

La fotosíntesis

Sin fotosíntesis no habría oxígeno en la Tierra. Único mecanismo fisiológico capaz de asegurar la renovación de este gas, la fotosíntesis es omnipresente en nuestro planeta. La presentan los árboles y las plantas verdes, las algas ... y las cianobacterias que pululan en el océano.

Laure Schachli

es periodista científica.

Con la colaboración de Francis-André Wollman, director del laboratorio de fisiología membrana y molecular del cloroplasto (CNRS UPR 1261, París). Francis-André.Wollman@ibpc.fr

Pierre Joliot,

miembro de la Academia de ciencias y profesor del Collège de France. Pierre.Joliot@ibpc.fr

Bernard Saugier,

profesor de ecología vegetal de la Universidad Paris Sud (CNRS UMR 8079) y miembro de la Academia de agricultura de Francia. Bernard.Saugier@ese.u-psud.fr

La fotosíntesis ¿es una peculiaridad de los vegetales?

No. Además de las plantas terrestres y las algas, muchas bacterias practican la fotosíntesis. Por ejemplo, las cianobacterias, antaño llamadas «algas azules». La más común, *Prochlorococcus*, no fue descubierta hasta 1988. Se trata probablemente del organismo fotosintético más abundante del planeta —su densidad alcanza los 100 millones de células por litro de agua de mar. Las bacterias realizan el mismo tipo de fotosíntesis que los vegetales: consumen agua y dióxido de carbono y emiten oxígeno.

Al igual que las plantas y las algas, son autótrofas, es decir, capaces de sintetizar su propia materia orgánica. En otras bacterias fotosintéticas, la situación es más ambigua. La luz les da un espaldarazo energético pero no liberan oxígeno ni necesariamente fijan el CO₂. Su estudio ha llevado a redefinir la fotosíntesis como una conversión de energía solar en energía química, dejando en segundo plano criterios tales como la emisión de oxígeno o incluso la asimilación de CO₂.

En total, se estima que más de 400.000 organismos practican la fotosíntesis y alimentan en materia orgánica al resto del mundo vivo: animales, hongos ... y también ciertos vegetales parásitos carentes de capacidades fotosintéticas.

¿Dónde tiene lugar la fotosíntesis?

Para las plantas y las algas, en minúsculas estructuras en forma de lenteja, los cloroplastos, de unas pocas micras de diámetro y repletas de clorofila. Las hojas, que funcionan como sensores solares, pueden contener más de 100 000 por milímetro cuadrado. Son los cloroplastos quienes alimentan la planta en glúcidos. Al microscopio, aparecen delimitados por una doble envoltura. En el interior, hay una red compleja de membranas que forman unas bolsas planas generalmente amontonadas, los tilacoides*. En estas membranas se encuentran la clorofila y los demás pigmentos, estrechamente asociados a proteínas (fig. 1).

Se cree que los cloroplastos descienden de bacterias parecidas a las actuales cianobacterias. Hace



