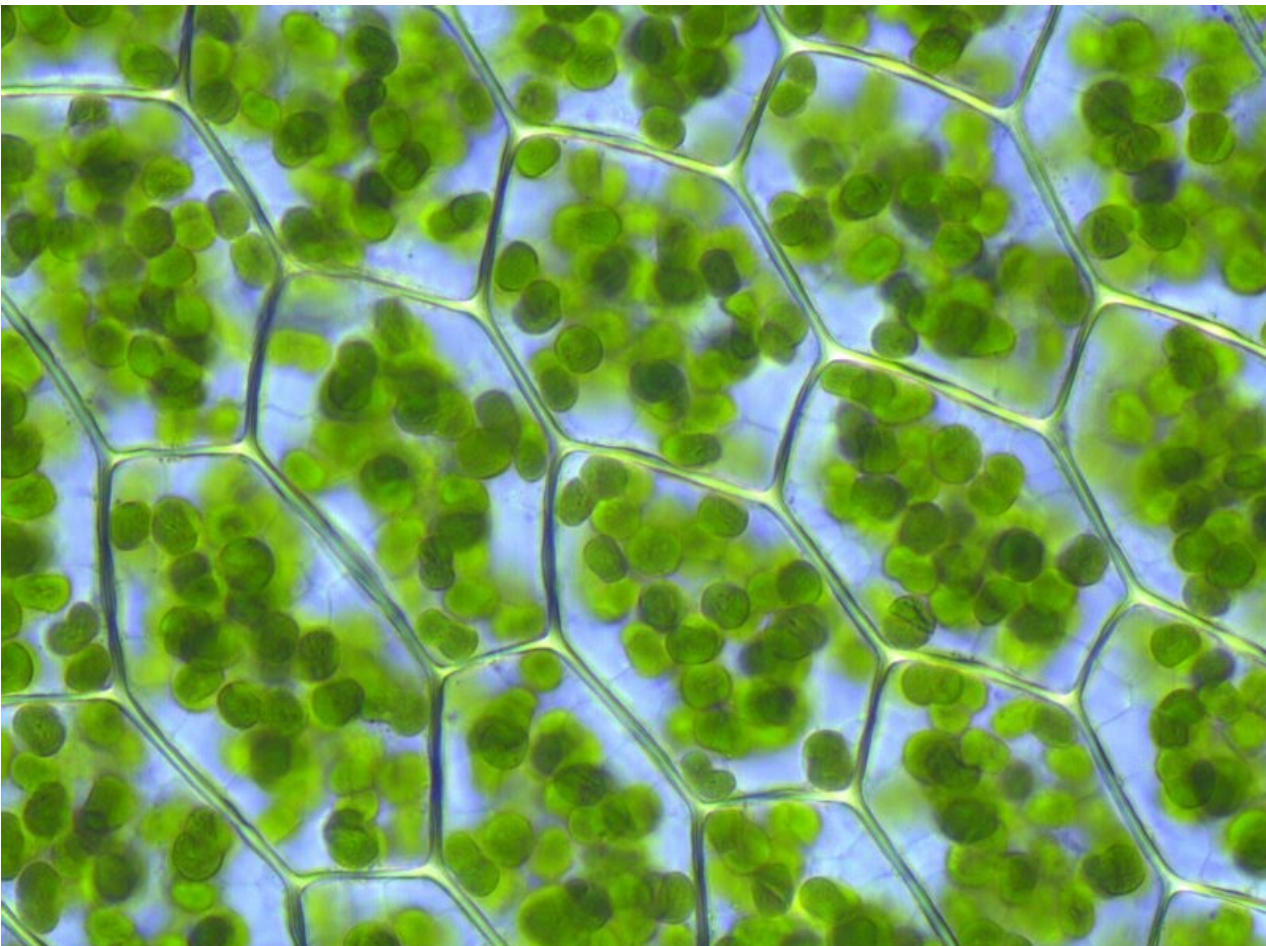


## **TEMA 2.4: EL ANABOLISMO**

- 1- INTRODUCCIÓN
- 2- GENERALIDADES DE LA FOTOSÍNTESIS
- 3- LA FASE LUMINOSA
- 4- LA FASE OSCURA
- 5- LOS FACTORES QUE INFLUYEN EN LA FOTOSÍNTESIS
- 6- LA QUIMIOSÍNTESIS
- 7- EL ANABOLISMO HETERÓTROFO
- 8- LA EVOLUCIÓN DEL METABOLISMO



**Las células del parénquima clorofílico muestran en color verde sus numerosos cloroplastos**

## 1- INTRODUCCIÓN

En el **anabolismo** se incluyen aquellas rutas metabólicas que requieren energía (son reacciones endergónicas) y poder reductor (son reacciones de reducción). Es la vía constructiva del metabolismo, dado que se obtienen macromoléculas a partir de moléculas sencillas. En función de la naturaleza de éstas el anabolismo puede ser:

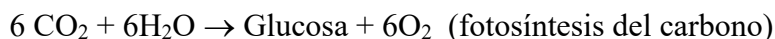
1. **Autótrofo** si las moléculas iniciales son inorgánicas (CO<sub>2</sub>, agua, nitratos). Se da en algunos organismos e incluye dos procesos en función de la fuente energética utilizada:
  - La **fotosíntesis** usa la energía luminosa y se produce en vegetales, algas, cianobacterias y algunas bacterias.
  - La **quimiosíntesis** usa la energía química desprendida en reacciones de oxidación y la realizan algunas bacterias.
2. **Heterótrofo** si las moléculas iniciales son orgánicas (como glucosa, aminoácidos y otros monómeros). Se produce en todos los organismos y generan estructuras o sustancias de reserva.

