

Guía de Estudio

FOTOSÍNTESIS

Cátedra de Fisiología Vegetal

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y
Agrimensura

-UNNE-

Ailin Sotelo
2014

Corrección: Ing. Agr. María A. Marasssi
Profesor adjunto A/C Fisiología vegetal

Fotosíntesis

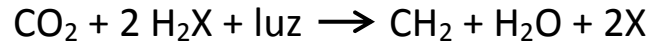
Concepto general: En un proceso biológico por el cual el CO_2 se reduce produciendo sustancias orgánicas mediante el uso de la energía lumínica que se convierten en energía electroquímica.



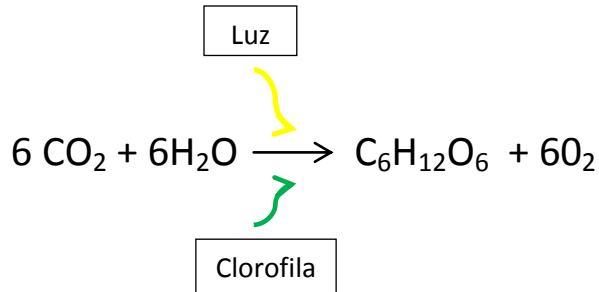
Aspectos históricos

- Aristóteles propuso una hipótesis que sugería que la luz solar estaba directamente relacionada con el desarrollo del color verde de las hojas de las plantas, pero esta idea no trascendió en su época.
- Van Helmont: el peso de la plantas se debía a que se alimentan de agua y sustancias del suelo.
- De Sature: diferencia el “aire bueno” producido por los vegetales y el “aire malo” producido por los animales, para sobrevivir debían de estar juntos.
- Priestley: descubrió que las plantas verdes eran capaces de renovar el “aire viciado” por la respiración de los animales y sugirió la participación del oxígeno.
- Jan Ingenhousz: la fotosíntesis no podía ser llevada a cabo en cualquier parte de la planta, como en las raíces o en las flores, sino que únicamente se realizaba en las partes verdes de ésta.
- Jean Senebier: establecen la necesidad de la luz para que se produzca la asimilación de dióxido de carbono y el desprendimiento de oxígeno. También establece, que aún en condiciones de iluminación, si no se suministra CO_2 , no se registra desprendimiento de oxígeno.
- De Saussure: nuevamente demostraría experimentalmente que el aumento de biomasa depende de la fijación de dióxido de carbono (que puede ser tomado directamente del aire por las hojas) y del agua. También concluye que, junto con la emisión de dióxido de carbono, hay una pérdida de agua y una generación de calor.
- Sachs: demostró que la formación de almidón está asociada con la iluminación y que esta sustancia desaparece en oscuridad o cuando los estomas son ocluidos. A Sachs se debe la formulación de la ecuación básica de la fotosíntesis: $6 \text{CO}_2 + 6 \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6 \text{O}_2$
- Blackman: midió la velocidad a la que se produce la fotosíntesis en diferentes condiciones. Se centró en observar como variaba la tasa de fotosíntesis modificando la intensidad lumínica
- Van Niel: indicó la similitud existente entre el proceso fotosintético general de las plantas verdes y ciertas bacterias. Se sabía que estas bacterias reducían el CO_2 utilizando energía luminosa y una fuente de electrones muy distinta a la del agua. Este proceso, también es

llamado fotosíntesis, pero es anoxygenic, porque no produce como resultado O_2 . Así, la ecuación general para el proceso es:



La ecuación que siempre se escribe para hablar de fotosíntesis es:



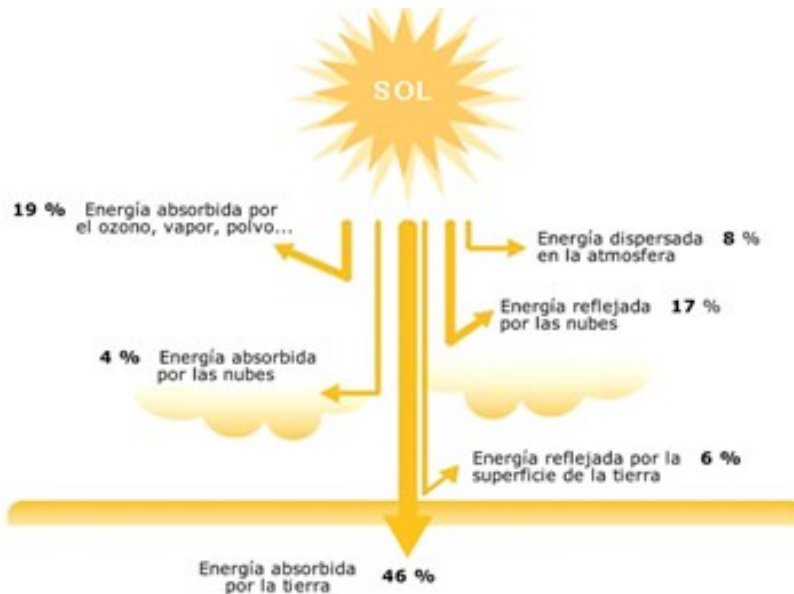
Pero existen ciertas cuestiones por las cuales ésta no es su mejor expresión:

- ✓ No se explica que el oxígeno no sale del dióxido de carbono, sino del agua mediante la fotólisis del agua en la etapa luminica.
- ✓ No se muestran todos los compuestos que participan en el procesos como ser $NADP^+$, citocromos, etc. Que participan en la etapa luminosa que no está representada en la ecuación.
- ✓ El producto final de este proceso es una hexosa, ue se origina a partir de una triosa que después se convierte en una hexosa, no especificándose tampoco que tipo de hexosa es, siendo la glucosa la que se produce en mayor cantidad y genéricamente llamado fotosintato o fotoasimilado.

Luz

La radiación solar está compuesta por un espectro electromagnético constituido por ondas de distinta frecuencia. La radiación luminosa ocupa una pequeña franja del espectro que va desde los 400 a los 700 nm, se sitúa entre las radiaciones ultravioletas (UV) y las infrarrojas (IR) De todo este espectro electromagnético que emite el sol, al ingresar a la atmósfera de la tierra se pierde por distintas causas.

Por lo tanto, solo va a ingresar más o menos la mitad de lo que emite el sol. Y sólo el 21% de ese 46% de luz visible que ingresa a la atmósfera es aprovechable para la fotosíntesis (Fig 1)



Pero al llegar a la superficie foliar también sufre pérdidas, como ser:

- Por dispersión en calor
- Por convección del viento
- Por evaporación de agua, etc.

Así del total de radiación solar, solo el 5 % esta disponible para que las plantas puedan realizar fotosíntesis

Energía luminica y su trasmisión

La luz, como el resto de las radiaciones electromagnéticas, está compuesta de paquetes elementales de energía llamados fotones, de modo que un fotón individual (unidad discreta) interaccione con una molécula.

