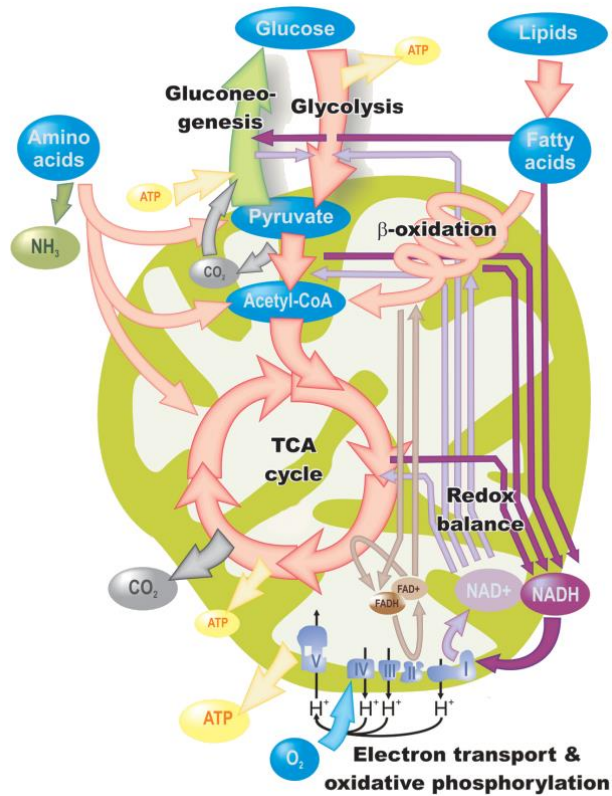


# Biología

## Tema 7

### El metabolismo celular I. El catabolismo



#### 4. EL CATABOLISMO

Unificando las ideas expuestas en los apartados anteriores, podemos indicar que el catabolismo reúne las características siguientes:

- Es un conjunto de reacciones que sirven para **descomponer** o degradar (oxidar) sustancias más o menos complejas y convertirlas en otras más pequeñas y oxidadas, todo ello con la finalidad principal de obtener energía.
- Son pues, reacciones de **oxidación**, ya que la materia orgánica pierde electrones ligados a protones en forma de hidrógenos ( $2H = 2H^+ + 2e^-$ ) recogidos por coenzimas para cederlos a otros compuestos, que se reducen.
- Son reacciones **exergónicas**, es decir, en las que se libera cierta cantidad de energía, parte de la cual se emplea para formar enlaces fosfato del ATP y otra parte se libera en forma de calor.

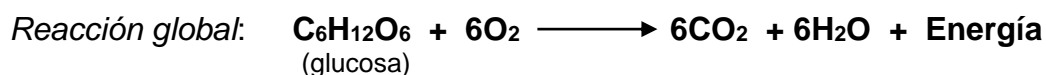
Se pueden considerar **dos modalidades de catabolismo**: respiración y fermentación.

- La **RESPIRACIÓN** es un tipo de **catabolismo total**, en el que la materia orgánica se descompone, es decir, se oxida perdiendo electrones, hasta convertirse en moléculas inorgánicas muy simples, liberando gran cantidad de energía que las moléculas orgánicas tienen acumulada. Puede ser, a su vez, de dos tipos:
  - **Respiración aerobia**. El aceptor final de electrones es el  $O_2$ . La materia orgánica se oxida hasta dar  $CO_2$ , liberando energía e hidrógenos, los cuales son aceptados por el  $O_2$ , que se reduce formando  $H_2O$ .
  - **Respiración anaerobia**. El aceptor final de electrones es un compuesto inorgánico distinto del  $O_2$ , como por ejemplo el nitrato ( $NO_3^-$ ) o el sulfato ( $SO_4^{2-}$ ). Es muy poco frecuente, solo aparece en algunas células procariontas.
- Las **FERMENTACIONES** son un tipo de **catabolismo parcial**, en el que el aceptor de los electrones es un compuesto orgánico. La oxidación del sustrato no es completa, ya que los productos finales son sustancias orgánicas; por ello se libera menos energía que en la respiración aerobia. Se trata de un proceso anaerobio, pues no necesita la presencia de oxígeno, realizado principalmente por determinados microorganismos, pero también algunas células eucariotas como las levaduras y algunas células animales (las musculares), como adaptación posterior alternativa a su respiración aerobia habitual.

## 5. CATABOLISMO DE GLÚCIDOS. RESPIRACIÓN AEROBIA

Suele identificarse el catabolismo total de los glúcidos en presencia de oxígeno con la respiración aerobia, aunque sea sólo una parte principal del total de todo el catabolismo celular. Esta relación es tan estrecha, que incluso se suele considerar como la ruta central de todo el catabolismo a la que van a desembocar las vías catabólicas de las otras biomoléculas orgánicas.

Si consideramos que la glucosa es la molécula más utilizada por las células para obtener energía, resulta lógico que se emplee la reacción química que expresa su degradación total en presencia de oxígeno para representar en conjunto todo el proceso de la respiración aerobia:



Esta reacción, resulta muy útil desde el punto de vista didáctico, ya que no sólo simplifica el complejo conjunto de reacciones del proceso respiratorio, sino que permite compararla con la que utilizaremos como reacción global para representar, de forma simplificada, la fotosíntesis. Se establecerá así que respiración aerobia y fotosíntesis son dos procesos inversos que se mantienen en equilibrio en la naturaleza.

Podemos considerar el proceso de la respiración aerobia de los glúcidos dividido en etapas para facilitar su estudio, aunque en la célula suceden de forma consecutiva e ininterrumpida y pueden hacerlo en compartimentos celulares diferentes:

- **1. Etapa preliminar.** Las grandes moléculas de polisacáridos llegan a descomponerse en monosacáridos, fundamentalmente glucosa. Se desarrolla en el citosol o hialoplasma.
- **2. Glucolisis.** Es la serie de reacciones de oxidación por las que la glucosa se transforma en ácido pirúvico. Tiene lugar también en el hialoplasma.
- **3. Respiración celular:** con este término se suele hacer referencia al conjunto de las siguientes etapas que tienen lugar en la mitocondria:
  - o **Formación del acetil-CoA.** Consiste en la transformación del ácido pirúvico generado en la glucolisis en acetil-coenzima A (acetil-CoA).
  - o **Ciclo de Krebs o de los ácidos tricarbóxicos.** Serie de reacciones cíclicas en las que se producen descarboxilaciones oxidativas, que liberan CO<sub>2</sub> e hidrógenos. Tienen lugar en la matriz mitocondrial.
  - o **Cadena respiratoria o transportadora de electrones y Fosforilación oxidativa.** Los hidrógenos perdidos por las moléculas orgánicas en las reacciones anteriores son conducidos hasta la denominada *cadena respiratoria* (situada en las crestas mitocondriales) para que se transporten hasta el O<sub>2</sub>, al que se unen para formar agua. En el transporte, por reacciones de oxidorreducción, se libera energía que se emplea en formar los enlaces del ATP (proceso denominado *fosforilación oxidativa*).

