

TRANSDUCCION Y DISTRIBUCION DE ENERGIA EN LAS MEMBRANAS FOTOSINTETICAS

*Diego González - Halphen
Carlos Gómez - Lojero¹*

INTRODUCCION

La fotosíntesis es un fenómeno biológico fundamental de transformación de energía electromagnética (luz) en energía química.

Todos los organismos fotosintéticos existentes, independientemente de su lugar en la escala evolutiva, comparten un mecanismo común en la transformación de la luz: la energía luminosa es convertida y almacenada en la forma de un gradiente electroquímico de protones a través de la membrana fotosintética. La energía de este gradiente sirve para sintetizar ATP, a partir de ADP y fosfato, cuando los protones que retornan a través del complejo membranal ATP sintetasa cierran el circuito. Esta última transformación energética es común a todos los seres vivos, de hecho, los complejos H^+ - ATP sintetasa que son capaces de atrapar la energía electroquímica de la membrana y utilizarla para la síntesis de ATP, han mantenido estructuras moleculares muy similares a lo largo de todo el período evolutivo.

Podemos distinguir dos tipos de fotosíntesis: fotosíntesis óxido-reductora en la que participa la clorofila y la bacterioclorofila y la foto-

¹ Miembros del Departamento de Bioquímica del Centro de Investigaciones y Estudios Avanzados del Instituto Politécnico Nacional de México.

síntesis que no involucra reacciones de óxido-reducción, donde participa fundamentalmente la bacterio-rodopsina.

La característica más importante de la fotosíntesis de óxido-reducción es la producción de ATP y de poder reductor. En este fenómeno, la energía luminosa promueve la generación de un oxidante y de un reductor.

El electrón excitado por la luz es transferido a un aceptor y después a través de una cadena transportadora de óxido-reductores, desde niveles de mayor a menor energía, en analogía a lo que ocurre en el fenómeno respiratorio.

Por otra parte, la fotosíntesis que no involucra reacciones de óxido-reducción, es decir, que se lleva a cabo en ausencia de un transporte de electrones, es característica de un solo género bacteriano, el *Halobacterium*, que sintetiza ATP por un mecanismo quimiosmótico simple donde un solo complejo membranar, la bacteriorrodopsina, transforma la energía luminosa en gradiente electroquímico de protones y éste es transformado en ATP por el complejo ATP – sintetasa.

A pesar de las generalidades antes mencionadas, podemos establecer diferencias importantes en la estructura y función de los sistemas transductores de energía luminosa en energía química, encontrando una interesante correlación entre el proceso evolutivo y la aparición de estructuras más organizadas y complejas encargadas de captar, transformar y utilizar la energía radiante.

EL FENOMENO

FOTOSINTESIS QUE NO INVOLUCRA REACCIONES DE OXIDORREDUCCION

TIPICA DE LA BACTERIA PURPURA
Halobacterium

DONADORES DE ELECTRONES

FOTOSINTESIS OXIGENICA
 $CO_2 + H_2O \xrightarrow{Luz} CH_2O + H_2 + O_2$

LA LLEVAN A CABO PLANTAS SUPERIORES, ALGAS Y CIANOBACTERIAS

AGUA

FOTOSINTETICO

OXIDORREDUCTORA: $CO_2 + 2H_2A \xrightarrow{Luz} (CH_2O) + H_2O + 2A$

FOTOSINTESIS

$CO_2 + H_2S \xrightarrow{Luz} (CH_2O) + H_2O + 2S$

ALGUNAS CIANO-BACTERIAS
Cyanothrix
Spirulina

BACTERIAS VERDE AZUFROSAS
Chlorobium

BACTERIAS PURPURAS AZUFROSAS
Crocococcus

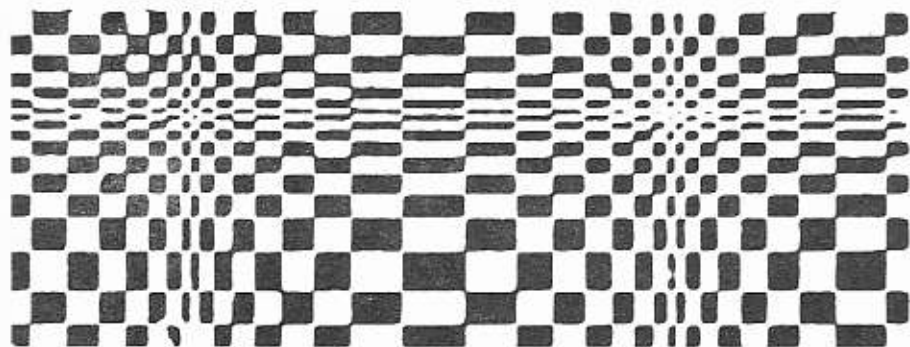
SULFUROS
TIOSULFATO
HIDROGENO

ANOXIGENICA

$2C_3H_8 + CO_2 \xrightarrow{Luz} (CH_2O) + H_2 + H_2O$

BACTERIAS PURPURAS NO AZUFROSAS
Rhodospirillum rubrum

COMPUESTOS ORGANICOS SIMPLES: SUCCINATO Y MALATO-HIDROGENO.



FOTOSINTESIS DE HALOBACTERIAS

Podemos considerar el mecanismo fotosintético más sencillo el que presentan las bacterias púrpuras carentes de clorofila que habitan en medios de alta salinidad.

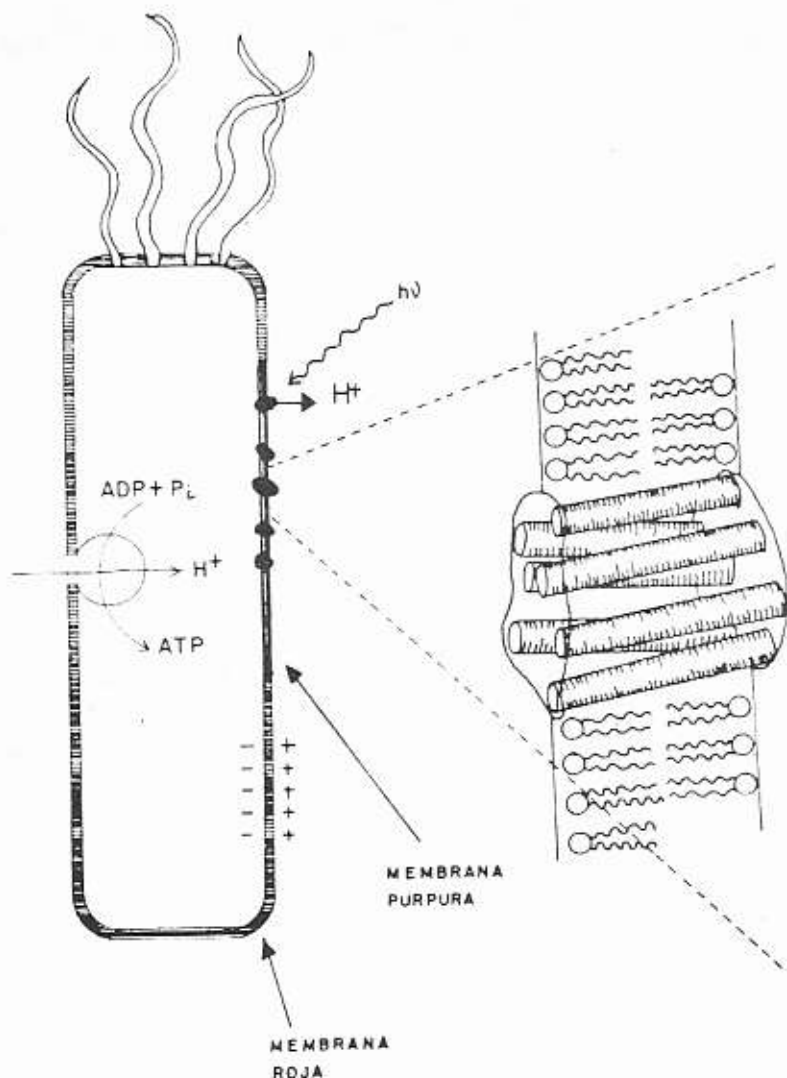
La membrana púrpura, que es continuidad de la membrana plasmática de estas bacterias halofílicas, se desarrolla en condiciones de baja tensión de oxígeno. Contiene un solo complejo proteico formado por un trímero de bacteriorrodopsina al cual debe su color.