## 2- GENERALIDADES DE LA FOTOSÍNTESIS

La Fotosíntesis es el proceso en el que se genera materia orgánica a partir de la materia inorgánica utilizando para ello energía luminosa. Este proceso necesita una fuente de materia (CO<sub>2</sub> como fuente de carbono, nitratos como fuente de nitrógeno, fosfatos como fuente de fósforo y sulfatos como fuente de azufre), una fuente de energía (la luz) y un donador de electrones.

### Tipos de fotosíntesis:

- **Oxigénica:** el donador de electrones es el agua, por lo que su lisis produce O<sub>2</sub>. Es el caso de vegetales, algas y cianobacterias. Su balance general sería:



- **Anoxigénica:** el donador de electrones no es el agua, por lo que no se libera O<sub>2</sub>. En las bacterias sulfúreas el donador es el H<sub>2</sub>S, que libera S sólido, y en las bacterias purpúreas no sulfúreas el donador es un compuesto orgánico.

### Fases de la fotosíntesis:

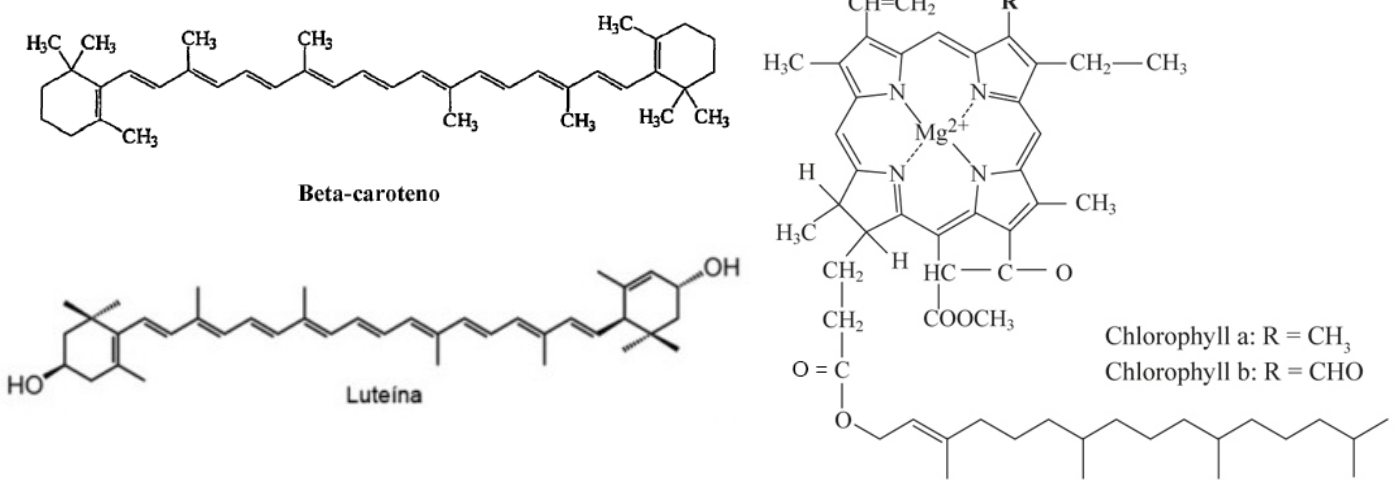
- **Fase luminosa:** en ella se obtiene energía química en forma de ATP a partir de la absorción de luz, y electrones (poder reductor) en forma de NADPH a partir de la fotólisis del agua.
- **Fase oscura:** la energía y el poder reductor obtenidos en la fase anterior se utilizan en la fijación del CO<sub>2</sub>, nitratos, sulfatos y fosfatos para la obtención de materia orgánica. Se puede producir en presencia o ausencia de luz.

## 3- LA FASE LUMINOSA

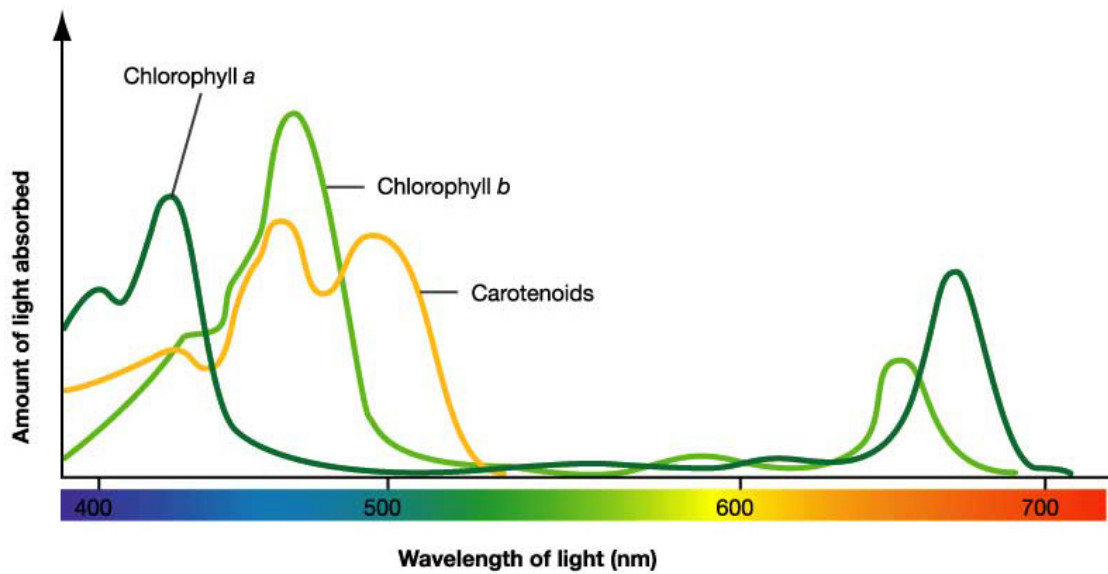
En la fase luminosa tiene lugar la captación de energía luminosa por parte de unas moléculas especiales que son los **pigmentos fotosintéticos**. Estas sustancias son capaces de captar fotones de unas determinadas longitudes de onda gracias a que poseen dobles enlaces que están en resonancia, en donde existen pares de electrones deslocalizados. Esto hace que existan electrones libres que se excitan (y asciendan a niveles energéticos superiores) con la energía de un fotón.

