

5B) OBTENCIÓN DE ENERGÍA A PARTIR DE COMPUESTOS ORGÁNICOS EN LAS CÉLULAS VEGETALES Y ANIMALES (CATABOLISMO DE LA GLUCOSA)

VÍAS DEL CATABOLISMO

Los organismos autótrofos fijan la energía solar en forma de energía química contenida en los compuestos orgánicos, glucosa, en particular. Esta energía, convenientemente liberada, será utilizada posteriormente por las partes de la planta que no tienen cloroplastos, como suele ser el caso de las raíces y tallos no verdes, o por toda la planta cuando falta la energía solar. Es también esta energía la que permite la vida de los organismos heterótrofos. La **respiración celular** y las **fermentaciones** son las vías catabólicas más corrientes para la obtención de la energía contenida en las sustancias orgánicas. Ambas vías, no obstante, tienen una primera fase común: la **glucólisis**.

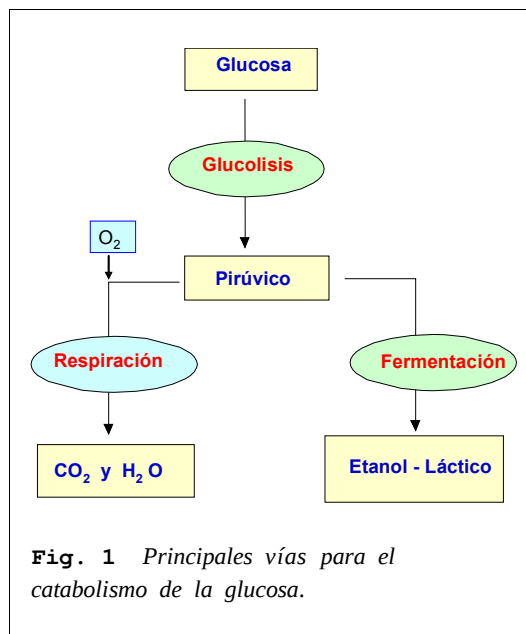


Fig. 1 Principales vías para el catabolismo de la glucosa.

GLUCOLISIS¹

La definiremos como el conjunto de reacciones que degradan la **glucosa** (C₆) transformándola en dos moléculas de **ácido pirúvico** (PYR) (C₃). Estas reacciones se realizan en el hialoplasma de la célula. Es un proceso anaerobio, que no necesita oxígeno, y en el que por cada molécula de **glucosa** (GLU) se obtienen **2ATP** y **2NADH+H⁺**.

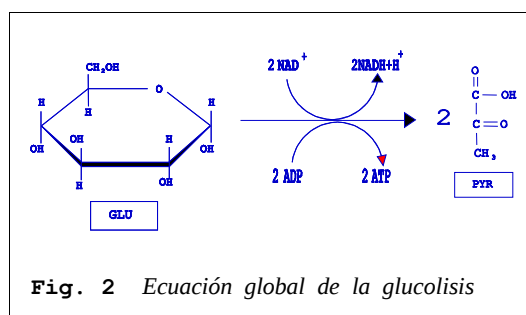


Fig. 2 Ecuación global de la glucólisis

Consta de las siguientes reacciones:

1^a Fosforilación de la **glucosa** (GLU) por el **ATP**, formándose **glucosa-6-fosfato** (G-6-P).

2^a La **glucosa-6-fosfato** (G-6-P) se isomeriza² a **fructosa-6-fosfato** (F-6-P).

3^a Nueva fosforilación por el **ATP** de la **fructosa-6-fosfato** (F-6-P) que pasa a **fructosa 1,6-difosfato** (F-1,6-P).

4^a Rotura de la molécula de **F-1,6-P** en dos moléculas: el **aldehído-3-fosfoglicérico** (PGAL) y la **dihidroxiacetona fosfato** (DHA). Ambas sustancias son isómeras y se transforman espontáneamente una en otra (el equilibrio se

¹ Lo que viene a continuación, se expone a los efectos de que los alumnos puedan interpretar los esquemas y extraer las consecuencias que se derivan de ellos. No parece conveniente que el alumno deba saberlo de memoria.

² Isomerización: transformación de un compuesto químico-orgánico en otro que sea su isómero.

alcanza cuando hay un 95% de **DHA** y un 5% **PGAL**).

Es de destacar que, hasta ahora, no sólo no se ha producido energía, sino que, incluso, se han consumido dos moléculas de **ATP**.

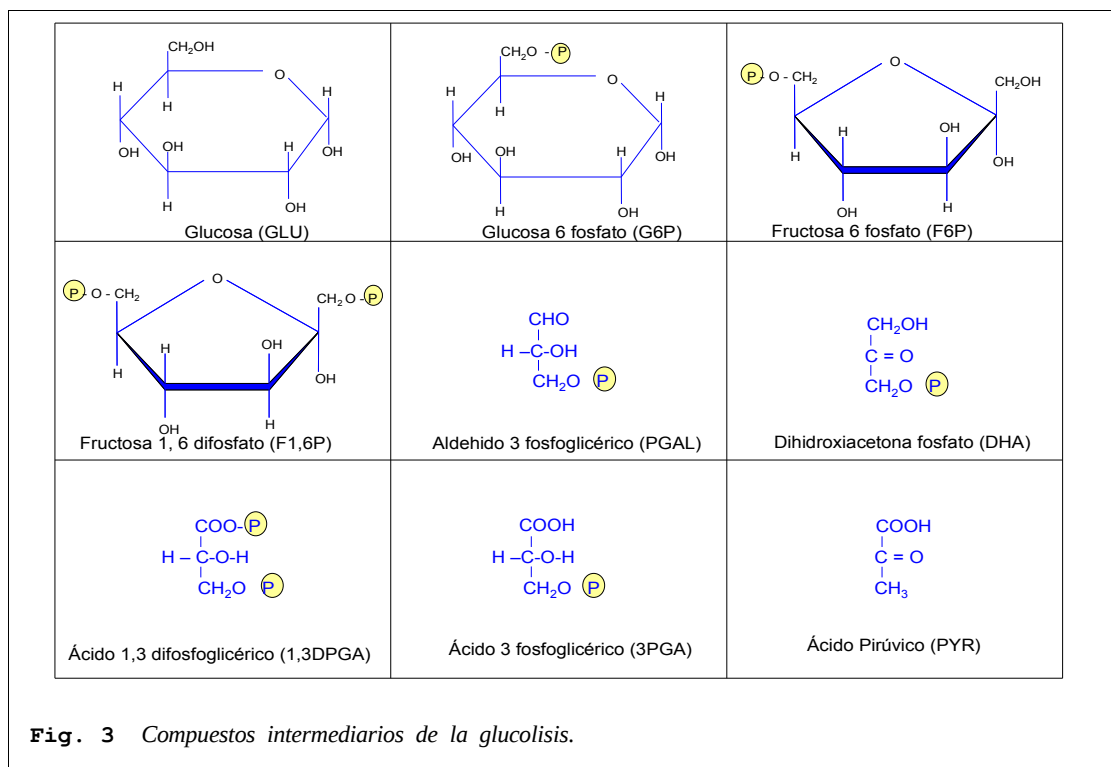
5ª El **aldehído-3-fosfoglicérico (PGAL)** se oxida por el **NAD⁺**; al mismo tiempo se produce una fosforilación en la que interviene el **fosfato inorgánico³ (H-P)**, formándose **ácido 1,3-difosfoglicérico (1,3-DPGA)**. Cada molécula de **glucosa (GLU)** dará dos moléculas de **1,3-DPGA** y dos de **NADH+H⁺**.

