

TEMA 11. METABOLISMO (II)

1. ANABOLISMO

2. FOTOSÍNTESE

2.1. INTRODUCCIÓN

2.2. FASE LUMINOSA

2.3. FASE ESCURA

2.4. FACTORES QUE AFECTAN Á INTENSIDADE FOTOSINTÉTICA

3. DIFERENCIAS ENTRE A FOTOSÍNTESE E A RESPIRACIÓN

4. ANABOLISMO HETERÓTROFO.

4.1. ANABOLISMO DE GLÍCIDOS

4.2. SÍNTASE DE LÍPIDOS: LIPOXÉNESE

1. ANABOLISMO.

O anabolismo ten como obxectivo a síntese das distintas biomoléculas a partir duns poucos precursores sinxelos, con consumo de enerxía e de poder redutor. Os procesos anabólicos, ó contrario do que sucedía cos catabólicos, son diverxentes, é dicir, partindo duns poucos precursores chégase a moitas biomoléculas distintas.

A maioría das rutas anabólicas ocorren no citosol e en moitas delas empréganse as reaccións reversibles pertencentes á ruta catabólica equivalente (ex. gliconeoxénese e glicólise).

No anabolismo **distínguense dúas etapas sucesivas**:

- **Anabolismo autótrofo.** Nesta primeira etapa prodúcese a síntese de moléculas orgánicas sinxelas (glicosa, glicerina, ácidos graxos e aminoácidos) a partir de moléculas inorgánicas máis simples (CO_2 , H_2O e sales minerais basicamente), utilizando a enerxía que provén de fontes externas ao organismo. Este anabolismo só pode ser realizado por organismos autótrofos, é dicir, aqueles que poden producir a súa propia materia orgánica a partir de materia inorgánica.

Se dentro do anabolismo autótrofo temos en conta a fonte de enerxía podemos distinguir dous tipos:

- **Fotosíntese:** cando dita enerxía procede da luz solar. Realízana as plantas, algas, cianobacterias e bacterias fotosintéticas.

- **Quimiosíntese:** cando a enerxía procede de reaccións químicas exotérmicas que se producen no medio celular. Só a realizan algúns grupos de bacterias (bacterias nitrificantes, sulfobacterias e ferrobacterias).

- **Anabolismo heterótrofo.** Nesta segunda etapa prodúcese o paso das moléculas orgánicas sinxelas a moléculas orgánicas complexas con función estrutural ou de reserva enerxética, como polisacáridos, triglicéridos, proteínas ou ácidos nucleicos. O anabolismo heterótrofo é común a todos os organismos autótrofos e heterótrofos, e realízase de forma moi similar en todos eles.

2. FOTOSÍNTESE.

2.1. INTRODUCCIÓN.

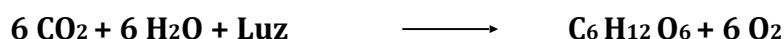
Pode definirse como un proceso fisiolóxico de tipo anabólico mediante o cal moitos seres vivos son capaces de utilizar a enerxía luminosa para sintetizar materia orgánica a partir de materia inorgánica. Tamén podemos dicir que é a transformación da enerxía luminosa en enerxía química (ATP), que queda almacenada nos enlaces das biomoléculas creadas.

A fotosíntese realízana os seguintes seres vivos: bacterias fotosintéticas, algúns organismos unicelulares (diatomeas e dinoflaxelados), algas, musgos e vexetais superiores.

A importancia da fotosíntese radica en que é o proceso que subministra hidratos de carbono ás partes non fotosintéticas da planta e a outros organismos. É, polo tanto, a orixe de todo o vivo que hai na Terra, xa que a enerxía solar é utilizada para sintetizar os compostos orgánicos que despois serán inxeridos e degradados polos seres vivos non fotosintéticos.

A importancia radica tamén na súa economía, xa que utiliza como fonte de enerxía o sol, como fonte de carbono o CO₂ e para reduci-lo utiliza auga.

