

Célula vegetal. Anabolismo

Vacuolas e inclusiones.-

Existen en las células enclaves hidrofílicos e hidrófobos que representan sustancias inertes, es decir, que en general no intervienen en transformaciones metabólicas.

A los enclaves hidrófilos, muy desarrollados en los vegetales, se les denominan vacuolas. A los enclaves hidrófobos se les denominan inclusiones

Vacuolas.-

- ❖ A los enclaves hidrófilos, muy desarrollados en vegetales, se les denomina **vacuolas**
- ❖ A los enclaves hidrófobos se les denomina **inclusiones**
- ❖ Aunque generalmente incoloras, pueden tener en disolución sustancias coloreadas como los pigmentos antocianicos (por ejemplo en los pétalos)
- ❖ Su principal función es acumular **el exceso de agua, así como almacenar sustancias de reserva y/o productos de deshecho**
 - En las células meristemáticas el contenido en agua es pobre, mientras que en las células diferenciadas puede llegar a alcanzar hasta el 96% como en el caso de las células parenquimatosas. Esta variación en el contenido de agua va acompañada en cambios en el volumen vacuolar de modo que en las células meristemáticas el número de vacuolas es grande, pero su tamaño reducido. A medida que la célula va diferenciándose el número de vacuolas disminuye pero aumenta el tamaño, quedando a veces en una sola vacuola de gran tamaño.
 - El contenido es muy diverso.
 - El almidón es un depósito frecuente, se deposita en forma de granos de distinta morfología en las distintas plantas.
 - Las vacuolas de contenido proteico se llaman gránulos de aleurona, son muy abundantes, en el endospermo del embrión de muchas semillas.
 - Existen compuestos aromáticos que son productos de desecho, son ejemplos: los taninos, antocianos y flavonas.
 - Los ácidos y sales pueden depositarse formando cristales o drusas (son ejemplo los cristales de oxalato cálcico), si son de carbonato cálcico se llaman cistolitos.
 - En las células animales las vacuolas están relacionadas con los **lisosomas o con el Aparato de Golgi**

Inclusiones

En las células vegetales estos enclaves hidrófobos constituyen

- Inclusiones lipídicas
- Aceites esenciales
- Látex

En las células animales:

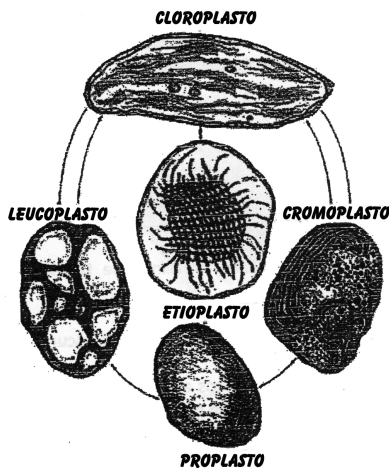
- Glucógeno, muy abundante en las células hepáticas y musculares
- **Los lípidos** aparecen como gotas de mayor o menor diámetro. En las células adiposas presentan gran tamaño.
- **Pigmentos.** Melanina pigmento de color oscuro de células epiteliales
 - Lipofuchina, producto que aparece en los cuerpos residuales (lisosomas)
 - Hemosiderina, pigmento de color pardo procedente de la degradación de la hemoglobina, se acumula en los fagocitos del hígado, bazo y médula ósea
- **Inclusiones cristalinas**, suelen ser depósitos proteicos que se localizan en algunos tipos celulares como las células de Sertoli, las de Leydig, etc.

Plástidos o plastidios

Los plástidos o plastidios son orgánulos **presentes en las células eucariotas vegetales** que tienen su origen en proplastidios o proplastos, que son pequeños plastos indiferenciados presentes en las células meristemáticas, precursores de los demás plástidos.

En ciertas especies hay pocos proplastos en las células meristemáticas, y entonces sucede que algunas células hijas no reciben proplastos en la división celular y la progenie de estas células no tiene cloroplastos. Cuando esto ocurre en hojas en desarrollo, las hojas tienen parches blancos, sin cloroplastos, y se las denomina hojas variegadas

Clasificación de los plástidos



❖ Los **cloroplastos senescentes**, amarillos por la presencia de carotenoides, que aparecen en las hojas otoñales, se llaman **gerontoplastos** Son la etapa final irreversible

❖ Si una hoja crece en la oscuridad los proplastos originan **etioplastos** que contienen protoclorofila (un precursor amarillento de la clorofila). Al ser expuestos a la luz los etioplastos dan lugar a **cloroplastos**

❖ Los **cromoplastos acumulan** pigmentos carotenoides como los carotenos, licopenos, xantofila, siendo los responsables de la coloración amarilla, anaranjada, roja de los pétalos y frutos de los vegetales

❖ Los leucoplastos carecen de pigmentos y almacenan sustancias de reserva como los amiloplastos que almacenan almidón, los oleoplastos grasa, los proteoplastos proteínas, etc.

Todos los plastidios poseen copias del genoma y poseen capacidad de dividirse.

El único tipo celular que puede perder los plastidios son las células germinales de ciertas plantas. En estas plantas, como el maíz los plastidios se heredan de forma materna, como ocurre con las mitocondrias de los animales

Origen

El evento endosimbiótico pudo haber ocurrido cuando una célula eucariota heterótrofa ancestral engulló un tipo de cianobacteria y el proceso de digestión falló, de modo que la cianobacteria continuó viviendo dentro de la célula hospedadora, llegando incluso a reproducirse.

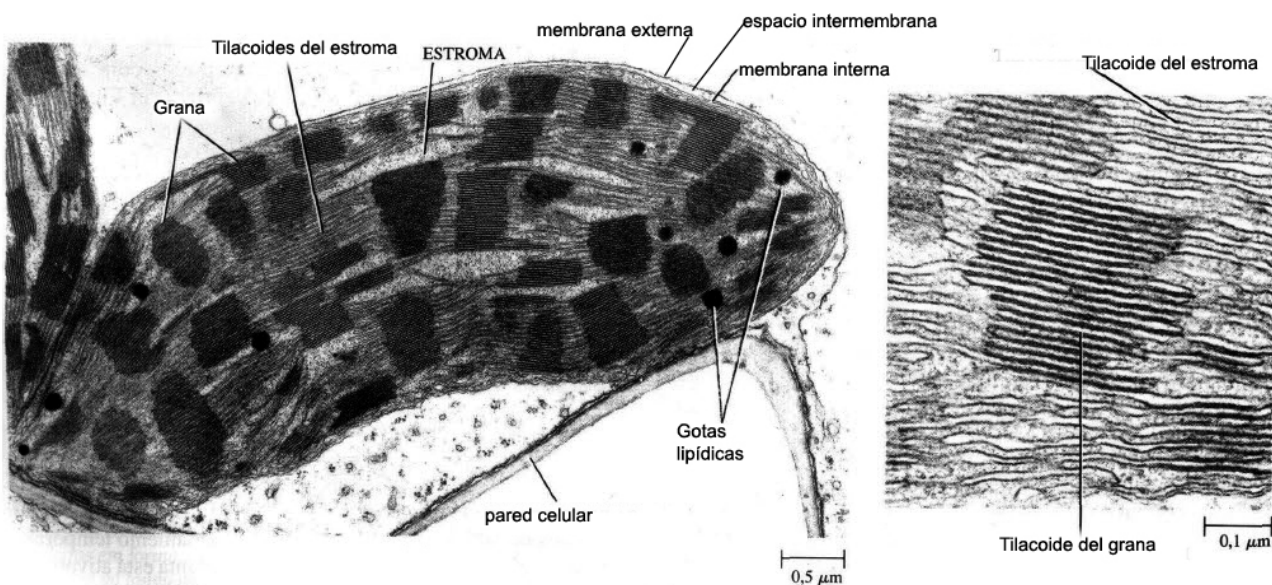
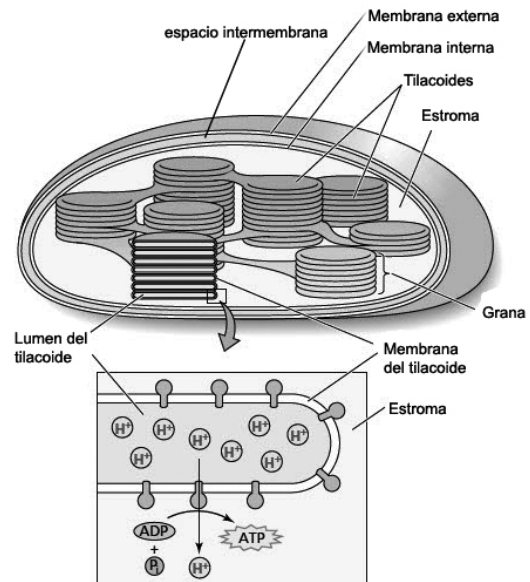
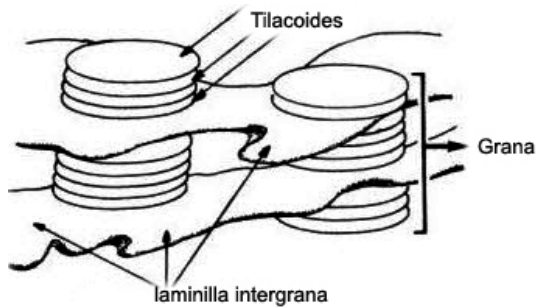
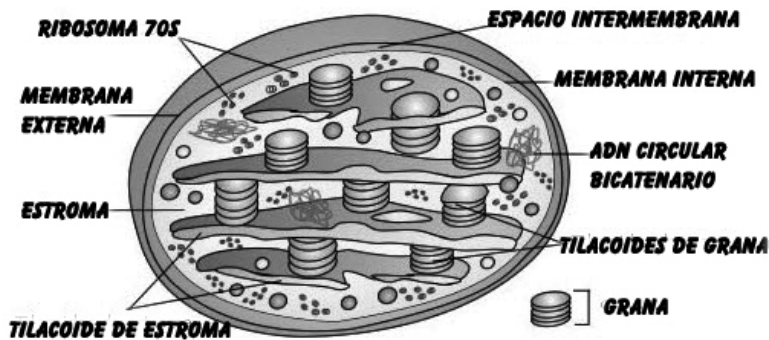
Con el transcurso de la evolución se estableció una asociación simbiótica (con beneficio mutuo). La cianobacteria encontró un medio "seguro" en el seno de la célula eucariota hospedadora y ésta adquirió por medio de sus "invitados" la capacidad de hacer fotosíntesis. Con el tiempo, las cianobacterias huéspedes llegaron a perder su autonomía inicial y se convirtieron en los cloroplastos actuales