6ª Fosforilación del **ADP** por el **1,3-DPGA**, formándose **ATP** y **ácido 3-fosfoglicérico (3-PGA)**. Es el primer **ATP** formado; dos, si tenemos en cuenta la rotura de la cadena carbonada de la glucosa en dos cadenas de tres átomos de carbono. Hasta este momento el balance energético es nulo: dos **ATP** consumidos, dos obtenidos.

7ª El **ácido 3-fosfoglicérico (3-PGA)** se transforma en **ácido pirúvico (PYR)**, sintetizándose una nueva molécula de **ATP** (dos por cada molécula de glucosa).

CARACTERÍSTICAS Y SIGNIFICADO BIOLÓGICO DE LA GLUCOLISIS

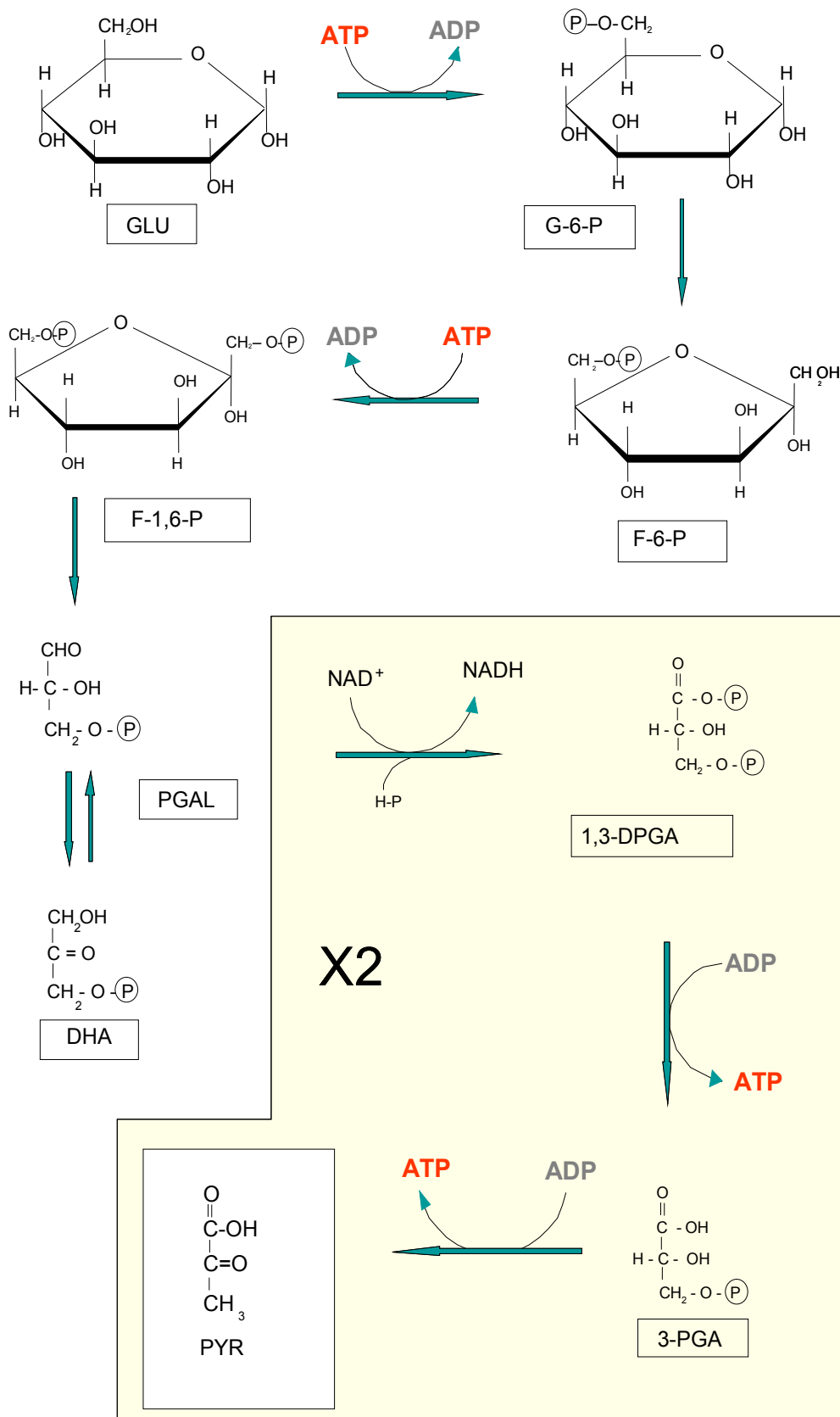
- Se realiza tanto en procariotas como en eucariotas.
- En los eucariotas se realiza en el hialoplasma.
- Se trata de una degradación **parcial** de la glucosa.
- Es un proceso anaerobio que permite la obtención de energía a partir de los compuestos orgánicos en ausencia de oxígeno.
- La cantidad de energía obtenida por mol de glucosa es escasa (2 ATP).
- La glucolisis fue, probablemente, uno de los primeros mecanismos para la obtención de energía a partir de sustancias orgánicas en la primitiva atmósfera sin oxígeno de la Tierra.



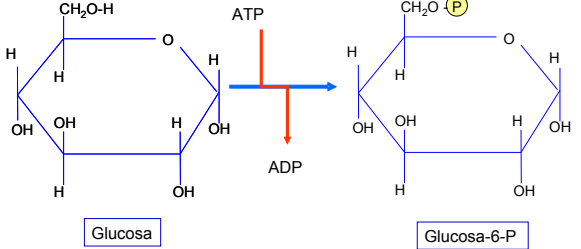
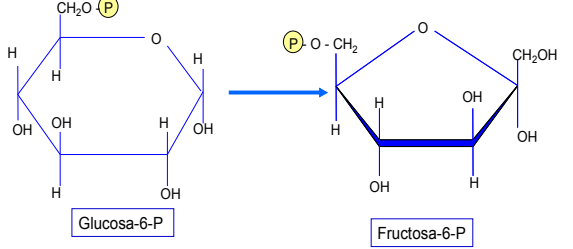
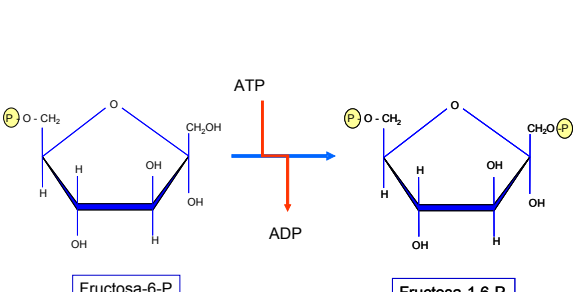
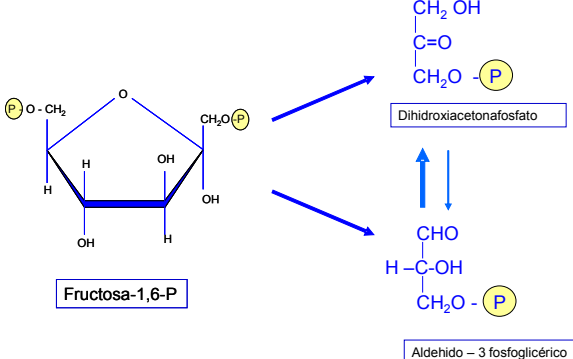
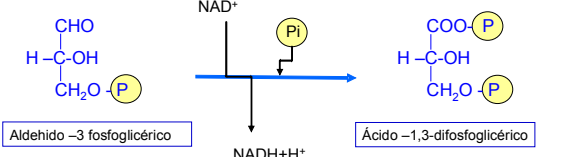
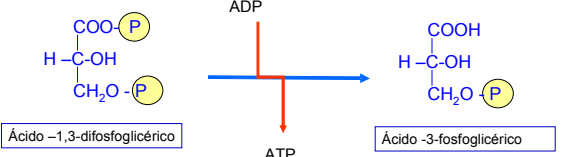
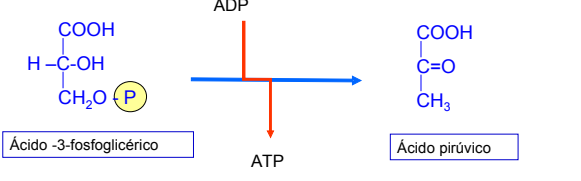
³

Es de los pocos casos en los que la fosforilación se produce por el **fosfato inorgánico** y no por el **ATP**.

