

TEMA 5: NUTRICIÓN Y METABOLISMO

Contenido

INTRODUCCIÓN	1500
1. Conceptos básicos.....	1500
1.1. La Nutrición.....	1511
1.2. El catabolismo (fase destructiva).....	1600
1.3. El anabolismo (fase constructiva)	1611
2. Procesos catabólicos.....	1633
2.1 Catabolismo aerobio.....	163
2.1.1. La glucólisis	1644
El ciclo se puede dividir en dos etapas:.....	1655
2.1.2. El ciclo de Krebs, o ciclo del ácido cítrico o de los ácidos tricarboxílicos	1688
2.1.3. La cadena respiratoria o de transporte de electrones	1700
2.1.4. La fosforilación oxidativa.....	1733
2.1.5. Rendimiento de ATP.....	1766
2.1.6. El catabolismo de los lípidos	1788
2.1.7. El catabolismo de las proteínas	17979
2.2. Catabolismo anaerobio.....	1800
3. Procesos anabólicos	1811
3.1. Biosíntesis de proteínas.....	1811
3.2. Duplicación del ADN	185
3.3. Fotosíntesis	191
3.3.1. Fase luminosa o lumínica de la fotosíntesis.....	1966
3.3.2. Ciclo de Calvin o reacciones independientes de la luz o fase oscura.....	201
3.3.3. Fotosíntesis vs. Respiración celular	2066
3.3.4. Factores que influyen en la actividad de la fotosíntesis.....	207

INTRODUCCIÓN

Una de las características más importantes de los seres vivos es que realizan un intercambio continuo de energía y materia. En el ser vivo se producen una serie de reacciones químicas, que bien producen compuestos nuevos o bien se descomponen para obtener energía y otras sustancias.



1. Conceptos básicos

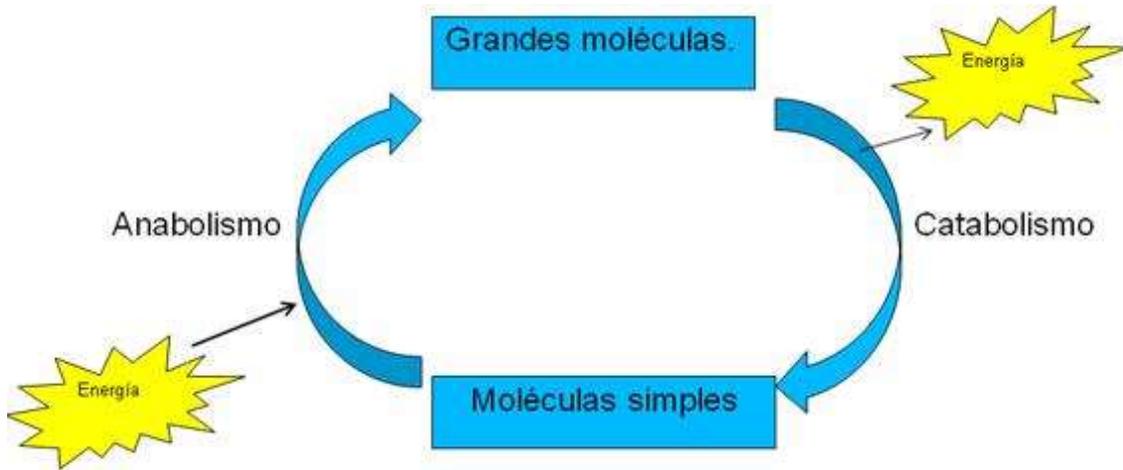
En un sentido amplio, se define **metabolismo** es el conjunto de todas las reacciones químicas que se producen en el interior de las células de un organismo. Mediante esas reacciones se transforman las moléculas nutritivas que, digeridas y transportadas por la sangre, llegan a ellas.

El metabolismo tiene principalmente dos finalidades:

- A) Obtener energía química** utilizable por la célula, que se almacena en forma de **ATP (adenosín trifostato)**. Esta energía se obtiene por degradación de los nutrientes que se toman directamente del exterior o bien por degradación de otros compuestos que se han fabricado con esos nutrientes y que se almacenan como reserva.
- B) Fabricar sus propios compuestos** a partir de los nutrientes, que serán utilizados para crear sus estructuras o para almacenarlos como reserva.

Al producirse en las células de un organismo, se dice que existe un metabolismo celular permanente en todos los seres vivos, y que en ellos se produce una continua reacción química.

Estas **reacciones químicas** metabólicas (repetimos, ambas reacciones suceden en las células) pueden ser de dos tipos: **catabolismo** y **anabolismo**.

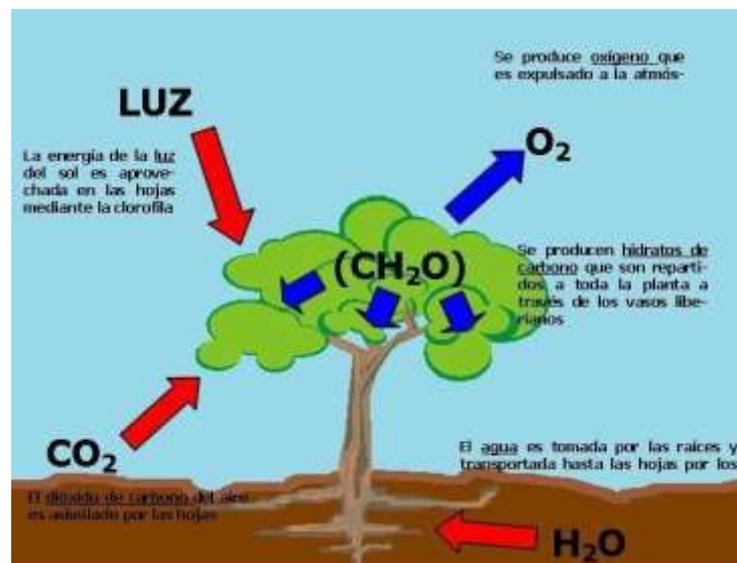


1.1. La Nutrición

La nutrición es el proceso mediante el cual los alimentos sufren una serie de transformaciones dentro de los seres vivos para convertirse en nutrientes útiles al organismo para su crecimiento, desarrollo y mantenimiento.

Existen dos tipos de nutrición en los seres vivos:

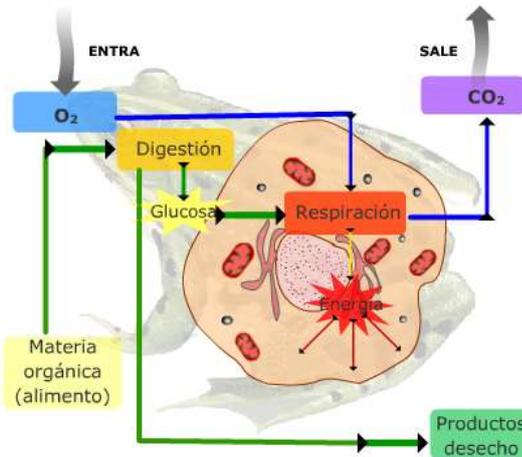
- La **nutrición autótrofa** es la realizada por las plantas verdes con clorofila, donde la planta fabrica sus propios alimentos (sustancias orgánicas) a partir del dióxido de carbono del aire y el agua que absorbe del medio (sustancias inorgánicas) mediante una serie de **reacciones químicas (metabolismo celular)**, donde en algunas de ellas es indispensable la luz, llamadas en su conjunto **fotosíntesis**.



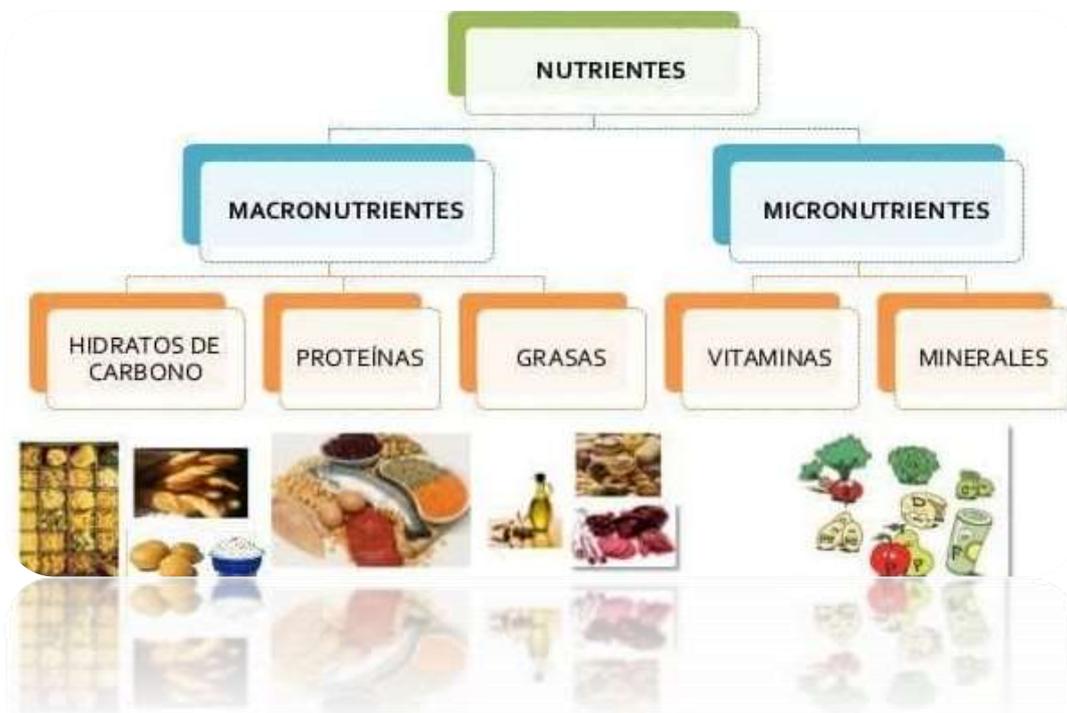
- La **nutrición heterótrofa** es la realizada por el resto de los seres vivos que no realizamos fotosíntesis y en la cual requerimos consumir alimentos (materia orgánica).

Las células de los animales, los hongos, los protozoos y algunas bacterias, necesitan incorporar materia orgánica elaborada por otros seres vivos, por lo que decimos que tienen nutrición heterótrofa y los organismos que tienen este tipo de nutrición se llaman heterótrofos.

La materia orgánica ingerida por los organismos heterótrofos tendrá que experimentar una serie de transformaciones hasta que pueda ingresar en las células para poder "sacar" la energía que hay almacenada en ella.



Cuando hablamos de nutrición, tenemos que entender que este fenómeno se lleva a cabo cuando los nutrientes, en sus formas más elementales, penetran en los usuarios finales: las células que conforman nuestro organismo. Antes de que esto suceda, deben transcurrir una serie de procesos, iniciados con la obtención y preparación de los portadores de los nutrientes, que son los alimentos. Después nuestro organismo se encarga de separar los nutrientes, desde una fase de masticación, digestión, absorción y finalmente el transporte, a través de la sangre, de los macronutrientes (proteínas, lípidos e hidratos de carbono), los cuáles se necesitan en gran cantidad, y los micronutrientes (vitaminas y minerales), que se necesitan en cantidades pequeñas.



- **Proteínas:** Las ocupamos como materia prima para la construcción y reparación de las estructuras corporales (**músculos, piel, pelo, uñas**) y como unidades funcionales (**hormonas, enzimas**). Las proteínas las obtenemos principalmente de alimentos de origen animal (**carnes, leche, huevo, quesos, etc.**) y leguminosas (**frijol, haba, garbanzo, lentejas, etcétera.**)
- **Hidratos de carbono o glúcidos:** Estos son la fuente principal de energía, el combustible necesario para que nuestro cuerpo funcione. Los hidratos de carbono los encontramos en el azúcar, frutas, cereales (**pan, arroz, maíz, galletas, etc.**)
- **Lípidos:** También constituyen una buena fuente de energía, de hecho es el nutriente energéticamente más denso de todos, por lo que se deben consumir en cantidades pequeñas, pero también se utilizan como parte de las estructuras celulares, o como materia prima para la construcción de hormonas. Los lípidos están en los aceites, en las grasas animales (**mantequilla, crema, grasa animal, etc.**).
- **Vitaminas y minerales:** Estos dos grupos conforman los micronutrientes, conocidos así debido a que necesitamos cantidades muy pequeñas para satisfacer las necesidades del organismo; sin embargo, su presencia es vital ya que una insuficiencia hace que un sinnúmero de funciones se lleven a cabo de manera inadecuada, por ejemplo, una deficiencia de vitamina **A**, es causa de ceguera nocturna.

En el proceso de la nutrición están involucrados varios sistemas fundamentales del organismo: **sistema o aparato digestivo, sistema respiratorio, sistema circulatorio y sistema o aparato excretor.**



APARATO DIGESTIVO. Transforma los alimentos en sustancias simples y asimilables por el organismo.



APARATO CIRCULATORIO. Lleva, por medio de la sangre, a todo el organismo el alimento, el oxígeno, las hormonas, etc., y retira las sustancias de desecho,

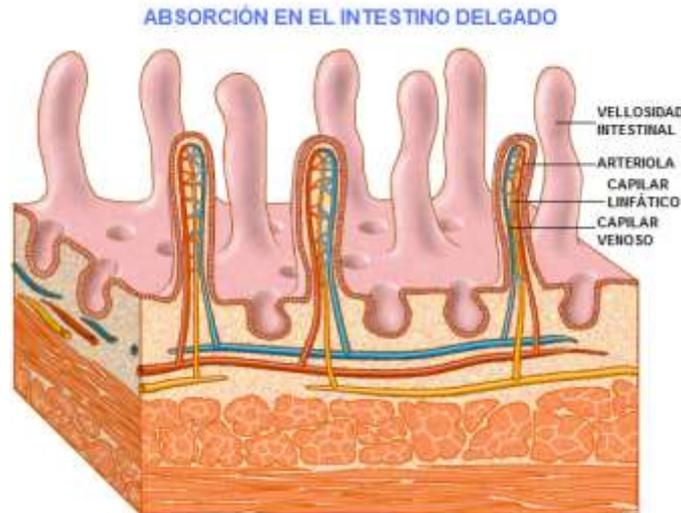


APARATO RESPIRATORIO. Proporciona el oxígeno a las células y retira de ellas el dióxido de carbono.

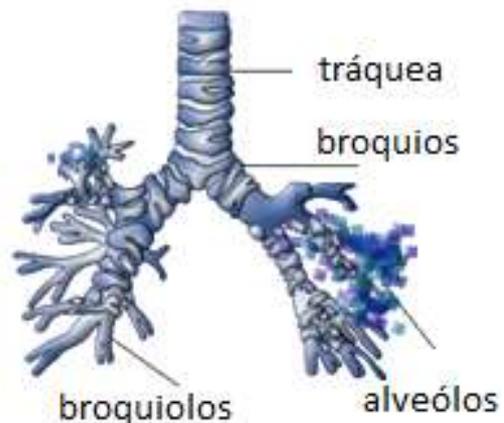
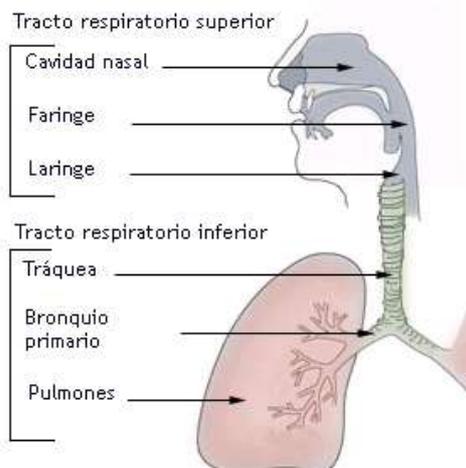


APARATO EXCRETOR. Elimina las sustancias de desecho que producen las células en el metabolismo.

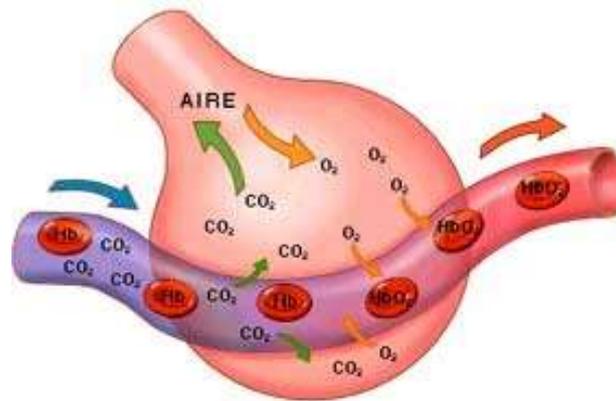
Cuando ingerimos alimento, masticamos y se conduce el bolo alimenticio hacia el estómago, tras pasar por boca, faringe y esófago. En el estómago, el alimento se digiere y se descompone en moléculas más pequeñas, que pasan al intestino delgado. *Las vellosidades intestinales del intestino delgado se encargan de la absorción de las sustancias nutritivas*, que pasan así a la sangre y son conducidas por ésta a todos los tejidos del organismo. Posteriormente, las sustancias no absorbidas pasan al intestino grueso hasta ser finalmente expulsadas del organismo. A través del aparato digestivo ingerimos alimentos que nos aportarán vitaminas, minerales, lípidos, proteínas e hidratos de carbono.



La **respiración humana** consiste en tomar el oxígeno del aire y transportarlo (*por medio de la sangre*) a las células, donde se combina con los nutrientes procedentes de los alimentos para producir la energía que necesita nuestro cuerpo. El aparato respiratorio está formado por una serie de conductos (fosas nasales, faringe, laringe, tráquea, bronquios y bronquiolos) a través de los cuáles circula el aire desde el exterior hacia los pulmones, en cuyo interior se realiza en intercambio gaseoso de oxígeno y dióxido de carbono, y viceversa.

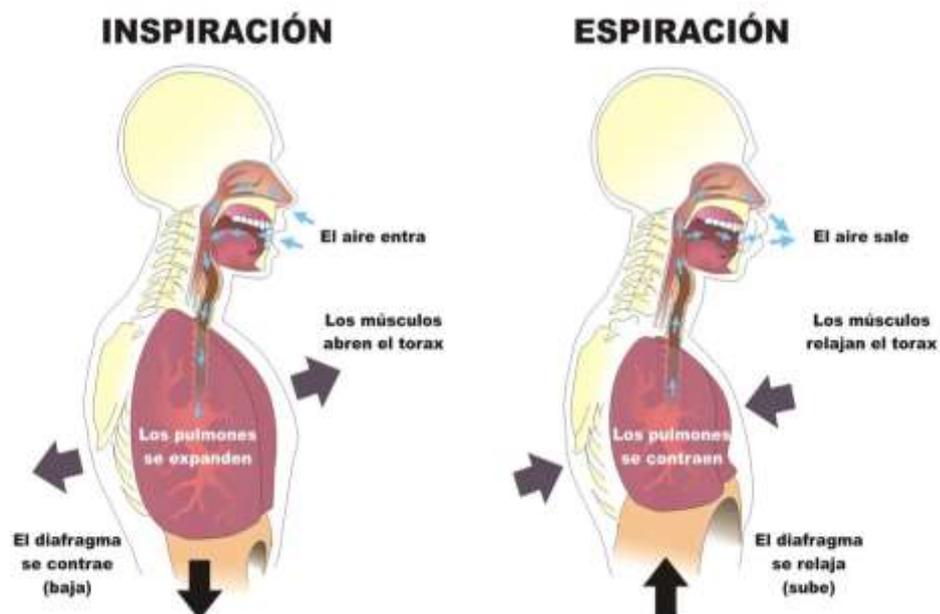


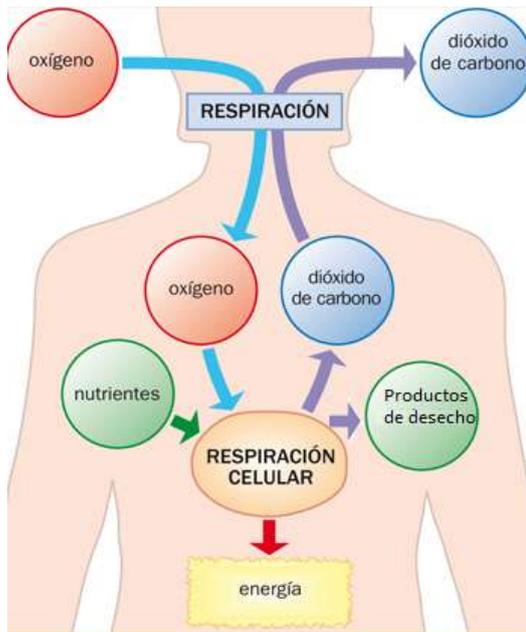
Cada bronquio al entrar en los pulmones se divide en ramas de menor calibre formando los **bronquiolos**. Éstos se siguen dividiendo y terminan en los **alvéolos pulmonares**, donde se realiza el intercambio de gases. Las paredes de los alvéolos están cubiertas por una red de capilares sanguíneos. En los alvéolos es donde se realiza el intercambio gaseoso: la sangre vierte el dióxido de carbono (CO_2) a los alveolos para ser expulsado, y recoge oxígeno presente en ellos que llega cuando tomamos aire en la respiración (O_2).



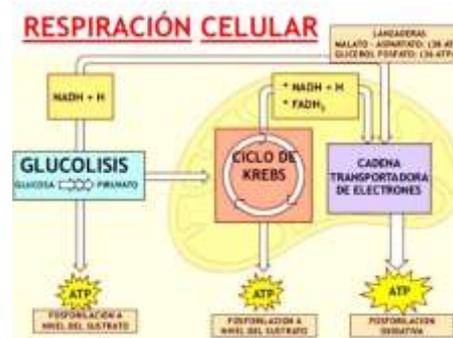
En la respiración pulmonar se realizan dos movimientos:

- **Inspiración:** es la entrada de aire rico en oxígeno. Para ello, el diafragma se contrae, se aplanan y hace aumentar el volumen de la cavidad torácica; esto permite que los pulmones puedan expandirse y llenarse de aire.
- **Espiración:** es la salida del aire rico en dióxido de carbono. Para ello, el diafragma recupera su forma de cúpula, con lo que disminuye el volumen de la cavidad torácica y los pulmones se contraen, expulsando el aire al exterior.

