

Tema 10: **La cèl·lula (III). Metabolisme energètic**

- 1- Característiques generals del catabolisme
2. Metabolisme anaeròbic
 - 2.1. La glucolisi i la seua localització intracel·lular
 - 2.2. Fermentacions
3. El mitocondri
 - 3.1. Estructura i composició
 - 3.2. Funció: respiració aeròbia
 - 3.2.1. Movilització de l'acetil.coenzim A
 - 3.2.1.1. Degradació dels glúcids
 - 3.2.1.2. Catabolisme dels àcids grassos (β- oxidació)
 - 3.2.1.3. catabolisme de les proteïnes
 - 3.2.2. Cicle de Krebs
 - 3.2.3. Cadena de transport electrònic. Fosforilació oxidativa
 - 3.2.4. Balanç energètic de la respiració aeròbia.
4. Comparació entre els diferents tipus de catabolisme
5. El cloroplast
 - 5.1. Estructura i composició
 - 5.2. Funció: Fotosíntesi
 - 5.2.1. Esquema global de la fotosíntesi (comparació amb la respiració)
 - 5.2.2. Fase lumínica
 - 5.2.2.1. Paper dels pigments fotosintètics
 - 5.2.2.2. Transport fotoelectrònic: de l'aigua al NADP
 - 5.2.2.3. Fotofosforilació; hipòtesi de Mitchell
 - 5.2.3. Fase obscura
6. Origen evolutiu de mitocondris i cloroplastos: teoria endosimbiòtica

1- Característiques generals del catabolisme

Els organismes heteròtrofs obtenen la energia que necessiten mitjançant reaccions d'òxido-reducció de la matèria orgànica. Els heteròtrofs aeròbics l'obtenen de la **respiració**

aeròbia , mentre que els heteròtrofs anaeròbics ho fan a partir de reaccions de **fermentació**. Els éssers autòtrofs , a més a més d'aquestes reaccions, poden obtenir energia a partir de reaccions com la fotòsintesi, ja que poden aprofitar l'energia de la llum.

La **respiració cel·lular** és un procés catabòlic en què la matèria orgànica - d'estructura complexa i posseïdora d'una energia potencial- és degradada totalment mitjançant una sèrie de reaccions oxidatives fins a molècules senzilles com el CO₂ i H₂O, alhora que allibera l'energia continguda al seus enllaços. Aquesta energia és parcialment emmagatzemada en una forma útil per a la cèl·lula (ATP); la resta es perd en forma de calor. La respiració és un procés que té lloc a nivell cel·lular, fonamentalment al mitocondri. Cal parlar també d'una **respiració anaeròbia** típica d'alguns microorganismes. Parlarem breument d'ella en el punt 4

Les **fermentacions anaeròbiques** són un conjunt de rutes metabòliques mitjançant les quals els organismes poden obtenir energia a partir de molècules orgàniques i en absència d'oxigen molecular. El producte final de la fermentació és un altre compost orgànic , ja que la matèria orgànica no es degrada (oxida) totalment. El procés fermentatiu té lloc a l'hialoplasma de les cèl·lules. Atés que la vida va sorgir en una atmosfera sense oxigen , aquesta fermentació anaeròbia constitueix el mecanisme biològic més antic destinat a l'obtenció d'energia. La major part dels organismes superiors han mantingut la capacitat de fermentar la glucosa en absència d'oxigen , sota determinades circumstàncies.

En la figura de la pàgina següent podem observar l'esquema general del catabolisme cel·lular aerobi:

* En una primera fase té lloc la transformació de les macromolècules en les seues subunitats constituents. Les macromolècules que formen la reserva energètica de les cèl·lules són els greixos (triacilglicèrids) i els polisacàrids (midó i glicogen). Les proteïnes tenen unes altres funcions que les energètiques, malgrat que en absència dels altres tipus moleculars poden ser utilitzades per a l'obtenció d'energia. Quantitativament , són els greixos les molècules energètiques més importants ja que la seua oxidació allibera sis vegades més energia que una massa idèntica de glicogen (un ésser humà té reserves de glicogen per a un dia i de greixos per a tot un mes; si tota aquesta reserva estigués en forma de glicogen , el massa corporal augmentaria uns 25 Kg).

Els greixos són desdoblats en àcids grassos i glicerina. El glicogen en glucosa i les proteïnes en aminoàcids. Aquest processos són catalitzats enzimàticament (lipases , amilases , peptidases , etc) i tenen lloc a l'hialoplasma cel·lular ; també és possible que aquestes molècules unitat entren directament a la cèl·lula després d'haver estat degradades prèviament per un procés de digestió extracel·lular.

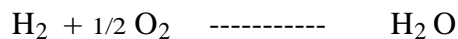
* La fase II consisteix en l'obtenció d'acetil-CoA -molècula de 2 carbonis unida a un coenzim- a partir de l'oxidació dels àcids grassos , monosacàrids i aminoàcids. Cada

biomolècula té les seues reaccions específiques per arribar a acetil CoA : glucòlisi , β -oxidació). Aquesta fase té lloc a l'hialoplasma i a l'interior del mitocondri.

*En la fase III l'acetil CoA que prové de l'oxidació parcial dels glúcids , àcids grassos i aminoàcids s'incorpora al cicle de Krebs o cicle dels àcids tricarbòxílics , que constitueix a les cèl·lules aeròbies la ruta final comuna de l'oxidació de les molècules combustibles. El cicle de Krebs consisteix en una sèrie cíclica de reaccions degradatives on es degraden el metabòlits obtinguts en la fase anterior. Aquest procés té lloc a la matriu mitocondrial. Al cicle de Krebs, els grups acetil (CH₃-CO-) de l'acetil CoA són degradats enzimàticament i formen dues molècules de CO₂ i quatre parells d'àtoms d'hidrogen (protons + electrons). Aquests electrons són captats per coenzims (FAD i NAD⁺) que es reduiran a FADH₂ i NADH . Seguidament aquests electrons passaran a una cadena de transport electrònic situada a la membrana mitocondrial interna fins a ser transferits a l'oxigen , el seu últim acceptor , i passa a formar H₂ O.

La transferència d'electrons des del NADH fins a l' O₂ permet l'alliberament gradual d'energia , a base de petits increments . En alguns punts , aquesta reduïda quantitat d'energia alliberada permet la creació d'un gradient electroquímic de protons , que com ja sabem , està associat a la gènesi d'ATP.

Així doncs, la cadena respiratòria és l'encarregada d'obtenir la major part de l'energia del procés respiratori. La seua missió consisteix a fer que la reacció



tinga lloc a través de nombrosos petits passos de forma que la major part de l'energia procedent de l'oxidació de les molècules orgàniques pugui ser transformada en forma útil (ATP) en lloc de ser alliberada en forma de calor

2-Metabolisme anaeròbic.El hialoplasma

El metabolisme té lloc , en gran mesura a l'hialoplasma , tot i que moltes de les seues rutes metabòliques s'inicien o terminen en algun orgànul cel·lular. Les reaccions catabòliques que hi tenen lloc són anaeròbiques, és a dir, no necessiten la presència d'oxigen i, a més, no degraden completament les molècules orgàniques sobre les quals actuen. Les molècules orgàniques que resulten del metabolisme de l'hialoplasma s'incorporaran posteriorment -en el cas de les cèl·lules eucariotes aeròbies- als mitocondris on seran degradades definitivament i transformades en matèria inorgànica (CO₂ i H₂O)

2.1 Catabolisme dels glúcids: glucòlisi

La paraula **glucòlisi** significa ruptura (*lisi*) de la glucosa. Al procés de glucòlisi, que té lloc a l'hialoplama cel·lular, una molècula de glucosa de sis àtoms de carboni es transforma en dues molècules de piruvat (àcid pirúvic) de tres àtoms de carboni cadascuna. Aquesta conversió requereix una seqüència de nou reaccions enzimàtiques on intervenen diferents molècules intermediàries que contenen fosfat.