GLUCOLISIS



GLUCOLISIS

 Glucosa Glucosa-6-P	 Glucosa-6-P Fructosa-6-P
1) Fosforilación de la glucosa (GLU) por el ATP, formándose glucosa-6-fosfato (G-6-P).	2) La glucosa-6-fosfato (G-6-P) se isomeriza a fructosa-6-fosfato (F-6-P).
 Fructosa-6-P Fructosa-1,6-P	 Fructosa-1,6-P Dihidroxiacetona-fosfato Aldehído - 3 fosfoglicérico
3) Nueva fosforilación por el ATP de la fructosa-6-fosfato (F-6-P) que pasa a fructosa 1,6-difosfato (F-1,6-P).	4) La fructosa 1,6 difosfato se rompe para dar lugar al aldehído 3 fosfoglicérico y la dihidroxiacetona-fosfato.
 Aldehído - 3 fosfoglicérico Ácido - 1,3-difosfoglicérico	 Ácido - 1,3-difosfoglicérico Ácido - 3-fosfoglicérico
5) El aldehído 3 fosfoglicérico se oxida por el NAD+ y se fosforila por el ácido fosfórico para dar el ácido 1,3 difosfoglicérico.	6) El ácido 1,3 difosfoglicérico reacciona con el ADP para dar ATP y ácido 3-fosfoglicérico.
 Ácido - 3-fosfoglicérico Ácido pirúvico	
7) El ácido 3 fosfoglicérico reacciona con el ADP para dar ATP y ácido pirúvico.	

VÍAS DEL CATABOLISMO DEL PIRÚVICO

Para evitar que la glucólisis se detenga por un exceso de ácido pirúvico (**PYR**) y $\text{NADH} + \text{H}^+$ o por falta de NAD^+ , se necesitan otras vías que eliminen los productos obtenidos y recuperen los substratos imprescindibles. Esto va a poder realizarse de dos maneras:

1ª) Respiración aerobia (catabolismo aerobio). Cuando hay oxígeno, el pirúvico es degradado completamente obteniéndose dióxido de carbono (CO_2). El $\text{NADH} + \text{H}^+$ y otras coenzimas reductoras obtenidas son oxidadas y los electrones transportados hacia el **oxígeno** (O_2), recuperándose el NAD^+ y obteniéndose H_2O . Este proceso se realiza en los eucariotas en las mitocondrias.

2ª) Fermentación (Catabolismo anaeróbico). Cuando no hay **oxígeno** el **ácido pirúvico** se transforma de diferentes maneras sin degradarse por completo a CO_2 y H_2O . Este proceso tiene como objetivo la recuperación del NAD^+ . En los eucariotas se realiza en el hialoplasma.

EL CATABOLISMO AERÓBICO (RESPIRACIÓN AEROBIA)

MITOCONDRIAS

Aspecto: Son orgánulos muy pequeños, difíciles de observar al microscopio óptico, al que aparecen como palitos o bastoncitos alargados. Son orgánulos permanentes de la célula y se forman a partir de otras mitocondrias preexistentes.

Forma y número: El número de mitocondrias en una célula puede llegar a ser muy elevado (hasta 2000). Normalmente suelen tener forma elíptica, aunque también pueden ser filamentosas u ovoides. Sus dimensiones son muy pequeñas (1 a $7\mu\text{m}$ de longitud por $0.5\mu\text{m}$ de diámetro). Su forma y tamaño dependen mucho de las condiciones fisiológicas de la célula.

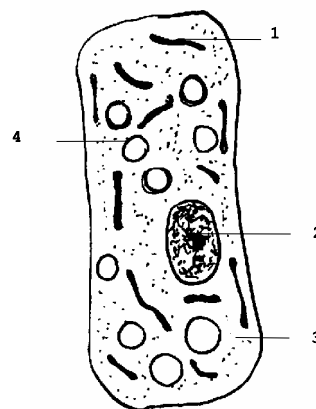


Fig. 4 Esquema de una célula vista al microscopio óptico. 1) mitocondria; 2) núcleo; 3) citoplasma; 4) vacuola.

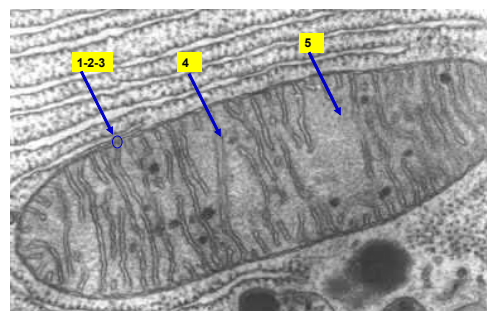


Fig. 5 Mitocondria vista al microscopio electrónico. 1-2-3) membrana externa, espacio intermembrana y membrana interna; 4) creta; 5) matriz.

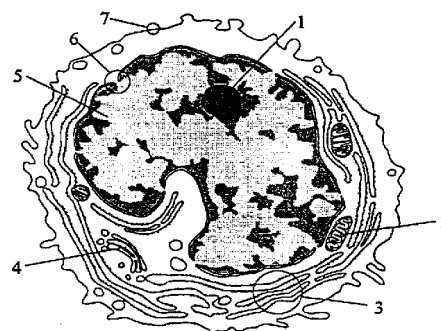


Fig. 6 Esquema de la ultraestructura de una célula animal: 1) nucléolo; 2) mitocondria; 3) retículo endoplasmático granular; 4) aparato de Golgi; 5) núcleo/cromatina; 6) poro de la envoltura nuclear; 7) membrana plasmática.

Ultraestructura. Es muy similar en todas las mitocondrias, independientemente de su forma o tamaño. Generalmente se observa la presencia de una **membrana externa** y una **membrana interna**, ambas similares a las demás membranas de la célula. La membrana interna se prolonga hacia el interior en una especie de láminas llamadas **crestas mitocondriales**. Entre ambas membranas hay un espacio llamado **espacio intermembrana** (de unos 100 Å). Dentro de la mitocondria, entre las crestas, está la **matriz mitocondrial**. Las proteínas de la membrana interna y las de las crestas son muy importantes, ya que algunas son las responsables de los procesos respiratorios. El interior de la matriz mitocondrial es una solución de proteínas, lípidos, ARN, ADN y ribosomas (mitorribosomas). Es de destacar que el ADN mitocondrial es similar al ADN de los procariotas. Esto es, está formado por una doble cadena de ADN circular asociada a proteínas diferentes de las que se encuentran en los eucariotas.

Origen evolutivo: Las mitocondrias, igual que los plastos, tienen una estructura similar a los organismos procarióticos. Según la "**Teoría endosimbiótica**" serían organismos procariotas que han establecido una simbiosis con las células eucarióticas a las que proporcionarían energía a partir de sustancias orgánicas.

