

Tema 28. Necesidades energéticas de la célula. La respiración celular aerobia y anaerobia. La fotosíntesis. La quimiosíntesis.

2º E.S.O. Bloque III. La Energía y los seres vivos. 2º Bach. Bloque II. Fisiología celular.
--

SUMARIO

28.1. Concepto de nutrición:

28.2. El Metabolismo. Modalidades.

28.2.1. (OPCIONAL) Tipos de reacciones metabólicas

28.2.2. (OPCIONAL) Intercambio energético. El ATP.

28.3. El catabolismo:

28.3.1. Catabolismo de glúcidos. La respiración celular. Etapas.

28.3.2. Catabolismo de lípidos (hélice Lynen). Rendimiento

28.3.3. Catabolismo de proteínas

28.3.4. Catabolismo de los ácidos nucleicos (Breve comentario).

28.4. El metabolismo intermedio. Esquema.

28.5. Nutrición autótrofa:

28.6. Fotosíntesis.

28.6.1. Fase Fotoquímica:

28.6.2. Fase biosintética u oscura:

LA FOTORRESPIRACIÓN (OPCIONAL)

LA RUTA DE HATCH-SLACK O DEL C₄ (OPCIONAL)

28.7. Quimiolitotrófas. Quimiosíntesis:

FOTOOXIDACIÓN

28.1. Concepto de nutrición:

Todas las células no utilizan la misma fuente para proveerse del material que necesitan a la hora de construir sus biomoléculas. Según que la fuente de carbono sea el CO₂ o la materia orgánica, se distinguen dos tipos de organismos: los organismos **autótrofos** y los **heterótrofos**. En cada uno de ellos se puede establecer una subdivisión ya que la fuente de energía que utilizan tampoco es común en todas las células; la fuente de energía puede ser la luz (**organismos fotosintéticos**) o la que se desprenda en determinadas reacciones químicas (**organismos quimiosintéticos**). Por lo tanto podemos hablar de cuatro tipos de organismos según su metabolismo:

- FOTOLITÓTROFOS**. Son fotosintéticos, ya que obtienen la energía química (ATP) a partir de la energía luminosa, y son litótrofos porque su fuente de carbono es el CO₂. Pertenecen a este grupo los vegetales superiores, algas, cianobacterias y las bacterias púrpúreas y verdes del azufre.
- QUIMILITÓTROFOS**. Son quimiosintéticos ya que obtienen la energía química (ATP) a partir de la que se desprende en reacciones de oxidación de sustancias inorgánicas, y litótrofos, por su fuente de carbono. Pertenecen a este grupo bacterias incoloras del azufre, nitrificantes, etc.
- FOTOORGANOTROFOS o FOTOHETERÓTROFOS**. Son fotosintéticos, pero su fuente de carbono es la materia orgánica. Pertenecen a este grupo las bacterias púrpúreas no sulfúreas.
- QUIOORGANOTROFOS o QUIMIOHETERÓTROFOS**. La energía (ATP) la obtienen de la que se libera en los procesos de oxidación de los compuestos orgánicos (Catabolismo). Existen dos tipos de catabolismo: la **respiración** y la **fermentación** (Tema 33). Su fuente de carbono es la materia orgánica. Los animales, protozoos, hongos y la mayoría de las bacterias pertenecen a este grupo

TIPOS DE ORGANISMOS SEGÚN SU METABOLISMO

FUENTES DE ENERGÍA	SUSTANCIAS DADORAS DE e⁻	
	inorgánica (autótrofos)	Orgánica (Heterótrofos)
Sustrato oxidable Inorgánico (Quimiosíntesis)	Quimiolitótrofos o Quimioautótrofos Bacterias (Fe, H, N)	
Sustrato oxidable orgánico (Catabolismo)		Quimioorganótrofos o quimioheterótrof. Animales, hongos y mayoría bacterias
Luz (Fotosíntesis)	Fotolitótrofos o Fotoautótrofos Vegetales, cianobacterias Bacterias del S	Fotoorganótrofos o Fotoheterótrofos Bacterias púrpúreas no sulfúreas

28.2. El Metabolismo. Modalidades.

Las células en desarrollo pueden sintetizar simultáneamente millares de clases diferentes de moléculas (proteínas, ac. nucleicos), en las proporciones precisas para el ser vivo. Las reacciones enzimáticas metabólicas están estrechamente reguladas, de modo que produzcan solamente el número preciso de moléculas "sillares". Las células vivas poseen también la capacidad de regular la síntesis de sus propios catalizadores. Así, la célula, puede "interrumpir" la síntesis de los enzimas necesarios para la producción de un determinado producto a partir de sus precursores, cuando tal producto puede obtenerlo, ya

fabricado, del entorno. Tales propiedades de autoajuste y autorregulación, son fundamentales para mantener el estado estacionario de la célula viva, y son esenciales para su eficacia en la transformación de energía. Podemos, por tanto, definir a las células vivas como "un sistema isotérmico de moléculas que se ensambla, ajusta y perpetúa, por sí misma. El sistema está constituido por muchas reacciones orgánicas consecutivas, promovidas por catalizadores orgánicos producidos por la célula; que trabajan bajo el principio de la máxima economía de partes y procesos, asegurando su precisa autorreplicación mediante un código molecular lineal". (Lehninger, A.L.)

La maquinaria de las células vivas, actúa dentro del mismo conjunto de leyes que rigen la actuación de las máquinas construidas por el hombre, pero las reacciones químicas y los procesos de las células, se han perfeccionado mucho más allá de las posibilidades presentes de la ingeniería química.

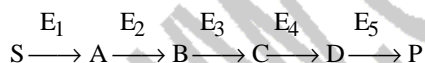
El metabolismo es el conjunto de reacciones bioquímicas que se producen en el interior de la célula y que conducen a la transformación de los diferentes compuestos.

Se puede dividir en dos fases: una de destrucción de la materia orgánica, o catabolismo, y otra de síntesis de materia orgánica, o anabolismo.

El **catabolismo** consiste en la transformación de sustancias orgánicas complejas en moléculas más sencillas, consecuencia de lo cual es la formación de energía química en los enlaces fosfato del ATP. Parte de la energía liberada en los procesos de catabolismo se utiliza en los diversos "trabajos celulares": mecánicos (contracción muscular), osmóticos, eléctricos, etc).

El **anabolismo** consiste en la construcción de materia orgánica compleja a partir de moléculas más sencillas localizadas, entre otras, en el citoplasma celular (citósol); en este proceso se consume gran parte de la energía química (ATP) obtenida durante el catabolismo, o en otro tipo de procesos (fotosíntesis y quimiosíntesis) a partir de moléculas inorgánicas.

Las distintas reacciones químicas del metabolismo se denominan **vías metabólicas** y las moléculas que intervienen en ellas **metabolitos**. Todos estos procesos están regulados por enzimas. El estudio de las reacciones del metabolismo ha sido posible gracias al uso de isótopos radiactivos. El conjunto de las vías metabólicas se denomina **metabolismo intermediario**, siendo los metabolitos, los intermediarios químicos de cada uno de estos procesos que están interconectados; es decir, la separación entre anabolismo y catabolismo no es algo rígido sino plural en interconexiones. El término metabolismo intermedio hace referencia al conjunto de reacciones del metabolismo, catalizadas enzimáticamente, que transcurre con la intervención de intermediarios comunes. En una ruta metabólica determinada, un sustrato (S) se transforma en un producto final (P) a través de un conjunto de pasos intermedios (intermediarios metabólicos), denominados metabolitos (A, B, C y D):



En el ejemplo, la reacción catalizada por el enzima E_1 y la catalizada por el enzima E_2 están relacionadas a través del intermediario común A y así sucesivamente.

Mientras que las vías catabólicas o degradativas convergen hacia unos pocos productos finales, las vías anabólicas, que son biosintéticas, son divergentes a fin de originar muchos productos distintos. Habitualmente la vía anabólica y su correspondiente vía catabólica, de dirección inversa, no son idénticas y a menudo tienen lugar en compartimentos celulares distintos. Sólo así se garantiza la regulación independiente de ambas, pues, de otra forma, la disminución de la velocidad en un punto de una ruta catabólica repercutiría también sobre la ruta anabólica. Frecuentemente, la síntesis ha de proceder de forma más paulatina, lo cual implica el uso de una cantidad de energía superior a la que libera la degradación de la propia sustancia. No obstante, algunos tramos cortos de ciertas vías pueden cursar en un sentido doble; son las denominadas **fases anfibólicas** del metabolismo.

28.2.1. (OPCIONAL) Tipos de reacciones metabólicas

Algunos de los tipos más frecuentes de reacciones metabólicas son:

REACCIONES DE ÓXIDO-REDUCCIÓN: Reacciones de transferencia de electrones, en las cuales el oxidante es la especie molecular que gana e^- , aceptor (nucleótidos NAD^+ y FAD , que actúan como coenzimas de las deshidrogenasas); al tiempo que gana energía, mientras que el reductor, es el que los pierde (dador) o sea el que se oxida. La oxidación de las moléculas orgánicas es la forma principal de que disponen las células para la obtención de energía.

En las oxidaciones biológicas es frecuente que la pérdida de e^- por los sustratos oxidados vaya acompañada, simultáneamente, por la pérdida de H^+ : el resultado es que el sustrato reducido ($S-H_2$) pierde dos átomos de H ($2e^- + 2H^+$) y se oxida (S). Sin embargo, no siempre los aceptores de e^- lo son también de H^+ ; en estos casos los e^- viajan por una vía (por ejemplo, a través de los citocromos) y los H^+ por otra.

Las reacciones de óxido-reducción, cuando transcurren con la pérdida simultánea de e^- y H^+ , se denominan deshidrogenaciones y están catalizadas por enzimas deshidrogenasas; en ellas los iones H^+ son captados, muchas veces, por las mismas moléculas encargadas de aceptar los e^- (por ejemplo, el NAD^+ y el FAD); en otras ocasiones la pérdida de e^- va acompañada de la acumulación de átomos de oxígeno en las moléculas oxidadas ($-CH_3 \longrightarrow -CH_2OH \longrightarrow -CHO \longrightarrow -COOH$): en estos casos los átomos de oxígeno no proceden del oxígeno atmosférico, sino de la molécula de agua.

REACCIONES DE CONDENSACIÓN: Reacciones en la que dos o más sustratos se unen para formar una molécula más compleja con la consiguiente pérdida de moléculas de agua (una por cada enlace químico entre los metabolitos). La adición de monosacáridos, para formar polisacáridos, o la de aminoácidos, para formar péptidos, son ejemplos de condensación.

REACCIONES DE HIDRÓLISIS: Constituyen el tipo de reacción inversa a las de condensación. Es una hidrólisis, por ejemplo, la fragmentación de las cadenas de glucógeno en unidades de glucosa.

REACCIONES DE POLIMERIZACIÓN: Son reacciones de fusión de diversas moléculas más pequeñas (monómeros) para formar una mayor (polímero). Es el caso frecuente de las proteínas, formadas por diversas subunidades, sólo son funcionales cuando están engarzadas entre sí, como sucede con la hemoglobina constituida por cuatro cadenas peptídicas, dos α y dos β y el grupo hemo.

REACCIONES DE ESTERIFICACIÓN: Son un tipo especial de reacciones de condensación en las que la unión se establece por medio de la formación de un enlace éster entre un grupo carboxilo y un grupo hidroxilo de una segunda molécula.

REACCIONES DE ISOMERIZACIÓN: Son reacciones de ordenación interna de los átomos de una molécula (de transferencia interna de grupos), que conduce a la formación de isómeros (sustancias de idéntica fórmula empírica pero de propiedades diferentes).

REACCIONES DE TRANSFERENCIA DE GRUPO: Son reacciones de intercambio o traspaso de algún grupo funcional (amino, carboxilo,...) de una molécula a otra.

REACCIONES DE FOSFORILACIÓN: Constituyen un caso especial de las anteriores, en las que lo que se transfiere es un grupo fosfato. Es éste tipo de activación necesario en el inicio de muchas vías metabólicas pues muchas sustancias necesitan ser activadas de este modo para que reaccionen.

La división del metabolismo en anabolismo y catabolismo tiene una finalidad didáctica y no debe inducir a pensar que estos procesos se dan por separado en el espacio o en el tiempo. Las células se encuentran siempre en un proceso constante de autodestrucción y de autorregeneración. El metabolismo hay que considerarlo como una unidad, aunque su complejidad nos obligue a estudiarlo fragmentadamente.

Muchos sistemas vivos tienen vías metabólicas exclusivas. Las células vegetales dedican gran parte de su energía a construir sus paredes celulares, actividad ésta que las células animales no realizan. Los glóbulos rojos de la sangre se especializan en sintetizar moléculas de hemoglobina, que no se elaboran en ninguna otra célula. Las diferencias funcionales entre las células y los organismos no sólo se correlacionan con sus formas, sino también con su bioquímica. No obstante gran parte del metabolismo es muy similar entre los diferentes seres vivos. Algunas vías, como las de la glucólisis, son prácticamente universales y existen en casi todos los sistemas vivientes.

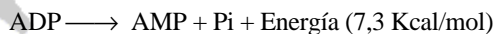
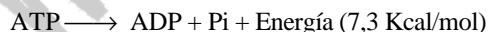
28.2.2. (OPCIONAL) Intercambio energético. El ATP.

De acuerdo con el modelo actual, el Universo es un sistema cerrado. La materia y energía primigenias son la misma materia y energía que siempre habrá de tener. Después de cada intercambio y transformación de energía, el Universo en conjunto posee menos energía potencial y más entropía que antes.

Aunque el Universo sea un sistema cerrado, la Tierra no lo es (recibe del sol 13×10^{23} calorías por año). Los organismos fotosintéticos se especializan en captar energía liberada por el sol a medida que se extingue y utilizan esta energía para sintetizar moléculas orgánicas. Mientras tanto la energía luminosa captada se almacena en los enlaces químicos de estas moléculas. Esta energía la convierten, las células vivas, en movimiento, electricidad, luz o desplazando la energía de un tipo de enlace químico a otro. En cada transformación se disipa energía, hacia el medio circundante, en forma de calor.

