

# TEMA 12: FISIOLÓGÍA CELULAR.

La célula, en tanto que unidad funcional de los seres vivos, está capacitada para llevar a cabo las funciones características de éstos, a saber, **nutrición, reproducción y relación**. Dicho de otro modo, las funciones que caracterizan a los seres vivos también tienen su contrapartida a nivel celular. La Fisiología celular se ocupa del estudio de estas funciones.

## 1.-FUNCIONES DE NUTRICIÓN.

La *nutrición* es un conjunto de procesos mediante los cuales las células manipulan eficazmente la materia y la energía que extraen de su entorno y las emplean para edificar y mantener sus propias e intrincadas estructuras. La nutrición celular se lleva a cabo en varias fases, cada una de las cuales incluye a su vez diferentes procesos:

- a) **Incorporación de los nutrientes.**- Se lleva a cabo mediante diferentes modalidades de **transporte a través de las membranas** que, en función del tamaño molecular de las sustancias incorporadas, puede ir precedido o no por un proceso de **endocitosis**.
- b) **Preparación de los nutrientes para su utilización.**- Algunas sustancias de elevado peso molecular no pueden ser utilizadas directamente por las células y deben sufrir un proceso previo de **digestión**, que las transforma en otras más simples que sí pueden ser asimiladas.
- c) **Utilización de los nutrientes.**- Las células utilizan los nutrientes que incorporan de su entorno para construir y mantener sus propias estructuras y para obtener la energía que necesitan para llevar a cabo diferentes procesos celulares. Todo ello lo consiguen mediante una compleja red de reacciones químicas catalizadas por enzimas que globalmente recibe el nombre de **metabolismo**. Dada la gran complejidad del metabolismo se pospondrá su estudio para capítulos posteriores.
- d) **Eliminación de los productos de deshecho.**- Las sustancias que una vez incorporadas no resultan asimilables por la célula tras el proceso de digestión son expulsadas al medio extracelular, generalmente por **exocitosis**. Por otra parte, los productos finales del metabolismo también son excretados fuera de la célula mediante **transporte a través de la membrana**.

A continuación se estudiarán los diferentes procesos implicados en la nutrición celular.

### 1.1.-TRANSPORTE A TRAVÉS DE LAS MEMBRANAS.

La membrana plasmática constituye la frontera física de la célula, por lo que todas las sustancias que hayan de entrar o salir de la misma deberán de un modo u otro atravesar esta barrera. Por otra parte, el interior de la célula y el medio extracelular difieren en su composición química, por lo que la membrana plasmática deberá ejercer un riguroso control sobre los moléculas que la atraviesan con el objeto de mantener en los niveles adecuados las concentraciones de los diferentes solutos a ambos lados de la misma.

El paso de sustancias a través de la membrana plasmática se rige por las *leyes de la difusión*. En general, cuando dos compartimentos acuosos que contienen disoluciones de diferente concentración están separados por un tabique o división permeable, el soluto se

desplazará por *difusión simple* atravesando el tabique desde el compartimento de concentración más elevada al de concentración más reducida hasta que las concentraciones de ambos compartimentos se igualen (Figura 12.1). Este comportamiento de los solutos está de acuerdo con las leyes termodinámicas: las moléculas o iones del soluto tienden espontáneamente a adoptar la distribución más aleatoria, es decir, la de mayor *entropía*.

En los organismos vivos, la difusión simple de sustancias entre la célula y el medio extracelular se encuentra limitada debido a que la membrana plasmática presenta una *permeabilidad selectiva*, es decir, permite el paso de determinadas sustancias e impide el de otras. Analizaremos a

continuación la permeabilidad de la membrana plasmática frente a diferentes tipos de solutos y los distintos mecanismos que permiten a éstos atravesarla.

El principal factor determinante de la permeabilidad de la membrana plasmática es la bicapa lipídica que constituye su fase continua. En el interior de esta bicapa hay una zona de carácter marcadamente apolar constituida por las colas hidrocarbonadas de los lípidos de membrana. Toda molécula que haya de ser transportada a través de la membrana deberá de un modo u otro atravesar esta zona. Por ello, la membrana plasmática resulta en general muy permeable para moléculas de carácter apolar mientras que, en principio, resulta virtualmente impermeable para moléculas polares o con carga neta. Sin embargo, las moléculas polares o cargadas sí pueden atravesar la membrana, aunque para ello deben contar con la ayuda de otros componentes de la misma como son distintos tipos de proteínas transmembrana.

Se distinguen, en función de los requerimientos energéticos que presentan, dos modalidades principales de transporte a través de las membranas: el **transporte pasivo** y el **transporte activo**. Estas dos modalidades y sus variantes se encuentran esquematizadas en la Figura 12.2.

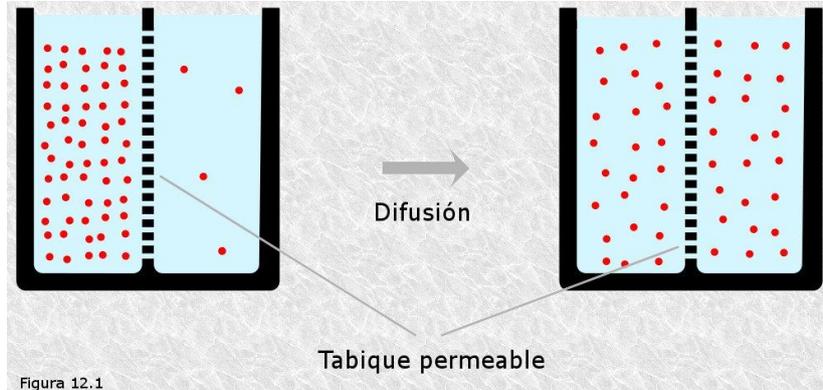


Figura 12.1

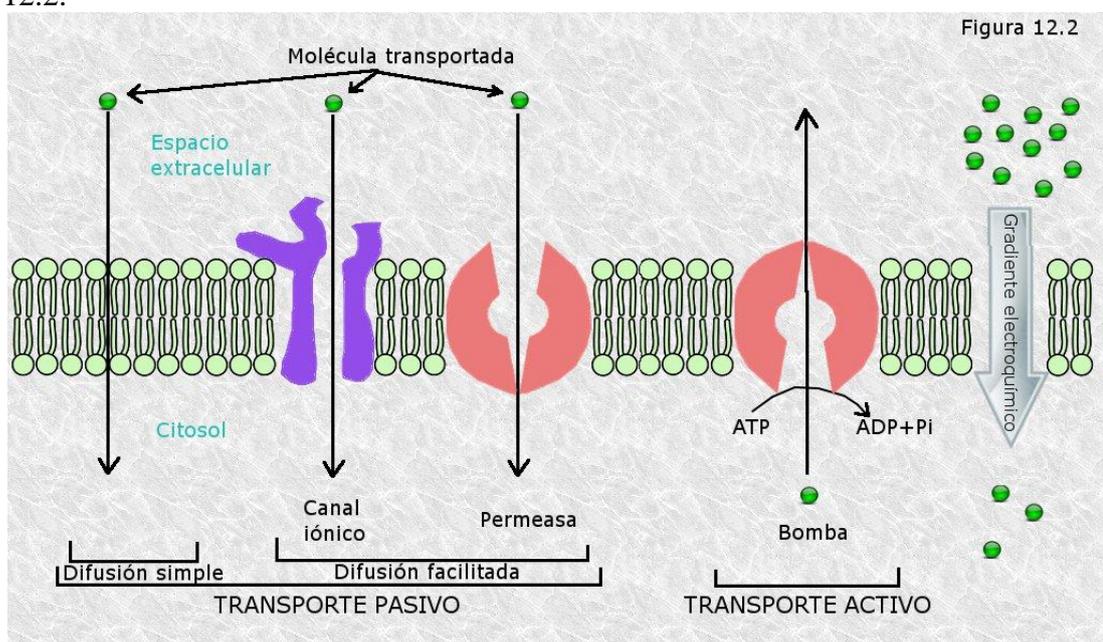


Figura 12.2

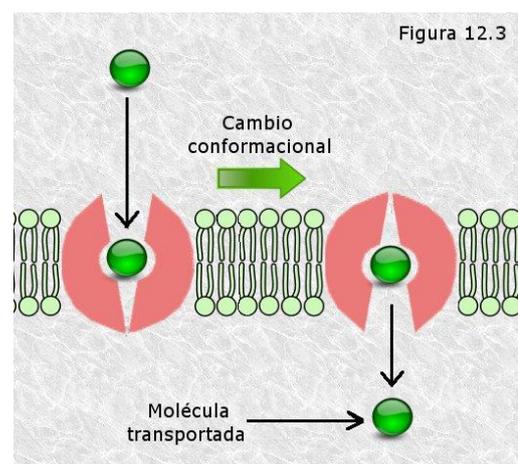
- a) **Transporte pasivo.-** En esta modalidad de transporte las sustancias atraviesan la membrana plasmática *a favor de gradiente de concentración*, es decir, desde el lado de la membrana en el que la sustancia se halla a concentración más elevada hacia el lado en el que dicha concentración es más reducida. Cuando se trata de iones o sustancias cargadas, además del gradiente de concentración, interviene el *gradiente eléctrico* a través de la membrana (potencial de membrana), que vendrá dado por la cantidad y el signo (+ o -) de las cargas eléctricas a ambos lados de la misma. En este caso, el transporte tendrá lugar a favor de *gradiente electroquímico* (suma vectorial de los gradientes eléctrico y de concentración).

El transporte pasivo es un proceso *espontáneo*, transcurre de acuerdo con las leyes de la difusión antes citadas y, por lo tanto, no implica ningún consumo de energía. En función de la naturaleza polar o apolar de los diferentes tipos de sustancias que atraviesan la membrana mediante transporte pasivo, éste puede tener lugar por **difusión simple** o por **difusión facilitada**.

