

## Fotosíntesis: Aspectos Básicos

Elena Pérez-Urria Carril

Facultad de Ciencias Biológicas. Universidad Complutense de Madrid.  
[elenapuc@bio.ucm.es](mailto:elenapuc@bio.ucm.es)

**Resumen:** La fotosíntesis es un proceso físico-químico por el cual plantas, algas, bacterias fotosintéticas y algunos protistas como diatomeas utilizan la energía de la luz solar para sintetizar compuestos orgánicos. Se trata de un proceso fundamental para la vida sobre la tierra y tiene un profundo impacto sobre la atmósfera y el clima terrestres: cada año los organismos con capacidad fotosintética convierten en carbohidratos más del 10% del dióxido de carbono atmosférico. El conocimiento básico de este proceso es esencial para entender las relaciones entre los seres vivos y la atmósfera así como el balance de la vida sobre la tierra.

**Palabras clave:** Fotosíntesis. Organismos fotosintéticos. Cloroplastos. Membranas. Pigmentos fotosintéticos. Luz solar. Energía solar. Absorción de luz. ATP. NADPH. Sacarosa. Almidón. CO<sub>2</sub>. O<sub>2</sub>. C4. CAM.

### EL SIGNIFICADO DE LA FOTOSÍNTESIS

Se define fotosíntesis como un proceso físico-químico por el cual las plantas, las algas y las bacterias fotosintéticas utilizan la energía de la luz solar para sintetizar compuestos orgánicos.

En plantas, algas y en algunos tipos de bacterias fotosintéticas el proceso conlleva la liberación de oxígeno molecular y la utilización de dióxido de carbono atmosférico para la síntesis de compuestos orgánicos. A este proceso se le denomina fotosíntesis oxigénica.

Sin embargo, algunos tipos de bacterias utilizan la energía de la luz para formar compuestos orgánicos pero no producen oxígeno. En este caso se habla de fotosíntesis anoxigénica.

El conocimiento de este proceso es esencial para entender las relaciones de los seres vivos y la atmósfera, y para entender el balance de la vida sobre la tierra, dado el profundo impacto que tiene sobre la atmósfera y el clima terrestres. Esto significa que el aumento de la concentración de dióxido de carbono atmosférico generado por la actividad humana, tiene un gran impacto sobre la fotosíntesis.

Desde el punto de vista evolutivo, la aparición de la fotosíntesis oxigénica supuso una verdadera revolución para la vida sobre la tierra: cambió la atmósfera terrestre

enriqueciéndola, hecho que posibilitó la aparición de organismos que utilizan el oxígeno para vivir.

¿Qué aprender sobre fotosíntesis? Naturalmente, todo. Pero en cualquier proceso y etapa educativa, todo no se aprende de inmediato. Quizá la verdadera novedad e innovación en un proceso de aprendizaje consista en entender, para empezar, de dónde salen las cosas y qué significan.

Todos los organismos vivos se agrupan en tres grandes grupos o dominios: Archaea, Bacteria y Eucarya, teniendo todos ellos un antecesor común. Cuando hablamos de fotosíntesis hablamos de los organismos que realizan este proceso, es decir, organismos fotosintetizadores, y pertenecen al dominio *Bacteria* (son las bacterias fotosintéticas) y al dominio *Eucarya* (algas, plantas y algunos protistas)). Si nos fijamos en ellos, comprobamos que la aparición y el desarrollo de la fotosíntesis está íntimamente ligado al desarrollo de la vida sobre la tierra (Fig.1).

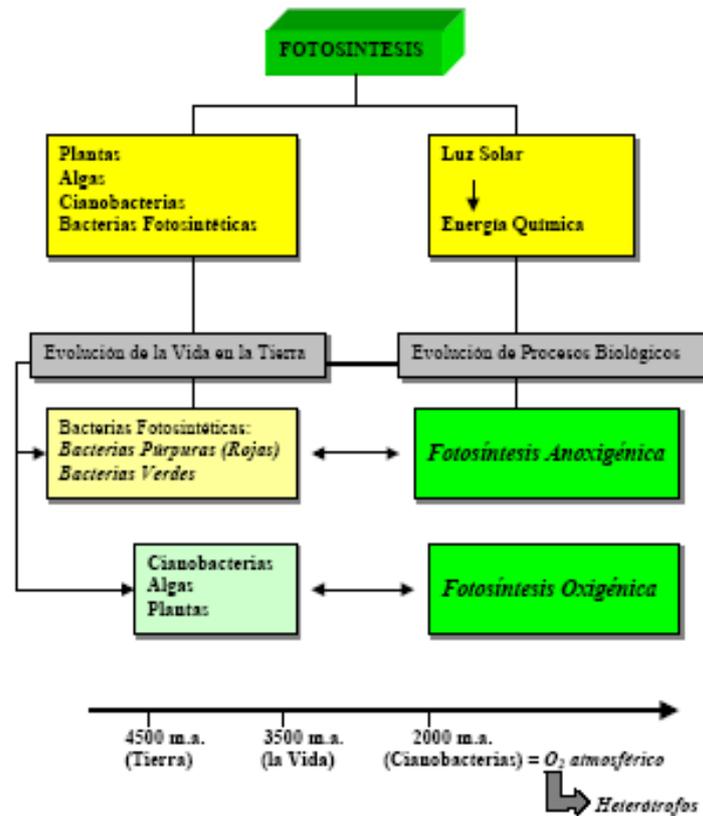


Figura 1. Origen de la fotosíntesis y organismos con capacidad fotosintética.

Las cosas no siempre han sido como nosotros las conocemos; la evolución de la tierra, la evolución de la atmósfera primitiva, la evolución de los metabolismos primitivos, constituye un entramado de acontecimientos que conduce hasta unas bacterias fotosintetizadoras, no las primeras bacterias y tampoco la primera fotosíntesis, que realizan fotosíntesis liberando oxígeno a la atmósfera, incrementando su concentración y posibilitando la gran explosión de los heterótrofos. Se puede decir

que la característica principal de la atmósfera durante el Arqueozoico que duró hasta hace 2500 millones de años, era que el aire a penas contenía trazas de oxígeno. Pero hubo vida antes. Y hay acuerdo en que el aire que respiramos actualmente, con un 21% de oxígeno, es producto de la actividad biológica de la tierra y muy diferente a como debió ser la atmósfera de la tierra primitiva. Si aceptamos como verdaderos los microfósiles de cianobacterias encontrados en rocas australianas de hace unos 3500 millones de años, esto indicaría que desde ese momento había organismos, cianobacterias, liberando oxígeno a la atmósfera mediante fotosíntesis, aunque según las evidencias no se produjo un aumento apreciable del mismo hasta hace unos 2500 millones de años.

Antes de existir oxígeno en la atmósfera, el ambiente de las primeras formas de vida era anaerobio. Estos primeros organismos no tenían capacidad para sintetizar sus propios nutrientes orgánicos y tomaban del medio lo que ya estaba sintetizado. Eran heterótrofos. Estos heterótrofos primitivos seguían alimentándose del medio, pero el medio iba cambiando: la tierra se iba enfriando, iba disminuyendo la radiación ultravioleta que alcanzaba la superficie terrestre, etc. Y en este escenario se produjo un cambio que consistió en ser capaz de sintetizar las moléculas energéticas. Entonces los organismos se hacen autótrofos. En todo caso, estamos hablando de nutrición, es decir, de los componentes necesarios para la supervivencia, o lo que es lo mismo, de fuentes de carbono, nitrógeno, hidrógeno y energía. Y dependiendo de cuáles son estas fuentes, denominamos a los distintos organismos (Fig. 2).

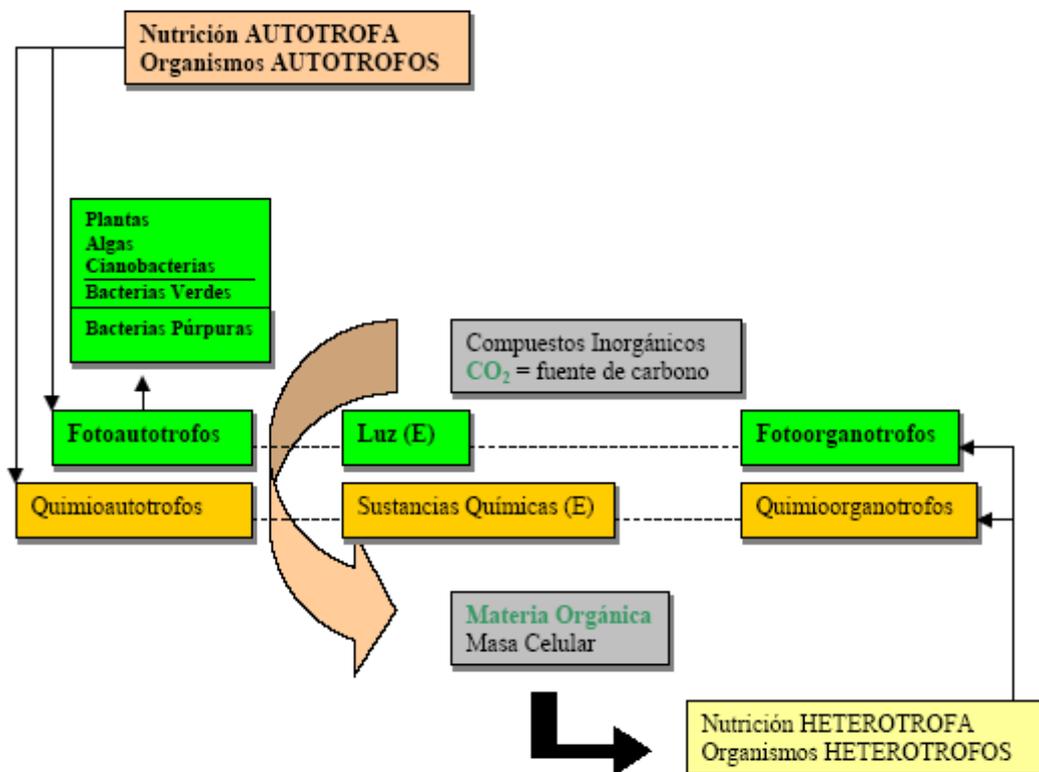


Figura 2. Relación entre fotosíntesis y nutrición. Tipos de nutrición, fuentes de energía y de carbono.

Para los organismos primitivos que vivían en anaerobiosis el oxígeno era un veneno como lo es hoy para los anaerobios estrictos. Pero los organismos encontraron la forma de neutralizar este efecto a través de moléculas tales como la superóxido dismutasa o los derivados de isoprenoides y porfirinas. La porfirina es un tetrapirrol al que se une covalentemente un átomo metálico y dependiendo de cuál sea éste, se forman moléculas funcionalmente distintas: si se trata de hierro, se forman citocromos relacionados con la respiración anaerobia; si se une magnesio, se forman clorofila y bacterioclorofila, moléculas capaces de absorber luz e indispensables para la fotosíntesis. De manera que una molécula que, en principio, parecía destinada a la protección frente a la toxicidad del oxígeno, evolucionó para permitir un proceso químico que liberará toneladas de oxígeno a la atmósfera.

Sabiendo que el proceso fotosintético puede ser anoxigénico y oxigénico, en bacterias el primero y en cianobacterias, algas y plantas el segundo, consideremos los elementos que intervienen en el proceso (Fig. 3):

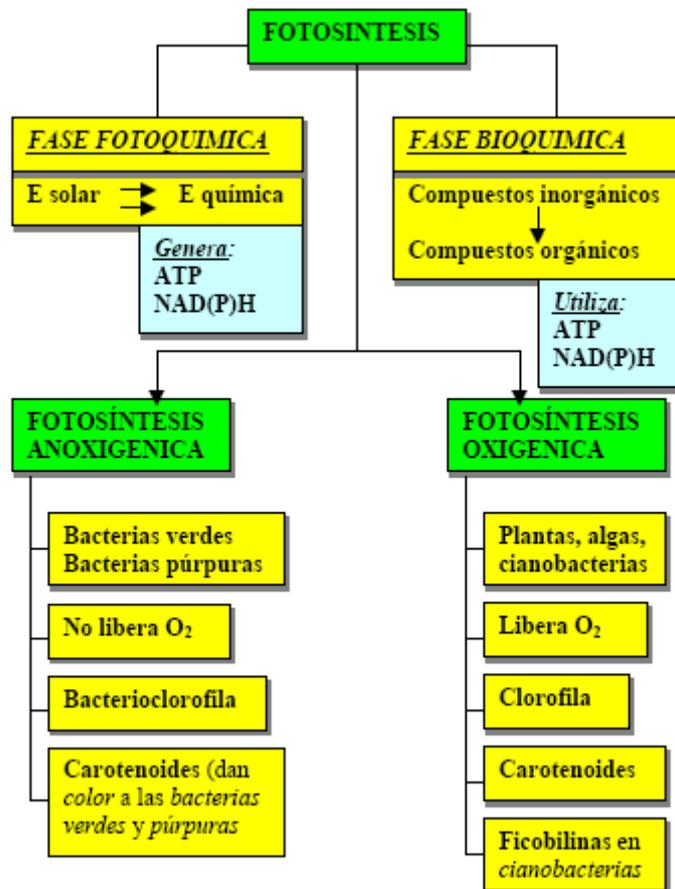


Figura 3. Elementos básicos de la fotosíntesis anoxigénica y oxigénica.

Para que el proceso fotosintético ocurra, para que se inicie la fase fotoquímica (conversión de la energía de la luz en energía química), lo primero que tienen que hacer los organismos es captar la luz. Las moléculas que intervienen en ello son los pigmentos fotosintéticos, los cuales se organizan, se colocan, en una membrana: la

membrana plasmática en bacterias, y la membrana tilacoidal de los cloroplastos de cianobacterias, algas y plantas.

### CAPTACIÓN DE LUZ Y TRANSPORTE FOTOSINTÉTICO DE ELECTRONES

Todos los organismos con capacidad fotosintética contienen uno o más pigmentos capaces de absorber radiación visible que desencadena las reacciones fotoquímicas de la fotosíntesis. Estos pigmentos se pueden extraer de los organismos que los contienen con alcohol o con disolventes orgánicos (recordemos su naturaleza química).

Pero las propiedades de los pigmentos fotosintéticos *in vivo*, es decir, en los tilacoides en el caso de plantas (recordemos su localización en otros organismos fotosintéticos), difieren de sus características en solución quedando este hecho reflejado en los espectros de absorción. Por ejemplo, la clorofila a extraída con éter (por tanto en solución en éter) presenta un único máximo a 660nm en la zona del rojo. Sin embargo, en tilacoides se detectan tres máximos de absorción debidos a chl a para  $\lambda$  de 673, 680 y 700 nm¿Cómo puede explicarse este hecho si en los tilacoides existe una sola clase de chl a?

Parte de la energía luminosa absorbida por clorofilas y carotenoides se almacena al final del proceso fotosintético como energía química. La mayoría de los pigmentos actúan como una **antena** (en un **complejo antena**) captando la luz y transfiriendo la energía (proceso físico) al **centro de reacción** al que están asociados y donde se transfieren electrones desde la clorofila a una molécula aceptora de electrones (proceso químico) (Fig. 4).

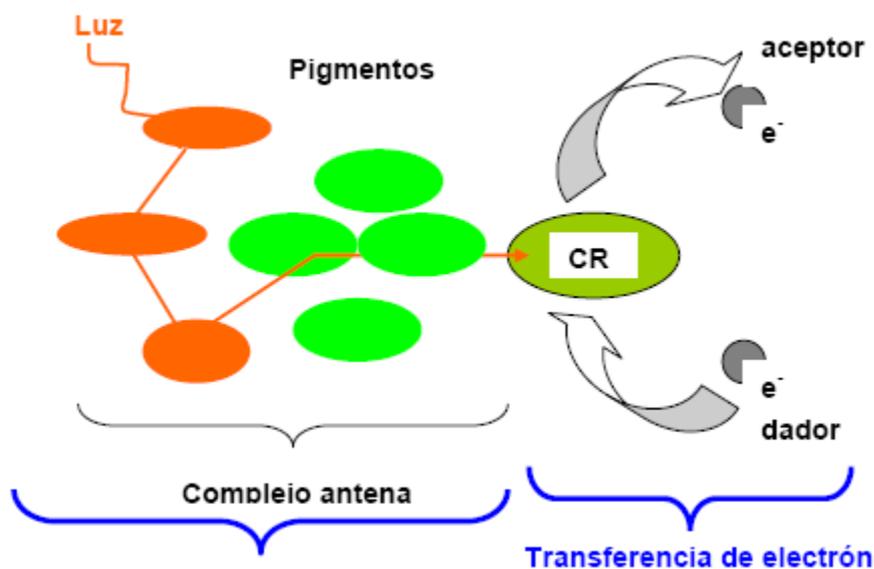


Figura 4. Estructura y funcionamiento de los pigmentos antena.

Se piensa que la energía de excitación se transfiere desde la clorofila que absorbe la luz hasta el centro de reacción por **resonancia** (recordemos que es un mecanismo de transferencia de energía que no implica radiación, no requiere contacto físico entre moléculas y no implica transferencia de electrones).

Los **pigmentos en el complejo antena** están ordenados de manera que canalizan la energía absorbida hacia el centro de reacción (CR) (Fig. 5).

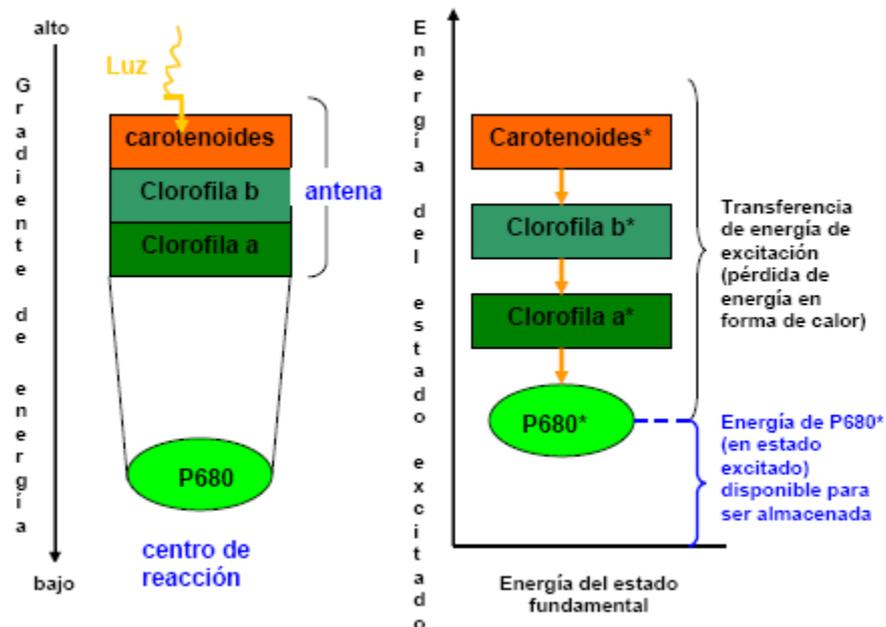


Figura 5. Funcionamiento del complejo antena.

En realidad, en todos los eucariotas fotosintéticos que contienen clorofilas a y b, éstas forman agregados entre sí y con proteínas integrales de la membrana tilacoidal formando **complejos pigmento-proteína**. En consecuencia podemos decir que el complejo antena es por tanto una **proteína-pigmento transmembrana**. Los complejos antena también se denominan **LHC**, del inglés *Light Harvesting Complex*, o **complejo colector** o **captador de luz**. En los procariotas fotosintéticos, el lugar de estas reacciones es la membrana plasmática o bien membranas derivadas de ella.

Existen dos complejos fotoquímicos denominados **fotosistema I (PSI)** y **fotosistema II (PSII)** en los que tienen lugar las reacciones iniciales de almacenamiento de energía. Si ambos fotosistemas funcionan en serie se producen dos reacciones fotoquímicas en serie. El **PSI** absorbe luz del rojo lejano de **700nm** (longitudes de onda superiores a 680 nm), produce un **reductor fuerte capaz de reducir NADP<sup>+</sup>** y un oxidante débil. El **PSII** absorbe luz del rojo de **680nm**, produce un **oxidante muy fuerte capaz de oxidar al agua** y un reductor más débil que el producido por el PSI. La figura 6 muestra un esquema de estas propiedades que se conoce como **esquema en Z**, implica ambos fotosistemas y explica las reacciones fotoquímicas que ocurren en los organismos fotosintéticos que generan oxígeno (recordemos fotosíntesis **oxigénica** y

fotosíntesis anoxigénica). Ambos fotosistemas son física y químicamente diferentes, contienen cada uno su complejo antena y su centro de reacción, y están unidos por una cadena de transporte electrónico.

