



BLOQUE II. LA CÉLULA VIVA. MORFOLOGÍA, ESTRUCTURA Y FISIOLOGÍA CELULAR

Subtema tercero:

7.5.5. Características generales del anabolismo celular: divergencia metabólica y necesidades energéticas.

7.5.5.1. Concepto e importancia biológica de la fotosíntesis en la evolución, agricultura y biosfera.

7.5.5.2. Etapas de la fotosíntesis y su localización.

7.5.5.3. Quimiosíntesis.

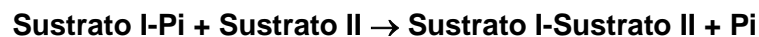
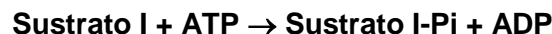
7.5.6. Integración del catabolismo y del anabolismo.

7.5.5. CARACTERÍSTICAS GENERALES DEL ANABOLISMO CELULAR: DIVERGENCIA METABÓLICA Y NECESIDADES ENERGÉTICAS.

Introducción:

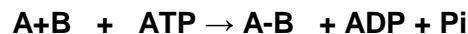
Las células fotosintéticas y quimiosintéticas obtienen moléculas orgánicas sencillas mediante el *ciclo de Calvin* (anabolismo) y también como resultado de los procesos de degradación de sus reservas (catabolismo). Las células heterótrofas en su catabolismo también producen moléculas orgánicas sencillas. Todas estas moléculas orgánicas, relativamente simples, son la materia prima empleada en los procesos anabólicos de construcción de moléculas más complejas y macromoléculas tales como proteínas, lípidos, glúcidos y ácidos nucleicos.

Los procesos de obtención de macromoléculas son similares en todas las células, ya sean autótrofas o heterótrofas y por ello, se estudiarán conjuntamente. Para todos estos procesos, se emplea la energía que proporciona el ATP. En muchos casos esta molécula cede un grupo fosfato a una molécula de sustrato que queda **fosforilada**, resultando activada y pudiendo reaccionar con otro sustrato (en el proceso perderá el grupo fosfato). La mayor parte de las reacciones del anabolismo son endergónicas, siendo el grupo fosfato el que proporcionará la energía de la reacción, que quedará almacenada en el nuevo enlace que se forma:



(La reacción, como vemos, en muchos casos se lleva a cabo en dos fases: en la primera uno de los sustratos se fosforila y en la segunda se hace la unión de los sustratos gracias a que uno de ellos, al fosforilarse, contiene energía y es muy reactivo).

El ATP también puede ceder la energía desprendida al romper el enlace éster-fosfórico permitiendo una reacción. Recuerda que la misma enzima que rompe el ATP realiza la reacción que emplea dicha energía (reacciones acopladas).



Muchas de las rutas anabólicas que se desarrollan en el hialoplasma utilizan como precursores moléculas que se encuentran en orgánulos como las mitocondrias desde donde deberán salir al propio hialoplasma. De modo muy resumido puede decirse con respecto al anabolismo que:

- Se lleva a cabo a partir de pocas moléculas orgánicas sencillas diferentes.
- En muchos casos, tanto en seres autótrofos como heterótrofos, las moléculas de partida proceden de las últimas etapas del catabolismo (metabolitos del ciclo de Krebs).
- Los seres heterótrofos consiguen también estas moléculas en la dieta.

- Los seres autótrofos fabrican algunas moléculas orgánicas a partir de inorgánicas.
- Hablamos de **divergencia metabólica** cuando nos referimos al anabolismo porque a partir de unos pocos precursores se obtienen multitud de productos. (Mientras que el catabolismo es un conjunto de reacciones de las que a partir de muchas moléculas diferentes de partida se llega a unas pocas más sencillas; se trata, como se vio en el tema anterior, de una **convergencia metabólica**).
- En los procesos anabólicos se construyen moléculas que tendrán funciones estructurales o reguladoras y también se sintetizan moléculas **ricas en energía** que serán reservadas para el momento en que sea necesario obtener ATP (para ello habrá que catabolizarlas). Replicar el ADN es anabolismo; también lo es sintetizar un aminoácido y también construir una proteína. Fabricar glucosa o construir una molécula de celulosa, igualmente son procesos anabólicos.
- El anabolismo precisa de **materias primas** y de **energía** celular, esto es, ATP.
- El anabolismo es un conjunto de procesos inversos al catabolismo pero no idénticos, coincidiendo sólo algunas de sus reacciones y de sus productos intermedios (Sus vías o rutas metabólicas son diferentes).

7.5.5.1. CONCEPTO E IMPORTANCIA BIOLÓGICA DE LA FOTOSÍNTESIS EN LA EVOLUCIÓN, AGRICULTURA Y BIOSFERA.

La fotosíntesis es un proceso por el que plantas, algas, cianobacterias y ciertas bacterias, producen materia orgánica a partir de sustancias inorgánicas y de luz.

Los nutrientes empleados en la fotosíntesis son moléculas oxidadas como CO₂ y agua, que servirán para fabricar glucosa. El agua es descompuesta liberándose oxígeno al medio y aportando electrones y protones, que serán utilizados para reducir al dióxido de carbono. Otros iones como el sulfato, el fosfato o el ion nitrato se emplearán en otras etapas del anabolismo para formar aminoácidos, nucleótidos, etc.

