

MINISTERIO DE EDUCACIÓN DE LA NACIÓN ARGENTINA
UNIVERSIDAD NACIONAL DE RÍO CUARTO
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS, FÍSICO - QUÍMICAS Y NATURALES
DEPARTAMENTO DE CIENCIAS NATURALES

OLIMPÍADA ARGENTINA DE BIOLOGÍA

APEB

ÁREA DE ACTUALIZACIÓN Y PERFECCIONAMIENTO EN LA ENSEÑANZA DE LA
BIOLOGÍA



**DESDE LA CÉLULA A LA FOTOSÍNTESIS
EN PLANTAS SUPERIORES**

Módulo 3

“Fotosíntesis”

AUTORES

DRA. HERMINDA REINOSO
DRA. MARÍA DEL CARMEN TORDABLE
PROF. MARGARITA GROSSO

ASESOR PEDAGÓGICO - DIDÁCTICO

PROF. GRACIELA B. RAFFAINI

COORDINADOR

COMITÉ ORGANIZADOR EJECUTIVO

Módulo 3

Estimado colega:

Bienvenido al módulo "Fotosíntesis". Este es el último módulo del curso: "Desde la Célula a la Fotosíntesis en las Plantas Superiores", organizado por el Área de Actualización y Perfeccionamiento en la Enseñanza de la Biología (A.P.E.B.) de la Olimpiada Argentina de Biología.

Los propósitos del presente módulo son:

- ✓ Conocer los principales aspectos relacionados con el proceso de fotosíntesis.
- ✓ Conocer las distintas vías en que se puede desarrollar este proceso.

Con el propósito de valorar la importancia de la fotosíntesis para la vida en la tierra.

Prácticamente toda la energía procede de la fotosíntesis. Este proceso se realiza en los cloroplastos que se encuentran principalmente en hojas y partes verdes, de los vegetales.

En símbolos la fotosíntesis se expresa:



El almidón producido representa la materia prima fundamental para la vida de los vegetales ya que, conjuntamente con los nutrientes obtenidos del suelo, permiten cumplir los complejos procesos químicos y biológicos que posibilita su existencia.

La fotosíntesis se realiza en dos etapas: una serie de reacciones que dependen de la luz y son independientes de la temperatura, y otra serie que dependen de la temperatura y son independientes de la luz.

Contenidos previos

Para este módulo se deberán tener presentes los conceptos de:

- **Oxidación y reducción.**
- **Síntesis y catabolismo.**

Además se sugiere releer de los módulos anteriores las características de la Célula vegetal y de los tejidos del cuerpo de la planta estrechamente relacionados con el proceso de fotosíntesis.

FOTOSÍNTESIS

Las formas primitivas de vida sobre la tierra debieron haber obtenido sus materias primas y energía a partir de moléculas orgánicas simples disueltas en su ambiente acuoso. Estas moléculas orgánicas se formaban a partir de procesos abióticos es decir a través de reacciones químicas no biológicas. Por lo tanto en esa época los organismos sobrevivían de nutrientes tomados del ambiente, como todos los organismos vivientes fueron heterótrofos, la oportunidad de aumentar la biomasa de la tierra estaba restringida ya que la producción espontánea de moléculas orgánicas era muy lenta.

Hace al menos 2000 millones de años, algunas células por errores fortuitos en su maquinaria genética adquirieron la capacidad de aprovechar la energía de la luz solar. Estas células combinaban moléculas inorgánicas simples como el dióxido de carbono (CO_2) y agua (H_2O) para formar moléculas orgánicas más complejas como la glucosa; ellas capturaban una pequeña fracción de la energía de la luz solar y la almacenaban como energía química en esas moléculas orgánicas complejas. El proceso que permitió este logro fue la fotosíntesis y gracias a él el desarrollo de la vida sobre la tierra recibió un tremendo impulso con la evolución de organismos que emplearon una nueva estrategia metabólica que les permitió sobrevivir a partir de moléculas que eran mucho más abundantes que la escasa variedad orgánica.

La fotosíntesis es un proceso complejo, mediante el cual los seres vivos poseedores de cloroplastos donde esta la clorofila y otros pigmentos, captan energía luminosa procedente del sol y la transforman en energía química (ATP) y en compuestos reductores (NADPH), y con ellos transforman el H_2O y el CO_2 en compuestos orgánicos reducidos, liberando oxígeno (O_2). Para este proceso también es necesario la presencia de nutrientes minerales.



1- Generalmente con la finalidad de simplificar en su máxima expresión esta ecuación es que como compuesto orgánico producto de la misma se coloca la glucosa ($\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$), Sin embargo se debe recordar que los productos finales de este proceso son la sacarosa (disacárido) o el almidón (polisacárido) y nunca la glucosa libre. El almidón puede presentarse formando enormes cadenas ramificadas de hasta medio millón de unidades de glucosa.

La energía captada en la fotosíntesis y el poder reductor adquirido en el proceso, hacen posible la reducción y la asimilación de los bioelementos necesarios, para formar materia viva.

La fotosíntesis se efectúa en las plantas, algas eucariotas y en ciertos tipos de procariotas o bacterias, todos los cuales son autótrofos, en este curso limitaremos nuestro estudio al proceso de fotosíntesis que ocurre en las plantas terrestres.

Una planta está constituida básicamente por la raíz, el tallo y las hojas. Cada una de estas estructuras participa activamente en el proceso fotosintético, cumpliendo funciones específicas. Las hojas reciben y absorben la energía luminosa y el CO_2 . La raíz permite al vegetal la fijación al suelo, y la captación del agua y sales minerales y el tallo une las raíces con las hojas. De esta forma, el organismo vegetal tiene una organización estructural que posibilita la realización de este proceso vital.

Las hojas de la mayoría de la plantas terrestres poseen una estructura adaptada a las exigencias de la fotosíntesis, casi todas las hojas poseen un pecíolo y una lámina o limbo. El pecíolo es la estructura que une el tallo con la lámina, esta corresponde a la posición ancha y aplanada de la hoja que expone un área superficial considerable al sol, participando activamente en la captación de energía luminosa y en el intercambio gaseoso con el ambiente (Figura 1). El pecíolo corresponde a la estructura que une la lámina con el tallo. Al hacer un corte transversal en la lámina o limbo de una hoja, se distinguen los tejidos epidérmicos, el mesofilo formado por el tejido fotosintético y los tejidos conductores (Figura 2).

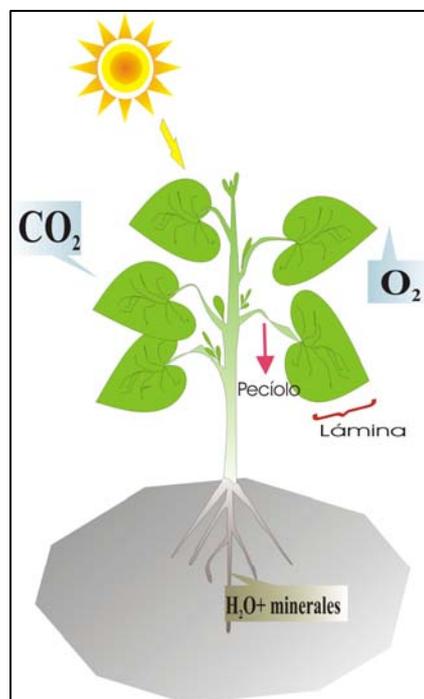


Fig. 1: Diagrama que ilustra la organización estructural de la planta.