- **Difusión simple.-** Las sustancias orgánicas de naturaleza apolar difunden fácilmente a través de la bicapa lipídica a favor de gradiente de concentración; para ellas, el entorno apolar definido por las colas hidrocarbonadas de los lípidos de membrana no supone ninguna barrera infranqueable. Los gases de importancia biológica, tales como el O<sub>2</sub> y el CO<sub>2</sub>, gracias a su escasa o nula polaridad y a su pequeño tamaño, también difunden con facilidad a través de la bicapa lipídica

El agua, gracias a su pequeño tamaño molecular, también atraviesa la membrana por difusión simple a través de la bicapa lipídica a pesar de ser una sustancia polar; también lo hacen otras sustancias polares de pequeño tamaño tales como el etanol o la urea. La dirección del flujo de agua a través de la membrana viene determinada por la tendencia de la célula a alcanzar el equilibrio osmótico con su entorno.

- **Difusión facilitada.-** La bicapa lipídica de la membrana plasmática resulta impermeable para todas las sustancias polares o iónicas de tamaño molecular intermedio, tales como aminoácidos, monosacáridos o nucleótidos. Este tipo de sustancias



constituye el grueso del tráfico molecular a través de la membrana, por lo que debe existir algún mecanismo que les permita franquearla; este mecanismo es la *difusión facilitada*.

La difusión facilitada requiere de la concurrencia de unas proteínas de membrana específicas denominadas proteínas transportadoras o *permeasas*. La relación entre las permeasas y las

moléculas por ellas transportadas es de la misma naturaleza que la que existe entre un enzima y su sustrato, es decir, la molécula transportada es el *ligando* específico de una determinada permeasa (Figura 12.3). La molécula transportada se acopla al centro activo de la permeasa e induce en ella un cambio conformacional que lleva a dicha molécula al lado contrario de la membrana, produciéndose entonces su liberación y la consiguiente recuperación por parte de la permeasa de su conformación original (Figura 12.3). En las membranas celulares existen centenares de permeasas diferentes cada una de las cuales es específica para una sustancia determinada.

Además de las permeasas existen en la membrana otras proteínas transportadoras, denominadas *canales iónicos*, que permiten el paso de iones monoatómicos de tamaño y carga determinados. Estos canales iónicos pueden abrirse o cerrarse como respuesta bien a su interacción con un ligando específico (canales regulados por ligando) o bien a un cambio en el potencial de membrana (canales regulados por voltaje). En la Figura 12.4 se representa el funcionamiento de un canal iónico regulado por ligando.

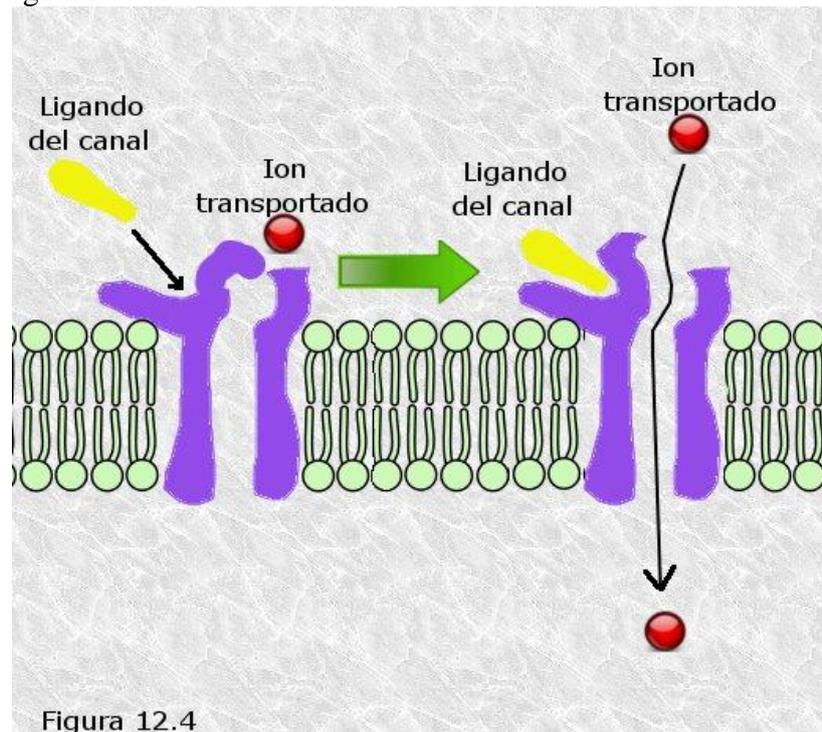
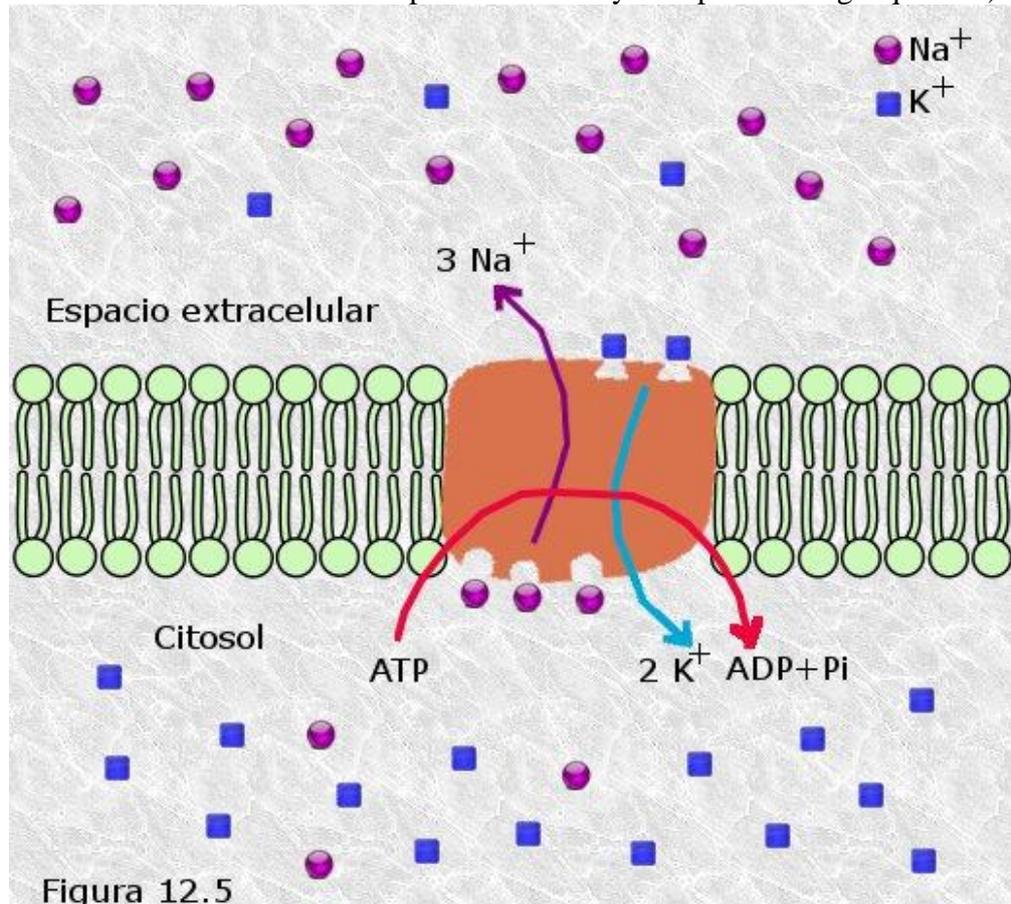


Figura 12.4

Es conveniente resaltar el hecho de que por difusión facilitada no se puede acumular un determinado soluto en el interior de la célula a concentraciones superiores a las presentes en el medio extracelular, es decir, no se puede *crear* por difusión facilitada un gradiente de concentración. La difusión facilitada únicamente consigue que las concentraciones del soluto a ambos lados de la membrana se igualen más rápidamente de lo que lo harían en ausencia de este mecanismo.

- b) **Transporte activo.-** En esta modalidad de transporte las sustancias atraviesan la membrana plasmática *en contra de un gradiente de concentración*, o bien, si se trata de sustancias con carga eléctrica, *en contra de un gradiente electroquímico*. En este caso, la dirección del transporte es contraria a la que predicen las leyes termodinámicas, es decir, se opone a la tendencia natural a que se alcancen por difusión idénticas concentraciones a ambos lados de la membrana. Por ello, el transporte activo *no es un proceso espontáneo*, sino que *requiere energía metabólica* que debe ser aportada por la hidrólisis del *ATP* (molécula que las células utilizan universalmente para almacenar y transportar energía química).



El transporte activo también necesita de la concurrencia de unas proteínas transportadoras específicas que se suelen denominar **bombas**. Estas proteínas transportadoras funcionan de manera análoga a como lo hacen las *permeasas*, pero, adicionalmente, tienen la capacidad de catalizar la hidrólisis del *ATP*, de la cual obtienen la energía química necesaria para realizar el transporte en contra de gradiente electroquímico.

Por transporte activo pueden atravesar la membrana plasmática los mismos tipos de sustancias que lo hacen por difusión facilitada, es decir, moléculas o iones que debido a su polaridad o a su tamaño no pueden atravesar la bicapa lipídica por difusión simple. Sin embargo, el transporte activo, a diferencia de la difusión facilitada, sí puede acumular solutos en el interior de la célula a concentraciones superiores a las que estos presentan en el medio extracelular, es decir, sí puede generar un gradiente electroquímico a través de la membrana, aunque para ello sea necesario un cierto consumo de energía metabólica.

