

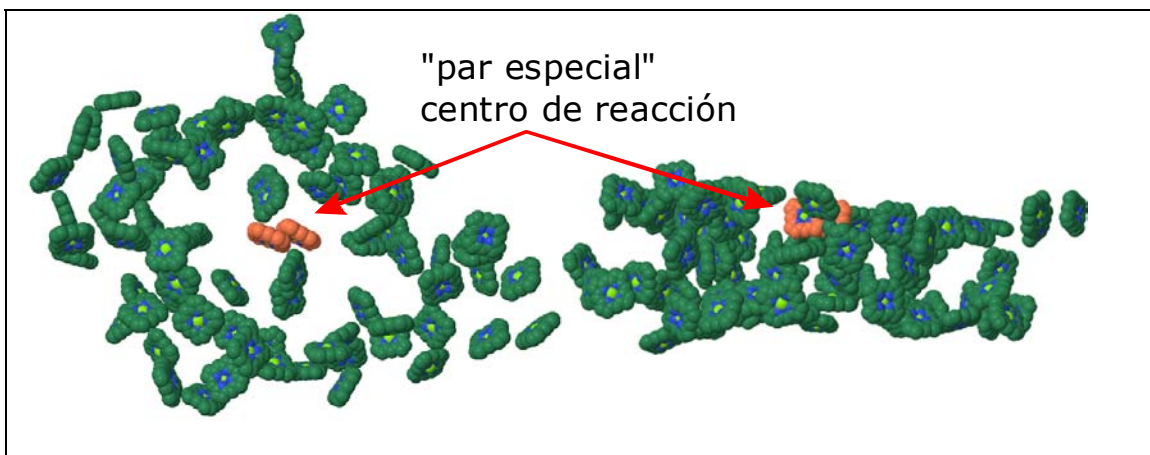
Tema 14. La Fase luminosa de la fotosíntesis II

Estructura de los fotosistemas

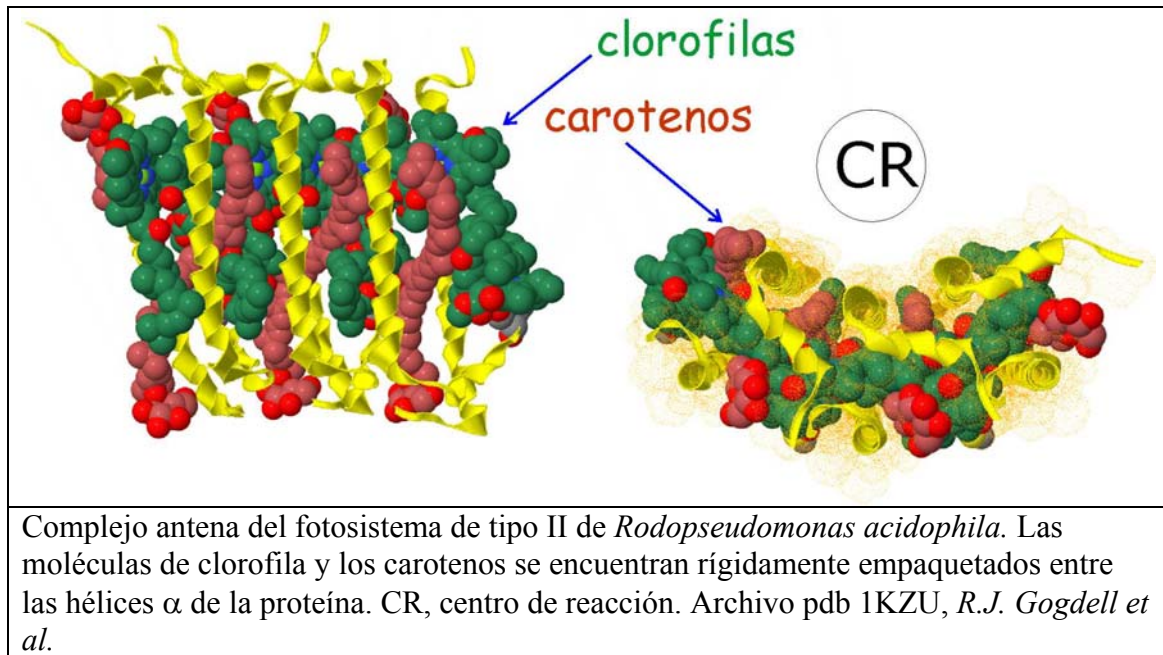
1. Fotosistemas y complejos antena.

