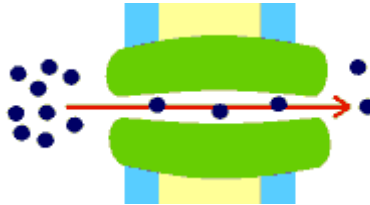


## Clase 1: poros y canales (*porins & channels*)

La característica fundamental de este grupo es que NO se requiere un cambio conformacional de las proteínas para que se efectúe el transporte. Las proteínas crean un conducto hidrofílico que atraviesa la membrana, conducto que puede ser atravesado por solutos polares o iónicos. Estas proteínas pueden cambiar de conformación y abrirse o cerrarse, pero una vez abiertos los solutos transportados atraviesan el canal por un proceso de difusión, como si estuviesen libres en disolución.



El grado de selectividad de estas moléculas es muy variable: hay poros que pueden ser muy poco selectivos, permitiendo el paso de cualquier soluto suficientemente pequeño para atravesar su interior, mientras que en otros casos permiten el paso sólo de un soluto determinado. La diferencia entre poros y canales es, en mi opinión, más semántica que real, y obedece a razones fundamentalmente históricas. En general se denominan canales a las proteínas selectivas para iones inorgánicos (canal de sodio, canal de cloruro), y poros a las restantes. De hecho, en la clasificación que estamos comentando no se consideran los poros y los canales como entidades diferentes entre sí.

### Bioenergética del transporte mediado por Poros y Canales

El transporte realizado por poros y canales es SIEMPRE a favor del potencial electroquímico del soluto o solutos transportado, dado que no disponen de un mecanismo de acoplamiento entre el transporte y una fuente externa de energía que permita realizar transporte endergónico. Por consiguiente, llevan a cabo exclusivamente procesos de DIFUSIÓN FACILITADA. Generalmente esto significa que los solutos se pueden mover en ambos sentidos con igual facilidad, siempre a favor de su potencial, si el canal se encuentra abierto. Sin embargo, hay un tipo conocido como canales *rectificadores* que son puertas de dirección única. Es decir, que solo permiten el movimiento del soluto –siempre a favor de su potencial electroquímico- en un sentido y no en el otro, aunque se encuentren abiertos. Se les denomina *rectificadores*, por analogía a los diodos rectificadores en electrónica, que permite el paso de los electrones en un sentido y no en el otro.

Se han descrito un número muy elevado de estas moléculas. Las tres subclases más importantes dentro de esta categoría, que se diferencian por la estructura del dominio transmembrana, son las siguientes:

1.A Haz de hélices  $\alpha$

1.B Barril  $\beta$ .

1.C Toxinas formadoras de poros

## Algunos ejemplos de poros y canales

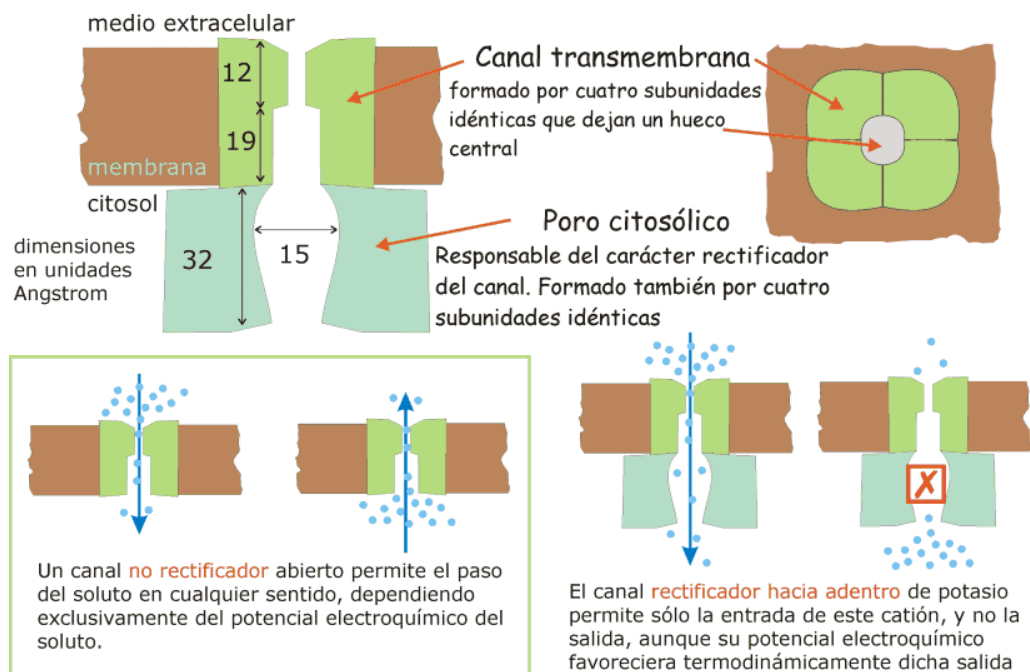
### Subclase 1.A: dominio transmembrana formado por hélices $\alpha$ .

46 familias descritas.

**1.A.1. Canales para cationes controlados por el voltaje.** Por ejemplo, el canal de sodio controlado por voltaje de los axones neuronales. Tiene estructura  $\alpha$ ,  $\beta_1$  y  $\beta_2$ . En reposo se encuentra cerrado, y se abre durante 1 milisegundo aprox., cuando el potencial de membrana baja de  $-60$  a  $-40$  mV, permitiendo el paso de unos 6.000 iones  $\text{Na}^+$  durante ese periodo de tiempo.

**1.A.2 Canales rectificadores para potasio.** Como pasa en todos los canales, el soluto, en este caso el ión  $\text{K}^+$ , se mueve siempre a favor de su potencial electroquímico. Los canales *rectificadores* de potasio presentes en las membranas plasmáticas de las células animales tienen la peculiaridad de que permiten la *entrada* de potasio a la célula, pero, aunque estén abiertos y el potencial electroquímico del potasio favorezca su salida, no permiten la *salida* de dicho ión.

