

¿Por qué algunas levaduras prefieren la fructosa? Un estudio en fermentaciones naturales

Teresa Itandehui Garambullo-Peña, Ivone Huerta-Aguilar
y Juan Carlos González-Hernández*

Tecnológico Nacional de México/Instituto Tecnológico de Morelia, Av. Tecnológico 1500, Col. Lomas de Santiaguito, Morelia 58120, Michoacán, México.

contacto: juan.gh@morelia.tecnm.mx

Resumen. En Michoacán, los agaves son plantas de la familia Agavaceae, se utilizan en la producción de bebidas como pulque, mezcal y tequila. El aguamiel, es un líquido dulce obtenido de los agaves, fundamental en la elaboración de pulque, éste contiene una alta concentración de carbohidratos, especialmente fructosa, un azúcar predominante en muchas frutas y plantas. Los jugos de agave, con concentraciones de azúcares entre 150 y 300 g/L, son la base para la producción de bebidas alcohólicas como el mezcal y tequila. En los procesos de fermentación, ciertas levaduras tienen la capacidad de preferir a la fructosa como fuente de alimento; a estas levaduras se les denominan levaduras fructofílicas; que no es más que la capacidad de metabolizar la fructosa más eficientemente que la glucosa. Estos microorganismos, como *Zygosaccharomyces rouxii* y *Candida magnoliae*, se encuentran en ambientes ricos en azúcares y desempeñan un papel clave en la optimización de la fermentación. Estudios recientes han identificado transportadores de hexosas en levaduras fructofílicas que permiten una absorción y metabolismo efectivos de la fructosa. Comprender estos mecanismos es esencial para mejorar la eficiencia de la fermentación en la producción de bebidas alcohólicas y otros metabolitos. Finalmente, el documento destaca la importancia de los agaves y la fructosa en la fermentación, así como los avances sobre el conocimiento de microorganismos fructofílicos y su aplicación en la industria.

Palabras clave: Fructosa, Levaduras, Agave, Mezcal, Aguamiel.

Abstract. In Michoacán, agaves are plants of the Agavaceae family and are used in the production of beverages such as pulque, mezcal and tequila. Mead is a sweet liquid obtained from agaves and is essential to produce pulque; it contains a high concentration of carbohydrates, especially fructose, a predominant sugar in many fruits and plants. Agave juices, with sugar concentrations between 150 and 300 g/L, constitute the basis to produce alcoholic beverages such as mezcal and tequila. During fermentation, certain yeasts prefer fructose as a food source. These microorganisms are called microorganisms with fructophilic characteristics, which is nothing more than the ability to metabolize fructose more efficiently than glucose. These microorganisms, such as *Zygosaccharomyces rouxii* and *Candida magnoliae*, are found in sugar-rich environments and play a key role in optimizing fermentation. Recent studies have identified hexose transporters in fructophilic yeasts that allow the effective absorption and metabolism of fructose. Understanding these mechanisms is essential to improve the efficiency of fermentation in the production of alcoholic beverages and other metabolites. Finally, the document highlights the importance of agaves and fructose in fermentation, as well as advances in the knowledge of fructophilic microorganisms and their application in industry.

Key words: Fructose, Yeast, Agave, Mezcal, Aguamiel.

Introducción

Los Agaves son plantas que pertenecen a la familia Agavaceae, algunas especies como, por ejemplo: *Agave mapisaga*, *Agave inaequidens* y *A. cupreata*, son utilizadas para la producción de pulque, mezcal e inclusive tequila en el estado de Michoacán. Desde épocas antiguas los Agaves o componentes esenciales de estas plantas como las hojas, la piña,

quiote (inflorescencia) y el meyolote (corazón del Agave) han sido empleados para elaborar bebidas e incluso, para la fabricación de ornatos, vestimentas, usos medicinales y como materiales para la construcción (Esparza-Ibarra et al. 2015).

