

INTRODUCCION A LA BIOLOGIA CELULAR Y MOLECULAR

- BIOLOGIA CELULAR - Fotosíntesis

Fotosíntesis

Se lleva a cabo en los cloroplastos.

Los productos finales principales son dos carbohidratos polímeros de hexosas (glúcidos de seis átomos de carbono): el disacárido sacarosa, y el almidón, un gran polímero insoluble de la glucosa.

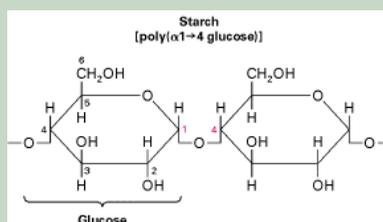
El almidón es sintetizado y almacenado en el cloroplasto.

La sacarosa se sintetiza en el citosol y es transportada desde la hoja a otras partes del vegetal.

Reacción general de la fotosíntesis:



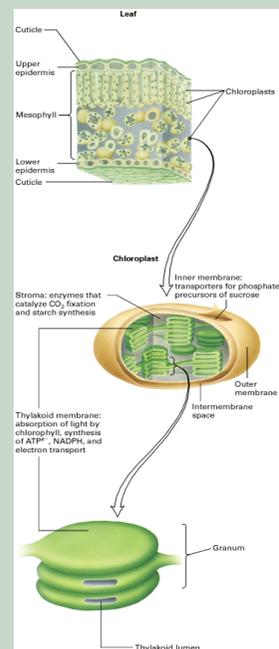
Esta reacción es la inversa de la reacción general de oxidación de carbohidratos.



Estructura del almidón

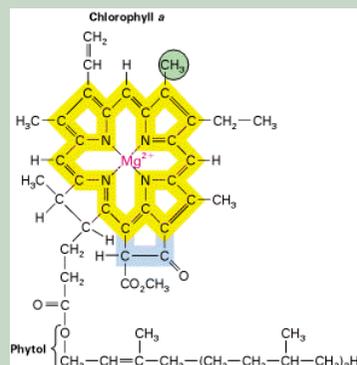
- ☀ Las membranas externas e internas de los cloroplastos y las mitocondrias presentan grandes homologías.
- ☀ A diferencia de las mitocondrias, los cloroplastos contienen una tercera membrana, la membrana tilacoide, que es el sitio donde se lleva a cabo la fotosíntesis.
- ☀ La membrana tilacoide constituye una única lámina interconectada que forma numerosas vesículas aplanadas pequeñas, los tilacoides, que se disponen en pilas denominadas granas.
- ☀ Los espacios dentro de todos los tilacoides constituyen un único compartimiento continuo denominado luz del tilacoide.
- ☀ En la membrana del tilacoide se encuentran varias proteínas integrales y pigmentos que absorben luz, principalmente clorofila.
- ☀ La síntesis de carbohidratos se produce en el estroma, la fase soluble entre la membrana del tilacoide y la membrana interna.
- ☀ En las bacterias fotosintetizadoras, extensas invaginaciones de membrana plasmática forman un conjunto de membranas internas, también llamadas membranas tilacoides o sencillamente tilacoides, en donde ocurre la fotosíntesis.

Estructura celular y clorofila



Estructura de una hoja y un cloroplasto. El cloroplasto está limitado por una doble membrana: la externa contiene proteínas que permiten el pasaje de moléculas con PM < 6000, la interna forma la barrera de permeabilidad de la organela. El color verde de los vegetales se debe a la presencia de clorofila, que se ubica exclusivamente en la membrana tilacoide.

Estructura de la clorofila a, principal pigmento que atrapa la energía luminosa. La clorofila b difiere de la a porque tiene un grupo CHO en lugar del grupo CH₃. La cola del hidrocarburo fitol colabora con la unión de la clorofila a las regiones hidrófobas de las proteínas fijadoras de clorofila.



Fotosíntesis

Las cuatro etapas de la fotosíntesis:

1- Absorción de luz

2- Transporte de electrones que conduce a la reducción del NADP⁺ a NADPH

3- Generación de ATP

4- Conversión de CO₂ en carbohidratos

Las reacciones 1 - 3 son catalizadas por proteínas de la membrana del tilacoide.

Las enzimas que incorporan el CO₂ en intermediarios químicos y luego lo convierten en almidón son constituyentes solubles del estroma del cloroplasto.

Las enzimas que forman sacarosa a partir de intermediarios de tres átomos de carbono se encuentran en el citosol.

1- Absorción de luz

La energía de la luz absorbida se utiliza para extraer electrones de un dador (agua, en los vegetales verdes), produciéndose oxígeno:

luz



Posteriormente los electrones se transfieren a un aceptor primario, una quinona llamada Q, que es similar a la CoQ.

2- Transporte de electrones

Los electrones se mueven a través de una cadena de transporte de electrones (en la membrana del tilacoide) hasta llegar al aceptor final, en general el NADP⁺.

El transporte de electrones se encuentra acoplado al movimiento de protones desde el estroma hacia la luz del tilacoide, generándose un gradiente de pH.

Resumen de las etapas 1 y 2

Luz



3- Generación de ATP

Se utiliza la fuerza protón-motriz para sintetizar ATP

4-Fijación del carbono

El ATP y el NADPH generados por la segunda y tercera etapa de la fotosíntesis proporcionan la energía y los electrones para impulsar la síntesis de polímeros de glúcidos de seis átomos de carbono, a partir de CO₂ y H₂O.



