

La Vida en el Mar

Organismos vivos de diversos aspectos, variados tamaños, múltiples colores y complejos comportamientos poblan los océanos del mundo y nos maravillan con sus sorprendentes peculiaridades, caprichosas formas y belleza en distintos grados. Este espacio líquido debe su diversidad viviente a un fenómeno conocido como fotosíntesis, que se originó en sus propias aguas cuando en el planeta que nosotros conocemos como nuestro, aún no modelaba ni cercanamente el aspecto con el que hoy le conocemos. La capacidad de algunos organismos de utilizar la energía proveniente del sol a la forma de luz y poder a partir de ahí disponer de la requerida para realizar sus procesos vitales –fenómeno evidenciado hace unos 3.500 millones de años atrás-, no solo marcó el inicio del asentamiento y diversificación del fenómeno viviente, sino que también el comienzo de serie de otros procesos de índole ambiental, absolutamente determinantes en la evolución del entorno de nuestro planeta (Capítulo 12).

El plancton marino, aunque fundamentalmente microscópico en su tamaño, es el gigante en el proceso de captación de la energía regada por el sol y también en la transferencia de esta hacia los demás organismos vivientes que habitan el planeta, y que no son capaces de utilizarla directamente a partir de la radiación solar. Innumerables procesos de interacción con los demás organismos vivos presentes en los océanos, asociado a la gran diversidad morfológica y funcional de sus componentes, hacen de estos seres elementos fundamentales, no solo en los procesos relacionados con la captura y traspaso de la energía, sino que también en los de la transferencia de carbono, minerales y gases en el ambiente marino. (Capítulo 13).

Sin dudas que para la mayoría de las personas los organismos vivos más llamativos que habitan los océanos corresponden a los denominados genéricamente como peces. Estos organismos acuáticos y de amplia distribución en aguas oceánicas y continentales, tiene además una estrecha y antigua relación con el hombre al haberse constituido desde los inicios de la humanidad, en una fuente fundamental de alimento y también, desde tiempos relativamente recientes, en la materia prima de una

importante actividad económica a nivel mundial. Estos notables seres vivos, a diferencia de los componentes del plancton, son organismos macroscópicos, con cuerpos fusiformes e hidrodinámicos, en su mayoría cubiertos de escamas y que habitan desde la superficie del mar, hasta las grandes profundidades oceánicas (Capítulo 14).

Si bien, el hábitat de mayor extensión en los océanos corresponde a la columna de agua, dada su tridimensionalidad y volumen, los fondos oceánicos -o zona bentónica-, no dejan de ser un lugar en donde también habitan numerosos organismos que se han adaptado a las particulares condiciones de este sustrato. Puesto que el desarrollo del fondo marino está supeditado a la forma de las cuencas oceánicas, el hábitat bentónico presenta una multiplicidad de áreas con variadas condiciones de profundidad, concentraciones de gases disueltos, diversos tipos de sedimentos, y una heterogénea disponibilidad de materia orgánica, entre otros componentes. En consecuencia, también existe en él una gran versatilidad de los tipos de organismos, como también una gran diversidad en las relaciones ecológicas. (Capítulo 15).

Un grupo de organismos de vital importancia en el bentos marino corresponde a los constituyentes macroscópicos autótrofos, también conocidas como macroalgas marinas, o simplemente algas. Estos organismos fotosintetizadores, capaces de aportar con el 50% de la producción primaria del planeta, viven en su gran mayoría adheridos al fondo marino, en zonas costeras, y están conformados por tres grandes grupos denominados algas verdes o "Chlorophyta", pardas o "Phaeophyta" y rojas o "Rhodophyta". Entre algunas de sus características relevantes para el hombre, varias de ellas producen importantes moléculas de interés, tales como polisacáridos mucilaginosos, compuestos con actividad antitumoral, o sustancias antibióticas, por solo citar algunas; y también son capaces de depurar zonas contaminadas al incorporar y concentrar en su interior algunas sustancias nocivas para el ambiente y el hombre (Capítulo 16).

La gran diversidad de condiciones que se presentan en los distintos ambientes oceánicos ha requerido, de los diversos organismos marinos, el desarrollo de mecanismos que los capaciten para hacer frente a las variadas exigencias ambientales. Amplias variaciones de presión hidrostática en las migraciones verticales, un medio externo con una alta concentración de sales, cambios amplios de temperatura, variaciones extremas en la disponibilidad de oxígeno y disponibilidad variable de alimento y nutrientes, etc. han inducido cambios evolutivos y con ellos, adaptaciones fisiológicas para realizar las funciones orgánicas, de modo de permitirles, en esas condiciones extremas y variables, completar sus ciclos y perpetuarse a través del tiempo (Capítulo 17).

CAPITULO 12

LUZ Y FOTOSÍNTESIS

Estela M. Plastino y Andrés Mansilla

1. Introducción	229
2. Características de la luz	230
3. Irradiancia	230
4. Penetración de la luz en los océanos	231
5. Organismos fotosintetizadores marinos y pigmentos	232
5.1. Clorofilas	232
5.2. Carotenoides	233
5.3. Ficobiliproteínas	233
6. Fotosíntesis	233
6.1. Reacciones de transducción de energía	234
6.2. Reacciones de fijación de carbono	235
6.3. Fotosíntesis y respiración	235
6.4. Rubisco y fotorrespiración	236
6.5. Mecanismos de concentración de carbono en algas marinas	236
6.6. Fijación de carbono independiente de la luz (b-carboxilación)	236
6.7. Productos de la fotosíntesis	237
6.7.1. Polisacáridos	237
6.7.2. Compuestos de bajo peso molecular	237
6.8. Formas de medir la fotosíntesis	237
6.8.1. Método del oxígeno	238
6.8.2. Método del ^{14}C	238
6.8.3. Fluorescencia	238
7. Fotoaclimatación	239
7.1. Curva fotosíntesis v/s irradiancia (F-I)	239
8. Fotoinhibición	239
9. Algunos efectos de la radiación solar en ecosistemas marinos	240
9.1. Luz y fitoplancton	240
9.2. Luz y distribución vertical de algas bentónicas	240
9.3. La radiación ultravioleta	240
10. Lecturas recomendadas	242

CAPITULO 12

LUZ Y FOTOSÍNTESIS

Estela M. Plastino y Andrés Mansilla

1. Introducción

La luz solar desempeña un papel fundamental para la vida en el planeta. La evolución de las diferentes formas de vida tal cual las conocemos hoy, solamente fue posible gracias a la aparición de un proceso denominado fotosíntesis¹. Surgió en bacterias anaeróbicas primitivas que desarrollaron la habilidad de captar y convertir la energía luminosa en energía química:



En esta ecuación, el elemento A es, por ejemplo, un átomo de azufre (S) y los pigmentos, bacterioclorofilas. Estas bacterias presentaban la habilidad de fotosintetizar en ausencia de oxígeno. Posteriormente, surgieron formas que diferenciaron la clorofila *a*, un pigmento capaz de participar del proceso de fotosíntesis utilizando el agua como dador de electrones y propiciando la liberación de oxígeno como producto final:



Así, el oxígeno pasó gradualmente a componer la atmósfera primitiva, una vez que estas bacterias surgieron en la Tierra hace más de 3,5 billones de años. Actualmente, existe una gran diversidad de organismos fotosintetizadores que liberan oxígeno, especialmente en el ambiente marino (Tabla 12.1.).

¹ La fotosíntesis aparece hace 3500 millones de años, ver capítulo 5 "Poblamiento de los mares".

Dependen fundamentalmente de la luz y desempeñan un papel ecológico importante como productores primarios de los ecosistemas donde viven, siendo responsables por más del 50% del total de la producción primaria del planeta. En este capítulo, serán abordadas las características de la luz frente al ambiente marino, así como aspectos relacionados con el aprovechamiento de la energía luminosa por los organismos fotosintetizadores, enfatizando algunas adaptaciones y aclimataciones desarrolladas para su sobrevivencia.

2. Características de la luz

La luz como una forma de energía radiante, alcanza la superficie de la Tierra en forma de "pequeños paquetes" conocidos como cuantos o fotones. En 1905, *Albert Einstein*² desarrolló una teoría en la cual propuso que la luz estaba compuesta de partículas llamadas fotones, cuya energía es inversamente proporcional a la longitud de onda de la luz. Esta energía es parte de un fenómeno físico más amplio, pudiendo ser descrita tanto a través de un modelo ondulatorio (radiación electromagnética) como a través de un modelo corpuscular. La fuente más importante de esta radiación es el movimiento acelerado de los electrones que forman parte de los átomos. Las ondas electromagnéticas transportan energía; que al incidir sobre la materia, es transmitida a los átomos. Para comprender cómo estas absorben y emiten luz, la descripción ondulatoria de la luz no es suficiente. Una descripción en términos de partículas resulta, en este caso, mucho más apropiada. Los fotones son paquetes de energía electromagnética, absorbidos o emitidos por los átomos en cantidades discretas. La energía que lleva uno de estos fotones depende de la frecuencia de la radiación electromagnética en cuestión: a mayor frecuencia, mayor energía por fotón (Tabla 12. 2.) Los tipos de radiación electromagnética se pueden clasificar según su longitud de onda, así podemos obtener un espectro electromagnético, formado por las diferentes longitudes de onda de la radiación electromagnética que se encuentran en el rango entre 10^{-16} m hasta los 10^4 m (Fig. 12.1.)

El ordenamiento de los colores del espectro luminoso está determinado por las longitudes de onda de la luz. De esta manera, la luz visible constituye apenas una pequeña parte de la familia de las ondas electromagnéticas, entre las cuales además podemos citar las ondas de radio, microondas, rayos X y la radiación ultravioleta, todas se diferencian entre sí por su longitud de onda y frecuencia. La longitud de onda (λ) se define como la distancia entre dos crestas o dos valles de una onda (Fig. 12.2.)

La energía es inversamente proporcional a la longitud de onda (Tabla 12.2.); las longitudes de onda largas tienen menos energía que las longitudes de onda corta. Mientras más larga la longitud de onda de la luz visible, más rojo es el color y si la longitud de onda es más corta, ésta estará más cerca del color violeta del espectro. Las longitudes de onda mayores que las rojas, se conocen como infrarrojas y las más cortas que las violetas son ultravioletas (Fig. 12.1.) La luz se comporta como una onda y como una partícula. Las propiedades de onda de la luz incluyen la curvatura de la onda cuando pasa de un medio a otro (Ej. a través de un prisma, el arco iris, un lápiz introducido en un vaso de agua, etc.). Las propiedades de partícula se demuestran mediante el efecto fotoeléctrico. Por ejemplo, cuando un átomo de zinc (Zn) se expone a la luz ultravioleta, se carga positivamente (Zn^+), debido a que la energía luminosa expulsa electrones del zinc. Estos electrones pueden crear una corriente eléctrica.

3. Irradiancia

La cantidad de luz que incide sobre la superficie fotosintética de los vegetales determinará en gran medida la capacidad fotosintética de éstos. Esta cantidad de luz puede ser medida de diversas formas: midiendo la iluminación de una superficie y expresándolas en Lux (unidad definida en términos de percepción del ojo humano) o bien midiendo la irradiancia, es decir, el flujo de energía radiante recibi-

² Ver capítulo 1 "La búsqueda del conocimiento y la ciencia en occidente"

do sobre una superficie por unidad de área y de tiempo. La irradiancia se puede expresar en función de la energía (Wm^{-2}) o en función de fotones ($\mu\text{mol}^{-2}\text{s}^{-1}$) y puede ser estimada a través de equipos denominados radiómetros, los cuales pueden utilizar diferentes tipos de sensores ya sea para medir la radiación al aire libre o bajo el agua. Actualmente existen sistemas más sofisticados como la estimación de radiación solar por satélite para lo cual se toman y almacenan datos de radiación obtenidos en forma remota a través de solarímetros y computadores, los que posteriormente se pueden asociar con determinados puntos geográficos gracias a la ayuda de imágenes satelitales debidamente georreferenciadas y disponibles a través de internet.

4. Penetración de la luz en los océanos

El proceso de fotosíntesis solamente es posible cuando la cantidad de luz que requieren las células autótrofas se encuentra por sobre una cierta intensidad. La profundidad a que la luz pueda penetrar en el océano y pueda existir fotosíntesis depende de una serie de factores entre los que se pueden indicar como los más importantes: reflejo desde la superficie del agua, latitud, estación del año, reflejo y absorción de partículas suspendidas en el agua, absorción de la luz por el agua y transparencia del agua. Los organismos que realizan fotosíntesis se encuentran limitados a los niveles superiores del océano, donde la intensidad de luz es suficiente para que ocurra el proceso fotosintético (zona fótica).

