



BLOQUE II. LA CÉLULA VIVA. MORFOLOGÍA, ESTRUCTURA Y FISIOLOGÍA CELULAR

TEMA.7. LA CÉLULA EUCARIOTA. NUTRICIÓN CELULAR

Subtema segundo: 7.5. Metabolismo:

- 7.5.1. Concepto de metabolismo, catabolismo y anabolismo.
- 7.5.2. Aspectos generales del metabolismo, reacciones de oxidorreducción y ATP.
- 7.5.3. Estrategias de obtención de energía; energía química y energía solar.
- 7.5.4. Características generales del catabolismo celular. Convergencia metabólica y obtención de energía.
 - 7.5.4.1. Glucólisis.
 - 7.5.4.2. Fermentación.
 - 7.5.4.3. β -oxidación de los ácidos grasos.
 - 7.5.4.4. Respiración: ciclo de Krebs, cadena respiratoria y fosforilación oxidativa.
 - 7.5.4.5. Balance energético del catabolismo de la glucosa.

7.5. METABOLISMO. CATABOLISMO CELULAR

7.5.1. CONCEPTO DE METABOLISMO, ANABOLISMO Y CATABOLISMO.

Todos los seres vivos intercambian materia y energía con su entorno para automantenerse y reproducirse: en esto consisten las funciones vitales. En muchos casos, los materiales necesarios que se captan del exterior son complejos (alimentos) y han de sufrir un conjunto de transformaciones o cambios químicos (digestión) para poder ser útiles a las células en forma de biomoléculas sencillas (nutrientes). Además, en el interior de las células estos compuestos químicos o bien tienen una **función energética** y son descompuestos con el fin de suministrar energía a las actividades celulares o bien tienen una **función plástica** y son la “materia prima” para la biosíntesis, tanto de los compuestos estructurales de las células como de las sustancias intercelulares de los diferentes tejidos que hay en los organismos pluricelulares.

Llamamos **metabolismo** al conjunto de todas las reacciones químicas que suceden en el interior de las células. [Este concepto es usado con frecuencia en el lenguaje coloquial y también en Biología aplicada (en medicina, en dietética y nutrición o en preparación deportiva) para designar el conjunto de todas las reacciones químicas que hay en un organismo pluricelular, tanto en el interior de las células como en el exterior; así, por ejemplo, los procesos de la digestión de alimentos y de la absorción de nutrientes en el tubo digestivo, los procesos moleculares de transporte de materiales en los líquidos circulantes -la sangre y la linfa - o el intercambio de gases entre los pulmones y la sangre también se consideran procesos que forman parte del metabolismo. Igualmente, la actividad de las células musculares o de cualquier otro tipo también debería incluirse dentro del metabolismo **en sentido amplio**].

En el metabolismo, las reacciones químicas están casi siempre encadenadas de forma que el **producto** de una reacción es el **sustrato** de la siguiente. Se suele hablar de **metabolitos** para designar a esos compuestos intermedios que pueden ser a la vez sustratos y productos de reacción. Por otra parte, cada conjunto de reacciones encadenadas que forman parte del metabolismo recibe

el nombre genérico de **vía o ruta metabólica** (estas vías están posibilitadas y reguladas por sistemas multienzimáticos).

Las vías metabólicas que producen la síntesis de biomoléculas a partir de moléculas sencillas (inorgánicas u orgánicas) y de macromoléculas a partir de monómeros, utilizando en ambos casos energía en forma de ATP, reciben globalmente el nombre de **anabolismo**, mientras que las vías metabólicas que rompen y deshacen biomoléculas para la obtención de energía útil – ATP- para las actividades celulares, constituyen el **catabolismo**. El conjunto de las rutas metabólicas que conectan las vías anabólicas o **biosintéticas** y las vías catabólicas o **degradativas** recibe el nombre de **metabolismo intermediario**.

Aunque los procesos de digestión no se suelen incluir en el metabolismo, deberían considerarse reacciones del catabolismo, por el hecho de suponer una descomposición de moléculas más grandes y complejas en otras más pequeñas y sencillas mediante reacciones químicas reguladas por enzimas. No obstante, en sentido estricto, el catabolismo es un metabolismo degradativo que tiene por objeto la obtención de energía útil.

7.5.2. ASPECTOS GENERALES DEL METABOLISMO:

REACCIONES DE OXIDORREDUCCIÓN Y ATP.

- Aspectos fundamentales, energéticos y de regulación, de las reacciones metabólicas:

En las reacciones metabólicas, como en cualquier reacción química, **se forman nuevas sustancias**, los productos, a partir de los sustratos o reactivos y durante la reacción **hay un intercambio de energía entre los compuestos reaccionantes y el medio que los rodea**. (Como las reacciones suelen estar encadenadas, el término metabolito puede referirse tanto a un sustrato como a un producto de reacción de esas reacciones intermedias).

Pero además de estas dos propiedades generales de todas las reacciones químicas conocidas, debemos señalar que:

- 1. Las reacciones metabólicas suceden en un medio acuoso;** en consecuencia, los reactivos y los productos se encuentran en disolución. El agua puede ser, además de medio de reacción según los casos, un reactivo (sustrato) o un producto de reacción.
- 2. Las reacciones metabólicas están encadenadas.** Ya ha sido comentado que casi nunca una única reacción proporciona a la célula el producto requerido. Siempre hay conjuntos de reacciones encadenadas catalizadas por sistemas multienzimáticos.
- 3. Hay muchas reacciones acopladas.** Se trata de parejas de reacciones que se dan de manera conjunta de manera que la energía liberada en una de las reacciones, que llamamos **exergónica**, es captada por otra reacción – **endergónica** - que requiere energía. (Cuando el ATP pasa a ADP por pérdida de un grupo fosfato –reacción exergónica-, la energía liberada sirve para realizar otra reacción –endergónica-, acoplada por tanto a ésta). [Aunque no son exactamente lo mismo, esos dos términos se pueden hacer corresponder con exotérmica y endotérmica respectivamente]. En las reacciones acopladas, una misma enzima cataliza las dos reacciones a la vez. Por ejemplo, tanto la reacción que produce la desfosforilación del ATP como la que aprovecha esa energía liberada son reguladas por la misma enzima.
- 4. Cada reacción metabólica tiene su catalizador o enzima.** Como ya sabemos, las enzimas son sustancias que aceleran las reacciones químicas porque disminuyen la energía de activación de la reacción (en realidad, en las condiciones celulares la presencia de la enzima permite que la reacción tenga lugar y su ausencia significa que no hay reacción).

