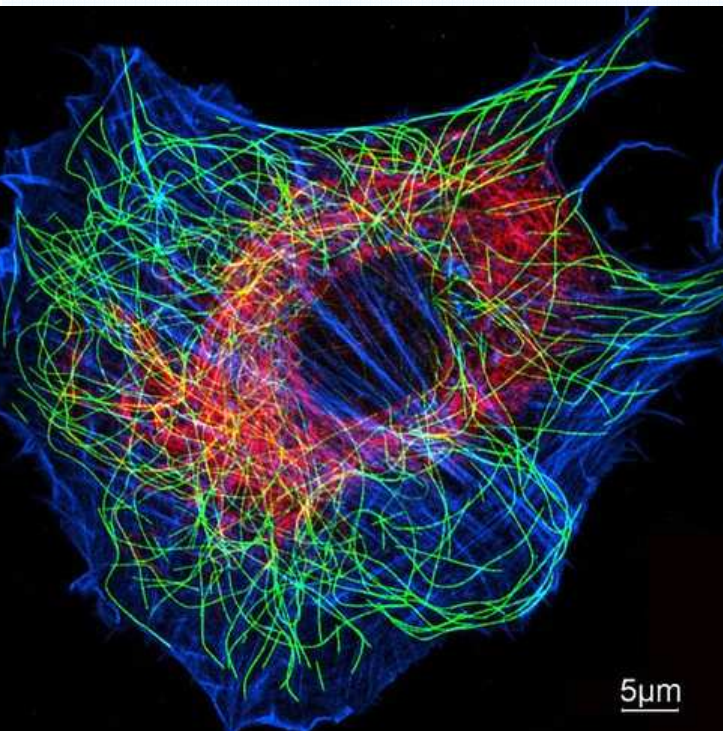


10

Orgánulos celulares



1. EL CITOPLASMA CONTIENE EL CITOESQUELETO

El citoesqueleto controla la forma y el movimiento celular

Los microfilamentos están formados por actina

Los filamentos intermedios tienen función estructural

2. EL CENTROSOMA ES EL CENTRO ORGANIZADOR DE MICROTÚBULOS

Los microtúbulos pueden ser lábiles o fijos

Los centriolos originan cilios y flagelos

3. HAY ESTRUCTURAS CELULARES SIN MEMBRANA

Los ribosomas fabrican proteínas

Las inclusiones contienen diversas sustancias

4. HAY UN SISTEMA DE ENDOMEMBRANAS

El RE es el lugar de síntesis de lípidos y proteínas

El aparato de Golgi completa y segrega los productos celulares

Los lisosomas contienen enzimas hidrolíticas

Las vacuolas desempeñan distintas funciones

Los peroxisomas participan en reacciones oxidativas

DÓNDE BUSCAR INFORMACIÓN



Bibliografía y páginas web

- Meigas Pacheco, M. et al. 2008. Atlas de Histología Animal y vegetal. Universidad de Vigo
<http://mmegias.webs.uvigo.es/5-celulas/1-introduccion.php>
- El mundo de la biología. 2008. Lisosomas
<http://elmundodelabiologa.blogspot.com.es/2008/05/los-lisosomas-su-estructura-funciones-y.html>
- Farabee_M.J. 2007. Cell organization
www2.estrellamountain.edu/faculty/farabee/biobk/BioBookCELL2.html
- Rajagopall. 2012. Citoskeleto.
<http://oregonstate.edu/instruction/bi314/fall12/cytoskel.html>
- Schnek, A. y Massarini, A. 2008. Curtis. Biología. 7ª ed. México: Médica Panamericana.
<http://www.curtisbiologia.com/p1855>
-
-



Noticias curiosas

OBJETIVOS

1. Razonar la necesidad de un citoesqueleto que de forma y controle los movimientos de la célula eucariota
2. Enumerar los diferentes elementos que constituyen el citoesqueleto y las diferentes funciones que realiza cada uno
3. Distinguir los orgánulos celulares y conocer su estructura interna
4. Relacionar las funciones de los diferentes orgánulos, para entender cómo se desenvuelve en conjunto la vida de la célula
5. En particular, explicar cómo funciona el sistema de membranas retículo endoplasmático - aparato de Golgi en la fabricación y exportación de productos celulares

