradiancia está por encima del Punto de Compensación Lumínica en especies C-3, la fotosíntesis neta llega a cero en concentraciones de CO<sub>2</sub> cercanas a 35- 45 µmol.mol<sup>-1</sup>, mientras que en especies C-4 aún hay fijación neta de CO<sub>2</sub> con niveles de apenas 0- 5 µmol.mol<sup>-1</sup>. La concentración de CO<sub>2</sub> en la cual la fijación fotosintética equilibra la pérdida del gas por respiración, se denomina *Punto de Compensación de CO<sub>2</sub>*. En general son



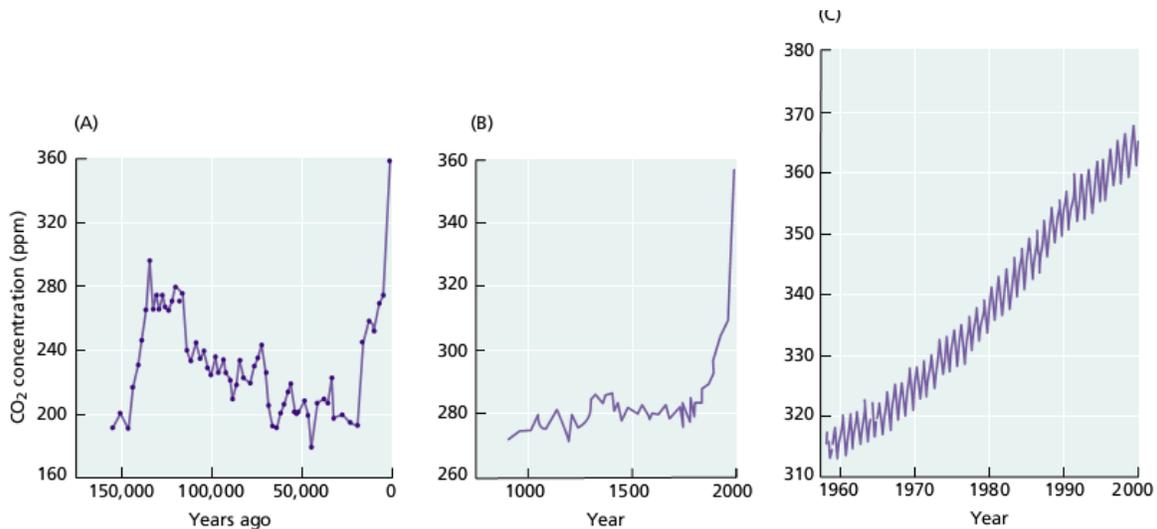
**Fig. 19: Curva de fijación de CO<sub>2</sub> en plantas C-3 y C-4 en diferentes concentraciones de CO<sub>2</sub> atmosférico**

mayores para las especies C-4 que para las C-3, debido a que la liberación fotorrespiratoria de CO<sub>2</sub> es despreciable en plantas C-4.

El CO<sub>2</sub> es un gas traza en la atmosfera, presente en aproximadamente 0,037% o 370 partes por millón (ppm) de aire. La presión parcial del CO<sub>2</sub> ambiental

varía con la presión atmosférica y es de aproximadamente 36 pascal (Pa) a nivel del mar. La presión de vapor de agua usualmente llega al 2% de la atmosfera, la de O<sub>2</sub> ronda el 20% y el N<sub>2</sub> el 80%.

Según las mediciones del aire atrapado en las burbujas el hielo de la Antártida, la concentración actual de CO<sub>2</sub> es casi el doble de la que ha prevalecido durante los últimos 160 años. Excepto por los últimos 200 años, la concentración de CO<sub>2</sub> durante la pasada era geológica ha sido baja, fluctuando entre 180 y 260 ppm. Estas bajas concentraciones fueron típicas de tiempos prolongados, que se remontan hasta el Cretácico, cuando la Tierra era mucho más cálida y la concentración de CO<sub>2</sub> puede haber sido tan alta como 1200 a 2800 ppm (Ehleringer *et al.* 1991).

