

Processos de Transporte Celular

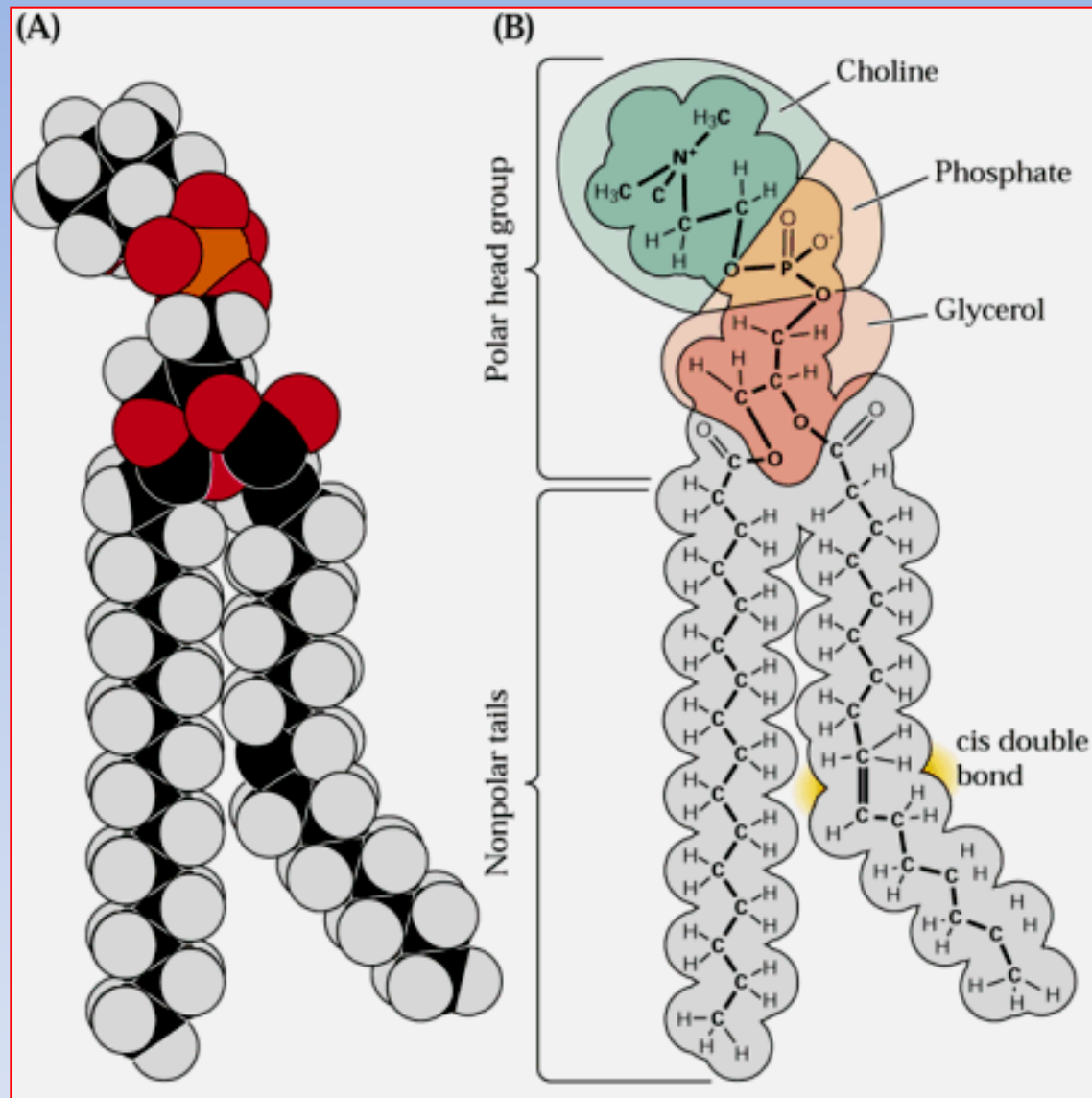
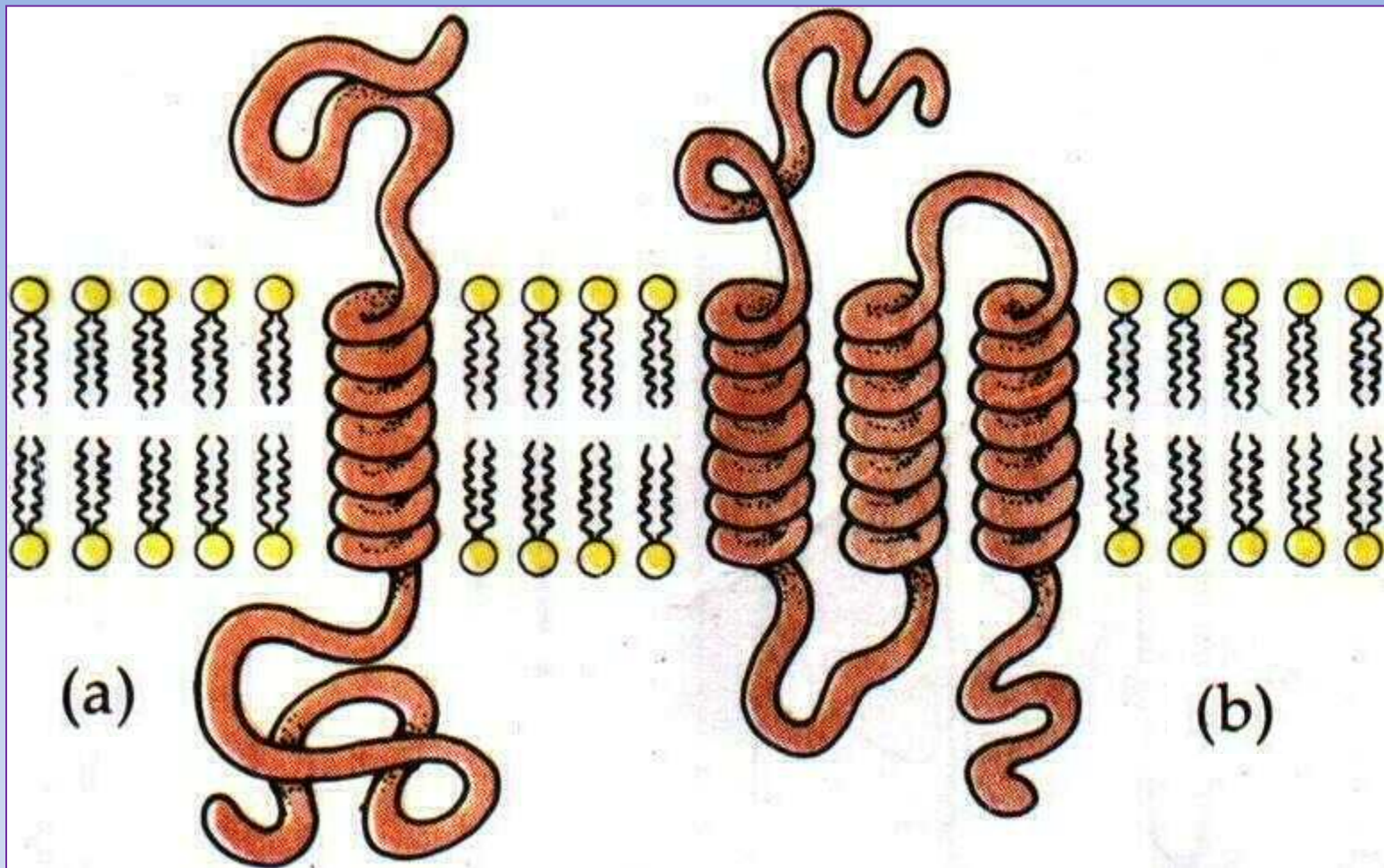


Figure 1.6

(A) Space-filling model of a phosphatidylcholine molecule. (B) Diagram defining the functional groups of a phosphatidylcholine molecule.



Duas configurações de proteínas integrais. Algumas proteínas atravessam a bicamada lipídica com uma única alfa hélice (a) e outras com múltiplas alfa hélices (b). As porções da proteína que se estendem para qualquer dos lados da membrana são hidrofílicas; as porções em hélice intramembranasas são hidrofóbicas.

The Fluid Mosaic Model of the Structure of Cell Membranes

Cell membranes are viewed as two-dimensional solutions of oriented globular proteins and lipids.

S. J. Singer and Garth L. Nicolson

Biological membranes play a crucial role in almost all cellular phenomena, yet our understanding of the molecular organization of membranes is still rudimentary. Experience has taught us, however, that in order to achieve a satisfactory understanding of how any biological system functions, the detailed molecular composition and structure of that system must be known. While we are still a long way from such knowledge about membranes in general, progress at both the theoretical and experimental levels in recent years has brought us to a stage where at least the gross aspects of the organization of the proteins and lipids of membranes can be discerned. There are some investigators, however, who, impressed with the great diversity of membrane compositions and functions, do not think there are any useful generalizations to be made even about the gross structure of cell membranes. We do not share that view. We suggest that an analogy exists between the problems of the structure of membranes and the structure of proteins. The latter are tremendously diverse in composition, function, and detailed structure. Each kind of protein molecule is structurally unique. Nevertheless, generalizations about protein structure have been very useful in understanding the properties and functions of protein molecules. Similarly, valid generalizations may exist about the ways in which the proteins and lipids are organized in an intact membrane. The ultimate test of such generalizations, or models, is whether they are useful to explain old experiments and suggest new ones.

Singer (1) has recently examined in

considerable detail several models of the gross structural organization of membranes, in terms of the thermodynamics of macromolecular systems and in the light of the then available experimental evidence. From this analysis, it was concluded that a mosaic structure of alternating globular proteins and phospholipid bilayer was the only membrane model among those analyzed that was simultaneously consistent with thermodynamic restrictions and with all the experimental data available. Since that article was written, much new evidence has been published that strongly supports and extends this mosaic model. In particular, the mosaic appears to be a fluid or dynamic one and, for many purposes, is best thought of as a two-dimensional oriented viscous solution. In this article, we therefore present and discuss a fluid mosaic model of membrane structure, and propose that it is applicable to most biological membranes, such as plasmalemmal and intracellular membranes, including the membranes of different cell organelles, such as mitochondria and chloroplasts. These membranes are henceforth referred to as functional membranes. There may be some other membrane-like systems, such as myelin, or the lipoprotein membranes of small animal viruses, which we suggest may be rigid, rather than fluid, mosaic structures, but such membrane systems are not a primary concern of this article.

Our objectives are (i) to review briefly some of the thermodynamics of macromolecular, and particularly membrane, systems in an aqueous environment; (ii) to discuss some of the properties of the proteins and lipids of functional membranes; (iii) to describe the fluid mosaic model in detail; (iv) to analyze some of the recent and more direct

experimental evidence in terms of the model; and (v) to show that the fluid mosaic model suggests new ways of thinking about membrane functions and membrane phenomena.

Thermodynamics and Membrane Structure

The fluid mosaic model has evolved by a series of stages from earlier versions (1-6). Thermodynamic considerations about membranes and membrane components initiated, and are still central to, these developments. These considerations derived from two decades of intensive studies of protein and nucleic acid structures; the thermodynamic principles involved, however, are perfectly general and apply to any macromolecular system in an aqueous environment. These principles and their application to membrane systems have been examined in detail elsewhere (1) and are only summarized here. For our present purposes, two kinds of non-covalent interactions are most important, hydrophobic (5) and hydrophilic (1). By hydrophobic interactions is meant a set of thermodynamic factors that are responsible for the sequestering of hydrophobic or nonpolar groups away from water, as, for example, the immiscibility of hydrocarbons and water. To be specific, it requires the expenditure of 2.6 kilocalories of free energy to transfer a mole of methane from a nonpolar medium to water at 25°C (5). Free energy contributions of this magnitude, summed over the many nonpolar amino acid residues of soluble proteins, are no doubt of primary importance in determining the conformations that protein molecules adopt in aqueous solution (6), in which the nonpolar residues are predominantly sequestered in the interior of the molecules away from contact with water. By hydrophilic interactions is meant a set of thermodynamic factors that are responsible for the preference of ionic and polar groups for an aqueous rather than a nonpolar environment. For example, the free energy required to transfer a mole of zwitterionic glycine from water to acetone is about 6.0 kcal at 25°C, showing that ion pairs strongly prefer to be in water than in a nonpolar medium (7). These and related free energy terms no doubt provide the reasons why essentially all the ionic residues of protein molecules are observed to be in contact with water,

Science, vol. 175, p. 720-731, fev. 1972.

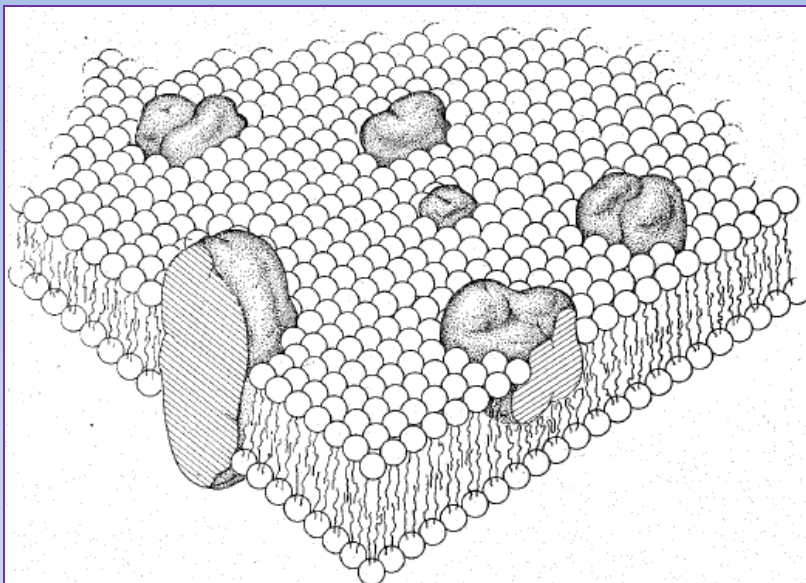
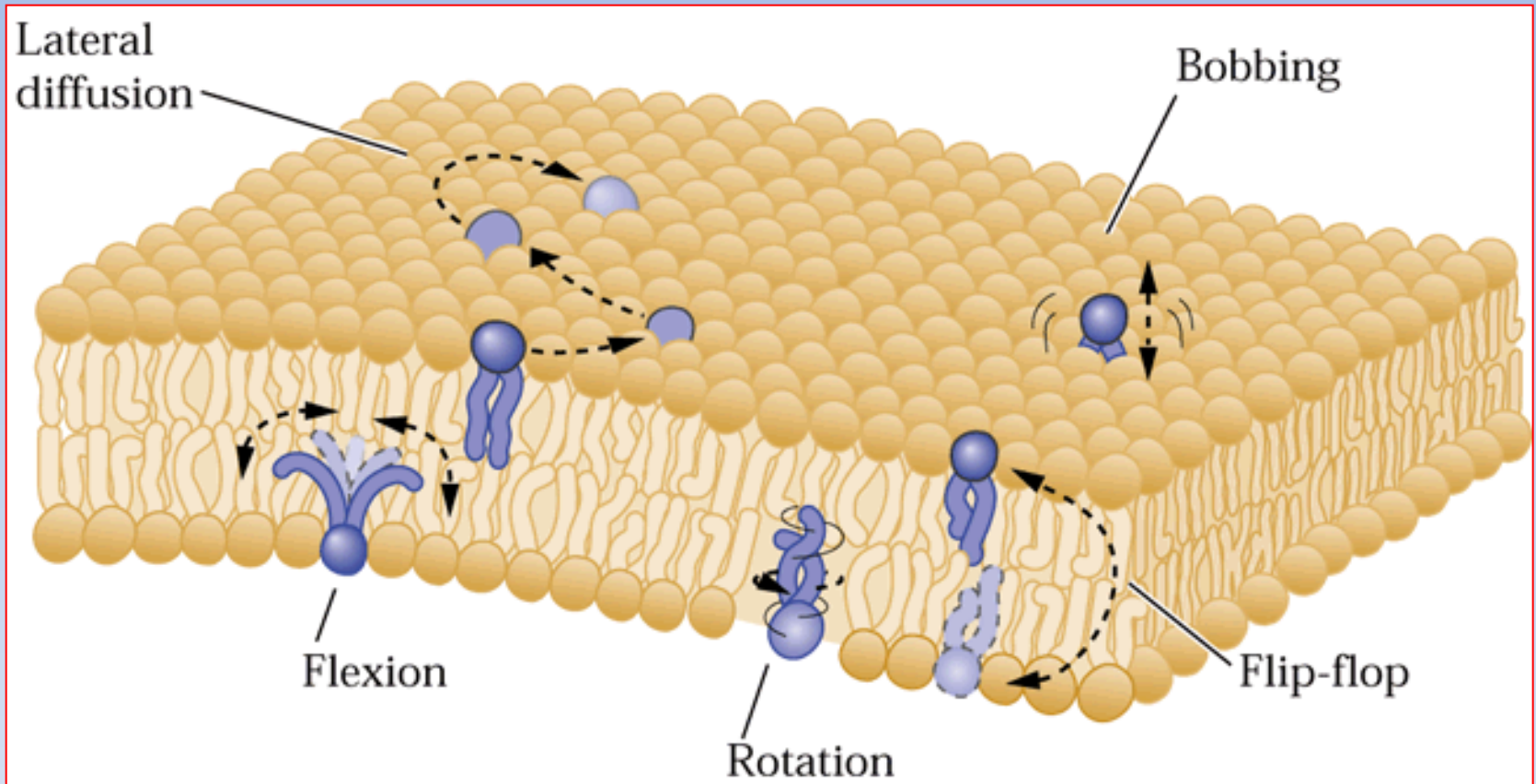


Fig. 3. The lipid-globular protein mosaic model with a lipid matrix (the fluid mosaic model); schematic three-dimensional and cross-sectional views. The solid bodies with stippled surfaces represent the globular integral proteins, which at long range are randomly distributed in the plane of the membrane. At short range, some may form specific aggregates, as shown. In cross section and in other details, the legend of Fig. 2 applies.

