

ANABOLISMO VEGETAL

1) OBTENCIÓN DE ENERGÍA Y SÍNTESIS DE COMPUESTOS ORGÁNICOS EN LA CÉLULA VEGETAL (FOTOSÍNTESIS)

LOS PLASTOS

Son orgánulos citoplasmáticos exclusivos y característicos de las células vegetales.

Existen diversos tipos de plastos: cloroplastos, cromoplastos y leucoplastos. Todos tienen un origen común en unas estructuras celulares llamadas **proplastos**. Algunas características de las diferentes clases plastos son:

- **Cloroplastos.** Plastos verdes ya que contiene, entre otros pigmentos fotosintéticos, clorofila. En ellos se realiza la fotosíntesis.
- **Cromoplastos** plastos de color amarillo o anaranjado por acumulación de carotenoides, como los del tomate o la zanahoria.
- **Leucoplastos** plastos de color blanco. Se encuentran en las partes no verdes de la planta. Así, por ejemplo, en las células de la patata encontramos un tipo de leucoplastos, los **amiloplastos**, llamados así por contener almidón.

Debido a su importancia para todos los seres vivos, haremos a continuación un estudio particular de los cloroplastos.

LOS CLOROPLASTOS

Características: Son orgánulos muy variables en cuanto a número, forma y tamaño. Así, por ejemplo, las células de ciertas algas filamentosas tienen uno o dos únicos cloroplastos; otras, como la planta acuática elodea, tienen numerosos cloroplastos. Su forma es, normalmente, de lente biconvexa, pero pueden ser también estrellados o con

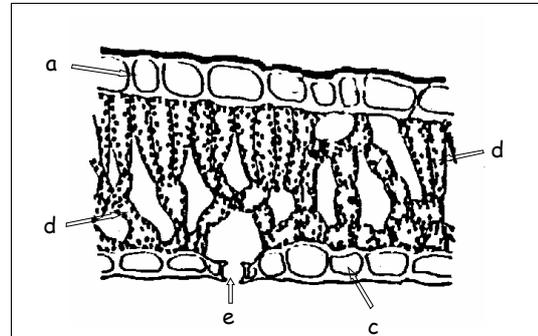


Fig. 1 Corte transversal de una hoja: a) epidermis del haz; b y d) parénquima clorofílico; c) epidermis del envés; e) estoma.

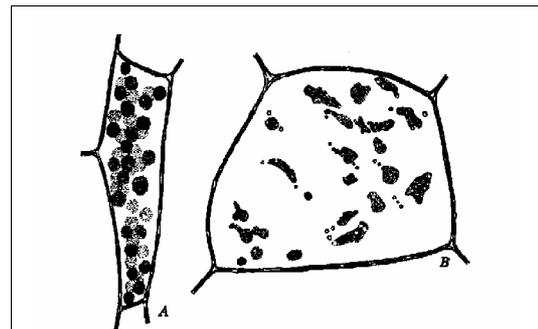


Fig. 2 Cromoplastos en células vegetales vistos al microscopio óptico.

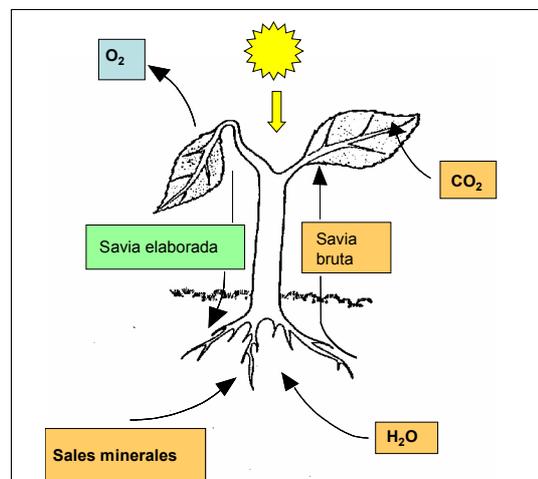


Fig. 3 Intercambios de sustancias entre la planta y el medio durante el día.

forma de cinta enrollada en hélice.

Ultraestructura: Es difícil observar su estructura al microscopio óptico. Al MET (microscopio electrónico de transmisión) se observa una **membrana externa** y otra **interna** separadas por un **espacio intermembrana**. En el interior se ven unas estructuras alargadas formadas por membranas llamadas **láminas o lamelas**. Sobre ellas se ven los **grana**, que son unos repliegues, formados también por membranas, que se disponen unos encima de otros. Todo este conjunto de membranas internas recibe el nombre de **tilacoides**; pudiéndose distinguir los **tilacoides de los grana** y los **tilacoides de las láminas**. Existe además un contenido interno: el **estroma**, en el que hay ADN similar al de las células procariotas, ribosomas (**plastorribosomas**) y acumulaciones de almidón, proteínas y lípidos.

Función: En los cloroplastos se va a realizar la **fotosíntesis**. En los tilacoides se realiza una de las fases de la fotosíntesis: la **fase luminosa**. La otra fase de la fotosíntesis: la **fase oscura**, se realiza en el estroma del cloroplasto.

Origen evolutivo: Es de destacar que los plastos tienen una estructura similar a los organismos procarióticos. Según la "**Teoría endosimbiótica**" la célula eucariótica se habría formado por simbiosis de diferentes organismos procariotas, uno de ellos el plasto, que proporcionaría al conjunto compuestos orgánicos que sintetizaría usando como fuente de energía la luz solar.

LA FOTOSÍNTESIS: CONCEPTO

La fotosíntesis puede definirse como un proceso anabólico que se produce en los cloroplastos y en el que la energía luminosa es transformada en energía química que posteriormente será empleada para la fabricación de sustancias orgánicas a partir de sustancias inorgánicas.

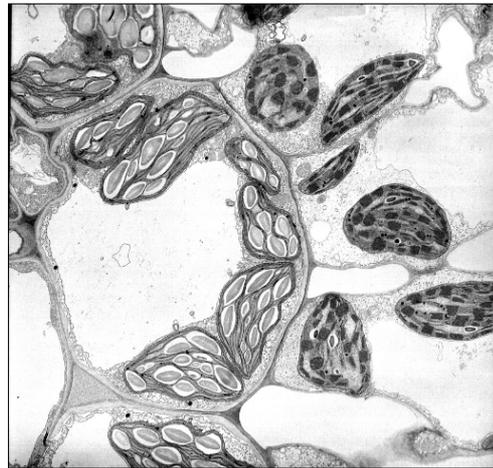


Fig. 4 Células vegetales vistas al microscopio electrónico en las que pueden observarse numerosos cloroplastos.

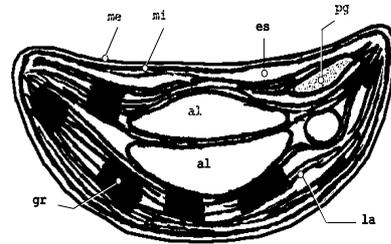


Fig. 5 Cloroplasto visto al microscopio electrónico. me) membrana externa; mi) membrana interna; gr) grana; la) láminas; es) estroma; pg) plastoglóbulos; al) almidón.

