

13

Respiración y fotosíntesis



1. Respiración aerobia
2. Catabolismo de glúcidos
3. Catabolismo de lípidos
4. Catabolismo de proteínas
5. Catabolismo anaeróbico
6. Anabolismo
7. Fotosíntesis
8. Fase luminosa de la fotosíntesis.
Fotofosforilación
9. Fase oscura. El ciclo de Calvin
10. Quimiosíntesis

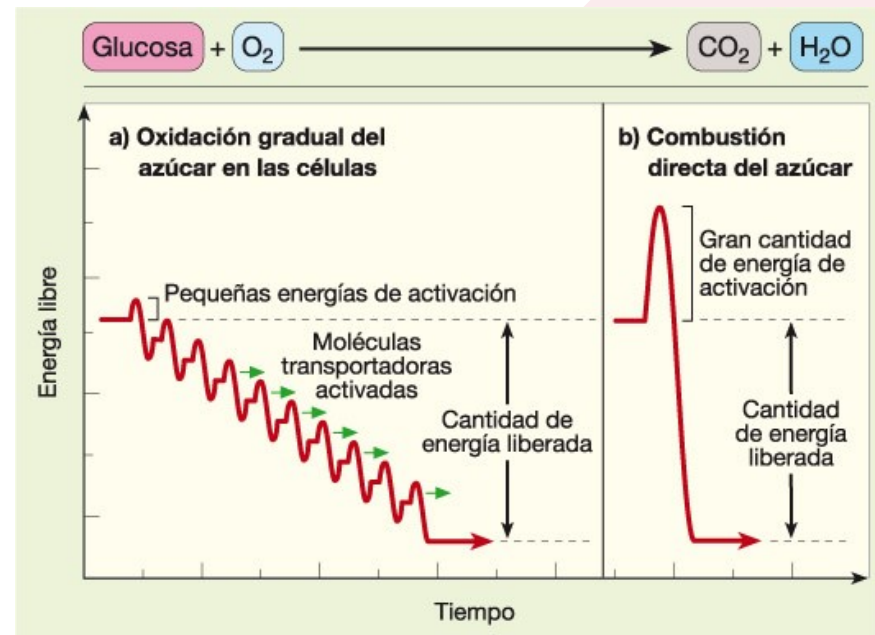
1. Respiración aerobia

Todos los seres vivos obtienen energía para las funciones vitales a partir de la oxidación de biomoléculas orgánicas.

El proceso consiste en una “combustión” controlada y gradual, que se realiza en pequeños pasos, de la cual se obtiene energía útil para la célula.

En el caso más general, la oxidación de las biomoléculas orgánicas es completa y produce H_2O y CO_2 . Este proceso que utiliza la reactividad del O_2 molecular presente en el medio se denomina **respiración aerobia**.

En las células eucariotas, las mitocondrias son los orgánulos celulares que suministran la mayor parte de la energía, en forma de ATP, para las actividades celulares.



2. Catabolismo de glúcidos



La glucosa es el principal “combustible” metabólico, e inicia su proceso de degradación hasta dióxido de carbono y agua a través de una vía catabólica, la **glicolisis**.

Glicolisis

Es la ruta metabólica que convierte a la glucosa en piruvato, con la producción de dos moléculas de ATP.

Funciona prácticamente en todas las células y para algunas es la única fuente de ATP.

Además, la glicolisis prepara a la glucosa para su oxidación completa en la mitocondria, donde se libera mucha más energía.

Consiste en una secuencia de 10 reacciones catalizadas enzimáticamente, que se realizan en el citosol de la célula.

2. Catabolismo de glúcidos



Etapas de la glicolisis

La glicolisis comprende dos etapas diferentes:

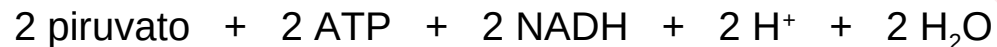
1. Etapa preparatoria. La glucosa es fosforilada y fragmentada. En este proceso se consumen dos moléculas de ATP.



2. Segunda etapa. Las dos moléculas de gliceraldehído-3-fosfato son oxidadas por el NAD^+ y a continuación convertidas en piruvato, con la producción de cuatro moléculas de ATP. $2 \text{ gliceraldehído-3-P} + 2 \text{ NAD}^+ + 4 \text{ ADP} + 2 \text{ P}_i \rightarrow$



La reacción global de la glicolisis es:

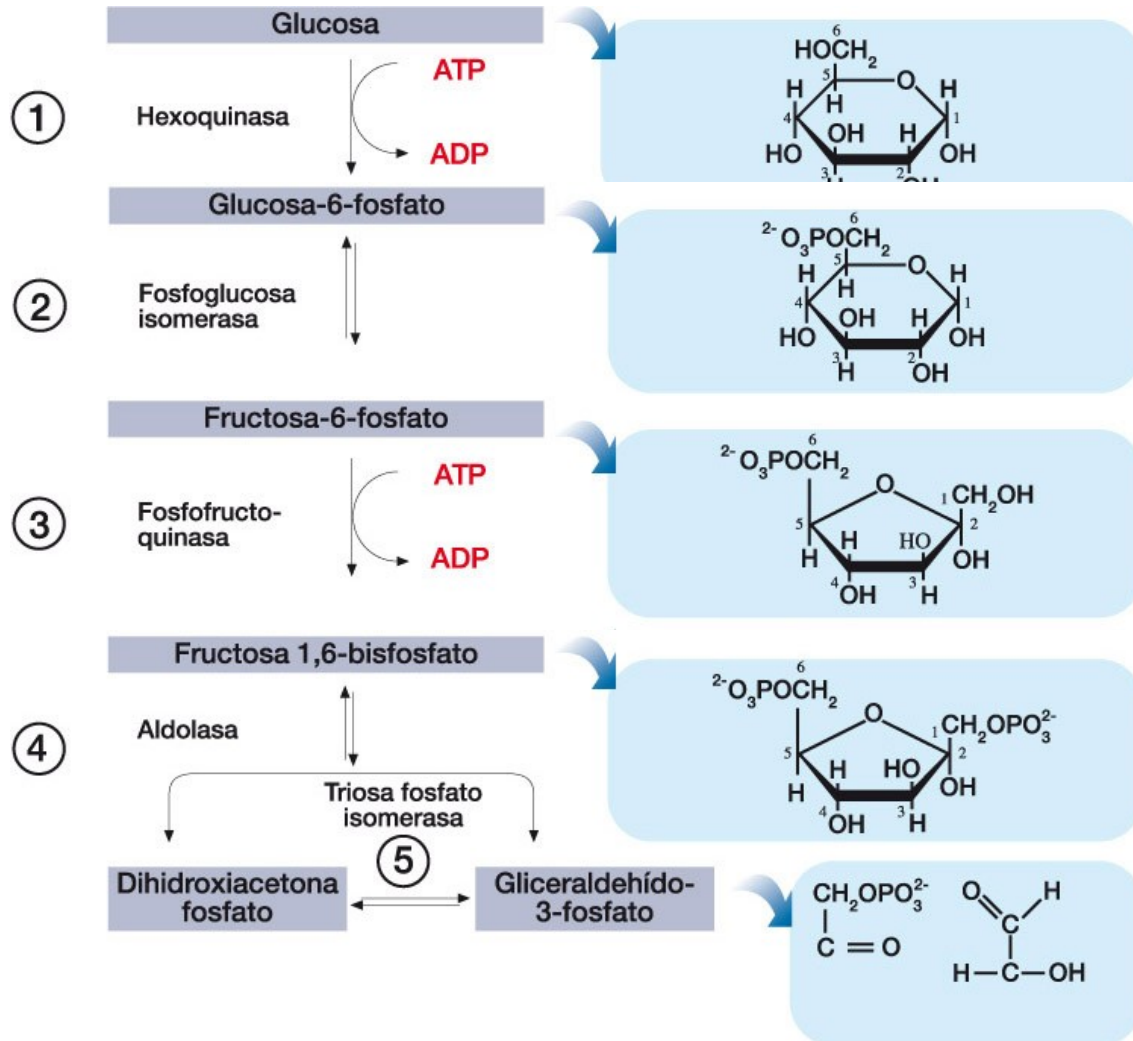


Por cada molécula de glucosa que se transforma en dos de piruvato, se producen dos moléculas de ATP y dos moléculas de NAD^+ son reducidas a NADH.

2. Catabolismo de glúcidos



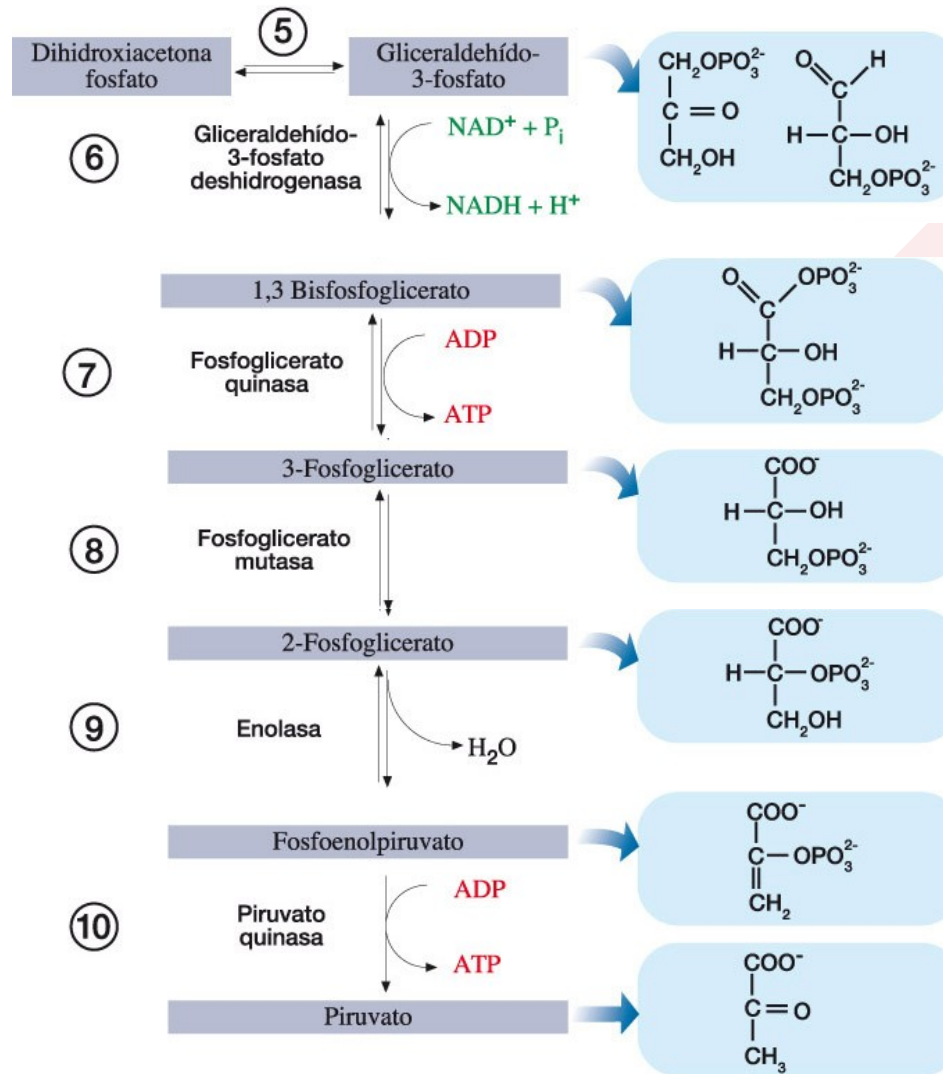
La ruta de la glicolisis



2. Catabolismo de glúcidos



La ruta de la glicolisis



2. Catabolismo de glúcidos

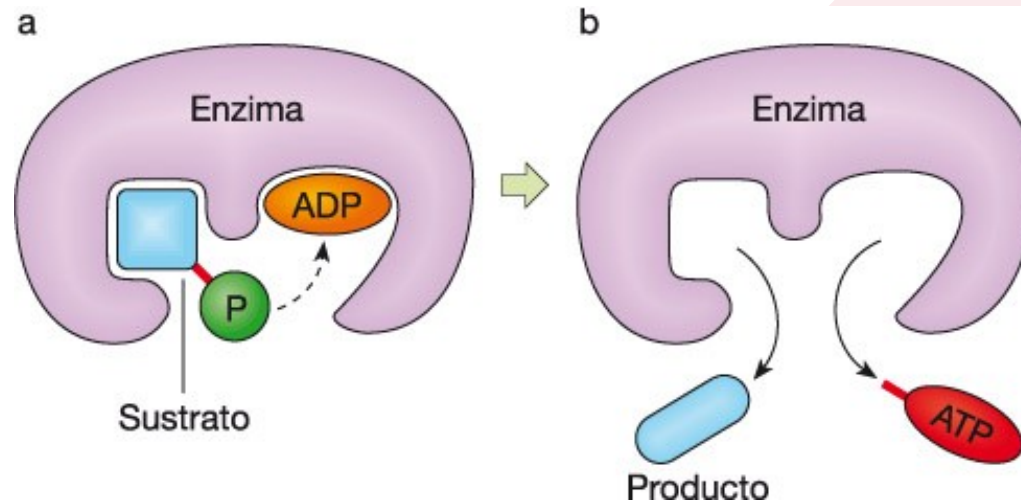


Fosforilación a nivel de sustrato

Es la síntesis de ATP a partir de ADP y un grupo fosfato de alta energía que es transferido desde un compuesto orgánico que interviene en la reacción.

