

ANABOLISMO

1.FOTOSÍNTESIS

1.1. INTRODUCCIÓN

La fotosíntesis es el empleo de la luz solar por las células de las plantas para efectuar la biosíntesis de los componentes celulares.

La energía solar constituye no sólo la fuente energética inmediata para las plantas verdes y otros autótrofos fotosintéticos, sino también, en último término, la fuente energética para casi todos los organismos heterótrofos. Además, la fotosíntesis es la fuente de cerca del 90% de toda la energía empleada por el hombre, ya que el carbón, petróleo y gas natural, son productos de descomposición del material biológico generado hace millones de años por organismos fotosintéticos.

1.1.1. Organismos fotosintéticos

Eucariotas fotosintéticos: Metafitas
Algas

Procariotas fotosintéticos: Cianobacterias
Bacterias verdes del azufre
Bacterias purpúreas

1.1.2. Proceso global y fases

El proceso global se representa por la ecuación:



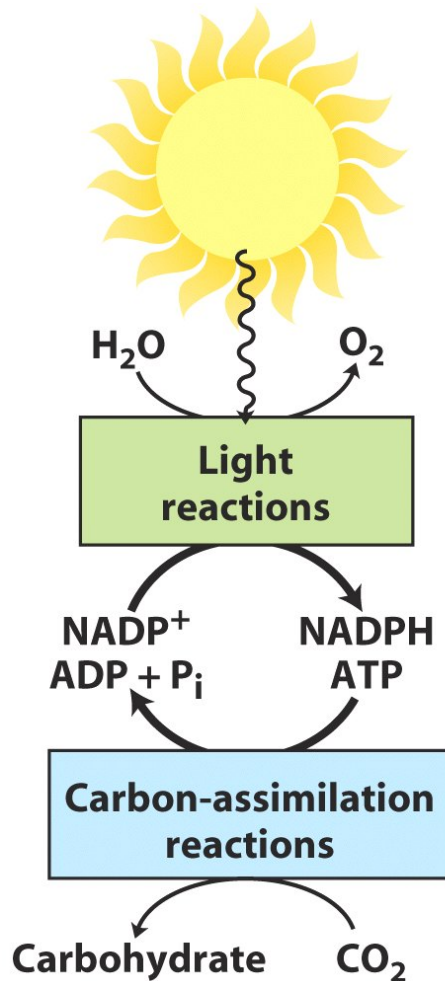
Se separan dos fases:

1. **Reacciones luminosas:** Captación de la energía luminosa por los pigmentos que absorben la luz convirtiéndola en energía química del ATP y de agentes reductores (NADPH). Sólo tienen lugar cuando se iluminan las plantas.



2. **Reacciones oscuras o de fijación de carbono:** Los productos ricos en energía de la primera fase (ATP, NADPH) se emplean como fuentes energéticas para efectuar la reducción del CO₂ y producir glucosa. Tienen lugar tanto con luz como en oscuridad.



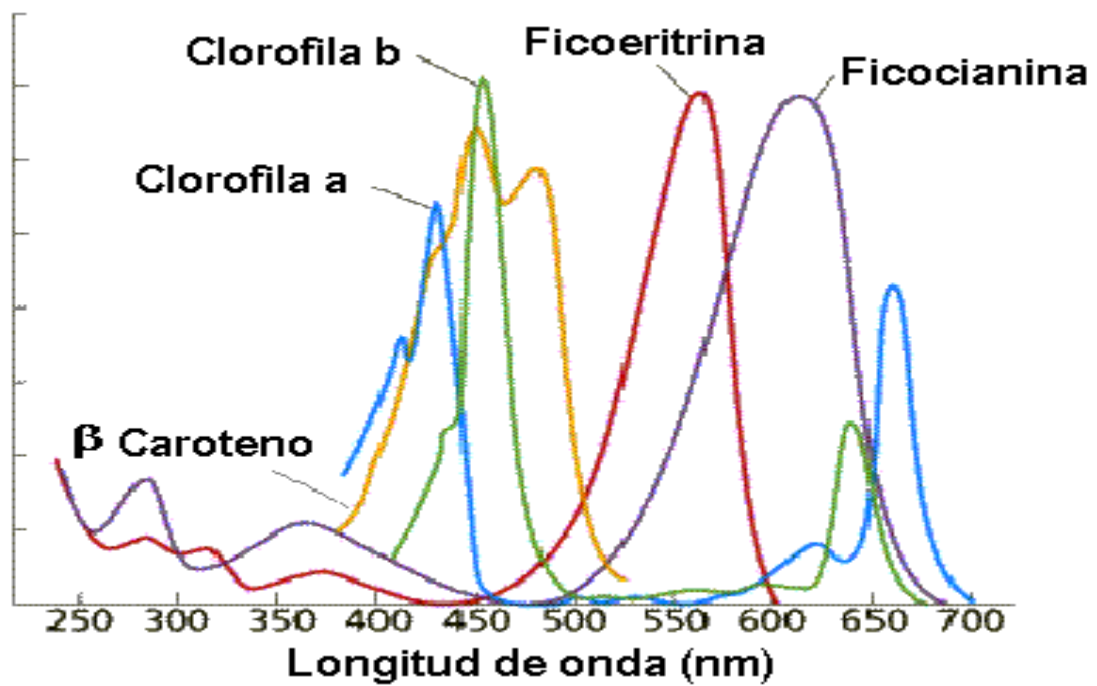
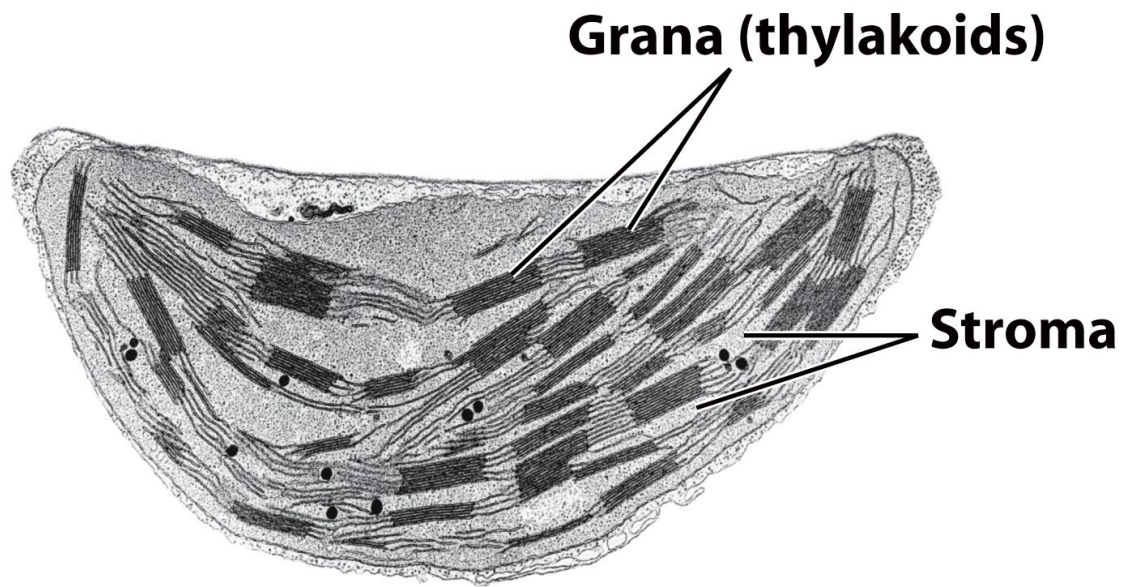


1.1.3. Localización y pigmentos

El aparato sintético de las células eucariotas se halla localizado en los cloroplastos.

Las moléculas que absorben la luz son los pigmentos fotosintéticos:

- <u>Clorofilas:</u>	Clorofilas:	clorofila a clorofila b bacterioclorofila
- <u>Pigmentos accesorios:</u>	<u>Carotenoides:</u>	Xantofilas: amarillos Carotenos: rojos o púrpuras (precursor de la vitamina A)
	<u>Ficobilinas:</u>	azules o rojos (Ver documento 3)



Pigmentos antena: captan la energía luminosa

Pigmentos diana: reciben la energía captada por los anteriores y transfieren un e⁻ al primer aceptor y lo reciben del primer dador.

1.1.4. Dadores y aceptores de electrones

Todos los organismos fotosintéticos, excepto las bacterias, utilizan el agua como dador de e⁻ e hidrógeno para reducir a varios aceptores electrónicos, desprendiendo oxígeno molecular.



