

La vida funciona con gradientes

QTC-008 · De los quarks a la consciencia

El universo, la vida y cómo llegamos a saberlo

Autor: Juan Segurola

Versión: v1.1 ES · 2 de septiembre de 2026

Perfil epistémico: Conocimiento establecido

Licencia: All Rights Reserved

Resumen del artículo

La vida no se limita a gastar combustible. Construye continuamente diferencias a través de membranas y permite que máquinas moleculares las gasten de forma controlada. El gradiente electroquímico que impulsa la síntesis de ATP combina concentración y voltaje, mientras el propio ATP es una molécula de acoplamiento cuya energía libre utilizable depende de las condiciones celulares. Peter Mitchell propuso este circuito de protones en 1961 frente a alternativas serias basadas en intermediarios químicos; la aceptación llegó mediante experimentos convergentes, no por una demostración decisiva. Trabajos posteriores aportaron lo que Mitchell no tenía: el mecanismo enzimático de cambio de unión de Boyer, estructuras de la ATP sintasa y la observación directa de su rotación. Los gradientes iónicos también impulsan transporte y movimiento bacteriano, y algunos organismos usan sodio. Su antigüedad los hace relevantes para el origen de la vida, pero los gradientes naturales en fuentes alcalinas siguen siendo una hipótesis activa, no una explicación completa.

En 60 segundos

Las células se parecen menos a depósitos de combustible que a circuitos recargables. El transporte de electrones, la luz u otros procesos bombean iones a través de membranas selectivamente permeables. La diferencia electroquímica resultante, normalmente de protones, almacena energía libre utilizable tanto en una diferencia de concentración como en un voltaje. La ATP sintasa proporciona una vía de retorno controlada: el flujo iónico hace girar un rotor molecular cuyo ciclo conformacional fabrica ATP. Después, el ATP acopla esa química al trabajo celular, pero no es un paquete fijo de energía y no todo ATP se produce por quimiosmosis. Mitchell identificó el circuito de membrana; Boyer aportó después el mecanismo enzimático. Transiciones ácido-base en cloroplastos, medidas del voltaje mitocondrial y vesículas reconstituidas construyeron un caso experimental acumulativo. Estructuras modernas y observaciones de moléculas individuales revelaron la rotación. Los gradientes también impulsan la captación de nutrientes y los flagelos bacterianos, y los sistemas de sodio amplían la regla más allá de los protones. Su historia evolutiva profunda se infiere con fuerza, mientras que su papel en química prebiótica sigue dependiendo de modelos. Un gradiente es una fuente de energía, no todavía un sistema vivo.

Por qué importa esta pregunta

La expresión «energía celular» invita a imaginar el ATP como una batería microscópica almacenada para usarla después. En realidad, las células sobreviven manteniendo el desequilibrio: reconstruyen diferencias iónicas, canalizan su retorno y regeneran sin cesar una pequeña reserva operativa de ATP. Esta reformulación conecta la termodinámica con trabajo biológico visible, desde el transporte hasta el movimiento. También muestra cómo la ciencia trata con justicia un mecanismo radical: la idea central de Mitchell sobrevivió, algunos detalles no, y el mecanismo enzimático llegó de otros investigadores. El resultado es a la vez una explicación física y una historia de descubrimiento distribuido.

1. La energía es una diferencia

La pregunta

Si el ATP no es un paquete fijo de energía, ¿qué gasta exactamente una célula? La respuesta comienza antes del propio ATP: la vida crea diferencias controladas de concentración y carga eléctrica, y después acopla su relajación al trabajo químico y mecánico.

Una célula viva no está en equilibrio con su entorno. Mantiene concentradas determinadas moléculas, separa cargas y acopla reacciones en direcciones que no seguirían por sí solas. Por eso la energía no se representa bien como una sustancia vertida en la célula. Lo importante es la capacidad de una diferencia para impulsar cambios mientras la célula controla la vía de retorno hacia el equilibrio.[1]

El ATP ocupa un lugar central en ese control. Su hidrólisis puede acoplarse a síntesis, transporte y trabajo mecánico que de otro modo serían desfavorables. Sin embargo, el ATP no libera un paquete de energía independiente del contexto. El cambio de energía libre depende de la temperatura, las condiciones químicas y las concentraciones de ATP, ADP y fosfato. Llamarlo moneda energética es útil solo si se entiende que el tipo de cambio varía.[1]

La escala de regeneración vuelve físico el argumento. Un cuerpo humano recambia aproximadamente su propia masa en ATP cada día, aunque en cada momento solo existe una pequeña reserva operativa.[33] Las mismas moléculas se fabrican, usan y regeneran continuamente. Es una afirmación sobre recambio total, no que el cuerpo almacene decenas de kilogramos de ATP a la vez.

