

LA FOTOSÍNTESIS

Importancia biológica de la fotosíntesis (reacción global de la fotosíntesis para la formación de una molécula de glucosa).

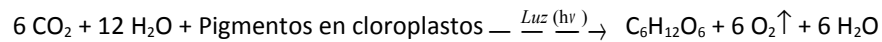
La fase luminosa: fotólisis, fotorreducción y fotofosforilación (cíclica y acíclica).

La fase oscura: la fijación del CO₂ (breve descriptiva del ciclo de Calvin).

Importancia biológica de la fotosíntesis (reacción global de la fotosíntesis para la formación de una molécula de glucosa).

La **fotosíntesis**, es un proceso de captación de energía luminosa y transformación en energía química que es utilizada en la conversión de materia inorgánica (CO₂ y H₂O) relativamente oxidada, en materia orgánica reducida que contiene parte de la energía capturada.

La ecuación general que resume el proceso se puede escribir:



Es un proceso que por sus resultados se puede considerar inverso a la respiración (sustancias orgánicas fuertemente reducidas, se transforman en sustancias inorgánicas oxidadas y se desprende energía, CO₂ y H₂O).

La importancia biológica del proceso estriba:

- Es fuente primaria de materia orgánica para el resto de los seres vivos.
- Es fuente de energía
- Se desprende oxígeno que es utilizado en la respiración aerobia (forma más eficaz de obtener energía).
- Se completa el ciclo de la materia.

El proceso precisa de los denominados pigmentos fotosintéticos localizados en los cloroplastos.

Nota: Recordar estructura del cloroplasto y la localización de estos en las membranas tilacoidales.

Son organismos fotosintéticos: los vegetales superiores, las algas, cianobacterias, bacterias purpúreas; y bacterias verdes del azufre.

La fotosíntesis es posible gracias a la existencia de unas moléculas especiales, denominadas **pigmentos fotosintéticos**, capaces de captar la energía luminosa. La capacidad de una molécula para absorber la luz depende del ordenamiento de los electrones alrededor de los núcleos atómicos en su estructura. Cuando uno de estos electrones absorbe la energía de un fotón (hν) el electrón se eleva a un nivel energético superior, se dice que la molécula que ha absorbido el fotón se encuentra en **estado excitado** que en general es inestable.

Los electrones elevados a orbitales de energía superior tienden a volver a sus orbitales normales de menor energía; la molécula excitada regresa a su estado basal, liberando la energía en forma de luz, calor o ser utilizada en realizar trabajo químico.

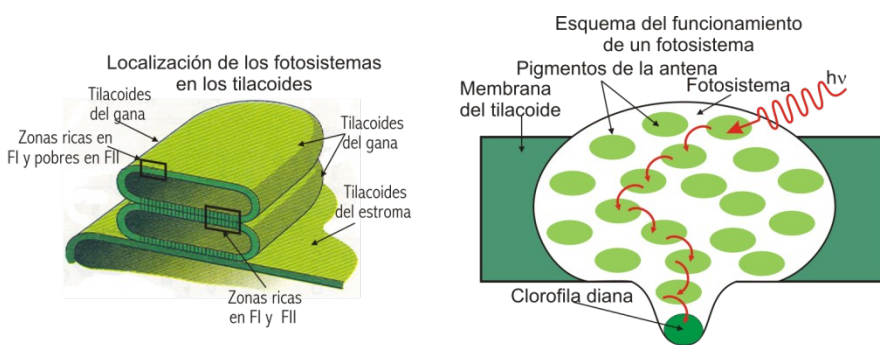
Los pigmentos fotosintéticos se localizan en las membranas de los tilacoides, asociados a proteínas y lípidos, en agrupamientos denominados fotosistemas. Los pigmentos más importantes de estos fotosistemas son las clorofilas (clorofilas a y b), además de éstos contienen pigmentos secundarios, los carotenoides como β-caroteno de color rojo, xantofilas de color amarillo, etc. Los pigmentos accesorios absorben luz de longitud de onda diferente a las clorofilas.

