

# Crecimiento y metabolismo microbiano



## *Esquema general*

---

Al final del presente capítulo, deberá estar preparado para:

- Enumerar siete requerimientos del crecimiento microbiano.
- Clasificar los microorganismos según sus requerimientos de carbono, energía y oxígeno.
- Explicar el papel de las reacciones de oxidación-reducción (redox) en el metabolismo microbiano y enumerar los tres tipos metabólicos básicos presentes en el suelo.
- Definir el concepto de quimiosíntesis y explicar su relación con la respiración de las células.
- Describir de qué manera afecta el uso de distintos sustratos al crecimiento de los microorganismos y cuáles son sus características.

## Introducción

En el presente capítulo, daremos un repaso a los aspectos básicos de la fisiología microbiana. Ésta será la única aproximación a los modos de vida microbiana elemental que incluirá el presente libro. Resulta difícil comprender un concepto sin antes conocer la terminología correspondiente, de modo que tendremos que presentar varias definiciones. La fisiología microbiana constituye un curso en sí mismo, por lo que el lector deberá consultar libros específicos sobre la materia para obtener detalles más precisos. Por ejemplo, no profundizaremos en la síntesis de las membranas celulares, ni en las paredes celulares, ni en las proteínas, ni en los metabolitos. Por ahora, nos centraremos en el crecimiento de los microorganismos, lo que necesitamos para dicho crecimiento, cuáles son sus sistemas metabólicos y cómo generan energía.

## Lo que necesitan los microorganismos para crecer

Los microorganismos contienen de un 70% a un 85% de agua (Stolp, 1988). La materia seca restante consta de un 50% de proteínas, de un 10 a un 20% de pared celular, 10% de lípidos (membrana celular), de un 10 a un 20% de ARN y de 3 a 4% de ADN. Al igual que las plantas y los animales, los microorganismos presentan ciertos requerimientos básicos para su supervivencia: 1) un ambiente favorable, con un pH adecuado, una temperatura apropiada y condiciones redox propicias; 2) agua; 3) nutrientes minerales; 4) fuentes de energía, tratándose casi siempre de carbono orgánico; 5) fuentes de carbono, casi siempre orgánico; 6) donadores y aceptores de electrones, y 7) factores de crecimiento. En capítulos posteriores estudiaremos los ambientes microbianos, incluyendo la disponibilidad de agua. Por el momento, empezaremos explicando la nutrición mineral.

## Nutrientes minerales y factores de crecimiento

La composición elemental de la materia seca microbiana tiene, aproximadamente, las siguientes características: un 50% de carbono (C), 20% de oxígeno (O), 14% de nitrógeno (N), 8% de hidrógeno (H),

3% de fósforo (P), 1% de azufre (S), 1% de potasio (K), 0,5% de calcio (Ca), 0,5% de magnesio (Mg) y 0,2% de hierro (Fe) (Stolp, 1988).

Todos los elementos de la lista, salvo el calcio, el hierro y el magnesio, conforman el 97% de la materia seca microbiana. No obstante, se suelen considerar todos, menos el carbono, el hidrógeno y el oxígeno, los nutrientes minerales que los microorganismos requieren para su crecimiento. Así, por ejemplo, el nitrógeno se encuentra tanto en forma orgánica como inorgánica:

Inorgánica:  $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{NH}_4^+$ ,  $\text{N}_2$ ,  $\text{N}_2\text{O}$

Orgánica:  $(\text{R}-\text{NH}_2)_x$ : proteínas, aminoácidos, nucleótidos, HCN

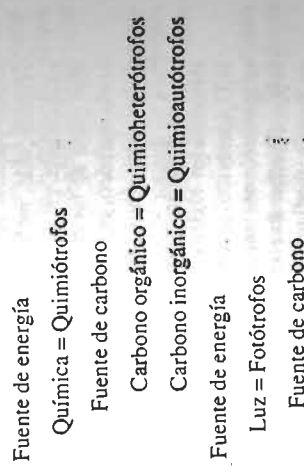
El amonio ( $\text{NH}_4^+$ ) es la fuente de nitrógeno preferida por los microorganismos. De la misma manera, existen muchas formas de fósforo. El fósforo orgánico incluye compuestos tales como el fosfato inositol y los ácidos nucleicos. El fósforo enlaza los nucleótidos entre sí para formar los polímeros ADN y ARN. El fósforo inorgánico contiene compuestos minerales (como es el caso de la apatita). Sin embargo, los microorganismos no pueden utilizar el fósforo de estos compuestos minerales sino hasta que se ha convertido en un ion inorgánico soluble como el  $\text{HPO}_4^{2-}$ .

El azufre, por su parte, presenta formas orgánicas e inorgánicas que los microorganismos aprovechan. Por ejemplo, el azufre orgánico incluye compuestos tales como proteínas y aminoácidos (cisteína y metionina). El azufre inorgánico incluye al sulfato ( $\text{SO}_4^{2-}$ ) y al tiosulfato ( $\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$ ). Cuando los microorganismos absorben los cationes del calcio, el magnesio y el potasio, los adquieren en forma de  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$  y  $\text{K}^+$ .

