

# Anabolismo



## 1. LA FOTOSÍNTESIS ES UN PROCESO ANABÓLICO

La fotosíntesis implica la reducción del  $\text{CO}_2$   
La diversidad de seres vivos del planeta depende de la fotosíntesis

## 2. LA FOTOSÍNTESIS CONSTA DE DOS FASES

La fase luminosa transcurre en el tilacoide  
La clorofila y otros pigmentos captan la luz solar  
Los fotosistemas canalizan la energía luminosa

## 3. LA FASE LUMINOSA PUEDE SER CÍCLICA O ACÍCLICA

En la fase luminosa acíclica funcionan los fotosistemas I y II  
En la fase luminosa cíclica sólo funciona el fotosistema I  
El gradiente electroquímico de protones genera ATP

## 4. EN LA FASE OSCURA SE FIJA EL CARBONO

El Ciclo de Calvin se divide en tres fases

## 5. HAY VARIOS FACTORES QUE AFECTAN A LA FOTOSÍNTESIS

La fotorrespiración disminuye la eficacia de la fotosíntesis

## 6. HAY VARIOS TIPOS DE BACTERIAS QUIMIOSINTÉTICAS

## DÓNDE BUSCAR INFORMACIÓN



### **Bibliografía y páginas web**

- Andreu Guerrero, JM. 2011. El blog sobre Ciencia del profesor McManus.  
<https://naturalmenteciencias.wordpress.com/2011/11/14/por-que-la-clorofila-no-absorbe-el-color-verde/>
- Hernández Gil. 2001. Fotosíntesis. Universidad Los Andes. Venezuela  
<http://www.forest.ula.ve/~rubenhg/fotosintesis/>
- Neyoy Siari, Ch. 2013. Apuntes de Fisiología Vegetal  
<http://fisiolvegetal.blogspot.com.es/2012/11/fotosintesis-cam.html>



### **Noticias curiosas**

- Las células vegetales pueden sintetizar glucosa a partir de los ácidos grasos ya que tienen las enzimas necesarias, en cambio en las células animales no existe esta vía metabólica.
- Un equipo de investigadores de la Universidad de Kobe (Japón) ha desentrañado el mecanismo de fotólisis del agua en el fotosistema II, lo que constituye otro paso más para la comprensión total de la fotosíntesis de las plantas verdes, y un importante avance en el desarrollo de una fotosíntesis artificial. La fotosíntesis artificial no solo eliminaría CO<sub>2</sub> de la atmósfera, también produciría energía química a bajo coste, algo muy interesante para combatir el cambio climático.  
<https://culturacientifica.com/2017/04/19/otra-pieza-puzle-la-fotosintesis/>

## OBJETIVOS

1. Recordar los distintos tipos de anabolismo.
2. Explicar la importancia de la fotosíntesis y su ecuación global.
3. Diferenciar los pigmentos fotosintéticos y los fotosistemas.
4. Describir las diferentes fases de la fotosíntesis y conocer su localización.
5. Explicar los procesos de fotofosforilación cíclica y acíclica.
6. Describir el ciclo de Calvin de manera que permita comprender la fijación del CO<sub>2</sub>, haciendo énfasis en el papel de la ribulosa bifosfato carboxilasa (RuBisCO).
7. Razonar los factores que afectan a la fotosíntesis.
8. Conocer el significado biológico de la fotorrespiración.

## CONCEPTOS CLAVE

<i>aceptor de electrones, 11</i>	<i>estroma, 11</i>	<i>mesófilo, 21</i>
<i>antena, 11</i>	<i>ferredoxina, 13</i>	<i>partículas F, 16</i>
<i>caroteno, 9</i>	<i>fotofosforilación, 7</i>	<i>plantas C<sub>4</sub>, 20</i>
<i>centro de reacción, 11</i>	<i>fotólisis del agua, 7, 12</i>	<i>plastocianina, 13</i>
<i>cianobacteria, 6</i>	<i>fotorrespiración, 19</i>	<i>plastoquinona, 13</i>
<i>ciclo de Calvin, 16</i>	<i>fotosíntesis, 6</i>	<i>quimioautótrofo, 24</i>
<i>citocromo, 13</i>	<i>fotosíntesis anoxygenica, 6</i>	<i>quimiosíntesis, 6</i>
<i>clorofila, 9</i>	<i>fotosíntesis oxigenica, 6</i>	<i>RubisCO, 17</i>
<i>dador de electrones, 11</i>	<i>fotosistema, 7</i>	<i>tilacoide, 11</i>
<i>esciófila, 21</i>	<i>glucogenogénesis, 5</i>	<i>transporte cíclico de electrones, 15</i>
<i>espacio tilacoidal, 14</i>	<i>gluconeogénesis, 5</i>	<i>xantofila, 9</i>
<i>estoma, 19</i>	<i>gradiente de H<sup>+</sup>, 7</i>	

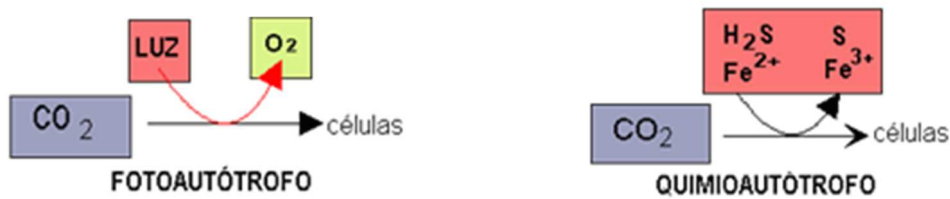


Figura 18.1. Tipos de anabolismo autótrofo.

## 18.1 LA FOTOSÍNTESIS ES UN PROCESO ANABÓLICO

Como se vio en el Tema 16 el **anabolismo** comprende todas las rutas o procesos **constructivos** que suceden en una célula que conducen a la síntesis de moléculas complejas partiendo de otras más sencillas, y dado que estas reacciones son **endergónicas** es necesario un aporte de energía. Se diferencian dos tipos de anabolismo según la fuente de energía utilizada, **fotosintéticos** y **quimiosintéticos** (ver Fig. 18.1 y Tema 16)

Hay varias rutas anabólicas comunes en organismos autótrofos y heterótrofos (ver Anexo 1 al final del tema), pero con diferencia, la más importante es la **fotosíntesis** que realizan únicamente los organismos autótrofos, formando moléculas orgánicas sencillas -como la glucosa- a partir de moléculas inorgánicas.

### La fotosíntesis implica la reducción del $\text{CO}_2$

La **fotosíntesis** es un proceso de nutrición autótrofa por el que se forma materia orgánica por reducción de materia inorgánica, utilizando energía **luminosa**.



Aunque la reacción es inversa a la respiración (ver Tema 17) ambos procesos no tienen ninguna relación y se realizan en orgánulos diferentes. La fotosíntesis se realiza en los **cloroplastos** de las células eucariotas y en los tilacoides en el caso de las cianobacterias.

La reacción que transforma  $6\text{CO}_2$  en  $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$  es una **reducción** y para ello se necesitan  $\text{H}^+$  y  $\text{e}^-$ . La sustancia que funciona como dador de  $\text{H}^+$  y  $\text{e}^-$  es el agua, que a su vez se oxida. La oxidación del **agua** conduce a la rotura o fotólisis de la molécula de agua y, como consecuencia, se desprende  $\text{O}_2$ , de ahí el nombre de fotosíntesis oxigénica. )

### La diversidad de seres vivos del planeta depende de la fotosíntesis

En el planeta Tierra la fotosíntesis es la reacción más común para sintetizar materia orgánica a partir de la inorgánica lo que es indicativo de la importancia de esta reacción para mantener el **equilibrio** en los **ecosistemas** (Fig. 18.2). Gracias a la fotosíntesis se produce la materia orgánica y el oxígeno necesarios para que los seres vivos puedan realizar la respiración, aportando la materia y energía necesarias para los organismos heterótrofos. El equilibrio necesario entre seres autótrofos y heterótrofos no sería posible sin la fotosíntesis. Se

puede concluir que la diversidad de la vida existente en la Tierra depende principalmente de la fotosíntesis.

Además, gracias a la fotosíntesis se **recicla** la materia inorgánica, al transformarla de nuevo en orgánica, indispensable para cerrar así los ciclos biogeoquímicos. La retirada del CO<sub>2</sub> atmosférico para realizar la fotosíntesis ayuda a **controlar** el **efecto invernadero**. Si se acumula un exceso de CO<sub>2</sub> se produce un calentamiento global en la atmósfera.