Dentro de los componentes esenciales del Agave uno de los más importantes y más utilizado es el Tlachique (Aguamiel) del cual se



Figura 1.- Procedimiento artesanal de la extracción de aguamiel de *A. mapisaga* realizado en Tarímbaro, Michoacán: A) Se busca planta de *A. mapisaga* que cumpla con la maduración deseada. B) Castración de la planta se le quitan hojas a la planta se tapa y deja madurar unas 2 semanas. C) Se destapa y raspa diariamente la planta para la estimulación de la planta. D) Se comienza a obtener el aguamiel, se obtienen hasta 5 litros diarios dentro del primer hasta cuarto mes. E) El tlachiquero transporta aguamiel. F) Se procede a fermentar parte del aguamiel obtenido. G) El aguamiel se puede consumir directamente. H) El aguamiel se fermenta y obtenemos el pulque (Aguilar-Pineda y Vázquez- Chávez, 2018).

derivan otros productos de interés como el jugo o jarabe de agave que se usa como edulcorante; y el pulque que se obtiene a partir del proceso de fermentación, ambos puntos de interés de este artículo. El tlachique del *Agave*, se caracteriza por ser un líquido transparente e incoloro con cierto sabor dulce y olor a hierbas, para extraerlo del *Agave* pulquero se requiere de un proceso artesanal que implica varios pasos: Primero, tener en cuenta que el *Agave* haya madurado, lo

cual puede oscilar en un tiempo entre 8 y 12 años. Segundo, el tlachiquero, que es la persona dedicada a esta tarea, raspa el cogollo (centro) del *Agave* y obtiene el aguamiel. Este proceso es manual y lento, ya que el aguamiel se concentra en las pencas del *Agave* pulquero. Tercero, una vez extraído, el aguamiel puede utilizarse para tomarse o ser empleado para fermentarlo y producir pulque (Fig.1).

Un aspecto interesante del aguamiel es su alto contenido en

carbohidratos, uno de ellos es la fructosa: una cetosa que encontramos en muchas plantas y frutas de forma natural. Por ejemplo, las uvas contienen concentraciones similares de fructosa y glucosa, su contenido total puede oscilar entre 160 y 300 g L⁻¹ (Guillaume, 2007).

En los jugos de *Agave* que son empleados para la elaboración de mezcal o tequila, la concentración de azúcares oscila alrededor de 150 a 300 g L⁻¹, concentración variable que depende del año de cosecha y tipo de *Agave* (Pérez-Hernández, 2016). Los principales azúcares simples encontrados en los jugos de *Agave* son: fructosa (azúcar simple de seis carbonos con un grupo cetona en el segundo carbono), y glucosa (azúcar simple de seis carbonos, pero con un grupo aldehído en el primer carbono). La fructosa además representa una alta concentración de los carbohidratos en los jugos de fermentación empleados para la obtención de mezcal o tequila (Pérez-Hernández, 2016). En la actualidad, al mecanismo de asimilación, transporte, metabolismo y preferencia por este tipo de azúcar de algunas bacterias y levaduras se le denomina como Fructofilia.

El objetivo de este artículo de divulgación es presentar algunos aspectos generales en relación con las características metabólicas y del transporte de azúcares en levaduras que participan en procesos de fermentación con jugos en alta concentración de fructosa como fuente de carbono para la elaboración de bebidas u otros metabolitos de interés.

Captación de fructosa por microorganismos con características fructofílicas

En la naturaleza, las especies de levaduras fructófilas son superadas en número por las levaduras con fenotipo glucofílico (microorganismos que asimilan o prefieren la glucosa como fuente de carbono). Los microorganismos fructofílicos pueden aislarse de diferentes ambientes o sistemas caracterizados por la alta concentración de carbohidratos en particular de la fructosa, se han encontrado diferentes especies como

C. magnoliae, *Z. rouxii* (Yu y cols., 2008). Las uvas o el mosto de uva son uno de estos ambientes en los que se podría detectar la presencia de levaduras fructofílicas. Sin embargo, se puede encontrar una diversidad de al menos 20-25 especies de levaduras diferentes en las uvas o en el jugo de uva (Zott et al., 2008), solo algunas de ellas han sido descritas como levaduras con propiedades fructofílicas. Dentro de los carbohidratos presentes en la naturaleza y que son fermentados o metabolizados por levaduras y bacterias, la glucosa ocupa un lugar predominante de importancia y es el más estudiado.

Los estudios relacionados con el transporte de carbohidratos por levaduras y también en bacterias se han centrado casi exclusivamente en la glucosa, y no se ha explorado lo suficiente para otras proteínas transportadoras de azúcares que pueden seleccionar o preferir la fructosa con respecto a la glucosa. Todas las células poseen proteínas transportadoras, estas son enzimas que cumplen la función de mover otros materiales dentro de un organismo. Estas enzimas de transporte son vitales para el crecimiento y la vida de todas las células de los seres vivos.

