

TEMA 11: RUTAS ANABÓLICAS

Es el conjunto de reacciones metabólicas mediante las cuales a partir de compuestos sencillos (orgánicos o inorgánicos), llamados metabolitos sencillos o **precursores**, se sintetizan moléculas más complejas.

En las rutas anabólicas se gasta el ATP obtenido gracias al catabolismo



Los procesos anabólicos son **endergónicos** (necesitan la energía almacenada en los enlaces del ATP que se libera cuando se rompen dando $ADP + Pi$) y son también **reductores** (los e^- que ganan provienen de coenzimas reducidos como el $FADH_2$, $(NADH + H^+)$ o $(NADPH + H^+)$).

A diferencia del catabolismo, el anabolismo no es igual en seres autótrofos y heterótrofos.

* Tipos de procesos anabólicos:

- **Anabolismo autótrofo** (plantas, algas y algunas bacterias): Consiste en sintetizar a partir de **moléculas inorgánicas** (CO_2 , H_2O , NO_3^-) **moléculas orgánicas sencillas** (monosacáridos, aminoácidos, etc.). Según la fuente de energía que se utilice se diferencia:
 - **Fotosíntesis:** Utiliza la energía solar (la realizan organismos fotoautótrofos como plantas, algas y algunas bacterias como las cianobacterias).
 - **Quimiosíntesis:** Utiliza la energía química que se desprende en reacciones de oxidación de compuestos inorgánicos (la realizan algunas bacterias quimioautótrofas como las bacterias nitrificantes o bacterias incoloras del S) para generar ATP.
- **Anabolismo heterótrofo** (en organismos heterótrofos como nosotros): Es el proceso mediante el cual a partir de **moléculas orgánicas sencillas** (más oxidadas) se sintetizan **moléculas orgánicas más complejas** (muy reducidas). La energía necesaria se obtiene de la hidrólisis del ATP que se obtuvo en el catabolismo. Este proceso es similar en organismos autótrofos, la diferencia radica en que los organismos **heterótrofos** obtienen las moléculas orgánicas sencillas (ya sintetizadas) a través de los alimentos ingeridos y no a partir de moléculas inorgánicas.

La mayoría de las rutas del anabolismo heterótrofo tienen lugar en el **citosol**.

1. ANABOLISMO AUTÓTROFO: LA FOTOSÍNTESIS

La **fotosíntesis** es un proceso anabólico que permite que las células captén la energía luminosa del sol y la transformen en energía química, la única energía útil para cualquier ruta metabólica. La energía es aprovechada para la biosíntesis de moléculas (glucosa y otras moléculas orgánicas) y la que no se utiliza se almacena en moléculas energéticas como el ATP.

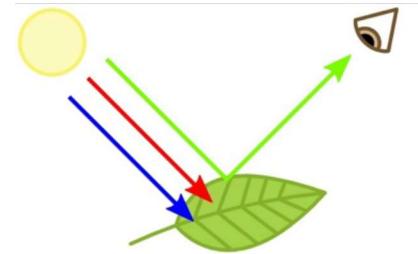
* IMPORTANCIA DE LA FOTOSÍNTESIS

- ✓ La fotosíntesis es probablemente el **proceso bioquímico más importante de la Biosfera**, ya que constituye la **fuente primaria de materia orgánica**. Además, la energía solar captada por los organismos fotosintéticos (**PRODUCTORES**) no sólo constituye su propia fuente de energía, sino que es además la fuente de energía de casi todos los organismos heterótrofos (**CONSUMIDORES**) y, por tanto, la **base de las cadenas tróficas**. La síntesis de moléculas orgánicas a partir de moléculas inorgánicas permite que, a partir de los organismos autótrofos, puedan subsistir los heterótrofos.
- ✓ La fotosíntesis (principalmente de las cianobacterias) fue la responsable del **cambio producido en la atmósfera primitiva**, que era anaerobia y reductora pero al llenarse de O_2 se hizo oxidante, posibilitando el desarrollo de organismos aerobios.

- ✓ Es responsable de la **captación del CO₂ atmosférico**, principal gas causante del efecto invernadero (millones de toneladas de CO₂ son fijadas anualmente en compuestos orgánicos).
- ✓ A la fotosíntesis se debe también la **energía almacenada en los combustibles fósiles** como el carbón, petróleo y el gas natural, cuyo origen está directamente vinculado a seres vivos fotosintéticos que quedaron enterrados bajo pesadas capas de sedimentos hace millones de años (algas y plancton en el caso del petróleo y materia vegetal en el caso del carbón).