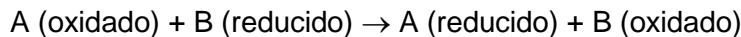
Hemos de recordar aquí que, desde una perspectiva energética, en toda reacción química es necesaria la aportación de una energía inicial o de activación para que se inicie dicha reacción,



independientemente de que la reacción sea espontánea y vaya acompañada de una liberación de energía en forma de calor (**reacción exergónica**) o se trate de una reacción que se realiza con absorción de energía (**reacción endergónica**) [el calor, como ya vimos en el tema de las enzimas, favorece las reacciones al aumentar la agitación de las moléculas].

Los tipos de reacciones metabólicas más frecuentes en las células son:

1. Reacciones de oxidación-reducción (redox) o de transferencia de electrones. Una oxidación es una pérdida de electrones y una reducción es una ganancia de electrones. En los procesos metabólicos las transferencias de energía van asociadas con frecuencia a reacciones de este tipo:



(La molécula oxidante se reduce y la reductora se oxida) Igualmente, casi siempre los electrones proceden del hidrógeno, por lo que las moléculas reducidas suelen tener hidrógenos y los pierden al oxidarse: $A + B-H \rightarrow A-H + B$ $[H = H^+ + e^-]$

2. Reacciones de condensación que conllevan la formación de una molécula compleja a partir de metabolitos más simples; en muchas de estas reacciones se producen moléculas de agua. (Por ejemplo, la unión de glucosa y fructosa para originar sacarosa; o la unión de una base nitrogenada a una pentosa para formar un nucleósido).

3. Reacciones de polimerización. Son las reacciones de unión de monómeros para formar una macromolécula o polímero. (P. e. la unión de glucosas para obtener almidón). Condensación y polimerización son dos tipos de reacciones parecidas en cuanto a que consisten en la formación de moléculas a partir de otras menores.

4. Reacciones de hidrólisis, inversas de las reacciones de condensación y polimerización. (P. e. la hidrólisis de la sacarosa rinde glucosa y fructosa y precisa de agua).

5. Reacciones de isomerización o reacciones de ordenación interna de los átomos de una molécula para formar un isómero o sustancia de igual fórmula empírica pero con estructura molecular diferente. (Mediante isomerización, la fructosa es transformada en glucosa o al revés).

6. Reacciones de transferencia de grupos de átomos de una molécula a otra. Las más frecuentes son las reacciones de fosforilación o de incorporación de grupos fosfato a un metabolito, y las reacciones inversas o de desfosforilación:

Fosforilación: $\text{glucosa} + \text{ATP} \rightarrow \text{glucosa-6-fosfato} + \text{ADP}$ (una molécula fosforilada contendrá una energía "extra" que la hará más reactiva, permitiéndole reaccionar con otros sustratos). [Es diferente a una reacción acoplada, vista anteriormente, ya que aquí el grupo fosfato se une a la molécula].

Las reacciones de óxido-reducción y el ATP.

Las reacciones de óxido-reducción son muy frecuentes en el metabolismo. En general la *oxidación* de la materia orgánica produce (libera) energía y, por el contrario, fabricar materia orgánica a partir de materia inorgánica supone la *reducción* de esta última. De manera muy simple, cabría decir que el trasvase de electrones supone un trasvase de energía: en unos casos la energía se almacena en las propias moléculas (materia reducida), en otros se libera (materia oxidada). Los diferentes seres vivos disponen, según los casos, de distintas rutas metabólicas para producir energía (y almacenarla) o para sintetizar moléculas orgánicas, pero en todas esas rutas son fundamentales los movimientos de electrones de unos sustratos a otros, es decir, hay reacciones de óxido-reducción.

El ATP puede actuar como coenzima en algunas reacciones metabólicas, pero su enorme importancia se debe a la gran cantidad de energía que puede almacenar en sus enlaces segundo y tercero éster-fosfóricos. Estos enlaces ricos en energía al romperse liberan 7,3 kcal/mol.

El ATP es la moneda energética de la célula, es decir, la forma de tener almacenada energía "lista para su uso". En casi todas las reacciones metabólicas en las que se necesita energía se utiliza el ATP. (En ocasiones y con el mismo fin se emplean otros nucleótidos como el GTP, el UTP o el CTP). A lo largo de los temas siguientes estudiaremos cómo se sintetiza el ATP en dos procesos muy diferentes: la fotosíntesis y la respiración celular (junto con la fermentación). En realidad veremos que no es que sintetice sino que se recargue a partir del ADP o AMP y grupos fosfato.

7.5.3. ESTRATEGIAS PARA LA OBTENCIÓN DE ENERGÍA:

ENERGÍA QUÍMICA Y ENERGÍA SOLAR.

Según que la fente de carbono sea el CO₂ o la materia orgánica, se distinguen dos tipos de organismos: los organismos autótrofos y los heterótrofos. En cada uno de ellos se puede establecer una subdivisión, según que la fente de energía sea la luz (organismos fotosintéticos) o que la energía se desprenda en determinadas reacciones químicas (organismos quimiosintéticos). Así pues, existen cuatro tipos de organismos según su metabolismo:

a) Organismos fotolitótrofos. Son organismos fotosintéticos, ya que obtienen energía química (ATP) a partir de energía luminosa, y son litótrofos porque su fuente de carbono es el CO₂ (*Litos* = roca y por extensión inorgánico). Pertenecen a este grupo los vegetales superiores, las algas, las cianobacterias, las bacterias purpúreas del azufre y las bacterias verdes del azufre.

b) Organismos quimiolitótrofos. Son quimiosintéticos, ya que obtienen energía química (ATP) a partir de la energía que se desprende en reacciones de oxidación de sustancias inorgánicas, y litótrofos, ya que su fuente de carbono es el CO₂. Pertenecen a este grupo algunas bacterias, como las bacterias incoloras del azufre, las bacterias nitrificantes, etc.

c) Organismos fotoorganótrofos o fotoheterótrofos. Son organismos fotosintéticos, por ser capaces de captar energía solar, pero a la vez organótrofos por obtener el carbono a partir de sustancias orgánicas. Pertenecen a este grupo las bacterias purpúreas no sulfúreas.

d) Organismos quimioorganótrofos o quimioheterótrofos. Obtienen la energía química (ATP) a partir de la energía que se desprende en las reacciones de oxidación de compuestos orgánicos, es decir, mediante procesos catabólicos (los hay de dos tipos: la **respiración** y la **fermentación**). Son organótrofos, ya que obtienen el carbono a partir de materia orgánica. Pertenecen a este grupo los animales, los protozoos, los hongos y la mayoría de las bacterias.