Las bacterias fotosintéticas utilizan otros compuestos como dadores de e-, como el sulfuro de hidrógeno.



El CO₂ es el más importante aceptor de e-. También se puede utilizar el nitrato o, en el caso de fijadores de nitrógeno, el N₂. Ambos son reducidos a amoníaco.

Dador de -	Aceptor	Productos de la reacción
2 H ₂ D	CO ₂	[CH ₂ O] + H ₂ O + 2 D
9 H ₂ D	2 NO ₃ ⁻	2 NH ₃ + 6 H ₂ O + 9 D
3 H ₂ D	N ₂	2 NH ₃ + 3 D

Diferencias y semejanzas entre la fosforilación oxidativa mitocondrial y la fotofosforilación en los cloroplastos: En ambos casos se requiere una cadena de transporte de e-; en la respiración los e- fluyen desde el NADH hasta el O₂, siendo el NADH un buen dador de e- porque su potencial redox es -0.32 V, pero en la fotosíntesis deben ir desde el H₂O hasta el NADP⁺, es decir, un flujo "cuesta arriba", por lo que se requiere el aporte de energía de la luz

1.1.5. Excitación de las moléculas por la luz

La energía de un fotón individual (un cuanto de luz) depende de la longitud de onda de la radiación electromagnética. Esta energía es excesiva para la luz UV y los rayos X y demasiado poca para ser útil en la región del infrarrojo o de las microondas. La energía de los fotones es útil para los seres vivos en el espectro de la luz visible (del violeta al rojo), entre 380 y 750 nm.

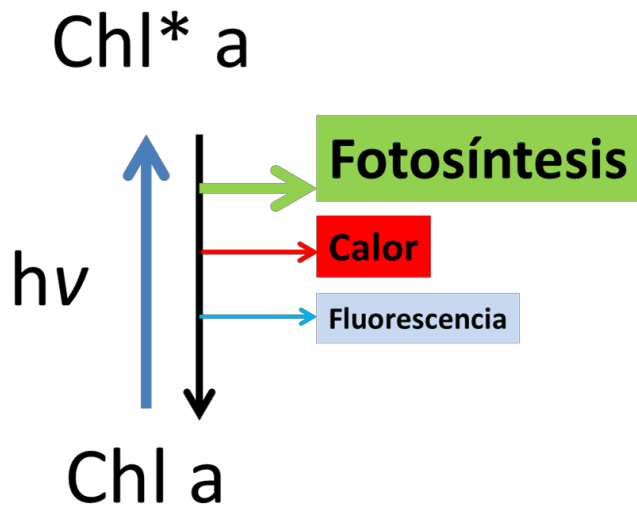
Cuando un fotón golpea un átomo o molécula capaz de absorber la luz a una determinada longitud de onda, se produce una absorción de energía por parte de algunos de sus electrones, los cuales se elevan, de este modo, a niveles de energía superiores; el átomo o molécula se enriquece así en energía y se halla en **estado excitado**. Esto sucede según un proceso de todo o nada; para ser absorbido el fotón ha de contener una cantidad de energía que iguale exactamente la energía de la transición electrónica.

La molécula excitada es inestable y puede seguir dos rumbos:

- Retornar a su estado inicial de baja energía o estado basal, con emisión simultánea de la energía absorbida, la cual reaparece en forma de luz o calor. La emisión de luz se llama fluorescencia y es siempre de una longitud de onda superior (menor energía) que la luz absorbida.

-Gracias a su estado rico en energía puede reaccionar más fácilmente con alguna otra molécula. En tal reacción fotoquímica la molécula excitada puede perder un e- que cede al otro reaccionante.

Los pigmentos son estas moléculas que se excitan.



1.2. FASE LUMINOSA. FOTOFOSFORILACIÓN ACÍCLICA

1.2.1. Procesos fundamentales

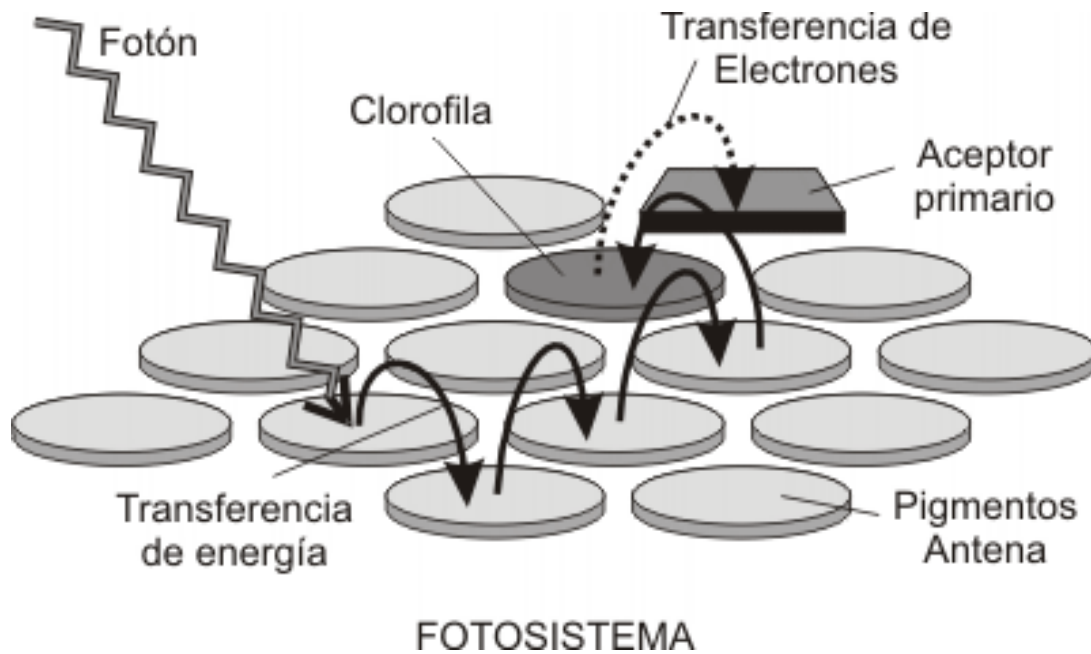
Estos procesos se localizan en las membranas de los tilacoides.

Son los siguientes:

-Fotólisis del agua: $2 \text{H}_2\text{O} + 4 \text{ fotones} \rightarrow \text{O}_2 + 4 \text{H}^+ + 4 \text{e}^-$
Localización en la parte interna de la membrana del tilacoide

-Fotorreducción del NADP⁺: $2 \text{NADP}^+ + 4 \text{H}^+ + 4\text{e}^- + 4 \text{ fotones} \rightarrow 2 \text{NADPH}_2$
Localización en la parte externa del tilacoide

-Fotofosforilación: $\text{ADP} + \text{Pi} \rightarrow \text{ATP}$
Localización en la parte externa del tilacoide



1.2.2. Reacciones luminosas y fotofosforilización acíclica

El movimiento de los e⁻ promovido por la luz a través de moléculas transportadoras de e⁻, desde el agua u otros dadores electrónicos, a los diversos aceptores electrónicos, se llama transporte electrónico fotosintético.

La formación de ATP representa el mecanismo fundamental mediante el cual se conserva la energía luminosa absorbida. Este proceso se llama fotofosforilación.

En los vegetales existen dos reacciones luminosas diferentes, cada una con una longitud de onda diferente. Para interpretarlo se postuló la existencia de dos **fotosistemas (PS)**.

Un PS es un conjunto de pigmentos situado en la membrana del tilacoide, ordenados formando dispositivos funcionales.

Cada PS contiene dos partes:

-Antena LHC: Sólo pigmentos antena

-Centro de reacción CC: Contiene pigmentos diana, 1º aceptor de e⁻ y 1º dador de e⁻.

PS I: Absorbe a 710 nm. No es responsable del desprendimiento de oxígeno.

El conjunto de pigmentos del PS I contiene:

- 200 moléculas de clorofila a
- 50 de clorofila b
- 50-200 de carotenoides
- 1 de P 700 (es un tipo de clorofila que constituye el pigmento diana)

Un fotón absorbido en cualquier parte del PS emigra a través del conjunto de pigmentos, por el proceso de transferencia de excitones, hasta alcanzar la molécula de P 700, la cual pierde un e⁻.

PS II: Absorbe a 670 nm. Es necesario para el desprendimiento de oxígeno.

Menor relación de clorofila a / clorofila b.

