

**IB
DIPLOMA**



Vicens Vives

Contenido

Introducción	viii
Agradecimientos	x
Núcleo	
Capítulo 1 Biología celular	1
1.1 Introducción a las células	1
1.2 Ultraestructura de las células	17
1.3 Estructura de la membrana	30
1.4 Transporte de membrana	34
1.5 El origen de las células	46
1.6 División celular	51
Capítulo 2 Biología molecular	63
2.1 De las moléculas al metabolismo	63
2.2 Agua	69
2.3 Hidratos de carbono y lípidos	75
2.4 Proteínas	89
2.5 Enzimas	93
2.6 Estructura del ADN y del ARN	105
2.7 Replicación del ADN, transcripción y traducción	108
2.8 Respiración celular	115
2.9 Fotosíntesis	121
Capítulo 3 Genética	131
3.1 Genes	131
3.2 Cromosomas	138
3.3 La meiosis	142
3.4 La herencia	149
3.5 La modificación genética y la biotecnología	164
Capítulo 4 Ecología	184
4.1 Especies, comunidades y ecosistemas	184
4.2 El flujo de la energía	194
4.3 El ciclo del carbono	200
4.4 El cambio climático	204
Capítulo 5 Evolución y biodiversidad	211
5.1 La evidencia de la evolución	211
5.2 La selección natural	219
5.3 Clasificación de la biodiversidad	223
5.4 Cladística	239

	Capítulo 6 Fisiología humana	248
	6.1 La digestión y la absorción	248
	6.2 El sistema sanguíneo	254
	6.3 La defensa contra las enfermedades infecciosas	270
	6.4 El intercambio de gases	280
	6.5 Las neuronas y las sinapsis	291
	6.6 Hormonas, homeostasis y reproducción	299
	Mayor nivel adicional (MNA)	
	Capítulo 7 Ácidos nucleicos	317
	7.1 Estructura y replicación del ADN	317
	7.2 La transcripción y la expresión génica	325
	7.3 La traducción	331
	Capítulo 8 Metabolismo, respiración celular y fotosíntesis	345
	8.1 Metabolismo	345
	8.2 Respiración celular	351
	8.3 Fotosíntesis	360
	Capítulo 9 Biología vegetal	373
	9.1 Transporte en el xilema de las plantas	373
	9.2 Transporte en el floema de las plantas	387
	9.3 El crecimiento de las plantas	394
	9.4 La reproducción de las plantas	402
	Capítulo 10 Genética y evolución	413
	10.1 La meiosis	413
	10.2 La herencia	419
	10.3 Acervos genéticos y especiación	430
	Capítulo 11 Fisiología animal	442
	11.1 Formación de anticuerpos y vacunación	442
	11.2 Movimiento	456
	11.3 El riñón y la regulación osmótica	466
	11.4 La reproducción sexual	483
	Opciones	
	Disponible en la página web que acompaña a este libro: www.vicensvives.com/ibextras	
Opción A	Capítulo 12 Neurobiología y comportamiento	1
	12.1 Desarrollo neural	1
	12.2 El cerebro humano	9
	12.3 La percepción de estímulos	18
	12.4 Comportamiento innato y aprendido (MNA)	25
	12.5 Neurofarmacología (MNA)	35
	12.6 Etología (MNA)	43

Opción B**Capítulo 13 La biotecnología y la bioinformática** 1

13.1 Microbiología: microorganismos en la industria	1
13.2 La biotecnología en la agricultura	11
13.3 Protección del medio ambiente	19
13.4 Medicina (MNA)	26
13.5 Bioinformática (MNA)	37

Opción C**Capítulo 14 Ecología y conservación** 1

14.1 Especies y comunidades	1
14.2 Comunidades y ecosistemas	18
14.3 Impacto del ser humano sobre los ecosistemas	33
14.4 Conservación de la biodiversidad	42
14.5 Ecología poblacional (MNA)	53
14.6 Ciclos del nitrógeno y del fósforo (MNA)	64

Opción D**Capítulo 15 Fisiología humana** 1

15.1 Nutrición humana	1
15.2 La digestión	14
15.3 Funciones del hígado	27
15.4 El corazón	32
15.5 Las hormonas y el metabolismo (MNA)	41
15.6 El transporte de los gases respiratorios (MNA)	48

Apéndices y resúmenes de los capítulos

Disponible en la página web que acompaña a este libro:

www.vicensvives.com/ibextras

Apéndice 1: Fundamentos de química para biólogos

Apéndice 2: Investigaciones, manejo de datos y estadísticas

Apéndice 3: La definición de ética y la toma de decisiones éticas

Resúmenes de los capítulos 1 a 11

Respuestas a las preguntas de autoevaluación de los capítulos 1 a 11

498

Las respuestas a las preguntas de autoevaluación de los capítulos optativos 12 a 15 están disponibles en la página web que acompaña a este libro: www.vicensvives.com/ibextras

Las respuestas a las preguntas de los exámenes al final de cada capítulo también se encuentran en la página web.

Glosario

521

Índice

537

IDEAS FUNDAMENTALES

- La evolución de los organismos multicelulares permitió la especialización celular y el reemplazo celular.
- Los eucariotas tienen una estructura celular mucho más compleja que los procariotas.
- La estructura de las membranas biológicas las hace fluidas y dinámicas.
- Las membranas controlan la composición de las células mediante transporte activo y pasivo.
- Existe una cadena continua de la vida, desde las primeras células que aparecieron en la Tierra hasta todas las células que componen los organismos vivos actuales.
- La división celular es esencial, pero debe ser un proceso controlado.

1.1 Introducción a las células

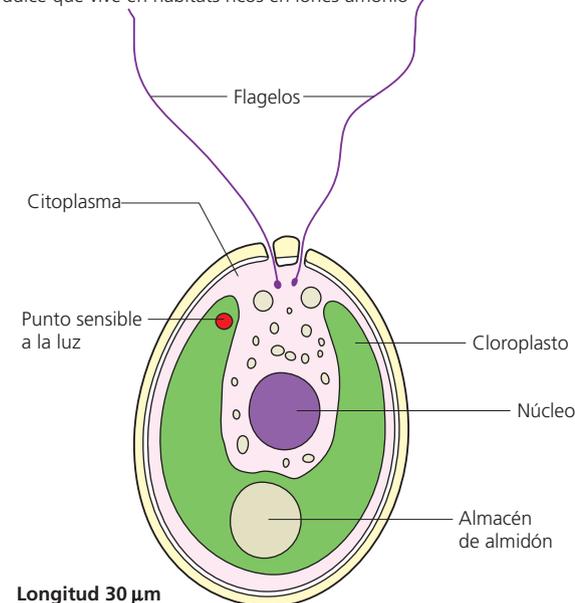
La evolución de los organismos multicelulares permite la especialización celular y el reemplazo de las células

La célula es la unidad básica de la materia viva, la parte más pequeña de un organismo que podemos decir que está viva. Las células llevan a cabo los procesos esenciales de los seres vivos. Se consideran unidades de estructura y función autónomas.

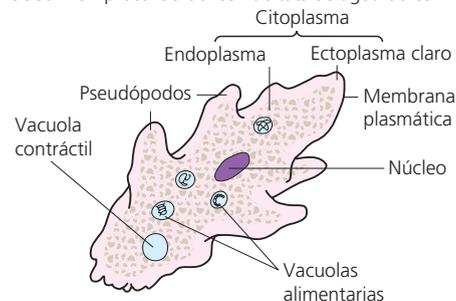
Las células son muy pequeñas; la mayoría solo son visibles como estructuras individuales cuando se utiliza el microscopio (aunque algunos tipos de células son lo suficientemente grandes como para poder verse a simple vista).

Las células se observaron por primera vez hace más de 300 años, tras el desarrollo de los primeros microscopios (Figura 1.2, página 3). Hoy utilizamos microscopios ópticos compuestos para investigar la estructura celular –tal vez ya estés familiarizado con el microscopio como parte del equipamiento del laboratorio. Es posible que lo hayas utilizado para ver células vivas, como el organismo unicelular *Amoeba*, que se muestra en la Figura 1.1.

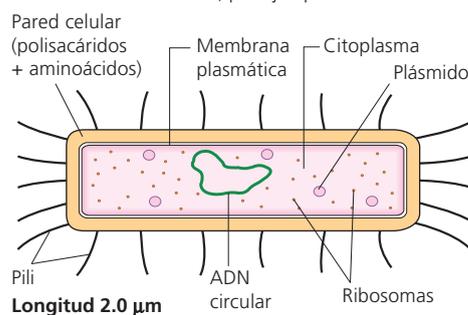
Chlamydomonas – un alga móvil unicelular de agua dulce que vive en hábitats ricos en iones amonio



Amoeba – un protozoo de los hábitats de agua dulce



Escherichia coli – una bacteria que se encuentra en el intestino de los animales, por ejemplo en los humanos



■ **Figura 1.1** Introducción a la estructura de los organismos unicelulares

■ Organismos unicelulares y multicelulares

Algunos organismos están constituidos por una única célula y se conocen como **unicelulares**. En la Figura 1.1 aparecen algunos ejemplos de organismos unicelulares. De hecho, hay un inmenso número de diferentes organismos unicelulares entre los seres vivos, muchos de ellos con historias evolutivas muy largas. Otros organismos están constituidos por muchas células y se conocen como **organismos pluricelulares o multicelulares**. Los mamíferos y las plantas con flores son ejemplos de organismos pluricelulares. Gran parte de la biología expuesta en este libro se refiere a los organismos multicelulares, incluyendo los seres humanos, y a los procesos que tienen lugar en ellos. Pero recuerda, los organismos unicelulares también realizan todas las funciones esenciales de los seres vivos, dentro de los límites de una única célula.

1 Define los procesos esenciales que caracterizan a los seres vivos.

■ Características de las células

Una célula consta de un **núcleo** rodeado por el citoplasma, que está contenido dentro de la membrana celular. El núcleo es la estructura que controla y dirige las actividades de la célula. El **citoplasma** es el lugar donde se producen las reacciones químicas de los seres vivos, lo que llamamos «metabolismo». La membrana celular, conocida como **membrana plasmática**, es la barrera que controla la entrada y la salida de sustancias al citoplasma.

Las células recién formadas crecen y aumentan de tamaño. Una célula que crece normalmente puede dividirse en dos células. La división celular a menudo está limitada a las células no especializadas, antes de que estas se vean modificadas para desempeñar una función particular.

Las células pueden desarrollarse y especializarse en su estructura y las funciones que llevan a cabo. Con frecuencia esto lleva a que muchas células totalmente especializadas ya no sean capaces de dividirse. Como consecuencia de la especialización, **las células muestran una gran variedad de formas y estructuras**. Esta variedad en su estructura refleja las adaptaciones evolutivas a diferentes entornos y a distintas funciones especializadas—por ejemplo, dentro de los organismos multicelulares.

■ Resumen de la teoría celular

La **teoría celular** afirma que las células son la unidad estructural y funcional de los seres vivos, y contiene tres ideas básicas:

- Las células son los «ladrillos» que constituyen la estructura de los seres vivos.
- Las células son la unidad más pequeña de los seres vivos.
- Las células proceden de otras células (ya existentes) por división.

En la actualidad pueden añadirse otros dos conceptos a esta teoría:

- Las células contienen un proyecto (una información) que determina su crecimiento, desarrollo y comportamiento.
- En las células se producen todas las reacciones químicas de los seres vivos (metabolismo).

■ Tamaño de las células

Puesto que las células son tan pequeñas, necesitamos unidades apropiadas para medirlas. El **metro** (símbolo **m**) es la unidad estándar de longitud utilizada en la ciencia (es una unidad acordada internacionalmente, o **unidad SI**—Sistema Internacional). *Mira la Tabla 1.1, que muestra las subdivisiones del metro que se utilizan para medir las células y su contenido.* Estas unidades se enumeran en orden descendente de tamaño. Verás que cada subdivisión es una milésima parte de la unidad situada por encima de ella. Las unidades más pequeñas probablemente sean nuevas para ti y puede que necesites algún tiempo para acostumbrarte a ellas.

Así, las dimensiones de las células se expresan en la unidad llamada **micrómetro** o micra (**µm**), que es una milésima (10^{-3}) parte de un milímetro. Esto nos da una idea clara acerca de lo pequeñas que son las células en comparación con un milímetro, que puede verse en una simple regla.

Las bacterias son muy pequeñas, por lo general de 0,5 a 10 µm, mientras que las células de las plantas y de los animales a menudo son mayores y oscilan entre 50 y 150 µm o más. De hecho, las longitudes de los organismos unicelulares que se muestran en la Figura 1.1 son, aproximadamente:

- *Chlamydomonas* 30µm
- *Escherichia coli* 2µm
- *Amoeba* 400µm (aunque su forma, y por lo tanto su longitud, varían mucho).

1 metro (m)	= 1000 mm
1 mm	= 1000 µm
1 µm	= 1000 nm

■ Tabla 1.1 Unidades de longitud utilizadas en microscopía

2 Calcula:

- a Cuántas células de 100 µm de diámetro caben una al lado de otra a lo largo de una línea de 1 milímetro
- b La magnificación de la imagen de *Escherichia coli* en la Figura 1.1.

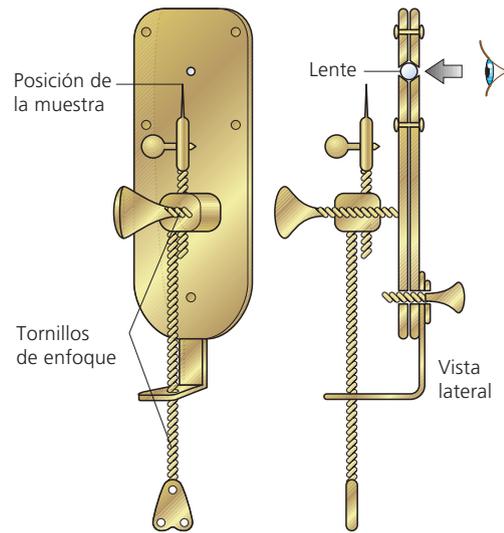


Los orígenes de la teoría celular

Muchos biólogos han contribuido al desarrollo de la teoría celular. Este concepto evolucionó de manera gradual en Europa occidental durante el siglo XIX, como resultado del desarrollo constante y acelerado de la **microscopía** y de la **bioquímica**. Puedes ver un resumen de los primeros pasos en la Figura 1.2.

■ **Figura 1.2**
Primeros pasos en el desarrollo de la teoría celular

Microscopio de Hooke y dibujo de las células que observó



Microscopio de Van Leeuwenhoek

Robert Hooke (1662), experto mecánico y uno de los fundadores de la Royal Society de Londres, quedó fascinado por la microscopía. Ideó un microscopio compuesto (formado por más de una lente) y lo utilizó para observar la estructura del corcho. Describió y dibujó células de corcho, y también las midió. Fue el primero en utilizar el término «célula».

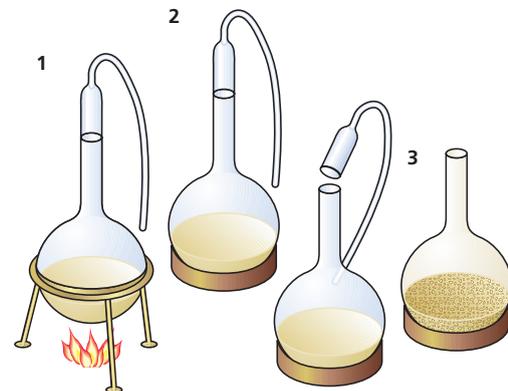
Antonie van Leeuwenhoek (1680) nació en Delft. A pesar de no tener estudios formales en ciencias, tenía la afición de fabricar lentes, que montaba sobre estructuras metálicas para construir microscopios simples. Consiguió una magnificación de 240 aumentos ($\times 240$) y observó células sanguíneas, espermatozoides, protozoos con cilios e incluso bacterias (entre muchos otros tipos de células). Comunicó sus resultados a la Royal Society, por lo que fue nombrado uno de sus miembros.

Robert Brown (1831), botánico escocés, observó y puso nombre al núcleo de la célula. También observó los movimientos aleatorios de las partículas pequeñas (granos de polen, en su caso) cuando se hallan suspendidas en agua (movimiento browniano).

Matthias Schleiden (1838) y **Theodor Schwann (1839)**, biólogos alemanes, determinaron que las células eran las unidades naturales que determinan la forma y la función de los seres vivos: «Las células son organismos, y los animales y las plantas son agregados de estos organismos que se disponen siguiendo leyes definidas».

Rudolf Virchow (1856), anatomopatólogo alemán, acuñó la idea de que las células surgen únicamente por división de las células existentes.

Louis Pasteur (1862), brillante microbiólogo francés, estableció que la vida no se genera espontáneamente. Las bacterias que «aparecen» en los caldos de cultivo de laboratorio son microbios que circulan libremente en el aire y que contaminan la materia expuesta.



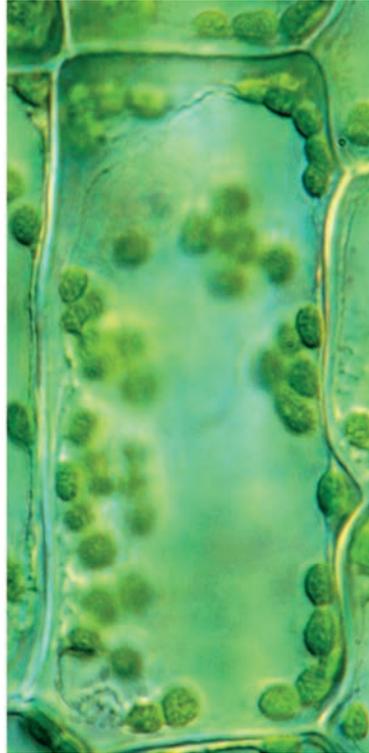
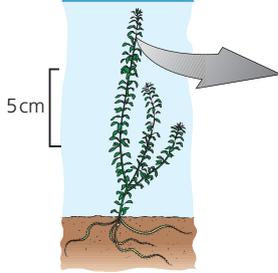
Experimento de Pasteur, en el que esterilizó el caldo de cultivo (1) y, a continuación, lo expuso al aire (2) o bien lo protegió de las esporas transportadas por el aire en un matraz de cuello de cisne (2). Solo el caldo expuesto (3) se contaminó con bacterias.

■ Introducción a las células animales y vegetales

■ **Figura 1.3**
Células animales y vegetales de organismos multicelulares

No existe ninguna célula «típica», sino que hay una gran variedad de células. Sin embargo, veremos que la mayoría de las células tienen características comunes. Cuando se mira a través de un microscopio óptico compuesto, el aspecto inicial de una célula es el de un simple saco de material fluido, rodeado por una membrana, que contiene un núcleo. Mira las células en la Figura 1.3.

La espiga de agua canadiense (*Elodea*) crece sumergida en agua dulce

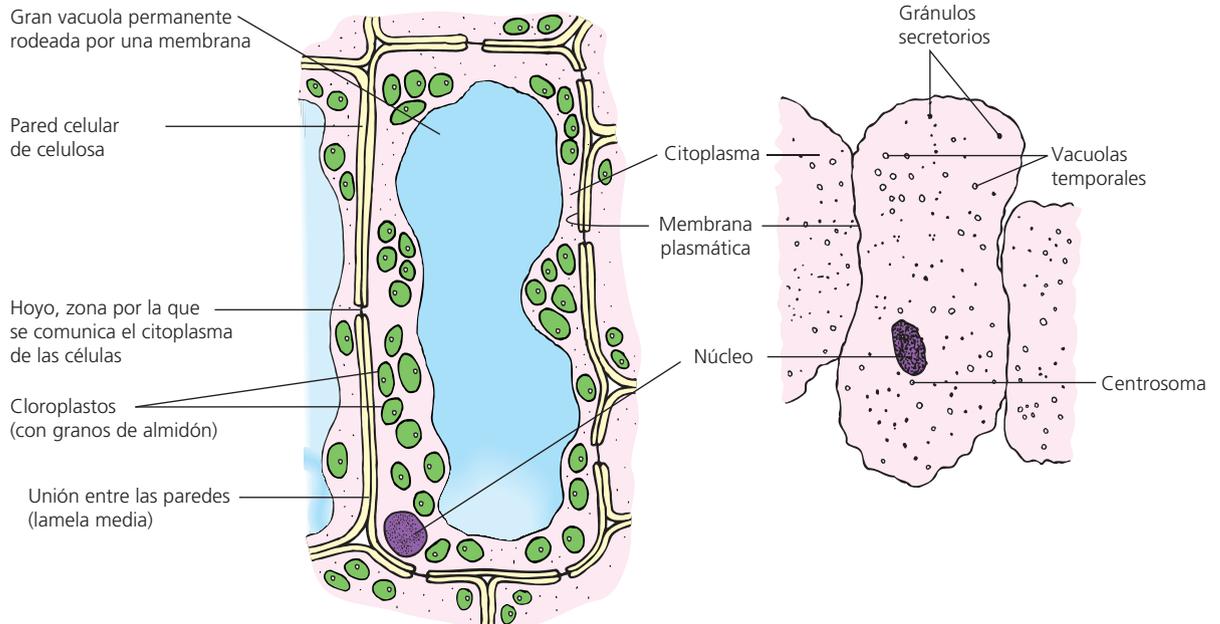
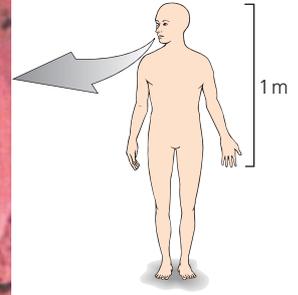


Fotomicrografía de una hoja de *Elodea* (x400)



Fotomicrografía de una célula de la mejilla humana (x800)

Humano



Las células animales y vegetales tienen al menos tres estructuras en común: el **citoplasma** con su **núcleo**, rodeado por una **membrana plasmática**. Además, existen muchas otras estructuras diminutas en el citoplasma, denominadas **orgánulos** (u organelas), la mayoría de ellas comunes a las células de animales y plantas.

Un orgánulo es una estructura limitada localizada en el interior de una célula, que tiene una función específica. Los orgánulos son demasiado pequeños para ser vistos con el microscopio óptico, pero su estructura puede verse con el microscopio electrónico (página 17).

Hay algunas diferencias básicas importantes entre las células animales y vegetales (Tabla 1.2). Por ejemplo, alrededor de las células vegetales existe una resistente **pared celular** ligeramente elástica, constituida en gran parte por celulosa (página 4). Las paredes celulares están ausentes en las células animales.

Una **vacuola** es un espacio lleno de líquido dentro del citoplasma, rodeado por una membrana única. Las células vegetales con frecuencia tienen una gran vacuola permanente. Por el contrario, las células animales pueden tener pequeñas vacuolas, pero en su mayoría son temporales.

Las células de los vegetales verdes también contienen en su citoplasma unos orgánulos llamados **cloroplastos**, que no se encuentran en las células animales. Los cloroplastos son los orgánulos donde las células de los vegetales verdes fabrican moléculas alimentarias mediante un proceso conocido como fotosíntesis.

El **centrosoma**, un orgánulo que se encuentra cerca del núcleo en las células animales (Figura 1.22), no está presente en las plantas. Este diminuto orgánulo está involucrado en la división nuclear de las células animales.

Por último, los **hidratos de carbono de almacenamiento** (acumuladores de energía) también son diferentes. Las células animales pueden almacenar glucógeno (página 79), mientras que las células vegetales normalmente almacenan almidón.

Las diferencias más importantes entre los organismos unicelulares se ilustran en la Figura 1.5.

■ **Tabla 1.2** Diferencias entre las células vegetales y animales

Células vegetales	Características	Células animales
Poseen paredes celulares de celulosa	Pared celular	Carecen de paredes celulares de celulosa
Muchas células contienen cloroplastos, en los que se realiza la fotosíntesis	Cloroplastos	Carecen de cloroplastos; las células animales no pueden realizar la fotosíntesis
Normalmente hay una gran vacuola llena de líquido	Vacuola permanente	Carecen de grandes vacuolas permanentes
Ausencia de centrosoma	Centrosoma	Existe un centrosoma fuera del núcleo
Almidón	Hidratos de carbono de almacenamiento	Glucógeno

Enlace con la teoría del conocimiento

Seres vivos y no vivos

Estás familiarizado con las características de los seres vivos (pregunta 1). ¿Cómo podrías **explicar** a una persona sin conocimientos de biología por qué los cristales de sulfato de cobre que crecen en una solución de sulfato de cobre (o las estalactitas y estalagmitas que crecen en una cueva) no son seres vivos, y los corales sí lo son?

Cueva de piedra caliza inundada en la cual se han formado estalactitas en el techo y estalagmitas en el suelo justo debajo



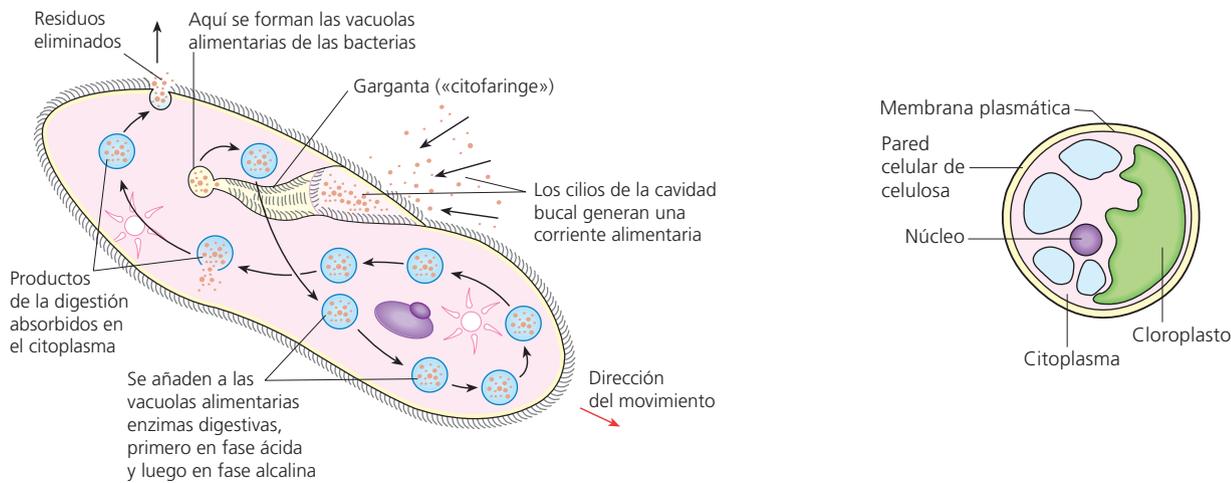
Los corales están formados por animales sedentarios denominados pólipos, que segregan una estructura calcárea alrededor de ellos mismos



■ **Figura 1.4**

Paramecium – un gran protozoo (aproximadamente 600 μm), común en estanques de agua dulce.

Chlorella – una pequeña alga (de unos 20 μm) abundante en estanques de agua dulce, en los que su presencia proporciona un color verde al agua.



Un «alimentador de partículas» toma del exterior pequeños organismos unicelulares que flotan, y forma vacuolas de alimentos en el citoplasma, cuyo contenido es digerido y los productos son absorbidos.	Nutrición	Con la luz fabrica azúcares mediante la fotosíntesis, utilizando dióxido de carbono y agua (de una manera casi idéntica a la fotosíntesis que realizan las plantas con flores).
Respira de forma aeróbica, transfiriendo energía para mantener las funciones celulares.	Respiración	Respira de forma aeróbica, transfiriendo energía para mantener las funciones celulares.
Obtiene los productos bioquímicos que necesita para el metabolismo mediante la digestión de partículas de alimento. Esto es posible gracias a la energía transferida por la respiración.	Metabolismo	Fabrica todos los productos bioquímicos que requiere para el metabolismo utilizando azúcares (de la fotosíntesis) e iones (como nitratos) del agua circundante. Esto es posible gracias a la energía transferida por la respiración.
Elimina los productos de desecho (principalmente CO_2 y NH_3) desde toda la superficie de la célula.	Excreción	Elimina los productos de desecho (principalmente CO_2) desde toda la superficie de la célula.
Habitualmente se reproduce mediante la división del núcleo seguida por una constricción transversal del citoplasma.	Reproducción	Periódicamente el contenido de la célula se divide en cuatro autoesporas, cada una de las cuales forma una pared celular alrededor de sí misma. Finalmente estas son liberadas por fragmentación de la pared de la célula madre.
Nada rápidamente por el agua, girando a medida que avanza. Se observa que en el interior del citoplasma transporta vacuolas de alimentos.	Movimiento/locomoción	Es una célula inmóvil. El citoplasma posee una corriente que circula en el interior de la membrana plasmática.
De forma característica detecta las partículas de alimento adecuadas en el agua y se mueve hacia ellas.	Sensibilidad	Típicamente responde a la ausencia de luz mediante división del núcleo seguida de división celular.
Las pequeñas células crecen hasta su tamaño completo antes de la división celular (en dos células).	Crecimiento/desarrollo	Las células pequeñas crecen hasta su tamaño completo antes de la división celular en autoesporas.

■ **Figura 1.5** Funciones vitales de los organismos unicelulares

■ Examinar células y registrar su estructura y tamaño

Utilizamos microscopios para magnificar las células de las muestras biológicas con el fin de poder verlas. La Figura 1.6 muestra dos tipos de microscopios ópticos.

En el microscopio simple (**lupa de mano**), una única lente biconvexa está montada en una estructura que puede aproximarse al ojo. En la actualidad se utiliza la lupa de mano sobre todo para observar la estructura externa, pero algunas de las primeras observaciones detalladas de las células vivas se hicieron con instrumentos provistos de una única lente.

En el **microscopio compuesto**, los rayos de luz son enfocados por el **condensador** sobre una muestra situada en un portaobjetos colocado en la platina del microscopio. A continuación, la luz transmitida a través de la muestra se enfoca mediante dos juegos de lentes (de ahí el nombre de «microscopio compuesto»). La **lente del objetivo** forma una imagen (en el tubo del microscopio) que luego es ampliada aún más por la **lente del ocular**, con lo que se obtiene una imagen muy ampliada.

El material biológico que va a ser examinado en un microscopio compuesto debe ser lo bastante transparente como para que los rayos de luz pasen a su través. Cuando se examinan tejidos voluminosos y partes de órganos, se cortan en las secciones finas. Estas secciones delgadas son, en gran medida, incoloras.

■ **Tabla 1.3**
Las posibilidades de la
microscopía óptica

Tienes que dominar y ser capaz de demostrar estos aspectos de buena práctica

Conocer las partes del microscopio y el cuidado del instrumento (fuente de luz, lentes y mecanismos de enfoque).

Utilizarlo, en primer lugar, a bajo aumento (baja potencia de magnificación) empleando portaobjetos previamente preparados y monturas temporales.

Cambiar a la magnificación de alta potencia, manteniendo el enfoque y examinando diferentes partes de la imagen.

Conocer los tipos de portaobjetos y la preparación de monturas temporales, tanto teñidas como sin teñir.

Por dónde empezar: utilizando un portaobjetos, una gota de agua y un cubreobjetos pueden atraparse pequeñas burbujas de aire debajo del cubreobjetos. Trata de examinar una de estas burbujas de aire a bajo aumento y luego su menisco a gran aumento.