Los organismos de los tipos a) y b) son autótrofos y los de tipo c) y d) son heterótrofos. Los grupos a) y d) son los más abundantes en la naturaleza, constituyendo, quizás, el 99% del total.

Habitualmente solo hablamos de seres autótrofos y heterótrofos, pero como podemos ver, hay más tipos de nutrición además de los que ya conocíamos y únicamente hay un grupo de seres vivos entre los que aparecen las cuatro modalidades: el reino MONERAS, al que pertenecen las bacterias.

Las principales vías metabólicas en las que se sintetiza ATP son la **fotosíntesis** (captación de luz), la **quimiosíntesis** (oxidación de sustancias inorgánicas) [se incluyen en anabolismo] y el **catabolismo** (oxidación de sustancias orgánicas). Las vías en que se consume ATP para formar moléculas complejas son las vías anabólicas y son comunes a los organismos autótrofos y heterótrofos [También los procesos de quimio y fotosíntesis deben ser considerados anabólicos].

Muchas de las vías del catabolismo también son compartidas por los organismos autótrofos, ya que una parte de los compuestos orgánicos sintetizados, por ejemplo gracias a la luz en el caso de los vegetales, son degradados con el fin de obtener ATP (las plantas almacenan materia orgánica



como reserva energética; un árbol de hoja caduca tiene que disponer de materia y energía de reserva hasta que le salgan las hojas y pueda fotosintetizar).

7.5.4. CARACTERÍSTICAS GENERALES DEL CATABOLISMO CELULAR. CONVERGENCIA METABÓLICA Y OBTENCIÓN DE ENERGÍA.

5.5.4.1. GLUCOLISIS. 5.5.4.2. FERMENTACIÓN. 5.5.4.3. β-OXIDACIÓN DE LOS ÁCIDOS GRASOS. 5.5.4.4. RESPIRACIÓN: CICLO DE KREBS, CADENA RESPIRATORIA Y FOSFORILACIÓN OXIDATIVA. 5.5.4.4. BALANCE ENERGÉTICO DEL CATABOLISMO DE LA GLUCOSA.

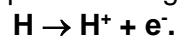
Nota: con la intención de hacer más fácilmente entendibles los procesos del catabolismo se van a cambiar de orden algunos epígrafes.

Nueva introducción al catabolismo (repetición de conceptos):

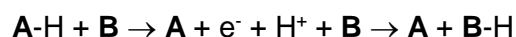
El catabolismo es la fase degradativa del metabolismo. El catabolismo se lleva a cabo con el fin de obtener energía útil para la célula. Por medio de reacciones químicas las moléculas orgánicas complejas son transformadas en otras moléculas más sencillas, orgánicas o inorgánicas (que a su vez puede ser utilizadas para las biosíntesis orgánicas, o bien son consideradas desechos y son expulsadas al exterior →excreción). Como en cualquier transformación energética, una parte considerable de la energía se pierde en forma de calor.

El catabolismo es semejante en los organismos autótrofos y en los heterótrofos y consiste en transformaciones químicas que en su mayor parte son reacciones de **oxidación y reducción**, en las que unos compuestos se oxidan a expensas de otros que se reducen. En estas reacciones intervienen principalmente enzimas del grupo de las deshidrogenasas. Los principios inmediatos sencillos son oxidados al sufrir la pérdida de átomos de hidrógeno, ya que ambos procesos implican una pérdida de electrones.

Una molécula se oxida al perder electrones; casi siempre los electrones proceden de átomos de hidrógeno. Por eso, cuando pierde hidrógenos se dice que se ha oxidado



En todo catabolismo existe una sustancia que se oxida al perder electrones y deshidrogenarse y una sustancia que se reduce al ganar electrones y que, al aceptar los H⁺ (protones), se hidrogena o reduce (Aunque acaben de nuevo juntos un electrón y un protón conviene considerarlos por separado puesto que en la mayor parte de las reacciones catabólicas siguen caminos diferentes antes de reunirse).



Reacción de oxidación de la sustancia A al reducirse la sustancia B

En los procesos catabólicos más complejos, los hidrógenos desprendidos (protones y electrones), antes de llegar a la última molécula, llamada **molécula aceptora final de hidrógenos**, son captados por los denominados transportadores de hidrógenos, entre los que se encuentran el NAD⁺, el NADP⁺ (nicotinamida-adenín-dinucleótido-fosfato) y el FAD (flavín-adenín-dinucleótido), que son coenzimas de enzimas deshidrogenasas. Se trata de derivados de nucleótidos y ya han sido estudiados en un tema anterior.

En ocasiones, los protones van por una vía y los electrones por otra. En estos casos, los electrones antes de llegar a la molécula **aceptora final de electrones**, son captados por los denominados transportadores de electrones. Al pasar de un transportador a otro existe una pérdida de energía que se aprovecha para sintetizar moléculas de ATP a partir de ADP y Pi.

Existen dos tipos de catabolismo: la fermentación y la respiración. En ambos procesos hay diferencias y semejanzas.

En la fermentación, tanto el dador como el aceptor final de electrones son compuestos orgánicos. En la respiración el aceptor final de electrones es una sustancia inorgánica, como, por ejemplo el O₂, el NO₃, el SO₄, etc.

Otra diferencia clara entre respiración y fermentación reside en que, en la fermentación, la fosforilación del ADP para formar ATP se efectúa sólo **a nivel de sustrato** (directamente) mientras que en la respiración se lleva a cabo, además, en la **cadena respiratoria**. (Se verá más adelante).

En cuanto a las semejanzas, hay que decir que fermentación y respiración comparten una serie de reacciones iniciales.

Existen dos tipos de respiración: la **respiración aerobia**, cuando es el oxígeno molecular (O₂) el que acepta los hidrógenos, y la **respiración anaerobia**, cuando la sustancia que se reduce es diferente del oxígeno. [En este último caso se puede tratar de iones nitrato, iones sulfato o dióxido de carbono, que se reducirán, respectivamente, a ion nitrito, ion sulfuro o metano. En la respiración aerobia, al reducirse el oxígeno por aceptar los hidrógenos, se produce agua. Como de costumbre los mecanismos “raros” como la respiración sin oxígeno solo ocurren en el mundo de las bacterias].

La respiración: concepto, significado biológico, fases o procesos de la misma y localización dentro de la célula.