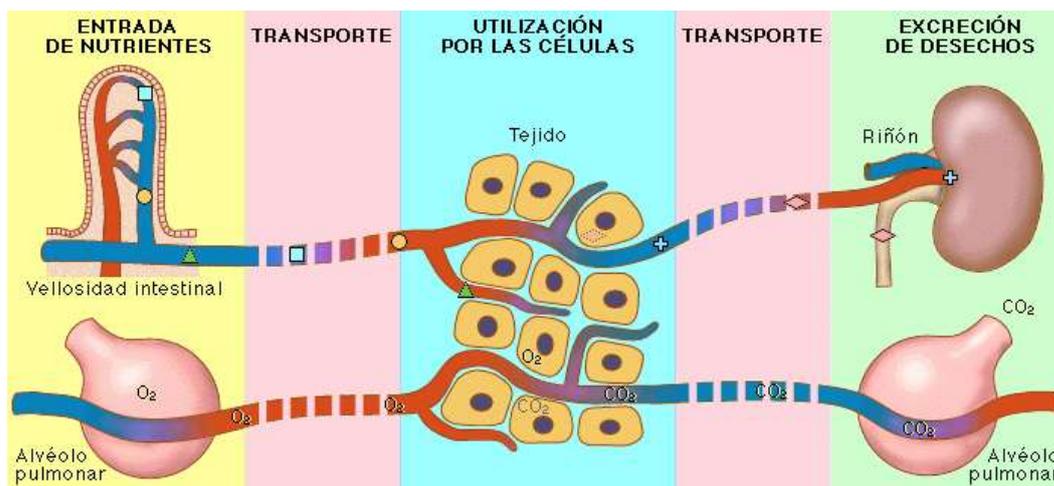




La fase “invisible” de la respiración es la **respiración celular**, que constituye la auténtica respiración porque es en las células donde, con la intervención del oxígeno, se obtiene la energía que necesita el organismo. (En las mitocondrias)

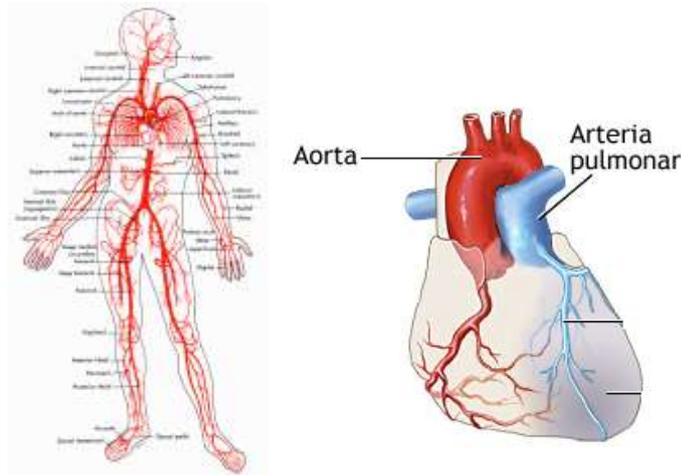


El **aparato circulatorio** es el encargado de llevar los nutrientes y el oxígeno a la célula y recoge de ella las sustancias de desecho; además transporta hormonas y productos inmunológicos. Como se muestra en la siguiente imagen, la célula necesita para su funcionamiento tanto nutrientes como oxígeno, que recibe a través de los capilares sanguíneos. Tras realizar la respiración y digestión celular, generará unas sustancias de desecho. Entre esas sustancias de desecho, está el dióxido de carbono, que se pasa a la sangre para su expulsión por el aparato respiratorio, y otras viajan también a través de la sangre hacia el riñón, que filtra la sangre y se encarga de enviar esas sustancias al aparato urinario para su expulsión del cuerpo.

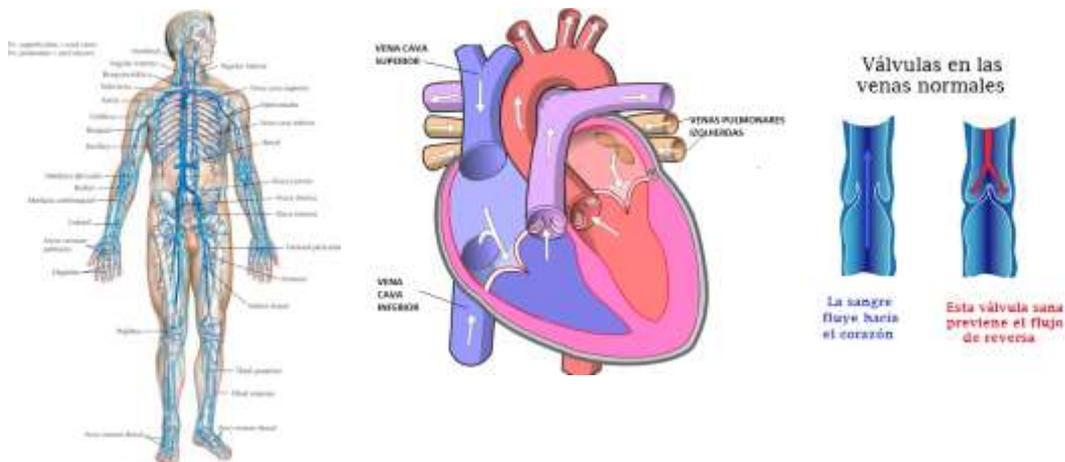


El aparato circulatorio está constituido por el **corazón**, que funciona como una bomba, y los **vasos sanguíneos**, que forman un sistema o red de tubos que componen un circuito cerrado por el que la **sangre** se distribuye desde el corazón a todo el organismo.

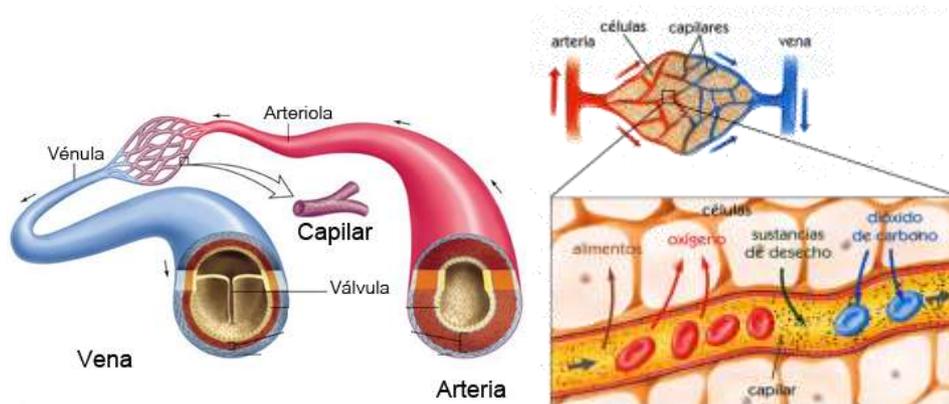
- **Arterias.** Son los vasos que transportan la sangre desde el corazón a todos los tejidos del organismo. Las dos principales arterias que salen del corazón son la arteria pulmonar, que transporta sangre pobre en oxígeno a los pulmones para purificarla, y la arteria aorta, que se ramifica para transportar sangre rica en oxígeno al resto del cuerpo.



- **Venas.** Son los conductos que nacen en los capilares de los distintos órganos. Se encargan de transportar la sangre hacia el corazón. Las venas tienen unas válvulas internas que empujan la sangre hacia el corazón.



- **Capilares.** Son conductos muy finos que surgen de la ramificación de las arterias y es donde sucede el intercambio gaseoso y nutritivo con las células.



La sangre es el elemento líquido que lleva el material nutritivo y el oxígeno a todos los tejidos y retira las sustancias de desecho. Esta formada por:

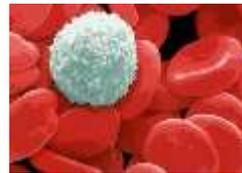
Glóbulos rojos (hematíes o eritrocitos)

Son células en forma de disco que carecen de núcleo. Son las células más abundantes en la sangre, y se encargan del transporte del oxígeno y el dióxido de carbono.



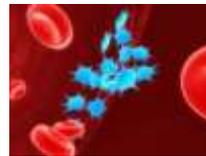
Glóbulos blancos (leucocitos)

Son células móviles e independientes, que intervienen en la defensa del organismo frente a las infecciones.



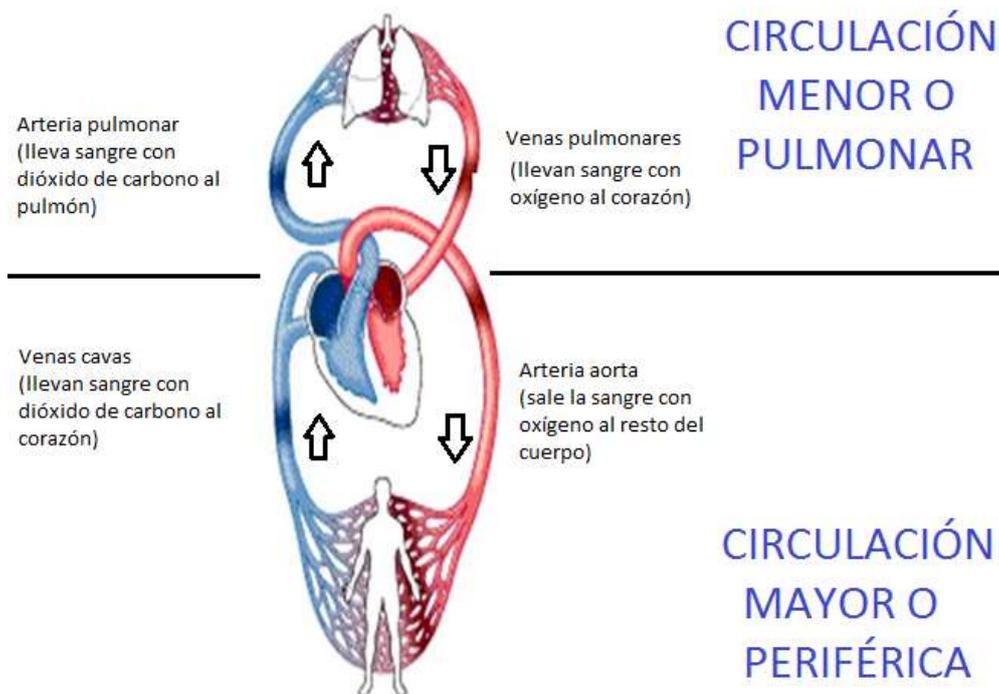
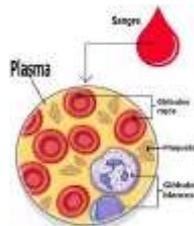
Plaquetas (trombocitos)

Son las células más pequeñas de la sangre. Intervienen en la coagulación, para cerrar las heridas que sufren los vasos.



El plasma

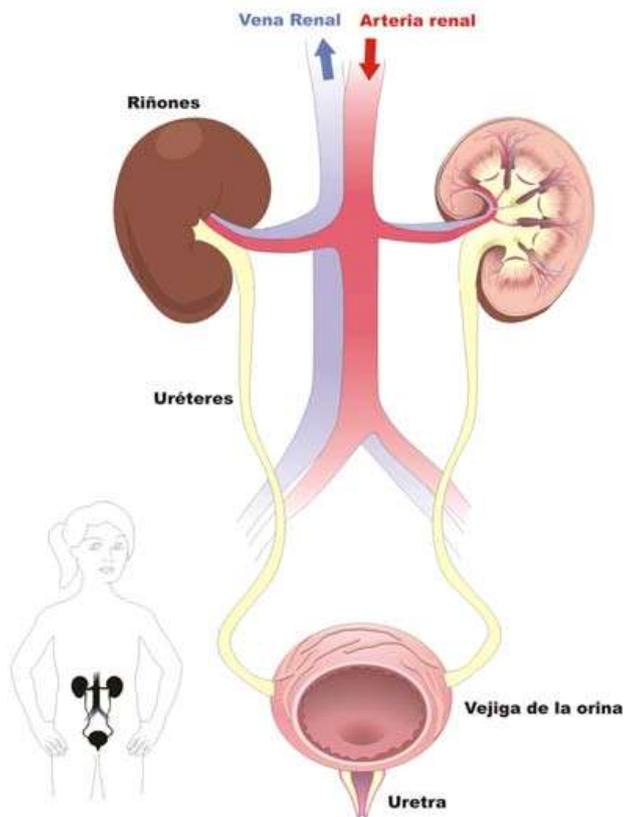
Es la porción líquida de la sangre; esta formado por agua en un 90%, además de proteínas y sales disueltas.



El **aparato excretor** es el que se encarga de expulsar al exterior las sustancias de desecho que producen las células. La excreción se realiza por:

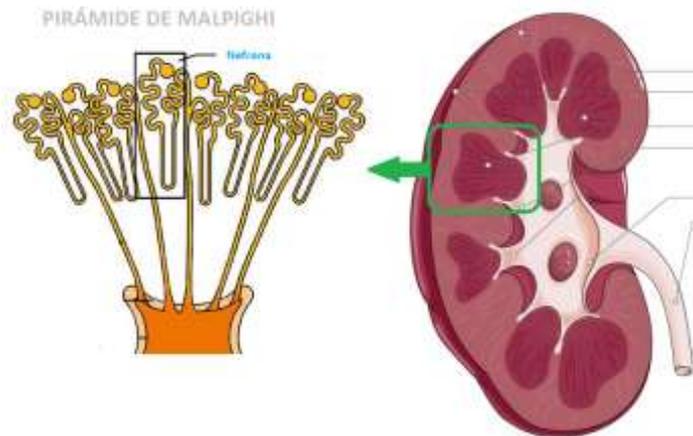
- Los pulmones, que eliminan el dióxido de carbono.
- Las glándulas sudoríparas de la piel, que eliminan el sudor, que contiene toxinas.
- El aparato urinario, que elimina sales minerales, agua y urea cuando son nocivas o cuando su cantidad es excesiva.

La excreción se realiza principalmente por el **aparato urinario**, que se encarga de mantener constante la composición química del organismo y se encarga de filtrar la sangre, eliminando de ella las sustancias de desecho por medio de la orina. Su órgano principal son los **riñones**.



En el riñón se distinguen tres zonas:

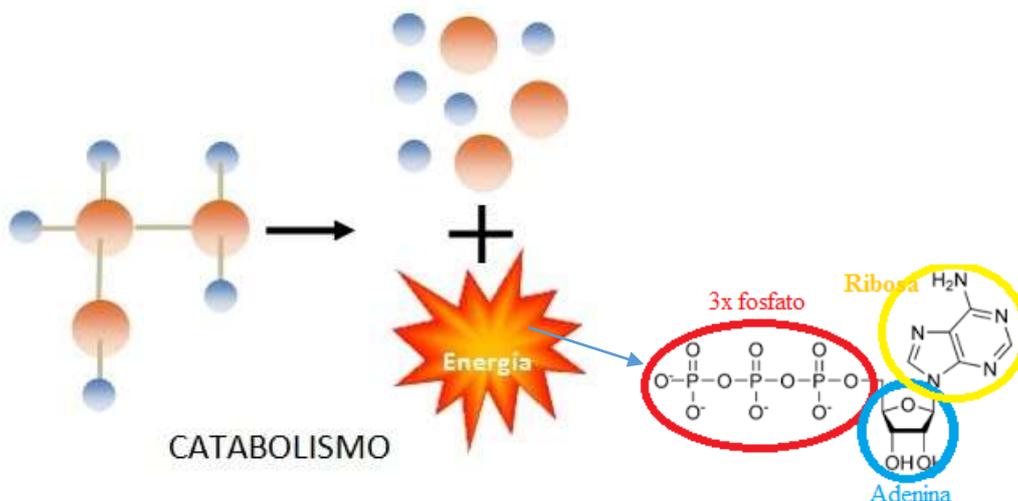
- **La corteza.** Es la zona exterior, donde nacen muchos tubos uriníferos.
- **La médula.** Es la zona interior del riñón, en donde se agrupan los tubos uriníferos. En ella se localizan las pirámides de Malpighi, zonas en forma de pirámide que contienen la unidad funcional del riñón, denominada nefrona, que es la que se encarga de filtrar la sangre.
- La **pelvis renal o zona central** del riñón es una cavidad en forma de embudo, donde vierten los tubos uriníferos y comienza el uréter.



Cuando se filtra en los riñones, la orina pasa a los uréteres, que son dos tubos de unos 25 cm de longitud que se extiende desde los riñones hasta la vejiga. En la vejiga se almacena la orina que expulsan constantemente los riñones. La orina va acumulándose hasta llegar a los 200 ó 300 mm, momento en los que se estimulan los receptores elásticos y transmiten impulsos hacia el centro del reflejo de la micción. Finalmente se expulsa atravesando la uretra, conducto por donde se realiza la expulsión de la orina al exterior.

1.2. El catabolismo (fase destructiva)

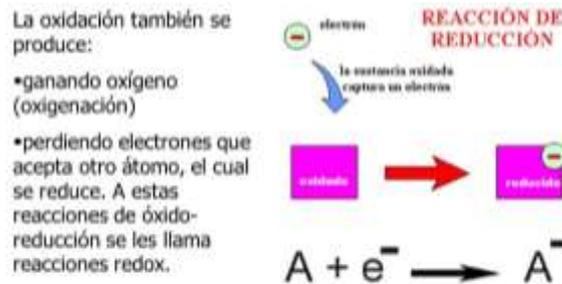
Su función es reducir, es decir de una sustancia o molécula compleja hacer una más simple. Es el conjunto de reacciones metabólicas mediante las cuales las moléculas orgánicas más o menos complejas (glúcidos, lípidos), que proceden del medio externo o de reservas internas, se rompen o degradan total o parcialmente transformándose en otras moléculas más sencillas (CO_2 , H_2O , ácido láctico, amoníaco, etcétera) y liberándose energía en mayor o menor cantidad que se almacena en forma de **ATP (adenosín trifosfato)**. Esta energía será utilizada por la célula para realizar sus actividades vitales (transporte activo, contracción muscular, síntesis de moléculas).



Molécula de ATP: Su fórmula es $\text{C}_{10}\text{H}_{16}\text{N}_5\text{O}_{13}\text{P}_3$.

Las reacciones catabólicas se caracterizan por:

- Son **reacciones degradativas**, mediante ellas compuestos complejos se transforman en otros más sencillos.
- Son **reacciones oxidativas**, mediante las cuales se oxidan los compuestos orgánicos más o menos reducidos, liberándose electrones que son captados por coenzimas oxidadas que se reducen.



- Son **reacciones exergónicas** en las que se libera energía que se almacena en forma de ATP.



- Son **procesos convergentes** mediante los cuales a partir de compuestos muy diferentes (lípidos, glúcidos o proteínas) se obtienen siempre los mismos compuestos (CO₂, ácido pirúvico, etanol, etcétera).

1.3. El anabolismo (fase constructiva)

Una reacción anabólica es una reacción química para que se forme una sustancia más compleja a partir otras más simples. El anabolismo, es por tanto es el conjunto de reacciones metabólicas mediante las cuales a partir de compuestos sencillos (inorgánicos u orgánicos) se sintetizan moléculas más complejas. Mediante estas reacciones se crean nuevos enlaces por lo que se requiere un aporte de energía que provendrá del ATP.

Las moléculas sintetizadas son usadas por las células para formar sus componentes celulares y así poder crecer y renovarse o serán almacenadas como reserva para su posterior utilización como fuente de energía.

Las reacciones anabólicas se caracterizan por:

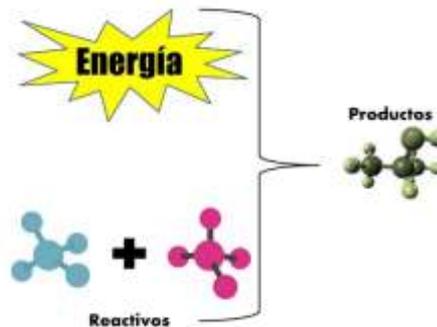
- Son **reacciones de síntesis**, mediante ellas a partir de compuestos sencillos se sintetizan otros más complejos.



- Son **reacciones de reducción**, mediante las cuales compuestos más oxidados se reducen, para ello se necesitan los electrones que ceden las coenzimas reducidas (NADH, FADH₂ etcétera) las cuales se oxidan.



- Son **reacciones endergónicas** que requieren un aporte de energía que procede de la hidrólisis del ATP.



- Son **procesos divergentes** debido a que, a partir de unos pocos compuestos se puede obtener una gran variedad de productos.

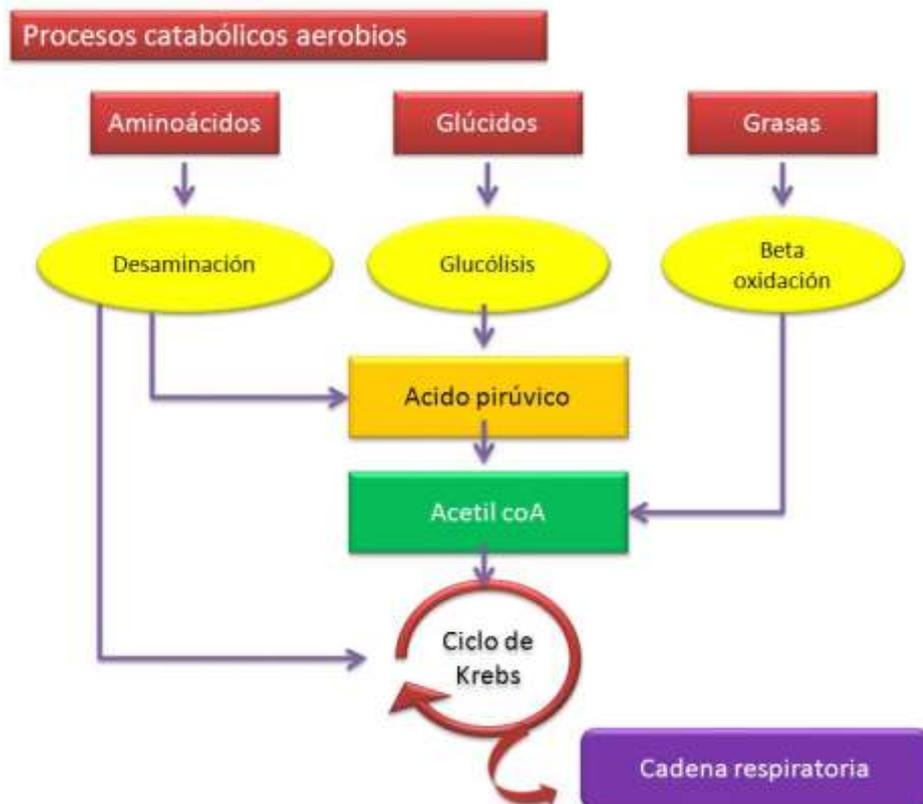
2. Procesos catabólicos

Son procesos de **oxidación** en los que las moléculas orgánicas van perdiendo electrones que, tras pasar por una cadena transportadora, serán captados por una molécula receptora de electrones final. En esos procesos la energía liberada permite la formación de moléculas de ATP.

Los procesos catabólicos se pueden iniciar a partir de varios sustratos orgánicos, especialmente glúcidos, lípidos y proteínas. En cualquier caso, al final, las diferentes rutas metabólicas de la respiración celular confluyen en el **ciclo de Krebs**, y los electrones liberados en el proceso pasan a la cadena respiratoria para formar ATP por **fosforilación oxidativa**. Una variante a este esquema general es el desvío o la ruta alternativa de las fermentaciones.

2.1 Catabolismo aerobio

El **catabolismo aerobio** es un conjunto de reacciones muy complejas por el que se produce la ruptura de biomoléculas complejas transformándolas en moléculas sencillas y se libera energía que es necesaria para que las células puedan desarrollar sus funciones vitales. Parte de la energía química que no es utilizada por las células se almacena formando moléculas de ATP. Estas moléculas contienen mucha energía y se utilizan cuando el organismo las necesita.

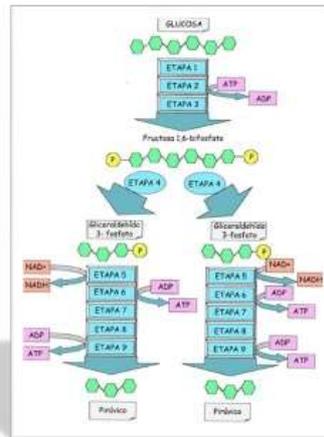


2.1.1. La glucólisis

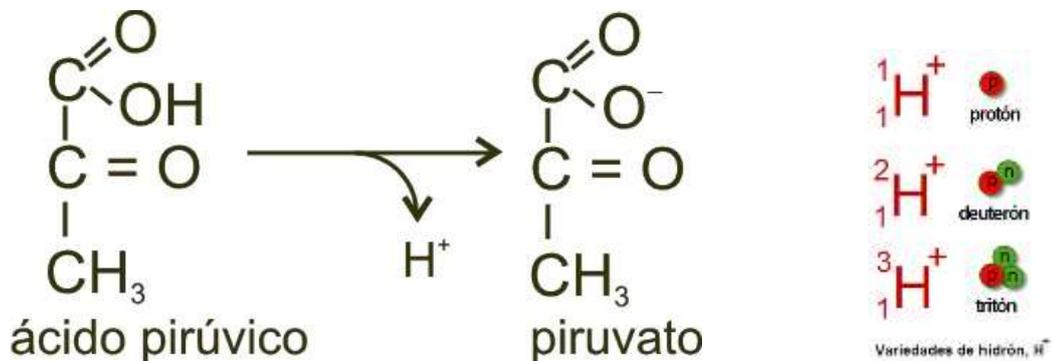
La **glucólisis** o glicolisis (del griego glycos:azúcar y lysis:ruptura), es la vía metabólica encargada de oxidar la glucosa y así obtener energía para la célula. Consiste de 10 reacciones enzimáticas que **convierten a la glucosa en dos moléculas de piruvato**.