1.1. PIGMENTOS FOTOSINTÉTICOS

Las moléculas capaces de capturar los fotones se llaman pigmentos fotosintéticos y contienen un **cromatóforo** o grupo químico capaz de absorber la luz de distintas longitudes de onda del espectro visible.



Estos pigmentos pueden ser:

- **clorofilas (a y b)** son absorbentes de luz de las regiones azul y el roja del espectro, por lo que las vemos de color verde. En su estructura aparece un anillo de porfirina con un átomo de Mg²⁺.
- **xantofilas y carotenoides**, que absorben el verde y azul, por lo que las vemos de color amarillo-naranja-rojizo. Están siempre presentes, y son los causantes de la coloración de las hojas en otoño.

En las células eucariotas (algas y plantas superiores), la fotosíntesis tiene lugar en los **cloroplastos**. En su estroma están los tilacoides, sacáculos en los que se encuentran los pigmentos fotosintéticos (principalmente clorofila pero también carotenoides y xantofilas).

Las cianobacterias no tienen orgánulos pero sí tienen tilacoides en su citosol (*¡acordaos de la teoría endosimbiótica de Lynn Margulis!!*) que contienen también clorofila.

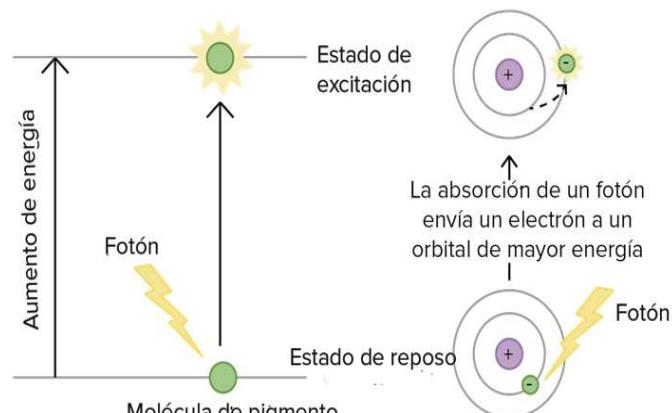
Las bacterias que realizan fotosíntesis anoxigénica tienen **CLOROSOMAS** cuyo pigmento fotosintético es la denominada bacterioclorofila.

1.2. FOTOSISTEMAS I Y II (PS I Y PS II)

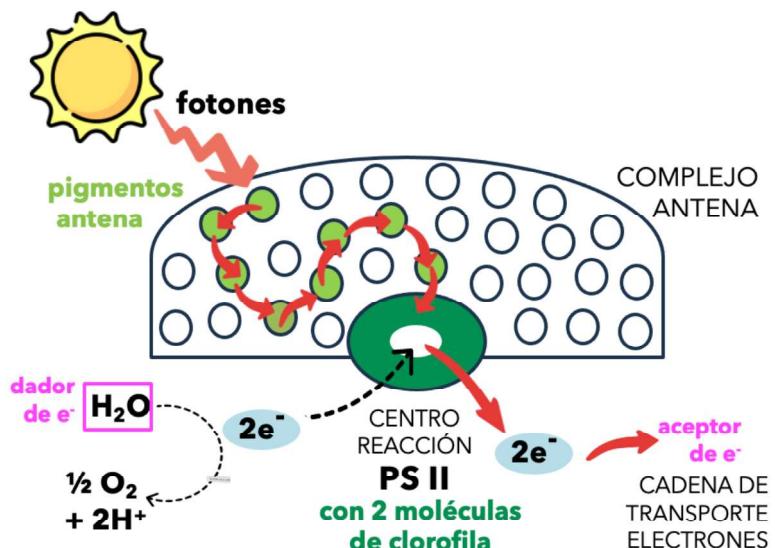
Los **fotosistemas** están formados por la agrupación de **pigmentos fotosintéticos** y algunas **proteínas**. Se localizan en la membrana de los tilacoides. Los fotosistemas están constituidos por un **complejo antena** que absorbe la energía de la luz a diferentes λ y la transmite hacia el **centro de reacción**, donde la **clorofila a** es capaz de oxidarse y ceder e⁻. Por tanto, también participan un dador y un aceptor de e⁻.

El **complejo antena** está formado por varios cientos de moléculas de clorofila y otros pigmentos como los carotenoides, unidos a proteínas de membrana.

Sobre estos pigmentos inciden fotones que hacen saltar sus e⁻ hacia un orbital de mayor energía, provocando una reacción en cadena al ir transfiriéndose esa energía a las moléculas vecinas. De este modo, el complejo antena "amplifica la señal" y cuando la energía llega al **centro de reacción**, que siempre es una molécula de **clorofila a** unida a una proteína transmembrana, ya hay suficiente energía para arrancarle e⁻ de alta energía.