FOTOCÒPIA GLUCÒLISI SANTILLANA 215

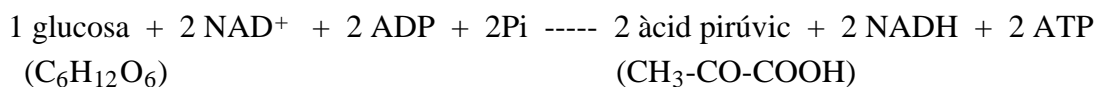
Podem destacar en aquesta via metabòlica tres transformacions:

(1) En la reaccions 4 la glucosa es transforma en dues molècules d'un aldehyd de tres àtoms de carboni - **gliceraldehyd -3-fostat**. Aquesta transformació necessita un aportament d'energia en forma d'ATP.

(2) En les reaccions 6 i 7 el grup aldehyd del gliceraldehyd-3-fostat s'oxida a àcid carboxílic, i l'energia d'aquesta reacció s'acopla a la formació d'un enllaç fosfat d'alta energia de l'ATP.

(3) En les reaccions 8 a 10 es recupera la inversió original d'ATP efectuada a la primera seqüència de reaccions.

El balanç final de la glucòlisi és el següent:



El rendiment net és de 2 NADH i 2 ATP. Si ens fixem a l'esquema de la glucòlisi, observem que prèviament hi ha una despesa de 2 ATP que posteriorment és recuperada amb la formació de 4 molècules d'ATP. Aquests ATP s'obtenen de forma diferent a la que havíem explicat al tema anterior (per mitjà de la formació d'un gradient H^+). Es tracta d'una transformació directa en perdre una de les molècules intermediàries un grup fosfat. Aquest tipus de reacció rep el nom de **fosfolilació a nivell de substrat**. Així mateix, s'obtenen dos molècules de coenzim reduït - NADH - que posteriorment pot subministrar ATP (als

mitocondris com veurem posteriorment) o bé es pot fer servir com a poder reductor indispensable per a les reaccions de biosíntesi (fotosíntesi).

La glucólisi va ser , probablement el primer sistema metabòlic "inventat" pels organismes primitius per extraure energia de la glucosa, quan l'atmosfera de la Terra encara no tenia oxigen. Tot i que s'ha mantingut a gairebé tots els organismes actuals , és evident que des del punt de vista energètic desaprofita la major part de l'energia emmagatzemada a l'interior d'aquesta molècula. Per a la majoria de les cèl·lules dels organismes superiors , la glucólisi és únicament un prelude del catabolisme energètic , ja que l'àcid pirúvic que es forma penetra ràpidament als mitocondris on serà oxidat completament a CO_2 i H_2O . Altrament , als organismes anaerobis i en alguns teixits com és el cas del múscul estriat que pot veure's sotmés a condicions anaeròbiques , la glucólisi constitueix la font principal d'ATP de la cèl·lula. En aquests casos , en lloc d'ésser degradades pels mitocondris , les molècules d'àcid pirúvic romanen a l'hialoplasma i , segons l'organisme , poden ser transformades en etanol i CO_2 (als llevats , "levaduras") o en àcid làctic (al múscul) mitjançant reaccions de **fermentació**

2.2 Fermentacions

Les fermentacions , en sentit estricte , són processos anaeròbics típics dels microorganismes (bacteris , llevats, etc) , bé que hi ha alguna excepció: el cas de la fermentació làctica que té lloc al teixit muscular estriat dels animals quan la quantitat d'oxigen és insuficient. Però s'acostuma a anomenar fermentacions a tots els processos industrials que subministren substàncies orgàniques a partir dels microorganismes cultivats en grans tancs de cultiu , tant si es desenvolupen en condicions anaeròbies com aeròbies , com és el cas de la fermentació acètica on l'etanol del vi s'oxida en presència d'oxigen i , per acció de certs microorganismes , es transforma en àcid acètic (vinagre).

La diferència entre els processos de respiració i fermentació ve donada pel destí final de l'àcid pirúvic: En el cas de la respiració , que és un cas d'oxidació total , l'àcid pirúvic procedent de la glucólisi , continua la seva oxidació al cicle de Krebs fins a convertir-se en CO_2 i H_2O . En la fermentació , procés d'oxidació parcial , l'àcid pirúvic no continua a l'interior del mitocondri per entrar al cicle de Krebs , sinó que és reduït a diverses molècules orgàniques (àcid làctic , etanol , etc) amb la qual cosa es recupera el coenzim oxidat (NAD^+) , necessari per a que continue el procés de glucólisi. Mes endavant veurem un quadre comparatiu de les diferències entre respiració (aeròbia i anaeròbia) i fermentació

***Fermentació làctica**

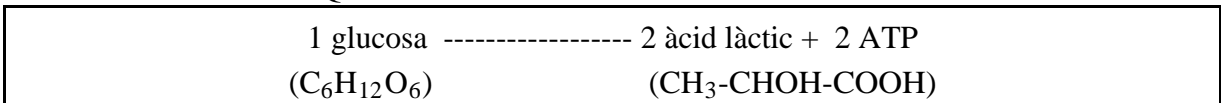
La fermentació làctica consisteix en la formació d'àcid làctic a partir de la degradació de la lactosa , sucre de la llet. Determinats microorganismes (*Lactobacillus bulgaricus* ,

Lactobacillus casei i *Streptococcus lactis*) obtenen l'energia de la lactosa de la llet mitjançant un procés de fermentació anaeròbica en el qual diferenciem dos fases:

** En la primera la lactosa s'hidrolitza en glucosa i galactosa; aquesta darrera s'isomeritza i es converteix en glucosa.

** En la segona fase tota la glucosa es transforma en àcid pirúvic mitjançant la glucòlisi; a partir d'ací l'etapa característica de la fermentació làctica consisteix en la reducció de l'àcid pirúvic pel NADH i la seua transformació en àcid làctic , que és el producte final d'aquest procés. El balanç final de la fermentació làctica és:

COPIAR ESQUEMA 224 SANTILLANA



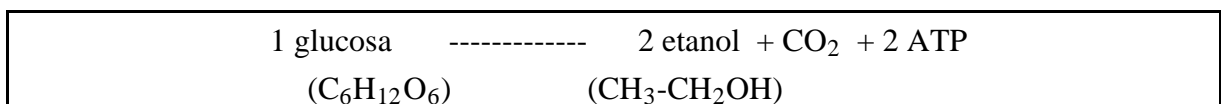
Aquest tipus de fermentació és la base d'algunes indústries de derivats làctics com el **iogurt**. En aquests casos els microorganismes es desenvolupen a la llet en condicions controlades , i l'àcid làctic que alliberen provoca l'acidificació de la llet; sota aquestes condicions de pH , la caseïna de la llet precipita.

També hi ha una fermentació làctica al múscul estriat del animals. En condicions normals , el múscul treballa en aerobiosi i la glucosa és degradada totalment al procés de respiració cel·lular. Quan l'organisme fa un esforç sobtat i intens, la quantitat de glucosa que oxida és superior a l'oxigen que transporta la sang i pot arribar fins a les cèl·lules musculars ; hi ha un excés d'àcid pirúvic que no es pot oxidar al cicle de Krebs per manca d'oxigen , cosa que obliga al teixit muscular a treballar en condicions anaeròbiques i utilitzar els NADH produïts a la glucòlisi per reduir l'àcid pirúvic , que es transforma en àcid làctic. L'acumulació d'aquest àcid és responsable del típic dolor (agulletes) que sentim en forma de punxades ja que les molècules d'àcid làctic cristal·litzen i "punxen" el múscul afectat .

