

Plantas y cambio climático

Los gases de invernadero constituyen una amenaza contra la integridad de la biosfera.

Para hacer frente a ese reto, se cuenta con dos complejos enzimáticos de la fotosíntesis

Juan B. Arellano y Javier De Las Rivas

En el transcurso del siglo XX, la temperatura media sobre la superficie de la Tierra aumentó $0,6 \pm 0,2$ grados Celsius, el nivel del mar subió entre 10 y 20 centímetros, la energía térmica almacenada en sus aguas se incrementó, algunas superficies terrestres o marinas cubiertas por nieve o hielo retrocedieron un 10 por ciento o perdieron hasta el 40 por ciento de su espesor y el perfil de precipitaciones atmosféricas en varias zonas del planeta cambió. Se observó un aumento de la intensidad y frecuencia de fenómenos climáticos extremos como El Niño, monzones y sequías.

Las causas de esas modificaciones se reparten entre las que son debidas a la acción del hombre y las que se deben a agentes naturales. Entre las segundas se inscriben variaciones sutiles de la radiación solar y cambios producidos por la actividad volcánica. Entre los antropogénicos destacan los gases y los aerosoles derivados de la combustión de residuos fósiles.

De la radiación solar incidente sobre la Tierra, parte se refleja. Pero no toda la reflejada llega al medio exterior; una fracción queda atrapada en la atmósfera, absorbida por las moléculas de agua y dióxido de carbono (CO_2). En virtud de ello, la temperatura terrestre supera en unos 33°C la de una hipotética Tierra sin atmósfera. Este fenómeno, el efecto invernadero natural, sustenta la vida en nuestro planeta.

La suma de todas las perturbaciones exógenas regula el enfriamiento o calentamiento de la Tierra. La perturbación que produce cada uno de los factores externos se mide en watt por metro cuadrado ($\text{W} \times \text{m}^{-2}$). Esa perturbación del balance energético entre la radiación incidente y la reflejada puede ser positiva o negativa; según se trate de una u otra, la fracción de la radiación infrarroja atrapada en la atmósfera aumentará o disminuirá.

Perturbaciones antropogénicas

Desde 1750, la concentración atmosférica de CO_2 ha aumentado un 31 por ciento. Su valor actual se cifra en torno a 350 partes por millón. Otros gases de efecto invernadero, así halocarburos y metano entre ellos, han aumentado sus respectivas concentraciones atmosféricas. Desde 1750, la perturbación debida al conjunto de los gases de invernadero se sitúa en torno a $2,40 \text{ W} \times \text{m}^{-2}$. De ese valor, corresponde al CO_2 un 60 por ciento.

Particular interés reviste la alteración antropogénica de la concentración atmosférica de gas ozono (O_3). La emisión de halocarburos (CFC) ha provocado una reducción de la capa de O_3 en la estratosfera. Añádase a ello que la descomposición de compuestos precursores del O_3 —óxidos de nitrógeno (NO_x) o productos orgánicos volátiles producidos

por vehículos o industrias— ha provocado un aumento de la concentración de O_3 en la troposfera. La suma de estos dos efectos ha dado lugar a una perturbación exógena positiva ($0,20 W \times m^{-2}$), que ha contribuido ligeramente al efecto invernadero. Con todo, el incremento de la concentración de los CFC ha sido casi nulo desde 1995.

Amén de causar perturbaciones exógenas positivas y negativas, los aerosoles antropogénicos ejercen otros efectos indirectos sobre el clima. Lo que complica un análisis pormenorizado. Los sulfatos o los aerosoles procedentes de la combustión de residuos fósiles o de biomasa producen una perturbación negativa; además, alteran la formación de nubes y gotas de lluvia. Desconocemos todavía la intensidad de la perturbación global negativa resultante.

El hollín (procedente de la combustión del gasoil o carbón) y otros aerosoles absorben la radiación solar. Causan una perturbación positiva.

Además de la emisión de gases y aerosoles, se dan otros factores que contribuyen al aumento de la reflexión de la radiación solar: la deforestación y la desertización. El retroceso de los bosques y tierras de labor ante el avance de zonas cubiertas de nieve o áridas se traduce en una perturbación negativa.

Perturbaciones naturales

En lo que atañe a los agentes perturbadores exógenos naturales, desde 1750 la radiación solar ha producido una perturbación positiva moderada ($0,3 W \times m^{-2}$). Los ciclos solares de once años influyen también sobre el clima, pero aún no se conocen los detalles del proceso. Los aerosoles estratosféricos procedentes de la actividad volcánica generan perturbaciones negativas de corta duración que, en general, coinciden con períodos de erupciones volcánicas. En breve, durante la segunda mitad del siglo XX, los agentes naturales contribuyeron al cambio climático con una pequeña perturbación exógena negativa.

Hoy por hoy no podemos determinar la perturbación exógena total del planeta. Con otras palabras, no podemos obtener la suma aritmética de perturbaciones (positivas y negativas) correspondientes a los agentes exóge-



1. LA DESERTIZACION (*arriba*) Y LA DEFORESTACION (*abajo*) contribuyen al aumento de la reflexión de la radiación solar. Producen, por tanto, una perturbación exógena negativa.

nos, naturales y antropogénicos. Por dos razones principales: se desconoce el valor de varias perturbaciones exógenas y no existe uniformidad en los efectos. Con esta segunda razón queremos indicar que algunos agentes producen un efecto global sobre el cambio climático (pensemos en el CO_2) o local (los aerosoles).

En consecuencia, cabe sólo conjeturar con bastante aproximación, fiados en simulaciones teóricas, que la suma de todas las perturbaciones exógenas (naturales y antropogénicas) es positiva y que, por tanto, la Tierra está sufriendo un calenta-

miento. Según los modelos teóricos, el cambio climático observado durante los últimos 50 años resultaría, en buena medida, de la actividad antropogénica; la variabilidad interna del clima o los factores externos naturales tendrían, o habrían tenido, una influencia mínima.

El cambio climático causado por agentes antropogénicos se seguirá observando durante el siglo XXI. La emisión de CO_2 , procedente sobre todo de la combustión de residuos fósiles, constituirá la principal perturbación exógena positiva. Se estima que la concentración atmosférica



2. EL CO_2 QUE LOS AUTOMOVILES emiten a la atmósfera absorbe parte de la radiación solar, causando una perturbación exógena positiva.

de CO_2 alcanzará valores de entre 540 y 970 ppm a finales del siglo XXI, entre un 25 y un 180 por ciento por encima de sus valores actuales. La perturbación exógena positiva correspondiente causará un incremento de la temperatura sobre la superficie de la Tierra de entre 1,4 y 5,8 °C.

