

5) EL METABOLISMO CELULAR: GENERALIDADES. ENZIMAS

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**.

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.

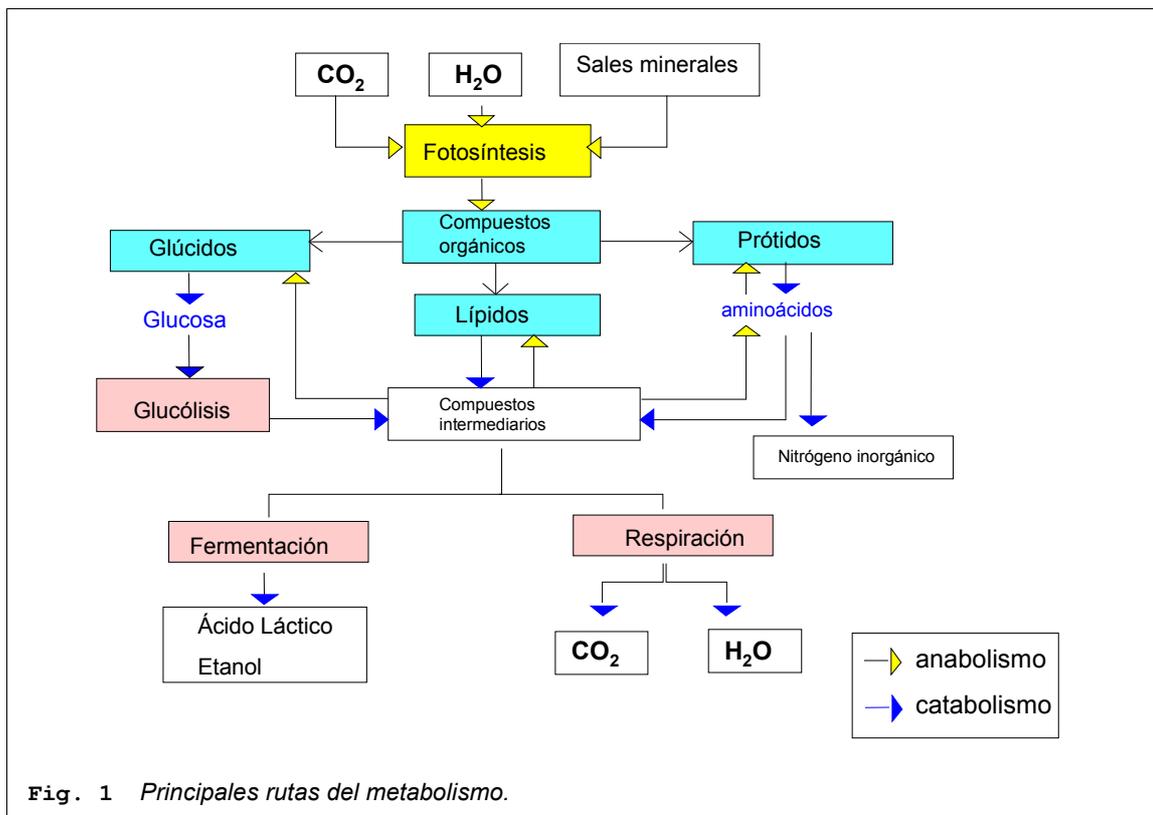


Fig. 1 Principales rutas del metabolismo.

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. Ciertos organismos las obtienen a partir de sustancias inorgánicas, como el CO₂, H₂O, NO₃⁻, PO₄⁻³, 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 que actúan **catalizando** los procesos químicos que se dan en los seres vivos.

Esto es, actúan facilitando las transformaciones químicas; **acelerando** considerablemente las reacciones y disminuyendo la **energía de activación** que muchas reacciones requieren.

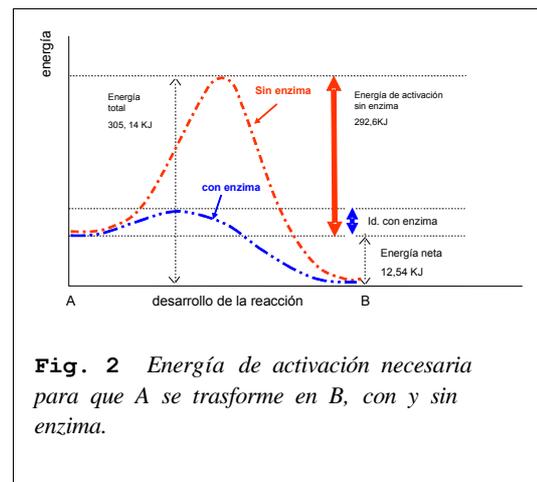


Fig. 2 Energía de activación necesaria para que A se transforme en B, con y sin enzima.

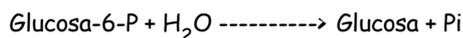
Así, por ejemplo:

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



es una reacción que puede transcurrir espontáneamente pero es extraordinariamente lenta. En condiciones normales se descomponen 100 000 moléculas cada 300 años por cada mol de H₂O₂ (6,023*10²³ 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).

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.

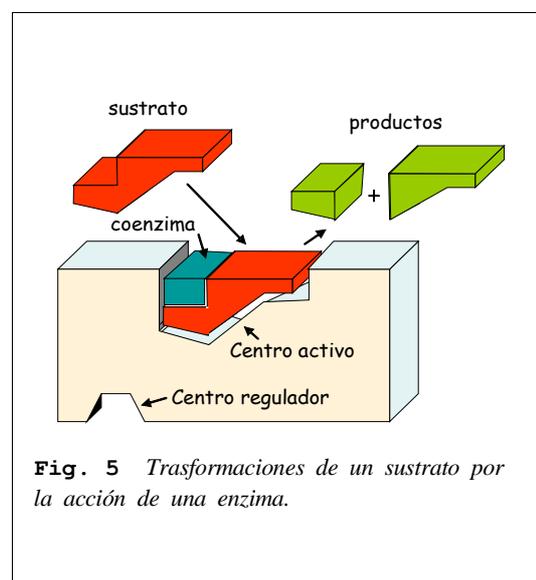
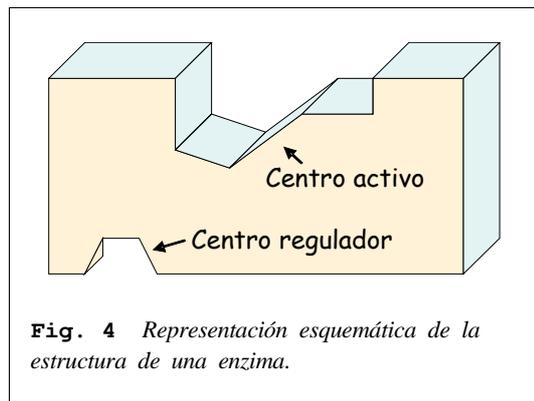
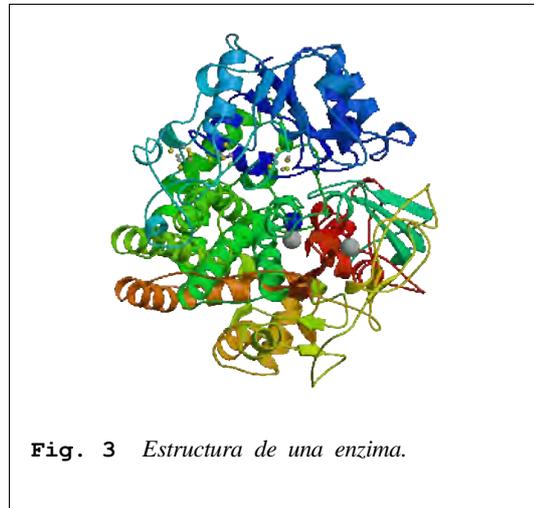
La especificidad de las enzimas ha llevado a comparar a éstas con llaves y a los sustratos con cerraduras (modelo de la llave y la cerradura).

CONSTITUCIÓN QUÍMICA DE LAS ENZIMAS 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**.

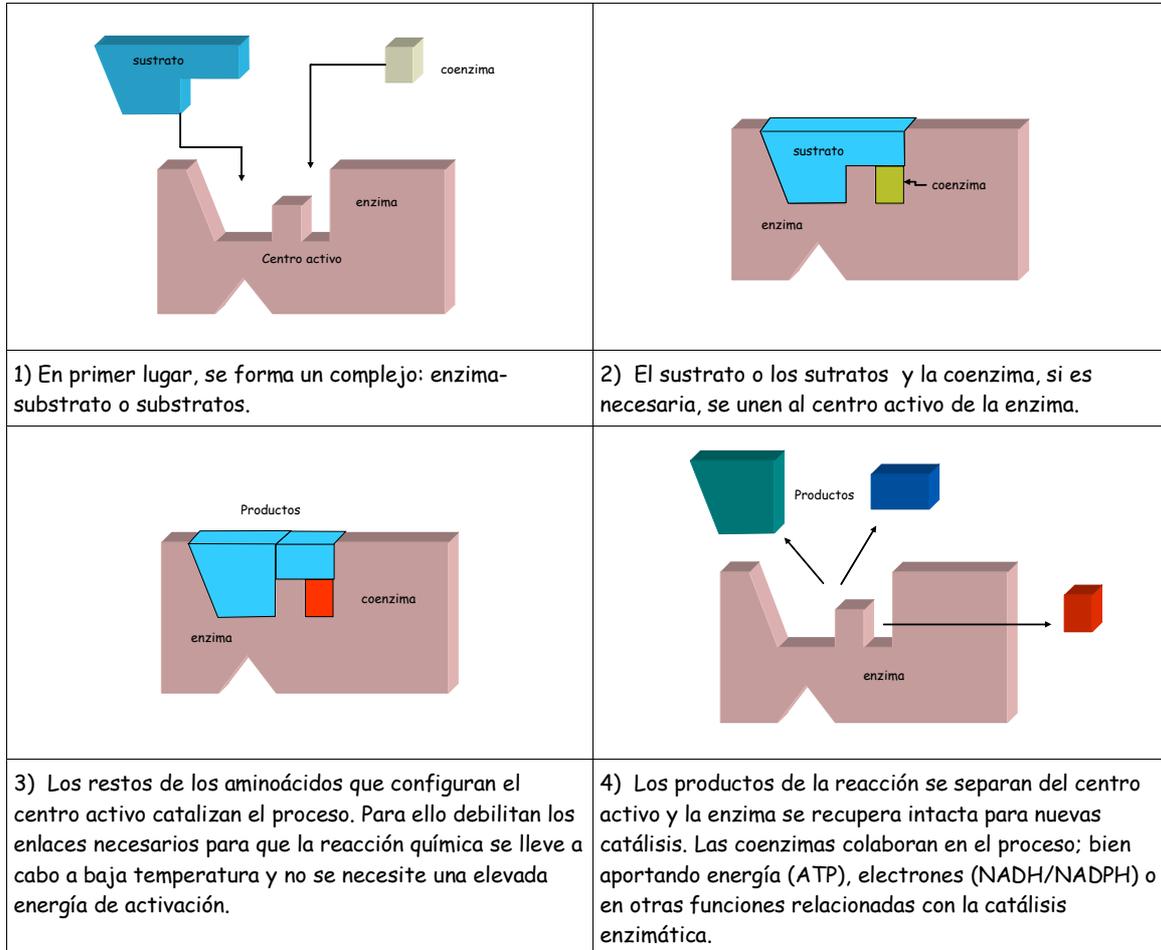
Las enzimas son, en general, prótidos. Algunas son proteínas en sentido estricto. Otras poseen una parte proteica (**apoenzima**) y una parte no proteica, ambas están más o menos ligadas químicamente.

La conformación espacial de la parte proteica 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 sustrato o los sustratos 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.

MECANISMO DE ACCIÓN ENZIMÁTICA



La parte proteica o **apoenzima** 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.

Muchas enzimas precisan para su actuación la presencia de otras sustancias no proteicas: 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



Fig. 6 Gráfica de Michaelis_Menten que muestra la variación de la actividad enzimática con la concentración de sustrato. Esta gráfica demuestra la formación de un complejo enzima-sustrato.

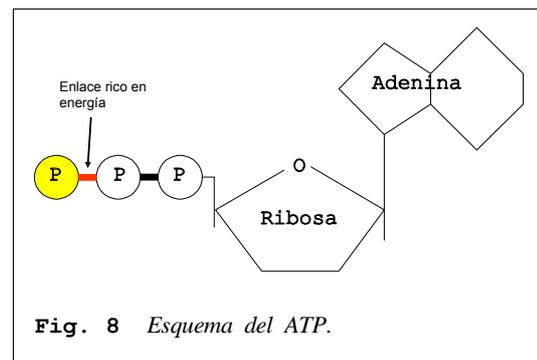
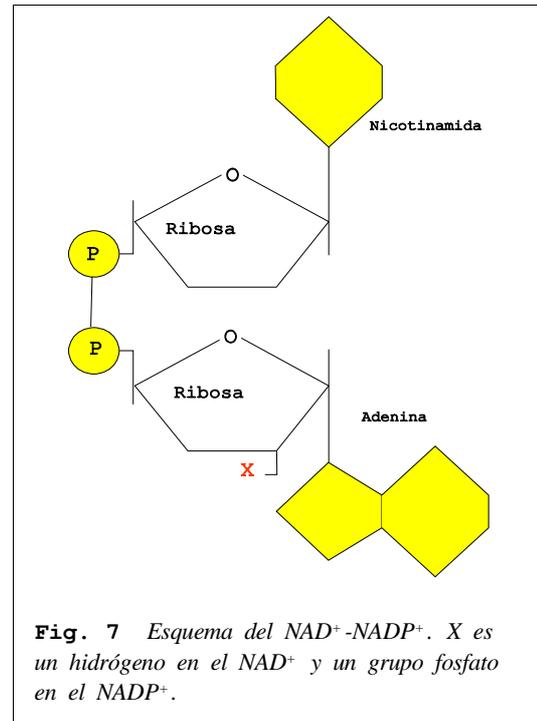
forman parte de coenzimas. Las coenzimas son imprescindibles para que la enzima actúe. Suelen, además, ser las responsables de la actividad química de la enzima. Así, muchas reacciones de oxidación precisan del NAD^+ , que es el que capta los electrones y sin su presencia la enzima no puede actuar. Otro ejemplo lo tenemos en las reacciones que necesitan energía en las que actúa como coenzima el ATP.

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

ALGUNAS COENZIMAS IMPORTANTES

i) **Coenzimas que intervienen en las reacciones en las que hay transferencias de energía:**

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



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

- * **NAD^+** (Nicotinamín adenín dinucleótido). Se trata de un dinucleótido formado por: Nicotinamida-Ribosa-P-P-Ribosa-Adenina.
- * **NADP^+** (Nicotinamín adenín dinucleótido fosfato). Similar NAD^+ pero con un grupo fosfato más esterificando el HO- del carbono 2 de la ribosa unida a la adenina.
- * **FAD** (Flavín adenín dinucleótido). Similar al NAD pero conteniendo riboflavina (otra de las vitaminas del complejo B_2) en lugar de nicotinamida.

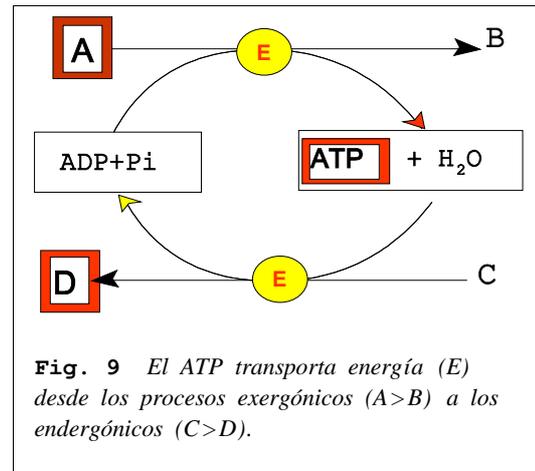
iii) **Coenzimas que intervienen como transportadores de grupos acilo.**

- **Coenzima A.** Coenzima de estructura compleja y de la que forma parte el ácido pantoténico (otra de las vitaminas del complejo B_2).

