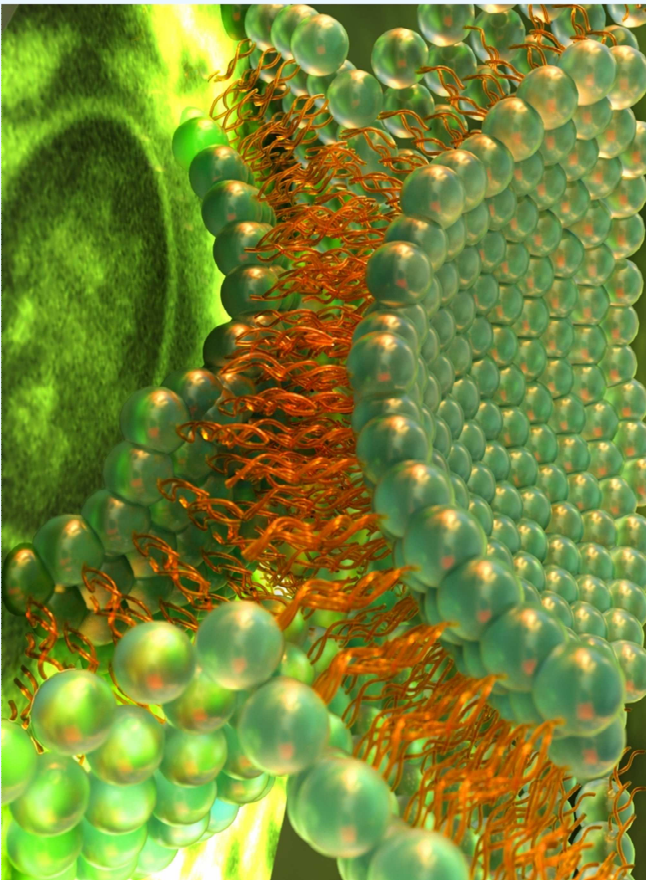


9

Envolturas celulares



1.COMPARANDO LA CÉLULA ANIMAL Y VEGETAL

La célula animal y la vegetal tienen orgánulos propios

2.LA UNIDAD DE MEMBRANA EN LAS CÉLULAS

Todas las membranas tienen la misma composición y estructura

Los lípidos forman el armazón de la membrana celular

Las proteínas cumplen diferentes funciones

Los glúcidos de la membrana son su señal de identidad

La membrana es como un mosaico fluido

3.EI PASO DE SUSTANCIAS A TRAVÉS DE LA MEMBRANA

El transporte más simple es por difusión pasiva

Las proteínas también colaboran en el transporte

El transporte activo consume energía

También hay transporte con deformación de membrana

4.HAY DISTINTAS FORMAS DE COMUNICACIÓN CELULAR

La comunicación verbal implica un sistema de señales

La comunicación no verbal une células vecinas de forma especializada

5.LA PARED PROTEGE LA CÉLULA Y DEFINE SU FORMA

La pared vegetal está compuesta principalmente de celulosa

Los plasmodesmos son canales que comunican las células vegetales

DÓNDE BUSCAR INFORMACIÓN **Bibliografía y páginas web**

- Atlas de histología vegetal y animal. Universidad de Vigo.
<http://mmegias.webs.uvigo.es/5-celulas/5-endocitosis.php>
- García Breijo, FC. 2014. Biología y Botánica. Universidad Politécnica de Valencia.
<http://www.euita.upv.es/varios/biologia/Temas/Pared%20celular%20ampliada.htm#Pared Celular>
- Gershenson, C. Vida artificial.
<http://www.investigacionyciencia.es/blogs/fisica-y-quimica/34/posts/vida-artificial-12512>
- Hernández, P. ¿Qué es la vida?
<http://www.hablandodeciencia.com/articulos/2012/05/22/que-es-la-vida/>
- Jiménez Clavero, MA. 2013. Los virus son vida.
<http://www.madrimasd.org/blogs/virusemergentes/2013/10/los-virus-son-vida-v-congreso-europeo-de-virologia-lyon-11-14-de-septiembre-de-2013/>
- Moledo, L. 2013. Aquaporinas.
<http://www.pagina12.com.ar/diario/ciencia/19-228725-2013-09-11.html>
- Schnek, A. y Massarini, A. 2008. Curtis. Biología. 7ª ed. México: Médica Panamericana.
<http://www.curtisbiologia.com/p1855>

 **Noticias curiosas**

OBJETIVOS

1. Analizar las diferencias entre el modelo de célula vegetal y animal
2. Explicar el modelo de membrana en mosaico fluido
3. Enumerar los componentes de la membrana y explicar sus funciones
4. Identificar los diferentes tipos de transporte a través de la membrana
5. Diferenciar los procesos de endocitosis, exocitosis y transcitosis
6. Relacionar el proceso de endocitosis mediada por receptores con otros procesos que ocurren en los orgánulos de membrana celulares
7. Reconocer los procesos de comunicación como vitales para la vida celular
8. Entender cómo se desarrolla la comunicación *verbal* en la célula
9. Distinguir los diferentes tipos de unión entre células y los ejemplos más característicos
10. Reconocer la función de la pared celular y los detalles fundamentales de su estructura

CONCEPTOS CLAVE

anclaje, 18

anfipática, 7

aquaporina, 13

asimétrica, 10

autoensamblar, 6

bicapa, 7

bomba de Na⁺K⁺, 14

carrier, 13

célula animal, 5

célula vegetal, 5

célula diana, 17

celulosa, 21

clatrina, 15

colesterol, 7

(unión) comunicante, 19

cutina, 22

desmosoma, 18

difusión facilitada, 13

difusión simple, 12

diplosoma, 5

endocitosis, 7

endosoma, 15

(unión) estrecha, 19

exocitosis, 15

(proteína) extrínseca, 9

fagocitosis, 15

fagosoma, 15

flip-flop, 7

fluidez, 7

fosfolípidos, 7

glucocálix, 10

glucolípidos, 7

hemicelulosa, 21

(proteína) intrínseca, 9

invaginación, 15

lámina media, 21

ligando, 13

lignina, 22

monocapa, 7

mosaico fluido, 10

pectina, 21

permeasa, 13

pinocitosis, 15

plasmodesmo, 22

primer mensajero, 17

proteína canal, 13

pseudópodo, 16

quitina, 21

receptor, 9

segundo mensajero, 18

suberina, 22

transcitosis, 17

transmembrana, 9

transporte activo, 12

transporte pasivo, 12

unidad de membrana, 6

voltaje, 13

9.1 LA CÉLULA EUCARIOTA

Las células eucariotas son de mayor tamaño (10-100 μm) que las células procariotas y se caracterizan porque el material genético se encuentra separado del citoplasma por una doble membrana, es decir tienen **núcleo**, como indica su nombre (del griego eu, 'verdadero', y karyon, 'nuez' o 'núcleo'). La célula eucariota tiene además numerosos **orgánulos**, muchos de ellos membranosos, rodeados por una o dos membranas. La presencia de orgánulos membranosos da lugar a múltiples compartimentos celulares que permiten desarrollar diferentes funciones, de forma más eficaz, e incluso separar procesos metabólicos que son incompatibles entre sí. Las células de animales, vegetales, hongos y protistas son eucariotas. Hay dos modelos principales de células eucariotas: la **célula vegetal** y la **célula animal**. Los orgánulos comunes a ambos tipos de células son: retículo endoplasmático rugoso (RER), retículo endoplasmático liso (REL), aparato de Golgi, lisosomas, vacuolas, mitocondrias, y peroxisomas, todos ellos con membrana; las estructuras no membranosas son: los ribosomas 80S, el citoesqueleto y las inclusiones.

La célula animal y la vegetal tienen orgánulos propios

La pared vegetal o celular y los cloroplastos son orgánulos únicos o exclusivos de las células vegetales, además suelen tener vacuolas de gran tamaño que ocupan buena parte del citoplasma; estos tres orgánulos diferencian las células vegetales de las animales. Por su parte, la única estructura característica de las células animales es el **diplosoma**, formado por un par de centriolos, que nunca aparece en las células vegetales. También los lisosomas son escasos o ausentes en células vegetales.

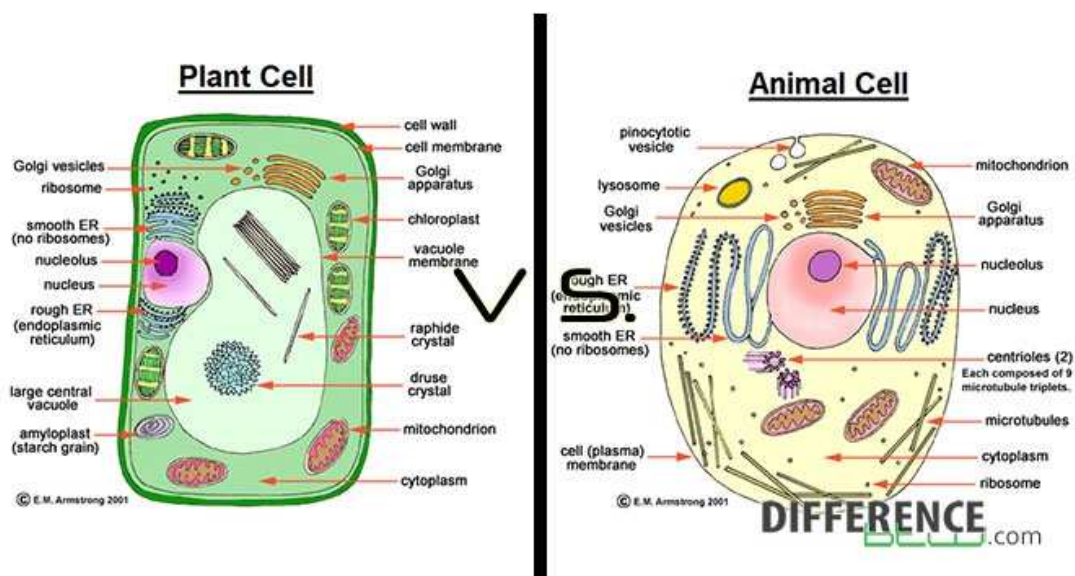


Figura 9.1. Diferencias principales entre la célula vegetal y animal. Fuente:

<http://www.differencebtw.com/difference-between-animal-cell-and-plant-cell/>

9.2 LA UNIDAD DE MEMBRANA EN LA CÉLULA EUCARIOTA

La membrana plasmática, también llamada citoplasmática o membrana celular es una lámina muy fina que envuelve la célula y separa el interior de la célula de su entorno; del mismo modo la membrana define también diferentes orgánulos propios de las células eucariotas, como son el RER, REL, aparato de Golgi, mitocondrias, cloroplastos, lisosomas, etc. Las membranas se comportan como barreras selectivamente permeables, que de forma activa regulan el paso de sustancias y permiten mantener unas condiciones fisicoquímicas características en el interior de los compartimentos que limitan. La membrana celular además, cumple otras funciones como se verá más adelante (ver apartado 9.3).