La bacteriorrodopsina, el completo cromóforo — proteína, está formado por un polipéptido de 25,000 de peso molecular y el cromóforo 11 *cis*-retinal unido covalentemente, este complejo opera como una bomba de protones al ser excitado por la luz. La dirección de los protones es de adentro hacia afuera de la célula dando lugar a la formación de un gradiente electroquímico de protones. Este gradiente resultante puede ser utilizado para la síntesis de ATP por la ATP-sintetasa localizada en la membrana plasmática, o bien para fenómenos de transporte.

La distribución asimétrica de protones puede conceptualizarse como energía deslocalizada y como una función distributiva primaria, es decir el vínculo entre la trasducción de energía luminosa en gradiente electroquímico y la trasducción de este gradiente en energía química (ATP).

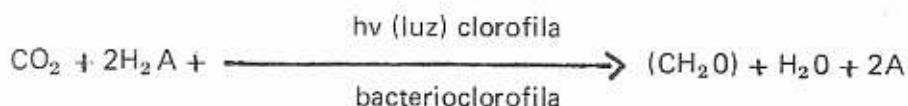
La fortuna que representa el poder separar y aislar la membrana púrpura del resto de la membrana plasmática, acarreado consigo

su único complejo proteico, ha permitido hacer estudios de la estructura del complejo de bacterio-rodopsina en su ambiente natural por técnicas como la difracción de electrones, por lo que constituye la proteína intrínseca de membrana mejor conocida a nivel estructural. Este tipo de técnicas no han podido ser aplicadas todavía a otros complejos membranales.



FOTOSÍNTESIS OXIDO-REDUCTORA

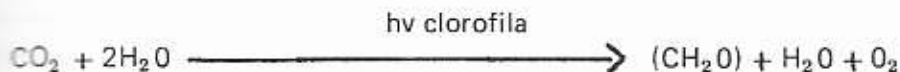
Los trabajos pioneros de Van Niel dieron lugar a un concepto unitario de la fotosíntesis donde este fenómeno puede expresarse en la fórmula:



donde H_2A aparece genéricamente como un sustrato oxidable (donador de electrones). En esta reacción luminosa, mediada por clorofila o bacterioclorofila, la oxidación de H_2A en A se asocia a la reducción de CO_2 a carbohidrato (CH_2O).

Dentro de esta generalización podemos distinguir dos tipos de fotosíntesis: la fotosíntesis oxigénica propia de cianobacterias, algas y plantas superiores y por otra parte la fotosíntesis anoxigénica, propia de bacterias y facultativamente en algunas cianobacterias.

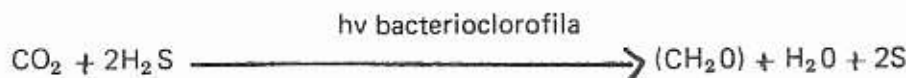
En el primer caso, la ecuación general para el fenómeno fotosintético asociado a la producción de oxígeno puede expresarse como:



Donde el oxígeno proviene de la fotólisis del agua.

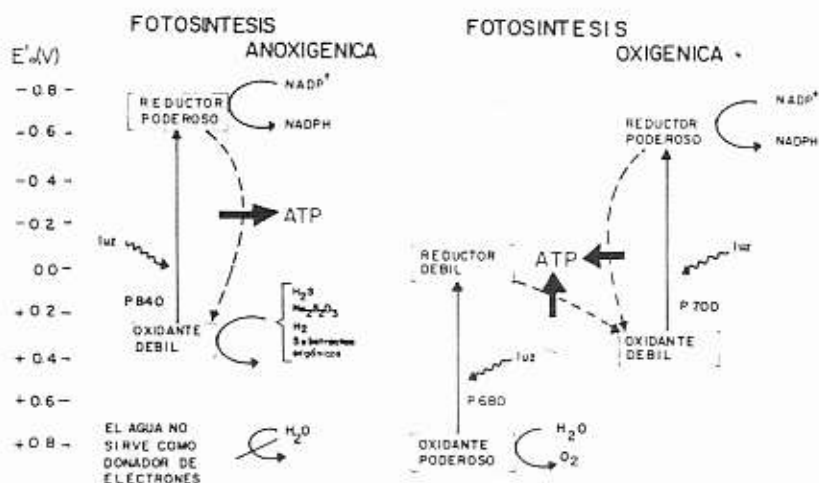
En el segundo caso, el de la fotosíntesis anoxigénica, en el cual las especies reductoras involucran una serie de sustancias que incluyen H_2 , H_2S , tiosulfato y una gran variedad de compuestos orgánicos sim-

ples como alcoholes y ácidos grasos, la ecuación general puede ser substituida en cada caso especial. Así, para el caso en el cual los sulfuros actúan como donadores de electrones, la ecuación quedará como sigue:



La vida de estos organismos queda supeditada a la existencia de los donadores de electrones mencionados, los cuales pudieron ser muy abundantes en una biósfera reductora en épocas remotas, pero que en nuestro medio ambiente actual están restringidos a ciertos habitats especiales.

Desde una perspectiva evolutiva, el eventual agotamiento de estas substancias sin la regeneración de las mismas por algún otro ser vivo, traería como consecuencia la restricción de la sobrevivencia de estos organismos fotosintéticos. Es notable entonces observar bajo este punto de vista, la aparición de la fotosíntesis oxigénica que conlleva una transformación en el tipo de vida sobre el planeta.



La molécula más abundante en la tierra que contiene hidrógeno es el agua, ya que es el compuesto químico de menor energía donde participa el hidrógeno. La posibilidad de obtener poder reductor a partir de este sustrato inagotable permite mantener el ciclo vital sobre la tierra: la formación de compuestos de alta energía y oxígeno a partir de las moléculas simples como el agua y el CO_2 , utilizando la energía radiante y la eventual degradación y transformación de los compuestos de alta energía por los organismos que respiran y consumen oxígeno, con la regeneración del agua y el CO_2 .

Este paso evolutivo no solo representó una ventaja para los organismos fotosintéticos, sino también la perspectiva para los heterótrofos de oxidar combustibles hasta moléculas con mínimo contenido de energía como son el CO_2 y el H_2O una vez que se generó el O_2 atmosférico.

Arrancarle electrones al agua para utilizarla como un donador requiere de la generación de un oxidante poderoso. Esto limita por restricciones termodinámicas (energía contenida en un cuanto de luz) la generación del poder reductor hasta sólo un reductor débil, comparable a los sustratos que utilizan las bacterias fotosintéticas. El relevo de este reductor débil por otro fotosistema, lleva a la formación del reductor poderoso requerido para la fijación de bióxido de carbono. Dicho de otra manera, un evento mediado por dos actos fotoquímicos permite llevar a un electrón con potencial redox de baja energía (positivo) hasta un potencial redox de alta energía (negativo). Esto es precisamente lo que sucede en la fotosíntesis oxigénica, donde el donador de electrones es el agua, substancia de muy bajo poder reductor. Un solo acto fotoquímico es insuficiente para generar un reductor poderoso, pero la presencia de un segundo acto luminoso concatenado al primero, permite llevar al electrón hasta un estado de mayor energía.

La fijación de CO_2 y/o de compuestos inorgánicos de nitrógeno, requiere de dos productos básicos del fenómeno fotosintético luminoso: energía química en la forma de ATP y poder reductor en la forma de NADPH. (NADH en bacterias fotosintéticas).

ORGANIZACION Y SECUENCIA DE EVENTOS EN EL FENOMENO FOTOSINTETICO

Tratando de encontrar una relación entre estructura y función, podemos distinguir dos componentes principales entre las especies moleculares involucradas en el fenómeno fotosintético.