Contiene una molécula de P 680 (es un tipo de clorofila que constituye el

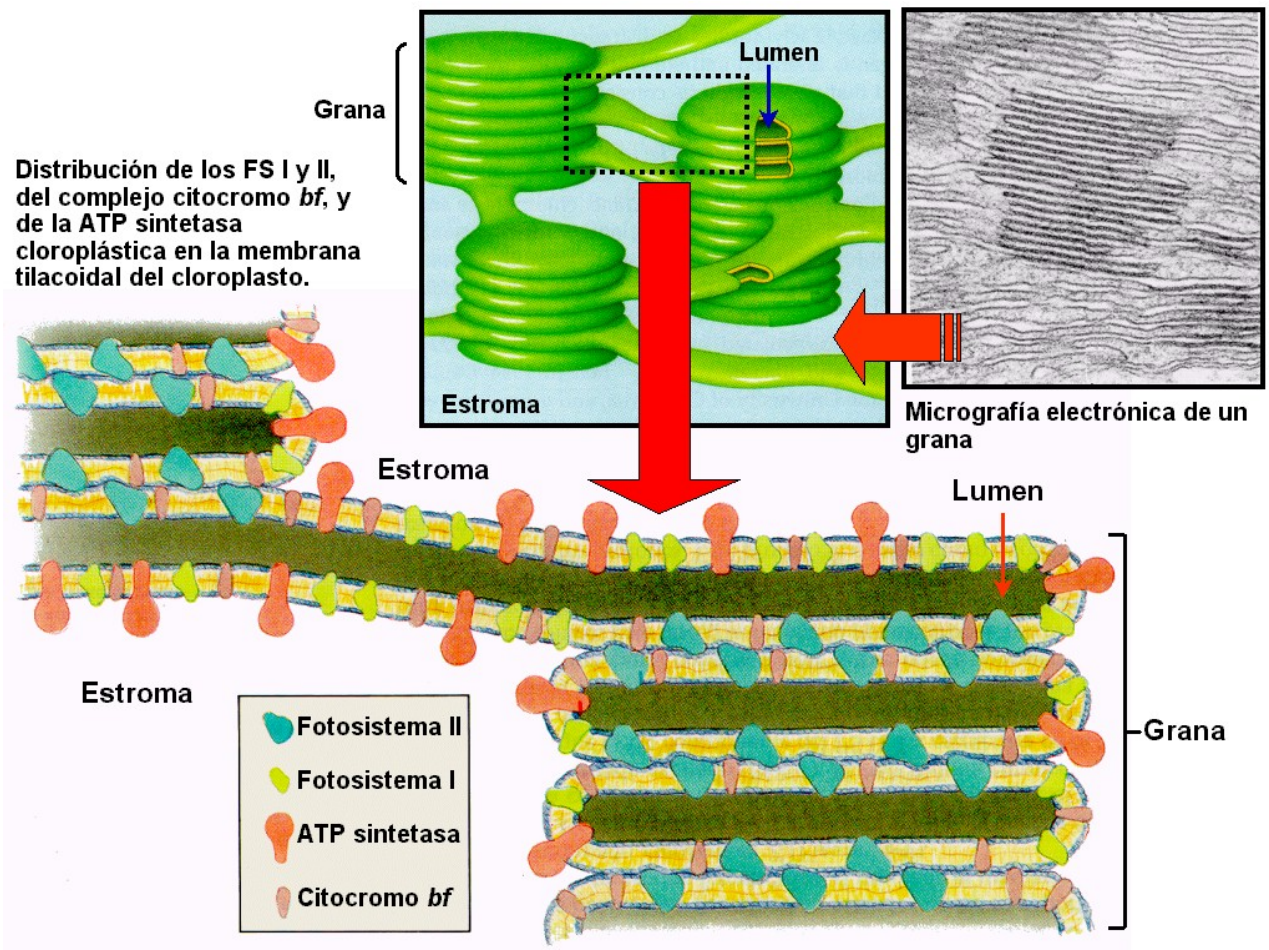
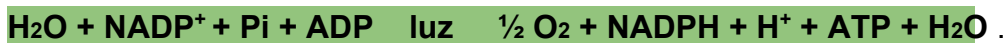
pigmento diana del PS II).
El excitón llega al P 680, que pierde un e-.

Los conjuntos de pigmentos se hallan embutidos en las membranas de los tilacoides.

Los PS I y II liberan energía en una cadena de transporte de e- que se extiende desde el agua (dador) al NADP+ (aceptor).

La cadena posee tres segmentos funcionales:

- Desde el agua al PS II
- Cadena central del PS II al PS I, que se acopla a la fotosfosforilación
- Desde el PS I al NADP+.



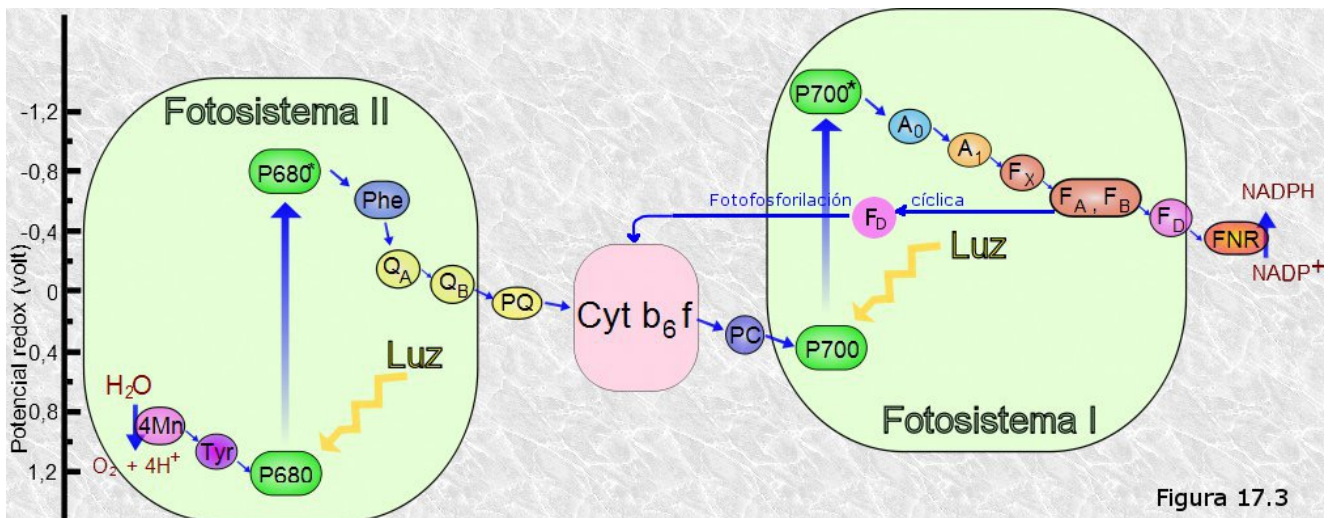
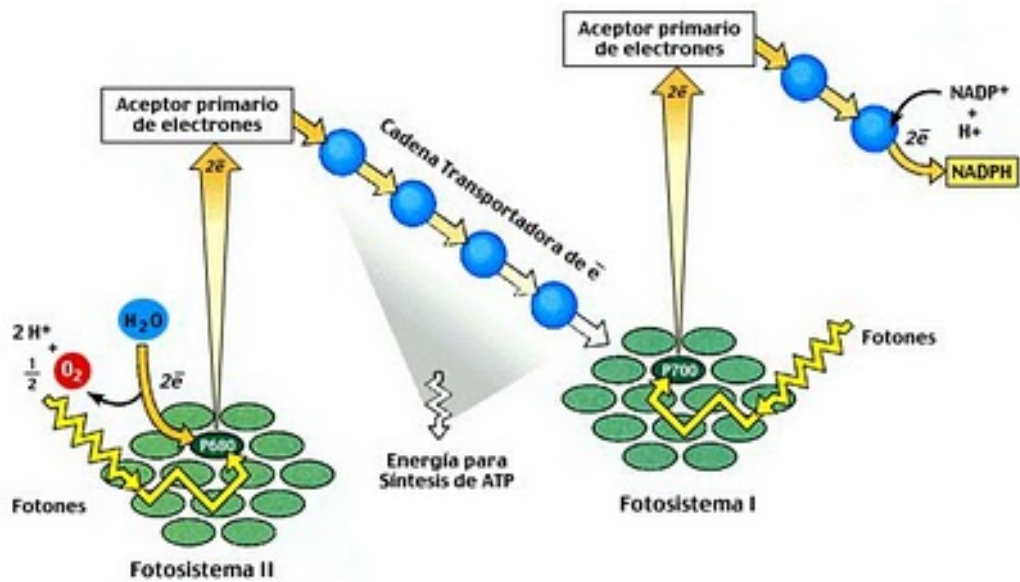
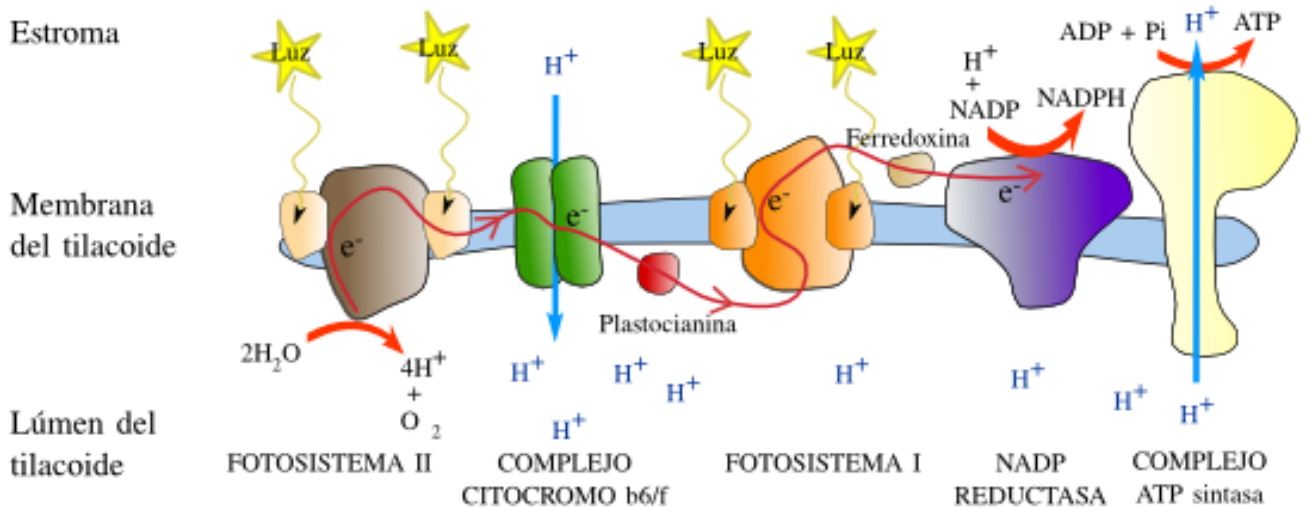
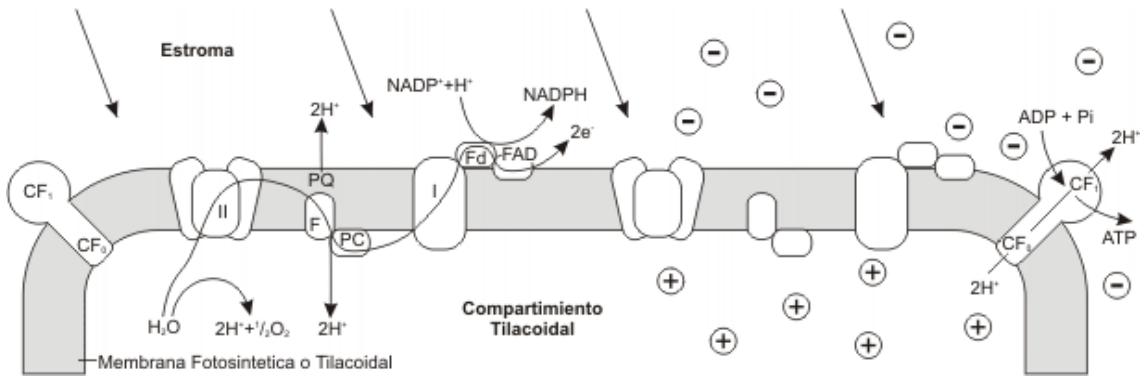