Adaptado de: "Structural Basis of Inward Rectification: Cytoplasmic Pore of the G Protein-Gated Inward Rectifier GIRK1 at 1.8 Resolution". M. Nishida y R. MacKinnon. Cell, **111**:957-965, 2002

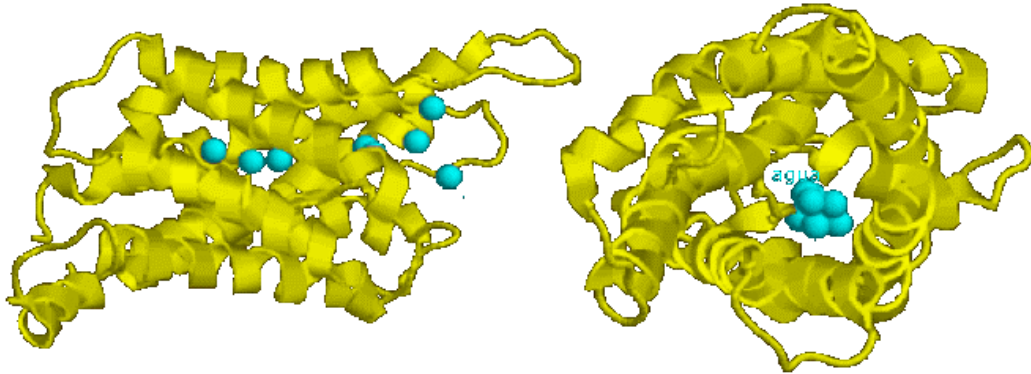


**1.A.6 Canales de sodio de animales no regulados por voltaje.** Algunos actúan como mecanorreceptores, interviniendo en el sentido del tacto. Otros son sensores de pH. Los receptores linguales a gusto salado pertenecen a este tipo. Otro grupo de canales mecanosensitivos intervienen en la audición.

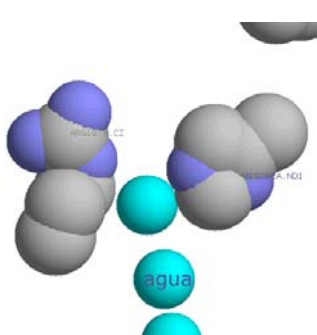
**1.A.9 Canales para cationes o aniones, controlados por ligandos.** Por ejemplo, el canal de cationes regulado por acetilcolina de la sinapsis neuromuscular. Tiene una estructura  $\alpha_2\beta_2\gamma\delta$ , con un canal interno de 2,5 a 3 nm de diámetro. Normalmente se encuentra cerrado, y se abre cuando se unen dos moléculas de acetilcolina en dos sitios específicos del canal, situados en la cara externa de la membrana de la célula muscular.

Permite el paso bidireccional de  $K^+$  y  $Na^+$  a un ritmo de unos 40.000 iones por milisegundo. Permanece abierto mientras tenga unida la acetilcolina. Es un ejemplo de proteína alostérica: la unión del ligando en un sitio induce un cambio conformacional en otro lugar de la proteína, en este caso el dominio transmembrana.

**1.A.8 Acuaporinas** y transportadores de glicerol y moléculas relacionadas. No parecen estar regulados. Estas proteínas se han encontrado en la membrana de todas las células. Están formadas por una haz de 7 hélices  $\alpha$  que dejan una estrecha abertura en su interior por la que pueden pasar moléculas de agua (en azul en la imagen) de una en una.



1jn4.pdb Acuaporina de eritrocito bovino. Sui, H., Han, G., Lee J.K., Wallian, P. y Jap, B.K.



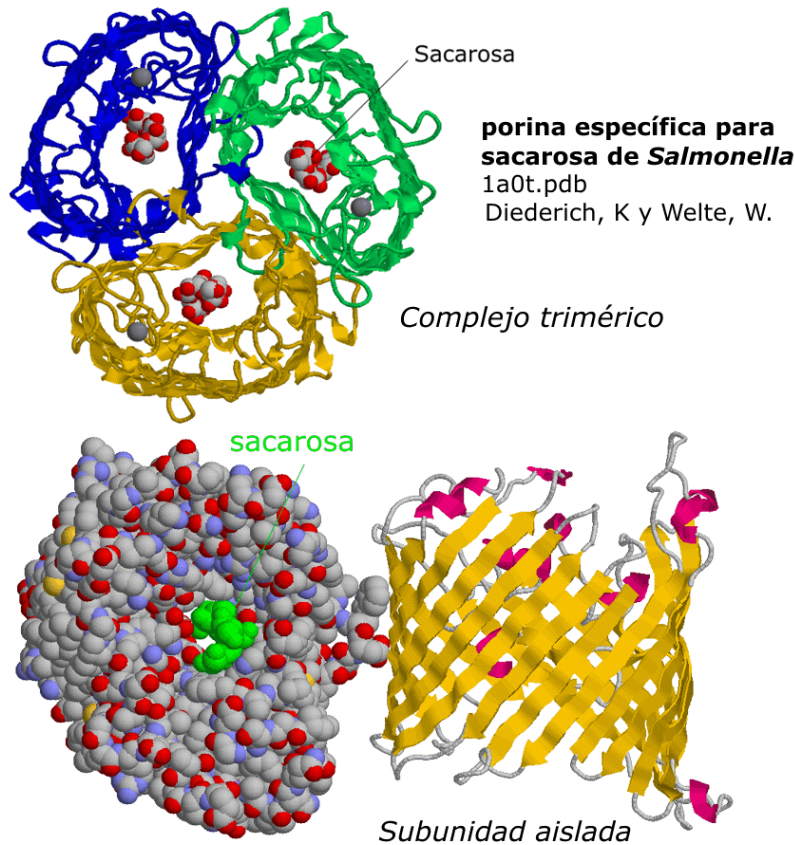
Los aniones y la mayoría de los cationes son demasiado grandes para atravesar el canal; además, hay un par de aminoácidos catiónicos que actúan como “puerta”, impidiendo el paso de cationes pequeños como el ión  $H_3O^+$ .