Por otra parte, los microorganismos requieren numerosos micronutrientes. Suelen denominarse de esta manera debido a las minúsculas cantidades de éstos que las células microbianas necesitan. Los micronutrientes suelen ser cofactores metálicos requeridos por las enzimas. Un cofactor es un compuesto no proteínico necesario para que las enzimas, las coenzimas y otros compuestos bioquímicos funcionen adecuadamente. El hierro (Fe), por ejemplo, es utilizado por los citocromos en el transporte de los electrones. El manganeso (Mn) es importante en las dismutasas y en la fotosíntesis. El zinc (Zn) es necesario en la polimerasa del ADN. El cobre (Cu) se encuentra en una gran variedad de reductasas. El cobalto (Co) es esencial para la nitrogenasa, el complejo enzimático que los procariotas usan para fijar el nitrógeno. El

bonato). Los organismos heterótrofos obtienen el carbono para la biosíntesis a partir del carbono orgánico. Saprofitos son aquellos microorganismos heterótrofos que obtienen el carbono y la energía a partir de materia orgánica muerta y en descomposición.

Tal vez resulte más claro ilustrar estas relaciones en el siguiente diagrama:



Así, por ejemplo, los seres humanos son quimióheterótrofos, ya que obtienen la energía de enlaces orgánicos de carbono metabolizantes, a la vez que adquieren el carbono mediante la ingestión de materia orgánica con carbono. Ni la luz del sol ni el aire fresco por sí solos bastan para nuestra supervivencia, debido a nuestra demanda de energía y carbono.

## Requerimientos de oxígeno

Cabe realizar una distinción adicional entre los microorganismos, basada en sus requerimientos de oxígeno ( $\text{O}_2$ ) para su crecimiento. Esto resulta importante a la hora de determinar la base del metabolismo microbiano, a la vez que permite establecer cuándo y dónde son activos los microorganismos:

1. Aerobios obligados (con requerimiento absoluto de  $\text{O}_2$ ).
2. Anaerobios obligados (sin requerimiento de  $\text{O}_2$ ; resultando éste tóxico).
3. Microaerófilos (requieren  $\text{O}_2$ ; pero éste resulta tóxico en concentraciones bajas).
4. Anaerobios facultativos (el  $\text{O}_2$  es el aceptor de electrones preferido, pero existen otras alternativas).

El término *obligado* indica que el requerimiento es absoluto, mientras que *facultativo* señala lo contrario.

molibdeno (Mo) es un elemento vital que los microorganismos utilizan en la nitrogenasa y en la reductasa del  $\text{NO}_3^-$ . El níquel (Ni) es un cofactor de la ureasa, la enzima que descompone la urea (un producto de desecho animal importante y fuente del nitrógeno fertilizante).

Otros micronutrientes que algunos microorganismos necesitan para su metabolismo son el vanadio (Va), el cloro (Cl), el sodio (Na), el boro (B), el selenio (Se), el silicio (Si) y el tungsteno (W). El vanadio, por ejemplo, puede usarse para sustituir el molibdeno durante la fijación del nitrógeno (Robson y cols., 1986). El sodio es requerido por ciertos microorganismos marinos (Stolp, 1988). El selenio y el tungsteno estimulan el crecimiento de algunos microorganismos productores de metano ( $\text{CH}_4$ ) (Stolp, 1988). El silicio es un componente esencial en la pared celular de las algas, como es el caso de las diatomeas.

Asimismo, algunos –pero no todos– los microorganismos requieren factores de crecimiento. Un factor de crecimiento es un compuesto esencial para el desarrollo microbiano. Entre otros factores de crecimiento cabe destacar las vitaminas (tiamina, biotina, riboflavina, ácido nicotínico, ácido pantoténico, ácido fólico), los aminoácidos (alanina, ácido aspártico, etc.) y los nucleótidos (purinas tales como la adenina y la guanina o pirimidinas tales como la timina, la citosina y el uracil). Un autótrofo es un microorganismo que requiere uno o más factores de crecimiento (por ejemplo, el cloro o el inositol). Cabe definir a un autótrofo como “un organismo con requerimientos nutricionales adicionales, por encima de los de un organismo completamente autosuficiente”. Las personas son autótrofos, ya que no pueden sintetizar todas las vitaminas y factores de crecimiento que precisan para subsistir. Las plantas, por su parte, no lo son, puesto que pueden sintetizar todos los factores de crecimiento que necesitan, una de las razones por las cuales nos alimentamos de ellas.

## Carbono y fuentes energéticas

Resulta posible caracterizar a los microorganismos y a todos los seres vivos por sus fuentes de carbono y energía. Los microorganismos que utilizan la luz para generar energía se conocen como fotótrofos. Aquellos que rompen enlaces químicos para generar energía se denominan quimiótrofos. Éstos pueden ser litótrofos (puesto que rompen enlaces inorgánicos) u organótrofos (ya que rompen enlaces orgánicos). Los organismos autótrofos obtienen todo el carbono para su biosíntesis a partir del  $\text{CO}_2$  o el  $\text{HCO}_3^-$  (bicar-

# Reacciones de oxidación-reducción (redox)

rio. Un microorganismo facultativo es flexible, ya que tiene la facultad de llevar a cabo un proceso dado o de utilizar un compuesto específico.

¿Por qué resulta tóxico el oxígeno para ciertos organismos? El oxígeno es un agente oxidante altamente poderoso. Cuando éste gana un electrón durante el metabolismo microbiano, resulta inestable y, en un intento por adquirir una forma más estable, empieza a oxidarlo todo, incluyendo los nucleótidos presentes en el material genético. Los nucleótidos oxidados forman parte de las mutaciones que tienen lugar en el ácido nucleico, resultando letales en la mayor parte de los casos.

Los organismos aeróbios no pueden evitar que intermediarios tóxicos como el  $O_2^-$  (superóxido) y el  $H_2O_2$  (peróxido) se formen durante el metabolismo del oxígeno. No obstante, pueden reducir los efectos nocivos, desechando estos compuestos tan pronto como se forman, mediante la acción de las enzimas, como es el caso del superóxido dismutasa y la catalasa (véase la figura 2.1). Muchos organismos anaerobios carecen de estas enzimas, las cuales protegen a los aerobios frente al oxígeno químicamente reactivo.

