

ENSAYO*

LA BIOCONVERSION DE LA ENERGIA SOLAR Y LA CRISIS ENERGETICA Y ALIMENTARIA

Por Manuel Losada

Fuentes de energa biol3gica

La vida en la Tierra depende de un proceso bioenerg3tico 3nico, denominado fotos3ntesis, que s3lo las algas y plantas verdes son capaces de realizar. En esencia, este proceso consiste en la captaci3n y conversi3n de la luz solar en energa electr3nica y, subsiguientemente, en energa qu3mica, o, dicho en otros t3rminos, en la utilizaci3n de la energa luminosa para la s3ntesis enderg3nica de compuestos inestables —materia org3nica y ox3geno molecular— a partir de otros m3s estables —agua, anh3drido carb3nico, nitrato, sulfato y fosfa-

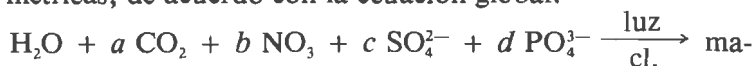


MANUEL LOSADA VILLASANTE es catedr3tico y jefe del Departamento de Bioqu3mica de la Universidad de Sevilla y del Consejo Superior de Investigaciones Cient3ficas. Trabaj3 como investigador durante seis a3os en Alemania, Dinamarca y Estados Unidos. Sus campos de investigaci3n son principalmente la fotos3ntesis y el metabolismo del nitr3geno inorg3nico. Es Acad3mico de la Real de Ciencias.

* BAJO la r3brica de «Ensayo» el Bolet3n Informativo de la Fundaci3n Juan March publica cada mes una colaboraci3n original y exclusiva de un especialista sobre un aspecto del tema general que se aborda a lo largo del a3o. Anteriormente fueron objeto de estos ensayos temas relativos a la Ciencia, el Lenguaje, el Arte, la Historia y la Prensa. El tema elegido para 1977 ha sido la Biolog3a.

En Boletines se han publicado: *Control electr3nico del cerebro*, por Jos3 M. Rodr3guez Delgado, Director del Departamento de Fisiolog3a de la Universidad Aut3noma de Madrid; *Bioqu3mica de la nutrici3n*, por Francisco Grande Covi3n, Director del Instituto de Investigaci3n de Bioqu3mica y Nutrici3n «Don Juan Carlos I-Fundaci3n Cuenca Villoro»; *Las fronteras de la Ecolog3a*, por Ram3n Margalef, Profesor de Ecolog3a de la Universidad de Barcelona; y *Ateraci3n del desarrollo cerebral*, por Federico Mayor Zaragoza, Catedr3tico de Bioqu3mica y Biolog3a Molecular de la Universidad Aut3noma de Madrid.

to—. Es decir, las plantas clorofílicas toman del medio, como nutrientes, los elementos biogénicos —carbono, nitrógeno, azufre y fósforo— en su estado de máxima oxidación y, gracias a la energía de la luz, los reducen —excepto el fósforo— con el hidrógeno del agua e incorporan en material celular a la par que desprenden, como producto de desecho resultante de la propia fotooxidación del agua, oxígeno molecular en cantidades estequiométricas, de acuerdo con la ecuación global:



terial celular + $1/2 \text{O}_2$. Los productos que de esta manera fabrican para sí las plantas —hidratos de carbono, hidrocarburos, lípidos, proteínas, ácidos nucleicos, etc.— y el oxígeno que simultáneamente eliminan al medio sirven, a su vez, finalmente, de manera directa o indirecta, como alimentos plásticos y energéticos a todos los demás seres que habitan el planeta.

En consecuencia, los organismos se distinguen primordialmente entre sí desde un punto de vista energético nutricional —a pesar de la unidad bioquímica que los caracteriza— por la clase de energía de que se alimentan, pudiendo clasificarse en dos grandes grupos, de acuerdo con la naturaleza química o electromagnética de las fuentes energéticas que consumen. Los *organismos fotoergónicos* (algas y plantas superiores) convierten la *luz* en energía química fisiológica, y pueden por tanto vivir a expensas de nutrientes totalmente desprovistos de potencial químico útil, a saber, agua, anhídrido carbónico y cenizas. Por el contrario, los *organismos quimioergónicos* (bacterias en general, hongos, animales) no pueden utilizar la luz como fuente de energía y dependen absolutamente de la *energía química* contenida en los sustratos —inorgánicos u orgánicos— de que se nutren, que igualmente transforman en energía química fisiológica. La luz solar es, por tanto, en último término, la fuente primaria de energía que, a través del proceso fotosintético, sustenta e impulsa a todo el mundo vivo desde sus remotos orígenes.

El hecho de que los organismos fotoergónicos y quimioergónicos más evolucionados hayan desarrollado como *centrales energéticas* unos orgánulos citoplásmicos alta-

mente especializados —denominados, respectivamente, *cloroplastos* y *mitocondrias*—, con objeto de convertir, con extraordinaria eficacia, la energía electromagnética o química potencialmente utilizable, almacenada en la luz o en los nutrientes químicos, en energía química fisiológica, es sólo una prueba de la importancia fundamental que las células conceden a sus procesos energéticos.

Por otro lado conviene añadir que la energía solar almacenada en los combustibles fósiles —que han tenido igualmente su origen en la productividad fotosintética de las plantas durante los últimos tres mil millones de años— es también la más importante fuente de energía que hoy día utiliza la humanidad, si bien insuficiente a plazo no muy lejano para las necesidades exponencialmente crecientes del mundo moderno. Como discutiremos en el siguiente apartado, al ritmo actual de consumo se prevé que las reservas existentes de gas y petróleo se agotarán en las próximas décadas, y las de carbón, en un siglo. A esta crisis energética se une otra igualmente grave, motivada por la carencia de alimentos, y más concretamente de proteínas, para la nutrición suficiente y sana del género humano.