Entre los sistemas de transporte activo destaca, por estar presente en un

gran número de células, la *bomba de Na<sup>+</sup>-K<sup>+</sup>*, cuyo funcionamiento se esquematiza en la Figura 12.5. La mayoría de las células animales mantienen en su interior una elevada concentración de K<sup>+</sup> y una baja concentración de Na<sup>+</sup> con respecto al medio extracelular. Estas diferencias de concentración entre la célula y su medio se generan mediante la actividad de una proteína transportadora situada en la membrana plasmática, la *bomba de Na<sup>+</sup>-K<sup>+</sup>*, que bombea simultáneamente tres iones Na<sup>+</sup> hacia el exterior y dos iones K<sup>+</sup> hacia el interior con la hidrólisis acoplada de *ATP*. Además de dar lugar a los respectivos gradientes de concentración de los iones sodio y potasio, la bomba Na<sup>+</sup>-K<sup>+</sup> genera, al bombear más cargas positivas hacia el exterior que hacia el interior, una diferencia de potencial eléctrico a través de la membrana, haciendo que el interior de la célula sea negativo con respecto al exterior. Esta diferencia de potencial, denominada *potencial de membrana*, confiere a las células animales una excitabilidad eléctrica que resulta esencial para la transmisión del impulso nervioso.

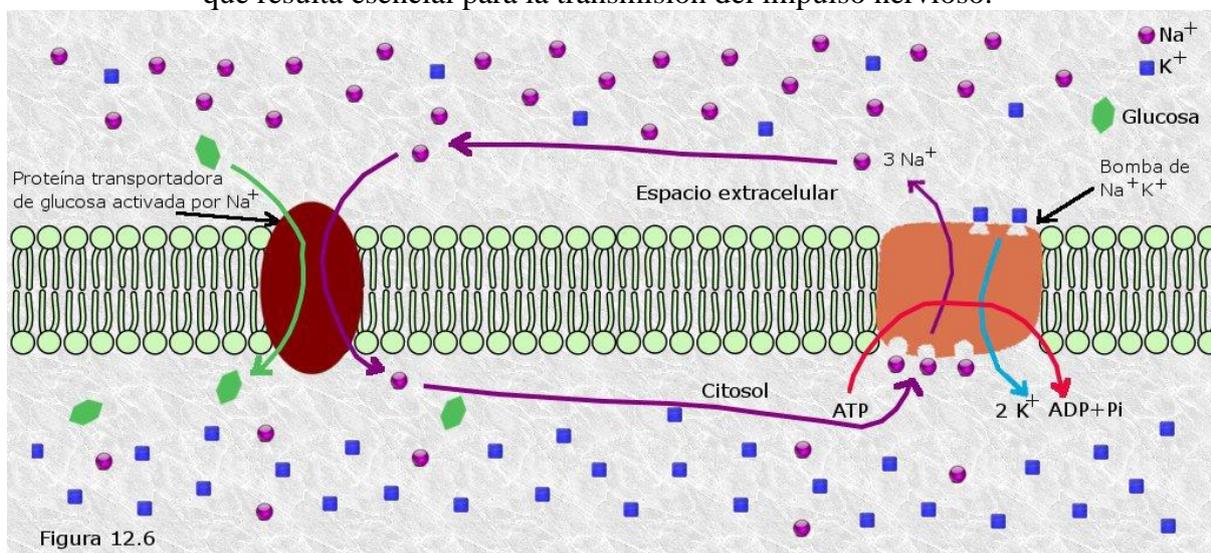


Figura 12.6

Existe una variante del transporte activo, denominada *transporte activo secundario*, en la que la energía necesaria para bombear un soluto contra gradiente de concentración no proviene directamente de la hidrólisis del *ATP*, sino que es proporcionada por un gradiente electroquímico establecido previamente. Este gradiente electroquímico se forma mediante transporte activo de iones que sí depende de la hidrólisis del *ATP*. Una vez formado, el regreso a favor de gradiente ("cuesta abajo") de los iones previamente bombeados proporciona a la proteína transportadora la energía necesaria para bombear el soluto en contra de su propio gradiente. En esta modalidad de transporte activo son pues necesarias dos proteínas transportadoras: una encargada de bombear iones por *transporte activo primario* (dependiente de *ATP*), y otra que utiliza la energía del gradiente electroquímico así creado para transportar el soluto por *transporte activo secundario* (Figura 12.6).

Las distintas modalidades de transporte que hemos analizado permiten el paso de diferentes tipos de sustancias a través de la membrana plasmática tanto desde el medio extracelular hacia el citosol como en sentido inverso. En consecuencia, el transporte de sustancias a través de la membrana puede ser utilizado por las células tanto para *incorporar los nutrientes* que necesitan como para *eliminar los productos de deshecho* de su propio metabolismo, procesos

ambos implicados en las funciones de nutrición celular

Por otra parte, los procesos de transporte a través de la membrana plasmática no sólo están relacionados con las funciones de nutrición celular, sino con otras funciones más especializadas que realizan algunos tipos celulares. Por ejemplo, para que tenga lugar la transmisión del impulso nervioso, es necesario que exista una diferencia de potencial eléctrico a ambos lados de la membrana neuronal; esta diferencia de potencial se establece mediante transporte activo de iones a través de dicha membrana por acción de la *bomba*  $Na^+-K^+$ . Las neuronas invierten un elevado porcentaje (hasta un 70%) de su energía metabólica en llevar a cabo este tipo de transporte.

La discusión precedente se ha centrado, dado el importante papel que este proceso desempeña en el contexto de las funciones de nutrición celular, en el transporte de sustancias a través de la membrana plasmática. Es necesario recordar, sin embargo, que la célula eucariota posee un extenso sistema de membranas internas que delimitan diferentes compartimentos intracelulares. Cada compartimento presenta una composición química característica, diferente de la del citosol circundante, que se mantiene constante gracias a la permeabilidad selectiva que ejercen las membranas que los limitan sobre los diferentes tipos de sustancias. Los procesos de transporte a través de estas membranas, análogos a los que se han descrito para la membrana plasmática, son los responsables de regular el tráfico intracelular de sustancias entre diferentes compartimentos, permitiendo así el que éstos puedan mantener su individualidad química y funcional.

## 1.2.-ENDOCITOSIS Y EXOCITOSIS.

### Endocitosis

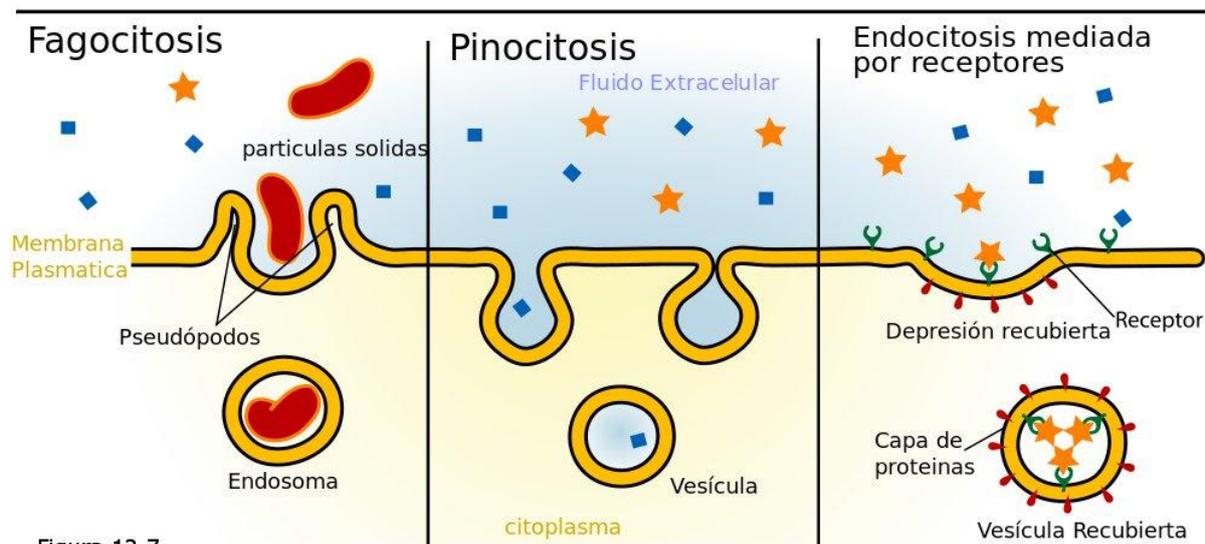


Figura 12.7

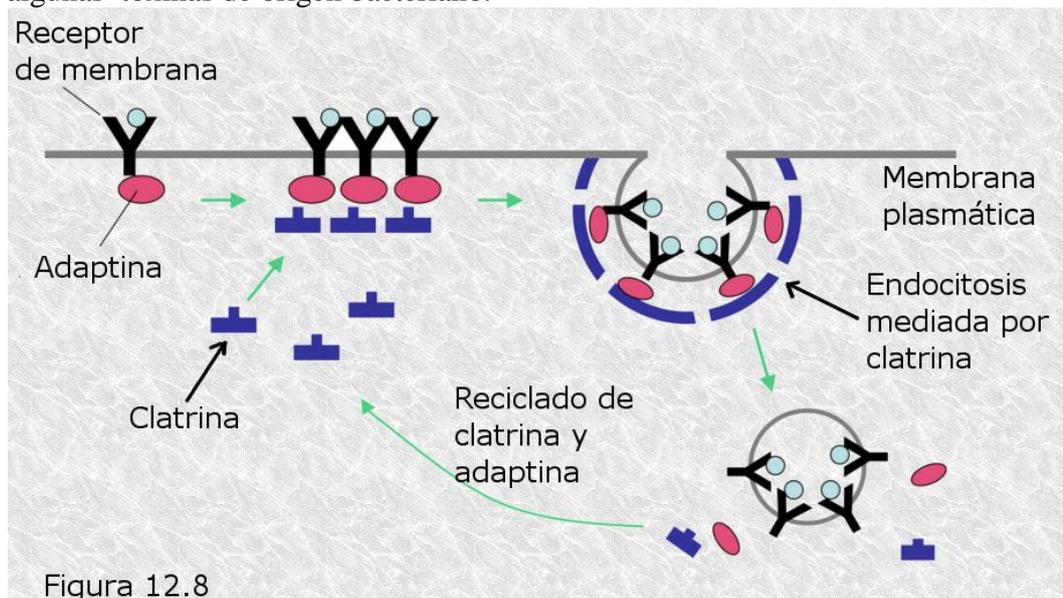
Algunos tipos de células necesitan incorporar el alimento en forma de macromoléculas, partículas de tamaño supramolecular o incluso células enteras. También puede resultar necesario para algunas células expulsar al medio extracelular diversas partículas de tamaño macromolecular o superior como son los productos de secreción (proteínas, polisacáridos, etc.) o los productos de deshecho, no utilizables por la célula, que resultan de algunos procesos celulares. Debido a su elevado tamaño, ninguna de estas partículas puede atravesar la membrana plasmática; las diferentes modalidades de transporte que hemos estudiado resultan útiles para que puedan atravesar la membrana partículas de tamaño molecular bajo o intermedio (agua, gases, iones monoatómicos, monosacáridos, disacáridos, aminoácidos, etc.), pero para partículas del tamaño de las macromoléculas o tamaños superiores la membrana plasmática constituye una