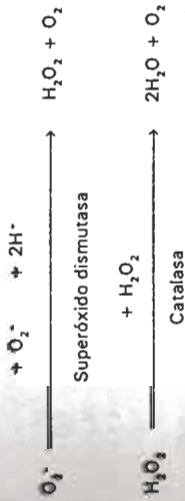
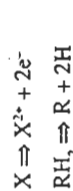


Figura 2.1. Eliminación microbiana de compuestos tóxicos del oxígeno (esquema adaptado a partir de Paul y Clark, 1996).

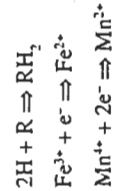
Si el  $O_2$  resulta tóxico para los anaerobios, ¿por qué pueden éstos aislarse siempre de los suelos aerobios? Se han hallado dos explicaciones. En primer lugar, incluso los suelos aerobios tienen zonas a las que el oxígeno no llega o en donde la actividad microbiana lo consume rápidamente. Tal es el concepto de microaerobia. Una segunda explicación sostiene que los compuestos tóxicos producidos a partir del oxígeno sólo se forman durante el transporte de electrones. Este último tiene lugar exclusivamente en presencia de un donador de electrones (alimento). En consecuencia, los anaerobios obligados pueden permanecer durante largos periodos en ambientes aerobios si no están sometidos a un crecimiento activo.

El oxígeno juega un papel fundamental en las reacciones redox asociadas al crecimiento microbiano. El potencial redox ( $E_h$ ) mide la tendencia de los electrones a desplazarse entre compuestos oxidados y reducidos. Cabe imaginar esta situación como la energía potencial disponible para mover los electrones. Los compuestos oxidados tienen pocos electrones, mientras que los reducidos disponen de éstos en gran cantidad. Las oxidaciones producen energía biológica. Por esta razón, para que un compuesto orgánico o inorgánico actúe como fuente de energía para un microorganismo, debe tener la capacidad de oxidarse.

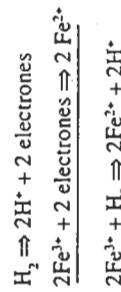
¿Qué es la oxidación? En una oxidación, se cede un electrón. Si  $X$  y  $RH_2$  son dadores de electrones o agentes reductores en este ejemplo, entonces:



¿Qué es la reducción? En una reducción, se acepta un electrón.  $R$ ,  $Fe^{3+}$  y  $Mn^{4+}$  son aceptores de electrones o agentes oxidantes en estos ejemplos:



En una reacción redox acoplada, un compuesto (el oxidante) oxida otro compuesto y adquiere electrones (se reduce). Un segundo compuesto, el reductor, reduce a otro compuesto y pierde electrones (se oxida). En la siguiente reacción redox acoplada,  $Fe^{3+}$  es el oxidante y  $H_2$  el reductor.



Un donador de electrones o reductor sirve para reducir compuestos de carbono para la producción de biomasa durante el crecimiento microbiano. Por ejemplo, la fotosíntesis es una reducción en la cual el  $CO_2$  se reduce, convirtiéndose en carbohidrato ( $CH_2O$ ). Durante las oxidaciones resulta necesario un aceptor de electrones. Hay que depositar los electrones procedentes de los compuestos reducidos en algún lugar o, de lo contrario, todo lo que hay en la célula se re-

ducirá y los electrones no tenderán a fluir. En los sistemas biológicos, el oxígeno es el mayor aceptor de electrones, una de las razones por las que resulta tan importante.

## Métodos metabólicos

Los microorganismos pueden agruparse de acuerdo con el tipo de aceptor de electrones que utilizan y la clase de actividad metabólica que desarrollan (véase la tabla 2.1).

La energía generada por un reacción redox acoplada, que consiste en una reacción química o bioquímica que implica una oxidación y una reducción, depende de la magnitud de la diferencia entre la capacidad oxidante de un agente para aceptar electrones y la capacidad reductora de otro para donarlos (véase la tabla 2.2).

Por el momento, recuerde que cuanto mayor es la magnitud de  $\Delta G$ , mayor cantidad de energía se gene-

Tabla 2.1. Caracterización de los organismos según su tipo metabólico y el aceptor de electrones

Tipo metabólico	Aceptor de electrones	Organismos
Fermentación	Orgánico	Procariontas, unos cuantos hongos
Respiración aerobia	$O_2$	La mayor parte de los procariontas, hongos y todos los animales
Respiración anaerobia	$NO_3^-$ , $NO_2^-$ $SO_4^{2-}$ , $CO_2$	Sólo los procariontas

Tabla 2.2. Energía disponible en las reacciones redox acopladas

Aceptor de electrones	Donador de electrones	$\Delta G$ (Kcal/electrones mol)
$O_2$	Orgánico	-30
$NO_3^-$	Orgánico	-20
$O_2$	$Fe^{2+}$	-20
$O_2$	$NH_4^+$	-10
$O_2$	$Mn^{2+}$	-7
$SO_4^{2-}$	Orgánico	-6
$NO_3^-$	$NH_4^+$	-1