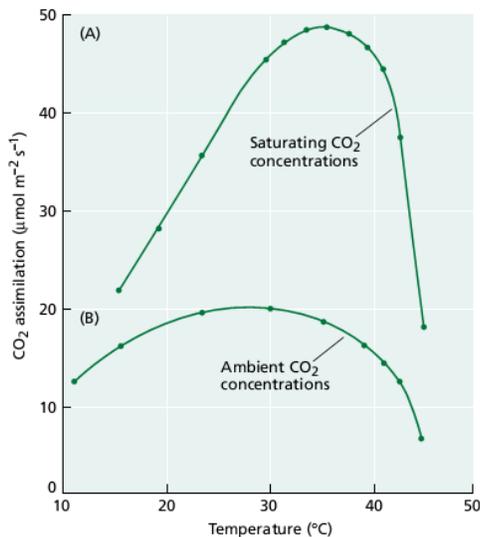


**Fig. 20: Concentración atmosférica de CO<sub>2</sub> desde el presente a 160.000 años atrás. (A) CO<sub>2</sub> atmosférico del pasado, (B) en los últimos 1000 años, el pico de concentración de CO<sub>2</sub> coincide con el aumento de quema de combustibles fósiles, (C) CO<sub>2</sub> atmosférico medido en Mauna Loa, Hawaii, continúa aumentando. La naturaleza ondeada de la traza es causada por los cambios de concentraciones de CO<sub>2</sub> asociadas al**

*crecimiento de la agricultura. Cada año el mayor pico de CO<sub>2</sub> se observa justo antes de la época de crecimiento (After Barnola et al. 1994, Keeling and Whorf 1994, Neftel et al. 1994, Keeling et al. 1995.)*

La concentración actual de CO<sub>2</sub> de la atmosfera está aumentando cerca de 1 ppm por año, principalmente por la quema de combustibles fósiles. Desde 1958, cuando las mediciones sistemáticas de CO<sub>2</sub> comenzaron en Mauna Loa, Hawaii, ha aumentado más del 17% (Keeling et al. 1995) y se prevé que para el 2020 el CO<sub>2</sub> atmosférico puede llegar a 600 ppm.

**14.3 TEMPERATURA.** El intervalo de T° en el que los organismos pueden fotosintetizar es de una amplitud sorprendente. Hay bacterias y algas cianofíceas que lo hacen a 70 °C, mientras que las coníferas pueden fotosintetizar a -6 °C. Algunos líquenes antárticos llegan a ser activos a -18 °C. El efecto de la T° sobre la fotosíntesis depende de la especie



**Fig. 21: Cambios en la fotosíntesis en función de la temperatura**

las condiciones ambientales. Aunque hay excepciones, las plantas C-4 por lo general presentan T° óptimas superiores que las especies C-3. La diferencia se debe a las tasas de fotorrespiración inferiores de las plantas C-4. Un aumento normal de T° influye más sobre las reacciones de fijación y reducción del CO<sub>2</sub>, incrementando la tasa fotosintética. Sin embargo la pérdida de CO<sub>2</sub> por respiración también aumenta con la T°, sobre todo la fotorrespiración. Por lo tanto la fijación neta de CO<sub>2</sub> no es estimulada en plantas C-3 por las T° elevadas, tanto como se esperaría. En plantas C-4 la fotorrespiración es despreciable, por ello se presentan más eficientes en T° de 30- 40 °C.

#### 14.4 EDAD DE LA HOJA

A medida que la hoja crece su capacidad fotosintética se incrementa hasta que se desarrolla por completo, entonces su capacidad empieza a disminuir con lentitud. Las hojas viejas, senescentes terminan por tornarse amarillas e incapaces de fotosintetizar a causa de la degradación de clorofila y la pérdida de cloroplastos funcionales.