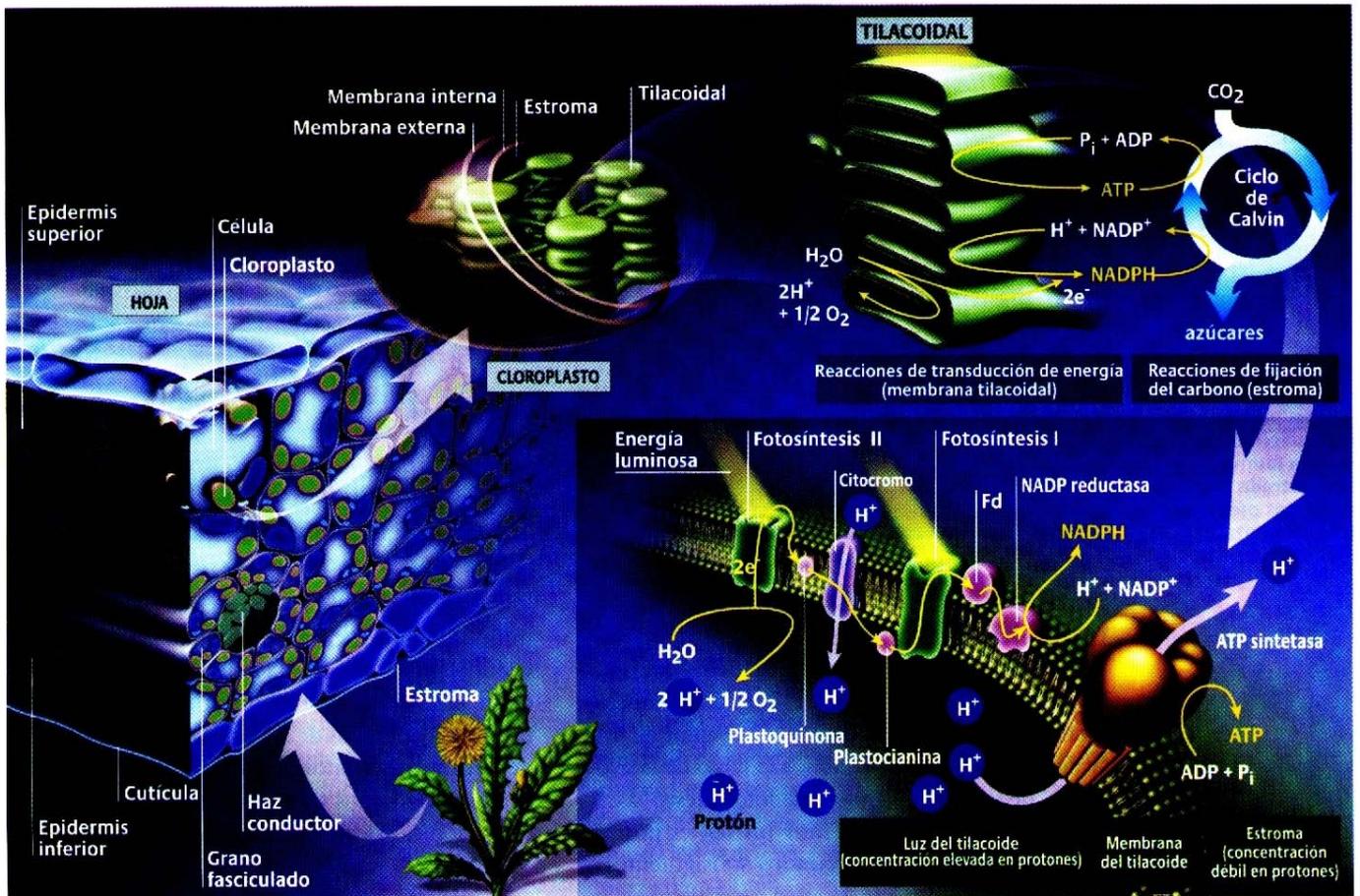
uno o dos mil millones de años, una de estas bacterias debió de asociarse con una célula eucariota (provista de núcleo) y se instaló en su interior, estableciendo una relación de beneficio mutuo que dio origen a las primeras células vegetales.

Esta teoría, llamada de la endosimbiosis, fue propuesta en 1883 por el botánico alemán Andreas Schimper y ha recibido actualmente el respaldo de la biología molecular. Un indicio capital es la presencia, en los cloroplastos, de un pequeño genoma de tipo bacteriano que codifica gran parte de las proteínas necesarias para la fotosíntesis.

¿Sin fotosíntesis, no habría oxígeno sobre la Tierra?

A falta de fotosíntesis, y si la respiración de los seres vivos prosiguiera al ritmo actual, la atmósfera quedaría privada de oxígeno en 4.000 años. La fotosíntesis es el único proceso que asegura la renovación de este gas. El mecanismo en que se basa ha sido durante mucho tiempo un enigma. ¿Proviene el oxígeno del dióxido de carbono (CO₂) o del agua (H₂O)? Durante más de un siglo, la primera hipótesis fue la preferida por los científicos. Hasta que el estadounidense Cornelis van Niel la descartó en 1930. Niel dedujo por extrapolación que el oxígeno liberado por los organismos fotosintéticos «normales» procedía de las moléculas de agua, disociadas por la luz. El empleo de isótopos radiactivos lo confirmó en 1941.





De acuerdo con los registros fósiles, los primeros organismos que liberaron oxígeno fueron cianobacterias, hace unos 3.500 millones de años. Pero es probable que existieran anteriormente bacterias que realizaban una fotosíntesis sin liberación de oxígeno. En cualquier caso, transcurrió un tiempo considerable (unos 1.500 millones de años después de la aparición de las primeras cianobacterias) antes de que el oxígeno emitido, atrapado primero por la oxidación de las rocas y el hierro oceánico, empezara a escapar a la atmósfera. Su acumulación permitió el desarrollo explosivo, hace 600 millones de años, de todas las formas de vida pluricelulares que actualmente conocemos.

¿Para qué sirve la clorofila?