El tejido epidérmico cuyas características citológicas ya fueron analizadas en el módulo 2 se localiza tapizando la cara superior (adaxial) e inferior (abaxial) de la lámina.

El mesofilo está constituido por clorénquima y en los cloroplastos de sus células se realizan el proceso fotosintético. Los tejidos conductores (xilema y floema) se encuentran inmersos en el mesofilo formando haces vasculares y permiten el transporte de H₂O, minerales y nutrientes elaborados a todas las partes de la planta.

El movimiento del agua en el xilema es rápido. Puede alcanzar, en un día cálido de verano, velocidades de hasta 60 centímetros por minuto. Las sales minerales disueltas en el agua se transportan en forma pasiva; es decir, sin gasto de energía por parte de la planta.

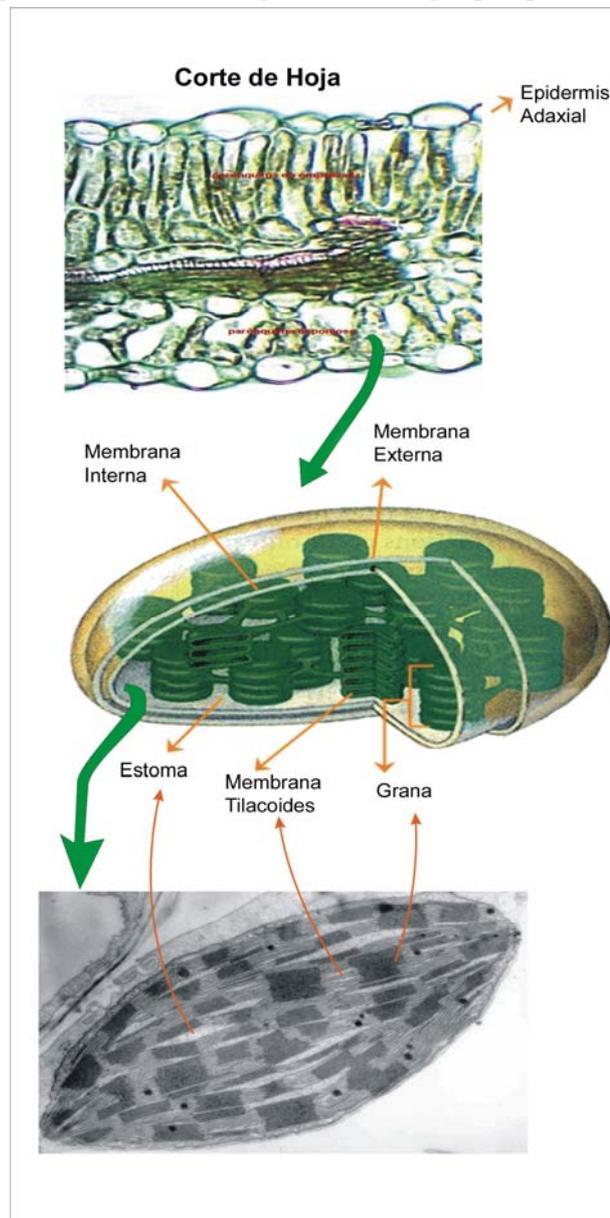


Fig. 2: Corte transversal por lámina foliar donde se observan los tejidos que las constituyen. El clorénquima es el que ocupa la mayor parte de esta estructura y se reconoce por los abundantes cloroplastos que presenta.

El movimiento de nutrientes dentro del floema, es más lento que el movimiento de la savia xilemática, en especial el de sacarosa. Sólo alcanza 2,5 centímetros por minuto. Estos nutrientes posteriormente se almacenan en frutos, semillas o incluso en la raíz.

En este curso trataremos el proceso fotosintético en forma sencilla, pero no debemos desconocer que este proceso implica en realidad docenas de enzimas que catalizan docenas de reacciones individuales. Las reacciones se pueden dividir en reacciones **dependientes de la luz** y **reacciones independientes de la luz**. Cada reacción se lleva a cabo en un lugar distinto del cloroplasto pero ambas se acoplan mediante moléculas portadoras de energía. En las primeras la clorofila y otras moléculas de las membranas de los tilacoides están encargadas de capturar la energía de la luz solar, y la convierten en energía química. A esta energía la almacenan en moléculas capaces de portar energía como son el ATP y NADPH como subproducto de estas reacciones se libera oxígeno gaseoso. En las reacciones independiente de la luz las enzimas que se encuentran en el estroma de los cloroplastos utilizan la energía almacenada en el ATP y NADPH para impulsar la síntesis de glucosa y otras moléculas orgánicas (Figura. 3).

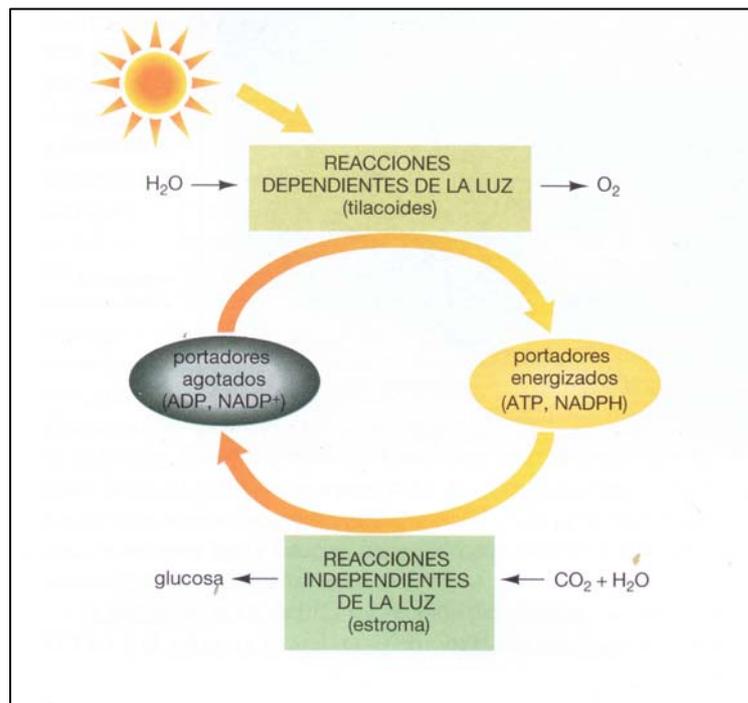


Fig. 3: Diagrama que ilustra el proceso de fotosíntesis. Figura tomada de Audesik *et al* 2004.

¿Qué es un fotón? ¿Qué características presenta la luz visible?

El sol emite energía en un amplio espectro electromagnético que va desde los rayos gamma de longitud de onda corta hasta las ondas de radio de longitud de onda muy larga pasando por la luz ultravioleta la luz visible y la infrarroja (Figura 4). La luz y los distintos tipos de radiación llegan

a la tierra en paquetes de energía llamados cuantos o fotones. La energía de un fotón corresponde a su longitud de onda siendo muy energéticos los fotones de onda corta y con baja energía los fotones de longitud de onda más larga. La luz visible abarca longitudes de onda cuya energía es lo bastante alta como para alterar la forma de las moléculas de ciertos pigmentos pero no tan altas como para dañar a moléculas cruciales como el DNA, Cuanto más larga es la longitud de onda de la luz visible tanto más rojo el color. Asimismo las longitudes de onda corta están en la zona violeta del espectro.

Las longitudes de onda más largas que las del rojo se denominan infrarrojas, y aquellas más cortas que el violeta, ultravioletas.