**1.A.24 Conexinas** de células animales, que forman los complejos de unión (“Gap junctions” entre células vecinas. No son selectivos, y permiten el paso de cualquier molécula de hasta 1500 D, cuando están abiertos. Se cierran cuando aumenta la concentración de  $Ca^{++}$  intracelular desde  $10^{-7}$  hasta  $10^{-5}$  M.

### Subclase 1.B Dominio transmembrana formado por un barril $\beta$

Hay descritas 35 familias

**1.B.1 Porinas** bacterianas de diversa especificidad. (OmpF de *E. coli*). Tienen interés porque fueron las primeras proteínas integrales de membrana conocidas cuyo dominio transmembrana es un barril  $\beta$ . Muchas tienen estructura trimérica, pero, a diferencia de lo que se había supuesto, cada subunidad forma un canal independiente.



**1.B.8** Proteína VDAC (Voltaje Dependent Anion Channel) de la membrana mitocondrial externa de *S. cerevisiae*. Hay otras similares en mitocondrias de mamíferos y en plastos.

### Subclase 1.C Toxinas formadoras de poros.

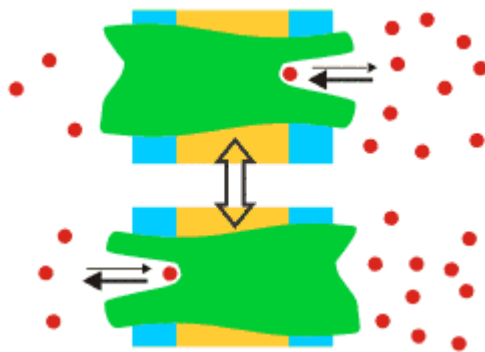
Estas toxinas son proteínas secretadas por una célula que forman poros en la membrana de células blanco, a las que matan al permitir el movimiento descontrolado de solutos a través de su membrana plasmática. Muchas de estas proteínas tienen una gran importancia como mecanismo de defensa del organismo; por ejemplo, **1.C.40**, las conocidas como **BPIP** (Bactericidal Permeability Increase Proteins). Las producen los leucocitos neutrófilos. Otro ejemplo, **1.C.39**, es la proteína C9 del complemento, que mata bacterias mediante la creación de poros inespecíficos en la membrana tras su activación. Otras proteínas o péptidos bactericidas son las **colicinas** producidas por enterobacterias (clase **1.C.1**), las **magaininas** de anfibios (1.C.16), la **melitina** del veneno de las abejas o las **defensinas** de mamíferos. En contrapartida, muchas toxinas bacterianas actúan formando también poros en la membrana de células eucariotas, a las que matan. Por ejemplo, las **hemolisinas** o las **aerolisinas**.

De interés entre las toxinas formadoras de poros es también el grupo **1.C.2**, las **ICP** o Insecticidal crystal protein. Producidas por diferentes estirpes *Bacillus thuringiensis*, forman poros inespecíficos tras su activación por proteólisis. Hay muchos tipos, específicos cada uno de ellos para diferentes tipos de insectos, y se usan como bioinsecticidas. Algunos genes de estas ICP se han usado para construir plantas transgénicas resistentes a insectos.

La subclase **1.D** comprende moléculas no sintetizadas en los ribosomas. La gramicidina es el ejemplo más conocido.

## Clase 2. Transportadores (*Carriers*).

Son moléculas que llevan a cabo procesos de transporte empleando como fuente de energía el potencial electroquímico de al menos uno de los solutos transportados, y mediante un cambio conformacional del propio transportador, tras la formación de un complejo reversible transportador-soluto.



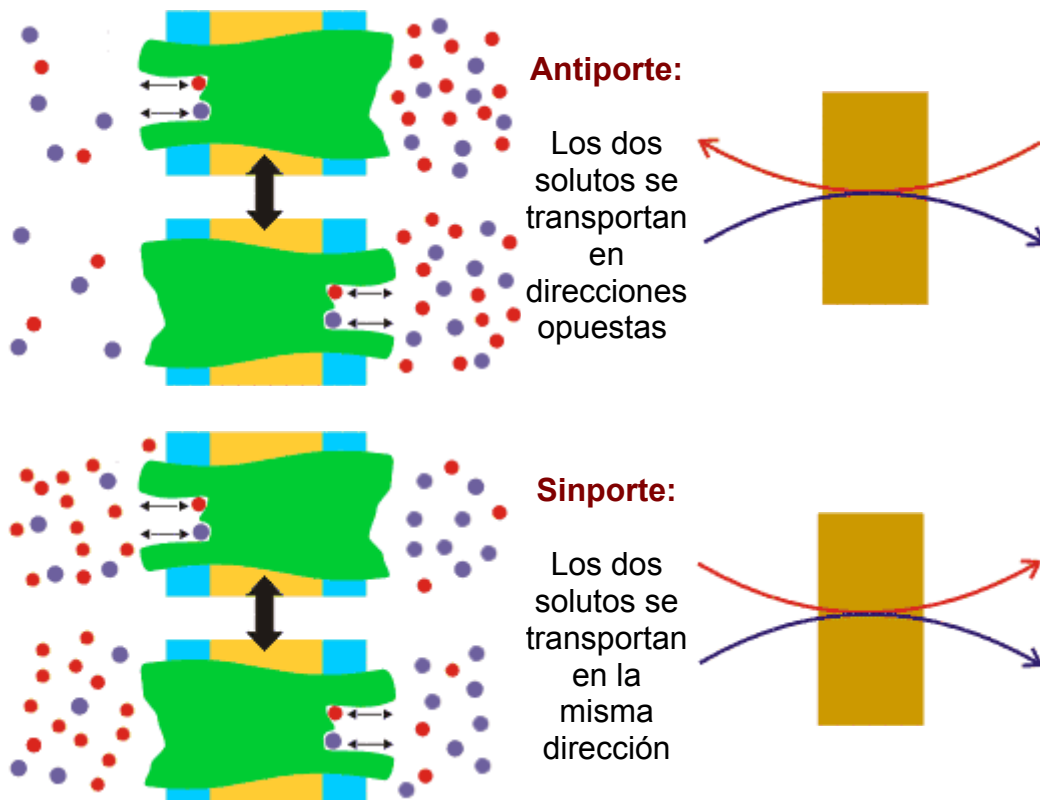
El sitio de unión del soluto se encuentra alternativamente a un lado y a otro de la membrana. Este es un ejemplo de **Uniporte**

