

# MEDIO AMBIENTE, ENERGÍA PARA LA VIDA Y RADIACIÓN ELECTROMAGNÉTICA SOLAR\*

ANTONIO HERNANDO GRANDE\*

\* Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Valverde 22, 28004 Madrid.

*A José García Escorial Cabrera. quien ya,  
tan temprano, es pura y eterna luz*

## I. INTRODUCCIÓN

La naturaleza, mediante la evolución y durante cuatro mil millones de años, ha creado máquinas maravillosas que funcionan regidas por los mismos principios termodinámicos que el género humano descubrió en el siglo XIX. Desde entonces los humanos aprendimos a producir máquinas con ayuda de las cuales dejamos de ser esclavos de la selección natural y pudimos desplegar el mundo tecnológico que hoy conocemos (probablemente a costa de otras esclavitudes nacidas de la revolución industrial). La termodinámica es ciencia difícil que goza de extremada belleza, encierra una fecunda tensión dialéctica entre conocimiento básico profundo de la naturaleza y guías de ingeniería práctica; pensando en estudiantes de ciencias no me he resistido a escribir las sencillas ecuaciones que engloban tanta sutileza y complejidad como las contenidas en el segundo principio.

### **Un gramo de nuestro cuerpo convierte por segundo diez mil veces más energía que el Sol**

Los procesos químicos más característicos de la vida elemental pueden clasificarse en dos grupos: a) los mecanismos de réplica celular y síntesis de proteínas que están asociados a la estructura genética local-

zada en el ADN que forma los cromosomas y b) las reacciones que permiten obtener, a partir de la energía almacenada en los enlaces de las moléculas de los alimentos, energía disponible para la propia vida y para la realización de un trabajo mecánico. Esta conversión energética se realiza en las mitocondrias celulares, auténticas centrales energéticas de nuestra vida.

Las mitocondrias son partículas englobadas en el citoplasma de las células eucariotas que en el pasado fueron bacterias, como indica su contenido genético propio, y se adaptaron a vivir en células complejas hace dos mil millones de años. Tienen una longitud entre 1 y 4 micras y aproximadamente media micra de diámetro. En un humano adulto existen  $10^{16}$  mitocondrias que representa en peso un 10% del peso de nuestro cuerpo. Su distribución en número varía muy acusadamente con el tipo de célula. Las células metabólicamente más activas, como las del hígado, los riñones y las neuronas, contienen cientos o miles de mitocondrias constituyendo un 40% de su citoplasma, mientras que las células de la sangre o del esqueleto tienen unas pocas.


El funcionamiento de las mitocondrias puede analizarse desde una perspectiva física y afecta principalmente a dos de sus campos fundamentales: la termodinámica y la física de superficies. Desde un punto

---

\* Este artículo pretende ser de divulgación y aunque contiene expresiones matemáticas termodinámicas, éstas pueden ser omitidas sin afectar la comprensión de su hilo argumental ni de sus más importantes conclusiones.

**ORIGEN DE LA VIDA**

- La vida surge una sola vez
- Formación de ácidos nucleicos ADN a partir de aminoácidos.
- En el ADN reside toda la información genética.
- De una sola célula se generan todas las células.



de vista estrictamente termodinámico resulta apasionante el intento de comprender cómo la evolución —parcialmente, al menos, conducida por selección natural— ha desembocado en una maquinaria tan perfecta de conversión de energía térmica en energía mecánica. Así consideradas, las mitocondrias comparten con las máquinas y motores construidos por el hombre, la propiedad de ser sistemas capaces de generar orden, aparentemente a contracorriente del segundo principio de la termodinámica. La esencia del proceso energético que acontece en las mitocondrias, sin entrar en sus detalles que en su conjunto son conocidos como ciclo de Krebs, consiste en un bombeo de protones a través de su extensa membrana interna. Para dicho bombeo se utiliza como energía la liberada por la respiración que consta de una serie de procesos químicos exotérmicos de combustión del oxígeno e hidrógeno contenido en la glucosa y que tienen lugar en complejos proteínicos contenidos en la membrana (complejos enzimáticos). El gradiente de concentración de protones se neutraliza parcialmente mediante su flujo restaurador únicamente permitido a través de unas ventanas selectivas. Cuando los protones se aceleran a través de estas ventanas tendiendo a igualar la concentración a ambos lados de la membrana se ven obligados a mover “las palas” de un motor molecular que produce ATP. El ATP constituye la moneda universal de energía útil para el trabajo mecánico.

Antes de entrar en una descripción más detallada que permita comprender la utilidad del ATP y la termodinámica de la conversión energética resulta importante considerar dos aspectos que afectan a la totalidad del proceso.

## La eficiencia energética de nuestro cuerpo

El primer aspecto es de tipo cuantitativo. Como decíamos más arriba, la eficiencia por segundo y por gramo de la maquinaria formada por las mitocondrias en la conversión de energía química en ATP es diez mil veces superior a la eficiencia del sol. Para comprobar este aserto consideremos los siguientes datos. La luminosidad del sol es  $4 \times 10^{26}$  vatios y su masa es  $2 \times 10^{33}$  gramos. Durante la vida del sol, estimada en  $10^{10}$  años, cada gramo produce  $6 \times 10^9$  julios de energía. Esta energía se genera lentamente por fusión nuclear que solo tiene lugar en una fracción reducida del volumen del sol situada en el núcleo de la estrella. Dividiendo la luminosidad por la masa solar se obtiene que cada gramo de sol genera **0.0002 miliwatios por gramo** ó  $2 \times 10^{-7}$  julios por segundo y por gramo. Supongamos, ahora, una persona de 70 Kg de peso, que come  $3 \times 10^6$  calorías ó  $12.6 \times 10^6$  julios cada día. Si suponemos una eficiencia en la conversión energética razonable como un 30% (la energía final contiene fracciones de calor, trabajo mecánico y acumulación de grasas) resulta una conversión de **2 miliwatios por gramo**, esto es diez mil veces superior a la eficiencia del sol. Conviene hacer notar que algunas bacterias altamente energéticas como la *Azotobacter* genera 10 vatios por gramo con una eficiencia, consecuentemente, 50 millones de veces superior al sol.

## El efecto invernadero y el balance energético atmósfera-tierra

El segundo aspecto a destacar es la importancia que para el funcionamiento del proceso de conversión

**¿Por qué hay vida en la Tierra?**

La existencia de VIDA requiere ENERGÍA

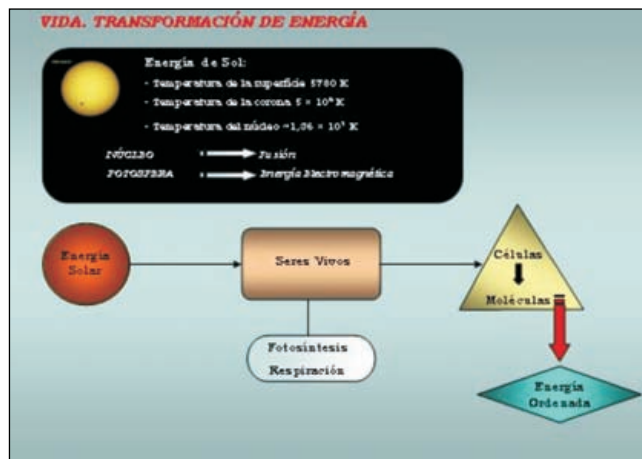
El SOL es la fuente de energía que permite la VIDA en la TIERRA