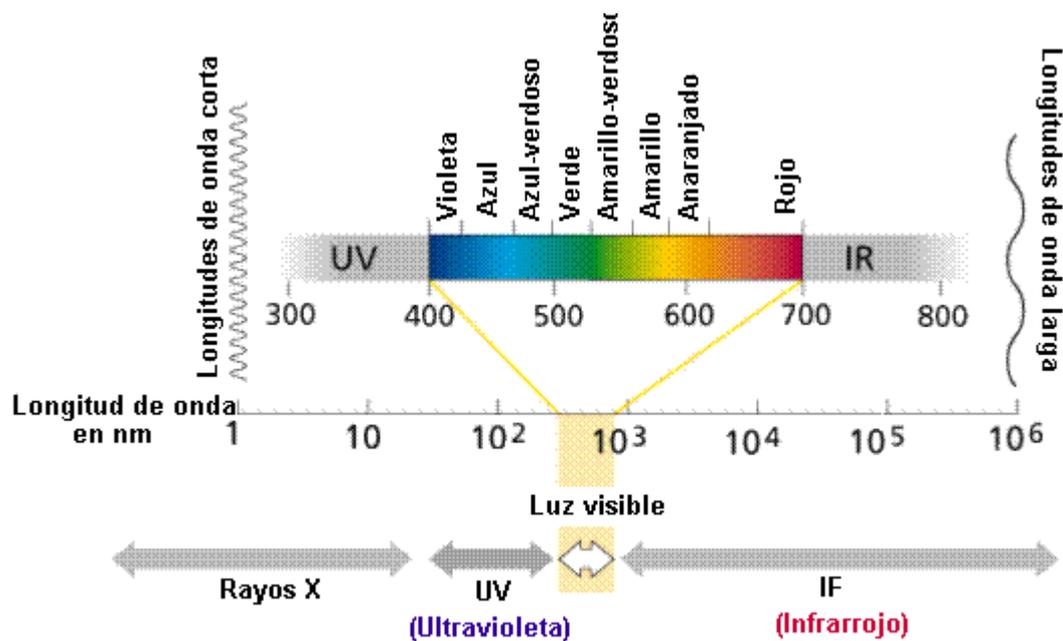


Fig. 4: Diagrama que ilustra una pequeña parte del espectro electromagnético corresponde a la luz visible. Esta comprende longitudes de onda que corresponden a los colores del arco iris. Diagrama tomado de <http://www.efn.uncor.edu/dep/biologia/intrbiol/fotosint.htm>

Cuando la luz incide en un objeto puede ocurrir que:

- ✓ Se absorba,
- ✓ Rebote en el objeto es decir se refleje.
- ✓ Pase a través del objeto, es decir que se transmita

Únicamente la luz que se absorbe es la que puede impulsar procesos biológicos como la fotosíntesis.

¿Qué son los pigmentos?

Los pigmentos son sustancias que absorben la luz. El color del pigmento está dado por la longitud de onda no absorbida (y por lo tanto reflejada) (Figura 5). Los pigmentos negros absorben todas las longitudes de onda que les llega. Los pigmentos blancos reflejan prácticamente toda la energía que les llega.

Cada pigmento tiene un espectro de absorción que lo caracteriza. Los principales pigmentos fotosintéticos son la clorofila, los carotenoides y las ficocianinas. Como se trató en el módulo 1, en los cloroplastos de las plantas superiores están contenidos los dos primeros tipos de pigmentos fotosintéticos, dado que las ficocianinas están presentes sólo en algas y cianobacterias. La clorofila es la molécula clave de las membranas tilacoides que absorbe intensamente la luz violeta, azul y roja y refleja la verde. En los tilacoides también se encuentran como pigmentos accesorios los carotenoides (carotenos y xantofilas) que absorben energía que la clorofila es incapaz de absorber y se la transfieren. Estos pigmentos absorben luz azul y verde y reflejan amarilla, anaranjada o roja. A medida que las hojas cesan de producir clorofila durante el frío clima invernal, los carotenoides dorados y rojos son más visibles; esto explica los brillantes y coloridos paisajes del otoño. La parte media del espectro compuesta por longitudes de onda amarilla y verde es reflejada y el ojo humano la percibe como verde.

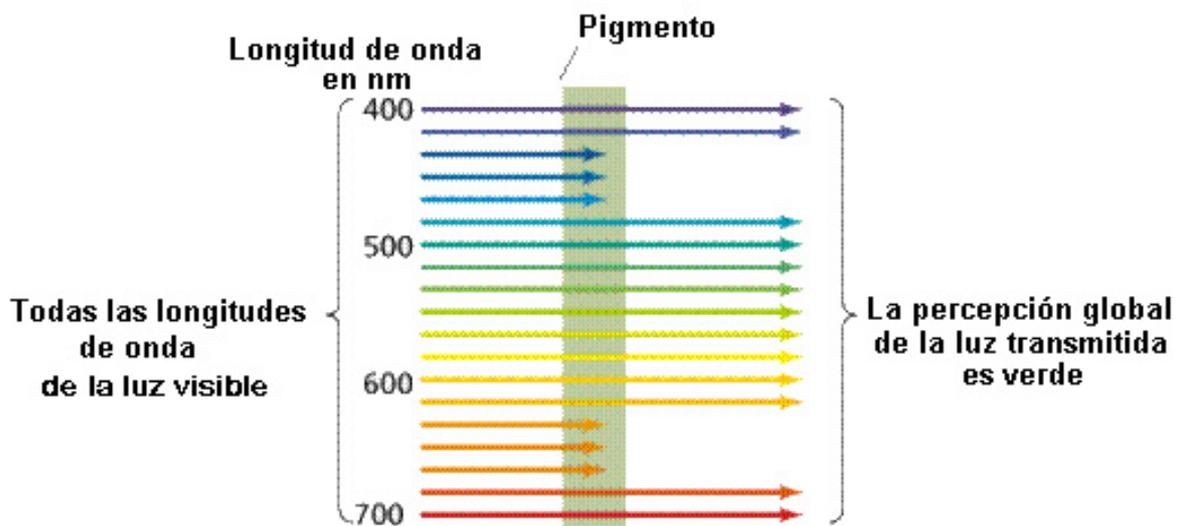


Fig. 5: Cada pigmento absorbe de forma selectiva ciertas longitudes de ondas, pero su conjunto hace que el vegetal pueda absorber todas las longitudes de onda de la luz visible. Diagrama tomado de <http://www.efn.uncor.edu/dep/biologia/intrbiol/fotosint.htm>

La clorofila es una molécula compleja (Figura 6), formada por un anillo de porfirina cuya función es absorber luz, y una larga cadena de un alcohol, el fitol ($C_{20}H_{39}OH$), que mantiene la clorofila integrada al interior de la membrana fotosintética. A diferencia de las porfirinas rojas de

la hemoglobina y la mioglobina que contienen hierro (grupos hem), la porfirina de la molécula de clorofila contiene un átomo de magnesio.

Se encuentran varias clases de clorofila, que se distinguen entre sí por los grupos laterales unidos al anillo de porfirina. La clorofila a está presente en todos los organismos fotosintéticos productores de oxígeno, pero está ausente en las sulfobacterias. Esta clorofila es la aceptora final de los fotones como se verá más adelante. Además de la clorofila a en todas las plantas y en las algas verdes se encuentra también la clorofila b y una tercera variedad, la clorofila c, ocurre en algas pardas, diatomeas y ciertos protozoarios.

