LECTURA: FERMENTACIÓN Y RESPIRACIÓN CELULAR

Elaborada por: M. en E. María Elena Dávila Castillo. CCH. Plantel Naucalpan. 2018.

Las células necesitan de un suministro continuo de energía para llevar a cabo muchas reacciones metabólicas indispensables para su supervivencia. Así para iniciar una reacción, la energía debe estar en forma que se pueda utilizar, lo que significa que debe estar almacenada en los enlaces de moléculas portadoras de energía como el **ATP (Adenosín Trifosfato)**, **(Ver Figura 1).** Algunas de las reacciones más importantes en las células, son las que transfieren energía de las moléculas que la almacenan, como la glucosa, a las moléculas portadoras como el ATP.

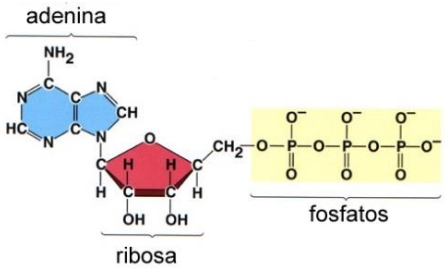

Imagen tomada de: http://www.revista.unam.mx/vol.16/num1/art03/

Figura.1. El ATP es un nucleótido formado de una base nitrogenada (adenina), un azúcar (ribosa) y tres grupos fosfato.

El ATP es un compuesto intermediario que cumple funciones de depósito y suministro de energía para las células. Además, si la energía de los nutrientes fuera emitida directamente en forma de calor, cuestión que efectivamente ocurriría si la célula simplemente los oxidara, perdería energía, e incluso podría destruirse por la elevada temperatura desarrollada. Las moléculas de ATP, constituyen las **"monedas energéticas"** que intervienen en todas las reacciones químicas de las células, y proveen la energía para llevar a cabo cada una de las funciones del organismo.

Las reacciones iniciales para "descomponer" la glucosa se conocen como glucólisis. La **glucólisis** ocurre en el citosol o citoplasma de la célula y no requiere oxígeno, descompone la glucosa en piruvato, captando la energía en dos moléculas de ATP. Si no hay oxígeno (condiciones anaerobias) la glucólisis va seguida de la fermentación, que no produce energía química adicional. Durante la fermentación láctica, el piruvato se convierte en lactato, mientras que en la fermentación alcohólica el piruvato genera etanol y dióxido de carbono (CO_2).

Si hay oxígeno (condiciones aeróbicas) la mayoría de los sistemas biológicos utilizan un proceso llamado respiración celular, para descomponer el piruvato, en dióxido de carbono y agua. En las células eucariotas (hongos, protoctistas, plantas y animales), la respiración celular se lleva a cabo en las mitocondrias. La respiración celular produce ATP y electrones de alta energía que viajan a través de una cadena trasportadora de electrones. En la respiración celular el oxígeno actúa como aceptor final de electrones, combinándose con los iones de hidrógeno para formar agua. La respiración celular capta mucho más energía que la glucólisis, al producir 34 o 36 moléculas adicionales de ATP, dependiendo del tipo de célula.

En resumen la glucólisis se realiza en dos etapas (cada una con varias reacciones): 1) La activación de la glucosa y 2) La obtención de energía **(Ver Figura 2)**. 1) En las reacciones de activación de la glucosa, la energía de dos moléculas de ATP se usa para convertir la glucosa en una molécula "activada" muy inestable llamada bifosfato de fructosa. 2) En las reacciones de obtención de energía, el bifosfato de fructosa se separa en dos moléculas de tres carbonos de gliceraldehído 3-fosfato (G3P). Cada molécula de G3P experimenta una serie de reacciones que la convierten en piruvato. Durante estas reacciones se generan dos ATP por cada G3P, para dar un total de cuatro ATP. Puesto que se usaron dos ATP para activar a la molécula de glucosa en la primera etapa, **la ganancia neta en la glucólisis es de dos ATP por cada molécula de glucosa**. Además en el camino de G3P a piruvato, se agregan dos electrones de alta energía y un ion hidrógeno al portador de electrones "vacío" NAD+, para convertirlo en NADH (Nicotinamida Adenin Dinucleótido), molécula portadora de electrones de alta energía. Como se producen dos moléculas der G3P por cada molécula de glucosa, dos moléculas portadoras de NADH se forman cuando esas moléculas de G3P se convierten en piruvato.