Por una parte los complejos membranales, que podemos definir como estructuras proteicas intrínsecas de membrana formadas por unidades polipeptídicas con superficies complementarias y que mantienen interacciones más fuertes entre sí que con los lípidos circundantes, por lo que constituyen unidades funcionales cuya orientación en la bicapa lipídica les permite llevar a cabo procesos vectoriales.

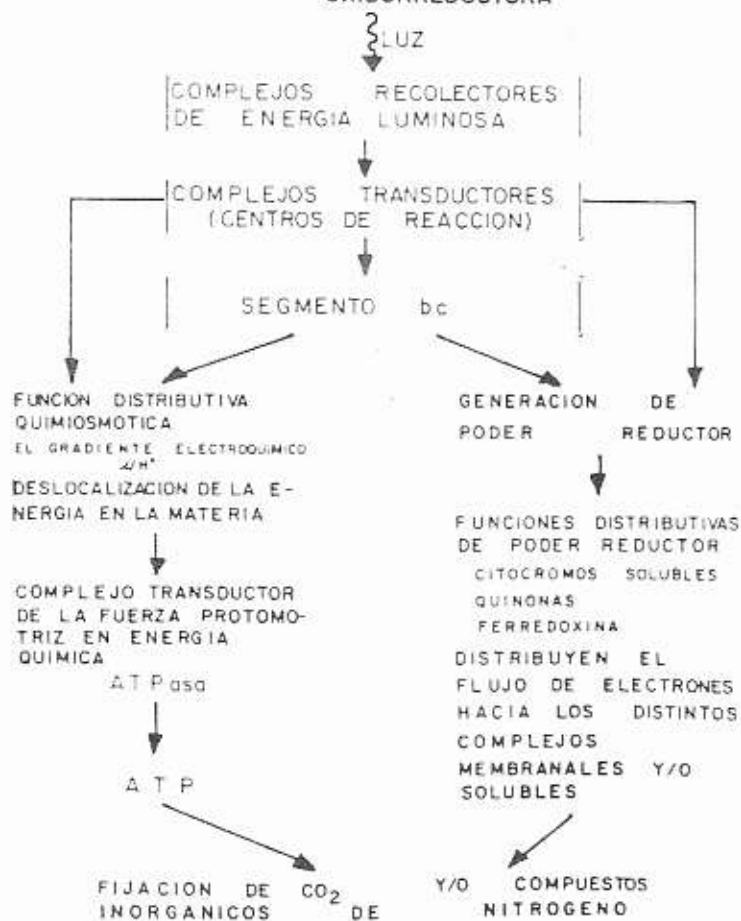
Podemos considerar la existencia de 4 complejos membranales esenciales:

- 1) Complejos antena. Son estructuras cosechadoras de energía luminosa que recolectan y transfieren la luz hasta los centros procesadores.
- 2) Complejos fotoquímicos: los centros de reacción. Estos complejos llevan a cabo la transformación de la luz en energía de oxidorreducción. (Transductores de energía luminosa en poder reductor).
- 3) Segmento b c. Complejo organizado de varios componentes donde los electrones son transportados a través de ellos dando lugar a la translocación de protones y la formación de un gradiente. (Transductor de poder reductor en gradiente electroquímico).
- 4) El complejo ATP-sintetasa donde el gradiente electroquímico es aprovechado y transformado en la síntesis de ATP, la molécula distribuidora de energía más importante en todos los seres vivos.

Por otra parte, existen componentes más sencillos pero no menos importantes, encargados de distribuir la energía entre los mismos complejos y otros sistemas enzimáticos solubles. A estos componentes los denominamos sistemas distribuidores de energía.

- 1) Distribuidores, del poder reductor.

TEMPORALIDAD DE LOS EVENTOS DE LA FOTOSINTESIS OXIDORREDUCTORA



- a) Quinonas. Substancias liposolubles móviles.
- b) Ferredoxinas, citocromos tipo c solubles y flavodoxinas: proteínas extrínsecas de membrana.

2) Gradiente electroquímico de protones.

Hemos incluido dentro de las funciones distributivas al gradiente electroquímico como la función encargada de deslocalizar y conservar la energía, para recordar el papel fundamental estructural de la membrana en el fenómeno de la conversión de energía.

1) Complejos transductores de energía intrínsecos de membrana

1.1) Complejos recolectores de energía luminosa

En todos los organismos fotosintéticos, la naturaleza ha diseñado mecanismos y estructuras adecuados para recolectar y transferir útilmente la energía luminosa.

Todos los complejos encargados de cosechar la luz comparten características en común: están constituidos por proteínas asociadas a cromóforos, que son estructuras químicas que absorben la luz con gran eficiencia cuántica y que se encuentran embebidas en un ambiente proteico que les provee una orientación adecuada.

Así, los cromóforos o pigmentos recolectores de luz, están orientados dentro de estas proteínas de tal manera que la luz es captada y transferida eficientemente hasta los centros procesadores de energía luminosa.

Dentro de los cromóforos podemos distinguir aquellos pigmentos esenciales (clorofila a y bacterioclorofila a) sin los cuales no se llevaría a cabo el fenómeno fotosintético y los pigmentos accesorios: carotenos, ficobilinas (ficoeritrina, ficocianina, y aloficocianina), clorofila b, y las bacterioclorofilas b y c.

Los pigmentos accesorios recolectan la luz y la transfieren a los pigmentos esenciales; el papel que juegan es el de permitir aprovechar una región mayor del espectro luminoso que incide sobre la superficie de nuestro planeta.

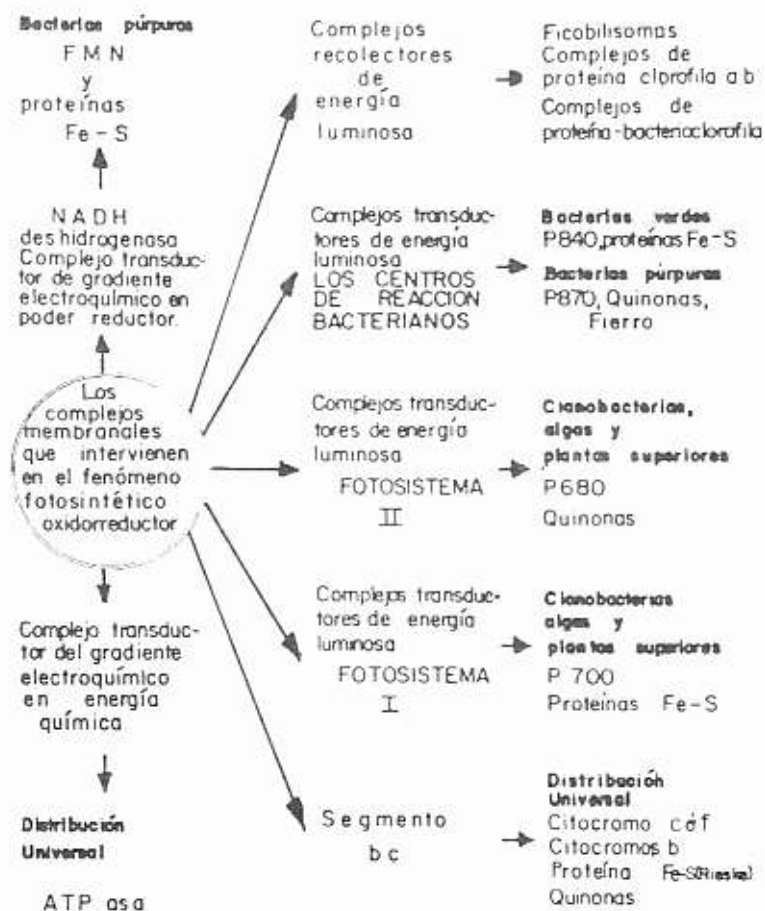
La radiación solar que llega con mayor intensidad sobre la tierra es el llamado espectro visible y el cercano infrarrojo. Esto es debido a que la capa de ozono impide el paso de la luz ultravioleta y por otro lado, una gran parte de la radiación infrarroja es absorbida por el agua y por moléculas presentes en el aire. De esta manera, la radiación accesible para la fotosíntesis se encuentra limitada al rango de 400 a 1200 nanómetros.