La excitación de la clorofila requiere que un fotón de energía apropiada incida directamente sobre la molécula del pigmento. Dado que la radiación solar es una fuente de energía relativamente diluida, la incidencia de un fotón exactamente sobre la clorofila del fotosistema es un proceso poco probable. En resumen, la fotosíntesis difícilmente sería capaz de suministrar energía en cantidades suficientes si no se incrementa la probabilidad de excitar a la clorofila. Esa es la función de los “complejos antena” o LHC (Ligh Harvesting Complex)

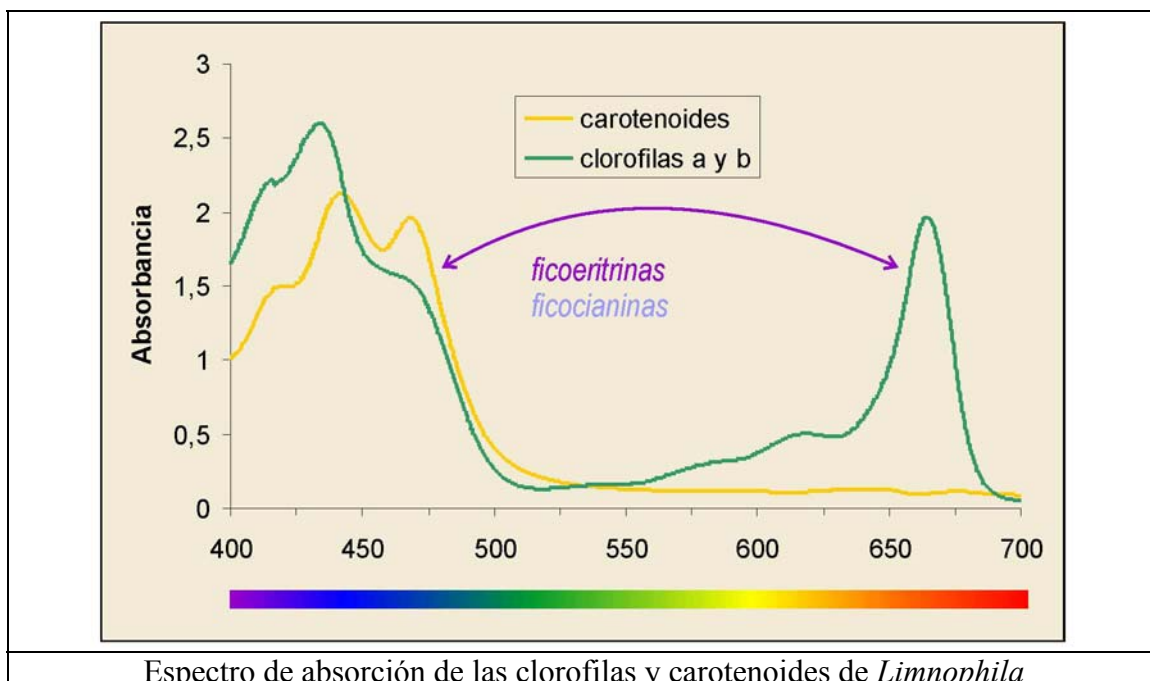
Para entender su funcionamiento hay que recordar la transferencia de energía por resonancia, que consiste en la transferencia directa de la energía de excitación entre dos moléculas, si se encuentran a la distancia y con la geometría adecuadas, y si los intervalos energéticos entre los diferentes niveles de excitación son iguales (o el del aceptor menor que el del donador). En los “complejos antena” hay muchas moléculas de clorofila, cada una de las cuales puede ser excitada por un fotón, pero en este caso las formas excitadas NO van a ceder ningún electrón, sino que van a transferir su energía de excitación a una molécula próxima, y esta a otra, y así sucesivamente hasta que la energía de excitación (denominada “excitón”) llega al centro de reacción fotosintético, en donde ya se va a producir la donación del electrón. En resumen, estas moléculas adicionales de clorofila actúan incrementando la probabilidad de que un determinado fotón pueda ser absorbido por el sistema. Se estima que el tiempo medio de transferencia de un excitón al centro de reacción es del orden de 10^{-10} segundos, con una eficacia cercana al 90%. Se conocen las estructuras de varios complejos antena, en los que las moléculas de clorofila se encuentran en una disposición rígida mantenidas por proteínas hidrofóbicas de membrana.



