

Biología

Unidad 9

Fotosíntesis y otros procesos metabólicos

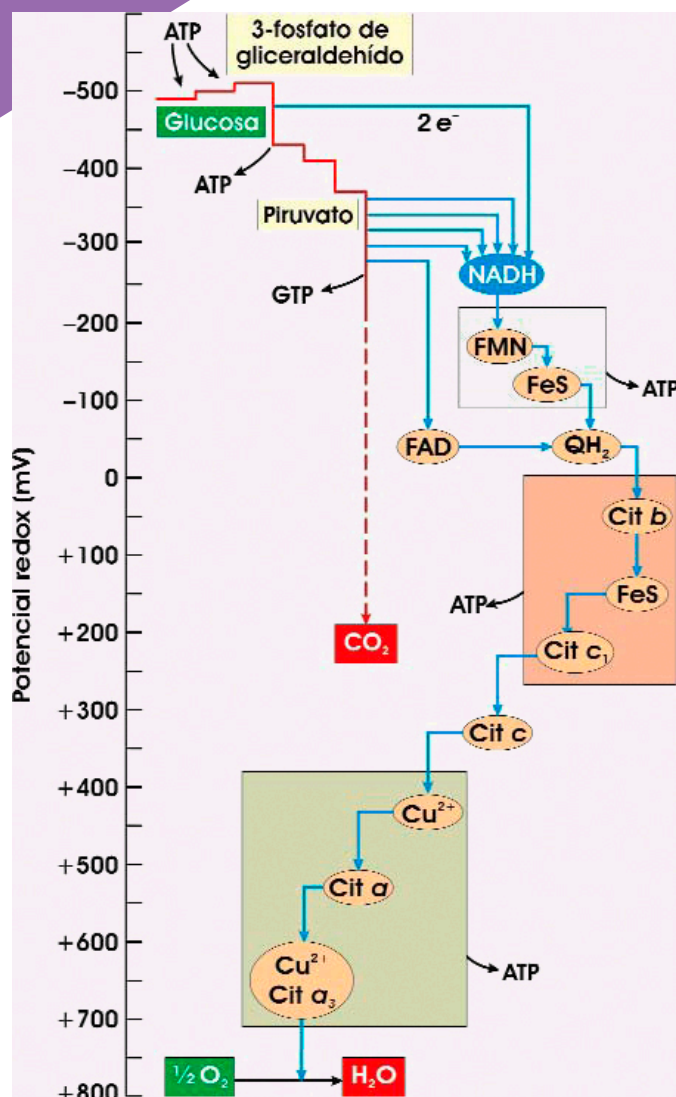


Ilustración 9.1. El flujo de electrones "escalera abajo" durante la respiración, desde la glucosa hasta el oxígeno (Fuente: ASH).

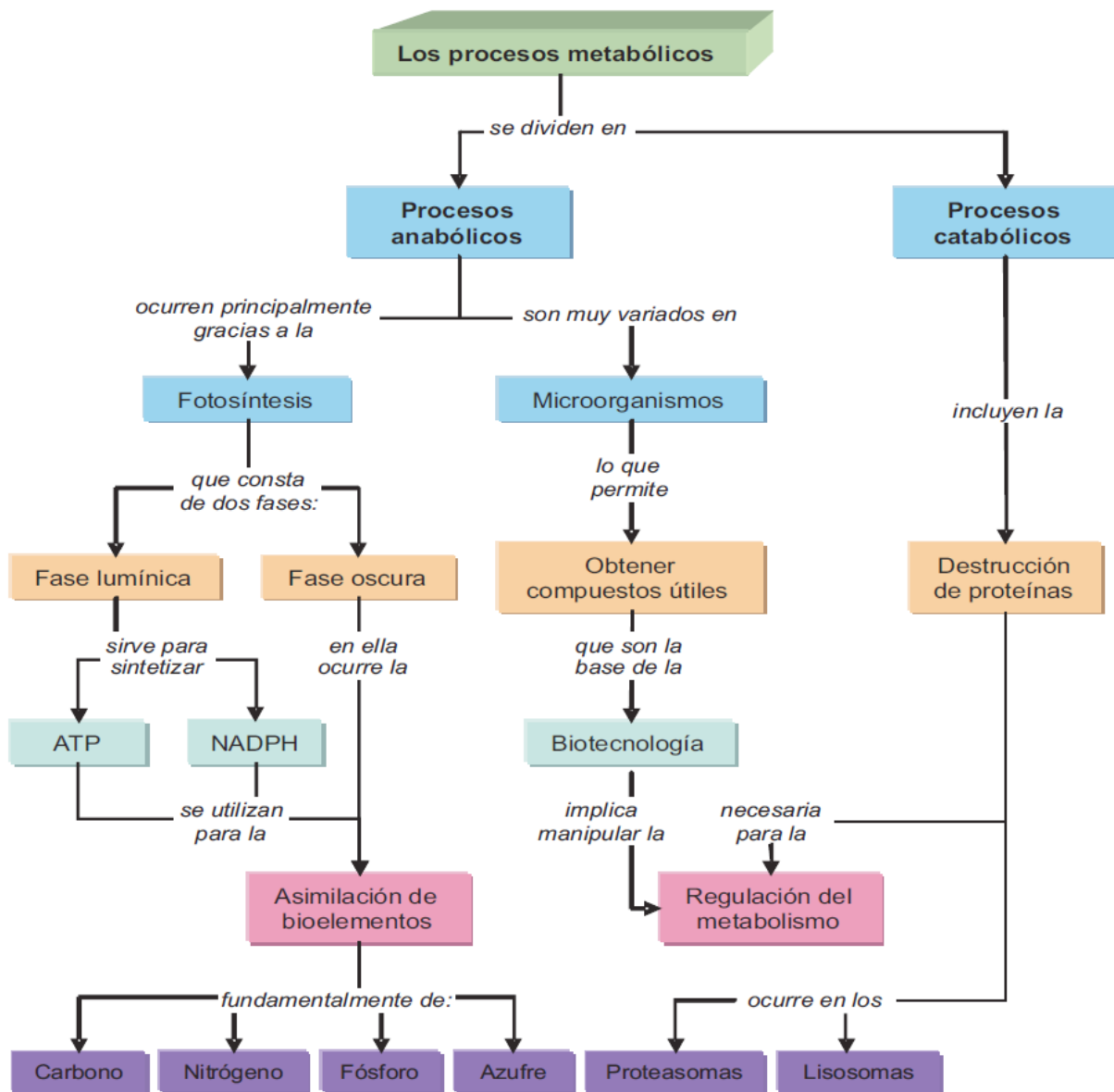
La ilustración 9.1 suscita una pregunta inmediata: si la obtención de energía útil para realizar los múltiples trabajos celulares requiere la "caída" de electrones hacia potenciales más positivos, ¿qué es lo que les sitúa de nuevo en la cima? Respuesta: el proceso de la fotosíntesis.

En esta Unidad analizaremos con detenimiento este proceso, que cierra el ciclo del carbono a nivel biológico, y estudiaremos que no es privativa de las plantas terrestres, sino que también se produce en organismos unicelulares, tanto procarióticos como eucarióticos.

En realidad, si algo caracteriza a los microorganismos es la gran diversidad de sus procesos metabólicos. Los seres humanos hemos sacado partido de ello, hasta el punto de permitirnos desarrollar una de las más útiles de entre las ciencias aplicadas: la biotecnología, cuya importancia y utilidad conoceremos.

Índice

1. Fotólisis del agua y asimilación fotosintética del carbono	374
1.1. Utilización de la energía procedente del Sol	374
1.2. La reducción del dióxido de carbono	378
1.3. La fase lumínica de la fotosíntesis	382
1.4. Asimilación del nitrógeno, del fósforo y del azufre	391
Actividades	393
2. Metabolismo bacteriano y biotecnología	395
2.1. Las bacterias y los ciclos de los elementos	398
2.2. Biotecnología: concepto y aplicaciones	401
Actividades	404
3. Regulación del metabolismo	406
3.1. Los tres niveles de regulación metabólica	406
3.2. Destrucción de proteínas	408
4. Modelos metabólicos del origen de la vida	412
Actividades	413
Solucionario	414
Glosario	420
Bibliografía	421



Con el estudio de la Unidad el alumno podrá alcanzar los siguientes objetivos:

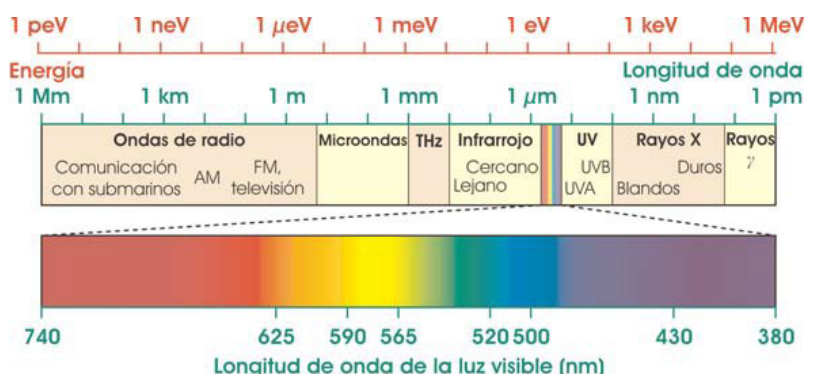
1. Explicar la necesidad de una fuente energética que lleve los electrones a potenciales rédox elevados, indicando el papel de la luz solar en el proceso.
2. Conocer la finalidad, fases, productos iniciales y finales, localización celular, tipo de célula y orgánulo o parte del orgánulo donde tiene lugar la fotosíntesis.
3. Señalar la evidencia experimental que permite diferenciar entre las fases oscura y lumínica.
4. Comparar la respiración celular y la fotosíntesis en cuanto a productos iniciales y finales, detalles del proceso, reacción global y rendimiento energético.
5. Reconocer el papel de los microorganismos en los ciclos biogeoquímicos y en el tratamiento de residuos así como en diversas aplicaciones biotecnológicas.
6. Explicar la necesidad de que el metabolismo se halle regulado.
7. Conocer los requisitos esenciales de los modelos metabólicos del origen de la vida.

1. Fotólisis del agua y asimilación fotosintética del carbono

Decir que el Sol es fuente de vida puede sonar a tópico, y de hecho no es del todo correcto para ciertas comunidades submarinas que dependen de la actividad hidrotermal asociada a las dorsales oceánicas. Pero las plantas, las algas y multitud de bacterias (los organismos **fotoótrofos**) aprovechan directamente la luz solar para abastecerse de electrones de buena calidad —esto es, situados en niveles de energía suficientemente elevados, o en potenciales rédox muy negativos— que les permitan transformar compuestos como CO_2 , H_2O , NO_3^- o SO_4^{2-} en glúcidos, proteínas, lípidos y demás biomoléculas..., y los restantes seres vivos (los **quimiótrofos**) la aprovechan indirectamente, cuando se comen las biomoléculas sintetizadas por los fotoótrofos.

1.1. Utilización de la energía procedente del Sol

¿Qué tiene de especial la luz solar? ¿Por qué pueden usarla las plantas para reducir el CO_2 ? Esta es la clave que distingue la **fotosíntesis** de procesos tales como la **respiración**. Para descifrarla debemos conocer con algún detalle la naturaleza de la luz. En 1901, el físico alemán Max Planck (1858-1947) estableció que la luz tiene propiedades tanto de onda como de partícula. Planck sabía ya que la luz es una forma de **radiación electromagnética** y, como tal, se propaga por el espacio en forma de ondas; lo que descubrió es que, cuando interactúa con la materia, la luz se comporta como un chorro de partículas inmatereales, a las que hoy llamamos **fotoes**.



Cálculo de la energía de un fotón:

$$E = \frac{hc}{\lambda}$$

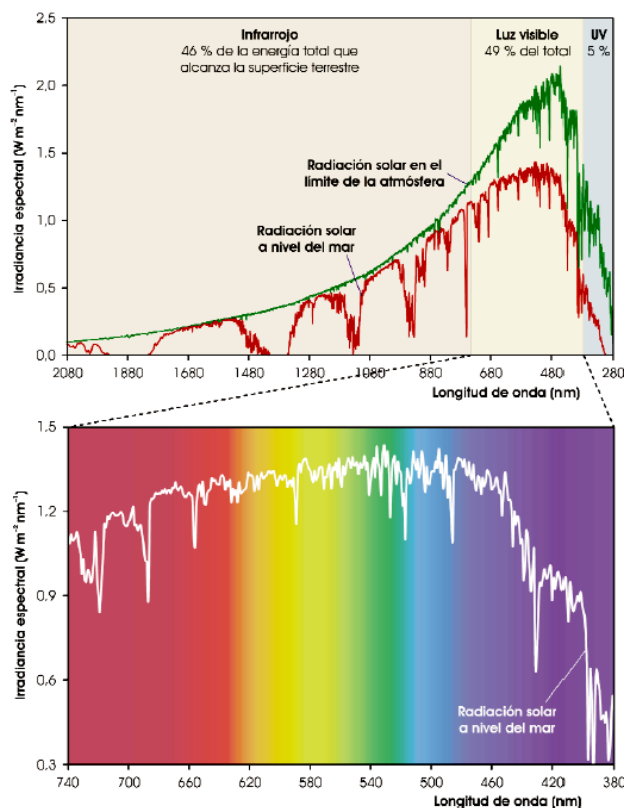
E energía del fotón (eV)
 h constante de Planck (= $4,135\,667 \times 10^{-15}$ eVs)
 c velocidad de la luz en el vacío (= $299\,792\,458$ ms⁻¹)
 λ longitud de onda (m)

Ilustración 9.2. El espectro electromagnético. La luz visible representa una parte pequeña del espectro, con longitudes de onda comprendidas entre 380 y 740 nm (Fuente: ASH).



Ilustración 9.3. Engelmann situó un fragmento del alga filamentosa *Spirogyra*, con grandes cloroplastos en forma de cinta, en una preparación microscópica de bacterias con aerotaxis (que buscan las áreas con altas concentraciones de oxígeno). Al irradiar diferentes partes del cloroplasto con colores distintos, las bacterias solo se concentraban en las áreas iluminadas con luces azules y rojas (Fuente: ASH).

Cada fotón porta una cantidad de energía bien definida, inversamente proporcional a la **longitud de onda** (λ) de la radiación de la que forma parte. El **espectro electromagnético** es un “mapa” de las diferentes radiaciones según la energía de sus fotones; como señala la ilustración 9.2, solo algunas pueden percibirse como luz visible. Si la energía de un fotón que choca con una molécula es pequeña, se dispersará en forma de calor; pero si es suficientemente alta puede ser absorbida por un electrón de la molécula, elevándolo a un orbital con un nivel energético superior. En casos extremos el electrón puede abandonar la molécula, rompiéndose el enlace que formaba.



Pigmentos

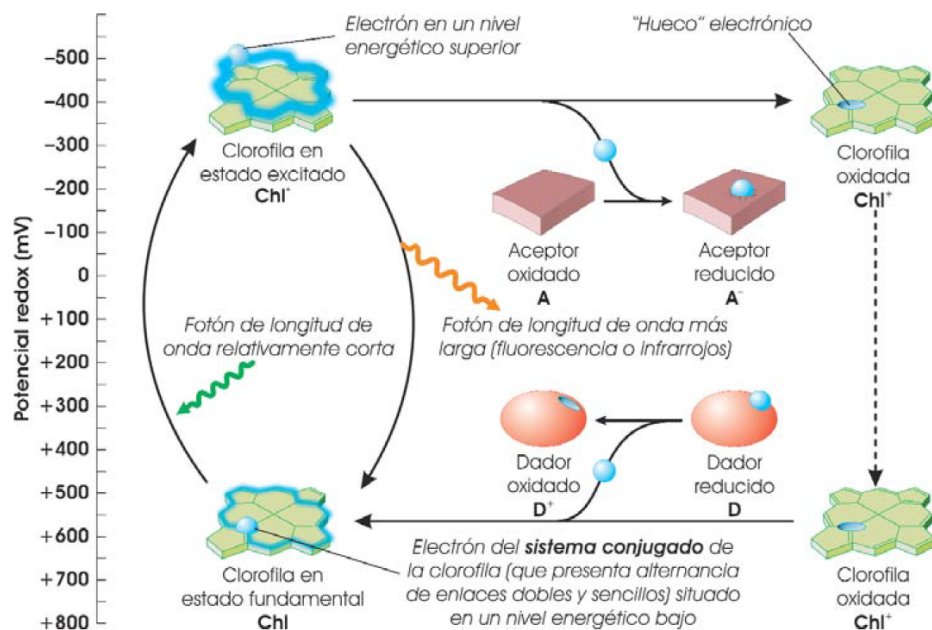
Las moléculas capaces de absorber luz visible se llaman **pigmentos**. Los organismos han desarrollado una amplia variedad de pigmentos, dos de los cuales resultan esenciales para las plantas: las **clorofilas** y los **carotenoides**; especialmente la clorofila que, como veremos a continuación, es el principal pigmento que usan las plantas para absorber luz. El experimento esquematizado en la ilustración 9.3 sirvió para caracterizar el espectro de acción de la clorofila, esto es, la eficiencia de las distintas longitudes de onda a la hora de promover la fotosíntesis.

Un hecho curioso, en relación con este último punto, es que a las plantas parece sobrarles luz: cada año la superficie terrestre recibe $3,18 \times 10^{21}$ kJ de energía solar, de la que el 15 por ciento es reflejada por el hielo, los mares, las rocas o los propios seres vivos; además, solo un 49 por ciento de ella pertenece al espectro visible [véase la ilustración 9.4], y la mayor parte se localiza en la banda centrada alrededor de la luz verde, justamente la que las plantas no utilizan.

Ilustración 9.4. Irradiancia (cantidad de energía que llega a $1 m^2$ de superficie en 1 s) de las distintas radiaciones electromagnéticas que inciden sobre la Tierra (Fuente: ASH).

Como se explicaba en la ilustración 8.18, la clorofila incluye en su estructura un anillo de **porfirina**, cuyos electrones pueden fácilmente ser impelidos por fotones de luz visible a través del sistema de enlaces dobles y sencillos alternantes. Si ocurre esto los electrones están menos ligados a la molécula de clorofila, por lo que esta tiene mayor tendencia a cederlos; esto es, su potencial redox disminuye [véase la ilustración 9.5]. Si en la vecindad hay una molécula con un potencial más positivo, la clorofila podrá oxidarse; en caso contrario, al cabo de unos picosegundos el electrón retornará a su estado anterior, cediendo energía en forma de luz de mayor longitud de onda que la recibida (**fluorescencia**) o de calor.

Ilustración 9.5. La clorofila tiene la extraordinaria propiedad de alternar entre dos potenciales redox distintos, interconvertibles gracias a la absorción o emisión de fotones. En el potencial bajo es capaz de ceder electrones a un aceptor adecuado, y en el alto puede tomarlos de un dador (Fuente: ASH).



Los grupos funcionales unidos a un anillo de porfirina pueden alterar sus propiedades, en particular el rango de longitudes de onda que absorben. De este modo se pudo observar que el pigmento que se extraía de los cloroplastos era en realidad una mezcla de dos sustancias a las que se denominó clorofilas **a** y **b**, que diferían en su forma de absorber la luz [véase la ilustración 9.6]. Más adelante se identificaron otros tipos de clorofila menos frecuentes, así como diversos grupos de pigmentos, en especial los **carotenoides** (por ejemplo, el β -caroteno de la ilustración 2.35), que absorben luz a longitudes de onda diferentes.

Fotosistemas

¿Por qué poseen los cloroplastos varias clases de pigmentos? Empezó a obtenerse una respuesta gracias a los estadounidenses Robert Emerson (1903-1959) y William Archibald Arnold (1904-2001). En 1932, estos fisiólogos vegetales midieron la cantidad de O_2 que producía el alga unicelular *Chlorella* cuando se exponía a breves destellos de luz. Suponían que dicha cantidad crecería a medida que aumentaran la intensidad de los destellos (esto es, el número de fotones), hasta que *cada una*

de las moléculas de clorofila recibiera un fotón y produjera su correspondiente molécula de O_2 ; a partir de ese momento no se conseguiría nada incrementando la intensidad (del mismo modo que una esponja saturada no puede absorber más agua). Para su sorpresa, lo que observaron fue que dicha saturación lumínica se alcanzaba mucho antes, cuando solo se formaba *una molécula de O_2 por cada 2 480 moléculas de clorofila*.

