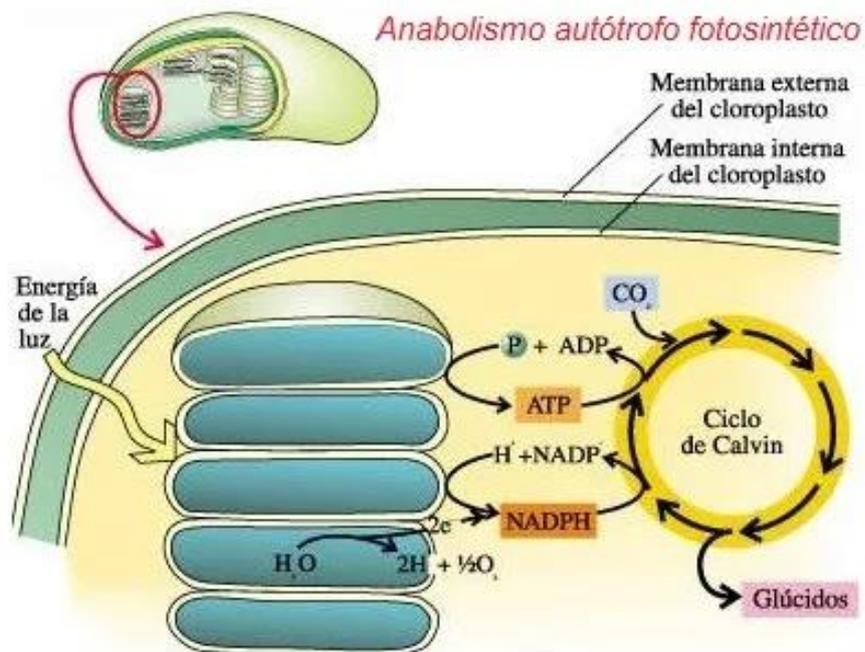


Biología

Tema 8

El metabolismo celular II. El anabolismo



8. EL ANABOLISMO AUTÓTROFO

El **anabolismo** es la vía constructiva del metabolismo, es decir, la ruta de síntesis de moléculas complejas a partir de moléculas sencillas. Si las moléculas iniciales son inorgánicas, por ejemplo; H_2O , CO_2 , NO_3^- , etc., se denomina **anabolismo autótrofo**, mientras que, si son orgánicas, por ejemplo; glucosa, aminoácidos, nucleótidos, etc., se denomina **anabolismo heterótrofo**.

- El **anabolismo autótrofo** se puede realizar mediante la **fotosíntesis**, que es el anabolismo autótrofo que se produce gracias a la energía luminosa, o mediante la **quimiosíntesis**, que es el anabolismo autótrofo que se produce gracias al aprovechamiento de la energía desprendida en reacciones de oxidación de moléculas inorgánicas. La fotosíntesis la realizan *las plantas, las algas, las cianobacterias y las bacterias fotosintéticas*. La quimiosíntesis a partir de sustancias inorgánicas sólo la pueden realizar *algunas bacterias (las quimioautótrofas)*.
- El **anabolismo heterótrofo** se da en todos los organismos, y se realiza de forma muy similar en todos ellos. Su objeto es la síntesis de reservas energéticas y crear estructuras para que el organismo pueda crecer o, simplemente, para que pueda renovar sus estructuras deterioradas.

9. FOTOSÍNTESIS: CONCEPTO Y TIPOS

Como ya hemos indicado, la **fotosíntesis** es el proceso anabólico autótrofo por el que las células "vegetales" verdes y algunas bacterias utilizan sustancias inorgánicas y energía luminosa para transformarlas en sustancias orgánicas.

Las moléculas inorgánicas como el CO_2 , para convertirse en orgánicas, necesitan átomos de H, que dependiendo de qué molécula sea la dadora de ellos, distinguimos dos tipos de fotosíntesis:

- **Fotosíntesis oxigénica:** el dador de átomos de H es el H_2O , de tal manera que estas moléculas sufrirán una lisis o rotura de la cual se desprenderán hidrógenos y oxígeno. Es propia de las plantas, las algas y las cianobacterias.
- **Fotosíntesis anoxigénica:** el dador de H no es el agua, pudiendo ser otra molécula como el sulfuro de hidrógeno (H_2S), por lo que no se desprende oxígeno, sino S. Es propia de las bacterias purpúreas y verdes del azufre, en las cuales este elemento se puede acumular en el interior de la bacteria o ser expulsado al agua.

10. FOTOSÍNTESIS OXIGÉNICA

Según el concepto anterior, y simplificando, consideraremos que la célula utiliza sólo como nutrientes H_2O y CO_2 , por lo que la materia orgánica resultante sólo serían moléculas hidrocarbonadas, como glúcidos y lípidos sencillos; para sintetizar otros lípidos complejos, aminoácidos y nucleótidos, que poseen nitrógeno, fósforo, etc., tendrá que incorporarlos como nitratos, fosfatos, etc. Se habla así de fotosíntesis o asimilación del carbono, del nitrógeno, del azufre, etc.

De acuerdo con lo dicho, la fotosíntesis oxigénica se puede representar mediante una reacción general como la siguiente:



En esta reacción, el compuesto resultante $[\text{CH}_2\text{O}]$ representa una molécula hidrocarbonada que podría ser un monosacárido como la glucosa u otra molécula como la glicerina o un ácido graso. Utilizando 6 veces más productos iniciales, la expresión anterior quedaría transformada en la **reacción general de la fotosíntesis** más conocida:



Esta expresión tiene la ventaja didáctica de ser la inversa de la que normalmente se emplea para representar la respiración aerobia, poniendo así de manifiesto la relación inversa de ambos procesos que se mantienen en equilibrio en la naturaleza.

Esta reacción global se lleva a cabo, en realidad, en dos fases o etapas: etapa lumínica y etapa oscura:

1. La etapa lumínica o fotoquímica consta de dos acontecimientos:

- Tiene lugar la **fotoólisis** del agua. La luz rompe la molécula de agua en sus dos componentes: el oxígeno, que se desprende como producto final de todo el proceso, saliendo por difusión a la atmósfera, y el hidrógeno, que es retenido como protones y electrones ($2\text{H} = 2\text{H}^+ + 2\text{e}^-$) por la *coenzima de oxidorreducción NADP* que pasa de su forma oxidada (NADP^+) a la reducida $\text{NADPH} + \text{H}^+$. Así, la célula dispone de poder reductor en forma de coenzimas reducidas.
- Se produce la **fotofosforilación**. La energía libre de la luz se emplea primero en provocar el transporte de hidrógeno del agua hasta el NADP^+ y después en formar enlaces fosfato, quedando así “empaquetada” momentáneamente en forma de ATP. Veremos que los electrones y los protones del hidrógeno siguen caminos diferentes.