En los vegetales superiores, en la membrana tilacoidal existen dos clases de fotosistemas: el **fotosistema I (PS I)**, llamado P₇₀₀ (captta fotones de $\lambda \leq 700\text{nm}$) y el **fotosistema II (PS II)**, llamado P₆₈₀ porque tiene su máximo de absorción a 680 nm.



Cuando los fotones inciden sobre el PS I o el PS II, finalmente los e⁻ de la **clorofila a** se excitan y ésta sólo puede volver a su estado inicial **cediendo esos e⁻** al siguiente acceptor en la cadena fotosintética. Así, la energía luminosa se transforma en energía química. La **clorofila a** es el dador de e⁻, y al oxidarse deja un "hueco electrónico" que ha de ser rellenado. Como veremos en la siguiente etapa, es el H₂O el que le repone esos electrones a la clorofila, oxidándose a O₂.

1.3. FASES DE LA FOTOSÍNTESIS

La **fotosíntesis** se lleva a cabo por organismos autótrofos fotosintetizadores (fotoautótrofos) y consta de dos fases : **la fase luminosa o fotoquímica** y **la fase oscura o biosintetizadora** (ciclo de Calvin).

1.3.1. Fase luminosa o fotoquímica

Se produce solo **en presencia de luz** y se realiza en la **membrana de los tilacoides**, donde se localizan los pigmentos fotosintéticos, la cadena fotosintética transportadora de e⁻ y la ATP-sintasa.

Durante esta fase, los pigmentos fotosintéticos presentes en los fotosistemas captan **la energía de la luz y la transforman en energía química**: en forma de **poder reductor (12 NADPH + H⁺)** y **energía (18 ATP)**. En esta fase se **libera O₂** a la atmósfera procedente de la hidrólisis de moléculas de H₂O (fotólisis del H₂O).

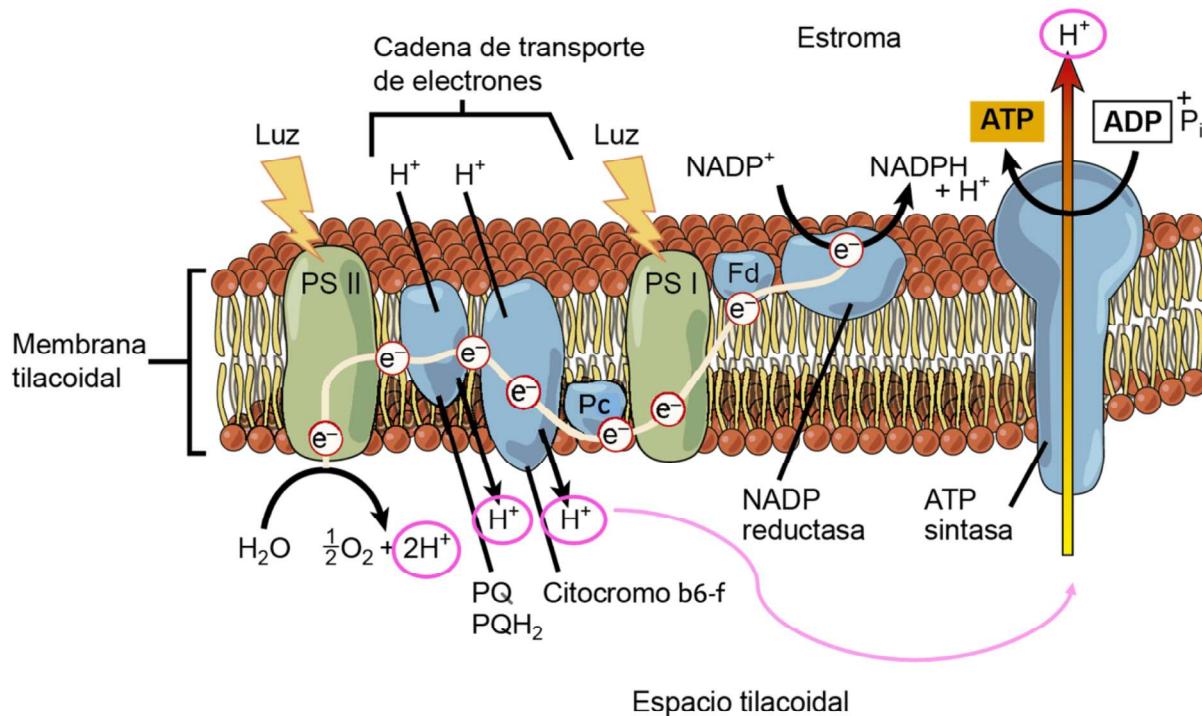
En la fase luminosa se distinguen dos procesos: una **fase acíclica** en la que se obtiene ATP, NADPH y se libera O₂ y una **fase cíclica** en la que únicamente se obtiene el ATP extra que hará falta para la fase oscura.