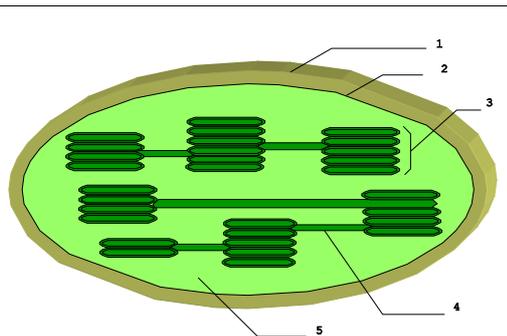


Fig. 6 Ultraestructura de un cloroplasto. 1) Membrana externa. 2) Membrana interna. 3) Grana. 4) Láminas. 5) Estroma.

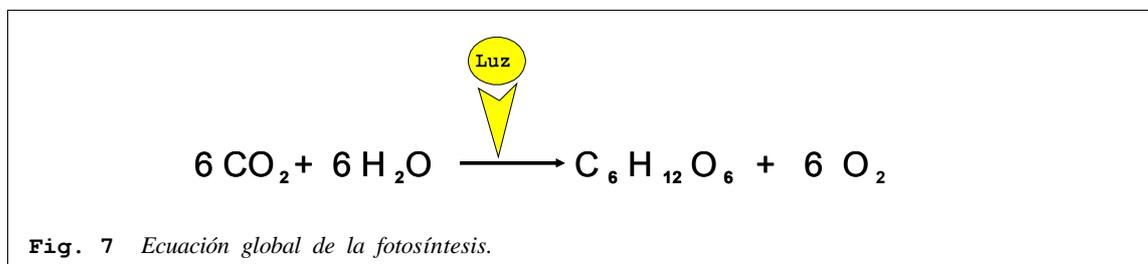
PROCESOS QUE SE DAN EN LA FOTOSÍNTESIS

En la fotosíntesis se van a producir los siguientes procesos:

- 1º) Captación por las clorofilas y otros pigmentos fotosintéticos de la energía luminosa y su transformación en energía química contenida en el ATP.
- 2º) Obtención de electrones a partir del agua. Estos electrones, convenientemente activados por la energía luminosa, servirán para reducir NADP^+ .
- 3º) Incorporación del carbono del CO_2 a las cadenas carbonadas.
- 4º) Reducción por el NADPH del carbono incorporado y síntesis de compuestos orgánicos.
- 5º) Reducción de otras sustancias inorgánicas (nitratos, nitritos, sulfatos, etc.) para su incorporación a las cadenas carbonadas.

ECUACIÓN GLOBAL DE LA FOTOSÍNTESIS

La fotosíntesis en su conjunto es un proceso **redox** en el que el CO_2 y otras sustancias inorgánicas son reducidas e incorporadas en las cadenas carbonada. Aunque son muchas las sustancias orgánicas que se forman en el cloroplasto, la que se forma en mayor cantidad es la glucosa. Por esto la ecuación global de la síntesis de glucosa en el cloroplasto se considera como la ecuación global de la fotosíntesis.



CONSECUENCIAS DE LA FOTOSÍNTESIS

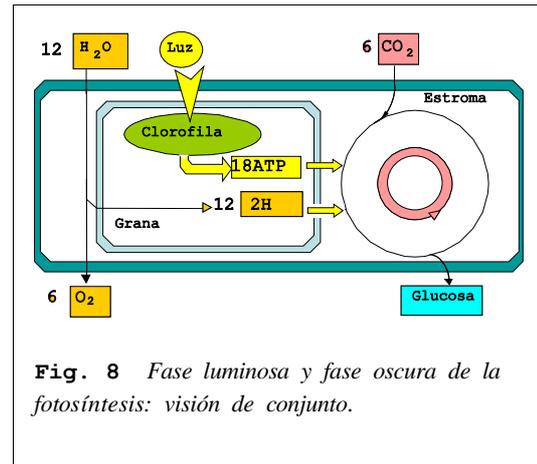
Las consecuencias de la fotosíntesis son de gran importancia para los seres vivos. Así:

- 1) Todos o casi todos los seres vivos dependen, directa o indirectamente, de la fotosíntesis para la obtención de sustancias orgánicas y energía.
- 2) A partir de la fotosíntesis se obtiene O_2 . Este oxígeno, formado por los seres vivos, transformó la primitiva atmósfera de la Tierra e hizo posible la existencia de los organismos heterótrofos aeróbicos¹.

¹ Aeróbicos son los organismos que necesitan en su metabolismo el oxígeno para los procesos de oxidación.

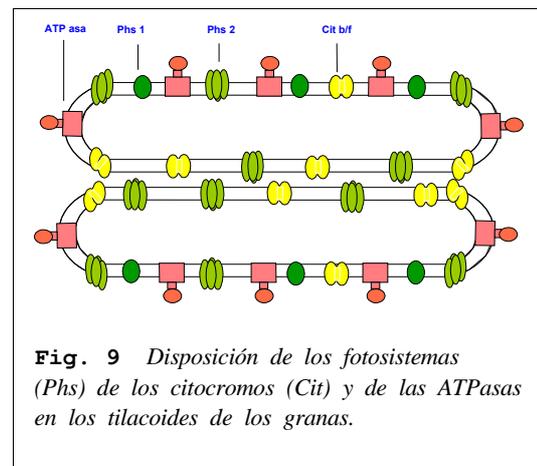
FASES DE LA FOTOSÍNTESIS

La fotosíntesis es un proceso muy complejo. Se ha demostrado que sólo una parte requiere energía luminosa, a esta parte se le llama **fase luminosa**; mientras que la síntesis de compuestos orgánicos no necesita la luz de una manera directa, es la **fase oscura**. Es de destacar que la fase oscura, a pesar de su nombre, se realiza también durante el día, pues precisa el ATP y el NADPH que se obtienen en la fase luminosa.



A) FASE LUMINOSA

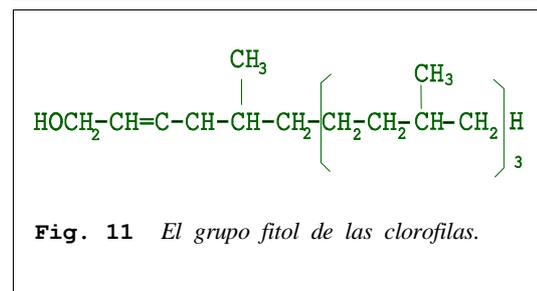
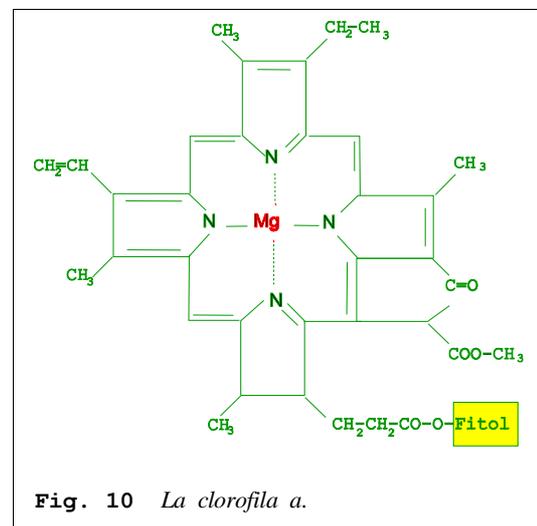
Se realiza en la membrana de los tilacoides. Consiste en un transporte de electrones, desencadenado por fotones, con síntesis de ATP y de NADPH+H⁺.



