

sintetizado por la actividad de las algas y de otros seres clorofilados. La realización de la función fotosintética depende directamente de la cantidad y de la calidad de la luz que llega hasta los organismos fotosintetizantes.

Desde el punto de vista cuantitativo, se sabe que a bajas intensidades de luz, la tasa de fotosíntesis es siempre directamente proporcional a la intensidad, pero cuando las intensidades son elevadas no ocurre lo mismo (11). En general, cuando hay abundancia de luz, la concentración de anhídrido carbónico del medio es el factor limitativo, de tal manera que el aumento del rendimiento fotosintético depende de ese factor. Además existen otros factores que contribuyen a que los organismos clorofilados no tengan un rendimiento ilimitadamente creciente cuando se eleva la intensidad luminosa del ambiente. Esto se deduce del hecho de que no hay un aumento desmedido de ese rendimiento cuando se eleva, al mismo tiempo la cantidad de luz y la de anhídrido carbónico. Aún con un exceso de esos factores hay un límite para el rendimiento fotosintético.

La cantidad de anhídrido carbónico que existe en solución en un cuerpo de agua es, con frecuencia, (particularmente en aguas que reciben polución orgánica) muy superior a la concentración existente en la atmósfera. Esto determina que para los organismos sumergidos, o por lo menos aquellos que se localizan a mayores profundidades, la luz sea el factor limitativo más bien que el anhídrido carbónico. Con excepción de los casos en que las aguas poseen concentración de material en suspensión o pigmentos en solución, las regiones más superficiales son las más ricas en luz y se puede deducir que hay una determinada profundidad en la que la intensidad luminosa es exactamente igual a la intensidad de saturación, es decir, la máxima intensidad de luz utilizable por los organismos fotosintetizantes. A esa profundidad, toda la luz presente es aprovechada en el proceso de fotosíntesis, mientras que en las regiones superiores habría un exceso de luz que no se aprovecha, además de la fracción utilizada. En las regiones más profundas habrá una deficiencia de luz, lo que constituirá un factor limitativo, más será totalmente utilizada con la máxima eficiencia (12) (13). Es también importante determinar la llamada profundidad de compensación, que viene a ser la profundidad a la que todo el oxígeno producido por fotosíntesis es consumido en la respiración. Las regiones inferiores a ella tienden a consumir oxígeno, mientras que las superiores tienden a enriquecerse de oxígeno. Este constituye un factor importante, por ejemplo, en el diseño de lagunas de estabilización de desagües.

Los organismos clorofilados demuestran también tener preferencias por la calidad de luz incidente. Los tipos de radiaciones más eficientes para la realización de la fotosíntesis son las de color rojo-anaranjado y azul-violeta. Esto se debe a que estas frecuencias tienen mayor cantidad de energía en comparación con las otras que pueden ser absorbidas por la clorofila. En efecto, se sabe que de acuerdo a la teoría

cuántica de Plank, la luz es emitida (o absorbida) de manera discontinua, de tal modo que existen unidades enteras, indivisibles de energía luminosa que se denominan cuanta de energía. Un quantum es pues, una cantidad mínima de energía luminosa que puede ser emitida por una fuente y absorbida por un cuerpo. Con el advenimiento de la teoría corpuscular de Einstein quedó demostrada que esa discontinuidad se debe al hecho de ser la luz emitida (o absorbida) bajo la forma de corpúsculos, o fotones, animados de una cierta energía que corresponde al quantum. El valor del quantum, es decir, de la energía mínima emitida o absorbida es proporcional a la frecuencia de radiación y, por lo tanto, inversamente proporcional a la longitud de onda. Esto significa que ondas de menor longitud, como por ejemplo las de la luz azul, poseen cuanta de mayor energía. En la siguiente tabla, se pueden apreciar los valores en ergios de los cuanta de varias longitudes de onda:

Luz	Longitud de onda (en cm)	Trabajo (en Ergios)
Roja	$7.00 \times 10^{-5}$	$2.79 \times 10^{-12}$
Amarilla	$5.60 \times 10^{-5}$	$3.50 \times 10^{-12}$
Azul	$4.70 \times 10^{-5}$	$4.18 \times 10^{-12}$