Las membranas tienen unos 70 Å de espesor medio (6 a 10 nm) de modo que sólo son visibles al microscopio electrónico. En cortes ultrafinos aparecen dos bandas oscuras separadas por una clara (Fig. 9.2). Igual que las pompas de jabón se unen y dividen, la membrana es una estructura dinámica y fluida, que se **autoensambla** y se cierra sobre si misma de forma espontánea, formando parte de los diferentes orgánulos, por eso se habla de **unidad de membrana**. La estructura básica y los componentes son los mismos todas las membranas celulares, aunque pueden existir pequeñas variaciones en su composición en cada caso particular.

Como **funciones** de la membrana cabe destacar: (1) su papel de **barrera** selectiva que veremos ahora (ver 9.2), (2) su control en el **transporte** de sustancias (ver 9.3) y (3) funciones de **comunicación** donde intercambia señales con el medio externo y con otras células (ver 9.4).

Todas las membranas tienen la misma composición y estructura

Las membranas están compuestas principalmente por lípidos y proteínas, aunque la proporción relativa de cada uno de ellos es diferente según el tipo de membrana e incluso el tipo de célula, los glúcidos no llegan al 10%. Por ejemplo la membrana plasmática de un glóbulo rojo tiene

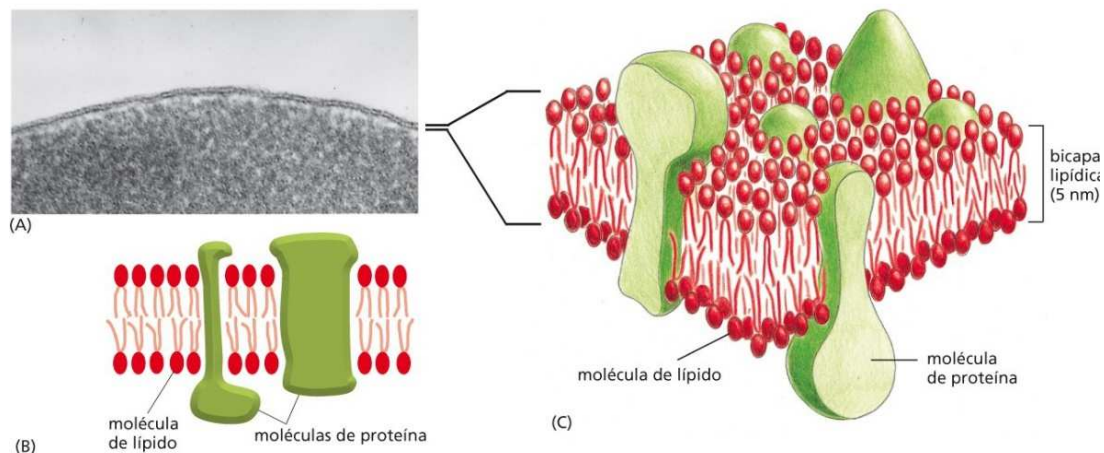


Figura 9.2. Modelo unitario de membrana. Al microscopio electrónico se ven dos bandas oscuras en los bordes con una zona central más clara.

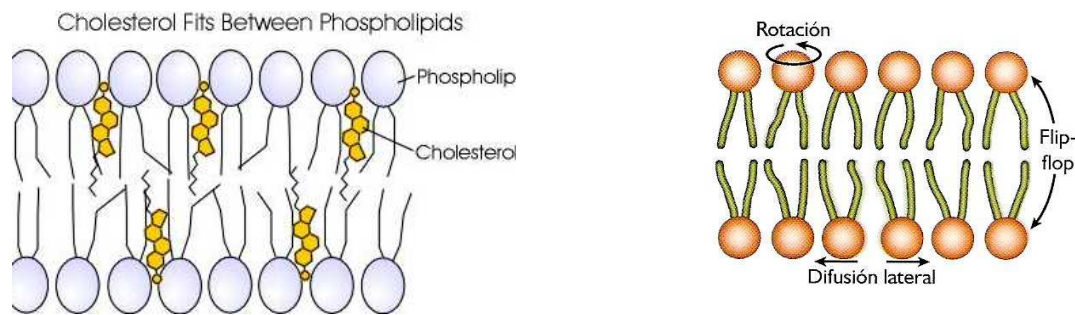


Figura 9.3. Posición de la bicapa lipídica que forma la estructura básica de las membranas celulares, indicando la situación de las moléculas de colesterol.

aproximadamente un 50% de proteínas y un 50% de lípidos, mientras que en las fibras nerviosas las proteínas constituyen menos de un 25% o en la membrana interna de las mitocondrias las proteínas son el 76%.

Los lípidos forman el armazón de la membrana celular

Los lípidos de las membranas son básicamente **fosfolípidos**, que son moléculas **anfipáticas**, con dos colas hidrófobas o apolares y una cabeza hidrófila o polar, por lo que forman una **bicapa** lipídica. Se disponen con las cabezas polares hacia el medio acuoso del exterior y del interior celular y las colas apolares enfrentadas, evitando el contacto con el medio acuoso. En el **Tema 4** (lípidos) se vieron las propiedades de los lípidos para formas micelas y bicapas. También hay **glucolípidos**, cuya fracción glucídica se sitúa en la cara externa de la membrana plasmática. Los glucolípidos de las células animales son un tipo de esfingolípidos, mientras que en las células de vegetales y bacterias son un tipo de glicerolípidos. Los esteroides también son anfipáticos, el esteroide más abundante en células animales es el **colesterol**, en las vegetales hay fitoesteroides.

¿Por qué razón muchos tipos de células alteran la composición en ácidos grasos de los lípidos que forman parte de sus membranas respondiendo a las variaciones de la temperatura ambiental? ¿Por qué se hace necesaria la presencia de esteroides entre los lípidos de membrana?

El estado fluido de sus componentes es esencial para que las membranas puedan realizar buena parte de sus funciones. El punto de fusión de las membranas varía en función de la composición en ácidos grasos de sus lípidos constituyentes: cuanto mayor sea la proporción de ácidos grasos insaturados menor será el punto de fusión (ver **Tema 4**). Así, alterando la composición en ácidos grasos de sus lípidos constituyentes, las membranas pueden responder a variaciones de la temperatura ambiental con el objeto de mantener en todo momento el estado fluido.

Los fosfolípidos y glucolípidos tienen tendencia a girar sobre sí mismos (movimiento de **rotación**) y a desplazarse lateralmente por su monocapa (difusión **lateral**). Tan solo ocasionalmente pueden cambiar de capa lipídica (movimiento de **flip-flop**). Esta movilidad de las moléculas contribuye a la fluidez de la membrana, lo que es esencial para su funcionamiento. La disminución de la **fluidez** que ocurre cuando la temperatura disminuye puede detener muchos procesos enzimáticos y de transporte. Como el paso de un fosfolípido de una **monocapa** a otra (flip-flop) no sucede casi nunca, esto permite que, a pesar de su fluidez, la composición lipídica de cada monocapa sea distinta, presentando las membranas asimetría lipídica.

Las moléculas de **colesterol** están formadas de anillos y son planas y rígidas, están intercaladas entre los fosfolípidos impidiendo que las colas se agreguen, cuando las Tª son altas hacen disminuir la fluidez de la membrana. Como impiden las interacciones de Van der Waals entre las cadenas de las colas de ácidos grasos vecinos ayudan también a mantener el estado fluido cuando bajan las temperaturas.

La **fluidez** de la bicapa depende de varios factores:

- Proporción de ácidos grasos **insaturados** cuyas colas tienen codos, son los ángulos de la cadena hidrocarbonada que se forman cuando aparece un doble enlace. Estos codos impiden las atracciones hidrofóbicas con otras cadenas apolares, aumentando la fluidez.
- Proporción de ácidos grasos **saturados** y de cadena larga, cuyas colas no tienen codos, están paralelas unas a otras permitiendo las atracciones hidrofóbicas (fuerzas de Van der Waals). Cuanto más largas sean estas cadenas mayor número de enlaces hidrofóbicos se formarán aumentando la rigidez y disminuyendo la fluidez.
- Proporción de **colesterol**, que ayuda a regular la fluidez
- En general, al aumentar la temperatura aumenta la movilidad de las cadenas, lo que aumenta la fluidez

Las proteínas cumplen diferentes funciones

Las proteínas de la membrana tienen estructura secundaria en hélice alfa, o bien estructuras globular terciarias o cuaternarias más complejas. Las proteínas realizan las funciones específicas en la membrana:

1. Se encargan de transportar sustancias que no pueden atravesar la bicapa lipídica, ej. proteína canal para **transportar** iones K^+ , transporte de glucosa, aminoácidos...
2. Actúan como enzimas que catalizan determinadas reacciones, por ej. enzimas de la membrana de los tilacoides que participan en la fotosíntesis,

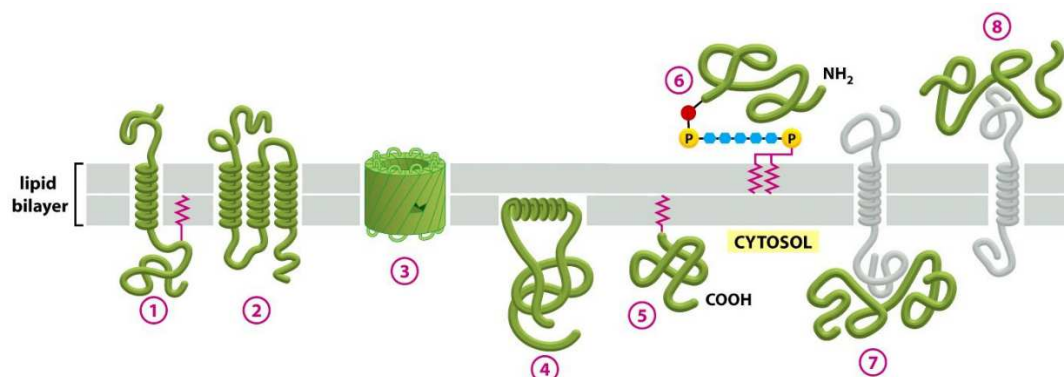


Figura 9.4. Tipos de proteínas en la membrana según su disposición: Intrínsecas o integrales: transmembrana (1, 2, 3) o monocapa (4). Extrínsecas o periféricas: ancladas a lípidos (5-6) o a otras proteínas ((7-8). Fuente

3. Son receptores, por ej. receptores que reconocen hormonas, como el receptor de la insulina que al detectar la presencia de insulina permite que la célula capte glucosa sanguínea, otro ejemplo son los receptores situados en la membrana de las dendritas de las neuronas, que en la sinapsis nerviosa reconocen los neurotransmisores y permite el paso del impulso nervioso, etc.

