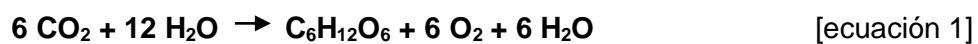


## FOTOSÍNTESIS

La vida sobre la Tierra depende de la luz, la cual llega a la superficie terrestre en la forma de energía lumínica. Ésta es capturada por los organismos fotosintéticos quienes la usan para formar carbohidratos a partir del dióxido de carbono y del agua, con la liberación de oxígeno, en una serie compleja de reacciones (ecuación 1). En la fotosíntesis, la energía lumínica se convierte en energía química y el carbono se fija en compuestos orgánicos. La ecuación generalizada para este proceso es:



En las plantas terrestres el agua necesaria para la fotosíntesis proviene principalmente del suelo y debe viajar desde las raíces hacia las hojas. El dióxido de carbono proviene de la atmósfera y es captado por las plantas a través de pequeñas aperturas de las hojas denominadas estomas. A través de estas aperturas también se libera agua, en la forma de vapor, y oxígeno. Las plantas pueden producir energía química, almacenada en los azúcares sintetizados, gracias a la presencia de diferentes pigmentos (clorofila principalmente) que se encuentran en los cloroplastos, los cuales capturan la energía lumínica (Figura 1).

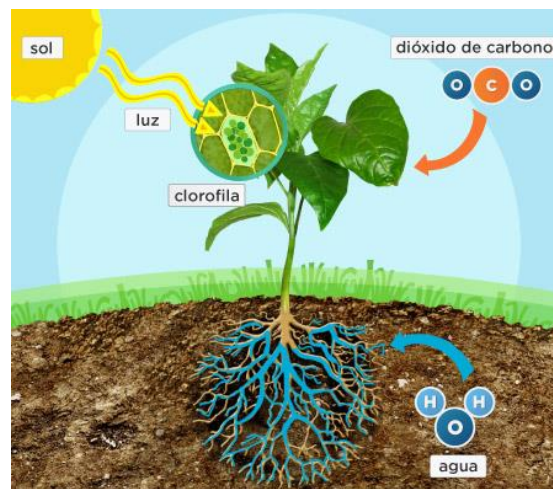


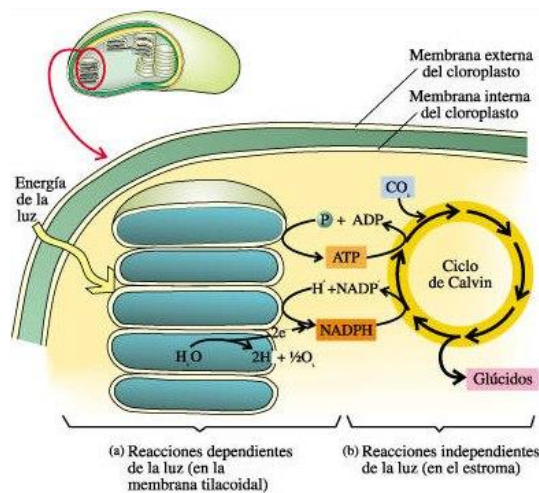
Figura 1. El proceso de fotosíntesis en las plantas terrestres.

## La fotosíntesis involucra dos vías

La fotosíntesis no consiste en una única reacción, sino que tiene lugar a través de diferentes reacciones divididas en dos fases (Figura 2).

1. **Reacciones de la fase luminosa:** denominada de esta forma porque son **impulsadas por la energía** de la luz. Esta vía metabólica convierte la energía luminosa en energía química en la forma de **ATP** y un transportador de electrones reducido: **NADPH + H<sup>+</sup>**. En esta fase se consume H<sub>2</sub>O y se libera O<sub>2</sub>.
2. **Reacciones independientes de la luz:** estas reacciones ocurren en presencia de luz pero no la utilizan directamente, sino que **utilizan el ATP** y el **NADPH + H<sup>+</sup>** de la fase luminosa y **CO<sub>2</sub>** para **producir monosacáridos** (azúcares). La vía por la que se reduce el CO<sub>2</sub> es el **Ciclo de Calvin**, aunque no es la única.

Como se mencionó oportunamente, las reacciones independientes de la luz suelen llamarse reacciones oscuras, dado que no requieren en forma directa la energía solar. Sin embargo, tanto las reacciones dependientes como las independientes de la luz cesan en la oscuridad porque la síntesis de ATP y la reducción de NADP<sup>+</sup> requieren luz.



