

II-2A) LAS MEMBRANAS BIOLÓGICAS.

LA MEMBRANA UNITARIA

Muchas estructuras de la célula están formadas por membranas. Las membranas biológicas constituyen fronteras que permiten no sólo separar sino también poner en comunicación diferentes compartimentos en el interior de la célula y a la propia célula con el exterior.

La estructura de todas las membranas biológicas es muy parecida. Las diferencias se establecen más bien al nivel de la función particular que tienen los distintos orgánulos formados por membranas; función que va a depender de la composición que tengan sus membranas. Este tipo de membranas se denomina, debido a esto, **unidad de membrana o membrana unitaria**. La membrana plasmática de la célula y la de los orgánulos celulares está formada por membranas unitarias.

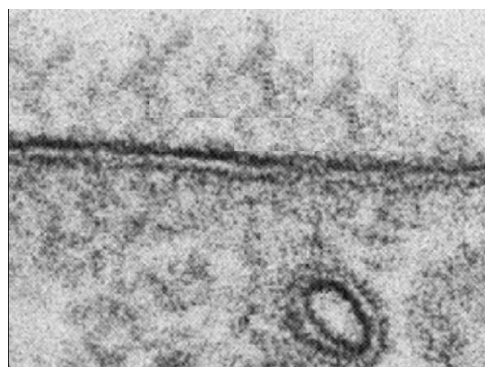


Fig. 1 Membrana celular vista a gran aumento al microscopio electrónico. Se destacan dos capas oscuras y una intermedia clara.

ORGÁNULOS Y OTRAS ESTRUCTURAS FORMADOS POR MEMBRANAS UNITARIAS

- Membrana plasmática
- Retículo endoplasmático granular y liso
- Aparato de Golgi
- Lisosomas
- Peroxisomas
- Mitocondrias
- Plastos
- Vacuolas
- Envoltura nuclear

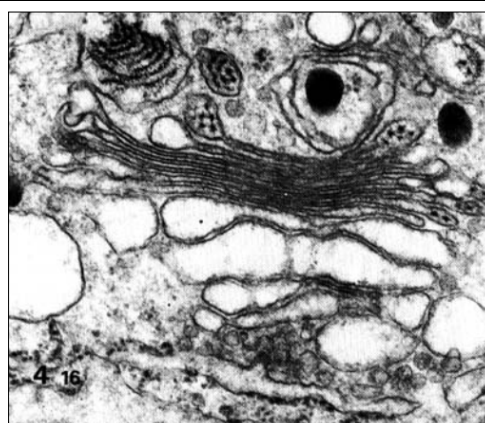


Fig. 2 Sistemas de membranas celulares.

CARÁCTER ANFIPÁTICO DE LOS LÍPIDOS.

Ciertos lípidos, y en particular los fosfolípidos, tienen una parte de la molécula que es polar: hidrófila y otra (la correspondiente a las cadenas hidrocarbonadas de los ácidos grasos) que es no polar: hidrófoba. Las moléculas que presentan estas características reciben el nombre de **anfipáticas**. A partir de ahora representaremos la parte polar (hidrófila) y la no polar (hidrófoba) de los lípidos anfipáticos como se indica en la **figura 3**.

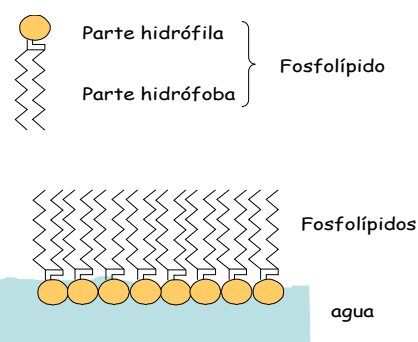
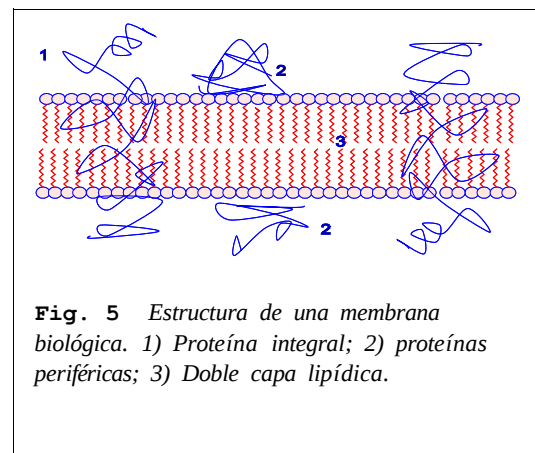
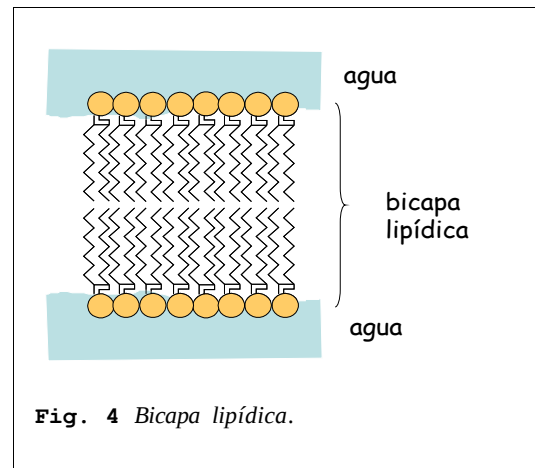