Tampoco todo ATP procede de un gradiente de membrana. La glucólisis puede producirlo directamente por fosforilación a nivel de sustrato, transfiriendo fosfato desde un intermediario metabólico al ADP.[2] La quimiosmosis es el marco dominante para la fosforilación oxidativa y fotosintética, no una definición exclusiva de la producción de energía celular.

En qué punto estamos

El ATP importa, pero su energía libre utilizable depende del estado celular y su pequeña reserva debe regenerarse continuamente. Parte se produce directamente en el metabolismo, aunque gran parte de la conversión energética de la vida comienza en otro lugar: una diferencia mantenida a través de un límite. El siguiente paso es ver cómo una membrana convierte la separación en un circuito utilizable.

2. Una membrana hace utilizable la diferencia

Una membrana biológica no es un aislante perfecto. Es selectivamente permeable: algunas moléculas la atraviesan lentamente, otras usan canales o transportadores y ciertas fugas controladas forman parte de la regulación. Esa selectividad permite a las bombas crear concentraciones iónicas desiguales y separar carga eléctrica sin exigir una pared absolutamente sellada.[1,22]

Para un ion, la diferencia útil es electroquímica. La fuerza protón-motriz combina un término químico, asociado a la diferencia de concentración de protones y expresado mediante el pH, con un término eléctrico, el voltaje a través de la membrana. Cualquiera de los dos puede dominar en un organismo o compartimento concreto; el gradiente no se reduce solo al pH.[1,5]

Las cadenas de transporte de electrones de las mitocondrias y de muchos microbios usan reacciones redox para mover protones a través de una membrana. Los sistemas fotosintéticos emplean la luz absorbida para sostener una separación comparable. La ATP sintasa ofrece después una vía de retorno controlada. El flujo de protones a favor del gradiente se acopla a la formación de ATP en vez de disiparse por completo como calor.[1,4,5]

La máquina es reversible. En condiciones adecuadas, la hidrólisis de ATP puede impulsar el bombeo de iones en sentido contrario. La dirección depende del equilibrio entre la fuerza ion-motriz y la diferencia de energía libre química que incluye ATP, ADP y fosfato. La misma arquitectura puede comportarse como generador o como bomba.[1,18]

El principio no se limita a las mitocondrias. ATP sintasas rotatorias emparentadas actúan en membranas bacterianas y arqueanas, y en las membranas convertidoras de energía de los cloroplastos. Los compartimentos difieren y algunos sistemas usan sodio, pero comparten la lógica de separación, retorno selectivo y acoplamiento.[1,22,24]

En qué punto estamos

Una membrana hace que una diferencia energética dure lo suficiente para controlarla. Las bombas construyen un gradiente electroquímico; la ATP sintasa deja volver a los iones mientras acopla ese flujo a la química; el sentido puede invertirse cuando cambia el equilibrio de fuerzas. El circuito parece coherente, pero antes de 1961 ya se sabía que respiración y fosforilación estaban unidas. Faltaba la conexión física.

3. El eslabón perdido antes de Mitchell

A mediados del siglo XX, los investigadores sabían que el transporte de electrones y la producción de ATP estaban acoplados en las mitocondrias. Podían romper la relación con desacoplantes y seguir partes de la cadena respiratoria. La pregunta pendiente era cómo llegaba la energía liberada a lo largo de esa cadena hasta la maquinaria que fosforilaba ADP.[3,12]

Una respuesta razonable era un intermediario químico de alta energía. En 1953, E. C. Slater propuso que la transferencia de electrones generaba un compuesto rico en energía capaz de transmitir potencial químico hasta la formación de ATP.[3] El modelo encajaba con la intuición bioquímica de la época: el metabolismo ya se entendía mediante secuencias de enzimas e intermediarios transitorios, de modo que otro intermediario no era una fantasía improvisada.