Con el calentamiento global, subirá el nivel del mar entre 10 y 90 cm. Podrían incluso desaparecer las circulaciones termosalinas de los océanos. Se prevé también que la concentración del vapor de agua en la atmósfera aumente y, con ello, la probabilidad de precipitaciones atmosféricas. El perfil de precipitaciones de un año para otro y de unas regiones a otras sufrirá grandes variaciones, sucediéndose períodos de lluvia y sequía intensas. Todo ello repercutirá en los sistemas biológicos.

La primera en resentirse será la relación que existe entre el CO_2 y el O_2 atmosféricos y la actividad fotosintética de las plantas. Entre el CO_2 y el O_2 inorgánicos (gases atmosféricos) y el CO_2 y el O_2 orgánicos (metabolitos esenciales para los sistemas vivos) se da un equilibrio muy frágil. Cualquier modificación forzada del balance CO_2/O_2 atmosférico repercute directamente en la fotosíntesis. ¿Hasta qué punto podrán los organismos fotosintéticos amortiguar el impacto producido por el incremento de CO_2 atmosférico, agente principal del cambio climático?

Luz y dinámica de la biosfera

La luz constituye, en última instancia, la fuente de energía que sostiene la vida sobre la Tierra. La biosfera forma un sistema termodinámico cerrado: no intercambia materia con el exterior, aunque sí energía. Esta energía recibida del Sol resulta esencial para la dinámica geológica y, sobre todo, para la dinámica biológica del planeta. El Sol se comporta como un cuerpo negro cuyo espectro de emisión, que depende de la temperatura en superficie (6000 kelvin), es continuo y se extiende desde los 200 nanómetros (radiación ultravioleta) hasta los 1800 nanómetros (infrarrojo), pasando por la región del visible, donde el máximo de intensidad se sitúa en los 500 nm. A la luz, o radiación visible, cuya longitud de onda se mueve entre los 400 y 700 nanómetros, corresponde el 40 por ciento de la radiación solar incidente.

Mediante la fotosíntesis, un proceso universal y único a la vez, los organismos fotótrofos, o fotoergónicos, absorben y fijan una pequeña fracción de la energía solar que llega a la Tierra. La luz visible les sirve para realizar la fotosíntesis. Las radiaciones del infrarrojo y del ultravioleta les permiten obtener información del entorno. Merced a la capacidad para absorber y fijar la energía de la luz, los organismos fotótrofos se sitúan en la base de otros sistemas biológicos. Las plantas y sus antepasados han fundado y hecho posible el posterior desarrollo de otras formas de vida,

incluido el reino animal. Su actividad fotosintética les permite asimilar carbono inorgánico, producir biomasa (carbono orgánico) y originar oxígeno, que liberan a la atmósfera.

El oxígeno atmosférico incrementó de forma drástica hace unos 2200 millones de años, fruto de la actividad de los primigenios organismos oxifototróficos, similares a las cianobacterias. La fotosíntesis fue primero anoxigénica, realizada por fotótrofos anoxigénicos en lechos sedimentarios de principios del período Arqueo. Se trataba de un proceso lento y de escasa producción de biomasa, dado que recibía poca luz y utilizaba, por fuente de electrones, compuestos reducidos poco abundantes (H_2S , H_2 o Fe^{2+} , entre otros).

La fotosíntesis oxigénica se desarrolló posteriormente, sobre todo en la superficie de los mares. Mejoró en rapidez y eficacia, para absorber mayor cantidad de luz y sacarle partido a un sustrato tan abundante como el agua. Este es el tipo de fotosíntesis que realizan los cloroplastos, orgánulos de las células vegetales que evolucionaron, por endosimbiosis, a partir de las primeras cianobacterias.

Fases fotosintéticas

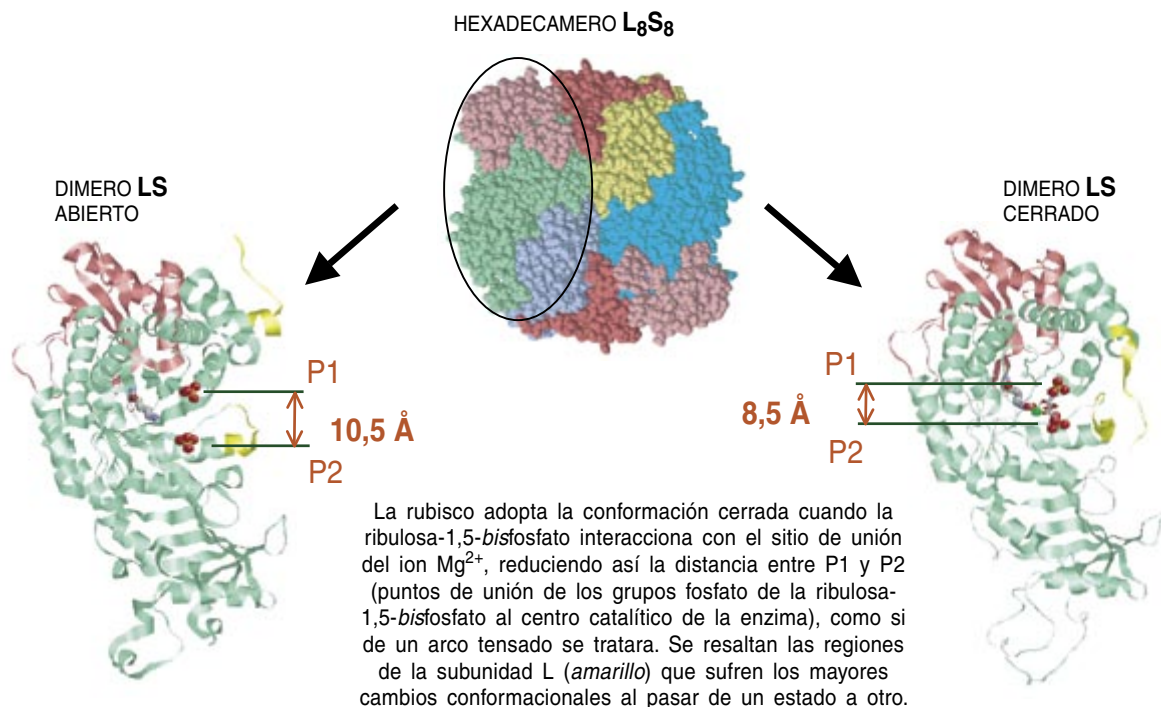
La fotosíntesis comprende una secuencia de procesos bioquímicos, que empiezan por los complejos de pigmentos y proteínas que operan a modo de antenas recolectoras y absorben la luz. Los fotones se canalizan, luego, hacia los centros de reacción de los fotosistemas, donde su energía se utiliza para crear un gradiente de electrones o cascada redox. Por último, mediante una serie de reacciones en cadena, se sintetizan nuevas biomoléculas necesarias para el mantenimiento de la planta y su crecimiento.