ESTRUCTURA DE LA MEMBRANA DE LOS TILACOIDES

La membrana de los tilacoides tiene una estructura de doble capa o membrana unitaria. Integradas en esta doble capa están determinadas sustancias muy importantes en el proceso de la fotosíntesis y en particular los **fotosistemas I y II**, ATPasas y citocromos.

Cada fotosistema contiene carotenos, clorofilas y proteínas. Estas moléculas captan la energía luminosa y la ceden a las moléculas vecinas presentes en cada fotosistema hasta que llega a una molécula de clorofila-a denominada **molécula diana**. Los diferentes carotenos y clorofilas captan fotones de unas determinadas longitudes de onda. De esta manera, el conjunto de las moléculas del fotosistema captan gran parte de la energía luminosa incidente, sólo determinadas longitudes de onda son reflejadas y, por lo tanto, no utilizadas. En particular, son reflejadas las radiaciones correspondientes a las longitudes de onda del verde y el amarillo.



En el **fotosistema II** (Phs II) la molécula diana es la **clorofila all** que tiene su máximo de absorción a 680 nm (P 680). Cuando esta clorofila capta un fotón pasa a un estado **excitado (P 680)** y su potencial redox se hace más negativo haciéndose muy reductora. En el **fotosistema I** (Phs I), la molécula diana es la **clorofila al**, cuyo máximo de absorción se encuentra a 700 nm (P 700), que también se **excita (P 700)** al captar un fotón. La disminución de los potenciales redox permite que se establezca un transporte de electrones que pueden seguir dos vías:

- La fotofosforilación acíclica
- La fotofosforilación cíclica

LA FOTOFOSFORILACIÓN ACÍCLICA

La luz va a desencadenar un transporte de electrones a través de los tilacoides con producción de NADPH y ATP. Los electrones será aportados por el agua. En esta vía se pueden distinguir los siguientes procesos:

I) **Reducción del NADP⁺**: La clorofila-all y otras sustancias del fotosistema II captan fotones (luz) pasando a un estado más energético (excitado). Esta energía les va a permitir establecer una cadena de electrones a través de los tilacoides en la que intervienen diferentes transportadores y en particular el fotosistema I que también es activado por la luz. El aceptor final de estos electrones es el NADP⁺ que se reduce a NADPH+H⁺ al captar los dos electrones y dos protones del medio.

II) **Fotólisis del agua y producción de oxígeno**: Los electrones transportados a través de los tilacoides y captados por el NADP⁺ proceden de la clorofila all (P680). Esta molécula va recuperarlos sacándolos del agua. De esta manera podrá iniciar una nueva cadena de electrones. En este proceso la molécula de agua se descompone (lisis) en 2H⁺, 2e⁻ y un átomo de oxígeno. El átomo de oxígeno, unido a un segundo átomo para formar una molécula de O₂, es eliminado al exterior. El oxígeno producido durante el día por las plantas se origina en este proceso.

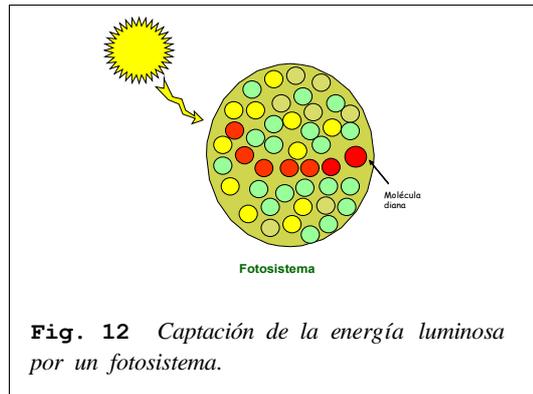


Fig. 12 Captación de la energía luminosa por un fotosistema.

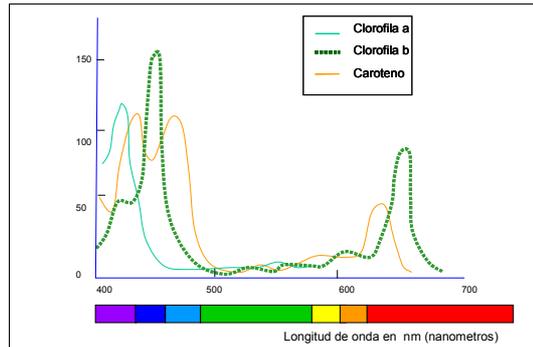


Fig. 13 Absorción de los diferentes pigmentos del cloroplasto en función de la longitud de onda. La menor absorción se corresponde con los colores verde (492 a 577 nm) y amarillo (577 a 597 nm).

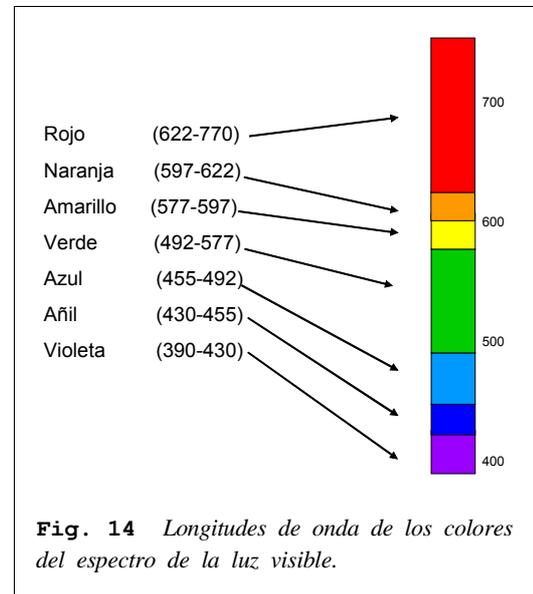


Fig. 14 Longitudes de onda de los colores del espectro de la luz visible.

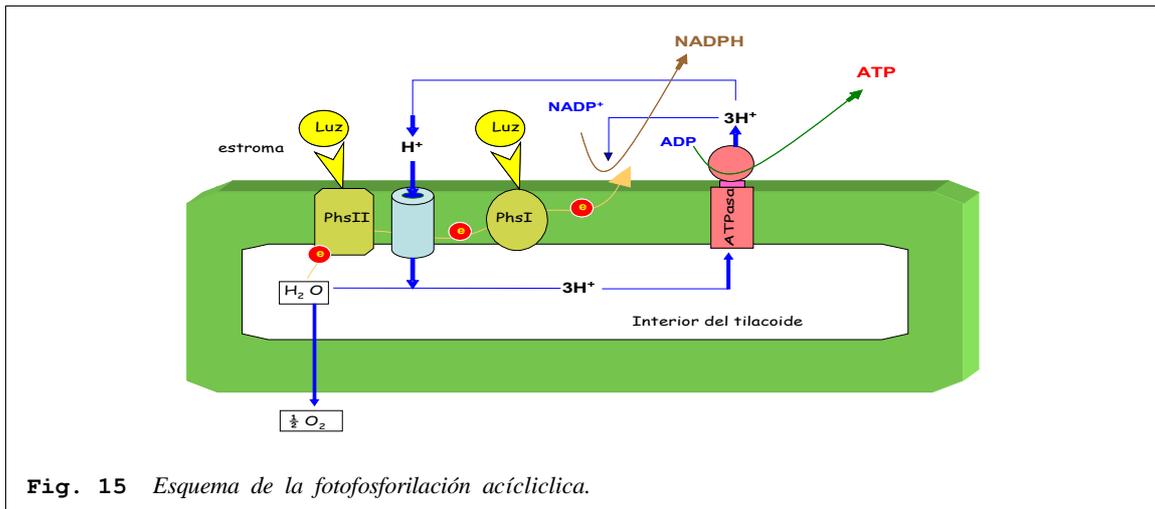


Fig. 15 Esquema de la fotofosforilación acíclica.