El que una levadura o bacteria posea una naturaleza fructofílica, es decir, que consuma a mayor velocidad la fructosa que la glucosa a altas concentraciones, le confiere una mayor capacidad de utilizar una fuente de carbono que la mayoría de los microorganismos no utilizan como primera opción, por ejemplo, se ha reportado que altas concentraciones de fructosa en fermentaciones por levaduras convencionales como *Sacharomyces cerevisiae* genera estrés y bajos rendimientos (Xie et al., 2023).

Dada esta situación, surge la necesidad de generar el conocimiento de cómo las levaduras y bacterias nativas de mostos del aguamiel, jugo de agaves y uvas adquieren o tienen un alto grado de tolerancia al estrés y actividades bioquímicas en sistemas de fermentación donde la fructosa es el azúcar principal de los mostos, donde el objetivo final es el mejoramiento de la producción de bebidas fermentadas

alcohólicas para aprovechar los azúcares presentes de manera que se logre una fermentación total y eficiente (González-Hernández y Peña, 2002).

En la vía del transporte y metabolismo de la glucosa solo hay dos pasos que podrían formar la base de un fenotipo fructofílico: el transporte de azúcares hexosas que se lleva a cabo por las proteínas transportadoras de glucosa o fructosa y la fosforilación de las mismas moléculas, ya que el siguiente paso, será la conversión de glucosa-6-fosfato en fructosa-6-fosfato por la enzima fosfoglucoisomerasa la cual llevará y consolidará la oxidación de la glucosa y la fructosa que son los carbohidratos esenciales para la obtención de energía y buen funcionamiento celular (Fig. 2) (González-Hernández y Peña, 2002).

Estudios relativamente recientes de Lazar et al. (2014) reportan la presencia de seis proteínas transportadoras de fructosa en levaduras, cinco son específicas para la fructosa y actúan por difusión facilitada el otro existente es llevado a cabo por una proteína encargada de transportar (simporte con protones) la fructosa acompañada por protones hacia el interior de la célula. Los estudios de transportadores

de monosacáridos de levaduras permiten comprender aspectos importantes de la absorción y el metabolismo de azúcares, incluso en células eucariotas superiores.

Mediante el uso de datos de secuencias y experimentos moleculares se han identificado dos transportadores específicos de fructosa (*CmFSY1* y *CmFFZ1*) en *C. magnolia*, que muestran una alta homología con transportadores de fructosa conocidos de otras levaduras (Dae-Hee et al., 2014).

Microorganismos con capacidad fructofílicas

Se ha reportado que levaduras del género *Zygosaccharomyces* sp. tiene propiedades osmófilas, que es la capacidad que tienen algunos microorganismos para crecer y que se pueden aislar de entornos, con alta concentración de azúcar, como frutas deshidratadas, así como exudados de árboles frutales, jugos de Agave. Se han identificado 12 especies de *Zygosaccharomyces* sp. (Kurtzman et al., 2001). De las especies reconocidas, *Z. bailii*, *Z. bisporous*, *Z. rouxii* y *Z. florentinus* se han aislado de mosto de uva, concentrado y vinos endulzados.

