

ANABOLISMO

1. Anabolismo.

Es el conjunto de reacciones químicas que tienen como finalidad la síntesis de las biomoléculas que forman parte de las células. Las reacciones anabólicas son de dos tipos:

- **Reacciones de reducción**, en las que intervienen NADH o NADPH.
- **Reacciones endergónicas** que consumen energía, ATP.

Según la forma de obtener el carbono que integra las biomoléculas, los seres vivos pueden ser de dos tipos: **autótrofos** (lo obtienen del CO₂) y **heterótrofos** (lo obtienen de otras moléculas orgánicas que toman del exterior). Primero sintetizan monómeros y, mediante polimerización, obtienen las macromoléculas (polisacáridos, proteínas, triglicéridos, ácidos nucleicos).

Anabolismo autótrofo. Estrategias para obtener energía.

Según el tipo de energía utilizada para fabricar materia orgánica a partir de materia mineral, los organismos autótrofos se clasifican en fotosintéticos y quimiosintéticos:

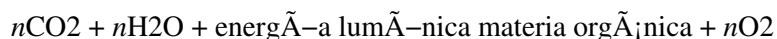
1. **Organismos fotosintéticos, fotoautótrofos o fotoliotótrofos.** La energía necesaria procede de la luz solar. Realizan estas reacciones las plantas, cianobacterias y algunas bacterias, es decir, aquellos organismos que poseen pigmentos fotosintéticos.

2. **Organismos quimiosintéticos, quimioautótrofos o quimiolitotótrofos.** La energía la obtienen de las reacciones de oxidación-reducción exotérmicas. Estas reacciones son llevadas a cabo por algunos grupos de bacterias.

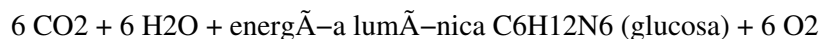
Para todos ellos, la fuente de carbono necesario para la síntesis de los compuestos orgánicos es el dióxido de carbono (CO₂) de la atmósfera. La gran mayoría obtiene el hidrógeno reductor del agua, por lo que se produce como subproducto el oxígeno, que es expulsado a la atmósfera. El nitrógeno lo obtienen a partir de los nitratos del suelo, el fósforo de los fosfatos, el azufre de los sulfatos, etc. En este proceso se obtienen azúcares, fundamentales para la elaboración de los distintos compuestos que precisa un ser vivo.

2. Concepto e importancia biológica de la fotosíntesis.

La fotosíntesis oxigénica es un proceso anabólico autótrofo en virtud del cual las plantas verdes y otros organismos fotosintéticos, a partir del CO₂, agua y sales minerales como los nitratos, y con la incorporación de la energía luminosa procedente del sol, logran obtener glúcidos y otros compuestos orgánicos, con desprendimiento de O₂, según la reacción global:



Si multiplicamos por 6, tendremos la síntesis de una hexosa, por ejemplo, la glucosa:



Otros organismos fotosintéticos (las bacterias del azufre), y las plantas en determinadas circunstancias, realizan la fotosíntesis en ausencia de oxígeno (fotosíntesis anoxigénica), ya que el donador de

electrones es un compuesto diferente del agua.

En la fotosíntesis se distinguen dos fases: **fase luminosa** o **fotoquímica** en la que se desarrolla la denominada reacción de Hill; y la **fase oscura** o **biosintética**, en la que se incorporan el carbono, el nitrógeno y otros elementos inorgánicos (CO₂ y nitratos, respectivamente) gracias a procesos metabólicos como el ciclo de Calvin.

2.1. Importancia biológica.

La fotosíntesis es un proceso fundamental en la biosfera, los organismos fotosintéticos son la base de la mayoría de los ecosistemas, son los productores, responsables de transformar los nutrientes inorgánicos del suelo en materia orgánica, disponible para los heterótrofos. Finalmente, la materia orgánica muerta, gracias a los descomponedores, vuelve a transformarse en sales minerales, cerrando el ciclo de la materia.

