

UNIDAD 4.- METABOLISMO

EL METABOLISMO CELULAR: GENERALIDADES	2
LAS ENZIMAS. CONCEPTO DE CATÁLISIS.....	3
FACTORES QUE CONDICIONAN LA ACTIVIDAD ENZIMÁTICA	6
METABOLISMO: OBTENCIÓN DE ENERGÍA	7
OBTENCIÓN DE ENERGÍA Y SÍNTESIS DE COMPUESTOS ORGÁNICOS EN LA CÉLULA VEGETAL: LA FOTOSÍNTESIS	7
LA FOTOSÍNTESIS: CONCEPTO	7
ECUACIÓN GLOBAL DE LA FOTOSÍNTESIS.....	8
CONSECUENCIAS DE LA FOTOSÍNTESIS.....	8
FASES DE LA FOTOSÍNTESIS	8
FASE LUMINOSA	9
FASE OSCURA o CICLO DE CALVIN	12
QUIMIOSÍNTESIS.....	17
OBTENCIÓN DE ENERGÍA A PARTIR DE COMPUESTOS ORGÁNICOS EN LAS CÉLULAS VEGETALES Y ANIMALES: RESPIRACIÓN CELULAR Y FERMENTACIONES.....	18
ECUACIÓN GLOBAL DE LA RESPIRACIÓN CELULAR.....	18
LA GLUCOLISIS	18
CARACTERÍSTICAS Y SIGNIFICADO BIOLÓGICO DE LA GLUCOLISIS	19
VÍAS DEL CATABOLISMO DEL PIRÚVICO.....	21
EL CATABOLISMO AERÓBICO (RESPIRACIÓN AEROBIA)	21
DESCARBOXILACIÓN OXIDATIVA DEL ÁCIDO PIRÚVICO	21
EL CICLO DEL CÍTRICO O CICLO DE KREBS	22
LA CADENA RESPIRATORIA. CONCEPTO Y OBJETIVOS.....	24
LAS FERMENTACIONES ANAERÓBICAS.....	25
A) FERMENTACIÓN LÁCTICA.....	26
B) FERMENTACIÓN ALCOHÓLICA.....	26
ESQUEMA SIMPLIFICADO DE LA RESPIRACIÓN CELULAR	28
ESQUEMA GENERAL DE LA GLUCOLISIS Y DE LAS FERMENTACIONES	28
LAS DIFERENTES VÍAS DE LA DEGRADACIÓN DE LA GLUCOSA	29

EL METABOLISMO CELULAR: GENERALIDADES

EL METABOLISMO: CONCEPTO

La nutrición de las células supone una serie de complejos procesos químicos catalizados por enzimas que tienen como finalidad la obtención de materiales y/o energía. Este conjunto de procesos recibe el nombre de **metabolismo**.

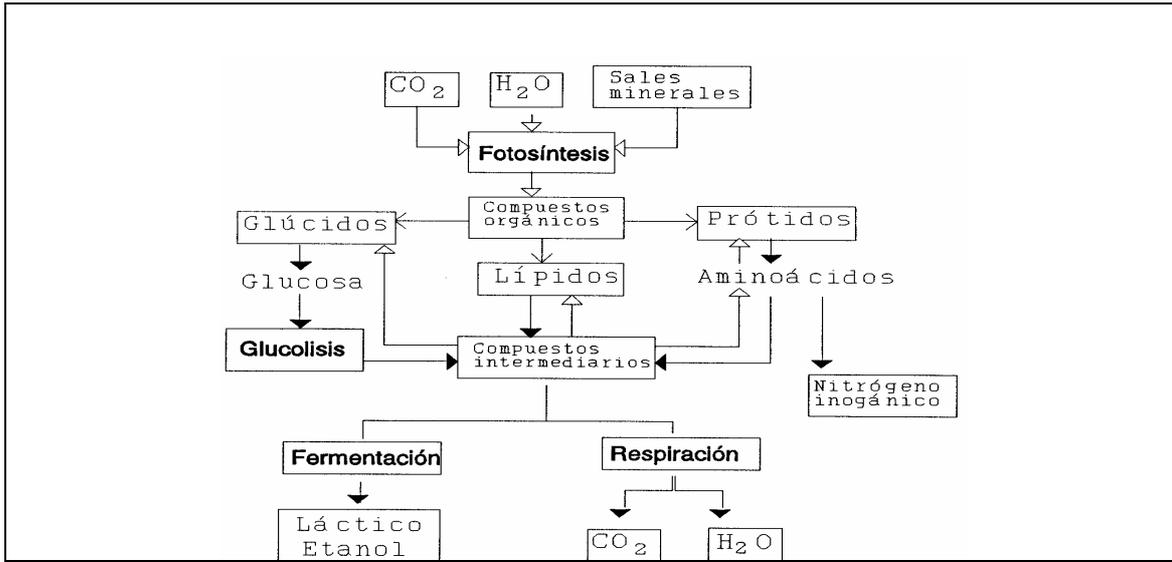


Fig. 1 Principales rutas del metabolismo. Las flechas negras indican los procesos catabólicos y las claras los anabólicos.

ANABOLISMO Y CATABOLISMO

El metabolismo va a poder descomponerse en dos series de reacciones:

Anabolismo. Son aquellos procesos químicos que se producen en la célula y que tienen como finalidad la obtención de sustancias orgánicas complejas a partir de sustancias más simples con un consumo energía. Son anabólicos, por ejemplo, la fotosíntesis, la síntesis de proteínas o la replicación del ADN.

Catabolismo. En estos procesos las moléculas complejas son degradadas formándose moléculas más simples. Se trata de procesos destructivos generadores de energía; como por ejemplo: la glucólisis.

TIPOS DE METABOLISMO

Los organismos no se diferencian en la manera de procurarse compuestos inorgánicos del medio, todos los obtienen de una manera directa. En cambio, si se van a diferenciar en cómo van a obtener las sustancias orgánicas. Algunos organismos las obtienen a partir de sustancias inorgánicas, como el CO_2 , H_2O , NO_3^- , PO_4^{3-} , etc. A estos organismos se les llama **autótrofos**. Otros son incapaces de elaborar los compuestos orgánicos a partir de compuestos inorgánicos y deben obtenerlos del medio, son los organismos **heterótrofos**.

Los organismos además de materiales necesitan también energía. Cuando la fuente de energía es la luz, el organismo recibe el nombre de **fotosintético**. Cuando la energía la obtienen a partir de sustancias químicas, tanto orgánicas como inorgánicas, los llamaremos **quimiosintéticos**.

LAS ENZIMAS. CONCEPTO DE CATÁLISIS

Las enzimas son proteínas o asociaciones de proteínas y otras moléculas orgánicas o inorgánicas

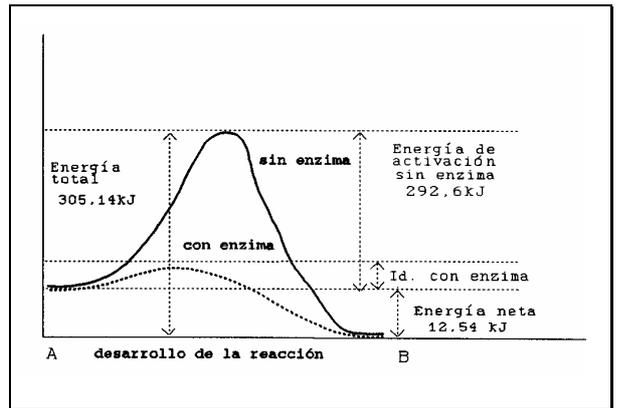
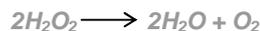


Fig. 2 Energía de activación necesaria para que A se transforme en B.

que actúan **catalizando** los procesos químicos que se dan en los seres vivos. Esto es, actúan facilitando las transformaciones químicas ya que aumentan considerablemente la **velocidad** de las reacciones que catalizan y disminuyen al mismo tiempo la **energía de activación** que estas reacciones requieren.

Así, por ejemplo:

I) La descomposición del agua oxigenada (peróxido de hidrógeno) en agua y oxígeno, según la reacción:



es una reacción que puede ocurrir espontáneamente pero es extraordinariamente lenta. En condiciones normales se descomponen espontáneamente 100 000 moléculas cada 300 años por cada mol de H_2O_2 ($6,023 \times 10^{23}$ moléculas). Sin embargo, en presencia de una enzima que hay en nuestras células, la catalasa, el proceso se desarrolla con extraordinaria rapidez (el burbujeo que se produce al echar agua oxigenada en una herida es debido a esto).

II) La reacción de desfosforilación de la glucosa:



es exergónica, pero se necesitan 292,6 kJ/mol para romper el enlace fosfoéster. Esto significa que para poder obtener 305,14 kJ/mol de glucosa, deberemos suministrar primero 292,6 kJ/mol (rendimiento neto 12,54 kJ/mol de glucosa). Esta energía (292,6 kJ) recibe el nombre de **energía de activación** (E_A). En presencia de su enzima, este proceso necesita una energía de activación muchísimo menor.

Las enzimas, como catalizadores que son, **no modifican la constante de equilibrio** y **tampoco se transforman** recuperándose intactas al final del proceso. La rapidez de actuación de las enzimas y el hecho de que se recuperen intactas para poder actuar de nuevo es la razón de que se necesiten en pequeñísimas cantidades.

ESPECIFICIDAD DE LAS ENZIMAS

Es de destacar que las enzimas son **específicas**. Esto es, una enzima puede actuar sobre un sustrato o un grupo de sustratos relacionados (**especificidad de sustrato**) pero no sobre otros; por ejemplo: la sacarasa, que hidroliza la sacarosa. Otras enzimas, sin embargo, tienen **especificidad de acción** al realizar una acción determinada pero sobre múltiples sustratos; por ejemplo: las lipasas que hidrolizan los enlaces éster en los lípidos. Debido a esta especificidad de las enzimas existen en la célula miles de enzimas diferentes.

Apuntes de Biología 2º Bachillerato

La especificidad de las enzimas ha llevado a comparar a éstas con llaves y a los substratos con cerraduras (modelo de la llave y la cerradura).

CONSTITUCIÓN QUÍMICA DE LAS ENZIMA Y MODO DE ACTUACIÓN

En el pasado las enzimas se conocían con el nombre de **fermentos**, porque los primeros enzimas estudiados fueron los fermentos de las levaduras y de las bacterias. En la actualidad el término fermento se aplica únicamente a las enzimas que las bacterias, hongos y levaduras vierten al exterior para realizar determinadas transformaciones: **las fermentaciones**.

Las enzimas son, en general, prótidos. Algunas son proteínas en sentido estricto. Otras poseen una parte protéica y una parte no protéica, ambas están más o menos ligadas químicamente.

La conformación espacial de la parte protéica es la responsable de la función que realiza la enzima. Para ello la sustancia o sustancias que van a reaccionar y transformarse se unen a la enzima en una zona que llamaremos **centro activo** y son las interacciones químicas *entre los restos de los aminoácidos presentes en el centro activo* y el substrato o los substratos las responsables de la transformación; ya que estas interacciones producen reordenamientos de los electrones que debilitan ciertos enlaces y favorecen la formación de otros desencadenando la transformación química.

La parte protéica es también y por las mismas razones la que determina la **especificidad** de la enzima. Así, la sacarasa actúa sobre la sacarosa por ser esta la única molécula que se adapta al centro activo.

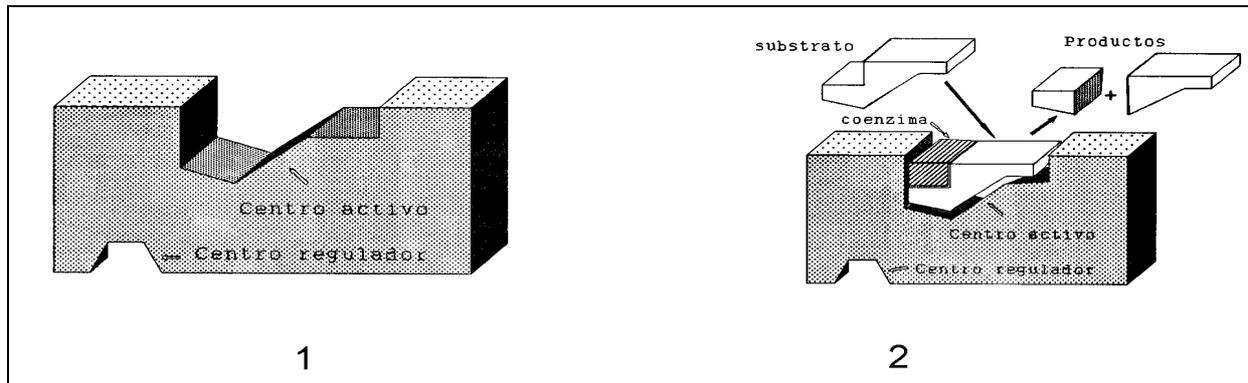


Fig. 3. 1) Esquema de la estructura de una enzima. 2) Esquema de la transformación de un substrato por la actuación de una enzima.

