

# 5

## Estructura y función de la membrana celular



Una serpiente de cascabel lista para atacar.  
(Imagen en recuadro) Una araña ermitaña café.

## DE UN VISTAZO

### ESTUDIO DE CASO: Venenos nocivos

#### 5.1 ¿Qué relación hay entre la estructura de una membrana celular y su función?

Las membranas celulares aíslan el contenido de la célula mientras permiten la comunicación con el ambiente

Las membranas son “mosaicos fluidos” en los que las proteínas se mueven dentro de las capas de lípidos

La bicapa de fosfolípidos es la porción fluida de la membrana

Una variedad de proteínas forman un mosaico dentro de la membrana

#### 5.2 ¿Cómo logran las sustancias atravesar las membranas?

Las moléculas de los fluidos se mueven en respuesta a los gradientes

El movimiento a través de las membranas se efectúa mediante transporte pasivo y activo

El transporte pasivo incluye difusión simple, difusión facilitada y ósmosis

#### Investigación científica: El descubrimiento de las acuaporinas

El transporte activo utiliza energía para mover moléculas en contra de sus gradientes de concentración

Las células absorben partículas o fluidos mediante endocitosis

La exocitosis saca materiales de la célula

El intercambio de materiales a través de las membranas influye en el tamaño y la forma de la célula

#### 5.3 ¿Cómo las uniones especializadas permiten a las células establecer conexiones y comunicarse?

Los desmosomas unen las células

Las uniones estrechas impiden las filtraciones en las células

Las uniones en hendidura y los plasmodesmos permiten la comunicación directa entre células

#### Conexiones evolutivas: Patas de caribú y diversidad de membranas

### OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO Venenos nocivos



## ESTUDIO DE CASO VENENOS NOCIVOS

ANSIOSOS POR EXPLORAR su nuevo ambiente, Karl y Mark, dos jóvenes compañeros de cuarto en la Universidad del Sur de California, conducían su automóvil hacia un sendero para excursionistas en el desierto de Mojave. Karl bromeaba con Mark a propósito de su teléfono celular. ¿Cómo podrían experimentar un territorio salvaje si llevaban un teléfono? Por su parte, Mark hacía bromas acerca de la voluminosa guía de campo *Flora y fauna del desierto*, que hacía más pesada la mochila de Karl. Con ánimo competitivo y atlético, los jóvenes vieron un riesgo y emprendieron una carrera para ver quién llegaba primero a la cima. Cuando Karl se apoyó en una saliente rocosa para impulsarse hacia arriba, se sorprendió al sentir un grueso cuerpo escamoso que se retorció bajo su mano. Un repentino e inconfundible cascabeleo de advertencia fue seguido casi de inmediato por un intenso dolor en la base de su dedo pulgar. Al ver la enorme serpiente que se refugiaba en una grieta, Mark llamó rápidamente al servicio de emergencia 911. Para cuando escucha-

ron el helicóptero que venía en su auxilio, ya habían consultado la guía de campo de Karl para identificar la serpiente de cascabel como la diamantina occidental (véase la foto al inicio del capítulo). Antes de llegar al hospital, la mano de Karl estaba amoratada, su presión arterial había bajado y los paramédicos le administraban oxígeno porque le costaba trabajo respirar.

Mientras tanto, en la zona rural de Kentucky, Melissa se preparaba para una cena romántica con su novio frente a una cálida chimenea. Al tomar entre sus manos la leña almacenada en un cobertizo en la parte trasera de su casa, no se dio cuenta de que había una telaraña que colgaba de la pila de madera con una araña ermitaña café de largas patas; la araña quedó entonces aprisionada contra la piel de Melissa (véase el recuadro en la foto que abre el capítulo). Ella nunca sintió la picadura de la araña. Horas después, al sentir una sensación de escozor, notó que había una protuberancia de color rojizo en su brazo. Melissa tuvo dificultades para dormir conforme el dolor aumen-

taba. A la mañana siguiente, alarmada por el verdugón morado que se extendía en su brazo, Melissa buscó ayuda médica. Después de una serie de pruebas para descartar otras causas, la doctora le dijo que sospechaba que se trataba de una picadura de araña ermitaña café. En muchos casos —le advirtió—, tales picaduras acaban con la piel que hay alrededor y con el tejido subcutáneo, para dar por resultado una herida abierta de considerables dimensiones y que en ocasiones tarda meses en sanar. Cuando la angustiada Melissa preguntó si había algún medicamento para evitar esto, la doctora, con pesar, sólo movió negativamente la cabeza.

¿Cómo los venenos de la serpiente de cascabel y la araña ermitaña café perforan los vasos sanguíneos, desintegran la piel y provocan otros síntomas en el cuerpo que potencialmente amenazan la vida? ¿Los venenos pueden atacar las membranas celulares?

## 5.1 ¿QUÉ RELACIÓN HAY ENTRE LA ESTRUCTURA DE UNA MEMBRANA CELULAR Y SU FUNCIÓN?

Las membranas celulares aíslan el contenido de la célula mientras permiten la comunicación con el ambiente

Como sabes ya, todas las células —al igual que muchos organelos dentro de las células eucarióticas— están rodeadas por membranas. Éstas desempeñan diversas funciones vitales:

- Aíslan selectivamente el contenido de la célula del medio externo, permitiendo que a través de la membrana se produzcan gradientes de concentración de sustancias disueltas.
- Regulan el intercambio de sustancias esenciales entre la célula y el fluido extracelular, o entre los organelos encerrados dentro de las membranas y el citosol circundante.
- Permiten la comunicación con otras células.
- Permiten las uniones en el interior de las células y entre ellas.
- Regulan muchas reacciones bioquímicas.

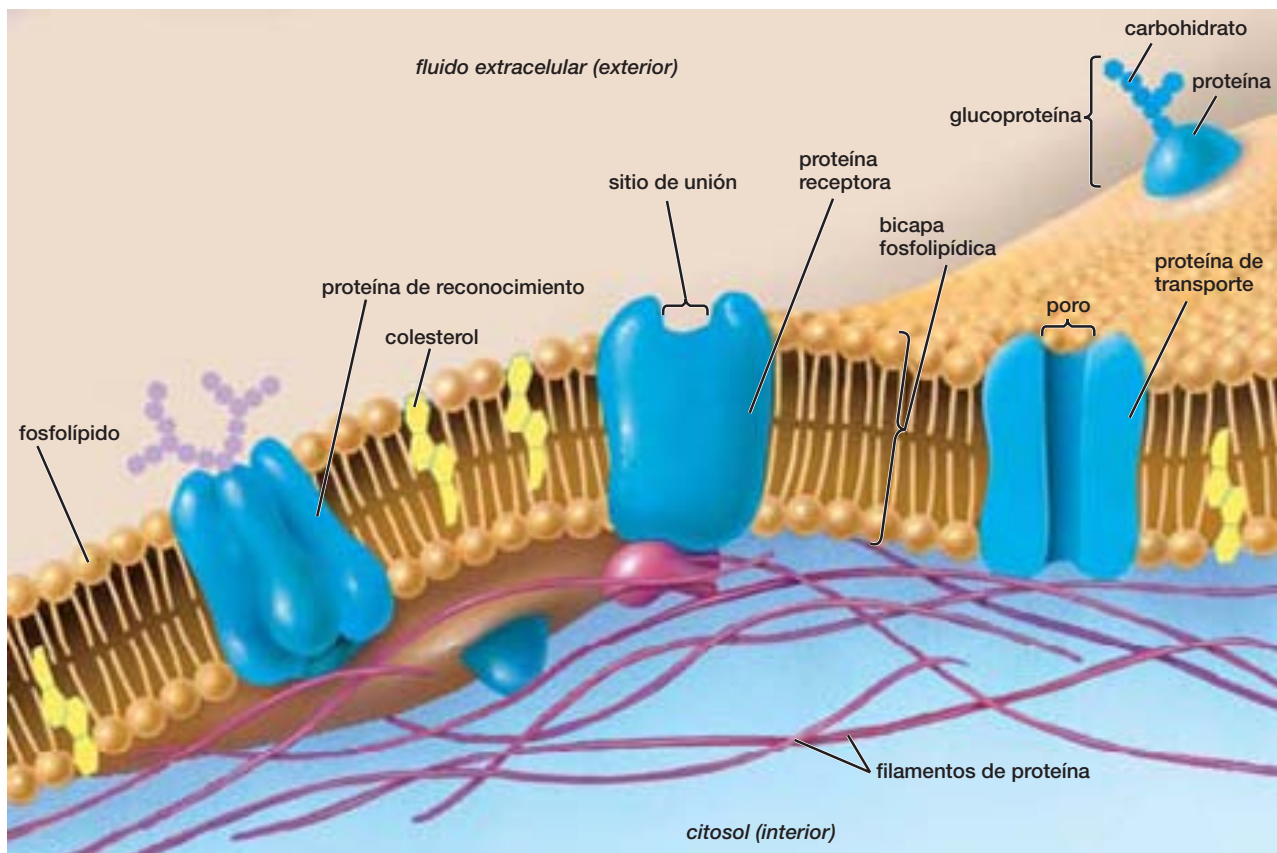
Éstas son tareas formidables para una estructura tan delgada, ya que unas 10,000 membranas apiladas apenas alcanzarían el

espesor de esta página. La clave del funcionamiento de la membrana celular radica en su estructura. Las membranas no son simplemente láminas uniformes; son estructuras complejas y heterogéneas cuyas diferentes partes desempeñan funciones específicas y cambian de manera dinámica en respuesta al ambiente.

Todas las membranas de una célula tienen una estructura básica similar: proteínas que flotan en una doble capa de fosfolípidos (véase el capítulo 3). Los fosfolípidos desempeñan la función aislante de las membranas, mientras que las proteínas regulan el intercambio de sustancias y la comunicación con el ambiente, controlan reacciones bioquímicas asociadas con la membrana celular y forman uniones.

Las membranas son “mosaicos fluidos” en los que las proteínas se mueven dentro de las capas de lípidos

Antes de la década de los setenta, aunque los biólogos celulares sabían que las membranas celulares contenían proteínas y lípidos, los microscopios carecían de la suficiente resolución para determinar su estructura exacta. En 1972, los investigadores de biología celular S. J. Singer y G. L. Nicolson desarrollaron el **modelo del mosaico fluido** de las membranas celulares, cuya precisión se reconoce en la actualidad. De acuerdo con este modelo, cada membrana consta de un mosaico de dife-



**FIGURA 5-1** La membrana plasmática

La membrana plasmática es una capa doble de fosfolípidos que forman una matriz fluida en la que están incrustadas diversas proteínas (en azul). Muchas de éstas tienen carbohidratos unidos para formar glucoproteínas. Aquí se ilustran tres de los cinco tipos principales de proteínas de la membrana: de reconocimiento, receptoras y de transporte.

rentes proteínas que está en constante movimiento y que fluye dentro de un fluido viscoso constituido por una doble capa de fosfolípidos (FIGURA 5-1). Aunque los componentes de la membrana plasmática permanecen relativamente constantes, la distribución general de las proteínas y de diversos tipos de fosfolípidos puede cambiar con el tiempo. Examinemos más de cerca la estructura de las membranas.

### La bicapa de fosfolípidos es la porción fluida de la membrana

Como vimos en el capítulo 3, un fosfolípido consta de dos partes muy distintas: una cabeza polar hidrofílica (que es atraída por el agua) y un par de colas no polares hidrofóbicas (que son repelidas por el agua). Las membranas contienen diferentes fosfolípidos del tipo general que se muestra en la FIGURA 5-2. Observa que en este fosfolípido particular, un doble enlace (que hace insaturado al lípido) presenta una flexión en la cola del ácido graso que ayuda a mantener la membrana fluida.