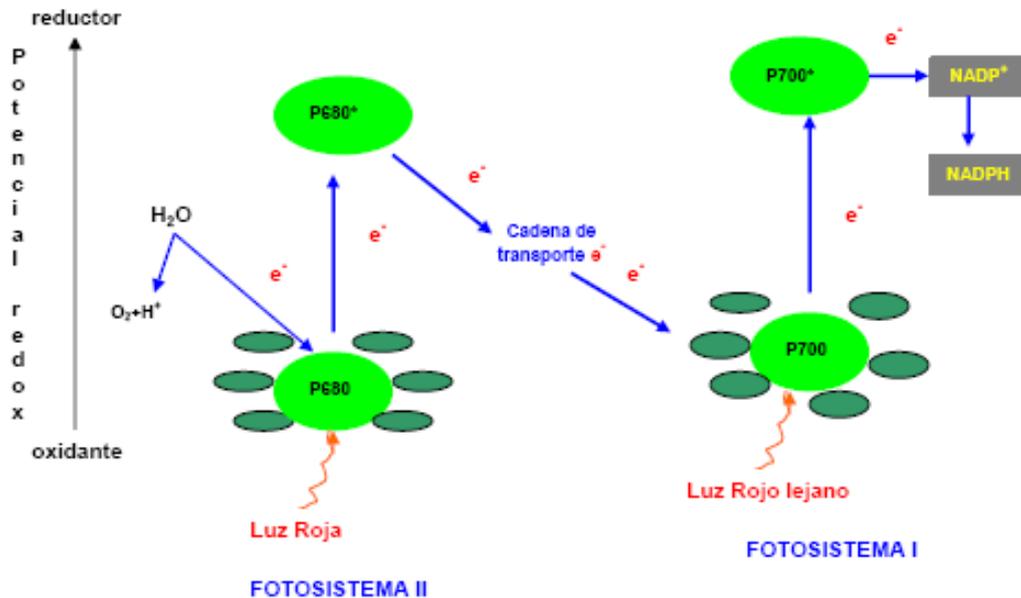


Figura 6. Estructura y reacciones básicas de los fotosistemas I y II (esquema en z).

Además de PSII y PSI, englobados en la membrana tilacoidal se encuentran también otros dos complejos proteicos: el complejo citocromo  $b_6f$  y la ATP sintasa.

Pero antes de analizar cómo funcionan coordinadamente todas estas estructuras, observemos las siguientes figuras (Figs. 7 y 8) para comprender mejor las acciones luminosas de la fotosíntesis.

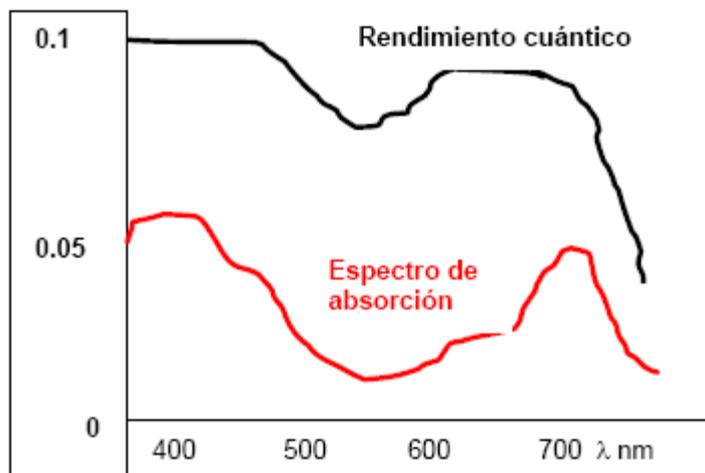
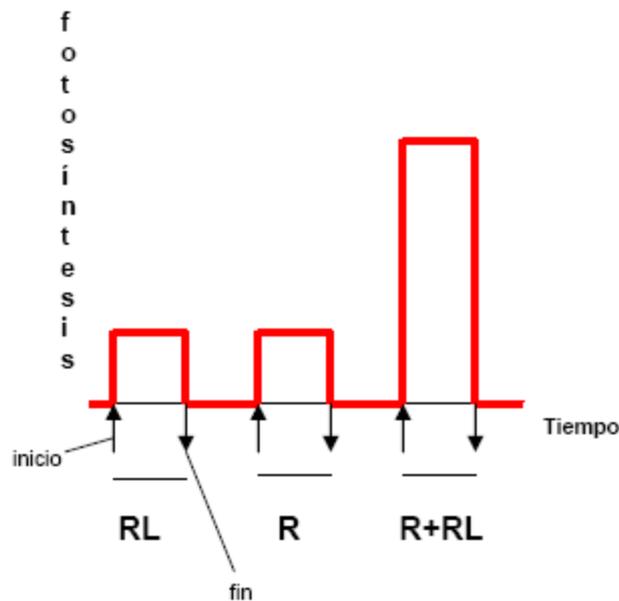


Figura 7. Comparación entre rendimiento cuántico y espectro de absorción en un rango de longitudes de onda entre 400 y 700 nm.



**Figura 8. Efecto de luces R, IR o la combinación de ambas (R+IR) sobre la velocidad de fotosíntesis.**

En el gráfico de la figura 7 se mide el **rendimiento cuántico de la fotosíntesis** que se define como **número de productos fotoquímicos número total de cuantos absorbidos**.

El oxígeno es un producto fotoquímico. ¿Qué significa un valor de  $\phi = 0$ ?

¿Cómo se explica la caída del rendimiento cuántico para la luz del rojo lejano? ¿Y el ligero descenso cerca de los 500nm? ¿Los carotenoides serían eficientes por sí solos para dirigir la fotosíntesis?

En la figura 8 se mide la velocidad de la fotosíntesis cuando se irradia con **luz R, RL (rojo lejano) ó R+RL**. ¿A qué conclusión se llega?

Volviendo a los complejos proteicos, son cuatro complejos los que llevan a cabo las reacciones luminosas de la fotosíntesis: **PSII, complejo citocromo  $b_6f$ , PSI y ATP sintasa**. Veamos de nuevo el **esquema en Z** con algo más de detalle en la figura 9.

La clorofila de los centros de reacción, como ya sabemos, es una clorofila especializada que denominamos **P680 en el PSII y P700 en el PSI** (haciendo referencia a sus características espectrales). El **funcionamiento básico** de todo este conjunto sería el siguiente:

- El PSII oxida el agua y produce  $O_2$  liberando protones al lumen tilacoidal
- El complejo cit  $b_6f$  recibe electrones del PSII y los cede al PSI. También transporta protones al lumen desde el estroma
- El PSI reduce el  $NAP^+$  a NADPH en el estroma gracias a la acción de una ferredoxina (fd) y una flavoproteína ferredoxina-NADP reductasa (FNR)
- La ATP sintasa produce ATP en el estroma a medida que los protones difunden a su través desde el lumen hacia el estroma.

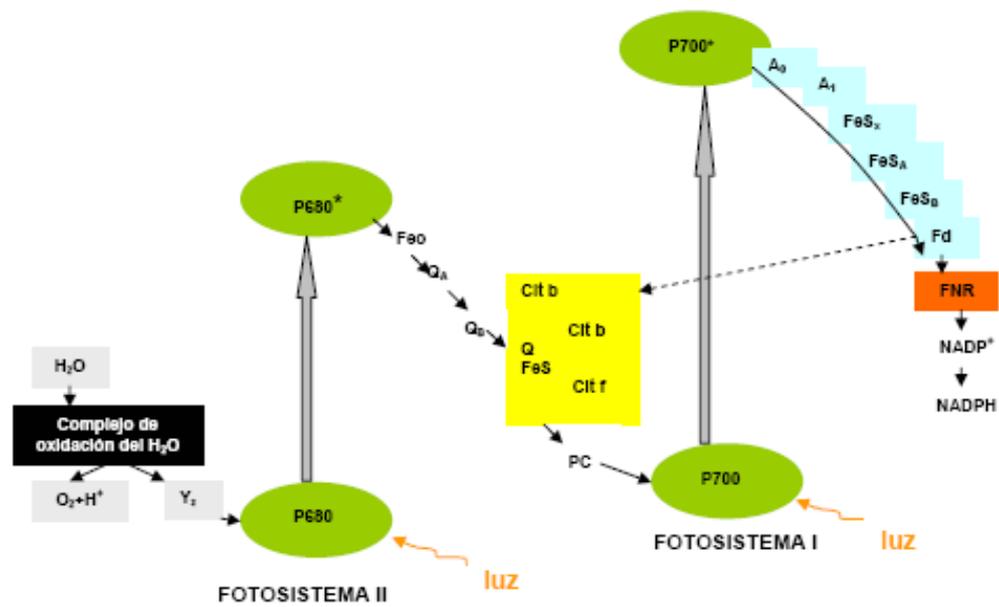


Figura 9. Complejos proteicos implicados en las reacciones luminosas de la fotosíntesis y transferencia de electrones.

La figura 10 muestra los complejos proteicos en la membrana tilacoidal así como la transferencia de protones y electrones que llevan a cabo.

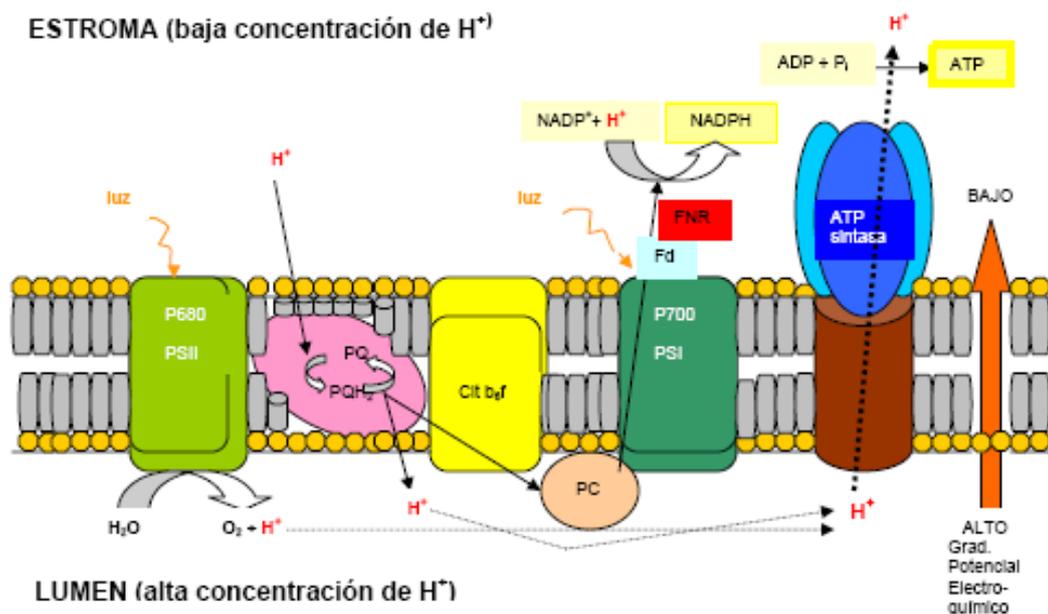


Figura 10. Transferencia de protones y electrones entre fotosistema II, complejo citocromo  $b_6/f$ , fotosistema I y ATP sintasa.

Consideremos la cadena de transporte que une ambos fotosistemas. El agua actúa como donador primario de electrones y el  $NADP^+$  es el último aceptor de

electrones. El flujo de electrones entre ambos no es directo sino que pasa a través de los transportadores de  $e^-$  que son sistemas redox que se interponen por tanto entre el  $H_2O$  y el  $NADP^+$ . En la siguiente tabla (Tabla 1) vemos los máximos de absorbancia de algunos transportadores en función de su estado redox.

Sistema redox	Máx.de absorbancia	Estado redox
Plastoquinona (Q)	254	ox
NADPH	340	red
Ferredoxina (Fd)	430	ox
Citocromo f	555	red
Citocromo $b_{559}$	559	red
Feofitina	550	ox
P680	680	red
P700	700	red

Tabla 1. Estado redox y máximo de absorbancia de algunos transportadores de electrones de la fotosíntesis.

La clorofila excitada del PSII (P680<sup>\*</sup>) transfiere un  $e^-$  a la feofitina que es una clorofila en la que el átomo de Mg ha sido sustituido por dos átomos de H. A continuación, la feofitina cede  $e^-$  de forma secuencial a dos plastoquinonas  $Q_A$  y  $Q_B$ , moléculas de pequeño tamaño que están unidas al centro de reacción ( $2e^-$  reducen  $Q_B$  a  $Q_B^{2-}$ ; después  $Q_B^{2-}$  reducida capta 2 protones del estroma formando plastohidroquinona reducida ó  $QH_2$ ).

La  $QH_2$  transfiere sus electrones al complejo citocromo  $b_6f$  (2 cit b y un cit f) que es una proteína de gran tamaño formada por múltiples subunidades con numerosos grupos prostéticos. Este complejo contiene además una proteína ferrosulfurada de Rieske (su descubridor) en la que dos átomos de Fe están unidos por dos átomos de S ( $FeS_R$ ). Cuando  $QH_2$  cede sus  $e^-$  se oxida: transfiere uno de los  $e^-$  a la  $FeS_R$  oxidada y después lo transfiere al cit f. A continuación, el cit f transfiere el  $e^-$  a la plastocianina. El otro  $e^-$  es transferido al cit b liberándose en el proceso 2 protones al lumen.

La plastocianina (PC) es una proteína soluble, de pequeño tamaño, contiene cobre, se encuentra en el lumen y transfiere  $e^-$  entre el cit  $b_6f$  y el P700.

En la figura 11 se observa el PSI, de gran tamaño y formado por múltiples subunidades. El complejo antena y P700 están unidos a 2 proteínas: PsaA y PsaB.

La clorofila excitada del PSI (P700<sup>\*</sup>) cede el  $e^-$  a un primer aceptor  $A_0$  que es una clorofila y el siguiente aceptor  $A_1$  es una quinona. A continuación intervienen tres proteínas ferrosulfuradas asociadas a la membrana que se denominan centros ferrosulfurados  $FeS_x$ ,  $FeS_A$  y  $FeS_B$ . Los  $e^-$  son transferidos a la ferredoxina soluble (Fd).

Por último, una flavoproteína soluble asociada a la membrana, la ferredoxina-NADP reductasa (FNR), reduce el  $NADP^+$  a NADPH. Se completa así el transporte de

electrones no cíclico que se inicia con la oxidación del agua y termina en la formación de NADPH.

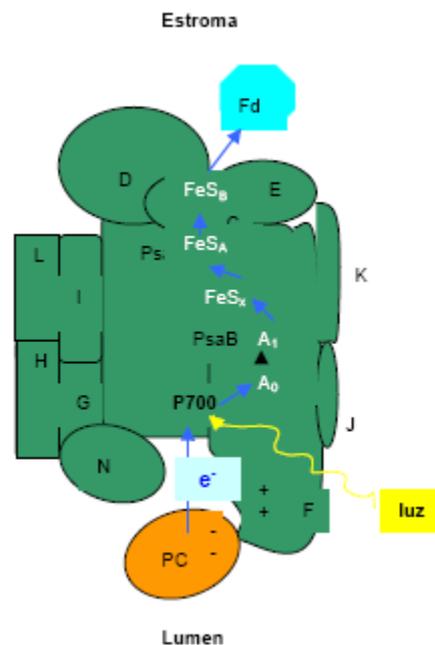


Figura 11. Esquema del fotosistema I.

Sin embargo, nos queda considerar que el  $P680^*$  al ceder el  $e^-$  queda en estado oxidado pero es vuelto a reducir por un transportador de  $e^-$ , generalmente denominado  $Y_z$ , que recibe los  $e^-$  de la oxidación del agua. Este complejo de oxidación del agua consta de cuatro iones  $Mn^{2+}$  asociados con proteínas, se encuentra en el lumen tilacoidal y unido a las subunidades  $D_1$  y  $D_2$  del PSII.

La oxidación de dos moléculas de agua genera una molécula de oxígeno, cuatro protones y cuatro electrones, lo cual implica que el fotosistema II tiene que utilizar la energía de cuatro fotones para producir una molécula de oxígeno.

Decimos transporte no cíclico porque en ciertas condiciones se puede producir un transporte cíclico de electrones alrededor del PSI, a través del complejo cit  $b_6f$  y P700. Como veremos más adelante, este flujo cíclico que está acoplado al bombeo de protones al lumen, puede ser utilizado para sintetizar ATP pero no puede oxidar al agua ni reducir  $NADP^+$  a NADPH. Este flujo cíclico es importante como fuente de ATP en los cloroplastos de plantas C4.

Hemos visto hasta ahora cómo la energía luminosa se utiliza para producir NADPH, el cual será necesario en el ciclo de Calvin para reducir  $CO_2$  y formar carbohidratos. A continuación estudiaremos que la energía luminosa también es utilizada para la síntesis de ATP dependiente de luz, proceso conocido como Fotofosforilación.

## SÍNTESIS DE ATP DEPENDIENTE DE LUZ

Hemos visto cómo, en el cloroplasto, la energía luminosa es utilizada para la síntesis de NADPH. Recordemos que como consecuencia del transporte de electrones que tiene lugar se acumulan protones en el espacio intratilacoidal, en el lumen, debido a la rotura de moléculas de agua (oxidación de agua a  $O_2$ ) y al transporte de  $e^-$  desde PQ hasta PC. Esta situación provoca un gradiente de concentración de  $H^+$  entre el lumen (más ácido) y el estroma que dirige un flujo de  $H^+$  a través de la membrana tilacoidal. Este flujo de  $H^+$  libera energía que se utiliza en la síntesis de ATP (en el estroma).

A este proceso de síntesis de ATP dependiente de la luz se le llama **fotofosforilación** y requiere, está acoplado, al flujo de electrones, al transporte o flujo no cíclico de  $e^-$ . Por este motivo también se llama **fotofosforilación no cíclica**. Decimos esto porque se pueden dar ciertas condiciones en las que el flujo de  $e^-$  y la síntesis de ATP son independientes. En estas condiciones se habla de **flujo de  $e^-$  desacoplado**.

La fotofosforilación funciona como un mecanismo quimiosmótico que es el mismo en los procesos de membrana de todas las formas de vida. Por ejemplo, la fosforilación que tiene lugar durante la respiración aerobia en la mitocondria y en bacterias está dirigida por el mismo mecanismo. El transporte de muchos iones y solutos a través de membrana está dirigido también por el mismo mecanismo quimiosmótico. Existe una estrecha relación entre las ATPasas de membrana, quimiosmosis y transporte de solutos a través de membrana

En este apartado vamos a analizar la síntesis de ATP en el cloroplasto en relación con la diferencia de  $H^+$  a ambos lados de la membrana tilacoidal. Ya se ha considerado que la **ATP sintasa** es uno de los cuatro complejos proteicos situados en la membrana tilacoidal. Su estructura se representa en la figura 12.

Se trata de una enzima que consta de dos partes:  **$CF_o$** , que es hidrofóbica y está unida a la membrana (es una porción integral de la membrana), y  **$CF_1$**  que es la parte hidrofílica en el estroma que sintetiza ATP. Debemos recordar que la **ATP sintasa** se encuentra sólo en las **lamelas del estroma** y en los **bordes de los grana** (Fig.13), hecho directamente relacionado con su función.

Es importante observar esta distribución desigual de los complejos proteicos porque ciertamente los  $H^+$  en el lumen deben desplazarse hasta alcanzar la ATP sintasa.

Desde el punto de vista quimiosmótico, ya hemos visto que el flujo de  $e^-$  genera un transporte de  $H^+$  que hace que éstos se acumulen en el lumen (más ácido, más  $H^+$ ) haciéndose el estroma más alcalino (menos  $H^+$ ). Esta diferencia de concentración de protones es la fuente de energía que se dirige para la síntesis de ATP. La estequiometría del proceso es de  **$4H^+$  por ATP** ( **$4 H^+$  transportados por molécula de ATP sintetizada**).