Muchas enzimas precisan para su actuación la presencia de otras sustancias no protéicas: **los cofactores**. Químicamente son sustancias muy variadas. En algunos casos se trata de simples iones, cationes en particular, como el Cu^{++} o el Zn^{++} . En otros, son sustancias orgánicas mucho más complejas, en cuyo caso se llaman **coenzimas**. Muchas vitaminas son coenzimas o forman parte de coenzimas. Las coenzimas son imprescindibles para que la enzima actúe. Suelen, además, ser las responsables de la actividad química de la enzima. Así, muchas reacciones de oxidación precisan del NAD^+ , que es el que capta los electrones y sin su presencia la enzima no puede actuar. Otro ejemplo lo tenemos en las reacciones que necesitan energía en las que actúa el ATP.

Por último, indicar que las enzimas se nombran añadiendo la terminación **asa**, bien al nombre del substrato sobre el que actúan (sacarasa), al tipo de actuación que realizan (hidrolasas), o ambos (ADN polimerasa).

SUSTANCIAS QUE SE PRECISAN EN LAS REACCIONES ENZIMÁTICAS

i) Sustancias que actúan como vectores en las reacciones en las que hay transferencias de energía.

Estas sustancias actúan captando energía en aquellos procesos químicos en los que se produce y cediéndola en los que se necesita. En general, se trata de nucleótido o derivados de nucleótidos. Así, por ejemplo:

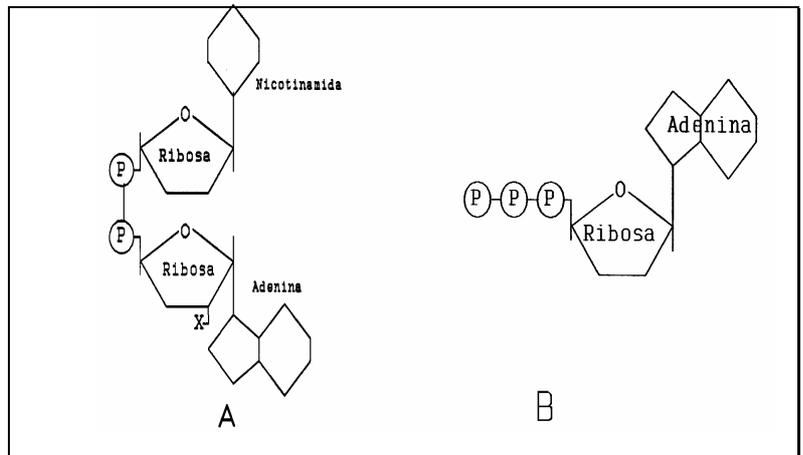


Fig. 4 Representación esquemática de algunas sustancias importantes en los procesos metabólicos: A) $NAD^+/NADP^+$. X es un hidrógeno en el NAD^+ y un grupo fosfato en el $NADP^+$. B) ATP.

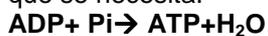
ATP (adenosina-5'-trifosfato): Adenina-Ribosa-P-P-P.

ADP (adenosina-5'-difosfato): Adenina-Ribosa-P-P

La hidrólisis del enlace entre los dos últimos fosfatos en el ATP según la reacción:



genera energía (7 kcal/mol). El proceso inverso es capaz de almacenar energía (7 kcal/mol). De esta forma la energía es transportada de aquellos procesos donde se produce a aquellos en los que se necesita.



ii) Coenzimas que intervienen en las reacciones en las que hay transferencias de electrones

Estas moléculas, en su estado oxidado, captan electrones de aquellas sustancias que se oxidan, reduciéndose, y los ceden a aquellas que se reducen, oxidándose. De esta forma, los electrones son transportados de unas moléculas a otras.

- **$NAD^+ / NADH$** (Nicotinamín adenín dinucleótido en forma oxidada y reducida, respectivamente). Se trata de un dinucleótido formado por:
 - Nicotinamida-Ribosa-P-P-Ribosa-Adenina.
- **$NADP^+ / NADPH$** (Nicotinamín adenín dinucleótido fosfato, en forma oxidada y reducida, respectivamente). Similar NAD^+ pero con un grupo fosfato más esterificando el HO- del carbono 2 de la ribosa unida a la adenina.
- **$FAD / FADH_2$** (Flavín adenín dinucleótido, en forma oxidada y reducida, respectivamente). Similar al NAD pero conteniendo riboflavina (otra de las vitaminas del complejo B₂) en lugar de nicotinamida.

iii) Coenzimas que intervienen como transportadores de grupos acilo.

- **Coenzima A.** Coenzima de estructura compleja y de la que forma parte el ácido panto-ténico (otra de las vitaminas del complejo B₂).

FACTORES QUE CONDICIONAN LA ACTIVIDAD ENZIMÁTICA

Las enzimas, como sustancias proteicas que son, van a ver condicionada su actuación por determinados factores físicos y químicos. *Algunos de estos factores son:*

La temperatura. Como toda reacción química, las reacciones catalizadas enzimáticamente siguen la regla de Van t'Hoff. Según la cual, por cada 10°C de aumento de temperatura, la velocidad de la reacción se duplica. No obstante, las enzimas tienen una temperatura óptima. En el hombre, y en los animales homeotermos como el hombre, esta temperatura óptima coincide con la temperatura normal del organismo. Los enzimas, como proteínas que son, se desnaturalizan a elevadas temperaturas.

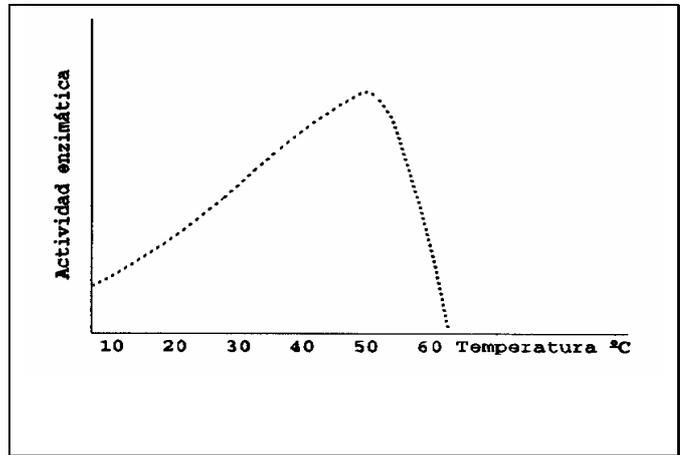


Fig. 5 Variación de la actividad enzimática en función de la temperatura. Nótese que a partir de cierta temperatura la enzima se desnaturaliza y deja de actuar.

Los inhibidores. Determinadas sustancias van a poder actuar sobre las enzimas disminuyendo o impidiendo su actuación. Estas sustancias son los inhibidores. Se trata de moléculas que se unen a la enzima impidiendo que ésta actúe sobre el sustrato. Si el inhibidor se une en el centro activo de la enzima diremos que se trata de una **inhibición competitiva**. Si el inhibidor se une en un punto diferente: el **centro regulador**, pero con su actuación modifica el centro activo e impide también la unión de la enzima y el sustrato, diremos que se trata de una **inhibición no competitiva**. Es frecuente que el inhibidor sea el propio producto de la reacción enzimática o el producto final de una cadena de reacciones. Cuando se trata del producto final, recibe el nombre de **retroregulación** o **feed-back**.

Los activadores. Son sustancias que se unen a la enzima, que se encuentra inactiva, cambiando su estructura espacial activándola.

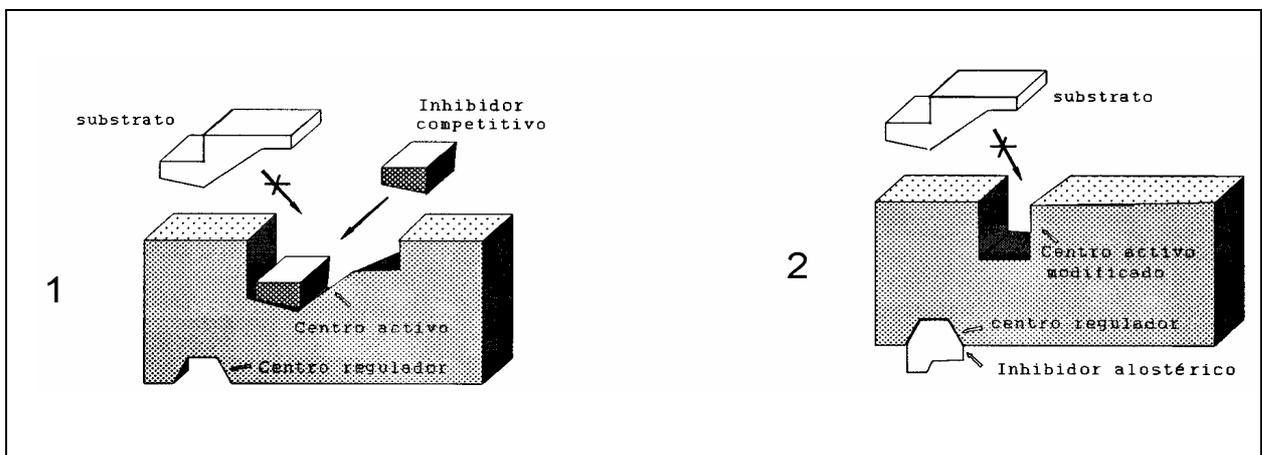
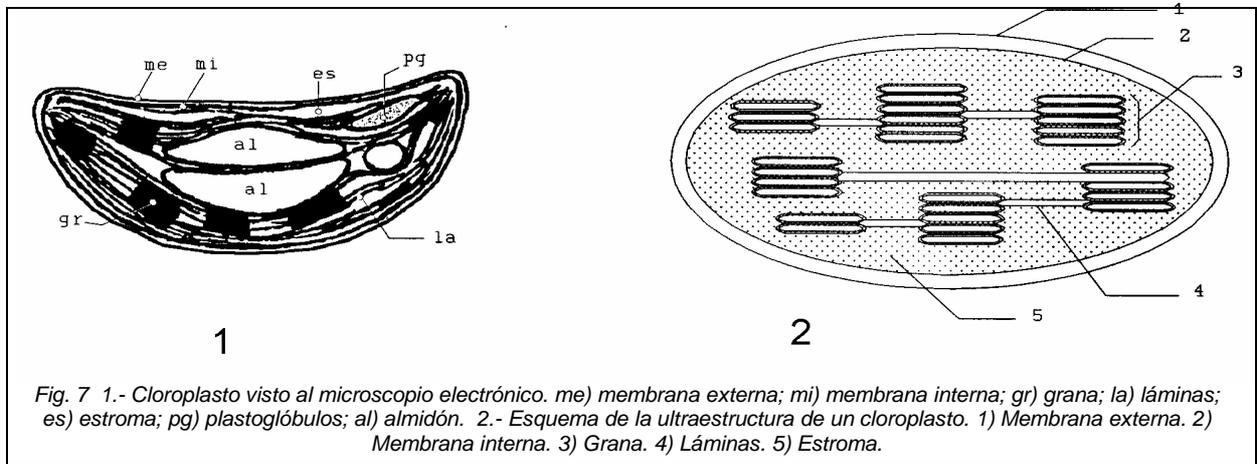


Fig. 6. 1) Inhibición competitiva. Un inhibidor se une al centro activo e impide que el sustrato se una a la enzima. 2) Inhibición no competitiva o alostérica. La unión del inhibidor en el centro regulador cambia el centro activo e impide unión del sustrato a la enzima.

METABOLISMO: OBTENCIÓN DE ENERGÍA



OBTENCIÓN DE ENERGÍA Y SÍNTESIS DE COMPUESTOS ORGÁNICOS EN LA CÉLULA VEGETAL: LA FOTOSÍNTESIS

LA FOTOSÍNTESIS: CONCEPTO

La fotosíntesis puede definirse como un proceso anabólico que se produce en los cloroplastos y en el que la energía luminosa es transformada en energía química que posteriormente será empleada para la fabricación de sustancias orgánicas a partir de sustancias inorgánicas.

PROCESOS QUE SE DAN EN LA FOTOSÍNTESIS

En la fotosíntesis se van a producir los siguientes procesos:

- 1º) Captación por las clorofilas y otros pigmentos fotosintéticos de la energía luminosa y su transformación en energía química contenida en el ATP.
- 2º) Obtención de electrones a partir del agua. Estos electrones, convenientemente activados por la energía luminosa servirán para reducir NADP^+ .
- 3º) Incorporación del carbono del CO_2 a las cadenas carbonadas.
- 4º) Reducción por el NADPH del carbono incorporado y síntesis de compuestos orgánicos.
- 5º) Reducción de otras sustancias inorgánicas (nitratos, nitritos, sulfatos, etc.) para su incorporación a las cadenas carbonadas.

