

Tema 27. La membrana plasmática y la pared celular. **Citosol, citoesqueleto. Sistemas de membranas y orgánulos.** **Motilidad celular.**

E.S.O. EN 1º Bloques 7 y 8 y en 3º Bloque II.
1º Bach. Bloque 6. Formas de organización de los seres vivos.
2º Bach. (Biología). Bloque 3. La célula y la base físico-química de la vida, y Bloque 2: Fisiología celular

SUMARIO

27.1. La membrana plasmática. Estructura. Propiedades

27.1.1. Modalidades de transporte

27.1.2. Especializaciones de la membrana plasmática

27.1.3. La membrana de secreción animal y vegetal

27.2. Citosol y citoesqueleto

C) Cilios y Flagelos (Undulipodios)

D) Centriolos (Centros organizadores de microtúbulos)

27.3. Orgánulos:

27.3.1. Ribosomas y sistema de endomembranas

Ribosomas, Retículo endoplasmático (RE), RER, REL, Ap. o complejo de Golgi, Lisosomas, Vacuolas, Peroxisomas

27.3.2. Orgánulos energéticos

Mitocondrias, Tipos de plastidios: Cloroplastos

27.4. Motilidad celular:

27.1. La membrana plasmática. Estructura

Las **membranas biológicas** son, en general, estructuras dotadas de cierta permeabilidad que separan (y comunican) dos medios celulares diferentes; actúan como barreras que permiten mantener unas condiciones físico-químicas propias en el interior del comportamiento u orgánulo que confinan (núcleo, mitocondrias, lisosomas, etc.). De todas las membranas biológicas existentes describiremos a continuación la estructura y funciones de la **membrana plasmática**, que es la mejor conocida y de la que más datos se disponen.

De acuerdo con el modelo del **mosaico fluido de Singer y Nicholson (1972)**, la membrana plasmática contiene un 50 % de proteínas, la mayoría de las cuales son **glucoproteínas**, cuyas terminaciones glucídicas, ramificadas, junto con la fracción glucídica de los **esfingoglucolípidos**, se disponen en la superficie externa de la bicapa lipídica, a la que confieren un aspecto de velo afieltrado (**glucocálix**). Los lípidos de la membrana se encuentran dispuestos formando una bicapa. Esta bicapa es la estructura básica de todas las membranas biológicas.

Esta disposición externa de las glucoproteínas y los glucolípidos permite la interacción con otras moléculas del medio extracelular, lo que las convierte en elementos esenciales de **comunicación intercelular**, ya que, al parecer, regulan las relaciones de las células con su ambiente.

Aparte de la función estructural, las glucoproteínas y los glucolípidos, realizan una función muy importante como **marcadores biológicos y lugares de reconocimiento celular**; es decir, son capaces, como veremos, de originar compuestos altamente específicos que actúan como transportadores de información biológica (especificidad de los grupo sanguíneos ABO) (la sangre del grupo A tiene como monosacárido acetilgalactosamina como azúcar terminal de una cadena de glucoproteína o glucolípido; la del grupo B posee galactosa, y la del grupo O carece de ambos azúcares).

Otro lípido componente de la membrana plasmática es el **colesterol** (en otras membranas, como las del retículo endoplásmico o las membranas mitocondriales, se encuentra en proporción muy pequeña). Su función consiste en aumentar la rigidez y la resistencia de la membrana, pues se intercala entre los fosfolípidos y tiende a mantener fijas y ordenadas sus "colas" en las zonas próximas a las cabezas polares, lo que hace disminuir la fluidez en la bicapa lipídica.

Los lípidos de la membrana se difunden libremente a través de la bicapa, mediante difusión lateral, rotación sobre el eje mayor, flexión y flip-flop (salto de un lado a otro de la bicapa). La difusión lateral, junto con la rotación, son los movimientos más frecuentes, el flip-flop está muy restringido.

Las proteínas de membrana se **disponen en la bicapa lipídica de la forma siguiente**:

- Muchas proteínas de membrana atraviesan la bicapa de un extremo a otro, denominándose **proteínas transmembrana o integrales** (antes intrínsecas); pueden ser de paso único (una α -hélice atraviesa la bicapa) o de paso múltiple (varias α -hélices). Su parte central es hidrófoba, interaccionando con la región hidrocarbonada de la bicapa lipídica y dos partes hidrofílicas, una a cada lado de la bicapa. Pueden atravesar la membrana en forma de cadenas lineales o replegarse dentro de la bicapa
- Algunas proteínas atraviesan sólo parcialmente la bicapa.
- Otras proteínas se encuentran en la superficie de la bicapa son las **periféricas** (extrínsecas), pueden estar: unidas a otra proteína (normalmente integral), unidas a ácidos grasos, o ser parte de una proteína integral que asoma únicamente por uno de los extremos. La gluforina es una proteína periférica que abunda en la membrana plasmática por su parte exterior, contiene numerosos oligosacáridos. Éstos se caracterizan por llevar los determinantes antígenicos de los grupos sanguíneos, A, B y O.

Las **principales funciones que desempeñan las proteínas de membrana** son: la de transportar moléculas, actuar como receptores, actuar como enzimas y, por último, actuar como puentes estructurales entre el citoesqueleto de la célula y/o la matriz extracelular.

Las membranas **son estructuras asimétricas**, ya que todas sus proteínas tienen una determinada orientación en la bicapa lipídica, lo que es esencial para su función. También los lípidos se distribuyen de forma asimétrica. La parte glucídica de glucoproteínas y de glucolípidos se localiza siempre en la parte externa de la membrana plasmática.

PROPIEDADES DE LA MEMBRANA PLASMÁTICA

La composición lipídica confiere a las biomembranas determinadas propiedades, como la capacidad de autoensamblaje y la de autosellado, fluidez e impermeabilidad.

1. **AUTOENSAMBLAJE** Como ya sabemos, cuando los fosfolípidos están en un medio acuoso, muestran una tendencia natural a autoensamblarse y construir bicapas que se cierran espontáneamente y forman vesículas esféricas; del mismo modo que se hacen pompas de jabón cuando sus partículas se dispersan por el aire.
OPCIONAL. Esta propiedad es la que se aprovecha actualmente para fabricar pequeñas vesículas de fosfolípidos ($\varnothing = 50$ nm), formadas por una o varias bicapas concéntricas (**liposomas**), que se utilizan como vehículos eficaces para introducir en los tejidos medicamentos o productos de cosmética alojados en su interior.
2. **AUTOSELLADO.** No es más que una consecuencia de lo anterior. Si se rompen o separan los fosfolípidos, se reorganizan y se unen de nuevo, restableciéndose la bicapa. Esta propiedad permite tanto la fusión de dos membranas en otra mayor como la escisión de una vesícula en dos menores; debido a esta propiedad pueden formarse **vesículas endocíticas** por invaginación y autosellado de la membrana plasmática; que más tarde, pueden fusionarse con los lisosomas; del mismo modo que se explica también la **exocitosis**.
3. **FLUIDEZ.** No existen enlaces covalentes entre los fosfolípidos, ni tampoco entre éstos y las proteínas; sino que toda la estructura de la bicapa se mantiene por la acción de los **enlaces débiles** (interacciones electrostáticas, fuerzas de Van der Waals, etc.), lo que confiere a las membranas una extraordinaria fluidez y flexibilidad, ya que tanto los fosfolípidos como las proteínas pueden **desplazarse lateralmente** en cada monocapa (movilidad lateral).
La fluidez de la membrana depende de la composición de sus ácidos grasos y de su contenido en colesterol. A menor longitud y mayor insaturación de las cadenas de ácidos grasos, mayor fluidez. A pesar de todo es el colesterol el principal regulador de la fluidez, disminuyéndola al interferir con los movimientos de las cadenas de los ácidos grasos.
Debido a la fluidez de la membrana, también muchas proteínas se desplazan lateralmente de forma continua, lo que es fundamental para muchas de sus funciones. Otras, como las transmembrana, son prácticamente inmóviles. La difusión transversal de las proteínas no se ha observado nunca.
Los anestésicos y el etanol actúan sobre las membranas en función de su liposolubilidad, incrementando su fluidez y desorganización (esta desorganización, en las células del sistema nervioso, es la responsable de la depresión de los centros del sueño y la vigilia).
4. **IMPERMEABILIDAD** frente a moléculas hidrófilas, polares o con carga eléctrica. La naturaleza hidrófoba y apolar de la bicapa lipídica es responsable de su relativa impermeabilidad frente a moléculas hidrosolubles, sobre todo si tienen un tamaño considerable. Esta propiedad permite que la membrana plasmática actúe de barrera de contención, impidiendo que escape de la célula la mayor parte de su contenido hidrosoluble. Las moléculas que atraviesan la bicapa son: a) moléculas no polares que se disuelven con facilidad, y b) moléculas polares sin carga de tamaño reducido (agua). Dado que, a través de la membrana plasmática se deben realizar todos los intercambios de materia y energía con el medio (no hay que olvidar que la célula es un sistema termodinámicamente abierto), la impermeabilidad de la membrana no puede ser absoluta y se han desarrollado diferentes **sistemas de transporte**.