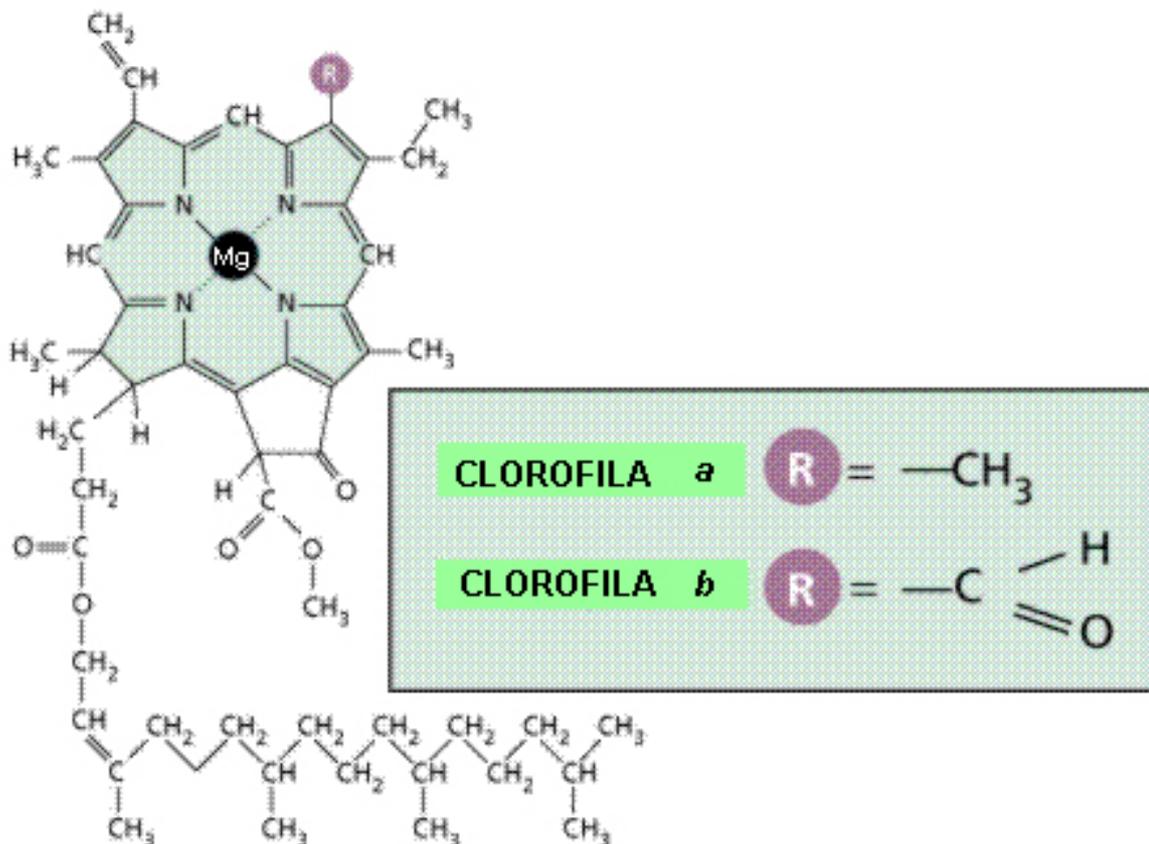


Fig. 6: Molécula de clorofila.
Diagrama tomado de <http://www.efn.uncor.edu/dep/biologia/intrbiol/fotosint.htm>

Los carotenoides presentan en las plantas una función doble, como pigmentos accesorios en la captación de energía lumínica y como moléculas capaces de disipar la energía de excitación excedente en forma de calor evitando daños importantes. Mientras que como cosechadores de energía que derivan a los centros de reacción no son muy eficientes (30 % - 40 % de eficiencia) como disipadores de la energía absorbida en exceso por la clorofila son altamente eficientes.

Complejo recolector de luz.

Excepto en las bacterias más primitivas, los demás organismos fotosintéticos capturan la luz a través de una red de pigmentos que se ubican en los tilacoides del cloroplasto formando complejos recolectores de luz denominados complejos antena. Incluyen cerca de 350 moléculas de pigmentos fijados en una matriz proteica que capturan la luz. Cada complejo presenta aproximadamente trescientas moléculas de clorofila a, y aproximadamente cincuenta moléculas de pigmentos adicionales que recogen luz (moléculas antena).

La energía absorbida por el complejo recolector de luz fluye por una "pendiente" energética hacia un par especial de moléculas de clorofila a colectoras de energía que junto a proteínas asociadas constituyen el llamado centro de reacción (Fig.7). Cuando la clorofila a del centro de reacción recibe la energía de las moléculas antena uno de sus electrones sale saltando al sistema de transporte de electrones que se encuentra próximo a ella y así se inicia un flujo de electrones. El sistema transportador de electrones esta constituido por una serie de moléculas transportadoras de electrones que también están embebidas en la membrana tilacoide.

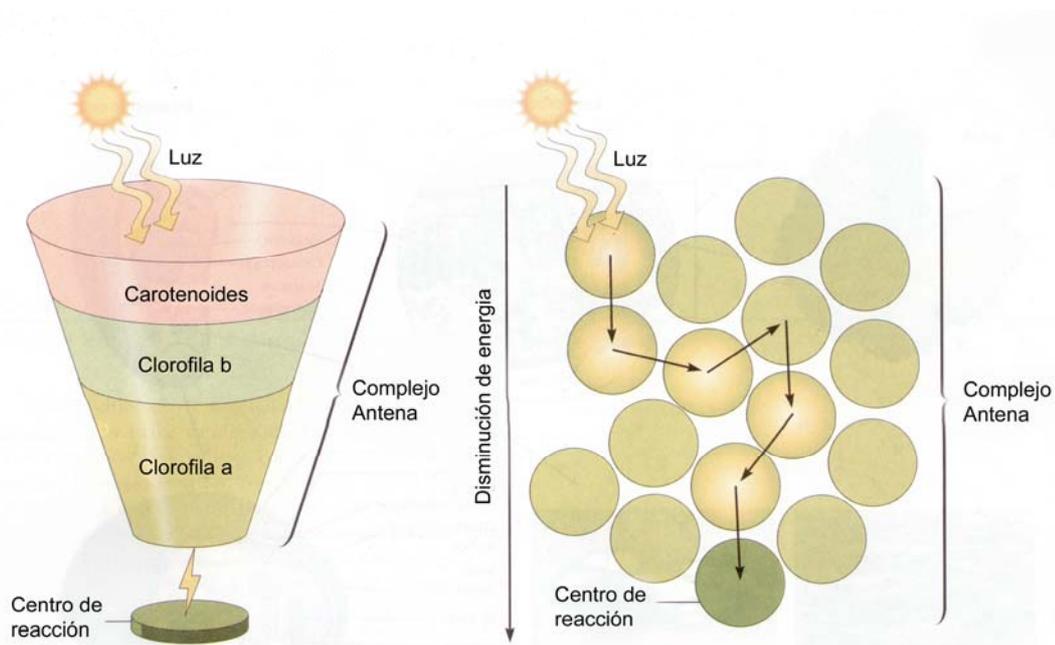


Figura 7: Esquemas que ilustran la función del complejo antena. Este complejo es un sistema recolector de luz que funciona como un embudo. Recolecta los fotones y pasa su energía a un centro de reacción. Imagen tomada de Moore *et al*; 1995.