150.000.000 km

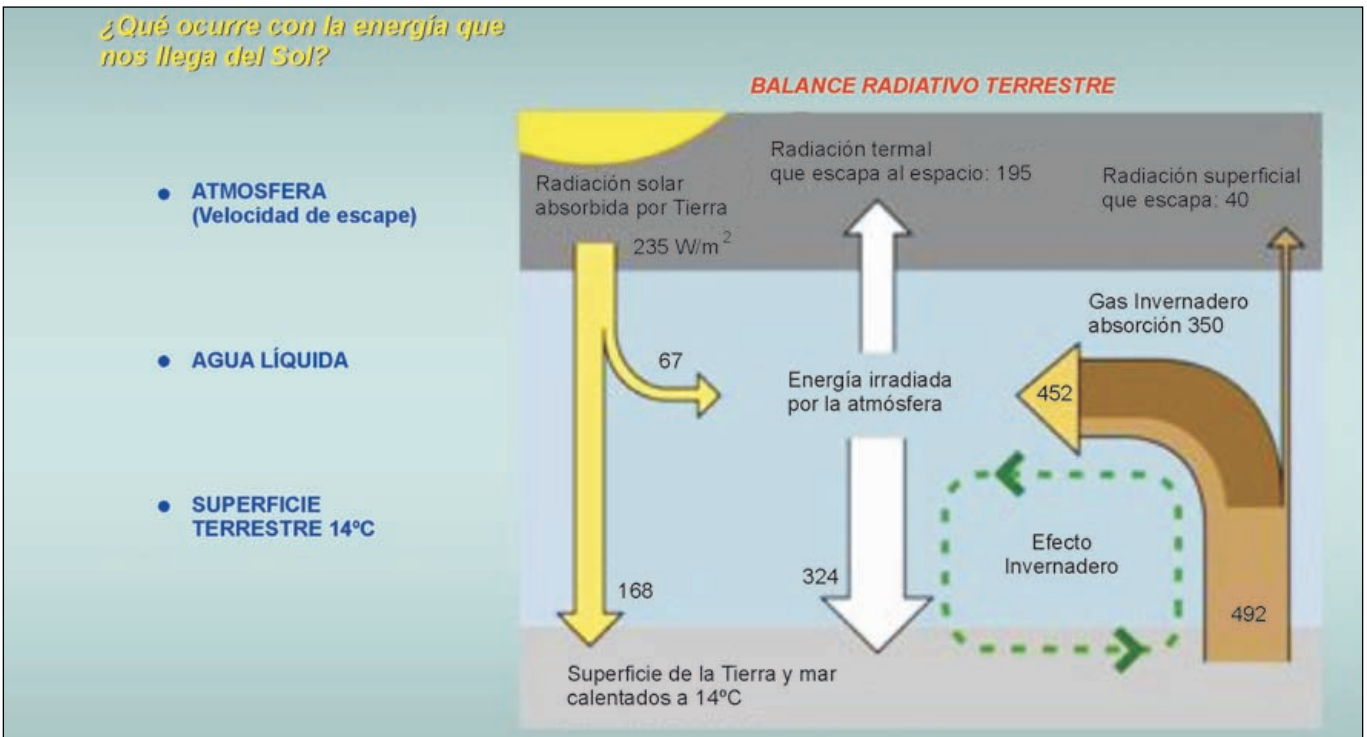
energética tiene el medio ambiente. Como hemos visto las mitocondrias parten de la glucosa y el oxígeno atmosférico para convertir la energía almacenada en los enlaces químicos de las moléculas de azúcar en ATP. A su vez la energía química o energía potencial del enlace proviene de la fotosíntesis de las plantas. La fotosíntesis utiliza la energía radiante del sol para unir a las moléculas de agua y  $\text{CO}_2$  en un estado de mayor energía química como es el de los enlaces de las moléculas de azúcar. La energía radiante del sol es consecuencia de la energía térmica desprendida por la fusión nuclear que quema constante pero lentamente el centro del sol que se encuentra a 20 millones de grados. La energía que llega a la superficie externa o superior de la atmósfera terrestre en forma de radiación electromagnética con un máximo, en el rango del visible, correspondiente a 6000 grados kelvin, tiene una densidad de 1400 vatios por metro cuadrado. Si no existiera atmósfera la temperatura estacionaria de la tierra sería de  $-22$  grados centígrados. Gracias al efecto invernadero su temperatura promedio es de 14 grados. El cálculo es sencillo: La temperatura de la tierra alcanza su valor de equilibrio cuando la energía que absorbe es la misma que emite. De los  $1400 \text{ W/m}^2$  que llegarían a la superficie de la tierra solo su cuarta parte es efectiva, la que corresponde a la superficie terrestre que da al sol. Por tanto, si no hubiera atmósfera y promediando a toda la superficie terrestre, llegarían del orden de  $340 \text{ W/m}^2$ . Un 32% de esta energía es reflejada por la tierra con los mismos fotones que llegan, en su mayoría del visible. En consecuencia, la tierra absorbería  $235 \text{ W/m}^2$ . En equilibrio la energía total radiada por la tierra tiene que ser del mismo valor que la energía absorbida. La energía que radia un cuerpo viene descrita por la ley de Stefan-Boltzmann que establece que la radiancia es proporcional a la cuarta potencia de la temperatura absoluta del cuerpo y puede expresarse como  $5.67 \times 10^{-8} T^4 \text{ W/m}^2$ . Igualando esta expresión a la densidad de energía absorbida por unidad de tiempo, es decir, a  $235 \text{ W/m}^2$  se obtiene la temperatura de la tierra  $T$  que es de  $251 \text{ K}$  ó  $-22$  grados centígrados.

La existencia de la atmósfera modifica el balance debido a los siguientes efectos. De los  $235 \text{ W/m}^2$  de visible y ultravioleta que llegan a la alta atmósfera y que no se reflejan directamente,  $67 \text{ W/m}^2$  quedan absorbidos por la atmósfera y  $168 \text{ W/m}^2$  son finalmente absorbidos por la superficie del planeta. Sin



embargo, la temperatura media de la tierra es de 14 grados centígrados lo que implica, según la ley de Stefan-Boltzmann, que su radiancia tiene que ser de  $492 \text{ W/m}^2$ . Además, la energía emitida por la tierra debe encontrarse principalmente en el infrarrojo. Como el balance neto obliga a que la energía absorbida por la tierra sea igual a la emitida, la atmósfera debe devolver a la tierra  $324 \text{ W/m}^2$  de infrarrojo. El balance neto de energía absorbida y emitida por la tierra es entonces nulo, recibe  $168 \text{ W/m}^2$  de visible solar y  $324 \text{ W/m}^2$  de infrarrojo de la atmósfera (efecto invernadero) y emite  $492 \text{ W/m}^2$  de infrarrojo. El balance en la atmósfera es también nulo, absorbe  $67 \text{ W/m}^2$  de visible solar y  $492 \text{ W/m}^2$  de la tierra y emite  $324 \text{ W/m}^2$  a la tierra y  $235 \text{ W/m}^2$  al espacio, compensando de este modo la energía de  $235 \text{ W/m}^2$  que le llega del sol. Si la capacidad de absorción de la atmósfera aumentara la energía que reflejaría sería mayor, la tierra tendría que emitir en mayor proporción y su temperatura subiría. En este efecto consiste la amenaza de cambios radicales en el balance térmico de la atmósfera con el aumento de la concentración de moléculas capaces de absorber la radiación infrarroja.

Es evidente que las perturbaciones de las condiciones atmosféricas pueden alterar las proporciones de energía radiada por la tierra y reabsorbida en la atmósfera dando lugar a cambios de la temperatura promedio y modificando sustancialmente las condiciones en que la vida actual se desarrolla tras un largo proceso de evolución. Sin duda, la evolución también ha transformado la biosfera. A lo largo de los 4600 millones de años transcurridos desde la formación de nuestro planeta ha habido múltiples composiciones de la atmósfera y variadas formas de vida. El gran salto que repre-



sentó en el proceso evolutivo la aparición de las células eucariotas pudo estar ligado, como indica de Duve, a la aparición de oxígeno, presumiblemente debida a la actividad de grupos de procariotas ancestrales. De cualquier forma, la existencia, durante los dos mil millones de años iniciales de la tierra, de un reino exclusivo de bacterias, algunas con formas de vida en la que la conversión energética se lleva a cabo generando gas metano a partir de hidrógeno y  $\text{CO}_2$ , caso de las arqueas, y en otro caso reduciendo los sulfatos a sulfhídrico, nos indica que la vida es adaptable a un gran espectro de condiciones. Es lógico que estos argumentos basados en escalas de tiempo geológico no tranquilicen ni satisfagan a nuestra especie tan naturalmente proclive a preocuparse por acontecimientos de la escala del siglo o de la duración de la vida humana. Consecuentemente, los problemas asociados a la influencia del consumo actual de energía en el efecto invernadero, el calentamiento global y el esperable cambio climático son temas que producen, o deberían producir, razonable y profunda preocupación.

A lo largo de este artículo se analizan, en dos apartados, los siguientes conceptos físicos referidos en esta introducción: a) La termodinámica de la conversión de energía, b) la importancia de las superficies en la evolución darwiniana.

## II. LA TERMODINÁMICA DE LA CONVERSIÓN DE ENERGÍA EN LA CÉLULA

Subyacente al funcionamiento general de las membranas biológicas existe una termodinámica básica que condiciona su comportamiento.

### Los principios de la termodinámica

La configuración de equilibrio de un sistema físico aislado es aquella en que todos los estados posibles del sistema son equiprobables. Dicho en lenguaje menos técnico, el equilibrio se alcanza cuando el sistema ha evolucionado a su configuración de máximo desorden o máxima entropía. Entropía máxima es la condición de equilibrio de los sistemas aislados según el postulado fundamental de la física estadística. Un sistema aislado es aquel que no intercambia energía ni masa con su exterior. Todos estamos familiarizados con este principio estadístico que implica el segundo principio de la termodinámica. Los procesos espontáneos que se producen en los sistemas tienden siempre a aumentar su desorden. El primer principio de la termodinámica enuncia la ley general de conservación de la energía.