Argumentos a favor de la teoría endosimbiótica o endosimbiótica

- Un argumento, ya esgrimido en 1883, es que los cloroplastos nunca se forman de *novo* (es decir, por auto-organización en el seno de la célula), sino que siempre lo hacen por **fisión binaria de cloroplastos ya existentes**, de modo que existe entre ellos una continuidad genética. Las bacterias también se dividen por fisión binaria.
- Los cloroplastos poseen pues su propio genoma. El genoma del cloroplasto consiste en ADN circular (el mismo tipo que poseen las bacterias). El genoma de los cloroplastos, en su secuencia, es similar al de las cianobacterias, la diferencia está en el tamaño. Mientras que el genoma de una cianobacteria contiene más de 3.000 genes, el genoma de un cloroplasto contiene unos 200 genes. Este reducido número puede explicarse por los cambios evolutivos transcurridos. Se sabe que parte de los genes fueron transferidos al núcleo de la célula hospedadora, otros se perdieron. De este modo, la cianobacteria huésped perdió muchos de sus genes y, con ellos, su autonomía.
- El cloroplasto contiene ribosomas. Los ribosomas de los cloroplastos son similares a los que poseen las bacterias (siendo ambos más pequeños que los que posee la célula eucariota hospedadora).

- De los 3.000 tipos de proteínas que contiene un cloroplasto, más del 90% están codificadas por genes situados en el núcleo celular. Dichas proteínas son fabricadas fuera del cloroplasto y luego transferidas a él. Las restantes proteínas están codificadas por el propio genoma del cloroplasto y son fabricadas en el interior de éste por sus propias ribosomas.

Estructura



Generalmente poseen forma discoidal, su tamaño es variable (término medio: 5 a 10 µm de diámetro).

- El cloroplasto está limitado por una **doble membrana**, la externa muy permeable y la interna, menos permeable, con proteínas de transporte.
- Entre las dos membranas el **espacio intermembrana**
- Una cámara interna llamada **estroma** en donde se van a producir las reacciones independientes de la luz u oscuras de la fotosíntesis; también contiene ribosomas y

ADN de características similares al de la célula procarionte (estas dos últimas características explican que el cloroplasto sea un orgánulo semiautónomo).

- Dentro del estroma existe un tercer tipo de membrana que forma un conjunto de sacos apilados a modo de discos llamados **grana**. Cada saco **tilacoide**. Los tilacoides se disponen como pilas de monedas para formar las granas, entre las cuales se extienden laminillas intergrana. La membrana tilacoidal responde al modelo del mosaico lipoproteico. Se encuentra en ella el 50% de los lípidos del cloroplasto y entremezcladas moléculas de clorofila, carotenoides, plastoquinonas que intervienen en las reacciones luminosas o dependientes de la luz de la fotosíntesis.
- Los tilacoides que no forman grana se llaman tilacoides del estroma

Fotosíntesis

Introducción

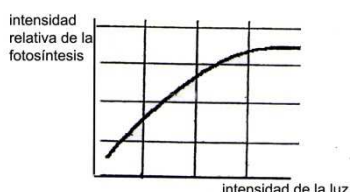
Consiste esencialmente en la captación de luz por pigmentos y la conversión de la luz (energía electromagnética de los cuantos luminosos) en energía electrónica y subsiguientemente en energía en forma de ATP

En términos amplios sería la utilización de la energía lumínica para a partir de CO₂, H₂O y sales minerales (Nitratos, fosfatos, sulfatos, etc.) elaborar compuestos orgánicos

Los productos que se producen en la fotosíntesis y el oxígeno que simultáneamente se elimina al medio, sirven a la vez para el mantenimiento plástico y energético de todos los organismos heterótrofos

Los procesos moleculares que tienen lugar en la fotosíntesis dividen en dos etapas:

- **Fase luminosa.- reacciones dependientes de la luz**
- **Fase oscura.- Reacciones independientes de la luz**



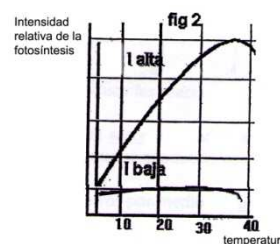
La constatación de la existencia de estas dos etapas, fue realizada ya en 1905 por el fisiólogo vegetal inglés F.F. Blachman, al medir la intensidad de la fotosíntesis a diversas intensidades de luz. Observó:

1º. - En luz tenue a moderada, al aumentar la intensidad lumínica aumentaba la intensidad de la fotosíntesis, pero llegaba un momento en que un aumento de la intensidad de la luz no surtía efecto. (Fig. 1)

2º - Estudió entonces los efectos combinados de la luz y la temperatura. En luz tenue a moderada un aumento de la temperatura no surtía efecto. Un aumento al mismo tiempo de la luz y de la temperatura producía un incremento rápido, pero cuando la temperatura rebasaba los 30°C la intensidad de la fotosíntesis bajaba hasta detenerse el proceso. De esto Blachman dedujo que en la fotosíntesis intervenía más de un conjunto de reacciones.

- ✚ Debe existir un primer grupo de reacciones dependientes de la luz e independientes de la temperatura, de forma que la velocidad de estas reacciones puede ser acelerada aumentando la intensidad de luz
- ✚ En segundo lugar un conjunto de reacciones que no dependen de la luz y que se ven afectadas por la temperatura.

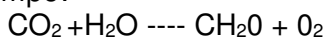
Al aumentar la intensidad de sólo un conjunto de reacciones aumenta la intensidad de- todo el proceso pero sólo hasta el punto que lo permite el segundo grupo de reacciones. que se hace limitante del primero



Hipótesis de Van Niel.-

En 1795, Ingenhousz, sugirió que en la fotosíntesis el dióxido de carbono se escindía para dar lugar a carbono y oxígeno, desprendiéndose este último en forma de gas.