1.3.1.1. Fotofosforilación no cíclica (oxigénica)

En la fase acíclica, la más importante, participan los fotosistemas I y II , se genera ATP, NADPH y O₂ y consta de las siguientes fases:

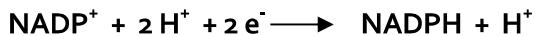
a) Captación de la luz por los fotosistemas:

Al incidir la luz sobre el **fotosistema II (PS II)**, los pigmentos del complejo antena transfieren la energía al centro de reacción y la **clorofila P₆₈₀** desprende sus e⁻ que son captados por otras moléculas de la cadena de transporte de e⁻. Los e⁻ van pasando por distintas moléculas en el denominado **esquema en Z** o en zigzag, *entre ellas la feofitina, la plastoquinona (PQ) que al reducirse (PQH₂) consigue introducir 2 H⁺ al lumen del tilacoide, el citocromo b6-f y la plastocianina (Pc)*. No obstante, al pasar de una molécula a otra, los e⁻ van perdiendo parte de su energía así que al llegar al **fotosistema I (PS I)**, necesitarán de nuevo un nuevo aporte de energía que será de nuevo suministrada por la luz. Al incidir la luz sobre el **fotosistema I (PS I)**, los e⁻ de la **clorofila P₇₀₀** se desprenderán y volverán a ser transferidos a otras moléculas como la **ferredoxina** hasta llegar a la **NADP-reductasa** (*en realidad se denomina ferredoxina-NADP-reductasa*).



b) Reducción del NADP^+ y fotólisis del H_2O :

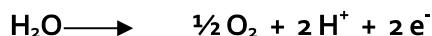
Los e^- desprendidos por el **fotosistema I** (PS I) son captados por otras moléculas que finalmente los transfieren al NADP^+ , formando $\text{NADPH} + \text{H}^+$ (poder reductor):



La enzima que recibe los e^- y los transfiere al NADP^+ reduciéndolo a NADPH es la **NADP-reductasa**. Ya sabemos que los e^- que se desprenden al incidir la luz sobre el **fotosistema I** (PS I) al final se van a utilizar para reducir el NADP^+ a $\text{NADPH} + \text{H}^+$.

Pero la **clorofila P₇₀₀** del PS I ha perdido esos e^- , dejando un “hueco electrónico” que necesita llenar. ¿Cómo recupera la **clorofila P₇₀₀** esos e^- ? Muy fácil, le llegan los e^- que se habían desprendido de la **clorofila P₆₈₀** del PS II por la cadena de transporte (la plastocianina, Pc, se los transfiere). Recordad que cuando un fotón incide sobre el **PS II**, los e^- desprendidos atraviesan una cadena de transportadores que van reduciéndose y oxidándose y el acceptor final de los e^- es el PS I que recupera así sus e^- perdidos.

No obstante, el PS II sigue estando oxidado y necesita recuperar sus e^- . ¿Cómo rellena ese hueco electrónico la **clorofila P₆₈₀** del PS II? Una molécula de H_2O es la que le da esos e^- , oxidándose a O_2 que se libera como producto de esa reacción. Es la **fotólisis del H_2O** , es decir la hidrólisis de una molécula de H_2O por la acción de la luz, que genera los e^- que requiere el PS II liberando 2H^+ y $\frac{1}{2}\text{O}_2$.



c) Fotofosforilación

El paso de e^- por la cadena, genera también un flujo de H^+ que van pasando del estroma al interior del tilacoide y se van acumulando. Se genera un gradiente electroquímico, ya que hay un exceso de H^+ (y de cargas positivas) en el interior del tilacoide. Según la hipótesis quimiosmótica de Mitchell (y al igual que ocurría en la fosforilación oxidativa de la mitocondria), el flujo de H^+ a favor de gradiente desde el espacio tilacoidal (o lumen del tilacoide) al estroma a través de la ATP-sintasa, genera ATP.

De hecho, por cada $2e^-$ que se mueven por la cadena, se acumulan 2H^+ (que pasa la plastoquinona hacia el lumen) y 2H^+ más procedentes de la fotólisis del H_2O en el interior del tilacoide (4H^+ en total).