**Figura 2.** Reacciones de la fotosíntesis en el cloroplasto de las células vegetales.

### 1. Reacciones de la fase luminosa

Antes de analizar las reacciones en particular es necesario comprender conceptos básicos de la luz, del proceso de absorción de la luz y los pigmentos.

La luz es una forma de radiación electromagnética. Se presenta en pequeños "paquetes" separados denominados **fotones** y se comporta como si se propagara en ondas. La cantidad de energía contenida en un único fotón resulta inversamente proporcional a su

longitud de onda: a menor longitud de onda, mayor es la energía de los fotones. Para ser activo en un proceso biológico, un fotón debe ser absorbido por una molécula receptora y debe tener suficiente energía para realizar el trabajo químico requerido.

Cuando un fotón encuentra una molécula, pueden suceder tres cosas:

- El fotón puede **rebotar** en la molécula (se dice que el fotón es dispersado o reflejado).
- El fotón puede **atravesar** la molécula (se dice que es transmitido).
- El fotón puede ser **absorbido** por la molécula.

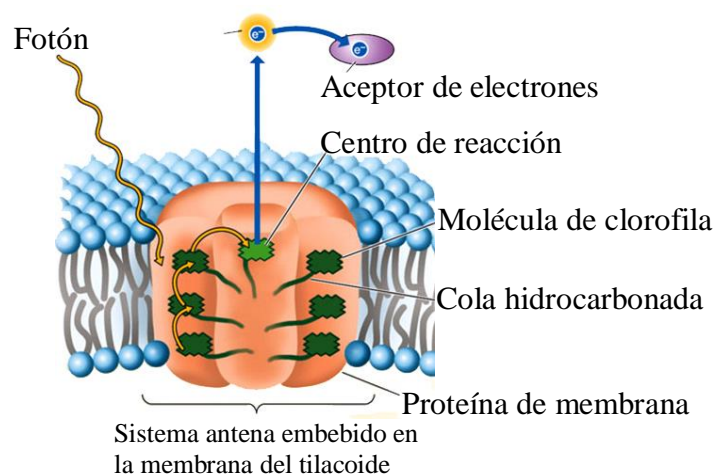
Ninguno de los dos primeros resultados provoca una modificación en la molécula. En cambio, en el caso de la absorción, el fotón desaparece debido a que la molécula adquiere su energía. Así, la molécula se eleva de un estado fundamental (de baja energía) a un estado excitado (de alta energía). El incremento de energía tiene lugar en uno de los electrones dentro de la molécula, el cual pasa hacia un orbital más alejado del núcleo. En consecuencia, el electrón es ahora retenido con menos fuerza por la molécula, lo cual la hace químicamente más activa. Las plantas presentan en sus tejidos este tipo de moléculas las cuales son necesarias para absorber la energía lumínica. Estas moléculas son denominadas en forma conjunta **pigmentos**.

Un **pigmento** es cualquier sustancia que absorbe luz. Algunos pigmentos absorben luz de todas las longitudes de onda y, por lo tanto, parecen negros. Otros solamente absorben ciertas longitudes de onda, transmitiendo o reflejando las longitudes de onda que no absorben. Los pigmentos que intervienen en la fotosíntesis de las plantas, protistas y bacterias incluyen las **clorofilas**, los **carotenoides** y las **ficobilinas**, cada uno de ellos absorbe diferentes longitudes de onda.

Con respecto a las clorofilas, hay varios tipos diferentes que varían ligeramente en su estructura molecular. En las plantas, la clorofila "a" es el pigmento involucrado directamente en la transformación de la energía lumínica en energía química. La mayoría de las células fotosintéticas también contienen un segundo tipo de clorofila, en las plantas es la clorofila "b". La estructura de la molécula de clorofila tiene dos partes: un anillo de porfirina que contiene magnesio y una cadena hidrocarbonada hidrófoba. La cadena hidrocarbonada permite el anclaje de la molécula a las proteínas integrales localizadas en las membranas de los tilacoides del cloroplasto. Por su parte, el anillo es el encargado de absorber la luz. Las clorofilas absorben longitudes de onda del azul y del rojo, que se hallan próximas a ambos extremos del espectro visible. Por lo tanto, si sólo la clorofila resultara activa en la fotosíntesis, gran parte del espectro visible resultaría inútil. Sin embargo, todos los organismos fotosintéticos cuentan con pigmentos accesorios que absorben fotones con valores intermedios de energía entre las longitudes de onda rojo y azul y, a continuación,