No resulta sorprendente entonces, que en la evolución de los organismos fotosintéticos se hayan desarrollado pigmentos diversos con los cuales se absorbe todo este rango del espectro sin competir entre ellos.

Algunos de estos pigmentos cumplen además una función protectora, este es el caso de los carotenos, que evitan la reacción entre

clorofila excitada y oxígeno, lo cual dañaría irreversiblemente al cromóforo esencial.

El sistema cosechador de luz mejor caracterizado es el de la bacteria verde *Chlorobium limicola* debido a que es una proteína hidro-



soluble que ha podido ser cristalizada y estudiada por difracción de rayos X.

Su unidad está formada por 3 polipéptidos, cada uno con siete bacterioclorofilas c. Estos complejos están adosados a la membrana fotosintética constituyendo por lo tanto, proteínas extrínsecas de membrana. Sin embargo, cuantitativamente representan solo una pequeña

fracción del total de complejos cosechadores de luz de esta bacteria.

Las ficobilinas presentes en cianobacterias y algas rojas están constituidas por proteínas que contienen como cromóforo a las bilinas, pigmentos parecidos a la bilis humana, es decir, moléculas tetrapirrólicas lineales. Existen pequeñas diferencias químicas entre los pigmentos, sin embargo parece ser más importante el ambiente que cada proteína le proporciona al cromóforo y que define sus propiedades ópticas.

Las cianobacterias tienen como pigmento más abundante a la ficocianina y presente en menor proporción a la aloficocianina, ambos organizados en un complejo macromolecular de cerca de un millón de peso molecular, adosado a la membrana fotosintética llamado ficobilisoma.

Los ficobilisomas de las algas rojas son agregados proteicos de mayor tamaño (3 millones) constituidos principalmente por ficoeritrina y en menor proporción por ficocianina y aloficocianina.

Así, el color característico verde azul de las cianobacterias se debe a la presencia mayoritaria de ficocianina y clorofila; el de las algas rojas a la presencia mayoritaria de ficoeritrina.

A partir de la aparición de la clorofila b en las algas verdes, el pigmento cosechador habitual del reino vegetal lo constituye la proteína recolectora que contiene clorofila a y b. Esta es ya una proteína intrínseca de membrana que forma complejos asociados a los centros de reacción.

En el fenómeno de la transformación de energía luminosa se requiere entonces, por una parte, una buena superficie de pigmento encargado de absorber eficientemente la luz, y por otra parte, se requieren sistemas enzimáticos que estabilicen los productos fotoquímicos formados.

La naturaleza ha diseñado un mecanismo en el cual una gran cantidad de moléculas de pigmento antena (alrededor de 400) recolectan la luz y la transfieren hasta un solo centro enzimático donde la energía luminosa recibida es transformada en energía de óxido-reducción (generación de poder reductor).

Estos sitios procesadores de luz se conocen como centros de reacción.

Transferencia de energía luminosa en algas rojas



CARACTERISTICAS DE ABSORCION DE LOS PIGMENTOS

PIGMENTO	A max (nm)	ZONA DEL ESPECTRO
bacterioclorofila	390	violeta
bacterioclorofila b	800	infrarrojo
clorofila a	400	violeta
	1000	infrarrojo
clorofila a	430	azul
clorofila b	670	rojo
clorofila b	440	azul
ficoeritrina	660	rojo
ficocianina	550	verde
aloficocianina	620	rojo
carotenos y carotenoides	650	rojo
	400 – 550	violeta al verde

1.2) Los centros de reacción

La luz captada y transferida por los complejos antena es capaz de inducir un cambio químico en los centros procesadores de energía conocidos como centros de reacción.

Estos centros también están formados por un pigmento fotosintético asociado a proteína: generalmente consiste en un par de clorofilas a en el caso de cianobacterias, algas y plantas superiores, o en un par de bacterioclorofilas en el caso de las bacterias.

Este pigmento recibe su nombre con base en la longitud de onda en la cual se excita, así tenemos P680, P870, P700 etc, donde la letra P se refiere a pigmento.

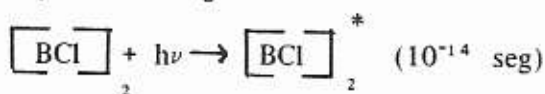
La luz provoca la oxidación de este cromóforo, es decir, provoca el paso de un electrón desde su estado basal hasta un estado excitado de mayor energía y lo transfiere a un aceptor de electrones que forman parte del mismo complejo. Generalmente se trata de quinonas como en el caso del fotosistema II y de los centros de reacción bacterianos o de una serie de proteínas hierro-azufre de bajo potencial como en el caso del fotosistema I y del centro de reacción de bacterias verde azufrosas.

Existen ciertas formas de energía que no pueden ser almacenadas: una de ellas es la energía radiante, por lo que para poder utilizarla hay que transformarla en otros tipos de energía más estables. Desde este punto de vista podemos entender la "intención" de la naturaleza al establecer reacciones parciales que permiten llegar a la mayor eficiencia de transformación y almacenamiento de la energía.

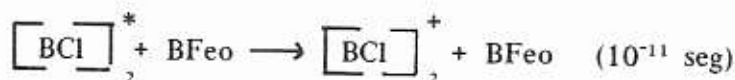
La estrategia seguida parece ser la estabilización secuencial hacia formas de energía de mayor vida media.

Ejemplificaremos esto con lo que conocemos de los eventos fotosintéticos iniciales del centro de reacción bacteriano:

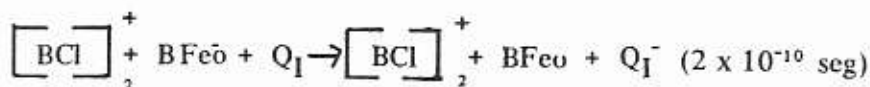
1. Absorción de la luz por el dímero de bacterioclorofila (BCl del centro de reacción. Un electrón de este dímero es excitado, pasando a niveles mayores de energía.



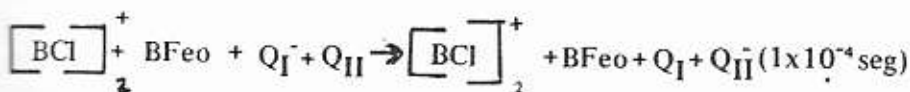
2. El electrón es transferido hasta su aceptor bacteriofeofitina, (BFeo):



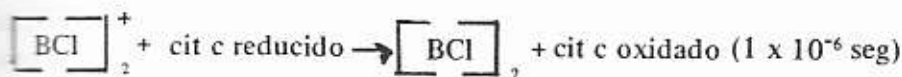
3. La bacteriofeofitina transfiere su electrón a un siguiente aceptor (quinona Q_I) más estable:



4. La quinona transfiere el electrón hasta una segunda quinona Q_{II} , que posteriormente distribuye este poder reductor generado.



5. Por otra parte, el dímero de bacterioclorofila, recupera el electrón donado por el citocromo c soluble. De esta manera el centro de reacción está listo para un nuevo evento fotoquímico:



La secuencia de eventos señalada, da origen a un flujo de electrones a través de diferentes intermediarios fotosintéticos, es decir, se genera poder reductor.

Todos los eventos luminosos y de óxido-reducción se llevan a cabo dentro de estos centros de reacción: complejos proteicos intrínsecos de membrana de varias subunidades.

La versatilidad enorme de las estructuras proteicas permite el reconocimiento enzimático entre sistemas diferentes. Así, el centro de reacción bacteriano interactúa con el citocromo c, proteína extrínseca de membrana distribuidora de energía, de la cual recupera su electrón.

