

**La importancia de la cuantificación:
Balances de masa, bioenergía y el dinero de la vida**

Mamá, ¿por qué se derrama la masa del pan? ¿Y causa un desastre, incluso antes de que esté en el horno?



Copiado de https://www.flickr.com/photos/t_chef/22077246311 Copyright: Thomas Grasberger, con permiso

Bernhard Schink
Departamento de Biología,
Universidad de Constanza,
Alemania

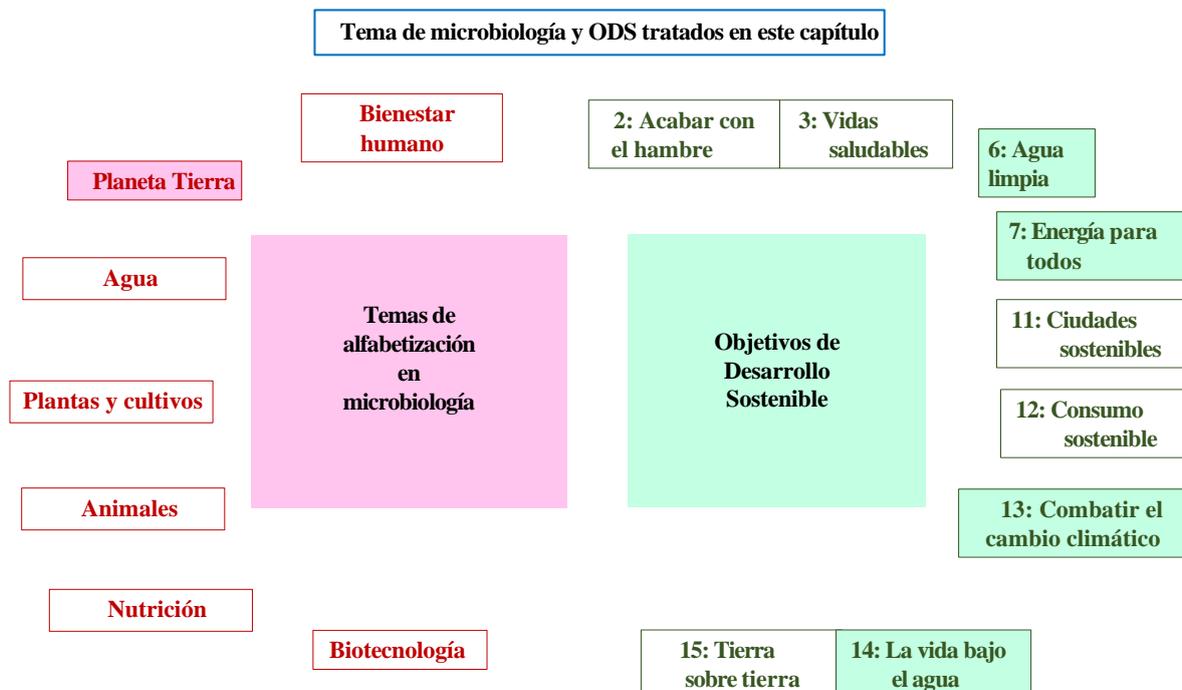
La importancia de la cuantificación

Sinopsis

La vida microbiana está intrínsecamente acoplada a la transformación de sustratos en productos y a la generación simultánea de energía metabólica. La evaluación de los procesos de transformación microbiana requiere un análisis cuantitativo limpio de sustratos y productos para derivar una ecuación de proceso equilibrada. Esta ecuación permite también cuantificar la energía liberada en el proceso y, con ello, la cantidad de material celular que se puede formar mediante el crecimiento microbiano. Se dan ejemplos con la **oxidación aeróbica** de la glucosa y con las **fermentaciones** que forman yogur, chucrut, ensilado, cerveza, vino y pan. Especialmente la formación de productos gaseosos ejemplifica el poder que se libera en el metabolismo microbiano. Los aspectos cuantitativos de las actividades microbianas son especialmente importantes en las aplicaciones comerciales de los microbios. La producción microbiológica de ácidos orgánicos simples (ácido láctico, ácido cítrico), de biomasa microbiana (levadura) y de productos farmacéuticos (vitaminas, antibióticos) implica procesos estrictamente controlados cuyo éxito depende de cantidades exactas de sustratos (a menudo costosos) proporcionados en grandes cantidades, lo que requiere predicciones exactas basadas en cálculos fiables.

La microbiología y el contexto social

La microbiología: **Respiración**; fermentación; generación de energía/ATP; aceptores de electrones, alimentos y bebidas fermentados; cooperatividad microbiana; metano; producción microbiana de gases de efecto invernadero. Cuestiones de sostenibilidad: hambre, salud; energía, cambio climático.



Un marco de educación en microbiología centrado en la niñez

1. ***La microbiología es bioquímica en acción.*** Después de nuestra boda, mi esposa y yo invitamos al equipo del laboratorio fue a una pequeña fiesta en nuestro apartamento, con pastel de cebolla y “Federweisser”, un vino de uva joven a medio fermentar que se vende a principios de otoño y que todavía está en fermentación activa, todavía un poco dulce pero ya con algo de alcohol. No lo terminamos del todo; uno de los recipientes de plástico todavía estaba medio lleno después de que los invitados se fueran, y mi esposa lo enroscó bien y lo puso en el balcón. A la mañana siguiente, los inquilinos de abajo nos dijeron que su terraza había sido cubierta con un líquido pegajoso de color rojizo que olía a vino. El recipiente de plástico estaba hecho un desastre en nuestro balcón. Nos hicimos muy buenos amigos de los inquilinos de abajo.

