



ENVOLTURAS CELULARES, CITOPLASMA E CENTROSOMA

1. Membrana plasmática
 - 1.1. Composición, estrutura e funcións
 - 1.2. O transporte a través da membrana
 - 1.3. Recepción de sinais
 2. Matriz extracelular
 3. Parede celular
 - 3.1. Parede bacteriana
 - 3.2. Parede celular nos fungos
 - 3.3. Parede vexetal
 4. Citoplasma
 - 4.1. Citosol ou hialoplasma
 - 4.2. Citoesqueleto
 5. Centrosoma
- Cuestionario de repaso

1. MEMBRANA PLASMÁTICA

A membrana plasmática é unha envoltura que limita exteriormente ás células, pero non as illa do medio que as rodea, pois permite o intercambio de materia e enerxía entre a célula e o seu medio externo.

1.1. COMPOSICIÓN, ESTRUCTURA E FUNCIÓN

COMPOSICIÓN QUÍMICA

LÍPIDOS (40%).

Poden ser de 3 tipos: fosfolípidos, que son os máis abundantes e actúan como barreira impermeable a todo tipo de sustancias polares; o colesterol e os glicolípidos.

Os fosfolípidos teñen carácter anfipático e, por tanto, cando se atopan no medio acuoso oriéntanse formando a bicapa lipídica. A bicapa non é unha estrutura estática, senón que ten unha importante fluidez, xa que os seus compoñentes teñen posibilidade de movemento.

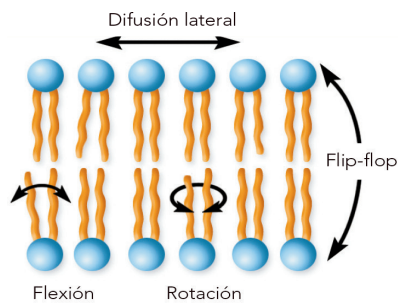


Figura 1. *Movibilidade dos lípidos de membrana. Poden intercambiar posicións cos lípidos que teñen ós lados (difusión lateral) ou con outros da hemimembrana oposta (flip-flop). Tamén poden sufrir rotacións sobre sí mesmos ou flexión das colas hidrofóbicas.*

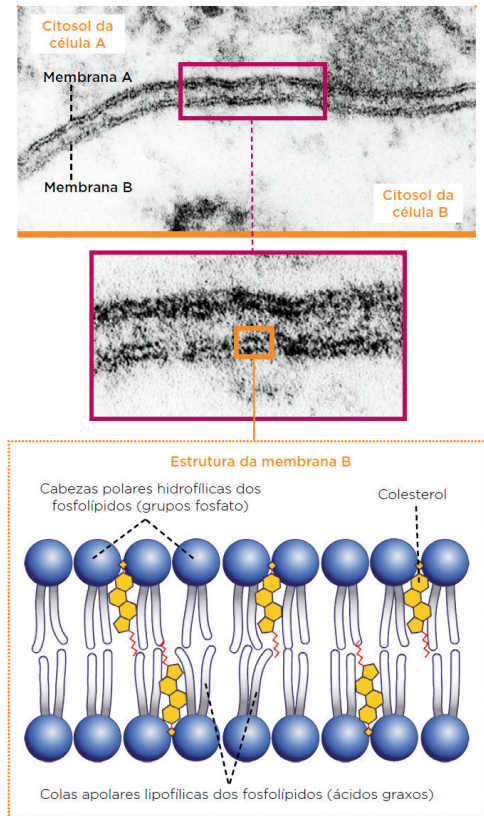


Figura 2. *Estrutura da bicapa lipídica. As moléculas de colesterol intercálanse na bicapa diminuíndo a fluidez na bicapa.*

A fluidez da bicapa lipídica depende da temperatura (a maior temperatura maior fluidez), da composición dos seus ácidos graxos (os lípidos insaturados e de cadea curta aumentan a fluidez) e do seu contido en colesterol (endurece as membranas, é dicir, fai as membranas menos flexibles e fluídas).

PROTEÍNAS (52%).

A diferenza dos lípidos, as proteínas son características de cada especie e de cada tipo de célula, conferindo a cada célula as súas funcións específicas. Do mesmo xeito que os lípidos, posúen un movemento de difusión lateral, co que contribúen á fluidez da membrana.

Atendendo á súa disposición na bicapa clasifícanse en:

- Proteínas integrais ou intrínsecas: poden penetrar parcialmente no seo da bicapa ou atravesala totalmente e sobresaír por ambos os lados da membrana (proteínas transmembrana). Estas proteínas presentan un sector lipófilo que se introduce na bicapa.
- Proteínas extrínsecas ou periféricas: sitúanse acaroadas á beira exterior ou interior da bicapa, debido á súa natureza polar

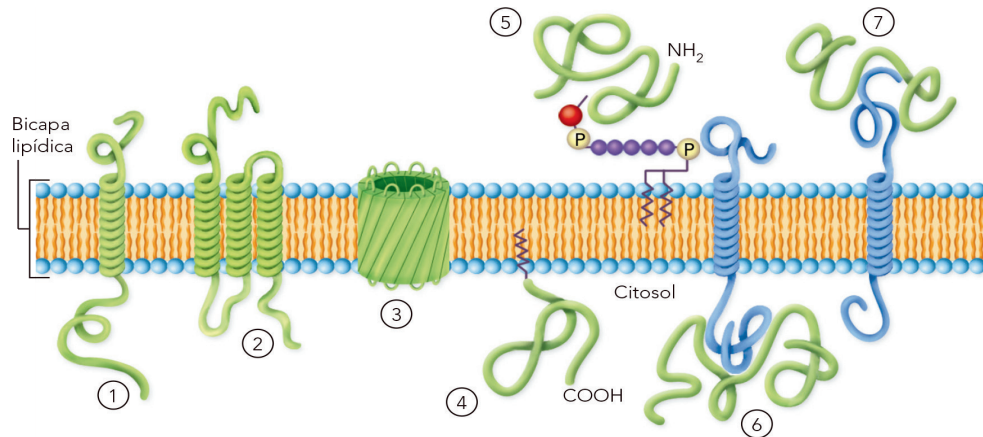


Figura 3. Tipos de proteínas de membrana. (1) Proteína transmembrana de paso único. (2 e 3) Proteínas transmembrana multipaso. (4 e 5) Proteínas integrais unidas covalentemente a lípidos. (6 e 7) Proteínas periféricas.

GLÍCIDOS (8%).

Están representados na súa maioría por oligosacáridos unidos covalentemente aos dominios extracelulares das proteínas e dos lípidos, formando glicoproteínas e glicolípidos. Constitúen a cuberta celular ou GLICOCÁLIX, á que se lle atribúen funcións fundamentais:

- Intervén nos fenómenos de recoñecemento celular, imprescindible para que entren en contacto e comunicación diferentes células.
- Actúan como antíxenos específicos para cada célula. Por iso se produce o rexeitamento a transplantes, a incompatibilidade entre grupos sanguíneos...
- Proporciona protección mecánica e química á superficie celular fronte a posibles lesións.
- Confire viscosidade ás superficies celulares, permitindo o deslizamiento das células en movemento, como, por exemplo, as sanguíneas.