La materia orgánica de origen vegetal es la fuente de materia y energía que utilizamos el resto de los seres vivos (animales, hongos, bacterias heterótrofas...) de ahí la importancia que tienen los vegetales en cualquier ecosistema como PRODUCTORES o iniciadores de las cadenas tróficas. Curiosamente, todo el oxígeno que posee la atmósfera es también un producto de los vegetales.

La fotosíntesis se divide en dos etapas claramente diferentes: una de ellas depende de la luz y se denomina **fase luminosa**, en la que únicamente se obtiene energía química en forma de **ATP y poder reductor**, es decir, electrones y protones energéticos, almacenados en una molécula transportadora, la coenzima **NADP** (muy semejante a las ya estudiadas en el catabolismo como transportadoras iniciales de electrones y protones, NAD⁺ y FAD) y otra etapa, llamada **fase oscura** en la que moléculas inorgánicas, gracias al ATP y al poder reductor, son reducidas transformándose en moléculas orgánicas. El nombre de fase oscura responde al hecho de que en esta etapa no interviene la luz y no a que tenga lugar por la noche o en la oscuridad. Los productos de la fase oscura podrán posteriormente transformarse en otros más complejos (rutas anabólicas) o bien serán descompuestos para obtener ATP (rutas catabólicas).

La fotosíntesis es posible gracias a la existencia de unas moléculas especiales, los *pigmentos fotosintéticos*, capaces de captar energía luminosa. La luz visible es una radiación electromagnética cuya longitud de onda está comprendida entre los 400 nm. (onda corta: violeta) y 700 nm. (onda larga: rojo) [Y entre ambos extremos se encuentran todos los colores del arco iris]. La energía está cuantificada, es decir, distribuida en “paquetes” llamados **cuantos** o **fotones**. A mayor longitud de onda (o menor frecuencia) menor energía encierra el fotón.

Un fotón transporta una energía que viene dada por la fórmula $E = h \cdot \nu$, donde h es la *constante de Planck* y ν la frecuencia de la luz) [por esto, las radiaciones de onda muy corta o alta



frecuencia, tales como ultravioletas, rayos X y rayos gamma, son muy energéticas y en consecuencia las más peligrosas para los seres vivos.]. Si un fotón choca con un electrón del pigmento fotosintético (clorofila), este electrón capta energía de dicho fotón, saltando a niveles más alejados del núcleo al que pertenece, pudiendo incluso perderse y dejando ionizado al átomo.

El pigmento queda, pues, con un defecto de electrones u oxidado. Para que esta oxidación sea un hecho, alguien tiene que haberse reducido: volvemos a tratar con reacciones redox. En este complejo mecanismo se cuenta con una molécula externa (abundante y “barata”) que le cederá dos electrones a la molécula que los perdió para que vuelva a su estado inicial y que se denomina **primer dador de electrones**. [Volvemos a lo que ya sabíamos: cuesta mucho fabricar una molécula orgánica, en este caso de clorofila, para que pierda sus dos electrones y quede inservible]. Por otra parte, los electrones perdidos y “cargados con la energía de los fotones” son captados por una molécula que llamaremos **primer aceptor de electrones**, que inmediatamente los perderá al serle arrebatados por un segundo aceptor y luego por el siguiente y así sucesivamente circularán por otros varios que se reducen (al captar los electrones) y se oxidan (al cederlos) de modo similar a como ocurría en las membranas internas de las mitocondrias en la llamada cadena transportadora de electrones. [Veremos más adelante que sólo un par de electrones “especiales” de todos los que posee el pigmento podrán ser arrancados por la luz].

Durante este proceso se libera **controladamente** la energía de los electrones, que será aprovechada para la síntesis de ATP y de NADPH.

Se distinguen dos tipos de procesos fotosintéticos:

- 1- FOTOSÍNTESIS OXIGÉNICA, es aquella en la que *el primer dador de electrones es el agua* y en la reacción se desprende oxígeno. Es propia de los vegetales superiores, las algas y las cianobacterias. Se supone que **todo** el oxígeno que posee la atmósfera actual es un producto de la fotosíntesis llevada a cabo desde la aparición de este tipo de proceso hace más de 3.000 millones de años. En consecuencia, la respiración aerobia solo pudo surgir una vez que la atmósfera contuvo una cantidad suficiente de este residuo de la fotosíntesis.
- 2- FOTOSÍNTESIS ANOXIGÉNICA, es la que utiliza un primer dador de electrones diferente al agua, generalmente el sulfuro de hidrógeno (H_2S) desprendiéndose azufre en la reacción. La presentan ciertas bacterias (por ejemplo las bacterias purpúreas y verdes del azufre), consideradas semejantes a los primeros seres fotosintéticos de nuestro planeta.

