

28

NECESIDADES ENERGÉTICAS DE LA CÉLULA. LA RESPIRACIÓN CELULAR AEROBIA Y ANAEROBIA. LA FOTOSÍNTESIS. LA QUIMIOSÍNTESIS.

1. LAS NECESIDADES ENERGÉTICAS DE LA CÉLULA.....	3
1.1. LOS PROCESOS CATABÓLICOS.....	3
1.2. LOS PROCESOS CATABÓLICOS.....	4
2. EL CATABOLISMO DE LOS GLÚCIDOS.....	4
2.1. LA GLUCOLISIS.....	5
2.2. LA RESPIRACIÓN AEROBIA.....	6
2.3. OTROS TIPOS DE RESPIRACIÓN.....	10
2.4. LAS FERMENTACIONES.....	10
2.4.1. LA FERMENTACIÓN LÁCTICA.....	11
2.4.2. LA FERMENTACIÓN ALCOHÓLICA.....	11
3. EL CATABOLISMO DE LÍPIDOS.....	12
3.1. LA β -OXIDACIÓN DE LOS ÁCIDOS GRASOS.....	12
4. EL CATABOLISMO DE LAS PROTEÍNAS.....	13
5. LA FOTOSÍNTESIS.....	14
5.1. LA FASE LUMÍNICA.....	15
5.2. LA FASE OSCURA O BIOSINTÉTICA.....	18
6. LA QUIMIOSÍNTESIS.....	19
7. BIBLIOGRAFÍA.....	20

1. LAS NECESIDADES ENERGÉTICAS DE LA CÉLULA.

El **metabolismo** es el conjunto de reacciones bioquímicas que se producen en el interior celular y que conduce a la transformación de los diferentes compuestos. El metabolismo comprende dos tipos de procesos: unos de destrucción de la materia orgánica, o **catabolismo**, y otros de construcción de material orgánico, o **anabolismo**.

El catabolismo consiste en una transformación de sustancias orgánicas complejas en moléculas sencillas y en el almacenamiento de la energía química desprendida en forma de enlaces fosfato del ATP. El anabolismo consiste en la construcción de materia orgánica compleja a partir de las moléculas sencillas que hay en el citoplasma, mediante la energía de los ATP obtenidos en el catabolismo, o por otro tipo de

procesos como son la fotosíntesis y la quimiosíntesis, a partir de moléculas inorgánicas. Las reacciones del metabolismo son, por tanto, interdependientes.

Las distintas reacciones químicas del metabolismo se denominan **vías** o **rutas metabólicas** y las moléculas que en ellas intervienen se llama **metabolitos**. Las reacciones metabólicas, normalmente de oxidación-reducción (Redox), son siempre encadenadas, de tal forma que el producto final de una reacción constituye el reactivo inicial de otra. Todos estos procesos están catalizados por **enzimas**.

1.1. Los procesos catabólicos.

El catabolismo constituye, por tanto, el conjunto de procesos de rotura de moléculas orgánicas, cuya finalidad es conseguir energía. El catabolismo es semejante en los organismos autótrofos y heterótrofos, y consiste en transformaciones químicas que, en su mayor parte, son reacciones de oxidación y reducción, en las que unos compuestos se oxidan a expensas de otros que se reducen. En estas reacciones interviniere principalmente enzimas del grupo de las deshidrogenasas.

Durante el catabolismo, los principios inmediatos sencillos son oxidados al ganar átomos de oxígeno o al sufrir la pérdida de átomos de hidrógeno; ambos procesos implicaran pérdida de electrones. En todo caso, en el catabolismo siempre existe una sustancia que se oxida al perder electrones y deshidrogenarse, y una sustancia que se reduce al ganar electrones y que al aceptar los protones, se hidrogena. Los hidrógenos desprendidos, antes de llegar a la última molécula, la llamada **molécula aceptora final**, son captados por las moléculas transportadoras de hidrógenos, entre los que se encuentran el NAD, NADP Y FAD, que actúan como coenzimas de las deshidrogenasas.

Existen dos tipos de catabolismo: la **fermentación** y la **respiración celular**. En la fermentación, tanto el dador como el aceptor de electrones son compuestos orgánicos. En la respiración, el aceptor final de electrones es una sustancia inorgánica, como, por ejemplo el oxígeno, mientras que el dador suele ser un compuesto orgánico. Otra diferencia clara entre respiración y fermentación reside en que, en la fermentación, la fosforilación del ADP para formar ATP se efectúa sólo a nivel de sustrato, mientras que en la respiración se lleva a cabo, además, en la cadena respiratoria.

Existen dos tipos de respiración: la **respiración aerobia**, cuando es el oxígeno molecular el que acepta los hidrógenos, y la **respiración anaerobia**, cuando la sustancia que se reduce es diferente del oxígeno. En este último caso se puede tratar de iones nitrato, iones sulfato o dióxido de carbono.

1.2. Los procesos anabólicos.

Para que la vida se mantenga, es imprescindible la formación de nuevas moléculas orgánicas. Esto sólo lo pueden hacer los organismos autótrofos. Para ello es necesario reducir compuestos inorgánicos aportando energía. Según sea esta fuente energética se diferencian dos procesos distintos: **fotosíntesis** y **quimiosíntesis**. Las células heterótrofas también realizan anabolismo, pero nunca construyendo moléculas

orgánicas a partir de inorgánicas, sino sintetizando moléculas orgánicas complejas a partir de otras también orgánicas, pero más sencillas.