En realidad, el complejo transportador-soluto(s) es simplemente un caso particular de la formación de complejos proteína-ligando(s), por lo que son de aplicación todos los conceptos estudiados en el tema correspondiente, particularmente la existencia de un flujo máximo de soluto (análogo a la velocidad máxima de una reacción enzimática)., cuando todas las moléculas de transportador tienen ocupado su sitio de unión. Muestran **SATURACIÓN** respecto a la concentración de soluto. Del mismo modo que en el caso general proteína-ligando, se puede definir una  $K_{50}$  que corresponde a la concentración de soluto que permite un flujo mitad del máximo. La velocidad de transporte es de uno a dos órdenes de magnitud menor que para los pocos y canales, ya que en este caso el transportador tiene que mover físicamente al soluto de un lado a otro de la membrana, mientras que en la clase 1 las moléculas se mueven directamente por difusión. En esta clase 2, la energía para el cambio conformacional del transportador la suministra el potencial electroquímico de uno de los solutos transportados.

Hay dos tipos fundamentales desde el punto de vista bioenergético:

**Uniporte:** Se transporta un único soluto, a favor siempre de su potencial electroquímico. Se trata de un caso de **Difusión Facilitada**

**Cotransporte** (o **Transporte activo secundario**): Transporte mecánicamente acoplado de dos (o más raramente tres) solutos. Al menos uno de los solutos se transporta **a favor** de su potencial electroquímico, lo que suministra la energía necesaria para transportar al segundo soluto **en contra** de su potencial electroquímico. Si se transportan ambos solutos en el mismo sentido se trata de **Sinporte**; si se transportan en sentidos opuestos, **Antiporte**.



En estos esquemas se supone que el transporte del soluto "rojo" es exergónico, mientras que el transporte del soluto "azul" es endergónico

Es importante destacar el concepto de acoplamiento mecánico. Evidentemente, el soluto que consume energía libre no se puede transportar en ausencia del soluto que la proporciona, pero en los cotransportadores el soluto cuyo transporte está favorecido termodinámicamente NO se transporta en ausencia del otro; en este caso, no por falta de energía, sino porque el transportador no funciona. Esta restricción evita que se disipe inútilmente el potencial electroquímico de este soluto.


Se denominan procesos de Transporte activo secundario porque:

- a) Uno de los solutos se transporta en contra de su potencial electroquímico, y
- b) Se requiere un proceso de transporte activo primario para que el potencial electroquímico del primer soluto sea suficientemente elevado para permitir el transporte del segundo.

Los procesos de cotransporte son, con mucho, más frecuentes que los de uniporte. De hecho, el uniporte parece ser un proceso excepcional, limitado al transporte de azúcares en vertebrados y en levaduras. Todos los transportadores pertenecen a la subclase **2.A**, de la que se han descrito un total de **81** familias. La subclase **2.B** corresponde a transportadores no sintetizados en ribosomas, de los que la valinomicina es un conocido ejemplo. Y la subclase **2.C** corresponde a un sistema de acoplamiento energético presente en bacterias Gram- y en cianobacterias, que no se va a tratar aquí.

## Ejemplos de transportadores:

El grupo más importante es 2.A.1, denominado la “Principal Superfamilia de facilitadores” (MFS, Main Facilitator Superfamily), con alrededor de mil miembros secuenciados. Se encuentran en todos los grupos de seres vivos. La mayor parte de ellos están formados por un haz transmembrana de 12 o 14 hélices  $\alpha$ . En esta superfamilia existen diversas familias. Algunos ejemplos de estos transportadores son los siguientes:

Uniporte de glucosa en animales, para el que hay varias proteínas diferentes: Glut1 (2.A.1.1.28), del que existe un modelo teórico de su estructura terciaria:  \*\* ; Glut2, (2.A.1.1.29), Glut3, (2.A.1.1.12). En levaduras hay también moléculas capaces de realizar uniporte de azúcares.

2.A.1.2 : Sistemas de antiporte droga- $H^+$ , por ejemplo antiporte tetraciclina- $H^+$  en bacterias (y otros sistemas similares específicos para diferentes antibióticos). Muy importantes como mecanismo de resistencia a antibióticos.

Otros ejemplos son diferentes sistemas de sinporte aminoácidos-Na en animales; o el sistema de sinporte para múltiples vitaminas dependiente de sodio, también de animales, etc. De hecho, la mayor parte de los sistemas de captación de nutrientes del exterior celular o de exportación de compuestos de desecho son sistemas de cotransporte, en eucariotas. También son muy frecuentes en procariotas. En animales el soluto que dona la energía para el transporte desde el exterior al interior celular es el sodio; en plantas, hongos y en bacterias (excepto en las alcalófilas) este papel lo cumple el  $H^+$ .