Según este principio tan posible es que una pesa caiga moviendo una paleta en el interior de un líquido y aumentando su temperatura como que el líquido se enfriara y subiera la pesa. En ambos casos la energía se conserva. En el primero la energía potencial de la pesa se transforma en calor que cede la paleta al líquido. En el segundo caso el líquido cede calor a la paleta y ésta la convierte en energía potencial de la pesa. Este segundo proceso, aunque no viola el principio de conservación de la energía o primer principio, nunca fue observado por nadie. El segundo principio hace explícita la imposibilidad de este proceso estableciendo que no es posible convertir el calor cedido por un solo cuerpo en trabajo mecánico. El postulado general de la estadística formula el segundo principio de la termodinámica en lenguaje probabilístico.

### Las máquinas y las células como generadores de energía ordenada

Los procesos permitidos en los sistemas aislados conservan la energía contenida en el sistema y se producen espontáneamente siempre que generen un aumento de desorden (el trabajo mecánico o energía ordenada se transforma en calor o energía desordenada pero no a la inversa). Es, sin embargo, también obvio que los cristales o sólidos ordenados se encuentran en la naturaleza en estado de equilibrio. Pero aún resulta mas aparentemente desafiante al segundo principio la existencia de máquinas que permiten extraer trabajo de forma cíclica de la energía calorífica y la existencia de células vivas que autogeneran un complejísimo orden interno. El ingenio del hombre, que permitió el descubrimiento de las máquinas térmicas y que dio lugar a la revolución industrial, parece competir con la selección natural en la búsqueda de los mecanismos más eficientes para luchar contra las limitaciones del segundo principio de la termodinámica.

### ¿Cómo son posibles los procesos que generan aumento de orden, como los que caracterizan la vida?

Si llamamos  $S^*$  a la entropía o grado de desorden de un sistema aislado, la condición de equilibrio corresponde a  $S^*$  máximo y cualquier proceso espontáneo que se produzca en el sistema antes de alcanzarse

el equilibrio inducirá un aumento de  $S^*$ , es decir el incremento de  $S^*$  es positivo,  $\Delta S^* > 0$ .

Una célula, o un ser humano, no son sistemas aislados. Si se aislara totalmente a una persona, se aproximaría lenta y fatídicamente al equilibrio y acabaría descompuesta en los átomos que la forman los cuales se desorganizarían con el máximo desorden concebible. **El orden se puede producir** en procesos que tengan lugar en sistemas que no estén aislados, **en sistemas que intercambien energía con el medio externo**. De tal forma que si se considera el sistema formado por el ser vivo, A, y el medio externo, A', como un sistema único y aislado  $A^*$ , la conocida condición de equilibrio para sistemas aislados  $\Delta S^* > 0$ , teniendo en cuenta ahora que las entropías son aditivas,  $S^* = S + S'$ , resulta

$$\Delta S^* = \Delta S + \Delta S' > 0 \quad (1)$$

Esta relación nos permite comprender cómo, sin violar el principio general de la estadística o el segundo principio de la termodinámica, pueden construirse máquinas o seres vivos en los que tienen lugar procesos que aumentan el orden. El sistema A puede disminuir su desorden ( $\Delta S < 0$ ) siempre que este aumento conlleve un aumento de desorden en el medio ( $\Delta S' > 0$ ) que sea superior en valor absoluto ( $\Delta S' > |\Delta S|$ ). El problema del cambio climático, por ejemplo, está íntimamente asociado a esta ligadura termodinámica que establece que la vida requiere un incremento del desorden del entorno. Incluso siendo celosamente cuidadosos del medio ambiente el mero hecho de vivir y de vivir muchos produce un aumento del desorden que aparte de inevitable podría acabar con las benignidades del medio ambiente. Cuando el efecto desordenador análogo y más intenso de las máquinas térmicas se suma al meramente biológico se pueden alcanzar los límites de peligrosidad que hoy conocemos.

### La entropía y la energía libre

Desde un punto de vista termodinámico es importante subrayar que existen procesos espontáneos en sistemas aislados que aumentan su desorden pero que, no obstante, conllevan un aumento de orden en algún subsistema de ese sistema aislado. Quizás sea la parte mas bella de la termodinámica aquella que trata de



describir la condición de entropía máxima del sistema total,  $S^*$ , en función de parámetros exclusivos del sub-sistema de interés, es decir del subsistema A. Este paso se hace partiendo de un supuesto en general siempre aplicable y que consiste en considerar el sistema externo  $A'$  como un sistema muchísimo mayor que el sub-sistema de interés. En el lenguaje termodinámico se dice que  $A'$  es el foco térmico de A. Por foco térmico se entiende un sistema que tiene muchos grados de libertad, por ejemplo muchísimas partículas mas que el subsistema A. Un ejemplo es la atmósfera como foco térmico de una taza de té, o la atmósfera como foco de un ser vivo, o el cuerpo humano como foco respecto de una de sus células. La importancia del concepto de foco reside en que al recibir calor del subsistema, único cuerpo que tiene en contacto, no varía su temperatura apreciablemente y a temperatura constante es sencillo calcular los cambios de entropía. La temperatura de un cuerpo es una medida de su energía promedio por partícula. Si el subsistema cede una energía en forma de calor  $Q$  la temperatura del foco,  $T'$ , aumenta  $Q/N'$ , siendo  $N'$  el número de partículas del foco. Basta que  $N'$  sea varios ordenes de magnitud superior a  $N$  para que  $T'$  no se vea afectada por el calor que le cede A. La importancia de que  $T'$  sea constante está en que se puede conocer directamente la variación de entropía de  $S'$  cuando absorbe una cantidad de calor  $\Delta Q'$ , resultando  $\Delta S' = \Delta Q' / T'$ . Cuando la temperatura  $T'$  del foco y su presión  $p'$  son constantes, la temperatura y la presión de A serán iguales a las de  $A'$  en el equilibrio.

Según el primer principio de la termodinámica, el calor absorbido por el foco,  $Q'$  ha generado una variación de su energía interna  $\Delta E' = \Delta Q' - \Delta W'$ , donde

$\Delta W'$  es el trabajo realizado por el foco,  $p'\Delta v'$ , que puede expresarse en función de los parámetros del sistema A, como  $-p'\Delta v$ , considerando que  $\Delta v' = -\Delta v$  y  $p' = p$ . Teniendo también en cuenta que por el principio de conservación de la energía  $\Delta E' = -\Delta E$ , la relación (1) resulta

$$\begin{aligned} \Delta S^* &= \Delta S + (\Delta Q' / T') = \Delta S + (\Delta E' + W' / T') = \\ &= \Delta S - (\Delta E / T) - (p' \Delta v / T) > 0 \end{aligned} \tag{2}$$

Considerando que  $T'$  y  $p'$  son iguales respectivamente a  $T$  y  $p$ , la expresión anterior pone de manifiesto que es posible escribir  $\Delta S^*$  en función de los parámetros termodinámicos del sistema A como

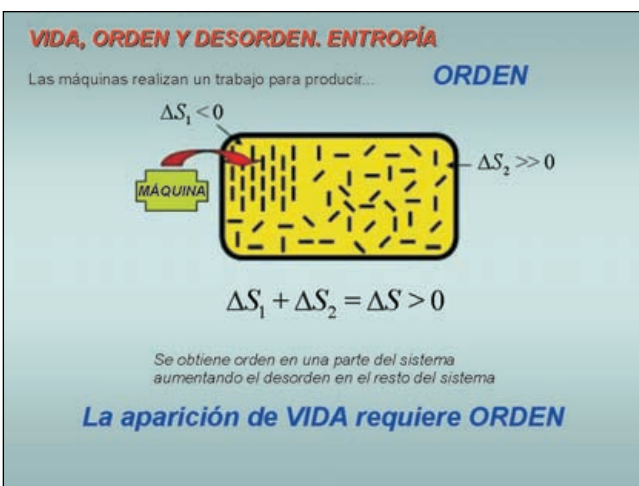
$$\Delta S^* = -\Delta G / T > 0 \tag{3}$$

donde  $G = E - TS + pv$  es la energía libre del sistema A

### El significado físico de G y cómo la temperatura decide la influencia relativa de E y S

Por tanto, la condición de equilibrio del sistema total  $\Delta S^* > 0$  implica que la variación de energía libre del sistema A verifique  $\Delta G < 0$ . Es importante comprender el significado de G. De acuerdo con (3) la condición de equilibrio de un subsistema en contacto con un foco térmico a  $T$  y  $p$  constantes se alcanza cuando G es mínimo, lo que significa que  $S^*$  sea máximo. Tal afirmación equivale a limitar los procesos espontáneos posibles de A a aquellos que produzcan una disminución de G.