DESCARBOXILACIÓN OXIDATIVA DEL ÁCIDO PIRÚVICO

En condiciones aeróbicas el **ácido pirúvico (PYR)** obtenido en la glucólisis y en otros procesos catabólicos atraviesa la membrana de la mitocondria y en la matriz mitocondrial va a sufrir un proceso químico que tiene dos vertientes:

1ª Descarboxilación. El **ácido pirúvico (PYR)** va a perder el grupo CO_2 correspondiente al primer carbono, el carbono que tiene la función ácido.

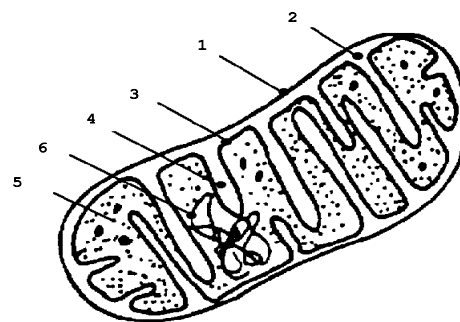


Fig. 7 Ultraestructura de la mitocondria. 1) Membrana externa, 2) Espacio intermembrana. 3) Membrana interna. 4) Crestas. 5) Matriz. 6) ADN.

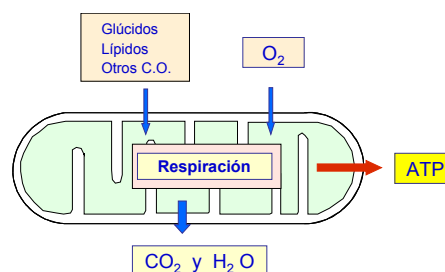


Fig. 8 Esquema general de la respiración celular.

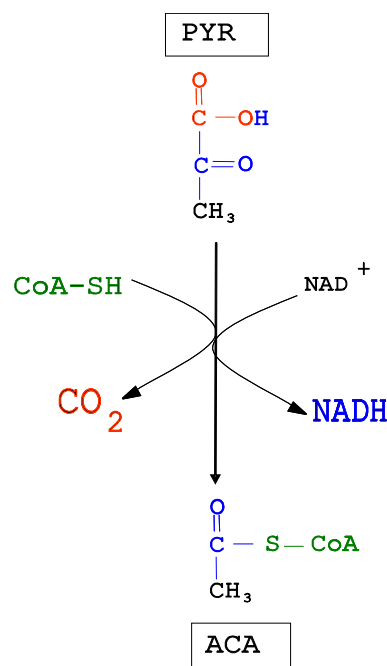
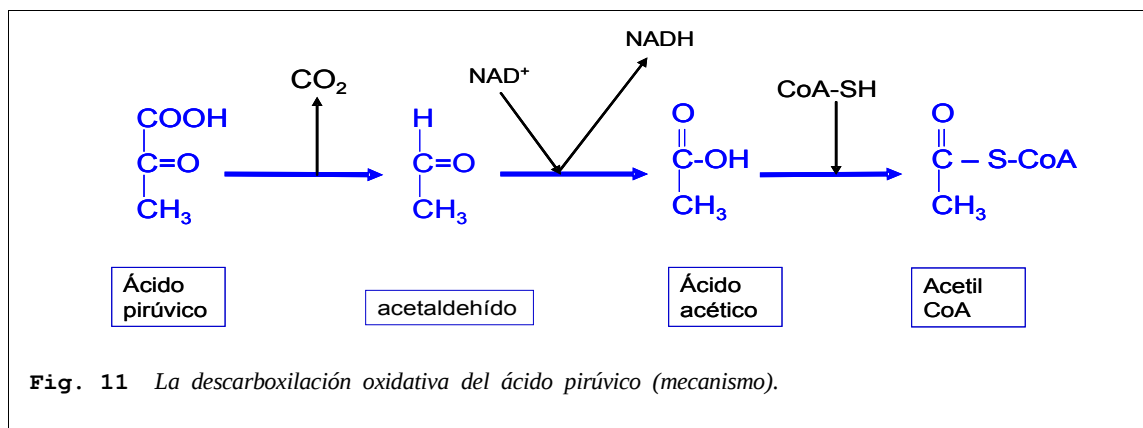


Fig. 10 Descarboxilación oxidativa del pirúvico.

2ª Oxidación. Al perderse el primer carbono, el segundo pasa de tener un grupo cetona a tener un grupo aldehído. Este grupo se oxidará a grupo ácido (**ácido acético**) por acción del NAD^+ . En el proceso interviene una sustancia, la **coenzima-A** (HS-CoA) que se unirá al **ácido acético** para dar **acetil-coenzima A** (**ACA**).



Como vemos, se van a formar **2** nuevas moléculas de $\text{NADH} + \text{H}^+$ por cada molécula de **glucosa (GLU)** y, al mismo tiempo, se originan las primeras 2 moléculas de CO_2 .

EL CICLO DEL CITRATO (CÍTRICO) O CICLO DE KREBS

Krebs (1938), denominó **ciclo del ácido cítrico**, y hoy se conoce también como **ciclo de Krebs**, a la ruta metabólica a través de la cual el ácido acético unido a la coenzima-A va a completar su oxidación en la matriz mitocondrial.

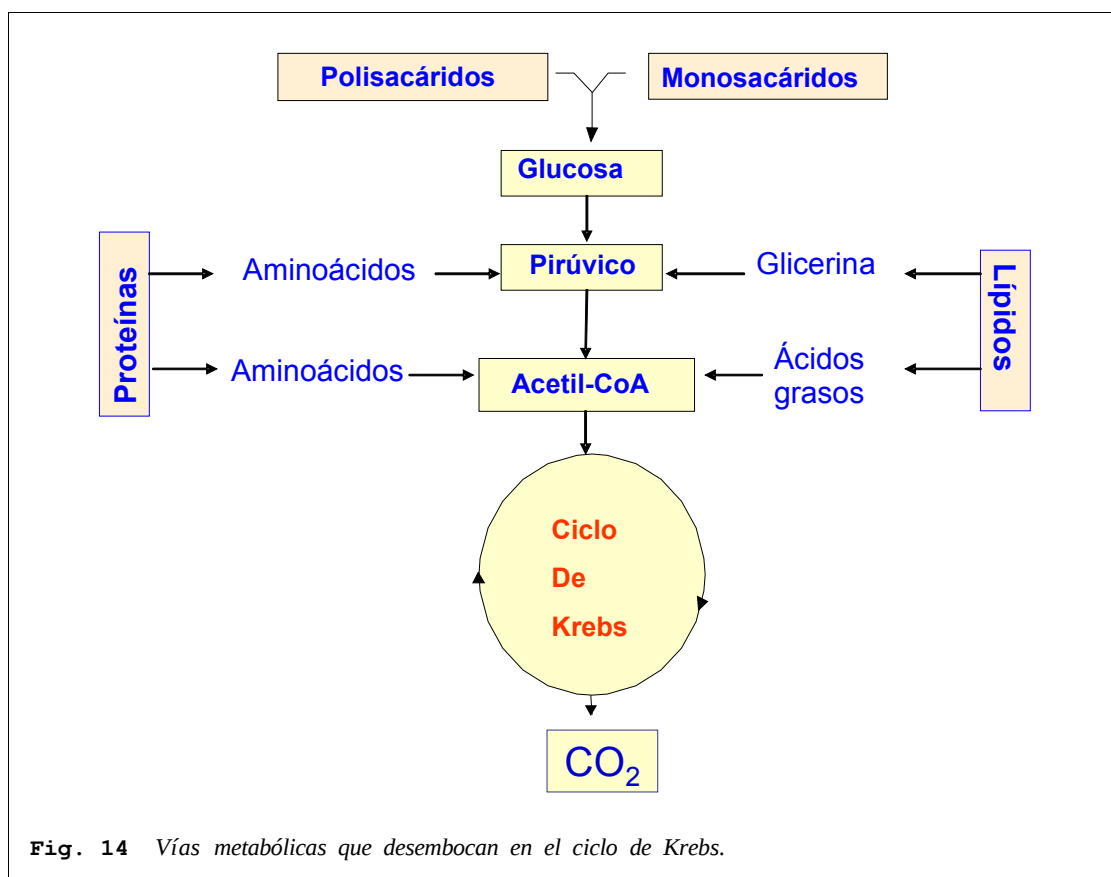
Este ciclo, no sólo va a ser la última etapa de la degradación de los azúcares, otros compuestos orgánicos (los ácidos grasos y determinados aminoácidos) van a ser también degradados a **acetil-CoA (ACA)** e integrados en el **ciclo de Krebs**. El **ciclo de Krebs** es, por lo tanto, la vía fundamental para la degradación de la mayoría de los compuestos orgánicos y para la obtención coenzimas reductoras. Es la vía más importante para el **catabolismo** de las sustancias orgánicas.