Fig. 3 Monocapa de lípidos anfipáticos (fosfolípidos, por ejemplo) en agua.

FORMACIÓN DE BICAPAS LIPÍDICAS

Si se dispersa por una superficie acuosa una pequeña cantidad de un lípido anfipático, se puede formar una capa de una molécula de espesor: **monocapa**. Esto es debido a que las partes hidrófilas se disponen hacia el interior y los grupos hidrófobos hacia el exterior de la superficie acuosa. Pueden también formarse **bicapas**, en particular entre dos compartimentos acuosos. Entonces, las partes hidrófobas se disponen enfrentadas y las partes hidrófilas se colocan hacia la solución acuosa. Los lípidos anfipáticos forman este tipo de estructuras espontáneamente. Las bicapas pueden formar compartimentos cerrados denominados **liposomas**. Las bicapas lipídicas poseen características similares a las de las membranas celulares: son permeables al agua pero impermeables a los cationes y aniones y a las grandes moléculas polares. En realidad, las membranas celulares son, esencialmente, bicapas lipídicas.

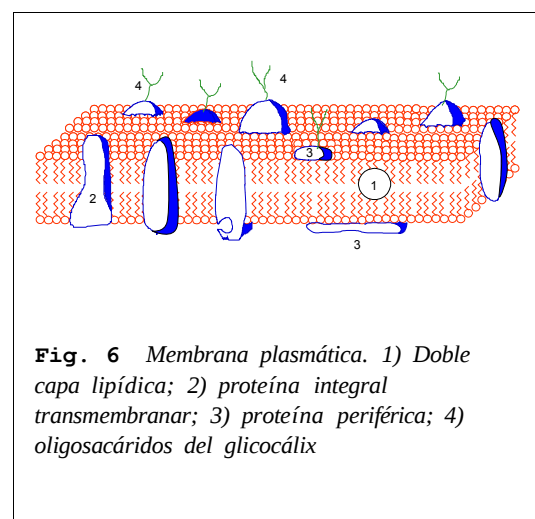


ESTRUCTURA EN MOSAICO DE LAS MEMBRANAS BIOLÓGICAS

Las membranas biológicas están constituidas por una doble capa de fosfolípidos con proteínas. Las proteínas se pueden encontrar adosadas a la membrana pero sin penetrar en la doble capa lipídica: **proteínas periféricas**, o empotradas: **proteínas integrales**. Las proteínas forman así una especie de mosaico (**estructura en mosaico**). Las partes hidrófilas de las proteínas integrales quedan hacia el interior o hacia el exterior de la capa lipídica y las partes lipófilas (hidrófobas) se sitúan en su seno. Las proteínas integrales atraviesan completamente la membrana.

CARACTERÍSTICAS DE LAS MEMBRANAS BIOLÓGICAS

Las moléculas que constituyen las membranas se encuentran libres entre sí pudiendo desplazarse en el seno de ella, girar o incluso rotar, aunque esto último más raramente. La membrana mantiene su estructura por uniones muy débiles: Fuerzas de Van der Waals e interacciones hidrofóbicas. Esto le da a la membrana su característica **fluidez**. Todos estos movimientos se realizan sin consumo de energía. Los lípidos pueden presentar una mayor o menor movilidad en función de factores internos: cantidad de colesterol o de ácidos grasos insaturados, o externos: temperatura, composición de moléculas en el exterior, etc. Así, una mayor cantidad de ácidos grasos insaturados



o de cadena corta hace que la membrana sea más fluida y sus componentes tengan una mayor movilidad; una mayor temperatura hace también que la membrana sea más fluida. Por el contrario, el colesterol endurece la membrana y le da una mayor estabilidad y por lo tanto una menor fluidez.

