
METABOLISMO AUTOTROFICO Y HETEROTROFICO EN LOS MICROORGANISMOS

A. SANCHEZ-MARROQUIN

Discurso inaugural como Vicepresidente de la Sociedad, en 1949.

Por mucho tiempo se ha discutido si las formas de vida autotrófica y heterotrófica constituyen en realidad dos sistemas opuestos, bien definidos, del metabolismo microbiano y esta discusión ha llegado a convertirse en uno de los problemas fundamentales de la Microbiología. Es por esta razón que deseamos presentar, siquiera en unas pocas líneas, los aspectos sobresalientes de ambas formas metabólicas, pues de su justa apreciación derivará, indudablemente, una mejor interpretación de ambos grupos de microbios y de los fenómenos concomitantes que tales aspectos representan.

Es común admitir, aun entre microbiólogos destacados en el campo de la investigación científica o la docencia (Stephanson, 1939; Werkman y Wood, 1942a y 1942b; Van Neil, 1943; Anderson, 1946; Porter, 1947) que los microorganismos autotróficos representan formas primitivas de vida. Otros biólogos han llegado, incluso, a considerarlos como supervivientes de las primeras formas de vida puesto que, según ellos, su simplicidad estructural y metabólica no deja lugar a dudas respecto a esta aseveración.

Entre los rasgos principales de tales formas microbianas, que hasta cierto punto podrían indicar primitivismo, se han enumerado los 6 siguientes:

- 1°. Su única fuente de energía es la oxidación de materiales inorgánicos sencillos como azufre, amoníaco, nitritos, fierro, manganeso, hidrógeno, metano, monóxido de carbono y otros.
- 2°. El CO₂ es la única e *irreemplazable* fuente de carbono, puesto que ningún otro material carbono puede ser consumido.
- 3°. No siguen las mismas leyes que otras células vivas superiores puesto que su metabolismo es muy especial, como corresponde a individuos autosuficientes capaces de vivir en medios puramente inorgánicos a expensas de materiales que resultarían inconvenientes para la mayoría de las células más diferenciadas; en otras palabras, que su metabolismo es diferente del que tienen los organismos heterotróficos (Stephanson, 1939).
- 4°. Muestran simplicidad morfológica y nutritiva, en tal virtud, representan el probable punto de partida en la evolución de los seres vivos.
- 5°. Carecen, según Meyerhof (1916a y b y 1917), de metabolismo orgánico propio, puesto que son incapaces de utilizar la materia orgánica ya elaborada, y
- 6°. Pueden efectuar eslabonamientos de C a C cuando ambos componentes se originan de C inorgánico (Werkman, 1946).

Hasta aquí las características fundamentales de este grupo de microorganismos. Pero recordemos que el grupo constituye, en realidad, un conjunto heterogéneo de representantes con características metabólicas muy particulares que concretamente podrían reducirse a 2 formas fundamentales: a) los que utilizan energía química en la realización de sus necesidades metabólicas y a los cuales se ha denominado quimio-sintéticos o anoroxidantes y b) los que utilizan la energía radiante y reciben el nombre de fotosintéticos.

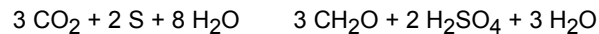
Los primeros constituyen el grupo más numeroso teniendo como géneros representativos: *Nitrosomonas*, *Nitrosococcus*, *Nitrobacter*, *Thiobacillus*, *Methanomonas*, *Carboxydomonas*, *Hydrogenomonas*, *Leptothrix* y otros menos importantes. Estas formas asimilan directamente el CO₂ de la atmósfera, obteniendo así el C indispensable e insustituible para su metabolismo, en tanto que la energía necesaria para que esta asimilación se realice la obtienen de la oxidación de sustancias inorgánicas o compuestos sencillos del C, es decir, de transformaciones químicas diversas.

Los segundos o sean los fotosintéticos, forman el grupo más reducido; también asimilan directamente el CO₂ de la atmósfera pero la energía para la asimilación la obtienen de la luz solar, semejándose en esto a las plantas fotosintéticas. Contienen pigmentos específicos semejantes a la clorofila que existe en las plástidas de las plantas verdes superiores y en este sentido, Engelman, desde 1883, supuso que tales pigmentos o sean la bacterioclorina o bacterioclorofila y la bacteriopurpurina, conferían a las bacterias propiedades particulares, como, por ejemplo, la sensibilidad a las radiaciones y la relación de esta sensibilidad con la motilidad.

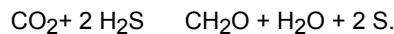


Alfredo Sánchez-Marroquín
Vicepresidente de la Sociedad en 1949.

Posteriormente, dichas bacterias fueron objeto de estudios más minuciosos con respecto a la influencia de sus pigmentos sobre su fisiología general. En un principio se creyó que realizaban solamente reacciones quimiosintéticas, como las estudiadas por Winogradsky en otras bacterias del azufre, pero después se descubrió que la luz desempeñaba papel importante en los fenómenos de síntesis y así Van Niel, desde 1931, llegó a la conclusión de que las transformaciones efectuadas por los organismos de la familia *Rhodobacteriaceae*, eran de tipo fotosintético. Por cultivos en medios especiales carentes de materia orgánica y en condiciones estrictas de anaerobiosis, obtuvo 15 cepas de bacterias púrpuras y cuatro de bacterias verdes, que sujetó a estudios particulares hasta el año de 1937, concluyendo que las primeras realizaban una reducción del CO₂ de la manera siguiente:



en tanto que las bacterias con pigmento verde la realizaban así:



Como se ve, las bacterias de color púrpura utilizan el azufre elemental mientras que las de color verde emplean el ácido sulfhídrico, produciéndose en ambos casos formaldehído, que puede ser utilizado para la síntesis de materiales complejos.

