

## El transporte de energía en los sistemas biológicos

JOSE RAMIREZ DE ARELLANO\*

EL PRESENTE trabajo tratará esencialmente de los mecanismos de transferencia de energía que se llevan a cabo en las estructuras sólidas subcelulares. Mencionaremos primeramente los llamados mecanismos de transferencia de grupo.

*Mecanismos de Transferencia de Grupo.* El sistema clásico del transporte de energía, es el de la transferencia, al mismo tiempo, de energía y de un grupo químico, como ejemplo citaremos el siguiente:

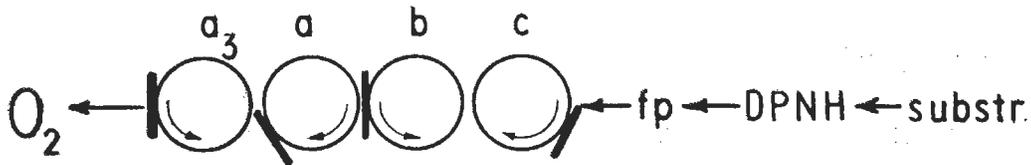


En este caso la energía almacenada en el último enlace de fosfato del trifosfato de adenosina (ATF), se transfiere a la creatina (C) junto con el grupo fosfato, para formar N-fosforilcreatina (FC). Este tipo de transporte de energía es el que se lleva a cabo en las reacciones. La aplicación de esta noción de transporte de energía a la formación de ATF en la glucólisis tuvo gran éxito. Se pudieron establecer perfectamente todos los pasos energéticos de la degradación de la glucosa y del almacenamiento de la energía desprendida en el trifosfato de adenosina. Sin embargo, al aplicar este criterio al transporte de energía en otros sistemas biológicos no se ha obtenido el resultado esperado, por ejemplo en la cadena respiratoria de las mitocondrias y en la contracción muscular.

---

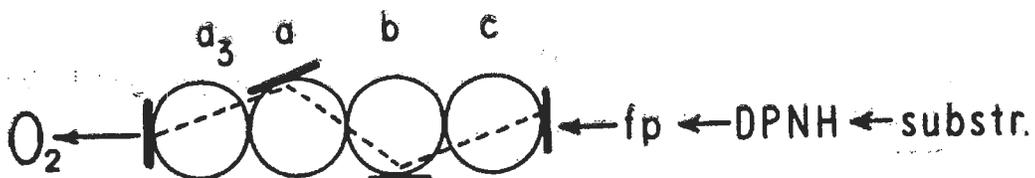
\* Departamento de Bioquímica. Laboratorios de Medicina Experimental. Instituto Nacional de Cardiología. México 7, D. F.

1. *Cadena respiratoria.* En el esquema de la cadena respiratoria propuesto por Chance y Williams están representados el oxígeno, la serie de los citocromos: el  $a_3$ ,



el  $a$ , el  $c$ , el  $b$ , la flavoproteínas, los piridínonucleótidos y el sustrato. El oxígeno y el sustrato son moléculas pequeñas en solución en el medio y que difunden libremente; pero los demás componentes de la cadena respiratoria están unidos a un material sólido y no pueden desplazarse, esto es, ocupan un lugar perfectamente definido en las membranas internas de las mitocondrias. Durante la oxidación y reducción de los átomos de hierro de los citocromos, existe un transporte de electrones entre ellos. Para que este transporte se lleve a cabo, los átomos de hierro deben estar en contacto, y ya que los citocromos están en un lugar fijo, se ha de suponer que las moléculas giran de tal manera que sus átomos de hierro se ponen en contacto y hacen posible su óxido-reducción. Se ha calculado que el número de giros que necesitaría dar cada molécula de citocromo para explicar el consumo de oxígeno que normalmente se observa en las mitocondrias, sería de 30 a 100 por segundo. Esta situación es muy poco probable que tenga lugar, debido a que la viscosidad intramitocondrial es muy alta, ya que como vimos se trata de un medio prácticamente sólido.