■ **Figura 1.6**
Microscopía óptica

**Utilizando un
microscopio
simple
(lupa)**



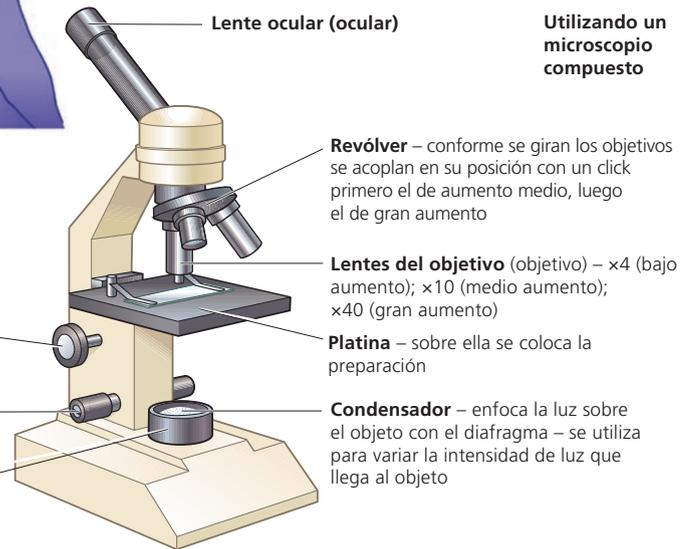
Debes aproximar el objeto que estás estudiando a la lente, y no al revés

Tornillo macrométrico – se utiliza para enfocar los objetivos de bajo y medio aumento

Tornillo micrométrico – se utiliza para enfocar el objetivo de alta potencia

Fuente de luz incorporada

**Utilizando un
microscopio
compuesto**



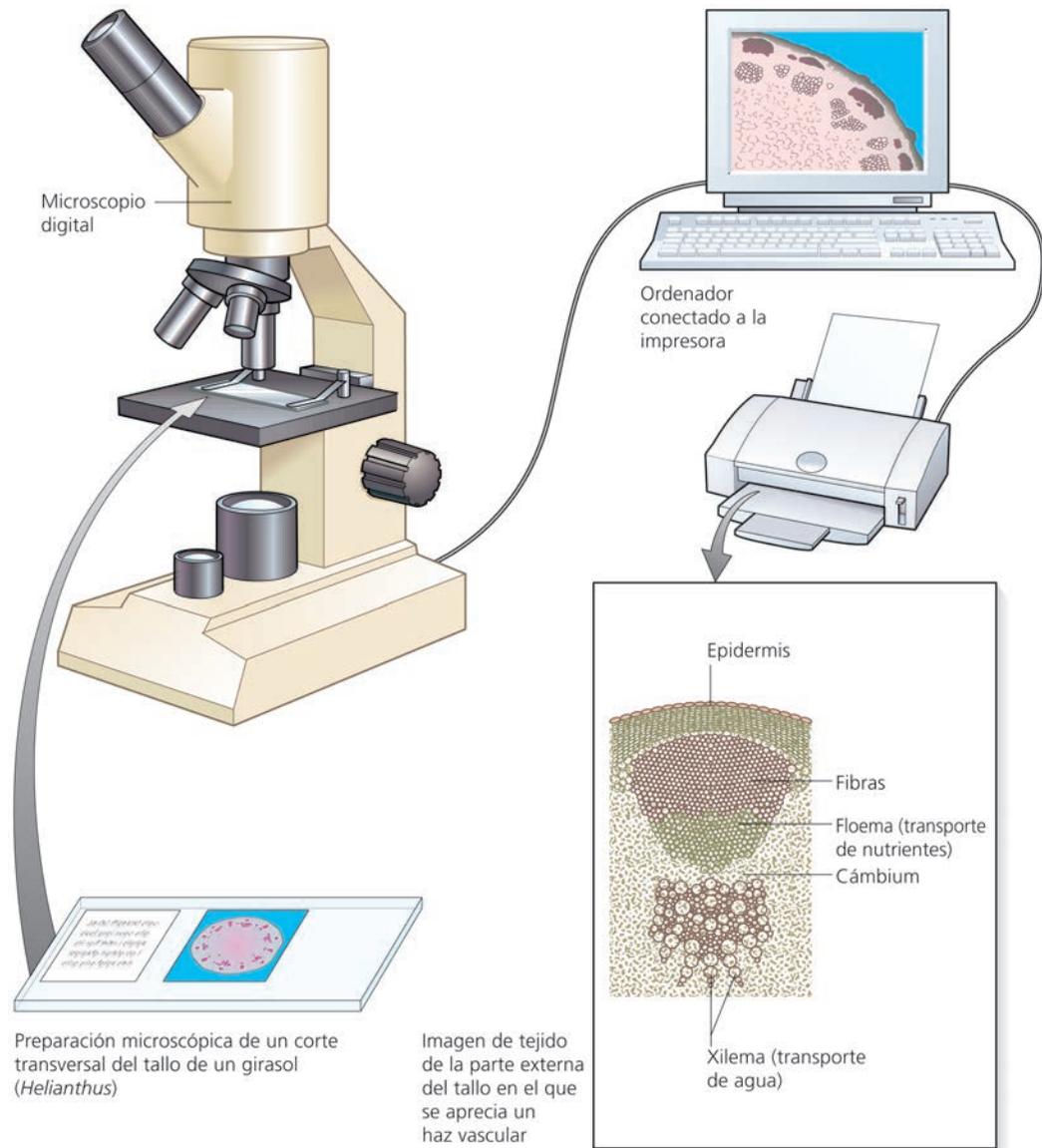
■ **Grabar las observaciones**

Utilizando **técnicas de microscopía digital** (Figura 1.7), las imágenes de las células y los tejidos pueden aumentarse, exponerse, proyectarse y guardarse para su impresión. Se utiliza un microscopio digital o, alternativamente, una cámara de vídeo apropiada conectada mediante un sistema de acople o adaptador al ocular, que reemplaza al ocular del microscopio estándar. Las imágenes se muestran a través de una cámara de vídeo, un monitor de TV o una pantalla de ordenador, y desde este último pueden imprimirse.

Por otra parte, es posible registrar lo que se ve a través del microscopio compuesto mediante dibujos de diversos tipos (Figura 1.9). Para un dibujo simple:

- Utiliza un lápiz afilado HB y una goma de borrar limpia.
- Utiliza una hoja de papel en blanco para dibujar cada espécimen.
- Dibuja contornos nítidos, claros, evitando realizar sombreados o colorear el dibujo (la densidad de las estructuras puede representarse mediante grados de punteado).
- Etiqueta cada dibujo con la información adecuada, como la especie, las condiciones (muestra en vivo o teñida; en caso de que se utilicen tinciones, ten en cuenta la tinción utilizada) y el tipo de sección (transversal o longitudinal).
- Etiqueta tu dibujo de manera apropiada, con entradas que hagan referencia a las estructuras que se muestran, recordando que las líneas de referencia no deben cruzarse.
- Realiza anotaciones (añade notas acerca de su función, papel y desarrollo) si lo consideras apropiado.
- Incluye los aumentos que has utilizado para ver la muestra.

■ **Figura 1.7**
Microscopía digital

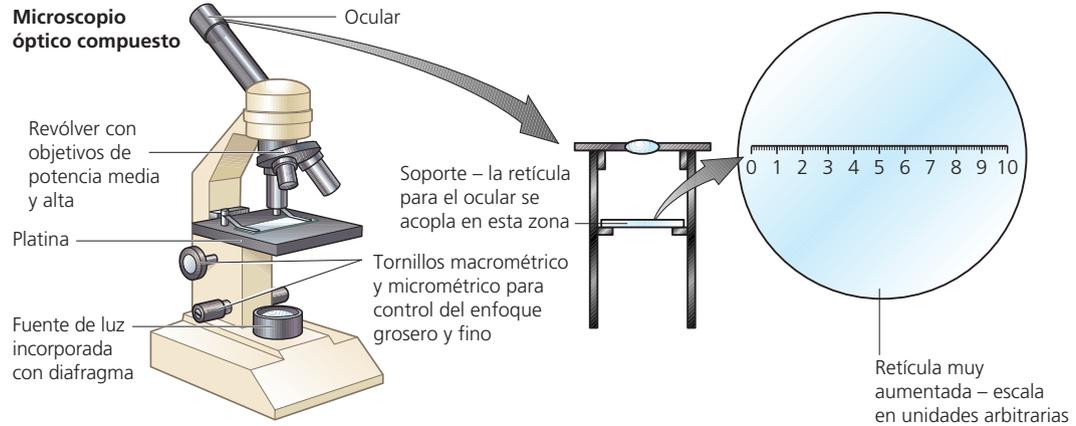




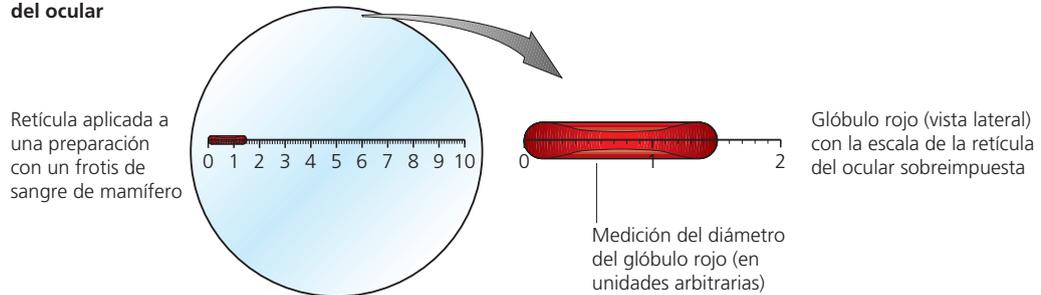
Medición de objetos microscópicos

El tamaño de una célula puede medirse con el microscopio. Una escala transparente, llamada **retícula**, está montada en el ocular en el plano focal (hay un soporte para colocarla). En esta posición, cuando el objeto en observación está en el foco, también lo está la escala, y entonces el tamaño (por ejemplo, la longitud o el diámetro) del objeto puede ser medido en unidades arbitrarias. A continuación se calibra la escala de la retícula utilizando un **micrómetro** (una pequeña regla transparente que se coloca en la platina del microscopio en lugar del portaobjetos). Con el ocular y las escalas micrométricas superpuestas, pueden estimarse las verdaderas dimensiones del objeto en micrómetros. La Figura 1.8 muestra cómo hacerlo.

Figura 1.8
Medir el tamaño de las células

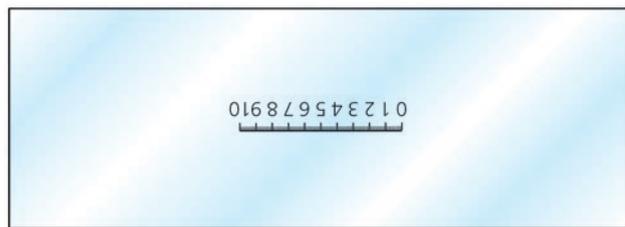


1 Se mide una célula (por ejemplo un glóbulo rojo) alineándola con la escala de la retícula del ocular

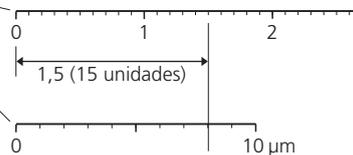


2 Se calibra la escala de la retícula alineando la retícula y la escala del micrómetro

El micrómetro de la platina se coloca sobre la platina en el lugar donde se sitúan las preparaciones y se examina con el mismo aumento



Ahora la escala de la retícula y la escala del micrómetro se superponen



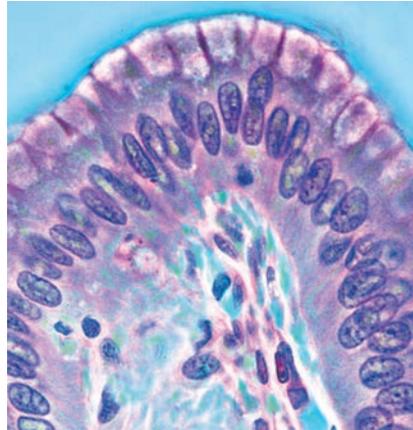
La medición del diámetro de la célula sanguínea se convierte a una medición en micras

En este caso, el glóbulo rojo mide alrededor de 8 micras de diámetro

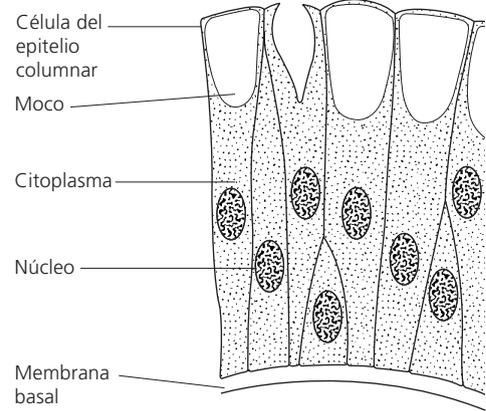
Una vez que se ha determinado el tamaño de una célula, puede añadirse a la micrografía o al dibujo una escala graduada lineal para referenciar el tamaño real de la estructura, como se ilustra en la Figura 1.10.

■ **Figura 1.9** Dibujar la estructura de la célula

Vista (contraste de fases) de la capa de células (endotelio) que recubren la pared del estómago

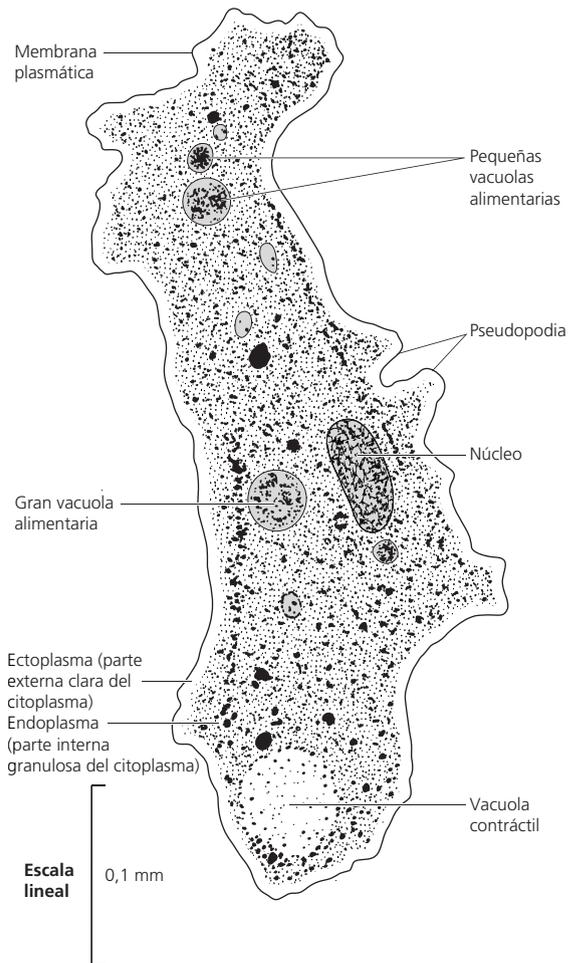


El revestimiento del estómago está formado por un epitelio columnar. Todas las células secretan abundante moco.



Microfotografía de *Amoeba proteus* (especimen en vivo) – microscopía de contraste de fases

Dibujo interpretativo



■ **Figura 1.10** Determinación del tamaño mediante escala lineal

3 Utilizando la escala lineal de la Figura 1.10, **calcula** la longitud máxima observada en la célula de *Amoeba*.

Magnificación (ampliación) y resolución de una imagen

La **magnificación** es el número de veces que una imagen es más grande que el original. La magnificación (ampliación) obtenida con un microscopio compuesto depende de las lentes que se utilicen. Por ejemplo, utilizando un ocular de $\times 10$ y un objetivo $\times 10$ (aumento medio) la imagen se amplía $\times 100$ (10×10). Al cambiar a un objetivo $\times 40$ (aumento alto) con el mismo ocular, entonces la ampliación es $\times 400$ (10×40). Estos son los aumentos con los que más vas a trabajar en el laboratorio.

En realidad, **no hay límite a la ampliación**. Por ejemplo, si se fotografía una imagen ampliada, a continuación puede realizarse una nueva ampliación fotográficamente. Esto es lo que puede suceder con las microfotografías mostradas en libros y artículos. La magnificación está definida por la fórmula:

$$\text{Aumento} = \frac{\text{Tamaño de la imagen}}{\text{Tamaño de la muestra}}$$

Así, para una célula vegetal específica de $150 \mu\text{m}$ de diámetro, fotografiada con un microscopio y luego ampliada fotográficamente, la magnificación en una fotografía impresa que muestra la célula con un diámetro de 15 cm ($150.000 \mu\text{m}$) es:

$$\frac{150\,000}{150} = 1000$$

Si se realiza una nueva ampliación para mostrar la misma célula con un diámetro de 30 cm ($300\,000 \mu\text{m}$), entonces la magnificación es:

$$\frac{300\,000}{150} = 2000$$

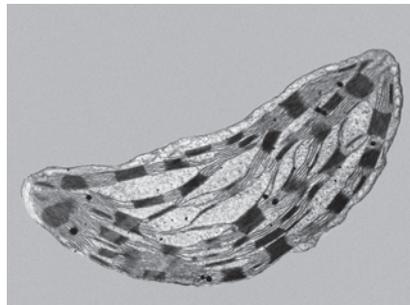
En este caso, el tamaño de la imagen se ha duplicado, pero **el detalle no será mayor**. Por mucho que se agrande la imagen no podrán verse, por ejemplo, detalles de la estructura de la membrana celular. Esto es así porque las capas que componen la membrana de una célula son demasiado delgadas para ser vistas como estructuras independientes utilizando el microscopio óptico (Figura 1.11).

4 **Calcula** la magnificación obtenida con un ocular $\times 6$ y un objetivo $\times 10$.

■ **Figura 1.11** Aumento sin resolución

Cloroplasto aumentado ($\times 6000$)

a) Micrografía electrónica de transmisión



b) Microfotografía obtenida con microscopía óptica



La **resolución** (poder de resolución) de un microscopio es su capacidad para separar objetos pequeños que están muy próximos entre sí. Si dos objetos que están separados no pueden diferenciarse, se ven como un único objeto. Los objetos no se separan simplemente agrandando la imagen. La resolución es una propiedad de las lentes bastante diferente de la ampliación, y más importante.

La resolución está determinada por la longitud de onda de la luz. La luz se compone de longitudes de onda relativamente grandes, pero las longitudes de onda más cortas dan una mejor resolución. Para el microscopio óptico, el límite de resolución es de aproximadamente $0,2 \mu\text{m}$. Esto significa que dos objetos separados menos de $0,2 \mu\text{m}$ se ven como un único objeto.

En el **Apéndice 2: Investigaciones, manejo de datos y estadísticas**, disponible en la página web, se detalla el cálculo de la magnificación lineal y del tamaño real de las imágenes y los objetos.



Enlace con la teoría del conocimiento

El examen microscópico de las células

Para examinar los tejidos vivos con el microscopio suelen cortarse en finas secciones que luego se tiñen. Estos dos procesos pueden alterar la apariencia de las células. ¿Difieren nuestros conocimientos adquiridos con la ayuda de la tecnología de los que percibimos con nuestros sentidos? Si es así, ¿qué podemos hacer al respecto en la práctica?

Tamaño de las células y crecimiento celular

Los materiales necesarios para el crecimiento y el mantenimiento de una célula entran a través de la capa más externa del citoplasma, una membrana llamada **membrana plasmática**. Del mismo modo, los productos de desecho deben salir de la célula a través de la membrana plasmática.

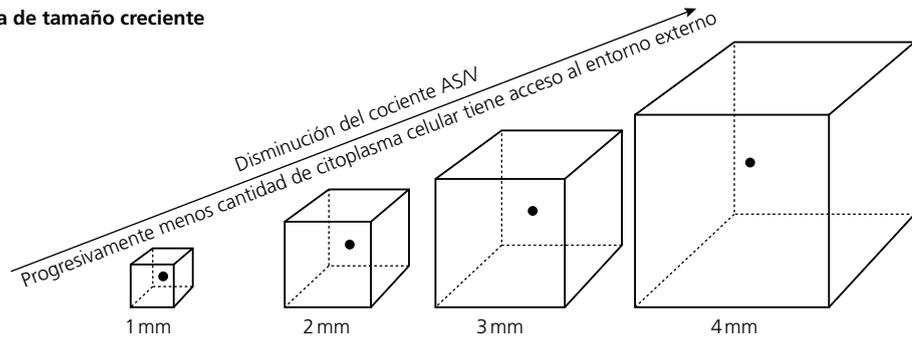
La velocidad a la que los materiales pueden entrar y salir de una célula depende del área de superficie de esa célula, pero la velocidad con que se utilizan estos materiales y se generan productos de desecho depende de la cantidad de citoplasma presente dentro de la célula. Del mismo modo, la transferencia de calor entre el citoplasma y el entorno de la célula está condicionada por el área de la superficie.

Área de la superficie: relaciones de volumen y tamaño de las células

A medida que la célula crece y aumenta de tamaño, se desarrolla una diferencia importante entre la superficie disponible para el intercambio y el volumen del citoplasma en el cual se llevan a cabo las reacciones químicas vitales. El volumen aumenta más rápido que el área de la superficie, y el **cociente área de superficie/volumen** disminuye (AS/V, Figura 1.12). Así, conforme aumenta el tamaño de una célula, menos citoplasma tiene acceso a la superficie celular para el intercambio de gases, el suministro de nutrientes y la eliminación de productos de desecho.

Figura 1.12
Efecto del aumento del tamaño sobre el cociente área de superficie/volumen

Célula cúbica de tamaño creciente



Dimensión (mm)	1 × 1 × 1	2 × 2 × 2	3 × 3 × 3	4 × 4 × 4
Área de la superficie (mm ²)	6	24	54	96
Volumen (mm ³)	1	8	27	64
Cociente área de superficie/volumen	6/1 = 6	24/8 = 3	54/27 = 2	96/64 = 1,5

5 Imagina unas «células» con forma de cubo con 1, 2, 4 y 6 mm de lado.

a Calcula el volumen, el área de superficie y el cociente área de superficie/volumen.

b Considera el efecto sobre el cociente AS/V de una célula conforme aumenta su tamaño.

c Explica el efecto del aumento de tamaño de la célula sobre la eficacia de la difusión de los productos de desecho del citoplasma de la célula.

Dicho de otra manera, cuanto más pequeña sea la célula, más rápido y sencillo es el intercambio de materiales entre su citoplasma y el medio ambiente. Una consecuencia de esto es que las células no pueden crecer indefinidamente. Cuando se alcanza un tamaño máximo, el crecimiento celular se detiene y entonces la célula puede dividirse. El proceso de la división celular se comenta más adelante (página 51).

Metabolismo y tamaño de la célula

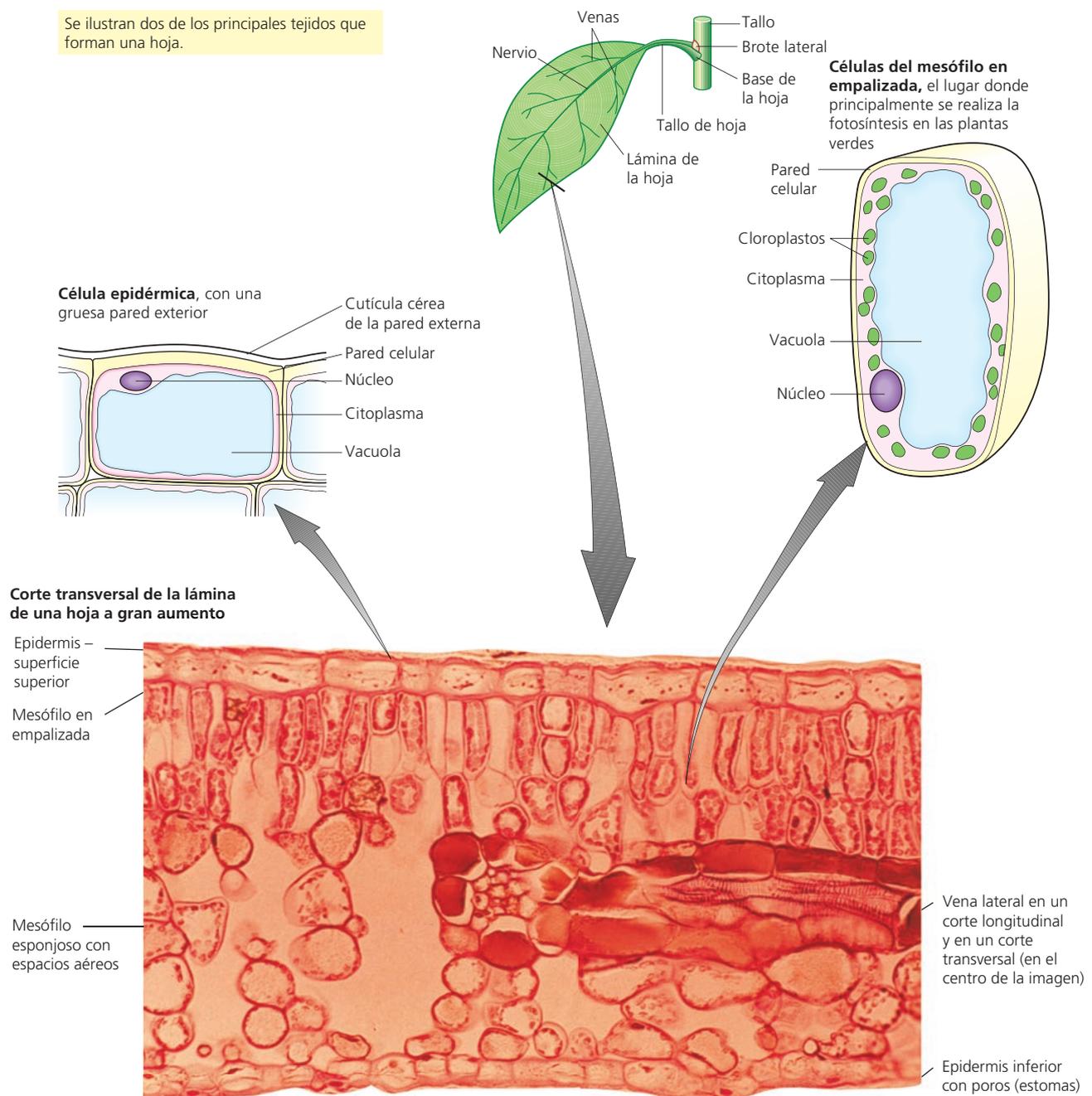
La intensidad de las reacciones químicas que constituyen el metabolismo de una célula no está directamente relacionada con el área de la superficie de la célula, pero sí se relaciona con la cantidad de citoplasma, lo que se denomina masa celular. En resumen, podemos decir que la tasa metabólica de una célula es función de su masa, mientras que el tipo de intercambio de materiales y energía térmica que genera el metabolismo es función del área de la superficie de la célula. El metabolismo se tratará en capítulos posteriores (páginas 63 y 345).

■ Los organismos multicelulares. La especialización y la división del trabajo

Hemos visto que los organismos unicelulares, aunque estructuralmente son simples, llevan a cabo todas las funciones y las actividades vitales dentro de una única célula. La célula se alimenta, respira, excreta, es sensible a las condiciones internas y externas (y puede responder a ellas), puede moverse, y con el tiempo se divide o se reproduce.

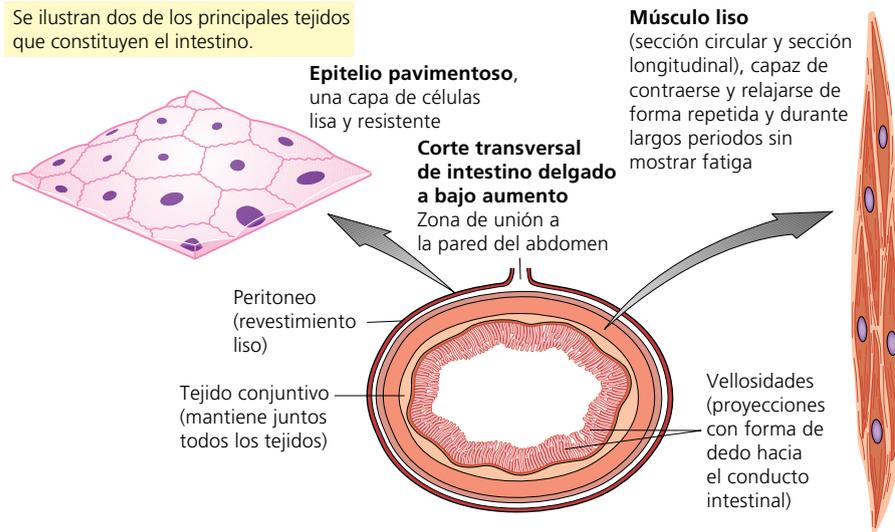
Por el contrario, la mayoría de los organismos multicelulares, como los mamíferos y las plantas con flores, están formados por células que en su mayoría están altamente **especializadas** para realizar un papel o una función particular (Figuras 1.13 y 1.14). Las células especializadas están organizadas en tejidos y órganos. Un **tejido** es un grupo de células similares que están especializadas para realizar una función específica, como por ejemplo el tejido muscular del corazón de un mamífero. Un **órgano** es un conjunto de diferentes tejidos que realizan una función especializada, como el corazón de un mamífero. Por lo tanto, los tejidos y los órganos de los organismos multicelulares están formados por células especializadas.

Se ilustran dos de los principales tejidos que forman una hoja.



■ **Figura 1.13** Tejidos de una hoja

■ **Figura 1.14**
Tejidos de parte
del intestino de los
mamíferos



Control de la especialización celular

Hemos visto que el núcleo de cada célula es la estructura que controla y dirige las actividades celulares. La información necesaria para esto se encuentra en forma de un ácido nucleico, el ADN. El núcleo de una célula contiene el ADN en estructuras filamentosas, los **chromosomas**, que son secuencias lineales de **genes** (página 131). Los genes controlan el desarrollo de cada célula en el organismo maduro. Podemos definir un gen de varias maneras, como:

- Una zona específica de un cromosoma que es capaz de determinar el desarrollo de una característica específica de un organismo.
- Un segmento concreto de la doble hélice de ADN (de cientos o miles de pares de bases de longitud) que codifica una proteína.

Así, cuando una célula se está especializando, o lo que es lo mismo, se está diferenciando, algunos de sus genes están siendo activados y expresados. Estos genes determinan cómo se desarrolla la célula. En el próximo capítulo se revisa tanto lo que sucede durante la expresión génica como el mecanismo por el cual se controlan las reacciones químicas de la célula. Por el momento, solo interesa señalar que el núcleo de cada célula contiene toda la información necesaria para formar todos los tipos de células presentes en un organismo, aunque únicamente sea necesaria una parte concreta de esta información para cada célula y tejido determinados. Qué genes se activan y cómo se especializa una célula dependen del entorno adyacente a la célula diferenciada y de su posición en el organismo en desarrollo.

El coste de la especialización

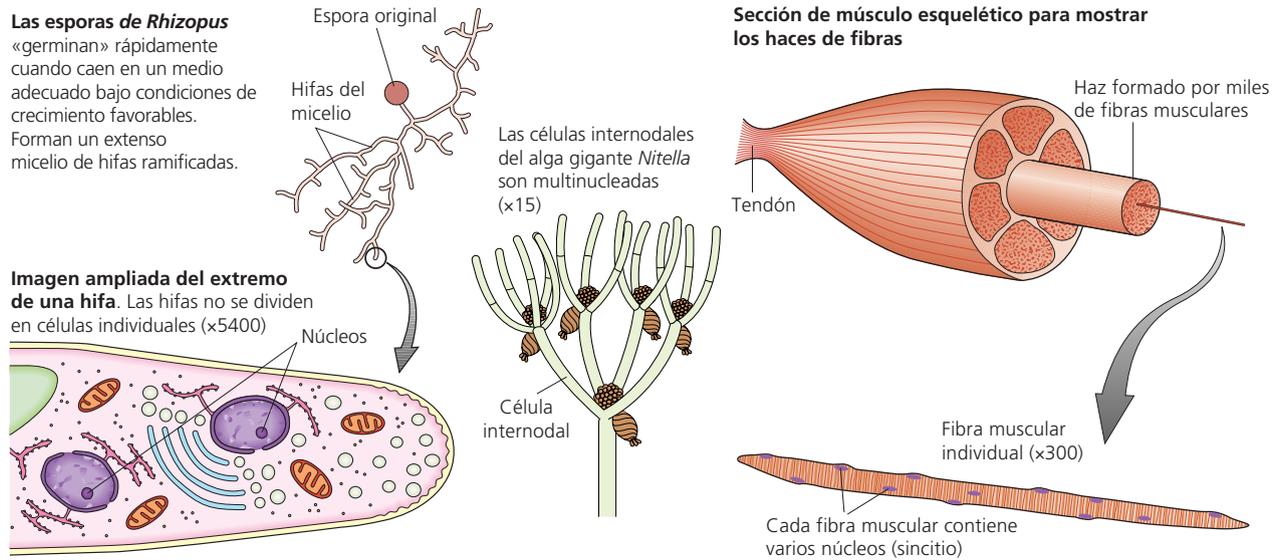
Las células especializadas son eficientes para su función particular, como el transporte, el soporte o la protección. Se considera que las diferencias entre células se deben a la **división del trabajo**. Mediante la especialización se logra una mayor eficiencia, pero esto tiene un precio. Las células especializadas dependen totalmente de la actividad de otras células. Por ejemplo, en los animales, las células nerviosas están adaptadas para el transporte de los impulsos nerviosos, pero dependen de los glóbulos rojos sanguíneos para el aporte de oxígeno, y de las células musculares del corazón para que bombeen la sangre. Esta modificación de la estructura celular para realizar diferentes funciones es otra razón por la que no existe ninguna célula «típica».

Naturaleza de la ciencia

En busca de tendencias y discrepancias

■ La organización acelular, una condición excepcional

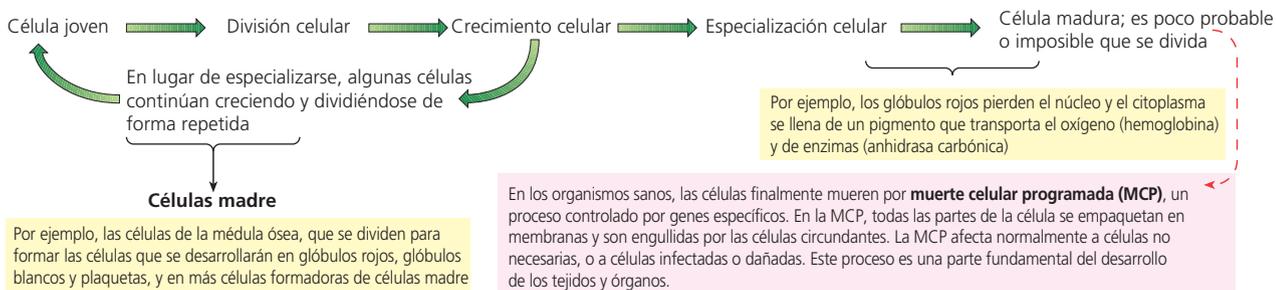
Aunque la mayoría de los organismos se ajustan a la teoría celular, hay excepciones. Además de la organización de los seres vivos en unicelulares y multicelulares, existen algunos órganos y organismos multinucleados que no están formados por células independientes. Este tipo de organización se denomina acelular. Un ejemplo de un **organismo acelular** es el moho *Rhizopus*, en el cual el cuerpo de la «planta» se compone de estructuras finas, similares a hilos, llamadas hifas. Un ejemplo de un **órgano acelular** son las fibras musculares estriadas que forman los músculos esqueléticos de los mamíferos (Figura 1.15). Las células internodales del alga gigante *Nitella* también son multinucleadas.



■ **Figura 1.15** Organización acelular en *Rhizopus*, en las fibras musculares esqueléticas y en *Nitella*

■ La vida de la célula y la naturaleza de las células madre

Los organismos multicelulares comienzan su vida como una única célula que crece y se divide, formando muchísimas células, y estas finalmente forman el organismo adulto (Figura 1.16). Así, las células surgen por división de las células existentes. El tiempo que transcurre entre una división celular y la siguiente se conoce como **ciclo celular**.



■ **Figura 1.16** Vida de una célula y papel de las células madre

En el desarrollo de un nuevo organismo, el primer paso es la división celular continua para producir un pequeño acúmulo de células. Todas estas células pueden sufrir más divisiones, y se conocen como **células madre embrionarias**.