Complejo antena central del fotosistema I de la cianobacteria *Synechococcus elongatus*, en vistas superior y lateral. Sólo se muestran los anillos tetrapirrólicos de las moléculas de clorofila. Note la diferente orientación de los anillos; se encuentran a esas posiciones y distancias gracias las moléculas de proteína que mantienen toda la estructura. Archivo pdb 2PPS. *N.Krauss et al.* .



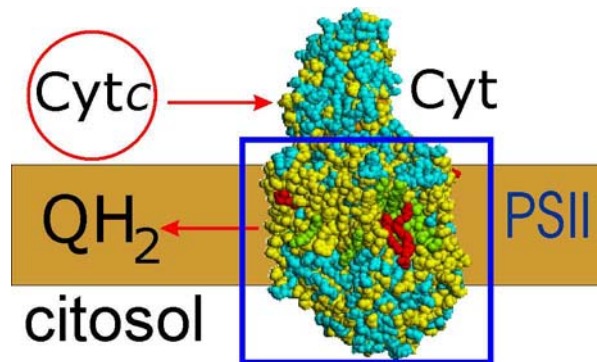
Los pigmentos accesorios (carotenoides en los cloroplastos) tienen como función absorber la luz en la zona del espectro de la luz solar en la que la clorofila tiene una absorptividad molar baja, y ceder posteriormente esa energía de excitación a la clorofila. Estos pigmentos aumentan el rango de longitudes de onda utilizables para la fotosíntesis; en su ausencia, los fotones de energías intermedias (que corresponden a los colores del amarillo al verde) no serían utilizados. Son importantes básicamente en el caso de algas, dado que la cantidad de luz en la zona del rojo cae rápidamente con la profundidad del agua; en estos casos se emplean como pigmentos antena las ficobilinas y las ficoeritrinas, que absorben fuertemente en la parte intermedia del espectro visible. En las plantas superiores la importancia de esta ampliación del espectro es menor, porque realmente los carotenoides amplían poco el espectro de absorción de la clorofila:



El fotosistema II

La estructura del PSII se resolvió inicialmente en la bacteria púrpura *Rhodospseudomonas*, siendo además uno de los primeros casos de proteínas integrales de membrana de las que se pudo determinar su estructura. Actualmente se conoce la estructura del PSII de varias bacterias púrpuras, pero también el más complicado de cianobacterias y de cloroplastos. Como en estos casos tienen además integrado el complejo productor de oxígeno, (OEC), son más complejos y su estructura se verá más adelante.

En bacterias púrpuras los electrones salen del fotosistema de dos en dos, siendo transportados por una quinona similar a la coenzima Q de la mitocondria. Y entran a través de una cadena de citocromos; los electrones llega transportados por un citocromo de tipo c, soluble, que los cede a una cadena de citocromos que, a su vez, los ceden a la clorofila catiónica. El esquema de organización es el siguiente (observe la orientación en la membrana).