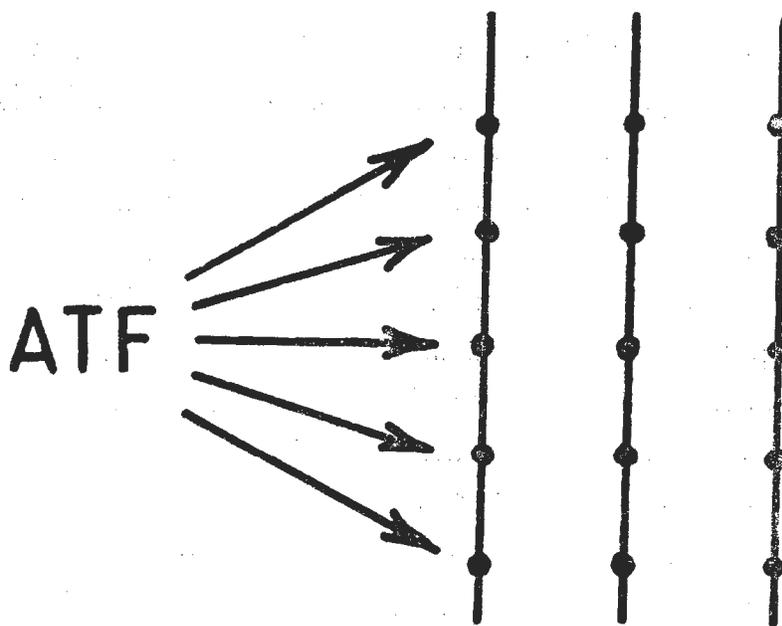
El siguiente esquema, también propuesto por Chance y Williams, ilustra un mecanismo más probable, que explica el transporte de electrones a través de la cadena respiratoria, ya no de átomo a átomo de hierro, sino a través de las proteínas de los citocromos.



Los electrones, se desprenden de las flavoproteínas y se dirigen al átomo de hierro de la ferriporfirina del citocromo b, de ahí pasan a través de las proteínas del citocromo b y del c al átomo de hierro del citocromo c y así sucesivamente hasta llegar al oxígeno. En este caso las moléculas de los citocromos permanecen inmóviles y los electrones se desplazan a través de sus proteínas. Esta teoría está apoyada en el hecho de que en la molécula del citocromo c, la porfirina se encuentra totalmente rodeada por la proteína, impidiendo que su átomo de hierro se ponga en contacto con el átomo de hierro de las otras moléculas adyacentes.

2. *Contracción muscular.* Otro ejemplo en el cual falla la hipótesis de la transferencia de la energía por un grupo químico, es el caso de la contracción muscular.

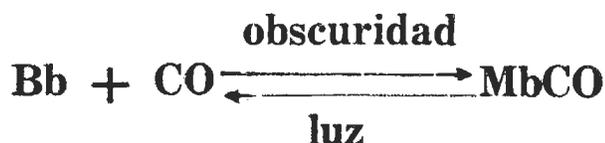
En el siguiente esquema las proteínas contráctiles musculares están representadas por líneas rectas. La proteína contráctil llamada miosina



reacciona con el ATF solamente en determinados puntos y al hidrolizarse cede su energía. Sin embargo las moléculas contráctiles del músculo no sólo van a contraerse en esos puntos, sino a todo lo largo de ellas. La energía liberada en los puntos de hidrólisis, tiene que emigrar al resto de las moléculas. El mecanismo por el cual se propaga esta energía es desconocido y el funcionamiento íntimo de la contracción muscular se ignora.