Una **célula madre** es una célula que tiene la capacidad de experimentar una división celular repetida mientras conserva un estado indiferenciado (autorrenovación), y la capacidad posterior para diferenciarse en distintas células maduras (potencia). Las células madre son los componentes básicos de la vida; se dividen y forman células que se desarrollan en los diferentes tipos de células maduras del organismo. Las células madre se encuentran en todos los organismos multicelulares.

En la siguiente etapa del desarrollo embrionario, la mayoría de las células pierden la capacidad de dividirse a medida que desarrollan los tejidos y órganos que componen el organismo, como la sangre, los nervios, el hígado, el cerebro y muchos otros. Sin embargo, algunas pocas células dentro de estos tejidos conservan muchas de las propiedades de las células madre embrionarias, y estas se denominan **células madre adultas**. En la Tabla 1.4 se comparan las células madre embrionarias y adultas.

■ **Tabla 1.4** Diferencias entre las células madre embrionarias y adultas

Células madre embrionarias	Células madre adultas
Células no diferenciadas capaces de sufrir una división celular continua y de desarrollarse en todos los tipos de células de un organismo adulto.	Células no diferenciadas capaces de dividirse, pero dan lugar a una gama limitada de células dentro de un tejido. Por ejemplo, las células madre sanguíneas solo dan lugar a los glóbulos rojos, los glóbulos blancos y las plaquetas.
Constituyen la mayor parte del embrión conforme comienza el desarrollo.	Existen durante el crecimiento y en el adulto, y en la mayoría de los órganos reemplazan las células muertas o dañadas, como en la médula ósea, el cerebro y el hígado.

¿Tienen algún papel las células madre en el tratamiento de ciertas enfermedades?

Si es posible aislar un gran número de células madre y si pueden expandirse en cultivos de células viables, estas células tienen algunas aplicaciones para reemplazar o reparar órganos dañados. Para ello, las células madre deben ser manipuladas bajo condiciones reproducibles, de manera que:

- Continúen dividiéndose en un cultivo celular estéril (son necesarios volúmenes de tejido relativamente grandes).
- Se diferencien en los tipos de células específicas deseadas, como el músculo del corazón.
- Sobrevivan en el cuerpo del paciente después de ser implantadas.
- Se integren en un tipo particular de tejido en el cuerpo del paciente.
- Funcionen correctamente en el organismo durante el resto de la vida del paciente.
- No provoquen ninguna reacción nociva en los tejidos del paciente.

Se han identificado diversas enfermedades en las que la tecnología de las células madre podría proporcionar mejoría o curarlas. En la Tabla 1.5 se comentan algunos ejemplos.

■ **Tabla 1.5**
Ejemplos de enfermedades que pueden tratarse con tecnología de células madre

En la **enfermedad de Stargardt** se produce una lesión de las células sensibles a la luz en la zona de la retina de mayor agudeza visual. Inicialmente no se afecta la visión periférica, pero en la mayoría de los casos lleva a la ceguera. Es una condición hereditaria debida a una mutación de un gen asociado con el metabolismo de la vitamina A en el ojo. Se están realizando ensayos clínicos en humanos con células madre embrionarias para regenerar las células dañadas. Ya se han probado en modelos animales, y en algunos casos se ha logrado una completa mejoría.

La **enfermedad de Parkinson** se debe a la muerte de las neuronas (células nerviosas) situadas en la parte del cerebro medio que controla la actividad muscular involuntaria por medio de una sustancia neurotransmisora llamada dopamina. Ocasiona trastornos del movimiento, con temblores en las manos, rigidez de las extremidades, lentitud de movimientos y problemas de equilibrio.

La **lesión del músculo cardíaco** (muerte de las fibras musculares) puede deberse a un **infarto de miocardio**, o ataque al corazón, y está causada por una interrupción importante del suministro de sangre a algunas zonas del músculo cardíaco.

La **diabetes de tipo 1** ocurre cuando las células β del páncreas son destruidas por el sistema inmunitario del organismo, lo que ocasiona un déficit grave de insulina. La insulina (una hormona) mantiene la concentración de glucosa en la sangre (glucemia) en alrededor de 90 mg/100 cm³. En los diabéticos, la cantidad de glucosa no se controla y suele estar elevada de forma permanente. La glucosa normalmente se excreta con la orina.

Naturaleza de la ciencia

Implicaciones éticas de las investigaciones

■ ¿De dónde proceden las células madre?

Las células madre pueden obtenerse de varias maneras:

- 1 Las células madre embrionarias pueden provenir de los **embriones «sobrantes»** producidos en las clínicas de fertilidad que tratan a las parejas estériles, *siempre que esté permitido por la ley y que los padres estén conforme*. Hoy en día, esto sigue siendo controvertido, y la principal objeción es que el embrión se destruye durante el proceso de recolección de las células madre.
- 2 La sangre extraída del cordón umbilical en el momento del nacimiento (**sangre de cordón**) contiene células indistinguibles de las células madre embrionarias obtenidas como antes se ha descrito. Se recogen muestras de sangre del cordón umbilical (generalmente de 40 a 100 cm³), se extraen las células madre y luego se multiplican en cultivos estériles hasta obtener un número suficiente de células madre embrionarias para fines prácticos. Dado que nacen 100 millones de bebés cada año, esta fuente seguramente llegará a ser importante.
- 3 También se utilizan fuentes de **células madre adultas**. Se han identificado en muchos órganos y tejidos, incluyendo el cerebro, la médula ósea, la piel y el hígado, aunque en cantidades muy pequeñas y en un estado en que no se dividen. Estas células madre se activan de forma natural cuando se lesiona o enferma el órgano donde se encuentran. Las células madre que generan las células sanguíneas se obtienen de la médula ósea y ya se utilizan en diversas enfermedades.

■ Implicaciones éticas de la investigación con células madre

La investigación con células madre genera cuestiones éticas. La **ética** son los principios morales que se considera que deberían influir en la conducta de una sociedad. El campo de la ética tiene que ver con la forma en que decidimos lo que está bien y lo que está mal. Hoy, los avances de la ciencia y la tecnología influyen en muchos aspectos de la vida de las personas, y a menudo plantean cuestiones éticas. La investigación con células madre es solo un ejemplo de ello.

Puedes aprender más acerca de la ética y de cómo se toman las decisiones en el Apéndice 3: *La definición de ética y la toma de decisiones éticas*, en la página web.



6 **Identifica** los puntos que consideres importantes **a favor** y **en contra** de la obtención y utilización de células madre para el tratamiento médico.



■ Mantenerse al día sobre los avances

El tratamiento con células madre embrionarias es controvertido y experimental, y continuamente aparecen nuevos avances terapéuticos y nuevos desafíos, conforme avanza la investigación en muchos países. Puedes mantenerte al día sobre los avances en este y otros aspectos de la biología moderna consultando revistas como *Biological Sciences Review* (www.bsr.manchester.ac.uk) y *Scientific American* (www.sciam.com). También puedes acceder a otras fuentes, como la página web BioNews (www.bionews.org.uk), mediante los buscadores de Internet.

1.2 Ultraestructura de las células

Los eucariotas tienen una estructura celular mucho más compleja que la de los procariontes



■ Microscopía electrónica: el descubrimiento de la ultraestructura celular

Los microscopios fueron inventados simultáneamente en diferentes partes del mundo, en un momento en que la información se transmitía con lentitud. Hoy en día los avances en microscopía y en las comunicaciones han permitido grandes mejoras en la capacidad de investigar y de colaborar, y han enriquecido el desarrollo científico.

El microscopio electrónico utiliza electrones para obtener una imagen ampliada, de la misma manera que el microscopio óptico utiliza la luz. Sin embargo, dado que un haz de electrones tiene una longitud de onda mucho más corta, su poder de resolución es mucho mayor. Cuando se utiliza el microscopio electrónico para estudiar materiales biológicos, el límite de la resolución es de aproximadamente 5 nm. (El tamaño de los nanómetros se ha indicado en la Tabla 1.1, página 2.)

La estructura detallada de los orgánulos celulares solo puede observarse con el microscopio electrónico, y por ello se utiliza para determinar los detalles finos del contenido de las células, de los orgánulos y de las membranas celulares, lo que se conoce en conjunto como la **ultraestructura celular**. La microscopía electrónica ha sido sumamente importante para obtener un detallado conocimiento de la estructura de las células.

En el microscopio electrónico, el haz de electrones es generado por un **cañón de electrones**. El haz de electrones se enfoca mediante **electroimanes**, en lugar de con lentes de vidrio. Puesto que no podemos ver los electrones, el haz de electrones se enfoca sobre una **pantalla fluorescente** para su visualización, o sobre una **placa fotográfica** para obtener imágenes permanentes (Figura 1.17).

■ **Figura 1.17**
Usando el microscopio electrónico de transmisión



Los microscopios electrónicos tienen mayor poder de resolución que los microscopios ópticos. Su aplicación a la biología ha establecido la existencia y la estructura de todos los orgánulos de la célula.

En la **microscopía electrónica de transmisión**, el haz de electrones pasa a través de una sección muy delgada de material. Las membranas y otras estructuras se tiñen con iones de metales pesados que las hacen opacas a los electrones, por lo que en la imagen destacan como áreas oscuras.

En la **microscopía electrónica de barrido**, un estrecho haz de electrones se desliza sobre (barre) la superficie de la muestra. Los electrones que se reflejan o se emiten desde esta superficie son detectados y se convierten en una imagen tridimensional (Figura 1.18; Figura 6.40, página 290; Figura 9.6, página 378).

■ **Figura 1.18**
Micrografía electrónica
de barrido



Glóbulos rojos
(5,7 μm de diámetro)

Crio fractura

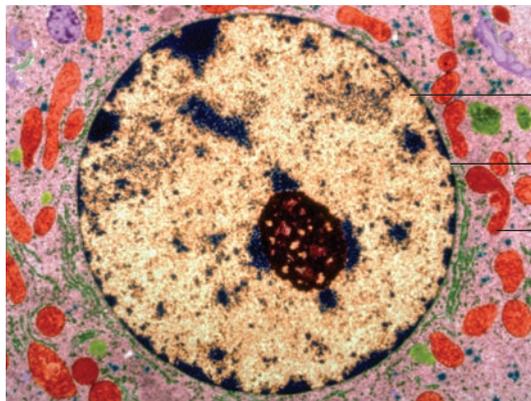
En un **método alternativo de preparación**, el material biológico es congelado *de manera instantánea* en nitrógeno líquido. A la presión atmosférica, este líquido está a $-196\text{ }^\circ\text{C}$, y a esta temperatura no se modifica la forma de los materiales biológicos, ya que el agua presente en ellos se solidifica al instante.

A continuación, el tejido solidificado se fractura al vacío y se permite que las superficies expuestas pierdan parte del hielo; se dice que la superficie se ha «fracturado».

Por último, se hace una réplica de carbono (una forma de «máscara») de esta superficie expuesta y se recubre con un metal pesado para fortalecerla. La máscara de la superficie se examina entonces con el microscopio electrónico. De esta forma se obtiene una micrografía electrónica mediante **crio fractura**.

La Figura 1.19 muestra una comparación del núcleo de una célula tal como se ve con microscopía electrónica de transmisión y mediante crio fractura. *Mira estas imágenes meticulosamente.* La imagen que obtenemos de la estructura del núcleo es coherente; podemos estar seguros de que nuestras observaciones sobre la estructura celular obtenidas mediante microscopía electrónica son realistas.

Microscopía electrónica de transmisión, sección fina



Núcleo de una
célula hepática

Membrana nuclear
(doble membrana)
Membrana nuclear
(con poros)
Citoplasma con
mitocondrias

Réplica de superficie obtenida por crio fractura



■ **Figura 1.19** Micrografías electrónicas mediante sección fina y crio fractura del tejido

7 **Distingue** entre resolución y magnificación.

Enlace con la teoría del conocimiento

Preparación de la muestra

La investigación de las estructuras de las células mediante la observación de micrografías electrónicas de secciones muy finas de tejido (después de un proceso de deshidratación y tinción) plantea el interrogante de si las estructuras observadas están realmente presentes o bien son artefactos. La solución a este problema, antes descrita, es un ejemplo de cómo el conocimiento científico puede requerir múltiples observaciones ayudadas por la tecnología.

Naturaleza de la ciencia

La evolución de la investigación científica sigue a las mejoras en los instrumentos

■ El impacto de la microscopía electrónica en la biología celular

La presencia y la estructura de los orgánulos

El núcleo es la subestructura (orgánulo) más grande de una célula y puede observarse con el microscopio óptico. Sin embargo, la mayoría de los orgánulos no se ven con un microscopio óptico y ninguno es lo suficientemente grande como para poder distinguir sus detalles internos. Gracias al microscopio electrónico se han podido conocer los detalles finos de la estructura celular. En la actualidad se considera a la célula eucariota como una bolsa de orgánulos suspendidos en una matriz líquida, contenida en el interior de una membrana especial, la membrana plasmática.

■ Organización procariota y eucariota

Los seres vivos se han dividido tradicionalmente en dos grupos principales: los animales y las plantas. Sin embargo, la organización biológica es más diversa. La utilización del microscopio electrónico ha llevado al descubrimiento de dos tipos de organización celular, en función de la presencia o ausencia de núcleo.

Las células de las plantas, los animales, los hongos y los protoctistas tienen un gran núcleo. El citoplasma circundante contiene muchos orgánulos membranosos diferentes. Estos tipos de células se denominan **células eucariotas** (que significa «con buen núcleo»).

Por otro lado, las bacterias no poseen un verdadero núcleo y su citoplasma no tiene los orgánulos de los eucariotas. Se denominan **células procariotas** (que significa «antes del núcleo»).

Esta distinción entre células procariotas y eucariotas es una división fundamental, y es más importante que las diferencias entre plantas y animales. En breve volveremos a analizar con detalle la estructura de la célula procariota, eligiendo como ejemplo una bacteria (página 28). Antes es necesario revisar los principales orgánulos de las células eucariotas.

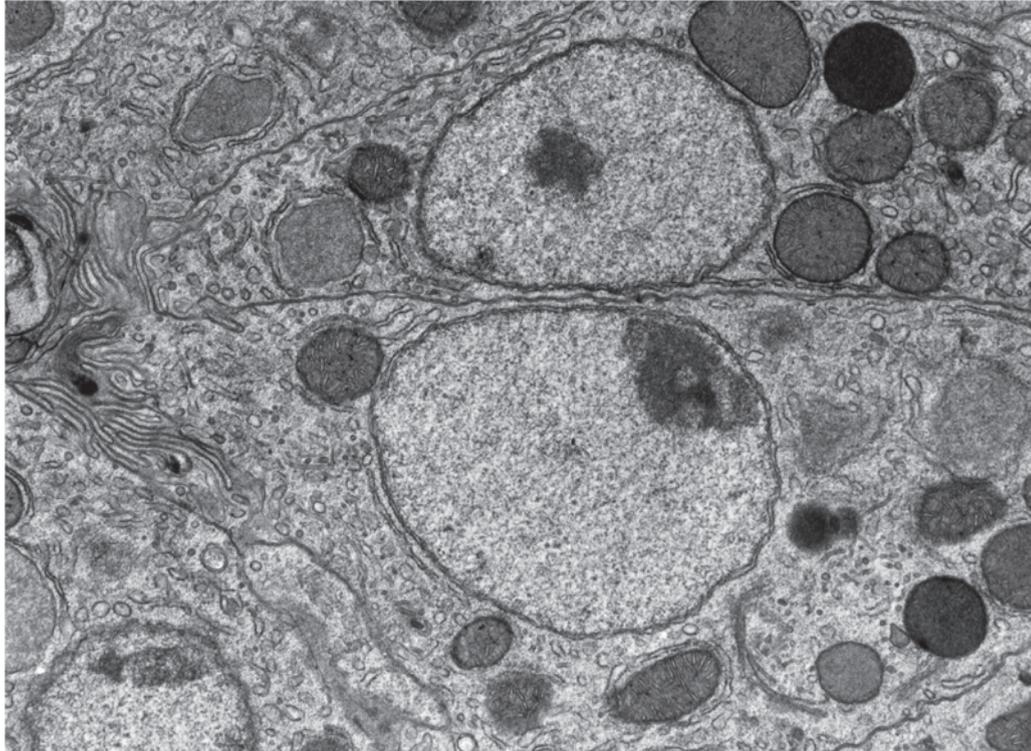
La ultraestructura de la célula eucariota

En la célula viva hay líquido alrededor de los orgánulos. Este líquido es una solución acuosa de productos químicos, llamado **citósol**. Las sustancias químicas del citósol se forman y se utilizan durante las reacciones químicas de los procesos vitales. Todas estas reacciones se conocen en conjunto como **metabolismo**, y las sustancias químicas se denominan metabolitos.

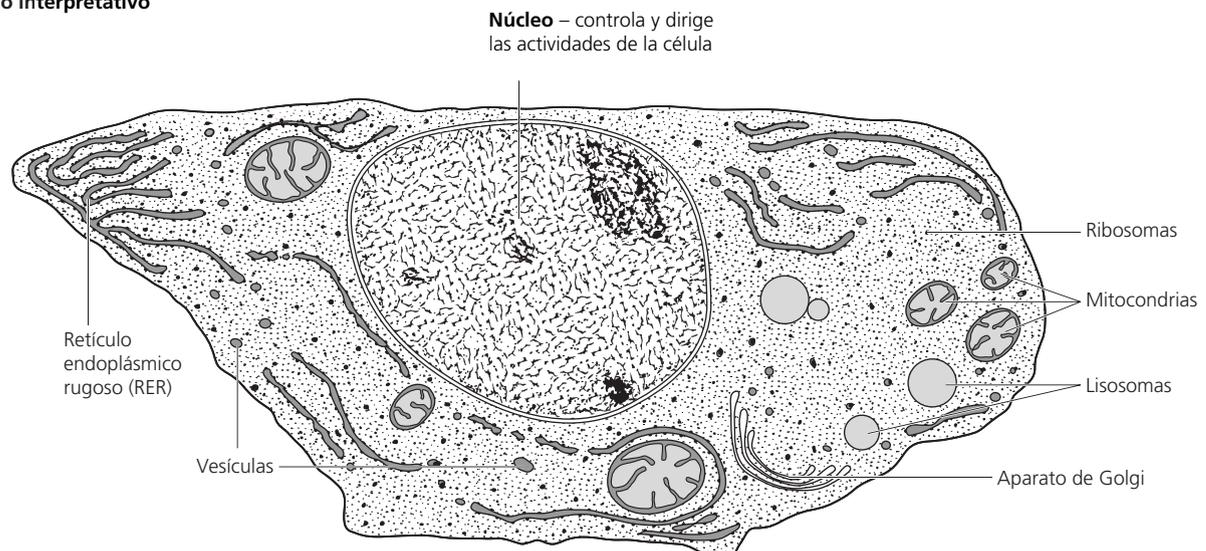
El citósol y los orgánulos están contenidos dentro de la **membrana plasmática**. Esta membrana es una especie de barrera y debe ser atravesada por todos los metabolitos que se mueven entre el citósol y el medio ambiente en el que se encuentra la célula. Volveremos a ver la estructura de la membrana celular y cómo las moléculas entran y salen de las células. A continuación vamos a revisar la estructura y la función de los **orgánulos**. En la Figura 1.20 se muestra la ultraestructura de una célula hepática de mamífero. El dibujo ilustra la aplicación de las reglas de observación de las estructuras microscópicas (página 8).

El conocimiento de los orgánulos se ha conseguido mediante el estudio de micrografías electrónicas de muchos tipos de células diferentes. El resultado, una imagen detallada de la ultraestructura de las células animales y vegetales, se encuentra representado esquemáticamente en una célula general en la Figura 1.21.

Micrografía electrónica de células hepáticas (x17500)



Dibujo interpretativo

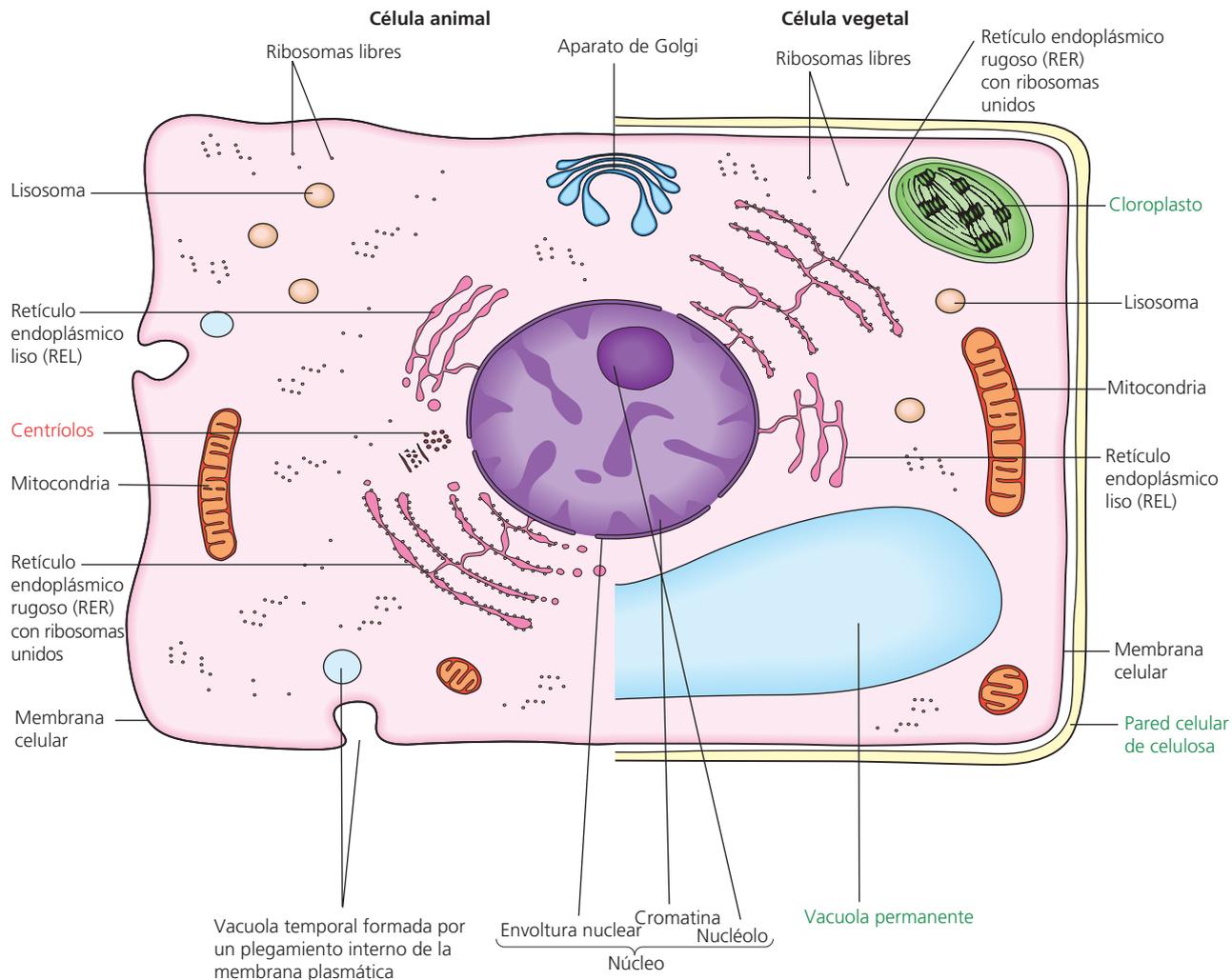


■ Figura 1.20 Micrografía electrónica de una célula de hígado de mamífero con el dibujo interpretativo (x17500)

Introducción a los orgánulos

1 Núcleo

El aspecto del núcleo en una micrografía electrónica se muestra en la Figura 1.19 (página 18). El núcleo es el orgánulo más grande en la célula eucariota, y normalmente tiene de 10 a 20 μm de diámetro. Está rodeado por una membrana de doble capa, la **envoltura nuclear**, que contiene muchos poros. Estos poros son pequeños, de alrededor de 100 μm de diámetro, pero son tan numerosos que representan alrededor de un tercio de la superficie de la membrana nuclear. Esto sugiere que la comunicación entre el núcleo y el citoplasma es importante.



■ **Figura 1.21** Ultraestructura de la célula eucariota animal y vegetal

El núcleo contiene los **cromosomas** , unas estructuras similares a filamentos que son visibles en el momento en que el núcleo se divide (página 142); el resto del tiempo, los cromosomas aparecen como una red difusa llamada **cromatina** .

Además, en el núcleo están presentes uno o más **nucléolos** . Un nucléolo es un cuerpo pequeño, redondeado, teñido de oscuro. Es el lugar donde se sintetizan los ribosomas (véase más adelante). La cromatina, los cromosomas y el nucléolo solo son visibles si se tiñen con ciertas tinciones. La actividad habitual del núcleo consiste en el control de la célula y de su comportamiento cuando esta se divide, y se expondrá en la Sección 1.6 (página 51).

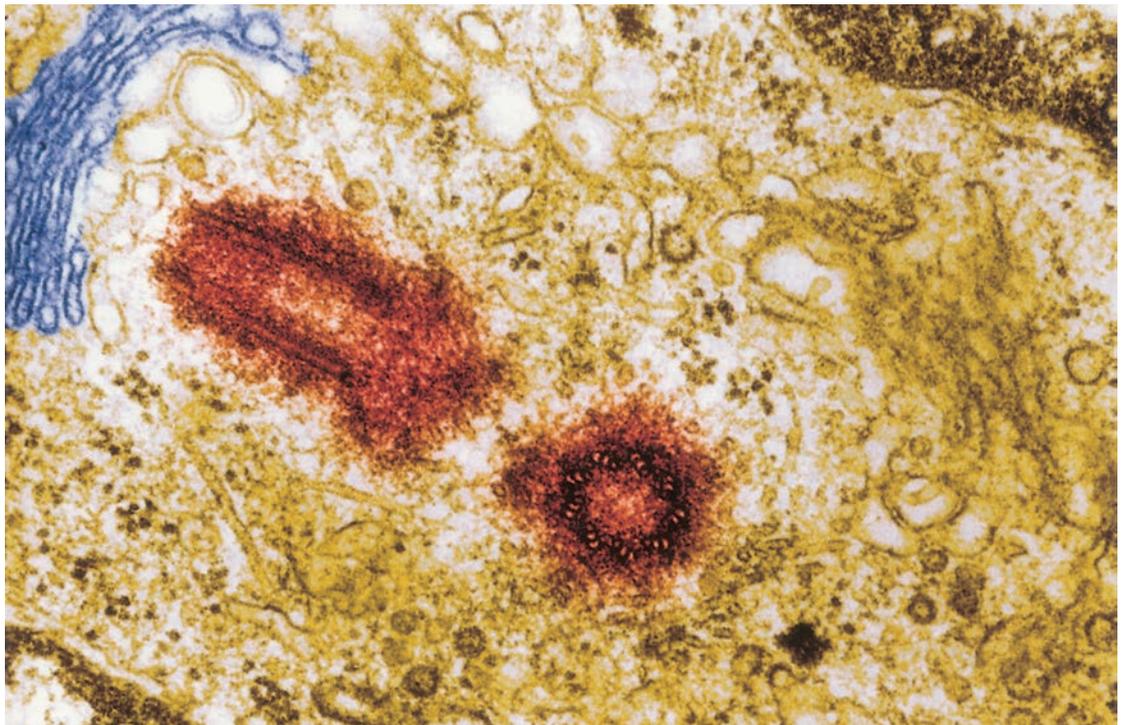
Aquí podemos señalar que la mayoría de las células contienen un núcleo, aunque hay excepciones interesantes. Por ejemplo, carecen de núcleo tanto los glóbulos rojos de la sangre de los mamíferos (página 256) como los túbulos cribosos del floema de las plantas con flores (página 388). Ambos pierden su núcleo a medida que maduran.

2 Centríolos

Un centriolo es un diminuto orgánulo formado por nueve pares de **microtúbulos** (Figura 1.22) dispuestos en el interior de un corto cilindro hueco. En las células animales, una pareja de centriolos se dispone en ángulo recto, justo por fuera del núcleo, y forma el **centrosoma** . Antes de dividirse una célula animal, los centriolos se replican, y su papel es formar las fibras del huso mitótico, la estructura encargada del movimiento de los cromosomas durante la división nuclear.

Los **microtúbulos** son cilindros huecos rectos no ramificados de solo 25 μm de ancho. Las células de todos los eucariotas, ya sean plantas o animales, tienen un sistema bien organizado de microtúbulos que dan forma y mantienen al citoplasma. Los microtúbulos también están involucrados en el movimiento de otros componentes celulares dentro del citoplasma, guiándolos y dirigiéndolos. La red de microtúbulos está constituida por una proteína globular llamada tubulina, que se forma y se descompone en la célula conforme los microtúbulos son requeridos en diferentes lugares para distintas tareas.

■ **Figura 1.22**
Centrosoma y centriolos



3 Mitocondrias

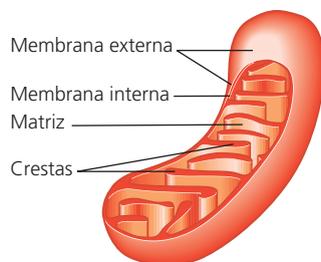
Las mitocondrias aparecen la mayoría de las veces como orgánulos con forma de bastón o cilíndricos en las micrografías electrónicas (Figura 1.23), pero en ocasiones su forma es más variable. Son orgánulos relativamente grandes, típicamente de 0,5 a 1,5 μm de ancho, y de 3,0 a 10,0 μm de largo. Las mitocondrias se encuentran en todas las células y en general son numerosas. Las células metabólicamente muy activas contienen miles de ellas en su citoplasma; por ejemplo, las fibras musculares y las células secretoras de hormonas.

La mitocondria también tiene una doble membrana. La membrana externa es lisa, mientras que la membrana interna se pliega para formar **crestas**. El interior de la mitocondria contiene una solución acuosa de metabolitos y enzimas, que se denomina **matriz**.

La mitocondria es el lugar donde se desarrollan las etapas de la respiración aeróbica (página 118).

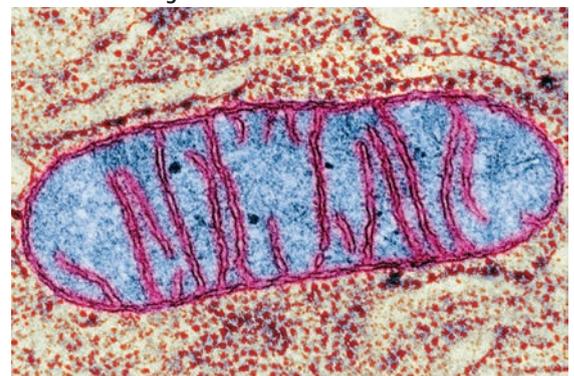
■ **Figura 1.23**
Mitocondria

Mitocondria, corte longitudinal para mostrar la membrana interna y las crestas



En las mitocondrias se encuentran muchas de las enzimas de la respiración, y se forman las moléculas que actúan como «moneda energética», el trifosfato de adenosina (ATP)

Imagen de microscopio electrónico de transmisión que muestra una delgada sección de una mitocondria



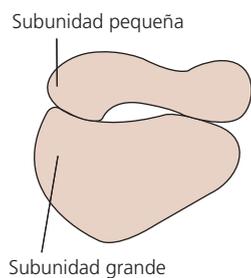
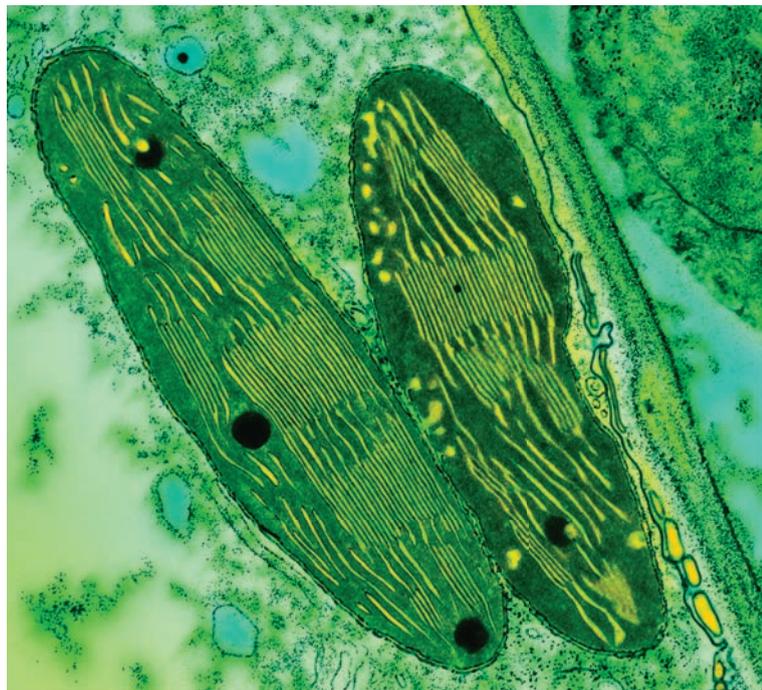
4 Cloroplastos

Los cloroplastos son grandes orgánulos, por lo general de forma biconvexa, de aproximadamente 4 a 10 μm de largo y 2 a 3 μm de ancho. Se encuentran en las plantas verdes, donde la mayoría se producen en las células del mesófilo de las hojas. Una célula del mesófilo puede contener 50 o más cloroplastos. La fotosíntesis, que se trata en el Capítulo 2, es el proceso que se realiza en los cloroplastos.

Mira los cloroplastos en la micrografía electrónica de la Figura 1.24. Cada cloroplasto tiene una doble membrana. La capa externa de la membrana constituye un límite continuo, pero la capa interna está plegada para formar un sistema de membranas ramificadas llamadas laminillas o **tilacoides**. En el interior del cloroplasto, los tilacoides se disponen en pilas circulares aplanadas denominadas **grana** (en singular, **granum**), que tienen el aspecto de una pila de monedas. Es aquí donde se encuentran la clorofila y otros pigmentos. Hay un gran número de grana, y entre ellas se disponen de manera desordenada en una matriz acuosa las membranas ramificadas, que suelen contener pequeños granos de almidón. Esta parte del cloroplasto se denomina **estroma**.