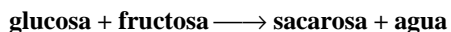
Muchas reacciones, como la de síntesis de un disacárido a partir de dos monosacáridos, son endergónicas. En estas reacciones los e^- que forman los enlaces químicos del producto están en un nivel energético más alto que los e^- de los enlaces de los materiales iniciales, es decir, la energía potencial del producto es mayor que la energía potencial de los reactivos, lo cual violaría la segunda ley de la termodinámica. Las células resuelven esta dificultad mediante **reacciones acopladas**, en las que las reacciones endergónicas están vinculadas con reacciones exergónicas que proveen una energía excedente, de modo que todo el proceso se torna exergónico y, por ende, puede desarrollarse espontáneamente. La molécula que con mayor frecuencia aporta energía en tales reacciones acopladas es el ATP.

Los organismos vivos recuperan y utilizan la energía, en su mayor parte, en forma de una molécula específica, el **trifosfato de adenosina (ATP)**, el cual actúa como el transportador de energía química más importante en las células de los seres vivos (también puede actuar como coenzima en alguna reacción metabólica). A medida que el ATP transfiere su energía a otras moléculas, pierde su fosfato terminal y se transforma en difosfato de adenosina (ADP), que puede, a su vez, aceptar energía química de nuevo, por recuperación de un grupo fosfato, para transformarse en ATP, ya sea a expensas de la energía solar (células fotosintéticas), o de energía química (células animales). El sistema ATP es el nexo de unión entre el Catabolismo y el Anabolismo. A semejanza de la unidad de composición de todos los seres vivos (biomoléculas), estas reacciones consecutivas son esencialmente idénticas en todas las especies vivientes. La ruptura de los enlaces fosfato libera 7,3 Kcal/mol.

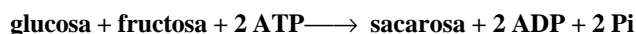


El ATP es la moneda energética, es decir, la forma de tener almacenada energía de pronto uso. En casi todas las reacciones metabólicas en las que se precisa energía se usa el ATP. Este proporciona dicha energía mediante la desfosforilación o ruptura de un enlace que libera un grupo fosfato. En ocasiones, se utilizan con el mismo fin otros nucleótidos, como el GTP (guanidín-trifosfato), el UTP (uridín-trifosfato) o CTP (citidín-trifosfato).

A modo de ejemplo tomemos el caso de la formación de sacarosa en la caña de azúcar:



La energía potencial de la sacarosa es 5,5, Kcal/mol mayor que la energía potencial de la fructosa y glucosa, pero la caña de azúcar realiza esta síntesis por medio de una serie de reacciones acopladas con el desdoblamiento del ATP y la consiguiente fosforilación de las moléculas de glucosa y fructosa.



Como la energía potencial de los 2 ADP es unas 14 Kcal/mol menor que la energía potencial de los 2 ATP, la diferencia global entre la energía de los productos y la de los reactivos se convierte en 8,5 Kcal/mol. El acoplamiento de las reacciones permite que la caña de azúcar forme sacarosa.

La fosforilación del ADP, para dar ATP y agua, es un proceso endergónico, no espontáneo, que requiere un aporte energético. Esta reacción tienen lugar en la célula, acoplada a otros procesos fuertemente exergónicos. La célula utiliza dos mecanismos, básicamente distintos, para sintetizar ATP:

a) **FOSFORILACIÓN A NIVEL DE SUSTRATO:** Se realiza en dos etapas. En la primera se forma un compuesto intermedio "rico en energía" y en la segunda se utiliza la energía liberada por la hidrólisis de este compuesto para la fosforilación del ADP a ATP. (Ciclo de KREBS y glucólisis).

b) **FOSFORILACIÓN EN EL TRANSPORTE DE ELECTRONES:** El transporte de e^- a través de proteínas ubicadas en la membrana, de las mitocondrias o de los cloroplastos, libera energía que es utilizada por un enzima (ATP-sintetasa), para acoplar la fosforilación del ADP a ATP. Se denomina fosforilación fotosintética si se produce en el cloroplasto y fosforilación oxidativa si tiene lugar en la mitocondria.

Los e^- pueden constituir otro vehículo para transferir energía. Muchas de las reacciones del catabolismo suponen la oxidación de un sustrato (libera e^-), mientras que la biosíntesis de moléculas ricas en hidrógeno, como los ácidos grasos, requiere electrones.

Los e^- son transportados enzimáticamente desde las reacciones catabólicas de oxidación, en que son liberados, hasta las anabólicas de reducción, que precisan de ellos. Para ello se utilizan coenzimas transportadores de e^- , como el NADP, que lleva a éstos desde un punto a otro de la célula de un modo similar a como el ATP lleva los grupos fosfato y la energía.

Se supone que una bacteria requiere, para mantener su metabolismo, alrededor de 2.500.000 moléculas de ATP por segundo. No llegan a encontrarse nunca grandes cantidades de ADP en el medio celular, ya que inmediatamente es fosforilado, formándose de nuevo ATP.

c) **ENERGÍA LIBRE (G) o energías libre de Gibbs.**

Es una forma de energía que se puede considerar "contenida" en los reactivos de una reacción bioquímica, y que se va desprendiendo en todos los procesos espontáneos. Como consecuencia los productos de la reacción contienen menos energía libre que los reactivos.

En los seres vivos, la energía libre de los alimentos es muy superior a la de sus productos de oxidación (CO_2 , H_2O). En consecuencia la variación de energía libre (ΔG) del catabolismo de los alimentos es muy negativa. Se disipa en forma de calor y de trabajo útil (mecánico, osmótico, síntesis de biomoléculas, etc.) Se suele expresar en kcal/mol.

Los valores de la energía libre estándar de formación en condiciones bioquímicas (ΔG^0) se dan para 25 °C, 1 atm, 1 Molal de concentración y pH = 7. Las condiciones reales en los organismos suelen ser distintas (la variación de t° de 25 a 37 °C influye poco en los valores de $\Delta G'$. En cambio las variaciones en las concentraciones influyen bastante). El valor real de $\Delta G'$ dependen del valor estándar (ΔG^0) y de las concentraciones de las sustancias que intervienen en la reacción.

$$G' = \Delta G^0 + 2,3 RT \log \frac{[\text{productos}]}{[\text{reactivos}]}; \text{ si } R \cong 2 \text{ cal/}^\circ\text{K} \times \text{mol}; \text{ y } T, T^\circ \text{ absoluta. } 37^\circ\text{C} = 310^\circ\text{K}$$

G' se expresa en calorías /mol. En el organismo las concentraciones suelen ser bastante menores a 1 molal, con lo que el cociente suele ser de un valor muy pequeño con lo que su logaritmo es negativo.

Si $\Delta G' = 0$, se dice que el proceso está en equilibrio, es decir que la reacción transcurre a la misma velocidad en ambos sentidos,

$$K_{eq} = \frac{[\text{productos}]}{[\text{reactivos}]}; \Delta G' = 0 = \Delta G^0 + 2'3 RT \log K_{eq}$$

32.3. El catabolismo:

Transformación de la energía química de enlace (C-C) de los principios inmediatos en energía biológicamente útil, almacenada en los enlaces fosfato del ATP, de donde a su vez puede ser utilizada para la biosíntesis orgánica, para los movimientos del organismos, para la producción de calor, etc. Ocurre en todos los seres vivos y se realiza fundamentalmente mediante los procesos de respiración celular.

Es la fase degradativa del metabolismo en la que las moléculas orgánicas complejas son transformadas en otras moléculas orgánicas más sencillas.

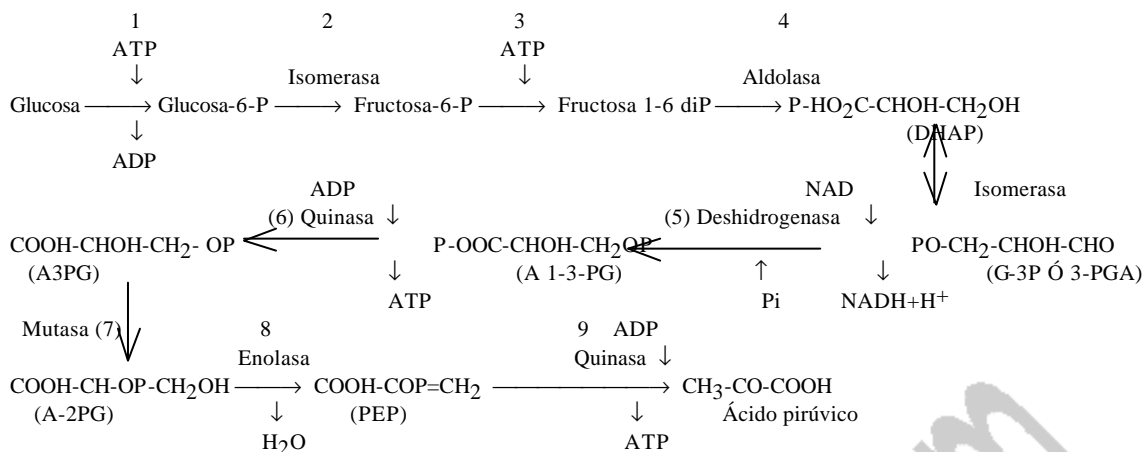
El catabolismo es semejante en los organismos autótrofos y en los heterótrofos y se trata, en su mayor parte, de reacciones de oxidación y reducción, en la que unos compuestos se oxidan a expensas de la reducción de otros. Los enzimas que intervienen en estos procesos son del tipo de las deshidrogenasas.

28.3.1. Catabolismo de glúcidos. La respiración celular. Etapas.

D) GLUCÓLISIS o GLICÓLISIS

El término glucólisis (ruta de Embden-Meyerhof) significa ruptura de la glucosa, y consiste en una sucesión de reacciones mediante las cuales una molécula de glucosa (6C) se transforma en dos de ácido pirúvico (3C). El proceso está catalizado por la acción de nueve enzimas diferentes, que se encuentran disueltos en el citosol, y está encaminado a obtener parte de la energía almacenada en los enlaces -C-C- de la glucosa. Consta de los siguientes pasos:

1. **Fosforilación** del grupo alcohol en el carbono 6 de la glucosa, que se transforma en G-6-P. Se utiliza una molécula de ATP.
2. **Isomerización** de la G-6-P en F-6-P
3. **Fosforilación** del grupo alcohol en el carbono 1 de la F-6-P, que se convierte en F-1,6-diP. Se emplea otra molécula de ATP.
4. **Ruptura de la F-1,6-diP**, que da lugar a dos triosas fosforiladas el G-3-P y la DHAP. Toda la DHAP se transforma en G-3-P, ya que el proceso glucolítico continúa a partir de la oxidación de este metabolito, por lo que puede considerarse que cada molécula de glucosa suministra dos de 3-PGA (supone un factor importante que debe tenerse en cuenta al hacer el balance de materia y energía de todo el proceso).
5. **Oxidación** del G-3-P por una deshidrogenasa, que lo transforma en A-1,3-PG, y suministra NADH.
6. **Defosforilación** del A-1,3-PG, que cede un grupo P para dar ATP y se convierte en A-3-PG.
7. **Isomerización** del A-3-PG en A-2-PG.
8. **Pérdida de un átomo de H y un grupo -OH** en el A-2-PG, que se eliminan como una molécula de agua, y se forma un doble enlace, obteniéndose el ácido PEP.
9. **Defosforilación del PEP**, síntesis de otra molécula de ATP y formación de ácido pirúvico o piruvato.



La glucólisis, junto con las reacciones del **ciclo de Krebs** y la **β -oxidación de los ácidos grasos**, que trascurren dentro de la mitocondria, constituyen el fundamento metabólico de las **fermentaciones** y la **respiración celular**, que son el conjunto de transformaciones encaminadas a obtener energía de los carburantes metabólicos mediante reacciones de **óxido-reducción**.

En la **glucólisis** se pueden diferenciar dos etapas:

Una previa, encaminada a preparar a las hexosas (glucosa y fructosa -6-P) para su participación en el proceso glucolítico, dotando a ambas moléculas de grupos fosfatos, procedentes del ATP, y crear enlaces fosfato que proporcionen la energía de activación suficiente para que transcurra la glucólisis. Del mismo modo, estos grupos fosfato, se encuentran ionizados y generan cargas negativas, por lo que desempeñan también otras funciones (actuar de sitio de reconocimiento de los enzimas y sus correspondientes sustratos); igualmente, al no poder atravesar las membranas biológicas por tener cargas eléctricas, impiden que los metabolitos se escapen y los mantienen en el citosol.

La etapa central de la glucólisis es la oxidación del G3-P o 3-PGA, que se transforma en ácido 1,3-difosfoglicérico, mediante una reacción catalizada por una deshidrogenasa (con el coenzima NAD^+). La energía generada en esta oxidación se aprovecha para formar un enlace fosfato en el ácido 3-fosfoglicérico a partir de un fosfato inorgánico que está libre en el citosol, lo que da lugar a esa molécula doblemente fosforilada. Por su parte, la energía almacenada en estos enlaces fosfato va a servir en etapas posteriores para acoplar dos reacciones de síntesis de ATP (**fosforilación a nivel de sustrato**), que transfiere los grupos P de los metabolitos al ADP, generando enlaces ricos en energía (ATP). Podemos considerar que la energía obtenida de la oxidación de G3-P se utiliza, mediante una serie de pasos intermedios, para la síntesis de ATP; además, se obtiene NADH, que también puede suministrar ATP (en las mitocondrias, como veremos más adelante), o bien puede emplearse como **poder reductor** indispensable en las reacciones de biosíntesis.

Las reacciones de la glucólisis suceden en el citosol y cada una es catalizada por una enzima específica. Las enzimas glucolíticas forman un complejo multienzimático en el que las enzimas individuales están en disolución en el citoplasma como entidades independientes; las moléculas del sustrato, que tiene altas velocidades de difusión, pasan rápidamente de una enzima a la siguiente.

La velocidad de la glucólisis está regulada por la enzima alostérica fosfofructoquinasa mediante retroinhibición por ATP.

La glucólisis fue, probablemente, el primer sistema metabólico "inventado" por los organismos primitivos para extraer energía de la glucosa, cuando la atmósfera de la Tierra aún carecía de O_2 ; aunque se ha mantenido en casi todos los organismos vivos, es evidente que desde el punto de vista energético, es poco eficaz. El destino final del ácido pirúvico y de los dos NADH generados depende del tipo de

organismo de que se trate en cada caso y del ambiente en que se desarrolle, es decir, que viva en ambientes aerobios o anaerobios.

El **balance final de la glucólisis** es, por tanto: Dos moléculas de pirúvico, dos moléculas de NADH y dos de ATP (cuatro que se forman menos dos que se consumen al principio).