Este experimento condujo al biofísico alemán Hans Gaffron (1902-1979) a proponer que la luz no se absorbe por moléculas de pigmento individuales, sino por agrupaciones de centenares de ellas a las que se conoce como **fotosistemas**. Cada fotosistema incluye una región, el **centro de reacción**, con una o dos moléculas de clorofila **a** (el **par especial**) que intervienen directamente en las reacciones químicas de la fotosíntesis (en la producción de O_2 , por ejemplo). Los restantes pigmentos solo actúan como **antenas**, así llamadas porque están “sintonizadas” para absorber luz de determinada longitud de onda. La mayoría de los pigmentos antena se agrupan en **complejos colectores de luz** (LHC, del inglés *light-harvesting complex*). Como se aprecia en la ilustración 9.7, el LHC semeja una lente de aumento que enfoca energía hacia el centro de reacción: uno de los pigmentos antena absorbe un fotón y, acto seguido, transmite su energía de excitación a una segunda molécula capaz de absorber la luz que la primera emite en forma de fluorescencia. Aunque la energía se transfiere por el LHC sin rumbo fijo, la clorofila del centro de reacción acaba atrapándola porque es la que absorbe luz a longitudes de onda más largas.

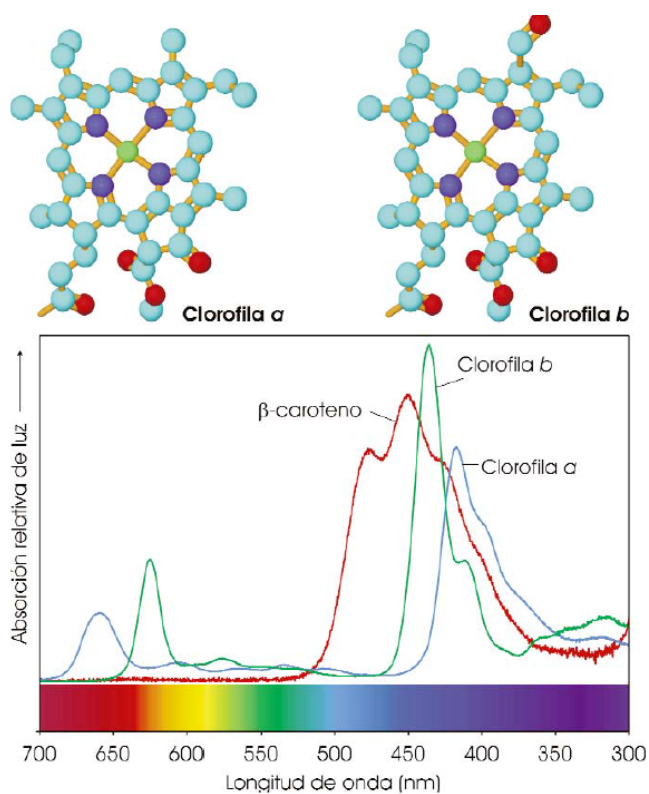


Ilustración 9.6. Espectros de absorción de las clorofilas a y b y del β-caroteno. Las diferencias de absorción entre los dos tipos de clorofila se deben únicamente a la sustitución de un grupo metilo por un aldehído (Fuente: ASH).

¿Fotólisis del dióxido de carbono o del agua?

¿Qué ocurre tras la excitación de una molécula de clorofila del centro de reacción? ¿Cómo se relaciona este acontecimiento con la asimilación de CO_2 y con la formación de glucosa y O_2 ?

Puesto que la fórmula molecular de la glucosa ($\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$) podía escribirse como $(\text{CH}_2\text{O})_6$, parecía razonable suponer que se formaba a base de combinar átomos desnudos de carbono (C) con agua (H_2O). Entonces, el acontecimiento central de la fotosíntesis debería ser la ruptura de CO_2 por la luz solar, expulsando el O_2 y reteniendo el "C". Esta hipótesis, conocida como **fotólisis del CO_2** (del griego *phōto*, "luz", y *lysis*, "descomposición"), había dominado el pensamiento sobre la química de la fotosíntesis hasta 1937, fecha en que el bioquímico inglés Robert Hill (1899-1991) la puso en entredicho.

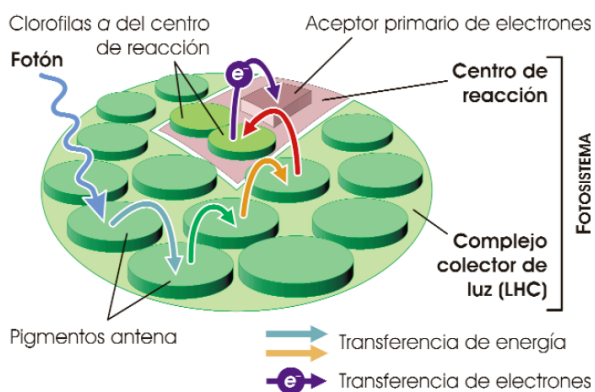
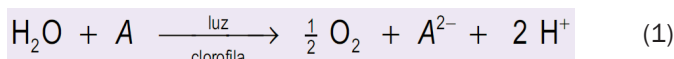


Ilustración 9.7. Estructura de un fotosistema. Obsérvese que la energía se transmite a través de pigmentos que absorben luz a longitudes de onda progresivamente mayores (Fuente: ASH).

Hill había inventado una técnica para aislar cloroplastos en estado aparentemente intacto; pero, en realidad, debía dañarlos de algún modo, ya que dejaban de funcionar. Pensó que en el proceso se habría perdido alguna sustancia esencial, y probó a sustituirla por ferricianuro, cuyo ion férrico (Fe^{3+}) era capaz de aceptar electrones y reducirse a ion ferroso (Fe^{2+}). Observó entonces que se formaba O_2 a buen ritmo, pero no se consumía CO_2 . Esto significaba que el O_2 no procedía del CO_2 ; la única alternativa era que proviniese de la molécula de H_2O , para lo cual esta debería ceder sus electrones a algún aceptor A (precisamente, el que Hill había reemplazado por ferricianuro):



La reacción **de Hill**, como se llamó, parecía indicar que el acontecimiento clave de la fotosíntesis era la **fotólisis del agua**, no la del CO_2 . La demostración definitiva la proporcionaron el bioquímico estadounidense Samuel Ruben (1913-1943) y el canadiense Martin David Kamen (1913-2002). En 1941, iluminaron una suspensión de algas verdes en presencia de H_2^{18}O —agua en la que el isótopo ordinario, designado como ^{16}O por tener una masa atómica de 16 u, había sido sustituido por el oxígeno "pesado" ^{18}O — y analizaron, mediante el **espectrógrafo de masas** [véase el epígrafe 1.5 de la Unidad 1], el O_2 formado: contenía ^{18}O en la proporción exacta que cabría esperar si derivaba enteramente del agua.

1.2. La reducción del dióxido de carbono

Si la formación de O_2 nada tiene que ver con el CO_2 , ¿qué ocurre con este último? Para averiguarlo era necesario marcar, no el oxígeno, sino el carbono. En 1946, los químicos estadouni-

denses Melvin Ellis Calvin (1911-1997), Andrew Alm Benson (n. 1917) y James Alan Bassham (n. 1922) iluminaron una suspensión del alga *Chlorella* en presencia de $^{14}\text{CO}_2$, esto es, de CO_2 con el isótopo del carbono ^{14}C ; este isótopo posee una masa atómica superior a la del isótopo ordinario (^{12}C) y es, además, radiactivo. Al poco tiempo mataron las células para detener las reacciones enzimáticas, separaron los compuestos celulares mediante cromatografía en papel y presionaron el papel contra una película fotográfica, que se oscureció en las zonas donde había manchas radiactivas. Con esta técnica, llamada **autorradiografía**, observaron que, a los 5 segundos de exposición al $^{14}\text{CO}_2$, el 90 por ciento del carbono radiactivo estaba en una sola mancha [véase *la ilustración 9.8*]; tras analizarla, resultó ser **3-fosfoglicerato** (PGA), es decir, ¡el mismo compuesto que aparecía en la glucólisis!

Ilustración 9.8. La cromatografía en papel permite separar una compleja mezcla de sustancias gracias a que se desplazan a distinta velocidad en un papel de filtro con un disolvente. Si se aplica esta técnica a algas expuestas a $^{14}\text{CO}_2$ durante 5 segundos, el carbono radiactivo se detecta solo en un compuesto, pero si se dejan transcurrir 60 segundos el compuesto inicial ha reaccionado, originando otros (Fuente: ASH).



El ciclo de Calvin-Benson-Bassham

La detección de un primer intermediario radiactivo con tres átomos de carbono hizo pensar que el aceptor de CO_2 era un compuesto de dos carbonos. Pero, en 1951, el grupo de Calvin comprobó que el CO_2 se une en realidad a una molécula de cinco carbonos, el 1,5-bisfosfato de ribulosa (RuBP), formándose dos de PGA. Luego el PGA se reduce a **3-fosfato de gliceraldehído** (G3P) mediante dos reacciones idénticas a las de la etapa oxidativa de la glucólisis, pero invertidas [*confróntese las ilustraciones 8.11 y 9.9*]: no se forma ATP, sino que se consume, y los electrones, en lugar de cederse al NAD^+ , se extraen del NADPH, su derivado fosforilado.

¿Qué ocurre con las moléculas de G3P formadas? Una parte de ellas se transporta al citosol; allí participan en reacciones (en ocasiones inversas a las glucolíticas) que originan **sacarosa**, el principal producto de la fotosíntesis. En épocas de intensa actividad fotosintética el G3P se acumula en el cloroplasto, donde sirve de base para formar **almidón**. Pero la mayor parte del G3P se emplea en regenerar el RuBP que se “tomó prestado”: como

muestra la ilustración 9.9, de cada seis moléculas de G3P formadas (un total de 18 átomos de carbono), cinco se convierten en tres moléculas de RuBP (15 carbonos en total). Se trata, pues, de otro proceso cíclico, que, por razones evidentes, se conoce como **ciclo de Calvin** (o, mejor aún, de Calvin-Benson-Bassham). Puesto que el primer compuesto que se produce tiene tres átomos de carbono, se llama también **ruta C₃**. Su resultado neto es:

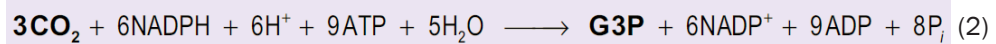
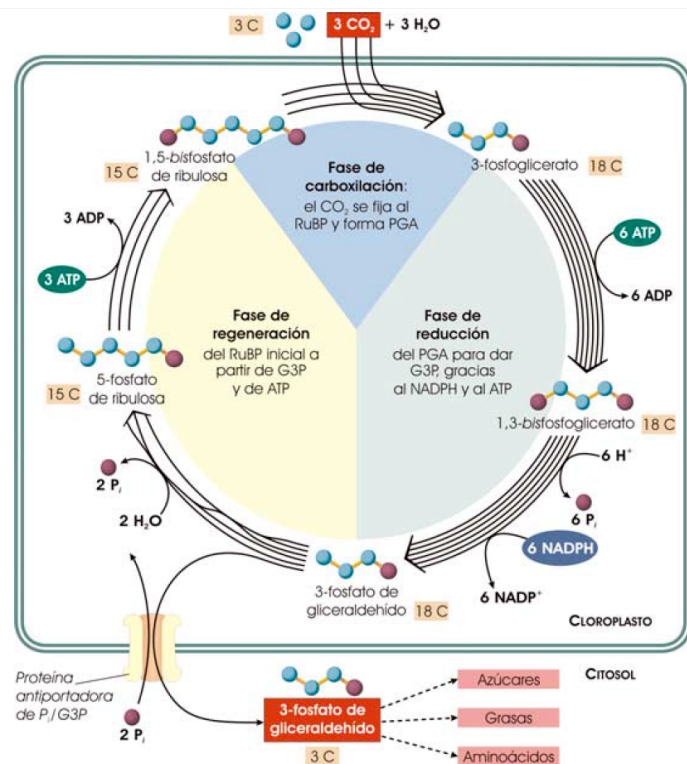
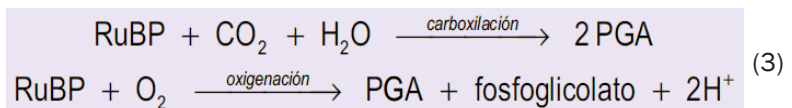


Ilustración 9.9. En el curso de tres vueltas del ciclo de Calvin se fijan tres moléculas de CO₂ a otras tantas de RuBP, formándose, tras una fase reductora, seis moléculas de G3P (las seis líneas de la flecha); cinco de ellas experimentan una serie de reacciones que regeneran las tres moléculas de RuBP iniciales, lo que deja como “ganancia” neta una molécula de G3P (Fuente: ASH).



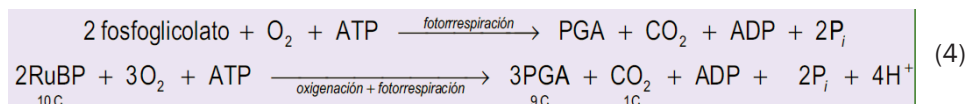
RuBisCO, fotorrespiración y ruta C₄

Mientras se dilucidaba el ciclo de Calvin, buena parte de la atención se centró en la enzima responsable de la carboxilación del RuBP. Pronto quedó patente que se trata de una proteína un tanto peculiar, porque puede promover tanto la carboxilación como la oxigenación del RuBP. Por esta razón, la enzima se conoce como **RuBisCO**, acrónimo de **carboxilasa-oxigenasa del 1,5-bisfosfato de ribulosa**. Cuando RuBisCO añade CO₂ al RuBP se forman dos moléculas de PGA; pero cuando agrega O₂ se forma una molécula de PGA y otra de un compuesto de dos carbonos, el fosfoglicolato:



El fosfoglicolato se transforma en **glicolato**, que algunas algas microscópicas excretan al medio. Pero generalmente el glicolato se recicla mediante una compleja red de reacciones en

la que se hallan involucrados las mitocondrias, los peroxisomas y los propios cloroplastos. El proceso se denomina **fotorrespiración** porque consume O_2 y genera CO_2 , aunque, a diferencia de la respiración mitocondrial, gasta energía en forma de ATP. De la ilustración 9.10 se deduce que, como resultado neto, parte del carbono fijado por RuBisCO (empleado en regenerar el RuBP) se reoxida a CO_2 :



El O_2 compite con el CO_2 por el centro activo de RuBisCO, por lo que la utilización de una u otra molécula como sustrato dependerá de su concentración relativa. Dada la composición actual de la atmósfera, RuBisCO catalizará la oxigenación de la RuBP una de cada tres o cuatro veces. La fotorrespiración supone cierto alivio para lo que de otro modo sería un derroche en glicolato excretado, pero, aun así, sigue siendo despilfarradora para la economía energética del vegetal si se compara con una hipotética situación en la que RuBisCO funcionase mejor.

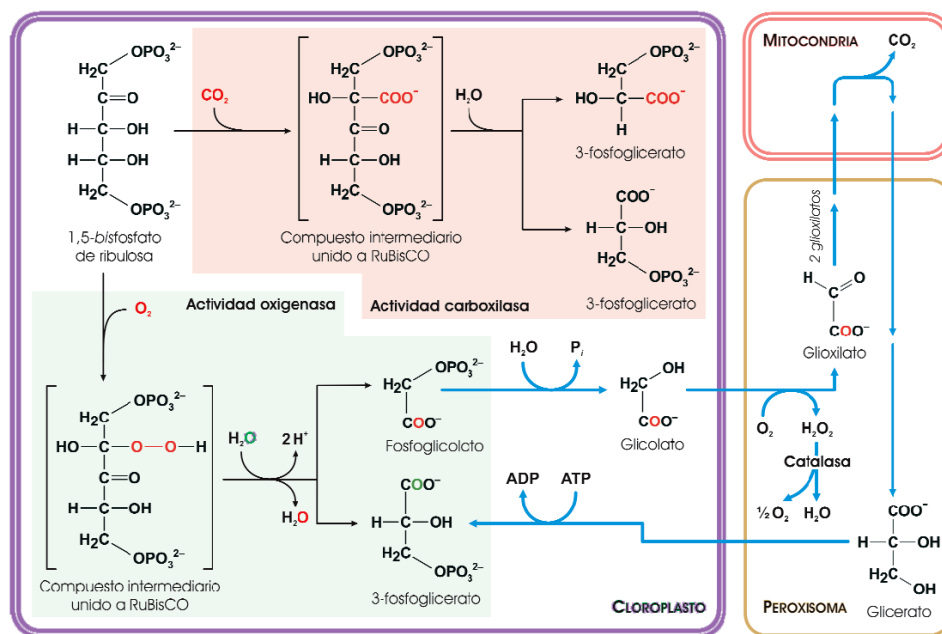


Ilustración 9.10. La fotorrespiración de las plantas (flechas gruesas de color azul celeste) se debe a que RuBisCO, además de su actividad como carboxilasa, posee también actividad como oxigenasa (Fuente: ASH).

¿Por qué es tan “defectuosa”? La opinión más extendida es que la enzima se originó hace quizá 2500 millones de años, cuando apenas había O_2 en la Tierra y, a cambio, abundaba el CO_2 y no había presión selectiva para discriminar entre CO_2 y O_2 . Al crecer la concentración de O_2 y disminuir la de CO_2 la selección natural, incapaz de diseñar una enzima nueva, se limitó a realizar ajustes en la vieja, restringiendo el acceso de su centro activo al O_2 ; por desgracia, esto redujo también el acceso al CO_2 , y las plantas lo compensaron produciendo más cantidad de enzima: RuBisCO totaliza casi la mitad de las proteínas del cloroplasto y

es la proteína más abundante en la Tierra. Cabe preguntarse qué ocurrirá dentro de 100 o 1000 millones de años, cuando el descenso en los niveles atmosféricos de CO_2 —tras el breve repunte actual— haga definitivamente inviable la fotosíntesis basada en RuBisCO...

Entre tanto, ciertas plantas, como la caña de azúcar o el maíz, desarrollaron hace algunos millones de años un mecanismo para fijar CO_2 que elude la fotorrespiración. Descrito en 1966 por el bioquímico australiano Marshall Davidson Hatch (n. 1932) y por el inglés Charles Roger Slack (n. 1937), incluye una enzima insensible al O_2 , pero que fija CO_2 al fosfoenolpiruvato (un intermediario de la glucólisis) para dar oxalacetato (un intermediario del ciclo de Krebs). Es la primera reacción de la llamada **ruta C_4** (en referencia al número de átomos de carbono del oxalacetato) o ciclo de Hatch y Slack, que, como muestra la ilustración 9.11, eleva los niveles locales de CO_2 en las hojas y favorece la actividad carboxilasa de RuBisCO.

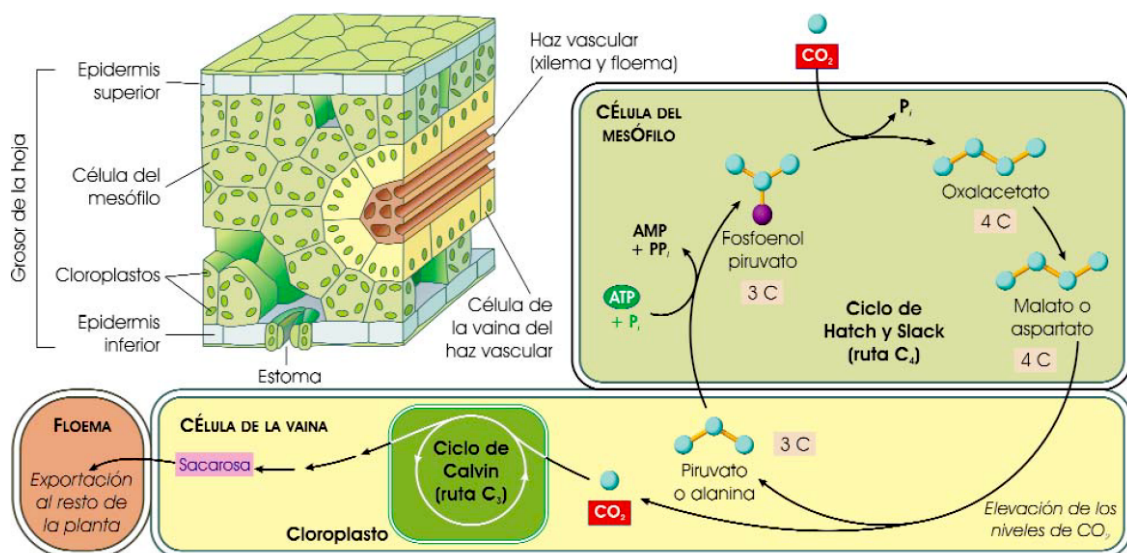


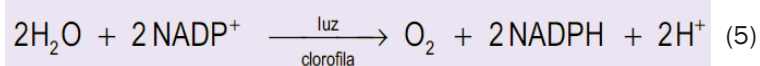
Ilustración 9.11. Corte transversal de la hoja de una planta con la ruta C_4 . Las células del mesófilo, próximas a los espacios aéreos de la hoja, fijan el CO_2 y lo bombean a las células que rodean el tejido vascular, donde se localiza RuBisCO (Fuente: ASH).

