

# Captación de energía solar: Fotosíntesis



Un dinosaurio predestinado a morir observa el gigantesco meteorito que se dirige hacia la Tierra. Algunos científicos creen que su impacto pudo haber causado una extinción masiva hace cerca de 65 millones de años.

## 7.1 ¿QUÉ ES LA FOTOSÍNTESIS?

Hace al menos 2000 millones de años, debido a cambios fortuitos (mutaciones) en su composición genética, algunas células adquirieron la capacidad de aprovechar la energía de la luz solar. Estas células combinaban las moléculas inorgánicas simples —dióxido de carbono y agua— para formar moléculas orgánicas más complejas como la glucosa. En el proceso de *fotosíntesis*, esas células captaban una pequeña fracción de la energía de la luz solar y la almacenaban como energía química en dichas moléculas orgánicas complejas. Puesto que podían explotar esta nueva fuente de energía sin hacer frente a competidores, las primeras células fotosintéticas llenaron los mares, liberando oxígeno como producto. El oxígeno libre, que era un nuevo elemento en la atmósfera, resultaba dañino para muchos organismos. No obstante, la infinita variación ocasionada por errores genéticos aleatorios finalmente produjo algunas células que sobrevivían en presencia de oxígeno y, posteriormente, células que utilizaban el oxígeno para “descomponer” la glucosa en un nuevo y más eficiente proceso: la *respiración celular*. En la actualidad casi todas las formas de vida en el planeta, nosotros entre ellas, dependen de los azúcares producidos por organismos fotosintéticos como fuente de energía y liberan la energía de esos azúcares mediante la respiración celular, empleando el producto de la fotosíntesis, es decir, el oxígeno (FIGURA 7-1). En el capítulo 8 examinaremos el proceso que usan casi todos los seres vivos para “descomponer” las moléculas de almacenamiento de energía glucosa producidas por la fotosíntesis, y obtener así la energía necesaria para llevar a cabo otras reacciones metabólicas. La luz solar proporciona energía a prácticamente toda la vida sobre la Tierra y se capta sólo mediante la fotosíntesis.

A partir de las moléculas sencillas de dióxido de carbono ( $\text{CO}_2$ ) y agua ( $\text{H}_2\text{O}$ ), la **fotosíntesis** convierte la energía de la luz solar en energía química que se almacena en los enlaces de la glucosa ( $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$ ) y libera oxígeno ( $\text{O}_2$ ). La reacción química general más sencilla para la fotosíntesis es:



La fotosíntesis se efectúa en las plantas y algas eucarióticas, y en ciertos tipos de procariotas, los cuales se describen como

*autótrofos* (literalmente, “que se alimentan por sí mismos”). En este capítulo limitaremos nuestro análisis de la fotosíntesis a las plantas terrestres. En éstas la fotosíntesis se lleva a cabo dentro de los cloroplastos y casi todos se encuentran en las células de las hojas. Comencemos, entonces, con una breve mirada a las estructuras de las hojas y los cloroplastos.

### Las hojas y los cloroplastos son adaptaciones para la fotosíntesis

Las hojas de la mayoría de las plantas terrestres tienen sólo unas cuantas células de espesor; su estructura está adaptada de manera elegante a las exigencias de la fotosíntesis (FIGURA 7-2). La forma aplanada de las hojas expone un área superficial considerable a los rayos solares, y su delgadez garantiza que éstos puedan penetrar en ella y llegar a los cloroplastos interiores que atrapan la luz. Las superficies tanto superior como inferior de las hojas constan de una capa de células transparentes: la *epidermis*. La superficie exterior de ambas capas epidérmicas está cubierta por la *cutícula*, que es un recubrimiento ceroso e impermeable que reduce la evaporación del agua en la hoja (figura 7-2b).

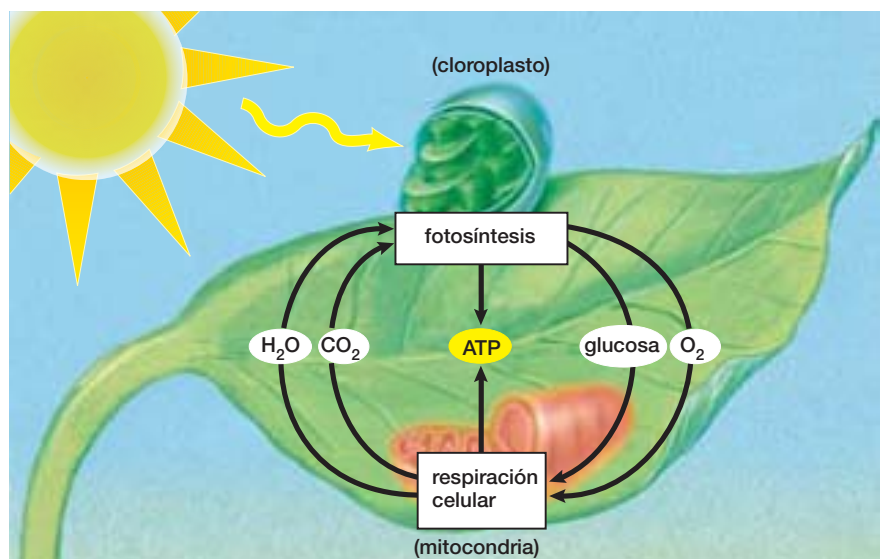
La hoja obtiene el  $\text{CO}_2$  para la fotosíntesis del aire; los poros ajustables en la epidermis, llamados **estomas** (del griego, “boca”; véase la FIGURA 7-3), se abren y se cierran a intervalos adecuados para admitir el  $\text{CO}_2$  del aire.

Dentro de la hoja hay unas cuantas capas de células que, en conjunto, reciben el nombre de *mesófilo* (que significa “parte media de la hoja”). Las células mesofílicas contienen casi todos los cloroplastos de la hoja (véase la figura 7-2b, c) y, por lo tanto, la fotosíntesis se efectúa primordialmente en estas células. *Haces vasculares*, o venas (véase la figura 7-2b), suministran agua y minerales a las células mesofílicas, y llevan los azúcares producidos a otros lugares de la planta.

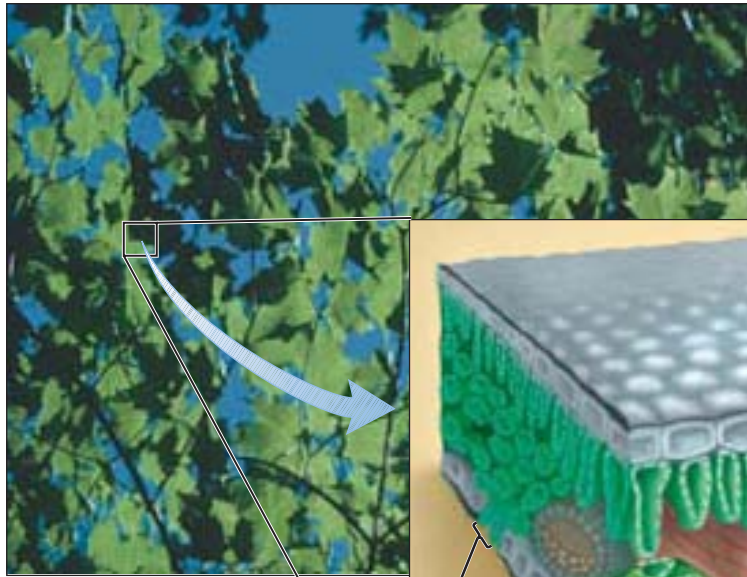
Una sola célula mesofílica puede tener de 40 a 200 cloroplastos, los cuales son lo suficientemente pequeños, de modo que 2000 de ellos alineados cubrirían la uña de tu dedo pulgar. Tal como se describió en el capítulo 4, los cloroplastos son organelos que consisten en una doble membrana externa que encierra un medio semilíquido, el **estroma** (véase la figura 7-2d).

**FIGURA 7-1** Interconexiones entre la fotosíntesis y la respiración celular

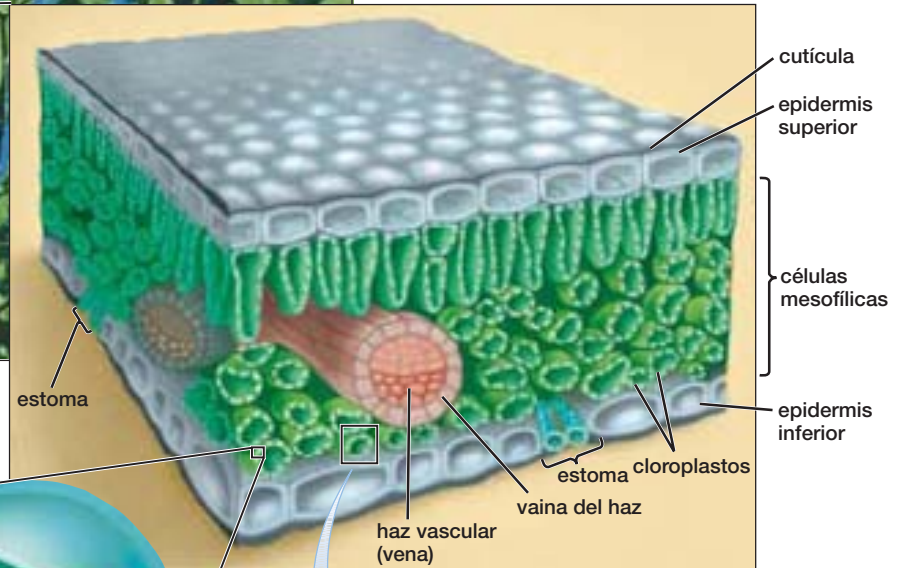
Los cloroplastos de las plantas verdes utilizan la energía de la luz solar para sintetizar compuestos de carbono de alta energía, como glucosa, a partir de las moléculas de baja energía de dióxido de carbono y agua. Las plantas mismas, así como otros organismos que comen plantas o se comen entre sí, extraen energía de estas moléculas orgánicas por respiración celular, la cual produce de nueva cuenta agua y dióxido de carbono. A la vez, esta energía impulsa todas las reacciones de la vida.



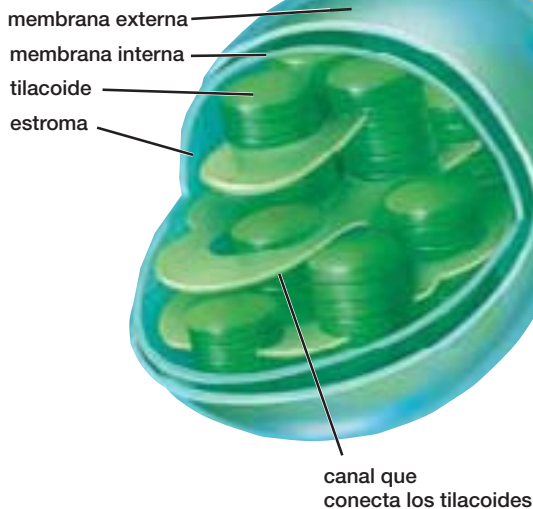
## a) Hojas



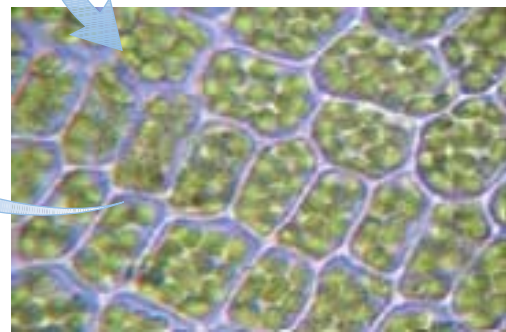
## b) Estructura interna de una hoja



## d) Cloroplasto



## c) Célula mesofílica que contiene cloroplastos

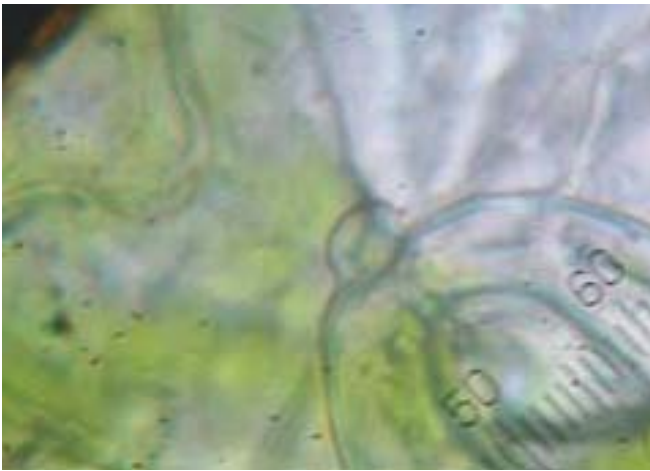
**FIGURA 7-2** Panorama general de las estructuras fotosintéticas

a) La fotosíntesis se efectúa principalmente en las hojas de las plantas terrestres. b) Corte seccional de una hoja, que muestra las células mesofílicas donde se concentran los cloroplastos y la cutícula impermeable que reviste la hoja en ambas superficies. c) Una célula mesofílica empacada con cloroplastos verdes. d) Un solo cloroplasto que muestra el estroma y los tilacoides donde se realiza la fotosíntesis.

Incrustadas en el estroma hay bolsas membranosas interconectadas en forma de disco, llamadas **tilacoides**. Las reacciones químicas de la fotosíntesis que dependen de la luz (*reacciones dependientes de la luz*) ocurren dentro de las membranas de los tilacoides; mientras que las reacciones fotosintéticas que pueden continuar durante cierto tiempo en la oscuridad (*reacciones independientes de la luz*) se realizan en estroma circundante.

### La fotosíntesis consiste en reacciones dependientes e independientes de la luz

La fórmula química de la fotosíntesis disfraza el hecho de que ésta en realidad implica docenas de enzimas que catalizan docenas de reacciones individuales. Tales reacciones se pueden dividir en reacciones dependientes de la luz y reacciones independientes de la luz. Cada grupo de reacciones se lleva a



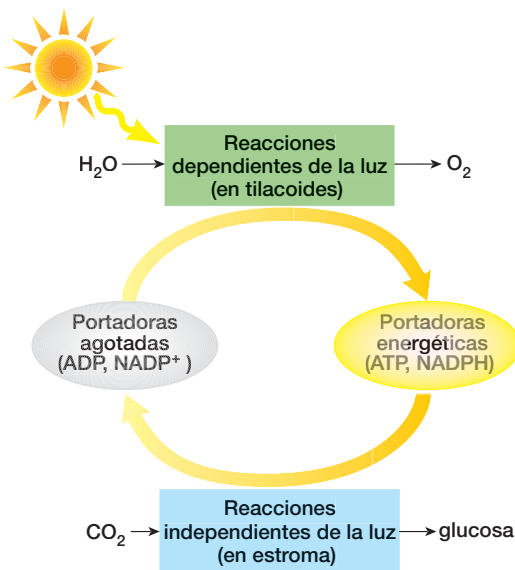
**FIGURA 7-3** Estoma en la hoja de una planta de guisante

...cabo dentro de una región diferente del cloroplasto; pero las os reacciones se enlazan mediante moléculas portadoras de nergía.

En las **reacciones dependientes de la luz**, la clorofila y otras moléculas de las membranas de los tilacoides captan la energía de la luz solar y convierten una parte de ella en energía química almacenada en moléculas portadoras de energía (ATP y NADPH). Como producto se libera gas oxígeno.

En las **reacciones independientes de la luz**, las enzimas del estroma utilizan la energía química de las moléculas portadoras (ATP y NADPH) para impulsar la síntesis de glucosa u otras moléculas orgánicas.

La relación de las reacciones dependientes e independien- es de la luz se muestra en la **FIGURA 7-4**.



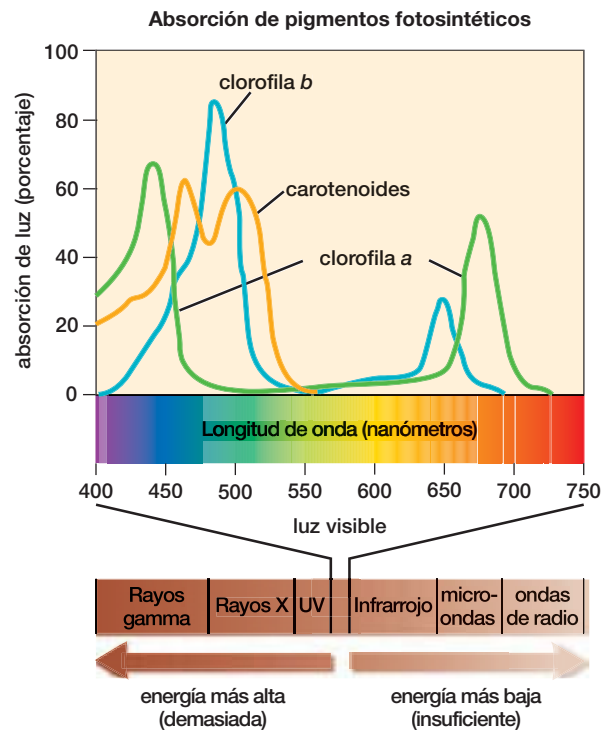
**FIGURA 7-4** Relación entre las reacciones dependientes e inde- endientes de la luz

## 7.2 REACCIONES DEPENDIENTES DE LA LUZ: ¿CÓMO SE CONVIERTE LA ENERGÍA LUMINOSA EN ENERGÍA QUÍMICA?

Las reacciones dependientes de la luz captan la energía de la luz solar, la almacenan como energía química en dos moléculas portadoras de energía diferentes: la conocida portadora de energía ATP (*trifosfato de adenosina*) y el portador de electrones de alta energía NADPH (*dinucleótido de nicotinamida y adenina fosfato*). La energía química almacenada en estas moléculas portadoras se utilizará después para impulsar la síntesis de moléculas de almacenamiento de alta energía, como la glucosa, durante las reacciones independientes de la luz.

### Durante la fotosíntesis, los pigmentos de los cloroplastos captan primero la luz

El Sol emite energía en un amplio espectro de radiación electromagnética. El *espectro electromagnético* va desde los rayos gamma de longitud de onda corta, hasta las ondas de radio de longitud de onda muy larga (**FIGURA 7-5**) pasando por las luces ultravioleta, visible e infrarroja. La luz y los demás tipos de radiación se componen de paquetes individuales de ener-



**FIGURA 7-5** Luz, pigmentos de cloroplastos y fotosíntesis La luz visible, una pequeña parte del espectro electromagnético, consiste en longitudes de onda que corresponden a los colores del arcoíris. La clorofila (curvas azul y verde) absorbe intensamente las luces violeta, azul y roja. Los carotenoides (curva anaranjada) absorben las longitudes de onda azul y verde.

gía llamados **fotones**. La energía de un fotón corresponde a su longitud de onda. Los fotones de longitud de onda corta son muy energéticos; en tanto que los de longitud de onda más larga tienen menor energía. La luz visible abarca longitudes de onda, cuya energía es lo bastante alta como para alterar la forma de las moléculas de ciertos pigmentos (como la de los cloroplastos); aunque no tan alta como para dañar moléculas fundamentales como el DNA. No es coincidencia que estas longitudes de onda, con “justamente la cantidad correcta” de energía, no tan sólo impulsen la fotosíntesis, sino que también estimulan el pigmento de nuestros ojos y nos permiten ver el mundo que nos rodea.

Cuando la luz incide en un objeto como una hoja, se efectúa uno de tres procesos: la luz *se absorbe* (se capta), *se refleja* (rebota en el objeto) o *se transmite* (pasa a través de él). La luz que se absorbe puede calentar el objeto o impulsar procesos biológicos como la fotosíntesis. La luz que se refleja o se transmite no la capta el objeto y puede llegar a los ojos de un observador dándole al objeto su color.