Por tanto, las proteínas son las que confieren a cada membrana sus propiedades funcionales características. Al igual que los fosfolípidos, poseen un movimiento de difusión lateral, contribuyendo a la fluidez de la membrana, y también contribuyen a la asimetría de la membrana porque no hay las mismas proteínas en cada monocapa. Según la disposición de las proteínas en la bicapa se clasifican en proteínas integrales y periféricas (**Fig. 9.4**)

Las proteínas integrales o **intrínsecas** están total o parcialmente englobadas en la bicapa lipídica, debido a que presentan una parte apolar (o hidrófoba o lipófila) que se introduce en dicha bicapa. Si atraviesan la bicapa lipídica (la proteína sobresale a cada lado de la bicapa) se denominan proteínas **transmembrana**.

Las proteínas periféricas o **extrínsecas** están a un lado y otro de la bicapa lipídica, unidas a la parte polar de los lípidos de membrana o de las proteínas integrales. Son proteínas que no presentan zonas hidrófobas y que, por lo tanto, no pueden penetrar en el interior de la bicapa.

Los glúcidos de la membrana son su señal de identidad

En el caso concreto de la membrana plasmática, los glúcidos generalmente son oligosacáridos que aparecen en la cara externa contribuyendo a la asimetría de la membrana; están unidos a proteínas y lípidos de la membrana, formando glucoproteínas y glucolípidos respectivamente. La capa de glúcidos representa una especie de carné de identidad de la célula, a la que se atribuyen las siguientes funciones:

➤ Muchos de los **receptores** proteicos de la membrana son glucoproteínas, por tanto, presenta propiedades inmunitarias (ver **Tema 22**). Por ejemplo, los glúcidos de la membrana de los glóbulos rojos son los antígenos de los grupos sanguíneos del sistema ABO. Las glucoproteínas del complejo mayor de histocompatibilidad (CMH) son moléculas con propiedades antigénicas, responsables por ejemplo del rechazo en el trasplante de tejidos y órganos.

➤ Interviene en los fenómenos de **reconocimiento** celular, por ej. entre células de un mismo tejido, particularmente importantes durante el desarrollo embrionario, o en los procesos de adhesión entre óvulo y espermatozoide.

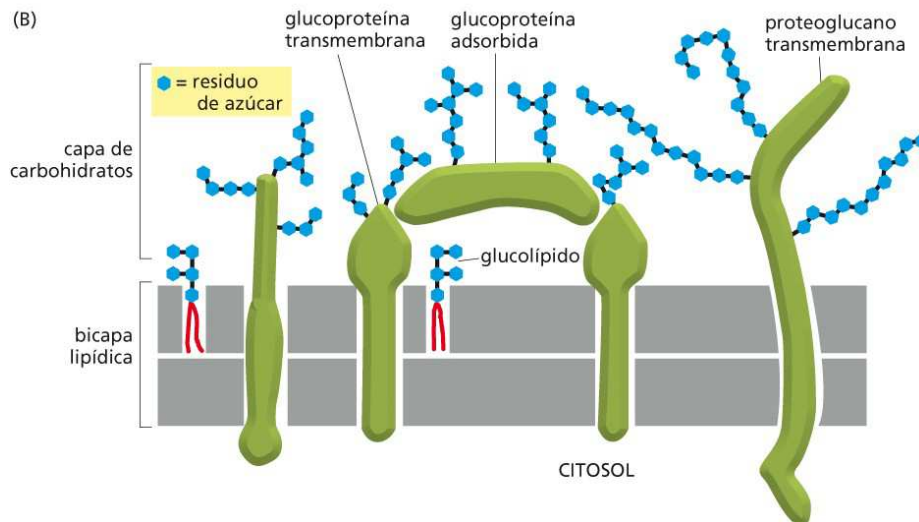


Figura 9.5. Capa de glúcidos en la cara externa de la membrana celular. Fuente

- Confiere **viscosidad** a las superficies celulares, permitiendo el deslizamiento de células en movimiento, como, por ejemplo, las sanguíneas en el plasma.
- **Protege** la superficie de las células de posibles lesiones.

En algunos tipos de células animales esta capa de glúcidos es abundante, formando una cubierta llamada **glucocálix** (también glicocálix o glucocálix) cuyo principal componente son los **proteoglicanos** (ver Tema 3) que van asociados a la matriz extracelular y otras proteínas como el **colágeno** o la **elastina**.

La membrana es como un mosaico fluido

El agrupamiento de lípidos, proteínas y glúcidos que hemos visto sigue un modelo que fue propuesto por **Singer** y **Nicholson** en 1972, conocido como modelo de **mosaico fluido**.

Es una estructura en **mosaico** porque presenta una doble capa de lípidos a la cual se asocian moléculas proteicas, bien total o parcialmente englobadas en ella y está cubierto externamente por una ligera capa de glúcidos (glucocalix).

Es una estructura **fluida** porque tanto los lípidos como las proteínas se pueden desplazar libremente dentro de la bicapa, ninguna molécula tiene posición fija.

La composición de lípidos y proteínas es diferente en las dos caras de la membrana, por lo que las membranas celulares son **asimétricas (asimetría de membrana)**, diferenciándose una cara externa e interna según su composición

Así pues, el armazón básico de las membranas biológicas está formado por lípidos, que debido a su carácter antipático se disponen formando una **doble capa o bicapa lipídica**, que es **impermeable** a las moléculas solubles en agua, de manera que actúa como barrera entre la célula y el medio; mientras que las proteínas desempeñan funciones específicas actuando como

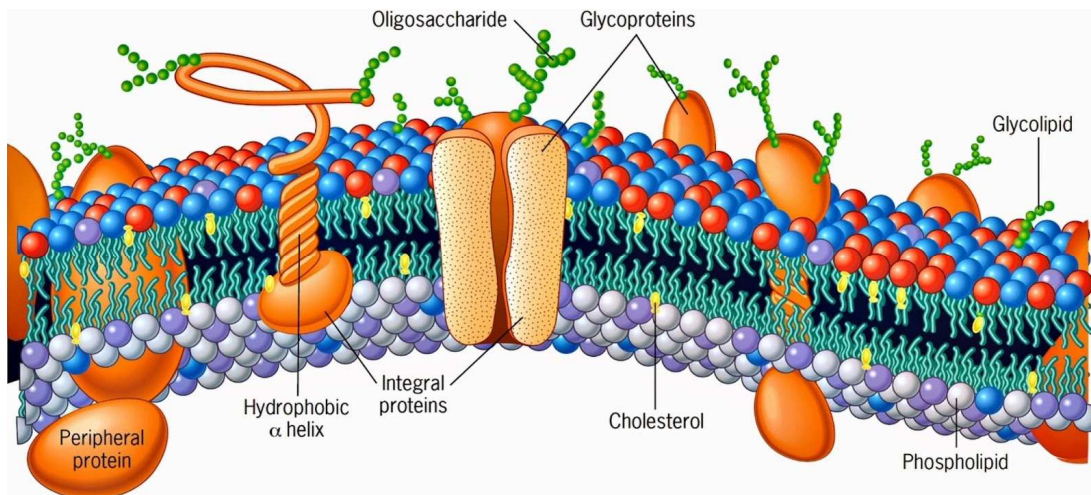


Figura 9.6. Modelo de Singer y Nicholson. Fuente

receptoras de mensajes, transportadores de sustancias o enzimas. En resumen, el modelo de mosaico fluido presenta las siguientes características:

- ✚ La membrana está formada por una bicapa lipídica asociada con proteínas. Hay una pequeña proporción de glúcidos asociados como glicolípidos o glucoproteínas.
- ✚ Las moléculas lipídicas son anfipáticas, disponiéndose las zonas polares hacia el medio acuoso externo e interno y las zonas apolares hacia el interior, dando lugar a la bicapa lipídica de las membranas.
- ✚ Tanto las proteínas como los lípidos pueden desplazarse lateralmente (membrana fluida).
- ✚ Los lípidos y las proteínas integrales se disponen en mosaico.
- ✚ Las membranas son estructuras asimétricas en cuanto a la distribución de sus componentes: lípidos, proteínas y glúcidos.

9.3 EL PASO DE SUSTANCIAS A TRAVÉS DE LA MEMBRANA

La membrana es una **barrera** selectiva, que controla de forma activa el paso de sustancias lo que permite mantener unas condiciones fisicoquímicas características en el interior de los compartimentos que limitan.

A través de la membrana plasmática se **intercambian** todo tipo de moléculas que pueda necesitar la célula; es decir, se produce la entrada de nutrientes que intervienen en diferentes vías metabólicas (conjunto de todas las reacciones químicas) y salen sustancias de desecho. A través de la doble capa lipídica pasan con facilidad las moléculas apolares o lipófilas de pequeño tamaño, pero los lípidos son impermeables a sustancias polares como iones o aminoácidos polares. Por su parte a través de las proteínas, atravesándolas, pasan sustancias polares de pequeño tamaño, pero según el tipo de proteínas se regula qué molécula o ion, en qué cantidad y en qué momentos se produce el proceso.