Ralph Wolfe, uno de los principales pensadores de la microbiología a finales del siglo XX, solía decir: “La microbiología es bioquímica en acción”. Lo que quería decir era que la actividad de la bioquímica microbiana a menudo se puede observar fácilmente a simple vista, sin necesidad de maquinaria analítica compleja.

2. ***El metabolismo microbiano opera en términos de química y bioquímica.*** Las actividades metabólicas microbianas, como los procesos biológicos en general, catalizan reacciones bioquímicas que pueden describirse en la terminología cuantitativa de la química. Así, la oxidación aeróbica de la glucosa, tal como la catalizan muchos microbios y también animales superiores y nosotros mismos, sigue una ecuación sencilla que todo biólogo debería conocer:



Esta reacción nos dice que la oxidación completa de un mol de glucosa a CO_2 requiere 6 moles de O_2 , y que en este proceso se forman 6 moles de CO_2 y 6 moles de agua. En sentido inverso, esta reacción describe el proceso neto de la fotosíntesis, es decir, la formación de material celular vegetal (principalmente azúcares) a partir de CO_2 , con producción simultánea de O_2 .

3. ***El metabolismo microbiano crea cambios profundos en nuestro mundo.*** En verano, la fotosíntesis de las algas en las capas superiores de agua de los lagos pequeños produce O_2 y materia orgánica, es decir, células de algas. Una parte importante de la biomasa de algas se hunde en la masa de agua inferior, que no se mezcla con el agua superficial debido a la estratificación térmica (es decir, como los líquidos fríos tienden a hundirse y los líquidos cálidos tienden a ascender, el calentamiento de la superficie de las masas de agua estáticas en verano crea una capa superficial cálida que no se mezcla con las capas inferiores más frías: se estratifican en capas que no se mezclan. Y no solo las capas de agua no se mezclan, sino que los materiales presentes en ellas tampoco se mezclan verticalmente).

La degradación aeróbica de la materia orgánica de las algas por parte de pequeños animales y microbios según la ecuación 1 (si tomamos la molécula de azúcar como representante de la biomasa) consumirá O_2 en el cuerpo de agua inferior. Dado que la solubilidad del O_2 en el agua es de solo unos 10 mg o 300 mg por litro a 10°C con saturación de aire, el agua tiene una capacidad de almacenamiento de O_2 muy limitada y, como consecuencia, los recursos de O_2 en las aguas más profundas pronto expiran, con graves consecuencias para los peces y otros animales. Este problema se ve agravado si la productividad, i. mi. La intensidad de la fotosíntesis en la capa superior y la degradación de la materia orgánica en las capas inferiores del lago se ven reforzadas por la entrada de nutrientes/fertilizantes procedentes de las operaciones agrícolas, especialmente fosfato (es

Un marco de educación en microbiología centrado en la niñez

decir, eutrofización). Por lo tanto, las actividades biológicas crean condiciones de vida completamente diferentes en un lago de este tipo: una parte superior sobresaturada de oxígeno y un cuerpo de agua inferior privado de oxígeno o completamente anóxico, lo que lo hace inhabitable para formas de vida superiores.

4. *El metabolismo microbiano tiene que ver con cambios de energía y formación de ATP.* Un químico, el proceso descrito en la ecuación 1 también está asociado con un cambio en el contenido de energía de los componentes que reaccionan, ya que los sustratos se convierten en productos. En los procesos bioquímicos, observamos el cambio en los llamados **Energía libre de Gibbs**, que es la energía libremente disponible de un sistema (e incluye el cambio (Δ) en **entalpía** y **entropía**; $\Delta G = \Delta H - T\Delta S$). Los valores de ΔG de formación de reactivos biológicos se pueden buscar en tablas (por ejemplo, Thauer et al., 1977; Amend y Shock, 2001). Estos valores generalmente se refieren a soluciones acuosas 1 molar de compuestos disueltos, gases a 1 atm de presión y una temperatura de 25 °C (energías libres de Gibbs de formación en "condiciones estándar", asignadas como ΔG_f°).

Para la ecuación 1, podemos calcular la diferencia entre las energías estándar de formación entre los sustratos y los productos para condiciones estándar como $\Delta G_0 = -2870$ kilojulios (kJ) por mol. El valor negativo nos indica que el equilibrio de la reacción está en el lado derecho y que la reacción es **exergónico**, es decir, que el proceso libera energía libre. Lo opuesto sería cierto con un valor ΔG positivo.

La energía liberada en la respiración aeróbica se convierte principalmente en ATP (Fig. 1). La síntesis de ATP a partir de ADP y fosfato inorgánico (Pi) es una reacción **endergónica** que requiere energía:

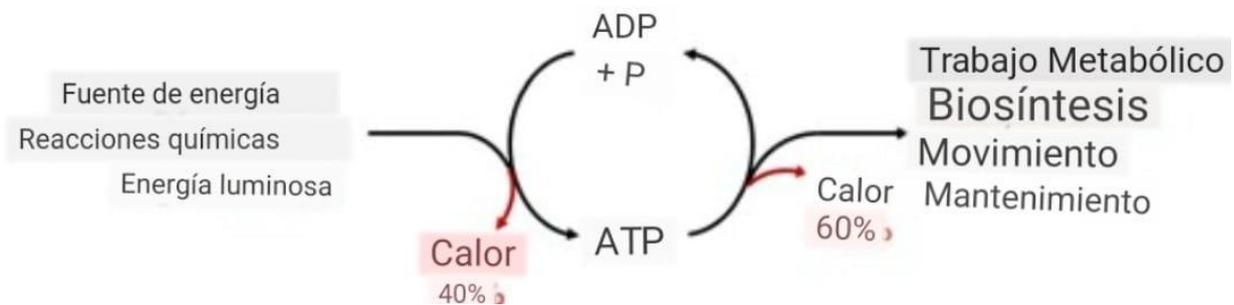


Dado que los reactivos dentro de la célula no están presentes a 1 M sino en concentraciones sustancialmente más bajas, tenemos que calcular el ΔG "real" a partir de ΔG_0 en la ecuación 2, mediante la ecuación simplificada Ecuación de Nernst $\Delta G = \Delta G_0 + RT \ln K$, donde R es la constante general de los gases, T la temperatura absoluta y K la relación de actividades (concentraciones/presiones reales normalizadas a concentraciones/presiones estándar) de los productos sobre los sustratos. Para la mayoría de los cálculos que describen procesos cercanos a la temperatura estándar (25 °C), esta ecuación se puede simplificar aún más a

$$\Delta G = \Delta G_0 + 5,7 \lg K \text{ kJ por mol, o } \Delta G = \Delta G_0 + 5,7 \lg \frac{[\text{Productos}]}{[\text{Sustratos}]} \text{ kJ por mol} \quad (\text{ecuación 3})$$

Donde lg es el logaritmo decimal de la relación entre las actividades del producto y del sustrato.

Fig. 1



Con concentraciones realistas de los reactivos en la célula viva (ATP = 10 mM, ADP = 1 mM, Pi = 10 mM; valores determinados con células de *Escherichia coli* en feliz crecimiento, véase Thauer *et al.*, 1977), el valor ΔG^0 de la síntesis de ATP (ecuación 2) en condiciones fisiológicas cambia a $\Delta G = +49$ kJ por mol.

Si consideramos además que cada proceso metabólico contiene pasos irreversibles en los que parte de la energía disponible se convierte en calor, tenemos que añadir una cantidad adicional de energía al coste de la síntesis de ATP, lo que da como resultado un gasto total de 60-70 kJ por mol de ATP (Thauer *et al.*, 1977; Schink, 1997).

En la respiración aeróbica, el alto rendimiento energético (-2870 kJ por mol; ecuación 1) puede producir un máximo de 38 ATP por mol de glucosa (ver libros de texto de bioquímica). Dividiendo 2870 kJ por 38 obtenemos unos 75 kJ por mol de ATP, lo que significa que nos acercamos bastante al valor mínimo teórico para la síntesis de ATP que se derivó anteriormente, y que la síntesis de ATP en la respiración aeróbica es bastante eficiente. Debo añadir que no todas las bacterias aeróbicas muestran la misma eficiencia en la síntesis de ATP en su cadena respiratoria, y que su rendimiento total de ATP puede ser sustancialmente menor.

La liberación de calor en todos los procesos metabólicos que se han mencionado aquí puede crear un problema en los procesos a gran escala en la industria microbiológica. Los fermentadores grandes, especialmente los que funcionan con procesos aeróbicos, deben enfriarse de manera eficiente para evitar el sobrecalentamiento. En la agricultura, el calor desarrollado en los montones de compost y el sobrecalentamiento del heno húmedo son otros ejemplos de liberación excesiva de calor en las actividades metabólicas microbianas.

Por supuesto, los sustratos y productos en la naturaleza no suelen aparecer en concentraciones de 1 M. Sin embargo, la mayoría de las veces, concentraciones mucho más bajas en ambos lados de la ecuación de reacción se igualan en valores similares, por lo que el cálculo del cambio de energía en condiciones estándar es al menos un primer enfoque realista para cuantificar la energía de un proceso catalizado por microbios. También tenemos que darnos cuenta de que las concentraciones entran en la ecuación de Nernst en la escala logarítmica, por lo que las pequeñas diferencias de concentración realmente no cuentan.

5. El crecimiento microbiano está determinado por la generación de ATP, la moneda energética. La energía que entra en la célula viva, ya sea como energía química (como arriba) o como energía luminosa (en los organismos fototróficos), se convierte en ATP

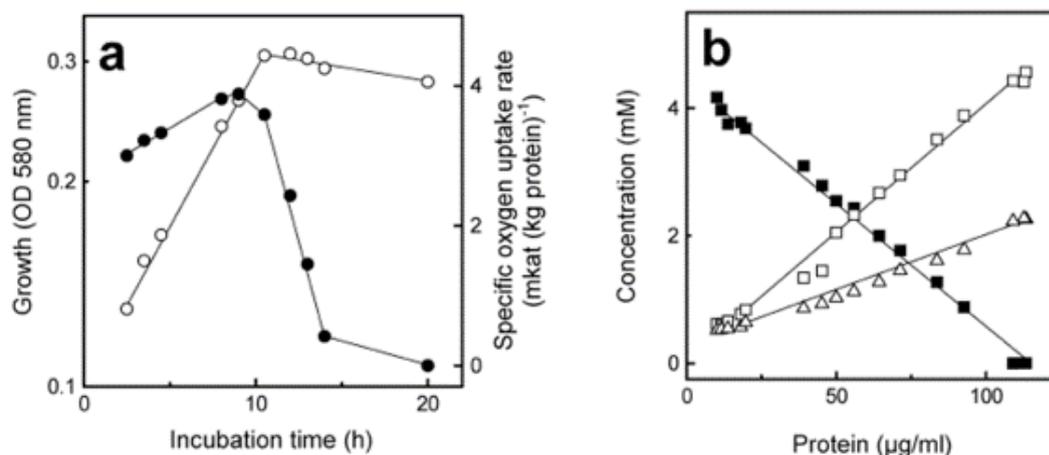
Un marco de educación en microbiología centrado en la niñez