Las reacciones de la etapa 4 pueden ocurrir en oscuridad.

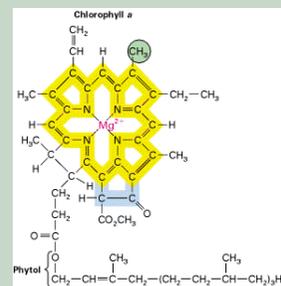
☀ La absorción de energía lumínica y su conversión en energía química tiene lugar en complejos multiproteicos denominados fotosistemas, ubicados en la membrana tilacoidal.

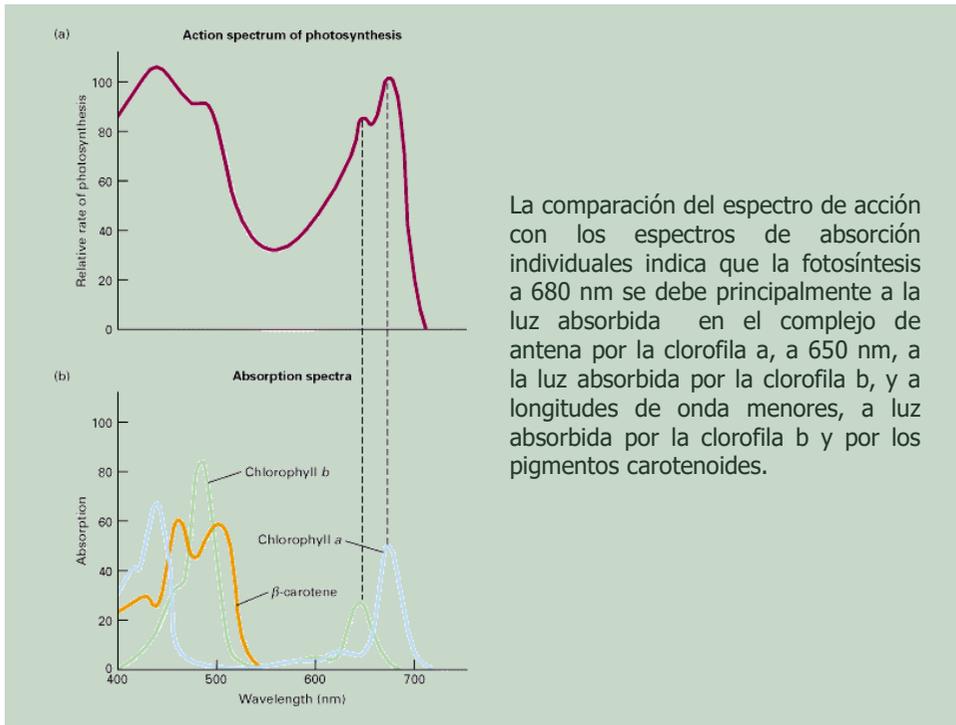
☀ Un fotosistema se compone por una antena (pigmentos que absorben luz), y un centro de reacción (complejo proteico + 2 moléculas de clorofila a).

☀ Cada antena contiene un complejo cosechador de luz (THC) o más. La energía cosechada por este complejo es derivada hacia las dos clorofilas del centro de reacción, en donde se producen los acontecimientos primarios de la fotosíntesis.

☀ La clorofila a se encuentra tanto en las antenas como en los centros de reacción.

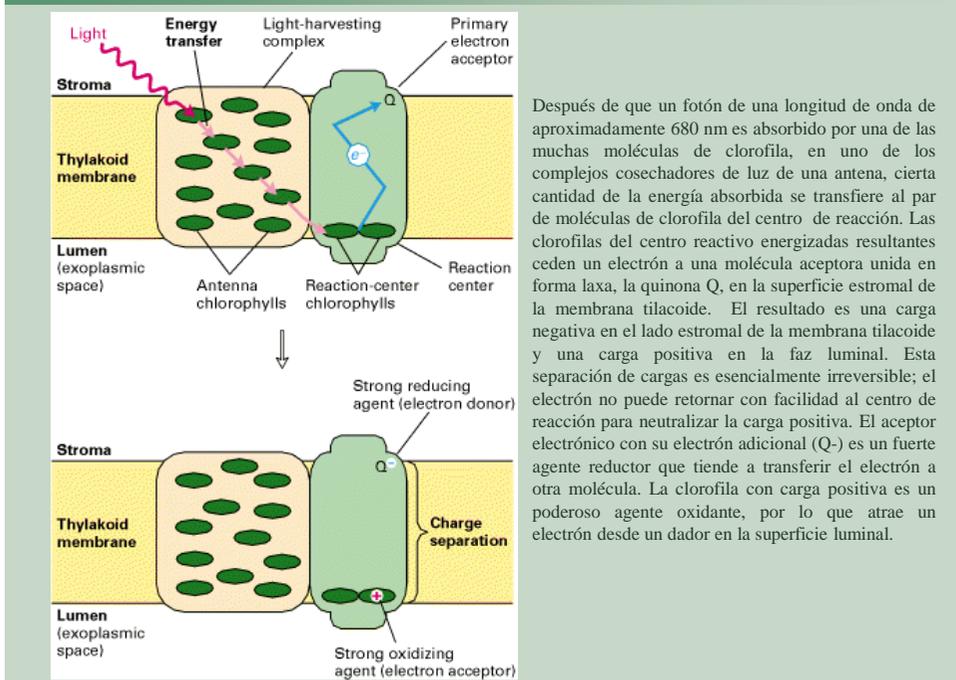
☀ Las antenas contienen otros pigmentos que absorben luz en distintas longitudes de onda como la clorofila b, en los vegetales vasculares, y carotenoides tanto en vegetales como en bacterias fotosintetizadoras.