Todos los pigmentos de un fotosistema pueden absorber energía luminosa de diferentes longitudes de onda principalmente del espectro visible (entre 400 y 700 nm) aunque solamente unos pocos son capaces de transducir la

energía luminosa en energía química, éstos son los que constituyen el **centro de reacción** del fotosistema. Los restantes pigmentos asociados a lípidos y proteínas, constituyen las moléculas recolectoras de luz o **antenas**. Su función es absorber energía lumínica y transferirla por resonancia hasta el centro de reacción, formado por clorofilas especiales asociadas a proteínas.

ORGANIZACIÓN DE PIGMENTOS EN LAS MEMBRANAS DE LOS TILACOIDES			
PIGMENTOS (se agrupan en)	FOTOSISTEMAS (Agrupamientos de pigmentos y proteínas): F.S. I, F.S. II	Antena	300 moléculas de pigmentos, Clorofila a, b, carotenos, proteínas y lípidos
		Centro de reacción	<ul style="list-style-type: none"> ▪ Clorofila diana ▪ Aceptor primario ▪ Dador primario

En los organismos que realizan la **fotosíntesis oxigénica** (la *fotosíntesis oxigénica es propia de las plantas superiores, las algas y las cianobacterias, en las que el dador de electrones es el agua y, consecuentemente, se desprende oxígeno, la fotosíntesis anoxigénica o bacteriana es propia de las bacterias púrpúreas y verdes del azufre, en las que el dador de electrones no es agua, sino, generalmente, el sulfuro de hidrógeno, H₂S, por lo que no se desprende oxígeno*), los



pigmentos fotosintéticos se encuentran en los cloroplastos, concretamente en las membranas de los tilacoides (ver fig.1). Existen dos agrupaciones de pigmentos fotosintéticos con proteínas: **fotosistema I (FS I)** y **fotosistema II (FS II)**. Cada fotosistema está formado por una **antena** y por un **centro de reacción**. La **antena** presenta unas 300 moléculas de pigmentos fotosintéticos, principalmente clorofila a, clorofila b y carotenos, asociados a lípidos y proteínas.

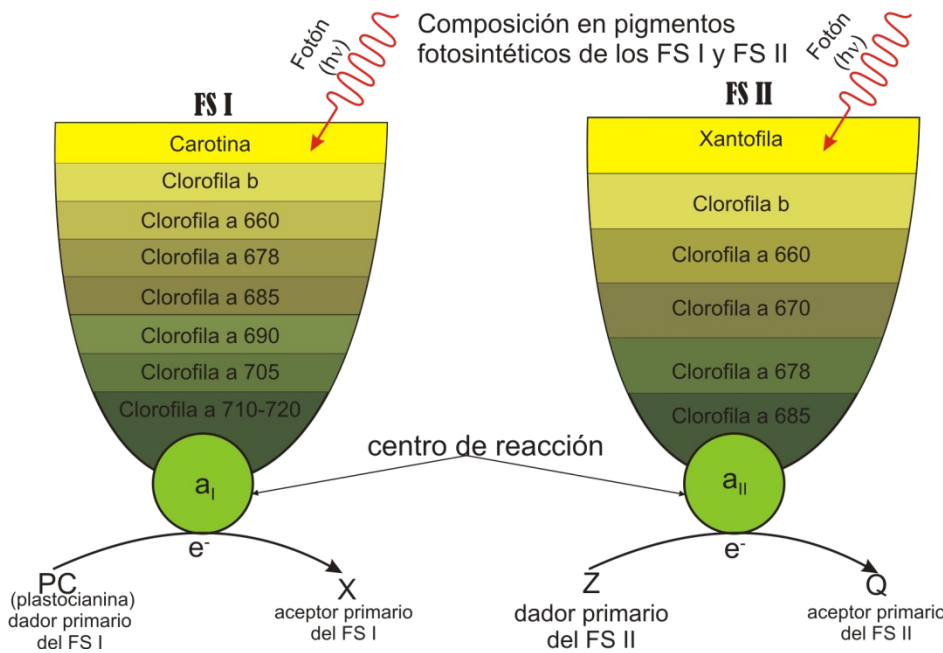


Fig. 1 Organización de los pigmentos en los fotosistemas

El **centro de reacción** está constituido por tres moléculas:

1. Una molécula de clorofila especial, denominada **clorofila diana**, a la que van a parar los electrones excitados en la antena, y que ella transfiere al denominado **aceptor primario**

de electrones (fig.1).