Los cloroplastos contienen varios tipos de moléculas de pigmento que absorben diferentes longitudes de onda de la luz. La **clorofila**, la molécula de pigmento clave captadora de luz en los cloroplastos, absorbe intensamente las luces violeta, azul y roja; pero refleja la verde, dando así el color verde a las hojas (véase la figura 7-5). Los cloroplastos contienen además otras moléculas, llamadas *pigmentos accesorios*, que absorben longitudes de onda adicionales de energía luminosa y las transfieren a la *clorofila a*. Algunos pigmentos accesorios son en realidad formas ligeramente diferentes de la clorofila verde; en las plantas terrestres la *clorofila a* es el principal pigmento que capta la luz; mientras que la *clorofila b* funciona como pigmento accesorio. Los **carotenoides** son pigmentos accesorios que se encuentran en todos los cloroplastos, absorben las luces verde y azul, y la mayoría de las veces aparecen en colores amarillo o anaranjado, porque reflejan esas longitudes de onda a nuestros ojos (véase la figura 7-5).

Aunque los carotenoides (particularmente sus formas amarillas y anaranjadas) están presentes en las hojas, su color por lo regular está enmascarado por la clorofila verde que abunda más. En otoño cuando las hojas empiezan a morir, la clorofila se descompone antes de que lo hagan los carotenoides, revelando así los carotenoides de colores amarillo y anaranjado característicos del otoño. (Los colores rojo y púrpura de las hojas que caen en el otoño son básicamente pigmentos que no participan en la fotosíntesis). Las hojas de álamo de la **FIGURA 7-6** muestran la clorofila verde desvanecida y revelan los carotenoides amarillos.

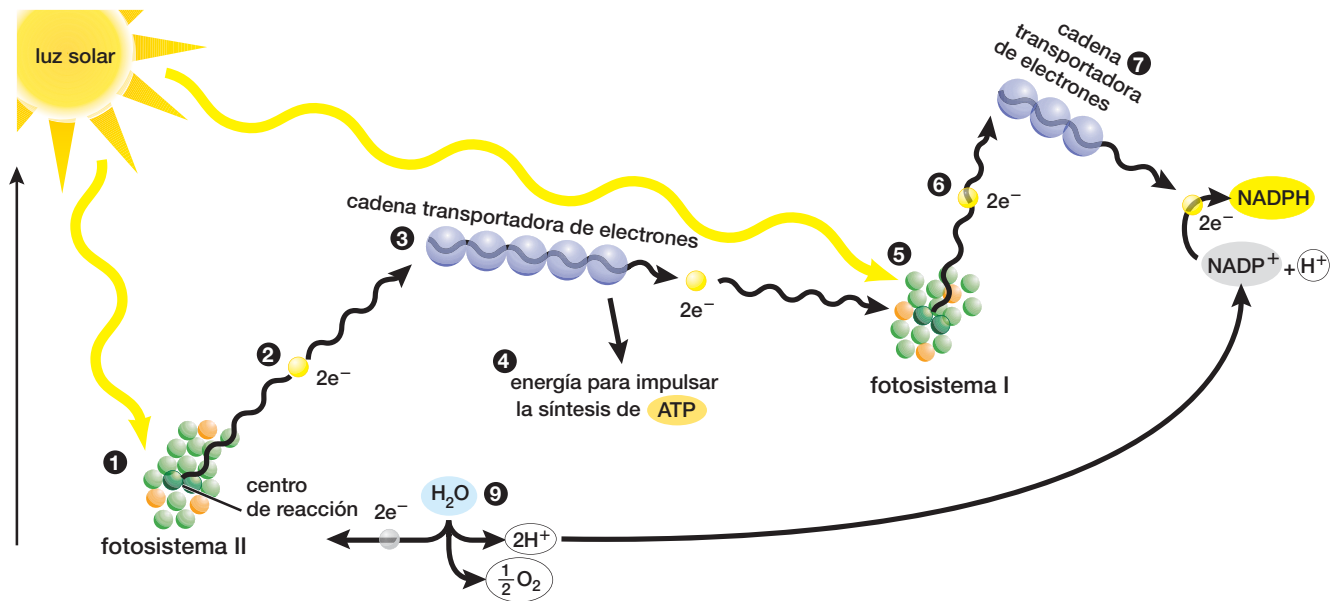
Quizá ya habrás oído acerca del carotenoide beta-caroteno. Este pigmento ayuda a captar la luz en los cloroplastos y produce el color anaranjado de ciertos vegetales, como las zanahorias. El beta-caroteno es la principal fuente de vitamina A para los animales. En una hermosa simetría, la vitamina A se utiliza para formar el pigmento de la vista que capta la luz en los animales (incluido el ser humano). Por lo tanto, los carotenoides captan la energía solar en las plantas y (en forma indirecta) en los animales también.

### Las reacciones dependientes de la luz se efectúan dentro de las membranas tilacoideas

Las membranas tilacoideas contienen sistemas altamente organizados de proteínas, clorofila y moléculas de pigmentos accesorios, incluidos los carotenoides; a tales sistemas se les llama **fotosistemas**. Cada tilacoide contiene miles de copias de dos tipos de fotosistemas, conocidos como *fotosistema I* (FS I) y *fotosistema II* (FS II). Ambos se activan con la luz y funcionan de manera simultánea. Cada fotosistema contiene aproximadamente de 250 a 400 moléculas de clorofila y carotenoide. Estos pigmentos absorben la luz y pasan su energía a un par de moléculas de clorofila a específicas, dentro de una pequeña región del fotosistema llamada **centro de reacción**. Las moléculas de clorofila *a* de este centro están ubicadas junto a



**FIGURA 7-6** La pérdida de clorofila revela los carotenoides amarillos



**FIGURA 7-7** Reacciones dependientes de la luz de la fotosíntesis

① La luz es absorbida por el fotosistema II, y la energía se transfiere a los electrones en las moléculas de clorofila *a* del centro de reacción. ② Los electrones energéticos salen del centro de reacción. ③ Los electrones se mueven a la cadena transportadora de electrones adyacente. ④ La cadena transporta los electrones, y cierta cantidad de su energía se emplea para impulsar la síntesis del ATP mediante la quimiósmosis. Los electrones sin energía sustituyen los que se perdieron por el fotosistema I. ⑤ La luz incide en el fotosistema I, y se pasa energía a los electrones en las moléculas de clorofila *a* del centro de reacción. ⑥ Los electrones energéticos salen del centro de reacción. ⑦ Los electrones se mueven a la cadena transportadora de electrones. ⑧ Los electrones energéticos del fotosistema I son capturados en las moléculas de NADPH. ⑨ Los electrones perdidos por el centro de reacción del fotosistema II son reemplazados por los electrones que se obtienen por la descomposición del agua, que es una reacción que también libera oxígeno y H⁺ empleado para formar NADPH. **PREGUNTA:** ¿Si estas reacciones producen ATP y NADPH, entonces por qué las células de las plantas necesitan mitocondrias?

una **cadena transportadora de electrones** (ETC, por las siglas de *electron transport chain*), la cual es una serie o “cadena” de moléculas portadoras de electrones incrustadas en las membranas tilacoideas. Como verás en las **FIGURAS 7-7 y 7-8**, cada fotosistema está asociado con una cadena transportadora de electrones diferente.

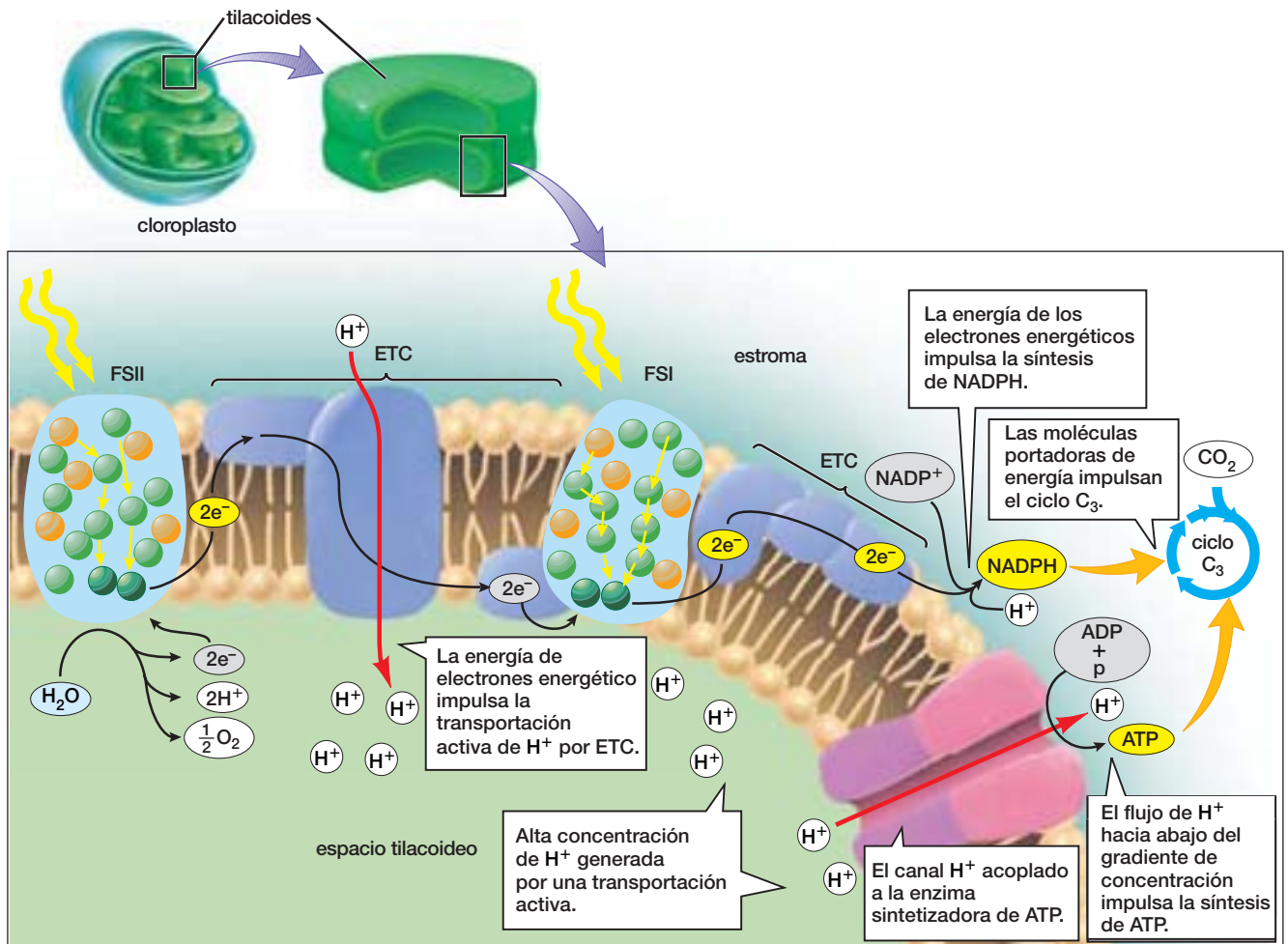
Cuando las moléculas de clorofila *a* del centro de reacción reciben energía de las moléculas carotenoideas cercanas, un electrón de cada una de las dos clorofilas del centro de reacción absorbe la energía. Estos “electrones energizados” (energéticos) salen de las moléculas de clorofila *a* y “saltan” a la cadena transportadora de electrones, de donde pasan de una molécula portadora a la siguiente, y van perdiendo energía al hacerlo. En ciertos puntos de transferencia a lo largo de la cadena transportadora de electrones, la energía liberada por los electrones es captada y usada para sintetizar ATP del ADP más fosfato o NADPH del NADP⁺ más H⁺. (*NADP* es el dinucleótido de nicotinamida y adenina fosfato portador de electrones [NAD], descrito en el capítulo 6, más un grupo fosfato).

Las reacciones dependientes de la luz se asemejan en muchas formas a una máquina de juego de *pinball*

(generar ATP) o tocar una campana (NADPH). Con todo este panorama general en mente, veamos ahora con mayor detenimiento la secuencia real de los sucesos en las reacciones dependientes de la luz, las cuales se ilustran con diagramas en la figura 7-7, donde a cada paso se le asignó un número, y se ve con mayor realidad dentro de la membrana del cloroplasto en la figura 7-8. A medida que vayas siguiendo los pasos numerados, encontrarás los mismos sucesos en la figura 7-8 dentro de la membrana.

### El fotosistema II genera ATP

Por motivos históricos, los fotosistemas están numerados “hacia atrás”. La forma más fácil de entender el proceso normal de captar energía luminosa es iniciar con el fotosistema II y seguir los sucesos iniciados por la captación de dos fotones de luz. Las reacciones dependientes de la luz comienzan cuando los fotones son absorbidos por el fotosistema II (paso ① en la figura 7-7; a la izquierda en la figura 7-8). La energía luminosa se transfiere de una molécula a otra hasta que llega al centro de reacción, donde impulsa un electrón hacia fuera de cada una de las dos moléculas de clorofila (paso ②). El primer portador de electrones de la cadena transportadora de electrones adyacente acepta de inmediato estos dos electrones energéticos (paso ③)



**FIGURA 7-8** Los sucesos de las reacciones dependientes de la luz ocurren en las membranas tilacoideas y cerca de éstas

forma de calor. Sin embargo, algo de la energía liberada, a medida que el electrón viaja por la cadena transportadora de electrones, se capta y se utiliza para bombear iones hidrógeno ( $H^+$ ), a través de la membrana tilacoidea hacia el interior de su compartimento, creando así un gradiente de concentraciones de iones  $H^+$  a través de la membrana tilacoidea, como se muestra en la figura 7-8 (izquierda). Luego la energía empleada para crear este gradiente se aprovecha para impulsar la síntesis de ATP, en un proceso llamado **quimiósmosis** (paso ④). En la figura 7-8 (derecha), verás que el  $H^+$  fluye hacia atrás y abajo de su gradiente de concentración mediante un canal especial que genera ATP conforme fluye el  $H^+$ . Consulta la sección “De cerca: Quimiósmosis, la síntesis de ATP en los cloroplastos”, para conocer mayores detalles sobre la descripción de este proceso.

#### El fotosistema I genera NADPH

Mientras tanto, la luz también ha estado incidiendo en las moléculas de pigmento del fotosistema I (paso ⑤ de la figura 7-7 y centro de la figura 7-8). La energía de los fotones de luz es captada por estas moléculas de pigmento y se dirige hacia las dos moléculas de clorofila del centro de reacción, las cuales expelen electrones de alta energía (paso ⑥). Estos electrones sal-

tan a la cadena transportadora de electrones del fotosistema I (paso ⑦). Los electrones energéticos expelidos del fotosistema I se mueven a través de la cadena transportadora de electrones adyacente que es más corta y, finalmente, se transfieren al portador de electrones  $NADP^+$ . La molécula portadora de energía NADPH se forma cuando cada molécula  $NADP^+$  capta dos electrones energéticos y un ion hidrógeno (paso ⑧), figura 7-8 a la derecha); el ion hidrógeno se obtiene al disociar agua (paso ⑨), figura 7-8 a la izquierda. Tanto la molécula  $NADP^+$  como la NADPH son solubles en agua y están disueltas en el estroma del cloroplasto.

Las clorofilas del centro de reacción del fotosistema I de inmediato reemplazan a los electrones que perdieron, al obtener electrones carentes de energía de la portadora de electrones final de la cadena transportadora de electrones alimentada por el fotosistema II.

#### La descomposición del agua mantiene el flujo de electrones a través de los fotosistemas

En general los electrones fluyen del centro de reacción del fotosistema II, a través de la cadena transportadora de electrones cercana, hacia el centro de reacción del fotosistema I, y a través de la cadena transportadora de electrones más próxi-

DE CERCA

Quimiósmosis, la síntesis de ATP en los cloroplastos

En las reacciones dependientes de la luz de la fotosíntesis (véase las figuras 7-7, 7-8 y E7-2), los fotones energizan los electrones en el fotosistema II. En la cadena transportadora de electrones asociada con el fotosistema II, estos electrones energéticos pierden energía a medida que se van moviendo de una proteína a otra. La transferencia de electrones no impulsa directamente la síntesis de ATP; más bien, la energía que liberan se emplea para bombear iones hidrógeno (H<sup>+</sup>) del estroma, a través de la membrana tilacoidea dentro del espacio tilacoide. Al igual que como se carga la batería de un automóvil, la transportación activa de (H<sup>+</sup>) almacena energía al crear un gradiente de concentración de (H<sup>+</sup>) a través de la membrana tilacoidea. Después, en una reacción separada, la energía almacenada en este gradiente impulsa la síntesis de ATP.

¿Cómo se emplea un gradiente de (H<sup>+</sup>) para sintetizar ATP? Compara el gradiente (H<sup>+</sup>) con el agua almacenada en la presa de una planta hidroeléctrica (FIGURA E7-1). El agua fluye por turbinas y las hace girar. Las turbinas convierten la energía del agua que se mueve en energía eléctrica. Los iones hidrógeno del interior del tilacoide (como el agua almacenada en la presa) pueden moverse debajo de los gradientes hacia el estroma, sólo a través de canales (H<sup>+</sup>) especiales acoplados a las enzimas sintasas de ATP (sintetizan ATP). Al igual que las turbinas que generan electricidad, las enzimas ligadas a los canales (H<sup>+</sup>) captan la energía liberada por el flujo de (H<sup>+</sup>) y la emplean para impulsar la síntesis de ATP a partir del ADP más fosfato (FIGURA E7-2). Aproximadamente se sintetiza una molécula de ATP por cada tres iones hidrógeno que pasan por el canal.

Los científicos están investigando todavía el funcionamiento preciso del canal de protones que sintetizan ATP. Sin embargo,



FIGURA E7-1 La energía almacenada en un "gradiente" de agua puede emplearse para generar electricidad

este mecanismo general de síntesis de ATP fue propuesto en 1961 por el bioquímico inglés Peter Mitchell, quien lo llamó *quimiósmosis*, la cual ha demostrado ser el mecanismo generador de ATP en los cloroplastos, las mitocondrias (como veremos en el capítulo 8) y las bacterias. Por su brillante hipótesis, Mitchell fue galardonado con el Premio Nobel de química en 1978.

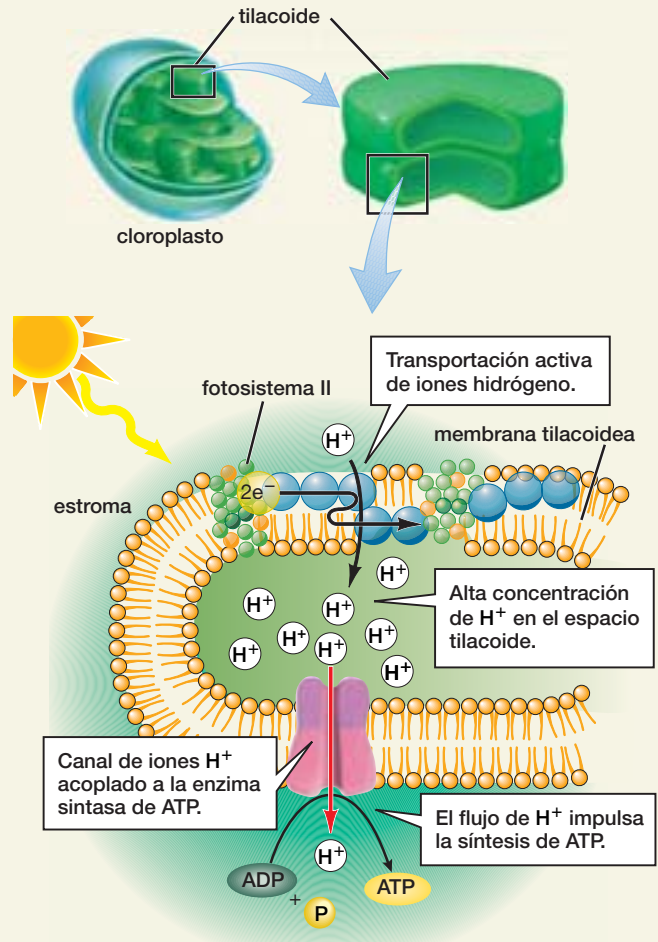
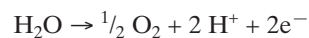


FIGURA E7-2 La quimiósmosis en los cloroplastos crea un gradiente H<sup>+</sup> y genera ATP al captar la energía almacenada en este gradiente

ma; en este punto, finalmente forman NADPH. Para mantener este flujo unidireccional de electrones, se debe abastecer de forma continua el centro de reacción del fotosistema II con electrones nuevos que reemplacen los que cede. Estos electrones de remplazo provienen del agua (paso 9 en la figura 7-7; y figura 7-8 a la izquierda). En una serie de reacciones, las clorofilas del centro de reacción del fotosistema II atraen electrones de las moléculas de agua que están dentro del com-

partimento del tilacoide, lo cual hace que los enlaces de esas moléculas de agua se rompan:



Por cada dos fotones captados por el fotosistema II, se expulsan dos electrones de la clorofila del centro de reacción y se reemplazan con los dos electrones que se obtienen del rom-





**FIGURA 7-9** El oxígeno es un producto de la fotosíntesis

Las burbujas que se desprenden de las hojas de esta planta acuática (*Elodea*) son de oxígeno, un producto de la fotosíntesis.

pimiento de una molécula de agua. La pérdida de dos electrones del agua genera dos iones hidrógeno ( $H^+$ ), los cuales se emplean para formar NADPH. A medida que se descomponen las moléculas de agua, sus átomos de oxígeno se combinan para formar moléculas de gas oxígeno ( $O_2$ ). En su propia respiración celular, la planta puede usar directamente el oxígeno (véase el capítulo 8) o liberarlo hacia la atmósfera (**FIGURA 7-9**).