La cantidad de cuanta necesaria para la realización de la fotosíntesis se puede calcular de la siguiente manera (11): se sabe que la energía radiante consumida en la síntesis de una molécula-gramo de glucosa es de 673 kcal. Ese valor dividido por el número de átomos de carbono existentes en una molécula-gramo, que es de  $6 \times 6 \times 10^{23}$ , da la cantidad aproximada de energía que debe ser consumida por átomo y que corresponde aproximadamente de 3 a 4 cuanta. Este valor sólo se podría obtener en el caso de que haya un rendimiento integral en el proceso fotosintético, lo que en la realidad no puede ocurrir. La experiencia ha demostrado que se necesitan de 8 a 10 cuanta de energía para la transformación de cada molécula de anhídrido carbónico.

Es particularmente importante señalar que el número de cuanta necesario no depende de la longitud de onda incidente, hecho que también se ha observado en otros tipos de reacciones fotoquímicas. La explicación está en que probablemente la repartición de los cuanta se hace en forma estequiométrica, es decir, que existe una relación entre el número de unidades de quantum y el número de moléculas. Ahora bien, se sabe que un quantum de luz azul tiene mucho más energía que un quantum de luz roja, es pues evidente que, cuando una planta utiliza el último tipo de luz obtiene un rendimiento mucho mayor que en el caso de emplear luz azul, puesto que la síntesis se realizaría con menos gasto de energía (14).

El espectro de absorción de la clorofila revela que esta

sustancia absorbe principalmente las luces azul y roja, reflejando o dejando pasar por transparencia la casi totalidad de las ondas de otras longitudes. Por esta razón, es que solamente aquellas dos longitudes de onda se pueden aprovechar en la realización de la síntesis orgánica (dando la luz roja un mayor rendimiento, como ya se vió) y se ha comprobado mediante experiencias realizadas empleando luces de diferentes colores. El hecho de que todos los organismos fotosintetizantes poseen clorofila, hizo que durante mucho tiempo se supusiera que solamente ese pigmento tenía la capacidad de aprovechar la energía luminosa para realizar la síntesis orgánica. Sin embargo, es interesante observar que además de ella existen, en los organismos clorofilados en general y en los flagelados en particular, otros pigmentos de diferentes colores, tales como azules, amarillos y rojos que presentan espectros de absorción completamente diferentes del que caracteriza a la clorofila. Pero últimamente se ha demostrado que la luz absorbida por algunos de esos pigmentos puede ser también utilizada en la reacción de la fotosíntesis. Así, en algunas algas rojas la luz absorbida por los pigmentos rojos es más eficiente en el proceso que la luz absorbida por la clorofila (15). Empero esto no significa que toda la luz absorbida por los diferentes pigmentos tenga eficiencia fotosintética. Por ejemplo, entre los carotinoides se ha demostrado que la fucoxantina de las algas tiene la misma eficiencia que la clorofila, mientras que otros pigmentos de ese mismo grupo, también presentes en las algas no son fotosintetizantes. Se ha demostrado que la ficocianina de las algas del género *Chroococcus* tienen la misma eficiencia que la clorofila; las ficobilinas de ciertas especies de algas marinas rojas, como por ejemplo, *Porphyra nereocystis* son más eficientes en el aprovechamiento fotosintético de la luz que la clorofila. Según algunos autores (16), el fenómeno de mayor rendimiento de la fotosíntesis en presencia de pigmentos asociados a la clorofila, se puede explicar, por lo menos en parte, como un proceso de reemisión de la luz. Se sabe que ciertas sustancias cuando están sometidas a la acción de una luz de determinada longitud de onda, reemiten luz de otra longitud de onda, fenómeno que se denomina fluorescencia. Esta reemisión se puede explicar por el paso de electrones de una órbita interna hacia una externa o periférica del átomo excitado. Evidentemente, la luz reemitida tendrá menor energía y por lo tanto mayor longitud de onda que la radiación absorbida y esa longitud de onda es característica para cada sustancia fluorescente. Experimentos realizados con varios géneros de organismos demostraron que las longitudes de onda que no son absorbidas o que lo son en pequeña proporción, por la clorofila, pueden producir fluorescencia típica de ese pigmento cuando inciden sobre seres que contienen ficobilinas o carotinoides asociados a ellos, lo que indica que hay una verdadera transferencia de energía absorbida por los pigmentos accesorios hacia la clorofila. Es lícito pues, suponer que la luz absorbida por los carotinoides y ficobilinas no sea utilizada directamente por ellos, sino que su energía sea transferida a la clorofila, especialmente clorofila a, siendo éste el único pigmento capaz de realizar la trans

formación fotoquímica. En las algas del género *Chlorella* se ha demostrado que la luz absorbida por la clorofila b produce fluorescencia de clorofila a, lo que indica transferencia de energía hacia esta última.