Por otra parte, los pigmentos reflejan aquellas longitudes de onda no absorbidas por lo que confieren ése color a las estructuras que las poseen. Entre los pigmentos fotosintéticos están los siguientes:

- **Clorofila:** es el más abundante en los organismos fotosintéticos. En su molécula hay un anillo porfirínico con un catión  $Mg^{+2}$  y una cadena fitol que le confiere color verde. Existen varios tipos: la clorofila a, presente en todos organismos eucarióticos fotosintéticos, las clorofilas b (plantas y algas verdes), c (algunas algas), d (algas rojas) y la bacterioclorofila (presente en la fotosíntesis anoxigénica de las bacterias).
- **Carotenoides:** se encuentran en menor cantidad como pigmentos suplementarios. Entre ellos destacan el caroteno (rojo) y la xantofila (amarillo).
- **Ficobilinas:** pigmentos presentes en algas rojas (ficoeritrina) y en cianobacterias (ficocianina)



Para cada pigmento se define un **espectro de absorción**, que señala la absorbancia de las distintas longitudes de onda presentes en los rayos visibles. En la clorofila hay máximos en las ondas rojas y azules, mientras que la absorbancia es mínima en la zona verde (que es reflejada, lo que hace que la clorofila dé el color verde a los tejidos vegetales). Esas ondas no absorbidas por la clorofila, lo son por los pigmentos accesorios (carotenoides) cuyos máximos de absorción se encuentran precisamente ahí.



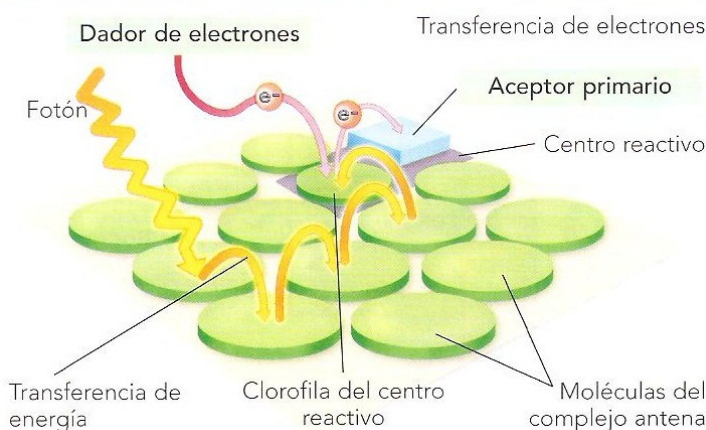
Los fotosistemas:

Los pigmentos fotosintéticos se asocian en unas estructuras transmembranales denominadas **fotosistemas** y presentes en las membranas tilacoidales de los cloroplastos (eucariotas) o en los mesosomas (procariotas). En los cloroplastos existen dos tipos de fotosistemas: el I (PSI) y el II (PSII). En ambos se distinguen dos partes:

- Los pigmentos del complejo **antena** o captador de luz, formado por numerosas moléculas de carotenoides y de clorofila.
- El **centro de reacción**, una subunidad en donde se encuentra, junto a proteínas accesorias, el **pigmento diana**. Ésta es una molécula de clorofila que iniciará el transporte electrónico al excitarse con un fotón.

El flujo de electrones:

Los pigmentos de los fotosistemas captan fotones de luz en función de su espectro de absorción. La energía del fotón captado excita al pigmento adyacente y así sucesivamente, de tal modo que viaja por toda la antena en lo que se denomina **flujo del excitón**, hasta llegar al pigmento diana. Al excitarse el átomo de magnesio de éste, se libera un electrón que pasará a una cadena de transporte de electrones que finaliza en el  $\text{NADP}^+$ , el cual se reducirá a NADPH.



En un punto del transporte electrónico se libera energía suficiente como para producir una molécula de ATP, en un proceso denominado **fotofosforilación**, similar a la fosforilación oxidativa.

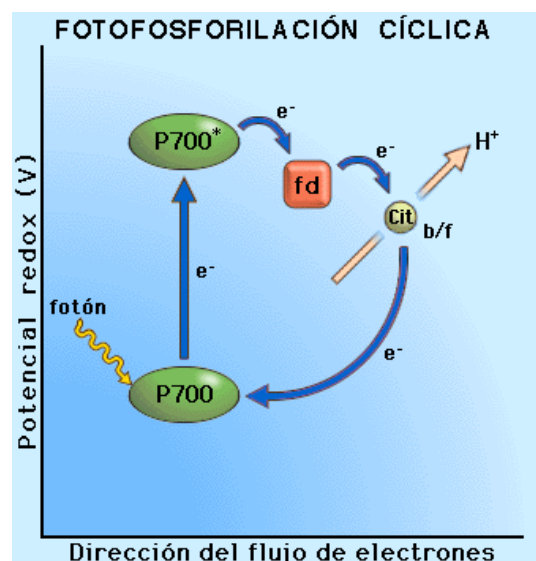
De hecho, se puede aplicar aquí también la hipótesis quimiosmótica, produciéndose un bombeo de protones hacia el interior del tilacoide durante el transporte de electrones. Se genera

entonces un gradiente que hace que pasen los protones por las ATPasas en un proceso exergónico que produce ATP. Esta fotofosforilación puede ser cíclica o acíclica.