III) Obtención de energía. Síntesis de ATP (Teoría quimiosmótica):

El transporte de electrones a través de los fotosistemas produce un bombeo de protones desde el estroma hacia el interior del tilacoide, pues los fotosistemas actúan como transportadores activos de protones extrayendo la energía necesaria para ello del propio transporte de electrones. La lisis del agua también genera protones (H⁺). Todos estos protones se acumulan en el espacio intratilacoide, pues la membrana es impermeable a estos iones y no pueden salir. El exceso de protones genera un aumento de acidez en el interior del tilacoide y, por lo tanto, un gradiente electroquímico -exceso protones y de cargas positivas. Los protones sólo pueden salir a través de unas moléculas de los tilacoides: las ATPasas. Las ATPasas actúan como canal de protones y de esta manera cataliza la síntesis de ATP. Es la salida de protones (H⁺) a través de las ATPasas la que actúa como energía impulsora para la síntesis de ATP.

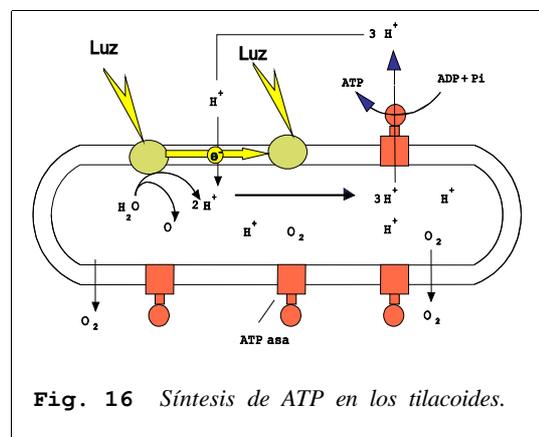


Fig. 16 Síntesis de ATP en los tilacoides.

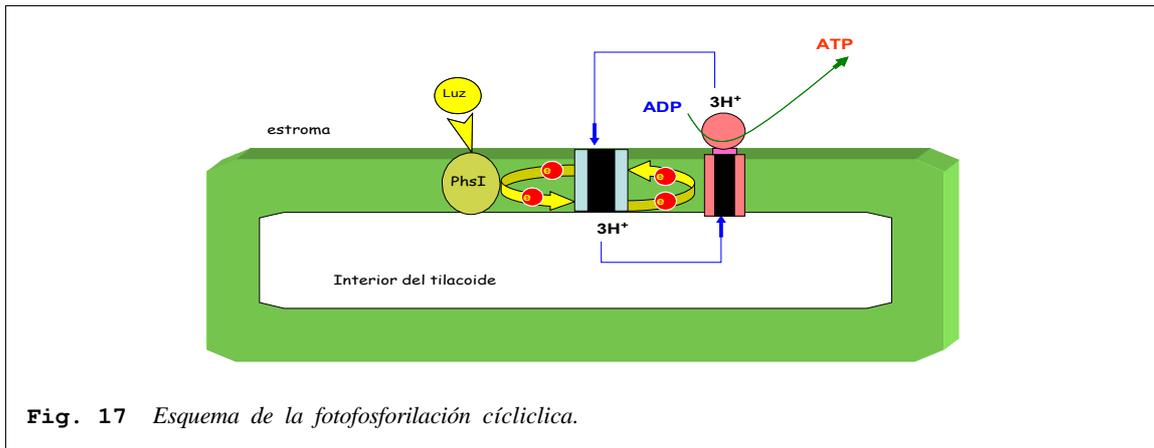
IV) Balance de la fotofosforilación acíclica: Teniendo en cuenta únicamente los productos iniciales y finales, y podemos hacerlo porque el resto de las sustancias se recuperan en su estado inicial, en la fotofosforilación acíclica se obtienen 1 NADPH+H⁺ y 1 ATP. A su vez, la fotólisis del agua va a generar también un átomo de oxígeno.

LA FOTOFOSFORILACIÓN CÍCLICA

En esta vía la luz va a desencadenar un transporte de electrones a través de los tilacoides con producción sólo de ATP.

Mecanismo: El proceso parte de la excitación de la molécula diana del fotosistema I (clorofila-a1, P700) por la luz. Ahora bien, en este caso, los electrones no irán al NADP⁺ sino que seguirán un proceso cíclico pasando por una serie de transportadores para volver a la clorofila a1. En cada vuelta se sintetiza una molécula

de **ATP** de la misma forma que en la fotofosforilación acíclica.



Balance de la fotofosforilación cíclica: En esta vía se produce una síntesis continua de ATP y no se requieren otros sustratos que el ADP y el P_i y, naturalmente, luz (fotones). Es de destacar que no es necesaria la fotólisis del agua pues los electrones no son cedidos al $NADP^+$ y que, por lo tanto, no se produce oxígeno.

REGULACIÓN DE AMBOS PROCESOS

En el cloroplasto se emplean ambos procesos indistintamente en todo momento. El que se emplee uno más que otro va a depender de las necesidades de la célula o lo que en realidad es lo mismo, de la presencia o ausencia de los sustratos y de los productos que se generan. Así, si se consume mucho $NADPH+H^+$ en la síntesis de sustancias orgánicas, habrá mucho $NADP^+$, y será éste el que capte los electrones produciéndose la fotofosforilación acíclica. Si en el tilacoide hay mucho ADP y P_i y no hay $NADP^+$, entonces se dará la fotofosforilación cíclica. Será el consumo por la planta de ATP y de $NADPH+H^+$, o, lo que es lo mismo, la existencia de los sustratos ADP y $NADP^+$, la que determinará uno u otro proceso.

LA FOTOFOSFORILACIÓN: EXPLICACIÓN DETALLADA

NOTA: Se expone aquí una explicación más en detalle de ciertos aspectos de la fotofosforilación con el objetivo de que pueda contribuir a una mejor comprensión en aquellos alumnos que estén más interesados.

A) **FOTOFOSFORILACIÓN ACÍCLICA.** Al captar un fotón, la clorofila a II (P680) se excita y aumenta su poder reductor. Esto le va a permitir reducir, por cesión de $2e^-$, a la plastoquinona (PQ). Estos dos electrones son cedidos sucesivamente a otros transportadores: Citocromo b_6 (Cit b_6), citocromo f (Cit f) y plastocianina (PC), hasta llegar a la clorofila al (P 700) del fotosistema I. Se establece en consecuencia una cadena de electrones. La clorofila al (P 700) recibe la energía de otro fotón y se origina una nueva cadena redox: P 700, Ferredoxina (Fd), Reductasa (Rd); en la que el aceptor final es el $NADP^+$ que se reduce a $NADPH+H^+$ al captar los dos electrones y dos protones del medio.