con una eficiencia bastante alta (60%, ver arriba; Fig. 1). El ATP sirve como moneda energética general para el trabajo que debe realizar la célula, es decir, la biosíntesis (crecimiento), procesos de transporte a través de las membranas y los gastos de mantenimiento. En las células en crecimiento, la biosíntesis constituye la mayor parte de estos. La correlación entre la degradación del sustrato y la formación de biomasa se puede describir mediante un factor empírico, el rendimiento del crecimiento (Y). Si se conoce la cantidad de ATP que se forma en la degradación de un sustrato específico, el rendimiento de crecimiento puede relacionarse con el ATP formado. La renovación de ATP y la formación de materia celular están vinculadas a través del rendimiento de crecimiento relacionado con ATP (YATP). Este factor se ha determinado experimentalmente con muchas bacterias metabólicamente diferentes en aproximadamente 10 g de masa celular seca por mol de ATP. Por supuesto, este no es un valor constante, sino que depende de la calidad del sustrato suministrado: la síntesis de material celular a partir de azúcares requiere menos gasto de energía que la síntesis de materia celular a partir de acetato o de CO₂. La determinación de los rendimientos de crecimiento con sustratos nuevos e inusuales permite a través del YATP una estimación de la cantidad de ATP formada, por ejemplo, en una nueva vía de degradación. Por supuesto, un prerrequisito de tales cálculos es que el sustrato en cuestión sea realmente el sustrato que produce energía y que también sea el factor limitante del crecimiento, y no, por ejemplo, la acumulación de productos de reacción tóxicos. La situación es diferente si los cultivos están limitados por su fuente de nitrógeno o fósforo, que normalmente no son sustratos limitantes de energía.

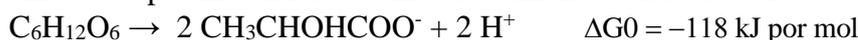
Una reacción química que describe un proceso microbiano como en la ecuación 1 debe, en primer lugar, ser completa, lo que significa que todos los compuestos, elementos, electrones y protones que entran en el lado izquierdo se tienen en cuenta en el lado derecho. En los procesos aeróbicos, esto no es fácil de garantizar: en un cultivo bacteriano que se agita bajo el aire, el crecimiento se sigue mediante mediciones de turbidez (en un cultivo líquido, el líquido se vuelve más turbio a medida que se producen más microbios), y una vez que esta no aumenta más, consideramos que el crecimiento está completo, probablemente porque el sustrato proporcionado se ha agotado por completo. La biomasa formada medida como turbidez a menudo se representa gráficamente en una escala semilogarítmica en función del tiempo; la tasa de consumo específico de oxígeno alcanza un valor de turbidez máximo hasta el final de la fase de crecimiento logarítmico y disminuye poco después (Fig. 2 a; Schleheck y Cook, 2003).

En casos específicos en los que también es de interés el destino de otros elementos químicos, se cuantifica una correlación de la biomasa con la transformación de otros parámetros en un gráfico lineal que muestra la disminución del sustrato y el aumento del producto en función del crecimiento de la biomasa. Un ejemplo se muestra en la Fig. 2 b: En este caso, el sustrato de crecimiento es la sacarina, que contiene siete átomos de carbono y uno de azufre y nitrógeno. Una parte importante del nitrógeno termina en la biomasa celular, junto con parte de los átomos de carbono, mientras que el azufre se libera como sulfato en una estequiometría casi de uno a uno porque la biomasa contiene solo una pequeña cantidad (alrededor del 1%) de azufre. Un gráfico de este tipo permite verificar si nuestra contabilidad de productos es realmente completa; por supuesto, el O₂ consumido y el CO₂ y H₂O producidos generalmente no se contabilizan.

Fig. 2



6. **Fermentaciones: láctica y yogur.** A diferencia de los procesos metabólicos aeróbicos, los procesos anaeróbicos se llevan a cabo normalmente en recipientes cerrados que excluyen el acceso del aire. Esto facilita el equilibrio de los procesos metabólicos porque nada se cuela ni se escapa sin control. Veamos la fermentación láctica clásica:



Dado que, por definición, ΔG_0 se refiere a concentraciones molares de todos los reactivos, esto significaría que también la concentración de protones es 1 M y, con ello, el pH es cero. Como esto es poco realista para la mayoría de los procesos biológicos, se ha convertido en una convención incluir el protón con su concentración a pH = 7,0 a 10^{-7} M, lo que le da un valor de $\Delta G'$ de -39,9 kJ por mol ($5,7 \times -7$ kJ por mol, véase la ecuación 3). Todos los cálculos con esta concentración de protones se asignan con $\Delta G_0'$ en lugar de ΔG_0 . Con esto, el cambio de energía libre de la fermentación del ácido láctico a pH=7,0 cambia a