EL ATP Y EL TRANSPORTE DE ENERGÍA

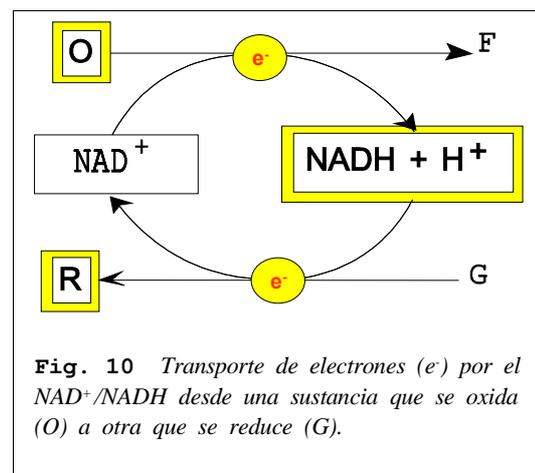
En los procesos metabólicos que se dan en la célula, algunas reacciones son **endergónicas**: necesitan energía para producirse y en caso contrario no se producen. Otras son **exergónicas**: producen energía y si ésta no se emplea en realizar un trabajo físico o una reacción química se perderá en forma de calor.

Ciertas coenzimas, como el ATP y otras, actúan transportando energía desde los procesos exergónicos a los endergónicos. Pues el ATP se puede transformar en ADP y P_i (fosfato inorgánico) al hidrolizarse el último de sus enlaces éster-fosfato, desprendiéndose más de 7 kcal por mol de ATP. Por el contrario, en aquellas reacciones en las que se produce energía esta es acumulada al sintetizarse ATP a partir de ADP y fosfato inorgánico (P_i).



LAS COENZIMAS TRANSPORTADORAS DE ELECTRONES

Muchos procesos químicos celulares de gran importancia: fotosíntesis, respiración celular, etc. Son procesos de oxidación-reducción. Así, por ejemplo: la respiración celular, en la que la glucosa se oxida al perder electrones, mientras que el oxígeno los capta reduciéndose. Ciertas coenzimas actúan transportando estos electrones desde las sustancias que se oxidan a las que se reducen: son los **transportadores de electrones**.



Así, por ejemplo, el NAD^+ es capaz de captar dos electrones, y dos protones (H^+), reduciéndose y transformándose en $NADH + H^+$. Mientras que el $NADH + H^+$ puede ceder estos dos electrones allí donde se necesiten para reducir a un compuesto químico, transformándose de nuevo en NAD^+ .

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 enzimática-

mente 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.

El pH, que al influir sobre las cargas eléctricas, podrá alterar la estructura del centro activo y por lo tanto también influirá sobre la actividad enzimática.

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.

- **Inhibición competitiva:** Cuando el inhibidor se une al centro activo de la enzima impidiendo que el sustrato se una a él. Se trata de una inhibición que depende de la concentración de sustrato y de inhibidor.
- **Inhibición no competitiva:** Cuando el inhibidor se une reversiblemente a un punto diferente del centro activo pero con su actuación lo modifica lo suficiente para que, aunque se puedan unir la enzima y el sustrato, la catálisis no se produzca o la velocidad de ésta disminuya. Este tipo de inhibición no depende de la concentración de sustrato.
- **Inhibición alostérica:** El inhibidor se une también reversiblemente a un punto diferente al centro activo, pero con su actuación lo modifica de tal manera que impide la unión de la enzima y el sustrato.

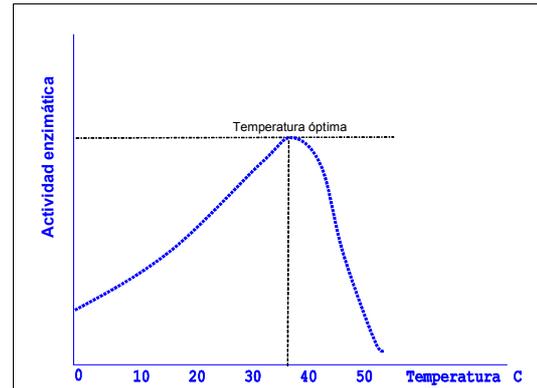


Fig. 11 Variación de la actividad enzimática en función de la temperatura.

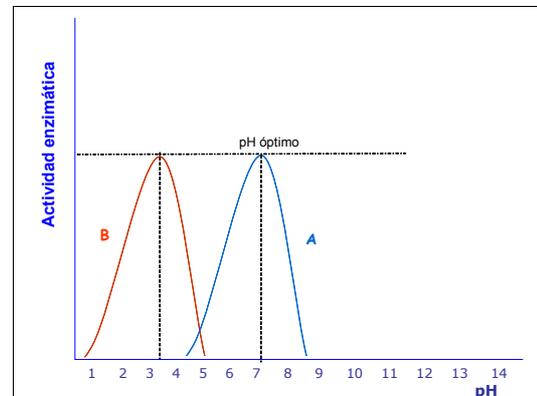


Fig. 12 Variación de la actividad enzimática en función del pH de dos enzimas.

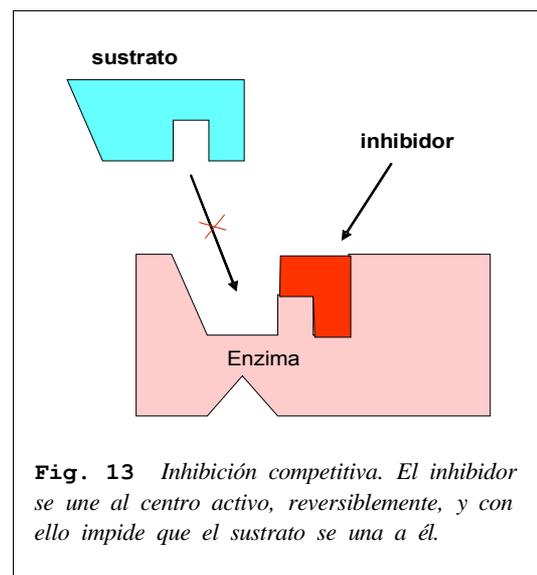


Fig. 13 Inhibición competitiva. El inhibidor se une al centro activo, reversiblemente, y con ello impide que el sustrato se una a él.

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**.

Envenenadores: Son moléculas que se unen irreversiblemente al centro activo de la enzima impidiendo permanentemente que esta actúe. Muchos tóxicos y venenos tienen este modo de actuación.

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

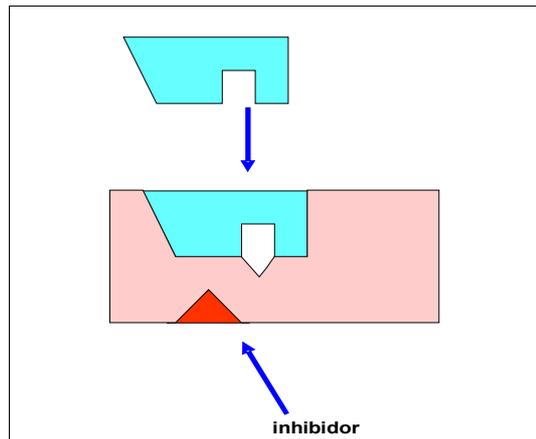


Fig. 14 *Inhibición no competitiva. El inhibidor se une reversiblemente a la enzima en un punto diferente del centro activo y, modifica este de tal manera, que aunque el sustrato se una no se realiza la catálisis.*

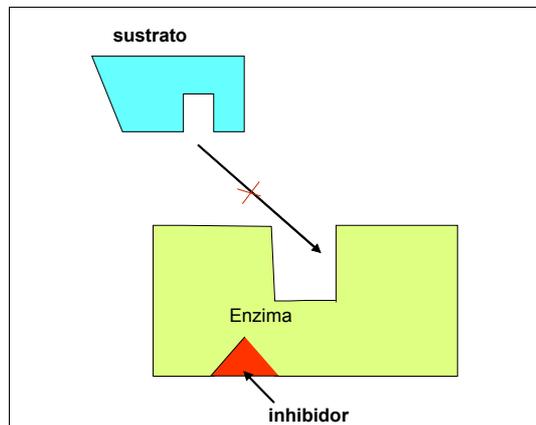


Fig. 15 *Inhibición alostérica. El inhibidor se une a la enzima en un punto diferente del centro activo y modifica este de tal manera que el sustrato no se puede unir a él.*

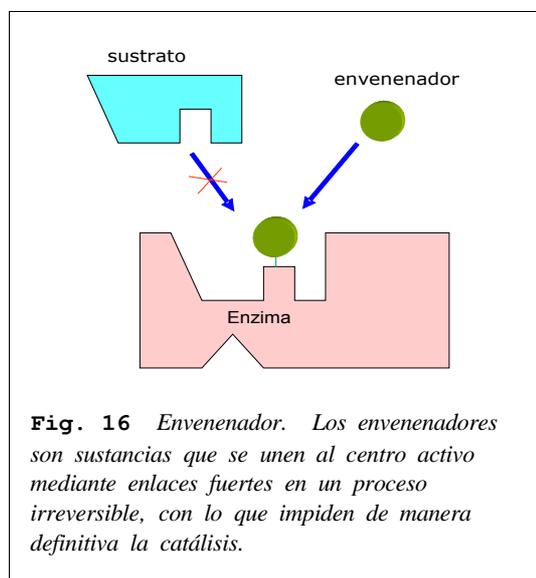


Fig. 16 *Envenenador. Los envenenadores son sustancias que se unen al centro activo mediante enlaces fuertes en un proceso irreversible, con lo que impiden de manera definitiva la catálisis.*

5A) METABOLISMO: OBTENCIÓN DE ENERGÍA

5A-1) OBTENCIÓN DE ENERGÍA Y SÍNTESIS DE COMPUESTOS ORGÁNICOS EN LA CÉLULA VEGETAL (FOTOSÍNTESIS)

LOS PLASTOS

Son orgánulos citoplasmáticos exclusivos y característicos de las células vegetales.

Existen diversos tipos de plastos: cloroplastos, cromoplastos y leucoplastos. Todos tienen un origen común en unas estructuras celulares llamadas **proplastos**. Algunas características de las diferentes clases plastos son:

- **Cloroplastos.** Plastos verdes ya que contiene, entre otros pigmentos fotosintéticos, clorofila. En ellos se realiza la fotosíntesis.
- **Cromoplastos** plastos de color amarillo o anaranjado por acumulación de carotenoides, como los del tomate o la zanahoria.
- **Leucoplastos** plastos de color blanco. Se encuentran en las partes no verdes de la planta. Así, por ejemplo, en las células de la patata encontramos un tipo de leucoplastos, los **amiloplastos**, llamados así por contener almidón.

Debido a su importancia para todos los seres vivos, haremos a continuación un estudio particular de los cloroplastos.

LOS CLOROPLASTOS

Características: Son orgánulos muy variables en cuanto a número, forma y tamaño. Así, por ejemplo, las células de ciertas algas filamentosas tienen uno o dos únicos cloroplastos; otras, como la planta acuática elodea, tienen numerosos cloroplastos. Su forma es, normalmente, de lente biconvexa, pero pueden ser también estrellados o con

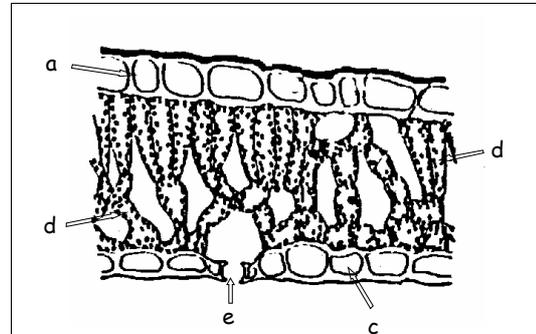


Fig. 1 Corte transversal de una hoja: a) epidermis del haz; b y d) parénquima clorofílico; c) epidermis del envés; e) estoma.

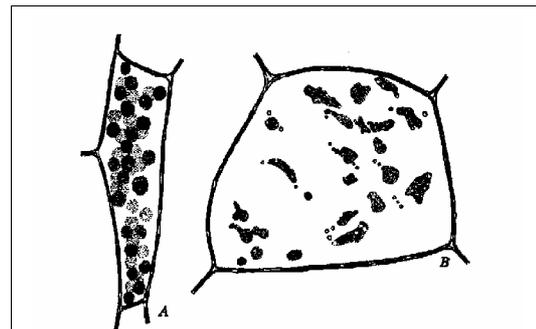


Fig. 2 Cromoplastos en células vegetales vistos al microscopio óptico.

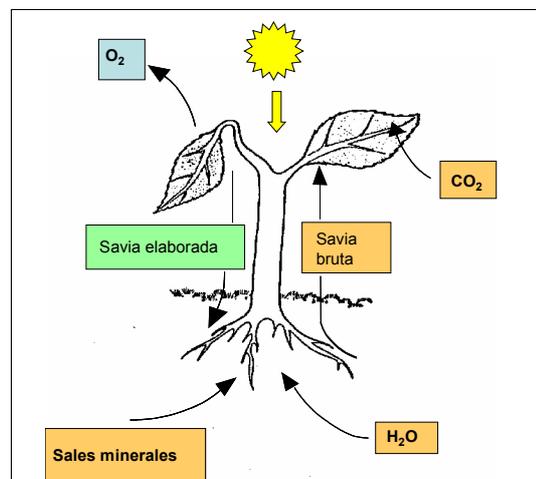


Fig. 3 Intercambios de sustancias entre la planta y el medio durante el día.

forma de cinta enrollada en hélice.

Ultraestructura: Es difícil observar su estructura al microscopio óptico. Al MET (microscopio electrónico de transmisión) se observa una **membrana externa** y otra **interna** separadas por un **espacio intermembrana**. En el interior se ven unas estructuras alargadas formadas por membranas llamadas **láminas o lamelas**. Sobre ellas se ven los **grana**, que son unos repliegues, formados también por membranas, que se disponen unos encima de otros. Todo este conjunto de membranas internas recibe el nombre de **tilacoides**; pudiéndose distinguir los **tilacoides de los grana** y los **tilacoides de las láminas**. Existe además un contenido interno: el **estroma**, en el que hay ADN similar al de las células procariotas, ribosomas (**plastorribosomas**) y acumulaciones de almidón, proteínas y lípidos.

Función: En los cloroplastos se va a realizar la **fotosíntesis**. En los tilacoides se realiza una de las fases de la fotosíntesis: la **fase luminosa**. La otra fase de la fotosíntesis: la **fase oscura**, se realiza en el estroma del cloroplasto.

Origen evolutivo: Es de destacar que los plastos tienen una estructura similar a los organismos procarióticos. Según la "**Teoría endosimbiótica**" la célula eucariótica se habría formado por simbiosis de diferentes organismos procariotas, uno de ellos el plasto, que proporcionaría al conjunto compuestos orgánicos que sintetizaría usando como fuente de energía la luz solar.

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.

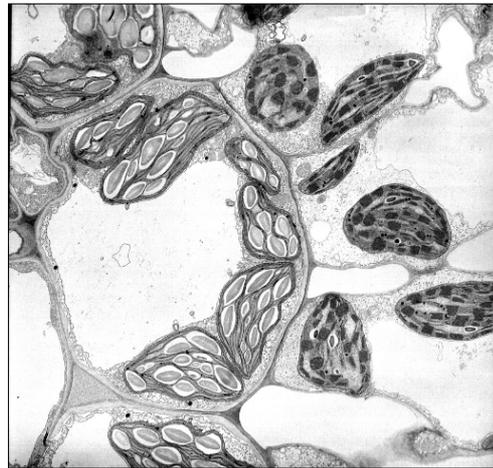


Fig. 4 Células vegetales vistas al microscopio electrónico en las que pueden observarse numerosos cloroplastos.