Figura 17.3





1.2.3. Fotofosforización cíclica

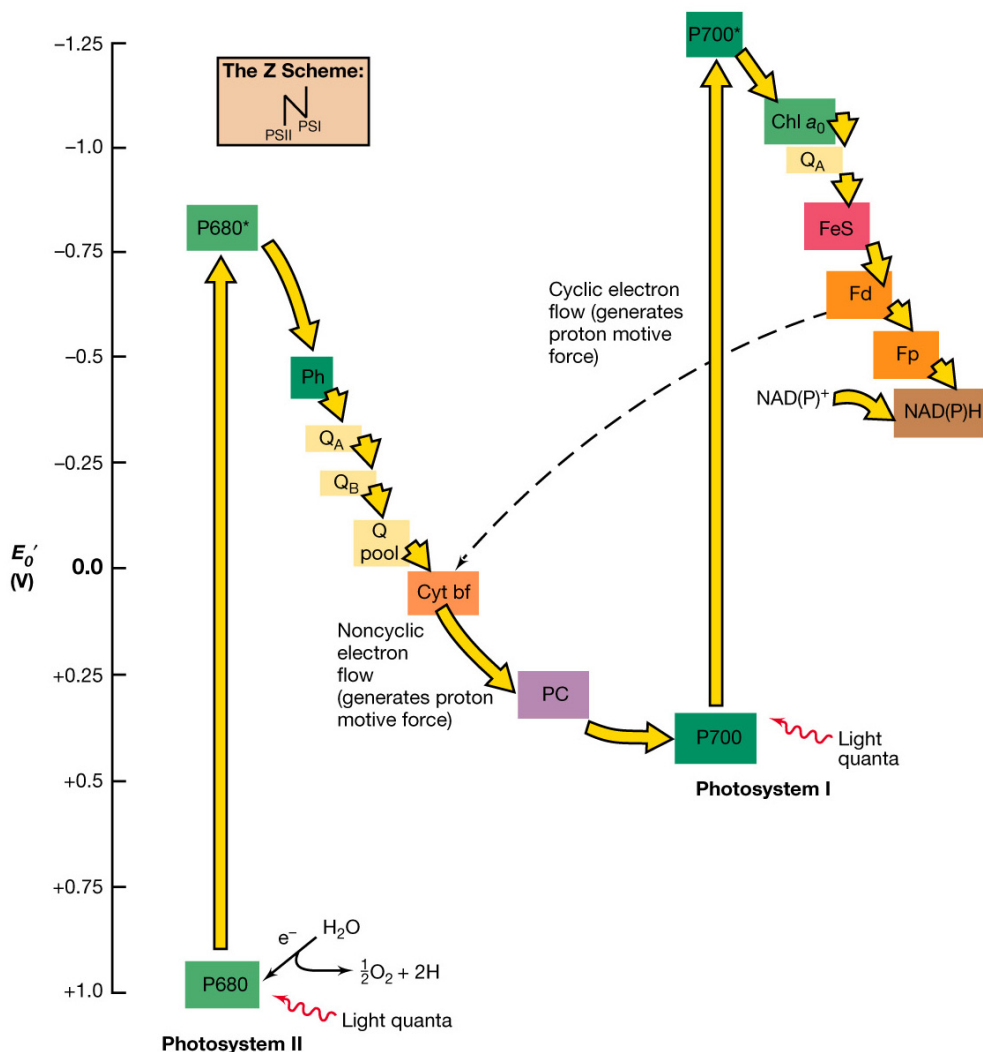
Se produce en bacterias fotosintética, en los mesosomas, o en algas y vegetales superiores si se iluminan con longitudes de onda de más de 680 nm.

La absorción de energía luminosa produce un flujo de e⁻ cíclico desde el P700 del PS I excitado a través de una cadena circular de transportadores electrónicos, de tal manera que los e⁻ vuelven a reducir finalmente al P 700.

Es una derivación de la cadena de transporte acíclica que interviene cuando no hay NADP⁺ disponible para actuar como aceptor de e⁻.

También se acopla la fosforilación del ADP a ATP.

No hay desprendimiento de oxígeno ni reducción neta de un aceptor electrónico



1.2.4. Energética de la fotosíntesis

Ver documento 2.

1.2.5. Fosforización fotosintética

La fosforilación del ADP que acompaña al transporte de e⁻ fotoinducido en los cloroplastos, se parece mucho al proceso análogo de fosforilación acoplada al transporte de e⁻ en mitocondrias.

La fotofosforilación del ADP a ATP está acoplada a la energía liberada a medida que los e⁻ de alta energía fluyen a lo largo de la cadena de transporte desde el PSII excitado al PSI deficiente en e⁻. El efecto directo del flujo de e⁻ es la formación de un gradiente de protones (H⁺) que proporciona la energía para la síntesis de ATP por una ATPsintasa.