Este proceso es el mecanismo más sencillo y más antiguo de producción de ATP.

En la glicolisis el ATP se obtiene por dicho proceso.



2. Catabolismo de glúcidos

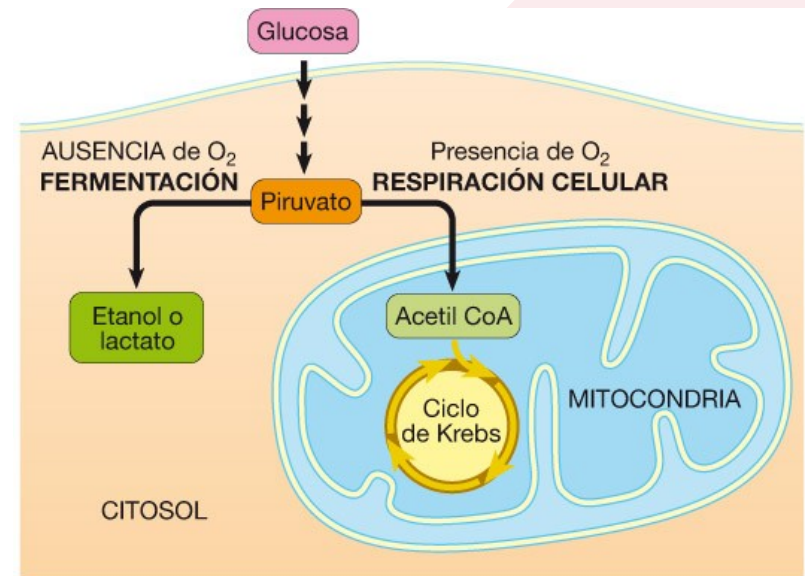


El destino del piruvato

El piruvato obtenido en la glicolisis se encuentra en una encrucijada metabólica y su destino depende del tipo de célula y de la disponibilidad de O_2 .

- En ausencia de O_2 – Fermentación en el citosol.
- En presencia de O_2 - Respiración celular en la mitocondria.

Para que la glicolisis pueda continuar, es esencial que el NAD^+ que se consume en la oxidación del gliceraldehído-3-P se regenere, a partir del $NADH$ producido, en cualquiera de las dos rutas (fermentación o respiración).

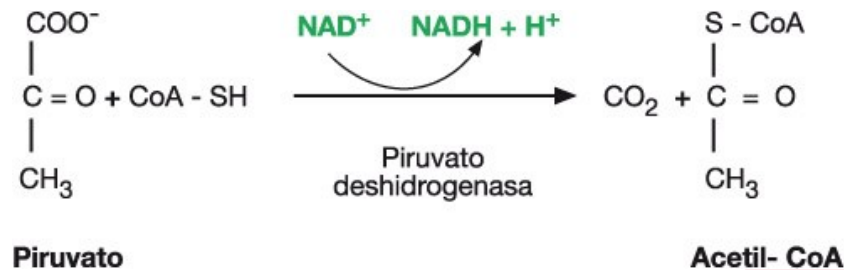


2. Catabolismo de glúcidos



Formación de acetil-CoA a partir de piruvato

El piruvato obtenido en la glicolisis, que penetra en la mitocondria, se descarboxila oxidativamente para formar acetil-CoA y CO₂.



Esta reacción es irreversible y dirige al piruvato hacia su oxidación final en el **ciclo de Krebs**.

El acetil-CoA está formado por un grupo acetilo de dos átomos de carbono unido al grupo transportador CoA.

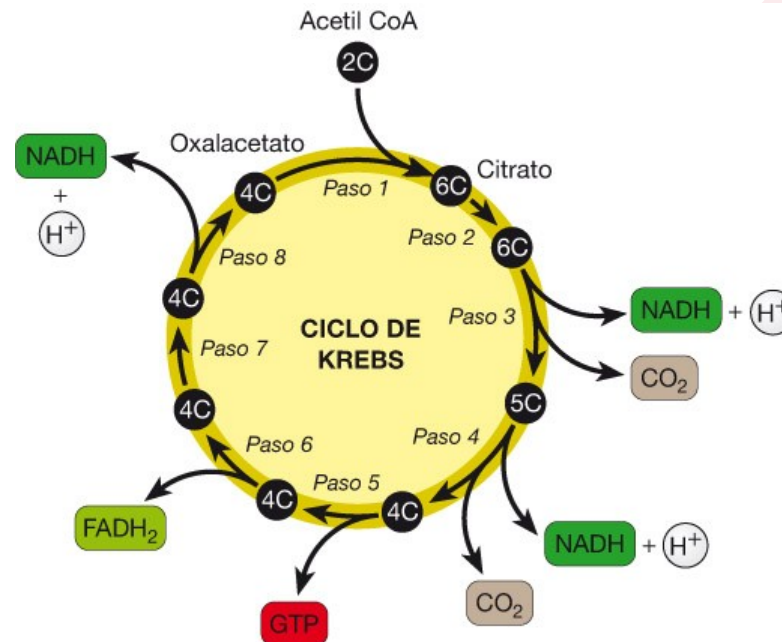
2. Catabolismo de glúcidos



Ciclo de Krebs

Debido a la elevada estabilidad del grupo acetilo no es posible su oxidación directa en la célula y por ello se oxida mediante una ruta cíclica: el ciclo de Krebs.

El grupo acetilo del acetyl-CoA se transfiere a un compuesto de cuatro carbonos formándose citrato, de seis átomos de carbono; a continuación, dos átomos de carbono del citrato se oxidan hasta CO_2 y se regenera el compuesto de cuatro carbonos.



2. Catabolismo de glúcidos



Ciclo de Krebs

Es la ruta oxidativa final de la glucosa y de la mayoría de los combustibles metabólicos.

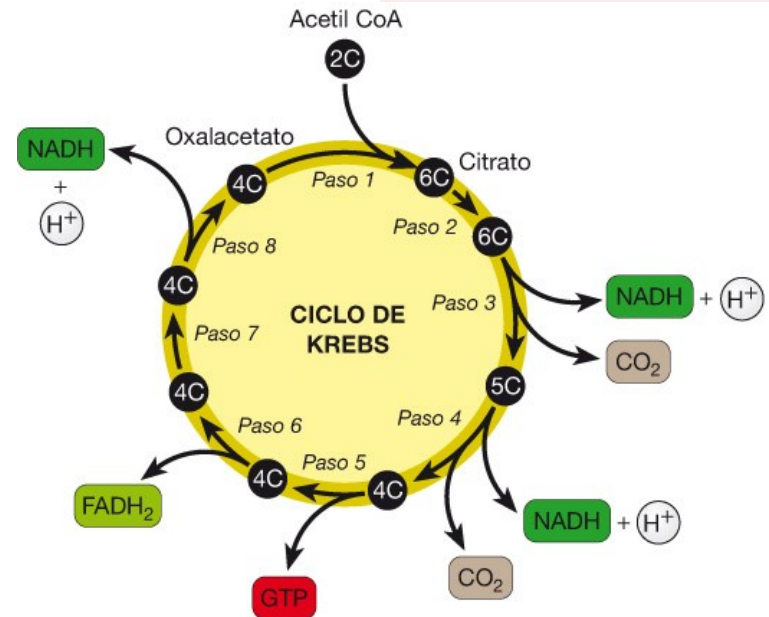
Su función es oxidar el grupo acetilo del acetil-CoA a CO_2 , al mismo tiempo que se reducen los transportadores de electrones NAD^+ y FAD a NADH y FADH_2 .

Consta de ocho reacciones que se realizan en la matriz mitocondrial.

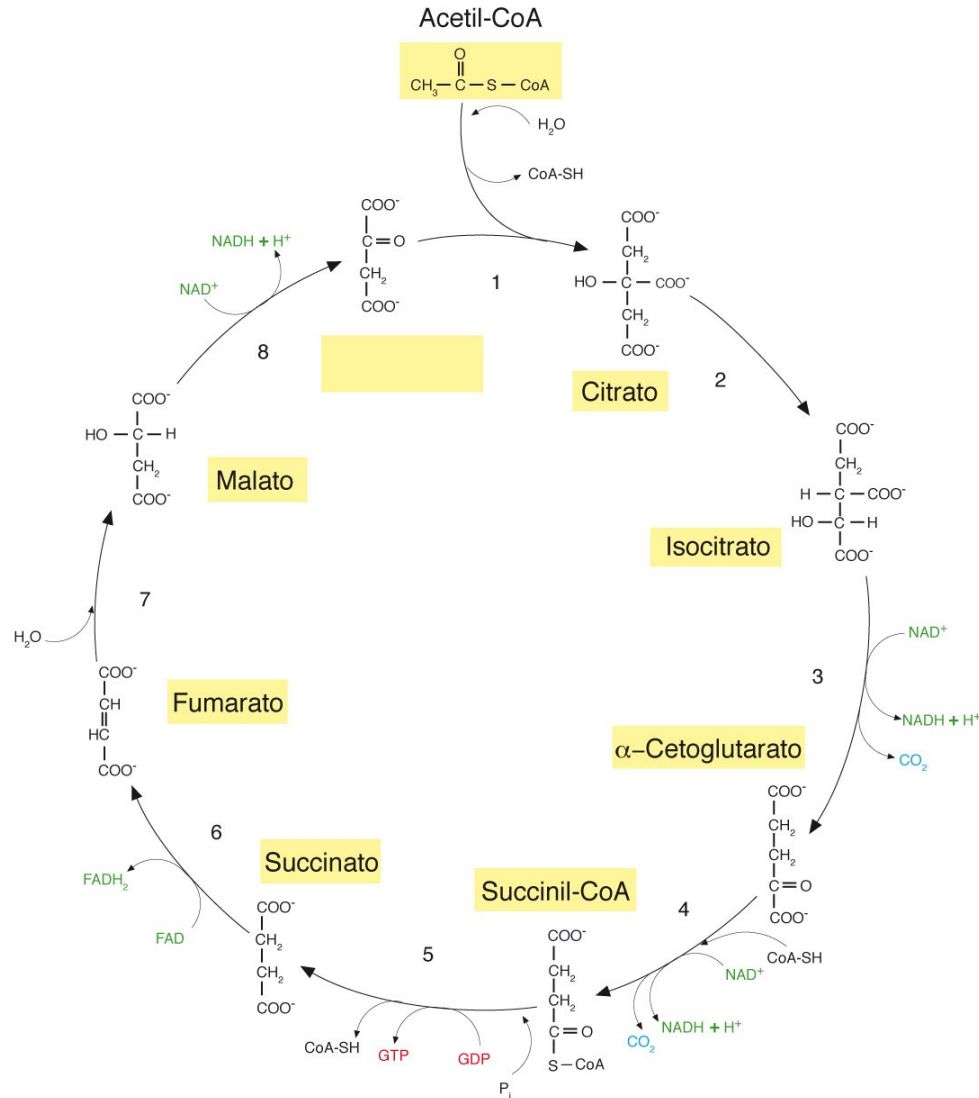
En cada vuelta del ciclo:

- Entra un grupo acetilo que es oxidado completamente (salen del ciclo dos carbonos en forma de CO_2).
- Tres moléculas de NAD^+ son reducidas a NADH .
- Una molécula de FAD es reducida a FADH_2 .
- Se forma una molécula de GTP (equivalente al ATP).