En la primera fase de esta cadena fotosintética se produce la transducción de energía luminosa en energía electroquímica. Tras esta “fase luminosa”, se asimilan los nutrientes inorgánicos, sobre todo el CO_2 atmosférico, que se incorporan a la materia orgánica celular. A esta segunda fase se la denomina “fase oscura”, pese a depender también de la luz, que regula la expresión y la actividad de varias de sus enzimas.

Las reacciones de la fase luminosa proporcionan moléculas de

ESTRUCTURA Y CONFORMACIONES DE LA RUBISCO

La molécula de la rubisco (ribulosa-1,5-bisfosfato carboxilasa/oxigenasa), corresponde a un hexadecámero (L_8S_8) que consta de dos subunidades (monómeros) distintas: una mayor (L, de 55 kDa, en verde), catalítica, y otra menor (S, de 15 kDa, en rojo), reguladora. El dímero LS puede adoptar dos conformaciones distintas: abierta-inactiva y cerrada-activa, que se diferencian en la accesibilidad al centro activo. En el estado conformacional cerrado (*derecha*) aparece unido al centro catalítico el 4-carboxi-D-arabinitol-1,5-bisfosfato, un inhibidor de la rubisco. (Las coordenadas atómicas se han obtenido de los ficheros 4RUB y 1EJ7 de la base de datos del *Protein Data Bank* depositadas por Paul M. G. Curmi y colaboradores en 2000.)



NADPH⁺ y ATP. Estas fuentes de energía asimiladora aportan poder reductor (NADPH⁺) y energía de enlace (ATP), necesarios para la segunda fase de asimilación y síntesis biomolecular. Dos son los complejos multienzimáticos claves para la realización y regulación de las dos etapas fotosintéticas: la rubisco (ribulosa-1,5-bisfosfato carboxilasa/oxigenasa), enzima encargada de la asimilación de carbono, y el fotosistema II (agua-quinona oxidoreductasa), que se ocupa de la fotooxidación del agua.

Rubisco

La rubisco constituye el punto clave del equilibrio entre el CO₂ atmosférico y el carbono biomolecular. El fotosistema II produce oxígeno (O₂), que se libera luego a la atmósfera. Se aprecia, pues, una conexión entre las fases geofísicas, inorgánicas, y las biológicas, orgánicas, del carbono y el oxígeno. La rubisco es sen-

sible al O₂ y el fotosistema II lo es al CO₂.

La rubisco presenta una baja afinidad por el CO₂. Para mantener una tasa fotosintética adecuada, la planta debe sintetizar la enzima en abundancia: alrededor del 30 por ciento de la proteína total en hoja. En ambientes aeróbicos, la estructura de la rubisco corresponde a un hexadecámero (L_8S_8), que consta de dos subunidades (monómeros) distintas: una mayor (L), de 55 kilodalton y codificada en el cloroplasto, y otra menor (S), de 15 kDa y codificada en el núcleo. La función de la subunidad L es catalítica; la de la subunidad S reguladora. En la fijación del CO₂ intervienen dos cofactores: otra molécula de CO₂, que se une al grupo ε-amino de una lisina formando un carbamato, y un ion de magnesio (Mg^{2+}), que estabiliza dicho carbamato.

La enzima puede adoptar dos conformaciones: abierta o cerrada,

que se distinguen en razón de su acceso al centro activo. Los cambios conformacionales están asociados con los tres sitios de unión de la molécula de ribulosa-1,5-bisfosfato al centro catalítico: P1, P2 (donde P hace referencia a los puntos de unión de los grupos fosfato de la ribulosa-1,5-bisfosfato) y el sitio de unión del ion Mg^{2+} . Para pasar de una estructura a la otra, la ribulosa-1,5-bisfosfato debe interactuar con el sitio de unión del ion Mg^{2+} , reduciendo así la distancia entre P1 y P2. La interacción del sustrato con los tres sitios de unión provoca un cambio conformacional en varias regiones de la rubisco que resultan en el cierre de su centro activo. Durante la carboxilación de la ribulosa-1,5-bisfosfato, la enzima se mantiene en conformación cerrada.

Las reacciones de la fijación fotosintética de CO₂ fueron descubiertas por Melvin Calvin, Andrew A. Benson y James A. Bassham. Suminis-

traron, de forma controlada, dióxido de carbono marcado radiativamente ($^{14}\text{CO}_2$) a un cultivo de *Chlorella pyrenoidosa* expuesto a la luz. Describieron la existencia de un ciclo fotosintético reductivo del carbono, denominado hoy en su honor ciclo de Calvin-Benson-Bassham. Consta éste de tres etapas: carboxilación, reducción del carbono y regeneración. La carboxilación corresponde al proceso catalizado por la rubisco. En la etapa de reducción se produce el aporte de energía en forma de ATP y NADPH^+ , sintetizados en la membrana tilacoidal, para activar y reducir el 3-fosfoglicerato a gliceraldehído-3-fosfato. Por fin, a partir de las moléculas de gliceraldehído-3-fosfato (C_3) se produce la regeneración de la ribulosa-1,5-bisfosfato (C_5) en varias reacciones, una de las cuales consume ATP, cerrándose

el ciclo. Una parte de las moléculas de gliceraldehído-3-fosfato se aprovecha para sintetizar almidón en el cloroplasto o sacarosa en el citosol, metabolitos esenciales para el desarrollo de la planta.