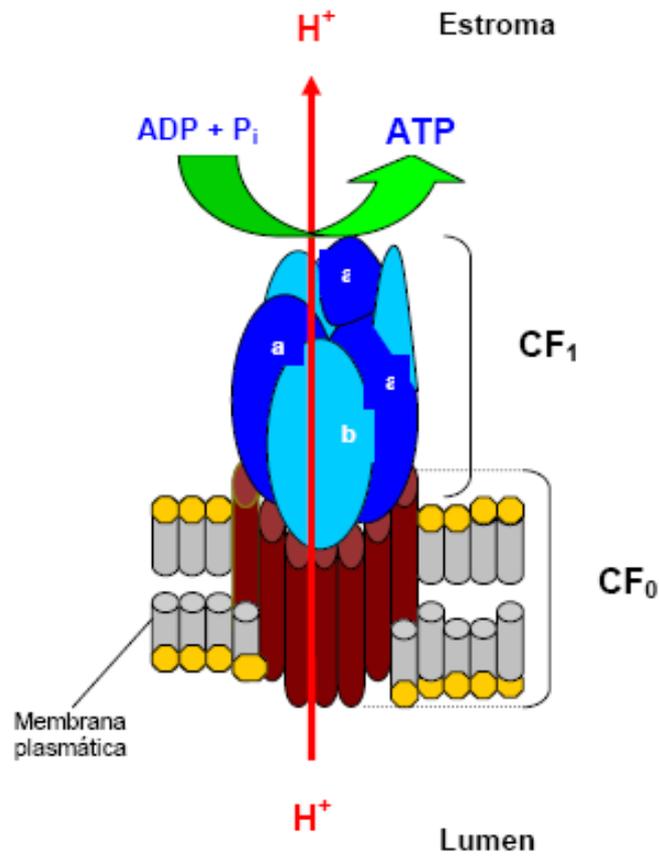


Figura 12. Esquema de la ATP sintasa.

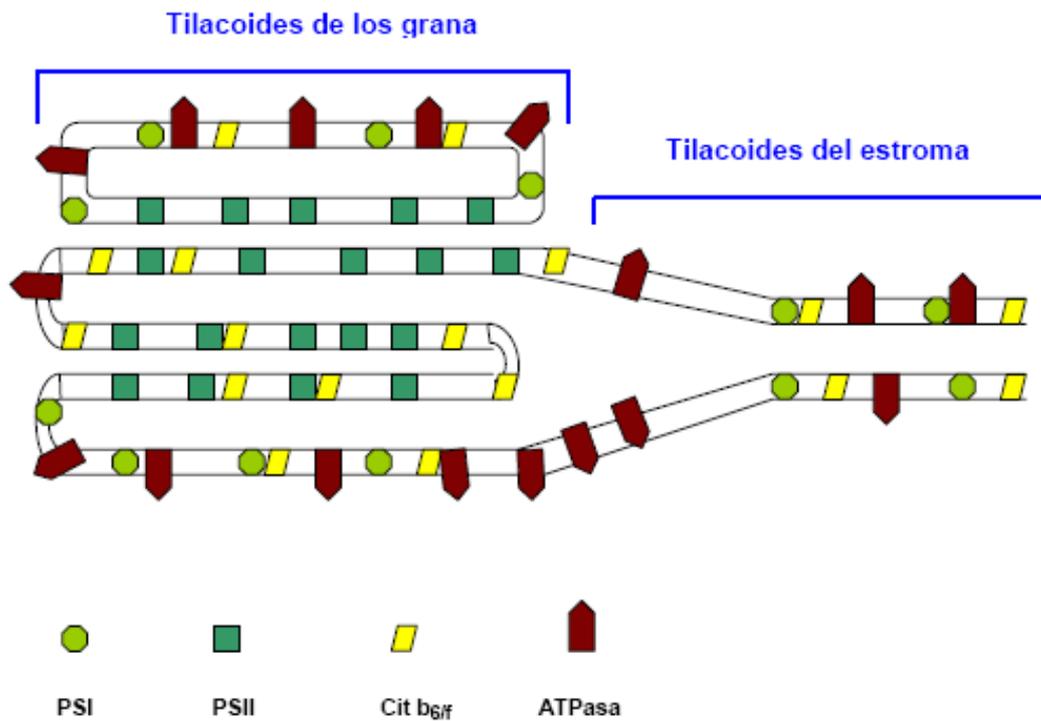


Figura 13. Distribución de los complejos proteicos en los tilacoides.

El complejo **ATP sintasa** está altamente **regulado** para que no se produzca hidrólisis continua de ATP: es **inactivo en oscuridad** y puede ser **activado por un gradiente de protones o por la luz**.

Estudiando los requerimientos de NADPH y ATP para la reducción de CO<sub>2</sub> a carbohidratos veremos que el consumo de estos productos ocurre en la proporción 1.5, es decir, **ATP / NADPH = 1.5**.

El mecanismo de **fotofosforilación** (no cíclica, acoplada al transporte no cíclico de e<sup>-</sup>) que hemos considerado genera aproximadamente 1mol de ATP por cada mol de NADPH reducido. ¿Qué significa esto desde el punto de vista del requerimiento de ATP? ¿Cuál es la solución/respuesta a esta demanda adicional de ATP?

### FIJACIÓN Y REDUCCIÓN FOTOSINTÉTICA DE DIÓXIDO DE CARBONO

En plantas la fijación y reducción de dióxido de carbono tiene lugar en el estroma del cloroplasto. Hemos considerado dos etapas o **fases en la fotosíntesis**: la fase **fotoquímica** que como hemos visto **conduce a la formación de ATP y NADPH**, y la fase **bioquímica** que ahora vamos estudiar, en la que el **ATP y el NADPH son utilizados para fijar CO<sub>2</sub> atmosférico y reducirlo para sintetizar carbohidratos (CH<sub>2</sub>O)<sub>n</sub>**. Se trata de un conjunto de reacciones que se denominan reacciones del carbono o metabolismo del carbono en la fotosíntesis. En la figura 14 se muestra este planteamiento general.

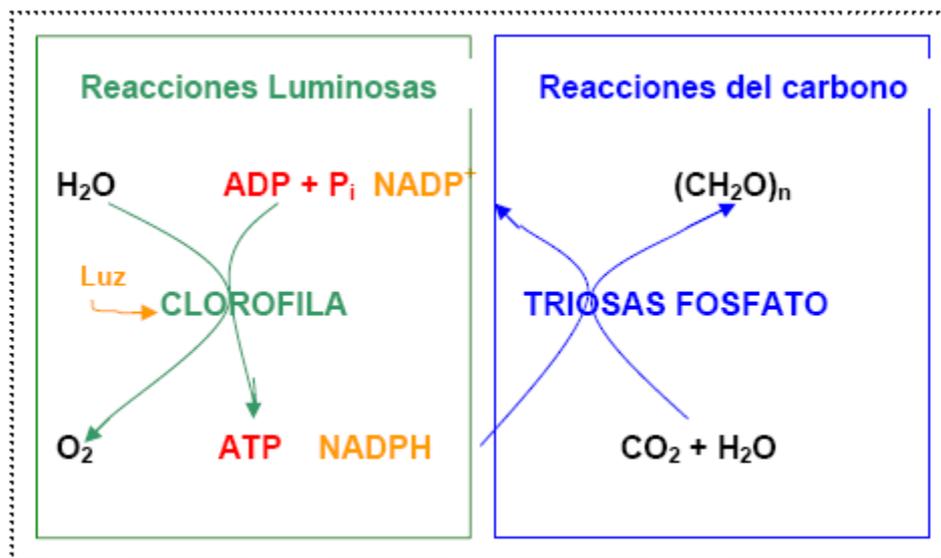


Figura 14. Metabolismo del carbono en la fotosíntesis.

El proceso o ciclo comienza con la **fijación de una molécula de CO<sub>2</sub> en una molécula de ribulosa-1,5-bifosfato**, formándose dos moléculas de 3-fosfoglicerato. Por tanto, la **ribulosa-1,5-bifosfato es el aceptor de CO<sub>2</sub>** y para que el ciclo se complete debe regenerarse al final del mismo. Contemplemos un **esquema general** de este ciclo que muestra sus **3 etapas** fundamentales: **carboxilación** de ribulosa 1,5-bifosfato que

genera 3-fosfoglicerato, **reducción** de éste a gliceraldehído -3-fosfato y, por último, **regeneración** del aceptor de CO<sub>2</sub>, es decir, regeneración de ribulosa-1,5-bifosfato (Fig. 15).



Figura 15. Etapas del ciclo de Calvin.

Vamos a estudiar el ciclo analizando con detalle cada una de estas etapas. Comenzaremos por la fijación de CO<sub>2</sub> por **CARBOXILACIÓN** de ribulosa-1,5-bifosfato (Fig.16).

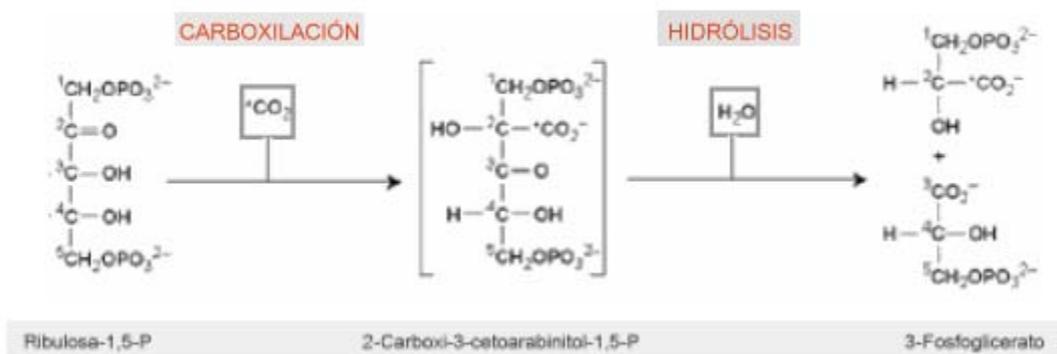


Figura 16. Reacción de carboxilación de ribulosa-1,5-bifosfato.

Ribulosa-1,5-difosfato es una molécula de 5C. El 3-fosfoglicerato es una triosa, molécula de 3C. Si nos fijamos en el número de átomos de carbono que “circulan” por el ciclo, observaremos que por cada molécula de CO<sub>2</sub> (1C) que se fija en la pentosa ribulosa-1,5-difosfato (5C), se forman dos moléculas de triosa (en total 6C). Así aumenta el contenido de C, de carbohidratos finalmente, en la planta.

Tras la fijación de dióxido de carbono se produce la etapa de **reducción a gliceraldehído-3-fosfato** a la que sigue la etapa en que se **regenera el aceptor de CO<sub>2</sub>**. Para que el proceso sea operativo se requiere un aporte continuo de moléculas de ribulosa-1,5-difosfato. Consideremos el **ciclo completo**, con detalle de las **reacciones** que lo componen y las **enzimas** que las catalizan (Fig. 17). La reducción de 3-fosfoglicerato a gliceraldehído-3-fosfato es un proceso inverso al que tiene lugar en la glicolisis. **Esta etapa de reducción requiere el ATP y el NADPH** generados en la fase fotoquímica. El ATP interviene en la fosforilación inicial de 3-fosfoglicerato, reacción catalizada por fosfoglicerato quinasa que rinde 1,3-difosfoglicerato, a la que sigue la reducción catalizada por la gliceraldehído-3-fosfato deshidrogenasa acoplada a la oxidación de NADPH (esta reacción se activa por luz).

El gliceraldehído-3-fosfato (G3P) se interconvierte en dihidroxi-acetona fosfato (DHAP).

A partir de este punto del ciclo se inicia la **regeneración del aceptor de CO<sub>2</sub>** mediante varias interconversiones. DHAP se puede condensar con G3P o con eritrosa-4-fosfato en reacciones catalizadas por aldolasas. En el primer caso, se forma fructosa-1,6-difosfato y en el segundo sedoheptulosa-1,7 difosfato. Dos fosfatasa específicas (fructosa-1,6-bifosfatasa y sedoheptulosa-1,7 bifosfatasa) convierten estas formas difosfato de azúcares en los correspondientes fructosa-6fosfato y sedoheptulosa-7-fosfato que son las formas que reconocen los demás enzimas.

Las transcetolasas transfieren un fragmento de 2C (glicolaldehído) desde la sedoheptulosa-7-fosfato y desde la fructosa-6-fosfato al gliceraldehído-3-fosfato (G3P) y las pentosas que se forman de esta forma, xilulosa-5-fosfato y ribosa-5-fosfato, se convierten en ribulosa-5-fosfato por medio de dos enzimas, ribulosa-5-fosfato-3-epimerasa y ribulosa-5-fosfato isomerasa respectivamente.

Finalmente, la ribulosa-5-fosfato se convierte en **ribulosa-1,5-difosfato** en una reacción catalizada por la enzima ribulosa-5-fosfato quinasa. Esta reacción requiere **ATP**.

Analizaremos a continuación el **balance del Ciclo de Calvin**:

1. Por cada molécula de CO<sub>2</sub> fijada en una molécula de ribulosa-1,5-bifosfato se forman 2 moléculas de 3-fosfoglicerato (una triosa fosfato, 3C), cada una de las cuales requiere 1 molécula de ATP para convertirse en 1,3-difosfoglicerato y éste a su vez requiere 1 molécula de NADPH para reducirse a gliceraldehído-3-fosfato.
2. En condiciones estacionarias, la fijación de 3 moles de CO<sub>2</sub> en 3 reacciones de carboxilación producen 6 moléculas de gliceraldehído-3-fosfato, de las cuales 5 se utilizan en la regeneración de 3 moléculas de ribulosa-1,5-bifosfato. La sexta molécula de gliceraldehído-3-fosfato representa la ganancia neta del ciclo.

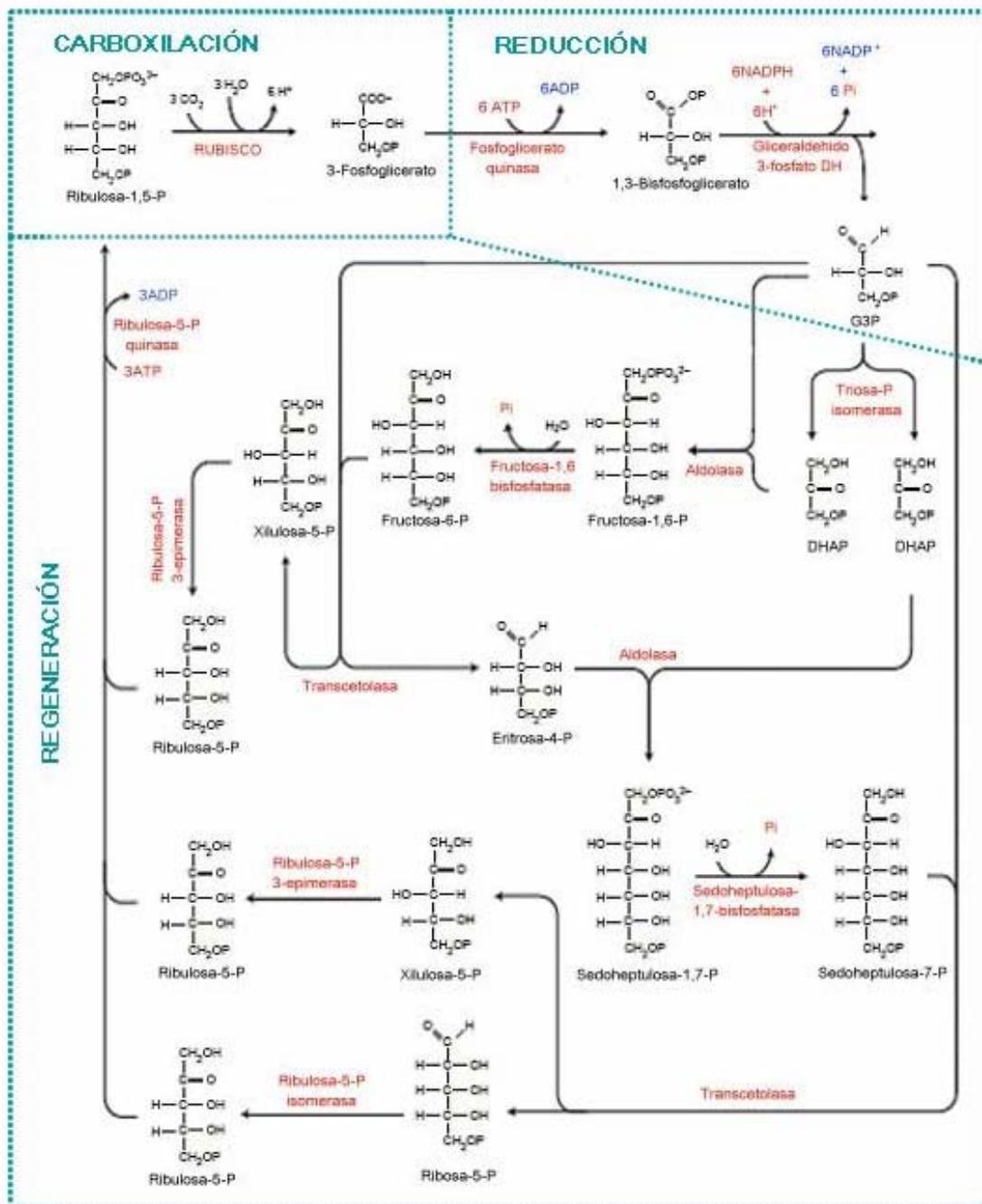


Figura 17. Reacciones del ciclo de Calvin.

3. Para ello se utilizan 6 moléculas de NADPH y 9 de ATP (6 en la conversión de 3-fosfoglicerato en 1,3-difosfoglicerato y los otros 3ATP en la regeneración de las 3 moléculas de ribulosa-1,5-bisfosfato).
4. La sexta molécula de gliceraldehído-3-fosfato que representa la ganancia neta del ciclo, se utiliza en la síntesis de sacarosa o de almidón.
5. La estequiometría del ciclo se representa por la relación 1:2:3 (mol CO<sub>2</sub> fijado: mol NADPH consumido: mol ATP consumido).

### REGULACIÓN DEL CICLO DE CALVIN

La presencia en el estroma de enzimas que catalizan reacciones contrarias a las que ocurren en el ciclo de Calvin y los cambios en el flujo de carbono a la luz y la oscuridad, hacen necesaria la regulación estricta del ciclo. Esta regulación consigue que los intermediarios estén presentes a concentraciones adecuadas y que el ciclo se detenga cuando no sea necesario. Sin un sistema de regulación, el ciclo de Calvin **no** mostraría su alta eficacia energética y se producirían ciclos inútiles como el que provocaría la acción simultánea de las enzimas fosfructoquinasa y fructosa-1,6-bifosfato 1-fosfatasa, las cuales actuarían conjuntamente como una ATPasa (Fig. 18).

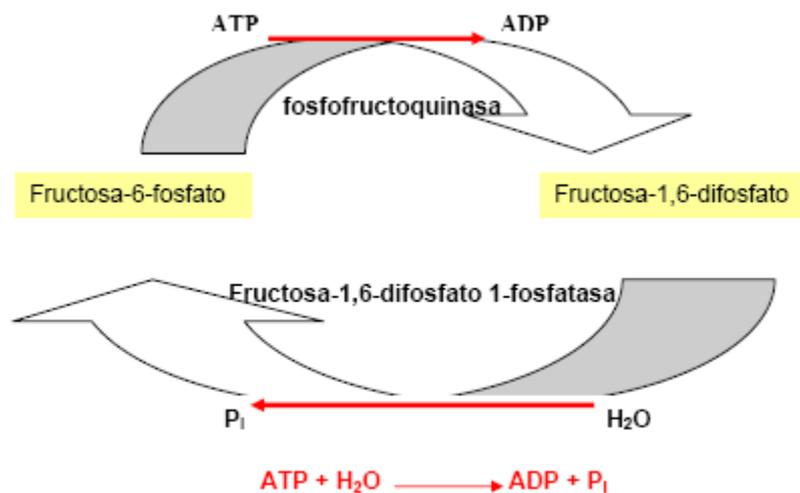


Figura 18. Reacción simultánea de las enzimas fosfructoquinasa y fructosa-1,6-bifosfato 1- fosfatasa.

En general, la **concentración de enzimas** se regula mediante **cambios en la expresión génica y en la biosíntesis de proteínas**. En el caso de enzimas presentes en el estroma cloroplástico, su concentración está regulada por mecanismos que controlan la expresión de los genomas del núcleo celular y del cloroplasto.

La **actividad de las enzimas** está controlada por **mecanismos de activación/inactivación** de manera que un mismo enzima puede estar controlado por más de un mecanismo diferente. Existen dos mecanismos generales que pueden cambiar las propiedades cinéticas de los enzimas:

- **Cambios en la conformación del enzima**, por ejemplo, transformación de enlaces covalentes (reducción de disulfuros, carbamilación de grupos amino), que generan un enzima modificado químicamente (y en consecuencia su actividad catalítica). La reducción de grupos disulfuro a grupos tiólicos es reversible y puede utilizarse para ello el poder reductor (NADPH) proporcionado por el transporte fotosintético de electrones. Este proceso particular se verá impedido por sustancias que interfieren el flujo de electrones desde el PSII como el herbicida DCMU, un derivado de la urea.