LOS RECEPTORES

Constituyen una de las clases más importantes de las **proteínas de membrana**. La mayoría de las funciones específicas de las membranas son realizadas por las proteínas. Por lo que su cantidad y tipo reflejan la función de la célula.

La mayoría son glucoproteínas transmembrana que se encuentran dispersas por la superficie de la membrana a modo de antenas moleculares. Los distintos tipos de células tienen diferentes tipos de receptores. Cada receptor es capaz de reconocer y unirse específicamente a una molécula mensajero (**ligando**) y como resultado de esa interacción se produce un cambio en la conformación del receptor. Este cambio da lugar a una señal intracelular que altera el comportamiento de la célula.

Las moléculas mensajero (ligandos) son muy variadas. Pueden ser hormonas, neurotransmisores y factores químicos entre los que se incluyen los factores de crecimiento.

Muchos virus y toxinas bacterianas consiguen entrar en las células debido a la capacidad para identificar y unirse a los receptores de la superficie celular.

27.1.1. Modalidades de transporte

Los factores determinantes de cada una de las modalidades serán: el tamaño de las moléculas a intercambiar (es decir, su Peso molecular), su solubilidad en la bicapa lipídica y el gradiente de concentración de dichas sustancias dentro y fuera de las células.

A) TRANSPORTE DE PEQUEÑAS MOLÉCULAS

El transporte de pequeñas moléculas a través de la membrana se clasifica, en función de los requerimientos energéticos, en: transporte pasivo (no requiere energía) y transporte activo (requiere energía).

A1. Transporte pasivo

Se trata de un proceso de **difusión** a través de la membrana, que no requiere energía, ya que las moléculas se desplazan espontáneamente a favor de **gradiente de concentración**; es decir, desde una zona de concentración elevada a otra de concentración baja. Si se trata de una sustancia con carga, su transporte, depende tanto del gradiente de concentración como de su gradiente eléctrico (potencial de membrana), la suma de ambos gradientes constituye el **gradiente electroquímico**.

El potencial de membrana de la mayoría de las células (negativo en el interior y positivo en el exterior) permite la entrada de cationes y se opone a la de aniones.

A.1.1. Difusión simple.

Por este mecanismo atraviesan la membrana las moléculas no polares (oxígeno, nitrógeno, benceno, éter, cloroformo, hormonas esteroideas, etc.). Las moléculas polares sin carga, si su tamaño es suficientemente reducido, también la atraviesan, es el caso del agua (ósmosis), CO₂, etanol, urea, etc.

A.1.2. Difusión facilitada.

Los iones y la mayoría de moléculas polares (glucosa, aminoácidos, nucleótidos, etc.), no pueden atravesar la membrana y se transportan mediante las proteínas transmembrana, que pueden ser proteínas de canal o proteínas transportadoras específicas.

Las **proteínas de canal** forman poros acuosos que atraviesan la bicapa y permiten el paso de iones de tamaño y carga adecuados. La apertura de estos canales iónicos es transitoria (**canales regulados**). Algunos se abren mediante interacción con un ligando; otros se abren en respuesta a un cambio de potencial de membrana (sinapsis).

Las **proteínas transportadoras específicas** o permeasas, se unen a la molécula a transportar y sufren un cambio conformacional que permite la transferencia de la molécula a través de la membrana. Cada proteína transporta sólo un tipo de ión o molécula o un grupo de moléculas estrechamente relacionadas. Existe una máxima velocidad de transporte que se alcanza cuando la permeasa está saturada.

A2. Transporte activo

Se realiza contra gradiente y con consumo de energía. Algunas de las proteínas transportadoras que intervienen se denominan bombas, siendo las más importantes las que transportan los cationes Na⁺, K⁺, Ca⁺⁺ y H⁺. Como ejemplo vamos a estudiar el funcionamiento de la bomba de Na⁺-K⁺.

BOMBA DE Na⁺-K⁺. La mayoría de las células animales tienen una alta concentración de K⁺ y una baja concentración de Na⁺ con respecto al medio externo. Estos gradientes son los que genera la bomba Na⁺-K⁺, que bombea simultáneamente tres Na⁺ hacia el exterior y dos K⁺ hacia el interior, con hidrólisis acoplada de ATP. La bomba Na⁺ - K⁺ tiene actividad enzimática ATP-asa.

El transporte de los iones Na⁺ y K⁺ se realiza gracias a una proteína transportadora de membrana que se encuentra en dos formas alternativas. Una de ellas posee una cavidad abierta hacia el interior de la célula a

la que puede acoplarse el ion Na^+ . Al unirse el ion Na^+ a la proteína, una molécula de ATP es hidrolizada y el P_i se transfiere a la proteína fosforilándola. Este proceso provoca un cambio en la conformación de la proteína que favorece la liberación del Na^+ al exterior celular y la unión del K^+ . Esto provoca la pérdida del P_i por la proteína que vuelve a su conformación original liberando el K^+ en el interior de la célula.

El transporte activo de Na^+ y K^+ tiene mucha importancia fisiológica ¹. Las principales funciones de la bomba son: Controlar el volumen celular (la expulsión de Na^+ es necesaria para mantener el balance osmótico); permite la excitabilidad de las células nerviosas y musculares, e impulsa el transporte activo de azúcares y aa al interior de la célula (la entrada de Na^+ , a favor de gradiente, impulsa su entrada sin gasto de ATP).

En los vegetales y los hongos el transporte activo en la membrana plasmática se lleva a cabo por una bomba de H^+ de funcionamiento similar a la bomba de Na^+/K^+ .

La energía potencial almacenada impulsa el transporte activo de la glucosa y aminoácidos hacia el interior de algunas células. En células del epitelio intestinal el transporte activo se realiza mediante un sistema de cotransporte (transporte simultáneo de dos solutos) unidireccional; el Na^+ tiende a penetrar en la célula de forma pasiva (a favor de gradiente electroquímico) y, en cierto sentido arrastra consigo a la glucosa (en contra de gradiente).

B) TRANSPORTE DE MACROMOLÉCULAS Y PARTÍCULAS

Las células también intercambian con el medio macromoléculas e incluso partículas de varios micrómetros de tamaño.

El proceso mediante el cual las células fijan e ingieren macromoléculas y partículas del medio recibe el nombre de **endocitosis**. El proceso por el que las células segregan macromoléculas al exterior denominado **exocitosis**. Ambos procesos suponen la formación y fusión de vesículas rodeadas de membrana.

B₁. ENDOCITOSIS.

Consiste en la ingestión de macromoléculas y partículas mediante la invaginación de una pequeña región de la membrana, que luego se estrangula formando una nueva vesícula intracelular. Según el tamaño de las vesículas distinguimos dos tipos de procesos de endocitosis.

Pinocitosis. Consiste en la ingestión de líquidos y solutos (incluidas macromoléculas) mediante pequeñas vesículas.

Fagocitosis. Consiste en la ingestión de grandes partículas, como microorganismos o restos de células, que se engloban en grandes vesículas o vacuolas (**fagosomas**)

En la mayoría de los casos las macromoléculas y partículas ingeridas por endocitosis, terminan en los lisosomas. Dado que los lisosomas, como veremos, contienen enzimas hidrolíticos, el material ingerido se digiere y pasa al citosol donde puede ser utilizado por la célula.

B₂. EXOCITOSIS

Consiste en la fusión de vesículas intracelulares con la membrana plasmática y la liberación de su contenido al medio extracelular.

La membrana de las vesículas secretoras se incorpora a la membrana plasmática y luego se recupera por endocitosis. es decir, existe continuamente un equilibrio entre exocitosis y endocitosis que aseguran el volumen celular.

27.1.2. Especializaciones de la membrana plasmática

La mayoría de las células de los tejidos están polarizadas y presentan al menos dos regiones en su membrana plasmática; cada región está especializada en una función distinta. Entre las regiones especializadas se estudian las microvellosidades y las uniones intracelulares.