A veces se emplean los términos **glucólisis anaerobia, respiración anaerobia y fermentación** como sinónimos, cuando en realidad son conceptos diferentes que hacen referencia a procesos metabólicos distintos. No es correcto hablar de glucólisis aerobia y anaerobia, porque la transformación de la glucosa en ácido pirúvico se produce por igual en los organismos aerobios y anaerobios. En el caso de las **fermentaciones de la glucosa**, que son oxidaciones parciales, y la **respiración (aerobia o anaerobia)**, lo que marca las diferencias entre ambos procesos es el destino final del ácido pirúvico y la naturaleza del último aceptor de los e⁻ suministrados por los sustratos que se oxidan.

En la fermentación láctica parte del ácido láctico de las agujetas se convierte en pirúvico, el resto viaja hasta el hígado, donde se recicla en glucosa.

En la **respiración de la glucosa**, que es un proceso de oxidación total, el ácido pirúvico procedente de la glucólisis continúa su oxidación en el ciclo de Krebs hasta convertirse en CO₂ y agua. Los nucleótidos reducidos (NADH y FADH₂) procedentes de las deshidrogenaciones de la glucólisis y de dicho ciclo, transfieren sus e⁻ y sus protones a un último aceptor de e⁻, que es una molécula inorgánica captada del medio externo por los organismos, cuya naturaleza marca las diferencias entre la respiración aerobia (el aceptor de e⁻ es el O₂) y anaerobia.

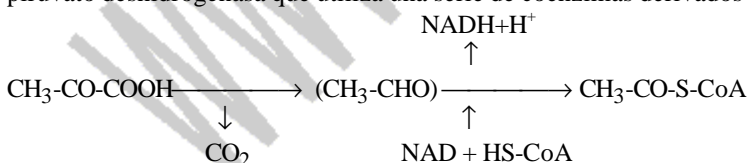
La respiración anaerobia, exclusiva de ciertos microorganismos, los aceptores finales pueden ser: el ión nitrato que se reduce a NO₂⁻ o a NH₃ e incluso a N₂ atmosférico (alguna especie del género Bacillus); el ión sulfato, que puede reducirse a S o a SH₂; el CO₂ que lo hace a CH₄; los propios H⁺, que se reducen a H₂, etc.

II) EL CICLO DE KREBS.

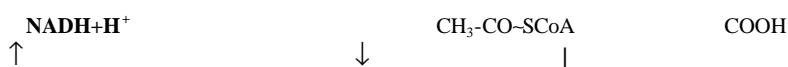
Las **mitocondrias** son los orgánulos celulares encargados de suministrar la mayor parte de la energía necesaria para la actividad celular. Sintetizan ATP a expensas de la energía liberada en los procesos de **oxidación aerobia** de la glucosa, ácidos grasos y aminoácidos. El producto más importante de la degradación de estas sustancias es el acetil CoA, que continúa su proceso hasta convertirse en CO₂ y agua, mediante un conjunto de reacciones que constituyen el ciclo de Krebs, punto central donde confluyen todas las rutas catabólicas de la respiración aerobia.

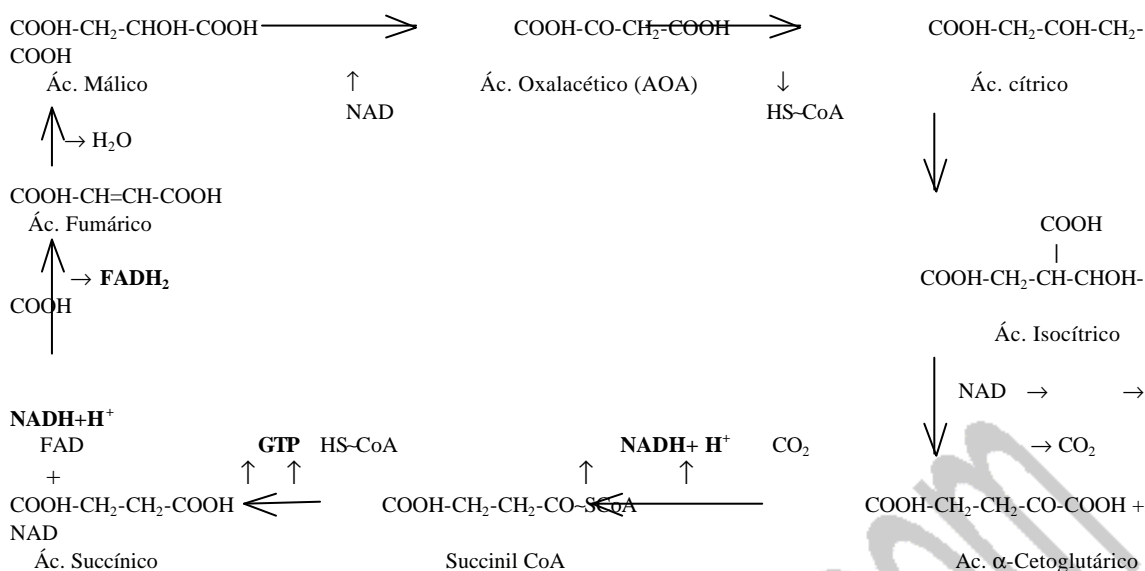
El ácido pirúvico procedente de la glucólisis (una pequeña cantidad procede del catabolismo de ciertos aminoácidos), ha de penetrar en la **matriz mitocondrial**, a través de transportadores específicos de las dos membranas mitocondriales.

La reacción de la **descarboxilación oxidativa del pirúvico**, la cataliza un complejo multienzimático llamado piruvato deshidrogenasa que utiliza una serie de coenzimas derivados de las vitaminas del complejo B.



Al ciclo de Krebs también se le conoce con el nombre de ciclo del **ácido cítrico** o el de los ácidos tricarboxílicos, consiste en una oxidación total de los dos átomos de C del resto acetilo que se eliminan en forma de CO₂; los e⁻ obtenidos en estas oxidaciones se utilizan para formar NADH y FADH₂.





El ciclo comienza con la condensación entre el acetil CoA y el ácido oxalacético (OAA) para formar ácido cítrico; la energía precisa para unir estas dos moléculas procede de la hidrólisis del acetil-CoA .

El ácido cítrico se transforma en su isómero el ácido isocítrico, que sufre una descarboxilación oxidativa y da lugar al ácido α -cetoglutarico, con liberación de CO_2 , mientras que los e^- y los H^+ procedentes de la oxidación se almacenan en el NADH.

El ácido α -cetoglutarico experimenta otra descarboxilación oxidativa similar a la del pirúvico, con el resultado de la formación de succinil-CoA y NADH.

La hidrólisis del succinil-CoA, y la energía liberada sirve para acoplar una reacción de fosforilación a nivel de sustrato que permite la síntesis de GTP. El ácido succínico resultante se oxida, mediante una deshidrogenasa que crea un doble enlace, a ácido fumárico; los e^- y los H^+ se ceden al FAD, que se reduce a $FADH_2$.

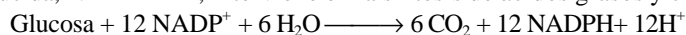
Por último, se adiciona una molécula de agua al doble enlace del ácido fumárico y se obtiene ácido málico, cuya oxidación suministra más NADH y regenera el OAA, cerrándose el ciclo.

El **balance final del ciclo** es el siguiente: por cada molécula de acetil CoA (dos átomos de carbono) se desprenden dos moléculas de CO_2 y se obtienen una molécula de GTP, tres de NADH y una de FADH_2 ; se consumen además dos moléculas de agua.

Aunque el objeto del ciclo de Krebs es eminentemente catabólico, de él parten también importantes rutas anabólicas. Algunos de los compuestos intermedios de este ciclo pueden servir como precursores para diferentes procesos biosintéticos que tienen lugar en el hialoplasma. Ejemplos

- El ácido α -cetoglutarico puede servir, previa transformación en glutámico, para la síntesis de los aminoácidos no esenciales.
- El ácido cítrico, una vez transformado en acetil CoA, será utilizado para la síntesis de ácidos grasos,
- el ácido oxalacético puede transformarse en glucosa si se incorpora a la vía de la gluconeogénesis.

Las células que sintetizan activamente ácidos grasos y esteroides presentan, además del ciclo de Krebs, otra ruta de degradación de la glucosa: la ruta del fosfoflucanato, que sucede en el citosol. La G-6-P se oxida a ribosa-5-P (utilizada en la síntesis de ácidos nucleicos) mediante una secuencia de reacciones en las que participan intermediarios metabólicos con 5, 4, 7 y 3 carbonos, siendo el aceptor electrónico el NADP. Su forma reducida, $\text{NADPH} + \text{H}^+$, interviene en la síntesis de ácidos grasos y colesterol.



III) LA CADENA RESPIRATORIA.

Con ella estudiamos el destino final de los e^- y los H^+ obtenidos y almacenados en los coenzimas NADH y $FADH_2$ de las deshidrogenasas. Con el fin de que estos coenzimas reducidos puedan volver a reducirse y proseguir el proceso oxidativo, el O_2 se convierte en el aceptor final de los e^- que transportan estos coenzimas. Esta transferencia de e^- no se hace de forma inmediata, sino a través de una serie de **transportadores intermediarios que, en conjunto, reciben el nombre de cadena transportadora de e^- o cadena respiratoria**.

En el caso de que los H^+ y los e^- se combinaran directamente con el O_2 , habría un desprendimiento súbito de energía, y la mayor parte se disiparía en forma de calor, resultando metabólicamente inútil y además podría dañar a la célula. Ésta es la diferencia entre las combustiones y las oxidaciones biológicas.

El transporte de e^- hasta el O_2 se realiza mediante una serie de reacciones de óxido-reducción, cuyo orden de colocación en la cadena viene determinado por su potencial redox: el transportador con potencial redox menor (más negativo) está más reducido y tiene más tendencia a ceder e^- y a reducir al que lo tienen menos negativo. Todos ellos se localizan en las crestas mitocondriales de la membrana interna, donde se han llegado a identificar **tres grandes complejos enzimáticos** y otras proteínas transportadoras más pequeñas: los sistemas I, II y III.

- a) **Sistema I:** Complejo NADH deshidrogenasa. En este primer tramo los transportadores transfieren H^+ y e^- (átomos de H), desde el NADH hasta el $FADH_2$, y desde éste a la ubiquinona o **coenzima Q**. Se han descrito otras proteínas, pero no las incluimos porque su distribución es aún confusa.
- b) **Sistema II:** complejo $b-c_1$. Está formado por un conjunto de citocromos cuyo átomo de Fe pasa del estado Fe^{++} a Fe^{+++} , o viceversa. En este caso sólo se transportan e^- (los H^+ quedan en la matriz). Cada citocromo conduce sólo un e^- , por lo que son precisas dos moléculas de cada citocromo para llevar los dos e^- procedentes del $CoQH_2$.
- c) **Sistema III:** complejo citocromo oxidasa. Consta de dos citocromos: el citocromo a (contienen Fe) y el a_3 (contienen Cu). Este último es el encargado de ceder los e^- al oxígeno molecular, que tras recibirlos se unirá a los H^+ dando agua.
- d) **Fosforilación oxidativa.** La disposición de los transportadores en orden decreciente respecto a su potencial redox permite que los e^- "salten" de unos a otros. En cada transferencia se libera una cierta cantidad de energía, cuya magnitud depende de la diferencia entre los potenciales redox de los transportadores de que se trate. Sólo cuando esta diferencia supera los 300 mV, el "salto" genera la energía suficiente para formar una molécula de ATP.
Existen tres puntos en la cadena en donde sucede esto: en el Sistema I, entre el NADH y el FAD; en el sistema II, entre el citocromo b y el c_1 , y en el sistema III, entre los citocromos a y a_3 . Por lo que por cada NADH que se oxida se obtienen 3 ATP, mientras que por cada $FADH_2$ sólo se consiguen dos.

HIPÓTESIS QUIMIOSMÓTICA (P. Mitchell).

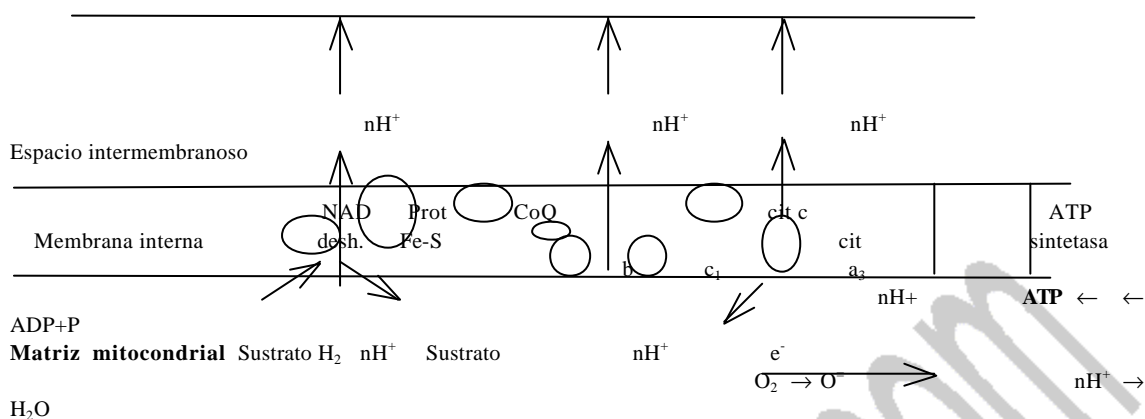
La reacción de síntesis de ATP no está acoplada con las reacciones redox de la cadena respiratoria. Según ésta hipótesis la energía liberada por el transporte de e^- se utiliza para bombear H^+ desde la matriz mitocondrial al espacio intermembranal, a través de transportadores localizados en los complejos enzimáticos de los sistemas I, II y III.

Así se genera un gradiente electroquímico de H^+ que ejerce una fuerza (protonmotriz), ya que cuando los H^+ atraviesan la membrana interna a favor de gradiente (en la matriz la concentración es baja), lo hacen a través del **sistema ATP-sintetasa** que se encuentra en la membrana interna, donde esta energía protonmotriz se transforma en ATP. En este caso el flujo de protones cumple el papel de transductor de energía.

Conforme se sintetiza el ATP, se difunde, a través de las membranas mitocondriales, al citosol y a otros orgánulos celulares para llevar la energía química necesaria para la actividad celular.

El gradiente electroquímico ejerce una fuerza protón-motriz que impulsa a los protones de regreso a la matriz a través de la ATP-sintetasa.