Los fenómenos meteorológicos interfieren con la luz antes de que esta alcance la superficie del agua; en este proceso y fuera de las condiciones iniciales del agua, las nubes y el polvo son los factores determinantes en la disminución de la energía radiante que finalmente llegará a la superficie del mar. Cuando la luz llega a la superficie del agua, una cierta cantidad es reflejada (Fig. 12.3.), la que depende del ángulo con que la luz alcanza la superficie del agua. Si el ángulo desde el horizonte es bajo, una gran cantidad de luz es reflejada. Recíprocamente, cuando el ángulo se aproxima a 90° , es decir perpendicular a la superficie del agua, existe una gran penetración de luz y poco reflejo. El ángulo en que la luz alcanza la superficie del agua está directamente relacionado con la máxima altura del sol sobre el horizonte. En regiones tropicales de la Tierra, el sol está directamente sobre la mitad del horizonte, o virtualmente perpendicular a la superficie del mar, obteniendo un ángulo de máxima penetración de la luz dentro de la columna de agua, a lo largo de todo el año. Avanzando desde el Ecuador hacia los polos, el sol puede estar lejos de esta posición en otras estaciones del año. Lo más importante en los polos es la diferencia en la altura del sol sobre el horizonte entre las estaciones del año, lo cual es muy acentuado tanto en el Ártico como en la Antártica, donde el sol está ausente durante el invierno o está tan por debajo del horizonte que la luz apenas puede penetrar en el agua. La presencia de hielo en estas áreas también reduce la penetración de luz en el agua. Esto significa que desde el Ecuador hacia el norte o sur, la cantidad de luz que penetra la superficie del océano y está disponible para el uso de las plantas, cambia significativamente con la estación. Como resultado, la fotosíntesis también varía siendo máxima en verano y mínima en invierno.

Desde el punto de vista de la profundidad de penetración de la luz en el océano, la porción de luz que entra en la columna de agua está sujeta a reducción por causa de dos procesos adicionales que actúan en el agua. El primero de ellos está relacionado con el esparcimiento de la luz por causa de las partículas suspendidas en la columna de agua ya que estas sean vivas o muertas, que interceptan la luz absorbiéndola o esparciéndola y produciendo de esta manera su atenuación. En el segundo proceso, la misma agua absorbe luz no dejándola disponible para los organismos fotosintetizadores. La cantidad absorbida es una función de la longitud de onda y el largo del recorrido o profundidad del agua con perfecta claridad o suficiente limpieza. Esta absorción de la luz por el agua es la principal razón de que las masas de agua de los océanos sean oscuras bajo cierto nivel. Por causa de esta absorción la fotosíntesis es restringida en estas regiones, aumentando en los niveles iluminados. Por otra parte, el agua no absorbe todas las longitudes de onda de la luz de igual forma. La radiación del sol que llega a la superficie del mar, está compuesta de un espectro de longitudes de onda medidos en nanómetros ($1 \text{ nanómetro} = 10^{-9} \text{ m}$). Cuando estas longitudes de onda entran en el agua de mar, algunos componentes son rápidamente

absorbidos por el agua (Fig. 12.3.) Sin embargo otros componentes tales como el verde y azul son absorbidos en forma más lenta y por lo tanto pueden penetrar más profundamente, aunque eventualmente ellos también son absorbidos por el agua. La luz roja es absorbida en los primeros metros de agua de mar clara, sin embargo el 10% de la luz azul puede penetrar a más de 100 metros bajo condiciones similares.

Es importante mencionar que para algunas longitudes de onda, una cierta fracción de su intensidad se pierde por absorción a medida que aumenta la profundidad del agua. De esta manera, aunque la luz azul y verde penetran profundamente en la columna de agua, su intensidad siempre disminuye con la profundidad (Cuadro 12.1.)

La profundidad hasta donde existe penetración de luz está en función de la transparencia y absorción diferencial del agua. Cuando la absorción es constante, los cambios en la profundidad de penetración efectiva de la luz son realizados primariamente por la concentración de partículas suspendidas. Cuando existe una gran cantidad de partículas en suspensión en el agua, como ocurre en las regiones costeras, la profundidad de penetración de la luz puede ser severamente reducida y por debajo de unos pocos metros su cantidad insuficiente para la fotosíntesis. Por otro lado, en aguas tropicales, de gran transparencia, donde existe poca interferencia de partículas en suspensión, la intensidad de la luz puede ser suficiente para la fotosíntesis por debajo de los 100 – 150 m.

Cuadro 12.1. La intensidad luminosa relativa a una determinada profundidad puede ser estimada a partir del coeficiente de extinción, utilizando la siguiente fórmula:

$$I_z = I_0 e^{-kz}$$

I_0 = Intensidad en la superficie

k = Coeficiente de extinción
(para agua pura $k = 0,0035$)

I_z = Intensidad en la profundidad

z = profundidad en metros

5. Organismos fotosintetizadores marinos y pigmentos

Los organismos fotosintetizadores marinos están restringidos a la zona fótica de los océanos y pertenecen a una diversidad de grupos filogenéticamente muy distintos entre sí, que incluyen tanto formas procarióticas eucarióticas (Tabla 12-1). En cuanto a la organización del talo, estos van desde formas unicelulares microscópicas hasta formas de más de 60 metros de longitud, como algunas especies de Phaeophyta (Ej. *Macrocystis*). Generalmente, formas unicelulares y coloniales son los principales componentes del plancton vegetal o fitoplancton, en tanto que las formas macroscópicas componen el bentos. Cada grupo desarrolló, a lo largo de la evolución, diferentes estrategias adaptativas que permitieron su ocupación y expansión en el ambiente marino. Los organismos fotosintetizadores tienen la capacidad de absorber la energía luminosa gracias a la presencia de sustancias denominadas pigmentos. Estos están compuestos por moléculas capaces de absorber eficientemente la luz emitida entre 400-700 nm (radiación fotosintéticamente activa, PAR por su sigla en inglés). La mayoría de los pigmentos absorben apenas determinadas longitudes de onda de este rango, y transmiten o reflejan las demás longitudes de onda que no son absorbidas. Son estos últimos los que confieren el color a un determinado pigmento.

Se reconocen tres grandes grupos de pigmentos: clorofilas, carotenoides y ficobiliproteínas. Están asociados a los tilacoides de los cloroplastos de organismos eucariontes y a los tilacoides presentes en el citoplasma de cianobacterias. La distribución de estos diferentes pigmentos en los grupos marinos es presentada en la tabla 12.1. Es importante destacar que la habilidad de los organismos marinos en captar energía luminosa no depende solo de la calidad o cantidad de pigmentos que ellos posean, sino también de otras características como las relacionadas a la morfología externa. Esta morfología es bastante variable, especialmente en las algas, lo que en muchos casos tiene una estrecha relación con optimizar la captación de la energía luminosa que llega al talo.

5.1. Clorofilas

Las clorofilas son compuestos tetrapirrólicos cíclicos con un átomo de magnesio en el centro del sistema de anillos (Fig. 12.4.) La clorofila *a* es considerada el pigmento esencial en el proceso de fotosíntesis. Exhibe picos de absorción en el azul (440 nm) y en el rojo (675 nm) (Fig. 12.5.) Se encuentra en todos los organismos fotosintetizantes (Tabla 12.1.), con excepción de algunas bacterias, como las púr-

puras y sulfurosas verdes. Estas realizan fotosíntesis gracias a la presencia de pigmentos denominados bacterioclorofilas y no liberan O_2 como producto final.

Además de la clorofila *a*, en grupos taxonómicos específicos se presentan las clorofilas *b*, *c*, *c*₁ y *c*₂, o *d* (Tabla 12.1.) La clorofila *b* difiere de la clorofila *a* por una pequeña variación química en su estructura básica, la que le confiere un espectro de absorción ligeramente distinto, con picos de absorción de 470 y 650 nm (Fig. 12.5.) La clorofila *c* posee picos de absorción de aproximadamente 447, 590 y 634 nm (Fig. 12.5.) y difiere en la estructura química de las anteriores especialmente por no presentar el grupo fitol. La clorofila *d* es descrita para algunas Rhodophyta, sin embargo, no parece tener función en la fotosíntesis.

5.2. Carotenoides

Los carotenoides son pigmentos químicamente muy distintos de las clorofilas, compuestos por cadenas de 40 átomos de carbono construidas a partir de subunidades de isoprenos. Son divididos en dos grupos, los carotenos (hidrocarbonetos puros) y las xantofilas o carotenoides (hidrocarbonetos oxigenados) (Fig. 12.6.) Absorben longitudes de onda corta del espectro visible, en la región entre 400 y 560 nm, presentando coloración amarilla, naranja o roja.

Estos carotenoides son numerosos y se encuentran ampliamente distribuidos en los diferentes grupos taxonómicos (Tabla 12.1.). Desempeñan un papel importante en algunos grupos de algas en la absorción de energía luminosa para la fotosíntesis, como en Phaeophyta y en ciertas Chlorophyta. En Phaeophyta, se puede encontrar la fucoxantina, en tanto que en algunas Chlorophytas sifonadas y otras Chlorophytas de profundidad, se encuentra la sifonaxantina. Estos dos carotenoides, así como el β -caroteno tienen la habilidad de absorber energía luminosa en la banda del verde, posibilitando, por tanto, la presencia de ciertas Chlorophyta a profundidades donde apenas las longitudes de onda en la banda del verde son predominantes. Además de actuar en la absorción de luz para la fotosíntesis, los carotenoides desempeñan un importante papel como protectores de moléculas de clorofila contra la foto-oxidación en presencia de luz excesiva. Estos mecanismos de protección son bien conocidos para Chlorophyta. En estas algas, el ciclo de biosíntesis de las xantofilas ya fue descrito y se sabe que la zeaxantina puede capturar oxígeno y formar violaxantina, que a su vez puede ser reducida nuevamente por el ácido ascórbico. Esta habilidad confiere una gran ventaja adaptativa a organismos que viven en regiones tropicales y están sometidos a altas irradiancias. Este ciclo también ha sido mencionado para especies de Phaeophyta.

5.3. Ficobiliproteínas

Las ficobiliproteínas son proteínas que presentan cromóforos en su estructura y se encuentran presentes sólo en algunos pocos grupos de organismos fotosintetizadores (Tabla 12.1.) Pueden ser de coloración roja (ficoeritrinas y ficoeritrocianinas) o azul (ficocianinas y aloficocianinas) y presentan picos de absorción en la franja de 490-670nm (Fig. 12.7.) Los cromóforos son compuestos tetrapirrólicos acíclicos denominados ficobilinas, encontrándose tres tipos principales: ficocianobilina, ficoeritrobilina y ficourobilina (Fig. 12.8.) Las ficobiliproteínas están organizadas en agregados funcionales a la captura de luz. En las cianobacterias y Rhodophyta, estos agregados toman proporciones tales que son denominados de ficobilisomos, partículas de 30-40 nm de diámetro, adheridas a la superficie externa de los tilacoides. La figura 12.9. presenta un modelo propuesto para la organización de los ficobilisomos de Rhodophyta. Cada ficobilisomo está compuesto por todos los tipos característicos de cromóforos de la especie. En Cryptophyta las ficobiliproteínas también se encuentran agregadas, pero no forman ficobilisomas pero si una matriz granular densa en el lumen de los tilacoides. Además de desempeñar un papel muy importante en la absorción de energía luminosa para el proceso de fotosíntesis de los grupos donde se presentan, las ficobiliproteínas, por corresponder a compuestos nitrogenados, funcionan como reserva de este nutriente para la célula.

6. Fotosíntesis

Los organismos marinos fotosintetizadores desarrollaron características muy propias, que tornaron posible su adaptación a condiciones peculiares con respecto a la diversidad cualitativa y cuantitativa

de la luz, disponibilidad de nutrientes, salinidad, temperatura y pH. Dentro de estas adaptaciones se destacan aquellas relacionadas con el proceso de fotosíntesis, como la composición de pigmentos, los diversos mecanismos para utilizar diferentes fuentes de carbono y la diversidad de productos resultantes del proceso, que son acumulados como reserva. Los principios de la fotosíntesis son semejantes en cianobacterias, algas, briófitos y plantas vasculares. No obstante, algunos de los principales procesos fueron elucidados inicialmente utilizando algas como modelo biológico. Parte de las reacciones relacionadas al proceso de fotosíntesis ocurren en los tilacoides y son denominadas de reacciones de transducción de energía o reacciones de luz. Están directamente ligadas al proceso de captación de la energía luminosa y por tanto, ocurren apenas en presencia de luz. El segundo grupo de reacciones ocurre en el estroma de los cloroplastos de eucariontes fotosintetizadores, y en el citoplasma de cianobacterias. Estas reacciones están relacionadas a la síntesis de azúcares y son denominadas de reacciones de fijación de carbono; son, muchas veces, erróneamente denominadas de reacciones en oscuridad, a pesar de ocurrir también en presencia de luz.

6.1. Reacciones de transducción de energía

Estas reacciones cuentan con la participación directa de los pigmentos fotosintetizadores, que se encuentran anclados en los tilacoides y organizados en unidades denominadas fotosistemas. Cada fotosistema generalmente incluye un conjunto de 250 a 400 moléculas que están distribuidas en el complejo antena y en el centro de reacción. El complejo antena está constituido de moléculas de pigmentos capaces de captar la energía luminosa (fotones) y direccionarla hacia el centro de reacción. En este centro de reacción, moléculas de clorofila y proteínas posibilitan la transformación de la energía luminosa en energía química. Esto solamente es posible gracias un par de moléculas de clorofila *a* situadas en este centro de reacción, capaces de recibir la energía transferida por el complejo antena. Cada molécula de clorofila *a*, cuando absorbe energía, transfiere un electrón a una molécula receptora. De esta forma, se inicia el flujo de electrones. Son conocidos dos tipos de fotosistemas (Fig. 12.10.) Los fotosistemas I y II están ligados entre sí por una cadena de transporte de electrones. El centro de reacción del fotosistema I posee un par de moléculas de clorofila *a* que tienen como pico de absorción máxima 700 nm, y por eso, estos pigmentos son designados de P₇₀₀. Por otro lado, el centro de reacción del fotosistema II posee un par de moléculas de clorofila *a* que tienen como pico de absorción máxima 680 nm, y por eso, estos pigmentos son designados de P₆₈₀.