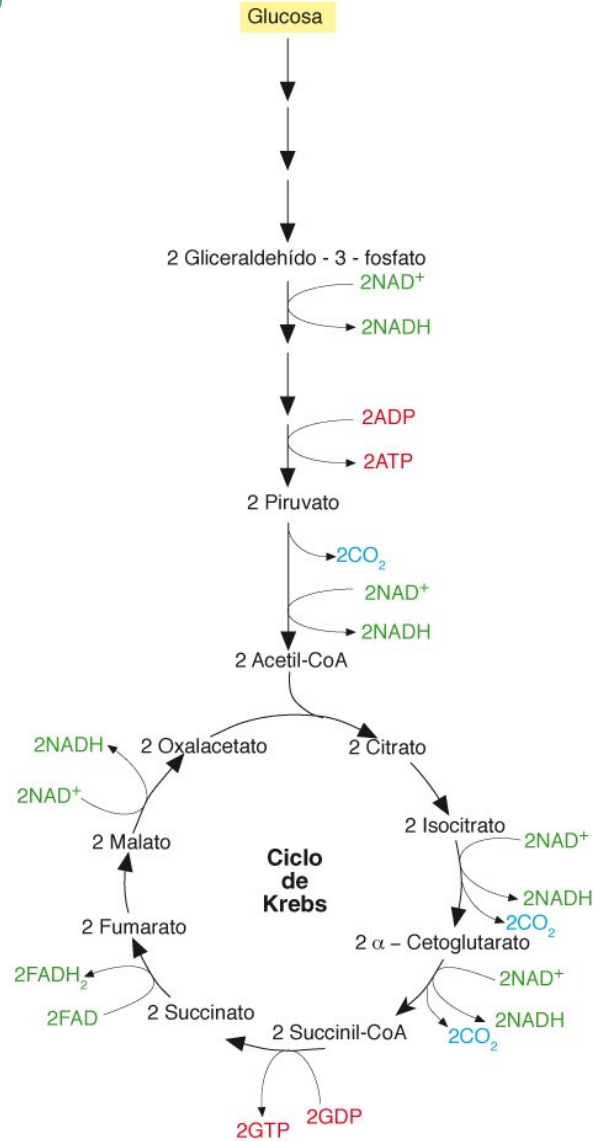
A continuación, el NADH y el FADH_2 se oxidan mediante la cadena de transporte electrónico mitocondrial generando ATP .



2. Catabolismo de glúcidos



2. Catabolismo de glúcidos



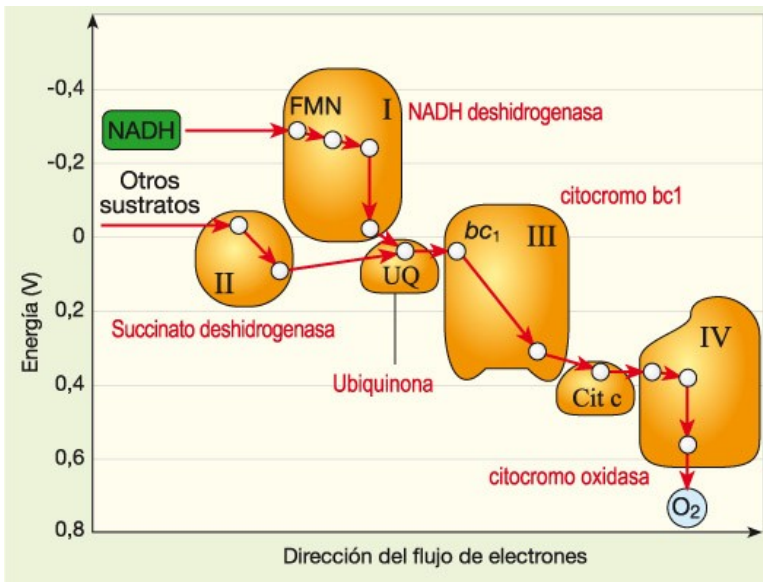
2. Catabolismo de glúcidos



Fosforilación oxidativa. La cadena respiratoria

La fosforilación oxidativa es el principal medio de regeneración de ATP en los organismos heterótrofos.

El ATP se regenera a partir de ADP y P_i y este proceso está acoplado al transporte de electrones desde el NADH hasta el O₂:



Los electrones se transfieren desde el NADH hasta el O₂, a través de una **cadena de transporte de electrones**, también llamada **cadena respiratoria**.

La cadena está situada en la **membrana interna de las mitocondrias** y consta de 4 complejos.

El flujo de electrones es energéticamente favorable a través de los componentes de la cadena, es decir, cada componente tiene mayor potencial redox que el que le precede, y menor que el que le sigue. La energía se va liberando gradualmente, pero hay tres saltos mayores, a nivel de los complejos I, III y IV.

2. Catabolismo de glúcidos



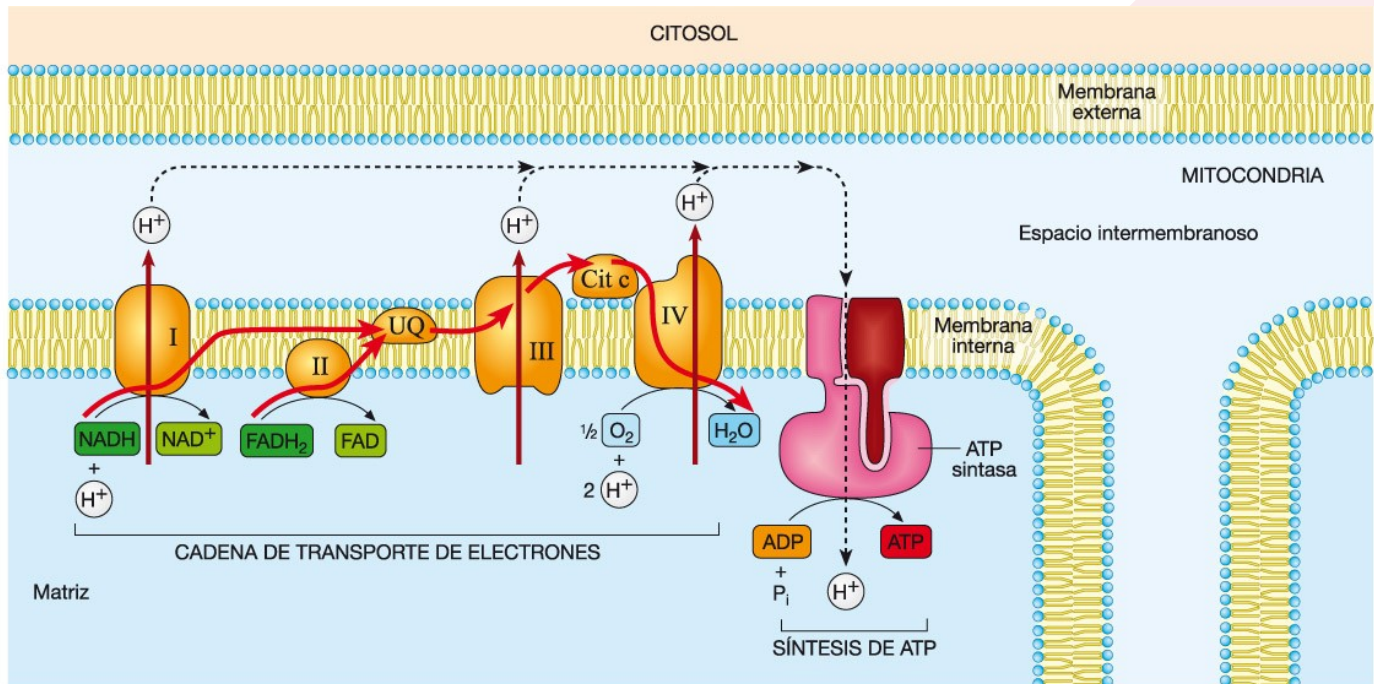
Fosforilación oxidativa. Teoría quimiosmótica

La energía liberada en los complejos I, III y IV de la cadena respiratoria se emplea en bombear protones desde la matriz hacia el espacio intermembranoso.

La vuelta de los protones hacia la matriz, a favor de gradiente, se realiza a través del complejo ATP-sintasa y libera energía que se utiliza para producir ATP.

La teoría quimiosmótica relaciona los tres procesos:

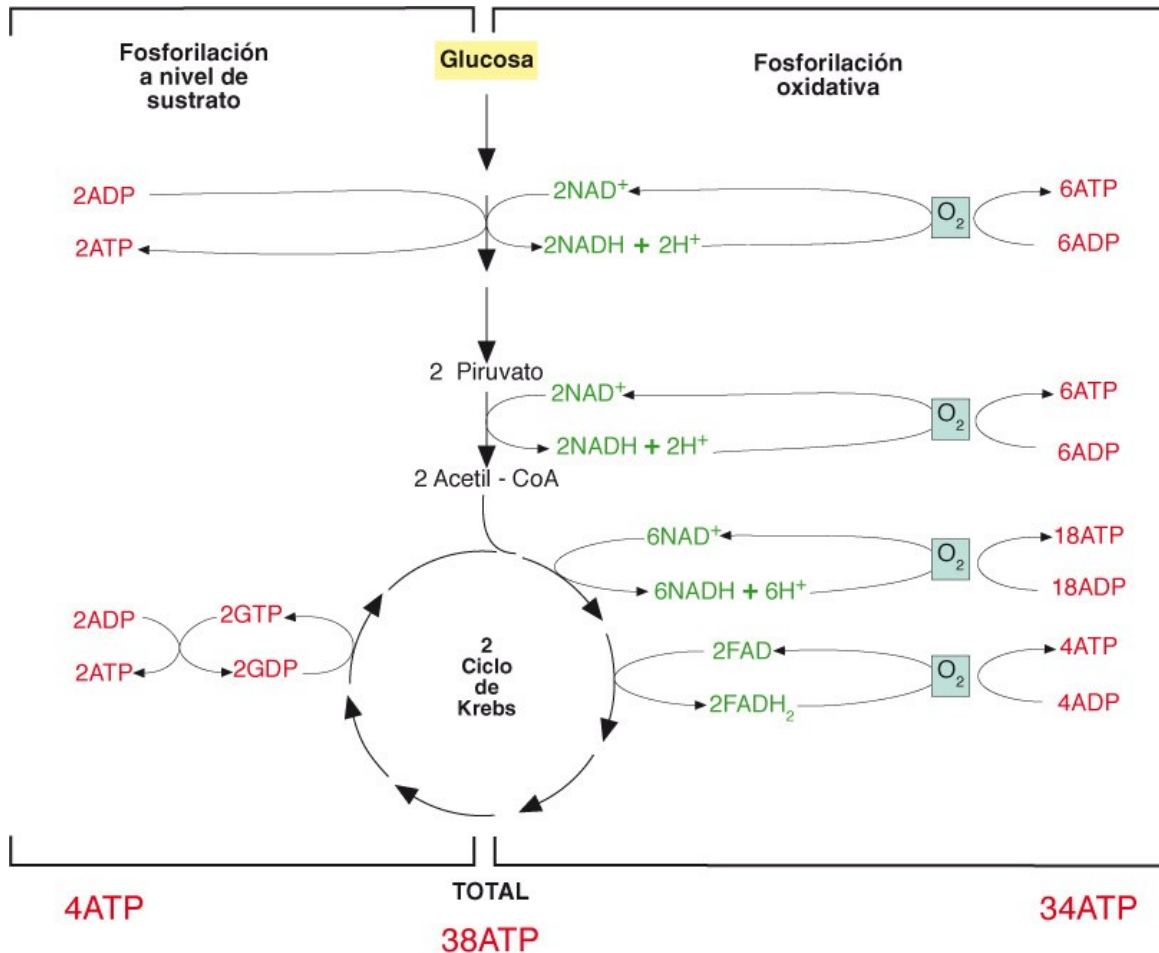
Transporte de electrones → Bombeo de protones → Formación de ATP.



