

3. Metabolismo

La fisiología comprende la nutrición, el metabolismo, el crecimiento, la reproducción y la muerte de las células fúngicas. También trata de la interacción de los hongos con el ambiente, vivo o inerte.

La energía requerida para el mantenimiento de la vida y la síntesis de los componentes celulares es obtenida por la transformación ordenada de las sustancias que ingresan a la célula. Éstas son modificadas por una serie de reacciones enzimáticas sucesivas, a través de rutas específicas que constituyen el metabolismo.

Las tres clases principales de transporte a través de la membrana citoplasmática son: difusión facilitada, transporte activo y canales iónicos. Uno de los mecanismos de transporte para la asimilación de los azúcares y aminoácidos es un sistema de baja afinidad con el soluto que conduce a la acumulación del mismo cuando está presente en alta concentración fuera de la hifa. Si la concentración en el medio es baja, actúa un sistema de proteínas de alta afinidad que requiere energía para la asimilación. Los canales iónicos son poros de la membrana que permiten el ingreso de iones específicos cuando están abiertos (1).

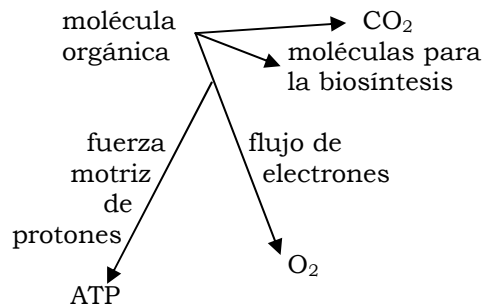
Las vías metabólicas tienen la función de proveer los precursores para los componentes celulares y obtener energía para los procesos de síntesis y otros que la requieran. Primero los nutrientes son rotos en pequeños fragmentos durante el catabolismo y luego convertidos por las reacciones del metabolismo intermediario en ácidos orgánicos y ésteres de fosfato.

La mayoría de los compuestos de bajo peso molecular que representan las unidades para sintetizar la célula, son aminoácidos, bases púricas y pirimidínicas, fosfatos de azúcares, ácidos orgánicos y otros metabolitos, algunos producidos al final de largas cadenas de reacciones. Estas sustancias sirven para la síntesis de las macromoléculas (ácidos nucleicos,

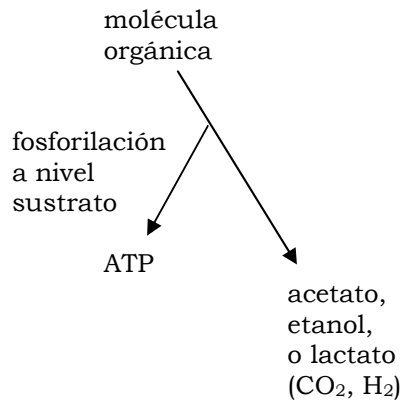
proteínas, materiales de reserva, polímeros de la pared celular) durante el anabolismo (2).

Estos organismos pueden dividirse de acuerdo a su metabolismo energético en tres grupos: los que únicamente pueden respirar (mohos, setas, etc), los que sólo fermentan (quitridios ruminales) y los que respiran o fermentan adaptándose al ambiente donde se hallan (levaduras y unos pocos mohos). El cuadro 3-1 muestra los tipos de metabolismo heterotrófico.

respiración aeróbica



fermentación



Cuadro 3-1. Tipos de metabolismo heterotrófico (2)

El metabolismo anaeróbico es siempre menos eficiente que la respiración, ya que la fermentación no aprovecha toda la energía del sustrato orgánico para la producción de ATP y se excreta el producto de degradación (etanol, ácido láctico, ácido acético). El crecimiento aeróbico, por otra parte, permite oxidar completamente una cierta fracción del sustrato y extraer así la máxima energía para convertir el resto del sustrato en masa celular. Si el objetivo del

cultivo microbiano es aumentar la biomasa, tal como en la producción de levadura de panadería, resulta ventajoso tener un crecimiento aeróbico con utilización completa del sustrato por respiración (3).

En la naturaleza, la mayor parte de la biomasa es descompuesta por los hongos aeróbicamente, aunque también participan bacterias e invertebrados. Las enzimas extracelulares por lo común degradan los polisacáridos y otros biopolímeros, a monómeros asimilables. El catabolismo es tradicionalmente dividido en: degradación de la glucosa, ciclo del citrato y almacenamiento de la energía química producida (ATP). La glucosa es fosforilada a glucosa-6-fosfato cuando ingresa a la célula y luego es convertida en piruvato. La principal vía metabólica es la ruta de la fructosa-1,6-difosfato o glicólisis, cuyo balance muestra la formación a nivel de sustrato de dos moléculas de ATP y dos de NADH_2 (transportador de hidrógeno). Otra es la ruta oxidativa de la pentosa-fosfato, la cual provee NADPH_2 (otro transportador de hidrógeno) y precursores para la síntesis de nucleótidos y aminoácidos. Estas vías también son utilizadas por los microorganismos fermentadores (2).