- **Cambios en la actividad enzimática** originados por su unión no covalente a metabolitos, o cambios de actividad generados por variaciones en la composición del medio celular, por ejemplo cambios en el estroma debidos a la luz.

En el ciclo de Calvin hay cinco **enzimas reguladas por luz**:

- Rubisco
- Gliceraldehido-3-fosfato deshidrogenada (NADP dependiente)
- Fructosa-1,6-bifosfatasa
- Sedoheptulosa-1,7-bifosfatasa
- Ribulosa-5-fosfato quinasa

Excepto la rubisco, todas las demás presentan uno o más puentes disulfuro (-S-S-) y la luz controla su actividad a través de un **sistema ferredoxina-tiorredoxina** que implica transferencia de electrones desde ferredoxina a tiorredoxina, y desde ésta a la enzima diana. En oscuridad, los residuos están en forma oxidada (-S-S-) y las enzimas son inactivas. En luz, los grupos -S-S- son reducidos al estado sulfidriilo (-SH HS-) de manera que este cambio redox supone la activación del enzima. Este grupo sulfidriilo (o ditiol), que es señal de regulación de la proteína tiorredoxina (proteína soluble del estroma), es transmitido a enzimas específicas activándolas. La figura 19 esquematiza este mecanismo.

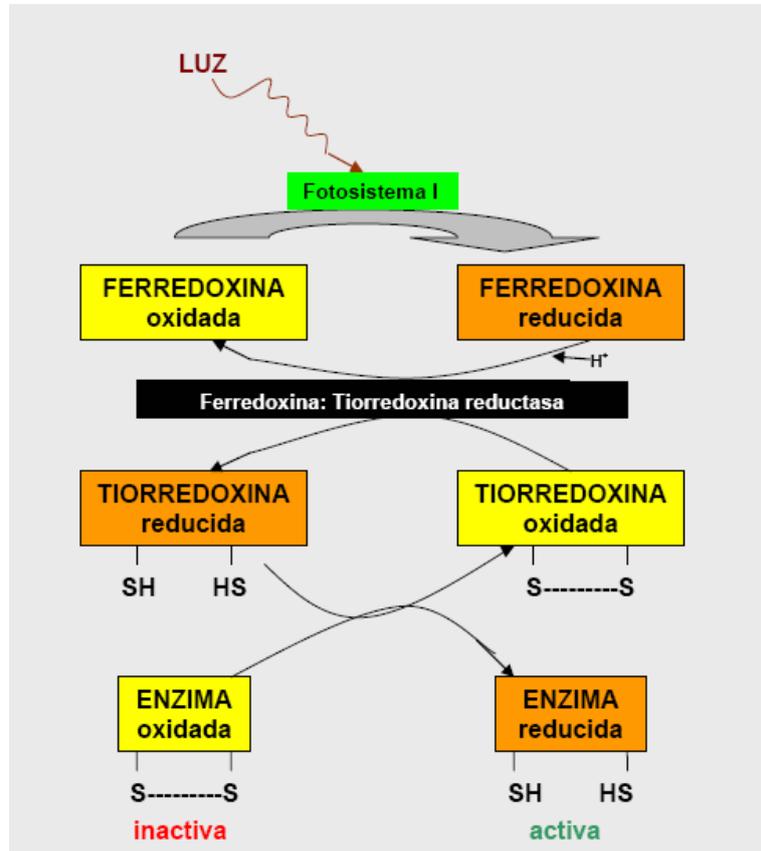


Figura 19. Funcionamiento del sistema ferredoxina-tiorredoxina.

La inactivación de la enzima diana en oscuridad parece producirse por la ruta inversa de reducción.

La **rubisco** también está **regulada por la luz** aunque por otro mecanismo. En este caso, la activación de rubisco implica la **carbamilación de la enzima** que produce un complejo carbamato-Mg<sup>2+</sup> que implica una lisina del centro activo (Fig. 20). Esta activación es favorecida por un aumento de Mg<sup>2+</sup> y del pH (baja concentración de H<sup>+</sup>), por lo que los cambios asociados a la luz de **pH y Mg<sup>2+</sup>** que se producen en el estroma facilitan la activación por luz de la rubisco. El CO<sub>2</sub> implicado en la carbamilación es otro distinto del CO<sub>2</sub> que se fija en ribulosa-1,5-bifosfato.

#### ACTIVACIÓN DE LA ENZIMA RUBISCO

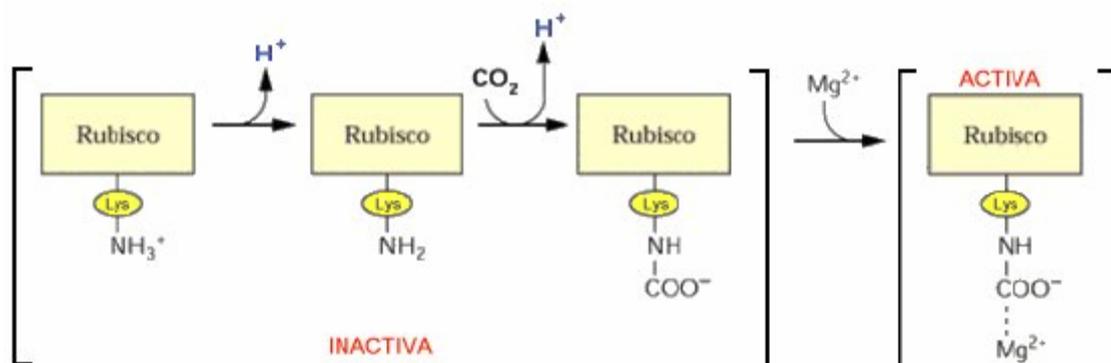


Figura 20. Regulación de la enzima rubisco por carbamilación y unión de magnesio en lisina del centro activo de la enzima.

#### TRANSPORTE AL CLOROPLASTO DEL C FIJADO

El **C fijado en forma de triosas-fosfato** en el ciclo de Calvin, es decir, el C fijado fotosintéticamente, es **exportado** desde el cloroplasto al citoplasma y, de éste, al resto de la planta. Pero en la mayor parte de las plantas este transporte se realiza **en forma de sacarosa** la cual no se sintetiza en el cloroplasto ya que en éste no existen las enzimas necesarias para su síntesis y, además, la membrana interna cloroplástica es impermeable a esta sustancia. La **sacarosa**, forma principal de transporte de carbohidratos en el floema a toda la planta, se sintetiza en el **citósol** a partir de las triosas-fosfato (Fig. 21).

La síntesis de almidón y sacarosa se producen en el cloroplasto y el citósol respectivamente. La salida de triosas-fosfato del cloroplasto al citósol está mediada por un transportador de  $\text{P}_i$  que mediante un mecanismo de contra-transporte que intercambia moléculas de triosas-fosfato y  $\text{P}_i$  con una estequiometría 1:1. La salida de triosas-P al citósol está estrictamente acoplada a la incorporación de ortofosfato ( $\text{P}_i$ ) al cloroplasto. De esta forma se permite la captación continuada de E luminosa y la síntesis de ATP que precisa  $\text{P}_i$ . Si esto no fuese así, la formación y posterior exportación de triosas-P al citósol agotaría el  $\text{P}_i$  del cloroplasto, deteniéndose la fotosíntesis.

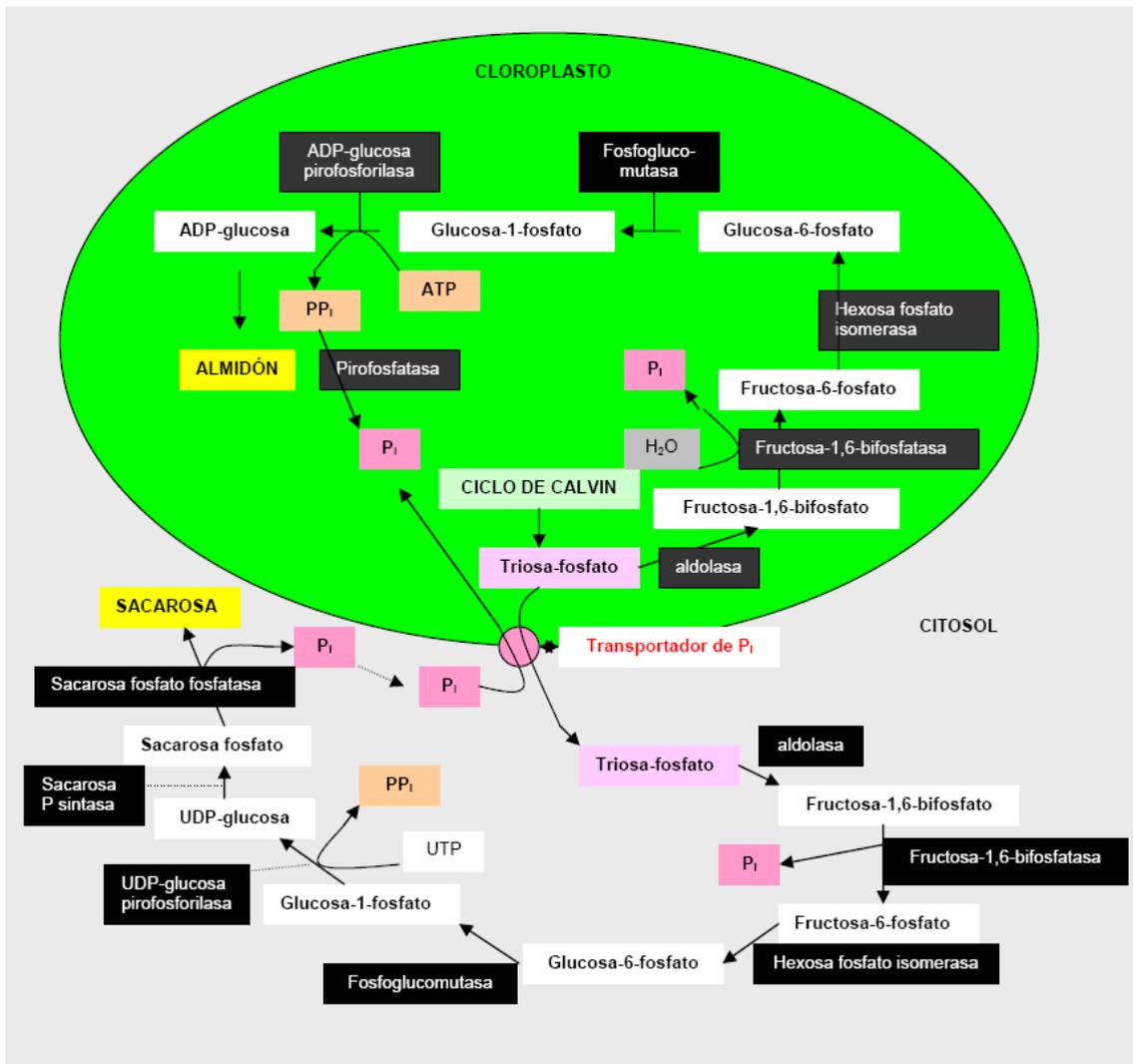


Figura 21. Esquema de la síntesis de sacarosa y almidón.

Cuando la concentración de  $P_i$  en el citosol es alta, las triosas-P del cloroplasto se exportan al citosol para la síntesis de sacarosa. Cuando la concentración citosólica de  $P_i$  es baja, las triosas-P son retenidas en el cloroplasto y se sintetiza almidón.

En el citosol, las triosas-P se convierten en hexosas-fosfato y, finalmente, en sacarosa. Durante esta síntesis se liberan moléculas de  $P_i$  que son intercambiadas por nuevas moléculas de triosas-P.

Existen varios pasos comunes en las rutas de síntesis de sacarosa y almidón. Sin embargo, estas rutas utilizan isoenzimas, es decir, formas diferentes de una enzima que catalizan la misma reacción. Se trata de isoenzimas específicas del cloroplasto y del citosol con propiedades diferentes.

Respecto a la regulación de la síntesis de sacarosa (Fig. 22), en condiciones de baja fijación de  $CO_2$  y en ausencia de reservas de almidón, la disponibilidad de triosas fosfato puede ser factor limitante de la síntesis de sacarosa. Por el contrario, cuando la

tasa de fijación es muy alta, la liberación de  $P_i$  en el citosol asociada a la síntesis de sacarosa determina su exportación desde el cloroplasto. Otro factor de regulación es la demanda de carbohidratos (fotoasimilados) en otros órganos de la planta. Cuando la demanda es inferior a la síntesis de sacarosa en el mesófilo de las hojas, la sacarosa se acumula lo cual, a su vez, inhibe su síntesis. La sacarosa se comporta como inhibidor competitivo de sacarosa P fosfatasa, es decir, compite con el sustrato por el centro activo de la enzima por lo que el grado de inhibición depende de la concentración de ambas sustancias. Por último, la concentración de fructosa-2,6-bifosfato en el citosol también regula la síntesis de sacarosa. Esta sustancia es un efector en la síntesis de sacarosa, se comporta como inhibidor alostérico de la enzima citosólica fructosa-1,6-bifosfato 1-fosfatasa, siendo efectivo a concentraciones muy bajas y reduciendo la afinidad de la enzima por su sustrato. La fructosa-2,6-bifosfato se sintetiza a partir de fructosa-6-fosfato por una fructosa-6-fosfato-2-quinasa y es degradada por fructosa-2,6-bifosfatasa. Ambas enzimas están controladas por  $P_i$  y triosas P.

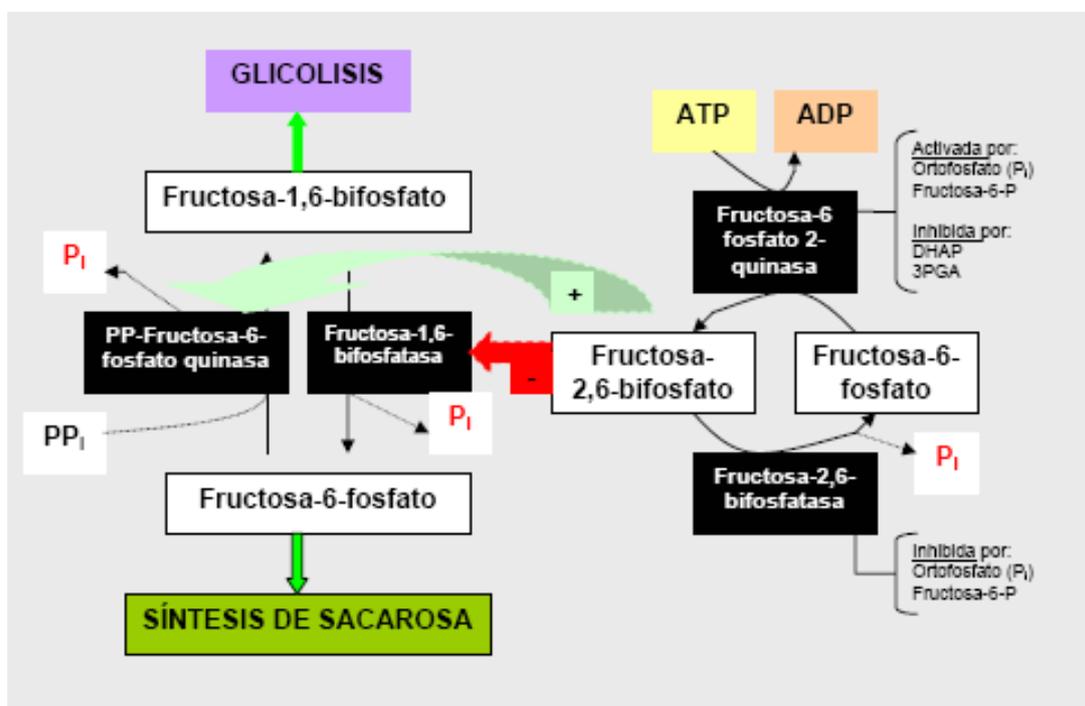


Figura 22. Regulación de la síntesis de sacarosa.

Respecto a la **síntesis de almidón** (Fig. 23), cuando la producción de triosas P supera la cantidad utilizada en la síntesis de sacarosa en el citosol, entonces el exceso de triosas se canaliza en el estroma del cloroplasto hacia la síntesis de almidón de acuerdo con la secuencia de reacciones de la figura de la página 1. El almidón se sintetiza vía fructosa-1,6-bifosfato. La glucosa-1-fosfato se convierte en ADP-glucosa por la ADP-glucosa pirofosforilasa, siendo una reacción que requiere ATP y genera pirofosfato ( $PP_i$ ). Una fosfatasa inorgánica específica hidroliza el  $PP_i$  a dos moléculas de ortofosfato ( $P_i$ ). Esto dirige la ruta hacia la formación de ADP-glucosa que es transferida al extremo no reductor (C4) de la glucosa terminal de una cadena de almidón en crecimiento.

La enzima clave en la síntesis de almidón es la ADP Glucosa pirofosforilasa. Su actividad está modulada por las concentraciones de ácido 3-Fosfoglicérico y fosfato inorgánico, de manera que se activa cuando la relación entre estos dos metabolitos es elevada, e inactivándose en el caso contrario. Cuando se dan condiciones de fotosíntesis intensa hay una relación elevada debido a la formación continua de 3-fosfoglicerato, mientras que el P sólo se libera en parte en las reacciones de síntesis de sacarosa. En consecuencia, el almidón se acumula en las hojas sólo cuando se dan condiciones de fotosíntesis intensa, o cuando se interrumpe el transporte de sacarosa desde las hojas (lo cual inhibe su síntesis).

El almidón cloroplástico se moviliza durante la noche que es cuando hay una baja relación 3-fosfoglicerato/P que impide la acción de la enzima ADP-glucosa pirofosforilasa.

La glucosa-P se transforma en triosas P siguiendo un proceso inverso, aunque no idéntico, al que tiene lugar durante el día cuando se sintetiza almidón. Por tanto, el almidón es una reserva que permite la síntesis continuada de sacarosa durante la noche, cuando no se producen triosas P por el ciclo de Calvin.

Como vemos, las concentraciones relativas de triosas P y ortofosfato son los elementos que controlan si el C fijado por fotosíntesis se canaliza hacia la síntesis de sacarosa en el citosol o de almidón en el cloroplasto.

### **RUBISCO: ACTIVIDAD OXIGENASA. FOTORRESPIRACIÓN**

Hemos estudiado la [acción catalítica como carboxilasa](#) de la enzima [Rubisco](#). Pero esta enzima actúa también como [oxigenasa](#), de ahí su nombre [Ribulosa-1,5-bifosfato carboxilasa/oxigenasa](#). Por tanto, una propiedad importante de la rubisco es su capacidad para catalizar la carboxilación de ribulosa-1,5-bifosfato así como su oxigenación. Esto significa que la enzima tiene dos sustratos,  $\text{CO}_2$  y  $\text{O}_2$ , que compiten por el centro activo de la enzima de manera que la proporción relativa de las reacciones de carboxilación y oxigenación dependerá de la especificidad de la enzima por el sustrato y de la concentración de sustrato.

La oxigenación de ribulosa-1,5-bifosfato catalizada por rubisco es la primera reacción de un proceso llamado [fotorrespiración](#). Como la fotosíntesis y la fotorrespiración actúan en sentidos opuestos, la fotorrespiración provoca pérdida de  $\text{CO}_2$  en células que simultáneamente están fijando  $\text{CO}_2$  por el ciclo de Calvin.

Actuando como [oxigenasa](#), la ribulosa-1,5-bisfosfato incorpora una molécula de  $\text{O}_2$  generándose una molécula de 2-fosfoglicolato y una molécula de 3-fosfoglicerato. La molécula de 3-fosfoglicerato se incorpora al ciclo de Calvin del mismo modo que lo hacen las producidas en las reacciones de carboxilación. La molécula de 2-fosfoglicolato se metaboliza en un ciclo que se completa en tres compartimentos celulares, cloroplasto, peroxisoma y mitocondria, el cual recicla el C del 2-fosfoglicolato

a 3-fosfoglicerato que, a su vez, es metabolizado en el ciclo de Calvin. Este proceso recibe el nombre de Ciclo fotosintético C<sub>2</sub> de oxidación del carbono y actúa como un sistema de limpieza para recuperar el C perdido durante la fotorrespiración por la reacción de oxigenación de la rubisco.