A) MICROVELLOSIDADES

¹ Las células animales gastan un 30 % del ATP que producen, las nerviosas más de un 70 %.

Son prolongaciones digitiformes que se encuentran en la membrana plasmática de muchas células animales. Son especialmente abundantes en las células epiteliales cuya función requiere una máxima superficie de absorción, como sucede en el intestino delgado. Cada célula del epitelio intestinal tiene varios miles de microvellosidades en su superficie apical.

B) LAS UNIONES INTRACELULARES

Son regiones especializadas de la membrana plasmática que permiten a las células adyacentes de un tejido unirse entre sí o intercambiar pequeñas moléculas. En la mayoría de los tejidos de los vertebrados las hay de tres tipos:

- **Uniones herméticas o impermeables.** Sellan las células entre sí formando una capa continua, que impide el paso de moléculas a través de los espacios intercelulares. Abundan en las células epiteliales de los Mamíferos. Se consigue así formar barreras selectivas de permeabilidad mediante las capas celulares epiteliales que separan líquidos de diferente composición.
- **Desmosomas.** Son puntos de contacto intercelular que mantienen firmemente unidas a las células, aumentando la resistencia y rigidez del tejido. Abundan en tejidos sometidos a fuertes tensiones mecánicas: músculo cardíaco, epidermis, cuello uterino, etc.
Estas uniones se pueden encontrar dispersas por las superficies laterales de las células (desmosomas puntuales), o formando bandas continuas alrededor de la superficie apical de las células epiteliales del intestino, manteniendo unidas sus membranas. Si unen la célula a la lámina basal forman los hemidesmosomas; así las células se conectan con la matriz extracelular.
- **Uniones de comunicación o tipo gap.** Son canales intercelulares que permiten el paso de iones y pequeñas moléculas entre células adyacentes. Son importantes en la comunicación intercelular (las contracciones sincronizadas del músculo cardíaco se consiguen mediante el flujo de iones a través de estas uniones). También son importantes para la nutrición de las células que están lejos de los vasos sanguíneos (cristalino, hueso), y durante el desarrollo embrionario.

En conclusión la membrana plasmática no es tan sólo una estructura que sirve para mantener encerrada a la célula e impedir que escape su contenido; también está dotada de una gran actividad y desempeña numerosas funciones, como por ejemplo:

- Mantener una permeabilidad selectiva, mediante el control del paso de sustancias entre el exterior y el interior.
- Producir, modular y conservar gradientes electroquímicos a ambos lados de la membrana.
- Recibir y transmitir señales.
Las células reciben la información que les llega del medio, gracias a la existencia de: receptores específicos de neurotransmisores y de hormona, y el potencial de membrana responsable de la sensibilidad celular.
- Controlar el desarrollo y la división celular.
- Permitir una disposición topológicamente adecuada de moléculas funcionalmente activas (antígenos de histocompatibilidad, anticuerpos, etc.).
Conforma la identidad antigénica de cada individuo debido a que las proteínas específicas de la membrana celular constituyen una combinación única en cada individuo, que permite ser reconocida por las defensas inmunitarias.
- Delimitar comportamientos intracelulares, etc.

27.1.3. La membrana de secreción animal y vegetal

A) MEMBRANA DE SECRECIÓN ANIMAL: GLUCOCÁLIX o GLICOCÁLIZ

Es la zona periférica, rica en hidratos de carbono, de la superficie de las células eucarióticas. Puede alcanzar un espesor de 50 nm, mucho más gruesa que la misma membrana. Está formada por las cadenas de oligosacáridos de los glucolípidos y las glucoproteínas de membrana. Pueden contener, también, glucoproteínas que han sido segregadas y luego adsorbidas sobre la superficie celular.

Se considera que, dada la localización y complejidad de los oligosacáridos, son éstos los marcadores que actúan en los procesos de reconocimiento celular. La diversidad de estos oligosacáridos depende no sólo

de la secuencia de los monosacáridos sino también de los diferentes enlaces que los unen y la mayor o menor cantidad de ramificaciones. Ej: especificidad de adhesión bacteriana a determinadas células, reconocimiento de las ovocélulas por los espermatozoides, reconocimiento de células de un tejido (inhibición por contacto), rechazo de injertos y trasplantes, etc.

En los tejidos, el espacio extracelular está ocupado por una compleja red de macromoléculas (**matriz extracelular**). Está formada por proteínas y polisacáridos muy diversos y producidos por las células que es tan en contacto. Algunas de estas moléculas (proteoglucanos), son adsorbidos sobre la superficie celular, siendo casi imposible separar membrana de matriz extracelular.

Existe una gran variedad por lo que respecta a la composición macromolecular de la matriz: en vertebrados; se puede endurecer (huesos, dientes), o dar lugar a la lámina basal. En vegetales forma la pared celular y en las bacterias, la pared bacteriana.

Su composición es la siguiente:

- Polisacáridos: Glucosaminoglucanos o GAG ², que unidos a proteínas forman los proteoglucanos como por ejemplo el ácido hialurónico. GAG y proteoglucanos se entrelazan dotando de consistencia a la matriz.
- Proteínas estructurales: colágeno y elastina, y proteínas adhesivas, como la fibronectina y la laminina.

Las funciones de la matriz son:

- Dar soporte y rigidez a las células y tejidos.
- Mantener las células unidas y comunicadas entre sí.
- Influir en el metabolismo celular.
- Actuar sobre la organización del citoesqueleto, a través de la membrana plasmática.

B) MEMBRANA DE SECRECIÓN VEGETAL: PARED CELULAR

Típica de las células vegetales, a ella se deben muchas características de los vegetales (forma, incapacidad de desplazamiento, etc.). Se forma durante la citocinesis, a partir de vesículas del complejo de Golgi que, al fusionarse, su contenido forma la lámina media. También la forma un complejo enzimático situado en la membrana plasmática: la celulosintasa.

Se sitúa por fuera de la membrana plasmática, y está formada por largas fibrillas de celulosa unidas entre sí por una matriz de polisacáridos y proteínas. Entre 60 y 70 cadenas paralelas de celulosa, unidas por puentes de hidrógeno intermoleculares, se agrupan en microfibrillas formando un agregado cristalino muy ordenado.

Una **matriz** de polisacáridos, hemicelulosa, pectina, glicoproteínas, elementos minerales (Ca) y agua, engloban a las microfibrillas.

En algunas células muy especializadas, la pared celular puede sufrir modificaciones, debido a sustancias depositadas sobre ella, tales como lignina (células esqueléticas y conductoras), cutina, suberina y ceras, sustancias hidrofóbicas que impermeabilizan las paredes de los tejidos protectores de la planta.

Capas de la pared vegetal

En todas las paredes hay dos: lámina media (también llamada sustancia intercelular) y la pared primaria. además, muchas células depositan otra capa, la pared secundaria. La lamina media está situada entre las paredes primarias de las células adyacentes; la pared secundaria se deposita entre la membrana plasmática y la pared primaria (**crecimiento por aposición**).

La **lámina media** está formada por pectinas, es difícil separarla de la pared primaria.

La síntesis de la **pared primaria** tiene lugar durante el crecimiento celular; está formada por microfibrillas de celulosa en forma de red y abundante matriz (un 60 % es de agua). Las células meristemáticas sólo contienen pared primaria, así como las que forman el parénquima clorofílico o las secretoras.

La **pared secundaria** se inicia, en algunas células, una vez completado el crecimiento celular. Es la capa más gruesa. Las microfibrillas de celulosa se orientan paralelamente; la matriz es muy escasa y se puede modificar al impregnarse por lignina y otras sustancias. Se encuentra en los tejidos celulares de soporte: esclerénquima y el xilema.

²Son polisacáridos formados por unidades repetidas de disacáridos de N-acetil glucosamina o N-acetilgalactosamina.

100 moléculas de celobiosa = 1 fibrilla elemental; 20 fibrilla elemental = 1 microfibrilla; 250 microfibrillas = 1 macrofibrilla; 1500 macrofibrillas = 1 fibra de celulosa.

La pared primaria y la lámina media son permeables al agua, a los gases y a pequeñas moléculas hidrosolubles. El paso de estas sustancias está favorecido por la presencia de especializaciones: las punteaduras y los plasmodesmos.