Hoy por hoy es, pues, obvio que el hombre depende casi exclusivamente de la energía solar, actual o fósil, para satisfacer sus acuciantes necesidades alimentarias y energéticas. Si a esto añadimos que la energía solar es la más abundante, continua y limpia que poseemos, no cabe duda que es importante, y quizás indispensable, aprender a utilizarla prontamente de la manera más efectiva y rentable, imitando en lo posible el proceso fotosintético que con extraordinaria eficacia realiza la maquinaria clorofilica, especialmente adaptada para la fotoconversión. Aunque hasta la fecha la explotación por el hombre de una fuente de energía tan poderosa como la solar ha sido muy limitada, las graves crisis de energía y alimentos a que acabamos de hacer referencia han provocado en la mayoría de los países avanzados una reacción muy positiva, en el sentido de estimular al máximo las investigaciones destinadas a un más amplio y profundo conocimiento de la fotosíntesis y a un mejor aprovechamiento de la energía solar.

Consideraciones bioenergéticas

El requerimiento calórico del hombre es de unas 2.000 kilocalorías por día, lo que equivale a medio kilo de azúcar. Este consumo le permite sintetizar del orden de su propio peso, es decir, hacia 50 kilos, de adenosíntrifosfato o ATP —la moneda energética universal en Biología— para satisfacer sus necesidades mínimas vitales. En otras palabras, el consumo energético que requiere el hombre para simplemente mantenerse vivo es equivalente al de una bombilla de 100 watos, que, como es sabido, emite una luz bastante fuerte.

Si consideramos el problema a escala mundial, la población humana, que es del orden de 4.000 millones de habitantes, necesita 4×10^{11} W, es decir, casi medio billón de watos, lo que en forma de alimentos equivale a lo que suministra la agricultura de todo el globo.

Los números anteriores se refieren al requerimiento mínimo vital, pero el hombre moderno tiene hoy muchas más exigencias que las meramente biológicas y no tolera vivir en la naturaleza como un animal más ni se limita a consumir la energía que le facilitan sus músculos. Concretamente, en los países prósperos el requerimiento para vivir confortablemente es 100 veces mayor, y en la media de los demás países, del orden de 20 veces. Es decir, el hombre del siglo XX no consume lo que una bombilla sino lo que un motor de cierta potencia (2 KW). En consecuencia, la población humana en su conjunto está gastando energía a un ritmo 20 veces superior (10 billones de watos) de lo que consume como alimentos. En contrapartida, el reino vegetal fija 10 veces más energía (es decir 100 billones de watos) de la que la humanidad utiliza para cubrir sus necesidades alimentarias y energéticas.

Con el capital de combustibles fósiles de que disponemos podría pensarse que estas reservas energéticas son suficientes para hacer frente al consumo de energía durante 1.000 años. Sin embargo, la realidad es mucho más cruda. En primer lugar, sólo el 10 por 100 de las reservas son en forma de petróleo y gas natural, otro 5 por 100 en forma de aceite de pizarras, y el 85 por 100 en forma de carbón, mucho más difícil de explotar. Por otro lado, el consumo energético aumenta a un ritmo anual del 5 por

100, aumento que, aunque aparentemente pequeño, tiene efectos amenazantes incluso a un plazo tan corto como el de la vida humana. Se calcula que en veinticinco años se agotarán todas las reservas de gas y de petróleo; en unos años más, las de aceite de pizarras, y al cabo de un siglo, las de carbón.

El hombre dispone, sin embargo, de otras fuentes de energía. Por lo que respecta a la energía hidroeléctrica, representa sólo el 1 por 100 del consumo global de energía, mientras que la del viento —también de origen solar— queda limitada casi al uso familiar de los nostálgicos molinos. Las únicas fuentes de energía que no son de origen solar son las mareas, la energía geotérmica y la energía nuclear. La energía geotérmica, de los volcanes y fuentes termales, es algo menor que la almacenada en los combustibles fósiles (hacia el 80 por 100), pero todavía no sabemos aprovecharla convenientemente.

La más prometidora es la energía nuclear, que, en parte, sabemos ya usar, pero que cuenta con graves objeciones económicas, sociales y políticas que se oponen a su empleo y requiere medidas extremas de seguridad y control. Concretamente, la energía nuclear de fisión de átomos pesados, como el uranio y el torio, constituye por el momento 1/5 de la energía solar fósil, lo que no es mucho, pero puede llegar a ser 7 veces mayor que ésta si se consigue aumentar el rendimiento de los reactores y disponer de las reservas marinas de uranio. La solución definitiva sería, sin embargo, la energía nuclear que suministra la fusión de átomos ligeros, por ejemplo, deuterio con deuterio, y equivaldría a tener un sol en la tierra.

Como hemos dicho antes, hasta el momento ha sido y es el Sol que nos alumbra nuestra verdadera fuente de energía, y resulta consolador para la especie humana saber que puede vivir sobre la tierra a expensas exclusivamente de la energía solar, si aprende a usarla eficazmente. El Sol nos envía de continuo, lo usemos o no, 10^{17} W, es decir, casi un trillón de vatios, lo que equivale a unas 200.000 veces lo que ahora consumimos como alimentos, a 10.000 veces lo que gastamos como energía y a 1.000 veces lo que fija el reino vegetal. En otras palabras, la energía que procedente del Sol llega a la tierra es de 1.000 W/m^2 en las zonas más soleadas y equivale

en dos días a todas las reservas de gas y de petróleo, y en sólo una hora, al consumo energético de un año. Si esta energía se aprovechase con un rendimiento del 10 por 100, a España le bastaría con el 1 por 100 de su superficie (es decir, media provincia) para hacer frente a todas sus necesidades.

Al margen de la explotación de los recursos de origen vegetal el hombre sabe ya usar la energía solar no sólo para el acondicionamiento de viviendas, sino para el funcionamiento de turbinas eléctricas y para la lisis del agua en hidrógeno y oxígeno, pero los rendimientos son bajos y costosos. Todos los intentos para captar y convertir la energía solar de manera eficaz y rentable han tenido hasta ahora poco éxito. Las llamadas «baterías solares» alcanzan una eficiencia del 12 al 15 por 100 y suministran un voltaje de 0,6 voltios. ¡Pero no se puede todavía pensar en cubrir los tejados de las casas o en el campo abierto con baterías de este tipo, fabricadas con silicio altamente purificado o con otros materiales muy costosos!