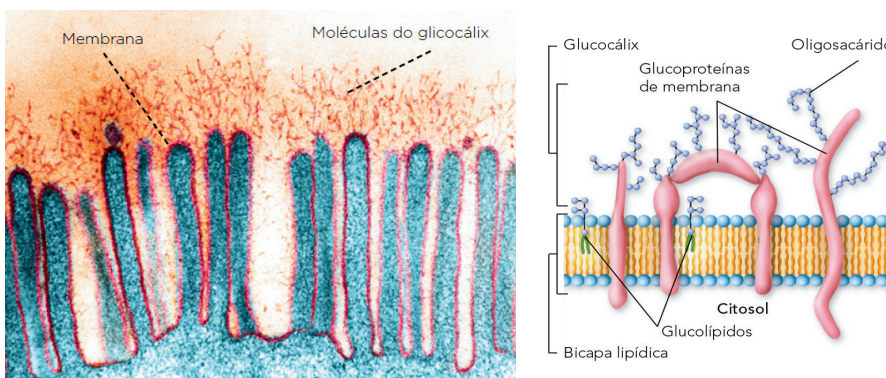


Figura 4. (esquerda) Imaxe do glicocáliz dunha membrana celular obtida co MET e coloreada posteriormente.
(dereita) Esquema da organización dos glúcidos de membrana formando o glicocáliz.

ESTRUTURA

Singer e Nicholson (1972) propuxeron o MODELO DO MOSAICO FLUÍDO para explicar a organización xeral das membranas biolóxicas.

- A membrana é como un mosaico formado por unha bicapa lipídica e proteínas embebidas nela.
- Tanto as proteínas como os lípidos poden desprazarse lateralmente, polo que o mosaico é fluído.
- As membranas son estruturas asimétricas en canto á disposición de todos os seus compoñentes químicos. Os glúcidos só aparecen na cara externa.

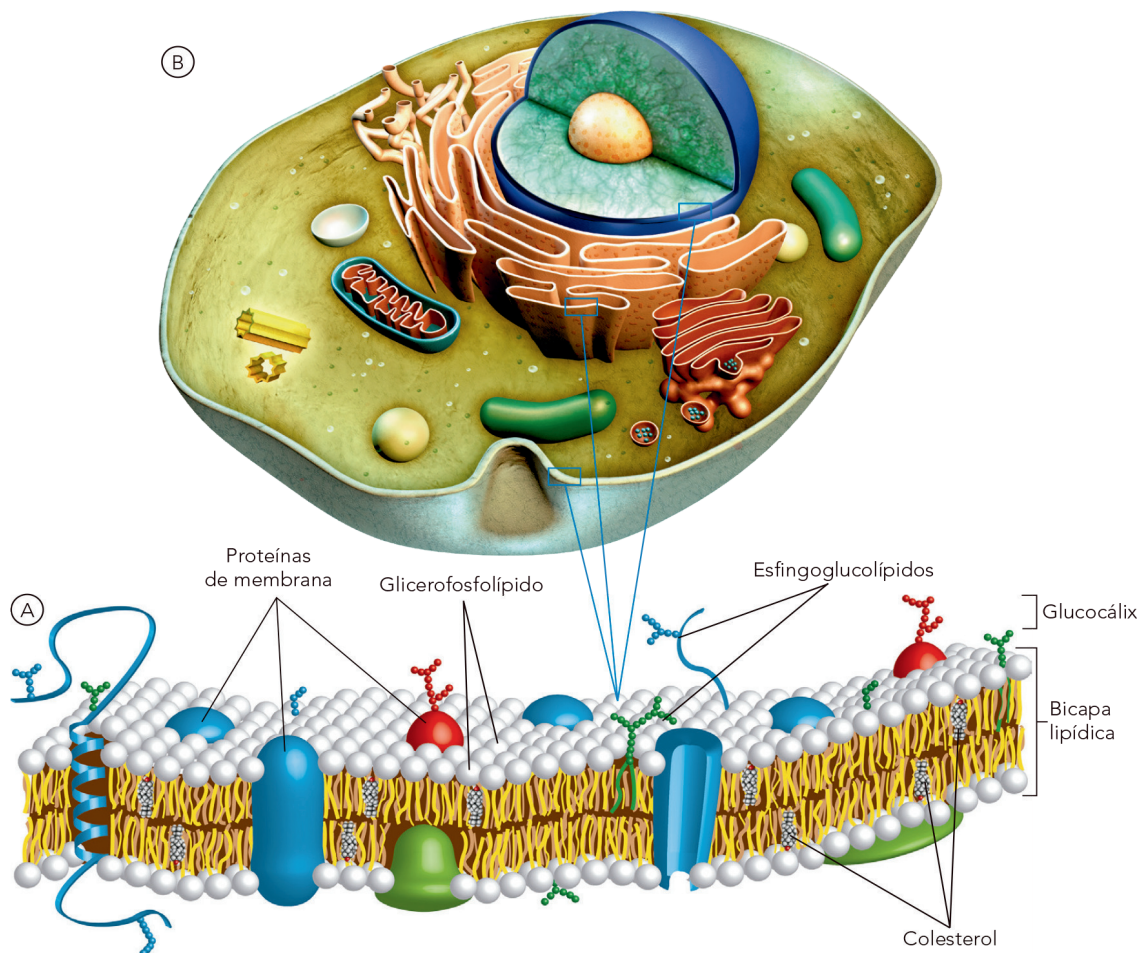


Figura 5. Representación tridimensional dunha membrana plasmática na que se observa a súa organización básica segundo o modelo do mosaico fluído.

FUNCIÓNS

As principais funcións da membrana plasmática pódense resumir nas seguintes:

- Regula o intercambio de substancias. A membrana ten unha permeabilidade selectiva; é dicir, controla as substancias que entran e saen da célula. Isto contribúe á estabilidade do medio intracelular e a manter un gradiente electroquímico aos dous lados da membrana, que é necesario para o control do volume celular e para funcións específicas como a transmisión do impulso nervioso.

- A comunicación co medio extracelular. No exterior da membrana plasmática hai receptores específicos de moléculas que actúan como mensaxeiros químicos (como as hormonas). A unión destas moléculas aos seus receptores específicos desencadea procesos dentro da célula que son a resposta ao estímulo químico.
- O recoñecemento celular. Na membrana localízanse tanto proteínas que recoñecen ás doutras células como antíxenos que poden ser recoñecidos por outras células. Este recoñecemento celular está implicado en múltiples funcións biolóxicas, como a defensa fronte a infeccións ou o crecemento celular.

1.2. O TRANSPORTE A TRAVÉS DA MEMBRANA

A membrana plasmática controla a entrada e a saída de determinadas substancias mediante diversos tipos de transporte que dependen fundamentalmente da natureza e tamaño destas.



TRANSPORTE PASIVO

É un proceso de difusión de substancias a través da membrana que se produce sempre a favor do gradiente de carga e de concentración, é dicir, a favor do gradiente electroquímico.