1.3. La fase lumínica de la fotosíntesis

El atento lector habrá reparado en que, a lo largo de la exposición sobre la fijación del CO_2 , la luz y la clorofila han brillado por su ausencia. Realmente, el proceso descrito se conoce a menudo como **fase oscura** de la fotosíntesis, debido a que no depende *directamente* de la luz (aunque sí *indirectamente*, ya que cinco enzimas del ciclo de Calvin, incluida RuBisCO, se activan —funcionan u operan más eficientemente— por la luz). En todo caso, la pregunta pertinente es: ¿qué relación existe entre la fijación del CO_2 y la llamada **fase lumínica**, la etapa en la que la luz juega un papel más activo?

La única conexión posible entre ambas fases debía estar seguramente vinculada al origen del ATP y el NADPH necesarios para el ciclo de Calvin. El primero de ellos podría ser producido en las mitocondrias, pero, ¿y el NADPH? Los experimentos de Hill demostraban que la formación de O₂ solo podía ocurrir si “algo” se llevaba los electrones del H₂O, y enseguida se pensó que ese “algo” podría ser el NADP⁺. De hecho, el bioquímico español Severo Ochoa de Albornoz (1905-1993), el microbiólogo estadounidense Wolf Vladimir Vishniac (1922-1973) y el polaco Daniel Israel Arnon (1910-1994) lograron demostrar simultánea e independientemente en 1951 que el NADP⁺ se reduce en los cloroplastos bajo la acción de la luz. La reacción de Hill sería, entonces:

Era una conclusión sencilla y acorde con los datos disponibles por aquel entonces. Y un experimento posterior se encargaría de mostrar que la naturaleza es de todo menos sencilla.



El efecto Emerson

Entre 1957 y 1958, Emerson y sus colaboradores midieron el rendimiento de la producción de O₂ en algas iluminadas con luz de diferentes longitudes de onda. Observaron que el rendimiento cae rápidamente cuando solo se suministra luz del extremo *rojo lejano* del espectro, de más de 685 nm, pero se incrementa considerablemente si, además, se añade luz roja de menor longitud de onda, de 650 nm por ejemplo [véase la ilustración 9.12]. Es decir, la actividad fotosintética en presencia de ambos tipos de luz es mayor que la suma de los valores obtenidos por separado con cada luz.

Podía explicarse esta situación, llamada **efecto cooperativo de Emerson**, si se admitía que la fotosíntesis requiere dos reacciones impulsadas por la luz y, por tanto, dos tipos de fotosistemas diferentes. Ambos fotosistemas incluirían en su centro de reacción un *par especial* de moléculas de clorofila **a**. Pero en cada caso el par especial estaría unido a aminoácidos específicos, lo que le conferiría propiedades fotoquímicas distintas; de esta forma, solo uno de ellos absorbería la luz del rojo lejano. Y en efecto, se pudo comprobar que:

- El par especial del llamado **fotosistema I** (brevemente, PS I) absorbe sobre todo luz de 700 nm, y se conoce como P₇₀₀ (la P significa “pigmento”). Al excitarse (P^{*700}), su potencial redox se hace más negativo que el del NADP⁺, por lo que puede reducirlo.
- El par especial del **fotosistema II** o PS II, designado como P₆₈₀ por razones parejas, no reduce al NADP⁺; pero el potencial redox de su forma oxidada (P⁺⁶⁸⁰) es más positivo que el del H₂O, y puede oxidarla (cosa que, en cambio, no hace el P⁺⁷⁰⁰).

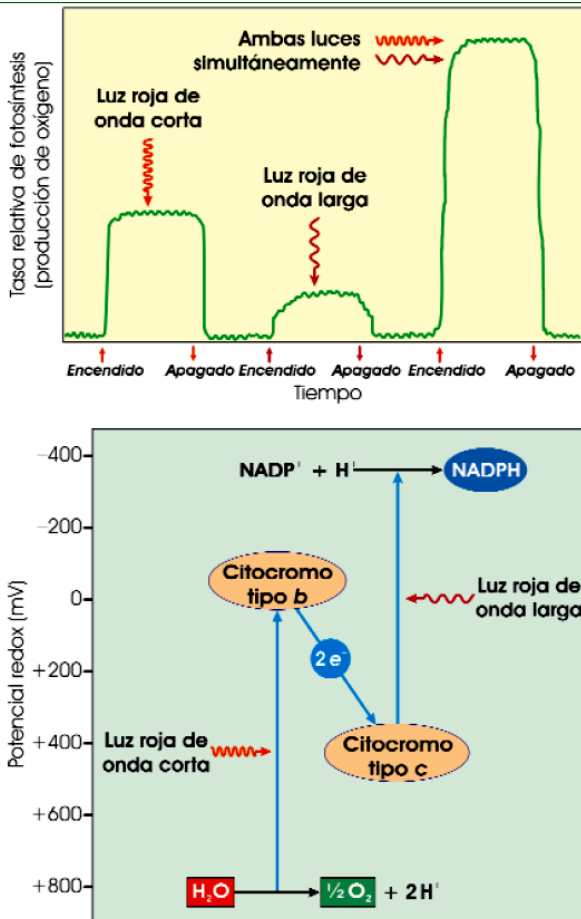


Ilustración 9.12. El efecto Emerson (arriba) y su interpretación según Hill y Bendall (abajo). (Fuente: ASH).

Hill comprendió que debía actualizar su célebre ecuación, máxime cuando él mismo, años antes, había tomado parte en un sugestivo descubrimiento: en los cloroplastos había **citocromos** similares a los b y c_1 de las mitocondrias (este último recibió el nombre de citocromo f , por la inicial del vocablo latino *frons*, “hoja”). Su potencial redox está situado entre los del $NADP^+$ y el H_2O , por lo que Hill propuso en 1960, junto con Fay Bendall, que los electrones serían transportados desde el H_2O hasta el $NADP^+$, “cayendo” a lo largo de una cadena de citocromos, de modo que los dos fotosistemas suministrarían la energía necesaria para impulsarlos en dos etapas “cuesta arriba” [véase, de nuevo, la ilustración 9.12].

La hipótesis de Hill y Bendall estimuló nuevas investigaciones. Pronto se descubrirían intermediarios adicionales en el transporte de electrones, lo que obligaba a reeditar su esquema prácticamente cada año [véase la ilustración 9.13]. Cabe destacar entre ellos la **ferredoxina** (una proteína soluble, pero que recuerda a los centros ferrosulfurados mitocondriales), la **plastoquinona** (la coenzima Q de los cloroplastos) o la **plastocianina**, que posee un átomo de cobre. Su presencia en los cloroplastos invitaba a preguntarse si estarían organizados de manera similar a la cadena respiratoria mitocondrial (solo que “invertida”,

ya que, en lugar de fluir los electrones desde el NADH hasta el O_2 , lo hacen desde el H_2O hasta el $NADP^+$). Había llegado, así, la hora de estudiar a fondo los propios cloroplastos.

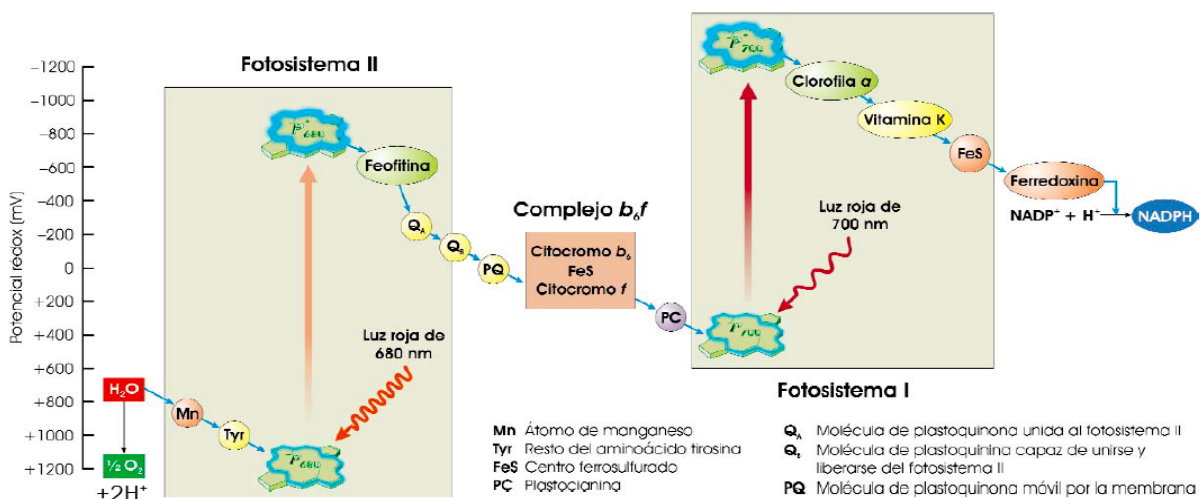


Ilustración 9.13. Puesta al día del diagrama de la ilustración 9.12. Suele denominarse esquema en Z porque, inicialmente, se representaba rotado 90° (hoy quizá sería más apropiado llamarlo “esquema en N”). (Fuente: ASH).

Plástidos

Los cloroplastos son los miembros mejor conocidos de una familia de orgánulos denominados **plastos** o **plástidos**. Además de los cloroplastos, es posible hallar en las plantas:

- **Cromoplastos.** Carecen de clorofila, pero sintetizan y almacenan carotenoides que les confieren un color amarillo o anaranjado, característico de muchas flores y frutos. Se desarrollan a partir de cloroplastos ya existentes que pierden la clorofila, cosa que ocurre, por ejemplo, durante el envejecimiento de las hojas.
- **Leucoplastos.** Carecen de pigmentos (y consecuentemente de color), por lo que, como es previsible, abundan en raíces y tejidos no fotosintetizadores. Pueden especializarse en el almacenamiento de almidón, lípidos o proteínas, y entonces se conocen como **amiloplastos**, **oleoplastos** o **proteínoplastos**, respectivamente; pero, habitualmente, su función principal no es servir de almacén, sino la síntesis de ácidos grasos, diversos aminoácidos y compuestos porfirínicos (como el grupo hemo).
- **Etioplastos.** Son plastos que no han sido expuestos a la luz (se hallan en plantas que han crecido en oscuridad), o antiguos cloroplastos que han permanecido a oscuras muchos días.



Ilustración 9.14. Célula de patata con amiloplastos (Fuente: <http://en.wikipedia.org/wiki>).

Cloroplastos

Por la época que nos ocupa hacía más de medio siglo que los cloroplastos ya eran conocidos por tal nombre, pero poco se había avanzado en el estudio de su estructura. Se trata de orgánulos aún mayores que las mitocondrias, aunque varían mucho en cuanto a número, forma y tamaño. Ya hemos visto que las células de ciertas algas filamentosas como *Spirogyra* tienen uno o dos cloroplastos, mientras que algunas angiospermas pueden tener más de cien. Su forma es, normalmente, de lente biconvexa, pero pueden ser también estrellados o con forma de cinta enrollada en hélice. En las plantas terrestres llegan a alcanzar diámetros de hasta 5 μm .

Aparte de estos y otros detalles morfológicos, lo único que el microscopio óptico había puesto de manifiesto es la presencia de unos corpúsculos densos embebidos en el material semilíquido que baña el interior del cloroplasto —el **estroma**—, para los que el botánico alemán Paul Arthur Meyer (1850-1922) acuñó en 1883 el término **granum** (en plural, **grana**).

La llegada del microscopio electrónico reveló una estructura más compleja que la de las mitocondrias; en efecto, no poseen

dos membranas, sino *tres*, y, en consecuencia, tres compartimentos:

1. La **membrana externa** es, como en las mitocondrias, permeable a metabolitos de bajo peso molecular gracias a proteínas en forma de canal. Entre esta membrana y la siguiente queda un compartimento denominado **espacio intermembranal**.
2. La **membrana interna** es poco permeable, aunque contiene moléculas transportadoras que regulan el intercambio de metabolitos con el citosol (como el antiportador de la ilustración 9.9). A diferencia de la membrana interna mitocondrial, no presenta pliegues. Los componentes del **estroma** —el espacio delimitado por la membrana interna— incluyen la totalidad de las enzimas que catalizan el ciclo de Calvin, gránulos de almidón y *plastoglóbulos* (cuerpos esféricos ricos en lípidos).

Desde la superficie del cloroplasto se proyectan hacia el citosol unas prolongaciones rodeadas por ambas membranas, los **estrómulos**, que conectan varios cloroplastos y les permiten intercambiar moléculas. Actúan, pues, como los *pili* bacterianos durante la conjugación [véase la ilustración 7.22].

3. La **membrana tilacoidal** es una lámina que se pliega formando muchas vesículas pequeñas aplanadas denominadas **tilacoides** (del griego *thylakos*, “saco”, y *eidés*, “con aspecto de”). Los tilacoides suelen disponerse a modo de “pilas” de monedas, que se corresponden con los **grana** descritos por Meyer; a su vez, los grana se vinculan entre sí por medio de otros tilacoides, las **lamelas**, que se hallan expuestos al estroma. Los tilacoides no son sacos independientes; en realidad, están todos interconectados rodeando una única cavidad, el **lumen** o espacio intratilacoidal.

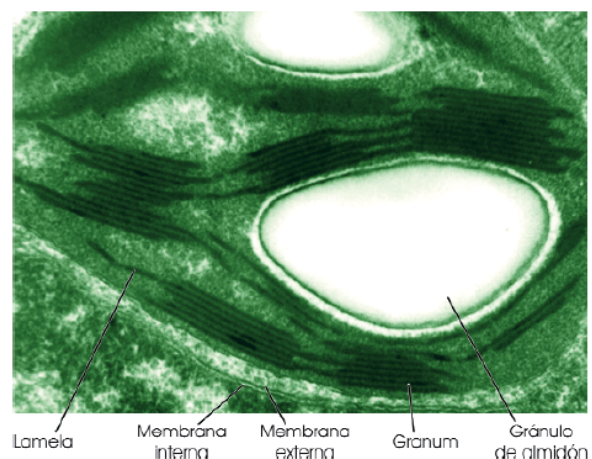
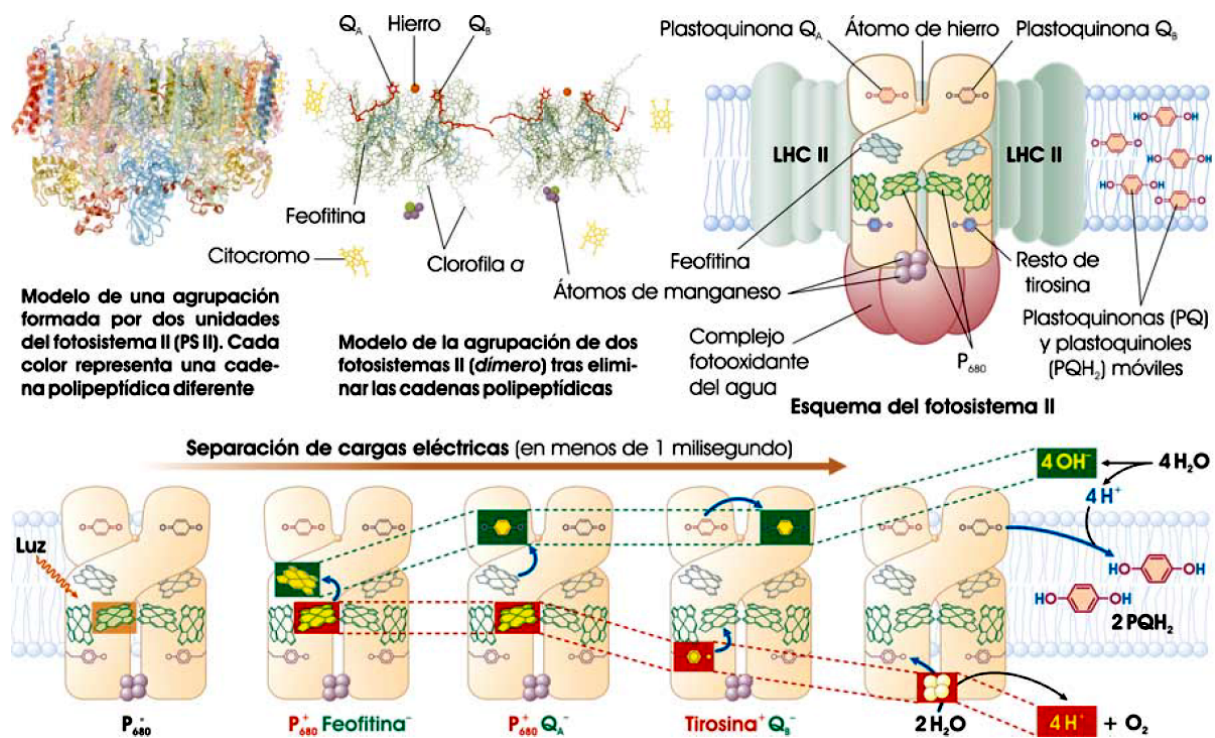


Ilustración 9.15. Izquierda: esquema de la estructura de un cloroplasto. Derecha: fotografía tomada con el MET del meristemo apical del cóleo (*Coleus blumei*), mostrando un cloroplasto (Fuentes: <http://es.wikipedia.org/wiki> y <http://remf.dartmouth.edu>).

El descubrimiento de la membrana tilacoidal, la única zona del cloroplasto que contiene clorofila, impulsó el estudio de su organización molecular, esto es, la disposición en ella de los fotosistemas y de los transportadores de electrones. La tarea ha permitido localizar cinco complejos proteínicos:

1. El **fotosistema I** (PS I), rodeado por uno o varios complejos colectores de luz (denotados *LHC I*), se sitúa primordialmente en las lamelas, es decir, en los tilacoides no apilados en grana.
2. El **fotosistema II** (PS II), en cambio, se ubica en los tilacoides apilados en grana. Suele agruparse por parejas (dímeros), e incluye el llamado **complejo fotooxidante del agua**.
3. El **LHC II** totaliza el 30 por ciento de las proteínas tilacoidales. Es un complejo colector de luz habitualmente asociado —en agregados de hasta una veintena— al PS II; aunque, cuando la actividad de este es elevada con respecto a la del PS I, el LHC II se fosforila y se disocia del PS II, migrando a las lamelas y uniéndose al PS I. También juega un importante papel en la prevención del daño que pueden sufrir los fotosistemas ante el exceso de luz, disipándola en forma de calor.
4. El **complejo *b₆f***, muy parecido al complejo *bc₁* (o complejo III) mitocondrial, muestra cierta predilección por las regiones apiladas de la membrana tilacoidal.
5. Por último, una sintasa del ATP muy similar a la ATPasa *F₀F₁* de las mitocondrias, designada como **ATPasa *CF₀F₁***, se halla en todo tipo de tilacoides; pero siempre se localiza en las regiones expuestas al estroma, hacia el que se orienta su componente F1 [véase la ilustración 9.17].

Ilustración 9.16. La transferencia secuencial de electrones, uno a uno, en el fotosistema II, induce una separación de cargas eléctricas positivas (recuadros rojos, abajo) y negativas (recuadros verdes). (Fuente: ASH).