## RESUMEN

### Reacciones dependientes de la luz

- Los pigmentos de clorofila y carotenoide del fotosistema II absorben luz, la cual se utiliza para dar energía y arrojar electrones desde las moléculas de clorofila a del centro de reacción.
- Los electrones pasan a lo largo de la cadena transportadora de electrones adyacente, donde liberan energía. Alguna parte de ésta se emplea para crear un gradiente de ion hidrógeno a través de la membrana tilacoidea que se usa para impulsar la síntesis de ATP.
- Las clorofilas “carentes de electrones” del centro de reacción del fotosistema II remplazan sus electrones descomponiendo las moléculas de agua. El  $H^+$  que resulta se usa en el NADPH y se genera gas oxígeno como un producto.
- La luz también es absorbida por el fotosistema I, el cual arroja electrones energéticos de sus clorofilas del centro de reacción.
- La cadena transportadora de electrones recoge estos electrones energéticos y su energía es captada por el NADPH.
- Los electrones perdidos por el centro de reacción del fotosistema I son remplazados por aquellos de la cadena transportadora de electrones del fotosistema II.
- Los productos de las reacciones dependientes de la luz son NADPH, ATP y  $O_2$ .

## 7.3 REACCIONES INDEPENDIENTES DE LA LUZ: ¿CÓMO SE ALMACENA LA ENERGÍA QUÍMICA EN LAS MOLÉCULAS DE GLUCOSA?

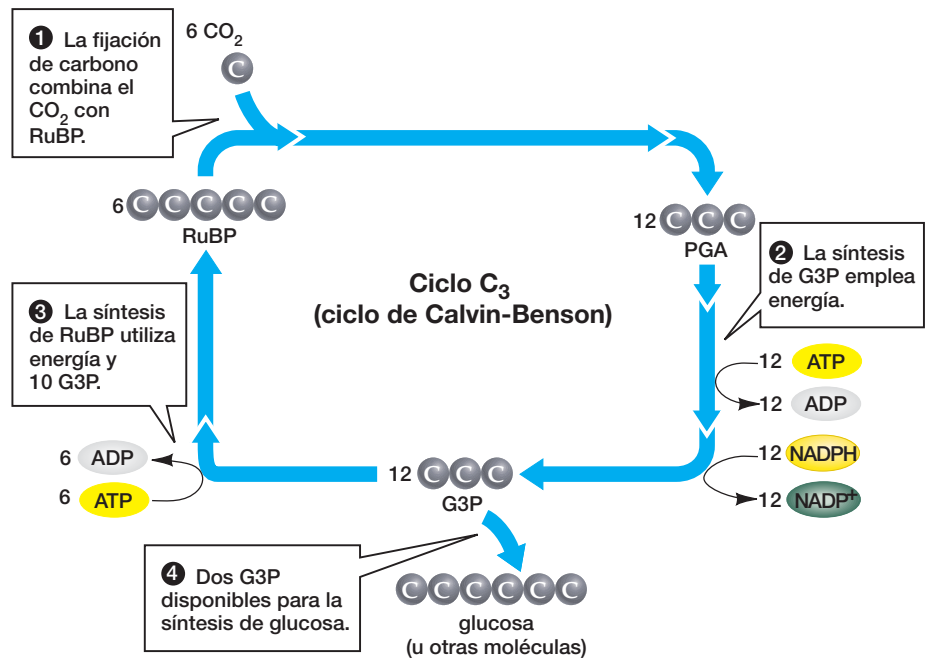
El ATP y el NADPH sintetizados durante las reacciones dependientes de la luz se disuelven en el estroma fluido que rodea los tilacoides. Ahí estas sustancias proporcionan la energía necesaria para sintetizar glucosa a partir de dióxido de carbono y agua —un proceso que requiere de enzimas, las cuales también están disueltas en el estroma. Las reacciones que finalmente producen glucosa se llaman reacciones independientes de la luz, porque se pueden efectuar sin la intervención de la luz siempre y cuando haya disponibles ATP y NADPH. Sin embargo, estas moléculas de alta energía necesarias para la síntesis de la glucosa están disponibles sólo si fueron recargadas por la luz. De modo que cualquier suceso que reduzca la disponibilidad de luz (como cuando hubiera mucho polvo, humo y cenizas, si un meteorito se impactara con la Tierra) disminuiría también la disponibilidad de estos compuestos de alta energía y, en consecuencia, se reduciría la capacidad de las plantas para sintetizar su alimento.

### El ciclo $C_3$ capta dióxido de carbono

El proceso de captar seis moléculas de dióxido de carbono del aire y usarlas para sintetizar la glucosa (azúcar de seis carbonos) tiene lugar en una serie de reacciones conocidas como **ciclo de Calvin-Benson** (en honor a sus descubridores) o como **ciclo  $C_3$** . Este ciclo requiere  $CO_2$  (comúnmente del aire); el azúcar, *bifosfato de ribulosa* (RuBP); enzimas para catalizar cada una de sus múltiples reacciones; y energía en forma de ATP y NADPH, que las reacciones dependientes de la luz proporcionan.

**FIGURA 7-10** El ciclo  $C_3$  de la fijación de carbono

① Seis moléculas de RuBP reaccionan con seis moléculas de  $CO_2$  para formar 12 moléculas de PGA. Esta reacción es fijación de carbono: se capta carbono del  $CO_2$  para introducirlo en moléculas orgánicas. ② La energía de 12 ATP y los electrones e hidrógenos de 12 NADPH se emplean para convertir las 12 moléculas de PGA en 12 de G3P. ③ La energía de seis moléculas de ATP se usa para reordenar diez de G3P como seis de RuBP, para completar una vuelta del ciclo  $C_3$ . ④ Dos moléculas de G3P está disponibles para sintetizar glucosa u otras moléculas orgánicas. El proceso en (4) tiene lugar fuera del cloroplasto y no forma parte del ciclo  $C_3$ .



Entenderás mejor el ciclo  $C_3$  si mentalmente lo divides en las siguientes tres partes: fijación de carbono, síntesis del *gliceraldehido-3-fosfato* (G3P, que se emplea para sintetizar azúcar) y, por último, regeneración de RuBP. Lleva la cuenta del número de átomos de carbono a medida que vayas siguiendo el proceso que se muestra en la **FIGURA 7-10**. No olvides tampoco que toda la energía utilizada en este ciclo fue captada de la luz solar durante las reacciones dependientes de la luz de la fotosíntesis.

**Fijación de carbono.** Durante la **fijación de carbono**, las plantas captan el dióxido de carbono e incorporan (fijan) los átomos de carbono a una molécula orgánica más grande. El ciclo  $C_3$  usa una enzima llamada *rubisco* para combinar el carbono del dióxido de carbono con las moléculas de azúcar de cinco carbonos RuBP, para formar una molécula inestable de seis carbonos que inmediatamente se divide por la mitad y forma dos moléculas de tres carbonos de PGA (*ácido fosfoglicérico*). Los tres carbonos del PGA le dan su nombre al ciclo  $C_3$  (paso ① de la figura 7-10).

**Síntesis de G3P.** En una serie de reacciones catalizadas por enzimas, la energía donada por el ATP y NADPH (que se generó en las reacciones dependientes de la luz) se utiliza para convertir PGA en G3P (paso ②).

**Regeneración de RuBP.** Mediante una serie de reacciones catalizadas por enzimas que requieren de energía de ATP, se emplea G3P para regenerar RuBP (paso ③) usado al inicio del ciclo. Las dos moléculas restantes de G3P se usarán para sintetizar glucosa y otras moléculas que necesita la planta (paso ④).

### El carbono fijado durante el ciclo $C_3$ se utiliza para sintetizar glucosa

Puesto que el ciclo  $C_3$  comienza con RuBP, agrega carbono del  $CO_2$  y termina cada “ciclo” con RuBP, queda carbono so-

brante del  $CO_2$  captado. Empleando las cifras de la “contabilidad de carbono” más sencillas que se muestran en la figura 7-10, si comienzas y terminas un recorrido del ciclo con seis moléculas de RuBP, quedan dos moléculas de G3P sobrantes. En las reacciones independientes de la luz que tienen lugar fuera del ciclo  $C_3$ , estas dos moléculas G3P (con tres carbonos cada una) se combinan para formar una molécula de glucosa (con seis carbonos). La mayoría de éstas se usan después para formar sacarosa (azúcar de mesa, una molécula de almacenamiento, disacárida formada por una glucosa unida a una fructosa), o unidas en cadenas largas para formar almidón (otra molécula de almacenamiento) o celulosa (un componente principal de las paredes celulares de las plantas). La mayor parte de la síntesis de la glucosa a partir del G3P y la síntesis subsecuente de moléculas más complejas a partir de glucosa tienen lugar fuera del cloroplasto. Más tarde, las moléculas de glucosa podrán descomponerse durante la respiración celular para brindar energía a la planta.

## RESUMEN

### Reacciones independientes de la luz

- Para la síntesis de una molécula de glucosa mediante el ciclo  $C_3$  seis moléculas de RuBP captan seis moléculas de  $CO_2$ . Una serie de reacciones impulsadas por la energía del ATP y NADPH (obtenida de las reacciones dependientes de la luz) produce 12 moléculas de G3P.
- Las moléculas de G3P se unen para formar una molécula de glucosa.
- La energía ATP se usa para regenerar seis moléculas RuBP de las 10 moléculas RuBP restantes.
- Las reacciones independientes de la luz generan glucosa y transportadores de energía agotada (ADP y NADP<sup>+</sup>) que se recargarán durante las reacciones dependientes de la luz.

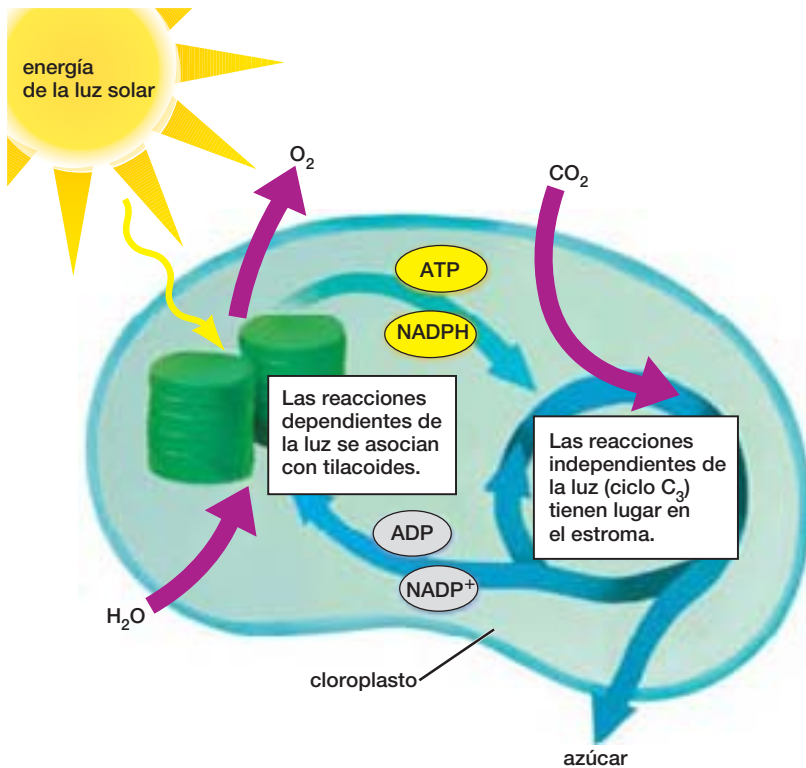


FIGURA 7-11 Resumen gráfico de la fotosíntesis

muy porosa para que el CO<sub>2</sub> entre en abundancia en la hoja desde el aire. En el caso de las plantas terrestres, sin embargo, la porosidad al aire también permite que el agua se evapore de la hoja con facilidad. La pérdida de agua por las hojas es una causa principal de tensión para las plantas terrestres y puede, incluso, llegar a ser fatal.

Muchas plantas han desarrollado hojas que constituyen una especie de compromiso entre obtener energía luminosa y CO<sub>2</sub> adecuados, y reducir la pérdida de agua. Estas hojas cuentan con una área superficial grande para interceptar la luz, un recubrimiento impermeable para reducir la evaporación, y poros ajustables (estomas), que difunden con facilidad el CO<sub>2</sub> del aire. En la mayoría de las hojas de las plantas, los cloroplastos se encuentran en las células del mesófilo y en los estomas (véase la figura 7-3 y la FIGURA 7-12). Cuando el abasto de agua es el

adecuado, los estomas se abren y dejan que entre el CO<sub>2</sub>. Si la planta está en peligro de secarse, los estomas se cierran y al hacerlo se reduce la evaporación; aunque esto tiene dos desventajas: disminuye la entrada de CO<sub>2</sub> y restringe la liberación de O<sub>2</sub> como producto de la fotosíntesis.

#### 7.4 ¿QUÉ RELACIÓN HAY ENTRE LAS REACCIONES DEPENDIENTES E INDEPENDIENTES DE LA LUZ?

La FIGURA 7-11 ilustra la relación entre las reacciones dependientes e independientes de la luz, al colocar cada una en su ubicación adecuada dentro del cloroplasto. Tanto la figura 7-11 como la figura 7-4 ilustran la interdependencia de estos dos conjuntos de reacciones en el proceso general de la fotosíntesis. En términos más sencillos, la parte “foto” de la fotosíntesis se refiere a la captación de energía luminosa mediante reacciones dependientes de la luz. La parte “síntesis” de la fotosíntesis se refiere a la síntesis de glucosa que se efectúa durante las reacciones independientes de la luz, usando la energía captada por las reacciones dependientes de la luz. En un planteamiento más detallado, las reacciones dependientes de la luz que tienen lugar en las membranas de los tilacoides utilizan energía luminosa para “cargar” las moléculas portadoras de energía ADP y NADP<sup>+</sup> y formar ATP y NADPH. Durante las reacciones independientes de la luz, las portadoras energizadas se mueven hacia el estroma, donde su energía impulsa el ciclo C<sub>3</sub>. Esto produce G3P, que se usa para sintetizar glucosa y otros carbohidratos. Después, los transportadores agotados ADP y NADP<sup>+</sup> se vuelven a cargar usando las reacciones dependientes de la luz para convertirse en ATP y NADPH.

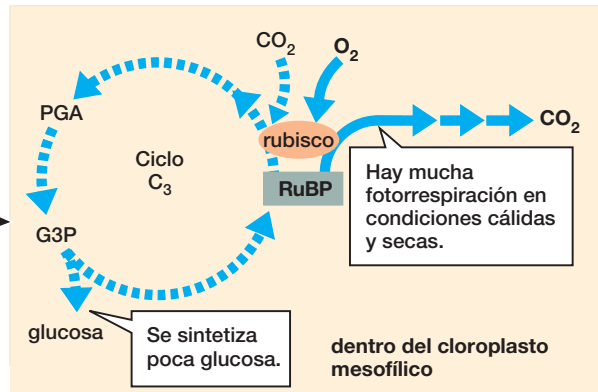
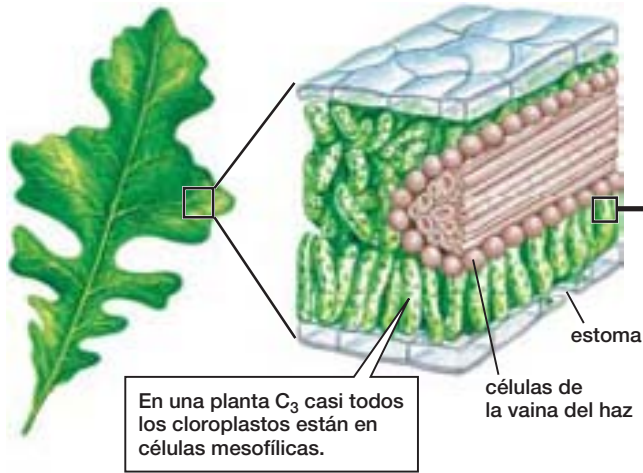
#### Cuando los estomas se cierran para conservar agua se lleva a cabo la derrochadora fotorrespiración

¿Qué sucede con la fijación de carbono cuando los estomas se cierran, los niveles de CO<sub>2</sub> bajan y los de O<sub>2</sub> suben? Por desgracia, la enzima rubisco que cataliza la reacción de RuBP con CO<sub>2</sub> no es muy selectiva: puede combinar tanto CO<sub>2</sub> como O<sub>2</sub> con RuBP (figura 7-12a), que es un ejemplo de inhibición competitiva. Cuando O<sub>2</sub> (en vez de CO<sub>2</sub>) se combina con RuBP ocurre un proceso derrochador llamado **fotorrespiración**. Durante ésta (al igual que en la respiración celular) se consume O<sub>2</sub> y se genera CO<sub>2</sub>. Sin embargo, a diferencia de la respiración celular, la fotorrespiración no produce energía celular útil y evita también que las reacciones independientes de la luz sintetizen glucosa. Así la fotorrespiración disminuye la capacidad de la planta para fijar carbono.