FOTOSÍNTESIS Y EVOLUCIÓN: La fotosíntesis llevada a cabo por los vegetales superiores, las algas y las cianobacterias es un proceso altamente complejo en el que desde los pigmentos captadores de luz hasta todas y cada una de las enzimas implicadas son el resultado de una evolución que se remonta a varios miles de millones de años. Es de suponer que los primeros seres fotosintéticos eran procariotas y derivaban de antepasados heterótrofos. Los primeros pigmentos captadores de luz debieron de ser relativamente sencillos comparados con la clorofila y para regenerar los electrones desprendidos por los fotones de luz se empleaban moléculas inorgánicas del medio diferentes del agua. Por ello, no se desprendía oxígeno. Hoy día hay bacterias que realizan este tipo de fotosíntesis **anoxigénica**. Posteriormente surgió una molécula más compleja y más eficaz que es la clorofila (hay muchos tipos de ella) y posiblemente todavía no se utilizaba el agua para regenerarla (hoy día sigue habiendo bacterias que realizan este tipo de fotosíntesis. Por último, y siempre por evolución (mutaciones y selección natural), aparecieron células capaces de aprovechar la luz mediante clorofila y que descomponían el agua para regenerar los electrones que aquella molécula perdía al ser alcanzada por la luz. Las cianobacterias actuales poseen este tipo de fotosíntesis (oxigénica) y, por supuesto, las células eucariotas autótrofas: las células de este tipo tienen orgánulos especiales, los cloroplastos, considerados como antiguas células procariotas que pasaron a habitar el interior de otras células también procariotas (teoría de la endosimbiosis).

[Se puede seguir hablando de fotosíntesis y evolución, diciendo que todas las plantas superiores (reino metafitas) realizan el proceso de fase oscura “típico” o ciclo de Calvin. Pero hay ciertos grupos, más modernos y adaptados a condiciones de gran aridez y luminosidad que evitan los problemas derivados de la **fotooxidación** (se analizará más adelante) mediante un mecanismo intermedio que retira el CO₂ de las proximidades del oxígeno. Se trata de las plantas de metabolismo CAM y las plantas C4. Como vemos, la evolución no deja de trabajar, si bien hay vías metabólicas que surgieron hace millones de años y todavía hoy se mantienen].

En cuanto a la importancia de la fotosíntesis en agricultura y en la biosfera, hay que insistir en que todos los seres vivos de este planeta (exceptuando los relacionados con los organismos quimiosintéticos) dependemos directa o indirectamente de los vegetales y estos, a su vez, viven gracias al gran invento evolutivo de la fotosíntesis.

7.5.5.2. ETAPAS DE LA FOTOSÍNTESIS Y SU LOCALIZACIÓN.

Estudiaremos la fotosíntesis oxigénica dividiendo todo el proceso en las dos fases mencionadas con anterioridad.

FASE LUMINOSA: Fotofosforilación y poder reductor.

En la fotosíntesis, como ya se ha dicho, tiene lugar un trasvase de electrones que en realidad proceden de la molécula del agua, que es el *primer donador de electrones* y llegan hasta el NADP⁺ el *último aceptor*, que es una molécula con gran poder reductor.

Este movimiento de electrones, en el que intervienen varios aceptores-dadores intermedios, se realiza gracias a la energía proporcionada por los fotones y además de conseguir poder reductor, este trasvase es aprovechado para sintetizar ATP. Sin el empuje proporcionado por la luz, los electrones en cuestión presentan una baja energía y en ningún caso resultarían de utilidad.

En la cadena fotosintética de transporte funcionan dos fotosistemas: el **fotosistema I** (FS I o **PS I**) y el **fotosistema II** (FS II o **PS II**).

En el fotosistema I existe un complejo llamado **antena** formado por moléculas de varios pigmentos que “canalizan” la luz incidente hasta la **molécula diana** que es la **CLOROFILA a_I** (llamada P₇₀₀), que absorbe luz de 700 nm. Los demás pigmentos de la antena (clorofilas a y b y carotenos) absorben fotones de longitudes de onda menores que 700 nm. (pero dentro del rango de la luz visible).

El fotosistema II tiene como diana una molécula de **CLOROFILA a_{II}** que absorbe luz exclusivamente de 680 nm. (llamada P₆₈₀) y también hay un complejo antena con pigmentos que canalizan fotones de longitud de onda algo menor de 680 nm.

EL COMPLEJO ANTENA:

En cada uno de esos fotosistemas existe una sola molécula de clorofila capaz de desprender electrones al incidir sobre ellas luz. Pero cada una de estas clorofilas solo reaccionará ante fotones de una longitud de onda concreta: la clorofila a_I (en el PS I) solo captará fotones de 700 nm y la clorofila a_{II} (en el PS II) solo de 680 nm.

La evolución “ha mejorado el diseño” mediante los llamados complejos antena. Un complejo antena es un conjunto de moléculas entre las que encontramos carotenos y otros pigmentos (recuerda los que se estudiaron dentro del grupo de los lípidos isoprenoides) y moléculas de clorofila a y clorofila b unidas a proteínas. Todas estas moléculas están organizadas espacialmente y pueden captar radiaciones de longitud de onda algo menores que las que aprovecha la clorofila a situada en el centro de reacción.