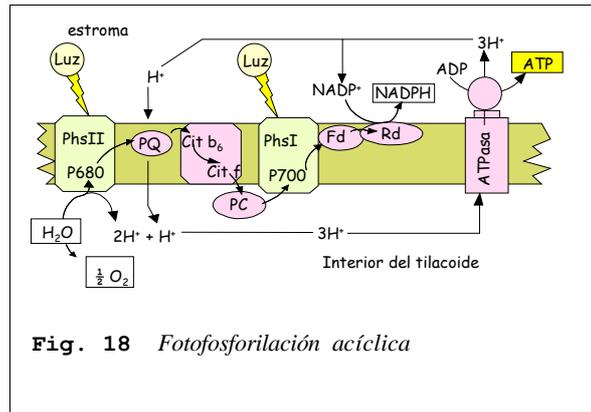


Fig. 18 Fotofosforilación acíclica

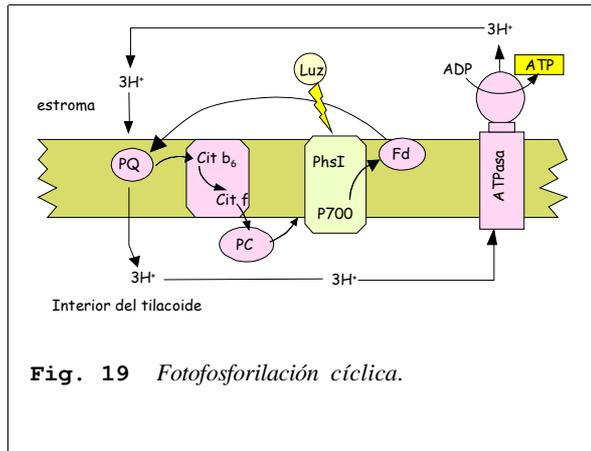


Fig. 19 Fotofosforilación cíclica.

II) **LA FOTOFOSFORILACIÓN CÍCLICA:** El proceso parte de la excitación de la molécula diana (clorofila P 700) del fotosistema I. La diferencia con el proceso estudiado anteriormente está en que, en este caso, la ferredoxina (Fd), en lugar de ceder los $2e^-$ a la reductasa (Rd), los cede a la plastoquinona (PQ). Se establece un proceso cíclico en el que los mismos $2e^-$ están pasando continuamente por los mismos transportadores: Plastoquinona (PQ), citocromo b_6 (Cb $_6$), citocromo f (Cf), plastocianina (PC), clorofila al, etc. En cada vuelta se sintetiza una molécula de ATP de la misma forma que en la fotofosforilación acíclica .

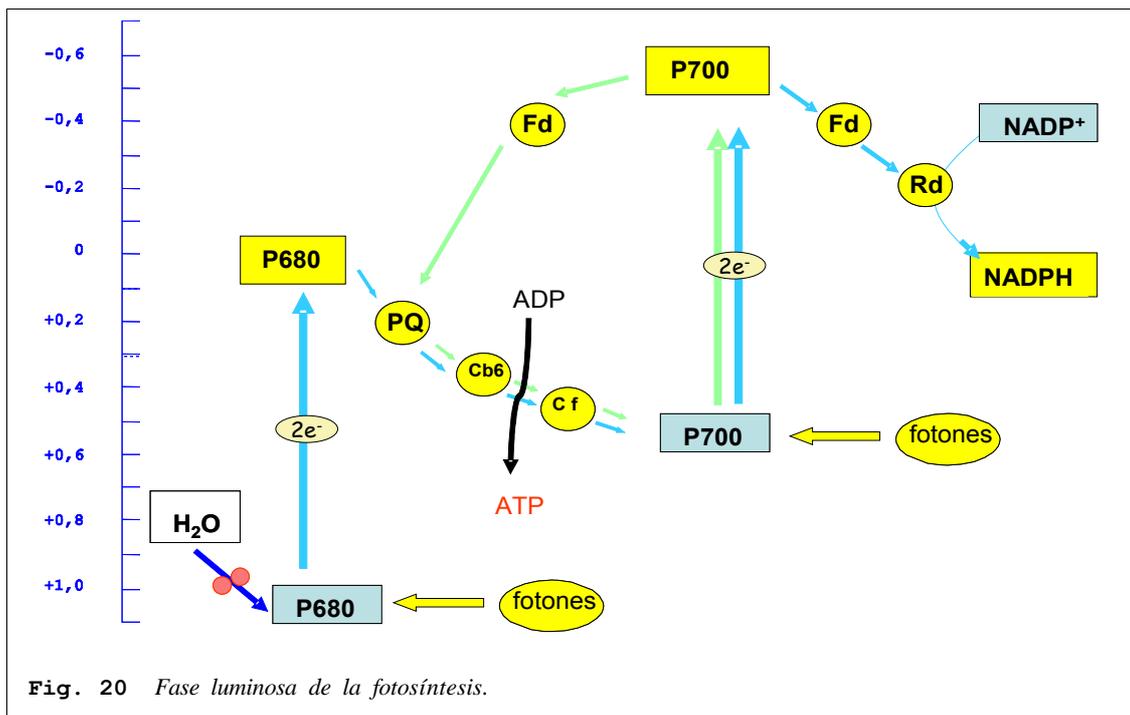
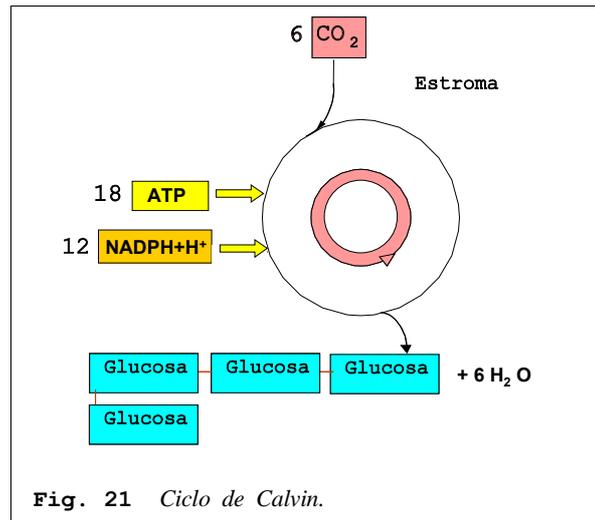


Fig. 20 Fase luminosa de la fotosíntesis.

B) FASE OSCURA (CICLO DE CALVIN²)

En el estroma de los cloroplastos, y como consecuencia de la fase luminosa, se van a obtener grandes cantidades de ATP y NADPH+H⁺, metabolitos³ que se van a utilizar en la síntesis de compuestos orgánicos. Esta fase recibe el nombre de **Fase Oscura**⁴ porque en ella no se necesita directamente la luz, sino únicamente las sustancias que se producen en la fase luminosa. Durante la fase oscura se dan, fundamentalmente, dos procesos distintos:



- Síntesis de glucosa mediante la incorporación del CO₂ a las cadenas carbonadas y su reducción, ciclo de Calvin⁵ propiamente dicho.
- Reducción de los nitratos y de otras sustancias inorgánicas, base de la síntesis de los aminoácidos y de otros compuestos orgánicos.