*** Fermentació alcohòlica**

La fermentació alcohòlica consisteix en la transformació de la glucosa en etanol i CO₂. És una fermentació anaeròbica duta a terme per determinats llevats (" *levaduras*") del gènere *Saccharomyces* . L'àcid pirúvic produït a la glucòlisi es descarboxila i es transforma en acetaldehid (etanal) que és posteriorment reduït pel NADH a etanol

COPIAR ESQUEMA 224 SANTILLANA



En aquest tipus de fermentació es basa la fabricació de vi , cervesa i altres licors. L'alcohol del vi procedeix de la fermentació de la glucosa del raïm , mentre que el alcohol de la cervesa prové de la glucosa de l'ordi ("*centeno*"). Aquesta llavor presenta midó com a molècula de reserva i per tant és necessari que germine , ja que en aquest procés el midó es transforma en maltosa; la seua torrefacció posterior dóna malta que és el substrat sobre el que actua el llevat de la cervesa (*Saccharomyces cerevisiae*) La destilació de la cervesa produeix un licor que , després d'un procés d'envelliment , és el whisky.

Altres fermentacions

La fermentació pútrida o putrefacció afecta a substrats de natura proteica. Els seus productes són els responsables de la pudor dels cadàvers. aquestes fermentacions són dutes a terme per bacteris com el *Clostridium sporogenes* que transforma alguns aminoàcids en àcid acètic, CO₂ i amoníac

La fermentació butírica transforma substàncies glucídiques de les restes vegetals en determinats productes com l'àcid butíric. és duta a terme per bacteris com *Clostridium butyricum* i és molt important , ja que contribueix a la destrucció de les restes vegetals que cauen al sòl.

3- El mitocondri

3.1. Estructura i composició

Els mitocondris són orgànuls de forma cilíndrica de 0,5 a 1 µm de diàmetre i es troben presents a la totalitat de les cèl·lules eucariotes. Hi trobem de 1000 a 2000 mitocondris per cèl·lula. El conjunt de mitocondris d'una cèl·lula rep el nom de **condrioma**.

Els mitocondris estan delimitats per dues membranes molt especialitzades que difereixen en la seua composició -cadascuna de les dos bicapes conté una col·lecció única de proteïnes- i en la seua configuració estructural i funcional; ambdues envolten i defineixen dos compartiments mitocondrials separats: la matriu i l'espai intermembranós . Podem suposar que tenen orígens evolutius diferents , ja que la interna se suposa que procedeix de la membrana plasmàtica del primitiu endosimbiont bacterià , i l'externa deu derivar de l'antiga vesícula fagocítica de la cèl·lula ancestral.

Dibuix mitocondri

La **membrana externa** és molt permeable ja que conté nombroses proteïnes de canal que faciliten el pas de molècules. Aquestes poden entrar a l'espai intermembranós químicament semblant al citosol. però la majoria no pot travessar la membrana interna molt impermeable. En aquest **espai intermembranós** es produirà l'acúmul de protons.

La **membrana mitocondrial interna** es troba plegada en nombroses **crestes mitocondrials** que augmenten la seua superfície unes cinc vegades. Entre els seus lípids components no es troba el colesterol (com passa a les cèl·lules procariotes). És molt rica en proteïnes, de les quals podem destacar t tres tipus principals :

- 1- Proteïnes que catalitzen reaccions d'oxidació de la cadena respiratòria..
- 2- Un complex enzimàtic anomenat ATP sintetasa que catalitza la producció d'ATP en la matriu mitocondrial.
- 3- Proteïnes específiques de transport que permeten el pas selectiu a determinats ions.

La **matriu** conté una mescla molt concentrada centenes d'enzims, inclosos els encarregats de l'oxidació del piruvat i dels àcids grassos i els que participen al cicle de Krebs. Conté varies còpies d'**ADN mitocondrial** (bicatenari i circular), ribosomes mitocondrials (**mitoribosomes**) -lliures o adosats a la membrana interna-, ARNt i enzims necessaris per a la síntesi de proteïnes mitocondrials (hem de fer notar que la majoria de les proteïnes presents al ribosomes han estat sintetitzades al citosol).

3.2.Funció: respiració aeròbia

Sense els mitocondris, les cèl·lules animals dependrien de la glucòlisi anaeròbia per a obtenir tot el seu ATP. Però la glucòlisi, que degrada la glucosa fins a àcid pirúvic, allibera únicament una reduïda fracció del total de l'energia lliure disponible de l'oxidació dels glúcids. El metabolisme dels glúcids (i dels àcids grassos) es completa en el mitocondri mitjançant la seua oxidació total amb oxigen molecular (O_2) fins a arribar a esdevenir CO_2 i H_2O . L'energia disponible s'aprofita d'aquesta forma molt més eficaç, ja que s'originen 38 molècules d'ATP per cada molècula de glucosa, mentre que la glucòlisi, per ella mateixa, únicament en produiria 2. Els mitocondris són, per tant, els orgànuls que subministren la major part de l'energia necessària per a l'activitat cel·lular.

La ultraestructura mitocondrial guarda una estreta relació amb les funcions que realitza: a la matriu es localitzen els enzims responsables de l'oxidació dels àcids grassos, els

aminoàcids l'àcid pirúvic i del cicle de Krebs. A la membrana interna hi ha els sistemes responsables del transport dels electrons que es desprenen de les reaccions anteriors i un conjunt de proteïnes encarregades d'acoblar l'energia lliurada del transport electrònic amb la síntesi de l'ATP (complex ATP sintetasa).

Respiració aeròbia

3.2.1. Movilització de l'acetil-coenzim A

3.2.1.1. Degradació dels glúcids

L'àcid pirúvic procedent del procés de glucòlisi (o del catabolisme de certs aminoàcids com l'alanina) passa des de l'hialoplasma a la matriu mitocondrial amb l'ajut de transportadors específics de les membranes mitocondrials. Una vegada a l'interior de la matriu mitocondrial l'àcid pirúvic sofrirà una descarboxilació oxidativa que consisteix en la pèrdua del grup carboxil (-COOH) que s'allibera en forma de CO_2 , i l'oxidació del grup ceto (-CO-) a grup carboxil (-COOH), al mateix temps que s'aprofita part de l'energia alliberada amb aquesta reacció per formar un enllaç ric en energia amb el coenzim A; el producte final de la reacció serà el acetil CoA, producte intermediari que entrarà en el cicle de Krebs. Aquesta reacció ve catalitzada per un complex enzimàtic, el piruvat deshidrogenasa.

FER esquema

3.2.1.2 Catabolisme dels àcids grassos b- oxidació

Els àcids grassos, procedents de la hidròlisi dels greixos, s'activen al citosol cel·lular i formen un enllaç ester amb el coenzim A, reacció que necessita energia de l'ATP. Els **acil CoA** així formats travessen les membranes mitocondrials gràcies a transportadors específics, i una vegada a la matriu mitocondrial, cada molècula és degradada gràcies a un procés cíclic de reaccions (**β -oxidació o hèlix de Lynell**), on en cada volta s'eliminen 2 àtoms de carboni de l'extrem carboxil de la molècula d'àcid gras, i es genera una molècula d'acetil CoA que continuarà el seu procés oxidatiu al cicle de Krebs. Cada cicle oxidatiu implica també l'obtenció de molècules de coenzims reduïts, una de FADH_2 i una altra de NADH.

BALANÇ GLOBAL DE LA β -OXIDACIÓ

En cada volta de l'hèlix de Lynell es consumeix una molècula de Co A i s'obté:

- * Una molècula d'acetil Co A.
- * Una molècula de $FADH_2$.
- * Una molècula de NADH.