Cada molécula de la antena al captar fotones de una longitud de onda concreta, se excita al aumentar su estado energético, pero inmediatamente vuelve a su estado fundamental emitiendo esa energía en forma de radiación. Pero radiación de una longitud de onda más larga que la que recibió [recuerda los procesos de radiación y contrarradiación atmosféricos vistos en Ciencias de la Tierra, en los cuales ciertas moléculas captan una radiación de onda y posteriormente la reemiten como radiación de onda más larga: el famoso efecto invernadero]. La nueva radiación puede ser captada por otra molécula de pigmento a la que le sucederá lo anteriormente visto y así, esta conversión-transmisión de la radiación va pasando de pigmento en pigmento hasta que el último de ellos emite fotones de 700 o de 680 nm según el caso.

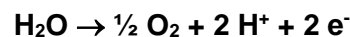
De este modo, por ejemplo, fotones de 600 nm que no sirven a la clorofila a_I, pueden ser utilizados por ella una vez “reconvertidos” en fotones útiles de 700 nm. Ninguna de las moléculas de clorofila de la antena desprende electrones. Solo puede hacerlo la molécula de clorofila situada en el centro de reacción.

Tras esta introducción vamos a ver en qué consiste la fase luminosa (o fotoquímica), que puede presentarse en dos modalidades: con **transporte acíclico de electrones** y con **transporte cíclico**. En el primer caso intervienen los dos fotosistemas y en el segundo solamente el fotosistema I. Cada conjunto de fotosistemas I y II y de cadenas transportadoras de electrones recibe el nombre de **cuantosoma**.

FASE LUMINOSA ACÍCLICA:

El proceso se inicia con la llegada simultánea de **dos** fotones de $\lambda \leq 680$ nm. al fotosistema II y que arrancan dos electrones a la molécula de clorofila a_{II}. Los dos electrones no retornan al pigmento ya que son captados por un primer aceptor de electrones (**aceptor Q**) situado en las proximidades. De éste, pasan a un segundo aceptor: la **plastoquinona**.

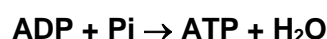
Los dos electrones perdidos por la molécula de clorofila son repuestos por los que cede una molécula de agua. Como la hidrólisis se produce tras la acción de la luz sobre la clorofila, esta reacción recibe el nombre de **fotólisis del agua**:



Esto ocurre en la cara interna de la membrana tilacoidal de los cloroplastos, y los dos electrones son transferidos a un **aceptor Z** que los dona a la clorofila (Ver esquema). Los electrones proceden de los átomos de hidrógeno y para que el proceso tenga lugar se requiere la presencia de las enzimas específicas correspondientes [en realidad son necesarias dos moléculas de agua muy próximas para que al romperse formen oxígeno molecular (O₂), precisándose 4 fotones y liberándose 4 electrones]. El oxígeno producido escapa en forma de gas y los protones se acumulan en el interior del tilacoide.

La plastoquinona se activa al recibir los dos electrones, queda cargada negativamente y tiene capacidad para atraer dos protones del estroma (es pues, un transportador de electrones y protones). Pero al lado de esta molécula se hallan otros aceptores sólo de electrones, **los citocromos**, más ávidos que la propia plastoquinona, por lo que esta se los cede. Al perderlos, ya no puede retener los dos protones, que se desprenden pero al otro lado de la membrana: son tomados del estroma y se acumulan en el interior del tilacoide. Por lo tanto hay un cambio de lugar (traslocación) y se está creando un **gradiente de protones**.

Estos protones, junto con los procedentes de la fotólisis del agua, crean una diferencia de potencial electroquímico a ambos lados de la membrana tilacoidal (hay un exceso en el interior del tilacoide). La salida de protones a favor de este fuerte gradiente es utilizada por las ATP sintetasas para sintetizar ATP, que se acumula en el estroma. Es lo que se llama **fotofosforilación del ATP**. (Ver esquema). [¿No te recuerda a nada ya estudiado?]



(Habíamos dejado nuestros dos electrones en los citocromos).

Al incidir 2 fotones en la molécula diana del fotosistema I (clorofila a₁) esta, pierde también dos electrones que son rápidamente captados por un primer aceptor, el **aceptor X** y, de éste pasan a otro, la **ferredoxina (Fd)**.

La pérdida de los electrones de esta molécula de clorofila es compensada por los dos electrones que venían circulando por el fotosistema II, que pasan de los citocromos (donde los habíamos dejado) a la propia clorofila a través de otro aceptor-dador, la **plastocianina**. Así esta molécula vuelve a ser funcional (y no hay que hacer fotólisis).

Volviendo al PS I, la ferredoxina cede los dos electrones a una enzima, la **NADP-reductasa**, que al quedar cargada negativamente, capta dos protones del estroma y los transfiere junto con los electrones a una molécula de NADP⁺, también del estroma, que se reduce a NADPH según la reacción:



Este proceso se conoce como **fotorreducción del NADP⁺** y constituye la síntesis de poder reductor.

Resumiendo el proceso, para que se produzca la fotólisis del agua, la fotofosforilación del ADP y la fotorreducción del NADP⁺ es necesario que **2 electrones** recorran todo el sistema (fotosistema I y fotosistema II) y, por lo tanto, que hayan incidido **4 fotones** (dos en cada una de las moléculas diana de cada fotosistema). (Ver esquema).

