

ESTRUCTURA Y FUNCIÓN CELULAR

ESTRUCTURAS DE SOPORTE: CITOESQUELETO Y MOTILIDAD

AUTOR Jairo Alfonso Tovar Franco, M.Sc., Ph.D.



INTRODUCCIÓN.

La observación del interior de la célula en tres dimensiones revela interconexiones entre estructuras de proteínas filamentosas dentro del citoplasma de células eucarióticas. Estas estructuras forman un esqueleto celular, el citoesqueleto, que mantiene la organización de la célula, le permite moverse, posiciona sus orgánulos y dirige el tránsito intracelular de vesículas y distintos materiales. Se han identificado tres tipos diferentes de filamentos como integrantes principales del citoesqueleto: los microtúbulos, los microfilamentos (filamentos de actina principalmente) y los filamentos intermedios.

La motilidad celular es uno de los grandes logros de la evolución y el citoesqueleto, un sistema de fibras citoplasmáticas, esencial como componente de soporte para este proceso y guía del transporte de organelos intracelulares y otros elementos. Su aparición temprana en la evolución puede comprobarse por la similitud genómica y estructural, en Bacteria y Archaea, de las proteínas MreB y MB1 con la actina de eucariotes.

Las células eucariotas tienen la capacidad de organizar movimientos directos para migrar, alimentarse, dividirse y dirigir coordinadamente el transporte de materiales intracelulares. El mecanismo y dirección del movimiento se realiza de diferentes maneras y está asociado con disipación de la energía. Los motores moleculares son los prototipos de máquinas protéicas que transportan organelos a lo largo de microtúbulos y filamentos de actina, convirtiendo la energía libre derivada de la hidrólisis del ATP en movimiento dirigido. Otro tipo de movimiento direccionado y que consume ATP está mediado por el ensamblaje polarizado de polímeros, principalmente actina.

CONCEPTOS A ADQUIRIR.

- El citoesqueleto es un complejo sistema tridimensional de fibras proteínicas que intervienen en la movilidad y forma de la célula.
- Los microtúbulos y microfilamentos polimerizan y despolimerizan de acuerdo a diferentes condiciones.
- El desplazamiento de organelos y partículas citoplasmáticas ocurren a través de motores moleculares presentes en el citoesqueleto.
- Los cilios y flagelos son estructuras que difieren en número, tamaño y movimiento.

CONTENIDO.

1. CITOESQUELETO

Consiste de tres tipos de fibras citosólicas de polímeros ordenados a partir de monómeros unidos por enlaces no covalentes: los microfilamentos con un diámetro de 7 a 9 nm, los filamentos intermedios de 10 nm de diámetro y los microtúbulos de 24 nm. Una característica del movimiento de todas las células es la polaridad, esto es, unas estructuras siempre están al frente de la célula (**lamelipodio**) y otras en la parte de atrás. La maquinaria que permite la migración celular está formada por el citoesqueleto de actina, que tienen un tamaño superior y variable a cualquier organelo celular. Por su capacidad de ensamblarse y desensamblarse puede cambiar fácilmente la forma de la célula.

1.1. Microfilamentos - Citoesqueleto de actina

La **actina** es la proteína intracelular más abundante en eucariotes. Puede llegar a representar hasta el 10% del peso total de proteína. Pesa alrededor de 43 kD y está conservada evolutivamente. Algunos organismos tienen un solo gen (levaduras) mientras que otros tienen múltiples genes. Por

ejemplo en humanos existen 6 genes diferentes y en algunas plantas puede haber hasta 60. Existe como un monómero *globular* llamado *G-actina* y como polímero *filamentoso*, *F-actina*. Cada molécula de actina tiene un ión de Mg^{+2} que forma complejo bien con ATP o con ADP, existiendo por lo tanto cuatro formas diferentes de actina. El plegamiento de la proteína permite la formación de dos lóbulos con una hendidura en la mitad que permite la unión del ATP y el Mg^{+2} , y un cambio de conformación.

