INTERCAMBIO DE MATERIALES

Al comienzo de este capítulo se dijo que el metabolismo incluye el intercambio de materia y energía con el medio y la transformación de la materia y de la energía dentro de la célula. El ambiente de una célula individual es su FEC. Ahora debemos examinar los procesos mediante los cuales se lleva a efecto el intercambio de sustancias entre el ambiente y la célula.

9-3 DIFUSION

Algunos de los materiales disueltos en el FEC penetran en la célula mediante difusión del FEC en el citoplasma a través de la membrana celular. Igualmente otras sustancias se difunden de la célula hacia el FEC.

Quizás podamos entender el proceso de la difusión más fácilmente, si imaginamos lo que ocurre cuando se abre un frasco de perfume en un rincón de un recinto cerrado. Aun estando eliminadas todas las corrientes de aire, el olor del perfume poco a poco se expande por todas partes del recinto. Finalmente el frasco de perfume se vacía completamente y la intensidad del olor es uniforme en el recinto.

¿Qué ha ocurrido? El perfume líquido se ha evaporado. Sin embargo, las moléculas que componían el perfume no han desaparecido. En primer lugar se mezclan con las moléculas del aire en los alrededores del frasco. Luego, a medida que transcurre el tiempo, se expanden por todas partes del recinto (Fig. 9-4). El proceso de difusión continúa hasta que las moléculas se han distribuido uniformemente por todo el recinto. Por consiguiente, podemos definir la difusión como el movimiento neto de las moléculas o iones desde el punto donde están en una concentración mayor hacia un punto o región de concentración inferior.

¿Cuál es la fuerza responsable de este movimiento? Se acepta que todas las moléculas de un gas (por ejemplo, el aire) o de una solución se hallan en movimiento continuo casual

Este movimiento tiene lugar en línea recta y continúa en una dirección determinada hasta cuando una molécula choca con otra y rebota en dirección diferente.

El llamado movimiento browniano proporciona una confirmación visible en favor de esta teoría. Si se examina, con ayuda de un microscopio potente, una suspensión acuosa de partículas pequeñas, por ejemplo bacterios, podrá observarse que las partículas se encuentran en movimiento continuo casual de vibración. Este movimiento ha recibido el nombre de su descubridor el botánico inglés Robert Brown, quien fue el primero en describirlo en 1827. De ningún modo debe confundirse este movimiento con desplazamientos natatorios frecuentes en algunos bacterios. Se acepta que el movimiento browniano se debe a los choques continuos entre las moléculas de agua y los bacterios. Por consiguiente, se trata de un proceso puramente físico. Los bacterios muertos presentan el mismo tipo de movimiento browniano que los bacterios vivos. ¿Por qué razón, sin embargo, se supone que los objetos de mayor tamaño no presentan este tipo de movimiento?

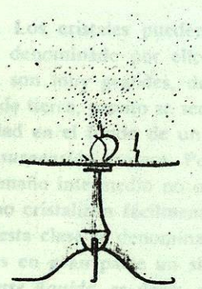


Fig. 9-4

Difusión. Aun en ausencia de corrientes de aire, las moléculas de perfume eventualmente se distribuirán por todo el recinto. Ello se debe al movimiento al azar de las moléculas.

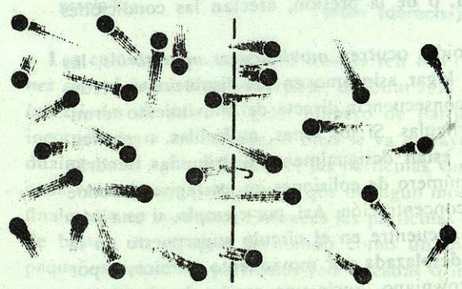


Fig. 9-5

Difusión a través de una barrera. Mientras haya una concentración mayor de moléculas hacia la izquierda, mayor número de moléculas pasará de la izquierda a la derecha, que de la derecha a la izquierda.

Se supone que todo objeto que se desplace completamente al azar poco a poco se alejará de su punto de partida. En el caso del frasco de perfume, además, toda molécula que se aleje del frasco viajará más allá que una molécula que se mueva de regreso hacia el frasco. Esto ocurre debido a que hay más moléculas de perfume cerca del frasco y, por tanto, una probabilidad mayor de que se produzcan choques. De ello resulta un movimiento neto de las moléculas desde la región donde se hallan en mayor concentración hacia una región donde se hallan en menor concentración. Cuando finalmente las moléculas se distribuyen uniformemente por todo el recinto el proceso de difusión cesa. Sin embargo, esto no significa que las moléculas dejen de moverse. Solamente se suspende el movimiento de gradiente o movimiento neto y por ello cesa la difusión.