Por otro lado, la aparición de la fotosíntesis en la Tierra supuso la acumulación de **oxígeno** en la atmósfera y la formación de la capa de **ozono**; esta capa nos protege de la radiación ultravioleta y permitió que los seres vivos colonizaran la tierra firme.

Así mismo, gracias a la fotosíntesis disponemos de **combustible fósiles**, tales como el carbón, que procede de helechos gigantes de la Era Primaria. Un proceso similar ha dado origen al petróleo y al gas natural.



**Figura 18.2.** Comparación entre la fotosíntesis y la respiración celular.

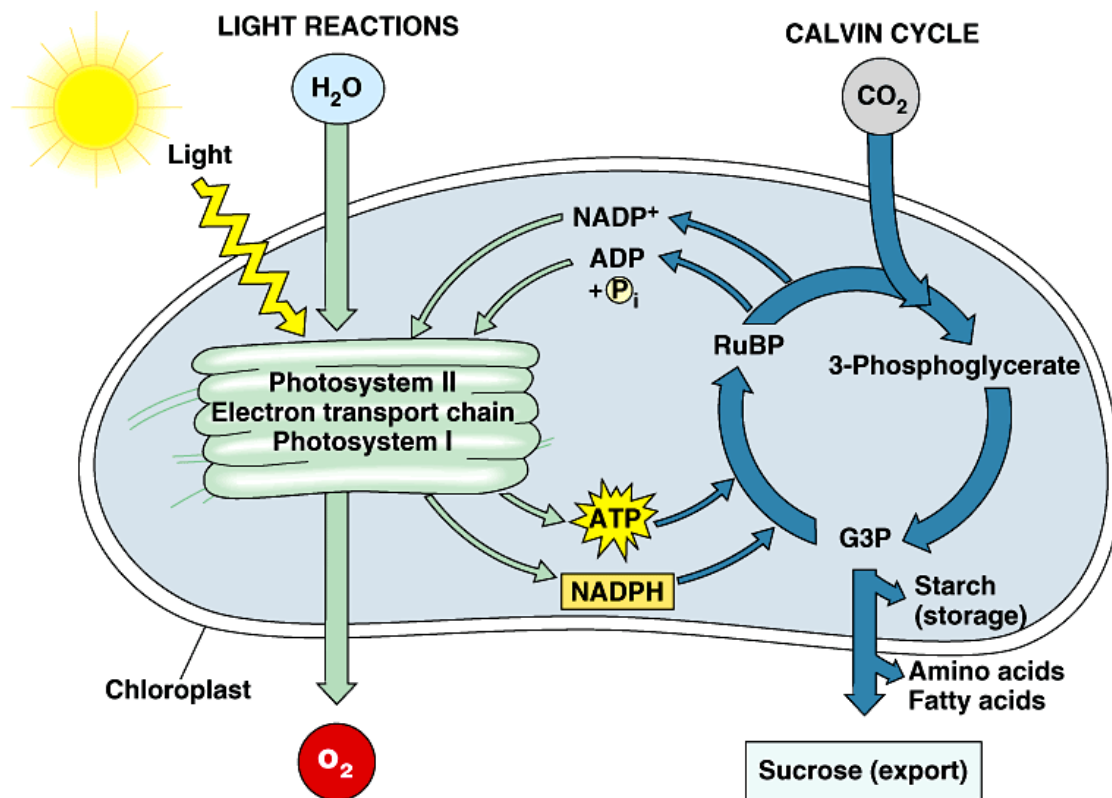
## 18.2 LA FOTOSÍNTESIS CONSTA DE DOS FASES

El proceso de la fotosíntesis es bastante complejo y consiste en dos series de reacciones conocidas como la fase luminosa y la fase oscura.

Las reacciones de la fase **luminosa**, que se producen en el interior de las membranas de los **tilacoides**, son la parte *foto* de la fotosíntesis, porque se encargan de capturar la energía luminosa. Utilizan esta energía luminosa para romper la molécula de H<sub>2</sub>O, y así generar energía química en forma de ATP y NADPH<sub>2</sub>, liberando O<sub>2</sub> como subproducto.

La fase **oscura** es un conjunto de reacciones que se llama también **Ciclo de Calvin**; es la parte *síntesis* de la fotosíntesis. Este ciclo tiene lugar en el **estroma**, la zona llena de fluido que rodea los tilacoides. Aquí se unen o sintetizan moléculas orgánicas sencillas con 3 C utilizando ATP y NADPH<sub>2</sub> procedentes de las reacciones luminosas y el CO<sub>2</sub> del aire.

El cloroplasto es un convertidor de energía, capaz de capturar la energía luminosa y almacenarla como energía química. Esta energía química se usa para unir CO<sub>2</sub> y formar moléculas orgánicas como la glucosa. Y a partir de la glucosa cualquier otra molécula orgánica que necesite la célula vegetal.



Copyright © Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings.

**Figura 18.3.** Generalidades de la fotosíntesis y sus fases. Fuente: [Pearson Education](#)

### La fase luminosa transcurre en el tilacoide

Las reacciones luminosas son posibles porque la membrana tilacoidal de los cloroplastos, además de los lípidos y las proteínas propios de toda membrana, contiene también unas sustancias que se denominan **pigmentos**, debido a su capacidad para absorber luz, con colores muy llamativos. El más importante de todos ellos es la **clorofila**. Ver el [Tema 4](#), para recordar que las clorofilas tienen una cola lipídica (fitol), lo que les permite la unión a la membrana.

Sabemos que la luz visible y otras formas de energía electromagnética se mueven por el espacio en forma de paquetes indivisibles (cuantos) de energía denominados **fotones**. La energía que corresponde a cada fotón depende de la longitud de onda asociada, de modo que, si la longitud de onda es más pequeña contiene mayor cantidad de energía. Los fotones de luz visible poseen longitudes de onda realmente pequeñas, entre los 400 y 700 nm (ver [Tema 8](#), un nanómetro equivale a 0.000001 mm).

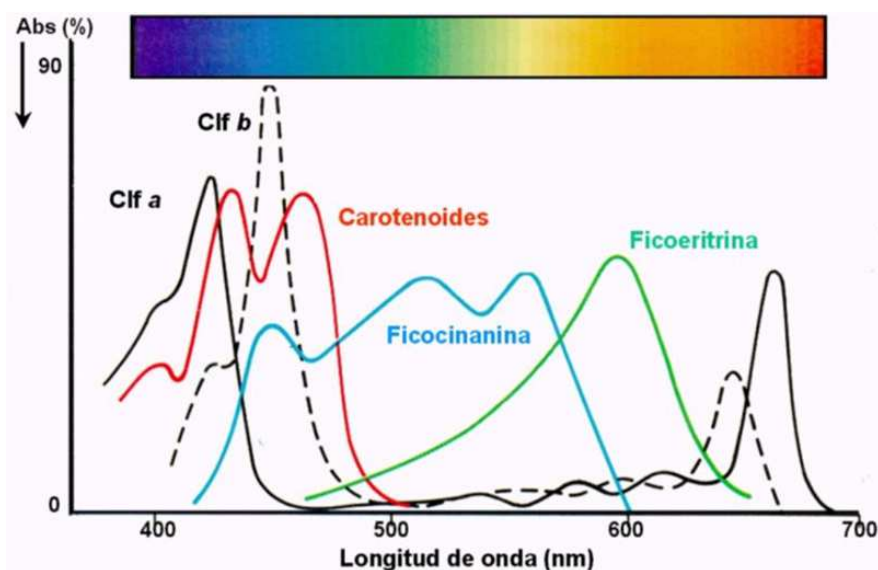
A lo largo de la evolución, se han ido seleccionando los pigmentos más eficaces. La clorofila sólo absorbe de forma eficiente fotones de luz de la parte “visible” del espectro electromagnético, esto es explicable porque la luz visible junto con la infrarroja constituye la mayor parte de la radiación que llega a la superficie terrestre procedente del Sol, el resto queda retenida en las capas altas de la atmósfera. Pero si nos preguntamos por qué las plantas son verdes, no tenemos todavía una respuesta segura.

Una explicación posible se deduce a partir de la **Fig. 18.4**. La luz solar es muy rica en fotones de luz roja y menos en los fotones más energéticos, los azules. Los fotones de energía intermedia (los verdes), no son ni muy energéticos, ni abundantes. Las clorofilas están especializadas en capturar esa parte del espectro solar más abundante (la roja) y la más energética (la azul). En cambio los fotones “verdes” son reflejados por la clorofila y son los responsables del color que tienen las plantas.