2. EL CATABOLISMO DE LOS GLÚCIDOS.

Tanto si la oxidación se realiza por respiración como por fermentación, la degradación inicial de la glucosa se produce mediante un proceso denominado **glucolisis**. Este consiste en una ruta metabólica por la cual se forma piruvato y ATP, aunque esta última molécula con bajo rendimiento.

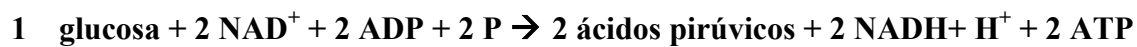
2.1. La glucolisis.

La glucosa constituye la unidad central del catabolismo de los glúcidos. La glucolisis es el proceso por el que la glucosa se degrada en dos moléculas de ácido pirúvico. El conjunto de reacciones que constituyen la glucolisis es, probablemente, una de las rutas metabólicas más antiguas y es prácticamente universal, pues la realizan casi todos los seres vivos. Este proceso, que tiene lugar en el citoplasma celular y que es totalmente anaeróbico, consta de las siguientes etapas:

- **etapa de fosforilación que requiere aporte energético**, durante la que tienen lugar los siguientes procesos:
 - fosforilación de la glucosa en glucosa-6-fosfato con gasto de una molécula de ATP. Este proceso es necesario para que la glucosa de la sangre atraviese la membrana citoplasmática;
 - isomerización de la glucosa-6-fosfato en fructosa-6-fosfat;
 - fosforilación de la fructosa-6-fosfato en fructosa-1,6-difosfato, para lo cual es necesario un nuevo ATP;
 - escisión de la fructosa-1,6-difosfato, mediante una aldolasa, en dihidroxiacetona-fosfato y gliceraldehido-3 fosfato;
 - solamente el gliceraldehido-3-fosfato puede servir de sustrato para la siguiente reacción de la glucolisis. Sin embargo, la dihidroxiacetona-fosfato puede sufrir isomerización en gliceraldehido-3-fosfato, de modo que en la glucolisis todos los procesos se multiplican por dos a partir de aquí;
- **etapa de oxidación que rinde energía y poder reductor**. En esta etapa tiene lugar la oxidación del grupo aldehído a grupo carboxilo:
 - el gliceraldehido-3-fosfato, mediante una fosforilación se convierte en ácido-1,3-difosfoglicerato, necesitando fosfato inorgánico, un enzima deshidrogenasa y la coenzima NAD^+ , que se reduce, obteniéndose poder reductor en forma de NADH;
 - desfosforilación del ácido-1,3-difosfoglicerato, formándose ácido-3-fosfoglicerato y ATP;

- **etapa en la que se restituye a la célula el ATP consumido en la primera fase;**
 - traspaso del grupo fosfato del ácido-3-fosfoglicerato al carbono 2;
 - aparición de un doble enlace entre los carbonos 2 y 3 del ácido-2-fosfoglicerato, formándose ácido fosfoenolpiruvico;
 - transferencia del grupo fosfato del fosfoenolpiruvico al ADP para formar una molécula de ATP, obteniéndose ácido pirúvico.

De esta forma, la energía almacenada en los enlaces fosfato y utilizada inicialmente para activar las hexosas, se devuelve a la reserva energética de la célula. La eficacia de la glucólisis como ruta energética es muy baja. El balance final de la glucólisis es el siguiente:



2.2. La respiración aerobia.

Los organismos eucariotas y una gran parte de los procariotas efectúan la respiración aerobia, en la cual los electrones obtenidos de la glucosa son cedidos al oxígeno. Podemos considerar la respiración como el conjunto de procesos catabólicos que tienen lugar después de la glucólisis. Por lo tanto, la respiración aerobia, en el catabolismo de los glúcidos, es la oxidación total del producto final de la glucólisis, es decir, del piruvato.

Las etapas de la respiración aerobia son las siguientes: **formación del acetyl-CoA, Ciclo de Krebs y Fosforilación oxidativa:**

FORMACIÓN DEL ACETIL-CoA

El ácido pirúvico formado en la glucólisis atraviesa la membrana mitocondrial donde se transforma en acetyl-CoA mediante un proceso de descarboxilación (pérdida del grupo carboxilo en forma de CO_2 y oxidación del grupo ceto a grupo carboxilo, que requiere de un complejo multienzimático llamado piruvato-deshidrogenasa. La energía liberada se acumula en forma de enlace de alta energía entre el resto acetyl y la coenzima A, originándose acetyl-CoA. Tras la reacción se forma una molécula de NADH.

En el caso de los ácidos grasos, estos también penetran en la mitocondria sufriendo un proceso degradativo conocido como β -oxidación, que da lugar a moléculas de acetyl-CoA.

EL CICLO DE KREBS

El ciclo de Krebs está constituido por una serie de reacciones mediante las cuales se produce la oxidación total del acetyl-CoA. Se lleva a cabo en el interior de las mitocondrias debido a que las enzimas que catalizan las diferentes reacciones se encuentran en la matriz mitocondrial. También se llama **ciclo del ácido cítrico** o **de los ácidos tricarbónicos** porque dicho ácido, posee tres grupos carboxilos.