Ambas bacterias, las púrpuras y las verdes, pertenecen a la familia *Thiorhodaceae* de Molisch que equivale a la subfamilia *Chromatioideae* en la clasificación de Bergey y asociados, con los géneros *Thiocapsa*, *Thiocystis*, *Thiosarcina*, etc.

Por otra parte, el mismo Van Niel señala a las bacterias de la familia *Athiorhodaceae* como capaces de reducir fotosintéticamente el CO₂ a formaldehído, utilizando substancias como el CO₂, ácido butírico, bicarbonato, etc., en presencia de la luz.



o bien:



Esta familia (*Athiorhodaceae*) corresponde a la subfamilia *Rhodobacterioideae* en la clasificación de Bergey y contiene organismos con bacteriopurpurina, pero sin gránulos de azufre, agrupados en los géneros *Rhodocystis*, *Rhodobacterium*, *Rhodobacillus*, *Rhodovibrio*, etc., que pueden desarrollarse anaeróbicamente en medios simples, inorgánicos, que contengan a la vez ácidos orgánicos sencillos, reduciendo el CO₂ fotosintéticamente por medio de esos materiales orgánicos.

Según lo anteriormente expuesto, tanto las bacterias de la familia *Thiorhodaceae* como las que pertenecen a la familia *Athiorhodaceae*, efectúan procesos de síntesis a partir de materiales sencillos utilizando la luz como fuente de energía y produciendo como compuesto intermediario el formaldehído, por lo cual se considera al proceso como fotosintético y no como una simple quimiosíntesis. La diferencia entre tal proceso y el de las plantas superiores estriba en que no hay desprendimiento de oxígeno y en que el agente reductor no es solamente el agua, sino el ácido sulfhídrico, el hidrógeno, etc.

También se han encontrado en estas bacterias pigmentos semejantes a los de las plantas verdes, como las bacterioclorofilas... y.., que difieren de las clorofilas.. y.., por estar oxidadas y tener una molécula de agua. Así, la bacterioclorofila... tiene por fórmula: C₅₅H₇₂O₆N₄Mg.H₂O; y la bacterioclorofila... está estrechamente relacionada con la clorofila, según Fischer y Lambrecht.

También se conoce la existencia de la bacteriopurpurina así como la de pigmentos parecidos a los carotenos, como la espiriloxantina y otro pigmento similar a éste, pero todavía no bien estudiado. La espiriloxantina tiene por fórmula C₄₈H₆₆O₃ y presenta un oxhidrilo, quince dobles ligaduras y ningún grupo carboxílico.

En resumen, las actividades de las bacterias fotosintéticas pueden esquematizarse como sigue:

a) Familia *Thiorhodaceae* (*Chromatioideae*) que comprende a las bacterias verdes que utilizan como agente

reductor el ácido sulfhídrico y a las bacterias púrpuras, que utilizan tanto este ácido como el azufre elemental para reducir el CO₂ a formaldehído y

b) Familia *Athiorhodaceae* (*Rhodobacterioideae*) que utiliza como agentes reductores a diversos ácidos orgánicos, hidrógeno y otros materiales.

Como se ve, son 2 los grupos que pueden subdividirse las bacterias autotróficas, representando así, 2 sistemas diferentes dentro del metabolismo autotrófico.

Ahora bien las bacterias *heterotróficas*, por otra parte, son aquellas que derivan su C y energía de varios compuestos orgánicos ya elaborados y más o menos complejos y comprenden las bacterias fijadoras del N atmosférico, los microorganismos que utilizan el N combinado, los que reducen los nitratos, los que atacan la celulosa, los que descomponen la urea y los ácidos úrico e hipúrico; los microbios patógenos del hombre, de los animales y de las plantas, los saprófitos, etc., es decir, la inmensa mayoría de microorganismos que viven a expensas de otros seres o de materiales orgánicos diversos, que se han considerado incapaces de utilizar el CO₂ atmosférico y obtener energía de la oxidación de materiales inorgánicos.

Así, pues, aparentemente, el metabolismo de estos 2 grandes grupos microbianos es no sólo diferente sino hasta antitético y distinguiría las 2 formas de vida por antonomasia, comprendiendo a 2 grupos de seres: los que sólo viven a expensas de materiales inorgánicos formando con ellos todo su material celular y sus reservas nutritivas y los que utilizan la materia orgánica ya elaborada. Sin embargo, tal separación absoluta ya no es posible por los motivos que más adelante expondremos.

Excluiremos a las plantas superiores fotosintéticas y nos concretaremos a la discusión de los grupos microbianos autotróficos, respecto a su decantada simplicidad y a su posible papel como origen ancestral de las formas de vida más complejas.

Quizá solamente 3 de las características que se han atribuido a los microorganismos autótrofos sean las que en realidad puedan admitirse y serían las siguientes: a) su única fuente de energía es la oxidación de materia inorgánica, pero esto solamente cuando dicho material resulte irremplazable; b) pueden efectuar eslabonamientos entre dos o más compuestos carbonados cuando estos se originan de C inorgánico y c) el CO₂ es la única fuente de C, siempre y cuando el propio CO₂ constituye un requerimiento específico, es decir, que no puede ser substituido por otro compuesto sencillo del C.