El problema fue que el supuesto intermediario común se resistía a ser identificado. Las búsquedas negativas no demostraban de inmediato que no existiera, y distintas variantes podían acomodar algunas observaciones. Por eso el modelo químico merece la misma cortesía probatoria que otras teorías serias: explicar qué problema resolvía y después identificar las pruebas que hicieron más productivo el circuito de membrana.[6,12]

Ese era el campo en el que entró Mitchell. Su propuesta no se limitó a nombrar una sustancia química ausente. Cambió la clase de entidad que realizaba el acoplamiento: de un intermediario difusible dentro de una secuencia de reacciones a un estado electroquímico de la propia membrana.[4,13]

En qué punto estamos

La hipótesis del intermediario químico de Slater fue una respuesta disciplinada a un eslabón perdido real. Su desplazamiento no corrigió una torpeza obvia, sino que cambió qué podía transportar energía entre reacciones. La alternativa de Mitchell convirtió la propia membrana en parte del mecanismo. La inversión era conceptualmente potente, estaba expuesta a pruebas y, al principio, resultaba razonablemente difícil de aceptar para muchos bioquímicos.

4. El circuito de protones de Mitchell

La pregunta

¿Cómo podían un voltaje y una diferencia de pH a escala de toda la membrana sustituir el eslabón químico perdido entre respiración y ATP? La propuesta de Mitchell era radical porque cambiaba tanto el portador de energía utilizable como la organización espacial que debía incluir la explicación bioquímica.

En 1961, Peter Mitchell propuso que la transferencia de electrones impulsa protones a través de una membrana transductora de energía y que su retorno se acopla a la formación de ATP.[4] Su formulación madura de 1966 expresó la fuerza impulsora como fuerza protón-motriz, que combina diferencia de pH y potencial de membrana en un circuito contrastable.[5] La organización vectorial a través de la membrana era esencial, no simple envoltorio de la química en solución.

El escepticismo era legítimo. Al principio, distintos postulados estaban infradeterminados, las mediciones directas eran difíciles y los modelos de intermediario químico podían absorber algunos resultados. La aceptación también avanzó a ritmos distintos en la fosforilación oxidativa, la fotofosforilación y la bioenergética bacteriana. La fama posterior de Mitchell no debe proyectarse hacia atrás como si el artículo de 1961 hubiera vuelto obvia la respuesta.[6,12,13,30]

El marco institucional fue inusual. Tras dejar la Universidad de Edimburgo, Mitchell empleó recursos familiares para restaurar Glynn House, en Cornualles, y estableció con Jennifer Moyle la organización benéfica privada Glynn Research.[32] Moyle se convirtió allí en su principal colaboradora experimental a largo plazo. Las páginas exactas sobre la financiación y la descripción de su papel siguen pendientes de verificación humana obligatoria antes de publicar.

En Glynn, Mitchell y Moyle midieron la translocación de protones y diseñaron comparaciones entre explicaciones quimiosmóticas y de intermediario químico.[6,7] Sus resultados contribuyeron a un caso acumulativo; incluso su artículo de 1965 indicaba que algunas observaciones también

podían encajar en una hipótesis química. La historia gana fuerza cuando conserva la incertidumbre en vez de convertir cada experimento en confirmación retrospectiva.

Mitchell no era el único investigador que desarrollaba ideas centradas en protones. R. J. P. Williams propuso conceptos relacionados en 1961, y la correspondencia posterior produjo una larga disputa de prioridad.[14,15] El registro conservado respalda desarrollo intelectual paralelo y desacuerdo genuino. Este artículo no necesita adjudicar cada elemento de la teoría a un único aspirante.

En qué punto estamos

Mitchell aportó el circuito de protones, Moyle ayudó a convertirlo en un programa experimental sostenido en Glynn y las ideas paralelas de Williams impiden un relato de genio solitario. La hipótesis sobrevivió porque generó pruebas discriminantes, no porque premios posteriores la hicieran verdadera. Esas pruebas llegaron desde varios sistemas y laboratorios, y su fuerza residió en la convergencia, no en un experimento legendario.

5. Los experimentos que forzaron la decisión

En 1966, André Jagendorf y Ernesto Uribe sometieron cloroplastos a una transición ácido-base y observaron formación de ATP en oscuridad.[8] El tratamiento impuso una diferencia de pH sin requerir la secuencia normal impulsada por luz. Mostró que un gradiente artificial de protones podía ser suficiente para impulsar la fosforilación en esas condiciones experimentales, una predicción notable del acoplamiento quimiosmótico.