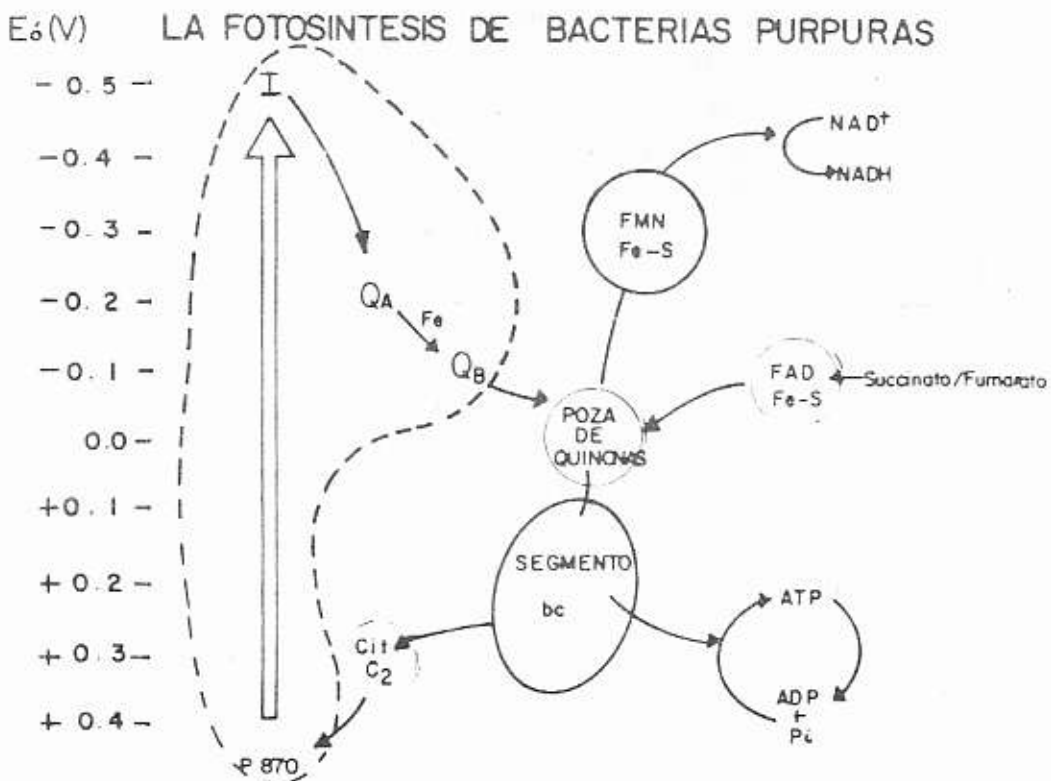
Por otra parte, el complejo interactúa con las quinonas, sustancias liposolubles libres que cumplen otra función distributiva de energía, al recibir los electrones generados en el evento fotoquímico y repartirlos hacia otros complejos membranales (segmento b-c).

1.3) El complejo b-c

Podemos considerar al complejo b-c como el transductor del poder reductor en gradiente electroquímico. A través de este complejo, que esencialmente consiste en una asociación de 2 citocromos b, proteínas con quinonas, citocromo c de membrana y una sulfoferroproteína de alto potencial, los electrones provenientes de los eventos fotoquímicos son transferidos a través de esta serie de oxidorreductores. El paso de los electrones a través de este complejo, el cual mantiene una estructura y una orientación definida dentro de la membrana, da lugar a la transferencia de protones del exterior al interior de esta membrana fotosintética.

Como se sabe en muchos componentes biológicos intervienen los protones como parte esencial de las reacciones de oxidorreducción. Cuando estas reacciones se llevan a cabo en componentes solubles, la transferencia de electrones y de protones no tiene dirección ya que ocurre en todos sentidos en el seno del líquido. Sin embargo, cuando estas reacciones se llevan a cabo en una estructura organizada, como la membrana, el flujo de electrones tiene direccionalidad y da lugar a una entrada neta de protones. Esta diferencia en la concentración de proto-

nes en el interior y en el exterior de la membrana, trae como consecuencia una diferencia medible tanto de pH (por la concentración de hidrogeniones) como de cargas (más iones positivos en el interior). La suma de estos dos componentes da lugar a una diferencia de potencial entre uno y otro lado de la membrana conocido como el gradiente electroquímico, fuerza protomotriz o simplemente $\Delta\mu H^+$.



$$\Delta\mu_{H^+} = \Delta\psi - Z\Delta pH$$

donde:

$$Z = \frac{2.3 R T}{n F} = 60 \text{ mV a temperatura ambiente}$$

$\Delta\mu_{H^+}$ = Potencial electroquímico de protones

$\Delta\psi$ = Potencial de membrana

ΔpH = pH interno - pH externo

R = Constante de los gases

T = Temperatura

F = Número de Faraday

n = Número de electrones transferidos

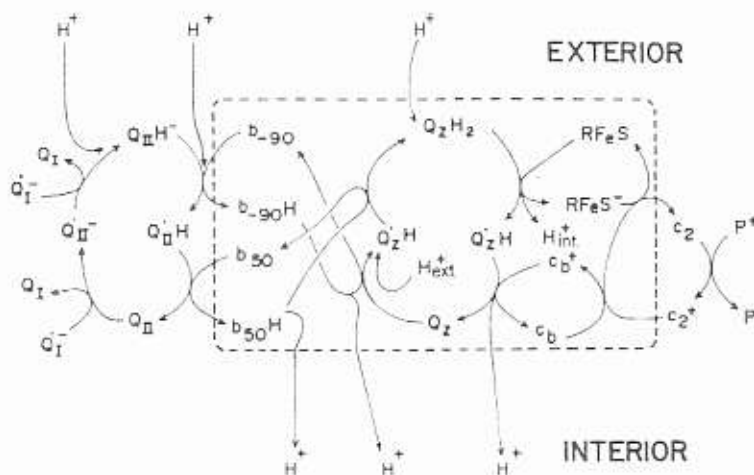
Los últimos hallazgos experimentales obtenidos con este segmento, tanto desde el punto de vista fisicoquímico, es decir, el estudio de las cinéticas de óxido-reducción y de transporte de electrones; como desde el punto de vista bioquímico, el aislamiento y caracterización de los componentes, han estructurado la idea de que este complejo aparece como un componente universal en el transporte vectorial de electrones, que da origen a la formación de energía electroquímica.

De esta manera, el complejo b-c aparece como intermediario en el flujo de electrones de la fosforilación oxidativa mitocondrial, en el flujo cíclico de electrones que se establece en la fotosíntesis bacteriana, como la cadena que une al flujo de poder reductor entre los dos fotosistemas de algas, cianobacterias y plantas superiores así como en la foto-fosforilación cíclica que se establece con la participación única del fotosistema I.

Hemos hablado del complejo b c como una generalidad, tratando de enfatizar su carácter universal, sin embargo, hay que señalar los distintos componentes que integran al segmento en las diferentes es-

pecies. Así tenemos que los nombres correspondientes del complejo son: en plantas superiores la plastoquinol – plastocianina óxido-reductasa; en cianobacterias, la plastoquinol - citocromo C_{553} óxidoreductasa y en bacterias, la ubiquinol - citocromo c_2 óxido - reductasa.

Los resultados obtenidos en el estudio de este último complejo se resumen en el siguiente modelo propuesto por A.R. Crofts.



Este esquema se ha incluido con la finalidad de llamar la atención acerca de los modelos actuales que exhiben el flujo de electrones y el movimiento vectorial de los protones a través de la membrana. Este esquema fue tomado del trabajo del Dr. A. R. Crofts. Es el primer modelo donde se propone un transporte de electrones en paralelo. Las quinonas se muestran en sus dos estados de óxido-reducción, con un electrón (semiquinona) y con dos (hidroquinona).

1.4) El complejo H^+ - ATP sintetasa

Los complejos H^+ - ATP sintetasa son capaces de atrapar la energía electroquímica de la membrana y utilizarla en la síntesis de ATP. Podemos distinguir tres componentes estructurales fundamentales: una porción membranal encargada del transporte de protones, un componente extrínseco de membrana donde reside el sitio activo el cual lleva a cabo la síntesis de ATP y un tercer elemento proteico que une al canal de protones y al componente catalítico.

Exceptuando algunas subunidades de este complejo, las H^+ - ATPasas han mantenido estructuras muy similares a lo largo de todo el período evolutivo, y a pesar de su arquitectura compleja de múltiples subunidades, ha persistido una estructura diseñada para el aprovechamiento y transformación del gradiente electroquímico de energía química que evita además las pérdidas inútiles de energía.