Dr. Singer is a professor of biology at the University of California at San Diego, La Jolla. Dr. Nicolson is a research associate at the Arrand Horner Career Center of the Salk Institute for Biological Studies, La Jolla, California.

MEMBRANA PLASMÁTICA

- Apresenta uma bicamada lípídica entre as quais se acham mergulhadas proteínas na forma de mosaico.
- Permeabilidade seletiva.
- Manutenção do meio interno constante.



Mobilidade dos fosfolípidios na bicamada lipídica

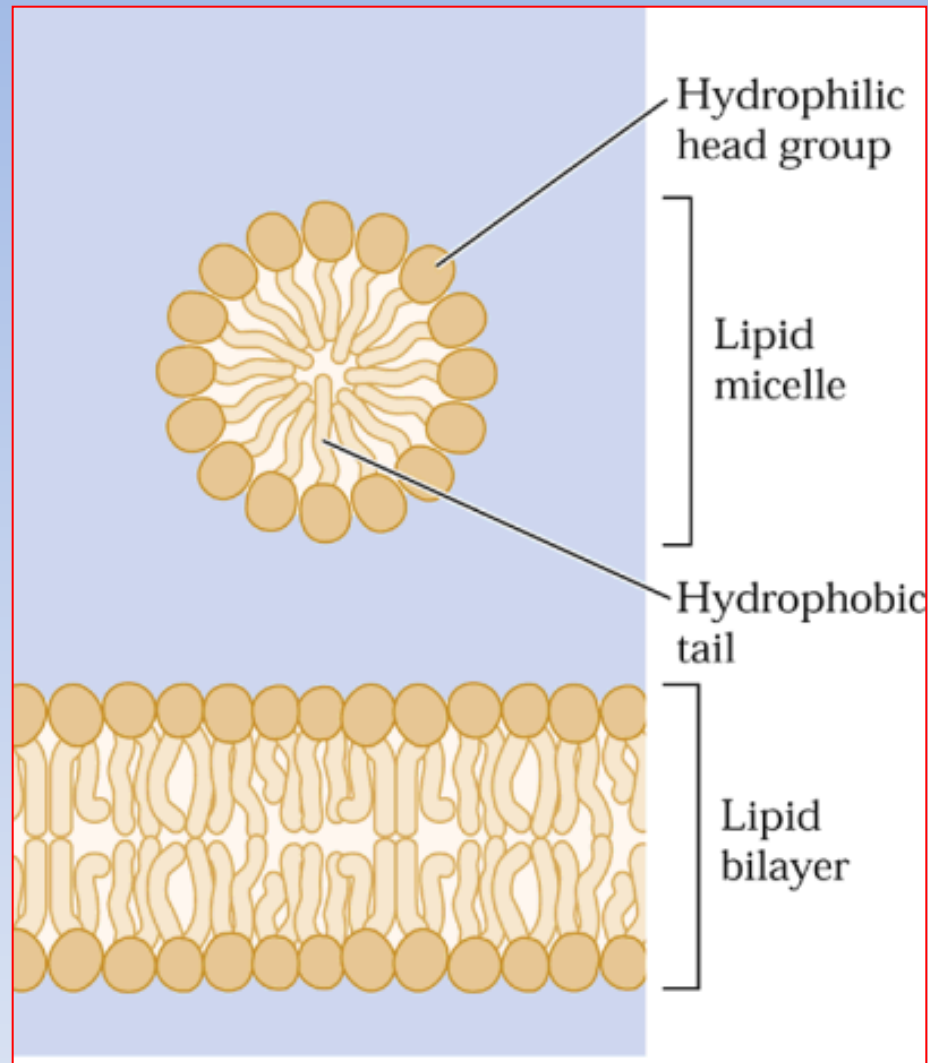


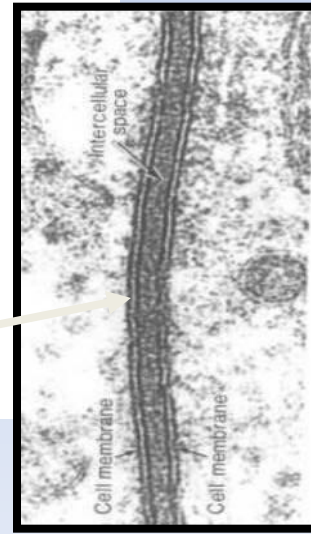
Figure 1.2

Cross-sectional views of a lipid micelle and a lipid bilayer in aqueous solution.

MEMBRANA PLASMÁTICA

FUNÇÕES:

- Manutenção da integridade da estrutura da célula.
- Controle da movimentação de substâncias para dentro e fora da célula (permeabilidade seletiva).
- Reconhecimento através de receptores de antígenos de células estranhas e células alteradas
- Reconhecimento hormonal
- Interface entre o citoplasma e o meio externo
- Estabelecimento de sistemas de transporte para moléculas específicas
- Formação de gradientes eletroquímicos (potencial de membrana e transporte)



ESPECIALIZAÇÕES DA MEMBRANA SUPERFICIAL

- **Cílios:** dotados de movimentos dependentes da proteína dineína (traquéia, fossas nasais e tubas uterinas).
- **Flagelos:** prolongamentos longos e únicos dotados de movimentos (espermatozóides).
- **Microvilos:** projeções observadas ao microscópio eletrônico. Aumentam a superfície de absorção (intestino delgado e tubos contorcidos proximais dos rins).

O transporte de substâncias pela membrana.

- *ATIVO*

Ocorre com gasto de energia(ATP).

Bomba de sódio e potássio.

Endocitose (fagocitose, partículas sólidas.

Pinocitose, partículas líquidas.).

Exocitose ou clasmocitose.

- *PASSIVO:*

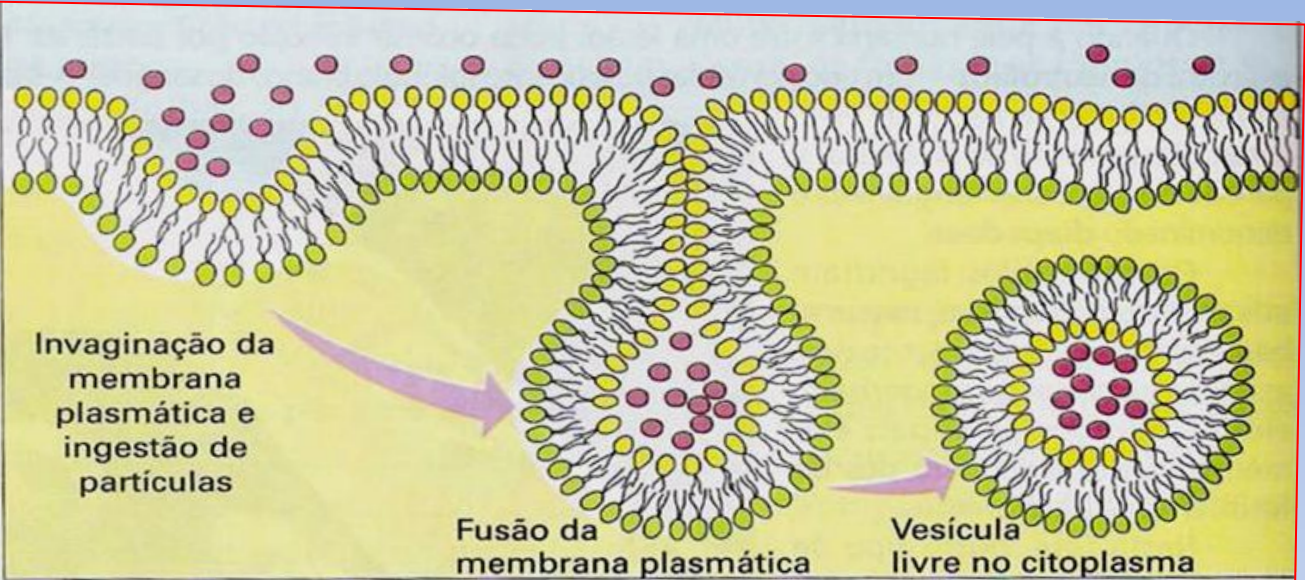
ocorre sem gasto de energia(ATP).

Osmose, difusão, e difusão facilitada.

