

LA FASE OSCURA DE LA FOTOSÍNTESIS

OBJETIVOS

1. Conocer cómo los organismos fotosintéticos obtienen los hidratos de carbono a partir del CO_2 y agua.
2. Enumerar las fases del ciclo de Calvin y las principales características de sus reacciones enzimáticas.
3. Explicar que es la fotorrespiración
4. Describir el mecanismo de fijación de carbono de las plantas C_4 y de las plantas CAM.

La asimilación del CO₂

Se le conoce como:

Ciclo de Calvin, en honor a su descubridor

Vía C₃, por que el primer intermediario que se forma tiene 3 carbonos

Ciclo reductivo de las pentosas fosfatos

Ciclo de reducción del carbono fotosintético (se reduce el CO₂ a hidratos de carbono: sacarosa, almidón, celulosa)

Destino del Gliceraldehido 3 fosfato

El **G3P**, además de servir para:

- La producción de energía por oxidación vía glicolisis
- Obtención de **almidón en el interior del cloroplasto** y celulosa en la pared celular
- Producción de **sacarosa en el citosol**

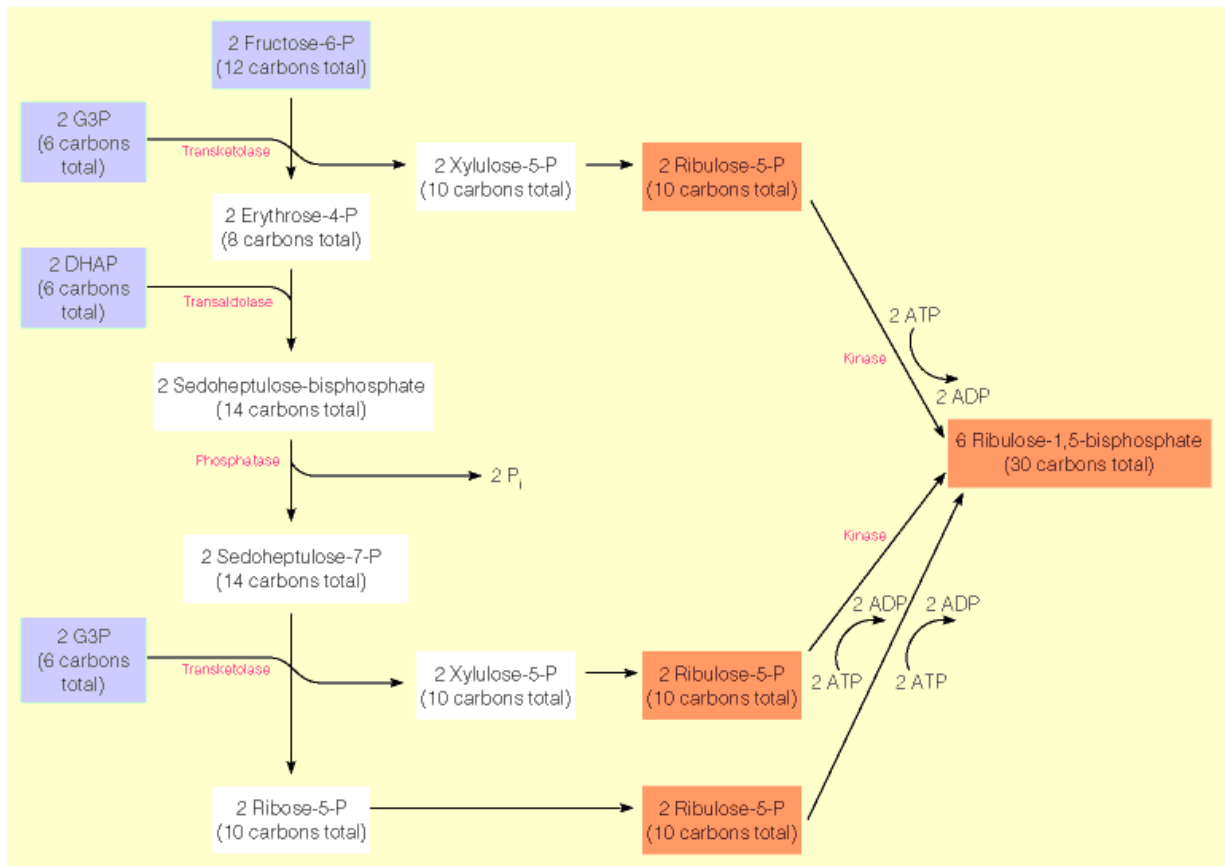
Sirve para **transferir energía del interior del cloroplasto al citosol** a través de un **ciclo** en el que se **exporta ATP** y en el que el **NADPH se transforma en NADH**