Otra característica de las membranas biológicas es su **asimetría**, debida a la presencia de proteínas distintas en ambas caras. Por lo tanto, las dos caras de la membrana realizarán funciones diferentes. Estas diferencias son de gran importancia a la hora de interpretar correctamente las funciones de las estructuras constituidas por membrana.

II-2B) FLUJO DE SUSTANCIAS ENTRE LA CÉLULA Y EL EXTERIOR

LA MEMBRANA PLASMÁTICA. CONCEPTO

Es una fina membrana que limita y relaciona el interior de la célula, el **protoplasma**, con el exterior. Como toda membrana biológica está constituida sobre todo por lípidos y proteínas. En la membrana plasmática encontramos muchas proteínas diferentes, hasta 50 clases diferentes. También hay oligosacáridos asociados a las proteínas y a los lípidos.

ESTRUCTURA EN MOSAICO FLUIDO DE LA MEMBRANA PLASMÁTICA

La membrana plasmática es extraordinariamente delgada, teniendo un espesor medio de aproximadamente 10 nm (100Å), por lo que sólo se ve con el microscopio electrónico.

La estructura de la membrana plasmática es la misma que la de cualquier membrana biológica. Está formada por una doble capa lipídica con proteínas integrales y periféricas que se encuentran dispuestas formando una estructura en **mosaico fluido**. En su cara externa presenta una estructura fibrosa, que no se encuentra en las membranas de los orgánulos celulares: el **glicocáliz**, constituido por **oligosacáridos**. Los oligosacáridos del glicocáliz están unidos tanto a los lípidos, **glicolípidos**, como a las proteínas, **glicoproteínas**. En la cara interna las proteínas están asociadas a microtúbulos, a microfilamentos y a otras proteínas con función esquelética.

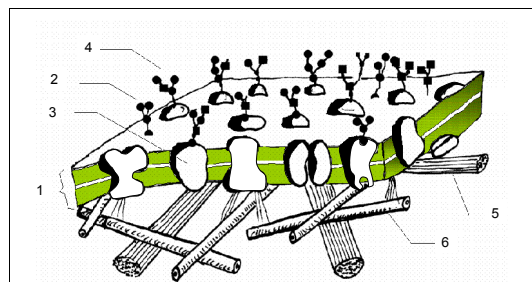


Fig. 7 Esquema tridimensional de la membrana plasmática. 1) Doble capa lipídica. 2) Oligosacáridos del glicocáliz; 3) proteína integral; 4) glicoproteína; 5) microtúbulo; 6) microfilamento.

MECANISMOS DE FUSIÓN DE MEMBRANAS

La fluidez de los componentes de la membrana plasmática permite su crecimiento por fusión con membranas provenientes de otros orgánulos celulares, como las llamadas vesículas de exocitosis. Éstas van a poder fusionarse con la membrana. De esta manera las sustancias que puedan contener las vesículas pasan al exterior y al mismo tiempo los componentes de la membrana de la vesícula se integran en la membrana plasmática haciéndola crecer.

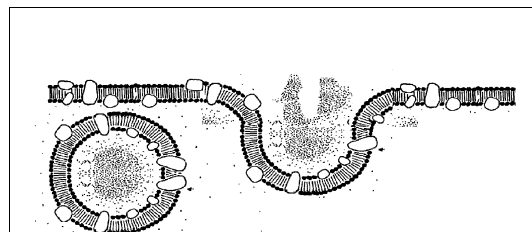


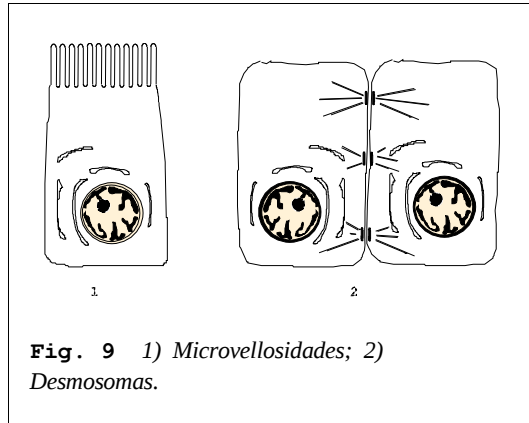
Fig. 8 Fusión de membranas.