Existen dous tipos:

- Difusión simple. As moléculas hidrofóbicas (ex. benceno, hormonas esteroideas, etc), substancias apolares (ex. N₂ e O₂ atmosférico) e moléculas polares de moi pequeno tamaño e sen carga (ex. H₂O, CO₂, etanol, glicerol, etc.) atravesan directamente a bicapa lipídica. A difusión da auga recibe o nome de ósmose.

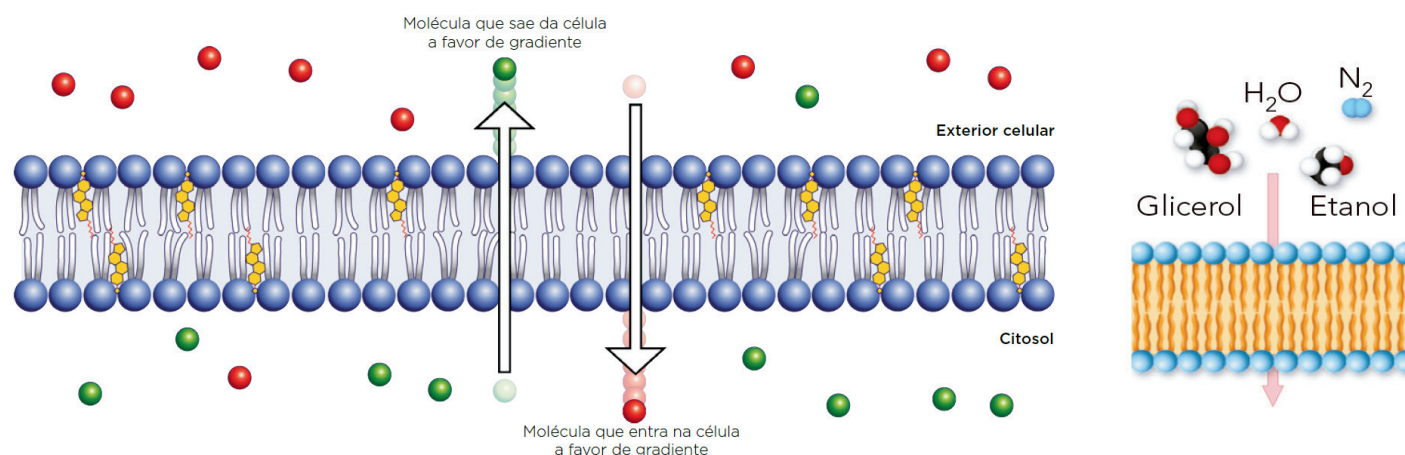


Figura 6. Mecanismo de difusión simple no que as moléculas atravesan a bicapa lipídica en ámbolos dous sentidos en función do gradiente electroquímico, é dicir, movéndose desde onde a concentración é maior cara onde é maior.

- **Difusión facilitada.** Permite o transporte de pequenas moléculas polares, como aminoácidos, glicosa, sacarosa, etc. ou moléculas con carga eléctrica (ións). Realízase mediante proteínas transportadoras específicas que poden ser de dous tipos:
 - **Permeases.** Son proteínas transmembrana que se unen especificamente á molécula que transportan. Esta unión provoca un cambio de conformación na proteína que permite que a molécula transportada quede libre ó outro lado da membrana, tras o cal a proteína transportadora recupera a súa conformación inicial. Este transporte é específico, xa que cada molécula transportadora (azucres, aminoácidos, metabolitos celulares, etc.) se une exclusivamente ó seu correspondente transportador.

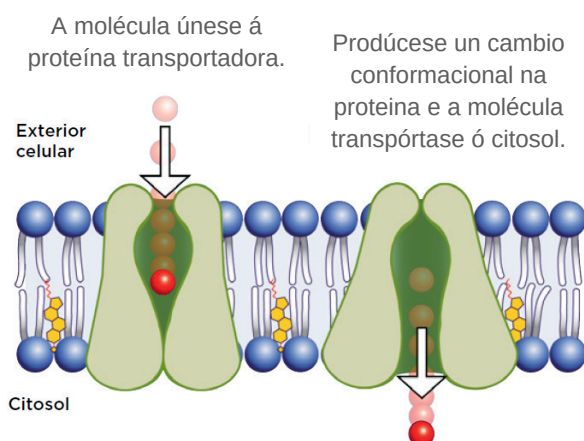


Figura 7. Mecanismo de difusión facilitada a través de permeases.

- **Proteínas de canle.** Son proteínas transmembrana como as canles iónicas, por onde se transportan ións. Normalmente están pechadas ata que reciben os sinais axeitados. Estes poden ser sinais químicos, como nas canles iónicas dependentes de ligando, ou eléctricas, como nas canles iónicas dependentes de voltaxe.

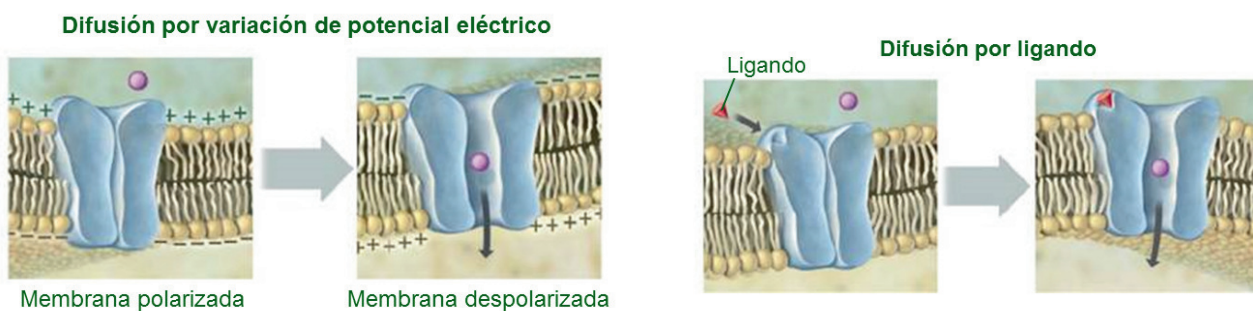


Figura 8. Mecanismo de difusión facilitada a través de canles iónicas. Nas canles dependentes de voltaxe, os cambios no potencial de membrana provocan a apertura da canle (esquerda). Nas canles dependente de ligando é a unión dunha molécula determinada a unha rexión concreta da proteína, inducendo a apertura da canle (dereita).

TRANSPORTE ACTIVO

Realízase en contra do gradiente electroquímico, polo que se require a achega de enerxía. Lévese a cabo mediante a acción dunhas proteínas transportadoras denominadas bombas. Segundo a procedencia da enerxía necesaria para o transporte, diferéncianse dous tipos de transporte activo:

- O transporte activo primario. A chegada de enerxía procede da hidrólise do ATP. Por exemplo, a bomba de Na^+/K^+ , que xoga un papel fundamental no mantemento do equilibrio osmótico da célula, introduce K^+ na célula, ao mesmo tempo que libera Na^+ ao medio extracelular. En ambos os dous casos en contra do gradiente de concentración.
- O transporte activo secundario ou cotransporte. Utiliza a enerxía liberada por unha reacción acoplada, xeralmente o transporte doutra molécula a favor de gradiente. Así, aproveítase un transporte pasivo a favor de gradiente para transportar outra molécula en contra de gradiente. Chámase simporte cando as dúas moléculas se transportan no mesmo sentido e antiporte se o fan en sentido contrario. Un exemplo é a absorción de glicosa nas células intestinais, que é introducida na célula en contra de gradiente, ao mesmo tempo que o Na^+ entra na célula a favor de gradiente.