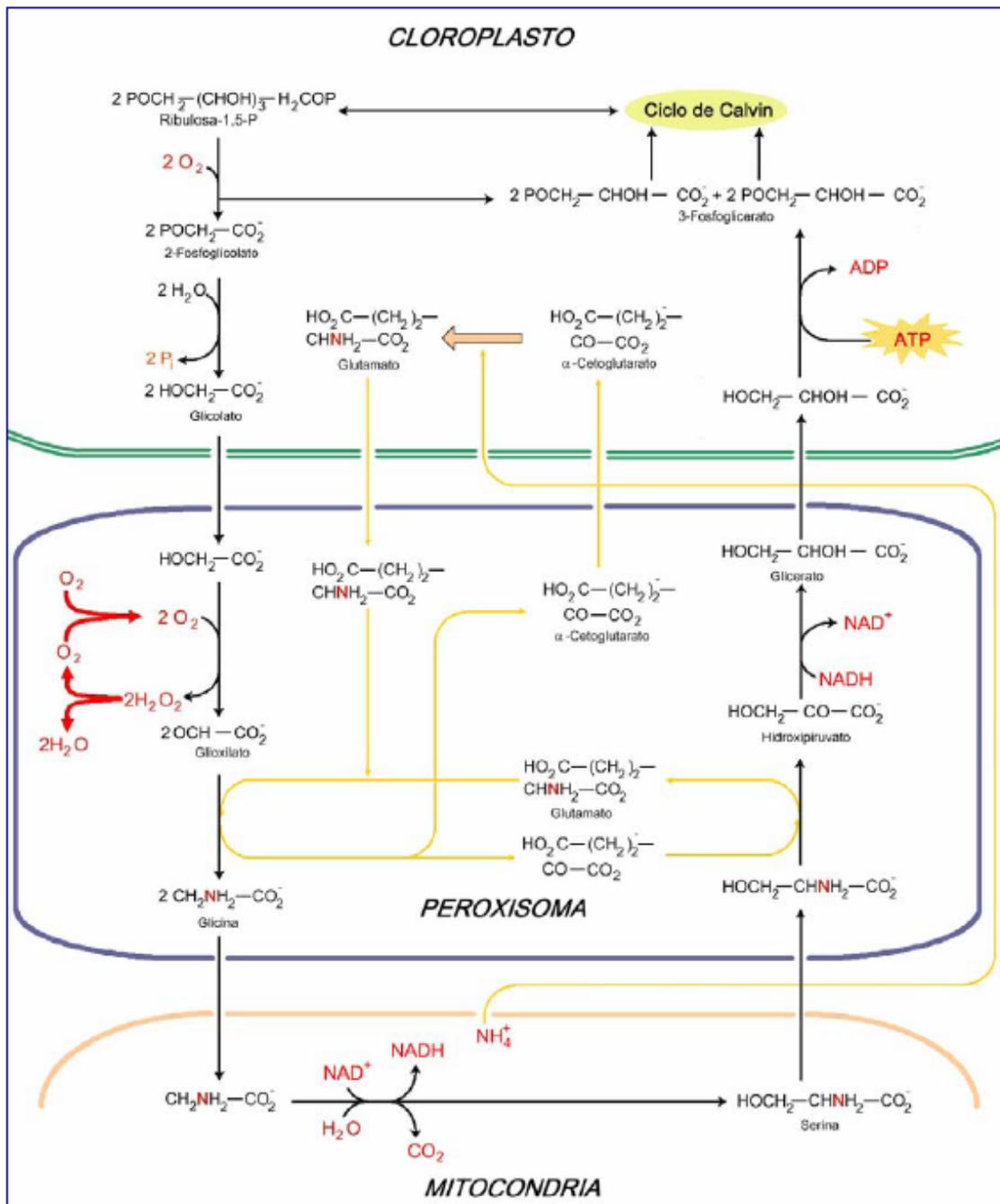


Figura 23. Fotorrespiración: reacciones derivadas de la actividad oxigenasa de la rubisco en los tres compartimentos celulares implicados (cloroplasto, peroxisoma y mitocondria).

Como muestra la figura 23, el 2-fosfoglicolato formado en el cloroplasto es rápidamente hidrolizado a glicolato por una fosfatasa específica del cloroplasto. El glicolato es transportado al peroxisoma (por un transportador proteico específico de la

membrana) donde es oxidado a glioxilato y peróxido de hidrógeno. Este glioxilato experimenta una transaminación convirtiéndose en **glicina**.

La **glicina** sale del peroxisoma y entra en la **mitocondria** donde un complejo multienzimático glicina descarboxilasa convierte 2 moléculas de glicina y una de  $\text{NAD}^+$  en una molécula de **serina**,  $\text{NH}^+$ ,  $\text{NADH}$  y  $\text{CO}_2$ .

La serina formada en la mitocondria se convierte en **glicerato** en el **peroxisoma** en el que una lanzadera malato-oxalacetato transfiere  $\text{NADH}$  para esta reacción del citoplasma al peroxisoma.

El glicerato vuelve al cloroplasto donde es fosforilado para formar **3-fosfoglicerato**.

### MECANISMOS DE CONCENTRACIÓN DE DIÓXIDO DE CARBONO

Hasta el momento se ha considerado como se fija el  $\text{CO}_2$  atmosférico en ribulosa-1,5-bisfosfato formándose 3-fosfoglicerato, y cómo éste se reduce hasta triosas P utilizando el ATP y el reductor  $\text{NADPH}$  procedentes del transporte fotosintético de electrones. Es el ciclo de Calvin.

Puede decirse que el **ciclo de Calvin** es universal en el sentido de producirse en casi todos los organismos fotosintéticos. La **excepción** se encuentra en **algunas bacterias fotosintéticas anaerobias** (*Clostridium thiosulfatophilum* o *Rhodospirillum rubrum*) que fijan  $\text{CO}_2$  por un **mecanismo alternativo** que consiste en la **carboxilación reductiva de moléculas de acetato y succinato** activadas por su unión a coenzima A. Este ciclo reductivo de los ácidos carboxílicos es básicamente un ciclo inverso al ciclo de Krebs.

Por otra parte también hemos considerado la actividad **oxigenasa** de la rubisco y el proceso de fotorrespiración a que da lugar en determinadas condiciones.

La cuestión a tratar ahora son las plantas que **no fotorrespiran** o que lo hacen de forma muy limitada. Son plantas que contienen enzimas rubisco normales pero no realizan fotorrespiración porque desarrollan un **mecanismo que concentra  $\text{CO}_2$**  en el entorno de la rubisco de manera que se suprime la actividad oxigenasa.

Consideraremos dos mecanismos de concentración de  $\text{CO}_2$  en plantas vasculares en las que antes de la incorporación y reducción de  $\text{CO}_2$  en el ciclo de Calvin, el  $\text{CO}_2$  atmosférico se incorpora transitoriamente en otro compuesto. Esta fijación previa de  $\text{CO}_2$  actúa como un mecanismo de captación complementario del ciclo de Calvin, y representa una adaptación evolutiva asociada a determinadas condiciones ambientales. Hablaremos por tanto de **mecanismo C4**, o **plantas C4** (frecuentes en climas cálidos) (denominación debida a que el primer producto de fijación de  $\text{CO}_2$  es un ácido dicarboxílico de 4C), y **mecanismo CAM**, o **plantas CAM** (típicas de ambientes

desérticos), que exhiben un ciclo diario de acumulación y metabolización de ácidos orgánicos, que fue descrito inicialmente en plantas crasuláceas (*Crassulaceae*) de donde toma el nombre de metabolismo ácido de crasuláceas. Las plantas que no presentan estos mecanismos y presentan sólo el ciclo de Calvin se denominan **plantas C3**.

Pero antes de entrar en la descripción de estos dos mecanismos (C4 y CAM), debemos considerar que en **plantas acuáticas** se ha descrito un tercer mecanismo, muy estudiado en **cianobacterias y algas unicelulares**, que recibe el nombre de **bomba de CO<sub>2</sub> de la membrana plasmática**. En los ambientes acuáticos, la rubisco funciona muy por debajo de su máxima actividad específica debido a la menor concentración de CO<sub>2</sub> que está presente. Pero los organismos marinos y de agua dulce superan esta desventaja acumulando C inorgánico mediante una bomba de CO<sub>2</sub> y HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> de la membrana plasmática. Las proteínas que actúan como bombas no están presentes en las células que crecen a altas concentraciones de CO<sub>2</sub> pero se inducen cuando se exponen a bajas concentraciones de CO<sub>2</sub>. El HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> se convierte en CO<sub>2</sub> en una reacción catalizada por la enzima carbónico anhidrasa, y el CO<sub>2</sub> entra en el ciclo de Calvin. De esta forma se suprime la actividad oxigenasa de la rubisco y, por tanto, la fotorrespiración.

#### Mecanismo C4, plantas C4

Existen diferencias anatómicas en las hojas de plantas C4. La figura 24 muestra un esquema de la sección transversal de la hoja.

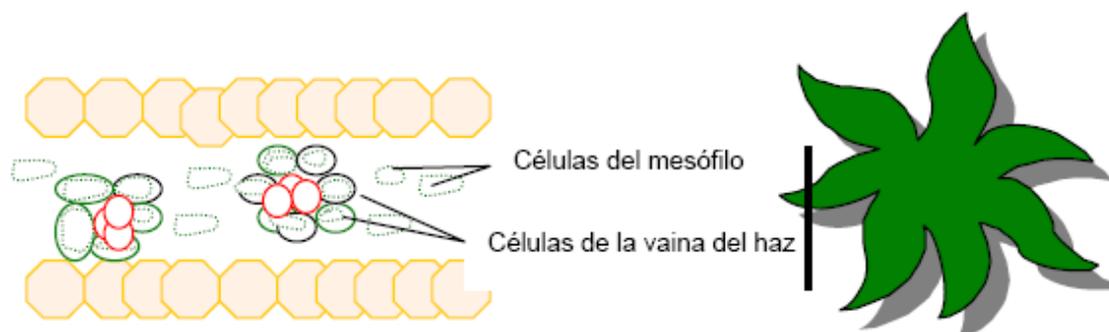


Figura 24. Esquema básico de la hoja de una planta C4.

Como podemos observar, en las hojas de plantas C4 hay dos clases de células con cloroplastos, las células del mesófilo y las células de la vaina del haz que se ordenan de forma distinta a las del mesófilo. Además las del mesófilo están próximas a la de la vaina y hay una extensa red de plasmodesmos que las conecta facilitando todo ello la cooperación fisiológica, el flujo de metabolitos, entre ambos tipos de células.

El carácter distintivo de las plantas C4 es la **fijación inicial de CO<sub>2</sub>** en un ácido dicarboxílico de 4 átomos de C, el **ácido oxalacético**, en el citosol de la célula del mesófilo, en una reacción de carboxilación de fosfoenolpirúvico catalizada por la enzima **fosfoenolpirúvico carboxilasa**. Este es el inicio de las **cuatro etapas que completan el ciclo C4** en las células del mesófilo y del haz de la vaina. Las etapas que se

esquematizan en la figura 25 son: **1)** fijación de C en un ácido de 4C en el mesófilo; **2)** Transporte de ácidos 4C desde el mesófilo a las células de la vaina; **3)** descarboxilación de los ácidos 4C generándose una alta concentración de CO<sub>2</sub> en células de la vaina. Este CO<sub>2</sub> es fijado por la rubisco dirigiéndose al ciclo de Calvin; **4)** Transporte del ácido de 3C resultante a la célula del mesófilo donde se regenera el aceptor inicial, fosfoenolpiruvato.

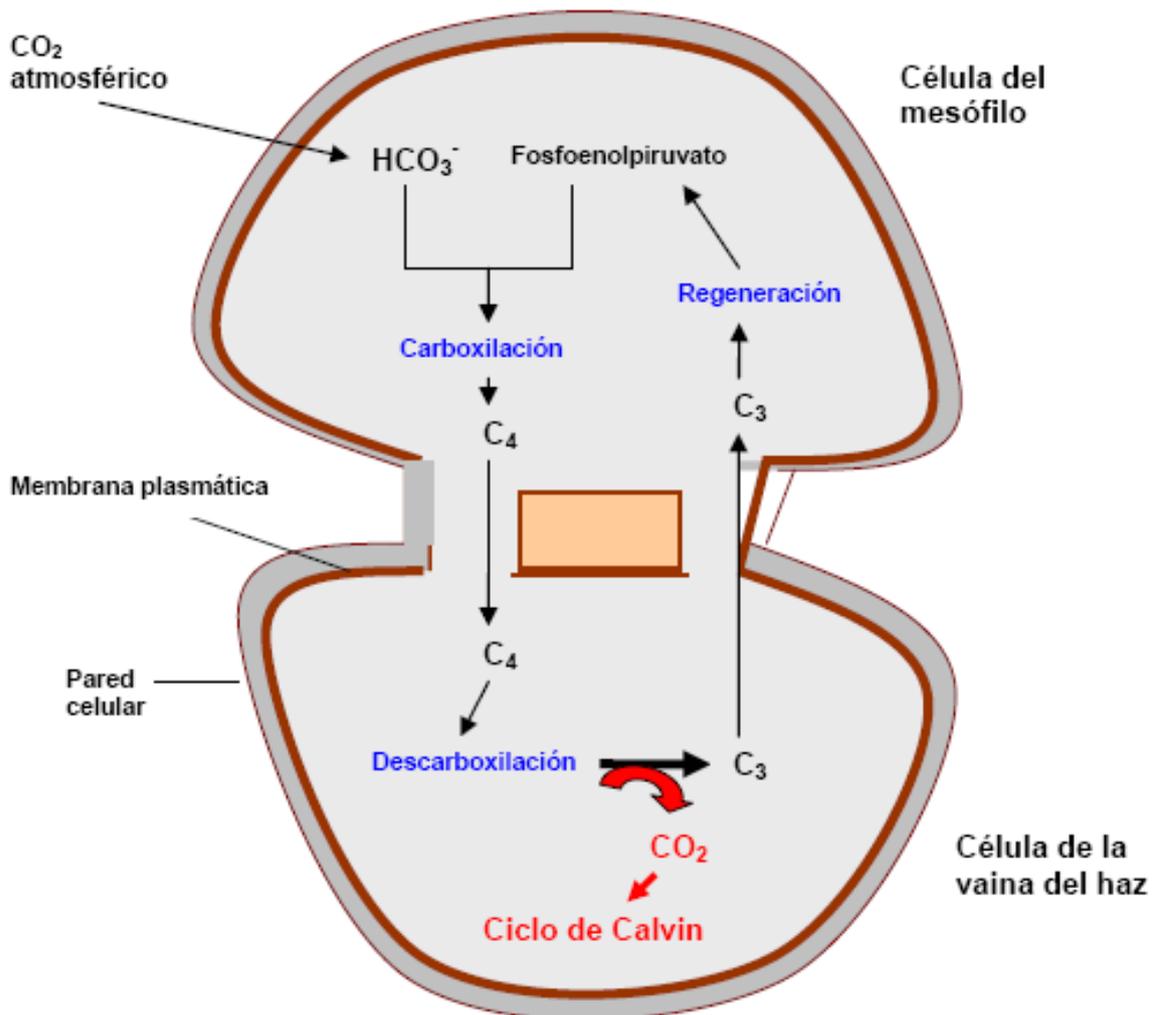


Figura 25. Etapas de la fijación de dióxido de carbono en plantas C4.

Este ciclo transporta de forma muy efectiva CO<sub>2</sub> desde la atmósfera hasta las células de la vaina, produciéndose en estas una concentración tal de CO<sub>2</sub> que se inhibe la fotorrespiración. La figura 26 muestra un esquema más completo del ciclo C4 en el que se puede apreciar que la regeneración del aceptor requiere, consume, 2 ATP por molécula de CO<sub>2</sub> transportada. En consecuencia, en una planta C4 la energía total requerida para fijar una molécula de CO<sub>2</sub> es de 5 moléculas de ATP y 2 moléculas de NADPH.

Pero las plantas C4 difieren entre ellas en la metabolización del oxalacetato y en la etapa de descarboxilación. Se pueden distinguir tres tipos o grupos:

1) **Plantas C4 NADP-ME**: en las que el oxalacetato se reduce a malato, son formadoras de malato, que posteriormente es descarboxilado en el cloroplasto de las células de la vaina por la enzima málico-NADP dependiente (corresponde al esquema de la figura anterior).

2) **Plantas C4 NAD-ME**: en las que la enzima málico responsable de la descarboxilación es dependiente de NAD y mitocondrial.

3) **Plantas C4 PEP-CK**: en las que la descarboxilación está catalizada por la enzima fosfoenolpirúvico carboxiquinasa.

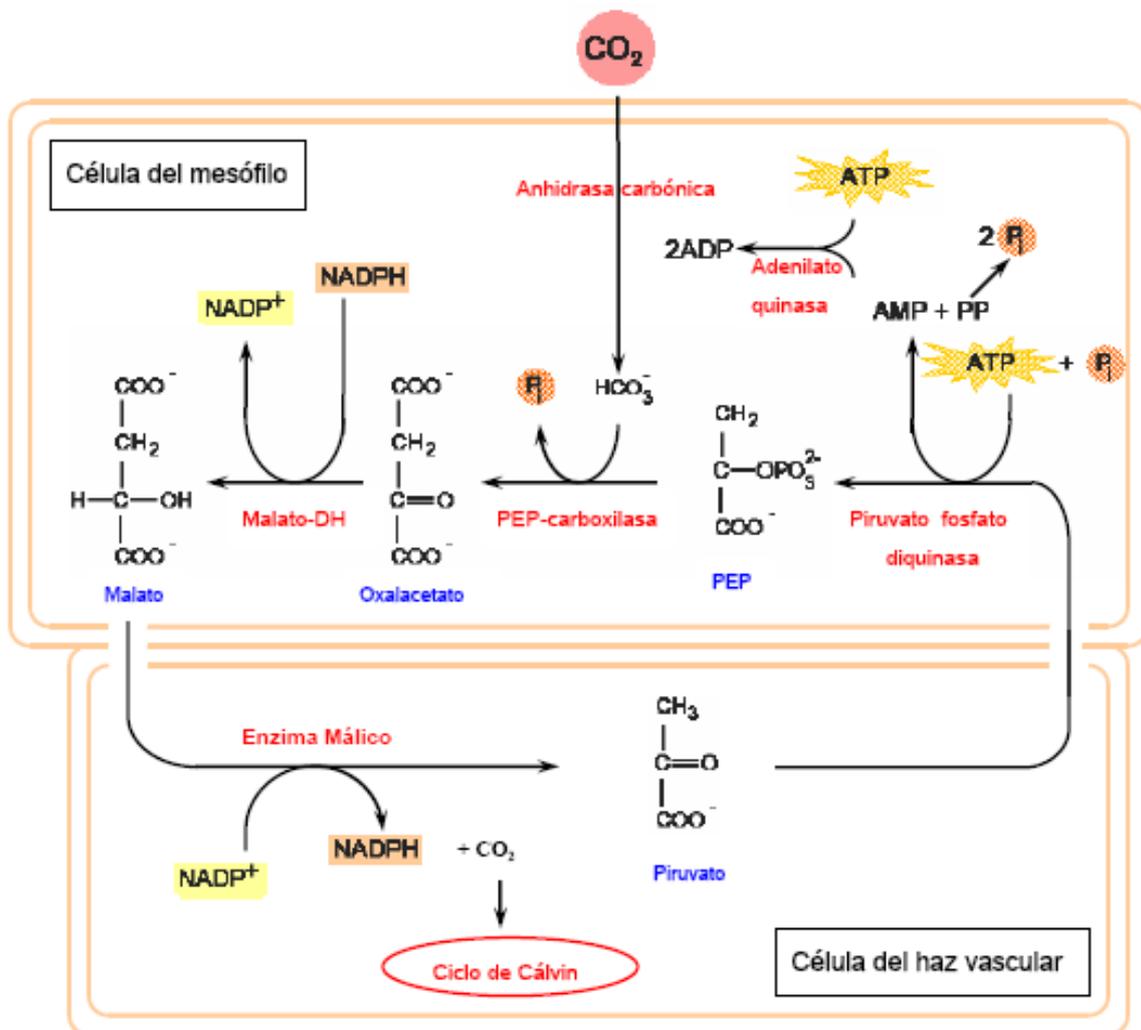


Figura 26. Reacciones implicadas en la fijación de carbono en plantas C4.

Algunas características de estos tres subgrupos de plantas C4 se resumen a continuación (Tabla 2).