*Transferencia de energía dentro de una molécula.* Examinaremos ahora algunos sistemas en donde se ha ahondado más el estudio del mecanismo de transferencia de energía y en donde no interviene la transferencia de grupo:

a) Los primeros experimentos de transferencia de energía dentro de una molécula compleja fueron hechos por Bücher y Kaspers. En estos experimentos se utilizó la mioglobina (pigmento muscular que almacena oxígeno y que contribuye a dar el aspecto rosado a los músculos), que puede combinarse con el monóxido de carbono para dar carboximioglobina:

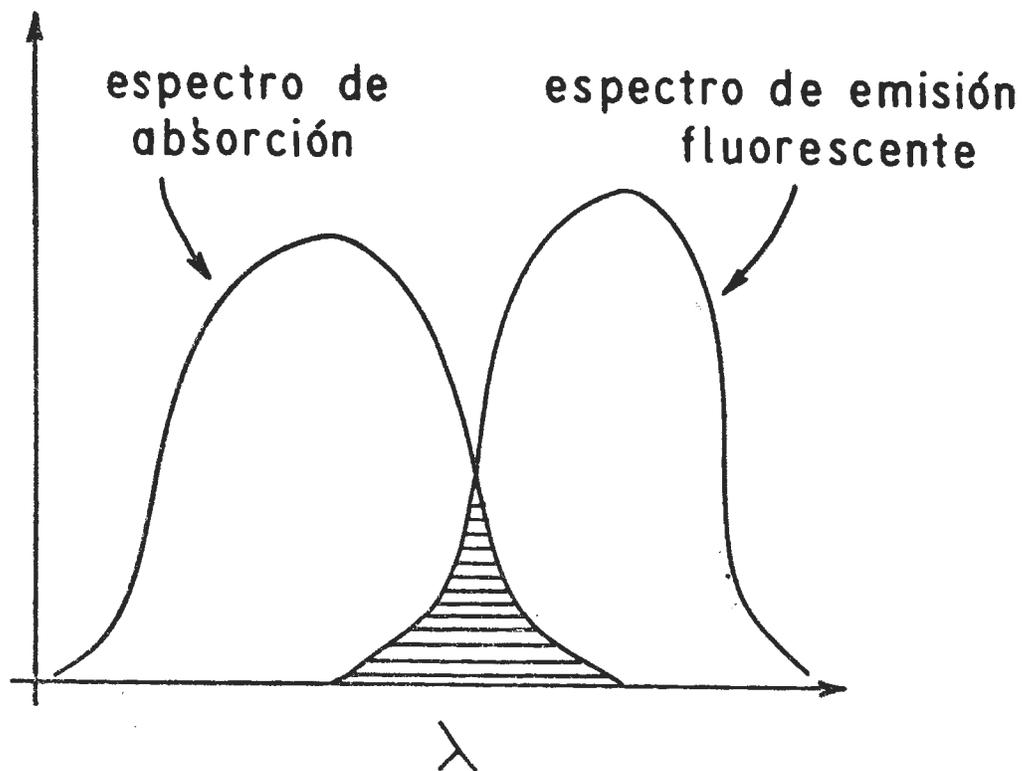


La disociación del MbCO es acelerada notablemente por la luz. La radiación efectiva para esta disociación es la que absorbe la ferroporfirina de la mioglobina en la parte visible del espectro, es decir en la zona verde-amarilla. La energía absorbida por la porfirina, es utilizada para romper el enlace del CO con la Mb. Si la molécula de MbCO es iluminada por luz ultravioleta, que sólo es absorbida por los aminoácidos aromáticos de que está constituida la globina, también se lleva a cabo esta disociación. Esto quiere decir que la energía luminosa ultravioleta absorbida por los aminoácidos aromáticos de la globina, es transportada de alguna manera de aminoácido en aminoácido hasta la ferroporfirina que está unida al CO y allí es utilizada para desprender a este grupo.