Glucólisis

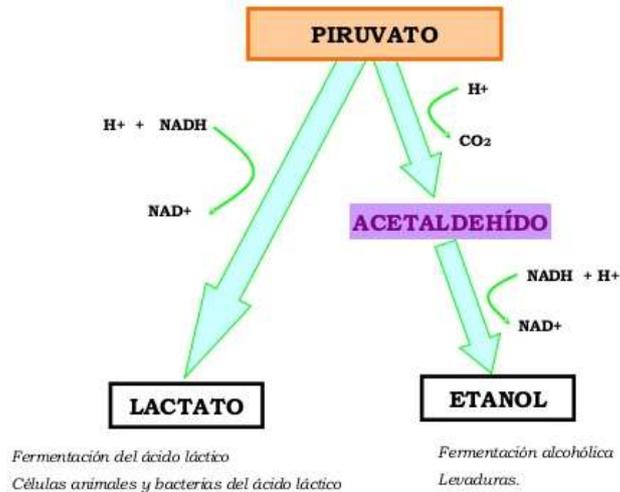
- Oxidación parcial de la glucosa (6C) hasta formar 2 moléculas de **Piruvato (3C)**
- 2 fases: Inversión energética (**preparatoria**) y de ganancia energética (**beneficio**)
- Balance neto = 2 ATP + 2 NADH



El piruvato es el **anión del ácido pirúvico** (es decir, una molécula de ácido pirúvico se oxida perdiendo un catión de hidrógeno, también denominado hidrón o más frecuentemente protón, y se obtiene el piruvato). Es una pequeña molécula, de tan solo 3 carbonos, que resulta ser el eje central del metabolismo celular de todos los seres vivos. Químicamente hablando el ácido pirúvico se denomina ácido oxopropanoico o ácido alfa- cetopropanoico. Consta de 4 hidrógenos, 3 oxígenos y 3 carbonos. Su fórmula química es $\text{CH}_3\text{-CO-COOH}$.

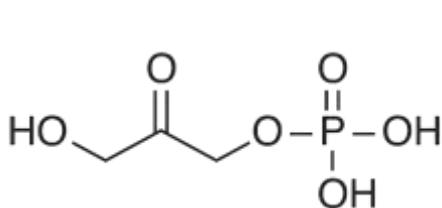
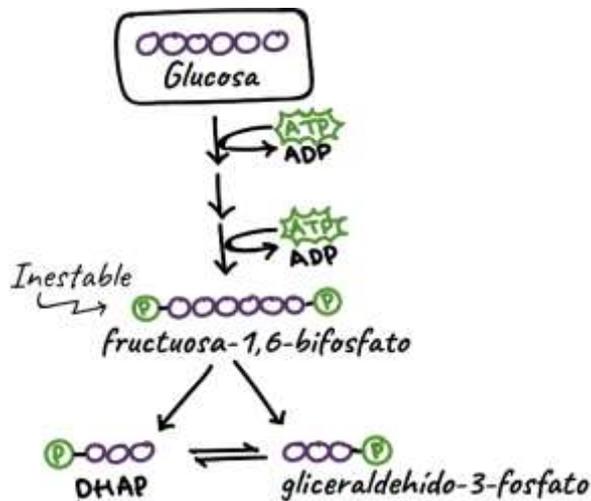


Cuando hay **ausencia de oxígeno** (anoxia o anaerobiosis), el piruvato sigue la vía de la **fermentación**. El tipo de compuesto obtenido de la fermentación suele variar con el tipo de organismo. En los animales, el piruvato fermenta a lactato y en levadura, el piruvato fermenta a etanol. En eucariotas y procariontas, la glucólisis ocurre en el **citósol** de la célula.

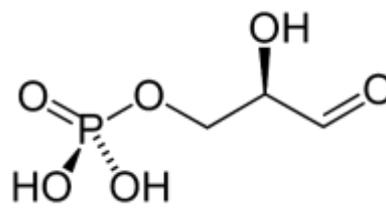


El ciclo se puede dividir en dos etapas:

Fase en que se requiere energía: En esta fase, la molécula inicial de glucosa se reordena y se añaden dos grupos fosfato. Los dos grupos fosfato causan inestabilidad en la molécula modificada —ahora llamada fructosa-1,6-bifosfato—, lo que permite que se divida en dos mitades y forme dos azúcares fosfatados de tres carbonos. Puesto que los fosfatos utilizados en estos pasos provienen de ATP, se deben utilizar dos moléculas de ATP. Los dos azúcares de tres carbonos formados cuando se descompone el azúcar inestable son diferentes entre sí. Solo uno —el gliceraldehído-3-fosfato— puede entrar al siguiente paso. Sin embargo, el azúcar desfavorable, DHAP, se puede convertir fácilmente en el isómero favorable, por lo que ambos completan la vía al final.

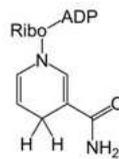
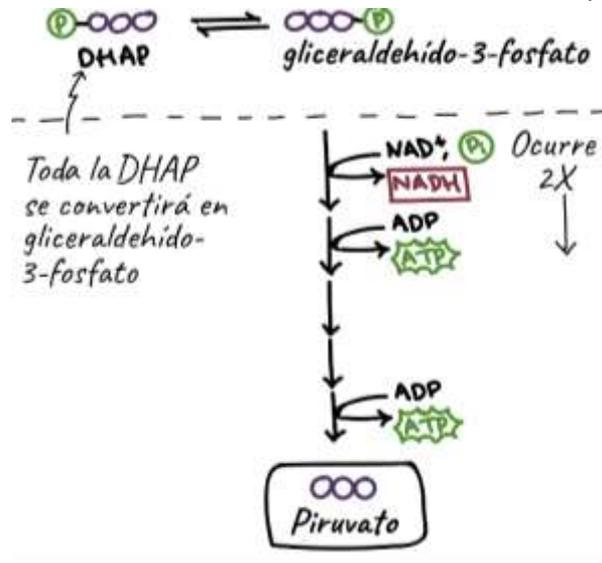


DHAP – Dihidroxiacetona fosfato



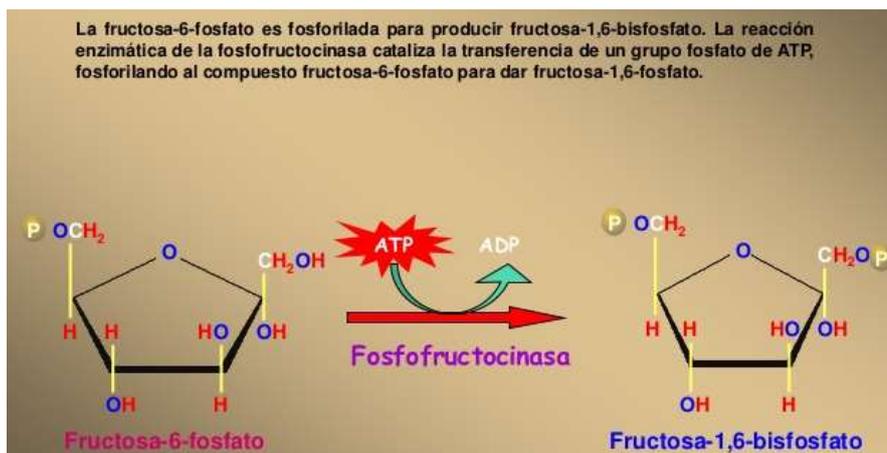
Gliceraldehído-3-fosfato

- Fase en que se libera energía:** En esta fase, cada azúcar de tres carbonos se convierte en otra molécula de tres carbonos, **piruvato**, mediante una serie de reacciones. Estas reacciones producen dos moléculas de ATP y una de NADH. Dado que esta fase ocurre dos veces, una por cada dos azúcares de tres carbonos, resultan cuatro moléculas de ATP y dos de NADH en total.

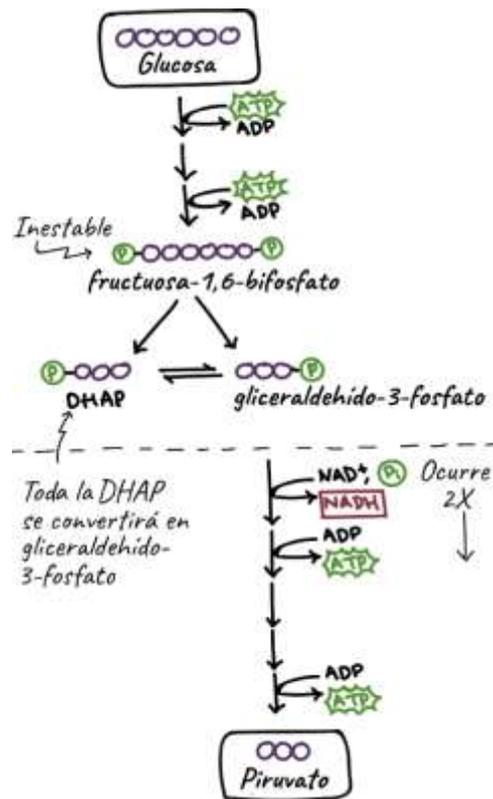


NADH

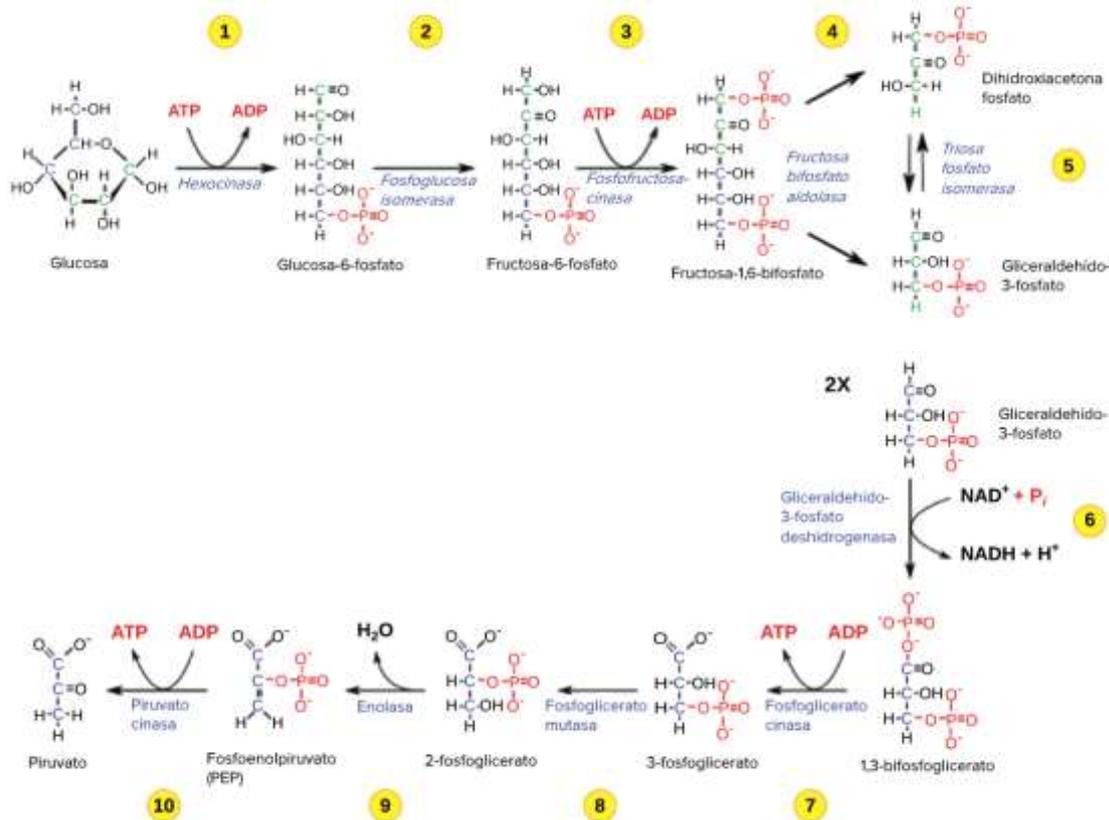
Cada reacción de la glucólisis es catalizada por su propia enzima. La enzima más importante para la regulación de la glucólisis es la fosfofructocinasa, que cataliza la formación de la inestable molécula de azúcar con dos fosfatos, fructosa-1,6-bisfosfato. La fosfofructocinasa acelera o frena la glucólisis en respuesta a las necesidades energéticas de la célula.



En resumen, la glucólisis convierte una molécula de glucosa de seis carbonos en dos moléculas de piruvato de tres carbonos. **El producto neto de este proceso son dos moléculas de ATP producidos - 2 ATP invertidos) y dos moléculas de NADH.**

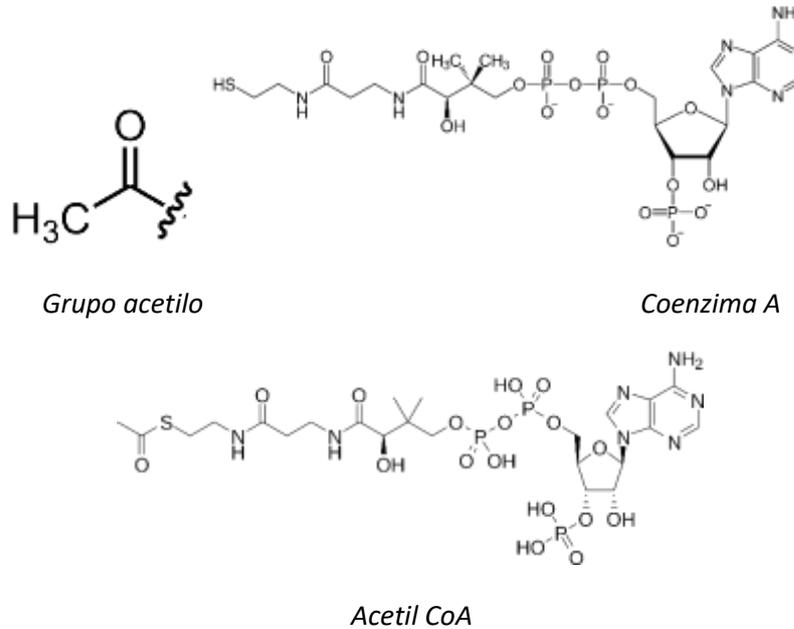


A continuación puedes ver los pasos de la glicolisis al detalle:

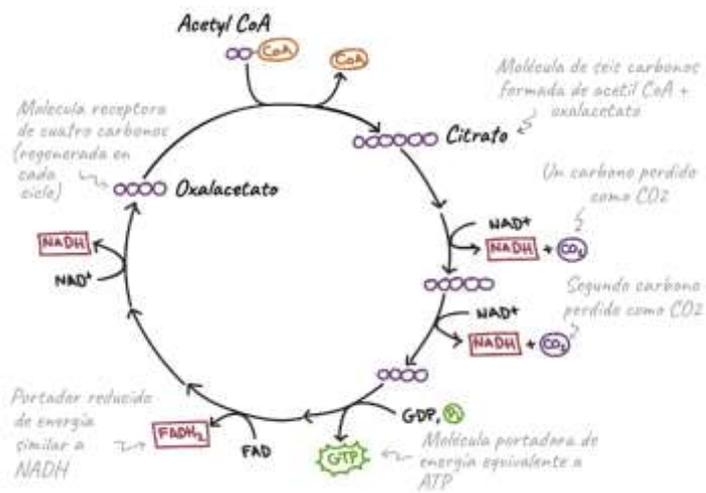


2.1.2. El ciclo de Krebs, o ciclo del ácido cítrico o de los ácidos tricarbóxicos

El ciclo de Krebs (ciclo del ácido cítrico o ciclo de los ácidos tricarbóxicos) es una sucesión de reacciones químicas que forma parte de la respiración celular en todas las células aerobias. Interviene una molécula denominada acetil-CoA (acetil coenzima A, $C_{23}H_{34}N_7O_{17}P_3S$), que es una molécula intermediaria clave en el metabolismo que interviene en un gran número de reacciones bioquímicas. Se forma cuando una molécula de coenzima A ($C_{21}H_{36}N_7O_{16}P_3S$) acepta un grupo acetil o acetilo $-COCH_3$.

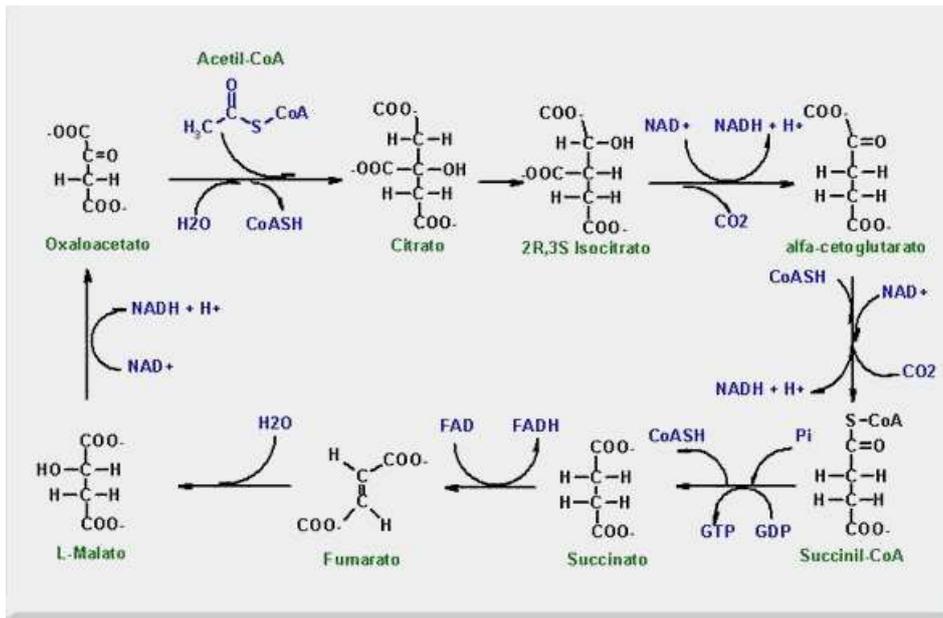


En el ciclo de Krebs es liberada energía almacenada a través de la oxidación del acetil-CoA (derivado de carbohidratos, lípidos y proteínas) en forma de ATP. Se realiza en la matriz mitocondrial en células eucariotas, mientras que en la célula procarionta, el ciclo de Krebs se realiza en el citoplasma. El ciclo comienza tomando **acetil coA** —producida por la oxidación del piruvato y derivada originalmente de la glucosa— como su materia prima y, en una serie de reacciones redox, recolecta gran parte de la energía de sus enlaces en forma de moléculas de **NADH**, **FADH₂** y **ATP**.

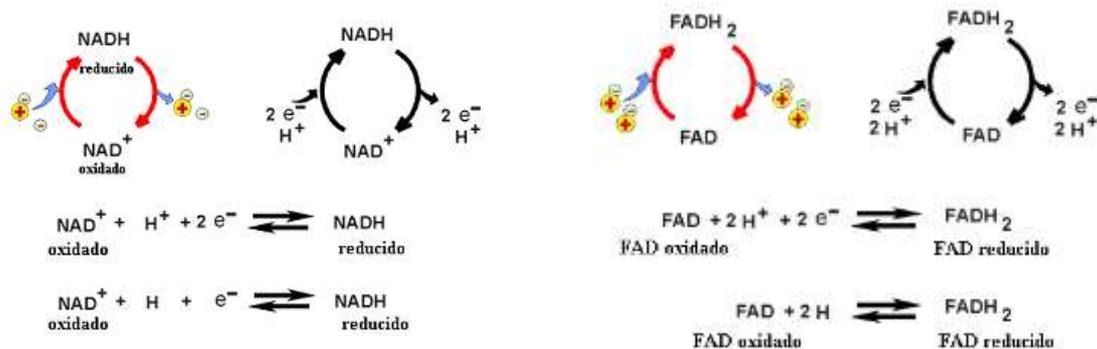


Resumiendo, el piruvato mediante descarboxilación y oxidación se transforma en acetil-CoA, este ingresa en una secuencia cíclica de reacciones químicas que se conocen con el nombre de ciclo de Krebs o ciclo del ácido cítrico. Este ciclo tiene lugar en la matriz mitocondrial y consiste en una secuencia de ocho reacciones consecutivas, formándose 3 moléculas de NADH y una molécula de FADH₂. El poder reductor de estas moléculas será transferido luego a través de la cadena respiratoria mitocondrial.

Como consecuencia del ciclo de Krebs se obtienen moléculas de NADH y FADH₂, que **pasarán sus electrones a lo que se denomina cadena de transporte de electrones**, mediante fosforilación oxidativa, generarán la mayor parte del ATP producido en la respiración celular.



Por cada molécula de glucosa se necesitan dos vueltas del ciclo de Krebs, una por cada piruvato que procede de la glucólisis, que acaban transformándose previamente en Acetil CoA.



Esquema de las reacciones de oxidación-reducción del NAD⁺ y NADH y del FADH₂ y FAD. Cada molécula de NADH y FAD generadas en el ciclo de Krebs se oxidan pasando 2 electrones a la cadena de transporte de electrones.

2.1.3. La cadena respiratoria o de transporte de electrones

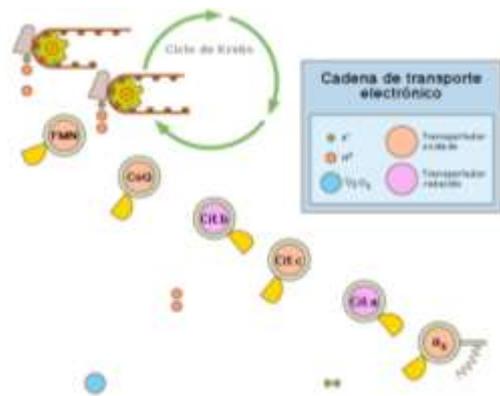
La cadena respiratoria está formada por una serie de moléculas y transportadores, que se reducen y oxidan hasta formar agua. Las reacciones redox son reacciones químicas en las cuales los electrones son transferidos desde una molécula donadora hacia una molécula aceptora.

La cadena de transporte de electrones es una serie de transportadores de electrones que se encuentran en la membrana plasmática de bacterias, en la membrana interna mitocondrial o en las membranas tilacoidales.

La misión de la cadena transportadora de electrones es la de crear un gradiente electroquímico que se utiliza para la síntesis de ATP. Dicho gradiente electroquímico se consigue mediante el flujo de electrones entre diversas sustancias de esta cadena que favorecen en último caso la translocación de protones que generan el gradiente anteriormente mencionado.