Existen dos formas básicas de entender la unión de dos sustancias químicas con la misma carga, de manera que puedan reaccionar entre sí. La primera es suprimiendo la carga de uno de los componentes para abatir la repulsión. La segunda es proporcionar tensión suficiente a la estructura que contiene a estos elementos antagónicos, de manera que las fuerzas de atracción superen a las de repulsión.

La reacción de síntesis de ATP involucra precisamente la participación de dos especies cargadas: tanto el fosfato como el ADP se presentan en forma aniónica a pH neutro,



La reacción implica pues, el acercamiento del ácido fosfórico al ADP y la salida de agua, intercambio químico que requiere de energía para poder llevarse a cabo.

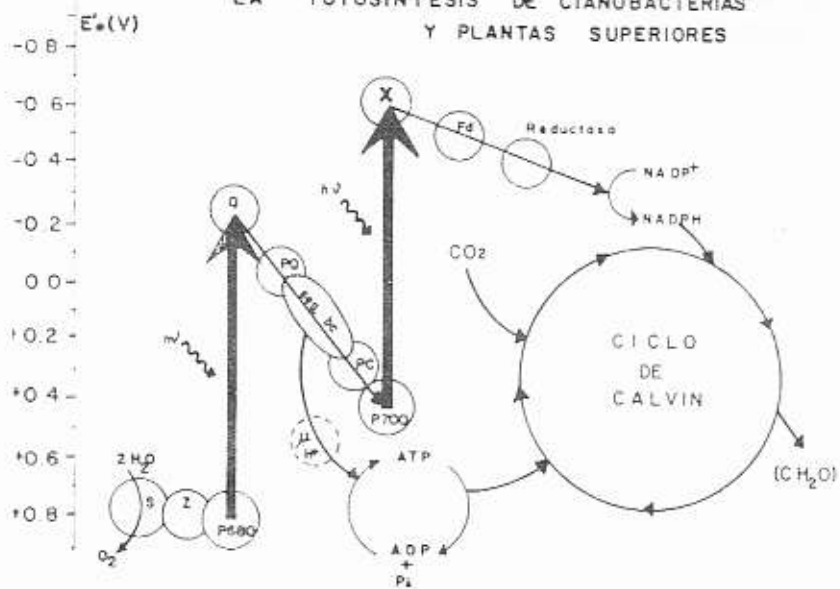
Dos hipótesis fundamentales tratan de explicar el mecanismo básico con el que realiza esta reacción el complejo ATP-sintetasa.

La hipótesis directa propone que los protones llegan directamente al sitio activo de la enzima y hacen desaparecer la carga negativa de uno de los componentes.

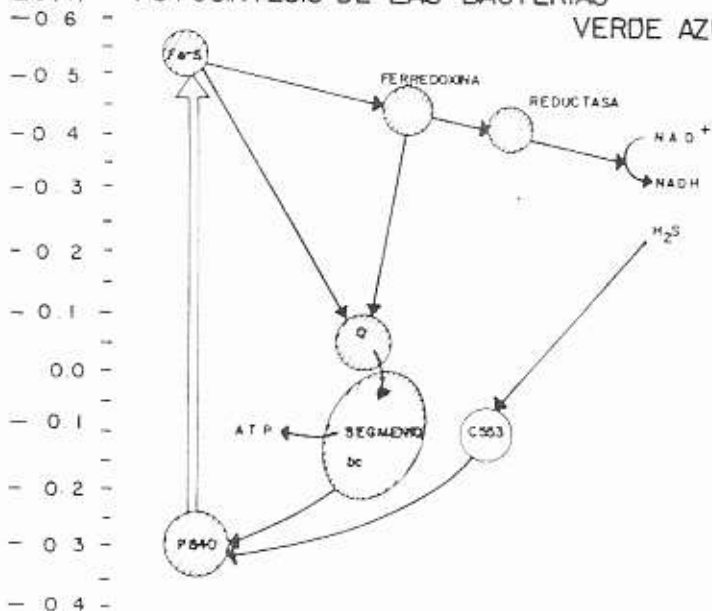
La hipótesis indirecta o conformacional propone que el paso de los protones por la enzima, en un sitio distante al centro activo, produce un cambio conformacional que permite juntar al fosfato y al ADP. Esta hipótesis fue propuesta en analogía a lo que sucede en el complejo actina-miosina.

La elucidación del mecanismo de síntesis de ATP y de los múltiples cambios coordinados que lleva a cabo esta maravillosa enzima, sigue siendo uno de los retos más interesantes de la bioquímica actual.

LA FOTOSINTESIS DE CIANOBACTERIAS
Y PLANTAS SUPERIORES



FOTOSINTESIS DE LAS BACTERIAS
VERDE AZUFROSAS



1.5) La NADH deshidrogenasa (NADH ubiquinona óxido reductasa)

Quizá este sea uno de los complejos que fueran más tempranamente reconocidos en la mitocondria, de hecho también se le conoce como el Complejo I de Hatefi. La caracterización del complejo reveló 5 subunidades polipeptídicas, un flavín-mononucleótido (FMN) y cuatro centros hierro-azufre reconocidos por espectroscopía de resonancia para magnética del electrón. Sin embargo, el análisis del contenido de hierro y sulfuros es entre 16 y 20 por cada FMN, lo que habla de complejos sulfoferricos cúbicos de 4 fierros - 4 azufres o bien, de que aún existen formas óxido-reductoras no reconocidas por las técnicas habituales.

2) Funciones Distributivas

2.1) Sistema de membrana distribuidores de energía

2.1.a) Sustancias liposolubles móviles: las quinonas.

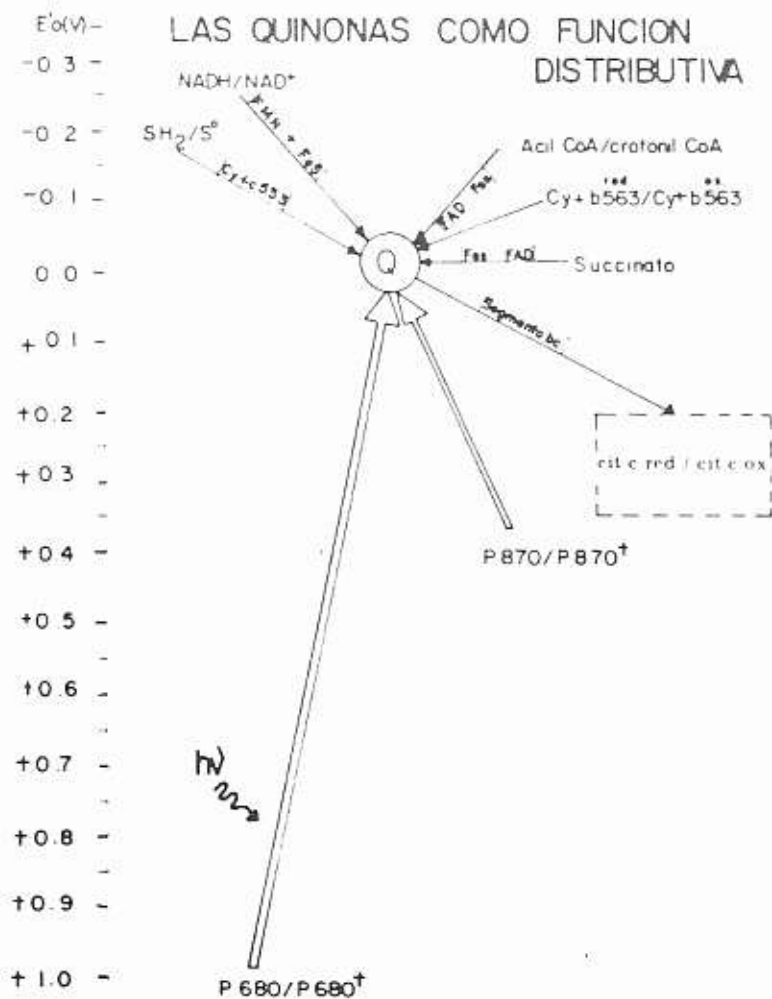
Las quinonas son óxido-reductores liposolubles. En esencia son anillos aromáticos, derivados del benceno como la ubiquinona de bacterias y mitocondrias y la plastoquinona de cianobacterias, algas y cloroplastos. También existen quinonas derivadas del naftaleno, como la menaquinona y la filoquinona, presentes en algunas bacterias como *Chromatium*. No obstante su universalidad biológica, su importancia no ha sido reconocida sino hasta recientemente, al descubrirse su participación en diversos sistemas tales como el segmento b-c y los centros de reacción. En estos complejos, participan como grupos prostéticos y dependiendo del medio ambiente proteico en el cual se encuentran, presentarán diversos potenciales de óxido-reducción.