Se requiere un transportador específico que exporte triosas fosfato desde el cloroplasto e importe fosfato al mismo:

Sistema antiporte

- Asegura que no disminuya la asimilación del CO_2
- Asegura el **reciclado de fosfato al interior del cloroplasto**, necesario para la síntesis del ATP que se consume en el ciclo de Calvin (se producen 8 P y se requieren 9 ATP).

Fase 3 del ciclo de Calvin



2 moléculas de F6P que entran en la parte superior se combinan con 4 de G3P y 2 de DHAP para producir 6 de Rib-5P y posteriormente 6 de Rib-1,5BP.

LA FOTORRESPIRACIÓN

La fotorrespiración (**metabolismo del fosfoglicolato**) es un proceso mediante el cual **las plantas iluminadas consumen oxígeno y desprenden CO₂**.

Posiblemente se trate de un **mecanismo de protección del aparato fotosintético** frente a la fotooxidación en condiciones de **alta iluminación, bajas concentraciones de CO₂ y elevadas de O₂**.

En estas condiciones la actividad oxigenasa de la rubisco se hace efectiva (fotorrespiración)

Km para el O₂ (250 μM) un orden de magnitud mayor que para el CO₂ (10 μM)

Actividad oxigenasa de la la rubisco.

Peculiaridades de la Rubisco en relación con la fotorrespiración

La Rubisco es una enzima que surgió muy pronto en la evolución, cuando la atmósfera era rica en CO₂ y pobre en O₂, lo contrario de lo que ocurre ahora.

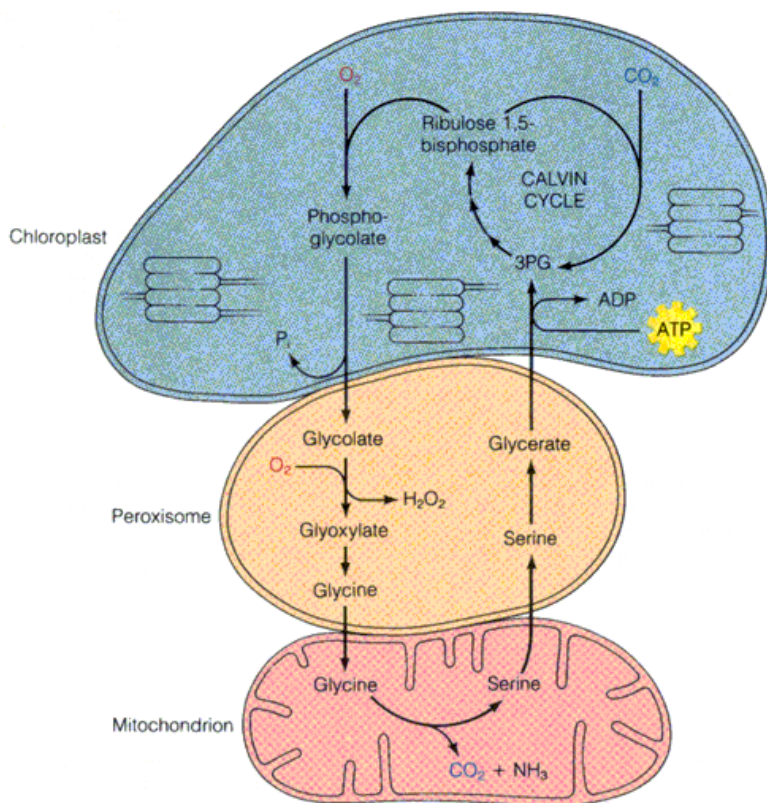
La enzima no ha sido pues diseñada para operar en las condiciones actuales.