1- El ciclo de Krebs produce NADH y FADH₂

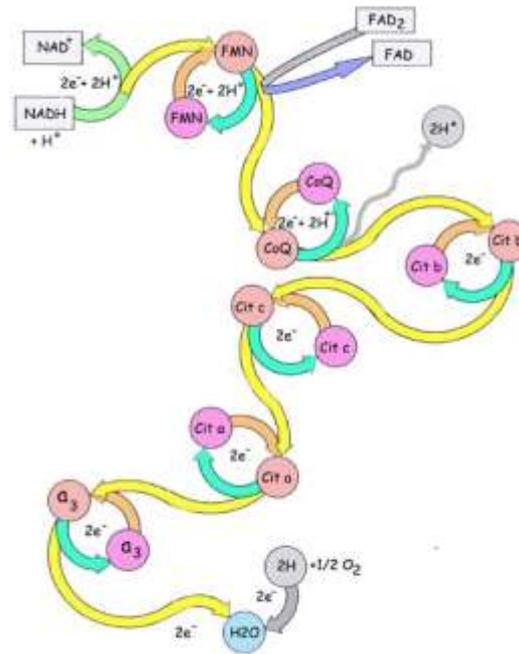


2- Dichas moléculas pasan electrones a la cadena de transporte

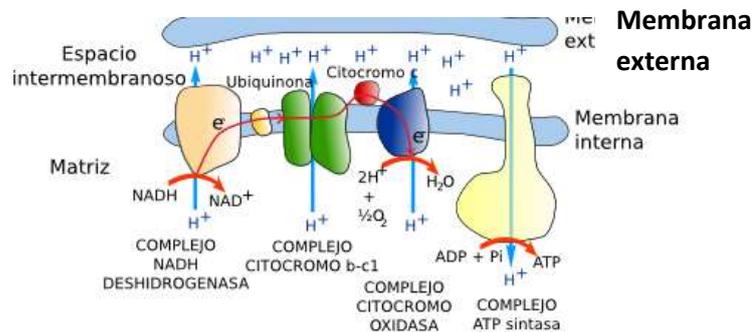
La molécula de glucosa que inició la glucólisis está completamente oxidada. Parte de su energía se ha invertido en la síntesis de ATP. Sin embargo, la mayor parte de la energía está en los electrones capturados por el NAD⁺ y el FAD.

Los electrones procedentes de la glucólisis, de la oxidación del ácido pirúvico y del ciclo de Krebs se encuentran en un nivel energético aún muy alto. En el transporte de electrones éstos son conducidos a través de una cadena con múltiples y sucesivos aceptores. Cada uno de los cuales es capaz de aceptar electrones a un nivel ligeramente inferior al precedente. Los transportadores pueden existir en dos estados de oxidación próximos, pasando del uno al otro según acepten o desprendan electrones.

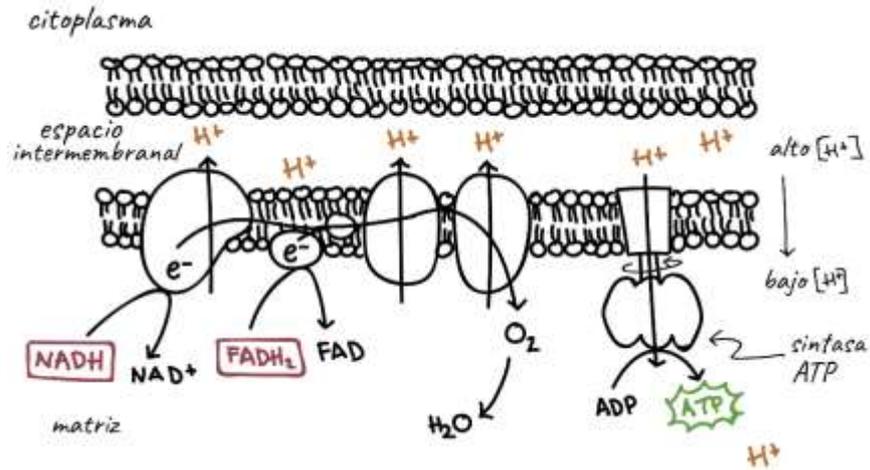
Cuando los electrones se mueven por la cadena transportadora salen a niveles energéticos inferiores y van liberando energía. Esta energía se emplea para fabricar ATP, a partir de ADP, en el proceso de fosforilación oxidativa. Por cada dos electrones que pasan del NADH al oxígeno se forman 3 moléculas de ATP. Por cada dos electrones que pasan desde el FADH₂ al oxígeno forman 2 de ATP.



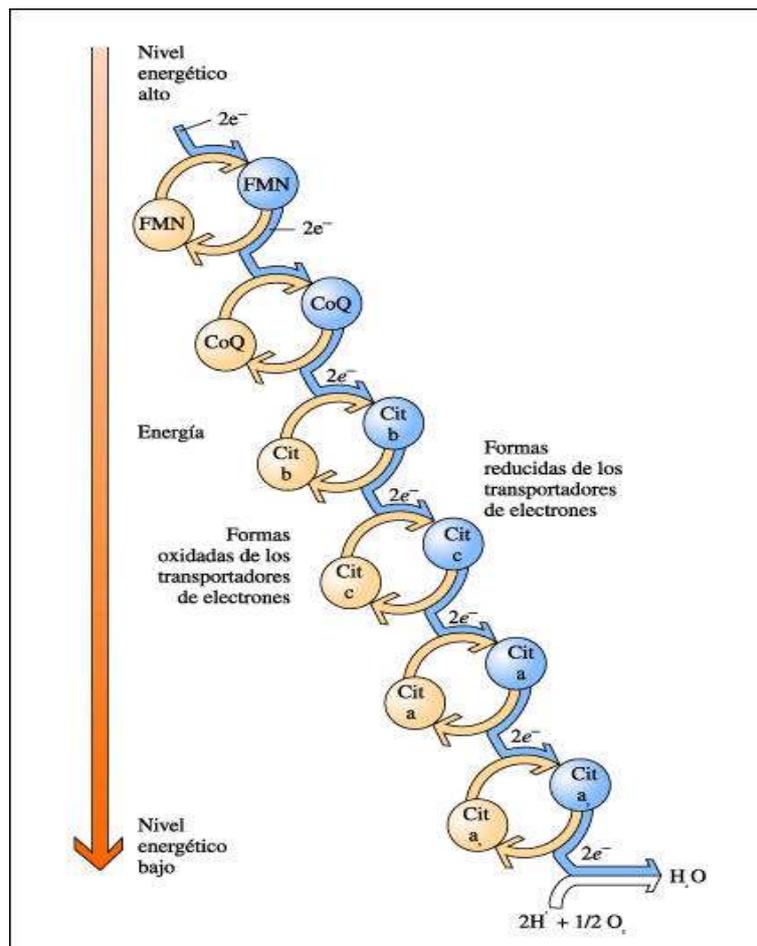
La energía será liberada, poco a poco, a lo largo de la cadena respiratoria que tiene lugar en las crestas y en la membrana mitocondrial interna. En dicha membrana existen *cuatro* complejos enzimáticos:



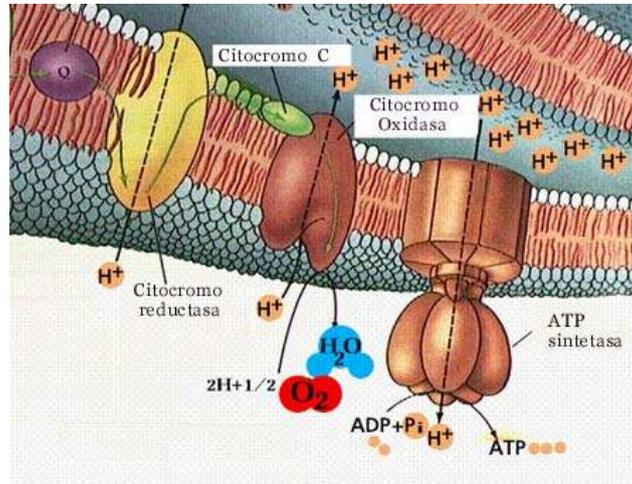
El **Complejo I** de la cadena es capaz de transferir protones H⁺ al interior de la membrana de los tilacoides o mitocondrias, y de **captar electrones del NADH o FADH**, que **cederá al complejo III para activarlo** y que también **transporte electrones** y éste se los dará al **complejo IV** con el mismo fin. En el caso de las bacterias el transporte de protones se realiza hacia el exterior celular. El fin de este transporte es generar un gradiente de entre ambos lados de la membrana para que los H⁺ solo puedan pasar a través de la ATP-sintasa. Ésta enzima es capaz de convertir una molécula de adenosín difosfato (ADP) y un fosforo inorgánico (Pi) en una molécula de ATP, gracias al paso de H⁺.



Se considera que una molécula de NADH permite la formación de 3 moléculas de ATP, mientras que una de FADH_2 sólo aportará 2 ATP. Tanto los electrones como los protones, que han sido impulsados a lo largo de la cadena respiratoria, deben unirse a un aceptor final. En la respiración aerobia el aceptor último de electrones (y protones) es el O_2 , que al unirse al H^+ , forma H_2O como producto final.

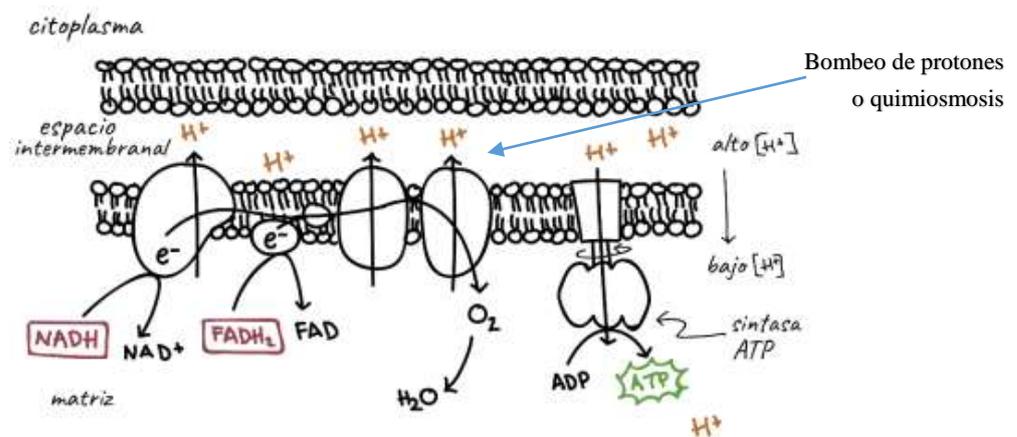


Los complejos I, III y IV de la cadena de transporte de electrones, por tanto, son bombas de protones. Conforme los electrones se desplazan cuesta abajo energéticamente, los complejos capturan la energía liberada y la usan para bombear iones de H^+ de la matriz hacia el espacio intermembranal. Este bombeo genera un gradiente electroquímico a través de la membrana interna de la mitocondria. En algunas ocasiones, el gradiente se llama **fuerza protón-motriz** y puedes pensar en ella como una forma de energía almacenada, algo así como una batería.



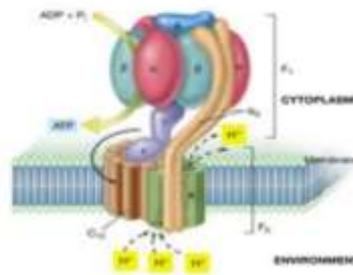
2.1.4. La fosforilación oxidativa

En conjunto, la cadena de transporte de electrones y la quimiosmosis constituyen la **fosforilación oxidativa**, que culmina con la formación de moléculas de ATP. En la matriz mitocondrial, el NADH y el $FADH_2$ depositan sus electrones en la cadena (en el primer y segundo complejos de la cadena, respectivamente). El movimiento "cuesta abajo" de los electrones a través de la cadena causa que el primer, tercer y cuarto complejos bombeen protones hacia el espacio intermembranal, en un proceso denominado **quimiosmosis**.



Finalmente, los electrones llegan al oxígeno, el cual los acepta junto con protones y se forma agua. El gradiente de protones producido por el bombeo de estos durante la cadena de transporte de electrones se utiliza para sintetizar ATP. Los protones fluyen en dirección de su gradiente de concentración hacia la matriz a través de la proteína de membrana ATP-sintetasa, la cual gira con el flujo (como una rueda hidráulica) y cataliza la conversión de ADP en ATP.

ATP SINTETASA



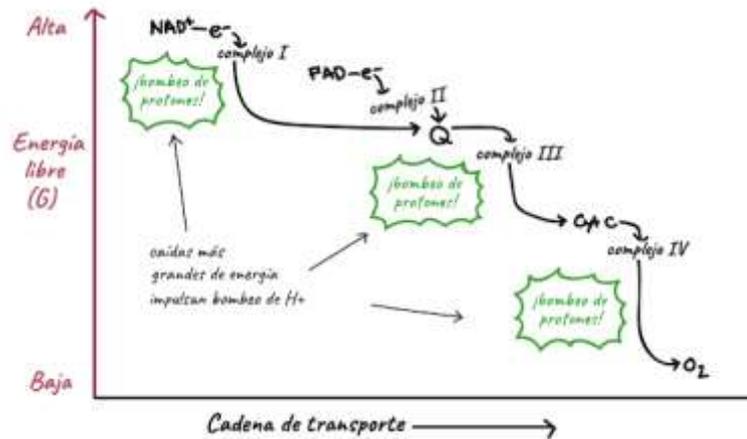
La **cadena de transporte de electrones**, como hemos visto, es una serie de proteínas y moléculas orgánicas que se encuentran en la membrana interior de la mitocondria. Los electrones pasan de un miembro de la cadena de transporte al siguiente en una serie de reacciones redox. La energía liberada en estas reacciones se captura como un gradiente de protones, el cual se utiliza a su vez para para formar ATP en la **quimiosmosis**. **En conjunto, la cadena de transporte de electrones y la quimiosmosis constituyen la fosforilación oxidativa.** Los pasos clave de este proceso, mostrados de manera simplificada en el diagrama anterior, incluyen:

- **Entrega de electrones por NADH y FADH₂:** Estas moléculas que proceden de la glucólisis (NADH) y ciclo de Krebs (NADH y FADH₂) transfieren electrones a las moléculas cercanas al inicio de la cadena de transporte, que salen de átomos de hidrógeno, quedando libres los denominados protones (que son cationes H⁺). En el proceso se convierten en NAD⁺ y FAD, que pueden ser reutilizados en otros pasos de la respiración celular.

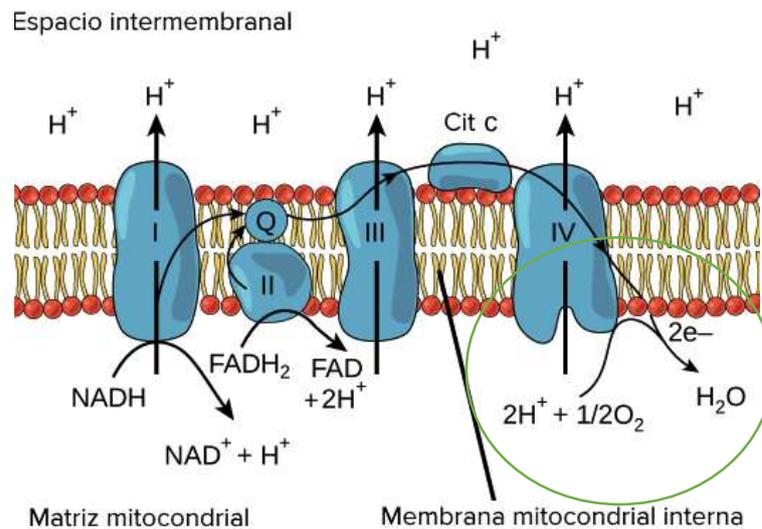
El **NADH** es muy bueno donando electrones en reacciones redox (o sea que sus electrones están en un nivel de energía alto), por lo que puede transferir sus electrones directamente al complejo I y se transforma otra vez en NAD⁺. El movimiento de los electrones a través del complejo I en una serie de reacciones redox libera energía, la cual el complejo usa para bombear protones desde la matriz hacia el espacio intermembranal.

El **FADH₂** no es tan bueno para donar electrones como el NADH (o sea que sus electrones se encuentran en un nivel de energía más bajo), por lo que no puede transferir sus electrones hacia el complejo I. En su lugar, introduce los electrones a la cadena de transporte a través del complejo II, el cual no bombea protones a través de la membrana. Debido a esto, las moléculas de FADH₂ producen un menor bombeo de protones (y contribuyen menos al gradiente de protones) comparadas con las de NADH.

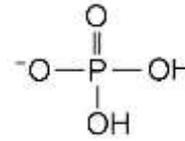
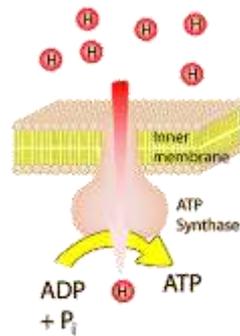
- **Transferencia de electrones y bombeo de protones.** Conforme se mueven los electrones en la cadena que hay en la membrana de la matriz mitocondrial, se desplazan de un nivel de energía más alto a uno más bajo, lo que libera energía. Parte de esta energía se utiliza para bombear iones de H⁺, lo que los desplaza fuera desde la matriz hacia el espacio intermembranal. Este bombeo establece un gradiente electroquímico, es decir, una diferencia de potencial porque dentro de la membrana hay protones y fuera electrones.



- **Separación de oxígeno molecular para formar agua.** Al final de la cadena de transporte de electrones, los electrones se transfieren a una molécula de oxígeno O_2 , la cual se rompe a la mitad y recolecta H^+ para formar agua.



- **Síntesis de ATP impulsada por un gradiente.** Cuando fluyen por el gradiente de regreso hacia la matriz, los iones de H^+ pasan a través de una enzima llamada ATP sintetasa que hay en la membrana de la cresta mitocondrial, la cual aprovecha el flujo de protones para sintetizar ATP. Cuando los protones fluyen en el sentido de su gradiente de concentración (desde el espacio intermembranal hacia la matriz), su única ruta es a través de la ATP sintetasa, una enzima incrustada en la membrana interna de la mitocondria. El flujo de protones a través de la ATP sintetasa causa que esta gire (de forma muy similar a como el agua hace que gire una rueda hidráulica) y su movimiento cataliza la conversión de ADP y P_i en ATP.



Molécula de Pi (fosfato inorgánico)

2.1.5. Rendimiento de ATP

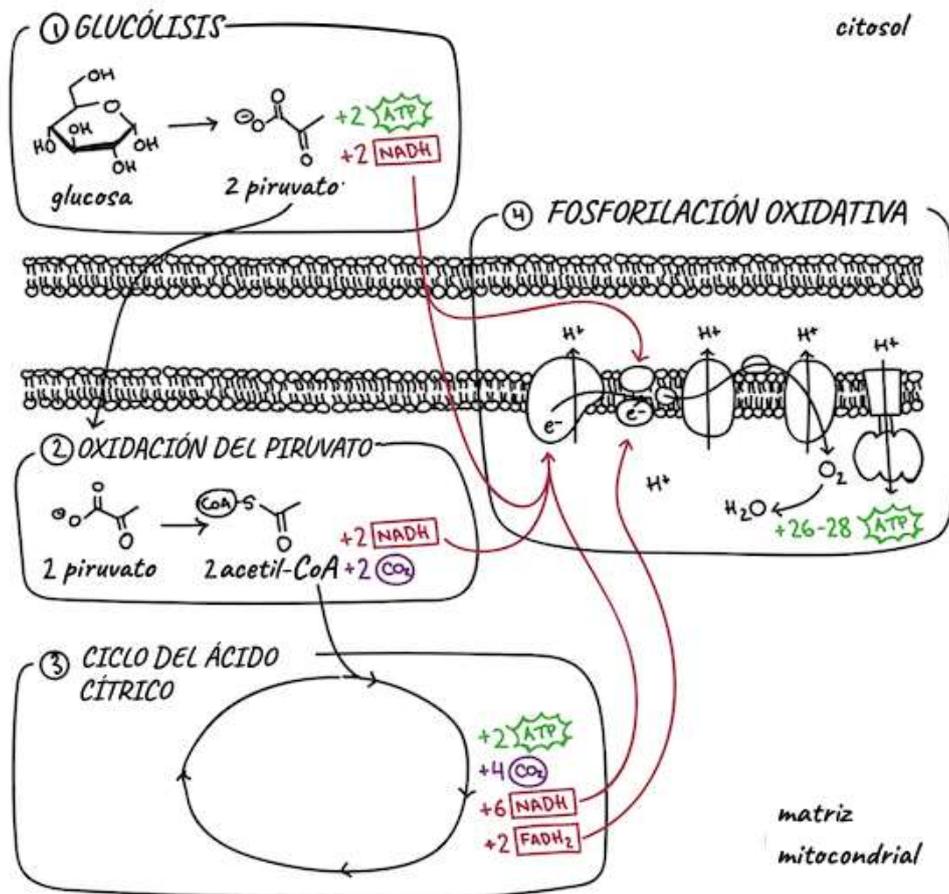
La quimiosmosis es notable por contribuir con más del 80% del ATP obtenido de la degradación de la glucosa en la respiración celular, pero no es exclusiva de esta última. Por ejemplo, la quimiosmosis también es importante en las reacciones dependientes de la luz en la fotosíntesis.

¿Qué le sucedería a la energía almacenada en el gradiente de protones si no se utilizara para sintetizar ATP o hacer otro trabajo celular? Se liberaría como calor; curiosamente, algunos tipos de células utilizan deliberadamente el gradiente de protones para generar calor en lugar de sintetizar ATP. Esto podría parecer un desperdicio, pero es una estrategia importante para animales que necesitan mantenerse calientes. Por ejemplo, los mamíferos que hibernan (como los osos) tienen células especializadas conocidas como adipocitos marrones. Los adipocitos marrones producen **proteínas desacopladoras** que se insertan en la membrana interna de la mitocondria. Estas proteínas simplemente son canales que permiten el paso de los protones desde el espacio intermembranal hacia la matriz sin atravesar la ATP sintetasa. Al proveer una ruta alterna para que los protones fluyan de regreso a la matriz, las proteínas desacopladoras permiten que la energía del gradiente se disipe como calor.

¿Cuántas moléculas de ATP obtenemos por cada glucosa en la respiración celular? Las fuentes más actuales estiman que el rendimiento máximo de ATP obtenido por molécula de glucosa se encuentra entre 30-32 moléculas de ATP. En la glucólisis se generan dos moléculas netas de ATP y en el ciclo del ácido cítrico, otras dos moléculas de ATP (o GTP, que es equivalente desde el punto de vista energético). Fuera de estos cuatro, el resto de las moléculas de ATP se generan en la fosforilación oxidativa. Según los indicios obtenidos luego de un arduo trabajo experimental, se necesita que fluyan cuatro iones de H⁺ hacia la matriz a través de la ATP sintetasa para producir la síntesis de una molécula de ATP. Cuando los electrones del NADH se mueven a través de la cadena de transporte se bombean 10 iones de H⁺ desde la matriz hacia el espacio intermembranal, por lo que cada NADH resulta en 2.5 moléculas de ATP, aproximadamente. Los electrones del FADH₂, que se incorporan a la cadena en una etapa posterior, impulsan el bombeo de solo 6 H⁺, lo que lleva a la producción de casi 1.5 ATP.