Los cloroplastos constituyen uno de los grupos más grandes de unos orgánulos denominados **plastos, plástidos o plastidios**. Los plastos se encuentran en muchas células vegetales, pero nunca en las animales. Los otros miembros de la familia de los plastos son los **leucoplastos** (plástidos incoloros), en los que se almacena el almidón, y los **cromoplastos** (plástidos de color), que contienen pigmentos no fotosintéticos, como los carotenos, y que se encuentran en los pétalos de las flores y en el tejido de la raíz de las zanahorias.

■ **Figura 1.24**
Cloroplasto



■ **Figura 1.25** Ribosoma

5 Ribosomas

Los ribosomas son estructuras pequeñas, de unos 25 nm de diámetro. Están formados por dos subunidades y en su estructura no existen membranas. Químicamente constan de una proteína y de un ácido nucleico conocido como ARN. Los ribosomas se encuentran libres en el citoplasma y unidos al retículo endoplásmico (retículo endoplásmico rugoso –RER, véase más abajo). También se encuentran dentro de las mitocondrias y en los cloroplastos. El tamaño de los objetos diminutos, como los ribosomas, se mide en unidades Svedberg (S). Esta medida, en lugar de a su tamaño real, hace referencia a su velocidad de sedimentación cuando se centrifugan. Los ribosomas de las mitocondrias y de los cloroplastos son ligeramente más pequeños (70S) que los del resto de la célula (80S). Volveremos a este tema más adelante (página 51).

Los ribosomas son los lugares donde se fabrican las proteínas en las células. En la Figura 1.25 se muestra la estructura de un ribosoma. Hay muchos tipos de células que contienen un gran número de ribosomas. Algunas de las proteínas celulares producidas en los ribosomas tienen funciones estructurales; el colágeno es un ejemplo (página 92). La mayoría de las proteínas de la célula son enzimas, unos catalizadores biológicos encargados de que las reacciones del metabolismo se produzcan rápido en las condiciones encontradas en el citoplasma.

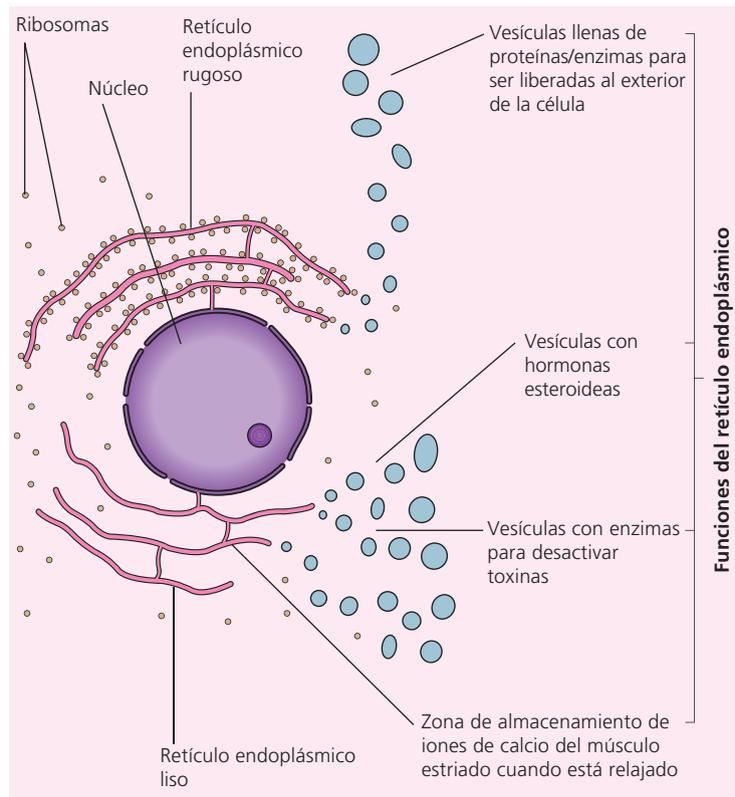
8 Explica por qué el núcleo de una célula de la mejilla humana (Figura 1.3, página 4) puede verse con un microscopio óptico tras realizar una tinción adecuada, pero los ribosomas no.

6 Retículo endoplásmico

El retículo endoplásmico (o endoplasmático) consta de una red de membranas plegadas que forman láminas, tubos o sacos ampliamente interconectados. El retículo endoplásmico «brot» de la membrana externa de la envoltura nuclear, a la que puede permanecer unido. El citoplasma de las células metabólicamente activas con frecuencia está ocupado por el retículo endoplásmico. En la Figura 1.26 puede verse que hay dos tipos distintos de retículo endoplásmico.

- El **retículo endoplásmico rugoso (RER)** tiene ribosomas adheridos. En sus márgenes, se forman vesículas a partir de protrusiones. Una vesícula es un pequeño orgánulo esférico limitado por una membrana simple, cuya base se va estrangulando a medida que se separa. Estos diminutos sacos se utilizan para almacenar y transportar sustancias alrededor de la célula. Por ejemplo, el RER es donde se sintetizan las proteínas que están «empaquetadas» en las vesículas y que luego se liberan fuera de la célula. Las enzimas digestivas se liberan de esta forma.

REL y RER en el citoplasma. con su origen en la membrana externa del núcleo



Micrografía electrónica del RER



Micrografía electrónica del REL



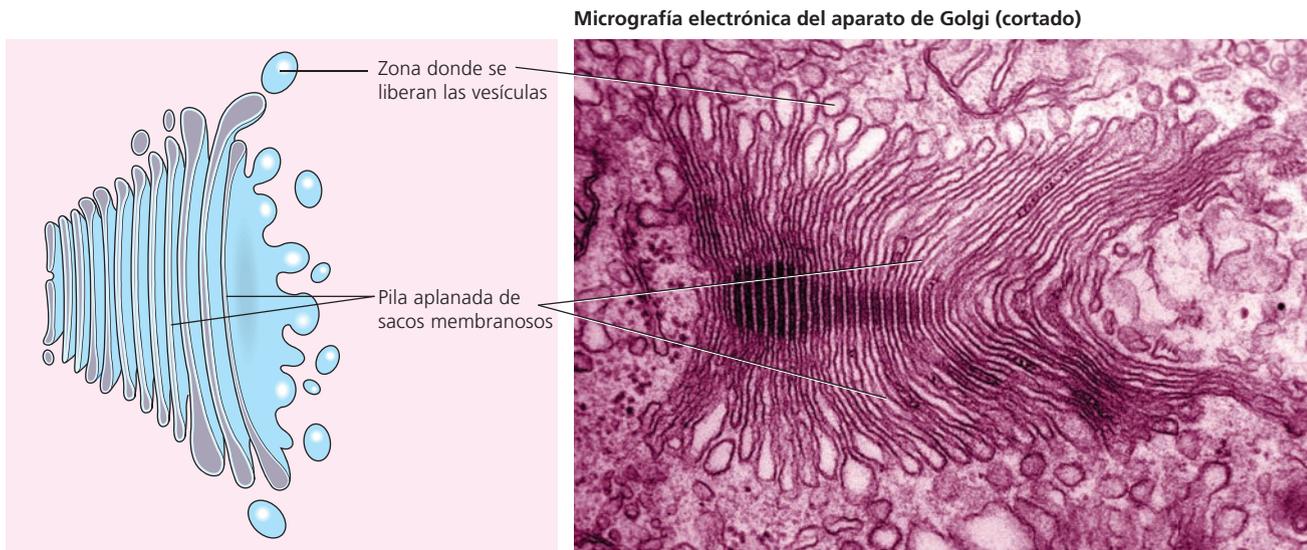
■ **Figura 1.26** Retículo endoplásmico rugoso (RER) y liso (REL)

- El **retículo endoplásmico liso (REL)** no tiene ribosomas. El REL es donde se sintetizan las sustancias necesarias para las células. Por ejemplo, es importante en la fabricación de lípidos. En el citoplasma de las fibras musculares voluntarias, en una forma especial de REL se almacenan los iones de calcio que desempeñan un papel crucial en la contracción de las fibras musculares.

7 Aparato de Golgi

El aparato de Golgi está formado por una colección de sacos membranosos planos apilados uno sobre otro (Figura 1.27). Un lado de la pila de membranas está formado por la fusión de las membranas de las vesículas del REL; en el lado opuesto se forman vesículas a partir de protrusiones en los márgenes que, de nuevo, se estrangulan.

El aparato de Golgi existe en todas las células, pero es en especial abundante en las células metabólicamente activas, por ejemplo en las células secretoras. Es donde se sintetizan sustancias bioquímicas específicas, como hormonas y enzimas. Estas se empaquetan en vesículas, que en las células animales pueden formar lisosomas; las de las células vegetales pueden contener polisacáridos para la formación de la pared celular (página 78).

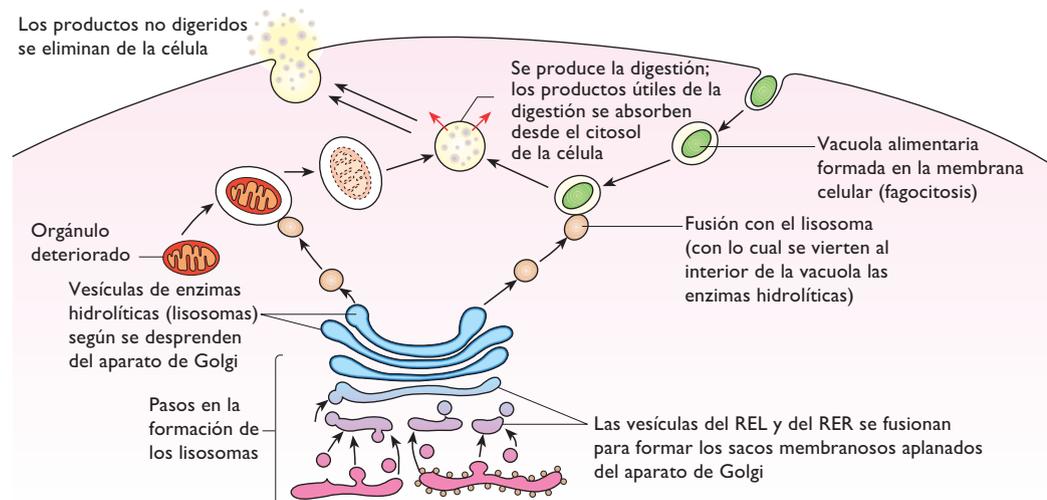


■ **Figura 1.27** Aparato de Golgi

8 Lisosomas

Los lisosomas son pequeñas vesículas esféricas rodeadas por una membrana simple (Figura 1.28). Contienen una mezcla concentrada de enzimas «digestivas», que se conocen como enzimas hidrolíticas. Se producen en el aparato de Golgi o en el RER.

■ **Figura 1.28** Lisosomas



Los lisosomas participan en la degradación del contenido de las vacuolas «alimentarias». Por ejemplo, las bacterias nocivas que invaden el cuerpo son absorbidas (engullidas) en pequeñas vacuolas por unos glóbulos blancos especiales, denominados macrófagos, que forman parte del sistema de defensa del organismo (Capítulo 6).

Cualquier material extraño o partícula de alimento incluido en ellas es fragmentado. Esto ocurre cuando los lisosomas se fusionan con la vacuola. Los productos de la digestión pasan luego al líquido del citoplasma. Los lisosomas también destruyen así los orgánulos dañados.

Cuando un organismo muere, las enzimas hidrolíticas de los lisosomas de las células que escapan al citoplasma causan la autodigestión del organismo, lo que se conoce como autólisis.

9 Membrana plasmática: la membrana de la superficie celular

La membrana plasmática es una estructura sumamente fina, de menos de 10 nm de espesor. Se compone de una bicapa lipídica en la que se encuentran proteínas incrustadas. Esta membrana tiene una serie de funciones. En primer lugar, conserva el líquido del citosol. También forma la barrera a través de la cual debe pasar cualquier sustancia que entra o sale de la célula. Además, es donde la célula es identificada por las células circundantes.

La estructura detallada y la función de la membrana de la superficie celular se estudiarán en la Sección 1.3 (página 30).

10 Cilios y flagelos

Los cilios y los flagelos son orgánulos que se proyectan desde la superficie de ciertas células. Estructuralmente, los cilios y los flagelos son casi idénticos, y ambos pueden moverse.

Los cilios se encuentran en grandes cantidades en ciertas células, como el revestimiento ciliado (epitelio) de los tubos por los que accede el aire a los pulmones (bronquios), donde se encargan del movimiento del moco a través de la superficie de la célula. El humo de los cigarrillos destruye con el tiempo los cilios de este «árbol bronquial». Los flagelos, en general únicos aunque también pueden verse en pares, se encuentran en las pequeñas células móviles, tales como los espermatozoides.

Las células pueden tener componentes extracelulares

Hemos visto que el contenido de las células está limitado dentro de la membrana plasmática. Sin embargo, las células pueden secretar material fuera de la membrana plasmática; por ejemplo, las células vegetales tienen una pared externa, y muchas células animales secretan glucoproteínas.

La célula vegetal y su pared

La célula vegetal difiere de la célula animal en que está rodeada por una pared. Esta pared es completamente externa a la célula; no es un orgánulo. Las paredes celulares de las plantas están formadas sobre todo por celulosa, un polisacárido sumamente resistente. Las moléculas de celulosa son muy largas y están agrupadas en paquetes llamados microfibrillas (Figura 2.18, página 79).

Las paredes celulares hacen que los límites de las células vegetales sean fácilmente visibles cuando los tejidos vegetales se examinan con el microscopio. La presencia de esta resistente estructura permite que la célula de la planta soporte una gran presión interna debido a la absorción de agua, sin peligro de que la célula explote. Esta es una diferencia importante en el manejo del agua entre las células vegetales y las células animales.

9 Describe cómo el microscopio electrónico ha aumentado nuestros conocimientos sobre la estructura de la célula.

Glucoproteínas extracelulares alrededor de las células animales

Muchas células animales son capaces de adherirse a otras células. Esta propiedad permite que las células formen tejidos y órganos compactos. Otras células animales se disponen en láminas simples o capas, que se unen a una membrana basal situada por debajo de ellas. Esta adherencia se produce gracias a las glucoproteínas secretadas por las células. Las glucoproteínas son moléculas grandes de proteína a las que se unen grandes moléculas de azúcar (denominadas oligosacáridos).

■ Análisis de micrografías electrónicas de células

1 Comparación de los orgánulos celulares

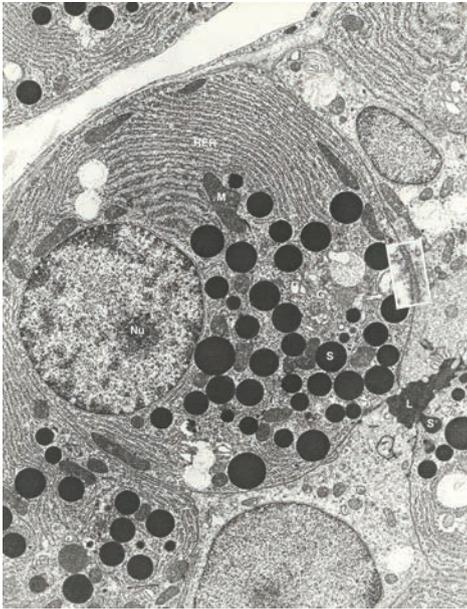
Examina las micrografías electrónicas de las células especializadas animales y vegetales de la Figura 1.29, y luego contesta la pregunta 10.



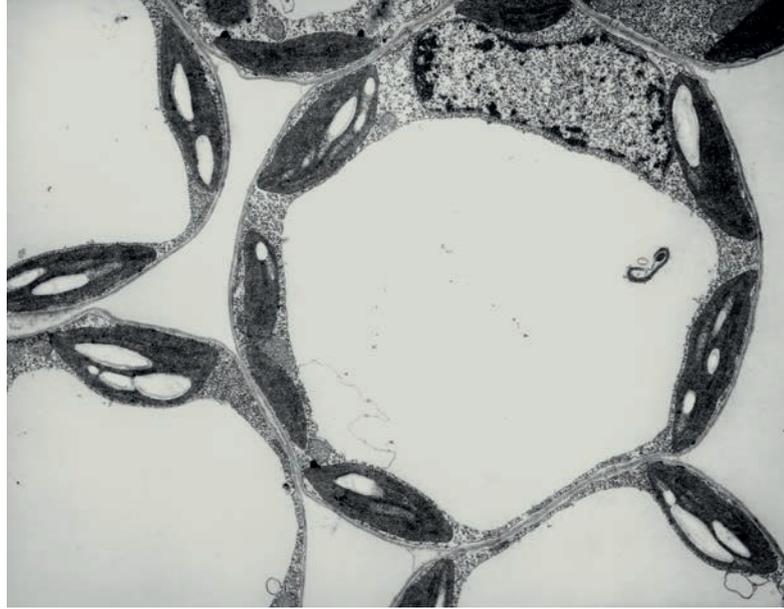
10 Enumera los orgánulos comunes a las células animales y vegetales que se observan en la Figura 1.29. **Añade** en tu lista la principal o principales funciones de estas estructuras. **Enumera** en una lista aparte cualquier orgánulo que observes y que únicamente esté presente en la célula vegetal.

11 Dibuja y anota las estructuras de la micrografía electrónica de la célula del mesófilo en empalizada de la Figura 1.29, utilizando el esquema de la célula animal de la Figura 1.20 como modelo, y siguiendo las instrucciones de la página 8.

Micrografía electrónica de una célula de glándula exocrina del páncreas de un mamífero



Micrografía electrónica de una célula de mesófilo en empalizada



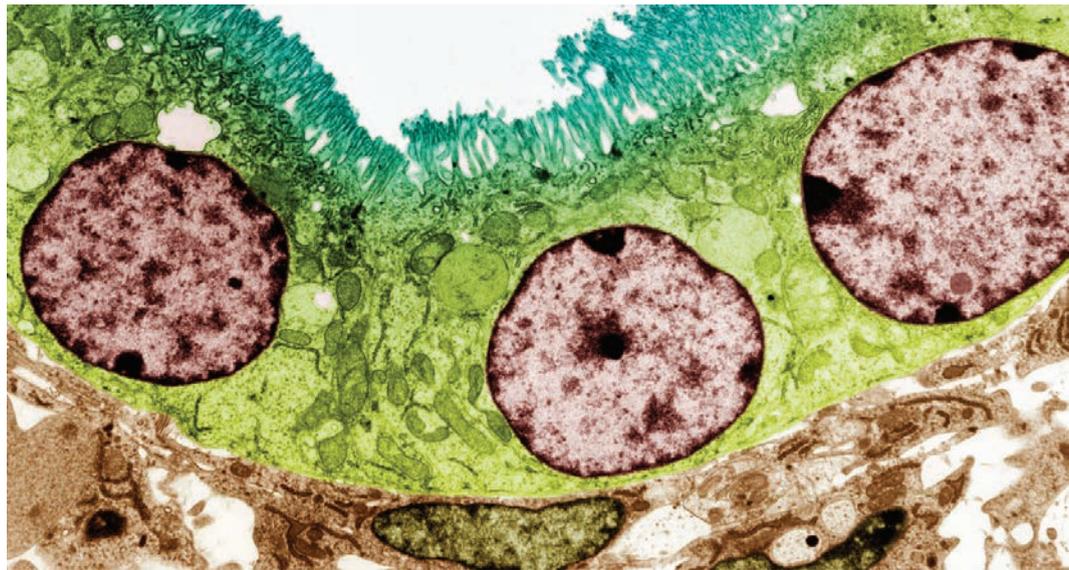
■ Figura 1.29 Micrografías electrónicas de las células animales y vegetales reseñadas



2 Función de las células especializadas

Los orgánulos presentes en una célula especializada, y su número relativo, pueden indicar que desempeñan una función especializada dentro del organismo multicelular en que se encuentran. Considerando esto, examina la célula de la Figura 1.30 y luego contesta la pregunta 12.

■ Figura 1.30
Micrografía electrónica
de una célula
especializada (x4500)



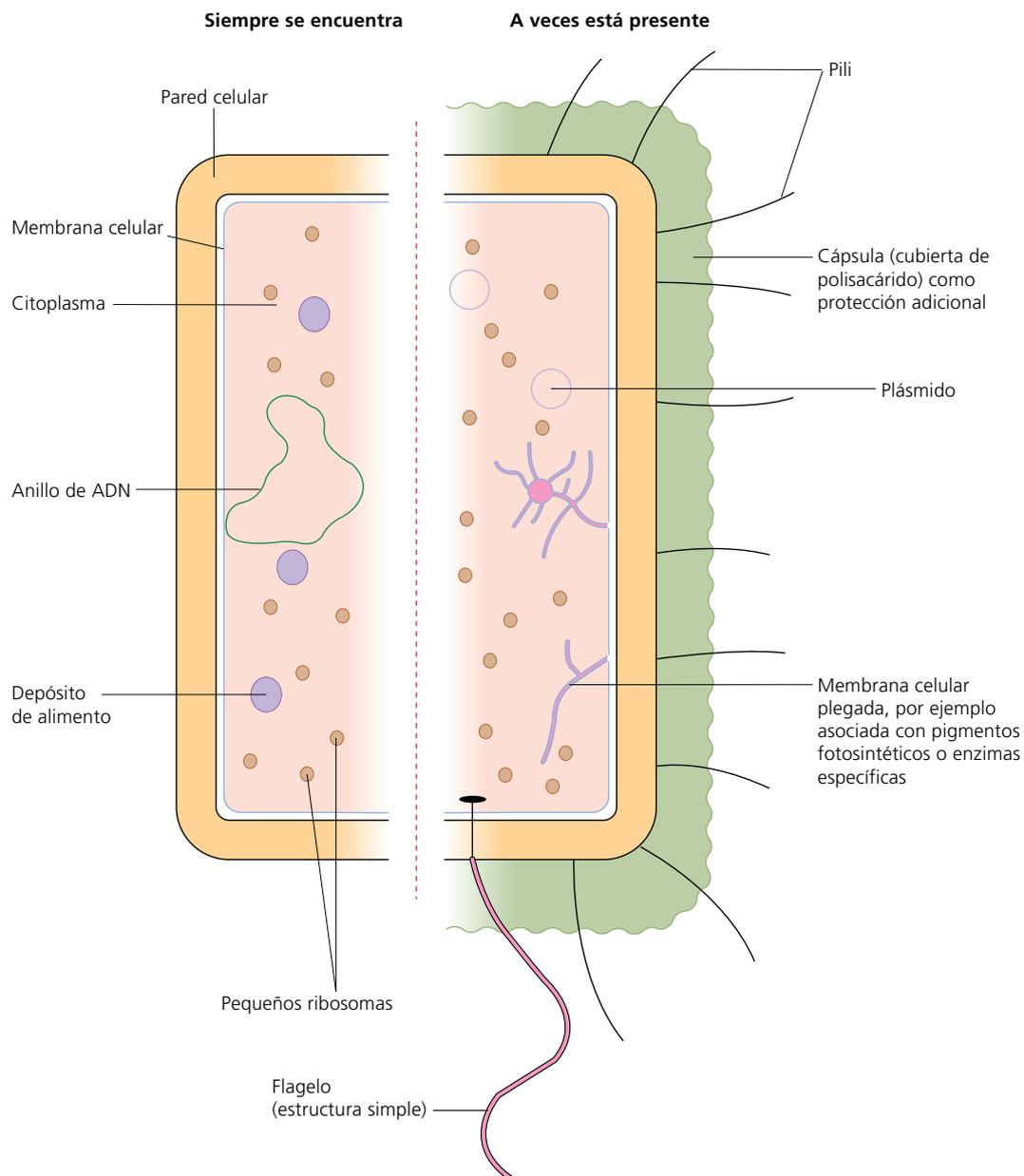
12 Identifica las características estructurales de la célula de la Figura 1.30: su forma, tamaño y orgánulos presentes. En función de estas observaciones, **deduce** de forma razonada el papel especializado de la célula y explica tu razonamiento.

La ultraestructura de las células procariotas

Hemos visto que el uso del microscopio electrónico en biología llevó al descubrimiento de la estructura de las células eucariotas y procariotas (página 19). Las bacterias y las cianobacterias son procariotas. En la Figura 1.31 se muestra la estructura general de una bacteria. Las características distintivas de las procariotas son:

- Son pequeñísimas, aproximadamente del tamaño de los orgánulos individuales que se encuentran en las células eucariotas.
- No contienen un verdadero núcleo, pero poseen un único cromosoma circular en el citoplasma, que se denomina nucleóide.
- Su citoplasma no tiene los orgánulos de las eucariotas.

■ **Figura 1.31**
Estructura de una
bacteria



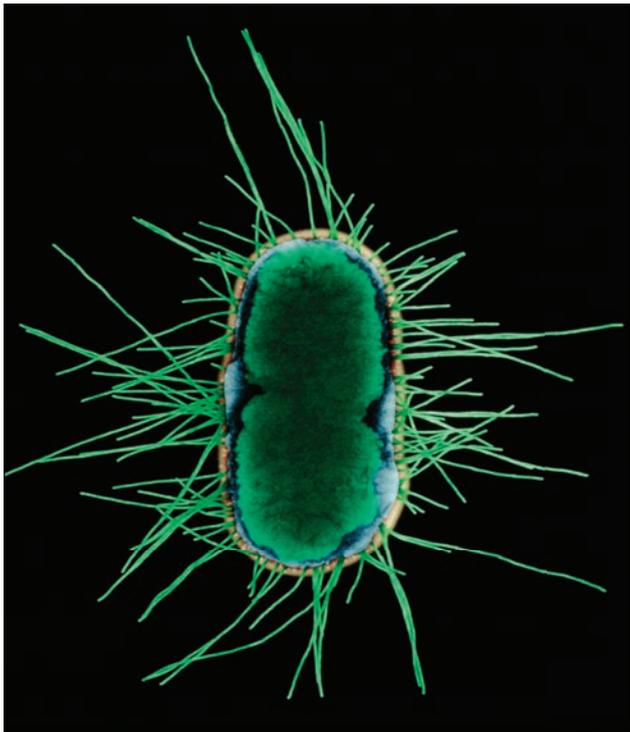
Dibujo de la ultraestructura de las células procariotas basándose en micrografías electrónicas

En la Figura 1.32 se muestra la ultraestructura de *Escherichia coli*, una bacteria habitual en el intestino humano. Se encuentra en gran número en el intestino grueso de los humanos y de otros vertebrados endotérmicos (anteriormente llamados «de sangre caliente»), como los mamíferos. Es un componente importante de las heces de estos animales.

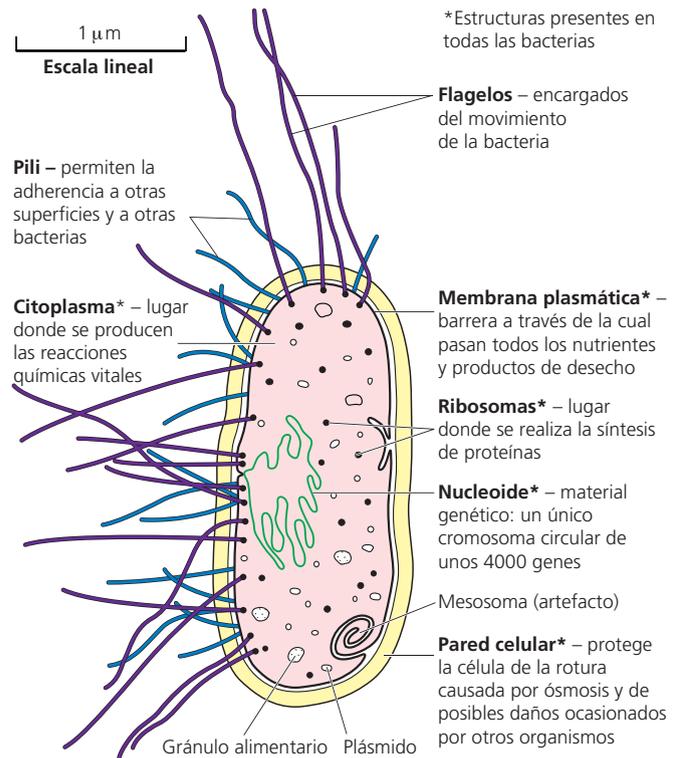
El nombre de este diminuto organismo se debe a un bacteriólogo, el profesor T. Escherich, quien lo bautizó en 1885. Observa la escala en la Figura 1.32. Esta bacteria tiene de 1 a 3 μm de longitud, aproximadamente el tamaño de una mitocondria de una célula eucariota.

Las funciones de cada una de las estructuras presentes (pared celular, membrana plasmática, citoplasma, **pili**, **flagelos**, **ribosomas** y **nucleoide**) aparecen junto a su nombre.

Puedes practicar tus habilidades para dibujar la ultraestructura de una célula eucariota usando la micrografía electrónica de la Figura 1.32.



electron micrograph of *Escherichia coli*



■ **Figura 1.32** Estructura de *Escherichia coli*, junto con un dibujo interpretativo

13 **Calcula**

aproximadamente la magnificación de la imagen de *E. coli* de la Figura 1.32.

■ **Comparación entre las células procariotas y eucariotas**

Al comparar las Figuras 1.32 y 1.20 puede verse que existen diferencias fundamentales entre procariotas y eucariotas, tanto en el tamaño como en la complejidad celular. En la Tabla 1.6 se comparan las células procariotas y eucariotas.

Procariotas	Eucariotas
Por ejemplo bacterias, cianobacterias	Por ejemplo, mamíferos, plantas verdes, hongos
Las células son muy pequeñas, típicamente de 1 a 5 μm de diámetro	Las células son más grandes, típicamente de 50 a 150 μm
Núcleo ausente; hélice de ADN circular en el citoplasma, el ADN no está unido a las proteínas histonas	El núcleo posee una membrana nuclear diferenciada (con poros), con cromosomas constituidos por una hélice de ADN lineal unido a las proteínas histonas
Pared celular presente (peptidoglicano, largas moléculas de cadenas de aminoácidos y azúcares)	Pared celular presente en las plantas (en gran parte de celulosa) y en los hongos (en gran parte del polisacárido quitina)
Pocos orgánulos; carece de estructuras membranosas	Muchos orgánulos rodeados por una doble membrana (por ejemplo, cloroplastos, mitocondrias, núcleo) o por una membrana simple (por ejemplo, aparato de Golgi, lisosomas, vacuolas, retículo endoplásmico)
Las proteínas se sintetizan en los ribosomas pequeños (70S)	Las proteínas se sintetizan en los ribosomas grandes (80S)
Algunas células tienen flagelos simples	Algunas células tienen cilios o flagelos, de 200 nm de diámetro
Algunas pueden fijar el nitrógeno atmosférico y utilizarlo para producir aminoácidos para la síntesis de proteínas	Ninguna puede metabolizar el nitrógeno atmosférico, pero en cambio necesitan nitrógeno una vez integrado en moléculas para formar proteínas a partir de aminoácidos (página 89)

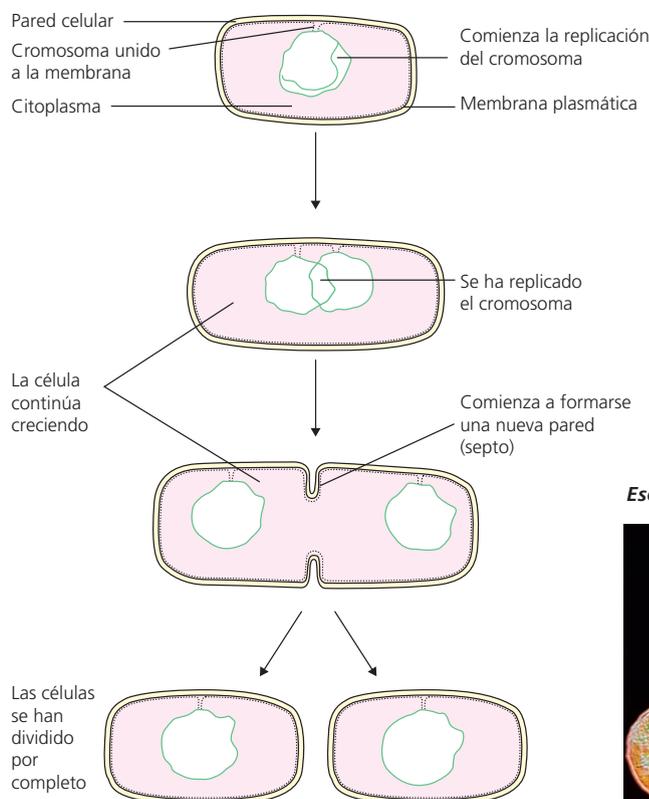
■ **Tabla 1.6** Comparación entre las células procariotas y eucariotas

■ La división celular y la reproducción de las bacterias: el ciclo celular

Las células bacterianas crecen hasta alcanzar su tamaño completo y luego se dividen en dos por un proceso llamado **fisión binaria**. El ciclo completo de crecimiento, desde la nueva célula hasta una nueva división, puede durar tan solo 20 minutos, siempre y cuando se mantengan las condiciones necesarias. *E. coli* es una de las muchas especies que puede reproducirse a este ritmo, al menos inicialmente. Por supuesto, esta tasa de crecimiento no puede mantenerse por mucho tiempo, pero sí ayuda a explicar por qué las bacterias son tan numerosas. Por ejemplo, se estima que un gramo de tierra de jardín contiene cerca de 1000 millones de bacterias vivas, y que puede haber 10 millones de bacterias sobre un cuadrado de piel humana de apenas un centímetro de lado.