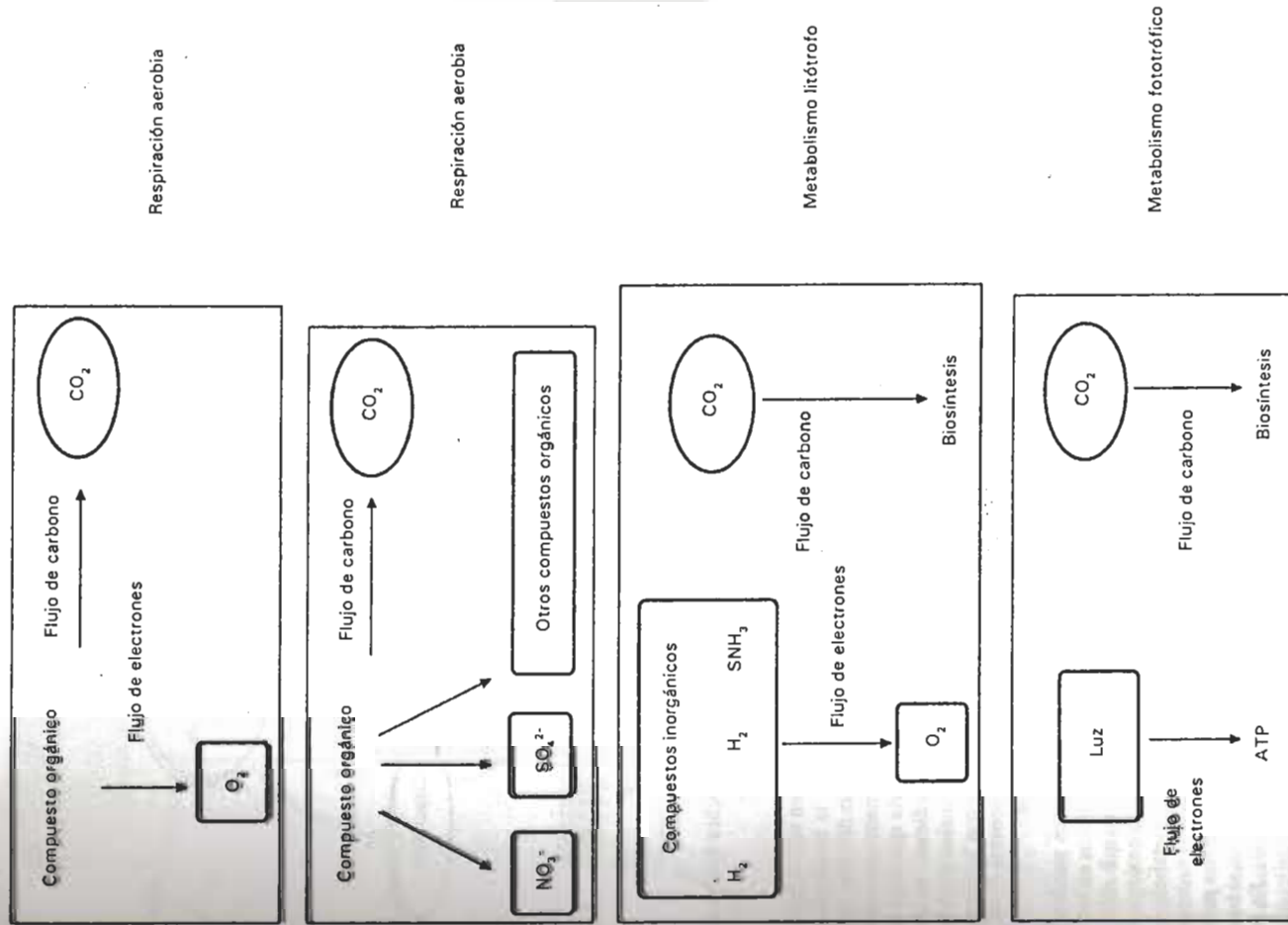


Figura 2.2. He aquí las distintas clases de metabolismo microbiano (esquema adaptado a partir de Brock y Madigan, 1991).

relación con el exterior de la misma. El gradiente puede servir para formar ATP, que constituye la circulación de la energía celular (una gran cantidad de ATP supone un elevado crecimiento y gran actividad). Por otra parte, el movimiento de los protones desde el interior de la célula al exterior de ésta también permite compensar la membrana celular con una pila en miniatura, correspondiendo los polos negativo y positivo a la parte externa e interna de la célula, respectivamente.

El efecto final, que es lo que nos concierne en este caso, es que el donador de electrones, un compuesto reducido, se oxida, a la vez que el aceptor de electrones (generalmente el  $O_2$ ) se reduce. Los protones son trasladados del interior al exterior de la membrana celular. El gradiente de  $H^+$  puede usarse para hacer que la célula trabaje, de modo que ésta se desplace o adquiera nutrientes, así como para generar ATP (véase la figura 2.3).

Cuanto mayor es el número de pasos en los que el  $H^+$  puede desplazarse hacia el exterior de la célula, mayor es el potencial para la generación de ATP. De esta manera, podemos modificar ligeramente la analogía de la noria. La elevación de la corriente de arriba abajo (de los compuestos reducidos a los oxidados) resulta importante, no por el hecho de que provoque que la noria gire más rápidamente, sino porque permite instalar varias norias para que generen energía conjuntamente. Es el mismo principio por el que los ríos caudalosos como el Columbia no tienen una sola presa, sino varias.

La respiración anaerobia utiliza el mismo principio, con la diferencia de que el aceptor de electrones terminal no es el oxígeno, sino otro ion inorgánico como el  $NO_3^-$ , el  $Fe^{3+}$  o el  $Mn^{4+}$ .