Consideremos un sólido a presión constante y con volumen aproximadamente fijo de modo que el sumado  $pv$  pueda considerarse constante. La minimización de G requiere aparentemente, en este caso, que E sea mínimo y S máximo. Esto, que sería formalmente cierto, no es posible en la realidad puesto que E y S varían en el mismo sentido. Las configuraciones de más energía interna de un sistema son de mayor desorden que las correspondientes al rango de bajas energías. Si E disminuye también lo hace S. Por tanto, la condición de G mínimo es sutil pues está gobernada por el valor de T. Para T alta el término TS es más importante que el término E y G mínimo se alcanza para S máximo, aunque corresponda a valores de E altos. Sin embargo, para T tendiendo a cero la condición E mínimo



prevalece frente a la de  $S$  máximo y  $G$  se minimiza reduciendo la energía aún a costa de disminuir el desorden. Consecuentemente, a bajas temperaturas los procesos que ordenan el subsistema  $A$  y que implican una disminución de su entropía,  $\Delta S < 0$ , producen un aumento efectivo de la entropía del sistema total  $S^*$ .

De la definición de energía libre,  $G = E - TS + pv$  se deriva que en un proceso realizado a  $p$  y  $T$  constantes

$$dG = dQ - TdS - dW'' \quad (3')$$

donde hemos considerado  $dE = dQ - pdv - dW''$ , siendo  $W''$  el llamado trabajo útil realizado por el sistema. En el caso de un proceso irreversible  $dQ = TdS - TdS_i$ , donde  $dS$  es la variación de la función de estado entropía entre los estados inicial y final del proceso diferencial y  $dS_i$  el aumento de entropía interna asociado a la irreversibilidad del proceso. Consecuentemente:

$$dG = -TdS_i - dW''. \quad (3'')$$

Si el proceso es reversible, ( $dQ = TdS$  y  $dS_i = 0$ ),  $dG = -dW''$  y toda la energía libre se libera en trabajo útil. Si el sistema está cerrado y no puede realizar trabajo toda la energía libre se invierte en aumento de la entropía interna del sistema. Para calcular el aumento de entropía interna de los procesos biológicos que llevan de un estado 1 a un estado 2 en un sistema cerrado se calcula el trabajo disipado por el sistema en un proceso reversible, y por tanto ideal, que lleve del estado 1 al 2.

En este contexto la termodinámica y la estadística dejan un comprensible resquicio para la vida y la actividad de las máquinas. Los procesos de ordenamiento son posibles en subsistemas capaces de intercambiar energía y volumen con focos térmicos a temperatura y presión constantes.

### Las máquinas biológicas y las máquinas térmicas

Con anterioridad al desarrollo de la Física Estadística, y antes de que el calor fuera reconocido como una forma de energía, los trabajos teóricos sobre máquinas térmicas del ingeniero francés Sadi Carnot, completados por Kelvin y Claussius, condujeron a la



formulación del segundo principio de la termodinámica. La pregunta clave plantea la extensión en que la energía interna desordenada de las muchísimas moléculas que forman el sistema podría convertirse en movimiento ordenado capaz de hacer girar un eje o mover un pistón. Esta interrogante equivale a preguntarse en qué extensión somos capaces de construir los motores que propiciaron la revolución industrial. Desde la perspectiva de la biología cabe cuestionarse en que extensión una mezcla al azar de moléculas simples puede convertirse en las macromoléculas complejas y organizadas que constituyen un animal o una planta.

Una máquina es un aparato que convierte una fracción de la energía interna de un sistema,  $A$ , en trabajo mecánico. El mecanismo motor,  $M$ , debe quedar inalterado al finalizar el proceso para que así pueda repetirlo cíclicamente. Como la entropía es una función de estado la entropía del motor no cambia en un ciclo ya que se recupera el estado inicial.

El trabajo mecánico consiste en elevar un peso o mover un pistón, es decir, en el cambio de un parámetro externo de otro sistema  $B$ . Al procederse según ciclos la entropía de  $B$  tampoco varía. La única entropía que variaría sería la de  $A$ , sistema que cedería energía interna para convertirse en trabajo sobre  $B$ . El caso más sencillo es que  $A$  sea un foco a temperatura  $T$  que cede en un ciclo una cantidad de calor,  $q$ , que el motor convierte en trabajo,  $w$ , actuando sobre  $B$ . El foco disminuiría su entropía por ciclo en la cantidad  $-q/T$  y ésta sería la única variación de entropía del sistema. En este sistema aislado se produciría una dis-

minución de entropía, lo que viola el principio general de la física estadística y el segundo principio de la termodinámica en su enunciado de la imposibilidad de que exista un proceso cíclico con un solo foco en el que el único resultado sea la transformación de calor en trabajo a costa de una disminución de la entropía del sistema. Según (1) la entropía total del sistema debe aumentar en cada ciclo. Para ello debemos tener otro foco frío  $A'$  que absorba calor  $q'$  y aumente su entropía. El aumento de entropía debe ser  $q'/T'$  mayor que la disminución  $-q/T$ . Pero para poder conservar la energía y producir trabajo  $w=q-q'$ ,  $q$  debe ser mayor que  $q'$ . La combinación de ambas condiciones conduce al siguiente rendimiento  $\eta$

$$\eta = w/q = (q - q')/q < (T - T')/T \quad (4)$$

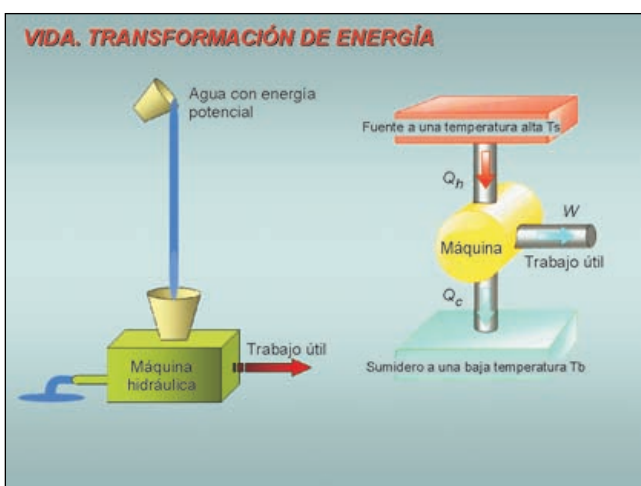
El signo igual solo aparece en los procesos reversibles en los que coexiste producción de entropía interna en el sistema.

Las máquinas biológicas, como las mitocondrias dispersadas en el citoplasma de las células, están sujetas a las mismas restricciones termodinámicas que las máquinas y motores térmicos. El foco caliente o foco del que absorbe calor el organismo está constituido por las moléculas de azúcares y grasas que contienen elevada energía química de enlace. El foco frío es el medio ambiente del organismo que recibe calor producido con la actividad biológica. La diferencia entre el calor absorbido de las moléculas de alta energía y el calor cedido al medio es la fracción de la energía que se puede convertir en trabajo mecánico muscular o trabajo intelectual. Es obvio que como en el caso de las

máquinas térmicas diseñadas y fabricadas por la técnica, el proceso de conversión de la energía química en trabajo requiere un mecanismo, equivalente a los pistones y cigüeñal de un motor de explosión o al sistema de bobinados de un motor eléctrico, capaz de transformar eficientemente la energía disponible en trabajo. Las componentes del motor biológico son altamente complejas, sutiles y especializadas. El esquema del mecanismo más habitual es el de la membrana lípida que separa medios de diferente energía libre, o diferente potencial electroquímico. Estos gradientes se producen por el equivalente a las bombas hidráulicas que son proteínas que actúan como canales selectivos y son capaces de bombear contra el gradiente electroquímico algunos iones de modo que el gradiente se mantiene aún en presencia de corrientes espontáneas que tienden a anularlo. Este bombeo, contra-gradiente, se realiza a expensas de la energía química liberada en la descomposición controlada de las moléculas de azúcar y/o grasas. La descomposición está controlada por los enzimas que aceleran las cinéticas y acoplan las reacciones de modo que la energía de los electrones liberados por la oxidación sea útil para realizar el trabajo de bombear iones en las proteínas de membrana correspondientes. La forma universal de energía versátil para producir trabajo y reacciones acopladas con etapas de incremento positivo de energía libre es la molécula de ATP, cuya composición y cinética de formación describiremos mas adelante.