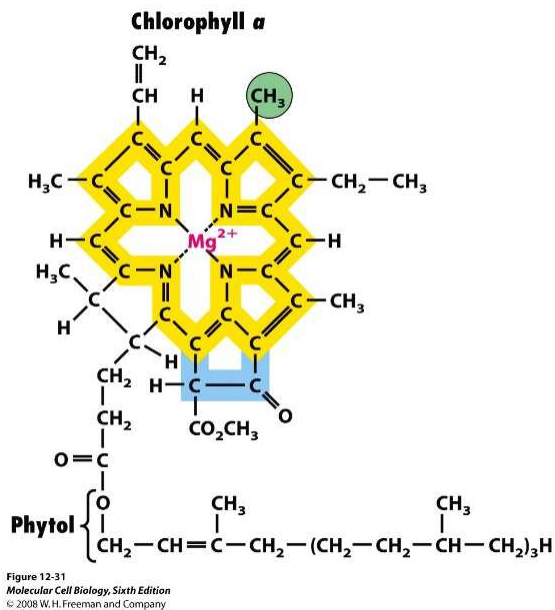
### La clorofila y otros pigmentos captan la luz solar

La clorofila (**Fig. 18.5**) no se encuentra aislada en la membrana del cloroplasto, sino junto a otros pigmentos y a varias proteínas formando estructuras que reciben el nombre de **fotosistemas**. El fotosistema es la unidad funcional del proceso de captación y transformación de la energía luminosa. Las moléculas de clorofila y de otros pigmentos accesorios, así como las diferentes proteínas que componen el fotosistema se disponen formando una estructura cilíndrica integrada en la membrana. En el centro de dicha estructura hay una molécula especial de clorofila, llamada **clorofila diana** que forma parte de un “centro reactivo”, que es capaz de ceder electrones cuando recibe energía electromagnética.

Cada pigmento capta la energía luminosa en una longitud de onda determinada, por lo que el conjunto de pigmentos, actuando de modo coordinado, amplían y cubren todo el espectro de la luz visible. Como pigmentos secundarios o accesorios destacan la clorofila b, **carotenos** (naranja) y **xantofilas** (marrones) que se hacen visibles en otoño cuando se degrada la clorofila. La estructura molecular de todos los pigmentos es semejante, pues poseen un sistema de **dobles enlaces conjugados** que implica una nube común de electrones capaz de absorber la energía luminosa y excitarse al impactar los fotones, es decir, los electrones saltan a niveles energéticos superiores, sin que la molécula se rompa.



**Figura 18.4.** Espectro de absorción de los distintos pigmentos fotosintéticos.



**Figura 18.5.** Moléculas de clorofila. Fuente: [Molecular Cell Biology 2008](#)

## Los fotosistemas canalizan la energía luminosa

En los fotosistemas se pueden distinguir dos partes: el **complejo antena** y el **centro de reacción**. En el complejo antena actúan grupos de 200 a 400 moléculas de pigmentos accesorios captando la energía lumínica de diferentes longitudes de onda, de modo que funcionan como una especie de antena parabólica recogiendo y focalizando la energía luminosa. Esta energía se canaliza hacia dos moléculas especiales de la clorofila diana que se encuentran en el centro de reacción.

En el centro de reacción del fotosistema encontramos este par de moléculas especiales de clorofila asociados a un **aceptor** y un **dador** de electrones. Gracias a la transferencia de energía las moléculas diana reciben bastante más energía que la que absorben por su cuenta, y de esta forma actúan como una catapulta, siendo capaces de enviar los electrones a un nivel muy elevado de energía. El papel del aceptor de electrones es recoger estos electrones liberados, pues se trata de sustancias más electronegativas que la clorofila diana. El dador del centro de reacción permite que las clorofilas diana recuperen los electrones perdidos.

Existen dos tipos de fotosistemas, conocidos como **fotosistema II** y **fotosistema I**, que se diferencian por sus centros de reacción y porque absorben luz de longitud de onda ligeramente diferente. Es interesante señalar que su distribución no es totalmente homogénea. El fotosistema I (PSI) se encuentra en toda la membrana de los tilacoides, y se llama **P<sub>700</sub>** porque sus clorofilas a del centro de reacción tiene un máximo de absorción a 700 nm de longitud de onda. El fotosistema II (PSII), se encuentra principalmente en la membrana de las granas, y recibe el nombre de **P<sub>680</sub>** porque en este caso el máximo de absorción de luz de las clorofilas a del centro de reacción es a 680 nm.



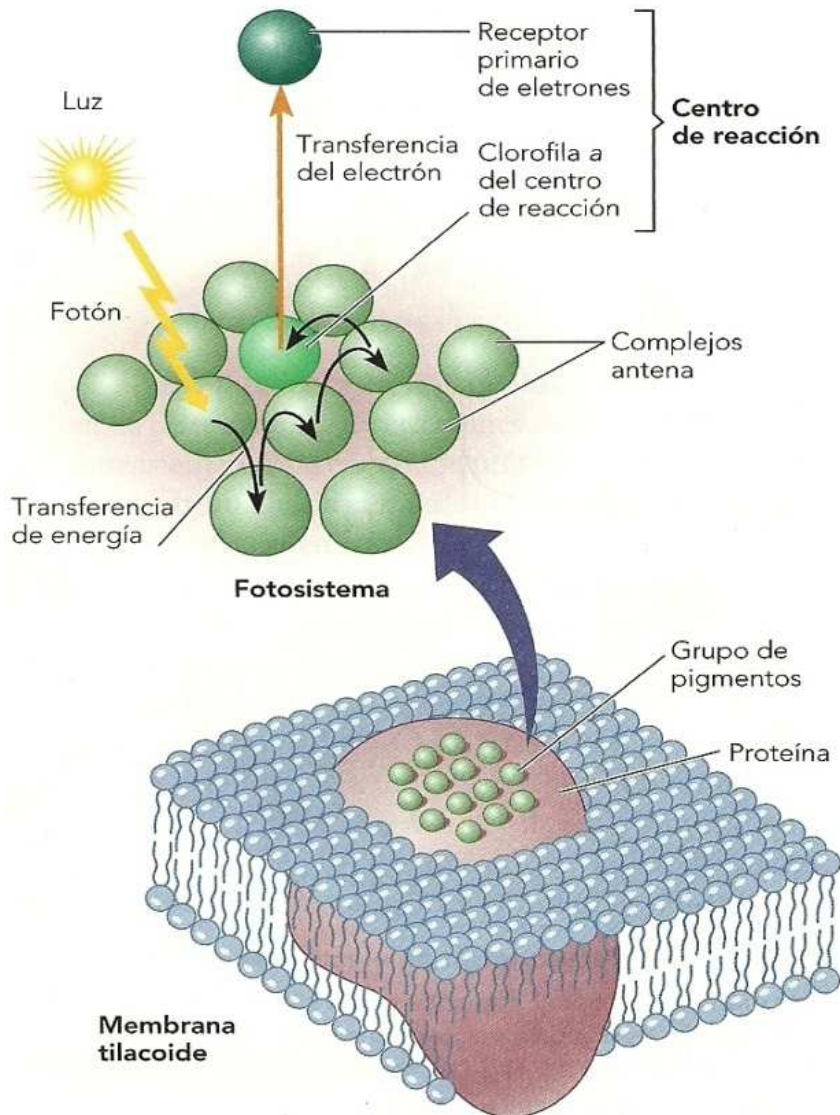
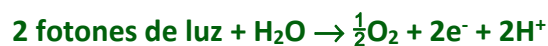


Figura 18.6. Modelo de un fotosistema y ubicación en la membrana del tilacoide

### 18.3 LA FASE LUMINOSA PUEDE SER CÍCLICA O ACÍCLICA

La **fotoólisis** del **agua** tiene lugar en el interior del tilacoide, el proceso se corresponde con la ecuación:



Los electrones liberados del agua son recogidos por la clorofila diana y entran en una **cadena** de transporte de electrones, los  $\text{H}^+$  se liberan y se van acumulando en el interior (lumen) del espacio tilacoidal y el  $\text{O}_2$  se libera al exterior por difusión.