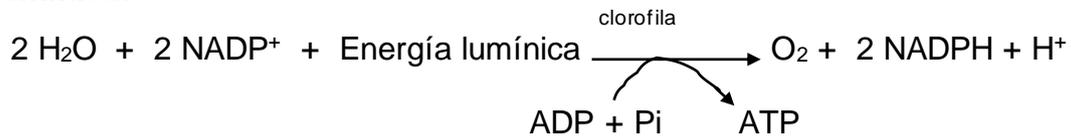
Esta etapa lumínica se localiza en las **membranas de los tilacoides** de los cloroplastos en las células vegetales (fig. 7.14), allí donde se hallan los pigmentos (clorofilas, carotenos, xantofilas).

2. La etapa oscura se llama así porque no requiere la presencia de la luz, aunque no por ello tenga que realizarse en la oscuridad. Se produce la reducción de la materia inorgánica, en este caso concreto CO_2 , que se transforma en moléculas hidrocarbonadas como glucosa a partir de los productos obtenidos durante la etapa lumínica, el hidrógeno del agua proporcionado por el $\text{NADPH} + \text{H}^+$ y la energía que hay almacenada en el ATP. De este modo, la energía de la luz se encontrará finalmente almacenada en la materia orgánica, razón por la cual decimos que ésta contiene energía fácilmente aprovechable en las reacciones metabólicas del catabolismo, como hemos podido comprobar en apartados anteriores.

La etapa oscura tiene lugar en el **estroma del cloroplasto**, donde se hallan las enzimas que catalizan las reacciones de incorporación y reducción del CO_2 , que constituyen en conjunto el **ciclo de Calvin**.

Las reacciones parciales que representan las etapas de la fotosíntesis son:

Etapa lumínica:



Etapa oscura:

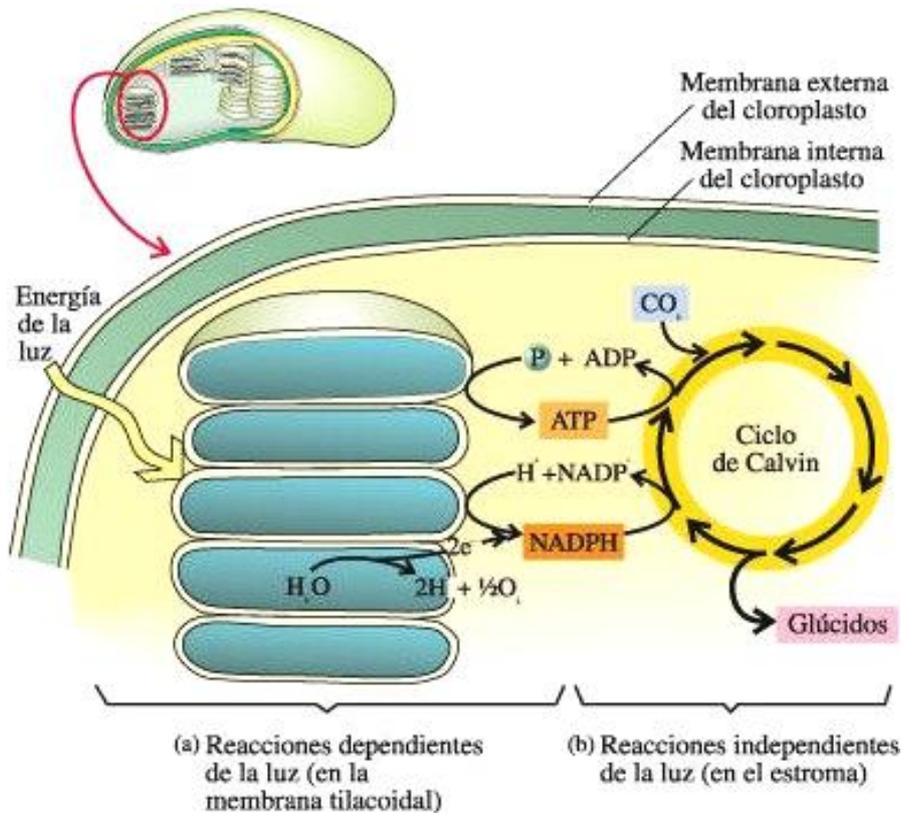
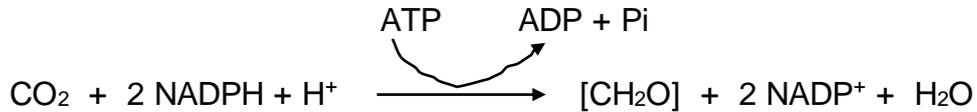


Figura 7.14.- Localización de las reacciones parciales de las etapa lumínica y oscura de la fotosíntesis.

10.1 Etapa lumínica: localización y desarrollo

La finalidad de la etapa lumínica de la fotosíntesis oxigénica es obtener:

- una fuente de **energía útil** en forma de **ATP** y
- **poder reductor** en forma de **coenzimas reducidas** ($\text{NADPH} + \text{H}^+$) que actúan como dadores de protones y electrones.

Como consecuencia de estos procesos se libera oxígeno.

Para comprender la fotofosforilación (formación de ATP gracias a la energía lumínica) y la reducción del NADP^+ , hemos de conocer la localización y función de los complejos moleculares implicados a nivel de la membrana del tilacoide, es decir, el “**aparato fotosintético**”, el cual consta de:

- Fotosistema I (PS I),
- Fotosistema II (PS II),
- Cadena transportadora de electrones y
- Enzimas ATP-sintetasas (partículas F)

10.1.1 Fotosistemas. Tipos y funcionamiento

En los organismos que realizan la fotosíntesis oxigénica, los pigmentos fotosintéticos se encuentran en los cloroplastos (fig. 7.15-izda.), concretamente en las membranas de los tilacoides (fig. 7.15-dcha.). Existen dos agrupaciones de pigmentos fotosintéticos con proteínas: **fotosistema I (PS I)** y **fotosistema II (PS II)**.