En resumen, la solución para el futuro, por desgracia no lejano, es una de dos: o los físicos consiguen hacer un sol en la Tierra sin que explotemos, o los bioenergetistas nos enseñan a usar el que tenemos.

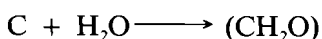
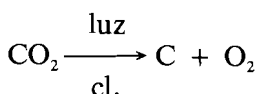
Como analizaremos en el presente artículo, el bioenergetista conoce ya de hecho mucho sobre el mecanismo de la fotosíntesis como proceso de conversión de energía, y sabe qué hace la bacteria, el alga o la planta para convertir la energía solar en energía química o eléctrica, con una eficacia admirable. Sus conocimientos son, en cierto modo, previos para que el ingeniero pueda sacar fruto de las posibilidades tecnológicas que ofrece este maravilloso proceso.

Antecedentes históricos

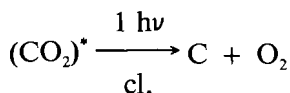
Acaba de cumplirse el segundo centenario del descubrimiento de la fotosíntesis por Priestley. A lo largo de estos dos siglos, el concepto de fotosíntesis ha experimentado una continua evolución, con énfasis cada vez más acusado en su carácter de proceso de conversión de energía, consistente en esencia en reacciones de óxido-reducción, pro-

movidas por la luz y sensibilizadas por la clorofila, destinadas a la fabricación de energía química fisiológica, a saber, poder reductor (H_2) y enlaces de fosfato ricos en energía ($\sim P$).

Durante mucho tiempo se pensó que la reacción clave de la fotosíntesis era la rotura por la luz (fotólisis) del anhídrido carbónico en carbono y oxígeno molecular, hidratándose a continuación el carbono por el agua —que de esta manera perdía su estado líquido— a hidrato de carbono, de acuerdo con las ecuaciones:

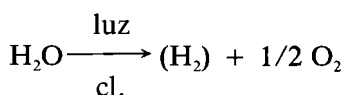


El defensor más tenaz y quizás ya el último en la historia de la hipótesis de la fotólisis del dióxido de carbono ha sido el genial bioquímico alemán Warburg, quien influido por los grandes químicos de su época —notablemente Willstaeter y von Baeyer— defendió hasta su muerte —ocurrida hace pocos años— que la reacción básica de la fotosíntesis era precisamente la rotura por un cuanto de luz de una molécula de anhídrido carbónico previamente activada. Por razones bioenergéticas, Warburg se vió obligado a concluir que el sustrato de la fotólisis, o fotolito, no era propiamente el dióxido de carbono en su estado normal, sino el dióxido de carbono en un estado especialmente reactivo:



La era moderna de la fotosíntesis se inicia en 1931 con los trabajos del incisivo microbiólogo Van Niel, quien al aplicar los conceptos de la bioquímica comparada a sus estudios con bacterias fotosintéticas llegó a la conclusión fundamental de que la reacción básica de la fotosíntesis

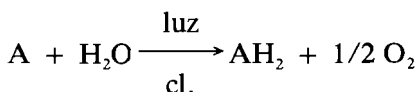
no era la fotólisis del dióxido de carbono sino la fotólisis del agua, que en las algas y plantas superiores resultaba en la formación de poder reductor, (H₂), y oxígeno molecular:



(H₂) representa, más bien que hidrógeno molecular propiamente, poder reductor unido a coenzimas de óxido-reducción de potencial próximo al del electrodo de hidrógeno (−0,42 V).

De acuerdo con Van Niel, tanto la reducción fotosintética del carbono como la del nitrógeno deberían tener lugar más tarde, en reacciones oscuras, a expensas del poder reductor originado en la fotólisis del agua.

La hipótesis de Van Niel recibió años más tarde fuerte apoyo experimental cuando Hill obtuvo unas preparaciones del cloroplastos que catalizaban en la luz la reducción de sales férricas y otros aceptores de hidrógeno, A, de acuerdo con la ecuación general:

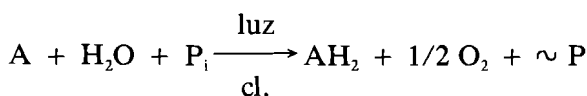
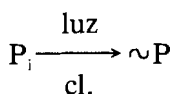


hoy universalmente conocida, en su honor, con el nombre de reacción de Hill. Otra prueba a favor de la hipótesis de van Niel la consiguieron Ruben y Kamen por los años 40 al demostrar, mediante el uso de isótopos, que el oxígeno que se desprendía en la fotosíntesis tenía su origen en la molécula de agua y no en la de dióxido de carbono.

En consecuencia, el agua, que, a partir de los experimentos de van Helmont —seguramente los primeros en la historia de la Biología— empezó siéndolo todo en nutrición vegetal, y que durante siglos quedó reducida a un papel secundario en la hidratación del carbono, ha pasado finalmente a ser casi todo en el proceso fotosintético pro-

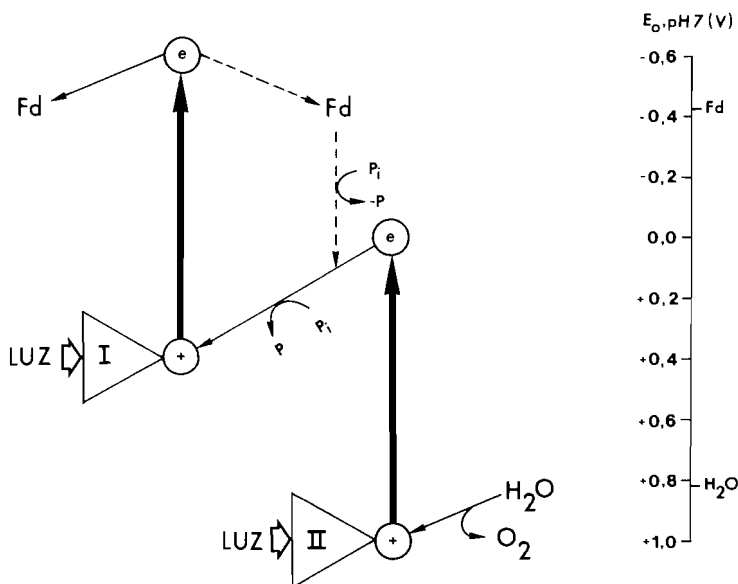
piamente dicho, en tanto que el anhídrido carbónico, que llegó a serlo todo al comienzo del estudio de la fotosíntesis, ha quedado reducido a un mero aceptor de hidrógeno en una reacción oscura.