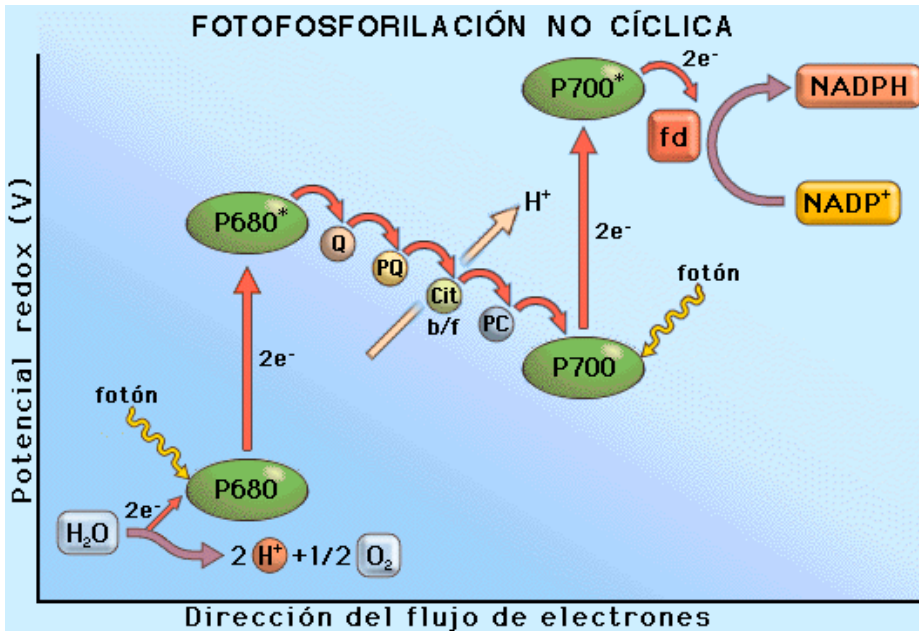
La fotofosforilación cíclica:

Sólo interviene el fotosistema I. Cuando llega un fotón al centro de reacción, el pigmento diana (la P700) se excita y libera un electrón que es transportado por la cadena (a favor del potencial redox, es decir, "cuesta abajo"). En un punto, la caída de energía es la suficiente para bombear protones al interior tilacoidal y formar ATP. El electrón regresa al final a la P700, por lo que se cierra el ciclo.

Sólo se forma ATP y no se produce ni NADPH ni  $\text{O}_2$ . Esta vía se activa cuando la célula tenga necesidad de más ATP que de NADPH.

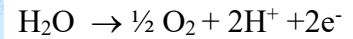


La fotofosforilación acíclica:



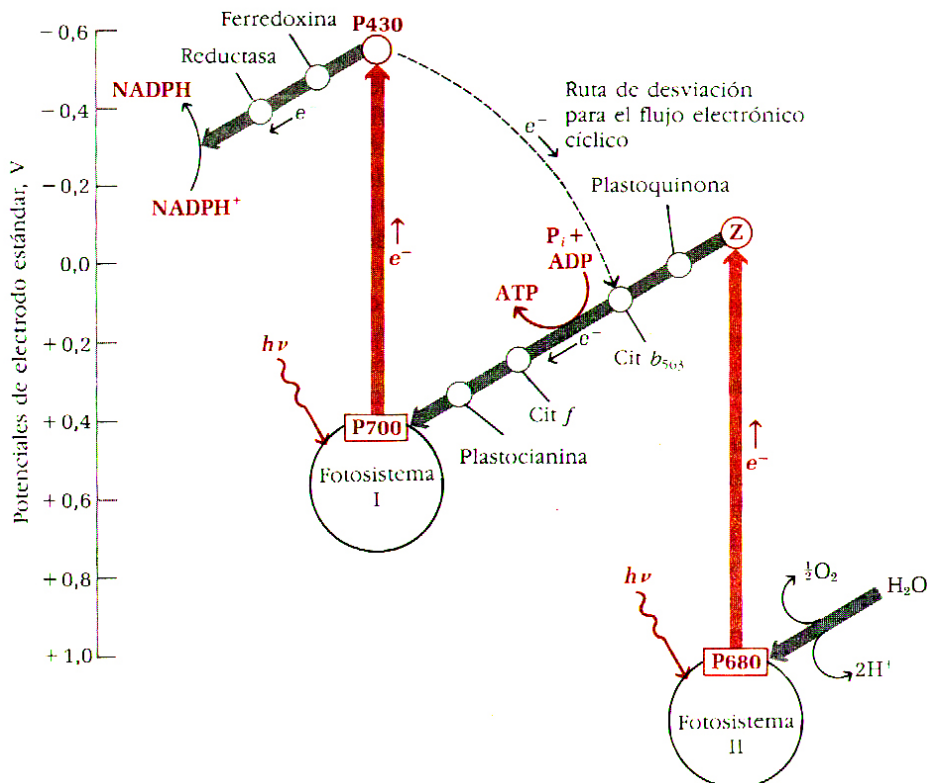
Aquí ya intervienen los dos fotosistemas. Se consideran las siguientes fases:

- Estimulación del pigmento diana del PSII (la P680). Éste recupera el electrón emitido mediante un proceso denominado **fo-tólisis del agua**, que libera dos electrones y se produce en la cara interna de la membrana tilacoidal:



- Transporte del electrón emitido hasta el PSI, donde reduce a la P700 en estado oxidado, al perder anteriormente el electrón excitado.
- Absorción de un fotón y consecuente emisión de un electrón, que es transportado hasta el NADP<sup>+</sup>, que, junto a otro electrón, se reduce a NADPH.

Por tanto, se forma ATP y NADPH, y se desprende O<sub>2</sub>. Por otra parte, los electrones van desde el donador (el agua) hasta el aceptor, que es el NADPH. Para el transporte de un electrón, se necesitarán dos fotones de luz. Como el NADPH transporta dos electrones, se necesitarán entonces cuatro fotones.



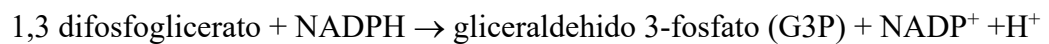
#### 4- LA FASE OSCURA (O BIOSINTÉTICA)

Esta fase se realiza en el estroma de los cloroplastos (o en el citoplasma de las células procariontas) y comprende el conjunto de reacciones metabólicas que fijan y asimilan el CO<sub>2</sub>, nitratos, sulfatos y fosfatos para transformarlos en materia orgánica. Como son reacciones anabólicas, necesitan el ATP y el poder reductor generados en la fase luminosa.