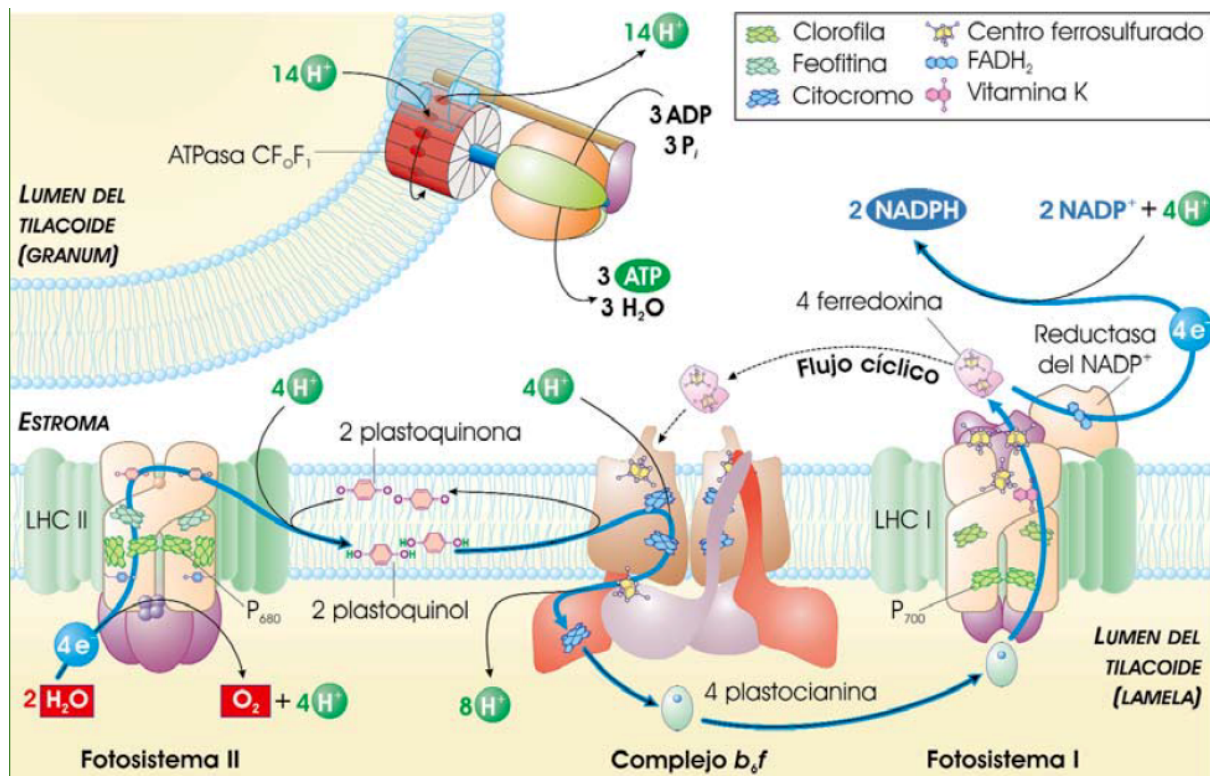


Ilustración 9.17. El flujo de electrones no cíclico desde el H_2O hasta el NADP^+ involucra a los fotosistemas I y II, pero en el flujo cíclico solo interviene el PS I. En ambos casos se bombean H^+ al lumen tilacoide, que luego servirán para la síntesis de ATP (Fuente: ASH).

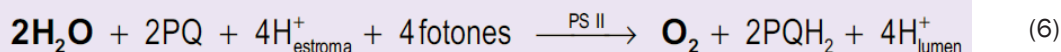
Transporte de electrones

Los complejos de los tilacoides actúan en una secuencia que comienza cuando los pigmentos del LHC II absorben un fotón y canalizan su energía hacia el P680, en el centro de reacción del PS II. Se suceden entonces los siguientes acontecimientos:

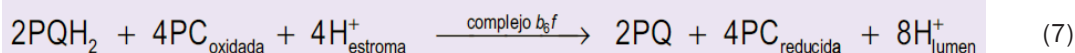
- 1. Separación de cargas en el PS II.** El P_{680} cede un electrón a la plastoquinona Q_B que hay en la superficie del tilacoide cercana al estroma, región que, por tanto, va acumulando cargas negativas. Al poco tiempo el P_{680} recupera el electrón cedido extrayéndolo —a través de un resto de tirosina próximo al lumen— de una agrupación de átomos de manganeso, $(\text{Mn})_4$, perteneciente al complejo fotooxidante del agua, el cual se carga positivamente. Se logra así distanciar lo más posible las cargas positivas y negativas, lo que supone almacenar parte de la energía lumínica en forma de una diferencia de potencial eléctrico [véase la ilustración 9.16].
- 2. Reducción de la plastoquinona.** Tras absorber el P_{680} otro fotón, Q_B adquiere un segundo electrón y el complejo $(\text{Mn})_4$ adquiere una segunda carga positiva; la molécula de Q_B^{2-} , con dos cargas negativas, captura entonces dos H^+ del estroma y se convierte en plastoquinol (PQH_2), que se difunde hacia la bicapa lipídica y es reemplazado por una molécula de plastoquinona oxidada (PQ).

3. Fotólisis del agua. Dos repeticiones más del proceso entero forman otro PQH_2 y proveen al $(\text{Mn})_4$ de un total de cuatro cargas positivas, que utiliza para oxidar dos moléculas de H_2O —extrayendo de ellas cuatro electrones—, generar una molécula de O_2 y liberar cuatro H^+ en el lumen.

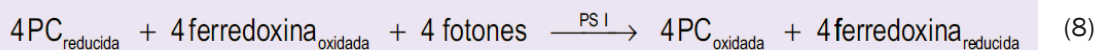
El resultado neto hasta ahora es que el PS II ha absorbido cuatro fotones y ha impulsado cuatro electrones desde dos moléculas de H_2O hasta dos de plastoquinona; en el proceso han desaparecido cuatro H^+ del estroma y han aparecido cuatro H^+ en el lumen [véase la ilustración 9.17]:



4. Flujo de electrones a través del complejo b_6f . Las dos moléculas de plastoquinol dejan “caer” sus cuatro electrones a través del complejo b_6f ; este, a su vez, los cede a cuatro moléculas de plastocianina (PC), cuyos iones Cu^{2+} se reducen a Cu^+ . Durante el proceso [véase la ilustración 9.17] se bombean hasta el lumen los cuatro H^+ liberados por el plastoquinol junto con otros cuatro H^+ adicionales tomados del estroma. En resumidas cuentas:



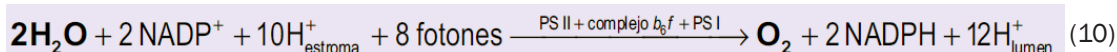
5. Separación de cargas en el PS I. Cuando el P_{700} absorbe un fotón cede un electrón hasta la ferredoxina, soluble en el estroma, y lo recupera a partir de la plastocianina, soluble en el lumen:



6. Generación de poder reductor. La ferredoxina puede ceder los electrones, de uno en uno, a una gran variedad de moléculas, entre ellas el NADP^+ : cuatro ferredoxinas pueden donar sus electrones a dos moléculas de NADP^+ , que se reducen a NADPH captando dos H^+ del estroma:



El resultado global, obtenido sumando las ecuaciones (6), (7), (8) y (9) y eliminado los términos comunes a ambos miembros, se resume en esta versión definitiva de la ecuación de Hill:

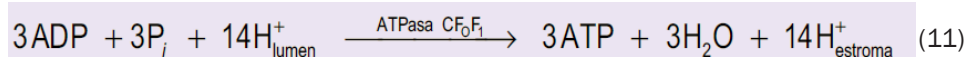


Fotofosforilación cíclica y no cíclica

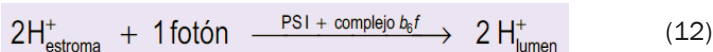
Comparando las ecuaciones (5) y (10) puede apreciarse una diferencia crucial: la separación de cargas en el PS I y el PS II, junto con la transferencia de electrones a través del complejo b_6f , inducen el bombeo de H^+ desde el estroma al lumen... y ya sabemos que un **gradiente de H^+** puede estimular la síntesis de ATP. Asistimos, así, a una transducción secuencial de energía en el cloroplasto:

Energía lumínica \rightarrow energía potencial eléctrica \rightarrow energía asociada al gradiente de H^+ \rightarrow energía química (ATP)

Que los cloroplastos son capaces de producir ATP era algo sabido desde 1954. El proceso, llamado **photofosforilación**, es idéntico al de la fosforilación oxidativa mitocondrial que vimos en la Unidad 8; en esta ocasión involucra al quinto complejo tilacoidal, la ATPasa CF_0F_1 . Medidas recientes indican que se precisa el flujo de 14 H^+ a su través para sintetizar, en el estroma, tres moléculas de ATP:



Ahora bien, la ilustración 9.9 muestra que cada vuelta del ciclo de Calvin consume 2 NADPH y 3 ATP; la reacción (10) proporciona los 2 NADPH, pero solo bombea 12 H^+ al lumen, lo que equivale, según la ecuación (11), a menos de 3 ATP. Afortunadamente, hay un proceso que proporciona los dos H^+ que “faltan”: en determinadas circunstancias se establece un **flujo cíclico**, en el cual un electrón del PS I, excitado por un fotón y transportado por la ferredoxina al complejo b_6f , retorna al PS I a través de la plastocianina [véase la ilustración 9.17]. Su resultado neto es el bombeo de dos H^+ hacia el lumen:



Los H^+ acumulados en el lumen por este proceso sirven para fabricar ATP, hablándose entonces de una **photofosforilación cíclica**—en la que no se genera ni O_2 ni NADPH— para distinguirla de la **photofosforilación no cíclica** resultante del flujo de electrones desde el H_2O hasta el $NADP^+$.

Al sumar las ecuaciones (10), (11) y (12) se obtiene la ecuación global de la fase lumínica de la fotosíntesis. Con ella, y con la ilustración 9.18, daremos por concluida esta parte de la Unidad dedicada al ciclo del carbono.



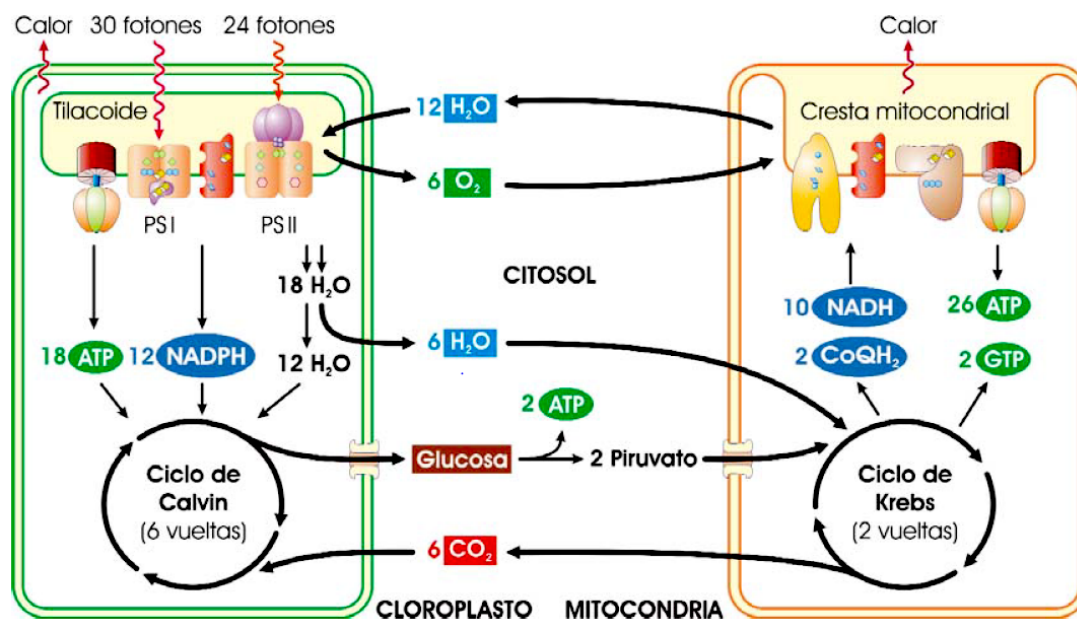


Ilustración 9.18. Esquema final del ciclo del carbono a nivel celular. Hay que advertir que, en realidad, la glucosa no es un producto del ciclo de Calvin. Aquí aparece simplemente por conveniencia, para posibilitar una comparación con la respiración celular, en la que la glucosa se oxida hasta CO_2 . Los productos del ciclo de Calvin son triosas fosfatadas, y los azúcares que se producen en las plantas son, principalmente, la sacarosa y el almidón, cuya síntesis ocurre sin pasar por una etapa de glucosa libre (Fuente: ASH).

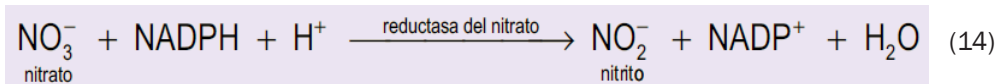
1.4. Asimilación del nitrógeno, del fósforo y del azufre

La energía química (ATP) y el poder reductor (NADPH) obtenidos en la fase lumínica de la fotosíntesis van a ser utilizados por las plantas y las algas no solo para reducir el CO_2 , sino también determinados compuestos inorgánicos presentes en el medio en su estado de máxima oxidación.

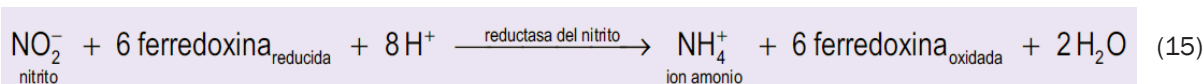
Asimilación del nitrógeno

Las plantas absorben por las raíces el nitrato (NO_3^-) y, en ocasiones, el amoníaco (NH_3) del agua o de la porción soluble del suelo. Los nitratos se reducen en varias etapas:

El **nitrato** se reduce a **nitrito** gracias a la *reductasa del nitrato*, enzima que contiene molibdeno:



El **nitrito** (producto muy tóxico para la planta) se reduce rápidamente a **amoníaco**, en la reacción de la *reductasa del nitrito*:



El NH_4^+ formado se combina con un aminoácido —el glutamato— para formar otro aminoácido —la glutamina—. El grupo amino de la glutamina puede entonces transferirse al α -cetoglutarato —un intermediario del ciclo de Krebs—, dando dos moléculas de glutamato. A partir del glutamato o de la glutamina, el nitrógeno puede transferirse, mediante reacciones de **transaminación** —catalizadas por **aminotransferasas**—, a otros cetoácidos, para formar los restantes aminoácidos.

Asimilación del fósforo

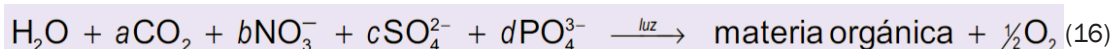
El fósforo, que forma parte de moléculas tan importantes como el ATP, los fosfolípidos de la membrana plasmática y los ácidos nucleicos, no aparece aislado en la naturaleza, sino que se encuentra siempre combinado con otros elementos formando **fosfatos**. Las raíces de las plantas absorben el fosfato presente en la solución acuosa del suelo y, dentro de la planta, el fosfato inorgánico pasa a fosfato orgánico sin que se produzca un cambio de valencia.

Asimilación del azufre

Las plantas asimilan el azufre en forma de ión sulfato (SO_4^{2-}) que está en la porción soluble del suelo. En los cloroplastos, este sulfato es reducido a sulfito (SO_3^{2-}) y después a sulfuro de hidrógeno (H_2S), que se une a la acetilcisteína como grupo tiol ($-\text{SH}$) para formar el aminoácido cisteína.

Ecuación global de la fotosíntesis

Los procesos de fijación del nitrógeno, fosfato y azufre que acabamos de ver, junto con la asimilación del CO_2 esquematizada en la ecuación (2), pueden resumirse en una ecuación global de la fotosíntesis:



donde a, b, c y d son cantidades relativas. La materia orgánica será utilizada por los seres vivos como fuente de energía y como elementos plásticos para la construcción de las estructuras celulares.

Actividades

1. Utilizando la fórmula de la ilustración 9.2, calcula la energía de un fotón de radiación infrarroja lejana ($\lambda = 10\,000\text{ nm}$), de luz roja ($\lambda = 680\text{ nm}$), azul ($\lambda = 470\text{ nm}$) y ultravioleta UVB ($\lambda = 300\text{ nm}$).
2. Si la energía necesaria para formar una molécula de glucosa a partir de CO_2 y H_2O procediera solo de la luz roja, ¿cuántos fotones se requerirían como mínimo?
3. Teniendo en cuenta que el tránsito a un nivel energético cercano requiere energías de entre 2 y 8 eV (para enlaces como $\text{C}=\text{C}$ o $\text{C}=\text{O}$), pero que a partir de entre 3,5 y 5 eV se rompen enlaces como $\text{C}-\text{C}$, $\text{C}-\text{H}$ u $\text{O}-\text{H}$, discute la posibilidad de que la fotosíntesis o la visión dependan de radiaciones distintas de la luz visible.
4. ¿Cómo se pueden interpretar los resultados del experimento de Engelmann [ilustración 9.3]?
5. ¿Cuánta glucosa (masa molecular = 180 u) podría formarse si toda la energía solar que absorbe la superficie terrestre se empleara por las plantas con este fin? (Dato: a la superficie terrestre llegan $3,18 \times 10^{21}\text{ kJ año}^{-1}$, pero el 15 % es reflejado y devuelto al espacio).
6. Según la ilustración 8.2, la cantidad de carbono que se fija anualmente (supondremos que toda ella en forma de glucosa) por las plantas terrestres es de $5,7 \times 10^{16}\text{ g}$, y de $5,0 \times 10^{16}\text{ g}$ por el plancton marino. Compara estos datos con los resultados obtenidos en la actividad 5. ¿A qué conclusiones te permiten llegar?
7. Da una interpretación razonada de los resultados obtenidos por Emerson y Arnold.
8. Propón una hipótesis acerca del papel que juegan los llamados **pigmentos accesorios** (clorofila *b*, carotenoides...) de los fotosistemas.
9. Responde las cuestiones:
 - a) Ajusta la ecuación (1) si como reactivo de Hill (A) se usa ferricianuro $[\text{Fe}(\text{CN})_6]^{3-}$.
 - b) ¿Por qué el experimento de Hill no demuestra que el O_2 procede del H_2O ?
10. Modifica la ecuación global de la fotosíntesis de modo que incluya explícitamente la “entrada” de H_2^{18}O . ¿Cómo la escribirías si se hubiese usado C^{18}O_2 y H_2O normal?
11. Para formar glucosa a partir de G3P es necesario recorrer a la inversa la fase preparatoria de la glucólisis. Pero las dos reacciones que consumen ATP no pueden invertirse: los grupos fosforilo se eliminan simplemente por hidrólisis. Teniendo esto en cuenta, escribe la ecuación neta del ciclo de Calvin para la síntesis de glucosa.
12. En condiciones atmosféricas normales, 12 de cada 60 moléculas de RuBP sufren oxigenación en lugar de carboxilación. Con este dato, calcula el rendimiento *real* en la síntesis de glucosa por la ruta C_3 . ¿Qué ocurriría si no hubiese fotorrespiración?

- 13.** ¿Por qué es problemática la agricultura con plantas que solo poseen la ruta C_3 —el trigo, por ejemplo— en países tropicales? (Indicación: para evitar la deshidratación, estas plantas han de ocluir sus estomas la mayor parte del tiempo.) ¿Por qué, en cambio, crecen bien en invernaderos, incluso con elevadas temperaturas?
- 14.** A partir de la ecuación (13) y de la respuesta a la actividad 11, escribe la ecuación global de la fotosíntesis de la glucosa. Compara el número de fotones requeridos con el calculado en la actividad 2 para obtener el rendimiento máximo del proceso.



Recuerda

- La luz, por medio de la clorofila, promueve un flujo de electrones desde el H_2O (oxidada a O_2 por el fotosistema II) hasta el $NADP^+$ (reducido a $NADPH$ por el fotosistema I). Ambos fotosistemas se acoplan gracias al complejo *bf*, capaz de aprovechar la “caída” de electrones hacia potenciales rédox más positivos para bombear H^+ desde el estroma de los cloroplastos hasta el lumen de los tilacoides. El retorno de los H^+ a través de la $ATPase$ CF_0F_1 estimula la síntesis de ATP.
- En el estroma, el $NADPH$ y el ATP sintetizados se emplean para impulsar el ciclo de Calvin-Benson-Bassham, en el transcurso del cual la enzima RuBisCO reduce el carbono del CO_2 , facilitando su incorporación posterior a sacarosa (en el citosol), almidón (en el cloroplasto) u otros productos exportables desde las hojas al resto de la planta; productos que las mitocondrias podrán reoxidar durante la respiración.
- Al igual que sucede con el CO_2 , el ATP y el $NADPH$ producidos en la fase lumínica de la fotosíntesis son utilizados para reducir algunos compuestos inorgánicos presentes en el medio (nitratos, fosfatos, sulfatos...) y obtener materia orgánica.

2. Metabolismo bacteriano y biotecnología

Las bacterias presentan una gran diversidad metabólica que está condicionada, entre otros factores, por el ambiente en el que desarrollan su actividad, especialmente por la *concentración de oxígeno*. En función de este parámetro, podemos clasificar las bacterias en tres categorías:

- 1. Aerobias estrictas.** Son aquellas bacterias que únicamente pueden desarrollar su actividad metabólica en presencia de oxígeno; son un ejemplo las bacterias del género *Streptomyces*, caracterizadas por ser productoras de antibióticos.
- 2. Anaerobias estrictas.** Llevan a cabo su actividad metabólica y su crecimiento en ausencia total de oxígeno atmosférico; por ejemplo, las bacterias patógenas *Clostridium botulinum* y *Salmonella thypi*.
- 3. Aerobias facultativas.** Son bacterias que muestran actividad metabólica tanto en presencia de oxígeno como en su ausencia, dependiendo de las condiciones de cultivo. En el primer caso llevan a cabo la **respiración aerobia**, mientras que en el segundo caso se produce, bien una **respiración anaerobia** (tipo de respiración en la que el aceptor final de electrones no es el O_2 , sino otras sustancias, como el SO_4^{2-} o el NO_3^-), bien un proceso de **fermentación**. Un ejemplo es *Escherichia coli*.