En el caso del frasco de perfume en el recinto no se consideró la existencia de una barrera entre la región de alta concentración y la región de baja concentración. En el caso de la difusión entre las células y su FEC existe, sin embargo, una barrera definida, como lo es la membrana celular. No obstante y puesto que en la membrana celular existen poros suficientemente grandes que permiten el paso de las moléculas de cierto tamaño, puede ocurrir difusión de una cierta sustancia. La Figura 9-5 explica el mecanismo. Cuando una molécula de tamaño pequeña choca o golpea con las macromoléculas que componen la membrana celular, la molécula pequeña rebota. Sin embargo, si tal molécula alcanza la membrana en las cercanías de un poro, puede atravesarlo y pasar al otro lado. Cuando la concentración de un cierto tipo de moléculas es mayor en uno de los dos lados de la membrana, en este lado habrá más choques con la membrana. Habrá también mayor número de pasos exitosos a través de la membrana en tal dirección. Aunque las moléculas atraviesan las membranas en ambas direcciones, se considera que la difusión tiene lugar únicamente en la dirección de movimiento mayor.

9-4 OSMOSIS

La ósmosis es un caso especial de la difusión. Los químicos definen la ósmosis como la difusión de cualquier solvente a través de una membrana diferencialmente permeable. Las membranas celulares son esencialmente permeables por cuanto poseen poros que permiten el paso de algunas moléculas, pero evitan el paso de otras. El solvente universal en los seres vivientes, como ya se mencionó, es el agua. Por consiguiente, para nuestros propósitos, la ósmosis puede definirse como la difusión del agua a través de membranas diferencialmente permeables de una región de alta concentración hacia una región de baja concentración. Téngase en cuenta que la concentración se refiere a la del solvente, es decir, el agua, y no a la concentración de las moléculas de iones que pueden encontrarse disueltos en el agua. El intercambio del agua entre la célula y su ambiente es un factor tan importante en el funcionamiento de la célula que es justificado el nombre especial de ósmosis con el cual se conoce este fenómeno.

Un experimento que muestra la ósmosis, se presenta en la Figura 9-6. La abertura inferior de un tubo de vidrio se cubre con una página de celofán. Esta actúa como una membrana diferencialmente permeable, pues permite el paso rápido de las moléculas de agua, pero obstruye el paso de moléculas de mayor tamaño. El interior del tubo está lleno de miel, es decir, una solución concentrada de azúcar en agua. Todo el aparato se coloca dentro de un vaso de precipitación que contenga agua destilada. ¿En qué dirección tendrá lugar la ósmosis? La concentración del agua en el vaso de precipitación es del 100 por 100. La concentración del agua en el interior del tubo es menor qu ésta, ya que un volumen dado de miel contiene menor número de moléculas de agua que el mismo volumen de agua destilada. Por tanto se presenta un movimiento neto de moléculas de agua a través de la membrana de celofán hacia el interior del tubo.

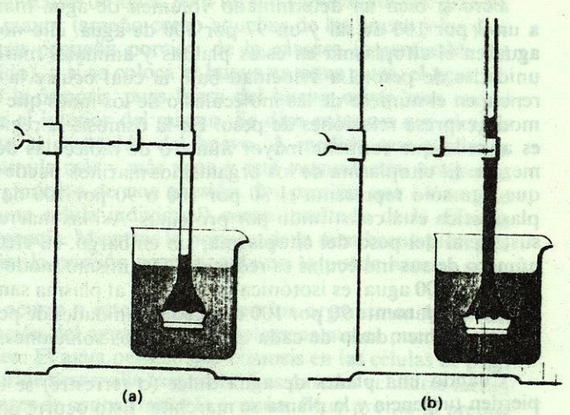


Fig. 9-6

Osmómetro. (a) Al comienzo. (b) Unas pocas horas después. El celofán es una membrana diferencialmente permeable; las moléculas de agua la atraviesan más fácilmente que las moléculas de azúcar.

por ejemplo, ciertos tejidos de las hojas. Cuando se pierde la turgencia se produce el marchitamiento.