barrera virtualmente infranqueable. Por todo ello, es necesario que la célula disponga de mecanismos para incorporar o expulsar partículas de gran tamaño que no pueden atravesar la membrana plasmática. Estos mecanismos son la **endocitosis** y la **exocitosis**. Ambos procesos, en realidad, no son más que una manifestación de lo que hemos llamado anteriormente *flujo de membrana*.

La **endocitosis** consiste en un invaginación de una región de la membrana plasmática que posteriormente se estrangula para dar lugar a una vesícula intracelular. De este modo, la célula incorpora, englobándolas en el interior de esta vesícula, partículas procedentes del medio extracelular (Figura 12.7).

Existen dos modalidades de *endocitosis* en función del tamaño de las partículas incorporadas:

- a) **Pinocitosis.**- Consiste en la incorporación, en forma de pequeñas vesículas, de partículas de pequeño tamaño (incluidas las macromoléculas) que se encuentran en *disolución*. La inmensa mayoría de las células tienen la capacidad de incorporar por este procedimiento distintos tipos de sustancias. La deformación de la membrana plasmática que acompaña a los procesos de endocitosis está controlada por una proteína del citosol, denominada *clatrina*, que se polimeriza para formar un revestimiento de aspecto reticular, el cual atrae hacia su interior a la porción de membrana que dará lugar a la vesícula (Figura 12.8). El revestimiento de *clatrina* se elimina una vez dicha vesícula se separa de la membrana por estrangulamiento. Algunos procesos de pinocitosis están mediados por receptores específicos de naturaleza proteica que se encuentran en la membrana celular; estos receptores fijan de manera específica sobre la membrana a determinadas macromoléculas, que a continuación son incorporadas en forma de vesículas pinocíticas; de este modo la célula puede incorporar macromoléculas específicas que se encuentran en pequeñas cantidades en el medio extracelular sin tener que acompañarlas de una gran cantidad de líquido. La pinocitosis mediada por receptores específicos es el procedimiento por el que penetran en la célula determinadas hormonas, el colesterol, e incluso virus y algunas toxinas de origen bacteriano.



- b) **Fagocitosis.**- Consiste en la incorporación, en forma de grandes vesículas denominadas *fagosomas*, de partículas de tamaño superior al de las macromoléculas, que se encuentran en *suspensión* en el medio extracelular. De

este modo, la célula puede incorporar una gran variedad de partículas de tamaño variado: complejos supramoleculares u orgánulos procedentes de células muertas en descomposición, e incluso células enteras. Sólo algunos tipos celulares tienen la capacidad de fagocitar; entre ellos destacan algunos protozoos que se alimentan de partículas orgánicas en suspensión y algunos leucocitos que fagocitan a los microorganismos invasores con el objeto de eliminarlos.

Es conveniente reflexionar sobre el hecho de que las partículas que la célula ingiere por endocitosis todavía no se han incorporado a la maquinaria celular de una manera efectiva, sino que han sido meramente englobadas dentro de una vesícula junto con una porción del medio extracelular. Para que esta incorporación tenga lugar las partículas alimenticias han de ser primero degradadas en el proceso de *digestión celular*. Los productos de esta degradación pueden a continuación incorporarse al citosol atravesando para ello la membrana de la vesícula mediante diferentes procesos de transporte a través de dicha membrana como los que se han descrito con anterioridad.

La **exocitosis** es un proceso inverso al de endocitosis, en el que una vesícula intracelular se aproxima a la membrana plasmática fundiéndose con ella de manera que el contenido de dicha vesícula es vertido al medio extracelular. Por exocitosis la célula puede expulsar los restos del proceso de digestión celular que no le resultan útiles y también los productos de secreción procedentes del aparato de Golgi en forma de vesículas secretoras.

Los procesos de **endocitosis** y **exocitosis** implican desprendimientos o fusiones de fragmentos de la membrana plasmática. Es necesario por lo tanto que exista un equilibrio entre ambos procesos para que la superficie de dicha membrana, y con ella el volumen celular, permanezcan constantes.

### **1.3.-DIGESTIÓN CELULAR.**

Las partículas alimenticias que la célula incorpora mediante *endocitosis* no resultan directamente asimilables por ella. En primer lugar, estas partículas no pueden atravesar, debido a su gran tamaño, la membrana de la vesícula en la que se encuentran confinadas. En segundo lugar, aunque pudieran atravesar dicha membrana, las sustancias de que se componen estas partículas, por ser ajenas a la célula, no podrían formar parte de su maquinaria bioquímica, y no le resultarían por lo tanto de ninguna utilidad. Para que estas sustancias puedan incorporarse a la célula de una manera efectiva deben ser primero degradadas en un proceso que se denomina **digestión celular**.

La digestión celular consiste en una serie de reacciones de *hidrólisis*, catalizadas enzimáticamente, en las que se rompen los enlaces covalentes que mantienen unidos a los diferentes *sillares estructurales* constituyentes de las *macromoléculas*. De este modo se rompen los enlaces glucosídicos de los polisacáridos y oligosacáridos liberándose los correspondientes monosacáridos, los enlaces peptídicos de las proteínas liberándose los correspondientes aminoácidos, los enlaces éster de los lípidos liberándose la glicerina y los ácidos grasos, y los enlaces éster-fosfato de los ácidos nucleicos liberándose los correspondientes nucleótidos. Así pues, la **digestión celular** es un proceso en el que diversas sustancias de tamaño molecular elevado y estructura compleja (macromoléculas) son degradadas y transformadas en otras de menor tamaño y estructura más simple (sillares estructurales) que resultan fácilmente asimilables por la célula.

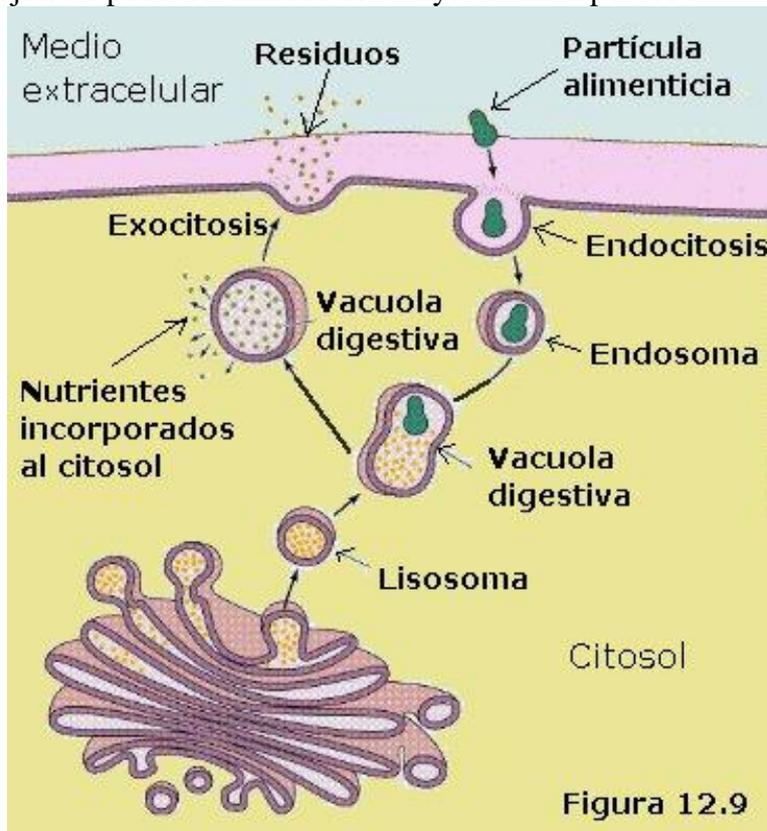
Los enzimas que catalizan las mencionadas reacciones de hidrólisis pertenecen a la clase de las **hidrolasas ácidas**, y se encuentran albergados en los **lisosomas**, que son los orgánulos responsables de la digestión celular. Existen distintos tipos de hidrolasas cada uno de los cuales

está especializado en catalizar la hidrólisis de un determinado tipo de enlace.

En función del lugar en que se lleva a cabo se distinguen dos modalidades de digestión celular: la **digestión extracelular**, que se lleva a cabo fuera de la célula, y la **digestión intracelular**, que se lleva a cabo en el interior de la misma.

- a) **Digestión extracelular.**- El alimento, siempre de procedencia externa, no necesita ser previamente incorporado por endocitosis sino que permanece en el medio extracelular. Los *lisosomas* se aproximan a la membrana plasmática y, por *exocitosis*, vierten a dicho medio su contenido en enzimas hidrolíticas, los cuales pueden ahora actuar directamente sobre las partículas alimenticias y liberar las unidades monoméricas que forman parte de los diferentes tipos de macromoléculas que las constituyen. Los productos de la digestión pueden a continuación incorporarse directamente al citosol mediante diferentes modalidades de transporte a través de la membrana plasmática.