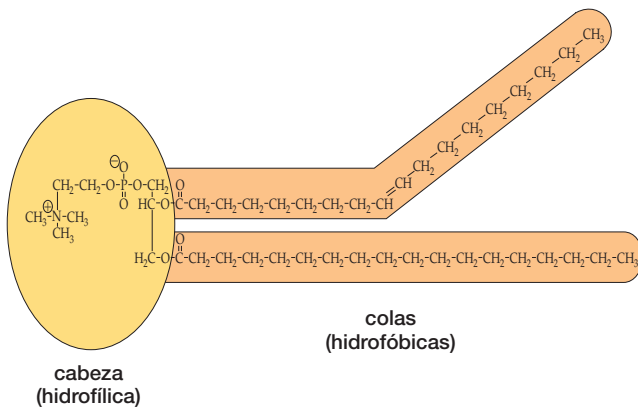


FIGURA 5-2 Fosfolípido

Todas las células están rodeadas por un medio acuoso. Los organismos unicelulares viven en agua dulce o en el océano, mientras que las células animales están bañadas por un *fluido extracelular* ligeramente salino que se filtra de la sangre. El citosol (el fluido en el interior de la célula en el que todos los organelos están suspendidos; véase el capítulo 4), en su mayor parte, está constituido por agua. De esta forma, las membranas plasmáticas separan el citosol acuoso de su ambiente externo acuoso, y membranas similares rodean los compartimientos acuosos dentro de la célula. En estas condiciones, los fosfolípidos espontáneamente se disponen en una doble capa llamada **bicapa fosfolipídica** (FIGURA 5-3

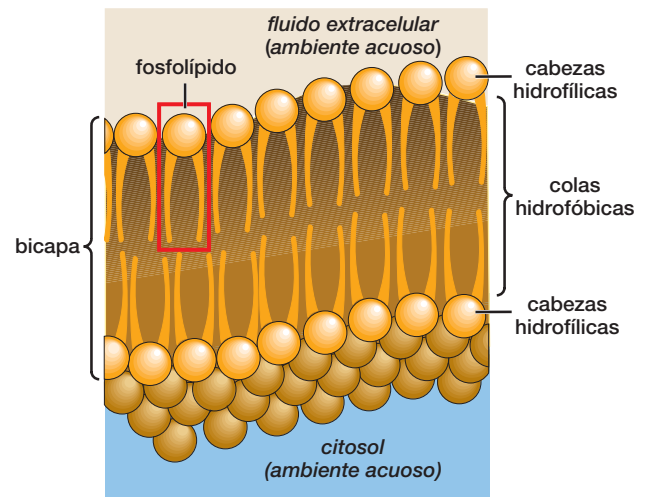


FIGURA 5-3 Bicapa fosfolipídica de la membrana celular

enlaces existan para formar flexiones en las colas del lípido, más fluidas serán las membranas (FIGURA 5-4).

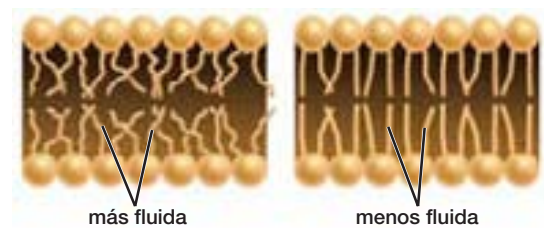


FIGURA 5-4 Las flexiones en las colas fosfolipídicas aumentan la fluidez de la membrana

su capacidad para retener el contenido de la célula. Sin embargo, el aislamiento de la membrana plasmática no es total. Como veremos después, moléculas muy pequeñas —como las de agua, oxígeno y dióxido de carbono—, al igual que moléculas de mayor tamaño, sin carga y solubles en lípidos, pueden atravesar con relativa libertad la bicapa lipídica.

En la mayoría de las células animales, la bicapa fosfolipídica de las membranas también contiene colesterol (véase la figura 5-1). Algunas membranas celulares tienen sólo unas cuantas moléculas de colesterol; otras tienen tantas moléculas de colesterol como de fosfolípidos. El colesterol afecta la estructura y la función de la membrana de varias maneras: hace a la bicapa más resistente y flexible, pero menos fluida a altas temperaturas, menos sólida a bajas temperaturas y menos permeable a sustancias solubles en agua como iones o monosacáridos.

La naturaleza flexible y un tanto fluida de la bicapa es muy importante para el funcionamiento de la membrana. Cuando respiramos, o movemos los ojos, o damos vuelta a las páginas de este libro, las células de nuestro cuerpo cambian de forma. Si sus membranas plasmáticas fueran rígidas en vez de flexibles, las células se romperían y morirían. Además, como vimos en el capítulo 4, las membranas de las células eucarióticas están en constante movimiento. Ciertos compartimientos encerrados por membranas transfieren sustancias a la célula, transportan materiales en el interior y los expulsan hacia el exterior, fusionando membranas en el proceso. Este flujo y fusión de membranas es posible gracias a la naturaleza fluida de la bicapa fosfolipídica.

### Una variedad de proteínas forman un mosaico dentro de la membrana

Miles de proteínas están incrustadas en la superficie de la bicapa fosfolipídica de la membrana o unidas a ella. Muchas de las proteínas de las membranas plasmáticas tienen unidos grupos de carbohidratos, sobre todo en las partes que sobresalen de la célula (véase la figura 5-1). Estas proteínas se llaman **glucoproteínas** (“gluco” proviene de la palabra griega que significa “dulce” y se refiere a la porción de carbohidratos con sus subunidades semejantes al azúcar; véase el capítulo 3).

Las proteínas de la membrana se agrupan en cinco categorías principales con base en su función: proteínas receptoras, de reconocimiento, enzimáticas, de unión y de transporte.

La mayoría de las células poseen docenas de tipos de **proteínas receptoras** en sus membranas plasmáticas. Cada proteína receptora tiene un sitio de unión para una molécula específica (una hormona, por ejemplo). Cuando la molécula adecuada se une al receptor, éste se activa (a menudo cambiando su forma), lo que, a la vez, desencadena una secuencia de reacciones químicas dentro de la célula que da por resultado cambios en las actividades de esta última (**FIGURA 5-5**).

Una hormona producida por las glándulas suprarrenales, por ejemplo, provoca contracciones más fuertes en el músculo cardíaco cuando se une con los receptores adecuados. Otras moléculas que se unen a varios receptores pueden iniciar la división celular, el movimiento hacia la fuente de nutrientes, o bien, la secreción de hormonas. Algunas proteínas receptoras actúan como compuertas de las proteínas de canal; sustancias químicas específicas que se unen a estos receptores hacen que las compuertas se abran y permiten el flujo de iones por los canales. Los receptores permiten que las células del sistema inmunitario reconozcan y ataquen a los invasores

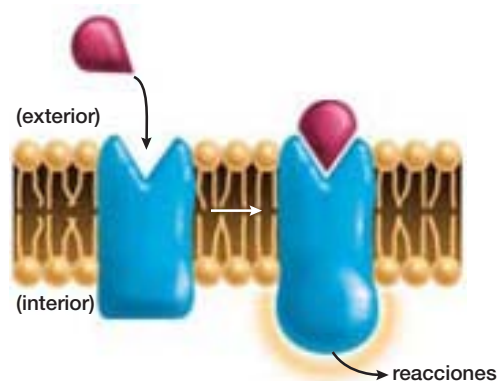
capaces de provocar una enfermedad. También permiten que las células nerviosas se comuniquen entre sí, y que las células en todo el cuerpo respondan a las hormonas.

Las **proteínas de reconocimiento** son glucoproteínas localizadas en la superficie de las células que sirven como etiquetas de identificación (véase la figura 5-1). Las células del sistema inmunitario, por ejemplo, reconocen una bacteria o un virus como invasor e inician su destrucción, en parte porque responden a sus glucoproteínas específicas. Estas mismas células ignoran los billones de células del propio cuerpo porque éstas tienen diversas glucoproteínas de identificación en sus superficies. Las glucoproteínas en la superficie de los glóbulos rojos poseen diferentes grupos de azúcares y determinan si el tipo de sangre es A, B, AB u O (véase el capítulo 12). El espermatozoides humano reconoce las glucoproteínas únicas en los óvulos humanos, permitiendo que ocurra la fertilización.

Las **enzimas** son proteínas que a menudo están unidas a las superficies internas de las membranas. Las enzimas promueven reacciones químicas que sintetizan o rompen moléculas biológicas sin cambiar ellas mismas. Estudiaremos las enzimas con detalle en el capítulo 6.

Las **proteínas de unión** sirven de sostén a las membranas celulares de varias formas. Algunas proteínas de unión vinculan la membrana plasmática con la red de filamentos proteicos dentro del citoplasma, llamada citoesqueleto (véase la figura 4-6). Las uniones entre las proteínas de la membrana plasmática y los filamentos proteicos subyacentes producen las formas características de las células animales, que van desde los discos bicóncavos de los glóbulos rojos hasta las complejas ramificaciones de las células nerviosas. Otras proteínas de la membrana unen la célula a una matriz de otras fibras proteicas que existen en el entorno extracelular. Y otras más forman uniones entre células adyacentes, como se describirá más adelante en este capítulo.

Las **proteínas de transporte** regulan el movimiento de las moléculas hidrofílicas a través de la membrana plasmática. Algunas proteínas de transporte, llamadas *proteínas de canal*, forman canales cuyos poros centrales permiten que iones específicos o moléculas de agua pasen a través de la membrana en función de sus gradientes de concentración (véase la figura 5-1). Otras proteínas de transporte, llamadas *proteínas portadoras*, tienen sitios de unión que pueden sujetar temporalmente moléculas específicas por un lado de la membrana. Luego, la proteína de transporte cambia de forma (en algunos casos consumiendo energía celular), hace pasar la molécula a través de la membrana y la libera en el otro lado de ésta. En el siguiente apartado, aprenderemos más acerca de las proteínas de transporte.



**FIGURA 5-5** Activación de los receptores

## 5.2 ¿CÓMO LOGRAN LAS SUSTANCIAS ATRAVESAR LAS MEMBRANAS?

### Las moléculas de los fluidos se mueven en respuesta a los gradientes

Ahora ya sabes que las sustancias se mueven directamente a través de las membranas por difusión traspasando la bicapa fosfolipídica, o bien, viajando por medio de proteínas especializadas en el transporte. Para comprender mejor este proceso, es necesario detenerse en algunas definiciones. Puesto que la membrana plasmática separa el fluido en el citosol celular del ambiente fluido extracelular, comencemos nuestro estudio del transporte a través de las membranas con una breve descripción de las características de los fluidos y con unas cuantas definiciones:

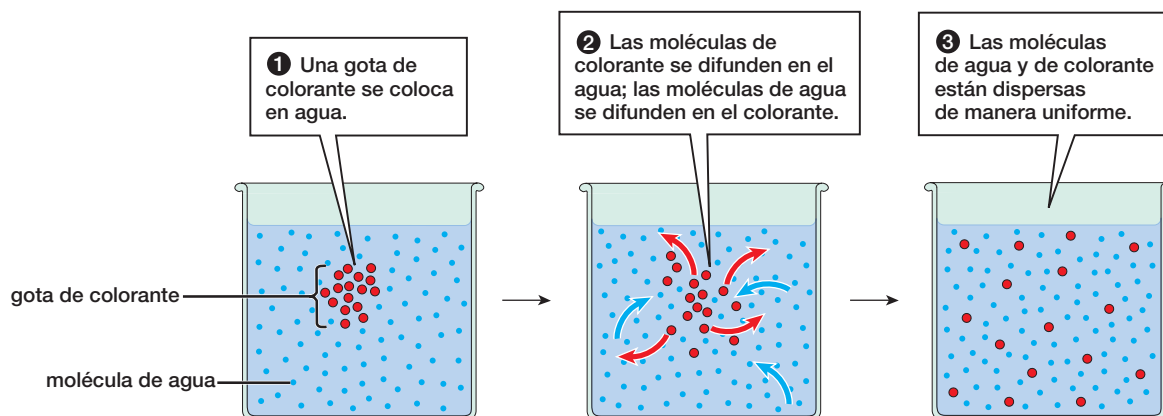
- **Fluido** es cualquier sustancia cuyas moléculas se mueven libremente pasando unas sobre otras; como resultado, los fluidos no tienen forma definida. Tanto los líquidos como los gases son fluidos.
- **Solutos y solventes:** Un soluto es una sustancia que puede disolverse (dispersarse en átomos, moléculas o iones individuales) en un solvente, que es un fluido (por lo general, un líquido) capaz de disolver el soluto. El agua, en donde ocurren todos los procesos biológicos, disuelve más sustancias que cualquier otro solvente, por lo que también se le llama el “solvente universal”.
- La **concentración** de una sustancia en un fluido es una medida del número de moléculas de esa sustancia contenidas en un volumen dado del fluido. El término puede referirse a las moléculas en un gas; por ejemplo, la concentración de oxígeno en el aire. La concentración de una sustancia define la cantidad de soluto en una cantidad determinada de solvente.
- Un **gradiente** es la diferencia física en propiedades, como temperatura, presión, carga eléctrica o concentración de una sustancia particular en un fluido entre dos regiones adyacentes del espacio. Los principios básicos de la física nos dicen que se requiere energía para crear gradientes y que, con el tiempo, los gradientes tienden a desaparecer a menos que se suministre energía para mantenerlos, o a menos que una barrera los separe. Por ejemplo, los gradientes en temperatura provocan un flujo de energía de la región de más alta temperatura a la de menor temperatura. Los gradientes eléctricos pueden impulsar el movimiento de iones. Los gradientes de concentración de presión provocan que

las moléculas o iones se muevan de una región a otra, de manera que la diferencia tiende a desaparecer. Las células emplean energía y las propiedades únicas de sus membranas celulares para generar **gradientes de concentración** de iones y varias moléculas en solución dentro de su citosol en relación con el entorno acuoso.