Durante el crecimiento, el contenido celular aumenta de tal manera que, después de la división, cada una de las células hijas tiene suficiente citoplasma para realizar su metabolismo y crecer. Antes de la división, el cromosoma circular único, que adopta la forma de una hebra circular de la hélice de ADN, se divide. El proceso de copia, conocido como **replicación**, comienza en una secuencia particular de bases que constituyen el gen que codifica la enzima que desencadena el proceso de replicación. Después de la división del cromosoma, se forma una pared que divide la célula en dos. Cada una de las células hijas tiene una copia del cromosoma (Figura 1.33).

■ **Figura 1.33**
Pasos del ciclo celular y
fisión binaria



Escherichia coli (x14500)



1.3 Estructura de la membrana

La estructura de las membranas biológicas las hace fluidas y dinámicas

Hemos visto que la membrana plasmática es una estructura común de las células eucariotas y procariontas, que mantiene la integridad de la célula (conserva unido el contenido celular). Además, es una barrera a través de la cual pasan todas las sustancias que entran y salen de la célula.

■ La estructura de la membrana plasmática

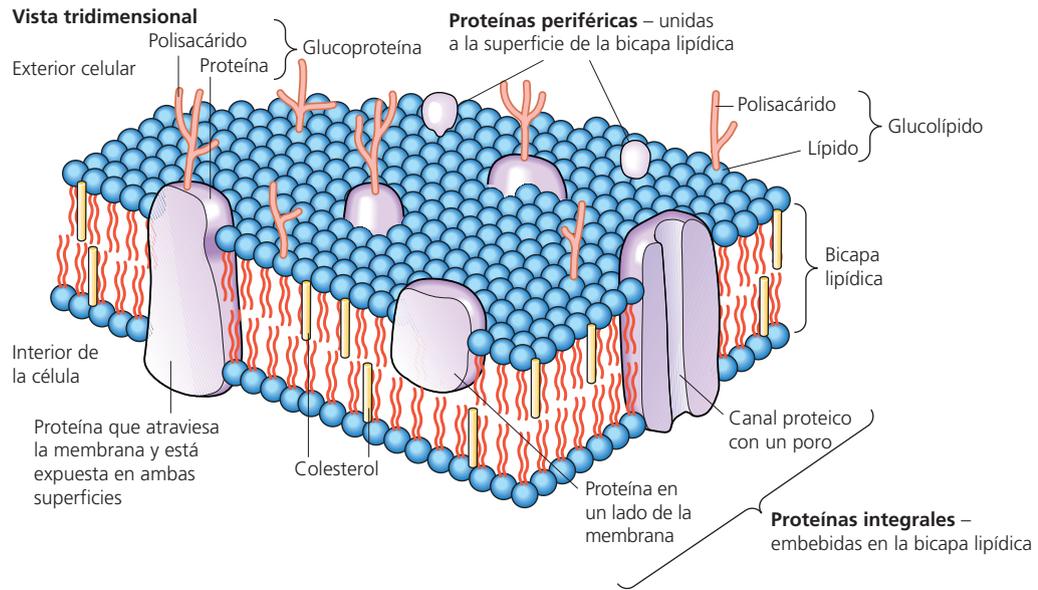
La membrana plasmática está constituida casi en su totalidad por proteínas y lípidos, junto con una cantidad pequeña y variable de hidratos de carbono. La Figura 1.34 muestra cómo estos componentes se integran en la membrana plasmática. Esta estructura molecular de la membrana plasmática se conoce como **modelo del mosaico fluido**. La membrana plasmática se describe como *fluida* porque los componentes (lípidos y proteínas) están en movimiento, y como *mosaico* porque las proteínas se encuentran dispersas con este patrón.

14 Enumera las diferencias entre los cromosomas de una célula eucariota y las de una célula procarionta.

15 Diferencia los siguientes pares de términos:

- Pared celular y membrana plasmática.
- Núcleo y nucleóide.
- Flagelo y pili.
- Centríolo y cloroplasto.

■ **Figura 1.34**
Modelo del mosaico
fluido de la membrana
plasmática



16 Dibuja una sección transversal esquemática del modelo del mosaico fluido de la membrana, utilizando la Figura 1.34 para ayudarte. **Señala** sus partes utilizando estos términos: bicapa de fosfolípidos, colesterol, glucoproteína, proteína integral, proteína periférica.

Los fosfolípidos de la membrana

Los lípidos que forman las membranas son **fosfolípidos**. Su estructura química se muestra en la Figura 1.35 y se explica en detalle en el Capítulo 2, Figura 2.29, página 89.

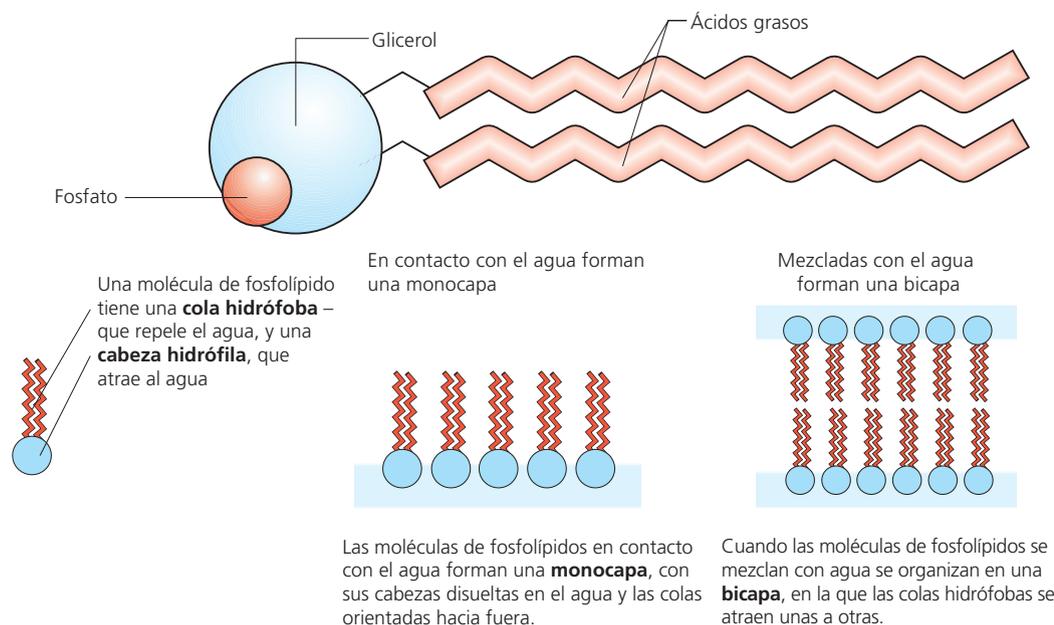
Mira ahora la estructura de los fosfolípidos.

Puedes ver que los fosfolípidos tienen una «cabeza» compuesta por un grupo glicerol a la que se une un grupo fosfato ionizado. Esta parte de la molécula tiene **propiedades hidrófilas** (que significa «amante del agua»). Por ejemplo, se forman fácilmente **enlaces de hidrógeno** entre la cabeza de fosfato y las moléculas de agua (página 69).

El resto de la molécula de fosfolípido consta de dos largos residuos de ácido graso, formados por cadenas de hidratos de carbono. Estas «colas» tienen **propiedades hidrófobas** (que «odian el agua»).

Por lo tanto, los fosfolípidos presentan la característica poco común de ser en parte hidrófilos y en parte hidrófobos. Es decir, son moléculas **anfipáticas**.

■ **Figura 1.35** Molécula de fosfolípido y su respuesta cuando se añade al agua (formación de monocapas y bicapas)



¿Qué consecuencias tiene esta doble naturaleza de los fosfolípidos?

Una pequeña cantidad de fosfolípidos en contacto con una superficie sólida (como por ejemplo una placa de vidrio limpia) forma una burbuja; las moléculas de fosfolípidos permanecen en proximidad y no se dispersan hacia fuera. Sin embargo, cuando se añade una pequeña gota de fosfolípidos al agua, se extiende al instante sobre la superficie (formando una monocapa de moléculas de fosfolípidos). Las moléculas flotan con sus «cabezas» hidrófilas en contacto con las moléculas de agua y con sus colas de hidratos de carbono expuestas hacia arriba y fuera del agua, formando una monocapa de moléculas de fosfolípidos (Figura 1.35). Cuando se añaden más fosfolípidos, las moléculas se disponen como una bicapa, con las colas de hidratos de carbono enfrentadas entre sí. Esta es su disposición en la membrana plasmática.

Además, en la bicapa lipídica, la atracción entre las colas de hidratos de carbono en la parte interna y entre las cabezas hidrófilas de fosfato de glicerol y el agua circundante en la parte externa forma una barrera estable y fuerte.

Las proteínas de la membrana

Las proteínas de la membrana plasmática son **proteínas globulares** (páginas 91-92). Algunas de estas proteínas se encuentran por completo o en parte enterradas en la bicapa lipídica, y se describen como proteínas integrales; otras son superficiales y están unidas a cualquiera de las superficies de la bicapa lipídica, y son conocidas como proteínas periféricas.

Los hidratos de carbono de la membrana

Las moléculas de **hidratos de carbono** de la membrana son cadenas relativamente cortas de polisacáridos. Se localizan solo en la superficie externa de la membrana plasmática. Algunas de estas moléculas se unen a las proteínas (**glucoproteínas**) y otras a los lípidos (**glucolípidos**). En conjunto, se conocen como glucocáliz (o glicocáliz). Sus diversas funciones incluyen el reconocimiento célula-célula, actuar como receptores para las señales químicas y servir de unión entre células para formar tejidos.

El colesterol de la membrana

Se han encontrado bicapas lipídicas que además de fosfolípidos contienen cantidades variables de un lípido bastante inusual: el **colesterol** (página 86). El colesterol tiene el efecto de alterar la estrecha disposición de los fosfolípidos, con lo que aumenta la flexibilidad de la membrana. En breve desarrollaremos este tema.

Naturaleza de la ciencia



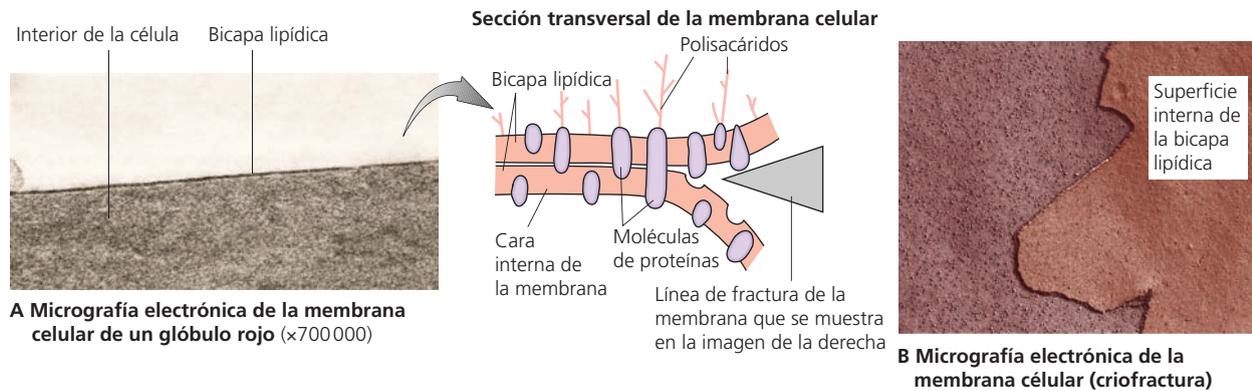
El uso de modelos como representación del mundo real

■ ¿Qué pruebas apoyan este modelo de estructura de la membrana?

Lo que se sabe acerca de la composición y de la estructura de la membrana plasmática se ha elaborado a partir de los datos obtenidos a lo largo del tiempo. A ello contribuyeron los estudios sobre la estructura celular (citología), la bioquímica celular y el comportamiento celular (fisiología celular). Las primeras ideas sobre una «membrana» se basaron en las siguientes observaciones:

- Cuando se rompe la superficie de la célula, el contenido celular se dispersa, y ello implica que hay una membrana que actúa como barrera.
- Los compuestos solubles en agua entran en las células con menos facilidad que los compuestos que se disuelven en los lípidos; esto quiere decir que los lípidos son un componente importante de la membrana celular.
- En presencia de agua (el entorno de la vida), las moléculas de fosfolípidos se disponen como una bicapa, con las colas de hidratos de carbono enfrentadas entre sí, formando una barrera estable y resistente.
- Las proteínas también están presentes en las membranas celulares como uno de sus componentes principales, aproximadamente en cantidad suficiente como para cubrir las dos superficies externas de una bicapa lipídica.

En respuesta a estas pruebas, en 1952, dos científicos, James **Danielli** y Hugh **Davson**, propusieron una estructura de la membrana (que fue revisada en 1954) según la cual una bicapa lipídica estaba recubierta de manera uniforme por proteínas en sus dos superficies, y consideraron que existían poros en distintos lugares de la membrana. Las primeras micrografías electrónicas de secciones de membranas celulares apoyaron este modelo (Figura 1.36 A).



■ **Figura 1.36** Estructura de la membrana plasmática; imágenes de microscopio electrónico (A: micrografía electrónica de la membrana plasmática; B: por criofractura)

Más tarde, en 1972, basándose en pruebas adicionales, dos citólogos, **Singer** y **Nicholson**, propusieron que la estructura de la membrana podía explicarse mediante el modelo del mosaico fluido:

- Los intentos de extraer las proteínas de las membranas plasmáticas indican que, mientras algunas se sitúan en las superficies externas y pueden extraerse con facilidad, otras están enterradas en el interior o se encuentran a través de la bicapa lipídica, y son más difíciles de extraer.
- Los estudios mediante criofractura de las membranas plasmáticas confirmaron que cuando una membrana, de forma casual, se rompe a lo largo de su línea media, algunas proteínas aparecen enterradas en la bicapa lipídica o a través de ella (Figura 1.36 B).
- Los experimentos en los que los componentes específicos de las membranas fueron «etiquetados» mediante reacciones químicas con determinados marcadores (normalmente tinciones fluorescentes) mostraron que algunos componentes moleculares de las membranas estaban continuamente en movimiento; la membrana plasmática podía describirse como resistente, pero «fluida».
- Las bicapas lipídicas contienen moléculas de un lípido poco frecuente, el colesterol, cuya presencia distorsiona la estrecha disposición de la mayor parte de los fosfolípidos de la bicapa; la cantidad de colesterol presente puede variar con la temperatura ambiente a la que está expuesta la célula.
- En la superficie externa de la membrana plasmática, las moléculas de hidratos de carbono con aspecto de antenas forman complejos con algunas de las proteínas (constituyendo **glucoproteínas**) y de los lípidos (formando **glucolípidos**) de la membrana.

Naturaleza de la ciencia

La refutación de las teorías

Esta secuencia de descubrimientos ilustra el papel que desempeñan las pruebas para contradecir conclusiones y supuestos previos. Las pruebas llevan a una nueva hipótesis, aquí representada por un nuevo modelo. El conocimiento científico siempre es provisional y basado en las pruebas disponibles. Puede ser **refutado** en cualquier momento por la aparición de pruebas en su contra.

Enlace con la teoría del conocimiento

La explicación de la estructura de la membrana plasmática ha cambiado a lo largo de los años conforme han salido a la luz nuevas pruebas y formas de análisis. ¿En qué circunstancias es importante aprender teorías que posteriormente fueron refutadas?

17 Define la diferencia entre una bicapa lipídica y la doble membrana de muchos orgánulos.

En consecuencia, se investigaron las funciones de las proteínas de la membrana. Las proteínas que están en parte o por completo enterradas en la bicapa lipídica se describen como **proteínas integrales**; las que están unidas a cualquiera de las superficies de la bicapa de lípidos se conocen como **proteínas periféricas**. Algunas de estas proteínas de la membrana pueden actuar como canales para el transporte de metabolitos, o ser enzimas y transportadores, y otras pueden ser receptores o antígenos. Las que están involucradas en el transporte de moléculas a través de la membrana se comentan en la siguiente sección.

1.4 Transporte de membrana

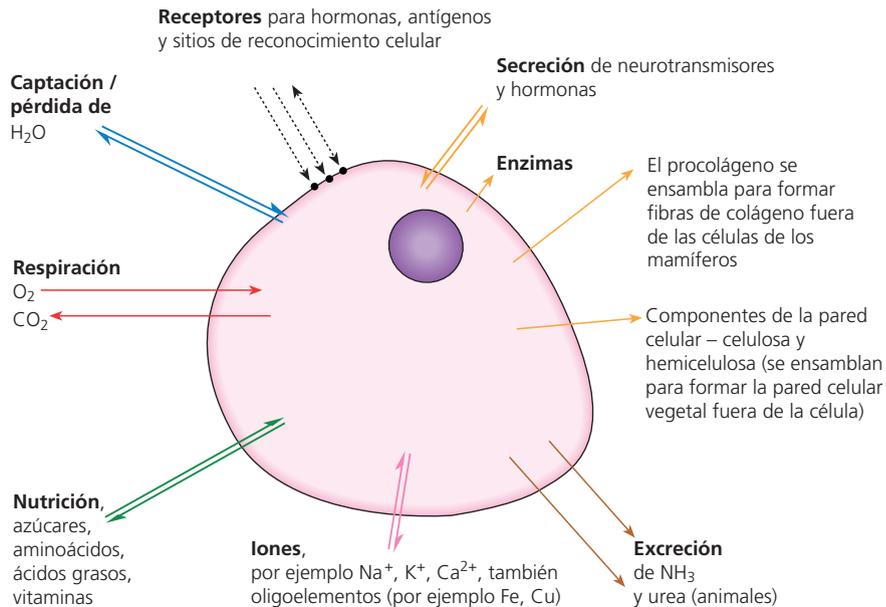
Las membranas controlan la composición de las células por transporte activo y pasivo

El movimiento de las moléculas a través de la membrana plasmática de las células vivas es continuo. Hacia el interior y hacia fuera de las células pasan **agua**, **gases respiratorios** (oxígeno y dióxido de carbono), **nutrientes** como la glucosa, **iones esenciales** y **productos de excreción**.

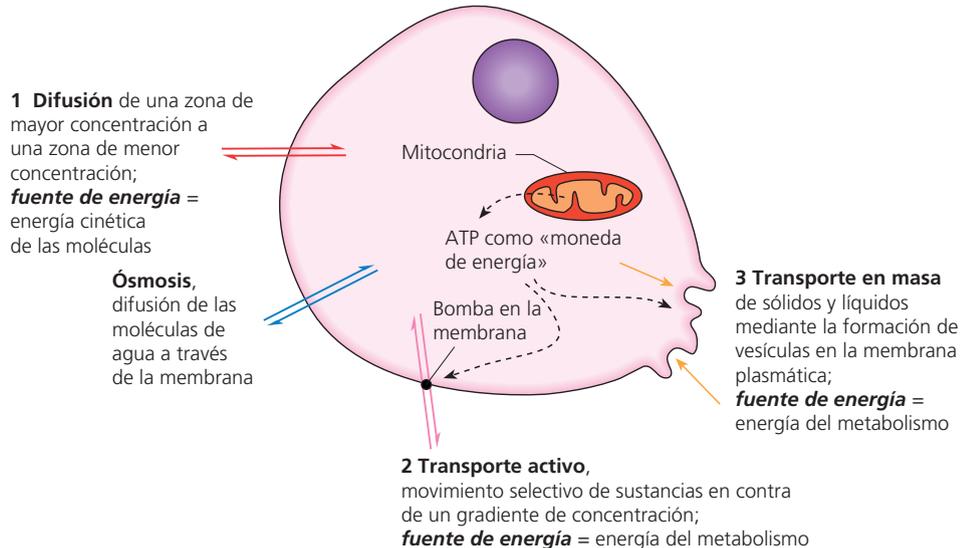
Las células pueden secretar sustancias, como las **hormonas** y las **enzimas**, y pueden recibir **sustancias de crecimiento** y ciertas hormonas. Las plantas secretan las sustancias químicas que componen sus paredes a través de sus membranas celulares, y ensamblan y mantienen la pared situada por fuera de la membrana. Algunas células animales secretan **proteínas estructurales**, como el colágeno, de tal forma que pueden ensamblarse fuera de las células.

Además, la membrana plasmática es el lugar donde la célula es identificada por las células y los organismos circundantes. Por ejemplo, determinados receptores de naturaleza proteica son reconocidos por las hormonas, por las sustancias neurotransmisoras de las células nerviosas y por otros productos químicos enviados desde otras células. La Figura 1.37 es un resumen de estos movimientos, y la Figura 1.38 resume los mecanismos de transporte a través de las membranas, sobre los que tenemos que profundizar.

■ **Figura 1.37**
Movimientos a través de la membrana plasmática



■ **Figura 1.38**
Mecanismos de transporte a través de las membranas



■ Movimiento por difusión

Los átomos, las moléculas y los iones de líquidos y gases están sometidos a continuos movimientos aleatorios. Estos movimientos resultan en la distribución uniforme de los componentes de una mezcla de gases y de átomos, moléculas e iones en una solución. Así, por ejemplo, podemos tomar al azar una pequeña muestra de una solución y analizarla para determinar la concentración de las sustancias disueltas en ella, porque cualquier muestra tendrá la misma composición que el todo. De igual forma, cada vez que tomamos aire, este tiene la misma cantidad de oxígeno, nitrógeno y dióxido de carbono que el conjunto de la atmósfera.

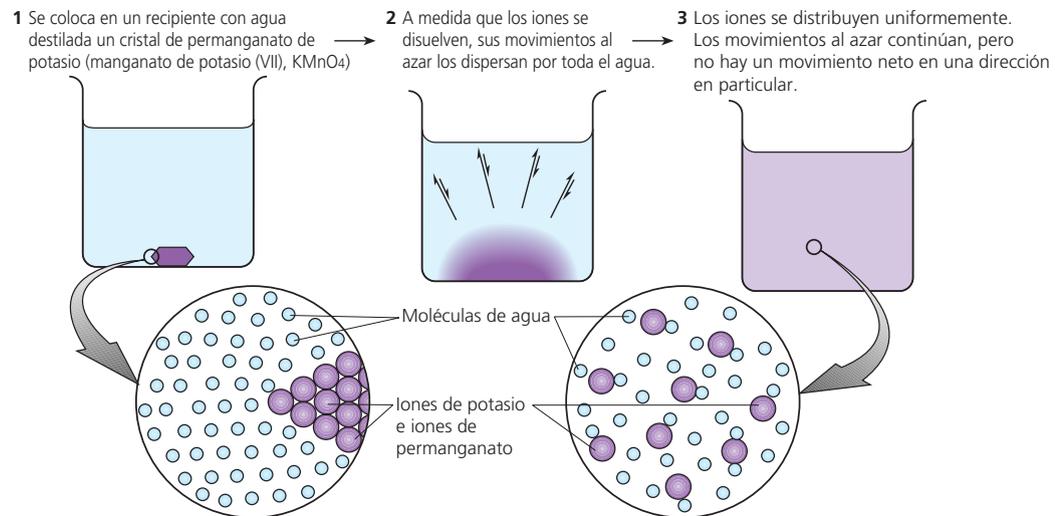
Los movimientos aleatorios continuos de todas las moléculas aseguran una mezcla y una distribución uniformes, con el tiempo, en soluciones y gases.

La difusión es el libre paso de moléculas (y de átomos e iones) de una región de alta concentración a una región de baja concentración.

Cuando en un gas o en un líquido se produce una diferencia de concentración, los movimientos al azar de las moléculas las llevan de una región de alta concentración a una región de baja concentración. Como resultado, las partículas se dispersan de manera uniforme. La energía para la difusión procede de la **energía cinética** de las moléculas. «Cinética» significa que una partícula tiene energía porque está en movimiento continuo.

La difusión en un líquido puede ilustrarse introduciendo un cristal de un mineral de color en un recipiente con agua destilada: incluso sin agitar el agua, los iones se distribuyen uniformemente por toda el agua (Figura 1.39). El proceso lleva su tiempo, en especial si el sólido primero tiene que disolverse.

■ **Figura 1.39**
Difusión en un líquido



■ La difusión en las células

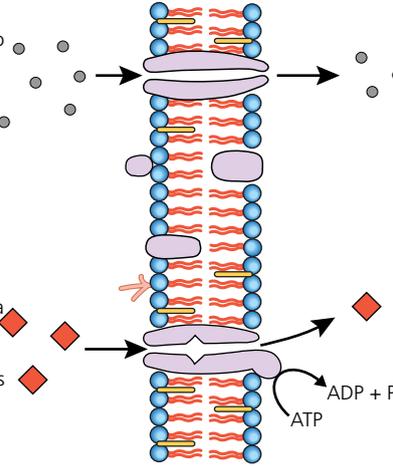
La difusión a través de la membrana celular se produce cuando:

- La membrana plasmática es totalmente permeable al soluto. La bicapa de lípidos de la membrana plasmática es permeable a las sustancias no polares, incluyendo los esteroides y el glicerol, y también al oxígeno y al dióxido de carbono en solución, que difunden rápido mediante este mecanismo (Figura 1.40).

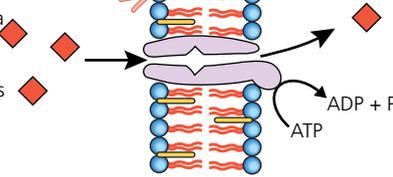
■ **Figura 1.40** *Difusión a través de la membrana plasmática*

1 Canales para el transporte de metabolitos o de agua

Canal proteico para el paso a través de la membrana – cada canal permite el paso de una sustancia específica

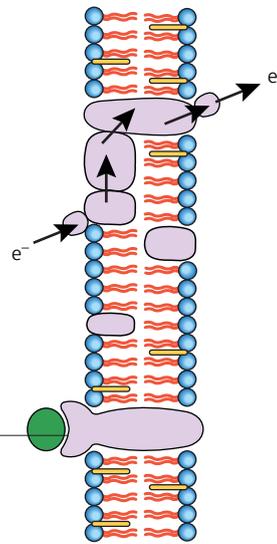


Bomba proteica para el transporte activo a través de la membrana – la energía del ATP se utiliza de manera selectiva para desplazar una (o dos) sustancias específicas a su través



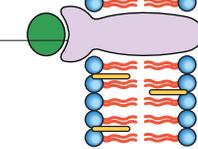
2 Enzimas y transportadores

Proteínas transportadoras de electrones – una cadena formada por proteínas periféricas y proteínas integrales permite que los electrones pasen a través de la membrana



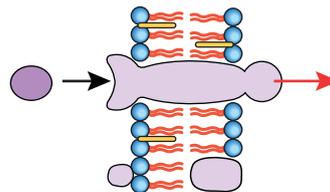
Enzimas localizadas en la membrana – catalizan reacciones en la superficie de la membrana, dentro o fuera de la célula

Sitio activo – la molécula de sustrato se acopla en el sitio activo y desencadena, a continuación, la reacción



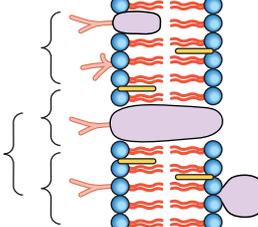
3 Receptores, antígenos, reconocimiento célula-célula y zonas de unión intercelular

Proteína de unión para la fijación de una hormona específica – a continuación se genera una señal que se transmite al interior de la célula



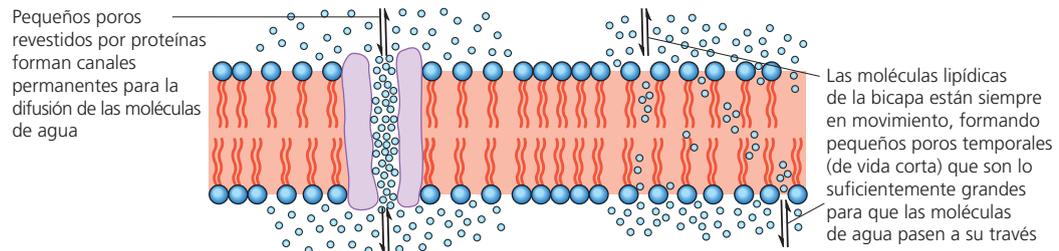
Zona de reconocimiento célula – la fijación puede ocasionar que las células permanezcan unidas

Zonas de unión para la reacción antígeno-anticuerpo (página 276)



- Los poros en la membrana son lo bastante grandes como para que un soluto pase a su través. La difusión de agua a través de la membrana plasmática se realiza por los poros tapizados de proteínas de la membrana, y por los pequeños espacios entre las moléculas de fosfolípidos. Esta última se produce fácilmente cuando la membrana (modelo de mosaico fluido) contiene fosfolípidos con colas de hidratos de carbono no saturados, porque en estas zonas las colas de hidratos de carbono están más espaciadas. En consecuencia, la membrana es especialmente «permeable» al agua, por ejemplo (Figura 1.41).

■ **Figura 1.41** Cómo atraviesan las moléculas polares de agua la bicapa lipídica



- 18 Se proporcionó a los estudiantes cubitos de gelatina ligeramente alcalina de diferentes dimensiones, que contenían un indicador ácido-base que es de color rojo en medio básico y amarillo en medio ácido. Los cubitos se colocaron en una solución diluida de ácido y se midió el tiempo necesario para que cambiase el color de la gelatina de rojo a amarillo.

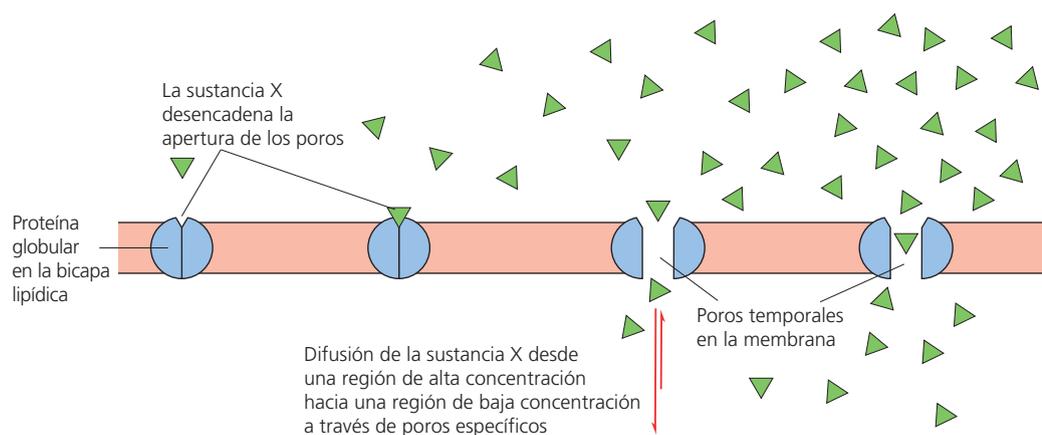
Dimensiones (mm)	Superficie (mm ²)	Volumen (mm ³)	Tiempo (minutos)
10 × 10 × 10	600,0	1000,0	12,0
5 × 5 × 5	150,0	125,0	4,5
4 × 4 × 4	96,0	64,0	4,2
2,5 × 2,5 × 2,5	37,5	15,6	4,0

- Para cada bloque, **calcula** el cociente entre el área de superficie y el volumen (AS/V).
- Traza una gráfica con el tiempo necesario para que se produzca el cambio de color (eje vertical o eje y) frente al cociente AS/V (eje horizontal o eje x).
- Explica** por qué el color cambia más rápidamente en algunos bloques.

Difusión facilitada

En la difusión facilitada, una sustancia que de otro modo no puede difundir a través de la membrana plasmática lo hace como resultado de su efecto sobre unas moléculas concretas que se encuentran en la membrana. En presencia de la sustancia, estas proteínas globulares de la membrana forman poros lo bastante grandes como para permitir la difusión; cuando la sustancia deja de estar presente, se cierran (Figura 1.42). En la difusión facilitada, la energía procede de la energía cinética de las moléculas implicadas, como ocurre en todas las formas de difusión. No requiere energía procedente del metabolismo. Ejemplos importantes de difusión facilitada son el movimiento del ADP hacia el interior de la mitocondria y la salida del ATP de la mitocondria (página 118).

■ **Figura 1.42** Difusión facilitada



Caso práctico: los canales de potasio para la difusión facilitada en los axones

Más adelante investigaremos cómo funcionan los nervios; en la Figura 6.42 (página 292) puedes ver la estructura de una célula nerviosa y su axón. De momento, señalemos que un impulso nervioso se transmite a lo largo del axón de la célula nerviosa gracias a una inversión momentánea de la diferencia de potencial eléctrico en la membrana del axón, provocada por movimientos rápidos de iones de sodio y potasio (página 294). Estos iones pasan por difusión facilitada a través de unos poros en la membrana que se denominan canales iónicos. Estos poros son canales especiales de proteínas globulares que atraviesan la membrana (Figura 1.43), y tienen un canal central que puede abrirse y cerrarse. Un tipo de canal es exclusivamente permeable a los iones de sodio, y el otro, a los iones de potasio.

El canal del potasio es dependiente del voltaje. Esto significa que se abre o se cierra en función de si el potencial de membrana alcanza un determinado umbral. Así, cuando el axón tiene una carga más positiva fuera que dentro, los canales del potasio están cerrados.