La digestión extracelular presenta el inconveniente de que, por encontrarse las partículas alimenticias más dispersas de lo que lo están cuando se encuentran confinadas en el interior de una vesícula, la acción de los enzimas hidrolíticos sobre ellas puede resultar poco efectiva (muchas moléculas de enzima "no encontrarían" a su sustrato). Es por ello que este tipo de digestión se da sobre todo en organismos pluricelulares que disponen de una cavidad interior (el tubo digestivo en los animales superiores) en la que se concentra el alimento con el objeto de poder ser atacado con mayor eficacia por los enzimas digestivos.



- b) **Digestión intracelular.**- El alimento se encuentra confinado en el interior de una vesícula membranosa intracelular en cuyo interior tiene lugar el proceso de digestión. La digestión intracelular puede ser **heterofágica**, si el contenido de esta vesícula es de procedencia extracelular, o **autofágica**, si es de procedencia intracelular. Ambos tipos de digestión se muestran en la Figura 12.9.

- **Digestión intracelular heterofágica.-** El alimento, de procedencia extracelular, es incorporado previamente por *endocitosis* y se encuentra confinado dentro de una vesícula endocítica también denominada *vacuola alimenticia* o *fagosoma*. Un lisosoma procedente del aparato de Golgi se aproxima a dicha vesícula fundiéndose las membranas de ambos y dando lugar a un solo compartimento denominado *vacuola digestiva*, dentro de la cual los enzimas hidrolíticos pueden actuar sobre las partículas alimenticias. Una vez estas partículas han sido degradadas y liberadas las correspondientes unidades monoméricas, éstas pueden atravesar la membrana de la vacuola digestiva e incorporarse de manera efectiva al citosol de la célula; el paso de estas sustancias a través de la membrana de la vacuola se realiza mediante las diferentes modalidades de transporte que hemos estudiado. Los restos de sustancias que no han podido ser degradadas o que no resultan asimilables por la célula permanecen en el interior de la vacuola, denominada ahora *vacuola fecal*, y son expulsados al medio extracelular por *exocitosis*.
- **Digestión intracelular autofágica.-** En esta modalidad, el alimento es de procedencia intracelular, y consiste en determinadas estructuras de la propia célula (mitocondrias, porciones del retículo endoplasmático, sáculos del aparato de Golgi, etc.) que, bien porque se encuentran envejecidas o deterioradas, o simplemente porque resultan innecesarias en un momento dado, deben ser eliminadas. Por ejemplo, en las células hepáticas se destruye una mitocondria cada 15 minutos aproximadamente. En la digestión intracelular autofágica no es necesario ningún proceso previo de *endocitosis*; en lugar de ello, las membranas de una determinada zona del retículo endoplasmático liso engloban al orgánulo que ha de ser eliminado constituyendo una *vacuola autofágica* o *autofagosoma*. A continuación, un lisosoma procedente del aparato de Golgi se funde con esta vacuola dando lugar a una *vacuola digestiva autofágica*. El resto de las etapas de la digestión transcurren de manera análoga a como lo hacen en la digestión intracelular heterofágica. Las sustancias no asimilables o que no han podido ser digeridas también son expulsadas de la célula por *exocitosis*.

#### **1.4.-CONSIDERACIÓN FINAL SOBRE LAS FUNCIONES DE NUTRICIÓN.**

Es conveniente resaltar el hecho de que la nutrición de una célula dada no necesariamente implica la puesta en juego de todos y cada uno de los procesos que se han descrito en los apartados anteriores. Cada tipo celular pone en práctica todos o sólo algunos de estos procesos en función de sus propias capacidades para llevarlos a cabo y de la naturaleza de los nutrientes que se encuentran disponibles en el medio extracelular. Como regla general, las células que viven en medios ricos en nutrientes sencillos, fácilmente asimilables, los incorporan directamente a su metabolismo mediante *transporte a través de las membranas* y expulsan del mismo modo los

productos de deshecho de la actividad celular, mientras que si el alimento disponible es de naturaleza más compleja (macromoléculas o partículas supramoleculares) las células deberán recurrir a una secuencia de procesos más completa que generalmente incluirá *endocitosis*, *digestión intracelular*, *transporte* y *exocitosis*, o bien simplemente *digestión extracelular* y *transporte*. Además, muchas células tienen la capacidad de adaptarse a las condiciones cambiantes de su entorno alterando la secuencia de procesos que llevan a cabo para garantizar su propia nutrición.

## 2.-FUNCIONES DE REPRODUCCIÓN.

La reproducción es la capacidad que presentan los seres vivos para dar lugar a otros seres vivos semejantes a sus progenitores. Las células, en cuanto que unidades funcionales de todos los seres vivos, también presentan esta capacidad. Es más, la reproducción celular es un proceso previo a la reproducción de todo ser vivo.

La teoría celular establecía, ya desde sus primeros tiempos, que *toda célula procede, por división, de otra célula preexistente*. Así pues, la **reproducción celular** consiste en un proceso de **división** en el que una *célula madre* da lugar a *dos células hijas* de características similares a las de su progenitora.

Debemos recordar que la *información genética* que gobierna todos los procesos celulares se encuentra depositada, en forma de secuencias de nucleótidos, en las moléculas de *DNA* que forman parte de los *cromosomas*. Es por ello que, si la célula madre ha de transmitir sus características estructurales y bioquímicas a las células hijas, el proceso de división celular debe garantizar que cada una de ellas reciba una copia exacta de la información genética que poseía la célula madre, es decir, una *dotación cromosómica* completa. Para conseguir este fin se ponen en juego una serie de mecanismos citológicos y bioquímicos que, dado que es allí donde se encuentran localizados los cromosomas, afectan fundamentalmente al **núcleo** de la célula. Estos mecanismos operan no sólo durante el proceso de división propiamente dicho, sino lo largo de todo el **ciclo celular**.

### 2.1.-EL CICLO CELULAR.

Se denomina **ciclo celular** a la sucesión de acontecimientos que tienen lugar a lo largo de la vida de una célula, desde que finaliza la división que le dio origen hasta que se divide a su vez para dar lugar a dos nuevas células hijas (Figura 12.10). El ciclo celular consta de dos etapas principales: la **interfase** y la **división celular**. Durante estas dos etapas la célula, y sobre todo su núcleo, sufren una serie de cambios importantes.

- a) **Interfase.**- Así se denomina a la etapa que media entre dos divisiones celulares sucesivas. Cuando se observa al microscopio el núcleo celular durante esta etapa no se aprecian en él cambios citológicos relevantes, por lo que a veces también se denomina, no muy acertadamente, período de "reposo". A lo

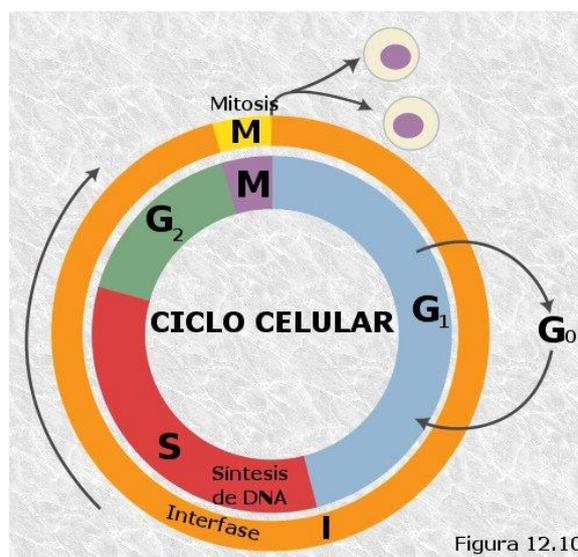


Figura 12.10

largo de toda la *interfase* los cromosomas permanecen desespiralizados, en la forma que hemos denominado *cromatina*, y no es posible distinguirlos como entidades individualizadas. Sin embargo el núcleo interfásico, lejos de encontrarse en reposo, es el escenario de una intensa actividad bioquímica, pues es durante esta fase cuando tiene lugar la duplicación del material genético previa a todo proceso de división celular.

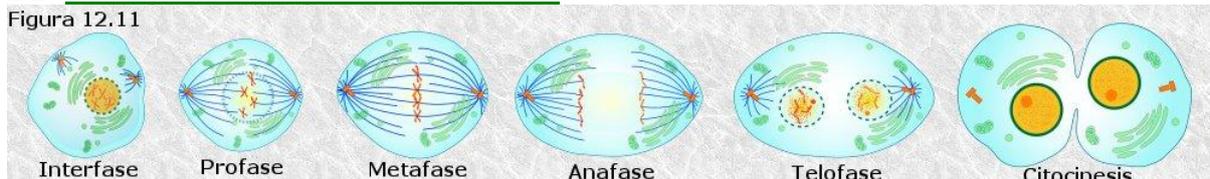
La interfase puede dividirse a su vez en tres períodos, denominados  $G_1$ ,  $S$  y  $G_2$ . Durante el período  $G_1$  se produce un crecimiento general de la célula con duplicación de muchos de sus orgánulos, mientras que en el núcleo se sintetiza activamente *RNA mensajero* que dirigirá la síntesis de las proteínas celulares. Durante el período  $S$  un equipo altamente especializado de enzimas lleva a cabo la duplicación de las moléculas de *DNA* que forman parte de los cromosomas; al mismo tiempo se sintetizan *histonas* que rápidamente se asocian con el *DNA* para formar nuevas fibras de cromatina. Al finalizar el período  $S$  la célula ya posee dos copias completas de su información genética, que posteriormente podrán ser repartidas entre las dos células hijas. Durante el período  $G_2$  la célula simplemente se prepara para la puesta en marcha del proceso de división celular que sobreviene a continuación; todavía no se pueden distinguir citológicamente los cromosomas individualizados, pero, si se pudiese, comprobaríamos que ya están divididos longitudinalmente en dos *cromátidas hermanas*, cada una de ellas conteniendo una molécula de *DNA* que es copia fiel de la que se encuentra en su vecina.