Si se pretende que la energía de un fotón pueda ser utilizada para impulsar una transformación física, lo primero que hay que conseguir es que interactúe con una molécula que lo absorba. Lógicamente en el momento en que es absorbido, deja de ser un fotón y su energía se suma a la que ya tiene la molécula que lo absorbió. Este exceso de energía se denomina energía de excitación o excitón.

La absorción de un fotón por una molécula supone la transición desde su estado fundamental de mínima energía a uno de sus estados excitados en donde cambia la configuración de los electrones de valencia, es decir, los que ocupan los orbitales más externos. El estado excitado es muy inestable, por lo que la molécula excitada tiene una marcada tendencia a ceder el exceso de energía y volver al estado fundamental. Cuando esta relajación sucede por cesión o transferencia de energía de excitación a otra molécula lo suficientemente cercana, se denomina vía de transferencia por resonancia inductiva y es la clave para la fotosíntesis.

Pigmentos

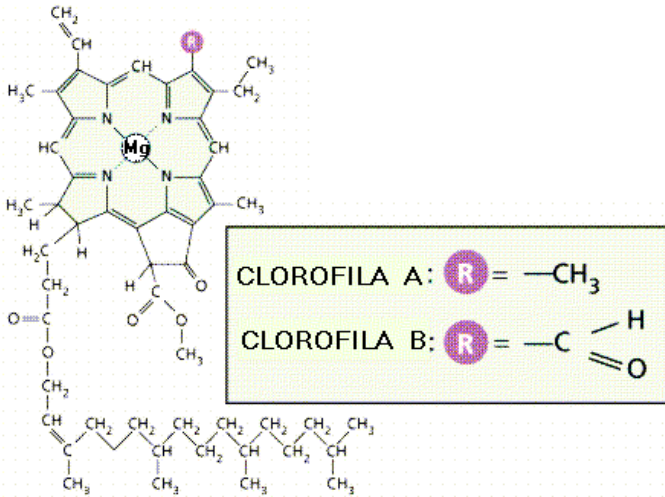
Un pigmento es una sustancia que absorbe luz en alguna longitud de onda y transmiten el color de la longitud de onda que no absorben, es decir, lo reflejan. Cualquier pigmento para poder absorber radiación luminosa depende de la cantidad de dobles enlaces conjugado en su configuración molecular, es decir, dobles enlaces alternados con simples.

En plantas la luz destinada a impulsar el proceso fotosintético es absorbida por dos tipos de pigmentos: clorofilas y carotenoides. Éstos se encuentran engarzados dentro de proteínas fotosintéticas formando complejos pigmento-proteína.

El pigmento fotosintético más importante es la clorofila, ya que es la biomolécula cromófora que interviene más directamente en el proceso de absorción de energía luminosa. Existen distintos tipos de clorofilas, pero todos ellos se caracterizan por tener un anillo tetrapirrólico, cíclico de tipo porfirina, con un catión metálico de magnesio (Mg^{2+}) ligado en el centro del anillo. También cuentan con una larga cadena hidrófoba de fitol que les facilita el anclaje dentro de zonas o estructuras poco polares.

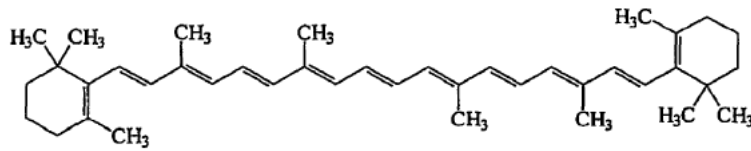
Debido a esta configuración éste pigmento es capaz de absorber la radiación luminosa en la zona del azul y también en la del rojo: por ello son de color verde.

En los vegetales existen dos tipos de clorofilas, la tipo a y la tipo b.



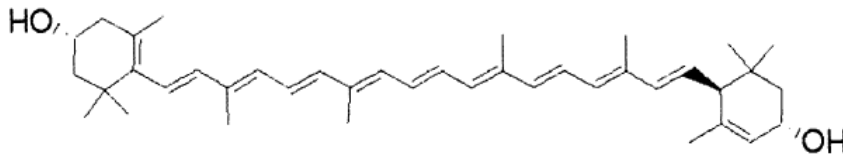
Los carotenoides son compuestos de cuarenta átomos de carbono que tiene una estructura principal lineal con grupos metilo laterales cada 4 átomos de carbono. Son derivados de la fusión de 4 unidades de isopreno, por ello se los considera lípidos isoprenoides. Los extremos pueden formar anillos o llevar sustituyentes oxigenados. Los carotenoides con algún grupo oxigenado son llamados xantofilas, mientras que los hidrocarburos sin oxígeno se denominan carotenos.

La función fotosintética principal de los carotenoides es proteger el aparato fotosensible mediante mecanismos de disipación y extinción de energía.