CONCEPTOS CLAVE

actina, 6
aparato de Golgi, 16
autofágica, 19
axonema, 10
cara cis, 16
cara trans, 16
catalasa, 20
centriolo, 8
centrosoma, 8
cilio, 9
cisternas, 16
citoesqueleto, 6
citoplasma, 5
citosol, 5
COM, 8
corpúsculo basal, 10
cuerpos residuales, 19
desmosoma, 7
detoxificación, 14
dictiosoma, 16
dineína, 10

endomembrana, 13
endosoma, 18
filamentos intermedios, 6
flagelo, 9
fotorrespiración, 21
glioxisoma, 21
glucogenólisis, 15
glucolisis, 5
glucosilación, 16
heterofagia, 19
hialoplasma, 5
hidrolasa, 18
huso acromático, 9
inclusiones, 13
kinetosoma, 10
lisosoma, 17
microfilamento, 6
microtúbulo, 6
microvellosidad, 7
miosina, 6
neurofilamento, 7

nexina, 9, 10
oxidasa, 19
peroxisoma, 19
plegamiento, 16
polirribosoma, 12
pseudópodos, 7
queratina, 7
REL, 14
RER, 14
retículo endoplasmático, 14
retículo sarcoplásmico, 15
ribosoma, 11
sáculo, 16
(vesícula) secreción, 17
tonoplasto, 19
(vesícula) transición, 17
(vesícula) transporte, 17
tubulina, 8
turgencia, 19
vacuola, 19

10.1 EL CITOPLASMA CONTIENE EL CITOESQUELETO

El interior celular, que ocupa el espacio situado entre la membrana plasmática y la envoltura nuclear, recibe el nombre de **citoplasma**; está constituido por una solución líquida denominada **hialoplasma** o **citósol** en cuyo seno se encuentran dispersas diversas estructuras conocidas como **orgánulos celulares**, que pueden o no estar delimitados por membranas.

El citósol es un medio acuoso con 85% de agua en el cual hay disueltas una gran cantidad de moléculas formando una dispersión coloidal, entre las que destacan un gran número de enzimas. En el citósol tienen lugar procesos fundamentales para la vida de la célula, como la síntesis (Tema 14), plegamiento y degradación de muchas proteínas, asimismo cabe señalar que importantes rutas metabólicas transcurren total -como la **glucólisis** (Tema 17)- o parcialmente en el citósol.

El citoesqueleto controla la forma y el movimiento celular

Todas las células eucariotas tienen un **citoesqueleto** formado por un conjunto de filamentos proteicos de diferente composición y grosor que se extiende por todo el citoplasma, formando estructuras y redes más o menos complejas. Funcionan como unidades estructurales que son responsables del mantenimiento de la forma celular, de la posición y desplazamiento de orgánulos y del movimiento celular. Los filamentos están interconectados por proteínas motoras accesorias de modo que pueden interaccionar entre sí y unirse a los orgánulos y a la membrana plasmática.

El citoesqueleto consta de hasta 3 tipos diferentes de filamentos proteicos que, de menor a mayor grosor son: **microfilamentos** de actina (7 nm de grosor), **filamentos intermedios** (8–12 nm de diámetro) y **microtúbulos** (25 nm de diámetro) de tubulina. Los filamentos intermedios son estables, mientras que los microfilamentos y microtúbulos son polares, es decir, se forman y crecen por un extremo y se deshacen por el otro.