Con esta información, podemos hacer un pequeño inventario de la degradación de una molécula de glucosa:

Etapa	Productos directos (netos)	Rendimiento final de ATP (neto)
Glucólisis	2 ATP	2 ATP
	2 NADH	3-5 ATP
Oxidación del piruvato	2 NADH	5 ATP
Ciclo del ácido cítrico	2 ATP/GTP	2 ATP
	6 NADH	15 ATP
	2 FADH ₂	3 ATP
Total		30-32 ATP



Un número en esta tabla todavía no es preciso: el rendimiento de ATP del NADH producido en la glucólisis. Esto es porque la glucólisis ocurre en el citosol y el NADH no puede cruzar la membrana mitocondrial interna para entregar sus electrones al complejo I. Por el contrario, debe pasar sus electrones a un "sistema de transporte" molecular que los entrega, después de una serie de pasos, a la cadena de transporte de electrones.

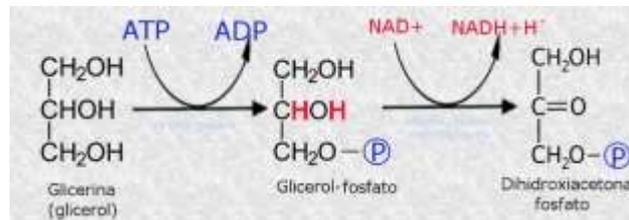
Algunas células de tu cuerpo tienen un sistema de transporte que lleva electrones a la cadena de transporte mediante $FADH_2$. En este caso, solo se producen 3 ATP por los dos NADH de la glucólisis. Otras células de tu cuerpo tienen un sistema de transporte que lleva los electrones vía NADH, lo que resulta en la producción de 5 ATP. En bacterias, la glucólisis y el ciclo del ácido cítrico ocurren en el citosol, por lo que no es necesario el transporte adicional y se producen 5 ATP.

30-32 moléculas de ATP por la degradación de una molécula de glucosa es un estimado optimista y el rendimiento real puede ser menor. Por ejemplo, algunos intermediarios de la respiración celular pueden ser desviados por la célula y usarse en otras vías biosintéticas, lo que reduce el número de moléculas de ATP producidas. La respiración celular es un nexo de muchas vías metabólicas diferentes de la célula que forma una red que es más grande que las vías de la degradación de glucosa.

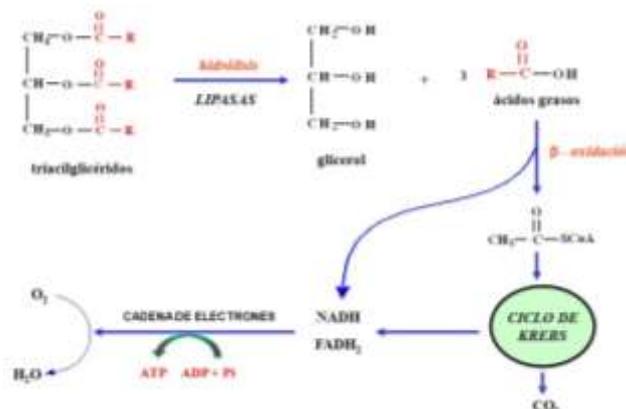
2.1.6. El catabolismo de los lípidos

Los lípidos, aportan más energía que los glúcidos (1 g de grasas aportan 9 kcal). Los acilglicéridos se descomponen en glicerol y en ácidos grasos.

- El glicerol puede seguir varios destinos metabólicos, pero en el catabólico se transforma en dihidroxiacetona-fosfato y se incorpora a la glucólisis.



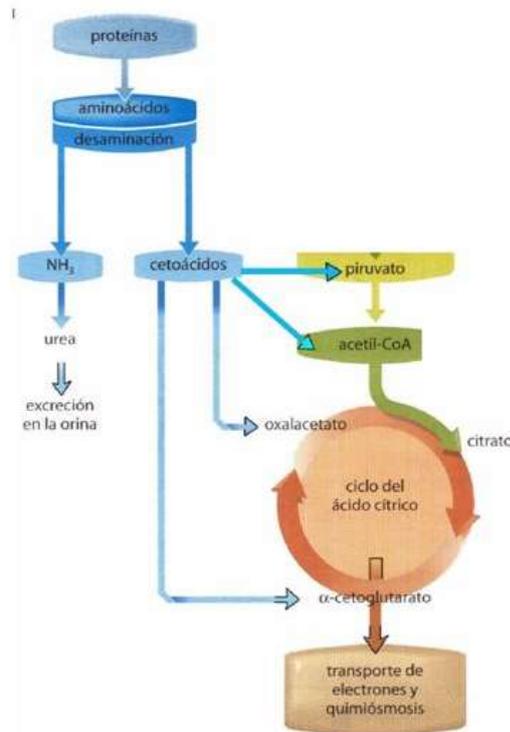
- Los ácidos grasos pasan al interior de las mitocondrias y, en la matriz mitocondrial, tiene lugar la β -oxidación. En este proceso cada ácido graso se va oxidando, hasta que termina por consumirse. En cada paso se forman una molécula de $FADH_2$, una de NADH y un acetil-CoA. Los transportadores de electrones $FADH_2$ y NADH liberan la energía que portan a lo largo de la cadena respiratoria mitocondrial, mientras que el Acetil-CoA se incorpora al ciclo de Krebs.



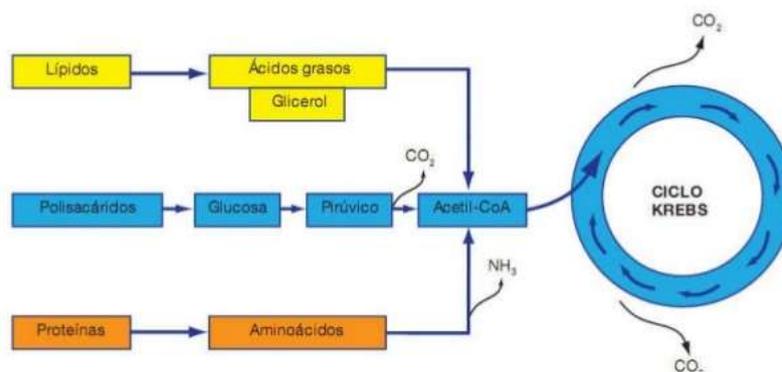
2.1.7. El catabolismo de las proteínas

Las proteínas, se pueden descomponer para suministrar energía, de forma que se libere el grupo amino (que forma la urea y se elimina por la orina) y al final se pueda obtener acetil-CoA que se incorpora al ciclo de Krebs. Los aminoácidos resultantes de la descomposición de las proteínas se pueden degradar por:

- ✓ *Transaminación*, que consiste en el traspaso del grupo amino del aminoácido a un α -cetoácido, de manera que se degrada un aminoácido y se forma otro nuevo.
- ✓ *Desaminación oxidativa*, se produce la liberación directa de los grupos amino.
- ✓ *Descarboxilación*, se produce la pérdida del grupo carboxilo terminal.



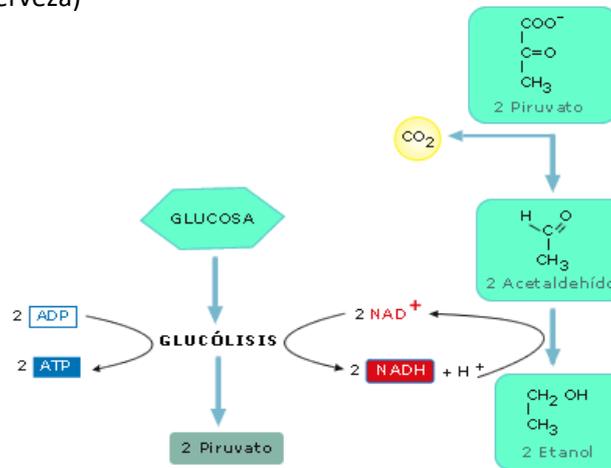
Catabolismo de la célula



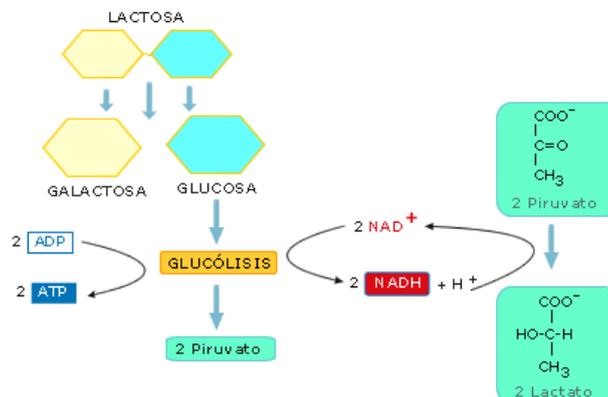
2.2. Catabolismo anaerobio

Las fermentaciones son procesos anaerobios, realizados por microorganismos que no toleran el oxígeno o por ciertas células animales o vegetales cuando no disponen de suficiente oxígeno. Son poco rentables desde el punto de vista energético, ya que la oxidación de la materia orgánica es incompleta y se forma mucho menos ATP que en la respiración celular aerobia. Dependiendo el producto final, se diferencian varios tipos de fermentaciones:

- **Fermentación alcohólica:** el piruvato se transforma en etanol y se desprende CO_2 . La realizan, sobre todo, levaduras del género *Saccharomyces* que tienen interés en la industria alimenticia por los productos residuales de su metabolismo: el CO_2 para esponjar la masa en la fabricación del pan; y el etanol para producir diferentes bebidas alcohólicas (cerveza)



- **Fermentación láctica:** el piruvato se transforma en lactato. La realizan diversas bacterias (*Lactobacillus*...) que fermentan la leche, y se utilizan para obtener derivados lácteos, como el yogurt o el queso.



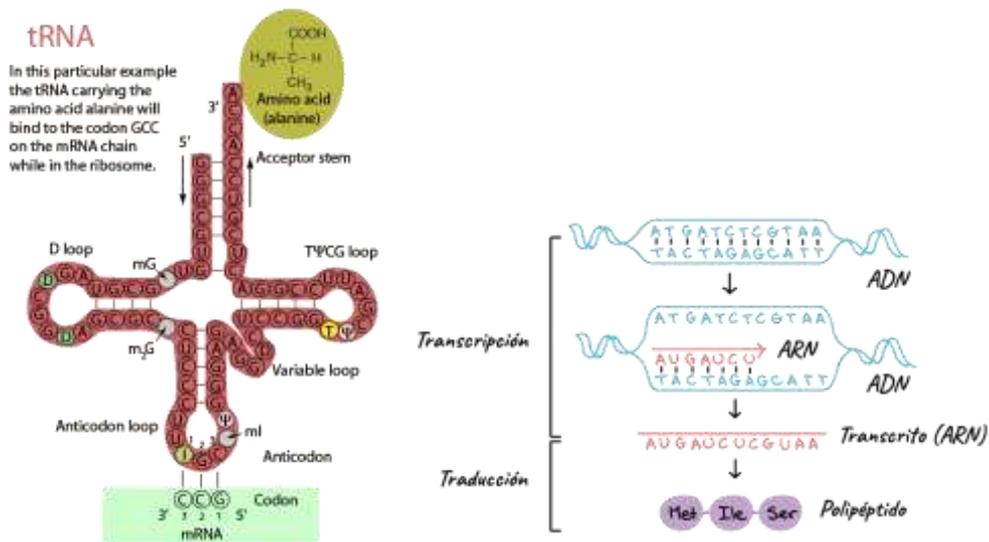
3. Procesos anabólicos

3.1. Biosíntesis de proteínas

En la síntesis de proteínas intervienen dos tipos de ARN. Por una parte, está el ARN mensajero (ARNm) lleva la información sobre la secuencia de aminoácidos de la proteína desde el ADN hasta el ribosoma, lugar en que se sintetizan las proteínas de la célula. Es una molécula intermediaria entre el ADN y la proteína. El ARNm se sintetiza en el nucleoplasma del núcleo celular y de allí accede al citosol, donde se hallan los ribosomas, a través de los poros de la envoltura nuclear.

Por otra parte, interviene el llamado ARN de transferencia (ARNt) son cortos polímeros de unos 80 nucleótidos que transfiere un aminoácido específico al polipéptido en crecimiento; se unen a lugares específicos del ribosoma durante la traducción. Tienen un sitio específico para la fijación del aminoácido (extremo 3') y un anticodón formado por un triplete de nucleótidos que se une al codón complementario del ARNm mediante puentes de hidrógeno

La síntesis de proteínas es el proceso anabólico mediante el cual se forman las proteínas a partir de los aminoácidos. Es un proceso que consta de dos fases, llamadas transcripción y traducción. Los aminoácidos son transportados por el ARN de transferencia (ARNt), específico para cada uno de ellos, y son llevados hasta el ARN mensajero (ARNm), donde se aparean el codón de éste y el anticodón del ARN de transferencia, por complementariedad de bases, y de esta forma se sitúan en la posición que les corresponde.

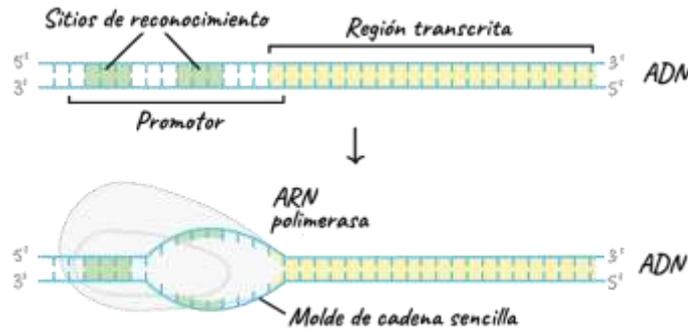


La información genética, contenida en el ARNm, se escribe a partir de cuatro letras, que corresponden a las bases nitrogenadas del ARN (A, C, G y U), las cuales van agrupadas de tres en tres. Cada grupo de tres se llama codón y está encargado de codificar un aminoácido o un símbolo de puntuación (Comienzo, parada). Un anticodón es la secuencia de nucleótidos ubicada en el ARNt, complementaria al codón ubicado en el ARNm: "A" y "U" son complementos, y también "G" y "C", cada codón tiene un solo anticodón y viceversa. El codón "AUG" de ARNm se acopla al anticodón "UAC" del ARNt.

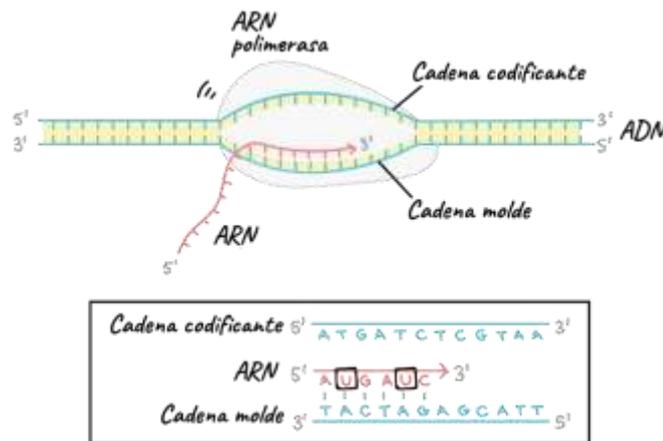
Fase 1. Transcripción

La transcripción es el paso de una secuencia de ADN a una secuencia de ARN mensajero, que se usará para la síntesis proteica. En la transcripción de eucariontes se distinguen las siguientes fases:

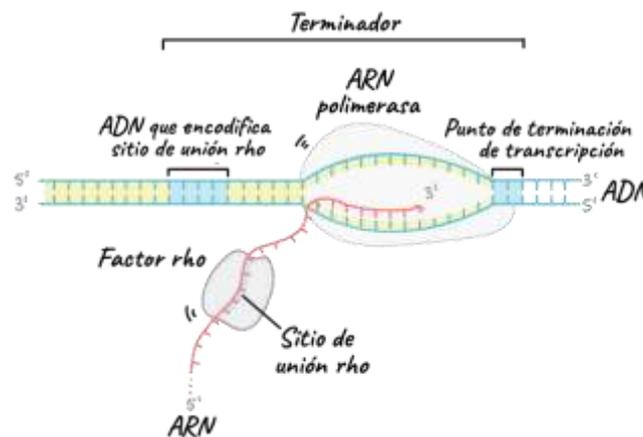
a) **Iniciación:** la ARN polimerasa II se une a una zona del ADN llamada promotor.



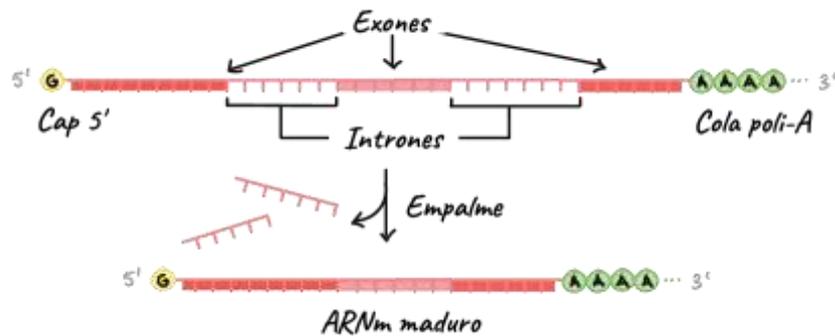
b) **Elongación:** la síntesis de ARN se realiza en sentido 5'-3'.



c) **Finalización:** parece que está relacionado con la secuencia TTATTT. Ahora interviene un poli-A polimerasa que añade una cola de poli-A al pre-ARNm.



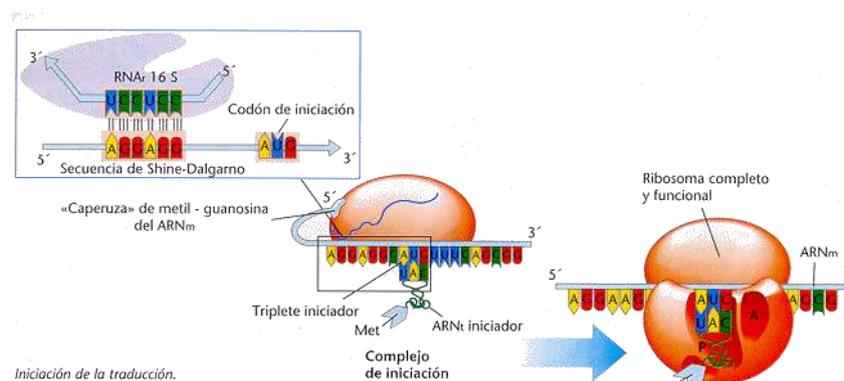
d) **Maduración:** se produce en el núcleo y la hace una enzima llamada RNPpn, que eliminan zonas llamadas intrones. Posteriormente las ARN ligasas empalman los exones (zonas que no se eliminan) y forman el ARNm.



Fase 2. Traducción

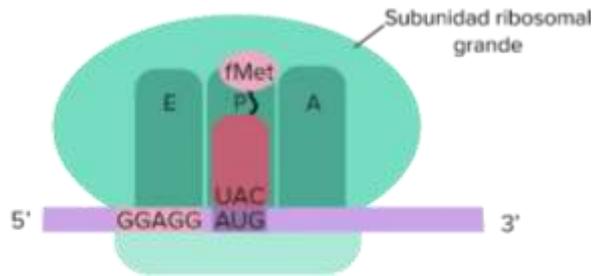
Tiene lugar en los ribosomas, de una forma muy similar en procariontes y eucariontes. Comprende las siguientes etapas:

a) **Iniciación:** Comienza por el triplete iniciador del ARNm (AUG), que está próximo a la caperuza 5'. Este triplete va precedido de la secuencia AGGAGG (secuencia de Shine-Dalgarno) que es la zona de unión con el ribosoma. La subunidad menor del ribosoma reconoce la caperuza y se une al ARNm en la zona próxima al triplete o codón iniciador. Esta caperuza aporta el ARNt iniciador que a su vez aporta el aminoácido metionina. Este ARNt contiene un triplete complementario al AUG, es decir el UAC, llamado anticodón (la proteína sintetizada contiene en su extremo el aminoácido metionina).

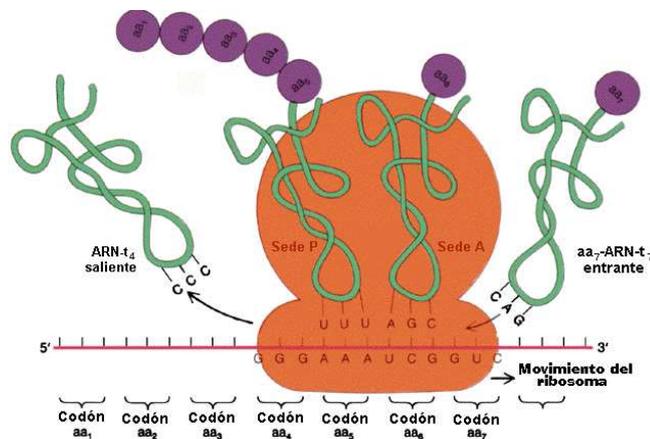


Una vez encajado el ARNt-metionina, se deja paso a la subunidad mayor del ribosoma, formándose así el ribosoma completo y funcional. En él hay tres sitios claves:

- Sitio E (exit): Es el sitio de salida del ARNt
- Sitio P (peptidil) ocupado por el ARNt-metionina
- Sitio A (aminoacil): que está libre para recibir un segundo ARNt (sólo el que su anticodón coincida con el del codón del ARNm) cargado con un nuevo aminoácido.

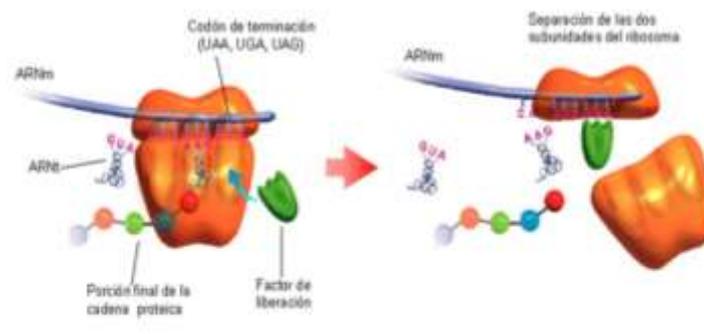


- b) Elongación de la cadena peptídica:** es un proceso catalizado por la enzima peptidil transferasa, mediante enlaces peptídicos se van uniendo aminoácidos a la cadena peptídica. Cada vez que llega un aminoácido ocurre un proceso cíclico de elongación, en el que el aminoácido en el sitio E sale, el que está en el sitio A de entrada pasa al sitio P para dejar hueco en el sitio A al ARNt entrante que trae un nuevo aminoácido.



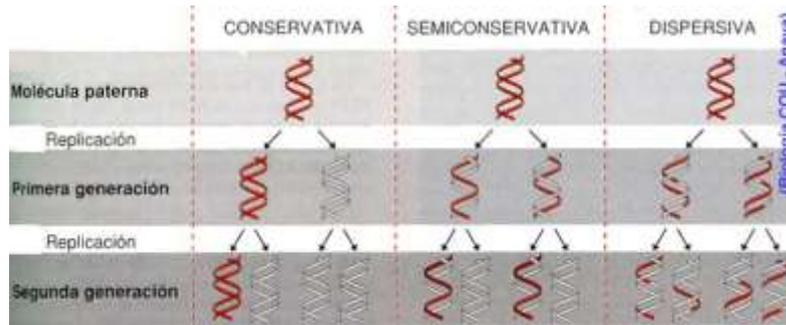
- c) Fin de la síntesis de la cadena peptídica:** ocurre cuando aparece uno de los codones de terminación (UAA, UAG, UGA). En este momento un factor proteico de terminación (RF) se une al codón de terminación e impide que algún ARNt con otro aminoácido (ARNt-aminoacil) se aloje en el sitio A. En este momento se produce la hidrólisis de la cadena peptídica y se separan las dos subunidades del ribosoma.