Las bacterias del ácido láctico convierten la glucosa a través de la **glucólisis** vía a dos piruvatos que posteriormente se reducen a dos moléculas de lactato. A través de esta vía, la hexosa (6 carbonos) glucosa se activa inicialmente a glucosa-6-fosfato y luego a fructosa 1,6-bisfosfato. Más tarde, después de la escisión en dos triosas fosfato (3 carbonos), se sintetiza ATP en la reacción de la gliceraldehído-3-fosfato deshidrogenasa y la piruvato quinasa. Dado que dos moléculas de triosa fosfato recorren la parte inferior de esta vía, en la que se sintetizan cuatro ATP, pero dos se invierten al principio en la activación del azúcar. Por tanto, dos ATP son el rendimiento neto derivado de la conversión de glucosa en dos lactatos. La energía liberada en este proceso (ecuación 4) permite fácilmente la síntesis de dos ATP (2×70 kJ por mol de glucosa). Incluso queda algo de energía, y tenemos que reconsiderar si nuestro concepto de realizar este proceso a pH neutro es realista. Sí, el pH de la leche al comienzo de la elaboración del yogur es cercano a neutro, pero durante el proceso cambia a pH = 4-5; la constante de disociación pK (una medida de la acidez) del ácido láctico producido es 3,8. A un pH de 4,0, la liberación de energía de la fermentación del ácido láctico sería todavía $(-198 + 5,7 \times 2 \times 3 \text{ kJ por mol}) = -164$ kJ por mol, por lo que el proceso de fermentación en general y la síntesis asociada de 2 ATP por glucosa no se verían obstaculizados. Las bacterias del ácido láctico prefieren los entornos ligeramente ácidos; mediante la producción de ácido láctico comparativamente fuerte, inhiben a los competidores microbianos que de otro modo también disfrutarían de la rica oferta de nutrientes de la leche. Esta estrategia es explotada por

Un marco de educación en microbiología centrado en la niñez

la humanidad para conservar alimentos para un almacenamiento prolongado, como diversos tipos de leche agria, chucrut, kimchi (en Corea), frijoles agrios, ensilado, etc.

Si observamos las concentraciones de nuestros reactivos, las condiciones de producción del yogur no se alejan demasiado de las condiciones estándar: la leche de vaca tiene un contenido total de azúcar de unos 50 g por l, es decir, 0,25 M de hexosa, y el contenido de ácido láctico del yogur después de la fermentación completa es del 5-7%, es decir, 0,5 M.

7. **Las fermentaciones son dismutaciones.** La fermentación láctica es un ejemplo típico de fermentación simple. ¿Qué son las fermentaciones? Una buena definición dice: las fermentaciones son dismutaciones o desproporciones de compuestos de carbono. Las dismutaciones (o desproporciones) son procesos químicos en los que una parte de un sustrato se oxida y otra parte se reduce, igualando así el equilibrio electrónico general. En la molécula de azúcar, casi todos los átomos de carbono llevan un sustituyente H y un sustituyente OH, es decir, están en promedio en el estado redox cero. En la molécula de lactato, solo el carbono central todavía está en este estado, mientras que en el grupo carboxílico el carbono está en +3, y en el grupo metilo está en -3, por lo tanto, el carbono ha sufrido una dismutación interna de la molécula que proporcionó la energía asignada en la ecuación 4.

8. **Fermentaciones: alcohólicas.** Veamos otra fermentación aún más popular, la fermentación alcohólica:



Aquí, formamos dos productos diferentes con diferentes estados de oxidación (-4 y +4). La vía bioquímica es en gran medida la misma que la anterior, es decir, la glicólisis para formar dos moléculas de piruvato. El piruvato se descarboxila a acetaldehído y posteriormente se reduce a etanol. La diferencia en el cambio de energía libre en comparación con la fermentación del ácido láctico es de -37 kJ por mol, que corresponde a la energía liberada en la descarboxilación (dos veces) del piruvato. Nuevamente, estamos tratando con condiciones casi estándar: una cerveza típica "completa" contiene aproximadamente un 5% (v/v) de etanol, lo que equivale a aproximadamente 1,3 M de etanol, los vinos tienen contenidos de alcohol de 10-18% v/v, es decir, 2,7 – 5 M.

Otro ejemplo de fermentación alcohólica es la fermentación del pan (véase la figura introductoria sobre la fermentación de la masa de pan). La levadura añadida convierte parte del azúcar añadido en etanol y CO₂, lo que provoca la estructura burbujeante típica de los tipos de pan fermentados; el etanol se evapora y provoca más burbujas durante el proceso de horneado.

Además, la fermentación alcohólica forma sólo 2 ATP por hexosa; una gran cantidad de energía (- 235 + 2 x 70 kJ = -95 kJ por mol) se pierde en forma de calor. Por lo tanto, el equilibrio de la reacción de fermentación, incluida la formación de ATP, está muy a la derecha (K = 16,7). Esto significaría que con un aporte suficiente de sustrato, los productos (dos de etanol y dos de CO₂) podrían acumularse hasta una concentración de 104 M y una presión de 104 atm antes de que los productos inhibieran termodinámicamente el proceso de fermentación. No es sorprendente, por tanto, que el vino en fermentación de mi relato introductorio destruyera por completo el recipiente de plástico, aunque el contenido de azúcar restante probablemente fuera solo del orden de 0,5 M. ¡Las fermentaciones que producen gases, en particular, muestran el poder de la bioquímica microbiana de una manera impresionante!