Son organismos fotosintéticos las bacterias fotosintéticas como las cianobacterias, las algas (tanto unicelulares como pluricelulares) y los vegetales. Para desarrollar este proceso necesitan moléculas especiales: los pigmentos fotosintéticos.

2.2. Fotosíntesis en las plantas.

Tiene lugar en el cloroplasto (30 o 40 por célula de las hojas): una parte en los tilacoides del grana y otra fase en el estroma. Los tilacoides son estructuras situadas en el interior del cloroplasto en cuya membrana tilacoidal se localizan los denominados cuantosomas o complejos colectores de luz (CCL). El cuantosoma está compuesto por moléculas de pigmento antena (clorofila-b, xantofilas, carotenos, etc.) las cuales reciben el fotón y lo reflejan hacia el centro de reacción o pigmento diana, constituido por un dímero de clorofila-a (dos moléculas de clorofila-a), que se excitan al recibir los fotones reflejados, y pierden electrones. Los monómeros de clorofila-a se denominan P-700 y P-680, según la longitud de onda a la que se produce su máxima absorción (700 nm y 680 nm, respectivamente), y son los centros de reacción de los fotosistemas I y II, respectivamente. Un fotosistema está formado por un cuantosoma (la asociación de pigmentos antena y un pigmento diana), un donador y un receptor de electrones, junto con una serie de transportadores de electrones encargados de transferir los electrones desde el donador hasta el receptor.

En el Fotosistema I, cuando es excitado el P-700, por cada fotón de luz de 700 nm, cede un electrón a un receptor de electrones denominado ferredoxina, y lo recupera de un donador del fotosistema II, la plastocianina.

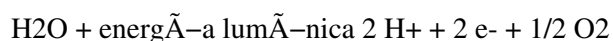
En el Fotosistema II, el P-680 cede su electrón a un receptor (la feofitina), y lo recupera de la molécula de agua, que actúa como donador de electrones. Al proceso de descomposición de la molécula de agua por acción de la luz se le denomina fotólisis.

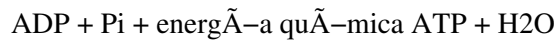
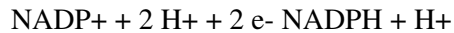
Durante la mayor parte del tiempo, las plantas llevan a cabo la fotosíntesis oxigénica en la que se produce oxígeno, procedente de la fotólisis del agua; en ocasiones no será así, y no se desprenderá oxígeno (fotosíntesis anoxigénica).

3. Etapas de la fotosíntesis.

3.1. Fase luminosa de la fotosíntesis.

Durante esta fase, la energía luminosa es transformada en energía química (ATP) y un coenzima reducido (NADPH+H⁺):





Se suelen diferenciar cuatro etapas:

1. Absorción de la luz por los pigmentos. La luz blanca es una mezcla de todas las longitudes de onda de luz visible. Su espectro electromagnético va desde 380 hasta 750 nm de longitud de onda. Cuando en un cuantosoma una molécula de pigmento absorbe un fotón (cada fotón es un cuanto o partícula de luz de diferente energía, según su longitud de onda), se canaliza de una molécula de pigmento a otra, hasta llegar al centro de reacción (clorofila-a) donde hace saltar un electrón a un nivel energético superior quedando excitado, lo que provoca su inestabilidad, y es expulsado fuera del fotosistema, alcanzando un aceptor de electrones e iniciándose a continuación una serie de reacciones redox.

2. Fotólisis del agua. En las plantas y en las cianobacterias, Hill demostró a mediados del s. XX que el agua actúa como donador de electrones, desprendiéndose oxígeno molecular. Los electrones y protones del agua los recibe, en última instancia, un coenzima, el NADP⁺, que se reduce a NADPH+H⁺.