Per calcular el balanç total de la β -oxidació d'un determinat àcid gras cal tenir en compte el nombre d'espires que tinga l'esprial de Lynell. En la darrera volta , l'àcid gras activat és un acetil Co A.

3.2.1.3. Catabolisme de proteïnes

Tot i que els aminoàcids no són carburants metabòlics típics , poden fer-ne en determinats casos (dieta hiperproteica o casos d'extema necessitat). Els aminoàcids són oxidats i es transformen en àcid pirúvic i altres àcids orgànics que entraran posteriorment al cicle de Krebs. Els aminoàcids sofriran reaccions de descarboxilació , desaminació o transaminació. (La conseqüència d'aquestes reaccions és l'aparició dels productes d'excreció nitrogenats com la urea o l'àcid úric)

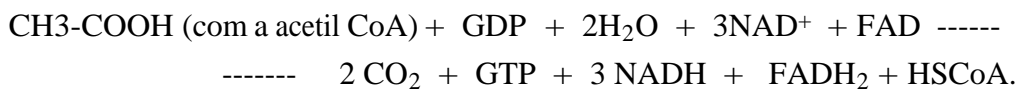
3.2.2- El cicle de Krebs

Una vegada s'ha obtingut l'acetil Co A a través dels processos anteriors , aquest entra en l'anomenat **cicle de Krebs , de l'àcid cítric o dels àcids tricarbòxílics**. Es tracta d'un conjunt cíclic de reaccions en les quals s'incorpora cada volta una molècula de dos àtoms de carboni en forma de acetil-CoA, la qual es condensa amb una molècula d'àcid **oxalacètic** (4 C) per formar una molècula de 6 C, **l'àcid cítric**. L'àcid cítric es degrada a través d'una sèrie de

reaccions oxidatives catalitzades enzimàticament que produeixen dues molècules de CO₂ (procedents de l'oxidació del residu acetil) i regeneren l'àcid oxalacètic , amb la qual cosa pot renovar-se el cicle. A causa de l'oxidació dels àcids d'aquest cicle s'alliberen 4 parells d'electrons que són captats pels coenzims NAD⁺ i FAD que passen a les seues formes reduïdes de NADH i FADH₂.

El balanç final del cicle de Krebs és el següent:

Per cada molècula d'acetil Co A que s'oxida (dos àtoms de carboni) es desprenen dos molècules de CO₂ i s'obté una molècula de GTP (equivalent energèticament a una molècula d'ATP) , una altra de FADH₂ i tres més de NADH. Les molècules de CO₂ eixen del mitocondri per difusió i abandonen la cèl·lula.



La contribució més important del cicle de Krebs al metabolisme consisteix en l'extracció d'electrons d'alta energia de l'acetil CoA al llarg de la seua transformació a molècules de CO₂; aquests electrons , units als coenzims NADH i FADH₂, passaran posteriorment a la cadena respiratòria situada a la membrana interna del mitocondri. A més, el cicle de Krebs produeix una molècula d'ATP en forma d'GTP mitjançant un procés de fosforilació a nivell de substrat.

El cicle de Krebs no suposa únicament la darrera etapa de degradació de glúcids i greixos , ja que els esquelets carbonats dels aminoàcids també s'incorporen a aquesta ruta , bé en forma d'acetil Co A , bé en forma de composts intermediaris del cicle (àcid oxalacètic , α-cetoglutàtric , etc)

ESQUEMA SANTILLANA 217

El cicle de Krebs: Els grups acetil, produïts a partir del pirúvic, s'oxiden a l'interior de la matriu mitocondrial. En cada volta del cicle el dos carbonis que hi entren procedents de l'acetil Co A seran transformats en CO₂, mentre que els electrons implicats en aquesta reacció oxidativa són transferits a les molècules transportadores de NAD⁺ i FADH₂.

3.2.3. Cadena respiratòria

Està formada per una sèrie de proteïnes transportadores d'electrons situades en la cara interna de les crestes mitocondrials i que transfereixen electrons procedents de l'oxidació del substrat fins a l'O₂, el qual serà reduït i formarà posteriorment aigua.

La fosforilació oxidativa és el darrer pas del catabolisme i suposa el procés en què s'allibera la major part de l'energia metabòlica de les molècules orgàniques; en aquest procés, les molècules de NADH i FADH₂ obtingudes a les fases anteriors, transfereixen cap a l'oxigen molecular (O₂) els electrons que han obtingut de l'oxidació dels combustibles biològics (glucosa i àcids grassos). Aquesta reacció allibera una gran quantitat d'energia que és utilitzada per produir ATP; la resta s'allibera en forma de calor.

Aquest alliberament d'energia es realitza de forma gradual i pot ser aprofitat per la cèl·lula. És possible fer que la reacció $H_2 + 1/2 O_2 \rightarrow H_2O$ es pugui realitzar a través de nombrosos passos menuts, de manera que la major part de l'energia d'aquesta reacció pugui ser transformada en una forma d'emmagatzematge en lloc de ser alliberada sobtadament en forma de calor (veure esquema pàg 4?????????)

Tot i que el procés químic general de l'oxidació de NADH i FADH₂ implica una transferència d'hidrogen fins a l'oxigen, no hi ha una transferència directa d'àtoms sencers d'hidrogen: allò que és important són els electrons dels àtoms d'hidrogen. Això és degut a que els àtoms d'hidrogen poden ser fàcilment dissociats en electró + protó (H⁺). Els electrons són desviats cap a la cadena respiratòria, mentre que els protons s'escapen fins a l'ambient aquós veí on resten fins que els electrons arriben a la fi de la cadena respiratòria, moment en què neutralitzen la càrrega negativa originada per l'adició final dels electrons a la molècula d'oxigen.

El transport es realitza a través d'una sèrie de reaccions d'òxido-reducció. Cada pas fa intervenir dos constituents de la cadena respiratòria, que presenten diferents potencials re-dox. El potencial re-dox mesura l'afinitat d'un transportador pels electrons. L'afinitat és major quan major és el potencial re-dox. Els electrons passen des del constituent que té un potencial re-dox menor fins a un altre que el té major.

En cada pas la cadena de transport electrònic, els electrons cauen a un nivell energètic més baix, fins que, finalment, són transferits a molècules d'O₂ que han entrat al mitocondri per difusió. Les molècules d'oxigen tenen la major afinitat pels electrons (potencial re-dox alt), i per tant, es troben en el seu nivell energètic més baix. En el camí que va des del NADH fins a l'O₂ existeixen tres tipus de complexos respiratoris lligats a la membrana:

- * **Complex NADH deshidrogenasa**
- * **Complex citocrom b/c**
- * **Complex citocrom oxidasa.**

El complex NADH deshidrogenasa accepta els electrons del NADH i els transfereix a la ubiquinona (o coenzim Q); aquest transfereix novament els electrons al complex b/c que posteriorment els transferirà al complex citocrom oxidasa. aquest darrer és l'encarregat de cedir els electrons a l'oxigen molecular, últim acceptador d'electrons, tot originant-se d'aquesta forma una molècula d'aigua. Recordem que els diferents components de la cadena respiratòria es van reduïnt/oxidant segons accepten o cedeixen els electrons.

Els diferents components de la cadena respiratòria es troben separats com a unitats independents, però difonen pel pla de la bicapa lipídica de la membrana mitocondrial interna; per tant la transferència d'electrons està mediada per col·lisions a l'atzar entre molècules donadores i acceptores.

A mesura que els electrons són transferits a cadascun d'aquests complexos respiratoris, van perdent energia lliure. L'energia que s'allibera quan aquests electrons cauen als nivells energètics menors s'aprofita, d'una manera encara no totalment aclarada, per a bombejar protons a través de membrana des de la matriu a l'espai intermembranós i crear un gradient electroquímic.