El trabajo mitocondrial aportó otra línea. Liberman y sus colaboradores relacionaron en 1969 la fosforilación oxidativa con el potencial de membrana, apoyando un componente eléctrico del proceso de acoplamiento.[9] Estas mediciones no reprodujeron de forma independiente cada elemento de la teoría de Mitchell, pero hicieron cada vez más difícil evitar una descripción electroquímica de la conversión energética mitocondrial.

La reconstrucción visualmente más persuasiva llegó de Efraim Racker y Walther Stoeckenius en 1974. Combinaron bacteriorrodopsina, una bomba de protones impulsada por luz, con ATP sintasa mitocondrial en vesículas artificiales. La iluminación produjo captación de protones y formación de ATP.[10,29] Componentes de fuentes biológicas distintas podían conectarse en un sistema simplificado de luz, gradiente y ATP.

Ningún experimento resolvió por sí solo la teoría completa. Las transiciones ácido-base establecieron suficiencia en una preparación de cloroplastos; las mediciones de voltaje abordaron otro componente; las vesículas híbridas pusieron a prueba un circuito reducido. El trabajo de Mitchell y Moyle añadió comparaciones fisiológicas.[6–10] En conjunto, estas líneas redujeron el espacio para un intermediario químico oculto universal y convirtieron el gradiente de membrana en el vínculo explicativo común.[12]

El Nobel de 1978 registra el alcance de la aceptación histórica, no constituye un experimento independiente.[11] Para entonces, el cambio importante era también metodológico: se podían manipular gradientes, reconstituir componentes y preguntar si un circuito propuesto era suficiente. La membrana ya no era solo el lugar donde ocurría la conversión energética; era una parte experimentalmente tratable del mecanismo.

En qué punto estamos

La quimiosmosis triunfó mediante una red de intervenciones: imponer una diferencia de pH, medir el término eléctrico, reconstituir bomba y sintasa, y contrastar predicciones en sistemas intactos. La convergencia convirtió una hipótesis inusual de membrana en el marco organizador. Sin embargo, dejó una pregunta precisa sin responder. Un gradiente podía alcanzar la ATP sintasa, pero ¿cómo convertía la enzima el flujo iónico en nuevos enlaces químicos?

6. La ATP sintasa es una máquina rotatoria

La ATP sintasa de tipo F contiene dos sectores acoplados. El sector F₀, incrustado en la membrana, conduce protones y forma un motor rotatorio; el sector F₁ sobresale de la membrana y contiene los sitios catalíticos que producen o hidrolizan ATP. La rotación conecta el movimiento a través de la membrana con entornos químicos cambiantes en la cabeza catalítica.[1,16,18]

El mecanismo de cambio de unión de Paul Boyer aportó la explicación enzimática que Mitchell no había proporcionado. Los sitios catalíticos recorren conformaciones distintas que unen sustratos, forman ATP y liberan el producto, coordinados por rotación relativa. Mitchell explicó por qué una fuerza protón-motriz llega a la enzima; Boyer explicó cómo esta convierte el cambio conformacional mecánico en trabajo catalítico.[16,19]

La estructura publicada en 1994 por el grupo de John Walker mostró tres subunidades beta catalíticas en conformaciones distintas alrededor de un tallo central asimétrico.[16] Respaldó con fuerza la catálisis rotatoria, pero una estructura estática no filmaba el movimiento ni incluía el motor de membrana completo. La asimetría estructural y el movimiento directo seguían siendo pasos probatorios distintos.

En 1997, Hiroyuki Noji y sus colaboradores unieron un filamento visible a F₁ aislada y observaron directamente la rotación impulsada por hidrólisis de ATP.[17] El experimento mostró el motor catalítico funcionando en sentido químico inverso. En 2004, Manuel Diez y sus colaboradores observaron rotación impulsada por protones durante la síntesis de ATP en F₀F₁ unida a membrana, conectando con mayor claridad flujo transmembrana, rotación y síntesis.[18]

Mitchell acertó en lo esencial sin acertar en todo. Identificó el acoplamiento quimiosmótico mediante un circuito de protones a través de la membrana, pero no aportó el mecanismo de cambio de unión, y los primeros cálculos sobre cuántos protones exige cada ATP se revisaron al aclararse la estequiometría del rotor y los costes de transporte asociados.[1,5,16–19] El Nobel de 1997 vuelve a marcar recepción, no prueba.[19]

En qué punto estamos

La explicación madura tiene capas, no un único epónimo. Mitchell aportó el circuito de membrana; Boyer, el ciclo catalítico; la estructura de Walker reveló estados asimétricos; los experimentos de moléculas individuales mostraron rotación durante hidrólisis y síntesis. Revisar la relación entre protones y ATP es refinamiento, no fracaso. Entendido el motor, los gradientes dejan de parecer un truco exclusivo del ATP y se convierten en una forma general de realizar trabajo biológico.