Dicho de otro modo: **4 fotones** ponen en marcha **2 electrones** que lograrán que se sintetice **1 ATP** y **1 NADPH + H⁺**

FASE LUMINOSA CÍCLICA.

La fase luminosa acíclica produce aproximadamente tantas moléculas de ATP como de NADPH, sin embargo, la fase oscura requerirá más cantidad de ATP que de NADPH (concretamente, por cada tres moléculas de la primera se utilizan dos de la última). Se descubrió que de cuando en cuando, el fotosistema I actuaba independiente del fotosistema II. En este caso, los electrones que se desprenden de la clorofila al ser golpeada por los fotones, son los que al final del recorrido vuelven a la molécula de partida, realizando, por tanto, un camino de ida y vuelta o ciclo. En este proceso no hay fotólisis del agua ni en consecuencia desprendimiento de oxígeno. Tampoco se genera NADPH y sólo se sintetiza ATP.

Veamos cómo funciona el proceso: todo comienza cuando dos fotones inciden sobre la clorofila a₁, arrancándole dos electrones, que son captados por el **aceptor X**. De aquí van a la **ferredoxina** que ahora los cederá al primero de los **citocromos** que a su vez los donará a la **plastoquinona**, la cual, como ya sabemos, es también una molécula aceptora de protones, por lo que captará dos H⁺ del estroma y los desprenderá en el interior del tilacoide cuando los dos electrones le sean robados por otro de los citocromos (el **cit f**). Tanto los citocromos como la plastoquinona pertenecen al fotosistema II, pero al decir que en la fase cíclica no interviene dicho fotosistema II nos referimos a que no lo hace en su conjunto (con entrada de fotones, fotólisis del agua, etc).

Esta entrada de protones creará una diferencia de potencial, o gradiente, electroquímico (o quimiosmótico); y los electrones serán, por último, cedidos a la **plastocianina** que los devolverá a la clorofila cerrando el ciclo.

El gradiente de protones será suficiente para que al dejarlos pasar a través de la membrana del tilacoide, la ATP sintetasa produzca ATP a partir de ADP y grupos fosfato (Ver esquema).

Se cree que el transporte cíclico de electrones tiene lugar en los momentos en que no hay NADP⁺ para reducir, produciéndose entonces el paso de los electrones desde la ferredoxina a los citocromos en lugar de ir a esa coenzima que, como ya se ha dicho, no estaría en el momento adecuado en el lugar preciso. [Si todas las "carretillas" están llenas, no se puede llevar a cabo la



fase acíclica, y si estos transportadores (captadores) de electrones no actúan, lo harán otros aceptores que haya cerca].

(Como ya se vio al estudiar la cadena respiratoria, todos los elementos están situados espacialmente de una manera ordenada, ya que de otro modo no funcionaría el sistema de transporte de electrones y no se lograría la finalidad del proceso).

ESTRUCTURA Y COMPOSICIÓN DE LA MOLÉCULA DE CLOROFILA

Las clorofilas, hay muchos tipos, son moléculas orgánicas compuestas por un **grupo porfirínico**, muy semejante al de la hemoglobina, y un alcohol de larga cadena denominado **fitol**. El grupo porfirínico está formado por cuatro moléculas cíclicas o anillos con un átomo de nitrógeno cada una. Estos anillos se unen mediante enlaces y conforman una estructura cerrada en cuyo centro se sitúan los nitrógenos, los cuales establecen un enlace con un único *átomo de magnesio*. Esta estructura, con un átomo metálico en su centro, confiere a este magnesio una alta reactividad, de modo que puede perder con facilidad los dos electrones de su última capa de valencia (en el caso de la hemoglobina, el hierro puede unirse con facilidad al oxígeno). Otra característica de estos compuestos, que también viene dada por la excitabilidad de sus átomos metálicos, es la de ser coloreados. (Ver esquema).

FASE OSCURA: EL CICLO DE CALVIN O DE LAS PENTOSAS FOSFATO.

En la fase biosintética u oscura se utiliza la energía de los ATP y el poder reductor de los NADPH obtenidos en la etapa luminosa, para sintetizar biomoléculas orgánicas a partir de inorgánicas.

Para sintetizar estas moléculas orgánicas relativamente sencillas entre las que destaca la glucosa, se utiliza como fuente de carbono el **CO₂** y para producir otras moléculas, como fuente de nitrógeno se precisan los nitratos, como fuente de azufre los sulfatos y como materia prima del fósforo los fosfatos (por todos son conocidas estas necesidades de los vegetales, que se aportan periódicamente a los cultivos en forma de fertilizantes o abonos).

Se denomina fase oscura para indicar que *no precisa de la luz*, y no para significar que se lleva a cabo de noche o en la oscuridad.

Nos referiremos sólo y de manera muy simplificada a la asimilación del dióxido de carbono, para obtener glucosa. La ruta de la reducción del CO₂ es de carácter cíclico y fue descubierta en los años 50 del siglo pasado por el equipo de **Calvin**, un bioquímico americano que ha dado nombre a la vía metabólica. También se denomina a este proceso **ruta de las pentosas fosfato**.