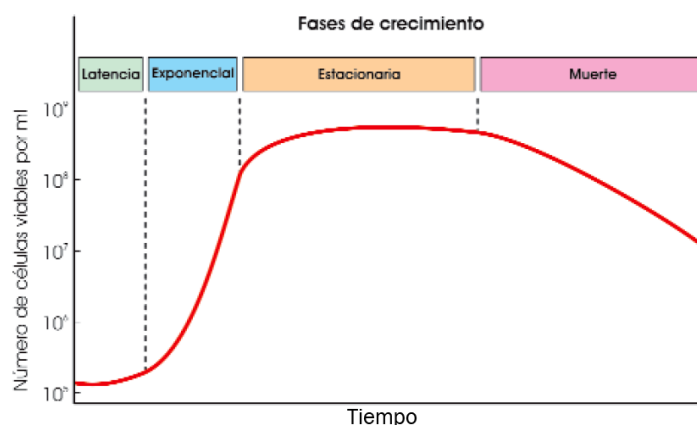


Ilustración 9.19. Curva de crecimiento de una bacteria. **Fase de latencia:** adaptación a las nuevas condiciones del medio. **Fase exponencial o logarítmica:** la velocidad de crecimiento es máxima y el tiempo de generación es mínimo. **Fase estacionaria:** se mantiene el número de bacterias. **Fase de muerte:** se produce una reducción del número de bacterias viables del cultivo. (Fuente: ASH).

Por supuesto, la presencia o ausencia de oxígeno no es el único factor que condiciona el desarrollo de las bacterias; también influyen, y mucho, la **fuerza de energía** y la **fuerza de carbono** que utilicen. En función de estas dos variables, las bacterias se pueden clasificar en:

1. Quimiótrofas. Son aquellas que obtienen su energía oxidando un compuesto químico reducido. Según el tipo de compuesto químico que utilizan como fuente de energía se dividen en:

- **Quimiolitótrofas.** Captan energía química a partir de la oxidación de sustancias inorgánicas. Normalmente son aerobias (el O_2 es el último aceptor de electrones) y la mayoría utilizan como fuente de carbono el CO_2 (esto es, son autótrofas), sintetizando materia orgánica mediante el ciclo de Calvin. Son las únicas capaces de vivir en ausencia de materia orgánica y obtener nutrientes orgánicos a partir de sustratos inorgánicos (proceso conocido como **quimiosíntesis**). Son importantes porque, como veremos en el epígrafe 2.1, participan en los ciclos biogeoquímicos.
- **Quimioorganótrofas.** Su fuente de energía es una sustancia orgánica que se degrada mediante fermentación (son anaerobias). La fuente de carbono es un compuesto orgánico (heterótrofas). Son bacterias simbiotas, saprofitas y parásitas típicas de aguas estancadas, suelos...

2. Fotótrofas. Son aquellas que usan la luz como fuente de energía, transformándola en energía química mediante el proceso de **fotosíntesis**. Dentro de este tipo de bacterias cabe distinguir entre:

- **Fotolitótrofas** o **fotoautótrofas**, que utilizan una fuente de carbono inorgánica, como el CO_2 .
- **Fotoorganótrofas** o **fotoheterótrofas**, cuya fuente de carbono es orgánica.

Las bacterias fotótrofas pueden presentar dos tipos básicos de fotosíntesis:

A. Fotosíntesis oxigénica. El agente reductor es el agua que, al oxidarse, produce oxígeno molecular (igual que en las plantas). Intervienen los fotosistemas I y II, este último es el responsable de escindir el H_2O y producir oxígeno. El CO_2 es reducido por el ciclo de Calvin. Este tipo de fotosíntesis la llevan a cabo las cianobacterias, que fueron los primeros fotótrofos oxigénicos que aparecieron sobre la Tierra; la producción de O_2 de estas bacterias permitió que se diesen las condiciones necesarias para la evolución de los procariontes que podían respirar O_2 . Actualmente, más de la mitad de la fotosíntesis de nuestro planeta se debe a cianobacterias fotosintéticas.

B. Fotosíntesis anoxigénica. En este caso no se forma O_2 , porque generalmente utilizan como donador de electrones sustancias como el H_2S , el $S_2O_3^{2-}$, el H_2 ... Estas bacterias poseen un solo fotosistema. Un gran número de bacterias muy diversas presentan fotosíntesis anoxigénica, como, por ejemplo:

- Las **bacterias rojas del azufre** [véase la ilustración 9.21], en las que se produce un **transporte inverso de electrones** con respecto al de la respiración [véase la ilustración 9.20]: los dadores de electrones son reductores débiles, por lo que los electrones son forzados a retroceder contra el gradiente redox para reducir el NAD^+ . La fijación del CO_2 tiene lugar por ciclo de Calvin.
- Las **bacterias verdes del azufre**, cuyos dadores de electrones sirven para reponer los electrones que cede la bacterioclorofila al ser excitada por la luz. El destino habitual de los electrones es la ferredoxina, que estas bacterias usan para fijar CO_2 mediante un **ciclo de Krebs inverso** (es decir, en el que “entra” CO_2 y “sale” acetil-CoA).

Ilustración 9.20. Comparación de la fotosíntesis de tres grupos de bacterias fotótrofas. Obsérvese que las bacterias rojas tienen un fotosistema (el centro de reacción bacteriano, o bCR) similar al PS II, mientras que el de las bacterias verdes recuerda al PS I (Fuente: ASH).

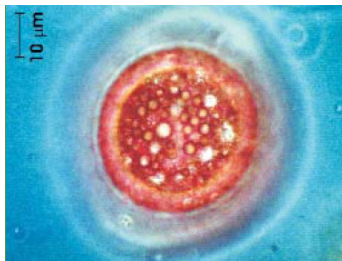
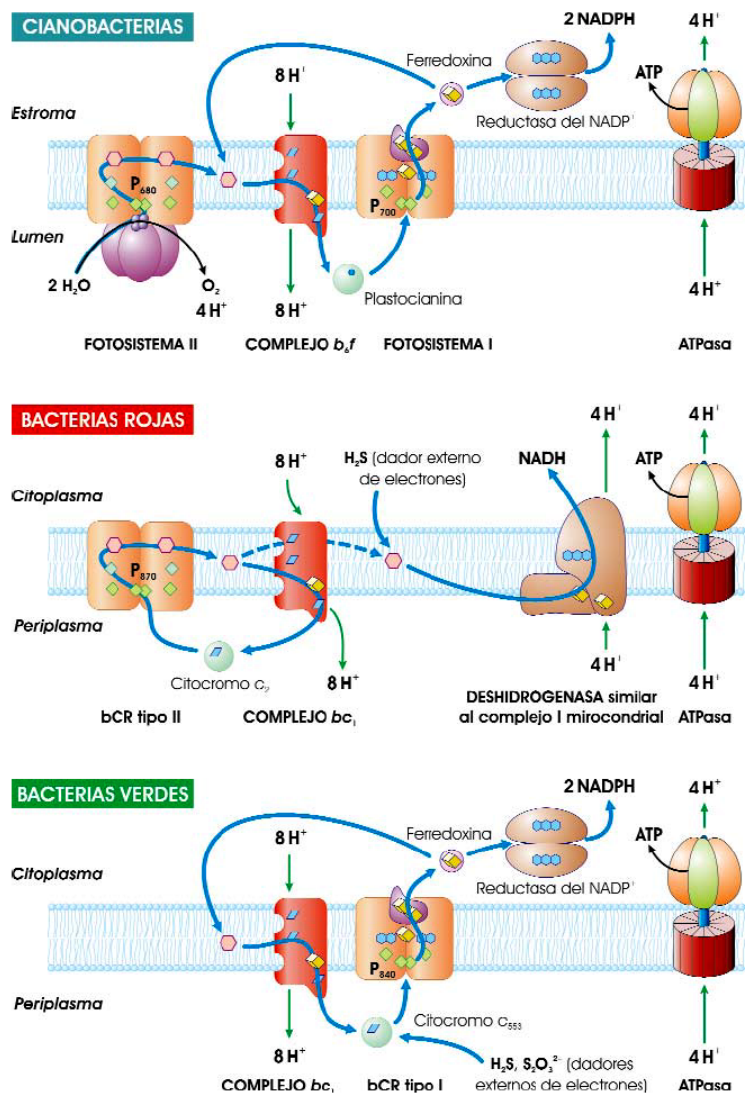


Ilustración 9.21. Bacteria roja del género *Chromatium*, que lleva a cabo una fotosíntesis anoxigénica. En su interior se observan los gránulos de azufre (Fuente: <http://starcentral.mbl.edu/microscope>).



Componentes del sistema fotosintético de las bacterias

La gran complejidad de las bacterias fotótrofas tiene su reflejo en una amplia variedad de estructuras y moléculas implicadas en la fotosíntesis. Podemos citar, por ejemplo:

- Los LHC (complejos colectores de luz) y el centro de reacción de los fotosistemas, así como las cadenas transportadoras de electrones pueden tener distintas localizaciones: en **tilacoides** en las cianobacterias, en **clorosomas** (estructuras rodeadas de una membrana atípica) en bacterias verdes, en **cromatóforos** (invaginaciones de la membrana plasmática con actividad fotosintética) en las bacterias anoxigénicas rojas, o en la propia membrana citoplasmática en las bacterias anoxigénicas verdes y en las heliobacterias.
- Entre los pigmentos bacterianos podemos destacar:
 - ▶ **Clorofilas** en cianobacterias y **bacterioclorofilas** en bacterias fotótrofas anoxigénicas. Las bacterioclorofilas se caracterizan por absorber la luz en el espectro del rojo e infrarrojo lo que les permite crecer en ambientes acuáticos por debajo de las densas praderas de algas y cianocéfeas.
 - ▶ Otros pigmentos, como **carotenoides**, **ficobiliproteínas**, **feofitinas**, y **bacteriofeofitinas**, así como **quinonas**, **citocromos** y **ferroproteínas** sin el grupo hemo.



Ilustración 9.22. *Nostoc muscorum*, cianobacteria fijadora de N_2 atmosférico aislada de unos arrozales de Argentina (Fuente: <http://www.dbbe.fcen.uba.ar/labs/lab-2/fotos.htm>).



Ilustración 9.23. Nódulos en la raíz de la leguminosa *Lotus pedunculatus* (Fuente: <http://commons.wikimedia.org/wiki/>).

2.1. Las bacterias y los ciclos de los elementos

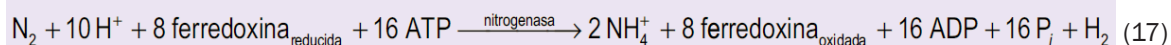
Como hemos mencionado, las bacterias quimiolitótrofas juegan un importante papel en los ciclos biogeoquímicos; como veremos a continuación, también intervienen otro tipo de bacterias.

Bacterias del ciclo del nitrógeno

El principal reservorio de este elemento es la atmósfera. Sin embargo, la mayoría de los organismos no pueden utilizar el nitrógeno atmosférico —como vimos anteriormente las plantas toman nitratos de la solución del suelo—; la excepción la constituyen las llamadas bacterias **diazotróficas**, capaces de fijar el nitrógeno atmosférico. Algunos de tales bacterias, como las cianobacterias (fotótrofas) o *Azotobacter* (quimioorganótrofa), se hallan en forma libre; otras se hallan en simbiosis con determinadas plantas, sobre todo leguminosas, como las bacterias del género *Rhizobium* [véase la ilustración 9.23], de gran importancia económica.

Las bacterias diazotróficas infectan raíces, se multiplican y forman **nódulos**, en los que se fija el nitrógeno. El proceso está catalizado por el complejo multienzimático de la *nitrogenasa*,

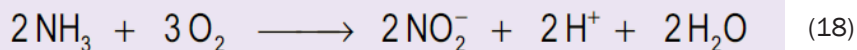
que requiere gran cantidad de energía en forma de ATP y dadores de electrones tales como la ferredoxina:



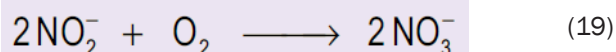
El NH_4^+ formado pasa a la planta que, a cambio, proporciona a la bacteria compuestos de carbono.

Por otra parte, la materia orgánica en descomposición y la procedente del metabolismo celular (amoníaco, urea y ácido úrico) va al suelo o al agua, y sobre ella actúan otras bacterias:

- **Bacterias amonificantes.** Degradan los compuestos orgánicos nitrogenados (aminoácidos y nucleótidos) que forman parte de la materia orgánica en descomposición, para después fabricar sus propias proteínas; el exceso de nitrógeno lo liberan en forma de NH_3 o de NH_4^+ .
- **Bacterias nitrificantes.** Son quimiosintéticas, y oxidan el amoníaco y el ión amonio. Esta oxidación se verifica en dos etapas y en ambas se libera energía.
 1. En la primera, bacterias de los géneros *Nitrosomonas* y *Nitrococcus* oxidan el amoníaco (NH_3) a nitrito (NO_2^-), generando electrones que llegan al O_2 a través de la cadena respiratoria:



2. El nitrito es una sustancia tóxica para las plantas. Afortunadamente no se encuentra en el suelo, porque las bacterias del género *Nitrobacter* lo oxidan rápidamente a nitratos que, como recordaremos, son asimilados por las plantas, cerrando así el ciclo del nitrógeno:

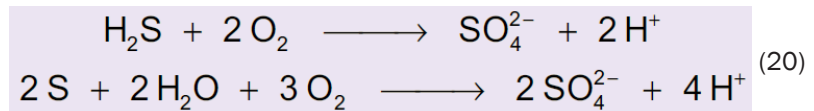


- **Bacterias desnitrificantes.** Ciertas bacterias, generalmente heterótrofas como *Pseudomonas fluorescens*, obtienen energía mediante respiración anaerobia: en ausencia de oxígeno, degradan sustratos orgánicos como metanol, etanol, ácido acético o glucosa; el aceptor final de electrones es el nitrato (NO_3^-), el cual acaba convirtiéndose en nitrógeno molecular (N_2), que es liberado a la atmósfera.

Bacterias del azufre

Las bacterias incoloras del azufre son responsables de la oxidación del azufre o sus derivados con desprendimiento de energía y en presencia de O_2 ; son, por tanto, quimiosintéticas. Son frecuentes en emanaciones hidrotermales y en aguas residuales.

Existen una gran variedad de reacciones debido a los múltiples estados de oxidación del azufre. Algunas de las reacciones son:



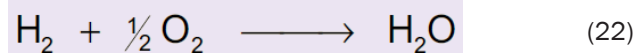
Bacterias del hierro o ferrobacterias

Son bacterias quimiosintéticas que oxidan compuestos que contienen hierro ferroso, transformándolo en férrico con liberación de energía. Un ejemplo es la siguiente reacción:



Bacterias del hidrógeno

Pueden utilizar hidrógeno molecular y son quimioautótrofos facultativos; pueden ser también quimioorganótrofos, lo que sucede cuando usan compuestos orgánicos:



Bacterias del metano

Son bacterias quimiosintéticas que utilizan metano como fuente de energía, transformándolo en dióxido de carbono. Se localizan en yacimientos geotérmicos, en pantanos y en yacimientos de turba. La secuenciación de su genoma permitirá desarrollar aplicaciones biotecnológicas de estos organismos.

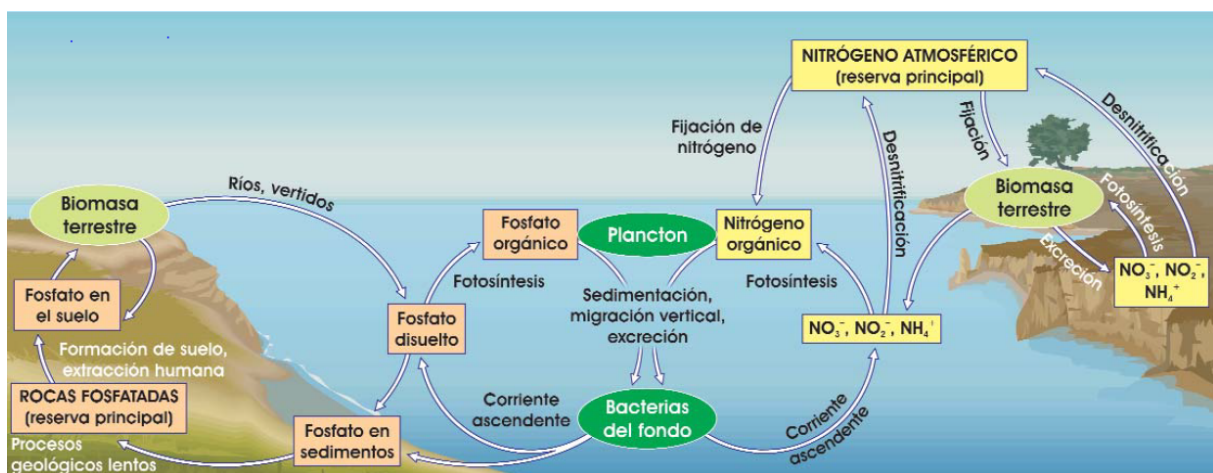
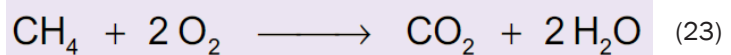


Ilustración 9.24. Representación conjunta de los ciclos del nitrógeno y del fósforo. Obsérvese que, aunque el reservorio natural del **nitrógeno** es la atmósfera, este elemento solo puede ser fijado por algunos seres vivos y además su fijación es muy costosa energéticamente, por lo que a menudo es un factor limitante para el crecimiento y desarrollo de los seres vivos. En cuanto al **fósforo**, este elemento no se presenta en estado gaseoso en condiciones de temperatura y presión normales. Su ciclo se realiza a través del agua, de los suelos, de los sedimentos (adsorción a superficies minerales) y de los tejidos orgánicos/material húmico. El ciclo del fósforo es muy eficiente en ecosistemas terrestres, pero su depósito en los fondos marinos (puede tardar en reciclarse millones de años) hace que la cantidad de fósforo realmente disponible a nivel global sea mucho menor (Fuente: ASH).

2.2. Biotecnología: concepto y aplicaciones

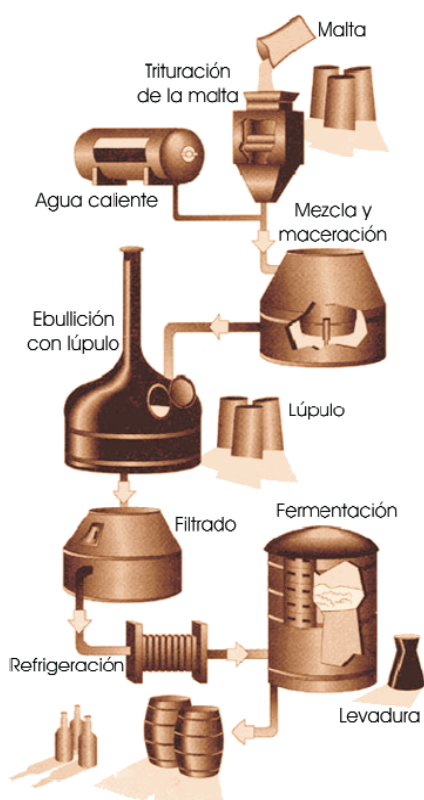


Ilustración 9.25. Proceso de fabricación de la cerveza tipo Ale por fermentación alta; es decir, la fermentación de la malta, realizada por la levadura *Saccharomyces cerevisiae*, se produce en la superficie exterior (Fuente: <http://www.bolsonweb.com>).

La biotecnología es la aplicación de procedimientos científicos y técnicos a la transformación de ciertas materias realizada por organismos vivos, para la obtención de algún producto o servicio útil para el hombre. La biotecnología tiene una larga historia, porque ya desde la antigüedad se vio que el jugo de uva se transforma en vino, que la leche se convierte en queso o yogurt... Por aquel entonces, no se sabía cómo acontecían estos procesos, pero sí los beneficios que generaban.

La **biotecnología tradicional** se basa en el uso de los microorganismos, tal como se hallan en la naturaleza, para producir determinados productos. Posteriormente, el descubrimiento de los detalles de los procesos, incluidos los organismos implicados, ha extendido el uso de los microorganismos a otras áreas industriales como la fabricación de detergentes, la obtención del papel, la elaboración de medicamentos...