Los H^+ vuelven al estroma gracias a la ATP-sintasa que aprovecha ese flujo de H^+ para mover una especie de turbina y utilizar la energía generada para sintetizar ATP.

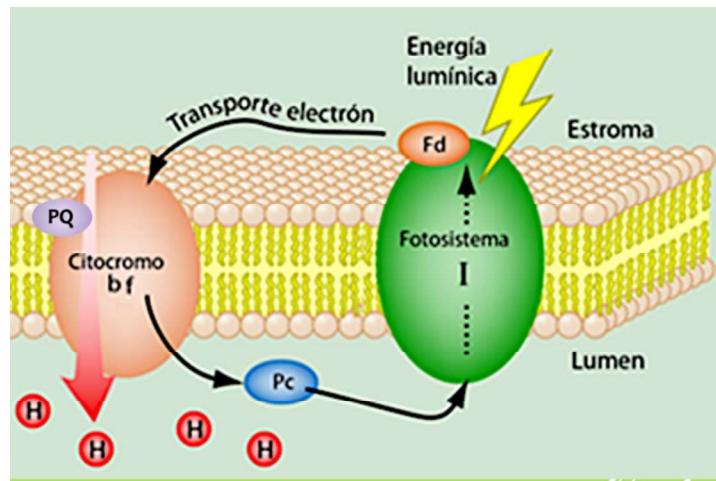


1.3.1.2. Fotofosforilación cíclica (anoxigénica)

Para fijar 6 moléculas de CO_2 en una molécula de glucosa, en la fase oscura de la fotosíntesis se necesitan 18 ATP y 12 NADPH + H^+ .

Por tanto, se necesita una cantidad suplementaria de ATP que se consigue aumentando el gradiente electroquímico de H^+ pero sin que se obtenga más O_2 ni más NADPH.

En este caso, solo interviene el **fotosistema I** (PS I) sobre el que incide la luz desprendiendo los e- de la **clorofila P₇₀₀**.que pasan a la ferredoxina (Fd). No obstante, esos e- en vez de ir hacia la NADP-reductasa vuelven al citocromo b6-f y la plastoquinona (PQ) que consigue transportar H^+ al lumen del tilacoide. Luego la plastocianina devuelve los e- que había perdido la **clorofila P₇₀₀** del PS I cerrándose el ciclo. Se consigue aumentar el gradiente de H^+ y por tanto obtener ATP sin obtener O_2 ni NADPH.



- ✓ En la fase luminosa acíclica se necesitan los dos fotosistemas, el PS I y el PS II.
- ✓ En la fase luminosa cíclica sólo interviene el fotosistema I, creándose un flujo cíclico de e- que, en cada vuelta, da lugar a síntesis de ATP. No hay fotólisis del H_2O y tampoco se genera NADPH, ni se desprende O_2 .

La finalidad de la fase cíclica es generar más ATP porque en la fase oscura posterior no es suficiente con el ATP generado en la fase acíclica, se necesita mayor cantidad para sintetizar la materia orgánica.

1.3.2. Fase oscura o biosintetizadora

Se produce en el **estroma** del cloroplasto y **es independiente de la luz** (puede darse de día o de noche). Consiste en la **reducción de moléculas inorgánicas** normalmente CO_2 para obtener glucosa y otras moléculas orgánicas, utilizando la **energía producida en la fase luminosa** (12 NADPH y 18 ATP).

El principal sustrato utilizado en la fase oscura es el CO_2 , que es reducido a monosacáridos sencillos, precursores del resto de moléculas orgánicas. Sin embargo, los vegetales superiores son capaces de reducir otros sustratos inorgánicos, como los nitratos (NO_3^-) a NH_3 y los sulfatos (SO_4^{2-}) a H_2S , que incorporan a sus aminoácidos.

*** Ciclo de Calvin**

La reducción del CO_2 en la fase oscura de la fotosíntesis se realiza a través de una ruta cíclica llamada **ciclo de Calvin**, en honor a su descubridor. El ciclo de Calvin es un proceso de reducción del CO_2 atmosférico que se realiza en el **estroma del cloroplasto**.

En el ciclo de Calvin intervienen muchos metabolitos intermediarios que, al final, fijan el CO_2 atmosférico (introducido en el vegetal por los estomas de las hojas) a compuestos existentes en el estroma del cloroplasto

y que conducen a la síntesis de materia orgánica compleja (pentosas, hexosas, disacáridos, almidón, ácidos grasos y aminoácidos).