También es importante estar conscientes de que, a temperaturas por arriba del cero absoluto ( $-273^{\circ}\text{C}$  o  $-459.4^{\circ}\text{F}$ ), los átomos, las moléculas y los iones están en constante movimiento aleatorio. Conforme la temperatura aumenta, su tasa de movimiento se incrementa, y a temperaturas en las que es posible que se desarrolle la vida, estas partículas se mueven muy rápidamente. Así que las moléculas y los iones en solución están bombardeándose y pasando unos sobre otros continuamente. Con el tiempo, estos movimientos aleatorios producen un movimiento neto de las moléculas, de las regiones de alta concentración a las regiones de baja concentración, en un proceso llamado **difusión**. Si no hay factores que se opongan a este movimiento, como cargas eléctricas, diferencias de presión o barreras físicas, el movimiento aleatorio de las moléculas continuará hasta que la sustancia esté dispersa de manera equitativa a través del fluido.

Para visualizar cómo el movimiento aleatorio de las moléculas o iones dentro de un fluido iguala los gradientes de concentración, consideremos un cubo de azúcar que se disuelve en el café, o las moléculas de perfume que salen de un frasco abierto hacia el aire. En cada uno de estos ejemplos, existe un gradiente de concentración. Si se deja abierto el frasco de perfume el tiempo suficiente, o si dejamos olvidado el café, finalmente tendremos un frasco vacío de perfume y una habitación perfumada con una rica fragancia, y un café frío, pero uniformemente dulce. En una analogía con la gravedad, diremos que tales movimientos “bajan” el gradiente de concentración.

Para observar la difusión en acción, coloquemos una gota de colorante vegetal en un vaso con agua. Con el tiempo, parecerá que la gota se extiende y se vuelve más pálida hasta que, en algún momento, aun sin agitación, todo el vaso con agua adquiere un color tenue uniforme. El movimiento aleatorio impulsa las moléculas de colorante hacia fuera y hacia dentro de la gota inicial. Sin embargo, como hay mucha más agua que colorante, las moléculas de éste tienen una mayor oportunidad de moverse de forma aleatoria hacia el agua que de regreso hacia la gota de colorante (**FIGURA 5-6**). De manera simultánea, el movimiento aleatorio hace que algunas moléculas de agua entren en la gotita de colorante, así que hay un movimiento neto del colorante al agua y viceversa. Al princi-



**FIGURA 5-6** Difusión de un colorante en agua

pio, hay un gradiente de concentración muy alto y el colorante se difunde con rapidez. Conforme disminuyen las diferencias en concentración, el colorante se difunde de forma cada vez más lenta. Dicho de otro modo, cuanto mayor sea el gradiente de concentración, mayor será la rapidez de difusión. El movimiento neto del colorante continuará hasta que éste se disperse de manera uniforme en el agua. Entonces, al no haber gradiente de concentración de colorante ni de agua, la difusión se detendrá. Las moléculas individuales se seguirán moviendo aleatoriamente, pero no habrá cambios en la concentración del agua ni en la del colorante.

Si comparamos la difusión del colorante en agua caliente y fría, veremos que el calor aumenta la tasa de difusión. Esto se debe a que el calor incrementa la rapidez del movimiento aleatorio de las moléculas. Pero incluso a la temperatura corporal, la difusión no puede mover moléculas rápidamente a grandes distancias. Como aprendimos en el capítulo 4, la lenta tasa de difusión a lo largo de grandes distancias es una de las razones por las que la mayoría de las células son extremadamente pequeñas, y por las que las células de mayor tamaño tienden a ser muy delgadas.

## RESUMEN

### Los principios de la difusión

- La difusión es el movimiento neto de moléculas de un gradiente de mayor concentración a otro de menor concentración.
- Cuanto mayor es el gradiente de concentración, más rápida es la difusión.
- Cuanto mayor es la temperatura, más rápida es la difusión.
- Si no intervienen otros procesos, la difusión continuará hasta eliminar el gradiente de concentración.
- La difusión no puede desplazar moléculas rápidamente a grandes distancias.

### El movimiento a través de las membranas se efectúa mediante transporte pasivo y activo

Existen significativos gradientes de concentración de iones y moléculas a través de las membranas plasmáticas de toda célula. Esto ocurre porque las proteínas en la membrana celular

consumen energía para generar estos gradientes, y la permeabilidad selectiva de la membrana plasmática ayuda a mantenerlos. En este papel como guardián de la célula, la membrana plasmática provee dos tipos de movimiento: el *transporte pasivo* y el *transporte que requiere de energía* (tabla 5-1). El movimiento de las moléculas que pasa directamente a través de la membrana celular utilizando energía se describe como *transporte activo*.

El **transporte pasivo** puede describirse como difusión de sustancias a través de las membranas celulares. Como la difusión siempre ocurre bajando por gradientes de concentración, el transporte pasivo no requiere un gasto de energía. Los gradientes de concentración impulsan el movimiento y determinan la dirección de éste a través de la membrana. Los fosfolípidos y los canales proteicos de la membrana plasmática regulan qué iones o moléculas pueden cruzar, pero no afectan a la dirección del movimiento.

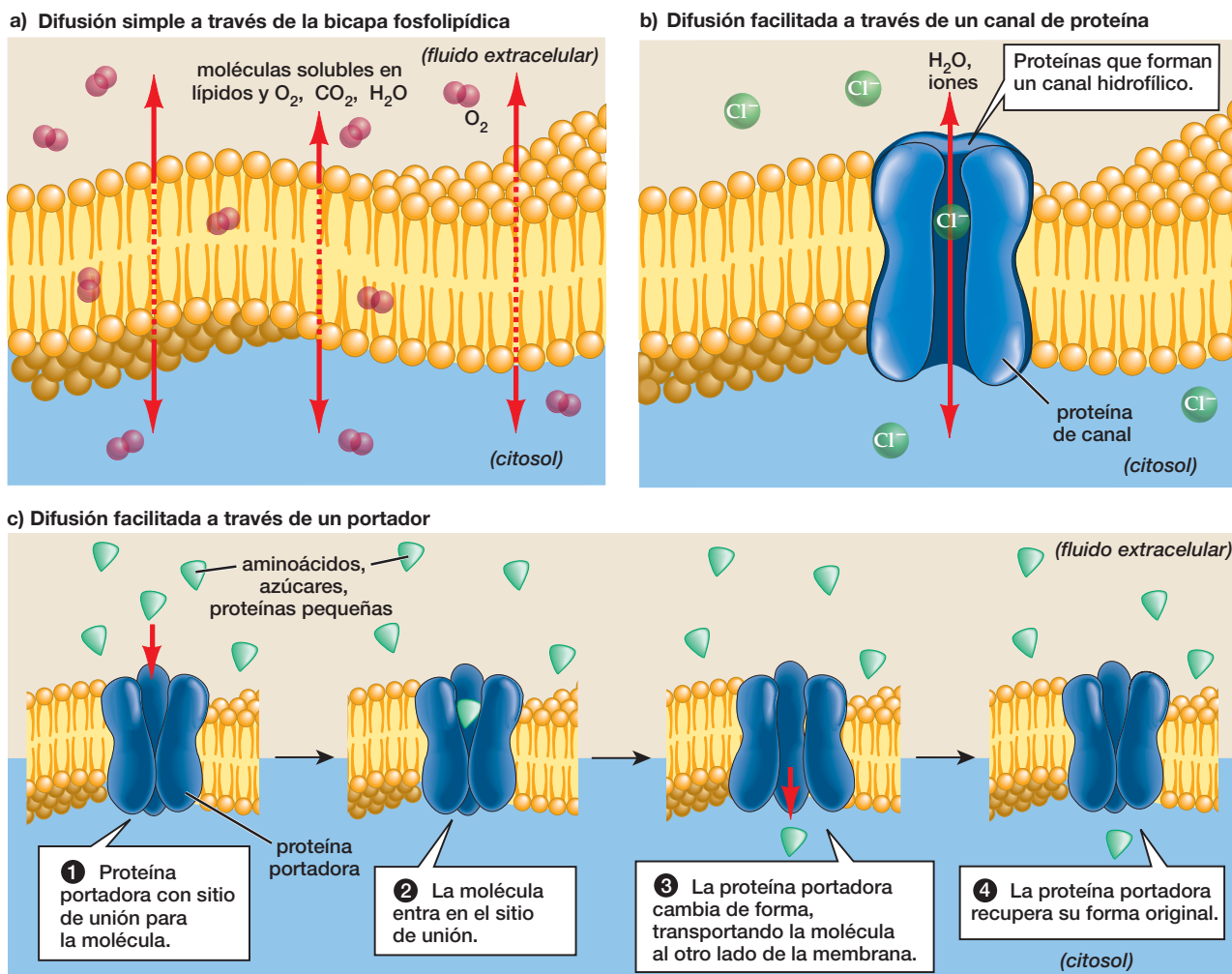
Durante el **transporte activo**, la célula utiliza energía para desplazar sustancias a través de la membrana contra un gradiente de concentración. En este caso, las proteínas de transporte sí controlan la dirección del movimiento. Una analogía útil para comprender la diferencia entre el transporte pasivo y el activo es un paseo en bicicleta. Si el ciclista no pedalea, sólo puede ir cuesta abajo, como en el transporte pasivo. En cambio, si gasta suficiente energía en pedalear, podrá ir también cuesta arriba, como en el transporte activo. Así, el transporte activo que utiliza energía para generar un gradiente de concentración es comparable a la situación en que se utiliza la energía muscular para pedalear la bicicleta cuesta arriba. El transporte pasivo por difusión que reduce los gradientes de concentración es como dejarse ir cuesta abajo, pues no se requiere de energía. Sin embargo, cabe aclarar que tanto el transporte pasivo como el hecho de dejarse ir cuesta abajo requieren de una inversión inicial de energía, ya sea mediante el transporte activo para generar el gradiente de concentración, o mediante el esfuerzo muscular para mover el cuerpo y la bicicleta cuesta arriba.

### El transporte pasivo incluye difusión simple, difusión facilitada y ósmosis

La difusión puede ocurrir dentro de un fluido o a través de una membrana que separa dos compartimientos de fluido.

Tabla 5-1 Transporte a través de las membranas

<b>Transporte pasivo</b>	Difusión de sustancias a través de una membrana, bajando por un gradiente de concentración, presión o carga eléctrica. No requiere que la célula gaste energía.
Difusión simple	Difusión de agua, gases disueltos o moléculas solubles en lípidos a través de la bicapa fosfolipídica de una membrana.
Difusión facilitada	Difusión de agua, iones o moléculas solubles en agua, <i>por medio</i> de un canal o proteína portadora.
Ósmosis	Difusión de agua a través de una membrana de permeabilidad selectiva, de una región con mayor concentración de agua a una con menor concentración de agua.
<b>Transporte que requiere energía</b>	Movimiento de sustancias a través de una membrana, hacia dentro o hacia fuera de una célula utilizando energía celular, generalmente ATP.
Transporte activo	Movimiento de pequeñas moléculas individuales o iones en contra de sus gradientes de concentración a través de proteínas que llegan de un lado a otro de la membrana.
Endocitosis	Movimiento de partículas grandes, incluidas moléculas de gran tamaño o microorganismos enteros, hacia el interior de una célula; ocurre cuando la membrana plasmática envuelve la partícula en un saco membranoso que se introduce en el citosol.
Exocitosis	Movimiento de materiales hacia el exterior de una célula; ocurre cuando la membrana plasmática encierra el material en un saco membranoso que se desplaza hacia la superficie de la célula, se funde con la membrana plasmática y se abre hacia el exterior, permitiendo que su contenido se difunda.