En este sentido solamente 3 géneros se ajustarían más o menos a tales condiciones: *Nitrosomonas*, *Nitrobacter* y sobre todo, *Thiobacillus*, pues los demás géneros señalados difícilmente cumplirían estos requisitos en forma estricta.

Tomemos, para la discusión, el género *Thiobacillus* que hemos considerado como más propiamente autotrófico entre todos los grupos. Es obvio que no todas las especies del género se sujetan a las condiciones establecidas, pues posiblemente, como lo hace notar Umbreit (1947) sólo 2 especies son estrictamente autótrofas en el sentido que se le ha dado al vocablo: *Th. thiooxidans* y *Th. thioparus*. El primero ha sido el más estudiado y de él se han expuesto las particularidades siguientes:

- 1ª. Oxida S a H₂SO₄ (Waksman y Joffe 1922, Waksman y Starkey, 1923) a un pH de 5 y aun menor de 0, pudiendo crecer perfectamente en una solución de H₂SO₄ al 5 ó 7%. Al oxidar el S obtienen energía por la oxidación CO₂
- 2ª. Si se excluye el CO₂, pero se administra S elemental, no hay crecimiento.
- 3ª. Ningún compuesto del C puede substituir al CO₂ como fuente de C.
- 4ª. Ningún material, excepto el S, puede servirle como fuente energética.
- 5ª. El azufre, siendo insoluble en el agua es, sin embargo, perfectamente utilizado por esta bacteria, lo cual resulta difícil de interpretar y en aparente contradicción con el principio de que todo material, para ser asimilado, tiene que ser soluble.

Con estas características tan extraordinarias y específicas podría el biólogo formularse las mismas preguntas que ha discutido Umbreit (1947); ¿representa este organismo una forma diferente de vida?; ¿es un ejemplo

superviviente de las primeras manifestaciones vitales?; ¿se ajusta también a aquellos principios básicos válidos para todas las otras formas biológicas?

Compete a la bioquímica comparada del futuro, como decíamos en esta misma sala al ocuparnos de las levaduras de la demolición anoxibiótica de la glucosa (Sánchez-Marroquín, 1948), resolver o por lo menos discutir con mayores y mejores bases, tales conjeturas.

Analicemos por ahora algunos de los hechos que lógicamente se refieren a algunos de estos problemas:

- 1) Si bien el S es insoluble en el agua y no puede ser hidrolizado a materiales más sencillos, la bacteria, en cambio, tiene su propio solvente del S en forma de glóbulos de una grasa no saturada acumulada en los polos de la célula, según se ha comprobado (*Umbreit et al.*, 1942a 1942b, Knaysi, 1943) y con ella solubiliza el S que está entonces en condiciones de ser asimilado por la célula, al mismo tiempo que hay una relación directa entre ésta y la partícula de azufre (Vogler y Umbreit, 1941).
- 2) La respiración de *Th. thiooxidans* en presencia de azufre (Vogler, LePage Umbreit, 1942) comprende el concurso del citocromo o Sistema Warburg-Keilin, es decir, el S es oxidado por un sistema citocromo típico, tal como en las oxidaciones que acontecen en algunos citocromos superiores.
- 3) Al estudiar el material energético almacenado en el proceso quimiosintético, Vogler y Umbreit (1942), demostraron que como resultado de la oxidación del S por el sistema citocromo, hay un paso de electrones del S al O con formación de fosfatos ricos en energías, fosfatos que por otra parte también ocurren corrientemente en las células heterotróficas, constituyendo el eslabón que une a 2 procesos energéticos opuestos (energía consumida-energía liberada). Durante la oxidación del S, por tanto, la energía obtenida se convierte en energía de fosforilación y después es liberada durante la fijación del CO₂ hecho que fue asimismo comprobado por Vogler (1942a) al observar que durante la oxidación de S en ausencia de CO₂ los fosfatos eran liberados por la célula.
- 4) Cuando no hay S en el medio de *Thiobacillus* desarrollan su propio metabolismo (Vogler, 1942b) que consiste en la hidrólisis de un polisacárido previamente sintetizado, hidrólisis en la que participan un intermedio fosforilado como en las células heterotróficas (LePage, 1942; LePage y Umbreit, 1943a y 1943b). Asimismo, otros materiales orgánicos como la volutina son oxidados a CO₂.
- 5) Existen factores de crecimiento en las células de las bacterias del S (O'Kane, 1942) especialmente en forma de las vitaminas del complejo B. Por otra parte, el ácido nicotínico ocurre en forma de Coenzima I o DPN. (LePage y Umbreit, 1943a) y posiblemente se encuentran además, fructosa 1-6-difosfato, ácido fosfoglicérico, fructosa-6-fosfato glucosa-6-fosfato y glucosa-1-fosfato.
- 6) Se ha aislado un ATP (LePage y Umbreit, 1943a y 1943b) semejante al adenosín-5-trifosfato de las células heterotróficas, pero en realidad correspondiendo a un adenosín-3-trifosfato, por lo que puede considerarse como un nuevo ATP. Correlativamente, se ha demostrado que algunos tejidos vegetales y bacterias autotróficas fotosintéticas poseen un ATP de este tipo de modo que esto los distingue de los autotróficos quimiosintéticos que poseen un ATP ordinario (Albaum y Umbreit, 1943).
- 7) Respecto a los fosfatos y su papel en estos casos, tres suposiciones son dignas de mencionarse: a) "que aquellos organismos, ya sean quimio o fotosintéticos, cuya única fuente de C sea el CO₂, poseen un ATP diferente del animal y el de otros tejidos bacterianos" (Umbreit 1947) quedando para investigación futura si esto es una diferencia básica o fundamental, o puramente circunstancial; b) que la fotosíntesis emplea los fosfatos ricos en energía como portadores de ésta (Emerson *et al.*, 1944) y que el resultado de la absorción de la luz por la clorofila es la formación de dichos fosfatos ya que las otras reacciones de la fotosíntesis (producción de O₂ fijación y reducción del CO₂ y síntesis Celular) se podrían realizar sin el concurso de la luz, si fuera posible substituir en el sistema, los fosfatos ricos en energía que resultan de la acción de la energía radiante sobre la clorofila y c) que el papel de los ester-fosfatos en la fotosíntesis, según ha sido explicado por Lipmann y Tuttle (1945), comprendería un ciclo de fosforilación de un carboxilo, carboxilación reductiva, e hidrogenación a un hidroxácido. En este sentido Lardy y Elvehjem (1945) han discutido algunas de las teorías de la fosforilación para explicar la fotosíntesis.
- 8) Existen evidencias para admitir que las bacterias autotróficas también fijan el CO₂ por medio de un mecanismo reductivo como en las plantas superiores (van Niel, 1941). La fijación del CO₂ por las formas fotosintéticas puede ser una reacción "obscura" y la diferencia principal entre los autótrofos fotosintéticos y