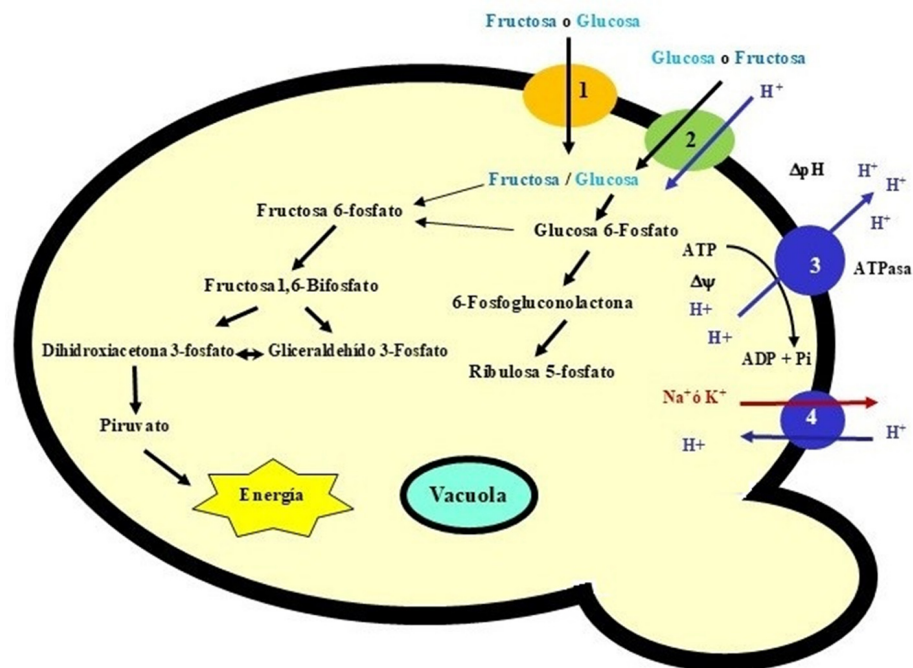


Figura 2. Transporte de glucosa y fructosa en las células de levaduras y su transformación hasta el piruvato el cuál sufre otras reacciones para generar energía necesaria para la levadura: 1 y 2) Proteínas que realizan el transporte de glucosa y fructosa en la célula por una diferencia del gradiente de concentración. 3y 4) Proteínas transportadoras de protones (Tomado y modificado de González-Hernández y Peña, 2000).

En algunas publicaciones, *Z. bailii* se caracteriza como una levadura que deteriora los alimentos debido a su resistencia anormal a conservantes comunes como el dióxido de azufre, el ácido sórbico, el ácido benzoico, el etanol y el ácido acético (Fugelsang, 1998) y también por su potencial para la síntesis de subproductos no deseados y sabores desagradables como el ácido acético o el acetaldehído.

Otro miembro común de las poblaciones tempranas de levaduras en el mosto de uva es la levadura fructófila *Candida stellata*. En general, *Candida* sp. es un género heterogéneo de levaduras, que contiene endosimbiontes de huéspedes animales, comensales de la piel, del tracto gastrointestinal y genitourinario, patógenos vegetales, así como especies utilizadas en el refinamiento de alimentos y bebidas. Actualmente más de 150 especies están incluidas dentro de este género (Barnett *et al.*, 2001).

Para analizar la base molecular de las propiedades fructofílicas de la levadura *C. magnolia*, osmotolerante y productora de un azúcar alcohol (eritritol), Yu *et al.* (2008), describieron una estrategia diferente.

Una preparación eficiente de proteínas de membrana exploró los sistemas de suministro de azúcar mediante técnicas proteómicas, que incluyen electroforesis bidimensional, espectrometría de masas y búsqueda de homología. Se descubrió que un transportador de hexosa, regulado positivamente en condiciones suplementarias de fructosa, era altamente homólogo a Ght6p en *Schizosaccharomyces pombe*, que se conoce como un transportador predominante para la absorción de fructosa debido a su mayor afinidad por la fructosa que por la glucosa.

Debido a la información limitada sobre la secuencia del genoma de *C. magnolia*, los investigadores decidieron explorar el mecanismo fructofílico a nivel de proteína (Yu y cols., 2008). Datos adicionales, especialmente los parámetros cinéticos de la captación de hexosas por la permeasa aislada dieron evidencias de las propiedades fructofílicas de *C. magnolia*.

Conclusiones

Los Agaves representan un recurso de gran importancia histórica, económica y biotecnológica. A lo largo de los años, estas plantas han sido empleadas de manera multifacética, destacando su utilización en la producción de bebidas tradicionales como el pulque, mezcal y tequila. Además, las partes esenciales del Agave, como la piña y el meyolote (corazón del maguey donde se almacena la salvia que libera la planta), ofrecen valiosos componentes bioquímicos que no solo son cruciales para estos procesos fermentativos, sino también presentan aplicaciones potenciales en otras industrias.

El estudio del metabolismo de la fructosa en microorganismos fructofílicos resalta la relevancia de estos azúcares en los procesos de fermentación. La capacidad de levaduras y bacterias para preferir y metabolizar la fructosa bajo condiciones específicas permite optimizar la producción de bebidas alcohólicas y otros metabolitos de interés. Los avances en el conocimiento de los sistemas de transporte y asimilación de azúcares, particularmente en microorganismos osmófilos como *Zygosaccharomyces* sp. y *C. magnoliae*, abren nuevas perspectivas para el desarrollo de procesos más eficientes y sostenibles.