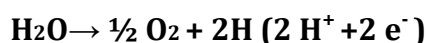
A **reacción global da fotosíntese** é a seguinte:



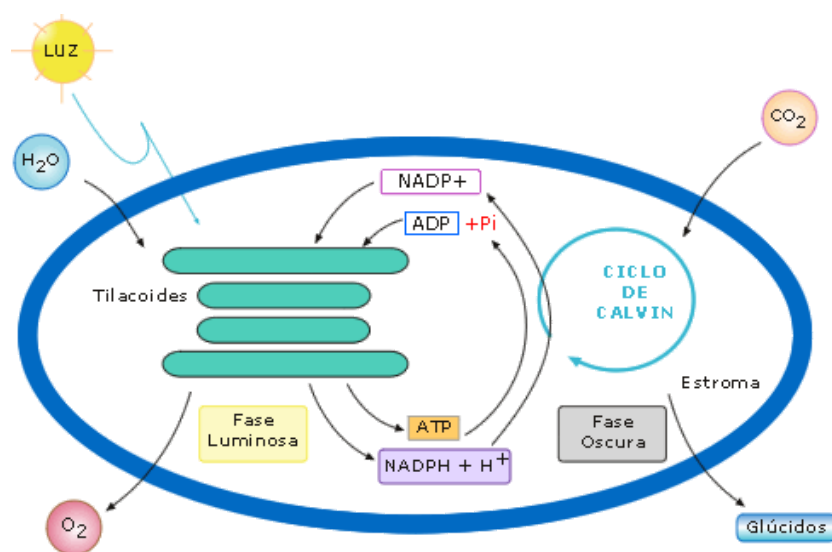
Da observación da ecuación global pódese deducir que a fotosíntese é en certo sentido un proceso inverso á respiración. Na respiración obtense enerxía a partir de compostos orgánicos gracias á oxidación con osíxeno e prodúcese CO₂ e H₂O, mentres que na fotosíntese obtense materia orgánica a partir da redución do CO₂, para o que se require un dador de hidróxenos, a auga, a cal ó perder os seus hidróxenos liberará osíxeno. Este proceso non se realiza espontaneamente senón que require un aporte de enerxía que provén da luz solar. Ambos procesos se manteñen en equilibrio na natureza.

A reacción global da fotosíntese ten lugar en dúas fases ou etapas:

- **Fase Luminosa:** Só ocorre en presenza de luz e localízase na membrana tilacoidal dos cloroplastos. O seu obxectivo é obter poder redutor en forma de **NADPH + H⁺** e enerxía en forma de **ATP**. A auga actúa como dador de electróns (hidróxenos) que son transferidos ó NADP⁺ con consumo de enerxía solar. A rotura da molécula de auga con liberación de osíxeno denomínase **fotólise**.

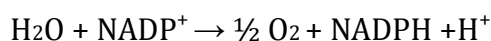


- **Fase Escura:** Chámase así porque non require a presenza de luz, aínda que ocorre fundamentalmente en presenza dela. Localízase no estroma dos cloroplastos. Nela o ATP e o NADPH + H⁺ obtidos na fase luminosa empréganse para reducir os compostos inorgánicos a compostos orgánicos mediante unha serie de reaccións que constitúen o **Ciclo de Calvin**.



2.2. FASE LUMINOSA.

Nesta fase ten lugar a seguinte reacción global:



As reaccións que ocorren son similares ás do transporte electrónico mitocondrial, pero neste caso discorren en contra de gradiente, é dicir, dende a auga, feble dador de electróns, ata o NADP^+ , forte dador de electróns. Por isto requírese enerxía que é aportada pola luz solar, que é captada por unha molécula: a **clorofila**. Ademais no proceso obtense enerxía en forma de ATP.

