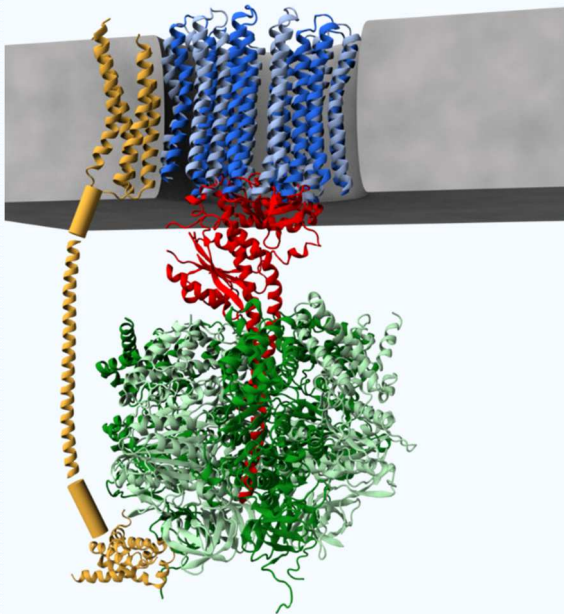


# Catabolismo



## 1. LAS VÍAS CATABÓLICAS SON DEGRADATIVAS

El catabolismo produce energía en forma de ATP

Hay distintos aceptores finales de electrones

## 2. EL CATABOLISMO DE LOS GLÚCIDOS

En la glucólisis no interviene el oxígeno

## 3. HAY VARIOS TIPOS DE FERMENTACIONES

La fermentación alcohólica produce etanol

La fermentación láctica ayuda a conservar los alimentos

## 4. LA RESPIRACIÓN CELULAR CONSTA DE 3 ETAPAS

La descarboxilación oxidativa prepara el ácido pirúvico para el ciclo de Krebs

En el ciclo de Krebs se degrada totalmente la materia orgánica

El transporte de electrones se realiza en la cadena respiratoria

El bombeo de protones va asociado a la formación de ATP

La oxidación total de la glucosa produce 38 moléculas de ATP

## 5. EL CATABOLISMO DE LÍPIDOS

La oxidación total del ácido palmítico produce 130 ATP

Los lípidos son compuestos más energéticos que los glúcidos

## DÓNDE BUSCAR INFORMACIÓN



### **Bibliografía y páginas web**

- Banco de preguntas de biología. 2014.  
<http://biologia-test.blogspot.com.es/2014/06/p-54-cual-de-los-componentes-de-la.html#>
- Nature education. Cell Biology for Seminars. Unit 3. 2014.  
<http://www.nature.com/scitable/ebooks/cell-biology-for-seminars-14760004/129391449>
- UAM. Universidad Nacional Autónoma de México. Fermentaciones  
<http://portalacademico.cch.unam.mx/alumno/biologia1/unidad2/fermentacion>



### **Noticias curiosas**

Para elaborar cerveza tiene que germinar el cereal utilizado, sea cebada o trigo, pues en la semilla del cereal, la glucosa aparece en forma de almidón. Cuando germina, el almidón se convierte en maltosa, y se tuesta para conseguir malta, que será fermentada por las levaduras.

## OBJETIVOS

1. Indicar los sustratos iniciales, los productos finales y el balance global de las principales rutas catabólicas.
2. Diferenciar los procesos de fermentación de la respiración aeróbica
3. Diferenciar los distintos tipos de fermentación, en relación a los productos finales obtenidos y su balance global.
4. Describir y localizar las principales vías catabólicas: glucólisis, descarboxilación oxidativa del ácido pirúvico, la  $\beta$ -oxidación, ciclo de Krebs y cadena de transporte electrónico.
5. Destacar la importancia del ciclo de Krebs en las reacciones metabólicas
6. Explicar la teoría quimiosmótica de Mitchell.
7. Comprender el funcionamiento de las partículas F en la generación de ATP

## CONCEPTOS CLAVE

*acetil-CoA, 10*

*ácido pirúvico, 5*

*acil-CoA, 19*

*aerobia, 4*

*anaerobia estrictas, 4*

*anaerobia facultativas,  
4*

*anfibiótico, 12*

*ATPasa, 15*

*cadena de transporte  
de electrones, 5*

*carnitina, 19*

*catabolismo, 4*

*ciclo de Krebs, 7*

*citocromo, 13*

*desaminación, 22*

*descarboxilación  
oxidativa, 9*

*descarboxilaciones, 10*

*dihidroxiacetona, 8*

*etanol, 18*

*fermentación, 5*

*fermentación  
alcohólica, 18*

*fermentación láctica, 17*

*fosforilación oxidativa,  
5, 15*

*gliceraldehído-3-  
fosfato, 8*

*glucógenolisis, 7*

*glucólisis, 16*

*respiración celular, 7*

*teoría quimiosmótica,  
15*

*transaminación, 22*

*$\beta$ -oxidación, 19*

## 17.1 CONCEPTO DE CATABOLISMO

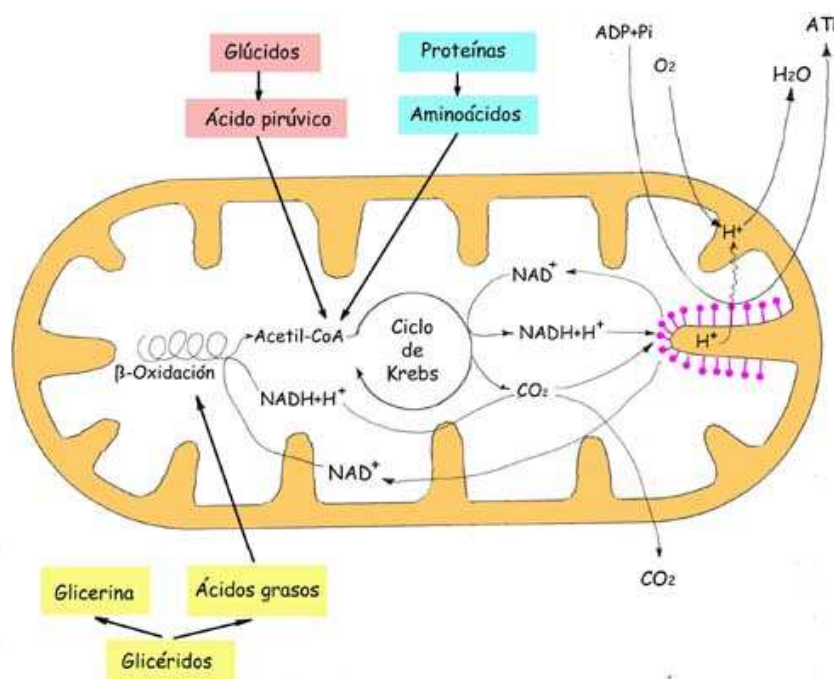
En el Tema 16 se definió **catabolismo** como el conjunto de reacciones metabólicas de **degradación**. El catabolismo comprende los procesos de degradación oxidativa de moléculas orgánicas, cuya finalidad es la **obtención** de **energía** contenida en sus enlaces químicos. Todos los seres vivos, sean autótrofos o heterótrofos, degradan moléculas orgánicas más o menos complejas para conseguir energía en forma de ATP, además los productos resultantes podrán ser usados a su vez como reactivos en otras reacciones anabólicas.

### El catabolismo produce energía en forma de ATP

Las reacciones catabólicas que vamos a abordar en este capítulo consisten en la oxidación de **monómeros** de moléculas orgánicas ricas en energía, como monosacáridos y ácidos grasos.

Como se vio en el Tema 16, al sufrir catabolismo las diferentes macromoléculas (glúcidos, lípidos e incluso proteínas) se hidrolizan y liberan monómeros, que convergen en un producto común, el **acetil-CoA** (Fig. 16.6). Esta molécula de acetil-CoA, que se forma en matriz mitocondrial, entra en un ciclo de reacciones conocido como ciclo de Krebs donde se oxida totalmente hasta  $\text{CO}_2$ .

Todos los procesos catabólicos anteriores, tanto las reacciones del ciclo de Krebs como las previas al ciclo, han producido **coenzimas** reducidos ( $\text{NADH} + \text{H}^+$  y  $\text{FADH}_2$ ) que aportan  $\text{H}^+$  y electrones a la cadena respiratoria. Esta cadena, que implica un transporte de electrones conduce a la formación de ATP, tiene lugar en las partículas F de la membrana mitocondrial interna (ver Tema 11). El último aceptor de los  $\text{H}^+$  y electrones es el oxígeno formándose finalmente agua,  $2\text{H}^+ + 2\text{e}^- + \frac{1}{2}\text{O}_2 \rightarrow \text{H}_2\text{O}$ .



**Figura 17.1.** Resumen del catabolismo de distintos tipos de moléculas. Fuente: [http://recursos.cnice.mec.es/biosfera/alumno/2bachillerato/Fisiologia\\_celular/imagenes/catabolismo.jpg](http://recursos.cnice.mec.es/biosfera/alumno/2bachillerato/Fisiologia_celular/imagenes/catabolismo.jpg)

## Hay distintos aceptores finales de electrones

El aceptor final de la ruta catabólica de degradación de glúcidos no es siempre el oxígeno, según el **aceptor** las células pueden clasificarse en aerobias y anaerobias.