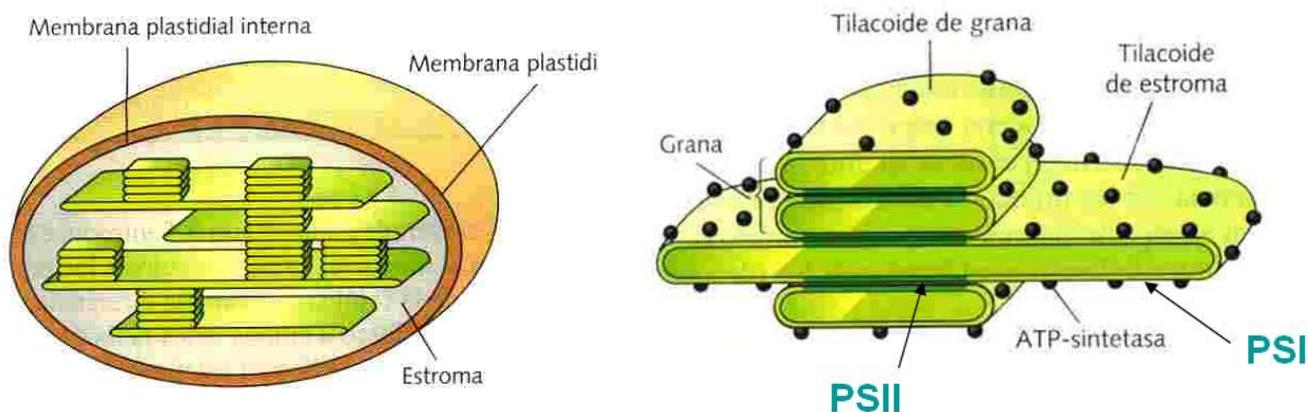


Figura 7.15.- Izquierda: esquema de un cloroplasto. Derecha: tipos de tilacoides y localización preferente de los dos tipos de fotosistemas.

Cada fotosistema está formado por una **antena (complejo antena)** y por un **centro de reacción** (fig. 7.16).

- La **antena (complejo antena)** presenta 300 moléculas de **pigmentos fotosintéticos**, principalmente *clorofila a*, *clorofila b*, *carotenos* y *xantofilas*, asociados a lípidos y proteínas.
- El **centro de reacción** está constituido por tres tipos de moléculas: la **clorofila a diana**, el **aceptor primario de electrones** y el **dador primario de electrones**.

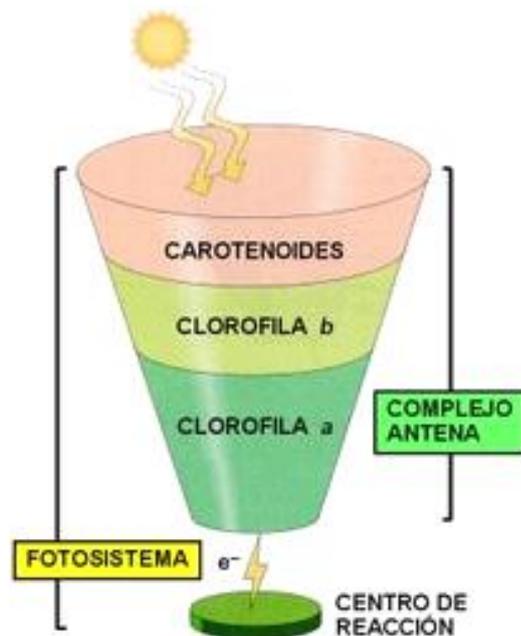


Figura 7.16.- Componentes de un fotosistema.

Cuando un fotón¹ incide y es absorbido por un electrón de un **pigmento fotosintético de la antena**, este electrón capta la energía del fotón y asciende a posiciones más alejadas del núcleo atómico. Si el pigmento estuviera aislado, al descender al nivel inicial, la

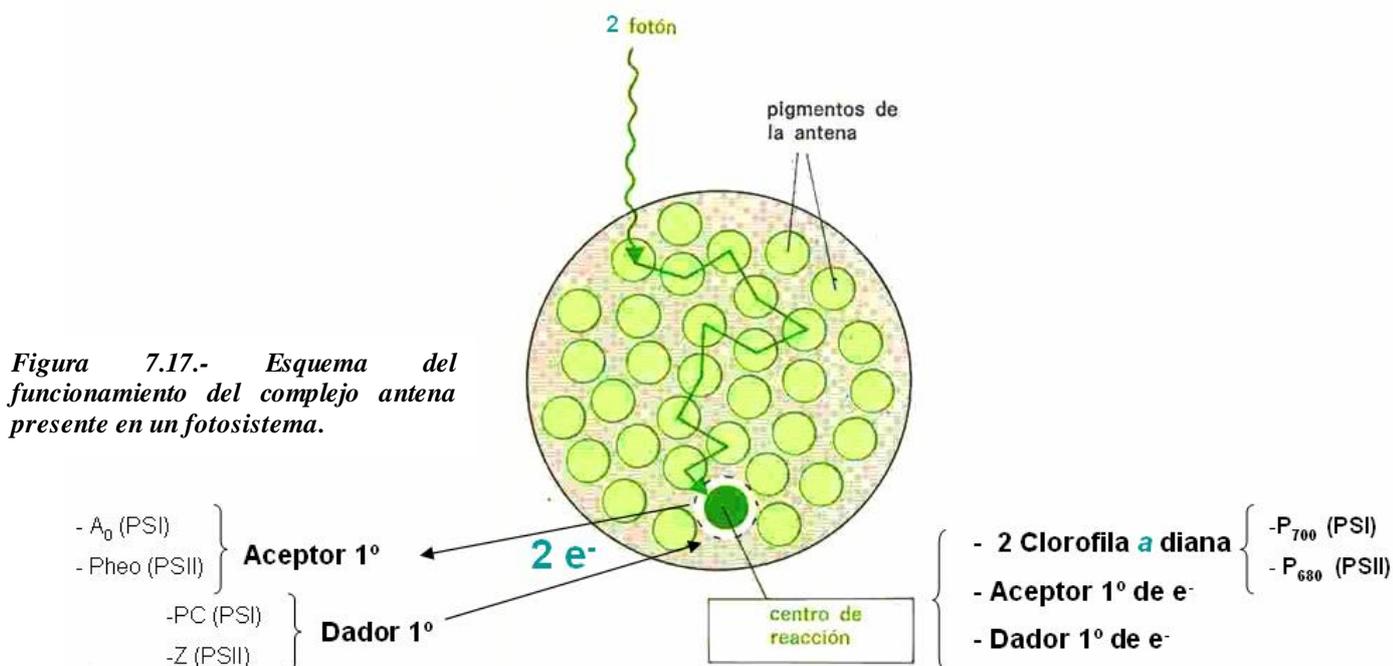
¹ Cuya energía vale $E = hv$, donde h es la constante de Planck y v es la frecuencia de la onda asociada.

energía captada se liberaría en forma de calor o de radiación de mayor longitud de onda (fluorescencia). Sin embargo, al haber varios tipos de pigmentos muy próximos, la **energía de excitación** captada por un pigmento puede ser transferida a otros por *resonancia*, induciéndole el estado de excitación². Esta energía de excitación se canaliza como en un embudo hasta alcanzar a una *clorofila a* especial, la **clorofila a diana** del centro de reacción, la cual **pierde 2 e⁻ por cada 2 fotones** que incidieron en la antena y cuya energía se transmitió al centro de reacción (fig. 7.17).