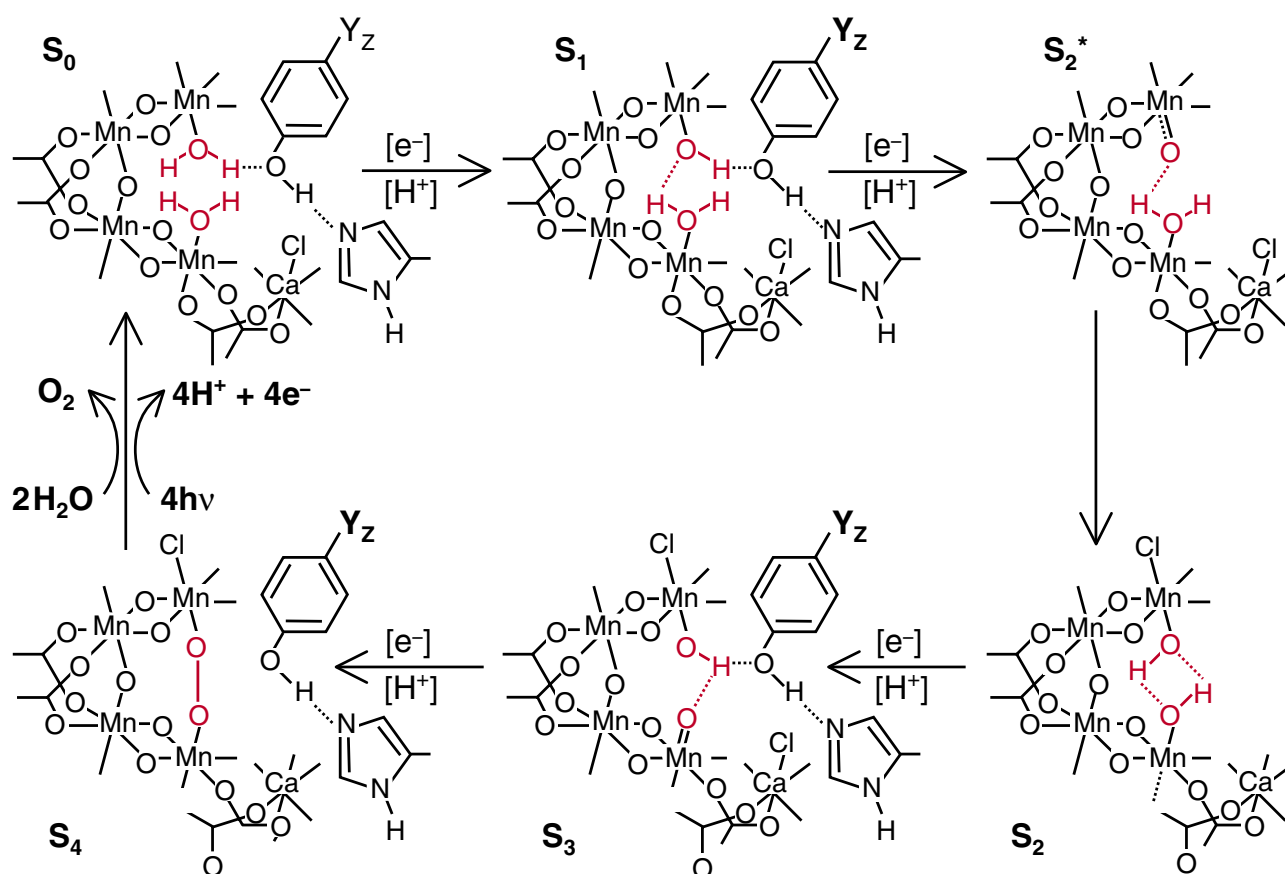
Calvin, Benson y Bassham observaron también que otras moléculas (glicolato, glicina y serina) y otros metabolitos quedaban marcados radiativamente con ^{14}C , pese a no participar en el ciclo reductivo. Varios años después, William L. Ogren propuso una explicación: quizás el O_2 competía con el CO_2 como sustrato de la rubisco. Ello sugería que esta enzima no sólo podía catalizar la carboxilación de la ribulosa-1,5-bisfosfato, sino también su oxigenación. Andaba en lo cierto.

Los ciclos fotorreductivo (C_3) y fotooxidativo (C_2), aunque distintos, forman parte de un único metabolis-

mo fotosintético del carbono. Ambos se encuentran en equilibrio dinámico y desarrollan una función reguladora-compensadora.