En general, el paso a través de la membrana de moléculas de pequeño tamaño se puede realizar de dos formas: por **transporte pasivo** que se realiza sin gasto de energía, debido a que es un transporte a favor del gradiente de concentración; y por **transporte activo** que comporta consumo de energía al ser un transporte en contra del gradiente de concentración de la sustancia a transportar.

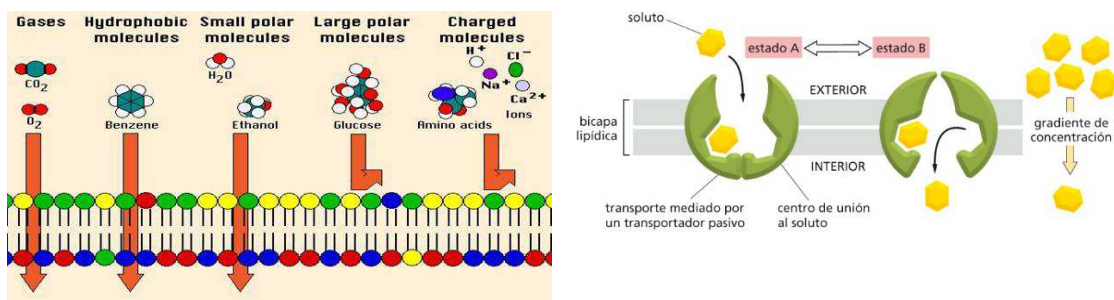
Cuando se trata de incorporar grandes cantidades de moléculas de una sola vez, o bien mover macromoléculas o estructuras como virus o bacterias, la membrana celular se deforma y participa en el proceso de transporte.

En total, en el intercambio o transporte de sustancias hay las siguientes posibilidades:

1. Transporte a través de la membrana, sin deformación
 - a. Transporte pasivo
 - I. difusión simple o pasivo (lípidos)
 - II. difusión facilitada (proteínas)
 - Ila. por carriers
 - Ilb. por proteínas canal
 - b. Transporte activo
2. Transporte que implica deformación o desplazamiento de la propia membrana
 - a. Endocitosis
 - b. Exocitosis

El transporte más simple es por difusión pasiva

Al ser un transporte a favor de gradiente de concentraciones, la dirección del transporte viene determinada por las concentraciones relativas de las moléculas o iones dentro y fuera de la célula.



Comparando dos formas de difusión, a la izquierda, **Figura 9.7**. Difusión pasiva a través de la bicapa lipídica; y a la derecha, **Figura 9.8**. Difusión facilitada a través de permeasas. Fuente:

Según se produzca el paso a través de la bicapa lipídica o de las proteínas, distinguimos la difusión simple de la facilitada. La **difusión simple**, que es el mecanismo de transporte más sencillo y menos selectivo, pues cualquier molécula pequeña (ej. O_2 , CO_2), sin carga o lipófila (ej. benceno) puede difundirse a través de la bicapa lipídica. Incluso sustancias polares, como el agua o la urea, pueden atravesar la membrana por la bicapa por tener masa molecular muy baja, y por tanto tamaño muy pequeño, siempre y cuando la diferencia de concentraciones sea elevada.

Las proteínas también colaboran en el transporte

La **difusión facilitada** es una forma de transporte selectivo que se realiza con ayuda de **proteínas** transmembrana; estas proteínas son específicas para cada molécula o ion determinado, actuando de modo semejante a como la hace un enzima con su sustrato. El transporte de iones es impulsado por un gradiente electroquímico, debido a diferencias de concentración o de carga eléctrica. Gracias a la difusión facilitada pasan a través de la membrana moléculas polares de tamaño medio, como monómeros, o iones. Hay dos formas diferentes:

- Por medio de las llamadas transportadoras, **carriers** o **permeasas**, que son proteínas se unen a la molécula que van a transportar en una parte de la membrana y la liberan en la otra, mediante un cambio conformacional reversible (modelo ping-pong o de puerta giratoria). Por ej. el paso de monosacáridos, aminoácidos y nucleósidos
- Por medio de las **proteínas canal**, que están atravesadas por un poro o túnel. Los más estudiados son los canales de iones, como Na^+ , K^+ , Cl^- , Ca^{2+} , por lo que también se denominan **canales iónicos**. La mayoría de estos canales permiten el paso de iones de manera selectiva, es decir, cada canal tiene el diámetro ajustado a un determinado tamaño de ion. Muchos de ellos no permanecen continuamente abiertos, y su apertura y cierre están regulados por diferentes mecanismos:
 - algunos se abren por la interacción de una molécula señal o ligando (canales regulados por **ligando**)
 - y otros, como los responsables de la excitación eléctrica de las células nerviosas y musculares, se abren en respuesta a un cambio en el potencial de membrana (canales regulados por **voltaje**).

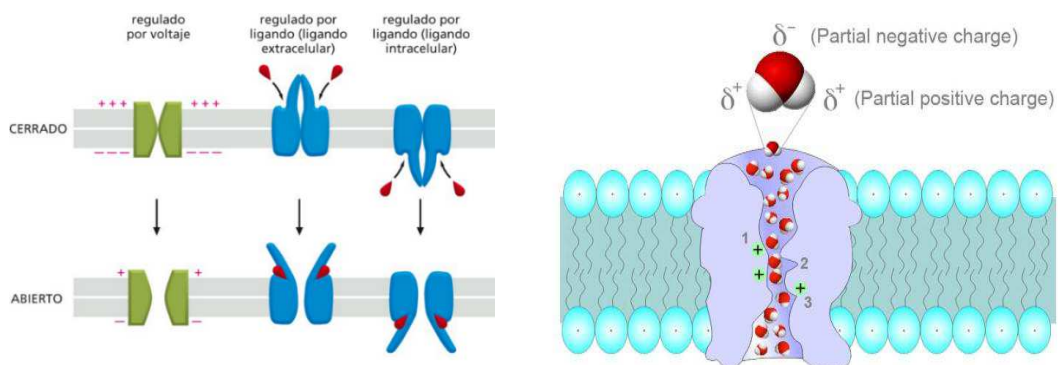


Figura 9.9. Proteínas canal a) izq. canal de iones, reguladas por ligando y por voltaje. b) a la drcha., canal de agua o acuaporinas. Fuente:

Las proteínas canales no son exclusivas de iones, por ejemplo, las **acuaporinas** que transportan agua son canales rápidos, altamente selectivos, presentes tanto en células vegetales como animales; muy abundantes en células renales. El descubrimiento de las acuaporinas fue fundamental para comprender el transporte de agua en las membranas biológicas y conocer que los movimientos de agua a través de las membranas celulares son regulados en realidad de una forma algo diferente a como se explica por **osmosis**.

En relación a las acuaporinas y sus diferentes tipos se ha descubierto que los insectos poseen unos genes denominados entomogliceroporinas, que son el resultado de una mutación en los genes que codifican canales de agua, dando como resultado el transporte de glicerol en lugar de agua. De esta forma pueden acumular altos niveles de glicerol en órganos específicos, lo que evita la congelación y desecación en medio terrestre. Esta mutación se asocia al éxito que han tenido los insectos, asociado a la aparición de este tipo de adaptaciones que favorecen su supervivencia, dado que no son capaces de regular su propia temperatura.

El transporte activo consume energía

El transporte activo en contra de gradiente, ya sea gradiente de concentración o eléctrico, y se realiza a través de proteínas de membrana denominadas bombas que implican un consumo de energía aportada por el **ATP**. El ejemplo más estudiado es la **bomba de Na^+K^+** (Fig. 9.10) de las células animales, que introduce en la célula dos iones K^+ por cada tres iones de Na^+ que salen. Como hay más Na^+ en el medio exterior y más K^+ en el interior celular, por transporte pasivo el Na^+ tiende a entrar y el K^+ a salir. Pero gracias a la bomba de $\text{Na}^+ - \text{K}^+$ se mantiene la desigualdad; la asimetría de concentración y de cargas es importante para la fisiología celular.

- Es fundamental en las células nerviosas y musculares para que se pueda transmitir el impulso nervioso. Así existe una diferencia de potencial en ambas caras de la membrana, el interior celular es negativo en relación al exterior que es más positivo lo que supone un gasto de energía en forma de ATP de dos tercios del total celular.

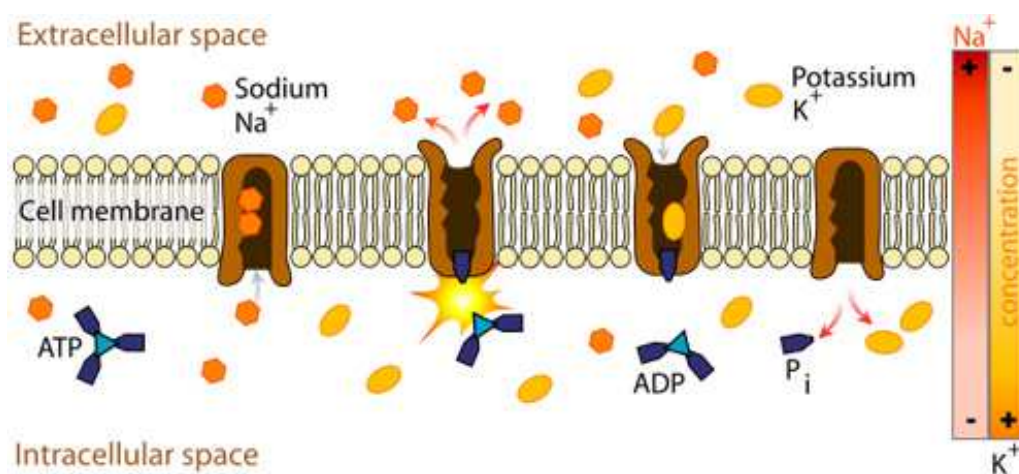


Figura 9.10. Bomba de Na-K. Fuente: <http://www.elenacorrales.com/blogelenacorrales/la-relacion-sodiopotasio-en-los-alimentos/>

- La bomba de Na^+K^+ también contribuye a controlar la presión osmótica intracelular, por tanto influye en el volumen celular.
- Además el gradiente que impulsa al Na a salir de la célula es aprovechado por otras proteínas de la membrana para *arrastrar* otros solutos de interés, de modo que acoplada a la bomba de Na^+K^+ se produce transporte de otros nutrientes, como glucosa o aminoácidos.