La síntesis de ATP es catalizada por complejos F₀F₁ localizados en la superficie exterior de la membrana tilacoide, de estructura y función muy parecidas a las de las mitocondrias. El flujo de e⁻ fotoinducido da lugar a un movimiento de protones hacia el compartimento interno del tilacoide. El gradiente de pH proporciona la fuerza motriz para generar ATP, corroborando la hipótesis del acoplamiento quimiosmótico de Mitchell (ver tema anterior).

1.3. FASE OSCURA

El ATP y el NADPH generados en las reacciones luminosas son utilizados para reducir el CO₂ formando glúcidos y otros productos reducidos. Los principales productos finales de la fotosíntesis vegetal son almidón, celulosa y otros polisacáridos.

Se realiza en el estroma del cloroplasto.

1.3.1. Ciclo de Calvin



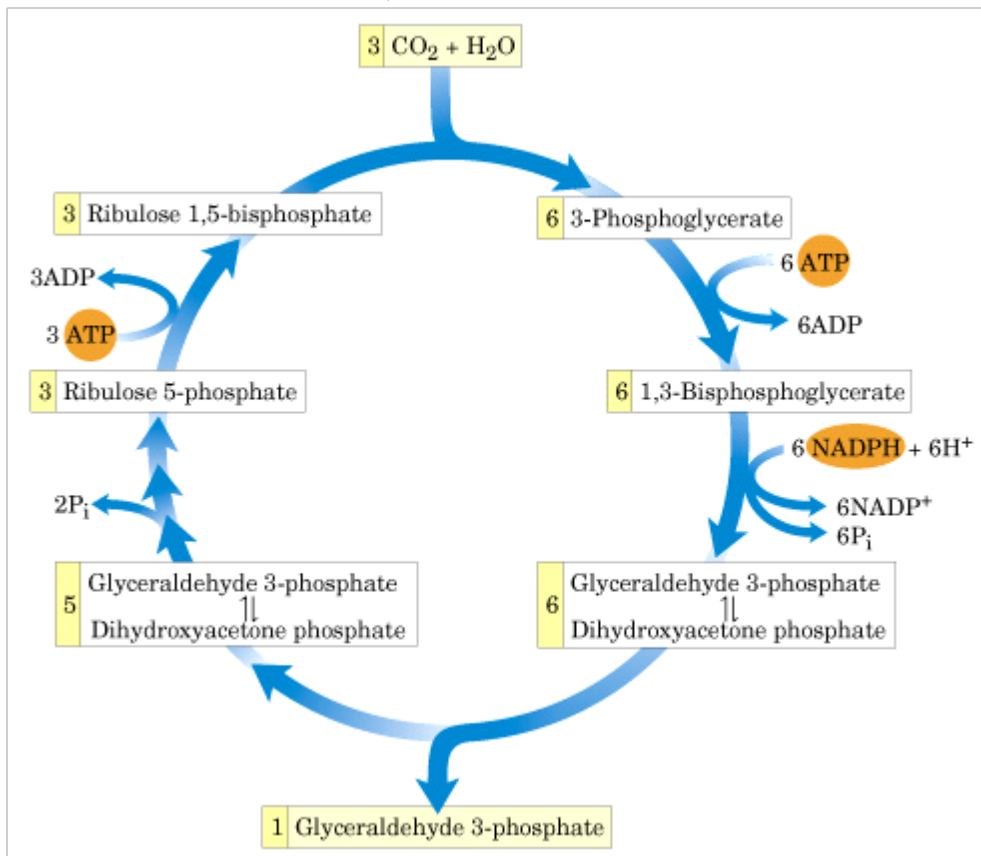
La reacción de fijación del CO₂ es la siguiente:

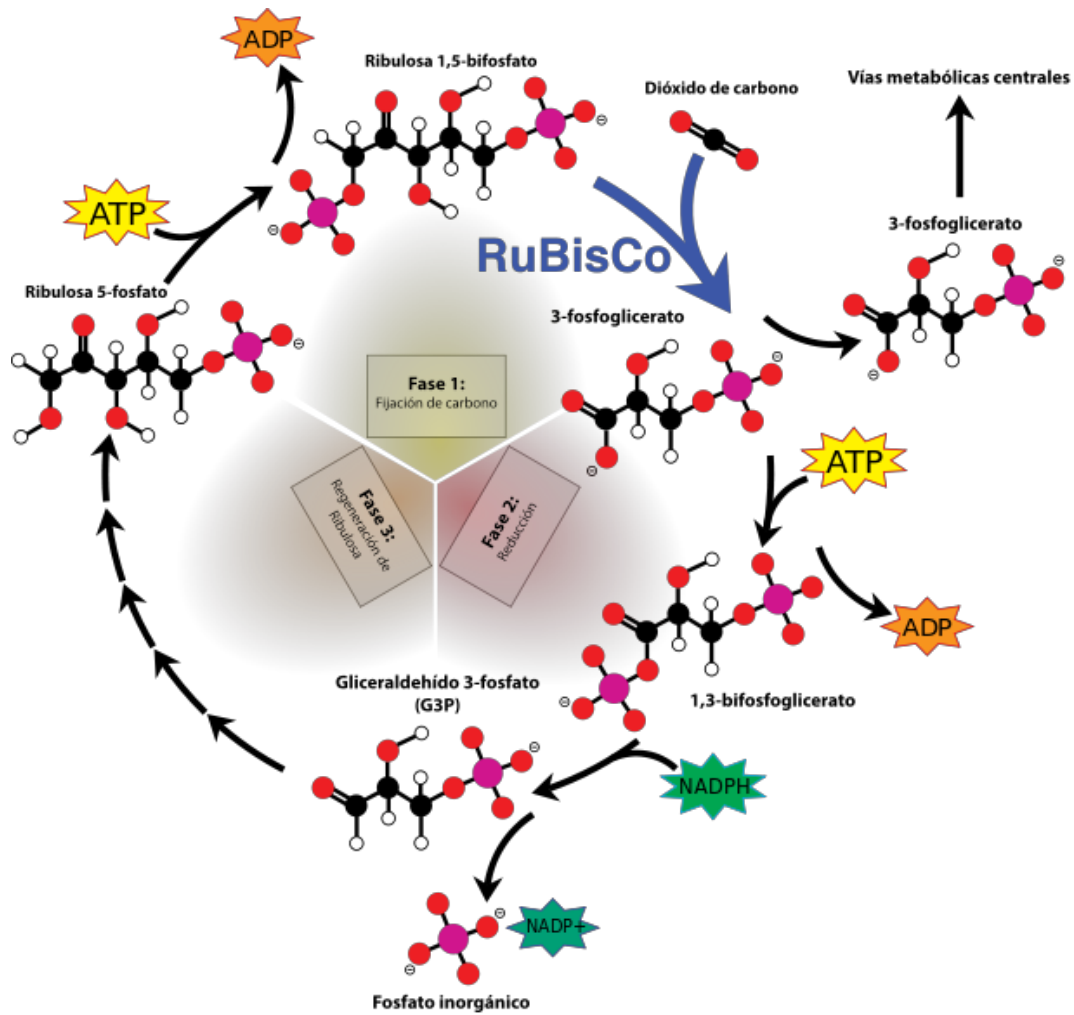
Ribulosa-1,5-bifosfato + CO₂ (ribulosa bifosfato carboxilasa) → 2 [3-fosfoglicerato]

El enzima **ribulosa bifosfato carboxilasa (RuBP carboxilasa/oxigenasa o rubisco)** es inhibible por oxígeno.

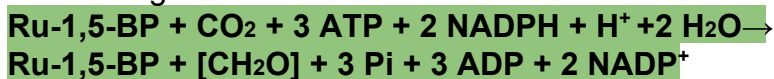
Los 6 átomos de C de la hexosa que se forma, se incorporan todos a partir del CO₂.

En el ciclo, que es una modificación y extensión de las secuencias del fosfogluconato y de la glucólisis, por cada molécula de CO₂ reducida, se regenera una molécula de ribulosa-1,5-bifosfato.