La fermentación hace referencia a las reacciones de oxidación-reducción internamente equilibradas de

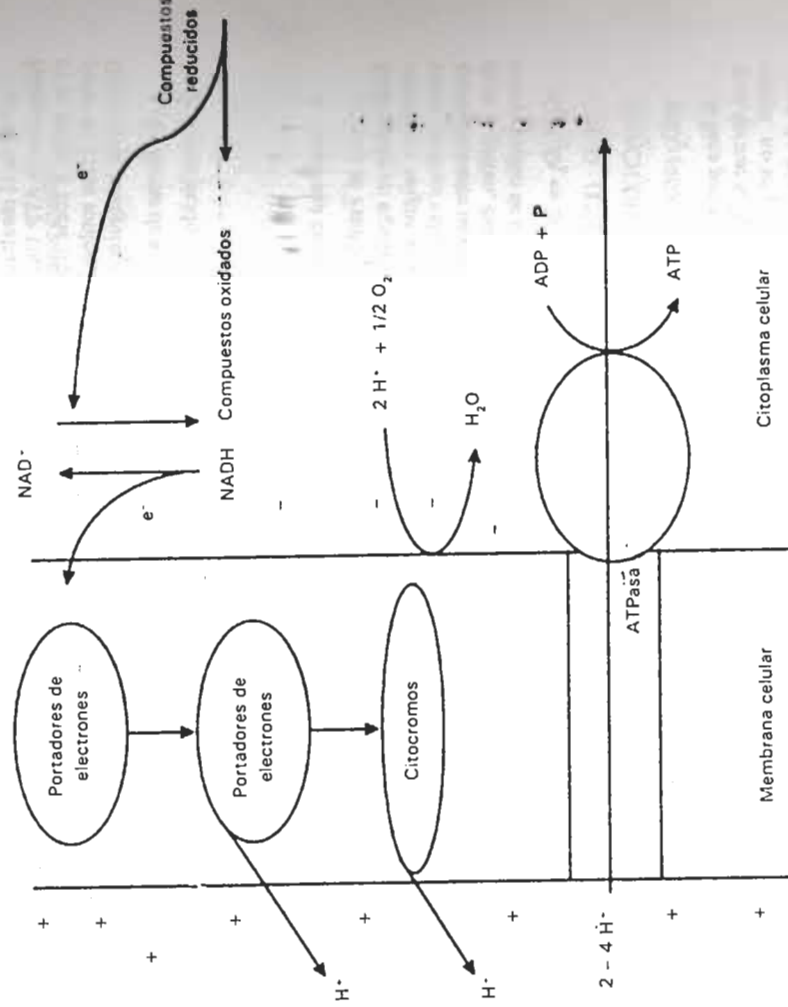


Figura 2.3. Esquema de la teoría quimiosmótica de la generación de energía (adaptación a partir de Gotschalk, 1986).

## La fotosíntesis

Los compuestos orgánicos en las células que generan energía (Brock y Madigan, 1991). La fermentación no requiere un aceptor de electrones externo. Los sustratos que se metabolizan pueden ser tanto dados como aceptores de electrones. La fermentación podría, si bien no siempre ocurre, tener lugar en presencia del  $O_2$ , aunque no lo necesita. No obstante, el metabolismo respiratorio genera mucha más energía que la fermentación (tanto que los organismos capaces de fermentarse y de respirar, como es el caso de la levadura, respirarán invariablemente si hay oxígeno disponible). Una consecuencia del cambio de un metabolismo fermentativo a uno respiratorio es que la evolución del  $CO_2$  puede disminuir. Esto se conoce como «efecto Pasteur». En vista de que es más la energía que cabe obtener mediante la respiración que a través de la fermentación, el metabolismo de la glucosa decae de tres a cuatro veces, a la vez que la cantidad de  $CO_2$  se reduce. Por otra parte, se reduce la producción de alcohol.

¿Cuál es el resultado neto de la fermentación? La formación de ATP. Una parte de una molécula orgánica se oxida y suele liberarse en forma de  $CO_2$ . Otra parte de dicha molécula orgánica se reduce y suele liberarse de la siguiente manera:

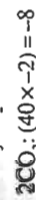
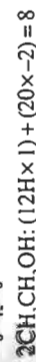
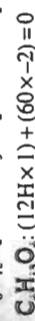
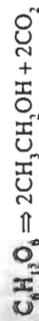
1. En forma de alcohol  $CH_3CH_2OH$  (etanol)

2. Como ácido  $CH_3COOH$  (ácido acético)

$CH_3CH_2CH_2COOH$  (ácido butírico)

3. Como una cetona  $CH_3COCH_3$  (acetona)

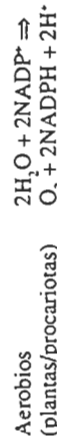
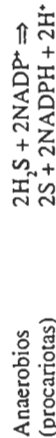
¿Cómo se establece que algo se ha fermentado? Realizando un equilibrio de fermentación. Escriba la reacción y asigne a todos los H un valor de (1) y a todos los O un valor de (-2). Un valor positivo indica que se está ante un compuesto reducido, mientras que si es negativo, éste está oxidado. Por ejemplo, en la fermentación de una glucosa para formar alcohol:



Si bien parte de la glucosa se oxidó en la reacción para formar  $CO_2$  y otra parte se redujo para formar etanol, no se produjo un cambio neto en el número total de electrones, sino que simplemente se intercambiaron y no se utilizó ningún aceptor externo de electrones en el proceso.

Los fotótrofos no son tan importantes para la microbiología del suelo como los quimiótrofos, puesto que los primeros pueden fabricar su propio carbohidrato y generar su propia energía a partir de la luz solar en un proceso conocido como fotosíntesis. De esta manera, no necesitan realizar aquellas transformaciones biológicas que contribuyen en el ciclo de nutrientes. El problema que afrontan los fotótrofos es cómo generar energía y cómo adquirir un poder reductor suficiente (electrones para donar) para convertir el  $CO_2$  en carbohidrato.