7. Los gradientes hacen más que fabricar ATP

Las células emplean gradientes iónicos para importar nutrientes y expulsar residuos. En el transporte activo secundario, el movimiento de un ion a favor de su gradiente se acopla al desplazamiento de otro soluto en contra del suyo. El transportador gasta directamente potencial electroquímico en vez de convertirlo primero todo en ATP.[20] Un gradiente es, por tanto, una fuente compartida para varias máquinas moleculares.

La motilidad bacteriana ofrece un ejemplo mecánico. El flujo de protones o sodio a través de motores flagelares puede producir rotación. En 1995, David Fung y Howard Berg impulsaron un motor flagelar de *Escherichia coli* con una fuente externa de voltaje incluso evitando la generación metabólica ordinaria del potencial de membrana.[21] El resultado hizo especialmente directo el componente eléctrico de la alimentación del motor.

Los protones son comunes, pero no universales. Algunos microbios usan fuerza sodio-motriz para sintetizar ATP, transportar sustancias o moverse, y otros combinan sistemas acoplados a protones y a sodio.[22,23] Esto no autoriza a sustituir cada protón del manual por sodio. Muchas ATP sintasas alcalófilas siguen impulsadas por protones pese a vivir en entornos pobres en ellos.

Aquí aparece un problema mecanístico activo. En alcalófilos extremos, un cálculo basado en la fuerza protón-motriz global medida puede parecer insuficiente para sostener la síntesis observada de ATP. La retención de protones cerca de la superficie de la membrana, rutas locales de transferencia y adaptaciones enzimáticas especializadas son explicaciones vivas.[22] La anomalía energética está establecida; sigue discutido qué combinación de mecanismos la resuelve.

La cualificación importa porque un diagrama simplificado supone compartimentos perfectamente mezclados y un único valor global a cada lado. Las membranas reales tienen superficies, microambientes y complejos proteicos abarrotados. Nada de ello derriba la quimiosmosis. Pregunta cómo se implementa físicamente un principio bien establecido en organismos próximos a sus límites aparentes.

En qué punto estamos

Los gradientes iónicos forman una red eléctrica celular. Pueden alimentar la ATP sintasa, transportadores y motores rotatorios, y el ion de trabajo puede ser un protón o sodio. Los alcalófilos muestran por qué un marco establecido aún puede contener mecanismos locales discutidos. Cuanto más amplio parece el principio, más antiguo resulta, lo que suscita una tentación final: convertir una estrategia energética ancestral en una historia completa del origen de la vida.

8. Una pista antigua, no una solución del origen

La pregunta

Si los gradientes iónicos son antiguos, están muy extendidos y existen en ambientes naturales, ¿han resuelto el origen de la vida? Aportan una restricción poderosa y una fuente de energía plausible, pero ni la antigüedad ni la suficiencia energética crean automáticamente herencia, límites o evolución.

Las ATP sintasas rotatorias y la bioenergética de gradientes iónicos están muy extendidas entre bacterias y arqueas, lo que respalda la interpretación actual de que son extremadamente antiguas. [24,25] La distribución por sí sola no identifica el primer sistema energético, y la transferencia

horizontal de genes complica la reconstrucción profunda. Antiguo no significa inalterado: los complejos modernos contienen largas historias de divergencia, sustitución y adaptación.

Un análisis filogenético de 2023 infirió que los linajes de ATP sintasas de tipo F y A/V divergieron hace más de cuatro mil millones de años, quizá antes de la diversificación de bacterias y arqueas. [25] El resultado es una reconstrucción dependiente de modelos, no un fósil molecular fechado directamente. El enraizamiento, las calibraciones, las historias génicas y los supuestos sobre tasas afectan a fechas tan profundas.