Fig. 12 Hans Krebs (Hildesheim – Alemania -1900-1981).

INCORPORACIÓN DE OTRAS SUSTANCIAS AL CICLO DE KREBS

Al ciclo de Krebs van a incorporarse, además de las sustancias resultantes del catabolismo de los glúcidos, otras que provienen del catabolismo de otras las sustancias orgánicas. Así, por ejemplo, los ácidos grasos se degradan en las mitocondrias transformándose en acetil-CoA. Este proceso se realiza en la matriz mitocondrial y recibe el nombre de **β -oxidación**.



MECANISMO DEL CICLO DE KREBS⁴

El ciclo de Krebs, como todo proceso cíclico, no tiene más principio o fin que el que nosotros queramos ponerle. Es alimentado continuamente en substratos y continuamente genera productos. Las sustancias intermediarias se recuperan para ser de nuevo integradas en él. Como una rueda girando sin fin, sólo se detendrá si faltan los substratos o si, por exceso de productos, se inhiben las enzimas que participan en él.

Las diferentes reacciones que se producen en este proceso son:

1ª Condensación de la acetil-CoA (ACA) con el ácido oxalacético (OXA) para formar el ácido cítrico (CIT). En este proceso se recupera la CoA-SH.

⁴

Lo que viene a continuación, se expone a los efectos de que los alumnos puedan interpretar los esquemas y extraer las consecuencias que se derivan de ellos. No parece conveniente que el alumno deba saberlo de memoria.

2ª Transformación del **ácido cítrico (CIT)** en su isómero, el **ácido isocítrico (ISO)**.

3ª Descarboxilación oxidativa del **ácido isocítrico (ISO)** que se transforma en **α -cetoglutarico (α -KG)** con la formación de **CO_2** y **$\text{NADH}+\text{H}^+$** .

4ª Descarboxilación oxidativa del **ácido α -cetoglutarico (α -KG)** formándose **CO_2** , **$\text{NADH}+\text{H}^+$** y 1 **GTP (ATP)**. El **α -cetoglutarico (α -KG)** se transforma en **ácido succínico (SUC)**.

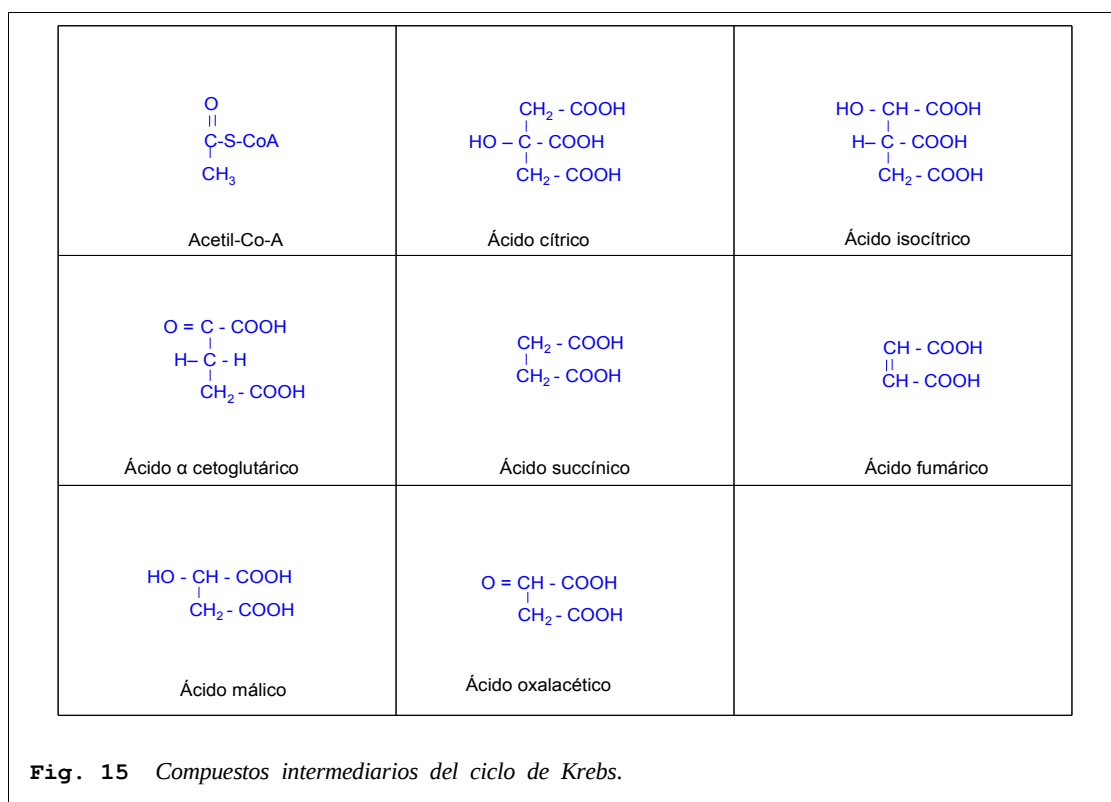
Vemos que en estos momentos ya se ha completado la degradación del **$\text{CH}_3\text{-CO-CoA (ACA)}$** con la formación de 2 moléculas de **CO_2** , cuatro por cada molécula de glucosa. Tenemos ya las 6 moléculas de **CO_2** que puede originar la glucosa. Las reacciones que vienen a continuación van a servir para recuperar el **ácido oxalacético (OXA)**.

5ª Oxidación del **ácido succínico (SUC)** a **ácido fumárico (FUM)**. Esta oxidación se realiza por la formación de un doble enlace. Los electrones son transferidos al **FAD** que pasa a **FADH_2** .