En 1º lugar, el CO_2 es fijado por una molécula orgánica de 5 átomos de carbono, una pentosa especial, la **ribulosa 1,5 bisfosfato**, dando un compuesto de 6 átomos de carbono, muy inestable, que se rompe en 2 moléculas de 3 átomos de carbono. Esta 1ª reacción la cataliza la enzima **Ribulosa 1,5 Bisfosfato Carboxilasa Oxigenasa (RuBisCO)** que es la enzima más abundante de la naturaleza y la encargada de fijar el CO_2 .

Posteriormente, tras una serie de reacciones que necesitan el poder reductor del **NADPH** y la energía del **ATP** procedentes de la fase luminosa, se obtienen 2 moléculas de **gliceraldehído 3- fosfato**, triosa que se considera el producto final del proceso. El ciclo se repite 6 veces, una por cada CO_2 que interviene para formar una glucosa.

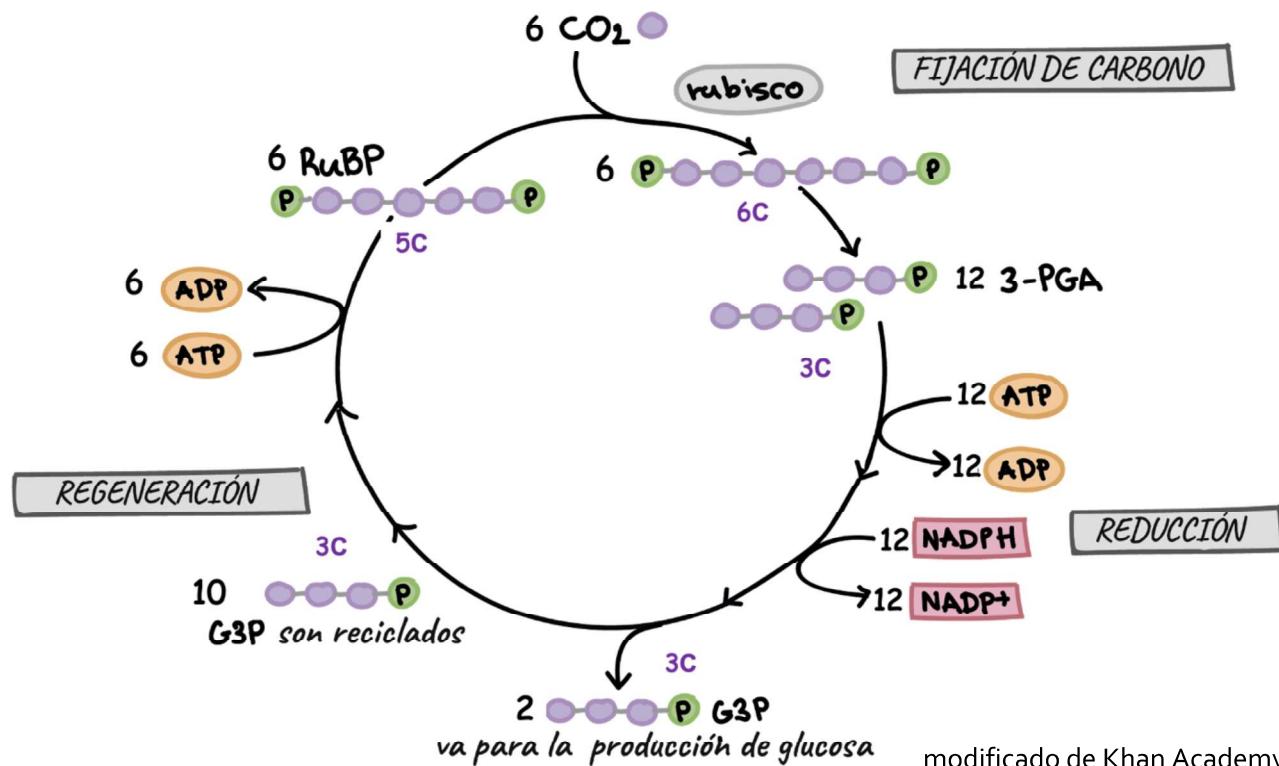
Por tanto, el ciclo de Calvin consta de 3 fases:

1. **Fijación del CO_2 atmosférico a la ribulosa 1,5 bisfosfato** mediante la enzima **RuBisCO**.
2. **Reducción**, gracias a los e- del NADPH que pasa a NADP^+ , hasta obtener **gliceraldehído 3- fosfato**.
3. **Regeneración de la ribulosa 1,5 bisfosfato** utilizando la energía del **ATP** y, finalmente, **síntesis de una hexosa**