- ¿Porque es importante del cambio conformacional de la actina y como afecta su funcionalidad?.
- ¿Como funciona la actina en la contracción muscular, en la citocinesis, como soporte mecánico, en unión con proteínas membrana y en locomoción?

La actina presenta principalmente dos arreglos dentro de la célula: uno en forma de ramillete y otro en red de filamentos entrecruzados. El primero se presenta principalmente hacia la periferia de la célula y forma unas protrusiones por el alineamiento de fibras paralelas y son la base de la formación de microvelocidades y filopodios. Las redes entrecruzadas pueden ser de dos tipos, las cercanas a la membrana que le sirven de soporte y es bidimensional, y las que ocupan todo el citosol que tienen un carácter tridimensional y que le dan características de gel. Las fibras se mantienen juntas por proteínas que permiten el entrecruzamiento y en la zona cortical por anclaje a proteínas de membrana.

- La miosina, que es la principal proteína responsable de la contracción muscular, se combina con la actina, y ambas actúan en la acción contráctil del músculo esquelético y en distintos tipos de movimiento celular. ¿Investigue cómo interactúa el ATP con la miosina?.
- ¿Por qué es importante la polaridad de los filamentos de actina en la contracción muscular?

1.2. Microtúbulos y proteínas motoras

Los microtúbulos son polímeros de la proteína tubulina, un heterodímero de α y β tubulina de unos 55 kD, de secuencias igualmente muy conservadas. Estas proteínas guardan una homología grande con la proteína bacteriana FtsZ que juega un papel importante en la división celular.

Las proteínas globulares pueden también agruparse en diminutos túbulos huecos que actúan como entramado estructural de las células y, al mismo tiempo, transportan sustancias de una parte de la célula a otra. Cada uno de estos microtúbulos está formado por dos tipos de moléculas proteicas casi esféricas que se disponen por parejas y se unen en el extremo creciente del microtúbulo y aumentan su longitud en función de las necesidades. Los microtúbulos constituyen también la estructura interna de los cilios y flagelos, apéndices de la membrana de los que se sirven algunos microorganismos para moverse.

Los microtúbulos son responsables del movimiento de cilios y flagelos y del movimiento de vesículas intracelularmente. Esto es el resultado de la polimerización y despolimerización de microtúbulos y de la acción de proteínas motoras. En algunos casos los movimientos celulares son debidos a ambos mecanismos (por ejemplo, la separación de cromosomas durante la meiosis).

Varios de los movimientos celulares dependen de la interacción entre filamentos de actina y la proteína motora miosina, una APTasa que se mueve a lo largo de los filamentos de actina y acopla la hidrólisis del ATP a cambios conformacionales. Los análisis genómicos muestran que existen varios genes altamente conservados, especialmente, en la región responsable del "motor".

- ¿Cuales son los mecanismos por los cuales las proteínas que unen actina regulan la contracción de los músculos liso y esquelético?.
- ¿Como funcionan los microtubulos en el transporte intracelular de organelos, en el huso mitótico y en la locomoción de flagelados?. ¿Cual es la función de los **centros organizadores de microtúbulos** (COM)?.

Las **proteínas microtubulares asociadas** (MAPs) estabilizan a los microtúbulos y a estos con los organelos y membrana. Las proteínas motoras o ATPasas asociadas a microtúbulos (un subtipo de MAPs) movilizan organelos y otros elementos sobre los microtúbulos.

- * Quinesinas
- * Dineínas citoplasmáticas
- * Dineína ciliar / flagelar
- * Dinamina

- ¿Como interactua el ATP con las **quinesinas** y el papel de estas en el transporte de organelos?.
- ¿Cual es la direccionalidad que le dan las quinesinas y dineinas a los organelos que transportan? Investigue ejemplos de esta función?.