Aunque ya han sido definidos en el apartado anterior, **respiración y fermentación** son dos procesos catabólicos que presentan semejanzas y diferencias que conviene aclarar:

1. La finalidad de los procesos de fermentación y respiración es la misma: obtención de energía útil (ATP).
2. En ambos procesos, son fundamentales las reacciones de óxido-reducción.
3. En la respiración el aceptor final de electrones es, salvo excepciones, el oxígeno. En la fermentación el aceptor final es siempre una molécula orgánica.
4. En la fermentación la formación de ATP ocurre solo a nivel de sustrato, es decir, el paso de electrones de un metabolito a otro es suficiente para fabricarlo, mientras que en la respiración se movilizan más electrones y la mayor parte de ellos pasan a la cadena transportadora hasta llegar al aceptor final (el oxígeno), aprovechándose este movimiento para obtener mucho más ATP (el trasvase controlado de electrones permite un aprovechamiento mayor de su energía).
5. Hay una serie de reacciones comunes en la fermentación y en la respiración. (Serán estudiadas más adelante).

La respiración tiene lugar en 3 etapas claramente diferenciadas en cuanto a los procesos que tienen lugar (**qué sucede**) y en cuanto a la localización dentro de las células **eucariotas** (**dónde sucede**), dándose una **compartimentación celular**. Estas fases son:

1. Oxidación de sustancias orgánicas.
2. Cadena respiratoria.
3. Fosforilación oxidativa.

1- La oxidación tiene lugar en dos etapas, la primera de las cuales es específica para cada grupo de biomoléculas (glúcidos, lípidos, proteínas y ácidos nucleicos); se desarrolla en diferentes



lugares según la molécula en cuestión (la glucosa en el hialoplasma celular, la oxidación de los ácidos grasos en la matriz mitocondrial, etc.). La segunda etapa, supone la oxidación total de las moléculas orgánicas, es común a todas ellas y recibe el nombre de **ciclo de Krebs** o de los **ácidos tricarbóxicos** (o del ácido cítrico) y se produce en la **matriz mitocondrial**.

2- La cadena respiratoria o cadena de transporte está formada por una serie de moléculas, unas son transportadoras de protones y otras de electrones, existiendo algunas que trasladan a ambos simultáneamente. Todas ellas acaban cediéndolos al aceptor final, el oxígeno. Todos los componentes de la cadena se sitúan en las **crestas mitocondriales** (membrana interna). [Aun sin mitocondrias, las bacterias poseen transportadores de electrones casi idénticos a los de nuestras células situados en su membrana plasmática, lo cual significa que el sistema de obtención de energía es muy antiguo y que funciona con gran eficiencia: se supone que no ha variado sustancialmente en miles de millones de años].

3- La fosforilación oxidativa o síntesis de ATP tiene lugar en las **crestas mitocondriales**, donde se encuentra la enzima ATP-sintetasa y en la **matriz mitocondrial**, que es donde está el ADP y el ion fosfato y donde se acumula el ATP recién sintetizado (“recargado”).

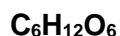
1- OXIDACIÓN DE LA MATERIA ORGÁNICA

1ª Etapa de oxidación de la materia orgánica: la glucólisis

Como ya se ha dicho, esta primera parte es específica para cada grupo de biomoléculas. La glucólisis entra dentro del **catabolismo de los glúcidos**.

Los glúcidos se ingieren (y se almacenan) en forma de monosacáridos, disacáridos o polisacáridos; pero en todos los casos y previo al propio catabolismo, los glúcidos complejos deben ser descompuestos mediante enzimas digestivas en monosacáridos. La glucosa es el principal monosacárido y servirá como ejemplo concreto de estudio del catabolismo glucídico.

La *primera etapa de oxidación* de la glucosa es la **GLUCÓLISIS**. Consiste en una oxidación incompleta que tendrá el siguiente balance [incompleta porque todavía queda mucha energía en los productos de la reacción]:



Esta fase es común con la fermentación y en las células eucariotas tiene lugar en el **hialoplasma celular**. En esta situación, encontramos:

1º- Una molécula más oxidada que la inicial y que podrá seguir nuevos procesos de oxidación: el a. pirúvico. (Con relación a la glucosa, que posee 12H, las dos moléculas de ácido pirúvico cuentan en total con 8H. Se han perdido por lo tanto hidrógenos y eso es oxidación).

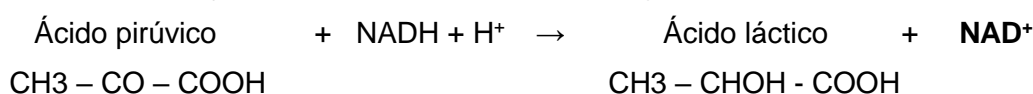
2º- Se obtiene ya algo de energía: dos moléculas de ATP por cada una de glucosa.

3º- Se obtiene también **poder reductor**, es decir, capacidad para producir más ATP (el poder reductor es, como ya veremos, energía encerrada en ciertas moléculas. El NADH contiene un protón y dos electrones muy energéticos).

[Importancia de la glucólisis en diferentes **células animales**: la mayor parte de las células animales obtienen el ATP de la degradación completa de la glucosa. Sin embargo, células que contienen pocas mitocondrias (como los leucocitos o las células de la córnea) así como células musculares de contracción rápida, se obtiene la energía exclusivamente de la glucólisis. También los músculos esqueléticos se sirven de la glucólisis cuando no hay oxígeno disponible en un ejercicio físico intenso (“anaeróbico”).

En el catabolismo anaerobio (fermentación) de estas células, el ácido pirúvico, producto de la glucólisis, recibe los electrones y protones del NAD^+ . De este modo la coenzima queda libre y nuevamente a disposición de la célula. El ácido pirúvico con los hidrógenos se transforma en ácido láctico. La mayor parte del a. láctico pasa a la sangre y llega al hígado donde es transformado de nuevo en glucosa. El mecanismo recibe el nombre de **gluconeogénesis**. Aunque energéticamente la glucólisis no es tan rentable como la respiración aerobia completa, es 1.000 veces más rápida, siendo ventajosa cuando un músculo debe contraerse muy deprisa y requiere ATP inmediatamente y también cuando no hay suministro suficiente de oxígeno].

Para los primeros seres vivos, la glucólisis debió de ser la única forma de obtener energía (ATP) y como producto residual se produciría á. pirúvico. Pero la necesidad de regenerar la coenzima (NAD^+), que tras el proceso queda cargada con dos electrones y un protón (NADH) y por lo tanto inutilizada para un nuevo uso, motivó el aprovechamiento del producto residual, el á. pirúvico, que se reducía a á. láctico para oxidar al NADH . Así, el á. pirúvico actúa como último aceptor de electrones (transformándose en ácido láctico).