Endocitose

Membrana plasmática

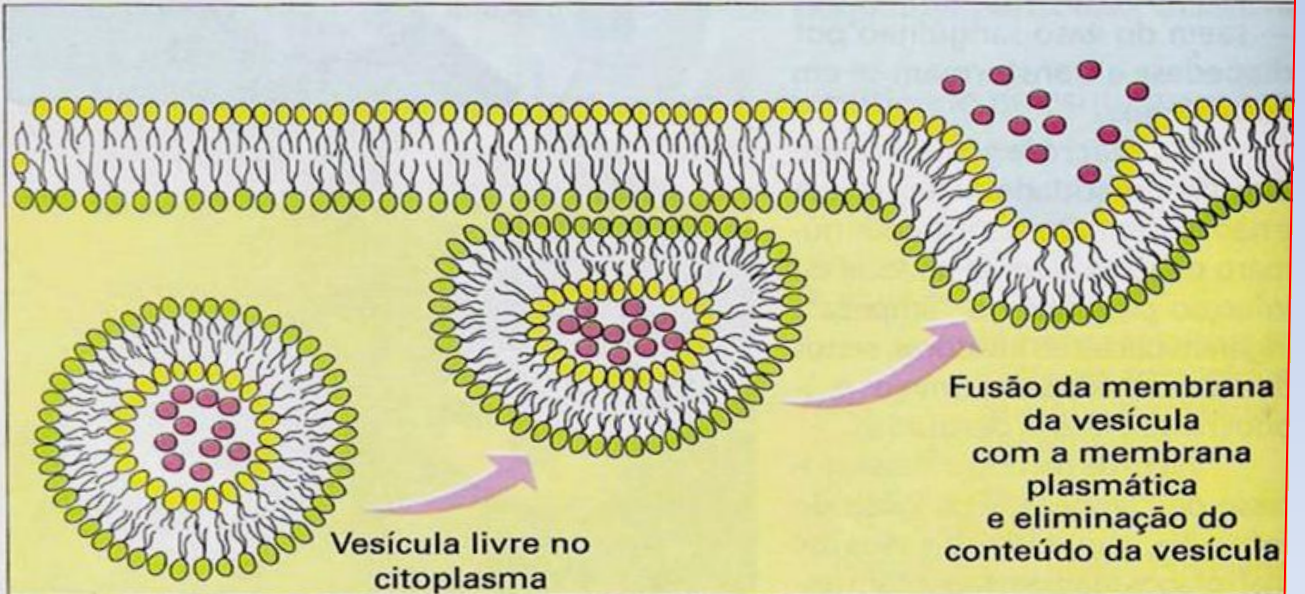
Citoplasma



Exocitose

Membrana plasmática

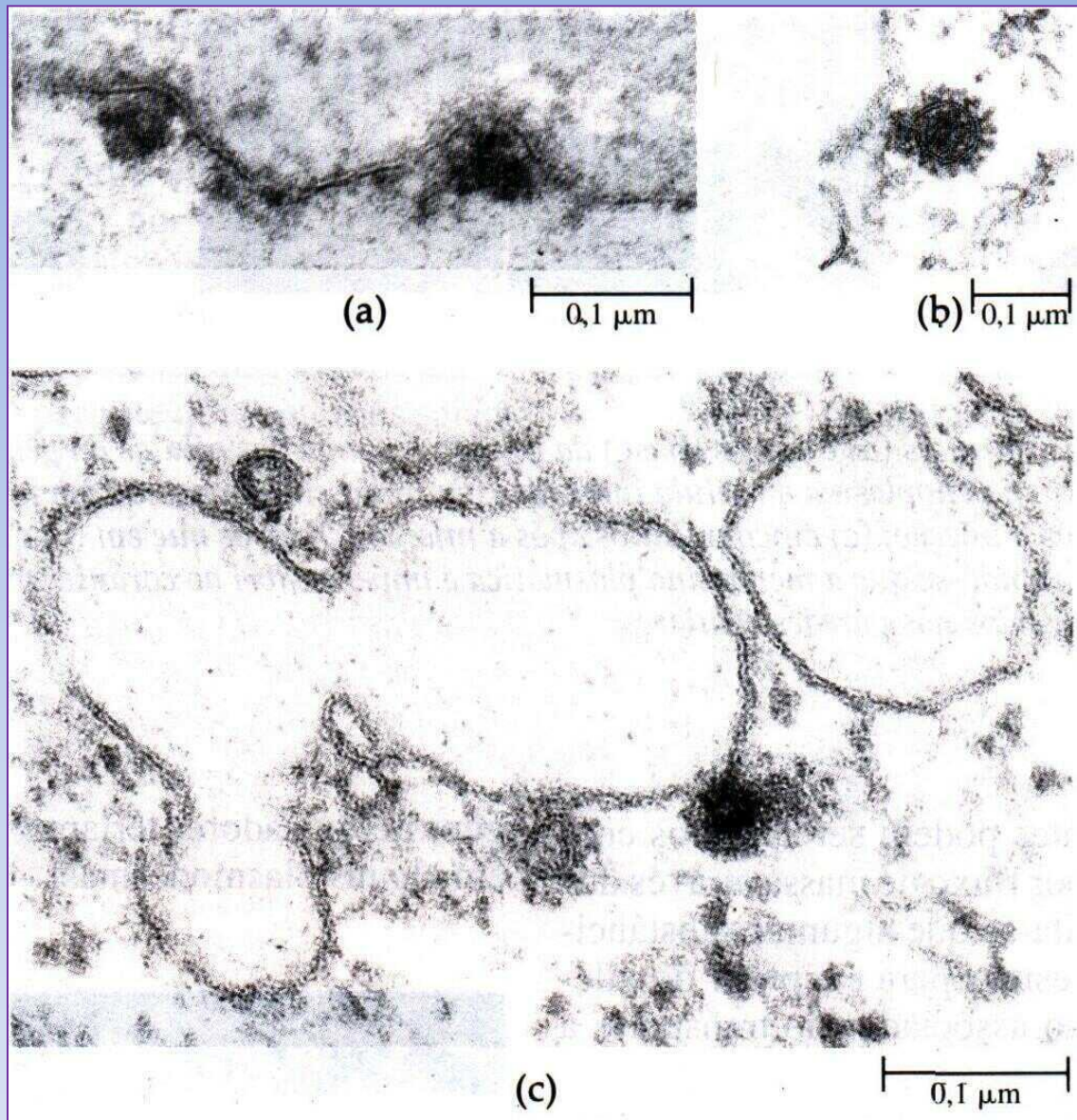
Citoplasma



Exocitose

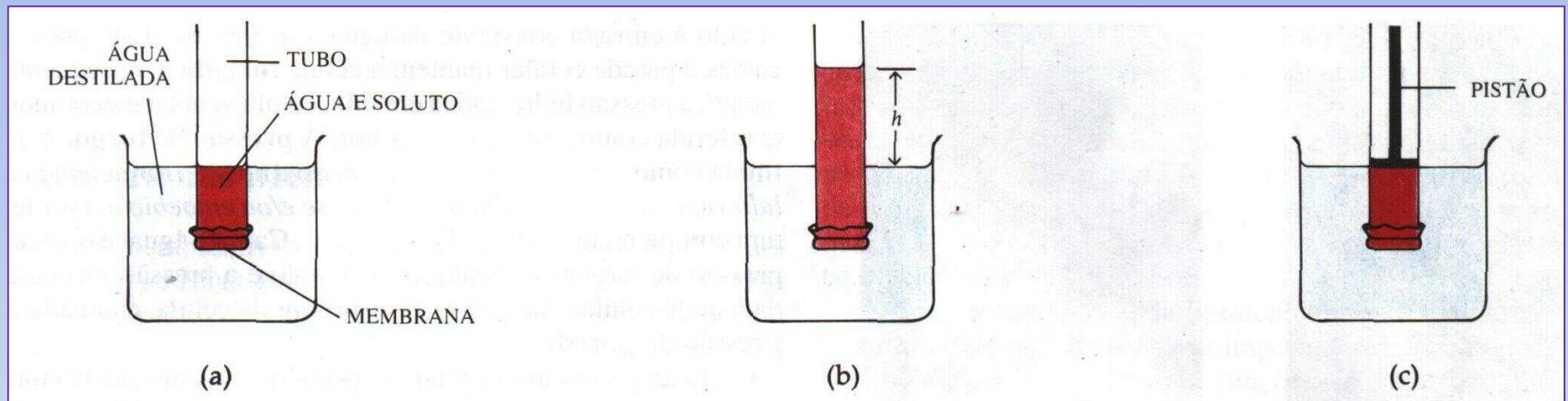
- Fotomicrografia eletrônica de transmissão mostrando uma vesícula secretora eliminando seu conteúdo para fora da célula.





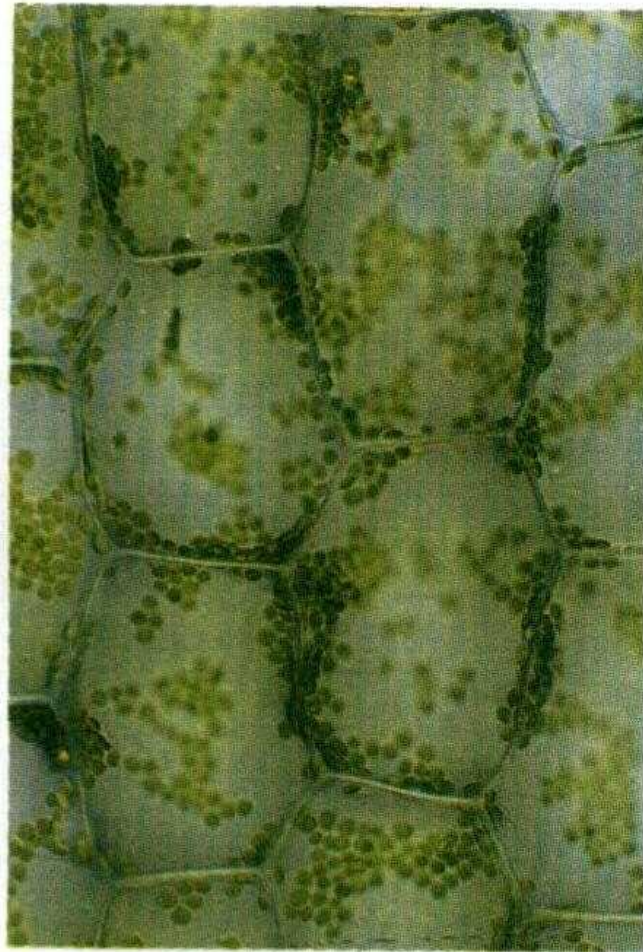
4.13

*Evidências de endocitose em células da coifa de milho (*Zea mays*) que foram expostas a solução contendo nitrato de chumbo. (a) depósito granular contendo chumbo pode ser visualizado em duas vesículas. (b) Uma vesícula coberta com depósitos de chumbo. (c) Aqui, uma de duas vesículas cobertas se fundiu com uma grande vesícula de dictiossomo. Esta vesícula coberta (estrutura escura) ainda contém os depósitos de chumbo, mas parece já ter perdido sua capa, que está próxima à sua direita. A segunda vesícula está claramente intacta.*

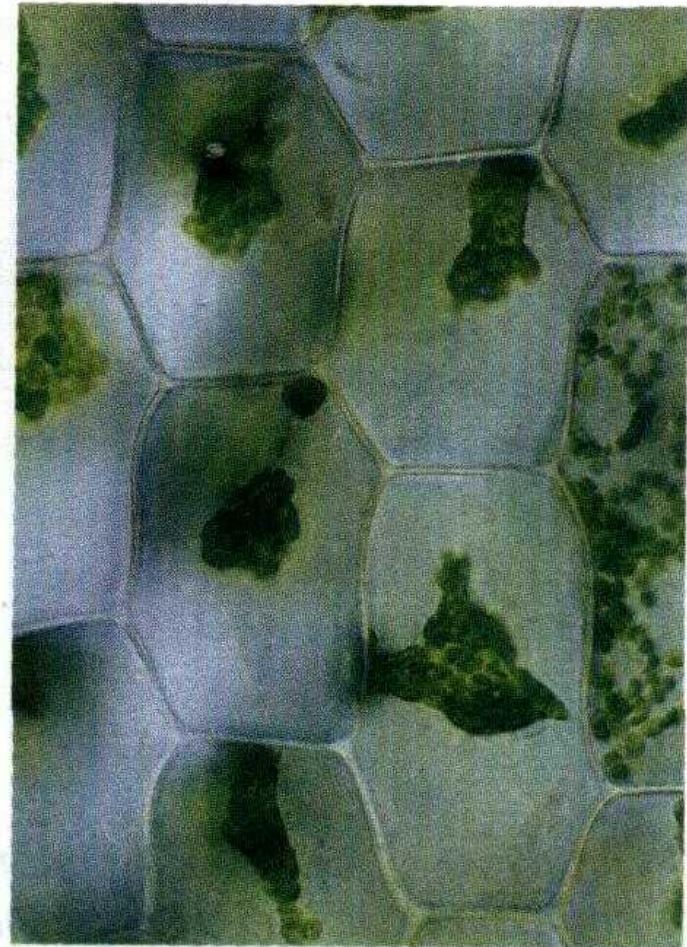


4.4

Osmose e potencial osmótico. (a) O tubo contém uma solução e o béquer contém água destilada. (b) A membrana semipermeável permite a passagem de água e não do soluto. O movimento da água através da membrana por osmose para dentro da solução causa um aumento no volume e por isso um aumento da coluna de líquido no tubo. A solução subirá até que o potencial osmótico — a tendência da água se mover através da membrana para uma região de menor concentração de água — seja contrabalanceada pela pressão exercida pela coluna de solução, que é proporcional à altura h e à densidade da solução. (c) A força que deve ser exercida sobre o pistão para se opor à subida da solução é chamada de potencial de pressão.



(a)

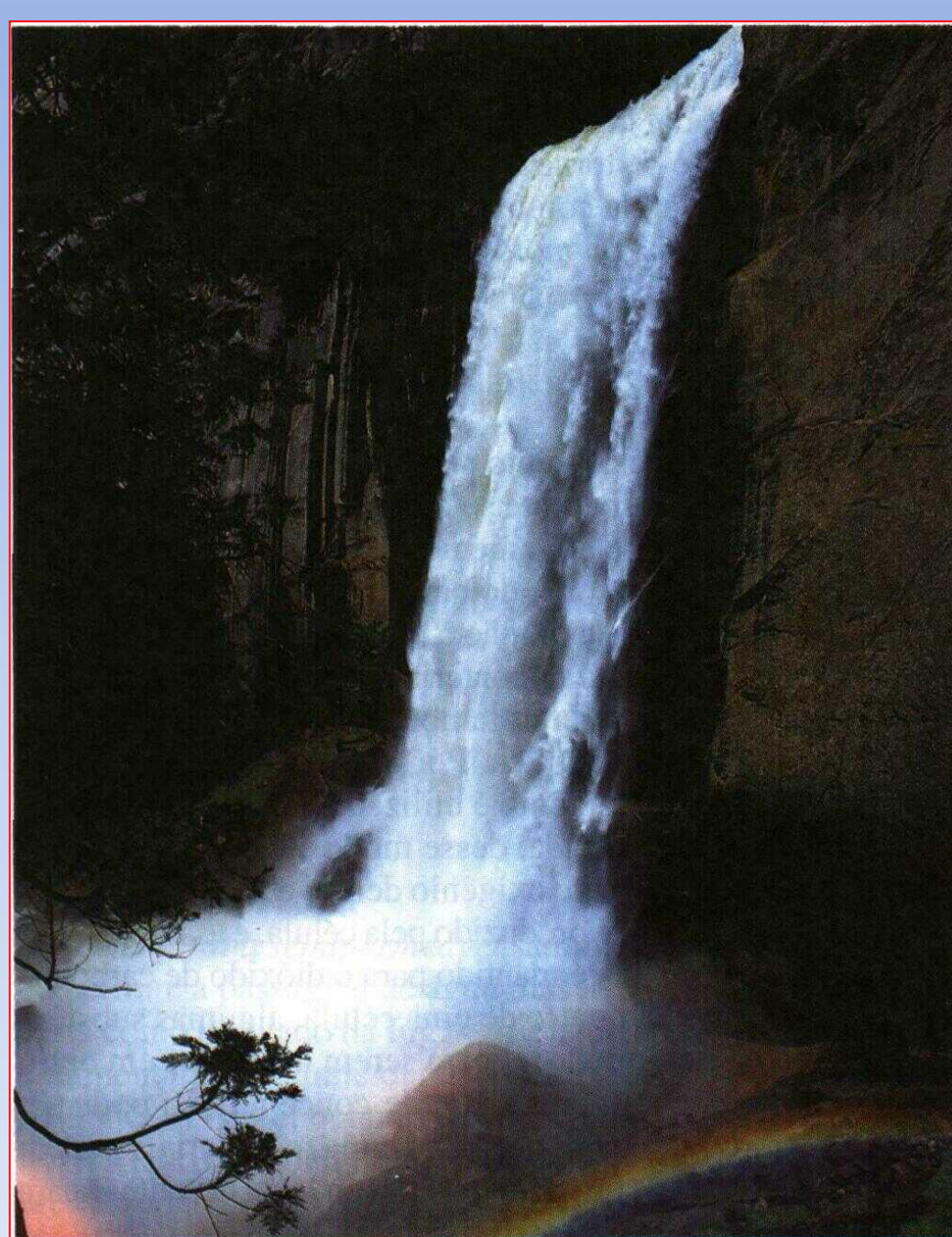


(b)

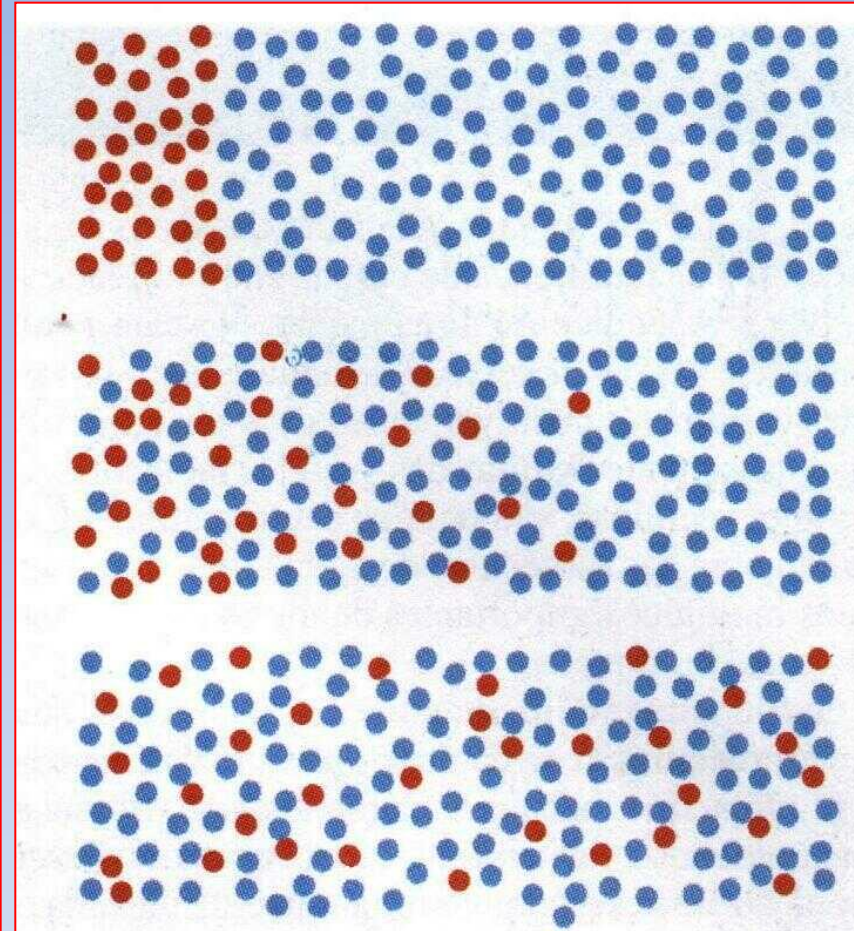
50 μm

4.6

Células de folha de Elodea. (a) Células túrgidas e (b) células após terem sido colocadas em uma solução concentrada de sacarose. As células em (b) estão plasmolisadas.



Fluxo de (em) massa



Difusão

- Difusão simples:

- Movimento de partículas de pequeno tamanho como o oxigênio e certos íons de onde estão mais concentradas (meio hipertônico) para onde estão menos concentradas (meio hipotônico) até se estabelecer o equilíbrio entre os meios (meios isotônicos).

- Difusão facilitada:

- Algumas proteínas da membrana, denominadas permeases facilitam a passagem de certas substâncias de modo a igualar as concentrações entre dois meios.