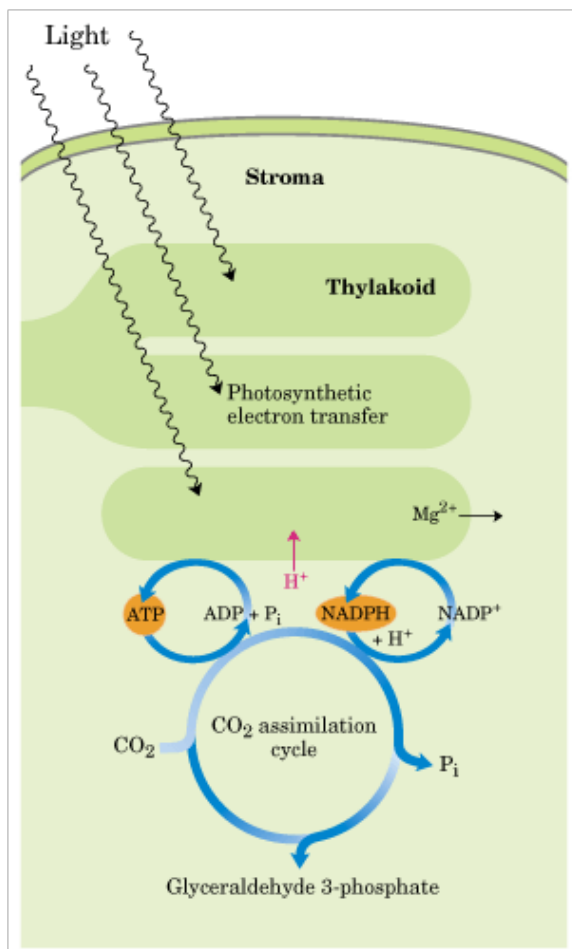
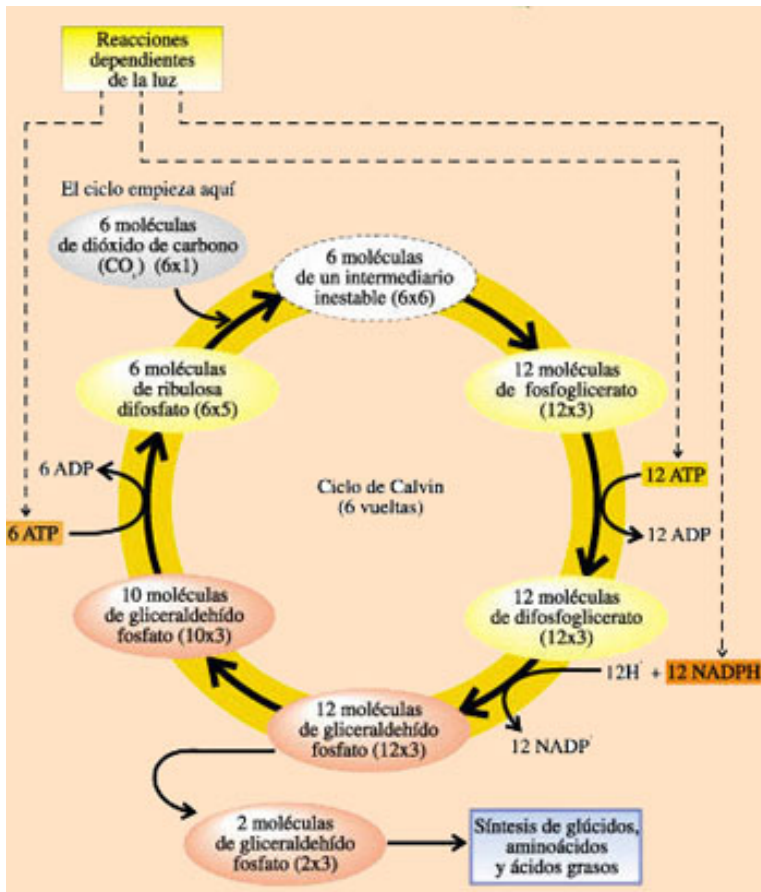




Reacción global:



Si sumamos las reacciones de 6 vueltas del ciclo de Calvin para reducir 6 CO₂ y conseguir una molécula de glucosa, habría que multiplicar todas las cantidades por 6



1.3.2. Ruta C₄ o de Hatch-Slack

Las hojas de las plantas C₄ contienen dos tipos de células fotosintéticas:

- Las células túnico-vasculares, que rodean los vasos conductores.
- Las células mesófilas, alrededor de las anteriores, son las que fijan el CO₂.

Los primeros productos de fijación del dióxido de carbono son ácidos dicarboxílicos de 4 carbonos (oxalacético, málico o aspártico), mediante la siguiente reacción:



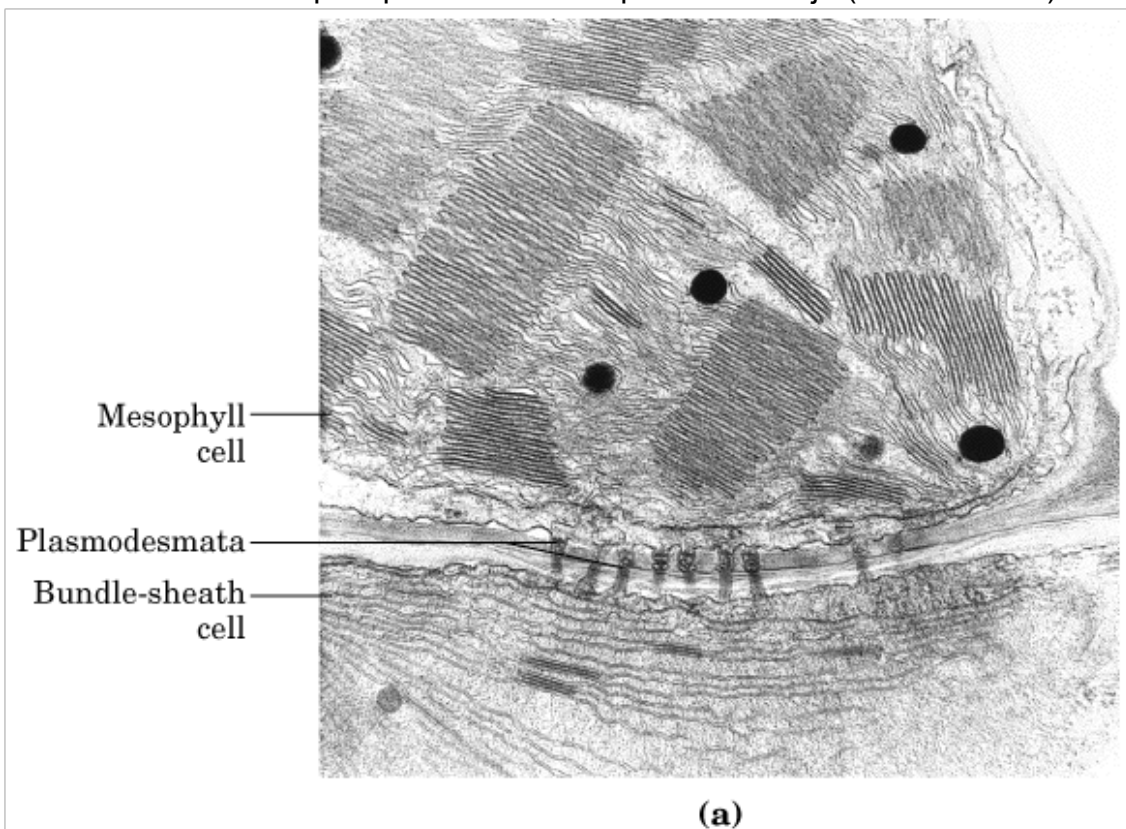
El malato o el aspartato es descarboxilado en las células túnico-vasculares. El CO₂ entra en el ciclo de Calvin y el piruvato retorna a las células del mesófilo.

La fosfoenolpiruvato carboxilasa posee una elevadísima afinidad por el CO₂. Las células mesófilas sirven para colectarlo y transferirlo a las túnico-vasculares para producir una muy elevada [CO₂] local en estas últimas.

