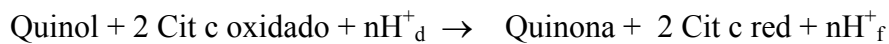


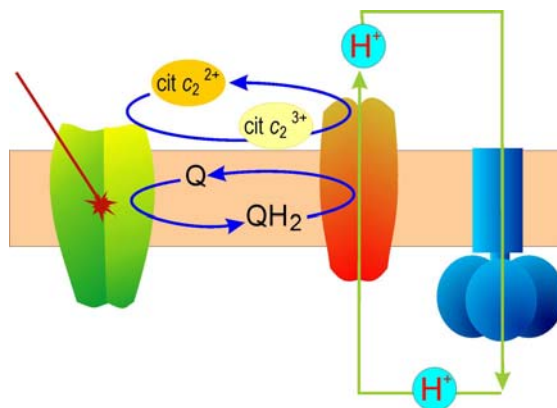
Tema 14. La Fase luminosa de la fotosíntesis III Cadenas de transporte electrónico fotosintético

3.1 Las bacterias “púrpuras”.

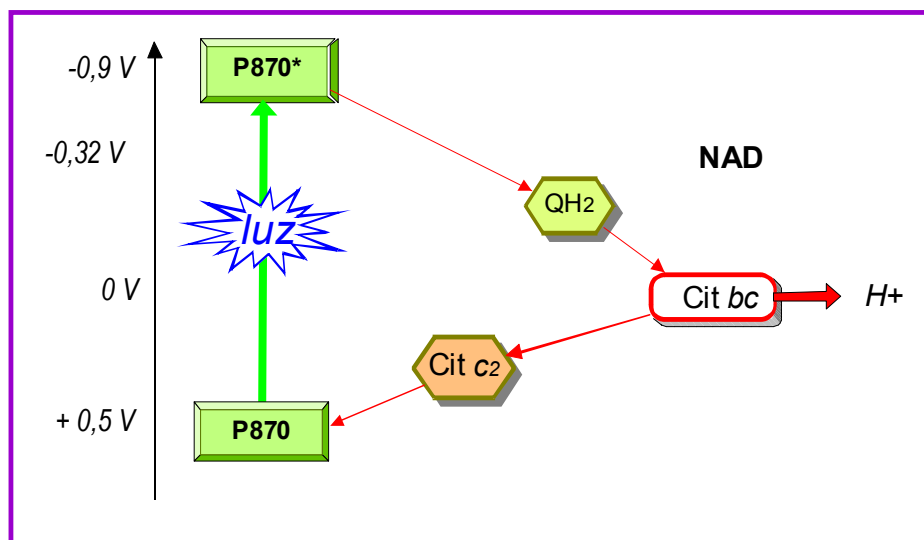
Estas bacterias tienen un fotosistema del tipo PSII. El “par especial” está formado por una molécula de bacterioclorofila a y otra de bacterioclorofila b, y presenta un pico de absorción a 870 nm, en la zona del rojo, por lo que también se denomina P870. Los electrones abandonan el fotosistema, de dos en dos, transportados por una molécula de quinona que los cede a una bomba redox similar al Centro respiratorio III, que cataliza la transferencia de los electrones a dos moléculas de un citocromo soluble, del tipo c, denominado citocromo c₂. La reacción es la siguiente:



Los electrones vuelven al fotosistema transportados por el citocromo c₂:



