

METABOLISMO CELULAR

ÍNDICE

1.- Introducción al metabolismo.

- 1.1.- Rutas metabólicas.
- 1.2.- Procesos metabólicos.
- 1.3.- Tipos metabólicos de seres vivos.
- 1.4.- Procesos de Oxido-Reducción.
- 1.5.- Intercambios de energía.

2.- Anabolismo.

- 2.1.- La fotosíntesis.
 - 2.1.1.- Ecuación de la fotosíntesis.
 - 2.1.2.- Fases de la fotosíntesis.
- 2.2.- Fase luminosa.
 - 2.2.1.- Captación de la luz. Los fotosistemas.
 - 2.2.2.- Reducción del NADP⁺, fotólisis del H₂O y transporte no cíclico de electrones.
 - 2.2.3.- Fotofosforilación y transporte cíclico de electrones.
- 2.3.- Fase oscura.
 - 2.3.1.- Ciclo de Calvin.
 - 2.3.2.- Fotorrespiración y ciclo de Hatch-Slack.
 - 2.3.3.- Reducción de nitratos y sulfatos.
- 2.4.- Factores que influyen en la fotosíntesis.
- 2.5.- Fotosíntesis anoxigénica.
- 2.6.- Quimiosíntesis.
- 2.7.- Otros procesos anabólicos.

3.- Catabolismo.

- 3.1.- Catabolismo de los Glúcidos.
 - 3.1.1.- Glucólisis.
 - 3.1.2.- Ciclo de Krebs.
 - 3.1.3.- Cadena respiratoria. Fosforilación Oxidativa.
- 3.2.- Fermentaciones.
 - 3.2.1.- Fermentación Láctica.
 - 3.2.2.- Fermentación Alcohólica.
- 3.3.- Catabolismo de los Lípidos.
 - 3.3.1.- Catabolismo de la Glicerina.
 - 3.3.2.- Catabolismo de los Ác. Grasos: La β-Oxidación.
- 3.4.- Catabolismo de las Proteínas.

METABOLISMO CELULAR

1.- INTRODUCCIÓN AL METABOLISMO.

El metabolismo celular es el conjunto de reacciones químicas, catalizadas por enzimas específicos, que se producen en el interior de las células de un organismo, mediante las cuales, los nutrientes que llegan a ellas desde el exterior se transforman; y sus objetivos son:

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

1.1.- RUTAS METABÓLICAS.

En las células se producen una gran cantidad de reacciones metabólicas, asociadas ordenadamente formando las denominadas rutas metabólicas, en las que el producto final de una reacción es el sustrato inicial de la siguiente. Dichos compuestos intermedios se denominan metabolitos.

Cada reacción de una ruta metabólica esta catalizada por un enzima específico. Para aumentar la eficacia de las rutas, las enzimas que participan se asocian y forman complejos multienzimáticos o se sitúan en un mismo compartimento celular.

Tipos de rutas metabólicas. Las rutas metabólicas pueden ser:

- **Lineales:** Cuando el sustrato de la primera reacción (sustrato inicial) es diferente al producto final (producto) de la última reacción.
- **Cíclicas:** Cuando el producto de la última reacción es el sustrato de la reacción inicial. Entonces el sustrato inicial es un compuesto que se incorpora (en la primera reacción) a la ruta, y el producto final algún compuesto que sale de la ruta.

1.2.- PROCESOS METABÓLICOS.

Dentro del metabolismo se diferencian dos tipos de procesos: catabolismo y anabolismo

El catabolismo (o fase destructiva): Es el conjunto de reacciones metabólicas mediante las cuales las moléculas orgánicas más o menos complejas (glúcidos, lípidos etc.), que proceden del medio externo o de reservas internas, se degradan total o parcialmente a otras más sencillas (CO_2 , H_2O , ác. láctico, amoníaco, etc.), liberándose energía en mayor o menor cantidad que se almacena en forma de ATP, que será utilizada por la célula para sus actividades vitales (transporte activo, contracción muscular, síntesis de moléculas, etc.).

Las reacciones catabólicas se caracterizan por lo siguiente:

- Son descomposiciones: Transforman compuestos complejos en otros más sencillos.
- Son oxidaciones: Formas más o menos reducidas se oxidan con liberación de electrones que a su vez reducen formas oxidadas de los coenzimas.
- Son procesos exotérmicos: Liberan energía que se almacena en forma de ATP.

METABOLISMO CELULAR

- Son procesos convergentes: Se obtienen pocos productos (CO₂, pirúvico, etanol, etc.).

El anabolismo (o fase constructiva): 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 se utilizarán 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 lo siguiente:

- Son síntesis: Transforman compuestos sencillos en otros más complejos.
- Son reducciones: Formas más oxidados se reducen mediante los electrones de los coenzimas reducidos (NADH, FADH₂ etc.) que al cederlos se oxidan.
- Son procesos endotérmicos: Requieren un aporte de energía de la hidrólisis del ATP.
- Son procesos divergentes: Conducen a una gran variedad de productos.

1.3.- TIPOS METABÓLICOS DE SERES VIVOS.

Según la fuente de carbono, de hidrógeno y de energía que usan para obtener sus biomoléculas, se clasifican en:

Por la fuente de carbono:

- **Autótrofos:** usan el CO₂ (inorgánico).
- **Heterótrofos:** usan compuestos orgánicos.

Por la fuente de energía:

- **Fotosintéticos:** usan la luz solar.
- **Quimiosintéticos:** usan la que se libera en oxidaciones (exotérmicas).

Por la fuente de hidrógeno:

- **Litótrofos:** usan compuestos inorgánicos, como H₂O, H₂S, etc.
- **Organótrofos:** usan moléculas orgánicas.

Según las consideraciones anteriores, en la práctica resultan los 4 tipos metabólicos de seres vivos siguientes:

- **Fotolitótrofos** (o fotoautótrofos, o simplemente **fotosintéticos**): Usan compuestos inorgánicos como fuente de carbono y de hidrógeno, y la luz solar como fuente de energía. A este grupo pertenecen: las plantas, las algas, las bacterias fotosintéticas del azufre, y las cianofíceas.
- **Quimiolitótrofos** (o quimioautótrofos, o simplemente **quimiosintéticos**): Usan compuestos inorgánicos como fuente de carbono y de hidrógeno, y como fuente de energía la de reacciones redox inorgánicas naturales. A este grupo pertenecen las llamadas bacterias quimiosintéticas como las nitrificantes, las ferrobacterias, etc.
- **Fotoorganótrofos** (o fotoheterótrofos): Usan compuestos orgánicos como fuente de carbono y de hidrógeno, y la luz solar como fuente de energía. A este grupo pertenecen las bacterias púrpuras no sulfuradas.

METABOLISMO CELULAR

- Quimioorganótrofos (o quimioheterótrofos, o simplemente **heterótrofos**): Usan compuestos orgánicos como fuente de carbono y de hidrógeno, y como fuente de energía la de reacciones redox de los compuestos orgánicos. A este grupo pertenecen los animales, los hongos, los protozoos y la mayoría de las bacterias.

Por otro lado, según el aceptor último de los hidrógenos que se liberan en las oxidaciones que ocurren en ellos en las que se desprende energía, pueden ser:

- **Aerobios:** si es el oxígeno
- **Anaerobios:** en cualquier otro caso.

1.4.- PROCESOS DE OXIDO-REDUCCION.

Las reacciones metabólicas de los seres vivos son reacciones de oxidación y reducción, también llamadas reacciones de oxido-reducción, o reacciones redox; consistiendo la oxidación en una pérdida de electrones y la reducción en su ganancia. De modo que para un compuesto se oxide es necesario que otro se reduzca, es decir la oxidación de un compuesto siempre va acoplada a la reducción de otro.



Frecuentemente la pérdida o ganancia de electrones va acompañada de la pérdida o ganancia de hidrogeniones (H^{+}), de forma que el efecto neto es la pérdida o ganancia de hidrógenos puesto que:



Por consiguiente, con bastante frecuencia, las oxidaciones, también denominadas combustiones, en las que se desprende energía (catabolismo), son deshidrogenaciones, mientras que las reducciones, en las que se requiere un aporte energético (anabolismo), son hidrogenaciones.

Los electrones son transportados desde las reacciones catabólicas de oxidación en las que se liberan, hasta las reacciones anabólicas de reducción en las que se consumen. Este transporte lo realizan principalmente 3 coenzimas: NAD^{+} , $NADP$ y FAD . que actúan únicamente como intermediarios, captando y cediendo electrones alternativamente, y regenerándose al final de cada ciclo.

1.5.- INTERCAMBIOS DE ENERGIA.

En el metabolismo hay procesos en los que se libera energía (exotérmicos) como los catabólicos y otros en los que se consume (endotérmicos) como los anabólicos. Estos procesos no tienen porqué ocurrir al mismo tiempo ni en el mismo lugar de la célula. Por lo que existe un mecanismo capaz de almacenar y transportar la energía desde los procesos en los que se libera hasta los procesos en los que se consume. Este mecanismo se basa en la creación y destrucción de enlaces químicos de alta energía.

El adenosín trifosfato, ATP, es la molécula más importante, -(aunque no la única)-, en el almacenamiento y transporte de energía de unos procesos metabólicos a otros. El ATP almacena la energía en los dos enlaces éster fosfóricos que unen entre sí a las moléculas de fosfórico.

METABOLISMO CELULAR

Utilización de la energía almacenada en el ATP: El ATP se puede hidrolizar espontáneamente y liberar energía, esto permite que se pueda acoplar a procesos desfavorables energéticamente, es decir que no son posibles sin un aporte de energía, como ocurre en los procesos anabólicos o en otros trabajos celulares.

Al hidrolizarse el ATP se rompe el último enlace éster fosfórico, formándose ADP y liberándose una molécula de fosfórico (desfosforilación) y energía.



El ADP también puede hidrolizarse rompiéndose el otro enlace éster fosfórico y liberarse energía, aunque el enlace que más se utiliza para almacenar y transportar energía es el que une los fosfatos 2º y 3º.