transfieren una porción de esa energía a las clorofilas. Entre éstos pigmentos están los carotenoides, como el beta-caroteno, que absorbe fotones en las longitudes de onda del azul y azul-verdoso y es de color amarillo intenso. En las hojas verdes su color está enmascarado por las clorofilas, que son más abundantes. Sin embargo, en algunos tejidos, como los del tomate maduro, predominan los colores reflejados por los carotenoides. Lo mismo ocurre en las células foliares cuando dejan de sintetizar clorofila en el otoño. Las ficobilinas, que se encuentran en las algas rojas y en las cianobacterias, absorben varias longitudes de onda en el amarillo, el verde amarillento y el naranja.

Los pigmentos en los organismos fotosintéticos se hallan dispuestos en **sistemas antena** que absorben energía (Figura 3). En estos sistemas, los pigmentos están empaquetados entre sí y unidos a las proteínas de las membranas de los tilacoides de manera que la energía de excitación de un fotón puede trasladarse desde una molécula de pigmento hacia otra. La energía de excitación se traslada desde los pigmentos que absorben longitudes de onda más cortas (de mayor energía) hacia aquellos que absorben longitudes de onda más largas (de menor energía). Así, la excitación culmina en una molécula de pigmento de sistema antena que absorbe las longitudes de onda más largas: ésta molécula constituye el **centro de reacción** del sistema antena (Figura 3).



**Figura 3.** Sistema antena en la membrana del tilacoide del cloroplasto.

El centro de reacción es el que convierte la energía de la luz absorbida en energía química. Es allí donde una molécula de pigmento absorbe suficiente energía de tal modo que cede su electrón excitado (químicamente se oxida) y adquiere carga positiva. En las plantas, la molécula de pigmento en el centro de reacción es siempre la molécula de clorofila a.

La clorofila desempeña dos papeles vitales en la fotosíntesis:

- absorbe la energía de la luz y la transforma en energía química.

- transfiere electrones hacia otras moléculas.

La fotosíntesis libera energía química al utilizar la molécula excitada de clorofila en el centro de reacción como un agente reductor (dador de electrones) para reducir un aceptor estable de electrones. El estado fundamental de la clorofila (simbolizado como Cl) no tiene capacidad reductora, mientras que la clorofila excitada (simbolizado como Cl\*) es un buen agente reductor, ya que al recibir el fotón uno de los electrones se agita en un orbital alejado del núcleo. Este electrón al estar unido con poca fuerza el átomo, puede ser transferido en una reacción de oxido-reducción a un agente oxidante (aceptor de electrones). Así se desencadena un transporte de electrones que puede ser:

- **transporte no cíclico de electrones:** produce ATP y NADPH + H<sup>+</sup> (coenzima reducida estable rica en energía, su forma oxidada es NADP<sup>+</sup>).
- **transporte cíclico de electrones:** produce únicamente ATP.

### 1.1. El transporte no cíclico de electrones, el modelo Z

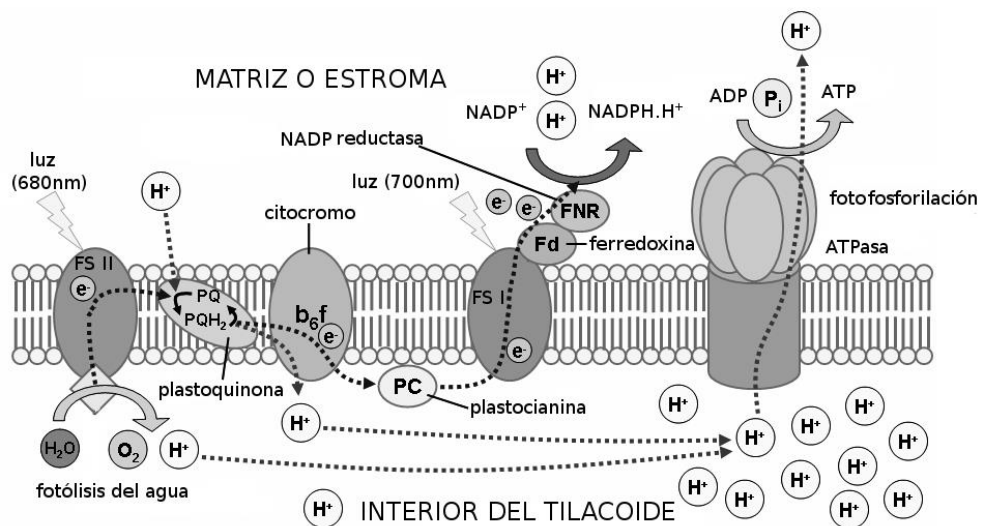
En este tipo de transporte de electrones se produce energía química (ATP), NADPH + H<sup>+</sup> y O<sub>2</sub>.