El dióxido de carbono atmosférico se une gracias a una enzima específica, la **Ribulosa Bifosfato Carboxilasa Oxidasa** (RuBisCO) a un compuesto de 5 carbonos y fósforo, la **ribulosa 1,5-difosfato**, formándose un compuesto inestable de seis carbonos que se escinde rápidamente en dos moléculas iguales de tres carbonos: **ácido 3-fosfoglicérico**. A partir de esta molécula, se puede seguir la ruta de síntesis de aminoácidos y de ácidos grasos o bien el ácido 3-fosfoglicérico se transforma en ácido 1,3-difosfoglicérico por incorporación de un grupo fosfórico procedente de un ATP. Seguidamente, por reducción con una molécula de NADPH y pérdida del grupo fosfato y una molécula de agua, pasa a ser **3-fosfogliceraldehido** (por tener este metabolito 3 carbonos se llama a las plantas que realizan este ciclo **plantas C-3**) de este compuesto pueden obtenerse glicerina, hexosas (glucosa) y de estas, otros glúcidos así como nuevas moléculas de ribulosa 1,5-difosfato que cerrarán el ciclo. Esta fase tiene lugar en el estroma del cloroplasto. Lo más importante de la fase oscura es saber que el proceso de la reducción del dióxido de carbono se lleva a cabo a través de una serie de reacciones intermedias en las que se emplean ciertas moléculas orgánicas que se recuperan y que por lo tanto se trata de un proceso cíclico -lo cual lo asemeja al ciclo de Krebs- También hay que destacar que para conseguir reducir el CO₂ hace falta energía en forma de ATP y por supuesto electrones y protones procedentes de la fase luminosa (NADPH + H⁺).

El balance, no ajustado, de la **fase luminosa** teniendo en cuenta el funcionamiento de las fases acíclica y cíclica sería el siguiente (cantidades necesarias para obtener en la fase oscura una molécula de glucosa):

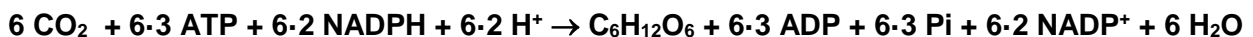


(↑ aportarán 24 electrones)

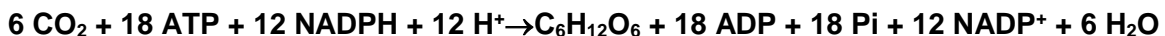
(↑ contienen 24 electrones)

Para la incorporación de una molécula de dióxido de carbono al ciclo de Calvin empleamos 3 moléculas de ATP y 2 de NADPH, este proceso requiere una vuelta del ciclo. Por eso, para conseguir una molécula de 6 átomos de carbono como la glucosa, precisaremos dar 6 vueltas y emplearemos $6 \cdot 3 = 18 \text{ ATP}$ y $6 \cdot 2 = 12 \text{ NADPH}$

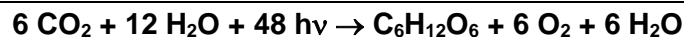
Si consideramos solo los sustratos y los productos de la fase oscura:



Simplificando al máximo la ecuación de la fase oscura:



El balance total de la fotosíntesis, teniendo en cuenta las dos fases, se expresa en modo de ecuación y, considerando como molécula orgánica final la glucosa, tendremos:



(No sería del todo correcto hacer la simplificación de las moléculas de agua en el balance global puesto que proceden de dos procesos diferentes).

Ideas fundamentales: balance de la fotosíntesis y compartimentación.

[FOTORRESPIRACIÓN]

En ambiente cálido y seco los estomas de las hojas se cierran para evitar la evapotranspiración y con ella la deshidratación del vegetal. Pero a la vez impiden la expulsión del oxígeno gaseoso generado en la fotólisis del agua. Este oxígeno oxida a la ribulosa 1,5-difosfato, que se desdobra en **ácido 3-fosfoglicérico** (un componente del ciclo de Calvin) y **ácido glicocólico**. Este último compuesto, de dos carbonos, pasa a los peroxisomas donde por cada dos moléculas de á. glicólico se originan dos nuevas moléculas, una de ácido 3-fosfoglicérico y otra de CO_2 . Con esta oxidación no se obtiene ATP y por lo tanto supone una pérdida importante de energía (Reducir moléculas gracias a la luz para que luego se oxiden sin dar nada a cambio no es un buen negocio, energéticamente hablando).

El rendimiento total de la fotosíntesis se puede ver así reducido a la mitad incluso, pero es un proceso que la mayor parte de los vegetales "no han podido evitar" a lo largo de su evolución. Todo el proceso tiene que ver con el modo de acción de una enzima: la Rubisco.

La **RuBisCO** es una enzima poco eficiente, y para compensarlo, las plantas cuentan con un enorme número de moléculas en sus cloroplastos. De hecho, se considera que es la proteína más abundante de los vegetales. Tiene además la particularidad de poder realizar dos reacciones diferentes según la concentración de los dos sustratos posibles: si hay un exceso de dióxido de carbono produce la **carboxilación** de la ribulosa 1,5 bifosfato (se forma la hexosa inestable del ciclo de Calvin, ya comentada anteriormente) y si por el contrario hay un exceso de oxígeno, produce la oxidación de la ribulosa que concluirá con la **descarboxilación** o pérdida de carbono en forma de CO_2 . ¡Pero sin obtención de energía!. Es un caso curioso, una enzima, que puede catalizar dos reacciones diferentes a partir de un mismo sustrato. (La descarboxilación es una oxidación).