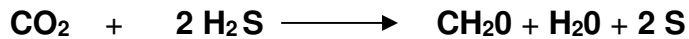
Posteriormente al comprobarse que la proporción de átomos de C, H, y O en los glúcidos era de un átomo de carbono por cada molécula de agua, se aceptó ésta hipótesis durante mucho tiempo:



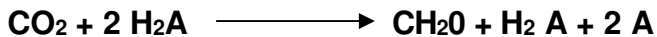
Van Niel echó por tierra esta teoría en 1930, investigando la fotosíntesis de las bacterias rojas el azufre, que utilizaban ácido sulfhídrico en vez de H₂O en la fotosíntesis.

En el curso de la fotosíntesis, estas bacterias van acumulando en su citoplasma gránulos de azufre. Propuso

la siguiente reacción:



Este hallazgo no atrajo demasiado la atención hasta que Van Niel extrapoló y propuso para la fotosíntesis la reacción global:



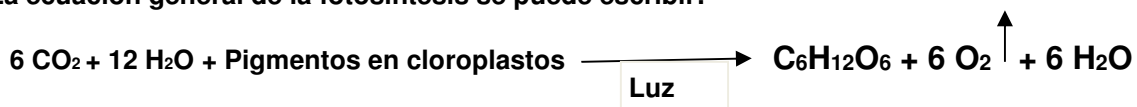
En esta reacción H_2A representa la sustancia oxidable (H_2S , H_2 libre, H_2O , etc.). En las algas fotosintetizadoras y en las plantas superiores H_2A es el agua.

El agua es la molécula que es escindida en la fotosíntesis y no el dióxido de carbono

La utilización de isótopos permitió la demostración de la escisión del agua en la fotosíntesis: Al marcar el oxígeno del agua con O^{18} , este isótopo es que aparece desprendido en el proceso:



La ecuación general de la fotosíntesis se puede escribir:



Vamos a estudiar como:

- > En las reacciones dependientes de la luz se produce ATP y NADPH. Liberándose oxígeno (los enzimas que catalizan estas reacciones se localizan en las membranas de los tilacoides)
- > En las reacciones independientes de la luz, se utiliza el ATP y el NADPH producido en las luminosas para la fijación o incorporación del CO_2 (fotosíntesis del carbono o del NO_3^- fotosíntesis del nitrógeno) a los compuestos orgánicos (los enzimas que catalizan estas reacciones se localizan en el estroma)

Naturaleza de la luz y sus efectos.-

La luz consiste en ondas electromagnéticas emitidas por el Sol (o una fuente luminosa artificial)

Al interactuar con la materia, es decir, en su absorción por átomos o moléculas, **la luz** se comporta como si estuviese formada por pequeños "paquetes" de energía o cuantos llamados fotones

Cuando un átomo absorbe **un quantum** de energía luminosa, un electrón que se encuentra en un orbital adquiere una energía que le permite pasar de una órbita interna a otra más externa. Se dice entonces que la molécula que contiene ese átomo ha pasado a un estado excitado.

Puesto que sólo existe un número determinado de orbitales posibles en los que se puede localizar un electrón y cada orbital posee un nivel específico de energía, es comprensible que una determinada molécula posee átomos que sólo pueden absorber una determinada cantidad de energía

El estado de excitación de una molécula es inestable (duración menor que 10^{-9} s). La molécula vuelve a su estado anterior liberando la energía que absorbió en forma de luz o de fluorescencia.

Reacciones dependientes de la luz o luminosas

Captura de la energía lumínica.-

En las membranas tilacoidales de los cloroplastos, se localizan un conjunto de *pigmentos fotosensibles* (carotenos, xantofilas, ficobilinas, clorofilas, etc.). Los pigmentos poseen dobles enlaces conjugados que son los que captan los fotones y transfieren la energía al centro de reacción donde se encuentra la clorofila a

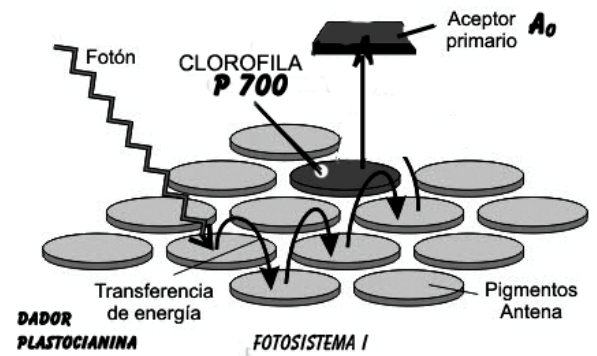
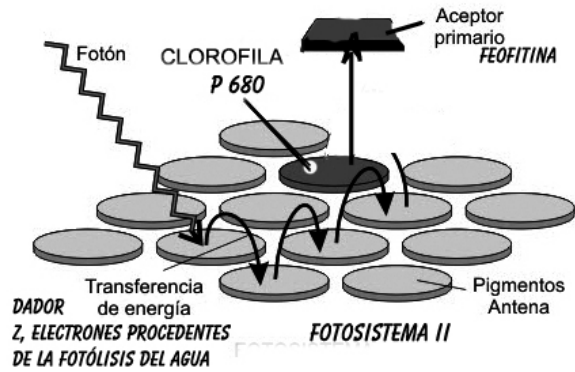
La clorofila está asociada a aceptores y dadores de electrones formando un complejo colector de luz llamado fotosistema

La captación de energía por un fotosistema produce la excitación de electrones. El electrón excitado no vuelve a su posición primitiva (no hay emisión de calor o fluorescencia) sino que se transfiere a un aceptor de electrones que se reduce.

Como consecuencia de la pérdida de un electrón, aparece en la molécula de clorofila un "agujero" que se llena con un electrón procedente de un dador localizado en su proximidad

Existen dos fotosistemas llamados Fotosistema I y Fotosistema II que se descubrieron por que

la molécula de clorofila de los dos centros absorbe energía de longitud de onda distinta



Existen dos vías alternativas para el flujo de electrones:

*Que se activen los dos fotosistemas (I y II) se llama **Fotofosforilación no cíclica o acíclica**

*Que se active sólo el fotosistema I, sería la **Fotofosforilación cíclica**

Fotofosforilación acíclica o no cíclica

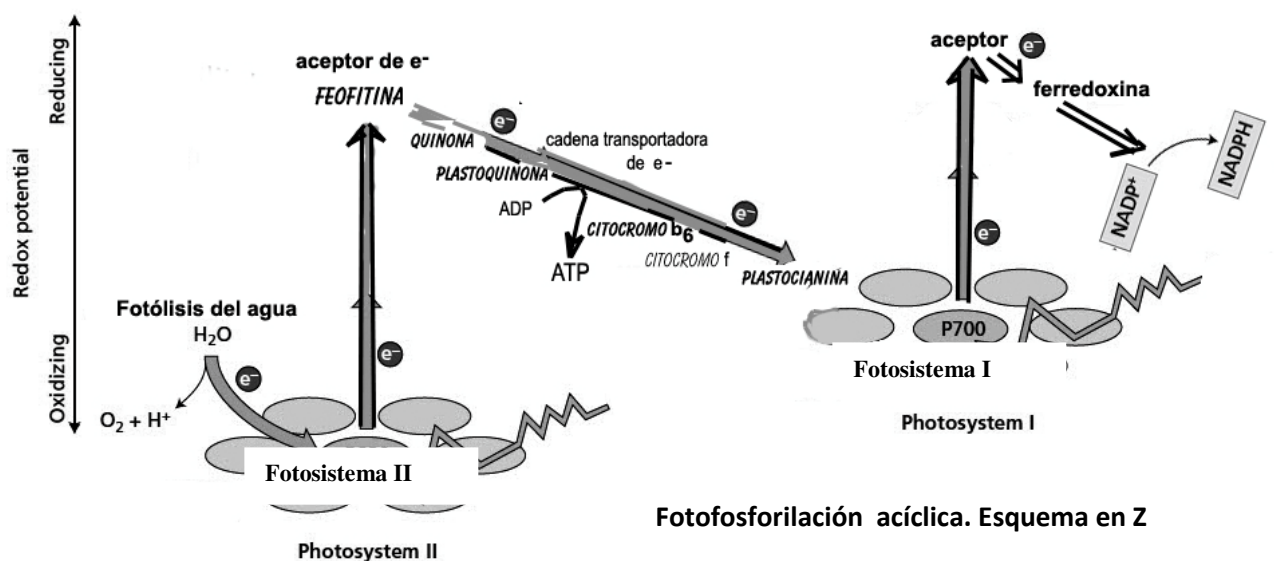
En cada fotosistema la energía de la luz absorbida por la clorofila del centro de reacción no se disipa, sino que es utilizada para impulsar un flujo de electrones que circula desde un dador (el agua) a un aceptor (el NADP^+) en sentido contrario a como tiene lugar en la mitocondria

Cuando la luz incide en el fotosistema II se produce la excitación del P-680, de forma que los electrones excitados son recogidos por un aceptor (la feofitina). Los huecos generados en el P-680 se llenan con electrones procedentes de la fotólisis del agua, por lo que el P-680 recupera la situación inicial.