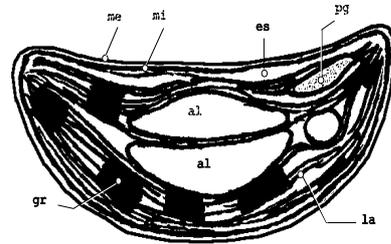


Fig. 5 Cloroplasto visto al microscopio electrónico. me) membrana externa; mi) membrana interna; gr) grana; la) láminas; es) estroma; pg) plastoglóbulos; al) almidón.

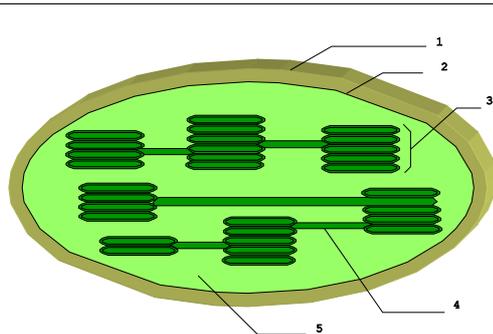


Fig. 6 Ultraestructura de un cloroplasto. 1) Membrana externa. 2) Membrana interna. 3) Grana. 4) Láminas. 5) Estroma.

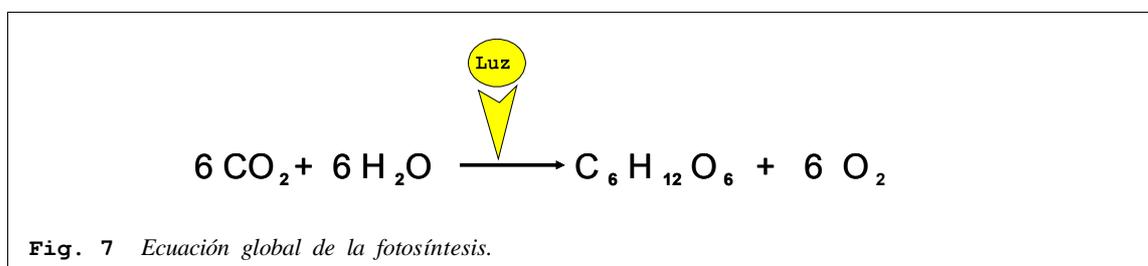
PROCESOS QUE SE DAN EN LA FOTOSÍNTESIS

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 en 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.



CONSECUENCIAS DE LA FOTOSÍNTESIS

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

- 1) Todos o casi todos los seres vivos dependen, directa o indirectamente, de la fotosíntesis para la obtención de sustancias orgánicas y energía.
- 2) 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.

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

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.

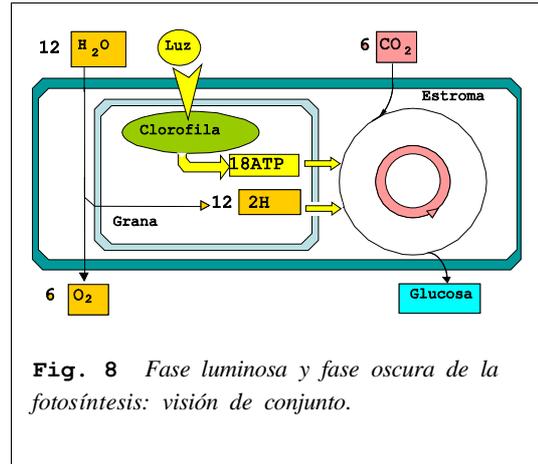


Fig. 8 Fase luminosa y fase oscura de la fotosíntesis: visión de conjunto.

A) FASE LUMINOSA

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

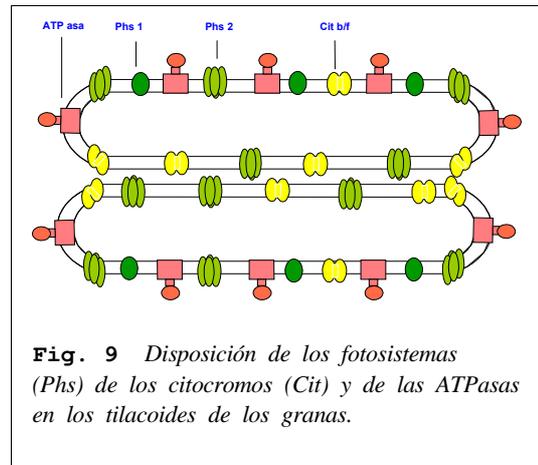


Fig. 9 Disposición de los fotosistemas (Phs) de los citocromos (Cit) y de las ATPasas en los tilacoides de los grana.

ESTRUCTURA DE LA MEMBRANA DE LOS TILACOIDES

La membrana de los tilacoides tiene una estructura de doble capa o membrana unitaria. Integradas en esta doble capa están determinadas sustancias muy importantes en el proceso de la fotosíntesis y en particular los **fotosistemas I y II**, ATPasas y citocromos.

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.

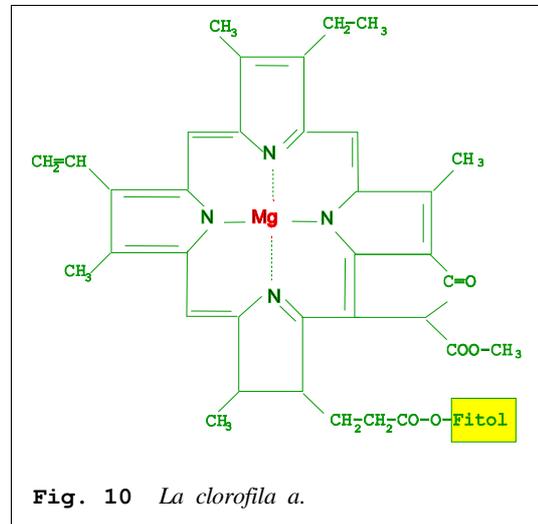


Fig. 10 La clorofila a.

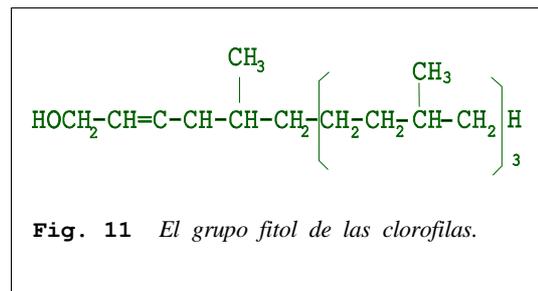


Fig. 11 El grupo fitol de las clorofilas.

En el **fotosistema II** (Phs II) la molécula diana es la **clorofila all** 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 al**, cuyo máximo de absorción se encuentra a 700 nm (P 700), que también se **excita (P 700)** al captar un fotón. La disminución de los potenciales redox permite que se establezca un transporte de electrones que pueden seguir dos vías:

- La fotofosforilación acíclica
- La fotofosforilación cíclica

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 será aportados por el agua. En esta vía se pueden distinguir los siguientes procesos:

I) **Reducción del NADP⁺**: La clorofila-all y otras sustancias del 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.

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 all (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.

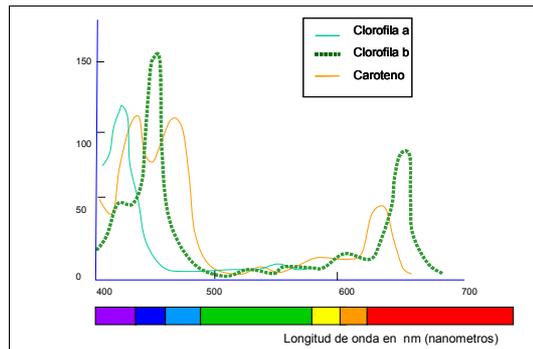
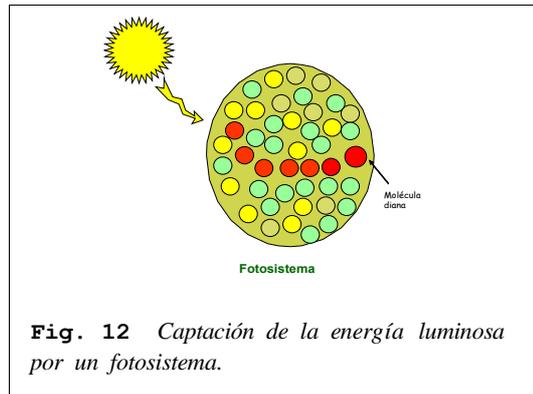
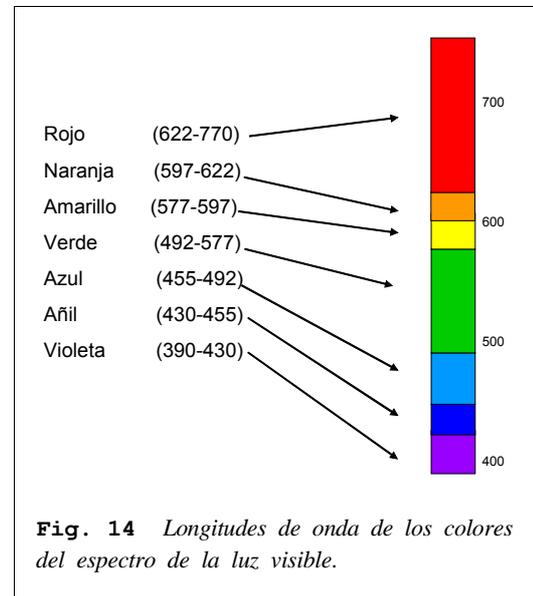
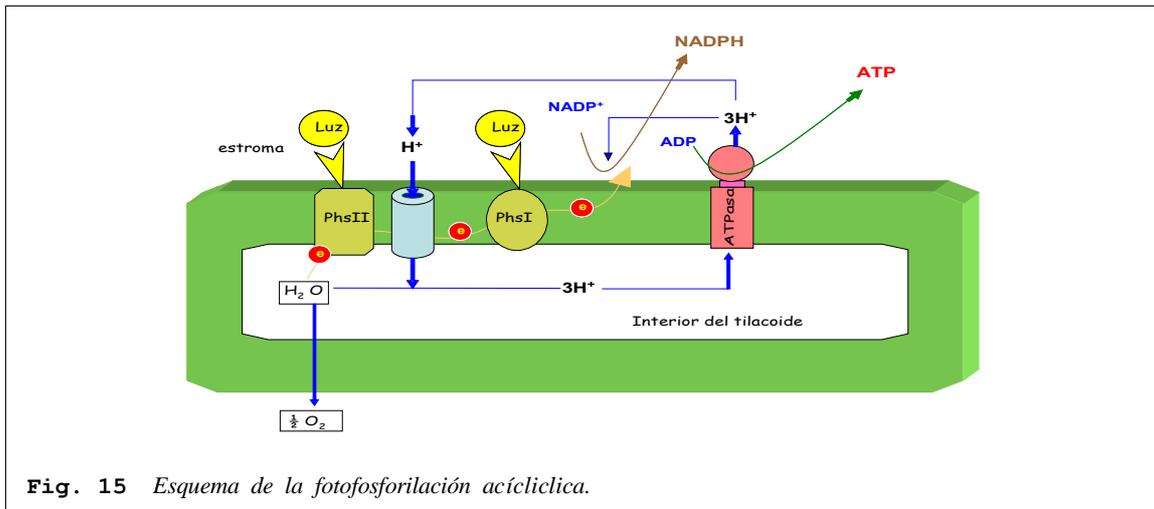


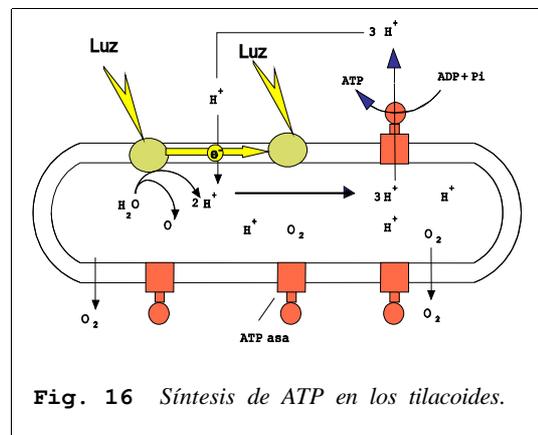
Fig. 13 Absorción de los diferentes pigmentos del cloroplasto en función de la longitud de onda. La menor absorción se corresponde con los colores verde (492 a 577 nm) y amarillo (577 a 597 nm).





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 aumento de 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 ATPasas. 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.



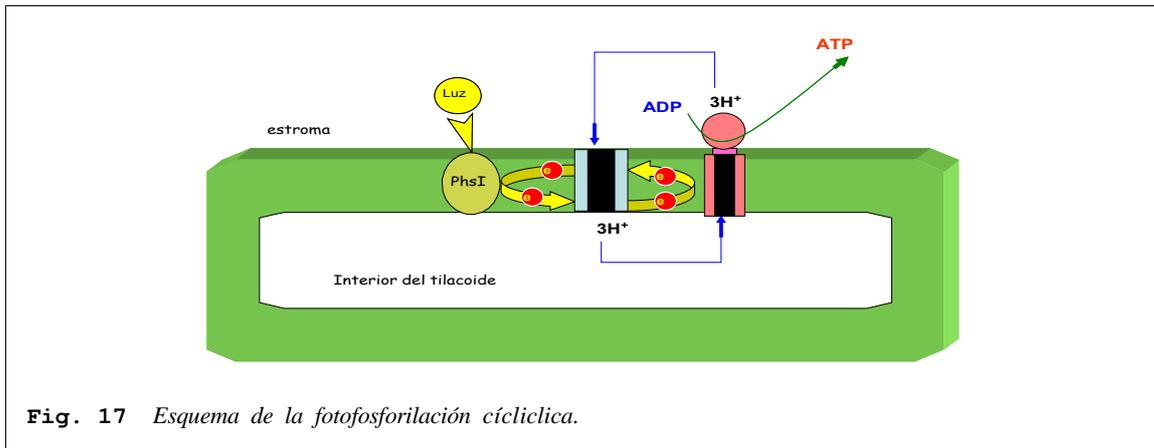
IV) **Balance de la fotosíntesis acíclica:** Teniendo en cuenta únicamente los productos iniciales y finales, y podemos hacerlo porque el resto de las sustancias se recuperan en su estado inicial, en la fotosíntesis acíclica se obtienen 1 $NADPH+H^+$ y 1 ATP. A su vez, la fotólisis del agua va a generar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

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, P700) 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.



Balance de la fotofosforilación cíclica: En esta vía se produce una síntesis continua de ATP y no se requieren otros sustratos 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.

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 sustratos y de los productos que se generan. Así, si se consume mucho $NADPH+H^+$ en la síntesis de sustancias orgánicas, habrá mucho $NADP^+$, y será éste el que capte los electrones produciéndose 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 sustratos 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 al (P 700) del fotosistema I. Se establece en consecuencia una cadena de electrones. La clorofila al (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 dos protones del medio.