Beta-caroteno

Caroteno

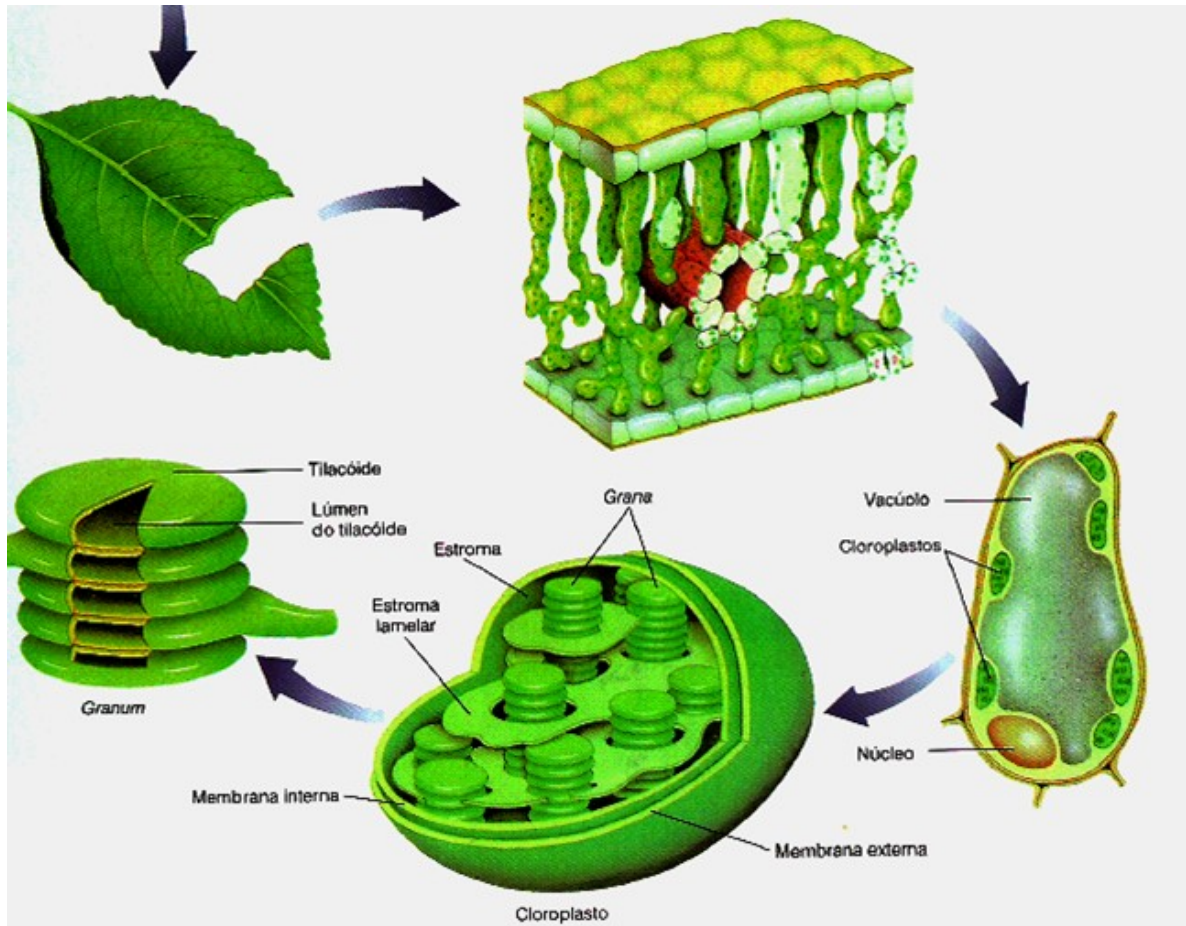


Xantófila

Cloroplastos

En las plantas superiores la fotosíntesis se lleva a cabo en los tejidos fotosintéticos, los cuales están conformados por células que poseen orgánulos subcelulares llamados cloroplastos. A nivel macroscópico, las hojas son el órgano vegetal especializado en la fotosíntesis.

Los cloroplastos son orgánulos separados del citosol celular por una doble membrana. La membrana externa es bastante permeable y rodea a la membrana interna cuya permeabilidad es más selectiva. Ésta está en conexión con un sistema membranoso llamado tilacoides o membranas tilacoides, que forman un sistema intrincado de membranas que se pliegan a modo de láminas paralelas de dobles membranas que se denominan lamelas. Existen dos tipos de lamelas: las lamelas grana, que son apilamientos de numerosas láminas a modo de discos, y las lamelas estromáticas, que son más simples y extensas, interconectan zonas de lamelas apiladas.



Las lamelas grana y estromáticas, al estar formadas por dobles membranas tilacoidales plegadas, dejan un espacio acuoso en su interior denominado lumen, que queda separado del espacio acuoso interno general del cloroplasto, llamado estroma. El estroma es la matriz acuosa principal del cloroplasto, ocupa el mayor volumen.

El lumen es un espacio separado diferente, en el que la reacción más significativa es la fotólisis del agua, que produce oxígeno. Y, en el estroma, se localiza en disolución, el aparato biomolecular que realiza la segunda fase de la fotosíntesis, incluida la vía principal de fijación del CO_2 por el ciclo de Calvin.

Elementos del aparato fotosintético

La primera fase de la fotosíntesis es una fase de conversión de energía que consta de una cadena redox de transferencia de electrones y la consecuente generación de un gradiente de concentración de protones. Por su complejidad estructural y funcional, se los denomina macrocomplejos, son los siguientes:

- Fotosistema II } Implicados en la transferencia de e⁻ y H⁺
- Fotosistema I } Absorben y transforman la energía fotónica en energía redox
- Complejo Citocromo b₆f → Sistema conector entre los dos fotosistemas
- ATPsintasa → Síntesis de ATP

A cada uno de los fotosistemas se asocian de modo dinámico antenas (“*light harvesting complexes*”) LHCI y LHCII, que son unidades funcional y estructuralmente separadas encargadas de la absorción de fotones y de la recolección-canalización hacia los fotosistemas.

Entre los complejos de la cadena fotosintética hay una serie de conectores redox:

-Plastoquinona (PQ): existen alrededor de 10 por fotosistema II que se van reduciendo y oxidando según el estado funcional del aparato fotosintético.

-Plastocianina (Pc): se asocia de modo extrínseco a la membrana tilacoidal en el lado del lumen y hace puente redox entre el citocromo b₆f y el fotosistema I.

Ferredoxina (Fd): actúa como aceptor de los electrones del fotosistema I en el lado estromático de la membrana tilacoidal.

Fotosistema II (PSII): macrocomplejo también llamado agua-plastoquinona oxidoreductasa, ya que cataliza enzimáticamente la oxidación del agua y la reducción de la plastoquinona. Por lo tanto se llevan a cabo dos procesos fundamentales. Absorbe los fotones con una longitud de onda de 680nm

-Primera separación de carga (transducción de energía luminosa en energía redox)

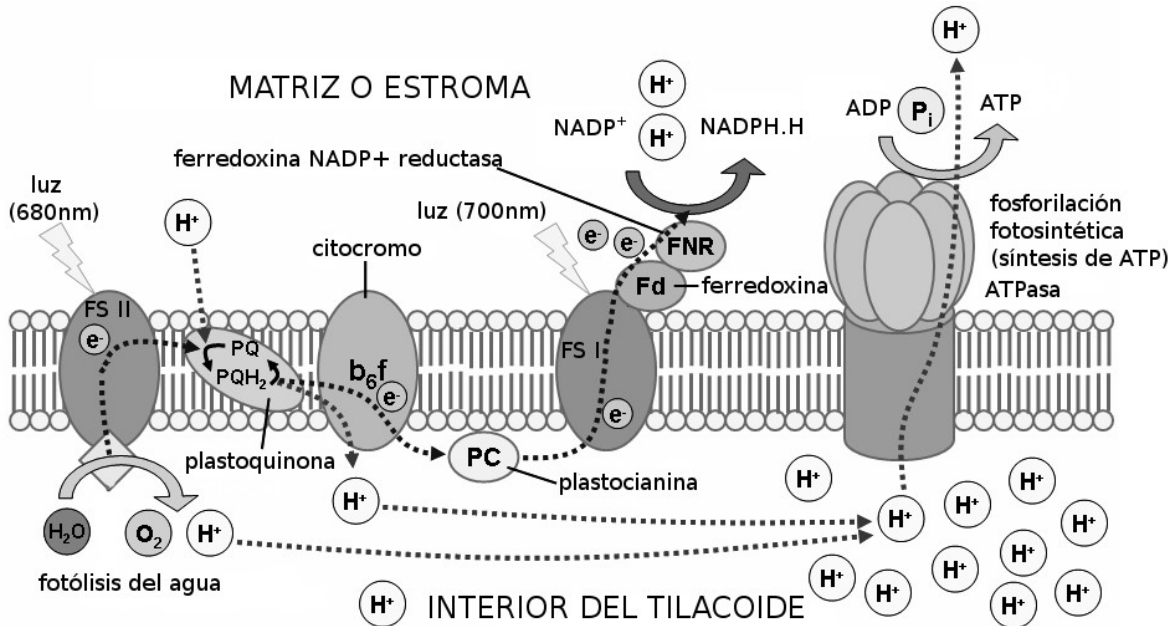
-Fotólisis del agua, que da electrones y protones (también produce oxígeno molecular liberado a la atmósfera)

Citocromo b₆f: su función es conectar los dos fotosistemas oxidando el plastoquinol (PQH₂) producido en el fotosistema II y reduciendo la plastocianina (pc), que se oxidará en el fotosistema I.