La duración de la interfase varía considerablemente en función del tipo de célula. Los períodos  $S$  y  $G_2$  son relativamente constantes y en las células de los mamíferos se prolongan durante unas 7 y 3 horas respectivamente. El período  $G_1$  es el más variable, pudiendo prolongarse desde 2 ó 3 horas hasta días, meses o incluso años. Algunas células que no se dividen, como las neuronas, permanecen indefinidamente en una fase especial del ciclo celular denominada período  $G_0$ .

- b) **División celular.**- Una vez finalizada la interfase, la célula, con su material genético ya duplicado, entra en el proceso de división (período  $M$  del ciclo celular). En este proceso, que en la mayoría de las células dura alrededor de una hora, se ponen en marcha una serie de complejos mecanismos encaminados a garantizar que cada una de las células hijas resultantes reciba una dotación cromosómica completa. Existen dos tipos de división celular, denominados respectivamente **división celular mitótica** y **división celular meiótica**.

## 2.2.-DIVISIÓN CELULAR MITÓTICA.

Figura 12.11



El tipo de división celular más frecuente, al que la inmensa mayoría de las células eucariotas recurre en algún momento de su ciclo vital, es la **división celular mitótica**. Este tipo de división consta de dos fases: la **mitosis** o división del núcleo, y la **citocinesis** o división del citoplasma.

La mitosis, también llamada *cariocinesis*, es un proceso en el que el núcleo de la célula madre se divide para dar lugar a los núcleos de las dos células hijas. Aunque se trata de un proceso continuo, es habitual que, para facilitar su estudio, se distinguan en él cuatro fases sucesivas denominadas **profase**, **metafase**, **anafase** y **telofase**.

- a) **Profase.-** Es la fase más larga y compleja. Las fibras de *cromatina* comienzan a condensarse progresivamente de manera que al comienzo de la profase los *cromosomas* empiezan a hacerse visibles como delgados filamentos en el interior del núcleo. A medida que esta condensación progresa los cromosomas se van haciendo más cortos y más gruesos, y se puede apreciar que están formados por *dos cromátidas hermanas* que permanecen unidas por el *centrómero* (Figura 12.11). Paralelamente a todo ello, el *nucleolo* se va difuminando y termina por desaparecer.



Figura 12.12

Mientras esto sucede en el núcleo, en el citoplasma comienza a formarse el *huso mitótico*, que, debido a que se tiñe con dificultad, se denomina también *huso acromático*. El *huso mitótico* es una estructura formada por *microtúbulos* que se encargará de dirigir los movimientos de los cromosomas a lo largo de la mitosis. En las células animales el *huso mitótico* se forma a partir del centrosoma (Figura 12.12). La pareja de *centriolos* (*diplosoma*) presente en este orgánulo se ha duplicado ya durante el período S del ciclo celular, pero las dos parejas resultantes permanecen unidas en un solo centrosoma hasta el comienzo de la profase. En este momento, el centrosoma se divide para dar lugar a dos *centrosomas hijos* cada uno de los cuales cuenta ya con un *diplosoma* formado por dos centriolos. Los centrosomas hijos comienzan a separarse y se dirigen a polos opuestos de la célula. A medida que se van separando, van organizando entre ellos un haz de microtúbulos que constituyen el *huso mitótico*. Hacia el final

de la profase los centrosomas hijos han alcanzado ya polos opuestos de la célula y el *huso mitótico* está ya completamente formado. En las células vegetales, que carecen de centriolos, el huso mitótico se organiza a partir de una zona difusa y desprovista de orgánulos, la *zona clara*, que se divide al comienzo de la profase para constituir los dos polos del huso.

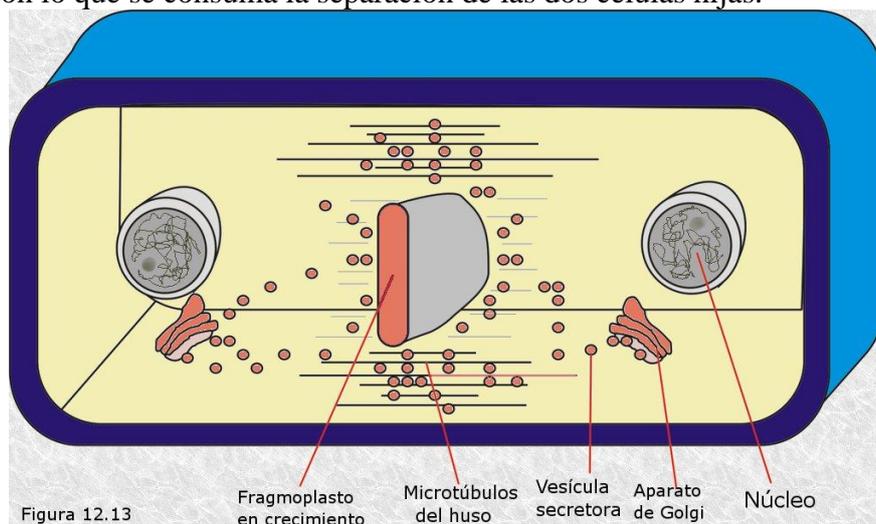
En la parte final de la profase, que algunos denominan *prometáfase*, la envoltura nuclear se rompe y sus membranas se van diluyendo progresivamente entre las del retículo endoplasmático hasta hacerse indistinguibles (Figura 12.11). Los cromosomas, que se han ido acortando y engrosando a lo largo de toda la profase, presentan ya su aspecto característico de bastoncillos alargados divididos longitudinalmente en dos cromátidas. En el centrómero de cada uno de ellos se forma un gránulo denso y oscuro denominado *cinetocoro*. La desaparición de la envoltura nuclear permite que los cromosomas puedan interactuar con los microtúbulos del *huso mitótico*. Cada cromosoma se une a través de su cinetocoro a uno de estos microtúbulos. Puesto que hay más microtúbulos que cromosomas, algunos de ellos quedan libres, y se denominan *microtúbulos polares*, mientras que otros, los que están unidos a algún cromosoma, se denominan *microtúbulos cinetocóricos*.

- b) **Metafase.-** La tracción ejercida por los microtúbulos cinetocóricos, que se dirigen desde cada cromátida hacia polos opuestos del huso mitótico, obliga a los cromosomas, que han alcanzado su máximo grado de condensación y acortamiento, a alinearse en el plano ecuatorial de la célula constituyendo la llamada *placa metafásica* (Figura 12.11). Una vez formada la placa metafásica, se produce la división de los centrómeros que mantenían unidas a las cromátidas hermanas de cada cromosoma. De este modo, las dos cromátidas hermanas de cada cromosoma metafásico se escinden y dan lugar a dos *cromosomas hijos* (ver Figura 11.23). La división de los centrómeros marca el final de la metafase.
- c) **Anafase.-** Los cromosomas hijos, que evidentemente ya no están divididos longitudinalmente en dos cromátidas, se van desplazando progresivamente desde la placa ecuatorial hacia polos opuestos de la célula arrastrados por los microtúbulos cinetocóricos (Figura 12.11). Se forman así dos grupos idénticos de cromosomas hijos cada uno de los cuales se dirige hacia un polo opuesto del huso mitótico. El mecanismo en el que se basa este desplazamiento reside en la polimerización y despolimerización de las subunidades de *tubulina* que forman los microtúbulos del huso mitótico. Los microtúbulos cinetocóricos se van despolimerizando por el extremo próximo al polo celular, con lo cual ejercen una tracción sobre los cromosomas hijos que se ven así arrastrados hacia el polo respectivo. Al mismo tiempo los microtúbulos polares se alargan por polimerización de subunidades de tubulina haciendo que los dos polos del huso se separen todavía más, con lo cual colaboran en el desplazamiento de los cromosomas. Hacia el final de la anafase los cromosomas hijos alcanzan los polos opuestos del huso mitótico situándose en la inmediaciones de los respectivos *centrosomas hijos*.
- d) **Telofase.-** Los dos grupos de cromosomas hijos que se han constituido durante la anafase van a dar lugar ahora a los núcleos de las futuras células hijas (Figura 12.11). Los acontecimientos que tienen lugar durante la telofase son similares a los de la profase, pero transcurren en sentido inverso. Los *cromosomas* comienzan a desespiralizarse, haciéndose cada vez más largos y delgados, hasta

que al final de la telofase se hacen indistinguibles y adoptan el aspecto característico de la *cromatina* interfásica. Va apareciendo en cada núcleo hijo un *nucleolo*, que se forma a partir de unas regiones de determinados cromosomas denominadas *organizadores nucleolares*. Las membranas del retículo endoplasmático se organizan y reconstruyen las *envolturas nucleares* alrededor de cada grupo de cromosomas hijos. Mientras tanto en el citoplasma, los microtúbulos del *huso mitótico* se despolimerizan, haciéndose cada vez más tenues, hasta desaparecer por completo. Con los últimos acontecimientos de la telofase se da por terminada la mitosis, con el resultado de que, a partir del núcleo de la célula madre, se han obtenido dos núcleos hijos, cada uno de ellos con una dotación cromosómica completa.

Para completar el proceso de división celular, se ha de dividir, además del núcleo, el citoplasma de la célula madre. El proceso de división del citoplasma, denominado **citocinesis**, transcurre en parte paralelo a la mitosis: suele iniciarse durante la anafase, y continúa una vez finalizada la telofase. La *citocinesis* es, en algunos aspectos, diferente según se trate de una célula animal o de una célula vegetal.