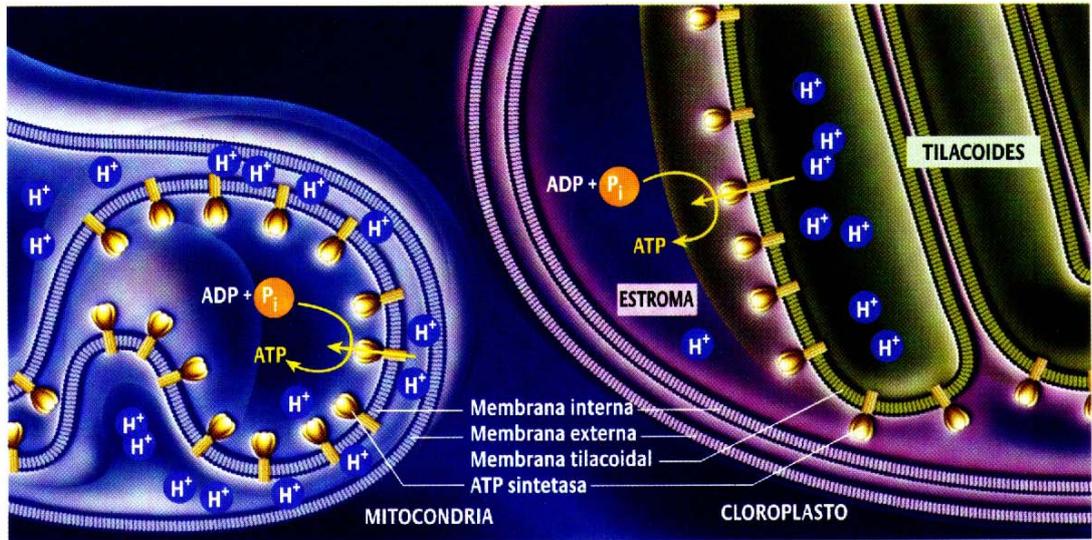
Ante todo, para captar los fotones (y por tanto una cierta cantidad de energía). La clorofila* es un pigmento, es decir una molécula que presenta un determinado color porque absorbe una parte del espectro luminoso. La clorofila absorbe las longitudes de onda azules y rojas, y de ahí el color verde-amarillo de la luz reflejada que vemos. En realidad, no existe una, sino varias clorofilas, que difieren por los detalles de su estructura molecular y por sus propiedades de absorción del espectro luminoso. La clorofila A es ubicua: se la

encuentra en todos los organismos fotosintéticos con la excepción de las bacterias verdes y púrpuras y de las heliobacterias. En su lugar, estas últimas contienen unas bacterioclorofilas que tienen la particularidad de absorber los infrarrojos. Además de clorofila a, las plantas y las algas verdes contienen clorofila b, las algas pardas y las diatomeas clorofila c y ciertas cianobacterias una clorofila d descubierta en 1996. Dos clases de pigmentos no clorofílicos intervienen también en la captura de la energía luminosa: los carotenoides, que dan su color a las algas pardas y a las hojas de los árboles en otoño, y las ficobiliproteínas, presentes en las algas rojas y las cianobacterias. En las plantas, la función principal de los carotenoides consiste en servir de antioxidantes y proteger las clorofilas de los daños causados por el oxígeno. Cada pigmento absorbe una parte sólo de la luz visible. Las algas rojas, por ejemplo, utilizan sobre todo luz verde para su fotosíntesis y cohabitan sin problemas con las algas verdes, que captan las longitudes de onda rojas y azules. La presencia de tal o cual pigmento revela generalmente el nicho ecológico de su propietario: *Prochlorococcus*, por ejemplo, que vive en las aguas superficiales, contiene pigmentos distintos que otras cianobacterias que moran en aguas más profundas.

1. Los cloroplastos, sede de la fotosíntesis. La conversión de energía luminosa en energía química (ATP y NADPH) se efectúa en la membrana de los tilacoides, especie de membranas apiladas en los orgánulos celulares fotosintéticos: los cloroplastos.

*Clorofila: del griego chloros, «verde claro», y phyllon, «hoja».

2. Fotosíntesis y respiración, unas hermanas casi siamesas. La fotosíntesis (en los cloroplastos) y la respiración (en las mitocondrias) producen ambas ATP por medio de un mecanismo que implica un flujo membranario de electrones y un gradiente transmembranario de protones. Pero, mientras que la fotosíntesis utiliza la energía luminosa como materia prima, la respiración recurre a la energía química suministrada por las moléculas procedentes de la alimentación.



¿Cuál es la función de la luz en la fotosíntesis?