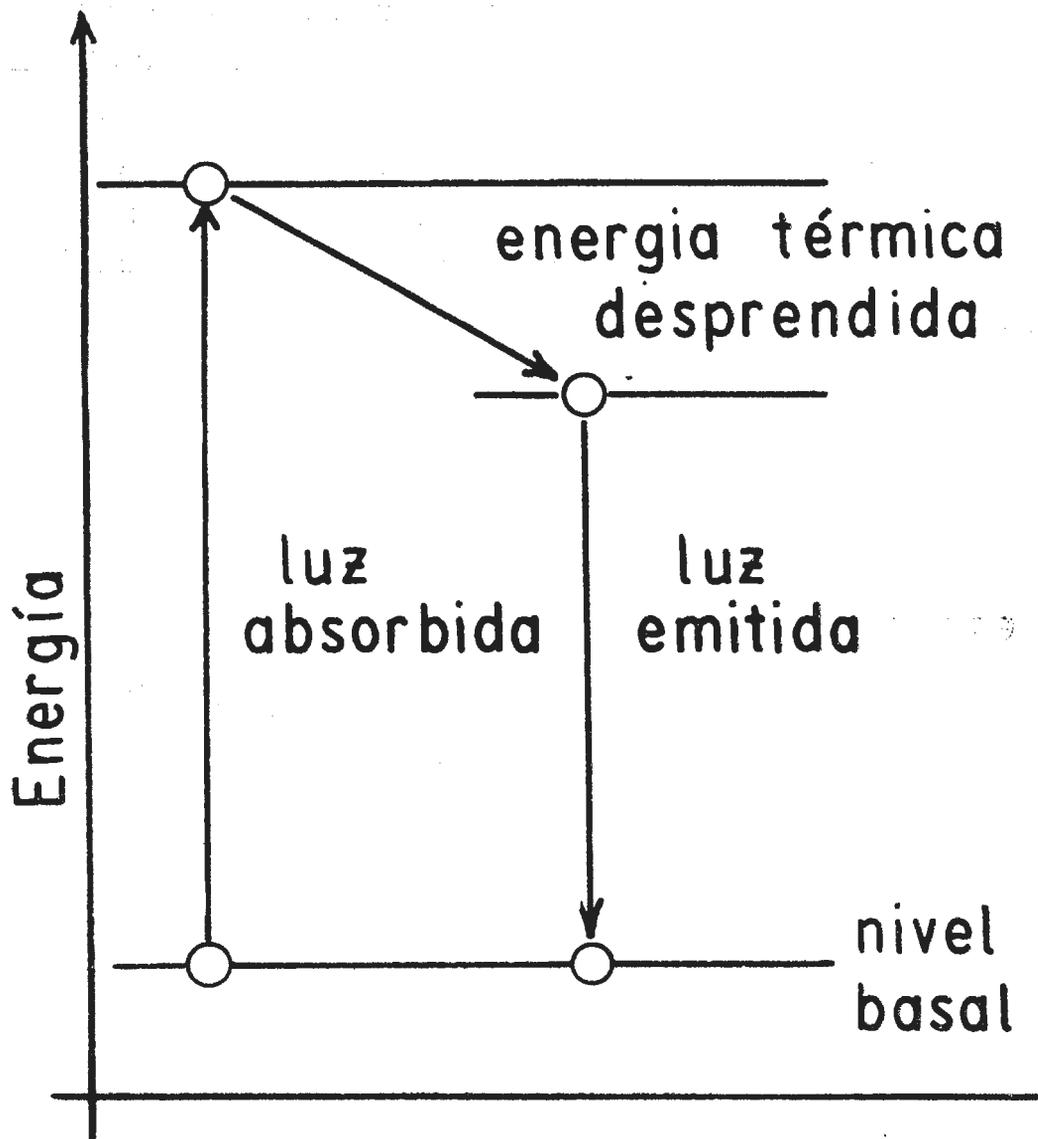
b) Otro ejemplo en el que se ve el mismo tipo de transporte de energía está dado por los experimentos de Shore y Pardee, y Weber y Teale. Estos investigadores sintetizaron compuestos artificiales de una proteína y un colorante fluorescente. Si iluminaban este colorante con radiaciones visibles emitía luz fluorescente. Ahora bien, si iluminaban la proteína con luz ultravioleta que no es absorbida por el colorante, se observaba la misma fluorescencia. La energía era transmitida a lo largo de la proteína hasta llegar al colorante. La eficiencia cuántica de este

proceso era muy semejante a la de la fluorescencia del colorante aislado.