Las moléculas de **gliceraldehído-3-P** producidas en el ciclo de Calvin se incorporan a las distintas rutas del metabolismo celular donde:

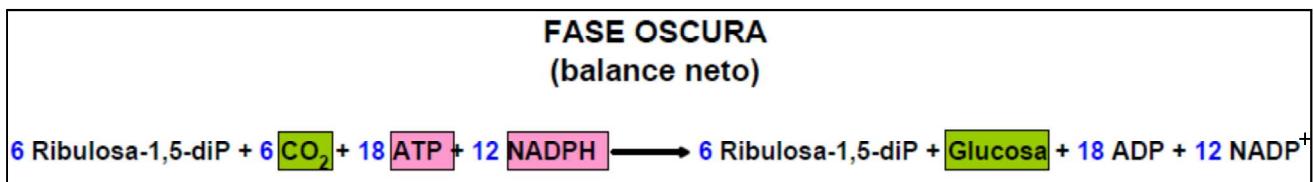
- ✓ Frecuentemente se usan para fabricar **glucosa y fructosa**. Estas moléculas son utilizadas por las plantas para la síntesis de polisacáridos (**almidón y celulosa**).
- ✓ Se usan para regenerar las moléculas de **ribulosa 1,5 bisfosfato** y poder continuar fijando CO_2 y seguir realizando el ciclo de Calvin.
- ✓ También se utilizan para la **síntesis de ácidos grasos y aminoácidos**.

* *La síntesis de compuestos orgánicos nitrogenados y azufrados se realiza mediante la reducción de iones NO_3^- y SO_4^{2-} del suelo, gracias al ATP y al NADPH sintetizados en la fase luminosa.*



modificado de Khan Academy

** En definitiva, la ecuación general del ciclo de Calvin es la siguiente:



* **Balance general de la fotosíntesis:**

En definitiva, el balance general de la fotosíntesis, teniendo en cuenta tanto la fase luminosa como la fase oscura es el siguiente:

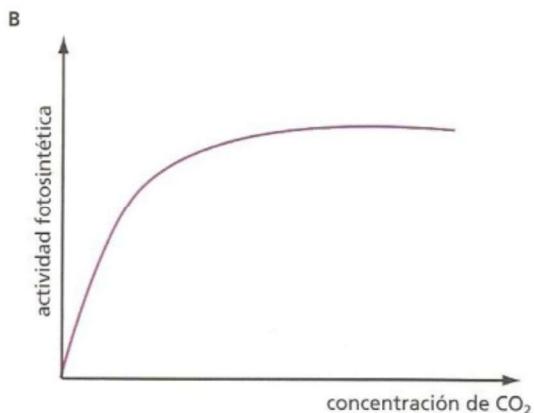


1.4. Factores que influyen en la fotosíntesis

El rendimiento de la fotosíntesis puede verse afectado por distintos factores como la concentración de CO₂ y/o de O₂ en el medio, la intensidad luminosa, la temperatura y la disponibilidad de H₂O.

✓ **Concentración de CO₂ en el medio:**

Si la intensidad luminosa es constante y suficiente, la actividad fotosintética aumenta al aumentar la concentración de CO₂ en el medio, hasta llegar a un límite en que se hace constante (se satura).



✓ **Intensidad luminosa:**

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

✓ **Concentración de O₂:**

El rendimiento de la fotosíntesis disminuye cuando aumenta la concentración de O₂ porque el O₂ activa la fotorrespiración. La **fotorrespiración** es un proceso dependiente de la luz en el que la RuBisCO (que es una enzima reversible), en vez de fijar CO₂, cataliza la unión de O₂ a la **ribulosa 1,5 bisfosfato**, y, por tanto, en lugar de fijar el CO₂ lo desprende. Hay un tipo especial de plantas común en climas cálidos, las plantas C₄, que evitan el problema de la "derrochadora" fotorrespiración (y la disminución de la eficacia de la fotosíntesis que conlleva) con otro sistema adicional para fijar CO₂.

✓ **Temperatura:**

Las reacciones fotosintéticas, como todas las reacciones químicas catalizadas por un enzima, aumentan su velocidad con la temperatura hasta alcanzar un valor máximo que varía de unas especies a otras, por encima del cual las enzimas se desnaturizan y el rendimiento disminuye drásticamente. La temperatura óptima es aquella a la que se alcance un valor máximo.