Los electrones captados por el aceptor (feofitina), son cedidos a una cadena transportadora de electrones (quinona, plastoquinona, citocromo b_6 , citocromo f, plastocianina). La energía de la transferencia electrónica está acoplada a una ATPasa, es decir, a la producción de ATP (fotofosforilación). Los mecanismos son similares a los estudiados en la mitocondria (hipótesis quimiosmótica)

Al incidir la luz sobre el fotosistema I, se excita la P-700. Los electrones excitados se ceden a un aceptor que a su vez los transfiere a la ferredoxina y por último al NADP^+ que pasa a $\text{NADPH} + \text{H}^+$

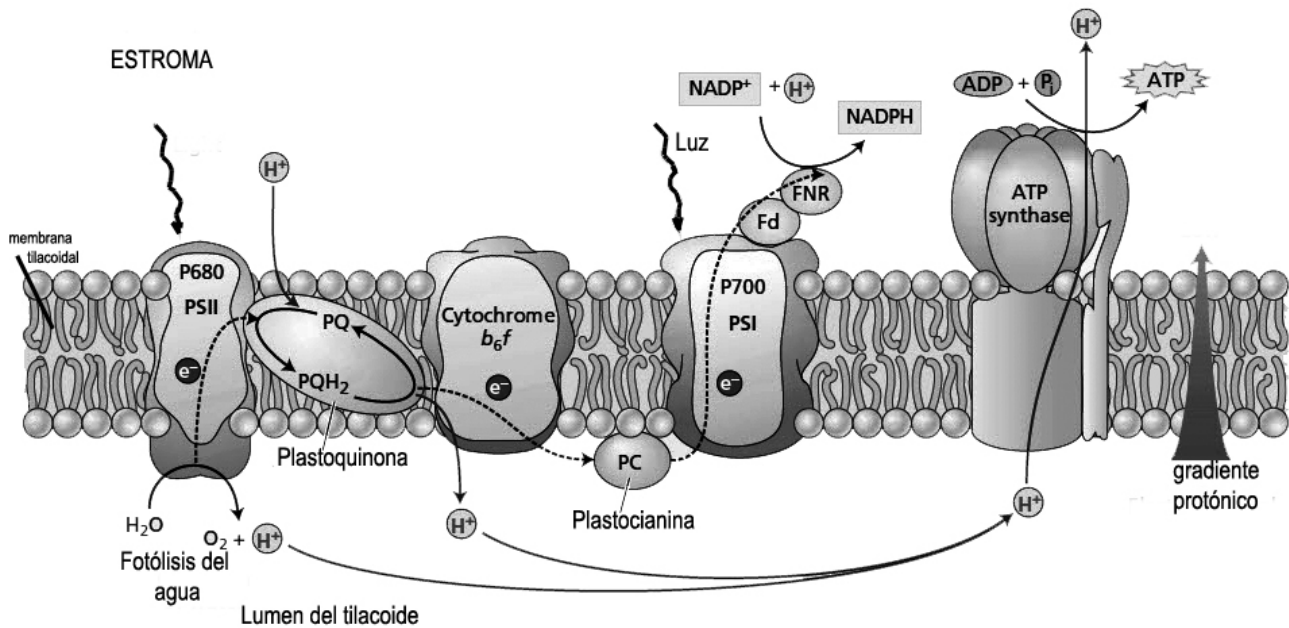
El fotosistema I recupera los electrones de la plastocianina



Fotofosforilación acíclica. Esquema en Z

Fotofosforilación en el transporte electrónico

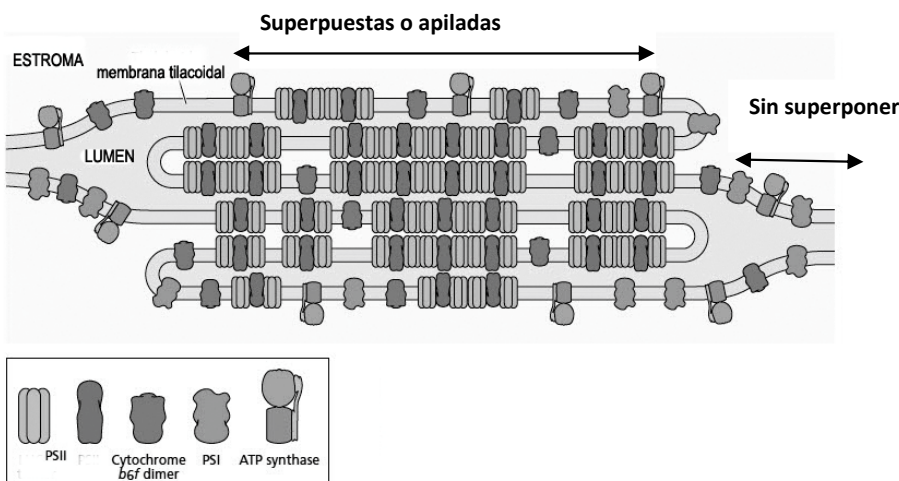
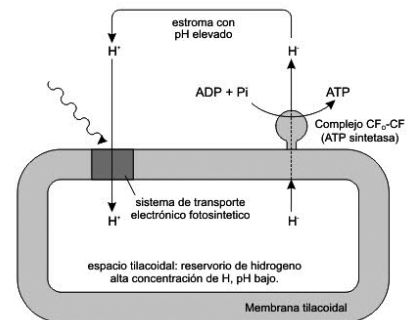
En la membrana de los tilacoides, el transporte de los electrones se aprovecha para bombear protones desde el estroma al interior del tilacoide. Este bombeo origina un gradiente protónico, de tal forma que cuando los protones atraviesan nuevamente la membrana del tilacoide (pasando del interior de tilacoide al estroma) una ATP-asa de la membrana tilacoidal genera ATP



Los dos fotosistemas están separados. Las membranas tilacoidales de muchas plantas están diferenciadas en dos regiones

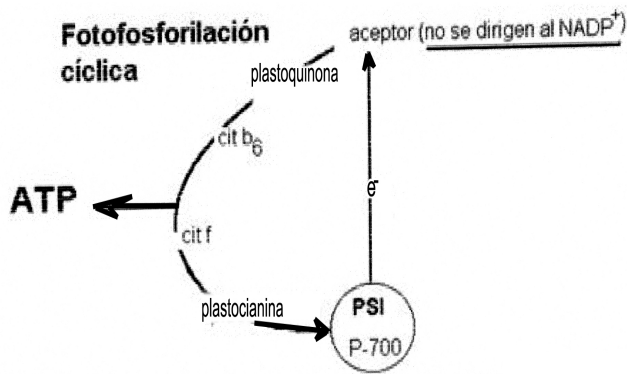
- Superpuestas o apiladas
- No superpuestas (sin apilar)

El fotosistema I se localiza preferentemente en las regiones sin superponer, mientras que el fotosistema II es más abundante en las regiones superpuestas



⇒ En la fotosíntesis anoxigénica el dador de electrones es una sustancia distinta del agua, es ejemplo el H_2S , por lo que en el proceso no se desprende oxígeno. El aceptor de protones y electrones es el NAD^+ (bacterias fotosintéticas)

Fotofosforilación cíclica



Sólo actúa el fotosistema I, por ello no hay fotólisis del agua, ni desprendimiento de oxígeno, ni se genera NADPH. Únicamente se produce ATP

El carácter cíclico o no cíclico del flujo de electrones está regulado por la concentración de NADPH-

Cuando la concentración de NADPH es alta (hay acumulación de NADPH) se favorece el flujo cíclico. Si existe baja concentración de NADPH se favorece el flujo no cíclico.

Como veremos después en Ciclo de Calvin (reacciones oscuras) se requiere mayor cantidad de ATP que de NADH, por ello llegado un momento se hace necesaria la utilización de la vía cíclica.