2. Una molécula denominada **aceptor primario de electrones**, que transfiere los electrones fuera del fotosistema.

3. Una molécula denominada **dador primario de electrones**, que cede electrones a la molécula diana.

Según la longitud de onda de la luz, se excita un pigmento fotosintético u otro. Los electrones se transfieren siempre hacia los pigmentos que absorben a mayor longitud de onda, hasta llegar a la molécula diana.

- a) El **fotosistema I** capta la luz cuya longitud de onda sea menor o igual a 700 nm. Su antena está compuesta, en las plantas superiores, por clorofila a (que absorbe a 683 nm), clorofila b (que absorbe a 660 nm) y por carotenos (que absorben a 440 nm). La molécula diana es la **clorofila a_I**, que absorbe a 700 nm. Antes de que se supiera que es una clorofila, esta molécula diana se denominaba molécula **P700**. El aceptor primario de electrones del FS I es una molécula no muy bien conocida, denominada **aceptor X**, y el dador primario es la **plastocianina (PC)** (fig.2, 3).
- b) El **fotosistema II** capta la luz cuya longitud de onda sea menor o igual a 680 nm. En las plantas superiores, su antena está compuesta por clorofila a, clorofila b (en mayor proporción que en el FSI) y por xantofilas. La molécula diana es la **clorofila a_{II}**, que absorbe a 680 nm, y era denominada anteriormente **P680**. El aceptor primario no se conoce bien. Se denomina **aceptor Q**, y probablemente es una plastoquinona. El dador primario se denomina **dador Z**, y tampoco es bien conocido.

La fotosíntesis comprende dos fases: una fase inicial, denominada **fase fotoquímica** o **fase luminosa**, en la cual tiene lugar la captación de la energía luminosa, y una fase posterior, denominada **fase oscura** o **biosintética**, en la cual se sintetiza materia orgánica. La fase luminosa o fotoquímica puede presentarse en dos modalidades: con **transporte acíclico de electrones** o con **transporte cíclico de electrones**. En la modalidad acíclica intervienen los dos fotosistemas y

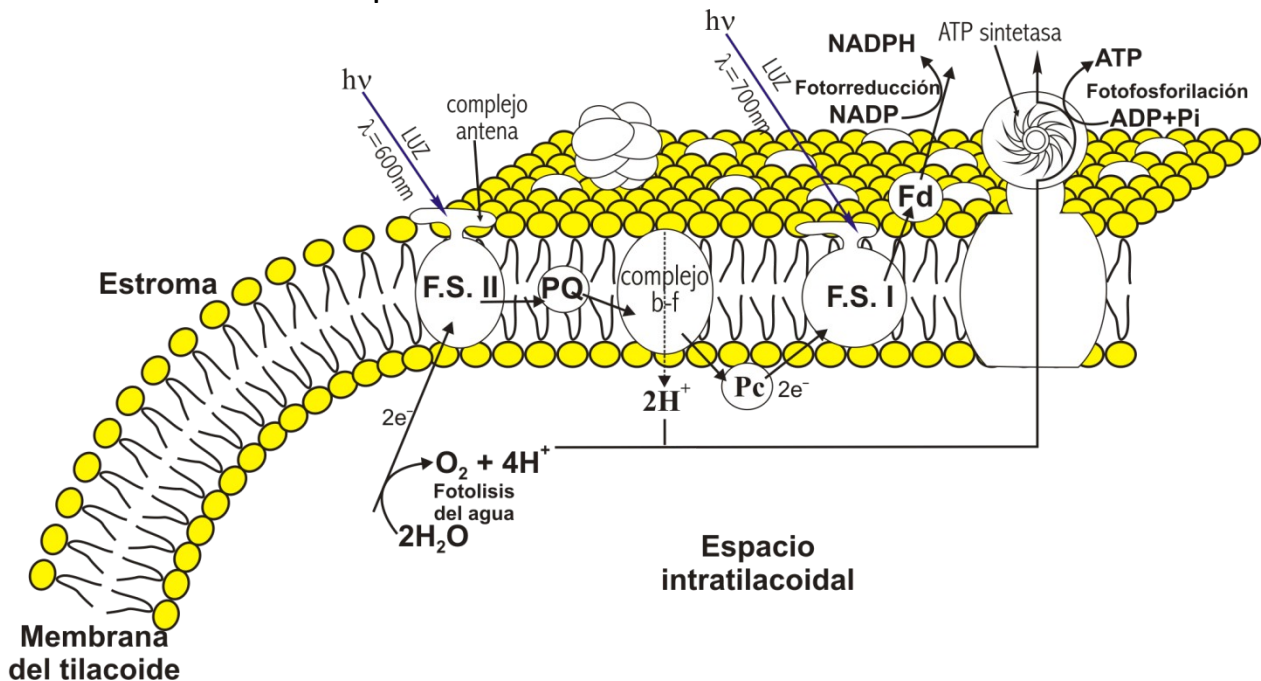
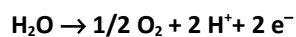