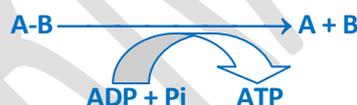
Por consiguiente la hidrólisis del ATP se produce acoplada a procesos que requieren energía como los anabólicos.



En otros casos el ATP transfiere directamente un grupo fosfato a otra molécula, que se fosforila, adquiriendo parte de la energía del ATP.



Formación del ATP: El ATP se forma por fosforilación del ADP, en un proceso endotérmico, que requiere un aporte energético, como el que proporcionan los procesos catabólicos que ocurren dentro de las células.



En las células existen dos mecanismos distintos para sintetizar ATP:

Fosforilación a nivel de sustrato: Es una reacción acoplada entre una molécula fosforilada que contiene un grupo fosfato y el ADP. En este caso se hidroliza el grupo fosfato de esta molécula fosforilada y la energía liberada se utiliza para transferir dicho grupo fosfato al ADP y formar ATP.



Fosforilación mediante el transporte de electrones: En este caso la fosforilación del ADP se lleva a cabo en los complejos ATP-sintetasas y se produce gracias a la energía que se desprende al transportar electrones a través de una cadena transportadora de los mismos, desde una molécula que se oxida y los cede hasta un aceptor final. Estas cadenas transportadoras de electrones se sitúan en la membrana interna de las mitocondrias y en la membrana tilacoidal de los cloroplastos, por lo tanto habrá dos procesos de este tipo: la fosforilación oxidativa que tiene lugar en las mitocondrias y fotofosforilación que se produce en los cloroplastos durante la fase luminosa.

METABOLISMO CELULAR

2.- ANABOLISMO.

Es el conjunto de reacciones metabólicas mediante las cuales a partir de compuestos sencillos (orgánicos o inorgánicos) se sintetizan moléculas más complejas. Los procesos anabólicos son endergónicos y reductores.

A diferencia del catabolismo, el anabolismo no es igual en todos los seres, diferenciándose dos tipos de anabolismo: autótrofo y heterótrofo.

Anabolismo autótrofo: Lo realizan únicamente los seres autótrofos (vegetales, algas y algunas bacterias). Consiste en sintetizar a partir de moléculas inorgánicas (CO_2 , H_2O , sales) moléculas orgánicas sencillas (monosacáridos, aminoácidos etc.).

Según cuál sea la fuente de energía que se utilice se diferencian dos tipos de procesos en el anabolismo autótrofo:

- **Fotosíntesis:** Se utiliza como fuente de energía para transformar las moléculas inorgánicas en orgánicas la energía solar. La realizan las plantas, algas y alguna bacteria.
- **Quimiosíntesis:** Se utiliza como fuente de energía, la energía química que se desprende en reacciones de oxidación de compuestos inorgánicos que tienen lugar en el medio. La realizan algunas bacterias.

Anabolismo heterótrofo: Es el proceso mediante el cual a partir de moléculas orgánicas sencillas (más oxidadas) se sintetizan moléculas orgánicas más complejas (muy reducidas). La energía necesaria se obtiene de la hidrólisis del ATP que se obtuvo en el catabolismo. Este proceso es similar en todas las células, la diferencia está en cómo obtienen las células las moléculas orgánicas sencillas: las células autótrofas las sintetizan ellas a partir de moléculas inorgánicas que toman del medio, mientras que las heterótrofas las obtienen ya sintetizadas mediante la digestión de los compuestos que ingieren como alimento.

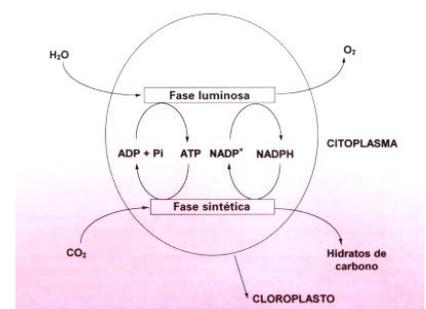
Muchas de las rutas del anabolismo heterótrofo tienen lugar en el hialoplasma.

2.1.- LA FOTOSÍNTESIS.

La fotosíntesis es un proceso anabólico, en el que utilizando la energía luminosa, se sintetiza materia orgánica (glucosa y otras moléculas orgánicas) por reducción de materia inorgánica (CO_2 , NO_3^- , SO_4^{2-}), por consiguiente podemos decir que en la fotosíntesis se transforma la energía luminosa en energía química que se almacena en los compuestos orgánicos.

La fotosíntesis tiene lugar en los cloroplastos de las células eucariotas (algas y plantas superiores), en los tilacoides de las cianobacterias y en la membrana celular y el citoplasma de las bacterias fotosintéticas.

La fotosíntesis es probablemente el proceso bioquímico más importante de la Biosfera, ya que la energía solar captada por los organismos fotosintéticos no sólo constituye su propia fuente de energía, sino que es además la fuente de energía de casi todos los organismos heterótrofos a los que les llega a través de las distintas cadenas alimentarias. Sólo algunas bacterias quimiosintéticas podrían seguir viviendo sin ella.



METABOLISMO CELULAR

Además:

- La fotosíntesis fue la responsable del cambio producido en la atmósfera terrestre primitiva, que en principio era anaerobia y reductora y se hizo aerobia y oxidante
- Mediante la fotosíntesis se realiza la síntesis de materia orgánica (unos cien mil millones de toneladas de carbono son fijadas anualmente desde el CO₂ a los compuestos orgánicos).
- A la fotosíntesis se debe también la energía almacenada en los combustibles fósiles como carbón, petróleo y gas natural.
- La respiración aeróbica es posible gracias a la liberación de oxígeno a la atmósfera como subproducto de la fotosíntesis.
- La fotosíntesis es responsable de la retirada del CO₂ atmosférico, principal gas causante del efecto invernadero.

2.1.1.- Ecuación de la fotosíntesis.

La fotosíntesis puede considerarse como un proceso de oxido-reducción, en el que un compuesto se oxida y cede electrones (generalmente el H₂O) y otro compuesto los acepta y se reduce (normalmente el CO₂). Además, es un proceso anabólico que no se produce de forma espontánea sino que requiere el aporte de energía externa, en este caso, la energía de la luz.



La oxidación del agua produce la rotura de la molécula (fotólisis del agua) y, como consecuencia, se desprende oxígeno molecular O₂. A esta fotosíntesis por ello se la denomina oxigénica.

Se ha comprobado experimentalmente que el oxígeno desprendido procede del agua, suministrando a la planta agua marcada con un isótopo del oxígeno (H₂¹⁸O) se observa que el vegetal libera ¹⁸O. Como la molécula de agua sólo contiene un átomo de oxígeno y en la fotosíntesis se desprende oxígeno molecular (O₂), la reacción global, que hemos formulado anteriormente, debería escribirse:



Para la obtención de una molécula de glucosa, que se suele considerar el producto final de la fotosíntesis, la ecuación general debe modificarse del siguiente modo:



Aunque la molécula más utilizada como dadora de hidrógenos (reductora) es el agua, algunos organismos como algunas bacterias fotosintéticas emplean como dadores de hidrógenos otras moléculas como el ácido sulfhídrico o el ácido láctico. En este caso no se libera oxígeno, por ello a esta fotosíntesis se la denomina anoxigénica.

El CO₂ es el compuesto que más se utiliza como aceptor de hidrógenos en la fotosíntesis, sin embargo, la mayor parte de las plantas superiores pueden utilizar también otros aceptores como el nitrato y el sulfato.

METABOLISMO CELULAR

2.1.2.- Fases de la fotosíntesis.

Como hemos visto, en la fotosíntesis hay oxidación del H_2O y reducción del CO_2 pero este proceso de oxidorreducción no se hace ni espontánea ni directamente, sino a través de un conjunto de reacciones complejas que suceden en dos etapas: fase luminosa y fase oscura

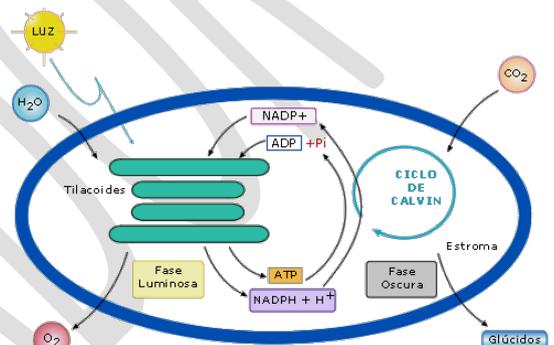
Fase luminosa: Se produce solo en presencia de luz y se realiza en la membrana de los tilacoides, donde se localizan, los pigmentos fotosintéticos, la cadena fotosintética transportadora de electrones y la ATPasa cloroplástica.

Durante esta fase los pigmentos fotosintéticos captan la energía de la luz y la transforman en energía química: en forma de poder reductor (NADPH) y energía libre (ATP). En esta fase se libera oxígeno a la atmósfera procedente de la rotura de moléculas de agua (fotólisis del agua).

En la fase luminosa ocurren los procesos siguientes:

- Captación de la luz por los fotosistemas.
- Transporte de electrones desde el H_2O hasta el $NADP^+$.
- Fotofosforilación.

Fase oscura: Se produce en el estroma del cloroplasto y no depende directamente de la luz. Consiste en la reducción de moléculas inorgánicas normalmente CO_2 para obtener glucosa y otras moléculas orgánicas, utilizando la energía producida en la fase luminosa (NADPH y ATP).

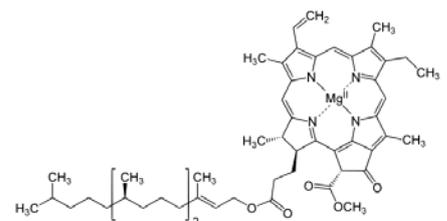


2.2.- FASE LUMINOSA.

2.2.1.- Captación de la luz. Los fotosistemas.