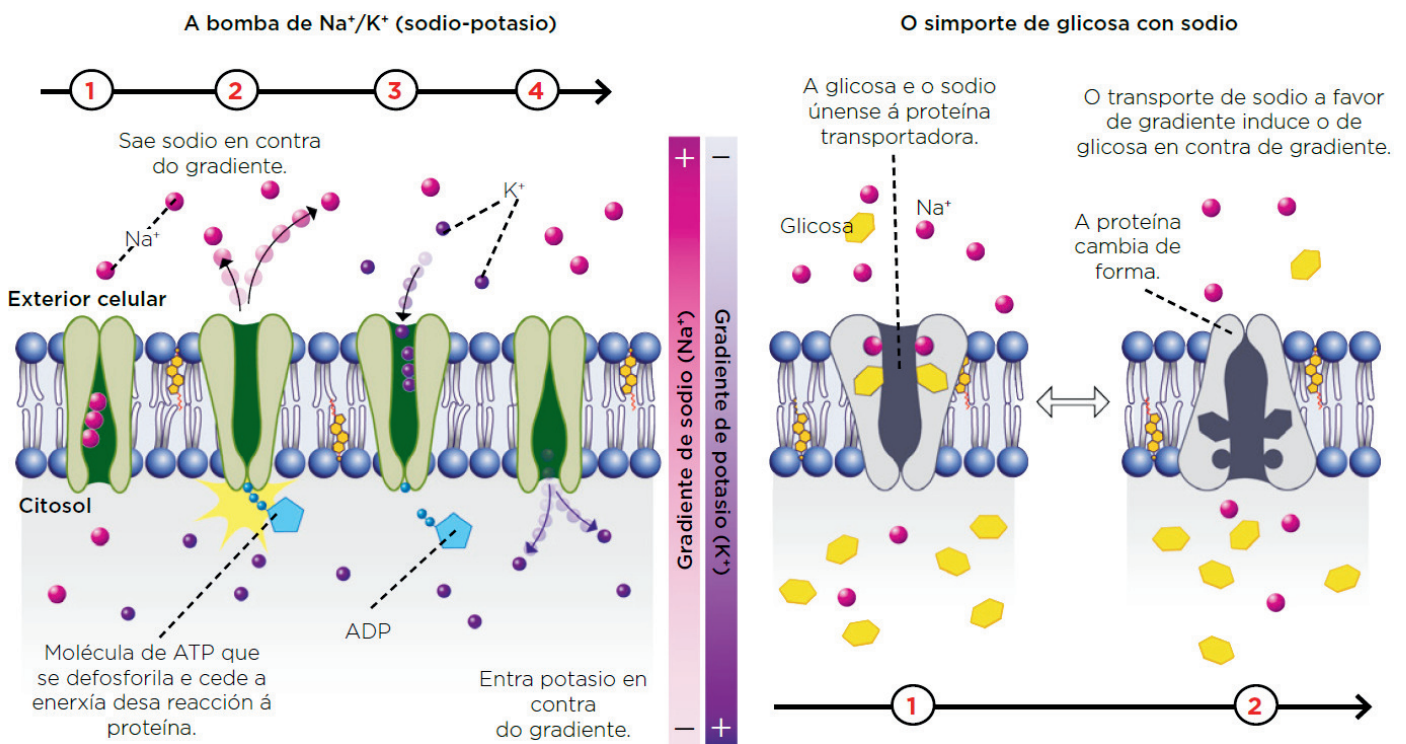


Figura 9. Mecanismos de transporte activo primario (esquerda) e secundario (dereita)

ENDOCITOSE

Consiste na inxesta de macromoléculas mediante a invaxinación dunha pequena rexión da membrana (revestida por unha proteína chamada clatrina), que logo se estrangula formando unha vesícula intracelular rodeada de clatrina. Unha vez que se internaliza a vesícula perde a clatrina, transformándose nunha vesícula lisa.

Coñécense 3 tipos de endocitose:

- Pinocitose (bebida da célula): consiste na inxesta de líquidos e substancias disoltas mediante pequenas vesículas.

- Fagocitose (comida da célula): consiste na inxesta de grandes partículas, como microorganismos ou restos de células, que se engloban en grandes vesículas ou fagosomas (ou endosomas). A fagocitose realízase con 3 fins: nutrición (en protozoos), defensa (en macrófagos) e limpeza de células vellas.
- Endocitose mediada por receptor: mecanismo no que só se endocita a substancia para a cal existe o correspondente receptor na membrana da célula diana. É un proceso específico. Así entra por exemplo o colesterol.

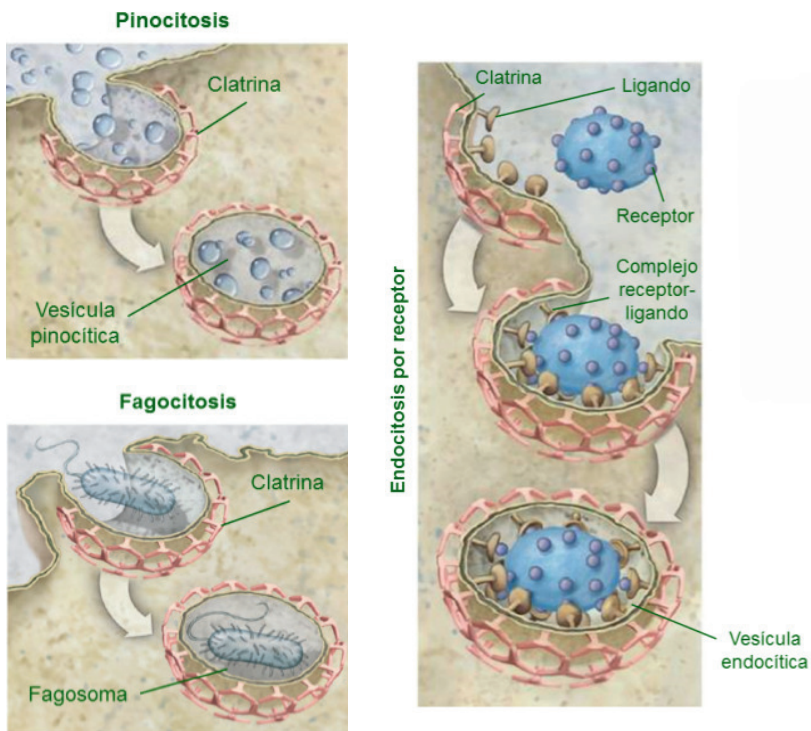


Figura 10. *Mecanismos de endocitose*

EXOCITOSE

Consiste na fusión das vesículas intracelulares coa membrana plasmática e a liberación do seu contido ao medio extracelular.