- **En el caso del fotosistema I**, localizado preferentemente en las membranas de los tilacoides no apilados, en contacto con el estroma (tilacoides del estroma), el centro de reacción contiene **2 moléculas de clorofila a** denominadas clorofilas **P₇₀₀**, puesto que tiene su punto de máxima absorción a una longitud de onda de 700 nm.
- **En el caso del fotosistema II**, localizado en las membranas de los tilacoides de la grana, su centro de reacción contiene **2 moléculas de clorofila a**, denominadas **P₆₈₀**, que tiene su máxima absorción a una longitud de onda de 680 nm.

Cuando la luz solar incide sobre las membranas tilacoidales, por cada 2 fotones, 2 e⁻ de las clorofilas a diana de ambos centros son transferidos a un **aceptor primario de electrones**. En el caso del fotosistema I este acepto primario se denomina **A₀**, y en el fotosistema II es la **feofitina (Pheo)** (fig. 7.17).

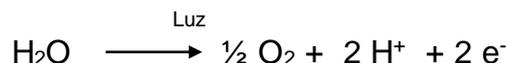
La transferencia de electrones deja las clorofilas a diana de los centros de reacción con dos electrones menos, y por tanto pasan de estar excitados a oxidados (con carga neta positiva). La clorofila a diana tiene que recuperar los 2 e⁻ de otro compuesto que esté dispuesto a cederlos, el **dador primario de electrones**. En el fotosistema I es la **plastocianina (PC)** y en el fotosistema II se denomina **dador Z**.



A su vez, estos dadores de electrones deben recuperar los que pierden, y lo pueden hacer a partir de distintas fuentes:

² El concepto de **molécula excitada** no debe confundirse con el de molécula oxidada. Molécula excitada es aquella que ha sufrido un cambio en la distribución de sus electrones, tras recibir energía. Si esa molécula vuelve a su estado primitivo, desprenderá una cantidad de energía menor que la que absorbió para excitarse.

- En el caso del fotosistema II, los toma de los desprendidos de la **fotólisis del agua**, una reacción de oxidación en la que se rompe la molécula de agua (H₂O), se liberan dos electrones y dos H⁺ y se desprende O₂, por acción de una proteína del PSII denominada **complejo reductor de O₂**.



- En el caso del fotosistema I puede ser:
 - Del aceptor 1º del fotosistema II (la feofitina –Pheo-), en cuyo caso **el transporte es acíclico**, pues los electrones proceden de otro lugar distinto del que salieron (fig. 7.18).
 - De los de su propio aceptor 1º, en cuyo caso se dice que el **transporte de electrones es cíclico**, puesto que vuelven a su lugar de partida (fig. 7.19).

En los dos casos, el salto desde un nivel muy electronegativo (el del aceptor) a otro más electropositivo (el del dador), impide que la cesión se haga de golpe, sino a través de unos intermediarios que se encuentran en la membrana, la **cadena transportadora de electrones**. Entre estas moléculas se encuentran quinonas, de naturaleza lipídica, y citocromos, que poseen unos potenciales redox tales que pueden cederse electrones por reacciones de oxidorreducción.

El efecto es como el de hacer caer los electrones por unos peldaños de una altura adecuada para que liberen sólo cierta cantidad de energía, del mismo modo que sucede en la cadena respiratoria de la membrana mitocondrial.

10.1.2 Transporte de electrones acíclico, reducción del NADP⁺ y síntesis de ATP

El proceso de la fase lumínica se inicia con la **llegada de fotones al fotosistema II** (fig. 7.18). Esto provoca la excitación de su pigmento diana, la clorofila a P₆₈₀, que pierde tantos electrones como fotones se han absorbido. Los electrones son captados por la feofitina (Pheo), luego pasan a otros aceptores de electrones y finalmente a la plastoquinona (PQ). Para reponer estos electrones de la clorofila a P₆₈₀, se produce la hidrólisis de moléculas de agua, lo que se denomina fotólisis del agua. Este proceso se realiza en la cara interna de la membrana de los tilacoides. Los 2 e⁻ liberados por cada molécula de agua son transferidos a la molécula diana por el dador Z, y los dos protones (2 H⁺) se acumulan en el interior del tilacoide.

La plastoquinona (PQ), al recibir los 2 e⁻, se activa y capta dos protones del estroma. Luego, al transferir sus electrones al complejo citocromo *b₆-f*, introduce los dos protones en el tilacoide. Éstos, sumados a los protones procedentes de la fotólisis, crean una diferencia de potencial electroquímico a ambos lados de la membrana³.

³ El interior del tilacoide llega a estar a pH = 5 y el estroma a pH = 8.