La paradoja es que el producto final de la fermentación es una molécula más reducida y por lo tanto más energética que la obtenida para fabricar ATP. Este á. láctico, en el caso de las bacterias del yogur, simplemente se expulsa (producto de excreción), pero en seres pluricelulares como nosotros, pasa a la sangre y de ella al hígado donde los hepatocitos, a partir de dos de esas moléculas, producen una de glucosa.

Posteriormente, por evolución, surgieron nuevos mecanismos que aprovechaban el ácido pirúvico y lo oxidaban totalmente, extrayéndole toda su energía: había surgido la respiración. En el apartado de fermentación se verán nuevamente estos procesos. [Sintetizar una molécula, ya sea una enzima, una coenzima o cualquier otra requiere una inversión en materiales y en energía: fabricar NAD para que arranque dos electrones a un sustrato y aquí acaba su misión, no es rentable si esa coenzima no puede volver a ser utilizada. Es como si quisiéramos vaciar un camión de ladrillos y empleáramos carretillos una sola vez y luego los tiráramos... las células no pueden permitirse el lujo de fabricar "carretillos" de un solo uso].

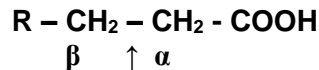
1ª Etapa de oxidación de la materia orgánica: la β -oxidación de los ácidos grasos.

Las grasas neutras o triglicéridos son moléculas de reserva energética que la célula puede descomponer para obtener energía útil (ATP). Lo primero de todo es romper la molécula de triglicérido mediante hidrólisis para separar la glicerina de las tres moléculas de ácido graso [Recuerda que durante la digestión en el intestino delgado, las lipasas descomponían las grasas en sus componentes, pero una vez se producía la absorción a través del epitelio intestinal, estas células de las vellosidades recomponían la grasa que pasaba a un capilar linfático llamado vaso quilífero].

La glicerina es transformada fácilmente en gliceraldehído-3-fosfato que es una molécula intermedia de la glucólisis (metabolito), y que llegará a ser transformada en ácido pirúvico.

Los ácidos grasos sufrirán una primera etapa de oxidación específica (β -oxidación) pero luego, sus productos seguirán otras etapas de degradación comunes a otras moléculas (glucosa por ejemplo) en el llamado ciclo de Krebs.

La β -oxidación consiste en un proceso repetido de oxidación que origina moléculas de **acetil-S-CoA** (molécula de dos átomos de carbono unida a un transportador, la coenzima A). Estas reacciones se producen en la matriz mitocondrial y este acetil-S-CoA entra directamente en el ciclo de Krebs para ser totalmente oxidado. La β -oxidación supone la rotura de la cadena de ácido graso en el extremo que lleva el grupo ácido carboxilo entre el segundo carbono (carbono α) y el tercero (carbono β) [Recuerda que el carbono alfa de un aminoácido era en realidad el segundo, pero se le llama alfa porque es el primer carbono asimétrico]



[El ácido graso se une a la CoA-SH en el hialoplasma y así activado puede ser recogido por una molécula transportadora, la **carnitina** (un aminoácido no formador de proteínas). Con ella atraviesa la membrana interna de la mitocondria y una vez en la matriz se une de nuevo a una molécula de CoA-SH y comenzará la oxidación. La carnitina se reutiliza una y otra vez. (Ver esquema). Es un transporte facilitado que además necesita de mediadores].

En la matriz, la cadena de ácido graso es troceada en moléculas de dos carbonos, pero de forma sucesiva y siempre empezando por el extremo del ácido carboxílico (se rompe el enlace entre el carbono alfa y el beta). Así, de forma repetitiva y con la intervención de **CoA-SH** se van separando sucesivamente moléculas de dos carbonos a la vez que se produce la oxidación parcial de las mismas, que pierden cuatro electrones y cuatro protones que son tomados por las coenzimas FAD y NAD⁺.

El resultado de cada etapa es una molécula de dos carbonos **Acetil-S-CoA**, las coenzimas reducidas: **FADH₂** y **NADH + H⁺** y la **cadena de ácido graso con dos carbonos menos**. Una nueva pérdida de dos carbonos producirá los mismos resultados y así se repetirá el proceso hasta la degradación total de la molécula inicial.

Un ácido graso de 18 carbonos será descompuesto en 9 β-oxidaciones sucesivas. Recuerda que las moléculas de ácido graso siempre tienen un número par de carbonos.

El proceso es complejo y requiere inicialmente la utilización de ATP. Más adelante la oxidación completa del acetil-S-CoA en el ciclo de Krebs y la extracción de la energía que portan las coenzimas reducidas permitirá la obtención de mucha más energía.

2ª Etapa de oxidación de la materia orgánica.

Esta etapa es común a todas las biomoléculas una vez que han sido inicialmente oxidadas. Se denomina **ciclo de Krebs** o de los **ácidos tricarboxílicos** o del **ácido cítrico**. El primer nombre es en honor a su descubridor y el último a una de las moléculas que se forman a lo largo del proceso y que es precisamente un compuesto de seis carbonos con tres grupos ácido carboxílico.

[Ahora nos olvidamos de los ácidos grasos y volvemos a la glucólisis]

El ácido pirúvico penetra en el interior de la mitocondria hasta la **matriz mitocondrial** atravesando la doble membrana. Una vez dentro, un complejo sistema de enzimas y de sustratos lo transforman en **Acetil-S-CoA** (acetil coenzima A). Concretamente, al ácido pirúvico se une el llamado **CoA-SH** (coenzima A) que es un compuesto orgánico complejo, que en un extremo lleva un grupo sulfhidrilo (-SH) que con facilidad puede reaccionar para unirse, en este caso, al ácido pirúvico procedente de la glucólisis. Pero a la vez, el ácido pirúvico pierde dos electrones y dos protones que son capturados por el NAD⁺ y además pierde una molécula de CO₂. (El a. pirúvico tenía tres carbonos y el acetil sólo dos). [Nota: en muchos libros, en vez de ácido pirúvico puede hablarse de piruvato. A fin de cuentas, un ácido se caracteriza por ionizarse con facilidad en disolución acuosa desprendiendo protones y transformándose en un anión -ato].

El ciclo de Krebs se inicia con la incorporación de moléculas de **Acetil-S-CoA** que se unen a una molécula de 4 átomos de carbono y dos grupos carboxilos para pasar a **ácido cítrico**, con 6 carbonos y tres carboxilos.