Para responder a esta pregunta, los investigadores prefieren recurrir a modelos unicelulares (microalgas o bacterias) que a plantas. Este enfoque está facilitado por la conservación, a lo largo de la evolución, de los mecanismos de la fotosíntesis.

Por medio de destellos muy breves, es posible seguir, durante los picosegundos subsiguientes a la iluminación, los primerísimos sucesos causados por la luz dentro de los cloroplastos. La energía de los fotones es captada por dos tipos de complejos moleculares insertos en las membranas tilacoidales. Dichos complejos, llamados fotosistemas I y II, contienen entre 200 y 400 moléculas de clorofila y otros pigmentos. Están estructurados en una antena colectora, que canaliza la energía luminosa, y un centro reaccional que convierte energía luminosa en energía química. Cuando un pigmento antenarío capta un fotón, entra en un estado excitado. Esta excitación se transmite de un pigmento a otro hasta que llega a dos moléculas de clorofila a situadas en el corazón del centro reaccional. Este par emite entonces un electrón, que es inmediatamente captado por un aceptor de electrones presente en la membrana (por ejemplo, la plastoquinona). Luego, es transferido a otro aceptor, y a otro más ... a lo largo de toda una cadena de transportadores de electrones. Este flujo de electrones desemboca en la síntesis de dos moléculas muy energéticas, el NADPH* y el ATP* (fig. 1). La determinación de la estructura de los fotosistemas ha progresado mucho en los últimos veinte años. No obstante, todavía no ha permitido resolver

«el» gran enigma de la fotosíntesis: el mecanismo íntimo de la disociación del agua. Sabemos que cuando el par de clorofila a del primer fotosistema emite electrones arranca un número igual de los mismos a moléculas de agua. Estas últimas se escinden entonces en átomos de oxígeno y protones. Pero ignoramos los vericuetos estructurales de esta operación.

¿Cómo crean materia los organismos fotosintéticos?

La asimilación del carbono pone en juego un conjunto de reacciones químicas que utilizan las moléculas energéticas (NADPH y ATP) producidas en las primeras etapas de la fotosíntesis. La acción tiene lugar en los cloroplastos pero fuera de los tilacoides. Se ha hablado mucho de una fase «oscura» de la fotosíntesis que sigue a una primera fase «clara». Pero este vocabulario se ha ido abandonando porque sólo el suceso inicial de la fotosíntesis, la emisión de un electrón por la clorofila, exige la presencia de luz. El resto del proceso puede ocurrir en la oscuridad.

El estadounidense Melvin Calvin fue el primero en seguir el rastro del CO₂ en una célula vegetal por medio del carbono 14. Estos trabajos le valieron en 1961 el premio Nobel de química. Con su colega Andrew Benson, Calvin demostró que la síntesis de los glúcidos exige un complejo ciclo de reacciones catalizado por trece enzimas. La más famosa es la Rubisco (ribulosa 1,5-bifosfato carboxilasa/oxigenasa), probablemente la enzima más abundante del mundo. Su papel es crucial, pues se encarga de la fijación del CO₂, cuyo átomo de carbono



* **Tilacoides:** del griego thulakos, «bolsa».

* **Adenosina trifosfato (ATP):** nucleótido formado por adenina, azúcar ribosa y tres grupos fosfato. El ATP se hidrogena perdiendo un fosfato y la energía liberada constituye la principal fuente de energía química utilizable por la célula durante su metabolismo.

* **Nicotinamida adenina dinucleótido (NADP+):** coenzima que actúa como aceptor de electrones en numerosas reacciones metabólicas, donde se reduce a NADPH. Este es un dador de electrones.

queda integrado a los glúcidos en formación. Pero tiene una doble vertiente, pues también puede fijar el oxígeno. Esta segunda operación, llamada fotorrespiración, favorecida por el calor, compromete el rendimiento de la fotosíntesis. Teóricamente, suponiendo que la longitud de onda de los fotones sea óptima, que el CO_2 esté presente en una concentración adecuada, etc., bastan ocho fotones para asimilar un mol* de carbono. Pero en la práctica el rendimiento es mucho menor: menos del 4% de la radiación solar incidente se convierte en energía química.

¿Realizan todas las plantas la misma fotosíntesis?