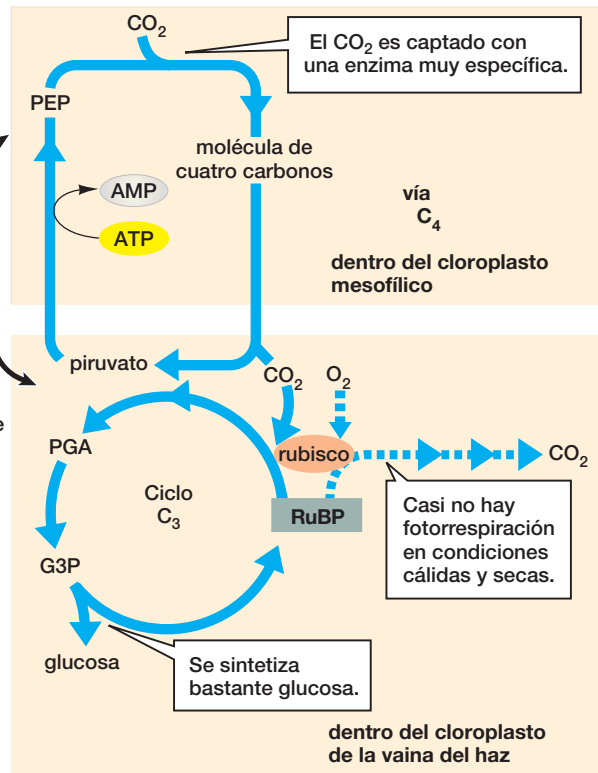
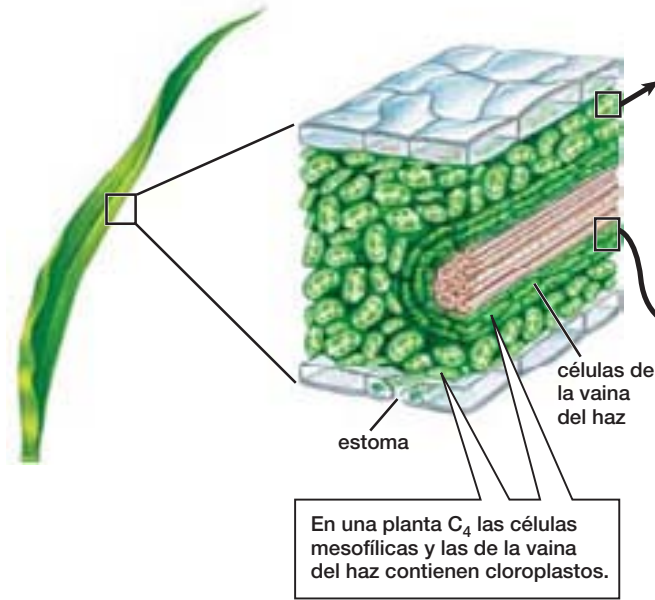
Todo el tiempo se efectúa algo de fotorrespiración, incluso en las condiciones óptimas. Pero si hay un clima cálido y seco, los estomas rara vez se abren; el CO<sub>2</sub> del aire no puede entrar, y el O<sub>2</sub> generado por la fotosíntesis no puede salir. En esta situación el O<sub>2</sub> no puede competir con el CO<sub>2</sub>

#### 7.5 AGUA, CO<sub>2</sub> Y LA VÍA C<sub>4</sub>

a) Las plantas C<sub>3</sub> usan la vía C<sub>3</sub>



b) Las plantas C<sub>4</sub> usan la vía C<sub>4</sub>



**FIGURA 7-12** Comparación de plantas C<sub>3</sub> y C<sub>4</sub> en condiciones cálidas y secas

Con niveles bajos de CO<sub>2</sub> y altos de O<sub>2</sub> la fotorrespiración domina en las plantas C<sub>3</sub>, porque la enzima rubisco hace que RuBP se combine con O<sub>2</sub> en vez de con CO<sub>2</sub>. b) En las plantas C<sub>4</sub> el CO<sub>2</sub> se combina con PEP mediante una enzima más selectiva que se encuentra en las células mesofílicas, y el carbono se lanza a las células de la vaina del haz mediante una molécula de cuatro carbonos, la cual libera CO<sub>2</sub> ahí. Los niveles más altos de CO<sub>2</sub> permiten a la vía C<sub>3</sub> funcionar de manera eficiente en las células de la vaina del haz. Observa que se requiere energía del ATP para regenerar el PEP. **PREGUNTA:** ¿Por qué las plantas C<sub>3</sub> tienen una ventaja sobre las plantas C<sub>4</sub> en condiciones que no son cálidas ni secas?

mediante la cual el carbono entra a la biosfera, y que toda la vida está basada en el carbono. Pero, ¿por qué las plantas tienen tal enzima no selectiva e ineficiente? En la atmósfera primitiva de la Tierra, cuando evolucionó por primera vez la fotosíntesis, había mucho menos cantidad de oxígeno y mucho más de dióxido de carbono. Debido a que el oxígeno era escaso, existía muy poca presión selectiva por el sitio activo de

la enzima para favorecer el dióxido de carbono sobre el oxígeno. Aunque en la atmósfera actual esto sería una mutación sumamente adaptativa, es aparente que nunca ha ocurrido. En cambio, en estos tiempos de tanta evolución, las plantas han desarrollado mecanismos para sortear la fotorrespiración derrochadora, aunque esto requiera varios pasos adicionales y el uso de energía.

## ENLACES CON LA VIDA

## Tú vives gracias a las plantas

Al estudiar los detalles de la fotosíntesis, es fácil que te confundas por su complejidad y te preguntes por qué vale la pena estudiarla. Lo fundamental es que, sin la fotosíntesis, no estaría aquí para sentirte desconcertado por ella, ni tampoco estaría presente ninguna de las otras formas de vida que ves a tu alrededor en un día ordinario. Hace más de 2000 millones de años cuando, en las palabras del poeta Robinson Jeffers, las primeras bacterias “inventaron la clorofila y comían luz solar”, inició la revolución en la evolución de la vida sobre la Tierra. Al captar la energía solar y al emplear el agua como una fuente de electrones, las bacterias por vez primera liberaron oxígeno hacia la atmósfera primitiva. Para muchos organismos no fotosintéticos, esto fue todo un desastre. El oxígeno es una molécula altamente reactiva que se combina fácilmente con las moléculas biológicas y las destruye. Los organismos unicelulares que se toparon primero con una atmósfera rica en oxígeno tenían tres “alternativas”: morir, ocultarse o desarrollar mecanismos protectores. Las descendientes de tales bacterias que se ocultaron del oxígeno en los remotísimos tiempos han sobrevivido hasta la actualidad, y el oxígeno es aún mortal para ellas. Las

otras, gracias a mutaciones, desarrollaron una maquinaria celular para aprovechar el poder reactivo del oxígeno, utilizándolo para generar más energía de las moléculas del alimento, como la glucosa producida durante la fotosíntesis. Estos eficientes organismos, amantes del oxígeno, dominaron rápidamente en la Tierra y fueron evolucionando en forma gradual en un gran número de seres vivos que habitan ahora en nuestro planeta, la mayoría de los cuales moriría si les faltara el oxígeno.

Nosotros no sólo dependemos del oxígeno producido por fotosíntesis, sino que toda la energía del alimento que ingerimos proviene de las plantas, la cual es captada de la luz solar. Y aun si tú llevas una dieta de hamburguesas con queso y bastante tocino, y pollo frito, la energía almacenada en estas grasas y proteínas animales proviene a final de cuentas del alimento de ellas: las plantas. Y aunque sólo comas atún, puedes seguirle la huella a la cadena alimentaria (y a la energía) de la que se alimentó el atún, hasta llegar a los organismos fotosintéticos marinos. De modo que la fotosíntesis nos proporciona el alimento y el oxígeno que necesitamos para “quemarlo”. ¿Le has dado las gracias a las plantas hoy?

### Las plantas C<sub>4</sub> reducen la fotorrespiración mediante un proceso de fijación de carbono en dos etapas

Una adaptación para reducir la fotorrespiración es el ciclo C<sub>4</sub>, que es una vía de fijación de carbono de dos etapas. Las plantas que emplean esta vía, llamadas *plantas C<sub>4</sub>*, prosperan en un clima relativamente cálido y seco. En estas plantas C<sub>4</sub> que incluyen el maíz y el garrachuelo, las células como las de la vaina del haz (además de las células mesofílicas y de los estomas) contienen también cloroplastos (figura 7-12b).

Los cloroplastos que están dentro de las células mesofílicas de las plantas C<sub>4</sub> contienen una molécula de tres carbonos llamada *fosfoenolpiruvato* (PEP) en vez de RuBP. El CO<sub>2</sub> reacciona con el PEP para formar moléculas intermediadoras de cuatro carbonos que dan su nombre a las plantas C<sub>4</sub>. La reacción entre CO<sub>2</sub> y PEP es catalizada por una enzima que, a diferencia de la rubisco, es altamente específica para el CO<sub>2</sub> y que no se ve obstaculizada por altas concentraciones de O<sub>2</sub>. Una molécula de cuatro carbonos se usa para transportar carbono desde las células mesofílicas hasta las células de la vaina del haz, donde se descompone, liberando CO<sub>2</sub>. La alta concentración de CO<sub>2</sub> creada en las células de la vaina del haz (hasta 10 veces más alta que el CO<sub>2</sub> atmosférico) ahora permite al ciclo C<sub>3</sub> normal proceder con menos competencia de parte del oxígeno. Lo que queda de la molécula transportadora (una molécula de tres carbonos llamada piruvato) regresa a las células mesofílicas, donde se utiliza energía del ATP para regenerar la molécula de PEP del piruvato, lo cual permite que el ciclo continúe.

### Las plantas C<sub>3</sub> y C<sub>4</sub> se adaptan a condiciones ambientales diferentes

Las plantas que usan el proceso C<sub>4</sub> para fijar carbono están obligadas a utilizar esta vía, que consume más energía para producir glucosa que la vía C<sub>3</sub>. Las plantas C<sub>4</sub> tienen ventaja cuando la energía luminosa es abundante y no lo es el agua. Sin embargo, si el agua es abundante, lo cual permite a los estomas de las plantas C<sub>3</sub> permanecer abiertos y dejar entrar bastante cantidad de CO<sub>2</sub>, o si los niveles de luz son bajos, la vía de fijación de carbono C<sub>3</sub> más eficiente resulta ventajosa para la planta.

En consecuencia, las plantas C<sub>4</sub> medran en desiertos y en regiones más cálidas y más secas en climas templados, donde la energía luminosa es abundante, pero el agua escasa. Las plantas que usan la fotosíntesis C<sub>4</sub> incluyen el maíz, la caña de azúcar, el sorgo, algunos pastos (incluido el garrachuelo) y ciertos tipos de cardos. Las plantas C<sub>3</sub> (que incluyen la mayoría de los árboles; granos como trigo, avena y arroz; y pastos como la poa pratense) tienen ventaja en climas frescos, húmedos y nublados, porque la vía C<sub>3</sub> es más eficiente en su consumo de energía. Estas diferentes adaptaciones explican por qué el exuberante césped de poa pratense (una planta C<sub>3</sub>) podría verse invadido por el garrachuelo espigado (una planta C<sub>4</sub>) durante un largo verano caluroso y seco.

## OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO

### ¿LOS DINOSAURIOS MURIERON POR FALTA DE LUZ SOLAR?



Los paleontólogos (científicos que estudian los fósiles) han establecido la extinción de aproximadamente 70 por ciento de todas las especies con base en la desaparición de sus fósiles al final del periodo cretácico. En lugares de todo el planeta, los investigadores han encontrado una delgada capa de arcilla depositada hace unos 65 millones de años; la arcilla tiene niveles casi 30 veces mayores que lo usual de un elemento poco abundante llamado *iridio*, que se encuentra en altas concentraciones en algunos meteoritos. La arcilla también contiene hollín como el que quedaría después de incendios muy extensos. ¿Un meteorito acabó con la vida de los dinosaurios? Muchos científicos piensan que así fue. Sin duda, los indicios del impacto de un meteorito enorme, fechado como de hace 65 millones de

años, son muy claros en la península de Yucatán. No obstante, otros científicos creen que los cambios climáticos más graduales, tal vez por una actividad volcánica intensa, originaron condiciones que ya no sustentaban la vida de los enormes reptiles. Los volcanes también expulsan hollín y cenizas, y los niveles de iridio son más altos en el manto fundido de la Tierra que en su superficie, por lo que una actividad volcánica intensa también podría explicar la capa de iridio.

Ambas circunstancias reducirían considerablemente la cantidad de luz solar y afectarían de inmediato el ritmo de la fotosíntesis. Los herbívoros (animales que comen plantas) grandes como el *Triceratops*, que quizás hayan tenido que consumir cientos de kilos de vegetación al día, estarían en problemas si el crecimiento de las plantas sufriera una disminución importante. Los depredadores como el

*Tyrannosaurus* que se alimentaban de herbívoros también sufrirían las consecuencias. En el cretácico, igual que ahora, la luz solar captada por la fotosíntesis brindaba energía a todas las formas de vida dominantes del planeta; una interrupción de este flujo vital de energía sería catastrófico.

**Piensa en esto** Diseña un experimento para probar los efectos sobre la fotosíntesis del bloqueo de la luz solar con hollín (como el que pudo haber cubierto la atmósfera terrestre después del impacto de un gigantesco meteorito). ¿Qué podrías medir para determinar las cantidades relativas de fotosíntesis que tuviera lugar en condiciones normales, en comparación con las anormales como en el caso del hollín?

## REPASO DEL CAPÍTULO

### RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

#### 7.1 ¿Qué es la fotosíntesis?

La fotosíntesis capta la energía de la luz solar para convertir las moléculas inorgánicas de dióxido de carbono y agua en moléculas orgánicas de alta energía, como la glucosa. En las plantas la fotosíntesis se efectúa en los cloroplastos y sigue dos secuencias de reacción principales: las reacciones dependientes de la luz y las reacciones independientes de la luz.

#### Web tutorial 7.1 Fotosíntesis

#### 7.2 Reacciones dependientes de la luz: ¿Cómo se convierte la energía luminosa en energía química?

Las reacciones dependientes de la luz se efectúan en los tilacoides. La luz estimula los electrones de las moléculas de clorofila *a* y transfiere esos electrones energéticos a las cadenas transportadoras de electrones. La energía de estos electrones impulsa tres procesos:

- *El fotosistema II genera ATP.* Parte de la energía de los electrones se utiliza para bombear iones hidrógeno al interior de los tilacoides. Por lo tanto, la concentración de iones hidrógeno es más alta ahí que en el estroma. Los iones hidrógeno bajan por este gradiente de concentración a través de enzimas sintasas de ATP de las membranas tilacoides y, al hacerlo, suministran la energía que impulsa la síntesis de ATP.
- *El fotosistema I genera NADPH.* Una parte de la energía en forma de electrones energéticos se agrega a las moléculas portadoras de electrones de NADP<sup>+</sup>, para formar el portador altamente energético NADPH.
- *La descomposición del agua mantiene el flujo de electrones a través de los fotosistemas.* Parte de la energía se utiliza para dividir los enlaces de las moléculas de agua, generando así electrones, iones hidrógeno y oxígeno.

#### Web tutorial 7.2 Propiedades de la luz

#### Web tutorial 7.3 Quimiósmosis

#### 7.3 Reacciones independientes de la luz: ¿Cómo se almacena la energía química en las moléculas de glucosa?

generar glucosa a partir de CO<sub>2</sub> y H<sub>2</sub>O. Las reacciones independientes de la luz se inician con un ciclo de reacciones químicas llamado ciclo de Calvin-Benson, o ciclo C<sub>3</sub>. Este ciclo consta de tres partes principales: **1. Fijación de carbono.** Dióxido de carbono y agua se combinan con bifosfato de ribulosa (RuBP), para formar ácido fosfoglicérico (PGA). **2. Síntesis de G3P.** PGA se convierte a gliceraldehído-3-fosfato (G3P), usando energía del ATP y del NADPH. El G3P se emplea para sintetizar glucosa y otras moléculas importantes, como el almidón y la celulosa. **3. Regeneración de RuBP.** Diez moléculas de G3P se usan para regenerar seis moléculas de RuBP, utilizando la energía del ATP. Las reacciones independientes de la luz continúan con la síntesis de glucosa y otros carbohidratos incluidos la sacarosa, el almidón y la celulosa. Estas reacciones tienen lugar principalmente fuera del cloroplasto.

#### 7.4 ¿Qué relación hay entre las reacciones dependientes e independientes de la luz?

Las reacciones dependientes de la luz producen el portador de energía ATP y el portador de electrones NADPH. La energía de estos portadores se consume en la síntesis de moléculas orgánicas durante las reacciones independientes de la luz. Los portadores agotados, ADP y NADP<sup>+</sup>, regresan a las reacciones dependientes de la luz para recargarse.

#### 7.5 Agua, CO<sub>2</sub> y la vía C<sub>4</sub>

La enzima rubisco que cataliza la reacción entre RuBP y CO<sub>2</sub> cataliza también una reacción llamada fotorrespiración entre RuBP y O<sub>2</sub>. Si la concentración de CO<sub>2</sub> baja demasiado o si la concentración de O<sub>2</sub> sube mucho, la fotorrespiración derrochadora, la cual evita la fijación de carbono y no genera ATP, puede exceder la fijación de carbono. Las plantas C<sub>4</sub> han desarrollado un paso adicional para la fijación de carbono que reduce al mínimo la fotorrespiración. En las células mesofílicas de estas plantas C<sub>4</sub>, el CO<sub>2</sub> se combina con el ácido fosfoenolpirúvico (PEP) para formar una molécula de cuatro carbonos, la cual se modifica y se transporta al interior de las células de la vaina del haz adyacente, donde libera CO<sub>2</sub> manteniendo así una alta concentración de CO<sub>2</sub>

## TÉRMINOS CLAVE

cadena transportadora de electrones (ETC) *pág. 122*  
 carotenoides *pág. 121*  
 centro de reacción *pág. 121*  
 ciclo C<sub>3</sub> *pág. 125*

ciclo C<sub>4</sub> *pág. 129*  
 ciclo de Calvin-Benson *pág. 125*  
 clorofila *pág. 121*  
 estoma *pág. 118*  
 estroma *pág. 118*

fijación de carbono *pág. 126*  
 fotón *pág. 120*  
 fotorrespiración *pág. 127*  
 fotosíntesis *pág. 118*  
 fotosistemas *pág. 121*  
 quimiósmosis *pág. 123*

reacciones dependientes de la luz *pág. 120*  
 reacciones independientes de la luz *pág. 120*  
 tilacoide *pág. 119*

## RAZONAMIENTO DE CONCEPTOS

1. Escribe la ecuación general de la fotosíntesis. ¿Esta ecuación difiere entre las plantas C<sub>3</sub> y las plantas C<sub>4</sub>?
2. Dibuja un diagrama simplificado de un cloroplasto y rotúlalo. Explica de manera específica cómo la estructura del cloroplasto está relacionada con su función.
3. Describe brevemente las reacciones dependientes e independientes de la luz. ¿En qué parte del cloroplasto tiene lugar cada una de ellas?
4. ¿Cuál es la diferencia entre la fijación de carbono de las plantas C<sub>3</sub> y en las C<sub>4</sub>? ¿En qué condiciones cada mecanismo de fijación de carbono funciona con mayor eficacia?
5. Describe el proceso de la quimiósmosis en los cloroplastos, siguiendo la huella del flujo de energía de la luz solar al ATP.

## APLICACIÓN DE CONCEPTOS

1. Muchos prados y campos de golf se siembran con poa pratense, una planta C<sub>3</sub>. En primavera, ésta crece de forma exuberante. En verano, es común que aparezca el garrachuelo, una maleza que es una planta C<sub>4</sub> y que se extiende rápidamente. Explica esta serie de sucesos, dadas las condiciones climáticas normales de primavera y verano, así como las características de las plantas C<sub>3</sub> y C<sub>4</sub>.
2. Supón que se realiza un experimento donde a la planta I se le suministra dióxido de carbono normal, pero con agua que contiene átomos de oxígeno radiactivos. A la planta II se le suministra agua normal, pero dióxido de carbono que contiene átomos de oxígeno radiactivos. Se permite a cada planta efectuar la fotosíntesis y se mide la cantidad de radiactividad del gas oxígeno y los azúcares producidos. ¿Qué planta esperarías que produjera azúcares radiactivos y cuál gas oxígeno radiactivo? ¿Por qué?
3. Tú vigilas continuamente la producción fotosintética de oxígeno por la hoja de una planta alumbrada con luz blanca. Explica qué sucederá (y por qué) si colocas un filtro *a*) rojo *b*) azul y *c*) verde entre la fuente de luz y la hoja.
4. Una planta se coloca en una atmósfera sin CO<sub>2</sub> bajo luz intensa. ¿Las reacciones dependientes de la luz seguirán generando indefinidamente ATP y NADPH? Explica cómo llegaste a tu conclusión.
5. Te piden que te presentes ante la Comisión de Hacienda de la Cámara de Diputados para explicar por qué la Secretaría de Agricultura debe seguir financiando las investigaciones sobre fotosíntesis. ¿Cómo justificarías el gasto de producir, por medio de la ingeniería genética, la enzima que cataliza la reacción de RuBP con CO<sub>2</sub> y evitar que el RuBP reaccione con el oxígeno, además de con el CO<sub>2</sub>? ¿Qué beneficios prácticos tendría esta investigación?

## PARA MAYOR INFORMACIÓN

Bazzazz, F. A. y Fajer, E. D., "Plant Life in a CO<sub>2</sub>-Rich World". *Scientific American*, enero de 1992. La quema de combustibles fósiles está elevando los niveles de CO<sub>2</sub> de la atmósfera. Este incremento podría alterar el equilibrio entre las plantas C<sub>3</sub> y C<sub>4</sub>.

George, A., "Photosynthesis". *American Scientist*, abril de 2005. Uno de las más grandiosos inventos de la vida.