A partir de aquí, reacciones de deshidrogenación, de descarboxilación (pérdida de carbonos) y otras, junto con las anteriores rendirán el siguiente balance final:



Como por cada glucosa se obtienen 2 moléculas de a. pirúvico, la degradación total de aquélla supondrá dos vueltas al ciclo de Krebs y significará multiplicar por dos el producto del mismo:



desecho / poder reductor / energía útil

Como se puede apreciar, la glucosa ha quedado oxidada hasta la molécula menos energética que contiene carbono: el CO_2 ; por otra parte se ha obtenido energía útil: GTP (equivalente al ATP) y “energía en bruto” que es el **poder reductor** que poseen las moléculas de NAD^+ y FAD, transportando protones y electrones. (Ver esquema del ciclo)

2- CADENA RESPIRATORIA: TRANSPORTE DE ELECTRONES.

3- FOSFORILACIÓN OXIDATIVA.

Aunque el ciclo de Krebs es característico de la respiración aerobia, en ninguna de sus reacciones interviene el oxígeno molecular. La utilización del oxígeno es exclusiva de esta segunda fase, en la que los electrones y protones captados por el NAD^+ y el FAD (se trata de derivados de nucleótidos con función de coenzimas) son transportados hasta el oxígeno molecular para formar agua.

El transporte de electrones se inicia cuando una molécula de NADH o de FADH_2 (ya cargadas con los protones y los electrones) se oxida y cede H^+ y electrones a una de las aproximadamente 15 moléculas que forman la cadena de transporte electrónico situada en la membrana mitocondrial interna.

[Aunque en algunos compuestos los hidrógenos “viajen” con sus electrones, la mayoría de las veces, circulan a lo largo de la cadena transportadora por separado].

El transporte se realiza a través de una serie de reacciones de óxido-reducción. Cada reacción hace intervenir a dos constituyentes de la cadena respiratoria con potenciales redox diferentes. El potencial redox mide la afinidad de un transportador por los electrones. La afinidad es mayor cuanto mayor es el potencial redox. Los electrones se desplazan desde el constituyente que tiene **menor** potencial redox, hacia el que lo presenta **mayor**. En caso contrario, si fuera captado directamente por el transportador más ávido de electrones (potencial redox mayor), éste se quedaría con el electrón y nadie podría arrebatárselo. Para que el sistema funcione, todos los transportadores están dispuestos de manera perfectamente ordenada en la membrana. Cada paso o transferencia de un transportador a otro supone un desprendimiento de energía de los electrones.

Las proteínas transportadoras están agrupadas en tres grandes complejos. Cada grupo posee un potencial redox más elevado que el anterior; los electrones “descienden en cascada” desde el NADH hacia los grandes complejos de enzimas, situados en niveles energéticos cada vez menores, hasta que finalmente son transferidos al oxígeno.

El NADH cede H^+ y **electrones** al **complejo I**, que los cederá al **complejo II** y de éste pasan a través de otros transportadores hasta el **complejo III**. El FADH_2 entra directamente en el complejo II, pasando al último. Finalmente, los electrones son captados por un **último aceptor**, el oxígeno, que se reduce y junto con protones, que nunca faltan en el medio, forma agua. [El último aceptor, que como vemos ya no es una molécula orgánica compleja fabricada por la célula sino una sustancia común que puede obtenerse del medio, el oxígeno, es fundamental para “quitar de en medio” los electrones “exprimidos” y que la cadena no se paralice. En caso contrario, el penúltimo aceptor se quedaría con los electrones y no podría captar otros nuevos del aceptor antepenúltimo].

La energía liberada en el transporte de electrones se emplea para bombear protones desde la matriz hacia el espacio intermembranas. La disposición ordenada y fija de los



transportadores en la membrana interna es la que permite aprovechar una energía que de otro modo se perdería sin poder ser utilizada.

Hay tres puntos en la cadena respiratoria en los que ocurre esta translocación (o cambio de lugar) de protones que, debido a la impermeabilidad de la membrana mitocondrial interna, se acumulan en el espacio intermembranas. Así, se origina un **gradiente electroquímico** de protones, es decir, un gradiente de concentración (o lo que es lo mismo, de pH) y un gradiente eléctrico (potencial de membrana), al ser diferente la distribución de H^+ a ambos lados de la membrana.

Por lo tanto **la energía extraída a los electrones se emplea para bombear protones desde la matriz hasta el espacio intermembranas en contra de gradiente.**

Debido a esa misma impermeabilidad de la membrana interna, el retorno de protones a la matriz sólo puede hacerse a través de puntos específicos, concretamente donde se encuentra la **ATP sintetasa (o ATP sintasa)**. Esta enzima, que actúa como un canal, utiliza la energía acumulada en el gradiente de H^+ para fosforilar el ADP y transformarlo en ATP. La explicación del acoplamiento de estos dos procesos, uno químico, de oxidación-reducción en la cadena respiratoria, y otro osmótico, de transporte de protones siguiendo el gradiente electro-químico, se conoce con el nombre de **HIPÓTESIS QUIMIOSMÓTICA** y su resultado es la **FOSFORILACIÓN OXIDATIVA** (3ª y última etapa).

Cada NADH que llega a la cadena respiratoria cede una pareja de electrones ($NADH \rightarrow NAD^+ + 2e^- + H^+$) que en su transporte liberan energía suficiente para bombear 6 H^+ (se utilizan los tres sistemas) desde la matriz al espacio intermembrana. Si los electrones proceden del $FADH_2$ sólo se bombean 4 H^+ (sólo se activan los sistemas II y III).

Por cada 2 H^+ que vuelven a la matriz a través de la ATP-sintetasa, se fosforila un ADP. Por tanto, en la cadena respiratoria, se pueden obtener **3 ATP por cada NADH** obtenido en el catabolismo y **2 ATP por cada $FADH_2$** . (Ver esquemas)

Recuerda que el NADH al oxidarse queda como NAD^+ y cede un H^+ y **2 e^-** y el $FADH_2$ pierde 2 H^+ y **2 e^-** .

[Las bacterias utilizan diversos caminos para obtener el ATP que necesitan en sus funciones vitales. Las aerobias sintetizan el ATP igual que las células eucarióticas: oxidan los azúcares a dióxido de carbono y agua por la vía de la glicólisis, el ciclo de Krebs y la cadena respiratoria. Esta última se encuentra en la membrana plasmática debido a que las bacterias carecen de sistema de membranas interno y, por tanto, de mitocondrias. Pero no todas las bacterias que viven sin oxígeno obtienen el ATP por fermentación: hay bacterias anaerobias que son capaces de oxidar por completo la glucosa y transportar los electrones extraídos a través de una cadena de transporte electrónico, aunque esta cadena utiliza como último aceptor de electrones una sustancia diferente al oxígeno: compuestos nitrogenados (nitratos y nitritos), compuestos de azufre o compuestos orgánicos (como el ácido fumárico), que se reducen al aceptar los electrones. En este caso, no podemos hablar de fermentación porque la oxidación de la materia orgánica es completa, existiendo además una cadena de transporte electrónico y, por tanto, un aprovechamiento eficaz de la energía: es lo que conocemos como **respiración anaerobia**. (Quién menosprecie a las bacterias es sin duda un ignorante)].