En el citosol

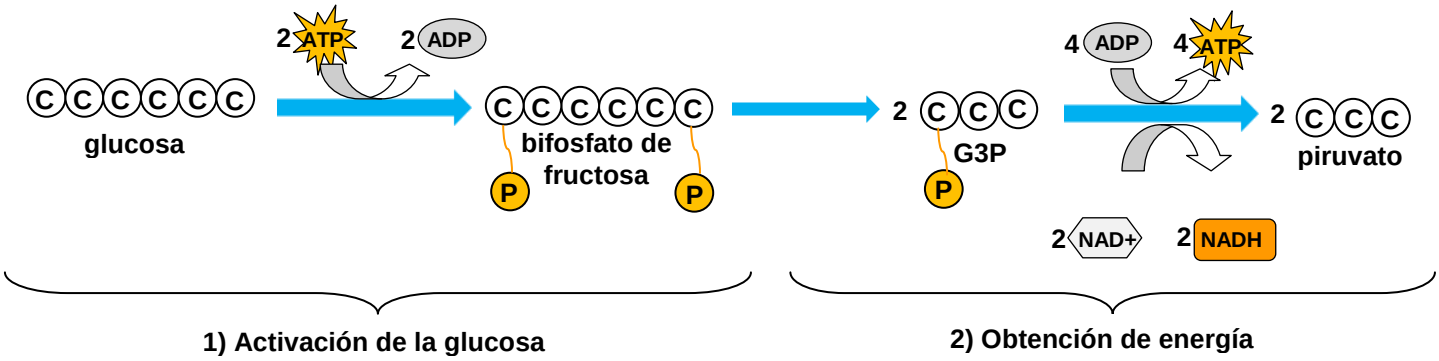

Imagen modificada de Audersirk & Audersirk (2011)

Figura 2. Principales etapas de la glucólisis

Fermentación

La glucólisis es considerada como un proceso metabólico primigenio, que se lleva a cabo en cada sistema biológico del planeta. Se cree que las primeras formas de vida aparecieron en condiciones anaerobias (antes de la evolución de la fotosíntesis, que permitió liberar oxígeno) y que probablemente dependían de la glucólisis para obtener energía. Hoy en día muchos microorganismos se desarrollan en lugares donde el oxígeno es escaso o inexistente, como el estómago y el intestino de los animales, a cierta profundidad del suelo o en pantanos. Algunos microorganismos anaerobios dependen por completo de la glucólisis para satisfacer sus necesidades de energía, incluso algunas células de nuestro cuerpo sobreviven sin oxígeno durante periodos breves. En **condiciones anaerobias**, el **piruvato se convierte en lactato o en etanol y CO_2** mediante el **proceso** conocido como **fermentación.**

La fermentación no produce más ATP, pero es necesaria para regenerar las moléculas portadoras de electrones de alta energía NAD+, que se reutilizan durante la glucólisis y deben estar disponibles para que ésta continúe. Las moléculas portadoras de electrones como el NAD+ captan energía aceptando electrones energéticos, una diferencia fundamental entre la “descomposición” de la glucosa en condiciones aeróbicas y anaeróbicas, reside en la forma en que se utilizan estos electrones de alta energía. Durante la respiración celular y en presencia de oxígeno, los portadores de electrones incorporan éstos a la cadena de transporte, que requiere oxígeno para aceptarlos conforme abandonan la cadena. Este proceso da como resultado la producción de una gran cantidad de ATP. Sin embargo en ausencia de oxígeno, el piruvato actúa como aceptor de los electrones del NADH y produce lactato o etanol y CO_2 por fermentación.