- a) **Citocinesis en células animales.**- El proceso comienza con la asociación espontánea de filamentos de *actina* y *miosina* del citoesqueleto para formar un *anillo contráctil* localizado a la altura del plano ecuatorial de la célula inmediatamente por debajo de la membrana plasmática (Figura 12.11). La contracción de este anillo, debida a la interacción entre los filamentos de actina y miosina, provoca la aparición de un surco en la superficie celular denominado *surco de segmentación*. A medida que el anillo contráctil se va estrechando el surco de segmentación se va haciendo cada vez más profundo y va dividiendo el citoplasma de la célula en dos mitades aproximadamente iguales cada una de las cuales contiene uno de los núcleos hijos. Al final del proceso el surco es tan profundo que sólo queda una débil conexión citoplasmática entre las dos mitades de la célula. Esta conexión termina por romperse con lo que se consuma la separación de las dos células hijas.



- b) **Citocinesis en células vegetales.**- En este caso, la existencia de una pared celular rígida impide cualquier deformación de la célula por lo que no se puede formar un surco de segmentación análogo al que aparece en las células animales. En lugar de ello, multitud de vesículas secretoras procedentes del aparato de Golgi se van alineando en el plano ecuatorial de la célula y se van fundiendo unas con

otras hasta dar lugar a un tabique membranoso de forma alargada que se denomina *fragmoplasto* (Figura 12.13). Este tabique crece, por aposición de nuevas vesículas secretoras, hasta que toma contacto con la membrana plasmática fundiéndose con ella para dar lugar a un tabique continuo que separa definitivamente a las dos células hijas. El contenido de las vesículas secretoras, depositado ahora en el espacio intercelular, constituye la primera capa (lámina media) de la nueva pared celular.

### **2.3.-DIVISIÓN CELULAR MEIÓTICA.**

La **división celular meiótica** es un tipo especial de división celular que está relacionada con los procesos de **reproducción sexual**. En los seres vivos existen dos tipos de reproducción: la *reproducción asexual*, en la que interviene un sólo organismo que da lugar a otros de iguales características, y la *reproducción sexual*, en la que intervienen dos organismos que aportan sus características hereditarias a la descendencia. La reproducción sexual, de mayor complejidad que la asexual, consta de varias fases:

- a) *Gametogénesis*.- Consiste en la formación de unas células especializadas, denominadas *gametos*, que constituyen el vehículo que transporta la información genética de los progenitores a la descendencia.
- b) *Fecundación*.- Es la fusión de los gametos y de sus núcleos para dar lugar a una sola célula, denominada *zigoto*, que contiene la información genética de los dos progenitores.
- c) *Desarrollo del cigoto*.- Mediante sucesivas divisiones mitóticas el cigoto da lugar a un individuo *adulto* capaz de producir nuevos gametos.

En el proceso de fecundación dos gametos, uno de cada progenitor, aportan una determinada dotación cromosómica, característica de cada especie, al núcleo del cigoto. Por lo tanto, el cigoto presentará el doble de cromosomas que cada uno de los gametos. El individuo adulto que se desarrolla a partir de este cigoto por sucesivas divisiones mitóticas también presentará una dotación cromosómica doble. Si los gametos que ha de formar este individuo, y otros de su misma generación, también presentaran una dotación cromosómica doble, los individuos de la siguiente generación, que resultarían de la fecundación entre estos gametos, presentarían una dotación cromosómica cuádruple, los de la siguiente óctuple, y así sucesivamente. Sin embargo, sabemos que el número de cromosomas característico de cada especie permanece constante de generación en generación. Debe existir por lo tanto, a lo largo del ciclo biológico de las especies que se reproducen sexualmente, algún instante en el que el número de cromosomas se reduzca a la mitad, ya que de lo contrario este número aumentaría indefinidamente. Esta reducción se consigue mediante un tipo especial de división del núcleo celular que recibe el nombre de **meiosis**. La *meiosis* es por lo tanto un proceso de división del núcleo celular que da lugar a núcleos hijos con la mitad de cromosomas que el de la célula madre. Se lleva a cabo en los ciclos biológicos de reproducción sexual con el objeto de contrarrestar la duplicación del número de cromosomas que tiene lugar en el proceso de *fecundación*.

En la *meiosis*, el núcleo de la célula madre, con una dotación cromosómica **diploide** ( $2n$ ), se divide para dar lugar a dos núcleos hijos con una dotación cromosómica **haploide** ( $n$ ). Dicho de otro modo, la reducción del número de cromosomas que conlleva la *meiosis* no se realiza al azar, sino que cada uno de los núcleos hijos recibe uno de los miembros de cada par de cromosomas homólogos. Los cromosomas homólogos son pares de cromosomas que contienen información genética relativa a los mismos caracteres y que provienen cada uno de un gameto

diferente. Así, los núcleos hijos que resultan de la *meiosis* reciben un juego completo de cromosomas con toda la información genética propia de la especie.

La división del núcleo en la meiosis va acompañada generalmente de la división del citoplasma, denominándose el proceso en su conjunto *división celular meiótica*. De la misma manera que la reproducción sexual evolucionó a partir de la reproducción asexual, la división celular meiótica evolucionó a partir de la división celular mitótica, con la que comparte muchos de sus rasgos esenciales. La división celular meiótica consta en realidad de dos divisiones sucesivas, denominadas respectivamente *primera* y *segunda división meiótica*; cada una de ellas se divide a su vez en *profase*, *metafase*, *anafase* y *telofase*, a las que sigue la *citocinesis* o división del citoplasma. En líneas generales, estas fases transcurren de modo muy similar a como lo hacen en la división celular mitótica, pero con algunas diferencias importantes que analizaremos a continuación.

La profase de la *primera división meiótica*, denominada *profase I*, es más larga y compleja que la de la división mitótica; se suelen distinguir en ella cinco subfases denominadas *leptoteno*, *zigoteno*, *paquiteno*, *diploteno* y *diacinesis* (Figura 12.14).

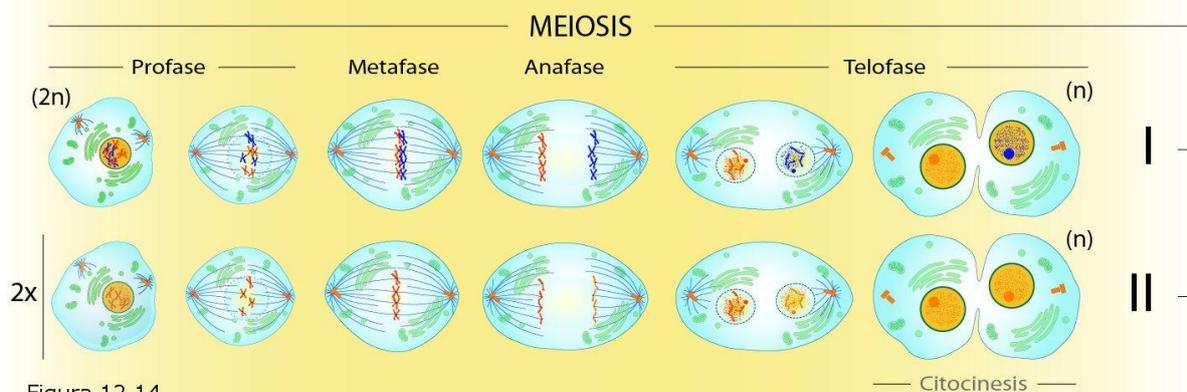


Figura 12.14

Durante el *leptoteno* comienza la condensación de los cromosomas, que ya están divididos longitudinalmente en dos cromátidas. La fase de *zigoteno* se inicia con el emparejamiento de los cromosomas homólogos; cada cromosoma se empareja longitudinalmente con su homólogo estableciéndose entre ellos un íntimo contacto, denominado *sinapsis*; la sinapsis afecta a toda la longitud de los cromosomas y se establece "gen a gen", de manera que quedan enfrentados los segmentos de cada cromosoma homólogo que llevan información genética relativa a los mismos caracteres. Los pares de cromosomas homólogos, estrechamente unidos tras la sinapsis, reciben, debido a que cada uno de ellos está formado por cuatro cromátidas, el nombre de *tétradas* o *bivalentes*. En la fase de *zigoteno* se produce un intercambio de fragmentos entre cromosomas homólogos que recibe el nombre de *entrecruzamiento cromosómico*; este intercambio de fragmentos tiene lugar mediante roturas y posteriores reparaciones de los filamentos de DNA presentes en cromátidas no hermanas de una misma tétrada. Puesto que cada cromosoma homólogo procede de un progenitor diferente, el entrecruzamiento cromosómico permite reunir en un mismo cromosoma información genética procedente de ambos progenitores y constituye la base citológica de la *recombinación genética* del material hereditario, fenómeno que estudiaremos en un capítulo posterior. El número de entrecruzamientos varía en función de la longitud de los cromosomas; en la especie humana se producen 2 ó 3 entrecruzamientos por cada tétrada. En la fase de *diploteno* comienza la separación de los cromosomas homólogos de cada tétrada. A medida que progresa esta separación se observa que los cromosomas homólogos permanecen unidos en determinados puntos, denominados *quiasmas*, que se corresponden con los lugares en los que se han producido los entrecruzamientos en la fase anterior. En la fase de *diacinesis* culmina la condensación de los

cromosomas, que se hacen más cortos y más gruesos adoptando su aspecto característico. Se distinguen perfectamente las cuatro cromátidas de cada tétrada; las cromátidas que han intervenido en los entrecruzamientos permanecen unidas por los quiasmas, que no desaparecerán hasta entrada la metafase. Por último, se rompe la envoltura nuclear y los cromosomas pueden ahora interactuar, a través de sus *cinetocoros*, con las fibras del *huso acromático*, que se ha ido formando a lo largo de toda la profase.