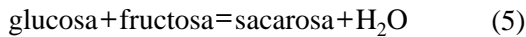
## El concepto de reacción acoplada

Las reacciones químicas que se producen en las células suceden a temperatura y presión constantes. Por tanto, dos moléculas distintas a y b llamadas reaccionantes se combinarán espontáneamente para dar dos moléculas c y d, productos de la reacción, siempre que la combinación represente una disminución de la energía libre  $G$ . En principio cualquier reacción que lleve implícita un aumento de  $G$  no puede darse de forma espontánea. Sin embargo, es posible pensar en reacciones espontáneas que aumenten  $G$  en una cantidad  $\Delta G$  siempre que estén inexorablemente asociadas a reacciones que disminuyan  $G$  en una cantidad  $-\Delta G'$ , siendo el valor absoluto  $\Delta G'$  superior a  $\Delta G$ , estas reacciones se llaman acopladas. Un ejemplo típico de reacción presente en el proceso metabólico es la conversión de glucosa más fructuosa en sacarosa y agua. Se





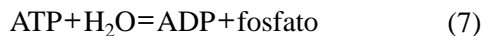
trata de tres moléculas de azúcares, las dos primeras contienen un anillo de seis carbonos que difieren en su estructura, mientras la última contiene la unión conjunta de ambos



La reacción de una molécula de glucosa con una molécula de fructuosa, definida por (5), cuando se realiza de izquierda a derecha conlleva un aumento de energía libre  $\Delta G = +0.24$  eV. De acuerdo con el criterio de espontaneidad de los procesos posibles esta reacción no podría tener lugar. Con mayor rigor, deberíamos decir que solo puede darse si existe una reacción acoplada que genere una disminución de energía libre  $G'$  tal que

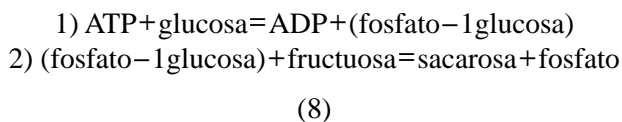
$$\Delta G + \Delta G' < 0 \quad (6)$$

La reacción que con mas frecuencia y de forma más general utilizan los seres vivos para acoplar reacciones que aumentan la energía libre es la que hace uso de la descomposición de la molécula de ATP, (trifosfato de adenosina) en ADP (difosfato de adenosina):

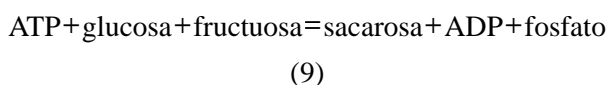


Esta reacción se daría espontáneamente ya que su balance energético es favorable,  $\Delta G' = -0.3$  eV.

Las reacciones descritas en (5) y (7), arrojan un balance neto favorable,  $\Delta G + \Delta G' = -0.06$  eV y por tanto podrían tener lugar simultáneamente si existiera un intermediario que las acoplara. El intermediario de esta reacción concreta de síntesis de la sacarosa es el fosfato-1glucosa que contiene un grupo fosfato ligado a la molécula de glucosa. Las reacciones (5) y (7) se acoplan a través de esta molécula de acuerdo con el siguiente esquema:



La suma de estas dos reacciones da lugar al siguiente balance



Es muy importante resaltar el mecanismo de acoplamiento que consiste en utilizar la energía libera-

da por la descomposición del ATP para bombear la unión de glucosa y fructuosa a un estado de mayor energía libre como es el de la sacarosa. También es importante indicar que el proceso de acoplamiento y la velocidad a la que proceden las dos reacciones indicadas dependen de la presencia de catalizadores, conocidos como enzimas en la materia viva.

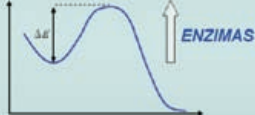
## Enzimas y catalizadores

Es obvio que la utilización controlada de energía química es posible porque existen barreras de energía que hay que superar para iniciar las reacciones. Si cualquier configuración molecular de alta energía interna se descompusiera espontáneamente de modo inmediato todas las moléculas se encontrarían en su configuración de energía libre mínima, o de equilibrio. La posibilidad de utilizar el calor de la combustión desprendido en la chimenea o la energía interna de la glucosa para producir trabajo muscular requiere que, tanto la simple combustión de la leña como la alambicada serie de procesos que permiten que un músculo trabaje con la energía de la molécula de un azúcar, sean procesos no solo que tiendan a disminuir  $G$  sino que para su puesta en marcha necesiten un detonante. Este detonante es la cerilla en el caso de la chimenea y son los enzimas o catalizadores en el caso del trabajo muscular.

La necesidad de catalizadores no viola la generalidad de los principios de la Física Estadística. Es siempre cierto que cualquier sistema tiende a alcanzar su configuración de equilibrio, pero la propia Estadística es precisa al continuar su principal aserto con una

**VIDA. TRANSFORMACIÓN DE ENERGÍA**

**PROCESOS DE TRANSFORMACIÓN DE ENERGÍA**

- **Combustión:** Reacción química en la que un elemento combustible se combina con oxígeno gaseoso, desprendiendo calor y produciendo un óxido. Es una reacción exotérmica.
 
$$\text{CH}_4 + 2\text{O}_2 \rightarrow \text{CO}_2 + 2\text{H}_2\text{O} + \text{Calor}$$
- **Respiración:** Proceso catabólico de oxidación incompleto, obteniéndose un compuesto orgánico.
 
- **Respiración:** Intercambio gaseoso osmótico (o difusivo) con el medio ambiente en el que se capta oxígeno necesario para la respiración celular, y se desecha dióxido de carbono como subproducto del metabolismo energético.

importante apostilla respecto a los sistemas alejados de su configuración de equilibrio: “equilibrio que alcanza pasado un cierto tiempo llamado tiempo de relajación” Lo que la cerilla o los catalizadores promueven es una disminución controlada del tiempo de relajación. Para alcanzar su configuración de energía libre mínima o configuración de equilibrio un sistema tiene que atravesar configuraciones intermedias de alta energía interna o barreras de potencial. El ritmo al que es capaz de superar estas barreras marca la denominada cinética del proceso. Cuando al sistema alejado del equilibrio se le suministra desde el exterior energía que puede utilizar para atravesar las barreras, lo hace y acelera su acercamiento al equilibrio. En los procesos termodinámicos utilizados por la materia viva siempre se extrae energía de forma controlada de un sistema químico. El control requiere que durante el proceso existan etapas parciales en las que la energía libre aumente, el que esto suceda en tiempos razonables depende de la presencia de catalizadores especializados. Si no existieran estas etapas intermedias las moléculas se habrían descompuesto inmediatamente en sus formas de menor energía y no podrían haber sido almacenadas en el organismo conteniendo su valor energético. El organismo determina, mediante el control de la cinética conseguido con los catalizadores, cuando la energía contenida en las moléculas debe ser liberada. Por tanto, los enzimas constituyen, desde un punto de vista termodinámico, elementos tan imprescindibles para la vida como los ácidos nucleicos, los glúcidos y los fosfatos. Las proteínas son las sustancias que más comúnmente forman los enzimas.

### La energía libre de moléculas en disolución

Como hemos indicado más arriba, el funcionamiento de las membranas como motores biológicos utiliza el gradiente de energía libre que existe a su través y que es continuamente mantenido por bombas que actúan como las baterías eléctricas en los circuitos, bombas capaces de mantener constante esa diferencia de energía libre. Para comprender su funcionamiento estableceremos unas consideraciones termodinámicas más enfocadas sobre la energía libre de moléculas en disolución.

Consideremos una membrana que separa dos medios acuosos en los que se hallan disueltos iones,

por ejemplo, de sodio. Llamemos  $V^{\text{ext}}$  y  $V^{\text{int}}$  a los potenciales eléctricos de los medios exterior e interior, respectivamente, y  $c^{\text{ext}}$  y  $c^{\text{int}}$  a las concentraciones respectivas de iones  $\text{Na}^+$ . En equilibrio, supuesto que el sistema se encuentra a presión y temperatura constantes, la energía libre del sistema debe alcanzar un mínimo. La energía libre de disolución por mol se conoce como potencial químico,  $\mu$ , de tal forma que la energía libre  $G$  de un sistema de  $N$  moles a presión y temperatura constantes, puede escribirse como  $G=N\mu$ .

El mínimo de energía libre se alcanza cuando se igualan los potenciales químicos,  $\mu$ , a ambos lados de la membrana. El potencial químico  $\mu$  puede expresarse a  $T$  y  $p$  constante como

$$\mu = \mu_0 + zFV + RT \ln c \quad (10)$$

Y es, por tanto, la suma del potencial químico estándar,  $\mu_0$ , que es la energía libre del ión a la presión atmosférica y temperatura ambiente correspondiente a la concentración unidad; más un término de energía electrostática  $zFV$ , donde  $z$  es la valencia del ión,  $F$  la carga eléctrica del electrón multiplicada por el número de Avogadro y  $V$  el potencial electrostático y más un término dependiente de la concentración dado por  $RT \ln c$ , donde  $R$  es la constante de Boltzmann multiplicada por el número de Avogadro.