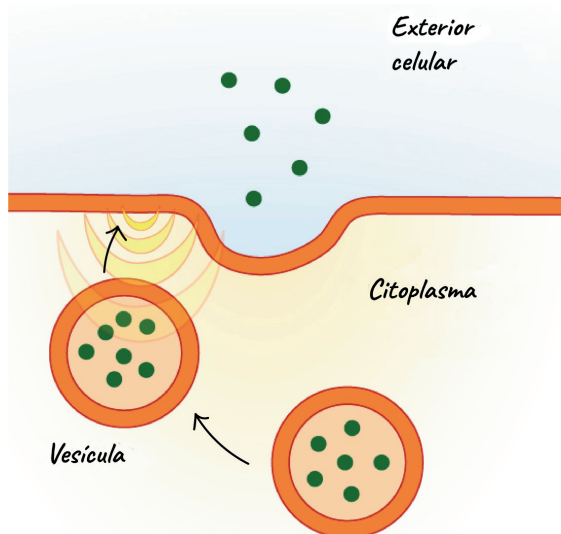


Figura 11. *Mecanismo de exocitose*

TRANSCITOSE

Constitúe un sistema de transporte a través do citoplasma, segundo o cal vesículas formadas por pinocitose non se quedan no interior da célula, senón que se dirixen cara o extremo oposto desta e liberan nel o seu contido ó exterior mediante exocitose. É un mecanismo típico das células endoteliais como as que recubren os vasos sanguíneos.

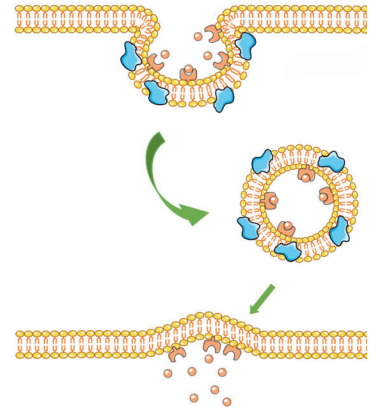
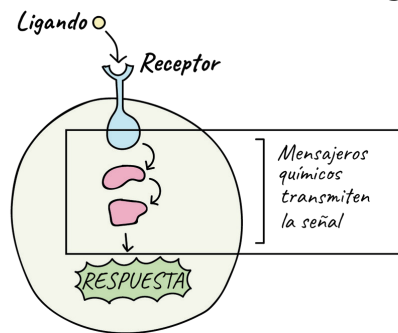


Figura 12. Mecanismo de transcitose

1.3. RECEPCIÓN DE SINAIS

A membrana plasmática transmite e recibe mensaxes do exterior e tradúceos en respostas dentro da célula (transdución de sinais). Para iso existen receptores (de natureza xeralmente proteica) na membrana das células que recoñecen especificamente unha determinada molécula-mensaxe, denominada primeiro mensaxeiro. As moléculas-mensaxe son moléculas que non poden atravesar as membranas porque non son liposolubles, como as hormonas non esteroideas, neurotransmisores ou factores químicos. As células dotadas de receptores de membrana específicos denomínanse células diana.

A unión do primeiro mensaxeiro-receptor produce unha serie de sinais intracelulares que alteran o comportamento da célula diana. As moléculas que participan na transdución destes sinais intracelulares son moléculas como o AMP cíclico, tamén chamado segundo mensaxeiro. Este segundo mensaxeiro provoca no citoplasma unha serie de reaccións, o que provoca respostas fisiolóxicas: cambios no metabolismo, cambios na expresión xénica ou cambios na forma celular ou no movemento.



AVENTURAS DE UNA VÍA DE TRANSDUCCIÓN DE SEÑALES

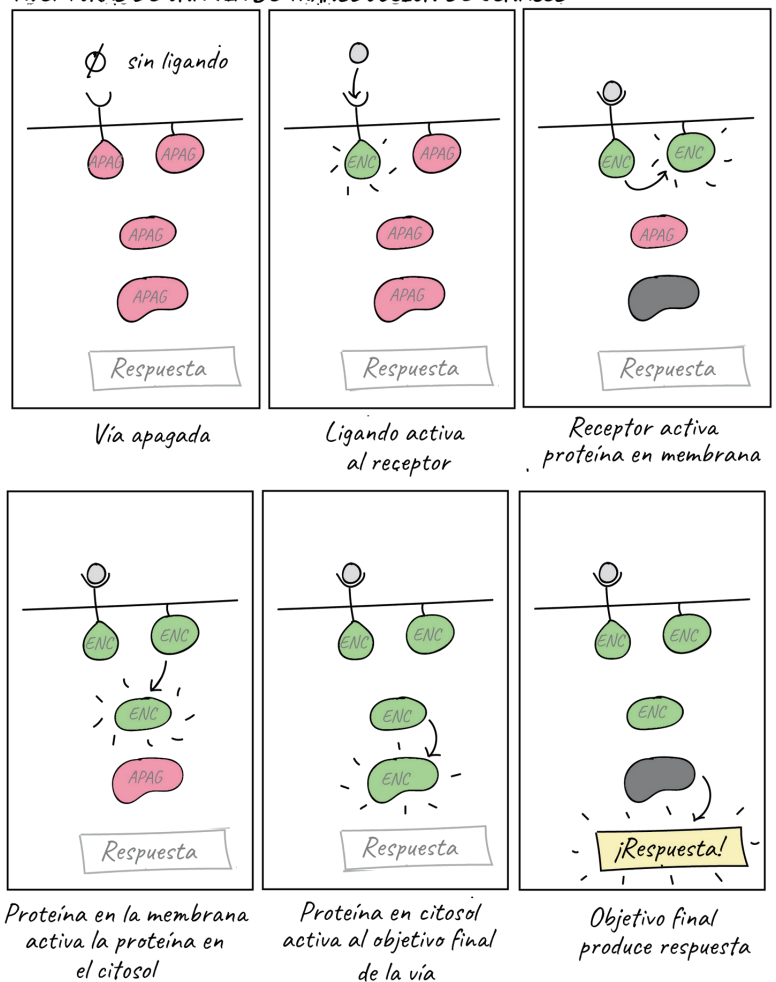


Figura 13. Mecanismo de transdución de sinais.

2. MATRIZ EXTRACELULAR

A matriz extracelular é unha membrana de secreción que aparece nas células dos tecidos animais actuando como nexo de unión, enchendo os espazos intercelulares e dando consistencia a órganos e tecidos. É especialmente abundante en tecidos conectivos: tecido conxuntivo, tecido cartilaxinoso, tecido adiposo e tecido óseo.

A súa composición varía segundo o tipo de tecido, pero sempre se poden diferenciar nela dous compoñentes:

- As fibras proteicas. Poden ser de coláxeno, elásticas e reticulares.
- A sustancia fundamental amorfa. Pode estar formada por auga, sales minerais, proteínas, glicoproteínas e proteoglicanos.