Pigmentos fotosintéticos: Son moléculas capaces de absorber la energía de los fotones de la luz de diferentes longitudes de onda. Los organismos fotosintéticos utilizan varios tipos de pigmentos entre los que destacan las clorofilas y los carotenoides.

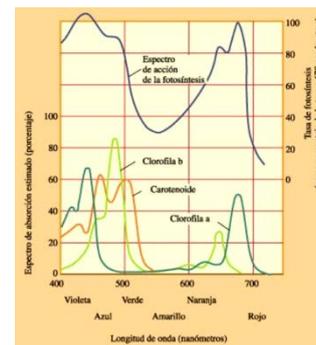
- **Clorofilas:** Son moléculas complejas de carácter anfipático formadas por un complejo metal-porfirina unido a un alcohol de cadena larga, el fitol. El metal del complejo es un átomo de magnesio, y la porfirina es un tetrapirrol, cuyos anillos se unen entre sí por puentes metino ($-CH=$).



METABOLISMO CELULAR

En los vegetales superiores hay dos tipos de clorofilas: la "*clorofila A*" que es el pigmento directamente implicado en la transformación de la energía luminosa en energía química; y la "*clorofila B*", que actúa como pigmento auxiliar⁽¹⁾.

- **Carotenoides:** Son pigmentos liposolubles que pertenecen al grupo de los terpenos o isoprenoides, están formados por la unión de varias unidades de isopreno. Tienen colores rojos, anaranjados y amarillos.



Fotosistemas: Son unas unidades localizadas en la membrana de los tilacoides, que están formadas por la agrupación de pigmentos fotosintéticos y algunas proteínas, son los encargados de la captación de la energía de la luz y su transformación en energía química. Los fotosistemas están constituidos por dos estructuras:

- El complejo antena: Está formado por un conjunto de entre 200 y 400 moléculas de pigmentos (carotenoides, clorofilas) que absorben la energía de la luz a diferentes longitudes de onda y la transmiten hacia la "*clorofila A*" del centro de reacción, denominada clorofila diana.
- El centro de reacción: Está formado por un par de moléculas de "*clorofila A*", llamada clorofila diana, un aceptor de electrones y un dador de electrones. La clorofila del centro de reacción recibe la energía de la luz absorbida por los pigmentos del complejo antena y es la única molécula del fotosistema capaz de oxidarse y ceder un electrón.

En los vegetales superiores, en la membrana tilacoidal existen dos clases de fotosistemas:

- El fotosistema I (PS I, ó P₇₀₀): Su centro de reacción presenta un máximo de absorción en 700nm., es decir, puede captar fotones de longitudes de onda iguales o inferiores a 700nm.
- El fotosistema II (PS II, ó P₆₈₀): Su máximo de absorción está en 680nm.

Funcionamiento del fotosistema: Cuando un fotón incide sobre un pigmento del fotosistema hace pasar a uno de sus electrones a un nivel energético superior. Se dice que la molécula está excitada. El pigmento puede volver a su estado normal por dos mecanismos:

- Transfiriendo la energía a otra molécula vecina por resonancia.
- Oxidándose y cediendo un electrón a otra molécula.

Dentro del fotosistema la energía de excitación se transmite por resonancia desde el pigmento que absorbe la luz a menor longitud de onda (mayor energía) hasta el que la absorbe a mayor longitud (menor energía). Como el pigmento que absorbe a mayor longitud de onda es la "*clorofila A*" del centro de reacción, esta es la molécula que siempre recibe la energía de cualquier fotón captada por cualquiera de los pigmentos del fotosistema.

⁽¹⁾ La "*clorofila B*" se diferencia de la "*clorofila A*" solamente por estar sustituido el grupo metilo (-CH₃) del carbono 3 en el segundo anillo pirrólico, por un grupo aldehído (-CHO). Esta diferencia es suficiente para causar un cambio notable en la coloración como también en el espectro de absorción de esta molécula.

En el espectro de absorción se manifiestan las partes de la radiación visible absorbidas por las clorofilas y cuál es la relación de este proceso con las estructuras descritas. En los espectros de absorción de las clorofilas A y B los dos máximos de absorción indican que la radiación roja y azul es fuertemente absorbida, mientras que la verde o la roja oscura son poco absorbidas.

La "*clorofila A*" es verde azulada, la "*clorofila B*" es de color verde amarillento. Esta diferencia se manifiesta en el espectro de absorción, en la B, ambos máximos de absorción presentan una tendencia o son desplazados hacia la parte verde, es decir, el máximo en la parte roja es desplazado hacia ondas más cortas y el máximo en la parte azul hacia ondas más largas. También es notoria la diferencia en los máximos de absorción los cuales varían entre las diferentes clorofilas.

METABOLISMO CELULAR

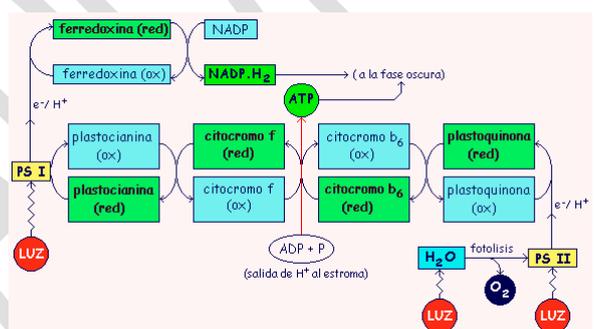
La "clorofila A" al recibir la energía se excita y vuelve a su estado inicial cediendo un electrón a un aceptor de la cadena fotosintética, es decir oxidándose. De esta forma la energía luminosa se transforma en energía química⁽²⁾.

2.2.2.- Reducción del NADP⁺, fotólisis del H₂O y transporte no cíclico de electrones.

Durante la fase luminosa de la fotosíntesis se produce un transporte de electrones desde un dador que en las plantas es el H₂O hasta el NADP⁺ que es el aceptor final, a través de la cadena fotosintética (cadena transportadora de electrones) localizada en la membrana tilacoidal. Este transporte es unidireccional (por eso se denomina no cíclico) y no es espontáneo, ya que los electrones son transportados en contra de gradiente de potencial redox, desde un dador débil (potencial redox alto) el H₂O, a un dador fuerte (potencial redox bajo), el NADP⁺. Para hacer posible el transporte de los electrones se utiliza la energía luminosa que es captada por los pigmentos de los fotosistemas I y II acoplados a la cadena de transporte electrónico. La energía luminosa absorbida en los fotosistemas aumenta el estado energético de los electrones del H₂O, haciendo posible su transporte hasta el NADP⁺, que al captarlos se reduce a NADPH + H⁺.

El transporte de electrones desde el agua al NADP⁺ se puede dividir en tres tramos:

1º.- Reducción del NADP⁺: Cuando inciden dos fotones sobre el fotosistema I (PS I), la energía de estos fotones es transmitida hasta la "clorofila A" del centro de reacción, que se excita y cede tantos electrones como fotones absorbe. Estos dos electrones son transferidos a la ferredoxina que posteriormente los cederá junto con dos H⁺ del estroma al NADP⁺ que al captarlos se reduce a NADPH + H⁺. La "clorofila A" del fotosistema I queda oxidada y debe recuperar los electrones para volver a ser funcional.



2º.- Recuperación de los electrones cedidos por el PS I: Al incidir dos fotones sobre el fotosistema II, la energía es transmitida hasta la "clorofila A" del centro de reacción de este fotosistema, que se excita y cede dos electrones que son conducidos por una cadena transportadora (plastoquinona, complejo de citocromos b-f, plastocianina) hasta la "clorofila A" del PS I, que al captarlos se reduce y recupera los electrones perdidos. Ahora es la "clorofila A" del PS II la que queda oxidada.

3º.- Recuperación de los electrones cedidos por el PS II. Fotólisis del H₂O: Los electrones perdidos por el PS II se recuperan gracias a la rotura de una molécula de agua por acción de la luz (fotólisis del agua). Esto ocurre en la cara interna de la membrana tilacoidal. Como consecuencia de esta rotura se liberan dos electrones que son cedidos a la "clorofila A" del centro de reacción del PS II, dos H⁺ que se liberan al espacio intratilacoidal y ½ O₂ que se libera a la atmósfera.



⁽²⁾ Cuando un pigmento absorbe un fotón o cuanto de luz, un electrón de la molécula de pigmento es lanzado a un nivel energético más alto; se dice entonces que está excitado. Este estado de excitación puede mantenerse sólo por períodos muy cortos de tiempo, de aproximadamente una millonésima de segundo o aun menos; la energía de excitación, puede disiparse como calor; también, puede reemitirse inmediatamente como energía lumínica de mayor longitud de onda, o puede provocar una reacción química, como sucede en la fotosíntesis, lo cual depende no sólo de la estructura del pigmento dado, sino también de su relación con las moléculas vecinas.

METABOLISMO CELULAR

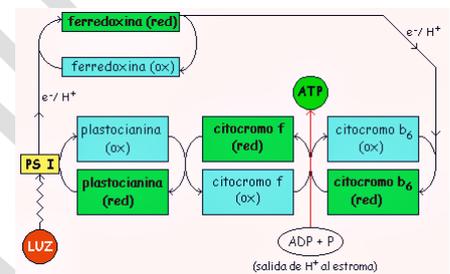
El recorrido de dos electrones desde el H₂O hasta el NADP⁺ necesita la energía proporcionada por cuatro fotones de luz, que impactan dos sobre cada uno de los fotosistemas. Como la formación de una molécula O₂ requiere la rotura de dos moléculas de agua y, por tanto, el transporte de 4 electrones por la cadena fotosintética, serán necesarios 8 fotones.

Por consiguiente la ecuación del transporte no cíclico de electrones será:



2.2.3.- Fotofosforilación y transporte cíclico de electrones.

También llamada fosforilación fotosintética, es una vía alternativa de la fase luminosa de la fotosíntesis en la que los electrones perdidos por el fotosistema I cuando incide sobre él la luz, en lugar de ser cedidos el NADP⁺ vuelven nuevamente al PS I. En su recorrido de vuelta al fotosistema I pasan por el complejo citocromos b-f que aprovecha la energía liberada en su transporte para bombear H⁺ desde el estroma al espacio intratilacoidal. Esta traslocación de H⁺ permite que se produzca la síntesis de ATP (fotofosforilación) en el transporte cíclico.