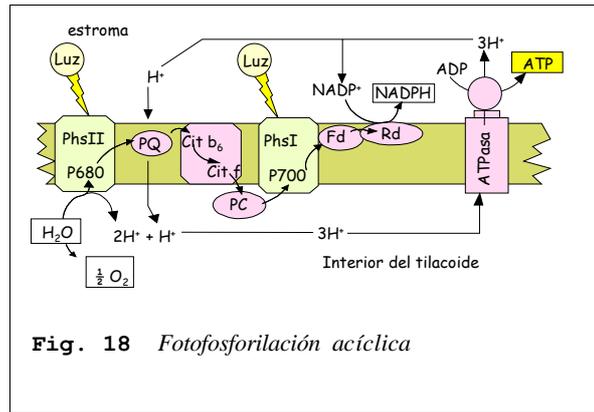


Fig. 18 Fotofosforilación acíclica

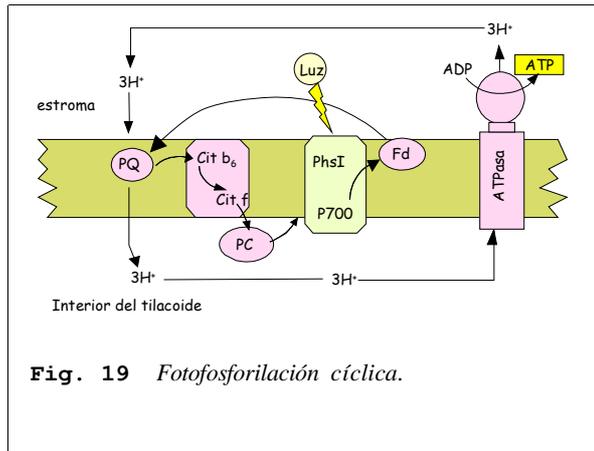


Fig. 19 Fotofosforilación cíclica.

II) **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 (Cb $_6$), citocromo f (Cf), plastocianina (PC), clorofila al, etc. En cada vuelta se sintetiza una molécula de ATP de la misma forma que en la fotofosforilación acíclica .

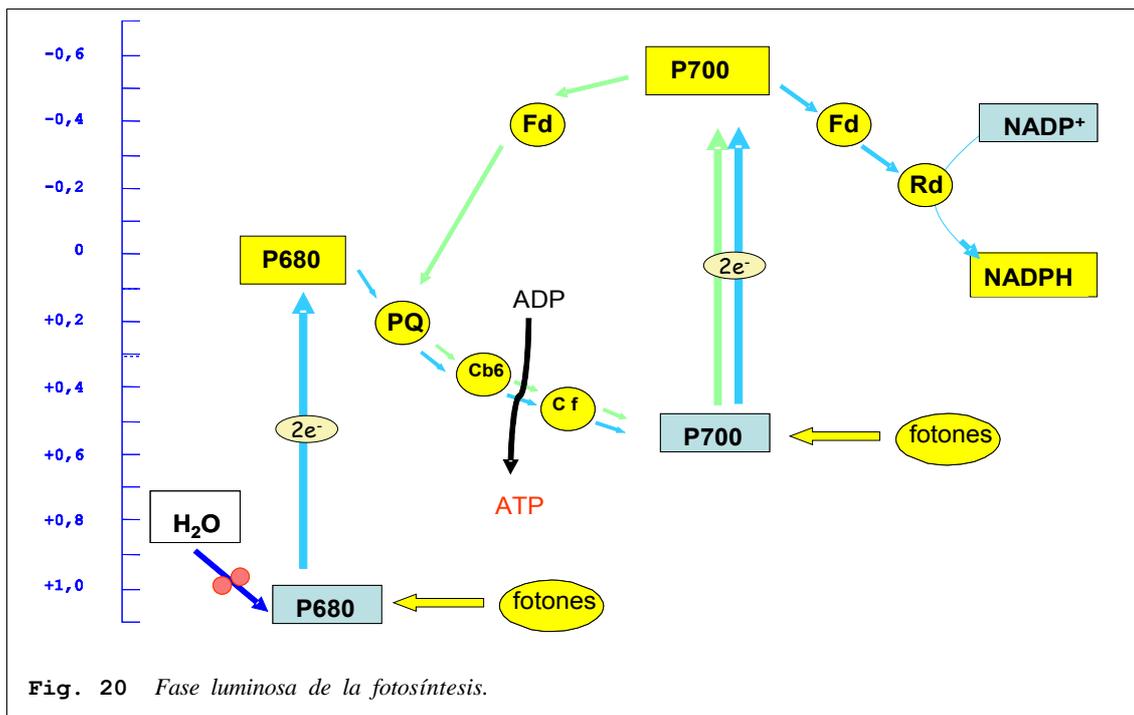
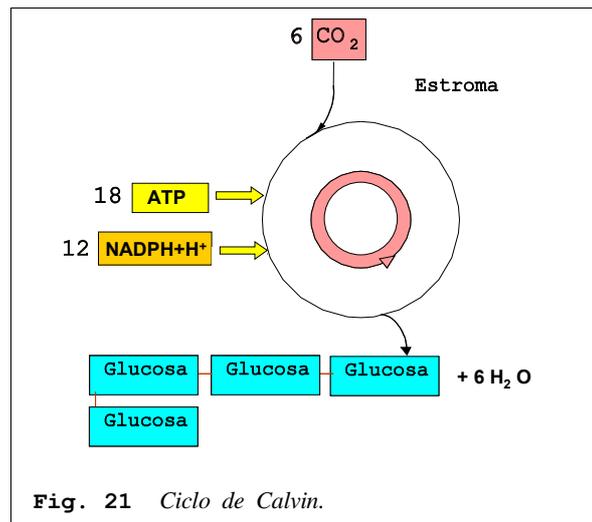


Fig. 20 Fase luminosa de la fotosíntesis.

B) FASE OSCURA (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 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:



- Síntesis de glucosa mediante la 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 CALVIN⁶

- 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**).
- 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:



- 3) El **PGA** (C₃) es reducido por el NADPH+H⁺ a gliceraldehído-3-fosfato

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.

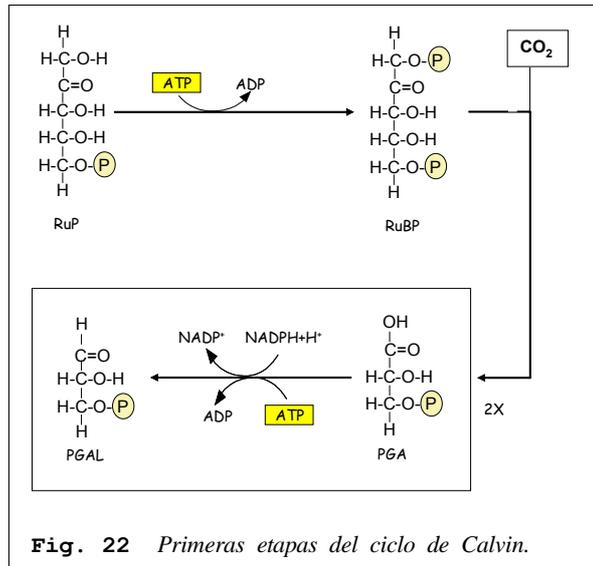
⁴ Es de destacar, que a pesar de su nombre, la fase oscura se produce también por el día; pues, aunque no precisa luz, sí precisa ATP y NADPH y estos sólo se originan durante el día en la fase luminosa.

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 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.

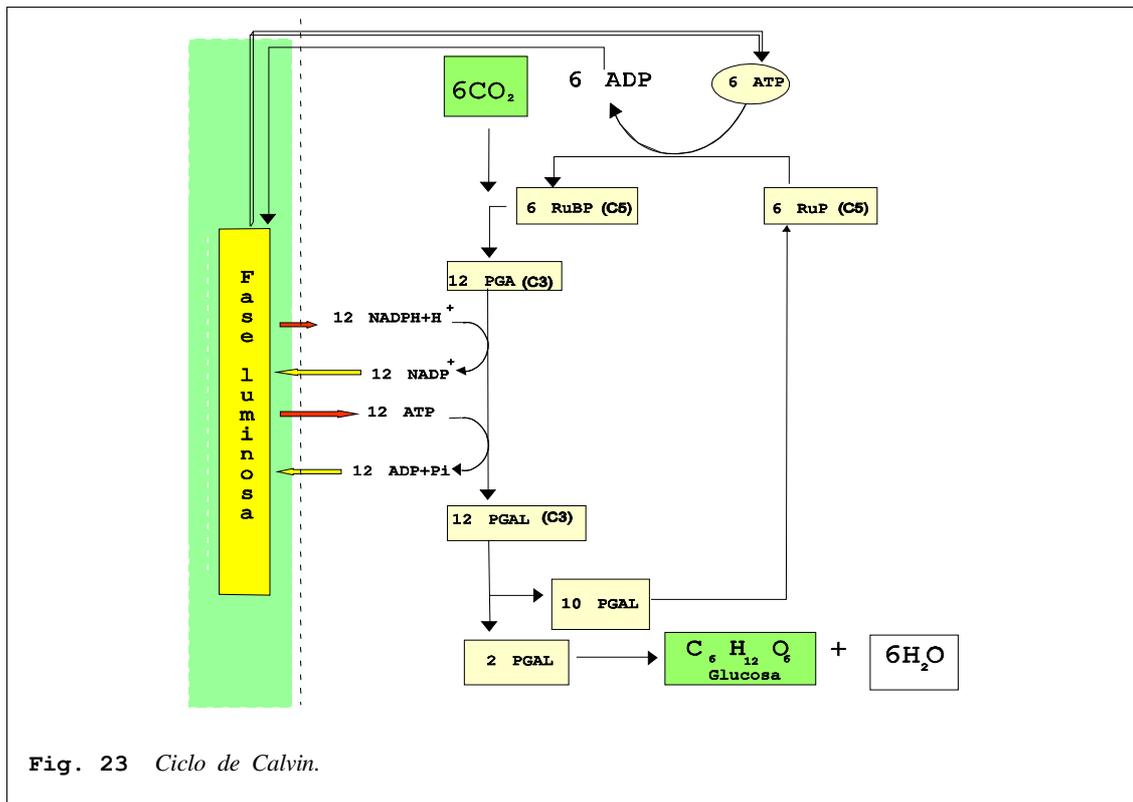
⁶ Lo que viene a continuación, se expone a los efectos de que los alumnos puedan interpretar los esquemas y extraer las consecuencias que se derivan de ellos. No parece conveniente que el alumno deba saberlo de memoria.

(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.

CICLO DE CALVIN O FASE OSCURA DE LA FOTOSÍNTESIS (Estudio detallado)

Se representa aquí el desarrollo del ciclo de Calvin con sus ecuaciones químicas, con la finalidad de que aquellos alumnos más interesados puedan estudiarlo con más detalle.

<p>RUBP → PGA + PGA</p>	<p>PGA → PGAL</p>
<p>1ª) Incorporación del CO₂ a la cadena carbonada de la RUBP. El CO₂ reacciona con la ribulosa-1-5 difosfato (RUBP) para dar dos moléculas de ácido-3-fosfoglicérico (PGA).</p>	<p>2ª) Reducción del carbono del CO₂ incorporado: Cada una de las moléculas de ácido-3-fosfoglicérico (PGA) es reducida por el NADPH a aldehído-3-fosfoglicérico (PGAL). El proceso es endérgico y precisa del ATP.</p>
<p>6 RUBP → 12 PGAL</p>	<p>2 PGAL → GLU + 2 P</p>
<p>3ª) Si los procesos 1 y 2 anteriores se repiten 6 veces obtendremos 12 moléculas de aldehído-3-fosfoglicérico (PGAL).</p>	<p>4ª) Síntesis de glucosa: Dos de estas moléculas de aldehído-3-fosfoglicérico (PGAL) se condensan para dar una molécula de glucosa (GLU). Se obtienen, además, dos moléculas de fosfato inorgánico (P).</p>
<p>10 PGAL → 6 RUBP</p>	<p>6 RUBP → 6 RUBP</p>
<p>5ª) Recuperación de la ribulosa 1-5 difosfato: Las otras 10 moléculas de aldehído-3-fosfoglicérico (PGAL) reaccionan entre sí para dar 6 moléculas de ribulosa-5-fosfato (RUP).</p>	<p>6ª) Recuperación de la ribulosa 1-5 difosfato: Las 6 moléculas de ribulosa-5-fosfato (RUP) reaccionan con 6 de ATP para dar 6 de ribulosa-1-5 difosfato (RUBP), cerrándose el ciclo.</p>

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.

Nota: Para ello, los nitratos son primero reducidos a nitritos y estos a ión amonio. El ión amonio es integrado en una cadena carbonada para formar el aminoácido glutámico. Es este aminoácido el que servirá posteriormente para donar el nitrógeno a aquellas moléculas orgánicas que lo precisen.

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 otras sustancias orgánicas de una manera similar a la que hemos visto con el nitrógeno.

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.

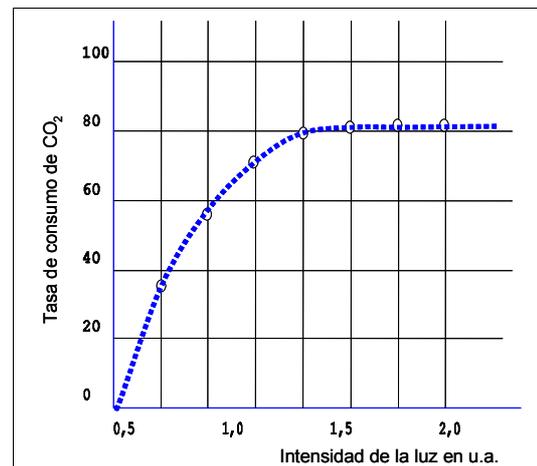
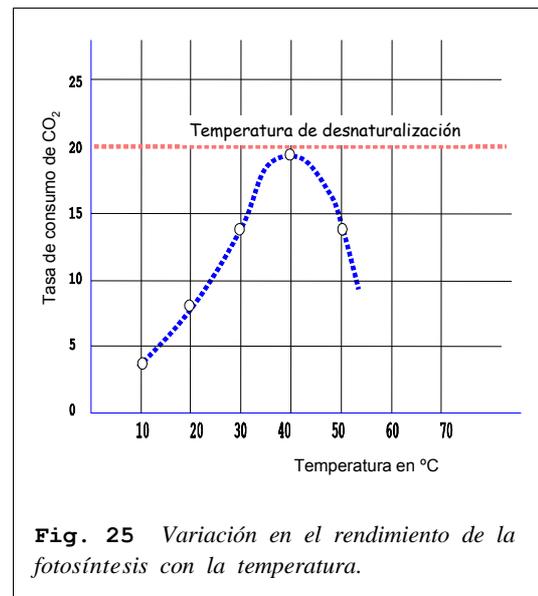
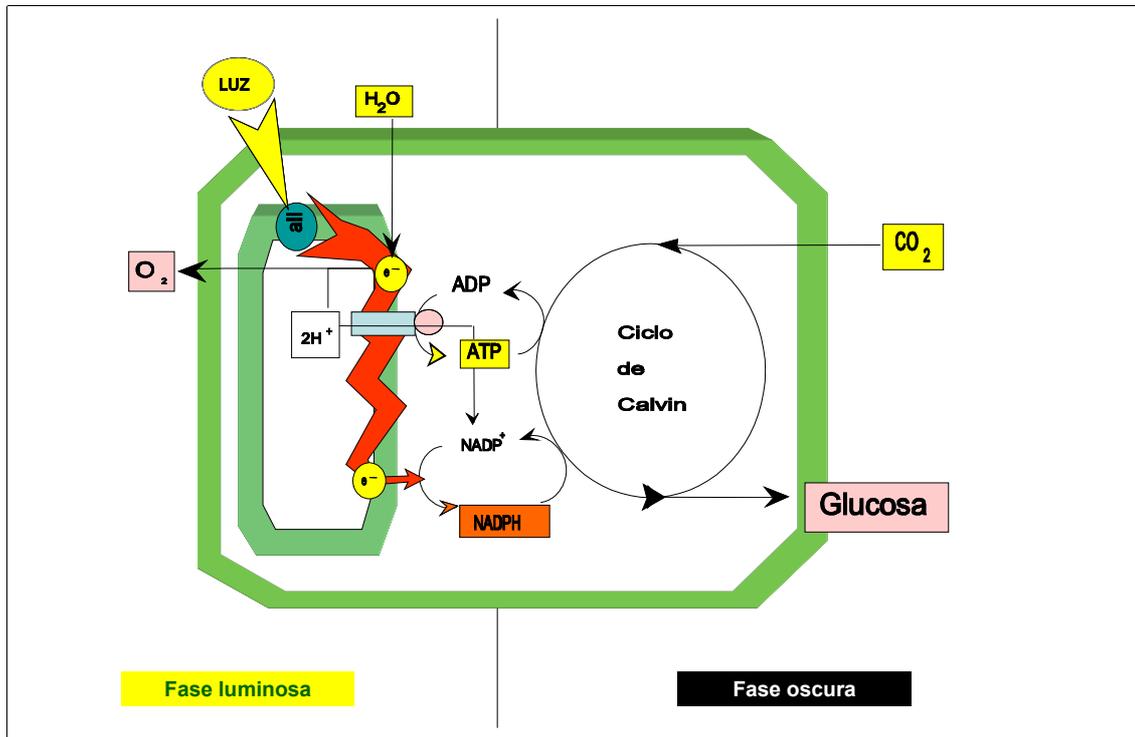


Fig. 24 Variación en el rendimiento de la fotosíntesis con la intensidad de la luz.