DIFERENCIACIONES DE LA MEMBRANA PLASMÁTICA

La membrana plasmática puede tener las siguientes diferenciaciones morfológicas:

MICROVELLOSIDADES. Las células que por su función requieren una gran superficie, por ejemplo, las que realizan la absorción de los nutrientes en el tubo digestivo, tienen una membrana con una gran cantidad de repliegues que reciben el nombre de microvellosidades.

DESMOSOMAS. Se dan en células que necesitan estar fuertemente soldadas con sus vecinas; por ejemplo: las células de la epidermis de las mucosas. En ellas, el espacio intercelular se amplía en la zona de los desmosomas y por la parte interna de ambas membranas se dispone una sustancia densa asociada a finos filamentos (tonofilamentos), lo que da a estas uniones una gran solidez.



UNIONES IMPERMEABLES. Se dan entre células que forman barreras que impiden el paso de sustancias, incluso del agua. En ellas, el espacio intercelular desaparece y las membranas de ambas células se sueldan.

FUNCIONES DE LA MEMBRANA PLASMÁTICA

INTERCAMBIOS. La membrana es, básicamente, una barrera **selectiva** (**permeabilidad selectiva**). Limita a la célula e impide el paso de sustancias, no de todas, pero sí de muchas, tanto del exterior al interior como en sentido inverso. No obstante, y a pesar de esta función limitante, la célula va a necesitar intercambios constantes con el medio que la rodea. Necesita sustancias nutritivas y tiene que eliminar productos de desecho, que serán transportados a través de la membrana y por la propia membrana. La membrana es un elemento activo que "escoge" lo que entrará o saldrá de la célula.

RECEPTORA. Algunas proteínas de la membrana plasmática van a tener esta función, por ejemplo: receptoras de sustancias hormonales. Muchas hormonas regulan la actividad de la célula fijándose en determinados puntos de proteínas receptoras específicas. La proteína receptora va a liberar en el interior de la célula una molécula orgánica: **el mediador hormonal**. Esta sustancia va a actuar regulando ciertos aspectos del metabolismo celular, por ejemplo, activando determinadas enzimas o desencadenando la activación de determinados genes. Al existir diferentes proteínas receptoras en la membrana celular y al tener las células diferentes receptores, la actividad de cada célula será diferente según sean las hormonas presentes en el medio celular.

RECONOCIMIENTO. Se debe a las glicoproteínas de la cara externa de la membrana. Así, las células del sistema inmunológico, células que nos defienden de los agentes patógenos, van a reconocer las células que son del propio organismo diferenciándolas de las extrañas a él por las glicoproteínas de la membrana. Estas sustancias constituyen un verdadero código de identidad.

DIFUSIÓN

Es el fenómeno por el cual las partículas de un soluto se distribuyen uniformemente en un disolvente de tal forma que en cualquier punto de la disolución se alcanza la misma concentración. Así, si ponemos un grano de azúcar en un recipiente que contenga 1 litro de agua destilada y esperamos el tiempo suficiente, el azúcar se disolverá y en cualquier parte de la disolución un volumen dado de ésta contendrá la misma cantidad de moléculas que cualquier otro. Esto es debido a que las moléculas del soluto se comportan, en cierto modo, como las de un gas encerrado en un recipiente desplazándose en todas las direcciones.

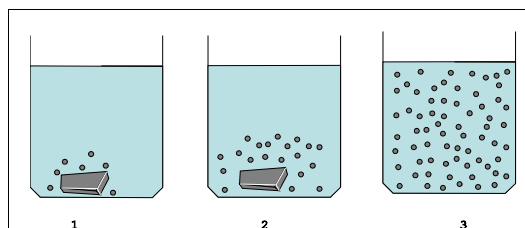


Fig. 10 Difusión de un soluto (glucosa) en el seno de un disolvente (agua).

CLASES DE MEMBRANAS

En los medios orgánicos la difusión está dificultada por la existencia de membranas. Las células están separadas del medio intercelular y de las otras células por la membrana plasmática y determinados orgánulos celulares están también separados del hialoplasma por membranas biológicas.

En general, las membranas pueden ser: permeables, impermeables y semipermeables. Las membranas permeables permiten el paso del soluto y del disolvente, las impermeables impiden el paso de ambos y las semipermeables permiten pasar el disolvente pero impiden el paso de determinados solutos. Esto último puede ser debido a diferentes causas. Así, por ejemplo, muchas membranas tienen pequeños poros que permiten el paso de las pequeñas moléculas y no de las que son mayores; otras, debido a su composición, permiten el paso de las sustancias hidrófilas y no de las lipófilas, o a la inversa.