Fig. 2 Fase luminosa acíclica. Intervención de ambos fotosistemas en el transporte electrónico. en la cíclica, solamente el fotosistema I.

FASE LUMINOSA ACÍCLICA: Fotólisis, fotorreducción y fotofosforilación.

El proceso se inicia con la llegada de dos fotones al F.S. II. Entonces, la **clorofila a_{II}** pierde dos electrones, que son captados por el **aceptor Q** y luego pasan a la **plastoquinona**. Para reponer estos dos electrones de la clorofila a_{II}, se produce, gracias a la luz, la hidrólisis de una molécula de agua, lo que se denomina **fotólisis del agua**:



Este proceso se realiza en la cara interna de la membrana de los tilacoides. Los dos electrones son transferidos a la molécula diana por el **dador Z** y los protones H se acumulan en el interior del tilacoide. La **plastoquinona**, al recibir los dos electrones, se activa y capta dos protones del estroma. Luego, al transferir sus electrones al **citocromo f**, se introducen los dos protones en el tilacoide. Éstos, sumados a los protones procedentes de la fotólisis, crean una diferencia de potencial electroquímico a ambos lados de la membrana. El interior del tilacoide llega a estar a pH = 5 y el estroma, a pH = 8. Esta

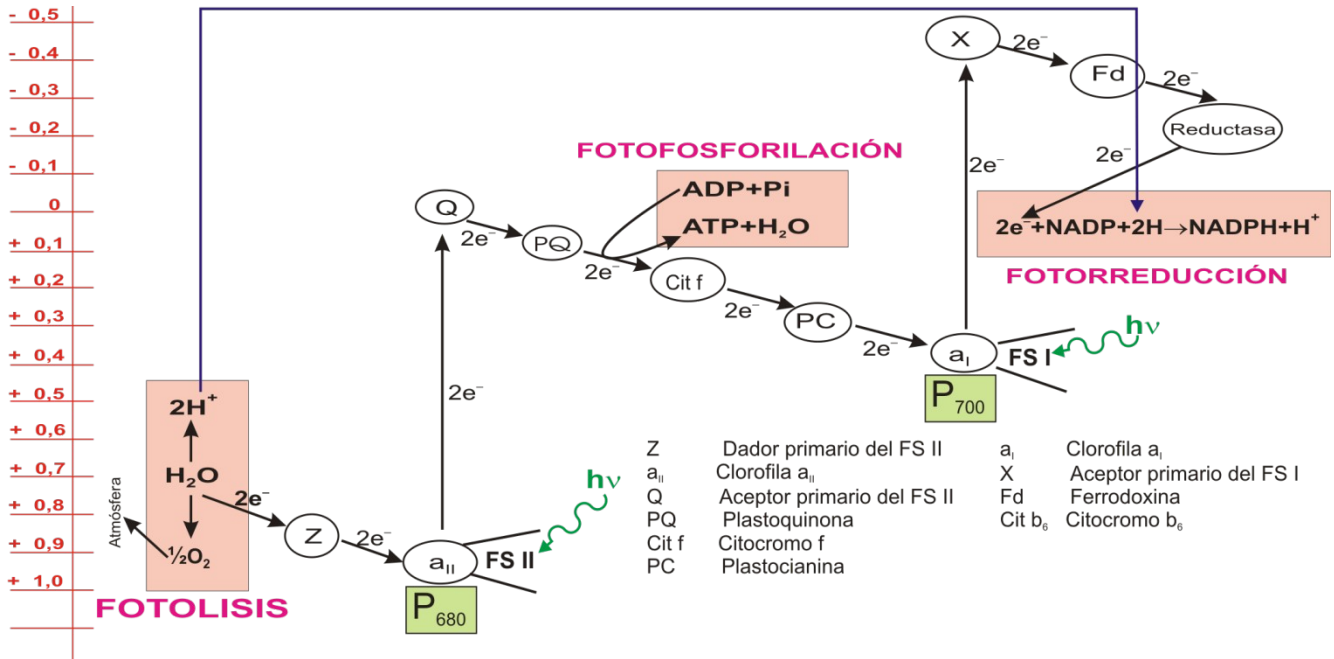


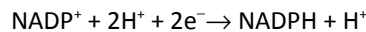
Fig. 3 Diagrama en "Z" en el que se refleja el transporte electrónico desde el agua hasta el NAD.

situación se resuelve, según la **hipótesis quimioosmótica de Mitchell**, con la salida de protones a través de las enzimas **ATP-sintetasas**, con la consiguiente síntesis de ATP que se acumula en el estroma. Es lo que se denomina

fotofosforilación del ADP: $ADP + Pi \rightarrow ATP + H_2O$ La hipótesis quimioosmótica también explica la síntesis de ATP en la cadena respiratoria en las mitocondrias, aunque en las mitocondrias los protones se acumulan en el espacio intermembranal.

Al incidir dos fotones en el F.S. I, la clorofila a_I pierde dos electrones que son captados por la **ferredoxina** a través del **aceptor X**. Los electrones perdidos por la clorofila a_I serán repuestos por la **plastocianina**, que los recibe del citocromo **f** antes mencionado