Este proceso ocurre porque el transporte de electrones desde el agua al NADP⁺ a través de la cadena fotosintética va acompañada de la liberación de H⁺ en el espacio intratilacoidal.

En el curso del transporte de un par de electrones son liberados cuatro H⁺ en el espacio intratilacoidal: dos son bombeados desde el estroma por el complejo citocromos b-f aprovechando la energía que liberan los electrones al ser transportados por la cadena fotosintética, y dos proceden de la fotólisis del agua.

Según la hipótesis quimiosmótica propuesta por Michell la acumulación de H⁺ en el espacio intratilacoidal genera un gradiente electroquímico, entre el espacio tilacoidal y el estroma, que actúa sobre los H⁺ y tiende a hacerles regresar hacia el estroma. Como la membrana del tilacoidal es prácticamente impermeable a los H⁺, estos solo pueden regresar a través de la ATPasa. Este flujo de H⁺ a favor de gradiente libera energía suficiente para que la ATPasa sintetice ATP a partir de ADP y Pi.

Por cada tres protones que atraviesan la ATP-sintetasa se libera energía para sintetizar entre una y dos moléculas de ATP.

El transporte cíclico se caracteriza por:

- Solo participa el fotosistema I
- No se produce reducción del NADP⁺, ya que los electrones salen y regresan al PS I.
- No hay fotólisis del agua, ni desprendimiento de oxígeno a la atmósfera, debido a que no interviene el PS II.
- Se produce síntesis de ATP gracias a la traslocación de H⁺ por el complejo citocromos b-f.

Por lo tanto el transporte cíclico permite obtener ATP sin necesidad de obtener NADPH, lo cual es importante puesto que en la fase oscura se necesita más ATP que NADPH.

METABOLISMO CELULAR

2.3.- FASE OSCURA.

La fase oscura consiste en la síntesis de moléculas orgánicas sencillas por reducción de moléculas inorgánicas utilizando la energía del NADPH y del ATP sintetizados en la fase luminosa. Ocurre en el estroma del cloroplasto y puede suceder tanto en ausencia como en presencia de luz.

El principal sustrato utilizado en la fase oscura es el CO₂, que es reducido a monosacáridos sencillos, precursores del resto de las moléculas orgánicas. Sin embargo, los vegetales superiores son capaces de reducir otros sustratos inorgánicos, como los nitratos a amoníaco y los sulfatos a sulfuro de hidrógeno, que incorporan a sus aminoácidos.

2.3.1.- Reducción del CO₂. Ciclo de Calvin.

La reducción del CO₂ en la fase oscura de la fotosíntesis se realiza a través de una ruta cíclica llamada ciclo de Calvin, en honor a su descubridor.

En este ciclo, las moléculas de CO₂ son reducidas a gliceraldehído 3-fosfato (G3P), triosa que se considera el producto final del proceso, mediante un conjunto de reacciones, que necesitan los hidrógenos aportados por el NADPH y la energía del ATP procedentes de la fase luminosa.

En cada vuelta del ciclo se reduce una sola molécula de CO₂, por lo que para obtener una molécula neta de G3P (molécula de tres carbonos) el ciclo tiene que producirse tres veces. Para la síntesis de una molécula neta de glucosa (6 carbonos) deben producirse seis veces.

El ciclo de Calvin se divide en tres fases:

1.- Fijación del CO₂: El CO₂ es fijado por una molécula orgánica de cinco átomos de carbono, la ribulosa 1,5 difosfato (RuBisCO), dando un compuesto de seis átomos de carbono, muy inestable, que se rompe en dos moléculas de tres carbonos, el ácido 3, fosfoglicérico (APG).



2.- Fase de reducción: El ácido 3-fosfoglicérico (APG) es fosforilado y posteriormente reducido a gliceraldehído 3- fosfato (G3P). En este proceso se consume NADPH y ATP fabricadas en la fase luminosa.



3.- Fase de regeneración: Mediante la fijación de 3 moléculas de CO₂ se obtienen 6 moléculas de G3P, de ellas una constituye el rendimiento neto del ciclo, sale de este y es utilizada para la síntesis de glucosa y otras moléculas orgánicas.

Las otras cinco moléculas de G3P se emplean en la recuperación de las 3 moléculas de ribulosa 1,5 difosfato utilizadas en la fijación de las tres moléculas de CO₂; esto se realiza mediante una serie compleja de reacciones



METABOLISMO CELULAR

en las que se forman compuestos intermedios de 4, 5, 6 y 7 carbonos, en este proceso se gasta ATP procedente de la fase luminosa. De esta forma se cierra el ciclo.



En resumen, para la obtención de una molécula neta de G3P se producen tres vueltas del ciclo de Calvin en las que se reducen tres moléculas de CO₂ por los hidrógenos aportados por 6 moléculas de NADPH y la energía de 9 moléculas de ATP.



Para la síntesis de una molécula de glucosa, que se suele considerar como el producto final de la fotosíntesis, se requiere la formación de dos moléculas de G3P. Por lo tanto la ecuación general del ciclo de Calvin en este caso es la siguiente:



Destino del G3P del ciclo de Calvin: Las moléculas de G3P producidas en el ciclo de Calvin se incorporan a las distintas rutas del metabolismo celular donde, dependiendo de las necesidades de las células, originan el resto de las moléculas orgánicas:

- Frecuentemente se usan para fabricar glucosa y fructosa. Estas moléculas son utilizadas por las plantas para la síntesis de polisacáridos (almidón y celulosa), y sacarosa que es exportada al resto del vegetal.
- El G3P también se utiliza para la síntesis de ácidos grasos y aminoácidos a través de las rutas metabólicas adecuadas.
- Se utiliza como sustrato energético para la síntesis de ATP en el catabolismo celular.

2.3.2. Fotorrespiración y ciclo de Hatch-Slack.

La RuBisCO puede catalizar tanto la formación de glucosa como su descomposición fotolítica, dependiendo de las concentraciones relativas de CO₂ y de O₂ del medio. Y pese a tener mucho mayor afinidad por el CO₂ que por el O₂, la concentración atmosférica relativa O₂:CO₂ es de 21:0'03, es decir 700:1, por lo que la relación entre carboxilación y oxigenación es, en la práctica, de aproximadamente 3:1.

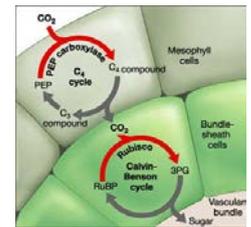
En presencia de suficiente CO₂, la enzima RuBis Carboxilasa Oxigenasa introduce el CO₂ en el ciclo de Calvin con gran eficacia (actividad carboxilasa). Sin embargo, cuando la concentración de CO₂ en la hoja es muy pequeña comparada con la de O₂, la misma enzima cataliza la reacción de la RuBisCO con éste (actividad oxigenasa), en vez del CO₂. Esta última es el primer paso de un proceso conocido como fotorrespiración, por el cual los glúcidos son oxidados a CO₂ y H₂O en presencia de luz. **A diferencia de la respiración mitocondrial, la fotorrespiración es un proceso donde la energía se pierde, y no se produce ni ATP ni NADH.**

Para evitar la fotorrespiración las gramíneas tropicales, entre otras, realizan primero el ciclo de Hatch-Slack, en el que el CO₂ se fija gracias a la PEP (PhosfoEnolPiruvato) carboxilasa en las células del mesófilo y después el de Calvin en las células de la vaina con el CO₂ liberado por el malato al regenerar el piruvato.

El CO₂ entra en la hoja por los estomas, que se abren y cierran, dependiendo, entre otros factores de la cantidad de agua. Así, cuando la planta está sometida a condiciones calurosas y secas, cierra sus estomas para

METABOLISMO CELULAR

evitar la pérdida de agua, lo que provoca también una disminución del CO_2 y permite que el O_2 producido en la fotosíntesis se acumule.



También sucede que cuando las plantas crecen muy juntas y el aire está muy calmado, el intercambio de gases entre el aire que rodea la hoja y la atmósfera global puede ser muy reducido. En estas condiciones, el aire cercano a las hojas de la planta activa tendrá concentraciones de CO_2 demasiado pequeñas para sus actividades fotosintéticas. Incluso si los estomas están abiertos, el gradiente de concentración entre el exterior de la hoja y el interior será tan poco importante, que muy poco CO_2 se podrá difundir hacia la hoja.

2.3.3. Reducción de nitratos y sulfatos.

Como hemos visto, las triosas obtenidas de la reducción del CO_2 pueden originar cualquier tipo de molécula orgánica mediante rutas metabólicas adecuadas. Pero algunas de ellas, como los aminoácidos, necesitan incorporar amoníaco (NH_3) o grupos tiol ($-\text{SH}$).

En condiciones naturales, el nitrógeno está a disposición de las plantas en forma de nitratos (NO_3^-) y el azufre se encuentra como sulfatos (SO_4^{2-}). Estas formas oxidadas tienen que ser reducidas para su incorporación a las moléculas orgánicas.

La reducción del nitrato en el cloroplasto se realiza en dos etapas en las que se consumen NADPH y ATP procedentes de la fase luminosa.

En la primera se produce la reducción de nitratos a nitritos con consumo de NADPH.

En la segunda los nitritos son reducidos a NH_3 .

El amoníaco se incorpora a los esqueletos carbonados para formar los aminoácidos, en este proceso se gasta ATP.



En los cloroplastos se reducen igualmente sulfatos a grupos tiol ($-\text{SH}$) que son incorporados al esqueleto carbonado para formar el aminoácido cisteína. La reducción del sulfato requiere ATP y NADPH que son proporcionados por la fase luminosa.

2.4.- Factores que influyen en la fotosíntesis.