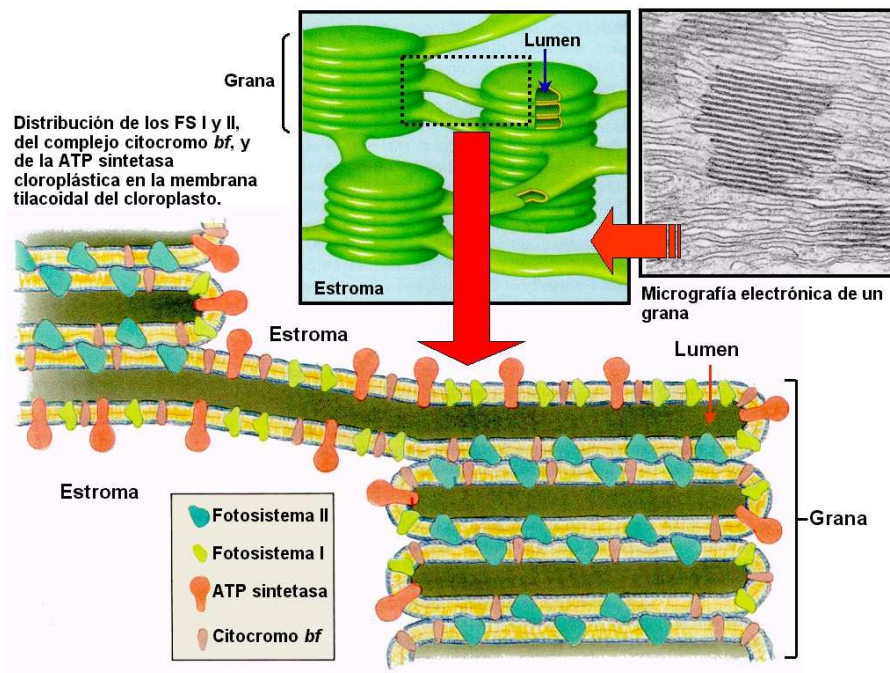


Figura 18.7. Ubicación de los fotosistemas, citocromos y ATPsintetasa en la membrana del tilacoide

Fotosistema	II	I
Clorofila diana	P <sub>680</sub>	P <sub>700</sub>
Aceptor	feofitina	X
Dador	H <sub>2</sub> O	FII

De esta forma la fotólisis del agua aporta al fotosistema II los electrones perdidos. Como la formación de una molécula de oxígeno necesita la rotura de dos de agua, y por tanto el transporte de 4e<sup>-</sup>, son necesarios 4 fotones para liberar una molécula de agua.

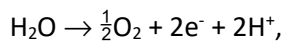
### En la fase luminosa acíclica funcionan los fotosistemas I y II

Las plantas evolucionaron para utilizar los electrones del agua y transferirlos a acarreadores de electrones, como el NADPH, para realizar reacciones bioquímicas que le aportasen algún beneficio. El problema es que un solo fotón no contiene suficiente energía para elevar un electrón al nivel de energía requerido en una sola etapa. Por tal razón, las plantas utilizan dos **fotosistemas** diferentes que funcionan en serie para **elevar** el **nivel de energía** de los electrones mediante la captura de fotones consecutivos.

En la membrana del tilacoide los dos fotosistemas funcionan simultáneamente absorbiendo luz y se unen según un modelo en forma de **zigzag**, denominado esquema **en Z**. La conexión se realiza a través de sustancias proteicas y lipídicas (ver las quinonas en el **Tema 4**) con unos potenciales redox adecuados, que determinan una ruta para que el transporte de electrones transcurra de forma escalonada y controlada (**Fig. 18.8**).

1. La fase luminosa acíclica se inicia con la llegada de **fotones** al fotosistema II. La luz excita el pigmento diana P680 que pierde electrones

2. Los electrones expulsados son repuestos por los que cede el **agua**, pues la clorofila oxidada tiene mucha afinidad por los electrones. La hidrólisis o fotólisis de agua produce  $2e^-$  y  $2 H^+$ , desprendiendo además oxígeno, como se vio más arriba



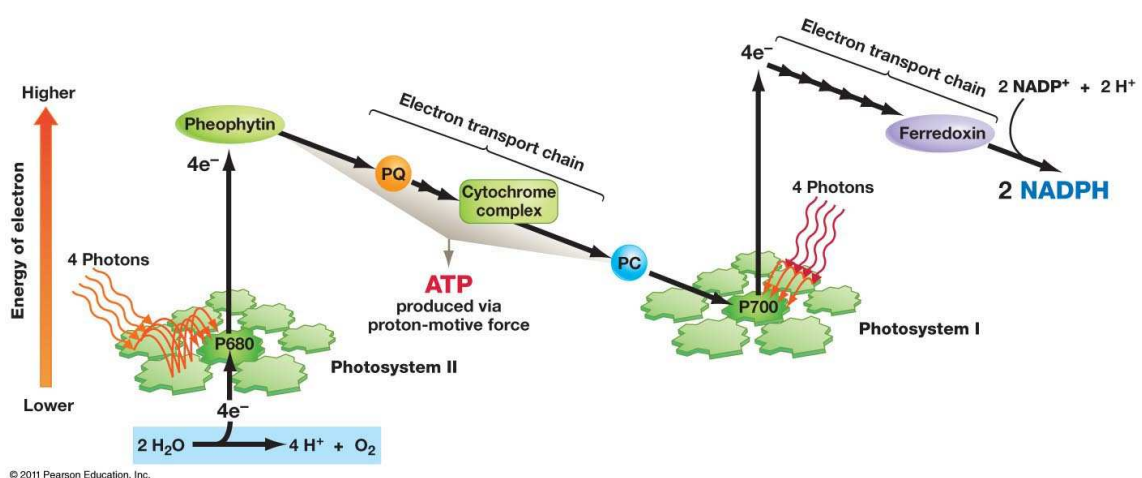
3. Tras esta excitación existe un paso continuo entre moléculas capaces de ganar y perder esos electrones formando una **cadena** de transporte de electrones, con reacciones **redox**

4. En la cadena se encuentran la **feofitina** es una molécula estructuralmente similar a la clorofila, que recibe los electrones, la **plastoquinona** es una molécula de pequeño tamaño, soluble en la membrana. Recibe los electrones de la feofitina y los cede al **citocromo b6f**, el citocromo b6f es una proteína transmembrana, que parece actuar también como bomba de protones, por lo que sería el responsable de la creación del gradiente de protones para la fosforilación.

5. La **plastocianina** es una proteína pequeña y móvil, que puede ceder los electrones a diferentes compuestos, en función del fotosistema al que esté asociada.

6. La energía liberada en la cadena se utiliza de manera indirecta para impulsar la **síntesis** de **ATP** (ver a continuación)

7. A su vez la clorofila P700 del PI pierde dos electrones que son captados por aceptores sucesivos. Los electrones que la clorofila pierde son repuestos por los que llegan a través de la cadena de transporte.



**Figura 18.8.** Fase luminosa acíclica, (esquema en Z). Fuente: [Pearson Education](#)

8. Al final los electrones llegan a la **ferredoxina** y son conducidos hasta la enzima **NADP reductasa** y se forma  $\text{NADPH} + \text{H}^+$  (fotorreducción del NADP).

Hay que destacar la función del complejo **citocromo b6f** porque aprovecha la energía liberada en el transporte de  $e^-$  para **bombear  $\text{H}^+$**  hacia el espacio tilacoidal, es el único complejo que bombea  $\text{H}^+$ , mientras que en la mitocondria son 3 los complejos que lo hacen; así se consigue aumentar el gradiente de  $\text{H}^+$  necesario para la formación del ATP (fotofosforilación) de acuerdo con la teoría quimiosmótica.

De media, por cada 3  $\text{H}^+$  que atraviesan la membrana tilacoides a través de la ATP sintasa en dirección al estroma, se forma 1 ATP.

En definitiva, como resultado de la fase luminosa acíclica conseguimos formar  $\text{NADPH} + \text{H}^+$  y energía en forma de ATP.

En resumen tienen lugar los siguientes procesos:

- Captación de energía luminosa en los fotosistemas que excita los  $e^-$
- Transporte no cíclico de electrones en las membranas tilacoidales
- Fotólisis del agua, la clorofila diana recupera los  $e^-$  perdidos, producción de  $\text{H}^+$  y de  $\text{O}_2$
- Fotorreducción del NADP a  $\text{NADPH} + \text{H}^+$ , gracias al aporte de protones  $\text{H}^+$
- Fotofosforilación del ADP en ATP, asociado al bombeo de  $\text{H}^+$

La ecuación global de la fase luminosa es:



### En la fase luminosa cíclica sólo funciona el fotosistema I

En los cloroplastos, según las necesidades de ATP y NADPH, y también en las bacterias con fotosíntesis anoxigénica se produce una ruta alternativa: el transporte **cíclico** de electrones. Este tipo de transporte permite utilizar la energía luminosa para generar ATP sin formar NADPH.