DESCRIPCIÓN DEL CICLO DE CALVIN⁶

- 1) La ribulosa-5-P (**RuP**), monosacárido con cinco átomos de carbono (C₅) fosforilada en posición cinco, es fosforilada de nuevo por el ATP en el carbono 1, pasando a Ribulosa-1-5-difosfato (**RuBP**).
- 2) La **RuBP** reacciona con el CO₂ obteniéndose dos moléculas de ácido-3-fosfoglicérico (**PGA**). Este compuesto contiene una cadena carbonada de tres átomos de carbono (C₃). El proceso podría esquematizarse:



- 3) El **PGA** (C₃) es reducido por el NADPH+H⁺ a gliceraldehído-3-fosfato

² En honor a su descubridor, el bioquímico norteamericano Melvin Calvin, premio Nobel de química en el año 1961 por descubrir los mecanismos de la fotosíntesis.

³ Productos que se originan en el metabolismo.

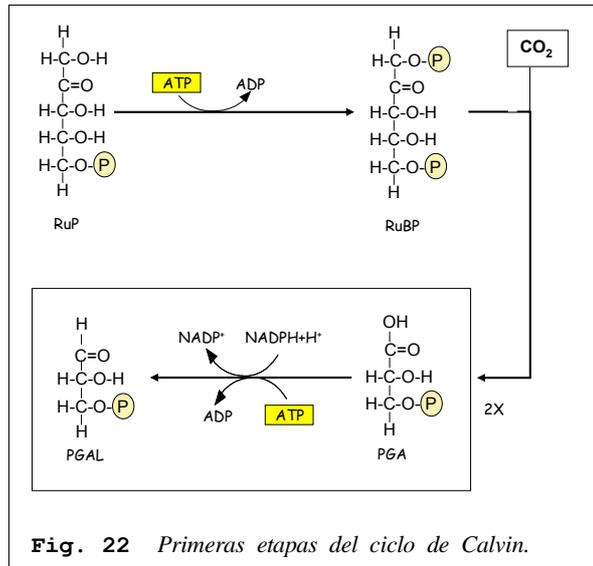
⁴ Es de destacar, que a pesar de su nombre, la fase oscura se produce también por el día; pues, aunque no precisa luz, sí precisa ATP y NADPH y estos sólo se originan durante el día en la fase luminosa.

⁵ Ciertas plantas tropicales, como la caña de azúcar, pueden emplear, además del ciclo de Calvin, otras vías que son incluso de mayor rendimiento cuando la temperatura es elevada y la planta debe tener cerrados los estomas. Es la llamada vía del C₄ o Ciclo de **Hatch** y **Slach**. En esta vía, el CO₂ es incorporado formando un ácido dicarboxílico de cuatro átomos de carbono.

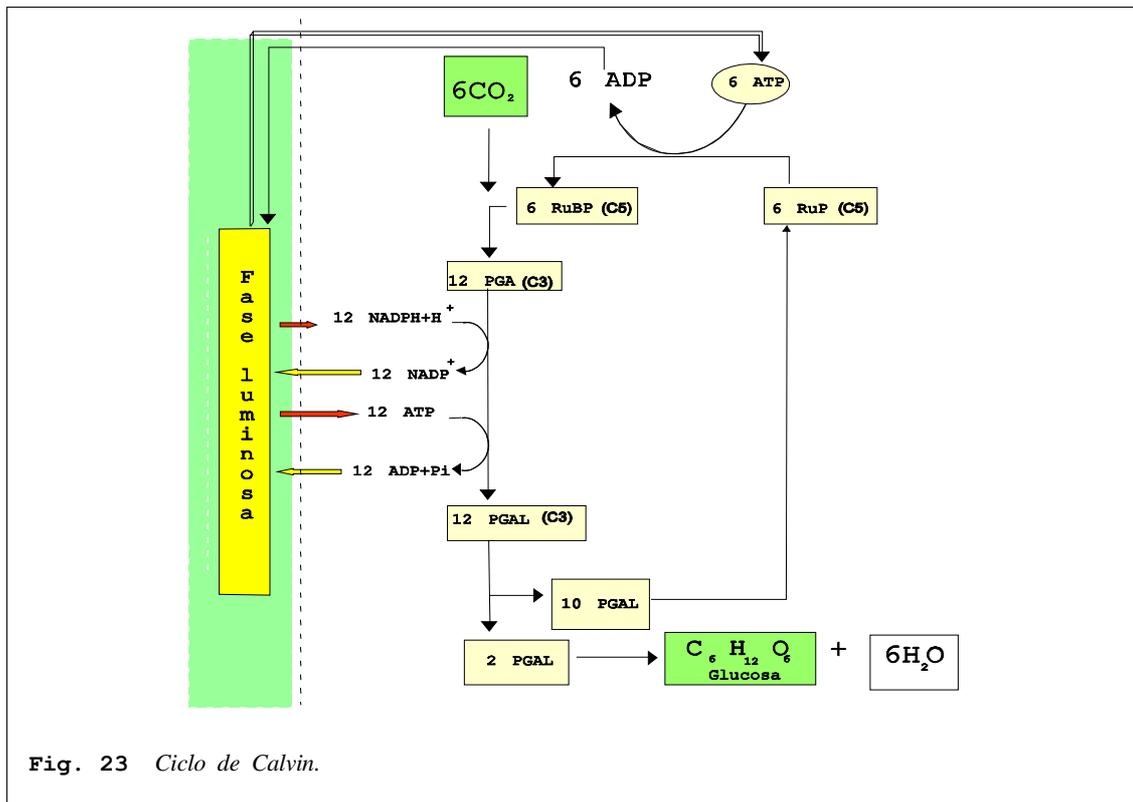
⁶ Lo que viene a continuación, se expone a los efectos de que los alumnos puedan interpretar los esquemas y extraer las consecuencias que se derivan de ellos. No parece conveniente que el alumno deba saberlo de memoria.

(PGAL), la reacción necesita también ATP.

Como consecuencia de los procesos 1, 2 y 3, estudiados hasta ahora, vemos que, partiendo de una molécula con cinco átomos de carbono (C₅) y por adición de una molécula de CO₂, se obtienen dos moléculas con tres átomos de carbono cada una (C₃). Esto es:



El CO₂ ha sido integrado en una molécula orgánica, una triosa, el llamado gliceraldehído-3-fosfato (PGAL). Si en lugar de una molécula de RuP, partimos de seis moléculas, obtendremos 12 moléculas de PGAL.



4) De cada 12 moléculas de PGAL obtenidas, 2 se unen dando una molécula de glucosa (C₆H₁₂O₆) y el resto entra en un complejo proceso que tiene como objetivo la recuperación de las 6 moléculas de RuP (C₅). Éstas, una vez recuperadas, entran de nuevo en el Ciclo de Calvin.

5) La glucosa así obtenida es polimerizada formándose almidón.