2. Catabolismo de glúcidos



Rendimiento energético de la oxidación total de la glucosa



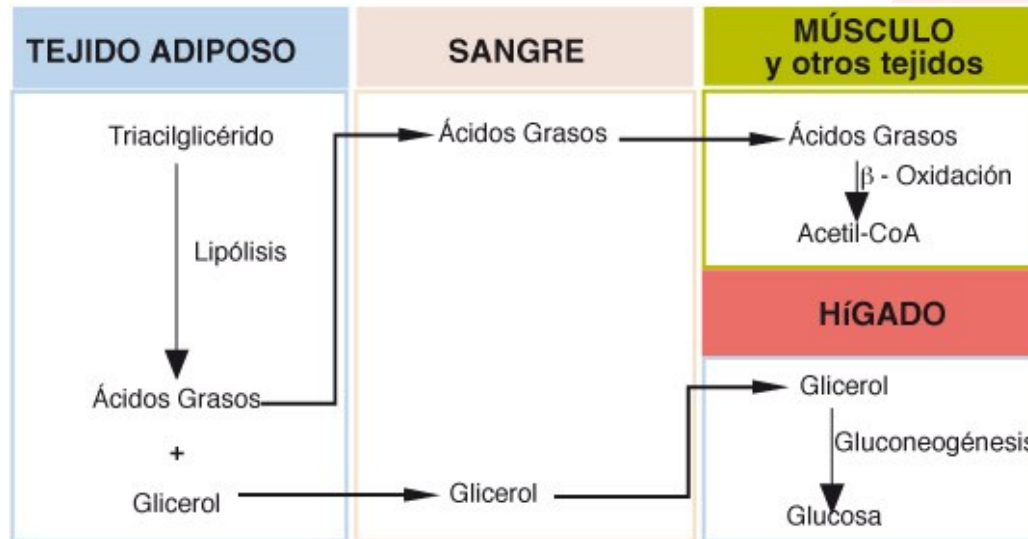
3. Catabolismo de lípidos



Los ácidos grasos son oxidados para obtener energía en la mayor parte de los tejidos.

En los animales, se almacenan en forma de triacilglicéridos en el tejido adiposo y se movilizan por la acción hidrolítica de las lipasas.

Los ácidos grasos producidos por las lipasas del tejido adiposo pasan a la sangre y son transportados a los distintos tejidos para que puedan ser utilizados como fuente de energía. El glicerol producido por las lipasas es transportado al hígado donde se utiliza para sintetizar glucosa.



3. Catabolismo de lípidos

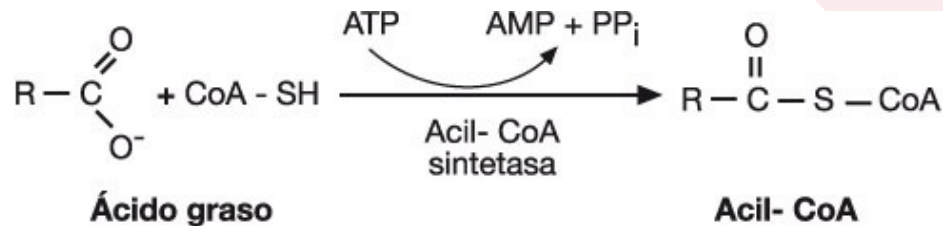


Los ácidos grasos son degradados a acetil-CoA mediante una ruta metabólica denominada β -oxidación, que tiene lugar en la matriz mitocondrial.

Los ácidos grasos deben ser previamente activados a acil-CoA y transportados desde el citosol al interior de la mitocondria.

Activación de los ácidos grasos

En la membrana mitocondrial externa, los ácidos grasos se activan por unión con la CoA para dar acil-CoA, al mismo tiempo que el ATP se rompe en AMP y pirofosfato.



A continuación, los acil-CoA son transportados a través de la membrana mitocondrial interna.

3. Catabolismo de lípidos



β -oxidación de los ácidos grasos

Consiste en la liberación sucesiva de fragmentos de dos átomos de carbono a partir del extremo carboxílico del acil-CoA.

Previamente a la rotura de la molécula de acil-CoA, se produce la oxidación del átomo de carbono β (el 3).

Los fragmentos de dos carbonos se liberan en forma de acetil-CoA.

Cada ciclo consta de cuatro reacciones.

Al final de un ciclo la cadena del ácido graso se acorta en dos átomos de carbono y se forma FADH_2 , NADH y acetil-CoA.

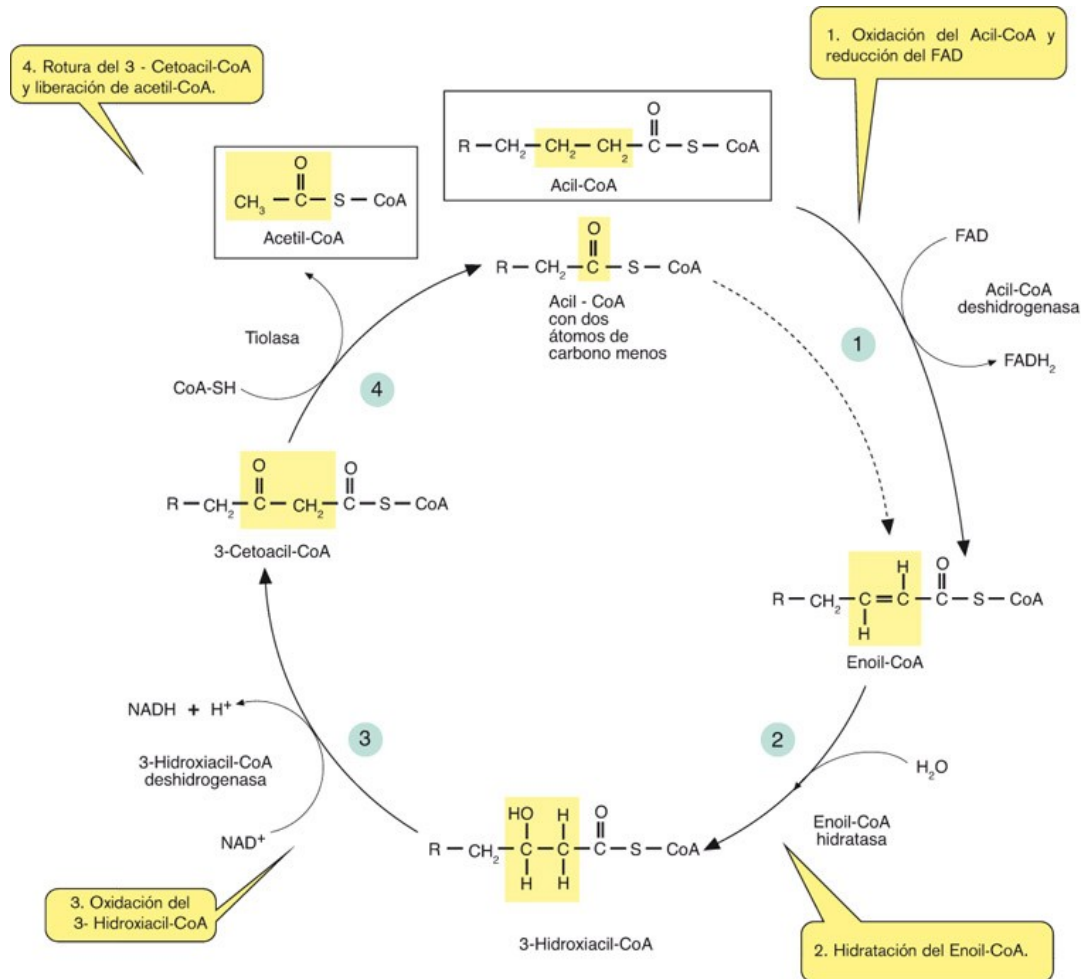
El proceso se repite hasta la degradación total del acil-CoA a acetil-CoA.

A continuación, el FADH_2 y NADH formados en la β -oxidación se oxidan en la cadena respiratoria generando ATP y el acetil-CoA se oxida en el ciclo de Krebs.

3. Catabolismo de lípidos



β-oxidación de los ácidos grasos

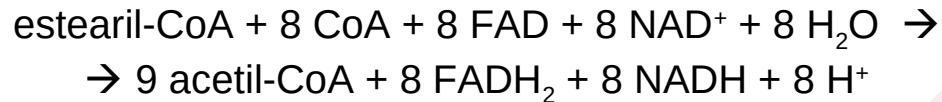


3. Catabolismo de lípidos



Rendimiento energético de la oxidación del estearato

La degradación del estearil-CoA (acil-CoA de 18 átomos de carbono) requiere ocho vueltas de la β -oxidación. Por tanto, la reacción global de la oxidación completa de una molécula de estearil-CoA es:



Recordar que :

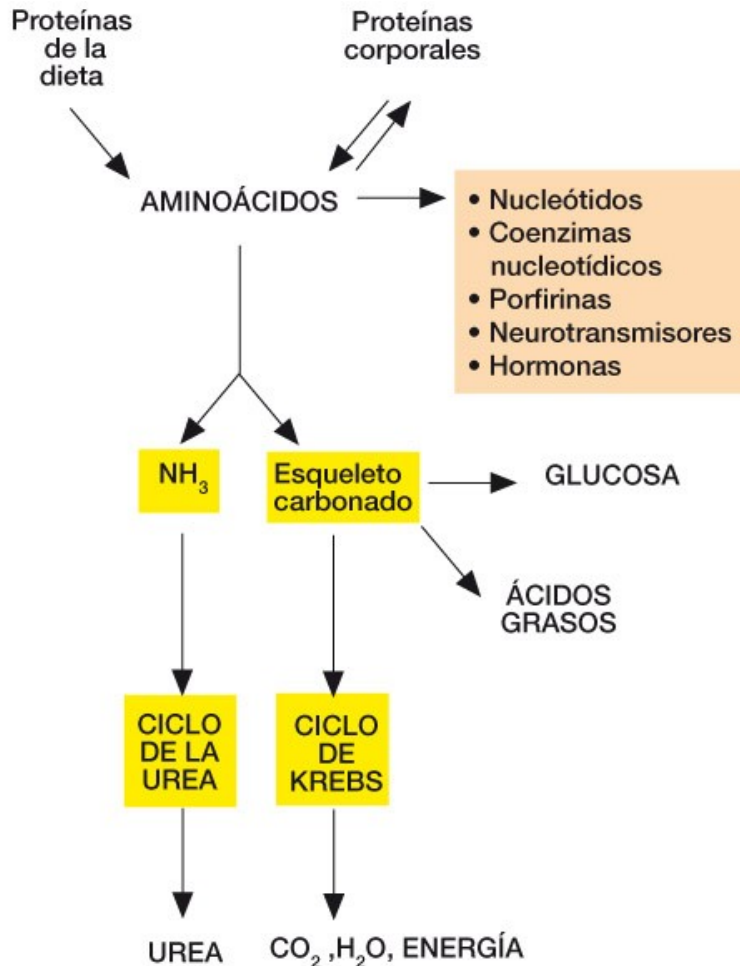
- La oxidación de cada NADH en la cadena respiratoria produce 3 ATP, mientras que la oxidación del FADH_2 da lugar a 2 ATP.
- La oxidación del acetil-CoA en el ciclo de Krebs produce 12 ATP.

Así pues, el número de ATP formados en la oxidación del estearil-CoA es de 24 a partir de los 8 NADH, 16 a partir de los 8 FADH_2 y 108 a partir de las 9 moléculas de acetil-CoA, lo que suma un total de 148 ATP.

Sin embargo, se gastan dos enlaces de alta energía en la activación del estearato, ya que se rompe el ATP dando AMP y pirofosfato.

Por tanto, el rendimiento energético de la oxidación completa del estearato es de 146 ATP.

4. Catabolismo de las proteínas



Los aminoácidos ingeridos en la dieta que no se utilizan rápidamente en la síntesis de proteínas y otras moléculas, no pueden ser almacenados para su uso posterior, ni excretados; por ello, se usan como combustibles.