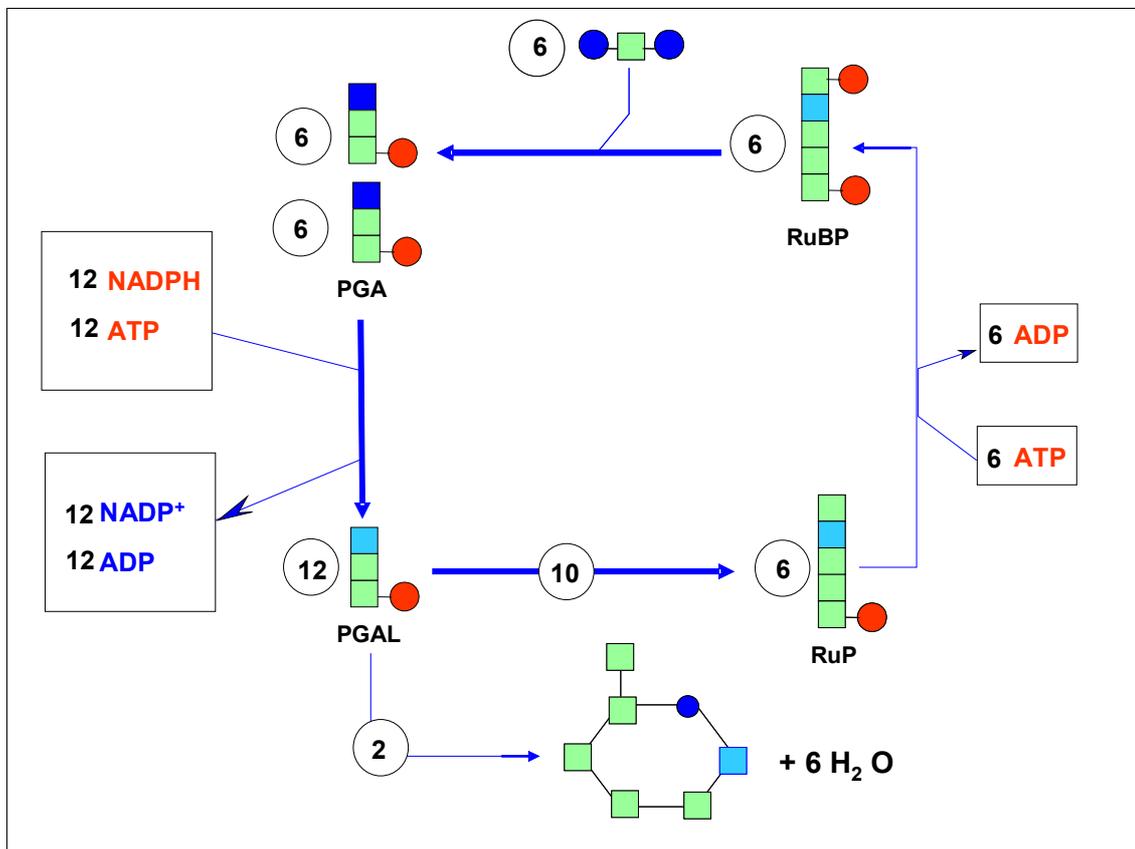
Concentración de O_2 . Un aumento en la concentración de O_2 inhibe la fotosíntesis, ya que el oxígeno inhibe la enzima que incorpora el CO_2 a la Ribulosa-1-5-difosfato (**RuBP**).



REPRESENTACIÓN SIMPLIFICADA DE LOS PROCESOS QUE SE DAN EN EL CLOROPLASTO



LA FASE OSCURA



5A-2) QUIMIOSÍNTESIS

LA QUIMIOSÍNTESIS COMO OTRA FORMA DE NUTRICIÓN AUTÓTROFA

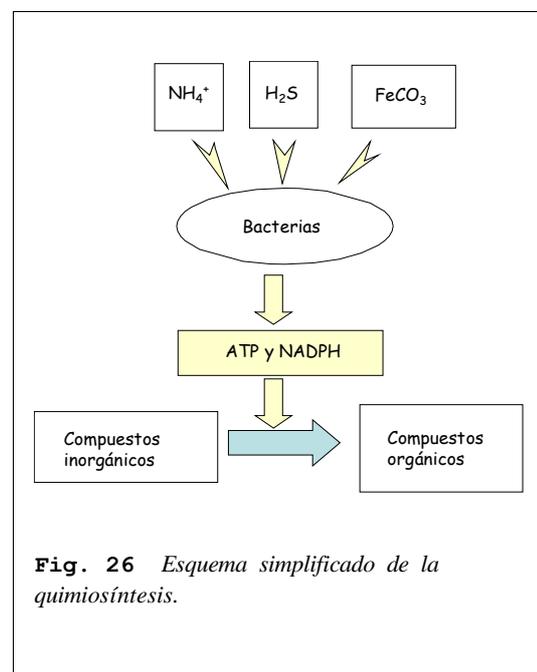
La quimiosíntesis es también una forma de nutrición autótrofa en la que, a diferencia de la fotosíntesis, la energía y los electrones (ATP y NADPH) necesarios para los procesos de anabolismo van a proceder de la oxidación de sustancias inorgánicas.

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 nitrosificantes. 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 nitrosificantes 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.

5B) OBTENCIÓN DE ENERGÍA A PARTIR DE COMPUESTOS ORGÁNICOS EN LAS CÉLULAS VEGETALES Y ANIMALES (CATABOLISMO DE LA GLUCOSA)

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 **glucólisis**.

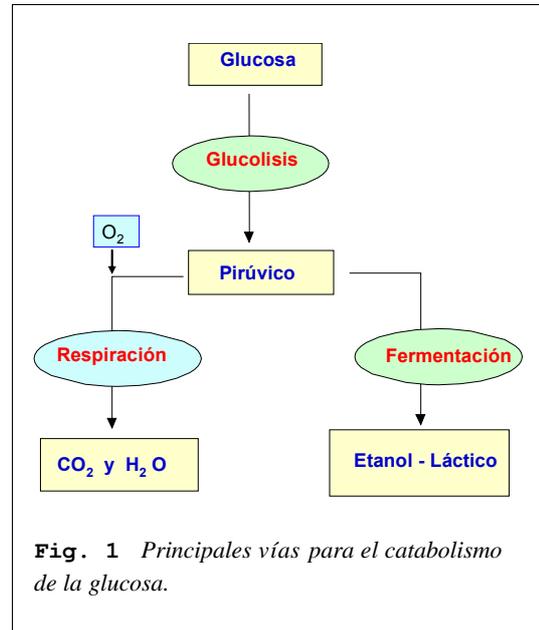


Fig. 1 Principales vías para el catabolismo de la glucosa.

GLUCOLISIS¹

La definiremos como el conjunto de reacciones que degradan la **glucosa (C₆)** transformándola en dos moléculas de **ácido pirúvico (PYR) (C₃)**. Estas 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⁺**.

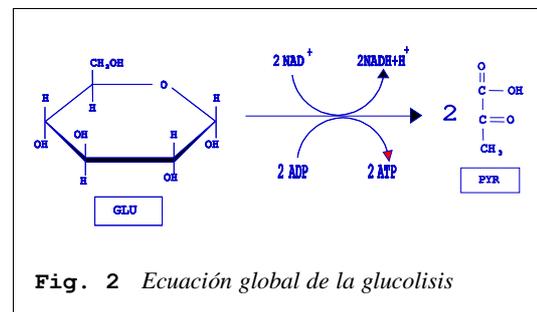


Fig. 2 Ecuación global de la glucólisis

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 isomeriza² 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**).

¹ Lo que viene a continuación, se expone a los efectos de que los alumnos puedan interpretar los esquemas y extraer las consecuencias que se derivan de ellos. No parece conveniente que el alumno deba saberlo de memoria.

² Isomerización: transformación de un compuesto químico-orgánico en otro que sea su isómero.

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

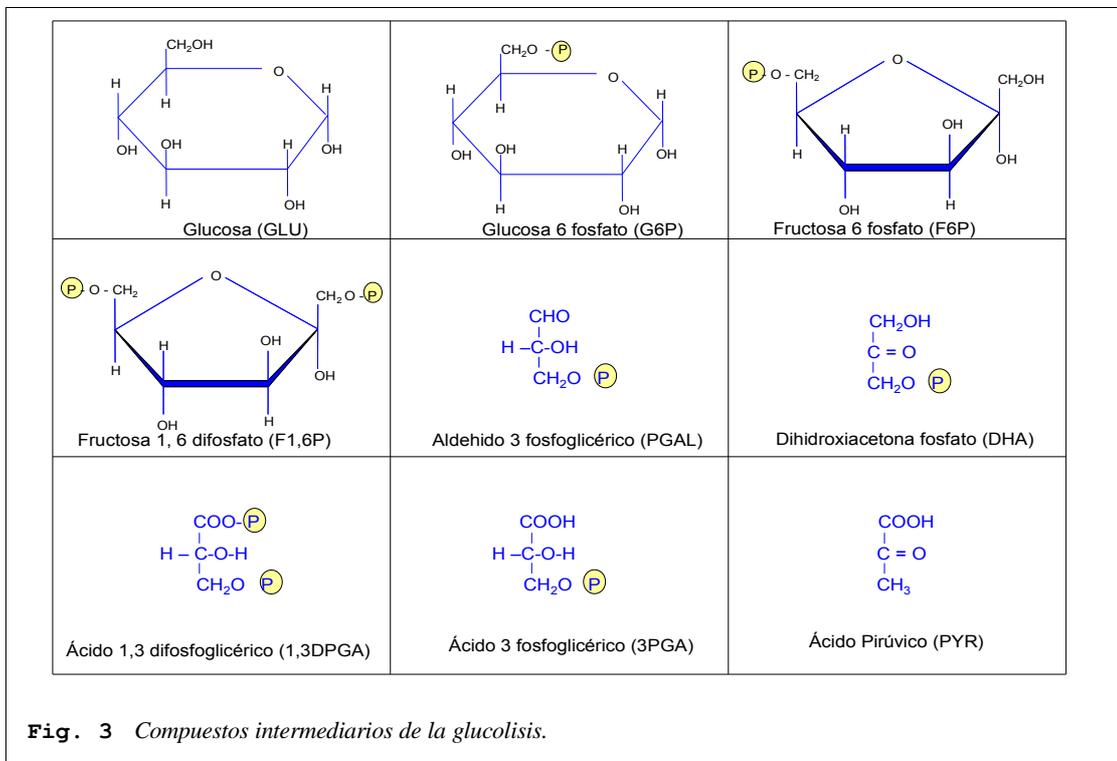
5ª El **aldehído-3-fosfoglicérico (PGAL)** se oxida por el **NAD⁺**; al mismo tiempo se produce una fosforilación en la que interviene el **fosfato inorgánico³ (H-P)**, formándose **ácido 1,3-difosfoglicérico (1,3-DPGA)**. Cada molécula de **glucosa (GLU)** dará dos moléculas de **1,3-DPGA** y dos de **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

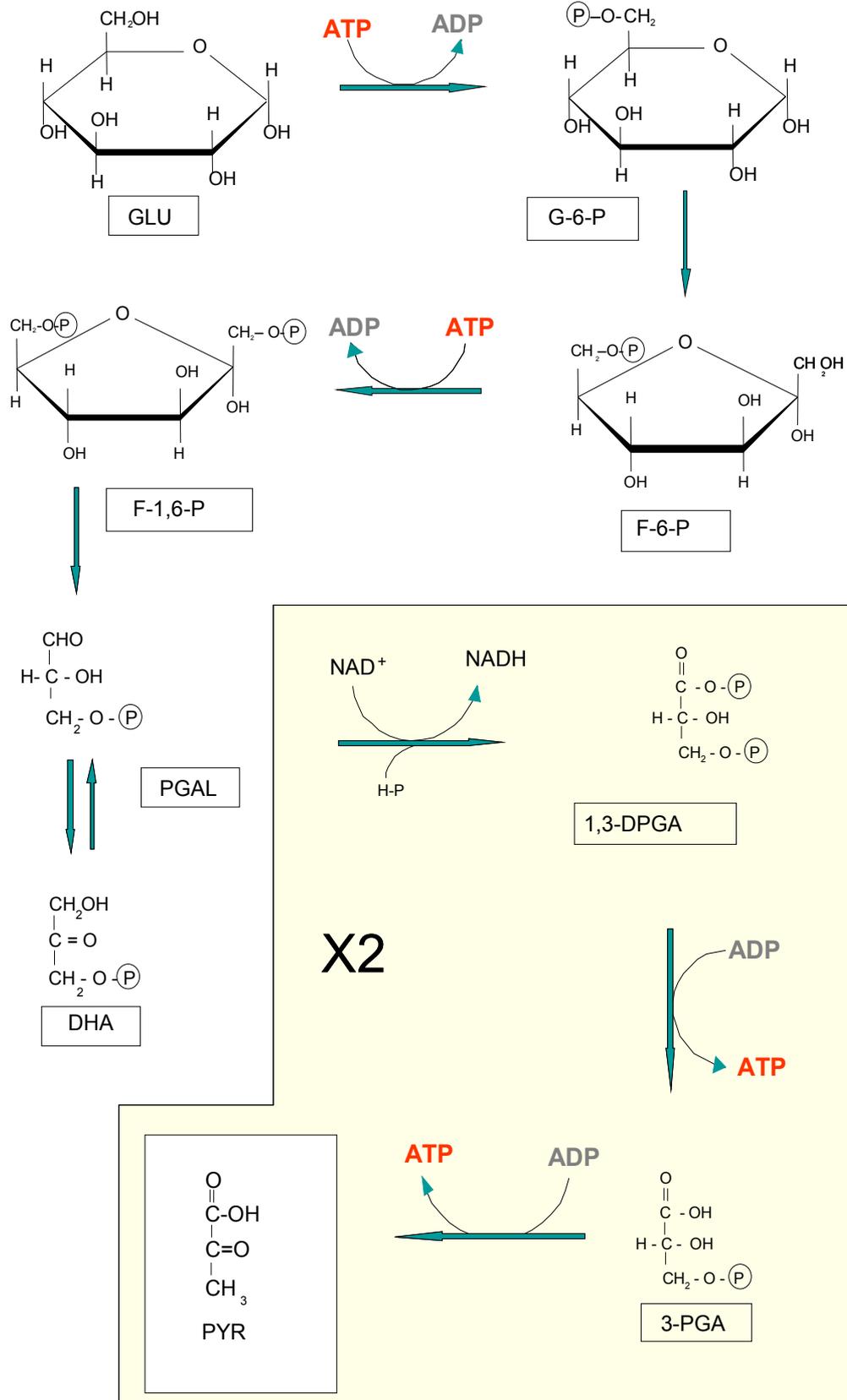
- Se realiza tanto en procariontas como en eucariotas.
- En los eucariotas se realiza en el hialoplasma.
- Se trata de una degradación **parcial** de la glucosa.
- Es un proceso anaerobio que permite la obtención de energía a partir de los compuestos orgánicos en ausencia de oxígeno.
- La cantidad de energía obtenida por mol de glucosa es escasa (2 ATP).
- La *glucolisis* 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.