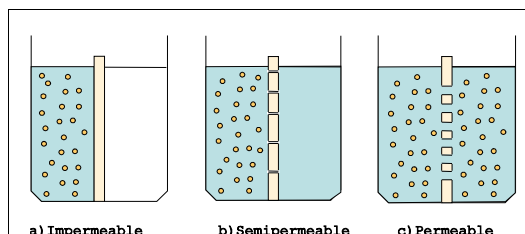


Fig. 11 Clases de membranas.

LA PERMEABILIDAD SELECTIVA

Las membranas biológicas se comportan en cierto modo como membranas semipermeables y van a permitir el paso de pequeñas moléculas, tanto las no polares como las polares. Las primeras se disuelven en la membrana y la atraviesan fácilmente. Las segundas, si son menores de 100 u también pueden atravesarla. Por el contrario, las moléculas voluminosas o las fuertemente cargadas, iones, quedarán retenidas. La membrana plasmática es permeable al agua y a las sustancias lipídicas. No obstante, como veremos más adelante, determinados mecanismos van a permitir que atraviesen la membrana algunas moléculas que por su composición o tamaño no podrían hacerlo. Esto es, las membranas biológicas tienen permeabilidad selectiva. De este modo la célula asegura un medio interno diferente del exterior.

ÓSMOSIS

Si a ambos lados de una membrana semipermeable se ponen dos disoluciones de concentración diferente el agua pasa desde la más diluida a la más concentrada. Este proceso se denomina **ósmosis** y la presión necesaria para contrarrestar el paso del agua se llama **presión osmótica**.

La ósmosis se debe a que la membrana semipermeable impide el paso del soluto del medio más concentrado al menos concentrado, pero si puede pasar el disolvente, el agua, en la mayoría de los casos, en sentido inverso. Si se trata de un compartimento cerrado, este aumento de la cantidad de disolvente a un lado de la membrana semipermeable es el responsable de la presión osmótica.

Al medio que tiene una mayor concentración en partículas que no pueden atravesar la membrana (solute), se le denomina **hipertónico**, mientras que al menos concentrado en solutos se le llama **hipotónico**. Si dos disoluciones ejercen la misma presión osmótica, por tener la misma concentración de partículas que no se pueden difundir a ambos lados de la membrana semipermeable, diremos que son **isotónicas**. Es de destacar que podemos tener dos disoluciones diferentes a ambos lados de una membrana semipermeable y, sin embargo, ambas ser isotónicas entre sí. Así, por ejemplo, si a un lado de una membrana semipermeable tenemos una disolución 0,1 molal de glucosa y al otro lado una disolución 0,1 molal de fructosa, ambas disoluciones son diferentes, pero como tienen el mismo número de partículas de soluto por unidad de volumen, ambas ejercerán la misma presión osmótica.

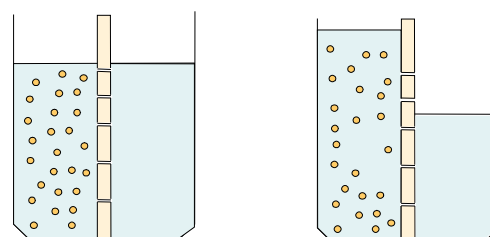


Fig. 12 Ósmosis a través de una membrana semipermeable. La sustancia representada por los círculos mayores no puede pasar a través de los poros de la membrana.

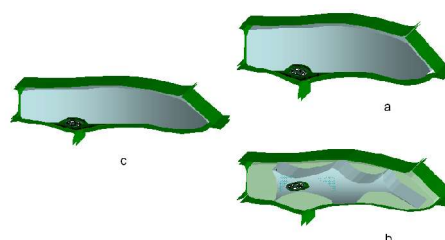


Fig. 13 a) Turgescencia y b) plasmolisis de una célula vegetal normal (c).

LAS CÉLULAS Y LA PRESIÓN OSMÓTICA

El interior de la célula es una compleja disolución que, normalmente, difiere del medio extracelular. La membrana de la célula, membrana plasmática, se comporta como una membrana semipermeable.

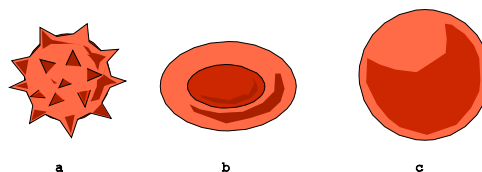


Fig. 14 a) Plasmolisis y c) turgescencia de un glóbulo rojo normal (b).