## 5.1 Etapa preliminar

Esta primera etapa constituye en realidad un **catabolismo de polisacáridos**. Los principales polisacáridos con función de reserva son el glucógeno y el almidón, en animales y vegetales respectivamente. Su aprovechamiento supone la hidrólisis de la molécula, para liberar glucosa, proceso en el que intervienen diversas enzimas. Entre ellas cabe destacar las correspondientes fosforilasas (fosforilasa del glucógeno y fosforilasa del almidón), que rompen enlaces O-glucosídicos.

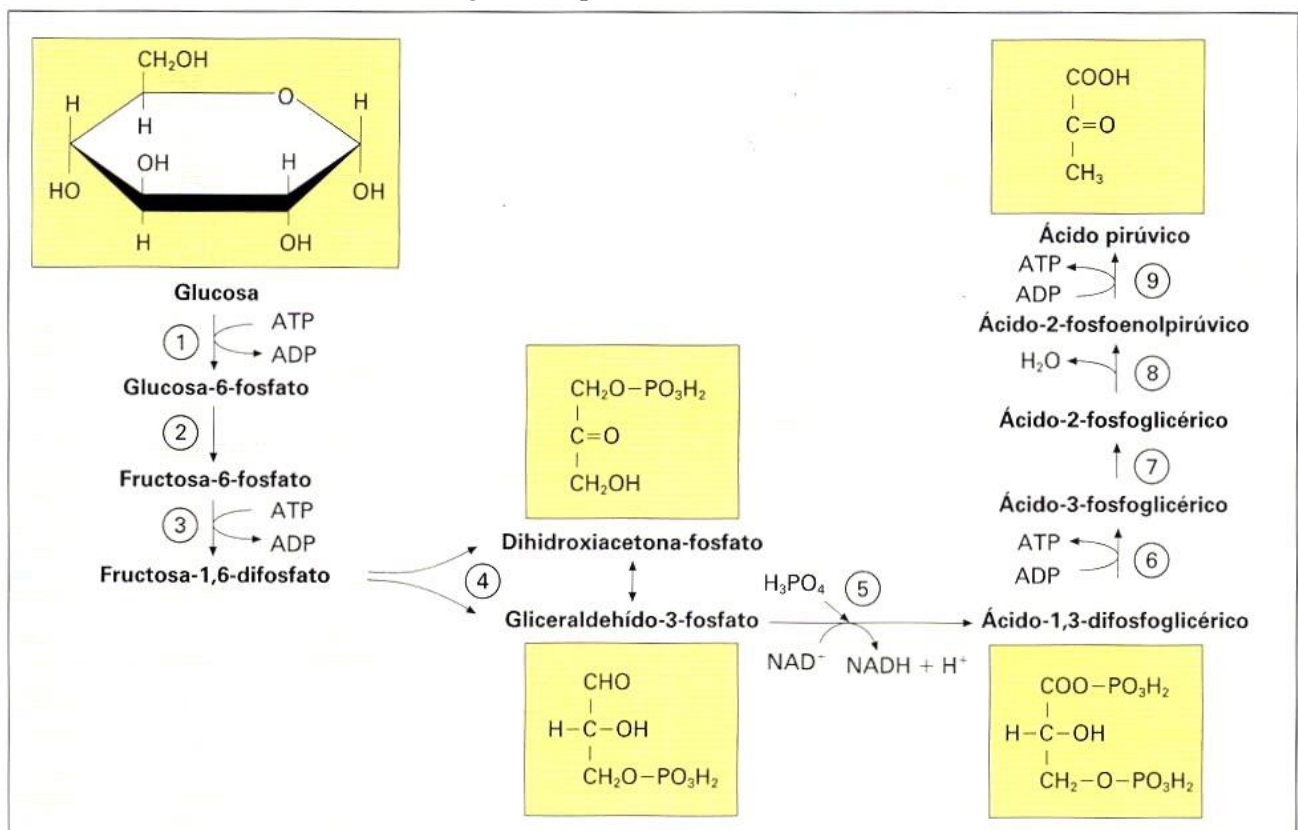


Posteriormente la glucosa-1-P es transformada en **glucosa-6-fosfato** que, como veremos, es un intermediario de la glucolisis.

## 5.2. Glucolisis

La glucolisis, o **ruta de Embden-Meyerhof**, ocurre en el citosol, sin necesidad de oxígeno, y es una secuencia de reacciones en la que **1** molécula de **glucosa** (con 6 átomos de C) se transforma en **2** moléculas de **ácido pirúvico** (con 3 átomos de C cada una) (figs. 7.5 y 7.6).

Figura .- Esquema de la Glucolisis.



Comprende dos etapas diferentes:

- **Una primera etapa** preparatoria en la que la glucosa es fosforilada y fragmentada, dando lugar a dos moléculas de gliceraldehído-3-fosfato. En este proceso se consumen dos moléculas de ATP en activar a la molécula de glucosa para su posterior catabolismo.

- Una segunda etapa en la que las dos moléculas de gliceraldehído-3-fosfato son oxidadas por el  $\text{NAD}^+$  y a continuación convertidas en piruvato, con la producción de 4 moléculas de ATP.