A continuación, observe dos ejemplos de fotosíntesis y advierta su similitud:



Los procariotas incluyen organismos que no disponen de núcleo celular. Así, las plantas son un ejemplo de eucariotas, organismos que sí cuentan con un núcleo celular. En el primer ejemplo, la fotosíntesis anaerobia, el sulfuro de hidrógeno se oxida, formando azufre elemental. En el segundo ejemplo, la fotosíntesis aerobia, el agua se oxida formando oxígeno. La fotosíntesis cíclica produce energía en forma de ATP (véase la figura 2.4). La fotosíntesis no cíclica produce donadores de electrones como el NADPH, que cabe usar para fijar el carbono (véase la figura 2.5).

Los fotoheterótrofos, como el *Rhodospirillum*, obtienen la energía a partir de la fotosíntesis cíclica y el C a partir del carbono orgánico. El ATP se genera desplazando los protones a través de un gradiente químico (quimiosmosis). Durante la fotosíntesis no cíclica en los anaerobios, los electrones son desviados de los centros de reacción y utilizados para formar NADPH. A continuación, los electrones son recolocados por la oxidación del sulfuro de hidrógeno en azufre elemental.

Las cianobacterias y otros organismos aerobios fotosintéticos también usan la fotosíntesis cíclica para generar ATP mediante un mecanismo quimiosmótico. En contraste con los anaerobios, utilizan dos excitaciones de electrones distintas activadas por la luz durante la fotosíntesis no cíclica (véase la figura 2.5). Los electrones procedentes del primer evento activado por la luz son desviados para producir NADPH. Estos electrones son sustituidos por electrones de un centro de reacción distinto que ha sido estimulado por

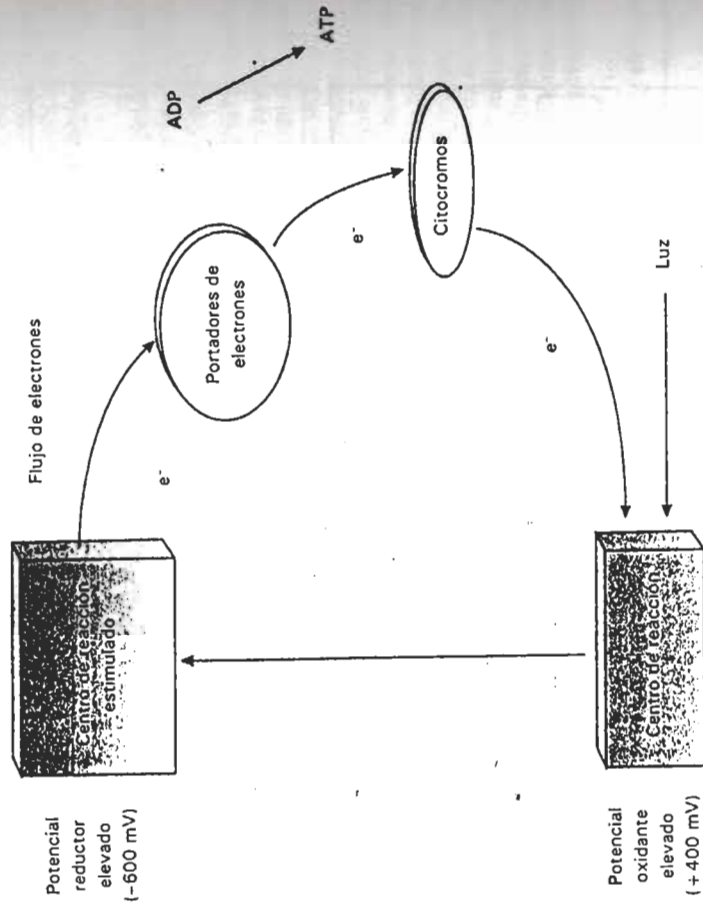


Figura 2.4. Esquema de la producción de ATP durante la fotosíntesis cíclica (adaptación del esquema de Brock y Madigan, 1991; Gottschalk, 1986).

un segundo evento activado por la luz. Los electrones empleados para reemplazar estos electrones desviados proceden de la oxidación del agua en  $O_2$ .

Las cianobacterias, al igual que las plantas, usan el NADPH producido para convertir el  $CO_2$  en carbohidrato mediante el ciclo de Calvin. Muchos litótrofos (autótrofos), que usan el  $CO_2$  como fuente de carbono, también usan el ciclo de Calvin para fijar el  $CO_2$ .