Fotosistema I (PSI): por su función enzimática puede ser denominado plastocianina-ferredoxina oxidoreductasa, ya que interviene en la parte final de la transferencia electrónica fotosintética

tomando los electrones de la plastocianina (Pc) y cediéndolos a las ferredoxina. Absorbe los fotones en una longitud de onda de 700 nm

ATP sintasa: fotoinduce la síntesis del ATP tras el flujo redox. El mecanismo que mueve y posibilita la catálisis es el gradiente de protones transversal originado por el flujo electrónico en el tilacoide

Etapa lumínica: Cadena de transporte electrónico fotosintético

Cuando el agua se oxida se liberan dos e^- para el transporte. El primer compuesto en recibirlos (uno por vez) es LHCII del FSII, de allí se dirige a la PQ que para reducirla hacen falta 2 e^- y 2 H^+ (éstos últimos provienen del estroma, pero después que se oxida la PQ se transfieren al lumen). Una vez reducida la PQ, se oxida el citocromo b_6f con el transporte de 2 H^+ del estroma al lumen. El citocromo b_6f sólo puede aceptar 1 e^- proveniente de la PQH₂.

Luego el e^- pasa a reducir a la Pc que transporta por el lumen hacia el FSI. Por último se traslada a las ferredoxinas, que aceptan 1 e^- cada una y lo transfieren al NADP⁺ para formar NADPH⁺ + H^+ en el estroma.

Estas reacciones se conocen en conjunto como transporte acíclico de electrones porque éstos electrones no vuelven al agua. Pero el citocromo b_6f puede regular lo que se llama como transporte cíclico de electrones cuando entran al FSII muchos electrones y dispersarlos.

Etapa independiente de la luz: Asimilación de CO₂

Las plantas absorben CO₂ por difusión. Ingresan por los estomas, se introduce en el mesófilo, difundiendo hacia los cloroplastos gracias al gradiente de concentración.

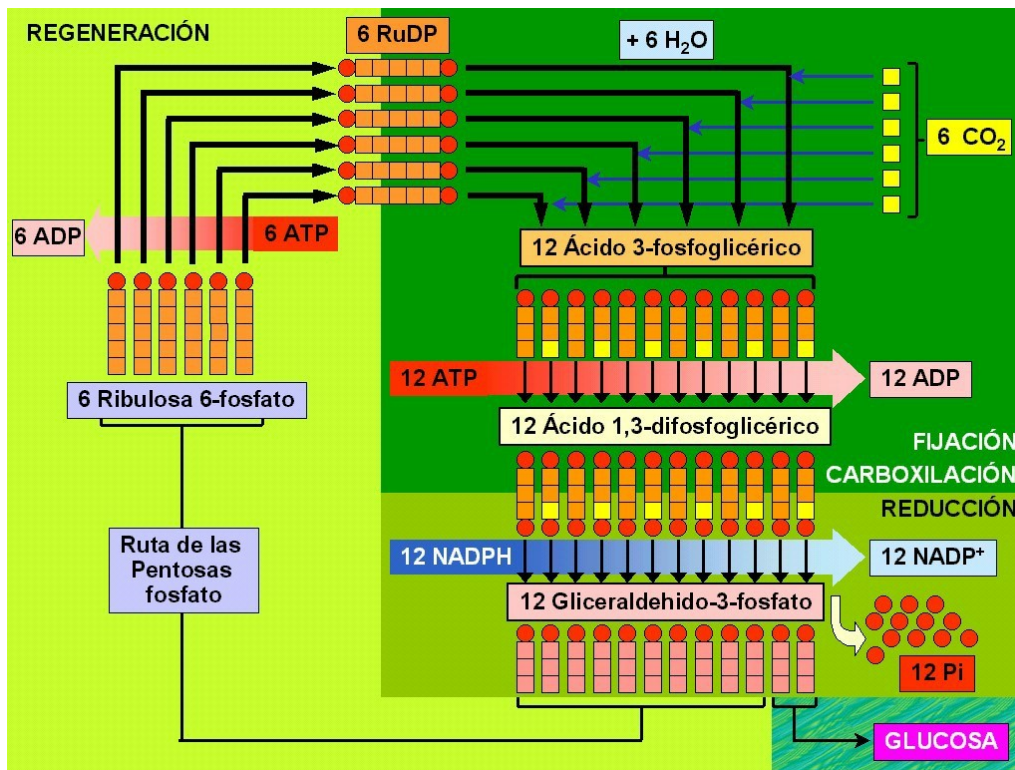
Melvin Calvin y Andrew Benson pudieron dilucidar en 1950 la ruta del CO₂ en la fotosíntesis, en la cual se distinguen 3 fases:

- Fijación del CO₂: que tiene lugar por carboxilación de la RuBP (ribulosa- 1,5 bifosfato)

- Reducción del carbono fijado a hidratos de carbono que requiere poder reductor y aporte de energía en forma de ATP, generados mediante la cadena de transporte de electrones y la fotofosforilación.
- Regeneración de la RUBP que también requiere de aporte energético.

La incorporación de CO_2 a la RuBP se denomina carboxilación. Este paso está catalizado por una enzima llamada 1,5-ribulosa bifosfato carboxilasa/oxigenasa (RuBisCO). El nombre de carboxilasa/oxigenasa se debe a que cataliza también la oxidación de la RuBP. Esta reacción se desarrolla en 5 pasos todos catalizados por la RuBisCO.

Desde el punto de vista estequiométrico es necesaria la fijación de 3 moléculas de CO_2 para que el carbono pueda avanzar hacia la síntesis de hidratos de carbono ya que el primer carbohidrato de la síntesis es un compuesto fosforilado de 3 átomos de carbono, una triosa fosfato. Por ende, se tiene que carboxilar 6 CO_2 para formar una hexosa.



(*)En esta imagen se representa el proceso del doble de moléculas de lo explicado.

Tras la incorporación de 3 CO_2 a la RuBP se obtienen 6 moléculas de 3-fosfoglicerato (3-PGA). La mayor parte de la energía consumida en este ciclo se consume durante la reducción del grupo carboxílico del 3-PGA.