El ciclo de Krebs se inicia con la incorporación de moléculas de acetil-CoA, que provienen de la degradación incompleta de monosacáridos a través de la glucólisis y de ácidos grasos que provienen de la llamada β -oxidación. Así, este ciclo constituye el centro universal de la degradación completa de sustratos.

Estos acetil-CoA puede incorporarse al ciclo de Krebs, donde sufre las siguientes transformaciones:

- condensación del acetil-CoA con el ácido oxalacético, de 4 átomos de carbono, para formar una molécula de 6 carbonos, el ácido cítrico;
- isomerización del ácido cítrico en isocítrico mediante la aconitasa;
- descarboxilación y deshidrogenación de este último compuesto para formar el ácido α -cetoglutarico y liberación de CO_2 ;
- descarboxilación y deshidrogenación del ácido α -cetoglutarico, formándose succinil-CoA y CO_2 , y necesitándose CoA-SH;
- eliminación de un acetil-CoA-SH y fosforilación del GDP para formar GTP y obteniéndose ácido succínico;
- oxidación del ácido succínico a ácido fumárico y reducción del FAD;
- hidratación del ácido fumárico para formar ácido málico;
- deshidrogenación final del ácido málico, formándose ácido oxalacético.

En este ciclo se produce la oxidación completa de sustratos, obteniéndose energía en forma de ATP y coenzimas reducidos como el FADH_2 y el $\text{NADH} + \text{H}^+$, que actúan como donadores de electrones para la cadena respiratoria mediante la que se obtiene más ATP.

Como en el ciclo de Krebs penetra un compuesto de dos carbonos, el acetil-CoA, y se producen dos descarboxilaciones, la molécula queda totalmente degradada. Y como en la glucólisis aparecen dos moléculas de acetil-CoA, por cada glucosa son necesarias dos vueltas del ciclo de Krebs.

La reacción global del ciclo de Krebs es, en resumen, la siguiente:



La fosforilación oxidativa es el mecanismo de síntesis de ATP en la respiración. Tiene lugar en la mitocondria, concretamente en la membrana interna mitocondrial. La síntesis de ATP se realiza por la unión de un grupo fosfato al ADP. Esta reacción requiere un aporte energético, que es suministrado por el transporte de los electrones liberados en las oxidaciones que han tenido lugar previamente, y la formación de gradiente de protones en la membrana mitocondrial interna.

EL TRANSPORTE ELECTRÓNICO

En este proceso, los electrones presentes en las moléculas de NADH y FADH_2 son cedidos a unas moléculas transportadoras y pasan de unas a otras a favor de un gradiente de potenciales de oxidorreducción

hasta un compuesto aceptor final de electrones. En este descenso a niveles energéticos más bajos, liberan energía, que se emplea en establecer un gradiente quimiosmótico entre los dos lados de la membrana mitocondrial interna.

La **cadena respiratoria** está formada por una serie de moléculas, los transportadores de electrones y los transportadores de protones, que se encuentran en las membranas de las crestas mitocondriales. Tras oxidarse y reducirse, transfieren los protones y electrones procedentes del sustrato hasta el oxígeno molecular que se reduce, formándose agua.

Los transportadores de electrones de la cadena respiratoria están organizados en cuatro grandes complejos supramoleculares que se encuentran insertos en la membrana mitocondrial interna. Entre los componentes de las cadenas de transporte electrónico se encuentran varios complejos enzimáticos, algunos de los cuales contienen citocromos.

- **Complejo NADH – deshidrogenasa mitocondrial**, que utiliza flavín mononucleótido (FMN) como grupo prostético, que se oxida y se reduce alternativamente. Este complejo acepta electrones del NADH, al que oxida hasta NAD^+ , y los transfiere a la ubiquinona.
- **Ubiquinona o CoQ**, con moléculas que transportan protones y electrones. Acepta electrones del complejo NADH-deshidrogenasa y se oxida al cederlos al siguiente complejo.
- **Complejo citocromo b-c₁**. Acepta los electrones cedidos por la ubiquinona y los cede al siguiente complejo.
- **Complejo citocromo-oxidasa**. Contiene **citocromo a-a₃**, que transfiere los electrones al oxígeno molecular, que se reduce formando agua.

FORMACIÓN DEL GRADIENTE QUIMIOSMÓTICO Y SÍNTESIS DE ATP

La transferencia de electrones provoca una disminución de la energía libre a través de la cadena respiratoria, de tal modo que la energía de óxido-reducción se transforma en energía de enlace fosfato en tres puntos diferentes de la cadena respiratoria, los llamados lugares de acoplamiento I, II Y III, que son, por lo tanto, centros de conservación de energía. Por cada par de protones y electrones que fluyen por la cadena respiratoria procedentes del $\text{NADH} + \text{H}^+$ se forman tres moléculas de ATP; y si proceden del FADH_2 se forman solo dos ATP, ya que los protones y los electrones se ceden directamente a la ubiquinona.