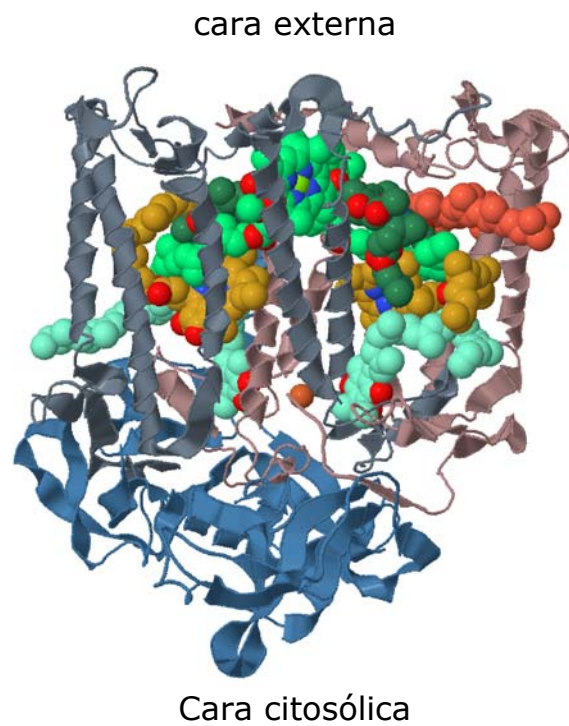
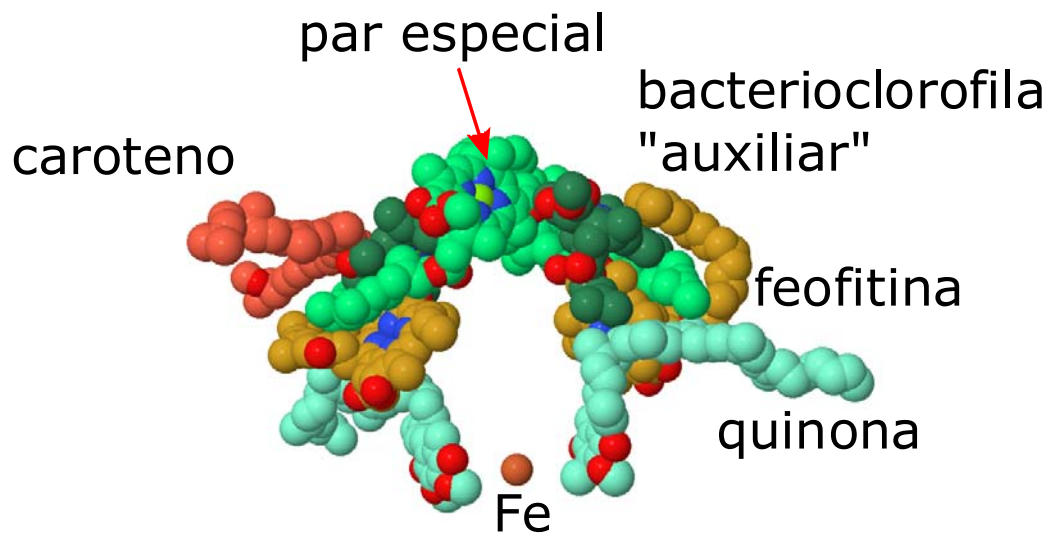


Fotosistema tipo PSII de *Thermochromatium*

En cuanto al fotosistema propiamente dicho, se encuentra flanqueado por los complejos antena (no mostrados en la figura anterior). En el fotosistema se encuentran:

- 1) El centro de reacción, donde se lleva a cabo el proceso fotoquímico inicial, esto es, la donación del electrón desde el estado excitado, y que está formado por DOS moléculas de bacterioclorofila asociadas (el “par especial”, o P870, por presentar un máximo de absorbancia a esa longitud de onda, dentro ya de la zona infrarroja del espectro).
- 2) El aceptor del electrón del centro de reacción, que es una molécula de **bacteriofeofitina**, que es similar a la bacterioclorofila pero sin átomo de magnesio.
- 3) Una molécula de quinona asociada, Q_A , que no abandona el fotosistema
- 4) El sitio para una segunda quinona Q_B . En este sitio entra la coenzima en su forma oxidada, quinona, y lo abandona en su forma reducida, quinol.
- 5) Una serie de moléculas accesorias, cuya función no se conoce con certeza: dos bacterioclorofilas auxiliares, una segunda bacteriofeofitina y una molécula de caroteno.