**FIGURA 5-7** Difusión a través de la membrana plasmática

**a)** Difusión simple: gases como el oxígeno y el dióxido de carbono y moléculas solubles en lípidos pueden difundirse directamente a través de los fosfolípidos. **b)** Difusión facilitada a través de un canal proteico: los canales (poros) permiten el paso a algunas moléculas solubles en agua, principalmente iones, que no pueden difundirse directamente a través de la bicapa. **c)** Difusión facilitada a través de una proteína portadora. **EJERCICIO:** Idea un experimento que mida la rapidez inicial de difusión en células colocadas en soluciones de sacarosa de varias concentraciones. Traza una gráfica (rapidez o tasa inicial de difusión frente a concentración de la solución) que muestre el resultado esperado si la difusión es simple, y una gráfica que muestre el resultado esperado para la difusión facilitada.

Muchas moléculas cruzan las membranas plasmáticas por difusión, impulsadas por diferencias entre su concentración en el citosol y en el ambiente exterior. Gracias a las propiedades de la membrana plasmática, diferentes moléculas cruzan la membrana en distintos lugares y con diferente rapidez.

Por ello, decimos que las membranas plasmáticas tienen **permeabilidad selectiva**; es decir, permiten *selectivamente* el paso de ciertas moléculas, pero evitan el paso de otras.

**Algunas moléculas atraviesan membranas por difusión simple**

carbono. Este proceso se denomina **difusión simple** (FIGURA 5-7a). Por lo general, la rapidez de difusión simple es función del gradiente de concentración a través de la membrana, la temperatura, el tamaño de la molécula y la facilidad con la que se disuelve en lípidos (su *solubilidad*



miento aleatorio continúa, algunas alcanzan el lado más lejano de la membrana. Si predices que la difusión de agua a través de la bicapa sería un proceso relativamente lento e ineficiente, estarás en lo correcto. Sin embargo, como tantas moléculas de agua están chocando constantemente con la membrana, y puesto que las células tienen una gran área de membrana en relación con su volumen, cantidades significativas de agua logran filtrarse a través de la bicapa fosfolipídica.

### Otras moléculas cruzan la membrana por difusión facilitada, con la ayuda de proteínas de transporte

La mayoría de los iones (por ejemplo,  $K^+$ ,  $Na^+$ ,  $Ca^{2+}$ ) y las moléculas solubles en agua, como los aminoácidos y monosacáridos (azúcares simples), no pueden atravesar por sí solos la bicapa fosfolipídica. Estas moléculas sólo pueden difundirse al otro lado de la membrana con la ayuda de uno de dos tipos de proteínas de transporte: *proteínas de canal* o *proteínas portadoras*. Este proceso se denomina **difusión facilitada**.

Las **proteínas de canal** son proteínas de transporte que, al alinearse, forman poros o canales en la bicapa lipídica a través de los cuales el agua o ciertos iones pueden cruzar la membrana en cualquier dirección (**FIGURA 5-7b**). Las proteínas de canal tienen un diámetro interior y una distribución de cargas eléctricas específicos que sólo permiten el paso de ciertos iones. Las células nerviosas; por ejemplo, tienen canales distintos para iones sodio, potasio y calcio. Aunque el agua puede difundirse directamente a través de la bicapa fosfolipídica en todas las células, muchas de éstas tienen canales especializados para el agua, llamados **acuaporinas** (término que literalmente significa “poros de agua”). Las acuaporinas permiten que el agua cruce las membranas por difusión facilitada, que es más rápida que la difusión simple (véase “Investigación científica: El descubrimiento de las acuaporinas”).

Las **proteínas portadoras** son proteínas de transporte con regiones distintivas llamadas *sitios activos* que unen moléculas específicas del citosol o del fluido extracelular, como aminoácidos, azúcares o pequeñas proteínas en particular. La unión activa un cambio en la forma de la portadora que permite que las moléculas pasen a través de la proteína y lleguen al otro lado de la membrana. Las proteínas portadoras que hacen posible la difusión facilitada no utilizan energía celular y pueden desplazar moléculas sólo si el gradiente de concentración es favorable (**FIGURA 5-7c**).

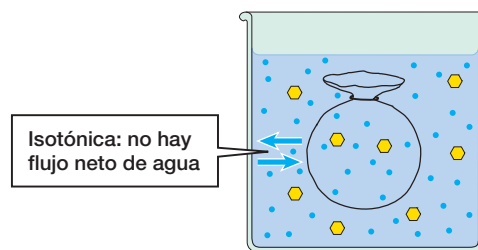
### Ósmosis es la difusión de agua a través de membranas selectivamente permeables

La difusión del agua a través de membranas desde regiones con concentración elevada de agua a regiones con concentración baja tiene efectos tan drásticos e importantes sobre las células que usamos un nombre especial para referirnos a ella: **ósmosis**

geno con muchas más de las moléculas de agua, evitando que éstas se muevan a través de la membrana permeable al agua. Así, cuanto mayor sea la concentración de sustancias disueltas, menor será la concentración de agua “libre” que está disponible para moverse a través de la membrana. Como es previsible, cuanto mayor sea la concentración de sustancias disueltas en una solución, mayor será la tendencia del agua a moverse a través de la membrana permeable a ella en esa solución.

Por ejemplo, cuando las soluciones de azúcar se separan mediante una membrana que es permeable selectivamente al agua, ésta se moverá por ósmosis de la solución con menor concentración de azúcar hacia la solución con una mayor concentración de azúcar. Esto ocurre porque existen más moléculas de agua libres en la solución con menor concentración de azúcar, así que más moléculas de agua chocarán con —y se moverán a través de— la membrana permeable al agua en ese lado. Como parece que la solución con mayor concentración de azúcar arrastra al agua a través de la membrana, se dice que tal solución tiene una *mayor fuerza osmótica* que la solución con menor concentración de azúcar, que tiene una *menor fuerza osmótica*.

Los científicos utilizan la palabra *tonicidad* para comparar las concentraciones de sustancias disueltas en agua a través de una membrana que es selectivamente permeable al agua. Las soluciones con iguales concentraciones de sustancias disueltas (y, por lo tanto, con iguales concentraciones de agua) se describen como **isotónicas** una con respecto a la otra (el prefijo “iso” significa “igual”). Cuando las soluciones isotónicas (por ejemplo, dos soluciones que contienen, cada una, 20 por ciento de azúcar) están separadas por una membrana permeable al agua, como la bolsa en la **FIGURA 5-8**, no hay movimiento neto de agua entre ellas, porque sus concentraciones de agua son iguales.



**FIGURA 5-8** Solución isotónica

¿Qué sucede si una membrana permeable al agua separa una solución con una concentración más elevada de sustancias disueltas de otra con una menor concentración de solutos? En este caso, los científicos describen la solución más concentrada como una con mayor tonicidad o **hipertónica** con respecto a la otra solución (el prefijo “hiper” significa “exceso”), mientras que la solución más diluida se considera **hipotónica**

La observación de Louis Pasteur de que “la casualidad favorece a las mentes preparadas” es tan verdadera en nuestros días como lo fue en el siglo XIX, cuando así lo expresó por primera vez. Los científicos han reconocido por largo tiempo que la ósmosis a través de la bicapa fosfolipídica es demasiado lenta para explicar el movimiento del agua a través de algunas membranas celulares, incluidas las de los túbulos renales (que deben reabsorber enormes cantidades de agua que el riñón filtra de la sangre cada día) y las de los glóbulos rojos (véase la figura 5-10). En parte porque el agua es abundante en ambos lados de la membrana, y en parte porque el agua puede desplazarse directamente a través de la bicapa, los intentos por identificar las proteínas de transporte selectivas para el agua fracasaron repetidas veces.

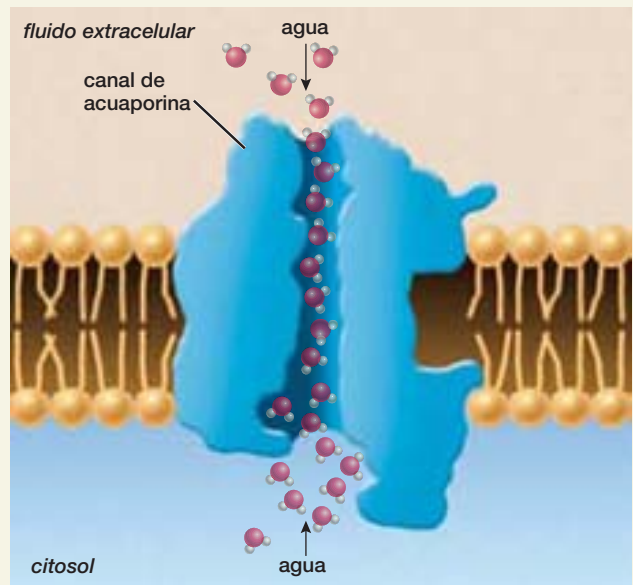
Tiempo después, como a menudo sucede en la ciencia, la casualidad y las “mentes preparadas” se encontraron. A mediados de la década de los ochenta, el doctor Peter Agre (FIGURA E5-1), entonces en la Escuela de Medicina Johns Hopkins en Maryland, intentaba determinar la estructura de una glucoproteína de reconocimiento en los glóbulos rojos. Sin embargo, la proteína que aisló estaba contaminada con grandes cantidades de otra proteína. En vez de ignorar la proteína desconocida, él y sus colaboradores se dieron a la tarea de identificar su estructura. Encontraron que era similar a las proteínas de las membranas identificadas anteriormente, que se suponía eran proteínas de canal, pero cuya función se desconocía. Agre y sus colegas investigaron la función de la proteína haciendo que huevecillos de rana (que son ligeramente permeables al agua) incorporaran la proteína en sus membranas plasmáticas. Mientras los huevecillos sin la proteína misteriosa aumentaron de tamaño sólo levemente cuando se colocaron en una solución hipotónica, aquellos con la proteína se hincharon rápidamente y se reventaron dentro de la misma solución (FIGURA E5-2a). Estudios posteriores mostraron que ningún otro ion o molécula atravesó este canal, que se denominó “acuaporina”. En 2000, Agre y otros equipos de investigación reportaron la estructura tridimensional de la acuaporina y describieron cómo aminoácidos específicos en su interior permiten que miles de millones de moléculas de agua se desplacen por el canal en una sola fila cada segundo, mientras repelen otros iones o moléculas (FIGURA E5-2b).

Actualmente, se tienen identificados muchos tipos de acuaporinas (incluidas por lo menos 11 diferentes versiones en el cuerpo humano), y se han encontrado en todas las formas de vi-

da que se han investigado. Por ejemplo, la membrana plasmática de la vacuola central de las células vegetales es rica en acuaporinas, que le permiten llenarse rápidamente cuando hay agua disponible (véase la figura 5-11). Como las acuaporinas están tan profusamente distribuidas en los tejidos humanos incluyendo el cerebro, los pulmones, los músculos y los riñones, y puesto que las mutaciones de acuaporinas ahora se han vinculado con varios trastornos del ser humano, las implicaciones médicas de estos “poros para el agua” son enormes. En 2003, Agre recibió el Premio Nobel de Química por su descubrimiento, que fue resultado tanto de la persistencia como de la casualidad, o de lo que el mismo Agre describió como un “golpe de suerte”.



a)



b)

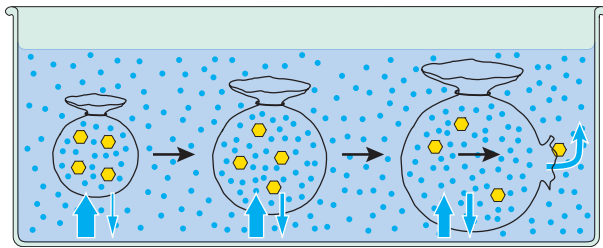
**FIGURA E5-2 Función y estructura de una acuaporina**

a) El huevo de rana de la derecha tiene acuaporinas en su membrana plasmática, mientras que el de la izquierda no las tiene. Ambos han estado dentro de una solución acuosa durante 30 segundos. El huevo de la derecha reventó, mientras que el de la izquierda se hinchó sólo levemente. b) Una acuaporina consta de proteínas que forman un poro delgado (aquí se ve un corte transversal), en el que los aminoácidos cargados interactúan con las moléculas de agua y promueven su movimiento en cualquier dirección, mientras que repelen otras sustancias.