Para todo ello intervienen dos fotosistemas (complejos multiproteicos con sus correspondientes sistemas antena): el I y el II. El fotosistema I tiene como centro de reacción a la molécula de clorofila a llamada *P700* y es donde la energía luminosa reduce NADP<sup>+</sup> en NADPH + H<sup>+</sup>. El fotosistema II tiene como centro de reacción a otra molécula de clorofila a llamada *P680* y es donde la energía luminosa oxida moléculas de agua y produce: electrones, H<sup>+</sup> y O<sub>2</sub> libre que difunde hacia el exterior y permitirá la producción de ATP. Para mantener el transporte no cíclico de electrones en funcionamiento, ambos fotosistemas deben absorber luz en forma constante.

En el transporte no cíclico de electrones el fotosistema II aparece antes que el fotosistema I. Ayudándose con la Figura 4 trate de seguir el camino de los electrones durante su transporte y vea como ocurren cada uno de los puntos siguientes.

- a) En el fotosistema II el sistema antena absorbe fotones y excita su centro de reacción, la *P680*, cediendo sus electrones.
- b) En este momento la clorofila presenta un “hoyo de electrones” el cual es ocupado por electrones provenientes de la oxidación del agua (que proviene de la absorción desde el suelo), reduciendo nuevamente a la *P680*, dejándola preparada para la absorción de un nuevo fotón. La oxidación del agua produce 4 electrones, 4 H<sup>+</sup> y una molécula de O<sub>2</sub>.

- c) Los electrones cedidos en el punto a) se transfieren al aceptor primario de electrones (Plastoquinona: el primer transportador en la cadena transportadora de electrones) y de este al complejo b-f. En este pasaje de electrones se produce el pasaje de  $H^+$  hacia el interior del tilacoide, en contra del gradiente de concentración (se acumulan  $H^+$  provenientes de este pasaje y de la hidrólisis del  $H_2O$  del punto b).
- d) Los electrones llegan al fotosistema I
- e) En el fotosistema I ocurre la excitación de los pigmentos en el sistema antena hasta llegar a la clorofila a P700 la cual cede un electrón. Estos electrones son reemplazados por los electrones que llegan del punto anterior (Fotosistema II).
- f) Los electrones del fotosistema I son transferidos a la ferredoxina, y de esta pasan a la NADP reductasa donde parte de su energía es utilizada para reducir  $NADP$  a  $NADPH + H^+$ .
- g) El último paso involucra el transporte pasivo de  $H^+$  desde el lugar más concentrado (espacio tilacoide) al lugar de menor concentración (estroma del tilacoide) a través de una proteína integral de la membrana, la ATP sintasa. El pasaje de los protones por esta proteína impulsa la síntesis de ATP a partir de  $ADP + P_i$ , proceso denominado **fotofoforilación**.



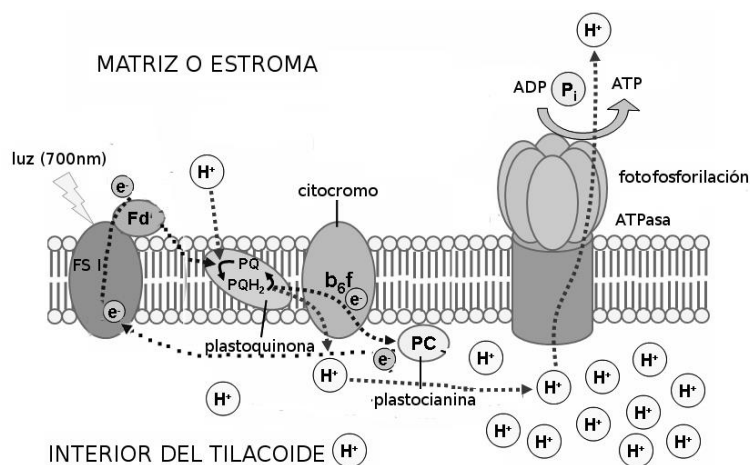
**Figura 4.** Transporte **no cíclico** de electrones durante la fase luminosa de la fotosíntesis.