Otros sistemas de transporte activo son las **bombas de H^+** que actúan en los lisosomas y en la mucosa gástrica y la **bomba de Ca^{2+}** presente en las fibras musculares.

También hay transporte con deformación de membrana

Para incorporar grandes cantidades de moléculas de una sola vez, o bien macromoléculas o estructuras como virus o bacterias, la célula animal se vale de vesículas.

Estas vesículas suponen una modificación de la forma de la membrana. Se habla de **endocitosis** si entran partículas y de **exocitosis** si se produce su salida. (Fig. 9.11). Las vesículas son pequeños sacos membranosos, que se mueven por el citoplasma, llamados **endosomas** o **fagosomas** y generalmente se ponen en comunicación con otros orgánulos de membrana, como los lisosomas.

El proceso de endocitosis comienza con una **invaginación** o pliegue en la membrana en la que se engloba la partícula o partículas que se incorporan; a continuación, se produce la estrangulación de dicha invaginación, originándose una vesícula que encierra el material ingerido.

Hay distintos tipos de procesos dependiendo del tamaño de las partículas incorporadas (**fagocitosis**, **pinocitosis**), como se ve en la Fig. 9.12 y también del tipo de revestimiento de la vesícula, que pueden ser distintas proteínas especializadas como actina, **clatrina**, o caveolina (Fig. 9.14).

Las vesículas formadas por endocitosis son digeridas en el interior celular al unirse el endosoma o fagosoma a un **lisosoma**. Los lisosomas son orgánulos producidos por el aparato de Golgi, que contienen gran cantidad de enzimas hidrolíticas capaces de degradar todo tipo de moléculas (ver Tema 10).

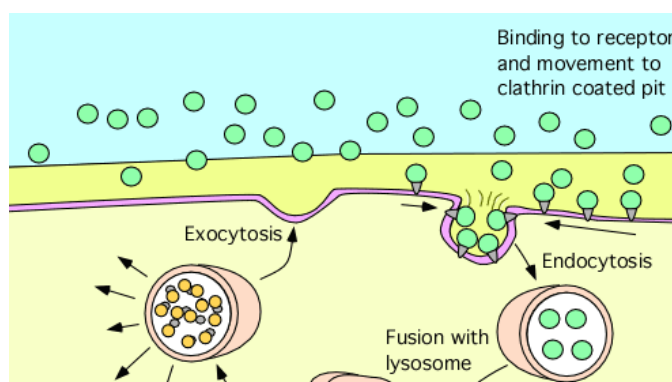


Figura 9.11. Proceso de endocitosis y exocitosis. Fuente

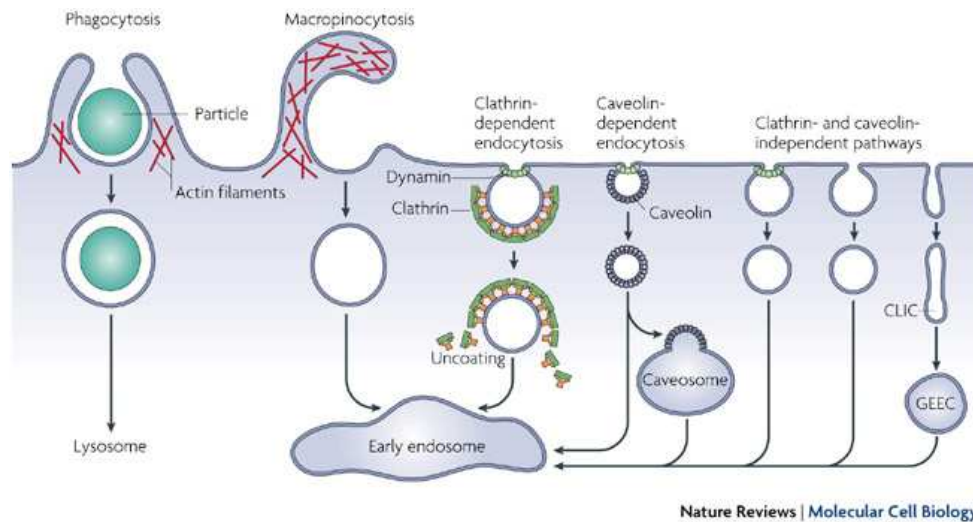


Figura 9.12. Diferentes tipos de endocitosis. Fuente:

http://www.nature.com/nrm/journal/v8/n8/fig_tab/nrm2216_F1.html

Al fusionarse la vesícula de endocitosis con el lisosoma se ponen en contacto los enzimas hidrolíticos con las partículas englobadas en la endocitosis, produciéndose su digestión.

Se utiliza el término **fagocitosis** para referirse a un mecanismo de endocitosis por el que se capturan partículas sólidas de gran tamaño, como bacterias, desechos celulares o incluso células enteras, por ej. se ve en la nutrición de las amebas (protozoos) como emiten **pseudópodos** para engullir su alimento o en la defensa inmunológica que realizan los glóbulos blancos de la sangre. Por **pinocitosis** o macropinocitosis se entiende la incorporación de fluido con partículas disueltas de pequeño tamaño, la invaginación y vesícula o **endosoma** que se forma es menor.

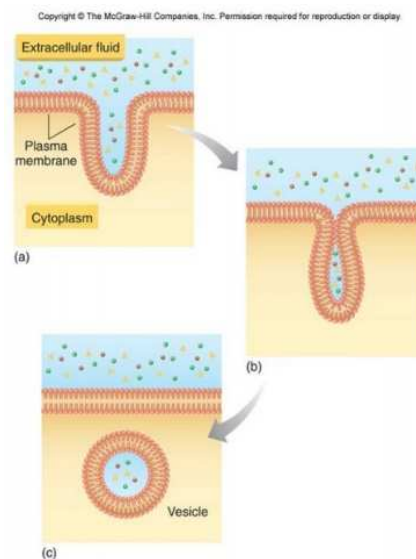
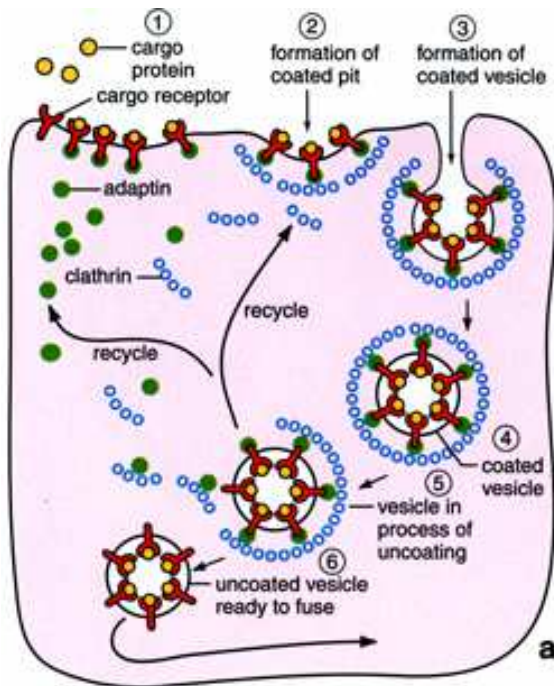


Figura 9.13. Invaginación de la membrana para formar un endosoma. Fuente



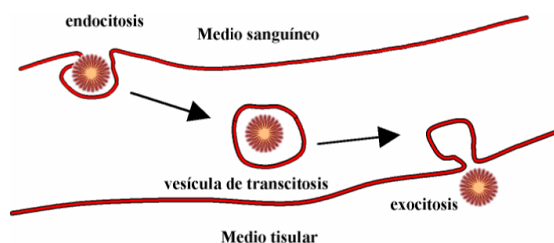
Algunas macromoléculas especialmente importantes para el organismo (ej. LDL con colesterol) son transportadas hacia el interior celular por unión a receptores específicos situados en la membrana plasmática. Este proceso se llama endocitosis **mediada por receptores**, dichos receptores se van acumulando en zonas donde se producen las depresiones que quedan revestidas o recubiertas de **clatrina**.

Figura 9.14. Endocitosis mediada por receptores. Fuente:

Una vez formada la vesícula revestida de clatrina, se internaliza y se mueve en el citoplasma donde pierde su revestimiento de clatrina, quedando convertida en un endosoma, de modo que las moléculas de clatrina se pueden reciclar.

La **exocitosis** es el proceso contrario a la endocitosis, consiste en la secreción de partículas hacia el medio externo de la célula. Al igual que la endocitosis, implica la fusión con la membrana plasmática, en este caso de vesículas procedentes del citoplasma celular originadas en el sistema retículo endoplásmico-Golgi (ver Tema 10), es decir, todos los materiales destinados a ser secretados se sintetizan en el retículo endoplásmico y luego pasan al aparato de Golgi. En este orgánulo, los productos que van a ser secretados se reúnen y salen en vesículas secretoras que se dirigen a la membrana plasmática con la que se fusionan para liberar su contenido al exterior.

Mediante exocitosis, células secretoras especializadas vierten al exterior **hormonas**, neurotransmisores, enzimas digestivas..., mediante exocitosis también se vierten productos de desecho, se renueva la membrana plasmática y en el caso de células de tejido conectivo se secretan los materiales que van a formar parte de la matriz celular.



La **transcitosis** es un proceso que permite a ciertas sustancias atravesar todo el citoplasma, desde un polo a otro de la célula sin modificarse, implicando primero una entrada por endocitosis seguido de la salida por exocitosis.

Figura 9.15. Transcitosis. Fuente:

La transcitosis es frecuente en las células endoteliales de los capilares sanguíneos para introducir nutrientes desde el intestino delgado a la sangre, para conducirlos hacia los tejidos.

9.4 HAY DISTINTAS FORMAS DE COMUNICACIÓN CELULAR

Cuando hablamos de comunicación celular nos referimos a todo un sistema de signos que permiten a unas células comunicarse entre sí y actuar coordinadamente, formando parte de un tejido u órgano. Hay un tipo de comunicación que se puede llamar verbal en el sentido de que implica un intercambio de *palabras*, entendidas como moléculas, y otro tipo de comunicación no verbal que permite a las células permanecer en contacto, unidas, aunque no intercambien sustancias.