## 14.5 DISPONIBILIDAD DE AGUA

Para penetrar en la hoja el  $\text{CO}_2$  necesita que los estomas estén cubiertos y esto se regula por la presencia de agua en la planta (célula guarda), por lo tanto una disminución suficiente del contenido relativo de agua cerrará los estomas y disminuirá la fotosíntesis. Sin embargo frente a esta situación las plantas C-4 están en ventaja ya que pueden funcionar con estomas semiabiertos y fijar  $\text{CO}_2$  a la misma velocidad que una C-3, debido a que su aceptor 1° de  $\text{CO}_2$  (PEP) tiene mayor afinidad con el  $\text{CO}_2$  que el aceptor 1° de  $\text{CO}_2$  (RuDP).

## BIBLIOGRAFIA

Lincoln Taiz, Eduardo Zeiger, Ian M. Møller & Angus Murphy. Plant Physiology and Development. 2015. 6<sup>th</sup> Edition. Sinauer Associates Inc., Publishers Sunderland, Massachusetts U.S.A. 761 pp. <http://6e.plantphys.net/#>

Manrique, E. 2003. Los pigmentos fotosintéticos, algo más que la captación de luz. Ecosistemas 2003/1 (URL: <http://www.aeet.org/ecosistemas/031/informe4.htm>)

Salisbury, F. & Ross, C. 1994. Fisiología Vegetal. Ed. Interamericana. 759 pp.

## ACTIVIDADES

1. Se te presenta un gráfico con los espectros de absorción de los pigmentos fotosintéticos más comunes. ¿Cuáles son los máximos picos de absorción para cada uno y qué relación tienen con el espectro de acción de la fotosíntesis?

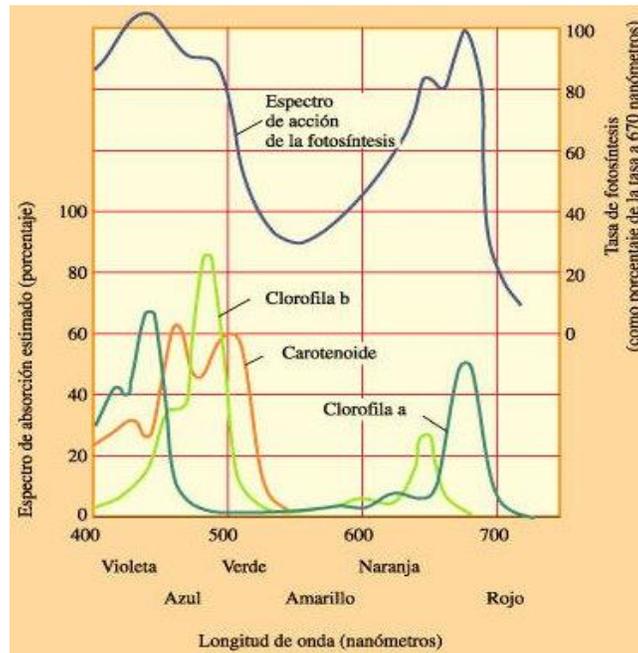


Fig.1

2. Observa el siguiente gráfico que representa los cambios de nivel energético de los electrones de la clorofila y analiza ¿porqué la luz azul es menos eficiente que la luz roja?