CICLO DE CALVIN O FASE OSCURA DE LA FOTOSÍNTESIS (Estudio detallado)

Se representa aquí el desarrollo del ciclo de Calvin con sus ecuaciones químicas, con la finalidad de que aquellos alumnos más interesados puedan estudiarlo con más detalle.

| | |
|--|--|
| <p style="text-align: center;">RUBP + CO₂ → 2 PGA</p> | <p style="text-align: center;">PGA + NADPH+H⁺ → PGAL + NADP⁺ + ATP → ADP+Pi</p> |
| <p>1ª) Incorporación del CO₂ a la cadena carbonada de la RUBP. El CO₂ reacciona con la ribulosa-1-5 difosfato (RUBP) para dar dos moléculas de ácido-3-fosfoglicérico (PGA).</p> | <p>2ª) Reducción del carbono del CO₂ incorporado: Cada una de las moléculas de ácido-3-fosfoglicérico (PGA) es reducida por el NADPH a aldehído-3-fosfoglicérico (PGAL). El proceso es endérgico y precisa del ATP.</p> |
| <p style="text-align: center;">6 RUBP + 6 CO₂ → 12 PGAL</p> <p style="text-align: center;">12 NADPH+H⁺ → 12 NADP⁺ + 12 ATP → 12 ADP+12 Pi</p> | <p style="text-align: center;">2 PGAL → 1 GLU + 2 P</p> |
| <p>3ª) Si los procesos 1 y 2 anteriores se repiten 6 veces obtendremos 12 moléculas de aldehído-3-fosfoglicérico (PGAL).</p> | <p>4ª) Síntesis de glucosa: Dos de estas moléculas de aldehído-3-fosfoglicérico (PGAL) se condensan para dar una molécula de glucosa (GLU). Se obtienen, además, dos moléculas de fosfato inorgánico (P).</p> |
| <p style="text-align: center;">10 PGAL → 6 RUP</p> | <p style="text-align: center;">6 RUP + 6 ATP → 6 RUBP + 6 ADP</p> |
| <p>5ª) Recuperación de la ribulosa 1-5 difosfato: Las otras 10 moléculas de aldehído-3-fosfoglicérico (PGAL) reaccionan entre sí para dar 6 moléculas de ribulosa-5-fosfato (RUP).</p> | <p>6ª) Recuperación de la ribulosa 1-5 difosfato: Las 6 moléculas de ribulosa-5-fosfato (RUP) reaccionan con 6 de ATP para dar 6 de ribulosa-1-5 difosfato (RUBP), cerrándose el ciclo.</p> |

REDUCCIÓN DE NITRATOS Y SULFATOS

Las plantas pueden obtener el nitrógeno que necesitan a partir de los nitratos (NO_3^-), por ejemplo. Los nitratos son absorbidos por las raíces y transportados por los vasos leñosos hacia el parénquima clorofílico de la hoja.

En los nitratos el nitrógeno se encuentra en una forma muy oxidada, mientras que en los compuestos orgánicos se encuentra en forma reducida. La reducción es realizada por el NADPH y la energía necesaria para el proceso es aportada por el ATP. Ambos productos, como ya sabemos, se obtienen en grandes cantidades en la fase luminosa de la fotosíntesis. Esta es la razón por la que la reducción del nitrógeno y su incorporación en las sustancias orgánicas se realiza en los cloroplastos, y no porque el proceso necesite de una manera directa la luz.

Nota: Para ello, los nitratos son primero reducidos a nitritos y estos a ión amonio. El ión amonio es integrado en una cadena carbonada para formar el aminoácido glutámico. Es este aminoácido el que servirá posteriormente para donar el nitrógeno a aquellas moléculas orgánicas que lo precisen.

Por último, indicar que el azufre es absorbido por las raíces en forma de sulfatos (SO_4^{2-}) u otras sales y, una vez reducido, es incorporado en otras sustancias orgánicas de una manera similar a la que hemos visto con el nitrógeno.

FACTORES QUE INFLUYEN EN LA FOTOSÍNTESIS

El rendimiento de la fotosíntesis puede ser medido fácilmente por la cantidad de CO_2 absorbido por la planta. En él influyen:

La Intensidad y longitud de onda de la luz.

Ya sabemos que los carotenos y las clorofilas de los fotosistemas absorben fotones de una determinada longitud de onda. Por lo tanto, si se ilumina una planta con luz de longitud de onda inadecuada o con una intensidad insuficiente, la fotosíntesis no podrá realizarse y la planta no se desarrollará.

Temperatura. La fotosíntesis, como todo proceso químico, está influenciada por la temperatura, ya que por cada 10°C de aumento de temperatura, la velocidad se duplica. Ahora bien, un aumento excesivo de la temperatura desnaturará las enzimas que catalizan el proceso y se producirá un descenso del rendimiento fotosintético.

Concentración de CO_2 . Si el resto de los factores se mantiene constante, un aumento en la cantidad de CO_2 existente aumentará el rendimiento de la fotosíntesis hasta llegar a un valor máximo por encima del cual se estabilizará.

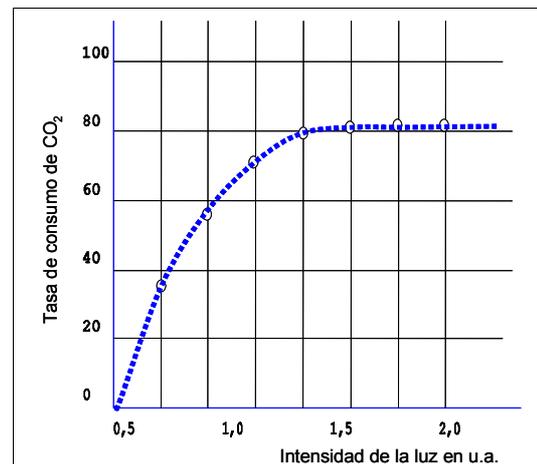
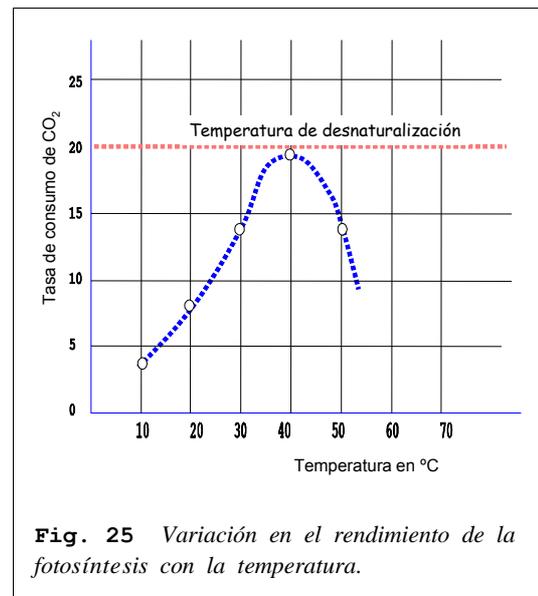
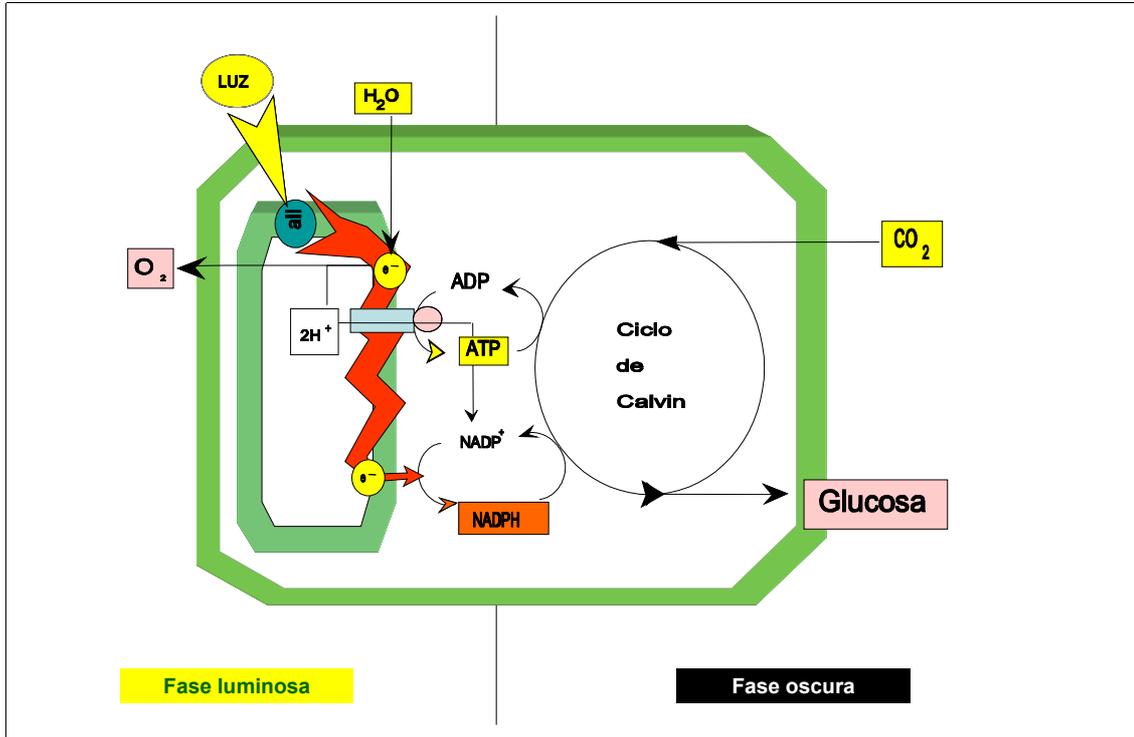