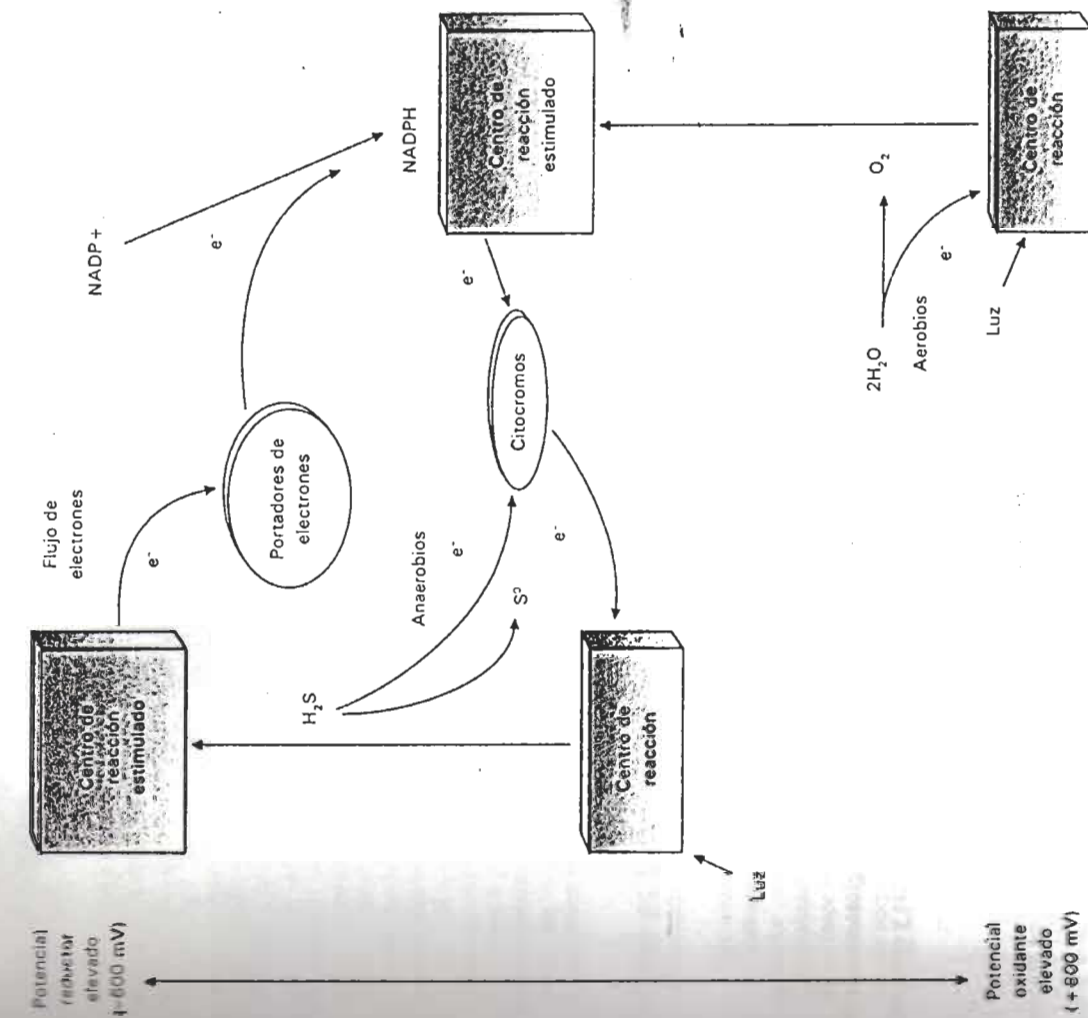


## Crecimiento microbiano: absorción de nutrientes y sustrato

La membrana celular es diferencialmente permeable o, lo que es lo mismo, excluye selectivamente lo

que no absorbe. Existen varios métodos de absorción: la difusión pasiva, si la molécula es pequeña y está desprovista de carga; la difusión facilitada por las proteínas alojadas en la membrana celular, y el transporte activo, un transporte que depende de la energía y que atraviesa un gradiente de concentración. Los microorganismos no suelen absorber las macromoléculas, lo que significa que los compuestos de gran tamaño deben descomponerse fuera de la célula antes de poder ser utilizados.

Los microorganismos pueden ser selectivos con respecto al tipo de sustratos en los que crecen. Se trata de un factor intrínseco que refleja tanto las capacidades bioquímicas del microorganismo como la regulación genética de su metabolismo. El crecimiento microbiano en los distintos sustratos sigue siendo uno de los métodos fundamentales para caracterizar y clasificar los microorganismos, si bien está siendo sustituido por métodos genéticos. En la figura 2.6 se ilustra su uso. En este caso particular, los estreptococos (en la actualidad denominados enterococos) aislados de una muestra de suelo, fueron inoculados en caldos

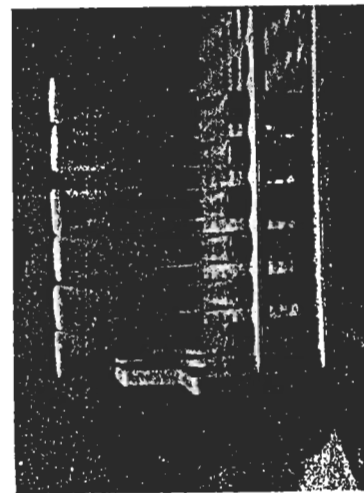


**Figura 2.5.** Esquema de la producción de NADPH durante la fotosíntesis no cíclica. Sólo los organismos aerobios emplean dos reacciones activadas por la luz (adaptación del esquema de Brock y Madigan, 1991; Gotschalk, 1986).

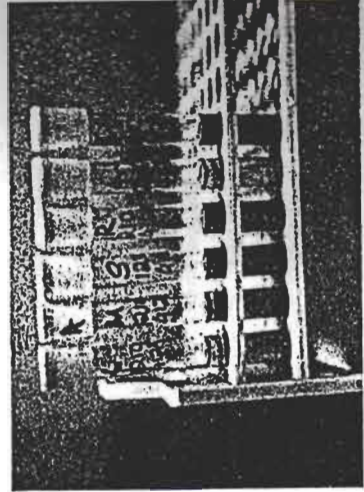
## Resumen

que contienen azúcares específicos y un indicador de pH. Cuando se utiliza el azúcar, se produce ácido, el nivel de pH desciende y el caldo adquiere una coloración amarilla. Así, aun cuando los estreptococos aislados no se distinguían en las láminas de agar, pudieron localizarse bioquímicamente por las fuentes de carbono que utilizaron.