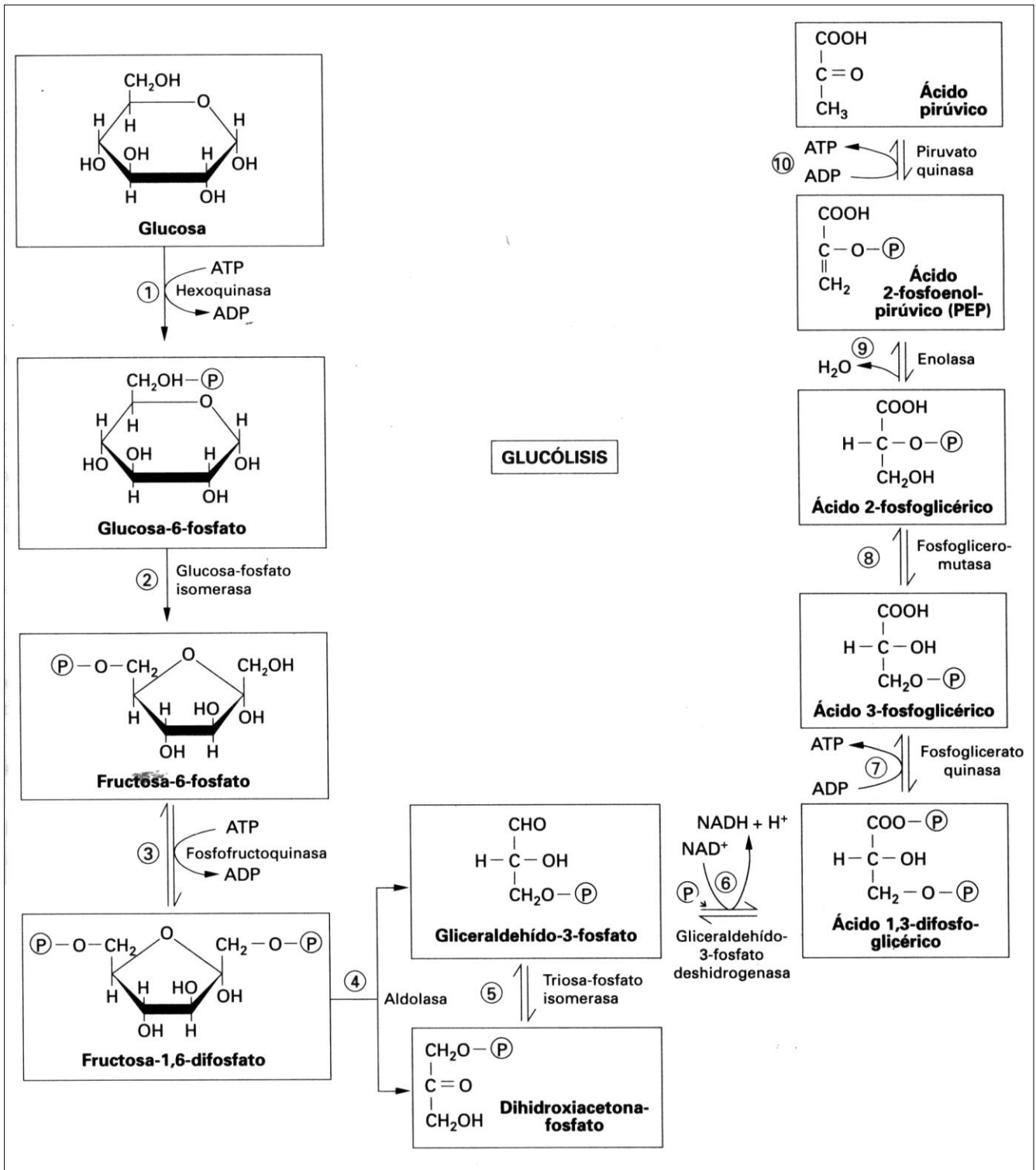


Figura.- Glucólisis.

Así pues, el **balance final de la glucólisis** es que por cada molécula de glucosa que se transforma en dos de piruvato, se producen **2 moléculas de ATP y 2 moléculas<sup>1</sup> de  $\text{NADH} + \text{H}^+$** .

<sup>1</sup> Para simplificar, normalmente en los libros el  $\text{NAD}^+$  reducido se pone como  $\text{NADH}$ , aunque realmente su forma correcta es  $\text{NADH} + \text{H}^+$ . También esta forma reducida la podemos encontrar como  $\text{NAD} \cdot 2\text{H}$ . Para el caso del  $\text{FAD}$  (cuya forma oxidada no lleva carga positiva), su forma reducida se pone como  $\text{FADH}_2$ .

La glucólisis es una ruta fundamental que puede ser utilizada por casi todas las células para extraer energía de la molécula de glucosa. Además, la glucólisis prepara a la glucosa para su oxidación completa en la mitocondria, donde se libera mucha más energía.

### 5.3 Respiración celular

Mediante la **respiración celular**, el ácido pirúvico formado durante la glucólisis se oxida completamente a CO<sub>2</sub> y H<sub>2</sub>O, en presencia de oxígeno. Este proceso de respiración se desarrolla en tres etapas sucesivas: **formación del acetil-CoA**, el **ciclo de Krebs** y la **fosforilación oxidativa**, ésta última asociada a la denominada **cadena respiratoria**.

#### 5.3.1. Formación del acetil-CoA

El ácido pirúvico obtenido en la glucólisis penetra en la matriz mitocondria atravesando la doble membrana de ésta y sufre una **descarboxilación oxidativa**: el grupo carboxilo -COOH se pierde en forma de CO<sub>2</sub> y queda un grupo acetilo CH<sub>3</sub>-CO<sup>-</sup> que es aceptado por la coenzima A y se forma acetil-coenzima A (acetil-CoA). Es una reacción catalizada por un complejo multienzimático, la **piruvato deshidrogenasa**. Esta reacción es reversible y dirige al piruvato hacia su oxidación final en el ciclo de Krebs (fig. 7.7).

#### 5.3.2. Ciclo de Krebs

Por el tipo de moléculas que participan, se denomina también *ciclo de los ácidos tricarboxílicos* o, simplemente, *ciclo del ácido cítrico*.

El **balance energético del ciclo de Krebs** resulta ser que en cada vuelta del ciclo se genera 1 molécula de GTP, 3 de NADH + H<sup>+</sup> y 1 de FADH<sub>2</sub>. Cada vuelta del ciclo consume un grupo acetilo y regenera un ácido oxalacético, que puede iniciar otro nuevo ciclo. Se necesitan dos vueltas del ciclo para oxidar al máximo, en cuanto al carbono, una molécula de glucosa, ya que de cada una se obtienen 2 de ácido pirúvico en la glucólisis.

Por tanto, **por cada molécula de glucosa** en el **ciclo de Krebs** se forman:

- **2 moléculas de GTP** (cada molécula de GTP transfiere su grupo fosfato al ADP, produciendo una molécula de ATP, por lo tanto el resultado final son **2 moléculas de ATP**)<sup>2</sup>
- **6 moléculas de NADH + H<sup>+</sup>**
- **2 moléculas de FADH<sub>2</sub>**

En realidad, en el ciclo de Krebs se obtiene poca energía en forma de moléculas fosforiladas (GTP), pero sí en forma de nucleótidos reducidos (NADH + H<sup>+</sup> y FADH<sub>2</sub>).

---

<sup>2</sup> Este es un proceso de fosforilación a nivel de sustrato.