La ferredoxina pasa los dos electrones a la enzima **ferredoxina NADP-reductasa**, que se activa, capta dos protones del estroma y se los transfiere, junto a los dos electrones, al ion NADP⁺ (nicotinamín-adenín-dinucleótido-fosfato), que se encuentra en el estroma y que se reduce a NADPH: es lo que se denomina **fotorreducción del NADP⁺**:



Para que se realicen la fotólisis del agua, la fotofosforilación del ADP y la fotorreducción del NADP, es necesario que dos electrones recorran todo el sistema, y cada uno precisa el impacto de un fotón en el fotosistema I y un fotón en el fotosistema II; por lo tanto, son precisos cuatro fotones (fig.3).

FASE LUMINOSA CÍCLICA.

En la **fase luminosa** o **fotoquímica cíclica** interviene únicamente el F.S. I, creándose un flujo o ciclo de electrones que en cada vuelta dan lugar a nuevas fosforilaciones. Como no interviene el F.S. II, no hay fotólisis del agua y, consecuentemente, no se desprende oxígeno. Tampoco hay reducción del NADP, y sólo se obtiene ATP. La finalidad de

esta fase cíclica es subsanar el déficit de ATP. En la fase acíclica se obtiene únicamente un ATP, cuando para las fases posteriores serán necesarios 3 ATP por cada 2 NADPH.

Cuando se ilumina con luz de longitud de onda superior a 680 nm, lo que se denomina «rojo lejano», sucede sólo el proceso cíclico. Al incidir los fotones sobre el fotosistema I, todo sucede igual que en el proceso cíclico, hasta que los electrones llegan a la ferredoxina, la cual los pasa al **citocromo b_6** y éste a la plastoquinona (fig. 4). La plastoquinona cede los dos electrones al citocromo f , con entrada de protones que posteriormente, al salir a través de las ATP-sintetasas, provocarán la síntesis de ATP. Del citocromo f , los electrones pasan a la clorofila a_1 y nuevamente al aceptor X.

FASE OSCURA O BIOSINTÉTICA. La fijación del CO_2 (breve descriptiva del ciclo de Calvin.)