Las fuentes hidrotermales alcalinas ofrecen una analogía geoquímica sugerente. Las reacciones entre fluidos de la fuente y agua oceánica pueden sostener diferencias de pH y redox a través de barreras minerales. Esto motiva la hipótesis activa de que gradientes naturales impulsaron parte de la química prebiótica antes de que las células evolucionaran bombas y membranas especificadas genéticamente.[26–28] Modelos de laboratorio muestran que química redox plausible puede generar gradientes de protones a través de membranas lipídicas simples.[31]

La hipótesis sigue siendo una candidata entre varios entornos y fuentes energéticas posibles para el origen. Demostrar un gradiente, o incluso química impulsada por él, no demuestra la ruta histórica por la que comenzó la vida. Plausibilidad geológica, productividad química y continuidad evolutiva son preguntas distintas que finalmente deben concordar.[26–28,31]

Sobre todo, un gradiente todavía no es vida. No proporciona por sí solo un límite celular selectivamente permeable, una red catalítica autosostenida, herencia ni evolución darwiniana. QTC-009 pregunta qué significa que un sistema esté vivo; QTC-021 se ocupa de la transición a evolución darwiniana abierta. Este artículo se detiene en la pista energética.[26–28]

En qué punto estamos

La vida reconstruye diferencias una y otra vez y acopla su colapso controlado al trabajo. Ese principio está establecido en la bioenergética moderna y es plausiblemente antiguo, mientras su papel en el origen sigue siendo una hipótesis activa. Un gradiente de fuente hidrotermal puede ayudar a explicar una fuente de energía; todavía no explica un sistema vivo. La frontera es productiva: aquí viene primero la energía; después, definición y evolución.

Lo que sabemos y cómo lo sabemos

- Los gradientes electroquímicos de iones combinan diferencias de concentración y potencial eléctrico a través de membranas selectivamente permeables.[1,5]
- La ATP sintasa acopla el flujo iónico a la formación de ATP mediante rotación, respaldada por estructura, observación directa y reconstitución.[1,10,16–18]
- La quimiosmosis quedó establecida por pruebas convergentes en cloroplastos, mitocondrias, microbios y sistemas simplificados de membrana, no por un único experimento decisivo.[6–10,12]
- El ATP es una molécula de acoplamiento dependiente de condiciones y se regenera con un recambio total enorme; parte se produce sin quimiosmosis mediante fosforilación a nivel de sustrato.[1,2,33]
- Los gradientes también impulsan transporte secundario y motilidad bacteriana, y los sistemas de sodio muestran que los protones no son los únicos iones de acoplamiento posibles.[20–23]

Lo que todavía no sabemos

- Qué mecanismos locales de transferencia de protones, superficies de membrana y adaptaciones enzimáticas resuelven cuantitativamente la bioenergética de los alcalófilos más extremos.[22]
- La secuencia evolutiva temprana exacta que produjo la arquitectura común y la diversificación de las ATP sintasas rotatorias.[24,25]
- Si los gradientes naturales de fuentes hidrotermales alcalinas impulsaron realmente el origen histórico de la vida, en vez de limitarse a sostener química de laboratorio plausible.[26–28,31]

Qué podría hacernos cambiar de opinión

- Mediciones reproducibles que mostraran que los gradientes electroquímicos iónicos no son la variable inmediata de acoplamiento en sistemas actualmente considerados quimiosmóticos.
- Estructuras y datos de moléculas individuales que sustituyeran la catálisis rotatoria por otro mecanismo y explicaran a la vez la asimetría, rotación y reconstitución observadas.
- Mediciones nanométricas que seleccionaran una solución del balance energético alcalófilo distinta de los modelos actuales de transferencia local y retención superficial.
- Pruebas filogenéticas, geoquímicas o experimentales que favorecieran con fuerza otro sistema energético temprano u otro ambiente de origen frente a las hipótesis de fuentes basadas en gradientes.

Si solo recuerdas una cosa

La vida funciona con diferencias que reconstruye sin cesar y gasta mediante máquinas moleculares; el ATP forma parte del circuito, no es combustible diario almacenado.

Artículos relacionados

- QTC-009 — ¿Qué queremos decir realmente cuando hablamos de vida?
- QTC-021 — Cuando la química empezó a evolucionar

Referencias

- [1] Wolfgang Junge and Nathan Nelson. ATP Synthase. Annual Review of Biochemistry 84, 631–657 (2015). DOI 10.1146/annurev-biochem-060614-034124. <https://doi.org/10.1146/annurev-biochem-060614-034124>
- [2] Nicole Naifeh, Manjari Dimri and Matthew Varacallo. Biochemistry, Aerobic Glycolysis. StatPearls / NCBI Bookshelf, updated 2023. <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK470170/>
- [3] E. C. Slater. Mechanism of Phosphorylation in the Respiratory Chain. Nature 172, 975–978 (1953). DOI 10.1038/172975a0. <https://doi.org/10.1038/172975a0>
- [4] Peter Mitchell. Coupling of Phosphorylation to Electron and Hydrogen Transfer by a Chemi-Osmotic Type of Mechanism. Nature 191, 144–148 (1961). DOI 10.1038/191144a0. <https://doi.org/10.1038/191144a0>
- [5] Peter Mitchell. Chemiosmotic Coupling in Oxidative and Photosynthetic Phosphorylation. Biological Reviews 41, 445–502 (1966). DOI 10.1111/j.1469-185X.1966.tb01501.x. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1966.tb01501.x>