ECUACIÓN GLOBAL DE LA FOTOSÍNTESIS

La fotosíntesis, su conjunto, es un proceso **redox** en el que el CO_2 y otras sustancias inorgánicas son reducidas e incorporadas en las cadenas carbonada. Aunque son muchas las sustancias orgánicas que se forman en el cloroplasto, la que se forma en mayor cantidad es la glucosa. Por esto la ecuación global de la síntesis de glucosa en el cloroplasto se considera como la ecuación global de la fotosíntesis.

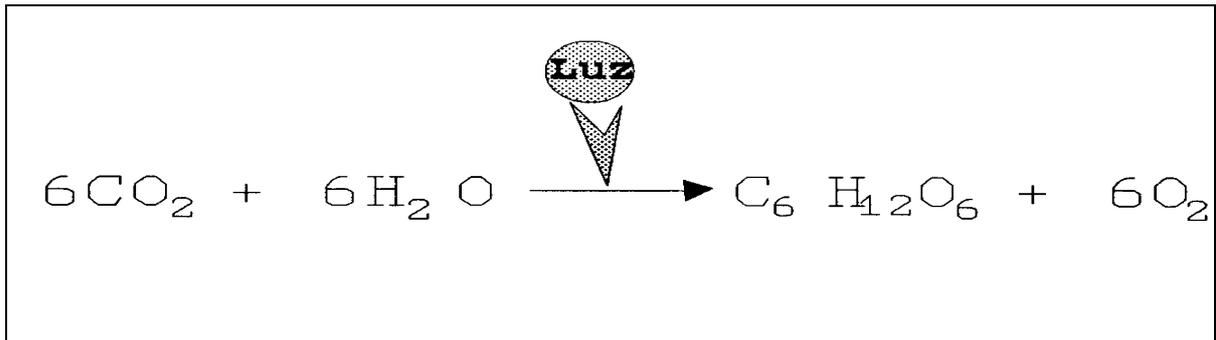


Fig. 8 Ecuación global de la fotosíntesis.

CONSECUENCIAS DE LA FOTOSÍNTESIS

Las consecuencias de la fotosíntesis son de gran importancia para los seres vivos. Así:

1ª) Todos o casi todos los seres vivos dependen, directa o indirectamente, de la fotosíntesis para la obtención de sustancias orgánicas y energía.

2ª) A partir de la fotosíntesis se obtiene O_2 . Este oxígeno, formado por los seres vivos, transformó la primitiva atmósfera de la Tierra e hizo posible la existencia de los organismos heterótrofos aeróbicos¹.

FASES DE LA FOTOSÍNTESIS

La fotosíntesis es un proceso muy complejo. Se ha demostrado que sólo una parte requiere energía luminosa, a esta parte se le llama **fase luminosa**; mientras que la síntesis de compuestos orgánicos no necesita la luz de una manera directa, es la **fase oscura**. Es de destacar que la fase oscura, a pesar de su nombre, se realiza también durante el día, pues precisa el ATP y el NADPH que se obtienen en la fase luminosa.

¹ Aeróbicos son los organismos que necesitan en su metabolismo el oxígeno para los procesos de oxidación.

FASE LUMINOSA

Se realiza en los tilacoides. Consiste en un transporte de electrones, desencadenado por fotones, con síntesis de ATP y de NADPH+H⁺.

ESTRUCTURA DE LOS TILACOIDES

Los tilacoides tienen una estructura de doble capa o membrana unitaria. Integradas en la doble capa lipídica se encuentran determinadas sustancias de gran

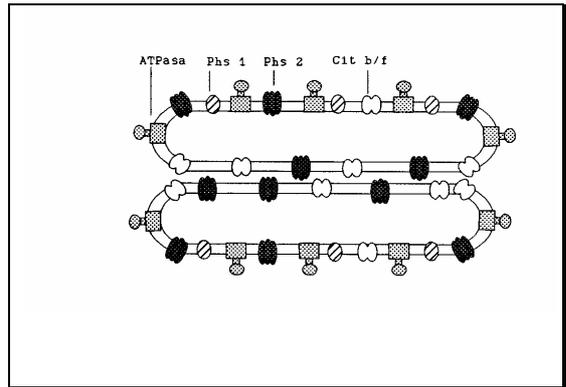


Fig. 9 Disposición de los fotosistemas (Phs) y de otros complejos en la membrana de los grana.

importancia en el proceso de la fotosíntesis y en particular los **fotosistemas I y II**.

Cada fotosistema contiene carotenos, clorofilas y proteínas. Estas moléculas captan la energía luminosa y la ceden a las moléculas vecinas presentes en cada fotosistema hasta que llega a una molécula de clorofila-a denominada **molécula diana**. *Los diferentes carotenos y clorofilas captan fotones de unas determinadas longitudes de onda. De esta manera, el conjunto de las moléculas del fotosistema captan gran parte de la energía luminosa incidente, sólo determinadas longitudes de onda son reflejadas y, por lo tanto, no utilizadas. En particular, son reflejadas las radiaciones correspondientes a las longitudes de onda del verde y el amarillo.*

En el **fotosistema II** (Phs II) la molécula diana es la **clorofila a** que tiene su máximo de absorción a 680 nm (P 680). Cuando esta clorofila capta un fotón pasa a un estado **excitado (P 680)** y su potencial redox se hace más negativo haciéndose muy reductora. En el **fotosistema I** (Phs I), la molécula diana es la **clorofila a**, cuyo máximo de absorción se encuentra a 700 nm (P 700), que también se **excita (P 700)** al captar un fotón.

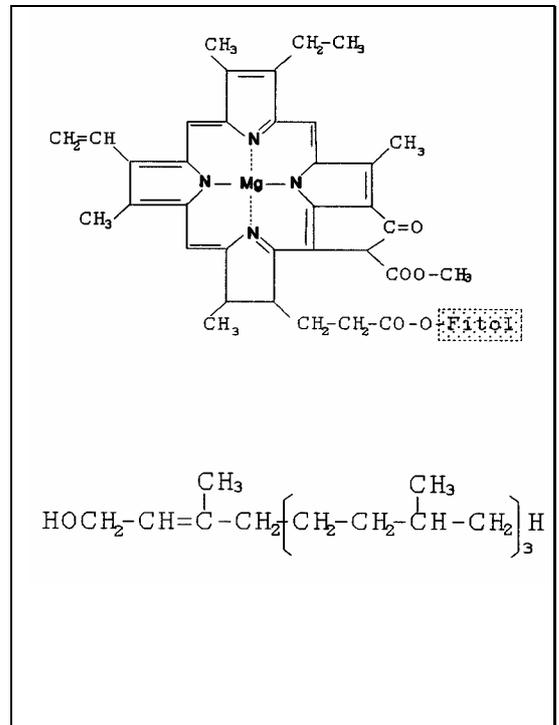
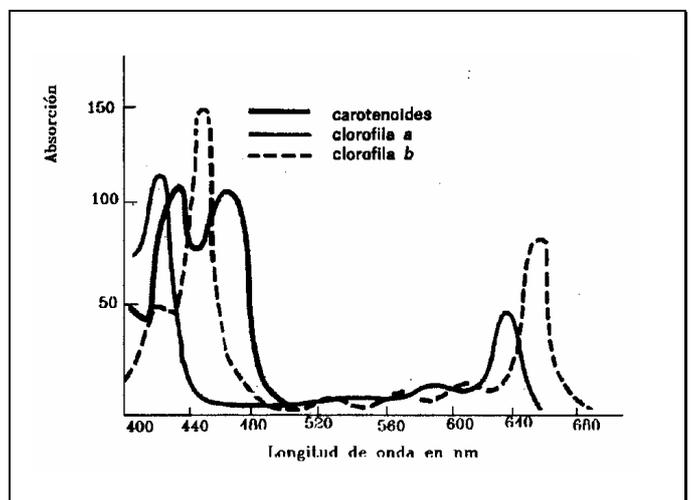


Fig. 10 Esquema de la fórmula de la clorofila a. En la figura inferior se representa el grupo fitol.

La disminución de los potenciales redox permite que se establezca un transporte de electrones. Estos pueden seguir dos vías:

- La fotofosforilación acíclica
- La fotofosforilación cíclica

Fig. 11 Absorción de los diferentes pigmentos del cloroplasto en función de la longitud de onda. La menor absorción se corresponde con los colores verde (492 a 577 nm) y amarillo (577 a 597 nm).



A) LA FOTOFOSFORILACIÓN ACÍCLICA

La luz va a desencadenar un transporte de electrones a través de los tilacoides con producción de NADPH y ATP. Los electrones serán aportados por el agua. En esta vía se pueden distinguir los siguientes procesos:

I) **Reducción del NADP⁺**: Las clorofila-a II y otras sustancias de los fotosistema II captan fotones (luz) pasando a un estado más energético (excitado). Esta energía les va a permitir establecer una cadena de electrones a través de los tilacoides en la que intervienen diferentes transportadores y en particular el fotosistema I que también es activado por la luz. El aceptor final de estos electrones es el NADP⁺ que se reduce a NADPH+H⁺ al captar los dos electrones y dos protones del medio.

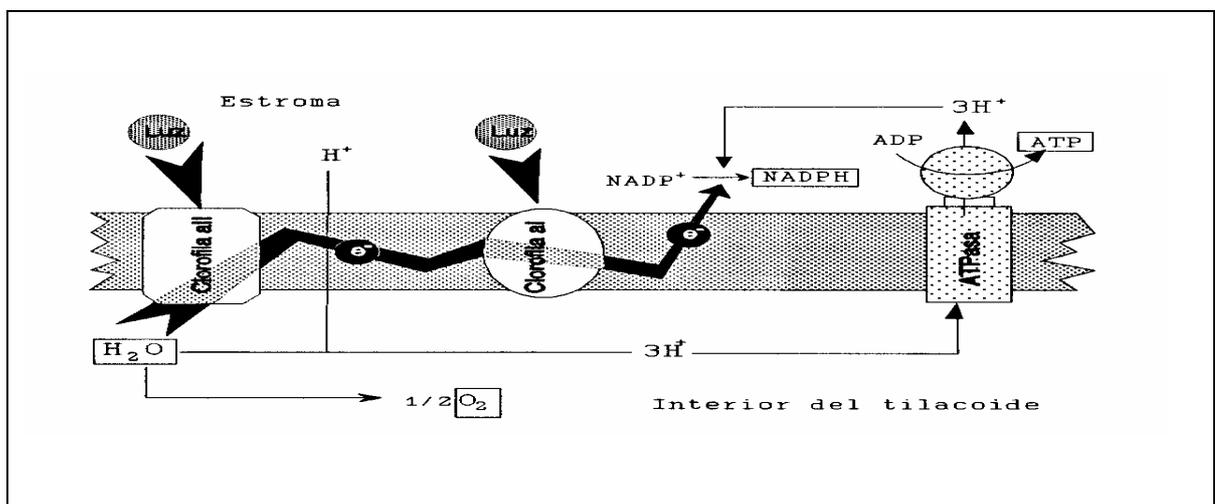
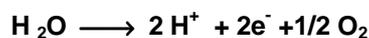


Fig. 12 Esquema resumido de la fotofosforilación acíclica.

II) **Fotólisis del agua y producción de oxígeno**: Los electrones transportados a través de los tilacoides y captados por el NADP⁺ proceden de la clorofila aII (P680). Esta molécula va recuperarlos sacándolos del agua. De esta manera podrá iniciar una nueva cadena de electrones. En este proceso la molécula de agua se descompone (lisis) en 2H⁺, 2e⁻ y un átomo de oxígeno. El átomo de oxígeno, unido a un segundo átomo para formar una molécula de O₂, es eliminado al exterior. El oxígeno producido durante el día por las plantas se origina en este proceso.



III) **Obtención de energía. Síntesis de ATP (Teoría quimiosmótica)**: El transporte de electrones a través de los fotosistemas produce un bombeo de protones desde el estroma hacia el interior del tilacoide, pues los fotosistemas actúan como transportadores activos de protones extrayendo la energía necesaria para ello del propio transporte de electrones. La lisis del agua también genera protones (H⁺). Todos estos protones se acumulan en el espacio intratilacoide, pues la membrana es impermeable a estos iones y no pueden salir. El exceso de protones genera un

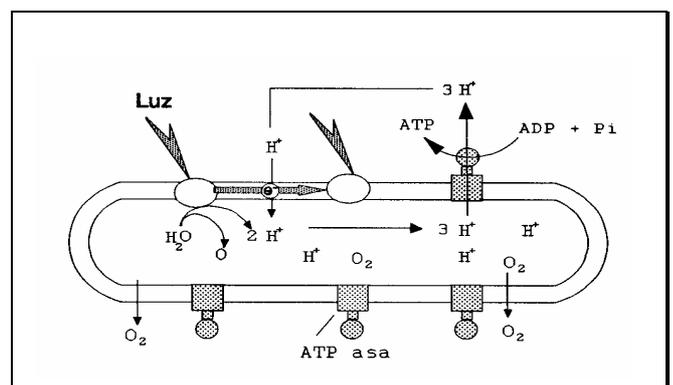


Fig. 13 Síntesis de ATP en los tilacoides.

aumento de la acidez en el interior del tilacoide y, por lo tanto, un gradiente electroquímico, exceso protones y de cargas positivas. Los protones sólo pueden salir a través de unas moléculas de los tilacoides: las ATPasa. Las ATPasas actúan como canal de protones y de esta manera cataliza la síntesis de ATP. Es la salida de protones (H^+) a través de las ATPasas la que actúa como energía impulsora para la síntesis de ATP.