La Fotorrespiración llegó a ser importante hace 60 millones de años cuando la concentración de CO₂ cayó a los niveles actuales.

Se piensa que la versión C4 de la fase oscura surgió como respuesta evolutiva a la presión ambiental (elevadas concentraciones de O₂) hace 30 millones de años o incluso más recientemente (7 millones de años).

Desde entonces la enzima, debido quizás a su importancia, ha cambiado muy poco a lo largo del tiempo.

Es una enzima relativamente ineficaz ($k_s = 2 \text{ s}^{-1}$) y no ha perdido nunca su función oxigenasa.



El fosfoglicolato se desfosforila en el cloroplasto y es transportado a los peroxisomas.

Es oxidado para generar glioxilato y peróxido de hidrógeno. El H_2O_2 (tóxico) se degrada y el glioxilato se amida para producir glicina.

La Glicina entra las mitocondrias donde 2 moléculas se convierten en serina, $CO_2 \uparrow$ y $NH_3 \uparrow$.

La serina retorna al peroxisoma en donde se transforma en glicerato, que se transporta al cloroplasto donde es transformado en 3PG con consumo de ATP.

Proceso con pérdidas:

- Se pierde Ribulosa 1,5BP en el ciclo de Calvin
- Se invierte la fijación de CO_2 : se consume O_2 y se libera CO_2
- Sólo una parte del carbono vuelve al cloroplasto
- Se gasta ATP

Una (posible) explicación:

La fotosíntesis en condiciones de bajo CO_2 y mucha luz en donde se consume el CO_2 conduciría a la **producción de especies oxigenadas muy reactivas, (O_2^{\cdot})** que puede producir daño celular.