### Termodinámica de la reacción $\text{TPA} \rightarrow \text{DPA} + \text{fosfato}$ . Producimos y consumimos 65 kg de ATP al día

Quizás la reacción química más importante y característica de la materia vida es la de conversión de la adenosina trifosfato, ATP, en un grupo fosfato más adenosina difosfato, ADP, y viceversa. Esta reacción, cuyo efecto en el acoplamiento de reacciones se ha ilustrado con el ejemplo de la reacción (8), constituye el paso esencial del proceso de transformación de la energía química de los alimentos en energía útil para la vida. Las moléculas de ATP constituyen la reserva de energía disponible para los procesos vitales y se considera la moneda universal de energía biológica. Si consideramos una molécula de ATP descomponiéndose en una molécula de ADP y un fosfato, a temperatura ambiente y presión atmosférica, observamos que la energía libre de la molécula de ATP en estas condi-

ciones es 0.3 eV superior a la suma de las energías libres de la molécula ADP y el grupo fosfato. Este balance energético se escribe así:



$$\mu_0(\text{ADP}) + \mu_0(\text{f}) - \mu_0(\text{ATP}) = -0.3 \text{ eV} \quad (12)$$

Como sabemos, la energía libre por molécula depende de la concentración según (10). Las concentraciones de equilibrio en el citoplasma corresponderán a aquellas que hagan mínima la energía libre total,  $\mu(\text{ADP}) + \mu(\text{f}) - \mu(\text{ATP}) = 0$ , condición que, a partir de (10), puede escribirse como

$$-0.3/k_B T = \ln(c(\text{ATP})/c(\text{ADP})c(\text{f})) \quad (13)$$

Siendo  $k_B$  la constante de Boltzmann y, para  $T=330\text{k}$ ,  $k_B T=0.026 \text{ eV}$ . Por tanto la concentración de equilibrio apenas contiene ATP, ya que todo el ATP se descompone en ADP y fosfato para que el logaritmo del cociente de concentraciones sea del orden de 10.

Sin embargo, muy al contrario de lo que pasaría en un tubo de ensayo en que moléculas de ATP y ADP se mezclaran juntas y se dejaran durante días hasta que al alcanzarse el equilibrio con la desaparición del ATP, en la célula existe una enorme mayoría de moléculas de ATP. En la célula, por tanto, las concentraciones existentes ponen de manifiesto que el estado del sistema está fuera y alejado del equilibrio. Para generar tales concentraciones funcionan unas bombas que producen ATP, a partir de ADP y fosfato en contra del sentido que requeriría el equilibrio termodinámico. La fermentación, la glucólisis, la fotosíntesis y la respiración son los mecanismos que suministran la energía necesaria para el funcionamiento de estas bombas productoras de ATP.

El ATP se utiliza en todas las actividades de las células que requieran energía. Por ejemplo, la contracción muscular requiere que las fibras musculares descompongan ATP para utilizar la energía liberada en la contracción y su sucesiva relajación. El ATP sirve para acoplar reacciones que suponen parcialmente un incremento de energía libre y se utiliza también para la síntesis del ARN y ADN.

La primera vez que se observó la formación de ATP en 1929 fue como producto derivado de la fermentación. Como la cantidad producida por este pro-

ceso en la glucólisis del citoplasma es pequeña, respecto a la requerida para la vida, se sospechó que en su gran mayoría estas moléculas se sintetizaban con la energía liberada durante la respiración, como indicó Engelhardt. Poco después Severo Ochoa mostró que de la respiración de una simple molécula de glucosa se podrían obtener hasta 38 moléculas de ATP, lo que representaba 19 veces más por molécula que la fermentación. Tal observación le supuso la concesión del Premio Nóbel en 1959. En 1950 se supo que ATP era también sintetizado como resultado de la fotosíntesis.

La capacidad de producción de ATP es realmente colosal. En una persona media se pueden generar  $10^{21}$  moléculas por segundo, lo que indica que se produce y consume a un ritmo de 65 kg por día

### Flujos generados fuera del equilibrio termodinámico

En la materia viva nunca se alcanzan estados de equilibrio termodinámico. Los estados biológicos son estados estacionarios alejados del equilibrio. Este concepto se comprende considerando lo que sucede cuando dos sistemas termodinámicos en contacto tienen distinta temperatura,  $T$ , ó distinta concentración iónica,  $c$ , ó distinto potencial eléctrico,  $V$ . En estos casos aparece, respectivamente, un flujo de calor ó de materia o de carga eléctrica que tiende a igualar las temperaturas, concentraciones y potenciales, alcanzándose el equilibrio y la anulación de los flujos. Los gradientes de las magnitudes termodinámicas,  $T$ ,  $c$  ó  $V$ , se denominan fuerzas y los flujos pueden considerarse en primer orden proporcionales a las fuerzas.

Un estado estacionario es un estado de flujo constante, a diferencia de un estado de equilibrio que es un estado de flujo nulo. Los sistemas biológicos son generalmente sistemas en estado estacionario. El flujo de calor generado por el gradiente de temperatura se mantiene constante si el gradiente de temperatura es constante. El flujo de calor tiende a disminuir la diferencia de temperaturas, por lo que para mantener constante esta diferencia requerimos una bomba de calor que bombee desde el foco frío hacia el foco caliente la misma cantidad que llega al frío por el propio gradiente. Esta bomba realiza un trabajo análogo al que realiza una batería para mantener constante la diferen-

cia de potencial y mantener así constante la corriente eléctrica. Al mantenerse constantes las fuerzas los procesos son irreversibles y espontáneos ya que la existencia de fuerzas implica la separación del equilibrio.

Las bombas de proteínas que actúan bombeando iones a través de los canales de membrana en contra del gradiente electroquímico existente entre los medios que separa son ejemplos de generadores biológicos capaces de mantener flujos estacionarios. Por ejemplo en el caso de la membrana separando dos disoluciones de iones Na, resulta obvio de (10) que en el caso que no exista diferencia de potencial,  $V^{\text{ext}}=V^{\text{int}}$  el equilibrio se alcanza con la igualdad de concentraciones. La aplicación de un voltaje a través de la membrana  $\Delta V=V^{\text{int}}-V^{\text{ext}}$  es equivalente a un campo eléctrico normal a la membrana de valor  $E=(\Delta V/\delta)$ , donde  $\delta$  es el espesor de la membrana, típicamente dos nanómetros. Bastaría, por ejemplo una diferencia de potencial de 10 mV para generar un campo eléctrico de  $5 \cdot 10^6$  V/m. Bajo la acción de esta campo los iones positivos  $\text{Na}^+$  sufren una fuerza que los impulsa a acelerarse en la dirección del campo hasta que el desequilibrio de cargas produce un campo interno que contrarresta exactamente al aplicado externamente. Esto sucede cuando

$$F \Delta V = RT \ln \frac{c^{\text{ext}}}{c^{\text{int}}} \quad (14)$$

Esta relación describe el potencial de membrana que debe aplicarse para mantener en estado estacionario un cociente de concentraciones distinto de uno.

### III. LA EVOLUCIÓN Y LAS MEMBRANAS CELULARES

Hasta aquí hemos repasado como los conceptos termodinámicos básicos se aplican al mundo de la conversión energética celular. Pero para la comprensión completa del proceso de conversión energética es también preciso conocer los detalles del mecanismo que permite la síntesis del ATP y la utilización de su energía en forma de trabajo. Parte de tales mecanismos son las reacciones acopladas que requieren enzimas, pero existen también otros mecanismos que contienen elementos análogos a los motores y máquinas. En

especial, enfocamos nuestra atención en el papel desarrollado por las membranas biológicas y en el proceso de quimiósmosis.

Quizás los instrumentos biológicos más versátiles para el funcionamiento del proceso de evolución general de la materia viva sean las membranas tanto internas como externas de las células. El gradiente de composición iónica a través de las membranas, la existencia de canales selectivos que permite el paso controlado de iones y las bombas que restablecen el gradiente, son capaces de generar un conjunto de procesos vitales de máxima relevancia. La comunicación sináptica entre neuronas, los voltajes de acción propagados a lo largo de los axones neuronales, el viaje del ARN mensajero a través de la membrana nuclear y la conversión de energía química en la fabricación de ATP en la membrana de las mitocondrias, constituyen excelentes ejemplos de la importancia de las membranas biológicas en el proceso evolutivo.