La ATPsintetasa mitocondrial está formada por nueve cadenas polipeptídicas: cuatro hidrófobas, incluidas en la membrana, forman el factor F_0 , y cinco que forman una cabeza esférica que sale de la membrana interna hacia la matriz, denominada factor F_1 .



A veces algunos electrones escapan de la cadena respiratoria de las mitocondrias y se combinan con el oxígeno provocando la formación de radicales libres que atacan, y quizá lesionan para siempre, a la maquinaria enzimática mitocondrial y a su ADN. Se cree que este daño acumulado en las mitocondrias comporta la caída en la síntesis de ATP, e insta a una mayor producción de radicales libres, acelerando la destrucción de los componentes celulares. En consecuencia, los tejidos y el organismo, en general, empieza a fallar (envejecimiento). Se sospecha que una restricción calórica retarda el envejecimiento.

IV) BALANCE ENERGÉTICO DE LA RESPIRACIÓN AEROBIA.

Por cada molécula de glucosa.

Glucolisis: 2 moléculas de ATP y dos moléculas de NADH. 8 ATP

Paso a la mitocondria: ácido pirúvico \rightarrow acetil-CoA: 2 NADH. 6 ATP

Ciclo de Krebs: Por cada molécula de acetil CoA (dos átomos de carbono) se obtienen una molécula de GTP, tres de NADH y una de $FADH_2$. 12 ATP x dos moléculas = 24 ATP.

Según cálculos recientes por cada molécula de NADH se genera 2'5 moléculas de ATP; y una molécula de $FADH_2$ genera 1'5 moléculas de ATP.

28.3.2. Catabolismo de lípidos (hélice Lynen). Rendimiento

En los animales superiores, las grasas tienen una gran importancia como combustibles orgánicos, puesto que poseen un alto valor calórico: la degradación de 1 gr. de grasa puede proporcionar hasta 9 Kcal., por las 4 de los glúcidos. Constituyen la principal reserva de energía utilizada por la célula ya que, los ácidos grasos son compuestos fuertemente reducidos y su oxidación libera gran cantidad de energía y, como los triglicéridos son apolares, permite almacenarlos de forma compacta, a diferencia de lo que ocurre con los azúcares, más polares, que se almacenan junto con moléculas de agua. Un gramo de grasa anhidra acumula más de seis veces la energía acumulada en un gramo de glucógeno hidratado.

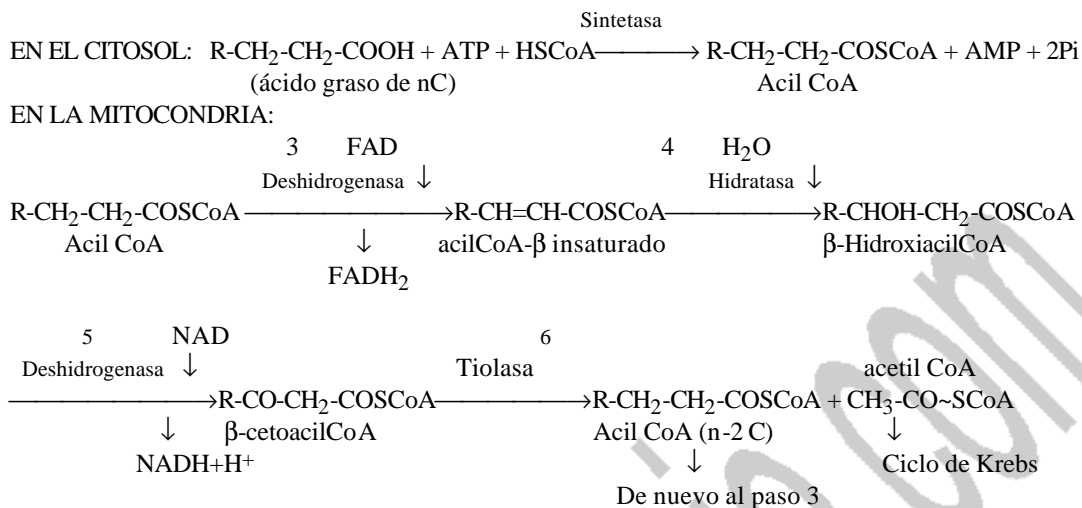
El principal mecanismo de obtención de energía de los lípidos lo constituye la oxidación de los ac. grasos. Estos proceden, en la célula, de la hidrólisis de triglicéridos y fosfolípidos, llevada a cabo por lipasas específicas que rompen las uniones tipo éster, liberando los ácidos grasos de la glicerina.

Triglicérido \longrightarrow Glicerina + 3 ácidos grasos

Fosfolípido \longrightarrow Glicerina + 2 ac. grasos + compuesto alcohólico

β - Oxidación de los ácidos grasos.

Una vez obtenidos los ácidos grasos libres en el citoplasma celular, sufren el proceso de β - oxidación, que consiste en la oxidación del carbono β de ácido graso mediante las siguientes reacciones:



1. Activación de ácido graso por el Coenzima A (CoA), para lo que se requiere energía que proporciona el ATP.
2. El acil-CoA formado penetra en la mitocondria, paso facilitado por la carnitina.
3. Oxidación por deshidrogenación del acil-CoA, dando un acil-CoA insaturado y una molécula reducida del coenzima FAD.
4. Hidratación del acil-CoA insaturado y formación de un β-hidroxiacil-CoA, de nuevo saturado y con un grupo alcohol en el carbono β.
5. Segunda oxidación del carbono β, que adquiere un grupo cetónico, formándose un β-cetoacil-CoA y una molécula de NADH + H⁺.
6. Interacción del β-cetoacil-CoA con otra molécula de CoA, obteniéndose acetil-CoA y un acil-CoA que posee dos carbonos menos que el que inició el ciclo.

El acetil-CoA formado puede seguir la ruta del ciclo de Krebs y degradarse totalmente de forma aeróbica; el acil-CoA de dos carbonos menos puede sufrir otra β-oxidación y originar un acil-CoA de dos carbonos menos (cuatro menos que el inicial) y otra molécula de acetil-CoA, y así sucesivamente hasta que sólo se obtengan moléculas de acetil-CoA. El proceso simplificado es como sigue:

Para calcular el rendimiento energético de la β-oxidación nos basaremos en el caso del ácido palmítico. Como posee 16 carbonos, para que se oxide totalmente serán necesarias 7 vueltas de la β-oxidación (Hélice de Lynen), produciéndose en total 8 moléculas de acetil-CoA. Recordemos que cada una de las moléculas de acetil-CoA puede ingresar en el ciclo de Krebs, con el rendimiento energético que conlleva, y que los FADH₂ y NADH pueden penetrar en la cadena respiratoria. El rendimiento será de 130 ATP x 7 Kcal = 910 Kcal.

La glicerina que se obtiene de la hidrólisis de muchos lípidos (glicéridos, fosfolípidos) puede transformarse en dihidroxiacetona, integrarse en la segunda fase de la glucólisis y degradarse totalmente en el ciclo de Krebs.

En las células de grasa parda, el transporte electrónico no está acoplado a la fosforilación oxidativa, y toda la energía de la oxidación del sustrato se libera como calor. El Tejido adiposo pardo es característico de los animales que hibernan, cuyas células de grasa parda producen calor, en vez de ATP, cuando oxidan sus reservas de grasa. Este calor le ayuda a despertar.

La β -oxidación de los ácidos grasos más sencilla es la de los ácidos grasos saturados con un nº par de carbonos. Si son insaturados se requieren algunas reacciones adicionales; y si tienen un nº impar de carbonos el último resto de la cadena tendrá 3 C (propionil-CoA) y se convierte en succinil-CoA que ingresa en el ciclo de Krebs.

Cuando el nivel de glucosa en la sangre es bajo, el hígado puede transformar el acetil-CoA de la β -oxidación en cuerpos cetónicos, que pueden atravesar las membranas celulares y se utilizan como combustibles en muchos órganos, incluso en el cerebro que normalmente sólo utiliza glucosa.

28.3.3. Catabolismo de proteínas

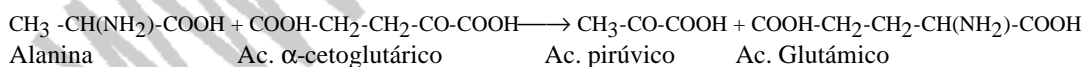
Las proteínas, en los seres vivos, tienen principalmente otras funciones diferentes de la energética. Sin embargo los aminoácidos sobrantes tras la síntesis de proteínas no pueden ser almacenados, a diferencia de lo que ocurre con los glúcidos y los lípidos, ni pueden ser excretados. Debido a ello son utilizados para liberar la energía que contienen los enlaces covalentes entre sus carbonos.

La degradación de los aminoácidos se realiza en dos fases sucesivas:

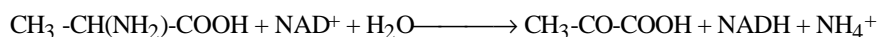
1. Separación del grupo amino (transaminación o desaminación oxidativa). En los vertebrados los grupos amino serán finalmente excretados con la orina, en forma de urea, amoníaco o ácido úrico según la especie.
2. La cadena carbonada que queda como resto será degradada hasta CO_2 en la respiración mitocondrial o será transformada en glucosa (gluconeogénesis). La glucosa así obtenida será utilizada como fuente de energía.

Una vez hidrolizadas en el tubo digestivo las proteínas de los alimentos, los aminoácidos resultantes ingresan en las células y pueden sufrir distintos tipos de oxidación, que determinarán la entrada de sus derivados en el ciclo de Krebs a través de varios puntos, por ejemplo, en forma de ácido pirúvico. Los mecanismos de oxidación son fundamentalmente tres:

- a) **TRANSAMINACIÓN.** Consiste en el traspaso del grupo amino de un aminoácido a un cetoácido que lo acepta, de manera que un aminoácido se degrada para permitir que otro se forme. Estas reacciones las catalizan transaminasas, que se encuentran tanto en el citoplasma como en la matriz mitocondrial.



- b) **DESAMINACIÓN OXIDATIVA.** Es la liberación directa de los grupos amino de los aminoácidos en forma de amonio. Está catalizada por deshidrogenasas específicas con intervención del NAD^+ u otros coenzimas. Estas deshidrogenasas se encuentran en el citoplasma y en las mitocondrias hepáticas y renales. La síntesis de urea tiene lugar en los hepatocitos, parte en el citosol y otra parte en las mitocondrias (ciclo de la urea), requiere un aporte de ATP.



- c) **DESCARBOXILACIÓN.** Algunos aminoácidos se degradan perdiendo el grupo carboxilo terminal proporcionando aminas primarias en reacciones catalizadas por descarboxilasas específicas. El

triptófano, al descarboxilarse, se transforma en triptamina, amina que en las plantas es un metabolito precursor del Ac. indolacético (AIA). Es una de las hormonas auxinas que favorece el crecimiento vegetal.

Los vertebrados tienen capacidad para oxidar tanto los aminoácidos de la dieta, como los procedentes del recambio metabólico de sus propias proteínas. Un ser humano de unos 75 Kg. de peso, con una dieta normal, recambia alrededor de 400 g. de proteínas diarias: unos 300 g. se reciclan y unos 100 g. se oxidan o se transforman en glucosa, por lo que deben reponerse a través de las proteínas de la dieta.

En el hígado tiene lugar, entre otras funciones, la degradación de aminoácidos. Las transaminasas y la glutamato-deshidrogenasas se encuentran tanto en el citosol como en las mitocondrias de las células hepáticas. Cuando se produce una lesión hepática, parte de las enzimas intracelulares pasan a la sangre, lo que permite su diagnóstico mediante análisis del nivel de transaminasas.

Esquema del ciclo de la urea (OPCIONAL):

En la mitocondria

Glutamato \longrightarrow NH_4^+ + 2ATP + CO_2 \longrightarrow 2ADP + 2Pi + $\text{H}_2\text{N-COO-P}$ (carbamil-P) + Ornitina
 \longrightarrow Citrulina \longrightarrow Salida al citosol; en él se une ATP + Aspartato \longrightarrow AMP + 2Pi + Arginino succinato \longrightarrow Fumarato + Arginina; Arginina \longrightarrow Urea + Ornitina (vuelve a la mitocondria)

28.3.4. Catabolismo de los ácidos nucleicos (Breve comentario).

Los ácidos nucleicos se escinden en el tubo digestivo de los animales en sus unidades mononucleótidas y estas posteriormente en grupos fosfato, en pentosas (ribosa o desoxirribosa) y en bases nitrogenadas, gracias a la acción de las nucleasas, enzimas digestivas segregadas en los vertebrados por la mucosa duodenal. Las pentosas siguen la vía de los glúcidos; el HPO_4 se excreta en parte como ión fosfato en la orina y en parte se utiliza para la síntesis de ATP y de nuevos ácidos nucleicos. Las bases nitrogenadas, o bien se utilizan para nuevas biosíntesis o experimentan un proceso degradativo hasta ácido úrico, urea o NH_3 , que son excretados. Este proceso es diferente según sean bases púricas o pirimidínicas.

ADENINA \searrow

XANTINA \rightarrow AC. ÚRICO \rightarrow ALANTOÍNA \rightarrow AC. ALANTOICO \rightarrow UREA

GUANINA \nearrow

El catabolismo de las bases púricas conduce a la formación de ácido úrico. En algunos grupos animales este ácido es excretado directamente, mientras que en otros se transforma en Alantoína, en ácido alantoico, urea o NH_3 . Las arañas pueden eliminar guanina sin catabolizar. Las bases pirimidínicas son catabolizadas mediante un proceso algo diferente, pero en definitiva se transforman en urea o NH_3 .

La insolubilidad del ácido úrico, que representa una ventaja adaptativa para algunos animales, supone también un inconveniente para los humanos que se alimentan con dietas excesivamente proteicas (vísceras). El exceso de residuos nitrogenados se acumula como ácido úrico en las articulaciones (gota).

28.4. El metabolismo intermedio. Esquema.

Puede utilizarse, después de explicar la respiración aerobia, como resumen para pasar a explicar la fotosíntesis. A partir del apartado 28.3.2

Cuando se necesita energía, el glucógeno del hígado y del músculo estriado se hidroliza y se obtiene glucosa que, por glucólisis, se oxida hasta convertirse en ácido pirúvico. A partir de aquí caben dos posibilidades:

- a) Si **no hay oxígeno suficiente** (fermentación anaerobia), el pirúvico se transforma en ácido láctico (agujetas y fatiga muscular).
- b) Si el **aporte de oxígeno es suficiente** (respiración aerobia), el pirúvico pasa a la mitocondria, se transforma en acetil-CoA, que se oxida totalmente en el ciclo de Krebs y suministra la energía necesaria para la síntesis de ATP.