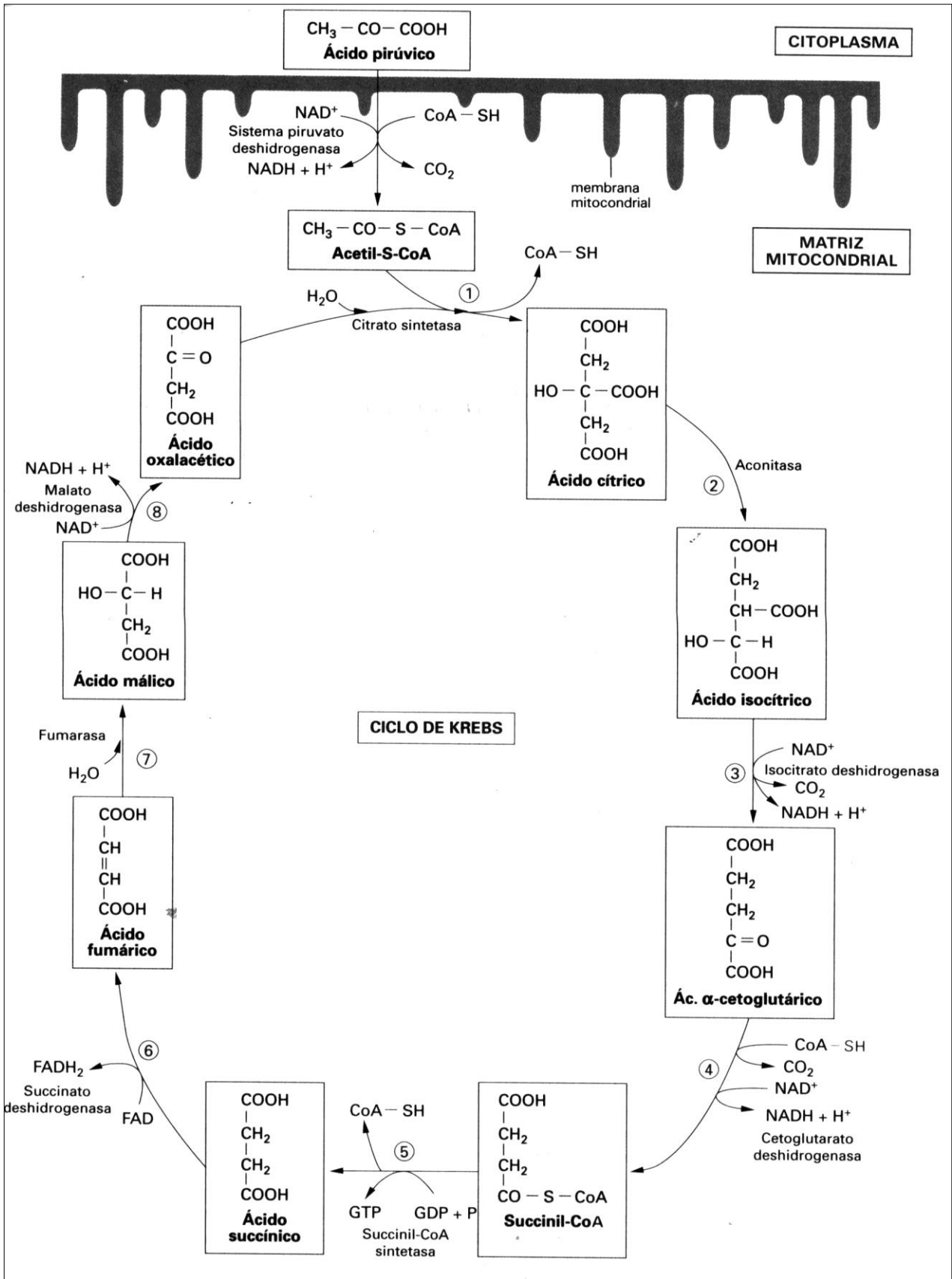


Figura .- Reacciones del ciclo de Krebs.

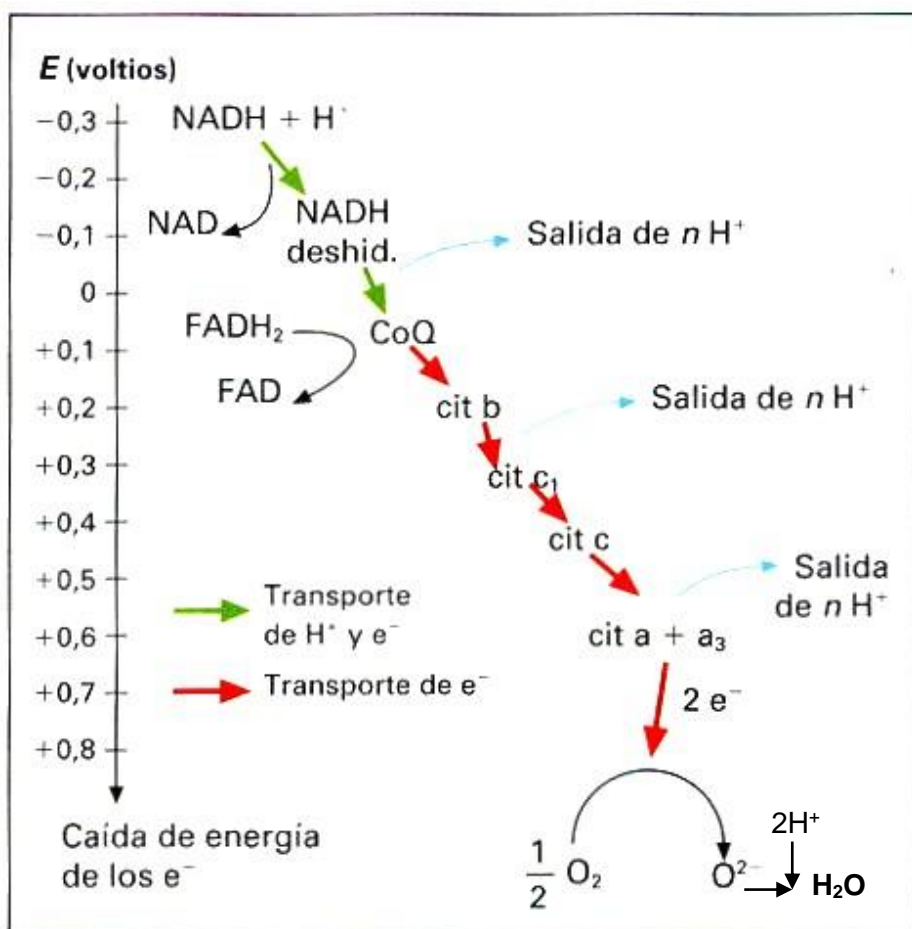


### 5.3.2. Cadena respiratoria y Fosforilación oxidativa

La molécula de glucosa que inició la glucólisis se encuentra completamente oxidada. Parte de su energía se ha utilizado en la síntesis de ATP. Sin embargo, la mayor parte de la energía se encuentra en los electrones de los hidrógenos que fueron aceptados por el  $\text{NAD}^+$  y el  $\text{FAD}$ . Estos electrones, procedentes de la glucólisis, la oxidación del ácido pirúvico y el ciclo de Krebs, se encuentran aún en un nivel energético alto.

Las moléculas de  $\text{NADH} + \text{H}^+$  y  $\text{FADH}_2$  cederán los electrones a una cadena transportadora de moléculasceptoras (**cadena respiratoria o transportadora de electrones**), localizadas de manera ordenada en la membrana interna y crestas mitocondriales (fig. 7.8). Cada una de estas moléculas es capaz de aceptar electrones a un nivel energético ligeramente inferior al precedente.

Estos transportadores de electrones pueden existir en dos estados de oxidación próximos, pasando del uno al otro según acepten o los desprendan los electrones. Cada **par redox** solo puede recibir electrones de otro *par* que tenga un potencial de reducción más electronegativo, y solo puede cederlos al *par* que lo tenga menos negativo. El par de potencial más negativo en la cadena respiratoria es el  $\text{NAD}^+$  y  $\text{NADH} + \text{H}^+$ , con  $-0,32$  voltios, y por eso es el que podrá reducir a los demás. En el otro extremo se encuentra el par del agua:  $+0,82$  V. De esta manera, cada vez que dos electrones llegan al oxígeno ( $\frac{1}{2} \text{O}_2 + 2\text{e}^- \rightarrow \text{O}^{2-}$ ) y con dos protones ( $2 \text{H}^+$ ) se forma una molécula de  $\text{H}_2\text{O}$ .