La comparación del espectro de acción con los espectros de absorción individuales indica que la fotosíntesis a 680 nm se debe principalmente a la luz absorbida en el complejo de antena por la clorofila a, a 650 nm, a la luz absorbida por la clorofila b, y a longitudes de onda menores, a luz absorbida por la clorofila b y por los pigmentos carotenoides.

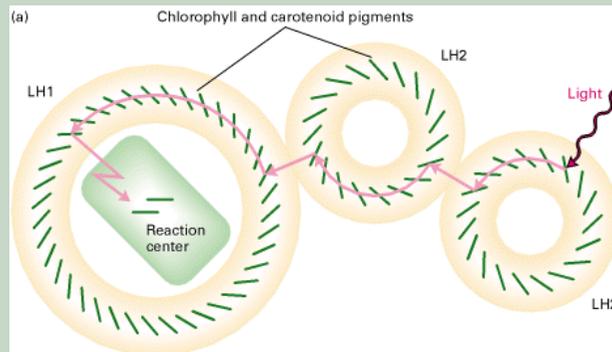
Acontecimiento principal de la fotosíntesis.



Después de que un fotón de una longitud de onda de aproximadamente 680 nm es absorbido por una de las muchas moléculas de clorofila, en uno de los complejos cosechadores de luz de una antena, cierta cantidad de la energía absorbida se transfiere al par de moléculas de clorofila del centro de reacción. Las clorofilas del centro reactivo energizadas resultantes ceden un electrón a una molécula aceptora unida en forma laxa, la quinona Q, en la superficie estromal de la membrana tilacoide. El resultado es una carga negativa en el lado estromal de la membrana tilacoide y una carga positiva en la faz luminal. Esta separación de cargas es esencialmente irreversible; el electrón no puede retornar con facilidad al centro de reacción para neutralizar la carga positiva. El aceptor electrónico con su electrón adicional (Q⁻) es un fuerte agente reductor que tiende a transferir el electrón a otra molécula. La clorofila con carga positiva es un poderoso agente oxidante, por lo que atrae un electrón desde un dador en la superficie luminal.

Complejos cosechadores de luz

Cada centro de reacción se asocia con una antena que contiene varios complejos cosechadores de luz (LHC) repletos de clorofila a, clorofila b y otros pigmentos.



Cada complejo LH2 se compone de nueve subunidades y un total de 27 moléculas de clorofilas y 9 de carotenoides. Las flechas indican el trayecto probable de la energía luminosa absorbida por un complejo LH2, desde este hacia el LH1 (similar pero mayor) y luego hacia su destino final, el par especial de moléculas de clorofila a en el centro de reacción.

Resumen de las etapas de la fotosíntesis

Etapa 1: La luz es absorbida por moléculas de clorofila a unidas a proteínas del centro de reacción en la membrana tilacoide.

Las clorofilas ceden un electrón a una quinona en el lado opuesto de la membrana creando una separación de cargas.

En los vegetales verdes, las clorofilas extraen un electrón del agua para formar oxígeno.

Etapa 2: En la membrana tilacoide se produce la transferencia de electrones. Por último, los electrones son cedidos al aceptor electrónico final, en general NADP^+ , y lo reducen a NADPH.

El transporte de electrones se encuentra acoplado al movimiento de protones a través de la membrana, desde el estroma hacia la luz del tilacoide, generando un gradiente de pH en ambas caras de la membrana del tilacoide.

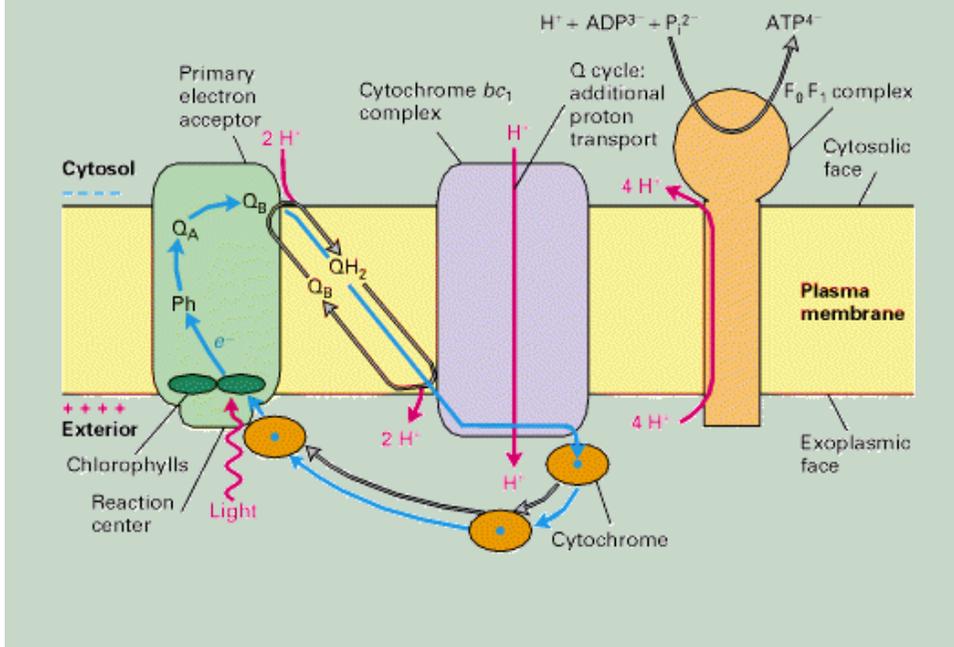
Resumen de las etapas de la fotosíntesis