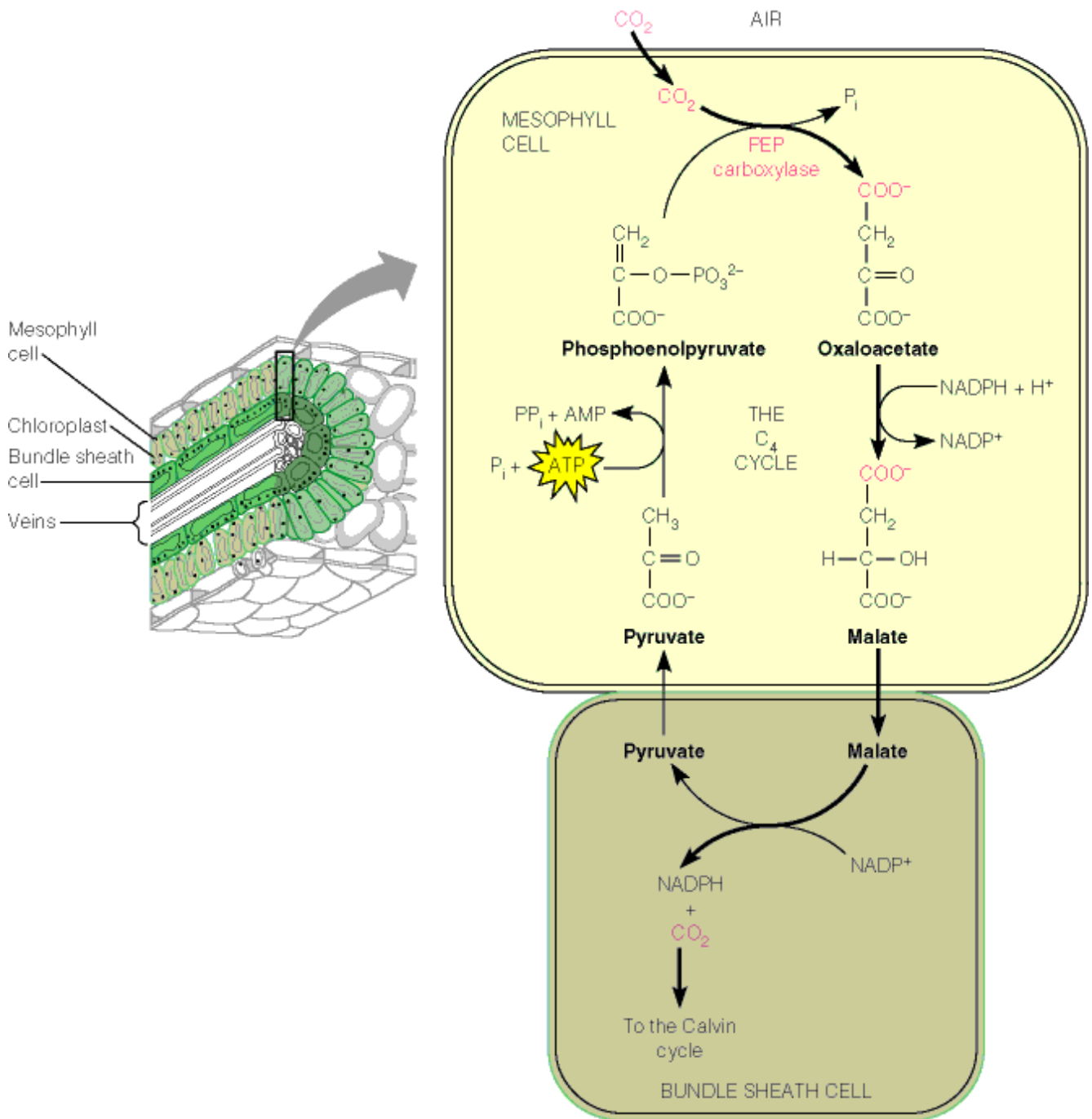
La fotorrespiración disminuye la concentración de O_2 e inhibe las reacciones luminosas.

Mecanismo de fijación de CO₂ en plantas C₄

Algunas plantas han establecido una ruta fotosintética que ayuda a conservar el CO₂ liberado por la fotorrespiración que implica la incorporación de CO₂ a un intermediario de 4 carbonos (oxalacetato).

Está presente en varias especies cultivadas (maíz, caña de azúcar) y en plantas tropicales expuestas a luz intensa y altas temperaturas.

Se da en células especializadas expuestas al CO₂.



La fosfoenolpiruvato carboxilasa es capaz, en condiciones de alta O₂ y baja CO₂ de seguir bombeando CO₂ hacia las células que hacen la fotosíntesis (C₃). Cuando se da la fotorrespiración el CO₂ que se libera puede recuperarse en las células mesófilas circundantes (C₄) y devolverse al ciclo de Calvin.

Se consumen 2 ATP por cada CO₂ fijado.

Metabolismo de las plantas CAM

CAM (Crasulácea acid metabolism): adaptación metabólica de las plantas del género Crassulacea (plantas suculentas) a las condiciones de sequedad y calor.

En las plantas CAM los estomas de las hojas están cerrados durante el día, para prevenir la pérdida de agua cuando las temperaturas son muy elevadas.

Por ello el CO_2 no puede ser absorbido durante el día, y por tanto ser utilizado en la síntesis de glucosa.

Durante la noche, a temperaturas más bajas los estomas se abren y el CO_2 es fijado por la ruta C_4 y almacenado como malato en vacuolas.

Durante el día el malato es descarboxilado y el CO_2 queda disponible para el ciclo de Calvin.