[La **pila de hidrógeno**, un invento que puede tener un gran futuro si se consigue obtener hidrógeno barato, consiste en un dispositivo con una membrana especial que deja pasar los protones pero no los electrones. Estos se canalizan para que alcancen un aceptor que es el oxígeno y que también capta los protones al otro lado de la membrana. Lo ingenioso del asunto es que estos electrones en movimiento constituyen una corriente eléctrica que puede ser aprovechada, por ejemplo, para mover un motor eléctrico. Al final y como resultado de la unión de los electrones y protones a un aceptor de ambos se obtiene agua pura, tal y como sucede al final de la cadena respiratoria: una vez más la naturaleza "inventa" antes que los humanos].

BALANCE GENERAL DEL CATABOLISMO DE LA GLUCOSA Y VALORACIÓN DEL RENDIMIENTO ENERGÉTICO.

En la glucólisis, por cada molécula de glucosa que se degrada se obtienen:

2 moléculas de ácido pirúvico, 2 moléculas de NADH y 2 de ATP.

En el ciclo de Krebs se producen, por cada molécula de a. pirúvico, 1 molécula de GTP (similar al ATP), 4 NADH y 1 FADH₂. Como de cada glucosa se obtienen dos moléculas de ácido pirúvico, el resultado del ciclo de Krebs es:

2 GTP + 8 NADH + 2 FADH₂

Sumando todos los productos y considerando el GTP como ATP (ya que tiene la misma función y almacena la misma cantidad de energía) resulta:

8 NADH del ciclo de Krebs + 2 NADH de la glucólisis	= 10 NADH
2 FADH ₂ del ciclo de Krebs	= 2 FADH ₂
2 ATP del ciclo de Krebs + 2 ATP de la glucólisis	= 4 ATP

Haciendo la conversión a ATP a partir de los nucleótidos reducidos mediante la fosforilación oxidativa:

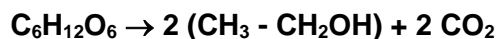
10 NADH · 3 ATP / NADH	= 30 ATP
2 FADH ₂ · 2 ATP / FADH ₂	= 4 ATP
4 ATP	= 4 ATP

TOTAL = 38 ATP

El balance final es por lo tanto de **38 moléculas de ATP obtenidas por cada molécula de glucosa degradada.**

7.5.4.2. FERMENTACIÓN: concepto y significado biológico.

La fermentación es un proceso catabólico basado en una reacción de óxido-reducción, en la cual, tanto el dador como el aceptor final de electrones son compuestos orgánicos. Generalmente, estos dos compuestos finales son metabolitos de un único sustrato que durante el proceso se escinde en dos, uno que actúa como dador de hidrógenos (se oxida) y otro que actúa como aceptor final de hidrógenos (se reduce). Por ejemplo, en la fermentación alcohólica de la glucosa:



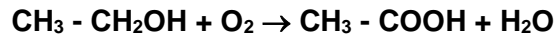
Se puede observar que la glucosa, sin que se produzca una reacción con ninguna otra molécula, se ha roto originando una sustancia sin hidrógenos (CO₂), es decir, la sustancia oxidada, y en otra con tres hidrógenos por carbono (CH₃ - CH₂OH), la sustancia reducida. (En otras ocasiones, el aceptor de hidrógenos es una molécula externa).

La fermentación es un proceso **anaeróbico** ya que no precisa de oxígeno y no existe cadena respiratoria alguna.

[En la industria, sin embargo, se suele llamar fermentación a todo proceso que se realiza en un "fermentador" que es un gran tanque en el que se introduce materia orgánica y unos microorganismos que la transformarán en otras sustancias de interés industrial. En estos procesos,



el producto final es un compuesto orgánico. Allí se habla de **fermentación anoxidativa** cuando no se precisa aireación, es decir, cuando se trata de una auténtica fermentación, y de **fermentación oxidativa** en el caso de que haya que insuflar aire, o sea, cuando el aceptor final de hidrógenos es el O_2 y, evidentemente, a través de la cadena respiratoria, como, por ejemplo, en la mal llamada fermentación acética, debida a la bacteria *Mycoderma aceti*:



En realidad es una respiración aeróbica de oxidación incompleta y que transforma el alcohol del vino o de la sidra (etanol) en vinagre (ácido acético)].

Las fermentaciones son procesos característicos de microorganismos (ciertos hongos, levaduras, y bacterias), aunque alguna, como la fermentación láctica, puede realizarse en el tejido muscular de los animales cuando no llega suficiente oxígeno.

Las fermentaciones son **poco rentables energéticamente**, si se comparan con la respiración. A partir de una molécula de glucosa sólo se obtienen **2 ATP** en la fermentación, mientras que se producen **38 ATP** en la respiración. Ello se debe a que los hidrógenos y los electrones no entran en la cadena respiratoria, y son cedidos a compuestos orgánicos (aceptores finales) con poco poder oxidante [de alguna manera, a la materia orgánica inicial no se la “exprime” u oxida totalmente, quedando como producto otras moléculas orgánicas que todavía poseen energía encerrada].

La fermentación es un proceso de oxidación incompleta sin empleo de oxígeno, siendo el producto final un compuesto orgánico. Estos productos finales son los que caracterizan los diversos tipos de fermentaciones. Así, se habla de fermentación alcohólica, fermentación láctica, fermentación butírica, etc.

Es muy interesante pensar que la **glucólisis** es un proceso universal, tanto para las células que trabajan con oxígeno (aerobiosis) como las que lo hacen en ausencia de éste (anaerobiosis). En el primer caso, el producto final del proceso, la producción de ácido pirúvico es la base del ciclo de oxidación completa (ciclo de Krebs), mientras que en el caso de anaerobiosis, las siguientes reacciones que originarán etanol, ácido láctico, etc., son el medio de regenerar el NAD^+ , para que pueda seguir llevándose a cabo la glucólisis, que es el mecanismo empleado para obtener ATP. (Fabricar NAD con sus correspondientes apoenzimas cuesta esfuerzo y se dispone de un número limitado de unidades. Es preciso utilizarlas una y otra vez, y la forma de hacerlo es desprendiendo los electrones y los protones que se extrajeron de la glucosa: los electrones no se dejan tirar sin más, alguien debe cargar con ellos y lo suyo es que sea alguna molécula que no sea importante para la célula (ver esquema).