Fermentación láctica

La fermentación láctica se lleva a cabo en el citosol, se puede realizar en los músculos al hacer un ejercicio vigoroso, como cuando una gacela huye de un lobo, o en los músculos de un corredor que apresura el paso para alcanzar la meta. Aunque los músculos que trabajan necesitan ATP en abundancia y la respiración celular genera mucho más ATP que la glucólisis, la respiración está limitada por la capacidad del organismo para suministrar oxígeno.

En ocasiones cuando se realiza un ejercicio intenso, no es posible introducir suficiente aire en los pulmones y suficiente oxígeno en la sangre, para suministrar a los músculos el oxígeno necesario para que la respiración celular satisfaga todas sus necesidades de energía. Cuando se les priva del oxígeno necesario, los músculos no dejan de trabajar de inmediato, así que la glucólisis prosigue por un tiempo para suministrar sus escasas dos moléculas de ATP por glucosa, y generar piruvato y NADH. Después para regenerar NAD+ las células musculares fermentan moléculas de piruvato para convertirlas en lactato, usando los electrones y los iones de hidrógeno del NADH **(Ver Figura 3)**. Esto provoca la acumulación de lactato en los músculos, que puede manifestarse con la aparición de calambres y dolor muscular.

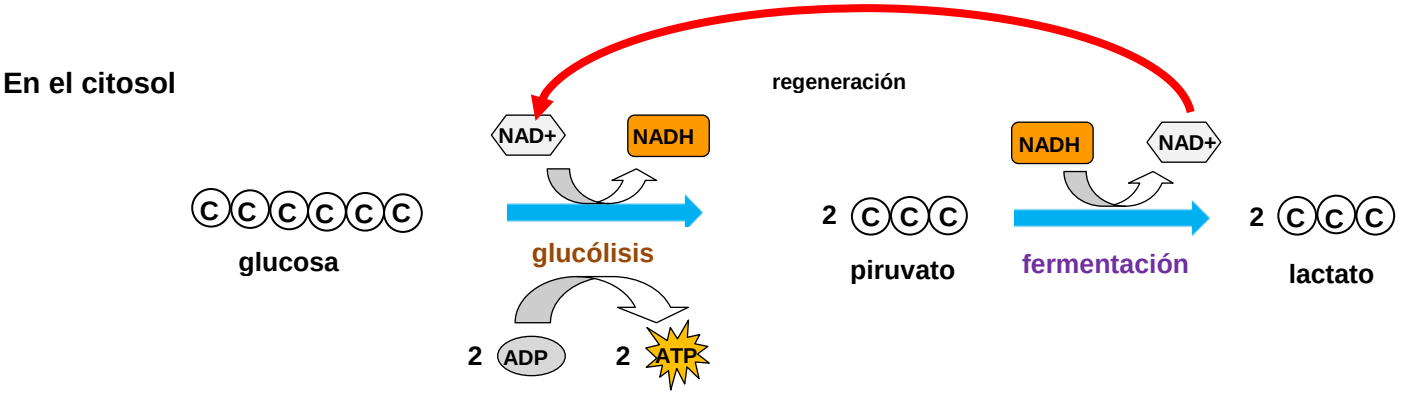

Imagen modificada de Audersirk & Audersirk (2011)

Figura 3. Glucólisis seguida de la fermentación láctica

Si se respira profundo después de correr, los pulmones trabajan para obtener suficiente oxígeno, de manera que los músculos cambian a la respiración celular aerobia, conforme el oxígeno se repone, el lactato producido al acelerar se transporta al hígado a través de la sangre; ahí se convierte de nuevo en piruvato. Parte de este piruvato se descompone después mediante la respiración celular aerobia en dióxido de carbono y agua, captando energía adicional. También, varios microorganismos como las **bacterias**, utilizan la **fermentación láctica**, para convertir la **leche en yogur, crema agria y queso**.