##### 4.1 LA ASIMILACIÓN DEL CARBONO

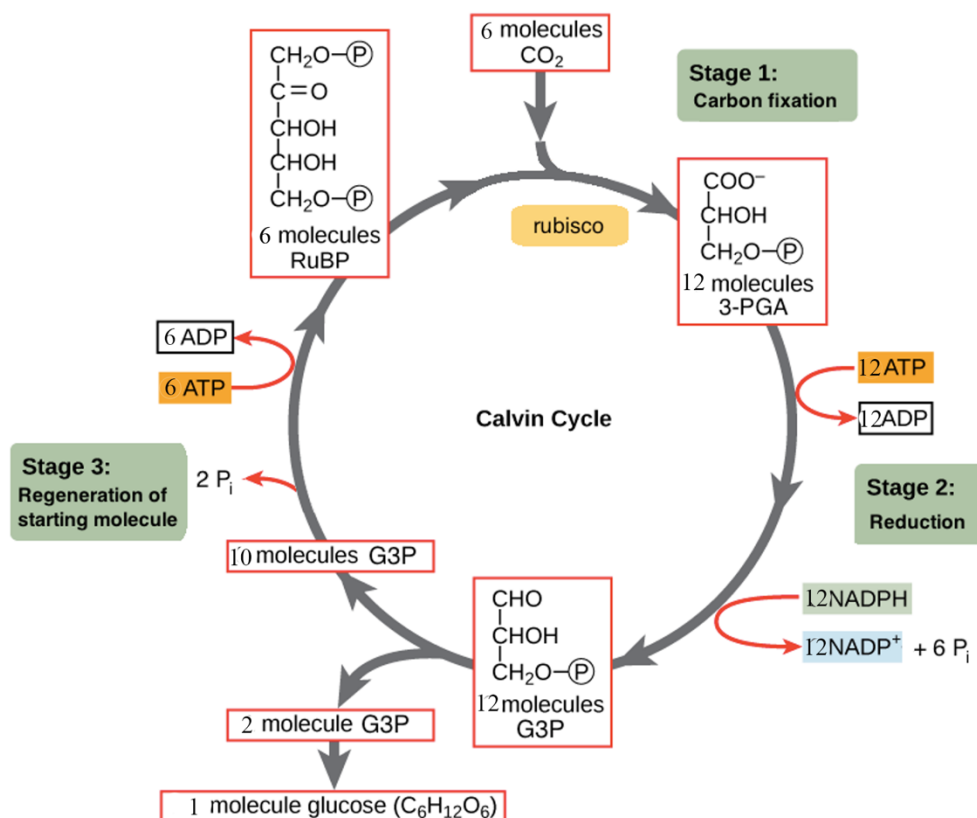
La asimilación del CO<sub>2</sub> genera la glucosa necesaria para la formación de glúcidos, lípidos y el esqueleto carbonado del resto de moléculas. Se realiza a través del **ciclo de Calvin**, un proceso cíclico en el que se pueden distinguir tres fases:

- **Carboxilativa:** el CO<sub>2</sub> atmosférico se une a una pentosa, la ribulosa 1,5 difosfato, originando un compuesto inestable de 6 carbonos que se escinde rápidamente en dos moléculas de 3 fosfoglicerato. Esta reacción la cataliza la **ribulosa 1,5 difosfato carboxilasa (RuBisCo)**, considerada como la enzima más abundante de la biosfera.
- **Reductiva:** son dos reacciones químicas que suponen gasto de energía y poder reductor:



El gliceraldehido es una triosa y por cada 6 moléculas de CO<sub>2</sub> se producen 12 moléculas de esa triosa. Dos de esas triosas generan una molécula de glucosa, base de polisacáridos, ácidos grasos y esqueletos hidrocarbonados del resto de biomoléculas.

- **Regenerativa:** las 10 triosas restantes se destinan a recuperar las 6 moléculas de ribulosa 1,5 difosfato utilizadas en la reacción de fijación. Para ello, se necesita un ATP por pentosa.



## 4.2 LA ASIMILACIÓN DE LAS SALES MINERALES

Las proteínas y los ácidos nucleicos necesitan grupos nitrogenados y azufrados que van a ser obtenidos en reacciones de asimilación de sales minerales como nitratos y sulfatos. Éstas son reacciones de reducción para obtener los grupos funcionales que se puedan insertar en las biomoléculas.

De este modo, los nitratos son reducidos a nitritos y amoniac, utilizando poder reductor. El amoniac se incorpora al  $\alpha$ acetoglutarato, obteniéndose por un proceso que necesita ATP el aminoácido glutamato (ácido glutámico) que por transaminación genera los demás aminoácidos.

De igual manera, los sulfatos se reducen a sulfuro de hidrógeno para incorporarse a moléculas orgánicas (como los aminoácidos cisteína y metionina).

## 4.3 BALANCE GENERAL DE LA FOTOSÍNTESIS

Para la fase oscura:

- Materia:  $6 \text{ CO}_2 \rightarrow$  Glucosa
- Energía gastada: Por cada molécula de  $\text{CO}_2$ , 3 moléculas de ATP; en total 18 ATP.
- Poder reductor: por cada  $\text{CO}_2$ , 2 moléculas de NADPH; luego 12 NADPH.

Para la fase luminosa:

Para obtener 12 NADPH, se necesitará la fotólisis de 12 moléculas de  $\text{H}_2\text{O}$ , por lo que se producirán 6 moléculas de  $\text{O}_2$ . Como en la fotofosforilación acíclica se produce 1,33 ATP por cada molécula de agua, las doce necesarias producirán 15,96 ATP; el resto hasta 18 se producen en la fotofosforilación cíclica.