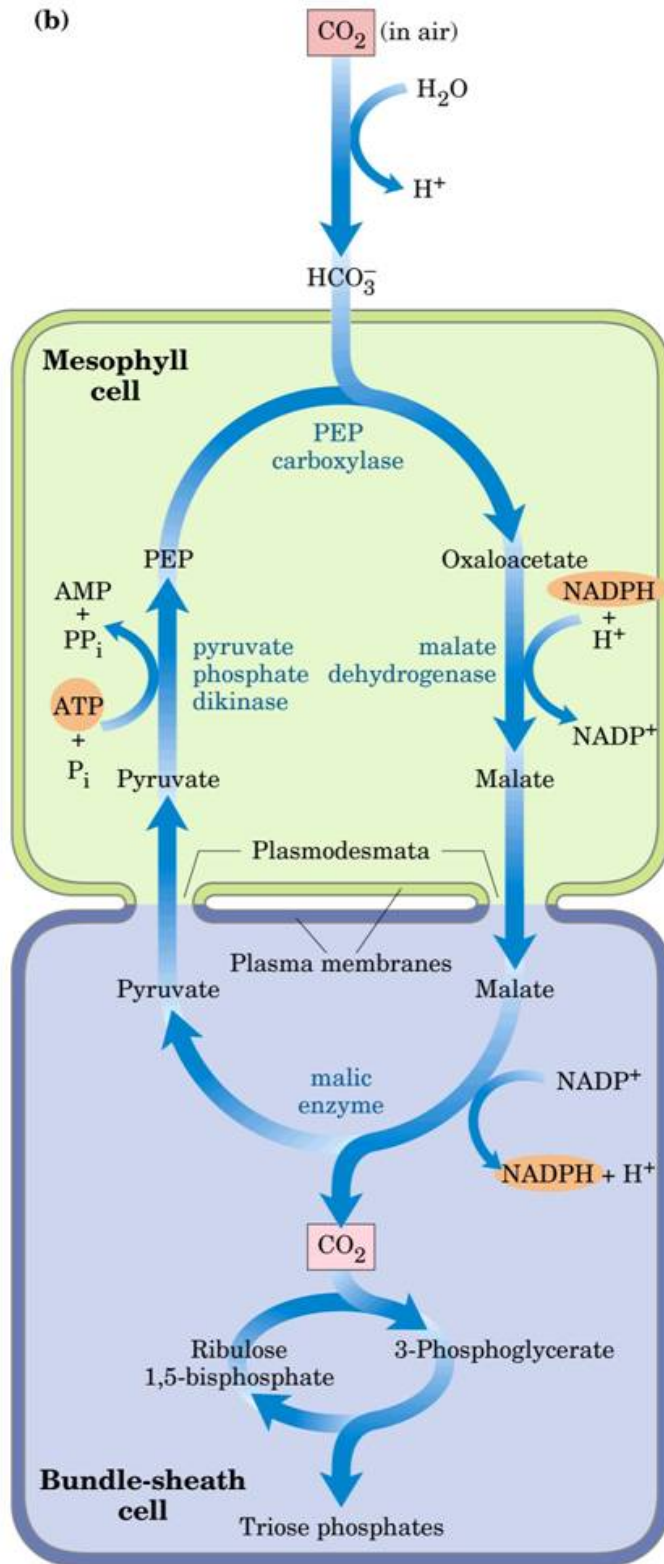
Por cada molécula de CO₂ fijado se requieren 2 grupos fosfato de alta energía.

Se distinguen así dos clases de plantas:

- Plantas C₃**, de zonas templadas, fijan el carbono en el 3-fosfoglicerato de 3 C.
- Plantas C₄**, tropicales, fijan el carbono en el oxalacetato. Pueden sintetizar hexosa mucho más rápido por unidad de superficie de hoja (Documento 4).



(b)



1.3.3. Fotorrespiración

Las células de las plantas verdes exhiben respiración mitocondrial y fosforilación oxidativa en oscuridad a expensas de los sustratos producidos por la fotosíntesis durante los períodos de iluminación.

La mayoría de las plantas respiran (consumen O_2 y producen CO_2) también bajo la luz, al tiempo que efectúan fotosíntesis, pero esta respiración no es mitocondrial y no produce energía. Esta respiración se llama fotorrespiración.

Desvía el poder reductor fotoinducido hacia la reducción de oxígeno; además no va acompañada de fosforilación oxidativa. Es una malversación de poder reductor.

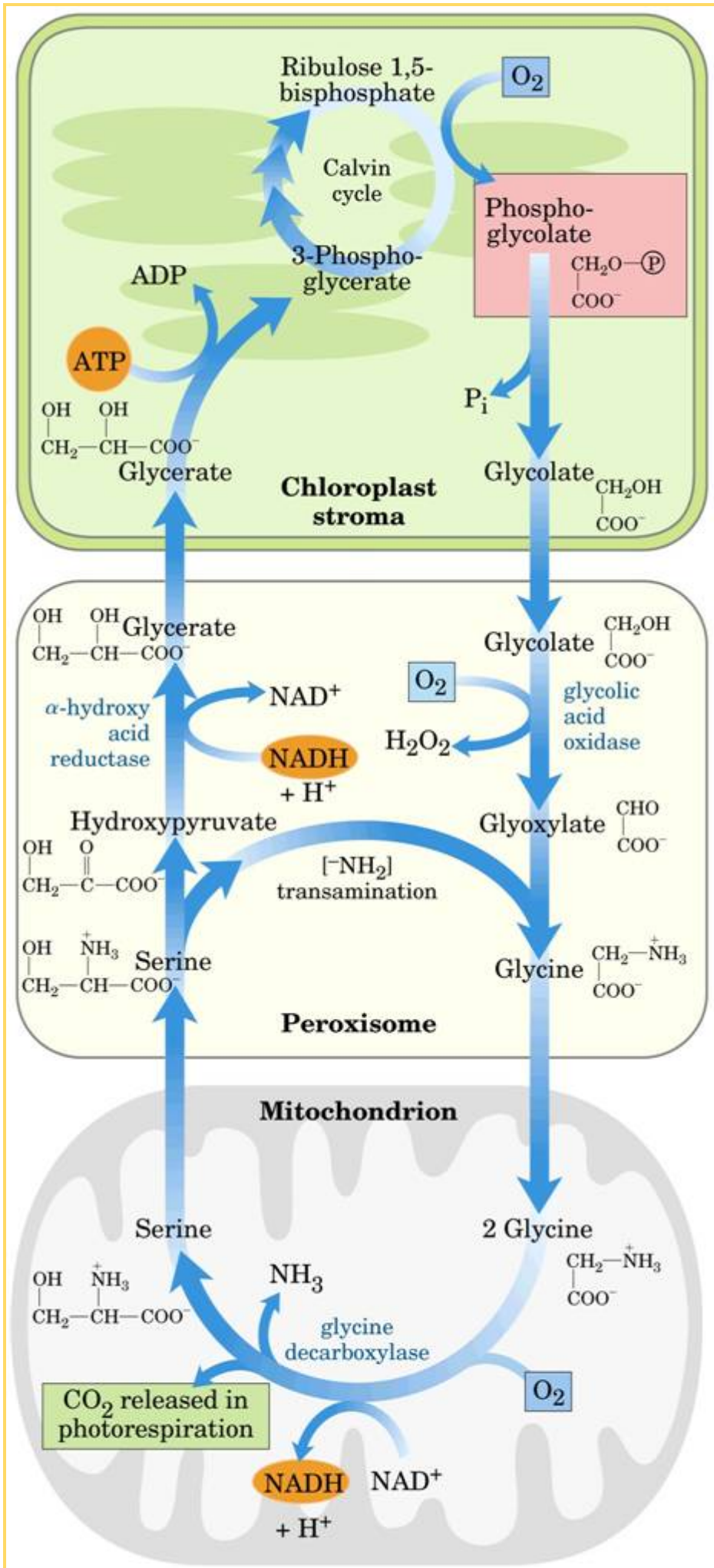
La fotorrespiración es muy activa en plantas C_3 , pero casi completamente ausente en la mayoría de las plantas C_4 .

El principal sustrato de la fotorrespiración es el ácido glicólico, que procede de la fijación de oxígeno por la ribulobifosfato carboxilasa, fijación que es mayor al aumentar la temperatura. La oxidación del ácido glicólico por la glicolato oxidasa produce agua oxigenada (H_2O_2). La glicolato oxidasa se halla en los peroxisomas*, donde el agua oxigenada se descompone por la catalasa.

El ritmo neto de la fotosíntesis en plantas C_3 es muy inferior al máximo, pues se halla limitado por la relativamente alta concentración de oxígeno en el aire y la baja concentración de dióxido de carbono.

La función precisa de la fotorrespiración es aún un enigma.

Los peroxisomas presentes en las células de las plantas superiores presentan algunas características morfológicas similares a los de las células animales, pero su contenido enzimático es diferente y presentan enzimas del ciclo del glioxilato, de ahí que su nombre específico sea **glioxisomas**.



1.4. FACTORES QUE INFLUYEN EN LA FOTOSÍNTESIS

El rendimiento de la fotosíntesis o intensidad fotosintética puede medirse en función del CO_2 absorbido o del O_2 desprendido. Este rendimiento puede verse afectado por diversos factores.