- Si en la cámara A aparece uno de los tres codones de detención (UGA, UAA, UAG), una proteína llamada **factor de liberación** entrará a la cámara A.
- El ribosoma se **desacoplará**, el péptido se liberará del RNAt y la traducción concluirá. En este caso se habría formado el péptido.

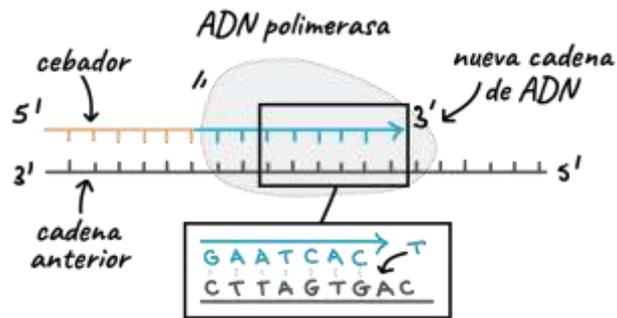


3.2. Duplicación del ADN

Se dieron muchas hipótesis sobre cómo se duplicaba el ADN hasta que Watson y Crick propusieron la hipótesis semiconservativa, según la cual, las moléculas de ADN formadas a partir de otra antigua, tienen una hebra antigua y otra nueva. Primero las hebras se separan y luego se obtiene la complementaria de cada una obteniéndose una copia idéntica al ADN original. Este proceso por tanto nos lleva de una molécula de inicio a dos moléculas "hijas", en las que cada nueva doble hélice contiene una cadena nueva y una vieja.



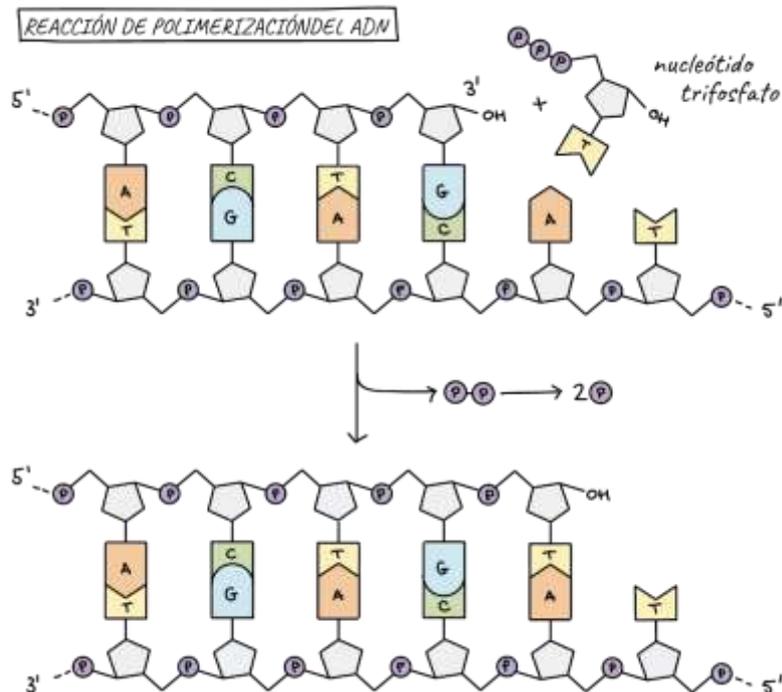
Una de las moléculas claves en la replicación del ADN es la enzima **ADN polimerasa**, encargada de la **reacción de polimerización del ADN**. Las ADN polimerasas son responsables de la síntesis de ADN: añaden nucleótidos uno por uno a la cadena creciente de ADN, e incorporan solo aquellos que sean complementarios al molde.



Estas son algunas características clave de las ADN polimerasas:

- Siempre necesitan un molde.
- Solo pueden agregar nucleótidos al extremo 3' de la cadena de ADN.
- No pueden comenzar una cadena de ADN desde cero, sino que requieren de una cadena preexistente o segmento corto de nucleótidos llamado **cebador**.
- Pueden **corregir**, o revisar su trabajo, eliminando la gran mayoría de nucleótidos "equivocados" que se agregan accidentalmente a la cadena.

La adición de nucleótidos requiere energía. Esta energía proviene de los nucleótidos mismos, que tienen tres fosfatos unidos a ellos (muy similar a la molécula portadora de energía ATP). Cuando se rompe el enlace entre los fosfatos, la energía liberada se utiliza para formar un enlace entre el nucleótido entrante y la cadena creciente.



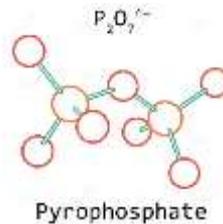
El diagrama anterior muestra una cadena molde de ADN con una cadena nueva que está siendo sintetizada en ese momento. Las bases de la cadena nueva y del molde forman parejas complementarias que se mantienen unidas por puentes de hidrógeno. Las dos cadenas son antiparalelas. Sus secuencias son:

Cadena nueva: 5' ACTG... 3'

Cadena molde: 3' TGACAT 5'

Al final de la cadena nueva, el último nucleótido tiene un grupo hidroxilo 3' expuesto. Este grupo hidroxilo experimentará una reacción química con el grupo fosfato de un nucleótido entrante, que resultará en la formación de un nuevo enlace (y la adición del nucleótido al extremo de la cadena). Específicamente, el siguiente nucleótido expuesto en el molde es una A. El nucleótido complementario a A es T, así que cuando una T forma pareja con la A de la cadena molde, experimentará una reacción con el hidroxilo 3' al final de la cadena y será añadido a ella.

Cada nucleótido está compuesto de un azúcar con una cadena de tres fosfatos, una base y un hidroxilo unido. El hidroxilo 3' expuesto en el extremo de la cadena creciente formará un enlace con el fosfato más interior en la cadena del nuevo nucleótido, una reacción que libera una unidad dos fosfatos llamada pirofosfato. El pirofosfato será después degradado en dos iones fosfato individuales. El resultado de la reacción es la adición del nucleótido T a la cadena creciente de ADN. El hidroxilo 3' del nucleótido T ahora está expuesto al final de la cadena. Este hidroxilo puede participar en una nueva reacción con el fosfato del siguiente nucleótido que se añade a la cadena.



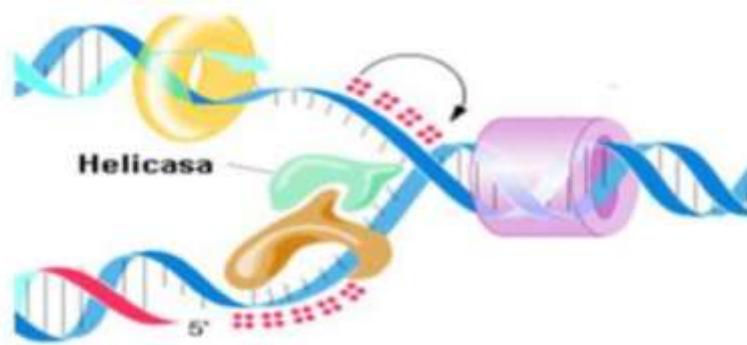
En procariontes como *E. coli*, participan principalmente dos ADN polimerasas en la replicación del ADN: ADN pol III (la principal fabricante de ADN) y ADN pol I, que desempeña un crucial papel auxiliar.

El comienzo de la replicación de ADN

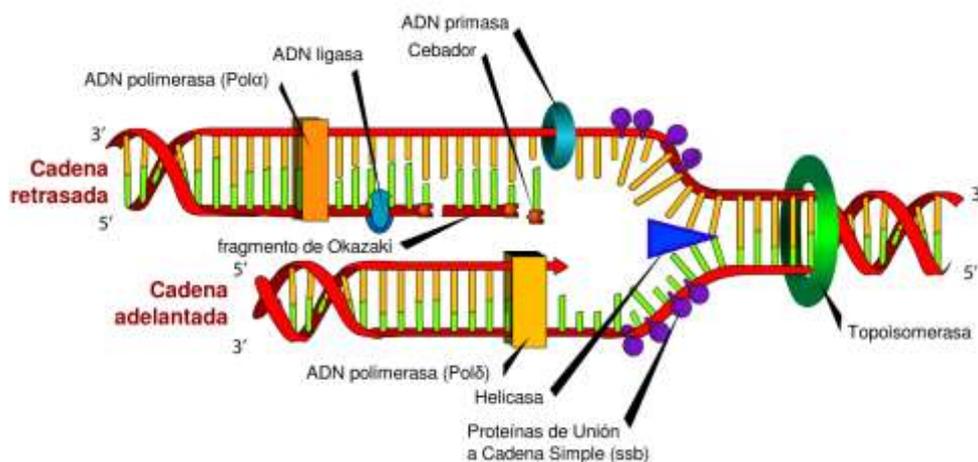
La replicación siempre comienza en lugares específicos del ADN, que se llaman **orígenes de replicación** y se reconocen por su secuencia. Proteínas especializadas reconocen el origen, se unen a este sitio y abren el ADN. Conforme se abre el ADN, se forman dos estructuras en forma de Y llamadas **horquillas de replicación**, en conjunto conforman lo que se llama **burbuja de replicación**. Las horquillas de replicación se mueven en direcciones opuestas a medida que avanza la replicación.



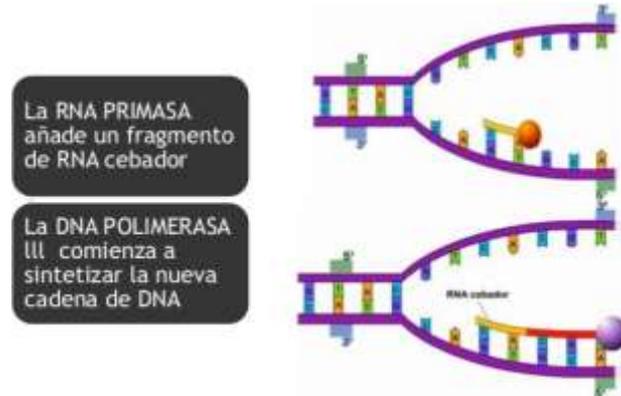
La **helicasa** es la primera enzima de la replicación que se carga en el origen de replicación. El trabajo de la helicasa es permitir el avance de las horquillas de replicación "desenrollando" el ADN (rompiendo los puentes de hidrógeno entre los pares de bases nitrogenadas).



Además, hay unas proteínas llamadas **proteínas de unión a cadenas simple (ssb)** que cubren las cadenas de ADN separadas cerca de la horquilla de replicación, impidiéndoles volver a unirse en una doble hélice.

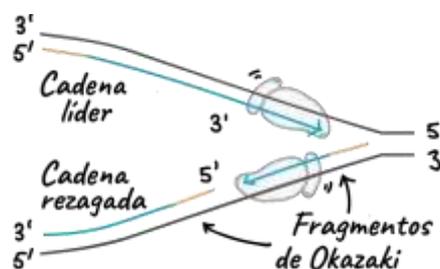


Las ADN polimerasas solo pueden agregar nucleótidos en el extremo 3' de una cadena de ADN existente, ya que utilizan el grupo -OH libre en el extremo 3' como un "gancho" y añaden un nucleótido a este grupo en la reacción de polimerización. Para ello cuenta con la ayuda de una enzima llamada **primasa**. La primasa hace un **cebador** de ARN, un corto segmento de ácido nucleico complementario al molde, que proporciona un extremo 3' con el que la ADN polimerasa puede trabajar. Un cebador típico es de cinco a diez nucleótidos de largo. El cebador *ceba* la ADN polimerasa, es decir, le proporciona lo que necesita para funcionar. Una vez que el cebador de ARN está en su sitio, la ADN polimerasa lo "extiende", añadiendo nucleótidos uno a uno para hacer una cadena nueva de ADN complementaria a la cadena molde.



Las ADN polimerasas solo pueden hacer ADN en dirección 5' a 3', esto plantea un problema durante la replicación. Una doble hélice de ADN siempre es antiparalela; en otras palabras, una cadena corre en dirección 5' a 3', mientras que la otra corre de 3' a 5'. Esto hace necesario que las dos cadenas nuevas, que también son antiparalelas a sus moldes, se produzcan de formas ligeramente diferentes.

Una cadena nueva, que corre de 5' a 3' hacia la horquilla de replicación, es fácil. Esta cadena se produce continuamente porque la ADN polimerasa se mueve en la misma dirección que la horquilla de replicación. Esta cadena sintetizada continuamente se llama **cadena líder**.

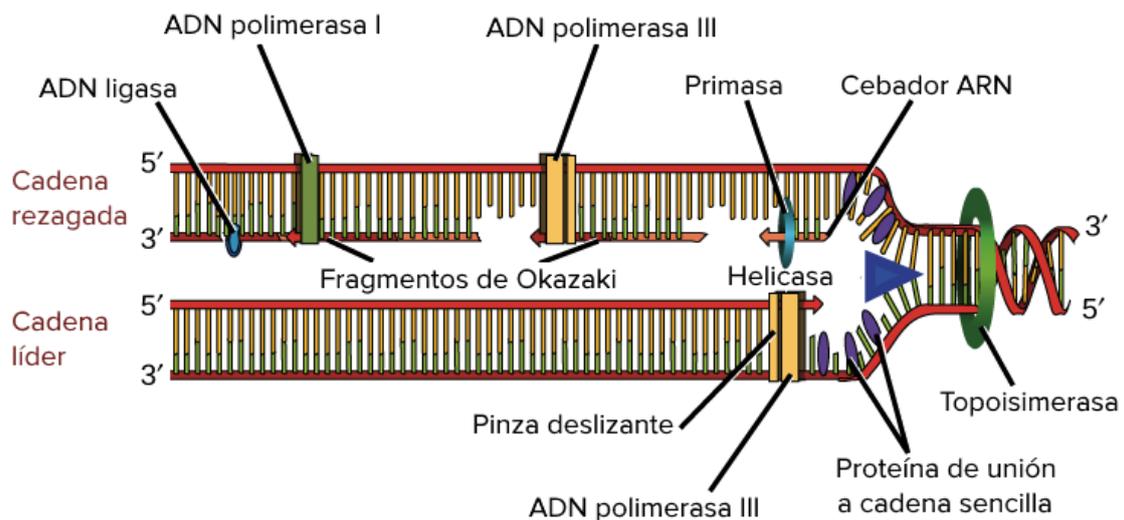


La otra cadena nueva, que corre de 5' a 3' y se aleja de la horquilla, es más difícil. Esta cadena se produce en fragmentos porque, conforme avanza la horquilla, la ADN polimerasa (que se aleja de la horquilla) debe separarse y volver a unirse al ADN recién expuesto. Esta cadena más difícil, que se produce en fragmentos, se llama **cadena rezagada**. Los pequeños fragmentos se llaman **fragmentos de Okazaki**, en honor al científico japonés que los descubrió. La cadena líder puede extenderse a partir de un solo cebador, mientras que la cadena rezagada necesita un cebador nuevo para cada uno de los fragmentos cortos de Okazaki.

Además de las principales proteínas mencionadas anteriormente, se necesitan algunas otras proteínas y enzimas para mantener la replicación del ADN funcionando sin problemas. Una es una proteína llamada **pinza deslizante**, que mantiene a las moléculas de ADN polimerasa III en su lugar al sintetizar ADN. La pinza deslizante es una proteína en forma de anillo e impide que la ADN polimerasa de la cadena rezagada se vaya flotando cuando vuelve a comenzar en un nuevo fragmento Okazaki.

La **topoisomerasa** también juega un papel importante de mantenimiento durante la replicación del ADN. Esta enzima impide que la doble hélice de ADN que está por delante de la horquilla de replicación se enrolle demasiado cuando se abre el ADN. Actúa haciendo mellas temporales en la hélice para liberar la tensión, las cuales vuelve a sellar para evitar daños permanentes.

Por último, se debe hacer un poco de trabajo de limpieza si queremos que el ADN no contenga ARN ni brechas. La **ADN polimerasa I**, la otra polimerasa que participa en la replicación, elimina los cebadores de ARN y los sustituye por ADN. La enzima **ADN ligasa** sella las brechas que permanecen después de reemplazar los cebadores.



Esta ilustración muestra la horquilla de replicación. La helicasa desenrolla la hélice y las proteínas de unión a cadenas sencillas impiden que se vuelva a formar. La topoisomerasa impide que el ADN se enrolle demasiado por delante de la horquilla de replicación. La ADN primasa forma un cebador de ARN y la ADN polimerasa extiende la cadena de ADN a partir del cebador de ARN. La síntesis de ADN solo ocurre en dirección 5' a 3'. En la cadena líder, la síntesis de ADN ocurre continuamente. En la cadena rezagada, la síntesis de ADN reinicia muchas veces conforme se desenrolla la hélice, lo que produce muchos fragmentos pequeños llamados "fragmentos de Okazaki". La ADN ligasa une los fragmentos de Okazaki en una sola molécula de ADN.

En resumen:

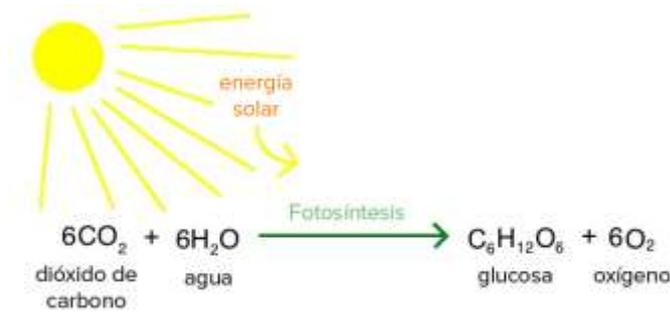
- La **helicasa** abre el ADN en la horquilla de replicación.
- Las **proteínas de unión a cadenas sencillas** cubren el ADN alrededor de la horquilla de replicación para evitar que el ADN se vuelva a enrollar.
- La **topoisomerasa** trabaja por delante de la horquilla de replicación para evitar el superenrollamiento.
- La **primasa** sintetiza cebadores de ARN complementarios a la cadena de ADN.
- La **ADN polimerasa III** extiende los cebadores, agregando sobre el extremo 3', para hacer la mayor parte del ADN nuevo.
- Los cebadores de ARN se eliminan y la **ADN polimerasa I** los sustituyen por ADN.
- La **ADN ligasa** sella las brechas entre fragmentos de ADN.

Además, hay algunas diferencias entre la replicación de ADN en procariontes y eucariontes:

PROCARIONTES	EUCARIONTES
Tamaño del ADN bacteriano: 1mm	Tamaño del ADN de un cromosoma: 50 mm
Un origen de replicación y una burbuja	Varios orígenes de replicación (hasta 100) y varias burbujas, que se activan de forma coordinada
Fragmentos de Okazaki grandes (1000 nucleótidos)	Fragmentos de Okazaki más pequeños (100, 200 nucleótidos)
Proceso más rápido	Proceso más lento (6-8 h)

3.3. Fotosíntesis

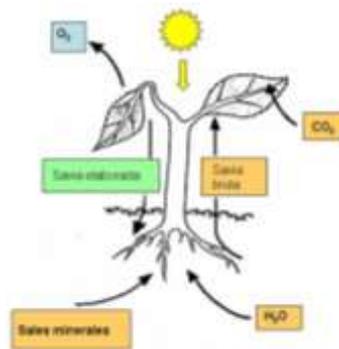
La fotosíntesis es el proceso mediante el cual las sustancias inorgánicas simples, se combinan para formar compuestos orgánicos simples, utilizando la energía luminosa que se transforma en energía química. En general, se crean moléculas de glucosa (y otros azúcares) a partir de agua y dióxido de carbono, mientras que se libera oxígeno como subproducto. Las moléculas de glucosa proporcionan a los organismos dos recursos cruciales: energía y carbono fijo (orgánico). Cuando el carbono del dióxido de carbono —carbono inorgánico— se incorpora a moléculas orgánicas, este proceso se llama **fijación de carbono**, mientras que el carbono de moléculas orgánicas se conoce como **carbono fijo**. El carbono que está fijo y se ha incorporado a los azúcares durante la fotosíntesis puede utilizarse para crear otros tipos de moléculas orgánicas que necesitan las células.



En la fotosíntesis, se captura energía solar y se convierte en energía química en forma de glucosa, mediante el uso de agua y dióxido de carbono. El oxígeno se libera como subproducto.

En realidad, se pueden diferenciar dos tipos de fotosíntesis:

- a) **Fotosíntesis oxigénica:** Se desprende O_2 (a partir del H_2O). Es la que realizan las plantas superiores, las algas y las cianobacterias.



- b) **Fotosíntesis anoxigénica:** No se libera O_2 , ya que el agua no interviene como dadora de electrones. La realizan algunas bacterias.

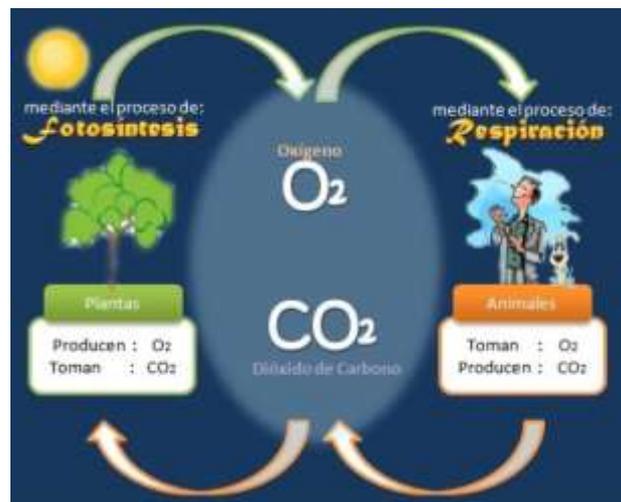
La importancia ecológica de la fotosíntesis

Los organismos fotosintéticos, como plantas, algas y algunas bacterias, cumplen una función ecológica clave: introducen la energía química y el carbono fijo en los ecosistemas mediante el uso de la luz para sintetizar azúcares. Dado que producen su propio alimento (es decir, fijan su propio carbono) con la energía de la luz, estos organismos se llaman **fotoautótrofos** (literalmente, "organismos que se alimentan a sí mismos al utilizar luz").

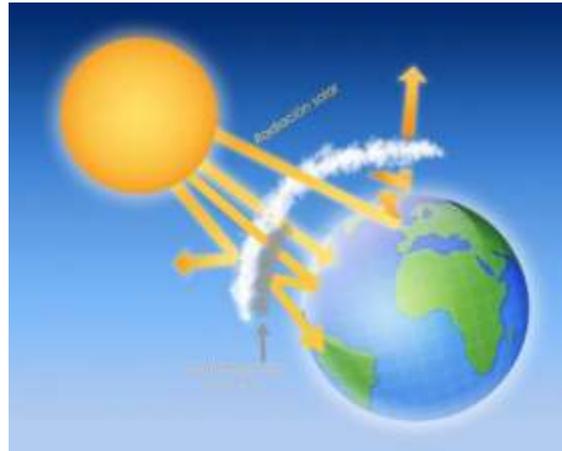
Los seres humanos y otros organismos que no pueden convertir dióxido de carbono en compuestos orgánicos se llaman **heterótrofos** ("que se nutre de otro"). Los heterótrofos deben obtener el carbono fijo consumiendo otros organismos o sus derivados. Los animales, hongos y muchos procariontes y protistas son heterótrofos. A partir de aquí, se forman las cadenas tróficas, en las que las plantas son productores (porque producen compuestos orgánicos) y los animales consumidores.