En la *metafase I* los cromosomas emigran hacia el plano ecuatorial de la célula dando lugar a la *placa metafásica*, que, a diferencia de lo que ocurre en la mitosis, está formada por pares de cromosomas homólogos y no por cromosomas individuales. Hacia el final de la metafase desaparecen los últimos quiasmas.

En la *anafase I* se separan definitivamente los pares de cromosomas homólogos, siendo los dos miembros de cada par arrastrados, debido a la tracción ejercida por los microtúbulos cinetocóricos, hacia polos opuestos del huso acromático. Se forman así, en las inmediaciones de los respectivos centrosomas hijos, dos grupos de cromosomas hijos cada uno de los cuales incluye una dotación *haploide* completa.

La *telofase I* abarca la descondensación de los cromosomas, la desaparición del huso acromático y la reconstrucción de las envolturas nucleares para dar lugar a los dos núcleos hijos. Con la citocinesis, que sigue a la telofase I, culmina la *primera división meiótica*.

Como resultado de la *primera división meiótica* las dos células hijas han recibido una serie completa de cromosomas homólogos cada una, es decir, una dotación haploide. Puesto que este era el objetivo que se perseguía con la meiosis podríamos incurrir en el error de dar el proceso por finalizado. Sin embargo, debemos reparar en el hecho de que en la *anafase I* de la primera división meiótica se han separado cromosomas homólogos y no cromátidas hermanas como en la mitosis, por lo tanto, las dos células hijas que resultan de la primera división meiótica contienen cromosomas hijos que todavía están divididos longitudinalmente en dos cromátidas. Si estas células entrasen a continuación en *interfase*, durante el correspondiente período *S* se duplicaría su material genético dando lugar a cromosomas con cuatro cromátidas. Para evitar esto, sin llegar a entrar en una verdadera *interfase*, las células hijas de la primera división meiótica inician la *segunda división meiótica*, que tiene por objeto separar las cromátidas hermanas dando lugar a cromosomas hijos formados por una sola cromátida.

La *segunda división meiótica* es prácticamente idéntica a una división mitótica con la diferencia de que se parte de células con dotación cromosómica haploide (ver Figura 12.14). La *profase II* es muy breve, e incluye la desaparición de la envoltura nuclear y la formación del nuevo huso acromático; el grado de condensación de los cromosomas, que no han llegado a desespiralizarse por completo durante la *telofase I*, vuelve a aumentar progresivamente. En la *metafase II* los cromosomas se alinean formando la placa metafásica. Una vez divididos los centrómeros las dos cromátidas hermanas de cada cromosoma, transformadas ya en cromosomas hijos, emigran durante la *anafase II* hacia polos opuestos de la célula. En la *telofase II* se reconstruyen los núcleos de las nuevas células hijas a lo que sigue la *citocinesis* o división del citoplasma. De este modo se culmina la división meiótica, en la que a partir de una célula *diploide* se han obtenido, mediante dos divisiones sucesivas, cuatro células *haploides*.

La meiosis se da en todas las especies con reproducción sexual, pero el instante del ciclo reproductivo en que tiene lugar varía de unas especies a otras. Atendiendo a ello se distinguen distintos tipos de ciclos biológicos.

### **3.-FUNCIONES DE RELACIÓN.**

La capacidad de los seres vivos para percibir **estímulos** procedentes de su entorno y de

elaborar **respuestas** frente a ellos, es decir, la **función de relación**, nos resulta familiar en los organismos pluricelulares, sobre todo en los animales superiores, y aún en las plantas (recuérdese por ejemplo que algunas flores abren y cierran sus pétalos en función de la cantidad de iluminación). Aunque a nivel celular esta capacidad resulta menos evidente, podemos afirmar que las células, sobre todo las que viven aisladas en organismos unicelulares, también presentan funciones de relación.

Los *estímulos* ambientales capaces de generar respuestas en las células son de naturaleza muy variada (químicos, térmicos, eléctricos, luminosos, etc.). Las *respuestas* que las células elaboran frente a estos estímulos son de dos tipos:

- a) *Estáticas*.- No implican movimiento celular. Entre ellas destaca la capacidad de algunos organismos unicelulares para construir una cubierta externa resistente que los aísla del medio cuando las condiciones son desfavorables; este fenómeno recibe el nombre de enquistamiento.
- b) *Dinámicas*.- Implican movimientos celulares. Estos movimientos, denominados *tactismos*, pueden ser positivos o negativos según el desplazamiento se realice hacia el estímulo o en dirección contraria. Así, algunos organismos unicelulares presentan *fototactismo positivo*, es decir, tienden a moverse hacia la luz; otros presentan *quimiotactismo negativo*, pues tienden a alejarse de determinadas sustancias químicas presentes en el medio. En cualquier caso el origen de todos los movimientos celulares hay que buscarlo en la interacción entre los distintos tipos de filamentos proteicos que componen el *citoesqueleto*.

Por otra parte, las células que forman parte de organismos pluricelulares no resultan, en la mayor parte de los casos, accesibles a los estímulos procedentes del entorno. Sin embargo, la capacidad que presentan estas células para recibir señales químicas o eléctricas procedentes de otras células del mismo organismo y desarrollar frente a ellas respuestas de la misma naturaleza es la base de los mecanismos de coordinación hormonal y nerviosa que resultan imprescindibles para muchos seres vivos.

#### **4.-FISIOLOGÍA DE LA CÉLULA PROCARIOTA.**

La fisiología de la célula procariota, en concordancia con su mayor simplicidad estructural, es en muchos aspectos más simple que la de la célula eucariota. A continuación analizaremos brevemente las funciones de nutrición, reproducción y relación en las células procariotas.

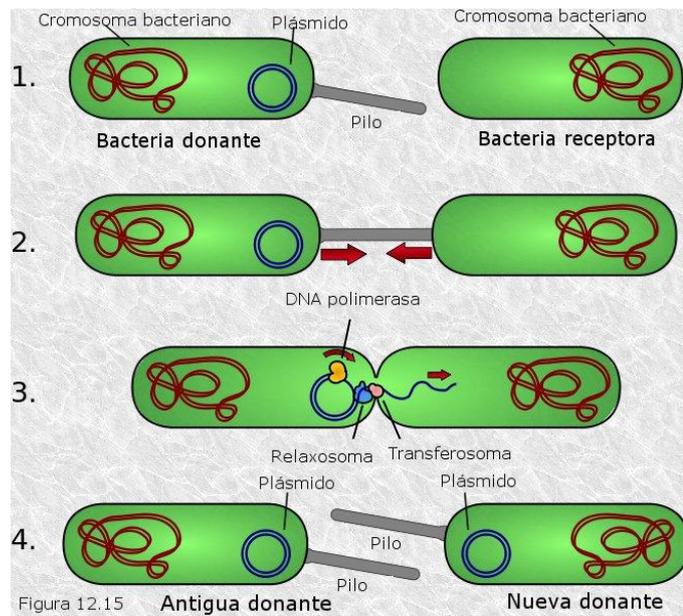
- a) **Funciones de nutrición**.- Las células procariotas *incorporan* los nutrientes que necesitan y *excretan* los productos de deshecho de su metabolismo mediante diferentes modalidades de *transporte a través de la membrana plasmática*, entre las que se cuentan, al igual que en la célula eucariota, la difusión simple, la difusión facilitada y el transporte activo. La rígida pared celular les impide experimentar deformaciones, por lo que no son posibles los fenómenos de endocitosis y exocitosis. Como consecuencia de ello, también están ausentes por innecesarios los procesos de digestión celular. Así, los nutrientes que incorporan las células procariotas deben ser de bajo peso molecular, como por ejemplo monosacáridos, aminoácidos, ácidos grasos, etc., nunca macromoléculas.

Por otra parte, el *metabolismo* de las células procariotas puede ser muy variado. Muchas de ellas son capaces de sintetizar la mayor parte de las biomoléculas que necesitan a partir de precursores muy sencillos que obtienen de su entorno. Algunas, concretamente las cianobacterias, pueden vivir

exclusivamente de CO<sub>2</sub>, H<sub>2</sub>O, N<sub>2</sub> y luz solar.

- b) **Funciones de reproducción.**- Las células procariotas se reproducen por simple **bipartición**, a la que precede la replicación de su material genético. Cada célula hija se lleva una copia completa del único *cromosoma*. No existe por lo tanto ningún mecanismo complejo de división celular como la mitosis o la meiosis de las células eucariotas. Tal mecanismo, además de innecesario al existir un único cromosoma, no sería posible dada la ausencia de microtúbulos u otras estructuras afines que pudiesen conformar algo parecido a un huso mitótico.

Además de la simple bipartición, forma de reproducción típicamente asexual, se ha detectado en muchas especies bacterianas una forma de reproducción alternativa, denominada **conjugación**, en la que dos células intercambian material genético a través de sus *pilos*; este intercambio es dirigido por pequeñas moléculas de DNA denominadas **plásmidos** y va seguido de un proceso de



recombinación genética análogo al que tiene lugar durante la meiosis eucariota. Actualmente se considera que la conjugación bacteriana es una forma primitiva de reproducción sexual, pues, al igual que ésta, permite reunir en un sólo organismo características hereditarias procedentes de dos organismos diferentes.

- c) **Funciones de relación.**- Las células procariotas tienen la capacidad de elaborar algunas respuestas sencillas frente a variaciones de las condiciones ambientales (temperatura, luz, salinidad, abundancia de nutrientes, etc). Muchas bacterias están dotadas de flagelos que les permiten desplazarse por el medio que habitan en busca de condiciones favorables. Algunas, cuando las condiciones se tornan desfavorables, se rodean de una envoltura gruesa y resistente que las aísla del medio dando lugar a **formas de resistencia** denominadas *quistes* o *esporas*; esta envoltura desaparece cuando las condiciones vuelven a ser favorables.