*Figura .- Esquema de la cadena respiratoria. El transporte de electrones es posible porque cada transportador tiene un potencial de reducción (tendencia a dar electrones) inferior al anterior y superior al siguiente. El potencial de reducción o potencial redox se expresa en voltios y en valores tanto más negativos cuanto mayor sean.*

*Complejos multiproteicos que intervienen:*

- *NADH deshid.* = NADH deshidrogenada. Utiliza el nucleótido FMN (flavín mononucleótido) y centros Fe-S.
- *CoQ* = Coenzima Q o Ubiquinona.
- *Cit b, cit c1, cit c, cit a, cit a3* = Citocromos b, c1, c, a y a3.



Vemos pues, como cada transportador de electrones de la cadena se oxida al ceder electrones y el siguiente se reduce al aceptarlos. **Como la energía liberada durante la oxidación es mayor que la consumida para la reducción, en cada paso hay un sobrante de energía que se invierte en la síntesis de ATP, proceso denominado fosforilación oxidativa.**

El modelo más aceptado para explicar este proceso de la síntesis de ATP en la mitocondria es la **hipótesis quimiosmótica** de Mitchell (fig. 7.9). Según esta teoría, la energía liberada se invierte en provocar un bombeo de protones ( $H^+$ ) desde la matriz mitocondrial al espacio intermembranal. Como la membrana mitocondrial interna es impermeable a los protones, el bombeo de éstos consigue que se establezca un **gradiente electroquímico** entre la matriz y el espacio intermembrana, es decir, origina una diferencia de carga eléctrica a ambos lados de la membrana interna que es capaz de generar una **fuerza protomotriz** (o **protón-motriz**). Cuando los protones ( $H^+$ ) en exceso en el espacio intermembranoso vuelven a la matriz mitocondrial, lo hacen atravesando a favor de gradiente, el canal formado por las **partículas F** o **complejos enzimáticos ATP-sintetasa**<sup>3</sup>, suministrándoles la energía necesaria para la síntesis de ATP. Por cada tres protones que fluyen a través del complejo ATP-sintetasa se forma una molécula de ATP.

Las medidas cuantitativas demuestran que:

- Por cada  $2e^-$  que pasan desde el **NADH +  $H^+$**  al oxígeno se bombean 10 protones, por lo que se forman **3 moléculas de ATP** a partir de 3 ADP y 3  $Pi^4$ .
- Por cada  $2e^-$  electrones que pasan del **FADH<sub>2</sub>** y entran en la cadena en un nivel energético menor (concretamente cede los electrones a la Co Q), se forman **2 moléculas de ATP** a partir de 2 ADP y 2  $Pi$ .

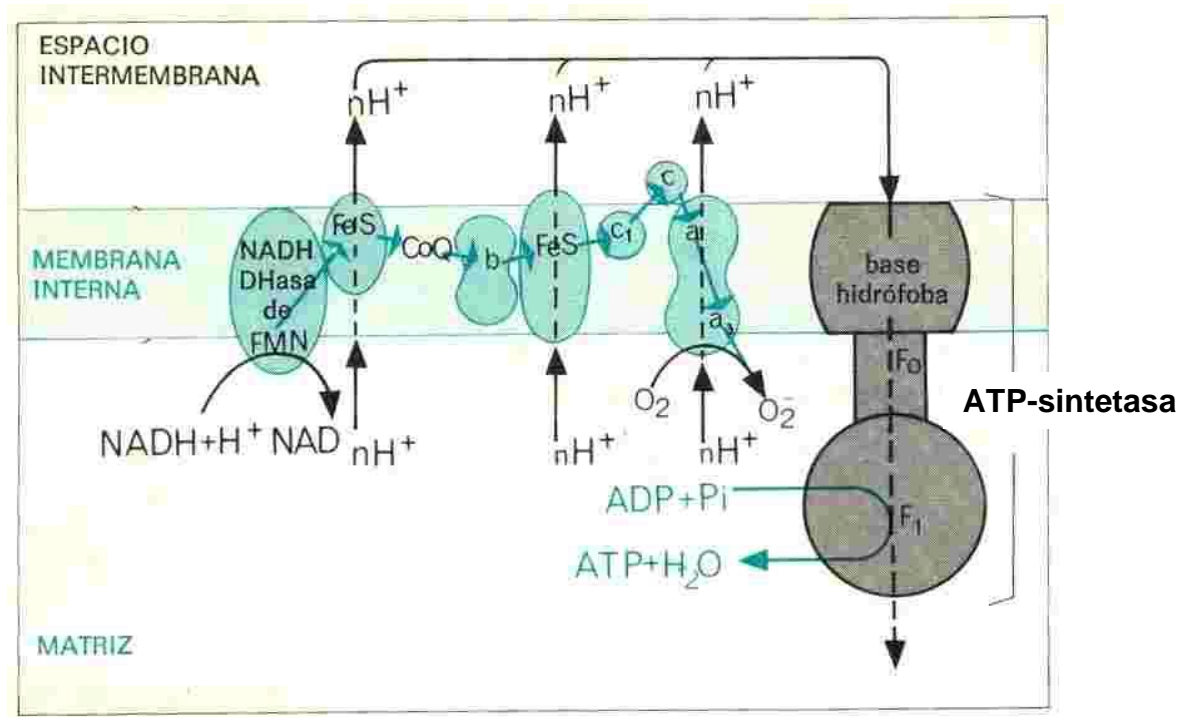


Figura .- Cadena respiratoria y fosforilación oxidativa según la hipótesis quimiosmótica de Michell.

<sup>3</sup> Cada partícula F es un complejo multienzimático ATP-sintetasa con una porción  $F_0$ , anclada en la membrana interna y de la cresta mitocondrial, y otra  $F_1$  que sobresale hacia la matriz. Tanto  $F_0$  como  $F_1$  están integradas por varias subunidades diferentes.

<sup>4</sup> Recordemos que esos dos electrones llegan finalmente al oxígeno ( $1/2 O_2 \rightarrow O^{2-}$ ) y junto con 2  $H^+$  forman 1 molécula de  $H_2O$ .

## 5.4 Balance energético de la respiración aerobia de la glucosa

En la **glucólisis**, por cada molécula de glucosa que es degradada se forman dos moléculas de ácido pirúvico, **2 NADH + H<sup>+</sup>** y **2 ATP**.

En la **descarboxilación oxidativa de dos moléculas de ácido pirúvico** se producen **2 de NADH + H<sup>+</sup>**

En el **ciclo de Krebs**, a partir de **2 moléculas de acetil-CoA** se producen **2 GTP** (equivalente a **2 ATP**), **6 NADH + H<sup>+</sup>** y **2 FADH<sub>2</sub>**.

Los coenzimas reducidos pueden ingresar en la cadena respiratoria e inducir la fosforilación oxidativa y la formación de ATP.

El resultado final (tabla II) es la formación de **38 moléculas de ATP**, dos de las cuales se han formado en el citoplasma (glucólisis) y las 36 restantes en la mitocondria. Además, de las 38 moléculas de ATP, 34 se han formado en las ATP-sintetasas gracias al transporte electrónico inducido por las coenzimas reducidas en la cadena respiratoria y 4 por fosforilación en el sustrato (2 en la glucólisis y 2 en el ciclo de Krebs).