En efecto, hoy sabemos, gracias fundamentalmente a los trabajos de Arnon y su grupo, que las reacciones más características de la función clorofílica o fotosíntesis —con las que prácticamente termina la fotoquímica del proceso— incluyen no sólo la fotólisis del agua en poder reductor y oxígeno molecular, sino la fotofosforilación del fosfato inorgánico (P_i) en fosfato orgánico ($\sim P$). En esencia, estas reacciones consisten, como indica la figura 1, en un flujo de electrones —sensibilizado por la clorofila y dirigido por la luz— que se acopla con la formación de energía química de enlace. Si el flujo de electrones es cíclico y transcurre por un circuito cerrado, el proceso implica un solo fotosistema y resulta únicamente en la formación de enlaces de fosfato ricos en energía, por lo que se denomina *fotofosforilación cíclica*. En cambio, si el circuito es abierto, el proceso implica dos fotosistemas y resulta, además, en la oxidación del agua —que actúa de dador de electrones al comienzo de la cadena de transporte— y en la reducción de un aceptor primario A, que actúa de aceptor al final de la cadena, por lo que se denomina *fotofosforilación no cíclica*. Ambos procesos pueden resumirse de acuerdo con las siguientes ecuaciones:



Arnon y sus colaboradores han aislado y caracterizado lo que hoy se considera el primer aceptor terminal de electrones, A, de la cadena de transporte. Se trata de una sulfoferroproteína de bajo peso molecular y potencial similar al del electrodo de hidrógeno que, de acuerdo con su función, se ha denominado ferredoxina.

Fig. 1



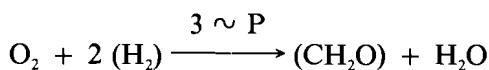
Representación esquemática del flujo cíclico y no cíclico de electrones de las reacciones luminosas de la fotosíntesis. En el flujo no-cíclico de electrones, el donador inicial es el agua, que se oxida durante el proceso a oxígeno molecular (E_0' , pH 7, +0,82 V), y el aceptor terminal, la ferredoxina (E_0' , pH 7, -0,42 V). Se trata, pues, de un flujo de electrones contra gradiente, impulsado por la energía de la luz y sensibilizado por la clorofila y pigmentos auxiliares de los fotosistemas. El transporte de un electrón desde el agua a la ferredoxina requiere 2 cuantos de luz y la participación de los fotosistemas II y I, asociados en serie. Cuando los centros de reacción —o moléculas especiales de clorofila *a*— de estos fotosistemas se activan por la absorción de un cuanto de luz, ceden un electrón a un elevado nivel de reducción (-0,6 V, el del fotosistema I, y 0,0 V, el del fotosistema II) y quedan ellos mismos oxidados (+0,4 V, el del fotosistema I, y +10 V, el del fotosistema II), y por tanto, en condiciones de aceptar otro electrón. El centro de reacción fotoactivado del sistema I cede un electrón a la ferredoxina y lo recibe a su vez, a través de una cadena de transporte, del aceptor reducido del centro de reacción del fotosistema II, que, finalmente, actúa de fotooxidante terminal y lo quita al agua. En el *flujo cíclico de electrones*, el centro de reacción fotoactivado del sistema de pigmentos I cede su electrón a la ferredoxina y, a continuación, lo acepta nuevamente de ella misma, a través de una cadena de transporte. La energía liberada al «caer» un par de electrones de la ferredoxina reducida (flujo cíclico) o del aceptor reducido del fotosistema II (flujo no-cíclico) a la clorofila *a* oxidada del fotosistema I se emplea en la síntesis química de enlaces de fosfato ricos en energía.

Los distintos tipos de fotosíntesis

Según lo que antecede, poder reductor (H_2), y enlaces de fosfato ricos en energía, $\sim P$, constituyen, en cierto modo, los productos finales de la fotosíntesis como proceso de conversión de la energía luminosa en energía química. Arnon los ha denominado, en conjunto, *poder asimilatorio*, ya que, como analizaremos a continuación, permiten la reducción y posterior asimilación de los elementos biogénicos primordiales: carbono, nitrógeno y azufre.

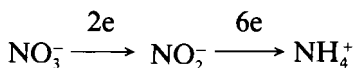
En efecto, las plantas utilizan el poder asimilatorio sintetizado durante la fase luminosa de la fotosíntesis para, posteriormente, y ya en la oscuridad, llevar a cabo la amplia variedad de reacciones anabólicas características de los procesos biosintéticos. De este modo consiguen no sólo la reducción del anhídrido carbónico, nitrato y sulfato a carbohidrato, amoníaco y sulfuro, respectivamente, sino su posterior asimilación a ácidos nucleicos, proteínas, lípidos, hidratos de carbono, hidrocarburos y demás sustancias propias del material vegetal. Otras reacciones fotosintéticas que tienen también especial interés para los bioenergistas —y que, en este sentido, discutiremos al final de este artículo— son la reducción de los protones a hidrógeno molecular, del oxígeno molecular a peróxido de hidrógeno y del nitrógeno molecular a amoníaco.