¿Qué es un fotosistema?

Cada fotosistema incluye un complejo sistema recolector de luz (constituido por moléculas que forman el complejo antena más un centro de reacción) y un sistema transportador de electrones que constituyen en conjunto unidades discretas altamente organizadas embebidas en la membrana del tilacoide.

Las plantas presentan dos fotosistemas y cada tilacoide contiene miles de copias de los dos tipos de fotosistemas llamados fotosistema I y fotosistema II.

Los fotosistemas fueron numerados de acuerdo a su descubrimiento. En el fotosistema I las moléculas de clorofila a del centro de reacción son conocidas como P700 en donde P proviene de pigmento y 700 indica el pico de absorción óptimo en 700nm. En el fotosistema II las moléculas de clorofila a del centro de reacción son conocidas como P680 en donde 680 indica el pico de absorción óptimo en 680nm.

Ambos fotosistemas trabajan juntos simultánea y continuamente.

La molécula de clorofila a del centro de reacción del fotosistema I y II son idénticas pero están asociadas a proteínas diferentes. Esta característica hace que varíe el pico de absorción óptimo entre los dos fotosistemas.

El fotosistema II es el encargado de generar ATP y el fotosistema I de generar NADPH.

Reacciones de la fotosíntesis dependientes de la luz

La forma más sencilla de entender el proceso de captura de energía luminosa es comenzar con el fotosistema II y continúa con los sucesos causados por la captura de fotones de luz (Figura 8).

La etapa fotoquímica se desencadena cuando los fotones son absorbidos por el P680 del fotosistema II que funciona como un condensador diminuto creando una separación de cargas (paso A figura 8). Los electrones excitados de P680 del fotosistema II son tomados por el primer portados del sistema transportador de electrones (paso B figura 8) y descienden por la cadena de moléculas transportadora de electrón liberando energía en el camino una parte de la misma se utilizará en bombear iones hidrógenos (H^+) de un lado a otro de la membrana tilacoidal (desde el estroma hacia el espacio intratilacoidal) lo que produce un gradiente de iones H^+ dentro del tilacoide. Este gradiente impulsa la síntesis de ATP (paso C figura 8).

Mientras tanto, la luz también ha incidido en el complejo recolector de luz del fotosistema I, así los fotones absorbidos por el centro de reacción del fotosistema I el P700 (paso D figura 8), brindan la energía suficiente para que el P700 arroje electrones energizados (paso E figura 8).

Estos electrones saltan al sistema de transporte de electrones del fotosistema I (paso F figura 8), que cruzan la membrana hasta llegar el portador de electrones NADP^+ el cual capta los 2e^- y un ion H^+ para formar NADPH (paso G figura 8). Tanto el NADP^+ como el NADPH son moléculas solubles en agua que se encuentran en el estroma del cloroplasto.

Los electrones perdidos por el fotosistema I son reemplazados de inmediato por los que toma del último portador de electrones de la cadena transportadora de electrones del P700 del fotosistema II.

Así los electrones se mueven por la membrana del tilacoide conectando en serie ambos fotosistemas II y I.

Para mantener este flujo unidireccional de e^- se debe proveer continuamente al P680 del fotosistema II de nuevos e^- que reemplacen los cedidos. Estos e^- serán provistos por la molécula de agua (paso H figura 8).

El P680 al liberar electrones queda con una fuerza de atracción que es capaz de generar la energía suficiente para provocar la lisis de la molécula de agua que están dentro del compartimiento del tilacoide y toma los electrones de la misma los que usa para reemplazar aquéllos que perdió. Con la lisis del agua también quedan iones H^+ y oxígeno libre, el cual puede ser utilizado directamente para su propia respiración o liberado a la atmósfera. Todo esto ocurre en menos de un billonésimo (10^{-9}) de segundo. En realidad dos moléculas de agua se escinden generando una molécula de O_2 , cuatro e^- y 4 iones H^+ .

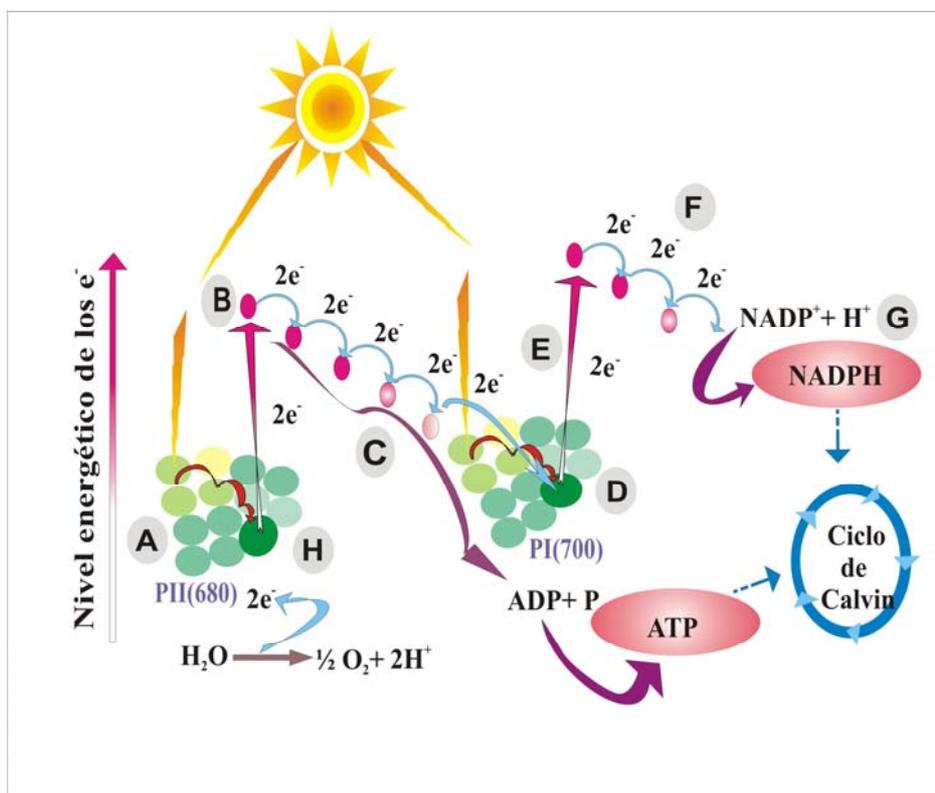


Fig. 8: Diagrama que ilustra las reacciones dependientes de la luz (fotoquímicas) del proceso de fotosíntesis.

Síntesis de esta fase:

Las reacciones fotoquímicas de la fotosíntesis convierten la energía lumínica en energía química. En plantas, las reacciones fotoquímicas oxidan agua, producen ATP, reducen NADP⁺, e involucran dos fotosistemas conectados en serie. El ATP y NADPH reducido producidos en las reacciones fotoquímicas serán utilizados en las reacciones bioquímicas para reducir CO₂ a hidrato de carbono.

Antes de comenzar a describir las reacciones bioquímicas observemos que:

Durante el transporte electrónico ocurren reacciones de oxidación y reducción

Como se describió anteriormente el conjunto de pigmentos ubicados en la membrana tilacoide de los cloroplastos absorben luz como embudos y la energía de cada fotón la transfieren haciéndola llegar a los centros de reacción.

Esta energía es la encargada de impulsar la salida de los e⁻ que serán recibidos por el primer portador y continúan trasladándose por las demás moléculas que componen el sistema transportador de e⁻.