3. Transporte de electrones hasta el NADP⁺. Durante las reacciones de la fase luminosa de la fotosíntesis existen dos vías posibles de transporte de electrones:

1) Fotofosforilación acíclica. Tiene lugar en la membrana de los tilacoides del grana y utiliza los dos fotosistemas. Al incidir la luz sobre el fotosistema II, el P-680 se excita y, por cada fotón que recibe, cede un electrón a la feofitina (transportador de electrones situado en la membrana tilacoidal). El P-680 queda oxidado, pero recupera su estado reducido rápidamente gracias a que se produce la fotólisis de una molécula de agua que le cede el electrón perdido. Mediante dos procesos consecutivos, el agua pierde sus dos electrones y sus dos protones y se libera media molécula de oxígeno. La feofitina, por su parte, cede los electrones a una cadena transportadora de electrones formada por plastoquinona, citocromo b6, citocromo f y plastocianina. Durante el paso de los dos electrones a través de ella se genera un gradiente de protones que se introducen en el espacio tilacoidal. La vuelta de los protones al estroma del cloroplasto está acoplada a la ATP fosforilasa (ATPasa), que es capaz de generar ATP.

Casi al mismo tiempo, en el fotosistema I el P-700 es excitado por la luz y cede los electrones a la ferredoxina unida a la membrana del tilacoide que los transfiere a su vez a la ferredoxina móvil con FAD y, por último, los dos electrones llegan al NADP⁺ que se reduce a NADPH+H⁺. Por su parte, el P-700 recupera sus dos electrones al cederlos a la plastocianina que, en último término, dio la molécula de agua.

Se han obtenido, por tanto, dos compuestos importantes: coenzima reducido (NADPH+H⁺) y ATP.

2) Fotofosforilación cíclica. Tiene lugar en los mesosomas de bacterias fotosintéticas, y también en plantas verdes y algas cuando se requiere mayor cantidad de ATP que de coenzimas reducidos (NADPH+H⁺) como es el caso de la síntesis de glucosa en el ciclo de Calvin. En este caso, son los propios electrones desprendidos del P-700 los que vuelven a él en circuito cerrado pasando a la plastocianina a través de un conjunto de transportadores entre los que interviene al parecer el cit. B6 y el cit. f, en lugar de cederlos al NADP⁺.

Al atardecer y al amanecer, cuando escasea la luz azul, en las plantas superiores y en algas actúa en mayor medida la fotofosforilación cíclica, cuya molécula de clorofila capta radiación de mayor longitud de onda, la del rojo (700 nm, frente a 680 nm).

4. Fotofosforilación. El ATP se genera, al igual que en las mitocondrias, mediante quimiosmosis en las membranas tilacoidales de los grana de los cloroplastos. Gracias a un sistema de transportadores de

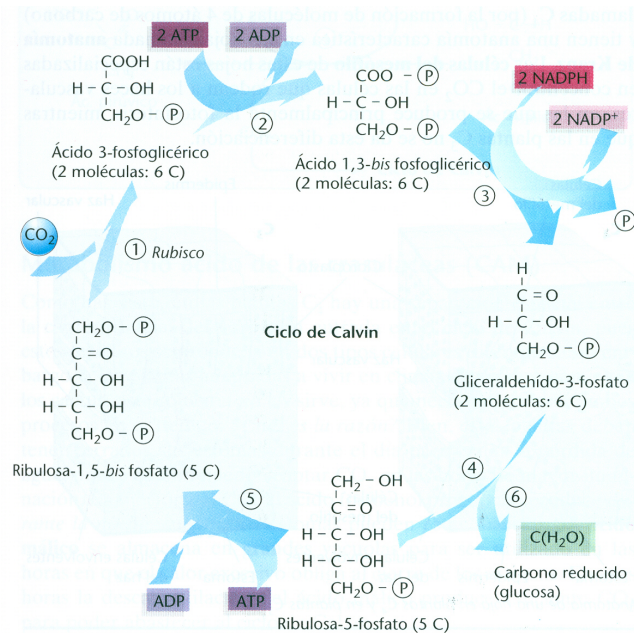
electrones, se genera un gradiente de protones entre el espacio tilacoidal y el estroma. Gradiente que es aprovechado por la ATPasa para fosforilar una molécula de ATP por el paso de dos electrones por la cadena. No obstante, existen dos diferencias entre los dos procesos:

- En la fosforilación oxidativa, en las mitocondrias, los electrones proceden de moléculas orgánicas, mientras que en la fotofosforilación los electrones proceden de la molécula de agua, y han sido impulsados por la energía luminosa.
- En la membrana interna de la mitocondria el transporte de electrones bombea protones desde la matriz mitocondrial al espacio intermembrana, mientras que en el cloroplasto, los protones se bombean desde el estroma hacia el espacio tilacoidal.

3.2. Fase oscura de la fotosíntesis o ciclo de Calvin.

Se le da este nombre porque no es necesaria la presencia de luz para que se lleve a cabo. El carbono se incorpora en forma de glúcidos, glicerina y ácidos grasos, mientras que el nitrógeno lo hace en forma de aminoácidos.

La incorporación del carbono incluye una serie de reacciones bioquímicas encadenadas cuya finalidad es la fabricación de monosacáridos en primer lugar para, a continuación, fabricar el resto de principios inmediatos orgánicos (ácidos grasos, glicerina, aminoácidos, bases nitrogenadas, etc.).



Durante esta fase, el dióxido de carbono se transforma en carbono orgánico gracias al poder reductor del $\text{NADPH} + \text{H}^+$ y a la energía almacenada en el ATP, formados durante la fase fotoquímica. Tiene lugar en el estroma del cloroplasto, ya que es allí donde se encuentran los enzimas necesarios. La molécula encargada de aceptar el carbono en forma de CO_2 es una pentosa, la ribulosa 1,5 difosfato, y el enzima que cataliza la reacción, la ribulosa-1,5-bis fosfato carboxilasa oxigenasa (RuBisCO). En los vegetales superiores se transforma en sacarosa o almidón, que se acumula en tejidos especializados.

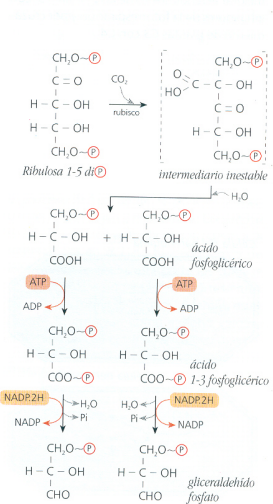
- En una primera etapa, se fija la molécula de CO_2 a la ribulosa 1,5 difosfato para obtener 3P-glicérico.
- A continuación, se reduce el 3P-glicérico en dos etapas para formar gliceraldehído-3P, utilizando para ello el ATP y el $\text{NADPH} + \text{H}^+$ formados en la fase luminosa. Este azúcar puede seguir tres vías posibles:

- Síntesis de glucosa por reacciones inversas a la glucólisis.
- Formación de piruvato y acetil-CoA para la síntesis de ácidos grasos.
- Regeneración de la ribulosa-1,5-difosfato inicial.

- Por último, se regenera la ribulosa-1,5-difosfato, al unirse el gliceraldehído-3P a otras moléculas de azúcar.

Los factores que modulan la actividad fotosintética son varios, entre los que destacan: la concentración de CO₂, la concentración de O₂, la humedad, la intensidad luminosa, la temperatura, el fotoperiodo (relacionado con las estaciones) y el color de la luz.

La enzima ribulosa-1,5-bisfosfato carboxilasa oxidas (rubisco) cataliza la carboxilación si el CO₂ se encuentra en elevada concentración, o bien, cataliza la oxidación, incorporando O₂ si aumenta su tensión.