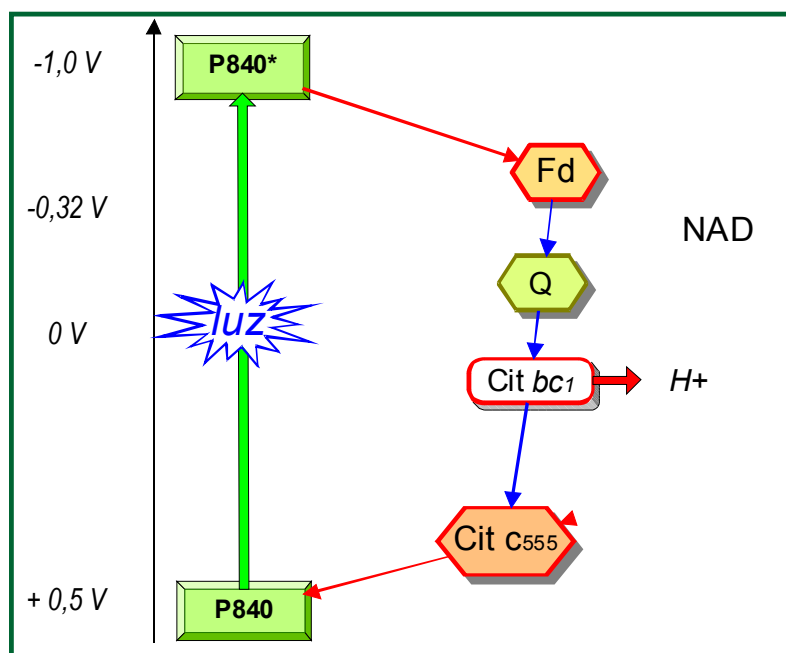
Atendiendo a los potenciales redox de los transportadores, el proceso es el siguiente:



El gradiente de hidrogeniones así creado puede ser empleado por la bacteria para sintetizar ATP a través de la ATPasa F de su membrana. Observe que los electrones abandonan el fotosistema con un potencial redox mayor que el correspondiente al par NAD^+/NADH (-0,32 V, en condiciones estándar), por lo que la transferencia de electrones desde la coenzima Q reducida al NAD^+ es un proceso endergónico.

3.2 Cadena de transporte electrónico en bacterias “verdes”

Estas bacterias tienen un fotosistema del tipo PSI, con un pico de absorción a 840 nm. Puede tener bacterioclorofilas de los tipos c, d, e. Los electrones abandonan PSI unidos a una ferrosulfoproteína soluble, de pequeño tamaño, la *ferredoxina*, que se desplaza por la cara interna –citoplasmática– y son transferidos a la coenzima Q por la enzima **ferredoxina-coenzima Q oxidoreductasa** y, a continuación siguen un camino similar al anterior; en este caso el citocromo de tipo c que devuelve el electrón al fotosistema es el c_{553} .

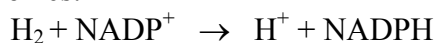


La diferencia fundamental con el caso anterior es que el potencial redox de la ferredoxina es menor que el del NAD^+ , por lo que esa ferrosulfoproteína puede reducir directamente al NAD^+ (o al NADP^+ , que tiene igual potencial redox).

3.3. La reducción del NAD(P)

Las cadenas de transporte electrónico fotosintético que hemos visto hasta ahora sirven para la síntesis de ATP. Pero el ATP sólo no basta para la autotrofia, esto es, para la síntesis de material celular a partir de CO_2 , que es la forma más oxidada del carbono. Para ello se necesita, además de ATP, una fuente de poder reductor utilizable, esto es de NADPH. El problema está que la mayor parte de los posibles sustratos (excepto compuestos orgánicos muy reducidos, como ácidos grasos, claro es) existentes en el medio tienen potenciales redox más positivos que el par NADP/NADPH . Es decir, la transferencia de electrones desde esos donadores exógenos (sulfuro, tiosulfato, azufre, incluso hierro ferroso en algún caso, es un proceso endergónico.

La excepción a lo anterior la forman las bacterias que poseen la enzima **hidrogenasa**, que emplea directamente el hidrógeno molecular ($E^\circ: -0,42 \text{ V}$ aprox. a pH 7), para reducir el NADP. La reacción es:



Esta enzima está presente en un número bastante elevado de bacterias, incluyendo bacterias púrpuras, y el hidrógeno molecular es frecuente en medios anóxicos como producto de la actividad microbiana.