El crecimiento microbiano en el suelo requiere siete condiciones fundamentales. Resulta fácil recordar los nutrientes inorgánicos principales que los microorganismos necesitan (C, H, O, P, K, N, Ca, Fe y Mg).



A



B

**Figura 2.6.** He aquí los azúcares utilizados por dos muestras aisladas de estreptococos. Los sustratos de azúcar son, en cada caso (de izquierda a derecha), los siguientes: lactosa (L), manitol (M), sorbitol (S), rafinosa (R), arabinosa (Ar) e inositol (In). Observe las diferencias de tonalidad en (a) y en (b), que representan dos muestras aisladas únicas. Los tubos de ensayo con una coloración más clara indican que el azúcar ha sido metabolizado (fotografías cedidas por M. S. Coyne).

Por otra parte, cabe clasificar los microorganismos de acuerdo con sus fuentes energéticas y los requerimientos de carbono en fotótrofos y quimioótrofos, heterótrofos y autótrofos. Asimismo, se pueden separar los microorganismos según sus requerimientos de oxígeno en aerobios, aerobios facultativos y anaerobios.

Las reacciones redox resultan esenciales en el metabolismo microbiano. Los compuestos reducidos se oxidan para obtener energía, mientras que los oxidados se usan para aceptar electrones durante el metabolismo y se reducen. Las tres clases fundamentales de metabolismo microbiano son la respiración, la fermentación y el crecimiento fotoótrofico. La respiración se produce debido a que los microorganismos crean gradientes de protones a través de sus membranas celulares utilizadas para realizar el trabajo. Este proceso, denominado quimiosíntesis, requiere la presencia de aceptores externos de electrones. La fermentación no precisa estos aceptores y, por el contrario, los electrones se desplazan entre distintos compuestos dentro de la célula. El crecimiento fotoótrofico utiliza la luz para generar energía y puede ser cíclico o no. El uso del sustrato microbiano es uno de los criterios básicos para caracterizar los cultivos que, de otra manera, serían difíciles de identificar.

## Cuestionario práctico

- ¿Cuáles son los cinco requerimientos del crecimiento microbiano en el suelo además de los nutrientes inorgánicos?

2. Complete el siguiente cuadro:

Tipo de metabolismo

a. Quimioautótrofo

b. ?

c. Fotoautótrofo

d. ?

Fuente de energía

a. ?

b. Orgánica

c. ?

d. Luz

Fuente de carbono

a. ?

b. ?

c.  $CO_2$

d. Orgánica

Donador de electrones

a. ?

b. ?

c. ?

d. Orgánico

- Dibuje un esquema que ilustre la base de la generación de energía durante la respiración aerobia.

4. ¿Cuál es la diferencia entre un organismo heterótrofo y uno autótrofo?
5. En términos de fuente de energía y carbono, describe a su vecino.
6. ¿Acaso los seres humanos son aerobios, aerobios facultativos o anaerobios? ¿Qué significan estas definiciones?
7. ¿Qué es un saprofito?
8. ¿De qué manera describiría o caracterizaría a un aerobio obligado, un quimioautótrofo y un fotoheterótrofo facultativo?

## Cuestionario de desarrollo

Durante sus estudios acerca de la fermentación, Louis Pasteur advirtió un hecho muy curioso. Cuando introdujo aire por segunda vez en un cultivo en fermentación, descendió la producción de CO<sub>2</sub>. Teniendo en cuenta que sabemos que el crecimiento microbiano se realiza mejor en condiciones aerobias que anaerobias, resultaría lógico suponer que la producción de CO<sub>2</sub> debería aumentar como resultado de una mayor actividad microbiana. ¿Cómo se explica este resultado? ¿Cómo demostraría el lector su conclusión?

## Lectura adicional

He aquí algunos libros que le resultarán muy útiles para comprender en mayor medida la fisiología microbiana. *Bacterial Metabolism (Metabolismo*

*bacteriano)*, de Gerhard Gottschalk (1986, Springer Verlag, Nueva York), es un texto clásico sobre esta materia. *Biochemistry of Bacterial Growth, 3d edition (Bioquímica del crecimiento bacteriano, 3ª edición)*, editado por J. Mandelstam y cols. (1982, Backwell Scientific Publications, Londres), es, como su nombre sugiere, un buen estudio sobre los aspectos bioquímicos del crecimiento bacteriano. *Microbial Physiology, 2d edition (Fisiología bacteriana, 2ª edición)*, de I. W. Dawes e I. W. Sutherland (1992, Blackwell Scientific Publications, Londres), también constituye un texto de fácil lectura acerca de la bioquímica del crecimiento bacteriano.

## Bibliografía

- Brock, T. D., y M. T. Madigan. 1991. *Biology of microorganisms*. 6ª ed. Englewood Cliffs, NJ: Prentice-Hall.
- Gottschalk, G. 1986. *Bacterial metabolism*. Nueva York: Springer-Verlag.
- Paul, E.A. y F.E. Clark. 1996. *Soil microbiology and biochemistry*. San Diego, CA: Academic Press.
- Robson, R.L., R.R. Eady, T.H. Richardson, R.W. Miller, M. Hawkins, y J.R. Postgate. 1986. The alternative nitrogenase of *Azotobacter chroococcum* is a vanadium enzyme. *Nature* 322:3883-90.
- Stolp, H. 1988. *Microbial ecology: Organisms, habitats, activities*. Cambridge, Inglaterra: Cambridge University Press.