El rendimiento de la fotosíntesis o intensidad fotosintética puede medirse en función del CO_2 absorbido o en función del O_2 desprendido. Este rendimiento puede verse afectado por distintos factores:

Concentración de CO_2 en el medio: Si la intensidad luminosa es constante y suficientemente elevada, la actividad fotosintética aumenta al aumentar la concentración de CO_2 en el medio, hasta llegar a un límite en que se hace constante.

METABOLISMO CELULAR

Luz: En general la actividad fotosintética aumenta al aumentar la intensidad luminosa. Pero cada especie está adaptada a unas condiciones óptimas de iluminación, y superados ciertos límites se pueden deteriorar los pigmentos fotosintéticos. Así hay especies heliófilas que precisan una fuerte iluminación, otras son esciófilas y prefieren zonas de penumbra.

El color de la luz también influye en el rendimiento de la fotosíntesis. El mayor rendimiento fotosintético se consigue con luz roja o azul. Si la longitud de onda es superior a 680 nm, el fotosistema II (PS II) no actúa, por lo tanto sólo se produciría fase luminosa cíclica y el rendimiento sería menor.

Concentración de O₂ en el medio: El rendimiento de la fotosíntesis disminuye cuando aumenta la concentración de O₂ a causa de la fotorrespiración. Es decir el O₂ tiene efecto inhibitorio debido al proceso de fotorrespiración.

La fotorrespiración es el proceso en el que la RuBisCO en lugar de fijar el CO₂ en la ribulosa 1,5 difosfato cataliza su oxidación.

Temperatura: Las reacciones fotosintéticas como todas las reacciones químicas catalizadas por un enzima, aumentan su velocidad con la temperatura hasta alcanzar un valor máximo que varía de unas especies a otras, por encima del cual las enzimas se desnaturalizan y el rendimiento disminuye.

Humedad: La humedad tanto en el suelo como en el ambiente influye de manera determinante en el rendimiento fotosintético. Si la humedad en el ambiente es escasa se cierran los estomas para evitar la pérdida de agua y por tanto afecta al intercambio de gases (toma de CO₂ y liberación del O₂ de la fase lumínica) y con ello al rendimiento fotosintético.

2.5.- La fotosíntesis bacteriana o anoxygenica.

Las bacterias fotosintéticas, a excepción de las cianobacterias, son organismos anaerobios que realizan un tipo de fotosíntesis en la que la molécula reductora (dador de H⁺) no es el agua. En este caso, al no intervenir la molécula de agua no se libera O₂ a la atmósfera.

Este proceso por ello se denomina fotosíntesis anoxygenica.

Esta fotosíntesis presenta las siguientes características:

- Transcurre solo en condiciones anaerobias estrictas y sin formación O₂. Por tanto, el donante de electrones es una molécula distinta al agua. Esta puede ser un compuesto inorgánico, como el H₂S, u orgánico, como el láctico.
- Las bacterias disponen de un único fotosistema, semejante al fotosistema I, que contiene bacterioclorofila (pigmento semejante a la clorofila de los eucariotas) y carotenoides. El fotosistema está localizado en la membrana celular (mesosomas) y reduce moléculas de NADP⁺ a NADPH al ser activado por la luz.
- La fijación y reducción del CO₂ transcurre a través del ciclo del Calvin y se produce en el citoplasma celular.

Entre las bacterias fotosintéticas anoxygenicas se encuentran:

- Las bacterias sulfuradas verdes y las bacterias púrpuras que utilizan el sulfuro de hidrógeno (H₂S) como dador de electrones.



METABOLISMO CELULAR

- Bacterias púrpuras no sulfuradas que utilizan sustancias orgánicas como dadores de electrones, por ejemplo el isopropanol que reducen a acetona.

2.6.- QUIMIOSÍNTESIS.

La quimiosíntesis al igual que la fotosíntesis es un proceso anabólico autótrofo, mediante el cual se sintetizan compuestos orgánicos a partir de compuestos inorgánicos. A diferencia de la fotosíntesis en la que se utiliza la luz como fuente de energía para sintetizar los compuestos orgánicos, en la quimiosíntesis se emplea la energía química que se desprende de la oxidación en el medio de diversos compuestos inorgánicos sencillos.

En la quimiosíntesis también se diferencian dos fases como en la fotosíntesis:

- Una primera fase, que es equivalente a la fase luminosa. En esta etapa se oxidan compuestos inorgánicos sencillos (NH₃, H₂, H₂S, etc.) liberándose energía y electrones. La energía se utiliza para fosforilar el ADP y formar ATP. Los electrones sirven para reducir normalmente el NAD y formar NADH.
- Una segunda fase, que es equivalente a la fase oscura de la fotosíntesis. En esta etapa se utilizan el ATP y el NADH obtenidos en la primera fase para reducir compuestos inorgánicos (CO₂, NO₃⁻) y obtener compuestos orgánicos.

Tipos de seres quimiosintéticos:

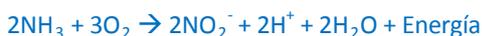
A los seres que realizan la quimiosíntesis se les denomina quimioautótrofos. Estos seres son bacterias en su mayor parte aerobias.

Tienen una gran importancia ecológica, por el papel que desempeñan en los ciclos biogeoquímicos produciendo la mineralización de la materia orgánica y con ello el cierre del ciclo de la materia.

Los sustratos inorgánicos que utilizan estas bacterias proceden, en muchos casos de la actividad biológica de otros seres. Estos sustratos varían de unas bacterias a otras y según cuales sean estos se diferencian varios grupos de bacterias quimiosintéticas

Bacterias nitrificantes o bacterias del nitrógeno: Son bacterias que viven en el suelo y en el agua. Utilizan como sustratos compuestos reducidos del nitrógeno. Estas bacterias oxidan el amoníaco procedente de la descomposición de la materia orgánica a nitratos, a este proceso se le denomina nitrificación. Esta oxidación se realiza en dos etapas en cada una de las cuales interviene un tipo de bacterias:

- Bacterias nitrosificantes: A este grupo pertenecen las bacterias del género Nitrosomas. Estas bacterias oxidan el amoníaco a nitritos.



- Bacterias nitrificantes: Aquí se incluyen las del género Nitrobacter. Estas bacterias oxidan los nitritos a nitratos.



Bacterias incoloras del azufre: Comprende una serie de bacterias que viven en las aguas residuales, fuentes hidrotermales y en ambiente ricos en azufre o derivados del mismo. Estas bacterias utilizan como sustrato azufre, sulfuro de hidrógeno (H₂S) y tiosulfato (S₂O₃²⁻).

METABOLISMO CELULAR



Bacterias del hierro o ferrobacterias: Son bacterias que oxidan sales ferrosas a férricas. Viven en aguas procedentes de vertidos mineros donde abundan estas sales.



Bacterias del hidrógeno: Estas utilizan el hidrógeno como sustrato. La mayoría son quimioautótrofas facultativas, pueden utilizar el hidrógeno molecular o compuestos orgánicos.



2.7.- OTROS PROCESOS ANABÓLICOS.

Además de la fotosíntesis y la quimiosíntesis que son procesos anabólicos exclusivos de los seres autótrofos, existen otras rutas anabólicas que son similares en los autótrofos y en los heterótrofos, mediante ellas a partir de moléculas orgánicas sencillas se sintetizan todas las moléculas orgánicas complejas, estas rutas anabólicas constituyen el anabolismo heterótrofo.



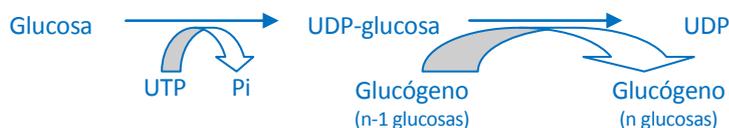
Entre estas rutas hay que destacar:

Gluconeogénesis: Es una ruta anabólica que pueden realizar todas las células, mediante la cual se sintetiza glucosa a partir de compuestos orgánicos no glucídicos, como el ácido láctico, los aminoácidos y el glicerol y en los vegetales también los ácidos grasos. Se inicia en las mitocondrias pero en su mayor parte ocurre en el citosol.

En los mamíferos la gluconeogénesis, ocurre principalmente en el hígado y contribuye a mantener constante el nivel de glucosa en el plasma sanguíneo incluso en los periodos de ayuno, esto es importante porque algunas células como los eritrocitos y las células cerebrales utilizan únicamente glucosa como fuente de energía.

Síntesis de glucógeno: El glucógeno se almacena en el hígado y en el músculo esquelético. La ruta anabólica mediante la cual se sintetiza a partir de la glucosa se denomina glucogenogénesis. En ella se diferencian dos etapas:

- Se activa la glucosa mediante el UTP formándose la uridín-difosfato-glucosa (UDP-glucosa).
- Se añaden las moléculas de glucosa procedentes de la UDP-glucosa a la molécula de glucógeno en formación.



Síntesis de almidón: El almidón se origina de forma similar al glucógeno, la principal diferencia está en que en este caso el nucleótido activador de la glucosa es el ATP en lugar del UTP.

METABOLISMO CELULAR

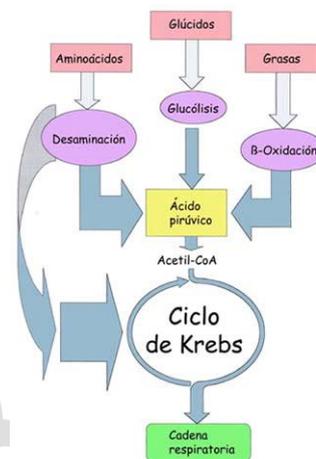
3.- CATABOLISMO.

Son una serie de reacciones oxidativas mediante las cuales los compuestos orgánicos complejos ricos en energía, se degradan, transformándose en otros compuestos más sencillos, con menos energía, por lo tanto en estos procesos se libera energía. Los procesos catabólicos son por consiguiente: oxidativos y exergónicos.



Los procesos catabólicos son similares en los seres autótrofos y en los heterótrofos.

La energía que se libera en los procesos catabólicos se almacena en forma de ATP y será utilizada por el organismo para realizar sus actividades.