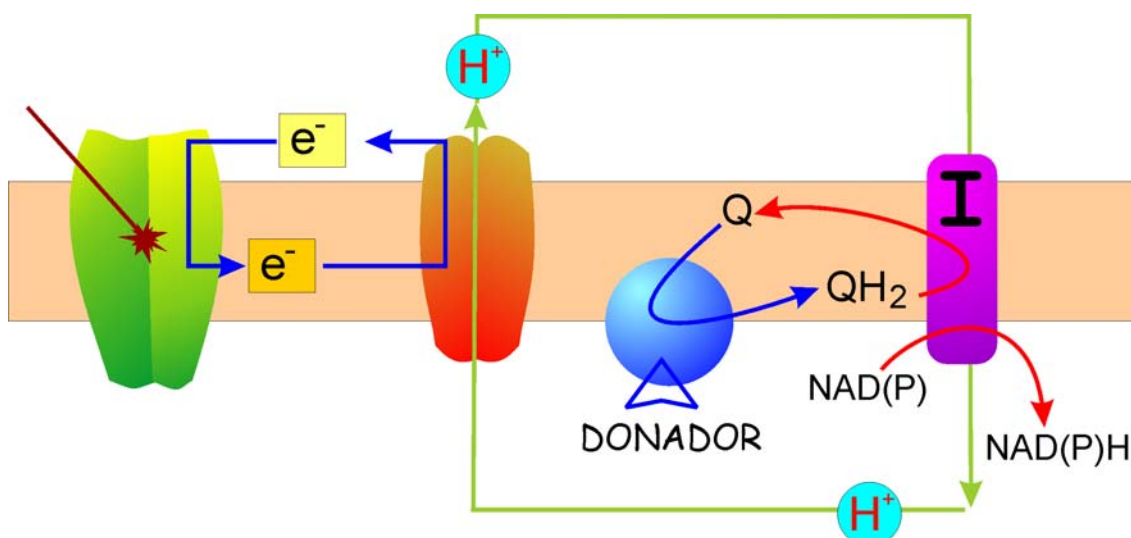
Ahora bien, no es precisa la existencia de hidrógeno molecular para poder llevar a cabo la reducción del CO_2 , ya que se han desarrollado dos estrategias que permiten la reducción endergónica del NADP^+ a partir de un donador más electropositivo empleando la energía de la luz:

- 1) El transporte inverso de electrones
- 2) La fotosíntesis no cíclica.

3.4 El Transporte inverso de electrones

El transporte inverso de electrones se basa en la reversibilidad del centro respiratorio I. Consiste en emplear la energía liberada por los hidrogeniones al entrar **a favor** de su potencial electroquímico para llevar a cabo la reducción del NADP^+ (o del NAD^+) a partir de la coenzima Q reducida. Los electrones para reducir a la coenzima Q pueden provenir de una fuente orgánica (succinato) o de un compuesto inorgánico, como el sulfuro o el azufre elemental. Este procedimiento es el que siguen las bacterias púrpuras.

En este caso la energía del gradiente de hidrogeniones creada por la fotosíntesis se emplea tanto para sintetizar ATP a través de la ATPsintetasa F como para reducir al NAD(P)^+ a través del centro respiratorio I. Se requieren, además, las enzimas necesarias para transferir los electrones desde el dador orgánico o inorgánico hasta la coenzima Q. En el caso de que el dador de electrones sea el succinato se emplea la misma succinato deshidrogenasa que en el ciclo de Krebs.