los quimiosintéticos estaría en la naturaleza de la fuente energética necesaria para la asimilación. Las reacciones en la luz serían responsables de la reducción de los grupos carboxilo formados durante la reacción oscura (Ruben, 1943).

- 9) Las experiencias con *T. thiooxidans* y con las bacterias fotosintéticas sugieren asimismo que la asimilación del CO₂ conduce a la formación de uno o un número limitado de compuestos orgánicos, los cuales, por transformaciones secundarias, dan origen a todos los demás compuestos celulares, lo que está de acuerdo, según Clifton (1946), con lo postulado para los organismos heterotróficos, indicando esto una unidad de acción en la naturaleza. Respecto a este tema, juzgamos necesario indicar que ya van Niel (1941, 1944) Katz *et al.* (1942) y Wassink (1942) ha explicado ampliamente la fotosíntesis bacteriana y que Foster (1944) ha aislado varias cepas de bacterias fotosintéticas no sulfuradas que reducen el CO₂ por medio del H obtenido de la deshidratación de algunos alcoholes.

Los hechos e hipótesis hasta aquí enumerados nos están demostrando claramente que no existe tal diferencia biológica esencial entre *Th. thiooxidans*, organismos típicamente autotrófico y las células heterotróficas superiores y también, que no hay tal simplicidad metabólica puesto que las funciones principales ocurren de manera idéntica a algunas heterotróficas.

Por otra parte, analicemos lo que acontece con algunos microorganismos heterotróficos que son capaces de asimilar el CO₂ atmosférico, a la manera autotrófica.

Ya Werkman y Wood (1942) establecieron que la distinción entre auto y heterotróficos es menos evidente en la actualidad y que no sabe por qué estos últimos requieren fuentes complejas de C cuando son capaces de utilizar también el CO₂. Igual opinión sustentan otros notables investigadores (Carson y Ruben, 1940; Barket *et al.*, 1940; Slade *et al.*, 1941).

La existencia de la asimilación heterotrófica del CO₂ es de suma importancia, pues demuestra que aún cuando estos microorganismos pueden efectuar esa función, el CO₂ sin embargo, no es única fuente de C, pues para substituir precisan la concurrencia de materiales orgánicos diversos, quizá porque carezcan de los factores indispensables para utilizar materiales inorgánicos o de aquellos que los facultarían para aprovechar la energía que de esto se deriva, o bien, por su incapacidad para sintetizar factores de crecimiento esenciales o algún otro material o estructura molecular indispensable en su metabolismo.

Por el contrario, no es posible aceptar categóricamente que los autotróficos no fijen el CO₂ de manera semejante a los heterotróficos, por un proceso químico endergónico no fotosintético, puesto que estos mecanismos se desconocen en su manifestación más esencial.

La asimilación heterotrófica del CO₂ no es un hecho nuevo. Wood y Werkman y colaboradores (1940a, 1940b, 1941) se han ocupado extensamente de su estudio y llegaron a comprobar (Wood *et al.* 1941a y 1941b) en el tejido hepático, empleando isótopos de C (C¹³), que el CO₂ puede fijarse sobre algunos ácidos orgánicos como el fórmico, el succínico y el propiónico, localizándose exclusivamente en los carboxilos. Los mismos investigadores, asociados de Hemingway y Nier (1942) localizaron el C isotópico en malatos y fumaratos. Asimismo, Evans y Slotin (1940) al estudiar el papel del oxalacetato en el ciclo cítrico empleando el C¹¹ lograron establecer la presencia del carbón radioactivo en el ácido alfa-ceto-glutárico en el hígado de pichón, mediante la fijación heterotrófica del CO₂ en tanto que Ruben y Kamen (1940) demostraban que el C fijado por algunas levaduras se localiza también en el carboxilo. Estos hechos dieron la prueba experimental que necesita la hipótesis de Wood y Werkman.