La ruta de reducción del carbono en fotosíntesis —que después ha resultado ser la misma que opera en los organismos quimioorgánicos que utilizan CO_2 como fuente de carbono— es de naturaleza cíclica y fue descubierta esencialmente en los años cincuenta por Calvin y su grupo, razón por la que se la conoce también con el nombre de ciclo de Calvin. El poder reductor lo suministra la ferredoxina reducida en la luz, pero no directamente, sino a través del nucleótido de nicotinamida NADPH. La reacción de reducción del dióxido de carbono a carbohidrato es endergónica, y requiere 3 enlaces de fosfato ricos en energía para hacerse exergónica, de acuerdo con la ecuación global:

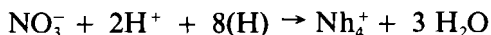


De hecho, como hemos indicado, el proceso es en realidad de carácter cíclico, y en él participan hacia una docena de enzimas solubles, de manera que no se trata simplemente de la desoxigenación e hidrogenación por los dos pares de hidrógeno del CO_2 a formaldehído libre, como pudiera erróneamente interpretarse de la ecuación simplificada anterior. En el reajuste real de los grupos (CH_2O) durante el ciclo participan derivados azucarados de 3, 4, 5, 6 y 7 carbonos, que intercambian fragmentos de 2 y 3 carbonos, apareciendo al final el carbono reducido como hexosa o almidón.

La ruta de reducción del nitrógeno en fotosíntesis es de naturaleza lineal y ha sido esencialmente esclarecida durante los últimos quince años, habiendo sido decisivas las aportaciones del grupo de Sevilla. La reducción asimilatoria del nitrato a amoníaco, ocurre, tanto en algas como en plantas verdes, en sólo dos estadios: primero, el nitrato se reduce a nitrito, en una reacción catalizada por la nitrato reductasa, y, a continuación, el nitrito se reduce a amoníaco, en una reacción catalizada por la nitrito reductasa, según el esquema:

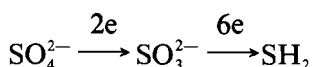


En las algas verde-azuladas, los dos enzimas que integran el sistema reductor de nitrato-están íntimamente ligados a las partículas fotosintéticas y son dependientes de ferredoxina, mientras que en las algas eucarióticas y en las plantas verdes sólo la nitrito reductasa depende de ferredoxina, en tanto que la nitrato reductasa depende de NADPH. La reacción, en su conjunto, es, en todos los casos, fuertemente exérgica y no requiere ATP:

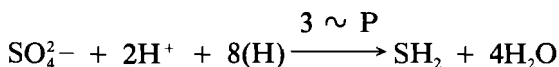


La ruta de reducción del azufre en fotosíntesis no ha sido aún definitivamente establecida, aunque parece ocurrir en dos pasos de 2 y 6 electrones, respectivamente, de acuerdo con la siguiente secuencia, lineal o cíclica,

de reacciones, que incluye sulfito y sulfuro, en forma combinada o libre:



El poder reductor lo suministra, en principio, la ferredoxina reducida en la luz, directamente o a través de NADPH. La reacción conjunta requiere al menos $2 \sim P$, tal vez 3, puesto que ha de salvar el primer paso «cuesta-arriba» de reducción del sulfato a sulfito, merced a una activación previa del sulfato por adenilación, seguida quizás de una posterior fosforilación:



Eficiencia del proceso fotosintético

Se calcula que sólo hacia la mitad de la energía solar llega a la biosfera, pues el resto es absorbido por la atmósfera o se difracta y refleja, haciendo que nuestro planeta aparezca brillante como una estrella a los ojos de un observador exterior.

En el espectro de radiaciones electromagnéticas —que se extiende desde los rayos gamma, de 10^{-4} a 10^{-1} nm, hasta las ondas de radio, de hasta 1 km. de longitud— la Fotobiología se sitúa en una zona estrechísima de 300 a 1.100 nm. De las radiaciones comprendidas entre estos límites dependen no sólo la visión humana y de los otros animales, sino las respuestas inducidas por la luz de los organismos vivos —taxias, tropismos, dormancia, floración, maduración, etc.— y, sobre todo, la conversión de la energía luminosa en energía química, que incluye a la fotosíntesis. Aunque existiera vida en otros planetas, estos procesos no podrían tener lugar en las regiones ultravioleta o del infrarrojo lejano porque las radiaciones de estas frecuencias no son apropiadas para las reacciones fotobiológicas.

Por otro lado, las radiaciones de longitud de onda inferior a 300 nm —es decir, con energía superior a 95 kcal/einstein— son incompatibles con la vida y de consecuencias de-

sastrosas para las células, porque desnaturalizan las proteínas y ácidos nucleicos al romper los enlaces de hidrógeno y de van der Waals que mantienen la estructura y conformación específicas de estas delicadas macromoléculas. Desde el punto de vista evolutivo fue crucial para el tránsito de la vida acuática a la terrestre el que el oxígeno liberado en la fotosíntesis formara, al acumularse en los altos estratos de la atmósfera, por la acción fotoquímica de los rayos solares, una capa de ozono. Este manto de ozono, situado a una altura de 22 a 25 km., actúa de pantalla luminosa que absorbe fuertemente las radiaciones a partir de 320 nm y es prácticamente opaca por debajo de 290 nm. Al filtrarse los rayos solares y quedar privados de las radiaciones de onda corta, las capas bajas de la atmósfera dejaron de estar expuestas a las radiaciones antibióticas, y los organismos vivos pudieron emerger de las aguas e invadir los continentes. No cabe duda de que los hombres vivimos en un planeta afortunado, pues el 83 por 100 de las radiaciones solares que llegan a la biosfera caen dentro de los márgenes de la Fotobiología.

Por lo que respecta a la fotosíntesis, las radiaciones que utilizan las plantas para la realización del proceso fotosintético se denominan radiaciones fotosintéticamente activas y tienen longitudes de onda comprendidas entre 400 y 700 nm. Los primeros actos de la fotosíntesis son de naturaleza física y casi instantáneos (del orden de 10^{-17} a 10^{-6} segundos) y consisten en la captación de la energía luminosa por los pigmentos fotosintéticos (clorofilas y pigmentos accesorios), que, actuando a modo de antenas, sirven de receptores, y en la transferencia, a través de los mismos, de la energía de excitación a los centros de reacción de los fotosistemas. Los centros de reacción son moléculas especiales de clorofila *a*, que actúan como trampas energéticas y convierten la energía luminosa en energía química, al transferir, en su estado excitado, un electrón a los respectivos aceptores primarios de electrones y quedar ellas mismas oxidadas, en condiciones de aceptar un nuevo electrón de sus correspondientes donadores. Se calcula que existe un centro de reacción por varios cientos de moléculas de pigmentos en cada fotosistema.