3.3. Estequiometría del ciclo de Calvin.

En cada vuelta del ciclo de Calvin se fija un átomo de carbono procedente del CO₂, pero se realiza el ciclo para la fijación de seis moléculas de CO₂ (equivalente a una molécula de hexosa).

Para incorporar seis moléculas de CO₂, la **RuBisCO** necesita seis moléculas de ribulosa-1,5-difosfato y de esta reacción se obtienen doce moléculas de ácido 3P-glicérico.

Para reducir las doce moléculas de ácido 3P-glicérico y transformarlas en doce de gliceraldehído-3P se necesitan doce moléculas de ATP y otras doce de NADPH.

A partir de las doce moléculas de gliceraldehído-3P obtenidas (36 carbonos) se produce la biosíntesis de una molécula de hexosa (6C) y seis moléculas de ribulosa-1,5-difosfato (30C).

Finalmente, para fosforilar estas seis moléculas de ribulosa-fosfato son necesarias otras seis moléculas de ATP.

Por tanto, para obtener una molécula de hexosa a partir de CO₂, los organismos fotosintéticos gastan 12 moléculas de NADPH y 18 moléculas de ATP: (12 x 3) + 18 = 36 + 18 = 54 ATP.

Como al oxidar por completo la glucosa se obtienen 38 ATP, el rendimiento del ciclo de Calvin es de (38 / 54) x 100 = 70,4 %.

4. La fotorrespiración.

• **En plantas.** La fotorrespiración en vegetales es un proceso que tiene lugar si en la célula escasea el CO₂ y abunda el O₂, situación que se produce cuando en un ambiente cálido y seco la planta cierra los estomas para evitar la pérdida de agua por evaporación, con lo que no entra el CO₂ de la atmósfera y se acumula el O₂ procedente de la etapa luminica. En tal situación, la RuBisCO no cataliza la fijación del CO₂, sino que oxida la ribulosa-difosfato dando un compuesto de 2C (el ácido fosfoglicólico) y otro de 3C (el ácido 3P-glicólico) en lugar de los dos 3P-glicólicos esperados. El primero va a los peroxisomas y se oxida hasta dar CO₂, entre otros productos. Por tanto, se está consumiendo oxígeno y se produce CO₂, como en la respiración, aunque el efecto es producido por la fotosíntesis, de ahí el nombre de fotorrespiración. El 3P-glicólico ingresa en el ciclo de Calvin, pero sólo una molécula en lugar de las dos esperadas inicialmente. Como resultado, el ciclo funcionará a la mitad de su eficacia, por lo que la fotorrespiración resulta perjudicial.

• **La ruta de Hatch-Slack o de las plantas C4.** La incorporación de CO₂ descrita corresponde a la mayoría de las plantas, llamadas plantas C3 porque se obtienen compuestos de 3C como resultado de la fijación del CO₂. Estas plantas tienen en el parénquima clorofílico de sus hojas un solo tipo de células fotosintéticas; en las llamadas plantas C4 hay dos tipos de células en las hojas:

- Unas internas o perivasculares (rodean los vasos conductores) que contienen el enzima RuBisCO y pueden fijar el CO₂ por la vía descrita del ciclo de Calvin, igual que las de las plantas C3.

- Otras externas, en el parénquima de la hoja, no tienen el enzima y poseen otra vía llamada de Hatch-Slack, por la que en el citoplasma fijan el CO₂ a un compuesto preexistente de 3C, el fosfoenolpirúvico, procedente de la glucólisis. Se transforma en oxalacético y éste en ácido málico, que difunde hacia las células perivasculares y allí cede CO₂ a la RuBisCO del ciclo de Calvin, volviendo otra vez como ácido de 3C (ácido pirúvico) a las células del parénquima.