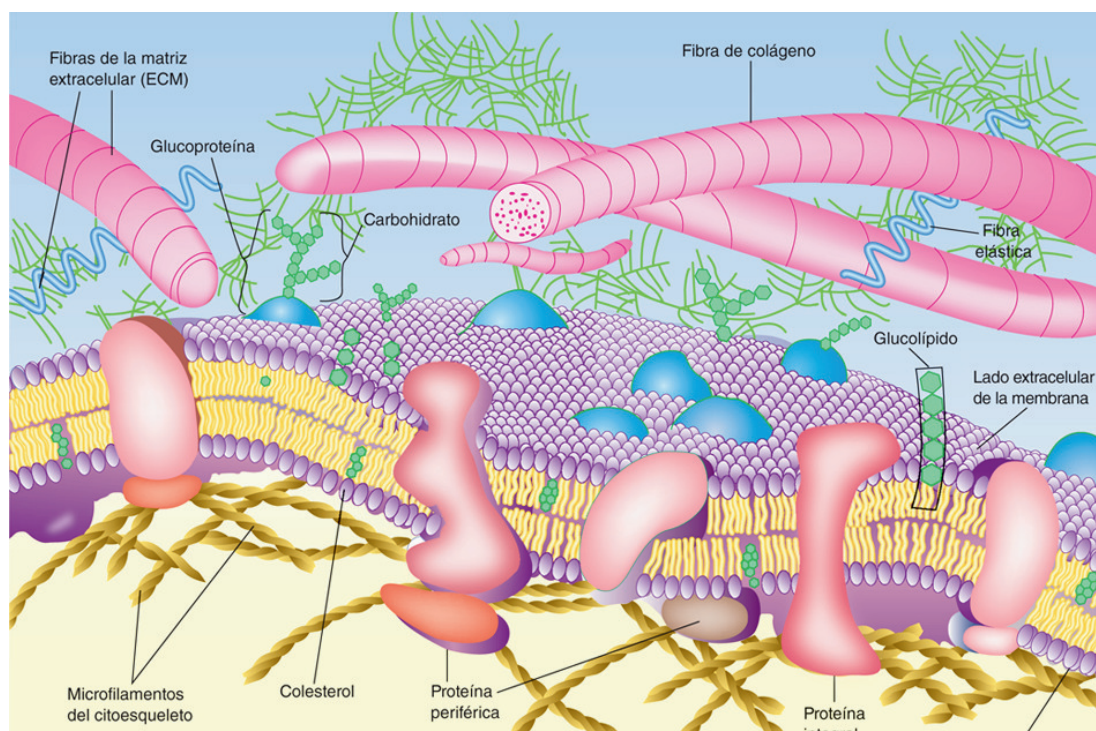


Figura 17. *Compoñentes e organización da matriz extracelular. Nos seres humanos existen alteracións xenéticas que provocan un defecto na síntese e ensamblaxe do coláxeno, o que dá lugar á hiperextensibilidade do pel característica da síndrome de Ehlers-Danlos.*

3. PAREDE CELULAR

A parede celular é unha cuberta grosa e ríxida que recobre exteriormente a membrana plasmática das células vexetais, algas, fungos e bacterias.

3.1. PAREDE BACTERIANA

Nas células PROCARIOTAS a parede celular mantén a forma da célula fronte as variacións da presión osmótica e actúa como unha membrana semipermeable regulando o paso de ións. A súa estrutura ponse en evidencia grazas á tinción Gram, que permite diferenciar dous grupos de bacterias:

- Bacterias Gram positivas: A parede celular está formada por unha grosa capa do peptidoglicano mureína. A capa de mureína asóciase con proteínas, polisacáridos e ácidos teicoicos.
- Bacterias Gram negativas: A parede celular é delgada e biestratificada. Posúe unha capa basal fina de peptidoglicanos, sobre a cal hai unha membrana externa constituída por unha dobre capa lipídica con lipopolisacáridos que se proxectan cara ao exterior e moitas proteínas asociadas, a maioría con función encimática. Presenta certa permeabilidade debido ás proteínas porinas.

3.2. PAREDE CELULAR DOS FUNGOS

A parede celular dos fungos está formada por un esqueleto ríxido de fibrilas de polisacáridos e un material cementante.

Os principais polisacáridos que forman parte desta parede son a quitina, que se dispón na base da estrutura, e os glicanos, que se dispoñen sobre ela, formando unha estrutura reticular grosa entre a membrana plasmática e as manoproteínas exteriores.

O material cementante está constituído por outros polisacáridos, diferentes tipos de proteínas, lípidos e sales minerais, que forman un xel moi viscoso que permite a organización da rede de fibrilas de polisacáridos.

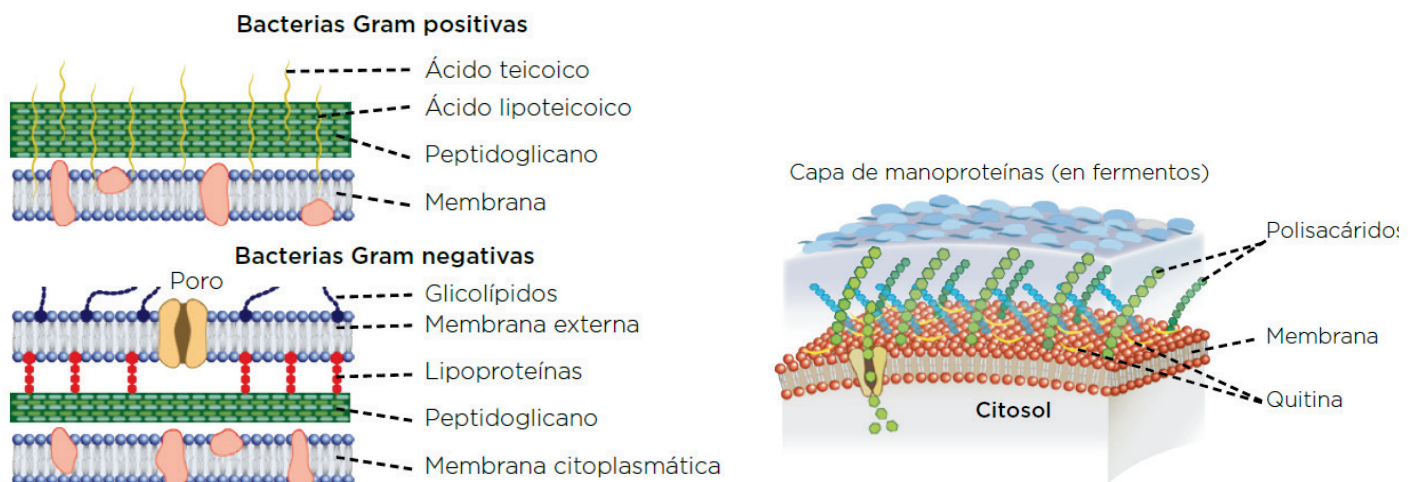


Figura 18. Organización das paredes bacterianas Gram-positivas e Gram-negativas (esquerda) e das paredes dos fungos (dereita)

3.3. PAREDE VEXETAL

A parede celular das células vexetais está constituída por unha rede de fibras de celulosa embutidas nunha matriz de natureza proteica con outros dous polisacáridos, a hemicelulosa e pectina. Ademais, a matriz pódese impregnar de substancias como lignina, suberina, cutina, carbonato cálcico e sílice.