Fase oscura (Asimilación fotosintética)

Los elementos esenciales para la síntesis de principios inmediatos se encuentran en la naturaleza en estado altamente oxidado (CO_2 , NO_3^- , SO_4H_2 , etc.), necesitan ser reducidos siendo precisa también energía para poder ser incorporados a las rutas de biosíntesis.

La reducción y la energía son aportadas por el NADPH y el ATP que se producen en las reacciones luminosas de la fotosíntesis.

✚ Asimilación fotosintética del carbono Consiste en la reducción de moléculas de CO_2 para formar glúcidos mediante las fuentes de energía (ATP) y la fuente reductora (NADPH) obtenidas en la fase luminosa. La etapa oscura ocurre en la matriz del cloroplasto con la intervención de numerosas enzimas que actúan en un ciclo.

✚ Asimilación fotosintética del nitrógeno

Reacciones oscuras: Asimilación fotosintética del carbono.-

La fijación del CO_2 no es de la misma forma en todas las plantas, que en función a este criterio se clasifican en dos grupos:

- ❖ Plantas C_3 que es el grupo más numeroso y que estudiaremos
- ❖ Plantas C_4 , aquellas adaptadas a vivir en lugares secos (Cactáceas, Caña, maíz, trigo, etc.)
- ❖ Plantas CAM

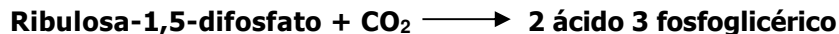
Ciclo de Calvin

Se suelen distinguir tres etapas:

- ① **Fijación del dióxido de carbono**
- ② **Fase reductiva**
- ③ **Regeneración de la ribulosa-1,5-difosfato**

①Fijación del CO₂. -

En el estroma del cloroplasto se encuentra la ribulosa-1,5-difosfatocarboxilasa, abreviadamente RuBisCO que cataliza la reacción:

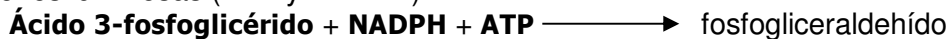


Se ha producido por esta reacción la incorporación del carbono inorgánico a los **compuestos orgánicos**.

El enzima difosfato carboxilasa oxidasa (RuBisCO) es un enzima que trabaja con gran lentitud. Son necesarias muchas moléculas de enzima para que el cloroplasto funcione con eficacia, es por ello el enzima más abundante de la naturaleza.

②Fase reductiva.

El ácido 3-fosfoglicérico debe ser reducido para poder ser utilizado en la biosíntesis de monosacáridos u otros compuestos orgánicos. Para reducirlo intervienen los productos de las reacciones luminosas (ATP y NADPH)

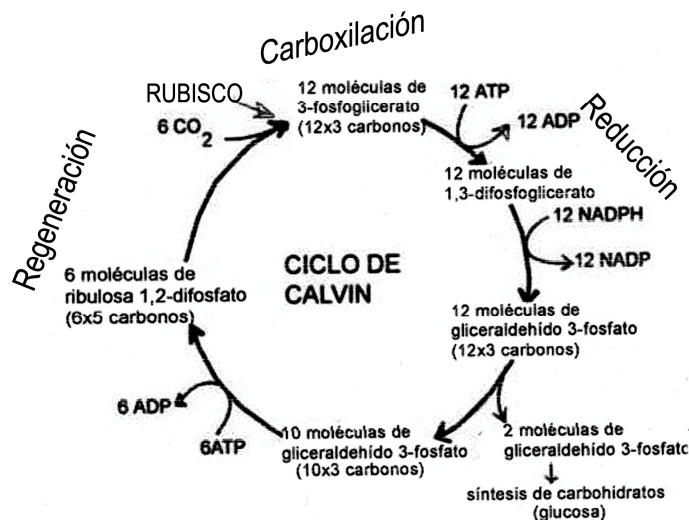


El 3- fosfogliceraldehído es una triosa que puede ser utilizada metabólicamente para la biosíntesis de otros compuestos orgánicos.

③Regeneración de la ribulosa-1,5-difosfato. -

Las moléculas de 3-fosfogliceraldehído son utilizadas para regenerar la ribulosa-1,5-difosfato mediante una serie de transformaciones que conducen primero a la ribulosa-5-fosfato, para posteriormente y utilizando el ATP producido en las reacciones luminosas llegar a la ribulosa1,5-difosfato

Si indicamos el ciclo para 6 carbonos sería:



El esquema representa las moléculas necesarias para la elaboración de dos moléculas de gliceraldehído 3-fosfato (1 molécula de glucosa)

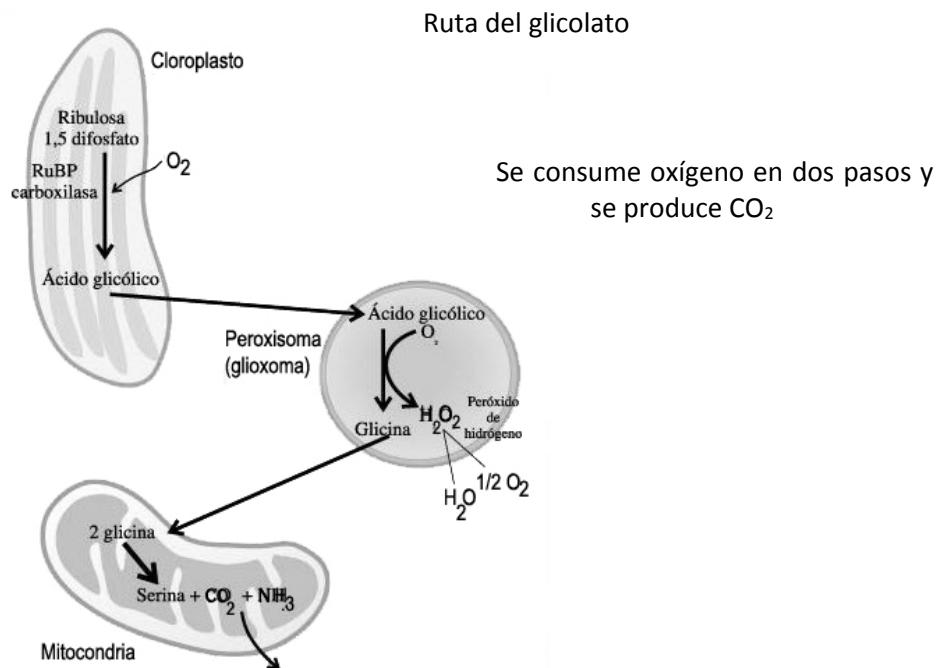
Por cada seis moléculas de CO₂ fijadas se obtienen dos de gliceraldehído-3-P con un gasto de 18 moléculas de ATP y 12 de NADPH que proceden de las reacciones luminosas de la fotosíntesis

FOTORRESPIRACIÓN o Respiración peroxisómica (Glioxímica)

Es la respiración que realizan las plantas C_3 , cuando a la vez están fotosintetizando. El enzima **RuBisCO** (ribulosa carboxilasa oxidasa) además de utilizar el CO_2 como sustrato para fijar a la ribulosa 1,5-difosfato, puede también utilizar el oxígeno (es decir, actuar como oxidasa)

La RuBisCO es, por ello, un enzima bifuncional, actúa como carboxilasa o como oxidasa, según la concentración de CO_2 y de oxígeno que exista en el microambiente en el que se producen las reacciones

- Cuando la concentración de CO_2 es mayor que la del O_2 , el enzima RuBisCO actúa como carboxilasa: Fija una molécula de CO_2 a la ribulosa difosfato (ciclo de Calvin)
- Si la concentración del O_2 es mayor que la del CO_2 , el enzima RuBisCO actúa como oxidasa: Rompe la molécula de ribulosa difosfato en una molécula de 3-fosfogliceraldehído y otra de ácido fosfoglicólico. El ácido fosfoglicólico sale de los cloroplastos y entra en los peroxisomas (glioxomas) de las células fotosintéticas. Allí, se oxida y, a través de ciertas reacciones químicas, se forman peróxido de hidrógeno y el aminoácido glicina. Dos moléculas de glicina así producidas son transportadas a las mitocondrias. Allí se transforman en una molécula de serina (otro aminoácido), una de dióxido de carbono y una de amoníaco. Este proceso, pues, conduce no ya a la fijación sino a la pérdida de una molécula de dióxido de carbono. No obstante, a diferencia de la respiración mitocondrial propiamente dicha, la fotorrespiración no produce ATP ni NADH. En condiciones atmosféricas normales, hasta el 50% del carbono fijado durante la fotosíntesis puede ser reoxidado a CO_2 durante la fotorrespiración. Así, la fotorrespiración reduce en gran medida la eficiencia fotosintética de algunas plantas