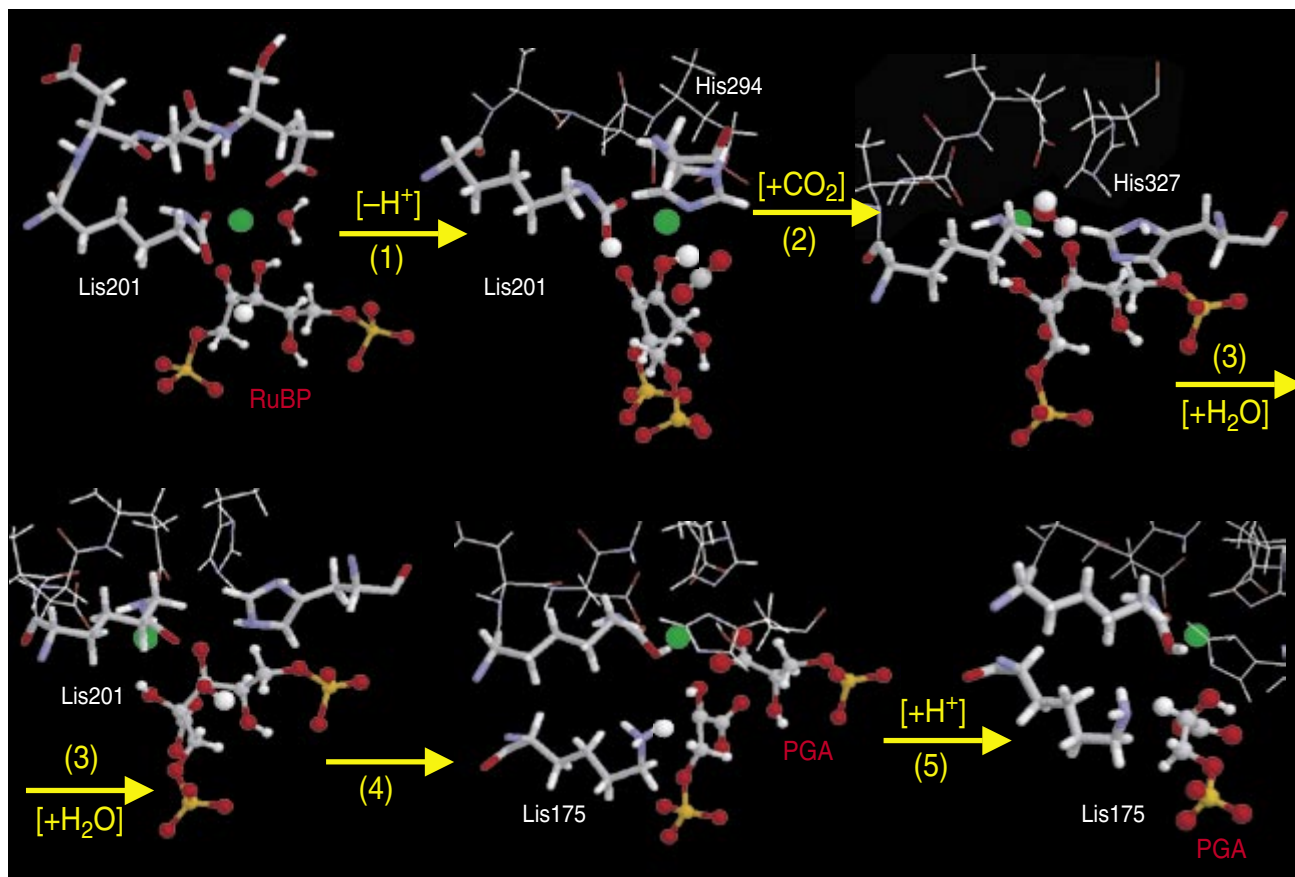
Fotosistema II

El fotosistema II corresponde a un complejo multienzimático. Cataliza la reacción fotoinducida de oxidación del agua y reducción de la plastoquinona. Se encuentra en todos los organismos oxifototróficos: plantas superiores, algas y cianobacterias. Se ocupa de dos procesos de especial significación para el conjunto de la fotosíntesis: la primera separación de carga y la fotólisis del agua. Mediante la separación de carga, fruto del aprovechamiento de la energía luminosa, se inicia el transporte electrónico a lo largo de la membrana tilacoidal. La fotólisis del agua aporta: electrones, que mantienen el



3. CICLO DE Fotólisis DEL AGUA. El subíndice de S (símbolo del estado del sistema) indica el número de equivalentes de oxidación almacenados (o número de electrones que las dos moléculas de agua pierden progresivamente); refleja el cambio del estado redox que sufre el sistema por cada cuanto de luz ($h\nu$) que el P_{680} absorbe. Al pasar de S_4 a S_0 se desprende una molécula de O_2 y se incorporan dos nuevas moléculas de H_2O , que inician otro ciclo. S_2^* corresponde a

un estado intermedio en el que se produce una reorganización en el complejo de iones de Mn: el ion Cl^- pasa de estar enlazado con el ion Ca^{2+} a formar un nuevo enlace con un ion Mn. El residuo de tirosina Z de la proteína D1 opera como un componente redox intermedio entre el pigmento especial P_{680} y el centro de manganeso, aceptando átomos de hidrógeno de las moléculas de H_2O y donando electrones y protones al P_{680} y a un residuo de histidina, respectivamente.



transporte electrónico; protones, que originan un gradiente protónico a través de dicha membrana, y oxígeno molecular, producto residual que se libera a la atmósfera.

En los años ochenta del siglo pasado, Johann Deisenhofer, Robert Huber y Hartmut Michel dilucidaron, mediante difracción de rayos X, la estructura molecular del centro de reacción fotosintético de *Rhodospseudomonas viridis*, una bacteria roja. Este trabajo supuso un gran avance para el conocimiento de la fotosíntesis. Describía la homología que existe entre el centro activo de bacterias rojas y los polipéptidos centrales D1 y D2 del fotosistema II, propio de los organismos oxifototróficos. Estos dos polipéptidos unen todos los cofactores redox necesarios para transformar la energía luminosa en energía electroquímica.

Sin embargo, existe una notable diferencia entre este centro de reacción fotosintético de plantas, capaz de oxidar agua, y el de dichas bacterias, que utilizan moléculas que requieren menor poder oxidativo como H_2S , H_2 o Fe^{2+} . Desde el punto de vista evolutivo, resulta evidente que

4. FIJACION DEL CO_2 EN LA RUBISCO en cinco etapas. (1) Enolización: se forma un enediolato intermedio de ribulosa-1,5-bisfosfato (RuBP), que puede interactuar con una molécula de CO_2 o con una molécula de O_2 . (2) Carboxilación: el enediolato interactúa con CO_2 para formar 3-ceto-2-carboxi arabinitol-1,5-bisfosfato. (3) Hidratación. (4) Escisión: el carbono 3, que forma parte de un grupo carboxilo, se escinde del carbono 2 para ganar estabilidad. Se forma la primera molécula de 3-fosfoglicerato (PGA). (5) Protonación: el carbanión C_2 acepta un protón (H^+) y se forma la segunda molécula de PGA.

el uso de agua como sustrato primero de la fotosíntesis ofrece grandes ventajas.

En cuanto a la estructura, el fotosistema II consta de unas 25 proteínas denominadas PsbA-Z. De ellas, 17 corresponden a proteínas intrínsecas de membrana. Las proteínas centrales D1 y D2, de 30 a 32 kDa, contienen los cofactores redox implicados en la oxidación del H_2O y reducción de la plastoquinona. Intimamente asociadas a ellas se encuentran un grupo de proteínas de bajo peso molecular que no se unen a clorofilas. Otras unen específicamente a clorofilas y constituyen las antenas intrínsecas del fotosistema II. En las plantas encontramos, además, otros complejos mayores y menores de antena denominados Lhcb1-6.

Asociadas al fotosistema II de plantas, en el lado del lumen, se distinguen tres proteínas extrínsecas de membrana (PsbO, PsbP y PsbQ), que participan en la fotólisis del agua y en la producción de oxígeno. El centro activo del proceso fotolítico incluye 4 iones de manganeso. A ese centro se asocian los cofactores Ca^{2+} , Cl^- y HCO_3^- . El mecanismo de fotólisis del agua opera como un motor cíclico de 4 tiempos que arranca 4 electrones y 4 protones a 2 moléculas de agua, y desprende oxígeno molecular.