Etapa 3: El movimiento de protones a favor de su gradiente electroquímico mediante los complejos F_0F_1 impulsa la síntesis de ATP a partir de ADP + Pi.

Etapa 4: El ATP y el NADPH proporcionan la energía y los electrones necesarios para impulsar la fijación de CO_2 y la síntesis de carbohidratos. Estas reacciones se llevan a cabo en el estroma del tilacoide y en el citosol.

La fotosíntesis en las bacterias verdes y púrpuras no genera oxígeno, mientras que en las cianobacterias, algas y vegetales superiores sí lo hace.

Fotosíntesis en las purpurobacterias



Transporte de electrones no cíclico en purpurobacterias

En este caso los electrones son transferidos finalmente al NAD^+ (en lugar del $NADP^+$ como en los vegetales) para formar $NADH$.

Para reducir la clorofila oxidada del centro de reacción y retornarla a su estado basal se transfiere un electrón desde un citocromo c , y para reducir el citocromo c oxidado resultante se extraen electrones desde el sulfuro de hidrógeno (H_2S) o el gas hidrógeno (H_2).

Las reacciones parciales para el transporte electrónico no cíclico impulsado por la luz en las purpurobacterias son



y



El $NADH$ producido se utiliza para la fijación de CO_2 , y para la síntesis de carbohidratos y otras moléculas. Las reacciones generales para la reducción de CO_2 impulsada por la luz, mediante el mecanismo no cíclico, en las purpurobacterias son:



y



Los cloroplastos contienen dos fotosistemas

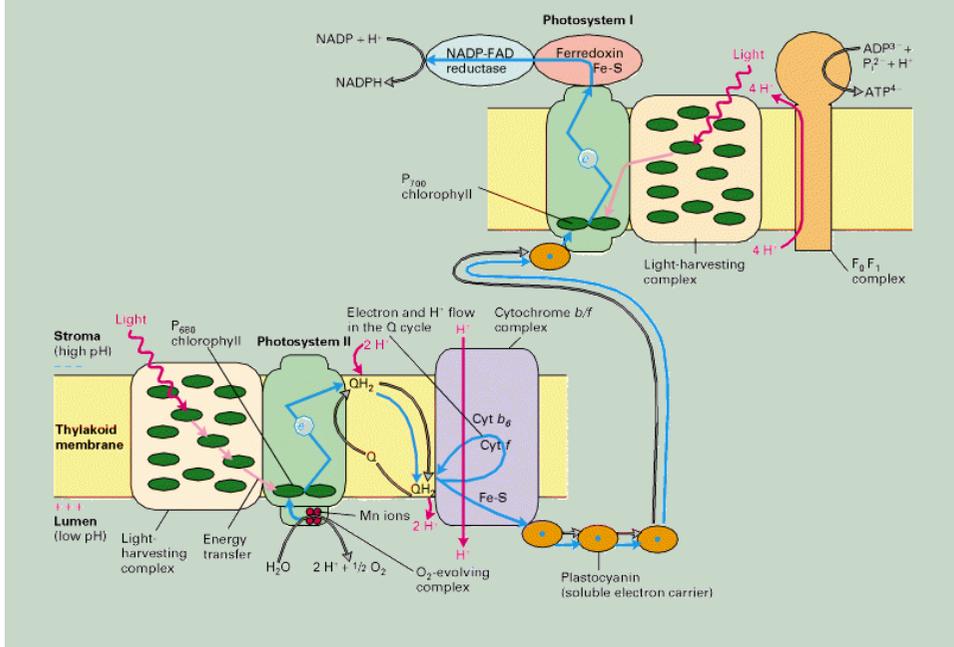
La fotosíntesis en los vegetales comprende la interacción de dos fotosistemas separados, conocidos como PSI y PSII. El PSI es impulsado por luz de una longitud de onda de 700 nm o menor, y el PSII lo es por una longitud de onda menor a 680 nm.

Las clorofilas en los dos centros de reacción difieren en cuanto a sus grados máximos de absorción luminosa debido a diferencias en su medio ambiente proteico.