¿Cuál sería pues la importancia fisiológica y ecológica de los llamados pigmentos accesorios? En muchos casos parece que la luz absorbida por esos pigmentos es más eficiente en la producción de fluorescencia de la clorofila a que la luz absorbida por la clorofila misma. Esto explica la razón de la mayor eficiencia, en algunos casos, de la luz absorbida por los pigmentos accesorios en la realización de la fotosíntesis. Por otro lado, la predominancia de ciertos pigmentos accesorios puede llevar a ciertas especies a vivir mejor en ambientes más ricos en luces de determinadas longitudes de onda. Este hecho abre una posibilidad para la explicación de los fenómenos cada vez más evidente de la adaptación cromática de los seres fotosintetizantes en un medio acuático, según la cual se puede establecer una verdadera estratificación de esos organismos en un cuerpo de agua que procuran vivir a una profundidad en que encuentran un clima de luz más propicio a su desarrollo, desde los puntos de vista cuantitativo y cualitativo. Entre las algas marinas, por ejemplo, es conocido el hecho de que las especies de color verde que se encuentran en el litoral ocupan las partes más superficiales, donde obtienen mayor cantidad de luz roja que es la tonalidad más eficientemente absorbida por la clorofila; mientras que, en las regiones profundas donde apenas llegan las ondas luminosas de mayor energía y por lo tanto de pequeña longitud, como son las azules y violetas, predominan algas con pigmentación roja, capaces de absorber al máximo esos tipos de radiaciones. En los lagos de agua dulce, es bien conocido el hecho de que ciertos microorganismos, sobre todo los dinoflagelados y otras formas móviles de color pardo-amarillo, se encuentran solamente a algunos metros por debajo de la superficie.

La luz proveniente del Sol, a medida que penetra dentro de un cuerpo de agua, sufre variaciones ya sea de intensidad o de calidad, que son responsables de un cierto "clima de luz" -según expresión de Ruttner (10)- característico de cada profundidad que también varía con la cantidad y naturaleza de las sustancias en suspensión o solución en el agua. Según James (17), "todos los medios transparentes ejercen una acción selectiva en alguna parte del espectro, aunque la acción pueda no estar en la región visible". El agua destilada (según el mismo trabajo mencionado), absorbe:

1 a 10%	de las ondas luminosas de	4,000 a 5,800 Angstroms
20 a 50%	de las ondas luminosas de	6,000 a 7,000 Angstroms
50 a 92%	de las ondas luminosas de	7,000 a 7,500 Angstroms
92 a 89%	de las ondas luminosas de	7,500 a 8,000 Angstroms

Se ve pues, que es muy transparente a la luz azul y a la violeta pero absorbe fuertemente a la roja.

Sin embargo, la transmisión de la luz en las aguas naturales está sujeta a la interferencia de otros factores, sobre todo de (18): a) la acción selectiva del agua, que la hace transparente a las radiaciones de longitudes cortas de onda y opaca a las ondas de longitudes mayores; b) la acción de los materiales en suspensión -orgánicos o inorgánicos- que ofrecen mayor resistencia al paso de las radiaciones de longitudes cortas de onda pero que en general no son selectivas; c) el efecto selectivo de las sustancias colorantes que actúan con mayor fuerza sobre las radiaciones de determinadas longitudes de onda, efecto que es proporcional a la cantidad y calidad del colorante presente.

En cualquier fuente de agua, se puede tomar como una constante la acción selectiva del agua que la constituye. Siendo esto así, los factores que pueden tener influencia sobre las condiciones ecológicas de un lago o río con respecto al clima de luz son el color y la turbidez.