En la actualidad, también se utilizan las técnicas de la **ingeniería genética** basadas en la modificación de genes y en la transferencia de material genético de un microorganismo a otro [véase la Unidad 7] dando lugar a la **biotecnología microbiana**, cuyas aplicaciones son numerosas; entre ellas cabe destacar las siguientes:

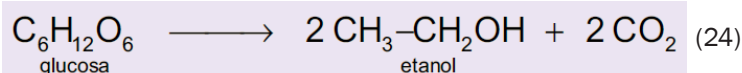
Los microorganismos en la industria alimentaria

Algunos microorganismos, como el alga *Chlorella*, se reproducen rápidamente y tienen una alta concentración de proteínas, vitaminas y sales minerales; por esta razón, son cultivados en Japón en grandes cantidades para la alimentación tanto humana como de animales. Sin embargo, son los productos obtenidos por las transformaciones de los alimentos por microorganismos (por fermentación o por respiración aeróbica con oxidación incompleta del sustrato) los que tienen mayor interés.

Como hemos visto en la Unidad 8, las fermentaciones son procesos de oxidación incompleta, realizadas por microorganismos como bacterias y levaduras; en el proceso se puede obtener un producto orgánico principal (**homofermentación**) o a varios (**heterofermentación**):

- **Fermentación alcohólica.** Se produce por la actividad de diferentes especies y cepas de levadura (*Saccharomyces*, *Candida*...) sobre distintos sustratos como el zumo de uva (producción de vino por fermentación con *Saccharomyces ellipsoideus*), o los cereales malteados (fabricación de cerveza, por fermentación, por ejemplo, con *Saccharomyces cerevisiae*, como en la ilustración 9.25), o las bebidas destiladas.

El azúcar presente en el sustrato se oxida parcialmente y se produce etanol y CO₂:



Saccharomyces cerevisiae también se utiliza en la fabricación del pan; en este caso, al añadir la levadura a la masa, se produce su fermentación; las burbujas del CO₂ desprendido hacen que la masa se hinche y el pan sea más esponjoso. El alcohol formado se evapora durante el horneado.

- **Fermentación láctica.** Se produce la siguiente reacción:



La fermentación láctica de la leche por las bacterias *Streptococcus thermophilus* y *Lactobacillus bulgaricus* se utiliza para fabricar yogur. Otras bacterias, como *Streptococcus cremoris* y *Streptococcus lactis*, transforman la leche en cuajada, que se puede dejar madurar para obtener queso —proceso que ya no tiene nada que ver con la fermentación láctica, sino con la hidrólisis parcial de grasas y de algunas proteínas gracias a levaduras y mohos del género *Penicillium* que crecen en su superficie—. El ácido láctico también se usa como conservante de los alimentos.

En la industria alimentaria también se utilizan multitud de enzimas que se obtienen por manipulación genética de microorganismos, principalmente de bacterias y hongos, en los que se insertan genes productores de estas enzimas. Por ejemplo, *Bacillus subtilis* produce **xilanasas** que se agregan a la harina para mejorar la textura y sabor del pan y **proteasas** que se usan para clarificar la cerveza, y *Aspergillus niger* produce **catalasas** que se usan como conservantes en bebidas.

Microorganismos en la industria farmacéutica

Los microorganismos se emplean para la síntesis de un gran número de sustancias de la industria farmacéutica. Podemos citar como ejemplos:

- **Producción de antibióticos.** Tres son los grupos de microorganismos productores de antibióticos (metabolitos secundarios de su actividad vital): los mohos, las eubacterias y los actinomicetes. Los antibióticos más destacables son las **penicilinas** (elaboradas de forma natural por hongos de los géneros *Penicillium* y *Aspergillus*), las **cefalosporinas** (aisladas, en principio, del hongo *Cephalosporium acremonium*, y que se caracterizan por su baja toxicidad y por su **amplio espectro**) y las **tetraciclinas** (la bacteria *Streptomyces aureofaciens* produce el principio activo, la **clortetraciclina**).

- **Producción de vitaminas y enzimas.** Las bacterias *Propionibacterium* y *Pseudomonas* permiten la síntesis comercial de grandes cantidades de la vitamina B₁₂; otro ejemplo lo constituye el hongo *Ashbya gossypii* que produce grandes cantidades de **riboflavina** (vitamina B₂). Ambas vitaminas se utilizan para tratar estados carenciales.
- **Obtención de hormonas y vacunas.** Por manipulación genética de microorganismos como *Escherichia coli*, se han obtenido cantidades apreciables de hormonas como la **insulina**, la hormona de crecimiento, la eritropoyetina, la hormona estimulante del folículo (FSH)...

La ingeniería genética también ha propiciado la síntesis de vacunas. En 1986 surgió la primera vacuna obtenida por esta técnica, la de la hepatitis B, fruto de la producción en levaduras de un fragmento de la superficie del virus de la hepatitis B, causante de la **respuesta inmunitaria**.

Microorganismos y medio ambiente

Los microorganismos degradan, asimilan y/o metabolizan de forma natural moléculas orgánicas, en ocasiones tóxicas, transformándolas en moléculas más pequeñas e inocuas que se pueden incorporar al ciclo de los elementos; este proceso recibe el nombre de **biodegradación**. La aplicación de técnicas de biodegradación para neutralizar o eliminar sustancias contaminantes y recuperar las zonas contaminadas recibe el nombre de **biorremediación** y puede realizarse de distintas maneras:

- **Remediación microbiana.** Se refiere al uso de microorganismos directamente en el foco de la contaminación (no todos los contaminantes pueden ser tratados: los metales pesados se absorben difícilmente por los microorganismos). Se pueden usar microorganismos autóctonos (incorporando nutrientes para incrementar su desarrollo) o exógenos (en muchas ocasiones modificados genéticamente).
- **Degradación enzimática.** Consiste en el empleo de enzimas, producidas en bacterias transformadas genéticamente, para degradar contaminantes.

Industrias agropecuarias

Los microorganismos tienen un papel fundamental en estas industrias (recuérdese, por ejemplo, la fijación de N₂ por *Rhizobium*). Estudiaremos dos aspectos concretos:

- **Producción animal.** En animales está muy difundida la práctica de añadir suplementos de vitaminas (A, D, B₆ y B₁₂), oligoelementos y aminoácidos esenciales a los piensos para mantener las funciones fisiológicas normales y evitar las deficiencias; muchos de estos compuestos se producen por biotecnología

microbiana. También las bacterias *Saccharomyces cerevisiae*, *Enterococcus faecium*, *Bacillus licheniformis* o *Lactobacillus casei* se añaden a los piensos para evitar la proliferación de cepas bacterianas patógenas en la flora intestinal, para inhibir la acción de toxinas microbianas y para producir enzimas que facilitan la digestión del almidón y de las proteínas.

- **Insecticidas biológicos.** Tienen menos efectos nocivos que los insecticidas sintéticos como el DDT. Entre los insecticidas biológicos destaca *Bacillus thuringiensis*, que se encuentra de forma natural en el suelo y en las plantas y es muy efectivo contra muchos tipos de insectos y otros invertebrados. Cuando esta bacteria esporula, sintetiza unos cristales proteicos, a los cuales debe su actividad insecticida. Estas protoxinas necesitan ser ingeridas por las larvas para poder actuar.

La fitorremediación

Consiste en el uso de plantas para limpiar zonas contaminadas. Se basa en la capacidad que tienen algunas especies vegetales, como el altramuz o el tomate, de extraer, metabolizar y acumular sustancias tóxicas presentes en los suelos (metales pesados, compuestos radiactivos, sustancias orgánicas...).

Las ventajas que ofrece la fitorremediación frente a los métodos tradicionales (el reemplazo de suelos, la incineración...) son su bajo costo, su seguridad y su sencillez de aplicación tanto en ecosistemas acuáticos como terrestres. Además permite la eliminación selectiva de contaminantes y su recuperación para futuros usos.

Actividades

15. Observa la ilustración 9.19 y da una interpretación a las variaciones observadas en cada una de las fases del crecimiento bacteriano.
16. En condiciones especiales, algunas cianobacterias que viven en charcas salinas ricas en sulfuros pueden utilizar H_2S como dador de electrones. Como resultado de la oxidación se produce azufre. Deduce qué tipo de fotofosforilación tendrá lugar. Razona si se verá afectado el transporte de electrones por los fotosistemas I y II.
17. El crecimiento de los microorganismos puede ser aerobio o anaerobio. Explica cuál de los dos será más eficiente.
18. ¿Qué interés puede tener para algunos microorganismos la producción de metabolitos secundarios como los antibióticos?

19. Los contaminantes constituyen fuente de materia y energía para los microorganismos que los degradan. Esta degradación puede darse en condiciones aerobias o en condiciones anaerobias. Indica cuál será el aceptor de electrones en cada caso y escribe las reacciones que tienen lugar.
20. ¿Podrías indicar algunos factores que influyen en la capacidad de biodegradación natural de un contaminante por un microorganismo?
21. ¿Qué finalidad tiene la adición de fertilizantes ricos en P y N a una zona contaminada?
22. La fitorremediación es una técnica sencilla y segura, pero también presenta algunos inconvenientes. ¿Podrías señalar alguno de ellos? ¿Y la solución a estos problemas?
23. 23. En muchas piscifactorías de truchas y salmones se añade a los piensos la levadura *Phaffia rhodozyma*, que produce un pigmento rosado, la astaxantina. Investiga qué persigue esta práctica.



Recuerda

- Las bacterias presentan una gran variedad de formas metabólicas; algunas realizan una fotosíntesis muy similar a la de plantas y algas, otras hacen una fotosíntesis anoxigénica en la que participan bacterioclorofilas y un solo fotosistema, un gran número de ellas son quimiosintéticas, e incluso las hay que pueden realizar ambos procesos según las condiciones del medio.
- La quimiosíntesis es un proceso de síntesis de materia orgánica a partir del CO_2 (a veces del CH_4) utilizando como fuente de energía determinados compuestos inorgánicos presentes en el medio. Es el proceso característico de las bacterias quimiolitótrofas implicadas en los ciclos de los elementos.
- La biotecnología es la aplicación de procedimientos científicos y técnicos a la transformación de ciertas materias por la acción de ciertos organismos para obtener algún producto o servicio útil. La biotecnología tradicional utiliza los microorganismos y sus productos sin interferir en el proceso. La biotecnología actual utiliza la ingeniería genética para conseguir productos específicos. Un gran número de microorganismos se usan en distintas áreas de la industria, destacando los microorganismos implicados en procesos de fermentación.

3. Regulación del metabolismo

Buena parte de los procesos biotecnológicos que acabamos de estudiar se aprovechan de “fallos” en el metabolismo microbiano. Para un ser vivo suele resultar dañina, por ejemplo, la producción en exceso de sus metabolitos. Si una cepa —una variante genotípica de una especie— lo hace, los verterá al medio para consumo de otros organismos... y para su propia perdición, ya que podría hallarse en desventaja selectiva con respecto a cepas menos despilfarradoras.

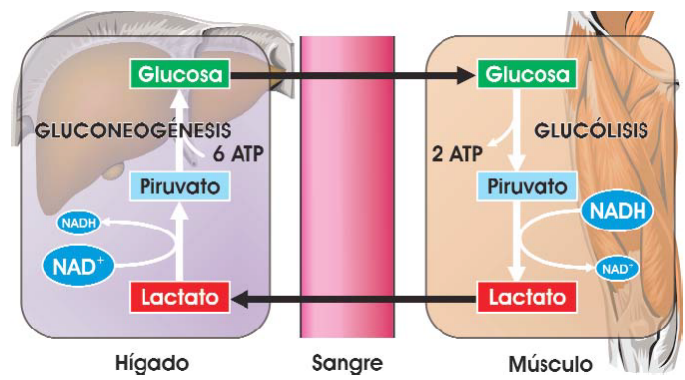
Tradicionalmente, los microbiólogos han buscado con afán cepas mal reguladas capaces de sobreexpresar productos de interés industrial, rescatándolas de la extinción. Hoy en día, las técnicas de **ingeniería genética** siguen una estrategia más sutil: toman cepas *normales* y “desconectan” deliberadamente sus controles reguladores naturales. Para lo cual, por descontado, han de averiguar en primer lugar dónde están y cómo funcionan dichos controles.

3.1. Los tres niveles de regulación metabólica

¿Cómo se coordina la compleja red de reacciones metabólicas de la célula? ¿Cómo logra adaptar la velocidad de consumo de nutrientes o de biosíntesis de macromoléculas a su justo valor? Podemos acudir a la Química en busca de algunas respuestas, limitadas pero importantes. Según la conocida **ley de acción de masas**, los procesos en los que desaparecen sustancias tienden a acelerarse cuando la concentración de las sustancias aumenta. Así, si la concentración de H^+ en la matriz mitocondrial aumentara súbitamente se aceleraría su velocidad de bombeo hacia el espacio intermembranal por la cadena respiratoria; lo que, a su vez, incrementaría la concentración de H^+ en dicha región y, por tanto, su velocidad de consumo por otros procesos (entre ellos su difusión a través de la ATPasa). Semejantes reajustes continuarían hasta que se establecieran nuevas concentraciones de H^+ en la matriz y en el espacio intermembranal, de suerte que las velocidades de generación, difusión y consumo se igualaran.

Consideraciones de este cariz se extienden a cualquier proceso metabólico. Así, la reacción $piruvato + NADH \rightarrow lactato + NAD^+$ avanzará netamente hacia la derecha si hay más NADH que NAD^+ , con lo que una célula muscular podrá regenerar el NAD^+ necesario para la continuidad de la glucólisis; pero si hay poco NADH transcurrirá a la inversa, y así el hígado será capaz de producir glucosa que luego suministrará al músculo [véase la *ilustración 9.26*].

Ilustración 9.26. La diferente proporción $NADH/NAD^+$ en el músculo y en el hígado permite que el metabolismo de los azúcares discorra en sentidos opuestos (Fuente: ASH).



La ley de acción de masas, sin embargo, no es capaz por sí sola de evitar despilfarros metabólicos. No podría impedir que procesos catabólicos como la **glucólisis** y procesos anabólicos como la **gluconeogénesis** (la formación de glucosa a partir de piruvato) operasen a la misma velocidad cuando la relación $NADH/NAD^+$ fuese igual a 1; lo que significaría que el ATP generado por el primer proceso sería consumido en el segundo. Ejemplos como este nos revelan que las células deben poseer otros mecanismos de autorregulación. Entre ellos:

- 1. Compartimentación.** Consiste, sencillamente, en encerrar las enzimas de diferentes rutas metabólicas en compartimentos celulares distintos. Por ejemplo, la síntesis de ácidos grasos tiene lugar básicamente en el citosol, mientras que su uso como fuente de energía depende de enzimas (las que catalizan el proceso de la β -oxidación) localizadas, como sabemos, en las mitocondrias y en los peroxisomas. Así, el destino de ciertas moléculas dependerá de dónde se encuentren, de modo que su flujo vendrá regulado por las membranas de los citados orgánulos.
- 2. Modificación de la actividad de enzimas clave.** La acción reguladora del metabolismo suele localizarse en las enzimas que catalizan reacciones irreversibles, sobre todo las que se hallan al comienzo de una ruta metabólica. Uno de los mecanismos más importantes implica **transiciones alostéricas**. El término procede del griego *allo*, “diferente”, y *stereo*, “sólido” o “tridimensional”, y significa que la estructura tridimensional de la enzima (la estructura terciaria, la cuaternaria o ambas) experimenta modificaciones inducidas por la unión de una pequeña molécula (el efector o **modulador**) a un centro distinto de su centro activo. Los moduladores pueden ser:
 - **Modulador positivo o activador.** Cuando el modulador estimula la actividad enzimática.
 - **Modulador negativo.** Cuando la unión del modulador “desconecta” a la enzima, lo que constituye un ejemplo de inhibición no competitiva a que aludíamos en la Unidad 4 [véase la ilustración 9.27].

Otro mecanismo es la **modulación covalente**, propio de enzimas que pueden existir en dos formas, inactiva y activa, interconvertibles por la unión covalente de, por ejemplo, un grupo fosforilo; estas modificaciones covalentes están catalizadas por enzimas específicas [véase la ilustración 9.28].

- 3. Modificación de la cantidad de enzima.** Existe un tercer nivel de regulación mucho más drástico que los anteriores (y más lento): consiste simple y llanamente en destruir a las enzimas responsables de la fabricación en exceso de un producto; pero también en fabricar las enzimas que se precisan, respondiendo en todo momento a las necesidades de la célula.

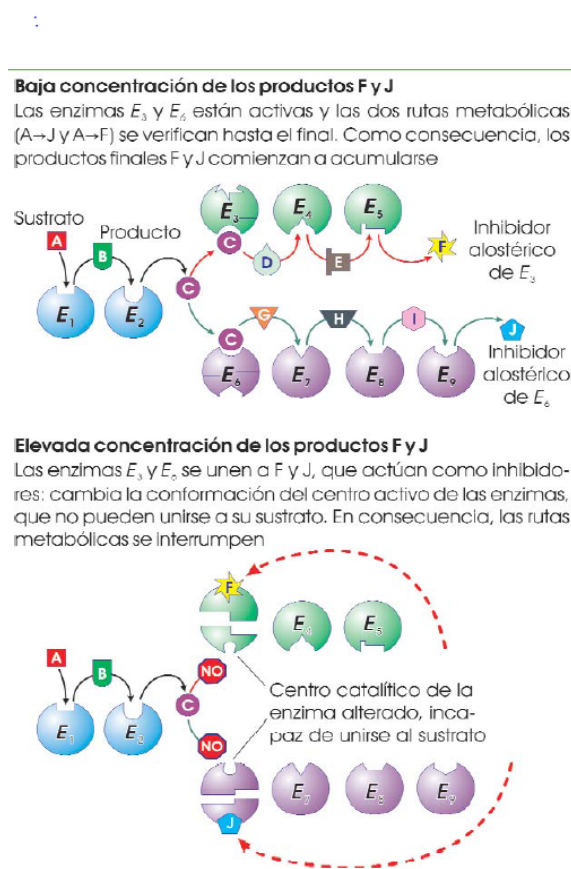


Ilustración 9.27. Inhibición de rutas metabólicas por sus productos finales, que actúan como moduladores negativos de enzimas alostéricas (Fuente: ASH).

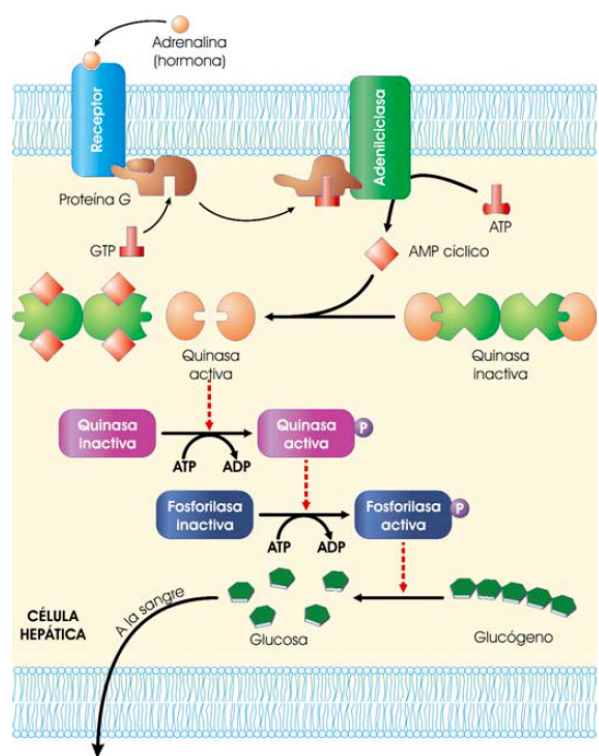


Ilustración 9.28. Si el organismo necesita glucosa, la adrenalina se une a un receptor de las células hepáticas, hecho que desencadena la activación en cascada de enzimas sucesivas (cada una activa muchas unidades de la siguiente), dando por resultado la hidrólisis del glucógeno. Algunas enzimas se activan alostéricamente (como la primera quinasa, cuyo modulador es el AMP cíclico) y otras se activan por unión covalente a un grupo fosforilo (Fuente: ASH).