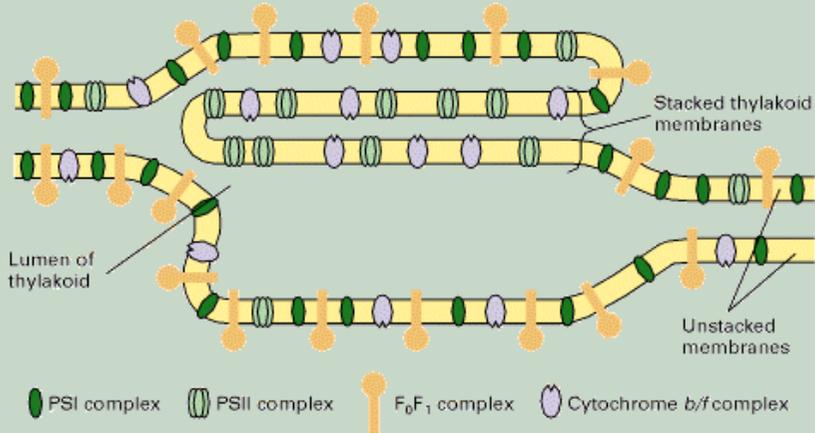
Los LHC asociados con el PSI y el PSII contienen proteínas diferentes.

Solo el PSII escinde agua, mientras que sólo el PSI transfiere electrones al aceptor electrónico final, el NADP⁺.

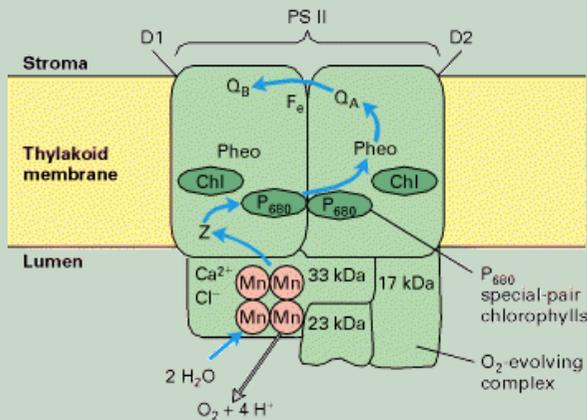
Los cloroplastos contienen dos fotosistemas



complejos multiproteicos en la membrana tilacoide

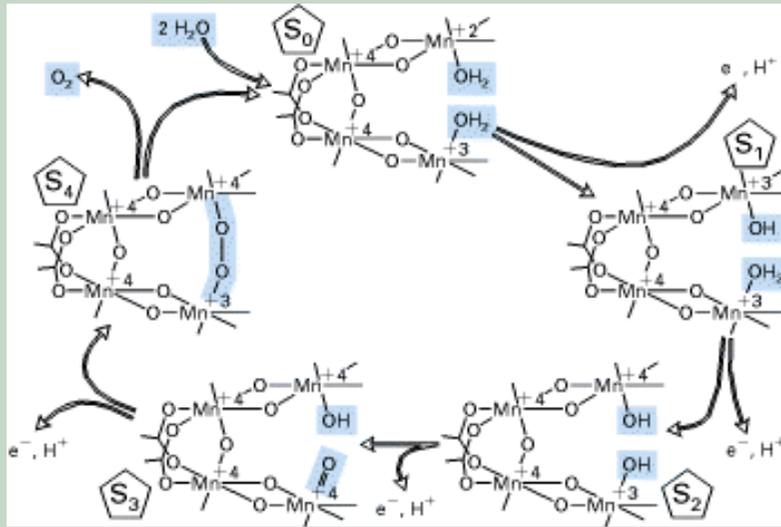


El PSI se ubica principalmente en las regiones no apiladas; el PSII lo hace en las regiones apiladas. El complejo citocromo b/f, que contribuye al transporte de electrones desde el PSII hacia el PSI, se encuentra tanto en las regiones apiladas como en las no apiladas.



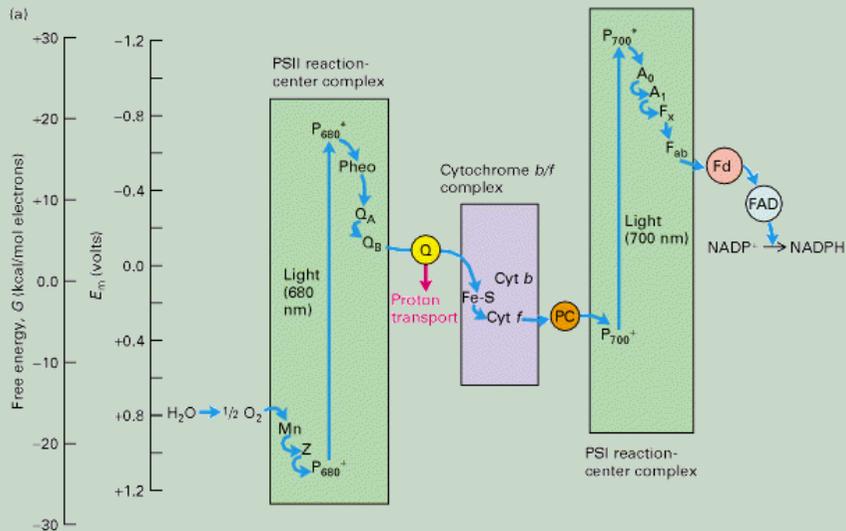
La escisión del H₂O, que provee los electrones para la reducción de la P680⁺, es catalizado por un complejo de tres proteínas, el complejo productor de oxígeno, localizado en la superficie luminal de la membrana tilacoide. Este complejo contiene cuatro iones manganeso (Mn) al igual que iones Cl⁻ y Ca²⁺ unidos.