La fermentación alcohólica rara vez se ve inhibida termodinámicamente por los productos acumulados. Más bien, el alcohol acumulado (¡un disolvente orgánico en

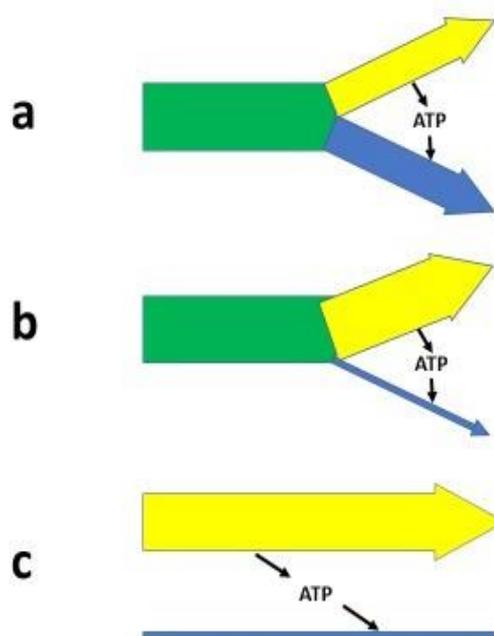
Un marco de educación en microbiología centrado en la niñez

concentración de 1 a 5 M!) se vuelve tóxico para los microbios que realizan el trabajo porque ataca y disuelve parcialmente las membranas citoplasmáticas. Este alcohol tóxico inhibe la fermentación del vino en vinos de alta calidad y deja un contenido de azúcar remanente portador de sabor; los vinos con un contenido de azúcar inicial más bajo se fermentan hasta que no queda ningún contenido de azúcar apreciable, o se detiene la fermentación mediante la adición de sulfito o mediante esterilización por filtración. Las levaduras son menos susceptibles al daño alcohólico que las bacterias, en parte debido a su menor relación superficie-volumen y porque su membrana citoplasmática es menos susceptible a la despolarización que la de las células procariotas. Por lo tanto, las levaduras pueden soportar niveles de alcohol más altos (hasta 18% v/v) que las bacterias (p. ej., *Zymomonas mobilis*, máx. 9-10% v/v).

9. **Fermentaciones versus respiraciones.** Debido a que los rendimientos energéticos de la respiración aeróbica y la fermentación anaeróbica son bastante diferentes (ecuación 1 frente a ecuación 4), las proporciones del metabolismo que produce energía (disimilatorio) y el metabolismo biosintético (asimilatorio) son bastante diferentes (figura 3). Mientras que en la respiración aeróbica de azúcares y otros compuestos orgánicos simples, por lo general, alrededor del 50% del sustrato se oxida a CO_2 para proporcionar la energía necesaria para asimilar la otra mitad del sustrato en material celular, en las fermentaciones esta proporción cambia a aproximadamente 90:10 porque sus rendimientos energéticos son mucho menores y, por lo tanto, se puede convertir menos sustrato en biomasa celular (figura 3 a, b).

Con muchos **anaerobios**, y también con los llamados aerobios **litotróficos** que oxidan sustratos inorgánicos, el sustrato (combinación) para el metabolismo energético y el de la síntesis de materia celular pueden ser incluso esencialmente diferentes (Fig. 3 c): muchos anaerobios metanogénicos oxidan H_2 con CO_2 para formar metano (CH_4) para la generación de energía, pero utilizan acetato en combinación con CO_2 para la síntesis de materia celular. Lo mismo es cierto, por ejemplo, para los litótrofos aeróbicos, como los oxidadores aeróbicos de azufre que oxidan el sulfuro de hidrógeno a sulfato mientras reducen el CO_2 a materia celular.

Fig. 3

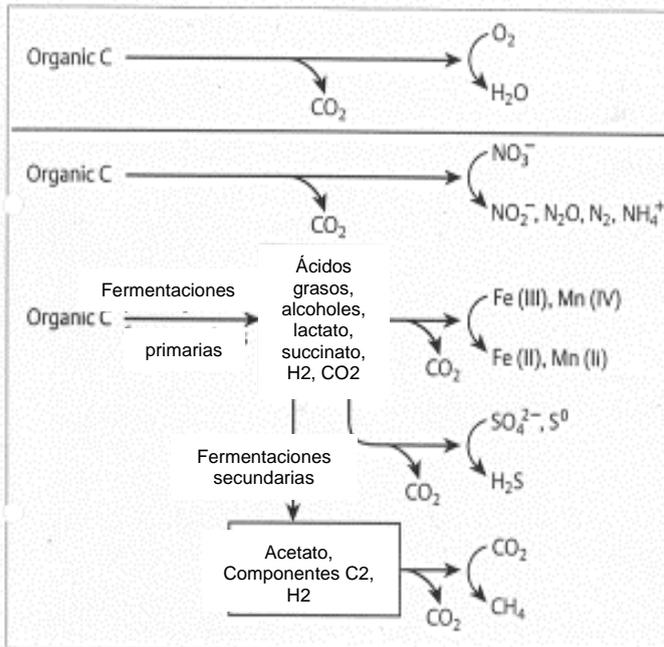


10. Respiraciones anaeróbicas.

Además de la respiración aeróbica y las fermentaciones definidas anteriormente, también existen otros tipos respiratorios de metabolismo energético en los que compuestos alternativos actúan como aceptores de electrones para la oxidación de sustratos orgánicos (a veces también inorgánicos) (**respiraciones anaeróbicas**): Algunas bacterias aeróbicas pueden reducir alternativamente el nitrato a nitrito, gas nitrógeno o amoníaco. Los óxidos de hierro férrico pueden reducirse a hierro ferroso, el sulfato a sulfuro, el CO₂ a acetato o metano. La secuencia de estos procesos alternativos, que son llevados a cabo por microbios especializados en cada caso (Fig. 4), está determinada por el potencial redox de las reacciones parciales de aceptación de electrones correspondientes y, con esto, por la energía de reacción de las reacciones redox generales: la respiración aeróbica produce la mayor cantidad de energía, seguida de la reducción de nitrato, etc., mientras que la formación de metano al final produce la menor cantidad de energía. Nuevamente, las evaluaciones exactas de los rendimientos energéticos deben basarse en análisis completos de la degradación del sustrato y la formación de productos.