Tipos de procesos catabólicos:

Según el grado de oxidación del sustrato y de cuál sea el aceptor final de los electrones que se desprenden en las oxidaciones, se diferencian dos tipos de procesos catabólicos: la respiración celular y las fermentaciones.

La respiración celular: En este proceso el sustrato (compuesto orgánico) se oxida completamente, convirtiéndose en compuestos inorgánicos (CO_2 , H_2O , NH_3) pobres en energía y liberándose mucha energía que se almacena en forma de ATP.

El ATP se obtiene por fosforilación a nivel de sustrato y mediante el transporte de electrones (fosforilación oxidativa).

El aceptor final de los electrones que se desprenden en estas oxidaciones es un compuesto inorgánico, según cuál sea este podemos diferenciar dos tipos de respiración:

- Respiración aerobia: El aceptor final de los electrones es el oxígeno (O_2) que al aceptarlos se reduce a agua. Este es el proceso que más frecuentemente utilizan los seres vivos para obtener energía.
- Respiración anaerobia: En este caso el aceptor final de los electrones no es el oxígeno sino otros compuestos inorgánicos tales como: el NO_3^- , $\text{SO}_4^{=}$ etc., por ello no es necesario oxígeno. Sólo se da en algunos microorganismos.

La fermentación: La oxidación del sustrato (compuestos orgánicos) es incompleta, por ello como producto final se obtiene un compuesto orgánico y por lo tanto se libera menos cantidad de energía que en la respiración. Según cuál sea el compuesto orgánico final recibe distintas denominaciones: láctica, alcohólica etc.

En este proceso el aceptor final de los electrones es un compuesto orgánico, por ello tampoco es necesario la presencia de oxígeno. Este proceso lo realizan sobre todo algunas bacterias y levaduras.

Atendiendo a la naturaleza del sustrato que se degrada podemos diferenciar varios tipos de catabolismo: catabolismo de glúcidos, de lípidos, de proteínas, y de ácidos nucleicos.

METABOLISMO CELULAR

3.1.- CATABOLISMO DE LOS GLUCIDOS.

Es el conjunto de reacciones oxidativas mediante las cuales los glúcidos se degradan, transformándose en otros compuestos más sencillos liberando la energía que contienen.

La degradación de los glúcidos en las células se realiza siguiendo la vía de la glucosa, la cual tiene distintas procedencias según las células:

En las células animales la glucosa se obtiene de las siguientes formas:

- Mediante la digestión de alimentos que contienen azúcares (disacáridos y polisacáridos) en su composición, estos en el tubo digestivo se hidrolizan y se convierten en monosacáridos, que pasan al torrente sanguíneo y terminan convirtiéndose la mayor parte en glucosa que pasara a las células por difusión facilitada.
- A partir del glucógeno almacenado en el hígado y en las fibras musculares mediante la glucogenolisis.
- Se puede obtener mediante la gluconeogénesis a partir de otros compuestos orgánicos.

En las células vegetales la glucosa se puede obtener de las siguientes formas:

- Se puede obtener a partir de la materia inorgánica mediante la fotosíntesis (ciclo de Calvin).
- Por hidrólisis del almidón almacenado como reserva.
- Se puede obtener mediante gluconeogénesis a partir de otros compuestos orgánicos.

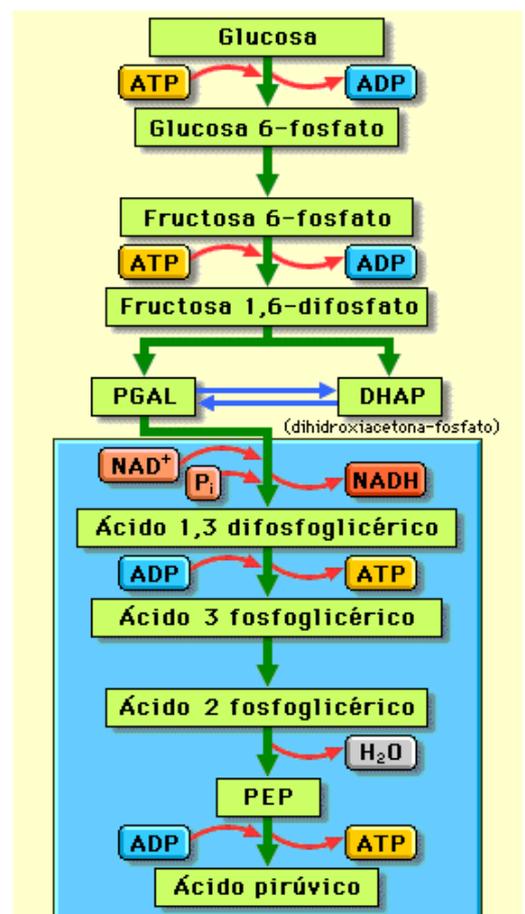
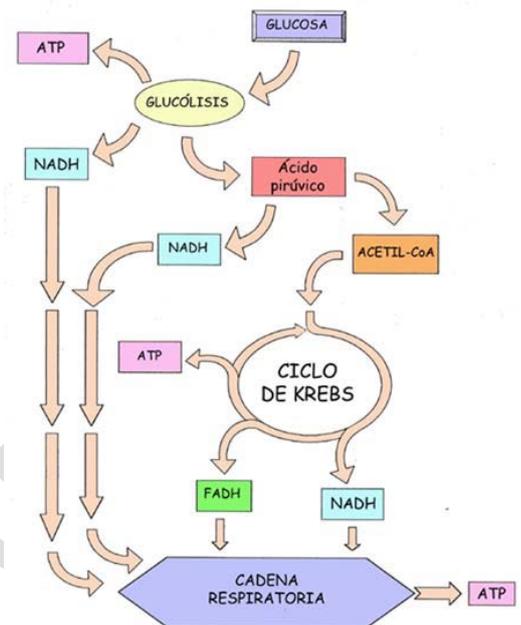
En el catabolismo de los glúcidos se diferencian varias etapas:

La glucólisis es la primera etapa, mediante ella la glucosa se degrada a ácido pirúvico; posteriormente este ácido pirúvico puede seguir dos caminos dependiendo de que las condiciones sean anaerobias o aerobias; si las condiciones son anaerobias sigue la vía fermentativa; si las condiciones son aerobias sigue la vía de la respiración celular, en este último caso se diferenciaran dos etapas: el ciclo de Krebs y la cadena respiratoria.

3.1.1.- GLUCÓLISIS o GLICÓLISIS.

Es una ruta catabólica anaerobia que se realiza sin la necesidad de oxígeno, tiene lugar en el hialoplasma.

Se cree que es una de las primeras rutas metabólicas desarrolladas por los organismos primitivos para obtener energía en ausencia de oxígeno.



METABOLISMO CELULAR

Consiste en una secuencia de diez reacciones catalizadas por enzimas específicas mediante las cuales la glucosa se degrada, transformándose en dos moléculas de ácido pirúvico, otras dos de ATP y de NADH.

En la glucólisis se diferencian dos etapas:

- Etapa preparatoria o de activación: Esta etapa comprende 5 reacciones mediante las cuales la glucosa se fosforila y fragmenta, dando 2 moléculas de gliceraldehído-3 fosfato (G3P) y consumiéndose otra dos de ATP.

Fosforilación: La glucosa es fosforilada por el ATP transformándose en glucosa-6 fosfato.

Isomerización: La glucosa-6 fosfato se isomeriza y se convierte en fructosa-6 fosfato.

Fosforilación: La fructosa-6 fosfato es refosforilada por el ATP, convirtiéndose en fructosa 1,6 difosfato.

Escisión: La fructosa 1,6 difosfato se rompe dando lugar a dos triosas fosforiladas: el gliceraldehído-3 fosfato y la dihidroxiacetona fosfato.

Isomerización: Toda la dihidroxiacetona fosfato se transforma en gliceraldehído-3 fosfato, ya que solo este compuesto puede seguir el proceso, por lo que se puede considerar que cada molécula de glucosa da 2 moléculas de gliceraldehído-3 fosfato y por ello a partir de aquí el proceso es doble.



- Etapa de degradación: Esta etapa es doble porque en la primera etapa se obtienen dos moléculas de gliceraldehído-3 fosfato, comprende 5 reacciones. En ella se produce una oxidación mediante la cual se forman las dos de NADH y dos fosforilaciones a nivel de sustrato que dan lugar a cuatro ATP.

Oxidación y fosforilación: El Gliceraldehído-3 fosfato se oxida y fosforila transformándose en ácido 1,3 difosfoglicérico. En el proceso se consume una molécula de fosfato inorgánico y los hidrógenos liberados son por el NAD^+ que se reduce $\text{NADH} + \text{H}^+$.

Fosforilación a nivel de sustrato: El ác. 1,3 difosfoglicérico transfiere un grupo fosfato al ADP, sintetizándose ATP (fosforilación a nivel de sustrato), y se transforma en ác. 3-fosfoglicérico.

Isomerización: El ác. 3-fosfoglicérico se convierte en ác. 2-fosfoglicérico.

Deshidratación: El ác. 2-fosfoglicérico se transforma en el ác. fosfoenolpirúvico, liberándose una molécula de agua.

Fosforilación a nivel de sustrato: El ác. fosfoenolpirúvico transfiere el grupo fosfato al ADP, formándose ATP (fosforilación a nivel de sustrato), y se convierte en ác. pirúvico.



El balance global resulta:



El NADH obtenido en la glucólisis tiene que oxidarse puesto que si no lo hace la ruta se detendrá, el modo de hacerlo dependerá de la disponibilidad de oxígeno.

El ácido pirúvico que se obtiene en la glucólisis puede seguir dos caminos o rutas metabólicas diferentes :

En condiciones anaerobias, sigue la **vía de las fermentaciones**, esta ruta tiene lugar en el hialoplasma. En esta ruta el pirúvico se reduce, obteniendo los electrones necesarios del NADH obtenido en la glucólisis que al cederlos se oxida y se puede reutilizar de nuevo, como consecuencia se forman otros compuestos orgánicos (etanol, ácido láctico). Este suele ser el camino que sigue en levaduras y bacterias y en ciertas condiciones en las células musculares esqueléticas.