Tres proteínas extrínsecas (33, 23 y 17 kDa) integran el complejo productor de oxígeno; éstas fijan los cuatro iones Mn²⁺ y los iones Ca²⁺ y Cl⁻, que intervienen en la escisión del H₂O, y mantienen el ambiente indispensable para los altos índices de producción de O₂. Z es el residuo de tirosina 161 del polipéptido D1, este conduce electrones desde los átomos de Mn hacia la clorofila del centro reactivo oxidada (P680⁺) y la reduce a su estado basal.



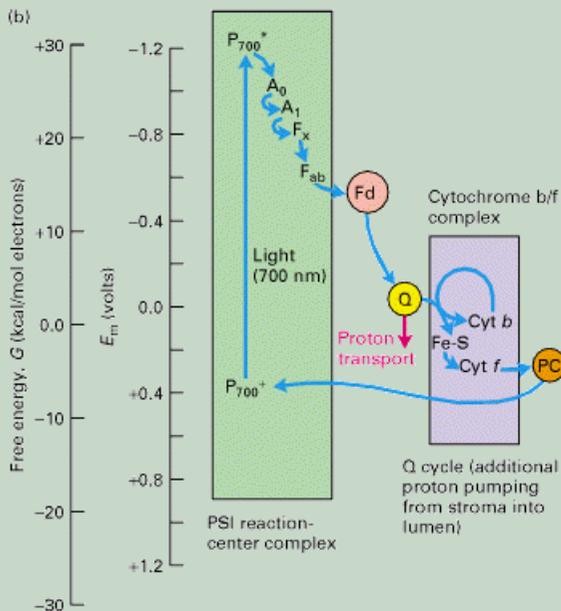
Modelo del ciclo S del complejo productor de oxígeno en el centro de reacción del PSII de un cloroplasto.

Flujo electrónico lineal



El proceso del flujo electrónico lineal, en donde PSI y PSII están acoplados, genera O_2 , NADPH y un gradiente de protones a través de la membrana tilacoide.

Flujo electrónico cíclico



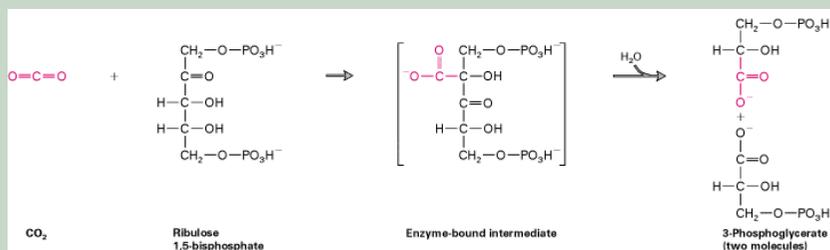
En el flujo electrónico cíclico, los electrones liberados de la P700 son transportados a través de Q, el complejo citocromo b/f y la plastocianina de regreso al PSI. Un ciclo Q simultáneo transporta protones adicionales desde el estroma a través de la membrana tilacoide hacia la luz. En este mecanismo no se forma NADPH ni O₂, y no participa el PSII.

Fijación del CO₂

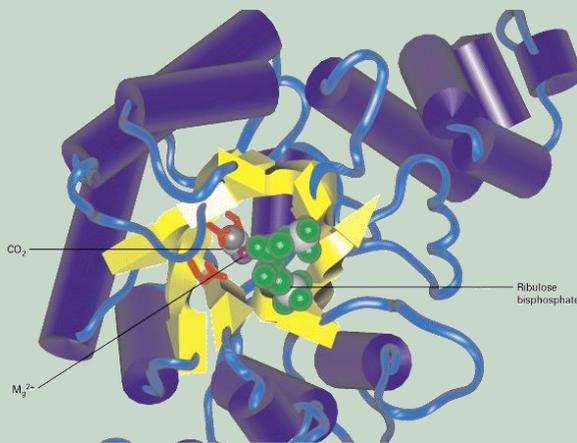
El conjunto de reacciones que fijan CO₂ y lo convierten en hexosas, denominado ciclo de Calvin, son impulsadas por la energía liberada en la hidrólisis del ATP y por el agente reductor NADPH.

Las enzimas que catalizan las reacciones del ciclo de Calvin se inactivan con rapidez en la oscuridad, de manera que la formación de carbohidratos en general cesa cuando no hay luz.

La reacción que fija el CO₂ es catalizada por la ribulosa 1,5 difosfato carboxilasa (rubisco), localizada en el espacio estromal del cloroplasto.



Rubisco



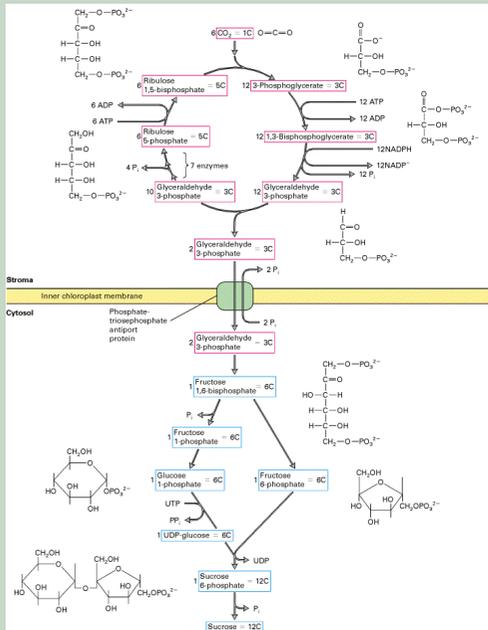
La rubisco es una enzima grande (aprox 500 kDa) compuesta por ocho subunidades grandes y ocho pequeñas. Como la velocidad catalítica de la rubisco es bastante baja, se necesitan muchas copias de la enzima para fijar suficiente CO₂. Esta enzima representa casi el 50% de las proteínas del cloroplasto.