La energía que incide en el fotosistema II es absorbida por las moléculas de P₆₈₀ en el centro de reacción, iniciándose el flujo de electrones a través de moléculas receptoras. Estas moléculas consiguen recuperar sus electrones extrayéndolos de la molécula de agua. Este quiebre de la molécula de agua recibe el nombre de fotólisis y resulta en la liberación de oxígeno:



Los electrones resultantes de la fotólisis del agua son liberados en el lumen del tilacoide, generando un gradiente de protones a través de la membrana del tilacoide, posibilitando que el ATP sea producido durante la fotosíntesis. La energía luminosa que incide en el fotosistema I es absorbida por el complejo antena y conducida hacia la molécula P₇₀₀, que en seguida transfiere sus electrones hacia moléculas receptoras que los conducen hacia la cadena de electrones. Esto resulta en la reducción del NADP⁺ a NADPH y en la oxidación de la molécula de P₇₀₀. En este caso, los electrones removidos de la molécula P₇₀₀ son repuestos por los electrones oriundos del fotosistema II (Fig. 12.10.) Las reacciones de transducción de energía pueden ser sintetizadas de la siguiente forma: en presencia de luz, los electrones fluyen del agua a través de los fotosistemas I y II, hacia el NADP⁺, resultando en la oxidación del agua para oxígeno (O₂) y en la reducción de NADP⁺ para NADPH. Los ficobilisomas desempeñan un papel importante en la captación de energía para el fotosistema II. En las cianobacterias y Rhodophyta, están dispuestos de manera que la aloficocianina está posicionada en la porción más basal, seguida de la ficocianina y ficoeritrina (Fig. 12.9.) Por tanto, esta última ocupa una posición más periférica en el

ficobilisoma. Las ficobiliproteínas forman una cadena de transferencia de energía, de niveles más energéticos (ficoeritrina) para niveles menos energéticos (aloficocianina). La energía, después de recorrer esta cadena, es transferida a un "polipéptido ancla", y este la transfiere para el fotosistema II, permitiendo entonces la continuidad del proceso de la fotosíntesis. Cuando el fotosistema II se encuentra saturado, la energía puede ser transferida directamente para el fotosistema I. En el caso de Cryptophyta, que no presentan ficobilisomas y que poseen apenas un tipo de ficobiliproteína, la energía absorbida por este pigmento es transferida a la clorofila *a*. Es importante destacar que algunas cianobacterias son capaces de fotosintetizar en ausencia de oxígeno, usando sulfito como dador de electrones y no el agua. Esta habilidad permite a las cianobacterias ocupar ambientes inhóspitos a eucariontes fotosintetizadores, como por ejemplo, sedimentos anóxicos de manglares y pozas intermareales.

6.2. Reacciones de fijación de carbono

Durante las reacciones de fijación y reducción del carbono, bien como las de síntesis de azúcares, son indispensables productos como el ATP y el NADPH derivados de las reacciones de transducción de energía. Así, queda en evidencia la dependencia entre las dos etapas de la fotosíntesis. El carbono utilizado en estas reacciones de fijación es oriundo de compuestos disueltos en el agua de mar. No obstante, se debe mencionar que algas marinas de la región intermareal, cuando están en periodo de emersión, pueden fotosintetizar, y en estos casos, utilizan eficientemente el dióxido de carbono (CO₂) atmosférico. El conjunto de reacciones que ocurre en el estroma de los cloroplastos y que promueve la síntesis de azúcares es denominado Ciclo de Calvin o vía C₃, pues el primer compuesto estable a ser formado es un azúcar con tres átomos de carbono. El compuesto inicial (o final) de este ciclo es un azúcar de cinco átomos de carbono con dos grupos fosfato, denominado de ribulosa 1,5-bifosfato (RuBP). La reacción entre este azúcar y la molécula de CO₂ es mediada por una importante enzima, la RuBP carboxilasa/oxidasas, conocida como rubisco.

El Ciclo de Calvin puede ser dividido en tres etapas: carboxilación, reducción y regeneración (Fig 12.11.)
Carboxilación : el CO₂ es fijado a la RuBP por acción de la enzima Rubisco. El compuesto formado por seis átomos de carbono es inestable, siendo rápidamente hidrolizado y resultando en dos moléculas de 3-fosfoglicerato, o ácido 3-fosfoglicérico (PGA).

Reducción : el 3-fosfoglicerato es reducido a gliceraldehido 3-fosfato (GAP) o 3-fosfogliceraldehido (PGAL).

Regeneración: durante las dos primeras etapas, tres moléculas de CO₂ son fijadas en tres moléculas de RuBP para formar seis moléculas de gliceraldehido 3-fosfato. Cinco de las seis moléculas de gliceraldehido 3-fosfato son usadas para regenerar tres moléculas de ribulosa 1,5-bifosfato, que es el compuesto inicial del Ciclo de Calvin. La otra, corresponde al primer compuesto de una serie de nuevas reacciones para sintetizar moléculas de azúcares más complejas. Las reacciones de fijación de carbono pueden ser sintetizadas por la siguiente ecuación:



6.3. Fotosíntesis y respiración

Es importante destacar que en eucariontes fotosintetizadores, tanto el proceso de fotosíntesis que ocurre en los cloroplastos, como el de respiración, que ocurre en las mitocondrias, llevan a una producción de energía para la célula. Los componentes de la cadena de transporte de electrones entre los fotosistemas I y II son semejantes a aquellos de la cadena de transporte de electrones de la respiración. El transporte de los electrones que ocurre entre los dos fotosistemas está acoplado al bombardeo de protones a través de la membrana del tilacoide, produciendo un gradiente electroquímico de protones que es capaz de mover la síntesis de ATP a partir de ADP y Pi en el complejo ATP-sintetasa, que está inserto en la membrana del tilacoide. Este proceso es completamente análogo al proceso de síntesis de ATP movido por protones en la mitocondria, pero es llamado fotofosforilación para enfatizar que la luz entrega la energía usada para mantener el gradiente de protones. Entonces, los cloroplastos y las mitocondrias generan ATP por el mismo mecanismo básico: acoplamiento quimiosmótico. Sin embargo,

se debe destacar que los electrones de la cadena respiratoria son obtenidos por medio de la oxidación de moléculas de alimento, diferentemente del que ocurre en la fotosíntesis, en que la energía para producción de ATP proviene de la luz.

6.4. Rubisco y fotorrespiración

La RuBP carboxilasa/oxidasa es un enzima ampliamente distribuida en los organismos fotosintetizadores. Está compuesta por 16 subunidades, ocho pequeñas y ocho grandes. Es activada por Mg^{2+} , CO_2 y luz. Pequeñas alteraciones en su función y estructura son reconocidas entre los principales grupos de algas. Las rubiscos encontradas en Rhodophyta y cromófitas son semejantes entre sí, sin embargo, difieren de la encontrada en Chlorophyta. Estas diferencias son atribuidas al hecho de que en Chlorophyta la subunidad pequeña es codificada en el núcleo, siendo más variable que la subunidad grande, codificada en el cloroplasto. La subunidad pequeña de Chlorophyta es también más variable que ambas subunidades de otras algas. Es importante resaltar que la rubisco es el mayor componente de los pirenoides, en el caso de las algas que los poseen, pudiendo, también estar presente en el estroma. Cuando existe una gran disponibilidad de CO_2 , la enzima rubisco cataliza la carboxilación de la RuBP con alta eficiencia. No obstante, el oxígeno (O_2) compite con el CO_2 por el mismo sitio activo, y cuando hay disponibilidad de O_2 la rubisco cataliza su reacción con la RuBP para formar una molécula de 3-fosfoglicerato y una de fosfoglicolato (Fig. 12.12.). Este proceso es denominado fotorrespiración. Durante esta reacción, ningún carbono es fijado. Además, el fosfoglicolato no es útil para la célula, y esta necesita gastar energía para restaurar los átomos de carbono de este compuesto. La vía de recuperación es larga y utiliza tres organelos celulares: cloroplastos, peroxisomas y mitocondrias. La fotorrespiración puede ser atenuada, o suprimida en algas marinas, gracias a mecanismos de concentración de CO_2 en la célula, lo que por lo tanto minimiza la posibilidad de que la rubisco pueda reaccionar con el O_2 .

6.5. Mecanismos de concentración de carbono en algas marinas

Las algas marinas predominantemente utilizan carbono inorgánico como única fuente de carbono. Como excepciones, se debe mencionar: 1) las formas parásitas; 2) ciertas cianobacterias que pueden aprovechar el carbono orgánico en la ausencia de luz, o ambos, inorgánico y orgánico en la presencia de luz; y 3), eventualmente ciertas macroalgas oportunistas, que pueden usar algunas fuentes de carbono orgánico. El carbono inorgánico disuelto en los océanos es proveniente de la descomposición de conchas y rocas, además del aporte de ríos y de la atmósfera¹. El gas carbónico (CO_2), el bicarbonato (HCO_3^-) y el carbonato (CO_3^{2-}) son formas disponibles de carbono inorgánico en el agua de mar. Las proporciones relativas de estos tres componentes dependen de algunos factores como pH (Fig. 12.13.), salinidad y temperatura del agua. En las condiciones de pH 8 y salinidad 35‰, aproximadamente 90% del carbono inorgánico está en la forma de HCO_3^- . Las algas marinas han desarrollado mecanismos para el mejor aprovechamiento del HCO_3^- ; tan común en su ambiente natural. Estos mecanismos se volvieron ventajosos porque la difusión del CO_2 en el ambiente marino es muy lenta, aún pudiendo ocurrir, sin gasto energético, tanto por la membrana plasmática, como por la membrana del cloroplasto. Dentro de los mecanismos de concentración de carbono ya descritos para algas marinas, se destaca el que utiliza la enzima anhidrasa carbónica (AC), presente en el citoplasma, en las porciones extracelulares y/o en los cloroplastos. Esta enzima desempeña un papel fundamental, posibilitando una gran producción y concentración de CO_2 en el interior de las células de estas algas, lo que es bastante ventajoso para evitar la fotorrespiración. No obstante, la existencia de la AC aún no ha sido demostrada para muchas especies marinas.



6.6. Fijación de carbono independiente de la luz (β -carboxilación)

Así como las plantas vasculares, las algas también poseen enzimas capaces de interconvertir compuestos C_3 y C_4 por carboxilación y descarboxilación. Las algas, especialmente las Phaeophyta, tienen la habilidad de fijar carbono independientemente de la luz. Algunas enzimas son capaces de adicionar el CO_2 al β -carbono del compuesto fosfenolpiruvato o del piruvato, produciendo productos diferentes

de aquellos que son derivados del Ciclo de Calvin. Este proceso es denominado β -carboxilación, muy semejante al que ocurre en plantas C_4 . Los principales productos formados son malato, aspartato, citrato y alanina. Este proceso ocurre predominantemente en las porciones jóvenes del talo. No obstante, es importante reforzar que la mayoría de las algas estudiadas hasta ahora, utilizan como vía principal de fijación de carbono el Ciclo de Calvin, o sea, la vía C_3 .

6.7. Productos de la fotosíntesis

El primer compuesto estable a ser formado como resultado de la fotosíntesis es un azúcar con tres átomos de carbono (3-fosfoglicerato). En presencia de luz, la fotosíntesis produce mucho más carbohidratos del que puedan ser consumidos en la respiración o en el crecimiento. Estas moléculas son convertidas en compuestos capaces de ser almacenados y posteriormente utilizados por la célula. Generalmente, estos compuestos son de cadena más larga, como los polisacáridos.

6.7.1. Polisacáridos

Son carbohidratos de cadena larga, característicos de los diferentes grupos de organismos fotosintetizadores. Como ejemplo, el almidón, acumulado en forma de granos en Chlorophyta y plantas vasculares. Estos granos son almacenados en el estroma de los cloroplastos. Cuando existen pirenoides, el almidón es acumulado en el citoplasma, pero adyacente a esta estructura, que se localiza dentro del cloroplasto. Otros grupos de algas producen diferentes tipos de polisacáridos que son almacenados en el citoplasma. La mayoría de ellos es formado por cadenas ramificadas o no ramificadas de unidades de glicosa, como en Rhodophyta (almidón de las florídeas), Phaeophyta (laminarina) y cianobacterias (almidón de las cianofíceas). Otros productos derivados de la fotosíntesis resultan en la formación de la pared celular constituida de una porción fibrilar, generalmente celulosa, y otra mucilaginosa. Las algas marinas, así como las plantas vasculares marinas, producen en gran cantidad una matriz de polisacáridos que no se presentan en plantas terrestres, ni tampoco en plantas (incluyendo algas) de agua dulce. Los grandes grupos taxonómicos poseen polisacáridos en la pared característicos. Varios de ellos tienen valor comercial como en el caso de los ficocoloides y desempeñan un papel importante dando rigidez a la pared celular, y al mismo tiempo confiriendo cierta elasticidad, tan necesaria en el ambiente acuático. Podemos destacar la formación de: 1) agar y carragenanos en Rhodophyta; 2) ácido alginico y fucooidanos en Phaeophyta; y 3) heteropolisacárido sulfatados altamente complejo en Chlorophyta.