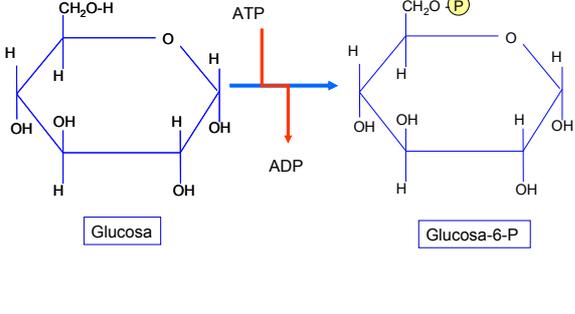
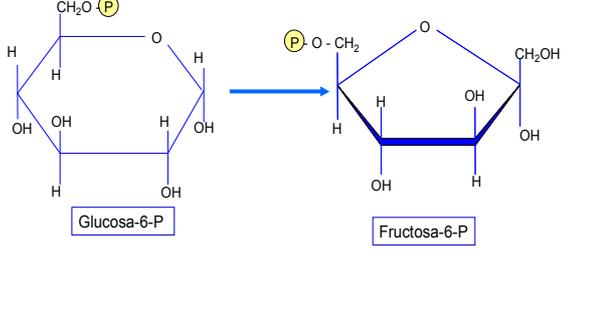
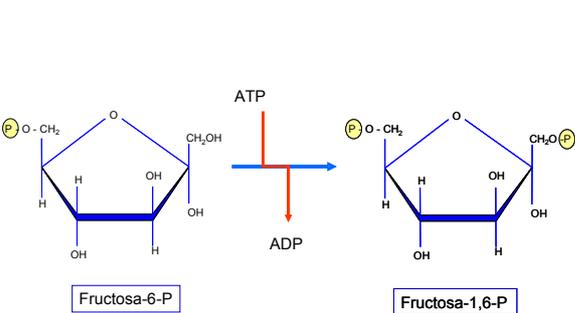
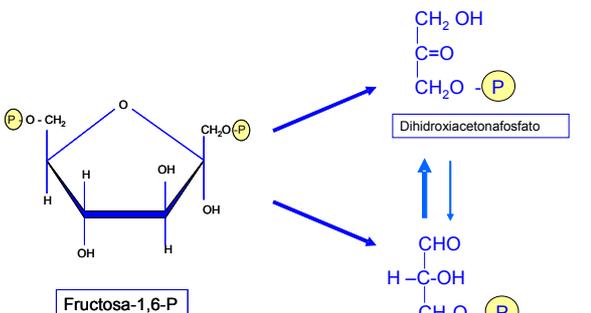
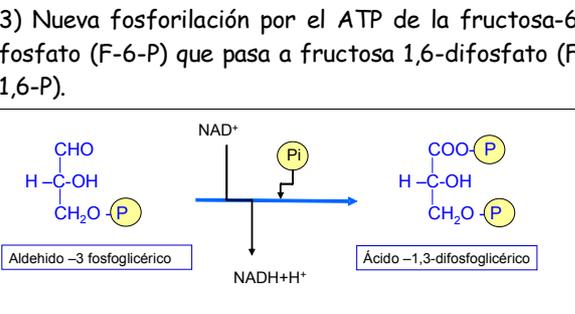
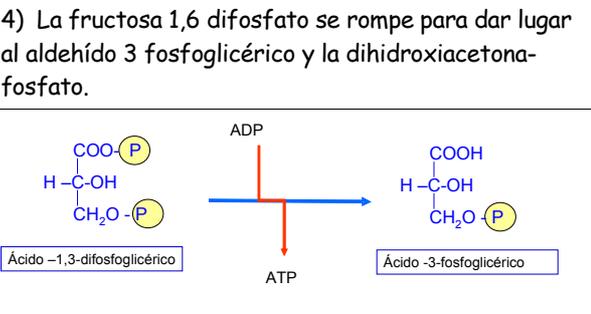
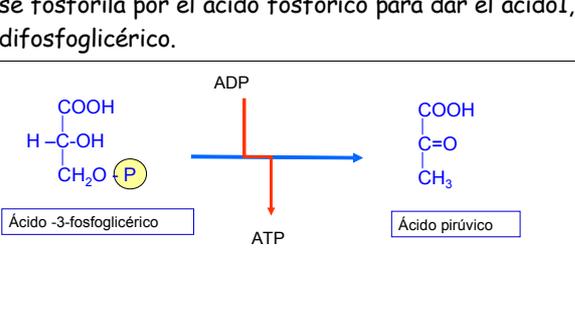
GLUCOLISIS

³

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



GLUCOLISIS

 <p style="text-align: center;">Glucosa → Glucosa-6-P</p>	 <p style="text-align: center;">Glucosa-6-P → Fructosa-6-P</p>
<p>1) Fosforilación de la glucosa (GLU) por el ATP, formándose glucosa-6-fosfato (G-6-P).</p>	<p>2) La glucosa-6-fosfato (G-6-P) se isomeriza a fructosa-6-fosfato (F-6-P).</p>
 <p style="text-align: center;">Fructosa-6-P → Fructosa-1,6-P</p>	 <p style="text-align: center;">Fructosa-1,6-P → Dihidroxiacetona-fosfato + Aldehído-3-fosfoglicérico</p>
<p>3) Nueva fosforilación por el ATP de la fructosa-6-fosfato (F-6-P) que pasa a fructosa 1,6-difosfato (F-1,6-P).</p>	<p>4) La fructosa 1,6 difosfato se rompe para dar lugar al aldehído 3 fosfoglicérico y la dihidroxiacetona-fosfato.</p>
 <p style="text-align: center;">Aldehído-3-fosfoglicérico → Ácido-1,3-difosfoglicérico</p>	 <p style="text-align: center;">Ácido-1,3-difosfoglicérico → Ácido-3-fosfoglicérico</p>
<p>5) El aldehído 3 fosfoglicérico se oxida por el NAD+ y se fosforila por el ácido fosfórico para dar el ácido1,3 difosfoglicérico.</p>	<p>6) El ácido1,3 difosfoglicérico reacciona con el ADP para dar ATP y ácido 3-fosfoglicérico.</p>
 <p style="text-align: center;">Ácido-3-fosfoglicérico → Ácido pirúvico</p>	
<p>7) El ácido3 fosfoglicérico reacciona con el ADP para dar ATP y ácido pirúvico.</p>	

VÍAS DEL CATABOLISMO DEL PIRÚVICO

Para evitar que la glucólisis se detenga por un exceso de ácido pirúvico (**PYR**) y $\text{NADH}+\text{H}^+$ o por falta de NAD^+ , se necesitan otras vías que eliminen los productos obtenidos y recuperen los substratos imprescindibles. Esto va a poder realizarse de dos maneras:

1ª) **Respiración aerobia** (catabolismo aerobio). Cuando hay oxígeno, el pirúvico es degradado completamente obteniéndose dióxido de carbono (CO_2). El $\text{NADH}+\text{H}^+$ y otras coenzimas reductoras obtenidas son oxidadas y los electrones transportados hacia el **oxígeno (O_2)**, recuperándose el NAD^+ y obteniéndose H_2O . Este proceso se realiza en los eucariotas en las mitocondrias.

2ª) **Fermentación** (Catabolismo anaeróbico). Cuando no hay **oxígeno** el **ácido pirúvico** se transforma de diferentes maneras sin degradarse por completo a CO_2 y H_2O . Este proceso tiene como objetivo la recuperación del NAD^+ . En los eucariotas se realiza en el hialoplasma.

EL CATABOLISMO AERÓBICO (RESPIRACIÓN AEROBIA)

MITOCONDRIAS

Aspecto: Son orgánulos muy pequeños, difíciles de observar al microscopio óptico, al que aparecen como palitos o bastoncitos alargados. Son orgánulos permanentes de la célula y se forman a partir de otras mitocondrias preexistentes.

Forma y número: El número de mitocondrias en una célula puede llegar a ser muy elevado (hasta 2000). Normalmente suelen tener forma elíptica, aunque también pueden ser filamentosas u ovoides. Sus dimensiones son muy pequeñas (1 a $7\mu\text{m}$ de longitud por $0.5\mu\text{m}$ de diámetro). Su forma y tamaño dependen mucho de las condiciones fisiológicas de la célula.

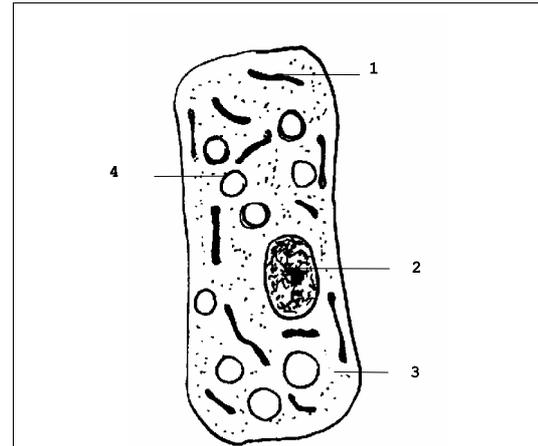


Fig. 4 Esquema de una célula vista al microscopio óptico. 1) mitocondria; 2) núcleo; 3) citoplasma; 4 vacuola.

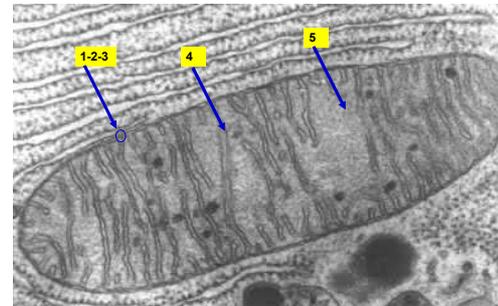


Fig. 5 Mitocondria vista al microscopio electrónico. 1-2-3) membrana externa, espacio intermembrana y membrana interna; 4) cresta; 5) matriz.

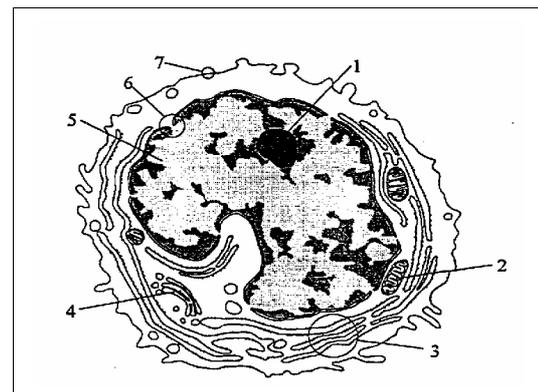


Fig. 6 Esquema de la ultraestructura de una célula animal: 1) nucléolo; 2) mitocondria; 3) retículo endoplasmático granular; 4) aparato de Golgi; 5) núcleo/cromatina; 6) poro de la envoltura nuclear; 7) membrana plasmática.

Ultraestructura. Es muy similar en todas las mitocondrias, independientemente de su forma o tamaño. Generalmente se observa la presencia de una **membrana externa** y una **membrana interna**, ambas similares a las demás membranas de la célula. La membrana interna se prolonga hacia el interior en una especie de láminas llamadas **crestas mitocondriales**. Entre ambas membranas hay un espacio llamado **espacio intermembrana** (de unos 100 Å). Dentro de la mitocondria, entre las crestas, está la **matriz mitocondrial**. Las proteínas de la membrana interna y las de las crestas son muy importantes, ya que algunas son las responsables de los procesos respiratorios. El interior de la matriz mitocondrial es una solución de proteínas, lípidos, ARN, ADN y ribosomas (mitorribosomas). Es de destacar que el ADN mitocondrial es similar al ADN de los procariontes. Esto es, está formado por una doble cadena de ADN circular asociada a proteínas diferentes de las que se encuentran en los eucariotas.

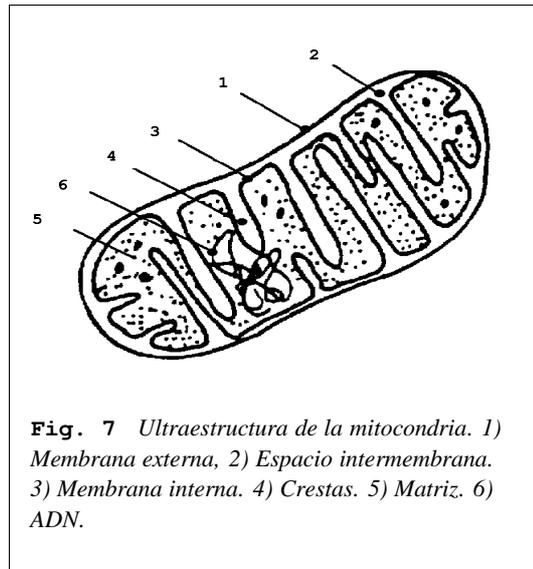


Fig. 7 Ultraestructura de la mitocondria. 1) Membrana externa, 2) Espacio intermembrana. 3) Membrana interna. 4) Crestas. 5) Matriz. 6) ADN.

Origen evolutivo: Las mitocondrias, igual que los plastos, tienen una estructura similar a los organismos procariontes. Según la "Teoría endosimbiótica" serían organismos procariontes que han establecido una simbiosis con las células eucarióticas a las que proporcionarían energía a partir de sustancias orgánicas.

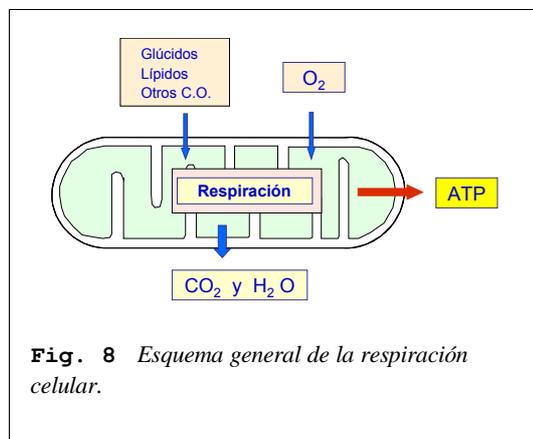


Fig. 8 Esquema general de la respiración celular.

DESCARBOXILACIÓN OXIDATIVA DEL ÁCIDO PIRÚVICO

En condiciones aeróbicas el **ácido pirúvico (PYR)** obtenido en la glucólisis y en otros procesos catabólicos atraviesa la membrana de la mitocondria y en la matriz mitocondrial va a sufrir un proceso químico que tiene dos vertientes:

1ª Descarboxilación. El **ácido pirúvico (PYR)** va a perder el grupo **CO₂** correspondiente al primer carbono, el carbono que tiene la función ácido.