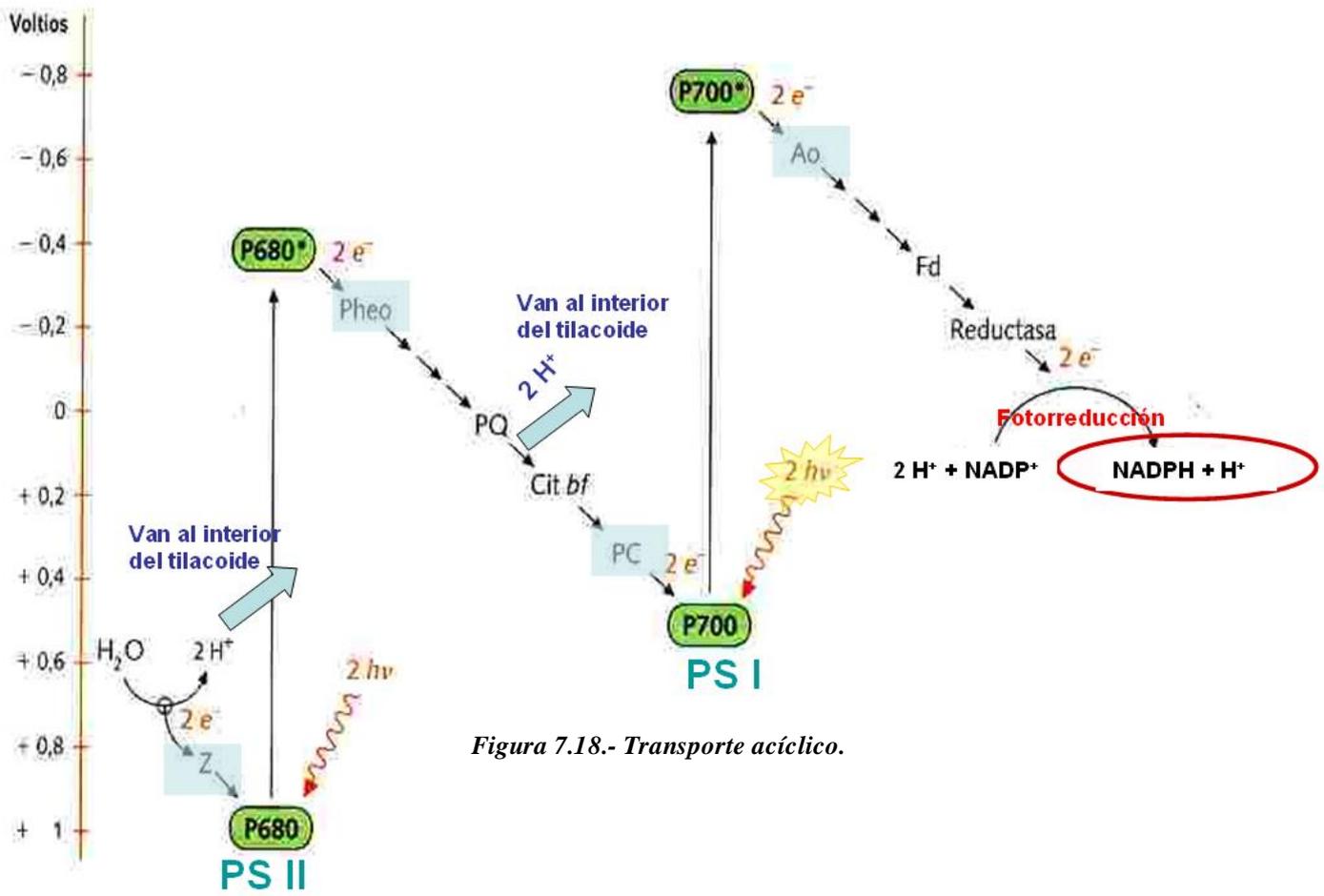


Figura 7.18.- Transporte acíclico.

Esta situación se resuelve, según la hipótesis quimiosmótica de Mitchell, ya comentada en el apartado 5.3.2, con la salida de protones a través de las **enzimas ATP-sintetasas**, con la consiguiente síntesis de ATP (fig. 7.19), que se acumula en el estroma⁴. Es lo que se denomina **fotofosforilación del ADP**:

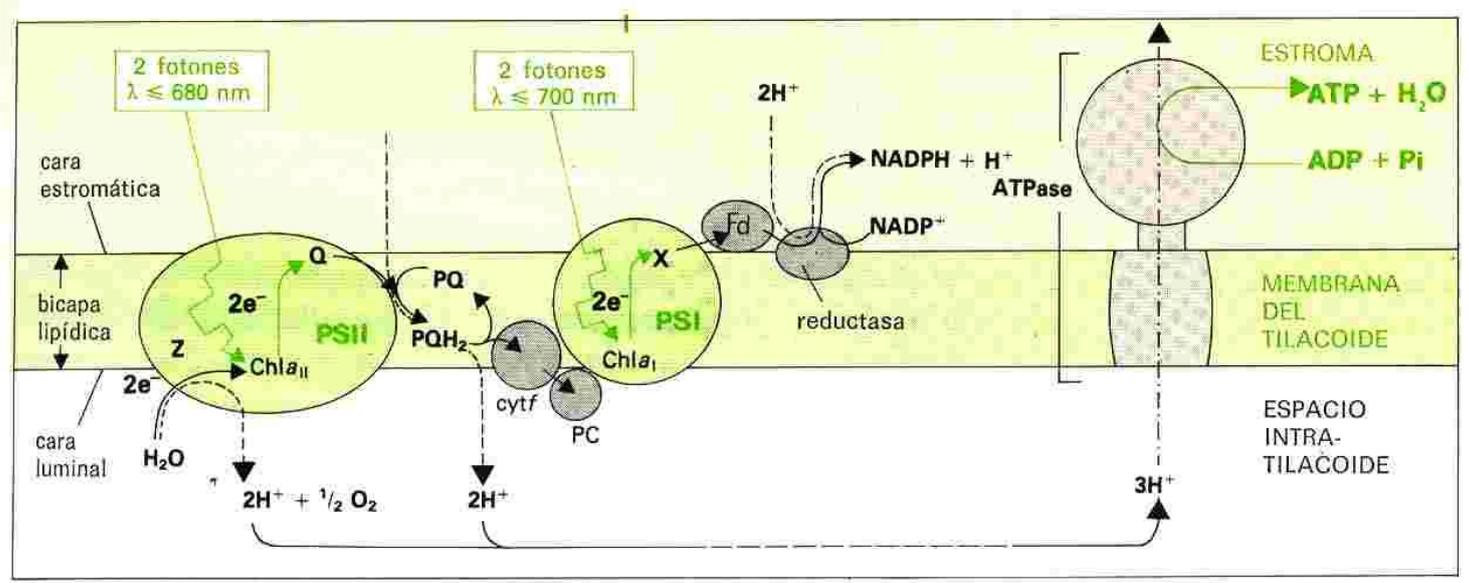
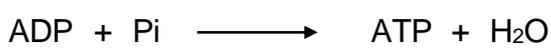
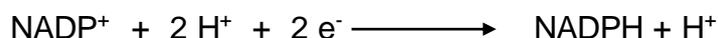


Figura 7.19 Translocación de protones y fotofosforilación.