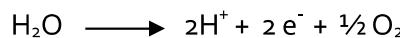
✓ **Escasez de H₂O:**

La humedad tanto en el suelo como en el ambiente influye de manera determinante en el rendimiento fotosintético. Si la humedad en el ambiente es escasa se cierran los estomas para evitar la pérdida de H₂O y por tanto afecta al intercambio de gases y, como consecuencia, al rendimiento fotosintético.

1.5. Tipos de fotosíntesis: oxigénica y anoxigénica

La fotosíntesis puede considerarse como un proceso de **oxido-reducción**, en el que un compuesto se oxida y cede e⁻ (generalmente el H₂O pero también otros como el H₂S) y otro compuesto los acepta y se reduce (normalmente el CO₂ y otros como NO₃⁻, SO₄²⁻).

- ✓ **Fotosíntesis oxigénica:** Es propia de plantas superiores, algas y cianobacterias, donde el dador de e⁻ es una molécula de H₂O que se descompone y, como consecuencia, se desprende O₂.



- ✓ **Fotosíntesis anoxigénica:** La realizan las bacterias purpúreas y verdes del azufre, en las que el dador de e⁻ es el sulfuro de hidrógeno (H₂S), y por tanto, no se liberará O₂ sino azufre, que puede ser acumulado en el interior de la bacteria o expulsado.



2. ANABOLISMO HETERÓTROFO: Glucogenogénesis y Gluconeogénesis

Aparte de la fotosíntesis y la quimiosíntesis, que son procesos anabólicos exclusivos de los organismos autótrofos, existen otras rutas anabólicas que son similares en autótrofos y en heterótrofos. Son rutas mediante las que a partir de moléculas orgánicas sencillas (generalmente obtenidas a partir del catabolismo) se sintetizan todas las moléculas orgánicas complejas (lípidos, ácidos nucleicos, glúcidos y proteínas).

Entre estas rutas hay que destacar: la gluconeogénesis y la glucogenogénesis (ambas se dan principalmente en el CITOSOL). Aunque existen otras como el ciclo de Cori (relacionado con el glucógeno del músculo e hígado) o la vía del glicoxilato (paso de lípidos a glúcidos en glicoxisomas de semillas vegetales).

2.1. Gluconeogénesis

Es una **ruta anabólica** mediante la que se sintetiza **glucosa** a partir de **compuestos orgánicos no glucídicos**, como el ácido láctico, los aminoácidos y el glicerol. En los vegetales también se genera glucosa "nueva" partir de los ácidos grasos por la vía del glicoxilato.

En los mamíferos la gluconeogénesis, ocurre principalmente en el citosol de las células del hígado y contribuye a mantener constante el nivel de glucosa en sangre incluso en períodos de ayuno.

2.2. Glucogenogénesis (síntesis de glucógeno)

La ruta anabólica mediante la cual se sintetiza glucógeno a partir de la glucosa se denomina **glucogenogénesis**. Se lleva a cabo principalmente en el citosol de las células del hígado, y en menor medida en el citosol de las células musculares. Se van añadiendo glucosas-6-P al glucógeno.

** *En células vegetales, el almidón se origina de forma similar al glucógeno en un proceso llamado amilogénesis.*

* ANEXO: Diferencias y similitudes entre la fosforilación oxidativa y fotofosforilación:

	FOSFORILACIÓN OXIDATIVA	FOTOFOSFORILACIÓN
LUGAR DÓNDE SE PRODUCE	En la mitocondria	En el cloroplasto
DADOR INICIAL DE ELECTRONES	Los e ⁻ proceden del NADH y FADH ₂	Los e ⁻ proceden de la fotólisis del H ₂ O que requiere energía de la luz solar
ACEPTOR FINAL DE ELECTRONES	Los e ⁻ van a parar al O ₂ que se reduce a H ₂ O (por eso solo se da en aerobiosis)	Los e ⁻ van finalmente a parar al NADP ⁺ que se reduce a NADPH + H ⁺
ACUMULACIÓN DE H ⁺ EN LA CADENA DE TRANSPORTE Y LOCALIZACIÓN ATP-SINTASA	En el espacio intermembrana y al retornar a la matriz a través de la ATP sintasa (situada en la membrana mitocondrial interna) se genera ATP	En el espacio intratilacoidal y al retornar al estroma a través de la ATP sintasa (situada en membrana de los tilacoides) se genera ATP
En ambas se genera ATP a través de unas enzimas llamadas ATP-sintetasas que fosforilan (añaden un fosfato inorgánico Pi) al ADP gracias al flujo de H ⁺ pasando a través de ellas debido a la creación previa de un gradiente electroquímico.		