Los vertebrados también utilizan como combustible los aminoácidos procedentes de las proteínas corporales que están sometidas a un continuo recambio.

La primera etapa de la degradación de los aminoácidos es la desaminación o eliminación del grupo α -amino con el fin de excretar el exceso de nitrógeno y degradar el esqueleto carbonado resultante.

5. Catabolismo anaerobio



Algunos microorganismos pueden vivir anaeróbicamente, obteniendo la energía que necesitan mediante **procesos fermentativos**.

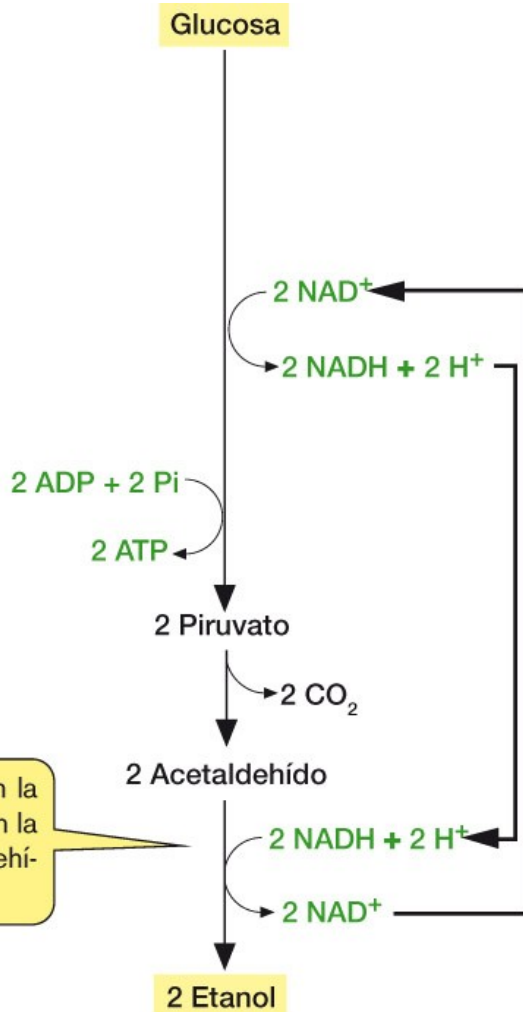
Se clasifican en dos grupos: **anaerobios estrictos** que no toleran el oxígeno y **anaerobios facultativos** que pueden vivir tanto en ausencia como en presencia de oxígeno.

La **fermentación** es un proceso anaeróbico que consiste en la oxidación parcial de los combustibles orgánicos, obteniéndose ATP mediante fosforilación a nivel de sustrato.

En la fermentación el aceptor final de los electrones es un compuesto orgánico generado por la propia ruta metabólica.

Los combustibles más utilizados para la fermentación son los azúcares, principalmente la glucosa.

5. Catabolismo anaerobio



El NAD⁺ consumido en la glicolisis se regenera en la reducción del acetaldehído a etanol

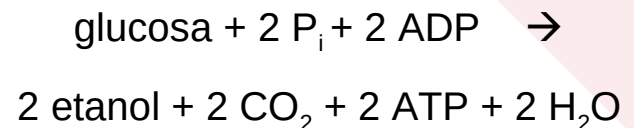
Fermentación alcohólica

Esta fermentación la realizan levaduras del género *Saccharomyces* y ciertas bacterias, que transforman la glucosa en etanol y CO₂ obteniendo 2 ATP.

El piruvato obtenido en la glicolisis se descarboxila para formar acetaldehído y CO₂. A continuación, el acetaldehído se reduce a etanol por acción del NADH, regenerándose el NAD⁺.

El acetaldehído es el aceptor final de los electrones del NADH obtenido en la glicolisis.

La reacción global es:



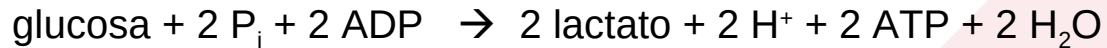
5. Catabolismo anaerobio



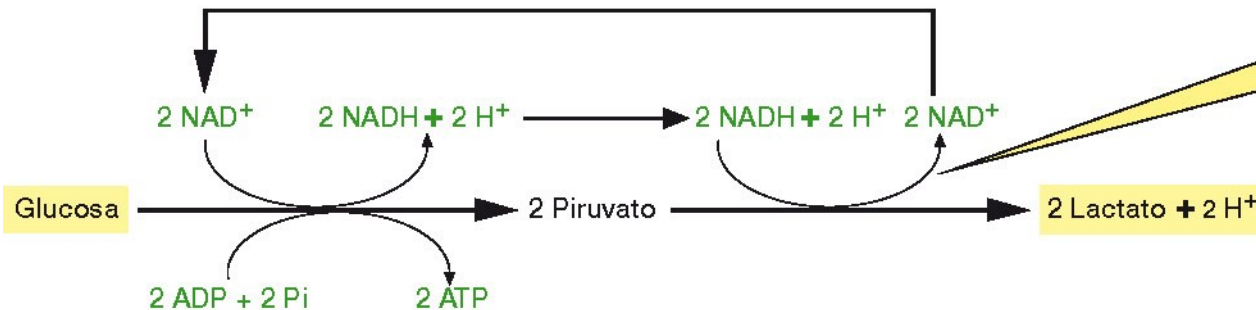
Fermentación láctica

La fermentación láctica la realizan bacterias del género *Lactobacillus* y *Streptococcus*, y células animales que transforman la glucosa en lactato produciendo 2 ATP.

La ecuación global del proceso es:

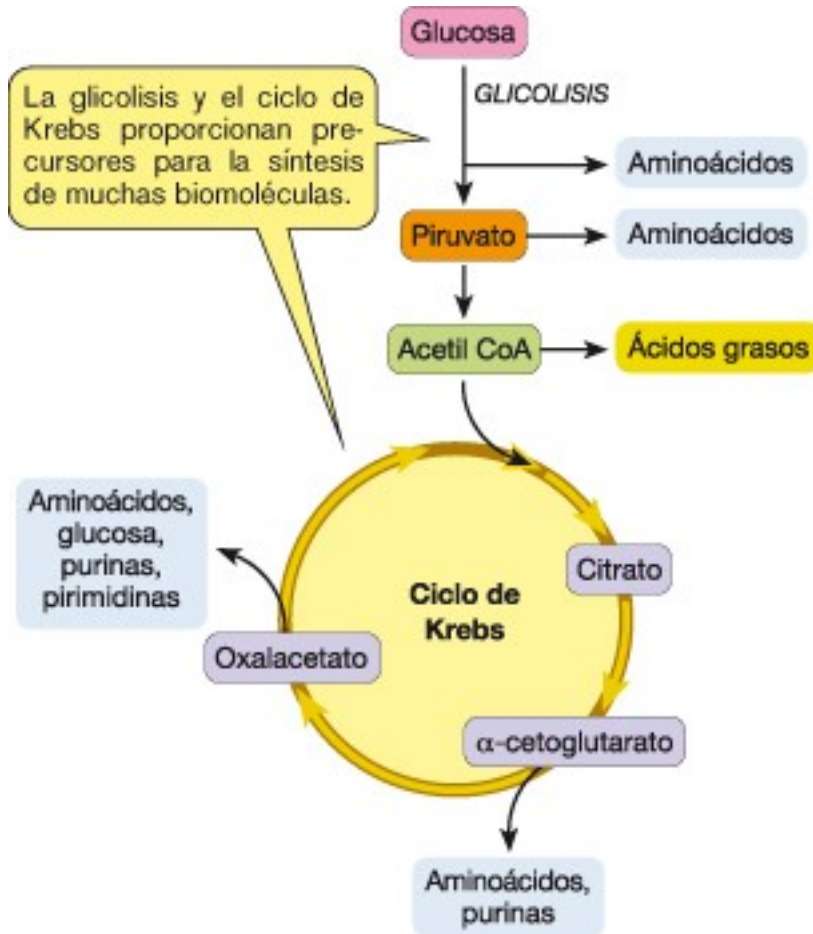


La glucosa se transforma primero en piruvato mediante la glicolisis y a continuación el piruvato se reduce a lactato, de igual forma que en las células animales



El NAD⁺ consumido en la glicolisis se regenera en la reducción de piruvato a lactato.

6. Anabolismo



El metabolismo celular se divide en catabolismo (procesos degradativos que liberan energía) y anabolismo (procesos de biosíntesis que requieren energía).

Ambos procesos comparten muchas reacciones químicas y sus correspondientes enzimas.

La **función de las vías anabólicas** es sintetizar, a partir de los nutrientes o de intermediarios de las rutas catabólicas, los componentes propios de la célula que no se captan del exterior.

Interconversiones anabólicas

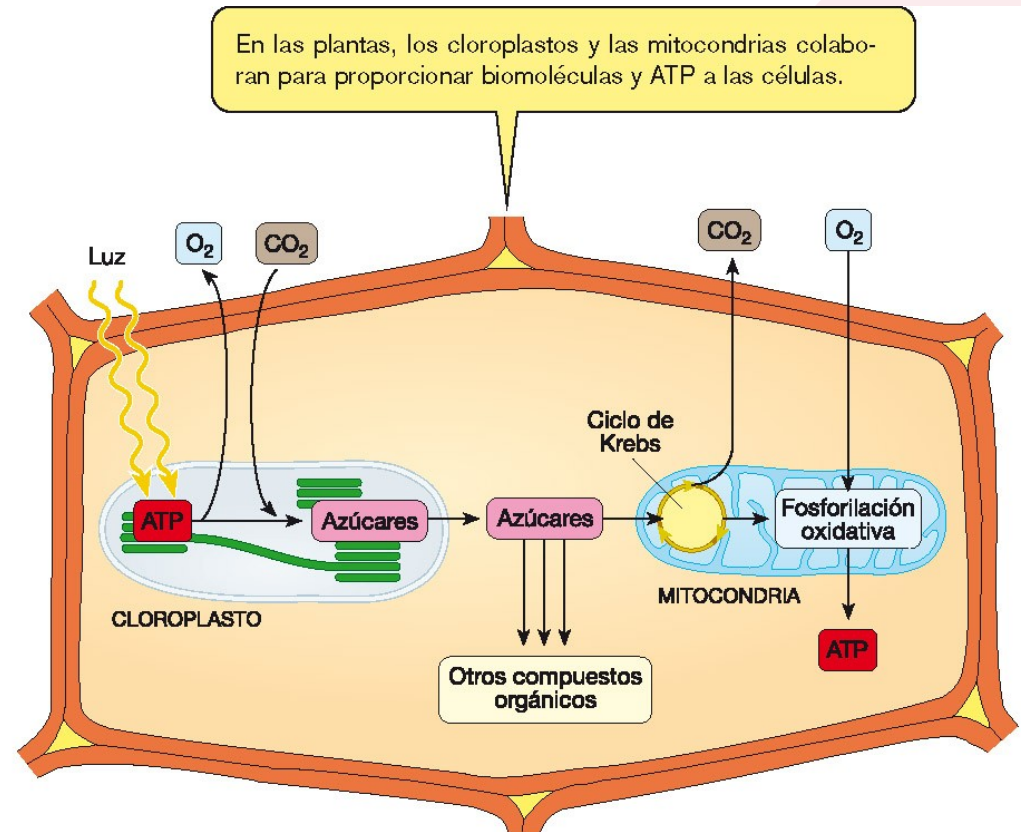
6. Anabolismo



Anabolismo autótrofo

Todos los seres vivos obtienen energía a partir de la oxidación de biomoléculas orgánicas. Sin embargo, mientras una célula heterótrofa cataboliza moléculas de glucosa procedentes de los alimentos, una célula autótrofa debe sintetizar previamente la glucosa antes de poderla catabolizar.

El proceso de síntesis de biomoléculas que parte del dióxido de carbono y del agua como sustratos iniciales y requiere, como fuente de energía, la luz del Sol, recibe el nombre de **fotosíntesis**.