La multiplicación de la superficie total de membranas intercelulares, que conlleva la existencia de un gran número de mitocondrias, ha sido un factor determinante en la posibilidad de evolución hacia las formas complejas que hoy conocemos. Las membranas constituyen la frontera a través de la cual se intercambia energía y materia entre su interior y el medio externo. Las bacterias al poseer una sola membrana externa no pudieron crecer de tamaño. La fracción superficie-volumen decrece muy rápidamente con el aumento de volumen. En un cuerpo esférico, el número de átomos de la superficie dividido por el número de átomos de su volumen varía con el radio,  $r$ , de la esfera como  $a/r$ , donde  $a$  es la distancia interatómica. Los átomos de la superficie son los responsables de suministrar a la bacteria la energía y la masa que necesita para vivir. Evidentemente, la cantidad de energía y masa requeridas aumentan con el volumen. En consecuencia, existe un límite superior de volumen para el cual la superficie no es suficiente para transmitir la energía necesaria. La mencionada razón superficie-volumen decreciente con el tamaño pudo, muy razonablemente, constituir un obstáculo para la evolución de las bacterias que durante dos mil millones de años fueron incapaces de aumentar su tamaño y complejidad. Las mitocondrias contienen una enorme superficie de membrana interna y al contener la célula un gran número de mitocondrias la



fracción superficie volumen celular aumenta considerablemente. Por tanto, la aparición de células eucariotas con una altísima fracción superficie-volumen supuso la posibilidad de evolución hacia las formas complejas de los seres multicelulares y los animales de organización superior que aparecieron explosivamente en el Cámbrico.

### El funcionamiento de la membrana interna de las mitocondrias: los citocromos y los complejos enzimáticos

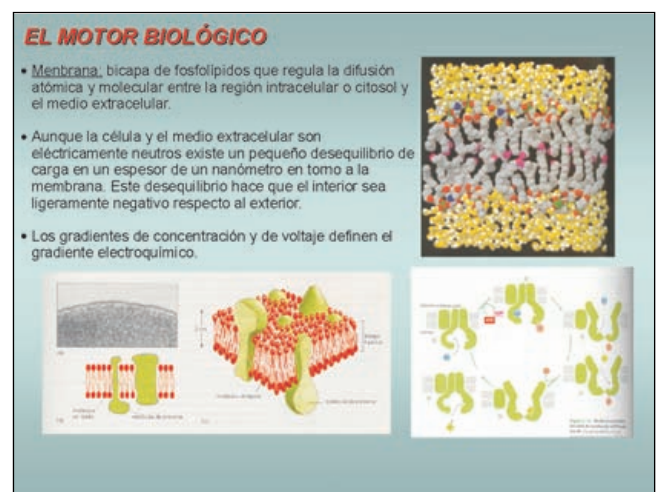
La respiración es el mecanismo de obtención de la mayor parte de la energía que necesitamos para vivir, tanto en forma de calor como de trabajo. El combustible de este proceso de oxidación, o combustión controlada, es el enlace químico de alta energía que une a los átomos de las moléculas de grasas y azúcares. El combustible lo ingerimos con los alimentos, lo descomponemos en sus componentes más gruesas en el aparato digestivo y llega al citoplasma de las células en forma molecular. La glucólisis, que tiene lugar en el citoplasma y es análoga a un proceso de fermentación de la glucosa, da lugar a la aparición de cantidades de ATP muy moderadas respecto a las necesarias para la vida. Pero como hemos indicado más arriba nos vamos a limitar a describir el proceso de respiración que constituye la fuente mayoritaria de ATP y que utiliza el oxígeno presente como consecuencia de la fotosíntesis y que, en consecuencia, en el panorama evolutivo es muy posterior a la glucólisis anaeróbica.

La oxidación es una reacción electroquímica por la que una sustancia pierde electrones. Estos electrones son ganados por otra sustancia que se reduce. Oxidarse equivale a perder electrones mientras que reducirse equivale a ganarlos. Como el oxígeno tiene tendencia a ganar electrones se dice que tiende a reducirse. La oxidación de la glucosa equivale a la transferencia de dos electrones y dos protones por lo que el oxígeno forma agua. Como los electrones no son estables aislados las reacciones de oxidación se dan siempre acopladas a las de reducción. Los electrones que salen de una sustancia se acomodan en otra, en otras palabras, el oxígeno se reduce oxidando a otra especie química.

Fue Lavoisier quien intuyó que la respiración era una combustión. Muy poco después de los trabajos de

Joule y Lord Kelvin que permitieron establecer en 1843 la equivalencia del calor y el trabajo y el primer principio de la termodinámica, el físico alemán von Helmholtz aplicó estas ideas a la biología. Puso de manifiesto que parte de la energía liberada por las moléculas de los alimentos era empleada para generar fuerza en los músculos. A finales del siglo XIX los científicos sabían que la respiración ocurría en las células. Pero, ¿cómo se producía el mecanismo de conversión de la energía potencial de las moléculas de alimentos en trabajo útil para la vida?. Tras un apasionante camino de descubrimientos jalonados por muchos premios Nóbel y narrado magistralmente por Nick Lane en su libro "Power, Sex, Suicide, Mitocondria and the meaning of life" Peter Mitchell publicó en Nature en 1961 su original y revolucionaria hipótesis basada en el acoplamiento quimiosmótico.

Una primera característica de la respiración es que, a diferencia de la combustión incontrolada que libera una gran cantidad de calor en un proceso irreversible, requiere subdividir el proceso en una serie de etapas intermedias que permita controlar la fracción energética liberada en cada una de ellas. La forma de atemperar la cesión de energía de una reacción es la utilización de reacciones acopladas intermedias. Supongamos una reacción de oxidación exotérmica que lleva del estado 1 (los reaccionantes) al estado 2 (los productos) y que la energía disipada con la reacción es  $\epsilon$ . Si acoplamos reacciones intermedias de modo que entre los estados inicial y final existan  $p$  pasos podemos conseguir que cada paso libere una energía  $\epsilon/p$ .



Primero la glucosa se rompe en pequeños fragmentos durante la glucólisis y entra en las mitocondrias en forma de piruvatos y ácidos grasos donde son degradados hasta el grupo acetilo. El hidrógeno de las moléculas combustibles se separa de ellas y el resto de los átomos moleculares forma  $\text{CO}_2$  residual. Posteriormente los átomos de hidrógeno se disocian en electrón y protón. En los complejos proteínicos  $\text{C}_1, \text{C}_2, \text{C}_3$  y  $\text{C}_4$  que se hallan en la membrana interna de la mitocondria se producen una serie de reacciones de oxidación-reducción acopladas por coenzimas, enzimas y citocromos que, en definitiva, van trasladando los electrones de una molécula a la siguiente, de modo que unas se oxidan y se reduce la siguiente la cual se oxida a continuación y así sucesivamente. Los electrones viajan por los complejos como si fueran por un cable cuyas baterías fueran la cadena de reacciones de oxidación-reducción. Las moléculas de  $\text{NAD}^+$  y  $\text{NADH}$  actúan como transportadores de electrones que viajan a un ritmo de un electrón cada 10 milisegundos. Cada una de estas reacciones es exotérmica y durante años se mantuvo el misterio sobre el proceso en que esta energía liberada se utilizaba con el fin de obtener la energía para la vida. Todo el proceso se conoce como ciclo de Krebs. Hoy sabemos que la energía liberada en cada oxidación se emplea para bombear los protones del hidrógeno al lado externo de la membrana interna. Esta fue la propuesta, después comprobada, que hizo Mitchell en Nature. En el último complejo,  $\text{C}_4$ , los electrones se juntan con oxígeno a través del citocromo, *c*, donde se reúnen con protones y se forma agua. Es curiosa la historia del descubrimiento de los citocromos que, en definitiva, como es el caso de la hemoglobina o de la clorofila pertenecen al tipo de sustancias que cambia su color según fije oxígeno o lo libere y que sirven para transportar oxígeno del que puede desprenderse reversiblemente. Es también interesante reseñar que algunas de las proteínas que forman los enormes complejos insertados en la membrana están construidas con normas genéticas que provienen del genoma de la propia mitocondria, mientras que otras lo están con el genoma del núcleo de la célula.

Es interesante remarcar que los mecanismos de bombeo de protones, hacia el exterior o espacio intermembrana de la mitocondria, que tienen lugar en los complejos enzimáticos no se conocen aún de modo satisfactorio. Mientras un complejo bombea un protón

por electrón otro bombea dos. Se conocen bastantes detalles de este proceso en la bacteriadorroprosina en cuya membrana los cambios ordenados de conformación de la proteína transmembrana conllevan diferentes afinidades para  $\text{H}^+$ . En aquella conformación en que la afinidad es baja se libera al exterior un protón que había sido capturado en el interior cuando la conformación potenciaba la captura.

La alta concentración de protones en el exterior de la membrana interna mitocondrial genera un gradiente electroquímico que produce, según (14), un potencial de membrana de 150mV y un gradiente de pH de 60 mV que debe sumarse al eléctrico. La suma de ambos de 200mV es la denominada fuerza protón-motriz. Los campos eléctricos normales a la membrana son del orden de 50 millones de V/m. En resumen: la energía disipada en la combustión ordenada de la glucosa se almacena en forma de energía potencial electroquímica en la membrana. Este parece ser un principio general de la conversión energética en la materia viva: la utilización de gradientes de concentración de protones a través de membranas.