A la formación de moléculas de ATP mediante la energía de óxido-reducción se llama fosforilación oxidativa. En la actualidad, y según la teoría quimiosmótica de Mitchell, se sabe que la transferencia de electrones provoca, en tres puntos de la cadena respiratoria (los llamados lugares de acoplamiento), la salida de protones desde la matriz mitocondrial al espacio intermembranal, induciendo la formación de gradientes electroquímicos a través de la membrana interna. La vuelta a la matriz mitocondrial de los protones debido al gradiente produce la activación de las moléculas de ATP-sintetasa, formándose ATP. La fosforilación

oxidativa permite almacenar en forma de ATP de la energía contenida en las moléculas de NADH y FADH₂ que se producen en la glucólisis y en el ciclo de Krebs.

RENDIMIENTO ENERGÉTICO DE LA RESPIRACIÓN AEROBIA

La respiración aerobia es un proceso extraordinariamente eficiente desde el punto de vista del rendimiento energético.

En total, a partir de cada molécula de acetil-CoA que entra en el ciclo de Krebs, se forman 12 moléculas de ATP, lo que significa que por cada molécula de glucosa que se degrada por respiración aerobia se obtienen 24 moléculas de ATP.

Si se considera la producción neta de ATP en las etapas de la glucólisis hasta su conversión en acetil-CoA, la oxidación completa de la molécula de glucosa produce 36 moléculas de ATP.

Solamente dos moléculas de ATP y dos de GTP se producen por fosforilación a nivel de sustrato. Los 32 ATP restantes se originan por fosforilación oxidativa, a partir de las coenzimas reducidas NADH y FADH₂.

Los NADH formados fuera de la mitocondria (producidos en la glucólisis) solamente originan dos ATP en lugar de tres. Esto es debido al gasto de un ATP en el funcionamiento de la lanzadera que los introduce en la mitocondria.

2.3. Otros tipos de respiración.

Además de la respiración aerobia de moléculas orgánicas, característica de las células de los organismos superiores, las bacterias presentan otros tipos de procesos respiratorios, como la respiración **anaerobia** y la respiración **quimiolitotrofa** de sustratos inorgánicos.

En la **respiración anaerobia**, el aceptor final de los electrones es un compuesto diferente del oxígeno, es decir, tiene lugar en condiciones de anaerobiosis. En la respiración anaerobia se sintetiza ATP mediante **fosforilación oxidativa**, aunque el aceptor final de electrones no es el oxígeno, sino que puede ser el ion nitrato, algún compuesto orgánico o incluso el hierro, como sucede en ciertas arqueobacterias.

La **respiración quimiolitotrofa** es un tipo de metabolismo exclusivo de algunas bacterias en el que se oxidan compuestos inorgánicos (como NH₃, compuestos de hierro o azufre, etc.), que constituyen el sustrato oxidable, o donador electrónico, y los electrones son captados por un aceptor final, que generalmente es el oxígeno molecular, a través de una cadena transportadora de electrones, y origina un gradiente electroquímico de protones. La obtención de ATP se lleva a cabo mediante fosforilación oxidativa.

2.4. Las fermentaciones.

La fermentación es un proceso catabólico en el cual tanto el dador como el aceptor de electrones son compuestos orgánicos. Generalmente, estos dos compuestos son metabolitos de un único sustrato que durante el proceso se escinde en dos, uno actúa como dador de hidrógeno y otro actúa como aceptor final de

hidrógenos. La fermentación es un proceso anaeróbico y en el no interviene la cadena respiratoria.

Las fermentaciones son propias de bacterias, aunque algunas células eucariotas también son capaces de llevar a cabo fermentaciones en condiciones de anaerobiosis, como las células musculares en las que se produce fermentación láctica, o las levaduras que realizan fermentación alcohólica.

El metabolismo fermentativo es un proceso poco rentable desde el punto de vista energético, si se compara con la respiración. En la fermentación, a partir de una glucosa sólo se obtienen dos moléculas de ATP, y la síntesis tiene lugar exclusivamente por fosforilación a nivel de sustrato, mientras que en la respiración se producen 38 moléculas de ATP.

La fermentación de los glúcidos comienza con la glucólisis. Sin embargo, la vía glucolítica quedaría interrumpida en poco tiempo, ya que el NAD^+ utilizado no se recupera al no existir la cadena respiratoria. La solución es la regeneración del NAD^+ acoplado a la oxidación del NADH a la reducción del piruvato formado en la glucólisis.

Por tanto, tienen lugar dos etapas, una de oxidación de la glucosa hasta piruvato, en la que se consume NAD^+ y se produce NADH, y otra de reducción del piruvato para dar los productos finales, regenerándose el NAD^+ .

La reducción del piruvato puede dar lugar a diversos productos finales. Si se origina lactato tiene lugar la **fermentación láctica**, mientras que si se produce etanol y CO_2 se trata de la **fermentación alcohólica**.

2.4.1. La fermentación láctica.

La fermentación láctica consiste en la formación de ácido láctico a partir de la degradación de la lactosa. La glucosa de la lactosa puede sufrir la vía de la glucólisis hasta el ácido pirúvico, el cual posteriormente es reducido a ácido láctico. La galactosa, al isomerizarse en glucosa, puede también proporcionar por el mismo mecanismo ácido láctico.