METABOLISMO CELULAR

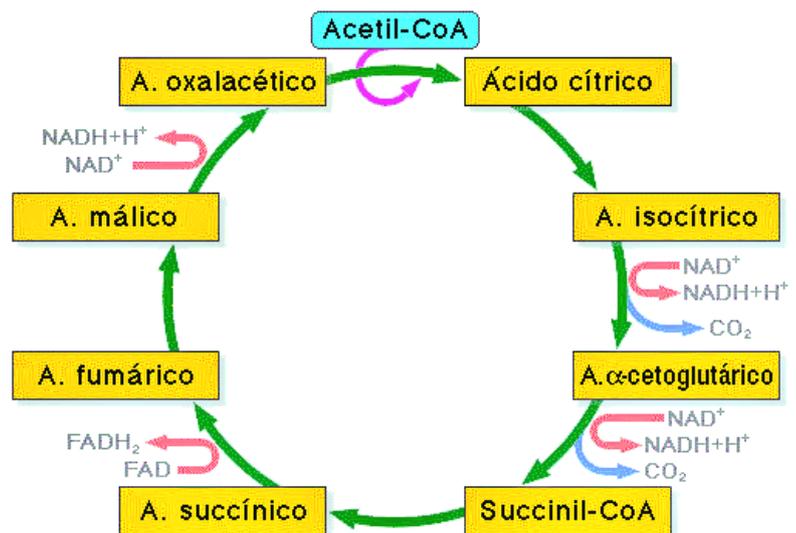
En condiciones aerobias, sigue la **vía de la respiración celular**, esta ruta tiene lugar en las mitocondrias. En este caso el pirúvico penetra en las mitocondrias donde será oxidado completamente hasta CO_2 y H_2O , a través del ciclo de Krebs y la cadena respiratoria. Esta es la ruta que sigue normalmente en las células.

En este caso el NADH obtenido en la glicólisis no puede atravesar directamente la membrana mitocondrial interna, pero mediante unas rutas indirectas llamadas lanzaderas se oxida y transfiere los electrones al NAD mitocondrial que se reduce a NADH y este posteriormente se los cederá a la cadena respiratoria.

3.1.2.- CICLO DE KREBS.

Si las condiciones son aerobias, el ácido pirúvico obtenido en la glucólisis sigue la vía de la respiración celular, penetra en las mitocondrias por transporte facilitado y continúa oxidándose. Antes de incorporarse al ciclo de Krebs tiene lugar una etapa previa

Descarboxilación oxidativa del ácido pirúvico: Es una etapa previa al ciclo de Krebs que ocurre en la matriz mitocondrial. En esta etapa el ácido pirúvico procedente de la glucólisis, por acción del complejo enzimático piruvato-deshidrogenasa, sufre una descarboxilación y una oxidación en presencia de CoA-SH y se transforma en acetil-CoA. En esta etapa se desprende una molécula de CO_2 y dos hidrógenos que son captados por el NAD^+ que se reduce formando NADH.



Ciclo de Krebs: Se le denomina así en honor a su descubridor, también se le denomina ciclo del ácido cítrico o ciclo de los ácidos tricarbónicos, porque en él interviene el ácido cítrico que posee tres grupos carboxílicos.

Es una ruta catabólica cíclica que tiene lugar en la matriz mitocondrial, consiste en una serie de reacciones, ocho, mediante las cuales se oxida totalmente el acetil-CoA que puede proceder de la etapa anterior o bien de la degradación de ácidos grasos, aminoácidos etc. Como consecuencia de esta oxidación se forma CO_2 que se elimina y se liberan e^- y H^+ que son captados por el NAD^+ y FAD que se reducen.

Reacciones del ciclo de Krebs:

1. Se parte del oxalacético que se une con una molécula de acetil-CoA formándose ácido cítrico. En esta etapa se libera CoA-SH y se consume H_2O .
2. El ácido cítrico se transforma en ácido isocítrico.
3. El ácido isocítrico sufre una descarboxilación oxidativa y se transforma en α -cetoglutarico, desprendiéndose CO_2 y formándose NADH.
4. El α -cetoglutarico sufre una nueva descarboxilación oxidativa en presencia de CoA , desprendiéndose CO_2 y formándose NADH y se transforma en succinil-CoA que es un compuesto rico en energía.
5. El succinil-CoA se hidroliza liberándose CoA-SH y transformándose en ácido succínico. En esta hidrólisis se desprende suficiente energía para fosforilar una molécula de GDP y formar GTP (fosforilación a nivel de sustrato). La energía del GTP se puede transferir al ADP y formar ATP .

METABOLISMO CELULAR

6. El ác. succínico se oxida transformándose en fumárico y se forma FADH₂.
7. El ác. fumárico se hidrata transformándose en ác. málico.
8. El ác. málico se oxida regenerándose el oxalacético del que se partió y se forma NADH.

El balance global resulta:



- Los NADH + H⁺ y el FADH₂ obtenidos en las oxidaciones del ciclo de Krebs, se oxidan transfiriendo sus e⁻ e H⁺ a la cadena respiratoria que los transportara hasta el oxígeno, en este transporte se libera energía que se utiliza para sintetizar ATP (fosforilación oxidativa).
- Al ciclo de Krebs se le considera el centro del metabolismo aerobio, porque en el confluyen la mayoría de los procesos catabólicos e incluso algunas vías anabólicas.
- El ciclo de Krebs además de ser una ruta catabólica, también tiene función anabólica, ya que mediante él se obtienen compuestos necesarios para la síntesis de otras biomoléculas. Así, el oxalacético y el α-cetoglutarico sirven para sintetizar algunos aminoácidos. Por eso se dice que es anfibólico, es decir funciona tanto catabólica como anabólicamente.

3.1.3.- CADENA RESPIRATORIA. FOSFORILACION OXIDATIVA.

La cadena respiratoria o cadena de transporte de electrones, se localiza en las células eucariotas en la membrana mitocondrial interna y en las bacterias se localiza en los mesosomas. Está formada por una serie de proteínas (15 moléculas) a través de las cuales son transportados los electrones, que se han liberado en las oxidaciones hasta el oxígeno molecular, que es el aceptor final de los mismos.

Estas proteínas se agrupan formando 3 complejos enzimáticos:

- Complejo I o "NADH deshidrogenasa": Este complejo acepta los electrones del NADH y se los cede a un transportador intermediario la ubiquinona o Co-Q.
- Complejo II o "citocromo b-c1": Contiene diversos citocromos. (Los citocromos son proteínas con un grupo porfirínico similar al grupo hemo, en el que hay un átomo de Fe que es el que interviene en el transporte de e⁻ oxidándose y reduciéndose). Este complejo acepta los electrones del Co-Q y se los cede al citocromo c1 que actúa de intermediario.
- Complejo III o citocromo oxidasa: Acepta los electrones del citocromo c1. Está formado por el citocromo a y el citocromo a₃. Este cede los electrones al oxígeno molecular que se reduce al ión O⁻, y al unirse con 2H⁺ del medio forma agua.

Los 3 complejos están colocados en la cadena según su potencial redox (de menor a mayor potencial). El potencial redox, mide la afinidad de un transportador por los electrones; cuanto menor sea el potencial redox de un transportador, menor afinidad tendrá dicho transportador por los electrones. Estos se desplazan siempre desde los que tienen potencial redox menor hacia los que tienen potencial mayor.

Los e⁻ van pasando de unos transportadores a otros mediante reacciones de óxido-reducción acopladas. En cada reacción intervienen dos componentes de la cadena, uno se oxida el que cede los electrones y el que los capta se reduce. En cada una de estas reacciones se libera energía.

Los electrones captados por el NADH y el FADH₂ en las oxidaciones respiratorias son transportados por la cadena respiratoria hasta el O₂ que al captarlos se reduce. El transporte se inicia cuando NADH o el FADH₂

METABOLISMO CELULAR

ceden los electrones a una de las moléculas de la cadena respiratoria, la cual se reduce mientras que el coenzima se oxida. El NADH cede los electrones al complejo I mientras que el FADH₂ se los cede al Co-Q. Los electrones fluyen por la cadena de forma espontánea pasando, mediante reacciones de oxido-reducción desde un compuesto con potencial redox bajo hasta un compuesto con potencial redox alto. En estas reacciones se libera energía.

Según la hipótesis quimiosmótica propuesta P. Mitchell que se acepta en la actualidad, la energía liberada en el transporte de electrones se utiliza para bombear H⁺ desde la matriz hasta el espacio intermembranoso. Este bombeo se realiza a través de transportadores localizados en los complejos I, II y III.

Como la membrana mitocondrial interna es impermeable a los H⁺, estos se acumulan en el espacio intermembranoso, lo que da lugar a un gradiente electroquímico de H⁺ (diferencia de concentración y de carga) entre el espacio intermembranoso y la matriz. Esto genera una fuerza protón-motriz sobre los H⁺ que los hace volver a la matriz a través de los complejos ATP-sintetasas (oxisomas) que hay en dicha membrana. Este flujo de H⁺ a favor de gradiente a través de los complejos ATP-sintetasas libera energía suficiente, que aprovechan dichos complejos para fosforilar el ADP y sintetizar ATP, a este proceso se le denomina fosforilación oxidativa.

Cada NADH que llega a la cadena cede 2e⁻, que al ser transportados a través de ella liberan energía para bombear 6H⁺ al espacio intermembranoso. Si es el FADH₂ el que cede los 2e⁻ sólo se bombean 4H⁺. Por cada 2H⁺ que vuelven a la matriz a través de la ATP-sintetasa se libera energía para fosforilar un ADP. Por tanto, por cada NADH se obtienen 3ATP y por cada FADH₂ se obtienen 2ATP.