Fotorrespiración y fotoinhibición

Los organismos fotosintéticos necesitan rubisco y fotosistema II en cuantía notable. Dada la cantidad de masa vegetal en la Tierra, se estima que la rubisco constituye la enzima

más abundante y el fotosistema II el más sintetizado. Además, pueden funcionar en sentido reverso o inhibitorio cuando las condiciones ecofisiológicas lo requieren. Por un lado, la rubisco es capaz de catalizar la oxigenación, una actividad inhibitoria de la fijación de CO_2 que constituye el primer paso en el proceso de fotorrespiración. Por otro lado, debido a la extraordinaria inversión en energía que realiza para oxidar agua y desprender oxígeno, el fotosistema II sufre frecuentes alteraciones que conducen a su bloqueo o fotoinhibición reversible.

Durante largo tiempo se creyó que la fotorrespiración y la fotoinhibición provocaban en la planta una disminución de la actividad fotosintética. Se las supuso, incluso, vías metabólicas residuales, ineficaces o inútiles. Pero la investigación terminó por poner de manifiesto que estas funciones, en apariencia contrarias a la actividad fotosintética, constituyen mecanismos de regulación claves para el funcionamiento cabal de la fotosíntesis. La supresión de estos procesos mediante manipulación genética produce desequilibrios en la planta.

La fotorrespiración ofrece una vía alternativa que opera como sumidero de energía o de poder reductor. Consume O_2 , ATP y NADPH^+ en el cloroplasto y evita su acumulación. La actividad oxigenasa de la rubisco impide que el O_2 disuelto en el cloroplasto interactúe con moléculas de clorofila en estado excitado o actúe como aceptor electrónico del fotosistema I (reacción de Mehler), procesos que darían lugar a la formación de especies activas de O_2 . Existe otro mecanismo de protección, que contribuye a la actividad oxigenasa de la rubisco: el ciclo Halliwell-Asada o ciclo agua-agua del cloroplasto. En éste, ciertas enzimas consumen, además de NADPH^+ , una especie activa del oxígeno producida en la reacción de Mehler.

La fotorrespiración constituye un proceso bioquímico que disminuye la eficiencia fotosintética, puesto que no conlleva una fijación neta del CO_2 . Como compensación, ofrece a la planta un eficaz mecanismo de fotoprotección en condiciones adversas. En consecuencia, la rubisco, enzima sumidero de CO_2 u O_2 , ga-

rantiza un consumo ininterrumpido de NADPH^+ y ATP, ya sea mediante el ciclo fotorreductor del carbono o mediante el fotooxidativo.

La fotoinhibición reversible constituye una interrupción controlada del fotosistema II. Su actividad depende de los niveles de luz y de producción de oxígeno. El oxígeno desprendido en la fotólisis del agua puede resultar tóxico, si genera en radicales oxidantes. El fotosistema II y la fisiología de los vegetales controlan y se protegen de esta adversidad mediante varios mecanismos clave. El fotosistema II constituye el centro fotosensible y oxisensible de mayor importancia fotosintética; esta sensibilidad permite a las plantas controlar la activación o desactivación del proceso que transforma la energía luminosa en electroquímica.

Cuando la intensidad de luz sobrepasa la capacidad de absorción y las necesidades de ATP y NADPH^+ , entran en funcionamiento, en el fotosistema II, una serie de mecanismos de desacoplamiento y desactivación, que maximizan la disipación de la energía absorbida y minimizan el daño global en el aparato fotosintético, protegiendo la planta de un daño irreversible.

Entre los mecanismos implicados se cuenta la fosforilación de la antena extrínseca LHC II y su desconexión del fotosistema II (que resulta en una distribución más equitativa de la energía absorbida entre los fotosistemas II y I de la membrana tilacoidal). Interviene también el ciclo de las xantofilas, durante cuyo desarrollo las moléculas de violaxantina se transforman en moléculas de zeaxantina, favoreciendo la disipación térmica de la energía absorbida.

Además, las plantas disponen de una maquinaria de reparación molecular, que continuamente remedia el daño acaecido y mantiene el fotosistema II en condiciones óptimas de actividad. La reparación del fotosistema II se realiza mediante la rápida sustitución de la proteína D1 inactiva. Cuando falla algún mecanismo desacoplante o de reparación, sufre la planta un proceso de fotoinhibición irreversible, que repercute en la eficiencia fotosintética y en la capacidad asimiladora. El

estrés, sea éste nutricional, hídrico, salino o de otro tipo, desencadena a menudo esta fotoinhibición, que reduce de forma drástica la producción vegetal.

Coordinación metabólica

Las dos fases de la fotosíntesis no corresponden a procesos separados o independientes, sino que la transducción fotoelectroquímica y la asimilación de nutrientes están coordinadas y constituyen dos partes de un proceso bioquímico. El estudio de la actividad molecular de la rubisco y del fotosistema II, así como de su interacción específica con CO_2 y O_2 , ha permitido desentrañar la relación existente entre la absorción de luz y la fijación de carbono en organismos fotosintéticos.

Pese a su mayor afinidad por el CO_2 , la rubisco puede usar O_2 como sustrato alternativo. El fotosistema II puede sustituir su sustrato primario, el agua (donadora de electrones y protones en el centro de manganeso), por bicarbonato (HCO_3^- , equivalente a CO_2 disuelto en agua). Este proceso alternativo basado en bicarbonato, de eficacia muy limitada, habría sucedido en el período Arqueo, como un paso en la evolución de fotosíntesis anoxigénica a oxigénica.

Por tanto, el fotosistema II es capaz de “leer” o “sentir” directamente los niveles de CO_2 y, de forma recíproca, la rubisco los niveles de O_2 . El descubrimiento de estas conexiones biomoleculares arroja nueva luz sobre el control y la corregulación entre las dos fases de la fotosíntesis. Además, establece una relación directa entre el balance atmosférico CO_2/O_2 y el equilibrio biomolecular CO_2/O_2 , ambos esenciales para la biosfera.

La concentración atmosférica de O_2 y CO_2 ha sufrido notables cambios en el transcurso de la evolución del planeta. La emisión desmedida de CO_2 a la atmósfera, resultante de la acción del hombre, está alterando ese equilibrio. Y afecta a las poblaciones vegetales de la superficie terrestre y marina.

Rotura del equilibrio fotosintético

Según se ha observado, las plantas que crecen en ambientes con una concentración de CO_2 de 350 ppm y una concentración de O_2 sólo del

2 por ciento (en volumen) muestran una mayor tasa de fijación de CO_2 que las que medran en entornos naturales, con una concentración de CO_2 de 350 ppm y un 21 por ciento de O_2 . Estos resultados sugieren que el aumento de la concentración de CO_2 se traduce en un incremento de la tasa fotosintética.