La oxidación del piruvato produce acetyl-CoA que entra en ciclo del citrato. Este ciclo completa la oxidación de los nutrientes generando CO_2 e hidrógeno, transportado por NADH_2 u otro nucleótido. También forma precursores de la biosíntesis. El ciclo del citrato es además la vía final para la oxidación de: las cadenas carbonadas de los aminoácidos después de la desaminación, y la acetyl-CoA proveniente de la degradación de los ácidos grasos.

Las enzimas de la respiración están en las mitocondrias. Cada molécula de NADH_2 proveniente de la degradación de la glucosa se reoxida con la ganancia de 3 moléculas de ATP. La secuencia del transporte de electrones en la membrana va desde la flavoproteína hasta el O_2 , mientras que los H^+ son bombeados fuera. Cuando el

oxígeno se reduce, requiere protones del citoplasma para completar la reacción, los que se originan en la disociación del agua.

El resultado neto es un gradiente de protones y un potencial electroquímico a través de la membrana mitocondrial, con una carga negativa en la parte interna y positiva en la externa. Este estado energizado de la membrana se expresa como fuerza motriz de protones. La energía puede ser usada directamente en el transporte de iones o la producción de los enlaces fosfato del ATP a través del sistema ATPasa anclado en la membrana de las mitocondrias (2).

Los quitridios anaeróbicos del rumen no contienen mitocondrias sino hidrogenosomas. Estos son orgánulos con doble membrana, a veces invaginada, donde ocurre la fermentación y se produce acetato, CO_2 , hidrógeno, además de ATP a nivel sustrato. Otros quitridios fermentan el sustrato con producción de ácido láctico.

Las levaduras, tal como *Saccharomyces cerevisiae*, pueden fermentar una molécula de glucosa o fructosa, produciendo dos de etanol y dos de CO_2 por la vía fructosa-difosfato y la descarboxilación del piruvato. El rendimiento energético es 2 moléculas de ATP por cada molécula de glucosa fermentada. En un medio rico en azúcares, la fermentación de la glucosa a etanol y CO_2 ocurre aún en condiciones aeróbicas (efecto Crabtree) (4).

Muchas especies de hongos asimilan el nitrógeno inorgánico en forma de iones nitrato, dependiendo de la resistencia a la toxicidad del nitrito y la producción de NADPH_2 . Casi todos asimilan iones amonio y la mayoría son capaces de sintetizar la totalidad de los aminoácidos requeridos para la síntesis de proteínas. El grupo amino es introducido por aminación directa de los cetoácidos (oxoglutarato, piruvato) o por transaminación que es la formación de un nuevo aminoácido a partir de glutamato y algunos otros. El agotamiento de la fuente de nitrógeno induce la esporulación en muchos hongos anamórficos y en algunos otros conduce a

la autólisis (6) pues los hongos responden a los cambios en la disponibilidad de nitrógeno con alteraciones morfo- y fisiológicas (9).

Otros nutrientes esenciales son fosfato, azufre, magnesio y potasio. Entre los fosfatos, solamente el monobásico es asimilado y la velocidad depende del pH del medio y el nivel de iones potasio. Los fosfatos pueden ser almacenados como polifosfatos. La mayoría de los hongos suele utilizar tanto el azufre orgánico como el inorgánico. También hierro, cobre, calcio, manganeso, cinc y molibdeno son imprescindibles en cantidades ínfimas, pues actúan como cofactores de enzimas y otras proteínas funcionales (5). Las dos maneras de incorporar hierro son la reducción y la quelación. Los hongos suelen sintetizar una reductasa con alta afinidad por los iones férricos y varios sideróforos (6).

Varias especies de hongos son capaces de solubilizar compuestos metálicos del suelo por excreción de protones y ácidos orgánicos, liberando fosfatos y cationes esenciales. La acción se detecta por los halos claros alrededor de las colonias desarrolladas sobre un medio adicionado de tales sustancias (7).

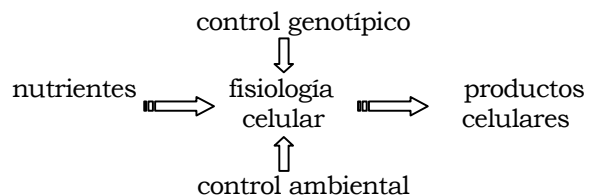
Los cationes metálicos son fuertemente adsorbidos por las paredes de la célula fúngica, particularmente en los hongos liquenizados, por un proceso de intercambio iónico (4). Algunos hongos concentran selectivamente metales pesados y arsénico (8).

En los hongos se ha demostrado la fijación heterotrófica de CO₂. El ciclo del ácido cítrico provee α -oxoglutarato y oxalacetato para la síntesis de aminoácidos y cuando estos intermediarios se agotan entran en juego las reacciones anapleróticas que los provee, las cuales implican la fijación de CO₂. Los hongos pueden sintetizar lisina a partir de ácido α -amino-adípico mientras que los mastigomicetos tienen como intermediario al ácido diamino-pimélico (4).