**FIGURA E5-1 Peter Agre**

mos la bolsa permeable al agua que contiene una solución al 20 por ciento de azúcar en un contenedor con agua pura?



**FIGURA 5-9** Solución hipotónica

Como el agua con 20 por ciento de azúcar es hipertónica con respecto al agua pura, la bolsa aumentará de tamaño conforme el agua entra en ella. Puesto que las soluciones en el interior y en el exterior nunca serán isotónicas una con respecto a la otra, si la bolsa es poco resistente, la presión del agua que entra terminará por reventarla.

## RESUMEN

### Los principios de la difusión

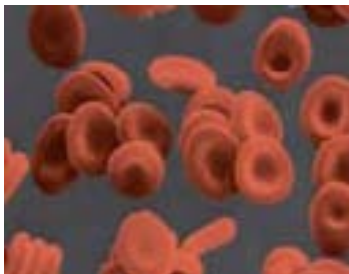
- La ósmosis es el movimiento del agua a través de una membrana selectivamente permeable mediante difusión simple o facilitada por las acuaporinas.

- El agua pasa a través de una membrana selectivamente permeable gracias al gradiente de concentración, y va del lado con una alta concentración de moléculas de agua libres al lado con una menor concentración de moléculas libres.
- Las sustancias disueltas reducen la concentración de moléculas de agua libres en una solución.
- Cuando se comparan soluciones separadas por una membrana que es selectivamente permeable al agua, los científicos describen la solución con una concentración más elevada de materiales disueltos como una solución hipertónica y con mayor fuerza osmótica (capacidad para hacer pasar al agua a través de ella) que la otra solución.

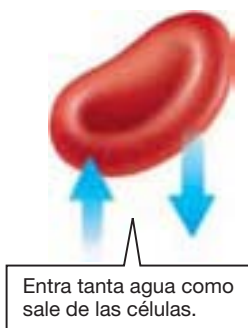
### La ósmosis a través de la membrana plasmática desempeña un papel importante en la vida de las células

El fluido extracelular de los animales, por lo general, es isotónico con respecto al citosol de sus células; es decir, la concentración de agua que hay dentro es igual que la que hay fuera, de manera que no existe una tendencia neta del agua a entrar en las células o a abandonarlas. Aunque los tipos de partículas disueltas rara vez son los mismos en el interior y exterior de las células, la concentración total de las partículas disueltas sí es igual; por consiguiente, la concentración de agua en el interior es igual a la que hay en el exterior de las células.

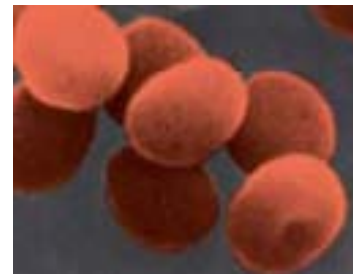
Si se sumergen glóbulos rojos en soluciones salinas de diferentes concentraciones, es posible observar los efectos del movimiento del agua a través de las membranas celulares. En



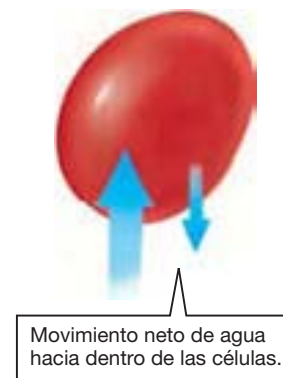
**a) Solución isotónica**



**b) Solución hipertónica**

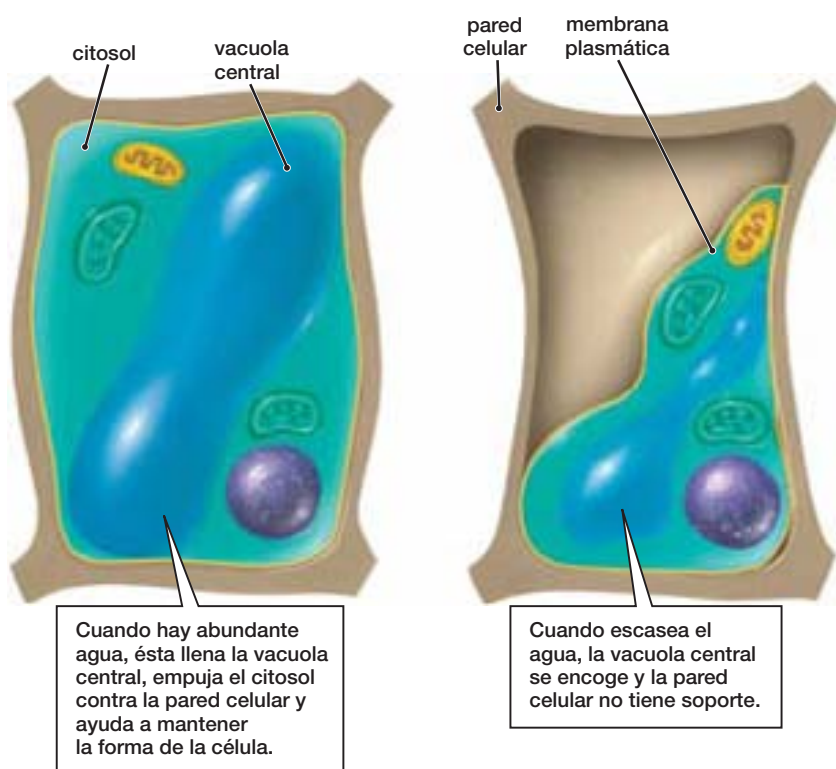


**c) Solución hipotónica**



**FIGURA 5-10** Efectos de la ósmosis

**a)** Si los glóbulos se sumergen en una solución isotónica de sal, no habrá movimiento neto de agua a través de la membrana plasmática. Los glóbulos rojos conservarán su forma característica de discos con depresión en el centro. **b)** Una solución hipertónica, con mayor cantidad de sal que la que hay en las células, hace que salga agua de estas últimas, provocando que se encojan y arruguen. **c)** Una solución hipotónica, con menos sal que la que hay en las células, hace que entre agua a éstas, las cuales, por consiguiente, se hinchan y corren el riesgo de reventar. **PREGUNTA:** Todos los peces de agua dulce nadan en una solución que es hipotónica con respecto al fluido dentro de sus cuerpos. ¿Por qué entonces los peces de agua dulce no se hinchan y reventan?



La presión del agua mantiene rígidas las hojas de esta planta con riego.



Privada del soporte del agua, la planta se marchita.

una solución salina isotónica, el tamaño de la célula permanece constante (FIGURA 5-10a). Si la solución salina es hipertónica con respecto al citosol de los glóbulos rojos, el agua saldrá de las células por ósmosis, y las células se encogerán (FIGURA 5-10b). A la inversa, si la solución salina está muy diluida y es hipotónica con respecto al citosol de los glóbulos rojos, el agua entrará en las células, provocando que se hinchen (FIGURA 5-10c). Si los glóbulos rojos se colocan en agua pura, continuarán hinchándose hasta reventar.

La ósmosis ayuda a explicar por qué los protistas que viven en agua dulce, como el *Paramecium*, poseen estructuras especiales llamadas *vacuolas contráctiles*

### FIGURA 5-11 La presión de turgencia en las células vegetales

Las acuaporinas permiten que el agua entre y salga de las vacuolas centrales de las células vegetales. La célula (imagen superior) y la planta (imagen inferior) de la izquierda están rígidas gracias a la presión de turgencia del agua, mientras que las de la derecha han perdido presión a causa de la deshidratación. **PREGUNTA:** Si una célula vegetal se coloca en agua que no contiene solutos, ¿la célula terminará por reventar? Explica por qué.

contrae, expulsando el agua a través de un poro en la membrana plasmática (véase la figura 4-16).

La ósmosis a través de las membranas plasmáticas es crucial para muchos procesos biológicos, incluida la absorción del agua por las raíces de las plantas, la absorción en el intestino del agua ingerida y la reabsorción de agua en los riñones.

Casi toda célula vegetal sobrevive gracias al agua que entra por ósmosis. Como vimos en el capítulo 4, la mayoría de las células vegetales tienen un gran compartimiento encerrado por la membrana, llamado vacuola central, que está lleno con sustancias disueltas que se almacenan ahí. Estas sustancias disueltas hacen que el contenido de la vacuola sea hipertónico con respecto al citosol celular, que, a la vez, generalmente es hipertónico en relación con el fluido extracelular que baña las células. Por consiguiente, el agua entra en el citosol y luego en la vacuola por ósmosis. La presión del agua dentro de la vacuola, llamada **presión de turgencia**, empuja el citosol hacia arriba contra la pared celular con una considerable fuerza (FIGURA 5-11, imagen superior izquierda). Las paredes celulares, por lo general, son flexibles, de manera que tanto la forma y la rigidez de la célula dependen de la presión de turgencia. Así, la presión de turgencia brinda soporte para las partes no leñosas de las plantas. Si olvidas regar las plantas de tu casa, la vacuola central y el citosol de cada célula pierden agua y la membrana plasmática se encoge alejándose de su pared celular conforme la vacuola se contrae, en un proceso llamado **plasmólisis**. Al igual que un globo se desinfla cuando el aire sale, así también la planta se marchita conforme sus células pierden la presión de turgencia y la plasmólisis ocurre. (FIGURA 5-11, imagen inferior).

**El transporte activo utiliza energía para mover moléculas en contra de sus gradientes de concentración**

dos en el ambiente que en el citosol de la célula; la difusión haría que la célula perdiera esos nutrientes, en vez de obtenerlos. Otras sustancias, como los iones sodio y calcio, se mantienen en concentraciones mucho más bajas dentro de las células que en el fluido extracelular. Cuando estos iones se difunden al interior de las células, se deben bombear hacia fuera en contra de sus gradientes de concentración.