Sabemos que se requiere una alta concentración de rubisco en hojas de plantas para obtener una óptima tasa fotosintética. Por lo que se conoce de diversos modelos sobre tendencias, la concentración de la rubisco en los tejidos verdes de plantas podría disminuir un 40 por ciento a 25 °C si la concentración atmosférica de CO_2 se doblara, o incluso disminuir un 60 por ciento si, junto con este aumento de la concentración de CO_2 , se produjera un incremento de la temperatura de 10 °C.

Un aumento del CO_2 atmosférico produce un aumento de la tasa fotosintética y de la biomasa sólo durante los primeros días de exposición. Después, la tasa fotosintética disminuye hasta alcanzar valores inferiores a los observados en los sistemas control. En ese fenómeno de aclimatación fotosintética, la cantidad de rubisco y la actividad carboxilasa disminuyen pese a mantenerse una concentración elevada de CO_2 , mientras que la actividad oxigenasa aumenta cuando se produce, además, un incremento de la temperatura. Tal incremento de la actividad oxigenasa se debe a que la solubilidad de CO_2 en agua disminuye con mayor rapidez que la de O_2 .

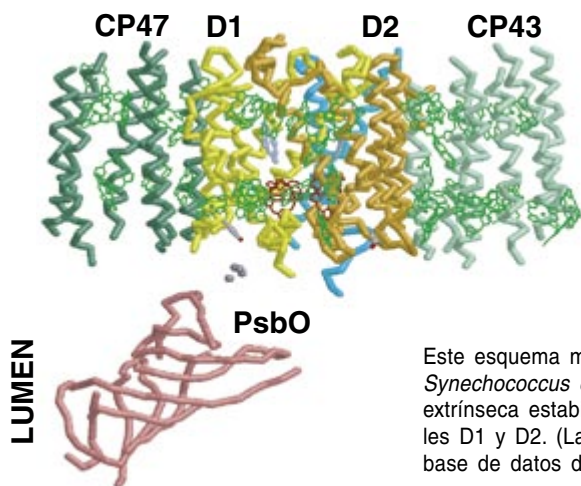
El aumento de CO_2 atmosférico, del vapor de agua y de la temperatura, con las demás alteraciones climáticas, reflejan las condiciones de un invernadero artificial, donde

el crecimiento de las plantas y la producción de biomasa superan los valores normales. Sin embargo, para que esto ocurriera en un ambiente natural, sería necesario proporcionar a las plantas otros nutrientes esenciales: N, P y K. Otra dificultad provendría de la escasez de agua, pues limitaría la apertura estomática y la fijación de carbono, pese a disponer de una concentración de CO_2 atmosférico elevada.

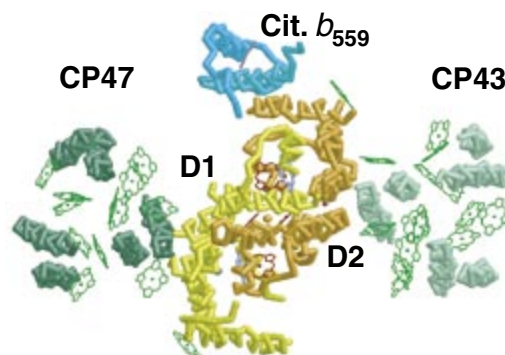
Además, el aumento previsto de la función fotosintética con el aumento de la temperatura incrementaría la producción de oxígeno y, con ello, la probabilidad de formación de especies activas de oxígeno. ¿Podrían en tales circunstancias los sistemas moleculares de fotoprotección amortiguar los efectos inhibitorios de estas especies sobre el aparato fotosintético? ¿Se produciría una