3.2. Destrucción de proteínas

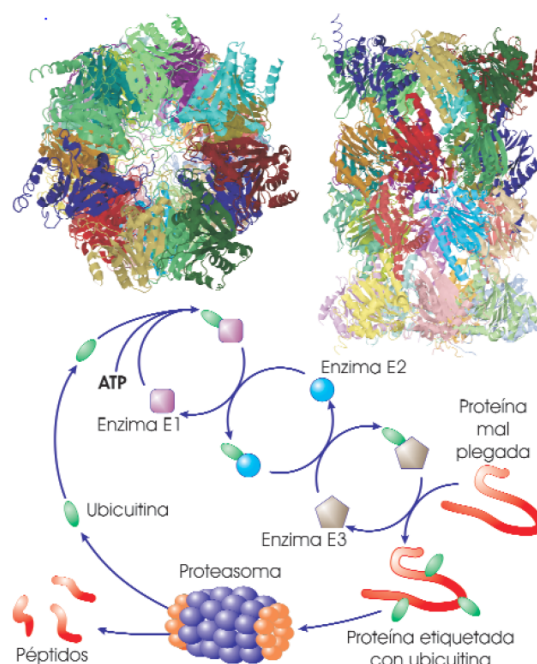
No solo las enzimas, sino casi cualquier proteína ha de ser destruida más tarde o más temprano. Algunas, como las llamadas *ciclinas*, apenas “viven” unos minutos; en el otro extremo, la duración de las proteínas del cristalino del ojo es indefinida.

Lo cierto es que la destrucción de proteínas juega un papel de primera magnitud en la vida de la célula. No solo evita el daño que podrían ocasionar enzimas que se extralimitan en su actividad, sino que permite reciclar sus componentes y utilizarlos para construir proteínas [véase el epígrafe 3 de la Unidad 6] más adecuadas a las exigencias celulares del momento (o a las más permanentes, como son los procesos de diferenciación y desarrollo). Contribuye también al rejuvenecimiento de la célula, renovando continuamente la mayoría de sus estructuras: aunque las células del cerebro de cualquier persona lleven muchos años en su sitio, sus diferentes orgánulos tienen menos de un mes. Capacita asimismo a la célula para defenderse, deshaciéndose de proteínas extrañas que ha captado —por ejemplo, de un virus— y de proteínas desnaturalizadas o erróneamente plegadas (la acumulación de estas últimas es característica de enfermedades como la de Alzheimer).

Proteasomas

La vía mejor conocida para degradar proteínas en el citosol es un enorme complejo proteínico en forma de barril, del que cada célula aloja miles de ejemplares. Contiene **proteasas**, enzimas especializadas en degradar proteínas, por lo que recibió el nombre de **proteasoma**. Las proteínas no entran al azar en el proteasoma, sino que son seleccionadas mediante un complejo enzimático que reconoce secuencias de aminoácidos específicas en proteínas de corta vida media o proteínas mal plegadas; la proteína se etiqueta entonces con **ubiquitina**, una proteína pequeña llamada así por su ubicuidad (se halla en muchos organismos diferentes), que es precisamente la señal reconocible por el proteasoma.

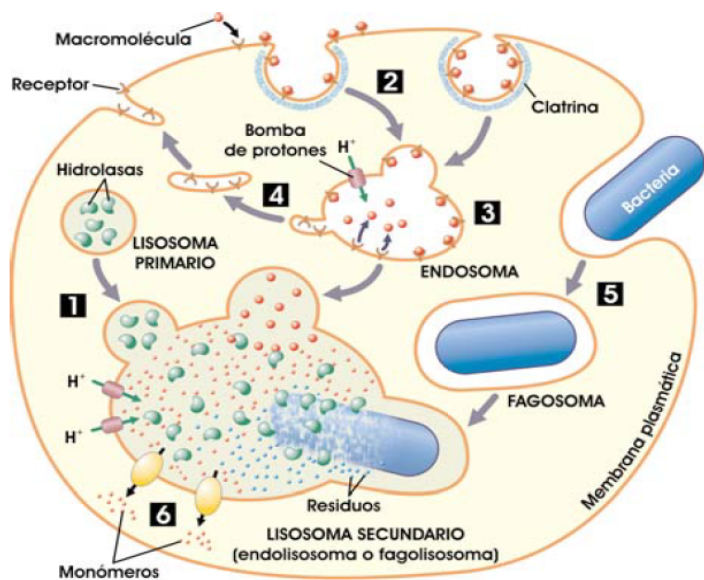
Ilustración 9.29. Arriba: modelo de un proteasoma, de frente (izquierda) y de perfil (derecha); cada color corresponde a una cadena polipeptídica diferente. Abajo: El etiquetado de una proteína para su degradación en el proteasoma requiere la acción coordinada de tres enzimas distintas (Fuente: ASH).



El destino de una proteína de vida media larga es distinto, y se acompaña en su fatalidad de otras muchas estructuras celulares: se trata de la digestión por **lisosomas**.

Lisosomas

Los lisosomas son vesículas limitadas por una única membrana, comunes en células animales pero raras en las vegetales (en los que las vacuolas asumen hasta cierto punto su papel). Presentan formas y tamaños muy diversos, y pueden hallarse varios centenares en una sola célula típica. Su interior se halla repleto de enzimas conocidas como **hidrolasas**, capaces de hidrolizar (romper por reacción con agua) enlaces específicos. Se han identificado decenas de tipos de hidrolasas, entre ellas diversas *endoproteasas* y *exopeptidasas*, que en conjunto reducen las proteínas a pequeños péptidos, *lipasas* que digieren lípidos, o *carbohidrasas*, que dan cuenta de los polisacáridos. Todas ellas comparten una característica: solo son eficientes si el pH del medio es ácido, lo que se logra gracias a una bomba de H⁺ de clase V (que consume ATP) y a un canal de iones Cl⁻; en conjunto, ambos transportadores introducen ácido clorhídrico (HCl) y mantienen un pH de 4,8.



- 1** El lisosoma primario aporta hidrolasas recién sintetizadas. Para que funcionen óptimamente es necesario que una bomba introduzca H⁺ en el lisosoma
- 2** Endocitosis. Los sustratos de la digestión celular se unen a receptores específicos y se introducen en vesículas cubiertas que geman hacia el interior
- 3** Las vesículas de endocitosis se fusionan en un endosoma. La acidificación del medio debida a una bomba de H⁺ libera a los ligandos. El endosoma con dichos ligandos se fusiona con el lisosoma primario y se forma un **endolisosoma**
- 4** Reciclaje de membranas. Los receptores vacíos se reúnen en vesículas que viajan a la membrana plasmática, fusionándose con ella para su reutilización
- 5** Fagocitosis. Una bacteria es engullida por la célula formándose un fagosoma, que se fusiona con el lisosoma primario originando un **fagolisosoma**
- 6** Aclaramiento. Los productos de la digestión llegan al citosol por difusión o por medio de transportadores. Los materiales indigeribles e incapaces de atravesar la membrana permanecen en el interior del lisosoma en calidad de residuos

Ilustración 9.30. Representación esquemática de los procesos de heterofagia (Fuente: ASH).

Existe una nomenclatura muy variada para designar lisosomas de aspectos y etapas funcionales diferentes. Así, se pueden distinguir tres tipos básicos:

- 1. Lisosomas primarios**, casi esféricos, que contienen hidrolasas recién salidas del aparato de Golgi pero carecen de partículas visibles o restos de membranas.
- 2. Lisosomas secundarios**, más grandes e irregulares, que incluyen membranas o partículas en proceso de digestión. Resultan de la fusión de uno o más lisosomas primarios con diversos orgánulos, lo que permite diferenciar entre:
 - **Endolisosomas**. Reciben este nombre cuando el orgánulo con el que se fusiona el lisosoma primario es un *endosoma*, la estación central en la que convergen las vesículas de endocitosis y que ya estudiamos en la Unidad 3.
 - **Fagolisosomas**. En este caso la fusión se da con un *fagosoma*, la vesícula que engloba a un cuerpo de gran tamaño captado del exterior (como una bacteria).

El proceso digestivo llevado a cabo en endolisosomas y fagolisosomas se denomina **heterofagia** (del griego *hetero*, “otro”, y *phag*, “comer”) porque muchos organismos unicelulares lo utilizan como medio de nutrición. En los organismos pluricelulares, por el contrario, la heterofagia asume una labor esencialmente defensiva, y su papel alimenticio queda circunscrito a ciertos nutrientes (como el colesterol o el hierro) que deben entrar por endocitosis.

- **Autofagolisosomas.** La voz autofagia significa “comerse a sí mismo”, y es la manifestación de ese necesario proceso de reciclaje del material celular al que antes hacíamos referencia [véase la ilustración 9.31]. Para que un orgánulo envejecido pase a un lisosoma antes debe rodearse de membranas derivadas del retículo endoplasmático liso (el *fagóforo*) para formar un *autofosoma* que, posteriormente, se funde con un lisosoma primario constituyendo el *autofagolisosoma*.

3. **Cuerpos residuales**, que contienen el material que no ha podido ser digerido por las hidrolasas. Dependiendo del tipo de célula, su contenido puede ser expulsado por exocitosis o retenido indefinidamente. Esta acumulación de desechos está relacionada probablemente con el envejecimiento celular. A veces, sin embargo, se da a edades tempranas; el ejemplo más conocido es el de la *enfermedad de Tay-Sachs*, debida a una hidrolasa defectuosa incapaz de degradar gangliósidos que, por tanto, se acumulan en las neuronas y llegan a “asfixiarlas”, precipitando su muerte.

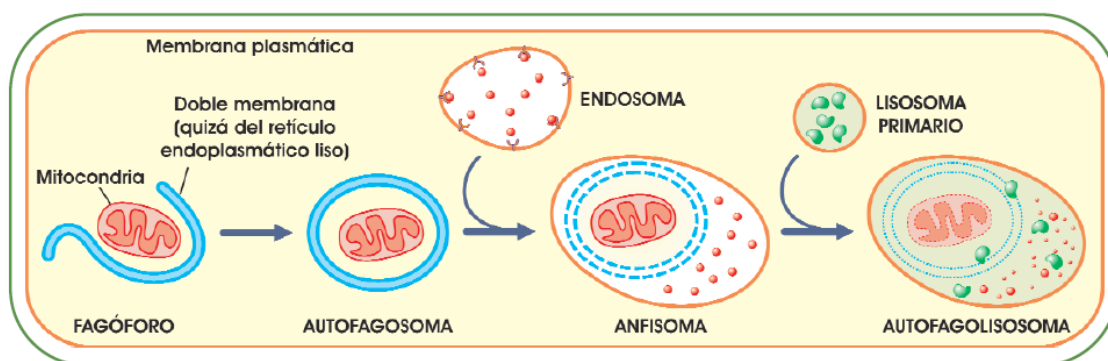


Ilustración 9.31. Representación esquemática de los procesos de autofagia (Fuente: ASH).

4. Modelos metabólicos del origen de la vida

En la Unidad 7 conocimos dos tipos de modelos que tratan de explicar el origen de la vida y estudiamos el **modelo del replicador**. Ahora abordaremos los **modelos del metabolismo primordial**, que parten de una visión termodinámica de la vida: un determinado sistema disminuye su entropía mediante un flujo de energía. Sobre la base de esta premisa, el desarrollo de la vida requerirá la presencia de:

- 1. Una barrera** (no forzosamente una membrana) que permita que el sistema que ha reducido su entropía lo supla aumentando la del entorno, por ejemplo por emisión de calor [véase la Unidad 1].
- 2. Una fuente de energía accesible.** Como hemos visto a lo largo de estas dos últimas unidades, las fuentes pueden ser muy variadas: energía solar, la procedente de reacciones químicas exotérmicas, las diferencias de acidez a ambos lados de la membrana o, incluso, los gradientes térmicos.
- 3. Un mecanismo de acoplamiento** que permita el uso de la energía liberada para impulsar una reacción química.
- 4. La formación de un entramado de reacciones químicas.** Se ha de establecer una serie de reacciones encadenadas y que sean aceleradas por enzimas: $A \xrightarrow{E_1} B \xrightarrow{E_2} C \xrightarrow{E_3} \dots$; estas cadenas de reacciones se conectarían con otras a través de un intermediario común (tal como sucede con el acetil CoA, un intermediario común a la glucólisis, a la β -oxidación de los ácidos grasos...) formando, en conjunto, un entramado de reacciones químicas cuya complejidad irá en aumento y favorecerá la diversidad y la evolución hacia distintas formas de vida.
- 5. Un sistema de reproducción.** El entramado debe perdurar y para ello ha de incorporar material más rápidamente de lo que lo consume y, además, debe reproducirse.

Si el entramado metabólico está rodeado de una membrana y alcanza un determinado tamaño, podría escindirse por fuerzas físicas o bien desbordarse de un hueco (por ejemplo, de una roca) a otro; habría tenido lugar un proceso semejante a la reproducción. Sea cual sea el mecanismo de división en unidades separadas, este hecho debe permitir la evolución de cada una de ellas en función de las condiciones del medio (evolución darwiniana).

Hasta el momento se han presentado diversos modelos basados en un metabolismo primordial o primigenio, pero todos ellos adolecen de falta de resultados experimentales que apoyen la hipótesis.

Actividades

24. Sugiere alguna posible razón por la que el pH óptimo de las hidrolasas es ácido.
25. Las hidrolasas de los lisosomas son proteínas y, como tales, tienen una duración limitada. ¿Cómo se produce esta reposición? [Véase la Unidad 3]. ¿Ocurre igual con el resto de las proteínas?
26. En el modelo metabólico del origen de la vida, ¿dónde se almacena la información que se ha de transmitir (herencia)?



Recuerda

- La mayoría de las reacciones metabólicas no son independientes unas de otras ni operan a velocidad constante, sino que la actividad de las enzimas que las catalizan está regulada de modo que la cantidad de producto de reacción sea la estrictamente necesaria para satisfacer las necesidades de la célula. Los mecanismos de control más habituales son el alosterismo y la modulación covalente de enzimas.
- A menudo se ejerce otro tipo de regulación, controlando más la cantidad de enzima que su calidad. Las enzimas, junto a las demás proteínas, son destruidas en **proteasomas** y en **lisosomas**.
- Los modelos del metabolismo primordial propugnan un origen de la vida a partir de un entramado de reacciones químicas impulsadas por una fuente de energía, con capacidad para el crecimiento y reproducción.

Solucionario

1. Utilizando la fórmula de la ilustración 9.2, y sin olvidarse de expresar las longitudes de onda en metros, se obtienen los siguientes valores:

• Infrarrojo lejano:	$\lambda = 0,000\ 01\ \text{m}$	$E = 0,12\ \text{eV}$
• Luz roja:	$\lambda = 0,000\ 000\ 68\ \text{m}$	$E = 1,82\ \text{eV}$
• Luz azul:	$\lambda = 0,000\ 000\ 47\ \text{m}$	$E = 2,64\ \text{eV}$
• Luz ultravioleta (UVB):	$\lambda = 0,000\ 000\ 3\ \text{m}$	$E = 4,13\ \text{eV}$

2. Según la ecuación (3) de la Unidad 8, la energía que se libera al oxidar por completo una molécula de glucosa a CO_2 es de 31 eV ($3\ 012\ \text{kJ mol}^{-1}$); esta será, pues, la energía mínima que habrá que suministrar para reducir el CO_2 y formar la molécula de glucosa. Puesto que, según calculamos en la actividad 1, un fotón de luz roja tiene una energía de 1,82 eV, bastaría con aportar $31/1,82 \cong 17$ fotones... siempre que la eficiencia a la hora de convertir la energía solar en energía química fuese de prácticamente el 100 %. En realidad, el número de fotones requeridos es mucho mayor (entre 60 y 72, según recientes estimaciones) porque, como veremos, el rendimiento de la fotosíntesis es bastante bajo.

3. Para que la radiación electromagnética cause algún efecto (por ejemplo, estimular las neuronas del nervio óptico) es necesario que “excite” electrones, es decir, que los impulse a un nivel energético más alto. En general, los electrones más lábiles son los asociados a dobles enlaces, que a menudo pueden movilizarse sin destruir la molécula. Pero la energía de la radiación infrarroja es demasiado baja como para excitar incluso esos electrones, y solo es capaz de promover cierta agitación o vibración de las moléculas (es decir, un aumento de temperatura). En cambio, la energía de los rayos ultravioleta, X o gamma es tan alta (4,13 eV para la UVB, y 6,20 eV para la UVC) que hace saltar electrones de los átomos; estos, a su vez, pueden ionizar a otros átomos cercanos, con el resultado de la ruptura de los enlaces atómicos.

Por su lado, las energías de los fotones propios de la luz visible caen en un rango comprendido entre 1,68 eV (para $\lambda = 740\ \text{nm}$) y 3,26 eV (para $\lambda = 380\ \text{nm}$); es decir, inferiores a las energías de disociación de los enlaces sencillos que hallamos en las moléculas orgánicas (que, por tanto, no se romperán), pero lo suficientemente altas como para excitar a los electrones de determinados enlaces dobles (por ejemplo, de la clorofila) y promover su salto a otros orbitales.

4. El hecho de que las bacterias acudan a las regiones de los cloroplastos iluminadas por luz roja o azul, pero no a las iluminadas con luz verde, quiere decir que es allí donde se genera O_2 , es decir, donde ocurre la fotosíntesis. Las plantas, pues, no usan la luz verde: al no absorber dicha radiación la reflejan, lo que explica que las veamos de ese color.

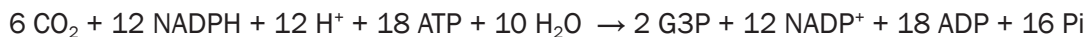
5. Un mol de glucosa almacena 3 012 kJ; como dicho mol de glucosa pesa 180 g, la energía que almacena 1 g de glucosa será de $3\,012 / 180 = 16,7 \cong 17$ kJ. Si a la superficie terrestre llegan $3,18 \times 10^{21}$ kJ año⁻¹, pero el 15 % es reflejado y devuelto al espacio, la energía que realmente se absorbe es del 85 %, o sea, $0,85 \times (3,18 \times 10^{21}) = 2,7 \times 10^{21}$ kJ año⁻¹. Si toda esta energía se empleara en fabricar glucosa con una eficiencia perfecta se obtendrían cada año $2,7 \times 10^{21} / 17 \cong 1,6 \times 10^{20}$ g de glucosa. Podemos afinar el cálculo si de la radiación recibida consideramos solo la luz visible, que es la que realmente utilizan las plantas, y que supone aproximadamente la mitad del total. Nos quedarían entonces $1,6 \times 10^{20} / 2 = 8 \times 10^{19}$ g de glucosa (80 billones de toneladas) anuales; cifra realmente impresionante e inverosímil, ya que supone más de cien veces la biomasa total de la Tierra, es decir, la suma de la masa de todos los seres vivos que la pueblan (estimada en 653 000 millones de toneladas de carbono).
6. En total se producen $(5,7 \times 10^{16}) + (5,0 \times 10^{16}) = 1,07 \times 10^{17}$ g de glucosa anuales, lo que equivale al 0,13 % de los 8×10^{19} g que se podrían producir con una eficiencia óptima. ¿A qué puede deberse esta bajísima eficiencia, de poco más del 1 por mil? Una de las razones es que al calcular la cantidad de glucosa que teóricamente se podría producir no hemos tenido en cuenta que las plantas absorben luz solo en los extremos del espectro visible (rojo y azul). Probablemente esto signifique que el aprovechamiento de la energía solar no ha supuesto una presión de selección determinante en la evolución de los organismos fotótrofos. Los verdaderos factores limitantes de la producción de las plantas son otros, como la temperatura y la disponibilidad de nutrientes (sobre todo de agua): en una región muy fría, o en un suelo seco y árido, sobrevivirán muy pocas plantas y, por lo tanto, se producirá muy poca glucosa, por muy elevada que sea la cantidad de energía solar disponible.
7. Cuando la intensidad de los destellos es tal que todos los centros de reacción están trabajando, por mucho que aumentemos aún más la intensidad no lograremos que se ponga en marcha otro centro. Lo que detectaron Emerson y Arnold fue la saturación lumínica de estos centros de reacción, y no, como esperaban, de moléculas de clorofila individuales.
8. Los espectros de absorción de los distintos pigmentos son diferentes, por lo que se complementan mutuamente para absorber la luz solar incidente. Si un fotosistema solo tuviese clorofila a apenas sería capaz de absorber luz de, por ejemplo, 436 nm, y si en un momento dado esa fuese la radiación predominante, la tasa de fotosíntesis sería muy baja; en cambio, la presencia de clorofila b permite capturar un fotón de la citada longitud de onda y transferirlo a la clorofila a del centro de reacción. Razonamientos similares se pueden aplicar a los carotenoides y demás pigmentos antena de los LHC.
9. a) La ecuación ajustada es: $4 \text{Fe}(\text{CN})_6^{-3} + 2\text{H}_2\text{O} \rightarrow 4 \text{Fe}(\text{CN})_6^{-4} + 4\text{H}^+ + \text{O}_2$
ferricianuro ferrocianuro
- b) El experimento no constituía una prueba a favor de la ruptura del H₂O como acción primordial de la luz solar, ya que Hill trabajaba con cloroplastos dañados y con oxidantes no naturales (como el ferricianuro), y no podía tener la seguridad de estar estudiando el proceso real.
10. Para poner de manifiesto que el O₂ fotosintético procede del H₂O es necesario añadir seis moléculas de agua a ambos lados de la ecuación (1) de la Unidad 9. Si el oxígeno pesado (¹⁸O) se representa de forma resaltada (O), la ecuación global quedaría así:



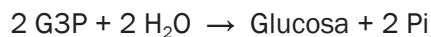
Si marcamos con ¹⁸O el CO₂, el isótopo pesado aparecerá en la glucosa y en el agua:



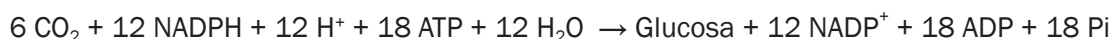
- 11.** Para formar una molécula glucosa son necesarias dos de G3P, por lo que, en primer lugar, habremos de multiplicar por dos todos los términos de la ecuación (2):



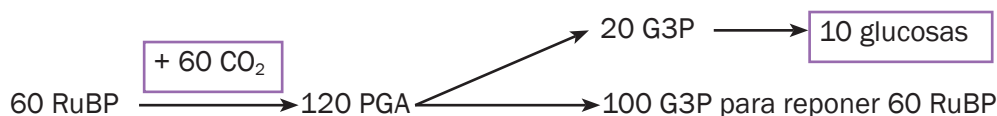
Escribamos a continuación la reacción global de formación de glucosa a partir de G3P, teniendo en cuenta las dos reacciones de hidrólisis que se indican en el enunciado:



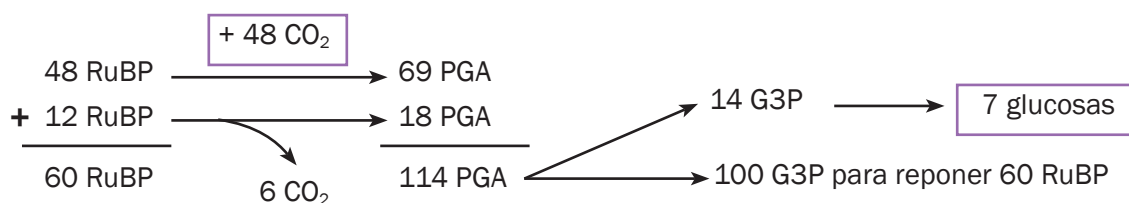
Sumando ahora miembro a miembro las dos ecuaciones y eliminando los términos comunes a ambos lados obtenemos la ecuación global resultante:



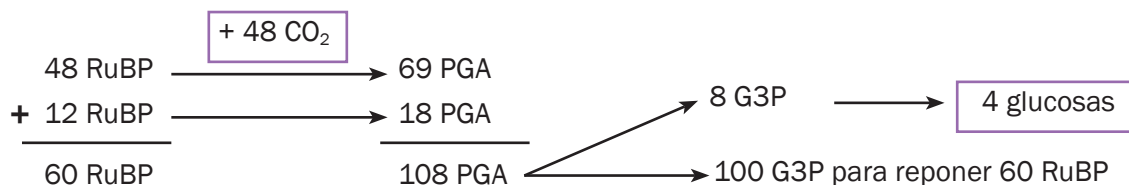
- 12.** Si solo hubiese actividad carboxilasa, 60 moléculas de RuBP originarían 120 de PGA, 100 de las cuales, tras convertirse en G3P, se emplearían en regenerar el RuBP:



En realidad, 12 moléculas de RuBP (es decir, la quinta parte) sufren oxigenación y fotorrespiración; el resultado, como muestra la segunda ecuación (4), es la formación de 3 PGA más 1 CO₂ por cada 2 moléculas de RuBP. Las otras 48 moléculas de RuBP experimentan carboxilación:



Por último, si hubiese actividad oxigenasa pero no fuese paliada por la fotorrespiración, los 12 RuBP solo producirían 12 PGA (más glucolatos, que habrían de ser excretados):



Comparando los datos recuadrados podemos calcular fácilmente el rendimiento en cada caso:

- Si solo hubiese carboxilación se necesitarían $60 / 10 = \mathbf{6 \text{ CO}_2}$ para formar una glucosa.
- Al haber oxigenación y fotorrespiración se necesitan $48 / 7 = 6,86 \cong \mathbf{7 \text{ CO}_2}$ por glucosa.
- Si hubiese oxigenación pero no fotorrespiración se necesitarían $48 / 4 = \mathbf{12 \text{ CO}_2}$ por glucosa.

- 13.** Mantener los estomas cerrados evita la transpiración, pero también reduce notablemente la entrada de CO_2 en las hojas. En estas condiciones, la concentración de CO_2 disminuye lo suficiente como para que la actividad carboxilasa de RuBisCO sea baja y se favorezca la fotorrespiración. Las pérdidas de carbono fijado por RuBisCO que supone este proceso son un serio problema de rendimiento para poblaciones que dependen primordialmente de estos cultivos.

En muchos invernaderos se logra un incremento en el rendimiento de los cultivos de forma rutinaria enriqueciendo la atmósfera con CO_2 , que pasa del 0,04 % habitual al 0,12 %. Esto reduce sensiblemente la actividad oxigenasa de RuBisCO y favorece la carboxilación.

- 14.** Reescribamos en primer lugar la ecuación neta del ciclo de Calvin (actividad 11):



Como puede verse, se requieren 18 ATP y 12 NADPH para formar una molécula de glucosa, por lo que habremos de multiplicar la ecuación (9) por seis:



Sumando ahora miembro a miembro ambas ecuaciones y simplificando se obtiene (de nuevo no se han simplificado, sino que se han resaltado, las moléculas de agua de las que deriva el O_2):



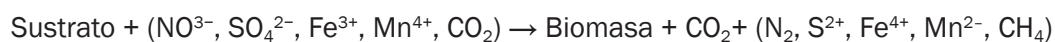
Si los 54 fotones absorbidos fuesen de luz roja de 680 nm (la ideal, al menos para el PS II), al compararlos con los 17 fotones “mínimos” de la misma longitud de onda que obteníamos en la actividad 2 concluiríamos que solo el $(17 / 54) \times 100 = 31,5$ % de la energía absorbida se almacena como glucosa; el 68,5 % restante se disipará en forma de calor. En realidad el rendimiento es aún menor, debido a ineficiencias en la transmisión de energía desde los pigmentos antena hasta el centro de reacción del PS II (lo que conduce a que se requieran en promedio casi 1,2 fotones para excitar un P_{680}), a que la fotorrespiración consume parte del ATP y oxida moléculas de RuBP a CO_2 , y a que el gradiente de H^+ y la ferredoxina se usan también para fines distintos de la síntesis de ATP o la formación de NADPH, respectivamente.

- 15.** Durante la **fase de latencia**, los microorganismos adaptan su metabolismo a las nuevas condiciones ambientales (abundancia de nutrientes) y se preparan para iniciar el crecimiento exponencial. En la **fase exponencial** o **logarítmica**, las bacterias consumen los nutrientes del medio a la velocidad máxima, por eso su crecimiento se incrementa al máximo (se reproducen rápidamente lo que hace que disminuya el tiempo de generación) —esta fase corresponde a la de infección y multiplicación dentro del organismo huésped en el caso de bacterias patógenas— En la **fase estacionaria** se consumen nutrientes, no se incrementa el número de bacterias (ni la masa ni otros parámetros del cultivo) y las células desarrollan un metabolismo diferente al de la fase exponencial; en esta fase se produce la acumulación y la liberación de metabolitos secundarios (toxinas, antibióticos,...) que pueden tener importancia en el curso de infecciones, intoxicaciones producidas por bacterias y en determinados procesos industriales (síntesis de antibióticos, enzimas, productos alimenticios,...). En la **fase de muerte** las células dejan de metabolizar y mueren.
- 16.** En estos casos se produce una fotofosforilación anoxigénica. El flujo de electrones por el fotosistema II resultará inhibido por la presencia de H_2S (el fotosistema I proporciona la energía necesaria para la fotólisis del H_2S pero no para la del agua porque su potencial redox es mucho mayor) y, por esta razón, se produce la fotofosforilación anoxigénica (cíclica).

- 17.** En condiciones anaerobias, la degradación de las moléculas nutritivas es parcial y los productos obtenidos contienen aún una determinada cantidad de energía. En cambio, en condiciones aerobias, los organismos degradan completamente las moléculas nutritivas y les extraen el máximo de energía. El crecimiento aerobio que llevan a cabo algunos microorganismos es más eficiente para la producción de biomasa (número de organismos obtenidos a partir de una cantidad dada de nutrientes), ya que estos organismos degradan completamente las moléculas nutritivas y les extraen el máximo de energía. Esto quiere decir que si la meta de la producción industrial es mejorar los sistemas de obtención de grandes cantidades de organismos, obtención de biomasa, como es el caso de la levadura destinada a la panadería, el crecimiento aerobio es más eficiente y, en consecuencia, es más ventajoso trabajar con el organismo en condiciones aerobias (de esta forma se utilizan los sustratos al máximo por respiración y, por lo tanto, se obtendrán muchas más levaduras por cantidad de nutrientes). Si por el contrario, lo que interesa es la obtención de determinados productos del metabolismo microbiano, será más eficaz la fermentación (condiciones anaerobias).
- 18.** Se cree que estas sustancias contribuyen a la supervivencia del organismo al inhibir el crecimiento de posibles competidores que podrían ocupar el mismo nicho ecológico.
- 19.** Condiciones aerobias (se produce en presencia de oxígeno). En este caso los electrones liberados durante la degradación de las sustancias contaminantes (sustrato) serán recogidos por el oxígeno [véase, en la Unidad 8, la respiración y el transporte electrónico].



Condiciones anaerobias (en ausencia de oxígeno, medio reductor). Aquí el aceptor final de electrones de la respiración anaerobia puede ser muy variado (compuestos inorgánicos de nitrógeno y azufre, el Fe^{3+} , el CO_2 , incluso sustancias orgánicas) en función del tipo de microorganismo presente en el medio. La reacción global será:



- 20.** En la biodegradación natural de los contaminantes se deben tener en cuenta una serie de factores y condiciones vitales para el crecimiento del microorganismo como son: el grado de humedad, el tipo y la cantidad de nutrientes disponibles, la concentración de oxígeno, el pH, la temperatura... Asimismo, en este proceso influye la composición, concentración y disponibilidad de los contaminantes, y las características físicas y químicas del lugar contaminado (en muchos casos, una o varias de estas condiciones no se dan o no son óptimas, de forma que la biodegradación se produce a velocidades tan bajas que impiden conseguir rendimientos de depuración satisfactorios).
- 21.** Se trata de aplicar técnicas de **bioestimulación**, es decir, al incorporar fertilizantes ricos en P y N proporcionamos nutrientes que potencian el aumento de biomasa de los microorganismos autóctonos. La finalidad de este procedimiento es la de acelerar el proceso de degradación de las sustancias contaminantes que, recordemos, constituyen la fuente de carbono y de energía para determinados microorganismos autóctonos.
- 22.** Cuando se utilizan las plantas fitorremediadoras para “limpiar” zonas contaminadas, es necesario retirar después la biomasa producida, pues contiene una concentración normalmente bastante elevada de peligrosos contaminantes que retornarían de nuevo al suelo si se dejara a las plantas morir en el mismo lugar donde crecieron. (Generalmente, se recoge la parte superior de las plantas y se lleva a centros especializados para su incineración). A veces, es necesaria la eliminación total de las raíces, por ser en esta zona donde se acumula el contaminante que se desea eliminar. En estos casos, la técnica puede resultar muy cara. El que se

dé uno u otro caso depende del contaminante y de la especie elegida para su acumulación. (En la actualidad, ninguna especie es capaz, por sí sola y en una única cosecha, de eliminar completamente el contaminante del suelo afectado, sino que son necesarias varias cosechas sucesivas para devolver al suelo sus condiciones originales).

Podemos esperar que en un futuro cada vez más cercano, y gracias a las especies hipercumuladoras transgénicas, estos problemas se puedan solucionar, desarrollando variedades artificiales a medida: que sean más tolerantes al contaminante, que posean mayor eficacia absorbente, que resistan al clima de la región que se desee descontaminar y que acumulen el contaminante en las hojas y partes superiores de la planta, de forma que sea más fácil de recolectar. Por último, sería deseable que su cosecha se pudiera automatizar fácilmente y que, si el contaminante es un metal, fuera recuperado para ser reciclado y obtener así un beneficio económico adicional.

- 23.** Muchas especies domésticas o criadas en cautividad pierden su coloración natural, lo que se interpreta como una estrategia de ahorro de energía, ya que, al no tener que luchar por el alimento, ni para la reproducción, no necesitan sintetizar pigmento (recuérdese que la pigmentación juega un importante papel en el camuflaje, en la atracción sexual...). La astaxantina producida por la levadura *Phaffia rhodozyma* se añade en forma complementaria al alimento de las truchas y salmones de criadero, porque estos peces pierden el color rosado que presenta su carne cuando crecen en su hábitat natural, y la astaxantina le proporciona nuevamente ese color rosado.
- 24.** Una razón es que el pH ácido contribuye a la desnaturalización de las proteínas, desplegando su estructura tridimensional y haciendo accesibles sus enlaces peptídicos a la acción de las hidrolasas. Otra razón tiene que ver con la seguridad de la célula: gracias a este rasgo, si se produce una “fuga” del contenido lisosómico al citosol el daño que ocasiona es muy limitado, ya que a los valores característicos del pH citosólico (7,0 - 7,3) las hidrolasas presentan escasa actividad y apenas degradan los componentes celulares.
- 25.** Las hidrolasas, como la mayoría de las proteínas, se construyen aminoácido a aminoácido en los ribosomas adheridos a las paredes del retículo endoplasmático rugoso, siendo inyectadas en su interior a través de un estrecho túnel proteínico. A lo largo y ancho de sus cisternas, la recién nacida proteína va a sufrir toda suerte de cambios, incluidas la glucosilación, su asociación con lípidos, la formación de enlaces disulfuro, escisiones de la cadena polipeptídica o remodelación de los glúcidos que lleva adheridos. El proceso continúa en el aparato de Golgi, a donde la proteína es transportada de cisterna en cisterna. A su término, como en una central de correos, las distintas proteínas van a ser clasificadas, empaquetadas y enviadas a su destino.

Otras proteínas, como las del citoesqueleto o muchas de las de mitocondrias y cloroplastos, se sintetizan lejos de las membranas del retículo endoplasmático. Incluso algunas se fabrican en el interior de los dos orgánulos citados. Pero siempre, los responsables directos son los **ribosomas** [véase el epígrafe 3 de la Unidad 6].

- 26.** En el modelo metabólico no hay ninguna molécula específica (como podría ser el ADN o el ARN) que almacene la información: la herencia estaría ubicada en los distintos tipos de moléculas que forman el entramado, en su concentración y en su disposición en las diferentes cadenas.

Glosario

Amplio espectro

Se refiere a aquellos antibióticos que son eficaces frente a un extenso grupo de bacterias, tanto Gram+ como Gram-.

Ley de acción de masas

Expresada por Waage y Guldberg en 1864, establece que la velocidad de una reacción química es directamente proporcional a la probabilidad de que las moléculas reactivas coincidan al mismo tiempo en una diminuta región del espacio. Para disoluciones, equivale a decir que la velocidad de la reacción es directamente proporcional al producto de las concentraciones efectivas de cada molécula participante

Radiación electromagnética

Combinación de campos eléctricos y magnéticos que oscilan perpendicularmente entre sí y que se propagan en forma de una onda —sin necesidad de medio material de soporte— transportando energía por el espacio

Respuesta inmune

Conjunto de procesos mediante los cuales el sistema inmunitario de un animal ataca a los microorganismos y sustancias que invaden su cuerpo y que podrían provocar enfermedades

Bibliografía

ASIMOV, I.: Fotosíntesis. Barcelona, Plaza & Janés, 1992.

Uno de los más conocidos divulgadores científicos, y también afamado escritor de ciencia-ficción, nos muestra con estilo claro y ameno el proceso del que depende la vida. Aunque se trata de un libro antiguo (fue escrito en 1968), su principal atractivo es que, partiendo de preguntas casi triviales (¿por qué no se agotan la comida ni el oxígeno?), logra introducirnos en la comprensión de los esfuerzos de tantos científicos por desentrañar el mecanismo de la fotosíntesis.

CAIRNS-SMITH, A. G.: Siete pistas sobre el origen de la vida. Madrid, Alianza, 1990.

El autor, emulando a Sherlock Holmes, va buscando “pistas” entre los seres vivos actuales para intentar averiguar su origen, lo que le permite explorar la estructura y funcionamiento de las células desde una perspectiva sorprendente, prescindiendo de tecnicismos.

DE DUVE, C.: La célula viva (2 tomos). Barcelona, Prensa Científica, 1988.

En este libro, su autor, premio Nobel de Medicina, nos introduce en un maravilloso viaje por el interior de una célula eucariótica viva, reduciéndonos con la imaginación al tamaño de bacterias y permitiéndonos nadar a nuestro gusto por su interior. Combina magistralmente la amenidad y el rigor científico, y constituye la mejor forma de adentrarse en los contenidos de la asignatura.

MAYNARD SMITH, J., Y SZATHMÁRY, E.: Ocho hitos de la evolución. Barcelona, Tusquets, 2001.

Obra que recorre de forma panorámica la evolución de los seres vivos, desde el origen de la vida hasta la aparición del lenguaje, jalonándola de una serie de “transiciones principales” (la aparición de las células, el surgimiento del sexo, la emergencia de la pluricelularidad...). Dirigido a un público no especializado, hace hincapié en los principales problemas que deben resolver los biólogos y trata muchos de los aspectos de la asignatura desde una perspectiva evolutiva.

SCHRÖDINGER, E.: ¿Qué es la vida? Barcelona, Tusquets, 1983.

Es uno de los textos más influyentes en la historia de la Biología, escrito en 1944 por uno de los físicos más prestigiosos. Schrödinger, presentándose a sí mismo como un “físico ingenuo”, intenta dilucidar —con prosa clara y argumentos persuasivos— los problemas de la herencia y la organización celular; parte únicamente de consideraciones físicas y predice la estructura de los genes antes del descubrimiento de la doble hélice.

SOL, C. Y OTROS: Selectividad Biología: pruebas de 2006. Madrid, Anaya, 2007.

Es un libro bastante económico en el que se plantean y se resuelven las cuestiones formuladas en pruebas de acceso a la Universidad de toda España.

TEIXIDÓ, F.: Biología. Schaum. Madrid, McGraw-Hill/Interamericana, 2005.

Adaptado al currículo vigente de segundo curso de bachillerato, en cada uno de sus capítulos se resumen de forma concisa los principales conceptos de Biología, se aportan instrucciones y consejos para no cometer errores en los exámenes y se proponen y resuelven multitud de ejercicios y problemas. Útil para preparar las pruebas de acceso a la Universidad.

VOGEL, G. Y ANGERMANN, H.: Atlas de biología. Barcelona, Omega, 1987.

Se trata de un libro que conserva plena vigencia en la presentación de los contenidos básicos de la Biología de forma esquemática y asociada siempre a ilustraciones claras y detalladas.

WATSON, J.: La doble hélice. Barcelona, Salvat, 1987.

Best-seller internacional desde su publicación, en 1968, narra de forma autobiográfica los acontecimientos que desembocaron en el descubrimiento de la estructura del ADN. Constituye una interesante descripción del modo en que trabajan los científicos, de sus anhelos y sus mezquindades; en suma, un relato de la naturaleza del éxito.

Aviso legal

El contenido de esta unidad es adaptación del existente en el libro de Biología para 2º de Bachillerato a distancia (NIPD: 660-09-096-2).

Adaptación: César Martínez Martínez
Asesor Técnico Docente Biología y Geología. CIDEAD, 2016.

La utilización de recursos de terceros se ha realizado respetando las licencias de distribución que son de aplicación, acogiéndonos igualmente a los artículos 32.3 y 32.4 de la Ley 21/2014 por la que se modifica el Texto Refundido de la Ley de Propiedad Intelectual. Si en algún momento existiera en los materiales algún elemento cuya utilización y difusión no estuviera permitida en los términos que aquí se hace, es debido a un error, omisión o cambio de licencia original.

Si el usuario detectara algún elemento en esta situación podrá comunicarlo al CIDEAD para que tal circunstancia sea corregida de manera inmediata.

En estos materiales se facilitan enlaces a páginas externas sobre las que el CIDEAD no tiene control alguno, y respecto de las cuales declinamos toda responsabilidad.



DIRECCIÓN GENERAL DE
FORMACIÓN PROFESIONAL