Los animales de agua dulce y los protozoos carecen de paredes celulares de celulosa, por lo cual deben resolver el problema de vivir en un ambiente hipotónico de modo diferente. El agua penetra en sus células continuamente por ósmosis, pero en el interior de las células sólo puede desarrollarse turgencia moderada. El problema se resuelve mediante la utilización de energía de algunas estructuras contráctiles que bombeen el exceso de agua hacia afuera. La amiba unicelular lo hace mediante una vacuola contráctil (Fig. 9-9), en la cual se acumula el agua que penetra por ósmosis. Tan pronto se llena la vacuola la amiba la contrae e impulsa el agua hacia afuera por un poro que momentáneamente se forma en la membrana celular. Téngase presente que el agua que ha penetrado en la célula mediante el movimiento casual de las moléculas durante la ósmosis, abandona la célula por medio de una fuerza que se ha originado en ella. La creación de esta fuerza implica consumo de energía por parte de la célula. En el Capítulo 16 examinaremos algunos de los mecanismos por medio de los cuales los animales de agua dulce, por ejemplo los peces, se acomodan a su medio hipotónico.

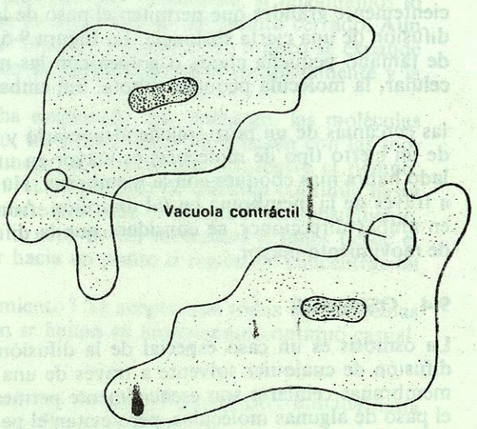


Fig. 9-9

La amiba expulsa el flujo continuo de agua proveniente de su contorno hipotónico, llenando y vaciando su vacuola contráctil. El contenido de la vacuola puede ser descargado en cualquier punto de la superficie de la célula.

La vida en el océano implica condiciones osmóticas diferentes con respecto a la vida en agua dulce. El agua marina contiene alrededor de 3,5 por 100 de iones diversos especialmente Na^+ y Cl^-. Ello determina que la concentración del agua del medio sea aproximadamente la misma del citoplasma de las plantas e invertebrados. Por consiguiente, estos organismos pueden existir en un estado de equilibrio con respecto al agua de su contorno. Ni pierden ni ganan agua mediante ósmosis. Se dice en este caso que el agua marina es **isotónica** con respecto al citoplasma de estos organismos.

Pero si bien un determinado volumen de agua marina corresponde aproximadamente a un 3 por 100 de sal y un 97 por 100 de agua, ello no significa que la concentración del agua en el citoplasma en estas plantas y animales marinos sea también del 97 por 100 en unidades de peso. La velocidad bajo la cual ocurre la difusión o la ósmosis mide la diferencia en el número de las moléculas o de los iones que en ella tomen parte, pero de ningún modo expresa relaciones de peso. En la ósmosis la región de concentración mayor de agua es aquella que contiene mayor número de moléculas de agua en un volumen dado de una mezcla. El citoplasma de los organismos marinos puede contener tan poca cantidad de agua que ésta sólo representa el 80 por 100 o 90 por 100 de su peso. El resto del material citoplasmático está constituido por proteínas. Así las macromoléculas constituyen una fracción sustancial del peso del citoplasma; sin embargo, su efecto osmótico es reducido, ya que el número de sus moléculas es reducido. Del mismo modo una solución de sal del 0,9 por 100, (99.1 por 100 agua) es isotónica en relación al plasma sanguíneo humano, aunque este último contiene solamente 90 por 100 de agua en unidades de peso. El número de moléculas de agua en un volumen dado de cada una de las dos soluciones, sin embargo, es el mismo.

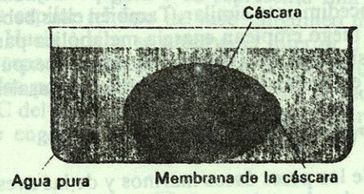
Cuando una planta de agua dulce (o terrestre) se coloca en agua marina, sus células pierden turgencia y la planta se marchita. Esto ocurre por cuanto un volumen dado de agua marina contiene menor número de moléculas de agua que un volumen dado de citoplasma de estas plantas. En este caso se dice que el agua marina es **hipertónica** con respecto al citoplasma. A medida que el agua se difunde del citoplasma hacia el agua marina, el protoplasto poco a poco se encoge. Este fenómeno se conoce con el nombre de **plasmólisis**. Obsérvese, como en la ilustración con la cual se inicia este capítulo, que los protoplastos se separan de la pared celular, la cual mantiene su forma original.