7. Fotosíntesis



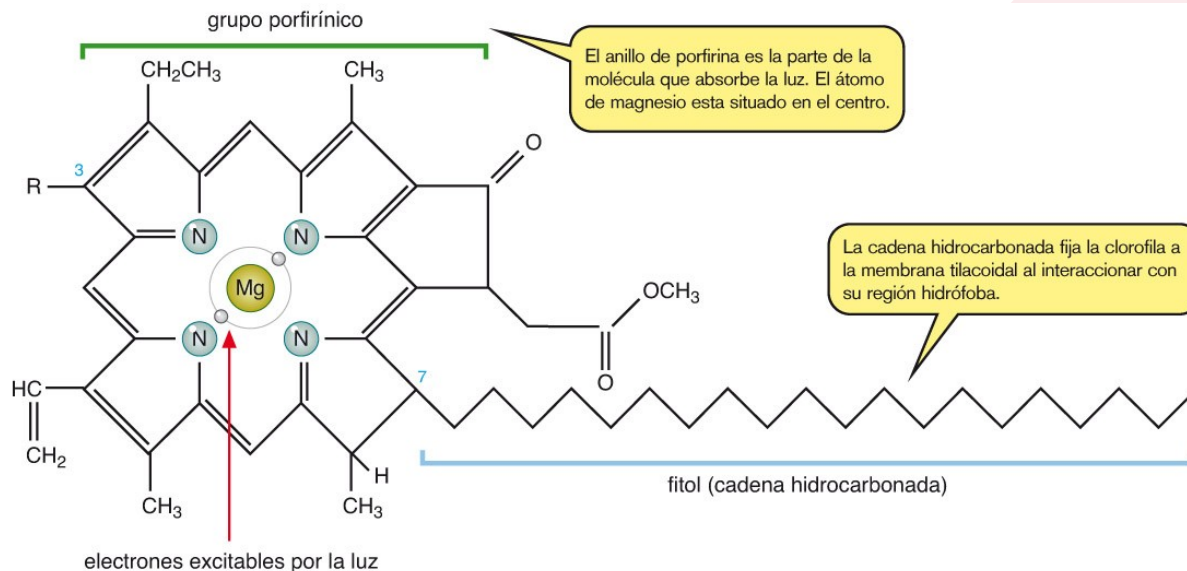
Reacción global:



Todas las células fotosintetizadoras, a excepción de bacterias y cianobacterias, tienen cloroplastos.

En los cloroplastos están presentes las moléculas de las clorofilas.

Cada molécula de estos pigmentos de color verde contiene un anillo porfirínico con un átomo de magnesio.



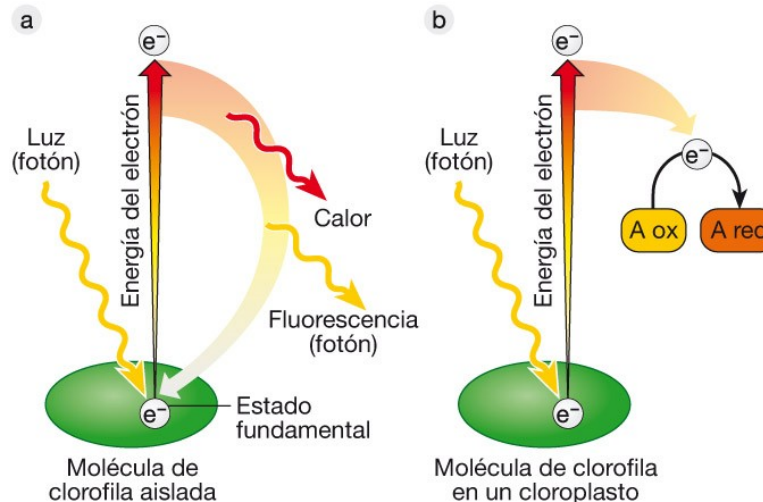
7. Fotosíntesis



En general, cuando una molécula absorbe luz, sus electrones son impulsados a un nivel energético superior. Normalmente, esta energía adicional es disipada en forma de luz o calor y los electrones retornan a su estado inicial.

Sin embargo, en algunas moléculas, como la clorofila, cuando absorben la energía de la luz, sus electrones (los que mantienen el enlace del átomo de Mg con el anillo profirínico), son excitados y pueden cederse fácilmente a un aceptor.

La energía de una molécula de clorofila excitada se disipa en forma de calor y fluorescencia si está aislada, pero en el cloroplasto la transfiere a un compuesto oxidado con el que está conectada, reduciéndolo.



7. Fotosíntesis



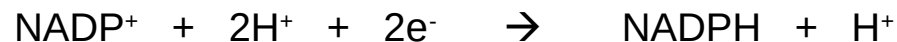
Fase luminosa

Cuando la energía de la luz es captada por las moléculas de clorofila, los electrones excitados son recogidos por proteínas transportadoras, algunas de las cuales asocian el transporte electrónico a un bombeo de hidrogeniones del estroma del cloroplasto al interior del espacio tilacoide; la vuelta de los hidrogeniones al estroma se acopla a la **síntesis de ATP** a partir de ADP y ácido fosfórico, de forma similar a lo que ocurre en las crestas mitocondriales durante la respiración celular:



Este proceso de formación de ATP, impulsado por la luz, se denomina **fotofosforilación** o **fosforilación fotosintética**.

Al final del transporte electrónico puede producirse la reducción del nucleótido NADP^+ :



Fase oscura

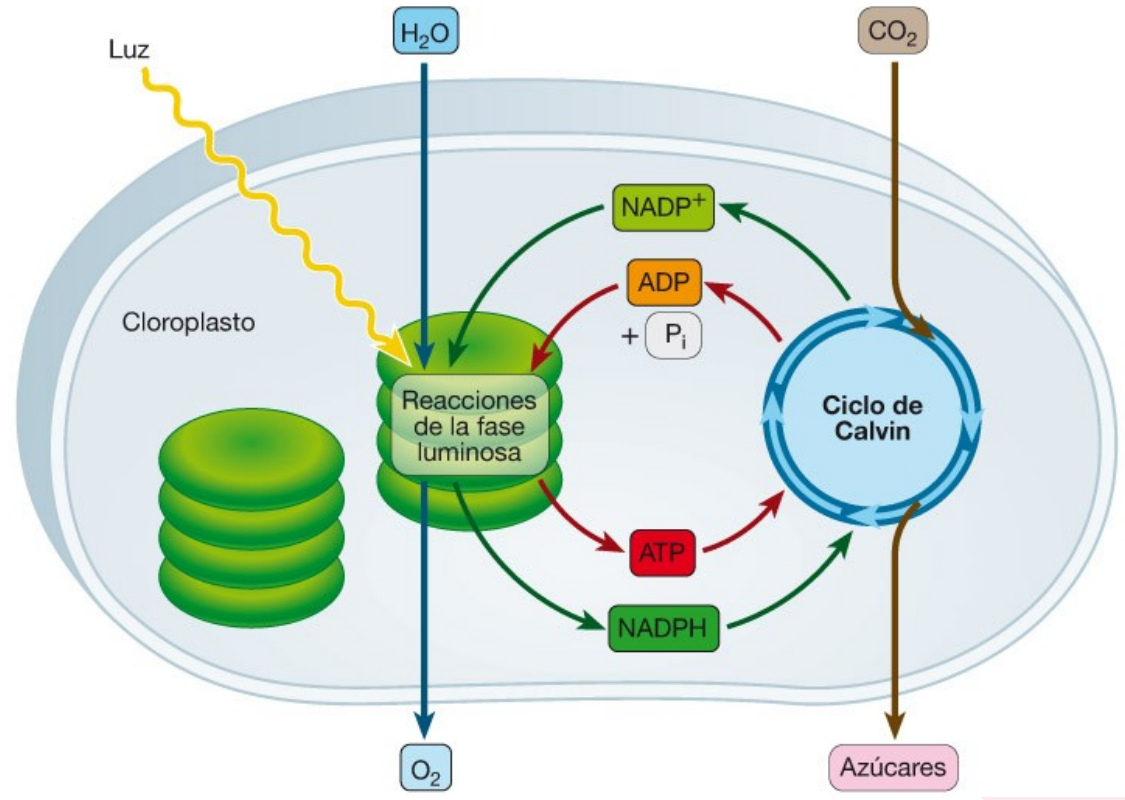
El ATP y el NADPH producidos en las reacciones luminosas se utilizan como fuente de energía y de poder reductor respectivamente para convertir el CO_2 en azúcares y otras biomoléculas orgánicas.

Las reacciones metabólicas de esta segunda etapa se denominan ciclo de Calvin, en honor al descubridor del proceso, Melvin Calvin.

7. Fotosíntesis



Las reacciones luminosas se realizan en los tilacoides. Las reacciones de la fase oscura tienen lugar en el estroma del cloroplasto. La conexión entre ambas supone un diseño estructural extraordinariamente fino.



8. Fase luminosa de la fotosíntesis. Fotofosforilación

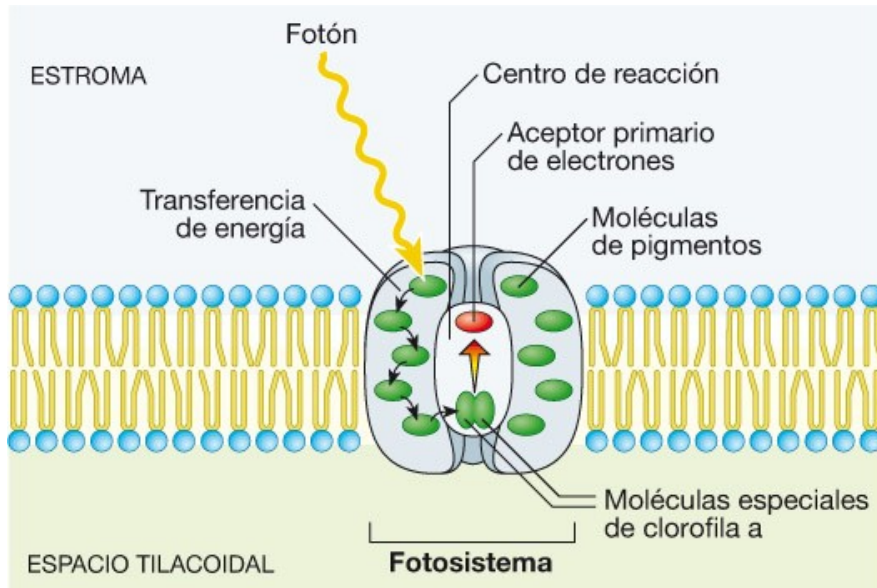


En esta fase tiene lugar la siguiente reacción global de oxidación-reducción:



La energía necesaria para esta reacción la aporta la luz. La clorofila es la sustancia encargada de transformar la energía luminosa en energía química.

En las **membranas tilacoidales** de los cloroplastos están los **fotosistemas** formados por moléculas de clorofilas y carotenoides (alrededor de 300), junto con moléculas transportadoras de electrones.



En cada **fotosistema** los pigmentos actúan como antenas o colectores, absorbiendo la energía luminosa y transmitiéndola al llamado centro de reacción que contiene una molécula especial de clorofila a.

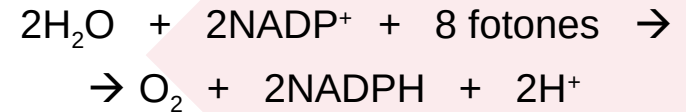
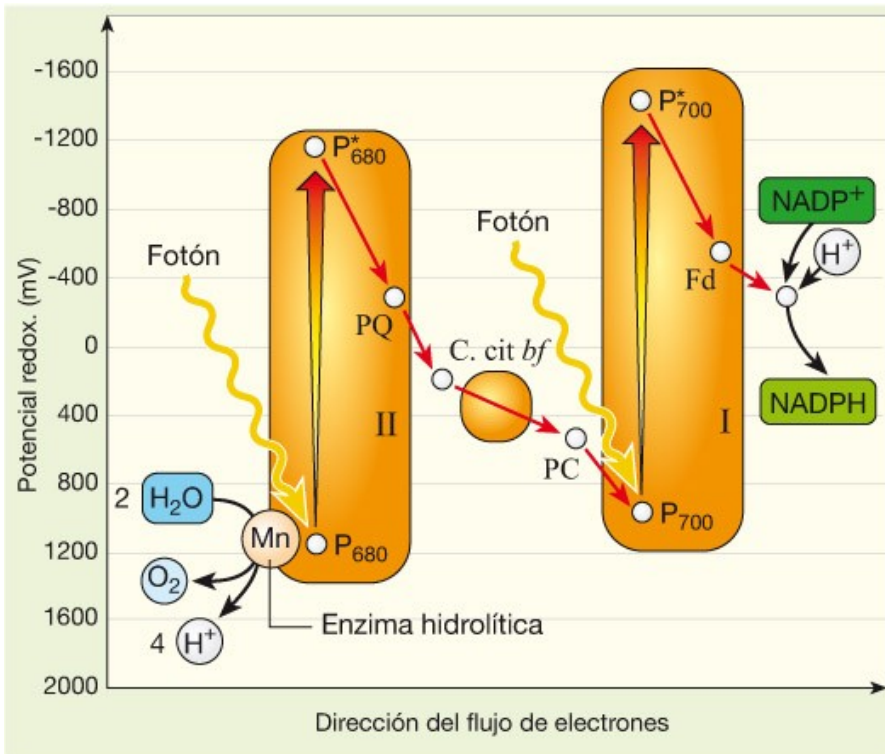
Existen dos fotosistemas: fotosistema I (FS I) y fotosistema II (FS II).