La distribución y la actividad de los microfilamentos y microtúbulos pueden cambiar. Estas alteraciones cambian las maneras en las que la célula interactúa con sus vecinos, así como la apariencia de las células. Cambios en el citoesqueleto también pueden alterar la adhesión celular y su movimiento.

1.3. Filamentos intermedios

Proteínas fuertes, estables y poco solubles. Diámetro de aproximado 10 nm. Compuestas por proteínas fibrosas que se combinan en dímeros helicoidales, que se asocian para formar tetrámeros alargados (protofibrillas). Cuatro protofibrillas conforman un filamento intermedio. Son apolares y tienen como funciones mantener la fuerza de tensión celular (principal) y como soporte mecánico.

Clasificación de las proteínas de los filamentos intermedios:

Tipo I:	Queratinas ácidas	Epitelio
Tipo II:	Queratinas básicas	Epitelio
Tipo III:	Vimentina	Mesenquima
	Desmina	Músculo
	Periferina	Neuronas
Tipo IV:	NF (L,M,H)	Neuronas
	Internexina	S. Nervioso en formación.
Tipo V:	Lamininas A,B,C	Núcleo todas las células.
Tipo VI		

La mayoría de células adultas posee un solo tipo de filamentos intermedios citoplasmáticos. El patrón de distribución celular de los filamentos intermedios puede ayudar al diagnóstico oncológico. Las Proteínas Asociadas a los Filamentos Intermedios (IFAPs) forman una red con los filamentos intermedios, organelos y la membrana plasmática. Algunas IFAP también interactúan con los microtúbulos.

1.4. Motilidad

Algunas células tienen proyecciones del citoesqueleto que sobresalen de la membrana plasmática. Si las proyecciones son pocas y muy largas, reciben el nombre de flagelos. El único ejemplo de célula humana dotada de flagelo es el espermatozoide que lo utiliza para desplazarse. Si las proyecciones son muchas y cortas, se denominan cilios. El ejemplo más típico son las células del tracto respiratorio cuyos cilios tienen la misión de atrapar las partículas del aire. Tanto los cilios como los flagelos contienen 9 pares de microtúbulos que forman un anillo alrededor de dos microtúbulos centrales.

Los **flagelos** son filamentos helicoidales que se extienden desde el citoplasma a través de la pared celular. Los flagelos son los responsables de la movilidad de las bacterias en los líquidos, llegando a velocidades de 100 μm / segundo, lo que equivale a 3000 veces la longitud de su cuerpo por minuto (El guepardo, uno de los animales más veloces, alcanza una velocidad máxima de 1500 veces la longitud de su cuerpo por minuto). La estructura de un flagelo es muy diferente de la de un cilio. El flagelo es un largo filamento con la apariencia de un cabello, que sale de la membrana de la célula. El filamento externo se compone de un solo tipo de proteína, llamado **flagelina**. El filamento de flagelina es la superficie de la paleta que contacta con el líquido durante la natación. Al final del filamento de flagelina cerca de la superficie de la célula hay una protuberancia en el grosor del flagelo. Es aquí que el filamento se une a la transmisión del rotor. El material de la unión se compone de una sustancia llamada «proteína de codo». El filamento de un flagelo bacteriano, a diferencia del caso del cilio, no contiene proteína motora; si se desprende, el filamento se limita a flotar rígido en el agua. Por ello, el motor que imprime el

movimiento giratorio ha de estar situado en algún otro lugar. Los experimentos han demostrado que está situado en la base del flagelo, donde la microscopía electrónica ha revelado la presencia de varias estructuras anulares.