*Mecanismo de transferencia de energía de una molécula a otra.* Los primeros experimentos de transferencia de energía por resonancia fueron llevados a cabo por los físicos franceses J. y F. Perrin. Para ilustrarlos consideremos una molécula que tenga una absorción luminosa como la señalada en la figura, por ej., la fluoresceína que fue una de las sustancias estudiadas.



En la gráfica se señala también el espectro de la emisión fluorescente de la misma molécula. Esto es, la energía luminosa absorbida es posteriormente emitida como luz fluorescente. En el siguiente diagrama están esquematizados 2 niveles energéticos de los electrones de esta molécula.



La raya inferior representa el nivel energético basal. Si la molécula absorbe un cuanto luminoso ( $h\nu$ ) los electrones son elevados a un nivel superior. De este último pueden pasar a uno inferior intermedio, disipando energía en forma de calor (relajación térmica). Los electrones que llegan a este nivel regresan al basal desprendiendo energía en forma de luz fluorescente. La energía de la luz emitida es menor que la de la luz absorbida, es decir tiene una longitud de onda mayor, y la diferencia se disipa como calor. Supongamos que tenemos otra molécula también de fluoresceína junto a la primera, entonces la luz fluorescente emitida por ésta es absorbida por la segunda, ya que las curvas de emisión fluorescente

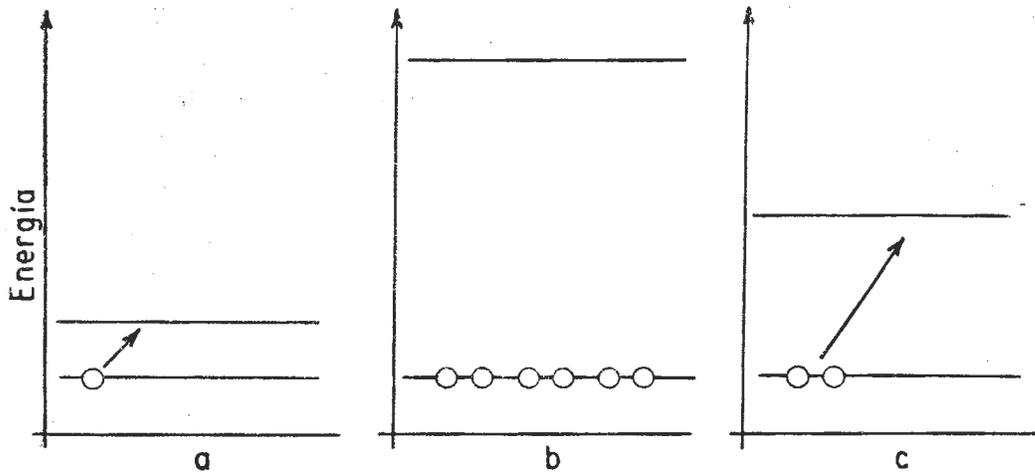
y de absorción, se superponen, como se indica en la figura por la superficie sombreada. La eficiencia de la transmisión energética de una molécula a otra, por este mecanismo, está dada por el grado de superposición de las dos curvas. La energía puede así transferirse de molécula en molécula a través de una solución. Las moléculas pueden ser de la misma especie como en el caso analizado o pueden ser de diferente naturaleza. Este mecanismo de transferencia energética se lleva a cabo en los sistemas fotosintéticos, p. ej.: entre las clorofilas a y b, y entre los carotenoides y la clorofila. Este último sistema reviste especial importancia en las algas y en las bacterias fotosintéticas.