Fig. 4

Secuencia del proceso redox acoplado a la mineralización de la materia orgánica



Potenciales redox del sistema de aceptores de electrones

Principales transportadores	E ₀ ' (mV)
O ₂ /H ₂ O	+ 810
NO ₃ ⁻ /N ₂	+ 751
NO ₃ ⁻ /NO ₂ ⁻	+ 430
NO ₃ ⁻ /NH ₄ ⁺	+ 363
MnO ₂ /Mn ²⁺	+ 390
FeOOH/Fe ²⁺	+ 150
SO ₄ ²⁻ /H ₂ S	- 218
S ⁰ /H ₂ S	- 240
CO ₂ /CH ₄	- 244
2 H ⁺ /H ₂	- 414
CO ₂ / <i><</i> CH ₂ O <i>></i>	- 434

11. *¿Cuál es finalmente el factor limitante en la transformación microbiana de un sustrato?* El rendimiento energético de la respiración aeróbica de la glucosa (ecuación 1) impulsa al máximo la síntesis de 38 ATP. Esto cuesta en total $38 \times 70 \text{ kJ} = 2660 \text{ kJ}$ por mol de glucosa. La energía libre restante ($-2870 + 2660 \text{ kJ} = -210 \text{ kJ}$) se pierde en forma de calor y desplaza la reacción hacia el lado derecho ($K = 10^{36}$!). Esto podría reducir la concentración de glucosa en el lado izquierdo a menos de 10^{-36} M , lo que corresponde a menos de 1 molécula de azúcar en el enorme lago Constanza a la vuelta de la esquina con 55 mil millones de m^3 de agua. Es obvio que esta baja concentración nunca se alcanzará; los microbios ya no encontrarían su sustrato. La eficiencia de absorción de un microbio está determinada por la afinidad por el sustrato de sus sistemas de absorción de sustrato, que a menudo tienen constantes de semisaturación en el rango subnanomolar a nanomolar ($10^{-10} - 10^{-9} \text{ M}$). Por debajo de esta concentración, la absorción del sustrato está limitada cinéticamente; el organismo en cuestión ya no “ve” su sustrato. Por lo tanto, la oxidación aeróbica del sustrato no suele estar limitada por la energía de la reacción, sino por la cinética de absorción del sustrato.

12. *Explotación de oportunidades mínimas de generación de energía mediante la cooperación entre microbios: producción del gas de efecto invernadero metano.* La situación es diferente en la degradación fermentativa de materia orgánica a CH_4 y CO_2 como productos finales, que es catalizada por una red compleja de microorganismos cooperantes, por ejemplo en sedimentos de lagos o en reactores de biogás. Aquí los diversos intermediarios de reacción se acumulan en la red compleja. **Cadena de alimentación** de las comunidades metanogénicas a concentraciones ($10^{-6} - 10^{-5} \text{ M}$) que permiten solo participaciones mínimas de energía para los organismos asociados involucrados, en el rango de fracciones de un equivalente de ATP, y estas son concentraciones que encontramos en entornos metanogénicos, como sedimentos de lagos o digestores de aguas residuales (Montag y Schink, 2018). Por lo tanto, en contraste con el metabolismo aeróbico, las actividades metabólicas anaeróbicas y especialmente fermentativas a menudo están limitadas por su energía de reacción.

Relevancia para las Metas de Desarrollo Sostenible y Grandes Desafíos

Aunque el enfoque del marco temático es la cuantificación del metabolismo microbiano, los ejemplos utilizados, a saber, la respiración y la fermentación, son fundamentales para varios ODS, entre ellos:

- **Objetivo 2. Poner fin al hambre y lograr la seguridad alimentaria.** Las fermentaciones proporcionan una mayor diversidad de materiales alimentarios (algunos con un importante valor cultural), prolongan la vida útil de los alimentos y aumentan su valor nutricional. Por lo tanto, son fundamentales para la seguridad alimentaria y para alimentar al mundo.

- **Objetivo 3. Garantizar una vida sana y promover el bienestar.** Las enfermedades causadas por alimentos contaminados (microbios patógenos, sus toxinas, etc.) son un problema importante en todo el mundo. La fermentación de los alimentos crea condiciones que inhiben el crecimiento de los patógenos y, por lo tanto, reduce las enfermedades causadas por los alimentos. Además, aporta nutrientes adicionales que pueden faltar o ser insuficientes en el material de partida y cuya insuficiencia afecta negativamente a la salud.

Un marco de educación en microbiología centrado en la niñez

- **Objetivo 7. Garantizar el acceso a una energía asequible, fiable y sostenible.** Una fuente importante de energía, en particular la generación de energía local y en pequeña escala, es el metano (biogas), producido por la fermentación de diversos desechos de animales destinados al consumo y plantas de cultivo, y de aguas residuales comunitarias.

- **Objetivo 13. Cambio climático.** El metano es un importante gas de efecto invernadero y los animales rumiantes que se utilizan para el consumo humano lo producen en cantidades significativas mediante la fermentación microbiana de las hierbas en el rumen. Para reducir las emisiones de esta fuente de gases de efecto invernadero será esencial reducir el consumo de carne de rumiantes y adoptar medidas para reducir su producción.