Todas las células eucariotas y muchas de las procariotas son **aeróbicas**. Las células aerobias utilizan el **oxígeno** molecular como aceptor final de electrones. La ruta aeróbica o respiración celular es la ruta más común, donde se descompone totalmente la materia orgánica hasta moléculas inorgánicas liberando gran cantidad de energía (ATP). Es una **oxidación completa**, el oxígeno recoge los  $H^+$  y electrones liberados en el proceso formándose agua.

Las células **anaerobias** estrictas no utilizan el oxígeno en su catabolismo, pues les resulta tóxico. Estas células realizan el proceso catabólico de la **fermentación**, donde el aceptor final de electrones es una molécula orgánica sencilla. La fermentación es un tipo de catabolismo parcial, en el que se obtiene poca cantidad de energía (poco ATP) y los  $H^+$  y electrones liberados en la oxidación los acepta la propia molécula orgánica resultante de la oxidación.

Hay algunas bacterias que son anaerobias estrictas, pero hay células que son **anaerobias facultativas**, es decir pueden vivir con o sin oxígeno ya que pueden llevar a cabo tanto la fermentación como la respiración celular aerobia, según la disponibilidad de oxígeno en el medio. Como norma general es más eficaz la respiración porque se obtiene más cantidad de ATP, pero si no hay oxígeno suficiente realizará fermentaciones, por ejemplo, en las células del músculo esquelético.

**Tabla 17.1.** Comparación entre la respiración y la fermentación

<b>RESPIRACIÓN</b>	<b>FERMENTACIÓN</b>
Catabolismo completo (oxidación total)	Catabolismo parcial (oxidación incompleta)
Se obtiene mucho ATP	Se obtiene poco ATP
El aceptor final de los hidrógenos ( $H^+$ y $e^-$ ) es el oxígeno.	El aceptor final de los hidrógenos ( $H^+$ y $e^-$ ) es una molécula orgánica
Hay una etapa con la cadena de transporte de electrones y fosforilación oxidativa	No posee cadena de transporte de electrones ni fosforilación oxidativa
Sucede en la mitocondria	Sucede en el citoplasma
Va asociada al ciclo de Krebs, que tiene lugar en la matriz mitocondrial	No hay ciclo de Krebs

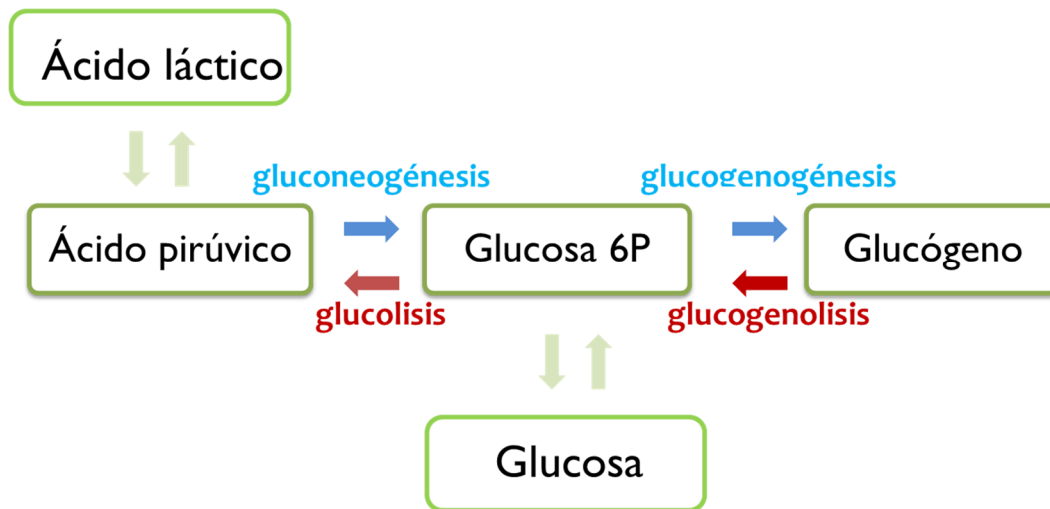


Figura 17.2. Distintas vías de obtención de glucosa en heterótrofos

## 17.2 EL CATABOLISMO DE LOS GLÚCIDOS

Los glúcidos se consideran nutrientes energéticos (4 kcal/g), siendo la **glucosa** el principal combustible de las células. El origen o procedencia de la glucosa varía de unos seres vivos a otros, los seres heterótrofos la obtienen del alimento, mientras que los seres autótrofos la sintetizan en la fotosíntesis (ver Tema 18).

En la Fig. 17.2 aparecen distintas reacciones en torno a la glucosa. En los animales, las reacciones de catabolismo comienzan con la digestión, donde tiene lugar la hidrólisis de los polisacáridos hasta formar glucosa o el monómero correspondiente, que sea análogo a la glucosa. La oxidación de la molécula de glucosa no se produce directamente, pues si fuese así la energía se liberaría de forma súbita y no se podría aprovechar. Por esta razón, la **oxidación** se lleva a cabo de forma **paulatina**, mediante una serie de reacciones que permiten ir conservando la energía en los fuertes enlaces covalentes de las moléculas de ATP.

El proceso se resume en dos fases:

- 1ª fase. La glucosa se degrada en una ruta metabólica llamada **glucólisis** formándose dos moléculas de ácido pirúvico.
- 2ª fase. Una vez formado el ácido pirúvico puede seguir dos vías (Fig. 17.3):
  - En condiciones anaerobias el piruvato permanece en el citoplasma y sufre algún tipo de fermentación, solo se degrada y oxida parcialmente, dando lugar a otras moléculas orgánicas.
  - En condiciones aerobias, el ácido pirúvico se degrada completamente a CO<sub>2</sub> y H<sub>2</sub>O, se produce la respiración celular. La respiración incluye una cadena respiratoria con transporte de electrones y el proceso de fosforilación oxidativa.

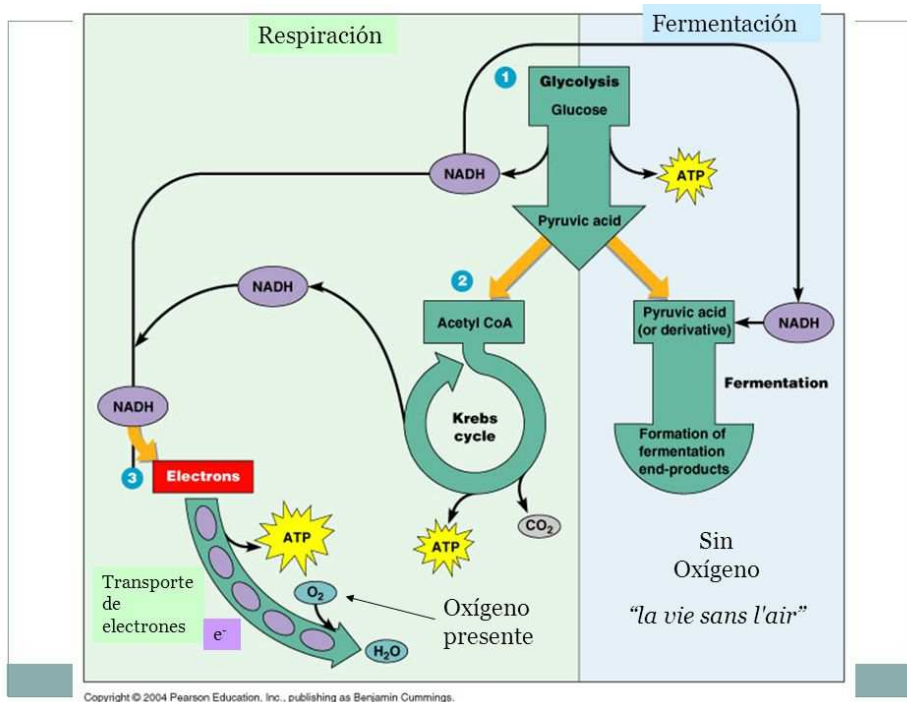


Figura 17.3. Destino del ácido pirúvico procedente de la glucólisis, comparación entre la respiración y la fermentación. Fuente: [Pearson Education 2004](#)

### En la glucólisis no interviene el oxígeno

El término **glucólisis** (del griego *gluco*, dulce o azúcar y *lisis*, división) refleja el hecho de que el proceso catabólico implica dividir una molécula de glucosa, de seis átomos de C, en dos moléculas de **ácido pirúvico**, de tres átomos de C cada una. Esta reacción es el primer paso de la degradación de la glucosa, siendo común a todas las células, sean anaerobias o aerobias. La glucólisis es un proceso en sí mismo anaeróbico, que transcurre en el hialoplasma, y genera una pequeña cantidad de energía que se conserva en dos moléculas de ATP y dos de NADH + H<sup>+</sup>. El resumen aparece en la **Fig. 17.4**.