*Transferencia de energía entre moléculas acompañada de transporte de partículas atómicas.*

a) los electrones  $\pi$  ( $\pi$ ). La mayor parte de las sustancias de interés biológico, como los citocromos, la clorofila, la hemoglobina, los carotenoides, los nucleótidos, etc. a pesar de tener una composición química muy diferente, tienen como característica común la presencia de extensos sistemas con dobles ligaduras conjugadas:

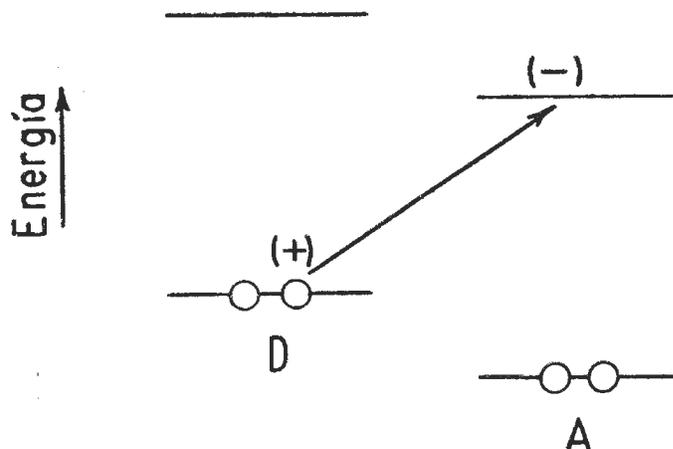


Estas dobles ligaduras poseen electrones  $\pi$ , que no pertenecen a un átomo determinado sino a todo el sistema, de manera que los electrones pueden viajar a lo largo de la cadena de dobles ligaduras. Veamos ahora ¿cómo pueden moverse estos electrones de una parte a otra de la molécula?, ¿cómo un electrón puede entrar en las llamadas bandas de conducción? Representemos los distintos casos en que pueden hallarse los electrones en las moléculas. En la fig. a se ve el caso de un conductor, como el de un alambre metálico, en el cual todos sus niveles energéticos están relativamente próximos y el nivel superior está vacío, de tal manera que los electrones del nivel inferior pueden brincar a él con una cantidad mínima de energía y desplazarse. Recordemos que un nivel energético de un átomo sólo puede contener dos electrones, de acuerdo con el principio de exclusión de Pauli. En la fig. b observamos el caso de una sustancia aislante en la cual los niveles energéticos están muy separados y el nivel superior está vacío. Los electrones del nivel basal inferior no brincan al nivel superior porque la energía que los separa es muy grande. Los electrones del nivel basal no se desplazan entre los átomos de la molécula porque todos los niveles de los átomos están llenos (dos por átomo). Estas sustancias por lo tanto no conducen la electricidad, es decir, son dieléctricas. En la fig. c tenemos el caso de un semiconductor que se