	<b>Málico-NADP</b>	<b>Málico-NAD</b>	<b>PEP-CK</b>
<b>Ejemplos</b>	<i>Zea mays</i>	<i>Amaranthus retroflexus</i>	<i>Panicum maximum</i>
		<i>Panicum miliaceum</i>	<i>Chloris gayana</i>
<b>Sustancia transportada:</b> Mesófilo a vaina	Malato	Aspartato	Aspartato
Vaina a mesófilo	Piruvato	Alanina	¿?
<b>Lugar de carboxilación</b>	Citosol mesófilo	Citosol mesófilo	Citosol mesófilo
<b>Enzima de carboxilación</b>	PEP-carboxilasa	PEP-carboxilasa	PEP-carboxilasa
<b>Lugar descarboxilación</b>	Cloroplasto vaina	Mitocondria vaina	Citosol vaina
<b>Enzima descarboxilación</b>	<b>Málico-NADP</b>	<b>Málico-NAD</b>	<b>PEP carboxiquinasa</b>
<b>Cloroplastos de la vaina</b>	Sin grana	Con grana	Con grana
<b>Energía consumida por mol de CO<sub>2</sub> reducido</b>	5 ATP 2 NADPH	5 ATP 2 NADPH	4-6 ATP 2 NADPH

**Tabla 2. Tipos de plantas C4 en función de la enzima que cataliza la etapa de descarboxilación.**

El ciclo C4 está regulado por luz de manera que la actividad de varios enzimas responden a variaciones en la densidad de flujo a través de oxido-reducción de grupos tiol y fosforilación-defosforilación.

Las **plantas C4**, la fotosíntesis C4 podría decirse, es una **adaptación evolutiva** a condiciones ambientales de **alta irradiancia y temperatura**, y ciertas limitaciones de agua nunca severas, condiciones propias de regiones **tropicales y templadas**. Entre ellas se incluyen plantas de gran importancia económica e industrial como el maíz, la caña de azúcar o el sorgo, entre las especies cultivadas. También muchas gramíneas, la mayor parte “malas hierbas” de rápido crecimiento y gran capacidad de competencia con otras especies.

### **Mecanismo CAM, plantas CAM**

El mecanismo CAM de concentración de CO<sub>2</sub> se describió inicialmente en plantas crasuláceas de donde toma el nombre. Pero no está restringido a esta familia sino que se encuentra en otras muchas, por ejemplo, cactus, euforbiáceas, piña, vainilla, etc. Las **plantas CAM** presentan un **proceso diario durante la noche de acumulación de ácidos orgánicos, ácido málico fundamentalmente, que después degradan durante el día**. Son plantas **adaptadas a condiciones de aridez extrema de manera que abren los estomas durante la noche, para minimizar la pérdida de agua por transpiración, fijando CO<sub>2</sub> en oscuridad (por la noche) por una reacción de carboxilación de PEP**

(fosfoenolpirúvico) catalizada por PEP carboxilasa en el citosol. El resultado es la formación de oxalacetato y malato que se almacena en la vacuola resultando de ello una acidificación nocturna de la hoja (Fig. 27).

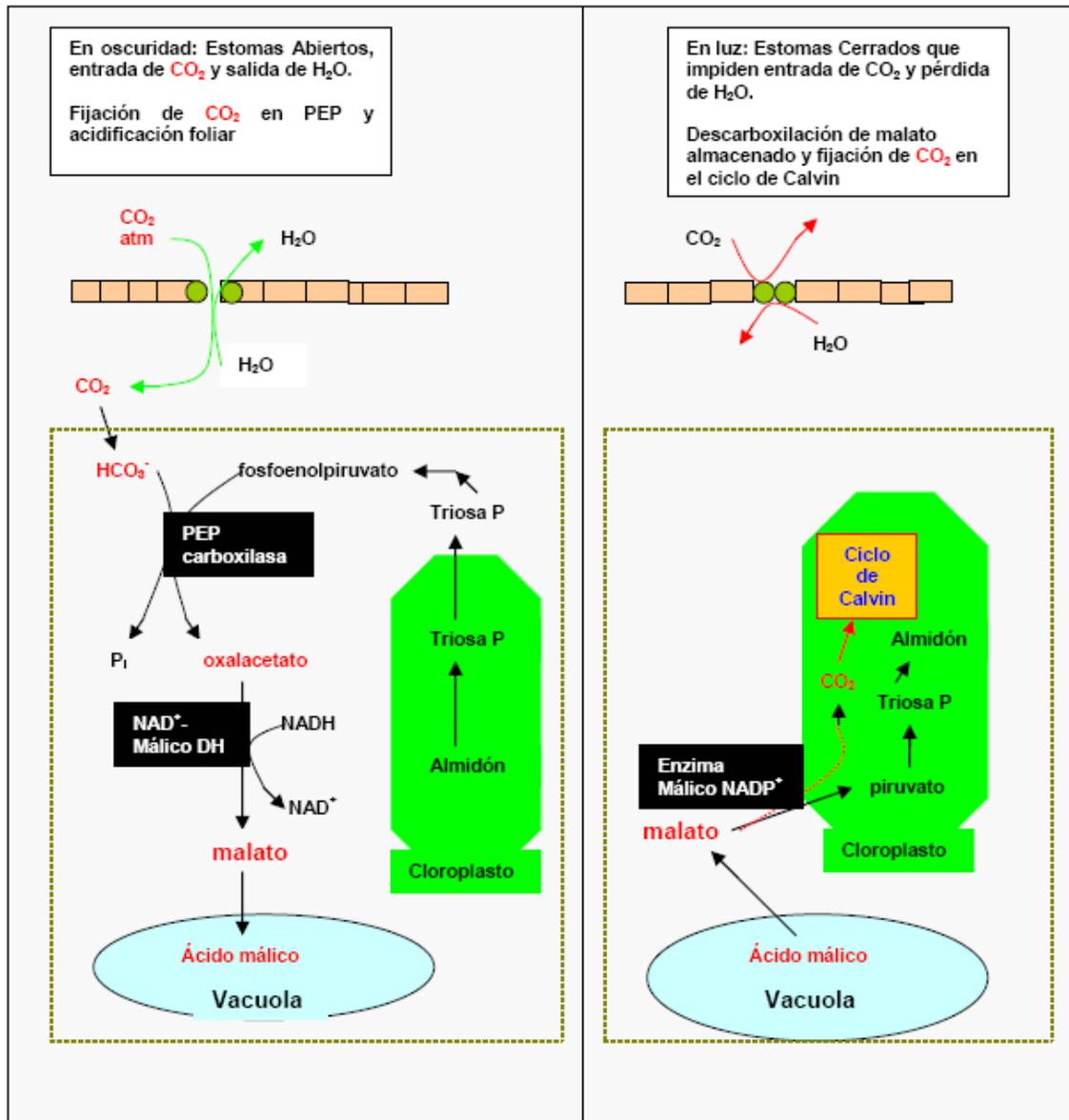


Figura 27. Esquema básico del metabolismo CAM.

El malato almacenado en la vacuola se libera durante el día, se transporta al cloroplasto, cuando los estomas están cerrados. En el cloroplasto el malato es descarboxilado por la enzima málico NADP dependiente y el CO<sub>2</sub> liberado se fija en el ciclo de Calvin. El ácido pirúvico es convertido de nuevo en azúcares y finalmente en almidón.

En el proceso se acumulan de forma transitoria malato y almidón. Este último, el almidón, actúa como precursor de fosfoenolpiruvato, el aceptor del CO<sub>2</sub>, que a diferencia de las C4 no se regenera continuamente.

La actividad de la PEP carboxilasa es baja durante el día y alta durante la noche. El mecanismo implica la [separación de la carboxilación inicial de la descarboxilación posterior](#) para evitar ciclos inútiles. Pero la regulación de la PEP carboxilasa es clave para la eficacia del proceso (Fig. 28). Esta enzima es inhibida por malato y activada por glucosa-6-fosfato pero la fosforilación de un residuo de serina de la enzima de las plantas CAM disminuye la inhibición por malato y aumenta la acción de glucosa-6-fosfato. Esta fosforilación de fosfoenolpirúvico carboxilasa está catalizada por PEP carboxilasa quinasa.

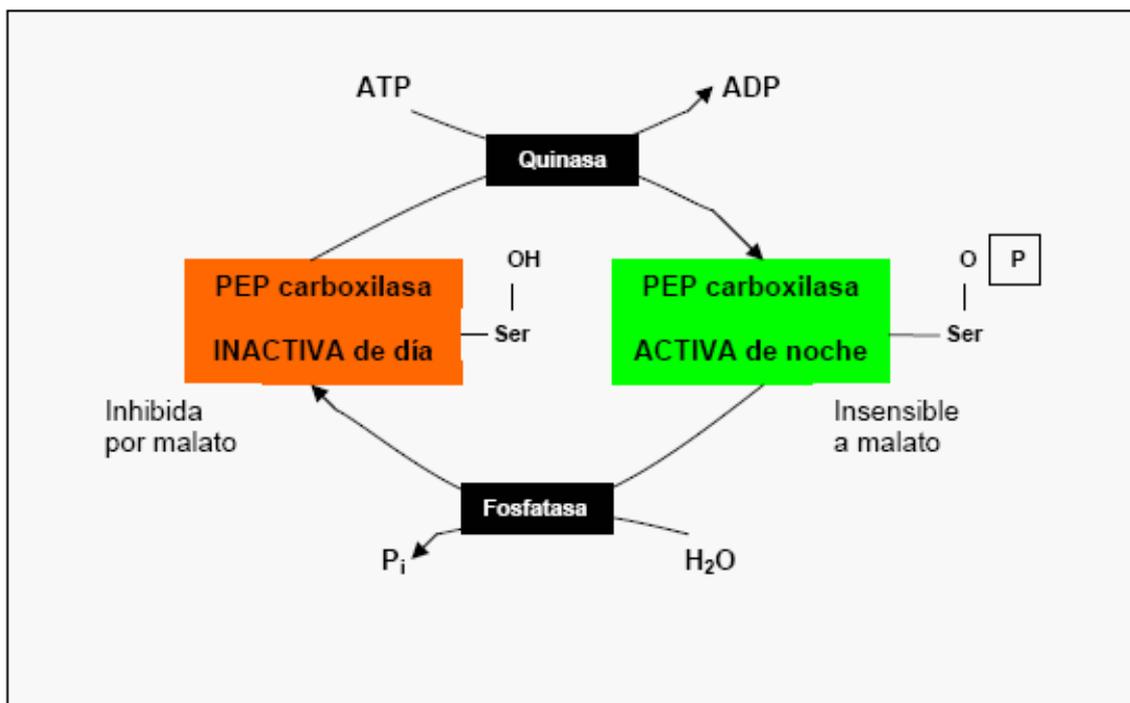


Figura 28. Regulación de la PEP carboxilasa.

El [mecanismo CAM](#) está asociado en muchas especies a la [suculencia](#), una característica que confiere a las plantas una baja relación superficie/volumen que limita el intercambio de gases y aumenta su capacidad de almacenamiento.

Pero [algunas plantas son capaces de adaptar su metabolismo a las condiciones ambientales de manera que pueden presentar un ciclo CAM de carácter adaptativo](#). Estas plantas se comportan como C3 induciéndose el ciclo CAM bajo determinadas circunstancias. Por ello se les denomina [CAM facultativas](#). Por ejemplo, *Mesembryanthemum crystallinum* realiza ciclo C3 en condiciones normales de no estrés, pero cambia a ciclo CAM es respuesta a estrés por calor, salino o hídrico.

En [ambientes acuáticos](#), las cianobacterias y las algas tienen agua abundante pero menor disponibilidad, por haber menor concentración, de CO<sub>2</sub> por lo que, como vimos al principio, concentran activamente CO<sub>2</sub> intracelular.

Las diatomeas, abundantes en el fitoplancton, tienen la capacidad de emplear diferentes mecanismos de concentración de CO<sub>2</sub> en respuesta a variaciones ambientales.

## OTROS PROCESOS ENERGIZADOS POR LA LUZ: ASIMILACIÓN DE NITRATO Y SULFATO

El **NADPH** (equivalente o poder reductor) y el **ATP** (enlace fosfato de alta energía, energía química) generados en el proceso fotosintético y utilizados para la reducción de CO<sub>2</sub> atmosférico, se utilizan también en otros procesos metabólicos que por tanto resultan también energizados por la luz. Es el caso de la asimilación de nitrato y sulfato.

Nitrógeno y azufre son dos elementos minerales denominados esenciales por su participación en el metabolismo. Pero antes de su incorporación a los procesos metabólicos son convertidos de las formas de absorción comunes a formas reducidas. Por eso se habla de **reducción asimilatoria, asimilación de nitrato y sulfato**.

### Asimilación de nitrato

El nitrógeno se absorbe fundamentalmente en forma de ión nitrato (NO<sub>3</sub><sup>-</sup>) o en forma de ión amonio (NH<sub>4</sub><sup>+</sup>). El nitrógeno elemental, la forma más abundante en la naturaleza, no puede ser asimilado por las plantas directamente, excepto algunas especies (leguminosas) que forman asociaciones simbióticas con microorganismos capaces de fijar nitrógeno (se habla en este caso de nódulos radiculares, simbiosis fijadoras de nitrógeno) (Fig. 29).

Para que el nitrógeno se incorpore al metabolismo es necesario que el nitrato se reduzca a amonio, proceso que tiene lugar tanto en raíces como en hojas (Fig. 29). Esto implica cuando procede la necesidad de transporte de NO<sub>3</sub><sup>-</sup> desde las raíces hasta las hojas a través del xilema.

La reducción de nitrato a amonio está catalizada por enzimas: **nitrato reductasa**, que reduce nitrato a nitrito, y **nitrito reductasa** que reduce nitrito a amonio. La **estequiometría global** del proceso es:



La reducción de una molécula de nitrato requiere 8 electrones por lo que el proceso de reducción amonio consume una cantidad apreciable del NADPH generado en el proceso fotosintético.

La **enzima nitrato reductasa** es **citoplasmática** por lo que la reducción de nitrato a nitrito ocurre en el citosol, y utiliza NAD(P)H como dador de e<sup>-</sup> en la reacción:



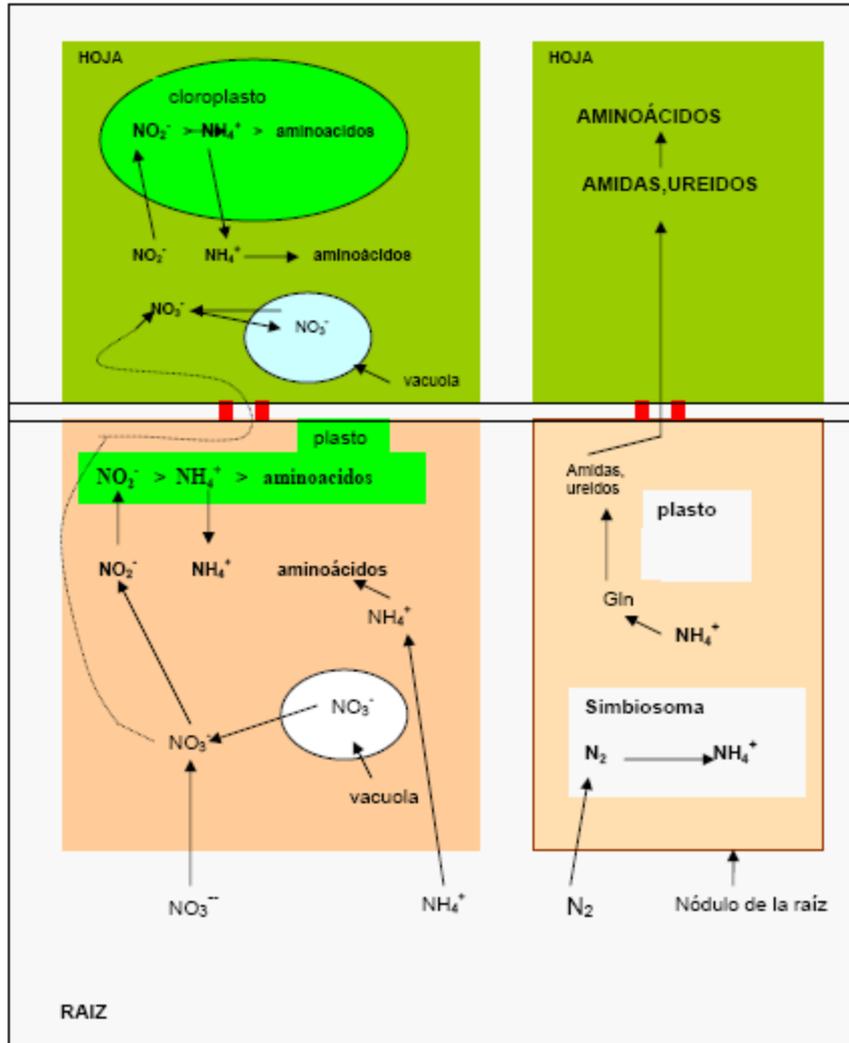


Figura 29. Esquema de la asimilación de nitrato.

Esta enzima consta de 2 subunidades iguales conteniendo cada de ellas tres grupos prostéticos: FAD, grupo Hemo y un complejo molibdeno (llamado pterina) (Fig. 30).

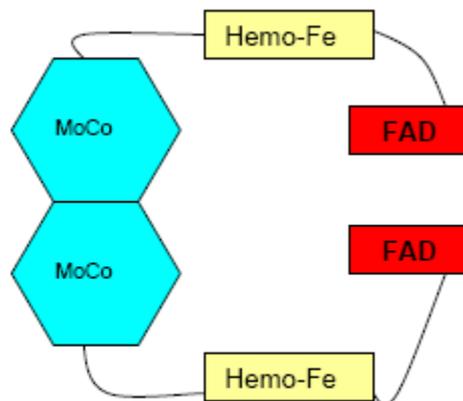


Figura 30. Esquema de la enzima nitrato reductasa.

Está regulada por luz, nitrato y carbohidratos que estimulan una fosfatasa que desfosforila residuos serina de la nitrato reductasa resultando la enzima activa. Por el contrario, la oscuridad y el  $Mg^{2+}$  estimulan una quinasa que actúa sobre los mismos residuos serina inactivando la enzima.

El nitrito que resulta de su actividad catalítica es altamente tóxico por lo que se transporta inmediatamente al cloroplasto donde la **enzima nitrito reductasa reduce el nitrito a amonio** de acuerdo con la siguiente reacción:



Los cloroplastos de las hojas y los plastos de las células radiculares tienen diferentes formas de enzima pero todas ellas son un único polipéptido con 2 grupos prostéticos: un grupo  $Fe_4-S_4$  y un grupo hemo. La figura 31 muestra el acoplamiento del flujo de electrones fotosintético, ferredoxina y nitrito.

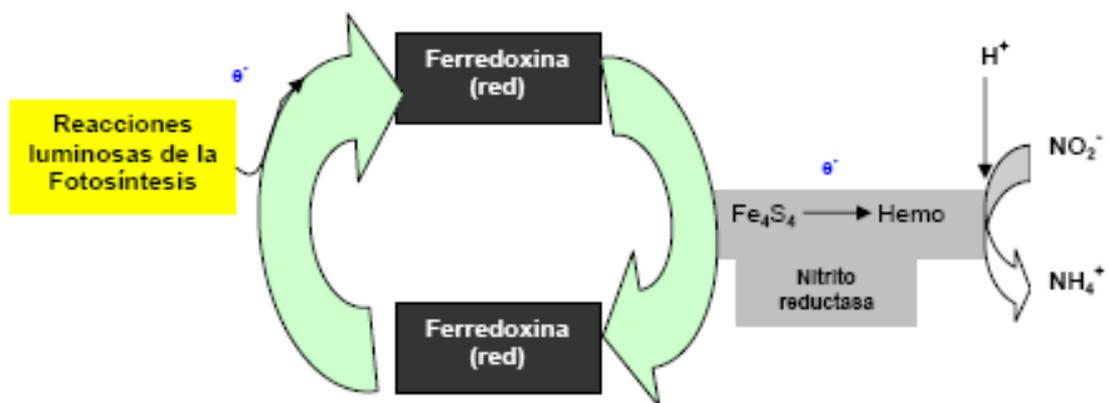


Figura 31. Relación entre transporte de electrones, ferredoxina y nitrito reductasa.

El **amonio** producido por la asimilación de nitrato, y también el generado por fotorrespiración, se convierte rápidamente en **aminoácidos**. Esta conversión requiere la actuación de dos enzimas: **glutamina sintetasa** que combina amonio y glutamato para formar **glutamina**, y **glutamato sintasa (GOGAT)** que transfiere el grupo amida de la glutamina al 2-oxoglutarato para formar 2 moléculas de glutamato (Fig. 32). Los niveles altos de glutamina estimulan la actividad glutamato sintasa.

Pero el amonio también se puede asimilar por otra vía metabólica que implica una reacción reversible catalizada por la enzima **glutamato deshidrogenasa (GDH)**, siendo su principal función desaminar el glutamato (Fig. 32).

Una vez asimilado el nitrógeno en glutamina y glutamato, el nitrógeno se incorpora a **otros aminoácidos** por reacciones de transaminación catalizadas por aminotransferasas: **aspartato aminotransferasa** y **asparragina sintetasa** (Fig. 32).