Este traslado de e⁻ involucra reacciones de reducción y oxidación, o sea reacciones redox, el donador de e⁻ se oxida y el aceptador de e⁻ se reduce. Para que los e⁻ fluyan " pendiente abajo" por esta cadena, cada receptor debe atraer los e⁻ más fuertemente que lo que lo hace el donador. El potencial energético de los e⁻ cae en cada etapa durante su transporte debido a que liberan energía en su camino (proceso exergónico).

Para la síntesis de ATP las plantas acoplan el exergónico flujo de e⁻ a una reacción endergónica.

El proceso que genera ATP por acción de la luz a través del transporte de e⁻ se llama fotofosforilación y depende de un gradiente de iones H⁺.

Como se ha visto la energía liberada por la reacción exergónica del movimiento de e⁻ se utiliza para transportar al otro lado de la membrana tilacoide, desde el estroma al interior del tilacoides, de iones H⁺ (Figura 9 a). Esto hace que la concentración de iones H⁺ en el interior del tilacoide aumente. Los iones H⁺ sólo pueden retornar al estroma atravesando canales de membrana específicos que están acoplados a la enzima ATP sintetasa. Este movimiento de H⁺ desde una zona de alta concentración (espacio interior del tilacoide) hacia otra de baja concentración (estroma) impulsa la síntesis de ATP (Figura 9 b). Experimentalmente se ha demostrado que la

luz es necesaria para generar esta pendiente de iones H^+ ya que se ha observado que la diferencia en pH entre el lumen y la membrana del tilacoide desaparece rápidamente en la oscuridad.

Para una mayor comprensión de este proceso se puede comparar la acumulación de iones H^+ en el interior del tilacoide con el agua retenida en una presa de una central hidroeléctrica. Cuando se abren las compuertas el rápido flujo de agua que pasa por las turbinas las mueve y genera electricidad. De forma similar los iones H^+ del interior del tilacoide, donde están en alta concentración, al pasar por los canales específicos generan la energía suficiente para que se forme ATP a partir de ADP y fosfato. A pesar que aun este proceso no esta totalmente esclarecido, esta hipótesis le permitió a Mitchell ganar el premio Nobel de Química en 1978.

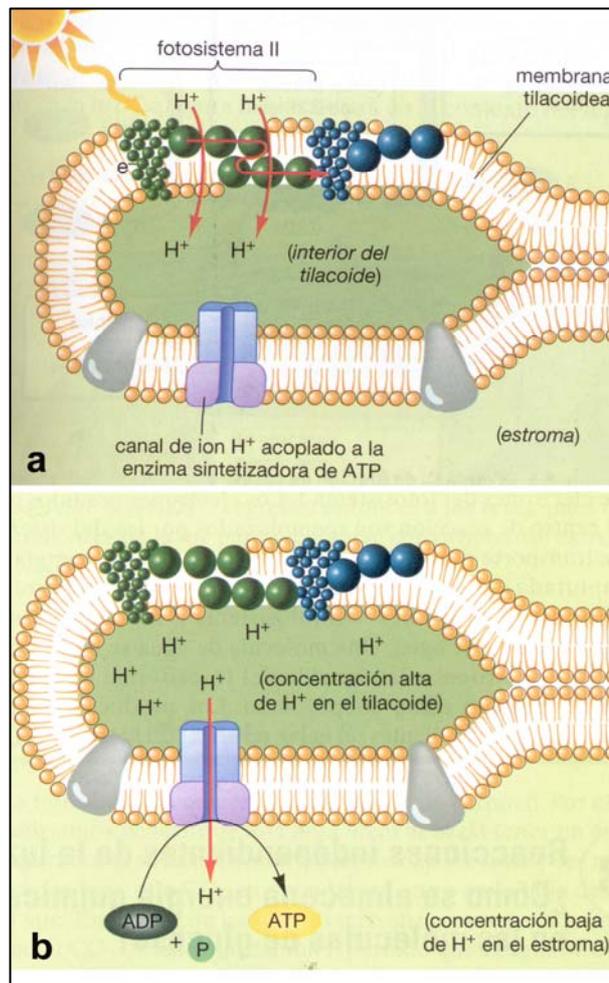


Fig. 9: Diagrama de síntesis de ATP en los cloroplastos. Quimiósmosis. Diagrama tomado de Audesik et al, 2004.

Fijación de CO₂ y síntesis de carbohidratos. Reacciones bioquímicas independientes de la luz.

Después de la segunda guerra mundial, a comienzos de 1950, Melvin Calvin y sus colegas, de la Universidad de California, en Berkeley, iniciaron los estudios de las reacciones enzimáticas de la fotosíntesis mediante las cuales se asimila el CO₂ en las moléculas orgánicas de las células. Estos estudios fueron posibles al disponer de un isótopo radiactivo de carbono, C14, cuya vida media es prolongada, y a la nueva técnica de cromatografía bidimensional en papel. Así comenzaron a identificar a todas las moléculas formadas y conocer su ubicación. Los estudios comenzaron utilizando hojas, pero pronto fueron reemplazadas por un sistema más sencillo, en el cual se usó el alga verde *Chlorella*. Las algas cultivadas se hicieron crecer en cámaras cerradas en presencia de CO₂ radiactivo (en forma de gas disuelto). Luego los compuestos encontrados en las algas fueron separados por cromatografía e identificados por autoradiografía y por análisis químicos.

Calvin observó que la conversión de CO₂ marcado a compuestos orgánicos reducidos ocurre de manera muy rápida. Cuando el alga fue expuesta durante 60 segundos al CO₂ radiactivo, encontró que todos los compuestos formados ya estaban marcados con C14.

Cuando la exposición sólo fue de 7 segundos la mayoría del C14 aparecía en el ácido 3-fosfoglicérico (3-PGA), una molécula de tres carbonos.

Esta observación sugirió a Calvin que la molécula aceptora del CO₂ era un compuesto de dos-carbonos que al combinarse con aquel producía un compuesto de tres carbonos. Sin embargo este aceptor no fue encontrado y luego de una investigación exhaustiva se demostró que el aceptor inicial es un azúcar de cinco carbonos, la ribulosa 1,5-bisfosfato (RuBP).

El producto de RuBP y CO₂ es una molécula de seis-carbonos inestable que inmediatamente se rompe en dos moléculas de 3-PGA. Esta molécula de tres carbonos es el primer producto estable de la fotosíntesis y por ella estas reacciones se conocen como vía C3.



Tanto la combinación de RuBP con CO₂ como su separación en dos moléculas de 3-PGA tienen lugar en el estroma del cloroplasto por medio de una enzima que cataliza estas reacciones, la ribulosa 1,5-bisfosfato carboxilasa/oxygenasa (también llamada Rubisco). Esta enzima sólo es capaz de fijar tres moléculas de CO₂ por segundo, por lo tanto debe estar presente en gran cantidad dentro del cloroplasto, está en todos los organismos autótrofos excepto algunas especies de bacterias, y es la proteína más importante y abundante en la tierra.