Grodzinski, B., "Plant Nutrition and Growth Regulation by CO<sub>2</sub> Enrichment". *BioScience*, 1992. El autor explica cómo los niveles altos de CO<sub>2</sub> influyen en el metabolismo de las plantas.

Kring, D. A. y Durda, D. D., "The Day the World Burned". *Scientific American*, diciembre de 2003. Describe los incendios destructivos que siguieron después del impacto del meteorito que acabó con la vida de los dinosaurios.

Monastersky, R., "Children of the C<sub>4</sub> World". *Science News*, 3 de enero de 1998. ¿Qué papel desempeñó en la evolución humana un cambio en la vegetación global hacia la fotosíntesis de plantas C<sub>4</sub>?

Mooney, H. A., Drake, B. G., Luxmoore, R. J., Oechel, W. C. y Pitelka, L. F., "Predicting Ecosystems' Response to Elevated CO<sub>2</sub> Concentrations". *BioScience*, 1994. ¿Qué efectos tendrá sobre los ecosistemas el enriquecimiento de la atmósfera con CO<sub>2</sub> debido a las actividades humanas?

Robbins, M. W., "The Promise of Pond Scum". *Discover*, octubre de 2005. ¿Podemos aprovechar la energía almacenada por las algas fotosintéticas para sustituir a los combustibles fósiles?

## 8

# Obtención de energía: Glucólisis y respiración celular



Los músculos de las piernas de estos ciclistas requieren de glucosa y oxígeno para obtener la energía que necesitan. (Imagen en recuadro) Johann Mühlegg es uno de los atletas de élite penalizados por aumentar artificialmente el suministro de oxígeno a sus células para mejorar el desempeño atlético.



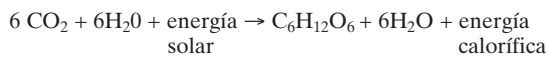
## 8.1 ¿CÓMO OBTIENEN ENERGÍA LAS CÉLULAS?

Las células requieren un suministro continuo de energía para realizar una multitud de reacciones metabólicas indispensables para la supervivencia. Sin embargo, para iniciar una reacción, la energía debe estar en una forma que se pueda utilizar; por lo general, esto significa que debe estar almacenada en enlaces de moléculas portadoras de energía, especialmente en **trifosfato de adenosina (ATP)**. Algunas de las reacciones más importantes en las células son aquellas que transfieren energía de las moléculas que la almacenan, como la glucosa, a las moléculas portadoras, como el ATP.

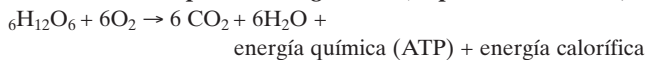
### La fotosíntesis es la última fuente de energía celular

Como vimos en el capítulo 7, los organismos fotosintéticos captan y almacenan la energía de la luz solar en glucosa. Si bien la fotosíntesis produce algunos ATP, las plantas almacenan buena parte de la energía resultante de la fotosíntesis como azúcar. Como todas las células eucarióticas, las de las plantas tienen mitocondrias y dependen de la “descomposición” de la glucosa (respiración) para obtener la energía que necesitan para mantenerse con vida. Durante la “descomposición” de la glucosa se libera la energía solar que las plantas captaron originalmente a través de la fotosíntesis y la utilizan para producir ATP. Las ecuaciones químicas de la formación de glucosa por fotosíntesis y del metabolismo completo de la glucosa (respiración aerobia) para constituir de nuevo  $\text{CO}_2$  y  $\text{H}_2\text{O}$  (los reactivos originales de la fotosíntesis) son casi perfectamente simétricas:

#### Fotosíntesis:



#### Metabolismo completo de la glucosa (respiración aerobia):



Como recordarás de nuestra exposición de la segunda ley de la termodinámica (capítulo 6), con cada reacción que ocurre, la energía en forma útil disminuye y se genera calor. Aunque más de la mitad de la energía producida por la “descomposición” de glucosa se libera en forma de calor, las células son sumamente eficientes al captar la energía química, atrapando alrededor del 40 por ciento de la energía en forma de glucosa como ATP. Si las células fueran tan ineficientes como nuestros motores a gasolina (25 por ciento o menos), los animales necesitarían comer vorazmente para permanecer activos y los atletas que participan en carreras de larga distancia ¡tendrían que detenerse para comer!

### La glucosa es una molécula clave en el almacenamiento de energía

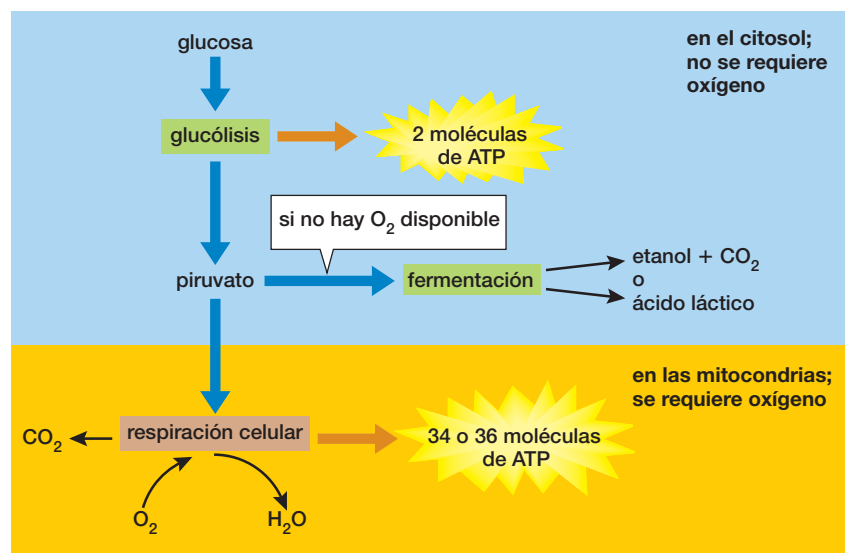
La mayoría de las células pueden metabolizar una variedad de moléculas orgánicas para

producir ATP. En este capítulo nos centraremos en la “descomposición” de la glucosa por tres razones. Primera, prácticamente todas las células metabolizan la glucosa para obtener energía, por lo menos parte del tiempo. Algunas, como las células nerviosas del cerebro, dependen casi por completo de la glucosa como fuente de energía. Segunda, el metabolismo de la glucosa es menos complejo que el metabolismo de la mayoría de las demás moléculas orgánicas. Por último, cuando utilizan otras moléculas orgánicas como fuentes de energía, las células por lo general convierten primero las moléculas en glucosa o en otros compuestos que siguen el camino del metabolismo de ésta (véase “Guardián de la salud: ¿Por qué aumentamos de peso si ingerimos azúcar?”, más adelante en este capítulo).

### Descripción general de la descomposición de la glucosa

La **FIGURA 8-1** resume las etapas principales del metabolismo de la glucosa en las células eucarióticas. Las reacciones iniciales para “descomponer” la glucosa se conocen en conjunto como **glucólisis** (del griego “separar lo dulce”). La glucólisis, que ocurre en el citosol y no requiere de oxígeno, “descompone” la glucosa en piruvato, captando la energía en dos moléculas de ATP. Si no hay oxígeno presente (condiciones anaeróbicas), la glucólisis va seguida de la fermentación, que no produce energía química adicional. Durante la fermentación, el piruvato se convierte ya sea en lactato, o bien, en etanol y  $\text{CO}_2$ .

Si hay oxígeno presente (condiciones aeróbicas), la mayoría de los seres vivos utilizan un proceso llamado *respiración celular* para “descomponer” el piruvato en dióxido de carbono y agua. En las células eucarióticas (hongos, protistas, plantas y animales), la respiración celular se efectúa en las mitocondrias. Al igual que la fotosíntesis, la respiración celular produce ATP y electrones de alta energía que viajan a través de una *cadena transportadora de electrones* (ETC, por las siglas de *electron transport chain*). En la respiración celular, el oxígeno actúa como el aceptor final de electrones, combinándose con los electrones y los iones hidrógeno para formar agua. La respiración celular capta mucho más energía que la glucólisis, al producir 34 o 36 moléculas adicionales de ATP, dependiendo del tipo de célula.



**FIGURA 8-1** Resumen del metabolismo de la glucosa

## 8.2 ¿CÓMO SE CAPTA LA ENERGÍA DE LA GLUCOSA DURANTE LA GLUCÓLISIS?

### La glucólisis “descompone” la glucosa en piruvato y libera energía química

En esencia, la glucólisis se realiza en dos etapas (cada una con varias reacciones): ① la activación de la glucosa y ② la obtención de energía (FIGURA 8-2). Antes de que la glucosa se “descomponga”, es necesario activarla, un proceso que demanda energía. Durante la activación, una molécula de glucosa sufre dos reacciones catalizadas por enzimas, cada una de las cuales consume energía del ATP. Estas reacciones transforman una molécula de glucosa relativamente estable en una molécula “activada”, sumamente inestable, de *bifosfato de fructosa* (figura 8-2, izquierda). La fructosa es una molécula similar a la glucosa; el término *bifosfato* se refiere a los dos grupos fosfato adquiridos de las moléculas de ATP. La formación de bifosfato de fructosa le cuesta a la célula dos moléculas de ATP, pero esta inversión inicial de energía es necesaria para producir mayores rendimientos de energía a la larga. Como buena parte de la energía del ATP se almacena en los enlaces de los grupos fosfato del azúcar, el bifosfato de fructosa es una molécula inestable.

En las reacciones de obtención de energía, el bifosfato de fructosa se separa en dos moléculas de tres carbonos de gliceraldehído-3-fosfato (G3P; véase la figura 8-2, derecha; recuerda que el G3P también se forma durante el ciclo  $C_3$  de la fotosíntesis). Cada molécula de G3P, que retiene un fosfato con su enlace de alta energía, experimenta una serie de reacciones que la convierten en piruvato. Durante estas reacciones se generan dos ATP por cada G3P, para dar un total de cuatro ATP. Puesto que se usaron dos ATP para activar la molécula de glucosa en la primera etapa, la ganancia neta es de sólo dos ATP por molécula de glucosa. En la otra etapa en el camino de G3P a piruvato, se agregan dos electrones de alta energía y un ion hidrógeno al portador de electrones “vacío”,  $NAD^+$ , para convertirlo en NADH, la molécula portadora de electrones de alta energía. Como se producen dos moléculas de G3P por molécula de glucosa, dos moléculas portadoras de NADH se forman cuando esas moléculas de G3P se convier-

ten en piruvato. Para conocer más acerca de las reacciones completas de la glucólisis, véase “De cerca: Glucólisis”.

## RESUMEN

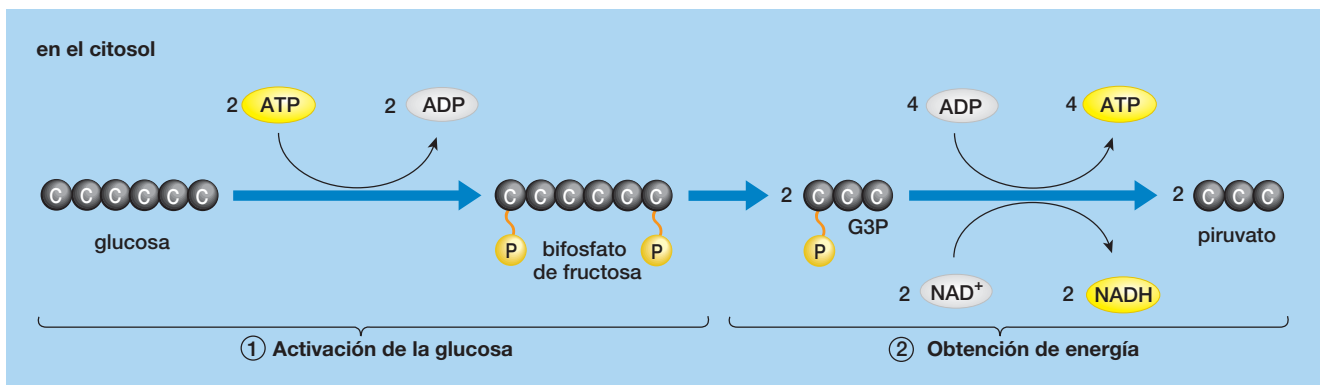
### Glucólisis

- Cada molécula de glucosa se “descompone” en dos moléculas de piruvato.
- Durante estas reacciones, se forman dos moléculas de ATP y dos portadores de electrones de alta energía NADH.

### En ausencia de oxígeno, la fermentación sigue a la glucólisis

Se considera que la glucólisis es uno de los procesos bioquímicos primigenios, puesto que se realiza en cada ser vivo del planeta. Los científicos tienen la hipótesis de que las primeras formas de vida aparecieron en condiciones anaeróbicas (antes de la evolución de la fotosíntesis que permite liberar oxígeno) y que probablemente dependían de la glucólisis para la obtención de energía. Muchos microorganismos aún prosperan en lugares donde el oxígeno es escaso o inexistente, como el estómago y el intestino de los animales (y de los seres humanos), a cierta profundidad del suelo o en ciénagas y pantanos. Algunos microorganismos se envenenan con el oxígeno y dependen por completo del ineficiente proceso de la glucólisis para satisfacer sus necesidades de energía. Incluso algunas de las células de nuestro cuerpo —y las de algunos animales— deben sobrevivir sin oxígeno durante periodos breves. En condiciones anaeróbicas, el piruvato se convierte en lactato o etanol mediante el proceso llamado **fermentación**.

La fermentación no produce más ATP, pero es necesaria para regenerar las moléculas portadoras de electrones de alta energía  $NAD^+$ , que se reutilizan durante la glucólisis y deben estar disponibles para que ésta continúe. Las moléculas portadoras de electrones como el  $NAD^+$  captan energía aceptando electrones energéticos. Una diferencia importante entre la “descomposición” de la glucosa en condiciones aeróbicas y anaeróbicas reside en la forma en que se utilizan estos electrones de alta energía. Durante la respiración celular y en pre-



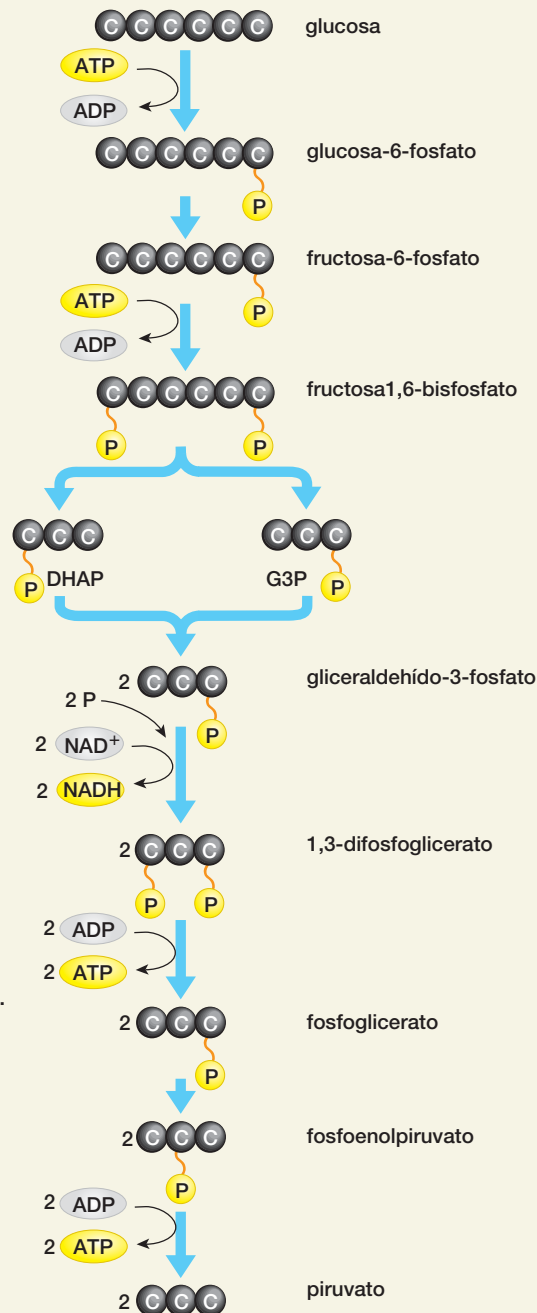
**FIGURA 8-2** Principios de la glucólisis

① Activación de la glucosa: la energía de dos moléculas de ATP se usa para convertir la glucosa en bifosfato de fructosa, que es sumamente reactivo y se desdobra en dos moléculas reactivas de G3P. ② Obtención de energía: las dos moléculas de G3P sufren una serie de reacciones que generan cuatro moléculas de ATP y dos de NADH. Así, la glucólisis da por resultado la producción neta de dos moléculas de ATP y dos de NADH por molécula de glucosa.

La glucólisis es una serie de reacciones catalizadas por enzimas que “descomponen” una molécula de glucosa en dos moléculas de piruvato. Para facilitar el seguimiento de las reacciones, en la **FIGURA E8-1** se muestran sólo los “esqueletos de carbono”

de la glucosa y de las moléculas que se producen durante la glucólisis. Cada flecha azul representa una reacción catalizada por al menos una enzima.

- 1 Se energiza una molécula de glucosa por adición de un fosfato de alta energía del ATP.
- 2 La molécula sufre un cambio para formar fructosa-6-fosfato.
- 3 A continuación se incorpora un segundo fosfato de otro ATP.
- 4 La molécula resultante, fructosa-1,6-bisfosfato, se divide en dos moléculas de tres carbonos cada una, una de DHAP (fosfato de dihidroxiacetona) y una de G3P. Cada una está ligada a un fosfato.
- 5 El DHAP se convierte en G3P. A partir de este punto, hay dos moléculas de G3P que sufren idénticas reacciones.
- 6 Cada G3P sufre dos reacciones casi simultáneas. Se donan dos electrones y un ion hidrógeno al  $\text{NAD}^+$  para formar el portador energizado NADH, y se une un fosfato inorgánico (P) al esqueleto de carbono mediante un enlace de alta energía. Las moléculas resultantes de ácido 1,3-difosfoglicerato tienen dos fosfatos de alta energía.
- 7 Se transfiere un fosfato de cada ácido difosfoglicerato al ADP para formar ATP y producir dos ATP netos. Esta transferencia compensa los dos ATP iniciales consumidos en la activación de la glucosa.
- 8 Luego de una transformación más, se transfiere el segundo fosfato de cada fosfoenlpiruvato a ADP para formar ATP, quedando piruvato como producto final de la glucólisis. Hay una ganancia neta de dos ATP por cada molécula de glucosa.



**FIGURA E8-1** Glucólisis

sencia de oxígeno (situación que se describirá más adelante), los portadores de electrones incorporan estos electrones a la cadena de transporte, que requiere oxígeno para aceptarlos conforme abandonan la cadena. Este proceso da por resultado la producción de una gran cantidad de ATP. Sin embargo, en ausencia de oxígeno, el piruvato actúa como aceptor de los

electrones del NADH y produce etanol o lactato por fermentación.

En condiciones anaeróbicas, el NADH no se utiliza para producir ATP; de hecho, convertir  $\text{NAD}^+$  en NADH es un medio para deshacerse de los iones hidrógeno y los electrones producidos durante la “descomposición” de glucosa en piru-

vato. Pero el  $\text{NAD}^+$  se consume conforme acepta electrones y iones hidrógeno para convertirse en  $\text{NADH}$ . Sin una forma de regenerar el  $\text{NAD}^+$ , tan pronto como se agotara la provisión, la glucólisis tendría que interrumpirse y la obtención de energía se detendría, lo que provocaría de inmediato la muerte del organismo. La fermentación resuelve este problema al hacer posible que el piruvato actúe como aceptor final de los electrones e iones hidrógeno del  $\text{NADH}$ . De esta forma, se regenera el  $\text{NAD}^+$  para utilizarlo en glucólisis posteriores. Algunos microorganismos están desprovistos de enzimas para la respiración celular; algunos fermentan la glucosa, incluso en presencia de oxígeno, y otros, de hecho, se envenenan con el oxígeno.

Existen dos tipos principales de fermentación: uno de ellos transforma el piruvato en lactato y el otro convierte el piruvato en etanol y dióxido de carbono.