## Clase 3. Transporte activo primario (Bombas)

Estos transportadores usan una fuente de energía externa (e independiente del potencial electroquímico) para transportar solutos en contra de su potencial electroquímico. Se forman complejo bomba-soluto, análogos a los complejos proteína-ligando de carácter general, por lo que este tipo de transporte presenta saturación y se puede definir un valor de  $K_{50}$ , al igual que para los transportadores de la clase 2.



Se diferencian de la clase 4 (traslocadores de grupo) en que en algunos casos la bomba puede modificarse covalentemente durante el proceso de transporte, pero el soluto no sufre ninguna modificación. El tipo de energía utilizada puede ser química, electroquímica o electromagnética (luz). Las subclases de esta clase se definen,

precisamente, por el tipo de energía empleada por la bomba. Las subclases más importantes son las siguientes:

**3.A** Hidrólisis de un enlace pirofosfato (del ATP, de otro nucleosido trifosfato o del pirofosfato inorgánico).

**3.D** Energía suministrada por una reacción Redox.

**3.E** Energía suministrada directamente por la luz

## Descripción de las subclases

**Subclase 3.A.** Las más importantes son las que emplean como fuente de energía la hidrólisis del ATP, conocidas genéricamente como ATPasas. Son estructuralmente muy diversas, y se han clasificado en varias superfamilias en función de su estructura y mecanismo de actuación. Las superfamilias más importantes son las siguientes:

**Superfamilia 3.A.1** : ATPasas del tipo ABC (ATP Binding Cassette). Con un dominio citosólico para hidrolizar ATP. Sufren cambios conformacionales durante el transporte, pero los transportadores no se fosforilan.

**Superfamilia 3.A.2** : ATPasas de los tipos F, V y A. Formadas por un haz de subunidades hidrofóbicas transmembrana (el tallo) y una “cabeza” de simetría  $C_3$  asociada al tallo. Pueden actuar reversiblemente, esto es, sintetizando ATP a partir de la energía liberada durante el transporte.

**Superfamilia 3.A.3**: ATPasas de tipo P. Se fosforilan durante el proceso de transporte.

Además hay diferentes tipos de transportadores implicados en el transporte de proteínas y otras macromoléculas a través de membranas, que no serán tratados aquí.

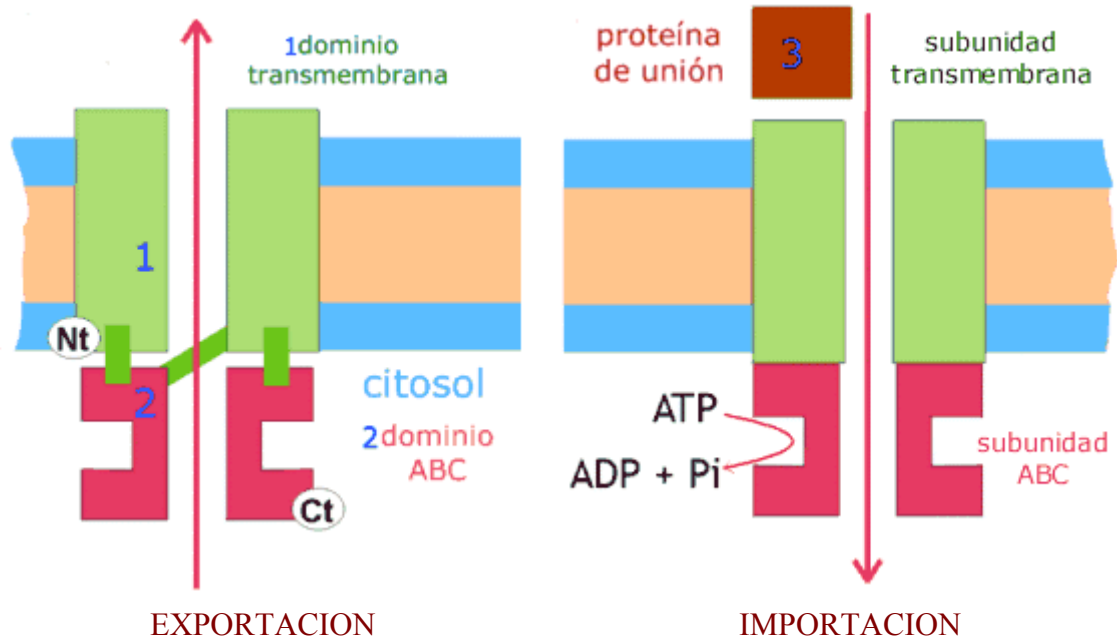
## Descripción de las superfamilias de la subclase 3.A y ejemplos

### Superfamilia 3.A.1

ATPasas del tipo ABC (ATP Binding Cassette). Es un grupo muy antiguo y extraordinariamente diverso de proteínas que se encuentran en arqueas, eubacterias y eucariotas. Sufren cambios conformacionales durante el proceso de transporte, pero no se fosforilan durante el mismo (a diferencia de las ATPasas de tipo P, familia 3.A.3). Pueden actuar exportando solutos hacia el exterior del citoplasma, o importando solutos. En el primer caso (exportación), presentes en todos los organismos, la unidad básica se compone de dos dominios funcionales: un dominio transmembrana -muy diverso entre las diferentes bombas- y un dominio citoplásmico más conservado (la “cassette” de unión del ATP, ABC), en donde reside la actividad ATPasa. La proteína funcional está formada por la unión de dos unidades básicas que pueden ser iguales o distintas (dos dominios transmembrana + 2 ABC) Las ATPasas ABC de importación están restringidas a procariotas, tanto arqueas como eubacterias. Tienen una estructura similar a las ATPasas “de exportación”, pero además poseen una proteína extracelular de unión



al sustrato, por lo que también se conocen como “sistemas de transporte dependientes de una proteína de unión”. Las ATPasas de exportación suelen tener los dominios transmembrana y ABC en el mismo polipéptido, mientras que en las de importación se encuentran en polipéptidos distintos.