8. Fase luminosa de la fotosíntesis. Fotofosforilación



Cuando la energía luminosa captada por los pigmentos, llega a las moléculas de clorofila a de los centros de reacción de los fotosistemas I y II (llamadas P700 y P680), éstas se excitan y ceden electrones a una molécula transportadora de electrones, que a su vez los transfiere a otra.

Se inicia así una cadena de transporte electrónico y gracias a la energía de la luz los electrones fluyen desde el agua hasta el NADP^+ , de acuerdo con la ecuación:



Para formar una molécula de O_2 , se requiere la transferencia de 4 electrones desde el agua al NADP^+ , y se han de absorber 8 fotones, cuatro en cada fotosistema.

8. Fase luminosa de la fotosíntesis. Fotofosforilación

**Fotofosforilación no cíclica**

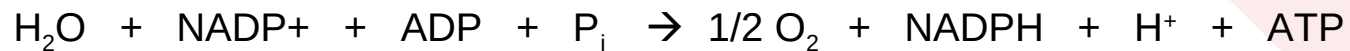
Durante el transporte electrónico entre el FS II y el FS I, parte de la energía que pierden los electrones, se utiliza para bombear protones, en contra de gradiente, desde el estroma al espacio tilacoidal.

Cuando los protones vuelven al estroma a favor de su gradiente lo hacen a través de las ATP-sintasas lo que da como resultado la síntesis de ATP:



Este proceso de síntesis de ATP recibe el nombre de **fotofosforilación**. Se denomina no cíclica ya que el flujo de los electrones que la produce no es cíclico.

La reacción global de todo el proceso es:

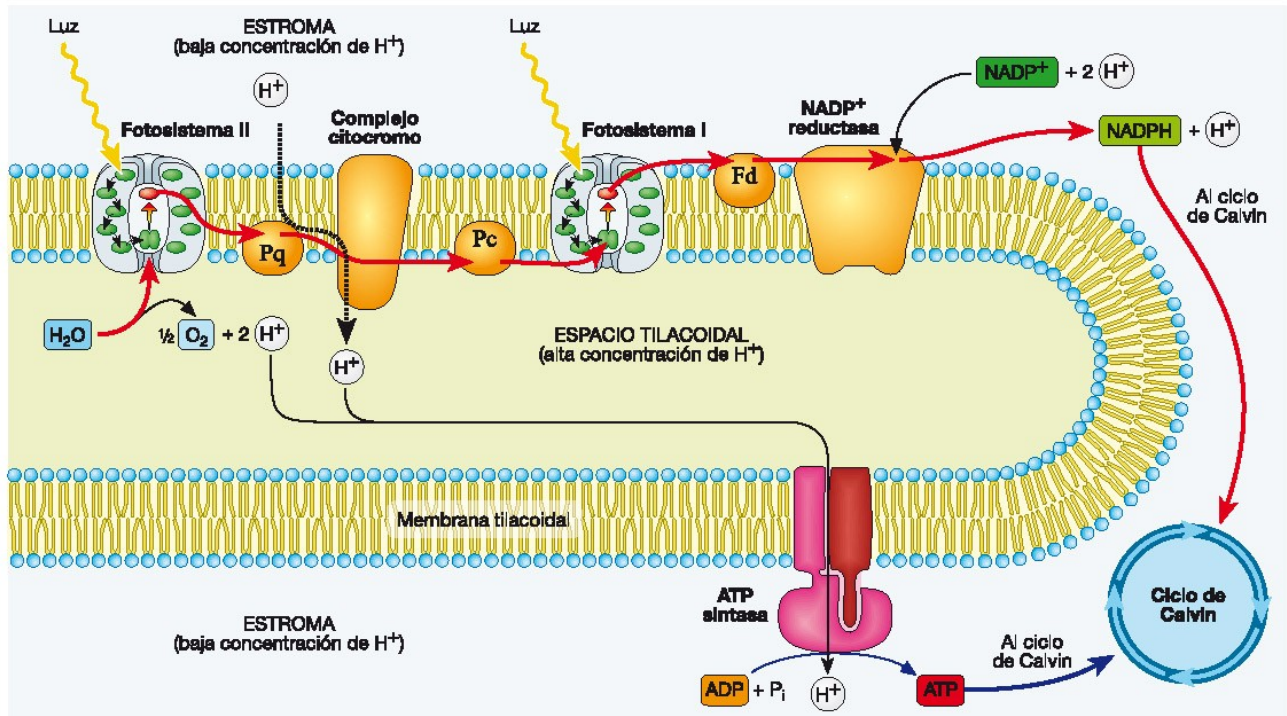


8. Fase luminosa de la fotosíntesis. Fotofosforilación



Fotofosforilación no cíclica

Los fotosistemas transportadores de electrones y los factores de acoplamiento se encuentran situados en la membrana tilacoidal como se indica en la figura. Las flechas rojas indican los flujos de electrones y las flechas negras los de protones.



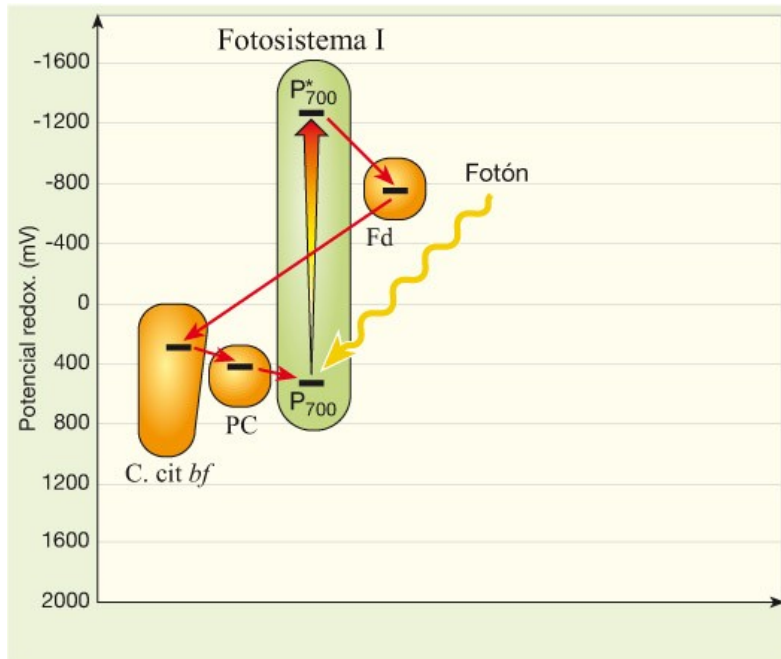
8. Fase luminosa de la fotosíntesis. Fotofosforilación



Fotofosforilación cíclica

En los cloroplastos y en los procariontes fotosintéticos se realiza un transporte electrónico cíclico que no genera la reducción del NADP^+ .

Los electrones excitados parten del FS I y regresan a él a través de los transportadores de electrones, volviendo a reducir la clorofila oxidada; por tanto, interviene un solo fotosistema.



A su paso por el complejo citocromo bf, se realiza un bombeo de hidrogeniones del estroma al espacio tilacoide, con lo cual se contribuye a crear el gradiente de concentración de hidrogeniones, y por tanto a la síntesis de ATP en los complejos ATP-sintasa.

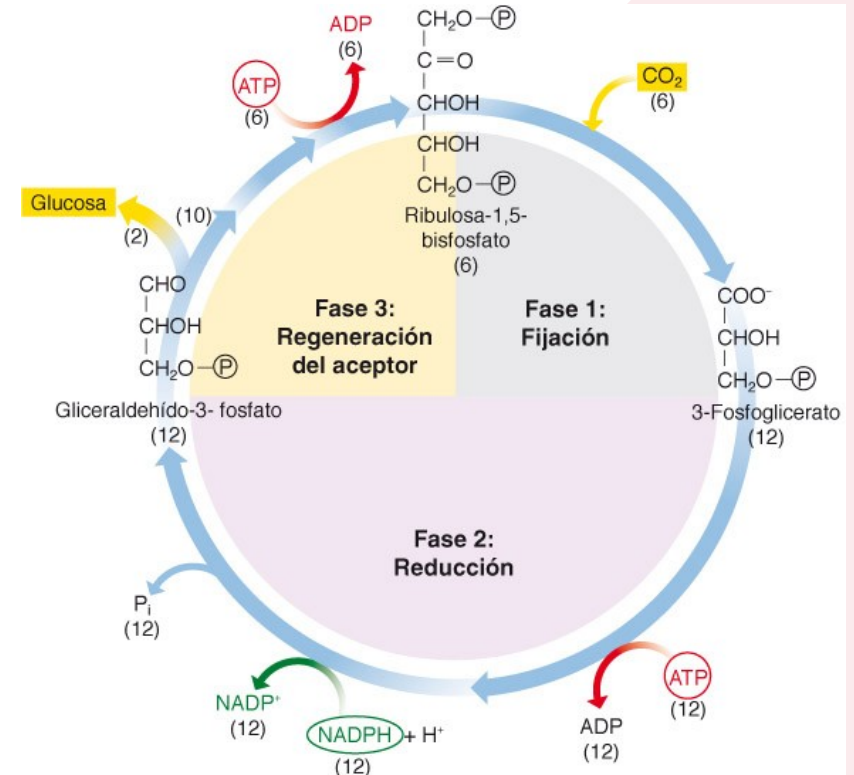
9. Fase oscura. El ciclo de Calvin



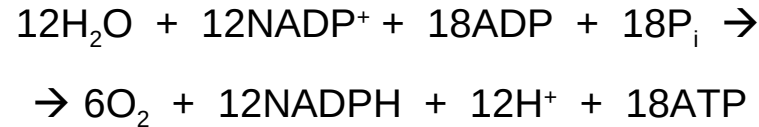
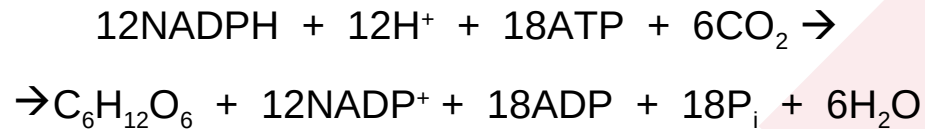
El ciclo de Calvin tiene lugar en el estroma de los cloroplastos o en el citoplasma de las células procarióticas fotosintéticas, lugares donde se acumulan los productos de la fotofosforilación. En su estudio se suelen distinguir tres etapas:

- Fijación del CO_2
- Fase de reducción
- Regeneración de la ribulosa-1,5-bisfosfato.

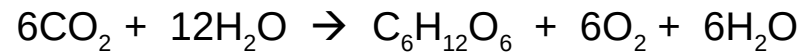
Parte del gliceraldehido-3-fosfato sale del ciclo para formar glucosa y otras moléculas orgánicas.



9. Fase oscura. El ciclo de Calvin

**Fase luminosa:****Fase oscura:**

Sumando ambas reacciones, se obtiene la ecuación global:



9. Fase oscura. El ciclo de Calvin



Factores que afectan al rendimiento de la fotosíntesis

Cuando un proceso bioquímico depende de varios factores su rendimiento está limitado por el factor que está más próximo a su valor mínimo: ese factor es el que afecta al proceso directamente cuando dicho valor cambia.