Es fundamental continuar investigando las interacciones entre microorganismos y componentes del Agave para mejorar los rendimientos fermentativos y diversificar los productos derivados. Este enfoque no solo contribuirá al fortalecimiento de las tradiciones culturales y económicas relacionadas con el Agave, sino que también podrá impulsar innovaciones biotecnológicas en beneficio de diversas industrias.

Agradecimientos

Se agradecen los donativos parciales al **Tecnológico Nacional de México** por los donativos parciales del proyecto titulado Caracterización molecular del microbioma del Tlachique empleado en la fermentación artesanal del pulque (19550.24-P).

Referencias

- Aguilar-Pineda, M. & Vázquez-Chávez, E. (2018). Caracterización molecular y bioquímica de bacterias aisladas del Agave pulquero. Tesis Licenciatura (Instituto Tecnológico de Morelia).
- Barnett, J. A., Payne, R. W., & Yarrow, D. (2001). Yeasts: Characterization and Identification. Cambridge University Press.
- Dae-Hee, Lee., Soo-Jung, Kim., & Jin-Ho Seo. (2014). Molecular cloning and characterization of two novel fructose-specific transporters from the osmotolerant and fructophilic yeast *Candida magnoliae* JH110. *Apply Microbiology Biotechnology*, 98, 3569–3578.
- Esparza-Ibarra, EL., Violante-González, J., Monks, S., Cadena, J., Araujo-Andrade, C., & Rössel-Kipping, E.D. (2007). The mezcal agaves of the Potosino and Zacatecano highlands. *Estudios en Biodiversidad*, 20, 227-245.
- Fugelsang, K.C. (1998). *Zygosaccharomyces*, a spoilage yeast isolated from grape juice. California Agricultural Technology Institute Publication #980902.
- González-Hernández, J.C., & Peña, A. (2002). Estrategias de adaptación de microorganismos halófilos y *Debaryomyces hansenii* (Levadura halófila). *Revista Latinoamericana de Microbiología*, 44(3-4), 137-156.
- Guillaume, C., Delobel, P., Sablayrolles, J.M., & Blondin, B. (2007). Molecular basis of fructose utilization by the wine yeast *Saccharomyces cerevisiae*: A mutated HXT3 allele enhances fructose fermentation. *Apply Environmental Microbiology*, 73, 2432–2439.
- Kurtzman, C.P., Robnett, C.J., & Basehoar-Powers, E. (2001). *Zygosaccharomyces kombuchaensis*, a new ascosporogenous yeast from 'Kombucha tea'. *FEMS Yeast Research*, 1 (2), 133-138.
- Lazar, Z., Dobrowolski, A., & Robak, M. (2014). Fructose transporter in yeasts. *Postępy Biochemii*, 60(1), 94-101.
- Núñez Avila, R., Rivas Pérez, B., Hernández Motzezak, R., & Marluy, C. (2012). Contenido de azúcares totales, reductores y no reductores en *Agave cocui* Trelease. *Multiciencias*, 12(2), 129-135.
- Pérez-Hernández, E. (2016). Estudio cinético del proceso fermentativo de cultivos puros y mixtos de levaduras en la elaboración de mezcal. Tesis Doctorado (Universidad Michoacana de San Nicolás De Hidalgo).
- Xie, D., Lei, Y., Sun, Y., Li, X., & Zheng, J. Regulation of fructose levels on carbon flow and metabolites in yeast during food fermentation. *Food Science and Technology International*. 2025;31(1):69-82. doi:10.1177/10820132231179495
- Yu, J.H., Lee, D.H., Park, Y.C., Lee, M.G., Kim, D.O., Ryu, Y.W. & Seo, J.H. (2008). Proteomic Analysis of Fructophilic Properties of Osmotolerant *Candida magnoliae*. *Journal Microbiology Biotechnology*, 18(2), 248–254.
- Zott, K., Miot-Sertier, C., Claisse, O., Lonvaud-Funel, A. & Masneuf-Pomarede, I. (2008). Dynamics and diversity of non-*Saccharomyces* yeasts during the early stages in winemaking. *International Journal Food Microbiology*, 125(2), 197-203.