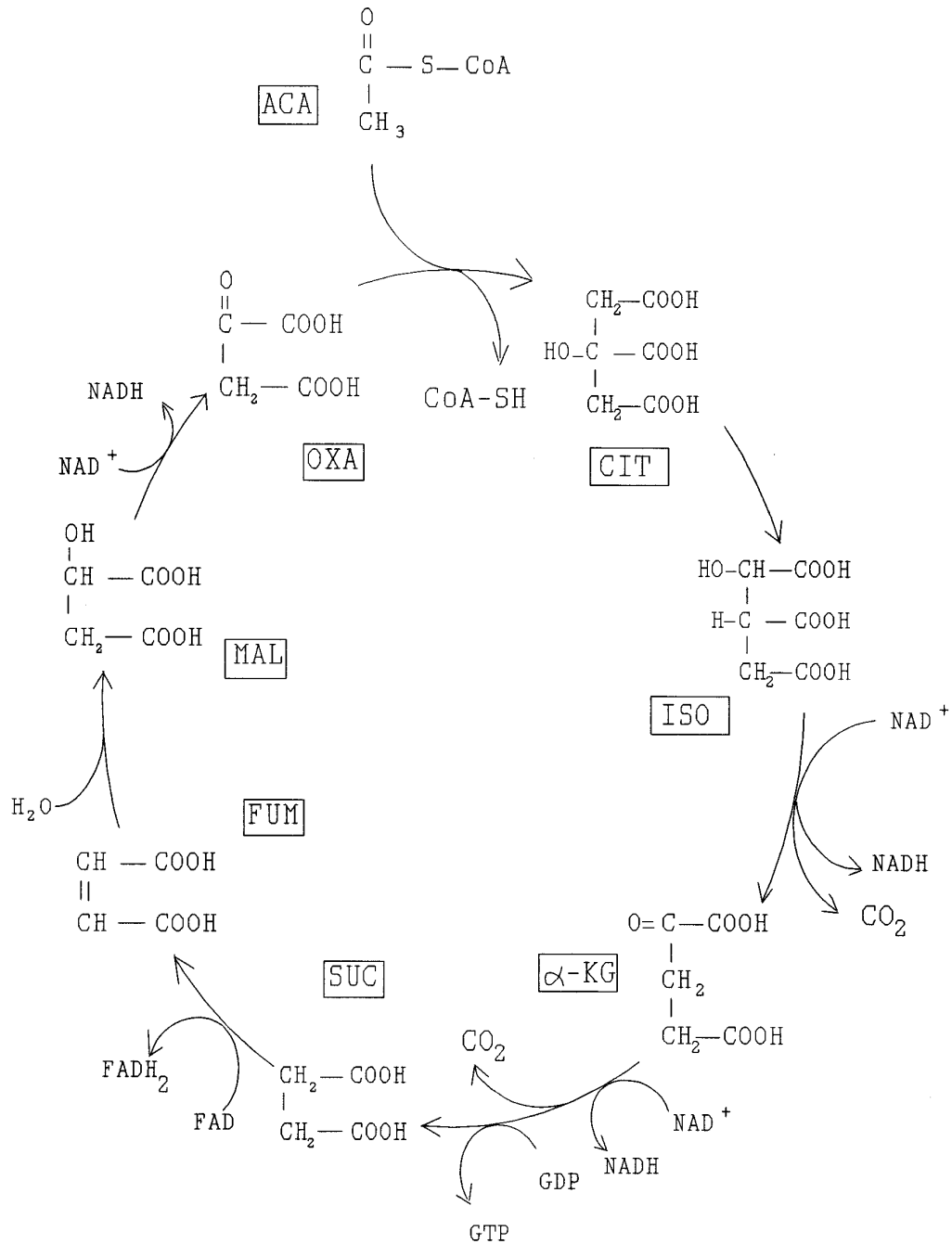
6ª Adición de agua al doble enlace formándose el **ácido málico (MAL)**.

7ª Oxidación por el **NAD^+** del alcohol del ácido málico, que se transforma en el **ácido oxalacético (OXA)**, completándose el ciclo.

Como podemos ver, la cantidad de **ATP** obtenida en la Glucólisis y en el Ciclo de Krebs es más bien escasa. Por el contrario, se van a obtener grandes cantidades de coenzimas reducidas: **$\text{NADH}+\text{H}^+$** y **FADH_2** que serán oxidadas en la cadena respiratoria.



EL CICLO DE KREBS O DEL CÍTRICO



DESCRIPCIÓN DEL CICLO DE KREBS O DEL CÍTRICO

1) Condensación de la acetil-CoA (ACA) con el ácido oxalacético (OXA) para formar el ácido cítrico (CIT). En este proceso se recupera la CoA-SH.	2) Transformación del ácido cítrico (CIT) en su isómero, el ácido isocítrico (ISO).
3) Descarboxilación oxidativa del ácido isocítrico (ISO) que se transforma en α-cetoglutarico (α-KG) con la formación de CO_2 y NADH.	4) Descarboxilación oxidativa del ácido α-cetoglutarico (α-KG) formándose CO_2, $\text{NADH} + \text{H}^+$ y 1 GTP (ATP). El α-cetoglutarico (α-KG) se transforma en ácido succínico (SUC).
5) Oxidación del ácido succínico (SUC) a ácido fumárico (FUM). Esta oxidación se realiza por la formación de un doble enlace. Los electrones son transferidos al FAD que pasa a FADH_2.	6) Adición de agua al doble enlace formándose el ácido málico (MAL).
7) Oxidación por el NAD^+ del alcohol del ácido málico, que se transforma en el ácido oxalacético (OXA), completándose el ciclo.	

LA FOSFORILACIÓN OXIDATIVA (CADENA RESPIRATORIA).CONCEPTO Y OBJETIVOS

Concepto: Consiste en un transporte de electrones desde las coenzimas reducidas, **NADH+H⁺** o **FADH₂**, hasta el oxígeno. Este transporte se realiza en la membrana de las crestas mitocondriales.

Objetivos: Es en este proceso donde se obtendrá la mayor parte de la energía contenida en la glucosa y otros compuestos orgánicos, que será almacenada en forma de **ATP**. Al mismo tiempo se recuperarán las coenzimas transportadoras de electrones en su forma oxidada, lo que permitirá la oxidación de nuevas moléculas de glucosa y de otras sustancias orgánicas. Como producto de desecho se obtendrá agua.

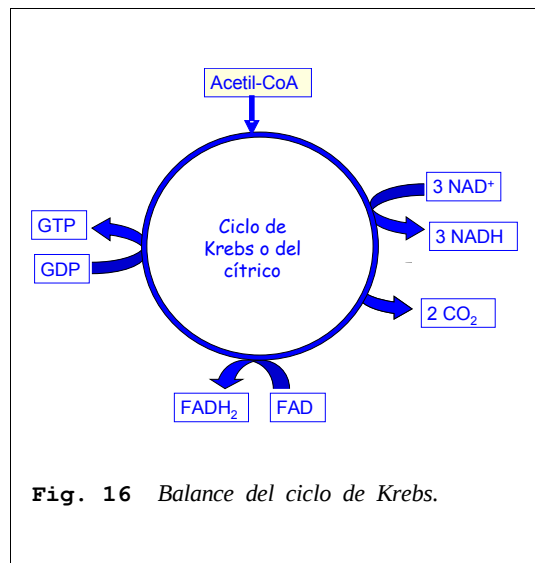


Fig. 16 Balance del ciclo de Krebs.

ESTRUCTURA DE LA MEMBRANA DE LAS CRESTAS MITOCONDRIALES

Las crestas mitocondriales tienen la estructura de toda membrana biológica. Empotradas en la doble capa lipídica se encuentran diferentes sustancias transportadoras de electrones formando la cadena respiratoria. Estas están asociadas formando tres grandes complejos:

- Complejo I (NADH deshidrogenasa).
- Complejo II (Citocromo bc₁).
- Complejo III (Citocromo oxidasa).

Existen, además, otros transportadores: la coenzima Q (Co-Q), el citocromo c (cit c) y la enzima ATP sintetasa.