6.7.2. Compuestos de bajo peso molecular

Como resultado de la fotosíntesis son también producidos compuestos de bajo peso molecular, que pueden actuar en la osmorregulación de las células. Sin embargo, en algunos grupos como Phaeophyta, pueden desempeñar un importante papel como producto de reserva, como el manitol. Estos compuestos también están presentes en otros grupos, como cianobacterias (glicosa, fructosa y trihalosa), Rhodophyta (floridosidio, digeneasidio o D-sorbitol y D-dulcitol), Chlorophyta y plantas vasculares (sacarosa).

6.8. Formas de medir la fotosíntesis

Las medidas de fotosíntesis son muy utilizadas como forma de evaluar el efecto de factores ambientales en las algas. Muchas veces son utilizadas como medida de la producción primaria, siendo importante en estudios ecológicos. Productividad primaria es la tasa neta de carbono incorporado en compuestos orgánicos por un determinado período. Eso incluye también el carbono incorporado por quimiosíntesis, proceso realizado por algunas bacterias. No obstante, como en los océanos la mayor parte del carbono fijado es derivado de la actividad de organismos fotoautotróficos, la producción primaria es muchas veces considerada como sinónimo de fotosíntesis. Para medir la fotosíntesis en ambientes acuáticos, se destacan tres métodos. Dos de éstos también pueden ser empleados en medidas de respiración: método del oxígeno y método del ^{14}C utilizándose frascos de DBO³ (Demanda Biológica de Oxígeno) u

³ Más conocido por su sigla en inglés BOD (biological oxygen demand)

otro tipo de frasco adecuado. Estos dos métodos pueden ser empleados tanto para obtener medidas en la naturaleza, como en simulaciones de laboratorio, variándose diferentes parámetros ambientales. El tercer método evalúa la fotosíntesis por medio de medidas de fluorescencia de la clorofila. Cada uno de estos métodos presenta ventajas y limitaciones que deben ser ponderadas por el investigador antes de optar por uno de ellos. Es importante destacar que tanto la fotosíntesis como la respiración son afectadas por una serie de variables como irradiancia, niveles de nutrientes, temperatura, pH, edad del tejido, fertilidad, estado reproductivo y ritmos circadianos. El empleo de una metodología adecuada para la evaluación de la fotosíntesis permite una mejor comprensión de las relaciones entre estas diferentes variables.

6.8.1. Método del oxígeno

Está basado en la evolución de las concentraciones de oxígeno disuelto en el interior de frascos claros y oscuros, empleándose frascos idénticos, rellenos con el mismo volumen de agua de mar conteniendo fitoplancton o una determinada biomasa de macroalga. El frasco claro es completamente transparente, en tanto que el oscuro es totalmente opaco, no permitiendo el paso de luz. El contenido de oxígeno del agua de mar utilizada en los experimentos es determinado previamente. Los frascos son cerrados adecuadamente, de forma que no se produzcan intercambio de gases con el ambiente. La duración del experimento (incubación) es determinada de forma arbitraria por el investigador. En los frascos oscuros, donde no hay fotosíntesis, hay consumo de oxígeno a través de la respiración, siendo que esta reducción es gradual a lo largo del tiempo. En los frascos claros, ocurren tanto la respiración como la fotosíntesis. En caso de las algas que estuvieran en condiciones en las cuales las tasas de fotosíntesis exceden las de respiración, habrá un aumento gradual de oxígeno disuelto en el agua. Después de un terminado período de incubación, el oxígeno disuelto es evaluado. Una de las maneras de medir el oxígeno disuelto es el método de Winkler (titulación). Sin embargo, la forma más práctica es el uso de un oxigenómetro, equipamiento acoplado a electrodos específicos para el oxígeno. Como las concentraciones de oxígeno son tomadas antes y después de la incubación en los frascos claros y oscuros, se torna posible calcular las tasas de fotosíntesis y respiración a partir de esos resultados, considerándose también el tiempo de duración de la incubación.

6.8.2. Método del ^{14}C

Está basado en la tasa de incorporación de Carbono 14 (^{14}C) radioactivo en la forma de carbono inorgánico en carbono orgánico. El elemento radioactivo ^{14}C es adicionado a frascos idénticos, rellenos con el mismo volumen de agua de mar conteniendo fitoplancton o macroalgas y cerrados adecuadamente. El ^{14}C generalmente es introducido a los frascos en la forma de $\text{H}^{14}\text{CO}_3^-$, una vez que este es la fuente principal de carbono en los océanos. Se adiciona una cantidad conocida de $\text{H}^{14}\text{CO}_3^-$, y los frascos son incubados por un determinado tiempo. Cuando se trata de fitoplancton, al final de la incubación, el agua es filtrada a través de membranas de éster de celulosa o filtros de fibra de vidrio de pequeña porosidad (0,22-0,70 mm), el que posibilita la retención de las células de fitoplancton presentes. El contenido de radioactividad en los filtros es medido con un contador de radioactividad o de centelleo. El excedente de radiación medido en los filtros es directamente proporcional a la tasa de producción primaria. Cuando se trata de macroalgas, al final de la incubación, las algas son sometidas a una solubilización. Este solvente puede ser etanol acidificado para pH 2,0 con ácido clorhídrico (HCl). Después del filtrado (0,20 mm), la solución es evaluada en un contador de radioactividad o de centelleo. Es importante resaltar que la manipulación de isótopos radioactivos debe ser hecha con cuidados y precauciones, pues su uso inadecuado puede provocar daños a la salud.

6.8.3. Fluorescencia

La fluorescencia de la clorofila *in vivo* es empleada como un método indirecto de las respuestas biofísicas del aparato fotosintetizador de algas y otras plantas, tanto en ambientes naturales como en laboratorio. Este proceso puede ocurrir cuando la clorofila, después de haber sido excitada por la luz, vuelve a su estado original, liberando un fotón. Las medidas de fluorescencia pueden ser realizadas por

fluorómetros. Estos equipamientos comprenden diodos emisores de luz⁴ capaces de emitir pulsos de luz que promueven la emisión de fluorescencia por parte de las moléculas de clorofila. Esta emisión es recibida y medida por medio de equipos detectores y los datos así obtenidos proporcionan rápidas informaciones sobre el proceso fotosintético.

7. Fotoaclimatación

Cuando las algas son transferidas de una localidad de alta irradiancia hacia una localidad de baja irradiancia, ellas responden diversificando la biosíntesis de macromoléculas de lípidos y carbohidratos en proteínas, que desempeñan un papel importante en la composición de los fotosistemas, responsables por la captura de luz. Así, una alga puede aclimatarse a bajas irradiancias, aumentando el número de centros de reacción o el tamaño de las antenas de los fotosistemas. Este fenómeno es visualmente percibido en condiciones experimentales cuando algas sometidas a altas irradiancias son transferidas a lugares con bajas irradiancias y adquieren una coloración más intensa. Por otro lado, cuando las algas son transferidas a zonas con altas irradiancias, ocurre reducción y degradación de los pigmentos. Estos cambios son denominados fotoaclimatación. Además del efecto de la irradiancia total recibida, algunas algas como Chlorophyta y Phaeophyta pueden ver sus tasas de fotosíntesis afectadas cuando son sometidas a determinadas longitudes de onda, como en la banda del azul. En estos casos, hay un estímulo de la capacidad fotosintetizadora en saturación de luz.

7.1. Curva Fotosíntesis v/s Irradiancia (F-I)

La tasa de fotosíntesis depende de la irradiancia disponible y finalmente, de la irradiancia absorbida por los organismos fotosintetizadores. Esta tasa comúnmente es estandarizada a unidades de biomasa o clorofila. La relación entre fotosíntesis e irradiancia puede ser representada por un gráfico que resulta en una curva F-I, donde, en la abscisa está representada la irradiancia y en la ordenada la tasa de fotosíntesis (Fig. 12.14.) En irradiancias muy bajas, la respiración es mayor que la fotosíntesis. Cuando el balance de la respiración es semejante al de la fotosíntesis, el nivel de irradiancia está en el punto de compensación (I_c). La tasa de fotosíntesis aumenta de forma lineal en el inicio. El ángulo de esta recta indica la eficiencia fotosintética (α). En altas irradiancias, la fotosíntesis alcanza su tasa máxima (F_{max}), siendo limitada por las reacciones de transducción de energía. La irradiancia de saturación (I_k) corresponde al punto del gráfico donde la proyección de F_{max} intercepta la proyección de I_c .

El nivel de irradiancia necesario para lograr la compensación (I_c), en algas de ambientes sombreados, es menor del necesario para algas de ambientes muy iluminados. Otros parámetros, como los valores de irradiancia de saturación, también son menores en algas de sombra. Sin embargo, estas algas presentan mayores valores de eficiencia fotosintética. Irradiancias muy altas pueden causar daños en los fotosistemas, promoviendo la fotoinhibición.

8. Fotoinhibición

La luz es indispensable en el proceso de fotosíntesis, sin embargo, existe un límite, pues el exceso de luz puede causar daños en el aparato responsable de su captación. Organismos sometidos a un exceso de luz pueden sufrir una reducción de la fotosíntesis. Este proceso es denominado fotoinhibición, el cual depende de la intensidad luminosa, tiempo de duración a la exposición y calidad espectral de la luz. Otros factores, tales como disponibilidad de CO_2 , desecamiento, temperatura y salinidad, también pueden intervenir en la fotoinhibición. Algas bentónicas y angiospermas que viven en zonas intermareales están más expuestas a variaciones ambientales que conllevan a la fotoinhibición. Muchas de ellas han desarrollado mecanismos de protección, como por ejemplo, la presencia de carotenoides, que ejercen fotoprotección a las moléculas de clorofila, asunto referido en la sección 5.

⁴ Derivada de la abreviación del nombre en inglés (light-emitting diodes – LED)

9. Algunos efectos de la radiación solar en ecosistemas marinos

9.1. Luz y fitoplancton

La fotosíntesis del fitoplancton es elevada a niveles intermediarios de luz, decreciendo ya sea con aumentos o disminuciones en la intensidad de la luz. Por otro lado, la tasa de respiración del fitoplancton, no cambia con la profundidad. Esto significa que como las células fotosintéticas migran hacia la profundidad en la columna de agua, la tasa de fotosíntesis declina de la misma forma como lo hace la intensidad de la luz, hasta que en algunos puntos, la tasa fotosintética se iguala a la tasa de respiración. En este punto no existe producción neta de materia orgánica. Esta profundidad es denominada como profundidad de compensación y es la profundidad en la cual solo penetra el 1 % de la radiación incidente. La profundidad de compensación marca el límite inferior de la zona fótica y varía geográficamente desde unos pocos metros en agua muy turbias a profundidades de 100 – 150 m o más en aguas abiertas de océanos tropicales. También varía estacionalmente en regiones templadas, donde existe elevada turbidez durante ciertas estaciones (florecimientos algales), reduciéndola a pocos metros. La profundidad de compensación también cambia con el período estacional, variando de acuerdo con la posición del sol, pudiendo estar virtualmente ausente durante los meses de invierno en regiones de altas latitudes.

9.2. Luz y distribución vertical de algas bentónicas

Como se ha descrito anteriormente, cada pigmento tiene un espectro de absorción característico. Considerando que los diferentes grupos de organismos fotosintetizantes poseen varios pigmentos, el espectro de absorción del talo debe representar la sumatoria de los espectros de absorción de cada uno de éstos. Sin embargo, la capacidad de captar energía depende también de como los tilacoides están organizados, de la disposición de los cloroplastos en las células y de la morfología del talo. Al final del siglo XIX, *Engelmann* condujo algunos experimentos en que propuso una teoría relacionando los tipos de pigmentos presentes en determinadas algas con la posición vertical que éstas ocupaban en la costa rocosa (zonación). Esta teoría, conocida como teoría de la adaptación cromática complementaria, proponía que: a) las Chlorophyta, caracterizadas por la presencia de clorofilas *a* y *b*, estarían restringidas a localidades de baja profundidad; b) las Phaeophyta, caracterizadas por la presencia de fucoxantinas, se presentarían un poco más al fondo; y c) en tanto que las Rhodophyta, con ficobiliproteínas, serían las únicas capaces de alcanzar grandes profundidades, ya que en estas zonas hay un predominio de longitudes de onda en la franja del verde. No obstante, esta teoría no considera que otros factores además de la calidad de luz puedan actuar en la distribución vertical de las algas. Desde el inicio, esta teoría encontró opositores, como *Oltmanns*, aún en el siglo XIX, que demostró que mucho más de que la calidad, la cantidad de luz (irradiancia total) desempeña un papel importante en la distribución vertical de las algas. Posteriormente, otros experimentos comprobaron que la cantidad total de pigmentos presentes en un alga, y no específicamente el tipo de pigmento que ella posea, determinan la capacidad de fotosintetizar a una profundidad dada. En muchas localidades, las Rhodophyta son las que crecen en mayores profundidades, sin embargo, ellas no son exclusivas de estas áreas. Además, algunas Chlorophyta, con predominancia de carotenoides, son también encontradas a grandes profundidades. Otros factores, además de la luz, también actúan en la distribución vertical de las algas, como por ejemplo, ciertas adaptaciones morfológicas así como diferencias en la capacidad de captar nutrientes, lo que para ciertas especies pueden resultar en ventajas adaptativas en la ocupación de determinados ambientes.