Fermentación alcohólica

Muchos microorganismos en ausencia de oxígeno, utilizan la fermentación alcohólica para regenerar el NAD+ y producen etanol y CO_2 a partir de piruvato, usando iones hidrógeno y electrones del NADH **(Ver Figura 4)**. Parte de la energía contenida en la glucosa se utiliza para sintetizar ATP, la cual puede ser usada por el organismo para cumplir con sus diferentes funciones.

Entre los organismos capaces de realizar la **fermentación alcohólica** se encuentran las **levaduras**, que se utilizan para la **fabricación de la cerveza, del vino y del pan**. Las levaduras son hongos unicelulares que tienen una particularidad: pueden vivir con o sin oxígeno. Si hay suficiente oxígeno, obtienen energía mediante la respiración celular aerobia, pero cambian a la fermentación alcohólica si están desprovistos de oxígeno. Particularmente, en la elaboración del vino, se aprovecha el etanol que resulta de la fermentación alcohólica, mientras que se deja "escapar" al dióxido de carbono. Sin embargo, los vinos espumosos como la champaña, son embotellados mientras las levaduras aún están vivas y en fermentación, atrapando tanto el alcohol como el CO_2. Por el contrario, en la elaboración del pan las levaduras fermentadoras liberan CO_2, que se acumula en la masa, y hace que el pan se esponje, mientras que el alcohol generado se evapora durante el horneado.

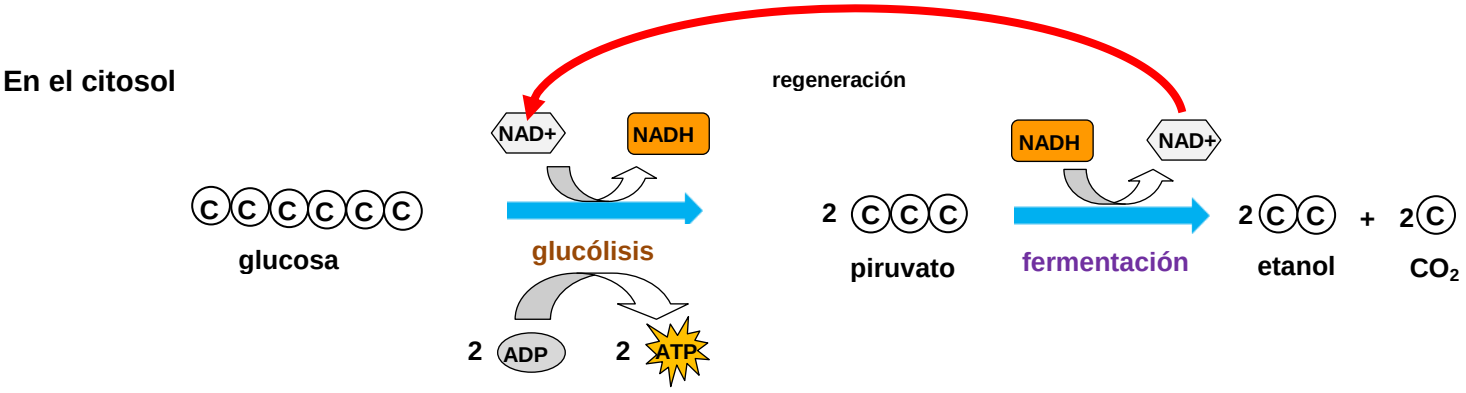

Imagen modificada de Audersirk & Audersirk (2011)

Figura 4. Glucólisis seguida de la fermentación alcohólica

Respiración celular

La respiración celular implica una serie de reacciones que se efectúan en condiciones aeróbicas, en las que se produce gran cantidad de ATP. Durante la respiración celular el piruvato se descompone en CO_2 y agua. Las reacciones de la respiración celular necesitan oxígeno (O_2), porque actúa como último aceptor de electrones en la cadena de transporte. En las células eucariotas la respiración celular se realiza en las mitocondrias. Una mitocondria posee dos membranas que forman dos compartimientos. La membrana interna encierra un compartimiento central que contienen la matriz mitocondrial, de naturaleza fluida, y un espacio intermembranoso entre las dos membranas **(Ver Figura 5)**.