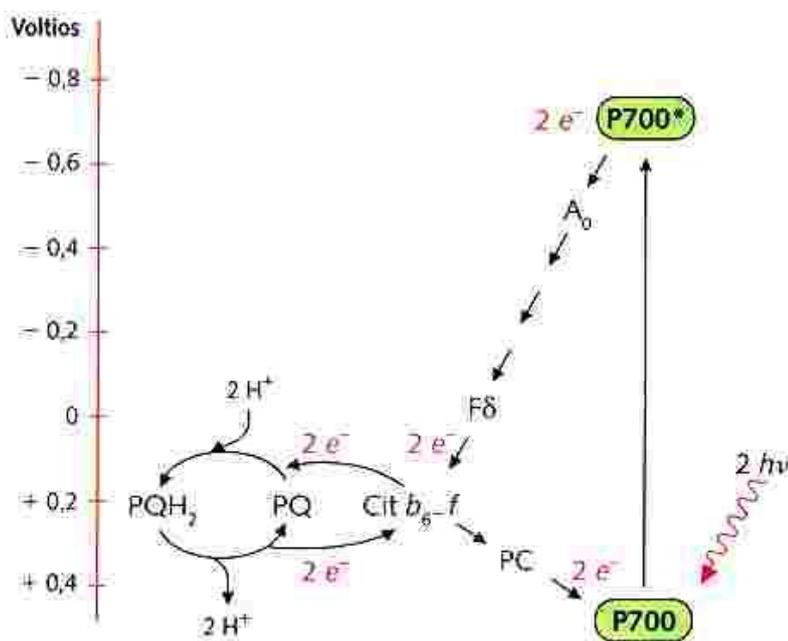
⁴ La hipótesis quimiosmótica también explica la síntesis de ATP en la cadena respiratoria en las mitocondrias, como se vio en el apartado 5.3.2, aunque con una diferencia: en las mitocondrias los protones se acumulan en el espacio intermembranar, mientras que en los cloroplastos lo hacen en el interior de los tilacoides.

Al incidir dos fotones en el fotosistema I, la clorofila a P₇₀₀ pierde dos electrones que son captados por la ferredoxina (Fd) a través del aceptor A₀, y otros aceptores posteriores. Los electrones perdidos por la clorofila a P₇₀₀ son repuestos por la plastocianina (PC), que los recibe del complejo citocromo *b*₆-*f* antes mencionado. La ferredoxina pasa los dos electrones a la **enzima NADP⁺-reductasa**, que se activa, capta dos protones del estroma y se los transfiere, junto a los dos electrones, a un ión NADP⁺ del estroma, que se reduce a NADPH + H⁺; es lo que se denomina **fotorreducción del NADP⁺**:



10.1.3 Transporte de electrones cíclico

En el transporte de electrones cíclico interviene únicamente el fotosistema I, creándose un flujo o ciclo de electrones que en cada vuelta da lugar a síntesis de ATP. Como no interviene el fotosistema II, que es el que arranca electrones del agua, **no hay reducción del NADP⁺, ni se desprende oxígeno. Sólo se obtiene ATP** (fig. 7.20. La finalidad de esta fase cíclica es subsanar el déficit de ATP obtenido en la fase acíclica para poder realizar la fase oscura posterior.



Cuando se ilumina con luz de longitud de onda superior a 680 nm, lo que se denomina “rojo lejano”, sólo se produce el proceso cíclico. Al incidir los fotones sobre el fotosistema I, la clorofila a P₇₀₀ libera los electrones que llegan a la ferredoxina (Fd), la cual los pasa a un citocromo *b*₆-*f* y éste a la plastoquinona (PQ), que capta dos protones y pasa a ser PQH₂. La plastoquinona reducida cede los dos electrones al citocromo *b*₆-*f* e introduce los dos protones en el interior del tilacoide.

Figura 7.20- Diagrama de la fase luminosa cíclica según el potencial redox.

Éstos, al salir a través de las ATP-sintetasas, provocan la síntesis de ATP. La plastocianina retorna los electrones a la clorofila a P₇₀₀.

De esta manera, como conclusión, podemos decir que el carácter cíclico o no cíclico del transporte de electrones depende de la necesidad de NADPH + H⁺, glúcidos y ATP extra de la célula. En el caso de necesidad de ATP, los cloroplastos cierran el fotosistema II de forma que la energía se dirige a la síntesis de ATP en lugar de hacia la producción de NADPH + H⁺.

10.2. Etapa oscura: localización y desarrollo

En la fase oscura o biosintética **se utiliza la energía (ATP) y el NADPH + H⁺ obtenidos en la fase lumínica o fotoquímica para sintetizar materia orgánica a partir de sustancias inorgánicas**. Como fuente de carbono se utiliza el CO₂, como fuente de nitrógeno se utilizan los nitratos y nitritos; y como fuente de azufre se utilizan los sulfatos. Veamos a continuación la síntesis de los compuestos del carbono.

Se realiza mediante un proceso cíclico. Fue descubierto por el bioquímico norteamericano Melvin Calvin, por lo que recibe el nombre de **ciclo de Calvin**. En él se pueden distinguir varios pasos (fig. 7.21):

- **Fijación del CO₂**. En el estroma del cloroplasto, el CO₂ atmosférico se une a la pentosa **ribulosa-1,5-difosfato**, gracias a la enzima **ribulosa bifosfato carboxilasa-oxidasa** (más conocida como **rubisco**), y da lugar a un compuesto inestable de 6 carbonos, que se disocia en dos moléculas de **ácido 3-fosfoglicérico**. Se trata de moléculas con 3 átomos de carbono, por lo que las plantas que siguen esta vía metabólica se suelen denominar **plantas C3**.
- **Reducción del CO₂ fijado**. Mediante el consumo de ATP y del NADPH + H⁺ obtenidos en la fase luminosa, el ácido 3-fosfoglicérico es reducido a **gliceraldehido 3-fosfato**. Éste puede seguir dos vías:
 - 1^a - La mayor parte se invierte en regenerar la ribulosa-1,5-difosfato
 - 2^a - El resto, en otras biosíntesis:
 - a) El que se queda en el estroma del cloroplasto inicia la síntesis del almidón, ácidos grasos y aminoácidos.
 - b) El que sale al citosol, por un proceso similar a la glucólisis en sentido inverso, da lugar a glucosa y fructosa. Juntas forman sacarosa, que es el azúcar propio de la savia, al igual que la glucosa lo es de la sangre.
- **Regeneración de la ribulosa-1,5-bifosfato**. Se realiza a partir del gliceraldehido 3-fosfato, mediante un proceso complejo, en el que se suceden compuestos de 4, 5 y 7 carbonos.

En el ciclo de Calvin, por cada CO₂ incorporado, se precisan 2 NADPH + H⁺ y 3 ATP; se precisan, por tanto 6 vueltas para formar una molécula de glucosa. La fase oscura es, pues, un proceso puramente bioquímico: no requiere la presencia de luz, ni siquiera de clorofila.