La formació d'ATP està associada al moviment de tornada de protons a favor de gradient. Al seu torn, aquest gradient impulsa un flux de protons a través d'un complex enzimàtic de la membrana mitocondrial interna que genera ATP a partir d'ADP. La hipòtesi que explica aquest acoblament entre els dos processos, un de químic - d'oxidació-reducció a la cadena respiratòria - i un altre d'osmòtic - transport de protons - es conegut amb el nom d'**hipòtesi quimiosmòtica de Mitchell**, el resultat del qual és la **fosforilació oxidativa**. L'ATP sintetitzat es transfereix des del mitocondri fins a la resta de la cèl·lula on impulsarà diverses reaccions metabòliques. El complex de proteïnes associades a la síntesi d'ATP s'anomena complex F₀F₁, que forma tota una sèrie de protuberàncies cap a l'interior de la membrana mitocondrial interna que poden ser observades amb el microscopi electrònic.

Balanç energètic

Cada NADH que entra a la cadena respiratòria cedeix un parell d'electrons , el transport dels quals allibera prou energia per bombejar 6 H⁺ des de la matriu a l'espai intermembranós. Si els electrons provenen del FADH₂ , únicament es bombegen 4 H⁺. Així doncs , per cada 2 H⁺ que tornen a la matriu a través de l'ATP sintetasa es fosforila un ADP. Per tant , a la cadena respiratòria es poden obtenir 3 ATP per cada NADH obtingut en les fases anteriors del catabolisme , i 2 ATP per cada FADH₂

| <u>RENDIMENT ENERGÈTIC D'UNA MOLÈCULA DE GLUCOSA EN EL CATABOLISME AERÒBI</u> | | | |
|---|---------------------|----------|---------------|
| Glucosa (glucòlisi) ----- | 2 àcid pirúvic | + 2 NADH | + 2 ATP |
| 2 pirúvic (descarboxilació) ----- | 2 acetil CoA | | + 2 NADH |
| 2 acetilCoA (Krebs) ----- | 2 FADH ₂ | + 6 NADH | + 2 ATP (GTP) |
| 10 NADH x (3 ATP) | Cadena _____ | | 34 ATP |
| 2 FADH ₂ x (2ATP) | respiratòria | | ----- |
| | Total | | 38 ATP |

El cicle de Krebs , la "domesticació" de l'oxigen mitjançant la cadena respiratòria i la fosforilació oxidativa van permetre als organismes aerobis obtenir més quantitat d'energia amb menys quantitat d'aliments (el rendiment energètic és 19 vegades major que el de la fermentació anaeròbia); per tant , aquests organismes ja no es van veure obligats a viure exclusivament en ambients rics en glucosa i altres nutrients , tal com passa als

organismes anaeobis. gràcies a aquesta independència , els organismes aerobis van poder aprofitar millor les condicions ambientals de nombrosos ambients.

| <u>BALANÇ ENERGÈTIC DE LA DEGRADACIÓ D'UNA MOLÈCULA D'ÀCID PALMÍTIC (C₁₆H₃₂O₂)</u> | | | |
|---|---------------------|-------|--|
| Cada molècula d'àcid palmític (àcid gras) subministra al procés de β-oxidació (dóna 7 voltes a l'hèlix de Lynell) 7 molècules de FADH ₂ , 7 de NADH i 8 molècules d'acetil CoA que s'oxiden al cicle de Krebs. En total s'obtidran 130 ATP | | | |
| 7 FADH ₂ | = 7 x 2 ATP | = | 14 ATP |
| 7 NADH | = 7 x 3 ATP | = | 21 ATP |
| 8 Acetil CoA | = 8 x 12 ATP | = | <u>96 ATP</u> |
| | | | 131 ATP |
| Com que prèviament s'havia fet servir 1 ATP en l'activació de l'acil CoA , el balanç d'energia és de 130 ATP | | | |
| C ₁₆ H ₃₂ O ₂ | + 23 O ₂ | ----- | 16 CO ₂ + 16 H ₂ O + 130 ATP |

4. Comparació entre els diferents tipus de catabolisme.
Diferències entre respiració (aeròbia i anaeròbia) i fermentació

| | <i>Respiració aeròbia</i> | <i>Respiració anaeròbia</i> | <i>Fermentació</i> |
|---|---|---|---|
| Necessiten oxigen? | Si | No | No |
| Acceptor final dels electrons | O ₂ | SO ₄ ²⁻ , NO ₃ ⁻ | Molècula orgànica procedent de la degradació del substrat (àc. pirúvic) |
| Grau de degradació de la matèria orgànica | Total | Total | Parcial |
| Producte final | H ₂ O + CO ₂ | (SH ₂ , NO ₂ ⁻) + CO ₂ | Àc. làctil , etanol , etc (molècula orgànica) |
| Forma d'obtenció de l'ATP | A nivell de substrat Cadena respiratòria | A nivell de substrat Cadena respiratòria | A nivell de substrat únicament |
| Energia obtinguda per molècula de glucosa | fins a 38 ATP | fins a 38 ATP | 2 ATP |

5. El cloroplast

Concepte

Els **cloroplasts** pertanyen als plastidis, un grup d'òrgans cel·lulars caracteritzats per tenir un embolcall format per una doble membrana i la possessió de material genètic. Tots els plastidis, inclosos els cloroplasts, es desenvolupen a partir dels protoplastidis -òrgans presents a les cèl·lules meristemàtiques- que, a mesura que es forma la cèl·lula adulta evolucionen i formen un o altre tipus de plastidi. Podem distingir-hi:

* Etioplasts: presents a les cèl·lules que creixen en la foscor i que contenen un pigment groc precursor de la clorofil·la. En exposar aquestes cèl·lules a la llum, els etioplasts esdevenen cloroplasts.

* Cromoplasts. Acumulen pigments carotenoides i són els responsables del color groc, roig o taronja de flors i fruits.

* Leucoplasts. Són de color blanc i es presenten als teixits epidèrmics o interiors no fotosintètics dels vegetals. Hi podem destacar els **amiloplasts** que emmagatzemen midó en determinats teixits de reserva (arròs, creïlla, etc).

Els **cloroplasts** són òrgans citoplasmàtics que es localitzen a les cèl·lules vegetals fotosintètiques. Tot i que pot presentar diverses formes, als vegetals superiors són lenticulars amb una grandària de 3-10 µm x 1-2 µm. Són de color verd i es poden trobar uns 40 per cèl·lula. Evolutivament són descendents de **cianobacteris** que posteriorment a un procés d'endocitosi, van establir una endosimbiosi amb una cèl·lula eucariota primitiva.

5.1. Estructura i composició

L'estructura del cloroplast recorda la del mitocondri. Cada cloroplast està limitat per una doble membrana. La **membrana plastidial externa** és molt permeable; la **membrana plastidial interna**, al contrari del mitocondri, no està plegada en crestes ni conté una cadena de transport electrònic. Entre aquestes dos membranes apareix un estret **espai intermembranós**. La membrana plastidial interna delimita un gran espai central anomenat **estroma** (anàleg a la matriu mitocondrial) que conté nombrosos enzims solubles responsables de la fase fosca de la fotosíntesi i que banya un tercer tipus de membrana, la **membrana tilacoïdal**, prou impermeable als ions i que forma sacs tancats i aplanats, semblants a disquets apilats anomenats **tilacoïdes**, el conjunt dels quals rep el nom de **grana**. Aquesta membrana es troba orientada segons l'eix major del cloroplast, tot i que la seua distribució pel estroma no és uniforme. L'interior dels tilacoïdes està connectat amb el dels altres, de manera que delimiten un tercer espai intern, l'**espai tilacoïdal**. És en aquesta membrana tilacoïdal on trobem els elements responsables de la fase lumínica de la fotosíntesi (el sistema fotosintètic de

captació de la llum , la cadena de transport electrònic i una ATP sintetasa). A l'espai tilacoïdal tindrà lloc la formació d'un gradient de protons , de forma semblant al que tenia lloc al mitocondri.