Aunque el PSII tiene una estructura de dos ramas simétricas, solo una de ellas actúa durante la fotosíntesis.

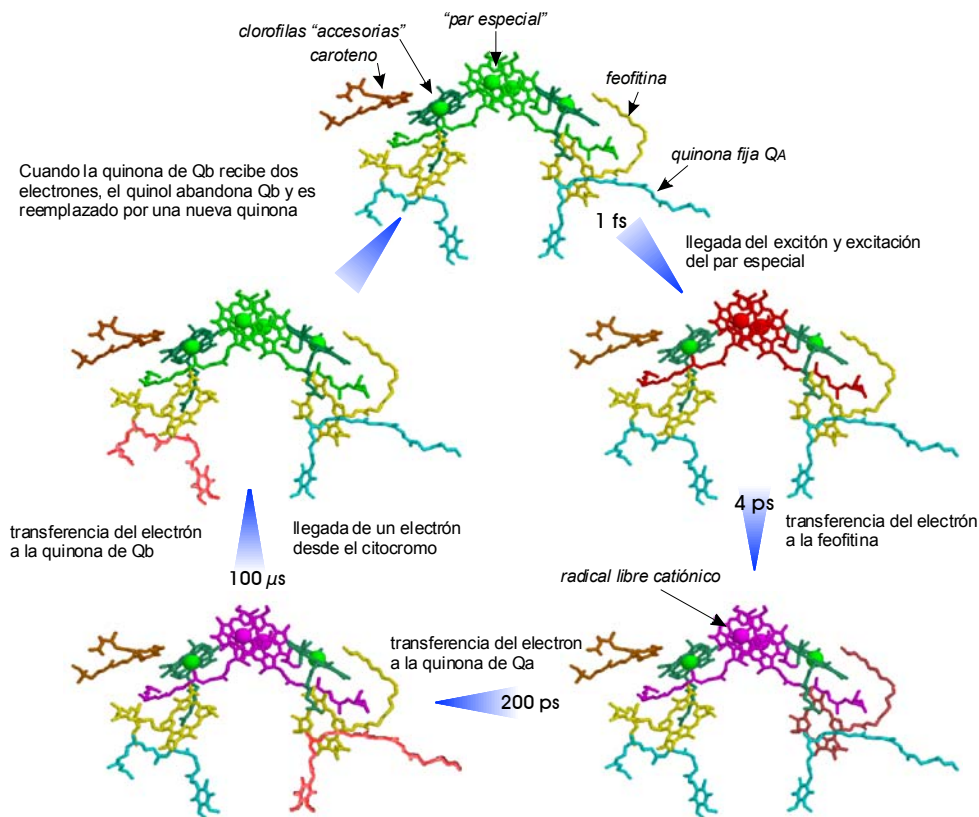


Fotosistema de *Rhodospirillum rubrum*

Cada una de las dos "ramas" bacterioclorofila auxiliar-bacteriofeofitina-quinona se encuentra integrada en una proteína de membrana. Las dos proteínas son diferentes.

Mecanismo:

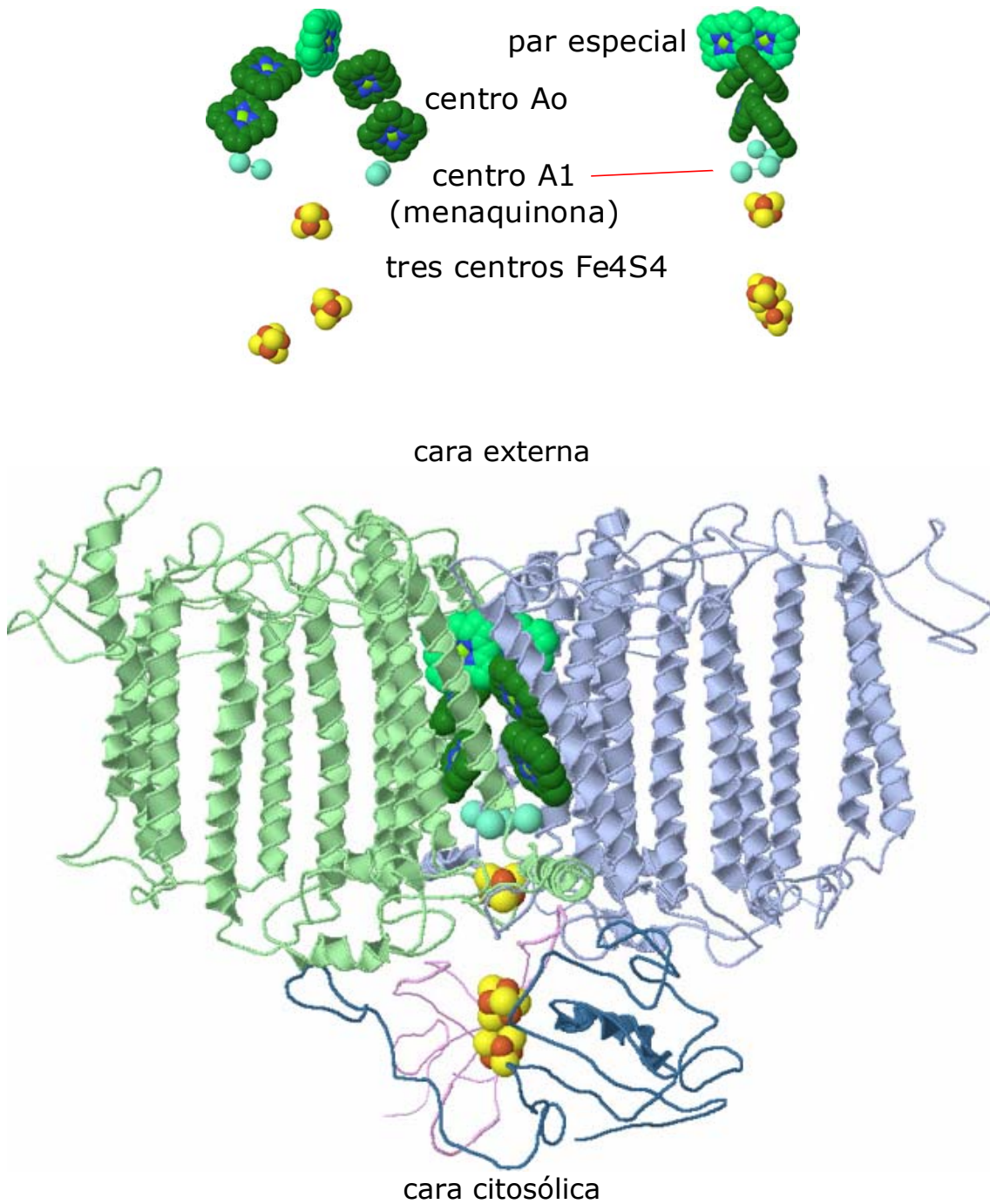
La molécula con el electrón donado por la clorofila se muestra en rojo



El Fotosistema I

La estructura del PSI es distinta del anterior. Coinciden en que el fenómeno fotoquímico básico emplea un "par especial" de moléculas de clorofila. Pero el resto de la estructura es distinto. En la actualidad no se conoce con precisión la posición de todos los átomos del PSI, pero sí la colocación de los centros básicos. Tampoco está tan claro la secuencia de acontecimientos después de la excitación del par especial, aunque está claro que al final el electrón se cede a la ferredoxina por el último centro Fe₄S₄. La estructura corresponde al PSI de la cianobacteria *Synechococcus*.

Además del par especial, hay un grupo de 2+2 moléculas de clorofila, dos moléculas de la quinona menaquinona, ninguna de las cuales abandona el fotosistema, y tres centros hierro-azufre del tipo Fe₄S₄:



Archivos pdb:

PSII de *Rhodobacter*: 1PSS. A.J. Chirino *et al.*

PSII de *Thermochromatium* 1EYS. T. Nogi *et al.*

Complejo antena de *Rhodospseudomonas*: 1KZU R.J. Cogdell *et al.*

PSI de *Synechococcus*. 2PPS N. Krauss *et al.*