Fig. 24 Variación en el rendimiento de la fotosíntesis con la intensidad de la luz.

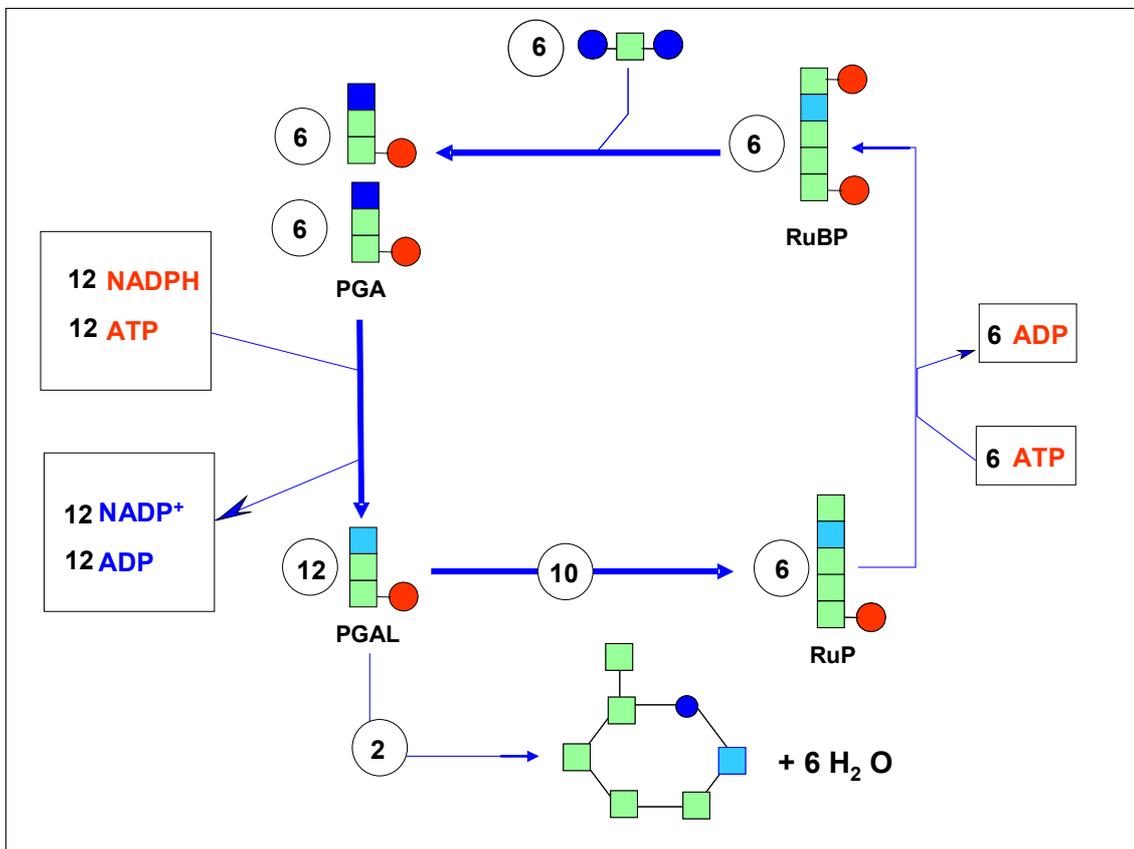
Concentración de O_2 . Un aumento en la concentración de O_2 inhibe la fotosíntesis, ya que el oxígeno inhibe la enzima que incorpora el CO_2 a la Ribulosa-1-5-difosfato (**RuBP**).



REPRESENTACIÓN SIMPLIFICADA DE LOS PROCESOS QUE SE DAN EN EL CLOROPLASTO



LA FASE OSCURA



5A-2) QUIMIOSÍNTESIS

LA QUIMIOSÍNTESIS COMO OTRA FORMA DE NUTRICIÓN AUTÓTROFA

La quimiosíntesis es también una forma de nutrición autótrofa en la que, a diferencia de la fotosíntesis, la energía y los electrones (ATP y NADPH) necesarios para los procesos de anabolismo van a proceder de la oxidación de sustancias inorgánicas.

Se trata de una forma de nutrición típicamente bacteriana. En la que las diferentes especies se han especializado en la oxidación de distintos substratos. Según el substrato oxidado tendremos:

a) Bacterias nitrosificantes. Como las del género *nitrosomonas* que obtienen energía en forma de ATP y coenzimas reducidas por medio de la oxidación de sales amoniacales (NH_4^+) presentes en los excrementos y en la materia orgánica en descomposición.

b) Bacterias nitrificantes. Como las del género *nitrobacter* que oxidan los nitritos (NO_2^-) a nitratos (NO_3^-).

Entre las bacterias nitrosificantes y las nitrificantes, el nitrógeno incorporado en los compuestos orgánicos es transformado de nuevo en nitrógeno contenido en compuestos inorgánicos que van a parar a los suelos o las aguas. De aquí podrá ser absorbido nuevamente por las plantas, cerrándose así el ciclo del nitrógeno en la naturaleza.

c) Bacterias del azufre incoloras. Estas bacterias oxidan los sulfuros a azufre y el azufre a sulfitos o a sulfatos.

d) Bacterias del hierro. Oxidan los compuestos ferrosos a férricos.

Estos dos últimos tipos de bacterias medran, sobre todo, en los yacimientos de azufre y hierro de origen volcánico y en particular en los llamados *humeros negros*.

Es de destacar, que las bacterias quimiosintéticas son los únicos seres vivos no dependientes, ni directa ni indirectamente, de la luz solar.