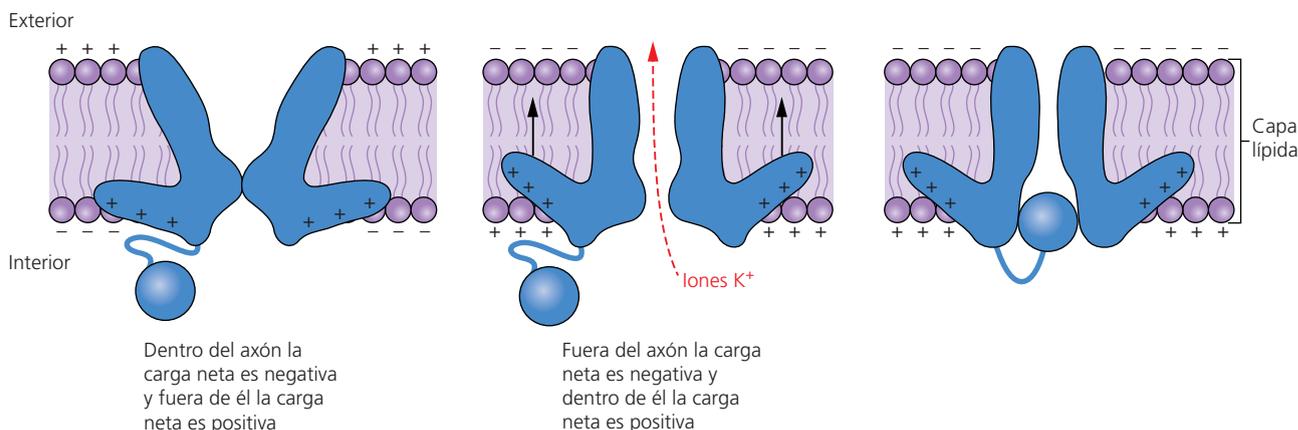
Casi inmediatamente después de transmitirse un impulso, dentro del axón existe una carga positiva algo más elevada y los canales del potasio se abren. Entonces, los iones de potasio pueden salir del axón hacia el fluido exterior, hacia un gradiente electroquímico más bajo.

A continuación, conforme el interior del axón comienza de nuevo a ser menos positivo, se cierra el canal del potasio por la acción de un dispositivo de «bola y cadena». Se cree que la «cadena» es un filamento flexible de residuos de aminoácidos y la «bola» es una proteína globular. Por último, cuando el axón tiene más carga positiva fuera que dentro, el canal del potasio vuelve a cerrarse por completo.

Los canales de K^+ dependientes del voltaje tienen paletas de detección de voltaje cargadas positivamente que normalmente son atraídas hacia la carga negativa de la superficie interior del axón en reposo. En esta posición, el canal se cierra mecánicamente – no pasan iones de K^+ .

Una vez que la membrana se ha despolarizado, las paletas son atraídas por el exterior de la membrana del axón y repelidas por el interior cargado positivamente. En esta posición, se abren las puertas de los canales selectivos y los iones de potasio difunden por un gradiente electroquímico.

Un sistema de «bola y cadena» unido al interior del canal proteico se ajusta dentro del canal abierto (la cadena flexible lo permite) y detiene la difusión de iones de K^+ , mientras que el exterior del axón todavía está cargado negativamente. La bola permanece en esta posición hasta que el interior del axón se carga negativamente y de nuevo la puerta se cierra.



■ **Figura 1.43** Canal de K^+ dependiente del voltaje. Difusión facilitada en el axón

19 Distingue entre la difusión y la difusión facilitada.

■ Ósmosis: un caso especial de difusión

La ósmosis es un caso especial de difusión (Figura 1.44): es la difusión de moléculas de agua a través de una membrana que es permeable al agua (**parcialmente permeable**), pero no a los solutos. Dado que el agua constituye del 70% al 90% de las células vivas y las membranas celulares son parcialmente permeables, la ósmosis es muy importante en biología. *¿Por qué ocurre la ósmosis?*

Las sustancias disueltas atraen a un grupo de moléculas polares de agua a su alrededor. Las fuerzas que mantienen las moléculas de agua de esta forma son enlaces químicos débiles, incluidos los **enlaces de hidrógeno**. En consecuencia, la tendencia al movimiento aleatorio de las sustancias disueltas y de las moléculas de agua que las rodean se reduce mucho. Las sustancias orgánicas, como los azúcares, los aminoácidos, los polipéptidos y las proteínas, y los iones inorgánicos como el Na^+ , el K^+ , el Cl^- y el NO_3^- , tienen este efecto sobre las moléculas de agua que los rodean.

Cuanto más concentrada sea la solución (es decir, cuanto más soluto disuelto por unidad de volumen de agua), mayor es el número de moléculas de agua que se mantienen casi inmóviles. Así, en una solución muy concentrada, muchas más moléculas de agua ven limitado su movimiento que en una solución diluida. En agua pura, todas las moléculas de agua son libres de moverse al azar, y lo hacen.

Cuando una solución está separada del agua (o de una solución más diluida) por una membrana permeable a las moléculas de agua (como la membrana plasmática), las moléculas de agua que están libres para moverse tienden a difundir, mientras que las moléculas disueltas con las moléculas de agua asociada apenas pueden moverse. Así, existe un flujo neto (difusión) de agua a través de la membrana, desde una solución más diluida hacia una solución más concentrada. Es por esto que la membrana se describe como parcialmente permeable.

Por lo tanto, podemos definir como **ósmosis** el movimiento neto de las moléculas de agua (disolvente), desde una región de alta concentración de moléculas de agua hacia una región con menor concentración de moléculas de agua, a través de una membrana selectivamente permeable. De manera alternativa, puede afirmarse que la ósmosis es el movimiento pasivo de las moléculas de agua a través de una membrana parcialmente permeable, desde una región de menor concentración de soluto a una región con mayor concentración de soluto.

Los solutos disueltos generan un potencial de soluto

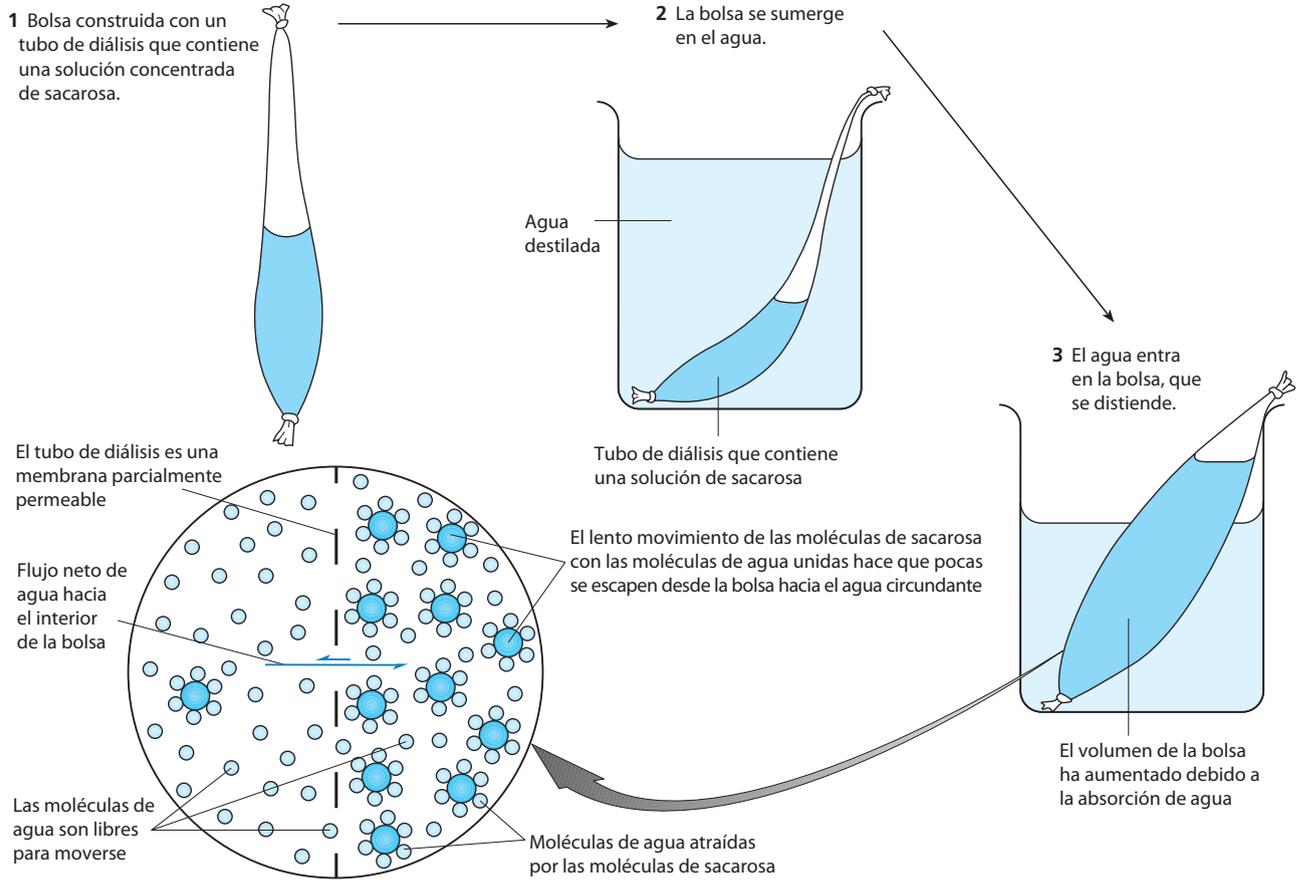
Los solutos disueltos presentes en el citoplasma y en las vacuolas de las células generan una fuerza conocida como **potencial de soluto** (antes se denominaba presión osmótica o potencial osmótico, pero estos términos han sido abandonados).

Utilizando un simple osmómetro (Figura 1.45), podemos demostrar el potencial de soluto de una solución. Cuando el osmómetro que contiene una solución concentrada se introduce en un recipiente con agua, muchas más moléculas de agua fluyen a través de la membrana hacia la solución y muy pocas se mueven en dirección opuesta. La solución se diluye y se eleva por el tubo adjunto. Los osmómetros de este tipo pueden utilizarse para comparar el potencial de soluto de soluciones con diferentes concentraciones.

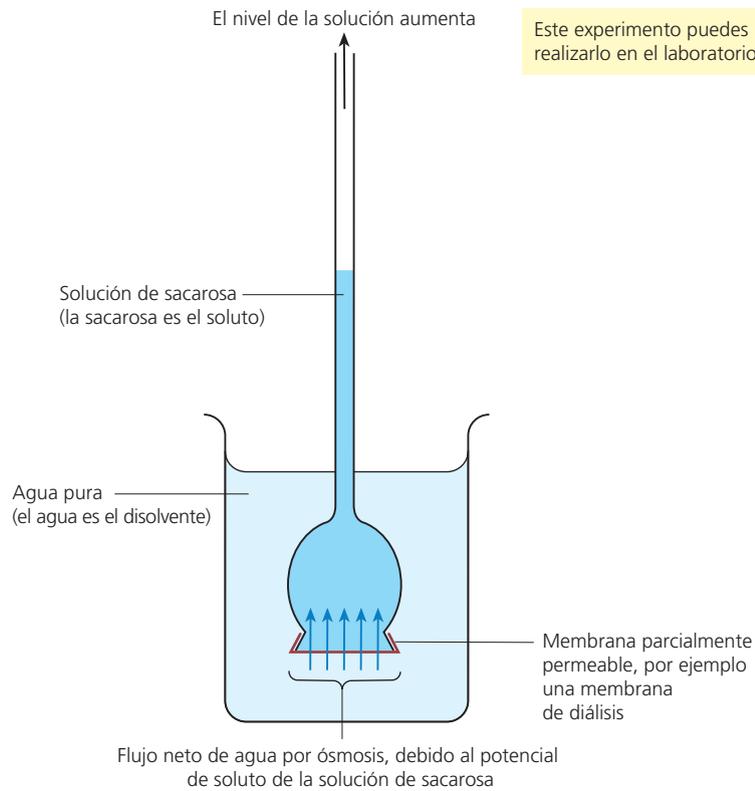
20 Si una solución concentrada de glucosa está separada de una solución diluida de glucosa por una membrana parcialmente permeable, **determina** qué solución presentará una ganancia neta de moléculas de agua.

21 Explica lo que sucede a una espora fúngica que germina después de caer sobre mermelada hecha con fruta y sacarosa a partes iguales.

■ **Figura 1.44 Ósmosis**



■ **Figura 1.45**
Un osmómetro para demostrar el potencial de soluto



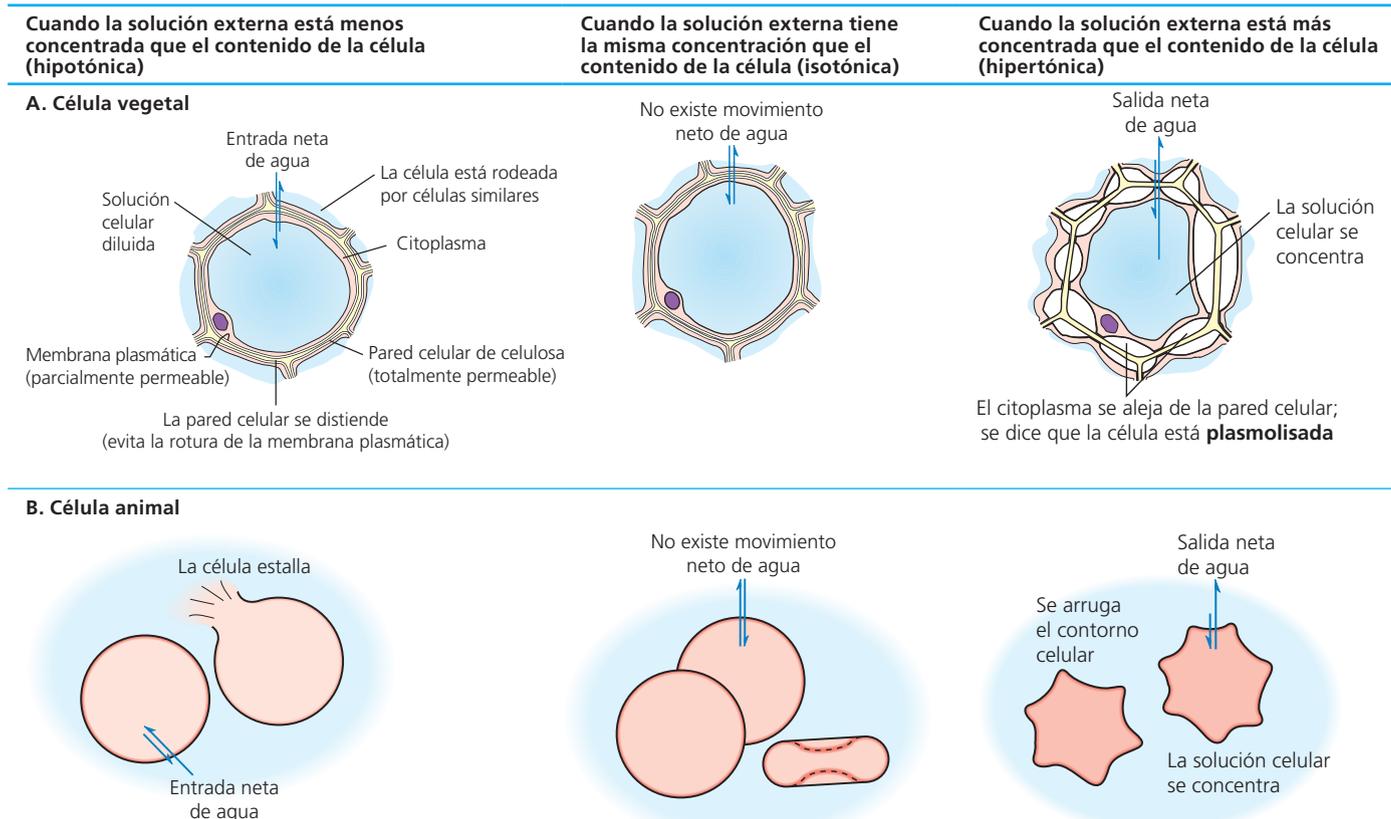
Ósmosis en las células de las plantas y de los animales

Los efectos de la ósmosis en las células de las plantas y de los animales pueden ser bastante diferentes. ¿Puedes imaginar por qué?

Consideremos la ósmosis en una célula de una planta, con su pared celular de celulosa (Figura 1.46 A). La dirección neta del movimiento del agua, hacia dentro o fuera de una célula vegetal, depende de si la concentración de la solución de la célula está más o menos concentrada que la solución externa.

Cuando la solución externa está menos concentrada (**hipotónica**) que la solución de la célula hay un flujo neto de entrada de agua en la célula por ósmosis, y la solución de la célula se diluye. Entonces el contenido de la célula se expande por la absorción de agua, y presiona con fuerza contra la pared celular. Si esto sucede, la célula se describe como **turgente**. La presión que se desarrolla (debido al estiramiento de la pared) finalmente aumenta tanto que impide una mayor absorción de agua. La pared celular ha protegido el contenido de la delicada célula de un daño producido por la ósmosis, pero el tejido puede ser bastante rígido debido a la presión interna.

Cuando la solución externa está más concentrada (**hipertónica**) que la de la célula hay un flujo neto de agua hacia fuera de la célula por ósmosis, y la solución de la célula se vuelve más concentrada. Conforme disminuye el volumen de la solución de la célula, el citoplasma se aleja de la pared celular (el contacto se mantiene donde hay conexiones citoplásmicas entre las células). La célula se vuelve **flácida**, y se dice que se ha **plasmolisado** (de plasmó = citoplasma, y lisis = división).



■ **Figura 1.46** Ósmosis en las células vegetales y animales

En el caso de una célula animal, la ausencia de una pared de celulosa protectora genera un grave problema en términos de relaciones hídricas. Si una célula animal típica (un glóbulo rojo es un buen ejemplo) se introduce en agua pura o en una solución hipotónica se romperá rápidamente debido al estallido causado por la presión generada por la entrada de una cantidad excesiva de agua por ósmosis. Esto se ilustra en la Figura 1.46 B. Observa que la misma célula, cuando se coloca en una solución hipertónica, se encoge de tamaño debido a la pérdida neta de agua desde el citoplasma.

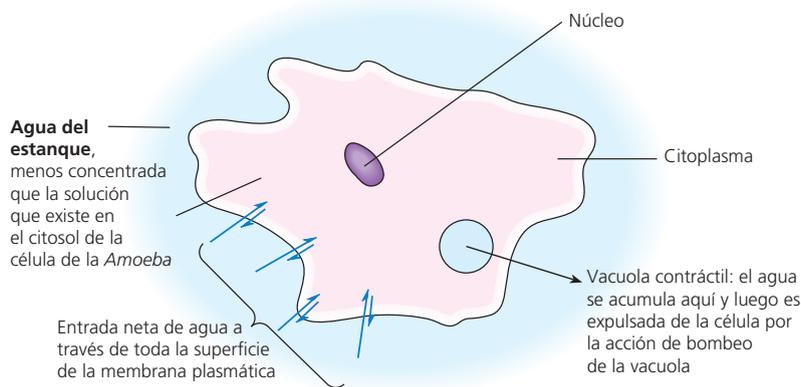
En los mamíferos y en otros animales, la concentración osmótica de los líquidos corporales (plasma sanguíneo y líquido tisular) está meticulosamente regulada, manteniendo la misma concentración osmótica dentro y fuera de las células corporales (condiciones isotónicas), lo que evita este tipo de problemas. Este proceso es un aspecto de la osmorregulación (Capítulo 11).

Ósmosis en los animales acuáticos unicelulares

Muchos animales unicelulares sobreviven en ambientes acuáticos de agua dulce en los que el medio externo normalmente es hipotónico respecto a su solución celular. Estos organismos experimentan una continua entrada neta de agua por ósmosis y su membrana plasmática puede romperse debido a la elevada presión interna.

El protozoo *Amoeba* es un ejemplo. De hecho, el citoplasma de la ameba contiene una pequeña bomba de agua, conocida como **vacuola contráctil**, que trabaja continuamente para bombear el exceso de agua. La importancia de la vacuola contráctil en estos organismos se demuestra de manera dramática si se anestesia el citoplasma: el animal estalla con rapidez (Figura 1.47).

■ **Figura 1.47** *Amoeba*; papel de la vacuola contráctil



Aplicación médica de la ósmosis

Cuando los órganos humanos son donados para un trasplante tienen que mantenerse en una solución salina, isotónica con las células de los tejidos y órganos, con el fin de evitar lesiones tisulares debido a la absorción o la pérdida de agua durante el tránsito hasta el receptor.

Aplicación médica de la difusión

En caso de insuficiencia renal, los iones de urea y sodio pueden acumularse en la sangre hasta cantidades perjudiciales. Entonces se prescribe un tratamiento conocido como hemodiálisis, que consiste en hacer circular la sangre del paciente a través de una membrana externa, parcialmente permeable, de modo que la urea y las sustancias tóxicas se eliminen por difusión. Puedes ver esta aplicación de la difusión en la Figura 11.35 (página 479). *Mira ahora esa ilustración.*

Naturaleza de la ciencia



Diseño experimental – Medición cuantitativa precisa

■ Estimación de la concentración osmótica (osmolaridad) del tejido vegetal

Cuando las células de los vegetales se sumergen en una solución que es isotónica con el citosol de la célula, no hay entrada ni salida netas de agua de las células. El tejido mantiene las mismas dimensiones y masa. Alternativamente, si un tejido vegetal similar se coloca en una solución hipertónica, el tejido disminuye en dimensiones y masa. Cuando se coloca en una solución hipotónica, aumenta en dimensiones y masa. Esta observación es la base del experimento que se ilustra en la Figura 1.48. El objetivo es descubrir la concentración de la solución de inmersión isotónica con las células del tubérculo de la patata.

Estudia la secuencia de pasos del experimento y observa la importancia de:

- La exactitud del peso del soluto (sacarosa en este caso).
- La precisión del pipeteado de la solución de un tubo a otro en el proceso de dilución seriada.
- La utilización de una muestra de tejido similar en cada tubo.
- La exactitud de la medición de la longitud de las tiras de tejido al final del experimento.

Examina el gráfico para identificar qué concentración molar de sacarosa es isotónica con el citosol del tejido de la patata utilizada en este experimento.

■ **Figura 1.48**
Investigación de la concentración osmótica del tejido del tubérculo de la patata

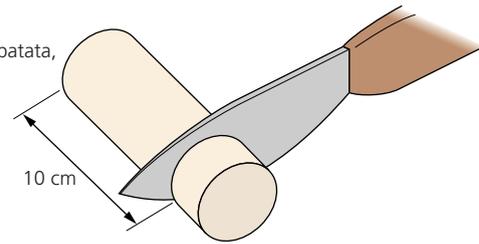
1 Preparación de diferentes concentraciones de una solución de sacarosa, $0,8 \text{ mol dm}^{-3} \rightarrow 0,2 \text{ mol dm}^{-3}$

Se tomaron 100 cm^3 de una solución 1 mol dm^{-3} y se realizaron las siguientes diluciones:

Volumen de agua destilada (cm^3)	Volumen de sacarosa 1 mol dm^{-3} (cm^3)	Concentración de sacarosa (mol dm^{-3})
2	8	0,8
4	6	0,6
6	4	0,4
8	2	0,2

2 Preparación de las tiras de tejido y puesta en marcha del experimento

Se cortan varias tiras ($10 \times 1 \times 0,5 \text{ cm}$) o se extraen con un sacabocados varios cilindros ($10 \times 1 \text{ cm}$) del tubérculo de una patata, se lavan y se introducen 3 en cada tubo de ensayo

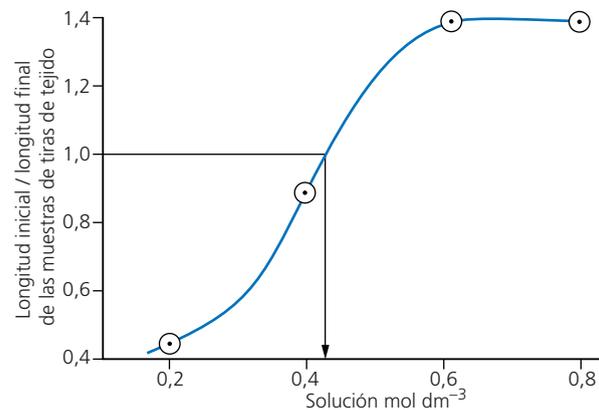


3 Medición de las longitudes finales de las tiras de tejido

Después de 30 minutos se recuperan las tiras de tejido, se secan y se mide su longitud con precisión. Se calcula la variación media en la longitud de las 3 tiras en cada tubo de ensayo.

4 Representación gráfica de los resultados y estimación de la concentración osmótica del tejido de la patata

Se dibuja un gráfico con los resultados: la relación entre la concentración molar de las soluciones de sacarosa y el cambio en la longitud de las tiras de tejido



22 **Explica** la importancia de utilizar tres tiras de tejido en cada uno de los tubos en la Figura 1.48.

■ Movimiento por transporte activo

Hemos visto que la difusión se debe a los movimientos aleatorios de las moléculas y se produce de manera espontánea desde una concentración alta a una concentración baja. Sin embargo, muchas de las sustancias requeridas por las células tienen que ser absorbidas del exterior, donde tienen una baja concentración, para pasar al interior de células donde su concentración es más alta. La captación en contra de un gradiente de concentración no puede ocurrir por difusión; para que pueda realizarse, es necesaria una fuente de energía. Este tipo de absorción se conoce como **transporte activo**.

En el transporte activo se utiliza la energía metabólica producida por la célula almacenada en forma de ATP (moneda energética – página 115), para impulsar el transporte de moléculas e iones a través de las membranas celulares. El transporte activo tiene unas características claramente diferentes a las del movimiento por difusión.

1 El transporte activo se produce en contra de un gradiente de concentración

El transporte activo se produce desde una región de baja concentración hasta una región de mayor concentración. El citoplasma de una célula normalmente contiene reservas de moléculas e iones muy valiosos, como los iones de nitrato en las células vegetales o los iones de calcio en las fibras musculares. Estas moléculas e iones útiles no se escapan; la membrana celular los retiene dentro de la célula. Cuando más moléculas o iones útiles se encuentran disponibles para la absorción, son absorbidos por las células de forma activa. Esto sucede a pesar de que la concentración fuera de la célula es menor que dentro.

2 La absorción activa es altamente selectiva

Por ejemplo, en una situación en que una célula animal dispone de cloruro de potasio (iones K^+ y Cl^-) es más probable que se absorban los iones K^+ porque son necesarios para la célula. Cuando una célula vegetal dispone de nitrato de sodio (iones Na^+ y NO_3^-), es más probable que se absorba el NO_3^- que el Na^+ , por las necesidades de las células vegetales.

3 El transporte activo requiere unas moléculas especiales de la membrana, llamadas moléculas-bomba

Las moléculas-bomba toman moléculas o iones particulares y los transportan hacia el otro lado de la membrana, donde son liberados. Las moléculas-bomba son proteínas globulares (páginas 91-92), a veces también denominadas proteínas transportadoras, que se extienden a través de la bicapa lipídica (Figura 1.34). Los movimientos efectuados por las moléculas-bomba necesitan una reacción con ATP, la cual suministra energía metabólica para el proceso. La mayoría de las bombas de membrana son específicas para determinadas moléculas o iones y actúan mediante transporte selectivo. Si no está presente la molécula-bomba de una sustancia particular, esta sustancia no será transportada.

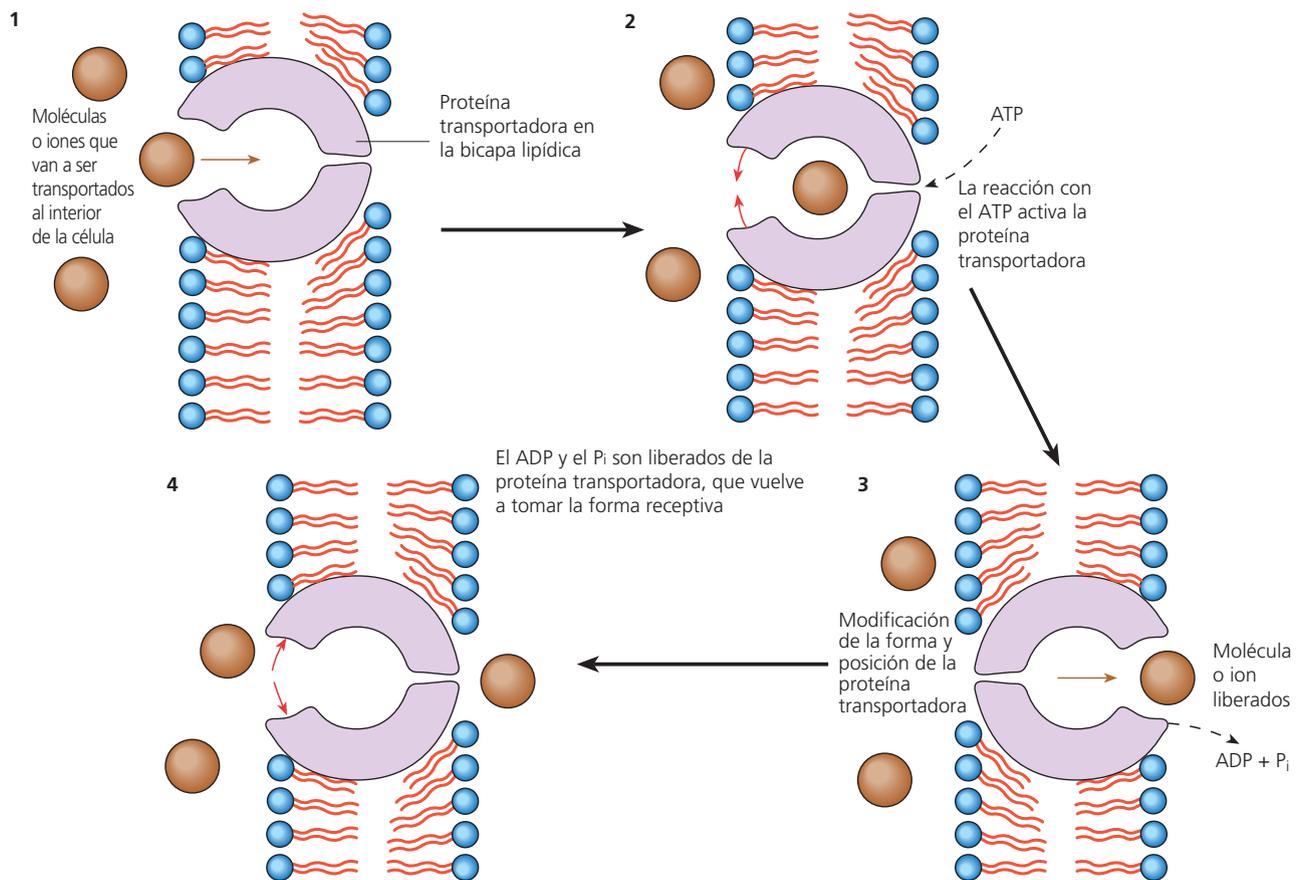
El transporte activo es una característica de la mayoría de las células vivas. Encontramos ejemplos de transporte activo en el intestino, donde se produce la absorción (página 252); en la captación activa de iones en las raíces de las plantas (página 375); en los túbulos renales, donde se forma la orina (página 472); y en las fibras nerviosas, donde se propagan los impulsos (página 293).

Las bombas de proteínas de las membranas plasmáticas son de diferentes tipos. Algunas transportan una determinada molécula o ion en una dirección (Figura 1.49), mientras que otras transportan dos sustancias (como Na^+ y K^+) en direcciones opuestas (Figura 1.50). En ocasiones se transportan en la misma dirección dos sustancias, por ejemplo Na^+ y glucosa (Figura 6.42, página 292).

Caso práctico: estructura y función de las bombas de sodio-potasio en los axones

Un impulso nervioso se transmite a lo largo del axón de una célula nerviosa por una inversión momentánea de la diferencia de potencial eléctrico en la membrana del axón, provocada por movimientos rápidos de iones de sodio y de potasio. Puedes ver la estructura de una célula nerviosa y su axón en la Figura 6.42 (página 290).

Las bombas de sodio-potasio son proteínas globulares que atraviesan la membrana del axón. Durante la preparación del axón para el paso del siguiente impulso nervioso hay un transporte activo hacia dentro de iones de potasio (K^+) y hacia fuera de iones de sodio (Na^+), a través de la membrana. Esta actividad de la bomba Na^+/K^+ implica la transferencia de energía a partir del **ATP**. El resultado es que los iones de potasio y sodio se concentran gradualmente en los lados opuestos de la membrana.



■ **Figura 1.49** Transporte activo de una única sustancia

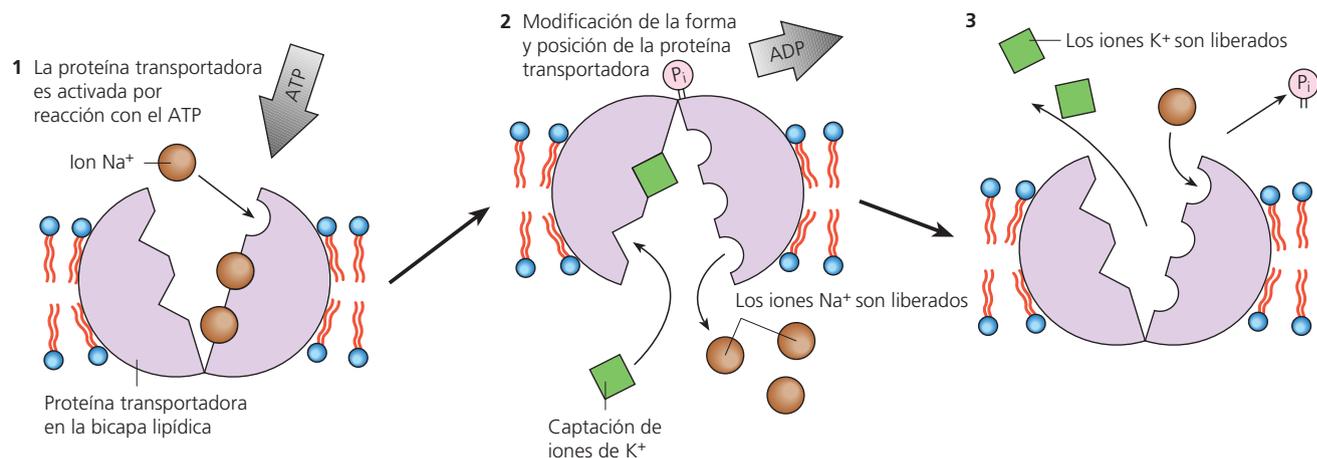
Los pasos para la acción cíclica de estas bombas son:

- Con la superficie interna de la bomba abierta hacia el interior del axón, se cargan tres iones de sodio mediante su unión a sitios de unión específicos.
- Se produce ahora la reacción de la proteína globular con el ATP, lo que resulta en la unión de un grupo fosfato a la proteína de la bomba; esto ocasiona que la proteína de la bomba se cierre hacia el interior del axón y se abra hacia el exterior.
- Ahora son liberados los tres iones de sodio y, simultáneamente, se cargan dos iones de potasio en los sitios de unión específicos.
- Con los iones de potasio cargados, el grupo fosfato se separa; esto provoca una inversión de la forma de la proteína de la bomba, que ahora se abre de nuevo hacia el interior, y los iones de potasio son liberados.
- A continuación, el ciclo se vuelve a repetir.