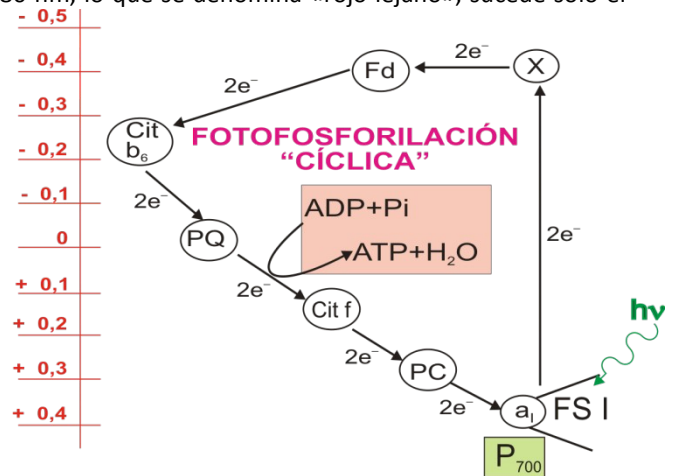


Fig. 4 Diagrama del transporte electrónico en la fosforilación cíclica

En la **fase biosintética** se utiliza la energía (ATP) y el NADPH obtenidos en la fase fotoquímica, para sintetizar materia orgánica a partir de sustancias inorgánicas. Como fuente de

carbono se utiliza el dióxido de carbono; como fuente de nitrógeno se utilizan los nitratos y nitritos; y como fuente de azufre se utilizan los sulfatos.

Síntesis de compuestos de carbono. El dióxido de carbono atmosférico se une, gracias a la enzima **ribulosa-difosfato carboxilasa oxidasa**, también denominada **RUBISCO**, a la pentosa **ribulosa-1,5-difosfato** y da lugar a un compuesto inestable que se disocia en dos moléculas de ácido **3-fosfoglicérico**. Se trata de moléculas con tres

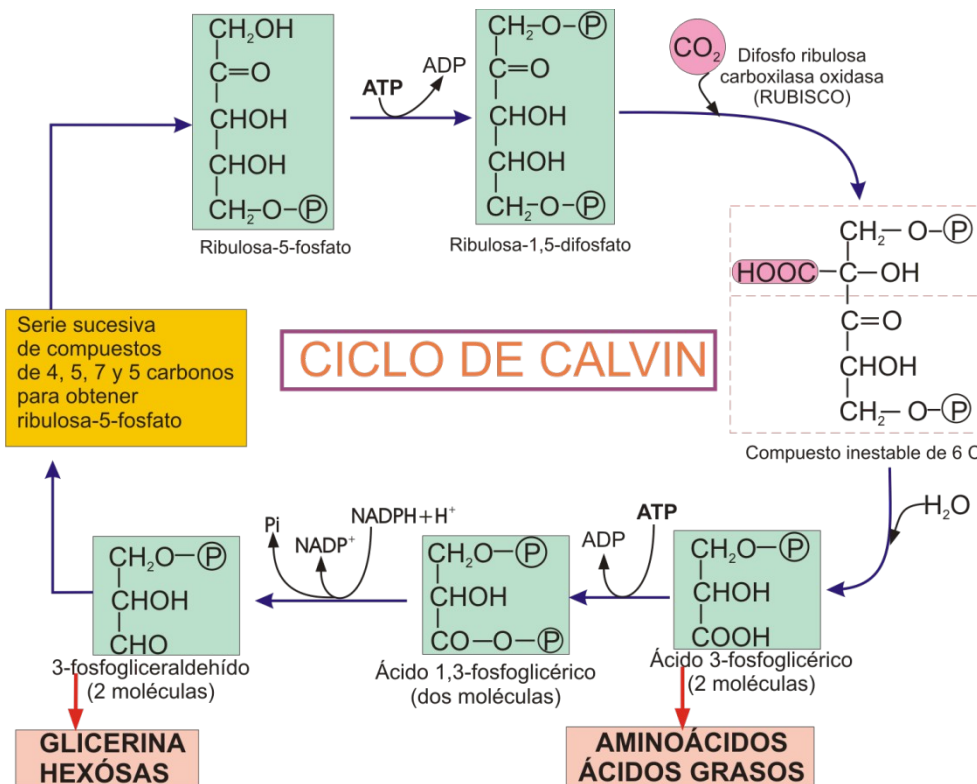


Fig. 5 Gráfico resumen del ciclo de Calvin

siguen estas vías se suelen denominar plantas C3.

A partir del ácido 3-fosfoglicérico se puede iniciar la síntesis de aminoácidos y de ácidos grasos, o puede transformarse en **3-fosfogliceraldehído**, del que se pueden obtener glicerina y hexosas y que además sirve para regenerar la ribulosa-1,5-difosfato. Para ello se sigue un largo y complicado proceso. Toda esta vía fue descubierta por Melvin **Calvin**, por lo que recibe el nombre de **ciclo de Calvin** (fig. 5).