- [6] Peter Mitchell and Jennifer Moyle. Evidence Discriminating between the Chemical and the Chemiosmotic Mechanisms of Electron Transport Phosphorylation. *Nature* 208, 1205–1206 (1965). DOI 10.1038/2081205a0. <https://doi.org/10.1038/2081205a0>
- [7] Peter Mitchell and Jennifer Moyle. Chemiosmotic Hypothesis of Oxidative Phosphorylation. *Nature* 213, 137–139 (1967). DOI 10.1038/213137a0. <https://doi.org/10.1038/213137a0>
- [8] A. T. Jagendorf and E. Uribe. ATP Formation Caused by Acid-Base Transition of Spinach Chloroplasts. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 55(1), 170–177 (1966). DOI 10.1073/pnas.55.1.170. <https://doi.org/10.1073/pnas.55.1.170>
- [9] E. A. Liberman, V. P. Topaly, L. M. Tsofin, A. A. Jasaitis and V. P. Skulachev. Mechanism of Coupling of Oxidative Phosphorylation and the Membrane Potential of Mitochondria. *Nature* 222, 1076–1078 (1969). DOI 10.1038/2221076a0. <https://doi.org/10.1038/2221076a0>
- [10] Efraim Racker and Walther Stoeckenius. Reconstitution of Purple Membrane Vesicles Catalyzing Light-driven Proton Uptake and Adenosine Triphosphate Formation. *Journal of Biological Chemistry* 249(2), 662–663 (1974). DOI 10.1016/S0021-9258(19)43080-9. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/4272126/>
- [11] Nobel Prize Outreach. The Nobel Prize in Chemistry 1978. <https://www.nobelprize.org/prizes/chemistry/1978/press-release/>
- [12] David G. Nicholls. Forty Years of Mitchell's Proton Circuit: From Little Grey Books to Little Grey Cells. *Biochimica et Biophysica Acta Bioenergetics* 1777, 550–556 (2008). DOI 10.1016/j.bbabi.2008.03.014. <https://doi.org/10.1016/j.bbabi.2008.03.014>
- [13] John N. Prebble. The Philosophical Origins of Mitchell's Chemiosmotic Concepts. *Journal of the History of Biology* 34, 433–460 (2001). DOI 10.1023/A:1012946715673. <https://doi.org/10.1023/A:1012946715673>
- [14] Bruce H. Weber and John N. Prebble. An Issue of Originality and Priority: The Correspondence and Theories of Oxidative Phosphorylation of Peter Mitchell and Robert J. P. Williams, 1961–1980. *Journal of the History of Biology* 39, 125–163 (2006). DOI 10.1007/s10739-005-3052-4. <https://doi.org/10.1007/s10739-005-3052-4>
- [15] R. J. P. Williams. The History of Proton-Driven ATP Formation. *Bioscience Reports* 13, 191–212 (1993). DOI 10.1007/BF01123502. <https://doi.org/10.1007/BF01123502>
- [16] Jan Pieter Abrahams, Andrew G. W. Leslie, René Lutter and John E. Walker. Structure at 2.8 Å Resolution of F₁-ATPase from Bovine Heart Mitochondria. *Nature* 370, 621–628 (1994). DOI 10.1038/370621a0. <https://doi.org/10.1038/370621a0>
- [17] Hiroyuki Noji, Ryohei Yasuda, Masasuke Yoshida and Kazuhiko Kinosita Jr. Direct Observation of the Rotation of F₁-ATPase. *Nature* 386, 299–302 (1997). DOI 10.1038/386299a0. <https://doi.org/10.1038/386299a0>
- [18] Manuel Diez et al. Proton-Powered Subunit Rotation in Single Membrane-Bound F₀F₁-ATP Synthase. *Nature Structural & Molecular Biology* 11, 135–141 (2004). DOI 10.1038/nsmb718. <https://doi.org/10.1038/nsmb718>