Composició química

* **Membranes plastidial interna i externa:** 60% de lípids (no hi ha colesterol) i 40% de proteïnes on destaquen proteïnes de transport que controlen el pas de substàncies entre l'hialoplasma i l'estroma. No presenten clorofil·la.

* **Membrana tilacoïdal:** 38% lípids (semblants als de les membranes anteriors), 50% proteïnes i 12% de pigments.

* El **pigments** són fonamentalment de dos tipus: **carotinoïdes** (2%) i **clorofil·les** (10%). Aquests dos tipus de pigments absorbeixen l'energia de la llum solar gràcies als dobles enllaços que tenen les seues molècules. Cada pigment absorbeix una determinada longitud d'ona (λ); així doncs, la presència de diferents pigments fa que la cèl·lula aprofite millor l'energia solar.

** Les **clorofil·les** són complexes porfirínics amb un nucli tetrapirrol amb un àtom de magnesi al centre. Presenten un comportament amfipàtic. A les plantes superior es presenten dos tipus de clorofil·la: **clorofil·la a** i **clorofil·la b**. Són de color verd

** Els **carotenoides** són pigments liposolubles de natura lipídica (esteroides). Són de color groc-taronja. Els més importants són els **carotens** i les **xantofil·les**.

* Les **proteïnes** podem classificar-les en tres grups:

** proteïnes associades als pigments fotosintètics.

** proteïnes de la cadena de transport electrònic.

** proteïnes que formen el complex ATP sintetasa.

* **L'estroma:** Molècules d'ADN doble i circular; ribosomes (plastoribosomes), més semblants als bacterians que als del citoplasma cel·lular; enzims de dos tipus: (1) uns que permeten la replicació de l'ADN i síntesi de les proteïnes cloroplàstiques i (2) els encarregats de dur a terme les reaccions de la fase obscura de la fotosíntesi.

5.2. Funció: Fotosíntesi

Com ja hem estudiat, mitocondris i cloroplasts són els orgànuls energètics de les cèl·lules capaços de transformar l'energia de forma que aquesta pugui ser utilitzada per la cèl·lula: als mitocondris la font d'energia era l'oxidació de la matèria orgànica, mentre que als cloroplasts es tracta de l'energia que aporta la llum, la qual, absorbida pels pigments vegetals és transformada en un mecanisme anomenat **fotosíntesi**. Mitjançant la fotosíntesi, les cèl·lules transformen en energia química una petita fracció (0,1%) de l'energia solar que arriba al planeta. Gràcies a aquesta energia se sintetitza matèria orgànica a partir de compostos simples (H_2O , CO_2 i sals minerals). Aquesta matèria que s'obté, rica en energia química, aportarà els materials estructurals i l'energia necessària per realitzar les funcions vitals, no solament als organismes fotosintètics, sinó també a la resta de la biosfera.

Fotosíntesi

5.2.1. Esquema global de la fotosíntesi (comparació amb la respiració)

Podem definir la **fotosíntesi** com un procés mitjançant el qual les cèl·lules autòtrofes-fotòtrofes aprofiten l'energia solar per realitzar la biosíntesi dels seus components cel·lulars a partir de la matèria inorgànica (H₂O , CO₂ i sals minerals). Els cloroplasts realitzen aquest procés durant les hores de llum solar. Al llarg de la nit aturen aquest mecanisme i depenen únicament de les seues mitocondris per generar ATP.

La fotosíntesi és realitzada per les cèl·lules fotosintètiques de les plantes superiors (metàfits) , algues uni- i pluricel·lulars i per les cèl·lules procariotes de cianòfits i bacteris fotosintètics. Tot i que la concepció general és que la fotosíntesi té lloc , majorment als boscos i selves , cal recordar que més de la meitat de la fotosíntesi es realitzada pel fitoplancton marí.

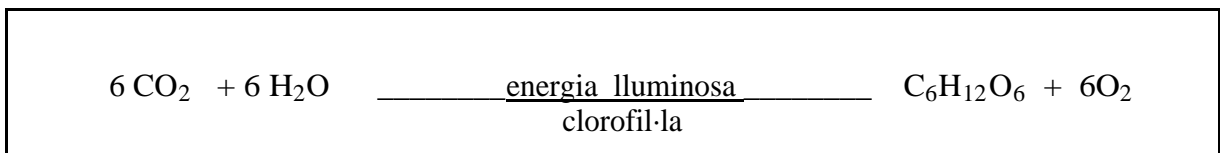
Importància ecològica

* Les cèl·lules autòtrofes fotosintètiques són la base de les cadenes tròfiques dels ecosistemes (*productors - consumidors primaris - consumidors secundaris*)

* El procés de fotosíntesi allibera O₂ a l'atmosfera , fet que permet l'existència de la respiració aeròbia. Importància evolutiva: els organismes fotosintètics primitius foren els responsables de l'aparició de l'actual atmosfera terrestre rica en O₂ lliure

Esquema general de la fotosíntesi

La fotosíntesi de les plantes superiors pot ser representada per la següent equació general:



Si observem aquesta equació general podem considerar la fotosíntesi com a **procés "invers" de la respiració**. Es tracta d'un procés anabòlic de síntesi de la matèria orgànica constituent de les cèl·lules a partir de la matèria inorgànica. Per fer possible aquestes reaccions les cèl·lules fotosintètiques són capaces d'aprofitar part de l'energia continguda a la llum solar. La respiració és un procés catabòlic on es degrada la matèria orgànica fins a CO₂ i H₂O a fi d'obtenir l'energia potencial que contenen. En estudiar-les separadament podem veure que utilitzen vies metabòliques diferents.

Als dos processos es presenten mecanismes semblant de fosforilació de l'ADP a ATP (**hipòtesi quimiosmòtica de Mitchell**) , intimament relacionats amb les membranes interiors del mitocondri i el cloroplast on es presenten cadenes de transport electrònic.

Actualment aquests dos processos , fotosíntesi i respiració , són els responsables d'encarrilar l'energia que flueix per tota la biosfera; és un flux vital de direcció única que ve del Sol , s'absorbeix a la fotosíntesi i es

consumeix a la respiració. durant centenars de milions d'anys els heteròtrofs i els fotosintetitzadors han evolucionat conjuntament i han sabut reciclar els productes residuals del seu metabolisme; els primers utilitzen la pol·lució fotosintètica (oxigen) mentre que els segons ho fan amb la pol·lució respiratòria (diòxid de carboni). Cal recordar també que les plantes "respiren" a l'igual que els animals mitjançant l'oxidació de la glucosa als mitocondris. El balanç global, però, és favorable a la fotosíntesi ja que emeten a l'atmosfera més O₂ que no CO₂.

Aquest procés global pot dividir-se en dos fases:

- 1) Reaccions que depenen de la llum (fase lumínica)
- 2) Fixació del carboni (Fase fosca o biosintètica)

Fase lumínica o fotoquímica

Consisteix en la captació d'energia lumínica per part d'una sèrie de pigments que absorbeixen la llum, i transformen l'energia d'aquesta en energia química útil en forma d'ATP i d'un agent reductor, el NADPH. En aquest procés els àtoms d'H (protons + electrons) són separats de les molècules d'aigua i utilitzats per reduir el NADP⁺, alhora que s'allibera O₂ (subproducte de la fotosíntesi). Finalment tindrà lloc la fosforilació d'ADP a ATP, gràcies a l'energia lumínica captada: l'energia derivada de la llum solar activa un electró de la clorofil·la, que posteriorment es desplaçarà a través d'una cadena de transport electrònic semblant a la cadena respiratòria del mitocondri; aquest procés de transport és utilitzat per bombejar protons a través de la membrana tilacoïdal, els quals posteriorment seran els responsables de la síntesi d'ATP



Totes aquestes reaccions tenen lloc a la membrana tilacoïdal.