Punteaduras. Son zonas en las que el depósito de celulosa y matriz es menos abundante. Constan de una cavidad y de una membrana de cierre (lámina media y pared primaria muy delgada); suelen ser pares y enfrentadas las de células adyacentes. Si hay pared secundaria rodeándolas se habla de punteaduras areoladas, si no la hay se habla de punteaduras simples. Estas estructuras permiten a la planta conectar entre sí sus células vivas, de modo que, a su través tiene lugar el movimiento controlado de solutos.

Plasmodesmos. Son finos conductos que atraviesan las paredes celulares y conectan los citoplasmas de células adyacentes, permitiendo el intercambio de pequeñas moléculas. Su localización puede ser precisa o distribuirse por toda la pared. Mediante los plasmodesmos están interconectados los citoplasmas de todas las células de la planta excepto algunas muy especializadas.

FUNCIONES

- Constituye una especie de exoesqueleto que protege y da forma a la célula vegetal.
- Las paredes unen las células entre sí.
- Permiten vivir a las células vegetales el medio hipotónico de la planta. La **turgencia** es la causa principal de la expansión celular durante el crecimiento y de la rigidez de las plantas jóvenes.
- Su lignificación permite el porte erecto de las plantas y la formación de los vasos conductores.
- La cutinización y suberificación impermeabilizan la superficie de la planta, evitando su desecación.
- Constituye una eficaz barrera contra la infección.

27.2. Citosol y citoesqueleto

Al principio se pensaba que el citosol era una disolución más o menos homogénea en la que flotaban los orgánulos; actualmente se sabe que el **citosol es un gel muy organizado** y que gran parte de su organización interna se debe a la acción del **citoesqueleto**, formado por una compleja red de filamentos proteicos.

A) Citosol

Es el medio acuoso del citoplasma en el que se encuentran inmersos los orgánulos celulares. Representa aproximadamente la mitad del volumen celular. Contiene muchas proteínas enzimáticas ya que, en su seno, se llevan a cabo las reacciones de glucólisis, biosíntesis de glúcidos, ácidos grasos, aminoácidos y nucleótidos.

También contiene muchos filamentos proteicos que le proporcionan una compleja estructura interna; el conjunto de estos filamentos constituye el citoesqueleto.

Debido a la cantidad de proteínas que contiene, el citosol es un gel viscoso organizado por las fibras citoesqueléticas. Se cree que esta estructura ayuda a organizar las reacciones enzimáticas (algunos investigadores creen que la mayoría de las proteínas están unidas a fibras y localizadas en regiones concretas).

Algunas células almacenan sustancias en el citosol (**inclusiones**) sin que estén rodeadas por membrana (los gránulos citosólicos de glucógeno de las células musculares y hepatocitos, o las gotas de grasa de los adipocitos).

B) Citoesqueleto.

En 1928, Koltzoff comprobó la existencia de una red fibrosa (el citoesqueleto) en el citoplasma de las células eucarióticas. Está formado por una compleja red de filamentos proteicos que se extienden por el citoplasma. Le confiere a la célula su forma y su capacidad de movimiento, y le proporciona el entramado interno que le permite tanto disponer sus orgánulos en los lugares adecuados, como transportarlos de una parte a otra de la célula. Las diversas funciones del citoesqueleto dependen del tipo de fibras proteicas que lo formen: Microfilamentos, filamentos intermedios y microtúbulos.

B1) Microfilamentos

Son filamentos de actina, con un \varnothing de 8 nm. Todas las células eucarióticas los poseen. La proteína filamentosa miosina se asocia con la actina en todas las células musculares y es probable que también en las demás..

Están formados por moléculas de **actina G** (proteína globular) polimerizadas formando un filamento doble helicoidal (**actina F**). Los filamentos de actina presentan polaridad, es decir, sus dos extremos son diferentes y crecen a distinta velocidad; esta característica es esencial en la motilidad celular.

Entre sus **funciones** podemos destacar:

- Intervienen, junto con la miosina, en la **contracción muscular**.
- Intervienen en la **locomoción celular y en la fagocitosis**, mediante la formación de pseudópodos.
- Producen corrientes citoplasmáticas o de **ciclosis**. En las células vegetales alrededor de la vacuola central.
- Forman el **anillo contráctil** alrededor del ecuador celular, tras la mitosis.
- Mantienen la **estructura de las microvellosidades** al situarse dentro de ellas.
- Contribuyen a reforzar la membrana plasmática de algunas células, al situarse debajo de ésta una densa red de actina (**corteza celular**).

B2) Filamentos intermedios

Tienen un \varnothing de 10 nm y las proteínas que los forman dependen del tipo de célula. Desempeñan una función estructural o mecánica en la célula. Abundan en los lugares en donde las células están sometidas a tensiones mecánicas (epitelios, musculatura lisa, axones, etc.). De entre los distintos tipos destacamos los

- a) **Filamentos de queratina o tonofilamentos** de las células epiteliales. Forman una densa red en interior de las células proporcionándoles gran parte de su fuerza mecánica. Muchos de estos filamentos están anclados en los desmosomas. Hay unas 20 formas de queratina que caracterizan distintos tipos de epitelios.
- b) **Neurofilamentos** se encuentran en los axones y dendritas de las neuronas y en las células de la glía. Están íntimamente asociados a los microtúbulos axonales.
- c) **Otros**. Como los de desmina (células musculares), Vimetina (fibroblastos del tejido conjuntivo, gliales, Filamentos de las láminas nucleares (limitan la superficie interna de la membrana nuclear interna), etc.

La **tipificación de los filamentos intermedios** se utiliza en el diagnóstico de algunas enfermedades: permite conocer alguno de los principales tipos de tumores cancerígenos; combinada con la amniocentesis pone de manifiesto algunas malformaciones congénitas; se detectan anomalías en los filamentos intermedios de células afectadas por determinadas enfermedades (musculatura cardíaca, células del hígado de alcohólicos, neuronas afectadas por la enfermedad de Alzheimer; etc.)

B3) Microtúbulos (De Robertis y Franchi en 1953)

Tienen un \varnothing de 25 nm y son cilindros huecos formados por la proteína **tubulina**. Son los principales componentes del citoesqueleto celular. Pueden aparecer dispersos por todo el citoplasma o formar estructuras estables tales como **cilios, flagelos y centriolos**.

La tubulina es un dímero que consta de dos proteínas globulares fuertemente unidas (α -tubulina y β -tubulina) que, en presencia de ATP, se polimerizan formando microtúbulos. Éstos son estructuras polares; tienden a polimerizarse o alargarse por un extremo (extremo positivo) y a despolimerizarse o acortarse por el otro (extremo negativo).

Entre sus funciones destacamos:

- Son los principales elementos estructurales y generadores del movimiento de los cilios y flagelos.
- Constituyen los cuerpos basales y los centriolos.
- Dirigen el transporte de orgánulos en el citoplasma, ya que proporcionan un sistema de fibras a lo largo de las cuales pueden desplazarse vesículas y otros orgánulos.
- Constituyen el huso mitótico.
- Determinan la forma de la célula.

- Determinan la localización celular del retículo endoplasmático y del complejo de Golgi.
- Intervienen en la organización de todos los filamentos del citoesqueleto

Se ha observado en células cancerígenas una desorganización del citoesqueleto (fundamentalmente los filamentos de actina y los microfilamentos). Las células cambian su forma y, además, muestran menos adhesividad que las células normales, por lo que son capaces de separarse del órgano en el que se encuentran (tumor) e invadir otros, provocando metástasis.

C) Cilios y Flagelos (Undulipodios)

Los cilios y flagelos son prolongaciones móviles, de unos 25 μm de \varnothing , presentes en la superficie de muchos tipos de células. Su función es permitir el desplazamiento de una célula aislada a través de un líquido o desplazar el líquido extracelular sobre la superficie de la célula. Los Protozoos utilizan los cilios tanto para el desplazamiento como para capturar alimento. En los vertebrados los cilios tienen otro cometido (epitelio respiratorio), siendo las células con flagelos (espermatozoides) las que pueden moverse.

Los **cilios** son cortos y numerosos mientras que los **flagelos** son largos y escasos. Ambos presentan la misma estructura aunque diferente tipo de movimiento.

En un cilio o flagelo se pueden distinguir : el eje o axonema cuya flexión produce el movimiento del cilio flagelo, la zona de transición y el corpúsculo basal.