La comunicación verbal implica un sistema de señales

Las células son capaces de responder a estímulos y señales externas gracias a ciertas moléculas situadas en la membrana plasmática, denominadas **receptores** de membrana o receptores de superficie. Ya se comentó al hablar del **glucocalix** que muchas de estas moléculas son glucoproteínas que funcionan como marcadores o señales de identidad.

Los receptores son moléculas diseñadas para reconocer de forma específica una determinada molécula-mensaje, por ej. una hormona, un neurotransmisor o un factor químico como los factores de crecimiento. Las células dotadas de receptores para una determinada molécula-mensaje son las llamadas **células diana** para esa molécula-mensaje, por ejemplo las células diana para la insulina suelen ser células musculares que al recibir la señal activan la captación de glucosa sanguínea; la célula diana para un neurotransmisor es otra neurona con la que hace sinapsis y al unirse el neurotransmisor al receptor de la neurona se produce una despolarización en la membrana de la célula diana que permite el paso del impulso nervioso.

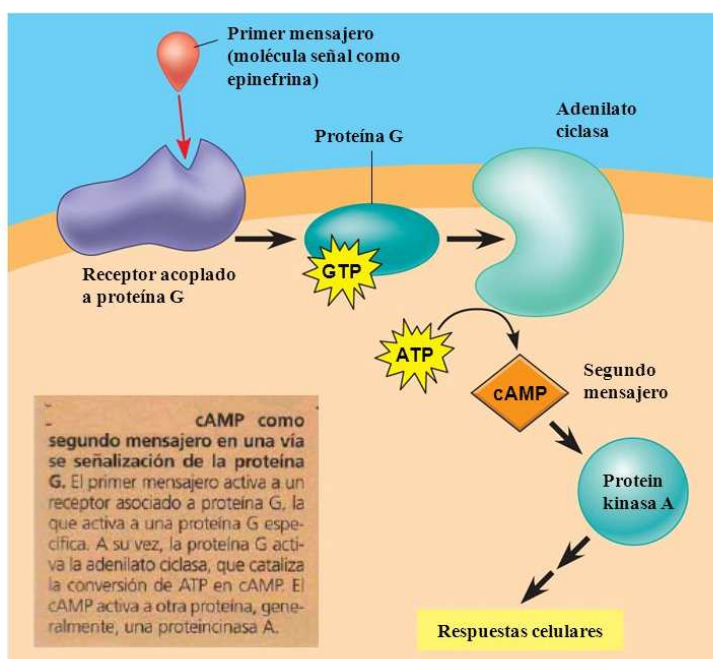


Figura 9.16. Comunicación por señales en la membrana celular. Fuente: <http://slideplayer.es/slideshow/2758438/>

A la molécula-mensaje se le llama **primer mensajero** y al unirse a su receptor de membrana induce en este un cambio en la conformación molecular, es decir, en la estructura tridimensional, que produce una señal de activación de otra molécula que será el **segundo mensajero**. El segundo mensajero actúa estimulando o deprimiendo alguna actividad bioquímica, es decir, al final se produce un cambio en el comportamiento celular.

Uno de los tipos más estudiados de receptores de membrana va asociado a las llamadas **proteínas G**, que son capaces de actuar sobre una gran gama de efectores intracelulares desencadenando una gran variedad de respuestas. La activación de la proteína G va acoplada a la formación de un segundo mensajero muy común, el **AMP cíclico (AMPc)** (ver Tema 7).

La comunicación no verbal une células vecinas de forma especializada

Las células animales se unen a la matriz extracelular y a otras células mediante glucoproteínas especializadas. A veces se producen **uniones** tan **especializadas** y complejas que forman estructuras denominadas complejos de unión, fundamentales a la hora de mantener la cohesión de muchos tejidos, principalmente los epitelios, el tejido muscular y el nervioso. La dinámica de estas uniones es esencial para entender el desarrollo de los tejidos, los procesos de crecimiento, aparición de cáncer, etc. Hay 3 tipos de uniones: oclusivas, comunicantes y de anclaje

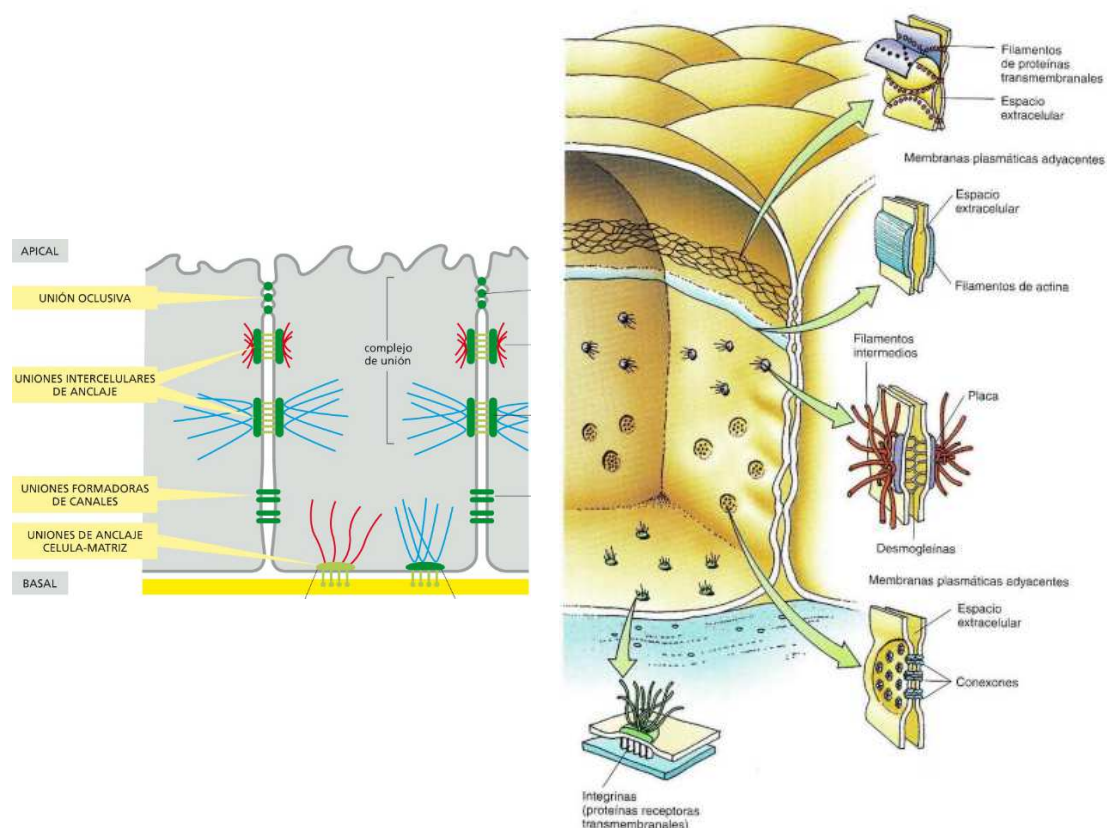
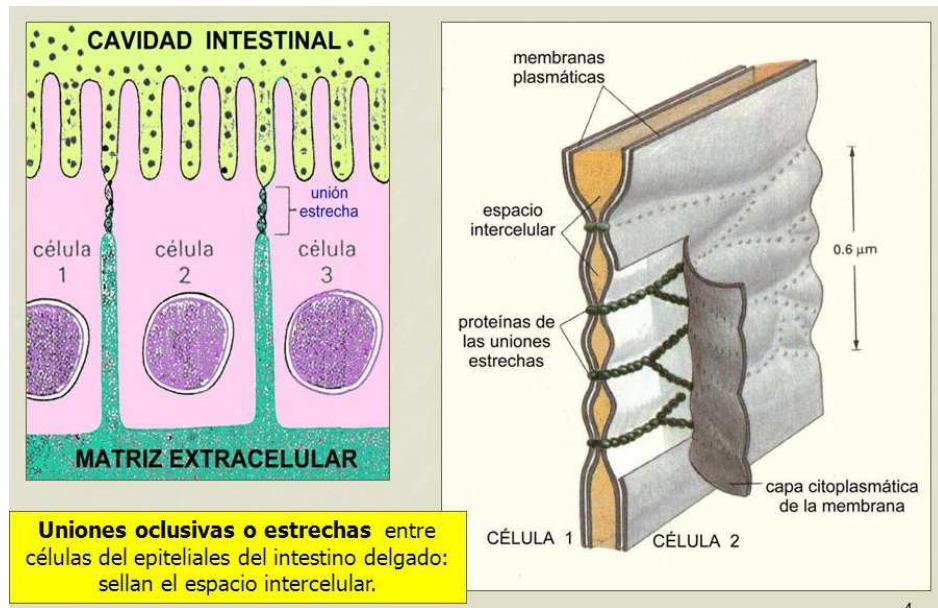


Figura 9.17. Tipos de uniones celulares a) izq., esquema general, b) drcha., vista en detalle. Fuente:

Figura 9.18.
Unión hermética u oclusiva.
Fuente:



Uniones oclusivas o estrechas entre células del epiteliales del intestino delgado: sellan el espacio intercelular.

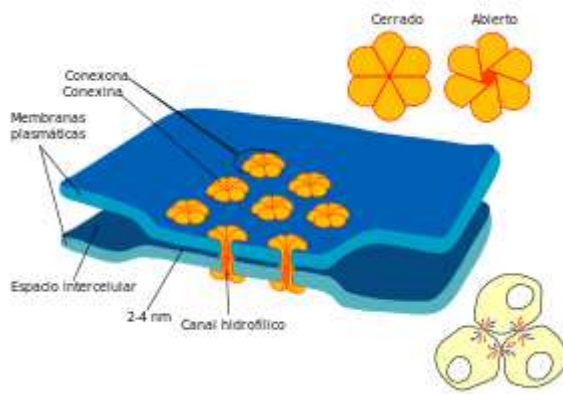
Las uniones oclusivas, herméticas o estrechas impiden el paso de sustancias a través de las capas celulares. Establecen uniones tan fuertes y estrechas entre las células contiguas que prácticamente no dejan espacio intercelular entre sus membranas plasmáticas, limitando la difusión de sustancia solubles extracelulares.