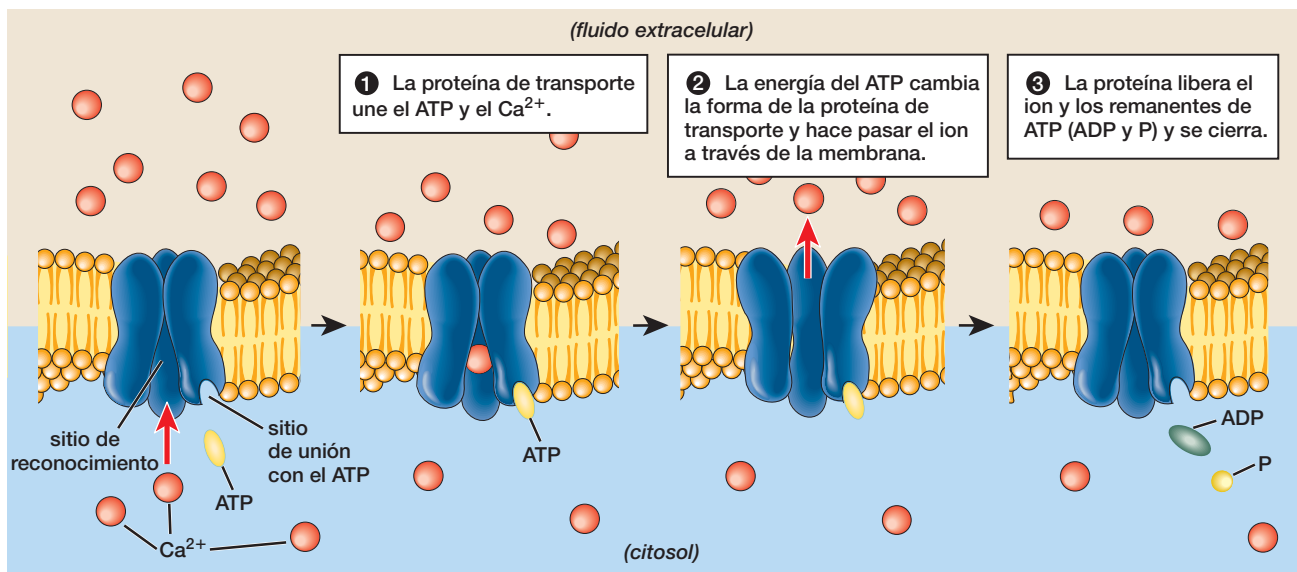
En el transporte activo, las proteínas de la membrana utilizan energía celular para pasar moléculas o iones al otro lado de la membrana plasmática, por lo regular en contra de sus gradientes de concentración (FIGURA 5-12). Las proteínas de transporte activo abarcan todo el espesor de la membrana y tienen dos sitios activos. Uno de ellos (que podría estar de cara al interior o al exterior de la membrana plasmática, dependiendo de la proteína de transporte) se une a una molécula o ion determinado, por ejemplo, un ion calcio. El segundo sitio (que siempre está en el interior de la membrana) se une a una molécula portadora de energía, que normalmente es trifosfato de adenosina (ATP, que se presentó en el capítulo 3). El ATP cede energía a la proteína, lo que provoca que altere su forma y desplace el ion calcio al otro lado de la membrana (en el proceso, libera uno de sus grupos fosfato, para convertirse en difosfato de adenosina [ADP]). Las proteínas de transporte activo a menudo se llaman *bombas* —en analogía a las bombas de agua— porque utilizan energía para mover iones o moléculas “cuesta arriba” en contra de un gradiente de concentración. Como veremos, las bombas de la membrana plasmática son vitales en la absorción de minerales por las plantas, la absorción de minerales en nuestro intestino, y el mantenimiento de gradientes de concentración indispensables para el funcionamiento de las células nerviosas.

### Las células absorben partículas o fluidos mediante endocitosis

Las células han desarrollado varios procesos que utilizan energía celular para obtener o expeler partículas o sustancias que son demasiado grandes para ser transportadas directamente a través de la membrana. Las células pueden obtener fluidos o partículas de su ambiente extracelular, en especial proteínas grandes o microorganismos enteros, como bacterias, mediante un proceso llamado **endocitosis** (que significa “adentro de la célula”, en griego). Durante la endocitosis, la membrana plasmática absorbe la gotita de fluido o partícula y estrangula una bolsa membranosa llamada *vesícula*, la cual queda encerrada en el citosol y contiene el fluido o partícula en su interior. Podemos distinguir tres tipos de endocitosis con base en el tamaño y tipo del material capturado y el método de captura: *pinocitosis*, *endocitosis mediada por receptores* y *fagocitosis*.

### La pinocitosis introduce líquidos en la célula

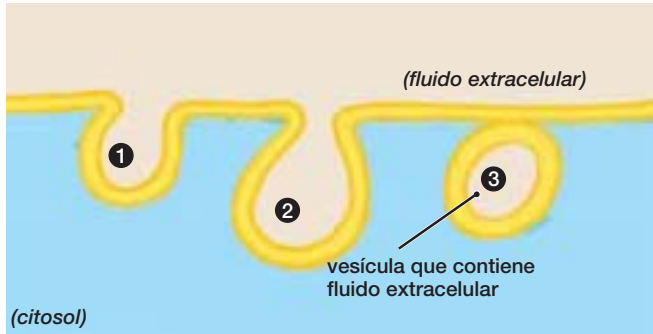
En la **pinocitosis** (que significa “proceso o acción de beber de la célula”), una zona muy reducida de la membrana plasmática forma una pequeña depresión que se hace más profunda conforme se llena de fluido extracelular y sigue hundiéndose hasta estrangularse dentro del citosol para formar una diminuta vesícula (FIGURA 5-13). La pinocitosis transfiere una gotita de fluido extracelular, contenida dentro de la depresión de la membrana, al interior de la célula. Así, la célula adquiere materiales con la misma concentración que el fluido extracelular.



**FIGURA 5-12** Transporte activo

El transporte activo utiliza energía celular para pasar moléculas de un lado al otro de la membrana plasmática, en contra de un gradiente de concentración. Una proteína de transporte (azul) tiene un sitio de unión para ATP y un sitio de reconocimiento para las moléculas que van a ser transportadas, en este caso, iones calcio ( $\text{Ca}^{2+}$ ). Observa que cuando el ATP dona su energía, pierde su tercer grupo fosfato y se convierte en ADP + P.

a) Pinocitosis



1 Se forma una depresión en la membrana plasmática, que 2 se hace más profunda y se llena de fluido extracelular. 3 La membrana encierra el fluido extracelular, formando una vesícula.

b) Pinocitosis en una suave célula muscular

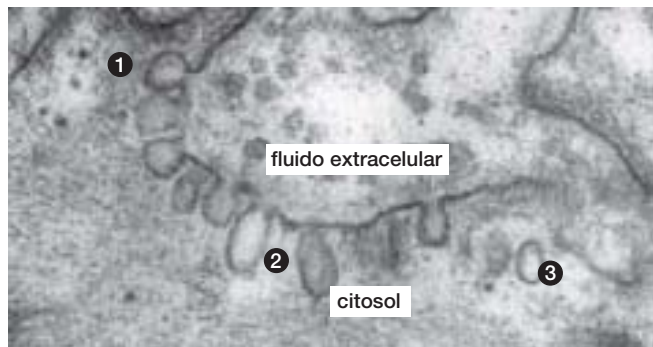


FIGURA 5-13 Pinocitosis

Los números encerrados en un círculo corresponden tanto al diagrama como a la micrografía de electrones.

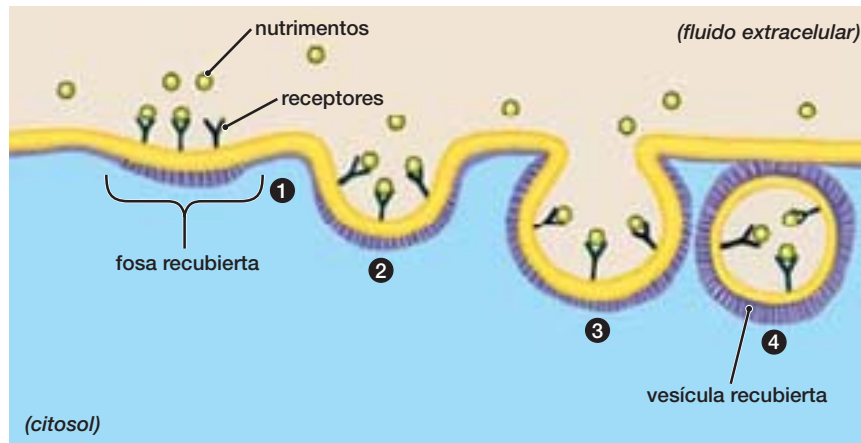
La endocitosis mediada por receptores introduce moléculas específicas en la célula

Las células pueden captar ciertas moléculas o complejos de moléculas (paquetes que contienen proteína y colesterol, por ejemplo) mediante un proceso llamado **endocitosis mediada por receptores** (FIGURA 5-14). Este proceso puede concentrar selectivamente moléculas específicas dentro de una célula. Casi todas las membranas plasmáticas tienen muchas proteínas receptoras en su superficie externa y cada proteína tiene un sitio de unión para una molécula de nutrimento en particular. En algunos casos, estos receptores se acumulan en depresiones de la membrana plasmática llamadas *fosas recubiertas*. Si la molécula correcta entra en contacto con una proteína receptora en una de estas fosas recubiertas, se adhiere al sitio de unión. La fosa recubierta se hunde hasta formar una bolsa en forma de U, que finalmente se estrangula para formar una vesícula dentro del citosol. El complejo formado por el receptor y las moléculas de nutrimento, junto con un poco de fluido extracelular, se introduce en el citosol dentro de la vesícula recubierta.

FIGURA 5-14 Endocitosis mediada por receptores

Los números encerrados en un círculo corresponden tanto al diagrama como a la micrografía de electrones.

Endocitosis mediada por receptores

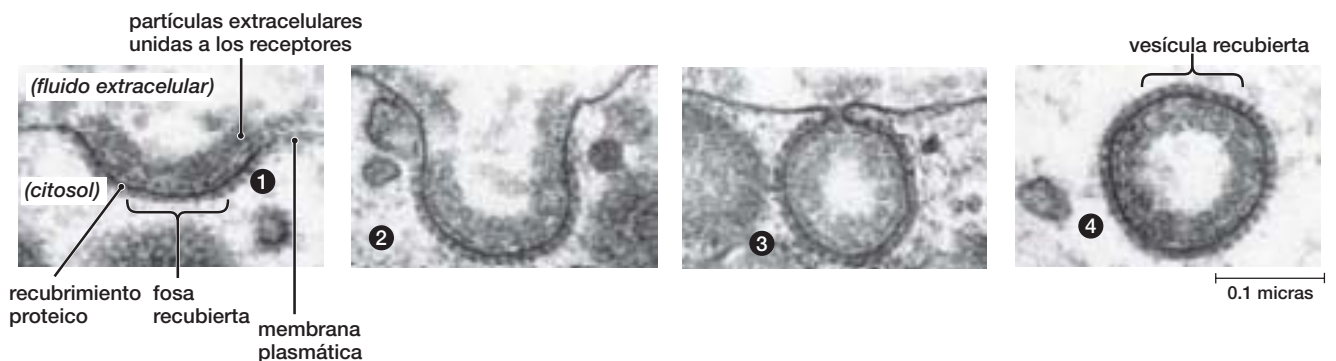


1 Las proteínas receptoras para moléculas específicas o complejos de moléculas se localizan en los sitios de fosas recubiertas.

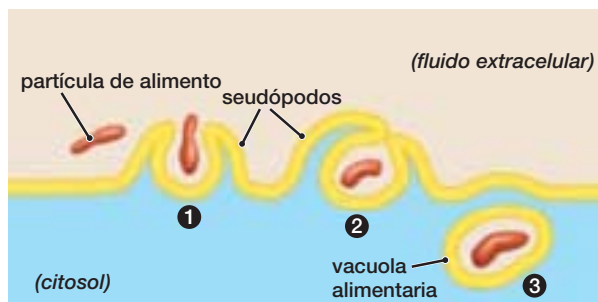
2 Los receptores se unen a las moléculas y en la membrana se forma una depresión.

3 La región de la fosa recubierta de la membrana encierra las moléculas unidas a los receptores.

4 En el citosol se libera una vesícula ("vesícula recubierta") que contiene las moléculas unidas.



a) Fagocitosis



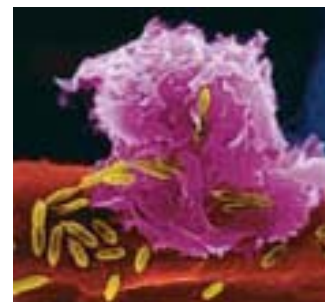
1 La membrana plasmática extiende pseudópodos hacia una partícula extracelular (por ejemplo, de alimento). 2 Los extremos de los pseudópodos se fusionan, encapsulando la partícula. 3 Una vesícula llamada vacuola alimentaria se forma al engullir la partícula.

b) Amoeba



Una Amoeba (un protista de agua dulce) engulle un Paramecium mediante fagocitosis.

c) Glóbulo blanco



Un glóbulo blanco ingiere bacterias mediante fagocitosis.

FIGURA 5-15 Fagocitosis

La fagocitosis introduce partículas grandes en la célula

Las células utilizan la fagocitosis (que significa “acción de comer de la célula”) para captar partículas grandes, incluso microorganismos enteros (FIGURA 5-15a

Amoeba, un protista de agua dulce, detecta un succulento Paramecium, extiende partes de su membrana exterior. Estas extensiones de la membrana se llaman pseudópodos (“pies falsos”, en latín). Los extremos de los pseudópodos se fusionan alrededor de la presa, que queda encerrada dentro de una vesícula llamada vacuola alimentaria, para ser digerida (FIGURA 5-15b). Al igual que la Amoeba, los glóbulos blancos de la sangre también utilizan la fagocitosis y la digestión intracelular para engullir y destruir a las bacterias que invaden el organismo (FIGURA 5-15c) en un drama que ocurre con frecuencia dentro de nuestro cuerpo.