- **Eje o axonema.** Está rodeado por la membrana plasmática y en su interior tiene 2 microtúbulos centrales y 9 pares de microtúbulos periféricos; todos ellos paralelos al eje principal (estructura 9 + 2). Los 2 microtúbulos centrales son completos y están rodeados por una delgada vaina. Cada doblete periférico está formado por un microtúbulo completo (a) y otro incompleto (b). El "a" presenta, a intervalos regulares, dos brazos formados por una proteína (dineína), que se dirigen hacia el "b" del par adyacente. Cada doblete se une al adyacente mediante puentes formados por la proteína nexina, y también se unen a la vaina central mediante fibras radiales.
- **Zona de transición.** Corresponde a la base del cilio o flagelo. El par de microtúbulos centrales se interrumpen y en su lugar aparece la placa basal.
- **Corpúsculo basal.** Está situado justo por debajo de la membrana plasmática y presenta la misma estructura que los **centriolos**. Es un orgánulo cilíndrico de 0'2 μm de \varnothing y 0'4 μm de largo cuya pared está formada por nueve tripletes de microtúbulos. Los tripletes adyacentes están unidos mediante puentes, asegurando así la cohesión de la estructura centriolar (estructura 9 + 0)

El funcionamiento aparece descrito en el apartado 27.4. (Movimiento vibrátil)

D) Centriolos (Centros organizadores de microtúbulos)

Los centriolos y los corpúsculos basales de los cilios y flagelos presentan la misma estructura. A excepción de los vegetales superiores, todas las células eucarióticas tienen un par de centriolos que forman parte del centrosoma. Los centriolos y los corpúsculos basales son estructuras interconvertibles ya que pueden pasar de ocupar el interior del centrosoma a la base del cilio.

El **centrosoma** o centro celular se localiza próximo al núcleo y está formado por dos centriolos dispuestos perpendicularmente (**diplosoma**) y rodeados por un material amorfo (material pericentriolar o COM, antes conocido como centrosfera). Los microtúbulos citoplasmáticos tienden a irradiar en todas direcciones a partir del centrosoma (**áster**).

Los centriolos se forman por duplicación de los centriolos preexistentes. Primero se sepan los dos centriolos del centrosoma y a continuación se forma un centriolo hijo perpendicular a cada centriolo original.

Tanto los centriolos como los corpúsculos basales actúan como núcleos de formación de microtúbulos. Los corpúsculos intervienen en la formación del axonema ya que se forma por crecimiento de sus microtúbulos.

En la interfase de las células animales, sus centriolos, organizan los microtúbulos citoplasmáticos; durante la mitosis se encargan de la disposición de los microtúbulos del huso mitótico. En estos casos, los microtúbulos crecen a partir del material asociado a los centriolos (material pericentriolar).

Los microtúbulos del huso mitótico de las células de vegetales superiores parten de una región difusa (mal definida) que carece de centriolos.

E) Inclusiones citoplasmáticas

Son depósitos de diversas sustancias:

Inclusiones en células animales	Inclusiones en células vegetales
<ul style="list-style-type: none"> • Glucógeno (músculo estriado e hígado) • Lípidos. Especialmente en adipocitos. • Pigmentos. melanina (piel), lipofuchina de color pardo que se incrementa con la edad, y por degradación de la hemoglobina la hemosiderina. • Inclusiones cristalinas. Células de Sertoli y de Leydig (testículo) o cristales de Guanina en epidermis de anfibios. 	<ul style="list-style-type: none"> • Aceites esenciales. Que cuando se oxidan y polimerizan forman resinas. • Inclusiones lipídicas. • Látex

27.3. Orgánulos:

Una de las características básicas de las células eucarióticas es la de poseer un complejo sistema de membranas internas. Éstas delimitan diferentes comportamientos internos u orgánulos dentro del citoplasma, que ocupan casi la mitad del volumen celular.

Los principales orgánulos rodeados de membrana son: núcleo, retículo endoplasmático (RE), complejo de Golgi, lisosomas, peroxisomas y mitocondrias. Además hay pequeñas vesículas que sirven para transportar sustancias entre los orgánulos y otras que comunican a la membrana plasmática con las vías de endocitosis y exocitosis. Las células vegetales también tiene cloroplastos y vacuolas.

Cada orgánulo desempeña una función específica en el crecimiento y metabolismo celular y contiene sus propias enzimas. La ventaja de esta **compartimentación** es que permite a la célula realizar a la vez numerosas reacciones químicas específicas e incompatibles.

27.3.1. Ribosomas y sistema de endomembranas

La envoltura nuclear, el RE, el complejo de Golgi, los lisosomas y diversos tipos de pequeñas vesículas, que están relacionados entre sí, tanto estructural como funcionalmente, constituyen el sistema de endomembranas de las células eucarióticas.

Ribosomas

Los ribosomas son pequeñas partículas donde tiene lugar la síntesis de proteínas en todos los seres vivos. Sólo son visibles al ME y fueron descritos por Palade (1953), como pequeñas partículas globulares abundantes en el citoplasma celular.

Cada ribosoma es un complejo formado por varias moléculas de ARNr (60 % del peso) asociado a más de 50 proteínas distintas. El ribosoma está formado por dos subunidades de distinto tamaño que se disocian una vez finalizada la biosíntesis de proteínas. Los ribosomas de las células eucarióticas son mayores que los de las procarióticas. Tiene un coeficiente de sedimentación de 80 S y las subunidades de 40 S y 60 S.

Los ribosomas del citoplasma son 80 S, y se localizan libres o en el citosol o unidos a la cara citosólica de las membranas del RE. También se localizan dentro de las mitocondrias (ribosomas heterogéneos) y en los cloroplastos (70 S).

En los ribosomas libres se sintetizan las proteínas del citosol, del núcleo, peroxisomas, mitocondrias y cloroplastos. En los ribosomas unidos al RE se sintetizan las proteínas del RE, complejo de Golgi, lisosomas, membrana plasmática y las destinadas a ser secretadas por la célula. En los ribosomas mitocondriales o de los plastos se sintetizan las proteínas codificadas por el ADN mitocondrial o del cloroplasto.

Las proteínas ribosomales se sintetizan en el citosol y el ARNr en el nucleolo. Su ensamblaje para formar las dos subunidades del ribosoma sucede en el nucleolo.

Intervienen en la síntesis de proteínas. El ribosoma se une primero a un punto específico de la molécula de ARNm. Luego se desplaza a lo largo de la molécula del ARNm traduciendo su secuencia de nucleótidos en otra de aminoácidos. Cuando llega al final del mensaje, se libera la proteína, y las dos subunidades del ribosoma se separan, disociándose del ARNm y quedando libres en el citosol. Generalmente varios ribosomas traducen simultáneamente la misma molécula de ARNm (**polisomas o polirribosomas**).

Se conocen y se han aislado todas las proteínas y todos los ARN que componen el ribosoma, se conocen las vías de ensamblaje y se pueden localizar algunas de las funciones en ciertas partes del ribosoma (colocación del ARNm, los factores de iniciación y el EF-Tu, localización de la actividad de la peptidil transferasa y el EF-G de la subunidad 50S) (ver tema en 24 la biosíntesis de proteínas). Aunque todos los ribosomas tienen un sitio de unión a la membrana, no todos ellos están unidos a ellas. El que estén libres o asociados a membranas depende, como ya hemos indicado, del tipo de proteína que estén sintetizando.

Retículo endoplasmático (RE)

Está formado por una compleja red de membranas interconectadas que se extiende por todo el citoplasma. La membrana forma cisternas, sáculos y túbulos aplanados con un espacio interno (lumen). Tiene diversas funciones, siendo las más importantes las relacionadas con la síntesis de lípidos y de las proteínas de muchos orgánulos, así como las proteínas que son segregadas al exterior.

Cuando la membrana del RE tiene ribosomas adheridos en su cara citosólica hablamos del RER (rugoso) y si no los tiene hablamos del REL (liso)

RER.

Su membrana se continua con la membrana externa de la envoltura nuclear y forma sáculos y cisternas aplanados. Su distribución varía en los distintos tipos de células (muy desarrollado en las células secretoras del páncreas, células plasmáticas, etc.).

La unión de los ribosomas a la membrana del RE se realiza mediante dos glucoproteínas: la riboforina I y la riboforina II.

Las proteínas solubles sintetizadas por los ribosomas son translocadas al interior del RER (las transmembrana permanecen en la membrana). Para que se una el ribosoma con la membrana del RE, según la **hipótesis de la señal** (Blobe, Milstein), es preciso que la cadena polipeptídica naciente contenga una **secuencia señal hidrofóbica**.