La finalidad de la fase cíclica es subsanar el **déficit** de **ATP** que se produce en la fase acíclica. Este déficit se produce porque para reducir una molécula de  $\text{CO}_2$  en la fase oscura hacen falta dos moléculas de NADPH y tres de ATP. En la fase acíclica solo se forma algo más de una molécula de ATP por cada molécula de agua destruida. Por eso se necesita una síntesis adicional de ATP, que se consigue mediante el transporte cíclico.

En el transporte cíclico de electrones, sólo funciona el **PSI**; no se produce  $\text{NADPH}_2$  porque la ferredoxina en lugar de ceder los electrones al NADP se los cede al citocromo b6f, que produce bombeo de  $\text{H}^+$  necesario para producir ATP.

Al ser cíclico son siempre los mismos electrones los que se transportan, con lo que no necesita romper la molécula de  $\text{H}_2\text{O}$  (no actúa el PSII). Por eso no se produce  $\text{O}_2$ , es una reacción **anoxigénica**. Hace falta resaltar que los  $\text{H}^+$  para mover la ATP sintasa provienen del estroma, transportados por el citocromo b6f y no del agua.

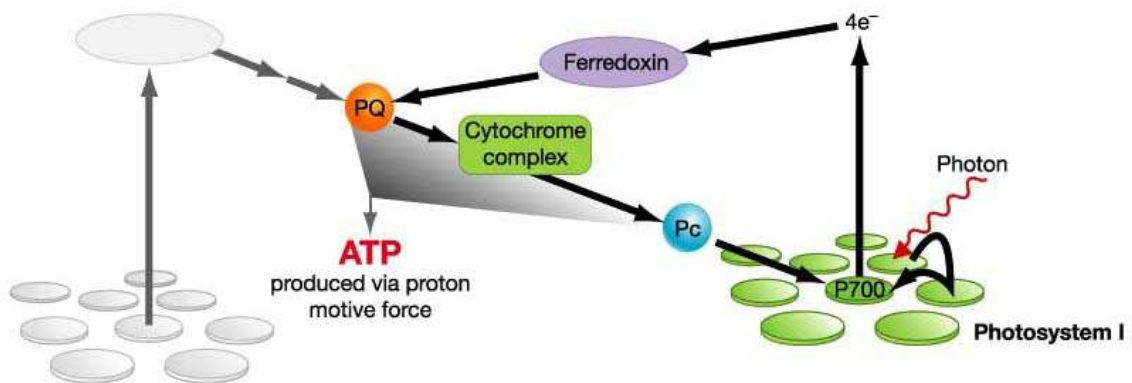


Figura 18.9. Fase luminosa cíclica. Fuente: [Pearson Education](#)

### El gradiente electroquímico de protones genera ATP

La síntesis de ATP en la fase luminosa de la fotosíntesis se realiza mediante el proceso llamado **fotofosforilación** o fosforilación fotosintética, que es semejante al que ocurre en la cadena respiratoria de la membrana mitocondrial interna.

Al pasar los electrones de un nivel energético superior a otro nivel energético inferior, se libera energía. De acuerdo con la **teoría quimiosmótica**, esta energía sirve para bombear  $H^+$  en contra del gradiente; este **bombeo de protones** lo realiza, como vimos antes, el complejo citocromo b6f, que transporta los  $H^+$  desde el estroma hasta el espacio tilacoidal. Además del citocromo b6f, la fotólisis del  $H_2O$  también contribuye a generar este gradiente electroquímico porque libera protones al espacio tilacoidal. Debido a estos dos procesos, el valor del pH del interior del tilacoide es de 5, mientras que en el estroma es de 8.

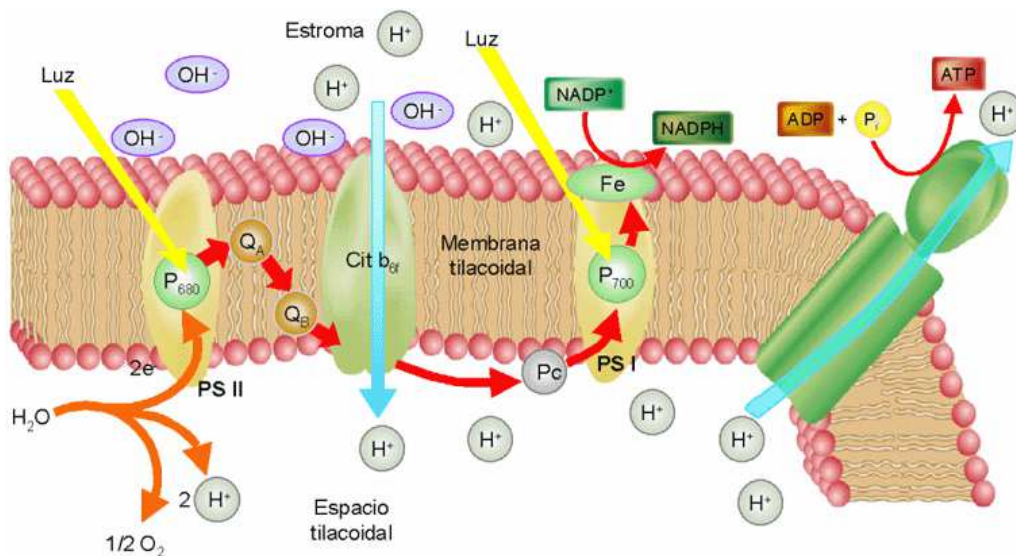


Figura 18.10. Transporte de electrones en la fase acíclica y traslocación de protones.

Debido a este **gradiente** electroquímico, los protones ( $H^+$ ) tienden a volver al estroma, pero sólo pueden volver a través del canal de las **partículas F** presentes en la membrana tilacoidal, que son ATPasas o ATP sintasas que aprovechan la **energía protón-motriz** liberada por el flujo de  $H^+$  al retornar al estroma, para producir la fotofosforilación que transforma  $ADP + Pi$  en ATP.

En la **Fig 18.10** se ponen de manifiesto los 3 mecanismos que mantienen el **gradiente electroquímico** de protones entre el estroma y el espacio tilacoidal: el citocromo b6f que bombea  $H^+$  al espacio tilacoidal, la fotólisis del  $H_2O$  que libera protones al espacio tilacoidal y el NADP que al reducirse recoge  $H^+$  del estroma.

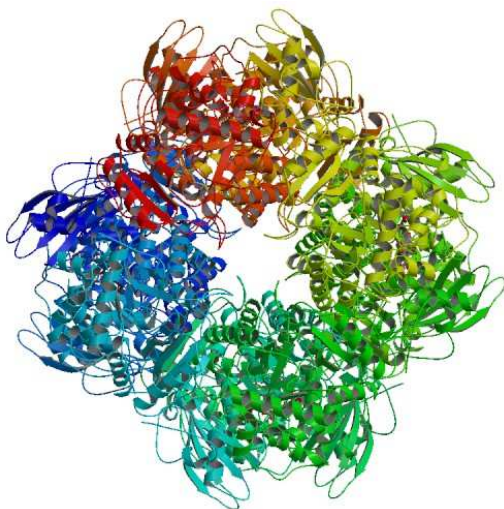
## 18.4 EN LA FASE OSCURA SE FIJA EL CARBONO

Durante la **fase oscura** se realiza la **síntesis** de moléculas orgánicas sencillas a partir del  $CO_2$  fijado, utilizando ATP y  $NADPH + H^+$  sintetizados en la fase luminosa. El proceso tiene lugar en el **estroma** de los cloroplastos a través de una ruta metabólica cíclica llamada **ciclo de Calvin**.

El ciclo de Calvin comienza y termina en un azúcar de 5 carbonos, la **ribulosa-1,5-difosfato** a la que se une el  $CO_2$  con ayuda de un enzima llamado **ribulosa bifosfato carboxilasa oxidasa** más conocida como **RuBisCO**, que está situada en la superficie de la membrana tilacoidal y es activada por la luz. La enzima rubisco es de acción **lenta**, cataliza unas tres moléculas de sustrato por segundo, mientras que cualquier otro enzima transforma más de 1000 en la misma unidad de tiempo (ver **Tema 6**), se compensa porque la cantidad de este enzima en el cloroplasto representa aproximadamente el 50% de las proteínas totales, se dice que es la proteína más **abundante** de la naturaleza. Los biólogos están muy interesados en entender cómo actúa el rubisco, cómo fija el  $CO_2$ , pues su papel es crucial para aumentar la producción agrícola y para mitigar el cambio climático.