A fotosíntese é posible grazas á absorción da enerxía luminosa polos chamados pigmentos fotosintéticos, localizados nos tilacoides. Os máis importantes son as clorofilas (especialmente a **clorofila a** implicada directamente na transformación da enerxía luminosa en enerxía química), aínda que existen tamén unha certa cantidade de pigmentos accesorios (carotenos e xantofilas). Estes pigmentos encóntranse nas membranas tilacoidais dos cloroplastos asociados en grupos ou conxuntos funcionais que constitúen unidades fotosintéticas chamadas **fotosistemas**, formados por moléculas de clorofilas e carotenoides (ó redor de 300), xunto con moléculas transportadoras de electróns.

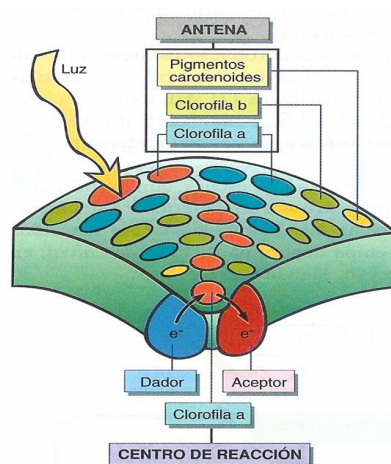


Fig. 18. Esquema da estrutura dun fotosistema.

En cada fotosistema os pigmentos están distribuídos de maneira que actúan como **antenas** ou **colectores**, absorbendo a enerxía e transmitíndoa ó chamado **centro de reacción** que contén unha molécula especial de “clorofila a”.

Existen dous fotosistemas que se diferencian no máximo de absorción da “clorofila a” que forma o centro de reacción: o **fotosistema I (FS I)** cun máximo de absorción da radiación de 700 nm de lonxitude de onda e con “clorofila a” denominada **P700**, e o **fotosistema II (FS II)** que ten o máximo a 680 nm (**P 680**).

Cando inciden dous fotóns (enerxía luminosa) sobre o FS I a clorofila P700 excítase e emite dous electróns a unha órbita de elevada enerxía que son inmediatamente captados por un aceptor que llelos cede á ferredoxina. Como o potencial de redución desta molécula é moi alto, o NADP^+ acepta os electróns e se reduce:



Como consecuencia do proceso descrito, a clorofila P700 do FS I quedou cun déficit electrónico, isto é, oxidada. Para que volva funcionar é preciso que recupere os electróns perdidos. Estes electróns seránlle restituídos dende o FS II como describimos a seguir:

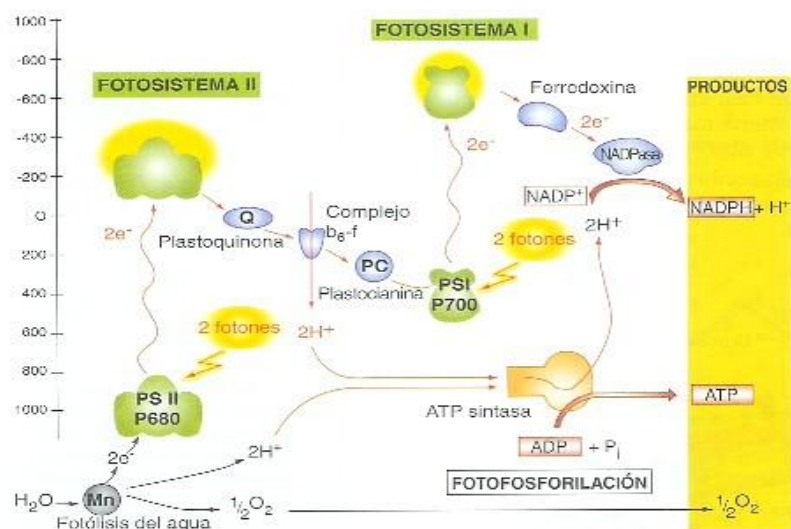
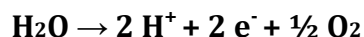