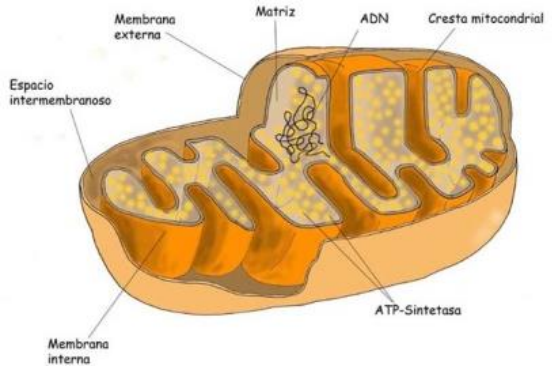

Imagen tomada de: http://recursos.cnice.mec.es/biosfera/alumno/2bachillerato/La_celula/imagenes/mitocondria_letras.jpg

Figura 5. Estructura de una mitocondria

El piruvato se descompone en la matriz mitocondrial liberando más energía

El piruvato es el producto final de la glucólisis y se sintetiza en el citosol. El piruvato se difunde a través de las membranas mitocondriales, hasta llegar a la matriz mitocondrial, donde se utiliza en la respiración celular. Las reacciones que ocurren en la matriz se realizan en dos etapas: 1) La formación de acetil CoA a partir del piruvato y 2) El ciclo de Krebs **(Ver Figura 6)**. En la primera etapa el piruvato, una molécula de tres carbonos libera una molécula de CO_2 y permanece una molécula de dos carbonos llamada grupo acetilo, que de inmediato se une a la coenzima A (CoA) para formar un complejo llamado acetil CoA. Durante esta reacción se transfieren dos electrones de alta energía y un ion hidrógeno al NAD+ para formar un NADH por molécula de piruvato.

La siguiente etapa está formada por un conjunto de reacciones que forman una vía cíclica, que se conoce como ciclo de Krebs, en el cual se obtienen tres moléculas de NADH, una molécula de $FADH_2$ (Flavín Adenín Dinucleótido), se liberan dos moléculas de CO_2 y se obtiene una molécula de ATP por cada ciclo.

Por consiguiente, al término de las reacciones de la matriz mitocondrial, las dos moléculas de piruvato que se producen a partir de una sola molécula de glucosa, se han descompuesto totalmente para formar seis moléculas de CO_2, se han producido dos moléculas de ATP y diez portadores de electrones de alta energía: ocho NADH y dos $FADH_2$.