La fermentación descrita es de tipo **homoláctica**, ya que sólo se produce ácido láctico como producto final. Es llevada a cabo por bacterias lácticas, como *Lactobacillus* y *Lactococcus*. El queso, el yogur y otras leches acidificadas son obtenidos por fermentación láctica.

Bacterias como *Leuconostoc* y algunas especies de *Lactobacillus*, hacen la fermentación **heteroláctica**, en la que se obtienen además de ácido láctico, otros compuestos, como el etanol y el CO_2 .

2.4.2. La fermentación alcohólica.

La fermentación alcohólica consiste en la transformación de la glucosa en dos moléculas de alcohol etílico y dos moléculas de dióxido de carbono. El proceso de degradación de la glucosa es común al de la glucólisis hasta el estado de ácido pirúvico, pero, a partir de aquí, éste se descarboxila pasando a acetaldehído, el cual se reduce posteriormente a alcohol etílico.

En la fermentación alcohólica se puede producir también otras sustancias orgánicas, denominadas productos secundarios, como, por ejemplo, ácido succínico, glicerina, y ácido acético.

La fermentación alcohólica la llevan a cabo enzimas especiales contenidas en levaduras del género *Saccharomyces*, que son anaerobias facultativas. Dependiendo de la especie, se puede llegar a obtener productos como la cerveza, el whisky, el ron, vino y pan.

3. EL CATABOLISMO DE LÍPIDOS.

Los lípidos son moléculas muy adecuadas como combustibles de reserva, pues su catabolismo libera mucha energía (la degradación de 1 g de grasa puede proporcionar hasta 9 Kcal., frente a las 4 Kcal. de los glúcidos). Cuando la célula necesita un aporte energético mayor del habitual, o no dispone de glúcidos, degrada grasas.

El catabolismo de las grasas comienza por su hidrólisis, realizada por enzimas lipasas, obteniéndose glicerina y ácidos grasos. La glicerina se convierte fácilmente en gliceraldehido-3-fosfato y continúa la ruta de la glucólisis; los ácidos grasos siguen una ruta catabólica especial denominada β -oxidación.

3.1. La β -oxidación de los ácidos grasos.

La β -oxidación, consiste en la oxidación del carbono β del ácido graso que da lugar a moléculas de acetil-CoA. Este proceso tiene lugar en la matriz mitocondrial. El paso de los ácidos grasos desde el citoplasma a la matriz mitocondrial se produce gracias a una molécula transportadora, la carnitina.

Una vez en el interior de la matriz mitocondrial, la cadena carbonada de los ácidos grasos experimenta un ciclo de reacciones que va escindiendo unidades de dos átomos de carbono a partir del extremo carboxilo. La β -oxidación consiste en la oxidación del carbono β , consiguiéndose la ruptura del enlace que une este carbono con el α (adyacente al carboxilo).

La degradación de los ácidos grasos se inicia con su activación, lograda por unión a la CoA mediante un enlace éster para formar acil-CoA. Para ello se requiere energía, que es proporcionada por el ATP.

La β -oxidación, propiamente dicha, es un proceso que se desarrolla en cuatro etapas:

1. Oxidación por deshidrogenación del acil-CoA, formándose un acil-CoA insaturado (se forma un doble enlace entre los carbonos α y β del acil-CoA) y una molécula de FADH_2 ;

2. Hidratación del acil-CoA insaturado y formación de un β -hidroxiacil-CoA, de nuevo saturado, y con un grupo alcohol en el carbono β ;

3. Oxidación del carbono β , que adquiere un grupo cetónico, formándose un β -cetoacil-CoA y una molécula de NADH ;

4. Tiolisis, que consiste en la ruptura del enlace que une los carbonos α y β , por la incorporación de

la molécula de CoA. El resultado es una molécula de acil-CoA con dos carbonos menos, que experimenta un nuevo proceso de β -oxidación, y una molécula de acetil-CoA, que se incorpora al ciclo de Krebs.

El acetil-CoA formado puede seguir la ruta del ciclo de Krebs y degradarse totalmente de forma aeróbica.

En resumen, la degradación de los ácidos grasos suministra a la célula:

- **energía**, procedente de la incorporación del acetil-CoA al ciclo de Krebs, y procedente de la entrada en la cadena respiratoria de los electrones de un $FADH_2$ y un $NADH$ por cada ciclo de rotura;
- un **precursor metabólico**: el acetil-CoA;
- y **poder reductor**: las coenzimas reducidas $FADH_2$ y $NADH$.

4. EL CATABOLISMO DE LAS PROTEÍNAS.

Las proteínas y los aminoácidos no son buenos carburantes metabólicos, ya que desempeñan otras funciones en los seres vivos. Sin embargo, en las dietas que no aportan glúcidos o grasas (dietas de ayuno), se emplean los aminoácidos como fuente carbonada y para obtener energía.

El catabolismo de las proteínas comienza por la hidrólisis, mediante enzimas proteolíticas, de los enlaces peptídicos que libera los aminoácidos constituyentes.

El catabolismo de los aminoácidos tiene lugar en tres circunstancias diferentes:

- en las dietas excesivamente ricas en proteínas, en las que hay un excedente de aminoácidos, aun después de cubrir las necesidades de la síntesis de proteínas;
- en condiciones de ayuno y en casos de *diabetes mellitas*, pues no hay glúcidos disponibles para las células o no son metabolizados adecuadamente;
- y en la degradación normal de proteínas celulares para el recambio proteico, si hay un exceso de algún aminoácido.