No, aunque los mecanismos fundamentales sean los mismos. Ciertas plantas tropicales, como el maíz, el sorgo o la caña de azúcar, han desarrollado un sistema, llamado fotosíntesis en C_4 , más eficaz en el medio cálido y luminoso que suele ser el suyo. El CO_2 es atrapado por ciertas células foliares que producen sucesivamente 2 compuestos con 4 átomos de carbono. El segundo compuesto entra en las células que rodean los haces conductores de savia (llamadas «células de la vaina fascicular») y se escinde en piruvato y CO_2 . Este último entra entonces en el ciclo de Calvin siguiendo el modo de fotosíntesis en C_3 . Aunque energéticamente costosa, la operación es interesante en los medios cálidos: el CO_2 está concentrado en las células de la vaina fascicular, pero no el oxígeno. Por tanto, se favorece la capacidad de la Rubisco para fijar el CO_2 y los efectos de la fotorrespiración, críticos cuando hace calor, son limitados. Se explica así que las plantas con C_4 sean tan competitivas en los climas tropicales.

Existe por último un tercer tipo de fotosíntesis, llamada «CAM» (*Crassolacean Acid Metabolism*), practicada por los cactus y muchas plantas grasas y en definitiva más frecuente que la fotosíntesis en C_4 . Se trata de una variante de esta última: en CAM, la separación entre la vía en C_4 y la vía en C_3 es temporal y no espacial. Como los estomas de estas plantas están abiertos de noche (lo que limita las pérdidas de agua), es entonces cuando se produce la fijación del dióxido de carbono por la vía en C_4 . La fase en C_3 tiene lugar de día en la misma célula foliar.

¿Cuál es la relación entre fotosíntesis y respiración?

A primera vista, todo les opondrá. Cuando respiran, las células de todos los seres vivos (incluidas las de los vegetales) hacen exactamente lo contrario que la fotosíntesis: consumen oxígeno y glucosa y liberan dióxido de carbono. No obstante, en sus mecanismos íntimos, los dos procesos se parecen mucho. En ambos hay flujos de electro-

nes a través de membranas y ambos desembocan en la producción de moléculas ricas en energía (fig. 2). Además, tienen lugar en unos compartimientos de la célula — cloroplastos en un caso, mitocondrias en el otro— con muchos aspectos en común,

incluido su origen bacteriano. Como la fotosíntesis, la respiración permite la formación de ATP, el carburante universal de todas las células vivas. La descripción del mecanismo de la respiración valió el premio Nobel al bioquímico Peter Mitchell en 1978. La transferencia de electrones va acompañada de un movimiento de protones (es decir, de átomos de hidrógeno portadores de una carga positiva) que se acumulan a un solo lado de la membrana. Esto crea, de una parte, un gradiente de concentración de los protones y, de otra, una diferencia de potencial eléctrico entre ambos lados de la membrana. Se utiliza esta doble fuerza para sintetizar el ATP. El mecanismo íntimo, ya dilucidado, hace intervenir una enzima fijada a la membrana que funciona como una turbina de protones. Las relaciones entre fotosíntesis y respiración parecen más estrechos de lo que se creía, ya que una serie de estudios realizados a partir de los años 1980 indica que los cloroplastos también albergan una minicadena respiratoria.

Algunos investigadores trabajan en la elaboración de pilas pigmentarias inspiradas en sistemas fotosintéticos naturales. Podría tratarse de moléculas de clorofila artificialmente acopladas a proteínas, o incluso de sistemas más complejos en los cuales los pigmentos son llevados por membranas. El objetivo es convertir la energía luminosa en energía eléctrica con rendimientos superiores a los de las fopilas tradicionales.

Otro eje de investigación es la producción de hidrógeno por fotosíntesis. En ciertas condiciones, ciertas bacterias y microalgas son capaces de utilizar la energía luminosa para producir hidrógeno gaseoso. ¿Por qué no cultivarlas para producir este carburante limpio y renovable? También en este caso, hay un abismo entre la teoría y la práctica. Los rendimientos son todavía muy pequeños y por el momento no permiten pensar en aplicaciones industriales. A más corto plazo, se podrían utilizar algas o bacterias fotosintéticas, en vez de las bacterias «clásicas», para producir proteínas por ingeniería genética.■



Para más información:

- A. Brack y P. Mathis, *La Chimie du Vivant, De la protéine à la photosynthèse*, Editions Le Pommier, 2000.
- H. Jupin y A. Lamant, *La photosynthèse*, Masson, 1997.
- B. Saugier, *Végétation et atmosphère*, Flammarion, 1996.
- G. Sallé, «Des vampires chez les plantes. En guerre contre les plantes parasites», EDP Sciences, 2002.

* 1 mol de un objeto dado (átomo, molécula, etc.) es igual a $6,02252 \times 10^{23}$ ejemplares de dicho objeto.