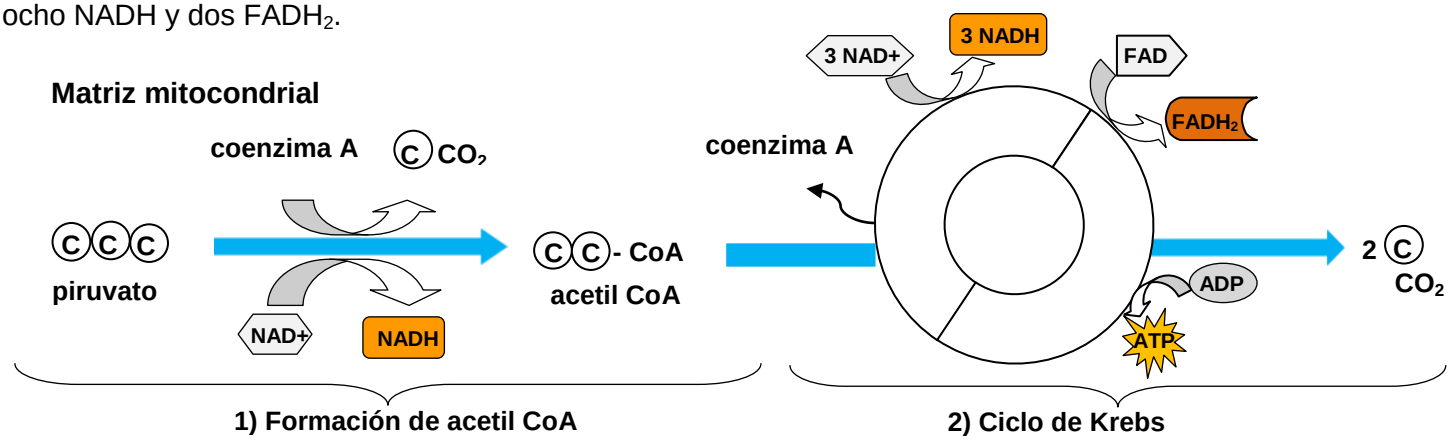

Imagen modificada de Audersirk & Audersirk (2011)

Figura 6. Principales reacciones que ocurren en la matriz mitocondrial

Los electrones de alta energía viajan a través de la cadena de transporte de electrones
En este punto, la célula ha ganado solamente **cuatro moléculas de ATP** a partir de la **molécula de glucosa original: dos durante la glucólisis y dos durante el ciclo de Krebs.** Sin embargo, la célula ha captado muchos electrones de alta energía en las moléculas portadoras: dos NADH durante la glucólisis, más ocho NADH adicionales y dos $FADH_2$ de las reacciones de la matriz mitocondrial, lo que hace un total de diez NADH y dos $FADH_2$ por cada molécula de glucosa. Las moléculas de NADH y $FADH_2$ depositan sus electrones energéticos en la cadena transportadora de electrones, localizada en la membrana interna de la mitocondria. Conforme los electrones pasan a través de cada componente de la cadena, parte de su energía se utiliza para bombear iones hidrógeno o protones (H^+) de la matriz mitocondrial al interior del espacio intermembranoso durante un proceso conocido como la **quimiósmosis**, esto crea un gradiente de protones (H^+), que permite impulsar la síntesis de ATP. Al final de la cadena de transporte, dos electrones cuya energía se ha agotado se combinan con dos iones hidrógeno o protones (H^+) y con un átomo de oxígeno en la matriz para formar agua **(Ver Figura 7)**. La quimiósmosis en las mitocondrias, genera 32 o 34 moléculas adicionales de ATP por cada molécula de glucosa (la cantidad de ATP difiere de una célula a otra).

La cadena de transporte de electrones en la membrana interna de la mitocondria incluye tres bombas de protones (Complejo I, III y IV), que se encuentran en tres de los cuatro complejos de transporte de electrones, las flechas gruesa indican la ruta de los electrones (e^-) y las flechas delgadas muestran las rutas de los iones hidrógeno o protones (H^+). La energía liberada durante el transporte de electrones se usa para el transporte de protones (H^+) de la matriz mitocondrial al espacio intermembranoso, donde se acumula una alta concentración de protones. Los protones no pueden difundirse de nuevo en la matriz, excepto a través de canales especiales en la enzima ATP sintetasa, ubicada en la membrana interna. El flujo de protones a través de la ATP sintetasa proporciona la energía para la generación de ATP a partir de ADP y del fosfato inorgánico (Pi). En el proceso la parte interna de la ATP sintetasa rota (flecha roja gruesa) como un motor **(Ver Figura 7)**.