<b>CITOPLASMA</b>		
• Glucólisis .....		2 ATP
<b>MITOCONDRIA</b>		
(matriz)	(membr. inter.)	
• NADH + H <sup>+</sup> procedente de glucólisis .	2 (NADH + H <sup>+</sup> ) .	6 ATP
• Ácido pirúvico → Acetil CoA. ....	2 (NADH + H <sup>+</sup> ) .	6 ATP
• Ciclo de Krebs. ....	6 (NADH + H <sup>+</sup> ) .	18 ATP
.....	2 (FADH <sub>2</sub> ) .	4 ATP
.....	2 GTP. ....	2 ATP
<b>TOTAL</b>		<b>38 ATP</b>

*Tabla .- Rendimiento energético de la oxidación completa de una molécula de glucosa.*

En algunos libros aparece como 36 el número de ATP que se obtienen. Según ciertos autores, los NADH + H<sup>+</sup> que se forman en el citoplasma durante la glucólisis originan dos ATP cada uno, en lugar de tres. Esto es debido al gasto de un ATP en el funcionamiento de la lanzadera que los introduce en la mitocondria.

Como el ATP es capaz de almacenar una energía de aproximadamente 7 kcal/mol, resulta que la degradación total de un mol de glucosa (180 g) rinde 266 kcal.

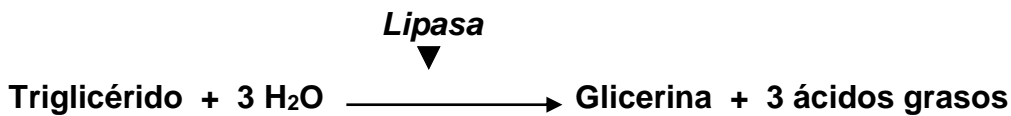
$$38 \text{ moles de ATP} \times 7 \text{ kcal/mol} = 266 \text{ kcal}^5$$

<sup>5</sup> Cerca del 40% de la energía liberada de la oxidación de la glucosa se utiliza en convertir el ADP y el fosfato inorgánico en ATP. La célula viva es considerablemente más eficaz que cualquier motor, que puede perder hasta el 75% de la energía que se le proporciona. La mayor eficacia que se da en la célula se debe principalmente a que la liberación de energía se produce en una serie de reacciones en cadena, en cada una de las cuales tiene lugar un cambio de energía pequeño.

## 6. CATABOLISMO DE LÍPIDOS

En los seres vivos las grasas tienen una gran importancia como combustibles orgánicos, dado su alto valor calórico: la degradación de 1 g de grasa puede proporcionar alrededor de 9 kcal, frente a las 4 kcal de los glúcidos y proteínas.

El principal mecanismo de obtención de energía de los lípidos lo constituye la oxidación de los ácidos grasos, que proceden de la hidrólisis principalmente de los triglicéridos. Esta hidrólisis, que tiene lugar en el citosol, es catalizada por las **lipasas** específicas que rompen las uniones tipo éster y liberan los ácidos grasos de la glicerina:



La **glicerina** puede transformarse en gliceraldehído-3-fosfato e incorporarse a la glucólisis, que después prosigue con la respiración celular aerobia.

Los **ácidos grasos** son catabolizados mediante un proceso denominado *β-oxidación*, que proporciona una gran parte del ATP obtenido por oxidación en los animales: del total de la energía liberada en el catabolismo de una molécula de triglicérido, sólo el 5% procede de la glicerina, mientras que el 95% reside en las tres moléculas de los ácidos grasos.

### 6.1 β-oxidación de los ácidos grasos

Antes de ser oxidados, los ácidos grasos se activan en el citosol uniéndose al acetil-CoA y formándose acil-CoA<sup>6</sup> (fig. 7.10). Este compuesto penetra en la mitocondria, donde tiene lugar el resto de las reacciones, las cuales consisten en la oxidación del carbono β, eliminándose de forma secuencial unidades de 2 átomos de C. Por ello, el proceso recibe el nombre de **β-oxidación** (también se le conoce como **hélice de Lynen**), porque es el carbono β (C<sub>3</sub>) el que sufre la oxidación progresiva. Es una ruta metabólica en la que se van repitiendo los mismos pasos, pero con una molécula cada vez más corta (con 2 C menos en cada vuelta).

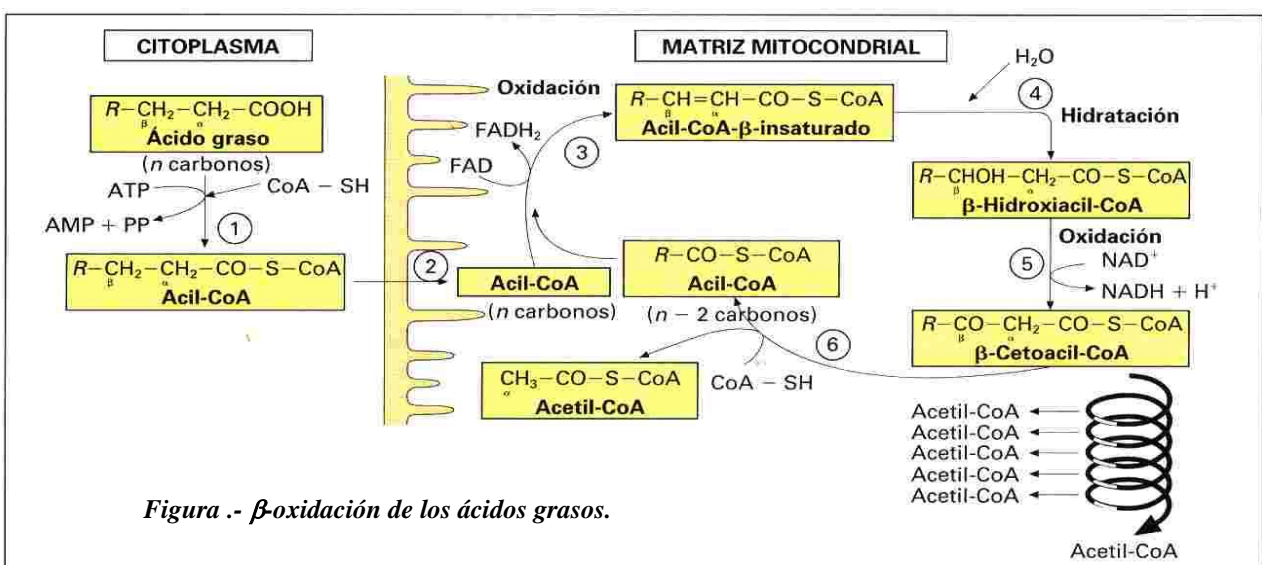


Figura .- β-oxidación de los ácidos grasos.

<sup>6</sup> El ácido graso para activarse necesita la energía de una molécula de ATP que se hidroliza a AMP + PPi. Sin embargo, para posteriormente pasar el AMP a ADP se necesita otra molécula de ATP, por lo que el balance final para la activación del ácido graso a acil-CoA es de un gasto de 2 ATP.