Algunos protozoos como *Trypanosoma lewisi* (Searle y Reiner, 1941) pueden también fijar el CO₂ con formación de ácidos succínico, láctico, pirúvico y acético. Kleinzeller (1941) estudió la formación de ácido succínico en levaduras, por fijación del CO₂ y Kalnitzky y Werkman (1944) han demostrado la síntesis de ácido succínico a partir de pirúvico y CO₂, suponiendo que la energía necesaria para la fijación del CO₂ se libera de la hidrólisis del trifosfato de adenosina. Más recientemente, Lipman (1945) y Utter *et al.* (1945) han ideado otro mecanismo diferente al explicado por Wood y Werkman para la fijación del CO₂ en el carboxilo de compuestos C₃. Este mecanismo comprende 2 fases: reducción del CO₂ a formato y reacción entre éste y el acetil-fosfato para formar piruvato y fosfato inorgánico.

Por nuestra parte (Sánchez-Marroquín y del Río, 1948) hemos observado la asimilación heterotrófica del CO₂ en *Saccharomyces carbajali* que en este sentido presenta una actividad superior a *Saccharomyces cerevisiae* var.

ellipsoideus, *Zygosacharomyces acidifaciens* y algunas levaduras de los géneros *Torulopsis* y *Hansenula* aisladas del jugo de naranja. Por último, Foster *et al.* (1940), citados por Buchanan, (1946), descubrieron que *Rh. nigricans* y *Aspergillus niger* fermentan la glucosa y la sacarosa en presencia de $C_{11}O_2$ con formación de los ácidos isotópicos, fúrmárico y cítrico, respectivamente.

Como se ve la fijación del CO_2 por organismos estrictamente heterotróficos es un hecho plenamente demostrado, de ocurrencia más o menos general y cuyo mecanismo comprende 2 manifestaciones principales: a) fijación sin eslabonamiento de C a C y b) fijación mediante eslabonamientos de C a C que a su vez comprende 2 aspectos; adiciones en C_1 y C_3 , que son las más frecuentes en las bacterias y levaduras y reacciones de fijación de índole diversa que ocurren en diversos microorganismos (Wood y Werkman, 1940). Recientemente se han señalado además evidencias de fijación por adiciones en C_2 y C_1 (Utter, Lipmann y Werkman, 1945) y en C_5 y C_1 (Ochoa, 1945). El mecanismo de fijación del CO_2 en diferentes compuestos por diversos tejidos animales ha sido revisado por Wood (1946).

Es aparente, entonces, que la fijación heterotrófica del CO_2 ocurre en un gran número de reacciones, siendo el mecanismo mejor establecido aquel en el cual se forma un ácido dicarboxílico de 4 átomos de C, como resultado de la condensación de CO_2 y un compuesto tricarbonado que generalmente es el ácido pirúvico.

Como la meta final en la oxidación de glúcidos es la obtención de energía consecuentemente a las pérdidas sucesivas de CO_2 la existencia de un mecanismo de fijación de ese compuesto deberá tener lógicamente una extraordinaria significación metabólica. Así, por ejemplo, de acuerdo con Stotz (1945) "de todos los mecanismos esquematizados para el metabolismo de los piruvatos, la fijación del CO_2 tiene el soporte más fuerte de los experimentos fisiológicos". De esta manera, la carboxilación del pirúvico a ácido oxalacético, por ejemplo, es una reacción fundamental en la fijación del CO_2 (Baker y Doudoroff 1946).

El proceso de la fijación heterotrófica del CO_2 es también de la mayor importancia para los animales superiores al suministrarles un medio para la producción de substancias necesarias en los procesos catalíticos del metabolismo intermedio (Landy y Elvehjem, 1945).

Aunque la amplitud del fenómeno de la asimilación de CO_2 y las fases que comprende en las formas de vida animal y vegetal varía grandemente, la existencia de un vestigio fotosintético en las reacciones respiratorias ha requerido, según Buchanan (1946), la adopción de un alterado punto de vista hacia la significación de CO_2 en el metabolismo.

Hasta ahora nos hemos concretado a señalar las peculiaridades de ambas formas de metabolismo microbiano sin encontrar en realidad una diferencia clara entre las dos o una explicación satisfactoria a la posible única diferencia fundamental: que los microorganismos autotróficos pueden eslabonar 2 ó más compuestos carbonados inorgánicos, entre sí.

Por lo demás, existen, como en muchos otros casos biológicos en los que se discuten diferencias esenciales o clave, algunas formas que marcan una verdadera transmisión entre ambos metabólicos. Así tenemos, por ejemplo, el caso de 2 bacterias anaerobias que utilizan el CO_2 para formar ácido acético: *Cl. aceticum* y *Cl. acidi-urici*. La primera, estudiada por Wieringa, en 1940 (cit. por Werkman y Wood, 1942), ha sido interpretada como autótrofa que perdió su propiedad de sintetizar algún constituyente orgánico esencial pero que es capaz de vivir como heterótrofa si dispone de azúcares en el medio. La segunda, en cambio, es heterótrofa típica pero presenta la capacidad autotrófica de sintetizar materiales atacando compuestos púricos anaeróbicamente, para formar ácido acético, amoníaco y CO_2 (Barker *et al.*, 1940) mediante la utilización del CO_2 por lo que puede interpretarse como heterótrofa que forma una cadena carbonada a partir de compuestos C_1 , es decir, como los autotróficos.