Concentración de CO_2 en el medio

Si la iluminación es constante, la cantidad de CO_2 utilizado aumenta con la concentración del mismo presente en el medio, hasta llegar a un punto en que se estabiliza. Normalmente la concentración de CO_2 es factor limitante de la fotosíntesis.

Intensidad de iluminación

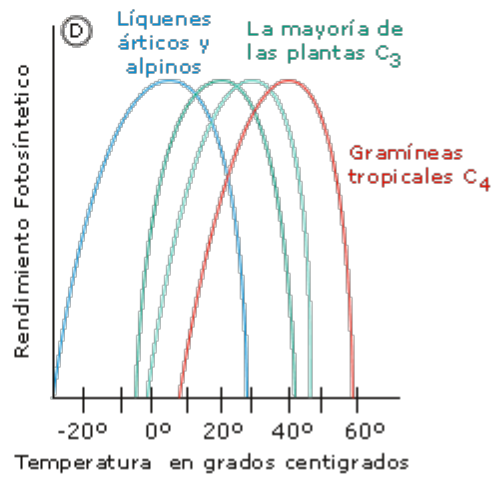
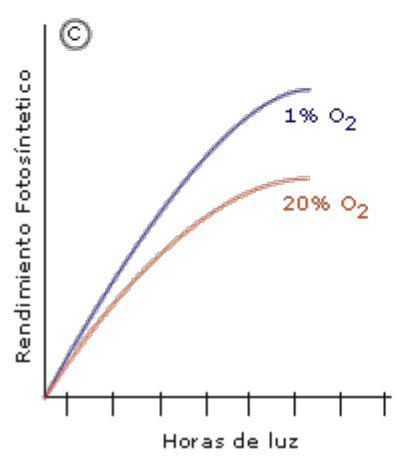
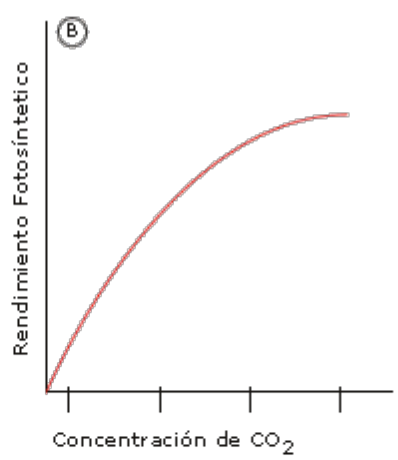
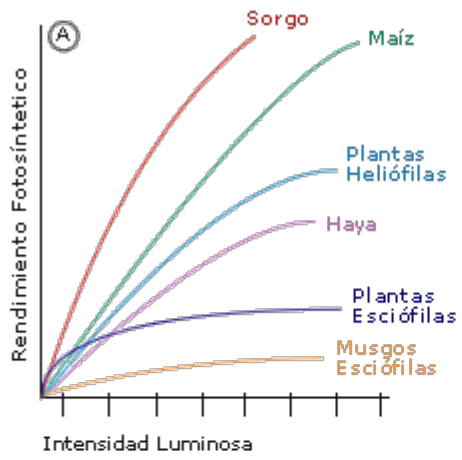
Cuanto mayor es la intensidad de luz mayor es el rendimiento, aunque, sobrepasado un límite, puede producirse la desnaturalización de las enzimas. Si la iluminación desciende por debajo de un límite, el oxígeno desprendido por fotosíntesis es compensado por el consumido por fotorrespiración y respiración (punto de compensación), pudiendo incluso superarse ese punto.

Concentración de O_2

El oxígeno tiene un efecto inhibitorio sobre el rendimiento fotosintético.

Temperatura

Las reacciones fotoquímicas de la fase luminosa son independientes de la temperatura, pero las reacciones de la fase oscura aumentan su velocidad de reacción con la temperatura. Además, en cualquier caso, un aumento excesivo de la temperatura producirá la desnaturalización de las proteínas enzimáticas y el descenso del rendimiento.



1.5. FOTOSÍNTESIS EN BACTERIAS

Procariotas fotosintéticos:

- Cianobacterias
- Bacterias sulfuradas verdes (se encuentran en lagos de montañas)
- Bacterias púrpuras (comunes en los océanos)
- Bacterias sulfuradas púrpura (en fuentes sulfurosas)

Cianobacterias

Son los organismos fotosintéticos más versátiles ya que también pueden fijar nitrógeno atmosférico; son, por tanto, uno de los organismos más autosuficientes de la biosfera. Tienen un sistema fotosintético productor de O₂ similar al de las plantas.

Otras bacterias

No producen O₂. Muchas son anaerobias obligadas.

Como dador de H₂ utilizan:

- Compuestos inorgánicos
Bacterias sulfuradas: sulfuro de hidrógeno



- Compuestos orgánicos



Centro de reacción de un fotosistema bacteriano

Las bacterias tienen un único fotosistema que es análogo al PS II de las plantas. Se encuentra en la membrana plasmática en las bacterias púrpuras y en la membrana de orgánulos especiales en las bacterias verdes. El pigmento diana es el P890. Puede haber un transporte de electrones acíclico y cíclico, en el segundo sólo se obtiene ATP, mientras que en el primero se obtiene NADH.

2.QUIMIOSINTESIS

Dos grupos de bacterias quimiosintéticas:

-Quimioautótrofos o quimiolitotrofos: obtienen energía por oxidación de compuestos inorgánicos.

-Metilitrofos: Obtienen energía y carbono a partir de metano (CH₄) y otros compuestos orgánicos de un carbono.

Están ampliamente distribuidos en suelo y agua y desempeñan un papel importante en los ciclos de los elementos.

2.1. QUIMIAUTOTROFOS

Pueden crecer en un medio mineral en oscuridad, obteniendo carbono del CO₂ y ATP y poder reductor por oxidación de un sustrato inorgánico.

Sustratos utilizables: SH₂ y formas reducidas del S
 NH₃ y NO₂⁻
 H₂
 Fe²⁺ (hierro ferroso)

Origen de estos productos:Actividad metabólica de otros organismos
 Origen geoquímico.

2.1.1. Tipos de bacterias quimioautótrofas

- Bacterias nitrificantes

-Oxidadores de NH₃ (Nitrosomonas)

-Oxidadores de NO₂⁻ (Nitrobacter)

Son autótrofos estrictos.

- Oxidadores del azufre

Thiobacterium , Thiobacillus

Forman depósitos intracelulares de S.

El S almacenado es posteriormente oxidado a sulfato.

Hay especies acidófilas y termófilas (aguas termales ácidas ricas en S, aguas de drenaje ácidas de las minas).

Algunas especies pueden crecer con fuentes orgánicas de carbono y energía.

- Bacterias del hierro

Ciertas charcas y manantiales de agua dulce tienen un alto contenido en sales reducidas de Fe.

Crece fácilmente como quimioheterótrofos.

- Bacterias del hidrógeno

Pueden utilizar compuestos orgánicos.

2.1.2. Metabolismo quimioautótrofo

Asimilan CO₂ a través del ciclo de Calvin.

El ATP y poder reductor lo obtienen de la oxidación del sustrato inorgánico:

-ATP por fosforilación oxidativa

-NADH por cadena de transporte de e⁻.

- Metilotrofos

El metano se encuentra en: Yacimientos de carbón y petróleo
Producido por bacterias del metano

Metilotrofos estrictos

Sustrato para su crecimiento: CH₄.

Metilotrofos facultativos

Pueden crecer con: metanol (CH₃OH)

Metilaminas (CH₃NH₂ , CH₃CH₂NH₂)

2.2. METILOTROFOS

2.2.1. Metabolismo del metilo

Obtienen su carbono celular a partir de: compuestos monocarbonados
CO₂ (ruta similar al ciclo de Calvin).

2.3. ORIGEN DE QUIMIOAUTÓTROFOS Y METILOTROFOS

Si los primeros organismos terrestres crecieron en un ambiente anaeróbico y con abundante materia orgánica, estas bacterias no son en absoluto primitivas.

Su desarrollo debe ser posterior a la fotosíntesis oxigénica.

Habrían aparecido a partir de bacterias fotosintéticas que perdieron su aparato fotosintético y adaptaron a una nueva función la cadena fotosintética de transporte de e⁻.

Comparten con bacterias fotosintéticas: -sistema de membranas internas
-ausencia de ciclo de Krebs
-presencia de ciclo de Calvin o análogo.