Formado por una única cadena con cuatro dominios, dos transmembrana y dos ABC

Formado por cuatro subunidades diferentes asociadas, más una proteína de unión del soluto

Existe un número muy elevado de estas proteínas transportadoras. Algunos ejemplos de interés pueden ser los siguientes:

**3.A.1.201.1** Transportador que confiere resistencia a múltiples drogas, de humanos. Este transportador expulsa el compuesto potencialmente tóxico fuera de la célula, antes de que resulte dañino y en contra de su gradiente de concentración. Es una proteína de 1280 aas, con los dos dominios transmembrana y los dos ABC en el mismo polipéptido. Hay otros transportadores en animales con estructura similar, incluyendo transportadores de sales biliares, leucotrienos, acil-CoA, etc. En hongos, plantas y procariontes se encuentran también transportadores que realizan funciones similares.

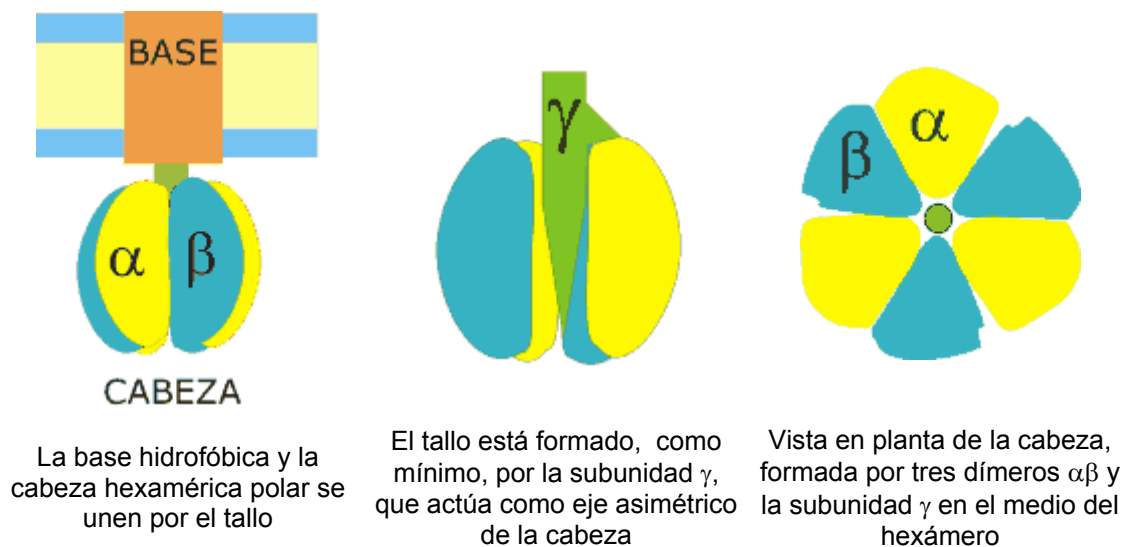
**3.A.1.202.1** CFTR Cystic Fibrosis Transmembrane Regulator. Es la proteína alterada en la fibrosis quística. Parece ser que actúa, más que como una bomba en sentido estricto, como un canal de cloruro regulado por AMPc y dependiente ¿por qué mecanismo? del ATP. De ser esto cierto, no sería una bomba (moviendo el cloruro en contra de su potencial), sino como un canal, moviéndose el cloruro a favor de dicho potencial (¿Quién ha dicho que la naturaleza está obligada a seguir estrictamente nuestras clasificaciones?). Además de su función como canal de cloruro, debe regular la actuación de canales de sodio y potasio y de otros canales de cloruro. Tiene la estructura típica de una ATPasa del tipo ABC eucariota, estando formada por un polipéptido de 1480 aas. Además de los dos dominios transmembrana y ABC, tiene un dominio regulador que se encuentra en la cara citosólica y que es el que une AMPc.

**Familias 3.A.1.1, 3.A.1.2, 3.A.1.3, 3.A.1.4** Corresponden a transportadores procariontes de importación de azúcares, aminoácidos y compuestos relacionados

### Superfamilia 3.A.2 ATPasas de tipo F, V y A.

Estas ATPasas se caracterizan por ser proteínas de gran tamaño y tener todas ellas una estructura similar, estando formadas por un número elevado de polipéptidos. Tienen dos componentes fundamentales: una "base" hidrofóbica, que atraviesa la membrana y que está formado por un haz de 9 a 13 cadenas polipeptídicas, y una "cabeza" asociada mediante un "tallo" a la base. Esta cabeza tiene una estructura del tipo  $\alpha_3\beta_3\gamma$ , y se puede separar fácilmente de la base. La hidrólisis del ATP ocurre en la cabeza.