Igual sucede con *Cl. thermoaceticum* (Barker, 1944; Barker y Kamen 1945) y *Butyribacterium rettgeri*; que también forman ácido acético por fijación del CO_2 (Barker y Hass, 1944; Barker *et al.*, 1945), el primero utilizando glucosa y el segundo, lactatos.

Citaremos, por último, otra bacteria, *Vibrio desulfuricans*, causante de la reducción anaerobia de los sulfatos a H_2S , que había sido considerada como heterotrófica estricta, pero que Butlin y Adams (citados por Smith, 1948) han recientemente clasificado como autotrófica facultativa, lo que lógicamente está indicando la existencia de otra forma de transición.

Tales transiciones, por tanto, indican una vez más que no puede haber una separación estricta entre los 2 tipos de metabolismo, pues hasta es posible distinguir formas intermedias como las "heterotróficas facultativas" y las "autotróficas facultativas".

Por otra parte, la investigación moderna con isótopos del C, al profundizar en el mecanismo íntimo de la fijación heterotrófica del CO₂, ha abolido realmente los antiguos puntos de vista que permitían la distinción entre la vida vegetal y la animal. (Buchanan y Hastings, 1946).

Algunos de los hechos que hemos apuntado nos indican elocuentemente que debemos descartar por inexactas ciertas afirmaciones de carácter general, que es frecuente encontrar en algunos libros de texto nacionales y extranjeros tales como los siguientes: "la fotosíntesis es la síntesis de materia orgánica en las plantas verdes con la ayuda de la luz solar, representando tal proceso la única fuente de materia orgánica que existe sobre la tierra" o bien, "la asimilación del CO₂ es un proceso limitado exclusivamente a la fotosíntesis de las plantas con clorofila".

Tampoco es posible admitir, según lo expuesto, que el autotrofismo, y el heterotrofismo representan hechos biológicos claramente antitéticos.

Por último, es posible y hasta conveniente admitir los términos "autotrófico" y "heterotrófico", refiriéndose al metabolismo microbiano, como expresiones de gran valor práctico aunque en realidad difíciles de aplicarse con propiedad y con todas las reservas que los hechos que hemos revisado, exigen en la actualidad.

De la revisión aquí presentada se pueden resumir los siguientes hechos principales respecto a los fenómenos de auto y heterotrofismo:

a) No existe una distinción fundamental, exclusiva, absoluta, entre los metabolismos auto y heterotrófico. Ciertas expresiones comunes aplicadas a tales fenómenos no tienen ya la validez que las caracterizaba.

b) Las bacterias autotróficas no son las formas simples de vida que se había pensado, pues su metabolismo es tan complicado como el de cualquier otra célula altamente diferenciada y se ajusta perfectamente a los principios básicos válidos para toda manifestación biológica.

c) La suposición de que los autotróficos representan formas supervivientes de las primeras formas de vida no aparece bien fundamentada y, por lo tanto, su adopción es puramente especulativa.

d) Existen evidencias para admitir que algunas de las bacterias autotróficas del S fijan el CO₂ en virtud de un mecanismo reductivo semejante al de las plantas superiores. De esto se desprende que los fenómenos fotosintéticos en ambos grupos, representan en realidad una unidad de acción de gran significación biológica. Asimismo, existen vestigios fotosintéticos en las reacciones respiratorias de muchas células.

e) La significación biológica de la fijación heterotrófica del CO₂ es extraordinaria, pues ya no es posible considerar a este gas como un simple producto final en diversos procesos celulares, sino como un compuesto esencial en el metabolismo de todas las células, puesto que al fijarse interviene en diversas reacciones antes insospechadas.

f) La investigación moderna por el método isotópico, al ocuparse de la asimilación heterotrófica del CO₂ ha demostrado que muchos puntos de vista que permitían la distinción entre las formas de vida vegetal y animal, no puede ya sostenerse a la luz de los descubrimientos recientes.

Esta breve exposición de algunos de los principales hechos referentes al metabolismo auto y heterotrófico de los microorganismos nos puede confirmar, en cierto modo, que su estudio constituye uno de los problemas fundamentales de la Microbiología en particular y de la Biología en general, en lo que ésta tiene de apreciación dinámica, prometedora de grandes realizaciones.

REFERENCIAS

ALBAUM, H. A. y W. W. UMBREIT. 1943. Phosphorus transformations during the development of the oat embryo. *Am. Jour. Botany*, 30: 553-558.

ANDERSON, C. G. 1946. *An introduction to bacteriological chemistry*. 2ª Ed. Williams and Wilkins. Baltimore.