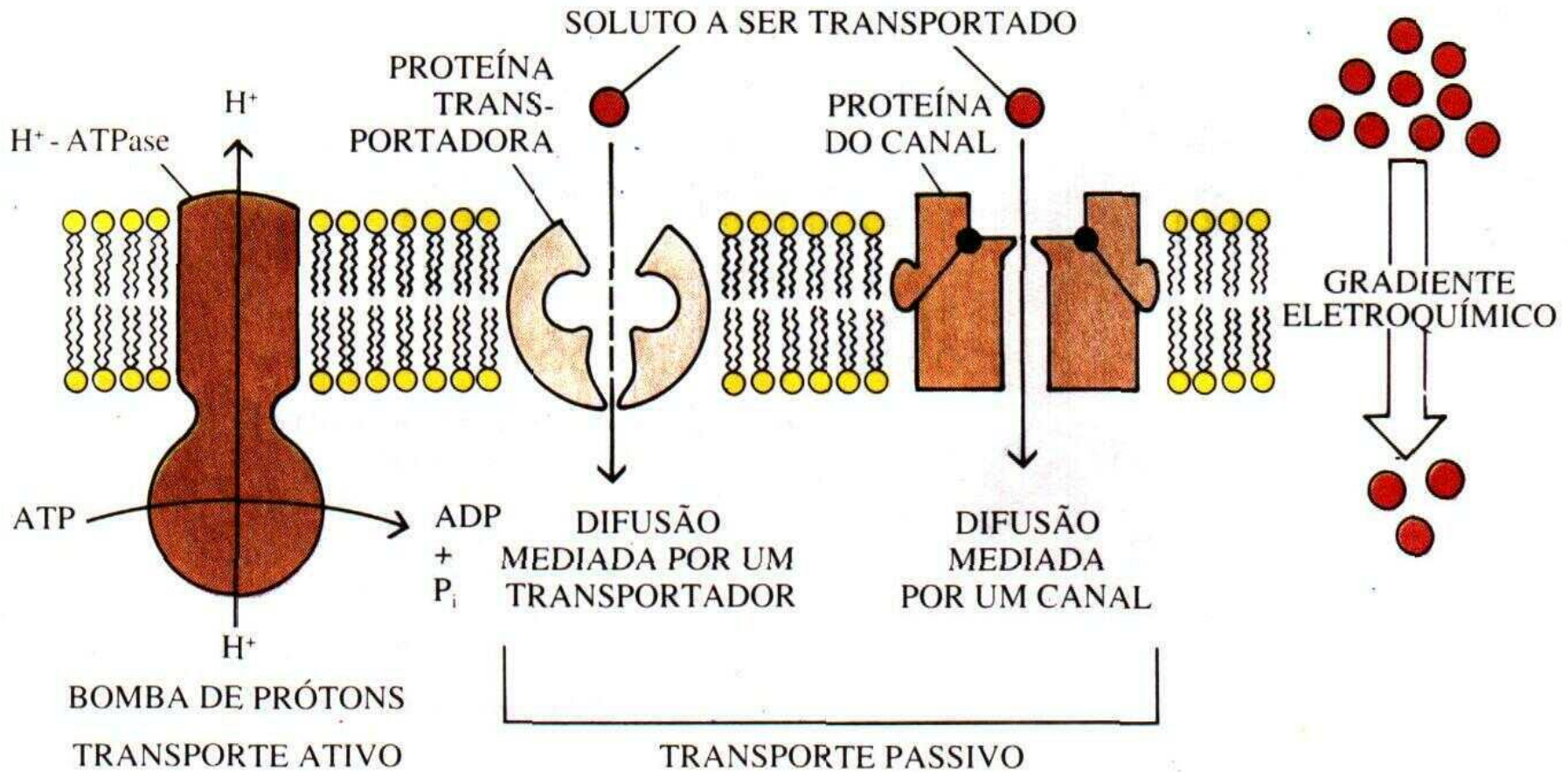
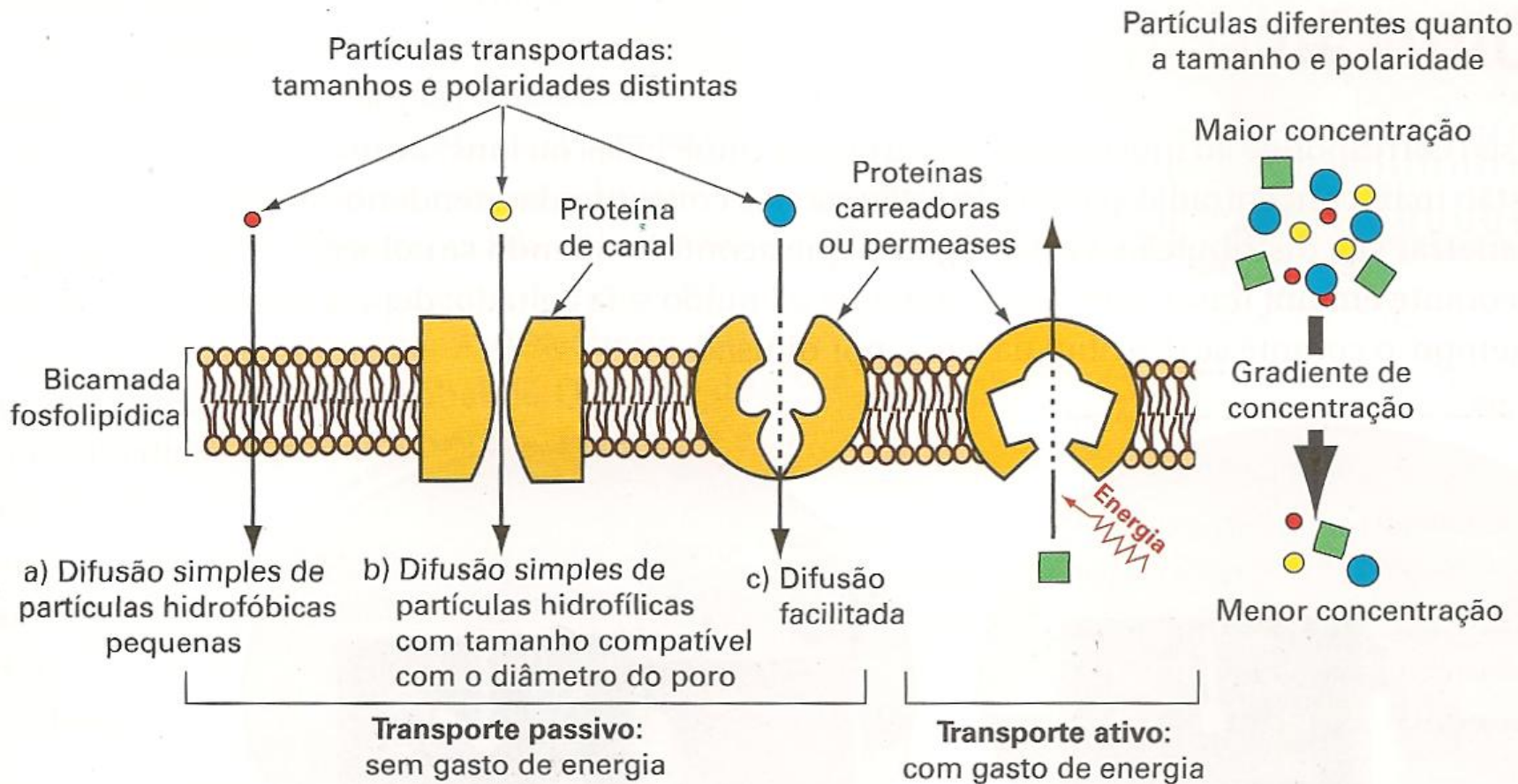


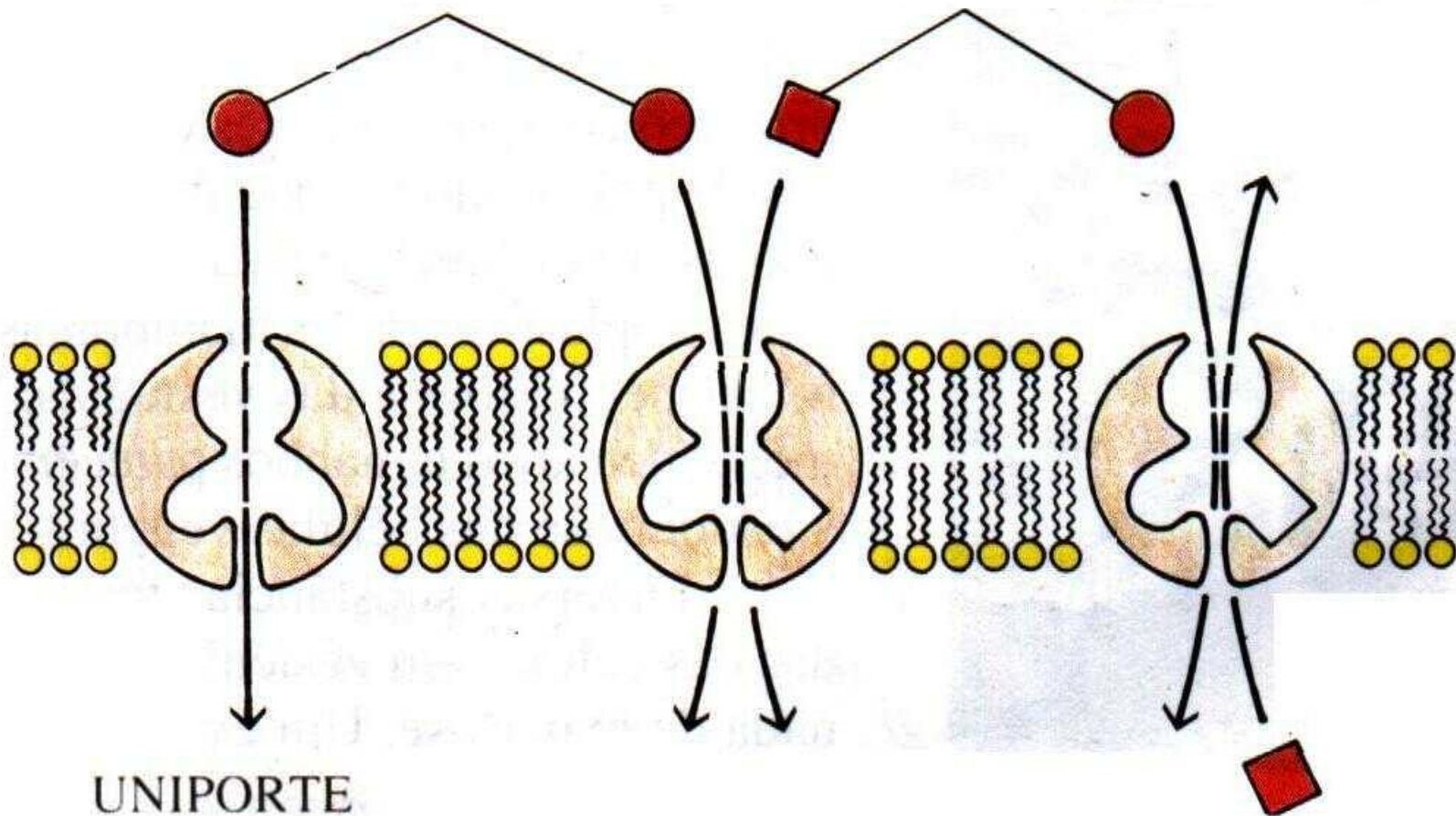
Diagrama ilustrando três grandes classes de proteínas de transporte: bombas, transportadores e proteínas de canal. A bomba de prótons (H^+ -ATPase) é ativada pela energia química da ligação do ATP. Este tipo de transporte é denominado de transporte ativo porque move solutos (aqui íons H^+) contra um gradiente de concentração. O transporte a favor de um gradiente de concentração ou gradiente eletroquímico por simples difusão ou por um canal, ou por difusão facilitada, é chamado de transporte passivo.



Esquema da passagem de partículas do soluto (moléculas ou íons) através da membrana plasmática. Mais adiante serão detalhados os mecanismos envolvidos (difusão simples, difusão facilitada e transporte ativo). (Cores-fantasia.)

MOLÉCULA TRANSPORTADA

ÍON CO-TRANSPORTADO



BICAMADA LIPÍDICA

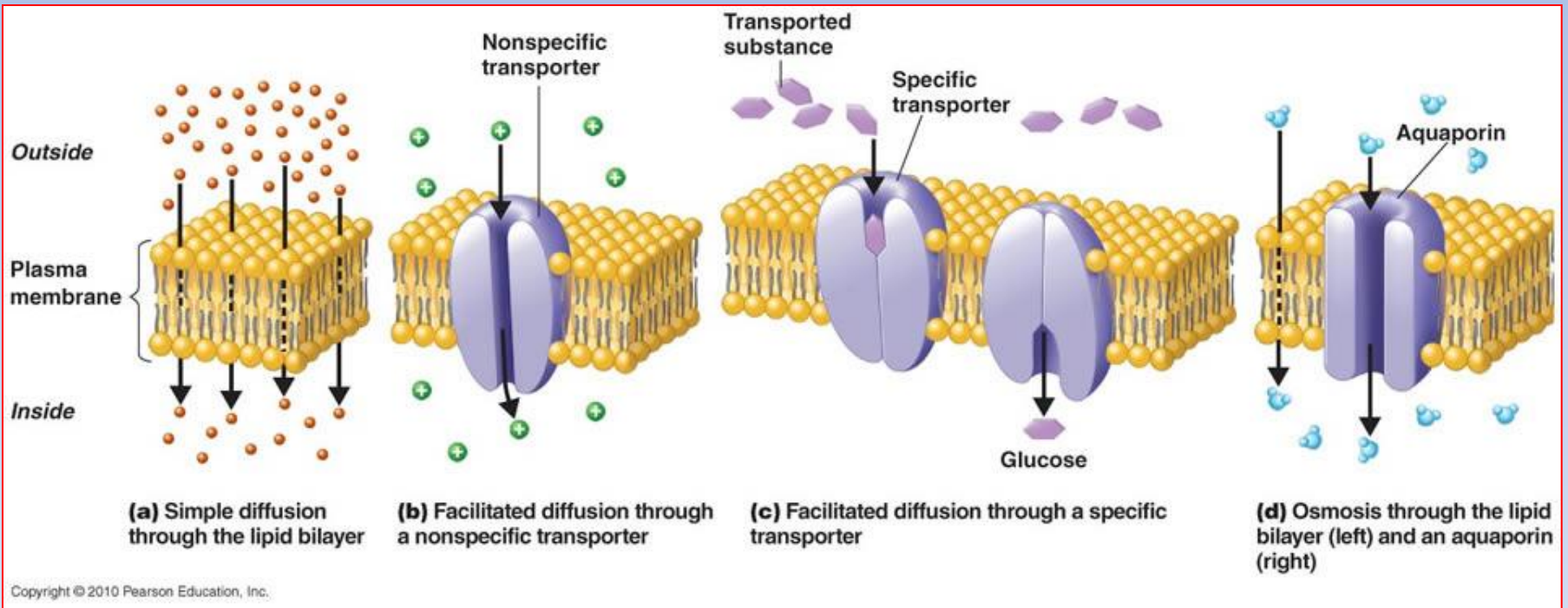
UNIPORTE

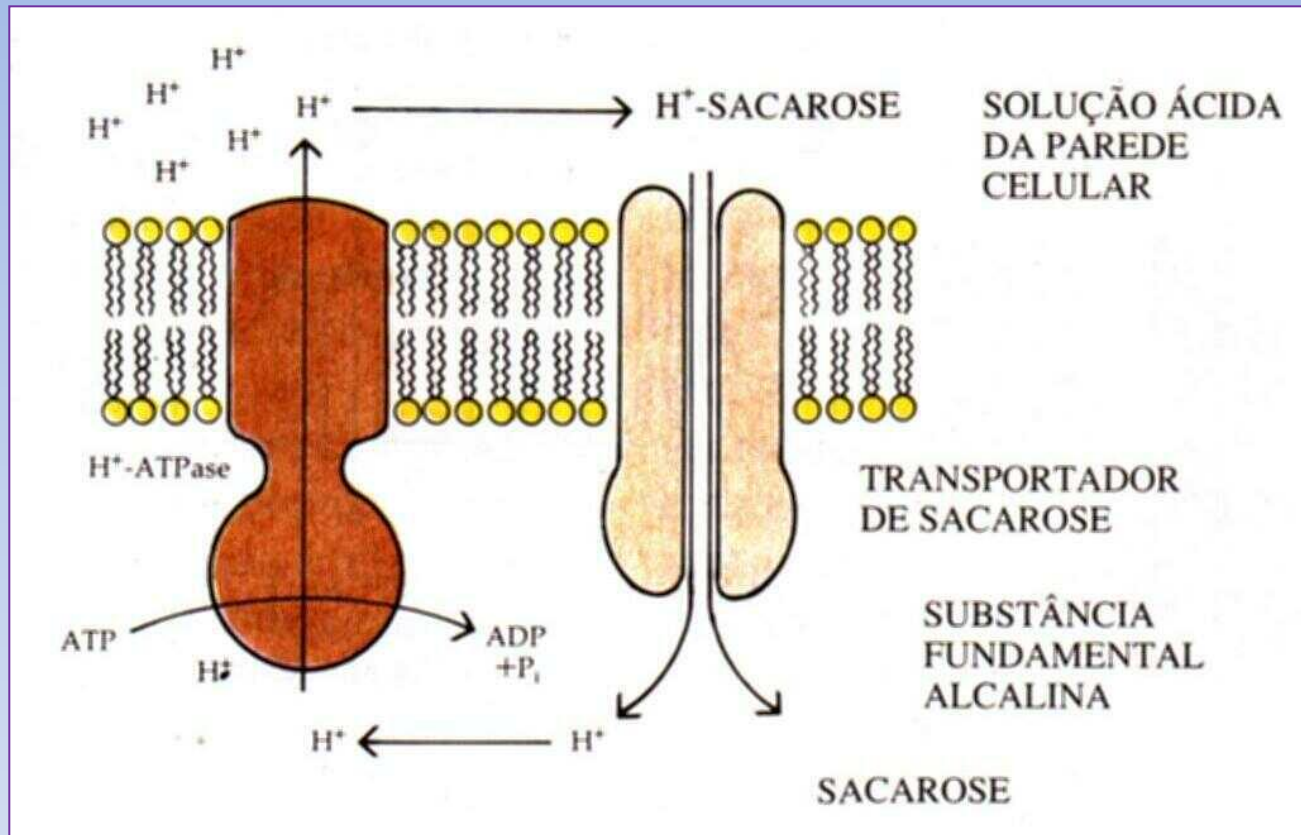
SIMPORTE

ANTIPORTE

SISTEMA DE CO-TRANSPORTE

Diagrama ilustrando como as proteínas transportadoras funcionam. A proteína transportadora uniporte apenas transfere o soluto através da membrana plasmática. No sistema de co-transporte, o movimento de um soluto depende do movimento simultâneo ou seqüencial de um segundo soluto, na mesma direção (simporte) ou na direção oposta (antiporte).