A medida que penetran en el interior del tubo nuevas moléculas de agua el volumen del flúido aumenta. La miel es entonces impelida hacia arriba. La fuerza de empuje proviene de la presión ejercida por la difusión de las moléculas de agua hacia el interior del tubo. Esta presión se denomina presión osmótica.

Cuanto mayor sea la diferencia de concentración de agua en ambos lados de la membrana, mayor será asimismo la tendencia que presente la ósmosis y, por consiguiente, la presión osmótica será también mayor. Cuando la columna de miel deje de subir, se tendrá en ese momento una medida aproximada de la presión osmótica del sistema. Finalmente, el peso de la columna contrarresta la presión osmótica y la ósmosis cesa. Téngase presente, no obstante, que las concentraciones del agua en uno y otro lado de la membrana de ningún modo son todavía iguales. Pero el incremento de la presión sobre la superficie interna de la membrana, debida al peso de la columna de miel que sobre ella gravita, determina que las moléculas de agua sean forzadas a salir del interior del tubo filtrándose a través de los poros de la membrana. La ósmosis se suspende cuando la velocidad de este proceso de filtración es igual a la velocidad del desplazamiento de las moléculas de agua causado por la diferencia de concentración.

Fig. 9-7

Osmómetro de huevo. Los poros de la membrana de la cáscara dejan difundir las moléculas de agua por el interior del huevo, pero no pueden ser franqueadas por macromoléculas presentes en el interior del huevo. En consecuencia, el volumen de los materiales dentro del huevo aumenta hasta que el incremento de presión rompe la membrana.



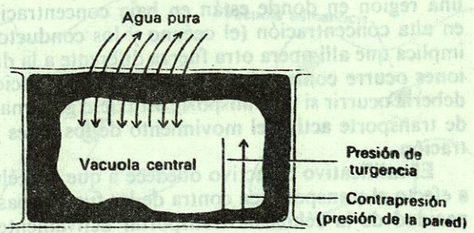


Fig. 9-8

Cuando la presión en el interior de la célula por último iguala la presión osmótica, el movimiento del agua hacia adentro y hacia afuera de la célula alcanza el equilibrio.

La Figura 9-7 representa otro experimento demostrativo de los efectos de la ósmosis. La membrana de la cáscara del huevo de gallina es una membrana diferencialmente permeable. Sus poros permiten el paso de las moléculas de agua, pero no son suficientemente grandes para permitir el paso de moléculas de mayor tamaño como aquellas de las grasas y las proteínas. Si se retira cuidadosamente una pequeña porción de la cáscara impermeable del huevo (disolviéndola en un ácido diluido), y si se coloca el huevo en agua pura, el agua penetrará en el huevo. Se ha verificado la ósmosis, pues fuera del huevo existe una mayor concentración de agua (100 %) que en el interior del mismo. Se dice entonces que el agua circundante es **hipotónica** con respecto al contenido del huevo. A medida que avanza la ósmosis en el interior del huevo se acumula más y más agua y esta acumulación progresiva de moléculas de agua conduce al surgimiento de una presión. La presión que ha surgido dentro de una célula (y el huevo es una célula individual) como resultado de la difusión del agua en su interior se denomina **turgencia**. Mientras la porción de la membrana protegida por la cáscara puede resistir tal presión, la porción no protegida no lo puede hacer y se revienta.

¿Qué podría decirse sobre lo que ocurre a este respecto con los organismos que viven en agua dulce? En efecto la concentración del agua en sus citoplasmas nunca pueden aproximarse a la del agua pura que los rodea. El agua penetra por ósmosis en las células de plantas de agua dulce y pronto en su interior de desarrolla turgencia. Las paredes celulares fuertes de estas células, sin embargo, son capaces de contrarrestar la presión. Muy pronto la presión en el interior de la célula (turgencia) contrarresta la tendencia de las moléculas de agua de penetrar por ósmosis, aunque las dos concentraciones del agua no sean todavía iguales. En este momento la ósmosis se suspende (Fig. 9-8). La turgencia es importante en la vida de muchas plantas; de ella depende la rigidez, en ciertos tejidos no leñosos de las plantas.