La turbidez de un agua se debe a la dispersión de los rayos luminosos provocada por la presencia de partículas en suspensión, tales como: cieno, masas coloidales, microorganismos, etc. Por consiguiente pueden ser removidas por filtración o sedimentación (generalmente con la ayuda de la centrifugación). Las partículas en suspensión pueden ser opacas o transparentes, coloreadas o incoloras y obstruyen el paso de la luz a través de la masa de agua ejerciendo un efecto cuantitativo sobre el clima de luz porque se oponen a la transparencia del agua. Cuando las partículas son coloreadas pueden absorber o reflejar la luz en forma selectiva dando origen a una coloración aparente del agua, como sucede por ejemplo, en el caso de la presencia de gran número de microorganismos clorofilados que dan una aparente coloración verde o "turbidez verde" a pequeñas lagunas ricas en sales minerales como nitratos y fosfatos. En esos casos una simple remoción -puede ser por centrifugación- de las partículas en suspensión es suficiente para revelar la naturaleza aparente de esa coloración. La acción típica de la turbidez producida por partículas incoloras se caracteriza por una reducción más o menos uniforme de la transmisión de las radiaciones en todas las regiones del espectro sin tener mayor influencia en la forma de la curva de absorción. Asimismo, en la práctica se ha verificado con frecuencia una absorción ligeramente más acentuada en la región de las ondas cortas, fenómeno que ha sido explicado por James y Birge (17) que es debido probablemente a un mayor efecto dispersivo de las partículas sobre las radiaciones de pequeña longitud de onda.

Como consecuencia de los fenómenos de absorción y dispersión efectuados por el agua misma o por las partículas en suspensión, se pierde un porcentaje de la luz en cada metro de profundidad que corresponde al valor denominado coeficiente de extinción y es complementario del coeficiente de transmisión que representa el porcentaje de luz que es transmitida por metro de profundidad. Ambos coeficientes tienen un gran significado en los estudios de productividad de los lagos ya

que de ellos depende la cantidad de luz disponible en un cuerpo de agua para la realización de la fotosíntesis y por consiguiente la cantidad de plancton vegetal que se puede encontrar en esa agua y a determinada profundidad.

Se puede calcular la intensidad luminosa que existe a una profundidad  $d$  en función de la concentración de las partículas en suspensión y de la distancia que debe ser atravesada en el medio líquido, mediante la ley de Beer-Lambert expresada por la ecuación:

donde  $I_d$  representa la intensidad luminosa después que la luz ha atravesado un medio que tiene un coeficiente de absorción  $k$  una concentración  $c$  y una profundidad  $d$ ;  $I_0$  es la intensidad original de la luz que incide sobre la superficie del agua (e es la base de los logaritmos neperianos). En esa expresión es posible sustituir el coeficiente  $k$  y la concentración de partículas en suspensión  $c$ , por el valor  $n$  que representa el coeficiente de extinción y se tendría la fórmula:

En la práctica, el coeficiente  $n$  puede ser calculado directamente mediante el empleo del llamado disco de Secchi que se sumerge dentro del agua hasta la profundidad en que desaparece de la vista del observador. Pero la profundidad de extinción corresponde al doble de la profundidad a que fué sumergido el disco, porque para el observador que se encuentra en la superficie la luz tiene que recorrer dos veces el trayecto entre la superficie y el disco.

La existencia de cieno en un lago o en un río, además de interferir con la penetrabilidad de la luz puede tener importancia en fenómenos de otra naturaleza. Así, se ha observado en lagos de menor turbidez que la putrefacción de la materia orgánica depositada en el fondo se realiza con menor rapidez que en los lagos en los cuales el cieno se mezcla íntimamente con los debris orgánicos. El elemento existente en el cieno y que parece ser el responsable de ese aumento de la velocidad de descomposición es el calcio (1).

Como ya se ha dicho, los mismos organismos planctónicos, vegetales y animales, constituyen causa de turbidez en un agua. Cuando se tiene el caso extremo de la productividad de un lago o río, se presenta sobre la superficie del agua la formación de una verdadera alfombra constituida por algas, fenómeno llamado "floración de las aguas"; y la penetración de la luz puede quedar limitada por ello a apenas unos pocos centímetros de profundidad impidiendo así o dificultando el desarrollo de los organismos fotosintetizantes en las regiones más profundas (7).

Por otro lado, el color del agua ejerce una gran acción selectiva sobre la luz que la atraviesa y constituye el prin-