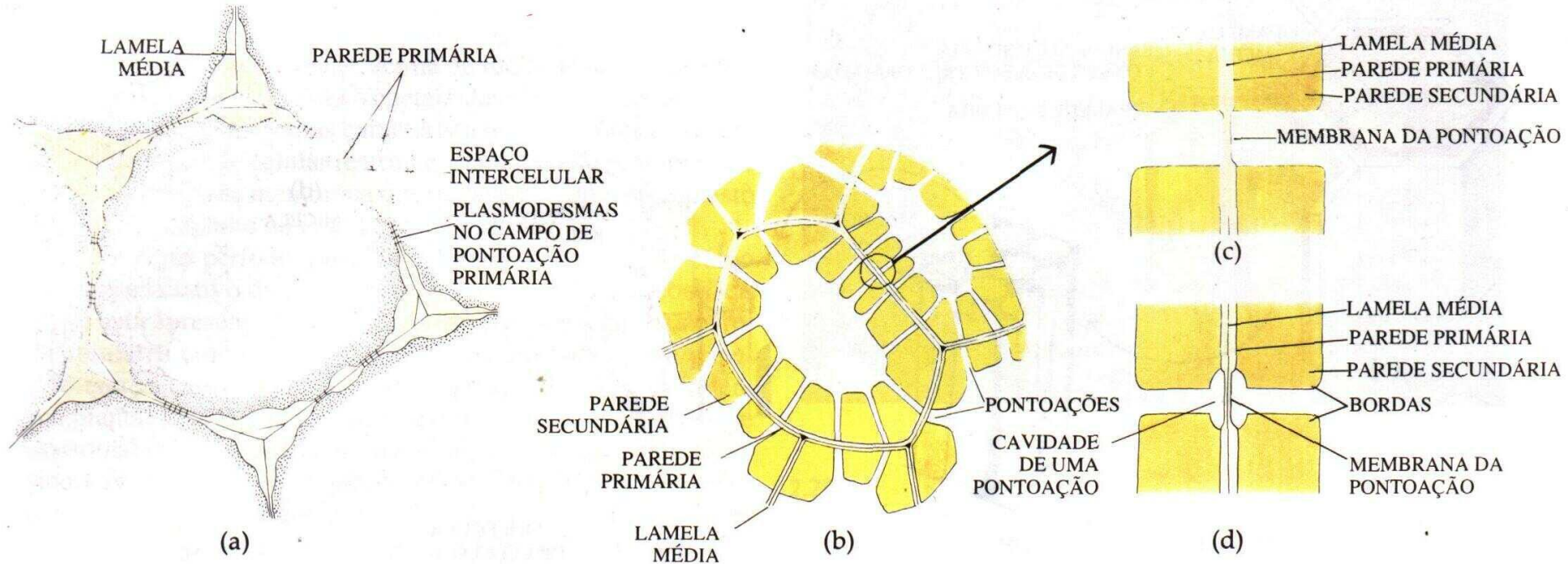




4.11

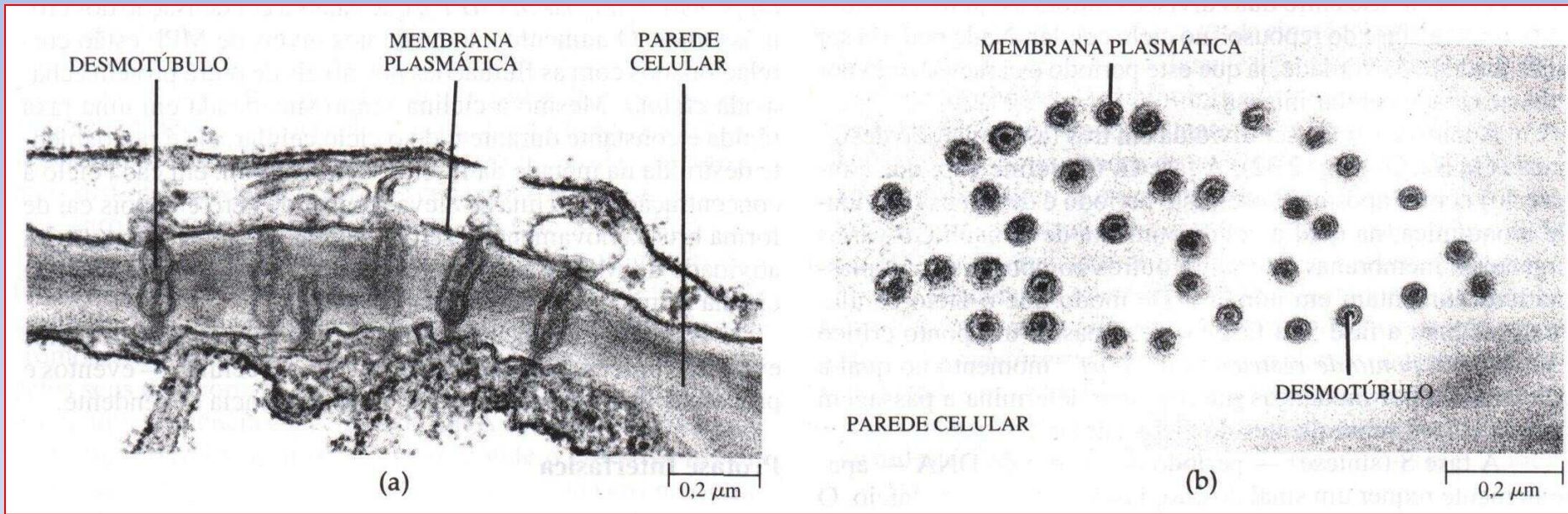
Transporte ativo primário e secundário. A bomba de prótons (H⁺-ATPase) gera uma força (transporte ativo primário), que é capaz de energizar a entrada de vários solutos de um lado para o outro da membrana (transporte ativo secundário). Nesta ilustração a sacarose está sendo co-transportada com íons H⁺ (simporte de H⁺ e sacarose) através da membrana do apoplasto (parede celular) para dentro do citoplasma.

O Transporte via Simplasto



2.28

Os campos de pontoação primária, pontoações e plasmodesmas. (a) Uma célula parenquimática com paredes primárias e campos de pontoação primária, as áreas delgadas nas paredes. Como apresentado aqui, os plasmodesmas geralmente atravessam a parede nestes campos de pontoação primária. (b) As células com paredes secundárias e numerosas pontoações simples. (c) Um par de pontoações simples. (d) Um par de pontoações areoladas.



2.31

Fotomicrografia eletrônica de plasmodesmas nas paredes das células de uma folha de milho (*Zea mays*), vista longitudinal (a) e transversal (b). Os plasmodesmas são canais estreitos delineados pela membrana plasmática que passam pela parede celular, e cada um é atravessado por um túbulo de retículo endoplasmático conhecido como desmotúbulo.

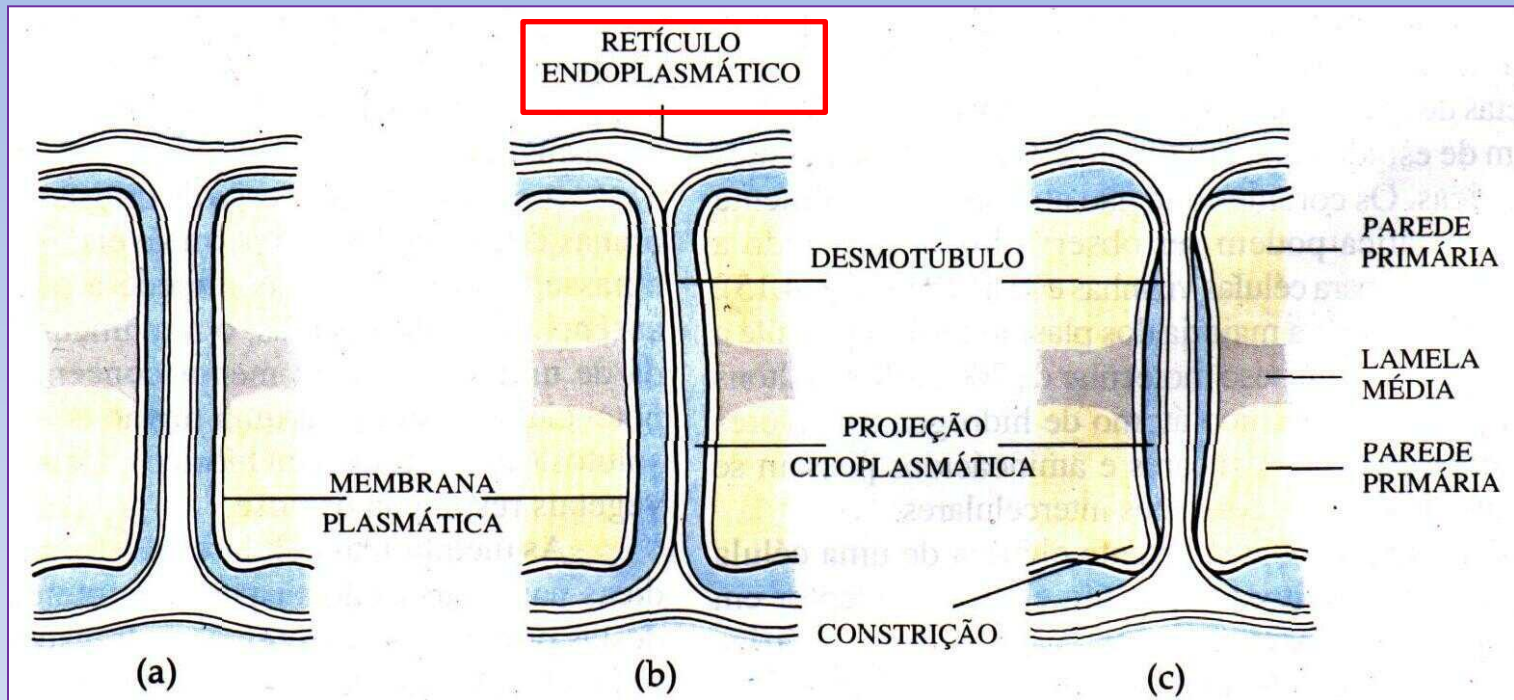


Diagrama ilustrando uma possível variação na estrutura dos plasmodesmas. (a) Tanto o desmotúbulo como a projeção citoplasmática entre o desmotúbulo e a membrana plasmática que recobre o canal do plasmodesma são caminhos abertos. (b) A projeção citoplasmática é aberta mas o desmotúbulo é fechado. (c) O desmotúbulo é aberto mas a projeção citoplasmática está fechada de ambos os lados por constrictões.

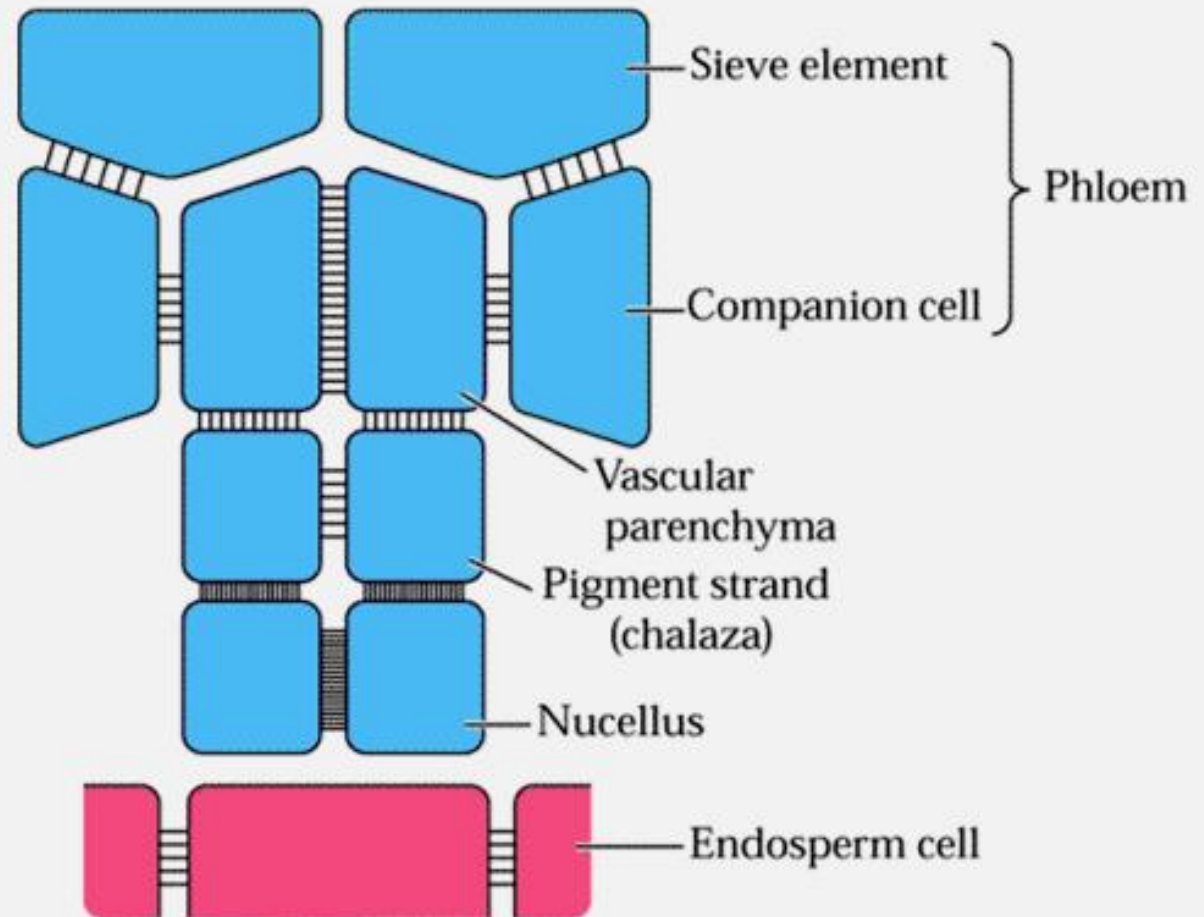


Figure 15.25

A plasmodesmogram shows the relative frequency of plasmodesmata between different cell types.