9.3. La radiación ultravioleta

La radiación ultravioleta (UV) es una parte de la región no ionizante del espectro electromagnético que comprende aproximadamente 8-9% del total de la radiación solar (Cuadro 12.2.) Los efectos biológicos de la radiación UV comienzan con la absorción fotoquímica por parte de importantes biomoléculas, tales como ácidos nucleicos y proteínas que presentan una fuerte absorción de rayos ultravioleta. Los efectos deletéreos de esta radiación se manifiestan en alteraciones de tipo morfológica, fisiológica, bioquímica o molecular. La radiación UV-B es de particular interés porque dependiendo de su intensidad y tiempo de

Cuadro 12.2. La radiación ultravioleta (UV) comprende 3 rangos de longitud de onda (λ):

UV-A (320-400 nm): representa aproximadamente 6,3% de la radiación solar.

UV-B (280-320 nm): constituye solo un 1,5% del total del espectro.

UV-C (200-280 nm): no es relevante bajo condiciones naturales de radiación solar.

Cuadro 12.3. Los Clorofluorocarbono (CFC): destructores de Ozono. (Fig. 12.15)

En el proceso de destrucción de la capa de ozono la radiación UV arranca el cloro (1) de una molécula de clorofluorocarbono (CFC). Este átomo de cloro, al combinarse con una molécula de ozono la destruye (2,3), para luego combinarse con otras moléculas de ozono y eliminarlas (4,5). El proceso es altamente dañino, ya que en promedio un átomo de cloro es capaz de destruir hasta 100.000 moléculas de ozono. Este proceso se detiene finalmente cuando este átomo de cloro se mezcla con algún compuesto químico que lo neutraliza.

exposición, puede inducir una gran variedad de efectos dañinos en los organismos. En el ambiente marino puede afectar el crecimiento de las plantas y dañar el fitoplancton, con las posteriores consecuencias que esto ocasiona para el normal desarrollo y funcionamiento de los ecosistemas. La radiación UV-A es la menos dañina, en comparación con la UV-C considerada como altamente peligrosa para los organismos. Los efectos dañinos de la radiación UV-B son atenuados por la capa de ozono, que se localiza en la estratosfera, aproximadamente de 15 a 50 Km. sobre la superficie del planeta. El ozono filtra eficientemente este tipo de radiación solar, pero una pequeña disminución en los niveles de este gas puede causar un gran incremento en ella. En general, cada 1% de reducción en el ozono, provoca un incremento de 1,3 – 1,8% de UV-B en la biosfera. El debilitamiento de la capa de ozono es el fenómeno atmosférico que ha llamado notoriamente la atención de científicos. En las décadas recién pasadas se ha demostrado que la aparición del agujero de ozono, en la primavera austral, está relacionada con la fotoquímica de los clorofluorocarbonos (CFCs), componentes químicos presentes en diversos productos comerciales como el freón, aerosoles, pinturas, etc. (Fig. 12.15., Cuadro 12.3). Incrementos de la radiación UV-B puede resultar en una disminución en la cantidad de biomasa de los ecosistemas marinos, afectando la cadena alimenticia y reduciendo la producción de alimentos, con consecuentes alteraciones en la biodiversidad biológica e integridad de los ecosistemas. Las bacterias juegan un importante rol en la mineralización de la materia orgánica y juegan un importante papel como eslabón trófico para los demás organismos. Debido a su pequeño tamaño los organismos que componen el bacterioplancton son más vulnerables al estrés por UV-B que los grandes organismos eucariontes. La radiación UV-B afecta el crecimiento, desarrollo y va-

rias otras respuestas fisiológicas de estos organismos. En el caso específico de las cianobacterias, capaces de fijar el nitrógeno atmosférico (N_2) en iones de amonio usando la enzima nitrogenasa, la radiación UV puede inducir alteraciones considerables en su metabolismo. El amonio puede ser reducido en un 10% en organismos expuestos a la radiación, mientras que la acción de la nitrogenasa es fuertemente inhibida después de pocos minutos de exposición a la radiación UV. Esta radiación puede, además, afectar la fijación del CO_2 .

En el caso del fitoplancton, la radiación UV-B afecta su crecimiento y reproducción, provocando cambios en la estructura de comunidades, lo cual puede alterar la cadena alimenticia. Enzimas captadoras de energía fotosintética y otras proteínas celulares, así como el contenido de pigmentos fotosintéticos, también se pueden ver seriamente afectados.

Las macroalgas muestran una pronunciada sensibilidad a la UV-B y los efectos han sido medidos a diferentes profundidades en la columna de agua. Los altos niveles de radiación UV encontrados en bastas zonas intermareales representan un peligro para estos organismos. Este riesgo radica en que ellas no poseen la capa protectora de la epidermis, que absorbe la radiación UV-B como ocurre, por ejemplo, en plantas terrestres. La actividad fotosintética se ve seriamente afectada por alteraciones en el desarrollo de cloroplastos, variaciones en la concentración de pigmentos fotosintéticos, lo que afecta la capacidad productora de moléculas energéticas como el ATP, disminución de la tasa fotosintética por fotoinhibición o por serios daños que se producirían a nivel de transporte de electrones en el fotosistema II. La radiación UV-B induce la reducción de la expansión celular, así como también la tasa de crecimiento. También puede inducir alteraciones en el desarrollo celular y a nivel de ultraestructura, así como daños del ADN nuclear, principalmente lesiones a nivel de bases nitrogenadas.

No obstante, también es importante resaltar que las algas responden a este tipo de alteraciones del medio ambiente y muchas de estas respuestas fisiológicas ocurren dentro de células específicas, las que pueden presentar estructuras únicas como en el caso de las Phaeophyta que contienen numerosos cuerpos refractantes llamados fisodos. Dichos cuerpos se originan en los plastidios y contienen compuestos fenólicos y polifenólicos que sirven como defensa a la radiación. Además, existe una variedad de otras inclusiones celulares de composición química poco conocida que están presentes en las Rhodophyta como las llamadas "células - glándulas" o los "cuerpos iridiscentes" del género *Iridaea*, que también actuarían como mecanismos atenuadores de la radiación UV. Igualmente es considerada la síntesis de compuestos fotoprotectores como micosporinas que absorben la radiación UV protegiendo a las algas de sus efectos nocivos. Las micosporinas (mycosporina like aminoácidos - Maas), son sustancias hidrosolubles, que presentan un rango de absorción de 310-360 nm y peso molecular de 300.

El zooplancton no solo depende de la disponibilidad de fitoplancton, sino también de la radiación solar y de la temperatura de entre otros factores. Estudios recientes han permitido reportar la presencia de adaptaciones de estos organismos a la radiación UV, que incluyen, por ejemplo, las micosporinas, para absorción de la radiación UV-B, la cual es obtenida a partir del fitoplancton.

10. Lecturas recomendadas

Arnold, K.E. & Littler, M.M. 1985. The carbon-14 method for measuring primary productivity. In M.M. Littler & D.S. Littler (eds), Handbook of phycological methods - Ecological field methods: macroalgae. Cambridge University Press, Cambridge: 377-396.

Badger, M., Andrews, T.J., Whitney, S.M., Ludwig, M., Yellowlees, D.C., Leggat, W. & Price, G.D. 1998. The diversity and coevolution of Rubisco, plastids, pyrenoids, and chloroplast-based CO₂ – concentrating mechanisms in algae. Canadian Journal of Botany 76: 1052-1071.

Buchanan, B.B., Gruissem, W. & Jones, R.L. 2000. Biochemistry & molecular biology of plants. American Society of Plant Physiologists, Rockville, 1367 pp.

Falkowski, P.G. & Raven, J.A. 1997. Aquatic photosynthesis. Blackwell Science, Malden, 375 pp.

Gantt, E. 1975. Phycobilisomes: light-harvesting pigment complexes. BioScience 25:781-788.

Gantt, E. 1990. Pigmentation and photoacclimation. In K.M. Cole & R.G. Sheath (eds), Biology of the red algae. Cambridge University Press, Cambridge: 203-219.

Grobe, C. & Murphy, T. 1997. Solar ultraviolet-B radiation effects on growth and pigment composition of the intertidal alga *Ulva expansa* (Setch.) S. and G. (Chlorophyta). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 217: 209-223.

Grobe, C. & Murphy, T. 1997. Artificial ultraviolet-B radiation and cell expansion in the intertidal alga *Ulva expansa* (Setch.) S. and G. (Chlorophyta). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 225: 39-51.

Kirk, J.T.O. 1994. Light and photosynthesis in aquatic ecosystems. (2ns ed.). Cambridge University Press, Cambridge, 509 pp.

Lobban, C.S. & Harrison, P. J. 1997. Seaweed ecology and physiology. Cambridge University Press, Cambridge, 366 pp.

- Lourenço, S.O. & Marques Jr., A.N. 2002. Produção primária marinha. In R.C. Pereira & A. Soares-Gomes (eds), *Biologia Marinha*. Editora Interciência, Rio de Janeiro: 195-227.
- Lüning, C. 1990. *Seaweeds. Their environment, biogeography, and ecophysiology*. John Wiley & Sons, Inc., New York, 527 pp.
- Nybakken, J.W. 2001. *Marine biology: an ecological approach* (5th ed.). Benjamin Cummings, San Francisco, 516 pp
- Molina, X. & Montecino, V. 1996. Acclimation to UV irradiance in *Gracilaria chilensis* Bird, Mc Lachlan & Oliveira (Gracilariales, Rhodophyta). *Hidrobiologia*, 326/327: 415-420.
- Montecino, V. & Pizarro, G. 1995. Phytoplankton acclimation and spectral penetration of UV irradiance of the central Chilean coast. *Marine Ecology Progress Series*. 121: 1-3.
- Mouget, J.-L. & Tremblin, G. 2002. Suitability of the fluorescence monitoring system (FMS, Hansatech) for measurement of photosynthetic characteristics in algae. *Aquatic Botany* 74: 219-231.
- Raven, P.H., Evert, R.F. & Eichhorn, S.E. 2001. *Biologia vegetal*. (6^a ed.). Editora Guanabara Koogan S.A., Rio de Janeiro, 906 pp.
- Sinha, R.P., Klisch, M., Gröniger, A. & Häder, D.P. 1998. Ultraviolet-absorbing/screening substances in cyanobacteria, phytoplankton and macroalgae. *Journal Photochemistry and Photobiology* 47: 83-94.
- Stanitski, C., Eubanks, L., Middlecamp, C. & Stratton, S. 2000. *The earth bombarded by UV radiation: Chemistry in Context*. (3rd ed.). McGraw-Hill, New York, 775 pp.
- Taiz L. & Zeiger, E. 2002. *Plant Physiology* (3rd ed.). Sinauer Associates, Inc., Publishers, Sunderland, 690 pp.
- Van de Poll, W.H., Eggert, A., Bumma, G.J. & Breeman, A.M. 2001. Effects of UV-B induced DNA damage and photoinhibition on growth of temperate marine red macrophytes: habitat-related differences in UV-B tolerance. *Journal of Phycology* 37: 30-37.
- Van den Hoek, C., Mann, D.G. & Jahns, H.M. 1997. *Algae – An introduction to phycology*. Cambridge University Press, Cambridge, 627 pp.
- Young, A. & Britton, G. 1993. *Carotenoids in photosynthesis*. Chapman & Hall, London, 498 pp.
- Zagarese, H.E., Cravero, W.R., Villafañe, V. & Helbling, W. 1998. Efectos de la radiación ultravioleta sobre los ecosistemas acuáticos. Luz: ondas y partículas. *Ciencia Hoy*, Argentina, 8 (45): 27-41.

DOMINIO	DIVISIÓN	CLOROFILAS	FICOBILIPROTEINAS	CAROTENOIDES
Bacteria (procariontes)	Cyanophyta (cianobacterias)	<i>a</i>	Ficoeritrina, ficocianina, aloficocianina	cantaxantina, β-caroteno, equinenona, mixoxantina, oscilaxantina, zeaxantina
	Prochlorophyta (cianobacterias)	<i>a, b</i>		β-caroteno, equinenona, zeaxantina
Eukarya (eucariontes)	Rhodophyta	<i>a, d</i>	Ficoeritrina, ficocianina, aloficocianina	α-caroteno, β-caroteno, luteina, zeaxantina
	Cryptophyta	<i>a, c2</i>	Ficoeritrina, ficocianina	aloxantina, α-caroteno, β-caroteno, zeaxantina
	Bacillariophyta*	<i>a, c_r, c₂</i>		β-caroteno, ε-caroteno, diadinoxantina, diatoxantina, fucoxantina, neoxantina
	Chrysophyta*	<i>a, c_r, c₂</i>		β-caroteno, diadinoxantina, diatoxantina, fucoxantina, violaxantina
	Eustigmatophyta*	<i>a</i>		cantaxantina, β-caroteno, vaucherixantina, violaxantina
	Phaeophyta*	<i>a, c_r, c₂</i>		anteraxantina, β-caroteno, diadinoxantina, diatoxantina, fucoxantina, violaxantina
	Raphidophyta*	<i>a, c_r, c₂</i>		β-caroteno, diadinoxantina, fucoxantina
	Xantophyta*	<i>a, c_r, c₂</i>		β-caroteno, diadinoxantina, diatoxantina, heteroxantina, vaucheriaxantina
	Haptophyta	<i>a, c_r, c₂</i>		β-caroteno, diadinoxantina, diatoxantina, fucoxantina
	Dinophyta	<i>a, C₂</i>		β-caroteno, cantaxantina, diadinoxantina, dinosantina, equinenona, peridinina
	Chlorarachniophyta	<i>a, b</i>		luteina, neosantina, violaxantina
	Euglenophyta	<i>a, b</i>		β-caroteno, diadinoxantina, neoxantina
	Chlorophyta	<i>a, b</i>		anteraxantina, α-caroteno, β-caroteno, luteina, neoxantina, sifonoxantina violaxantina, zcaxantina
	Magnoliophyta (angiospermas)	<i>a, b</i>		anteraxantina, α-caroteno, β-caroteno, luteina, neoxantina, violaxantina, zeaxantina

Tabla 12.1. Distribución de los principales pigmentos en organismos fotosintetizadores marinos.