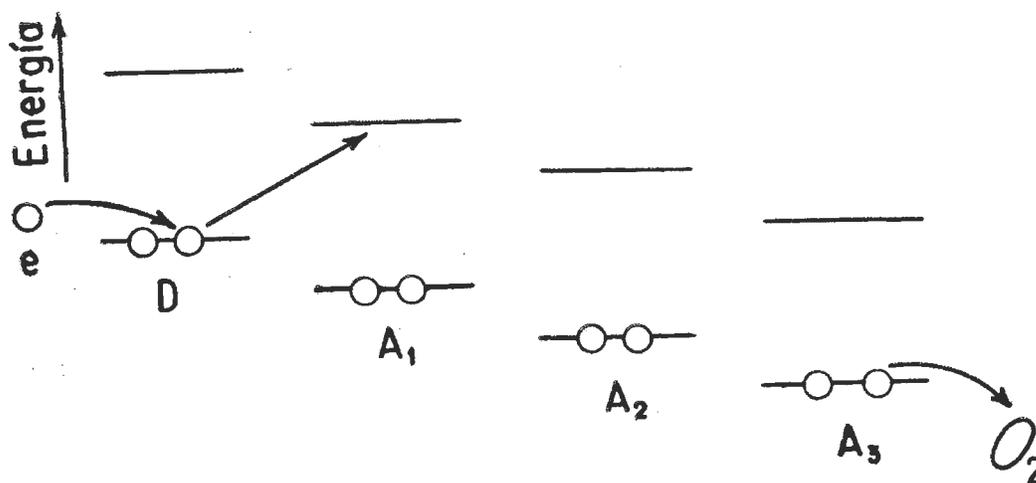


encuentra en una situación intermedia entre las 2 anteriores. Los niveles energéticos se encuentran aquí, con una separación tal que los electrones pueden pasar al nivel superior con una energía relativamente baja, como la dada por el calor.

*b) Transferencia de carga.* Veamos ahora la transferencia de energía unida a la transferencia de carga por medio de un electrón entre dos átomos. Consideremos el caso de dos sustancias D y A representadas en la siguiente figura con sus niveles energéticos. Uno de los electrones del nivel electrónico basal de D (donador) pasa al nivel electrónico superior de A (aceptor) si es excitado por energía externa. La sustancia A, por el electrón ganado, adquiere una carga negativa y la sustancia D por perder un electrón adquiere una carga positiva, es decir presenta un "agujero", por lo que se atraen mutuamente. El complejo pasa de un estado diamagnético a uno paramagnético. En los átomos, los electrones



se encuentran por pares en los distintos niveles energéticos y al girar sobre su eje generan un campo magnético, pero como los dos giran en sentido contrario, los campos magnéticos se cancelan. En el caso ilustrado se encuentran electrones aislados en distintos niveles energéticos, los campos magnéticos no se cancelan, y el complejo adquiere propiedades paramagnéticas. Consideremos ahora una cadena de estos compuestos,

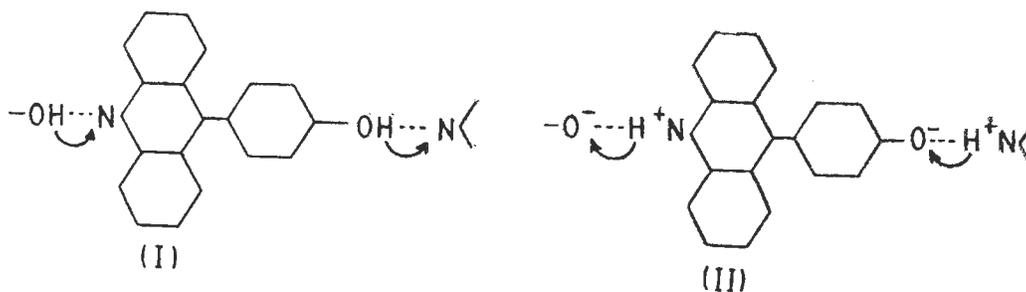


que bien puede ser una cadena de citocromos. Al brincar un electrón del nivel electrónico basal de D al nivel superior de  $A_1$ , deja un hueco en D. Si se inyecta un electrón ( $e$ ) a D en su nivel basal, se elimina la atracción electrostática sobre el electrón de  $A_1$ , entonces este electrón del nivel superior de  $A_1$  puede pasar al nivel basal de la misma molécula. Tendríamos entonces tres electrones en el nivel basal de  $A_1$ , lo que es imposible, por lo que un electrón de ese nivel pasa al nivel superior de  $A_2$  y así sucesivamente, a lo largo de la cadena. El electrón final que es despedido de  $A_3$ , puede en este ejemplo hipotético, ser aceptado por el  $O_2$ . En los saltos del electrón a lo largo de la cadena se desprende energía. En cada salto el desprendimiento neto de energía está dado por la diferencia de niveles energéticos basales entre dos etapas sucesivas. Si un electrón del nivel basal de D pasa directamente al nivel superior de  $A_3$  y de ahí a su nivel basal de donde el oxígeno lo retira, se gana una energía igual a la diferencia de los niveles basales de D y  $A_3$ , se libera así energía suficiente para dar un cuanto de energía tan grande como los emitidos por los organismos bioluminiscentes (entre 50-60 kcal/mola para la luz verde). Esta energía es mayor que la liberada en los pasos de la cadena respiratoria esquematizada, y que serían de 10 kcal/mola, correspondiente a una longitud de onda de 2-3 micras (unión energética rica de fosfatos). Este tipo