Un flagelo consta de tres partes: cuerpo basal, gancho y filamento. El cuerpo basal que se encuentra dentro de la célula está compuesto por un cilindro central y varios anillos. Las bacterias Gram (-) tienen 2 pares de anillos, los exteriores unidos a la pared celular y los interiores a la membrana citoplásmica. En las bacterias Gram (+) sólo existe un par de anillos, uno está en la membrana citoplásmica y el otro en la pared celular. Los flagelos funcionan rotando como un sacacorchos lo que permite a la bacteria moverse en los líquidos. Los anillos del cuerpo basal, a través de reacciones químicas que consumen energía, rotan el flagelo. El filamento está compuesto de moléculas de una proteína llamada flagelina. No todas las bacterias tienen flagelos (son raros en los cocos) pero en aquellas que los poseen (muchos bacilos y espirilos) se utilizan como criterio de clasificación la posición y el número de flagelos: Flagelos polares: monotricos, anfítricos y lofotricos

Flagelos peritricos. Las bacterias móviles se mueven en una dirección u otra por diferentes razones. Su movimiento puede ser aleatorio, o bien acercarse o alejarse de algo que hay en su ambiente como es buscar luz o alejarse del calor. También exhiben quimiotaxis que es un movimiento en respuesta a productos químicos del ambiente. Por ejemplo, las bacterias se acercan hacia niveles altos de atrayentes como son los nutrientes y se alejan de los niveles altos de sustancias inhibitorias como es el exceso de sales.

Las **fimbrias** o **pili** son formaciones piliformes, no helicoidales, que no tienen nada que ver con el movimiento. Suelen ser más cortos, más delgados y más numerosos que los flagelos. Si bien surgen del citoplasma, no se conoce que posean estructuras de anclaje a la célula. Están formados por subunidades de una proteína llamada pilina. Diferentes tipos de pili están asociados a diferentes funciones siendo las más conocidas la adherencia a superficies y la reproducción sexual de bacterias (conjugación; paso de plásmidos a través del pili de una célula a otra).

Los cilios son cortos y abundantes, y los flagelos son alargados y escasos, aunque ambos tienen una estructura similar: un eje o **axonema**, rodeado por la membrana plasmática, que tiene dos microtúbulos centrales y 9 pares de microtúbulos periféricos, orientados de forma paralela al eje principal del cilio o del flagelo. En cada axonema hay un par central de microtúbulos y nueve pares periféricos. Esta disposición 9+2 es característica de los cilios. Mientras que cada microtúbulo del par central es un microtúbulo completo, cada uno de los dobletes externos se compone de un microtúbulo completo y otro parcial, fusionados de tal manera que comparten parte de su pared. Los dobletes periféricos están constituidos por microtúbulos α completos y microtúbulos β incompletos; los primeros presentan unos brazos proteicos de dineína, que se prolongan hacia el par adyacente. Cada doblete se une al adyacente mediante una proteína, nexina; **zona de transición**, en ella desaparece el doblete central y en su lugar aparece la placa basal; **corpúsculo basal**, situado justo por debajo de la membrana plasmática, presenta una estructura similar a la de los centriolos. Los tripletes adyacentes se unen mediante puentes, asegurando la cohesión de la estructura del centriolo. Los cilios son orgánulos sobre las superficies de muchas células animales y vegetales inferiores que sirven para mover fluido sobre la superficie de la célula o para «remar» células simples por un fluido. En los seres humanos, por ejemplo, las células epiteliales que recubren el tracto respiratorio tienen cada una de ellas 200 cilios que pulsan en sincronía para impulsar la mucosidad hacia la garganta para su eliminación.

La movilidad del axonema se va a producir por el deslizamiento de unos dobletes periféricos con respecto a otros, siendo la dineína la responsable de este proceso. Las proteínas que se asocian a los microtúbulos del axonema, se disponen en forma regular a lo largo de los microtúbulos, sus principales funciones son: mantener unidos a los microtúbulos que forman el axonema; generar la fuerza que permite el movimiento de inclinación del cilio; regular la interacción de los componentes del axonema para producir un cambio coordinado en la forma del cilio. La más importante de estas proteínas accesorias es la dineína ciliar, proteína con actividad ATPásica, cuyos brazos laterales se extienden entre los pares de microtúbulos que forman los dobletes externos. Esta proteína es responsable de generar la fuerza de deslizamiento entre los dobletes que permite la inclinación de los cilios.