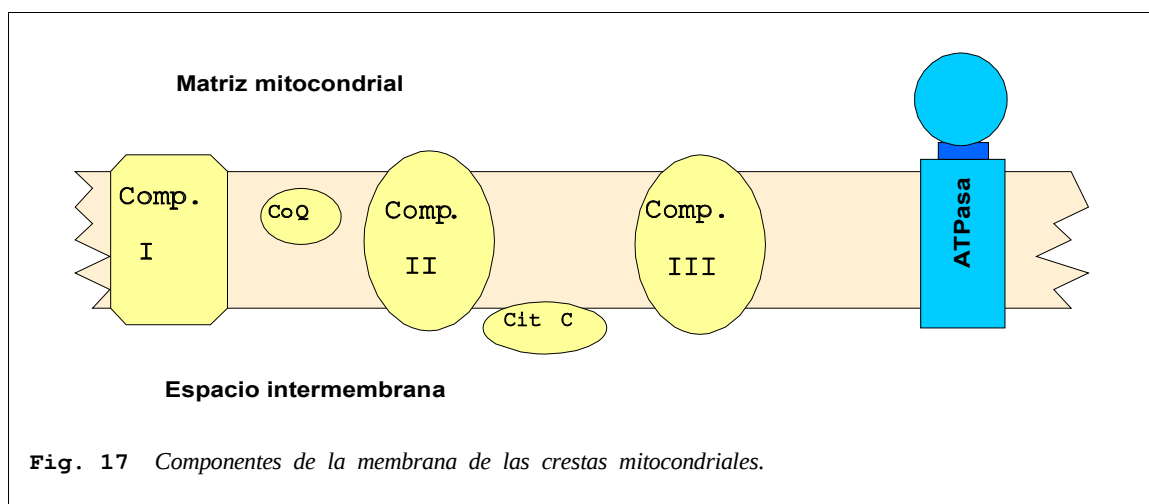
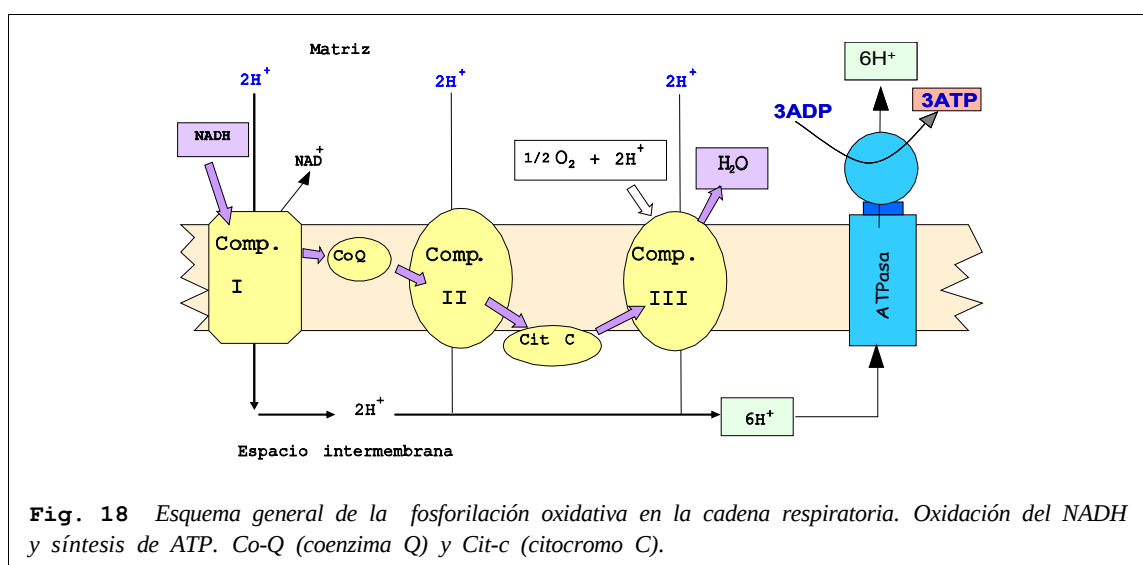


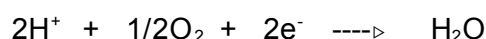
Fig. 17 Componentes de la membrana de las crestas mitocondriales.

LA FOSFORILACIÓN OXIDATIVA (CADENA RESPIRATORIA): MECANISMO

En la membrana de las crestas mitocondriales se va a realizar un transporte de electrones desde el NADH o el FADH₂ hasta el oxígeno, tal y como se indica en la figura. Este transporte de electrones va a generar un transporte de protones por parte de los complejos I, II y III desde la matriz hacia el espacio intermembrana. Cada complejo será capaz de bombear dos protones. La salida de estos protones a través de las ATPasas servirá para sintetizar ATP, 1 ATP por cada dos protones, de forma similar a como sucedía en los cloroplastos. El NADH es capaz de reducir al Complejo I por lo que se obtendrán 3ATP por cada molécula de NADH. El FADH₂ no puede reducir al complejo I y cede sus dos electrones a la Co-Q (coenzima Q). Esta es la razón por la que el FADH₂ sólo genera 2 ATP.

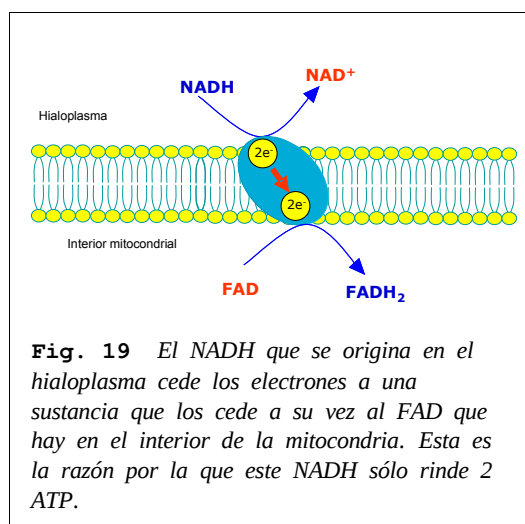


Los electrones serán cedidos finalmente al oxígeno que junto con dos protones del medio darán una molécula de H₂O



¿Qué sucede con el NADH de origen hialoplasmático en los eucariotas?

Hemos visto que cada NADH que se origina en las mitocondrias rinde 3 ATP. Pero, en los eucariotas, el NADH que se origina en el hialoplasma, en la glucólisis, sólo puede originar 2 ATP. Esto es debido a que este NADH no puede atravesar la membrana mitocondrial y debe ceder sus electrones a una sustancia intermediaria que a su vez los cede al FAD que hay en el interior de la mitocondria, lo que no sucede en los procariotas.



LAS FERMENTACIONES ANAERÓBICAS

La oxidación del $\text{NADH} + \text{H}^+$ y del FADH_2 en la cadena respiratoria tiene como aceptor final de los electrones al oxígeno. De esta manera, el NAD^+ se recupera y la glucólisis y el ciclo de Krebs pueden mantenerse.

Si no hay oxígeno, el $\text{NADH} + \text{H}^+$ y el FADH_2 se acumulan y los procesos de obtención de energía se interrumpen. En estas condiciones, condiciones anaerobias o de falta de oxígeno, ciertos microorganismos y, por ejemplo, nuestras células musculares, recuperan las coenzimas oxidadas por diversas vías metabólicas conocidas bajo el nombre de **fermentaciones anaeróbicas**.

Es más, para algunos microorganismos, los **anaerobios estrictos**, las fermentaciones son su única fuente de energía. Se les llama anaerobios estrictos porque no pueden vivir en un medio que contenga oxígeno ya que éste les es letal. Otros, los **anaerobios facultativos**, utilizan estas vías como mecanismo de emergencia durante los períodos en los que no disponen de oxígeno.

En las fermentaciones, la glucosa no se degrada totalmente a CO_2 y H_2O , sino que se produce una degradación incompleta de la cadena carbonada.

Según el producto obtenido, tendremos las siguientes fermentaciones:

- a) Fermentación láctica.
- b) Fermentación alcohólica.