Para obtener energía también se utilizan las reservas de grasas del tejido adiposo: por **lipólisis** se convierten en ácidos grasos libres, que pasan a la sangre; luego, en los tejidos, por β -oxidación se transforma en acetil-CoA, que se oxidan en el ciclo de Krebs y suministran importantes cantidades de ATP.

El exceso de ácidos grasos en la dieta se almacena como grasas (**lipogénesis**) en el tejido adiposo. También el exceso de monosacáridos se almacena, en parte como glucógeno, en el hígado y músculo estriado, y la mayor parte como grasas: la glucosa, vía glucólisis, se transforma en pirúvico, éste a su vez, se convierte en acetil-CoA y, por lipogénesis, se sintetizan ácidos grasos que se almacenan como grasas. Lo contrario no es posible, es decir, las grasas no pueden transformarse en glucosa, porque la reacción pirúvico \rightarrow acetil-CoA es irreversible y sólo funciona en este sentido (excepto en organismos dotados del **ciclo del ácido glioxílico**).

Cuando se han consumido las reservas de glucosa y ácidos grasos, se pueden utilizar las proteínas para obtener energía. En dietas de ayuno las proteínas se hidrolizan, suministrando aminoácidos, y, por transaminación, dan lugar a restos cetoácidos y grupos amino que son tóxicos y se eliminan por la orina en forma de urea, amoníaco o ácido úrico (según especies).

Los restos cetoácidos en parte se oxidan en el ciclo de Krebs, y en parte, por gluconeogénesis, se transforman en glucosa: los cetoácidos se convierten en oxalacético, que se transforma en PEP y, posteriormente, en glucosa, que servirá fundamentalmente para nutrir a las neuronas.

28.5. Nutrición autótrofa:

Un organismo autótrofo es capaz de aprovechar la energía solar para sintetizar todos los compuestos que necesita a partir del CO_2 , el agua y una cierta cantidad de sales minerales.

También almacena sustancias de reserva (polisacáridos y grasas), que puede utilizar como fuente de carbono y energía en ausencia de la luz solar. Los representantes más característicos de los organismos autótrofos son los vegetales verdes y el proceso por el que aprovechan la energía solar es la fotosíntesis; son los organismos fotótrofos o fotolitótrofos.

Algunas bacterias autótrofas en vez de conseguir la energía de la luz, la consiguen a partir de su propio metabolismo (quimiosíntesis) y la utilizan luego para reducir el CO_2 . Estas fuentes de energía pueden ser las oxidaciones del SH_2 , NH_3 , CH_4 , etc. Estos organismos se denominan litótrofos o quimiolitótrofos.

28.6. Fotosíntesis.

Es un proceso característico de ciertos organismos (bacterias fotosintéticas, algas y plantas). Consiste en la transformación de la radiación luminosa en compuestos de alto poder reductor (NADPH) y ATP. Estos productos de la fase lumínica o fotoquímica se utilizarán más tarde en la fase oscura o ciclo de Calvin, para la reducción y asimilación de los elementos constituyentes de la materia viva (C, N y S), que suelen encontrarse en la naturaleza en un elevado estado de oxidación (CO_2 , nitratos, sulfatos,...) o en formas de baja reactividad (Nitrógeno molecular).

28.6.1. Fase Fotoquímica:

La **radiación luminosa** son ondas electromagnéticas; en sus interacciones con la materia (absorción o emisión por átomos o moléculas), la luz se comporta como si estuviera compuesta por fotones (partículas elementales sin masa y sin carga eléctrica).

La energía que contiene cada fotón se expresa mediante la fórmula $E = h (c/\lambda) = h\nu$, donde h es la constante universal de Planck; c = velocidad de la luz; y λ = longitud de onda de la radiación. La intensidad de la luz viene dada por la cantidad de fotones que inciden, mientras que el trabajo que puede efectuar cada fotón (contenido energético E), es inversamente proporcional a su longitud de onda. Las radiaciones altamente energéticas (X, UV, γ) producen ionización de la materia; sin embargo, la luz visible está formada por un conjunto de radiaciones, comprendidas entre 400 y 700 nm (desde el violeta al rojo), que son de bajo contenido energético.

La **captura de la energía de la radiación lumínica** se lleva a cabo en las **membranas tilacoidales** de los cloroplastos. Allí se localizan un conjunto de pigmentos fotosensibles (clorofilas, carotenos, xantofilas, ficobilinas,...) asociados a determinadas proteínas; todos ellos forman un sistema que se comporta como una **antena solar**, es el denominado complejo colector de luz (CCL).

La energía lumínica absorbida se canaliza hacia una molécula de clorofila especial (**clorofila del centro de reacción**). Cada complejo CCL, recoge la energía fotónica de la luz y la encauza hacia los componentes fotoactivos del centro de reacción (dímeros de clorofila denominados P-700 y P-680, según la longitud de onda), y forman parte de los fotosistemas I y II, respectivamente.

FOTOSISTEMAS.

Son las unidades estructurales y funcionales encargadas de utilizar la energía luminosa. Está constituido por la asociación de un CCL, un **dador y un aceptor de e^-** , junto con una serie de **transportadores electrónicos** encargados de transferir los e^- desde el dador hasta el aceptor. Ambos fotosistemas captan la luz de la misma manera: los pigmentos de cada unidad absorben luz de determinada longitud de onda (según su espectro de absorción) y se excitan, es decir, desplazan un e^- hasta un nivel energético superior; este e^- es transferido a un aceptor. Un dador (molécula próxima) restituye el e^- perdido a la molécula de clorofila. El dador y el aceptor son moléculas diferentes en cada fotosistema, así como los transportadores electrónicos y los componentes del CCL.

Fotosistema I (P-700): cede el e^- a un aceptor X, y lo recupera de un dador (plastocianina); mientras su antena capta luz de longitud de onda de 700 nanómetros.

Fotosistema II (P-680) cede el e^- a la feofitina, y lo recupera de la molécula de agua que actúa como dador de e^- ; su antena absorbe luz de 680 nanómetros.

Los carotenos y las ficobilinas (algas) absorben luz de 400 y 450 nm. Los carotenos protegen además a las clorofilas de la fotoxidación por el oxígeno molecular.

En las algas y las plantas existen dos vías alternativas para el flujo de e^- , según se activen los dos fotosistemas o sólo funcione el primero de ellos (fosforilación acíclica y cíclica).

FOTOFOSFORILACIÓN ACÍCLICA.

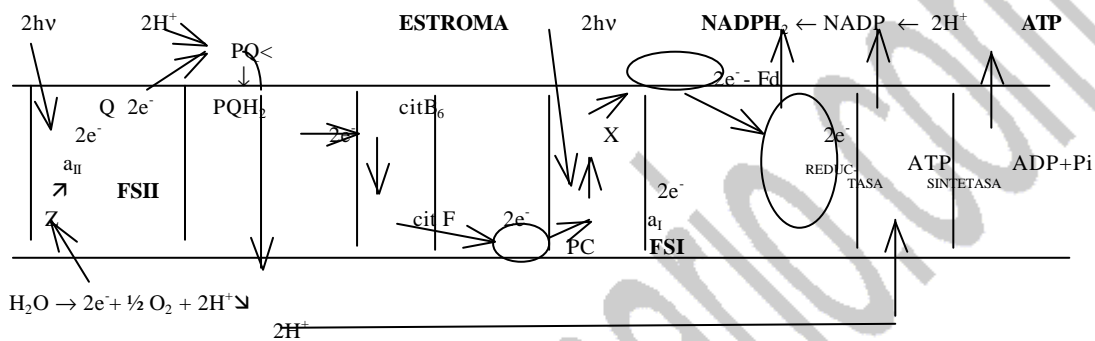
Al incidir la luz en el fotosistema II, los e^- pasan a la feofitina. A partir de aquí deben considerarse dos trayectorias:

- Los "huecos positivos" en P-680, se llenan de e^- procedentes del agua. Por medio de un sistema aún no bien conocido se produce la **FOTOLISIS** del agua, de forma que los e^- se ceden a través de un componente intermedio (Z) y regeneran el estado reducido de P-680, mientras que los H^+ permanecen en el espacio tilacoidal.
- Los e^- captados por la feofitina (Fe) se ceden a una cadena transportadora electrónica formada por los siguientes elementos: quinona (Q), plastoquinona (PQ), complejo citocromo b_6 -citocromo f y plastocianina (PC). La energía desprendida en la transferencia electrónica entre el citocromo b_6 y el citocromo f se utiliza en la síntesis de ATP (fotofosforilación).

Cuando la luz incide en el fotosistema I se excita la P-700 y, de nuevo, son posibles dos trayectorias:

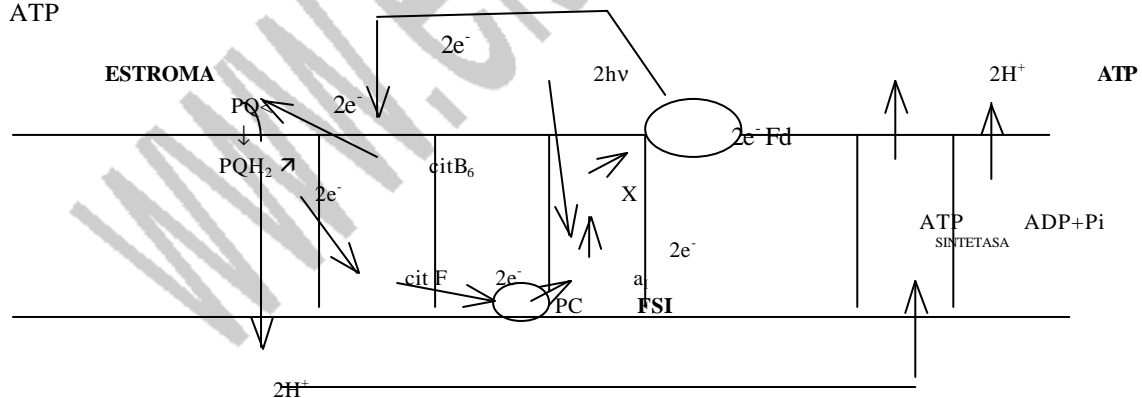
- Por un lado los e^- se ceden a un aceptor X, de naturaleza desconocida; desde aquí se transfiere a la ferredoxina (Fd), luego a la ferredoxina-NADP⁺ reductasa (que posee FAD como coenzima) y, por último, el NADP⁺, que se reduce a NADPH + H⁺.
- Por otro lado, el P-700, a expensas de la plastocianina (PC), recupera sus e^- , que, en último término, proceden de la fotólisis del agua.

Síntesis de NADPH (poder reductor). El flujo de e^- desde el dador (agua) hasta el aceptor (NADP⁺), en sentido contrario a como lo hace en la cadena respiratoria mitocondrial; es decir, desde los sustratos con potenciales redox más positivos, como el agua hasta el NADP⁺, que se reduce a NADPH y tiene un potencial redox más negativo. Es el llamado poder reductor.



INTERIOR DEL TILACOIDE

Síntesis de ATP (fotofosforilación). Son muy parecidos los mecanismos que la efectúan en los cloroplastos y los que tienen lugar en la respiración mitocondrial. En la fotofosforilación la energía desprendida en algunos pasos del transporte de e^- se aprovecha para bombear protones desde el estroma al interior del tilacoide; con ello se genera un gradiente electroquímico, de tal forma que, cuando los H⁺ atraviesan la membrana tilacoidal en favor del gradiente, lo hacen a través de un sistema ATP sintetasa, localizado en la membrana del tilacoide, que se encarga de utilizar la fuerza protonmotriz para la síntesis del ATP.



INTERIOR DEL TILACOIDE

FOTOFOSFORILACIÓN CÍCLICA.

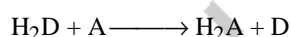
La reducción del CO_2 que conduce a la síntesis de la glucosa en el ciclo de Calvin, requiere más cantidad de ATP que de NADPH. Para conseguirla, los cloroplastos disponen de este sistema, en el que los e^- de la ferredoxina no se dirigen hacia la reducción del NADP^+ , sino que son transferidos a la PQ, y de aquí al complejo cit. b_6 -cit.f, a la PC y, de nuevo, al P-700. En este proceso cíclico la energía que proporcionan los fotones, cuya longitud de onda es, como máximo, de 700 nm, arranca al P-700 un e^- , que retorna a la misma posición a través de un conjunto de transportadores que describen un flujo cíclico. La energía liberada sólo se utiliza para la síntesis de ATP.

El carácter cíclico o no cíclico del flujo de e^- está regulado por la concentración de NADP^+ : cuando es baja (hay acumulación de NADPH), se favorece el flujo cíclico; por el contrario, si aumenta (baja concentración de NADPH), el flujo no cíclico se ve favorecido.

28.6.2. Fase biosintética u oscura:

Los elementos biogénicos esenciales para la síntesis de los P.I.O. (C, N y S) se encuentran en la naturaleza en estado altamente oxidados (CO_2 , NO_3^- , SO_4^{2-}) y, debido a ello, requieren un proceso previo de reducción que permita incorporarlos a las rutas de la biosíntesis de compuestos orgánicos. Esta reducción se lleva a cabo mediante los NADPH y el ATP obtenidos en la fase lumínica de la fotosíntesis.

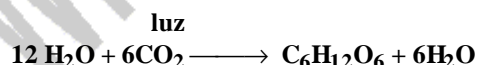
La ecuación general de los diferentes procesos de asimilación reductora es:



donde H_2D = es el dador de e^- (en algas y plantas es el agua, bacterias fotosintéticas puede ser SH_2 o determinados compuestos orgánicos); A = es el aceptor (CO_2 , NO_3^- , N_2 o SO_4^{2-}); H_2A , es el compuesto orgánico (glucosa, grupos amino o tioles de los aminoácidos, etc.), y D otro producto final, con frecuencia el **Oxígeno**.