### El ciclo de Calvin se divide en tres fases

En cada vuelta del ciclo de Calvin se fija una molécula de  $CO_2$ , pero como se precisan 6 para formar una molécula de glucosa, el ciclo debe dar **6 vueltas**. A efectos prácticos, se dice que entran 6  $CO_2$  para no tener que representar seis veces el ciclo.



**Figura 18.11.** Una de las proteínas más estudiadas, el ruBisCO

En cada vuelta del ciclo de Calvin se consumen 3 moléculas de ATP y dos de NADPH, en total, para construir una molécula de glucosa hacen falta **18 ATP** y **12 NADPH**.

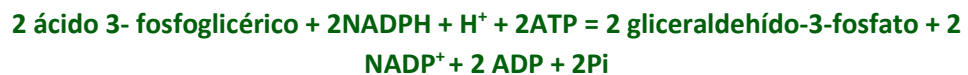
- ✚ **Fijación del CO<sub>2</sub>**. La ribulosa 5-fosfato es fosforilada a ribulosa 1,5-difosfato con gasto de ATP procedente de la fase luminosa.



A continuación, el CO<sub>2</sub> es fijado, es decir, se une a una molécula de ribulosa 1,5-difosfato en presencia del rubisco, y origina un compuesto intermedio, muy inestable, que se rompe en dos moléculas de tres carbonos, el ácido 3-fosfoglicérico (APG). De esta forma el CO<sub>2</sub> pasa a formar un enlace rico en energía de una molécula orgánica.



- ✚ **Reducción**. El ácido 3-fosfoglicérico se reduce a gliceraldehído 3fosfato (G3P). Para que se produzca la reducción es necesario la utilización de NADPH y ATP obtenidas en la fase luminosa.



- ✚ **Formación de la glucosa y regeneración**. De cada seis moléculas de gliceraldehído-3P, una es utilizada para la síntesis de glucosa (se necesitan dos para formar una glucosa) y otras moléculas orgánicas, y las cinco restantes se emplean para la recuperación de las moléculas de la ribulosa 5-fosfato utilizadas, y volver al comienzo del ciclo.

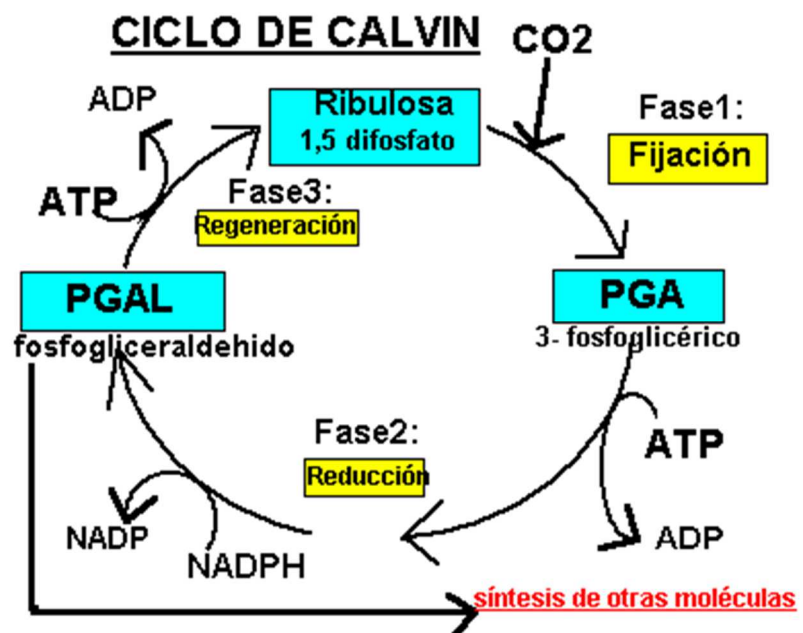


Figura 18.12. Ciclo de Calvin simplificado.

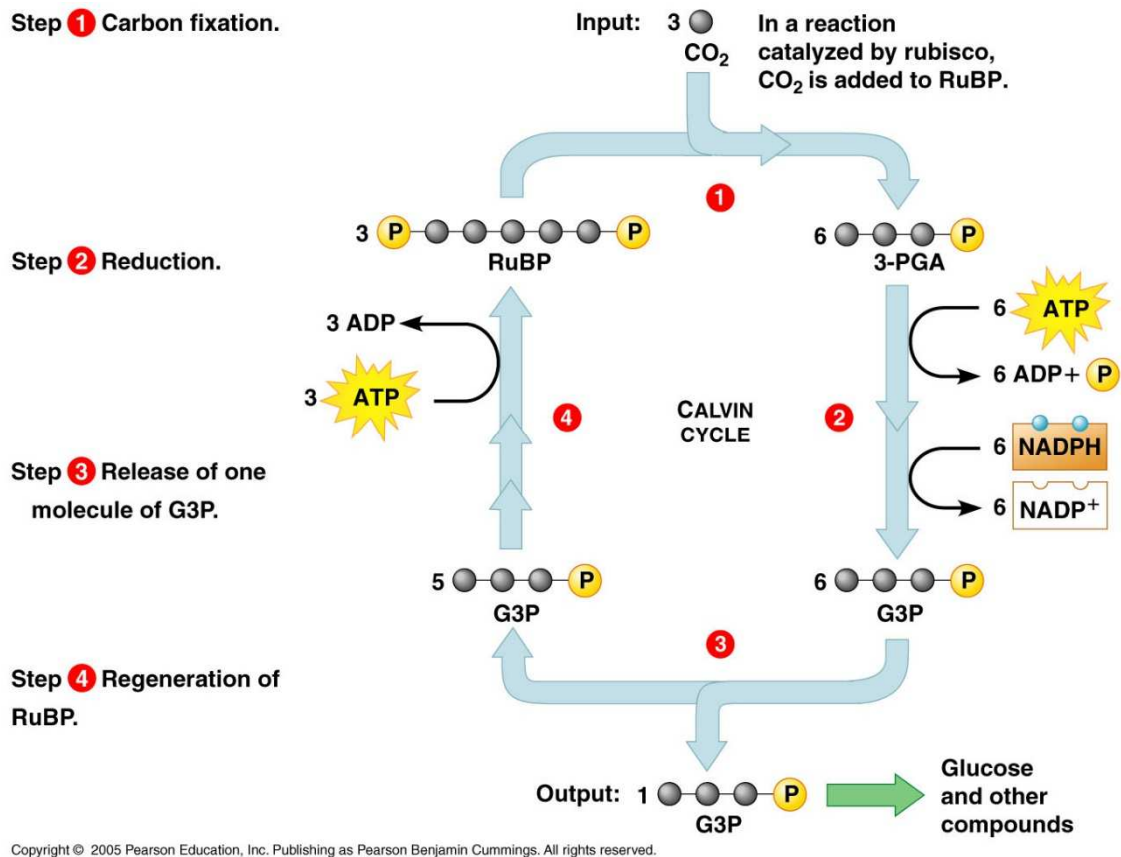


Figura 18.13. Ciclo de Calvin simplificado. Fuente: [Pearson Education 2005](#)

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

- Frecuentemente, salen al citosol y se usan para fabricar glucosa y fructosa, que como sacarosa forma el azúcar de la savia elaborada
- Otras se quedan en el estroma y son utilizadas para la síntesis de polisacáridos (almidón y celulosa), ácidos grasos y aminoácidos a través de las rutas metabólicas adecuadas.
- También se utilizan como sustrato energético para la síntesis de ATP en el catabolismo celular.