### **Algunas células fermentan el piruvato para formar lactato**

La fermentación del piruvato para formar lactato se llama *fermentación del ácido láctico*; en el citosol, el ácido láctico se ioniza para formar lactato. La fermentación del ácido láctico se lleva a cabo en los músculos al hacer un ejercicio vigoroso, como cuando un ciervo huye de un lobo, o en los músculos de

un corredor que aprieta el paso para alcanzar la meta (**FIGURA 8-3a**), o cuando te apresuras para llegar a clase luego de haberte quedado dormido en la mañana.

Aunque los músculos que trabajan necesitan ATP en abundancia y la respiración celular genera mucho más ATP que la glucólisis, la respiración celular está limitada por la capacidad del organismo para suministrar oxígeno (respirando, por ejemplo). En ocasiones, cuando se hace un ejercicio vigoroso, no es posible introducir suficiente aire en los pulmones y suficiente oxígeno en la sangre para suministrar a los músculos el oxígeno necesario para que la respiración celular satisfaga todas sus necesidades de energía. Por eso algunos atletas, en su afán por ganar una competencia, recurren a sustancias ilegales para aumentar su capacidad para transportar oxígeno en la sangre.

Cuando se les priva del oxígeno necesario, los músculos no dejan de trabajar de inmediato. Después de todo, la mayoría de los animales realizan ejercicio vigoroso cuando pelean, huyen o persiguen a sus presas; en todas estas actividades, su capacidad para continuar sólo un poco más puede hacer la diferencia entre la vida y la muerte. Así que la glucólisis prosigue por un tiempo para suministrar sus escasas dos moléculas de ATP por glucosa y generar piruvato y  $\text{NADH}$ . Después, para regenerar el  $\text{NAD}^+$ , las células musculares fermentan



a)



b)

### **FIGURA 8-3 Fermentación**

a) Durante el esfuerzo final de un corredor, el aparato respiratorio y el sistema circulatorio no pueden suministrar oxígeno a los músculos de sus piernas con la rapidez suficiente para satisfacer la demanda de energía, por lo que la glucólisis debe proveer el ATP. En los músculos, la fermentación del ácido láctico sigue a la glucólisis cuando no hay oxígeno disponible. b) El pan se esponja cuando las levaduras fermentadoras liberan  $\text{CO}_2$ , lo que convierte la glucosa en etanol. La masa de la izquierda se elevó al doble de su volumen, como se observa en la imagen de la derecha, en unas cuantas horas. **PREGUNTA:** Algunas especies de bacterias utilizan la respiración aeróbica, mientras que otras realizan la respiración anaeróbica (fermentación). En un ambiente rico en oxígeno, ¿alguno de los dos tipos tendría una ventaja competitiva? ¿Y en un ambiente deficiente en oxígeno?



moléculas de piruvato para convertirlas en lactato, usando los electrones e iones hidrógeno del NADH (FIGURA 8-4).

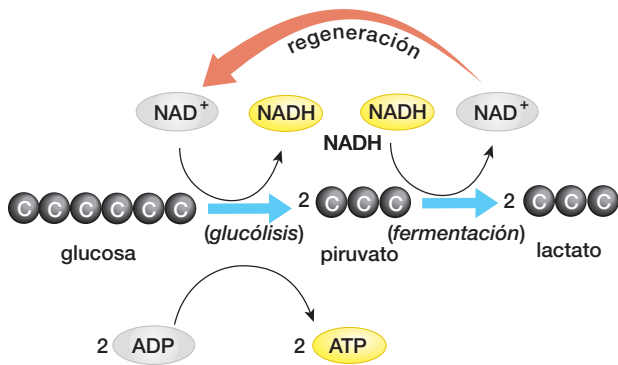


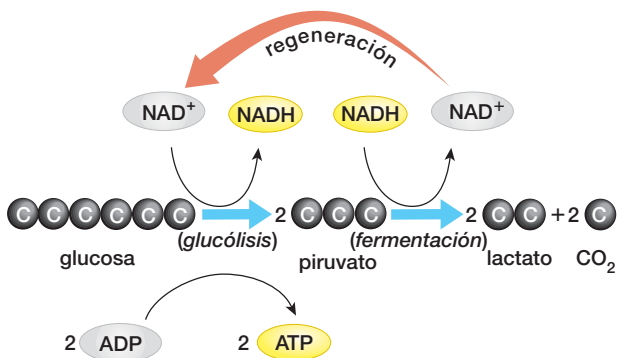
FIGURA 8-4 Glucólisis seguida por fermentación del lactato

Si respiras fuerte después de correr para llegar a tiempo a clase, tus pulmones trabajan para obtener suficiente oxígeno, de manera que tus músculos cambian a la respiración celular aerobia. Conforme el oxígeno se repone, el lactato producido al acelerar se transporta hacia el hígado a través de la sangre; ahí se convierte de nuevo en piruvato. Parte de este piruvato se “descompone” después mediante la respiración celular aerobia en dióxido de carbono y agua, captando energía adicional.

Varios microorganismos también utilizan la fermentación del ácido láctico, incluidas las bacterias que convierten la leche en yogur, crema agria y queso. Como sabes, los ácidos tienen un sabor agrio, ya que el ácido láctico da su sabor característico a estos alimentos. (El ácido también modifica las proteínas de la leche, al alterar su estructura tridimensional y adelgazarla).

**Otras células fermentan el piruvato para transformarlo en alcohol**

Muchos microorganismos utilizan otro tipo de fermentación para regenerar el NAD<sup>+</sup> en condiciones anaeróbicas: la *fermentación alcohólica*. Estos organismos producen etanol y CO<sub>2</sub> (en vez de lactato) a partir de piruvato, usando iones hidrógeno y electrones del NADH (FIGURA 8-5).



Los vinos espumosos, como el champaña, son embotellados mientras las levaduras aún están vivas y en fermentación, atrapando tanto el alcohol como el CO<sub>2</sub>. La levadura que los panaderos agregan a la masa produce CO<sub>2</sub> y hace que el pan se esponje; el alcohol generado por la levadura se evapora durante el horneado (figura 8-3b). Para conocer más acerca de la fermentación alcohólica, véase “Enlaces con la vida: Un tarro de vino, una rebanada de pan y un tazón de col agria”.

**8.3 ¿CÓMO LOGRA LA RESPIRACIÓN CELULAR CAPTAR ENERGÍA ADICIONAL DE LA GLUCOSA?**

La **respiración celular** es una serie de reacciones que se efectúan en condiciones aeróbicas, en las que se produce gran cantidad de ATP. Durante la respiración celular y mediante glucólisis, el piruvato se descompone en dióxido de carbono y agua. Las reacciones de la respiración celular necesitan oxígeno porque este elemento actúa como el último aceptor de electrones en la cadena de transporte.

**La respiración celular en las células eucarióticas se realiza en las mitocondrias**

En las células eucarióticas, la respiración celular se realiza en las *mitocondrias*, organelos que a menudo se identifican como las “fuentes de energía de la célula”. Una mitocondria posee dos membranas que forman dos compartimientos. La membrana interna encierra un compartimiento central que contiene la **matriz** fluida, y un **compartimiento** entre las dos membranas (FIGURA 8-6).

Ahora, examinemos un poco más de cerca los procesos de la respiración celular en las mitocondrias.

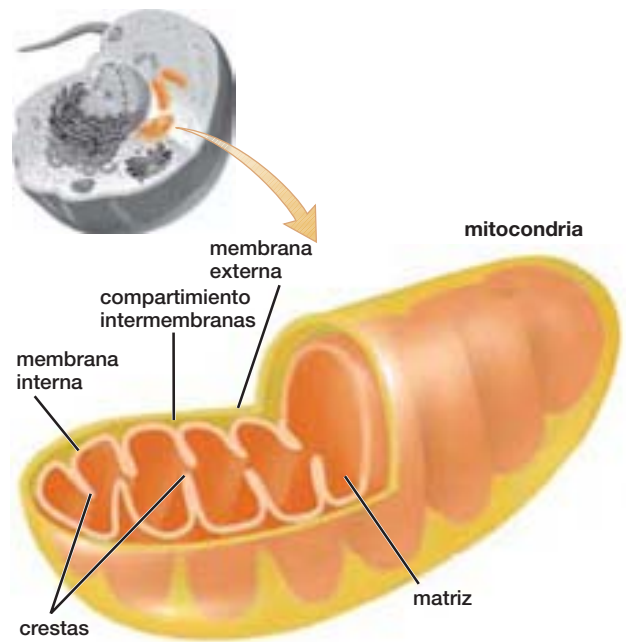


FIGURA 8-6 Una mitocondria Las membranas mitocondriales interna y externa encierran dos compartimientos dentro de la mitocondria.

## ENLACES CON LA VIDA

## Un tarro de vino, una rebanada de pan y un tazón de col agria

La vida sería menos interesante sin la fermentación. El poeta persa Omar Khayyam (1048-1122) describió su visión del paraíso en la Tierra como “un tarro de vino, una rebanada de pan, y tú a mi lado”. De hecho, la gente ha aprovechado la capacidad de la levadura de fermentar los azúcares en la fruta para producir alcohol; la evidencia histórica sugiere que el vino y la cerveza se producían comercialmente por lo menos desde hace 5000 años. Las levaduras (hongos unicelulares) participan en la respiración celular si hay oxígeno disponible, pero cambian a la fermentación alcohólica si están desprovistos de oxígeno. Como sabes, el dióxido de carbono también es un subproducto de la fermentación alcohólica; por consiguiente, el vino debe fermentar en contenedores que permitan que el dióxido de carbono salga (para que no exploten), pero que eviten la entrada de aire (para que no ocurra la respiración celular aerobia). Los vinos espumosos (efervescentes) y el champaña se elaboran agregando más levadura y azúcar justo antes de embotellarlos, de manera que la fermentación final ocurra en la botella sellada, atrapando el dióxido de carbono.

La fermentación también da al pan su textura esponjosa. Todos los panes contie-

nen levadura, harina y agua. La levadura seca “despierta” de su estado de letargo mediante el agua y se multiplica rápidamente mientras metaboliza los azúcares presentes en la harina. El dióxido de carbono liberado durante la fermentación queda atrapado dentro de la masa del pan, donde forma pequeñas bolsas de gas. Al amasar, las células de levadura multiplicadas se distribuyen de manera uniforme por todo el pan, lo que hace que la masa se vuelva maleable y flexible para que atrape el gas, dando por resultado una textura porosa uniforme.

Mientras el vino y el pan se producen mediante fermentación alcohólica, bacterias que producen ácido láctico por fermentación son responsables de otros ejemplos culinarios. Por miles de años, la gente ha dependido de los microorganismos que producen ácido láctico para convertir la leche en crema agria, yogur y una amplia variedad de quesos (FIGURA E8-2). Además, la fermentación del lactato que realizan las bacterias amantes de la sal convierte los azúcares en el pepino y la col en ácido láctico. El resultado: pepinillos en vinagre y col agria, excelentes acompañantes de otros alimentos fermentados.



**FIGURA E8-2** Sin fermentación, no habría queso ni pan, y tampoco vino

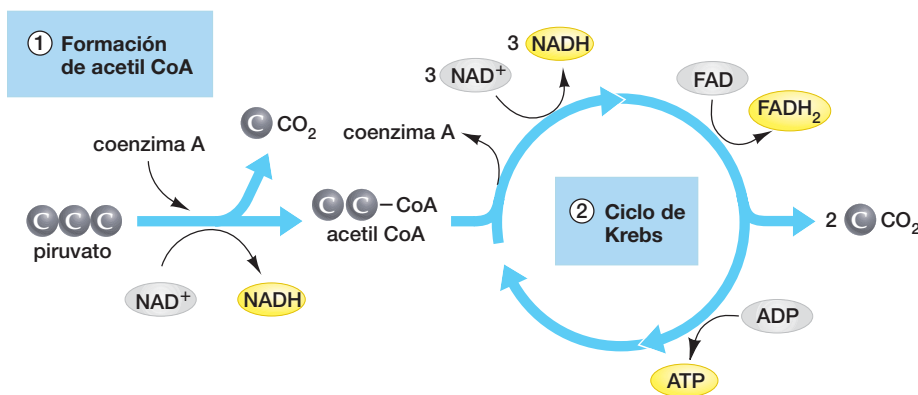
### El piruvato se descompone en la matriz mitocondrial liberando más energía

Recordemos que el piruvato es el producto final de la glucólisis y que se sintetiza en el citosol. El piruvato se difunde a través de las membranas mitocondriales, hasta alcanzar la matriz mitocondrial, donde se utiliza en la respiración celular.

Las reacciones que ocurren en la matriz mitocondrial se realizan en dos etapas: la formación de acetil CoA a partir del piruvato (parte ① en la FIGURA 8-7) y el ciclo de Krebs (parte ② en la figura 8-7). En la primera etapa el piruvato, una molécula de tres carbonos libera  $\text{CO}_2$  y queda una molécula de dos carbonos llamada *grupo acetilo*, que de inmediato se une a la coenzima A (CoA) para formar un complejo llamado *acetil CoA*. Durante esta reacción se transfieren dos elec-

trones de alta energía y un ion hidrógeno al  $\text{NAD}^+$  para formar NADH.

La siguiente etapa está formada por un conjunto de reacciones que forman una vía cíclica que se conoce como **ciclo de Krebs**, llamado así en honor a su descubridor, Hans Krebs, un bioquímico que obtuvo el Premio Nobel en 1953 por este trabajo. Al ciclo de Krebs también se le llama *ciclo del ácido cítrico*, porque el citrato (la forma ionizada del ácido cítrico) es la primera molécula que se produce en el ciclo. Durante el ciclo de Krebs, cada acetil CoA (de dos carbonos) se combina con una molécula de *oxalacetato* (de cuatro carbonos) para formar el *citrato* de seis carbonos. Se libera nuevamente coenzima A, molécula que no se altera en el transcurso de estas



**FIGURA 8-7** Reacciones fundamentales en la matriz mitocondrial

① El piruvato libera  $\text{CO}_2$  y reacciona con la coenzima A (CoA) para formar acetil CoA. Durante esta reacción, se agrega un electrón energético al  $\text{NAD}^+$  para formar NADH. ② Cuando la acetil CoA entra en el ciclo de Krebs, la coenzima A se libera. El ciclo de Krebs produce una molécula de ATP, tres moléculas de NADH, una de  $\text{FADH}_2$  y dos de  $\text{CO}_2$  por cada acetil CoA. Puesto que cada molécula de glucosa produce dos moléculas de piruvato, la producción total de energía por molécula de glucosa en la matriz es de dos ATP, ocho NADH y dos  $\text{FADH}_2$ .

reacciones y se reutiliza muchas veces. Luego, las enzimas mitocondriales promueven varias reordenaciones que regeneran el oxalacetato y liberan dos moléculas de CO<sub>2</sub>. Durante esta secuencia de reacciones, la energía química de cada grupo acetilo se capta en forma de un ATP y cuatro portadores de electrones: tres NADH y un FADH<sub>2</sub> (dinucleótido de flavina-adenina, una molécula relacionada).

Para repasar el conjunto completo de reacciones que ocurren en la matriz mitocondrial, véase “De cerca: Reacciones de la matriz mitocondrial”.

## RESUMEN

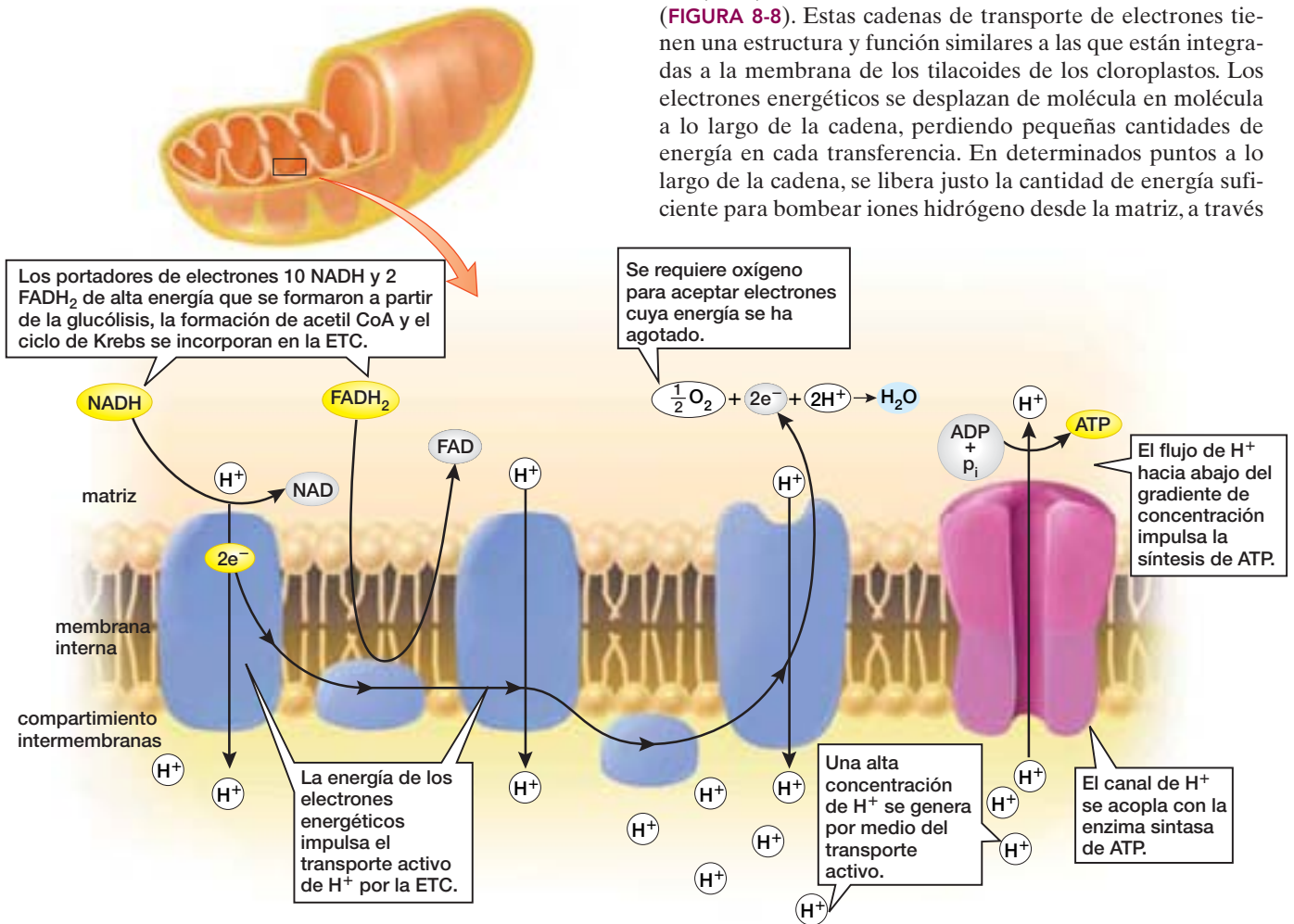
### Reacciones de la matriz mitocondrial

- La formación de acetil CoA produce una molécula de CO<sub>2</sub> y una molécula de NADH por molécula de piruvato.
- El ciclo de Krebs produce dos moléculas de CO<sub>2</sub>, una molécula de ATP, tres moléculas de NADH y una molécula de FADH<sub>2</sub> por molécula de acetil CoA.

- Por consiguiente, al término de las reacciones de la matriz, las dos moléculas de piruvato que se producen a partir de una sola molécula de glucosa se han descompuesto totalmente para formar seis moléculas de CO<sub>2</sub>.
- Durante el proceso, y a partir de una sola molécula de glucosa, se han producido dos moléculas de ATP y 10 portadores de electrones de alta energía: ocho NADH y dos FADH<sub>2</sub>.