Dador de e^-	Aceptor de e^-	Compuesto reducido	Otros productos
$2\text{H}_2\text{D} +$	CO_2	CH_2O	$\text{H}_2 + 2\text{D}$
$9\text{H}_2\text{D} +$	2NO_3^-	2NH_3	$6\text{H}_2\text{O} + 9\text{D}$
$5\text{H}_2\text{D} +$	SO_4^{2-}	SH_2	$4\text{H}_2\text{O} + 5\text{D}$
$3\text{H}_2\text{D} +$	N_2	2NH_3	3D (Bacterias)
$\text{H}_2\text{D} +$	2H^+	2H_2	D (Bacterias)

El ciclo de Calvin consiste en un conjunto de reacciones que tienen lugar en el estroma de los cloroplastos y en el citosol. Excepto en Cianofíceas que tienen lugar en el protoplasma celular. La ecuación global de este proceso es la siguiente:



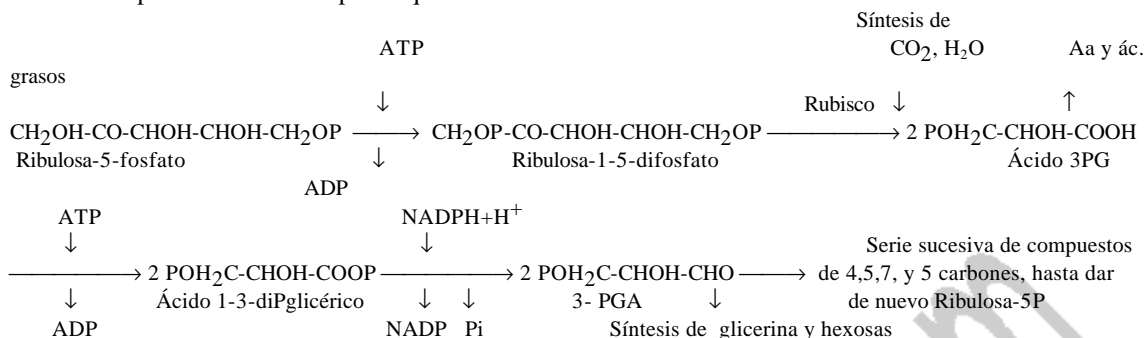
Como puede comprobarse, los átomos de oxígeno liberados proceden del agua y no CO_2 . La reacción más característica de la **fase oscura** de la fotosíntesis es la que conduce a la fijación CO_2 , cuyo mecanismo es el mismo para todas las plantas. En función de ese criterio, se clasifican en dos grupos: **plantas C_3 y C_4** .

SÍNTESIS DE COMPUESTOS ORGÁNICOS DE CARBONO

El CO_2 atmosférico se une, gracias a la enzima ribulosa-difosfato carboxilasa oxidasa (**Rubisco**)¹, a la pentosa ribulosa-1,5 difosfato y da lugar a un compuesto inestable que se disocia en dos moléculas de

¹El enzima RuBisCO es relativamente lenta (transforma unas tres moléculas de sustrato por segundo, mientras una enzima típica transforma cada segundo unas 1000 moléculas), por lo que en cada cloroplasto

ácido 3-fosfoglicérico. Se trata de moléculas con tres átomos de carbono, por lo que las plantas que siguen esta vía son llamadas C₃. A partir del A-3PG se puede iniciar la **síntesis de aminoácidos y de ácidos grasos**, o bien puede transformarse en 3-PGA, del que puede obtenerse **glicerina y hexosas** y que además sirve para regenerar la ribulosa-1-5-difosfato. Para ello se sigue un largo y complicado proceso. Toda la vía fue descubierta por Melvin Calvin por lo que se le dio el nombre de **ciclo de Calvin**.



Tras la fijación de tres moléculas de CO_2 a 3 moléculas de ribulosa se habrán formado, finalmente, 6 moléculas de 3C. El destino de éstas es:

- Regeneración del compuesto aceptor: en una secuencia de diez reacciones se transforman 5 de 6 moléculas de 3PGA en 3 moléculas de ribulosa-5-P (el mismo n° de moléculas que fueron necesarias para fijar las tres de CO₂).
- La sexta molécula de 3C, obtenida por la fijación de los tres CO₂, es extraída del ciclo y exportada al citoplasma donde se utiliza para la síntesis de ácidos grasos, aminoácidos y azúcares de reserva (sacarosa). Cuando la concentración de sacarosa en el hialoplasma alcanza un cierto nivel se inicia en el cloroplasto la síntesis de almidón (a partir de la fructosa-6-P).

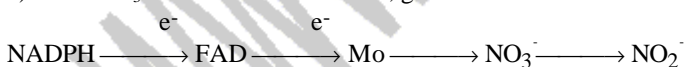
Además de necesitar ATP y NADPH, el ciclo de Calvin depende de la luz debido a la fotorregulación de ciertos enzimas. Algunos procesos inducidos por la luz que pueden originar la regulación son:

- Cambios en el pH en el estroma (7 en oscuridad y 8'5 en iluminación) que coinciden con el pH óptimo de algunas enzimas.
- Modificaciones de algunas enzimas después de la traducción.
- Activación de ciertos genes por la luz (los de la RuBisCO se activan con la luz roja).

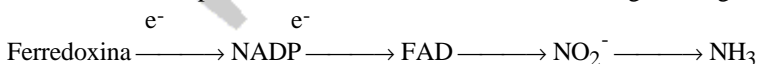
SÍNTESIS DE COMPUESTOS ORGÁNICOS NITROGENADOS

La reducción de los iones nitrato disueltos que se encuentran en el suelo se realiza en tres fases, para lo que se precisa la energía del ATP y el poder reductor de NADPH, sintetizados en la fase luminosa.

- 1) Los NO_3^- son reducidos a nitrito, gracias el enzima nitrato reductasa. El Mo pasa de valencia 5 a 6.



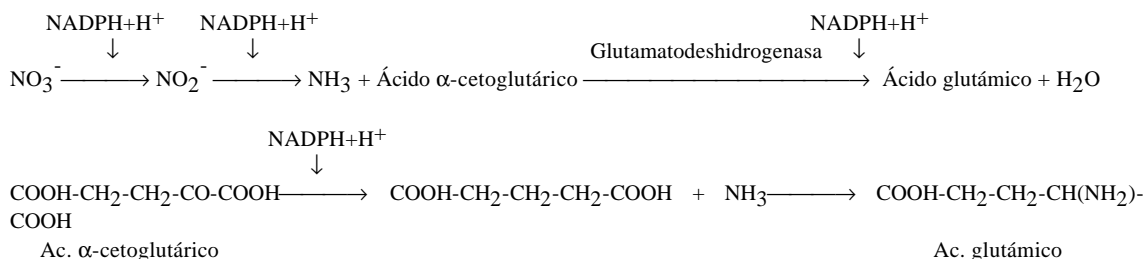
Los nitritos son reducidos a amoníaco mediante la nitrito reductasa. La ferredoxina reducida durante la fase luminosa puede servir como reductor del nitrito según la siguiente cadena reduccional:



- 2) El amoníaco obtenido, que resulta tóxico para la planta, es rápidamente captado por el ácido α -cetoglutarico, dando ácido glutámico, y por lo tanto pasa a formar parte de la materia orgánica de la

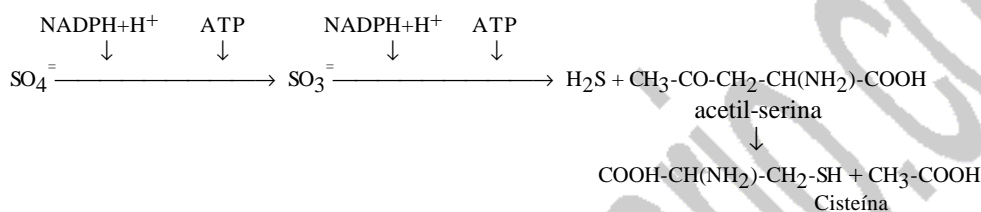
son necesarias muchas copias de ella. De hecho puede representar más del 50 % del total de proteínas del cloroplasto, y se cree que es la proteína más abundante de la Tierra.

célula. Esta reacción está catalizada por la glutamato deshidrogenasa. A partir del ácido glutámico, los átomos de nitrógeno pueden pasar a otros cetoácidos y dar lugar a diferentes aminoácidos mediante reacciones de transaminación.



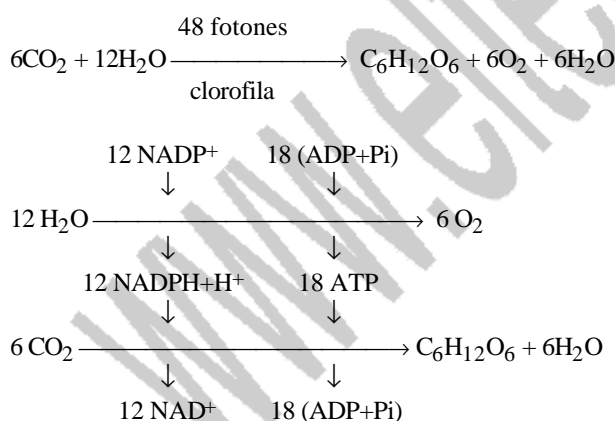
SÍNTESIS DE COMPUESTOS ORGÁNICOS CON AZUFRE

La reducción fotosintética del azufre es también un proceso lineal: en él, el sulfato se reduce a sulfito y luego a sulfuro de hidrógeno, que se incorpora como grupo tiol (-SH) al aminoácido cisteína.



BALANCE DE LA FOTOSÍNTESIS ACÍCLICA DEL CARBONO.

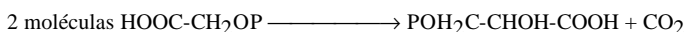
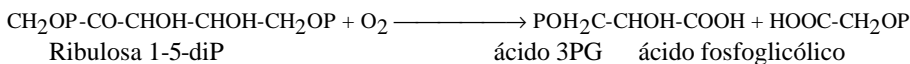
La fotosíntesis de los compuestos de carbono realizada por las plantas puede definirse como un proceso que engloba: Una fotólisis del agua con obtención de H^+ y e^- y una fotofosforilación en la que se obtienen ATP. La ecuación global desarrollada de la fotosíntesis se expresa en la siguiente figura.



Son precisos 48 fotones para sintetizar una molécula de glucosa. Ello se debe a que, como intervienen 24 H^+ , también deben intervenir 24 e^- y como cada e^- precisa dos fotones, uno del FSI y otro del FSII. Experimentalmente esto no ocurre así, el rendimiento de la fotosíntesis es de un 25 % respecto del modelo explicado, se precisan tres o cuatro veces más fotones, en esto influye la fotorrespiración.

LA FOTORRESPIRACIÓN (OPCIONAL)

Reduce al 50 % la capacidad fotosintética de la planta. Sucede cuando el ambiente es cálido y seco, y los estomas de las hojas se cierran para evitar la pérdida del agua. Entonces el O_2 producido por la fotosíntesis alcanza grandes concentraciones. En estas condiciones el enzima ribulosa-difosfato carboxilasa oxidasa (enzima Rubisco) actúa con función oxidasa, oxida la ribulosa-1,5-difosfato dando A-3-PG y ácido fosfoglicólico ($HOOC-CH_2O-P$). Este pasa a los peroxisomas, donde cada molécula de ácido glicólico se obtienen una de fosfoglicérico y una de CO_2 . En condiciones atmosféricas normales se calcula que por cada cuatro moléculas de Ribulosa-1-5-difosfato que fijan CO_2 , hay una que se oxigena mediante la respiración.

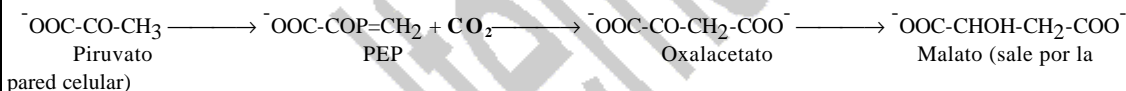


LA RUTA DE HATCH-SLACK O DEL C₄(OPCIONAL)

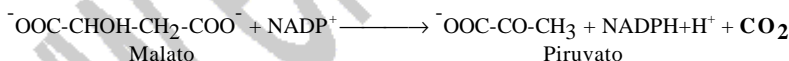
En las plantas de clima tropical, donde la fotorrespiración podría constituir un problema grave, se presenta un proceso diferente para captar el CO_2 . En estas plantas se distinguen dos tipos de cloroplastos: Unos se encuentran en las células internas, lindantes con los vasos conductores de las hojas. Otros que se encuentran en las células del mesófilo, más periféricas.

En estos últimos se realiza la fijación del CO_2 . La molécula aceptora es el fosfoenolpiruvato (PEP), y la enzima es la fosfoenolpiruvato carboxilasa. En esta enzima no influye una alta concentración de O_2 . A partir del PEP y del CO_2 se forma oxalacetato (C4). El oxalacetato pasa a malato y éste, a través de los plasmodesmos, pasa a los cloroplastos de las células internas. En estos cloroplastos se libera el CO_2 , que seguirá el ciclo de Calvin.

En los cloroplastos de una célula del mesófilo



En los cloroplastos de una célula que rodea los tejidos conductores



El rendimiento de los cultivos vegetales de plantas C_3 se puede incrementar utilizando como herbicidas compuestos que inhiben selectivamente el ciclo C_4 , que sucede en muchas malas hierbas.

28.7. Quimiolitotrófas. Quimiosíntesis:

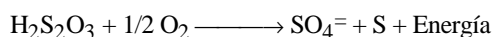
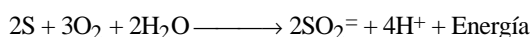
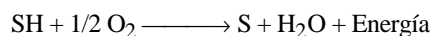
Consiste en la síntesis de ATP a partir de la energía que se desprende en las reacciones de oxidación de determinadas sustancias inorgánicas. Los organismos que realizan estos procesos se denominan Quimiolitótrofos o Quimioautótrofos, todos ellos son bacterias.

La **quimiosíntesis del carbono**, tiene en común con la fotosíntesis el ciclo de Calvin. La quimiosíntesis del Nitrógeno, tiene en común la síntesis de compuestos orgánicos antes citada, lo mismo que la del Azufre. En la quimiosíntesis se pueden distinguir dos fases:

1ª. Obtención de ATP y poder reductor (NADH).

La reacción de oxidación de las sustancias inorgánicas constituye la fuente de energía para la síntesis de ATP (fosforilación oxidativa). Parte del ATP se emplea para provocar un transporte inverso de e^- en la cadena respiratoria, obteniéndose NADH.

Bacterias del azufre. Oxidan Azufre o compuestos de azufre. Son aerobias obligadas.