La exocitosis saca materiales de la célula

Las células a menudo utilizan energía para realizar el proceso inverso de la endocitosis, conocido como exocitosis (que significa “afuera de la célula”, en griego), para deshacerse de materiales indeseables, como los productos de desecho de la digestión, o para secretar sustancias, como las hormonas, hacia el fluido extracelular (FIGURA 5-16). Durante la exocitosis,

una vesícula con membrana, que lleva el material a expulsar, se desplaza hasta la superficie de la célula, donde la membrana de la vesícula se fusiona con la membrana plasmática de la célula. Luego, la vesícula se abre hacia el fluido extracelular y su contenido se difunde hacia fuera.

El intercambio de materiales a través de las membranas influye en el tamaño y la forma de la célula

Como aprendimos en el capítulo 4, la mayoría de las células son demasiado pequeñas para verse a simple vista; miden entre 1 y 100 micras (o millonésimas de metro) de diámetro (véase la figura 4-1). ¿Por qué? Conforme una célula aproximadamente esférica crece, sus regiones más internas se alejan de la membrana plasmática, que es responsable de suministrar todos los nutrimentos de las células y de eliminar sus productos de desecho. Buena parte del intercambio ocurre mediante el lento proceso de difusión. En una célula gigante hipotética de 8.5 pulgadas (20 centímetros) de diámetro, las moléculas de oxígeno tardarían más de 200 días en difundirse hacia el centro de la célula; para entonces, la célula habría muerto por falta de oxígeno. Conforme una célula esférica crece, su volumen se incrementa más rápidamente que su área de superficie. Así que una célula de gran tamaño, que requie-

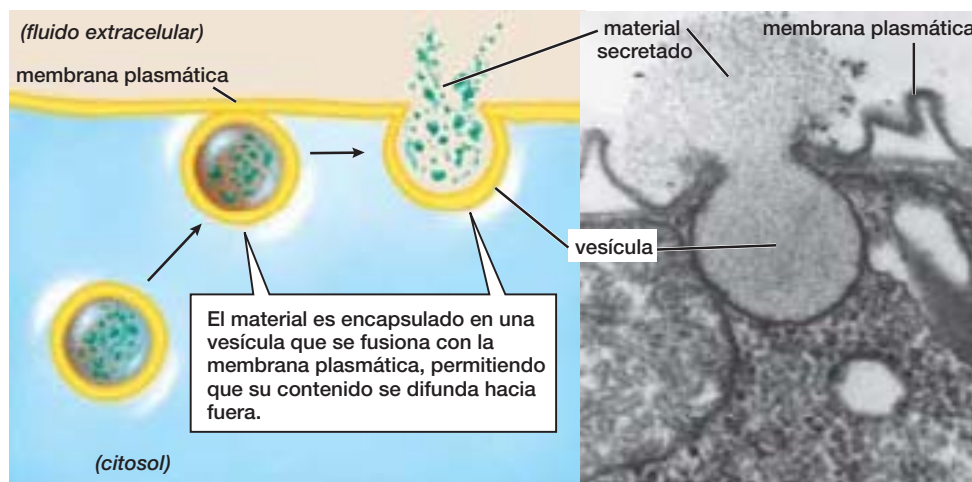


FIGURA 5-16 Exocitosis

La exocitosis es, funcionalmente, el proceso inverso de la endocitosis. PREGUNTA: ¿Cómo difiere la exocitosis de la difusión de materiales fuera de la célula?

re de más nutrientes y que produce mayor cantidad de desechos, tiene una área relativamente más pequeña de membrana para efectuar este intercambio que una célula pequeña (FIGURA 5-17).

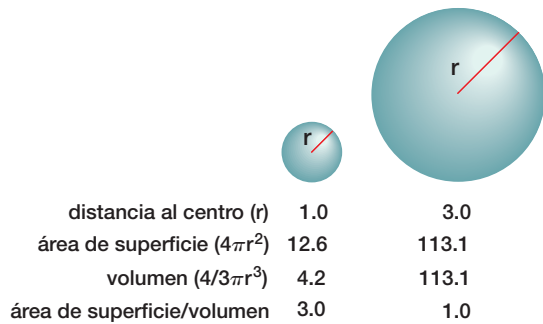


FIGURA 5-17 Relaciones de área de superficie y volumen

En una célula muy grande y aproximadamente esférica, el área de superficie de la membrana plasmática sería demasiado pequeña para cumplir con las necesidades metabólicas de la célula. Esta restricción limita el tamaño de la mayoría de las células. Sin embargo, algunas de ellas, como las neuronas y las células musculares, pueden extenderse más porque tienen una forma alargada que aumenta el área de la superficie

de su membrana, de manera que la razón entre el área de superficie y el volumen es relativamente elevada. Por ejemplo, las células que revisten el intestino delgado tienen membranas plasmáticas que se proyectan como filamentos, llamados *microvellosidades* (FIGURA 5-18a, imagen central). Estas estructuras forman una enorme área de superficie para absorber nutrientes a partir del alimento digerido.

### 5.3 ¿CÓMO LAS UNIONES ESPECIALIZADAS PERMITEN A LAS CÉLULAS ESTABLECER CONEXIONES Y COMUNICARSE?

En los organismos multicelulares, las membranas plasmáticas mantienen unidos cúmulos de células y forman rutas mediante las cuales las células se comunican con sus vecinas. Dependiendo del organismo y del tipo de célula, pueden establecerse cuatro tipos de conexiones entre las células: *desmosomas*, *uniones estrechas*, *uniones en hendidura o abiertas* y *plasmodesmos*. Mientras que los plasmodesmos se restringen a las plantas vegetales, algunas células animales presentan los otros tres tipos de uniones.

#### Los desmosomas unen las células

Como sabes, los animales son organismos flexibles y móviles.

Muchos de los tejidos de los animales se estiran, comprimen y flexionan cuando el animal se mueve. Las células de la piel, el intestino, la vejiga urinaria y otros órganos deben adherirse firmemente unas a otras para no rasgarse por los esfuerzos del movimiento. Estos tejidos animales tienen uniones llamadas **desmosomas**, que mantienen unidas a células adyacentes (FIGURA 5-18a). En un desmosoma, las membranas de células adyacentes se unen mediante proteínas y carbohidratos. Filamentos proteicos unidos al interior de los desmosomas se extienden hacia el interior de cada célula y refuerzan la unión.

#### Las uniones estrechas impiden las filtraciones en las células

El cuerpo animal contiene muchos tubos y bolsas que deben retener su contenido sin que haya fugas; por ejemplo, la piel o una vejiga urinaria con fugas provocaría

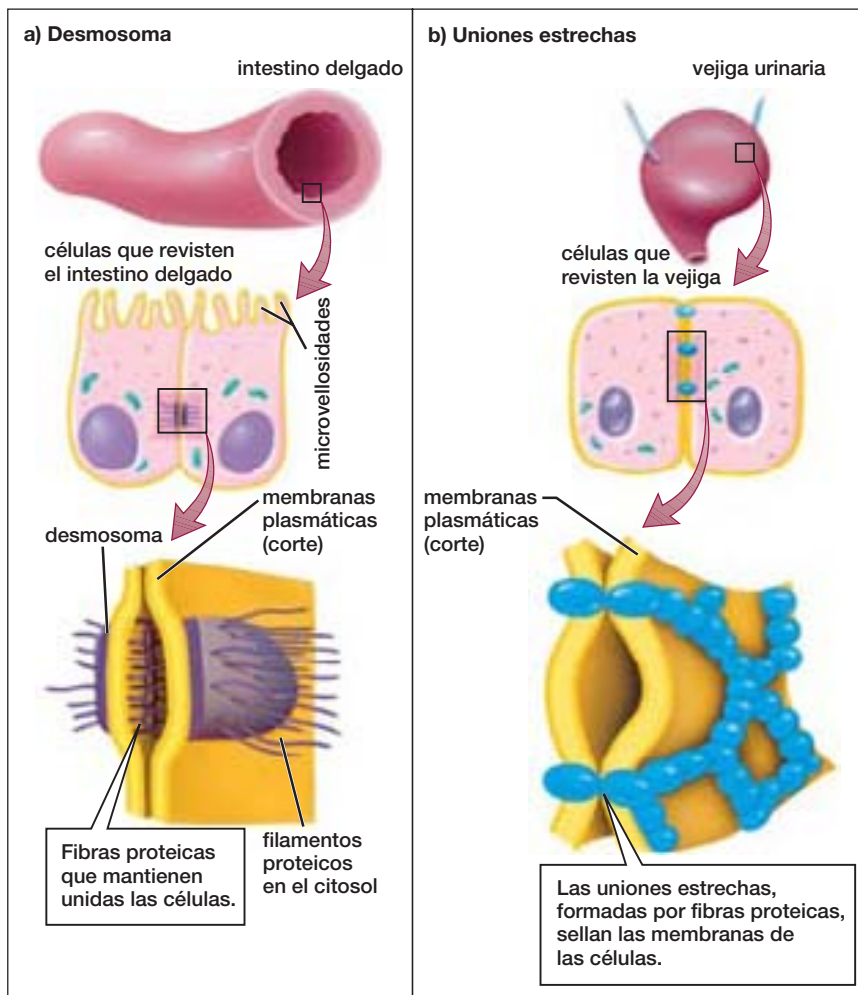


FIGURA 5-18 Estructuras de unión de las células

a) Las células que revisten el intestino delgado están unidas firmemente unas a otras mediante desmosomas. Filamentos proteicos unidos a la superficie interior de cada desmosoma se extienden hacia el citosol y se sujetan a otros filamentos dentro de la célula, lo que fortalece la conexión entre las células. b) Las uniones estrechas evitan las fugas entre células, como sucede en las células de la vejiga urinaria.



rían un desastre en el resto del cuerpo. Cuando las células deben formar una barrera a prueba de agua, los espacios entre ellas se sellan con fibras de proteína para constituir **uniones estrechas** (FIGURA 5-18b). Estas “juntas” de proteína evitan que el fluido pase entre células adyacentes.

### Las uniones en hendidura y los plasmodesmos permiten la comunicación entre células

Los organismos multicelulares deben coordinar las acciones de sus células componentes. En los animales, la mayoría de las células que están en contacto con otras —es decir, casi todas las células del cuerpo— se comunican mediante canales proteicos que conectan el interior de células adyacentes. Estos canales intercelulares se denominan **uniones en hendidura o abiertas** (FIGURA 5-19a). Hormonas, nutrimentos, iones e incluso señales eléctricas pueden pasar por los canales de las uniones en hendidura.