Se encuentran entre las células intestinales, en las partes apicales de los epitelios y en el tejido muscular cardíaco y consisten en una especie de red de proteínas transmembrana que fusionan las caras laterales de las membranas plasmáticas celulares adyacentes.

Es decir, actúan como una **barrera física** a la difusión lateral de las moléculas de la membrana plasmática. Al impedir la difusión lateral evitan que las sustancias del interior del tubo digestivo penetren en el organismo por los espacios intercelulares.

Esto obliga a las sustancias a ser captadas selectivamente por parte de las células epiteliales, donde son transformadas y liberadas al torrente sanguíneo. Con ello se consigue una zona o dominio apical con un juego de moléculas distinto al que hay en el dominio latero-basal de la célula epitelial. Esta separación es importante para establecer un camino de captación y liberación de sustancias desde el exterior hacia el interior

Las uniones comunicantes, de hendidura o "gap junction" unen membranas adyacentes mediante proteínas de canal, que permiten el paso de pequeñas moléculas e iones. En las uniones de **hendidura**, las proteínas forman delicados túneles llenos de líquido denominados **conexones**, en bloques de 6, que comunican células vecinas. Las membranas plasmáticas de las uniones en hendidura no están fusionadas como las de las uniones estrechas sino que se hallan separadas por espacios intercelulares estrechos.



Las uniones en hendidura permiten a las células de un tejido comunicarse entre sí, pues a través de los **gap** o conexones, y los iones y moléculas pequeñas pueden difundirse desde el citosol de una célula al de la otra. La transferencia de nutrientes, y quizá de desechos celulares, se produce a través de estas uniones en los tejidos sin riego sanguíneo, como el cristalino y la córnea del ojo.

Figura 9.19. Unión comunicante. Fuente:

Durante el desarrollo embrionario, algunas de las señales químicas y eléctricas que regulan el crecimiento y la diferenciación celulares viajan por las uniones en hendidura. También permiten a los impulsos nerviosos o musculares difundirse rápidamente entre las células, un proceso crucial para el funcionamiento normal de ciertas partes del sistema nervioso y para la contracción del músculo cardíaco, del tubo digestivo y del útero.

Finalmente, como ejemplo de **las uniones adherentes o de anclaje** se encuentran los **desmosomas** o **macula adherens**, que establecen conexiones puntuales en forma de disco entre células vecinas, como si fuesen remaches. Los desmosomas son muy abundantes entre las células epiteliales y entre las musculares, pero también en otros tejidos como el nervioso. Los desmosomas evitan que las células epiteliales se separen cuando están bajo tensión y que las células cardíacas se separen en la contracción.

Otro tipo de **unión adherente** es la **zonula adherens**, se trata de un complejo de unión que se forma entre las células epiteliales y que se sitúa cerca de las uniones estrechas. Como su nombre indica su función es unir células vecinas enlazando los citoesqueletos de actina de ambas a través de glucoproteínas transmembrana. La unión forma una banda que rodea toda la célula.

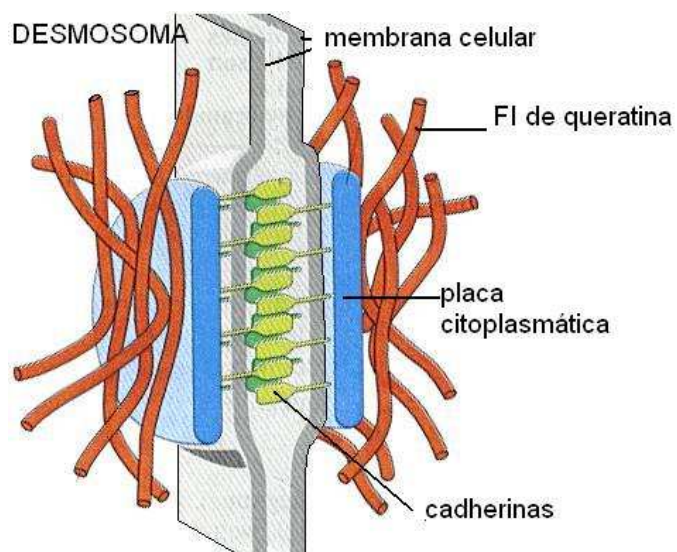


Figura 9.20. Detalle de un desmosoma. Fuente:

<http://ww>

w.genomasur.com/BCH

[BCH libro/capitulo_04.htm](http://BCH_libro/capitulo_04.htm)

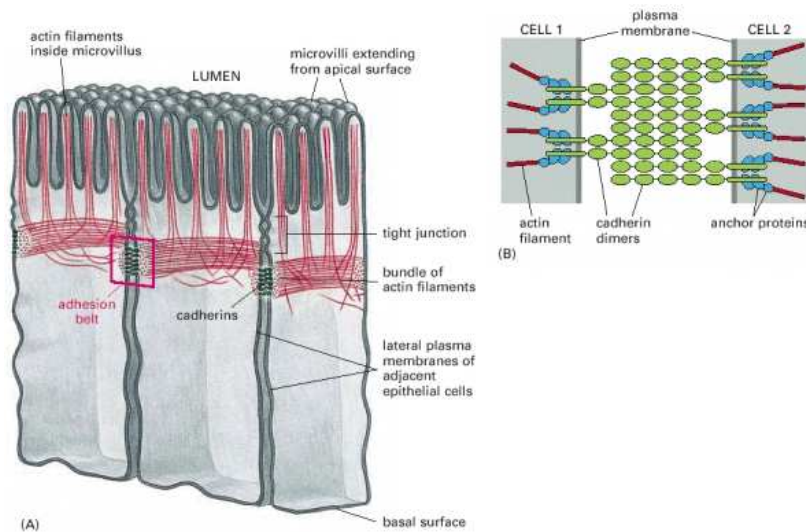


Figura 9.21.
Zonula adherens
en epitelio
intestinal. Fuente:

Parece que estos complejos de unión se forman muy pronto, durante el desarrollo de los epitelios, en las primeras etapas del desarrollo embrionario.

También las células **vegetales** presentan uniones como se verá a continuación. Entre ellas destacan los plasmodesmos y las punteaduras.

9.5 LA PARED PROTEGE LA CÉLULA Y DEFINE SU FORMA

La **pared** celular es una cubierta externa a la membrana plasmática que actúa como exoesqueleto; aparece –además de en todas las células procariotas (Eubacteria, Arquea)- en Fungi, Plantae y Algas (Protistas). La pared es gruesa y **rígida** por lo que juega una importante función protectora como refuerzo mecánico a nivel celular.

En concreto las **funciones** de las paredes (pared vegetal) son:

- Proporciona **soporte mecánico** a las células, de forma individual y en conjunto, pues actúa como una especie de esqueleto para la planta.
- Confiere **rigidez** y contribuye al mantenimiento de la forma celular.
- **Impermeabiliza** la superficie vegetal en algunos tejidos, como la corteza de los árboles con suberina, o la epidermis con cutina
- A través de los plasmodesmos participar en la **comunicación** entre células, por los que pasan distintos tipos de moléculas de pequeño tamaño.
- Orienta el **crecimiento** de las células y de los tejidos, ya que las fibras de celulosa tienen capacidad de estiramiento limitada, y crecerá en la dirección que permita la disposición de las fibras de celulosa.

- Proporciona **resistencia** frente a los efectos de la ósmosis. En un medio hipotónico la célula vegetal tenderá a llenarse de agua y se pone turgente, pero no estalla gracias al grosor de la pared.
- **Protege** la célula frente a daños físicos, como granizo o heladas, y frente a las invasiones bióticas, como puede ser insectos o microorganismos patógenos.

La pared vegetal está compuesta principalmente de celulosa

La pared está compuesta de polisacáridos, en el caso de eucariotas son homopolisacáridos. En los hongos se trata de **quitina**, un polímero lineal formado por muchas unidades de N-acetilglucosamina, y en la mayoría de las algas y plantas superiores es la **celulosa**. La celulosa es también un polímero lineal (ver Tema 3) formado por miles de β -glucosas unidas por enlace O-glucosídico (1 \rightarrow 4), en posición β formando cadenas largas y fuertes que se asocian en paralelo estableciendo enlaces por puentes de hidrógeno intra e intercatenarios. La unión de 60 o 70 cadenas de celulosa forman la llamada **micela** de celulosa, a su vez, la asociación de 20 o 30 micelas da lugar a una **microfibrilla** que se unen con otras para formar **fibras** de celulosa. La pared celular vegetal contiene, además de las fibras de celulosa, una matriz formada por otros dos polisacáridos que son la **hemicelulosa** y las **pectinas**, junto con agua y sales minerales.

La pared vegetal es una estructura compleja, con varias capas que van depositando a medida que se produce el crecimiento celular. Estas capas son:

La **lámina media** es el primer tabique que se forma cuando se dividen las células, por tanto se comparte entre células contiguas, y será la más externa. Se forma a partir del fragmoplasto (ver Tema 12), teniendo su origen en vesículas segregadas por el aparato de Golgi que contienen principalmente proteínas y **pectinas**, estas últimas funcionan como un adhesivo que favorece la unión celular.

La **pared primaria**, se genera a continuación y es una cubierta delgada, flexible y elástica, permitiendo que la célula se expanda y crezca, por lo que es propia de células en crecimiento (Fig. 9.20). Está constituida fundamentalmente por una red laxa de largas fibras de celulosa entremezcladas, cohesionadas por **hemicelulosa**, pectinas y glucoproteínas.