La rubisco es activada por la adición covalente de CO₂ al grupo amino de la cadena lateral de lisina 191 para formar un grupo carbamato al que luego se une un ion Mg²⁺.

✳️ Una parte del 3-fosfoglicerato se convierte en almidón o sacarosa, pero otra parte se utiliza para regenerar ribulosa 1,5 difosfato.

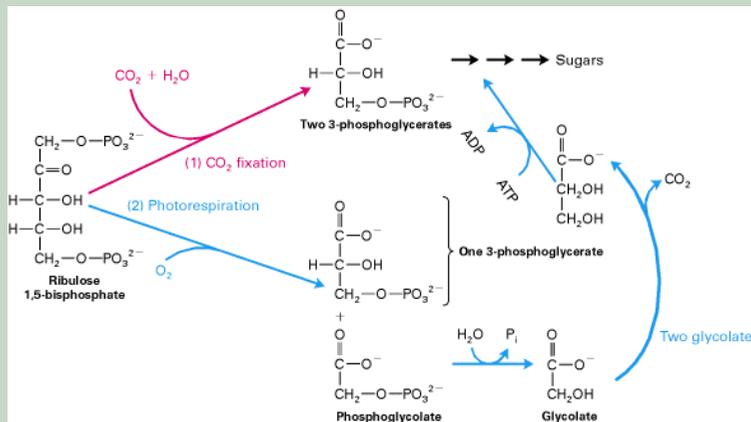
✳️ Por cada 12 moléculas de 3-fosfoglicerato generadas por la rubisco (un total de 36 átomos de C), 2 moléculas (6 átomos de C) son convertidas en 2 moléculas de gliceraldehído 3-fosfato (y más tarde en una hexosa), mientras que 10 moléculas (30 átomos de C) son convertidas en 6 moléculas de 1,5 ribulosa difosfato.

✳️ La fijación de seis moléculas de CO₂ y la formación neta de dos moléculas de gliceraldehído 3-fosfato requieren el consumo de 18 ATP y 12 NADPH, que son generados por los procesos de la fotosíntesis que necesitan luz.

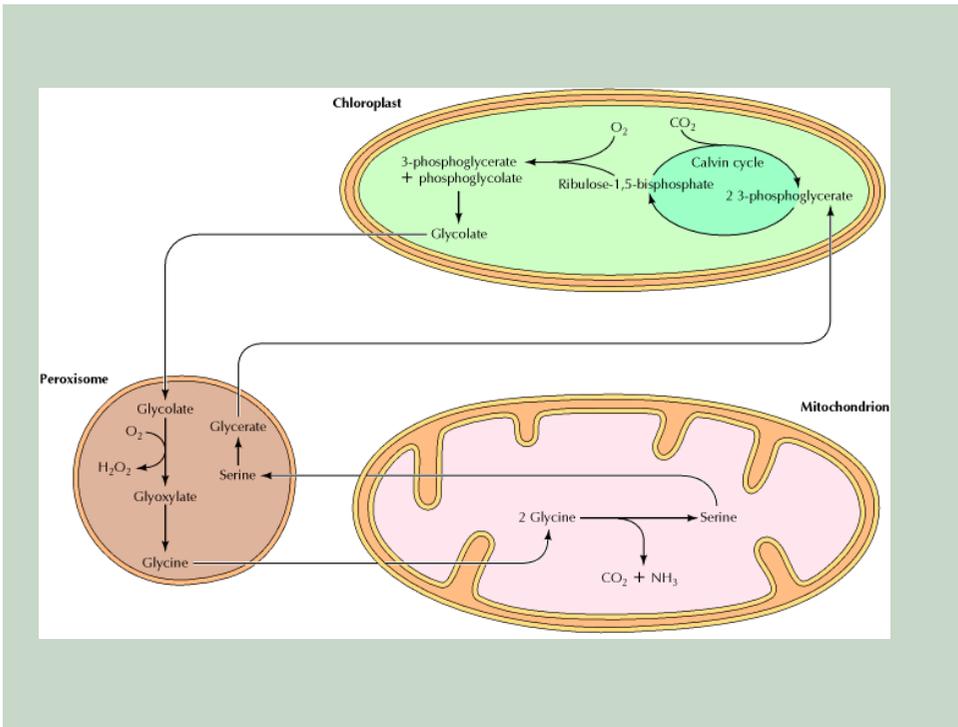


Seis moléculas de CO₂, son convertidas en dos moléculas de gliceraldeído 3-fosfato. Estas reacciones que constituyen el ciclo de calvin se llevan a cabo en el estroma del cloroplasto. A través del antiporter de fosfato/trifosfato, parte del gliceraldeído trifosfato es transportado hacia el citosol en intercambio con fosfato. En el citosol, una serie de reacciones convierte gliceraldeído 3-fosfato en fructosa 1,6 difosfato y por último en el disacárido sacarosa. Parte del gliceraldeído 3-fosfato es convertido también en aminoácidos y lípidos indispensables para el crecimiento vegetal.