La característica sobresaliente de estos óxido-reductores con respecto al NAD y a los citocromos es que presentan dos estados de óxido-reducción. Esto abre la posibilidad de realizar transformaciones redox de uno y dos electrones.

Las quinonas son los recolectores comunes de diversas deshidrogenasas membranales en sistemas respiratorios, también son los reductores del segmento b-c. A diferencia del citocromo c, la ferredoxina y el NAD, que llevan a cabo sus funciones distributivas de poder reductor en un medio acuoso, las quinonas cumplen este papel en un medio intramembranal, de tal forma que pueden ser consideradas las coenzimas por antonomasia del interior de la membrana.

Este complejo funciona en el fenómeno respiratorio acarreado poder reductor desde niveles de alta energía hasta niveles de baja energía, transformando la diferencia de ésta en fuerza protomotriz.

En el fenómeno fotosintético de las bacterias púrpuras su importancia reside en efectuar al proceso inverso: aumentar la energía de los electrones provenientes de la ubiquinona utilizando el gradiente electroquímico de protones (gradiente generado por los centros de reacción y el segmento b c) para la síntesis de NADH, poder reductor indispensable en la fijación de CO_2 .



2.1.b) Proteínas extrínsecas de membrana: citocromos tipo c

Los citocromos son proteínas con un grupo prostético común: el hemo. Su distribución entre los seres vivos es universal y se han identificado una gran variedad de ellos.

El medio ambiente proteico en que se encuentra el grupo hemo define sus propiedades óxido-reductoras en cada tipo de citocromo.

Varios de estos citocromos son proteínas intrínsecas de membrana que intervienen como un elemento estructural y funcional de los complejos transductores membranales, por ejemplo segmento b-c y el complejo de la citocromo oxidasa.

Sin embargo, también existen citocromos hidrosolubles que generalmente son del tipo c. La definición más estricta del citocromo tipo c es el de una proteína que tienen unido covalentemente a su grupo prostético, el grupo hemo, a través de uniones tioéster.

Estas proteínas extrínsecas de membrana distribuyen el poder reductor a distintos complejos membranales. Así, el citocromo c_2 soluble bacteriano, mediará la transferencia de electrones entre el complejo b-c y el centro de reacción, recibiendo poder reductor del primero y reponiendo electrones al segundo.

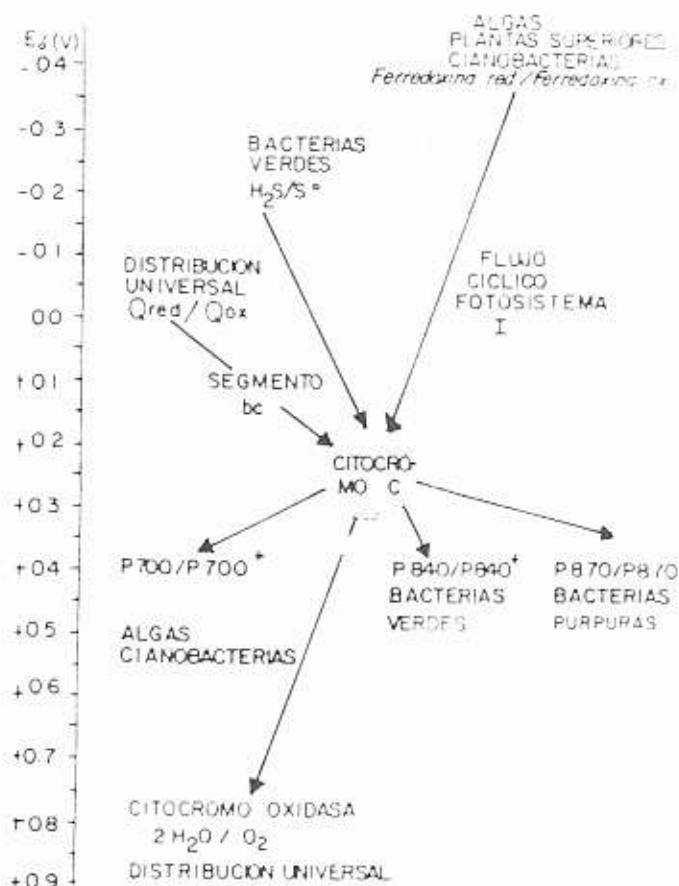
Una función fisiológica activa, requiere tanto de la generación como de la distribución de energía. La generación de energía en el fenómeno fotosintético requiere de procesos vectoriales. El diseño de los complejos membranales proporciona la rigidez y orientación suficiente para llevar a cabo transducciones de energía con direccionalidad. Sin embargo, una estructura grande y relativamente rígida está limitada en su movilidad, por lo que el mejor generador de energía no es necesariamente su mejor distribuidor.

La presencia de estructuras más sencillas, que sean capaces de llevar a cabo reacciones de óxido-reducción sin llevar a cabo una transducción de energía (es decir, que no llevan a cabo una transformación de un tipo de energía en otro, sino que simplemente la transportan), les permite tener una función distributiva. De esta manera, estas estructuras mediarán el transporte de electrones entre los diferentes complejos,

recolectando los electrones en los sitios con mayor poder reductor y descargándolos en aceptores más oxidados. Tal es la concepción que nosotros tenemos de los citocromos tipo c solubles.

En conclusión, el papel del citocromo c es el de intercambiar energía redox entre diferentes complejos membranales, en analogía con el ATP que intercambia energía química en sistemas biológicos.

LOS CITOCROMOS SOLUBLES COMO FUNCION DISTRIBUTIVA



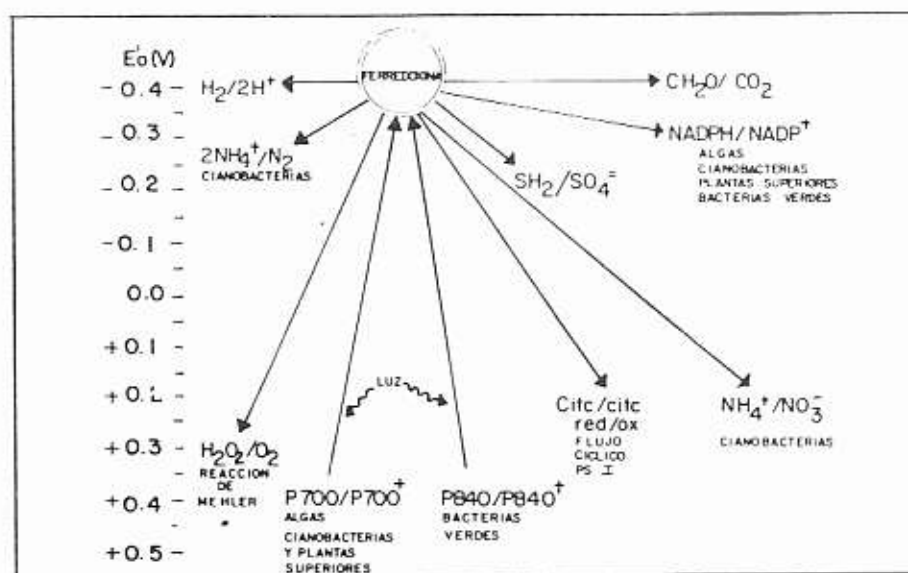
2.1.c) Proteínas extrínsecas de membrana: las ferredoxinas.