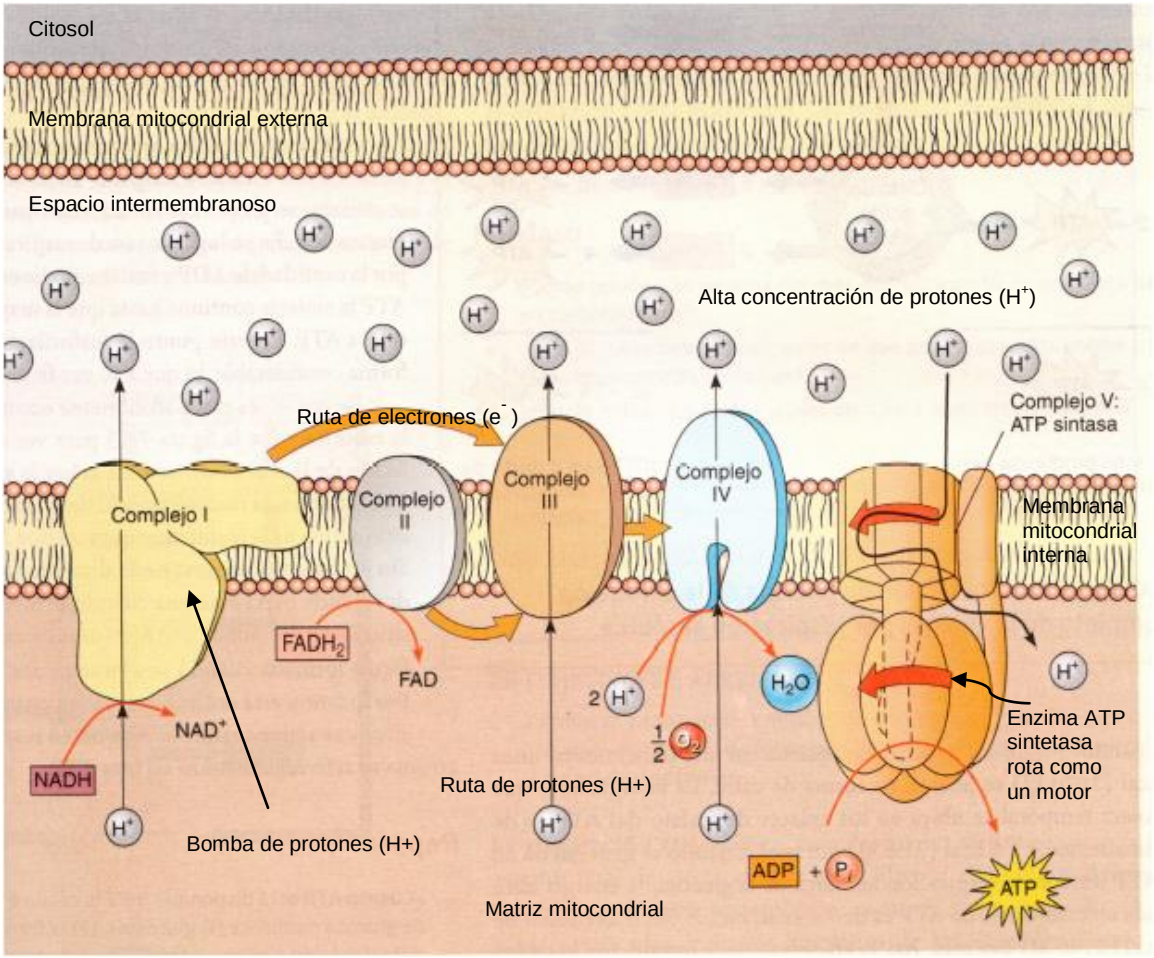

Imagen modificada de Solomon (2013)

Figura 7. Cadena de transporte de electrones

Balance energético en la respiración celular

La glucólisis produce dos moléculas de NADH en el citosol. Los electrones de estas dos moléculas de NADH deben ser transportados a la matriz antes de que se incorporen a la cadena de transporte de electrones. En la mayoría de las células eucariotas, como en las células del músculo esquelético, la energía de una molécula de ATP se utiliza para transportar los electrones de cada molécula de NADH al interior de la matriz. Por consiguiente, las dos moléculas de "NADH glucolítico" producen sólo dos moléculas de ATP, en vez de las tres habituales, durante el transporte de electrones. Por esta razón el **número de ATP** producidos (rendimiento energético) por la respiración aeróbica de una molécula de glucosa en **células del músculo esquelético es 36** en lugar de 38. Sin embargo, las células cardiacas y hepáticas de los mamíferos utilizan un mecanismo diferente de transporte, que no consume ATP para transportar electrones. En estas células las dos moléculas de NADH generadas durante la glucólisis producen tres ATP cada una, al igual que las moléculas "mitocondriales NADH", por lo tanto el número de **ATP producidos** (rendimiento energético) por la respiración aeróbica de una molécula de glucosa en células **cardiacas y hepáticas es de 38 (Ver Figura 8)**.