Cuando una célula se encuentra en un medio hipertónico, el hialoplasma y el interior de los orgánulos formados por membranas, por ejemplo: las vacuolas de las células

vegetales, pierden agua, produciéndose la **plasmolisis** del contenido celular. Por el contrario, si la célula se introduce en una disolución hipotónica se producirá una penetración del disolvente y la célula se hinchará: **turgencia** o **turgescencia**. En las células vegetales la turgencia no suele presentar un grave problema pues están protegidas por una gruesa pared celular. En las células animales la turgencia puede acarrear la rotura de la membrana plasmática. Así, los glóbulos rojos introducidos en agua destilada primero se hinchan y después explotan (**hemolisis**) liberando el contenido celular¹.

TRANSPORTE DE SUSTANCIAS A TRAVÉS DE LA MEMBRANA PLASMÁTICA

La célula necesita sustancias para su metabolismo. Como consecuencia de éste se van a producir sustancias de desecho que la célula precisa eliminar. Así pues, a través de la membrana plasmática se va a dar un continuo transporte de sustancias en ambos sentidos. Según la dirección de este y el tipo de sustancia tendremos:

- **Ingestión:** Es la entrada en la célula de aquellas sustancias necesarias para su metabolismo.
- **Excreción:** Salida de los productos de desecho.
- **Secreción:** Si lo que sale no son productos de desecho sino sustancias destinadas a la exportación.

Aunque vamos a referirnos únicamente al transporte a través de la membrana plasmática, deberá tenerse en cuenta que los fenómenos de transporte que estudiaremos a continuación se dan también a través de las membranas biológicas de los orgánulos formados por membranas: retículo, aparato de Golgi, lisosomas, vacuolas, mitocondrias y plastos.

Mediante estos fenómenos la célula asegura un medio interno diferente y funciones distintas en cada uno de los orgánulos formados por membranas.

¹ *Curiosidades: La presión osmótica de nuestras células está entre 7 y 8 atm, que se corresponde con la que ejercería una disolución conteniendo 9,596 g/l de NaCl. En nuestro organismo existe un órgano especializado en regular la presión osmótica, se trata del riñón. Su misión, entre otras, es la de extraer agua y sales del plasma sanguíneo para mantener estable la concentración de solutos y por lo tanto la presión osmótica. La presión osmótica interviene en muchos otros procesos biológicos; por ejemplo en los que determinan la absorción y transporte de la savia en los vegetales o en el movimiento en ciertos animales.*

Ciertos organismos unicelulares de las aguas dulces, por ejemplo, el paramecio, al vivir en agua dulce, su citoplasma es hipertónico con respecto al exterior, por lo que se produce una entrada continua de agua. No obstante disponen de ciertos orgánulos, las vacuolas pulsátiles, que extraen el agua del citoplasma y la expulsan al exterior.

A) EL TRANSPORTE DE SUSTANCIAS EN FORMA MOLECULAR A TRAVÉS DE LAS MEMBRANAS

En el caso de sustancias disueltas, según se consuma o no energía, distinguiremos los siguientes tipos de transporte:

1) **Transporte pasivo.** Se trata de un transporte a favor del gradiente de concentración, por lo que no requiere un aporte de energía. Puede ser:

a) **Transporte pasivo simple** o difusión de moléculas a favor del gradiente.

a) **Difusión a través de la bicapa lipídica.** Pasan así sustancias lipídicas como las hormonas esteroideas, los fármacos liposolubles y los anestésicos, como el éter. También sustancias apolares como el oxígeno y el nitrógeno atmosférico y algunas moléculas polares muy pequeñas como el agua, el CO_2 , el etanol y la glicerina.

b) **Difusión a través de canales protéicos.** Se realiza a través de **proteínas canal**. Proteínas que forman canales acuosos en la doble capa lipídica. Pasan así ciertos iones, como el Na^+ , el K^+ y el Ca^{++} .

b) **Transporte pasivo facilitado (difusión facilitada).** Las moléculas hidrófilas (glúcidos, aminoácidos...) no pueden atravesar la doble capa lipídica por difusión a favor del gradiente de concentración. Determinadas proteínas de la membrana, llamadas **permeasas**, actúan como "barcas" para que estas sustancias puedan salvar el obstáculo que supone la doble capa lipídica. Este tipo de transporte tampoco requiere un consumo de energía, pues se realiza a favor del gradiente de concentración.