En primer lugar cada una de las 6 moléculas de 3-PGA es fosforilada con el consumo de ATP en una reacción catalizada por la PGA quinasa. Como resultado, cada una de las 6 moléculas de 1,3-bifosfoglicerato originadas es reducida entonces a gliceraldehído 3- fosfato (GAP) por la

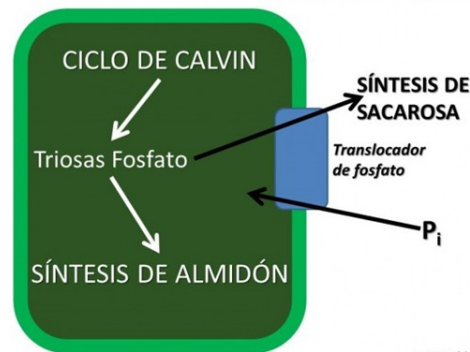
gliceraldehído 3- fosfato deshidrogenasa, que consume poder reductor en forma de NADPH. De las 6 moléculas de GAP una es derivada a la síntesis de carbohidratos mientras que las otras 5 participan en la regeneración de las RuBP en el estroma del cloroplasto. (*)

Biosíntesis de fotoasimilados

Las triosas fosfato que se originan son utilizadas para la síntesis de sacarosa y almidón considerados los principales productos finales de la fotosíntesis.

-Síntesis de sacarosa: tiene lugar en el citosol para ser transportada al floema. Por ello es necesario que las triosas fosfato sintetizadas en el cloroplasto se trasladen al citosol mediante un transportador en la envoltura interna del cloroplasto haciendo co-transporte entre 3-PGA y Pi (fosfato inorgánico). Una vez en el citosol sufre diferentes reacciones hasta convertirse en sacarosa.

-Síntesis de almidón: el exceso de triosa fosfato que no se utiliza en la síntesis de sacarosa se convierte en almidón que actúa como sustancia de reserva de carbono. La síntesis y almacenamiento tienen lugar en el propio cloroplasto, donde se acumula durante el día para ser movilizado durante la noche. Las reacciones que suceden aquí sólo difieren en los últimos pasos.



Fotorespiración

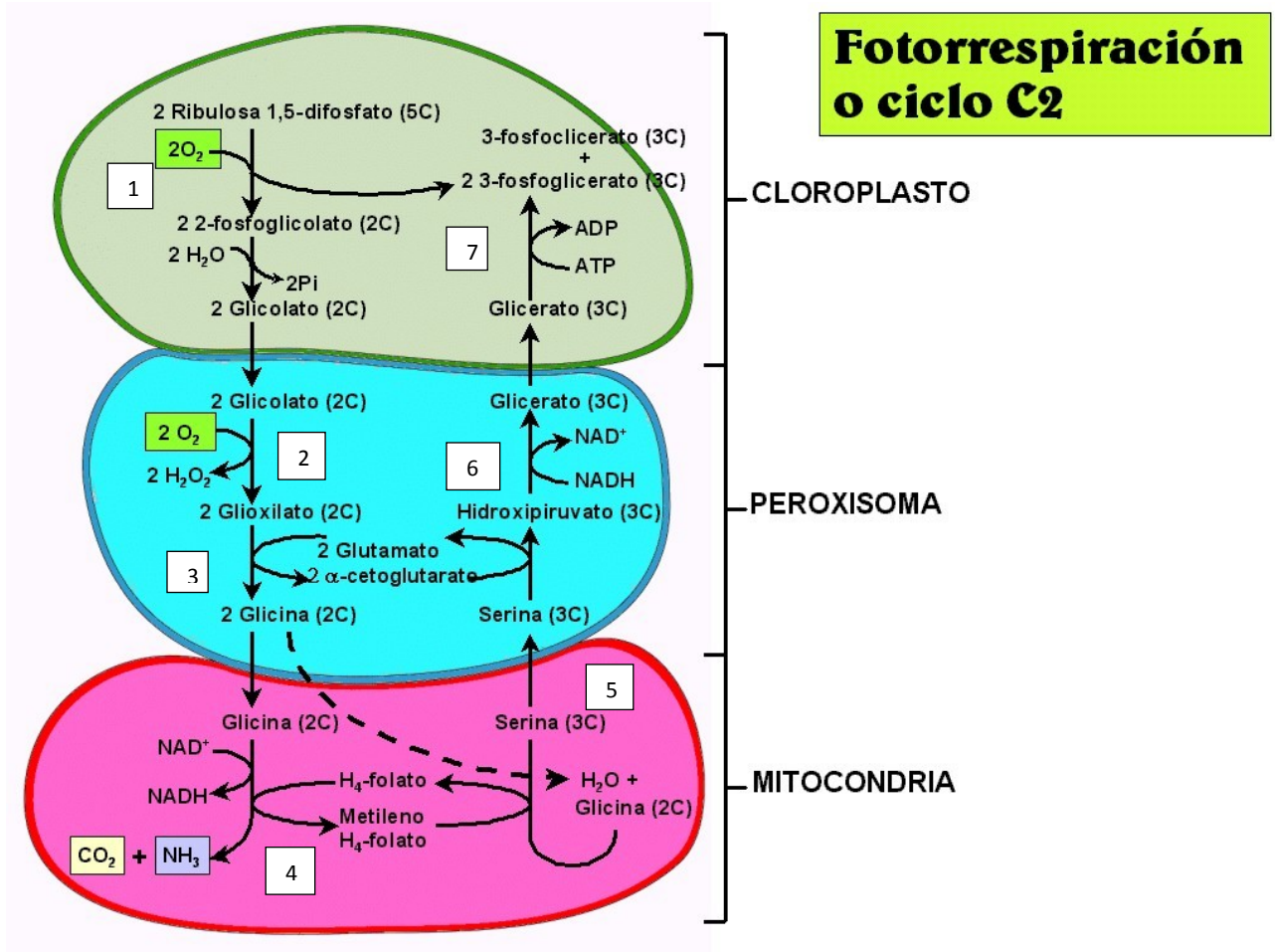
Salvo que existan limitaciones en la disponibilidad de luz y energía en la cadena de transporte electrónico, en la RuBisCO la velocidad de captura de CO_2 (carboxilación) durante la fotosíntesis suele estar determinada por:

- La disponibilidad de CO_2 en los centros activos y la proporción de concentraciones CO_2/O_2
- El aporte de RuBP
- La cantidad de RuBisCO presente
- El estado de activación de la RuBisCO

La actividad carboxilasa de la RuBisCO implica la unión de la enzima con la RuBP en los loci activos y la liberación de dos moléculas de 3-PGA. Sin embargo al igual que el CO_2 , el O_2 puede reaccionar

con la RuBP produciendo ácido fosfoglicólico o fosfoglicolato (2C) a partir de los carbonos 1 y 2 de las RuBP y 3-PGA a partir de los carbonos restantes.

El O₂ y el CO₂ compiten por los loci activos de la RuBisCO, es decir el O₂ es un inhibidor competitivo del CO₂ y viceversa.



Esta actividad oxigenasa de la RuBisCO es el proceso llamado fotorrespiración el cual incluye una serie de reacciones llamadas ciclo C2 o ciclo fotorrespiratorio.