de esquema puede aplicarse a diversos mecanismos biológicos donde se presenta liberación de energía; sin embargo, debemos hacer notar que no se ha demostrado aún en los sistemas biológicos y solamente se ha visto en sistemas no vivientes. El esquema ofrece un mecanismo particularmente útil para la interpretación de los fenómenos que ocurren en las mitocondrias y en otras partículas subcelulares.

*El estado triplete.* Cuando un electrón es excitado de un nivel inferior a uno superior y al mismo tiempo su giro se invierte, girando en el mismo sentido que su compañero, no puede regresar al nivel basal y se queda en un punto energético intermedio llamado "estado triplete". Cuando vuelve a cambiar su giro puede regresar al estado inicial con su electrón compañero, emitiendo energía radiante. Recibe el nombre de triplete por la línea espectral correspondiente que se divide en tres. La característica esencial de este tipo de transición consiste en que se puede regular por la presencia de algunas sustancias. El oxígeno, por ejemplo, lo hace inestable, es decir, hace que el electrón situado en el nivel energético intermedio empiece a girar en el sentido contrario al de su compañero situado en el nivel basal y como consecuencia puede regresar al nivel primitivo. Por otra parte, la presencia de yodo estabiliza al estado triplete. Este estado energético particular de las moléculas puede ser regulado si el tiempo de duración de estos estados es de  $10^{-1}$  a  $10^{-3}$  seg. En las transiciones fluorescentes esta regulación no es posible ya que duran de  $10^{-9}$  —  $10^{-10}$  seg. Se ha demostrado que las moléculas que normalmente regulan el metabolismo como la adrenalina, abolen la transición del estado triplete al estado basal a concentraciones de  $10^{-5}$  M; en cambio la acetilcolina tiene el efecto opuesto.

c) *Transferencia de energía y de protones.* Comentaremos por último la transferencia de energía, a través de las moléculas, que va acompañada por transferencia de protones. Este mecanismo ha sido estudiado por Terenin y col. en los colorantes. Mencionaremos el caso de la 9-oxifenilacridina.



Este compuesto cuando es excitado con una longitud de onda de 336 milimicras emite luz fluorescente verde que corresponde a la forma ionizada (II). Si se irradia con la luz ultravioleta corta, la fluorescente se vuelve violeta, que corresponde a la forma neutra (I). En la obscuridad la forma (I) regresa a la (II). Así se origina un movimiento de protones a través de las moléculas del colorante que puede considerarse como ejemplo de transporte de tipo ácido-básico a un bajo nivel energético.

En resumen, hemos analizado los principales mecanismos de transferencia de energía en los sistemas biológicos y en primer lugar mencionamos la transferencia de grupo que se lleva a cabo en los sistemas con componentes que se encuentran en solución y en los cuales la energía queda confinada a un lugar determinado de las moléculas. Los demás mecanismos mencionados se refieren casi exclusivamente a la transferencia de energía que puede presentarse en las estructuras sólidas que tienen una estructura definida como las mitocondrias, los cloroplastos, etc., y en donde aún quedan por aclararse los mecanismos íntimos de la transferencia energética.

#### REFERENCIAS GENERALES

- Augenstine, L. G. (Editor): *Bioenergetics*. Radiation Research, Supl. 2, Academic Press Inc., New York (1960).
- Oncley, J. L. (Editor): *Biophysical Science - A Study Program*, John Wiley & Sons Inc., New York (1959).
- Szent-Györgyi, A.: *Bioenergetics*. Academic Press Inc., New York (1957).
- Varios Autores: *Energy Transfer with special Reference to Biological Systems*, Discussions Faraday Soc., 27 (1959).