### 1.2. El transporte cíclico de electrones

En este proceso solo se produce ATP debido a dos factores. Por un lado la fase oscura requiere más ATP que  $NADPH + H^+$  y por el otro lado en el cloroplasto la concentración de  $NADPH + H^+$  es mayor a la de  $NADP^+$ .

Este transporte se denomina cíclico debido a que un electrón trasladado de una molécula de clorofila excitada al comienzo se recicla a la misma molécula de clorofila al final de la cadena de reacciones. En este tipo de transporte solo interviene el fotosistema I.

Como se observa en la Figura 5, la clorofila del centro de reacción, *P700* del fotosistema I absorbe un fotón y se excita, perdiendo electrones que los tomará la ferredoxina. Ésta se reduce y transporta los electrones a través de la cadena transportadora de electrones, generando un gradiente de  $H^+$  que impulsa la producción de ATP por fotofosforilación. Los electrones vuelven al centro de reacción del fotosistema I reduciéndolo para poder comenzar el ciclo nuevamente. En este sistema los electrones siempre son reciclados, por eso se denomina transporte cíclico de electrones.



**Figura 5.** Transporte **cíclico** de electrones durante la fase luminosa de la fotosíntesis.

## 2. Reacciones independientes de la luz: fijación de carbono

Como se vio anteriormente, las reacciones lumínicas de la fotosíntesis generan ATP y  $NADPH + H^+$  en el estroma del cloroplasto. Sin embargo, la membrana interna del cloroplasto es impermeable a estos dos compuestos, por lo tanto no pueden ser exportados directamente al citosol. El poder reductor y la energía ( $NADPH$  y  $ATP$ ) necesarios para el resto de la célula, se utilizan dentro del estroma del cloroplasto para producir azúcares que pueden exportarse al citosol. Esta producción de azúcares, que sucede durante la etapa independiente de la luz se denomina **Ciclo de Calvin** (Figura 2).

El objetivo del ciclo es la fijación fotosintética del carbono, en la que un átomo de carbono inorgánico (como  $CO_2$ ) se transforma en un átomo de carbono orgánico. En cada "vuelta" completa del ciclo, ingresa en él una molécula de  $CO_2$ .

Para la formación de un monosacárido de 6 carbonos (hexosa) se requieren 6 ciclos que se dividen en (Figura 6):

- a. **Fijación del Carbono:** se combinan 6 moléculas de  $\text{CO}_2$  atmosférico con 6 moléculas de un derivado de un azúcar de **5 carbonos:** la ribulosa 1,5 bifosfato (RuBP), más agua y producen 12 moléculas de 3- fosfoglicerato, un compuesto de **tres carbonos.** Esta reacción es catalizada por una enzima de gran tamaño: la **Ribulosa 1,5 bifosfato carboxilasa** o **Rubisco.** Como esta enzima actúa a una velocidad extremadamente lenta en comparación con otras enzimas, la planta necesita muchas moléculas de Rubisco, por ello, a menudo representa más del 50% del total de proteínas del cloroplasto, y se considera que es la proteína más abundante de la Tierra.
- b. **Reducción:** Las 12 moléculas de 3-fosfoglicerato se reducen a 12 moléculas de **gliceraldehído fosfato** (molécula de 3 carbonos). Durante este proceso se utiliza el poder reductor del **NADPH** y se requiere de energía en la forma de **ATP** que provienen de la fase lumínica previa. Se generan NADP y  $\text{ADP} + \text{P}_i$ .
- c. **Regeneración de ribulosa:** De estas 12 moléculas, 2 moléculas de gliceraldehído fosfato representan la ganancia neta del ciclo de Calvin, formando hexosas u otros monosacáridos. Estas moléculas son el punto de partida de numerosas reacciones que pueden implicar, por ejemplo, la síntesis de glúcidos, aminoácidos y ácidos grasos. Las otras 10 moléculas de gliceraldehído fosfato se combinan y se regeneran para formar 6 moléculas RuBP(5C) para reiniciar al ciclo (paso 1). Para que esto ocurra se requiere nuevamente de energía bajo la forma de ATP, el cual proviene de la fase lumínica. Se generan  $\text{ADP} + \text{P}_i$ .