Las ferredoxinas y en general las proteínas hierro-azufre se caracterizan por su gran versatilidad como acarreadores de electrones. Se tratan de proteínas de bajo peso molecular que contienen arreglos de átomos de hierro y azufre con distinta estequiometría y disposición geométrica.

Entre las más comunes se encuentran las que mantienen agrupamientos de 2 fierros - 2 azufres y 4 fierros - 4 azufres.

Las ferredoxinas participan como distribuidores de electrones en una gran variedad de reacciones de importancia fisiológica. De esta manera, proporciona poder reductor para la generación de NADPH que posteriormente participará en la fijación de CO_2 hasta azúcares complejos, participa como donador de electrones en la fijación del nitrógeno atmosférico y en la asimilación de sulfatos, nitratos e hidrógeno molecular.

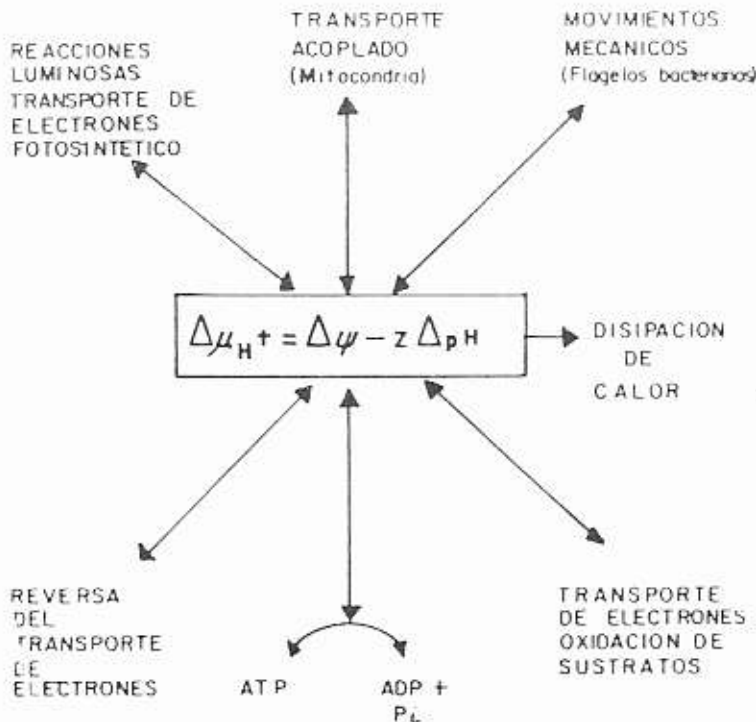
De esta manera, la ferredoxina es la molécula que distribuye a los electrones generados en los eventos fotoquímicos. Su localización en la parte acuosa externa de la membrana fotosintética le permite una variedad de interacciones con diversos sistemas enzimáticos solubles.



2.2) Función distributiva del gradiente electroquímico de protones

El reconocer la universalidad biológica que tiene la teoría quimio-osmótica de Mitchell, permite comprender la fuerza responsable de los distintos tipos de trabajo en los cuales está involucrada la membrana biológica.

EL POTENCIAL ELECTROQUIMICO COMO FUNCION DISTRIBUTIVA



Una teoría como ésta, libera a los sistemas de restricciones estáticas de continuidad, es decir, para transferir la fuerza no es necesario tener a todos los sistemas transductores físicamente unidos y a que el protón y su carga tienen su dominio a lo largo de toda la solución acuosa que rodea a la membrana.

Si uno concibe un inyector de carga o un concentrador de materia, uno sabe que las leyes termodinámicas harán que éstas se dispersen en

CONCLUSIONES

1) La organización de los transductores de energía en los sistemas bioenergéticos comparten en común los complejos membranales orientados en la bicapa lipídica, de la cual hacen uso para deslocalizar la energía y diversificarla en dos de sus formas: poder reductor y ATP. La diferencia entre las funciones de estos complejos es la fuente de energía que utilizan: La luz en los organismos autótrofos y combustibles biológicos (sustratos oxidables) en los organismos heterótrofos.

2) Las funciones generadoras y distribuidoras de energía comunes a todos los sistemas bioenergéticos membranales son: a) las quinonas, b) el segmento b-c, c) el gradiente electroquímico y d) la ATP sintetasa.

Por otra parte, las funciones distintivas de los organismos fotosintéticos son los siguientes: a) los complejos antena, b) los centros de reacción y c) las ferredoxinas.

3) El ATP como la moneda común de energía y el NAD como transportador del poder reductor, son conceptos de la bioquímica clásica en los sistemas metabólicos solubles. En analogía, las quinonas, los citocromos, las ferredoxinas y el potencial electroquímico de protones, empiezan a emerger como los responsables de estas funciones en los fenómenos membranales.

4) Las funciones distributivas tienen una localización definida en la membrana fotosintética: así, los citocromos solubles se localizan en la parte interna acuosa, las quinonas en el espacio intramembranal hidrofóbico y las ferredoxinas en la parte hidrosoluble externa. De esta manera se mantiene la vectorialidad de los procesos energéticos iniciados por los complejos membranales.

LISTA DE ABREVIATURAS

ADP, Adenosín difosfato; ATP, Adenosín trifosfato; b_{50} , Citocromo b de alto potencial (-50 mV), integrante del complejo b-c; b_{90} , Citocromo de b de bajo potencial (-90 mV) componente del

segmento b-c; BCl, Bacterioclorofila; BFeo, Bacteriofeofitina; (CH_2O) , Equivalente de carbohidrato; Cit o Cyt, Citocromo; FAD, Flavín adenín dinucleótido; Fd, Ferredoxina; Fe-S, Proteína hierro-azufre; FMN, Flavín mononucleótido; NADH, Nicotinamida adenín dinucleótido reducido; P680, Centro de reacción del fotosistema II en algas, cianobacterias y plantas superiores; P700, Centro de reacción del fotosistema I en algas, ciano bacterias y plantas superiores; P840, Centro de reacción de bacterias verde-azufrosas; P870, Centro de reacción de bacterias púrpuras; PC, Plastocianina; Pi, Fosfato inorgánico; PS I, Fotosistema I; PS II, Fotosistema II; PQ, Plastoquinona; Q, Quinona; Q_I , Quinona integrante del centro de reacción de bacterias púrpuras; Q_{II} , Quinona integrante del centro de reacción de bacterias púrpuras. Recibe los electrones de Q_I ; Q_z , Proteína con quinona integrante del segmento b-c; RFeS, Proteína hierro-azufre (Rieske), integrante del complejo b-c.

LECTURAS RECOMENDADAS

- 1) Cepaldi, R. A., (ed.), *Membrane Proteins in Energy Transduction*, M. Dekker, New York, 1979.
- 2) Clayton, R.K., *Luz y Materia Viviente*, Editorial Reverté, Barcelona, 1973.
- 3) Clayton, R. K., *Photosynthesis: physical mechanisms and chemical patterns*, Cambridge University Press, New York, 1980.
- 4) Hall, D. O., & K.K. Rao, *Photosynthesis*, Edward Arnold Publishers, London, 1981.
- 5) Hinkle, P. C., & McCarty, E.R., How Cells Make ATP. *Scientific American*, 238, 104, (1978)
- 6) Krogmann, D. W., *The Biochemistry of Green Plants*, Prentice Hall, New Jersey, 1973.
- 7) Losada, M., Los Distintos Tipos de Fotosíntesis y su Regulación. *Investigación y Ciencia*, Núm. 7, 6, (1977).
- 8) Rabinowitch, E.I. & Govindjee, The Role of Chlorophyll in Photosynthesis. *Scientific American*, 213, 74, (1965).
- 9) Stryer, L., *Biochemistry*. W. H. Freeman, San Francisco, 1981.
- 10) Whittingham, C.P., *El Mecanismo de la Fotosíntesis*. H. Blume ediciones, Madrid, 1976.
- 11) Stoerkenius, W. The purple membrane of saltloving bacteria. *Scientific American*, 234, 38, (1976).