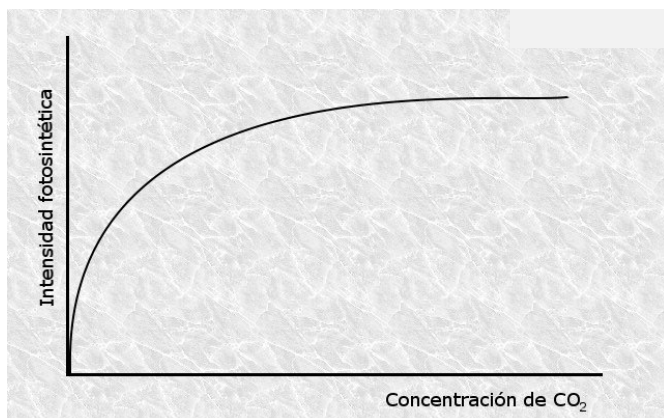
Por otra parte, para los 24 electrones transportados en los 12 NADPH se necesitarán 48 fotones de luz (2 por cada electrón).

Balance global:



## 5- FACTORES QUE INFLUYEN EN LA FOTOSÍNTESIS

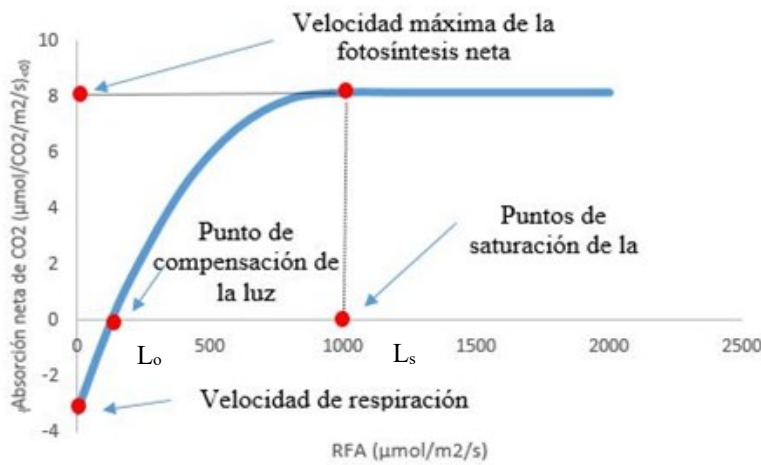
Estos factores se van a referir a la intensidad o rendimiento fotosintético, medida en función del  $\text{CO}_2$  absorbido o del  $\text{O}_2$  desprendido.



- 1. Concentración de  $\text{CO}_2$  en el medio.** Al aumentar ésta, se incrementa también la intensidad fotosintética hasta un punto de saturación a partir del cual se estabiliza. El resultado es una gráfica sigmoidea que refleja la cinética de las enzimas de la fase oscura.

- 2. Intensidad de la luz.** La relación con la intensidad fotosintética ( $\text{CO}_2$  neto absorbido) es directa, gracias al aporte energético que proporciona y a que algunos enzimas del ciclo de Calvin son activados indirectamente por la luz. El **punto de compensación**

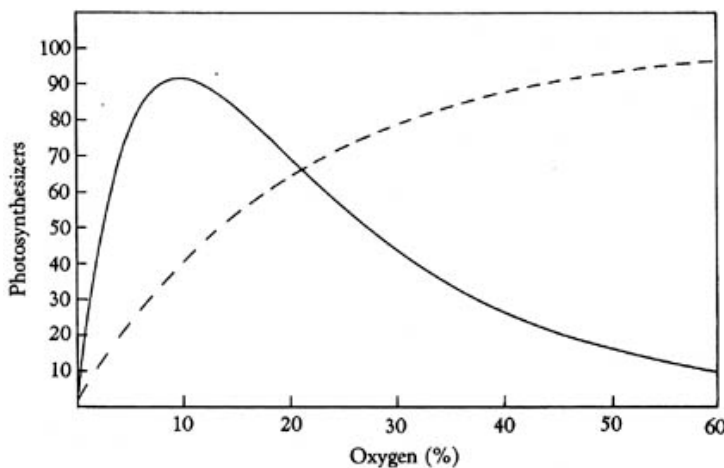
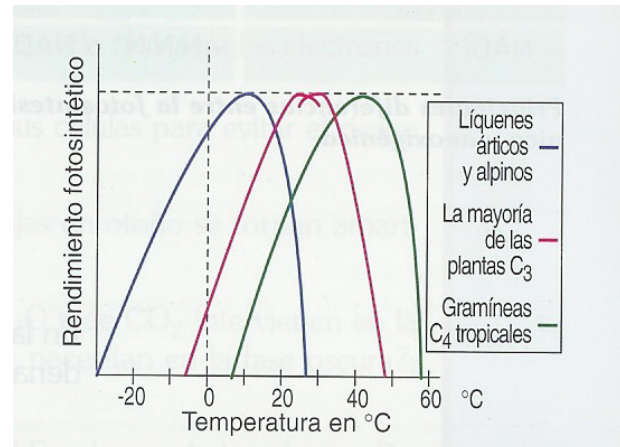
( $L_0$ ) es la intensidad luminosa correspondiente a una intensidad fotosintética nula, en que el  $CO_2$  absorbido por la fotosíntesis se iguala con el generado por respiración. A partir de un **punto de saturación** ( $L_s$ ), disminuye la actividad fotosintética, debido a



la desnaturalización de algunas enzimas, el cierre de las estomas (disminuye el  $CO_2$ ) y la **fotooxidación** de la clorofila (sobreexcitación de este pigmento cuando no puede ceder electrones a la cadena transportadora).

3. **Temperatura.** La intensidad fotosintética también es directamente proporcional a este factor hasta llegar a un punto en que disminuye bruscamente, debido a la desnaturalización de los enzimas de la fase oscura.

Cada especie presenta una temperatura óptima específica, en función del ambiente al que se encuentre adaptado.