Cada NADH que cede los electrones a la cadena respiratoria produce:



Cada FADH₂ que cede los electrones a la cadena respiratoria produce:



El balance energético de la respiración para una molécula de glucosa resulta:

-En la glucólisis:



-En la etapa intermedia:



-En el ciclo de Krebs:



-Cadena respiratoria:

El NADH que cede los electrones a la cadena respiratoria produce:



El FADH₂ que cede los electrones a la cadena respiratoria produce:

METABOLISMO CELULAR



Finalmente, sumando miembro a miembro y simplificando tenemos:



3.2.- FERMENTACIONES.

El ácido pirúvico, que se obtiene al final de la glucólisis puede seguir degradándose por vía anaerobia dando lugar a las fermentaciones.

Las fermentaciones son el conjunto de rutas catabólicas mediante las cuales los organismos obtienen energía a partir de compuestos orgánicos y en ausencia de oxígeno.

Las fermentaciones tienen las siguientes características:

- Son procesos anaerobios (normalmente), se realizan sin la necesidad de oxígeno. Ocurren en el hialoplasma.
- Son procesos catabólicos, por lo tanto oxidativos, en los que los compuestos orgánicos se oxidan de forma incompleta, por consiguiente como productos finales se obtienen todavía compuestos orgánicos.
- El aceptor final de los e^- y H^+ desprendidos no es el oxígeno sino un compuesto orgánico.
- Se libera mucha menos energía que en la respiración, debido a que la oxidación es incompleta.

Los microorganismos anaerobios estrictos, utilizan esta vía metabólica como la única forma de obtener energía. Los anaerobios facultativos, la utilizan durante períodos en los que no disponen de oxígeno.

Los compuestos orgánicos que se utilizan más frecuentemente en las fermentaciones son los azúcares, aunque algunas bacterias utilizan otros como: ác. grasos, aminoácidos etc.

Las fermentaciones reciben distintos nombres, según el compuesto orgánico que se obtiene al final. Las más importantes son: la láctica y la alcohólica.

3.2.1.- Fermentación láctica.

Esta fermentación la realizan muchos microorganismos, entre ellos bacterias de los géneros Lactobacillus y Streptococcus, que son los responsables de la obtención de muchos derivados lácteos: yogur, queso, kéfir etc.

Estos microorganismos utilizan como combustible la lactosa de la leche, a la que fermentan para obtener energía.

- Primero, la lactosa se hidroliza por acción de la lactasa dando glucosa y galactosa. La galactosa a su vez se isomeriza dando glucosa.
- La glucosa mediante glucólisis, se transforma en dos moléculas de ácido pirúvico, liberándose otras dos de ATP y de $\text{NADH} + \text{H}^+$.
- El ácido pirúvico, que es el último aceptor de electrones, se reduce por acción del $\text{NADH} + \text{H}^+$ que se obtuvo en la glucólisis y se transforma en ácido láctico. Esta reacción está catalizada por la lactato-deshidrogenasa.

METABOLISMO CELULAR

Esta fermentación también la realizan las células musculares esqueléticas cuando no reciben suficiente oxígeno. El ácido láctico forma pequeños cristales que se acumulan en los músculos, dando lugar a las agujetas.

3.2.2.- Fermentación alcohólica.

La realizan levaduras del género *Saccharomyces*. Este proceso tiene lugar en la fabricación del vino, cerveza etc., También ocurre en la fabricación del pan, aquí el alcohol se evapora en el horno y el CO_2 escapa.

El proceso ocurre de la siguiente manera:

- La glucosa, mediante la glucólisis se transforma en dos moléculas de ácido pirúvico, liberándose otras dos de ATP y de $\text{NADH} + \text{H}^+$.
- El ácido pirúvico sufre una descarboxilación y se transforma en acetaldehído. Esta reacción esta catalizada por la enzima piruvato descarboxilasa.
- El acetaldehído, que es el último aceptor de e^- y H^+ , se reduce por acción del $\text{NADH} + \text{H}^+$ que se obtuvo en la glucólisis y se transforma en etanol. La enzima es la alcohol-deshidrogenasa.

3.3.- CATABOLISMO DE LOS LÍPIDOS.

Tomamos como modelo los triglicéridos, que son la principal reserva energética de las células animales, que se acumulan en su mayor parte en el tejido adiposo.

El primer paso en el catabolismo de los triglicéridos es la hidrólisis, mediante ella por acción de las lipasas se desdobra en sus componentes: glicerina y ác. grasos.

3.3.1.- Catabolismo de la glicerina.

La glicerina obtenida de la hidrólisis del triglicérido, se fosforila mediante el ATP y se oxida transformándose en fosfodihidroxiacetona que se incorpora a la glucólisis para continuar su degradación. Los hidrógenos liberados en la oxidación son recogidos por el NAD^+ que se reduce formándose NADH .

3.3.2.- Catabolismo de los ác. grasos: La β -oxidación.

Los ácidos grasos que se obtienen en la hidrólisis del triglicérido, en el hialoplasma se activan uniéndose a una molécula de CoA, en este proceso se consume energía que se obtiene del ATP. Una vez activado penetran dentro de las mitocondrias en cuya matriz se degradan mediante una ruta catabólica denominada β -oxidación o hélice de Lynen.

METABOLISMO CELULAR

El primer paso es la oxidación del ácido graso por la acil-CoA deshidrogenasa. La enzima cataliza la formación de un doble enlace entre C-2 (carbono α) y C-3 (carbono β).	Acil-CoA	
	Deshidrogenación	acil-CoA deshidrogenasa
El siguiente paso es la hidratación del enlace entre C-2 y C-3. Esta reacción es estereoespecífica, formando solo el isómero L.	Trans-Δ^2-enoil-CoA	
	Hidratación	enoil CoA hidratasa
El tercer paso es la oxidación del L-3-hidroxiacil CoA por el NAD+, lo que convierte el grupo hidroxilo (-OH) en un grupo cetona (=O).	L-3-hidroxiacil-CoA	
	Deshidrogenación	L-3-hidroxiacil CoA deshidrogenasa
El paso final es la separación del 3-cetoacil CoA por el grupo tiol de otra molécula de CoA. El tiol es insertado entre C-2 y C-3.	3-cetoacil-CoA	
	Tiólisis	β -cetotilasa
	Acil-CoA + Acetil-CoA	

Mediante la β -oxidación los ácidos grasos, por medio de ciclos de cuatro reacciones que se repiten, se van degradando en moléculas de acetil-CoA. En cada ciclo se libera una molécula de acetil-CoA, excepto en el último que se obtienen dos y se obtiene una de NADH y otra de FADH₂ y el ácido graso se reduce en dos carbonos. El proceso se repite hasta que el ácido graso se degrada completamente.

Las moléculas de acetil-CoA se incorporan al ciclo de Krebs para continuar degradándose, los coenzimas reducidos (NADH y FADH₂) se oxidan cediendo sus electrones a la cadena respiratoria que los transportara hasta el oxígeno formándose agua y ATP.

Ecuación global de la β -oxidación



n es el número de carbonos del ácido graso.

3.4.- CATABOLISMO DE LAS PROTEINAS.

Las células no suelen utilizar las proteínas como fuente de energía.

Las proteínas se sintetizan a partir de aminoácidos que pueden proceder:

- De la digestión de proteínas que tomamos en la dieta.
- Se pueden sintetizar en las células a partir de otros compuestos orgánicos.
- Se pueden obtener de la degradación de proteínas corporales.

Los aminoácidos que no se utilizan en la síntesis de proteínas, a diferencia de lo que ocurre con los lípidos y los azúcares, no se pueden almacenar por ello son utilizados como combustibles celulares.

En la degradación de los aminoácidos se diferencian dos etapas:

METABOLISMO CELULAR

1) Eliminación del grupo amino: Se diferencian otras dos etapas:

- Transaminación: Consiste en transferir el grupo amino desde un aminoácido a un cetoácido, en la mayor parte de los casos el α -cetoglutarico que se transforma en α -glutamato. Esta reacción está catalizada por las transaminasas. De esta manera, se recogen los grupos amino de distintos aminoácidos en un sólo aminoácido, el α -glutamato.
- Desaminación oxidativa: El α -glutamato por acción de la glutamato deshidrogenasa, sufre una oxidación; los hidrógenos son recogidos por el NAD^+ o NADP^+ que se reducen, y se libera del grupo amino en forma de amoníaco, regenerándose al α -cetoglutarico que podrá ser utilizado en nuevas transaminaciones.

El amoníaco obtenido de la degradación de los aminoácidos es tóxico y los animales lo excretan de diferentes formas. Según cómo lo eliminen se dividen en tres grupos:

- Amoniotélicos: Lo eliminan directamente, ya que disponen de agua suficiente para diluirlo y rebajar su toxicidad. A este grupo pertenecen la mayor parte de los animales de agua dulce. Peces de agua dulce, invertebrados acuáticos etc.
- Uricotélicos: Transforman el amoníaco en ác. úrico que es poco tóxico. Al ser poco tóxico lo pueden acumular durante largos períodos, debido a que es casi insoluble lo pueden eliminar en forma semisólida lo que les permite ahorrar agua. Se da en aves, reptiles terrestres e insectos.
- Ureotélicos: Transforman el amoníaco en urea que es menos tóxica y lo eliminan con una pequeña cantidad de agua. Se da en mamíferos, peces de agua salada, anfibios adultos.

La urea se forma a partir del amoníaco en los hepatocitos del hígado. Se forma mediante una serie de reacciones cíclicas que constituyen el llamado ciclo de la urea, en este ciclo se consume energía.

2) Oxidación de la cadena carbonada: Los esqueletos carbonados de los 20 aminoácidos, que quedan como resto cuando se elimina el grupo amino, se degradan siguiendo rutas específicas. Mediante estas rutas catabólicas diferentes se obtienen: piruvico, acetil-CoA u otros intermediarios del ciclo de Krebs. Estos compuestos pueden oxidarse completamente dando CO_2 y H_2O o utilizarse para la síntesis de glucosa, ác. grasos que posteriormente serán utilizados como combustibles.