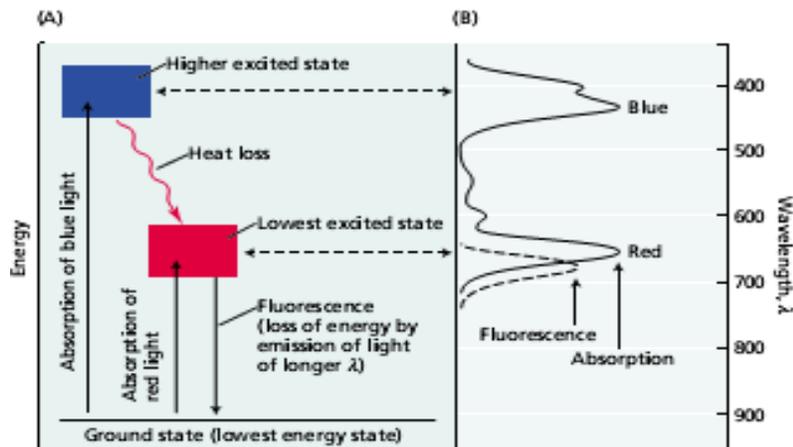
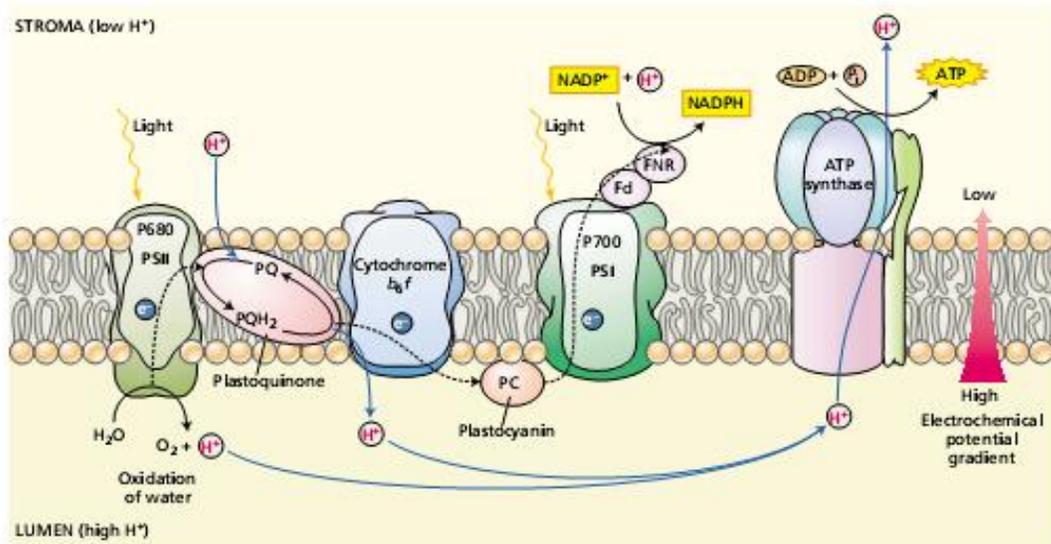


Fig.2

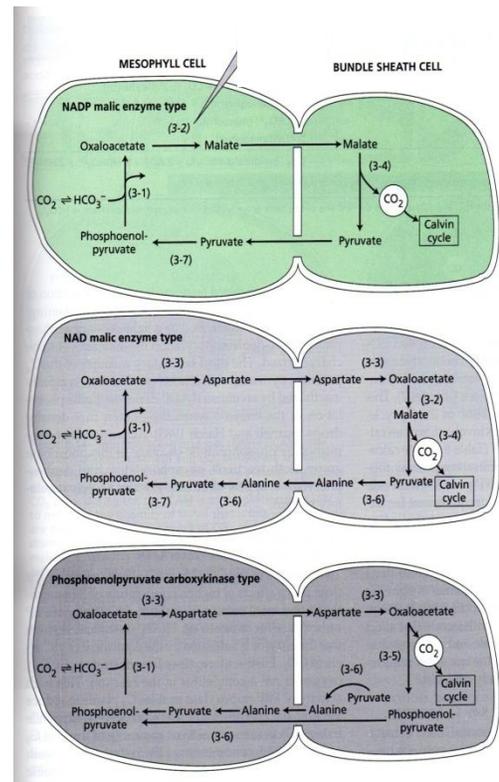
- En el siguiente gráfico se te presenta un trozo de membrana tilacoidal en el cual se halla el complejo fotosintético. Identifica: a) los Fotosistemas I y II con sus respectivas moléculas transportadoras, b) los  $H^+$  derivados de distintos procesos y c) la fotofosforilación.



<Fig.3

Fig.4 >

- ¿Qué son los Fotosistemas y a que deben su nombre?
- Reconoce a qué tipo de fijación de  $CO_2$  pertenece cada uno de los gráficos presentados en la Fig.4 y qué diferencias presentan entre sí.
- Señala el punto de compensación lumínica para cada especie y el punto de compensación de  $CO_2$  en la Fig.5. ¿En qué caso es menor y en qué caso es mayor? ¿Por qué?



<Fig.5