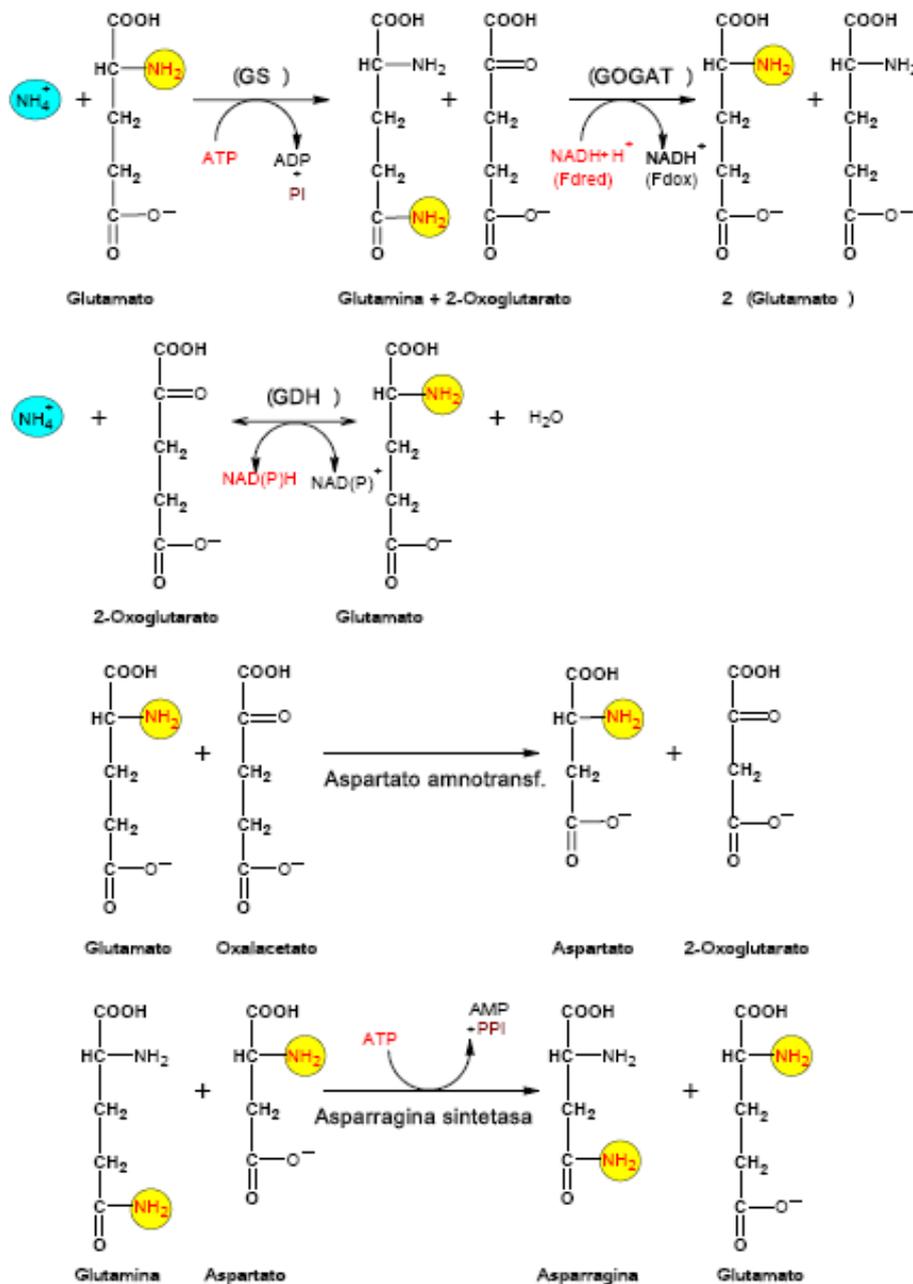


Figura 32. Metabolismo del amonio.

### Asimilación de sulfato

En cuanto al **azufre**, se trata de un elemento muy versátil e importante en todos los seres vivos. Prueba de ello son los puentes disulfuro de las proteínas que desempeñan función estructural y reguladora; también participa en la cadena de transporte fotosintético de electrones a través de los centros hierro-azufre (Fe-S); algunas enzimas contienen S en el centro activo. Esta amplia participación en el metabolismo se debe en parte a los múltiples estado de oxidación estables que presenta.

Las plantas absorben azufre en forma de sulfato ( $\text{SO}_4^{2-}$ ) a través de un transportador  $\text{H}^+/\text{SO}_4^{2-}$ . El sulfato del suelo procede de la erosión de las rocas pero hay que considerar que la polución atmosférica es una fuente adicional de sulfato: contiene formas gaseosas de azufre como el dióxido de azufre ( $\text{SO}_2$ ) y el ácido sulfhídrico ( $\text{SO}_4\text{H}_2$ ) (el dióxido de azufre disuelto en agua se hidroliza y convierte en ácido sulfhídrico), los cuales llegan al suelo a través de la lluvia ácida (el ácido sulfhídrico es la causa principal de la lluvia ácida).

Pero la primera etapa de formación de compuestos orgánicos que contienen azufre es la reducción de sulfato a cistina. Este aminoácido es intermediario en la síntesis de otros compuestos que contienen S. Esta reducción ocurre mayoritariamente en las hojas y utiliza los electrones de la ferredoxina (Fig. 33).

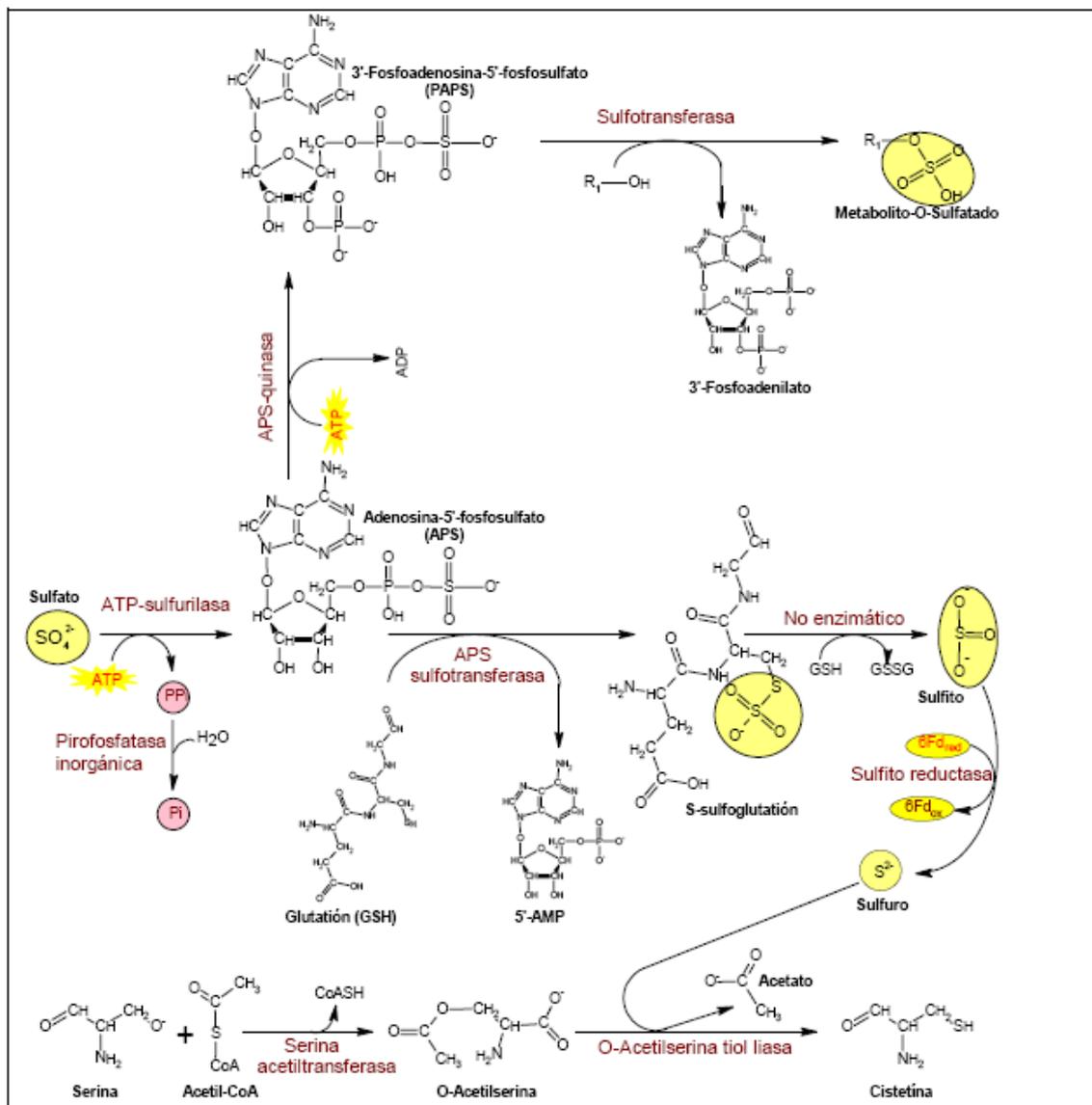


Figura 33. Asimilación de sulfato.

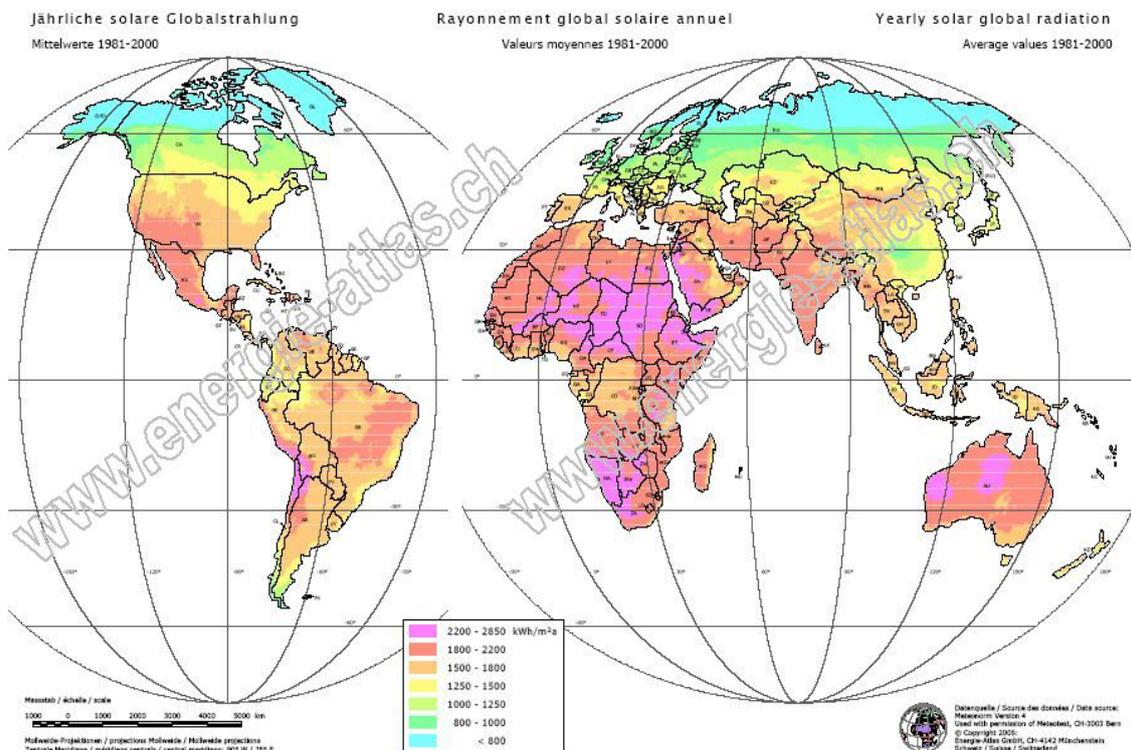
Todos estos procesos muestran el **papel de la fotosíntesis** en el **metabolismo de aminoácidos** también.

### REGULACIÓN DE LA FOTOSÍNTESIS. FOTOSÍNTESIS Y BIOSFERA

La fotosíntesis, las reacciones fotoquímicas y bioquímicas, tiene lugar en organismos intactos que están continuamente respondiendo a las condiciones ambientales, fundamentalmente a la radiación, temperatura, concentración de CO<sub>2</sub> y disponibilidad de agua. Estos factores afectan a la fotosíntesis por tener un efecto directo sobre el proceso o los procesos fotosintéticos de manera que en cualquier momento la fotosíntesis está determinada por un factor ambiental, el factor limitante, que determina la etapa más lenta (Blackman, 1905). Como toda la materia orgánica de las plantas procede en última instancia de la fotosíntesis, ésta limita su crecimiento y en consecuencia la productividad de los ecosistemas naturales y agrícolas. De acuerdo con esto, hay tres etapas metabólicas fundamentales para el óptimo funcionamiento de la fotosíntesis: la actividad de la rubisco, la regeneración de ribulosa-1,5-bifosfato y el metabolismo de triosas fosfato.

#### Regulación por luz

Las diversas zonas de la tierra difieren en cuanto a la radiación incidente (Fig. 34) debido fundamentalmente a las diferentes latitudes y a la cobertura de nubes.



**Figura 34. Radiación solar incidente anual.**  
(Mapa tomado de <http://www.energie-atlas.ch/side-w/map-wld-s-x01.htm>)

Por otra parte, no toda la radiación que incide sobre la superficie de la atmósfera alcanza la superficie terrestre debido a los efectos del ozono, el vapor de agua y el dióxido de carbono entre otros factores. Además, no toda la luz que incide sobre el dosel vegetal o sobre una hoja resulta absorbida ya que parte de esa radiación es reflejada y otra parte transmitida de acuerdo con las características espectrales de los pigmentos fotosintéticos y con la longitud de onda de la radiación (Fig. 35).

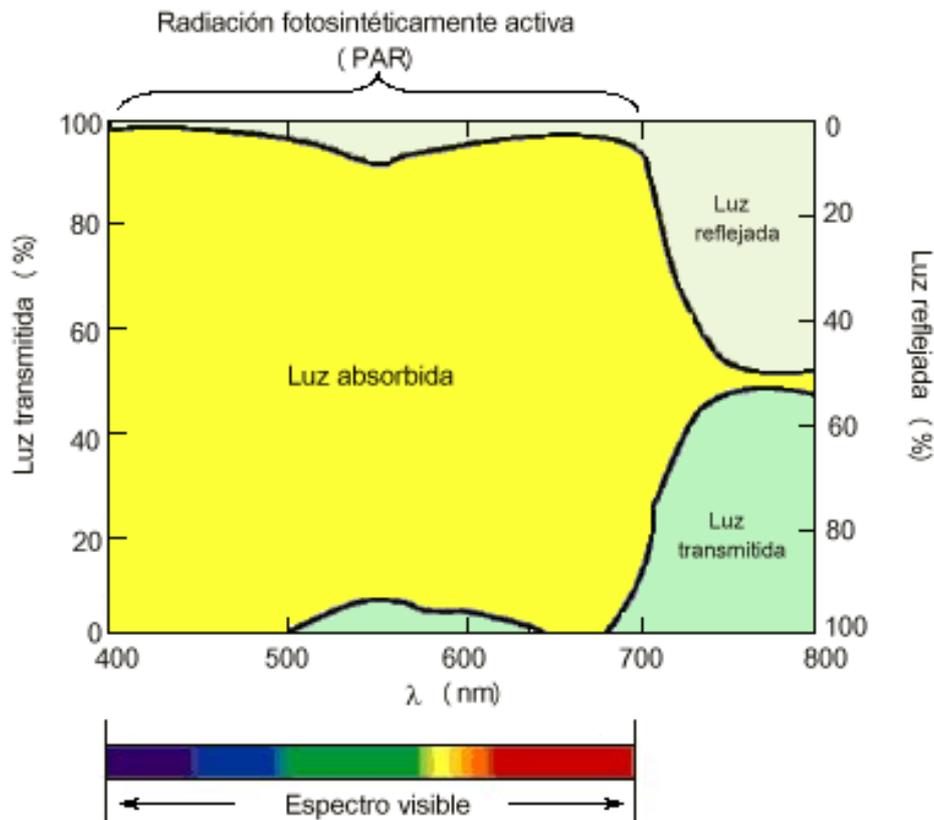


Figura 35. Fracción de luz absorbida, reflejada y transmitida por una hoja en función de la longitud de onda.

Las plantas utilizan en la fotosíntesis radiación visible de longitud de onda comprendida entre 400 y 700 nm, la radiación fotosintéticamente activa (PAR) (Fig. 35) que normalmente se expresa en términos de energía por unidad de superficie ( $W \cdot m^{-2}$ ) o de cuantos ( $moles \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ ) (Tabla 3).

En los estudios sobre fotosíntesis, teniendo en cuenta que los efectos primarios de la luz son fotoquímicos, el efecto de las radiaciones de diferente longitud de onda sólo es comparable cuando se hace en términos de nº de fotones recibidos, pero no cuando se hace en términos de energía. Por ello la radiación se suele expresar como densidad de flujo fotónico (moles de fotones por unidad de superficie y unidad de tiempo). Bajo la luz directa del sol, la irradiancia PAR (densidad de flujo) es de aproximadamente  $2000 \mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ , equivalente a unos  $400 W \cdot m^{-2}$  en términos de energía.

Color	Frecuencia $\nu \times 10^{-15}(\text{s}^{-1})$	Longitud de onda $\lambda$ (nm)	Energía	
			(eV · fotón <sup>-1</sup> )	(kJ · mol fotones <sup>-1</sup> )
Infrarrojo	0.300	1000	1.24	120
<b>Rojo</b>	<b>0.428</b>	<b>700</b>	<b>1.77</b>	<b>171</b>
<b>Naranja</b>	<b>0.484</b>	<b>620</b>	<b>2.00</b>	<b>193</b>
<b>Amarillo</b>	<b>0.517</b>	<b>580</b>	<b>2.14</b>	<b>206</b>
<b>Verde</b>	<b>0.566</b>	<b>530</b>	<b>2.34</b>	<b>226</b>
<b>Azul</b>	<b>0.638</b>	<b>470</b>	<b>2.64</b>	<b>255</b>
<b>Violeta</b>	<b>0.749</b>	<b>400</b>	<b>3.10</b>	<b>299</b>
UV cercano	1.000	300	4.14	399
UV lejano	1.500	200	6.21	599

Tabla 3: Color, frecuencia y energía de fotones de longitudes de onda comprendidas entre 200 y 1000 nm (radiaciones ultravioleta, visible e infrarroja). (recuadrado en color rojo figura la radiación fotosintéticamente activa, PAR).

Pero de toda la energía radiante que alcanza la tierra, sólo un 5% es convertido en carbohidratos por la fotosíntesis (Fig. 36).

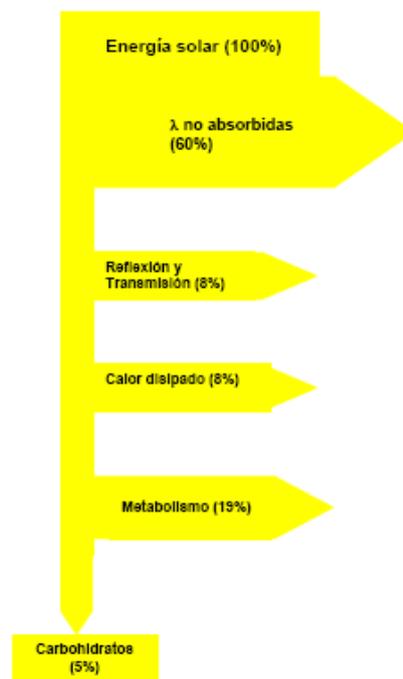


Figura 36. Distribución de la radiación solar incidente.

La fijación neta de CO<sub>2</sub> o **fotosíntesis neta** es la diferencia entre el carbono fijado y las pérdidas debidas a la respiración y fotorrespiración. La relación entre fotosíntesis neta y el valor de radiación (flujo fotónico) presenta la forma de una curva de saturación (Fig. 37) en la que se pueden analizar varios parámetros que describen la respuesta de la fotosíntesis a la luz.