Posibles Implicaciones para las Decisiones

1. *Individual*

- a. Considerando los beneficios para la salud de los alimentos fermentados, ¿debería aumentarlos en mi dieta?
- b. ¿Debo comer más o menos carne, especialmente de rumiantes?

2. *Políticas comunitarias*

- a. Regular y gestionar la eutrofización de las masas de agua locales como consecuencia del uso de fertilizantes en granjas, jardines y espacios públicos.
- b. Campañas de educación para informar al público sobre las consecuencias del uso de fertilizantes.

3. *Políticas nacionales relacionadas con fermentaciones*

- a. Economía sanitaria de la reducción por fermentación de las enfermedades transmitidas por los alimentos
- b. Valor cultural de las especialidades locales y regionales de alimentos fermentados
- c. Políticas relativas a las emisiones de gases de efecto invernadero

Participación de los alumnos

1. *Discusión en clase de los problemas asociados con la fermentación.*

2. *Concienciación de los alumnos sobre las partes interesadas*

- a. La fermentación tiene consecuencias positivas y negativas para los ODS. ¿Cuáles de ellas son las más importantes para ti personalmente o como grupo?
- b. ¿Puede pensar en algo que se pueda hacer para reducir las consecuencias negativas, especialmente en la cadena de suministro de alimentos?
- c. ¿Puedes pensar en algo que puedas hacer para aumentar las consecuencias positivas, especialmente en tu dieta?
- d. ¿Puedes pensar en algo que podrías hacer personalmente para reducir la huella ambiental de tu dieta?

3. *Ceremonias*

- a. La fermentación de biomasa a metano y CO₂ es un ejemplo perfecto de dismutación del carbono: $C_6H_{12}O_6 \rightarrow 3 CO_2 + 3 CH_4$ $\Delta G_0' = -420$ kJ por mol; el carbono pasa del estado redox 0 al +4 y al -4. ¿Cuánto ATP se puede formar

Un marco de educación en microbiología centrado en la niñez

en el proceso global que llevan a cabo al menos tres grupos diferentes de organismos?

- b. Para conservar un mínimo de contenido de azúcar remanente en la fermentación de un mosto de vino pobre, ¿tendría sentido detener la fermentación presurizando las barricas de fermentación con CO₂?
- c. ¿Por qué se utiliza la fermentación láctica para la conservación de alimentos?
- d. ¿Por qué la masa para hacer pan o pasteles se guarda durante un tiempo con la levadura antes de meterla al horno?

La Base de Evidencia, Lecturas Complementarias y Materiales Didácticos

- Amend, JP, Shock, EL Energética de las reacciones metabólicas generales de arqueas y bacterias termófilas e hipertermófilas. (2001) FEMS Microbiol. Rev. 25: 175-243.
- Montag, D., Schink, B. Comparación de formato e hidrógeno como lanzaderas de electrones en fermentaciones terminales en un sedimento de lago de agua dulce oligotrófico. (2018) Appl. Environ. Microbiol. 84, número 20, número de artículo UNSP e01572-18.
- Schink, B. Energética de las cooperaciones sintróficas en la degradación metanogénica. (1997) Microbiol. Mol. Biol. Rev. 61: 262- 280.
- Schleheck, D., Cook, AM (2003) La sacarina como única fuente de carbono y energía para *Esfingomonas xenófago* Nombre común: SKN. Arco. Microbiología. 179:191–196.
- Thauer, RK, Jungermann, K., Decker, K. Conservación de energía en bacterias anaerobias quimiotróficas. (1977) Bacteriol. Rev. 41: 100-180.

Glosario

Aerobio: un metabolismo que utiliza oxígeno molecular como aceptor de electrones.

Anaerobio: un metabolismo que es independiente del oxígeno molecular **Oxidación:** un proceso en el que un compuesto químico libera electrones **Reducción:** un proceso en el que un compuesto químico recibe electrones.

Fermentación: un metabolismo en el que los sustratos se desproporcionan (dismutan) en productos más oxidados y reducidos.

Respiración: Un tipo de metabolismo energético que utiliza un oxidante externo como el oxígeno como aceptor de electrones.

Energía libre de Gibbs: el cambio de energía libre de una reacción química que está disponible para uso metabólico.

Entalpía: una medida de la cantidad de calor que se libera o absorbe en un proceso químico

Entropía: la parte del cambio de energía libre que está determinada por el grado de desorden de un sistema; es la parte más importante de los cambios de energía en los procesos bioquímicos.

Exergónico: un proceso que libera energía.

Endergónico: un proceso que consume energía.

Ecuación de Nernst: describe los cambios de energía en los procesos químicos en función de la temperatura y de las concentraciones y presiones reales de los reactivos.

ATP: Trifosfato de adenosina, el transportador de energía más importante de la célula. Su hidrólisis a ADP + Pi libera una cantidad definida de energía que puede utilizarse, por ejemplo,

Un marco de educación en microbiología centrado en la niñez

para la biosíntesis.

Rendimiento del crecimiento: la cantidad de material celular formado a partir de una cantidad definida de sustrato.

Glucólisis: la vía más extendida de degradación del azúcar en microbios, plantas y animales.

Litotrófico: un tipo de metabolismo energético que utiliza donadores de electrones inorgánicos

Respiración anaeróbica: un tipo de metabolismo energético en el que se utilizan compuestos oxidados distintos del oxígeno molecular como aceptores de electrones (por ejemplo, nitrato, sulfato, Fe(III)).

Cadena de alimentación: un sistema cooperativo en el que organismos metabólicamente diferentes se abastecen entre sí con sustratos (sin ser comidos ellos mismos, como en una cadena alimentaria).