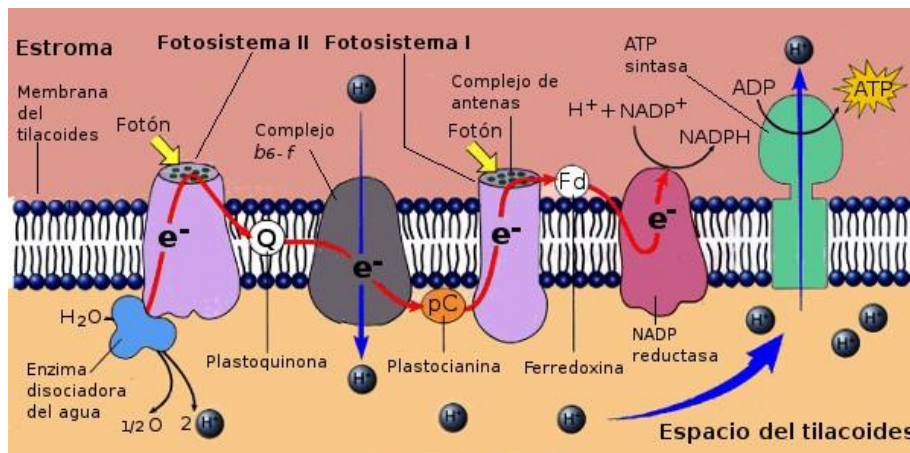
Fig. 9. Esquema "en Z" del flujo no cíclico de electrones en el que intervienen los dos fotosistemas y se produce la fotólisis del H_2O , la fotorreducción del NADP^+ y la fotofosforilación del ADP.

No FS II, cando a P680 é excitada pola luz ($\lambda \leq 680$), oxídase cedendo electróns a un transportador electrónico que á súa vez os transfire a outro. Prodúcese así unha cadea de transporte electrónico que finaliza cando os electróns son recuperados pola clorofila P700 do FS I. É agora a clorofila P680 do FS II a que presenta un déficit electrónico e necesita volver ó seu estado inicial. Este oco énchese con electróns que proceden da auga como consecuencia da ruptura da molécula de auga (**fotólise**) en electróns que van parar ó FS II, protóns (H^+) que se liberan no espazo tilacoidal e O_2 que se desprende:

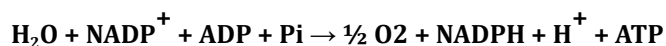


Desta forma, considerando no seu conxunto os dous fotosistemas vemos que, gracias á enerxía da luz, os electróns flúen desde a auga ata o NADP^+ describindo un circuíto que recibe o nome de **esquema en Z**.

FOTOFOSFORILACIÓN NON CÍCLICA



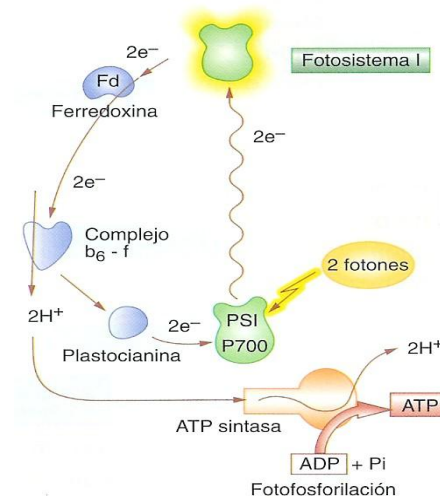
Durante o transporte electrónico entre o FS II e o FS I libérase ademais enerxía que se emprega para bombear protóns (H^+) dende o estroma ata o espazo tilacoidal. Estes protóns súmanse ós procedentes da fotólise da auga e xeran un gradiente electroquímico. Agora, ó igual que ocorre nas mitocondrias, segundo a **hipótese quimiosmótica**, a volta dos protóns estroma, a favor de gradiente, realízase a través do sistema **ATP-sintetasa**, que se encarga de utilizar a enerxía liberada para a síntese de ATP (**fotofosforilación**). Por cada 2 e^- transportados bombéanse 2 protóns que ó regresar ó estroma permiten a síntese dunha molécula de ATP. A ruta descrita denomínase **fotofosforilación acíclica** debido a que o fluxo de electróns comeza nunha molécula de auga e termina no $NADP^+$ e nela xérase unha molécula de ATP por cada $NADPH + H^+$ para o que se consume unha molécula de auga e libérase $\frac{1}{2}$ de O_2 .