ESTRUTURA

A parede celular das células vexetais recén formadas está constituída por dúas capas: a lámina media e a parede primaria. Xeralmente, cando a célula madura e finaliza o crecemento, produce unha terceira capa chamada parede secundaria, situada entre a membrana plasmática e a parede primaria.

- Lámina media: localízase entre as paredes primarias de células veciñas, excepto nos lugares onde se atopan os plasmodesmos. Está composta fundamentalmente por pectina, e pode impregnarse con lignina cando as células do xilema (tecido condutor do zume bruto) morren.
- Parede primaria: é propia de células en crecemento e en moitos tipos de células é a única parede (non hai secundaria). É delgada e flexible, e permite que a célula se expanda e creza. Está formada por microfibrilas de celulosa e unha abundante matriz de hemicelulosa, pectinas e glicoproteínas. As microfibrilas de celulosa mostran unha disposición de rede reticulada, o que lle permite á célula crecer en extensión debido ao seu afrouxamento. Contén unha elevada cantidade de auga.
- Parede secundaria: fórmase cando cesa o crecemento da célula e é máis grosa e máis ríxida que a primaria. Está formada por tres subcapas: S1, S2 e S3. Nestas subcapas, a diferenza do que ocorre na parede primaria, as microfibrilas de celulosa dispóñense dunha forma ordeada en varios planos, de modo que, en cada plano, todas as microfibrilas son paralelas, cambiando a orientación das fibrilas dunha capa á seguinte. Está constituída por un 25-35% de auga e contén máis fibrilas de celulosa e menos de hemicelulosa que a parede primaria. Contén moi pouca pectina. Ademais adoita conter outras substancias que tamén poden estenderse á parede primaria e mesmo á lámina media, como lignina, cutina, suberina, sales minerais e ceras.

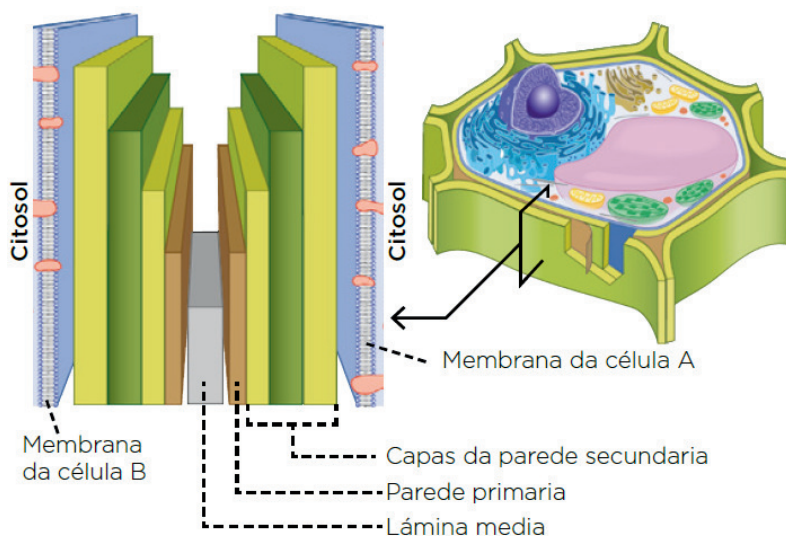


Figura 19. Estrutura e organización da parede vexetal, presente nas plantas.

FUNCÍONS

- Constitúe unha especie de exoesqueleto que protexe, dá forma e confire resistencia á célula, pero sen impedir con iso o seu crecemento.
- Permite ás células vexetais vivir no medio hipotónico da planta. Como consecuencia da entrada de auga, o vacúolo ínchase e preme contra a parede ríxida, evitando así a entrada posterior de auga. A presión que exerce a célula contra a parede chámase turgencia e é vital para as plantas; é a principal forza impulsora da expansión celular durante o crecemento e a causa de gran parte da rixidez mecánica da planta.
- Constitúe unha barreira para o paso de substancias e axentes patóxenos á célula vexetal, e nela desenvóléronse sistemas de detección dos procesos de infección.
- A lignificación que ten lugar en tecidos de soporte e de condución, reforza as paredes celulares e permite o porte erecto das plantas e a formación de vasos condutores.
- A cutinización e suberificación que ten lugar nos tecidos protectores impermeabilizan a superficie da planta, evitando a perda de auga. A suberina aparece na cortiza (súber) das árbores e a cutina, na epiderme das follas e talos.

4. CITOPLASMA

O citoplasma é o espazo celular comprendido entre a membrana plasmática e a envoltura nuclear. Está constituído polo citosol (fracción soluble do citoplasma), o citoesqueleto e os orgánulos celulares (a excepción do núcleo).

4.1. CITOSOL OU HALOPLASMA

O citosol é un medio acuoso, cun 80% de auga, no cal aparecen disoltas gran cantidade de moléculas formando unha dispersión coloidal; esta pode pasar do estado de sol (fluído) a estado de xel (viscoso) e viceversa. Estas moléculas que se atopan no citosol son: aminoácidos, encimas, lípidos, glúcidos, ARNm, ARNt, ATP, sales minerais, etc.

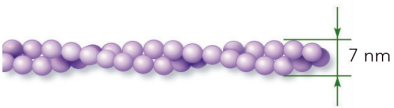
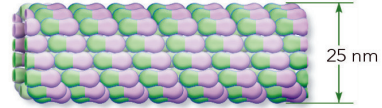
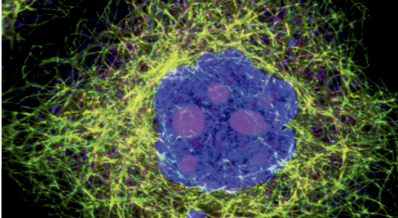
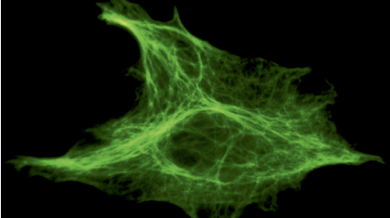
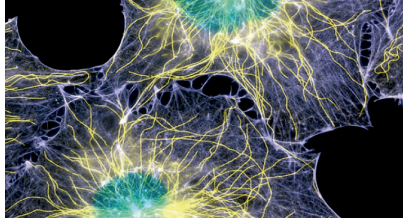
FUNCÍONS

- O citosol é unha disolución tampón ou amortecedora, é dicir, mantén constante o pH.
- O paso dunha parte do citosol periférico do estado de xel ao estado de sol permite a emisión de pseudópodos.
- O alto contido de encimas do citosol fai que nel se produzan un elevado número de reaccións metabólicas, tales como: a glicolise (degradación da glicosa ata ácido pirúvico), a fermentación láctica (transformación do ácido pirúvico en ácido láctico), a biosíntese de ácidos graxos, a glicoxenoxénese (síntese de glicóxeno), etc.

4.2. CITOESQUELETO

O citoesqueleto é o conxunto de filamentos proteicos situados no citosol, e condiciona a forma da célula, confírelle capacidade de movemento e permítelle tanto situar como transportar os seus orgánulos polo citoplasma.