ESTRUCTURA MOLECULAR DEL FOTOSISTEMA II

VISTA FRONTAL



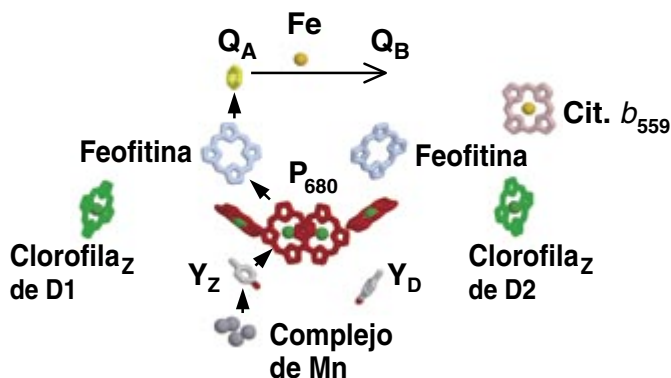
VISTA SUPERIOR



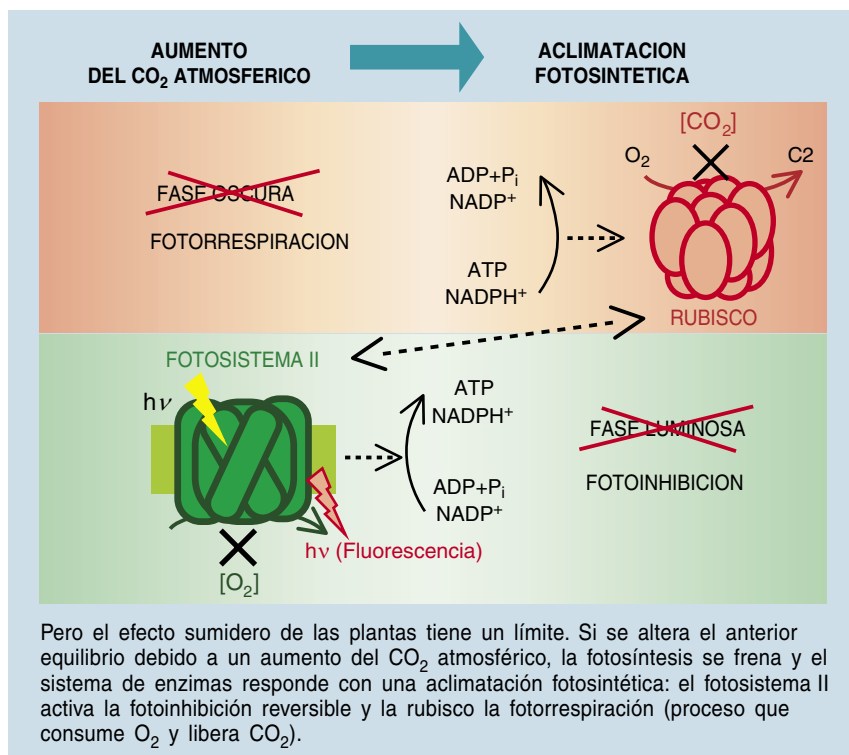
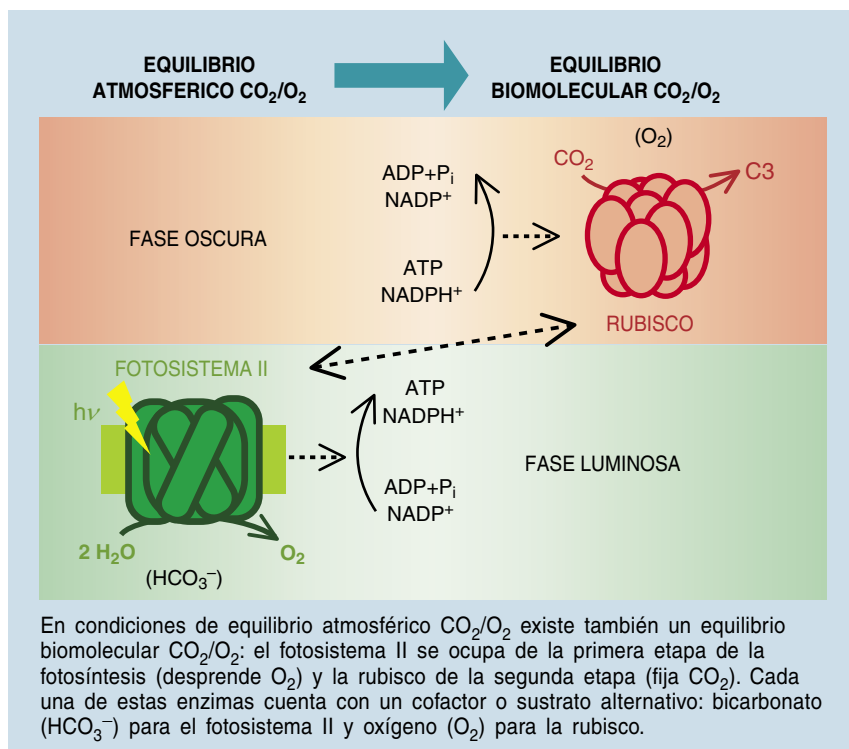
Este esquema muestra los componentes del fotosistema II de la cianobacteria *Synechococcus elongatus*: antenas internas CP47 y CP43, citocromo b_{559} , proteína extrínseca estabilizadora del complejo de iones de Mn (PsbO) y proteínas centrales D1 y D2. (Las coordenadas atómicas se han obtenido del fichero 1FE1 de la base de datos del *Protein Data Bank* depositadas por Zouni *et al.* en 2001.)

TRANSPORTE DE ELECTRONES

Así se organizan los cofactores de la cadena de transporte electrónico en el centro de reacción D1-D2 del fotosistema II. Las flechas indican el proceso asimétrico que transcurre por la rama P_{680} (D1-D2), feofitina (D1), plastoquinona QA (D2) y plastoquinona QB (D1). Otros agentes reductores como citocromo b_{559} , clorofila_Z, tirosina_D y carotenoides (no localizados en la estructura cristalográfica 1FE1) pueden operar como donadores electrónicos alternativos a P_{680} cuando el transporte electrónico desde el complejo de Mn está inhibido.



REGULACION DE LA FOTOSINTESIS



fotoinhibición irreversible? Lo ignoramos.

Perspectivas y conclusiones

Parece inevitable en el horizonte de este siglo un cambio climático derivado de los factores antropogénicos.

El aumento de la concentración del CO₂ atmosférico y de la temperatura, además de las variaciones en los perfiles de precipitaciones atmosféricas, afectarán al desarrollo y a la distribución territorial de numerosas especies vegetales.

Las plantas responderán a estas situaciones de estrés mediante los mecanismos de fotoprotección fisiológicos y moleculares, capaces de "leer" los niveles de CO₂ y O₂ ambientales. La eficiencia de la respuesta fotoprotectora dependerá del alcance de los factores de estrés. En cualquier caso, el mundo vegetal cuenta con una notable capacidad compensatoria y reequilibrante sobre la atmósfera.

El cambio climático que se viene observando en los últimos decenios puede alterar drásticamente las condiciones de habitabilidad de nuestro planeta. Por ello, resulta esencial mantener y desarrollar zonas verdes y recursos naturales con capacidad fotosintética; sin éstos, la acción antropogénica sobre el cambio climático y sobre la vida misma resultará, sin duda, todavía más dañina.

Los autores

Juan B. Arellano y Javier De Las Rivas son científicos titulares del CSIC. Doctor en ciencias químicas por la Universidad de Granada, Arellano centra su trabajo en la fotosíntesis, en el Instituto de Recursos Naturales y Agrobiología de Salamanca. De Las Rivas ha trabajado como investigador en el Imperial College de la Universidad de Londres y en la facultad de medicina del Mount Sinai en Nueva York; ha sido profesor de bioquímica en la Universidad del País Vasco en Bilbao. Actualmente trabaja en el Centro de Investigación del Cáncer de Salamanca (CIC) y se dedica al estudio estructural y funcional de proteínas y a la genómica funcional.

Bibliografía complementaria

- THE ORIGIN OF ATMOSPHERIC OXYGEN ON EARTH: THE INNOVATION OF OXYGENIC PHOTOSYNTHESIS. G. C. Dismukes, V. V. Klimov, S. V. Baranov, Y. N. Kozlov, J. Dasgupta y A. Tyryshkin, en *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, vol. págs. 2170-2175; 2001.
- RISE IN GLOBAL TEMPERATURE, RISING UNCERTAINTY. R. A. Kerr, en *Science*, vol. 292, págs. 192-194; 2001.
- CRYSTAL STRUCTURE OF PHOTOSYSTEM II FROM *SYNECHOCOCCUS ELONGATUS* AT 3.8 Å RESOLUTION. A. Zouni, H. T. Witt, J. Kern, P. Fromme, N. Krauss, W. Saenger y P. Orth en *Nature*, vol. 409, págs. 739-743; 2001.