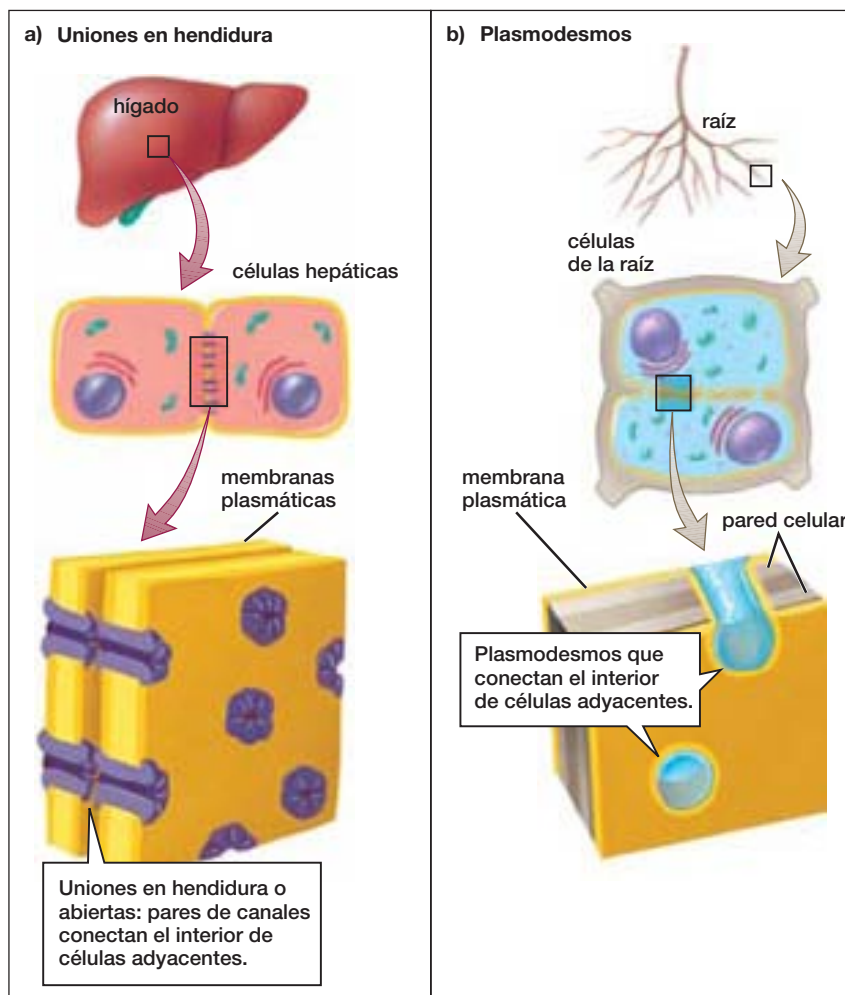
Prácticamente todas las células vivas de las plantas están conectadas entre sí por **plasmodesmos**, que son aberturas en las paredes de células vegetales adyacentes, revestidas con una membrana plasmática y llenas de citosol. Los plasmodesmos crean puentes citosólicos continuos entre las partes internas de células adyacentes (FIGURA 5-19b). Muchas células vegetales tienen miles de plasmodesmos, que permiten el libre paso de agua, nutrimentos y hormonas de una célula a otra.

## CONEXIONES EVOLUTIVAS

### Patas de caribú y diversidad de membranas

Las membranas de todas las células tienen una estructura similar, que refleja la herencia evolutiva común de toda la vida en la Tierra. No obstante, las funciones de las membranas varían de forma considerable de un organismo a otro, e incluso de una célula a otra dentro de un mismo organismo.

Cuando describimos las membranas hicimos hincapié en las singulares funciones de las proteínas de la membrana. Ello podría hacernos pensar que los fosfolípidos no son más que un lugar impermeable en el que se encuentran las proteínas. Eso no es del todo cierto, como queda de manifiesto al examinar los fosfolípidos de la membrana plasmática de las células de las patas del caribú, un animal que vive en regiones muy frías de Norteamérica (FIGURA 5-20). Durante los largos inviernos árticos de estas regiones, las temperaturas llegan muy por debajo del punto de congelación, es decir, de los 0°C. Si el caribú tratara de mantener calientes sus patas y pezuñas, desperdiciaría valiosa energía. Por fortuna, estas condiciones han favorecido la evolución de sistemas especializados de arterias y venas en las patas del caribú que permiten que la temperatura de la parte inferior de las extremidades descienda casi hasta los 0°C, conservando así el calor corporal. Las partes superiores de las patas y el tronco, en cambio, se permanecen



**FIGURA 5-19** Estructuras de comunicación celular

Las uniones en hendidura o abiertas, como las que hay entre las células del hígado, contienen canales intercelulares que conectan el citosol de células adyacentes. **b)** Las células vegetales se interconectan mediante plasmodesmos, que forman puentes citosólicos a través de las paredes de células adyacentes.

cercanas a 40.5°C (105°F). ¿Cómo logran las membranas celulares mantener su fluidez a estas temperaturas radicalmente diferentes, de manera que las proteínas puedan moverse con libertad dentro de las membranas a los lugares donde son necesarias?

Recordemos que la fluidez de una membrana es una función de las colas de ácido graso de sus fosfolípidos. Los ácidos grasos insaturados mantienen su fluidez a temperaturas más bajas que los saturados. En las patas del caribú, las membranas de las células que están cerca de la helada pezuña abundan en ácidos grasos insaturados y colas flexionadas, mientras que las membranas de las células cercanas al tronco, más tibio, tienen ácidos grasos más saturados y menos colas retorcidas. Esta disposición confiere a las membranas plasmáticas de las patas la fluidez adecuada, pese a las grandes diferencias en temperatura.

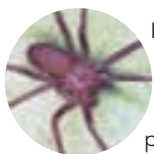
A lo largo del libro, nos referiremos muchas veces a los conceptos de estructura de membranas y mecanismos de transporte que presentamos en este capítulo. Comprender la diversidad de los lípidos y proteínas de las membranas es la clave para entender no sólo a la célula aislada, sino también a órganos enteros, que no funcionarían como lo hacen sin las propiedades de las membranas de sus células componentes.



**FIGURA 5-20** Caribúes en la congelada tundra de Alaska

La composición lipídica de las membranas celulares en las patas del caribú varía según la distancia al tronco del animal. Los fosfolípidos insaturados predominan en la parte inferior de la pata; en la parte superior hay fosfolípidos más saturados.

## OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO VENENOS NOCIVOS



Los venenos de la serpiente de cascabel y de la araña ermitaña café son complejas mezclas de proteínas venenosas. En cada caso, las proteínas responsables de los síntomas más severos son enzimas. Como veremos en el capítulo 6, las enzimas provocan la ruptura de moléculas biológicas mientras ellas mismas permanecen inalteradas. Las enzimas a menudo reciben su nombre a partir de las moléculas que rompen, añadiendo el sufijo “asa” para identificar la proteína como una enzima. Diversas enzimas tóxicas en los venenos de la serpiente y de la araña son fosfolipasas; el nombre nos in-

dica que son capaces de romper los fosfolípidos. Ahora ya sabes que dentro de las membranas celulares, la porción fluida de la bicapa —que permite que la membrana mantenga los gradientes que son cruciales para la vida— está formada por fosfolípidos. Aunque las fosfolipasas y otras proteínas tóxicas que forman el “brebaje maléfico” de los venenos de la araña y la serpiente difieren entre sí, en ambos casos (como es previsible), el veneno ataca las membranas celulares, provocando que las células se rompan y mueran. La muerte de las células hace que el tejido alrededor de la picadura de la serpiente y de la ermitaña café se des-

truya (**FIGURA 5-21**). Las fosfolipasas de estos venenos también atacan las membranas de los glóbulos rojos (que transportan oxígeno por todo el cuerpo), por lo que ambos venenos provocan anemia (condición en la que existe un número inadecuado de glóbulos rojos). La serpiente puede inyectar mayor cantidad de veneno y a mayor profundidad, así que tiene mayor probabilidad de reducir la capacidad de transportar el oxígeno de la sangre, haciendo que la víctima experimente asfixia, como le sucedió a Karl. Ambos venenos rompen las membranas de las células que forman los diminutos vasos sanguíneos, llamados capilares, provocando hemorra-

a)



b)



**FIGURA 5-21** Las fosfolipasas en los venenos destruyen las células

a) Picadura de una araña ermitaña café en el antebrazo de una persona. b) Picadura de una serpiente de cascabel en un antebrazo. En ambos casos se observa la extensa destrucción de tejido provocada por las fosfolipasas.

gias debajo de la piel alrededor de la picadura y, en casos severos, hemorragias internas.

Karl tuvo suerte de que Mark llevara su teléfono celular. Si hubieran tratado de regresar caminando al auto, el veneno se habría difundido rápidamente por todo el cuerpo de Karl y el retraso habría reducido su probabilidad de sobrevivir. Como habían identificado a la serpiente, el hospital ya los esperaba con el contraveneno o antídoto adecuado. El contraveneno contiene proteínas que se unen a las diversas toxinas del veneno de la serpiente y las neutralizan. Por desgracia, no existe un contraveneno para tratar las picaduras de la ermitaña café, y el tratamiento por lo general consiste en evi-

tar la infección, controlar el dolor y la inflamación, y esperar pacientemente a que la herida sane. Melissa tuvo suerte de que su novio no sintiera náuseas y la ayudara a curar la herida.

Aunque tanto las picaduras de serpiente como las de araña pueden tener serias consecuencias, es importante señalar que sólo una pequeña fracción del gran número de especies de arañas y serpientes que viven en el Continente Americano representa un peligro para el ser humano. La mejor defensa es aprender qué serpientes y arañas venenosas viven en tu localidad y cuáles son sus lugares preferidos para establecer sus guaridas. Si es necesario acudir a esos sitios para realizar ciertas actividades, utiliza ropa que te

proteja y siempre fíjate bien dónde te apoyas. Con educación y el cuidado apropiado, los humanos podemos coexistir cómodamente con las arañas y las serpientes, evitar sus picaduras y mantener intactas nuestras membranas celulares.

**Piensa en esto** Las fosfolipasas y otras enzimas digestivas se encuentran en el tracto digestivo de los animales (incluidos los seres humanos y los animales ponzoñosos), no sólo en el veneno de las serpientes y las arañas. ¿Cómo difiere el papel que desempeñan las fosfolipasas en el veneno de las serpientes y las arañas en comparación con el que desempeñan en las enzimas digestivas de estos animales?

## REPASO DEL CAPÍTULO

### RESUMEN DE CONCEPTOS CLAVE

#### 5.1 ¿Qué relación hay entre la estructura de una membrana celular y su función?

La membrana plasmática tiene tres funciones principales: aísla selectivamente al citoplasma del ambiente exterior; regula el flujo de materiales hacia dentro y fuera de la célula; y permite la comunicación con otras células. La membrana consta de una bicapa de fosfolípidos en la que están incrustadas diversas proteínas. Existen cinco categorías principales de proteínas de membrana: proteínas receptoras, que unen moléculas y desencadenan cambios en el metabolismo celular; proteínas de reconocimiento, que sirven como etiquetas de identificación y sitios de unión; proteínas enzimáticas, que promueven reacciones químicas sin sufrir alteraciones; proteínas de unión, que unen la membrana plasmática con filamentos proteicos en el interior o exterior de las células y unen las células entre sí; y finalmente, las proteínas de transporte, que regulan el desplazamiento de la mayoría de las sustancias solubles en agua a través de la membrana.

#### Web tutorial 5.1 Estructura de la membrana plasmática y transporte

#### 5.2 ¿Cómo logran las sustancias atravesar las membranas?

La difusión es el movimiento de partículas de regiones de más alta concentración a regiones de más baja concentración. En la difusión simple, agua, gases disueltos y moléculas solubles en lípidos se difunden a través de la bicapa fosfolipídica. En la difusión facilitada, moléculas solubles en agua cruzan la membrana por canales proteicos o con la ayuda de proteínas portadoras. En ambos casos, las moléculas bajan por sus gradientes de concentración, por lo que no se requiere de energía celular.

La ósmosis es la difusión de agua a través de una membrana selectivamente permeable, gracias a su gradiente de concentración, de

soluciones con una concentración más elevada de agua libre (menor concentración de solutos) a soluciones con una concentración más baja de agua libre (con mayor concentración de solutos). El agua se puede difundir directamente a través de la bicapa fosfolipídica. En muchas células también se desplaza por difusión facilitada a través de los canales de la membrana específicos, llamados acuaporinas.

Varios tipos de transporte requieren energía. En el transporte activo, proteínas portadoras incrustadas en la membrana utilizan energía celular (ATP) para impulsar el movimiento de moléculas a través de la membrana plasmática, por lo regular, en contra de gradientes de concentración. Las moléculas grandes (por ejemplo, las proteínas), partículas de alimento, microorganismos y fluido extracelular se pueden capturar por endocitosis en cualquiera de sus modalidades, ya sea pinocitosis, endocitosis mediada por receptores o fagocitosis. La secreción de sustancias, como las hormonas, y la excreción de desechos de la célula se efectúan por exocitosis.

#### Web tutorial 5.2 Ósmosis

#### 5.3 ¿Cómo las uniones especializadas permiten a las células establecer conexiones y comunicarse?

Las células se conectan mediante diversos tipos de uniones. Los desmosomas unen firmemente a las células entre sí e impiden la ruptura de los tejidos durante el movimiento o cuando se someten a un esfuerzo. Las uniones estrechas sellan los espacios entre células adyacentes, impidiendo fugas en órganos como la piel o la vejiga urinaria. Las uniones en hendidura en los animales y los plasmodesmos en las plantas interconectan el citosol de células adyacentes.