II) **Transporte activo:** Cuando el transporte se realiza en contra de un gradiente químico (de concentración) o eléctrico (ver nota 1). Para este tipo de transporte se precisan transportadores específicos instalados en la

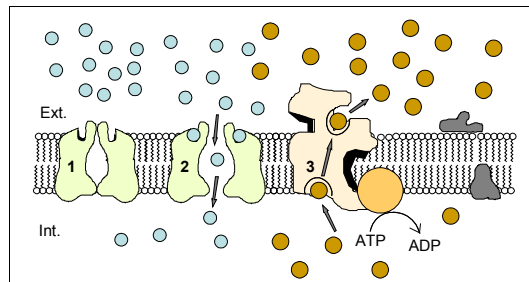


Fig. 15 1 y 2) Transporte pasivo. 3) Transporte activo.

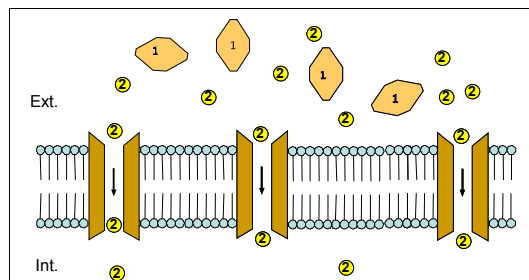


Fig. 16 Transporte pasivo simple de iones a través de una proteína canal. 1) glucosa; 2) ión sodio.

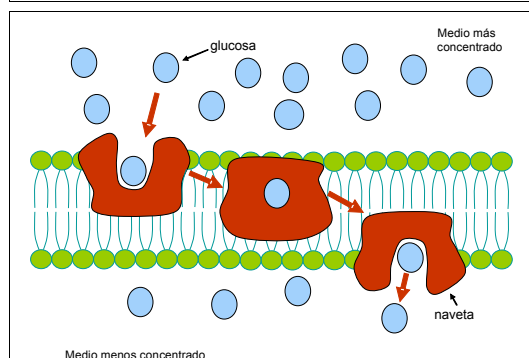


Fig. 17 Transporte pasivo facilitado de moléculas de glucosa a través de permeasas.

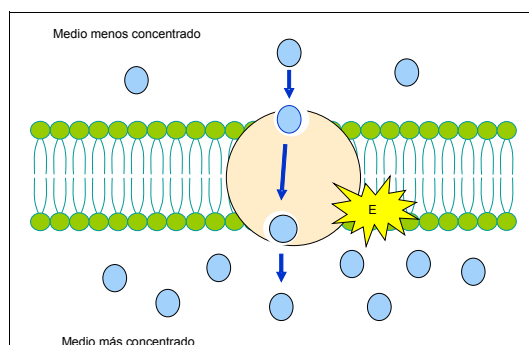


Fig. 18 Transporte activo. La molécula pasa del medio menos concentrado al más concentrado con gasto de energía (E).

membrana, siempre proteínas, que, mediante un gasto de energía en forma de ATP, transportan sustancias a través de ésta. Con este tipo de transporte pueden transportarse, además de pequeñas partículas, moléculas orgánicas de mayor tamaño, siempre en contra del gradiente de concentración o eléctrico.

Nota 1 : Puede darse el caso de que el interior y el exterior de la célula sean isotónicos pero que exista una diferencia en el potencial eléctrico que impida el paso de los iones. Así, por ejemplo, entre el interior y el exterior de la neurona hay una diferencia de potencial de -70 mV , estando el interior cargado negativamente respecto al exterior. En este caso, los iones positivos tendrán dificultades para salir de la célula, incluso si esta salida se realiza a favor de la presión osmótica.

B) TRANSPORTE CITOQUÍMICO Permite la entrada o la salida de la célula de partículas o grandes moléculas envueltas en una membrana. Se trata de un mecanismo que sólo es utilizado por algunos tipos de células, por ejemplo: amebas, macrófagos o las células del epitelio intestinal.

I) ENDOCITOSIS. Las sustancias entran en la célula envueltas en vesículas formadas a partir de la membrana plasmática.