### La ATP sintasa y el nanomotor accionado por protones

El gradiente electroquímico de protones no sólo impulsa la formación de ATP, sino que la mayor parte de su energía se utiliza para transportar a la matriz de la mitocondria las moléculas que ésta necesita para su propio funcionamiento. Pero ahora solo nos interesa proseguir con el proceso de obtención de energía útil para la vida.

Sabemos pues que la energía desprendida en este proceso de combustión controlada que es la respiración se almacena en forma de energía potencial electroquímica a través de la membrana o en fuerza protón-motriz. Pero, evidentemente, esta energía se necesita en todas las partes de la célula y del organismo por lo que resulta necesario un mecanismo de transporte. La energía asociada a la fuerza protón-motriz almacenada en la membrana interna de las mitocondrias debe transportarse a todas las partes de las células. Como la energía potencial almacenada en una presa debe convertirse por medio de un generador en energía eléctrica para que de esta forma pueda

transportarse a su lugar de uso, la energía almacenada en la membrana de la mitocondria tiene que convertirse en energía transportable. El equivalente a la energía eléctrica de la materia viva es la molécula de ATP, siglas del nucleótido adenosina trifosfato.

Como hemos ya señalado, la molécula de ATP almacena energía que se libera controladamente en millones de reacciones acopladas en las que en alguna etapa la energía libre aumenta y es, también, la causa de la capacidad muscular para realizar trabajo mecánico. El ATP se forma a partir del grupo fosfato y del ADP, aumentándose la energía libre mediante un motor molecular propulsado por el flujo de neutrones generado por la fuerza protón-motriz. Y es tal la eficiencia del motor que la concentración de ATP es muy grande, de forma que por efecto de su alta concentración la hidrólisis genera mucha más energía libre que la standard

Como vimos la hidrólisis del ATP genera ADP y un grupo fosfato y libera una energía libre standard por molécula de 0.3 eV. Este balance equivale a una diferencia de energía libre standard por mol,  $G_0$ , de  $-7.3\text{kcal/mol}$ . Donde  $G_0 = N\mu_0$  y  $N$  es el número de Avogadro. Conocidas las concentraciones de ADP y ATP en la célula podemos conocer el balance de energía libre de la reacción según la expresión

$$\Delta G = \Delta G_0 + RT \ln(C(\text{ADP})/C(\text{ATP})) \quad (15)$$

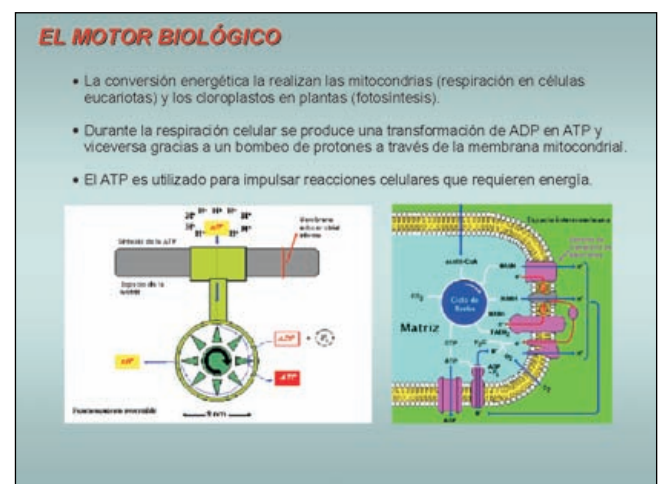
El valor de  $\Delta G$  en las condiciones habituales de la célula es de  $-11$  ó  $-13$  kcal/mol. Por lo que  $RT \ln(C(\text{ADP})/C(\text{ATP}))$  es del orden de  $-4$  ó  $-6$  kcal/mol ; mientras que en equilibrio sería 7 kcal/mol.

Podemos concluir que la cantidad de energía libre desprendida mediante la hidrólisis de ATP es debida a la enorme concentración de ATP existente en la célula que es muy superior a la de ADP, en contra del equilibrio. Esta enorme concentración es debida a la buena eficiencia del proceso respiratorio que puede llegar a producir mas de treinta moléculas de ATP al quemar una sola molécula de glucosa.

Hemos visto cómo el transporte de la energía se realiza en los organismos vivos mediante las moléculas de ATP que equivalen al fluido eléctrico en el suministro de energía a las ciudades. Pero queda por describir el equivalente al generador de la central que

en nuestro caso sería el mecanismo mediante el cual la energía almacenada por la fuerza protón motriz se convierte en ATP. El descubrimiento del instrumento que hace el papel biológico de generador de energía eléctrica usando el símil de la central hidroeléctrica mereció el Premio Nóbel de 1997. Aisladas de los complejos enzimáticos de la membrana interna, pueden observarse por microscopía electrónica unas partículas semejantes a champiñones también perfectamente insertadas en la membrana y que constituyen una enzima formada de proteínas conocida como ATP sintasa o ATPasa.

La ATPasa es un ejemplo único de nanotecnología producida por la naturaleza. Constituye un motor de rotación que es la máquina más pequeña basada en las partes móviles de una proteína. Contiene dos partes fundamentales: un eje de giro que atraviesa la membrana desde la matriz hasta la región intermembrana y una cabeza rotante. La presión ejercida por la diferente concentración protónica fuerza a los protones a acelerarse por el eje de modo que ponen en rotación la cabeza que es precisamente la parte que recuerda a un champiñón. El paso de cada tres protones produce un giro de la cabeza de 120 grados, en tres pasos sucesivos de tres protones se recorre una vuelta completa. La cabeza tiene tres sitios de enlace y en ellos se manufactura el ATP. Cada vez que gira la cabeza las tensiones ejercidas fuerzan a los enlaces a formarse o a romperse. El primer sitio enlaza una molécula de ADP durante el primer paso, durante el segundo paso el segundo sitio enlaza un grupo fosfato y lo ensambla al ADP formando ATP y en el tercero se desprende el ATP. Una vuelta completa requiere nueve protones y



permite la formación de tres moléculas de ATP. En otras especies la ATPasa requiere un número diferente de protones para completar el giro de 360 grados. La nanomáquina es completamente reversible y puede utilizarse para bombear protones hacia el exterior a través del eje utilizando la energía liberada por la descomposición del ATP en ADP y fosfato.

Es curioso observar que durante la fotosíntesis, o mecanismo principal de producción de moléculas de alta energía, la energía contenida en la luz solar se emplea para bombear protones a través de la membrana de los cloroplastos de una forma análoga a como sucede en la respiración. Un mecanismo de enorme versatilidad es el de producción de energía de las bacterias. Pero en todos los casos el principio es exactamente el mismo, los electrones se propagan a lo largo de una serie de reacciones de oxidación-reducción hasta llegar a un aceptor final de electrones que en el caso de la respiración es el oxígeno, pero que en las bacterias puede ser  $\text{CO}_2$ ,  $\text{NO}_3$ ,  $\text{NO}_2$ ,  $\text{NO}$ ,  $\text{SO}_4^{2+}$ ,  $\text{SO}_3$ ,  $\text{Fe}^{2+}$  y otros. Pero, una vez más, en todos estos casos, independientemente del receptor final, la energía liberada durante las etapas sucesivas de las oxidaciones se emplea para bombear protones a través de una membrana.

## Unas consideraciones finales

La vida, entendida como capacidad de replicación y movimiento, requiere energía tanto en forma de calor

como de trabajo mecánico. La evolución ha construido máquinas cada vez más complejas que realizan termodinámicamente el mismo papel que las máquinas inventadas por el ingenio humano en los siglos XIX y XX. La energía de las moléculas de grasa y azúcar se extrae mediante etapas sucesivas de oxidación-reducción. Para este proceso la función de los transportadores de electrones tipo NADH es fundamental. La energía liberada en cada etapa se emplea para bombear protones en contra del gradiente electroquímico. Para poderse transportar la energía se convierte en ATP. Esta conversión la realiza un nanomotor de sofisticado y eficiente diseño.

Es curioso que, como señala Gregory Clark en su obra "A Farewell to Alms", la invención de las máquinas térmicas y eléctricas permitió a la especie humana escapar del régimen económico gobernado por la selección natural. Tal selección natural había sido capaz de generar máquinas incluso a escala nanométrica como la reseñada ATPasa.

Podemos concluir que tanto para la vida en general como para la evolución cultural de nuestra especie la importancia de las máquinas es difícil de sobreestimar.

Agradezco a la filóloga María Vielva la lectura paciente y atenta del manuscrito que le ha permitido corregir múltiples erratas y defectos del texto.