*algunos autores tratan estos grupos como clases de la división heterokontophyta.

Color	Rango de longitud de onda (nm)	Longitud de onda representativa (nm)	Frecuencia (Ciclos/s o hertzios)	Energía (KJ/mol)
Ultravioleta	< 400	254	$11,8 \times 10^{14}$	471
Violeta	400-425	410	$7,31 \times 10^{14}$	292
Azul	425-490	460	$6,52 \times 10^{14}$	260
Verde	490-560	520	$5,77 \times 10^{14}$	230
Amarillo	560-585	570	$5,26 \times 10^{14}$	210
Anaranjado	585-640	620	$4,84 \times 10^{14}$	193
Rojo	640-740	680	$4,41 \times 10^{14}$	176
Infrarrojo	> 740	1400	$2,14 \times 10^{14}$	85

Tabla 12.2. Definición y características de varias regiones de longitud de onda del espectro de radiación.

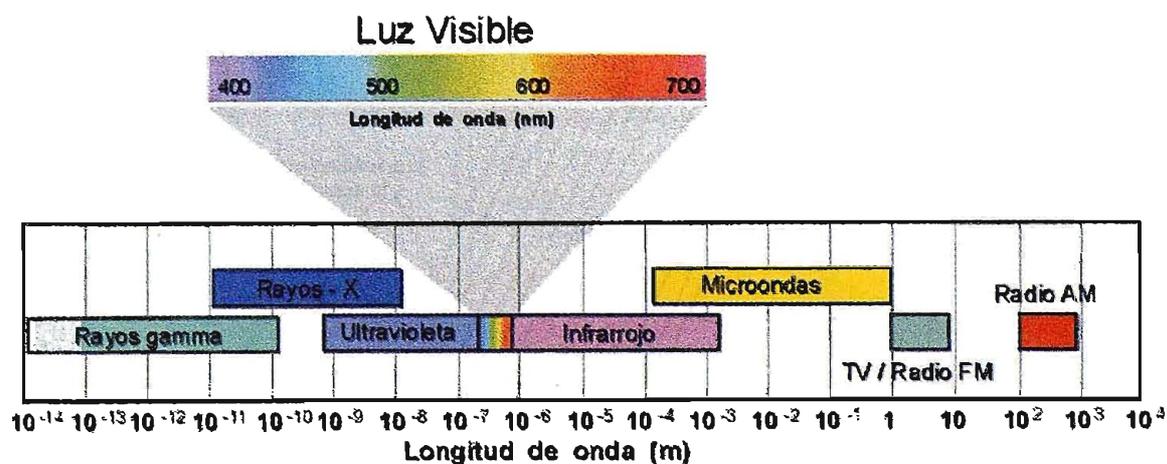


Figura 12.1. Espectro electromagnético constituido por las diferentes longitudes de onda de la radiación electromagnética (modificado de Stanitski et al., 2000 y Falkowski & Raven, 1997).

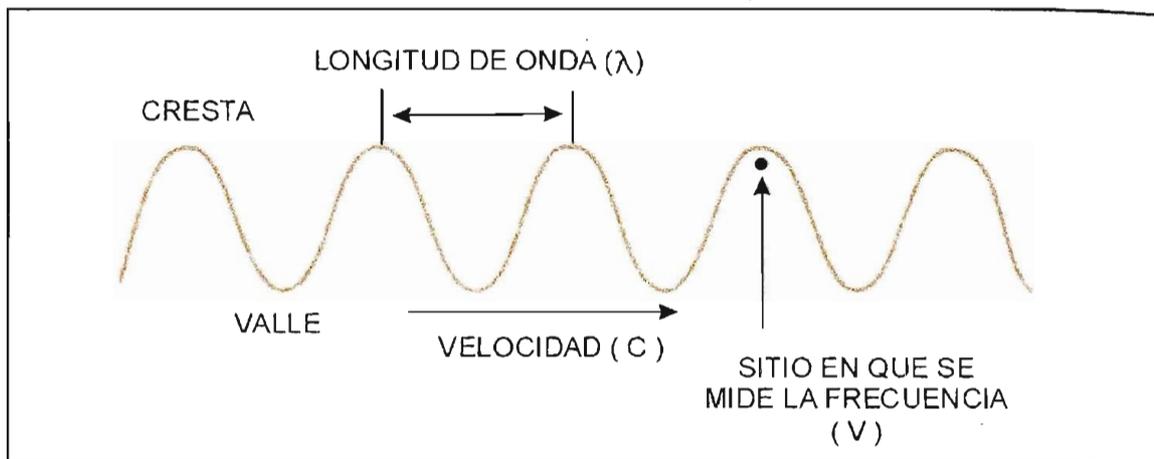


Figura . 12.2. Esquema de las ondas electromagnéticas (modificado de Zagarese et al., 1998).

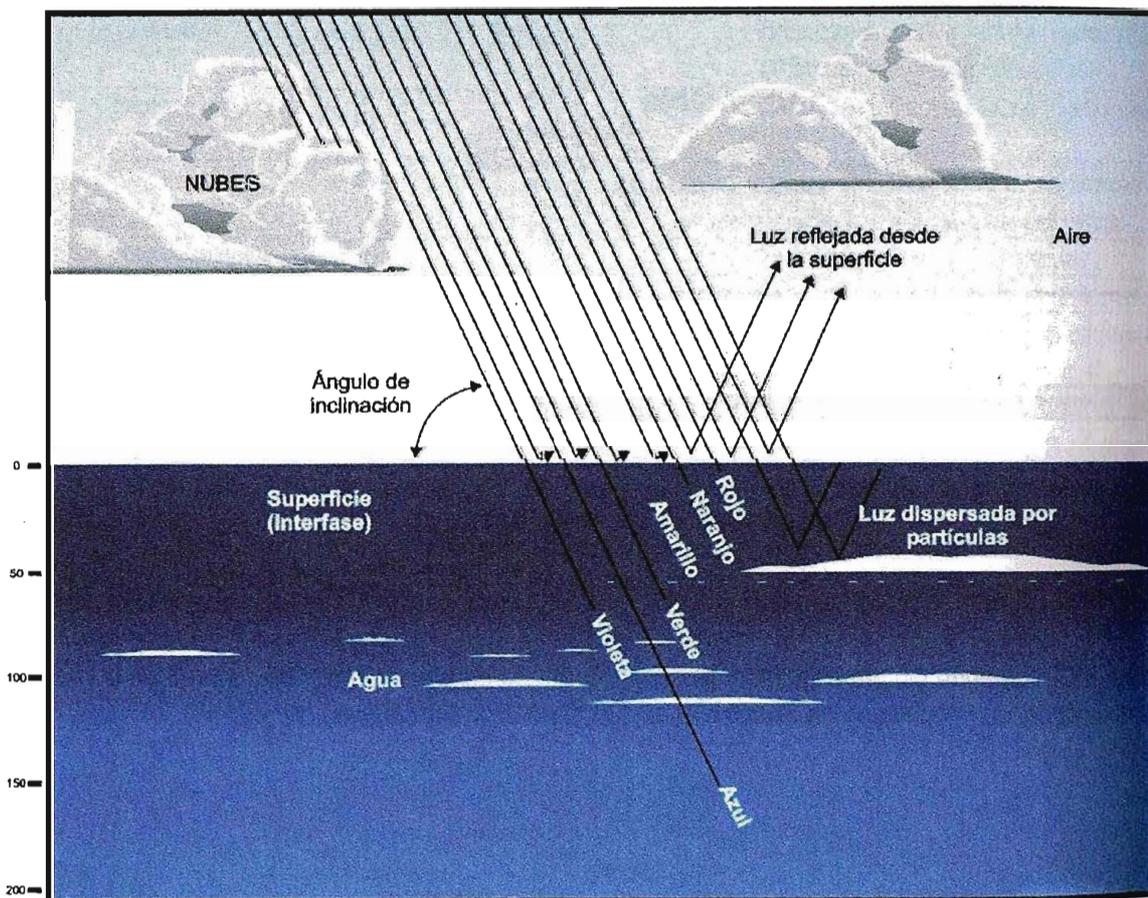


Figura 12.3. Trayectoria de la luz incidente en el océano. (Modificado de Nybakken, 2001).

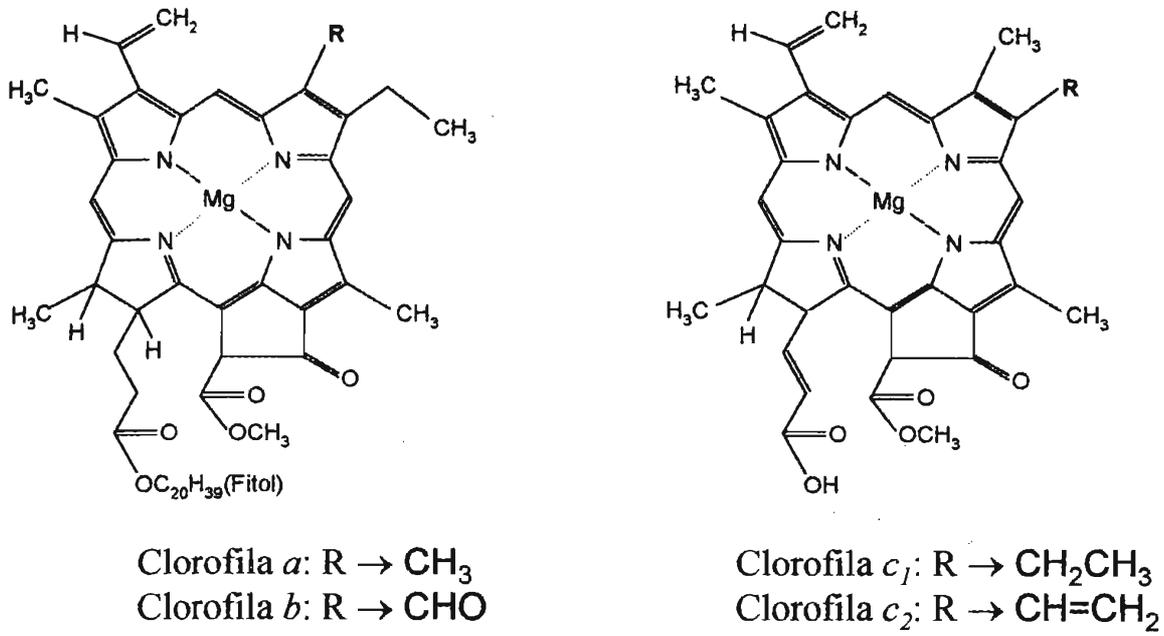


Figura 12.4. Estructuras de las clorofilas *a*, *b*, *c*₁ y *c*₂ (Modificado de Falkowski & Raven, 1997).

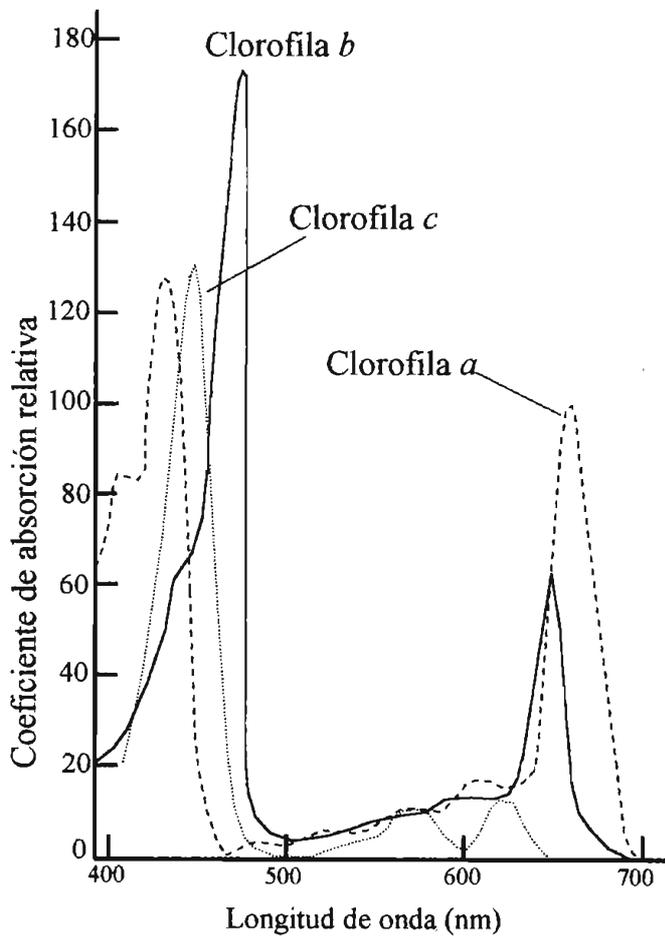


Figura 12.5. Espectros de absorción de las clorofilas *a*, *b* y *c* (Modificado de Falkowski & Raven, 1997).