- ¿Investigue que proteínas necesitaría para construir un flagelo? Las mismas le sirven para construir un cilio? Justifique sus respuesta.
- ¿Cómo afectará al movimiento de los cilios la eliminación de la nexina?

Flagelos y cilios son estructuras pilosas que emergen de las superficies libres de muchas células vegetales y animales, con diámetro relativamente constante (unas 0.2 micras), pero longitud entre 2 y 150 micras. Convencionalmente a los largos, solitarios o de pequeño número se les llama flagelos, mientras los pequeños o numerosos son llamados cilios. En plantas, hongos y animales microscópicos los flagelos son órganos locomotores que impulsan al organismo a través del agua. En las plantas pluricelulares estos orgánulos se encuentran únicamente en las células sexuales, si los gametos son móviles. La estructura interna de los flagelos está constituida por dos microtúbulos centrales rodeados por nueve pares de microtúbulos y la pared de cada microtúbulo parece estar compuesta por 13 filamentos longitudinales. Los flagelos aislados pueden moverse por sí mismos, posiblemente por el deslizamiento de los túbulos externos sobre el par interior. Los flagelos se originan en corpúsculos basales de estructura parecida a los flagelos, pero con túbulos agrupados de tres en tres, faltando los centrales.

2. ADHESIONES INTERCELULARES

Se producen antes de que pueda ser organizada una unión de anclaje. Indispensables para el desarrollo de tejidos en los que participa la migración celular.

Se requiere:

1. Un mecanismo que dirija las células hasta su destino final (quimiotaxis)
2. Extendido de moléculas adhesivas en la matriz extracelular o sobre la superficie de determinadas células guiando las células migradoras (orientación de vía).

Cuando la célula migratoria alcanza su destino, puede reconocer otros tipos celulares apropiados y asociarse formando tejidos, necesitándose mecanismos de adhesión celular.

2.1. Cadherinas

Son las principales moléculas de adhesión. Son glucoproteínas con un solo dominio transmembrana, con 700-750 aa. Plegada en 5 dominios c/u 100 aa. 4 de estos dominios contiene lugares de unión al Ca^{+2} . Correlacionada con los principales procesos morfogénicos en la segregación tisular. Cadherina E, se concentra en las bandas de adhesión en tejidos epiteliales. Cadherinas E, N, P. Conectan los filamentos de actina de los citoesqueletos de las células adyacentes, manteniéndolas unidas. Tienen una unión homofílica. Un dominio citoplasmático interactúa con la actina por medio de unión con proteínas intracelular = **catenina** indispensable para la adhesión.

2.2. Selectinas (lectinas)

Familia de proteínas de unión a carbohidratos de la superficie celular. Actúan en las adhesiones intercelulares transitorias en la circulación sanguínea. Contienen un gran dominio de lectina que en presencia de Ca^{+2} se une a un oligosacárido específico de otra célula.

•Selectina E, C = Endoteliales •Selectina P = Plaquetas •Selectina L = Leucocitos.

2.3. Adhesiones independientes de Ca^{+2} .

Mediado principalmente por las proteínas pertenecientes a la superfamilia de las inmunoglobulinas. N-CAM. Se unen por interacción homofílica. Algunas heterofílicas ICAM, se expresan en células endoteliales y se unen a integrinas en la superficie de los glóbulos blancos. Existe por lo menos 20 formas de N-CAM todas tienen un gran dominio extracelular plegada en 5 dominios. Dominios intracelulares tienen tamaño variable. Algunas N-CAM contienen gran cantidad de ácido siálico, esta carga (-), impide la adhesión celular.