Además de introducir carbono fijo y energía en los ecosistemas, la fotosíntesis también afecta la composición de la atmósfera de la Tierra. La mayoría de los organismos fotosintéticos produce gas oxígeno como subproducto; la aparición de la fotosíntesis —hace unos 33 mil millones de años en las bacterias que se asemejan a las cianobacterias modernas— cambió para siempre la vida en el planeta. Estas bacterias liberaron poco a poco oxígeno en la atmósfera terrestre que carecía de él, y se cree que el aumento en la concentración de oxígeno influyó en la evolución de las formas de vida aerobias, organismos que utilizan oxígeno para la respiración celular. Si no hubiera sido por esos antiguos fotosintetizadores, nosotros, como muchas otras especies, posiblemente no estaríamos aquí hoy. Esto es lo que se conoce como ciclo del oxígeno.



Los organismos fotosintéticos también retiran grandes cantidades de dióxido de carbono de la atmósfera y utilizan los átomos de carbono para crear moléculas orgánicas. Si las plantas y algas no abundaran en la Tierra ni aspiraran continuamente el dióxido de carbono, el gas se acumularía en la atmósfera. Aunque los organismos fotosintéticos eliminan parte del dióxido de carbono producido por las actividades humanas, los niveles atmosféricos en aumento están reteniendo el calor y provocando que el clima cambie. Muchos científicos creen que la conservación de bosques y otros espacios de vegetación es cada vez más importante para combatir este aumento en los niveles de dióxido de carbono. De hecho, la disminución de las masas forestales se considera clave en el aumento de la concentración de los gases de efecto invernadero, que provocan que parte de la radiación solar que debe ser reflejada al espacio quede atrapada en la atmósfera, provocando el calentamiento global.

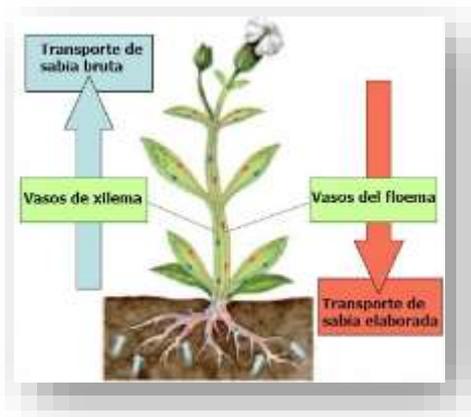


Las hojas: donde ocurre la fotosíntesis

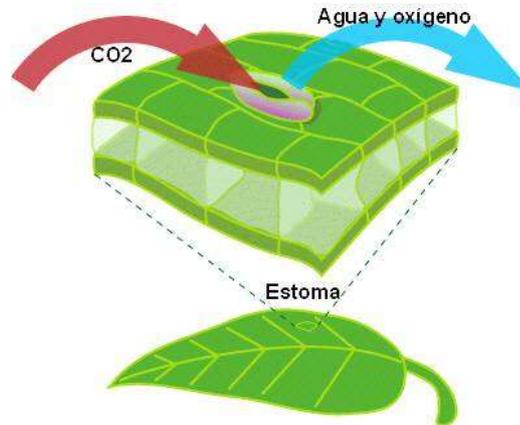
Todos los tejidos verdes de las plantas pueden fotosintetizar pero, en la mayoría de las plantas, la mayor parte de la fotosíntesis ocurre en las hojas. Las hojas tienen varios tejidos: un tejido epidérmico que es la capa externa de la hoja, e interiormente, tejidos vasculares compuestos por el xilema y el floema (que son vasos por donde circula la savia bruta y la savia elaborada), y una capa denominada mesófilo, entre la epidermis del haz y del envés de la hoja, donde se encuentran las células donde tiene lugar la fotosíntesis.



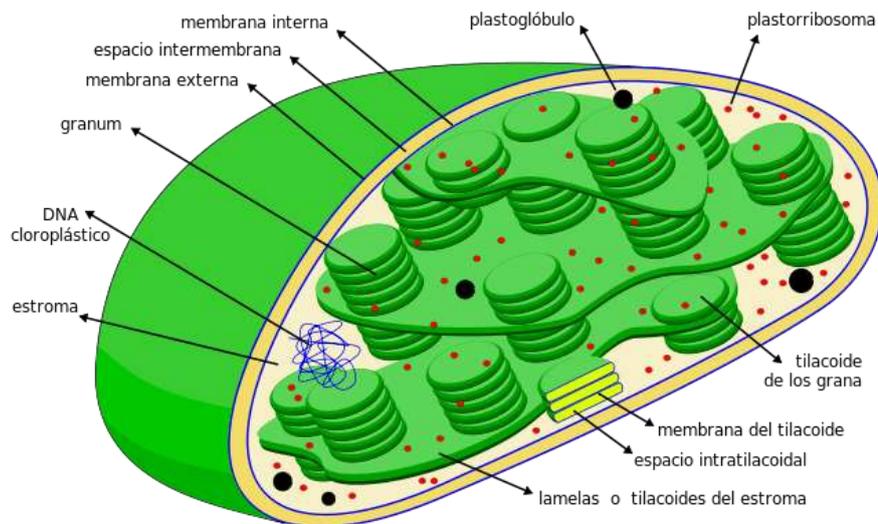
La savia bruta es una mezcla de agua, sales minerales y otras sustancias que son absorbidas por las raíces. La savia elaborada es fabricada en las hojas a través de la fotosíntesis, incluye azúcares, minerales y otras sustancias que la planta requiere para su crecimiento y desarrollo.



En casi todas las plantas hay unos pequeños poros llamados **estomas** (no confundir con estromas) en la superficie de las hojas, los cuales permiten que el dióxido de carbono se difunda hacia el interior, hasta el mesófilo, y se pueda liberar vapor de agua y oxígeno hacia el exterior. Es por tanto la zona de intercambio de gases con el medio.



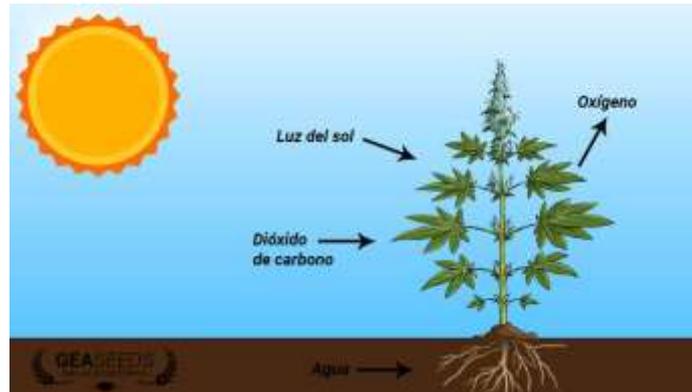
Las células de la zona mesófila, al ser células eucariotas vegetales, contienen orgánulos llamados cloroplastos, que se especializan en llevar a cabo las reacciones de la fotosíntesis. Dentro de cada cloroplasto, las estructuras similares a discos llamadas **tilacoides** están dispuestas en pilas que se conocen como **granum**. Las membranas de los tilacoides contienen un pigmento de color verde llamado **clorofila**, que absorbe la luz. El espacio lleno de líquido alrededor de las granas se llama **estroma**, mientras que el espacio interior de los discos tilacoides se conoce como **espacio tilacoidal**.



La fotosíntesis en las hojas de las plantas implica muchos pasos, pero puede dividirse en dos etapas: las reacciones dependientes de la luz y el ciclo de Calvin.

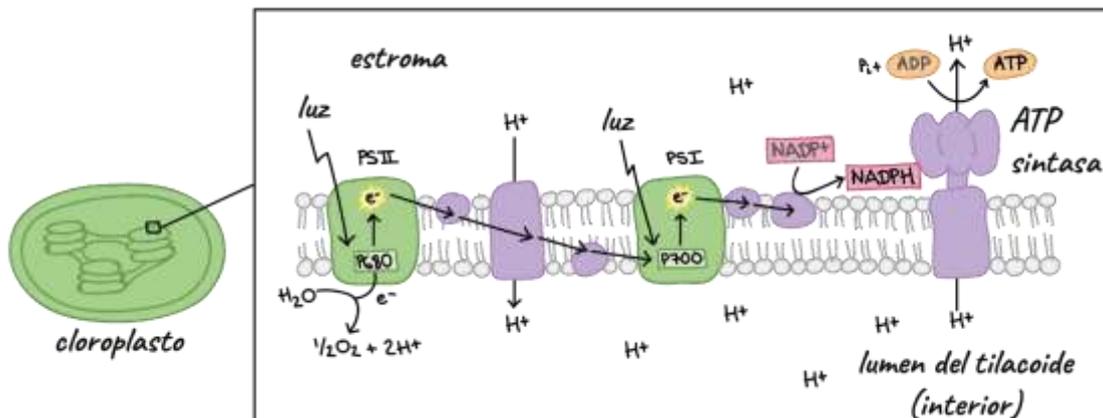
3.3.1. Fase luminosa o lumínica de la fotosíntesis

Las **reacciones dependientes de la luz** se producen en la membrana de los tilacoides y necesitan un suministro continuo de energía luminosa. La clorofila absorbe esta energía luminosa, que se convierte en energía química mediante la formación de dos compuestos: ATP y NADPH, un portador de electrones reducido. En este proceso, las moléculas de agua también se convierten en gas oxígeno, que es el oxígeno que respiramos.



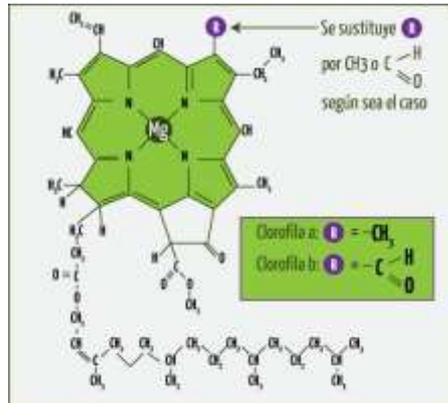
Las **reacciones dependientes de la luz** usan la energía lumínica para formar dos moléculas necesarias para la siguiente etapa de la fotosíntesis: la molécula de almacenamiento de energía ATP y el portador de electrones reducido NADPH. En las plantas, las reacciones de la luz ocurren en la membrana de los tilacoides de orgánulos llamados cloroplastos.

En la membrana de los tilacoides hay lo que se denomina **fotosistemas**, grandes complejos de proteínas y pigmentos (moléculas que absorben la luz) que son óptimos para recolectar luz, son clave en las reacciones luminosas. Hay dos tipos de fotosistemas: **fotosistema I (PSI)** y **fotosistema II (PSII)**. Ambos fotosistemas contienen muchos pigmentos que ayudan a recolectar la energía de la luz, así como un par especial de moléculas de **clorofila a** en el corazón (**centro de reacción**) del fotosistema. El par especial de moléculas de clorofila del **fotosistema I** se llama **P700**, mientras que el del **fotosistema II** se llama **P680**.

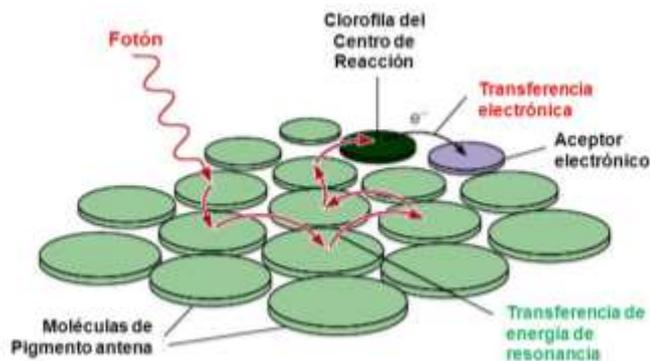


Esquema de la fotosíntesis no cíclica. Los fotosistemas y los componentes de la cadena de transporte de electrones están incrustados en la membrana de los tilacoides.

Los pigmentos fotosintéticos, como la clorofila *a*, la clorofila *b* y los carotenoides, son moléculas que absorben la luz (fotones) y se encuentran en las membranas de los tilacoides en los cloroplastos. Estos pigmentos están organizados junto con proteínas formando los **fotosistemas**. Cada fotosistema tiene **complejos que absorben la luz** que contienen proteínas, 300300-400400 clorofilas y otros pigmentos. Cuando un pigmento absorbe un fotón, pasa a un estado de excitación; es decir, uno de sus electrones se eleva a un orbital de mayor energía.



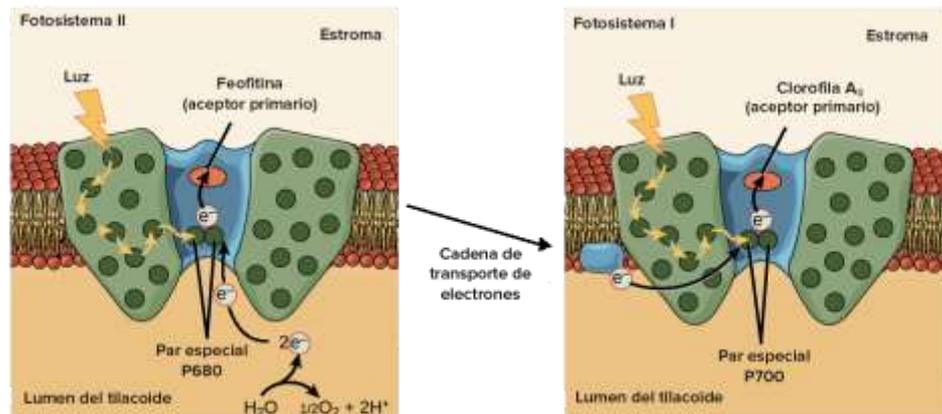
El pigmento fotosintético más importante es la clorofila, que absorbe el color violeta, azul y rojo, y refleja el verde. Además existen otros pigmentos accesorios, como los carotenoides, que reflejan el rojo, anaranjado o amarillo. Las moléculas de pigmento recolectan energía y la transfieren hacia la parte central del fotosistema llamada **centro de reacción**. Los fotosistemas son por tanto estructuras dentro de la membrana de los tilacoides que absorben la luz y la convierten en energía química. Estos pigmentos son capaces de transferir energía unos a otros mediante un proceso que se denomina transferencia de energía por resonancia.



El centro de reacción de un fotosistema contiene un único par de moléculas de clorofila *a*, que suele denominarse **par especial**. Una vez que la energía alcanza el par especial, ya no pasará a otros pigmentos mediante la transferencia de energía por resonancia, sino que el par especial podrá perder un electrón al excitarse y pasarlo a otra molécula del complejo llamada **aceptor primario de electrones**. Con esta transferencia, el electrón comenzará su recorrido por una cadena de transporte de electrones.

Estas son algunas de las diferencias clave entre los fotosistemas:

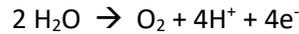
- **Pares especiales.** Los pares especiales de clorofila a de los dos fotosistemas absorben diferentes longitudes de onda de luz. El par especial de PSII absorbe mejor la luz en longitudes de onda 680 nm, mientras que el par especial de PSI absorbe mejor en 700 nm. Debido a esto, los pares especiales se llaman **P680** y **P700**, respectivamente.
- **Aceptor primario.** El par especial de cada fotosistema pasa electrones a un aceptor primario diferente. El aceptor primario de electrones del PSII es la feofitina, una molécula orgánica que se asemeja a la clorofila, mientras que el aceptor primario de electrones del PSI es una clorofila llamada clorofila A_0 .
- **Fuente de electrones.** Una vez perdido un electrón, cada fotosistema se abastece con electrones de una fuente diferente. El centro de reacción del PSII obtiene electrones del agua, mientras que el centro de reacción del PSI se abastece con los electrones que fluyen hacia abajo de una cadena de transporte de electrones del PSII.



Aunque parece ir en contra del razonamiento lógico, el fotosistema II comienza el proceso de fotosíntesis removiendo un electrón de las moléculas de agua y descomponiéndolo en oxígeno e hidrógeno. El electrón excitado produce ATP cuando regresa a su estado de reposo. En este punto, el electrón es una vez más excitado por el fotosistema I a un nivel de energía mucho más alto. El electrón excitado produce entonces una molécula de NADPH que es utilizada por el ciclo de Calvin. Es un proceso llamado **fotofosforilación no cíclica** (la forma "estándar" de las reacciones dependientes de la luz), De hecho, se llama fotofosforilación porque implica el uso de energía de la luz (*foto*) para crear ATP a partir de ADP (*fosforilación*). Los pasos son los siguientes:

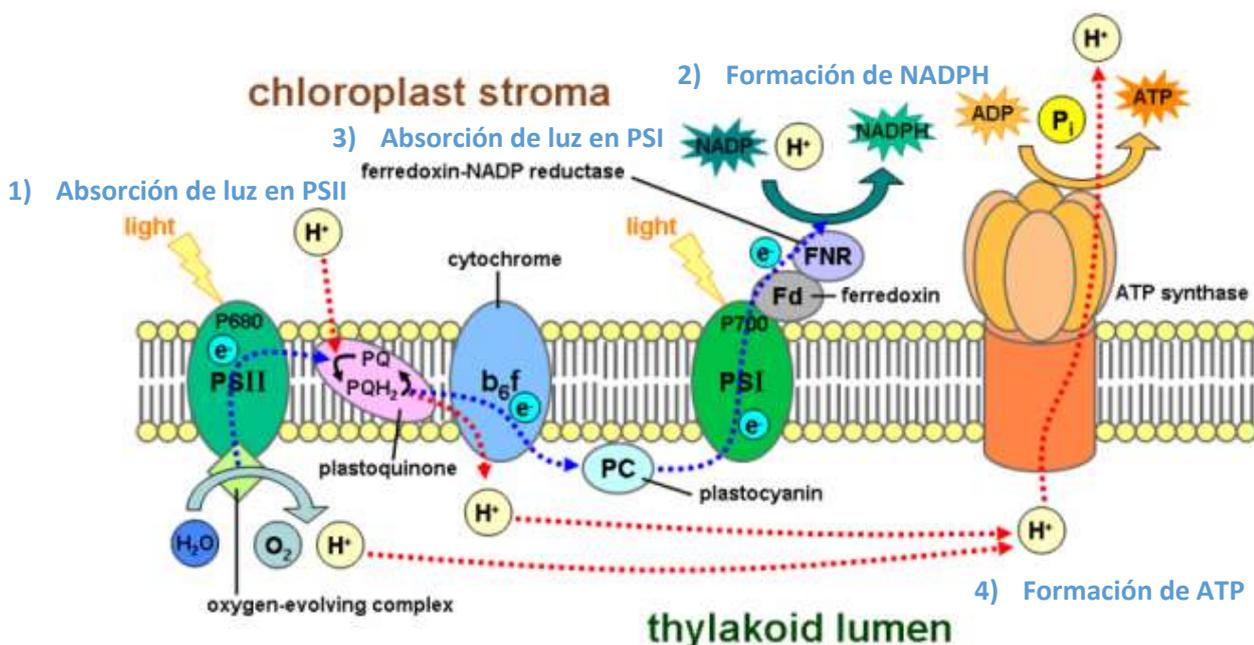
- **Absorción de luz en PSII:** cuando uno de los pigmentos del fotosistema II absorbe la luz, la energía pasa de un pigmento a otro hacia el interior hasta alcanzar el **centro de reacción** del fotosistema. Allí, la energía se transfiere a la clorofila P680, lo que impulsa a un electrón a un alto nivel de energía. El electrón de alta energía pasa a una molécula

aceptora y es reemplazado por un electrón del agua. Esta división del agua libera el O_2 que respiramos. La ecuación básica de la división del agua puede representarse como

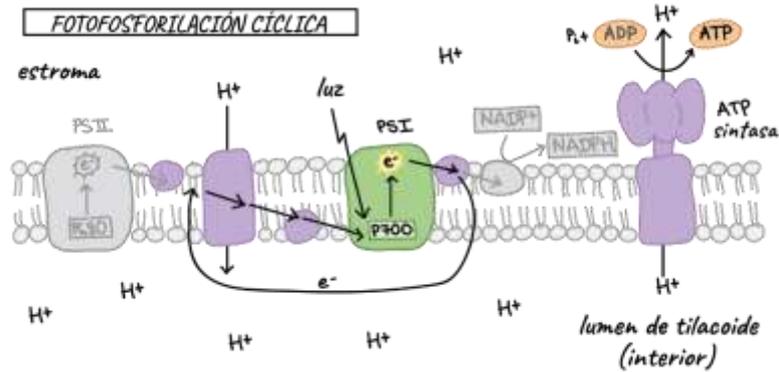


El agua se divide del lado del lumen de la membrana del tilacoide, así que los protones se liberan dentro de los tilacoides y contribuyen a la formación de un gradiente.

- **Síntesis de ATP:** el electrón de alta energía viaja por una **cadena de transporte de electrones** y pierde energía a medida que avanza. Parte de la energía liberada impulsa el bombeo de iones H^+ del estroma hacia los tilacoides, y aumenta el gradiente de protones. Conforme los iones H^+ fluyen a favor de su gradiente y de regreso al estroma, pasan a través de la ATP sintasa, lo que estimula la producción de ATP en un proceso conocido como quimiosmosis. El ATP se produce del lado del estroma de la membrana de los tilacoides, y se libera en el estroma.
- **Absorción de la luz en PSI:** El electrón llega al fotosistema I y se une al par especial de clorofilas P700 en el centro de reacción. Cuando los pigmentos absorben la energía lumínica y esta pasa hacia el centro de reacción, el electrón en P700 es impulsado hacia un nivel muy alto de energía y se transfiere a una molécula aceptora. El electrón que falta del par especial es reemplazado por un nuevo electrón de PSII (que llega a través de la cadena de transporte de electrones).
- **Formación de NADPH:** El electrón de alta energía recorre un segundo tramo breve de la cadena de transporte de electrones. Al final de la cadena, el electrón pasa a $NADP^{++}$ (junto con un segundo electrón de la misma vía) para formar NADPH.

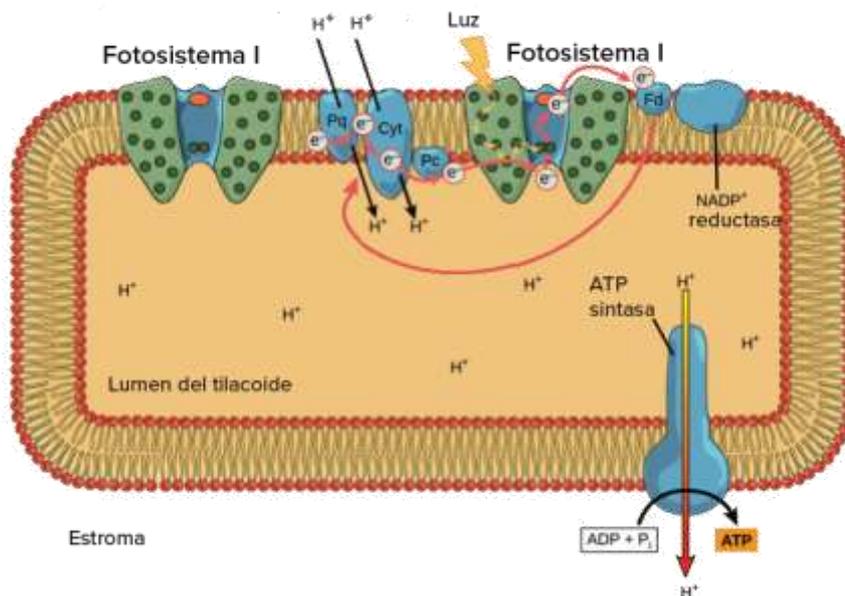


El efecto neto de estos pasos es convertir la energía luminosa en energía química en forma de ATP y NADPH. El ATP y NADPH de las reacciones dependientes de la luz se utilizan para formar azúcares en la próxima etapa de la fotosíntesis, el ciclo de Calvin. En otra forma de las reacciones dependientes de la luz, denominada **fotofosforilación cíclica**, los electrones siguen un camino circular diferente y solo se produce ATP (no NADPH).