Para la síntesis de las proteínas, la información contenida en el ADN es transcrita en el ARN mensajero (ARN-m) monocatenario y los de transferencia (ARN-t). El ARN-m llega a los ribosomas donde los aminoácidos son reunidos en una cadena polipeptídica, según la secuencia determinada por el mismo durante su traducción. La síntesis implica la participación de los ARN-t que aportan los aminoácidos específicos, además de varias enzimas y ATP (3).

Las purinas y pirimidinas que constituyen los nucleótidos son construídas a partir de varios precursores. La ribosa necesaria para la síntesis del ARN se obtiene del ciclo de las pentosas. Una vez formados los ribonucleótidos, una reductasa los convierte en los desoxirribonucleótidos para la síntesis del ADN (2).

La síntesis de los polisacáridos de la pared fúngica requiere N-acetil-glucosamina o β -glucosa unidas a nucleótidos y son añadidas enzimáticamente a las cadenas en crecimiento. Los hongos pueden acumular lípidos como sustancia de reserva, también glicógeno, polialcoholes (glicerol, eritritol, manitol) y el disacárido trehalosa. Muchos hongos requieren vitaminas (tiamina, biotina) para su desarrollo, algunos necesitan ciertos aminoácidos, determinados ácidos grasos, purinas, pirimidinas, inositol, esteroides u otros factores de crecimiento (4).



Cuadro 3-2. Control del metabolismo microbiano (5)

En el metabolismo normal, todos los compuestos que requiere la célula se sintetizan en la cantidad justa. Este control se realiza por una serie de reacciones reguladoras estrictas que detienen la formación de productos intermedios y finales de una ruta metabólica, cuando un

compuesto dado alcanza determinada concentración. Sin embargo, existen mutantes en los que el mecanismo de regulación es tan defectuoso que hay una sobreproducción de algunos metabolitos y los excretan al medio, lo que es aprovechado en la producción industrial (3).

Los triglicéridos suelen acumularse en grandes cantidades en determinados mohos y levaduras (como *Fusarium* y *Candida utilis*). Varios mohos son usados en la producción industrial de ácidos orgánicos (cítrico, glucónico y otros). Las levaduras y unos pocos mohos producen vitaminas que pueden ser purificadas y algunos zigomicetos son fuente de carotenoides (4).

Los metabolitos secundarios son compuestos no requeridos para la biosíntesis celular ni participan en la obtención de energía, y por lo general son sintetizados en las últimas fases del ciclo de crecimiento. Tienden a acumularse pues los organismos productores no los degradan y con frecuencia son biológicamente activos, tales como los antibióticos penicilina y griseofulvina, el inmunosupresor ciclosporina, las micotoxinas aflatoxina y ocratoxina, los alcaloides del ergot y la psilocibina, el péptido letal amanitina y el regulador del crecimiento vegetal ácido giberélico. Los antibióticos y micotoxinas contribuyen a la supervivencia al inhibir la acción de los competidores que pudieran ocupar el mismo nicho ecológico (3). También estos metabolitos pueden mejorar la disponibilidad de nutrientes (agentes quelantes u otros) y proteger contra el estrés ambiental (pigmentos contra radiación UV) (9).

Las consecuencias biogeoquímicas del crecimiento micelial son:

- * solubilización de la estructura del suelo;
- * penetración de poros, fisuras y bordes de las vetas en rocas y minerales;
- * ruptura biomecánica de sustratos sólidos;
- * colonización y/o infección de plantas (endófitos, patógenos, micorrizas);

- * infección y/o colonización animal (simbiontes, patógenos, parásitos);
- * traslado de nutrientes orgánicos e inorgánicos; retención y traslado de agua;
- * redistribución asistida de bacterias;
- * producción de exopolímeros (útiles para otros organismos);
- * formación de cordones miceliales que acrecientan el traslado de nutrientes;
- * reservorio de nitrógeno y/o otros elementos (tal como en la degradación de la madera) (10).

Referencias

1. Robson G. 1999. En: Molecular Fungal Biology. Oliver R, Schweizer M, eds. University Press, Cambridge, p 164.
2. Madigan TM et al. 2003. Brock-Biology of Microorganisms. 10° ed. Prentice Hall, Upper Saddle River, NJ., cap. 5
3. Kavanagh K. 2011. Fungi: Biology and Applications. Wiley-Blackwell, Chichester, cap. 1
4. Carlile MJ, Watkinson SC, Gooday GW. 2001. The Fungi. 2ª ed. Academic Press, San Diego, cap. 3.
5. Moore D, Robson GD, Trinci APJ. 2011. 21 st Century Guidebook to Fungi. University Press, Cambridge, cap 10.
6. Howard DH. 1999. Clinical Microbiology Reviews 12: 394.
7. Sayer JA, Raggett SL, Gadd GM. 1995. Mycological Research 99 : 987.
8. Meharg AA. 2003. Mycol. Res. 107: 1253.
9. Tudzynski B. 2014. Frontiers in Microbiology vol. 5, art. 656.
10. Gadd GM. 2007. Mycological Research 111: 3-49.