FOTOFOSFORILACIÓN CÍCLICA

Ademais do fluxo non cíclico de electróns, en case tódalas especies ten lugar tamén un fluxo cíclico no que intervén só o FS I. Dise que é un proceso cíclico porque os electróns perdidos polo P700 regresan de novo a dito pigmento. A finalidade do proceso cíclico é xerar ATP para emendar o déficit que, no caso contrario se produciría xa que na fase escura necesítanse 3 moléculas de ATP por cada 2 de NADPH.

O igual que no proceso non cíclico, ó incidir os fotóns sobre o FS I, os electróns adquiren a enerxía necesaria para ser capturados pola ferredoxina, pero agora, en vez de continuar cara a o $NADP^+$, son desviados cara a cadea de transporte electrónico que conecta os fotosistemas I e II, concretamente ó complexo citocromo b-f que bombea protóns ó espazo tilacoidal para que logo se sintetice ATP ó pasar polo canal da ATP- sintetasa. Chámase agora **fotofosforilación cíclica** xa que o fluxo de electróns é cíclico, son os mesmos que perdeu o P 700 os que volven ciclicamente a el. Así pois, neste caso non se forma NADPH, non intervén a auga nin se libera osíxeno.

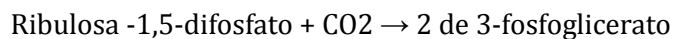


2.3. FASE ESCURA.

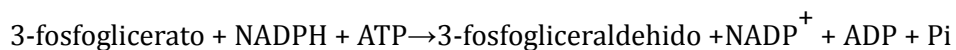
Nela ten lugar a redución dos compostos inorgánicos para que poidan ser utilizados na biosíntese das distintas biomoléculas. Esta fase require do poder reductor ($\text{NADPH} + \text{H}^+$) e do ATP xerados na fase luminosa.

O proceso fundamental da fase escura é a **fixación do CO_2** para formar os esqueletos carbonados das biomoléculas. Esta ten lugar mediante un complexo proceso denominado **CICLO DE CALVIN** que ocorre no **estroma** dos cloroplastos. No seu estudo sóense distinguir tres etapas:

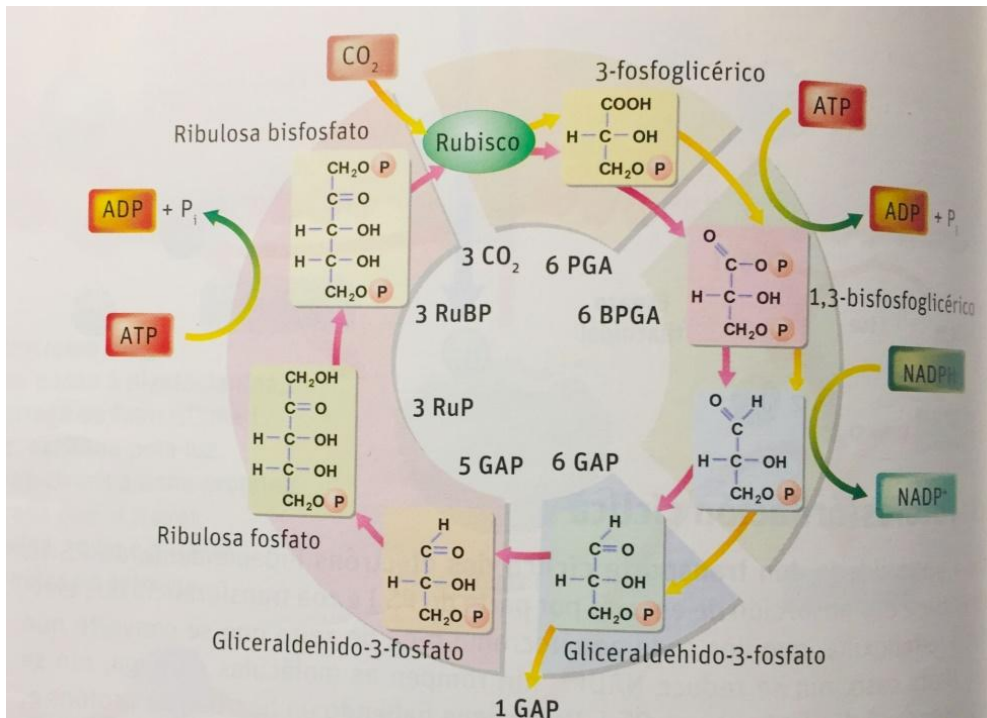
- **Fixación do CO_2 :** o ciclo iníciase coa fixación do CO_2 a un composto de 5 carbonos, a **ribulosa-1,5 difosfato**, mediante unha reacción catalizada polo enzima **ribulosa-1,5 difosfato carboxilasa oxidasa (Rubisco)** a enzima máis abundosa da biosfera. Fórmase así un composto moi inestable de 6 carbonos que se escinde rapidamente en 2 moléculas de 3-fosfoglicerato (3 carbonos)



- **Fase reductiva:** o 3-fosfoglicerato redúcese a 3-fosfogliceraldehído consumíndose o NADPH e o ATP obtidos na fase luminosa.



- **Rexeneración da ribulosa -1,5-difosfato:** a partir do 3-fosfogliceraldehído prodúcese unha serie de complexas reaccións polas que, por unha parte, se rexenera o composto inicial, a ribulosa-1,5-difosfato, consumindo ATP, e, por outra, sae do ciclo un composto hidrocarbonado que intervéen na biosíntese de carbohidratos.



2.4. FACTORES QUE AFECTAN Á INTENSIDADE FOTOSINTÉTICA.

A actividade fotosintética variará en función de diversos factores que inflúen no seu rendemento:

Intensidade da luz: A actividade fotosintética aumenta coa intensidade luminosa ata acadar un límite máximo característico de cada especie.

Concentración de CO₂: A actividade fotosintética aumenta conforme aumenta a concentración de CO₂ ata alcanzar un límite no que se estabiliza.

Temperatura: Como toda actividade enzimática, a fotosíntese aumenta coa temperatura ata alcanzar un límite máximo (variable segundo as especies de climas cálidos, temperados ou fríos), por riba do cal se produce a desnaturalización das proteínas.

Fotoperíodo: A actividade é maior canto maior sexa o tempo de exposición da planta á luz.

Humidade ambiental: Posto que o CO₂ se incorpora á planta a través dos estomas das follas e estes se pechan para evitar perdas de auga por transpiración, canto menor sexa a humidade ambiental menor será a actividade fotosintética.

Concentración de O₂: O aumentar baixa o rendemento fotosintético.

Cor da luz: Si se ilumina a planta con luz vermella, de lonxitude de onda superior a 680 nm, só se pode excitar o fotosistema I, polo que só se produce a fotofosforilación cíclica e a actividade fotosintética diminúe.

3. DIFERENCIAS ENTRE FOTOSÍNTESIS E RESPIRACIÓN

FOTOSÍNTESIS	RESPIRACIÓN
ten lugar no cloroplasto	mitocondria
proceso anabólico	catabólico
síntese de glicosa a partir de $\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O}$	oxidación de glicosa a $\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O}$
consome enerxía da luz solar	consome enerxía de moléculas orgánicas
síntese de ATP por fotofosforilación	síntese de ATP por fosforilación oxidativa
realizada por organismos autótrofos	por autótrofos e heterótrofos

4. ANABOLISMO HETERÓTROFO.

4.1. ANABOLISMO DE GLÍCIDOS.

◆ GLICONEOXÉNESE: SÍNTESIS DE GLICOSA.