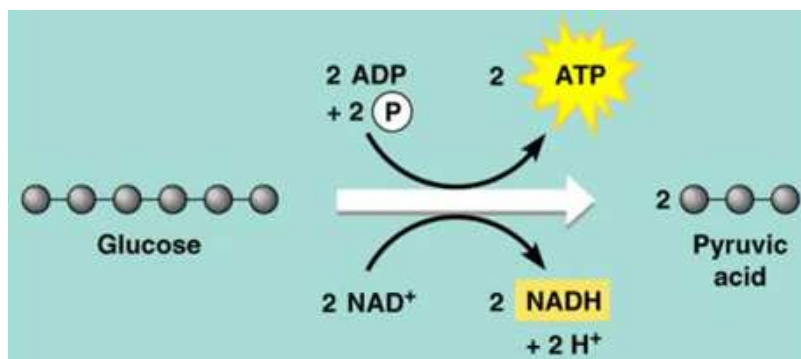


Figura 17.4. Glucólisis. Fuente: <http://2.bp.blogspot.com/WpGoeP4VBQQ/TONJshaG89I/AAAAAAAAACc/y9DTW9550m8/s1600/glucolisis.png>

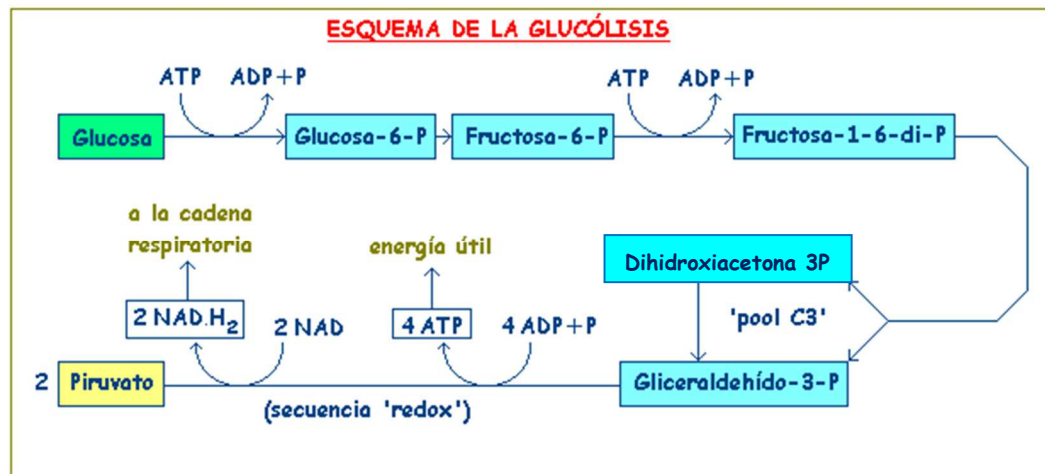


Figura 17.5. Esquema de la glucólisis

La glucólisis se produce en una secuencia de diez reacciones químicas catalizadas enzimáticamente, que se agrupan en dos etapas, ver Fig. 17.5:

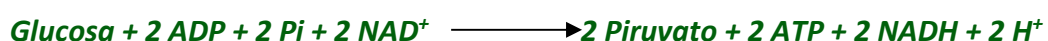
- ✚ La etapa **preparatoria** implica la **activación** de la glucosa y su posterior **fragmentación** en dos triosas fosfato, el gliceraldehído-3-fosfato (**G3P**) y la dihidroxiacetona fosfato, que en seguida se transforma en 3GP para proseguir la reacción. Esta es una fase de inversión donde se gastan dos moléculas de ATP por molécula de glucosa y cuya finalidad es preparar las moléculas de glucosa para su posterior procesamiento.
- ✚ La etapa de **beneficios** o de rendimiento energético implica la transformación de la molécula de gliceraldehído-3 –fosfato (**G3P**) en **piruvato** (ácido pirúvico), mediante una serie de reacciones que liberan energía. Se obtienen cuatro moléculas de ATP y dos de NADH + H<sup>+</sup> por cada molécula de glucosa, lo que da una ganancia neta de 2 NADH + H<sup>+</sup> y 2 ATP, una vez restada las dos gastadas en la fase preparatoria, por molécula de glucosa.

Por cada molécula de glucosa que se hidroliza hay dos moléculas de ácido pirúvico, ya que se metabolizan cada una de las dos triosas fosfato en las que se escindió la glucosa. La energía que se obtiene de la oxidación del gliceraldehído-3-fosfato la aprovecha la célula para desempeñar **todo tipo** de funciones celulares. Para más detalle ver la Fig. 17.6.

**En resumen** la glucólisis es una reacción que tiene lugar en el **hialoplasma**, en la que una molécula de glucosa se transforma en dos moléculas de ácido pirúvico.

En la 1ª parte de la reacción, dependiendo de la fuente de carbohidratos, se obtiene una molécula de glucosa que se activa y se rompe hasta formar gliceraldehído 3-fosfato (G3P); la 2ª parte es una ruta común, con reacciones redox y mecanismos de conservación de la energía en forma de ATP.

Ecuación global de la glucólisis:





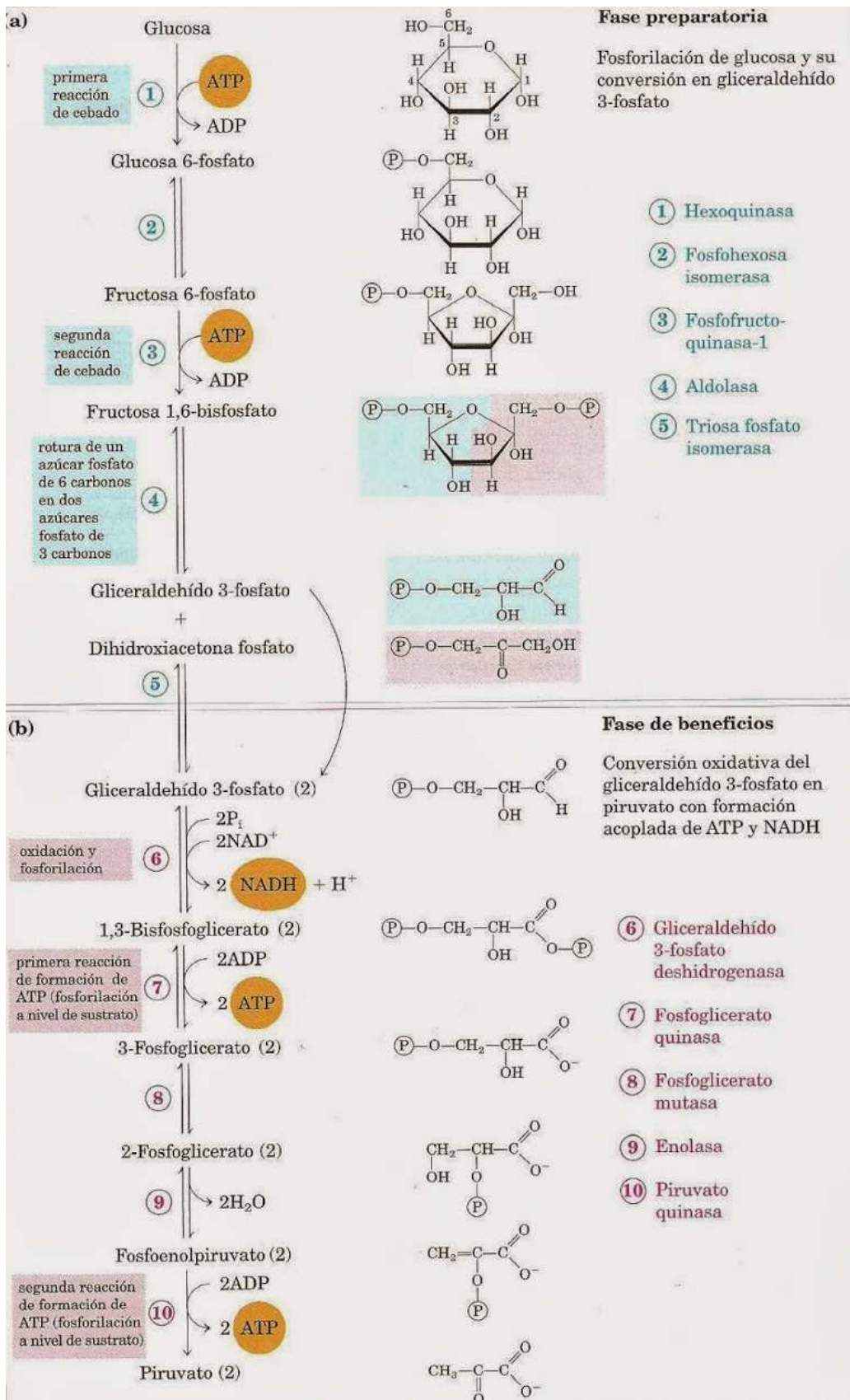


Figura 17.6. Fases de la glucólisis y destino del ácido pirúvico. Fuente

## 17.3 LAS FERMENTACIONES

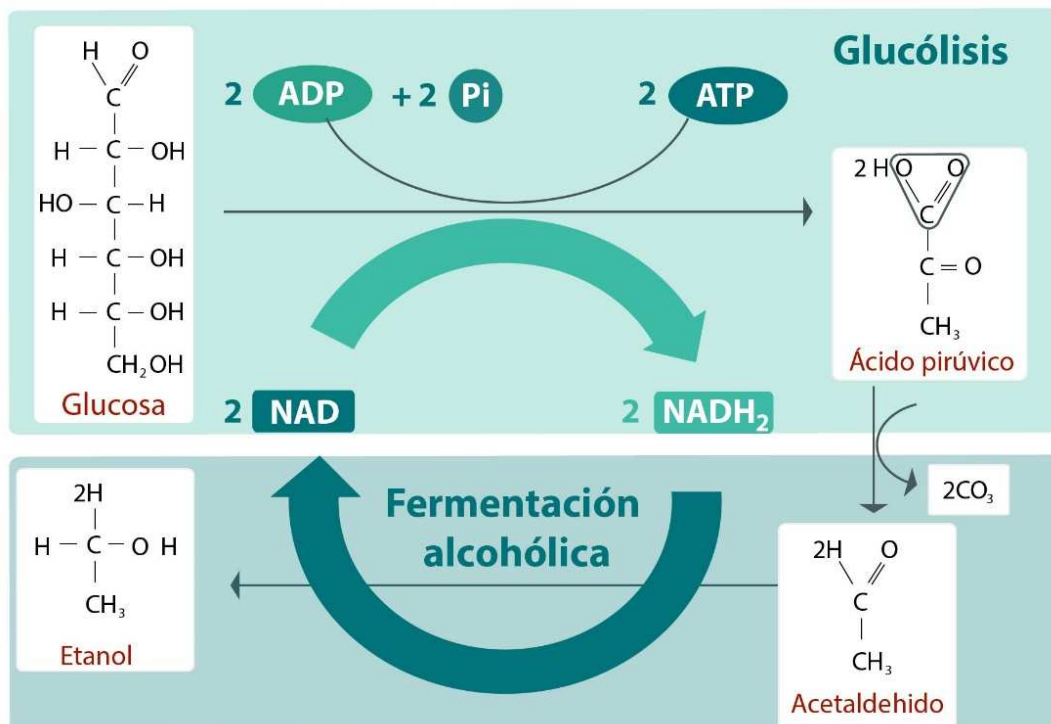
La **fermentación** es el proceso metabólico que tiene lugar en el hialoplasma, mediante el cual las células obtienen energía en condiciones anaerobias, por **oxidación parcial** de la glucosa y de otros combustibles orgánicos.

La **degradación** de la glucosa **no es completa**, y el producto final sigue siendo una molécula orgánica, aunque más oxidada que la glucosa original y en cada tipo de fermentación es un compuesto distinto, que se forma al reaccionar el ácido pirúvico resultante de la glucólisis.

El rendimiento energético total, partiendo de la glucosa, es de dos moléculas de ATP que corresponde a los ATP obtenidos en la glucólisis. Aunque este proceso pueda parecer un derroche energético, pues la cantidad de ATP obtenida es muy poca si comparamos con la respiración celular, evolutivamente es más antiguo que la respiración. Su importancia radica en gracias a él se **regeneran** las **moléculas** de **NAD<sup>+</sup>** del citoplasma, de forma que haya suficientes moléculas de NAD<sup>+</sup> para que la glucólisis no se detenga.

### La fermentación alcohólica produce etanol

En la fermentación alcohólica el ácido pirúvico, en condiciones anaeróbicas, se convierte en **etanol** (alcohol etílico). La reacción consiste en la **descarboxilación** del piruvato al perder una molécula de CO<sub>2</sub>. El acetaldehído que resulta se reduce a etanol. El agente reductor es el NADH + H<sup>+</sup> obtenido en la reacción de glucólisis anterior (**Fig. 17.7**).



**Figura 17.7.** Fermentación alcohólica. Fuente: <http://portalacademico.cch.unam.mx/alumno/biologia1/unidad2/10lcohólica10n/10lcohólica>

Ni nuestras células ni las de la mayoría de los animales pueden llevar a cabo la fermentación alcohólica. Si fuesen capaces, sólo con dejar de respirar estaríamos ebrios. Las células que realizan la fermentación alcohólica son **levaduras** del género *Saccharomyces* y algunos tipos de bacterias. Se utiliza en la industria para fabricar **bebidas alcohólicas**: cerveza, vino... También se utiliza la fermentación en la elaboración de **pan**, pero en este caso el alcohol se evapora durante la cocción.

### La fermentación láctica ayuda a conservar los alimentos

Otro tipo de fermentación que ocurre en condiciones anaeróbicas, es la fermentación láctica que consiste en la transformación del ácido pirúvico en ácido **láctico**. En ausencia de oxígeno, el ácido pirúvico acepta los electrones e  $H^+$  del NADH producido en la glucólisis y se reduce a ácido láctico.

La fermentación láctica se produce en las células del **músculo esquelético**, durante ejercicios cortos e intensos en los que el aporte de oxígeno es insuficiente para producir la oxidación de la glucosa por vía aerobia. La acumulación de ácido láctico **baja el pH** y acaba produciendo **fatiga**, pero esta reacción es reversible y el ácido láctico posteriormente es retirado del músculo y transformado nuevamente en glucosa gracias a la gluconeogénesis. (Fig. 17.2)

También la realizan **microorganismos**, como las bacterias *Lactobacillus* y *Streptococcus*, que provocan el agriado de la leche y mejora su **estabilidad**, aunque produce un sabor amargo al alimento obtenido: queso, yogur, etc. Además mejora su **seguridad** microbiológica del alimento, pues el pH ácido impide que se establezcan otras bacterias que pueden estropear el alimento.

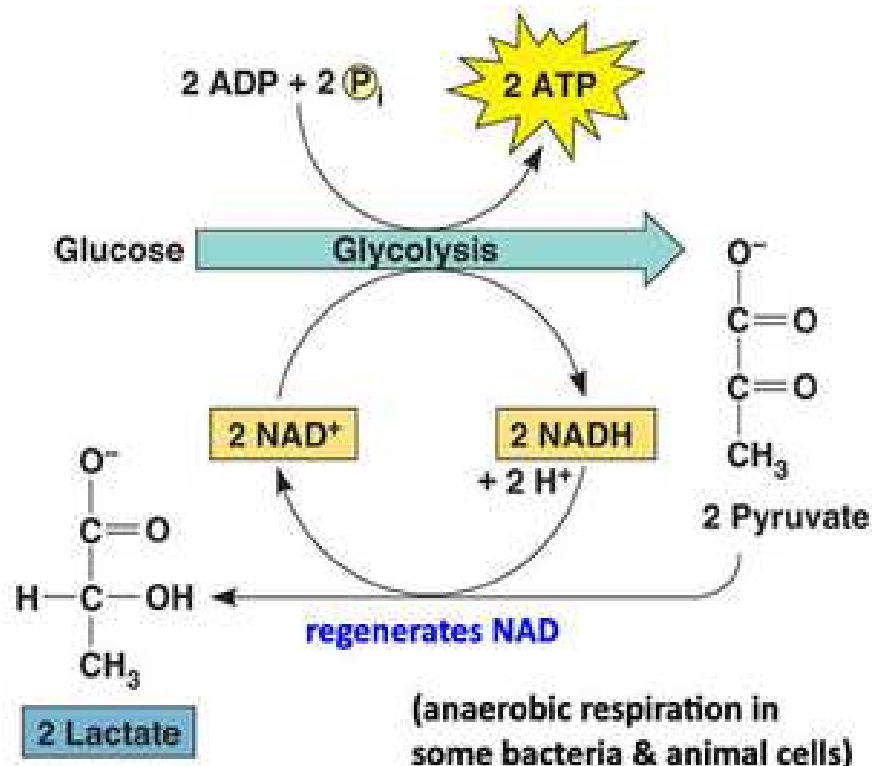


Figura 17.8. Fermentación láctica. Fuente: <https://biolcchn.wikispaces.com/Fermentaciones>

## 17.4 LA RESPIRACIÓN CELULAR CONSTA DE 3 ETAPAS

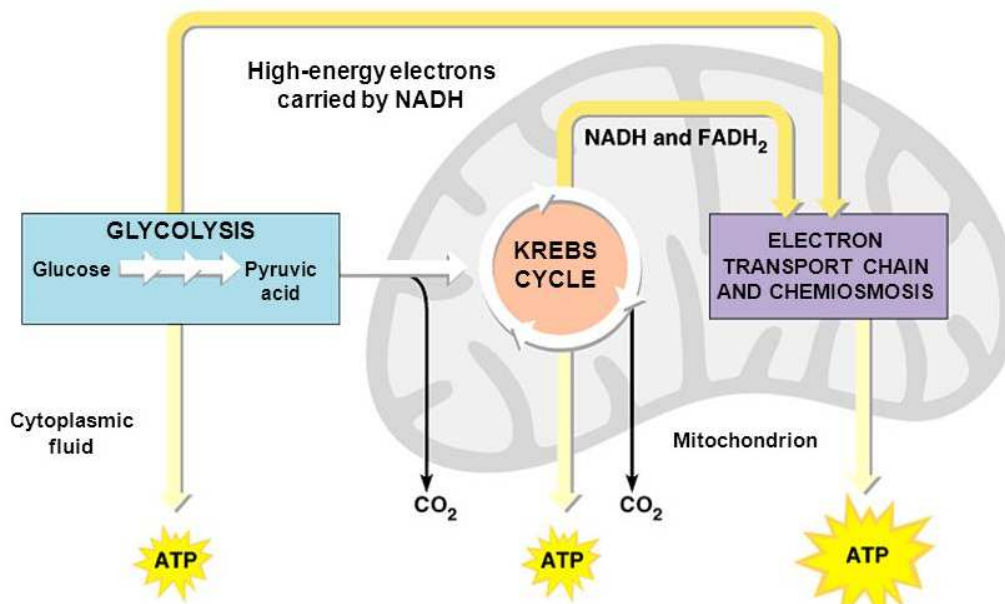
La **respiración** aeróbica o celular consiste en la oxidación completa del pirúvico hasta  $\text{CO}_2$  y  $\text{H}_2\text{O}$  con intervención de  $\text{O}_2$ . Esta ruta catabólica se localiza en las **mitocondrias** de las células eucariotas. A lo largo de esta vía catabólica el piruvato obtenido en la glucólisis es degradado en tres etapas (**Fig. 17.9**):

1. **Descarboxilación oxidativa** del ácido pirúvico a acetilCoA.
2. **Ciclo de Krebs** o del ácido cítrico.
3. **Cadena respiratoria** con transporte de electrones y fosforilación oxidativa.