Ciclo de C_4 de Hatch y Slack. Plantas C_4

En estas plantas la fijación del CO_2 y la actividad de la enzima RuBisCO están separadas espacialmente

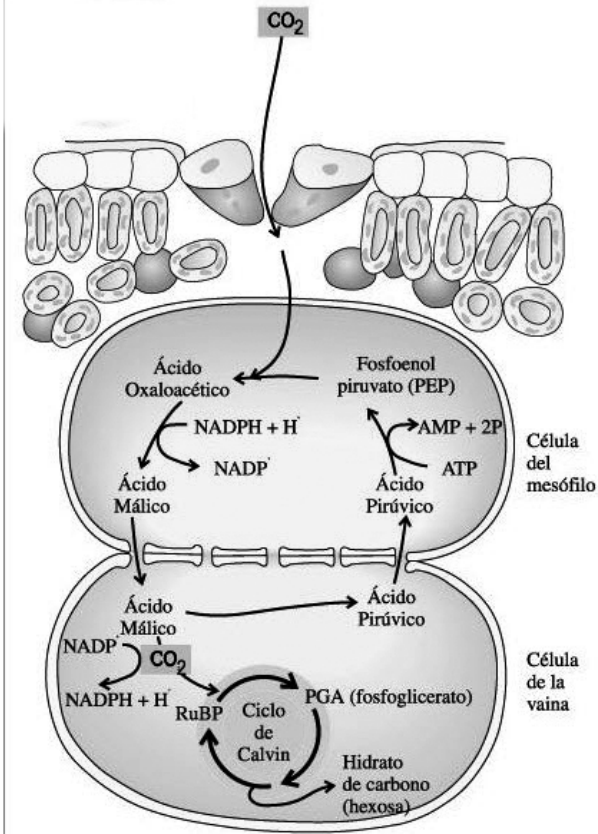
Las plantas C_4 como las plantas de origen tropical cultivadas en zonas como el maíz, caña de azúcar y sorgo (en contraposición a las C_3), han desarrollado un procedimiento: cambio en la estructura de las hojas y presencia de determinados enzimas, que impide la fotorrespiración

El CO_2 que fija el enzima RuBisCO en el ciclo de Calvin, no procede directamente de la atmósfera, sino que el CO_2 de la atmósfera es incorporado, en las **células del mesófilo**, a una molécula de 3C, el **fosfoenolpiruvato (PEP)** que se convierte en un compuesto de 4C, el **ácido**

oxalacético. Esta reacción es catalizada por la enzima **PEP carboxilasa**. Luego el ácido oxalacético se reduce a ácido málico. Este compuesto es transportado a un cloroplasto de las **células de la vaina fascicular**. Allí pierde CO_2 (se descarboxila) para producir CO_2 y ácido pirúvico. Entonces el CO_2 entra en el ciclo de Calvin.

El ácido pirúvico retorna a la célula del mesófilo, donde se fosforila a PEP.

La PEP carboxilasa posee mayor afinidad por el CO_2 que las RuBisCO (enzima que cataliza la incorporación del CO_2 a la ribulosa di P). Incluso a bajas concentraciones de CO_2 , la enzima funciona rápidamente para fijarlo al PEP. En comparación con la Rubisco, fija el CO_2 , más pronto y a niveles más bajos



Plantas CAM

La captación del CO_2 y la actuación del enzima RuBisCO están separadas en el tiempo

Esta vía metabólica es semejante a la vía C_4 , sin embargo en la vía CAM la separación de los dos carboxilaciones no es espacial, como ocurre en las plantas C_4 , sino temporal.

Estas plantas tienen dos carboxilaciones separadas temporalmente:

- 1º: Fijación nocturna de CO_2 . Esta primera fase se da en la noche (vía de 4 carbonos), cuando tienen los estomas abiertos. A través de ellos la planta capta CO_2 atmosférico y la fosfoenolpiruvato carboxilasa lo incorpora por carboxilación al fosfoenolpiruvato (PEP) que se transforma en oxaloacetato (OAA) con el desprendimiento de un grupo fosfato; el oxaloacetato formado de la prefijación de CO_2 es reducido en el citosol a malato mediante la NAD-malato deshidrogenasa, el malato es bombeado con gasto de energía a las vacuolas, donde se va acumulando como ácido málico y es almacenado, provocando que el contenido vacuolar sea muy ácido (cerca de pH 3) durante la noche.
- 2º: Con la salida del sol, los estomas se cierran **previniendo la pérdida de agua** e impidiendo la adquisición de CO_2 . El ácido málico sale de la vacuola y se descarboxila liberando el CO_2 y ácido pirúvico el cual es devuelto al ciclo tras ser fosforilado con ATP, produciendo nuevamente fosfoenolpiruvato. Ya que los estomas están cerrados, el CO_2 liberado internamente no puede escapar de la hoja. La concentración elevada en el interior de CO_2 suprime efectivamente la oxigenación fotorrespiratoria de la ribulosa 1,5-bisfosfato y favorece la carboxilación. Este mecanismo de concentración de dióxido de carbono permite disminuir la probabilidad de que entre un O_2 en el sitio activo de la RuBisCO por lo que la eficiencia fotosintética es mayor

Asimilación fotosintética del nitrógeno.

En condiciones naturales el nitrógeno está a disposición de las plantas en forma de nitrato (NO_3^-)

Existen unas bacterias simbióticas de ciertas plantas capaces de fijar el nitrógeno atmosférico (Fijación simbiótica del nitrógeno). Las leguminosas (guisantes, judías, trébol, alfalfa, soja, etc.) y entre las no leguminosas: el aliso, mirto, espino, etc., pueden ser sus raíces invadidas por un grupo de bacterias (principalmente especies del género *Rhizobium*). Las bacterias consiguen su entrada en el parénquima de la raíz y dan lugar a la formación de nódulos (una estructura organizada, que posee unos sacos membranosos que rodean a las bacterias) que están en contacto con el sistema vascular de la planta.

Los *Rhizobium* cultivados fuera de las raíces de una planta son incapaces de fijar el nitrógeno atmosférico. Esta observación establece que aunque los enzimas fijadores del nitrógeno se localizan en el interior de las bacterias, la planta debe de suministrar algún componente esencial para el proceso de fijación.

La fijación del nitrógeno no simbiótica es realizada por algunos microorganismos y las cianobacterias (algas cianofíceas), bacterias aerobias del suelo como *Azotobacter* y aerobias como el *Clostridium*.

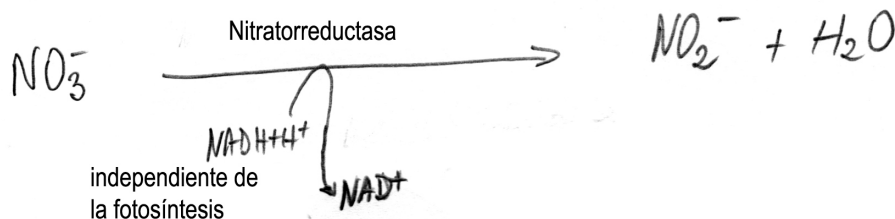
La planta para poder utilizar el nitrógeno que absorbe en forma de nitrato **debe de reducirlo a ión amonio, para ello se utiliza el NADPH procedente de las reacciones luminosas de la fotosíntesis.**

El proceso tiene lugar en dos etapas:

1ª Reducción del nitrato (NO_3^-) a nitrito (NO_2^-) en el citosol extraplastidial

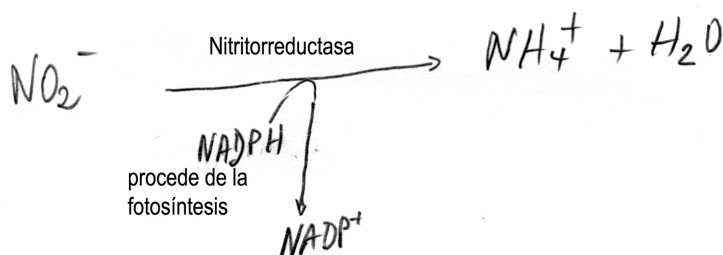
Este proceso tiene lugar con la intervención de la nitratorreductasa y utiliza NADH como donante de electrones, es también necesario el FAD o FMN *como cofactor*

Esta reacción es independiente de la fotosíntesis (El NADH puede proceder de la glucólisis)



2ª Reducción del nitrito (NO_2^-) a catión amonio NH_4^+ reacción en la que interviene el enzima nitritoreductasa que se localiza en el estroma de los cloroplastos

Esta reacción si es dependiente de la fotosíntesis



El amonio no se acumula pues es un tóxico celular por lo que utiliza inmediatamente para la síntesis de aminoácidos o de nucleótidos

Partimos de $FN = FB - (FR + RM)$ FN= fotosíntesis neta FB = fotosíntesis bruta
FR= fotorrespiración RM= Respiración mitocondrial

Al tiempo que la fotosíntesis consume CO_2 y libera O_2 , la fotorrespiración y la respiración mitocondrial consumen O_2 y liberan CO_2 ; una elevada concentración externa de O_2 favorecerá la fotorrespiración a costa de la fotosíntesis.