4. **Concentración de  $O_2$ :** es inhibitorio a altas concentraciones, pues compite con el  $CO_2$  por el centro activo de la RuBisCo en un proceso al que se le denomina **fotorrespiración**.

5. **Humedad:** regula el mecanismo de apertura y cierre de las estomas, estructuras que permiten la captación del  $CO_2$ . Al disminuir la humedad, se cierran los esto-

mas (para evitar la transpiración y la consiguiente deshidratación), por lo que disminuye la concentración de  $CO_2$  y aumenta la de  $O_2$  interno, lo que hace que disminuya la intensidad de la fotosíntesis.

6. **Cantidad de nutrientes:** pueden ser limitantes de forma directa (son reactivos en las reacciones metabólicas de la fotosíntesis) o indirectos (implicados en la biosíntesis de pigmentos y enzimas).



### Topografía de la fotosíntesis:

FASE	PROCARIOTAS	EUCARIOTAS
<b>Luminosa</b>	Mesosomas	Membrana tilacoidal
<b>Oscura</b>	Citoplasma	Estroma

## 6- LA QUIMIOSÍNTESIS

Se trata de una modalidad nutricional en que se obtiene materia orgánica a partir de compuestos inorgánicos sencillos aunque, a diferencia de la fotosíntesis, la energía y el poder reductor necesarios se obtiene de la oxidación de determinadas sustancias inorgánicas, procedentes de la descomposición de la materia orgánica realizada por hongos y bacterias (heterótrofos saprófitos).

Los organismos que realizan la quimiosíntesis autótrofa son todas bacterias, se denominan quimiolitotrofos y tienen una gran importancia ecológica en cuanto a que cierran ciclos biogeoquímicos, pues los productos obtenidos de las reacciones de oxidación son tomados por los productores como reactivos en la fotosíntesis.

### Fases de la quimiosíntesis:

1. **Oxidación** de compuestos inorgánicos reducidos ( $\text{CH}_4$ ,  $\text{NH}_3$ ,  $\text{H}_2\text{S}$ ) con el  $\text{O}_2$  a través de la cadena respiratoria. En sentido directo produce energía en forma de ATP gracias al proceso de la fosforilación oxidativa. El poder reductor (en forma de NADH) se genera mediante el transporte inverso de electrones por la cadena respiratoria, utilizando para ello parte del ATP generado.
2. **Asimilación** de sustancias inorgánicas ( $\text{CO}_2$ ,  $\text{H}_2\text{O}$ , nitratos, sulfatos) para formar macromoléculas, utilizando el ATP y el NADH obtenidos en la fase anterior. Esto se realiza mediante el ciclo de Calvin, como en la fotosíntesis.

En función de las sustancias inorgánicas que oxidan, encontramos entre las bacterias quimiosintéticas, los siguientes grupos:

- **Bacterias nitrificantes:** oxidan compuestos reducidos de nitrógeno como el amoníaco ( $\text{NH}_3$ ) procedentes de la descomposición de materia orgánica, transformándolos en nitratos asimilables por los organismos fotosintéticos. Lo realizan en dos fases:
  - Las bacterias **nitrosificantes** transforman el  $\text{NH}_3$  en  $\text{NO}_2^-$ . *Nitrosomonas*.
  - Las bacterias **nitrificantes** transforman el  $\text{NO}_2^-$  en  $\text{NO}_3^-$ . *Nitrobacter*.
- **Bacterias del azufre:** oxidan compuestos reducidos de azufre como el  $\text{H}_2\text{S}$ , resultante también de la descomposición de restos orgánicos. El resultado es azufre atómico que se puede volver a oxidar para generar sulfatos asimilables en la fotosíntesis.
- **Bacterias del hierro:** en este caso oxidan compuestos ferrosos a férricos, generando yacimientos de óxido de hierro.
- **Bacterias del hidrógeno:** utilizan  $\text{H}_2$ , que es oxidado a  $\text{H}_2\text{O}$ .

Mención aparte merecen los organismos **fijadores** del gas nitrógeno ( $\text{N}_2$ ). Éstos son bacterias o cianobacterias que pueden ser libres (*Clostridium*) o simbiotes de plantas (como *Rhizobium*, que vive en las raíces de leguminosas). Estos organismos transforman el  $\text{N}_2$  en  $\text{NH}_3$  gracias a la acción de la enzima **nitrogenasa** y al aporte de 6 electrones por el NADH a través de la ferredoxina.

## 7- EL ANABOLISMO HETERÓTROFO

A pesar de su denominación, el anabolismo heterótrofo la realizan todas las células, independientemente de su nutrición (autótrofa o heterótrofa). A partir de unas moléculas orgánicas **precursoras** muy sencillas (piruvato, acetyl CoA, lactato o  $\alpha$ -cetoglutarato) se obtienen las macromoléculas complejas (polisacáridos, lípidos, proteínas o ácidos nucleicos) que el organismo necesita para formar sus estructuras o para almacenar energía.

Como las reacciones anabólicas son **endergónicas** (pues se forman numerosos enlaces para formar y unir los monómeros) y de **reducción** (las grandes biomoléculas tienen una menor proporción atómica de oxígeno que los precursores), es necesario el aporte energético del ATP y los electrones transportados por el NADH, el NADPH y el FADH<sub>2</sub>. Esta energía y este poder reductor han sido obtenidos previamente a partir de las reacciones del catabolismo (en todas las células) o también del anabolismo autótrofo en los procesos de fotosíntesis y quimiosíntesis (en aquellas células capaces de realizar estas modalidades metabólicas).

### Fases del anabolismo heterótrofo:

1. Biosíntesis de **monómeros** (monosacáridos, ácidos grasos, aminoácidos y nucleótidos) a partir de los precursores (piruvato, acetyl CoA, lactato y  $\alpha$ -cetoglutarato). Los monómeros también pueden proceder directamente del catabolismo de sustancias de reserva (almidón, glucógeno, albúminas), de la fotosíntesis y quimiosíntesis (autótrofos), o de la digestión de los alimentos (heterótrofos).
2. Biosíntesis de los **polímeros** a partir de los monómeros.