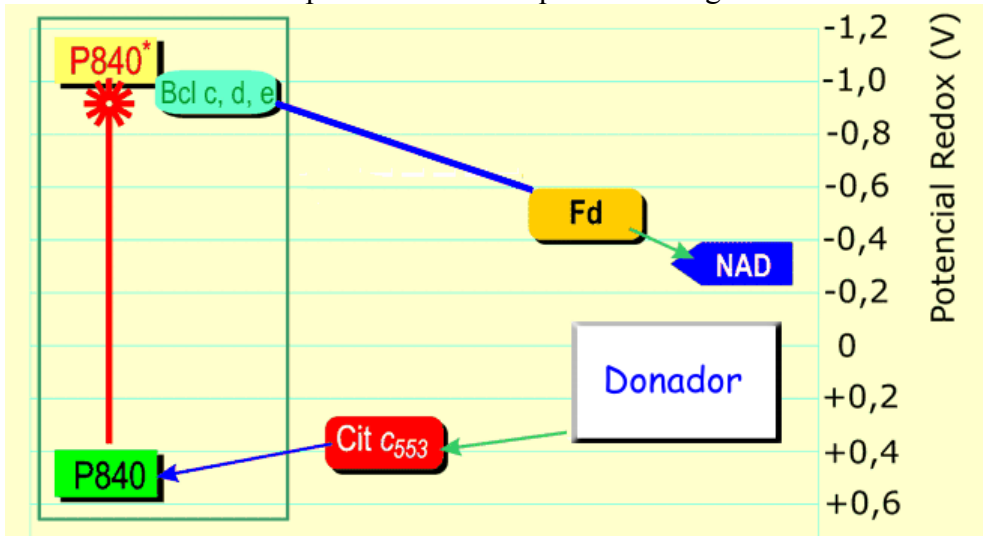


Note que el transporte de electrones desde el fotosistema hasta el citocromo *bf*, centro respiratorio III, **también** lo lleva a cabo la quinona reducida, aunque en la figura se ha representado separadamente para mayor claridad. Si el producto de la reducción fuese el NADH, éste cede sus electrones al NADP^+ mediante la enzima **transhidrogenasa**.

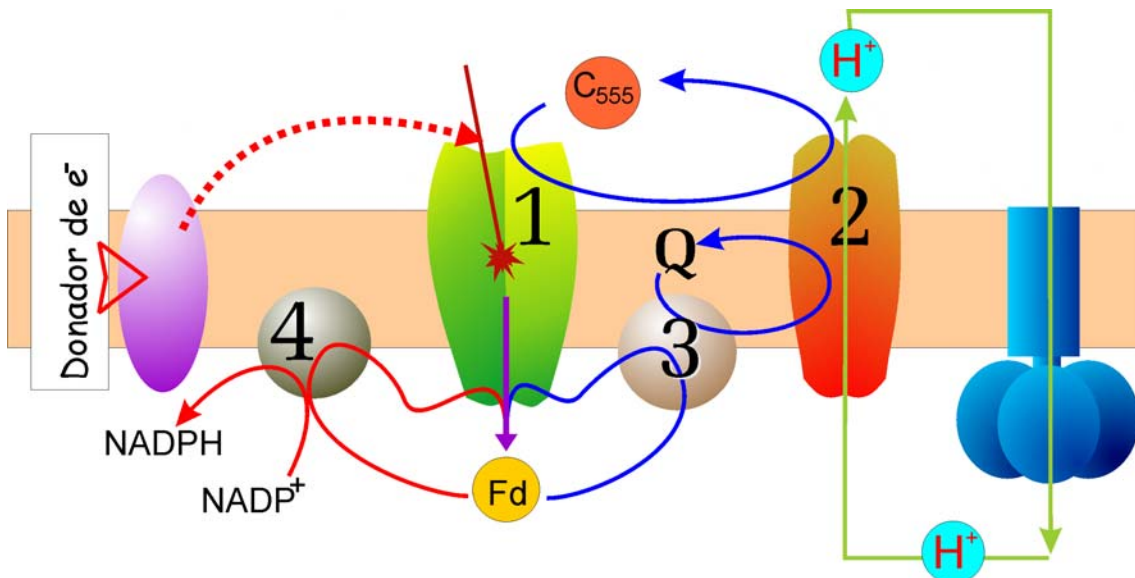
3.5 La fotosíntesis No cíclica.

En el caso de las bacterias que emplean el PSI los electrones son transportados por la ferredoxina reducida, que tiene un potencial más negativo que el NADP^+ y que por consiguiente puede reducirlo directamente. Para ello se requiere la enzima **ferredoxina-**

NADP oxidoreductasa, que es una enzima de membrana. El problema ahora es doble: en primer lugar, los electrones no llegan al citocromo *bf*, por lo que NO se crea el gradiente de hidrogeniones; además, se requiere un donador de electrones para reducir al radical catiónico de la clorofila, ya que el electrón de la clorofila se ha desviado hacia el NADP. La cadena de transporte electrónico queda de la siguiente manera:



Las bacterias “verdes” (*Chlorobium* y relacionados) pueden emplear diversos donadores de electrones: sulfuro, tiosulfato, azufre elemental y diversos compuestos orgánicos, para llevar a cabo la reducción de la clorofila oxidada. Evidentemente, ajustan el flujo de electrones a través de las vías cíclica (produce sólo ATP sin consumir poder reductor externo) y no cíclica (produce sólo NADPH usando un donador externo de electrones) para maximizar la eficiencia del sistema en función de sus necesidades metabólicas. El esquema de la cadena de transporte electrónico de estas bacterias es el siguiente:

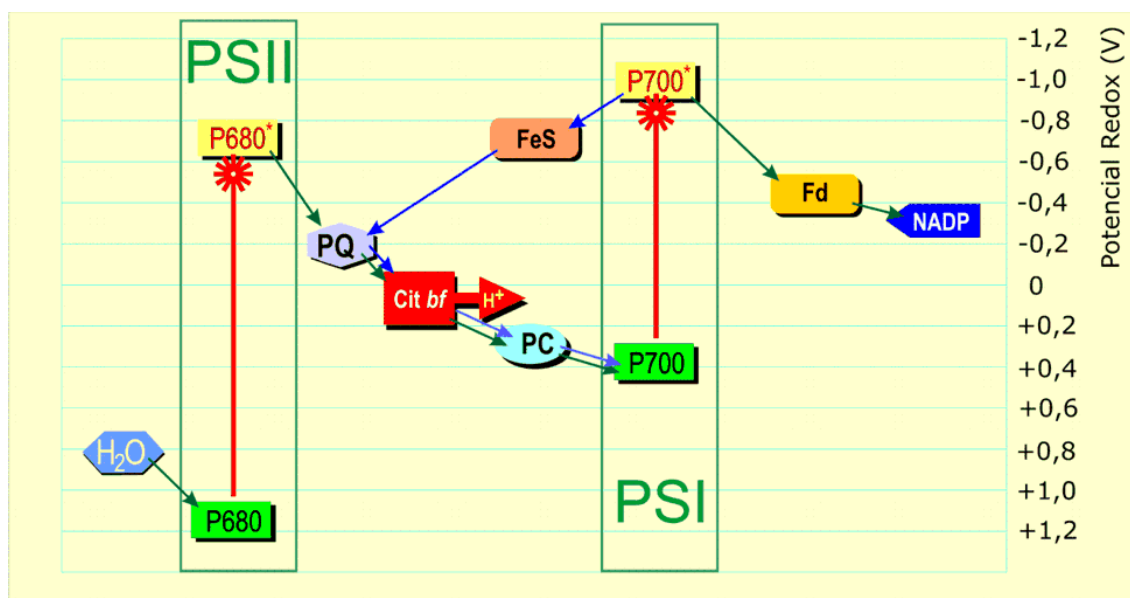


1: PSI; 2, citocromo *bf*; 3: Ferredoxina:coQ oxidoreductasa; 4: Ferredoxina:NADP oxidoreductasa. En rojo, transporte no cíclico; en azul, transporte cíclico de electrones

3.6 Hace mucho, mucho tiempo (pero No en una galaxia muy lejana)....

Las estrategias explicadas en los dos apartados anteriores permiten la supervivencia de las bacterias fotosintéticas en medios muy diversos, siempre que dispongan de luz y de una fuente de poder reductor. Sin embargo, tienen una limitación grave: precisamente la fuente de poder reductor; el azufre reducido, o compuestos orgánicos, aunque son relativamente abundantes en muchos ambientes, faltan en otros. Además, dependen de la actividad de otros organismos: bacterias reductoras de sulfato, o productoras de hidrógeno, o fermentadoras. En resumen, las bacterias fotosintéticas que hemos estudiado dependen de la actividad de otras bacterias o están restringidas a nichos ecológicos muy concretos, por la falta de agentes reductores adecuados.