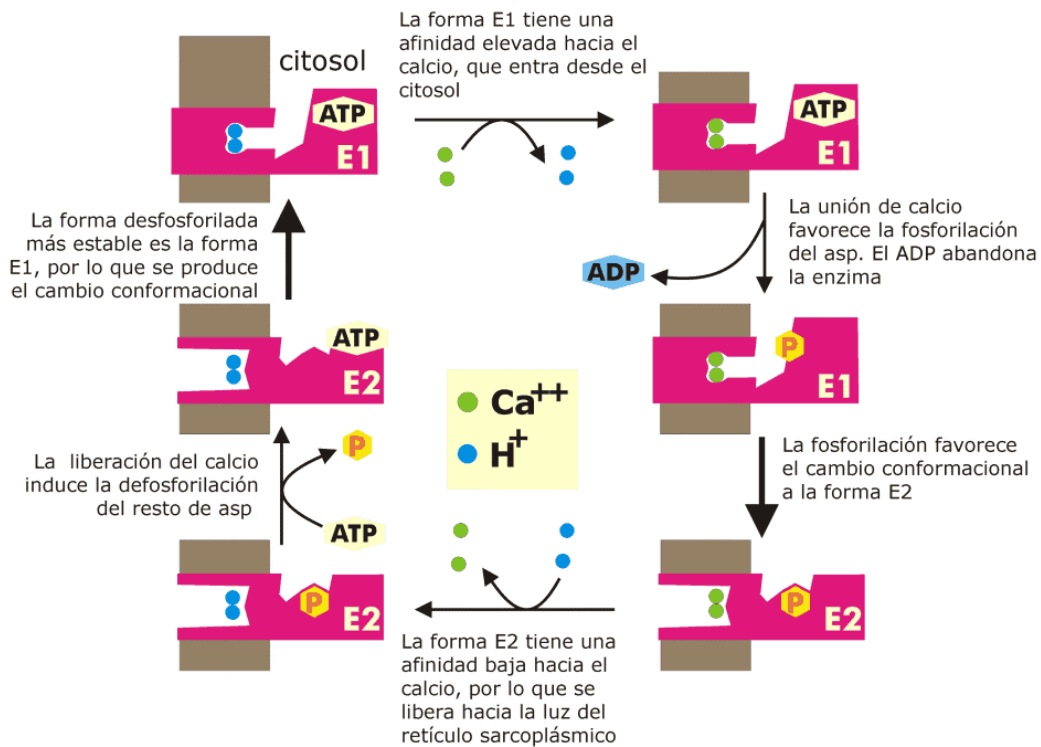
#### Estructura de una ATPasa de tipo F.



Las ATPasas F (de eubacterias, mitocondrias y cloroplastos) y las ATPasas A (de arqueas) funcionan normalmente en la dirección de la síntesis de ATP. Es decir, emplean la energía que se libera en el transporte de  $H^+$  (o, más raramente,  $Na^+$ ) a favor de su potencial electroquímico, para sintetizar ATP. Son bombas funcionando "al revés". Cuando se separa la cabeza del tallo, la primera actúa simplemente hidrolizando ATP, por lo que se denominó a estas enzimas inicialmente como ATPasas; más lógico sería denominarlas ATP sintetetas. El mecanismo de actuación de estas enzimas se describirá en el tema correspondiente a la fosforilación oxidativa. Las ATPasas V son típicas de eucariotas. Se encuentran en la membrana de orgánulos tales como vacuolas (en vegetales) o lisosomas (en animales). Bombeo  $H^+$  desde el citosol al orgánulo en cuestión, siendo las responsables del pH ácido que tienen vacuolas y lisosomas. Para este transporte en contra del potencial electroquímico del  $H^+$  emplean como fuente de energía la hidrólisis del ATP.

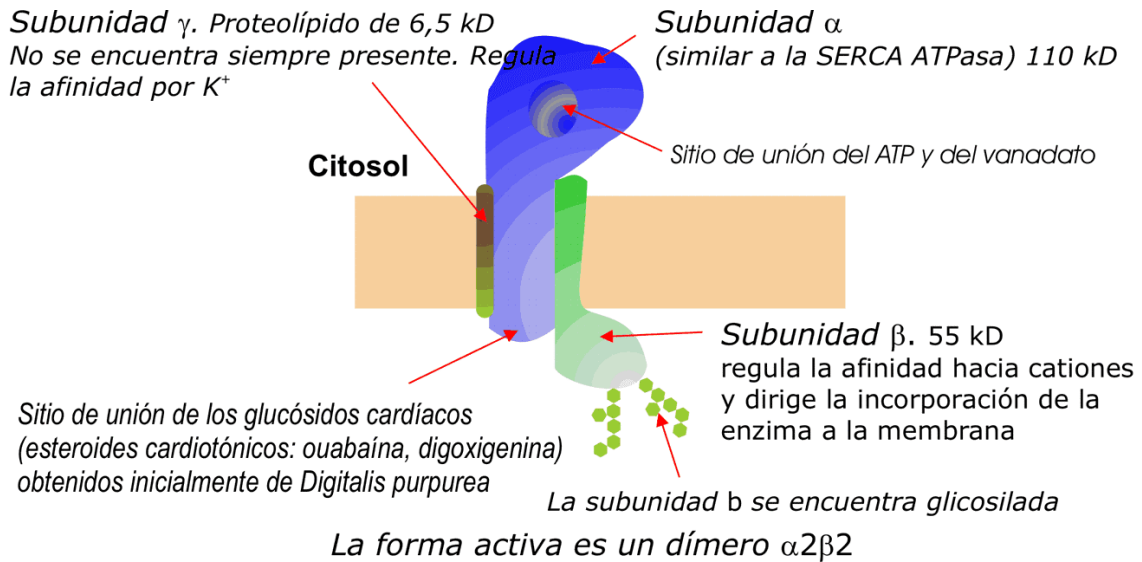
### Superfamilia 3.A.3

ATPasas del tipo P. Se denominan así porque fosforilan un resto de aspártico durante su ciclo catalítico, en el que pasan por dos estados, E1, abierto hacia el citosol y que es más estable en la forma no fosforilada y E2, más estable en la forma fosforilada y abierto hacia el compartimento de salida.