Fase fosca (fixació del carboni)

Aquestes reaccions no necessiten la presència directa de llum. L'ATP i el NADPH obtinguts en la fase anterior són utilitzats com a font d'energia i poder reductor respectivament per impulsar la transformació del CO₂ en hidrats de carboni.



Aquestes reaccions comencen a l'estroma del cloroplast i continuen al citosol citoplasmàtic.

Fase lumínica

a) naturalesa de la llum

La llum visible es pot considerar com una forma de radiació electromagnètica, la longitud d'ona de la qual està compresa entre els 400-700 nanòmetres (nm). Les propietats de la llum suggereixen la seua propagació de forma discontinua o corpuscular, en forma de **fotons** o quanta. L'energia que conté cada fotó s'expressa per la fórmula:

$$E = h \cdot c / \lambda$$

on **c** = velocitat de la llum ; **h** = constant de Planck i λ = longitud d'ona de la radiació.

Espectre d'acció de la fotosíntesi en una planta, tot comparant l'espectre d'absorció de les clorofil·les i els carotens.

b5.2.2.1. Paper dels pigments fotosintètics. Captura de l'energia de la radiació lumínica

Es du a terme a les membranes tilacoïdals dels cloroplasts, on es localitzen els diferents pigments fotosintètics associats a diferents proteïnes. La capacitat d'una molècula per absorbir fotons depèn de la seua estructura atòmica. L'espectre d'absorció indica la seua capacitat per absorbir la llum en funció de la seua λ . En incidir un fotó sobre una molècula capaç d'absorbir llum a una determinada λ , hi té lloc l'absorció d'energia per part d'algun dels seus electrons, que momentàniament, és elevat a un orbital atòmic amb un nivell energètic major (estat excitat); poc després, aquest electró tornarà al seu nivell energètic primitiu tot alliberant energia en forma de llum (fluorescència) o calor

Per poder aprofitar l'energia lumínica, els diferents pigments fotosintètics formen uns grups formats per centenars de molècules anomenats **complex antena**. Cadascun d'ells actua a la manera d'un embut que recull l'energia lumínica captada pels diferents pigments i la canalitza cap a una molècula de clorofil·la a - **la clorofil·la del centre de reacció** -. D'aquesta manera s'aprofita millor la radiació solar, atès que cada pigment té el seu màxim d'absorció a una determinada λ .

Fotosistemes

Un fotosistema és la unitat estructural i funcional encarregada d'utilitzar l'energia de la llum per a la realització d'un treball químic; està constituït per l'associació d'un complex antena de pigments fotosintètics , una molècula acceptora d'electrons i una altra molècula donadora , juntament amb una sèrie de proteïnes transportadores d'electrons encarregades de transferir-los des del donador fins a l'acceptor.

La clorofil·la de centre de reacció del fotosistema , en ésser excitada per un fotó , no emet fluorescència ni calor sinó que transfereix aquesta energia alliberada a una molècula veïna (acceptora d'electrons). A la molècula excitada de clorofil·la , l'electró pot arribar a perdre's i passar a una cadena de transport d'electrons on els acceptors van reduïnt-se i oxidant-se successivament en captar i cedir els electrons. La molècula de clorofil·la , en perdre l'electró queda ionitzada i cerca amb avidesa electrons que seran cedits per la molècula donadora (en aquest cas , l'aigua).

3) Transformació de l'energia lumínica en ATP i compostos de poder reductor elevat (NADPH) : Fotofosforilació

Funcionalment , els pigments fotosintètics del cloroplast formen dos tipus d'agrupacions anomenades **fotosistema I** (FS I) i **fotosistema II** (FS II) que es diferencien tant per la seua composició , com pel fet de captar l'energia de la llum a diferent λ .

| | | |
|--|--------------------|--|
| FS II $\lambda = 680 \text{ nm}$ | donador electrons | aigua |
| | acceptor electrons | plastoquinona (PQ) i plastocianina (PC) |
| FS I $\lambda = 700 \text{ nm}$ | donador electrons | plastocianina (PC) |
| | acceptor electrons | ferredoxina i ferredosin NADP ⁺ reductasa |

Els dos fotosistemes estan connectats entre si ja que la plastocianina del FS II és el donador d'electrons del FS I.

En rebre un fotó, la clorofil·la del centre de reacció del FS II (P-680) s'activa i s'oxida, ja que perd l'electró excitat que és captat per la plastoquinona (PQ). Mitjançant la hidròlisi de l'aigua s'alliberen protons a l'espai tilacoïdal i electrons que substituiran els perdut al FS II. La plastoquinona que s'havia reduït en captar els electrons els cedirà novament, al seu torn, a la plastocianina (PC) a través del complex citocrom b/f.

En incidir el fotó sobre el FS I s'excita un electró de la clorofil·la de reacció del sistema (P-700) que passa a la primera molècula acceptora d'electrons -la ferredoxina. Per un altre costat el P-700 pot recuperar els seus electrons perduts gràcies a la cessió d'electrons per part de la plastocianina del FS II. Com es pot observar els dos fotosistemes es troben connectats. L'acceptor final d'electrons serà NADP^+ que es reduirà a NADPH.

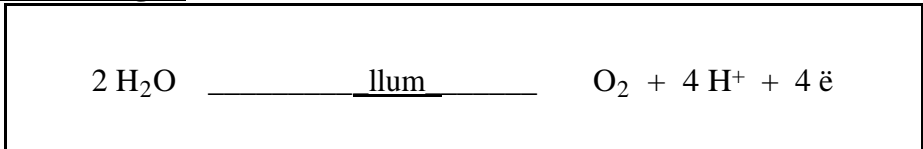
Per a que un electró pugui recórrer ambdós fotosistemes és necessari l'impacte de dos fotons, un en cada fotosistema. La reducció del NADP^+ requereix dos electrons (4 fotons) i dos H^+ provinents de l'estroma. Els 4 fotons es capturen en dos etapes successives: dos al FS II i dos al FS I, de manera que el parell d'electrons procedents de l'aigua es veuen impulsats "costera amunt" en dos ocasions successives: des del P-680 fins a la PQ al FS II, i des del P-700 fins a la ferredoxina al FS I.

A diferència de la cadena respiratòria del mitocondri, el transport electrònic no es fa a favor de gradient (des dels transportadors amb menor afinitat pels electrons fins als que hi presenten major afinitat) ans al contrari: des de l'aigua (gran potencial re-dox fins al NADPH (potencial re-dox menor). Malgrat tot, aquest transport electrònic serà el responsable de la fosforilació de l'ATP. Això és possible ja que el cloroplast és capaç d'aprofitar l'energia dels fotons que van impactant sobre els fotosistemes; aquesta energia es va cedint de mica en mica i és utilitzada per a bombejar protons contra corrent des de l'estroma fins a l'espai tilacoïdal. El moviment de protons en sentit favorable al gradient a través de la membrana tilacoïdal cap a l'estroma (**força protomotriu**) és aprofitat per un complex enzimàtic especialitzat (**ATP sintetasa**) per formar ATP a partir d'ADP i Pi. Aquest procés, basat en la hipòtesi quimiosmòtica de Mitchell rep el nom de **fotofosforilació no cíclica**.

Aquest complex enzimàtic pot ser observat al microscopi electrònic com una sèrie de protuberàncies orientades cap la superfície externa del tilacoide (complex CF_0CF_1) d'estructura prou semblant al complex F_0F_1 del mitocondri. Cal indicar que les reaccions lúminiques de la fotosíntesi bacteriana no són idèntiques a les aquí explicades (únicament actua el FS I) i reben el nom de fotofosforilació cíclica.