Teniendo en cuenta que la energía de un einstein de luz

roja de 680 nm (la más débil que puede producir eficazmente fotosíntesis) es de 42 kcal., se puede calcular que una molécula de clorofila *a* excitada por un cuanto de esa longitud de onda equivale, en principio, a una especie de batería eléctrica de cerca de 2 V de potencial. Razonamientos termodinámicos permiten, sin embargo, concluir que la eficiencia energética máxima de la conversión fotoquímica alcanza aproximadamente 1,2 eV por fotón absorbido, es decir, casi el 70 por 100. De hecho, experimentalmente resulta (véase figura 1) que la diferencia de potencial que suministran los pigmentos fotoexcitados de los fotosistemas es de 1,0 V, y que el del fotosistema I genera un reductor fuerte ($-0,6$ V), suficientemente para reducir la ferredoxina ($-0,42$ V), y el del fotosistema II un oxidante fuerte ($+1,0$ V), suficiente para oxidar el agua ($+0,82$ V).

Puesto que la rotura de 1 mol de agua con transferencia de los electrones a la ferredoxina requiere 4 einsteins de luz roja (168 kcal.) y la reacción produce, además de ferredoxina educida y oxígeno (57 kcal.), 1 mol de ATP (7,5 kcal.), el rendimiento de esta reacción primordial de la fotosíntesis es de hacia el 40 por 100.

Refiriéndonos ahora, en concreto, a la asimilación del dióxido de carbono por las plantas superiores —la más identificada con la fotosíntesis por razones históricas y cuantitativas— aunque la máxima eficiencia teórica del proceso es del 27 al 34 por 100, queda reducida a un valor del 0,5 al 3 por 100, debido a una serie de pérdidas que, a continuación, enumeraremos.

En primer lugar, las plantas utilizan sólo el 40 por 100 de la energía radiante que reciben, pues el 50 por 100 cae en la región infrarroja del espectro y no puede ser absorbida por los pigmentos fotosintéticos, y el 20 por 100 de la restante se pierde por reflexión, transmisión y absorción por las hojas.

En segundo lugar, el proceso se realiza con luz natural con un rendimiento del 23 al 28 por 100. En efecto, la reducción fotosintética del CO_2 a (CH_2O) por el agua es una reacción endérgica ($\Delta F'_0$, pH 7, 114 kcal/mol) que, según hemos visto en el apartado anterior, requiere $2(\text{H}_2)$, o sea 8 cuantos, así como $3\sim\text{P}$, lo que podría significar 2 cuantos más; en total, 10. Puesto que la energía de 1

einstein de luz roja es de 42 kcal., resulta que el rendimiento del proceso en sí, con luz de esta longitud de onda, es del 27 por 100 sobre la base de 10 cuantos (o del 34 por 100 sobre la base de 8 cuantos). Este rendimiento se hace aún menor y desciende al 23 por 100 (o 28 por 100) porque la luz solar tiene su mayor riqueza energética a 575 nm. En consecuencia, hay una pérdida del 77 por 100, con lo que la eficiencia baja del 40 por 100 al 9,2 por 100.

Finalmente, si se tienen en cuenta las pérdidas por respiración (que alcanzan un 40 por 100), el 9,2 por 100 anterior se transforma en el 5,5 por 100 definitivo del proceso global. Este valor se alcanza en condiciones óptimas de campo y en períodos cortos de crecimiento, pero la media anual es algo menor y depende también del carácter templado o tropical del clima. En resumen, se puede afirmar que la eficiencia real de la asimilación fotosintética del dióxido de carbono es del 0,5 al 3 por 100.

El reino vegetal, en su conjunto, utiliza la radiación solar con una eficiencia del 0,1 por 100, pero sólo el 0,5 por 100 del carbono fijado fotosintéticamente es aprovechado agricolamente y utilizado como alimento por la población humana. Cada año fijan las plantas 200.000 millones de toneladas de carbono, procedente del anhídrido carbónico, y desprenden, a partir del agua, la cantidad equivalente de 600.000 millones de toneladas de oxígeno molecular. Aproximadamente el 90 por 100 de esta gigantesca síntesis bioquímica tiene lugar en el mar y el 10 por 100 restante en los continentes. Del carbono que fijan las algas y las plantas, una pequeña parte es consumida como alimento por los animales, y una parte mucho mayor es respirada por ellas mismas. La mayor parte, sin embargo, pasa de nuevo a dióxido de carbono por descomposición. En ciertas condiciones climáticas o geológicas, la materia orgánica fijada se acumula y transforma en carbón, gas y petróleo. Cada 300 años, en ciclos que se repiten ininterrumpidamente, y que pueden durar segundos o millones de años, todo el anhídrido carbónico atmosférico y disuelto en las aguas se fija por medio de la fotosíntesis y se renueva por respiración y combustión, mientras que, cada 2.000 años, todo el oxígeno de la atmósfera se libera y consume durante los mismos procesos.

Por lo que concierne a la asimilación fotosintética del nitrato, baste considerar por el momento que la reducción del nitrógeno nítrico a amoniacal y su incorporación como grupo α -amino en aminoácidos requiere $8 + 2 = 10$ electrones (20 cuantos), frente a 4 electrones (8 cuantos) la reducción del carbono del anhídrido carbónico a carbohidrato. En consecuencia, si partimos del dato experimental de que las algas en crecimiento estacionario contienen 8 por 100 de nitrógeno y 50 por 100 de carbono, podemos fácilmente calcular que, en estos microorganismos, una parte del poder reductor originado en la fotólisis del agua se emplea en reducir el nitrógeno y tres en reducir el carbono.