### 6.1.1. Balance energético del catabolismo de los ácidos grasos

A modo de ejemplo se puede escoger el **ácido palmítico**. Este ácido graso tiene **16 carbonos** ( $\text{CH}_3 - [\text{CH}_2]_{14} - \text{COOH}$ ), por lo que para que se oxide completamente serán necesarias siete vueltas del ciclo de  $\beta$ -oxidación, produciéndose en total ocho moléculas de acetyl-CoA.

Recordando que cada una de las moléculas de acetyl-CoA puede ingresar en el ciclo de Krebs, con el rendimiento energético que esto conlleva (12 ATP/ciclo de Krebs-cadena respiratoria), y que los  $\text{FADH}_2$  y  $\text{NADH} + \text{H}^+$  pueden penetrar en la cadena respiratoria, se obtiene lo indicado en la tabla III.

8 Acetyl-CoA $\times$ 12 ATP/c. Krebs-c.resp	96 ATP
7 $\text{FADH}_2 \times 2$	14 ATP
7 ( $\text{NADH} + \text{H}$ ) $\times$ 3	21 ATP
<b>TOTAL</b>	<b>131 ATP</b>

Tabla .- Rendimiento energético de la  $\beta$ -oxidación del ácido palmítico, a partir de su correspondiente acil-CoA.

Restando a los 131 ATP obtenidos las dos moléculas de ATP que se necesitan para activar el ácido graso y para que pueda penetrar en la mitocondria, resulta que **un mol de ácido palmítico (256 g) puede proporcionar 129 moles de ATP**, lo cual expresado en calor son:

$$129 \text{ moles de ATP} \times 7 \text{ kcal/mol} = 903 \text{ kcal}$$

## 7. FERMENTACIONES

La fermentación es un proceso catabólico en el que, a diferencia de la respiración, no interviene la cadena respiratoria. Además, el aceptor final de protones y electrones no es una molécula inorgánica, sino que es un compuesto orgánico, por lo que la fermentación siempre da **entre sus productos finales algún compuesto orgánico**.

En la fermentación, al no intervenir la cadena respiratoria, no se puede utilizar el oxígeno del aire como aceptor de electrones y, por tanto, es siempre un **proceso anaerobio**.

No hay síntesis de ATP en las ATP-sintetasas; **sólo hay síntesis de ATP a nivel de sustrato**. Ello explica la baja rentabilidad energética de las fermentaciones. Por ejemplo, una glucosa al degradarse produce 38 ATP mediante respiración y sólo 2 ATP mediante fermentación.

Las coenzimas reducidas ( $\text{NADH} + \text{H}^+$ ) que se forman al iniciarse la oxidación de la glucosa en las fermentaciones, al no poder oxidarse en la cadena respiratoria, deben ser consumidas al final de ellas para evitar el bloqueo del proceso por falta de coenzimas oxidadas ( $\text{NAD}^+$ ).

Las fermentaciones son **propias de los microorganismos** (ciertas levaduras y bacterias), aunque alguna, como la fermentación láctica, puede realizarse en el tejido muscular de los animales cuando no llega suficiente oxígeno a las células.

También se sabe que, en el caso de muchas células vegetales, cuando escasea el oxígeno oxidan el  $\text{NADH} + \text{H}^+$  extramitocondrial de la glucólisis, produciendo alcohol etílico o etanol.

Según sea la naturaleza del producto final, se distinguen varios tipos de fermentaciones.

## 7.1 Fermentación láctica

Se denomina así porque el **producto final** es el **ácido láctico**. La glucosa, mediante la glucólisis se transforma en ácido pirúvico, y éste se reduce utilizando  $\text{NADH} + \text{H}^+$  y convirtiéndose en ácido láctico que actúa como aceptor final de  $\text{H}^+$  y  $\text{e}^-$  (fig. 7.11).

La fermentación láctica la realizan bacterias del género *Lactobacillus* y *Streptococcus*, que utilizan como sustrato la lactosa de la leche, lo que produce el agriamiento de ésta (debido al ácido láctico) y la coagulación de la proteína caseína (se desnaturaliza). Este efecto se aprovecha para obtener derivados de la leche como el queso, el yogur y el kéfir<sup>7</sup>.

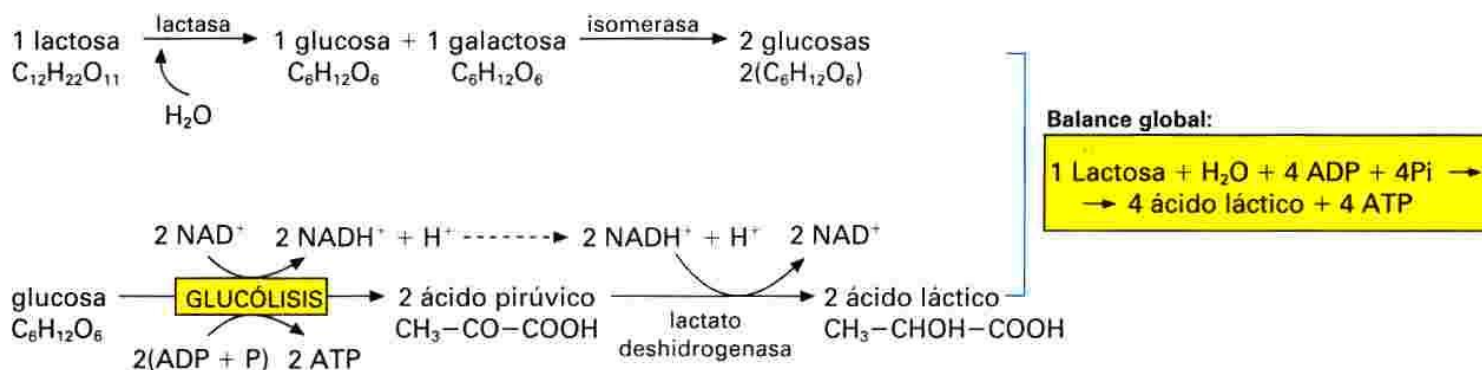


Figura .- Reacciones principales de la fermentación láctica.

También se produce en las células musculares de los animales cuando no hay suficiente oxígeno para efectuar un sobreesfuerzo físico y el ácido pirúvico procedente de la glucólisis no puede oxidarse de manera aerobia y se transforma en ácido láctico.

## 7.2 Fermentación alcohólica

Es la transformación de ácido pirúvico en etanol y  $\text{CO}_2$ . Se produce cuando determinados hongos unicelulares (levaduras) que están catabolizando, mediante respiración, un líquido rico en azúcares, agotan el oxígeno disponible y continúan el catabolismo mediante fermentación.

En una primera etapa se realiza la glucólisis y se transforma la glucosa en ácido pirúvico, y en la etapa siguiente se realiza la fermentación alcohólica, transformándose el ácido pirúvico en etanol<sup>8</sup> y  $\text{CO}_2$  (fig. 7.12).

<sup>7</sup> Estos microorganismos suelen requerir medios de cultivo ricos en biomoléculas ya formadas, puesto que son heterótrofos. Esto explica que no se encuentren ni en el suelo ni en el agua, sino en hábitats tan complejos como la leche, plantas en descomposición e intestino o mucosas animales.