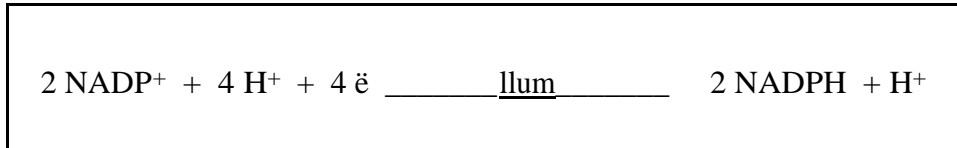
L'arribada dels fotons al cloroplast desencadena els següents processos:

1) Fotòlisi de l'aigua

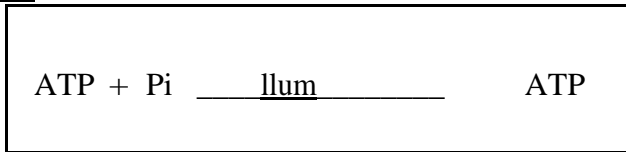


Aquesta reacció té lloc a la superfície interna de la membrana tilacoïdal (de la banda de l'espai tilacoïdal)

2) Fotorreducció del NADP⁺



3) Fotofosforilació



Aquestes dos darreres reaccions tenen lloc a la superfície externa de la membrana tilacoïdal (de la banda de l'estroma)

5.2.3. Fase fosca (fixació del carboni)

Aquesta fase és comuna per a les cèl·lules **fotosintètiques** (on es realitza a l'estroma del cloroplast) i a les cèl·lules **quimiosintètiques** (es realitza a l'hialoplasma). Els bioelements essencials per a la síntesi de principis immediats (C , N , i S) es troben a la natura en un estat

altament oxidat (CO_2 , NO_3^- , SO_4^{2-}) i, per això, requereixen un procés previ de reducció per poder ser incorporats a les rutes de biosíntesi de compostos biològics; aquesta reducció es fa mitjançant els NADPH i l'ATP obtinguts a la fase lluminosa de la fotosíntesi. Eixes reaccions s'inicien a l'estroma del cloroplast i continuen posteriorment a l'hialoplasma cel·lular.

En aquestes reaccions es produeix la incorporació de la matèria inorgànica (CO_2 , NO_3^- , SO_4^{2-}) als compostos orgànics. La reacció més característica de la fase fosca de la fotosíntesi és la que coneix com **fixació del CO_2** . Els electrons i els protons procedents de la fotòlisi de l'aigua i acumulats al NADPH s'utilitzen per a la reducció del CO_2 i la posterior síntesi de la glucosa i altres principis immediats mitjançant un conjunt de reaccions que formen el **cicle de Calvin**. Aquestes reaccions requereixen, a més del poder reductor del NADPH, l'energia alliberada per la hidròlisi de l'ATP obtingut a la fase lluminosa. Tornem a insistir que aquesta fixació del CO_2 és una reacció energèticament molt desfavorable i que solament pot tindre lloc si es troba acoblada a altres reaccions energèticament favorables (fase lumínica).

Al cicle de Calvin, una molècula de 5 C, la **ribulosa-1,5-bifosfat** s'uneix a una molècula de CO_2 i origina un compost inestable que es desdobra en dos molècules d'**àcid fosfogicèric** (3-fosfoglicerat). Posteriorment aquesta molècula es redueix a **gliceraldehid-3-fosfat**. Part de les molècules de gliceraldehid-3-fosfat es reciclen per regenerar ribulosa-1,5-bifosfat mentre que una altra part serà transportada a l'hialoplasma on es produirà a partir d'elles la síntesi de **glucosa**. A partir del gliceraldehid-3-fosfat també poden formar-se aminoàcids, glicerina, àcids grassos que, posteriorment, formaran la resta de molècules orgàniques de la planta.

La fixació del CO_2 està catalitzada per l'enzim **ribulosa difosfat carboxilasa** ("rubisco"), que catalitza la condensació del CO_2 amb la ribulosa 1-5 bifosfat. Es tracta d'un enzim molt lent: catalitza únicament 3 molècules per segon, velocitat lentíssima si la comparem amb les 1000 molècules /segon d'un enzim típic. Per aquesta raó cal que siga present de forma molt abundant al cloroplast: això fa que aquest siga "l'enzim més abundant del món" ja que sovint representa més d'un 50% del total de proteïna del cloroplast. A més a més aquesta proteïna està constituïda per dos subunitats: una codificada per l'ADN nuclear i l'altra per l'ADN del propi cloroplast.

FOTOCOPIA 203

Balanç energètic del cicle de Calvin

Per cada 3 molècules de CO_2 que entren al cicle de Calvin s'exporta al citosol una molècula de gliceraldehid-3-fosfat (3C) amb una despesa neta de 9 molècules d'ATP i 6

molècules de NADPH. Així , per a la síntesi d'una molècula de glucosa (6C) s'han de fixar 6 CO_2 i es necessiten 18 ATP i 12 NADPH; tot això s'aconsegueix donant dos voltes al cicle.

6. Origen evolutiu de mitocondris i cloroplasts: teoria de l'endosimbiosis

Com ja hem estudiat , diversos tipus de proves suggereixen que els mitocondris i cloroplasts són els descendents de cèl·lules procariotes que van establir-se com a simbionts a l'interior d'una gran cèl·lula anaeròbia i passaren a ser altament dependents d'aquesta. (**Teoria de l'endosimbiosis**)

Els **mitocondris** mostren moltes semblances amb organismes procariotes de vida lliure: se semblen als bacteris pel que fa a la seua forma i grandària , contenen ADN doble i circular , ARNr d'estructura semblant , i es reproduïxen mitjançant fissió binària. Molts bacteris actuals poden respirar amb un mecanisme paregut al que té lloc als mitocondris; tanmateix les cèl·lules eucariotes no podrien respirar sense la presència dels mitocondris.

Tot això , ens permet de pensar que les cèl·lules eucariotes podem ser descendents d'organismes anaeròbics primitius , que van sobreviure en un món que havia passat a ésser ric en oxigen , mitjançant la incorporació de bacteris aeròbics; en lloc de digerir els bacteris , les cèl·lules els van nodrir i mantenir en simbiosi a fi d'aprofitar la seua capacitat de consumir l'oxigen atmosfèric i produir energia. És cert , que aquesta teoria de l'endosimbiosis no es pot demostrar de manera absoluta , tot i que determinats microorganismes actuals ens assenyalen que aquesta seqüència evolutiva és factible: l'ameba *Pelomyxa palustris* , manca de mitocondris i a canvi , acull bacteris aeròbics en una relació permanent de simbiosi.

Els **cloroplasts** realitzen la fotosíntesi d'una manera semblant a com ho fan els cianobacteris procariotes. Alguns cloroplasts presenten una semblança estructural amb els cianobacteris pel que fa a la seua grandària i a la manera en què es presenten les seues

membranes portadores de clorofil·la. A més a més , els cloroplasts es reproduïxen per divisió i presenten un ADN semblant.

Aquestes dades ens poden fer creure que els cloroplasts han evolucionat a partir de cianobacteris que passaren a viure a l'interior de cèl·lules eucariotes aeròbies , ja que realitzaven la fotosíntesi a canvi de la protecció i l'ambient nutritiu que la cèl·lula eucariota els aportava. De fet , la simbiosi de cèl·lules fotosintètiques amb altres tipus cel·lulars és un fet comú: Un cianobacteri actual viu en una relació de simbiosi permanent a l'interior d'una altra cèl·lula (els dos organismes reben en conjunt el nom de *Cyanophora paradoxa*) El procés de simbiosis dels actuals cloroplasts va ser posterior al dels mitocondris.