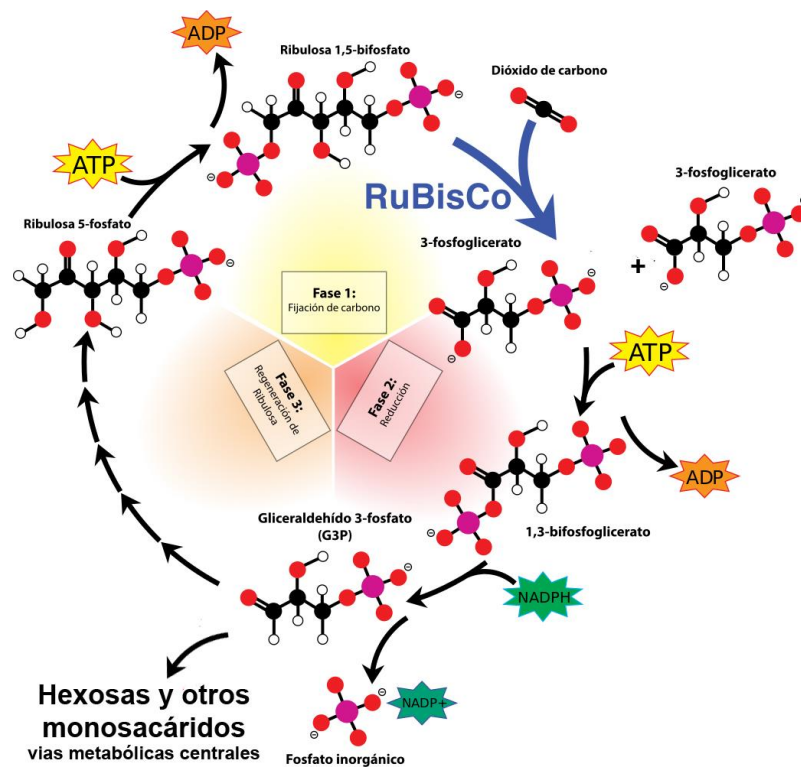


Figura 6. Ciclo de Calvin - Benson de fijación del  $\text{CO}_2$ .



Como pudo observarse durante la fase independiente de la luz se requiere más ATP que NADPH, por ello durante la fase lumínica hay más generación de energía, ATP (que proviene del transporte cíclico y no cíclico) que poder reductor, NADPH (que proviene solo del transporte no cíclico).

### **3. Los productos de la fotosíntesis**

El gliceraldehído fosfato, el azúcar de tres carbonos producido por el ciclo de Calvin, puede parecer acaso una recompensa insignificante frente a toda la actividad enzimática de la célula y por nuestro propio esfuerzo intelectual por entenderlo. Sin embargo, esta molécula y las que derivan de ella suministran la fuente energética para virtualmente todos los sistemas vivos y el esqueleto de carbono básico a partir del cual puede sintetizarse la gran diversidad de moléculas orgánicas. El carbono se ha fijado, o sea, fue transferido del mundo inorgánico al orgánico. Las moléculas de gliceraldehído fosfato pueden fluir en una variedad de vías metabólicas distintas, dependiendo de las actividades y requerimientos de la célula.

Durante los períodos de excesiva actividad fotosintética, el gliceraldehído fosfato es retenido en el cloroplasto, donde se convierte sobre todo en almidón en el estroma, éste es un polisacárido de reserva y se almacena en forma de granos voluminosos en el estroma del cloroplasto. Durante la noche, el almidón se degrada a azúcares más simples que ayudan a satisfacer las necesidades metabólicas de la planta.

Pero los cloroplastos no son solo un depósito de reserva. Gran parte del gliceraldehído fosfato se moviliza al citosol donde puede ingresar a la vía glucolítica donde se convierte en piruvato, que ingresa al Ciclo de Krebs y luego conduce a la formación de ATP mediante la fosforilación oxidativa (respiración celular).

El gliceraldehído fosfato exportado desde los cloroplastos también se transforma en otros metabolitos, como el disacárido sacarosa. La sacarosa es la forma principal en la que el azúcar se transporta entre las células de las plantas: así como la glucosa es vehiculizada en la sangre de los animales, la sacarosa es exportada desde las hojas a través de los tejidos de conducción al resto de la planta proporcionando hidratos de carbono para realizar sus actividades metabólicas.