IV) Sustancias que se obtienen en la fotofosforilación acíclica: Teniendo en cuenta únicamente los productos iniciales y finales, y podemos hacerlo porque el resto de las sustancias se recuperan en su estado inicial, en la fotofosforilación acíclica se obtienen 1 $NADPH+H^+$ y 1 ATP. A su vez, la fotólisis del agua va a generar también un átomo de oxígeno.

B) LA FOTOFOSFORILACIÓN CÍCLICA

En esta vía la luz va a desencadenar un transporte de electrones a través de los tilacoides con producción sólo de ATP.

Mecanismo: El proceso parte de la excitación de la molécula diana del fotosistema I (clorofila-a1, P680) por la luz. Ahora bien, en este caso, los electrones no irán al $NADP^+$ sino que seguirán un proceso cíclico pasando por una serie de transportadores para volver a la clorofila a1. En cada vuelta se sintetiza una molécula de **ATP** de la misma forma que en la fotofosforilación acíclica.

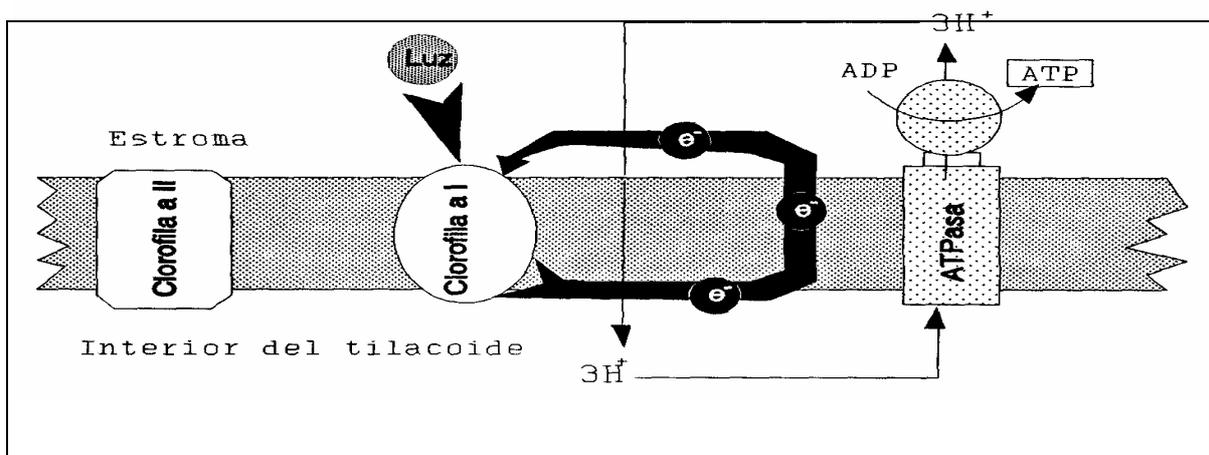


Fig. 14 Esquema resumido de la fotofosforilación cíclica.

Sustancias que se obtienen en la fotofosforilación cíclica: En esta vía se produce una síntesis continua de ATP y no se requieren otros substratos que el ADP y el P_i y, naturalmente, luz (fotones). Es de destacar que no es necesaria la fotólisis del agua pues los electrones no son cedidos al $NADP^+$ y que, por lo tanto, no se produce oxígeno.

C) REGULACIÓN DE AMBOS PROCESOS

En el cloroplasto se emplean ambos procesos indistintamente en todo momento. El que se emplee uno más que otro va a depender de las necesidades de la célula o lo que en realidad es lo mismo, de la presencia o ausencia de los substratos y de los productos que se generan. Así, si consume mucho $NADPH+H^+$ en la síntesis de sustancias orgánicas, habrá mucho $NADP^+$, y será éste el que capte los electrones produ-

Apuntes de Biología 2º Bachillerato

ciéndose la fotofosforilación acíclica. Si en el tilacoide hay mucho ADP y P_i y no hay $NADP^+$, entonces se dará la fotofosforilación cíclica. Será el consumo por la planta de ATP y de $NADPH+H^+$, o, lo que es lo mismo, la existencia de los substratos ADP y $NADP^+$, la que determinará uno u otro proceso.

LA FOTOFOSFORILACIÓN: EXPLICACIÓN DETALLADA

NOTA: Se expone aquí una explicación más en detalle de ciertos aspectos de la fotofosforilación con el objetivo de que pueda contribuir a una mejor comprensión en aquellos alumnos que estén más interesados.

A) **FOTOFOSFORILACIÓN ACÍCLICA.** Al captar un fotón, la clorofila a II (P680) se excita y aumenta su poder reductor. Esto le va a permitir reducir, por cesión de $2e^-$, a la plastoquinoma (PQ). Estos dos electrones son cedidos sucesivamente a otros transportadores: Citocromo b_6 (Cit b_6), citocromo f (Cit f) y plastocianina (PC), hasta llegar a la clorofila aI (P 700) del fotosistema I. Se establece en consecuencia una cadena de electrones. La clorofila aI (P 700) recibe la energía de otro fotón y se origina una nueva cadena redox: P 700, Ferredoxina (Fd), Reductasa (Rd); en la que el aceptor final es el $NADP^+$ que se reduce a $NADPH+H^+$ al captar los dos electrones y

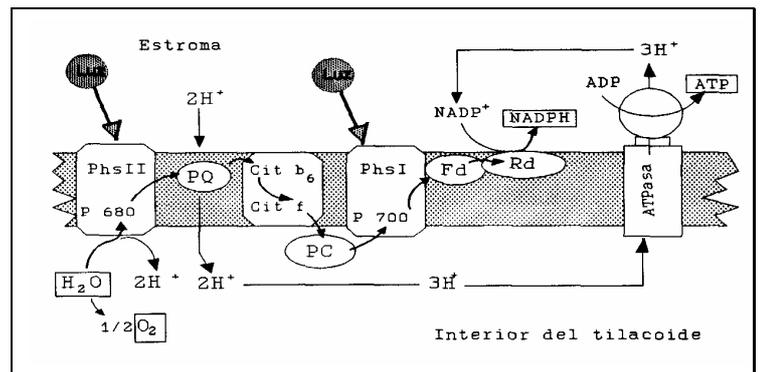


Fig. 15 Fotofosforilación acíclica.

dos protones del medio.

B) **LA FOTOFOSFORILACIÓN CÍCLICA:** El proceso parte de la excitación de la molécula diana (clorofila P 700) del fotosistema I. La diferencia con el proceso estudiado anteriormente está en que, en este caso, la ferredoxina (Fd), en lugar de ceder los $2e^-$ a la reductasa (Rd), los cede a la plastoquinona (PQ). Se establece un proceso cíclico en el que los mismos $2e^-$ están pasando continuamente por los mismos transportadores: Plastoquinona (PQ), citocromo b_6 (Cit b_6), citocromo f (Cit f), plastocianina (PC), clorofila aI, etc. En cada vuelta se sintetiza una molécula de ATP de la misma forma que en la fotofosforilación acíclica.

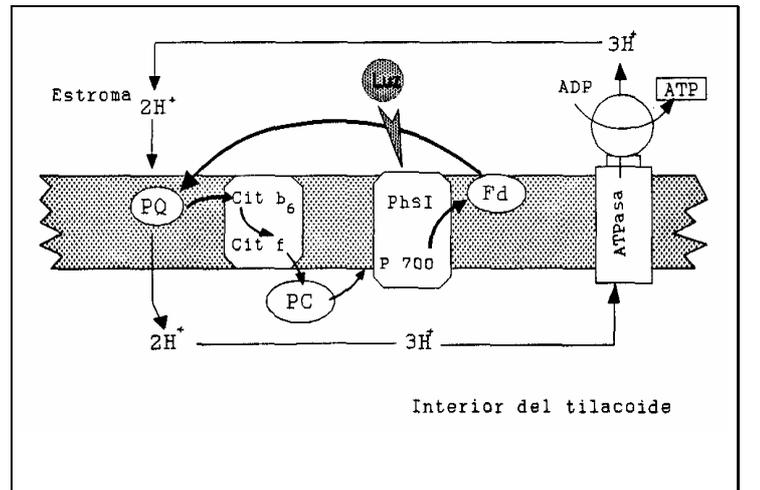


Fig. 16 Fotofosforilación cíclica.

FASE OSCURA o CICLO DE CALVIN²

En el estroma de los cloroplastos, y como consecuencia de la fase luminosa, se van a obtener grandes cantidades de ATP y $NADPH+H^+$, metabolitos³ que se van a utilizar en la síntesis de

² En honor a su descubridor, el bioquímico norteamericano Melvin Calvin, premio Nobel de química en el año 1961 por descubrir los mecanismos de la fotosíntesis.

³ Productos que se originan en el metabolismo.

Apuntes de Biología
2º Bachillerato

compuestos orgánicos. Esta fase recibe el nombre de **fase oscura**⁴ porque en ella no se necesita directamente la luz, sino únicamente las sustancias que se producen en la fase luminosa. Durante la fase oscura se dan, fundamentalmente, dos procesos distintos:

- Incorporación del CO₂ a las cadenas carbonadas y su reducción: Ciclo de Calvin⁵ propiamente dicho.
- Reducción de los nitratos y de otras sustancias inorgánicas, base de la síntesis de los aminoácidos y de otros compuestos orgánicos.

DESCRIPCIÓN DEL CICLO DE CALVIN

- 1) La ribulosa-5-P (**RuP**), monosacárido con cinco átomos de carbono (C₅) fosforilada en posición cinco, es fosforilada de nuevo por el ATP en el carbono 1, pasando a Ribulosa-1-5-difosfato (**RuBP**).

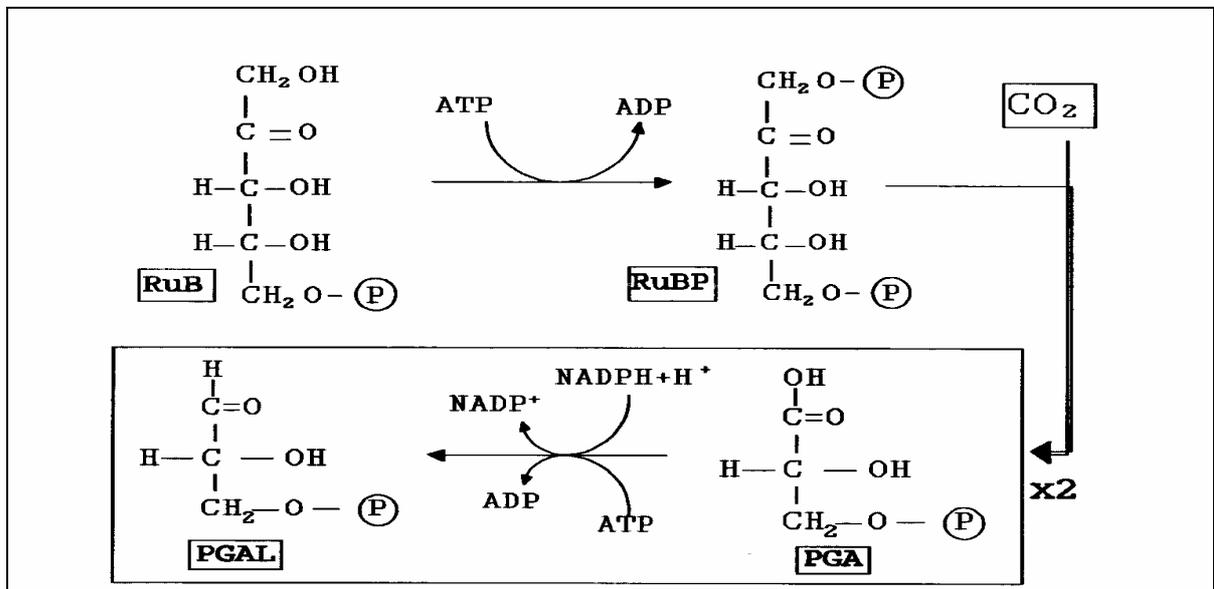
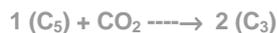


Fig. 17 Primeras etapas del Ciclo de Calvin.