### Los electrones de alta energía viajan a través de la cadena de transporte de electrones

En este punto, la célula ha ganado solamente cuatro moléculas de ATP a partir de la molécula de glucosa original: dos durante la glucólisis y dos durante el ciclo de Krebs. Sin embargo, la célula ha captado muchos electrones de alta energía en las moléculas portadoras: dos NADH durante la glucólisis más ocho NADH adicionales y dos FADH<sub>2</sub> de las reacciones de la matriz, lo que hace un total de 10 NADH y dos FADH<sub>2</sub> por cada molécula de glucosa. Los portadores depositan sus electrones en la **cadena transportadora de electrones (ETC)** localizados en la membrana mitocondrial interna (**FIGURA 8-8**). Estas cadenas de transporte de electrones tienen una estructura y función similares a las que están integradas a la membrana de los tilacoides de los cloroplastos. Los electrones energéticos se desplazan de molécula en molécula a lo largo de la cadena, perdiendo pequeñas cantidades de energía en cada transferencia. En determinados puntos a lo largo de la cadena, se libera justo la cantidad de energía suficiente para bombear iones hidrógeno desde la matriz, a través



**FIGURA 8-8** Cadena de transporte de electrones de las mitocondrias

Las moléculas de NADH y FADH<sub>2</sub> depositan sus electrones energéticos en los componentes de la cadena de transporte de electrones. Conforme los electrones pasan a través de cada componente de la cadena, parte de su energía se utiliza para bombear iones hidrógeno de la matriz al interior del compartimento intermembranoso. Esto crea un gradiente de iones hidrógeno que permite impulsar la síntesis de ATP. Al final de la cadena de transporte de electrones, los electrones cuya energía se ha agotado se combinan con iones hidrógeno y con oxígeno en la matriz para formar agua.

## DE CERCA

## Reacciones de la matriz mitocondrial

Las reacciones de la matriz mitocondrial se efectúan en dos etapas: la formación de acetil coenzima A y el ciclo de Krebs (**FIGURA E8-3**). Recordemos que la glucólisis produce dos moléculas de piruvato por cada molécula de glucosa, de manera que cada conjunto de reacciones de la matriz ocurre dos veces durante el metabolismo de una sola molécula de glucosa.

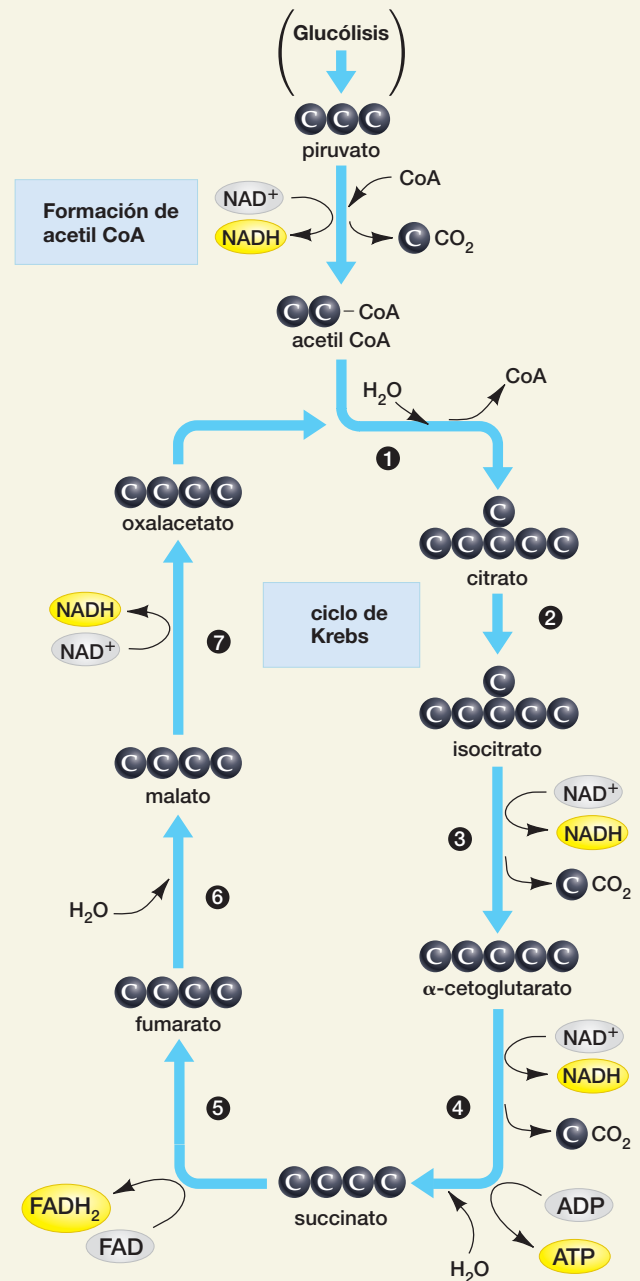
**PRIMERA ETAPA: FORMACIÓN DE LA ACETIL COENZIMA A**

El piruvato se fragmenta para formar  $\text{CO}_2$  y un grupo acetilo. El grupo acetilo se une a la coenzima A para formar acetil CoA. Simultáneamente, el  $\text{NAD}^+$  recibe dos electrones y un ion hidrógeno para formar NADH. La acetil CoA entra en la segunda etapa de las reacciones de la matriz.

**SEGUNDA ETAPA: CICLO DE KREBS**

- 1 La acetil CoA dona su grupo acetilo al oxalacetato para formar citrato. Se libera la CoA.
- 2 El citrato se transforma en isocitrato.
- 3 El isocitrato pierde un átomo de carbono en forma de  $\text{CO}_2$  y forma  $\alpha$ -cetogluturato; se forma NADH a partir de  $\text{NAD}^+$ .
- 4 El  $\alpha$ -cetogluturato pierde un átomo de carbono en forma de  $\text{CO}_2$  y forma succinato; se forma NADH a partir de  $\text{NAD}^+$  y se almacena más energía en ATP. (Hasta este punto, en las reacciones de la matriz mitocondrial los tres carbonos del piruvato original se han liberado como  $\text{CO}_2$ ).
- 5 El succinato se transforma en fumarato, y el portador de electrones FAD se carga para formar  $\text{FADH}_2$ .
- 6 El fumarato se transforma en malato.
- 7 El malato se transforma en oxalacetato, y se forma NADH a partir de  $\text{NAD}^+$ .

El ciclo de Krebs produce dos moléculas de  $\text{CO}_2$ , tres de NADH, una de  $\text{FADH}_2$  y una de ATP por molécula de acetil CoA. La formación de cada acetil CoA genera una molécula adicional de  $\text{CO}_2$  y una de NADH. En total, las reacciones de la matriz mitocondrial producen cuatro moléculas de NADH, una de  $\text{FADH}_2$  y tres de  $\text{CO}_2$  por cada molécula de piruvato que aporta la glucólisis. Como cada molécula de glucosa produce dos piruvatos, las reacciones de la matriz mitocondrial generarán un total de ocho NADH y dos  $\text{FADH}_2$  por molécula de glucosa. Estos portadores de electrones de alta energía liberarán sus electrones energéticos en la cadena de transporte de la membrana interna, donde la energía de los electrones se empleará para sintetizar más ATP por quimiósmosis.



**FIGURA E8-3** Las reacciones de la matriz mitocondrial

de la membrana interna y dentro del compartimento intermembranas durante la *quimiósmosis* (véase el siguiente apartado).

Por último, al final de la cadena de transporte de electrones, el oxígeno acepta los electrones energéticamente agotados: dos electrones, dos iones hidrógeno y un átomo de oxígeno se combinan para formar agua (véase la figura 8-8). Esta etapa despeja la cadena de transporte y la deja lista para acarrear más electrones. Sin oxígeno, los electrones no podrían moverse a través de la ETC, y los iones hidrógeno no podrían bombearse a través de la membrana interna. El gra-

diente de iones hidrógeno se disiparía pronto y la síntesis de ATP se detendría.

### La quimiósmosis capta la energía almacenada en un gradiente de iones hidrógeno y produce ATP

¿Para qué bombear iones hidrógeno a través de una membrana? Como recordarás del capítulo 7, la *quimiósmosis* es el proceso por el cual se produce un gradiente de iones hidrógeno ( $\text{H}^+$ ) y luego se les permite bajar por él, captando energía en los enlaces de moléculas de ATP. El bombeo de iones hidró-



geno a través de la membrana interna por la ETC genera un elevado gradiente de concentración de  $H^+$ , es decir, una concentración alta de iones hidrógeno en el compartimiento intermembranas y una concentración baja en la matriz (véase la figura 8-8). De acuerdo con la segunda ley de la termodinámica, es necesario gastar energía para producir esta distribución no uniforme de iones hidrógeno, algo así como cargar una batería. Se libera energía cuando se permite que los iones hidrógeno se desplacen bajando por su gradiente de concentración, un proceso comparable al hecho de permitir que el agua fluya de una presa a través de las turbinas hidroeléctricas (véase la figura E7-1). Al igual que en los tilacoides de los cloroplastos, las membranas internas de las mitocondrias son impermeables a los iones hidrógeno, salvo en los canales proteicos que son parte de las enzimas sintetas de ATP. Los iones hidrógeno se desplazan bajando por su gradiente de concentración, del compartimiento intermembranas a la matriz, mediante estas enzimas sintetizadoras de ATP. Conforme fluyen, su movimiento suministra la energía para sintetizar de 32 a 34 moléculas de ATP, combinando ADP (difosfato de adenosina) y fosfato, por cada molécula de glucosa que se “descompone”.

El ATP sintetizado en la matriz durante la quimiósmosis es transportado, a través de la membrana interna, de la matriz al compartimiento intermembranas, y de ahí se difunde fuera de la mitocondria hacia el citosol circundante. Estas moléculas de ATP suministran la mayor parte de la energía que la célula necesita. El ADP se difunde simultáneamente desde el citosol, a través de la membrana externa, y es transportado a través de la membrana interna hasta la matriz, para reponer la reserva de ADP.

### 8.4 RECAPITULACIÓN

#### Un resumen de la descomposición de la glucosa en las células eucarióticas

La FIGURA 8-9 muestra el metabolismo de la glucosa en una célula eucariótica en presencia de oxígeno. La glucólisis se efectúa en el citosol, produciendo dos moléculas de piruvato (con tres átomos de carbono) y liberando una pequeña fracción de la energía química almacenada en la glucosa. Parte de esta energía se pierde en forma de calor, otra parte se utiliza para generar dos moléculas de ATP, y otra parte se capta en dos moléculas de NADH (portadores de electrones de alta energía). En condiciones anaeróbicas, la fermentación ocurre a continuación y se regenera el NAD para producir lactato, o bien, etanol y dióxido de carbono.

Durante la respiración celular aerobia, el piruvato entra en las mitocondrias. Primero reacciona con la coenzima A (CoA). Esta reacción libera  $CO_2$ , capta un electrón de alta energía en NADH y produce acetyl CoA (una molécula de dos carbonos). La acetyl CoA ingresa a continuación a una serie de reacciones catalizadas por enzimas, llamado ciclo de Krebs (ciclo

del ácido cítrico). El ciclo de Krebs libera dos moléculas de  $CO_2$ , produce un ATP por cada molécula de acetyl CoA y capta electrones de alta energía en las moléculas portadoras de electrones: tres NADH y un  $FADH_2$  (una molécula relacionada), por cada acetyl CoA. Estos electrones se transfieren mediante sus portadores a la ETC. En el proceso de quimiósmosis, la ETC utiliza la energía en los electrones energéticos para generar un gradiente de iones hidrógeno ( $H^+$ ). La energía almacenada en este gradiente se aprovecha para generar ATP conforme los iones hidrógeno fluyen bajando por su gradiente de concentración a través de los canales acoplados con la enzima que sintetiza el ATP. Al final del proceso, los electrones se combinan con los iones hidrógeno y con el oxígeno para formar agua. La quimiósmosis en las mitocondrias genera 32 o 34 moléculas adicionales de ATP por cada molécula de glucosa (la cantidad de ATP difiere de una célula a otra; véase el pie de la figura 8-10). La energía producida en cada etapa de la descomposición de la glucosa se indica en la FIGURA 8-10.

#### La glucólisis y la respiración celular influyen en el funcionamiento de los organismos

Muchos estudiantes piensan que los pormenores de la glucólisis y de la respiración celular son difíciles de aprender y que

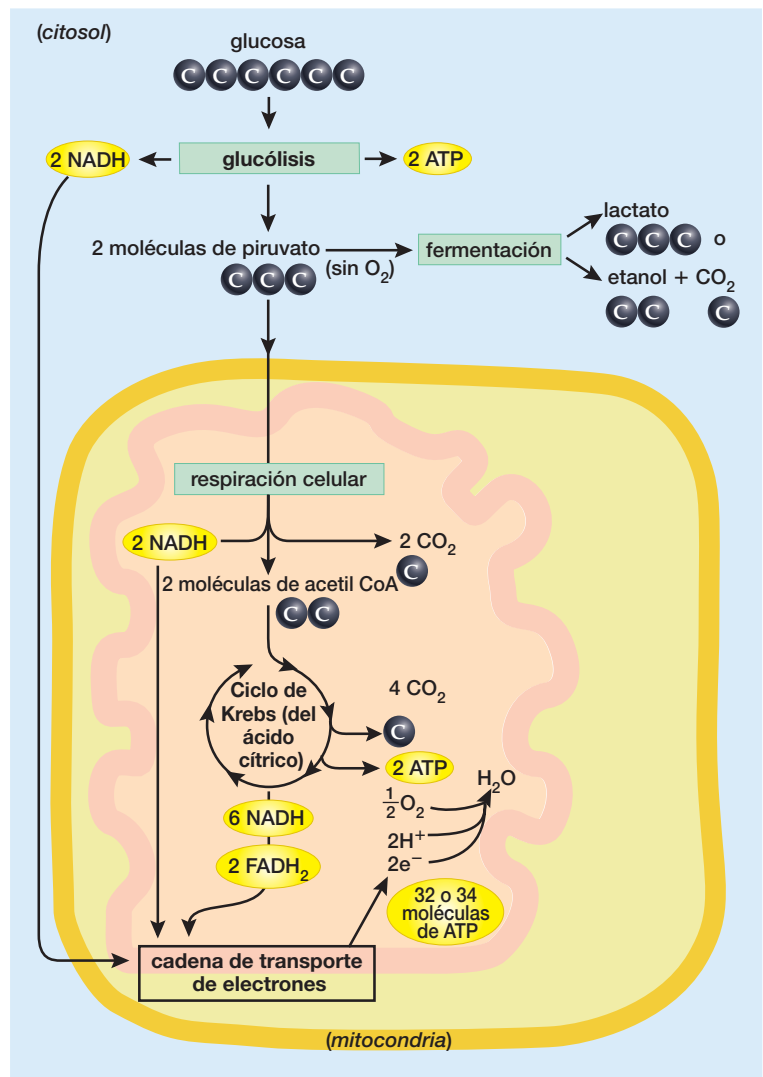


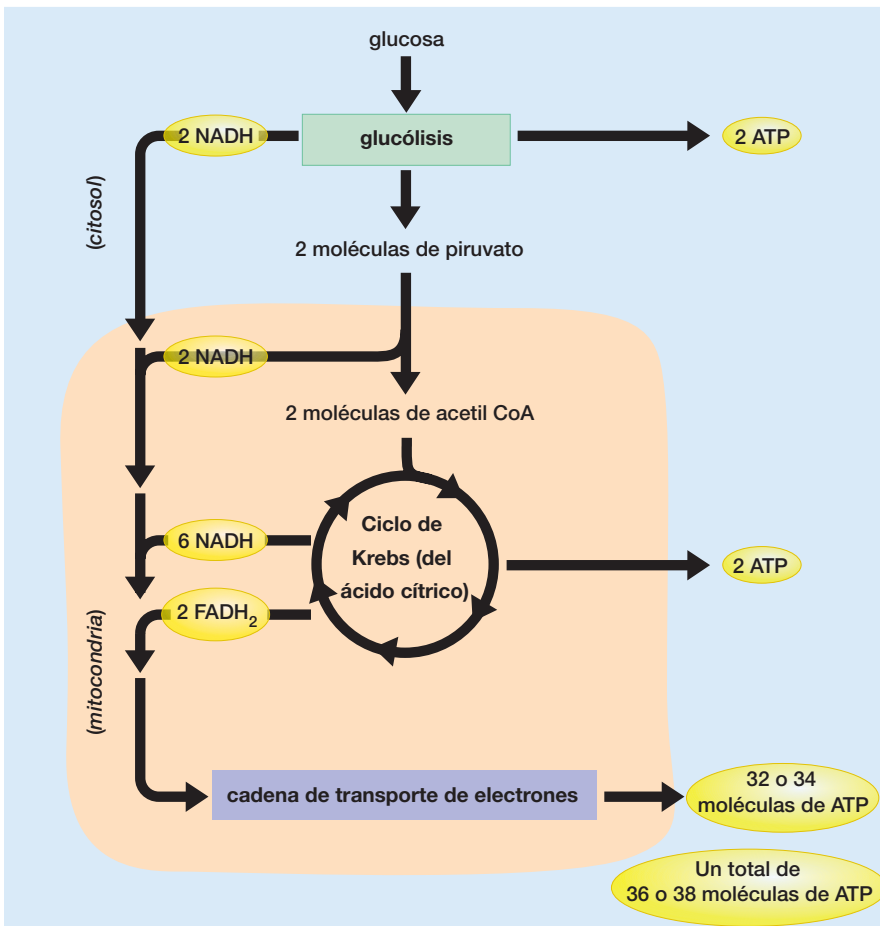
FIGURA 8-9 Resumen de la glucólisis y la respiración celular

en realidad no ayudan a comprender el mundo viviente que les rodea. Pero, ¿has leído alguna vez una novela de detectives y te has preguntado cómo puede el cianuro matar a una persona de forma casi instantánea? El cianuro reacciona con la última proteína de la cadena de transporte de electrones con mayor intensidad que el oxígeno, pero, a diferencia de éste, el cianuro no acepta electrones. Al evitar que el oxígeno acepte electrones, el cianuro hace que la respiración celular se pare en seco. Tanto dependemos de la respiración celular que el cianuro, al impedir la, provoca la muerte a una persona en unos cuantos minutos. Para que nuestro corazón siga latiendo, el cerebro procese la información que leemos y nuestra mano dé vuelta a las páginas de este libro, nuestras células requieren un suministro continuo de energía. El cuerpo de la mayoría de los animales almacena energía en moléculas como el glucógeno (largas cadenas de moléculas de glucosa) y grasa. Cuando el alimento es abundante, el azúcar, e incluso las proteínas, se convierten en grasa (como se describe en "Guardián de la salud: ¿Por qué aumentamos de peso si ingerimos azúcar?). Cuando las demandas de energía son altas, el glucógeno se "descompone" en moléculas de glucosa, éstas se "descomponen" mediante la glucólisis, que va seguida del proceso de respiración celular. Pero altas demandas de energía producen una elevada demanda de oxígeno. ¿Qué sucede si la provisión de oxígeno es limitada? Como un ejemplo extremo, consideremos las competencias de los Juegos Olímpicos.

¿Por qué es menor la rapidez media de la carrera de 5000 metros de los Juegos Olímpicos que la de los 100 metros pla-

nos? Durante la carrera corta, o durante la aceleración final para llegar a la meta en una maratón, los músculos de las piernas de los corredores consumen más ATP que el que la respiración celular es capaz de suministrar, porque su cuerpo no puede aportar el oxígeno suficiente para abastecer la demanda. La glucólisis y la fermentación del lactato pueden continuar suministrando ATP a los músculos durante un breve periodo, pero pronto los efectos tóxicos de la acumulación de lactato (junto con otros factores) producen incomodidad, fatiga y calambres. Si bien los atletas pueden correr los 100 metros planos sin la cantidad adecuada de oxígeno, los corredores de fondo, los esquiadores a campo traviesa y los ciclistas deben regular su paso de forma que la respiración celular mueva sus músculos durante la mayor parte de la carrera y reservan el esfuerzo en condiciones anaeróbicas para el final. El entrenamiento para competencias de larga distancia consiste en aumentar la capacidad del aparato respiratorio y del sistema circulatorio de los atletas para suministrar suficiente oxígeno a los músculos. Por esa razón, los atletas que participan en competencias de largas distancias son quienes recurren más a menudo en prácticas de doping.