- BARKER, H. A. 1944. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S., 30: 88-90. Cit. por Barker y Doudoroff (1946).
- BARKER, H. A y M. DOUDOROFF. 1946. Bacterial Metabolism. Ann. Rev. Biochem., 15: 475-504.
- BARKER, H. A. y V. HASS. 1944. *Butyribacterium*, a new genus of Gram positive, non sporulating anaerobic bacteria of intestinal origin. Jour. Bact., 47: 301-305.
- BARKER, H. A., y M. D. KAMEN. 1945. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S., 31: 219-225, Cit. por Barker y Doudoroff (1946).
- BARKER, H. A., M. D. KAMEN y V. HASS. 1945. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S., 31: 355-360. Cit. por Barker y Doudoroff (1946).
- BARKER, H. A., S. RUBEN. y J. V. BECK. 1940. Ibid., 26: 477. Cit. por Werkman y Wood (1942b).
- BUCHANAN, J. M., y A. B. HASTINGS. 1946. The use of isotopically marked carbon in the study of intermediary metabolism. Physiol. Revs., 26: 120-155.
- CARSON, S. F., y S. RUBEN. 1940. Proc. Natl. Acad. Sci., 26: 422. Cit. por Buchanan y Hastings (1946).
- CLIFTON, C. E. 1946. Microbial assimilations. Adv. in Enzymol., 6: 269-308.
- EMERSON, R. L., J. F. STAUFFER, y W. W. UMBREIT. 1944. Relationships between phosphorylation and photosynthesis in *Chlorella*. Am. Jour. Botany, 31: 107-120.
- EVANS, E. A. JR., y L. SLOTIN. 1940. The utilization of carbon dioxide in the synthesis of ketoglutaric acid. Jour. Biol. Chem. 136: 301-302.
- FOSTER, J. W. 1944. Oxidation of alcohols by no-sulphur photosynthetic bacteria Jour. Bact., 47: 355-372.
- FOSTER, J. W., S. F. CARSON, S. RUBEN y M. D. KAMEN. 1940. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S., 27: 590. Cit. por Buchanan y Hastings (1946).
- KALNITZKY, G., y C. H. WERMAN. 1944. Enzymatic decarboxilation of oxalacetate and carboxilation of pyruvate. Arch. of Biochem., 4: 25-40.
- KATZ, E., E. C. WASSINK y R. DORRESTEIN. 1942. On some methodical problems in the study of photosynthesis of unicellular organisms. Enzymologia, 10: 269-284.
- KLEINZELLER, A. 1941. The formation of succinic acid in yeast. Biochem. Jour., 35: 495-501.
- KNAYSI, G. 1943. A cytological and microchemical study of *Thiobacillus thiooxidans*. Jour. Bact., 46: 451-461.
- LARDY, H. A. y C. A. ELVEHJEM. 1945. Biological oxidations and reductions. Ann. Rev. Biochem., 14: 1-30.
- LEPAGE, G. A. 1942. The biochemistry of autotrophic bacteria. The metabolism of *Thiobacillus thiooxidans* in the absence of oxidizable sulfur. Arch. Biochem., 1: 255-262.
- LEPAGE, G. A. y W. W. UMBREIT. 1943a. Phosphorylated carbohydrate esters in autotrophic bacteria. Jour. Biol. Chem., 147: 263-271.
- LEPAGE, G. A. y W. W. UMBREIT. 1943b. The occurrence of adenosine-3-triphosphate in autotrophic bacteria. Jour. Biol. Chem., 148: 255-260.
- LIPMANN, F. y L. C. TUTTLE. 1945. On the condensation of acetylphosphate with formate or carbon dioxide in bacterial extracts. Jour. Biol. Chem., 158: 505-519.
- MEYERHOF, C. 1915a. Untersuchungen über den Atmungsvorgang nitrifizierender Bakterien. I. Arch. ges. Physiol., 164: 353-427.
- MEYERHOF, O. 1916b. Untersuchungen über den Atmungsvorgang nitrifizierender Bakterien. II Beeinflussungen der Atmung des Nitrat-bildners durch chemische Substanzen. Arch. ges. Physiol., 165: 229-284.