<sup>8</sup> Como productos secundarios se pueden producir también otras moléculas orgánicas como glicerina, ácido succínico y ácido acético.





Figura .- Reacciones principales de la fermentación alcohólica.

La fermentación alcohólica se realiza gracias a enzimas contenidas en levaduras del género *Saccharomyces*, que son **anaerobias facultativas**, es decir, que cuando hay oxígeno en el ambiente, oxidan la glucosa totalmente mediante la respiración celular aerobia y cuando no hay oxígeno realizan la vía anaerobia fermentativa.

Dependiendo de la especie de levadura se puede llegar a obtener cerveza, güiski, ron (*S. cerevisiae*), vino (*S. ellypsoideus*), sidra (*S. apiculatus*) y pan (variedad purificada de *S. cerevisiae*).

COMPARACIÓN DE LOS DIFERENTES TIPOS DE CATABOLISMO			
Conceptos considerados	Respiración		Fermentación
	Aerobia	Anaerobia	
¿Necesitan oxígeno?	Sí.	No.	No.
Sustrato que pueden oxidar.	Cualquier principio inmediato.	Cualquier principio inmediato.	Preferentemente glúcidos y prótidos.
Primer aceptor de los H <sup>+</sup> y de los electrones.	NAD <sup>+</sup> .	NAD <sup>+</sup> .	NAD <sup>+</sup> .
Aceptor final de los hidrógenos (H <sup>+</sup> y e <sup>-</sup> ).	O <sub>2</sub> .	Se trata de moléculas inorgánicas como el SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup> , NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> , CO <sub>2</sub> , CO <sub>3</sub> <sup>2-</sup> .	El aceptor final de hidrógenos es una molécula orgánica que generalmente procede del propio sustrato. Éste se divide en una parte que cede hidrógenos (se oxida) a la otra parte, que al aceptarlos se reduce.
Productos en los que se transforman los aceptores finales de H <sup>+</sup> y e <sup>-</sup> .	H <sub>2</sub> O.	SH <sub>2</sub> , NO <sub>2</sub> <sup>-</sup> , N <sub>2</sub> , CH <sub>4</sub> .	Algún compuesto orgánico, como, por ejemplo, el etanol, el ácido láctico, etc.
Productos en los que se transforma el carbono del sustrato.	Generalmente da CO <sub>2</sub> . En ocasiones, la oxidación puede ser incompleta. Por ejemplo, de etanol a ácido acético.	Generalmente da CO <sub>2</sub> . En ocasiones, la oxidación del carbono puede ser incompleta.	Siempre produce algún compuesto orgánico, como el etanol, el ácido láctico, etc. Además puede aparecer CO <sub>2</sub> .
¿Son capaces de obtener ATP al oxidar el NADH + H <sup>+</sup> ?	Sí.	Sí.	No. Carecen de cadena respiratoria. Sólo hay fosforilación a nivel de sustrato. El NADH + H <sup>+</sup> cede sus hidrógenos al aceptor final sin producirse la síntesis de ATP.
Energía que se obtiene de una glucosa.	Hasta 38 ATP.	Hasta 38 ATP.	Variable. Suele ser de unos 2 ATP.

Tabla .-

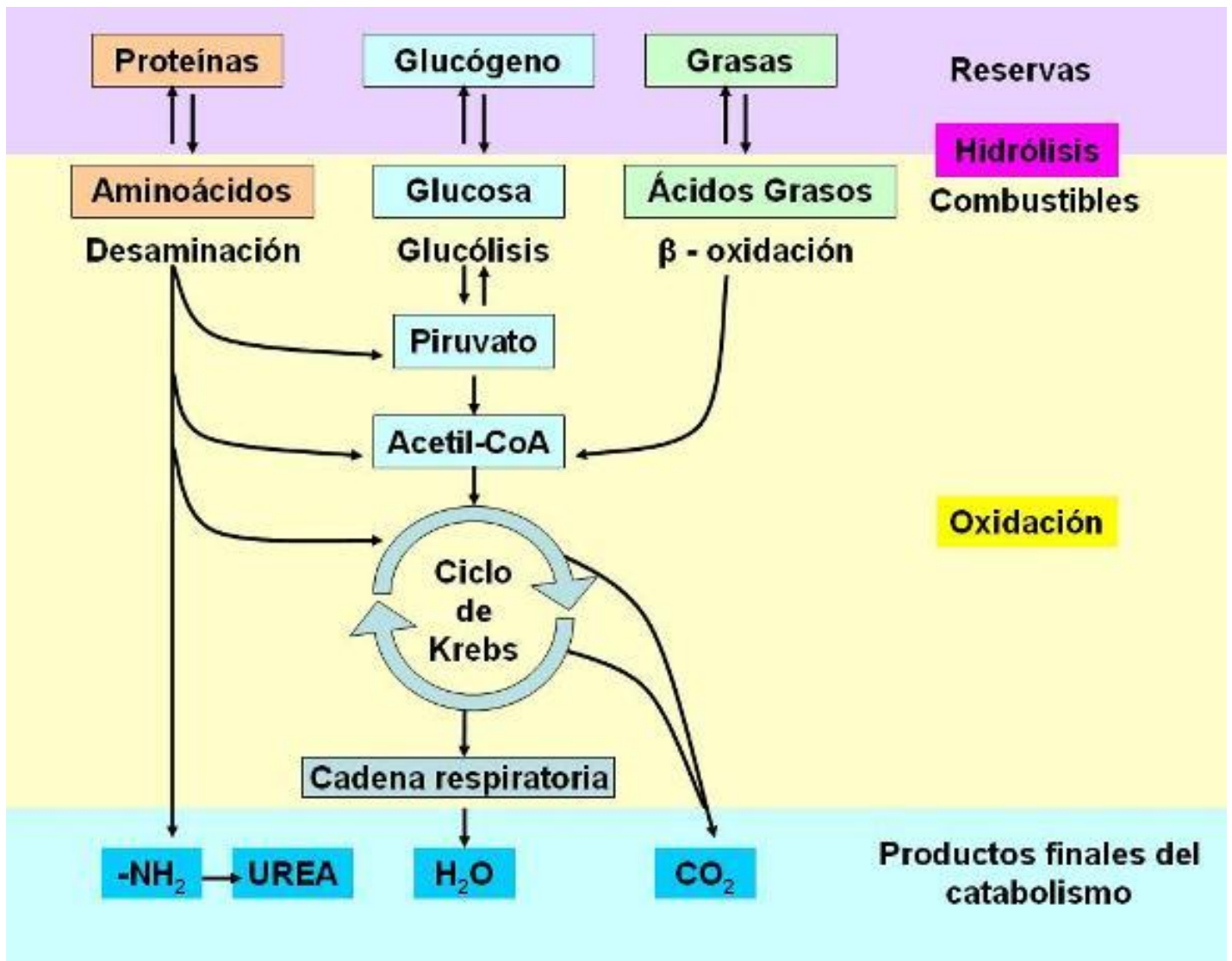


Figura .- Esquema-resumen de los principales procesos catabólicos.