El FEC de los peces óseos *(Osteichthyes)* posee una concentración de agua sustancialmente mayor que el agua marina. Viven por tanto en un medio hipertónico. Por eso, mientras los organismos de agua dulce tienen que hacer frente a una penetración continua de agua en su cuerpo, por ósmosis, los peces óseos marinos continuamente pierden agua por el mismo proceso. Pero también aquí la supervivencia depende del consumo de energía necesario para contrarrestar la ósmosis. Los peces beben agua marina y luego consumen energía metabólica para desalinizarla. El exceso de sal retorna al medio por las branquias. Las aves marinas que suelen permanecer durante largos periodos de tiempo alejadas del agua dulce, y las tortugas marinas utilizan un procedimiento similar. También ellas beben agua marina para cubrir sus necesidades hídricas y luego emplean energía metabólica para desalinizarla. La sal es eliminada por dos glándulas situadas en la cabeza, las cuales la expulsan (en una concentración muy elevada) hacia el medio exterior a través de las ventanas nasales (ver Fig. 9-10).

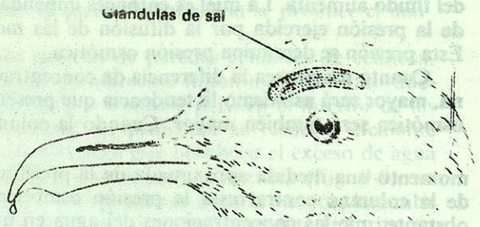


Fig. 9-10

Glándulas de sal de la gaviota. El flúido excretado por estas glándulas es más salado que la sangre.

9-5 TRANSPORTE ACTIVO

La habilidad de los peces óseos marinos y de las aves marinas de transportar los iones desde una región en donde están en baja concentración (el FEC) a otra región en donde están en alta concentración (el océano y los conductos de las glándulas de sal, respectivamente) implica que allí opera otra fuerza diferente a la difusión. En ambos casos el transporte de los iones ocurre contra el gradiente de concentración, es decir, en dirección opuesta a la que debería ocurrir si tal transporte estuviese gobernado por la difusión. Se conoce con el nombre de transporte activo el movimiento de los iones y moléculas contra el gradiente de concentración.

El calificativo de activo obedece a que las células deben gastar energía para poder llevar a efecto el transporte en contra de las fuerzas pasivas de la difusión. Es muy frecuente la capacidad de la célula de transportar activamente iones y moléculas hacia el FEC o desde éste a las células. Los organismos marinos poseen en su citoplasma ciertos iones en concentraciones mil veces o más superiores con respecto al agua marina circundante. El yodo en las algas pardas y el vanadio en ciertos tunicados presentan concentraciones de esa magnitud. Esto indica que las células de estos organismos han podido transportar activamente tales iones del agua marina hacia el citoplasma.

Las células que tapizan el intestino de la rata pueden transportar glucosa activamente del intestino, donde se halla en menor contracción hacia la sangre donde su concentración es mayor. La mayoría de las células transportan activamente iones de sodio hacia fuera de la célula y iones de potasio hacia el interior de la célula. La transmisión de los impulsos nerviosos (que habrá de discutirse en el Capítulo 28) depende de este fenómeno. El relleno de las vacuolas contráctiles de la amiba implica el transporte activo de las moléculas de agua del citoplasma hacia la cavidad del vacuolo.

El mecanismo que hace posible el transporte activo, aún no ha podido explicarse claramente. Sabemos solamente que la célula debe gastar energía metabólica para llevar a efecto el transporte activo. Cualquier interferencia en la producción de energía implica también interferencia del transporte activo. Probablemente sea necesaria la presencia de enzimas específicas para transportar una cierta molécula o ion de un lado o otro de la membrana celular. De todos modos, la membrana plasmática no puede considerarse simplemente como una barrera pasiva con respecto a la difusión de las moléculas. Puede ejercer influencia decisiva en la selección de la sustancia que la atraviesa.