El fosfoglicolato (1) formado en el cloroplasto por oxigenación de la RuBP es rápidamente hidrolizado a glicolato por una fosfatasa específica. El metabolismo del glicolato, implica la participación de los organelos más: peroxisomas y mitocondrias. El peroxisoma posee catalasa que cataliza $2\text{H}_2\text{O}_2 \rightarrow 2\text{H}_2\text{O} + \text{O}_2$ donde el glicolato mediante la glicolato oxidasa se transforma en glioxilato (2). El glioxilato sufre una transaminación en la que el donador es probablemente el glutamato y el producto es glicina que entra en la mitocondria (3) donde el complejo glicina descarboxilasa descompone la glicina a amoníaco y CO₂ (4), dejando libre al otro carbono de la glicina que se une a un trasportador especial que une el fragmento a una segunda glicina, formando serina (5).

Tanto la glicina como la serina pueden utilizarse para formar proteínas, pero en su mayor parte serán metabolizadas para formar 3-PGA. Así la serina pasa al peroxisoma, donde sufre una transaminación para producir hidroxipiruvato, el cual a continuación se reduce a glicerato (6). Este glicerato entra finalmente al cloroplasto donde es fosforilado a 3-PGA (7).

En este proceso se ha consumido oxígeno y se ha liberado CO_2 por lo que tiene las características de un proceso respiratorio. Sin embargo es dependiente de la luz y no se genera energía en forma de ATP. En ciertas situaciones este proceso puede afectar hasta el 50% de lo producido en fotosíntesis, con lo cual la energía se pierde. Lo que activa este proceso es la concentración CO_2/O_2 en el cloroplasto, no tanto la del ambiente.

Se cree que es una forma de disipar el CO_2 excedente en una época anterior en donde la concentración de CO_2 era alta en el ambiente.

Las temperaturas altas promueven la actividad oxidasa de la RuBisCO, porque aumenta su afinidad por el O_2 y porque con la temperatura la solubilidad de los gases cambia, haciendo más disponible al O_2 en el mesófilo.

Métodos para la determinación de la intensidad fotosintética

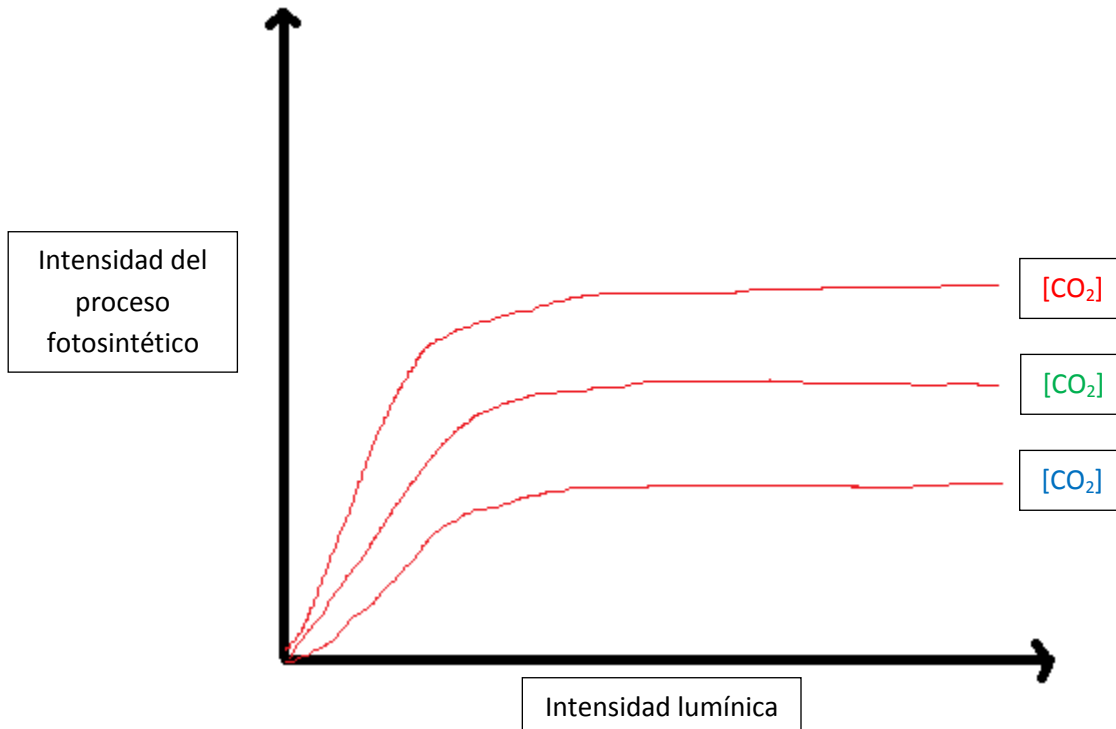
Pueden estar basados en:

- ✓ CO_2 absorbido: donde se mide la concentración de CO_2 que queda luego de que una planta realiza fotosíntesis.
- ✓ O_2 liberado
- ✓ Ganancia de peso seco

Factores que afectan la intensidad fotosintética

→ Ley de los factores limitantes de Blackman.

Todo proceso que se ve afectado por varios factores, la intensidad del mismo o su velocidad estará determinada por aquel que se encuentre en menor intensidad hasta que otro se vuelva limitante



[CO₂] La concentración en un ambiente normal, es en este caso, el factor limitante, ya que no importa si la intensidad lumínica aumenta, ya que el proceso llega a un llano y no aumenta por falta de O₂.

[CO₂] Al aumentar la concentración de CO₂ la intensidad fotosintética aumenta, hasta nuevamente llegar a su punto máximo y allanarse.

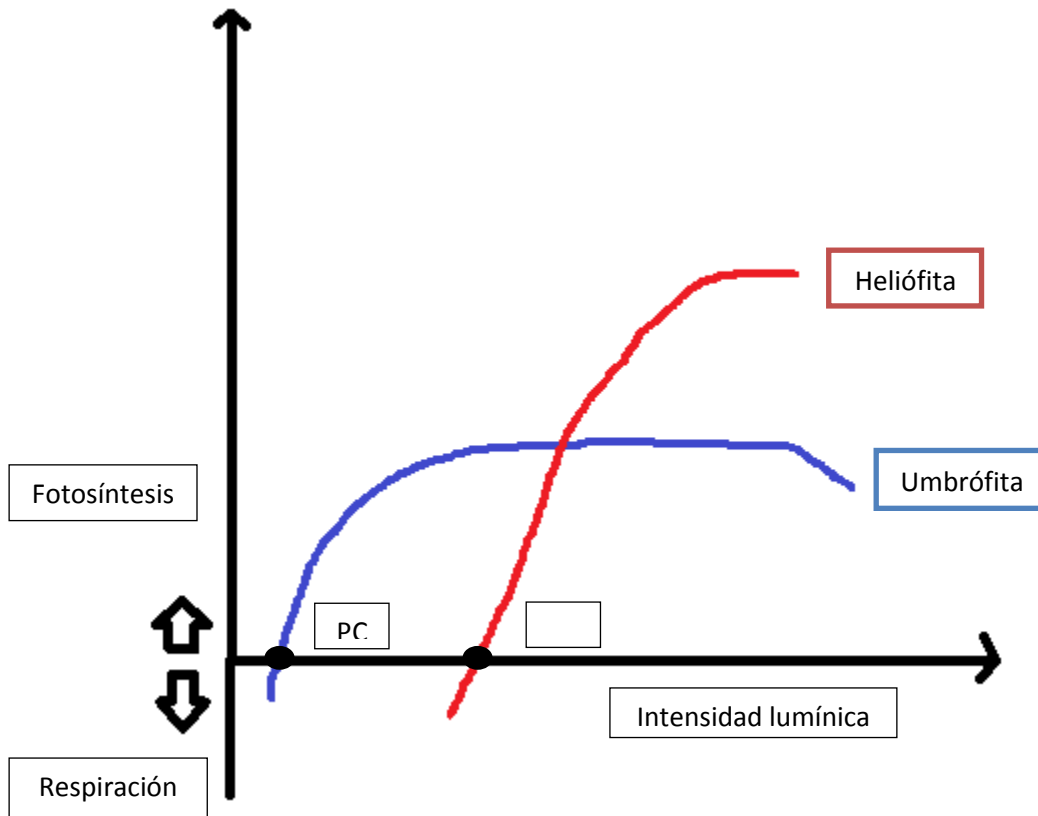
[CO₂] Si se vuelve a aumentar la concentración de CO₂, pero ésta vez aumenta y se allana más rápido, quiere decir que el factor limitante deja de ser la concentración de CO₂ y pasa a ser otro, como el H₂O