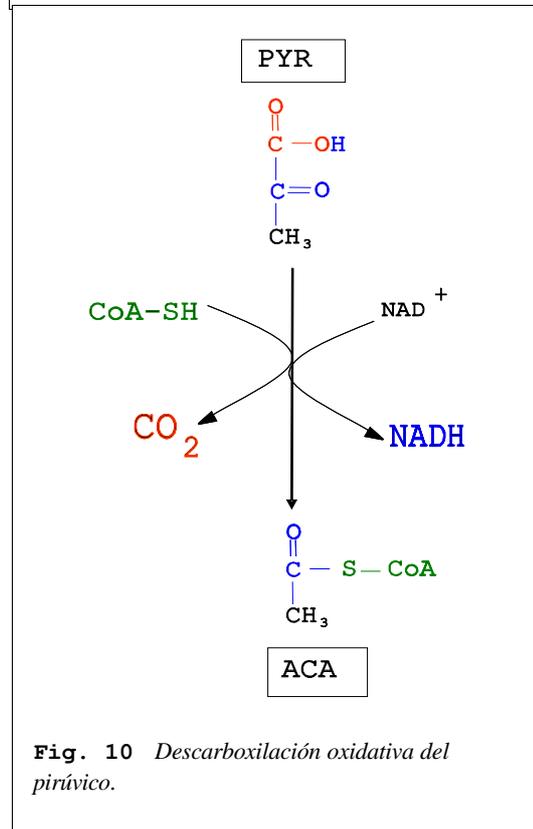
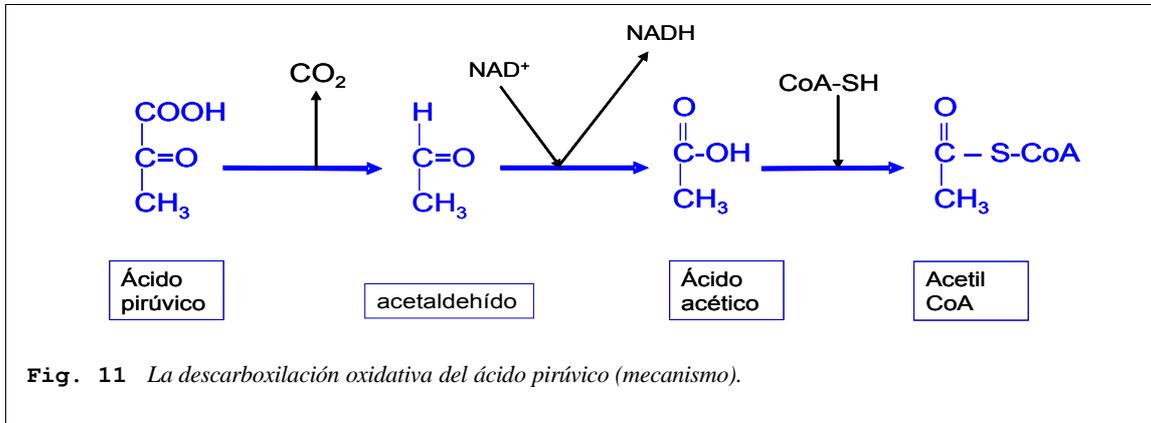


Fig. 10 Descarboxilación oxidativa del pirúvico.

2ª Oxidación. Al perderse el primer carbono, el segundo pasa de tener un grupo cetona a tener un grupo aldehído. Este grupo se oxidará a grupo ácido (**ácido acético**) por acción del **NAD⁺**. En el proceso interviene una sustancia, la **coenzima-A (HS-CoA)** que se unirá al **ácido acético** para dar **acetil-coenzima A (ACA)**.



Como vemos, se van a formar **2** nuevas moléculas de **NADH+H⁺** por cada molécula de **glucosa (GLU)** y, al mismo tiempo, se originan las primeras 2 moléculas de **CO₂**.

EL CICLO DEL CITRATO (CÍTRICO) O CICLO DE KREBS

Krebs (1938), denominó **ciclo del ácido cítrico**, 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 coenzimas reductoras. Es la vía más importante para el **catabolismo** de las sustancias orgánicas.



Fig. 12 Hans Krebs (Hildesheim – Alemania -1900-1981).

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**.

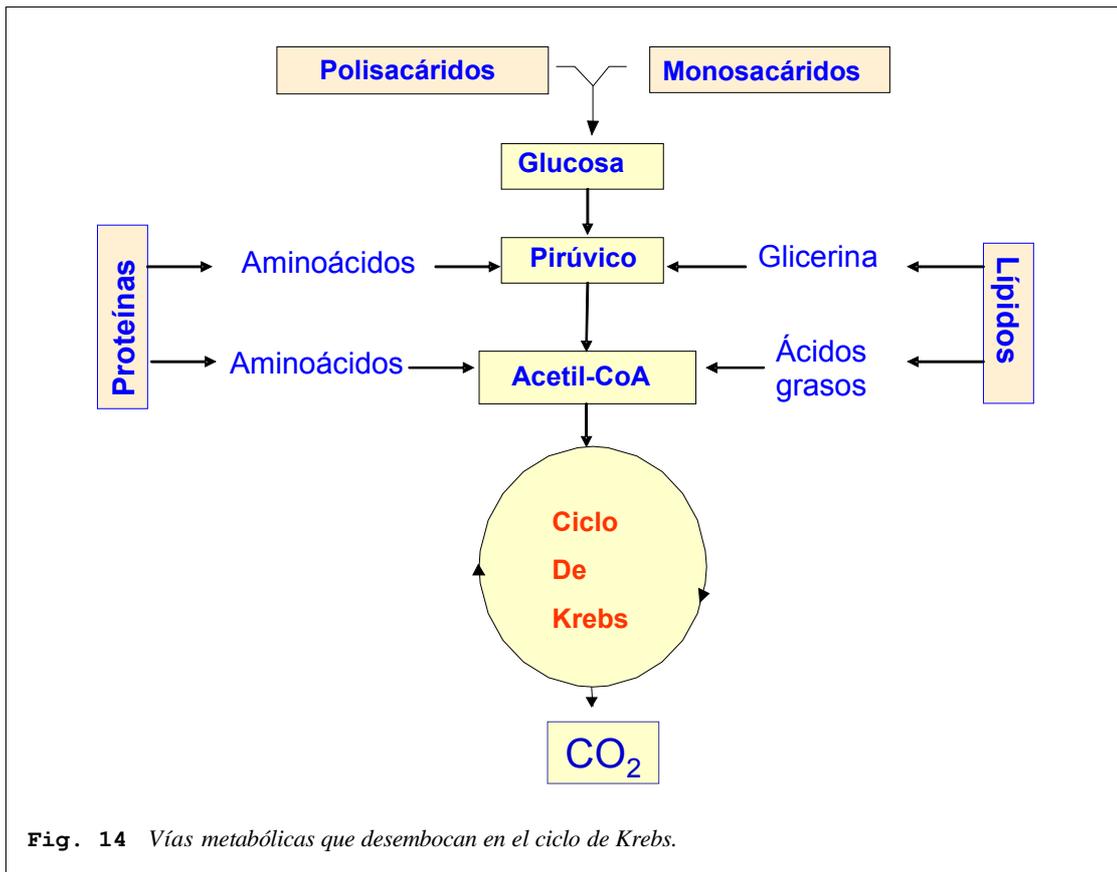


Fig. 14 Vías metabólicas que desembocan en el ciclo de Krebs.

MECANISMO DEL CICLO DE KREBS⁴

El ciclo de Krebs, como todo proceso cíclico, no tiene más principio o fin que el que nosotros queramos ponerle. Es alimentado continuamente en substratos 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 substratos o si, por exceso de productos, se inhiben las enzimas que participan en él.

Las diferentes reacciones que se producen en este proceso son:

1ª 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**.

2ª Transformación del **ácido cítrico (CIT)** en su isómero, el **ácido isocítrico (ISO)**.

3ª Descarboxilación oxidativa del **ácido isocítrico (ISO)** que se transforma en **α -cetoglutarico (α -KG)** con la formación de **CO₂** y **NADH+H⁺**.

4ª 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)**.

⁴ Lo que viene a continuación, se expone a los efectos de que los alumnos puedan interpretar los esquemas y extraer las consecuencias que se derivan de ellos. No parece conveniente que el alumno deba saberlo de memoria.

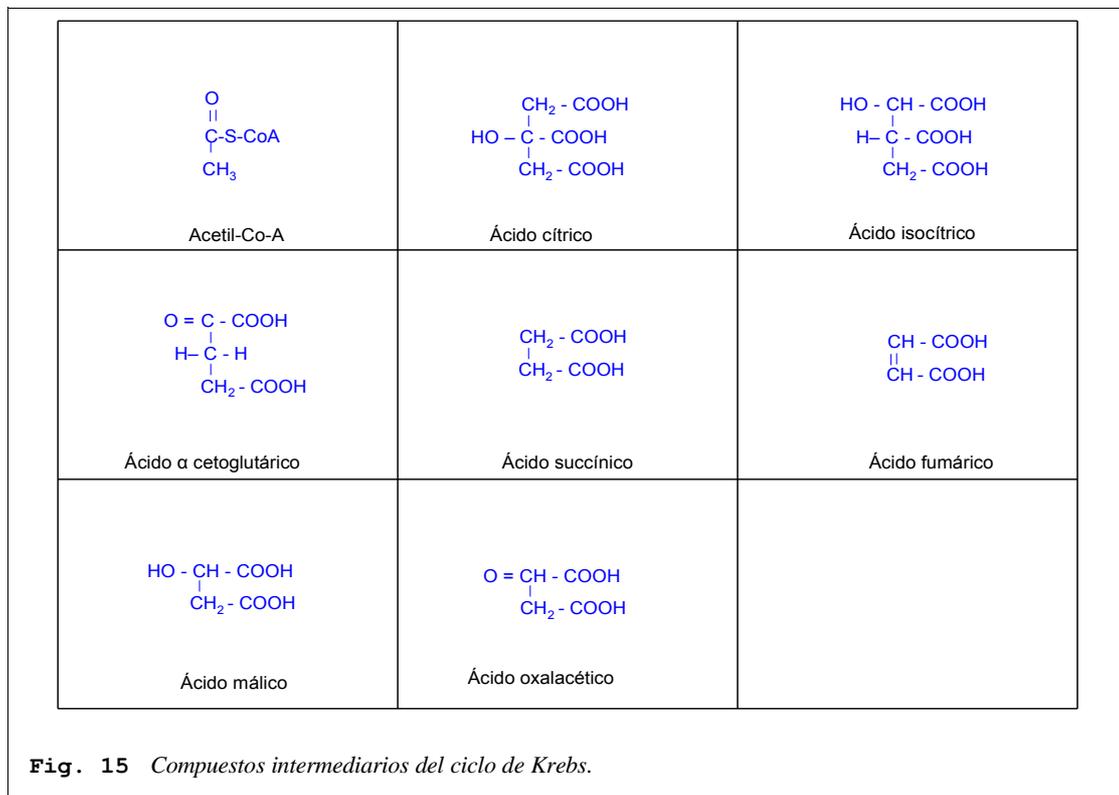
Vemos que en estos momentos ya se ha completado la degradación del **CH₃-CO-CoA (ACA)** con la formación de 2 moléculas de **CO₂**, cuatro por cada molécula de glucosa. Tenemos ya las 6 moléculas de **CO₂** que puede originar la glucosa. Las reacciones que vienen a continuación van a servir para recuperar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

5ª 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**.

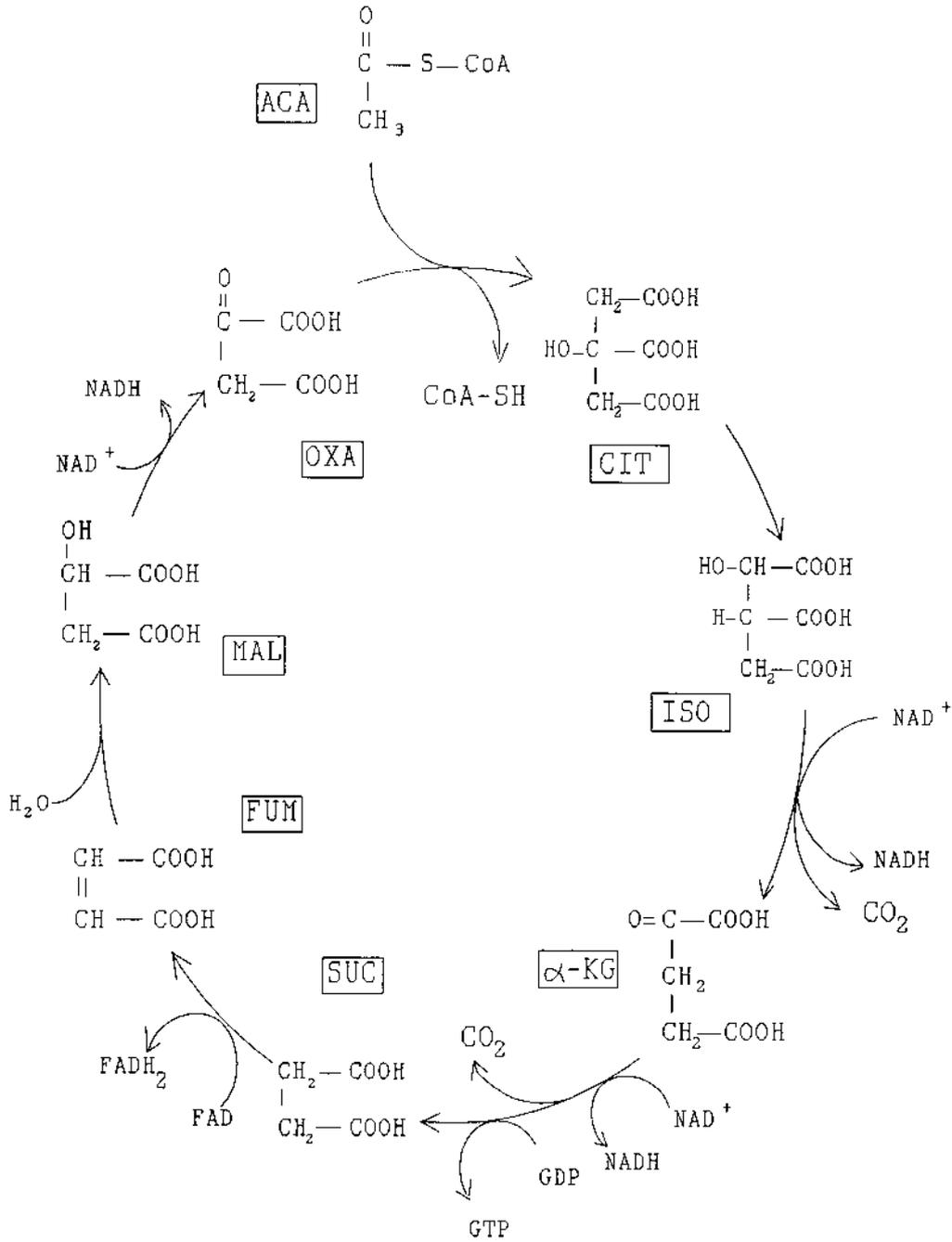
6ª Adición de agua al doble enlace formándose el **ácido málico (MAL)**.

7ª Oxidación por el **NAD⁺** del alcohol del ácido málico, que se transforma en el **ácido oxalacético (OXA)**, completándose el ciclo.