Table 15.3 Minor vein configuration and transport sugars in selected dicotyledons

Family ^a	Species	Common name	Plasmodesmal frequency ^b	Sugar ^c
Type 1 (open)^d				
Oleaceae	<i>Fraxinus ornus</i>	Ash	61	RSOs + mannitol
	<i>Syringa vulgaris</i>	Lilac	55	RSOs + mannitol
Cucurbitaceae	<i>Cucurbita pepo</i>	Pumpkin	48	RSOs
Lamiaceae	<i>Coleus blumei</i>	Coleus	45	RSOs
Vitaceae	<i>Vitis vinifera</i>	Grape	31	Sucrose
Magnoliaceae	<i>Liriodendron tulipifera</i>	Tulip tree	24	Sucrose
Salicaceae	<i>Salix babylonica</i>	Weeping willow	14	Sucrose
Type 1-2a (intermediate)				
Ericaceae	<i>Rhododendron caucasicum</i>	Rhododendron	8.1	RSOs
Malvaceae	<i>Gossypium hirsutum</i>	Cotton	6.2	Sucrose
Euphorbiaceae	<i>Ricinus communis</i>	Castor bean	4.1	Sucrose
Type 2 (closed)^e				
Type 2a (closed primitive)^f				
Solanaceae	<i>Solanum tuberosum</i>	Potato	0.12	Sucrose
	<i>Nicotiana tabacum</i>	Tobacco	0.08	Sucrose
Chenopodiaceae	<i>Beta vulgaris</i>	Beet	0.06	Sucrose
Type 2b (closed advanced)^g				
Fabaceae	<i>Pisum sativum</i>	Pea	0.08	Sucrose
Asteraceae	<i>Xanthium strumarium</i>	Cocklebur	0.06	Sucrose
	<i>Helianthus annuus</i>	Sunflower	0.06	Sucrose
	<i>Lactuca sativa</i>	Lettuce	0.03	Sucrose

^aWith rare exceptions, all species within a family are of the same type.

^bThe number of plasmodesmata per square micrometer between the companion cells and bundle sheath cells.

^cAll species translocate significant amounts of sucrose.

^dNumerous plasmodesmata between companion cells and minor vein bundle sheath cells. About 80% of the Type 1 species are woody species. ^eVery few plasmodesmata between companion cells and minor vein bundle sheath cells. Herbaceous species make up about 80% of Type 2 species.

^fCompanion cell walls are not invaginated.

^gCompanion cell walls are invaginated.

bundle sheath cell = Células da bainha do feixe
RSOs = pequenos oligossacarídeos

Potencial de Membrana

A origem do potencial de membrana é a distribuição assimétrica de íons, especialmente de Na^+ , K^+ , Cl^- e HPO_4^{--} .

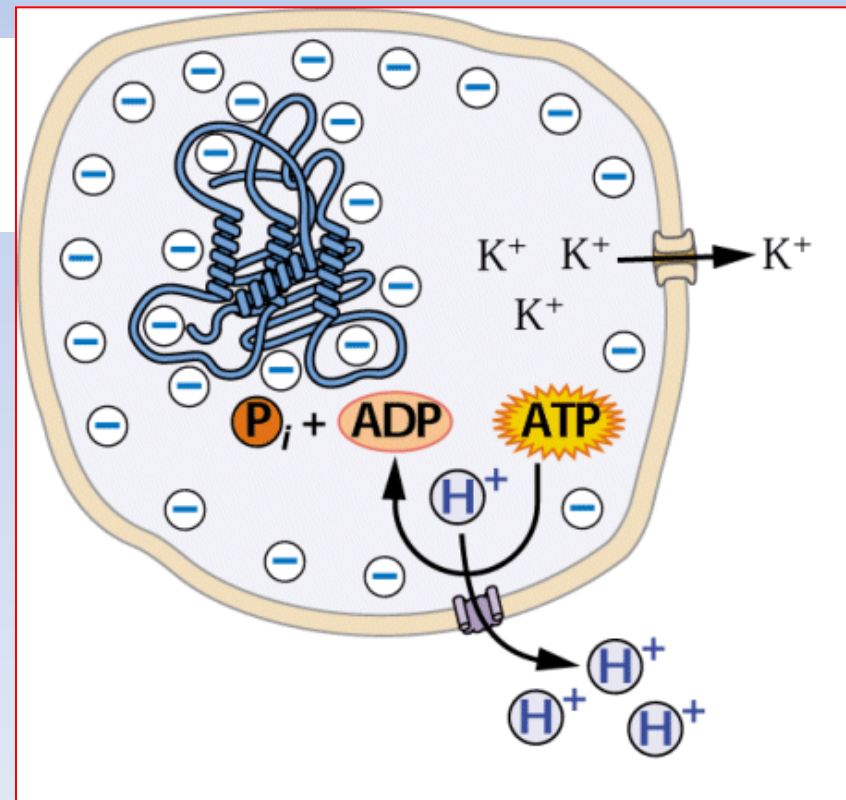
Potencial de Repouso: Tem sua origem em um mecanismo simples, de alternância entre o transporte ativo e o transporte passivo de pequenos íons.

Potencial de Ação: É uma variação brusca do potencial de membrana, provocada por estímulos externos.

Vários estímulos podem deflagrar o potencial de ação:

Químicos, elétricos, eletromagnéticos, e até mecânicos.

Há células especiais, auto-excitáveis, que geram ritmicamente o potencial de ação





(a)



(b)

29.25

Tigmonastia na planta sensitiva (*Mimosa pudica*).
 (a) Posição normal de folhas e folíolos. As respostas ao toque (b) resultam de mudanças na pressão de turgor em certas células nos espessamentos (pulvinulos) na base dos folíolos. O estímulo de um único folíolo é suficiente para a ocorrência da resposta (b).

Fig. 31.53. Method of measuring the action potentials in the petioles of *Mimosa pudica*. The microelectrode is electrically connected with the inside of the sieve tube (see Fig. 30.6) via the stylet of an aphid, which has been excised by a laser beam. The microelectrode is short-circuited, via the electrolyte solution, to calibrate the electrometer. (After Eschrich 1989)

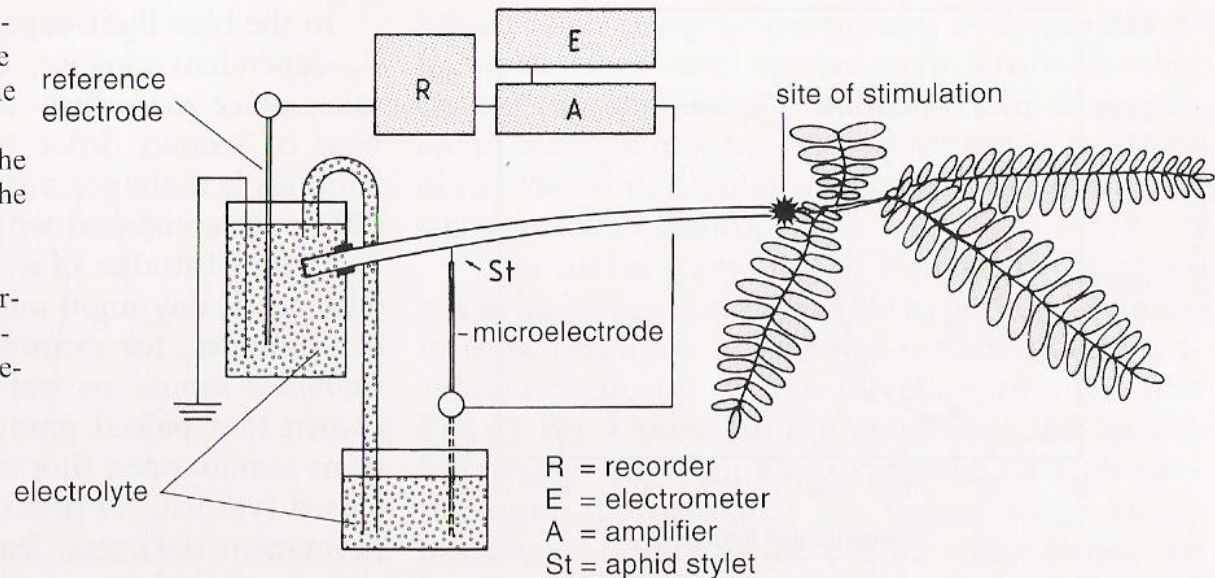
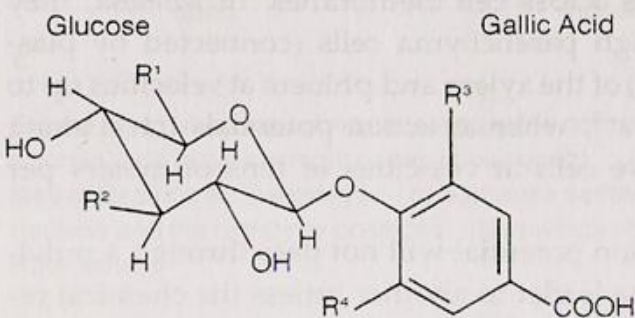


Table 19-1 Molecular Structure of Several Turgorins along with the Minimum Concentration Required to Produce an Effect.

	Turgorin	Structure				Minimum Conc [mol/L]
		R ¹	R ²	R ³	R ⁴	
 <p>Glucose</p> <p>Gallic Acid</p>	PLMF 1	CH ₂ OSO ₃ H	OH	OH	OH	2.33×10^{-7}
	PLMF 2	CH ₂ OSO ₃ H	OSO ₃ H	OH	OH	1.96×10^{-7}
	S-PLMF 2	CH ₂ OSO ₃ H	OH	OH	H	2.42×10^{-6}
	M-LMF 5	COOH	OH	OH	OH	2.75×10^{-6}
	PLMF-synth	CH ₂ OSO ₃ H	OH	H	H	2.51×10^{-5}
	LMF-synth	COOH	OH	H	H	1.57×10^{-3}

Source: Schildknecht (1986).

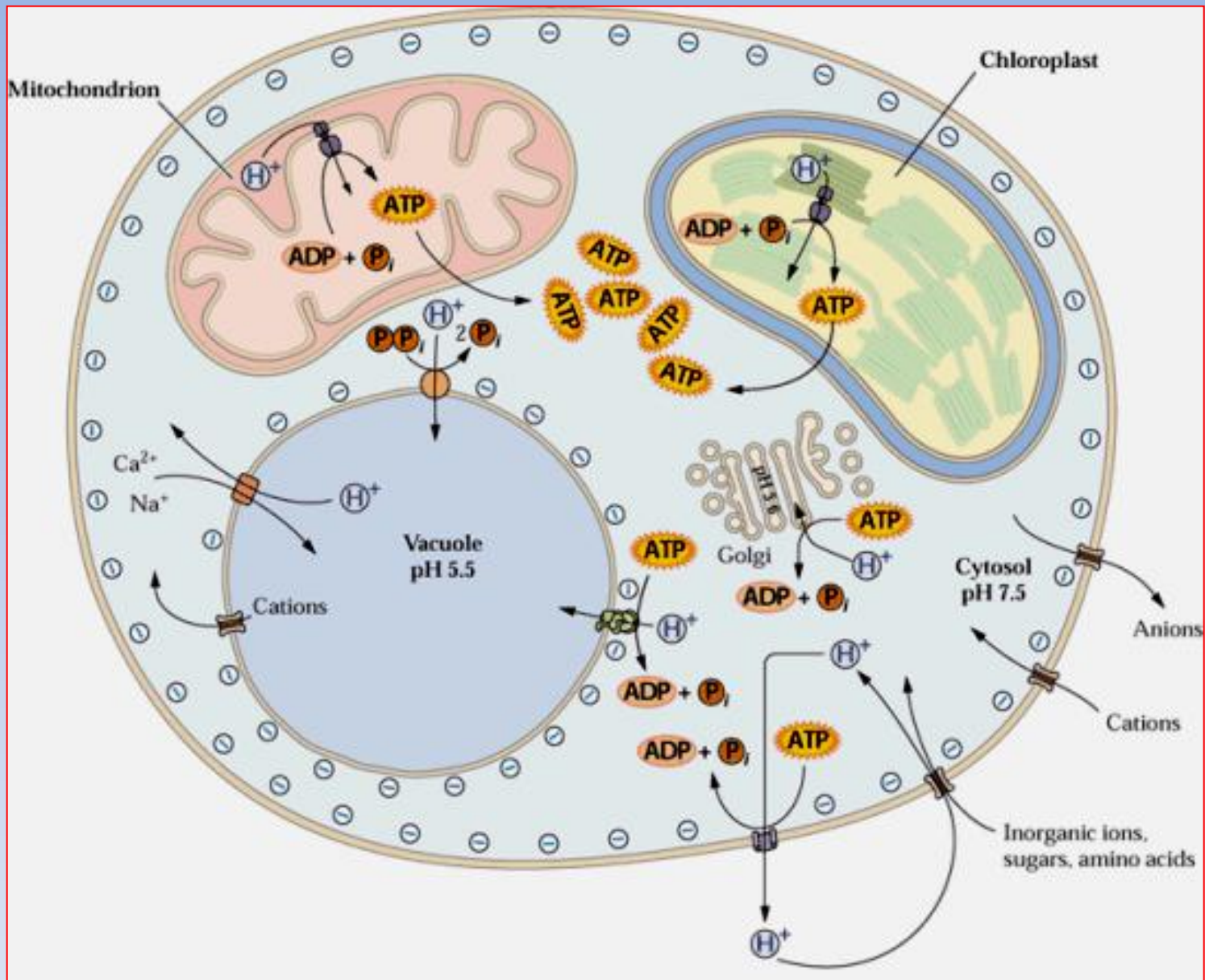
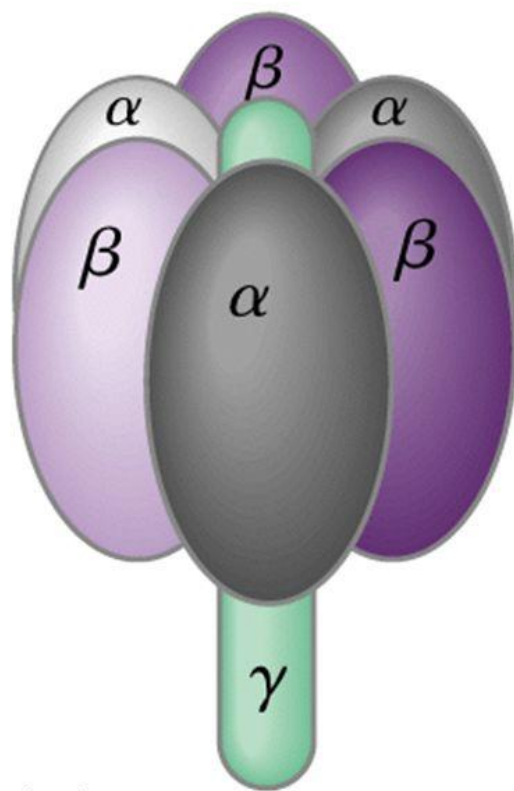
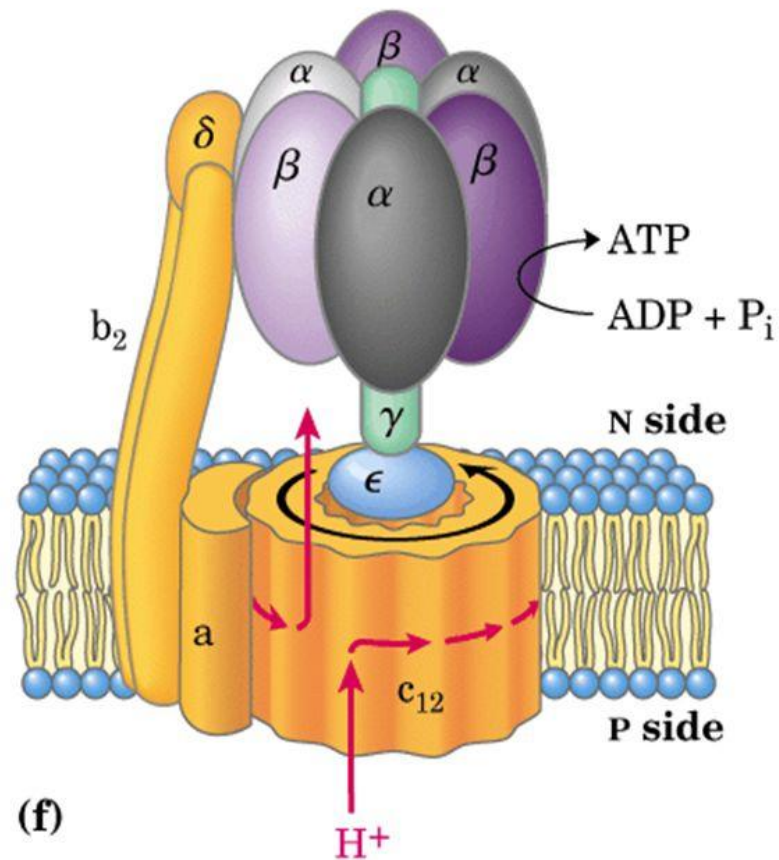


Figure 3.1
 Overview of chemiosmotic processes in an idealized plant cell.