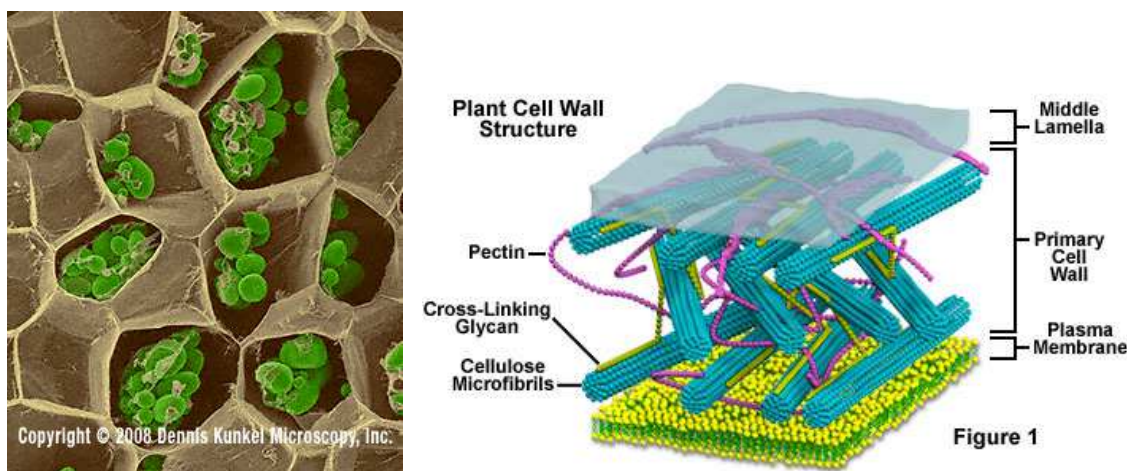


Figura 9.22. Pared vegetal. a) vista al m. electrónico, b) modelo de pared primaria. Fuente:

En ciertas células que necesitan ser más fuertes se forma la **pared secundaria**, que es la tercera y última capa, por lo que aparece adosada a la membrana plasmática. Es una capa bastante gruesa y rígida, que **no** permite el **crecimiento**, por lo que sólo aparece en células de tejidos bien diferenciados, que ya no tienen capacidad de división como xilema o esclerénquima.

Esta pared secundaria puede tener a su vez varias capas o estratos, en los que las fibras de celulosa se ordenan paralelamente, y se van superponiendo con diferente orientación unos sobre otros. Tras la muerte de la célula, la pared secundaria perdura, por lo que sirve de tejido de sostén a muchas plantas, sobre todo a los árboles, permitiéndoles alcanzar mayor altura.

La pared celular puede impregnarse de diferentes sustancias: algunas tienen naturaleza lipídica y la hacen más impermeable como la **suberina** y la **cutina**, y otras le proporcionan mayor resistencia como la **lignina** y algunas sales minerales. La suberina se encuentra en la corteza de los árboles (pared secundaria) y la cutina en la cutícula de la epidermis de hojas y tallos jóvenes (pared primaria). La lignina confiere gran rigidez, lo que la hace responsable de la dureza de la madera, a mayor cantidad de lignina más dura es la madera, y además es resistente al ataque de hongos y bacterias, siendo muy abundante en el xilema o leño que es el tejido conductor de la savia bruta. En otros casos presentan incrustaciones de carbonato cálcico o sílice para aumentar la rigidez, o taninos para resistir las plagas de insectos.

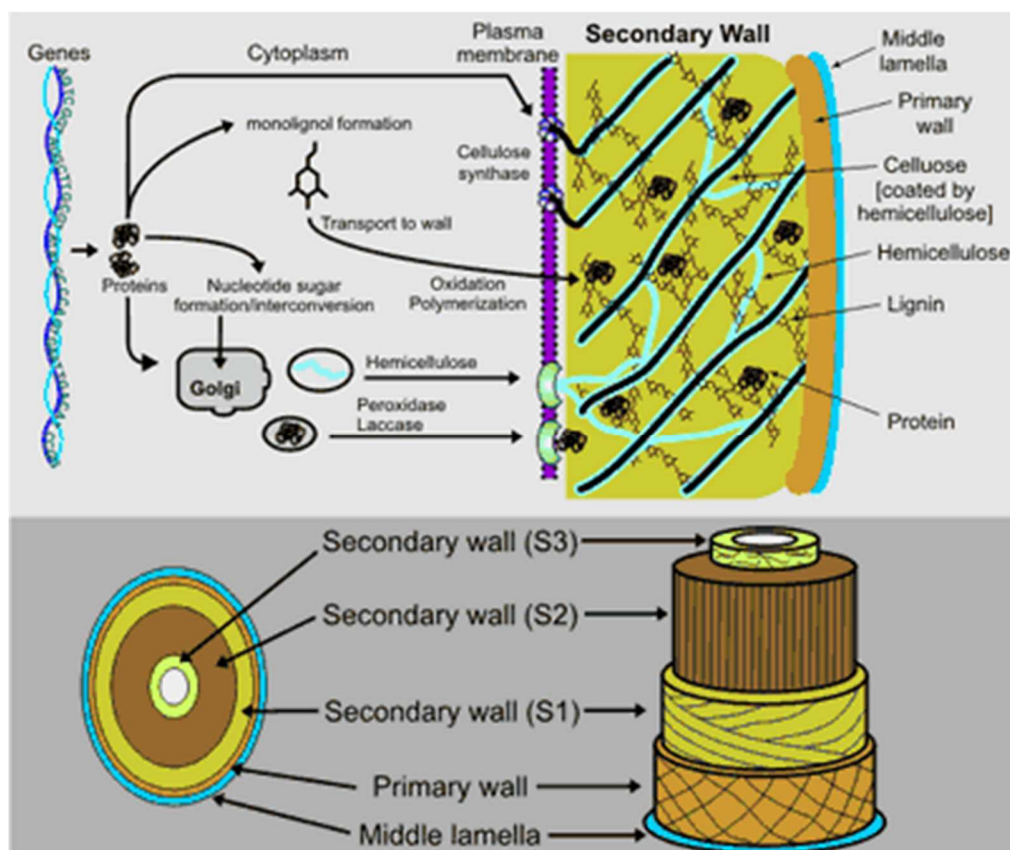
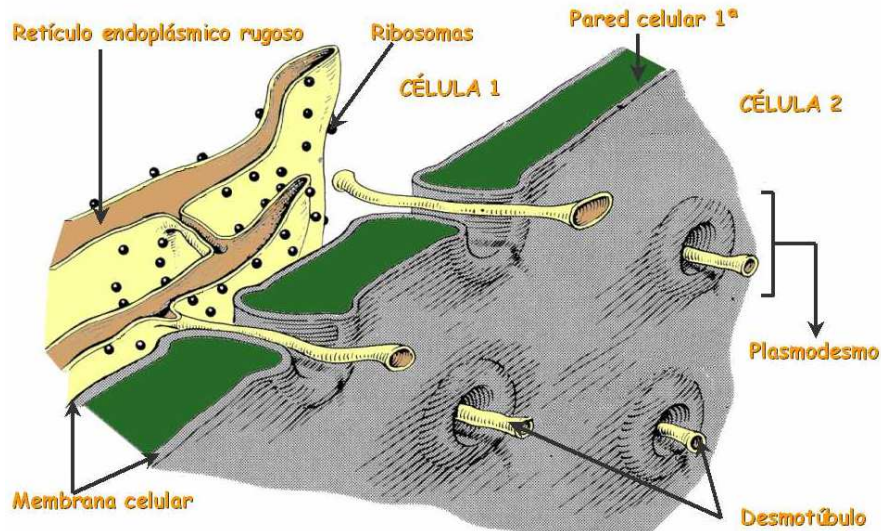


Figura 9.23. Esquema de la pared vegetal secundaria con tres estratos y un esquema de los principales componentes y su organización. Fuente: http://plantcellbiology.masters.grkraj.org/html/Plant_Cellular_Structures2-Cell_Wall.htm

Los plasmodesmos son canales que comunican las células vegetales

La pared celular de las células vegetales no es continua, sino que presenta **plasmodesmos**. Los plasmodesmos son canales que permiten la comunicación y el intercambio de sustancias entre células vecinas, en ocasiones un túbulo del **retículo endoplasmático** une ambas células (desmotúbulo).

En las paredes secundarias también aparecen huecos llamados poros o **punteaduras**, con diferentes diseños según el tipo de célula.



Esquema de un plasmodesmo mostrando la estructura del desmotúbulo

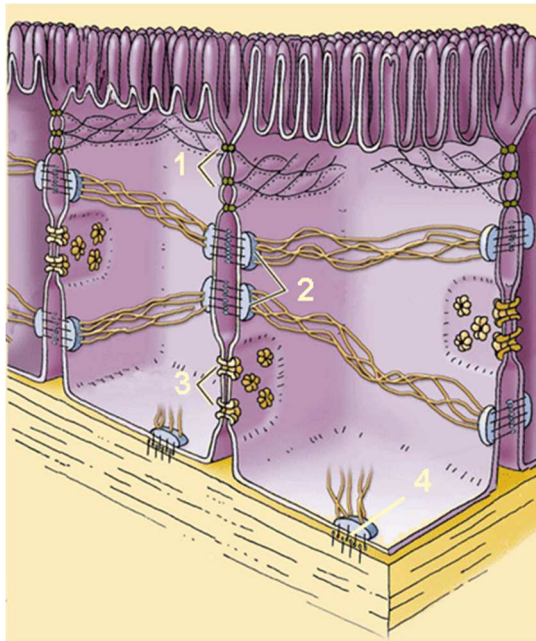
Figura 9.24. Esquema de la pared vegetal primaria con plasmodemos. Fuente: <http://www.euita.upv.es/varioblogia/images/Figurastema1/tema1figura30b.jpg>

CUESTIONES Y EJERCICIOS

1. De las estructuras y orgánulos que se citan a continuación, hay algunos que no aparecen en las células vegetales, otros de los que carecen las células animales, y los hay que están presentes en ambos tipos de células. Indica dónde aparece cada uno de ellos: cloroplastos, mitocondrias, granos de glucógeno, ribosomas, pared celular, cilios, cromosomas, vacuolas, granos de almidón, centriolos, aparato de Golgi, peroxisomas, nucléolo

2. ¿Qué ventajas aportan la presencia de orgánulos membranosos?

3. Completa una tabla con 4 diferencias entre células animales y vegetales



4. Señala los nombres y funciones de las uniones celulares que aparecen en la figura (1 a 4)

5. ¿Cuáles son las funciones de las biomembranas?

6. ¿Cuáles son las tres propiedades que presentan las bicapas lipídicas de las membranas? (sólo una línea para cada una)

7. Razona si son V o F las siguientes afirmaciones:

- a. La estructura básica de la membrana está determinada por la bicapa lipídica
- b. El mantenimiento de la bicapa requiere enzimas específicos y la hidrólisis de ATP
- c. Las proteínas de la membrana forman una monocapa
- d. La membrana plasmática es muy impermeable a todas las moléculas cargadas

8. ¿Poseen membranas y paredes celulares todas las células? Razona tu respuesta