En resumen, en la fase oscura tienen lugar los siguientes procesos:

- Incorporación del CO<sub>2</sub> a la cadena carbonatada
- Redox (oxidación) del NADPH a NADP<sup>+</sup>
- El ATP aporta energía a las reacciones, se degrada a ADP
- Síntesis de glucosa y otras moléculas orgánicas



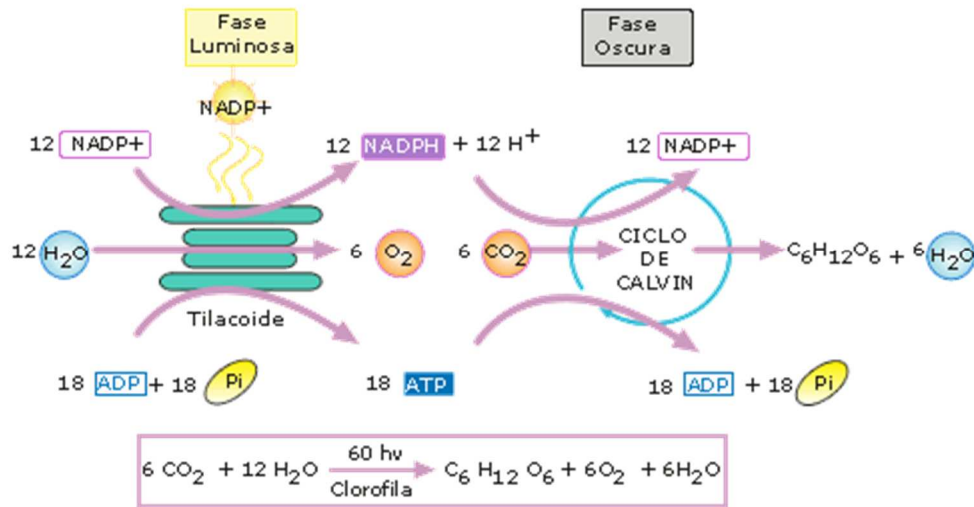


Figura 18.14. Rendimiento neto de la fotosíntesis.

La ecuación global de la fase oscura es:



Finalmente, si ajustamos para formar una molécula de glucosa y sumamos las ecuaciones de las fases luminosa y oscura obtenemos la ecuación global (Fig. 18.14):

Fase clara



Fase oscura



y la ecuación global es:



## 18.5

### HAY VARIOS FACTORES QUE AFECTAN A LA FOTOSÍNTESIS

A partir de la ecuación global de la fotosíntesis podemos deducir los **factores ambientales** que van a influir en la producción de materia orgánica, entre los que destacan la intensidad luminosa, la concentración de CO<sub>2</sub>, y de O<sub>2</sub>, la cantidad de agua del suelo y la temperatura.

- Las plantas están adaptadas para soportar diferentes **intensidades** de **luz**, las esciófilas son plantas que viven en la sombra y heliófilas son plantas que necesitan sol. En general, al aumentar la intensidad luminosa, aumenta la tasa de fotosíntesis hasta

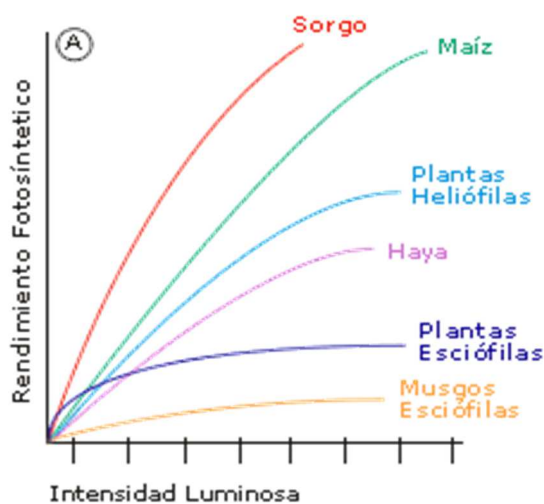
alcanzar un valor máximo que es característico de cada especie. Al llegar a este valor, aunque la intensidad aumente, la velocidad no se incrementa. Cuando una planta alcanza su máxima actividad fotosintetizadora, se dice que está lumínicamente saturada. La excesiva intensidad lumínica puede degradar los pigmentos fotosintéticos. Otros factores relacionados como **color de luz** y **tiempo de iluminación** también van a influir de forma análoga.

- **Concentración de CO<sub>2</sub>**. Dado que el CO<sub>2</sub> es el reactivo principal, si aumenta la concentración de CO<sub>2</sub> se conseguirá mayor rendimiento fotosintético; hasta que el rubisco se satura y alcanza un valor máximo en el que se estabiliza. Esto ocurre siempre que el resto de variables, como iluminación, temperatura, etc. no varían.

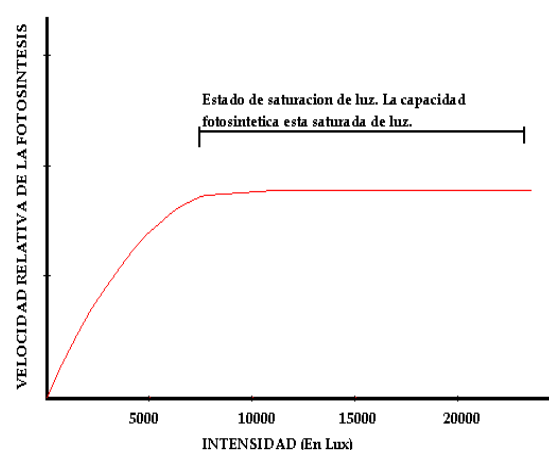
- **Concentración de O<sub>2</sub>**. Al aumentar la concentración de oxígeno disminuye la actividad fotosintética porque el oxígeno es el producto de la reacción. Además como veremos más adelante compite con el CO<sub>2</sub> por el sitio activo del rubisco en la reacción de fijación.

- Dado que los enzimas son proteínas (ver Tema 6) tienen un determinado valor óptimo de temperatura; por encima de este valor óptimo de temperatura, la actividad enzimática disminuye y con ello el rendimiento fotosintético. Incluso si la T<sup>º</sup> sube demasiado las enzimas se pueden desnaturalizar. En relación a ello, hay plantas adaptadas a climas cálidos y otras que están adaptadas a climas más fríos. En general, el aumento de la **temperatura** da lugar a un aumento del rendimiento de la fotosíntesis, porque implica mayor velocidad de reacción y por tanto un incremento de la actividad enzimática.

- **Humedad** ambiental y cantidad de agua del suelo. Si el aire está excesivamente seco, los estomas de las hojas se cierran para evitar la pérdida de agua; lo cual dificulta el paso del CO<sub>2</sub>, con la consiguiente disminución de la actividad fotosintética. Además aumentaría también la concentración de O<sub>2</sub> al cerrarse los estomas.

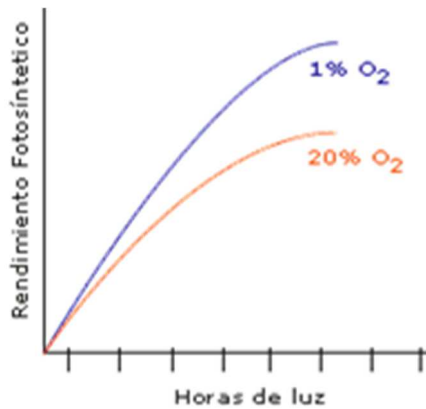


**Figura 18.15.** Diferente rendimiento fotosintético en función de intensidad de luz que reciben las

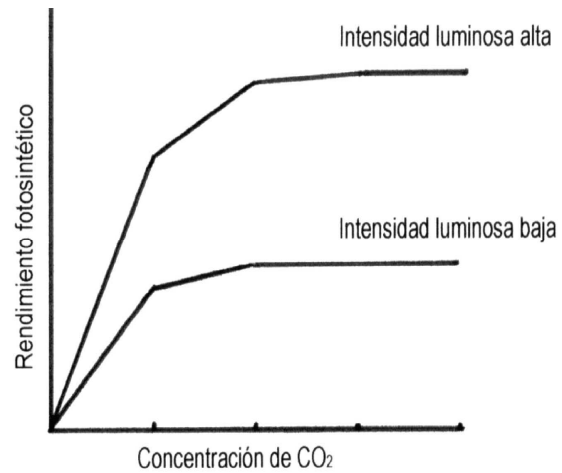


**Figura 18.16.** Influencia de la intensidad de luz en la fotosíntesis.

plantas



**Figura 18.17.** Efecto de la concentración de O<sub>2</sub> en la fotosíntesis.



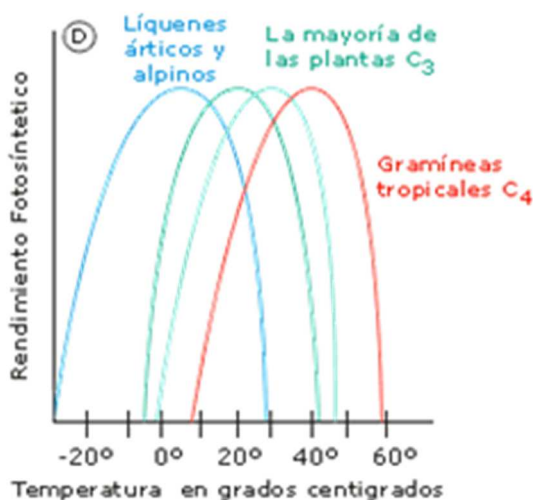
**Figura 18.18.** Efecto de la concentración de CO<sub>2</sub> en la fotosíntesis a distinta intensidad de luz.