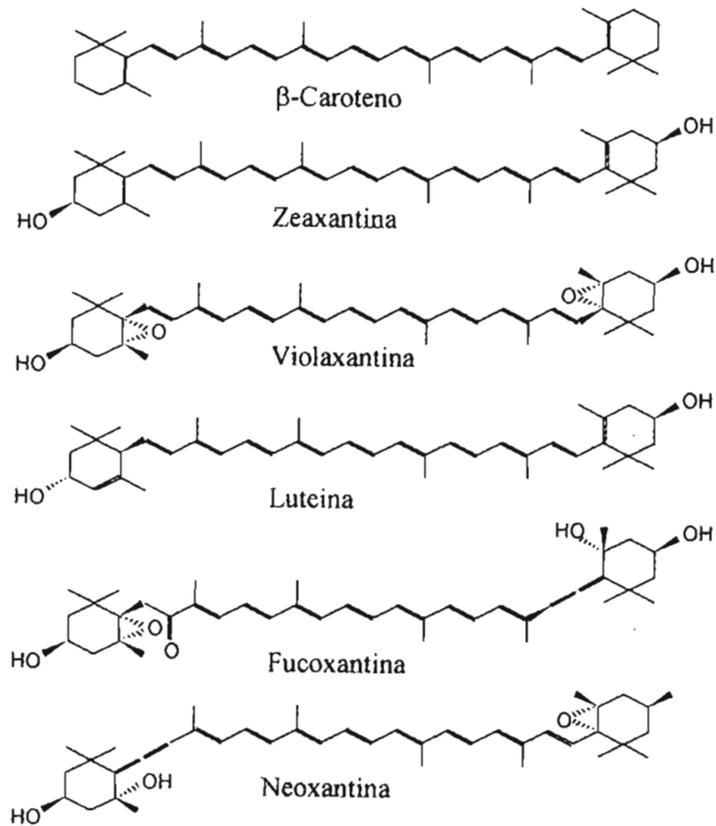


Figura 12.6. Estructuras de algunos carotenoides. (Modificado de Young & Britton, 1993).

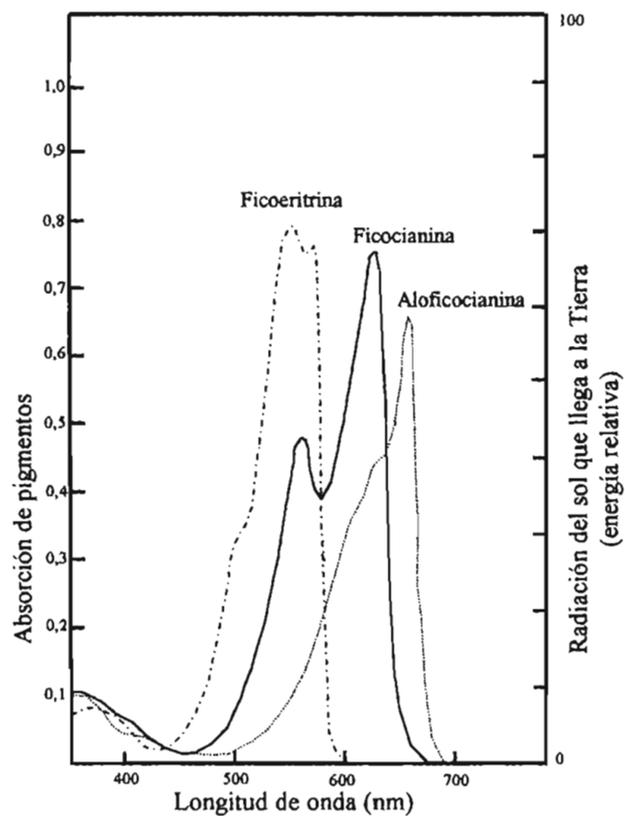


Figura 12.7. Espectro de absorción de tres ficobiliproteínas (Modificado de Ganu, 1975).

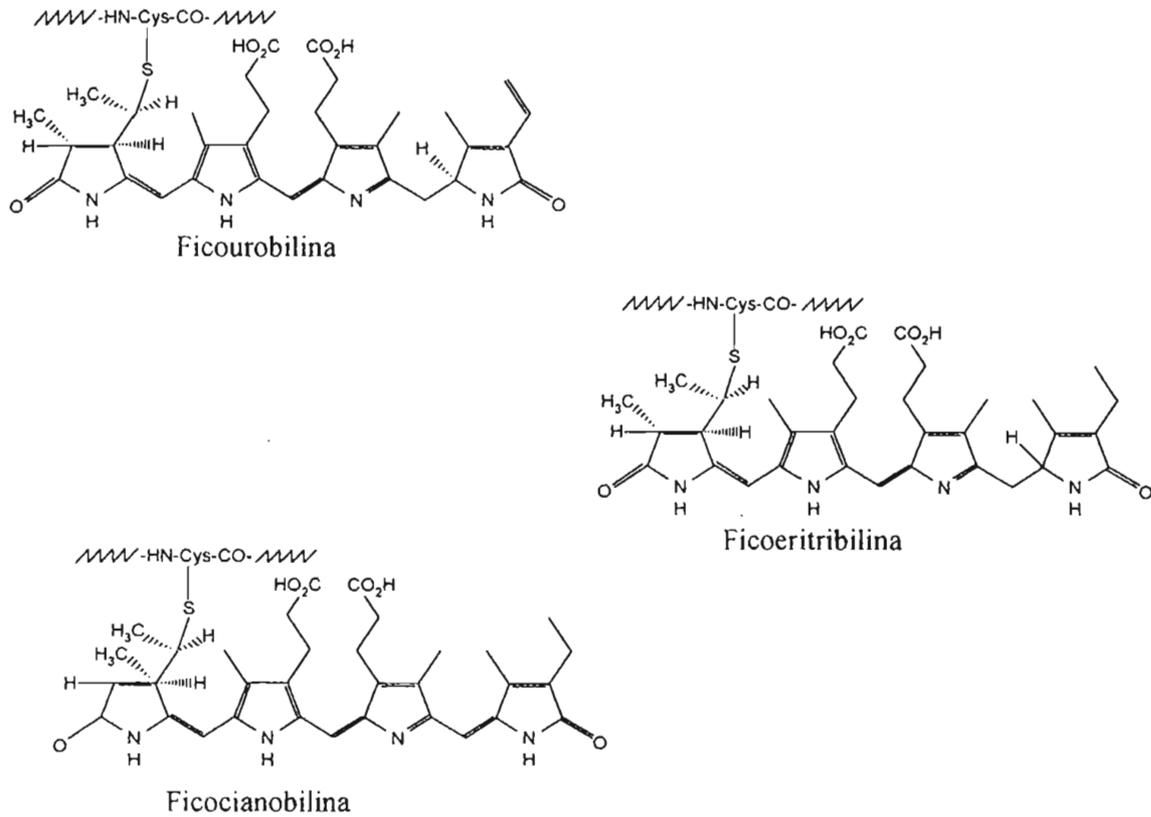


Figura 12.8. Estructuras de los tres principales cromóforos encontrados en la composición de las ficobiliproteínas. (Modificado de Falkowski & Raven, 1997).

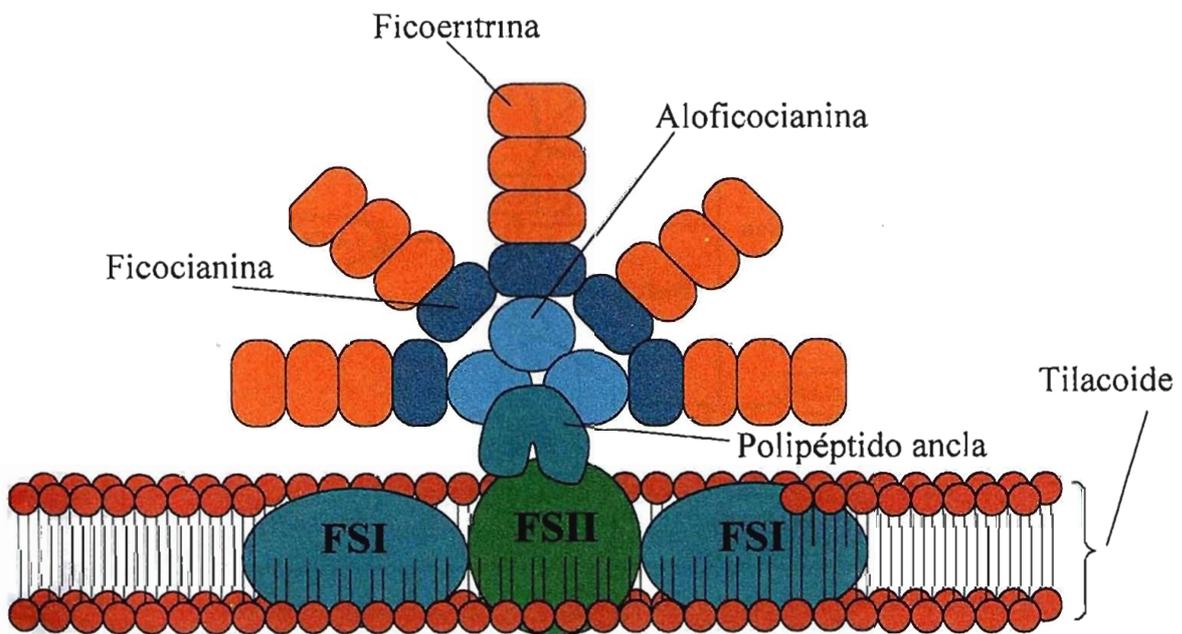


Figura 12.9. Esquema de la organización de ficobiliproteínas en un filobilisoma en conexión con el fotosistema II. FSI: fotosistema I, FSII: fotosistema II. (modificado de Gantt, 1990).

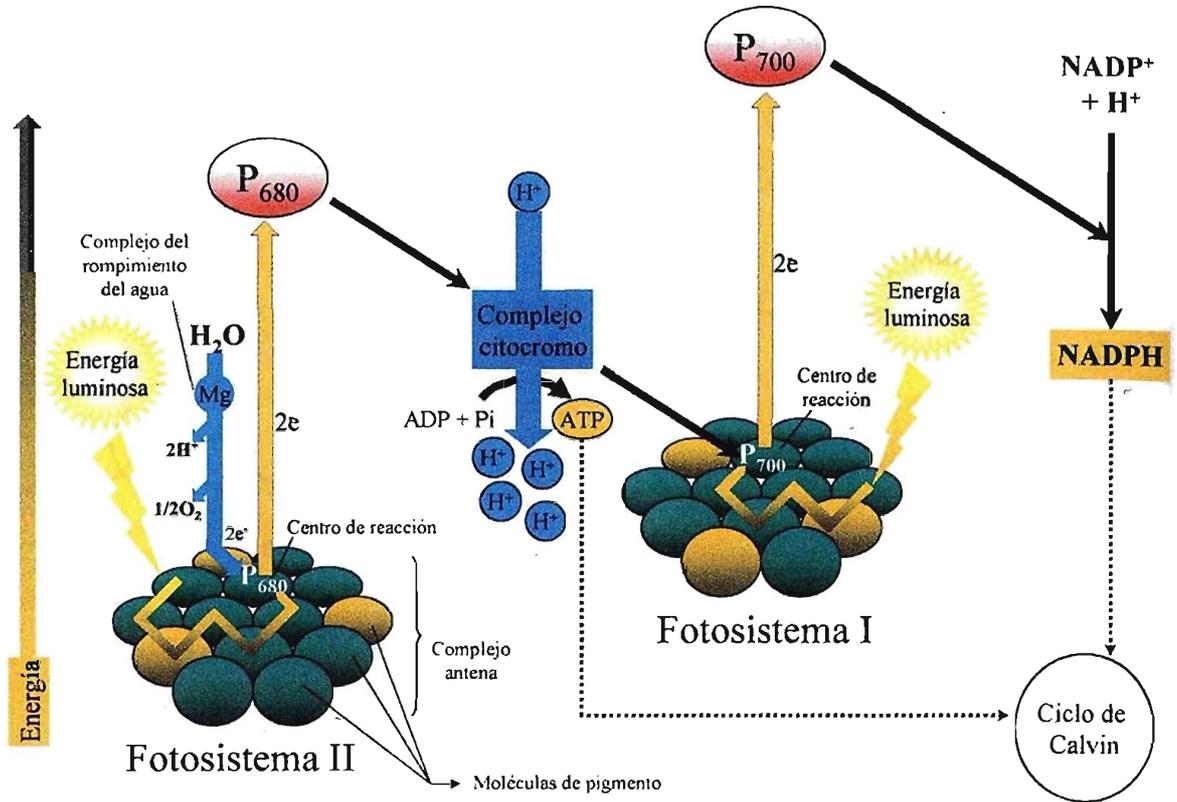


Figura 12.10. Esquema representando los fotosistemas I y II (esquema Z): relaciones energéticas y vía de transferencia del electrón del agua para el NADP⁺ (Modificado de Raven et al., 2001).