A) FERMENTACIÓN LÁCTICA

La realizan las bacterias del yogur y, por ejemplo, las células musculares, cuando no reciben un aporte suficiente de oxígeno, lo que sucede cuando se lleva a cabo un ejercicio físico intenso.

En la fermentación láctica, el ácido pirúvico es reducido a ácido láctico por medio del $\text{NADH} + \text{H}^+$. De esta manera el NAD^+ se recupera y pueden ser degradadas nuevas moléculas de glucosa.

Nuestras células musculares emplean la fermentación láctica cuando alcanzamos el 90% de la FCM (frecuencia cardíaca máxima). Si este ácido láctico no se elimina se puede acumular produciendo fatiga muscular.

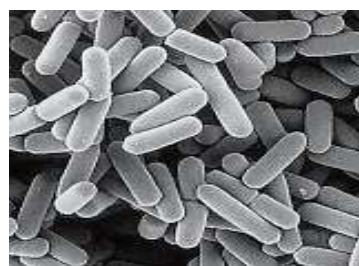


Fig. 20 *Lactobacillus*.

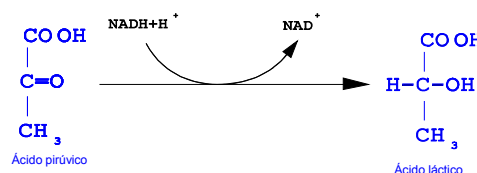


Fig. 21 Fermentación láctica.

B) FERMENTACIÓN ALCOHÓLICA

En la fermentación alcohólica el ácido pirúvico es transformado en alcohol etílico o etanol.

Esta fermentación la realizan, por ejemplo, las levaduras del género *Saccharomyces*. Se trata de un proceso de gran importancia industrial que, dependiendo del tipo de levadura, dará lugar a una gran variedad de bebidas alcohólicas: cerveza, vino, sidra, etc. En la fabricación del pan se le añade a la masa una cierta cantidad de levadura, la fermentación del almidón de la harina hará que el pan sea más esponjoso por las burbujas de CO_2 . En este último caso el alcohol producido desaparece durante el proceso de cocción. La fermentación alcohólica tiene el mismo objetivo que la fermentación láctica: la recuperación del NAD^+ en condiciones anaeróbicas.

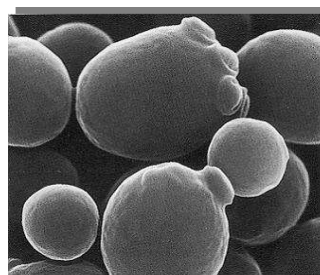


Fig. 22 Levaduras.

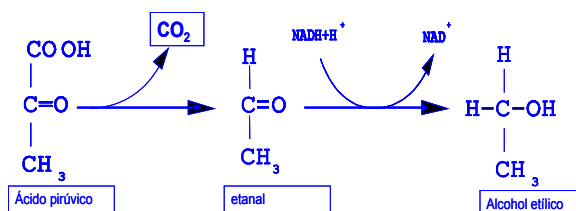


Fig. 23 Mecanismo de la fermentación alcohólica.

En la fermentación alcohólica el ac. pirúvico se descarboxila transformándose en acetaldehído y este es reducido por el NADH a alcohol etílico.

ECUACIONES GLOBALES DE LAS DIFERENTES VÍAS DE DEGRADACIÓN DE LA GLUCOSA y RENDIMIENTO ENERGÉTICO EN MOLES DE ATP POR MOL DE GLUCOSA

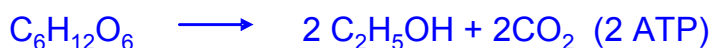
a) Respiración oxidativa



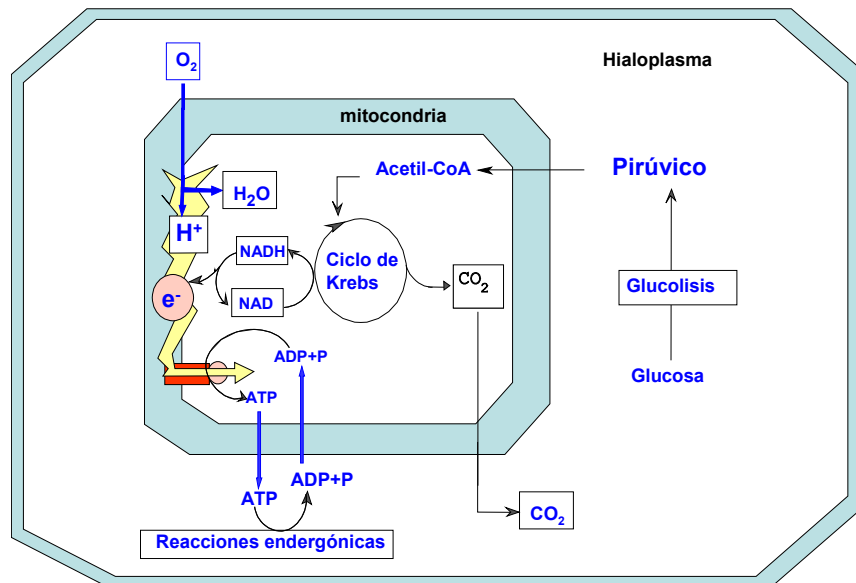
b) Fermentación láctica



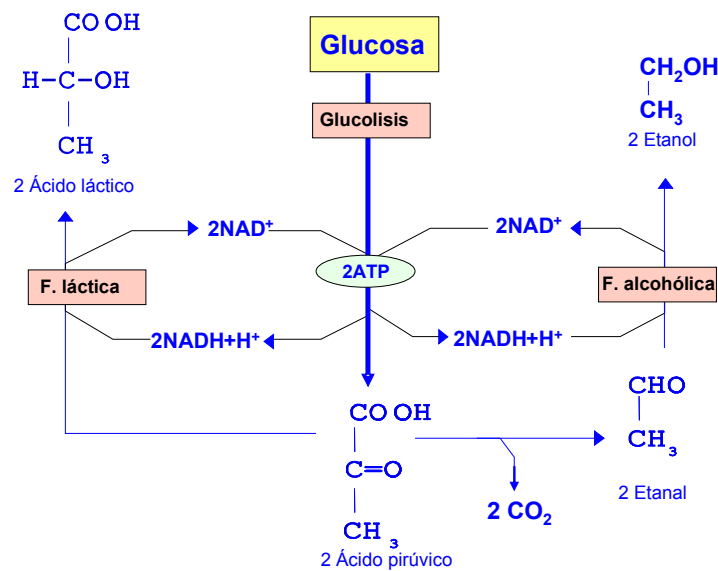
c) Fermentación alcohólica



ESQUEMA SIMPLIFICADO DE LA RESPIRACIÓN CELULAR



ESQUEMA GENERAL DE LA GLUCOLISIS Y DE LAS FERMENTACIONES



BALANCE DE LOS PROCESOS DE LA RESPIRACIÓN CELULAR EN EUCARIOTAS				
Proceso	Sustancia inicial	Sustancia final	Coenzimas Reducidas y ATP	Moles de ATP (totales)
Glucolisis	Glucosa	2 ácid. pirúvico	2 NADH 2 ATP	4 ATP * 2 ATP
Descarboxilación del ácido pirúvico	2 ácid. pirúvico	2 acetil-Co A 2 CO ₂	2 NADH	6 ATP
Ciclo de Krebs	2 acetil-Co A	4 CO ₂	6 NADH 2 FADH ₂ 2 GTP	18 ATP 4 ATP 2 ATP
Balance global	Glucosa 6 O₂	6 CO₂ 6 H₂O		36 ATP**

* 6 ATP en procariotas

** 38 ATP en procariotas