Como podemos ver, la cantidad de **ATP** obtenida en la Glucolisis 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



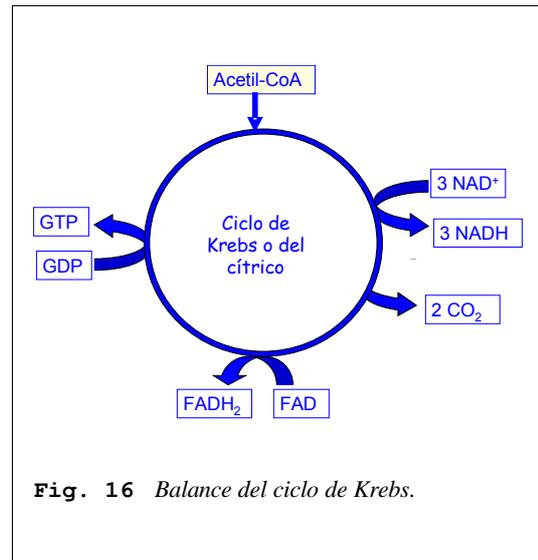
DESCRIPCIÓN DEL CICLO DE KREBS O DEL CÍTRICO

<p>1) 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.</p>	<p>2) Transformación del ácido cítrico (CIT) en su isómero, el ácido isocítrico (ISO).</p>
<p>3) Descarboxilación oxidativa del ácido isocítrico (ISO) que se transforma en α-cetoglutarico (α-KG) con la formación de CO_2 y NADH.</p>	<p>4) Descarboxilación oxidativa del ácido α-cetoglutarico (α-KG) formándose CO_2, $\text{NADH} + \text{H}^+$ y 1 GTP (ATP). El α-cetoglutarico (α-KG) se transforma en ácido succínico (SUC).</p>
<p>5) 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 FADH_2.</p>	<p>6) Adición de agua al doble enlace formándose el ácido málico (MAL).</p>
<p>7) Oxidación por el NAD^+ del alcohol del ácido málico, que se transforma en el ácido oxalacético (OXA), completándose el ciclo.</p>	

LA FOSFORILACIÓN OXIDATIVA (CADENA RESPIRATORIA).CONCEPTO Y OBJETIVOS

Concepto: Consiste en un transporte de electrones desde las coenzimas reducidas, **NADH+H⁺** o **FADH₂**, 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.

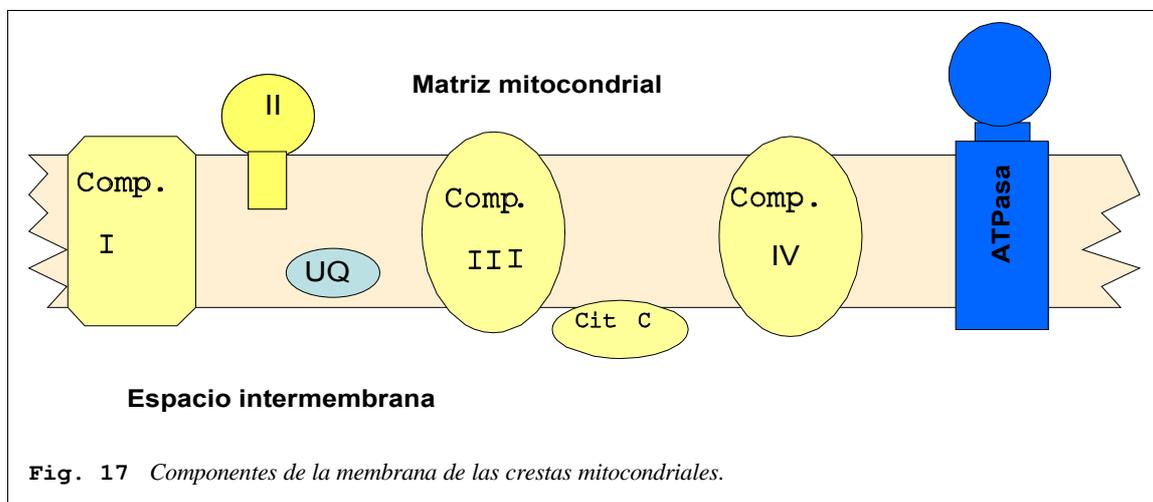


ESTRUCTURA DE LA MEMBRANA DE LAS CRESTAS MITOCONDRIALES

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

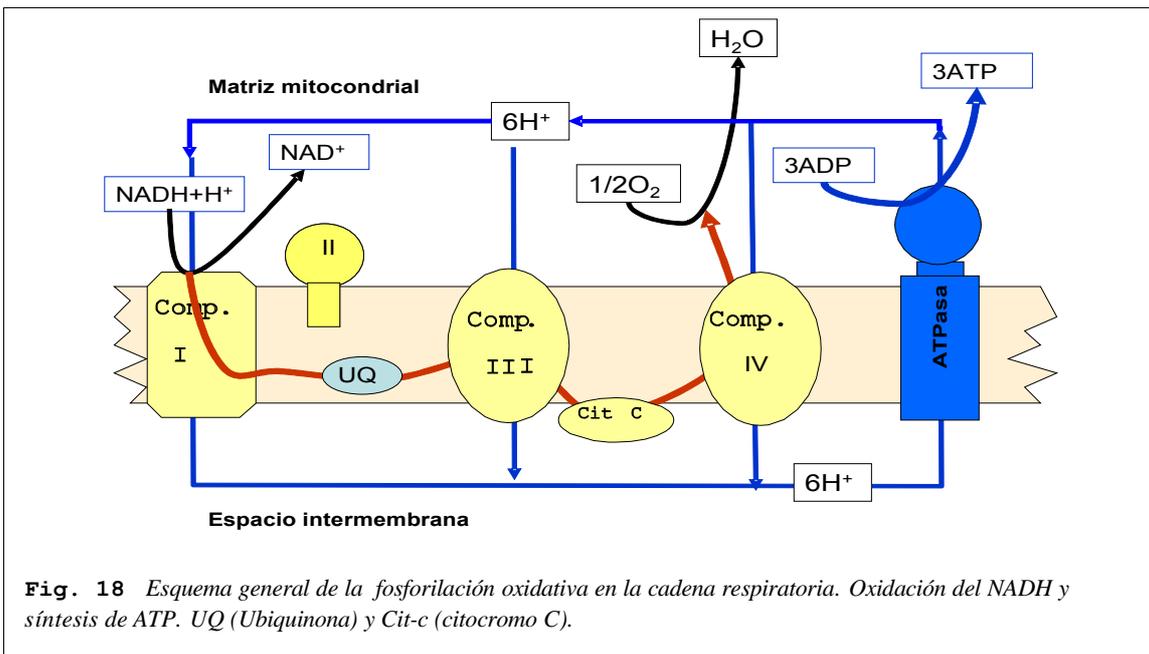
- Complejo I (NADH deshidrogenasa)
- Complejo II (Succinato deshidrogenasa)
- Complejo III (Citocromo bc1)
- Complejo IV (Citocromo c oxidasa)

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

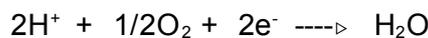


LA FOSFORILACIÓN OXIDATIVA (CADENA RESPIRATORIA): MECANISMO

En la membrana de las crestas mitocondriales se va a realizar un transporte de electrones desde el NADH o el FADH₂ 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 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 al Complejo II que los pasa a la Ubiquinona (UQ). Esta es la razón por la que el FADH₂ sólo genera 2 ATP.

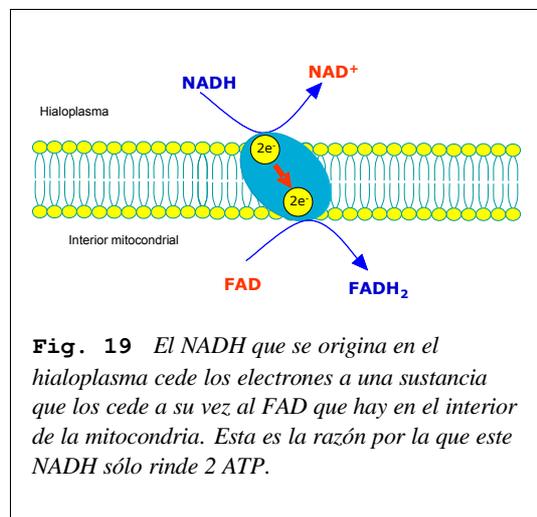


Los electrones serán cedidos finalmente al oxígeno que junto con dos protones del medio darán una molécula de H₂O



¿Qué sucede con el NADH de origen hialoplasmático en los eucariotas?

Hemos visto que cada NADH que se origina en las mitocondrias rinde 3 ATP. Pero, en los eucariotas, el NADH que se origina en el hialoplasma, en la glucólisis, sólo puede originar 2 ATP. Esto es debido a que este NADH no puede atravesar la membrana mitocondrial y debe ceder sus electrones a una sustancia intermediaria que a su vez los cede al FAD que hay en el interior de la mitocondria, lo que no sucede en los procariontas.



LAS FERMENTACIONES ANAERÓBICAS

La oxidación del $\text{NADH} + \text{H}^+$ y del FADH_2 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 $\text{NADH} + \text{H}^+$ y el FADH_2 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**.

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:

- a) Fermentación láctica.
- b) 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 glucosa.

Nuestras células musculares emplean la fermentación láctica cuando alcanzamos el 90% de la FCM (frecuencia cardíaca máxima). Si este ácido láctico no se elimina se puede acumular produciendo fatiga muscular.

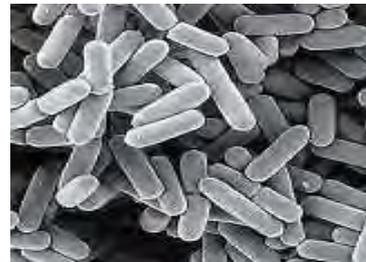


Fig. 20 *Lactobacillus*.

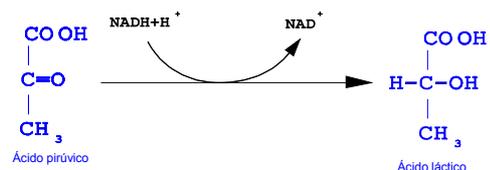


Fig. 21 *Fermentación láctica*.

B) FERMENTACIÓN ALCOHÓLICA

En la fermentación alcohólica el ácido pirúvico es transformado en alcohol etílico o 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 láctica: la recuperación del NAD^+ en condiciones anaeróbicas.

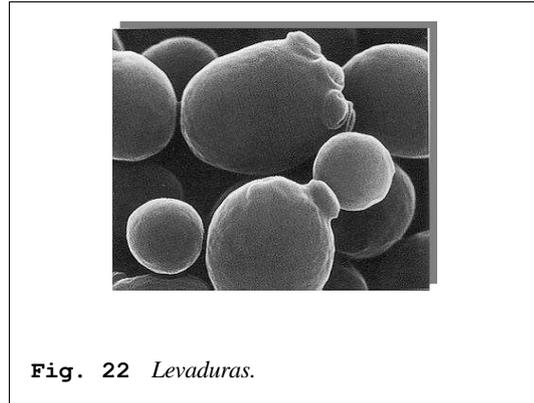


Fig. 22 Levaduras.

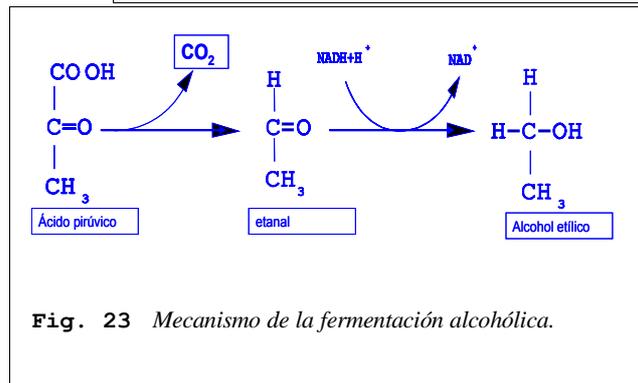


Fig. 23 Mecanismo de la fermentación alcohólica.

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

ECUACIONES GLOBALES DE LAS DIFERENTES VÍAS DE DEGRADACIÓN DE LA GLUCOSA Y RENDIMIENTO ENERGÉTICO EN MOLES DE ATP POR MOL DE GLUCOSA

a) Respiración oxidativa



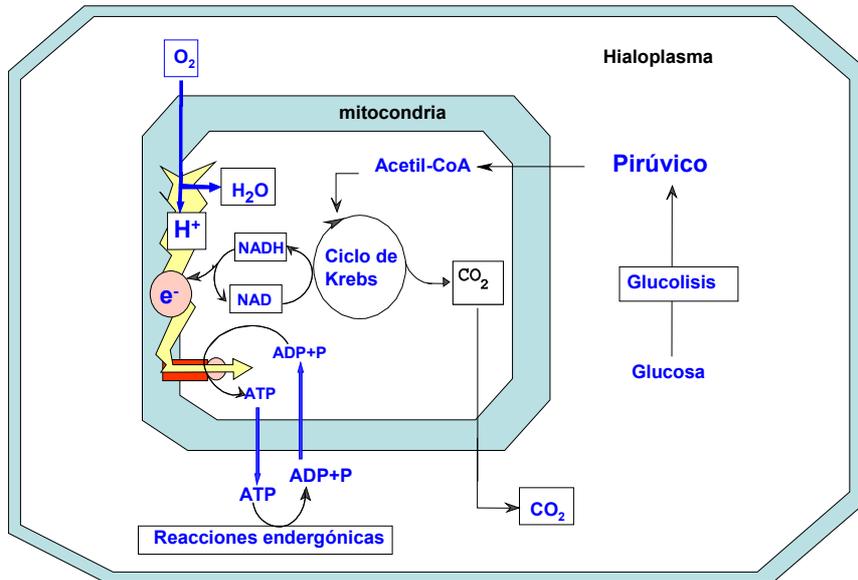
b) Fermentación láctica



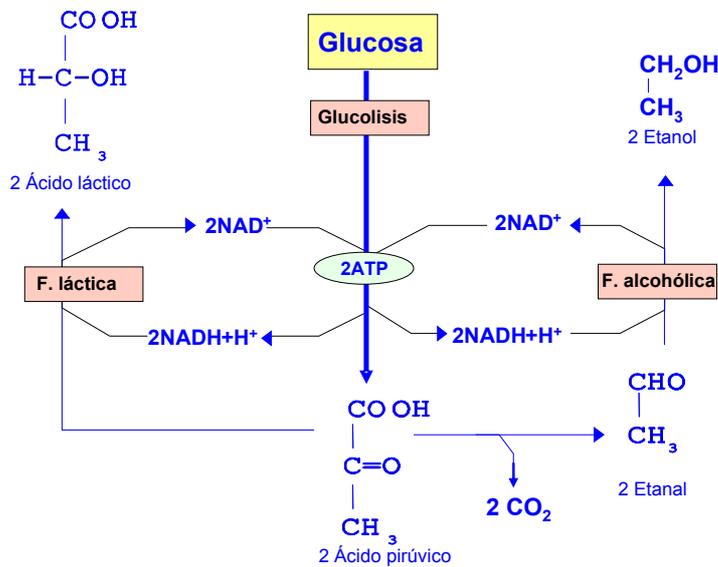
c) Fermentación alcohólica



ESQUEMA SIMPLIFICADO DE LA RESPIRACIÓN CELULAR



ESQUEMA GENERAL DE LA GLUCOLISIS Y DE LAS FERMENTACIONES



BALANCE DE LOS PROCESOS DE LA RESPIRACIÓN CELULAR EN EUCARIOTAS

Proceso	Sustancia inicial	Sustancia final	Coenzimas Reducidas y ATP	Moles de ATP (totales)
Glucolisis	Glucosa	2 ácid. pirúvico	2 NADH 2 ATP	4 ATP * 2 ATP
Descarboxilación del ácido pirúvico	2 ácid. pirúvico	2 acetil-Co A 2 CO ₂	2 NADH	6 ATP
Ciclo de Krebs	2 acetil-Co A	4 CO ₂	6 NADH 2 FADH ₂ 2 GTP	18 ATP 4 ATP 2 ATP
Balance global	Glucosa 6 O₂	6 CO₂ 6 H₂O		36 ATP**

* 6 ATP en procariontas

** 38 ATP en procariontas