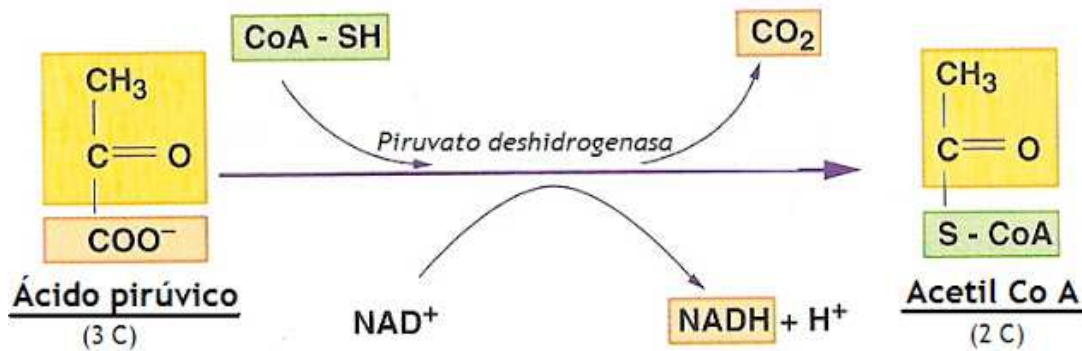
### La descarboxilación oxidativa prepara el ácido pirúvico para el ciclo de Krebs

Como su nombre indica en esta reacción tienen lugar a la vez una **descarboxilación** y una reacción **redox**. El piruvato procedente de la glucólisis (**Fig. 17.10**) entra en la matriz mitocondrial donde pierde una molécula de  $\text{CO}_2$  y es oxidado por el  $\text{NAD}^+$ , formándose un grupo acetilo. A continuación este grupo acetilo es activado por el coenzima A, para **entrar** en el ciclo de **Krebs**.

En resumen, el piruvato se prepara para entrar en el ciclo de Krebs a través de una descarboxilación, una reacción redox y una activación con HSCoA, dando lugar a **acetil CoA**.



**Figura 17.9.** Resumen de la respiración celular. Fuente: <http://slideplayer.com/slide/2503071/>



**Figura 17.10.** Descarboxilación oxidativa del ácido pirúvico. Fuente: [http://bio2bach10.blog spot .com. es/2010/12/descarboxilacion-oxidativa-de-piruvato.html](http://bio2bach10.blogspot.com.es/2010/12/descarboxilacion-oxidativa-de-piruvato.html)

Como en la glucólisis se producen dos moléculas de ácido pirúvico por molécula de glucosa, el balance de esta fase es:



### En el ciclo de Krebs se degrada totalmente la materia orgánica

El ciclo de Krebs es una vía común a numerosas rutas no solo catabólicas, sino también anabólicas, por lo que se dice que tiene **carácter anfibólico**, es decir, que presenta una doble función dentro del metabolismo celular.

El acetil-CoA que se oxida en el ciclo de Krebs procede de la oxidación de la glucosa en la glucólisis, pero también de la oxidación de los ácidos grasos como veremos luego, del glicerol o incluso de la degradación de algunos aminoácidos. Por lo tanto, el ciclo de Krebs es una **vía común** de la **oxidación**, una ruta en la que converge el catabolismo de glúcidos, lípidos y de algunos aminoácidos.

**Krebs** descubrió que muchas de las reacciones conocidas dentro de las células estaban relacionadas entre sí en una sucesión que llamó **ciclo del ácido cítrico** (1937), porque implican la formación y descomposición repetidas del ácido cítrico con eliminación de anhídrido carbónico, más tarde conocido como **ciclo de Krebs**. Estos estudios le valieron el Premio Nobel (1953). Otro nombre que recibe este ciclo es **TAC o ciclo de los ácidos tricarbónicos**, en referencia a los tres grupos ácidos de los ácido cítrico e isocítrico. El ciclo de Krebs es una ruta cíclica que se localiza en la matriz mitocondrial, en la que se produce la oxidación total del acetil-CoA a moléculas de CO<sub>2</sub> y H<sup>+</sup>.

Se pueden distinguir tres partes en el ciclo de Krebs

- **Incorporación** del **acetil CoA**, que reacciona con un ácido de 4 carbonos (oxaloacetato) para formar un compuesto de seis carbonos (el citrato), mediante una reacción de condensación.
- **Descarboxilación**, al desprenderse en forma de CO<sub>2</sub> los restos de la molécula orgánica que se degrada, de modo que el ácido de 6C se transforma en un ácido de 4C; (succínico), con ganancia de ATP, teniendo lugar también reacciones redox.

- **Recuperación redox** mediante una serie de reacciones con ácidos de 4C que regenera el oxalacetato, así se cierra el ciclo y queda en condiciones de aceptar otra molécula de acetilCoA.

Como puede observarse, en el **ciclo de Krebs** se produce muy **poca energía** en forma de moléculas de ATP. La energía queda contenida en los electrones y H<sup>+</sup> que van a transportar los **coenzimas** reducidos (NADH y FADH<sub>2</sub>), que en la siguiente etapa van a la cadena respiratoria, donde se generará la mayor parte de la energía de la respiración celular.

La ecuación general para dos vuelta de ciclo (una glucosa) es:

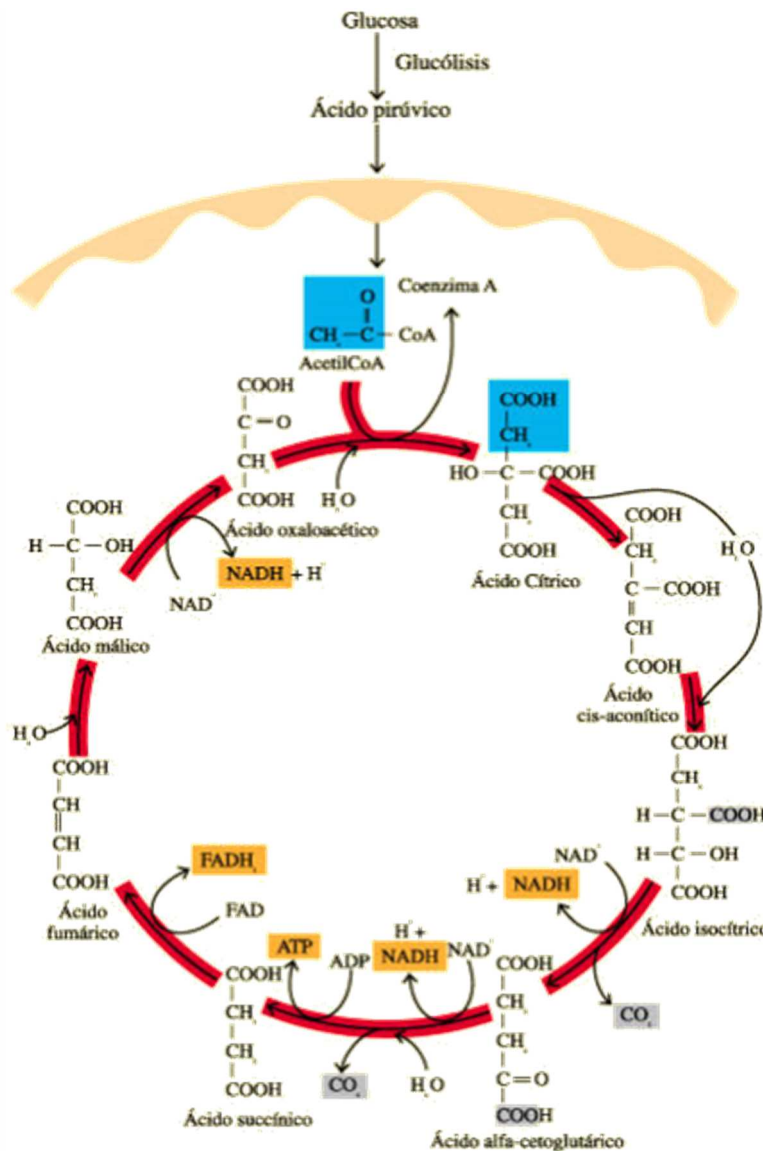
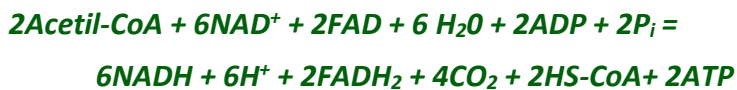


Figura 17.11. Ciclo de Krebs

Es decir, por cada molécula de glucosa se obtienen:

- Cuatro moléculas de  $\text{CO}_2$ .
- Dos moléculas de ATP obtenidas por transformación del GTP.
- Seis moléculas de  $\text{NADH} + \text{H}^+$ .
- Dos moléculas de  $\text{FADH}_2$ .