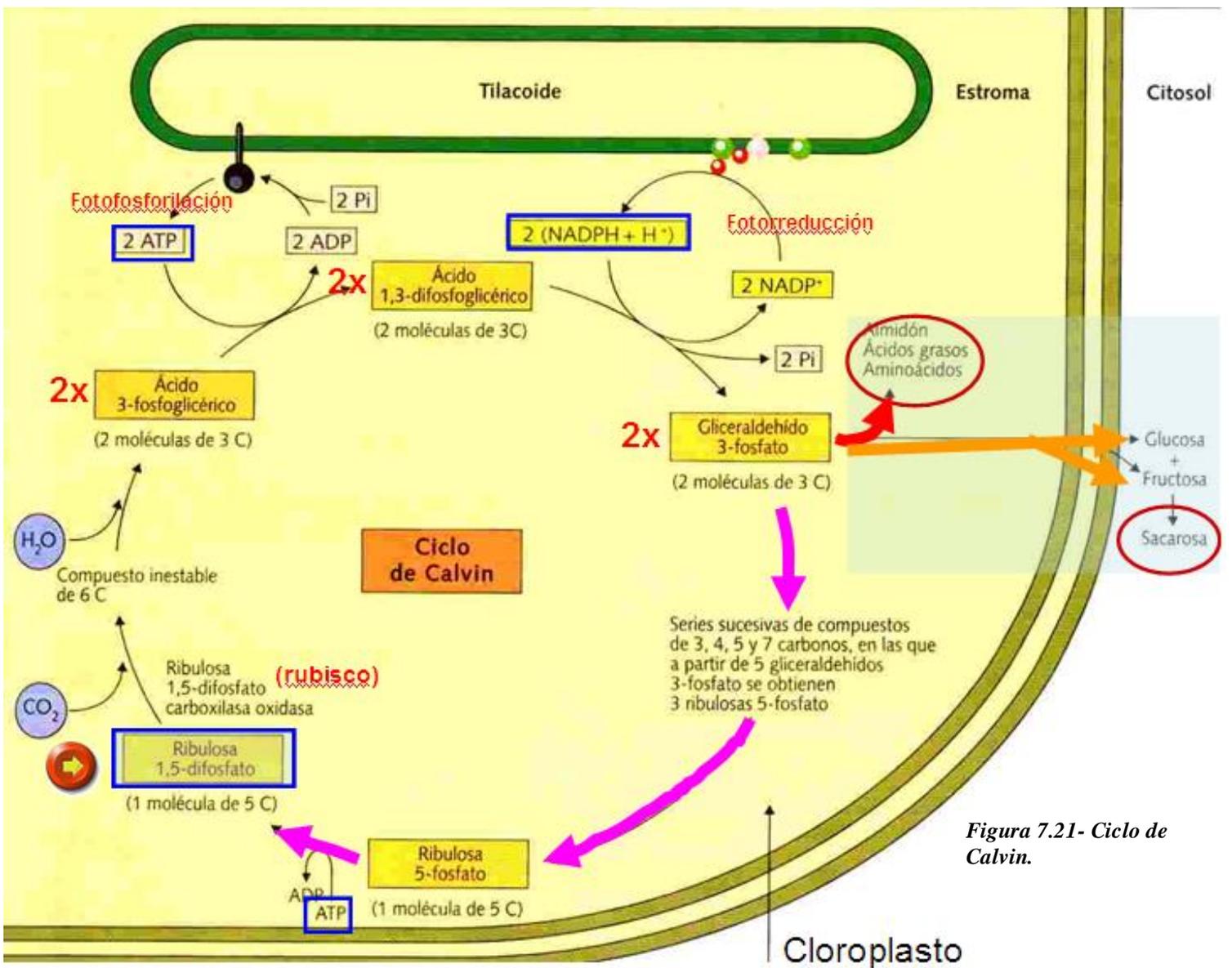


Figura 7.21- Ciclo de Calvin.

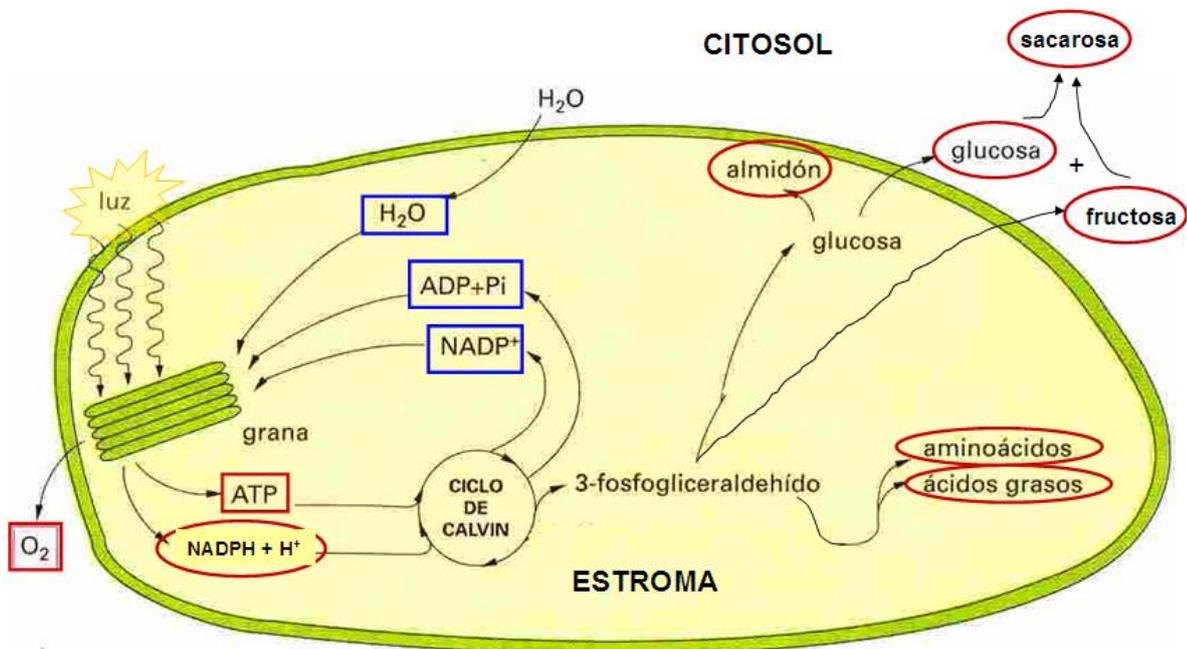


Figura 7.23.- Esquema de un cloroplasto mostrando la relación entre la fase luminosa y la fase oscura de la fotosíntesis de compuestos de carbono.

10.3. Balance de la fotosíntesis oxigénica del carbono

En la fase luminosa se produce el ATP y el NADPH + H⁺ necesarios para, en la fase oscura, reducir el CO₂ a materia orgánica.

Si, por ejemplo, se considera la síntesis de una molécula de glucosa (C₆H₁₂O₆), se observa que son necesarios 6 CO₂ y 12 H₂O. Esta agua libera sus 6 O₂ a la atmósfera, durante la fase luminosa, y aporta los 12 hidrógenos de la glucosa y los 12 hidrógenos necesarios para pasar los 6 O₂ sobrantes del CO₂ a H₂O.