23 Se incubaron muestras de cinco discos de tejido vegetal en una solución de cloruro de sodio diluido a diferentes temperaturas. Después de 24 horas, se encontró que la absorción de iones a partir de las soluciones fue como se muestra en la tabla (unidades arbitrarias).

Comenta cómo se produce la absorción de cloruro de sodio.

	Iones de sodio	Iones de cloruro
Tejido a 5°C	80	40
Tejido a 25°C	160	80



■ **Figura 1.50**
Bomba de iones sodio/potasio

■ Movimiento mediante transporte en masa

Otro mecanismo de transporte a través de la membrana plasmática se conoce como **transporte en masa**. Se produce mediante el movimiento de **vesículas** de materiales (sólidos o líquidos) a través de la membrana por procesos conocidos generalmente como **citosis**. La captación se denomina **endocitosis**, y la salida, **exocitosis**.

La resistencia y la flexibilidad de la membrana de mosaico fluido hacen que esta actividad sea posible. También se requiere energía procedente del metabolismo (ATP). Por ejemplo, cuando se está captando un material sólido (**fagocitosis**), parte de la membrana plasmática en el punto donde se forma la vesícula se invagina a la vez que las zonas adyacentes de la membrana plasmática y del citoplasma protruyen hacia el exterior. Así, el material queda encerrado en una pequeña vesícula.

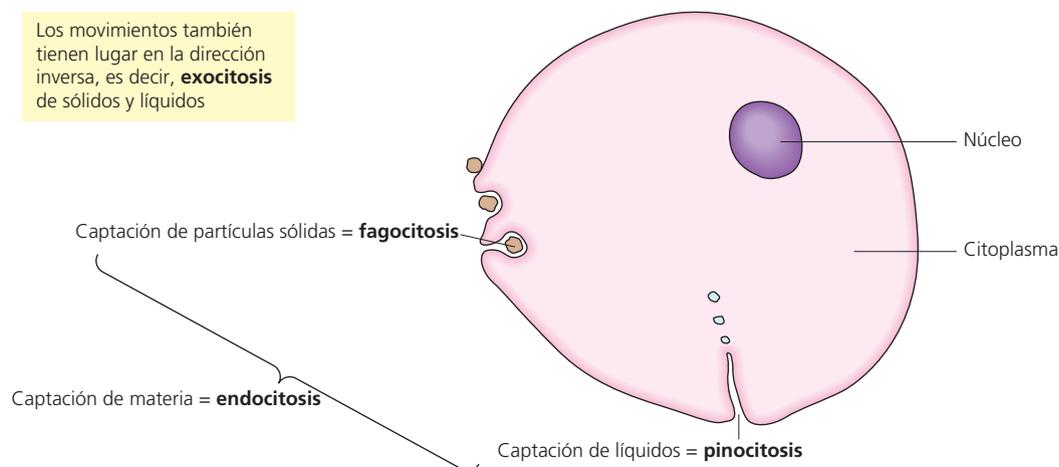
Las vesículas sirven para el transporte de materiales dentro de la célula, por ejemplo entre el retículo endoplásmico rugoso (RER) y el aparato de Golgi, y hasta la membrana plasmática (Figuras 1.26 y 1.27).

En el cuerpo humano hay un gran número de células fagocíticas (fagocitosis significa «comer células»), que se denominan **macrófagos**. Estas células fagocitan y utilizan los restos de células dañadas o moribundas. Por ejemplo, se destruyen aproximadamente 2×10^{11} glóbulos rojos cada día, que son ingeridos y eliminados por los macrófagos.

El transporte en masa de líquidos se conoce como **pinocitosis** (Figura 1.51).

■ **Figura 1.51**
Transporte por citosis

Los movimientos también tienen lugar en la dirección inversa, es decir, **exocitosis** de sólidos y líquidos



- 24 **Distingue** entre los siguientes pares:
- proteínas y lípidos en las membranas celulares
 - transporte activo y transporte en masa
 - endocitosis y exocitosis.

1.5 El origen de las células

Hay una cadena ininterrumpida en el desarrollo de la vida, desde las primeras células que aparecieron en la Tierra hasta todas las células actuales

Naturaleza de la ciencia

Comprobación de los principios generales que subyacen en el mundo natural

■ Las células se forman por división de células preexistentes

Hubo un tiempo en que se creía que las células podían surgir por «**generación espontánea**». Esta idea se basaba en la aparición «misteriosa» de seres vivos, como cuando:

- Crece moho en los alimentos expuestos, como el queso.
- Aparecen gusanos en la carne expuesta (sin duda cuando se pudre).
- En las botellas de vino abiertas, a cierta temperatura este se vuelve turbio (y se convierte en vinagre).

En ese momento no se sabía que el aire «limpio» contiene un gran número de pequeñas esporas viables de numerosos microorganismos. Las investigaciones realizadas por Pasteur sobre este proceso de contaminación tuvieron un importante papel para refutar la teoría de la generación espontánea.

■ Las investigaciones de Pasteur sobre la «generación espontánea»

Mira la ilustración del experimento de Pasteur en la Figura 1.2 (página 3). Los resultados confirmaron que el aire contiene «invisibles» esporas de microorganismos. Cuando estas esporas alcanzan fluidos o líquidos favorables (como el caldo nutriente que utilizó Pasteur) «germinan» y dan lugar a grandes poblaciones de microorganismos mediante división celular. El resultado es que los nutrientes líquidos se enturbian, y sobre los nutrientes sólidos crecen colonias visibles de mohos. Todas estas células surgen por división de las células preexistentes. Hoy puede repetirse el experimento de Pasteur en el laboratorio, como se muestra en la Figura 1.52. Mira atentamente. ¿Puedes decir qué medidas de seguridad es necesario adoptar y por qué?

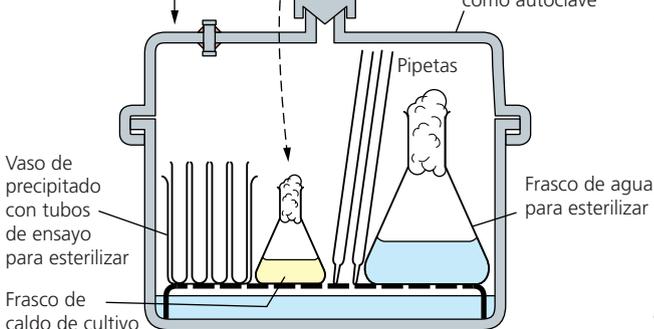
Cultivo de bacterias mediante técnicas asépticas (estériles):

Muchas especies de bacterias son inofensivas para los seres humanos. De hecho, muchas son indispensables, y la vida tal como la conocemos no podría seguir adelante sin ellas. Sin embargo, algunas especies son patógenas, y algunas cepas de ciertas especies son perjudiciales. En consecuencia, los bacteriólogos manejan todos los cultivos de patógenos utilizando técnicas asépticas:

- En primer lugar, se esterilizan los nutrientes utilizados, así como los recipientes de cultivo y otros equipos, tanto antes como después de utilizarlos.
- Tal como se muestra aquí, puede utilizarse una preparación líquida (un caldo) para detectar microorganismos en crecimiento. El cultivo también puede hacerse en un medio sólido añadiendo al caldo un agente gelificante denominado agar.

A continuación se ilustran las técnicas bacteriológicas básicas.

1 Preparación del material y de los equipos en condiciones de esterilidad



2 Cómo refutó Pasteur la «generación espontánea» de las células?

Una cuestión en aquel momento era si los seres vivos podían formarse de pronto (por generación espontánea) a partir de materia inerte (no viva)

Matraz utilizado por Pasteur



3 Demostración del experimento de Pasteur en el laboratorio

Demostración de la procedencia de los microbios



4 Tras incubar los tubos de ensayo a $25 \text{ }^\circ\text{C}$

Resultado	Día		
	3	7	14
1	turbio	muy turbio	muy turbio
2	claro	turbio	muy turbio
3	claro	claro	claro
4	claro	poco turbio	turbio
5	claro	claro	claro

El número de microbios que se desarrolla puede estimarse en función de la turbidez del tubo de ensayo, y está en proporción con la comunicación del tubo con el aire exterior

■ Figura 1.52 Demostración en el laboratorio del experimento de Pasteur

■ El origen de las primeras células

En biología, el término «evolución» significa específicamente los procesos que han transformado la vida en la Tierra desde sus comienzos hasta la diversidad de formas que conocemos hoy en día, vivientes o extintas. Es un principio organizador de la biología moderna. Así, por ejemplo, nos ayuda a dar sentido a cómo los seres vivos están relacionados entre sí.

La evolución de la vida a lo largo del tiempo geológico ha implicado grandes pasos, pero ninguno mayor que el del origen de las primeras células. A no ser que estas primeras células hubieran llegado desde alguna otra parte del universo, deben haber surgido a partir de materiales no vivos, es decir, de los componentes de la atmósfera de la Tierra de aquella época. *Acerca de estos primeros pasos, solo pueden hacerse especulaciones.*

El origen espontáneo de la vida en la Tierra

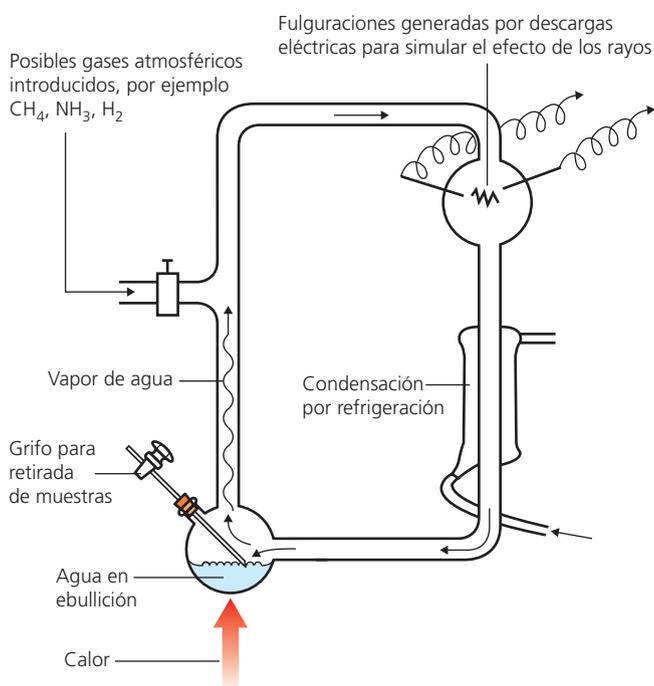
La formación de las **células vivas** a partir de materiales no vivos habría requerido los siguientes pasos:

- La síntesis de moléculas orgánicas simples, como azúcares y aminoácidos.
- El ensamblado de estas moléculas en **polímeros** (página 78).
- El desarrollo de **moléculas autorreplicantes**, los ácidos nucleicos.
- La retención de estas moléculas dentro de **sacos membranosos**, de modo que se desarrollara una química interna, diferente de la del entorno circundante.

Pruebas experimentales sobre el origen de las moléculas orgánicas

Las moléculas que forman los seres vivos están constituidas principalmente por carbono, hidrógeno y oxígeno, con algo de nitrógeno, fósforo y azufre, aunque también están presentes algunos otros átomos. Hoy en día, los seres vivos fabrican estas moléculas gracias a la acción de enzimas en sus células, pero para que la vida se originase a partir de material no viviente, el primer paso fue la síntesis no viva de moléculas orgánicas simples.

Se han utilizado aparatos como este y varios gases para investigar las moléculas orgánicas que pueden ser sintetizadas.



■ **Figura 1.53** Instrumento (reactor) para la simulación de la evolución química temprana

S.L. Miller y H.C. Urey (1953) investigaron cómo las moléculas orgánicas simples podrían haber surgido a partir de los ingredientes presentes en la Tierra antes de que hubiera vida. Utilizaron un reactor en el cual podían reproducirse determinadas condiciones ambientales. Por ejemplo, aplicaron durante cierto tiempo fuertes descargas eléctricas (simulando un rayo) a través de mezclas de metano, amoníaco, hidrógeno y vapor de agua, y descubrieron que se formaban de manera natural aminoácidos (conocidos componentes de las proteínas de la célula) y otros compuestos (Figura 1.53).

Este experimento confirmó que las moléculas orgánicas pueden ser sintetizadas fuera de las células, en ausencia de oxígeno. El experimento se ha repetido posteriormente, utilizando diferentes mezclas gaseosas y otras fuentes de energía (en particular, luz ultravioleta), en reactores similares. Se han obtenido aminoácidos, ácidos grasos y azúcares, como glucosa. Además, se han formado **bases de nucleótidos** y, en algunos casos, **polímeros simples** de todas estas moléculas. Por lo tanto, esto demuestra que cabe la posibilidad de que se formara una amplia variedad de compuestos orgánicos en la Tierra prebiótica, incluyendo algunos de los componentes básicos de las células de los organismos.

Enlace con la teoría del conocimiento

¿Hasta qué punto puede argumentarse que el experimento de Miller y Urey para responder a un problema aparentemente irresoluble (1) fue un ejemplo de un enfoque reduccionista y (2) proporcionó una respuesta científica?

Ensamblado de los polímeros de los seres vivos

Para que los polímeros pudieran ensamblarse en ausencia de células y enzimas habría sido necesaria la concentración de moléculas biológicamente importantes, como los monosacáridos (azúcares simples, elementos de construcción de los polisacáridos), los aminoácidos (componentes básicos de las proteínas) y los ácidos grasos (para la síntesis de lípidos), y habrían tenido que unirse en «bolsas» en cuyo interior pudieran realizarse posteriormente otras reacciones químicas. Esto podría haber sucedido en el agua cerca de los flujos de lava de los volcanes, o en las chimeneas de los volcanes submarinos, donde el ambiente está caliente, la presión es alta y los gases expulsados a menudo son ricos en azufre y otros compuestos. Hay algunas pruebas de esto último.

Origen de las moléculas autorreplicantes

Para la evolución de la vida a partir de una mezcla de polímeros y sus monómeros, es necesario que se produzcan dos situaciones especiales:

- Un sistema de «autorreplicación».
- La capacidad de catalizar el cambio químico.

Hoy en día, en las células vivas estos elementos esenciales se logran mediante el **ADN**, en el cual se localiza el código genético, y las **enzimas**, que son grandes proteínas globulares (página 92). Sin embargo, ninguna de estas moléculas ha podido sintetizarse en experimentos similares a los realizados por Miller y Urey para demostrar que algunas moléculas biológicamente importantes podrían haber sido sintetizadas en el mundo prebiótico.

Entonces, en el origen de la vida, ¿qué pudo ejercer la función desempeñada por el ADN y las enzimas?

Una probable respuesta se obtuvo gracias a un resultado colateral de un experimento de ingeniería genética que investigaba las enzimas necesarias para unir cadenas cortas del ácido nucleico conocido como **ARN** (página 105). Se descubrió que el ARN, además de como molécula de información, también puede funcionar como enzima. Quizás, en la evolución de la vida, en las cadenas cortas de ARN se asociaron las funciones de «molécula de información» y «enzima».

La universalidad del código genético

Aunque algunos fragmentos de ARN actúan como enzimas poco eficaces, pueden catalizar la formación de ADN (aunque a veces de una manera propensa a errores). Ahora sabemos que los 64 codones del código genético del ADN tienen el mismo significado en casi todos los organismos. Esto apoya la idea de un origen común de la vida en la Tierra, es decir, que el primer ADN ha mantenido una cadena vital ininterrumpida desde las primeras células que aparecieron en la Tierra hasta todas las células que existen en los organismos vivos actuales. En la evolución y la expansión de la vida que se originó hace 3500 millones de años solo han surgido pequeñas variaciones en el código genético.

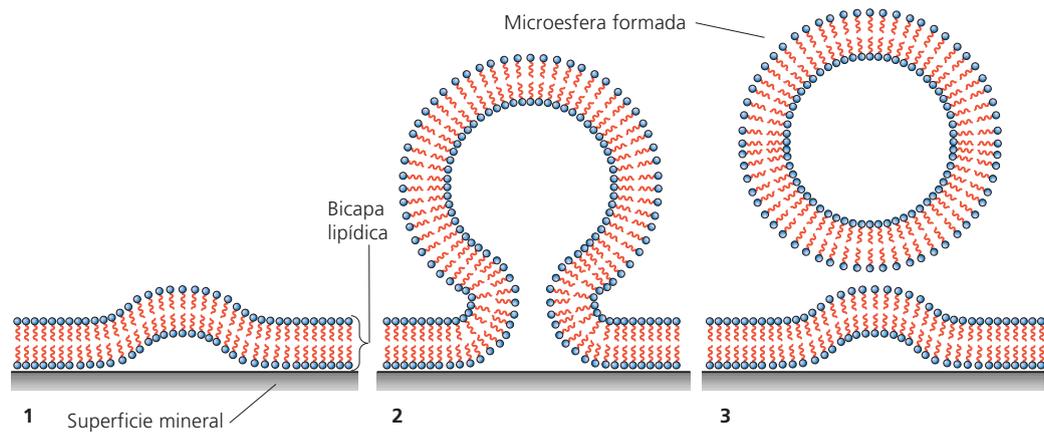
■ La formación de las primeras células

El registro fósil nos dice que las primeras células eran procariotas. *¿Cómo se ensamblaron estas células?*

Hemos visto que unas pocas moléculas de lípidos forman una monocapa sobre la superficie del agua, y cuando aumenta la cantidad de lípidos, estos se disponen formando bicapas, la base de las membranas plasmáticas actuales. Al adquirir una longitud suficiente, estas bicapas podrían formar **microesferas** (Figura 1.54). Tal vez estas microesferas simples, que rodeaban parte de la «sopa» prebiótica de polímeros y monómeros, fueron las precursoras de las células al constituir sistemas de membranas con una química interna diferente que desarrolló un ambiente químico distinto del de su entorno.

25 Sugiere los probables cambios químicos que se podrían haber producido en las primeras células, y que habrían necesitado de un catalizador.

■ **Figura 1.54**
Pasos en la formación de
microesferas



■ De procariotas a eucariotas

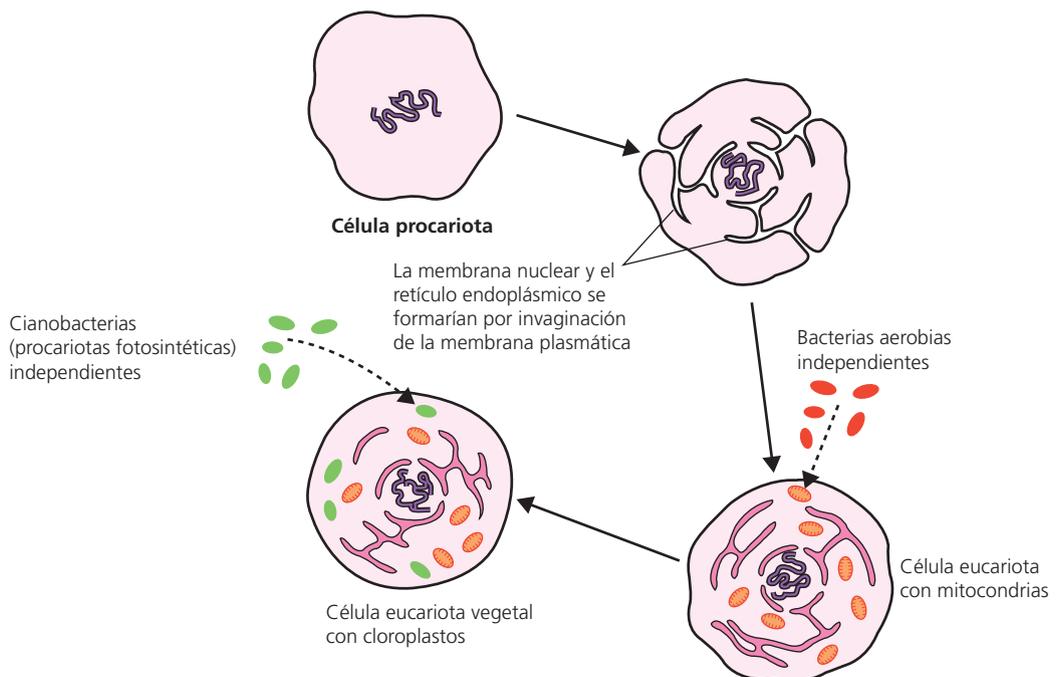
Las **células procariotas** difieren de las microesferas en diferentes aspectos. Por ejemplo, la célula procariota tiene un **cromosoma circular**, ya sea de ARN o de ADN, que está unido a la membrana plasmática. Además, secreta una pared celular de estructura química compleja que se localiza por fuera de la membrana. Sin embargo, los primeros procariotas podrían haberse nutrido de las moléculas orgánicas de la sopa prebiótica. En este ambiente temprano, con una gran riqueza de moléculas orgánicas rodeando las células, la «digestión» y la «respiración» habrían exigido una maquinaria enzimática limitada. Si la vida se originó de esta manera, con el tiempo tendría que evolucionar hacia una bioquímica más sofisticada.

26 Explica por qué podemos esperar que, de todos los fósiles encontrados en una roca sedimentaria, los de los estratos más bajos sean los que poseen menos semejanzas con las formas actuales.

Los procariotas actuales son similares a los procariotas fósiles, algunos de los cuales tienen una antigüedad de 3500 millones de años. En comparación, las células eucariotas más tempranas datan de hace solo 1000 millones de años. *¿Cómo surgieron las células eucariotas?*

El origen de las células eucariotas podría explicarse por la teoría endosimbiótica (Figura 1.55). La célula eucariota puede haberse formado a partir de grandes células procariotas que llegaron a incluir su cromosoma (de ARN o de ADN) en un pliegue interno de la membrana plasmática. De esta manera se formaría un núcleo diferenciado. *¿Pero cómo se originaron los otros orgánulos?* Recuerda que, además del núcleo diferenciado, una característica de los eucariotas son sus orgánulos membranosos.

■ **Figura 1.55**
Origen de la célula
eucariota



En la evolución de la célula eucariota, las células procariotas (que habrían sido incorporadas en vacuolas fagocíticas) podrían haber sobrevivido como orgánulos dentro de la célula huésped, ¡en vez de convertirse en alimento! Con el tiempo, se habrían integrado en la bioquímica de su célula «huésped». Esto explicaría por qué las mitocondrias (y los cloroplastos) contienen un anillo de doble hélice de ADN, junto con pequeños ribosomas, al igual que una célula bacteriana. Estas características son las que sugieren que estos orgánulos derivan de los organismos procariotas autónomos que pasaron a vivir en el interior de células más grandes. Tal concepto se conoce como el **origen endosimbiótico de los eucariotas** (Tabla 1.7).

■ **Tabla 1.7**
Pruebas a favor de la teoría endosimbiótica

Se sabe que los procariotas pueden vivir en el interior de algunas células eucariotas.
Los cloroplastos y las mitocondrias se reproducen por fisión binaria, al igual que lo hacen los procariotas.
Los cloroplastos y las mitocondrias contienen ADN circular (no asociado a proteínas histonas), similar al de los procariotas.
Los cloroplastos y las mitocondrias contienen ribosomas de pequeño tamaño (70S), también presentes en los procariotas.
Los cloroplastos y las mitocondrias transcriben ARN mensajero a partir de su ADN, y sintetizan proteínas específicas en sus ribosomas, como lo hacen los procariotas.
Los cloroplastos y las mitocondrias son similares en tamaño a los procariotas.

1.6 División celular

La división celular es esencial, pero debe estar controlada

En resumen, los organismos multicelulares comienzan su vida como una sola célula que crece y se divide. Durante el crecimiento, este ciclo se repite casi sin fin, formándose muchas células. Son estas células las que finalmente constituyen el organismo adulto. Así, las nuevas células surgen por la división de células ya existentes, y el ciclo de crecimiento y división se denomina **ciclo de división celular**, el cual tiene tres etapas principales:

- Interfase.
- División del núcleo por un proceso (mitosis) que resulta en la formación de dos núcleos, cada uno con un conjunto de cromosomas idéntico.
- División del citoplasma y de toda la célula (lo que se denomina citocinesis).

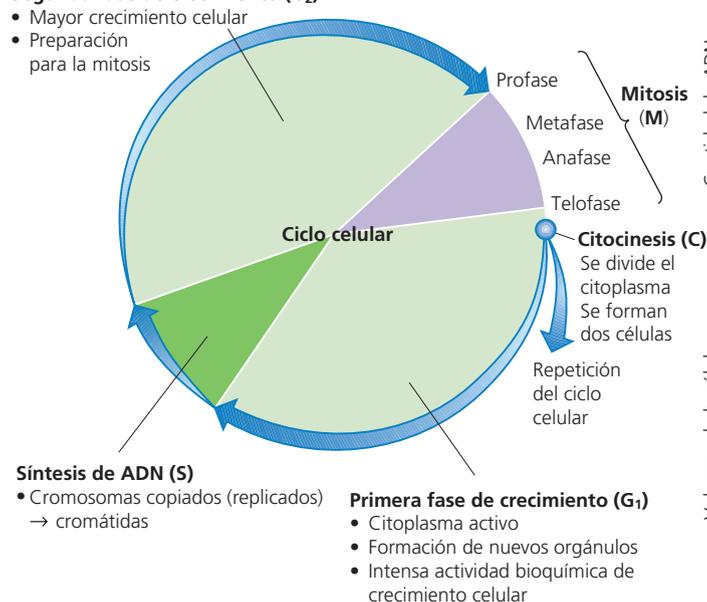
De hecho, en cada etapa del ciclo celular se producen unos sucesos particulares, que se resumen en la Figura 1.56 y se comentan a continuación. *Veamos ahora la subdivisión de la interfase (en cada etapa se identifican sus características distintivas).*

El ciclo celular está formado por la interfase y la mitosis

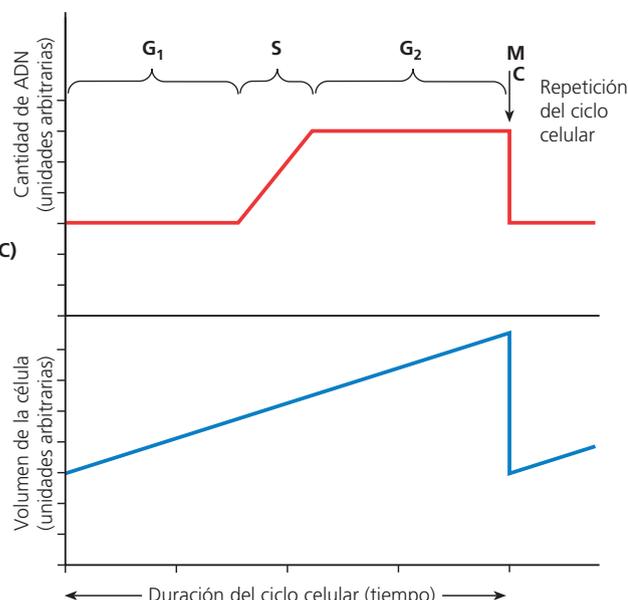
$$\text{Interfase} = G_1 + S + G_2$$

Segunda fase de crecimiento (G_2)

- Mayor crecimiento celular
- Preparación para la mitosis



Variación en el volumen y la cantidad de ADN de la célula durante un ciclo celular



■ **Figura 1.56** Etapas del ciclo celular

■ Interfase

La interfase es siempre la parte más larga del ciclo celular, pero su duración es tremendamente variable. Cuando el crecimiento es rápido, como en un embrión humano en desarrollo o en la zona de crecimiento de un tallo joven, la interfase puede durar 24 horas o menos. Por otra parte, en las células maduras que se dividen con poca frecuencia, la interfase dura más tiempo, a veces indefinidamente. Por ejemplo, algunas células, cuando ya se han diferenciado, rara vez o nunca vuelven a dividirse, y el núcleo se mantiene en la interfase de forma permanente.

Una visión general de la interfase

Cuando se observa con el microscopio óptico una célula viva en la interfase, el núcleo parece estar «descansando», pero no es así. Durante la interfase, los cromosomas están activamente involucrados en la síntesis de proteínas. A partir de los cromosomas, se realizan copias de la información contenida en genes o grupos de genes particulares (en forma de ARN mensajero, página 106) para su uso en el citoplasma. Es en los ribosomas del citoplasma donde se ensamblan las proteínas a partir de aminoácidos, combinándose según la secuencia dictada por la información codificada en el gen y transmitida en forma de ARN mensajero.

Los cromosomas que aparecen condensados y visibles durante la mitosis (Figura 1.58) están dispersos en la interfase. Ahora se denominan **cromatina**. Entre la cromatina pueden verse una o más estructuras de color oscuro, conocidas como **nucléolos**. Químicamente, los nucléolos están formados por proteínas y ARN, y son el lugar donde se sintetizan los ribosomas. Estos pequeños orgánulos migran hacia el citoplasma.

Pasos de la interfase

Durante la primera fase de crecimiento (G_1 ; G de *growth*, en inglés crecimiento) tiene lugar la síntesis de nuevos orgánulos en el citoplasma. Este es también un momento de intensa actividad bioquímica en el citoplasma y en los orgánulos, y se produce un aumento de los depósitos de energía antes de que se realice la división del núcleo.

A continuación hay un periodo de síntesis de ADN (S), en el cual cada cromosoma hace una copia de sí mismo, es decir, se **replica**. Las dos estructuras idénticas formadas, que se denominan **cromátidas**, permanecen unidas hasta que se dividen durante la mitosis.

Finalmente hay una segunda fase de crecimiento (G_2), que es continuación de la fase previa y se caracteriza por una intensa actividad bioquímica y un aumento de la cantidad de citoplasma.

27 Enumera qué estructuras del núcleo en interfase pueden ser vistas con el microscopio electrónico.

■ Control del ciclo celular

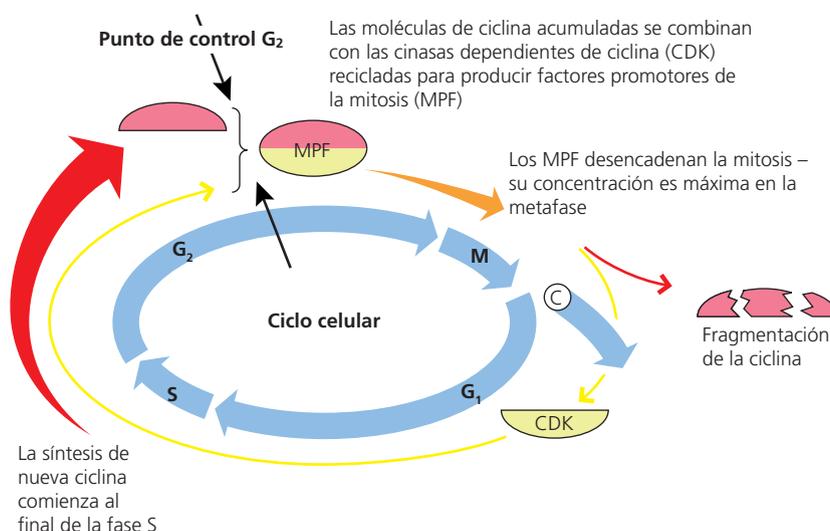
Vuelve a mirar las fases del ciclo celular (Figura 1.56). Observa que consta de diferentes fases que se representan abreviadamente como G_1 , S, G_2 , M y C.

El ciclo celular está regulado por un **sistema de control molecular**. Los puntos clave de este sistema se describen a continuación, y se comprenden mejor junto con la Figura 1.57:

- En el ciclo celular hay **puntos de control** clave donde actúan las señales. Son puntos de parada que tienen que ser anulados.
- Existen tres puntos de control, en G_1 , G_2 y M.
- Así, por ejemplo, si se recibe la señal de «luz verde» en el punto de control G_2 , la célula pasa por M hasta alcanzar C.
- Las sustancias que actúan como señales de control molecular en el citoplasma de las células son proteínas conocidas como cinasas y ciclinas.
- Las cinasas son enzimas que activan o desactivan otras proteínas. Están presentes en el citoplasma todo el tiempo, aunque a veces en estado inactivo.
- Las cinasas son activadas por ciclinas específicas, por lo que se conocen como cinasas dependientes de ciclina (**CDK**, del inglés *cyclin-dependent kinases*).

- Las concentraciones de ciclina en el citoplasma cambian constantemente. Conforme aumentan las concentraciones de ciclinas, estas se combinan con moléculas de CDK para formar un complejo que funciona como un factor promotor de la mitosis (**MPF**, del inglés *mitosis-promoting factor*).
- Conforme se acumula el MPF se activan la condensación de los cromosomas, la fragmentación de la membrana nuclear y, finalmente, la formación del huso, es decir, se activa la mitosis.
- En la anafase de la mitosis comienza la destrucción de ciclinas (aunque las CDK persisten en el citoplasma).
- También actúan sobre la célula diversos factores externos, ya sea activando el aumento de la concentración de ciclinas o activando la destrucción de estas.