→ **Factores externos** (ambientales)

- Luz: ésta proporciona la energía necesaria.

¿Intensidad vs. Calidad?

La intensidad se refiere a la densidad del flujo fotónico fotosintético o radiación fotosintéticamente activa (PAR) que corresponde al flujo de fotones. Y la calidad se refiere a la longitud de onda con la que llega esa luz que tiene que ser entre los 400 y 700 nm.

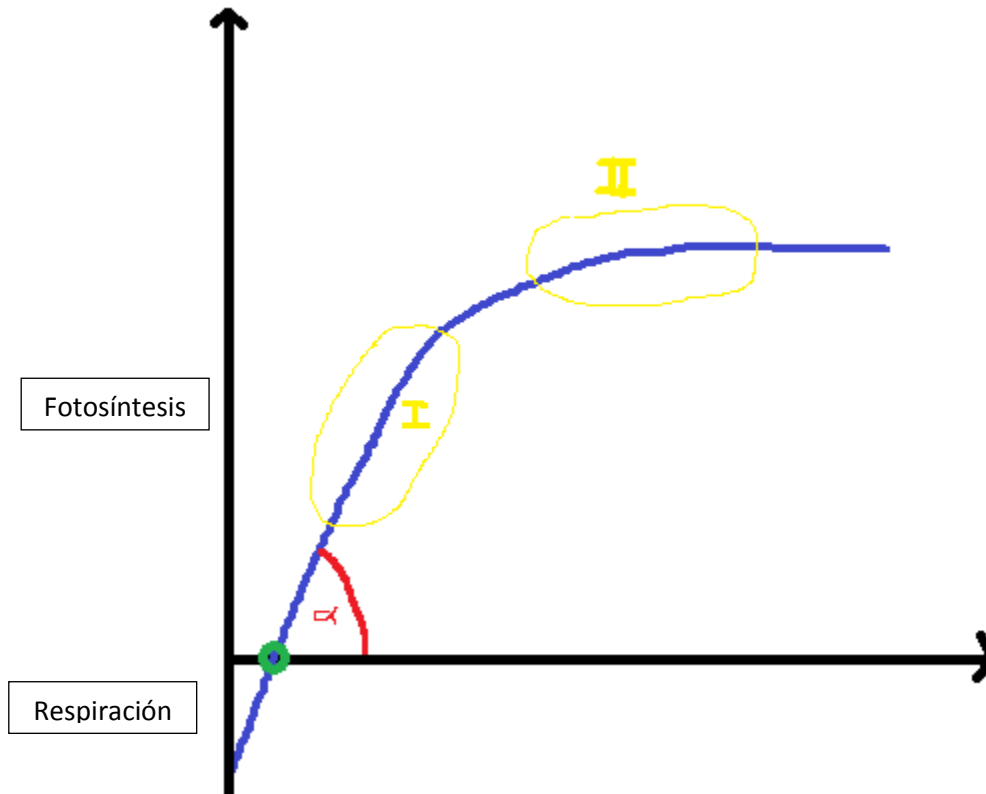


Punto de Compensación (PC): corresponde a la densidad del intercambio fotónico en el que el intercambio neto de CO₂ de la hoja es cero, debido a que igualan las tasas de consumo fotosintético de CO₂ y la producción de CO₂ en procesos respiratorios. Este punto de compensación dependerá de del tipo de planta, de la fase de desarrollo de la hoja y de factores ambientales.

Se distinguen dos tipos de plantas:

-**Heliófitas**: plantas que viven expuestas al sol, que son casi la mayoría de ellas. El punto de compensación es alto, para que la fotosíntesis supere la respiración necesitan altas intensidades de luz.

-**Umbrófitas**: plantas que viven en los sotobosques o debajo de otras plantas (plantas de sombra) que para poder hacer fotosíntesis bajan el PC a intensidades menores por lo tanto necesitan menor intensidad lumínica.



○ Punto de compensación y/o intensidad de equilibrio

α El ángulo de la curva evidencia la velocidad del proceso. Cuanto más amplio sea más rápido sucede el proceso.

I Etapa I: al proceso lo está regulando las reacciones fotoquímicas incrementando la fotosíntesis.

II Etapa II: la velocidad se estabiliza regulando exclusivamente por la etapa bioquímica, es decir, por más que aumente la cantidad de fotones, los procesos enzimáticos llegan a su velocidad máxima.

- Concentración de CO_2 .

Se encuentra en la atmósfera a niveles bajos (300-380 ppm). Las plantas dependen de la difusión del CO_2 desde la atmósfera hasta los cloroplastos donde tendrá lugar su fijación.

En un ambiente donde la concentración de CO_2 va en aumento, la RuBisCO se saturaría de CO_2 y no produciría fotorespiración, lo cual es beneficioso.

Esa difusión se realiza por la Ley de Fick con el flujo proporcional al gradiente de concentraciones e inversamente proporcional a la suma de las resistencias.

$$\text{Absorción de CO}_2: \frac{\Delta \text{CO}_2}{R_a + R_p + R_m}$$

Resistencias de la fase gaseosa:

-Resistencia cuticular: a medida que la hoja envejece, mayor es la capa que impide la libre difusión.

-Resistencia estomática (R_e): grado de apertura o cierre de los estomas.