Cuando el péptido señal está fuera del ribosoma es reconocido por la partícula SRP (partícula de reconocimiento de la señal) compuesta por seis proteínas distintas y un ARN 7S de unos 300 nucleótidos. El complejo de SRP-ribosoma-péptido señal, difunde a través de la membrana a través de un receptor de membrana (proteína de atraque o receptora de SRP). Otras proteínas de la membrana ayudan a anclar al ribosoma. Tras el acoplamiento se reemprende la biosíntesis de proteínas que atraviesa la membrana. El péptido señal es eliminado una vez la proteína está en el interior del RER. Cuando termina la traducción el ribosoma queda libre.

Las proteínas que permanecen en la membrana pueden tener una configuración en la que el extremo N-terminal o C-terminal estén en el interior o en el exterior de la membrana. La proteína se mantiene en la membrana mediante una secuencia de aminoácidos llamada ancla.

La **glicosilación** de las glucoproteínas mediante la incorporación del oligosacárido correspondiente, también sucede en el interior del RER.

La distribución del RER depende del tipo celular. Así, en las células del páncreas se sitúa en su parte basal; en los hepatocitos forma acúmulos dispersos por el citoplasma (cuerpos de Berg); en las células nerviosas forman los grumos de Nissl, y en las células plasmáticas se localiza alrededor del núcleo.

REL

Es el nombre que se les da a las regiones del RE carentes de ribosomas. Su membrana está conectada a las cisternas del RER y forma una fina red tubular. Su función primordial se centra en el metabolismo lipídico. Por esta razón la mayoría de las células, excepto las especializadas en el metabolismo lipídico y los hepatocitos, contienen poca cantidad. El REL de las células musculares (retículo sarcoplásmico), está especializado en el captación y liberación de Ca^{++} (la liberación al citosol provoca la contracción muscular).

Entre sus **principales funciones** señalamos:

- Síntesis de fosfolípidos y colesterol necesarios para la formación de nuevas membranas.
- Síntesis de hormonas esteroideas a partir del colesterol en células especiales.
- Producción de partículas lipoproteicas (hepatocitos), para dar lugar a las lipoproteínas que serán secretadas.
- Los hepatocitos intervienen en procesos de detoxificación, metabolizando sustancias tóxicas liposolubles (pesticidas, carcinógenos, etc.).
- Almacenamiento de Ca^{++} en las células musculares.

En la mayoría de las células hay muy poca cantidad de REL. Existe una zona de carácter intermedio (entre REL y RER) a la que se denomina zona de elementos transicionales, debido a que a partir de ésta se forman las vesículas que van a transportar las proteínas y los lípidos que forman parte del aparato de Golgi.

Ap. o complejo de Golgi,

Está formado por uno o más grupos de cisternas aplanadas y apiladas (**dictiosomas**). Cada dictiosoma contiene normalmente entre cuatro y seis cisternas de forma aplanada rodeadas de pequeñas vesículas. Se localiza cerca del núcleo y en las células animales cerca del centrosoma.

Su desarrollo depende del tipo de células y de su estado fisiológico. También es muy variable el nº de dictiosomas (desde uno grande, a numerosos y pequeños).

Es una estructura polarizada, distinguiéndose en cada dictiosoma dos caras distintas: la **cara cis** o de entrada (membranas muy semejantes al RE) y a **cara trans** o de salida (membranas muy semejantes a la plasmática). En el complejo de Golgi se clasifican las proteínas y se envían a los lisosomas, vesículas de secreción y membrana plasmática. La cara cis recibe las vesículas del RE y de la trans surgen diferentes vesículas que van a diferentes lugares de destino. Se distinguen tres tipos de vesículas o cisternas: cis, medial y trans. Las proteínas secretoras se mueven siguiendo la dirección: RER → cisternas cis → cisternas medial → cisternas trans → vesículas de secreción. Las vesículas de transporte tienen un revestimiento externo proteico (clatrina) para poder emerger de la membrana por gemación.

Por lo tanto, las cisternas del dictiosoma permanecen fijas, y son las proteínas las que pasan de un sáculo al siguiente, mediante vesículas, sufriendo distintas transformaciones

Las **principales funciones** las podemos resumir en :

- Intervención en los procesos de secreción. Las vesículas de secreción se fusionan con la membrana plasmática y vierten su contenido al exterior (exocitosis). La secreción de proteínas puede ser continua (ruta constitutiva, presente en todas las células) o permanecer almacenadas en las vesículas y segregarse ante un estímulo extracelular (ruta regulada, presentes sólo en las células secretoras especializadas).
- Reciclaje de la membrana plasmática. Recomponer por exocitosis la membrana que se pierde por endocitosis.
- Glicosilación de lípidos y de proteínas. A veces se eliminan oligosacáridos aportados en el RE y se sustituyen por otros.
- Formación de lisosomas.
- Formación de las vacuolas de las células vegetales.
- Síntesis de componentes de la matriz extracelular de las células animales y de la matriz de la pared celular de las vegetales (pectina y hemicelulosa)

El 1964 Novikoff, en neuronas del ganglio raquídeo, descubrió el GERL. Es un saco membranoso conectado con el REL, que contiene enzimas lisosómicos. Se sitúa junto al aparato de Golgi, aunque no tiene continuidad con él.

Lisosomas

Son vesículas rodeadas de membrana que contienen enzimas hidrolíticos encargados de la **digestión intracelular** (más de 40 hidrolasa ácidas a pH = 5, la más característica es la fosfatasa ácida). Son muy heterogéneos en cuanto a su forma y tamaño. Su diversidad refleja la amplia variedad de materiales que están digiriendo. La membrana de los lisosomas resiste la acción de las hidrolasas ya que la mayoría de sus proteínas están muy glicosiladas, además protege el contenido del citosol.

Existen diferentes tipos de lisosomas:

- **Primarios.** Se forman a partir del Golgi y no participan en ningún proceso de digestión intracelular. Tienen un contenido homogéneo, pueden formar otros lisosomas. Vierten su contenido, por exocitosis, al exterior de la célula para llevar a cabo la digestión extracelular (procesos de osificación, secreción de hialuronidasa por el acrosoma del espermatozoide, etc.).
- **Secundarios.** Morfología muy variables, ya que son el resultado de la fusión del lisosoma primario con materiales de naturaleza muy variada, está implicado en la digestión intracelular. Según el material con el que se fusionan se habla de fagolisosomas, autofagolisosomas y endolisosomas.

Dependiendo de la procedencia del material implicado en la digestión se pueden distinguir dos procesos diferentes:

Heterofagia (Fagolisosomas). Digestión del material exógeno, que se incorpora por endocitosis. Este material se incorpora a la célula en vesículas endocíticas y posteriormente es transferido a un lisosoma donde se digiere. Los productos de la digestión se transportan a través de la membrana, las sustancias no digeridas forman los cuerpos residuales³. La heterofagia interviene en procesos tales como la nutrición y la defensa de los organismos.

Autofagia (autofagolisosomas). Digestión de material endógeno. El orgánulo defectuoso se rodea de membrana procedente del REL, formándose un autofagosoma. Éste se fusiona con el lisosoma primario y se realiza la digestión. Así se destruyen componentes celulares defectuosos o innecesarios, también se destruyen tejidos durante la metamorfosis. La autofagia asegura la nutrición en condiciones desfavorables (ayuno), viviendo las células de sus propios materiales.

Endolisosomas. Se forman tras la fusión de los lisosomas primarios con vesículas procedentes de endocitosis.

Enfermedades lisosomales:

- **Gota.** Por defecto en el metabolismo de las purinas se forman cristales de urato de sosa. Cuando son fagocitados por los lisosomas, éstos se rompen, vertiendo los enzimas hidrolíticos provocando reacciones inflamatorias.
- **Silicosis.** Cuando el polvo inhalado por los mineros destruye los lisosomas de los fagocitos pulmonares. Acaban lesionando el pulmón.
- **Enfermedad de Chadiak-Streinbrick-Higashi.** Formación de lisosomas gigantes por fusión de otros, alterando la función macrofágica y por lo tanto las de defensa.
- **Enfermedades causadas por almacenamiento lisosómico.** Constituyen un grupo de enfermedades de origen genético en las que existe una alteración en la síntesis de las enzimas del lisosoma, de modo que en los lisosomas secundarios se acumulan sustancias que en estado normal serían metabolizadas. Ej. Enfermedad de Tay-Sachs (acumulación de gangliósidos), enfermedad de Niemann-Pick (acumulación de esfingosina y colesterol); enfermedad de Gaucher (acumulación de glucocerebrosidasa), etc.