Este sistema supone una ventaja adaptativa para estas plantas que viven en ambientes secos y cálidos (plantas tropicales, como la caña de azúcar y muchos cereales), donde la fotorrespiración podría ser un grave problema. Evitan dicho problema concentrando todo el CO₂ posible en las células perivasculares, donde la RuBisCO dispone así de suficiente CO₂ para seguir el ciclo de Calvin y producir materia orgánica. Aunque tienen un problema, el bombeo de este CO₂ desde unas células a otras consume cierta cantidad de energía.

• **Incorporación de CO₂ en plantas crasuláceas (CAM).** La familia de las crasuláceas está adaptada a ambientes muy secos. Sus estomas, cerrados durante el día, se abren por la noche para incorporar el CO₂, fijándolo en forma de ácido málico (un intermediario del ciclo de Krebs) en el interior de una vacuola.

5. Fotosíntesis en las bacterias.

Algunas bacterias son autótrofas fotosintéticas, como las cianobacterias y las bacterias del azufre (purpúreas y verdes). En los organismos procariotas no existen cloroplastos, en su lugar, son los mesosomas los que contienen los pigmentos fotosintéticos, que son parecidos a los de las plantas.

La fotosíntesis puede ser oxigénica o anoxigénica: la oxigénica la realizan las cianobacterias; y la anoxigénica, las bacterias del azufre que utilizan H₂S en lugar de H₂O y, por tanto, no se desprende oxígeno.

La mayor parte de las bacterias tienen sólo un fotosistema y su fotofosforilación es cíclica.

Las Cianobacterias tienen una fotosíntesis similar a la de las plantas, es oxigénica. Además, pueden

fijar el N₂ atmosférico, por lo que sus necesidades nutritivas son mínimas. Muchas especies de este grupo vivieron hace unos 3.000 m.a., cambiaron la atmósfera terrestre y dejaron su huella en forma de estromatolitos, estructuras producidas por colonias de cianobacterias, similares a los estromatolitos vivos presentes en lagunas del oeste de Australia.

6. Quimiosíntesis.

Podemos definir la quimiosíntesis como el proceso anabólico autótrofo por el que algunas bacterias transforman sustancias inorgánicas en orgánicas, utilizando como fuente de energía la procedente de reacciones de oxidación que ellas mismas realizan a partir de moléculas que se encuentran en el medio extracelular, al que devuelven los productos resultantes de tales reacciones.

Por analogía con la fotosíntesis, puede considerarse la quimiosíntesis dividida en dos etapas:

- La **primera etapa** consiste en la obtención de poder reductor en forma de NADH+H⁺ y de energía en forma de ATP. Para ello, los electrones del hidrógeno procedentes de esas reacciones de oxidación son llevados a una cadena de transporte de citocromos en la membrana bacteriana (parecida a la cadena respiratoria, pero independiente), donde se libera energía que se emplea en crear un gradiente de protones en dicha membrana y, finalmente, en formar ATP por fosforilación.

- La **segunda etapa** es la propiamente biosintética, semejante a la fase oscura de la fotosíntesis; es decir, se incorpora CO₂ que se reduce y forma distintos compuestos hidrocarbonados mediante reacciones parecidas a las del ciclo de Calvin. También se incorporan nitratos para obtener compuestos nitrogenados, y algunas especies pueden fijar el N₂ atmosférico. Según las reacciones de oxidación utilizadas para obtener energía, se diferencian distintos grupos de bacterias. Los más importantes son:

- **Bacterias nitrificantes:** las Nitrosomonas oxidan el amoníaco o el amonio a nitrito; y las especies del género Nitrobacter oxidan los nitritos a nitratos.

- **Bacterias incoloras del azufre o sulfobacterias.** Oxidan compuestos de azufre como el H₂S o el propio azufre, y los transforman en sulfatos. Tienen un papel importante al aprovechar estos compuestos procedentes de la descomposición de la materia orgánica en las aguas residuales.

- **Bacterias del metano,** que oxidan el metano (CH₄) a CO₂.

- **Bacterias del hidrógeno,** que oxidan el H₂ hasta H₂O.