El catabolismo de los aminoácidos se produce en dos etapas: la eliminación del grupo amino e incorporación de este al nitrógeno celular y en segundo lugar la oxidación de la cadena carbonada.

Tras la eliminación del grupo amino, se forma una molécula del α -cetoácido que va a seguir unos procesos de transformación que la incorporan a otras rutas metabólicas. Según la ruta seguida, los aminoácidos se clasifican en dos grupos: **aminoácidos glucogénicos**, en los que la cadena carbonada sufre una serie de oxidaciones que originan piruvato o algunos intermediarios del ciclo de Krebs, como α -cetoglutarato o succinil-CoA y los **aminoácidos cetogénicos** dan lugar a la formación de acetil CoA, que puede incorporarse al ciclo de Krebs para producir ATP o bien desviarse hacia otras rutas metabólicas, como

la síntesis de ácidos grasos.

5. LA FOTOSÍNTESIS.

La fotosíntesis, en sentido estricto, es la conversión de energía luminosa en energía química (ATP), que puede utilizarse para la síntesis de materia orgánica. La fotosíntesis es posible gracias a la existencia de unas moléculas especiales, denominadas pigmentos fotosintéticos, capaces de captar la energía luminosa.

Las plantas verdes y las cianobacterias llevan a cabo la fotosíntesis mediante un proceso en el que se libera oxígeno como producto final, y por esta razón se llama **oxigénica**. El oxígeno molecular liberado procede de la fotólisis del agua, que actúa como donador de electrones.

Por el contrario, en la **fotosíntesis anoxigénica**, proceso llevado a cabo por el resto de las bacterias fotosintéticas, no se utiliza el agua como donador de electrones y, como consecuencia, no se libera oxígeno como producto final.

La fotosíntesis puede dividirse en dos etapas: **fase lumínica**, llevada a cabo en los **tilacoides** de los cloroplastos. En ella es imprescindible la luz, que es captada por unas moléculas fotorreceptoras localizadas en las membranas tilacoidales. En esta etapa se consigue obtener ATP y NADPH y **fase oscura**, en la que no se necesita luz. Se produce la biosíntesis de compuestos orgánicos a partir del CO_2 , utilizando el ATP y el NADPH, obtenidos en la fase anterior. Esta fase tiene lugar en el **estroma** de los cloroplastos.

5.1. La fase lumínica.

Es una etapa compleja en la que ocurren tres procesos diferentes aunque íntimamente interrelacionados.

1. Captación de energía luminosa.

Los pigmentos captadores de luz son, en las plantas verdes, las **clorofilas** y los **carotenoides**; en las cianobacterias se encuentran también las **ficobilinas**, y en algunas algas aparecen otros, como la **ficocianina** y la **ficoeritrina**.

Estos pigmentos captadores de luz se encuentran asociados a proteínas, en las membranas tilacoidales, formando unos conjuntos funcionales llamados **complejos antena**. Las moléculas fotorreceptoras no intervienen directamente en el proceso fotodependiente, sino que se encargan de absorber energía lumínica y la transfieren a una molécula especial de clorofila denominada **centro de reacción**. Este recoge, por tanto, la energía correspondiente a la excitación de varias moléculas fotorreceptoras.

En las plantas y en las cianobacterias, que llevan a cabo la fotosíntesis oxigénica, existen dos tipos de estos complejos, conocidos como P_{700} o fotosistema I y P_{680} o fotosistema II. Cada fotosistema está formado por una antena y por un centro de reacción. La antena presenta unas 300 moléculas de pigmentos

fotosintéticos, principalmente clorofila a, clorofila b y carotenos, asociados a lípidos y proteínas. El centro de reacción está constituido por una molécula de clorofila especial, denominada clorofila diana, a la que van a parar los electrones excitados de la antena, y que ella transfiere al denominado aceptor primario de electrones, el cual transfiere los electrones fuera del fotosistema, y una molécula denominada dador primario de electrones, que cede electrones a la molécula diana. La mayoría de las bacterias fotosintéticas poseen un único fotosistema y realizan una fotosíntesis anoxigénica.

2. Transporte electrónico dependiente de la luz.

La energía contenida en los fotones de la luz se emplea en “impulsar” determinados electrones de la molécula de clorofila del centro de reacción, desde niveles energéticos “normales” hasta niveles muy altos, proceso conocido como **excitación del centro de reacción**. Al tener algunos electrones excitados, es decir, con más energía de la habitual, esta molécula posee una gran tendencia a cederlos a otro compuesto aceptor, es decir, queda convertida en un reductor muy potente.

Los electrones se transfieren siempre hacia los pigmentos que absorben mayor longitud de onda, hasta llegar a la molécula diana. Durante este proceso se libera la energía captada, que se aprovecha para la síntesis de ATP, en cuyos enlaces queda almacenada.

El fotosistema I capta la luz cuya longitud de onda sea menor o igual a 700 nm. Su antena está compuesta en las plantas superiores por la clorofila a, clorofila b y por carotenos donde es la clorofila la molécula diana. El aceptor primario de electrones del FS I es una molécula muy bien conocida, denominada aceptor X, y el dador primario es la plastocianina.