- 2) La **RuBP** reacciona con el CO₂ obteniéndose dos moléculas de ácido-3-fosfoglicérico (**PGA**). Este compuesto contiene una cadena carbonada de tres átomos de carbono (C₃). El proceso podría esquematizarse:



⁴ Es de destacar, que a pesar de su nombre, la fase oscura se produce también por el día; pues, aunque no precisa luz, sí precisa ATP y NADPH y estos sólo se originan durante el día en la fase luminosa.

⁵ Ciertas plantas tropicales, como la caña de azúcar, pueden emplear, además del ciclo de Calvin, otras vías que son, incluso, de mayor rendimiento cuando la temperatura es elevada y la que la planta debe tener cerrados los estomas; es la llamada vía del C₄ o Ciclo de **Hatch y Slach**. En esta vía, el CO₂ es incorporado formando un ácido dicarboxílico de cuatro átomos de carbono.

Apuntes de Biología
2º Bachillerato

- 3) El **PGA** (C₃) es reducido por el NADPH+H⁺ a gliceraldehído-3-fosfato (**PGAL**), la reacción necesita también ATP.

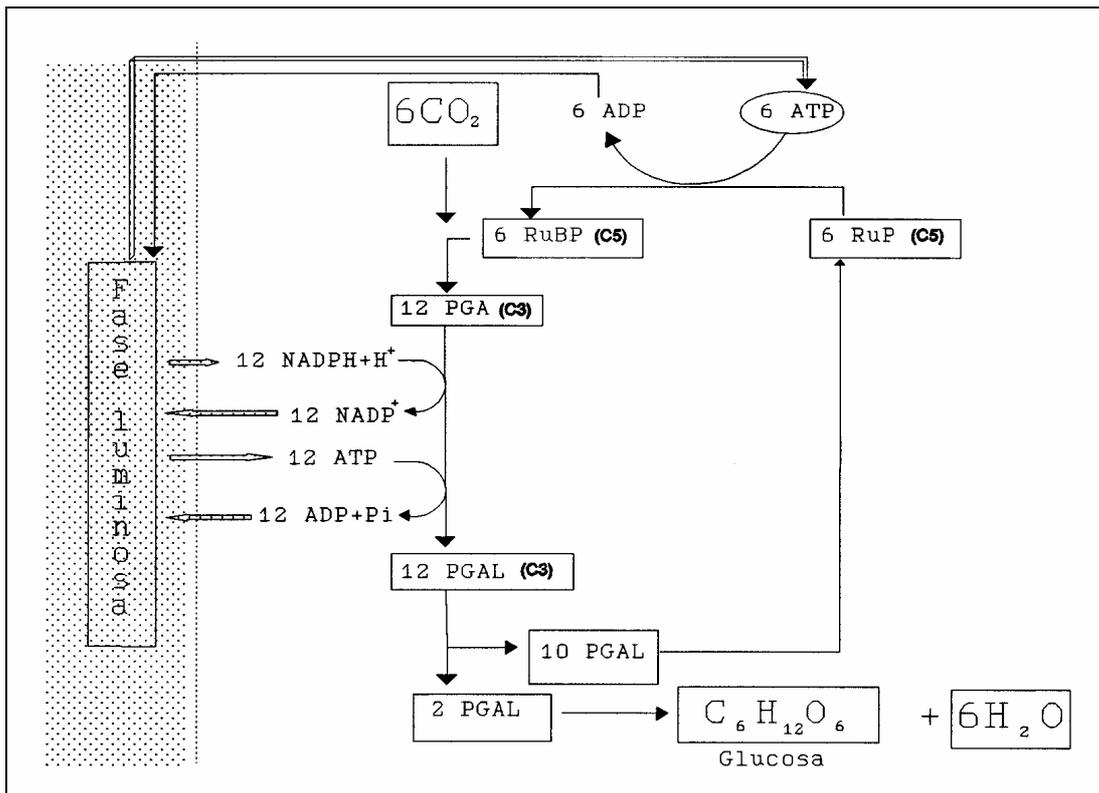
Como consecuencia de los procesos 1, 2 y 3, estudiados hasta ahora, vemos que, partiendo de una molécula con cinco átomos de carbono (C₅) y por adición de una molécula de CO₂, se obtienen dos moléculas con tres átomos de carbono cada una (C₃).



Esto es, el CO₂ ha sido integrado en una molécula orgánica, una triosa, el llamado gliceraldehído-3-fosfato (**PGAL**). Si en lugar de una molécula de **RuP**, partimos de seis moléculas, obtendremos 12 moléculas de **PGAL**.

- 4) De cada 12 moléculas de **PGAL** obtenidas, 2 se unen dando una molécula de glucosa (C₆H₁₂O₆) y el resto entra en un complejo proceso que tiene como objetivo la recuperación de las 6 moléculas de **RuP** (C₅). Éstas, una vez recuperadas, entran de nuevo en el Ciclo de Calvin.
- 5) La glucosa así obtenida es polimerizada formándose almidón.

ESQUEMA GENERAL DEL CICLO DE CALVIN



REDUCCIÓN DE NITRATOS Y SULFATOS

Las plantas pueden obtener el nitrógeno que necesitan a partir de los nitratos (NO_3^-), por ejemplo. Los nitratos son absorbidos por las raíces y transportados por los vasos leñosos hacia el parénquima clorofílico de la hoja.

En los nitratos el nitrógeno se encuentra en una forma muy oxidada, mientras que en los compuestos orgánicos se encuentra en forma reducida. La reducción es realizada por el NADPH y la energía necesaria para el proceso es aportada por el ATP. Ambos productos, como ya sabemos, se obtienen en grandes cantidades en la fase luminosa de la fotosíntesis. Esta es la razón por la que la reducción del nitrógeno y su incorporación en las sustancias orgánicas se realiza en los cloroplastos, y no porque el proceso necesite de una manera directa la luz.

Por último, indicar que el azufre es absorbido por las raíces en forma de sulfatos (SO_4^{2-}) u otras sales y, una vez reducido, es incorporado en el aminoácido cisteína y de aquí en otras sustancias orgánicas.

FACTORES QUE INFLUYEN EN LA FOTOSÍNTESIS

El rendimiento de la fotosíntesis puede ser medido fácilmente por la cantidad de CO_2 absorbido por la planta. En él influyen:

La Intensidad y longitud de onda de la luz. Ya sabemos que los carotenos y las clorofilas de los fotosistemas absorben fotones de una determinada longitud de onda. Por lo tanto, si se ilumina una planta con luz de longitud de onda inadecuada o con una intensidad insuficiente, la fotosíntesis no podrá realizarse y la planta no se desarrollará.

Temperatura. La fotosíntesis, como todo proceso químico, está influenciada por la temperatura, ya que por cada 10°C de aumento de temperatura, la velocidad se duplica. Ahora bien, un aumento excesivo de la temperatura desnaturalizará las enzimas que catalizan el proceso y se producirá un descenso del rendimiento fotosintético.

Concentración de CO_2 . Si el resto de los factores se mantiene constante, un aumento en la cantidad de CO_2 existente aumentará el rendimiento de la fotosíntesis hasta llegar a un valor máximo por encima del cual se estabilizará.

Concentración de O_2 . Un aumento en la concentración de O_2 inhibe la fotosíntesis, ya que el oxígeno inhibe la enzima que incorpora el CO_2 a la Ribulosa-1-5-difosfato (**RuBP**).6.2)

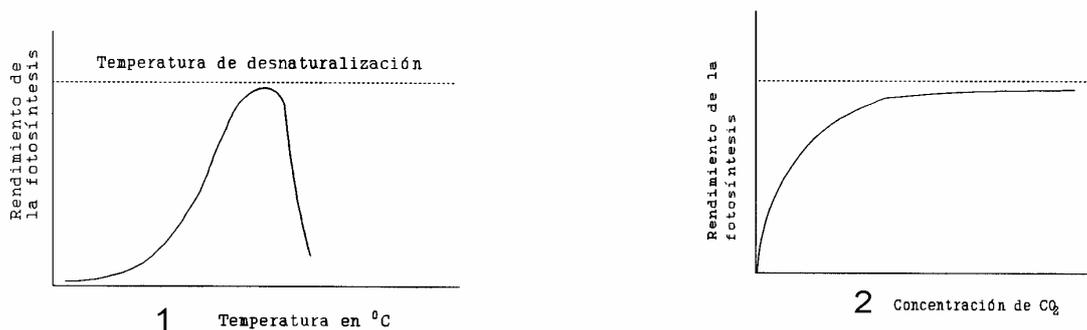
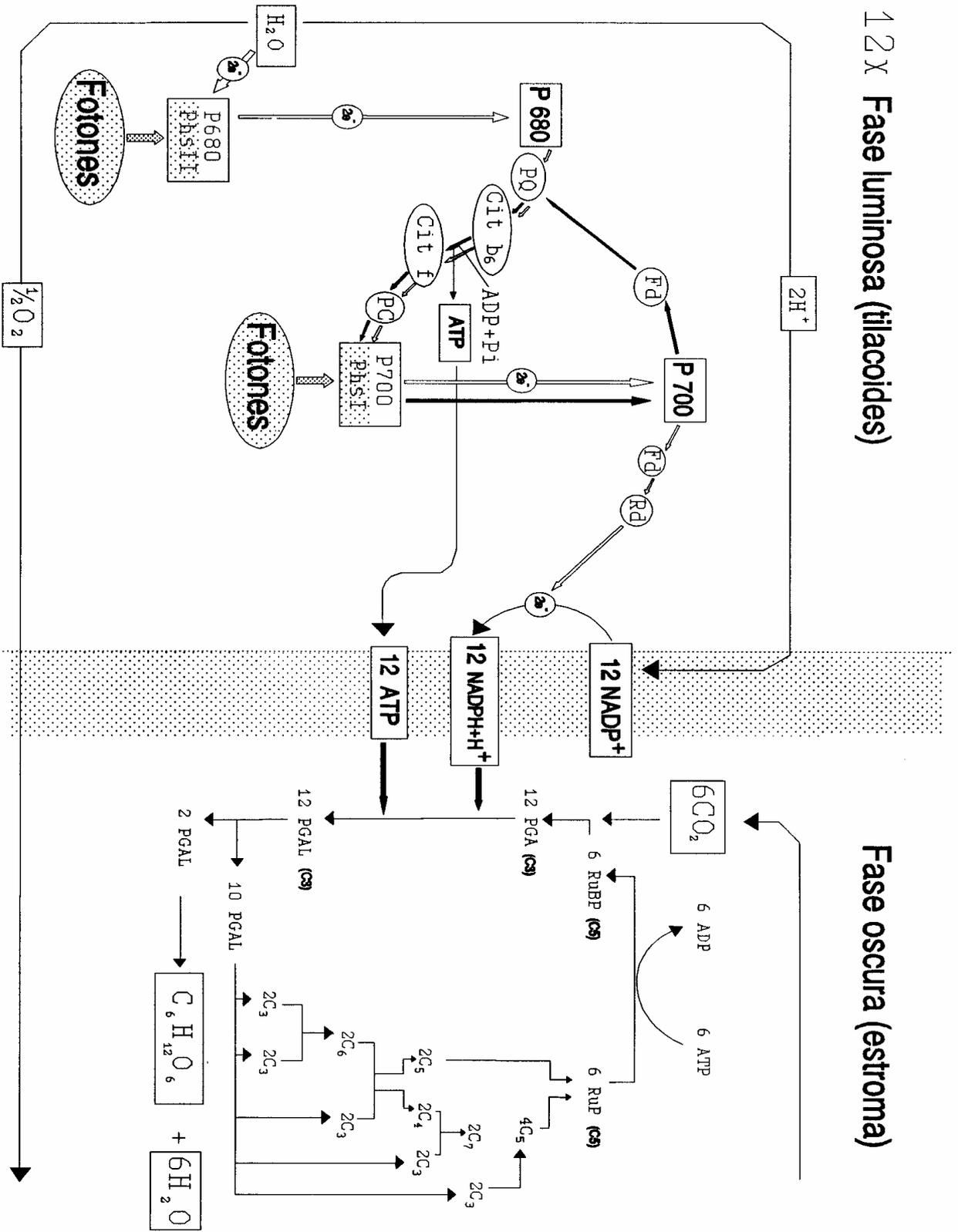


Fig. 18 Efecto de la temperatura y la concentración de CO_2

12X Fase luminosa (tilacooides)



QUIMIOSÍNTESIS

LA QUIMIOSÍNTESIS COMO OTRA FORMA DE NUTRICIÓN AUTÓTROFA

La quimiosíntesis es también una forma de nutrición autótrofa en la que, a diferencia de la fotosíntesis, la energía y los electrones (ATP y NADPH) necesarios para los procesos de anabolismo van a proceder de la oxidación de sustancias inorgánicas.