Con la identificación de los compuestos intermediarios se pudo determinar que la vía para convertir CO₂ en carbohidratos es básicamente circular y recibe el nombre de Ciclo de Calvin, En

la figura 10 se muestra una versión "abreviada" del mismo, donde se observa que presenta tres fases principales:

1. **Carboxilativa:** El CO_2 se fija a una molécula de ribulosa 1,5 difosfato, formándose un compuesto inestable de 6C, que se divide en dos moléculas de ácido 3 fosfoglicérico (3-PGA).
2. **Reductiva:** El ácido 3 fosfoglicérico se reduce a gliceraldehído 3 fosfato, también conocido como GAP, utilizándose el ATP y NADPH formado en las reacciones dependientes de luz.
3. **Regenerativa/Sintética:** Las moléculas de gliceraldehído 3 fosfato formadas siguen diversas rutas; de cada seis moléculas, cinco se utilizan para regenerar la ribulosa 1,5 difosfato (para que el ciclo de Calvin pueda seguir), y la molécula restante será empleada para sintetizar moléculas de glucosa (vía de las hexosas), ácidos grasos, aminoácidos etc; y en general todas las moléculas que necesita la célula.

Aproximadamente el 85% de las plantas usan este ciclo para fijar el CO_2 .

Estas investigaciones le permitieron a Calvin ser galardonado con el premio Nobel de Química en 1961.

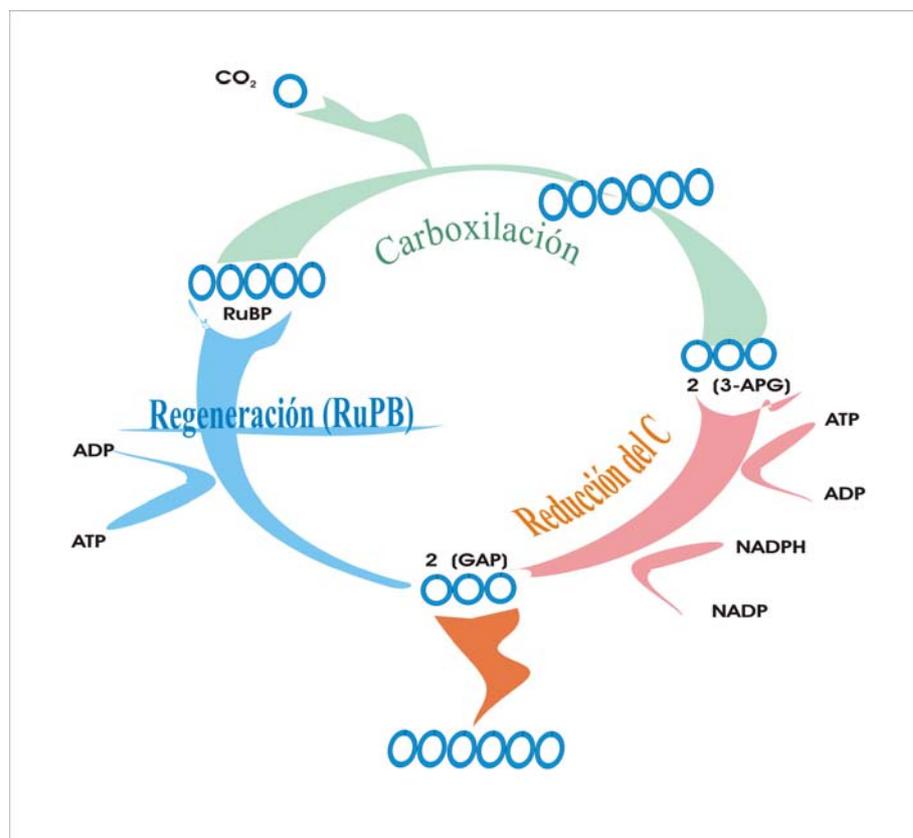


Fig. 10: Diagrama que ilustra las reacciones bioquímicas (independientes de la luz) del proceso de fotosíntesis.

Imperfecciones de la Fotosíntesis

Otto Warburg en 1920 demostró que al aumentar la cantidad de O_2 se inhibía la fotosíntesis en plantas C3. Usted puede preguntarse ¿cómo esto puede afectar a las plantas, si las cantidades de CO_2 y O_2 en el aire son relativamente constantes?. La respuesta es que depende sobre qué aire se está hablando. La composición del aire fuera de una hoja difiere a menudo significativamente del que está en su interior donde la fotosíntesis ocurre.

Durante la fotosíntesis, las plantas fijan CO_2 de la atmósfera. Aunque la concentración de CO_2 en este aire sólo es aproximadamente 0.034%, esto representa un suministro casi interminable de CO_2 para realizar fotosíntesis, Sin embargo, este CO_2 sólo está disponible cuando los estomas de la planta están abiertos. Cuando el CO_2 difunde en la hoja para la fotosíntesis, el agua difunde hacia fuera a través de los estomas. Si la planta tiene agua suficiente, éste no es un problema serio, pero en los días calientes y secos, los estomas están cerrados para conservar agua y la fijación continua del CO_2 (vía el ciclo de Calvin) disminuye la concentración de CO_2 dentro de la hoja aumentando rápidamente la cantidad relativa de O_2 . Esto tiene un tremendo efecto en la planta: cuando la concentración de CO_2 dentro de la hoja cae a aproximadamente 50 ppm, la rubisco deja de fijar CO_2 y comienza a fijar O_2 . Los productos de esta reacción oxigenasa son el ácido fosfoglicérico, un compuesto de dos-carbono, más PGA.

El PGA entra al ciclo de Calvin, pero el ácido fosfoglicérico comienza un ciclo de reacciones complejas en las mitocondrias y peroxisomas que conducen a la liberación de CO_2 . Este proceso se conoce como **fotorespiración** y deshace lo logrado por la fotosíntesis. Durante los días calientes y secos la mitad del carbono fijado por el ciclo de Calvin es perdido por fotorespiración, este proceso sólo ocurre en luz, consume O_2 , y libera CO_2 .

Hay numerosos investigadores que sugieren que la fotorespiración es una carga evolutiva de los vegetales que quedó como reliquia metabólica cuando la atmósfera no contenía oxígeno libre. El aumento de oxígeno derivado de la fotosíntesis llevó a la ocurrencia de la fotorespiración después de millones de años.

Los picos de fotorespiración se producen cuando la temperatura supera los $28^\circ C$ y las plantas cierran sus estomas para conservar agua.

Plantas que no fotorepiran

Hay plantas que pueden evitar la fotorespiración, esta ventaja fue proporcionada por la evolución hacia la fotosíntesis C4.

Poco después que Calvin informó su estudio, otros biólogos empezaron a repetirlos sobre otras especies vegetales. La mayoría confirmaron los hallazgos de Calvin, pero en 1965 un estudio

realizado en caña de azúcar mostró, que al segundo de irradiarse con C14, el 80% de la radioactividad no se encontraba en el PGA, sino en un ácido del cuatro-carbonos, el ácido málico. La mayoría de este ácido sólo aparecía en las células del clorénquima del mesofilo de la hoja y extrañamente también faltaba la mayoría de las enzimas del ciclo de Calvin. Sólo después de aproximadamente 10 segundos aparecía el PGA marcado en células de la vaina del haz que está rodeando a los tejidos vasculares. Este tipo de anatomía- donde las venas están rodeadas por una vaina parenquimática de paredes gruesas que a su vez, esta rodeada por células clorénquimáticas es característica de pastos tropicales y es llamada anatomía o Estructura Kranz (halo o corona) (figura 11).