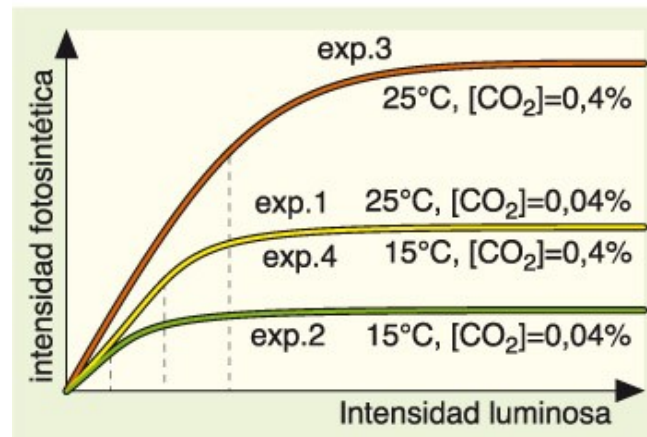
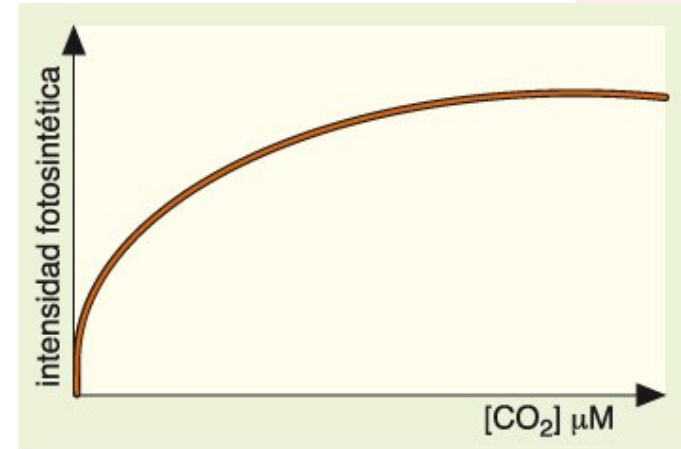
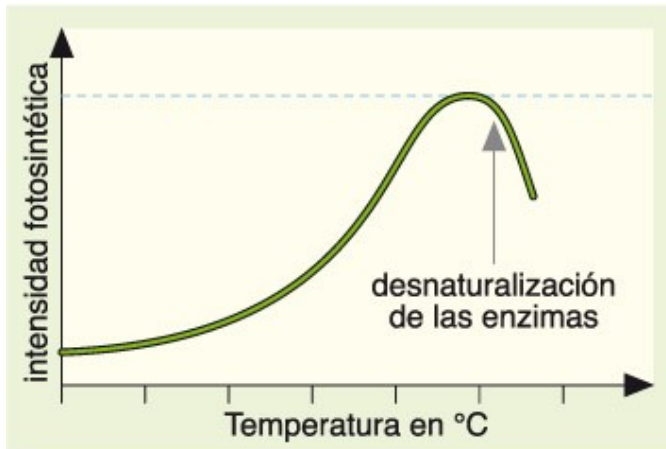
En la fotosíntesis podemos considerar los siguientes factores:

- La **temperatura**, porque afecta a la actividad de las enzimas.
- La **humedad**, porque en las plantas terrestres que viven en lugares secos, la humedad afecta a la apertura de los estomas de las hojas, y por tanto a la facilidad del intercambio de gases (toma de CO_2 y liberación del oxígeno de la fase lumínica).
- La **luz**, porque afecta a la eficacia de la fase lumínica, y por tanto a la producción de ATP, NADPH y oxígeno.
- La **concentración de CO_2 y O_2** del aire.

9. Fase oscura. El ciclo de Calvin



Factores que afectan al rendimiento de la fotosíntesis

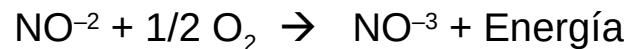
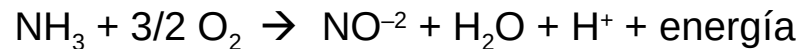


10. Quimiosíntesis

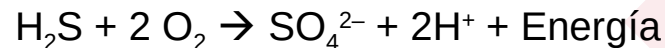


Los organismos quimiosintéticos son bacterias que utilizan el CO_2 como fuente de carbono y obtienen la energía necesaria mediante reacciones químicas de oxidación de diversos compuestos inorgánicos (amoníaco, nitritos, azufre, Fe^{2+} , etc.).

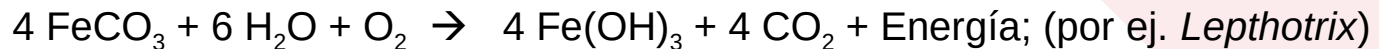
Bacterias nitrificantes



Bacterias sulfatizantes (sulfobacterias incoloras)



Ferrobacterias



La energía desprendida en las reacciones de oxidación anteriores, da lugar a la síntesis de ATP y a la reducción de NAD^+ a NADH , los cuales a su vez se emplean para las reacciones anabólicas de fijación del CO_2 .

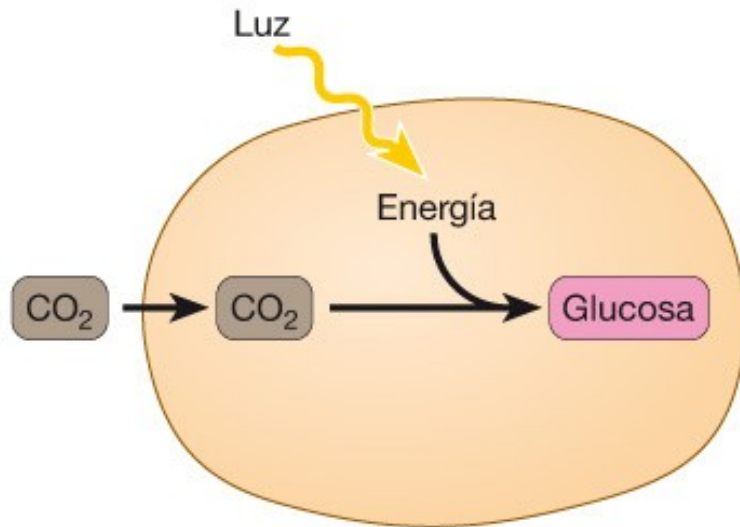
Las bacterias quimiosintéticas juegan un papel importante en la Biosfera, ya que intervienen en los ciclos biogeoquímicos.

10. Quimiosíntesis

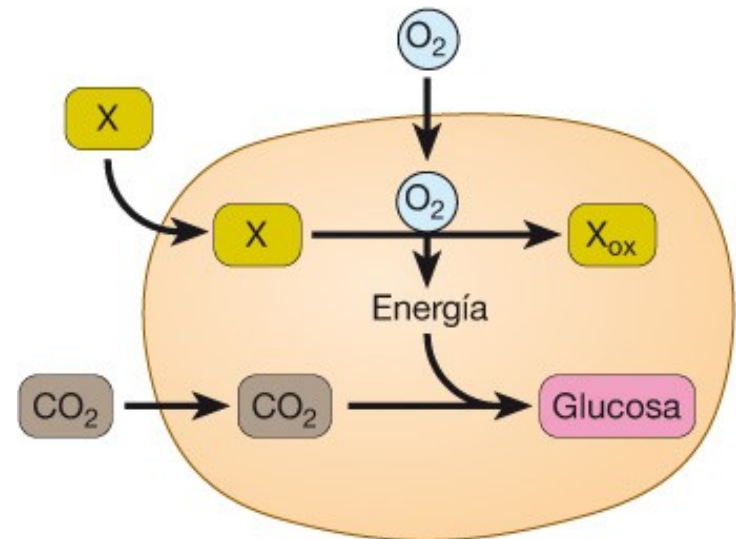


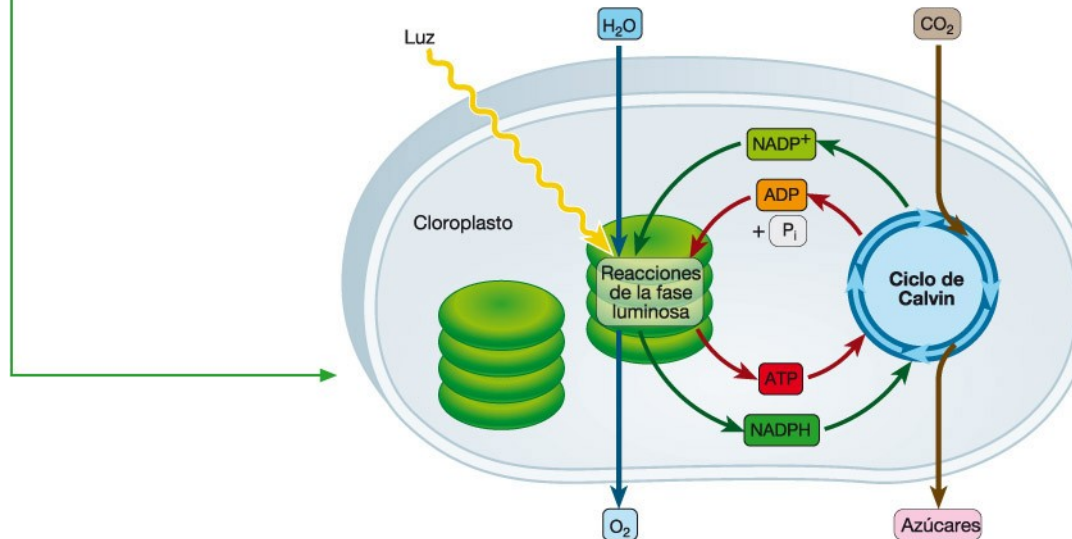
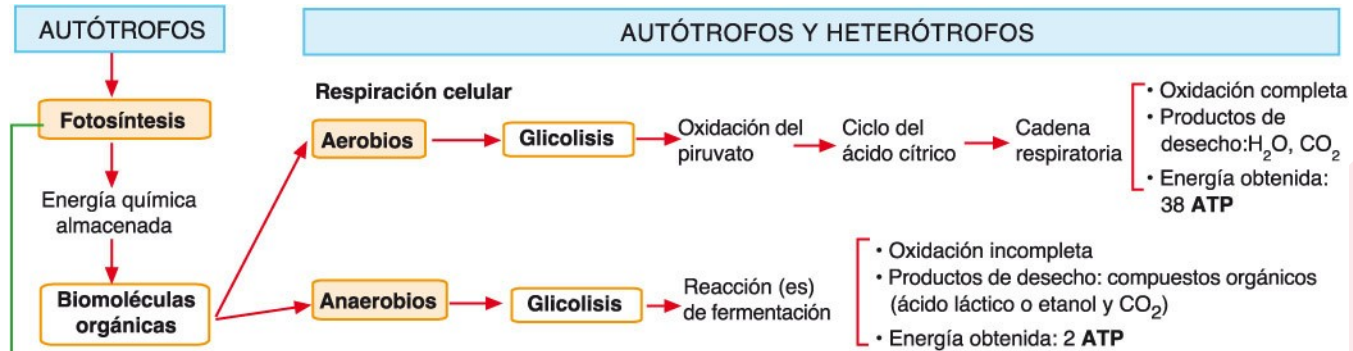
Comparación del anabolismo fotosintético y quimiosintético

ANABOLISMO FOTOSINTÉTICO



ANABOLISMO QUIMIOSINTÉTICO





Reacciones de la fase luminosa

- Se llevan a cabo por moléculas de la membrana tilacoidal
- Convierten la energía luminosa en la energía química del ATP y el NADPH
- Escinden el H_2O y liberan O_2 a la atmósfera

Reacciones del ciclo de Calvin

- Tienen lugar en el estroma
- Utilizan ATP y NADPH para convertir CO_2 en Glucosa y otros compuestos orgánicos
- Restituyen ADP, fosfato inorgánico y $NADP^+$ a las reacciones de la fase luminosa



PROCESOS SEMEJANTES EN LOS ORGÁNULOS ENERGÉTICOS