Se trata de una forma de nutrición típicamente bacteriana. En la que las diferentes especies se han especializado en la oxidación de distintos substratos. Según el substrato oxidado tendremos:

a) Bacterias nitrificantes. Como las del género *nitrosomonas* que obtienen energía en forma de ATP y coenzimas reducidas por medio de la oxidación de sales amoniacales (NH_4^+) presentes en los excrementos y en la materia orgánica en descomposición.

b) Bacterias nitrificantes. Como las del género *nitrobacter* que oxidan los nitritos (NO_2^-) a nitratos (NO_3^-).

Entre las bacterias nitrificantes y las nitrificantes, el nitrógeno incorporado en los compuestos orgánicos es transformado de nuevo en nitrógeno contenido en compuestos inorgánicos que van a parar a los suelos o las aguas. De aquí podrá ser absorbido nuevamente por las plantas, cerrándose así el ciclo del nitrógeno en la naturaleza.

c) Bacterias del azufre incoloras. Estas bacterias oxidan los sulfuros a azufre y el azufre a sulfitos o a sulfatos.

d) Bacterias del hierro. Oxidan los compuestos ferrosos a férricos.

Estos dos últimos tipos de bacterias medran, sobre todo, en los yacimientos de azufre y hierro de origen volcánico y en particular en los llamados *humeros negros*.

Es de destacar, que las bacterias quimiosintéticas son los únicos seres vivos no dependientes, ni directa ni indirectamente, de la luz solar.

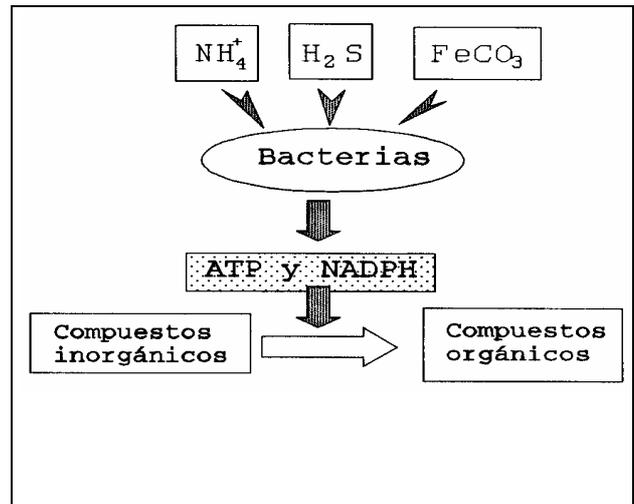


Fig. 19 Esquema global de la quimiosíntesis.

OBTENCIÓN DE ENERGÍA A PARTIR DE COMPUESTOS ORGÁNICOS EN LAS CÉLULAS VEGETALES Y ANIMALES: RESPIRACIÓN CELULAR Y FERMENTACIONES

VÍAS DEL CATABOLISMO

Los organismos autótrofos fijan la energía solar en forma de energía química contenida en los compuestos orgánicos, glucosa, en particular. Esta energía, convenientemente liberada, será utilizada posteriormente por las partes de la planta que no tienen cloroplastos, como suele ser el caso de las raíces y tallos no verdes, o por toda la planta cuando falta la energía solar. Es también esta energía la que permite la vida de los organismos heterótrofos. La **respiración celular** y las **fermentaciones** son las vías catabólicas más corrientes para la obtención de la energía contenida en las sustancias orgánicas. Ambas vías, no obstante, tienen una primera fase común: la **glucolisis**

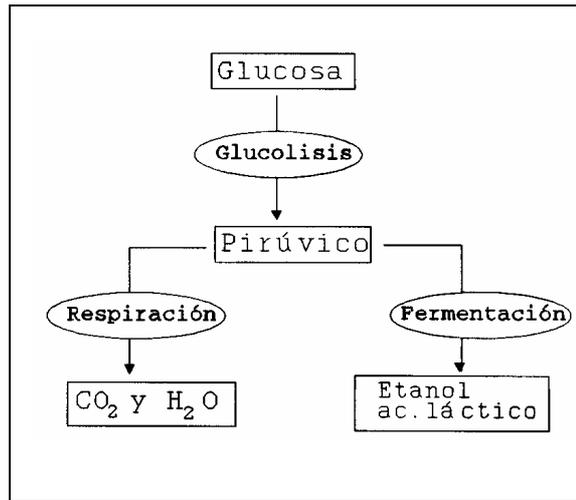
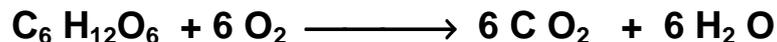


Fig. 20 Principales vías para el catabolismo de la glucosa.

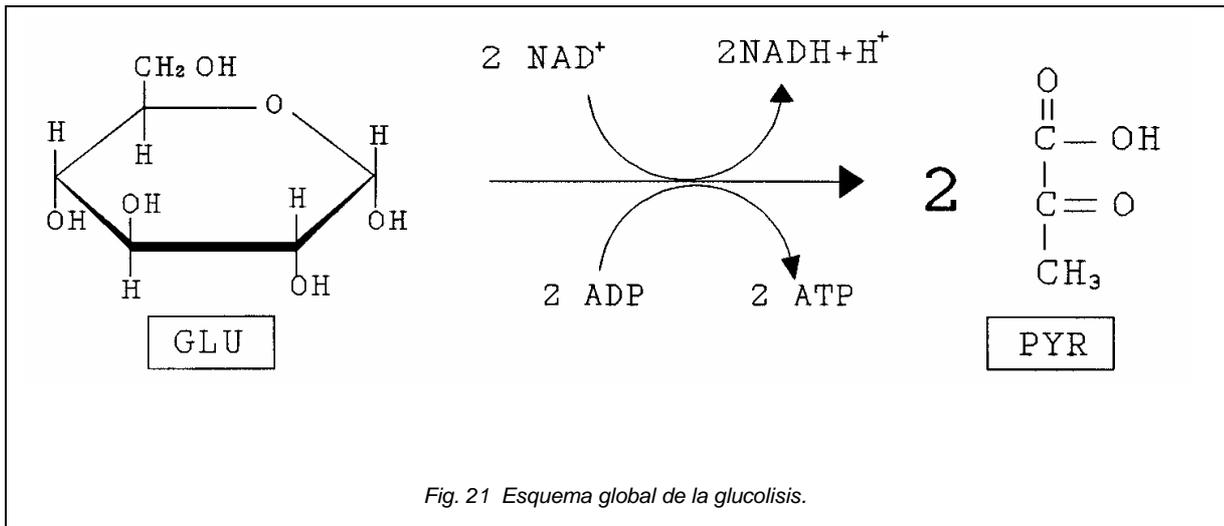
ECUACIÓN GLOBAL DE LA RESPIRACIÓN CELULAR

La respiración celular considerada en su conjunto puede resumirse en la siguiente ecuación global:



LA GLUCOLISIS

La definiremos como el conjunto de reacciones que degradan la **glucosa (C₆)** transformándola en dos moléculas de **ácido pirúvico (PYR) (C₃)**. Este conjunto de reacciones se realiza en el hialoplasma de la célula. Es un proceso anaerobio, que no necesita oxígeno, y en el que por cada molécula de **glucosa (GLU)** se obtienen 2ATP y 2NADH+H⁺.



Consta de las siguientes reacciones:

- 1ª Fosforilación de la glucosa (GLU) por el ATP, formándose glucosa-6-fosfato (G-6-P).
- 2ª La glucosa-6-fosfato (G-6-P) se isomeriza⁶ a fructosa-6-fosfato (F-6-P).
- 3ª Nueva fosforilación por el ATP de la fructosa-6-fosfato (F-6-P) que pasa a fructosa 1,6-difosfato (F-1,6-P).
- 4ª Rotura de la molécula de F-1,6-P en dos moléculas: el aldehído-3-fosfoglicérico (PGAL) y la dihidroxiacetona fosfato (DHA). Ambas sustancias son isómeras y se transforman espontáneamente una en otra (el equilibrio se alcanza cuando hay un 95% de DHA y un 5% PGAL).

Es de destacar que, hasta ahora, no sólo no se ha producido energía, sino que, incluso, se han consumido dos moléculas de ATP.

5ª El aldehído-3-fosfoglicérico (PGAL) se oxida por el NAD⁺; al mismo tiempo se produce una fosforilación en la que interviene el fosfato inorgánico⁷ (H-P), formándose ácido 1,3-difosfoglicérico (1,3-DPGA). Cada molécula de glucosa (GLU) dará dos moléculas de 1,3-DPGA y dos de NADH+H⁺.

6ª Fosforilación del ADP por el 1,3-DPGA, formándose ATP y ácido 3-fosfoglicérico (3-PGA). Es el primer ATP formado; dos, si tenemos en cuenta la rotura de la cadena carbonada de la glucosa en dos cadenas de tres átomos de carbono. Hasta este momento el balance energético es nulo: dos ATP consumidos, dos obtenidos.

7ª El ácido 3-fosfoglicérico (3-PGA) se transforma en ácido pirúvico (PYR), sintetizándose una nueva molécula de ATP (dos por cada molécula de glucosa).

CARACTERÍSTICAS Y SIGNIFICADO BIOLÓGICO DE LA GLUCOLISIS

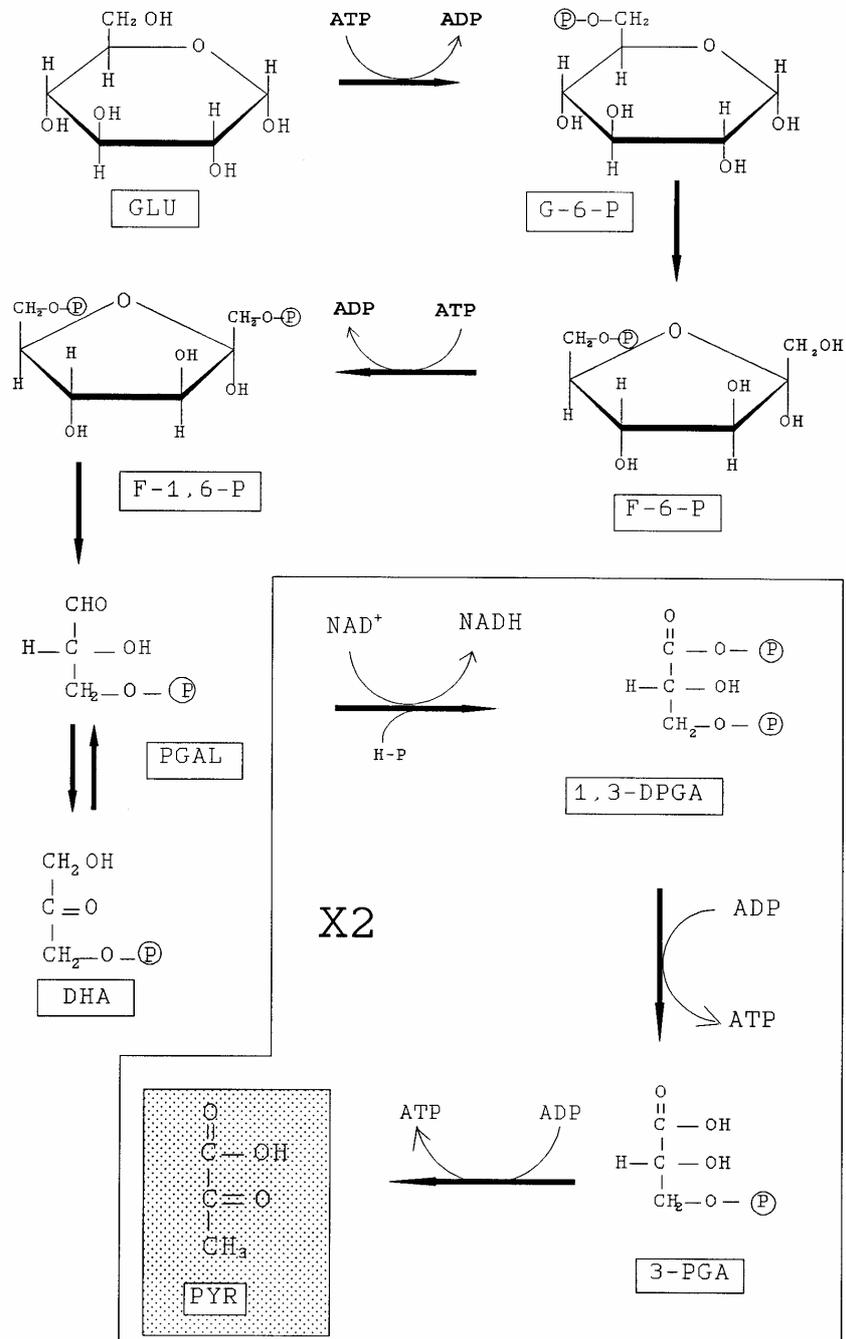
- Se trata de una degradación **parcial** de la glucosa.
- Es un proceso anaerobio que permite la obtención de energía a partir de los compuestos orgánicos en ausencia de oxígeno.
- La cantidad de energía obtenida por mol de glucosa es escasa (2 ATP).