Bacterias del Nitrógeno. Oxidan compuestos reducidos de nitrógeno: Nitrificantes (Nitrosomonas): Transforman el amoníaco en nitrito. Nitrificantes (Nitrobacter): Transforman los nitritos en nitratos.

Bacterias del Hierro. Oxidan compuestos ferrosos a férricos.

Bacterias del Hidrógeno y del Metano. Son quimioautótrofos facultativos, que pueden utilizar H_2 molecular y metano como fuentes de e^- . El H_2 se transforma en agua y el metano en CO_2 .

2ª. Síntesis de compuestos orgánicos a partir de inorgánicos (CO_2 , nitrato, sulfato, etc.).

Se emplea el ATP y el NADH; las vías metabólicas seguidas coinciden con las ya citadas de la fase oscura de la fotosíntesis. Algunas especies de bacterias pueden incorporar nitrógeno a partir del nitrógeno atmosférico.

Quimiosíntesis del carbono. Se lleva a cabo mediante el ciclo de Calvin.

Quimiosíntesis del Nitrógeno. La mayoría de las bacterias, igual que las plantas, debe reducir los nitratos a nitritos y estos a amoníaco, con el fin de incorporarlo como grupo amino de sus aminoácidos y demás compuestos nitrogenados. Pero existe un grupo de bacterias capaces de reducir directamente el nitrógeno atmosférico y fijarlo como nitrógeno orgánico en sus compuestos nitrogenados; entre ellas las hay de vida libre (Azotobacter sp., que vive en los suelos), y otras que viven en simbiosis con las raíces de ciertas plantas (leguminosas), como Rhizobium sp. también son capaces de fijar el nitrógeno las cianofíceas, las bacterias fotosintéticas y algunos hongos actinomicetos.

FOTOOXIDACIÓN

Cuando la intensidad de la luz incidente en un órgano fotosintetizador aumenta por encima de cierto punto, las células de este órgano se hacen vulnerables a las fotooxidaciones catalizadas por la clorofila. El resultado es que son excitadas más moléculas de clorofila de las que pueden ser utilizadas, provocando efectos secundarios dañinos.

La fotooxidación es especialmente aguda en presencia de O_2 , blanqueándose la clorofila e inactivándose varios enzimas, sobre todo los que intervienen en la síntesis de proteínas (en distintos experimentos se ha observado una disminución de la síntesis de proteínas y un incremento de hidratos de carbono al someter a las plantas a elevadas intensidades luminosas). En la cantidad de fotooxidación interviene la concentración de CO_2 y la presencia o ausencia de carotenoides.

Los carotenoides tienen un papel protector sobre la fotooxidación actuando como antioxidantes (al parecer reaccionan con el O_2 activado).

Para elevadas concentraciones de CO_2 , el consumo fotooxidativo del oxígeno se produce para intensidades luminosas más altas.

Puede referirse también a lo siguiente:

Las clorofilas del FS II recupera los e- recupera los electrones del dador Z (no bien identificado) debido a que, a ese nivel, hay un enzima fotooxidante que contiene Mn y es responsable de la fotolisis del agua.

www.eltemario.com

|

|

www.eltemario.com

Programación para 2º Bachillerato Fisiología celular

❑ **A PARTIR DEL CURSO 2003-04 HAY QUE REPLANTEARSE PARTE DE LA PROGRAMACIÓN AL ENTRAR EN VIGOR EL NUEVO CURRÍCULO. HABRÁ QUE MODIFICAR LOS OBJETIVOS, CONTENIDOS Y CRITERIOS DE EVALUACIÓN SEGÚN LO PROPUESTO AL FINAL DE ESTA PROGRAMACIÓN.**

❑ **1. Objetivos didácticos**

- Conocer cuál es la función del ATP en relación con el ciclo energético de las células heterótrofas y autótrofas.
- Comparar, seleccionando sus principales características, las rutas metabólicas más importantes en la célula.
- Reconocer la ubicación celular de las reacciones, ventajas evolutivas y papel biológico de las respiraciones aerobia y anaerobia.
- Conocer conceptualmente el proceso de obtención de energía de los organismos anaerobios, su ecuación global, rendimiento energético y algunos metabolitos importantes, comparándolo con la respiración aerobia, distinguiendo sus fases y balance energético.
- Reconocer las características metabólicas de los dos grandes tipos de células en función de la forma química del carbono que requieren, de la fuente de energía que utilizan y su relación con el oxígeno.
- Entender la importancia biológica de la fotosíntesis, sus fases y ubicación en la célula procariótica y eucariótica.
- Analizar los diferentes mecanismos fotosintéticos entre las plantas C_3 y C_4 .
- Conocer las relaciones entre fotosíntesis y fotorrespiración y su interés agrícola.
- Comprender el proceso de la quimiosíntesis y sus diferencias con las reacciones fotosintéticas, sabiendo justificar su importancia en los ecosistemas.

❑ **2. Contenidos**

❑ **2.1. Conceptos**

- El Metabolismo como conjunto de procesos comunes para todos los seres vivos.
- El Anabolismo y el Catabolismo procesos simultáneos.
- Localización celular de los procesos metabólicos.
- Modalidades del Metabolismo. Objetivo de las mismas.
- Visión global del Metabolismo. Interrelación de procesos.
- Los seres vivos necesitamos energía. Concepto de respiración celular.
- Conocer las distintas etapas de la respiración aerobia.
- Calcular el rendimiento energético.
- La nutrición, necesidad común a todos los seres vivos, con diferentes soluciones para un mismo problema.
- Introducción al concepto de fotosíntesis.
- Nutrientes que entran y sustancias que se forman.
- Consecuencias de este proceso.
- Captación de la energía luminosa. Fotosistemas.
- Fases de la fotosíntesis.
- Objetivos de la fase de Hill.
- Introducción al ciclo de Calvin.
- Localización de las diferentes etapas en el cloroplasto.
- Factores de los que depende.
- Conexión del ciclo de Calvin con el Anabolismo y catabolismo.
- Factores ambientales que influyen en la fotosíntesis.

- Trascendencia biológica de este proceso.
- La energía solar origen de todas las cadenas alimenticias.
- Concepto de Quimiosíntesis. Modalidades de quimiosíntesis.
- Importancia biológica de este proceso desde el punto de vista del ciclo de la materia.

❑ 2.2. Procedimientos

- Realización e interpretación de gráficas.
- Ejercitarse en la resolución de problemas de aplicación de rutas metabólicas sencillas.

❑ 3. Orientaciones didácticas

Revisión histórica de los conceptos.

Interesan los conceptos básicos, principales moléculas actuantes y la visión de conjunto. Se trata de que los alumnos puedan responder a estas dos preguntas básicas:

¿Cómo obtienen las células la energía y el poder reductor?

¿Cómo sintetizan las células compuestos fundamentales de sus macromoléculas?

De los enzimas nos interesa saber el grupo al que pertenecen más que los enzimas específicos de cada reacción.

Se debe relacionar las funciones metabólicas con los orgánulos celulares implicados.

Se deben poner de manifiesto algunas posibles patologías ligadas a la disfunción de algún proceso metabólico o a la carencia de algún tipo de molécula en la dieta.

Revisión histórica del concepto de fotosíntesis (desde la producción de O₂ por las plantas de Priestley 1780, hasta el descubrimiento de las plantas C₄ de Hatch y Slack).

Interesa, sobre todo, el estudio de la clorofila, la conceptualización del proceso de la fotosíntesis, sus fases y su importancia biológica; más que los procesos íntimos (acontecimientos en los fotosistemas, transporte de e⁻, fórmulas, etc.).

Hay que destacar el papel del enzima más importante del ciclo de Calvin (ribulosa 1-5 difosfato), y su relación con la fotorrespiración, así como dejar claro comparativamente las vías de fijación alternativa del CO₂ (plantas C₃ y C₄) y su importancia biológica e interés agrícola.

Posibilidad de estudiar la Fotosíntesis a partir del Proyecto Atenea. Fotosíntesis. Ed. SM.

❑ 3.1. Sugerencias de actividades

- Introducción mediante vídeos. Ej. El de "la Respiración celular" del Proyecto Mercurio o/y el de la "Fotosíntesis", u otro adecuado. Así como su visionado final como recapitulación.
- Observación de microfotografías de mitocondrias y cloroplastos.
- Diseños experimentales por los alumnos relativos a:
 - Extracción de pigmentos vegetales (en medio líquido, papel o tiza)
 - Detección de la formación de almidón en hojas y tallos fotosintéticos.
 - Comprobación del consumo de CO₂, desprendimiento de O₂ y de la acción de la luz.
 - Respiración en vegetales.
- Extracción de los diferentes pigmentos por disolventes.
- Cromatografía en papel de los diferentes pigmentos fotosintéticos. Dejar secar el filtro (¿color uniforme? ¿a qué corresponde cada zona coloreada?)
- Cromatografía con tiza. Tras filtrar el triturado con arena, dividir el contenido entre un pocillo con tiza y un tubo de ensayo con gasolina. Se agita el tubo, reposo, y se ven carotenos y xantofilas.
- Comparar tiza, papel y tubo de ensayo.
- Ejercitarse en la realización de sencillas rutas metabólicas.

- Ejercicios de rendimientos energéticos.
- El juego de la respiración (INBAD)
- Cálculo indirecto del metabolismo basal. ZOE-3º-315
- - Distintas experiencias para demostrar la fotosíntesis:
- Formación de almidón en las hojas.
- Absorción de CO₂ y liberación de O₂. agua + bicarbonato sódico o seltz + Ramita elodea en fondo. cubrir con embudo + tubo de ensayo con agua invertido, sobre embudo.
- Solución diluida de azul de bromotimol (verde azulada). Soplar con pipeta-> burbujeo y pasa a color amarillento. Si introducimos en el tubo de ensayo algas durante 2 o 3 días se recupera color original.
- Idem. con azul de metileno. El burbujeo no varía el color, Introducida alga en tubo de ensayo, decoloración progresiva por el Oxígeno. El testigo en oscuridad demuestra que no hay intercambio gaseoso.
- Interpretación de gráficas de los factores que influyen en la fotosíntesis.
- Dados esquemas incompletos completarlos.
- Factores que se controlan en un invernadero. Visitar uno de ellos.
- Resolución de problemas. Rendimiento energético, obtención de lípidos por células animales y vegetales, moléculas de glucosa precisas para sintetizar ácidos grasos, etc.
- Cuaderno de actividades.
- Todas las actividades que genere el material AV.

MATERIAL AUDIOVISUAL

- Anaya: Fotosíntesis (30') / Fotosíntesis: formación de almidón y producción de O₂ (26') / Fotosíntesis
- Ancora: Biología celular y Biología molecular / El color de la naturaleza.
- M.E.C. Proyecto Mercurio: Fotosíntesis (muy bueno) diferentes niveles de dificultad según los cursos. La respiración celular
- Didascalia: Fotosíntesis.
- Video Enciclopedia Americana: ¿Cómo se nutren las plantas?
- Ordenador.

❑ 4. Evaluación

5. Explicar el significado biológico de la respiración celular, indicando las diferencias entre la vida aerobia y anaerobia respecto a la rentabilidad energética, los productos finales originados y el interés industrial de estos últimos.
Se trata de comprobar si los alumnos entienden los procesos de intercambio de materia y energía que tienen lugar en las células, sin necesidad de detallar cada una de las etapas de las distintas rutas metabólicas de degradación, ni de conocer la fórmula de todos los metabolitos celulares que intervienen en ellas. Interesa que diferencien las vías anaerobia y aerobia, conozcan la importancia de los enzimas en estas reacciones, los resultados globales de la actividad catabólica, y la aplicación práctica en la vida cotidiana de algunas de las reacciones anaeróbicas, como la fermentación láctica.
6. Diferenciar en la fotosíntesis las fases lumínica y oscura, identificando las estructuras celulares en las que se lleva a cabo, los sustratos necesarios, los productos finales y el balance energético obtenido; y valorando su importancia en el mantenimiento de la vida.

A través de este criterio se pretende saber si el alumno conoce los objetivos que se consiguen con la fotosíntesis, en qué consiste la acción concreta de la luz solar y qué se consigue con la fase oscura, siendo capaces de entender las diferencias entre los sustratos iniciales y los finales, y de aplicar estos conocimientos a la interpretación de las repercusiones del proceso en el mantenimiento de la vida.

11. Analizar el carácter abierto de la biología a través del estudio de algunas interpretaciones, hipótesis y redicciones científicas sobre conceptos básicos de esta ciencia, valorando los cambios producidos a lo largo del tiempo y la influencia del contexto histórico.

Se trata de conocer si los estudiantes son capaces de analizar y valorar las explicaciones científicas dadas a distintos fenómenos en diferentes contextos históricos y comprendan su contribución a nuestros conocimientos científicos actuales. Han de comprender que la ciencia no es un proceso aséptico y ajeno a influencias sociales.

- Saber relacionar en forma de red o mapa conceptual una serie de rutas metabólicas y metabolitos actuantes.
- Explicar el papel central del ATP en el metabolismo vegetal y animal.
- Comparar, indicando las ventajas, los siguientes procesos metabólicos: respiración y fermentación, quimiosíntesis y fotosíntesis, plantas C_3 y C_4 .
- Interpretar redes conceptuales de rutas metabólicas y gráficas sobre la acción de distintos factores sobre la actividad fotosintética.
- Formular hipótesis (y deducir consecuencias) sobre la acción de distintos factores sobre la actividad fotosintética, para su posible puesta en práctica experimental.
- Elaborar esquemas celulares en donde se ponga de manifiesto la ubicación topográfica de las distintas rutas metabólicas en células animales y vegetales.