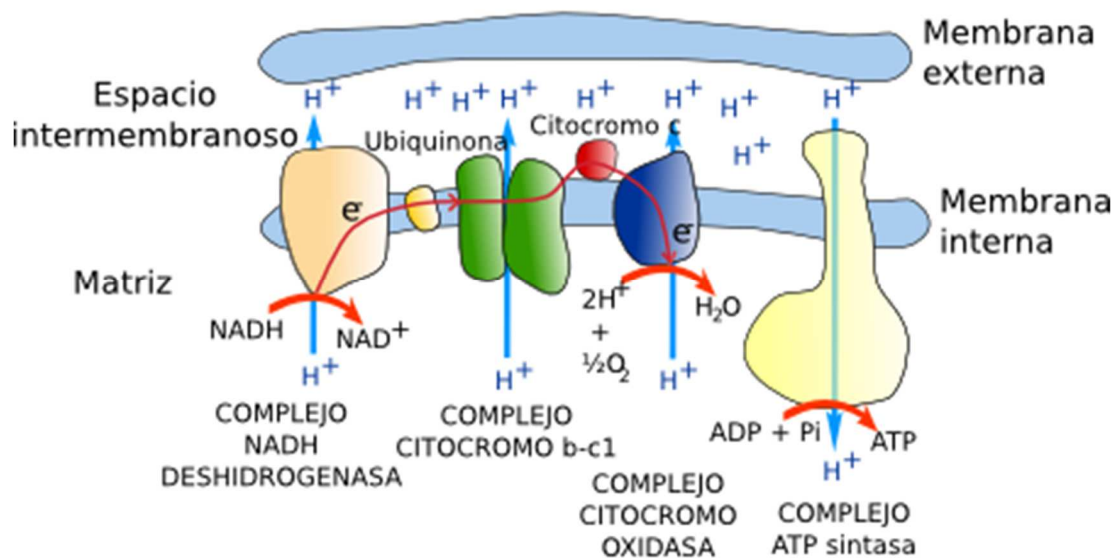
### El transporte de electrones se realiza en la cadena respiratoria

La cadena respiratoria tiene lugar en la membrana mitocondrial interna, incluidas las crestas mitocondriales, que suponen un aumento considerable de superficie de reacción.

Esta **cadena** comprende el **transporte de electrones** y la **fosforilación oxidativa**. El transporte de electrones se realiza a través de un conjunto de moléculas que trabajan en serie, llevando los electrones desde los **coenzimas** reducidos ( $\text{NADH}$  y  $\text{FADH}_2$ ) hasta el  $\text{O}_2$ , que es el **aceptor final**. Los electrones pasan por estas moléculas oxidándolas y reduciéndolas de forma consecutivas y acaban formando parte del  $\text{H}_2\text{O}$ .

Las moléculas de la membrana interna mitocondrial encargadas del **transporte** de electrones son **complejos proteicos** que se encuentran colocados en posiciones fijas. Podemos distinguir cinco componentes

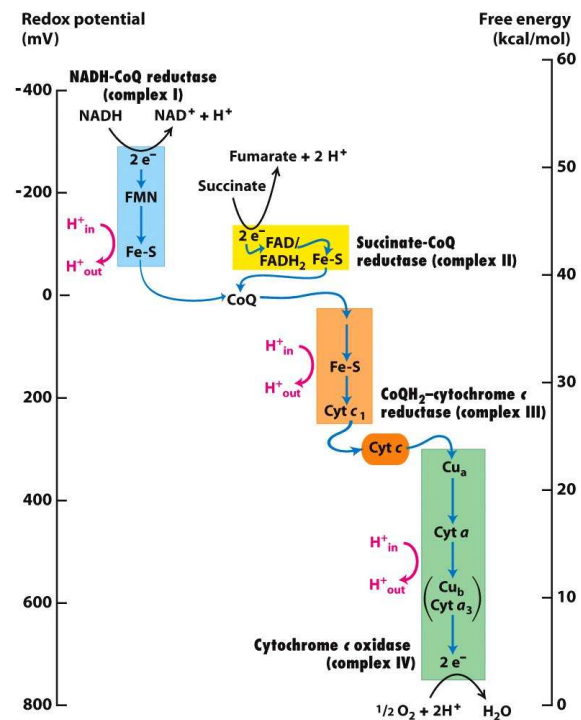
- ✚ Tres complejos proteicos: I es el complejo NADH deshidrogenasa, II es el complejo citocromo b-c1 y III es el complejo citocromo-oxidasa.
- ✚ Una pequeña molécula lipídica llamada ubiquinona o coenzima Q que transporta los electrones entre los complejos I y II.



**Figura 17.12.** Cadena transportadora de electrones. Fuente: <http://mmegias.webs.uvigo.es/5-celulas/6-mitocondrias.php>

**Figura 17.13.** Gradiente de energía de la cadena transportadora de electrones. Fuente:

[http://www.bio.miami.edu/tom/courses/bil255/bil255goods/16\\_mito.html](http://www.bio.miami.edu/tom/courses/bil255/bil255goods/16_mito.html)



Una pequeña proteína, el citocromo c que transporta electrones del complejo II al III.

El hecho de que cada molécula acepte y ceda electrones se explica porque los electrones pasan de compuestos que tienen menor potencial redox a otros que tienen más, es decir son electronegativos, siendo en los niveles más bajos cada vez más electronegativos. Así el transporte es **espontáneo**, “**cuesta abajo**” hasta que se llega al O<sub>2</sub> que es el aceptor final.

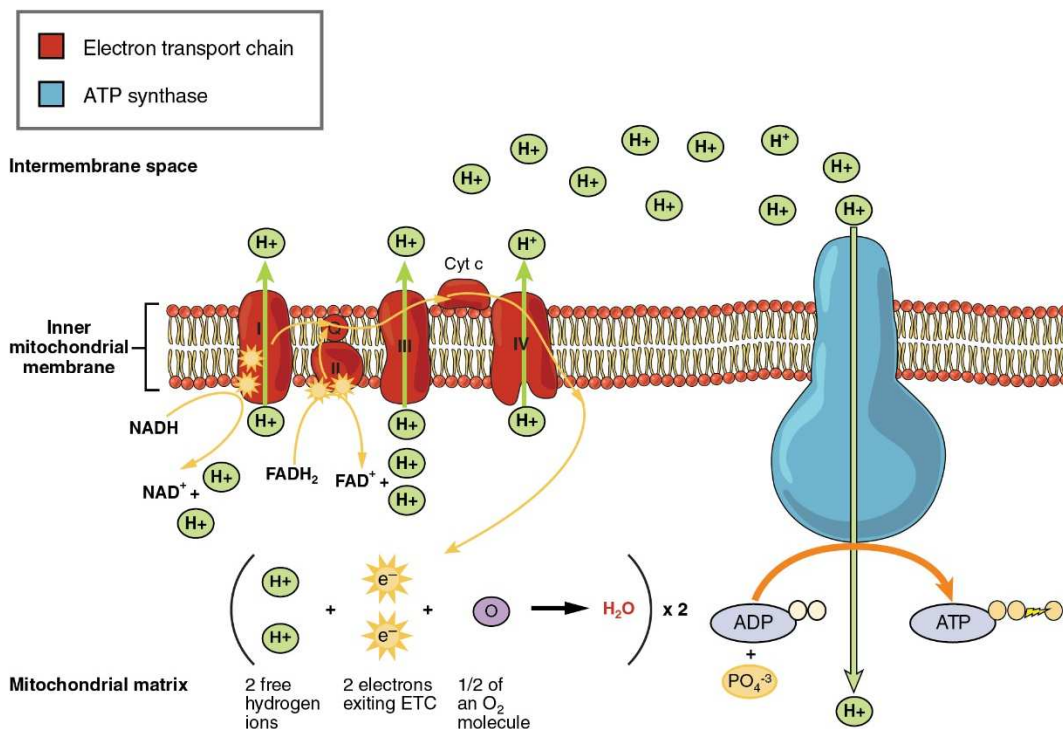
El proceso es el siguiente: el NADH + H<sup>+</sup> cede sus hidrógenos al complejo I y el FADH<sub>2</sub> cede los hidrógenos al complejo II, con potencial redox mayor. El complejo III cede los electrones al aceptor final que es el oxígeno.

El principal **objetivo** del transporte de electrones y la fosforilación oxidativa acoplada, aparte de formar la mayor parte de las moléculas de **ATP**, es la de la **regeneración** del **FAD** y del **NAD**, que son los coenzimas que han transportado los electrones y que son imprescindibles para realizar nuevas glucólisis.

### El bombeo de protones va asociado a la formación de ATP

La **teoría quimiosmótica** (P. **Mitchell**, 1961) afirma que los electrones que circulan en la cadena de transporte van cayendo hacia posiciones de menor energía libre (reacción espontánea) pasando hacia compuestos con mayor electronegatividad y de esta forma liberan energía; dicha energía es utilizada para **bombear protones** (H<sup>+</sup>) al espacio intermembrana, pues las proteínas transportadores de electrones también actúan como proteínas canal.





**Figura 17.14.** Resumen teoría quimiosmótica. Fuente: <http://www.enotes.com/homework-help/how-mitochondria-analogous-hydraulic-dams-614899>

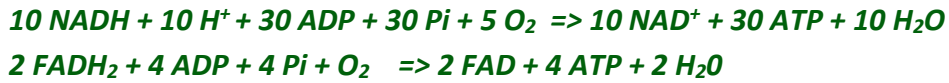
Entre el espacio intermembrana y la matriz se genera un **gradiente electroquímico** debido a la acumulación de protones (H<sup>+</sup>), tanto por la diferencia de concentraciones como por la diferencia de cargas. En el espacio intermemembranas hay mayor cantidad de H y de cargas positivas, frente a la matriz que queda cargada negativamente y con déficit de protones, porque han sido traslocados. Además del bombeo de protones por los complejos proteicos, hay otro factor que disminuye los H<sup>+</sup> en la matriz y que contribuye al gradiente electroquímico, que es la retirada de H<sup>+</sup> de la matriz por el oxígeno para formar agua.