En el ciclo de Calvin se precisan, por cada CO₂ incorporado, 2 NADPH + H⁺ y 3 ATP; así pues, para una glucosa (C₆H₁₂O₆), son necesarios 12 NADPH + H⁺ y 18 ATP.

Como intervienen 24 hidrógenos, aparecen 24 H⁺ y 24 e⁻, y como cada electrón precisa el impacto de dos fotones, uno en el fotosistema I y otro en el fotosistema II, se necesitan 48 fotones.

Como en la fase luminosa acíclica sólo se obtienen 1,33 ATP por cada H₂O, se producen 15,96 ATP; el resto hasta 18 se supone que proceden de la fase luminosa cíclica.

De forma global se puede concluir que la conversión de 6 moléculas de CO₂ en una molécula de azúcar de seis carbonos y la regeneración de la ribulosa-1,5-difosfato requieren 12 moléculas de NADPH + H⁺ y 18 moléculas de ATP. La reacción global de la fotosíntesis sería:



Este alto consumo de energía refleja el hecho de que el CO₂ es la forma más altamente oxidada de la cual se puede obtener carbono. Las reacciones que constituyen la **vía C3** ocurren en todas las algas y en la mayoría de las plantas, y presentan la única vía para que sus células conviertan el carbono inorgánico de la atmósfera en las complejas moléculas orgánicas necesarias para la vida.

13. SIGNIFICADO BIOLÓGICO DE LA FOTOSÍNTESIS EN LA NATURALEZA

La fotosíntesis posee un significado biológico fundamental: servir como soporte de la vida en la Tierra, desde su origen evolutivo en el pasado hasta la actualidad.

Desde el punto de vista evolutivo, la aparición de la fotosíntesis sobre la Tierra marcó un hito que condujo hacia la actual situación de nuestro planeta.

Cuando apareció la vida sobre la Tierra, hace unos 3.500 Ma (millones de años), la atmósfera carecía de oxígeno, por lo que los primeros organismos serían semejantes a bacterias anaerobias y obtendrían ATP por fermentación de sustancias orgánicas procedentes del medio, y originadas por síntesis abiótica, es decir, sin intervención de células.

El proceso fotosintético más primitivo pudo ser la fotofosforilación cíclica que, simplemente, proporcionaba un medio de obtener ATP, en un ambiente anaerobio, diferente a la fermentación. Seguramente, el siguiente paso fue una fotofosforilación acíclica que permite una fotosíntesis semejante a la realizada por las bacterias actuales

(fotosíntesis anoxigénica) ya que, el romper moléculas como el H_2S o como algunas orgánicas, requiere menos energía que romper el agua.

La fotosíntesis tuvo su origen en las bacterias. Los primeros organismos fotosintéticos eran capaces de reducir distintas fuentes de carbono. Para ello, creaban el poder reductor usando el hidrógeno atmosférico o el sulfuro de hidrógeno (H_2S), producido por los volcanes de la Tierra primitiva. Estas bacterias utilizaban la energía luminosa para romper el hidrógeno y acumular azufre. Actualmente, los descendientes de estas bacterias son las bacterias púrpuras y verdes del azufre. Estos organismos solo utilizaban en el proceso fotosintético el fotosistema I y no desprendían oxígeno.

La demanda de hidrógeno hizo recurrir a una nueva fuente de este elemento, el agua, produciéndose el consiguiente desprendimiento de oxígeno. Aparecen así los organismos fotosintéticos oxigénicos, los antepasados de las actuales cianobacterias. La liberación del oxígeno supuso la primera contaminación ambiental. Este gas se fue acumulando en la atmósfera, originando la capa de ozono capaz de impedir que los rayos ultravioletas llegasen a la superficie terrestre. La aparición de nuevos organismos que surgían como mutaciones de los anteriores, permitió una evolución de los organismos autótrofos y heterótrofos.

En resumen, las principales consecuencias de la aparición de la fotosíntesis oxigénica fueron:

- **Finalización de la síntesis abiótica de materia orgánica** ya que las condiciones oxidantes, que se mantienen en la actualidad, no permiten procesos semejantes a los ocurridos en las primeras etapas.
- **Aparición de los seres aerobios**, al poder adquirir un mecanismo respiratorio mucho más eficaz que la fermentación para obtener energía de las sustancias orgánicas, lo que permitió una gran expansión de la vida.
- **Formación de la capa de ozono (O_3)**, que se convirtió en una excelente pantalla protectora de las radiaciones de alta energía, posibilitando el desarrollo de la vida fuera del agua.

14. QUIMIOSÍNTESIS

La **quimiosíntesis** consiste en la síntesis de materia orgánica a partir de materia inorgánica utilizando la energía que se desprende en las reacciones de oxidación de determinadas sustancias inorgánicas. Los organismos que realizan estos procesos se denominan quimioautótrofos o quimiolitótrofos. Todos ellos son bacterias.

Muchos de los compuestos reducidos que utilizan, como el NH_3 o el H_2S , son sustancias procedentes de la descomposición de la materia orgánica. Al oxidarlas, las transforman en sustancias minerales (es decir, también inorgánica) como los nitratos (NO_3^-) y sulfatos (SO_4^{2-}), que pueden ser absorbidas por las plantas. Cierran, pues, los ciclos biogeoquímicos, posibilitando la vida en el planeta.

14.1 Fases de la quimiosíntesis

En la quimiosíntesis, al igual que en la fotosíntesis, también se pueden distinguir dos fases:

- **En la primera fase**, proceso parecido a la **respiración aerobia**, la reacción de oxidación de las sustancias inorgánicas constituye la fuente de energía para la fosforilación del ADP, en la **cadena respiratoria**, proceso denominado **fosforilación oxidativa** y siendo el oxígeno es el aceptor final de electrones. Se obtiene por lo tanto ATP y coenzima reducida (NADH + H⁺).
- **En la segunda fase**, se emplea el ATP y el NADH + H⁺ para sintetizar compuestos orgánicos a partir de sustancias inorgánicas (CO₂, NO₃⁻, SO₄²⁻, etc.). Las vías metabólicas seguidas coinciden con las de la fase oscura de la fotosíntesis. Por ejemplo, el carbono se incorpora a partir del CO₂, mediante el **ciclo de Calvin**; el nitrógeno se incorpora a partir de los nitratos, etc. Algunas especies de bacterias (P. e. *Rhizobium*, en las raíces de las plantas leguminosas) pueden incorporar nitrógeno a partir del nitrógeno atmosférico (N₂).