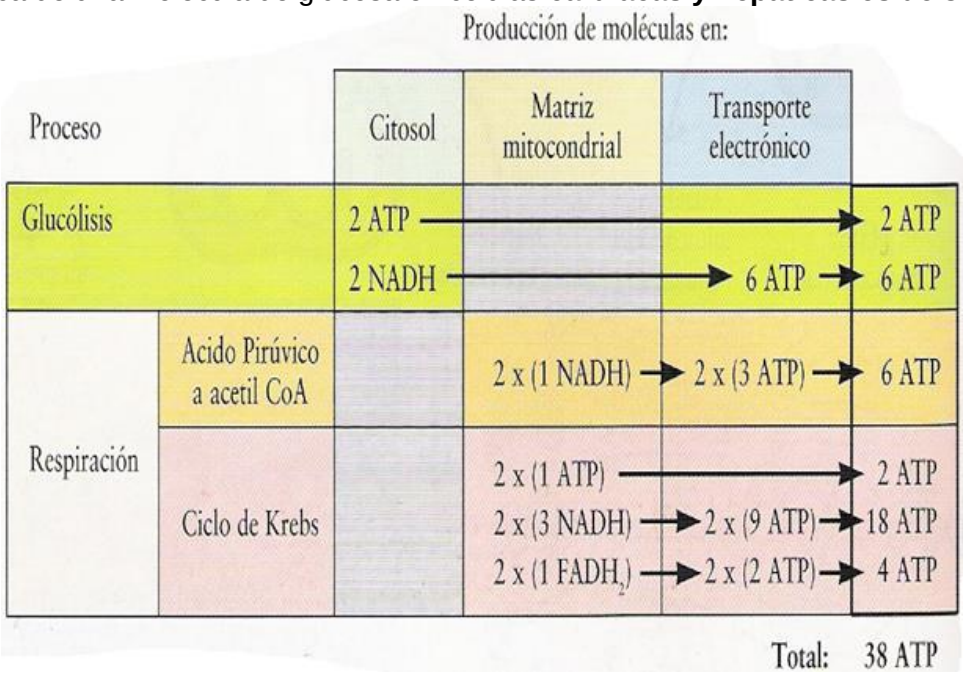

Imagen tomada de Curtis & Barnes (2010)

Figura 8. Rendimiento energético máximo en la respiración celular (oxidación de la glucosa)

Referencias:

- Audersirk, T. & Audersirk, G. (2011). **Biología.** México: Pearson Educación.
- Cervantes, M. & Hernández, M. (2015). **Biología general**. México: Grupo Editorial Patria.
- Curtis, H., Barnes, S., Schnek, A. & Flores, G. (2015). **Invitación a la Biología**. Buenos Aires: Editorial Médica Panamericana.
- Curtis, H. & Barnes, S. (2010). **Invitación a la Biología**. España: Editorial Médica Panamericana.
- Martínez, E. A. (s.f.). **Respiración celular y fermentación: energía necesaria.** Recuperado de: http://www.leloir.org.ar/espanol/paginas/Ciencia%20joven/Respiracion%20celular.htm (septiembre, 2018)
- Solomon, E., Berg, L. & Martin, D. (2013). **Biología**. México: Cengage Learning.
- Starr, C. R., Taggart, E. C. & Starr, L. (2009). **Biología: la unidad y la diversidad de la vida**. México: Cengage Learning Editores.