El fotosistema II capta la luz cuya longitud de onda sea menor o igual a 680 nm. Su antena está compuesta por clorofila a, clorofila b y xantofila. El aceptor primario no se conoce bien y se denomina aceptor Q, y probablemente es una plastoquinona. El dador primario se denomina dador Z, y tampoco es bien conocido.

Cuando el aceptor final de electrones es el NADP^+ el **flujo electrónico** es **abierto**, y se obtiene poder reductor en forma de NADPH. Si el aceptor final de electrones es el propio centro de reacción, en cuyo caso se llama **flujo electrónico cíclico**, puesto que los electrones salen y vuelven a la misma molécula.

Flujo electrónico abierto

El transporte electrónico se produce de forma que los electrones efectúan un recorrido abierto, llamado **esquema en Z**, desde el agua hasta el NADP^+ , pasando por el fotosistema II, y posteriormente por el fotosistema I.

El primer suceso fotodependiente es la excitación del fotosistema I, que cede un electrón a una proteína transportadora llamada **ferredoxina**, y esta, a su vez, lo cede al sistema enzimático **NADP^+ reductasa**, que cataliza la reducción del NADP^+ hasta NADPH. Este NADPH será empleado en la síntesis de moléculas

orgánicas durante la fase oscura.

Al perder un electrón, el fotosistema I queda cargado positivamente, por lo que debe recibir electrones de un donador para poder repetir el proceso dependiente de la luz. El fotosistema II excitado actuará, en última instancia, como donador electrónico para el fotosistema I.

Los dos fotosistemas se encuentran conectados mediante una cadena de moléculas transportadoras de electrones. Cuando el fotosistema II es excitado por la luz, cede electrones a la cadena de transportadores situada en la membrana tilacoidal para reponerlos al fotosistema I. A su vez, el fotosistema II recibe electrones del agua, que es el **donador electrónico**, en un proceso llamado fotólisis del agua, que libera oxígeno molecular.

La cadena de transportadores electrónicos que conecta los dos fotosistemas entre sí se compone de las siguientes moléculas:

- **feofitina**: constituye el primer aceptor electrónico del fotosistema II;
- **plastoquinona**: molécula liposoluble muy similar a las que se encuentran en las cadenas transportadoras mitocondriales;
- **complejo del citocromo b-f**: formado por cadenas polipeptídicas asociadas a grupos hemo, muy semejantes a las que se localizan en la mitocondria;
- **plastocianina**: proteína que contiene cobre y actúa de donador inmediato de electrones al fotosistema I.

El flujo que se produce en la cadena de transporte provoca la aparición de un gradiente quimiosmótico de protones entre ambas caras de la membrana tilacoidal, que se empleará en la producción de ATP.

Flujo electrónico cíclico

En algunas situaciones la clorofila del centro de reacción del fotosistema I, excitada por la luz, cede electrones a las moléculas de la cadena transportadora de electrones, y tras recorrerla, los electrones vuelven de nuevo al centro de reacción de este mismo fotosistema. En este caso, los electrones realizan un recorrido cíclico, ya que salen y retornan a la misma molécula. La clorofila del centro de reacción del fotosistema I actúa como donador y como aceptor de electrones.

En este caso se produce ATP, ya que los electrones recorren la cadena de transportadores situada en la membrana tilacoidal. Sin embargo, no genera NADPH, pues al retornar los electrones a la molécula del centro de reacción, no se produce oxidación ni reducción neta de compuesto alguno.

En las células vegetales suele haber mayor demanda de ATP que de NADPH, por lo que la fotofosforilación cíclica se realiza, en ocasiones, para cubrir las necesidades energéticas de la célula sin que se sintetizen, además, moléculas orgánicas.

3. Síntesis de ATP o fotofosforilación.

En la fotosíntesis, la fosforilación del ADP o síntesis de ATP se produce, en último término, gracias a la energía contenida en los fotones de luz, por lo que se llama **fotofosforilación**.

La energía que van perdiendo los electrones al “descender por la cadena transportadora sirve para bombear protones desde el estroma hacia el espacio interior del tilacoide. El resultado es la formación de un gradiente protónico entre ambos lados de la membrana tilacoidal. En el interior del tilacoide se alcanza un valor aproximado de pH 5, mientras que en el estroma es de, aproximadamente, 8. Este gradiente de protones es una forma de energía que se emplea en la fosforilación del ADP.

La membrana del tilacoide no permite el libre paso de protones, por lo que los protones del interior del tilacoide solo pueden volver al estroma a través de unas ATPasas translocadoras de protones.

Cuando el flujo electrónico es abierto, la fotofosforilación se denomina fotofosforilación no cíclica, mientras que si el flujo electrónico es cíclico, la fotofosforilación también se denomina cíclica.

5.2. La fase oscura o biosintética.

En la fase biosintética se utiliza la energía (ATP) y el NADPH obtenidos en la fase fotoquímica, para sintetizar materia orgánica a partir de sustancias inorgánicas. Como fuente de carbono se utiliza el dióxido de carbono; como fuente de nitrógeno se utilizan los nitratos y nitritos; y como fuente de azufre y fósforo se utilizan los sulfatos y fosfatos. Esto constituye la **fase oscura** de la fotosíntesis.