Al tiempo que la fotosíntesis consume CO_2 y libera O_2 , la fotorrespiración y la respiración mitocondrial consumen O_2 y liberan CO_2 ; una elevada concentración externa de O_2 favorecerá la fotorrespiración a costa de la fotosíntesis.

- La **luz**, Cuando el nivel de iluminación es muy bajo o nulo, se registran valores de FN negativos, ya que con escasa luz la FB se interrumpirá (lo mismo de la FR), pero la RM no se verá afectada. El valor de iluminación señalado como I_0 , es el **punto de compensación lumínica** y representa la cantidad de luz con la cual FN vale cero, debido a que FB se iguala a FR + RM. Para valores de iluminación mayores que I_0 , FN será siempre positiva.
- La **concentración atmosférica de CO_2** , Si la intensidad luminosa es elevada y constante, el proceso fotosintético aumenta en relación directa con la concentración de CO_2 en el aire, hasta llegar a un cierto límite, en el cual se estabiliza. **Concentración de O_2** . Cuanto mayor es la concentración de oxígeno en el aire, menor es el rendimiento fotosintético, debido a los procesos de fotorrespiración.
- La **temperatura**, debido a su influencia en todos los procesos enzimáticos y metabólicos. Cada especie está adaptada a vivir dentro de un intervalo de temperaturas. Dentro de ese intervalo, a mayor temperatura, mayor eficacia de las enzimas y, por tanto, mayor rendimiento fotosintético. Si se sobrepasan los límites de temperatura, se producen alteraciones enzimáticas y el rendimiento disminuye
- La **disponibilidad de agua**, que puede afectar al grado de apertura estomática y por tanto a la difusión del CO_2 ,
- La **disponibilidad de nutrientes**

- Tipo de planta C3, C4 o CAM
- Densidad de los estomas
- Área foliar
- Edad de la hoja
- Niveles hormonales
- Procesos metabólicos

Quando en un proceso influyen muchos factores, aquel que en cada caso esté al mínimo, determina decisivamente la marcha de todo el proceso: **Ley del mínimo o de los factores limitantes**. Así por ejemplo, si es insuficiente el aprovisionamiento de CO₂, ni las más favorables condiciones de luz y temperatura podrían ser aprovechadas y la asimilación sólo puede alcanzar la velocidad que le permita la escasa aportación del CO₂.

Rutas anabólicas

Gluconeogénesis

Es la ruta metabólica mediante la que se forma glucosa a partir de precursores de naturaleza no glucídica

Cuando el organismo está bien alimentado y el nivel de glucosa en sangre es adecuado, las células hepáticas elaboran:

- Con la glucosa, glucógeno (Glucogenogénesis)
- Lleva el exceso de glucosa a pirúvico y este a acetil-CoA para la biosíntesis de ácidos grasos, que serán almacenados en forma de triacilglicéridos en el tejido adiposo.

En condiciones de ayuno, es necesario que se mantenga en nivel de glucosa en sangre (es el principal combustible para el cerebro, médula adrenal, glóbulos rojos, etc.)

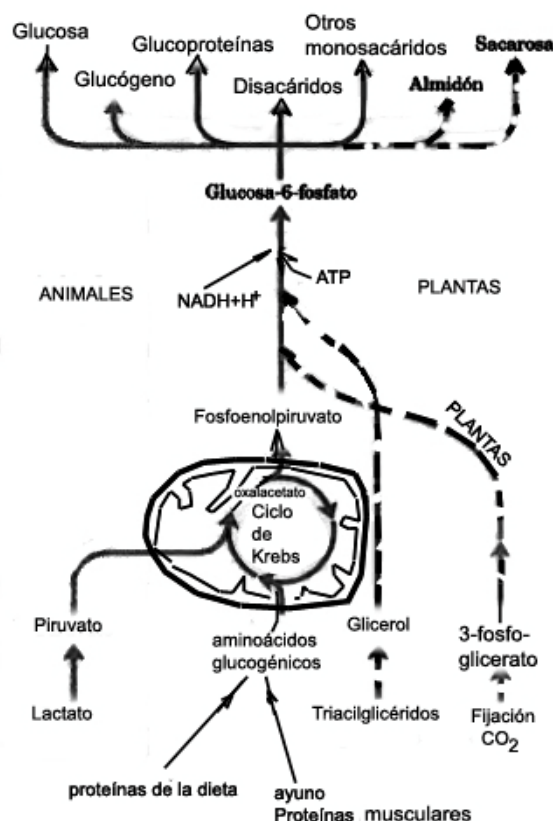
Los precursores gluconeogénicos más importantes son:

- ✚ El **lactato** producido a partir de glucosa por algunas células como las musculares y glóbulos rojos
- ✚ El **glicerol** procedente de la hidrólisis de los triacilglicéridos
- ✚ Algunos **aminoácidos** (glucogénicos) procedentes de la hidrólisis de las proteínas de la dieta, y durante un periodo de ayuno de las proteínas musculares

En la vía glucogénica de conversión del piruvato en glucosa hay seis pasos que coinciden con la glucólisis, pero hay tres característicos de la gluconeogénesis. Esto es suficiente para considerar que son rutas diferentes, pues una ruta puede ser activada mientras la otra es inhibida

Los animales no pueden convertir los ácidos grasos en glucosa debido a que el acetil-CoA no puede transformarse ni en oxalacetato ni en piruvato

Las plantas en el ciclo de glioxilato pueden producir oxalacetato a partir de acetil-CoA, permitiendo el paso de lípidos a glucosa

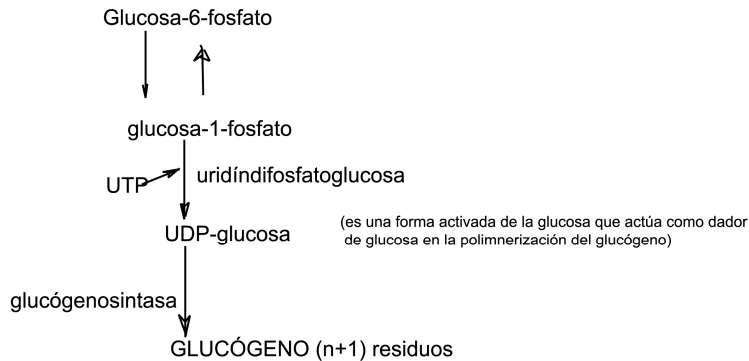


Sólo la transformación del piruvato en oxalacetato tiene lugar en la mitocondria
Todo lo demás en el citosol

Glucogenogénesis

El glucógeno es una forma de almacenamiento de glucosa fácilmente movilizable, se encuentra formando inclusiones citoplasmáticas (gránulos de glucógeno) en el hígado y músculos.

Recordar que en el hígado la glucosa 6 - P puede ser transformada en glucosa mediante el enzima glucosa - 6- fosfatasa, lo que permite al hígado liberar glucosa a la sangre para su uso por las células. Los músculos al carecer del enzima no pueden liberar glucosa a la sangre



El proceso de ramificación del glucógeno tiene lugar mediante la actuación de un enzima desramificante que convierte algunos enlaces ($1\alpha \rightarrow 4$) en enlaces ($1\alpha \rightarrow 6$). Para ello transfiere bloques de unos 7 residuos de glucosa desde un extremo a un punto más interior de la misma cadena o de otra cadena.