⁶ Isomerización: transformación de un compuesto químico-orgánico en otro que sea su isómero.

⁷ Es de los pocos casos en los que la fosforilación se produce por el **fosfato inorgánico** y no por el **ATP**.

Apuntes de Biología
2º Bachillerato

- La glucólisis fue, probablemente, uno de los primeros mecanismos para la obtención de energía a partir de sustancias orgánicas en la primitiva atmósfera sin oxígeno de la Tierra.



EL CICLO DEL CÍTRICO O CICLO DE KREBS

Krebs (1938), denominó **ciclo del ácido cítrico (citrato)**, y hoy se conoce también como **ciclo de Krebs**, a la ruta metabólica a través de la cual el ácido acético unido a la coenzima-A va a completar su oxidación en la matriz mitocondrial.

Este ciclo, no sólo va a ser la última etapa de la degradación de los azúcares, otros compuestos orgánicos (los ácidos grasos y determinados aminoácidos) van a ser también degradados a **acetil-CoA (ACA)** e integrados en el **ciclo de Krebs**. El **ciclo de Krebs** es, por lo tanto, la vía fundamental para la degradación de la mayoría de los compuestos orgánicos y para la obtención de coenzimas reductoras. Es la vía más importante para el **catabolismo** de las sustancias orgánicas.

INCORPORACIÓN DE OTRAS SUSTANCIAS AL CICLO DE KREBS

Al ciclo de Krebs van a incorporarse, además de las sustancias resultantes del catabolismo de los glúcidos, otras que provienen del catabolismo de otras las sustancias orgánicas. Así, por ejemplo, los ácidos grasos se degradan en las mitocondrias transformándose en acetil-CoA. Este proceso se realiza en la matriz mitocondrial y recibe el nombre de **β-oxidación**.

MECANISMO DEL CICLO DE KREBS

El **ciclo de Krebs**, como todo proceso cíclico, no tiene más principio o fin que el que nosotros queramos ponerle. Es alimentado continuamente en sustratos y continuamente genera productos. Las sustancias intermediarias se recuperan para ser de nuevo integradas en él. Como una rueda girando sin fin, sólo se detendrá si faltan los sustratos o si, por exceso de productos, se inhiben las enzimas que participan en él.

Las diferentes reacciones que se producen en este proceso son:

- 1º Condensación de la **acetil-CoA (ACA)** con el **ácido oxalacético (OXA)** para formar el **ácido cítrico (CIT)**. En este proceso se recupera la **CoA-SH**.
- 2º Transformación del **ácido cítrico (CIT)** en su isómero, el **ácido isocítrico (ISO)**.
- 3º Descarboxilación oxidativa del **ácido isocítrico (ISO)** que se transforma en **α-etoglutarico (α-KG)** con la formación de **CO₂** y **NADH+H⁺**.
- 4º Descarboxilación oxidativa del **ácido α-cetoglutarico (α-KG)** formándose **CO₂**, **NADH+H⁺** y 1 **GTP (ATP)**. El **α-cetoglutarico (α-KG)** se transforma en **ácido succínico (SUC)**.

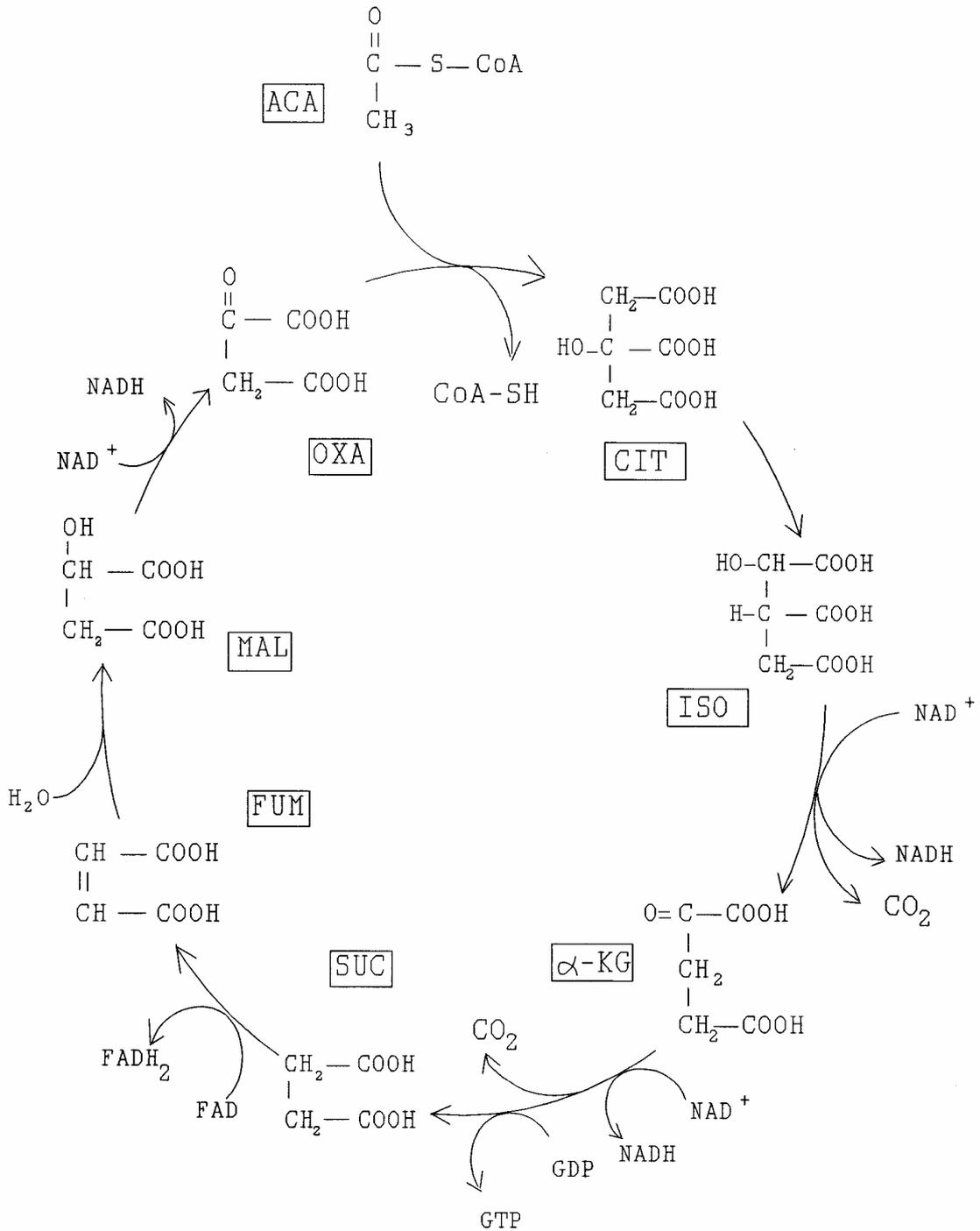
Vemos, que en estos momentos, ya se ha completado la degradación del **CH₃-CO-CoA (ACA)** con la formación de 2 moléculas de **CO₂**, cuatro por cada molécula de glucosa. Tenemos ya las 6 moléculas de **CO₂** que puede originar la glucosa. Las reacciones que vienen a continuación van a servir para recuperar el **ácido oxalacético (OXA)**.

- 5º Oxidación del **ácido succínico (SUC)** a **ácido fumárico (FUM)**. Esta oxidación se realiza por la formación de un doble enlace. Los electrones son transferidos al **FAD** que pasa a **FADH₂**.
- 6º Adición de agua al doble enlace formándose el **ácido málico (MAL)**.
- 7º Oxidación por el **NAD⁺** del alcohol del ácido málico, que se transforma en el **ácido oxalacético (OXA)**, completándose el ciclo.

Apuntes de Biología
2º Bachillerato

Como podemos ver, la cantidad de **ATP** obtenida en la Glucólisis y en el Ciclo de Krebs es más bien escasa. Por el contrario, se van a obtener grandes cantidades de coenzimas reducidas: **NADH+H⁺** y **FADH₂** que serán oxidadas en la cadena respiratoria.

EL CICLO DE KREBS O DEL CÍTRICO



LA CADENA RESPIRATORIA. CONCEPTO Y OBJETIVOS

Concepto: Consiste en un transporte de electrones desde las coenzimas reducidas, $\text{NADH}+\text{H}^+$ o FADH_2 , hasta el oxígeno. Este transporte se realiza en la membrana de las crestas mitocondriales.

Objetivos: Es en este proceso donde se obtendrá la mayor parte de la energía contenida en la glucosa y otros compuestos orgánicos, que será almacenada en forma de **ATP**. Al mismo tiempo se recuperarán las coenzimas transportadoras de electrones en su forma oxidada, lo que permitirá la oxidación de nuevas moléculas de glucosa y de otras sustancias orgánicas. Como producto de desecho se obtendrá agua.

ESTRUCTURA DE LA MEMBRANA DE LAS CRESTAS MITOCONDRIALES

Las crestas mitocondriales tienen la estructura de toda membrana biológica. Empotradas en la doble capa lipídica se encuentran diferentes sustancias transportadoras de electrones. Estas están asociadas formando tres grandes complejos:

- Complejo I (NADH deshidrogenasa).
- Complejo II (Citocromo b-c₁).
- Complejo III (Citocromo oxidasa).

Existen, además, otros transportadores: la coenzima Q (Co-Q), el citocromo c (cit c) y la enzima ATP sintetasa.

LA CADENA RESPIRATORIA: MECANISMO

En la membrana de las crestas mitocondriales se va a realizar un transporte de electrones desde el NADH o el FADH_2 hasta el oxígeno, tal y como se indica en la figura. Este transporte de electrones va a generar un transporte de protones por parte de los complejos I, II y III desde la matriz hacia el espacio intermembrana. Cada complejo será capaz de bombear dos protones. La salida de estos protones a través de las ATPasas servirá para sintetizar ATP, 1 ATP por cada dos

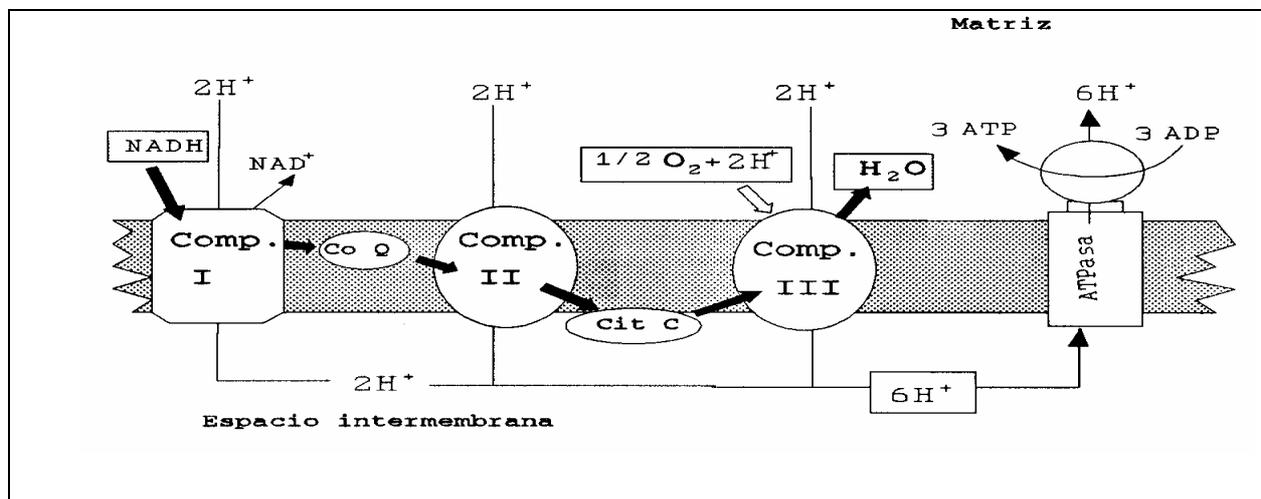


Fig. 24 Esquema general de la cadena respiratoria. Oxidación del NADH y síntesis de ATP. Co-Q (coenzima Q) y Cit-c (citocromo C).

protones, de forma similar a como sucedía en los cloroplastos. El NADH es capaz de reducir al Complejo I por lo que se obtendrán 3ATP por cada molécula de NADH. El FADH₂ no puede reducir al complejo I y cede sus dos electrones a la Co-Q (coenzima Q). Esta es la razón por la que el FADH₂ sólo genera 2 ATP.