Vacuolas

La vacuola es una vesícula grande llena de líquido y rodeada por una membrana (**tonoplasto**) que se forman por fusión de las vesículas procedentes del complejo de Golgi. Son, junto a los cloroplastos y a la pared celular, los componentes característicos de las células vegetales. Su nº y tamaño varía según el tipo de célula y su fase de desarrollo. La célula joven contiene muchas vacuolas pequeñas que, a medida que crece la célula, se van fusionando hasta formar una sola que puede ocupar el 90 % del volumen celular. En una misma célula pueden haber distintos tipos de vacuolas.

Contienen principalmente agua, pero además pueden contener materiales muy diversos: sales (cristales de oxalato), azúcares, proteínas, etc. Entre sus **funciones** destacamos:

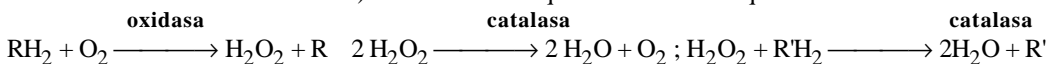
- Almacenar gran variedad de sustancias: nutritivas, tóxicas (opio, tabaco), pigmentos, etc.
- Poseen actividad digestiva, ya que pueden contener enzimas hidrolíticos, por lo que estructural y funcionalmente están relacionadas con los lisosomas.
- Regulan la presión de turgencia, mediante el intercambio de agua por ósmosis.
- Son las responsables del aumento de tamaño de las células vegetales, al acumular agua.

Peroxisomas

³ En protozoos y muchos invertebrados inferiores, los cuerpos residuales vierten su contenido al exterior por exocitosis (defecación celular).

Son vesículas rodeadas de membrana que contienen enzimas oxidativos capaces de generar y destruir el H_2O_2 . Tienen un contenido granular de elevadas concentraciones de enzimas que a veces se condensa en la zona central formando el cristaloide o nucleoide. Aparecen como gránulos ovoides de un \varnothing entre 0'5 y 0'7 μm , se localizan junto al RE.

Entre los enzimas distinguimos las oxidasas (que producen H_2O_2) y la catalasa que lo elimina (constituye el 40 % del contenido enzimático). Las reacciones que catalizan las esquematizamos a continuación:



RH_2 y $R'H_2$ sustratos reducidos (aminoácidos, ac. grasos, láctico, etc.) y R y R' = sustratos oxidados (metanol, etanol, fenoles, ácido fórmico, formol, etc.).

Entre sus principales funciones, señalamos:

- Intervienen en la oxidación de los ácidos grasos catalizando la degradación de ácidos grasos a acetil CoA. También participan en el catabolismo de los aminoácidos y de las purinas. La energía que se obtiene se disipa en forma de calor, no forma ATP como sucede, por ejemplo, en las mitocondrias.
- Intervienen en las reacciones de detoxificación. Ej. la oxidación del etanol a acetaldehído por la catalasa de las células hepáticas y renales. Un cuarto del etanol que ingerimos con las bebidas alcohólicas es oxidado al formaldehído de esta forma.
- En las semillas de muchas plantas transforman las grasas en azúcares necesarios para el embrión (ciclo del glioxilato), se les llama por eso **glioxisomas**. Este ciclo no tiene lugar en las células animales y por ello los animales son incapaces de transformar los ácidos grasos en carbohidratos.

Como los peroxisomas pueden utilizar el oxígeno para su metabolismo, al igual que las mitocondrias, se piensa que en los antecesores primitivos de las células eucariotas, los peroxisomas eran los encargados del metabolismo del oxígeno, pero dejaron de ser funcionales, en este aspecto, cuando las mitocondrias pasaron a metabolizarlo de forma más efectiva.

27.3.2. Orgánulos energéticos

Mitocondrias y cloroplastos (éstos exclusivos de las células vegetales), son los orgánulos energéticos de las células eucarióticas. Ambos tienen como característica común, que les distingue de otros orgánulos, la de tener gran cantidad de membrana interna. En ella se llevan a cabo los procesos metabólicos necesarios para la obtención de energía en forma de ATP y estos procesos son muy parecidos en ambos orgánulos. Actualmente se acepta que, hace 1500 millones de años, las mitocondrias y los cloroplastos evolucionaron a partir de células procarióticas, que fueron incorporadas por células eucarióticas primitivas y establecieron una relación simbiótica (teoría de la endosimbiosis).

Mitocondrias

Son las centrales energéticas de todas las células eucarióticas; en ellas tiene lugar la **respiración**, proceso que implica la obtención de energía a partir de moléculas orgánicas y su conversión en moléculas de ATP (Ver el tema 28).

Su forma y tamaño varían, dependiendo de su origen y de su estado metabólico. No obstante, se describen como cilindros alargados, con una longitud aproximada de 2 μm y un \varnothing entre 0'5 y 1 μm (aproximadamente el tamaño de una bacteria). Una célula eucariótica típica contiene unas 2000 mitocondrias, aunque puede oscilar entre una sola hasta medio millón (algunos protozoos).

Se desplazan por el citoplasma asociadas a los microtúbulos y suelen localizarse en los lugares donde se consume mucho ATP (entre las miofibrillas del músculo cardíaco).

Poseen dos membranas: una **membrana externa** lisa y una **membrana interna** muy plegada cuyas invaginaciones reciben el nombre de **crestas**. Entre ambas membranas está el **espacio intermembranoso** (de composición similar a la del citosol) y, limitada por la membrana interna, se encuentra la **matriz**. En ésta tiene lugar el ciclo de Krebs y la β -oxidación de los ácidos grasos, en la membrana interna tiene lugar la fosforilación oxidativa.

La **membrana externa** es muy permeable a la mayor parte de las moléculas pequeñas e iones, gracias a una proteína transmembrana (porina), que forma grandes canales acuosos a través de la bicapa lipídica.

También contiene las enzimas implicadas en la síntesis mitocondrial de los lípidos y las que activan los ácidos grasos para que puedan ser oxidados en la matriz.

La **membrana mitocondrial interna** es prácticamente impermeable a las sustancias polares e iones; sólo es completamente permeable al O_2 , CO_2 y H_2O ⁴. Posee un 75 % de proteínas y un 25 % de lípidos. Las proteínas son de tres tipos: transportadoras específicas de distintos metabolitos (ADP, piruvato, etc.), enzimas de la cadena respiratoria, y un complejo enzimático llamado ATP-sintetasa. Éstos se sitúan sobre las crestas y hacia la matriz denominándose partículas elementales o F_1 . Su nº varía entre 10^4 y 10^5 . La presencia de estas partículas confiere asimetría a la membrana mitocondrial externa.

El nº de crestas depende del tipo de capacidad oxidativa de las células. Así, las células hepáticas poseen pocas crestas, mientras que en las musculares son muy abundantes.

La **matriz** contiene una solución de aspecto gelatinoso (menos del 50 % de agua), mezcla concentrada de enzimas, sustratos, ADP, ATP e iones.

También contiene varias copias idénticas de ADN circular (16.000 pares de bases), ARN y ribosomas, responsables de la síntesis de algunas proteínas mitocondriales. El ADN mitocondrial de algunas levaduras y plantas superiores puede ser entre 5-25 más grandes que los de los animales.

Entre las enzimas que contiene están: las responsables del ciclo de Krebs y de la oxidación de los ácidos grasos, y las que intervienen en la replicación, transcripción y traducción del ADN mitocondrial.

Salvo excepciones las mitocondrias son de herencia materna y son uniformes, genéticamente idénticas, dentro del mismo organismo (homoplasma). Su ADN no posee intrones y tiene pocas regiones no codificadoras. Codifica solo unos 22 ARNt distintos (en lugar de 64). Posee ARNr 16S y 12S (parecido al ARNr procariótico). Dado que la maquinaria de síntesis proteica mitocondrial es básicamente procariótica, la síntesis de proteínas mitocondriales se puede inhibir con antibióticos como el cloranfenicol o la eritromicina.

Las mitocondrias se originan por división y crecimiento de otras existentes. El mecanismo de división puede ser segmentación o partición.

- Segmentación: se produce tras el alargamiento y posterior estrangulamiento de una mitocondria.
- La partición se originan al crecer y fusionarse las crestas mitocondriales, con una invaginación posterior de la membrana externa.

En el hombre, se conocen unas 30 enfermedades debidas a patologías mitocondriales. Sin embargo, sólo recientemente se han descubierto una enfermedades causada por patologías mitocondriales heredadas por vía materna (un defecto en el ADN mitocondrial), es la atrofia óptica de Leber o ceguera que se adquiere a los 20-30 años.