LA FERMENTACIÓN ALCOHÓLICA

La fermentación alcohólica consiste en la transformación de la glucosa en dos moléculas de alcohol etílico y dos de CO_2 . El proceso de degradación de la glucosa comienza con la glucólisis hasta el estado de ácido pirúvico pero, a partir de aquí, cambian las reacciones con relación a la respiración. La reacción global de la fermentación alcohólica será:

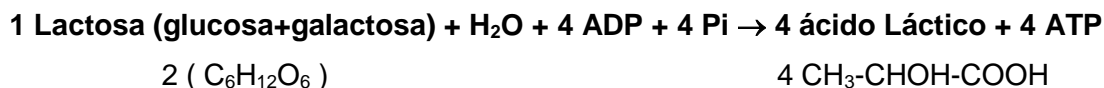


La fermentación alcohólica es llevada a cabo por levaduras del género *Saccharomyces*. Se puede llegar a obtener gracias a ellas, cerveza, vino, sidra, whisky, brandy, y, en general, alcohol etílico a partir de disacáridos contenidos en vegetales (maíz, patata, arroz, yuca, etc.) [Los frutos cuando “se pasan” sufren fermentaciones; algunos, como los madroños, se consumen con una cierta cantidad de etanol]. También en la fabricación del pan se emplea esta levadura, pero en este caso se persigue que las burbujas de dióxido de carbono esponjen la masa.

Las levaduras son organismos anaerobios facultativos de modo que en ausencia de oxígeno fermentan la glucosa y si lo hay en el medio, hacen la respiración. Pertenecen al reino de los hongos y son unicelulares que se reproducen por gemación.

LA FERMENTACIÓN LÁCTICA

La fermentación láctica consiste en la formación de ácido láctico a partir de la degradación de la lactosa contenida en la leche. También se produce en las células musculares, cuando hay falta de oxígeno y a partir de glucosa.



Los microorganismos que pueden llevar a cabo esta fermentación son, por ejemplo, las bacterias Lactobacillus casei, y L. bulgaricus, obteniéndose de ella productos derivados de la leche, como el queso y el yogur. [En las paredes de la vagina vive una bacteria, de la especie Lactobacillus acidophilus, que al fabricar ácido láctico mantiene un pH muy bajo en la zona, lo que evita la colonización de la mucosa por parte de otras bacterias y hongos. Se trata de una relación bacteria-humanos de tipo mutualista. [En cuanto a las famosas bifidobacterias “inventadas” por Danone que te cuidan por dentro... y las que te inmunizan, y las que te quitan el estreñimiento, y las que te hacen ser más feliz... y las que te disminuyen los niveles de colesterol... sin comentarios].

Se distingue entre bacterias homofermentativas, que son las que sólo producen ácido láctico y las heterofermentativas, que además producen otros compuestos orgánicos. Entre las primeras encontramos L. casei que interviene en la fabricación del queso; L. bulgaricus, responsable del yogur (Bulgaricus procede de Bulgaria) y L. lactis, que produce leche fermentada, muy consumida en los países árabes (no es yogur). Algunas bacterias heterofermentativas son L. bifidus = Bifidobacterium bifidum, que colabora en algunos yogures; L. brevis; Leuconostoc mesenteroides. Estas tres últimas se pueden encontrar en el intestino formando parte de la flora intestinal. [El kéfir es otra bebida muy apreciada en muchos países de oriente medio. Es producida a partir de leche, y los organismos responsables son una mezcla de bacterias y hongos unicelulares de varias especies, que crean una matriz mucilaginoso en la que viven. El kéfir recuerda en su sabor al yogur, pero es más espumoso (se desprende dióxido de carbono) debido a que hay fermentaciones tanto lácticas como alcohólicas].

LA FERMENTACIÓN BUTÍRICA

La fermentación butírica es la transformación de sustancias glucídicas vegetales, como el almidón y la celulosa, en determinados productos, entre los que destacan el ácido butírico, el CO₂ y otras sustancias malolientes. [Es llevada a cabo por bacterias anaerobias, como Bacillus amilobacter y Clostridium butyricum]. La fermentación butírica tiene gran importancia, ya que contribuye a la descomposición de los restos vegetales que caen al suelo. [El ácido butírico es el que aparece en la mantequilla o el tocino rancio].

LA FERMENTACIÓN PÚTRIDA

La fermentación pútrida recibe también el nombre de putrefacción y se separa claramente de las demás fermentaciones porque los sustratos de los que se parte son de naturaleza proteica. Los productos de esta fermentación suelen ser orgánicos y malolientes, como el indol, la cadaverina, el escatol, a los que deben el olor los cadáveres de animales, los excrementos y los restos vegetales. Algunas putrefacciones dan productos poco desagradables; estas son seleccionadas para producir los sabores propios de algunos quesos y de algunos vinos. [Y quien dice quesos, dice pies: la coincidencia en los olores entre algunos y otros no es tal, los productos finales son los mismos y las bacterias posiblemente también].

CATABOLISMO: CONVERGENCIA METABÓLICA.

Hemos visto que el catabolismo tiene como función la obtención de energía útil mediante la oxidación de materia orgánica. También hemos estudiado las dos formas más corrientes de hacerlo: fermentación y respiración.



A modo de ejemplo se ha tratado el catabolismo de la glucosa por ser tal vez el caso que con más frecuencia se da en las células. Pero se pueden catabolizar moléculas orgánicas muy diferentes. Desde aminoácidos a nucleótidos, pasando por ácidos grasos, alcoholes, etc.

Las diferentes moléculas sufren procesos de descomposición diferentes en cada caso, quedando algunas convertidas en acetil-coenzima A, por lo que entran en el comienzo del ciclo de Krebs y otras lo hacen en otros puntos de dicho ciclo. Naturalmente, una vez que se incorporan a este ciclo, las reacciones que tienen lugar son las mismas para cualquier sustancia.

Esto nos lleva (ver esquema) a que en el catabolismo podemos partir de multitud de moléculas diferentes pero al final se llega a la obtención de unas pocas moléculas comunes, siendo común también el conjunto de reacciones como son las del ciclo de Krebs, el transporte electrónico y la síntesis de ATP. Como a partir de muchos caminos se llega al mismo sitio, se dice que el catabolismo es un proceso de **convergencia metabólica**. En el anabolismo veremos que sucede lo contrario: a partir de unas pocas moléculas precursoras se pueden obtener muchos tipos diferentes, por eso el anabolismo supone un proceso de **divergencia metabólica**.