Complexo ATP sintase compreende dois componentes: cada componente é constituído de várias cadeias polipeptídicas. Uma porção, esférica, chamada de fator de acoplamento 1 (F_1) que contém os sítios de síntese de ATP. A segunda porção fica embebida na membrana interna mitocondrial interna, constituindo um canal para a entrada de prótons (F_o) assim chamado porque contém um sítio de ligação para a oligomicina, um inibidor da ATP sintase.



(a)



(f)

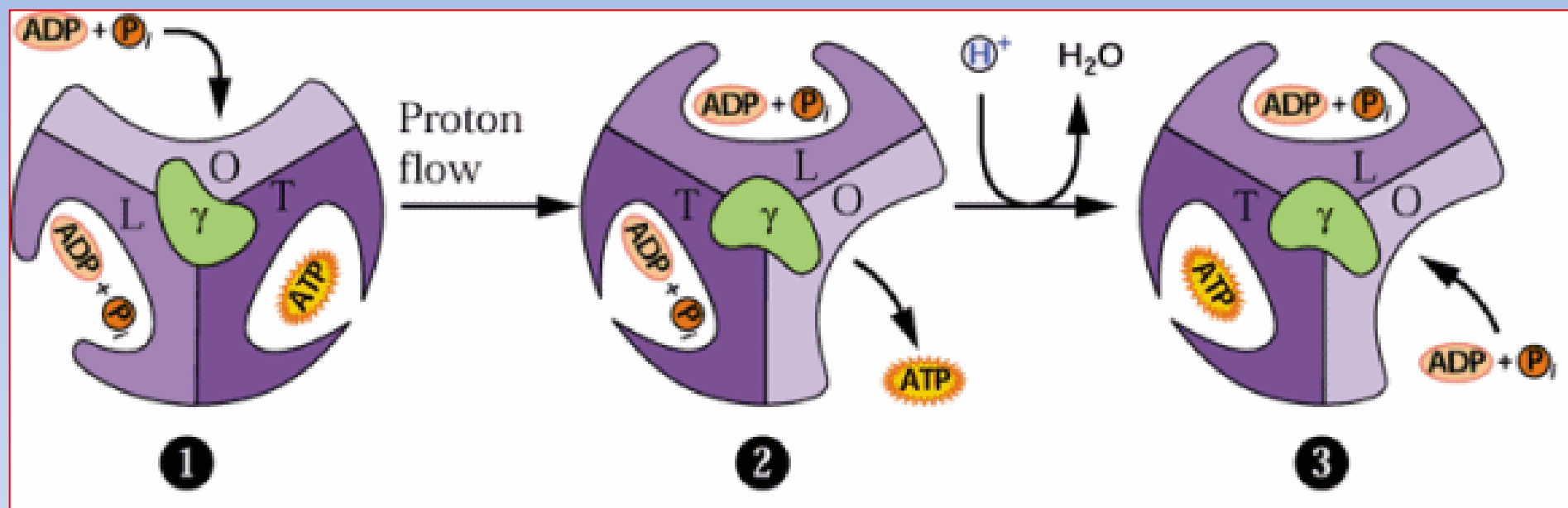
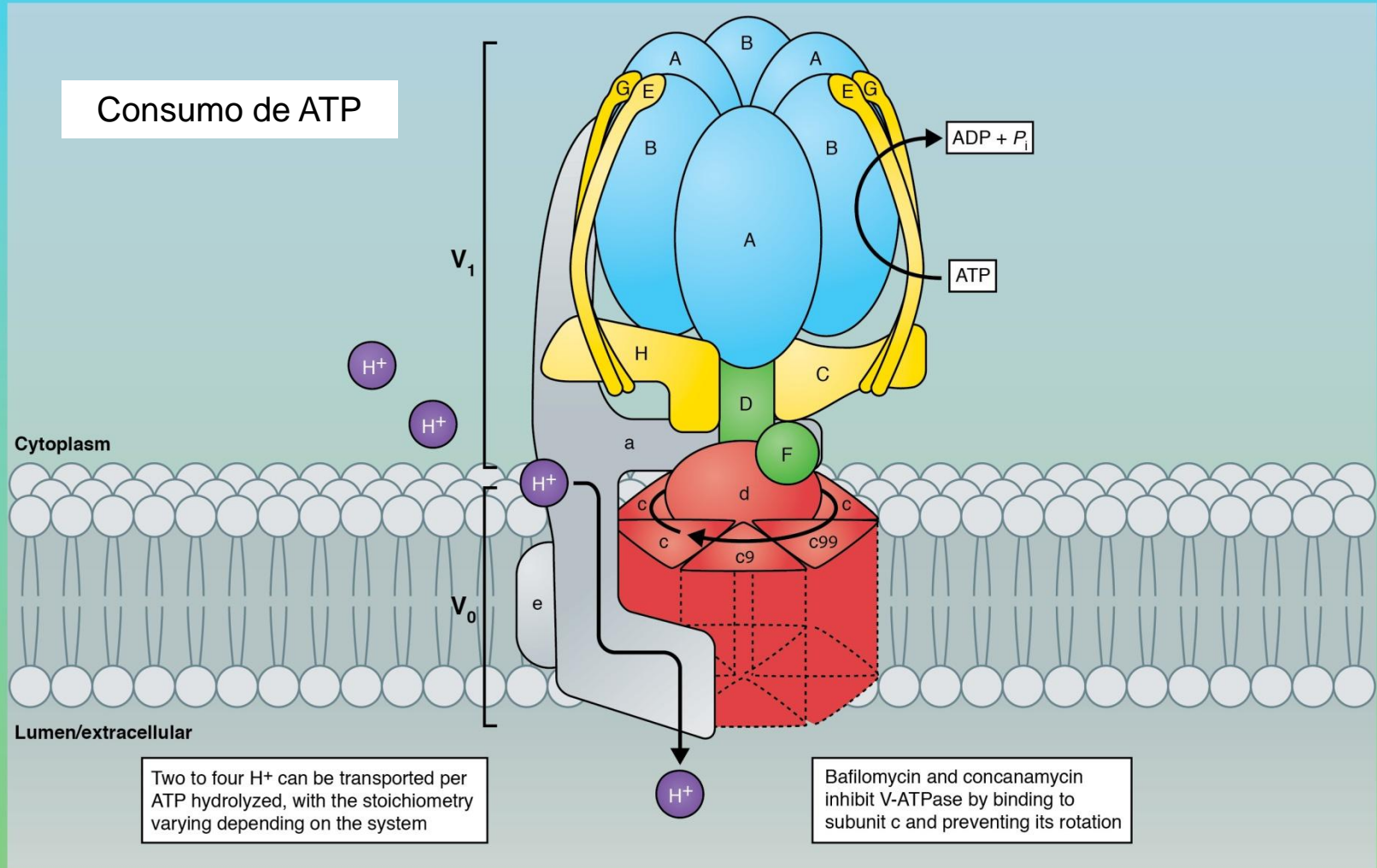


Figure 3.4

Model for the synthesis of ATP by an F-type H⁺-pumping ATPase.

Structure and subunit stoichiometry of V-ATPase



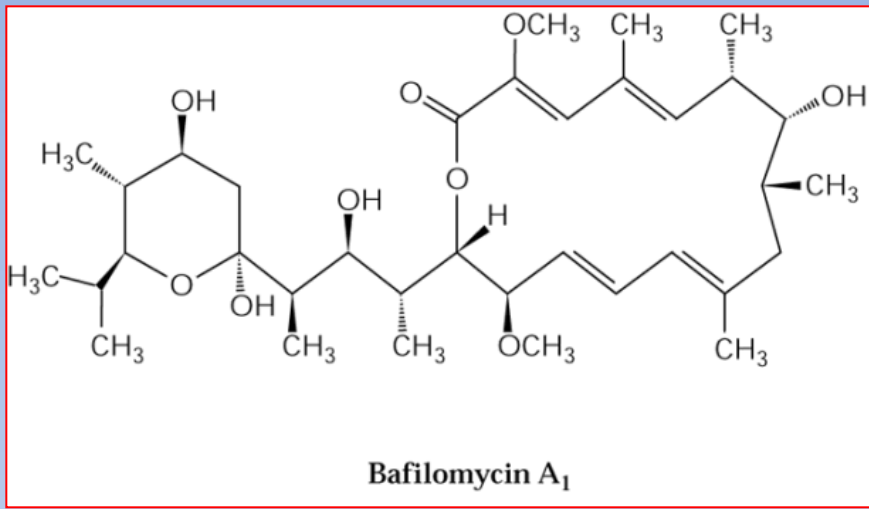
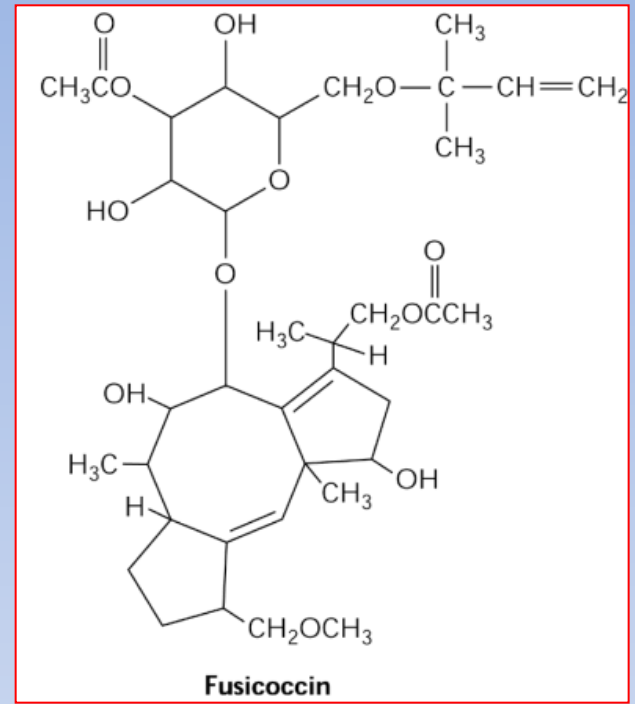
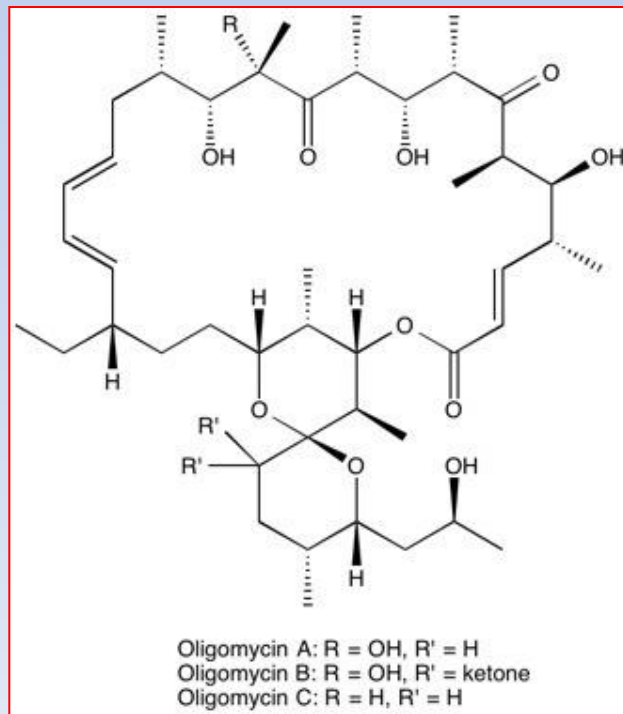


Figure 3.12
 Structure of bafilomycin A₁, a toxin produced by *Streptomyces* species that specifically inhibits the V-type H⁺-ATPase.