A síntese de glicosa ten lugar a partir do ácido pirúvico mediante unha ruta denominada gliconeoxénese, na que se consume ATP e $\text{NADH} + \text{H}^+$. A gliconeoxénese non é simplemente un proceso inverso á glicólise xa que aínda que ambas vías coinciden en seis pasos que son reversibles, difiren en tres que son irreversibles.

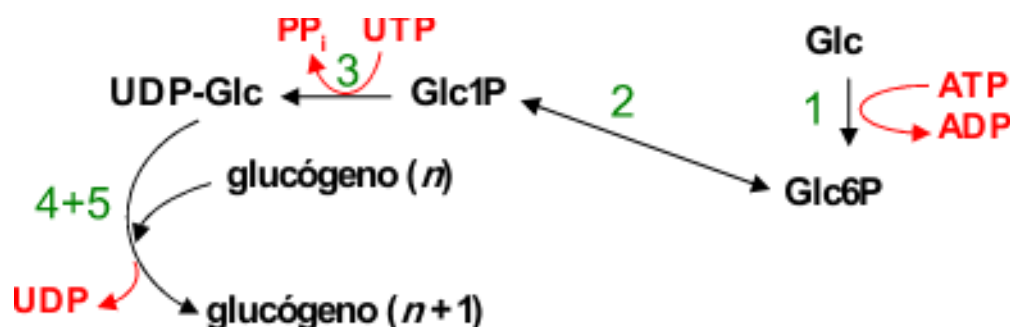
O ácido pirúvico que inicia a ruta pode proceder de aminoácidos ou de glúcidos. **Os animais non podemos obter glicosa a partir dos ácidos graxos.** Os **vexetais** si poden transformar o Acetil-CoA en ácido pirúvico mediante o **ciclo do glioxilato** polo que poden obter glicosa a partir de graxas.

◆ GLICOXENOXÉNESE E AMILOXÉNESE: SÍNTESIS DE GLICÓXENO E AMIDÓN.

A síntese de glicóxeno iníciase coa glicosa 6 fosfato que se transforma en glicosa 1fosfato que se une ó UDP (gracias a hidrólise do UTP). A UDP-Glicosa únese entón a unha molécula de glicóxeno, aumentando o seu número de glicosas.

O glicóxeno almacénase no fígado e no músculo. Se no organismo ingresa unha cantidade excesiva de glúcidos (glicosa), de tal maneira que se satura a capacidade de almacenamento en fígado e músculos, entón o exceso de glicosa é transformado en graxas que se almacenan no tecido adiposo (e polo tanto engordan).

A síntese de amidón ten lugar do mesmo xeito, só que a glicosa debe unirse o ADP en lugar de UDP.



4.2. SÍNTESIS DE LÍPIDOS: LIPOXÉNESE.

Dentro dos distintos tipos de lípidos, consideraremos os que con máis frecuencia mobilizan as células no metabolismo: os **triglicéridos**. Estes lípidos que constitúen as graxas fórmanse a partir dos seus compoñentes elementais: glicerina (como glicerol-P) e ácidos graxos (como acil-CoA) que se unen por esterificación (reacción xa coñecida).

◆ **Síntese de glicerina:** Obtense a partir de metabolitos intermedios da glicólise ou directamente da hidrólise das graxas dos alimentos.

◆ **Síntese de Ácidos graxos (Lipoxénese):** ten lugar a partir de moléculas de Acetil-CoA que mediante un proceso inverso (con algunha diferenza) á β -oxidación, vanse unido e reducindo sucesivamente con consumo de enerxía e $\text{NADPH} + \text{H}^+$. Este proceso ocorre no citosol (a β -oxidación ten lugar na matriz mitocondrial).