En términos más amplios, y refiriéndonos al mundo de las plantas en general, se estima que el nitrógeno constituye, por término medio, el 2 por 100 de su peso seco, lo que supone la incorporación fotosintética anual de 10.000 millones de toneladas de este elemento.

Un mejor conocimiento del mecanismo de la asimilación fotosintética del nitrato y de su regulación genética y bioquímica puede repercutir muy favorablemente en un incremento significativo del rendimiento y valor nutritivo de las cosechas, al aumentar la cantidad, proporción y riqueza de su contenido proteico. A este respecto hay que subrayar que los compuestos nitrogenados resultantes de la asimilación del nitrato —proteínas y ácidos nucleicos— son las sustancias cualitativa y cuantitativamente más representativas de la materia viva y que, en último término, son las plantas, gracias a la energía solar, las que alimentan al mundo vivo. Todos los esfuerzos que contribuyan al mejoramiento de la alimentación humana —por desgracia, todavía deficitaria en vastas zonas de la Tierra— son, pues dignos de la mayor atención y apoyo.

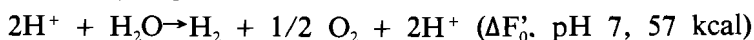
Sistemas químicos de bioconversión

Por las razones apuntadas al principio de este artículo, durante los últimos años se ha despertado gran interés en la investigación de los sistemas fotosintéticos que pueden utilizar la fotólisis del agua para la producción de combustible. A este respecto, merece la pena que dediquemos unas líneas a comparar el sistema fotosintético

de reducción del nitrato a amoniaco, especialmente estudiado en nuestro laboratorio, con otros sistemas fotosintéticos redox reales o posibles (figura 2).

Puesto que todos los sistemas redox que vamos a considerar utilizan ferredoxina —el primer aceptor de electrones del fotosistema I— como donador primario de electrones, bien directamente o a través de los nicotinamid nucleótidos, se puede calcular, teniendo en cuenta los respectivos potenciales redox y el requerimiento de 2 cuantos de luz por electrón, la energía que requiere, en cada caso, la transferencia de electrones, y el rendimiento de la reacción global.

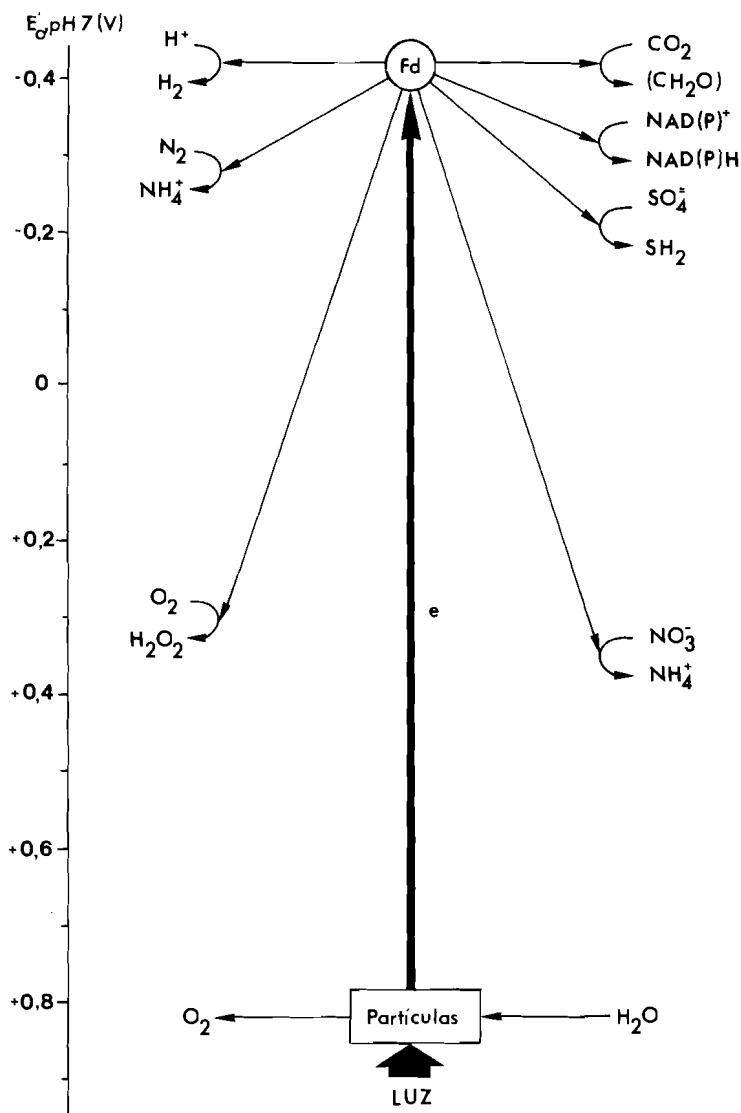
El sistema más sencillo sería el que utilizase la *fotorreducción de protones a hidrógeno molecular*, lo que supone la transferencia de 2 electrones (4 cuantos) del par $\text{H}_2\text{O}/\text{O}_2$ (E'_0 , pH 7, +0,82 V) al par H_2/H^+ (E'_0 , pH 7, -0,42 V), según la ecuación:



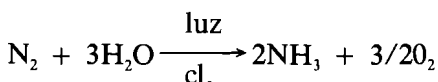
La reacción requiere, pues, 4 einsteins de luz roja (168 kcal.) por mol de hidrógeno producido, y ocurre con un rendimiento teórico del 34 por 100, que, si se tiene en cuenta la fosforilación acoplada con el transporte de electrones, $1 \sim \text{P}/2e$, asciende al 38 por 100. El inconveniente de este atractivo sistema, que ya ha sido ensayado *in vitro*, es que requiere la adición de enzimas auxiliares y la eliminación absoluta de oxígeno molecular, precisamente uno de los productos de la reacción.