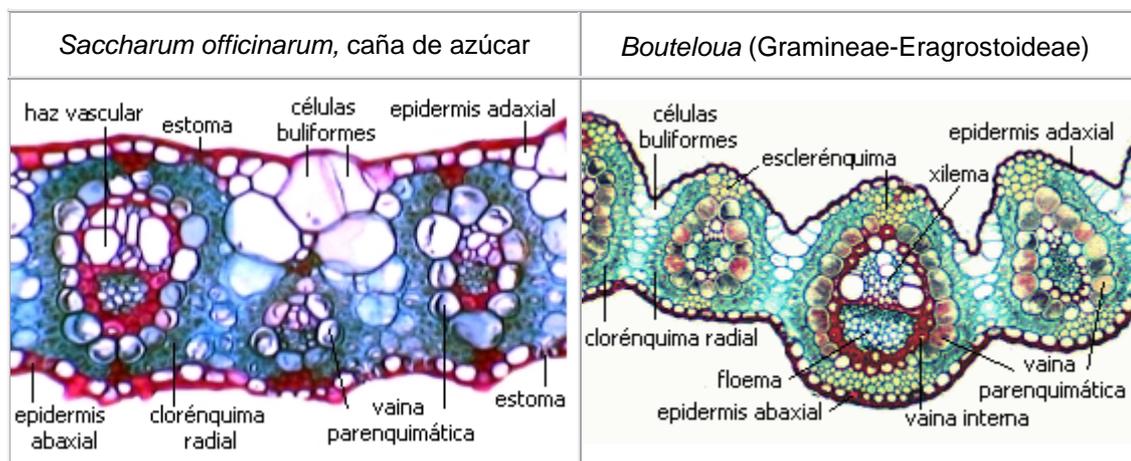


Fig. 11: Micrografía de hojas con estructura Kranz. Imagen tomada de la página <http://www.biologia.edu.ar/botanica/tema21/21-6modi-fotos.htm>

Los estudios de la estructura y función de estas hojas permitieron comprender que en estas especies el CO₂ es fijado vía el ciclo de Calvin, pero sólo después de ser fijado vía otras reacciones.

El CO₂ difunde en la hoja a través de los estoma y es fijado en células del mesofilo que carecen de rubisco.

El CO₂ es confinado en las células del mesofilo en un compuesto de tres-carbonos llamado ácido fosfoenolpirúvico (PEP), que luego de varias reacciones se convierte rápidamente al ácido málico (malato) o a ácido aspártico (aspartato) dependiendo de las especies. Cualquiera de estos ácidos se mueve a través de los plasmodesmos (con gasto de ATP) a la célula de la vaina que rodea a los tejidos vasculares. Allí, estos ácidos se rompen en CO₂ y un compuesto de tres-carbono. Así vemos que el ácido málico y aspártico funcionan como depósitos temporales de CO₂

que al romperse permiten que la concentración de CO_2 en el interior de las células de la vaina sea 20-120 veces mayor. Este bombeado de CO_2 desde el mesofilo a las células de la vaina elimina la fotorespiración que hace a las plantas C4 más eficientes que las planta C3 bajo condiciones calientes y secas.

El CO_2 liberado en las células de la vaina es fijado por el ciclo de Calvin, mientras que, el compuesto de tres carbonos regresa a la célula del mesofilo (de nuevo con gasto de ATP), donde se convierte en el PEP inicial, aceptor de CO_2 en la fotosíntesis C4.

La ventaja de la fotosíntesis C4 esta dada por la PEP carboxilasa, una enzima que ha diferencia de la Rubisco, recoge el CO_2 y no reacciona con el O_2 .

El bombeo de CO_2 desde las células del mesofilo a las células de la vaina permite que en las plantas C4 la Rubisco fije el CO_2 aislada de las altas concentraciones de O_2 . Por consiguiente, las especies C4 al no fotorespirar pueden fijar el CO_2 hasta que su concentración interior alcance el valor cero. Esto les permite continuar fijando CO_2 incluso en tiempos calientes y secos cuando los estomas empiezan a cerrarse.

Las plantas C4 también usan nitrógeno más eficazmente que las plantas C3, porque saturan su Rubisco (proteína rica en nitrógeno) con CO_2 , aumentando al máximo su eficiencia durante altas temperaturas y escasez hídrica. Sin embargo, si hay bastante agua, las plantas C3 como el maní y el girasol fijan carbono a proporciones comparables a las plantas C4.

El mecanismo de selección primario para la fotosíntesis C4 probablemente fue la disminución de la concentración de CO_2 . De hecho, las condiciones calientes y áridas han sido comunes a lo largo de la historia, pero sólo durante los últimos 50 a 60 millones de años las concentraciones de CO_2 han decaído lo que da una ventaja selectiva a Plantas C4 sobre las plantas C3.

Las Plantas caracterizadas como C4 son Angiospermas comunes en ecosistemas calidos y secos. Las familias son diversas, y no tienen antepasado común. Probablemente han evolucionado hacia la fotosíntesis C4 de manera independiente en distintos tiempos.

Plantas CAM (Metabolismo Acido de las Crasuláceas).

Algunos miembros de la familia de las Crasuláceae varían su pH durante las 24 hs, son ácidas por la noche y progresivamente más básicas durante el día. La importancia de estos cambios no se apreció hasta 1958, cuando se observó que estas plantas abren sus estomas por la noche y fijan CO_2 en ácido málico almacenándolo en la vacúola de las células fotosintéticas. La concentración de ácido málico puede ser tan alta que hace disminuir el pH a valores cercanos a 4. Luego en el

día los estomas se cierran para conservar el agua. El ácido producido la noche anterior es decarboxilado, y el CO_2 liberado es fijado vía Calvin en los cloroplastos.

Las plantas CAM abren sus estomas por la noche cuando las temperaturas caen y aumenta la humedad relativa. Esto habilita a las plantas CAM a usar más eficazmente el agua que las plantas C3. De hecho, aunque las plantas CAM crecen despacio, ellas necesitan mucho menos agua que las plantas C3 o C4.

Las especies CAM están más extendidas que las C4 y ocurre en más de veinte familias que incluyen Monocotiledóneas, Dicotiledóneas y plantas primitivas. La mayoría de las plantas CAM son suculentas (plantas carnosas que tienen una proporción superficie/volumen baja). Sin embargo no todas las especies suculentas son CAM; muchas plantas que crecen en suelos salinos son suculentas, pero ninguna es CAM. Algunas plantas CAM revierten a fotosíntesis C3 al final del día cuando los ácidos acumulados se han consumido y cuando hay una disponibilidad de agua adecuada.



BIBLIOGRAFIA

BIBLIOGRAFIA

Audesirk et al. 2004. *Biología. Ciencia y Naturaleza*. PEARSON EDUCACIÓN. México

Montaldi E. R. 1995. *Principios de Fisiología Vegetal*. Ediciones Sur. Argentina.

Moore R., Clark, W., Stern K. 1995. *Botany*. C. Brown Publishers. USA.

Raven P., Evert R., Eichhorn S. 1999. *Biology Of Plant*. Freeman and Company USA.

Strasburger E., Noll F., Schenck H., Schimper A.F.W. 1994. *Tratado de Botánica*. Ediciones Omega S.A. España.

Zeiger E. 1998. *Plant Physiology*, Second Edition. Sinauer Associates, Inc. USA.

Páginas de Internet sugeridas para consulta

- <http://ecociencia.fateback.com/articulos/fotosintesis.htm>
- <http://www.sagan-gea.org/hojared/hoja21.htm>
- <http://www.efn.uncor.edu/dep/biologia/intrbiol/fotosint.htm>
- <http://www.biologia.edu.ar/botanica/tema21/21-6modi-fotos.htm>