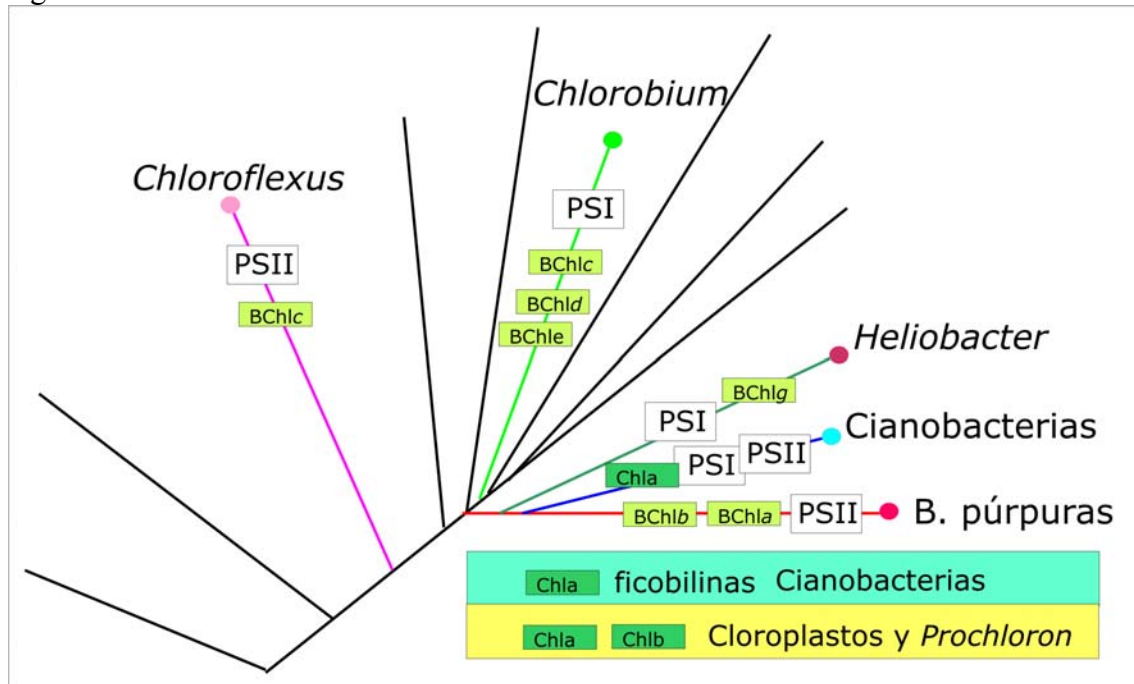
Una molécula muy abundante es el agua; pero con un potencial redox de +0,82 para el par oxígeno/agua, es un donador de electrones muy poco favorable. El empleo del agua no fue posible hasta que las cianobacterias desarrollaron una fotosíntesis en la que acoplaron en serie un fotosistema de tipo II y un fotosistema de tipo I, junto con una proteína especial, el complejo productor de oxígeno o **OEC** para extraer electrones del agua y emplearlos para reducir a la clorofila oxidada:



Probablemente la necesidad del empleo de dos fotosistemas viene dada porque el intervalo energético entre un aceptor de electrones más oxidante que el agua y un donador de electrones más reductor que el NADP es excesivamente grande para ser cubierto por un solo fotosistema. Sea como fuere, el mecanismo empleado inicialmente por las cianobacterias ha supuesto todo un éxito evolutivo. Además, el oxígeno producido como subproducto es el aceptor de electrones más eficiente para la respiración, aunque por otro lado es altamente tóxico en ausencia de enzimas capaces de eliminar los radicales libres que pueden producir un daño oxidativo significativo en macromoléculas y lípidos. En resumen, este tipo de fotosíntesis supuso una auténtica revolución en las condiciones existentes en la Tierra primitiva.

3.7 Algo de evolución y sistemática.

La distribución de los diferentes tipos de fotosíntesis en el mundo eubacteriano es la siguiente:



Se señalan exclusivamente los linajes que tienen miembros fotosintéticos. *Heliobacter* es la única bacteria fotosintética de la rama de las bacterias Gram⁺. Las bacterias “púrpuras” pertenecen al grupo de las proteobacterias, que engloba también a muchas bacterias no fotosintéticas, como *E.coli*, *Pseudomonas* o *Rhizobium*. Las bacterias “verdes” como *Chlorobium* representan un linaje independiente de las restantes eubacterias. *Prochloron* se considera en la actualidad una cianobacteria especializada. En el texto “Brock Biología de los microorganismos” (ed. Prentice Hall, 8ª edición), de donde se ha tomado este árbol filogenético, a *Chloroflexus* se la denomina como bacteria “verde no del azufre”; al grupo de *Chlorobium* “verde del azufre”; y las aquí denominadas “bacterias púrpuras” corresponden a los grupos fisiológicos “rojas del azufre” y “rojas no del azufre”.

Chl: Clorofila, de los tipos *a* y *b*.

Bchl: bacterioclorofila, que puede ser de los tipos *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, y *g*.

(Aunque, si bien se mira, todas las clorofilas son bacterianas)