La generación de este gradiente electroquímico es la clave para la formación del **ATP**, porque la **membrana** mitocondrial interna es **impermeable** a los H<sup>+</sup>. Cuando los H<sup>+</sup> acumulados tratan de retornar a la matriz, sólo pueden pasar a través **partículas F** (ver Tema 11). Estas partículas F situadas en la membrana mitocondrial interna tienen dos partes: F<sub>0</sub> y F<sub>1</sub>, la F<sub>0</sub> funciona como una proteína canal y en la F<sub>1</sub> se encuentra la enzima llamada ATPasa que gira al pasar los H<sup>+</sup> hacia la matriz. La energía cinética del giro permite la formación de ATP a partir de ADP y Pi, proceso llamado **fosforilación oxidativa**.

En cuanto al **balance** del transporte de electrones y de la fosforilación oxidativa, hay que tener en cuenta que es un balance teórico, ya que la célula puede utilizar la energía del gradiente de H<sup>+</sup> para fines distintos a la fosforilación del ADP; como por ejemplo, el transporte acoplado de sustancias a través de la membrana mitocondrial interna. El balance teórico es el siguiente:

- Por cada NADH + H<sup>+</sup> se forman 3 ATP
- Por cada FADH<sub>2</sub> solo se forman 2 ATP, ya que se incorpora en un nivel energético más bajo

A partir de una glucosa:



### La oxidación total de la glucosa produce 38 moléculas de ATP

Si se considera la producción neta de ATP en las etapas de la glucólisis hasta su conversión en acetil-CoA y su posterior oxidación, la oxidación completa de la molécula produce **38 moléculas de ATP**.

Esta producción de ATP representa un **rendimiento** de cerca del **40%** de la energía contenida en una molécula de glucosa, y equivale a 266 kcal por mol de glucosa consumida en la célula. La célula viva es por lo tanto, considerablemente más eficaz que cualquier motor, que puede llegar a perder hasta el 75 % de la energía que se le proporciona. La mayor eficacia de 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.

De los 38 ATP producidos, 34 ATP se originan por fosforilación oxidativa, a partir del NADH y FADH<sub>2</sub>, quedan 4 moléculas de ATP, dos en la glucólisis y dos en el ciclo de Krebs, que se producen por fosforilación a nivel de sustrato.

Aunque al hacer cálculos numéricos se obtienen 38 ATP, en algunos casos sólo son **36 ATP**. La razón es que al **introducir NADH + H<sup>+</sup>** producido en la glucólisis al interior de la mitocondria se consume un ATP cada NADH + H<sup>+</sup>, porque es un proceso de transporte activo. Dado que son 2 NADH + H<sup>+</sup> habría que restar 2 ATP y el rendimiento final sería 36 ATP.

Proceso		Producción de moléculas en:		
		Citosol	Matriz mitocondrial	Transporte electrónico
Glucólisis		2 ATP		2 ATP
		2 NADH		6 ATP
Fase aerobia de la respiración	Ácido pirúvico a acetil-CoA		2 × (1 NADH)	2 × (3 ATP) → 6 ATP
	Ciclo de Krebs		2 × (1 ATP)	2 ATP
			2 × (3 NADH)	2 × (9 ATP) → 18 ATP
		2 × (1 FADH <sub>2</sub> )	2 × (2 ATP) → 4 ATP	
TOTAL:				<b>38 ATP</b>

**Figura 17.15.** Balance global de la degradación total de la glucosa. Fuente: <http://med.10-multa.com/himiya/23767/index.html?page=2>

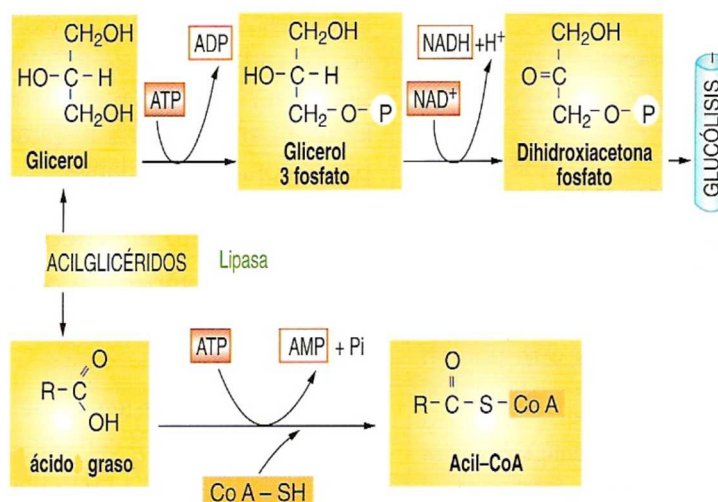


Figura 17.16. Degradación de los acilglicéridos

## 17.5 EL CATABOLISMO DE LÍPIDOS

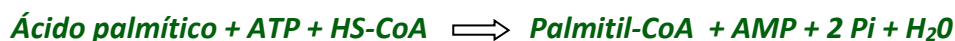
El proceso de degradación de lípidos vamos a centrarlo en lípidos saponificables, en concreto en ácidos grasos con un número par de C en su cadena hidrocarbonada. Si partimos de un acilglicérido, el primer paso es la hidrólisis donde se separa la glicerina de los ácidos grasos, que van a seguir rutas metabólicas diferentes.

La **glicerina** se transforma en el citoplasma en gliceraldehído 3P (3GP) o dihidroxiacetona fosfato, con lo con lo cual se incorpora a la ruta metabólica de la glucólisis, que ya hemos visto.

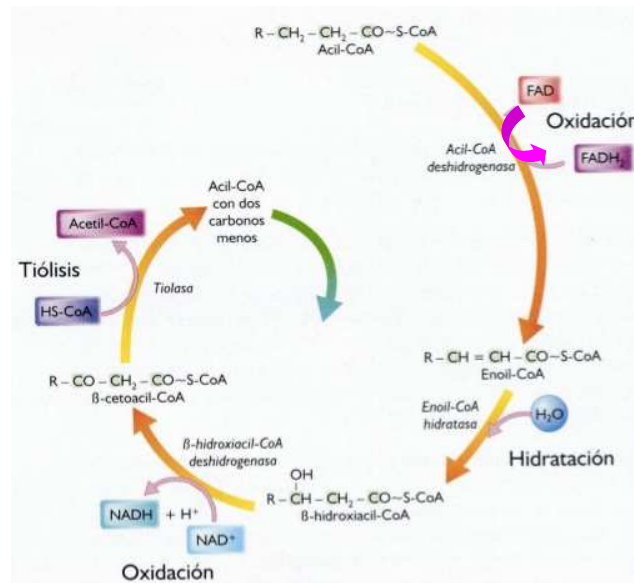
Por su parte los ácidos grasos se degradan en la matriz mitocondrial siguiendo una reacción llamada  **$\beta$ -oxidación** o **hélice de Lynen**. La reacción recibe el nombre de  **$\beta$ -oxidación** por la posición del C que se oxida, que se encuentra alejado del ácido dos posiciones, mientras que el nombre de **hélice de Lynen** alude a que es un proceso cíclico, pues en cada vuelta de la hélice el ácido pierde 2 carbonos.

En las plantas y en los hongos la  $\beta$ -oxidación se lleva a cabo exclusivamente en los **peroxisomas**. En animales se da el acortamiento de los ácidos grasos de cadena muy larga en los peroxisomas, y luego la oxidación se completa en las **mitocondrias**.

Pero primero, antes de entrar en la mitocondria, el ácido graso debe activarse. Esta activación consiste en formar un **acil-CoA** con la degradación de una molécula de ATP a AMP, que equivale al gasto de dos moléculas de ATP a ADP. Una vez activado el acil-CoA atraviesa la membrana mitocondrial gracias a un transportador, que es la **carnitina**.