■ **Figura 1.57**
Sistema de control molecular del ciclo celular



Naturaleza de la ciencia

Casualidad y descubrimientos científicos

■ El descubrimiento de las ciclinas fue accidental

El descubrimiento de las proteínas que controlan el ciclo celular procede en parte del trabajo de Tim Hunt, cuando su equipo investigaba la síntesis de proteínas en los huevos de los erizos de mar. Mientras que la síntesis de la mayoría de las nuevas proteínas se producía de manera constante, tal como se había previsto, unas pocas proteínas presentaban ciclos cortos, con aumento y disminución brusca de su concentración. Se observó que los valores altos de estas proteínas específicas se correlacionaban con cambios en el ciclo celular. De esta forma, y gracias a otras aportaciones, incluyendo estudios en levaduras, se descubrieron las funciones de cuatro diferentes proteínas en el ciclo celular. Estas proteínas, en ese momento, se denominaron ciclinas.

Más tarde, Paul Nurse y Tim Hunt, junto con Leland Hartwell, fueron galardonados con el Premio Nobel en 2001 por sus contribuciones al descubrimiento del control del ciclo celular. Tim Hunt dejó claro que el descubrimiento de las ciclinas fue accidental en su conferencia de aceptación del Premio Nobel, a la que se puede acceder en www.nobelprize.org/nobel_prizes/medicine/laureates/2001/hunt-lecture.pdf o en el vídeo grabado en la ceremonia, disponible en www.nobelprize.org/mediaplayer/index.php?id=494.

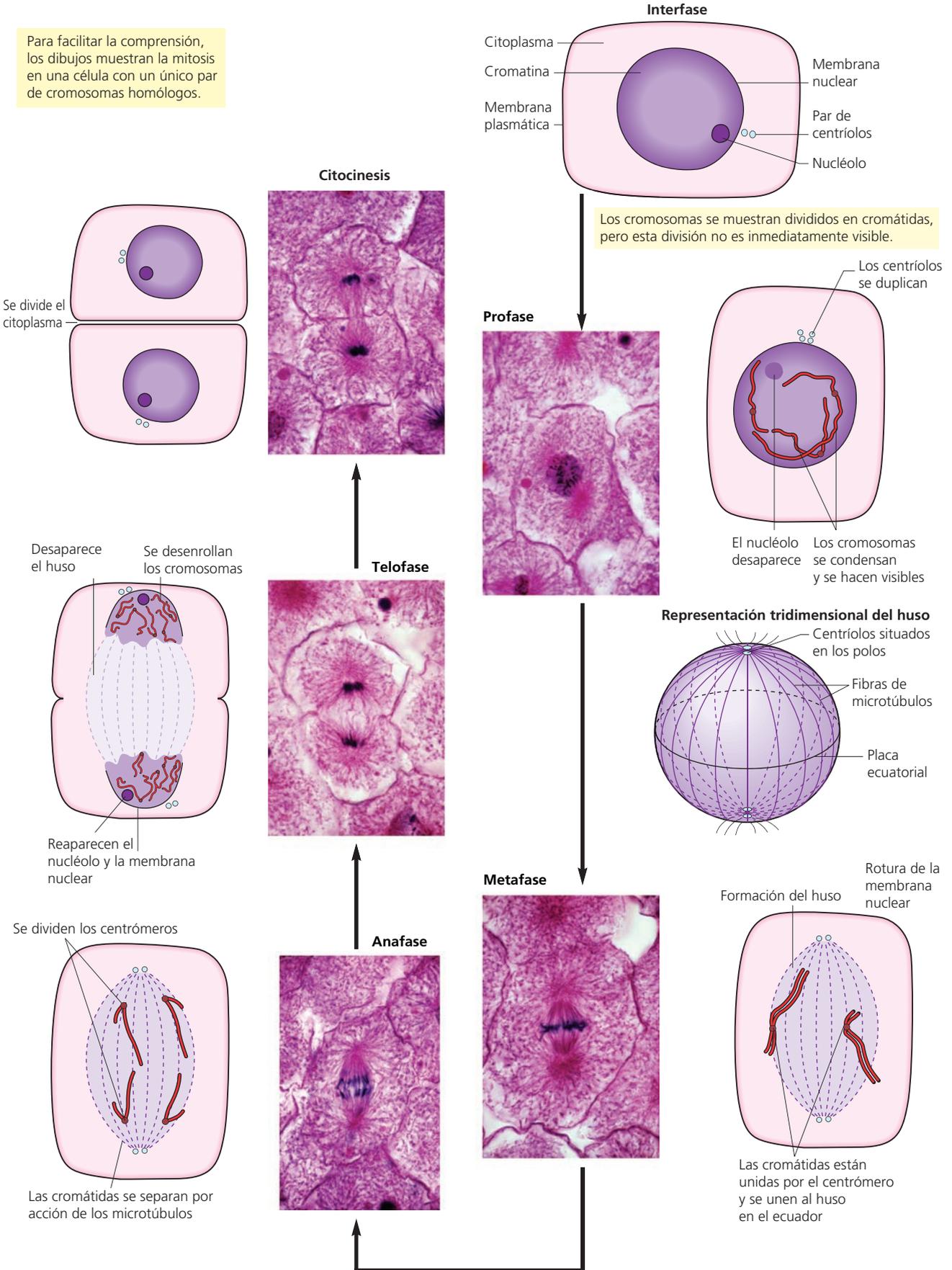
Los estudios de Paul Nurse que contribuyeron a este descubrimiento se realizaron en levaduras. Las circunstancias de este científico, en la actualidad presidente de la Royal Society, presentan un interesante contraste con las de otros investigadores, y ponen de manifiesto de una manera alentadora las diversas formas de desarrollar una distinguida carrera como investigador (http://en.wikipedia.org/wiki/Paul_Nurse).

■ Mitosis

Antes de que ocurra la división celular tiene que producirse la división del núcleo. En la mitosis, los cromosomas que están presentes como cromátidas formadas durante la interfase se separan, y se distribuyen con exactitud y precisión en los dos núcleos hijos.

En este apartado se explica la mitosis como un proceso en cuatro fases (Figura 1.58), pero recuerda que solo es para facilitar su descripción. La mitosis es un proceso continuo, sin interrupciones entre las fases. *Puedes ver los sucesos que se producen en la mitosis en la Figura 1.58.*

■ **Figura 1.58** Mitosis en una célula animal

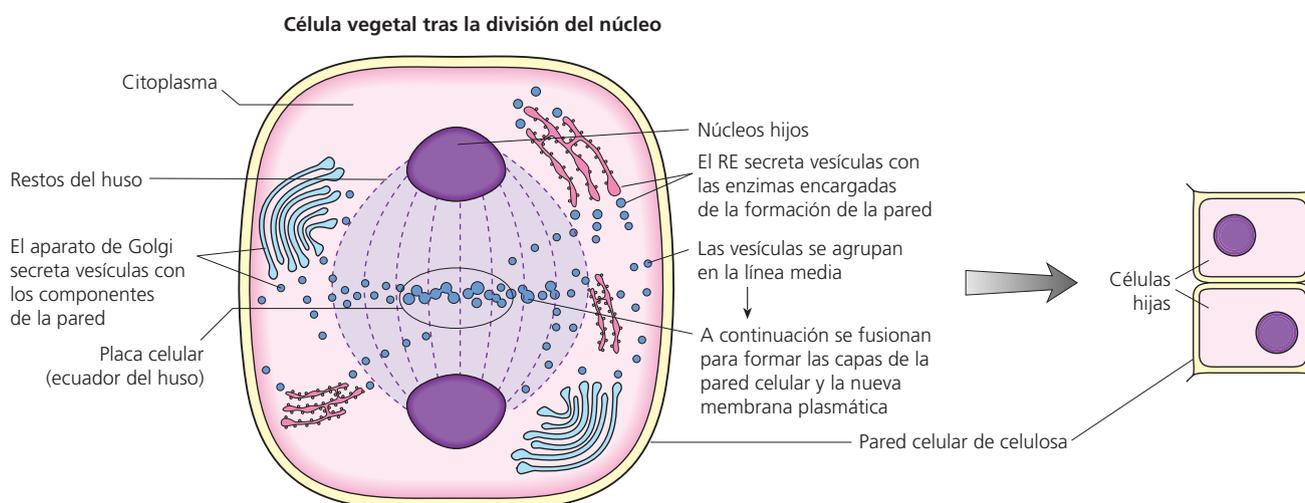


- En la **profase**, los cromosomas se hacen visibles como hebras largas y delgadas. Ahora, cada vez se vuelven más cortos y gruesos mediante un proceso de superenrollamiento. Puedes ver una micrografía electrónica de un cromosoma superenrollado en la Figura 1.60. Solo al final de la profase es posible ver que los cromosomas están formados por dos cromátidas unidas por el centrómero. Al mismo tiempo, el nucléolo desaparece gradualmente y la membrana nuclear se fragmenta.
- En la **metafase**, los centríolos se desplazan a los extremos opuestos de la célula. Los microtúbulos en el citoplasma empiezan a formar un huso, que irradia desde los centríolos (Figura 1.58). Los microtúbulos se unen a los centrómeros de cada par de cromátidas, y estas se disponen en el ecuador del huso. (En las células de las plantas se forma un huso exactamente con la misma estructura, pero sin la presencia de los centríolos).
- En la **anafase**, los centrómeros se dividen, las fibras del huso se acortan y las cromátidas son traccionadas por sus centrómeros hacia los polos opuestos. Una vez separadas, las cromátidas se denominan cromosomas.
- En la **telofase** vuelve a formarse la membrana nuclear alrededor de los dos grupos de cromosomas en los extremos opuestos de la célula. Los cromosomas disminuyen su densidad y se desenrollan, convirtiéndose de nuevo en cromatina. Vuelve a formarse un nucléolo en cada núcleo. La interfase sigue a la división del citoplasma.

Citocinesis

Después de la telofase se produce la división del citoplasma, conocida como **citocinesis**. Durante la división, los orgánulos celulares, como las mitocondrias y los cloroplastos, se distribuyen por igual entre las células. En las células animales, la división se produce por un estrangulamiento de la membrana plasmática en el ecuador del huso, «pellizcando» el citoplasma por la mitad (Figura 1.33).

En las células vegetales, el aparato de Golgi forma vesículas de nuevos materiales de la pared celular, que se agrupan a lo largo de la línea del ecuador del huso, conocida como placa celular. Aquí las vesículas se unen para formar las nuevas membranas plasmáticas y la pared celular entre las dos células (Figura 1.59).



■ **Figura 1.59** Citocinesis en una célula vegetal

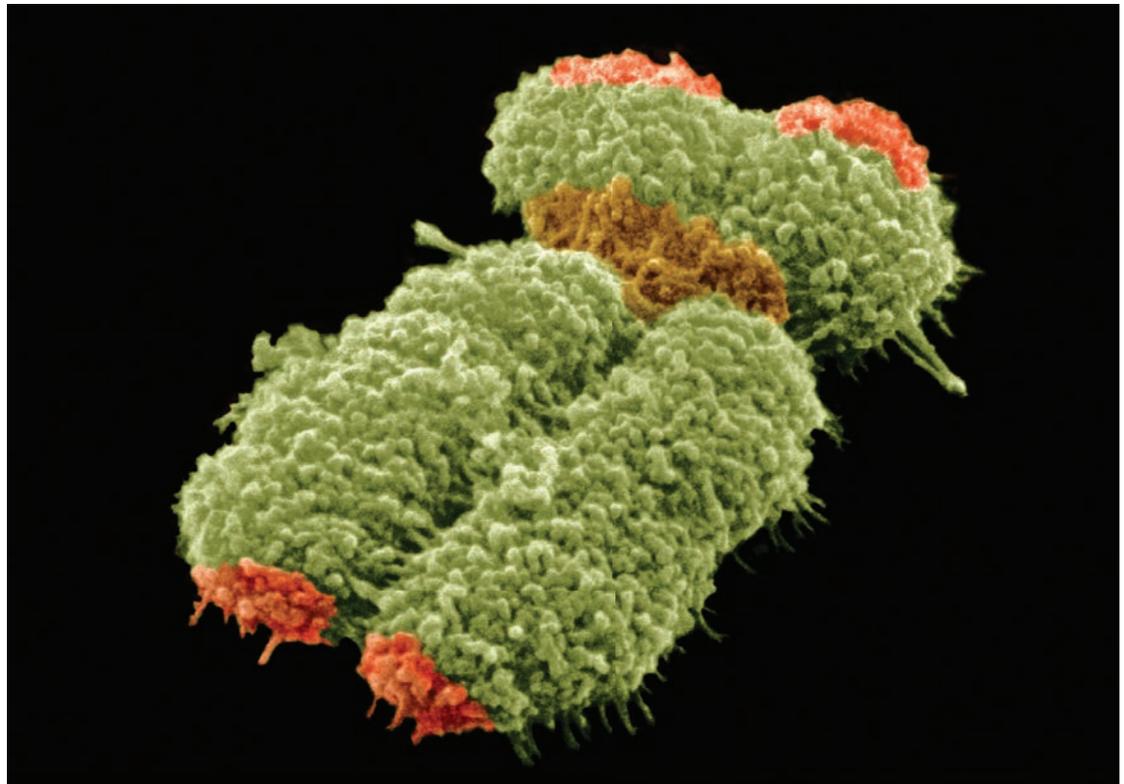
El empaquetado del ADN en los cromosomas

La longitud total del ADN de los 46 cromosomas humanos es de más de 2 m. Cada cromosoma contiene una molécula de ADN muy largo. Por supuesto, los cromosomas varían en longitud, pero puede estimarse que un cromosoma típico de 5 μm de longitud contiene una molécula de ADN que tiene unos 5 cm de largo, o lo que es lo mismo, unos 50.000 μm de ADN están empaquetados en los 5 μm del cromosoma. Hoy se sabe que, si bien algunas de las proteínas de los cromosomas son enzimas que intervienen en las reacciones de copia y reparación del ADN, la mayor parte tiene una función de soporte y empaquetado del ADN.

28 Comenta la principal ventaja de que los cromosomas estén «superenrollados» durante la metafase de la mitosis

La histona es una proteína de embalaje. Es una proteína alcalina (cargada positivamente) que contiene una alta concentración de moléculas de aminoácidos con grupos alcalinos ($-\text{NH}_2$) adicionales, como la lisina y la arginina. Las histonas se encuentran agrupadas y proporcionan soporte a segmentos de la doble hélice del ADN, que se enrolla a su alrededor adoptando el aspecto de las cuentas de un rosario. El «rosario» está enrollado sobre sí mismo formando la fibra de cromatina. Esta se enrolla de nuevo, y las bobinas forman un bucle alrededor de un «andamiaje» proteico fibrilar constituido por una proteína no histona. Cuando el cromosoma se encuentra en metafase, toda esta estructura se pliega de nuevo (superenrollado) y aparece mucho más condensado (Figura 1.60).

■ **Figura 1.60**
Empaquetado del ADN en los cromosomas

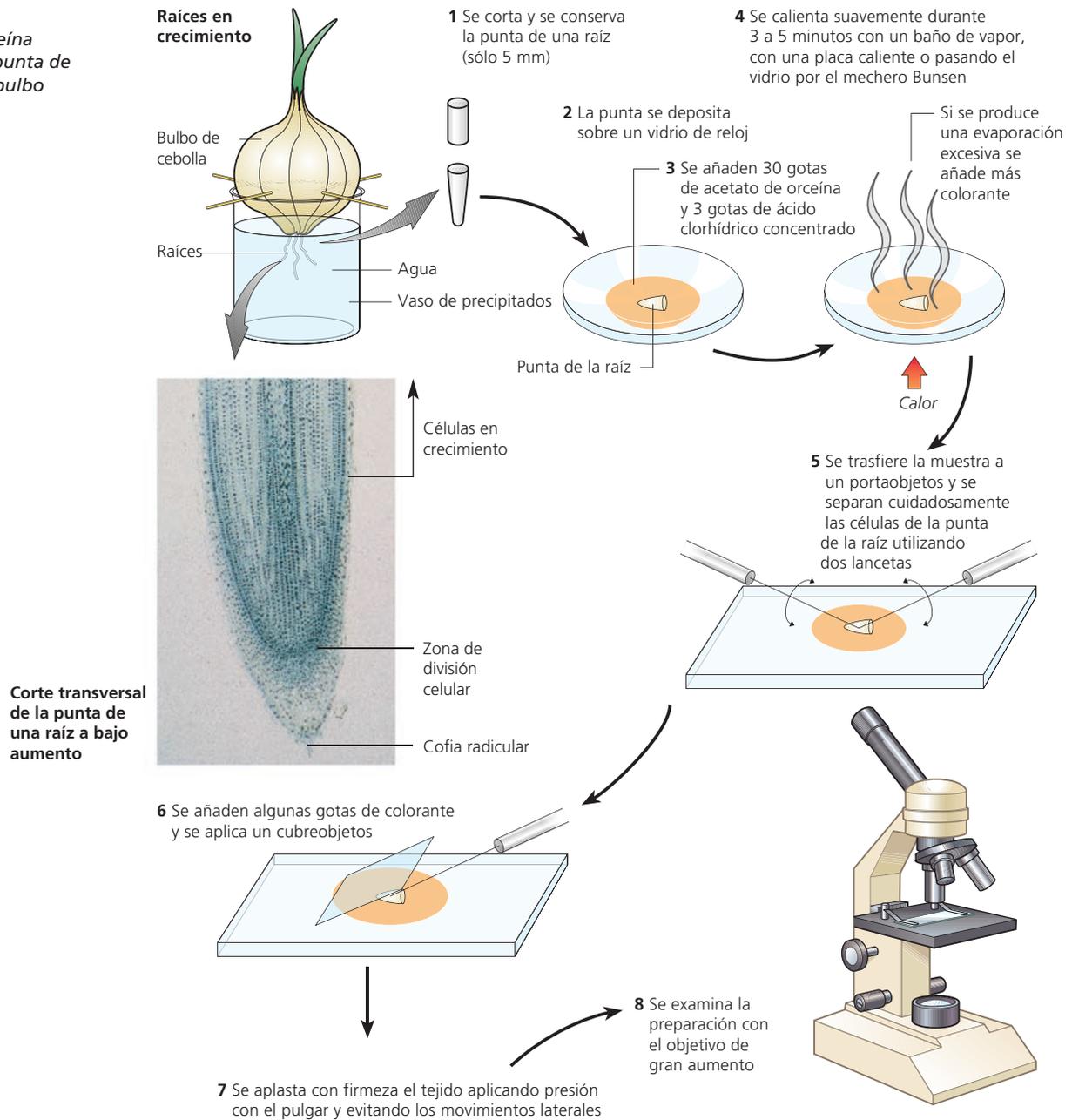


Observación de los cromosomas durante la mitosis

Las células que se dividen activamente, como las que están en la zona de crecimiento del extremo de las raíces de las plantas, tienen muchas células que experimentan mitosis. Este tejido puede ser aislado, teñido con orceína etanoico (orceína acético) y montado para su examen al microscopio con lentes de gran aumento. En la interfase, los núcleos aparecen de color rojo-púrpura con un citoplasma casi incoloro, pero en las células en mitosis los cromosomas son visibles, tal como aparecen en las micrografías de la Figura 1.58. El procedimiento se resume en el diagrama de flujo de la Figura 1.61.

En las preparaciones resultantes puede calcularse la proporción de células con núcleos en interfase, o en cualquier etapa de la mitosis, examinando 100 núcleos adyacentes. De esta forma se calcula el **índice mitótico**, que es el número de células en mitosis por cada 1000 células. Para una mayor precisión debe utilizarse la media de tres o más muestras de 100 células. Esta determinación es importante porque el índice mitótico se utiliza para diferenciar entre tumores benignos y malignos (véase a continuación).

■ **Figura 1.61**
Tinción con orceína
etanoico de la punta de
una raíz de un bulbo
de cebolla



Determinación del índice mitótico

En una preparación de una muestra teñida del extremo de una raíz (véase la Figura 1.61), localiza la región meristemática por detrás utilizando el microscopio a bajo aumento. Luego céntrate en esta región (utilizando mayor aumento si es necesario) para poder identificar las células en las que son visibles los cromosomas (las células que experimentan mitosis). Otras células mostrarán su núcleo en interfase. Selecciona 100 células y, usando una tabla de recuento, registra los siguientes datos:

Índice mitótico de 100 células del extremo de la raíz

Número de células en fase de mitosis

Número de células en interfase

Utiliza los datos para calcular el índice mitótico.

29 Utilizando las preparaciones microscópicas de la punta de raíz que se habían utilizado para estudiar los cromosomas durante la mitosis (Figura 1.61), cinco estudiantes observaron y registraron el número de núcleos en cada etapa de la mitosis en 100 células, tal como se muestra en la siguiente tabla.

Fase de la mitosis	Número de núcleos contados por				
	Estudiante 1	Estudiante 2	Estudiante 3	Estudiante 4	Estudiante 5
Profase	64	70	75	68	73
Metafase	13	10	7	11	9
Anafase	5	5	2	8	5
Telofase	18	15	16	13	13

a **Calcula** la media del porcentaje de células en división en cada etapa de la mitosis y presenta tus resultados en un diagrama de sectores.

b Suponiendo que la mitosis tarda unos 60 minutos para completarse en esta especie concreta de planta, **deduce** lo que implican estos resultados sobre la duración de las cuatro fases.



■ Cáncer: enfermedades con una división celular incontrolada

Hay muchas formas diferentes de cáncer que afectan a distintos tejidos del organismo. Se considera que el cáncer no es una única enfermedad. Hoy en día, en los países desarrollados, una de cada tres personas sufrirá un cáncer en algún momento de su vida, y aproximadamente una de cada cuatro morirán por su causa. En estos países, los cánceres más comunes son el de pulmón en los varones y el de mama en las mujeres. Sin embargo, en otras partes del mundo las tasas de cáncer son diferentes, a menudo significativamente más bajas. Los biólogos de laboratorios de todo el mundo están investigando las causas y el tratamiento del cáncer. Puedes encontrar la incidencia de los diferentes tipos de cánceres habituales y su variación geográfica en <http://globocan.iarc.fr/>

En cualquier tipo de cáncer, las células comienzan a dividirse repetidamente por mitosis, sin control ni regulación. Cuando esto se produce, la tasa de multiplicación celular es mucho más rápida que la tasa de muerte celular, y se forma una masa irregular de células que se denomina **tumor** (Figura 1.62).

Algunas veces, las células tumorales se separan de este **tumor primario** y son transportadas a otras partes del cuerpo, donde forman **tumores secundarios**. Este proceso se conoce como **metástasis**. Las células cancerosas sin control, en última instancia, se apoderan del organismo a expensas de las células sanas próximas, lo que ocasiona un mal funcionamiento y la muerte.

Por lo tanto, se produce un cáncer cuando el ciclo celular funciona sin sus controles normales. En una célula sana, el ciclo celular está regulado por un sistema de control molecular en el que están involucradas las ciclinas (página 52). Se cree que se desarrolla un cáncer cuando se producen cambios en estos genes, y estos cambios principalmente están causados por una alteración en las moléculas de ADN de los cromosomas.

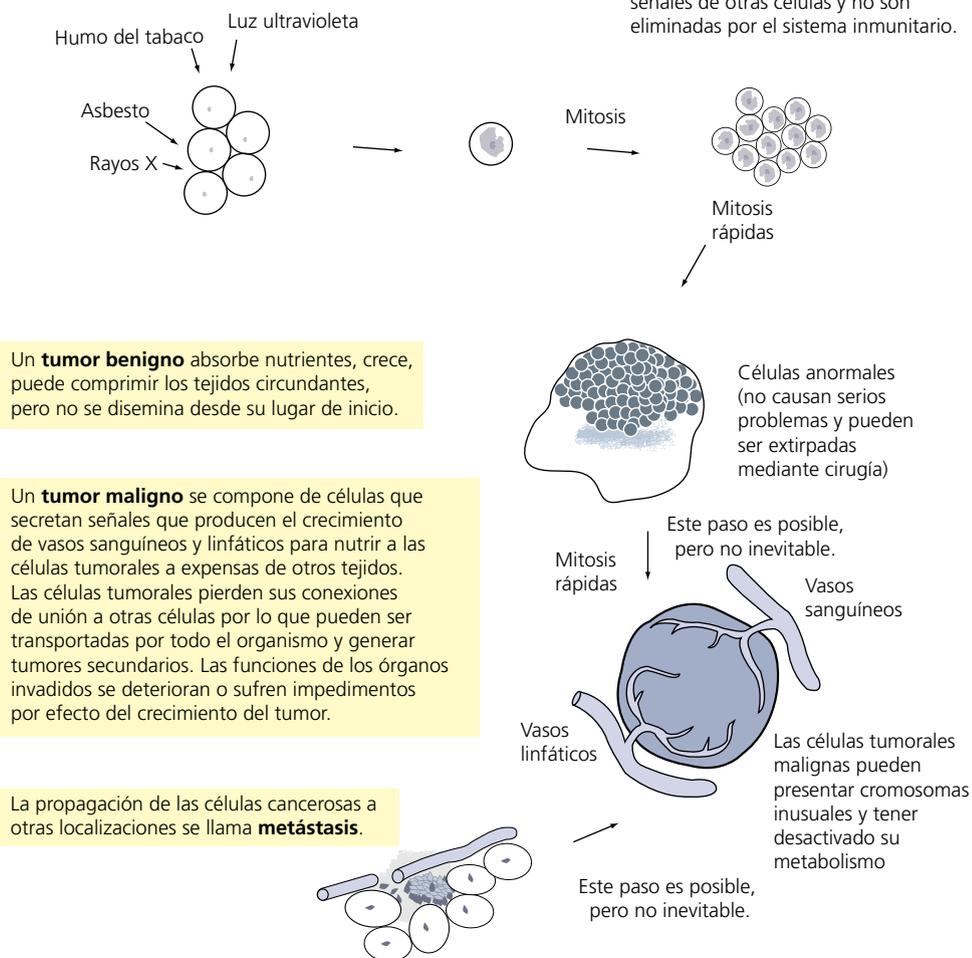
Una **mutación** es un cambio en la cantidad o en la estructura química del ADN de un cromosoma. Con el tiempo, en el ADN de las células del organismo se van acumulando errores de diferentes tipos, que la mayoría de los cánceres aparezcan en personas mayores.

■ **Figura 1.62**
Pasos en el desarrollo de un tumor maligno

Las células normales en división están sometidas a una exposición prolongada a agentes carcinógenos.

El agente carcinógeno causa una mutación en una célula.

La célula mutada experimenta múltiples mitosis rápidas (el ciclo celular no es inhibido). Las células formadas no responden a las señales de otras células y no son eliminadas por el sistema inmunitario.



■ Causas de la alteración del ADN

Se denomina **mutágeno** a cualquier factor capaz de causar una mutación, y sus efectos se describen como mutagénicos. Estos factores se identifican y definen en la Tabla 1.8.

30 Describe tres condiciones ambientales que pueden causar que las células normales se conviertan en células cancerosas.

31 Describe en qué difiere el comportamiento de las células cancerosas del de las células normales.

■ **Tabla 1.8**

Principales factores que pueden aumentar las tasas de mutación y la probabilidad de cáncer

Radiaciones ionizantes

Las radiaciones ionizantes incluyen los rayos X y la radiación procedente de diversas fuentes radiactivas (rayos gamma, partículas α , partículas β). Pueden desencadenar la formación de iones perjudiciales en el interior del núcleo, lo que lleva a la desintegración del ADN.

Radiaciones no ionizantes

Las radiaciones no ionizantes son la luz ultravioleta. Son menos penetrantes que la radiación ionizante, pero si son absorbidas por las bases nitrogenadas del ADN pueden alterarlas y hacer que bases adyacentes en la cadena del ADN se unan entre sí, en lugar de unirse a su pareja en la cadena opuesta (página 107).

Productos químicos

Varios productos químicos que son carcinógenos están presentes en el **humo del tabaco**. También la exposición prolongada a las fibras de amianto puede provocar cáncer en la membrana que tapiza la cavidad torácica (pleura). En general, el daño se hace aparente solo muchos años después.

Infecciones víricas

Infecciones por virus específicos, como los virus de las hepatitis B y C, pueden provocar cánceres concretos, en este caso de hígado.

Dieta

La dieta también está vinculada tanto a la causa como a la prevención del cáncer, aunque es difícil establecer con certeza la naturaleza de estas conexiones.

■ **Oncogenes y cáncer**

Cualquiera que sea la causa de un cáncer, la mutación de dos tipos de genes desempeña un papel en su inicio:

- Los **protooncogenes** son genes que codifican las proteínas que estimulan el ciclo celular. Las mutaciones en un oncogén pueden causar una división celular excesiva, y hacer que las células pasen a ser «inmortales» siempre y cuando se mantenga el aporte de nutrientes.
- Los **genes supresores de tumores** codifican proteínas que detienen el ciclo celular cuando se copia un ADN dañado. Desafortunadamente, una mutación rara puede inactivar el gen que codifica la proteína denominada p53. Cuando la proteína p53 está presente, se detiene la copia del ADN defectuoso y entonces otras enzimas son capaces de reparar el ADN y corregir el fallo, con lo que se evita el cáncer. Si p53 está ausente, puede desarrollarse un tumor.

Fumar cigarrillos causa enfermedades pulmonares: las pruebas

Fue la **epidemiología** (el estudio de la incidencia y de la distribución de las enfermedades, así como de su control y prevención) la que identificó por primera vez los probables vínculos de causalidad entre el tabaquismo y la enfermedad. Más recientemente, **investigaciones experimentales en laboratorio** han demostrado cómo el humo del cigarrillo causa la enfermedad. Las pruebas se comentan en el Capítulo 6.

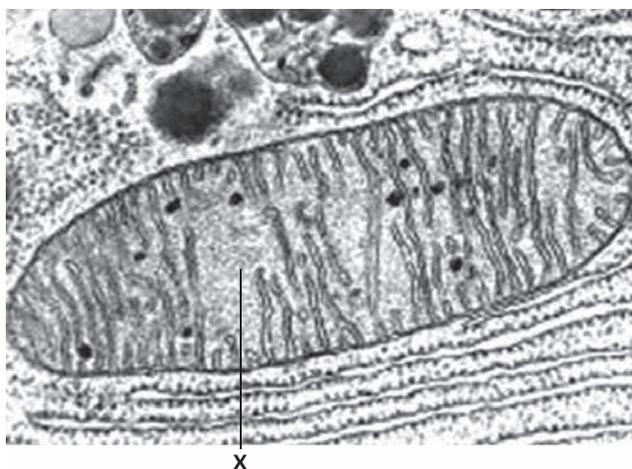
■ Selección de preguntas de examen

Las preguntas 1 y 2 están tomadas de las pruebas de biología del IBDP.

- 1 Un glóbulo rojo tiene 8 μm de diámetro. Si se dibuja 100 veces más grande que su tamaño real, ¿qué diámetro tendrá el dibujo en milímetros?
- A 0,08 mm
 - B 0,8 mm
 - C 8 mm
 - D 80 mm

Nivel Medio, Prueba 1, huso horario 1, 11 de mayo, pregunta 3

- 2 La micrografía electrónica adjunta muestra un orgánulo en una célula eucariota. ¿A qué corresponde la zona señalada con la X y qué tipo de reacciones químicas se producen en esa zona?



		Reacción
A	Matriz	Fotólisis
B	Estroma	Ciclo de Krebs
C	Estroma	Fotólisis
D	Matriz	Ciclo de Krebs

Nivel Superior, Prueba 1, huso horario 1, 11 de mayo, pregunta 29

Las preguntas 3 a 9 cubren otras áreas del temario de este capítulo.

- 3 Las membranas plasmáticas son fluidas debido a:
- A Las propiedades anfipáticas de los fosfolípidos.
 - B El agua presente en el exterior de la membrana plasmática.
 - C Las proteínas integrales que poseen regiones polares y no polares que interactúan con los fosfolípidos.
 - D Las vesículas que se fusionan con la membrana plasmática durante la exocitosis.
- 4 Durante el ciclo celular, la concentración de ciclinas fluctúa de manera cíclica. Una probable explicación para esta fluctuación en su concentración es:
- A Porque las ciclinas están activas durante todo el ciclo debido a su actividad enzimática.
 - B Es el resultado de la diferenciación celular dado que las ciclinas activan distintos genes en diferentes momentos.
 - C Porque las ciclinas solo están activas en algunos puntos del ciclo, induciendo cambios de fase a fase.
 - D Las ciclinas se denominan así debido a la actividad cíclica de las células cuando se duplica su ADN.
- 5
- a Enumera tres ideas incluidas en la teoría celular. (3)
 - b Distingue entre células madre y células cancerosas. (2)
- 6
- a Describe lo que sucede conforme las células aumentan su volumen en relación con su área de superficie. (2)
 - b Las células se diferencian durante el desarrollo de los tejidos embrionarios. ¿Cuál es la probable causa de que se produzca esta diferenciación? (2)
- 7
- a Dibuja y etiqueta un diagrama de una típica célula procariota. Anota en el dibujo las funciones de cada una de las estructuras. (6)
 - b Explica cómo el tamaño de una célula procariota se relaciona con el tamaño de algunos orgánulos que generalmente se encuentran en las células animales. (2)
 - c Define la fisión binaria. (2)
 - d Indica en una Tabla cuatro diferencias principales entre procariotas y eucariotas. (4)

- 8** Las etapas del ciclo celular son interfase, mitosis y citocinesis. A su vez, la mitosis está constituida por cuatro fases distintas.
- a** Señala los acontecimientos de la interfase que determinan que no sea una etapa de «descanso» en el ciclo celular. (4)
 - b** Enumera los principales cambios que se producen en los cromosomas cuando el núcleo entra en mitosis durante la:
 - 1 Profase (la primera fase). (6)
 - 2 Anafase (la tercera fase). (6)
 - c** Explica de qué manera la mitosis produce dos núcleos genéticamente idénticos. (4)
- 9** Señala cómo la exocitosis y la endocitosis permiten a las células exportar e importar sustancias utilizando vesículas. (8)