Tipos de plastidios.

Son orgánulos presentes en todas las células vegetales. Hay varios tipos y todos ellos contienen varias copias del mismo genoma y están rodeados por dos membranas concéntricas.

Proplastos. Son pequeños plastos indiferenciados que carecen de tilacoides y de clorofila. Se encuentran en las células meristemáticas de tallos y raíces, dividiéndose al mismo ritmo que las. Son los precursores de los demás plastos: cloroplastos, cromoplastos y leucoplastos.

Cloroplastos

Como hemos dicho repetidamente son orgánulos típicos de las células vegetales. En ellos se lleva a cabo la **fotosíntesis**. Poseen tamaños y formas muy distintas. En las plantas vasculares tiene forma de disco, de 4-10 μm de \varnothing y de 1 - 3 μm de espesor. En las algas presentan formas mucho más variadas. Su nº también varía según los organismos, desde uno o dos (algas unicelulares y filamentosos), hasta 200 en algunas angiospermas.

También, al igual que las mitocondrias, están rodeados por dos membranas: la **externa** y la **interna** separadas por un espacio intermembranoso.

La **membrana externa** es permeable a la mayoría de las pequeñas moléculas; la interna es prácticamente impermeable, pero posee proteínas transportadoras, en cualquier caso ambas son muy permeables al CO_2 .

⁴ El contenido del fosfolípido cardiolipina en la membrana es el que le proporciona la impermeabilidad.

La membrana interna rodea el **estroma** que es equivalente a la matriz mitocondrial. En su interior se localiza la **membrana tilacoidal**, que también encierra un espacio tilacoidal. Esta membrana está muy plegada y forma vesículas aplastadas (**tilacoides**) que, cuando se apilan, forman los **granás**. Las reacciones de la fase luminosa de la fotosíntesis se localizan en la membrana tilacoidal ya que contiene las **clorofilas** y **demás pigmentos**, las de la fase oscura suceden en el estroma. Todos los detalles de este proceso se abordan en el Tema 28.

El estroma también contiene, además de una solución concentrada de enzimas, una o más copias de ADN circular (entre 85.000 - 200.000 pares de bases) mayor que el de las mitocondrias, ARN y ribosomas 70 S que intervienen en la síntesis de alguna de las proteínas del cloroplasto. Entre los enzimas están: las del ciclo de Calvin, las que intervienen en la reducción y asimilación de nitratos y sulfatos, y las que intervienen en la replicación, transcripción y traducción del ADN del cloroplasto. El estroma puede contener temporalmente granos de almidón y también gotas lipídicas.

El ADN del cloroplasto, como el de las mitocondrias, controla la producción de ARNt, ARNr y algunas proteínas que se encuentran dentro del orgánulo.

La similitud entre mitocondrias y cloroplastos hace posible predecir los patrones hereditarios de las mutaciones cloroplásticas en base al conocimiento existente de la genética de las mitocondrias. También, aunque con excepciones, los cloroplastos son de herencia materna (homoplasmia).

Los **cromoplastos** son plastos pigmentados. Carecen de clorofila pero contienen carotenoides, responsables del color amarillo, anaranjado, etc. de flores, frutos y raíces.

Los **leucoplastos** son plastos sin pigmentos. Algunos sintetizan almidón (amiloplastos), y otros diversas sustancias tales como, aceites y proteínas. Expuestos a la luz pueden transformarse en cloroplastos.

Las mitocondrias y los cloroplastos se consideran **orgánulos semiautónomos** ya que, como contienen ADN y ARN, son capaces de sintetizar proteínas, se reproducen por división binaria, y por tanto, transmiten información genética. No obstante la mayoría de proteínas de estos dos orgánulos están codificadas por el ADN nuclear. Por tanto, ambos orgánulos, crecen y se dividen mediante la acción combinada de dos sistemas genéticos distintos: el del orgánulo y el del núcleo celular.

De acuerdo con el modelo endosimbiótico atribuido a L Margulis, actualmente se cree que orgánulos como mitocondrias y cloroplastos eran originariamente bacterias anaerobias y cianobacterias, respectivamente, de vida independiente. Estos procariotas invadieron células primitivas o fueron ingeridos por ellas y, transcurrido mucho tiempo, se convirtieron en orgánulos. Debido a su origen procariótico, estos orgánulos conservan ciertas similitudes evolutivas con los procariotas.

27.4. Motilidad celular:

Es una consecuencia de las respuestas que da la célula a los distintos tipos de **estímulos** que percibe. Éstos no son más que variaciones de las condiciones ambientales que afectan a la célula. Pueden ser de tipo químico, térmico, luminoso.

Los **receptores**, como ya vimos, son proteínas transmembrana localizadas en la superficie externa de la membrana plasmática, que captan de modo específico los estímulos del medio extracelular o señales. Entre los distintos tipos de movimientos señalamos los siguientes.

Tropismos o tactismos

Hay estímulos que producen una reacción de la célula, que puede consistir en movimientos de desplazamiento respecto al estímulo denominados **taxis o tactismos**. Si no hay desplazamiento, sino únicamente la orientación de la célula, se habla de **tropismos**. Se califican de positivos o negativos según tengan lugar a favor o en contra del estímulo.

Hay distintas modalidades de tactismo en función de la naturaleza del estímulo: tigmotactismo (estímulo mecánico), geotactismo (gravedad), fototactismo (luz), termotactismo (t°), etc.

Ciclosis.

Son corrientes endocelulares del hialoplasma que arrastran a los orgánulos. Se dan en células que poseen estructura esquelética que mantiene su forma (células vegetales). El hialoplasma más próximo a la

membrana plasmática (ectoplasma) está en estado de gel, y el más interno (endoplasma) es más fluido. El gel cortical tiene muchos microtúbulos paralelos a la membrana plasmática que sirven, probablemente, para orientar las corrientes del hialoplasma. En el ectoplasma se sitúan los complejos proteicos contráctiles que originan el movimiento del endoplasma.

Movimiento ameboide

Se produce en células libres, sin membrana rígida (amebas, leucocitos, etc.). en ellas, el ectoplasma y el endoplasma están en estado de gel y de sol, respectivamente. La formación de **pseudópodos** se originan mediante desplazamientos del endoplasma en el sentido de la emisión. Luego, éste se extiende lateralmente y adquiere la consistencia de gel. Al mismo tiempo, el gel posterior pasa sol y fluye hacia adelante.

En el interior de los pseudópodos los filamentos de actina se disponen ordenados, con sus extremos en crecimiento hacia el exterior. Se cree que la polimerización de los filamentos de actina, justo debajo de la membrana plasmática, provocan la extensión del pseudópodo y por tanto colaboran en el desplazamiento de la célula.

Los pseudópodos se pueden clasificar, según su forma en los tres tipos siguientes: lobópodos (gruesos y cortos), filópodos (delgados y fusiformes), reticulópodos (delgados y largos).

Movimientos vibrátiles,

El movimiento del axonema (eje del cilio flagelo) se produce por deslizamiento de unos dobletes periféricos con respecto a otros. La dineína (proteína de los microtúbulos "a" de cilios y flagelos) tiene actividad ATP-asa y es responsable del deslizamiento. En presencia de ATP los brazos de dineína de un doblete contactan con el doblete adyacente, y hacen que los dobletes se muevan uno respecto del otro (el desplazamiento de los enlaces produce inclinación).

Los puentes de nexina (proteína que une dobletes de microtúbulos periféricos), muy elásticos, mantienen unidos los dobletes y limitan su deslizamiento, por lo que su deslizamiento provoca la flexión del axonema.

El resultado es que el movimiento del cilio consiste en una vibración a modo de golpe de remo, volviendo al estado inicial al curvarse desde la base al extremo. El movimiento del flagelo puede ser semejante al ciliar o de tipo ondulatorio. Cuando las vibraciones de una hilera de cilios (cinetia) ocurre de forma que cada cilio comienza su vibración poco después del anterior y un poco antes que el posterior, se dice que el ritmo es metacronal. Cuando todos los cilios vibran a la vez se dice que poseen un ritmo isocronal.

Movimientos contráctiles.

Consisten en movimientos del hialoplasma en una dirección fija, la cual provoca un acortamiento de la célula. Así, por ejemplo, en las células musculares, el movimiento de contracción se debe a la presencia de moléculas proteicas fibrosas en el hialoplasma. estas moléculas constituyen los miofilamentos que están agrupados en miofibrillas, que pueden contraerse debido al desplazamiento de unos miofilamentos respecto de otros.