Todas las moléculas tienen un esqueleto carbonado, por lo que en todos los casos debe producirse la incorporación del CO₂. Este proceso se llama **asimilación o fijación del CO₂**.

El dióxido de carbono es asimilado mediante una ruta cíclica denominada **ciclo de Calvin**:

Ciclo de Calvin o de las pentosas

El dióxido de carbono atmosférico se une, gracias a la ribulosa-1,5-difosfato carboxilasa, también denominada rubisco, a la pentosa ribulosa 1, 5 difosfato, y da lugar a un compuesto inestable que se disocia en dos moléculas de ácido 3-fosfoglicérico (de tres carbonos).

El átomo de carbono incorporado lo hace en forma de grupo carboxilo en una de las dos triosas, por lo que mantiene el mismo nivel de oxidación. La reducción de este carbono tiene lugar mediante una fosforilación y una posterior reducción propiamente dicha, requiriéndose ATP y NADPH respectivamente.

En la fosforilación un grupo fosfato del ATP se une al carbono carboxílico procedente del CO₂, y se forma 1,3-difosfoglicerato. Esta fosforilación sirve para activar el carbono, de forma que pueda ser reducido, posteriormente, hasta el nivel de oxidación que este elemento presenta en los compuestos orgánicos.

La reducción del carbono requiere un donador de electrones, que es el NADPH, y aquel se va a transformar en el carbono carbonílico de la molécula del gliceraldehido-3-fosfato. Esta molécula ejerce un papel de encrucijada metabólica, ya que puede seguir tres caminos:

- síntesis de hexosas siguiendo una ruta inversa a las primeras etapas de la glucólisis.;
- formación de piruvato siguiendo la ruta glucolítica, que puede degradarse por completo, servir para la síntesis del esqueleto carbonado de los compuestos nitrogenados o puede transformarse en acetil-CoA para la síntesis de los ácidos grasos;
- y regeneración de la ribulosa-1,5-difosfato para cerrar el ciclo de Calvin.

6. LA QUIMIOSÍNTESIS.

La quimiosíntesis es un tipo de metabolismo exclusivo de procariontes y consiste en la síntesis de ATP a partir de la energía que se desprende en las reacciones de oxidación de determinadas sustancias inorgánicas. Los organismos que realizan estos procesos se denominan **quimioautótrofos** o **quimiolitótrofos**.

Estas bacterias son autótrofas, por lo que utilizan el CO_2 como fuente de carbono. En muchas de estas bacterias la fijación del carbono se produce mediante el ciclo de Calvin, aunque otras llevan a cabo un ciclo de Krebs en sentido inverso. Sin embargo, al no haber clorofilas ni captación de la luz, la obtención de energía se obtiene mediante la oxidación de sustratos inorgánicos. La obtención de ATP se produce por un proceso de respiración celular especial, donde el oxígeno es el aceptor final de electrones. Se trata, por tanto, de una especie de respiración aerobia.

Muchas de estas bacterias tienen que gastar ATP para conseguir el poder reductor necesario para la fijación de CO_2 . Para ello es preciso efectuar un transporte inverso de electrones, que consume energía.

Las bacterias quimiolitótrofas se clasifican, según el sustrato oxidable que emplean en:

- **bacterias sulfooxidantes:** el sustrato oxidable es un compuesto de azufre reducido, como el tiosulfato o los sulfuros, y también pueden oxidar el propio azufre elemental hasta ion sulfato. Son bacterias aerobias obligadas, ya que necesitan oxígeno para llevar a cabo la oxidación. Estas bacterias no deben ser confundidas con las bacterias rojas o verdes del azufre, que son fotosintéticas;
- **bacterias nitrificantes:** bacterias del nitrógeno. Este grupo oxida compuestos nitrógeno. Existen grupos de bacterias del nitrógeno: nitrosificantes que transforman amoníaco en nitritos y nitrificantes que transforman nitritos en nitratos;
- **bacterias ferrooxidantes:** oxidan compuestos ferrosos a férricos. Sus hábitats son zonas mineras donde haya ion ferroso a pH muy bajo. El ion férrico que producen forma hidróxidos y otras sales férricas, responsables del color herrumboso de estas zonas;
- **bacterias oxidantes del hidrógeno molecular.** Estas bacterias Son quimioautótrofas facultativas. Oxidan el hidrógeno molecular produciendo agua.

7. BIBLIOGRAFÍA.

- “La célula viva”. (1969). Editorial Blume. S.A. Madrid.
- “Biología”. M. Sanz, S. Serrano, B. Torralba. Ed. Oxford Educación. Proyecto Exedra.
- “El secreto bioquímico de la vida”. F.R. Jevons. (1968). Editorial Labor. S.A. Barcelona.
- “Bioquímica”. J. Kruh. (1973). Editorial Omega. Colección Métodos. Barcelona.
- “Biología general”. M. Lamotte y PH. L'Héritler. (1975). Editorial Alhambra, S.A.
- “Orgánulos funcionales”. J.H. Morrison. Editorial Alhambra. S.A. Colección Exedra, Madrid.
- “Bioquímica”. L. Stryer. (1976). Editorial Reverté. S.A. Barcelona.