- [19] Nobel Prize Outreach. The Nobel Prize in Chemistry 1997.
<https://www.nobelprize.org/prizes/chemistry/1997/press-release/>
- [20] D. E. Cohn, G. J. Kaczorowski and H. R. Kaback. Effect of the Proton Electrochemical Gradient on Maleimide Inactivation of Active Transport in Escherichia coli Membrane Vesicles. *Biochemistry* 20(11), 3308–3313 (1981). DOI 10.1021/bi00514a050.
<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/7018574/>
- [21] David C. Y. Fung and Howard C. Berg. Powering the Flagellar Motor of Escherichia coli with an External Voltage Source. *Nature* 375, 809–812 (1995). DOI 10.1038/375809a0.
<https://doi.org/10.1038/375809a0>
- [22] David B. Hicks, Jun Liu, Makoto Fujisawa and Terry A. Krulwich. F₁F₀-ATP Synthases of Alkaliphilic Bacteria: Lessons from Their Adaptations. *Biochimica et Biophysica Acta Bioenergetics* 1797, 1362–1377 (2010). DOI 10.1016/j.bbabi.2010.02.028.
<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/20193659/>
- [23] Armen Y. Mulkidjanian, Pavel Dibrov and Michael Y. Galperin. The Past and Present of Sodium Energetics: May the Sodium-Motive Force Be with You. *Biochimica et Biophysica Acta* (2008). DOI 10.1016/j.bbabi.2008.04.028. <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC2695506/>
- [24] Armen Y. Mulkidjanian, Kira S. Makarova, Michael Y. Galperin and Eugene V. Koonin. Inventing the Dynamo Machine: The Evolution of the F-Type and V-Type ATPases. *Nature Reviews Microbiology* 5, 892–899 (2007). DOI 10.1038/nrmicro1767. <https://doi.org/10.1038/nrmicro1767>
- [25] Tara A. Mahendrarajah et al. ATP Synthase Evolution on a Cross-Braced Dated Tree of Life. *Nature Communications* 14, 7456 (2023). DOI 10.1038/s41467-023-42924-w.
<https://doi.org/10.1038/s41467-023-42924-w>
- [26] William Martin, John A. Baross, Deborah S. Kelley and Michael J. Russell. Hydrothermal Vents and the Origin of Life. *Nature Reviews Microbiology* 6, 805–814 (2008). DOI 10.1038/nrmicro1991.
<https://doi.org/10.1038/nrmicro1991>
- [27] William Martin and Michael J. Russell. On the Origin of Biochemistry at an Alkaline Hydrothermal Vent. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 362, 1887–1925 (2007). DOI 10.1098/rstb.2006.1881. <https://doi.org/10.1098/rstb.2006.1881>
- [28] Nick Lane and William F. Martin. The Origin of Membrane Bioenergetics. *Cell* 151, 1406–1416 (2012). DOI 10.1016/j.cell.2012.11.050. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2012.11.050>
- [29] Journal of Biological Chemistry. JBC Classics: A Simple Model for Biological Energy Coupling. Retrospective page. [https://www.jbc.org/article/S0021-9258\(20\)50387-6/fulltext](https://www.jbc.org/article/S0021-9258(20)50387-6/fulltext)
- [30] Peter Mitchell. Citation Classic: Coupling of Phosphorylation to Electron and Hydrogen Transfer by a Chemi-Osmotic Type of Mechanism. 1986.
<https://garfield.library.upenn.edu/classics1986/A1986E685800002.pdf>
- [31] Daniel Milshteyn, George Cooper and David Deamer. Chemiosmotic Energy for Primitive Cellular Life: Proton Gradients Are Generated across Lipid Membranes by Redox Reactions Coupled to Meteoritic Quinones. *Scientific Reports* 9, 12447 (2019). DOI 10.1038/s41598-019-48328-5.
<https://doi.org/10.1038/s41598-019-48328-5>

[32] John Prebble and Bruce H. Weber. *Wandering in the Gardens of the Mind: Peter Mitchell and the Making of Glynn*. Oxford University Press, 2003. Chapter 6, The Creation of Glynn: 1962–1965. <https://academic.oup.com/book/53137>

[33] Susanna Törnroth-Horsefield and Richard Neutze. Opening and Closing the Metabolite Gate. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105(50), 19565–19566 (2008). DOI 10.1073/pnas.0810654106. <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC2604989/>