Así pues, como hemos visto, el sostenimiento de la vida depende de una eficiente obtención, almacenamiento y uso de la energía. Mediante la comprensión de los principios de la respiración celular, se aprecian mejor las adaptaciones de los seres humanos y otros organismos vivos relacionadas con la energía.



**FIGURA 8-10** Obtención de energía a partir de la "descomposición" de la glucosa

¿Por qué decimos que la "descomposición" de la glucosa libera "36 o 38 moléculas de ATP" y no un número específico? La glucólisis produce dos moléculas de NADH en el citosol. Los electrones de estas dos moléculas de NADH deben ser transportados a la matriz antes de que se incorporen a la cadena de transporte de electrones. En la mayoría de las células eucarióticas, la energía de una molécula de ATP se utiliza para transportar los electrones de cada molécula de NADH al interior de la matriz. Por consiguiente, las dos moléculas de "NADH glucolítico" producen sólo dos moléculas de ATP, en vez de las tres habituales, durante el transporte de electrones. Sin embargo, las células cardiacas y hepáticas de los mamíferos utilizan un mecanismo diferente de transporte, que no consume ATP para transportar electrones. En estas células las dos moléculas de NADH generadas durante la glucólisis producen tres ATP cada una, al igual que las moléculas "mitocondriales NADH".

Como sabemos, los seres humanos no sólo viven de glucosa. Por otra parte, una dieta típica no contiene exactamente las cantidades necesarias de cada nutrimento. En consecuencia, las células del cuerpo humano están continuamente ocupadas efectuando reacciones bioquímicas: sintetizan un aminoácido a partir de otro, elaboran grasas a partir de carbohidratos y canalizan los excedentes de moléculas orgánicas de todo tipo para almacenar o liberar energía. Examinemos dos ejemplos de estas transformaciones metabólicas: la producción de ATP a partir de grasas y proteínas, y la síntesis de grasas a partir de azúcares.

**¿CÓMO SE METABOLIZAN LAS GRASAS Y LAS PROTEÍNAS?**

Incluso las personas más delgadas tienen algo de grasa en su cuerpo. En condiciones de ayuno o de inanición, el organismo moviliza esas reservas de grasa para sintetizar ATP, porque aun la simple conservación de la vida requiere un suministro continuo de ATP y la búsqueda de nuevas fuentes de alimento demanda aún más energía. El metabolismo de las grasas se incorpora directamente en las vías del metabolismo de la glucosa.

En el capítulo 3 se describió la estructura de una grasa: tres ácidos grasos ligados a un esqueleto de glicerol. En el metabolismo de las grasas, los enlaces entre los ácidos grasos y el glicerol se hidrolizan (se descomponen en subunidades por adición de agua). El glicerol de una grasa, después de su activación por ATP, se incorpora directamente al centro de la vía de la glucólisis (FIGURA E8-4). Los ácidos grasos son transportados al interior de las mitocondrias, donde enzimas de la membrana interna y de la matriz los dividen en grupos acetilo. Estos grupos se unen a la coenzima A para formar acetil CoA, que se incorpora al ciclo de Krebs.

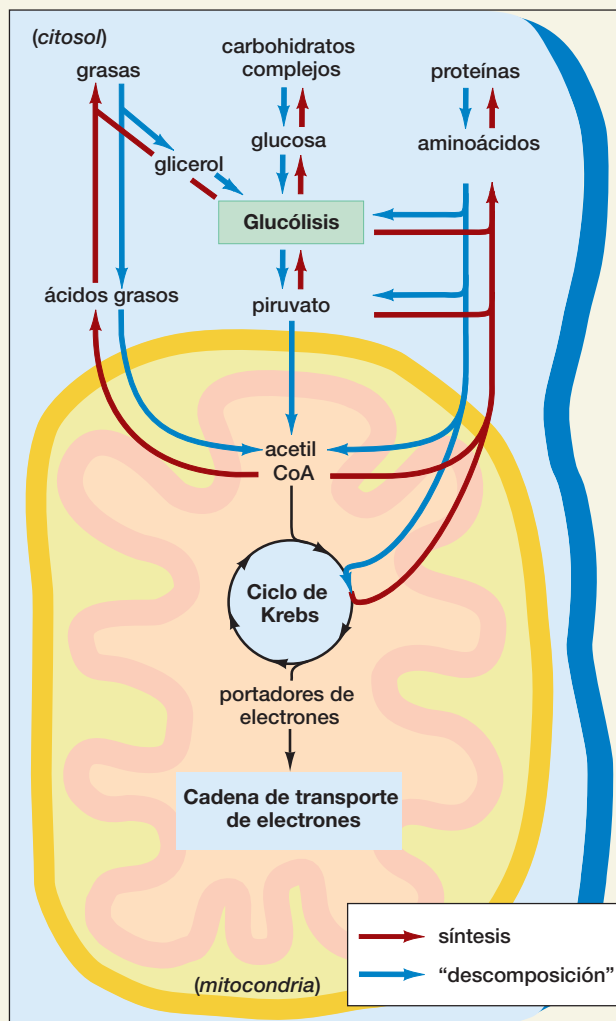
En los casos de inanición severa (una situación en la que las proteínas que forman los músculos se descomponen para suministrar energía) o en las personas que tienen una dieta alta en proteínas, los aminoácidos se utilizan para producir energía. En primer lugar, los aminoácidos se convierten en piruvato, acetil CoA o los compuestos del ciclo de Krebs. Estas moléculas pasan luego por las etapas restantes de la respiración celular y producen cantidades de ATP que varían según el punto en que entran en la vía.

**¿CÓMO SE SINTETIZA GRASA A PARTIR DEL AZÚCAR?**

El organismo no sólo ha desarrollado formas de hacer frente al ayuno o la inanición, sino que además ha creado estrategias para enfrentar situaciones en las que la ingesta de alimento excede las necesidades energéticas del momento. Los azúcares y almidones en el maíz, en las barras de caramelo o en las papas se pueden convertir en grasas para almacenar energía. Los azúcares complejos, como el almidón y el disacárido sacarosa, por ejemplo, se hidrolizan primero en sus subunidades monosacáridas (véase el capítulo 3). Los monosacáridos se descomponen en piruvato y se transforman en acetil CoA. Si la célula necesita ATP, la acetil CoA entra en el ciclo de Krebs. Si, por el contrario, la célula tiene ATP en abundancia, la acetil CoA se utiliza para elaborar ácidos grasos mediante una serie de reacciones que son, en esencia, el proceso inverso de la degradación de las grasas. En los seres humanos el hígado sintetiza los ácidos grasos, pero el almacenamiento de grasas queda a cargo de las células adiposas, que se distribuyen de una manera peculiar en el cuerpo, especialmente en torno a la cintura y las caderas. La acetil CoA y otras moléculas intermedias provenientes de la "descomposición" de la glucosa también pueden utilizarse en la síntesis de aminoácidos.

Por lo regular, el consumo de energía, el almacenamiento de grasas y la ingesta de nutrimentos están equilibrados con precisión. La ubicación del punto de equilibrio, sin embargo, varía

de una persona a otra. Algunas personas parecen ser capaces de comer de forma casi continua sin almacenar mucha grasa; otras ansían comer alimentos de alto contenido calórico, incluso cuando tienen mucha grasa almacenada. Desde un punto de vista evolutivo, comer en exceso en épocas en que se dispone de alimento es un comportamiento sumamente adaptativo. Si llegan tiempos difíciles —algo que sucedía comúnmente durante la historia de la evolución del hombre—, las personas regordetas pueden sobrevivir, mientras los más esbeltos sucumben por inanición. Sólo desde tiempos recientes (en términos de evolución) los miembros de sociedades como la nuestra han tenido acceso continuo a alimentos ricos en calorías. En estas condiciones, el impulso que lleva a comer y la adaptación consistente en almacenar el exceso de alimento en forma de grasa originan obesidad, un problema de salud que va en aumento en los países industrializados.



**FIGURA E8-4** Cómo diversos nutrimentos logran producir energía y cómo pueden convertirse uno en otro

Las vías del metabolismo permiten la conversión de grasas, proteínas y carbohidratos utilizando las moléculas intermedias que se forman en esas mismas vías al "descomponerse" la glucosa. Las flechas azules muestran la descomposición de las sustancias que suministran energía. Las flechas rojas indican que estas moléculas también pueden sintetizarse cuando hay un exceso de moléculas intermedias.



## OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO

### CUANDO LOS ATLETAS AUMENTAN EL NÚMERO DE GLÓBULOS ROJOS: ¿TIENEN ÉXITO QUIENES ENGAÑAN?



Como hemos visto, las células humanas extraen energía de la glucosa con mayor eficiencia cuando encuentran una abundante provisión de oxígeno disponible. El objetivo de los atletas que practican doping consiste en prolongar, tanto como sea posible, el periodo en el que las células musculares tienen acceso al oxígeno. Durante una empujada subida a una colina, un esquiador que ha oxigenado su sangre con eritropoyetina (Epo) será capaz de subir con éxito, ya que sus células musculares utilizan la respiración celular para obtener ATP en abundancia. Al mismo tiempo, sus contrincantes “limpios” harán el trabajo experimentando dolor, pues los músculos de sus piernas tienen abundante lactato como resultado de la fermentación. Puesto que la Epo se forma naturalmente en el cuerpo humano, es difícil detectar cuando se administra. Las autoridades deportivas afirman que la dificultad de detectar la Epo ha hecho de ésta el fármaco predilecto de los esquiadores, ciclistas, corredores de fondo y otros atletas.

La evidencia a favor de la hipótesis de que el abuso de la Epo se ha diseminado incluye un estudio de muestras sanguíneas que se tomaron de los participantes en los campeonatos mundiales nórdicos de esquí. Los investigadores predijeron que si la administración de Epo fuera común entre los esquiadores, la sangre de los competidores contendría niveles sumamente altos de glóbulos rojos (FIGURA 8-11).

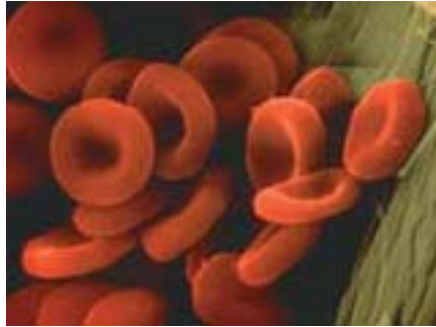


FIGURA 8-11 Glóbulos rojos

Los investigadores encontraron que el 36 por ciento de los esquiadores sometidos a prueba tenían altos niveles de glóbulos rojos y concluyeron que muchos de ellos recurrieron a la administración de Epo. Los participantes en los Juegos Olímpicos son sometidos rutinariamente a pruebas de Epo, pero los exámenes disponibles no son del todo confiables. Mientras tanto, los investigadores continúan explorando la química del metabolismo de la Epo, con la esperanza de encontrar una prueba definitiva para determinar si un atleta se administró esta sustancia.

**Piensa en esto** Algunos atletas se trasladan a lugares de gran altitud con el fin de entrenarse para carreras que se realizarán a menores alturas. ¿Esto se podría considerar como una práctica indebida? Explica tu razonamiento. Los avances en la terapia génica harán posible que un día las células renales de los atletas puedan modificarse de manera que existan copias adicionales de los genes que producen Epo. ¿Esto será una práctica indebida?

## REPASO DEL CAPÍTULO

### RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

#### 8.1 ¿Cómo obtienen energía las células?

Las células producen energía aprovechable “descomponiendo” la glucosa en compuestos de menor energía y captando parte de la energía liberada en forma de ATP. En la glucólisis, se metaboliza la glucosa en el citosol en dos moléculas de piruvato y se generan dos moléculas de ATP. En ausencia de oxígeno, el piruvato se transforma por fermentación en lactato o etanol y  $\text{CO}_2$ . Si hay oxígeno disponible, las moléculas de piruvato se metabolizan para liberar  $\text{CO}_2$  y  $\text{H}_2\text{O}$  mediante la respiración celular en las mitocondrias, la cual genera mucho más ATP que la fermentación.

**Web tutorial 8.1** Descripción del metabolismo de la glucosa

#### 8.2 ¿Cómo se capta la energía en glucosa durante la glucólisis?

Durante la glucólisis, se activa una molécula de glucosa por adición de fosfatos provenientes de dos moléculas de ATP para formar bifosfato de fructosa, que se “descompone” mediante una serie de reacciones, en dos moléculas de piruvato. Estas reacciones producen un rendimiento neto de dos moléculas de ATP y dos de NADH. La glucólisis, además de suministrar una pequeña provisión de ATP, consume  $\text{NAD}^+$  para producir NADH. Una vez que la provisión de  $\text{NAD}^+$  de la célula se agota, la glucólisis se detiene. En condiciones anaeróbicas el  $\text{NAD}^+$  puede regenerarse por fermentación, sin ganancia adicional de ATP. En presencia de oxígeno, la mayoría de las células regeneran el  $\text{NAD}^+$  mediante respiración celular, que también produce más ATP.

**Web tutorial 8.2** Glucólisis y fermentación

#### 8.3 ¿Cómo logra la respiración celular captar energía adicional de la glucosa?

Si se dispone de oxígeno, se lleva a cabo la respiración celular. Los piruvatos son transportados al interior de la matriz de las mitocondrias. En la matriz, cada molécula de piruvato pierde una molécula de  $\text{CO}_2$  y después reacciona con la coenzima A para formar acetil CoA. También se forma una molécula de NADH en esta etapa. El grupo acetilo de dos carbonos de la acetil CoA entra al ciclo de Krebs, el cual libera los dos átomos de carbono restantes en forma de  $\text{CO}_2$ . Se forman además una molécula de ATP, tres de NADH y una de  $\text{FADH}_2$ , por cada grupo acetilo que pasa por el ciclo. En este punto, cada molécula de glucosa ha producido cuatro moléculas de ATP (dos de la glucólisis y una de cada acetil CoA mediante el ciclo de Krebs), 10 de NADH (dos de la glucólisis, una de cada molécula de piruvato durante la formación de acetil CoA y tres de cada acetil CoA durante el ciclo de Krebs) y dos de  $\text{FADH}_2$  (una de cada acetil CoA durante el ciclo de Krebs).

Los NADH y los  $\text{FADH}_2$  entregan sus electrones energéticos a las proteínas de la cadena de transporte de electrones integrada a la membrana mitocondrial interna. La energía de los electrones se utiliza para bombear iones hidrógeno a través de la membrana interna, desde la matriz hasta el compartimiento intermembranas. Al final de la cadena de transporte, los electrones agotados se combinan con iones hidrógeno y oxígeno para formar agua. Éste es el paso de la respiración celular que requiere oxígeno. Durante la quimiósmosis se utiliza el gradiente de iones hidrógeno creado por la cadena de transporte de electrones para producir ATP, conforme los iones hidrógeno cruzan de regreso por difusión

la membrana interna a través de los canales de las enzimas sintetas de ATP. El transporte de electrones y la quimiósmosis producen de 32 a 34 moléculas de ATP adicionales, para dar un rendimiento neto de 36 a 38 ATP por molécula de glucosa.

**Web tutorial 8.3** Respiración celular en las mitocondrias

## TÉRMINOS CLAVE

**cadena de transporte de electrones** pág. 140  
**ciclo de Krebs** pág. 139

**compartimiento intermembranas** pág. 138  
**fermentación** pág. 135

**glucólisis** pág. 134  
**matriz** pág. 138  
**quimiósmosis** pág. 141

**respiración celular** pág. 138  
**trifosfato de adenosina (ATP)** pág. 134

## RAZONAMIENTO DE CONCEPTOS

Partiendo de la glucosa ( $C_6H_{12}O_6$ ), escribe las reacciones generales de *a*) la respiración aeróbica y *b*) la fermentación en las levaduras.

Dibuja un diagrama de una mitocondria, con rótulos, y explica la relación entre su estructura y su función.

Indica el papel que desempeñan en el metabolismo de la glucosa (respiración celular): *a*) la glucólisis, *b*) la matriz mitocondrial, *c*) la membrana interna de las mitocondrias, *d*) la fermentación y *e*) el  $NAD^+$ .

Describe las etapas principales de la respiración *a*) aeróbica y *b*) anaeróbica, indicando los lugares donde se produce ATP. ¿Cuál es la producción total de energía (en términos de moléculas de ATP generadas por molécula de glucosa) en cada caso?

## APLICACIÓN DE CONCEPTOS

Hace algunos años un tren de carga volcó y derramó un cargamento de granos. Como el grano ya no servía, se enterró en el terraplén. Aunque no hay escasez de otros alimentos en el lugar, la población local de osos se ha convertido en una molestia porque continuamente desentierro los granos. Las levaduras son comunes en el suelo. ¿Qué crees que le ocurrió a los granos que induce a los osos a desenterrarlos, y qué relación tiene su comportamiento con la evolución cultural humana?

En las novelas de detectives, el “olor de almendras amargas” es la pista que delata un asesinato por envenenamiento con cianuro. El cianuro actúa atacando la enzima que transfiere electrones del sistema de transporte de electrones al  $O_2$ . ¿Por qué la víctima no puede sobrevivir mediante la respiración anaeróbica? ¿Por qué es casi inmediatamente mortal el envenenamiento con cianuro?

Ciertas especies de bacterias que viven en la superficie de los sedimentos del fondo de los lagos son capaces de usar la glucólisis y la fermentación, o bien, la respiración celular aerobia para generar ATP. Durante el verano la circulación de agua en los lagos es escasa. Pronostica y explica lo que sucederá al agua del lecho de los lagos conforme avanza el verano y describe cómo afectará esta situación a la obtención de energía de las bacterias.

## PARA MAYOR INFORMACIÓN

Aschwanden, C. “No Cheating in the Blood Test”. *New Scientist*, 2 de octubre de 2004. Los usuarios de Epo ya no podrán escapar a la detección.

Lovett, R. “Runner’s High”. *New Scientist*, 2 de noviembre de 2002. Este artículo explica la forma en que los entrenadores en el proyecto Oregon esperan combinar el entrenamiento tradicional con estrategias que exploran los límites de la resistencia fisiológica humana.

Roth, M. R. y Nistul, T. “Buying Time in Suspended Animation”. *Scientific American*

## 8.4 Recapitulación

Las figuras 8-1, 8-9 y 8-10 resumen los mecanismos principales y la producción general de energía del metabolismo completo de la glucosa mediante glucólisis y respiración celular.

- Describe el ciclo de Krebs. ¿En qué forma se produce la mayor parte de la energía?
- Describe la cadena de transporte de electrones mitocondrial y el proceso de quimiósmosis.
- ¿Por qué es necesario el oxígeno para que se efectúe la respiración celular?
- Compara la estructura de los cloroplastos (descritos en el capítulo 7) con la de las mitocondrias y describe cómo se relacionan las semejanzas en la estructura con las semejanzas en sus funciones. También describe cualquier diferencia en la estructura y función entre los cloroplastos y las mitocondrias

- Verter grandes cantidades de aguas negras sin tratamiento en ríos o lagos provoca ordinariamente la muerte masiva de los peces, aunque las aguas negras mismas no son tóxicas para éstos. También se registran muertes masivas de peces en lagos poco profundos que se cubren de hielo durante el invierno. ¿Qué provoca la muerte a los peces? ¿Cómo se podría reducir el índice de mortalidad de éstos cuando, por accidente, se han descargado aguas negras en un estanque pequeño en el que hay percas de gran tamaño?
- Las diversas células respiran con diferente rapidez. Explica por qué. ¿Es posible predecir la rapidez respiratoria relativa de diferentes tejidos de peces examinando microscópicamente las células? ¿Cómo?
- Imagina una situación hipotética en la que una célula privada de alimento alcanza la etapa en que todo el ATP se agota y se convierte en ADP y fosfato inorgánico. Si en este momento se colocara esa célula en una solución que contiene glucosa, ¿se recuperaría y sobreviviría? Explica tu respuesta con base en lo que sabes acerca del metabolismo de la glucosa.

mente venenoso en grandes dosis, nuestras células producen pequeñas cantidades de esta sustancia. En los ratones el sulfuro de hidrógeno bloquea el consumo de oxígeno y puede poner al animal en un estado de animación suspendida. ¿Esto también funcionará en los seres humanos?