Una vez en la mitocondria, en cada vuelta el acilCoA sufre de forma consecutiva, una reacción **redox** con formación de  $\text{FADH}_2$ , una **hidratación**, otra reacción redox con formación de  $\text{NADH} + \text{H}^+$  y finalmente se desprende una molécula de **acetil-CoA**. El resto que queda del ácido graso, ahora con dos carbonos menos, se activa de nuevo con una molécula de CoA, esta vez sin gasto



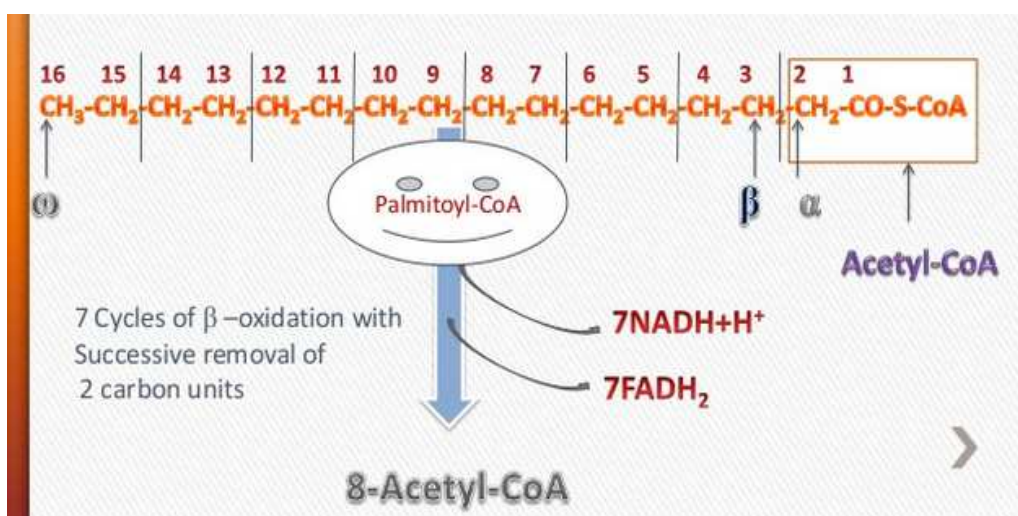
**Figura 17.17.** Proceso de oxidación de los ácidos grasos. Fuente: <http://es.slideshare.net/tmedicauss/clase-17-beta-oxidacion-de-acidos-grasos>

de ATP y se inicia una nueva  $\beta$ -oxidación, repitiéndose el proceso hasta que se degrada totalmente la molécula de ácido graso.

Los **productos** generados en cada vuelta de la  $\beta$ -oxidación son:

- Una molécula de acetil-CoA, cuyo destino es incorporarse al ciclo de Krebs.
- Una molécula de  $FADH_2$  y otra de  $NADH + H^+$  que se dirigen a la **cadena respiratoria**.

Hay que tener en cuenta que por cada vuelta en la  $\beta$ -oxidación, el ácido graso pierde 2 carbonos (acetil-CoA), pero en la última vuelta al ácido graso resultante solo le quedan cuatro carbonos, que al separarse, van a dar lugar a dos moléculas de acetil-CoA, por tanto para calcular el nº de



**Figura 17.18.** Beta-oxidación del ácido palmítico

vueltas necesarias se debe tener en cuenta que nº vueltas = (nº C/ 2) – 1. Por tanto, si partimos del ácido palmítico, el balance global es:



### La oxidación total del ácido palmítico produce 130 ATP

Para saber rápidamente el balance energético completo de un ácido graso, incluyendo  $\beta$ -oxidación, ciclo de Krebs y cadena respiratoria, podemos seguir el siguiente esquema de acuerdo con el epígrafe anterior:

El número de vueltas en la hélice de Lynen del ácido graso = (nº C/2) – 1

El número de acetil-CoA producidos = nº C/2

Importante: Se debe descontar la molécula de ATP utilizada para activar al ácido graso.

❖ Ejemplo práctico: Una molécula de ácido palmítico (16 C) Nº de vueltas: 7

7 NADH + H<sup>+</sup>.....(7x3 ATP)..... (21 ATP)

7 FADH<sub>2</sub>.....(7x2 ATP)..... (14 ATP)

Nº de acetil-CoA, que van al ciclo de Krebs y a la cadena respiratoria: 8

3 NADH + H<sup>+</sup>.....(3x3 ATP x 8 vueltas)..... (72 ATP)

1 FADH<sub>2</sub>.....(1x2 ATP x 8 vueltas)..... (16 ATP)

1 ATP.....(1x1 ATP x 8 vueltas)..... (8 ATP)

TOTAL	131 ATP
-------	---------

(descontamos 2 ATP inicial)	129 ATP
-----------------------------	---------

Siendo la ecuación final:



### Los lípidos son compuestos más energéticos que los glúcidos

La razón principal por la que los seres vivos almacenan preferentemente ácidos grasos en vez de glúcidos es porque los ácidos grasos contienen, a igual volumen, más energía que los glúcidos (ver Tema 4) La razón es que los ácidos grasos son moléculas muy reducidas y apolares, por tanto no se almacenan hidratadas y su oxidación libera más energía que la de los glúcidos.

Así, los animales almacenan los lípidos en forma de triacilglicéridos, ya que es más efectiva y cuantitativamente más importante que en forma de glucógeno.

Por eso, cuando la célula necesita un aporte energético utiliza los glúcidos como combustibles, y mantiene el almacén a largo plazo de los lípidos; solamente si necesita un mayor aporte de lo habitual, degrada las grasas. La oxidación de los ácidos grasos es un proceso clave para la obtención de ATP en organismos aeróbicos.

## Anexo 1. Catabolismo de las proteínas

Las proteínas no se suelen degradar para producir energía, salvo en caso de ayuno prolongado o si hay un exceso en la dieta. En primer lugar, los enlaces peptídicos se rompen por hidrólisis, obteniéndose aminoácidos; estos a su vez deben seguir dos pasos para su degradación:

1. Pierden el grupo amino (-NH<sub>2</sub>) por transaminación (el grupo -NH<sub>2</sub> es transferido a otra molécula) o por desaminación (eliminación del -NH<sub>2</sub> formando amoniac (NH<sub>3</sub>) o amonio (NH<sub>4</sub><sup>+</sup>) que es tóxico y debe ser eliminado.

2. La cadena carbonatada obtenida se transforma, según el aminoácido del que procede en ácido pirúvico o en acetil-CoA o en un intermediario del ciclo de Krebs, incorporándose a las rutas catabólicas que correspondan.

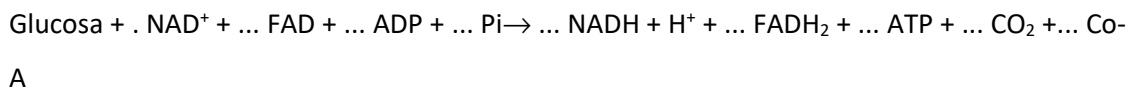
En resumen, si incluimos la degradación de proteínas podemos expresar la ecuación global de la respiración aeróbica de la forma siguiente:



donde se indica que la materia orgánica (glúcidos, lípidos y proteínas) se degrada a CO<sub>2</sub>; a la vez que los H<sup>+</sup> y electrones que cede al oxidarse pasan por la cadena respiratoria; allí -con la energía liberada- se genera ATP, teniendo como último aceptor al O<sub>2</sub>, lo que da lugar finalmente a la formación de H<sub>2</sub>O.

## CUESTIONES Y EJERCICIOS

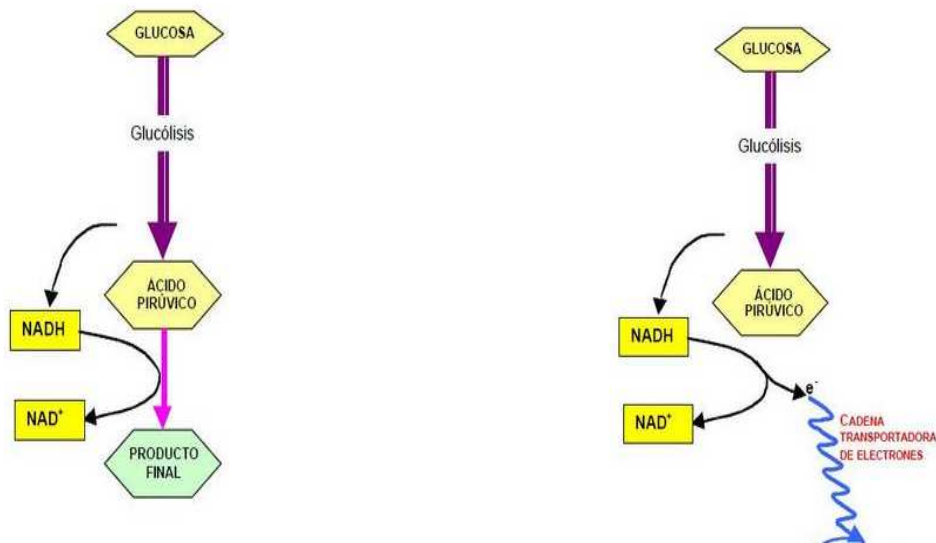
1. Completa el balance global, donde aparezcan las moléculas iniciales y los productos finales, desde que partimos de una molécula de glucosa hasta que termina el ciclo de Krebs:



2. ¿Cuántas moléculas de ATP se obtienen si se degrada un ácido graso de 14, 18 y 20 carbonos? ¿Cuántas veces se tiene que repetir este proceso para degradarlo completamente? ¿A dónde se dirigen sus productos?

3. ¿A qué conclusión llegas si comparas el metabolismo de lípidos con el de glúcidos? (compara el rendimiento de la oxidación del ácido palmítico con los 36 ATP obtenidos de la oxidación de la glucosa).

4. Indica a qué ruta metabólica corresponden las siguientes imágenes. Explícalas



5. Completa la tabla para demostrar que se obtienen 38 ATP de la degradación completa de la glucosa por respiración celular.

<i>Lugar</i>	<i>Ruta metabólica</i>	<i>Número de coenzimas reducidos</i>	<i>ATP por fosforilación oxidativa</i>	<i>ATP por fosforilación a nivel de sustrato</i>	<i>ATP total</i>
Citoplasma	Glucólisis				
Mitocondria	2 Ác. pirúvico a acetil-CoA				
Mitocondria	2 Acetil-CoA al ciclo de Krebs				
Total					<b>38</b>