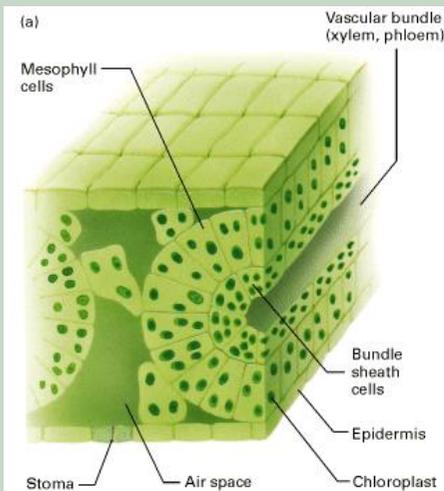
Fotosíntesis y fotorrespiración



Cada dos moléculas de fosfoglicolato generadas por fotorrespiración (cuatro átomos de C), finalmente se forma una molécula de 3-fosfoglicerato que se recicla, y se pierde una molécula de CO₂.



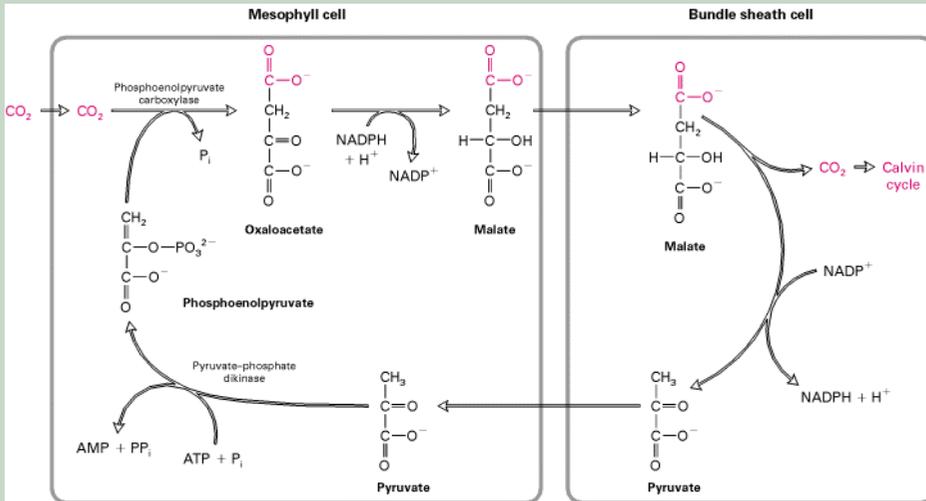
Vía C4



En plantas que se desarrollan en ambientes cálidos y secos se utiliza la vía C4 para evitar el problema de la concentración de CO_2 .

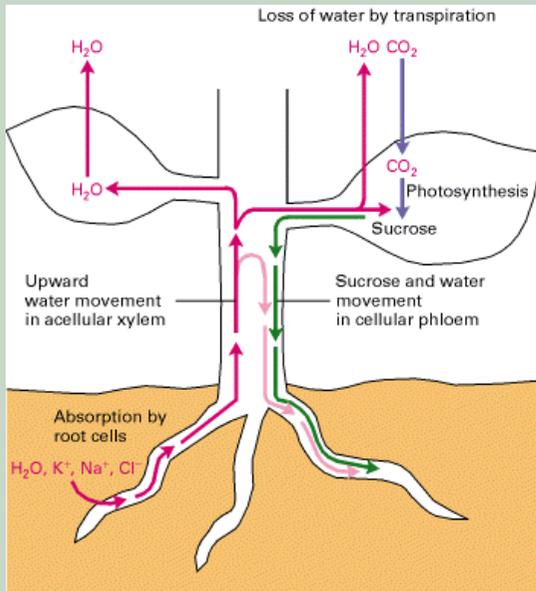
En la vía C4 participan dos tipos celulares: las células del mesófilo y las células túncico-vasculares que rodean el tejido vascular.

Vía C4



El CO_2 es asimilado por la fosfoenolpiruvato carboxilasa en las células del mesófilo para formar oxalacetato.

- ☀ La concentración de CO_2 en las células túncico-vasculares de los vegetales C4 es mucho mayor que en la atmósfera normal.
- ☀ Las células túncico-vasculares carecen de PSII y presentan un flujo electrónico cíclico catalizado por el PSI, de forma que no se produce O_2 .
- ☀ Las altas concentraciones de CO_2 y las bajas de O_2 en estas células favorecen la fijación de CO_2 por la rubisco, para formar 3-fosfoglicerato, e inhiben la utilización de la ribulosa 1,5 bifosfato en la fotorrespiración.



De los dos productos carbohidratos de la fotosíntesis, el almidón permanece en las células del mesófilo, donde sufre glucólisis (en la oscuridad principalmente) y forma ATP, NADH y pequeñas moléculas precursoras para la síntesis de aminoácidos, lípidos y otros componentes celulares. La sacarosa, por el contrario se exporta desde las células fotosintéticas hacia todo el vegetal.