Táboa 10.1. Características dos compoñentes do citoesqueleto eucariota

	Microfilamentos	Filamentos intermedios	Microtúbulos
Estrutura	Dous protofilamentos enrolados entre sí, formados por subunidades da proteínas globular actina. 	Similar a unha corda, constituídos pola asociación lateral de proteínas fibrosas de diferentes tipos. 	Tubos ocos compostos por 13 protofilamentos formados pola proteínas globular dimérica tubulina. 
Distribución celular	Exténdense por todo o citoplasma, pero abundan sobre todo debaixo da membrana plasmática, formando unha rede denominada córtex celular. 	Exténdense por todo o citoplasma, desde o núcleo ata a membrana plasmática, á que se anclan nos desmosomas e nos hemidesmosomas. 	Irradian desde a rexión do citoplasma próxima ó núcleo, chamada centro organizador de microtúbulos ou centrosoma, ata a periferia celular. 
Funcións	• Mantenemento da forma celular. • Movemento celular (pseudópodos) • División do citoplasma na división celular (anel contrátil) • Contracción muscular	• Mantenemento da forma celular • Formación da lámina fibrosa nuclear	• Mantenemento da forma celular • Movemento celular (cilios e flaxelos) • Movemento de orgánulos • Movemento dos cromosomas na división celular (fuso acromático)

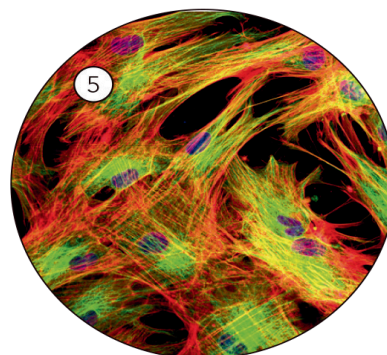
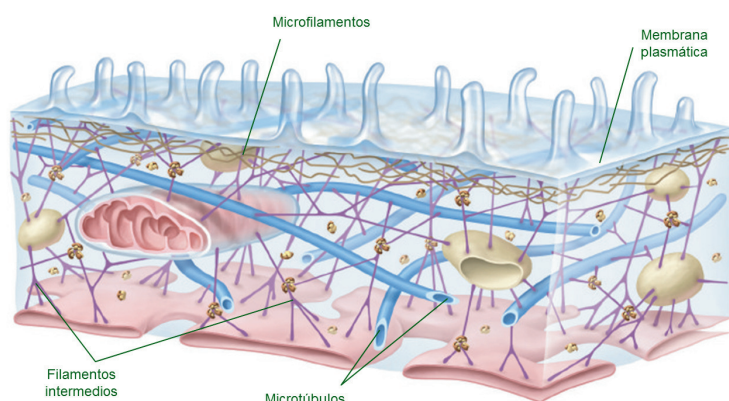


Figura 20. (esquerda) Organización e componentes do citoesqueleto dunha célula eucariota. **(dereita)** Microscopía de fluorescencia do citoesqueleto dun fibroblasto. Empréganse anticorpos específicos unidos a fluoróforos que ó ser iluminados con luz UV emiten luz visible en diferentes cores. En vermello obsérvanse os microfilamentos, e en verde os microtúbulos.

5. CENTROSOMA

O centrosoma é unha estrutura única que se localiza próximo ao núcleo. Aparece na maioría das células animais. Os ovocitos, os fermentos e as células vexetais non teñen centrosoma, pero teñen organizadores de microtúbulos con funcións similares a este.

ESTRUTURA

No interior do centrosoma aparece o diplosoma, formado por dous centríolos dispostos perpendicularmente entre si. O diplosoma atópase rodeado dun material denso, o material pericentriolar, que é un agregado de proteínas sen forma definida desde o que se xeran os microtúbulos. Nel organízanse unha estrutura de microtúbulos que parten radialmente e que reciben o nome de áster.

FUNCIÓN

Os centríolos, a través do material pericentriolar, son centros organizadores de microtúbulos. Por tanto, do centrosoma orixínanse todas as estruturas constituídas por microtúbulos, como os undulipodios (cilios e flaxelos), o fuso acromático, e a estrutura do citoesqueleto.

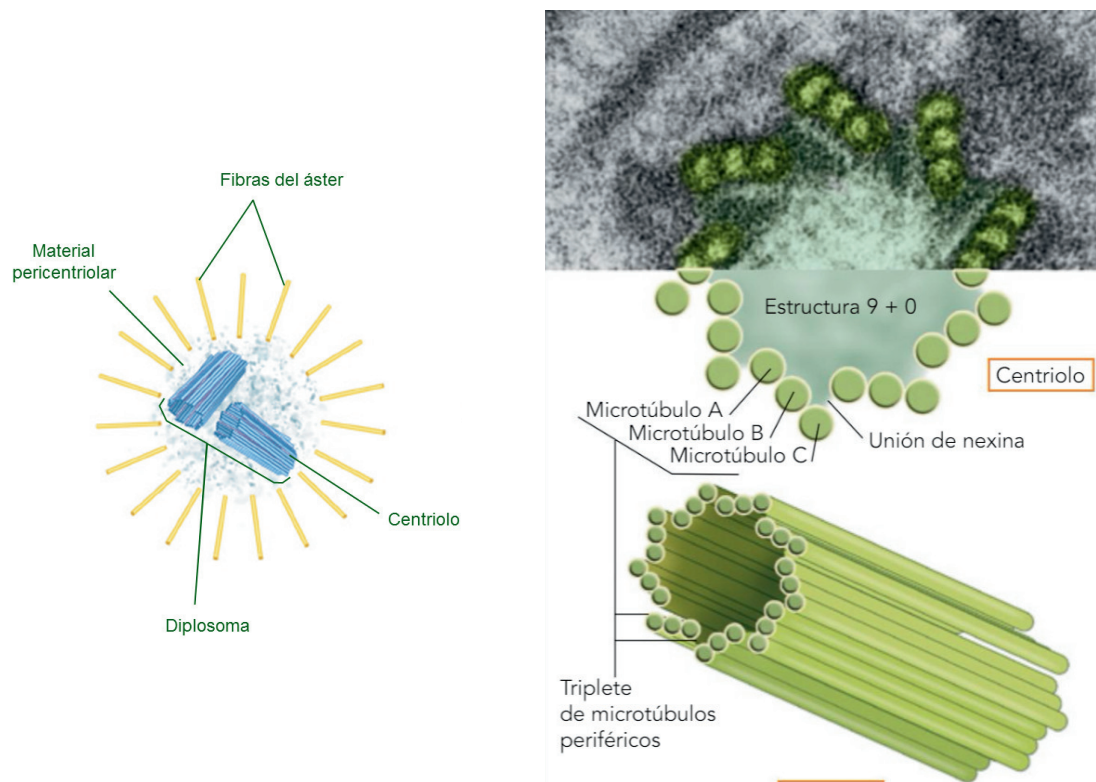


Figura 21. (esquerda) Organización xeral do centrosoma nunha célula animal. **(dereita)** Estrutura dun centríolo, formado por 9 triplete de microtúbulos unidos entre si por pontes de nexina. O corte transversal dun microtúbulo visto co microscopio electrónico de transmisión produce unha imaxe característica e facilmente recoñecible (dereita arriba)