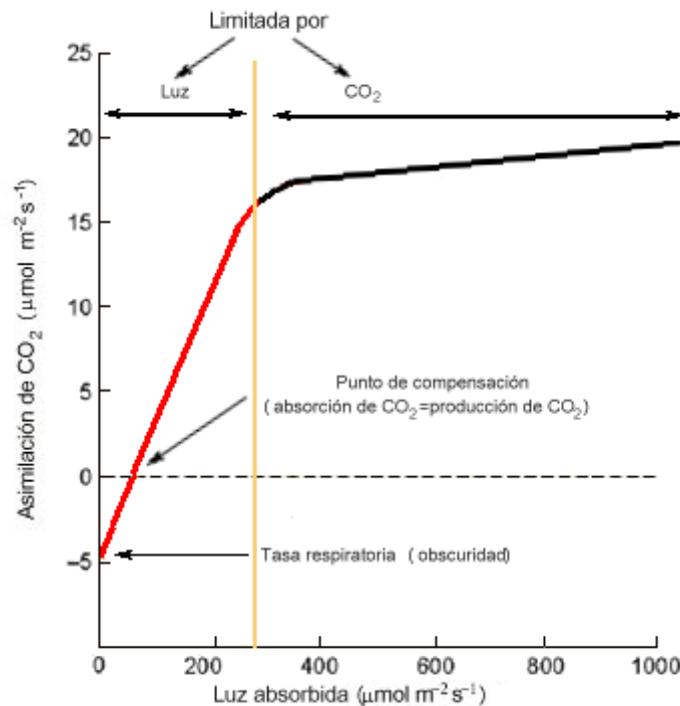


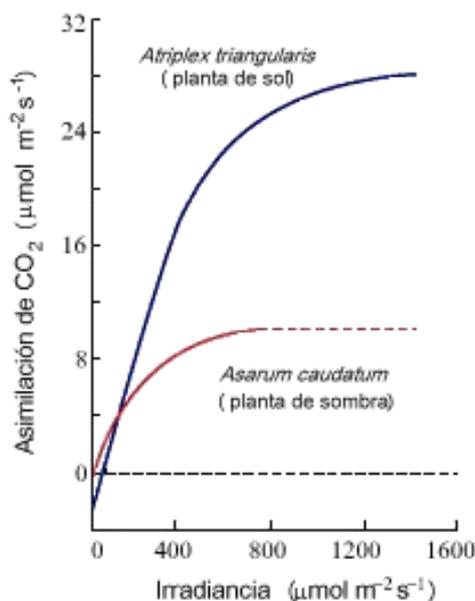
Figura 37. Relación entre asimilación de carbono y radiación absorbida con indicación del punto de compensación.

En oscuridad no hay asimilación fotosintética de C y la planta libera  $\text{CO}_2$  como consecuencia de la respiración. En esta parte de la curva de respuesta a la luz la asimilación de  $\text{CO}_2$  es negativa. A medida que el flujo fotónico aumenta, la asimilación fotosintética neta de C incrementa hasta que se iguala con el  $\text{CO}_2$  liberado por respiración mitocondrial. Este punto en el que la incorporación de  $\text{CO}_2$  se iguala a la liberación de  $\text{CO}_2$  se denomina punto de compensación de la luz. En este punto ambos procesos se equilibran y a partir de él el valor del  $\text{CO}_2$  fijado (la tasa fotosintética) aumenta con la radiación, inicialmente de modo proporcional (es una relación lineal) y después más lentamente hasta alcanzar el punto de saturación en el que el valor de la fotosíntesis es máximo. La relación lineal antes mencionada indica que la luz a esos niveles limita la fotosíntesis de manera que más luz estimula una mayor fotosíntesis. En esta parte lineal de la curva de respuesta, la pendiente de la recta representa el rendimiento cuántico de la fotosíntesis para la planta o para la hoja, siendo el rendimiento la relación entre la formación dependiente de luz de un determinado producto (en este caso asimilación de  $\text{CO}_2$ ) y el nº de fotones absorbidos. Este rendimiento oscila entre 0 (no se utiliza energía luminosa para la fotosíntesis) y 1 (cuando se emplea toda la luz absorbida), siendo 0.95 el rendimiento cuántico fotoquímico y 0.1 el rendimiento de la producción de  $\text{O}_2$  por cloroplastos aislados (10 fotones por molécula de  $\text{O}_2$ ). Pero este rendimiento, como se verá más adelante, depende de la temperatura y de la concentración de  $\text{CO}_2$  debido a los efectos sobre la actividad carboxilasa y oxigenasa de la rubisco.

Alcanzado el punto de saturación, la respuesta fotosintética a la luz se estabiliza y un aumento de flujo fotónico no afecta a la tasa fotosintética. Esto indica que otros

factores se convierten en limitantes para la fotosíntesis (el transporte, la rubisco o el metabolismo de triosas P).

Aunque la curva de respuesta a la luz es similar en todas las plantas, se pueden observar diferencias entre **plantas de sol** y **sombra**, heliofitas y esciofitas respectivamente, tal y como muestra la figura 38.



**Figura 38.** Respuesta de la asimilación de dióxido de carbono a la luz en plantas de sol y de sombra.

Los niveles de saturación de luz para plantas de sombra son significativamente inferiores a los de plantas de sol.

Sin embargo, la respuesta fotosintética a la luz puede resultar **modificada** por las **condiciones ambientales** durante el desarrollo de las plantas, en este caso por el nivel de radiación recibido por la planta. En este sentido, el desarrollo de plantas heliofitas en condiciones de baja radiación induce una respuesta fotosintética a la luz semejante a la descrita para plantas de esciofitas o de sombra. En esta adaptación se encuentra entre plantas C3 y C4 y se produce tanto en la planta completa como en partes de la planta, por ejemplo hojas del interior de la copa que reciben la sombra de las hojas que se desarrollan en el exterior. Por el contrario, las plantas de sombra tienen menos capacidad para adaptarse a radiaciones elevadas. La figura 39 muestra la respuesta fotosintética de una planta de sol que ha crecido en condiciones de sol o de sombra.

Esta adaptación a la luz conlleva cambios anatómicos y bioquímicos en las hojas de manera que las que se desarrollan en condiciones de baja radiación presentan menor espesor, mayor contenido de clorofila por unidad de peso y menor contenido en proteínas (particularmente rubisco). Estos cambios permiten una captación eficaz de la luz a bajos niveles de radiación reduciendo la maquinaria de fijación y reducción de  $\text{CO}_2$ .

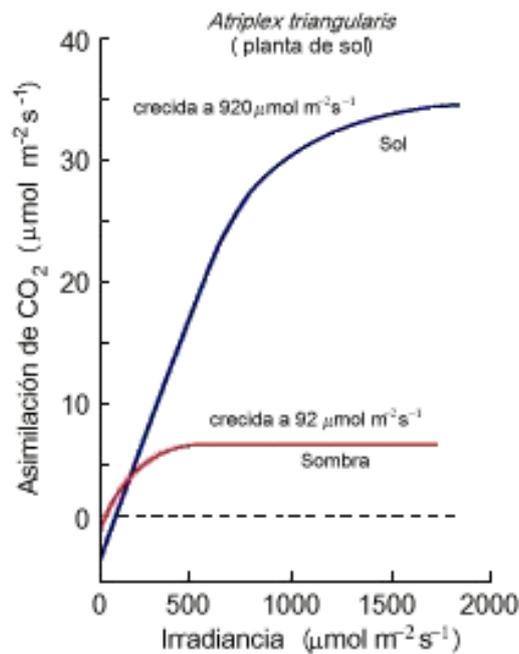


Figura 39. Respuesta de la fotosíntesis a la luz en una planta de sol desarrollada en condiciones de sol o de sombra.

Por encima del punto de saturación se suele decir que la fotosíntesis está limitada por el CO<sub>2</sub> reflejando la incapacidad de los enzimas del ciclo de Calvin para mantener un alto nivel de actividad en relación con la energía absorbida.

Cuando las hojas están expuestas a un **exceso de luz** tienen que disipar el exceso de energía luminosa absorbida para evitar daños en el aparato fotosintético. Las xantofilas constituyen una vía importante de disipación del exceso de energía: el nivel de zeaxantina aumenta en condiciones de alta irradiancia y disminuye a baja irradiancia. Por otra parte, las hojas expuestas al sol acumulan gran cantidad de calor que es disipado por la emisión de radiación de longitud de onda larga, por pérdida discreta de calor (el aire elimina calor de la superficie de la hoja) y por evaporización (requiere energía).

### Regulación por CO<sub>2</sub>

Cuando la concentración de CO<sub>2</sub> (presión parcial de CO<sub>2</sub>) en los espacios intercelulares de la hoja es muy baja, la fotosíntesis está muy limitada por la baja concentración de CO<sub>2</sub> mientras que la tasa respiratoria no se ve afectada. Por ello hay un equilibrio negativo entre la fijación de CO<sub>2</sub> por fotosíntesis y el CO<sub>2</sub> producido por respiración, y una pérdida neta de CO<sub>2</sub> por la planta.

El aumento de CO<sub>2</sub> intercelular hasta un nivel en el que se equilibran ambos procesos, es decir, cuando se alcanza el **punto de compensación de CO<sub>2</sub>**, provoca que el intercambio neto de CO<sub>2</sub> desde la planta sea cero (Fig. 40).

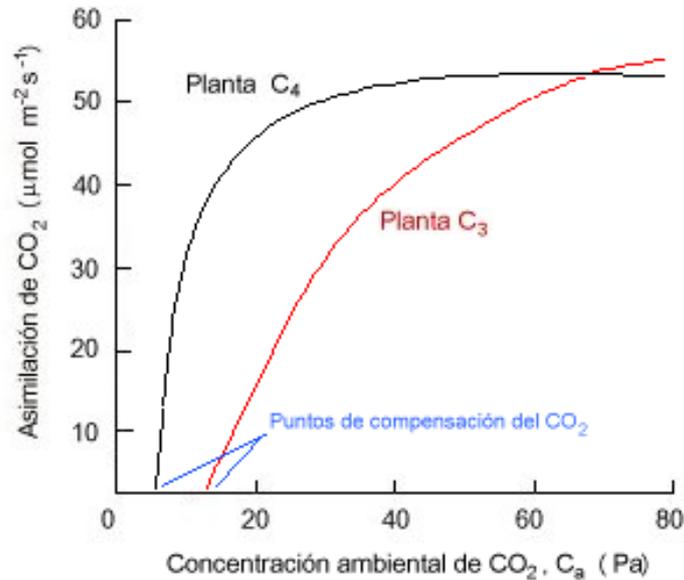


Figura 40. Punto de compensación de CO<sub>2</sub> en plantas C3 y C4.

El punto de compensación del CO<sub>2</sub> refleja el equilibrio entre la fotosíntesis y la respiración en función de la concentración de CO<sub>2</sub>, y el punto de compensación de la luz refleja este equilibrio en función del flujo fotónico.

Como se observa en la figura anterior, en plantas C<sub>3</sub> un aumento de la concentración de CO<sub>2</sub> por encima del punto de compensación del CO<sub>2</sub> estimula la fotosíntesis. A concentraciones de CO<sub>2</sub> bajas o intermedias la fotosíntesis está limitada por la capacidad de carboxilación de la rubisco. A altas concentraciones de CO<sub>2</sub>, la fotosíntesis está limitada por la capacidad del ciclo de Calvin para regenerar el aceptor ribulosa-1,5-bifosfato, que depende de la velocidad del transporte fotosintético de electrones.

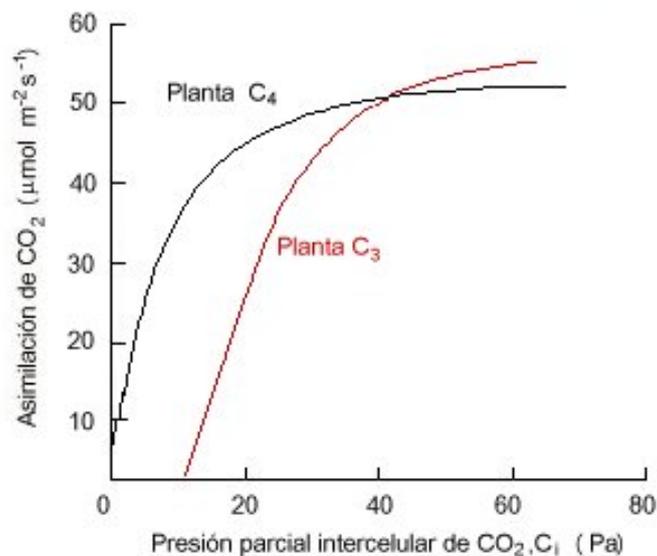


Figura 41. Respuesta de la fotosíntesis a los niveles de CO<sub>2</sub> intercelulares en plantas C3 y C4.

Pero la curva de asimilación de CO<sub>2</sub> en función de las presiones parciales intercelulares, que se muestra en la figura 41, indica que la fotosíntesis está regulada por CO<sub>2</sub> independientemente del funcionamiento de los estomas.

En este aspecto existen diferencias entre plantas C<sub>3</sub> y C<sub>4</sub>. En plantas C<sub>4</sub> la fotosíntesis se satura a valores de C<sub>i</sub> de 15 Pa, evidenciando este resultado la efectividad del mecanismo de concentración de CO<sub>2</sub>; por otra parte, tienen un punto de compensación de CO<sub>2</sub> próximo a cero reflejando niveles muy bajos de fotorrespiración. En plantas C<sub>3</sub>, el aumento de los niveles de C<sub>i</sub> estimula fotosíntesis en un rango bastante más amplio.

### Regulación por temperatura

La temperatura afecta a todas las reacciones bioquímicas de la fotosíntesis. Como se observa en la figura 42 (A), a concentraciones altas o saturantes de CO<sub>2</sub>, la fotosíntesis muestra una fuerte dependencia de la temperatura. En estas condiciones hay gran disponibilidad de CO<sub>2</sub> para la rubisco y la fotosíntesis estará limitada por las reacciones bioquímicas relacionadas con la transferencia de electrones.

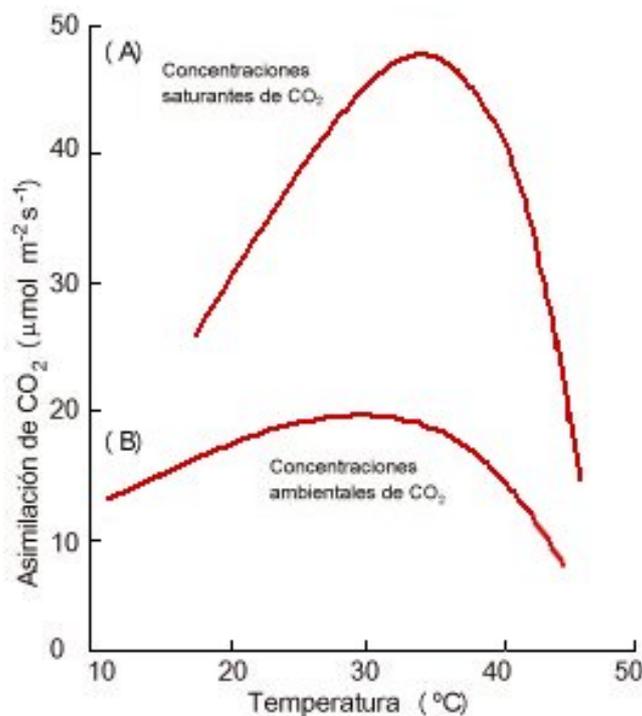
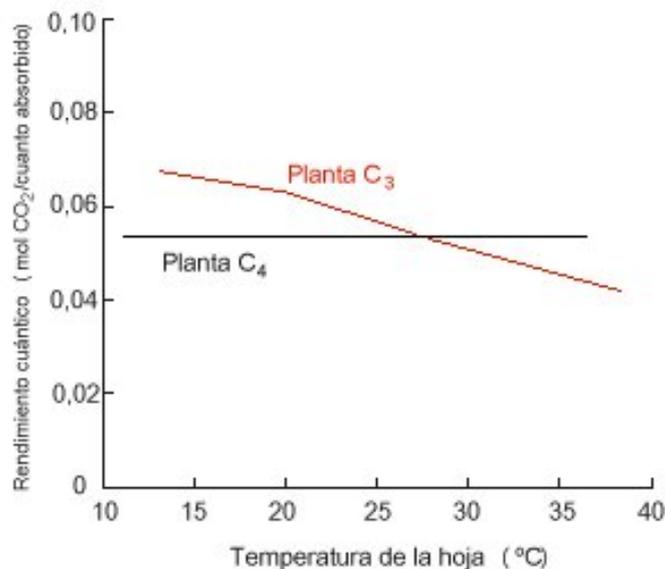


Figura 42. Efecto de la temperatura sobre la asimilación de CO<sub>2</sub> en condiciones ambientales (B) o saturantes (A) de CO<sub>2</sub>.

En (B) (Fig. 42 B) se muestra la relación entre temperatura y asimilación de CO<sub>2</sub> a concentraciones ambientales de dióxido de carbono: al aumentar la temperatura aumenta la tasa de carboxilación pero llega a producirse un descenso en la afinidad de la rubisco por el CO<sub>2</sub>.

Por otra parte, fotosíntesis y fotorrespiración interactúan en respuesta a la temperatura. Como muestra la figura 43, en las plantas C<sub>4</sub> el rendimiento cuántico se mantiene constante con la temperatura mientras que en plantas C<sub>3</sub> el rendimiento disminuye con la temperatura. En C<sub>4</sub> la tasa fotorrespiratoria es muy baja mientras que en C<sub>3</sub> un aumento de temperatura estimula la fotorrespiración lo cual implica mayor demanda energética.



**Figura 43. Efecto de la temperatura sobre el rendimiento cuántico en plantas C<sub>3</sub> y C<sub>4</sub>.**

Por último, considerar que a bajas temperaturas la fotosíntesis con frecuencia está limitada por la disponibilidad de fosfato en el cloroplasto. Si la utilización de triosas P en el citosol disminuye, no entra fosfato al cloroplasto y la fotosíntesis se inhibe. La síntesis de almidón (en cloroplasto) y sacarosa (en citosol) disminuye con la temperatura, reduciéndose la demanda de triosas P y provocando la limitación por fosfato.

Este apartado dedicado a la regulación de la fotosíntesis no puede cerrarse sin considerar el aumento progresivo de la concentración de CO<sub>2</sub> atmosférico. La atmósfera contiene trazas de este gas, constituye el 0.037% ó 370ppm. El vapor de agua representa un 2% de la atmósfera, el oxígeno alrededor del 21% y el nitrógeno casi el 80%.

Se estima que la concentración de CO<sub>2</sub> incrementa 1ppm por año. Desde el año 1958, la concentración de este gas ha aumentado más de un 17% teniendo como consecuencia el [efecto invernadero](#) que hace referencia al calentamiento progresivo del clima de la tierra debido a que la atmósfera absorbe radiación de longitud de onda larga. El CO<sub>2</sub> y el metano actúan como el cristal de un invernadero: no transmiten esta radiación provocando el calentamiento. Y este hecho influye en la fotosíntesis de acuerdo a lo considerado en este apartado. Pero la situación podría cambiar si la concentración de CO<sub>2</sub> continua aumentando.

## BIBLIOGRAFÍA

- Azcón-Bieto, J., y Talón, M. (eds.) 2000. *Fundamentos de Fisiología Vegetal*. McGraw-Hill-interamericana, Madrid.
- Barceló, J.; Nicolás, G.; Sabater, B. y Sánchez-Tamés, R. 2001. *Fisiología Vegetal*. Pirámide, Madrid.
- Buchanan, B.B.; Grissem, W. y Jones, R.L. 2000. *Biochemistry and Molecular Biology of Plants*. ASPP. Rockville, Maryland.
- Salisbury, F.B. y Ross, C.W. 2000. *Fisiología de las Plantas. Vol. 2: Bioquímica Vegetal*. Thompson-Paraninfo, Madrid
- Taiz, L. y Zeiger, E. 2006. *Fisiología Vegetal*. Publicaciones de la Universitat Jaume I, Castellón de la Plana.
- Taiz, L. y Zeiger, E. 2006. *Plant Physiology*. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts.

## RECURSOS ELECTRÓNICOS

American Society of Plant Biologists

<http://www.aspb.org/>

Biblioteca Virtual

<http://www.ou.edu/cas/botany-micro/www-vl/>

Biology On-Line

<http://www.biology-online.org/>

Cambio Climático

<http://www.cambio-climatico.com/>

Climate Change

<http://epa.gov/climatechange/>

Plant Physiology Online

<http://4e.plantphys.net/>

Recursos Interactivos

[http://www.biologia.arizona.edu/biochemistry/problem\\_sets/photosynthesis\\_2/photosynthesis\\_2.html](http://www.biologia.arizona.edu/biochemistry/problem_sets/photosynthesis_2/photosynthesis_2.html)

Sociedad Española de Fisiología Vegetal

<http://www.sefv.net/>

**Recibido: 25 febrero 2009.**

**Aceptado: 22 abril 2009.**