Los electrones serán cedidos finalmente al oxígeno que junto con dos protones del medio darán una molécula de H₂O

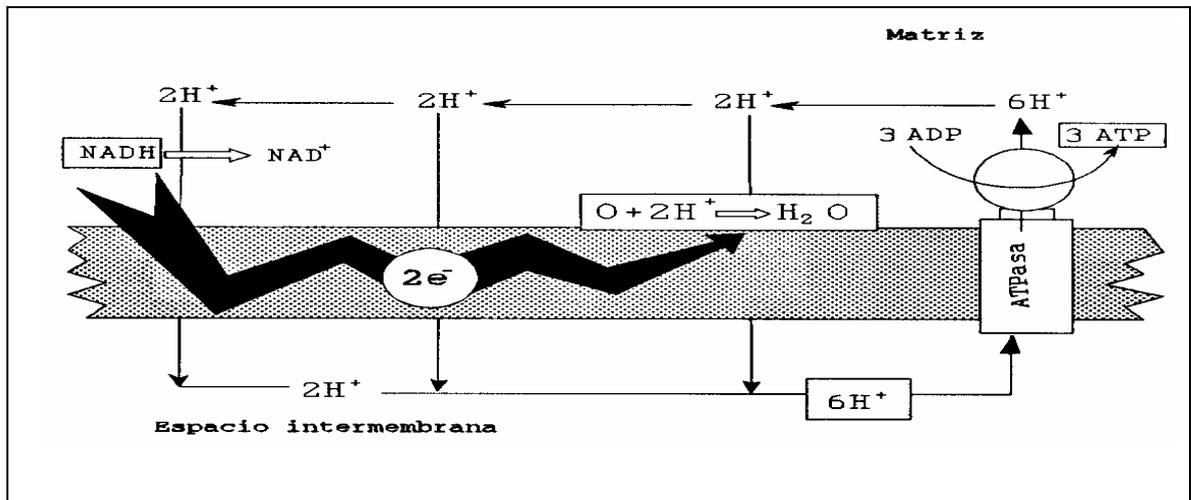


Fig. 25 Esquema resumido de la cadena respiratoria.

LAS FERMENTACIONES ANAERÓBICAS

La oxidación del NADH+H⁺ y del FADH₂ en la cadena respiratoria tiene como aceptor final de los electrones al oxígeno. De esta manera, el NAD⁺ se recupera y la glucólisis y el ciclo de Krebs pueden mantenerse.

Si no hay oxígeno, el NADH+H⁺ y el FADH₂ se acumulan y los procesos de obtención de energía se interrumpen. En estas condiciones, condiciones anaerobias o de falta de oxígeno, ciertos microorganismos y, por ejemplo, nuestras células musculares, recuperan las coenzimas oxidadas por diversas vías metabólicas conocidas bajo el nombre de **fermentaciones anaeróbicas**.

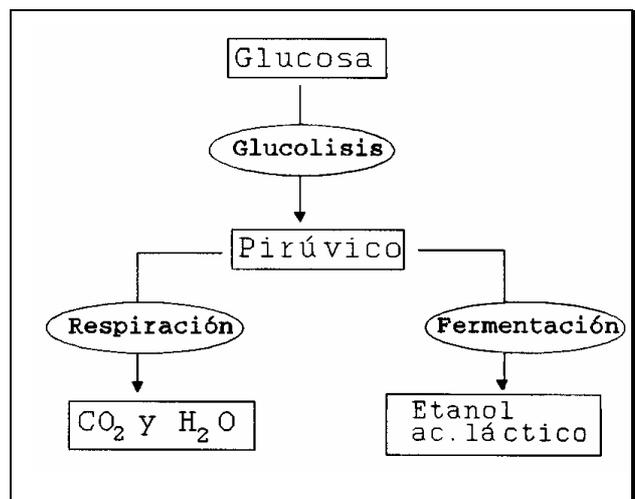


Fig. 26 Vías de degradación de la glucosa

Apuntes de Biología 2º Bachillerato

Es más, para algunos microorganismos, los **anaerobios estrictos**, las fermentaciones son su única fuente de energía. Se les llama anaerobios estrictos porque no pueden vivir en un medio que contenga oxígeno ya que éste les es letal. Otros, los **anaerobios facultativos**, utilizan estas vías como mecanismo de emergencia durante los períodos en los que no disponen de oxígeno.

En las fermentaciones, la glucosa no se degrada totalmente a CO_2 y H_2O , sino que se produce una degradación incompleta de la cadena carbonada.

Según el producto obtenido, tendremos las siguientes fermentaciones:

- Fermentación láctica.
- Fermentación alcohólica.

A) FERMENTACIÓN LÁCTICA

La realizan las bacterias del yogur y, por ejemplo, las células musculares, cuando no reciben un aporte suficiente de oxígeno, lo que sucede cuando se lleva a cabo un ejercicio físico intenso.

En la fermentación láctica, el ácido pirúvico es reducido a ácido láctico por medio del $\text{NADH}+\text{H}^+$. De esta manera el NAD^+ se recupera y pueden ser degradadas nuevas moléculas de la glucosa.

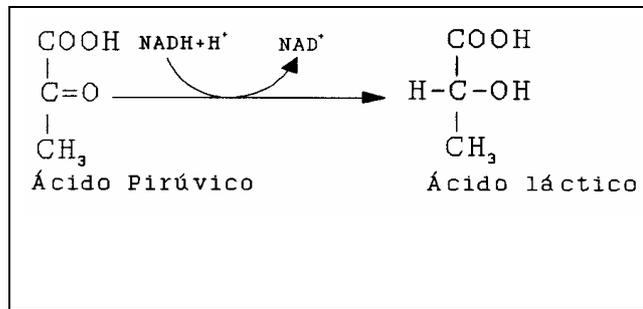


Fig. 27 Fermentación láctica: Reducción del ácido pirúvico.

ECUACIÓN GLOBAL DE LA FERMENTACIÓN LÁCTICA

La fermentación láctica puede resumirse en la siguiente ecuación global:



B) FERMENTACIÓN ALCOHÓLICA

En la fermentación alcohólica el ácido pirúvico es transformado en alcohol etílico (etanol).

Esta fermentación la realizan, por ejemplo, las levaduras del género *Saccharomyces*. Se trata de un proceso de gran importancia industrial que, dependiendo del tipo de levadura, dará lugar a una gran variedad de bebidas alcohólicas: cerveza, vino, sidra, etc. En la fabricación del pan se le añade a la masa una cierta cantidad de levadura, la fermentación del almidón de la harina hará que el pan sea más esponjoso por las burbujas de CO_2 . En este último caso el alcohol producido desaparece durante el proceso de cocción. La fermentación alcohólica tiene el mismo objetivo que la fermentación

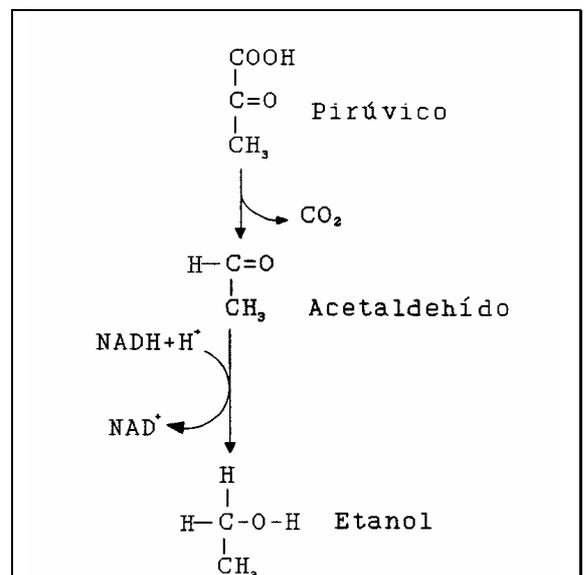


Fig. 28 Fermentación alcohólica: Reducción del ácido pirúvico.

láctica: la recuperación del NAD^+ en condiciones anaeróbicas.

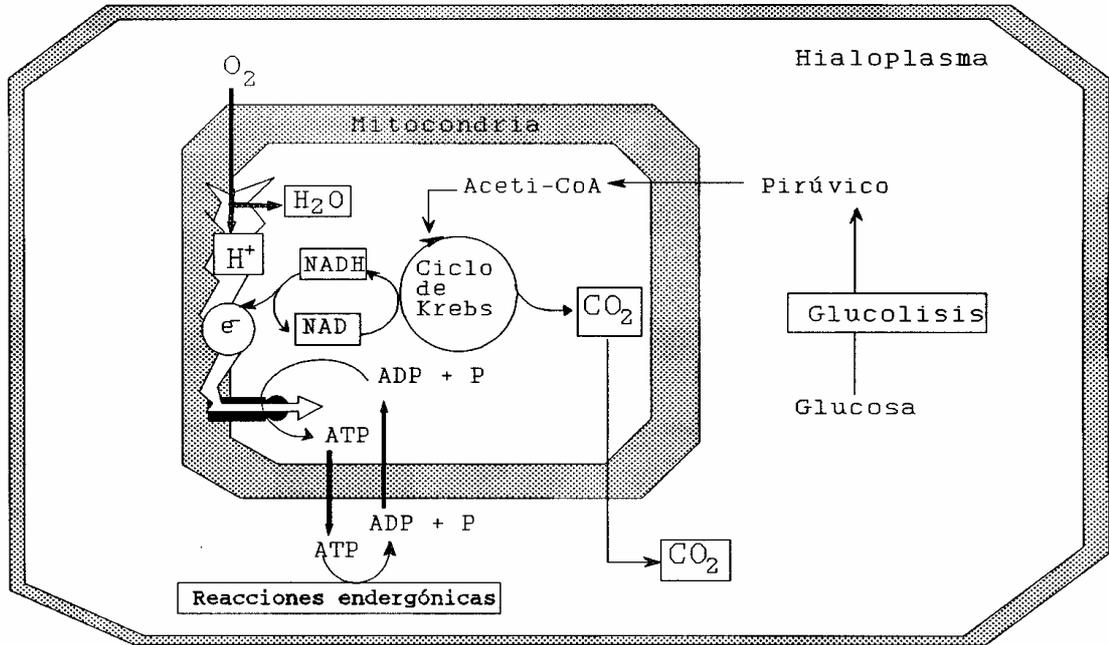
En la fermentación alcohólica el ac. pirúvico se descarboxila transformándose en acetaldehído y este es reducido por el NADH a alcohol etílico.

ECUACIÓN GLOBAL DE LA FERMENTACIÓN ALCOHÓLICA

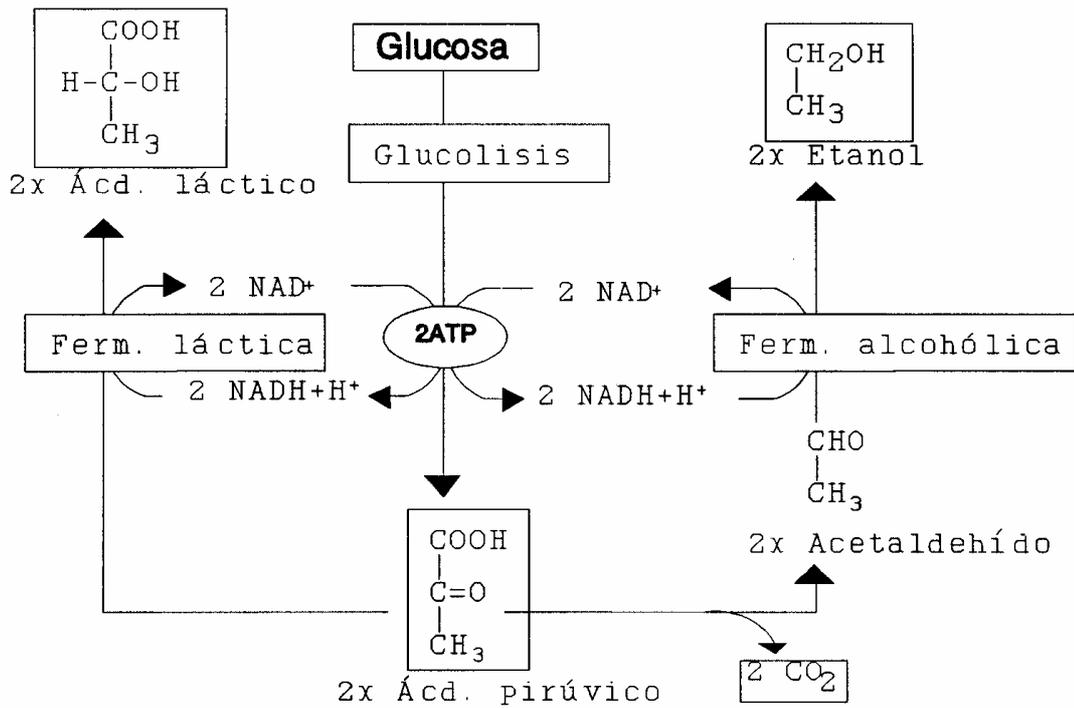
La fermentación alcohólica puede resumirse en la siguiente ecuación global:



ESQUEMA SIMPLIFICADO DE LA RESPIRACIÓN CELULAR



ESQUEMA GENERAL DE LA GLUCOLISIS Y DE LAS FERMENTACIONES



LAS DIFERENTES VÍAS DE LA DEGRADACIÓN DE LA GLUCOSA