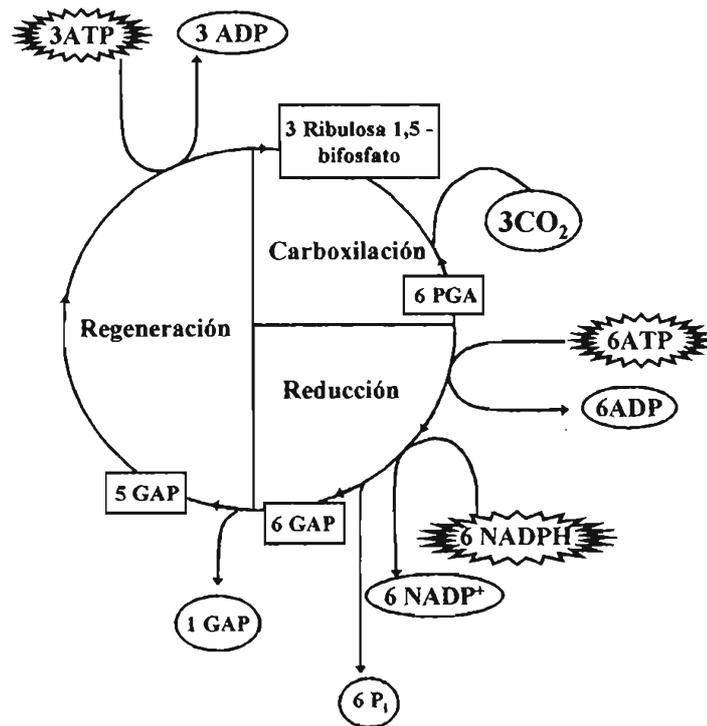


Figura 12.11. Ciclo de Calvin. PGA, ácido 3-fosfoclícérico; GAP, gliceraldehido 3-fosfato. (Modificado de Buchanan, 2000)

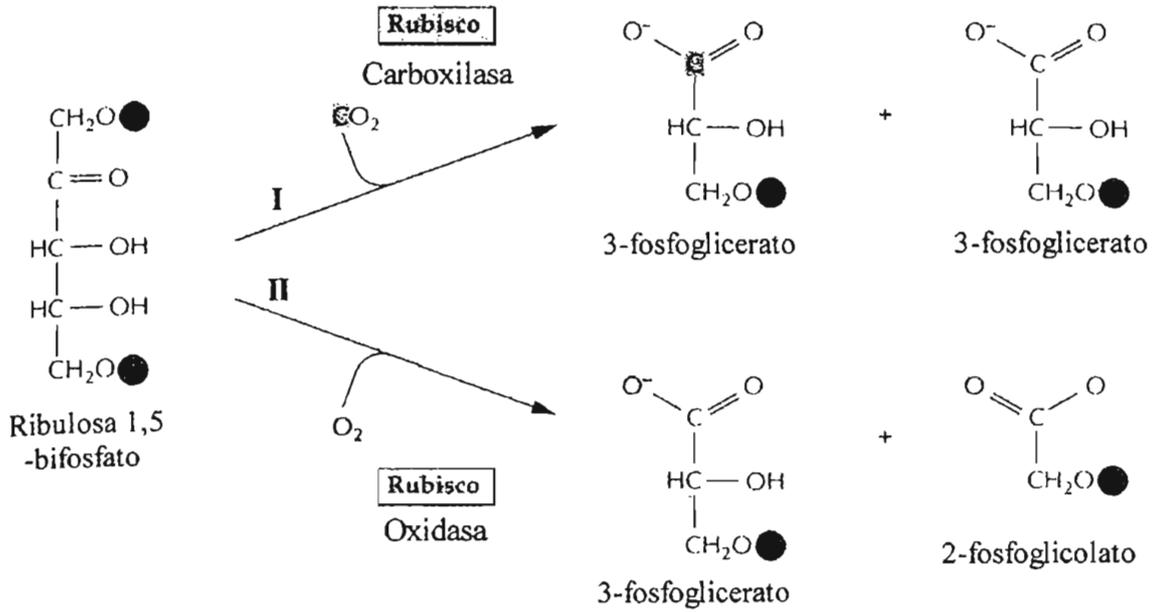


Figura 12.12. Reacciones catalizadas por la Rubisco: carboxilación (I) y oxidación (II) — CO_2 ; --- HCO_3^- ; CO_3^{2-} . (Modificado de Buchanan, 2000).

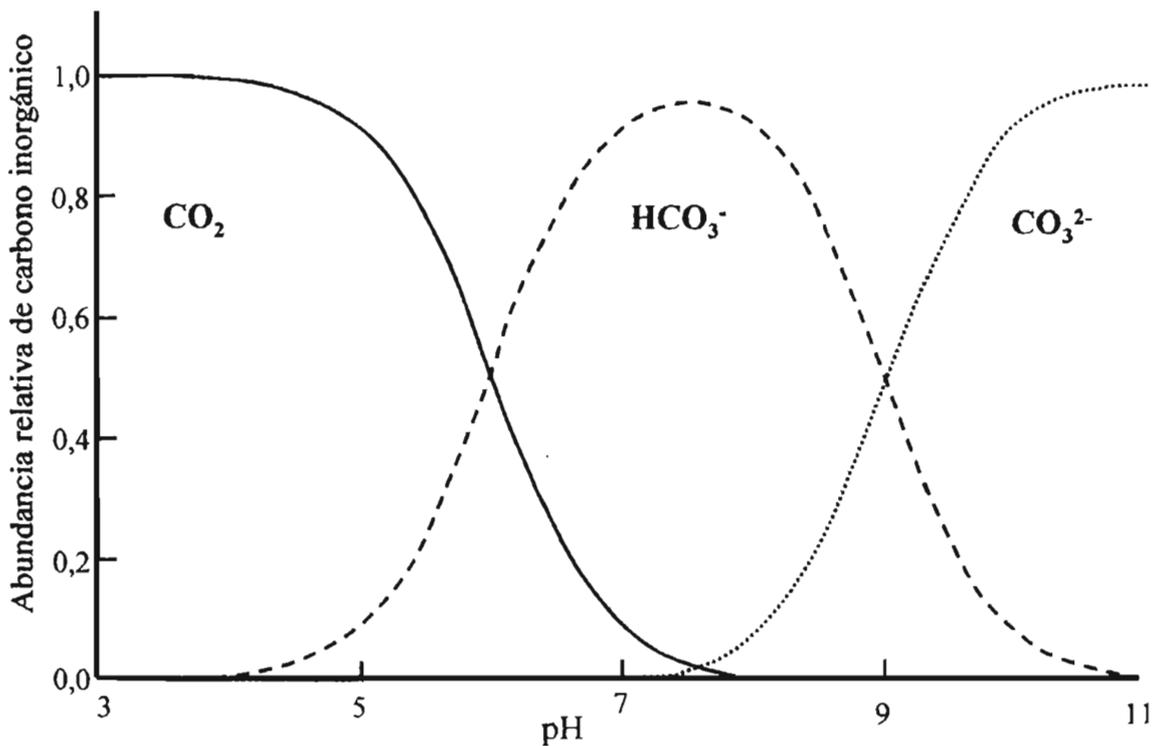


Figura 12.13. Formas de carbono inorgánico en medio acuoso en relación a diferentes valores de pH (modificado de Falkowski & Raven, 1997)

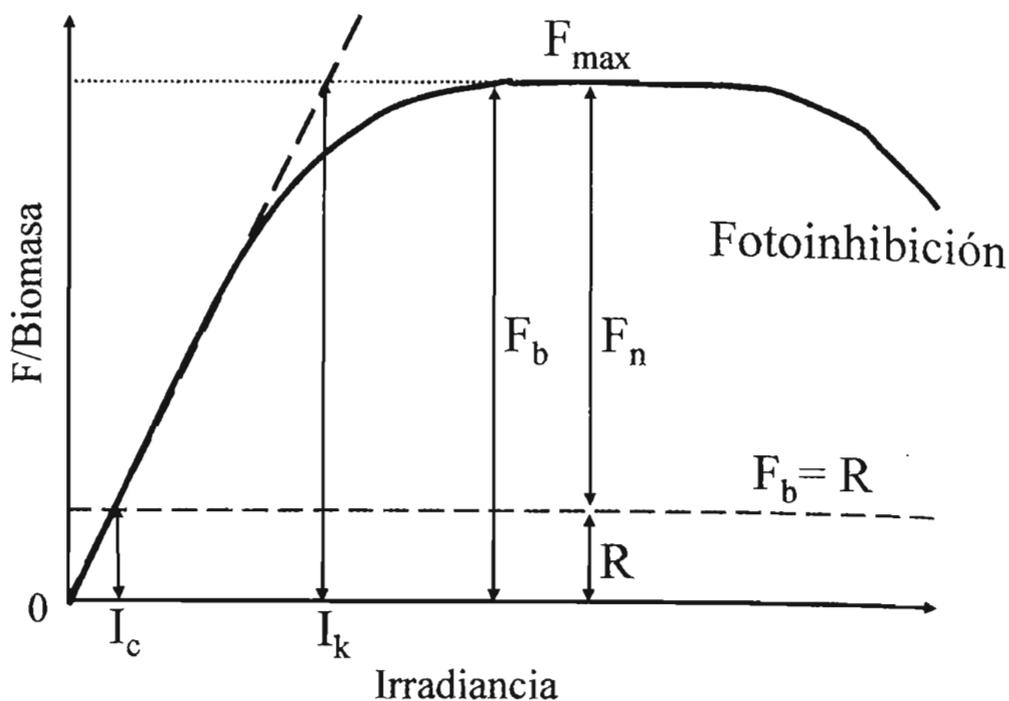


Figura 12.14. Curva modelo representando fotosíntesis versus irradiancia. F_{max} : fotosíntesis máxima; F_b : fotosíntesis bruta; F_n : fotosíntesis neta; R : respiración; I_c : irradiancia de compensación; I_k : irradiancia de saturación. Línea horizontal cortada representa fotosíntesis neta igual a cero ($F_b = R$). (Modificado de Lobban & Harrison, 1997).

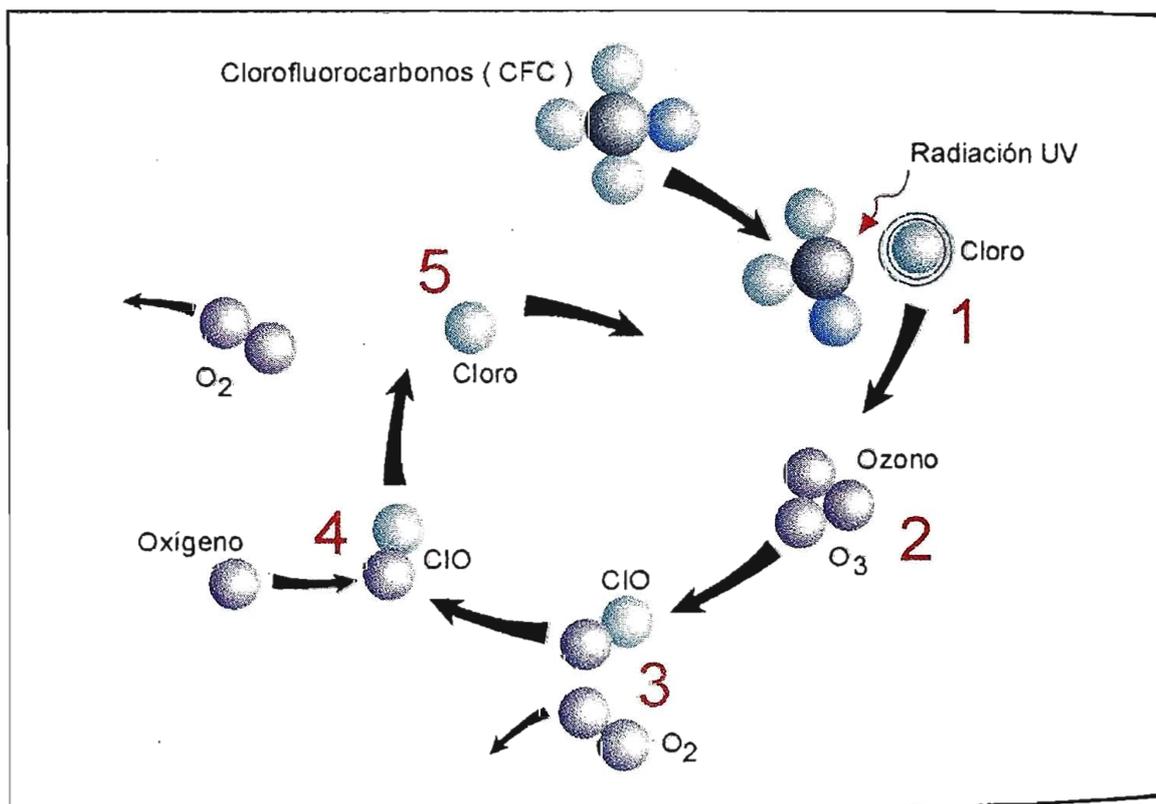


Figura 12.15. Efectos de los clorofluorocarbonos (CFT) en la desintegración de una molécula de ozono. (Modificada de The Comet Program: www.ucar.edu/learn/images/o3split2.gif).