Cuando lo que entra en la célula son partículas sólidas o pequeñas gotitas líquidas el transporte se realiza por mecanismos especiales e incluso se hace perceptible. Estos mecanismos implican una deformación de la membrana y la formación de vacuolas. Este tipo de transporte puede ser de gran importancia en ciertas células, como por ejemplo, en los macrófagos y en las amebas. Distinguiremos dos tipos de endocitosis: la fagocitosis y la pinocitosis

a) Fagocitosis: Es la ingestión de grandes partículas sólidas (bacterias, restos celulares) por medio de pseudópodos. Los pseudópodos son grandes evaginaciones de la membrana plasmática que envuelven a la partícula. Ésta pasa al citoplasma de la célula

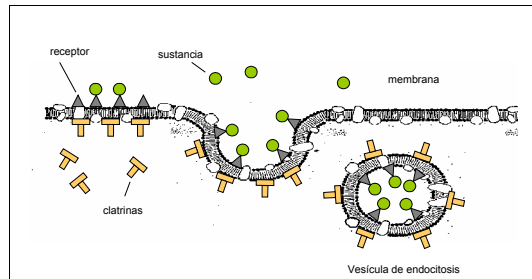


Fig. 19 La endocitosis mediada por receptor implica la presencia en la membrana de receptores específicos de la sustancia que va a ser ingerida.

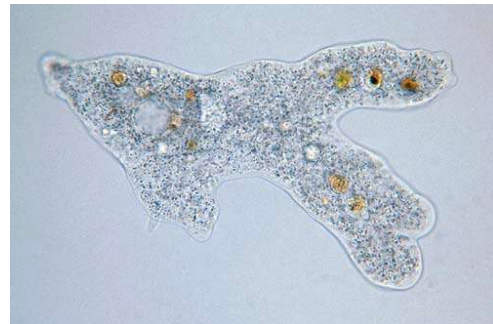


Fig. 20 Ameba.

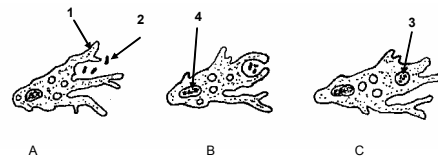


Fig. 21 A, B y C) Ameba fagocitando bacterias. 1) Seudópodo. 2) Bacteria. 3) Vacuola digestiva. 4) Núcleo.



Fig. 22 Pinocitosis.

en forma de vacuola fagocítica. Este tipo de ingestión la encontramos, por ejemplo, en las amebas o en los macrófagos.

b) Pinocitosis. Es la ingestión de sustancias disueltas en forma de pequeñas gotitas líquidas que atraviesan la membrana al invaginarse ésta. Se forman así pequeñas vacuolas llamadas vacuolas pinocíticas que pueden reunirse formando vacuolas de mayor tamaño.

II) EXOCITOSIS: Consiste en la secreción o excreción de sustancias por medio de vacuolas, vesículas de exocitosis, que se fusionan con la membrana plasmática abriéndose al exterior y expulsando su contenido. Las vacuolas provienen de los sistemas de membranas o de la endocitosis. La membrana de la vacuola queda incluida en la membrana celular, lo que es normal teniendo en cuenta que ambas membranas poseen la misma estructura.

En todos los mecanismos de endocitosis hay una disminución de la membrana plasmática al introducirse ésta en el citoplasma. Esta disminución es compensada por la formación de membranas por exocitosis. La membrana plasmática está en estas células en un continuo proceso de renovación. En un macrófago, por ejemplo, toda su membrana es ingerida en 30 min.

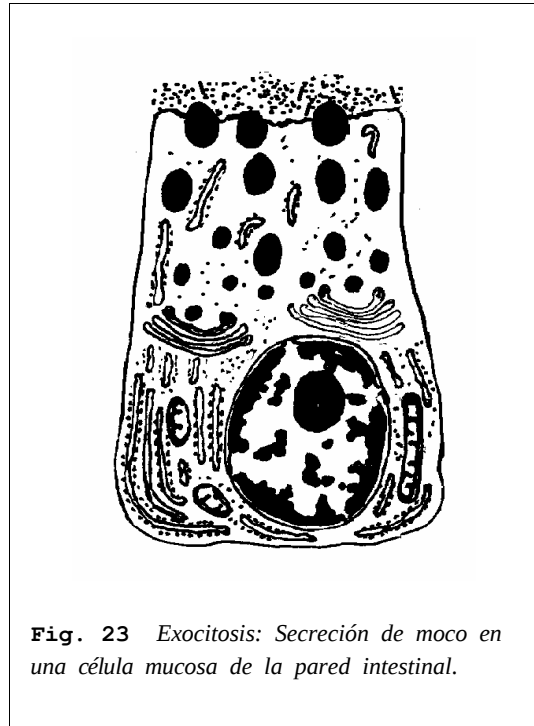


Fig. 23 Exocitosis: Secreción de moco en una célula mucosa de la pared intestinal.