- La disponibilidad de **nutrientes** del suelo; se refiere a la presencia de sales minerales en general, particularmente a oligoelementos que actúan como cofactores de ciertos enzimas que son necesarios para que funcione la maquinaria celular

### La fotorrespiración disminuye la eficacia de la fotosíntesis

Cuando el ambiente es cálido y seco, la planta cierra los estomas para evitar la pérdida de agua por transpiración. En estas circunstancias no entra CO<sub>2</sub> y se acumula el O<sub>2</sub> procedente de la fase luminosa y se produce la **fotorrespiración**. Este proceso provoca una reducción de la eficacia de la fotosíntesis y consiste en una serie de reacciones que tienen lugar entre el cloroplasto, el peroxisoma y las mitocondrias cuando en la hoja **escasea** el CO<sub>2</sub> y abunda el O<sub>2</sub>.

La enzima rubisco tiene doble papel como carboxilasa y como oxidasa. En presencia de CO<sub>2</sub> actúa como carboxilasa, fijando el CO<sub>2</sub> a la ribulosa 1,5-difosfato, pero si se acumula el O<sub>2</sub> dentro de la hoja, al cerrarse los estomas, se establece una competencia entre el O<sub>2</sub> y CO<sub>2</sub>



**Figura 18.19.** Efecto de la temperatura en la fotosíntesis en función del tipo de vegetal

como sustratos del enzima rubisco. Por ello cuando el sitio activo del rubisco está ocupado por el O<sub>2</sub>, funciona como **oxidasa**, se oxida a la ribulosa y se consume O<sub>2</sub>.

La reacción global de la fotorrespiración es similar a la respiración



El problema es que además de O<sub>2</sub>, también gasta ATP y NADPH, desprendiendo CO<sub>2</sub>.

Las plantas de climas templado y fríos, se llaman **plantas C<sub>3</sub>**, porque fijan el CO<sub>2</sub> en un compuesto de 3C, que es el gliceraldehido 3 fosfato (G3P), el 1º producto orgánico formado en el ciclo de Calvin, en las células del mesófilo de la hoja. Las plantas que viven en climas tropicales, por ej., el maíz, han superado los efectos negativos de la fotorrespiración, desarrollando una **innovación** evolutiva que evita la dicotomía a la cual se enfrenta el enzima rubisco. Estas plantas han modificado la forma de captar CO<sub>2</sub> evitando la fotorrespiración, son llamadas plantas C<sub>4</sub>.

## Anexo 1. Fotosíntesis anoxigénica

Hay casos en **bacterias** (ver Tema 20) en que el dador de e- no es el H<sub>2</sub>O. Esta modalidad de fotosíntesis es anoxigénica)

**Fotosíntesis anoxigénica: CO<sub>2</sub> + H<sub>2</sub>S + energía luminosa → materia orgánica + S**

Y se emplean como dadores de hidrógeno otros sustratos, como el ácido sulfhídrico o el ácido láctico; en este caso, al no intervenir la molécula de agua no se produce liberación de O<sub>2</sub> a la atmósfera.

Estas bacterias no tienen cloroplastos, la fotosíntesis se realiza con el fotosistema I (PSI) únicamente, cuyos componentes están en invaginaciones de la membrana celular llamadas cromatóforos.

## 18.7 HAY VARIOS TIPOS DE BACTERIAS QUIMIOSINTÉTICAS

La **quimiosíntesis** (ver Tema 16) consiste en la síntesis de ATP y NADPH a partir de la energía que se desprende de determinadas sustancias inorgánicas en las reacciones de oxidación. Los organismos que realizan estos procesos son **bacterias** quimioautótrofas de diversos grupos: incoloras del azufre, del nitrógeno, del hierro y del hidrógeno (Ver Fig. 18.21)

Estas bacterias destacan desde el punto de vista ecológico por las actividades que realizan (ver Tema 20), por ej. en las fuentes hidrotermales con agua caliente (hasta 400º C) de origen volcánico viven las arqueas, que oxidan el SH<sub>2</sub> que se emiten; hay otras bacterias intervienen en los ciclos biogeoquímicos del nitrógeno, reciclando los restos de N orgánico y convirtiéndolo en nitratos, etc.

Todas estas bacterias son **aerobias**, y utilizan el ATP y el NADH + H<sup>+</sup> obtenidos en las diferentes reacciones de **oxidación**, que serían equivalentes a una fase luminosa. Luego para la síntesis de materia orgánica siguen el ciclo de Calvin u otras vías metabólicas, utilizando el CO<sub>2</sub> como fuente de carbono.

Grupo de procariontes	Fuente de energía	Compuestos que obtiene	Ejemplos	Dónde viven
Nitrificantes	Amoniaco Nitritos	Nitritos Nitratos	Nitrobacter Nitrosomonas	Nódulos de raíces de leguminosas, suelo
Metanógenas	Hidrógeno	Metano	Methanospirillum	Pantanos
Sulfurosos	Ácido sulfúrico Sulfuro de hidrógeno	Sulfatos	Thiobacillus	Fondo del mar, chimeneas hidrotermales
Ferrosos	Sales ferrosas	Compuestos férricos	Ferrobacillus	Suelo muy ácido, rico en hierro

**Figura 18.21.** Diferentes tipos de bacterias quimiosintéticas. Fuente: <http://cibertareas.info/wp-content/uploads/2015/09/caracteristicas-de-las-bacterias-quimiosinteticas.jpg>

## Anexo 2. Otras rutas anabólicas

Hay una serie de rutas anabólicas comunes en las que tanto los heterótrofos como los autótrofos transforman moléculas orgánicas sencillas en moléculas orgánicas más complejas.

- **Anabolismo de los glúcidos**

En la gluconeogénesis se sintetiza glucosa a partir de compuestos orgánicos no glucídicos (aminoácidos, ácido láctico y glicerol). Estas reacciones se inician en las mitocondrias, pero la mayor parte de la reacción transcurre luego en el citosol.

En la glucogenogénesis se sintetiza glucógeno a partir de glucosa, también en el citosol, con el fin de acumularla como sustancia de reserva. Esta reacción transcurre en el hígado y músculo esquelético de los animales.

- **Anabolismo de las proteínas**

Las plantas pueden sintetizar todos los aminoácidos, pero los animales no, por lo que deben incorporarlos en la dieta. En las plantas, la síntesis se realiza en el citosol mediante rutas específicas para cada aminoácido; primero se sintetiza el esqueleto carbonado a partir de diferentes metabolitos de la glucólisis y del ciclo de Krebs y luego se incorpora el grupo amino, que suele obtenerse por transaminación de otros aminoácidos. La unión de estos aminoácidos para formar proteínas tiene lugar en el ribosoma, en el orden que determina el ADN.

- **Anabolismo de los lípidos:**

La síntesis de los triglicéridos ocurre en el citosol. El glicerol se obtiene por reducción de la dihidroxiacetona procedente de la glucólisis, los ácidos grasos se forman por la unión de moléculas de acetyl-CoA. Después, se esterifican tres moléculas de ácidos grasos con una de glicerol y se forma el triacilglicérido.

## CUESTIONES Y EJERCICIOS

1. Indica la función de las siguientes moléculas en la fotosíntesis: PSI, PSII, H<sub>2</sub>O, NADP<sup>+</sup>, O<sub>2</sub>, cadena fotosintética.

2. ¿A partir de qué precursores se sintetiza la glucosa en la gluconeogénesis?

3. Referido a la fotosíntesis:

a) ¿Cuál es la ecuación global que la describe?

b) ¿Dónde se localiza la cadena de transportadores de electrones?

c) ¿Cuál es el dador final de electrones en la fotofosforilación cíclica? ¿Y en la acíclica?

d) ¿Cuál es el compuesto aceptor del CO<sub>2</sub> en el ciclo de Calvin?

4. Tanto en la respiración mitocondrial como en la fase luminosa de la fotosíntesis hay enzimas que trabajan con NADH o NADPH, una cadena de transporte de electrones y ATP-sintasas, pero hay ciertas diferencias. Responde a las cuestiones del siguiente cuadro:

	RESPIRACIÓN	FOTOSÍNTESIS
La cadena transportadora de electrones está en...		
El transportador de hidrógenos es.....		
¿Se produce oxidación del NADH o reducción del NADP <sup>+</sup> ?		
Los protones (H <sup>+</sup> ) son aportados por:		
Los protones (H <sup>+</sup> ) son introducidos en:		
La síntesis de ATP se denomina...		