2.4. Integrinas

Principales receptores utilizados para unirse a la matriz. Unión heterofílica. Constituida por dos subunidades (α y β) proteicas transmembrana unidas no covalentemente. Se unen a la matriz con

moléculas de fibronectina o laminina. Median interacciones bidireccionales entre la matriz y el citoesqueleto actuando como transductor de señal. Pueden activar cascadas de señalización intracelular por ejemplo la vía de fosfolípidos de inositol.

3. UNIONES CELULARES

Regiones de las membranas plasmáticas que interactúan con el citoplasma subyacente y/o el espacio intercelular. Clasificación funcional de las uniones celulares:

3.1. Uniones de oclusión o uniones de estanca (*tigh junction*)

Juegan un importante doble papel en el mantenimiento de la función de barrera selectiva. Ej. Epitelio Intestinal. Actúan como barreras contra la libre difusión de las proteínas de membrana. Constituyen un sistema de sellado entre las células vecinas, de tal manera que moléculas hidrosolubles no se pueden difundir entre las células. La estructura molecular de las uniones estancas. No es conocida; la criofractura revela que están compuestas por una red filiforme que rodea la zona apical. Estos compuestos filiformes están compuestos por largas hileras de proteínas transmembranales específicas, situadas en cada uno de las membranas plasmáticas implicadas uniéndose directamente y ocluyendo el espacio intercelular.

En el MET; las uniones se resuelven en una serie de conexiones puntuales entre las hemimembranas externas de las dos células adyacentes.

3.2. Uniones de anclaje

Ampliamente distribuidas en los tejidos animales. Se constituyen como unidades estructurales resistentes, conectando los elementos citoesqueléticos de una célula a los esqueletos de sus vecinas o a la matriz extracelular. Abundantes en los tejidos sometidos a tensiones mecánicas como por ejemplo el músculo cardíaco y la epidermis. Esta compuesta por dos clases de proteínas.

1. Proteínas de adhesión intracelular.(forman una placa en la cara citoplasma conectan el complejo de unión a filamentos de actina o intermedios)
2. Glucoproteínas transmembranales de unión. Son dominios citoplasmáticos se unen a una o mas proteínas de adhesión y los dominios extracelulares interactúan con la matriz o con otras glucoproteínas transmembranales.

3.2.1. Uniones adherentes intercelulares (regiones de anclaje filamentos de actina).

En la mayoría de tejidos No epiteliales. Reducidas regiones de adhesión con formas puntuales o zig-zagantes. Conectan las fibras de actina situadas en el citoplasma apical de las célula adyacente.

3.2.1.1. Bandas de adhesión (*zonula adherens*) situadas cerca de la membrana luminal y por debajo de las uniones estanca. Construye un anillo contráctil de filamentos de actina, situado en la cara citoplasmática en la región membranosa implicada en la unión. Los filamentos de actina se unen célula-célula mediante proteínas de unión (**cadherinas**), cuyos dominios extracelulares se unen a otra molécula de cadherina idéntica en la célula adyacente. Se cree que la contracción de esta red depende de proteínas motoras (miosina)

3.2.1.2. Contactos focales o placas de adhesión (célula - matriz). Establecidos con la matriz extracelular. Las glucoproteínas transmembranales de unión **integrinas** (no dependientes de calcio) conectan los haces de fibra de actina a la matriz extracelular

3.2.1.3. Uniones septadas. Se encuentran solo en tejidos de invertebrados. Forman una banda continua alrededor de los márgenes de la célula. Actúan como lugares de anclaje para los filamentos de actina. Se cree que ayudan a mantener juntas las células.

3.2.2. Regiones de anclaje de los filamentos intermedios

Actúan como remaches, repartiendo las fuerzas de tensión a lo largo del epitelio y del tejido conjuntivo subyacente.