9-6 FAGOCITOSIS Y PINOCITOSIS

Otro mecanismo mediante el cual las células transportan materiales desde el FEC a su interior, consiste en engolfar dichos materiales en invaginaciones formadas por la membrana celular. El saco resultante se cierra y desconecta de la porción exterior de la membrana, con lo cual se forma un vacuolo dentro del citoplasma. Algunas células pueden atrapar mediante este procedimiento partículas del tamaño de un bacterio o de una diatomea. El proceso se llama **fagocitosis**, que significa «devoramiento celular». La amiba se alimenta atrapando de este modo microorganismos más pequeños (Fig. 9-11). Las células fagocíticas presentes en la sangre de muchos animales, desempeñan la función importante de atrapar las partículas extrañas, tales como bacterios, que hubieran podido penetrar en el cuerpo del animal. Por fagocitosis puede penetrar en el interior de las células cualquier molécula presente en el medio exterior conjuntamente con las partículas de alimento ingerido, y para las cuales la membrana celular sería de otra manera impermeable.

Pocas clases de células presentan la habilidad de engullir materiales sólidos. No obstante, muchas células pueden efectuar un proceso similar denominado **pinocitosis**. La pinocitosis («bebida celular») consiste en que la célula engolfa gotas del FEC circundante mediante un mecanismo bastante similar al que se utiliza en la fagocitosis, si bien los sacos formados por la membrana celular son más pequeños. La Figura 9-12 representa una micrografía electrónica de un corte de la pared de un capilar (el tipo de vaso sanguíneo más pequeño que se encuentra en nuestro organismo). Hacia arriba se observa el interior o cavidad del capilar. En medio se observa el tejido que separa la pared del capilar de una célula muscular vecina (al pie). Se observan claramente las pequeñas invaginaciones de la membrana celular. La mayoría de éstas engolfan el FEC del espacio intercelular. Hacia el otro lado de la pared pueden verse también células que engolfan aparentemente flúido del interior del capilar.

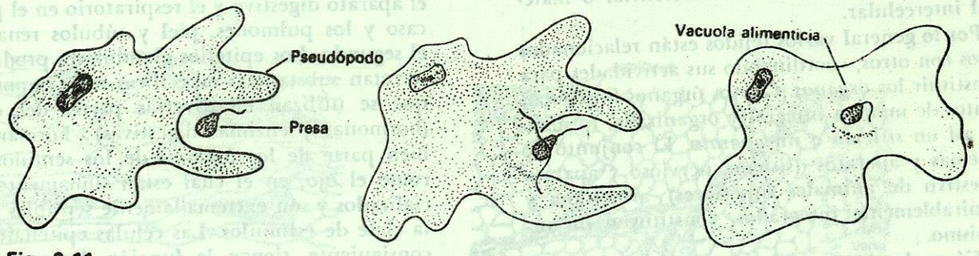


Fig. 9-11

Fagocitosis en la amiba. Aun cuando la presa ha sido totalmente engullida, se halla separada del citoplasma de la amiba por una membrana que rodea la vacuola alimenticia.

La pinocitosis requiere gasto de energía por parte de las células y hace posible la en de materiales a la célula aun cuando tales materiales estén presentes en el FEC en una centración menor con respecto al citoplasma. En este sentido la pinocitosis constitu caso especial de transporte activo, sin que ello signifique que sea el único mecanismo transporte activo.

No obstante la diferencia de tamaño de las invaginaciones de la membrana celular en el caso de la fagocitosis y de la pinocitosis, ciertos hechos sugieren que los dos procesos son fundamentalmente semejantes. Existen células, por ejemplo la amiba, en las cuales se presenta tanto fagocitosis como pinocitosis; sin embargo, una actividad inhibe temporalmente a la otra. Se presume que la amiba dispone solamente, en un momento dado, de cierta porción de membrana destinada a la formación de invaginaciones. Así una amiba que esté engolfando diatomeas mediante fagocitosis es incapaz de ejecutar simultáneamente pinocitosis con la misma intensidad normal. Lo inverso puede también ocurrir.

El acto de incluir dentro de una porción de la membrana celular materiales del FEC no significa necesariamente la incorporación de tales materiales en el citoplasma. Tales materiales se depositan dentro de vacuolas, las cuales, aunque estén rodeadas por el citoplasma, están separadas de él mediante una membrana. En la amiba la vacuola que se forma como consecuencia de la fagocitosis permanece intacta hasta que se descarga en la región marginal de la célula. Sin embargo, en el lapso que trascurre entre su formación y su descarga, puede presentarse un cierto intercambio de sustancias entre la vacuola y el citoplasma circundante. A la vacuola penetran enzimas digestivas. Probablemente esto ocurra en el momento en que los lisosomas (ver Sección 8-11) se fusionan a la vacuola. Las moléculas pequeñas producidas por la digestión atraviesan la membrana vacuolar y pasan al citoplasma.