En la fotofosforilación cíclica, un electrón excitado abandona el fotosistema I y viaja una distancia corta hacia la segunda parte de la cadena de transporte de electrones. Sin embargo, en lugar de que pase a la enzima que reduce NADP^+ en NADPH, el electrón regresa a la primera parte de la cadena de transporte de electrones. Viaja por esa primera parte hacia el fotosistema I, donde se puede repetir el proceso cuando se absorbe más energía luminosa. Los electrones que fluyen cíclicamente generan ATP porque el paso por la primera parte de la cadena de transporte de electrones causa el bombeo de protones hacia el lumen de los tilacoides, y así se establece un gradiente. Sin embargo, el flujo de electrones no forma NADPH, y tampoco está implicado en la descomposición del agua ni en la producción de oxígeno.

Flujo de electrones cíclico



Es importante tener en cuenta que la transferencia de electrones de las reacciones dependientes de la luz se produce por la absorción de la energía luminosa, y en realidad es posible debido a ella. Es decir, la transferencia de electrones del PSII a PSI y del PSI a NADPH solo se produce "cuesta abajo" desde el punto de vista energético (libera energía y, por lo tanto, es espontánea), porque la absorción de energía luminosa lleva a los electrones de P680 y P700 a niveles de energía muy altos.

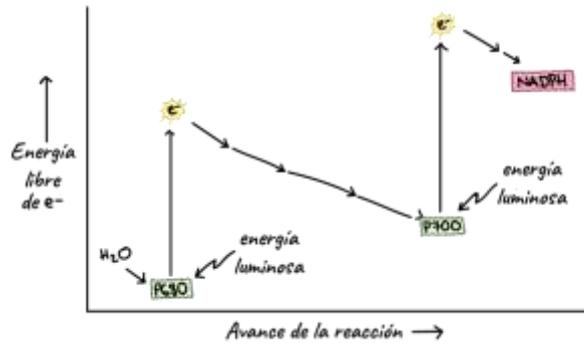


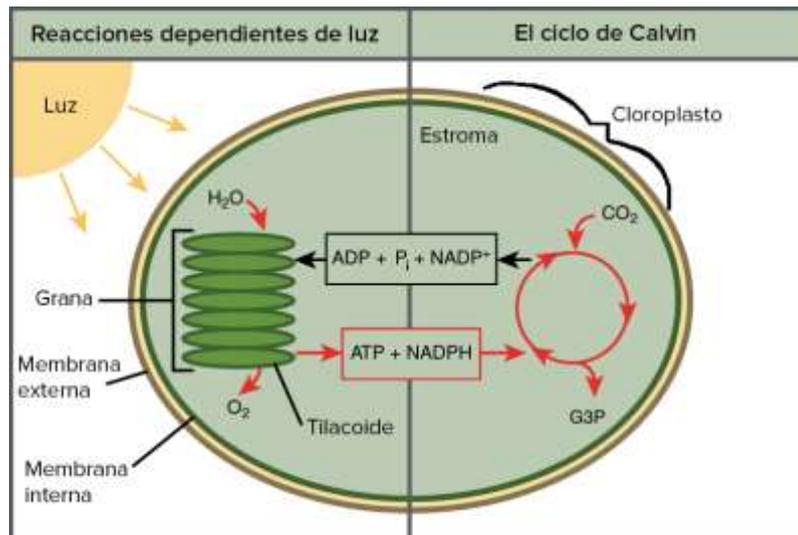
Diagrama de energía de la fotosíntesis. En el eje Y se encuentra la energía libre de los electrones, mientras que el eje X indica el avance de los electrones a través de las reacciones dependientes de la luz. Los electrones comienzan en un nivel bajo de energía en el agua, se mueven ligeramente cuesta abajo para llegar a P680, la luz los excita a un nivel muy alto de energía, fluyen cuesta abajo a través de varias moléculas adicionales, llegan a P700, la luz los excita a un nivel aún mayor de energía y fluyen a través de algunas moléculas más antes de llegar a NADPH (en donde todavía tienen un nivel muy alto de energía, lo cual permite que NADPH sirva como un buen agente reductor).

En el flujo cíclico de electrones, los electrones pasan cíclicamente de manera repetida a través de PSI. Después de que un electrón de PSI se excita y pasa a la ferredoxina, pasa al complejo del citocromo en la primera parte de la cadena de transporte de electrones. El flujo cíclico de electrones da lugar a la producción de ATP (porque se bombean protones hacia el lumen de los tilacoides), pero no de NADPH (porque los electrones no se transfieren a la NADP⁺ reductasa).

Al menos en algunos casos, los cloroplastos parecen cambiar de un flujo lineal de electrones a uno cíclico cuando la proporción entre NADPH y NADP⁺ es demasiado alta (cuando muy poco NADP⁺ está disponible para aceptar electrones). Además, el flujo cíclico de electrones puede ser común en tipos de células fotosintéticas con necesidades de ATP especialmente elevadas. Por último, el flujo cíclico de electrones puede tener una función fotoprotectora al evitar que el exceso de luz dañe las proteínas del fotosistema y también al promover la reparación del daño inducido por la luz.

3.3.2. Ciclo de Calvin o reacciones independientes de la luz o fase oscura

Se lleva a cabo en el estroma y no necesita luz directamente. El ciclo de Calvin utiliza el ATP y NADPH de las reacciones dependientes de la luz para fijar el dióxido de carbono y producir azúcares de tres carbonos —moléculas de gliceraldehído-3-fosfato, o G3P— que se unen para formar la glucosa.



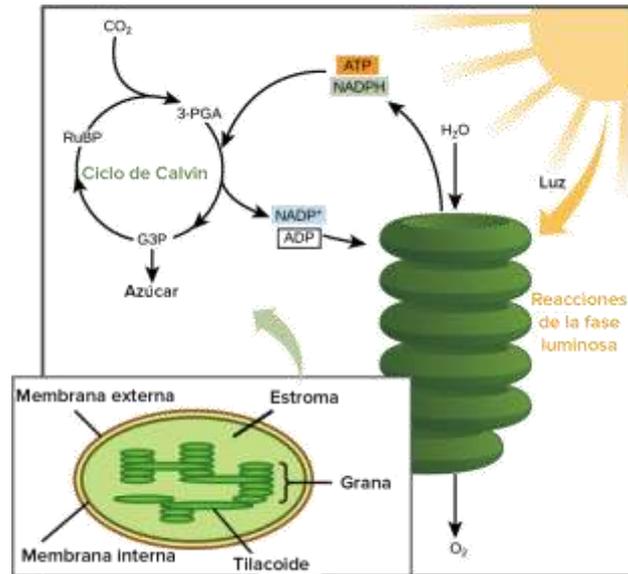
Esquema de las reacciones dependientes de la luz y el ciclo de Calvin y su relación.

Las reacciones dependientes de la luz se producen en la membrana de los tilacoides. Estas necesitan luz y su efecto neto es convertir las moléculas de agua en oxígeno, mientras que producen moléculas de ATP —a partir de ADP y P_i — y de NADPH, mediante la reducción de $NADP^+$. En esencia:

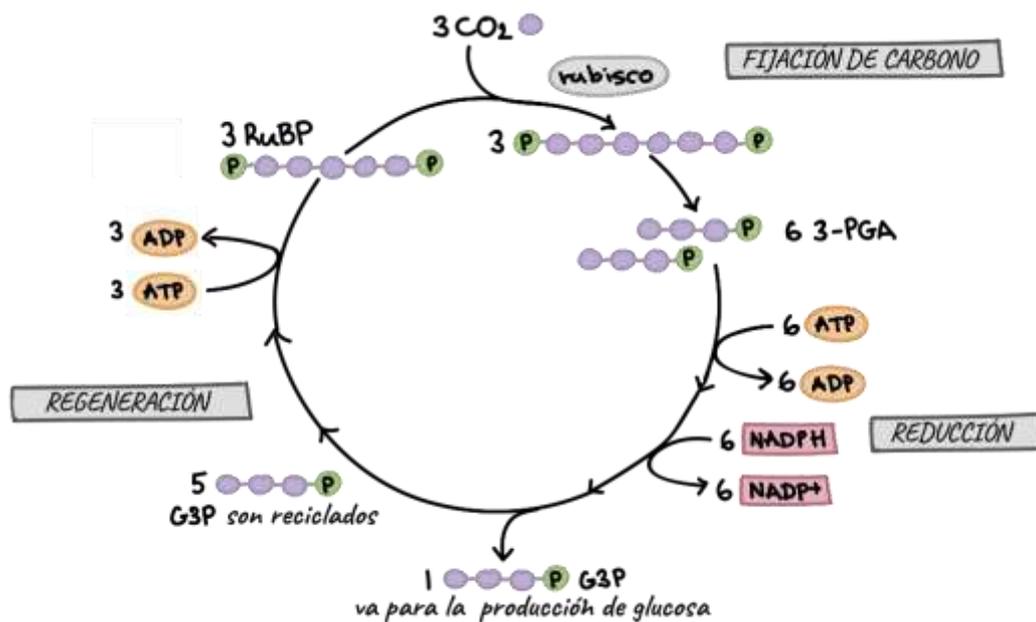
- El ATP y el NADPH se producen en el lado del estroma de la membrana de los tilacoides, donde pueden ser utilizados en el ciclo de Calvin.
- El ciclo de Calvin se lleva a cabo en el estroma y utiliza el ATP y NADPH de las reacciones dependientes de la luz para fijar el dióxido de carbono al producir azúcares de tres carbonos: moléculas de gliceraldehído-3-fosfato o G3P.
- El ciclo de Calvin convierte al ATP en ADP y P_i , y al NADPH en $NADP^+$. El ADP, P_i y $NADP^+$ pueden reutilizarse como sustratos en las reacciones de la luz.

En las plantas, el dióxido de carbono entra al interior de las hojas a través de unos poros llamados estomas y se difunde hacia el estroma del cloroplasto, el sitio en el cual se producen las reacciones del ciclo de Calvin, donde se sintetiza el azúcar. En este ciclo, los átomos de carbono del dióxido de carbono se fijan (se incorporan a moléculas orgánicas) y se utilizan para formar azúcares de tres carbonos. Este proceso es estimulado por el ATP y NADPH que provienen de las reacciones luminosas, y depende de ellos. A diferencia de las reacciones dependientes de la luz, que ocurren en la membrana tilacoidal, las reacciones del ciclo de Calvin ocurren en el estroma (espacio interior de los cloroplastos).

En general, las reacciones dependientes de la luz capturan energía luminosa y la almacenan de forma temporal en las formas químicas de ATP y NADPH. Allí, el ATP se descompone para liberar energía, y el NADPH dona sus electrones para convertir las moléculas de dióxido de carbono en azúcares. Al final, la energía que empezó como luz acaba atrapada en los enlaces de los azúcares.

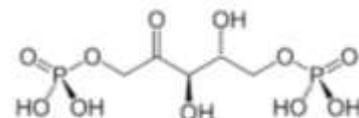


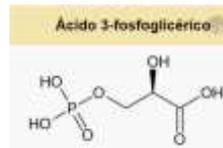
Las reacciones del ciclo de Calvin se pueden dividir en tres etapas principales: fijación de carbono, reducción y regeneración de la molécula de partida.



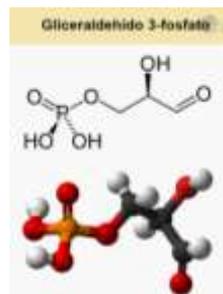
En la fase de **fijación**, por cada tres vueltas del ciclo de Calvin, se fijan tres átomos de carbono a partir de tres moléculas de dióxido de carbono. En la etapa de fijación de carbono, la enzima RUBisCO fija el dióxido de carbono a la RuBP. El producto resultante de 6 carbonos se divide rápidamente en dos moléculas de un compuesto de tres carbonos (3-fosfoglicerato). Cuando tres moléculas de dióxido de carbono entran en el ciclo, se producen seis moléculas de 3-fosfoglicerato.

La ribulosa-1,5-bifosfato (o en su forma abreviada **RuBP**) es un importante sustrato implicado en la fijación de carbono durante el ciclo de Calvin de la fase oscura de la fotosíntesis.

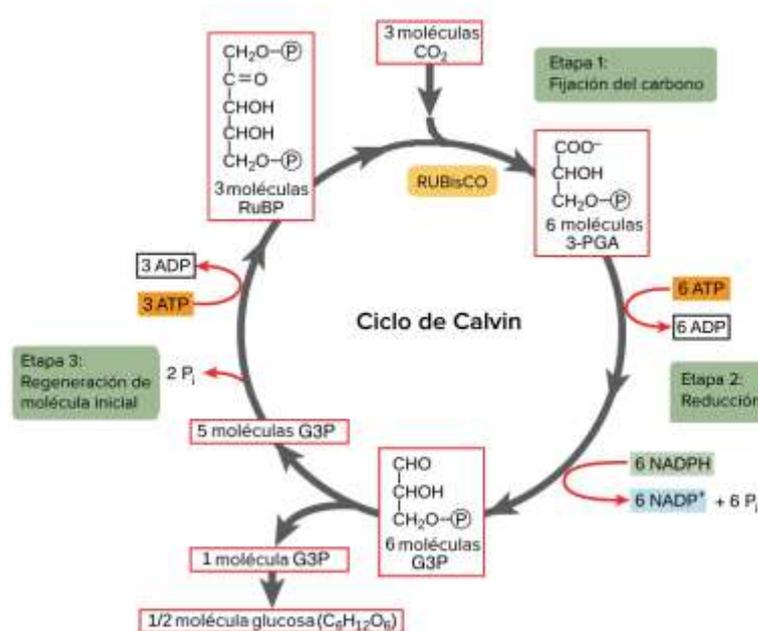


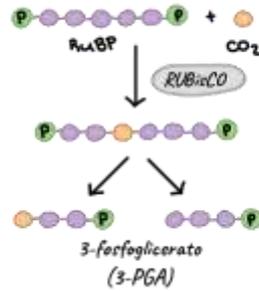


En la fase de **reducción**, cada 3-fosfoglicerato gana un grupo fosfato de una molécula de ATP (que se convierte en ADP). Luego, la NADPH reduce la molécula fosforilada (que se convierte en NADP⁺ y H⁺) en una reacción que libera un grupo fosfato. El resultado neto de este proceso es la conversión de una molécula de 3-fosfoglicerato en una molécula del azúcar de tres carbonos, gliceraldehído 3-fosfato (G3P). En tres vueltas del ciclo, se producen seis moléculas de G3P, seis de ATP se convierten en ADP y Pi y seis de NADPH se convierten en NADP⁺ y H⁺.



En la fase de **regeneración**, por cada tres vueltas una molécula de G3P abandona el ciclo y se dirige hacia donde se forma la glucosa (pueden combinarse dos G3P para formar una glucosa, por lo que un G3P puede considerarse la "mitad" de una molécula de glucosa). Las otras cinco moléculas de G3P se reciclan para la regeneración de tres moléculas de RuBP, el compuesto de partida del ciclo. En la etapa de regeneración, los cinco G3P se reorganizan en tres compuestos de cinco carbonos a través de una compleja serie de reacciones. En última instancia, cada compuesto de cinco carbonos gana un fosfato del ATP (que se convierte en ADP) para regenerar la molécula de partida, RuBP. Por cada tres vueltas del ciclo, se producen tres moléculas de RuBP, mientras que tres moléculas de ATP se convierten en ADP.





Esquema simplificado (que muestra los átomos de carbono pero no las estructuras moleculares completas) que ilustra la reacción catalizada por la RUBiS CO. La RUBiS CO fija una molécula de dióxido de carbono a una molécula de RuBP y entonces, el intermediario de seis carbonos producido se descompone en dos moléculas de 3-fosfoglicerato (3-PGA).

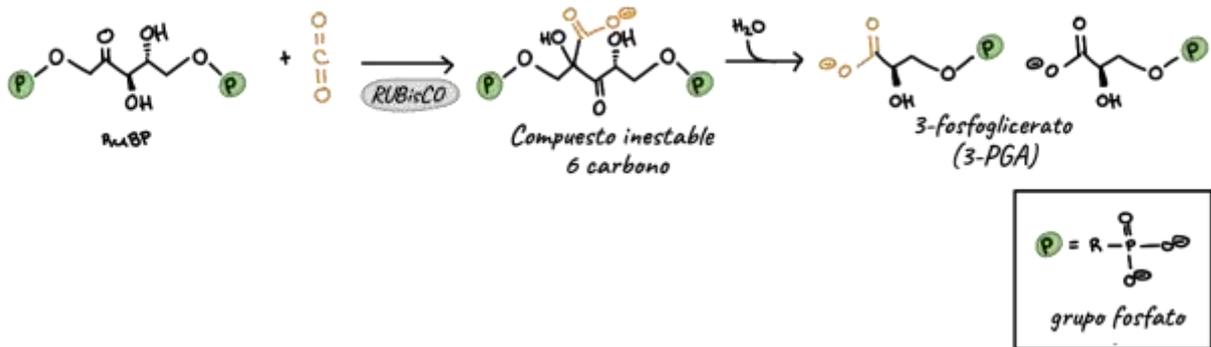
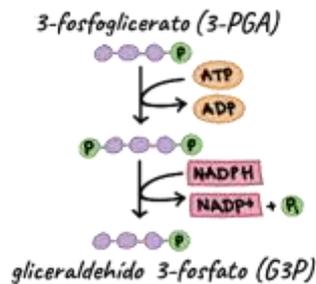
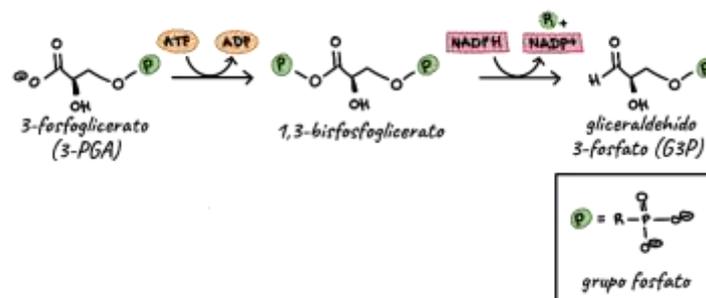


Diagrama que muestra las estructuras moleculares de RuBP y dióxido de carbono, el compuesto intermediario inestable de seis carbonos que se forma cuando estos se combinan, y las dos moléculas de 3-PGA que se producen cuando el compuesto intermediario se descompone.



Esquema simplificado de la etapa de reducción del ciclo de Calvin que muestra los átomos de carbono pero no las estructuras moleculares completas. Primero, una molécula de 3-PGA recibe un segundo grupo fosfato del ATP (lo cual genera ADP). Luego, la molécula con doble fosforilación recibe electrones de la NADPH y se reduce para formar gliceraldehído-3-fosfato. Esta reacción genera NADP+ y también libera un fosfato inorgánico.



Reacciones de la etapa de reducción del ciclo de Calvin que muestran las estructuras moleculares de los compuestos involucrados.

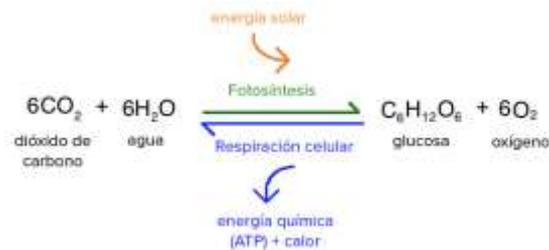
Resumen de los reactivos y productos del ciclo de Calvin

Se necesitan tres vueltas del ciclo de Calvin para crear una molécula de G3P que pueda salir del ciclo para formar glucosa. Resumamos las cantidades de moléculas clave que entran y salen del ciclo de Calvin a medida que se crea una molécula de G3P neta. En tres vueltas del ciclo de Calvin:

- **Carbono:** 3 moléculas de CO_2 se combinan con 3 aceptores RuBP, lo cual forma 6 moléculas de gliceraldehído-3-fosfato (G3P).
- 1 molécula de G3P sale del ciclo para formar glucosa.
- 5 moléculas de G3P se reciclan, lo cual regenera 3 moléculas aceptoras de RuBP.
- **ATP:** 9 moléculas de ATP se convierten en 9 ADP (6 durante la etapa de fijación y 3 durante la etapa de regeneración).
- **NADPH:** 6 moléculas de NADPH se convierten en 6 moléculas de NADP^+ (durante la etapa de reducción).
- Una molécula de G3P contiene tres átomos de carbono fijo, por lo que toma dos G3P para formar una molécula de glucosa de seis carbonos. Se necesitarían seis vueltas del ciclo, o 6 CO_2 , 18 ATP y 12 NADPH, para producir una molécula de glucosa.

3.3.3. Fotosíntesis vs. Respiración celular

A nivel de reacciones generales, la fotosíntesis y la respiración celular son procesos casi opuestos, aunque solo difieren en la forma de la energía absorbida o liberada, como se muestra en el esquema siguiente.



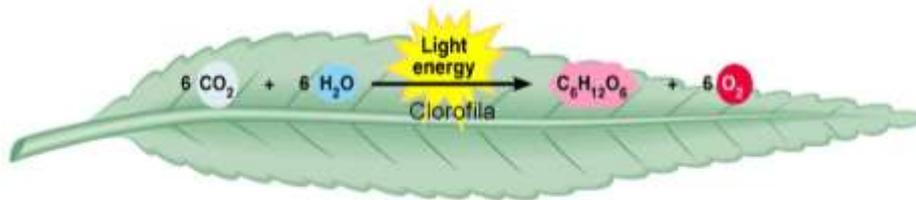
Desde un punto de vista simplificado, la fotosíntesis y la respiración celular son reacciones opuestas entre sí. En la fotosíntesis, la energía solar se transforma en energía química en un proceso que convierte al agua y al dióxido de carbono en glucosa, y se libera el oxígeno como subproducto. En la respiración celular, el oxígeno se utiliza para descomponer la glucosa, proceso que libera energía química y calor; el dióxido de carbono y el agua son productos de esta reacción.

A nivel de pasos individuales, la fotosíntesis no solo es respiración celular al revés. Por el contrario, como veremos en esta sección, la fotosíntesis tiene lugar en su propia serie única de pasos. Sin embargo, hay algunas similitudes notables entre fotosíntesis y respiración celular.

Por ejemplo, la fotosíntesis y respiración celular implican una serie de reacciones redox (que implican la transferencia de electrones). En la respiración celular, los

electrones fluyen de la glucosa al oxígeno, se forma agua y se libera energía. En la fotosíntesis, van en la dirección opuesta, comienzan en el agua y acaban en la glucosa, un proceso que requiere energía e impulsado por la luz. Tal como la respiración celular, la fotosíntesis también utiliza una cadena de transporte de electrones para formar un gradiente de concentración de H^+ , que promueve la síntesis de ATP por quimiosmosis.

El conjunto de procesos que tienen lugar en la fotosíntesis vegetal se puede resumir en la siguiente ecuación:



3.3.4. Factores que influyen en la actividad de la fotosíntesis

El rendimiento de la actividad fotosintética es influenciado por varios factores:

- **Intensidad luminosa:** A mayor intensidad luminosa, mayor actividad fotosintética.
- **Temperatura:** A mayor temperatura, mayor actividad fotosintética, hasta que se llega a un máximo, superado el cual se pueden desnaturalizar algunas enzimas. La temperatura óptima variará de unas especies a otras.
- **Concentración de CO_2 :** A mayor concentración de CO_2 mayor actividad fotosintética, hasta que se llega a un punto en el que se estabiliza.
- **Concentración de O_2 :** Al aumentar la concentración de O_2 baja el rendimiento de la fotosíntesis debido a la fotorrespiración.