Ciertas plantas, denominadas **C-4** sí han conseguido un mecanismo que evita la fotorrespiración compartimentando las fases de la fotosíntesis en lugares diferentes: la fase luminosa se lleva a cabo en las células próximas a la superficie de la hoja. Allí se produce la fotólisis



del agua y la acumulación de oxígeno. El dióxido de carbono es captado por una molécula, fosfoenolpiruvato, formándose el ácido oxalacético, un compuesto de 4 átomos de carbono (de ahí el nombre de C4) que sufrirá diferentes transformaciones. Esta serie de reacciones no se ve afectada por la presencia de oxígeno. Uno de los compuestos formados pasará a células de la parte más interna de las hojas donde no hay oxígeno cerca y allí cederá el CO₂ que entrará en el ciclo de Calvin uniéndose a la ribulosa 1,5-difosfato.

Plantas de tipo C4 son algunas especies de la familia gramíneas (cereales en general), destacando el maíz y la caña de azúcar, que tienen tasas de crecimiento espectaculares. También hay quenopodiáceas (familia de la acelga y la remolacha) y amarantáceas.

Existe todavía otro mecanismo parecido al anterior, que emplea un compuesto intermedio para captar el dióxido de carbono y retirarlo de la zona donde hay exceso de oxígeno. Lo presentan las llamadas plantas **CAM** (metabolismo ácido de las crasuláceas). Algunas familias que las presentan son las crasuláceas (uñas de gato pequeñas), cactáceas (cactus), aizoáceas (uñas de gato grandes) y bromeliáceas (la piña tropical), siendo muchas de sus especies plantas suculentas o carnosas que viven en zonas de alta insolación y que deben cerrar sus estomas durante el día].

NOTA: Aunque no entre en selectividad, hay que conocer el concepto de fotooxidación, en qué consiste, dónde y por qué sucede.

7.5.5.3. QUIMIOSÍNTESIS

La quimiosíntesis consiste en la **síntesis de ATP** y de **poder reductor** y partir de la energía que se desprende en reacciones de oxidación de determinadas sustancias inorgánicas existentes en el medio. Los organismos que realizan estos procesos se denominan quimioautótrofos o quimiolitótrofos. Todos ellos son bacterias.

FASES DE LA QUIMIOSÍNTESIS:

En la quimiosíntesis, como en la fotosíntesis, se distinguen dos fases: una primera en la que se obtiene **ATP** y **poder reductor** en forma de NADH (en lugar del NADPH de las plantas), y una segunda fase en la que se emplean los dos productos anteriores para sintetizar compuestos orgánicos a partir de sustancias inorgánicas (CO₂ principalmente).

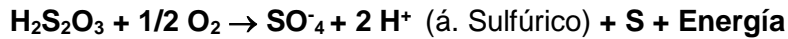
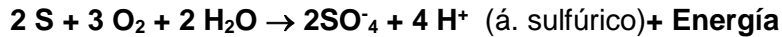
En la primera fase, la reacción de oxidación de las sustancias inorgánicas constituye la fuente de energía para la fosforilación del ADP, que se denomina **fosforilación oxidativa**. Los protones y electrones proceden de la sustancia inicial que se oxida y el transporte de electrones logra, al crear un gradiente de protones, que se sintetice ATP.

En la segunda fase, las vías metabólicas seguidas coinciden con las de la fase oscura de la fotosíntesis. Por ejemplo, el carbono se incorpora a partir del CO₂ mediante el ciclo de Calvin; el nitrógeno se incorpora a partir de los nitratos, etc. Algunas especies de bacterias pueden incorporar nitrógeno en forma de N₂ atmosférico.

TIPOS DE BACTERIAS QUIMIOSINTÉTICAS:

Según el sustrato utilizado, las bacterias se clasifican en estos grupos:

a) **Bacterias incoloras del azufre.** Estas bacterias oxidan azufre o compuestos de azufre. Son bacterias aerobias obligadas, ya que necesitan oxígeno para la oxidación. No deben ser confundidas con las bacterias rojas o verdes del azufre, que son fotosintéticas:

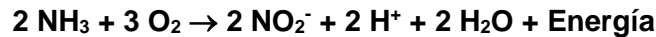


(Ión tiosulfato)

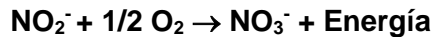
(La oxidación del azufre por distintas bacterias desde el ácido sulfhídrico, conlleva la pérdida de electrones de este elemento: $\text{S}^{2-} \rightarrow \text{S}^0 \rightarrow \text{S}^{2+}$)

b) **Bacterias del nitrógeno.** Este grupo oxida compuestos reducidos de nitrógeno. Existen dos grupos de bacterias del nitrógeno:

- Bacterias nitrosificantes. Transforman amoníaco en nitritos. Por ejemplo, Nitrosomonas:



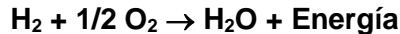
- Bacterias nitrificantes. Transforman nitritos en nitratos. Por ejemplo, Nitrobacter:



c) **Bacterias del hierro.** Oxidan compuestos ferrosos (Fe^{2+}) a férricos (Fe^{3+}):



d) **Bacterias del hidrógeno,** Estas bacterias son quimioautótrofas facultativas, que pueden utilizar el hidrógeno molecular:



(Esta reacción es muy energética. Los cohetes espaciales llevan hidrógeno molecular en un tanque y oxígeno en otro, una chispa eléctrica es suficiente para que la reacción tenga lugar y se produzca agua. Por otra parte, se están ensayando “pilas de hidrógeno” para obtener energía eléctrica que mueva automóviles).