3.2.2.1. Desmosomas (célula – célula)

Contactos intercelulares puntiformes mantienen unidas las células. Actúan como lugares de anclaje para los filamentos intermedios. Forman una red estructural en el citoplasma dándole

rigidez. Los filamentos intermedios de las células adyacentes están conectados formando una red continua a lo largo del tejido. El tipo de filamento anclado al desmosoma depende del tejido: **queratina** (células epiteliales), **desmina** (fibras músculo cardíaco). Consta de una placa citoplasmática densa que une los elementos citoesqueléticos a las proteínas de unión (cadherinas).

3.2.2.2. Hemidesmosomas (célula – matriz)

Semejantes morfológicamente a los desmosomas. Difieren tanto a nivel funcional como bioquímico. Une el dominio basal de las células y la lamina basal. Los contactos focales de las proteínas de unión para la adhesión celular. Son las **integrinas** receptoras de la matriz extracelular.

3.2.3. Uniones de comunicación.

3.2.3.1. Uniones de comunicantes (*gap junction*)

Permiten el paso directo de pequeñas moléculas entre las células. Se observan como regiones en las que las membranas de dos células adyacentes se encuentran separadas por un espacio uniforme de 2-4 nm. Median la comunicación intercelular al permitir el paso de iones inorgánicos, y otras pequeñas moléculas hidrosolubles (-1000 D), azúcares, aa, nucleótidos y vitaminas entre los respectivos citoplasmas. Las uniones GAP, están organizadas en base a proteínas transmembrana forman estructuras = **conexones**. Cada conexon esta compuesto por un anillo de 6 subunidades proteicas idénticas = **conexinas**. Cada conexina tiene 4 hélices alfa que atraviesan la membrana formando un canal mayor y mas permeable que los canales neurotransmisores. Cuando los conexones de las membranas plasmáticas de dos células adyacentes están alineados forman un canal acuoso continuo (1.5nm) conectando ambos citoplasmas. Los canales de unión se alternan entre estados abiertos y cerrados. Controlados por el descenso en el pH o el incremento en la concentración de Ca^{+2} .

3.2.3.2. Plasmodesmos

El sistema de paredes celulares en vegetales elimina la necesidad de uniones adherentes; pero persiste la necesidad de una comunicación intercelular directa = **plasmodesmos** los cuales conectan directamente el citoplasma de las células adyacentes.

Forman unos finos canales citoplasmático de 20-40 nm a través de las paredes celulares, el centro del canal es atravesado por una estructura estrecha cilíndrica **desmotubulo** (continuación de REL). Los plasmodesmos se forman en las paredes celulares nuevas durante la fase de citocinesis en la división celular alrededor del REL quedando atrapados en la placa celular en formación. Permiten el paso de moléculas con un pm menor de 800 Daltons. Los virus sintetizan proteínas especiales que se unen a componentes de los plasmodesmos e incrementan el tamaño del poro. No esta claro como actúan estas proteínas.

INDICADORES

Ubica la organización de las diferentes fibras dentro de la célula

Explica la síntesis y disgregación de actina y microtubulos. Identifica el papel de la miosina en el desplazamiento celular y movimiento muscular.

Explica la función de las quinesinas y dineinas.

Maneja como se forman las estructuras de cilios y flagelos y como funcionan.

BIBLIOGRAFÍA

Alberts, B., Johnson, A., Lewis, J., Raff, M., Roberts, K. and Walter, P. 2002. Molecular Biology of the cell. Garland Science. New York, USA. 1463 p.

Darnell, J., Lodish, H. y Baltimore, D. 1993. Biología celular y molecular. Ediciones Omega, S.A. Barcelona, España. 1188 p.

Cooper, G. 1997. The cell. A molecular approach. Oxford University Press. ASM Press. Washington

Tovar, J. 2004. [in line]. Biología celular.

<http://www.javeriana.edu.co/Facultades/Ciencias/neurobioquimica/libros/celular/cursocell.htm>