- ❑ **A PARTIR DEL CURSO 2003-04 HAY QUE REPLANTEARSE PARTE DE LA PROGRAMACIÓN AL ENTRAR EN VIGOR EL NUEVO CURRÍCULO. HABRÁ QUE MODIFICAR LOS OBJETIVOS, CONTENIDOS Y CRITERIOS DE EVALUACIÓN SEGÚN LO PROPUESTO A CONTINUACIÓN.**

NUEVO CURRÍCULO ESO

Objetivos

- 1) Iniciarse en el conocimiento y aplicación del método científico.
- 2) Comprender y expresar mensajes científicos utilizando el lenguaje oral y escrito con propiedad, así como interpretar diagramas, gráficas, tablas, expresiones matemáticas sencillas y otros modelos de representación.
- 3) Interpretar científicamente los principales fenómenos naturales, así como sus posibles aplicaciones tecnológicas, utilizando leyes y conceptos de las Ciencias de la Naturaleza.
- 4) Participar de manera responsable en la planificación y realización de actividades científicas.
- 5) Utilizar de forma autónoma diferentes fuentes de información, incluidas las nuevas tecnologías de la información y de la comunicación, con el fin de evaluar su contenido y adoptar actitudes personales críticas sobre cuestiones científicas y tecnológicas.
- 6) Adquirir conocimientos sobre el funcionamiento del organismo humano para desarrollar y afianzar hábitos de cuidado y salud corporal.
- 7) Aplicar los conocimientos adquiridos en Ciencias de la Naturaleza para disfrutar del medio natural valorándolo y participando en su conservación y mejora.
- 8) Reconocer y valorar las aportaciones de la Ciencia para la mejora de las condiciones de existencia de los seres humanos y apreciar la importancia de la formación científica.
- 9) Entender el conocimiento científico como algo integrado, que se compartimenta en distintas disciplinas para profundizar en los diferentes aspectos de la realidad.

Segundo Curso

Bloque III: La Energía y los seres vivos.

7. Las funciones de los seres vivos y el consumo de energía. El mantenimiento de la vida. Nutrición autótrofa y heterótrofa. Fotosíntesis, respiración y nutrición celular. La energía consumida por los seres vivos: crecimiento, calor y movimiento.

CRITERIOS DE EVALUACIÓN

1. Explicar las funciones comunes a todos los seres vivos teniendo en cuenta la teoría celular.
2. Definir los conceptos de nutrición celular y respiración aplicando los conocimientos sobre la obtención de energía.

BIOLOGÍA. 2º BACHILLERATO

OBJETIVOS

1. Comprender los principales conceptos de la Biología y su articulación en leyes, teoría y modelos, valorando el papel que éstos desempeñan en su desarrollo.
2. Resolver problemas que se les plantean en la vida cotidiana, seleccionando y aplicando los conocimientos biológicos relevantes.
3. Utilizar con autonomía las estrategias características de la investigación científica (plantar problemas, formular y contrastar hipótesis, planificar diseños experimentales,

etc.), y los procedimientos propios de la Biología, para realizar pequeñas investigaciones y, en general, explorar situaciones y fenómenos desconocidos.

4. Comprender la naturaleza de la Biología y sus limitaciones, así como sus complejas interacciones con la tecnología y la sociedad, valorando la necesidad de trabajar para lograr una mejora de las condiciones de vida actuales.
5. Valorar la información proveniente de diferentes fuentes para formarse una opinión propia, que les permita expresarse críticamente sobre problemas actuales relacionados con la Biología.
6. Comprender que el desarrollo de la Biología supone un proceso cambiante y dinámico, mostrando una actitud flexible y abierta frente a opiniones diversas.
7. Interpretar globalmente la célula como la unidad estructural y funcional de los seres vivos, así como la complejidad de las funciones celulares.
8. Comprender las leyes y mecanismos inherentes en la herencia.
9. Valorar la importancia de los microorganismos, su papel en los procesos industriales y sus efectos patógenos sobre los seres vivos.

CONTENIDOS

Bloque II: Fisiología celular: Introducción al metabolismo: catabolismo y anabolismo. Finalidades de ambos. Comprensión de los aspectos fundamentales, energéticos y de regulación que presentan las reacciones metabólicas. Papel del ATP y de las enzimas.

La respiración celular, su significado biológico; diferencias entre las vías aerobia y anaerobias. Orgánulos celulares implicados en el proceso.

La fotosíntesis como proceso de aprovechamiento energético y de síntesis de macromoléculas. Estructuras celulares en las que se produce el proceso.

CRITERIOS DE EVALUACIÓN

1. Explicar el significado biológico de la respiración celular, explicando las diferencias entre la vía aerobia y anaerobia respecto a la rentabilidad energética, los productos finales originados y el interés industrial de éstos últimos.
2. Diferenciar en la fotosíntesis las fases lumínica y oscura, identificando las estructuras celulares en las que se lleva a cabo, los sustratos necesarios, los productos finales y el balance energético obtenido, valorando su importancia en el mantenimiento de la vida.

Preguntas Tema 28

28.1. Glicolisis .

28.2. ¿Es anaerobio el proceso de la glucolisis? ¿Qué tipo de seres unicelulares y/o pluricelulares realizan la glucolisis.

28.3. Dada la reacción de la transformación del ácido isocítrico a cetoglutarico en el ciclo de Krebs. Indicar:

- a) Cuales son los compuestos X e Y.
- b) Que componentes del ciclo de Krebs se relacionan con la cadena transportadora de electrones.
- c) Que componentes de la glucolisis anaerobia se transforma en Acetil-CoA para incorporarse al ciclo de Krebs.
- d) Que compuesto rico en energía de enlace se produce en el ciclo de Krebs.
- e) El compartimento celular donde tiene lugar la glucolisis anaerobia, el ciclo de Krebs y el transporte de electrones para la fosforilación oxidativa.

28.4. La cadena de transporte de electrones y la fosforilación oxidativa.

28.5. Una molécula del ácido graso láurico (12 C) entra en una mitocondria y es activada con el coenzima A (CoA) ¿Cuantos fragmentos de acetil-CoA dará al seguir la vía degradativa de la β -oxidación (hélice de Lynen)?

Los fragmentos de acetil-CoA entran en el ciclo de Krebs y los productos reducidos que resultan del mismo FADH_2 y NADH_2 ceden sus electrones a la cadena transportadora. Calcule el número de moléculas de ATP que resultará de la combustión completa de la molécula de ácido laurico.

La cesión de electrones de NADH_2 posibilita la formación de 3 moléculas de ATP, mientras que el FADH_2 sólo produce dos.

¿Produce más ATP la respiración de 2 moléculas de glucosa que la de una sola de láurico? Razona la respuesta

28.6. Dibujar un esquema de la mitocondria, indicando donde tiene lugar el ciclo de Krebs y el transporte de electrones, así como las principales moléculas que entran y salen de ella.

28.7. Señalar los principales procesos que acontecen en el ciclo de Krebs, la cadena respiratoria y la fosforilación oxidativa.

28.8. ¿Que parte del proceso de degradación aeróbica de la glucosa se bloquea en primer lugar por falta de oxígeno? ¿Por qué? ¿En qué lugar de la célula ocurre esta parte de la glucolisis?

28.9. Referente a la fotosíntesis.

Indique el nombre de los compuestos formados en la fase luminosa de la fotosíntesis acíclica, que intervienen después de la fijación del CO_2 .

El papel de dichos compuestos en el ciclo de Calvin.

La región del cloroplasto donde se fija la energía luminosa.

¿Qué tipo de seres vivos pueden realizar sólo la fotosíntesis cíclica?

28.10. Escriba la reacción global de la fotosíntesis. Indicar:

Cual es el compuesto que se oxida y cual el que se reduce.

De cual de las moléculas del primer término de la reacción procede el Oxígeno.

Todos los organismos fotosintéticos: a) ¿Liberan O_2 al medio?. Acompañe la respuesta con un ejemplo. b) ¿Utilizan el CO_2 como el compuesto inorgánico que va a ser transformado en compuesto orgánico?. Acompañe la respuesta con un ejemplo.

Indique la diferencia entre fotosíntesis y quimiosíntesis.

Señale dos procesos quimiosintéticos, así como los seres que los llevan a cabo.

28.11. Describir los procesos que tienen lugar durante la fase oscura de la fotosíntesis, acompañando los esquemas y fórmulas químicas que juzgue necesarios.

28.12. La fase luminosa de la fotosíntesis.

28.13. Definir la quimiosíntesis e indicar los principales tipos de la quimiosíntesis del carbono, con expresión de los organismos que los llevan a cabo.

28.14. Por variaciones en la t^a , ¿podemos diferenciar la existencia de dos tipos de reacciones en la fotosíntesis?

28.15. Si suprimieramos el suministro de CO_2 , ¿cuál sería el metabolito que se acumularía en las plantas ¿y si fuese la luz?

28.16. ¿Por qué si a una planta de maíz se le suministra $^{14}\text{CO}_2$, el 40 % del mismo se localiza en 1 seg. en compuestos 4C, como malato u oxalacetato, y sólo al minuto en el ácido 3-P-glicérico?

28.17. ¿Cuál es la causa de la mayor productividad de las plantas C_4 ?

28.18. ¿Por qué se dice que las bacterias quimiosintéticas son muy importantes en el cierre de los ciclos materia en los ecosistemas?

28.19. ¿Cuál es la razón de la obligada regeneración del NAD^+ en el citoplasma celular?

28.20. Explica la naturaleza anfibólica del ciclo de KREBS

28.21. ¿Cómo podría demostrarse que la respiración celular y la fosforilación oxidativa son procesos acoplados?

28.22. ¿Por qué un microorganismo no utiliza las vías fermentativas mientras hay O_2 en el medio? Razónalo.

28.23. En los niños recién nacidos no existe un buen control de la t^a corporal. En éstos existen ciertas células en las que las cadenas de transporte de e^- en la mitocondria funcionan con normalidad, pero, sin embargo, no se sintetiza ATP ¿Qué utilidad pueden tener estas células para el niño?

28.24. Suponiendo presentes las enzimas necesarias para cada una de las reacciones que se escriben a continuación, indique cuáles serán las que se produzcan fácilmente en la dirección señalada:

a) $\text{ác. málico} + \text{NAD}^+ \longrightarrow \text{ác. oxalacético} + \text{NADH} + \text{H}^+$

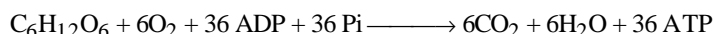
b) $\text{ác. pirúvico} + \text{NADH} + \text{H}^+ \longrightarrow \text{ác. láctico} + \text{NAD}^+$

c) $\text{ácido málico} + \text{ác. pirúvico} \longrightarrow \text{ác. oxalacético} + \text{ác. láctico}$

y la variación de energía libre en condiciones estándar bioquímicas de las dos primeras reacciones es $\Delta G^0 = 7'1 \text{ Kcal/mol}$; $\Delta G^0 = -6 \text{ Kcal/mol}$.

28.25. La reacción $\text{Glucosa} + \text{Pi} \longrightarrow \text{Glucosa-6-fosfato} + \text{H}_2\text{O}$ es fuertemente endergónica ($\Delta G^0 = 3'3 \text{ Kcal/mol}$) y, por esto, muy lenta en la dirección que se indica. Sin embargo, la formación de glucosa-6-fosfato se produce fácilmente en el metabolismo celular ¿Cómo?

28.26. Si la energía requerida para la formación de ATP, en condiciones fisiológicas estándar, es de 7.300 cal/mol y 686.000 cal/mol son las disponibles teóricamente en un mol de glucosa, calcule la eficacia (rendimiento energético de la siguiente reacción):



28.27. La combustión no biológica de la glucosa y su oxidación biológica completa las podemos expresar mediante la misma reacción. Sin embargo, hay una diferencia fundamental en ambos procesos, ¿cuál es?

28.28. Calcular el valor teórico del cociente respiratorio de la glicerina.

28.29. ¿Qué es más rentable, desde el punto de vista energético, fermentar la glucosa a etanol o a ácido láctico?

28.30. Se incorpora a una célula cierta cantidad de ác. pirúvico marcado radiactivamente es el segundo carbono ($\text{CH}_3\text{-}^*\text{CO-COOH}$) ¿ Aparecerá marcado el CO_2 ($^*\text{CO}_2$) que se libere durante la primera vuelta del ciclo de Krebs?

28.31. La relación P/O expresa el número de moléculas de fosfato incorporadas para fosforilar el ADP, por átomo de oxígeno consumido. Calcula la relación P/O de la reacción del ácido cítrico a ácido α -cetoglutarico.

28.32. La antimicina A es una sustancia que bloquea el transporte electrónico entre el citocromo b y el c ¿En qué estado de óxido-reducción se encontrarán ambos transportadores si se le suministra a un individuo esta sustancia? ¿Esta situación es compatible con la vida?

28.33. ¿Cuanto O_2 es necesario para oxidar 3 FADH_2 ?

28.34. ¿Por qué el NADH citosólico es menos rentable, energéticamente hablando, que el NADH mitocondrial?

28.35. ¿Qué es más rentable, desde el punto de vista energético, transformar 100 moléculas de glucosa libre a ácido láctico, o realizar la misma transformación a partir de 100 moléculas de glucosa que forman parte de una molécula de glucógeno?

28.36. En el hombre, el exceso de azúcares, por ejemplo glucosa, que se incorpora en la dieta, se almacenan en forma de grasa y, sin embargo, las grasas no pueden transformarse en glucosa ¿por qué?

28.37. ¿Sería posible la vida si en la fase luminosa de la fotosíntesis sólo se produce la fotofosforilación cíclica? Razónalo.

28.38. Escribe todas las reacciones citosólicas de degradación del ácido butírico.

28.39. ¿Cuánto oxígeno se consume en la oxidación de glucosa a ácido láctico?

28.40. Escribe las reacciones que tienen lugar para la incorporación de la glicerina a la glucólisis?

28.41. Escribe la fórmula del acilCoA resultante de la oxidación parcial del ácido esteárico ($\text{CH}_3\text{-(CH}_2\text{)}_{16}\text{-COOH}$), realizando tres ciclos de β -oxidación.

28.42. ¿Cuántas moléculas de FADH_2 se producen en ciclo de Krebs a partir de las moléculas de acetil CoA resultantes de la glucólisis, previa hidrólisis, de tres moléculas de maltosa?

- 28.43. Señala de qué bases nitrogenadas pueden proceder el ácido úrico de la orina.
- 28.44. Si en la fase luminosa de la fotosíntesis el dador de hidrógenos fuera el SH_2 , ¿sería posible la vida?
- 28.45. ¿Cuántos e^- se desprenden de la fotólisis de 6 moléculas de agua?
- 28.45. ¿Cómo demostrarías la idea de que los organismos vivos pierden energía que se difunde en el ambiente?
- 28.46. Con algunas cepas de levaduras la fermentación se detiene cuando la concentración del etanol alcanza el 12 %, no cuando se acaba el azúcar. ¿Por qué?
- 28.47. ¿De qué manera la fotosíntesis C_4 es ventajosa para las plantas que la tienen? Sin embargo, muchas plantas no adquirieron la fotosíntesis C_4 . ¿Por qué es ventajoso para ellas no tener fotosíntesis C_4 ?