Fusicoccina – Toxina produzida por um fungo e que estimula a H⁺-ATPase



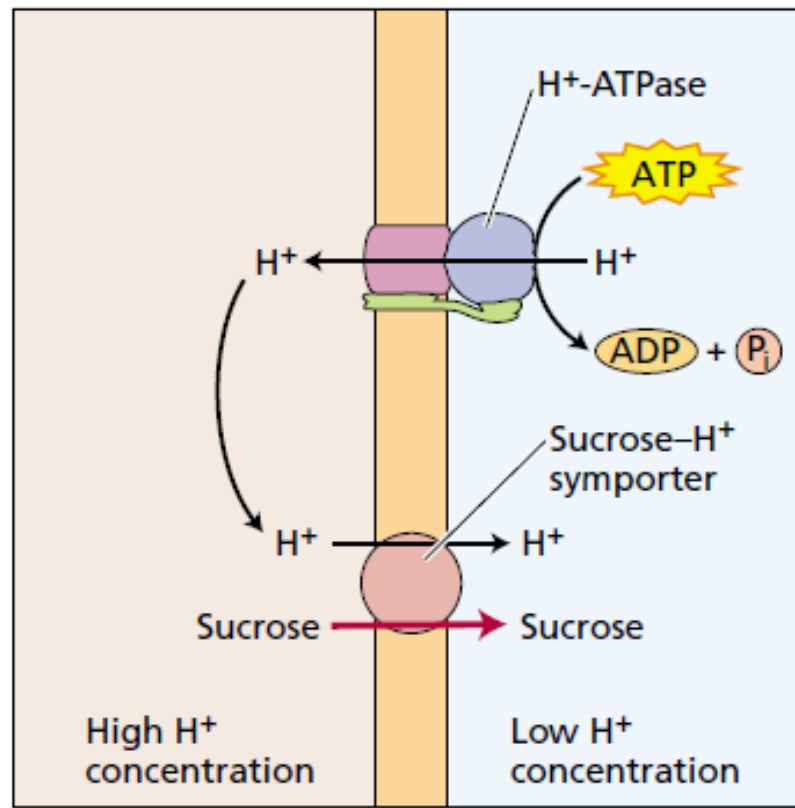
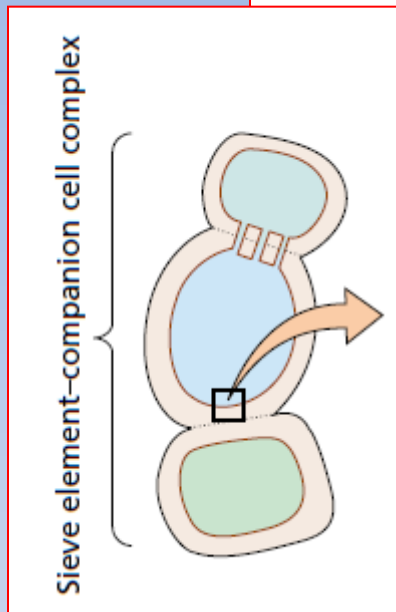
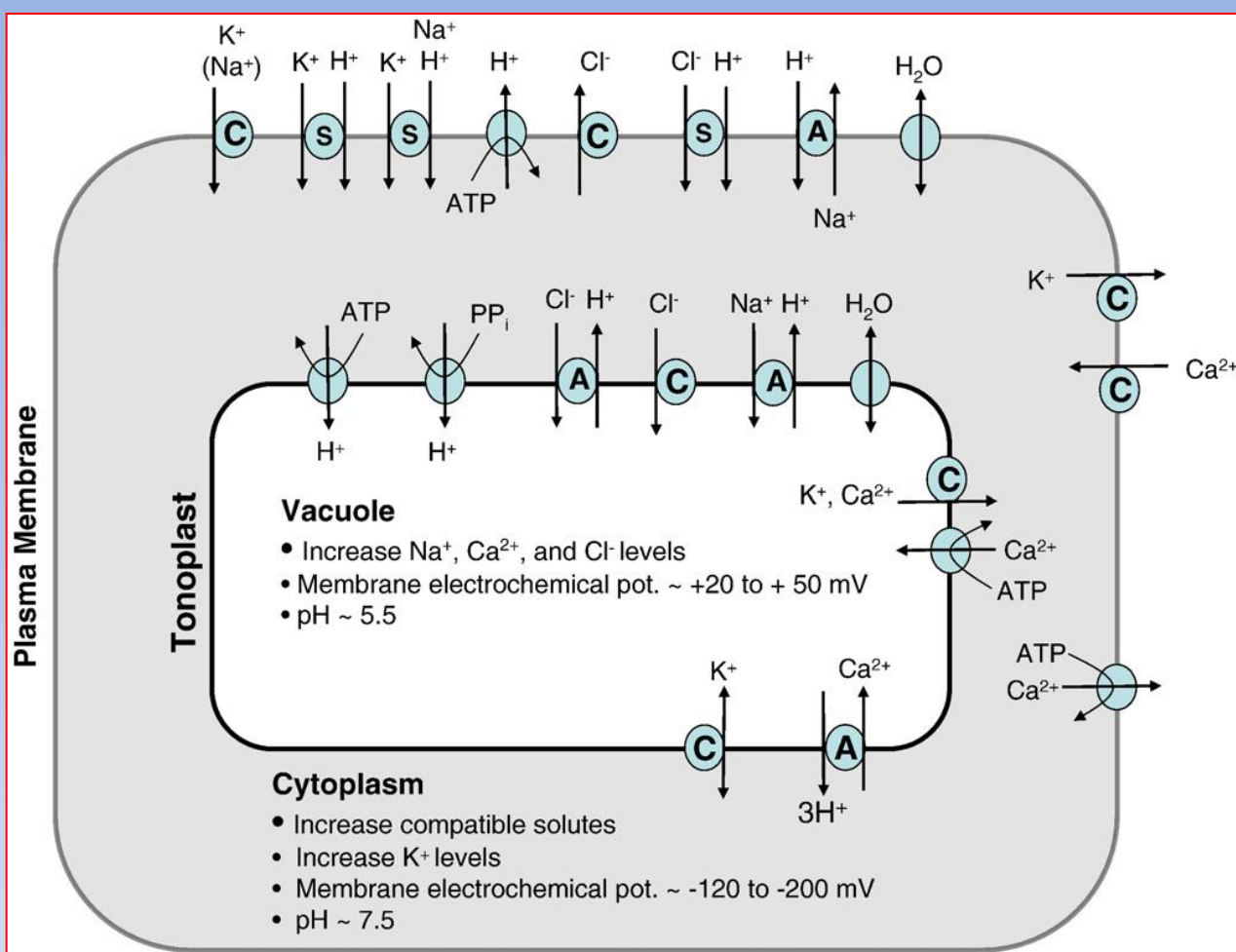


FIGURE 10.16 ATP-dependent sucrose transport in sieve element loading. In the cotransport model of sucrose loading into the symplast of the sieve element-companion cell complex, the plasma membrane ATPase pumps protons out of the cell into the apoplast, establishing a high proton concentration there. The energy in this proton gradient is then used to drive the transport of sucrose into the symplast of the sieve element-companion cell complex through a sucrose-H⁺ symporter.

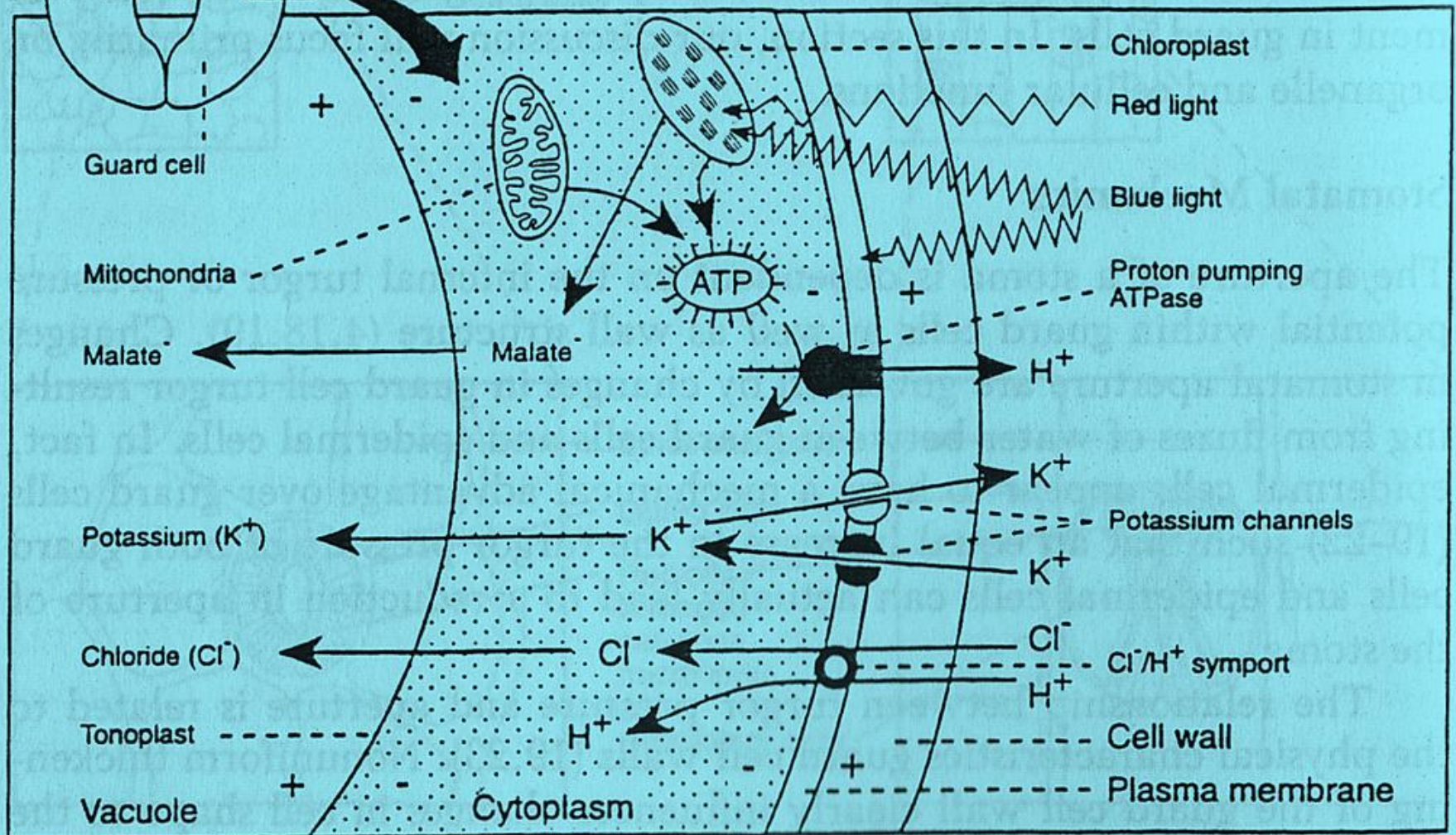


Ajuste Osmótico em Plantas de Ambientes Marinhos



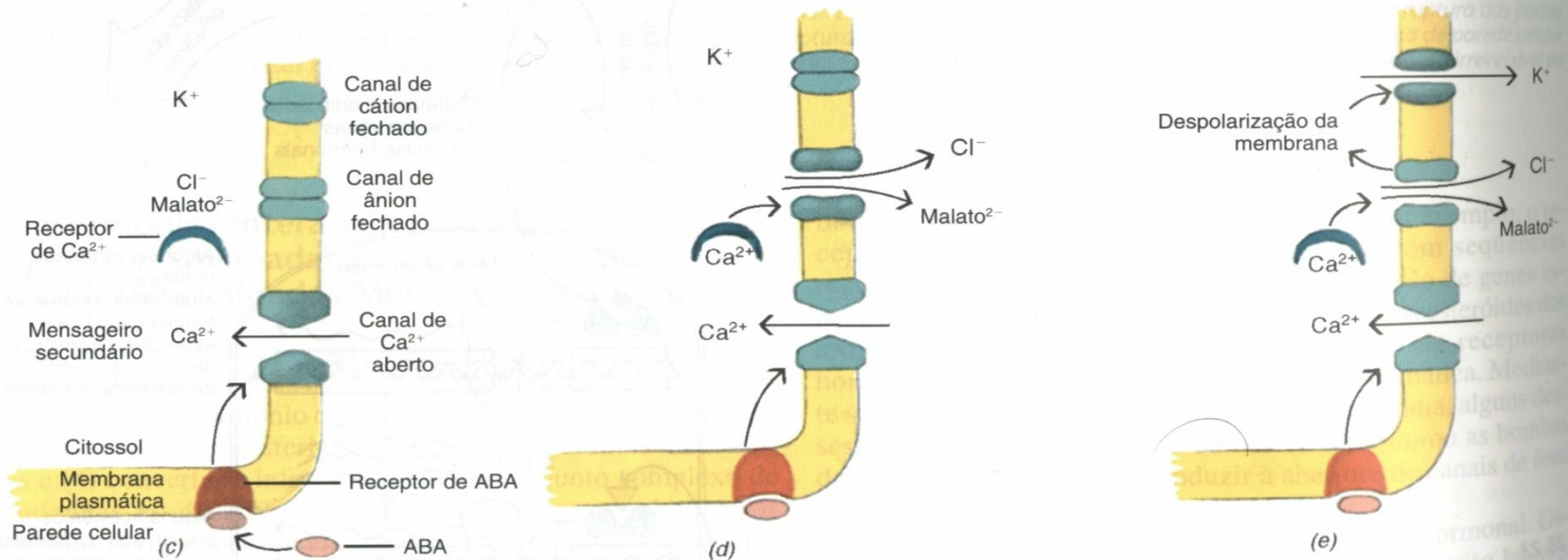
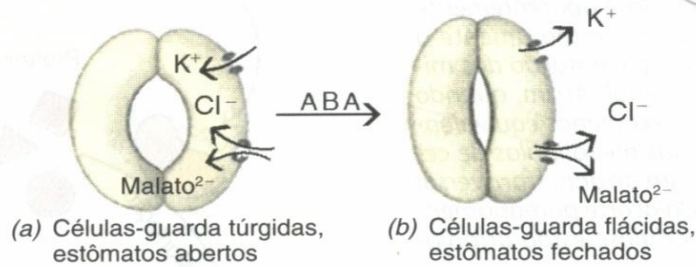
Fig. 4. Ion transport processes used in plants to achieve osmotic homeostasis.

Abertura estomática em plantas C_3 , C_4 e $CAM=C_3$



O Receptor para a Luz Azul nas Células Guardas é a Zeaxantina (uma xantofila)

Fechamento estomático



28.24

Regulação do movimento dos estômatos. (a) A pressão de turgor causada pela alta concentração de solutos nas células-guarda que bordejam o poro estomático mantém o poro aberto. (b) A liberação de solutos em resposta ao ABA reduz a pressão de turgor nas células-guarda, resultando no fechamento do poro estomático. A seqüência de eventos que conduz ao fechamento dos estômatos mediado por ABA envolve canais de íons através da membrana plasmática das células. Nesse modelo, (c) a ligação do ABA ao seu receptor na membrana plasmática causa a abertura dos canais de Ca^{2+} . (d) A liberação de Ca^{2+} dentro do citossol age como um mensageiro secundário para abrir canais de ânions através dos quais os íons Cl^- e o malato $^{2-}$ difundem-se do citossol para a parede celular. (e) A queda resultante no potencial elétrico (despolarização da membrana) através da membrana plasmática abre os canais de K^+ e permite a liberação de K^+ dentro da parede celular. O fluxo de solutos do citossol para a parede celular resulta num decréscimo na pressão de turgor nas células-guarda, causando o fechamento do estômato.

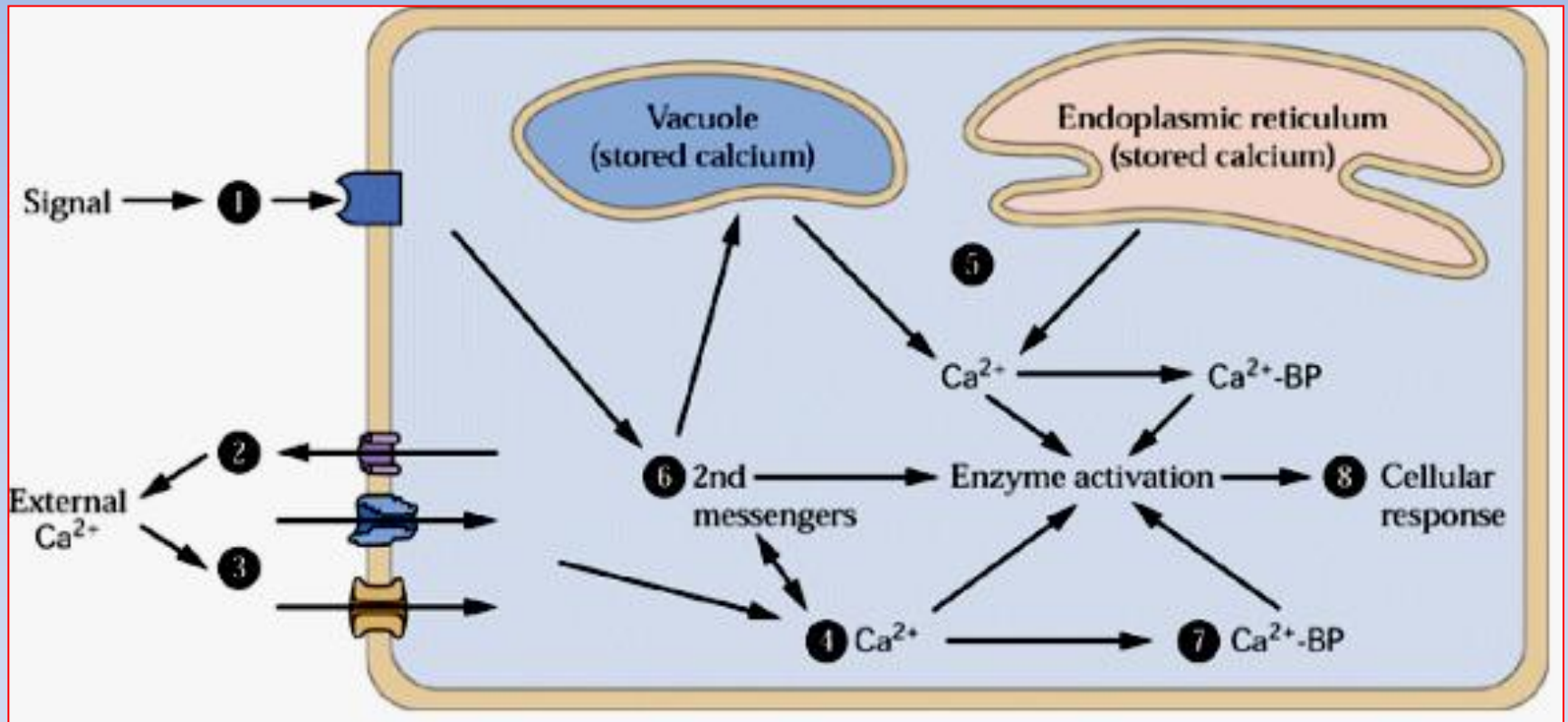


Figure 3.42

Calcium-based signal transduction in a typical plant cell.