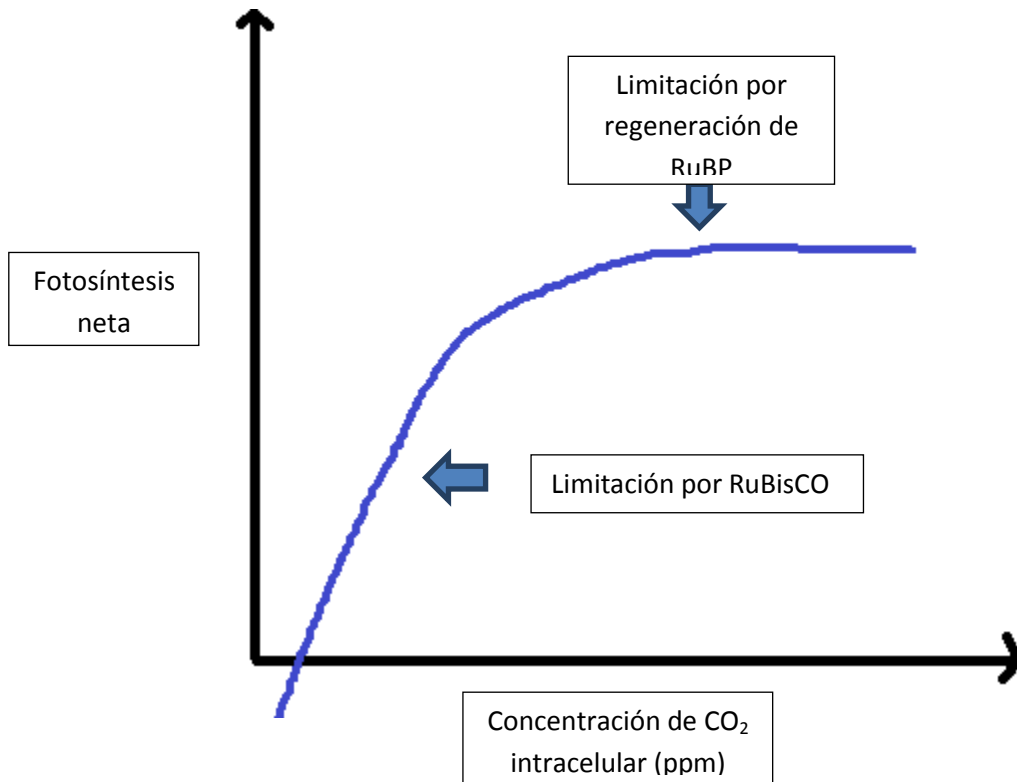
-Resistencia del mesófilo (R_m): resistencia a la disolución del citosol, paredes, membranas o de los cloroplastos.

La resistencia al ingreso aumenta cuando disminuye la carboxilación, o sea el sustrato no se transforma y hay mayor concentración de CO_2 intracelular.

Por lo tanto la resistencia aumenta con la baja intensidad de luz

↓
baja excitación
↓
bajo poder reductor
↓
baja carboxilación

Cuando los niveles de CO_2 son bajos, la RuBP se sintetiza en la fase de regeneración del ciclo de Calvin más rápidamente de lo que es utilizada por la RuBisCO y por lo tanto, la RuBP se encuentra en exceso. En éstas condiciones está limitada por la actividad carboxilasa de la RuBisCO, dado que los niveles del otro sustrato de esta enzima (CO_2) son bajos. Al aumentar los niveles de CO_2 , también se incrementa la tasa total de fotosíntesis, y la RuBP se utiliza con mayor velocidad.



Al llegar al punto donde la RuBisCO puede usar la RuBP más rápidamente de lo que se sintetiza, la tasa de fotosíntesis ya no aumenta más, y ello corresponde a la zona de saturación de la curva. Así, la velocidad de regeneración de la RuBP en el ciclo de Calvin impone otro límite a la tasa fotosintética.

- Temperatura

Afecta principalmente a los procesos enzimáticos donde se diferencian los Q_{10} (al aumentar en 10°C , como fue afectada la velocidad de reacción).

- Q_{10} en la etapa lumínica: 1 porque no le afecta la temperatura

- Q_{10} en la etapa sintética: 2-3 por lo tanto si le afecta la temperatura

Temperaturas altas provocan:

1. Afectan la actividad enzimática y producen la degradación de proteínas de forma irreversible
2. Provoca el cierre de estomas y por lo tanto disminuye la concentración de CO_2

Temperaturas bajas provocan:

1. Afectan la actividad enzimática produciendo la degradación de proteínas de forma reversible
2. Pérdida de hidratación, el agua se pone viscosa, por lo tanto hay menor liberación de H^+ y donación de e^- y como consecuencia afecta la apertura de estomas y la selectividad de las membranas.

- Concentración de O_2

Afecta a las plantas en numerosos procesos, como ser:

-Produce fotorespiración

-Genera saturación del sistema estomático

-Afecta la presencia de diferentes elementos minerales

→ Factores internos

- Edad de la hoja

De acuerdo a la edad foliar la actividad fotosintética cambia. En una hoja joven los cloroplastos puede estar aún inactivos, mientras que en una hoja senescente la clorofila ya puede encontrarse en descomposición.

La cantidad de clorofila como factor principal de la actividad fotosintética, en realidad depende de la cantidad de clorofila activa con dobles enlaces que le permita trabajar como pigmento.

- Posición de las hojas

En la mayoría de las plantas están estratégicamente ubicadas para que todas reciban luz. La intensidad de la luz disminuye a medida que avanza por las capas foliares. Las hojas interiores generalmente son parásitas de las que reciben mucha luz ya que no superan el punto de compensación.

- Acumulación de productos

Si se acumula sacarosa, no se va a ver aumentada la actividad fotosintética, esto tiene que ver con la repartición de los recursos energéticos. Hay lugares donde la actividad fotosintética es mayor, envía sacarosa a los sitios de mayor demanda, en zonas de crecimiento. Por lo tanto las hojas con mayor actividad fotosintética son las hojas adultas con clorofila activa, cerca de las zonas de mayor requerimiento.

No es lo mismo la fotosíntesis de una hoja a que la realizada por una planta en su conjunto o una población de plantas. La diferencia en la cantidad de procesos fotosintéticos que realiza en una planta son la cantidad de hojas que reciben luz difusa que son las que marcan la ganancia, ya que las más iluminadas están al borde de la saturación. Esto también depende de como se organicen en el espacio y a la altura en la que se encuentren.

Bibliografía

MONTALDI, E.R. (1980). Metabolismo Energético, En: Sivori, E.; E. R. Montaldi y O. Caso. Fisiología Vegetal. editorial Hemisferio Sur. Buenos Aires.

GUARDIOLA BARCENA, J. L. y A. GARCIA LUIS, (1990). Fisiología Vegetal I: Nutrición y Transporte. Editorial Síntesis. España.

BARCELLO COLL, J. G. NICOLAS RODRIGO; B. SABATER GARCIA y R. SANCHEZ TAMES. (1992). Fisiología Vegetal. Editorial Pirámide. Madrid.

BIDWELL, R. G. S. (1993). La Hoja y la Atmósfera. Fisiología Vegetal. Editorial AGT. México.

SALISBURY, F.B y C.W. ROSS. 1992. Bioquímica de las plantas. En Fisiología vegetal Ed- Grupo editorial Iberoamérica.

TAIZ, L. and E. ZEIGER. 2002. Fisiología vegetal. Editorial Sinauer, USA.