Otro sistema de enormes posibilidades sería el que realizase la *fotorreducción de N_2 a NH_3* , pero como el de fotoproducción de hidrógeno sólo opera en estricta anaerobiosis, presentando, además, enormes requerimientos de ATP (15 ATP/ N_2). Aunque las algas verde-azuladas fijan fotosintéticamente H_2 , parece que el proceso es complicado y requiere la cooperación de dos tipos de células: las vegetativas, que realizan una fotosíntesis normal, y los heterocistos, que reciben de ellas los fotosintatos y los utilizan como fuente de poder reductor para, con el concurso de ATP que ellas mismas fotosintetizan, llevar a cabo la fijación del N_2 . El acoplamiento directo de la fotólisis del agua con la reducción del N_2 ofrece, pues, un interés fascinante, pero quizás dificultades insalvables:

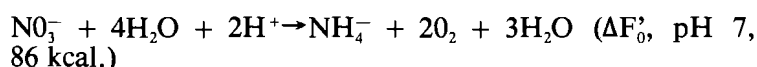
Fig. 2



Representación esquemática de diversos sistemas fotosintéticos redox de bioconversión. La operación de cualquier sistema requiere, primero, la fotooxidación del agua por las partículas fotosintéticas y la fotoreducción concomitante de la ferredoxina. La ferredoxina puede reducir entonces, en la oscuridad, a favor de gradiente —sin el concurso de ATP— o en contra de gradiente —con el concurso de ATP— una variedad de aceptores terminales de electrones, tales como H^+ , O_2 , N_2 , $NAD(P)^+$, CO_2 , NO_3^- , SO_4^{2-} , etc.

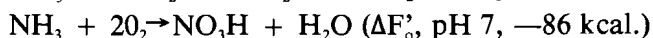
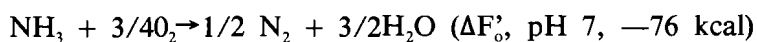


En cuanto hoy sabemos, el único sistema biológico de fotoconversión que opera en condiciones aeróbicas y sin ninguna clase de aditamentos es el constituido por partículas de las algas verde-azuladas, que permite la *fotorreducción del nitrato a amoníaco* con agua como reductor, de acuerdo con la ecuación global:

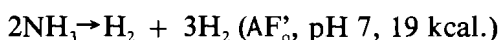


Teniendo en cuenta que la transferencia de 8 electrones desde el agua al nitrato para la reducción completa de éste a amoníaco requiere 16 cuantos (672 kcal.), el rendimiento del proceso resulta ser de hacia el 13 por 100, si no se considera la fosforilación acoplada, y del 18 por 100 si se toma en consideración la síntesis concomitante de 4~P.

El amoníaco, aparte de su extraordinario interés químico y bioquímico, es un excelente y poderoso combustible, y como tal se emplea en la propulsión de cohetes. Por el oxígeno se oxida bien a nitrógeno molecular o a nitrato, de acuerdo con las siguientes reacciones simplificadas, muy exergónicas:



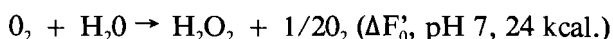
Por otro lado, el amoníaco puede considerarse como una fuente transportable de hidrógeno, ya que en su forma líquida proporciona más hidrógeno del que pudiera comprimirse en el mismo volumen, según indica la reacción de descomposición, débilmente endérgica:



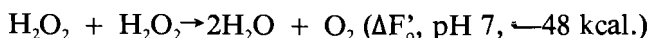
Por ello puede utilizarse en sopletes oxhídricos para la soldadura de metales, acoplando su descomposición, según la reacción anterior, con la combustión del hidrógeno, fuertemente exérgica.

Para terminar vamos a referirnos a un sistema que puede ser el más idóneo por su simplicidad y requerimientos,

a saber, el de *fotorreducción del oxígeno molecular a peróxido de hidrógeno*. Como es bien sabido, el aparato fotosintético de algas y plantas cataliza de hecho esta reacción, acoplándola con la fotólisis del agua:



Teniendo en cuenta que la transferencia de 2 electrones desde el agua al oxígeno para reducirlo a peróxido de hidrógeno requiere 4 cuantos (168 kcal.), el rendimiento de la reacción global es del 14 por 100, si no se considera la fosforilación acoplada, y del 18 por 100, si se tiene ésta en cuenta. El peróxido de hidrógeno, como el amoníaco, es un combustible de calidad. Al actuar simultáneamente como reductor y oxidante, reacciona consigo mismo, descomponiéndose en agua y oxígeno, según la siguiente reacción exergónica:



De acuerdo con lo que antecede cabe imaginar un sistema fotosintético que realizase la conversión de la energía solar en agua oxigenada, y, permitiéndose, a continuación, disponer de la energía que libera este combustible al descomponerse, cerrando un ciclo de extraordinaria sencillez y limpieza, que sólo implicaría la absorción y eliminación de oxígeno.

BIBLIOGRAFIA

- ARNON, D. I.: *Proc. Natn. Acad. Sci. USA*, **68**, 2883 (1971).
 CALVIN, M. y GASSHAM, J. A.: *The Photosynthesis of Carbon Compounds*. Benjamin, Nueva York, 1962.
 CANDAU, P., MANZANO, C. y LOSADA, M.: *Nature*, **262**, 715 (1976).
 GOVINDJEE: *Bioenergetics of Photosynthesis*, Academic Press, Nueva York, 1976.
 HILL, R.: *Essays in Biochemistry*, **1**, 121 (1965).
 LOSADA, M.: *La fotosíntesis del nitrógeno nítrico*. Discurso de ingreso en la Real Academia de Ciencias, Madrid, 1972.
 LOSADA, M.: *J. Molec. Catal.*, **1**, 245 (1976).
 LOSADA, M.: en *Reflections on Biochemistry*, Pergamon, Oxford, 1976.
 RELIMPIO, A. M.^a, VEGA, J. M.^a, GARCIA-GUERRERO, M. y LOSADA, M.: *Potenciometría y Bioenergética*, Universidad de Sevilla (en prensa).
 VAN NIEL, C. B.: *Advan. Enzymol.*, **1**, 263 (1941).
 VIGNAIS, P. M. y otros: *FEBS Letters*, **64**, 1 (1976). Mesa redonda sobre Bioenergética de mañana.
 WARBURG, O.: *A. Rev. Biochem.*, **33**, 1 (1964).