- MEYERHOF, O. 1917. Untersuchungen über den Atmungs Vorgang nitrifizierender Bakterien. III Die Atmung des Nitribildners und ihre Beeinflussung durch chemische Substanzen. Arch. ges. Physiol., 166: 240-280.
- OCHOA, S. 1945. Isocitric dehydrogenase and carbon dioxide fixation. Jour. Biol. Chem., 159: 243-244.
- O'KANE, D. J. 1942. The presence of growth factors in the cells of autotrophic sulfur bacteria. Jour. Bact., 43: 7.
- PORTER, J. R. 1947. Bacterial Chemistry and Physiology. John Wiley and Sons. New York.
- RUBEN, S. 1943. Photosynthesis and phosphorylation. Jour. Am. Chem. Soc., 65: 279-282.
- RUBEN, S. y M. D. KAMEN. 1940. Radioactive carbon in the study of respiration in the heterotrophic systems. Proc. Nat. Acad. Sci., 26: 418-422.
- SÁNCHEZ-MARROQUÍN, A. 1948. Levaduras de la Demolición anoxibiótica de la glucosa. Ciencia 9: 153 -160.
- SÁNCHEZ-MARROQUÍN, A. y C. DEL RÍO. 1949. Estudios sobre la microbiología del pulque. V. Características metabólicas y fermentación con *Sacch. carbajali*. En preparación.
- SEARLE, D. S. and L. REINER. 1941. The role of carbon dioxide in the glucose metabolism of *Trypanosoma lewisi*. Jour. Biol. Chem., 141: 563-572.
- SLADE, H. D., H. G. WOOD A. O. NIER A. HEMINGWAY y C. H. WERKMAN. 1941. Iowa State Coll. Jour. Sci., 15: 339. Cit. por Werkman y Wood (1942b).
- SMITH, N. R. 1948. Microbiology of Soil Ann. Rev. of Microbiology, 2: 453-484.
- STEPHANSON, M. 1939. Bacterial Metabolism. 2ª Ed. Longmans, Green, and Co. New York.
- STOTZ, E. 1945. Piruvate metabolism. Adv. in Enzymol., 5: 129-164.
- UMBREIT, W. W. 1947. Problems of autotrophy. Bact. Revs., 2 (3): 157-166
- UMBREIT, W. W. y T. F. ANDERSON, 1942. A study of *Thiobacillus thiooxidans* with the electron microscope. Jour. Bact., 44: 317-320.
- UMBREIT, W. W., H. R. VOGEL, H. R., y K. G. VOGLER. 1942. The significance of fat in sulfur oxidation by *Thiobacillus thiooxidans*. Jour. Bact., 43: 141-148.
- UTTER, M. F., F. LIPMANN y C. H. WERKMAN. 1945. Reversibility of the phosphorclastic split of piruvate. Jour. Biol. Chem., 158: 521-532.
- VAN NIEL, C. B. 1941. The bacterial photosyntheses and their importance for the general problem of photosynthesis. Adv. in Enzymol., 1: 263-328.
- VAN NIEL, C. B. 1943. Biochemical problems of the chemo-autotrophic bacteria. Physiol. Revs., 23: 338-354.
- VAN NIEL, C. B. 1944. The culture, general Physiology, morphology, and classification of the non sulphur purple and brown bacteria. Bact. Revs., 8: 1-118.
- VOGLER, K. G. 1942a. The presence of an endogenous respiration in the autotrophic bacteria. Jour. Gen. Physiol., 25: 617-622.
- VOGLER, K. G. 1942b. Studies on the metabolism of the autotrophic bacteria II. The nature of the chemosynthetic reaction, Jour. Gen. Physiol., 26: 103-117
- VOGLER, K. G., G. A. LEPAGE, y W. W. UMBREIT. 1942. Studies on the metabolism of autotrophic bacteria. I. The respiration of *Thiobacillus thiooxidans* on sulfur. Jour. Gen. Physiol., 26: 89-102.
- VOGLER, K. G., y W. W. UMBREIT. 1941. The necessity of direct contact in sulfur oxidation by *Thiobacillus thiooxidans*. Soil Sci., 51: 331-337.

- VOGLER, K. G., y W. W. UMBREIT. 1942. Studies on the metabolism of autotrophic bacteria. III. The nature of the energy storage material active in the chemosynthetic process. *Jour. Gen. Physiol.*, 26: 157-167.
- WAKSMAN, S. A. y J. S. JOFFE. 1922. Microorganisms concerned in the oxidation of sulfur in the soil. II. *Thiobacillus thiooxidans*, a new sulfur-oxidizing organism, isolated from the soil. *Jour. Bact.*, 7: 239-256.
- WAKSMAN, S. A. y R. L. SARKEY. 1922. Carbon assimilation and respiration of autotrophic bacteria. *Proc. Soc. Exptl. Biol. Med.*, 20: 9-14.
- WAKSMAN, S. A. y R. L. STARKEY. 1923. On the growth and respiration of the sulfur oxidizing bacteria. *Jour. Gen. Physiol.*, 5: 285-310.
- WASSINK, E. C. 1942. On the ratio between the uptake of carbon dioxide and of the hydrogen donor in purple sulphur bacteria. *Enzymologia* 10: 257-268.
- WERKMAN, C. H. y H. G. WOOD. 1942a. On the metabolism of bacteria. *Botan. Revs.*, 8: 1-68.
- WERKMAN, C. H. y H. G. WOOD. 1942b. Heterotrophic assimilation of carbon dioxide. *Advances in Enzymol.*, 2: 135-182.
- WOOD, H. C. 1946. The fixation of carbon dioxide and the inter-relationships of the tricarboxylic acid cycle. *Physiol. Revs.*, 26: 198-246.
- WOOD, H. G. y C. H. WERKMAN. 1940. The fixation of CO₂ by cell suspensions of *Propionibacterium pentosaceum*. *Biochem. Jour.*, 34: 7-14.
- WOOD, H. G. y C. H. WERKMAN. 1940. The relationship of bacterial utilization of CO₂ to succinic acid formation. *Biochem. Jour.*, 34: 129-138.
- WOOD, H. G., C. H. WERKMAN, A. HEMINGWAY y A. O. NIER. 1940. Heavy carbon in bacterial fixation of carbon dioxide. *Jour. Biol. Chem.*, 135: 789-790.
- WOOD, H. G., C. H. WERKMAN, A. HEMINGWAY y A. O. NIER. 1941a. Heavy carbon as a tracer in heterotrophic carbon dioxide assimilation. *Jour. Biol. Chem.*, 139: 365-376.
- WOOD, H. G., C. H. WERKMAN, A. HEMINGWAY y A. O. NIER. 1941b. The position of carbon dioxide carbon in succinic acid synthesized by heterotrophic bacteria. *Jour. Biol. Chem.*, 139: 377-381.
- WOOD, H. G., C. H. WERKMAN, A. HEMINGWAY y A. O. NIER. 1942. Fixation of carbon Dioxide by Pigeon Liver in the Dissimilation of Pyruvic Acid. *Jour. Biol. Chem.*, 142: 31.