### Rutas metabólicas del anabolismo heterótrofo:

	Fase I	Fase II
GLÚCIDOS	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Gluconeogénesis</li> <li>- Ciclo de Calvin</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Amilogénesis (vegetales)</li> <li>- Glucogenogénesis (animales)</li> </ul>
LÍPIDOS	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Síntesis de ácidos grasos (citosol)</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Esterificación de ácidos grasos con glicerol 3-fosfato</li> </ul>
PROTEÍNAS	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Transaminación de cetoácidos.</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Biosíntesis de proteínas (ribosomas)</li> </ul>
ÁCIDOS NUCLEICOS	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Síntesis de nucleótidos</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Replicación de ADN</li> <li>- Transcripción del ARN</li> </ul>

## 8- LA EVOLUCIÓN DEL METABOLISMO

Tal como plantea la teoría prebiótica del origen de la vida, el metabolismo de las primeras células sería heterótrofo, ya que tomaban la materia orgánica que se originaba en la atmósfera primitiva y que acababa en el medio acuático. La vía de obtención de energía sería la **fermentación**, puesto que no había oxígeno en la atmósfera, la fosforilación a nivel de sustrato es más sencilla que la ligada a cadenas de transporte de electrones, y la glucólisis es una vía metabólica presente en todos los organismos.

Conforme se agotaba la materia orgánica que se generaba espontáneamente en la atmósfera primitiva, fueron surgiendo formas de metabolismo autótrofo que permitieron independizarse de esta fuente de materia, lo cual suponía una gran ventaja. Cronológicamente estas modalidades nutricionales que aparecían eran las siguientes:

1. La **fotosíntesis anoxigénica** (fotolitotrofos) utiliza luz para sintetizar el ATP necesario para transformar el  $\text{CO}_2$  en materia orgánica. Existe una cadena de transporte de electrones, pero sólo un fotosistema y el donador de electrones es el  $\text{H}_2\text{S}$ , razón por la que no se desprende oxígeno. Representantes actuales son las bacterias verdes y rojas del azufre.

Una derivación posterior de estas bacterias fotosintéticas es la de aquellos que, al volver a la oscuridad, generaron una cadena primitiva de electrones a partir de pigmentos fotosintéticos (los citocromos) utilizando sulfatos como aceptores finales y generando energía mediante un proceso de **respiración anaerobia** (como actualmente las bacterias del género *Desulfovibrio*)

2. La **fotosíntesis oxigénica** apareció con las cianobacterias al poseer un segundo fotosistema que obtiene los electrones por fotólisis del agua, desprendiendo  $\text{O}_2$  a la atmósfera. Como la luz y el agua son abundantes en la superficie de océanos y aguas continentales, las cianobacterias se extienden fácilmente en este ambiente. Con el paso del tiempo, el  $\text{O}_2$  empieza a ser abundante en la atmósfera y en los océanos, con las consecuencias siguientes:
  - Los compuestos reducidos de S, Fe y C de los sedimentos se oxidan.
  - Se acumula el  $\text{O}_2$  en la atmósfera, a la vez que disminuye su contenido en  $\text{CO}_2$ , cambiando fuertemente su composición. Además, se forma el  $\text{O}_3$  estratosférico que filtra los rayos ultravioletas del Sol, lo que permitirá la vida terrestre, pero acaba con la síntesis orgánica abiótica.
  - El  $\text{O}_2$  es un gas muy tóxico (por su alto poder oxidante), lo que obliga a las células a adquirir mecanismos para neutralizarlo o quedar relegados a los ambientes anaerobios cada vez más escasos.

Las cianobacterias pudieron extenderse mucho también por su capacidad de **fijar el  $\text{N}_2$  atmosférico** (otro recurso muy abundante), gracias a que poseen la enzima nitrogenasa.

3. La **respiración aerobia** (quimioorganotrofos) surgió a partir de la necesidad que tenían las células de neutralizar el tóxico  $\text{O}_2$  que empezaba a abundar en la Tierra. En primer lugar, aparecen los **peroxisomas** con las enzimas catalasa y peroxidasa, que eliminan el  $\text{H}_2\text{O}_2$  formado por la presencia de  $\text{O}_2$ . A continuación, perfeccionan la cadena de citocromos tomada de la cadena fotosintética para llevar electrones al  $\text{O}_2$  y así neutralizarlo al transformarlo en  $\text{H}_2\text{O}$ . Lo que pasa es que este sistema permite la oxidación total de los nutrientes y obtener mucha más energía que en la fermentación. Por tanto, la posibilidad de vivir en un ambiente oxidante y además obtener mucha más energía, hizo que se generalizasen en el ambiente acuático (y después en el terrestre) los organismos aerobios tanto fotosintéticos como heterótrofos (que se alimentan de aquellos).
4. Paralelamente, apareció la **quimiosíntesis autótrofa** (quimiolitotrofos), que utilizan la cadena respiratoria para obtener ATP de la oxidación de compuestos inorgánicos reducidos, lo que les permite vivir en ausencia de materia orgánica y de luz.
5. Las células eucariotas se originaron por endosimbiosis de bacterias aerobias primero (eucariontes heterótrofos aerobios) y cianobacterias después (eucariontes fotosintéticos).

Algunos autores, a raíz de la toma de consideración de las chimeneas hidrotermales en aguas oceánicas profundas como posible escenario del origen de la vida, consideran que la quimiosíntesis apareció antes que la fotosíntesis y que fue el proceso que originó la cadena de transporte electrónico. En estos lugares se generan sustancias químicas que liberan energía al oxidarse, lo que permite la asimilación del  $\text{CO}_2$  y otros componentes inorgánicos en el ciclo de Calvin.

**Esquema general del anabolismo heterótrofo:**