Recientemente se han encontrado unas bacterias que oxidan **metano** (CH_4) hasta dióxido de carbono. Han aparecido en ambientes volcánicos, con elevadas temperaturas y acidez del medio (entran en lo que se ha dado en llamar bacterias extremófilas. (No confundir con las bacterias metanógenas o productoras de metano).

Existen otras muchas bacterias, la mayor parte de ellas por conocer y estudiar que oxidan compuestos minerales, transformándolos en otros. Se está investigando a estos organismos, ya que pueden colaborar con la minería: son las **bacterias lixivadoras**, capaces de separar la mena de la ganga o de solubilizar compuestos de interés, que una vez disueltos en agua pueden extraerse con más facilidad.

No se deben confundir las bacterias “del nitrógeno” mencionadas anteriormente con las bacterias fijadoras de nitrógeno. Las primeras son autótrofas mientras que las segundas son heterótrofas. (Las bacterias del nitrógeno -nitrosificantes y nitrificantes- ocupan la categoría de productoras en los ecosistemas por ser autótrofas pero además serían organismos mineralizadores o transformadores ya que reciclan, en este caso el nitrógeno, poniéndolo a disposición de los vegetales). Las bacterias fijadoras de nitrógeno son quimioorganotrofas y viven en simbiosis con las plantas leguminosas.

7.5.6. INTEGRACIÓN DEL ANABOLISMO Y CATABOLISMO.



El catabolismo sucede en tres fases. En la fase I las grandes macromoléculas son degradadas a sus monómeros por digestión o hidrólisis. En la fase II los monómeros son transformados (por oxidación parcial) en el grupo acetilo del Acetil-S-CoA (además de otros compuestos en algunos casos), con obtención de NADH y de ATP. En la fase III, tiene lugar la oxidación del acetilo (que entra en forma de acetil-S-CoA) a dióxido de carbono y agua (ciclo de Krebs) con obtención de gran cantidad de NADH que finalmente servirá para fabricar ATP (cadena electrónica y fosforilación oxidativa).

Digestión → glucólisis → ciclo de Krebs - transporte electrónico- fosforilación oxidativa

fase I **fase II** **fase III**

El anabolismo también sucede en tres fases: comienza en **fase III** a partir de los compuestos intermedios del ciclo de Krebs del catabolismo. En la **fase II** del anabolismo se forman los monómeros de las biomoléculas orgánicas y por último, en la **fase I** se unirán para formar polímeros.

El anabolismo y el catabolismo suceden simultáneamente en la célula y son interdependientes, pero las vías o series de reacciones encadenadas que originan la síntesis de un producto o su degradación, si bien pueden coincidir en parte, no suelen ser idénticas por los siguientes motivos:

1. Algunas reacciones catabólicas son irreversibles porque en sentido inverso (anabólico) son energéticamente imposibles.
2. Las rutas anabólicas y catabólicas pueden estar situadas en orgánulos diferentes. Esto permite que puedan suceder independientemente y de modo simultáneo.

3- La regulación anabólica y catabólica suele ser diferente y para que esto suceda (para que se alcance la velocidad más adecuada de síntesis o de degradación) es lógico que la cadena de reacciones intermedias y las enzimas específicas que las posibilitan sean específicas de ese proceso en la dirección adecuada (no es lo mismo descomponer una cierta sustancia para obtener energía que sintetizar esa misma sustancia). La fase III constituye un conjunto de procesos que desempeña la doble función de obtención de energía mediante degradación de moléculas orgánicas sencillas (catabolismo) y de síntesis de moléculas precursoras de otras (anabolismo).

Nota: la fotosíntesis y la quimiosíntesis pueden considerarse sin lugar a dudas procesos anabólicos. No hay que olvidar que van a producirse precursores que servirán para un anabolismo semejante al de los seres heterótrofos (se trataría de una fase III del anabolismo). Tampoco debe olvidarse que los organismos eucariotas autótrofos también cuentan con mitocondrias y por lo tanto tendrán una fase III de catabolismo con producción de moléculas sencillas que son las mismas que las que se obtienen en la fotosíntesis.

Páginas de interés sobre la fotosíntesis:

http://www.euita.upv.es/varios/biologia/Temas/tema_11.htm

<http://iescarin.educa.aragon.es/depart/biogeo/varios/BiologiaCurtis/Seccion%202%20-%20Capitulo%209.htm>

<http://www.sinauer.com/cooper/4e/index.html> (animaciones en inglés, tema 11)