Las ramificaciones dan lugar a gran número de extremos en los que se facilita la acción de uno de las dos posibles enzimas que actúan: La glucogenosintasa y la glucógeno fosforilasa

La regulación de la síntesis o de la degradación del glucógeno es hormonal (AMPc)

La insulina aumenta la capacidad del hígado para formar glucógeno, mientras que la epinefrina y el glucagón tienen efectos contrarios

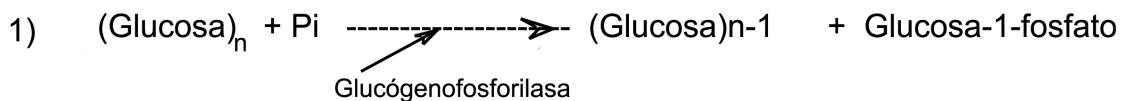
La epinefrina aumenta la glucogenólisis en las células musculares, el hígado es más sensible al glucagón

Glucogenólisis

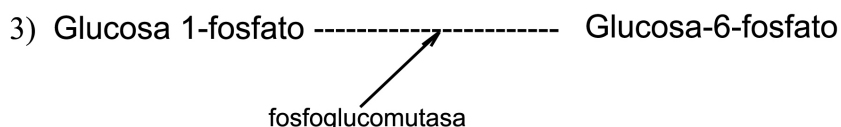
Degradación del glucógeno a moléculas de glucosa

Precisa tres enzimas:

- 1.- Glucógenofosforilasa
- 2.- Enzima desramificante del glucógeno
- 3.- Fosfoglucomutasa



- 2) La glucógeno fosforilasa no puede escindir los enlaces ($1\alpha \rightarrow 6$)
El enzima citado hidroliza el enlace el resto de glucosa que va unido al enlace O-glucosídico ($1\alpha \rightarrow 6$)



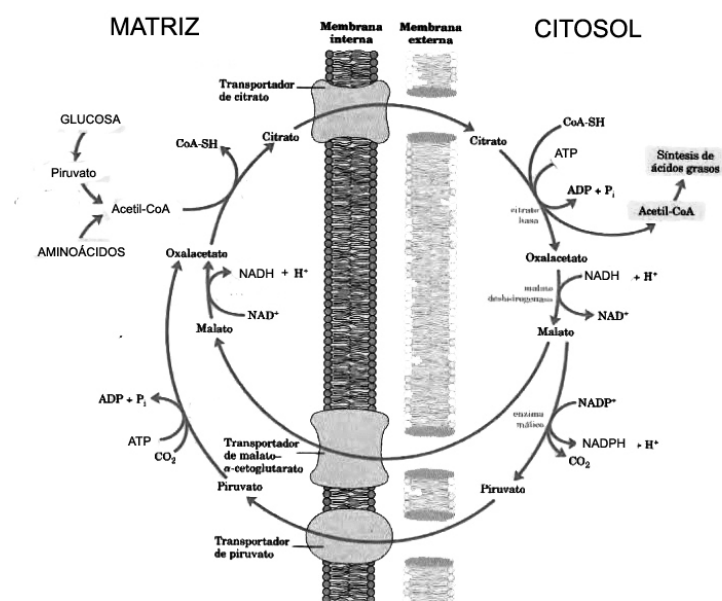
En el hígado existe otra enzima, la glucógeno-6-fosfatasa necesaria para pasar la glucosa-6-fosfato a glucosa, que de esta forma puede salir de la célula para ser utilizada por otros tejidos

Biosíntesis de ácidos grasos

La síntesis de ácidos grasos tiene lugar en el citosol de las células animales y en los cloroplastos en la vegetales

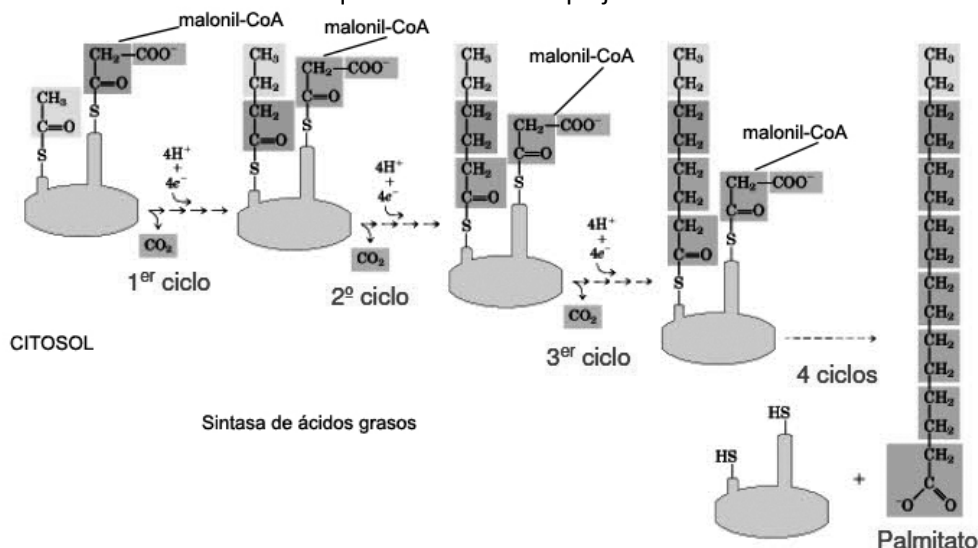
El precursor para la biosíntesis es el acetil-CoA que procede de la degradación de glúcidos y algunos aminoácidos

Como el acetil-CoA se forma en la mitocondria debe ser transportada a través de la membrana al citosol. Como la membrana mitocondrial interna es impermeable al acetil-CoA, el acetil-CoA sale de la mitocondria en forma de citrato (para ello el acetil-CoA debe ser concentrado con el acetato para dar el citrato de forma similar a la primera reacción del ciclo de Krebs). El citrato sale de la mitocondria mediante un transportador, en el citosol se transforma en oxalacetato que regresa a la mitocondria y el acetil-CoA se utiliza en la biosíntesis de ácidos grasos



Salvo el primer acetil-CoA que actúa como cebador todos los demás se incorporan activados en forma de **Malonil-CoA** (procede de la carboxilación del acetil-CoA)

Intervienen 7 enzimas que forman un complejo multienzimático llamado **ácido graso sintasa**



	Mitoβ-oxidación	Síntesis de ácidos grasos
Localización celular	Mito (animales) Cloroplastos (células fotosintéticas)	Citoplasma (animales) Cloroplastos (células fotosintéticas)
Cofactores	NADH+H ⁺ FADH ₂	NADPH+H ⁺
Complejo multienzimático	No	SI (ácido graso sintasa)
Intermedarios	Acetil CoA	Malonil CoA

Biosíntesis de aminoácidos

La capacidad de sintetizar aminoácidos varía considerablemente en las distintas especies

Las plantas superiores y muchos microorganismos son capaces de formar los 20 aminoácidos que componen las proteínas.

Nuestra especie sólo es capaz de elaborar 11 de los 20 aminoácidos. Se llaman esenciales a aquellos aminoácidos que deben tomarse en los alimentos al no poder ser elaborados por las células del organismo.

Los que sí se pueden elaborar se llaman no esenciales

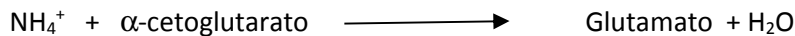
En el proceso de biosíntesis hay que considerar:

- El origen de los esqueletos carbonados
- El origen del grupo amino

Los esqueletos carbonados, dependiendo del aminoácido de que se trate, proceden fundamentalmente de intermediarios de la glucólisis y del ciclo de Krebs

Los átomos de nitrógeno proceden del catión amonio (NH_4^+) procedente de otros aminoácidos de la dieta

El NH_4^+ se incorpora uniéndose al α -cetoglutarato para formar glutamato en una reacción inversa a la estudiada en la degradación de aminoácidos



El glutamato transfiere el NH_4^+ mediante reacciones de transaminación a otros cetoácidos para formar los aminoácidos

El hígado es el lugar donde se produce la mayor parte de la biosíntesis de aminoácidos no esenciales, así como la degradación de todos los aminoácidos