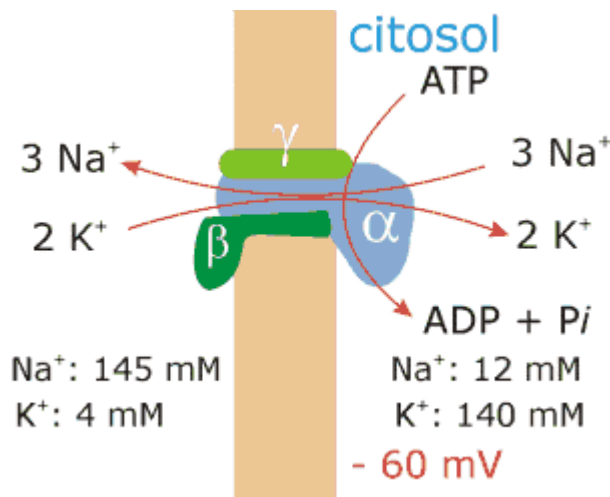


Comprenden un número elevado de proteínas que se encuentran en arqueas, eubacterias y eucariotas, que en su inmensa mayoría transportan activamente cationes. En todas ellas hay un polipéptido responsable tanto del transporte como de la hidrólisis del ATP y de la fosforilación específica; en el caso de eucariotas este polipéptido tiene un dominio transmembrana formado por 10 hélices, y un dominio citosólico en donde se encuentra el sitio de hidrólisis de ATP y fosforilación. Normalmente tienen otras subunidades acompañantes, que pueden ser o no imprescindibles para el transporte pero cuya función no se conoce con certeza (estructura del tipo  $\alpha\beta$ ). Las proteínas activas son, en eucariotas, homodímeros de este dímero (estructura  $\alpha_2\beta_2$ ; en otros casos,  $\alpha_2\beta_2\gamma$ ). En algún caso la estequiometría del transporte es compleja, moviendo simultáneamente dos iones por ciclo catalítico. Algunos ejemplos importantes son:

**3.A.3.1.1** Na<sup>+</sup> K<sup>+</sup> ATPasa, la “bomba de sodio” de las membranas citoplásmicas de las células animales. Es la responsable de la creación y mantenimiento del potencial de membrana de las células de animales, y de la creación del gradiente de iones Na<sup>+</sup> cuya entrada al interior de la célula se emplea en los procesos de cotransporte. De hecho, en una célula en reposo la mayor parte del ATP es empleado precisamente por esta proteína.



La reacción que cataliza es la siguiente:



Es decir, saca tres iones  $Na^+$  y mete dos iones  $K^+$  del citosol por cada ciclo catalítico. En ambos casos estos iones se mueven en contra de su potencial electroquímico. Es un transporte electrogénico: la cara interior de la membrana se vuelve negativa respecto al exterior.

**3.A.3.1.2  $H^+ K^+$  ATPasa.** Se encuentra en la membrana apical de las células de la mucosa gástrica, siendo la enzima directamente responsable del pH ácido del jugo gástrico. Otras isoformas de la enzima se encuentran en el riñón, colon y próstata, en donde intervienen en el mantenimiento del pH extracelular. Exporta 2  $H^+$  e importa 2  $K^+$  por ciclo catalítico.

**Familia 3.A.3.2  $Ca^{++}$  ATPasas.** Exportan calcio desde el citosol hacia el exterior de la célula o hacia compartimentos intracelulares (Golgi, retículo endoplásmico, vacuolas). La mejor conocida es la bomba de calcio del retículo sarcoplásmico (SERCA ATPasa) del músculo de mamíferos, cuyo mecanismo de actuación se ha visto más arriba.

**3.A.3.3.1** H<sup>+</sup> ATPasa de la membrana plasmática de plantas y hongos. Es la enzima responsable de la creación del potencial de membrana en estos organismos, en los que el ión que se emplea en los procesos de cotransporte es el H<sup>+</sup>, a diferencia de los animales que empleamos Na<sup>+</sup>.

Existen además diferentes ATPasas del tipo P que intervienen en la exportación de metales tóxicos, como cobre, plata y plomo. Se encuentran en eucariotas (incluidos mamíferos), eubacterias y arqueas.

### **Subclase 3.D (bombas redox).**

Utilizan una reacción redox exergónica como fuente de energía para el transporte. El proceso puede ser reversible, esto es, en algún caso se emplea la energía derivada de un proceso de transporte exergónico para llevar a cabo una reacción redox endergónica. Las más importantes son los centros respiratorios de las cadenas de transporte electrónico respiratorias (mitocondrias, bacterias, arqueas) y fotosintéticas (cloroplastos y cianobacterias). Se estudian con detalle en los temas correspondientes a la fosforilación oxidativa y a la fotosíntesis. Baste decir aquí que los centros respiratorios más comunes pertenecen a las siguientes familias:

Centro I (NADH:quinona oxidoreductasa): **3.D.1.**

Centro III (Ubiquinol:citocromo c oxidoreductasa): **3.D.3**

Centro IV (Citocromo oxidasa): **3.D.4**

### **Subclase 3.E (dependientes de la luz).**

Está formada por bombas que acoplan la energía de los fotones al bombeo de solutos en contra de su potencial electroquímico.

**Superfamilia 3.E.1** Este grupo está formado por un número muy pequeño de bombas. Son las bacteriorodopsinas y las halorodopsinas de la arquea *Halobacterium*, que utilizan directamente la luz para transportar iones H<sup>+</sup> o cloruro en contra de su potencial. Aunque no se han descrito bombas de este tipo en eucariotas (hay un posible ejemplo en bacterias), si se han encontrado proteínas homólogas que actúan como sensores de luz en hongos o como canales controlados por la luz (en *Chlamydomonas*).

La superfamilia 3.E.2 está formada por los centros de reacción fotosintéticos (RC) de eubacterias fotosintéticas y cloroplastos. En mi opinión personal, y aunque en la clasificación comentada se consideran como bombas, esto no es estrictamente adecuado ya que estos centros de reacción no bombean directamente solutos ellos solos, sino que para ello requieren un ciclo complejo en el que participan otras moléculas.