Factores que influyen en la fotosíntesis

Se ha podido comprobar experimentalmente que en el rendimiento de la fotosíntesis influyen los siguientes factores:

a) **Concentración de CO₂.** Si la intensidad luminosa es elevada y constante, el proceso fotosintético aumenta en relación directa con la concentración de CO₂ en el

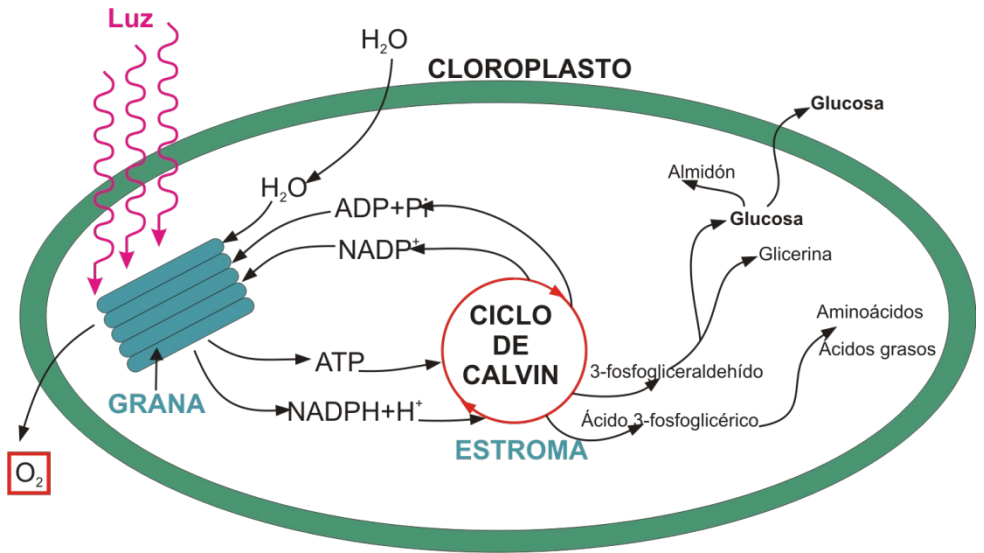


Fig. 6 Esquema simplificado de un cloroplasto en el que se establece la relación entre la fase luminosa y la fase oscura.

aire, hasta llegar a un cierto límite, en el cual se estabiliza.

- b) **Concentración de O₂.** Cuanto mayor es la concentración de oxígeno en el aire, menor es el rendimiento fotosintético, debido a los procesos de fotorrespiración.
- c) **Escasez de agua.** La escasez de agua en el suelo y de vapor de agua en el aire disminuye el rendimiento fotosintético. Así, ante la falta de agua se cierran los estomas para evitar la desecación, y la entrada de CO₂ es menor.
- d) **Temperatura.** Cada especie está adaptada a vivir dentro de un intervalo de temperaturas. Dentro de ese intervalo, a mayor temperatura, mayor eficacia de las enzimas y, por tanto, mayor rendimiento fotosintético. Si se sobrepasan los límites de temperatura, se producen alteraciones enzimáticas y el rendimiento disminuye. Si se llega a producir la desnaturalización de las proteínas, sobreviene la muerte de la planta.
- e) **Tiempo de iluminación.** Hay especies en las que, a más horas de luz, mayor rendimiento fotosintético. Otras, en cambio, precisan de períodos nocturnos.
- f) **Intensidad luminosa.** Cada especie está adaptada a vivir dentro de un intervalo de intensidad de luz. Hay especies de penumbra y especies fotófilas. Dentro de cada intervalo, a mayor iluminación, mayor rendimiento, hasta superar ciertos límites, en los que se produce la fotooxidación irreversible de los pigmentos fotosintéticos.
- g) **Color de la luz.** La clorofila *a* y la clorofila *b* absorben energía lumínica en la región azul y roja del espectro; los carotenos y xantofilas, en la azul; las ficocianinas, en la naranja; y las ficoeritrinas, en la verde. Todos estos pigmentos pasan la energía a las moléculas diana. La luz monocromática menos aprovechable en los organismos que carecen de ficocianinas y ficoeritrinas es la luz verde. En las cianofíceas, que sí las poseen, la luz roja estimula la síntesis de ficocianina, y la luz verde, la de ficoeritrina.