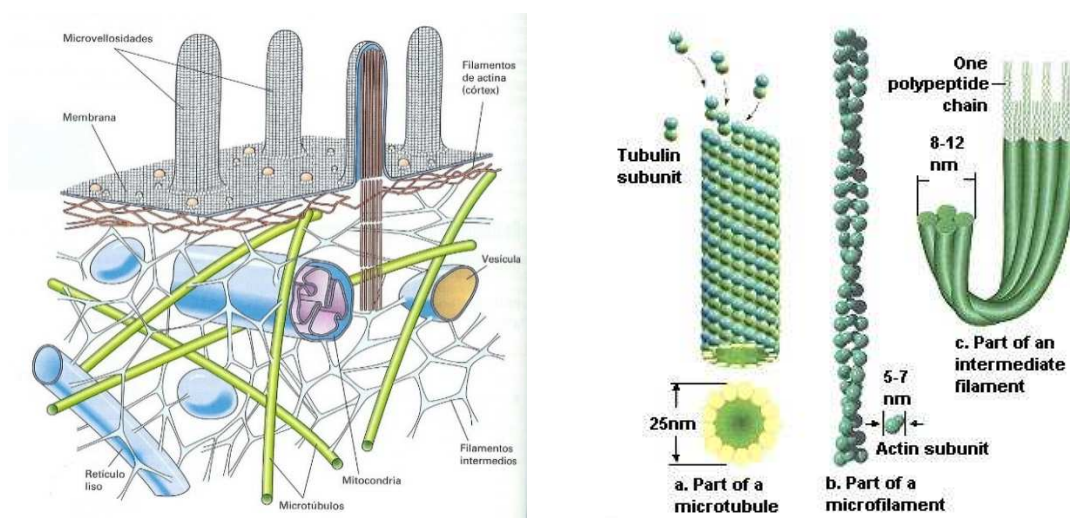


Figura 10.1. Elementos del citoesqueleto. a) izq, en conjunto; b) cada elemento por separado

Fuente <http://ley.exam-10.com/biolog/14450/index.html>

Los microfilamentos están formados por actina

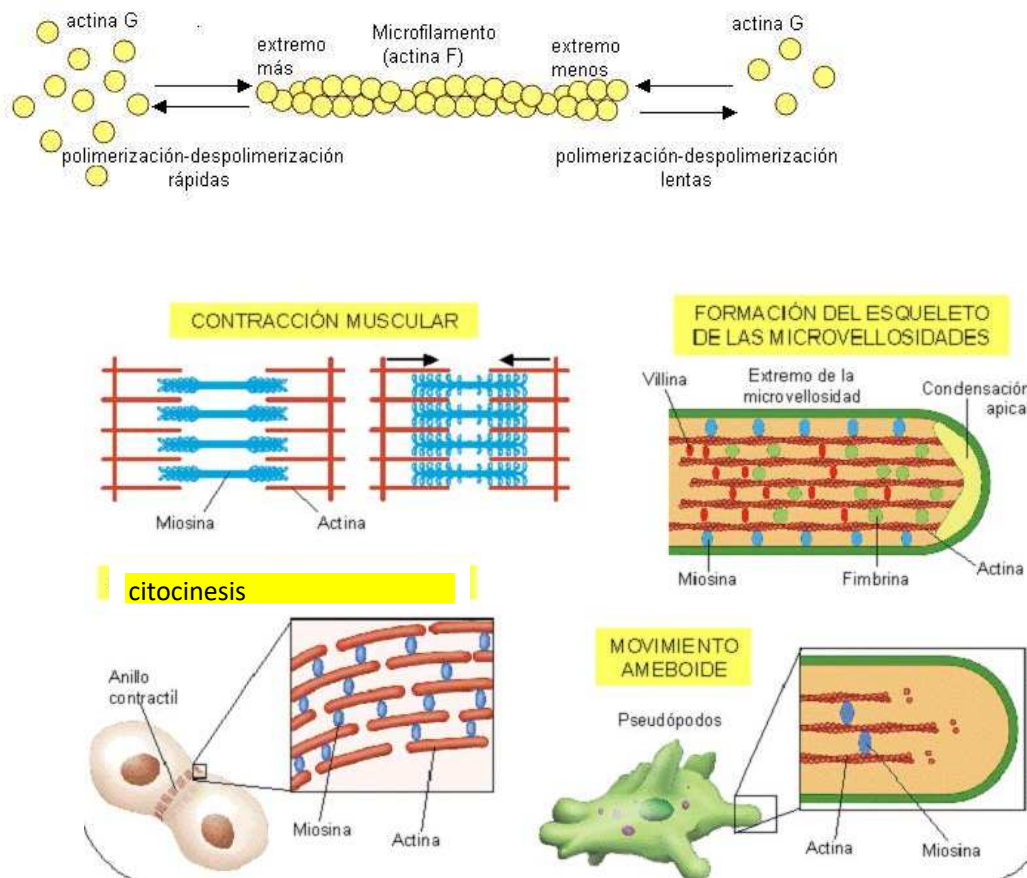


Figura 10.2. a) Estructura de los microfilamentos de actina; b) Funciones de los microfilamentos de actina, <http://www.biogeo.iespedrojimenezmontoya.es/BIOLOGIAJM/CITOLOGIA/Organulosno%20membranosos.htm>

La **actina** es una proteína globular (actina G) que se une formando cadenas dobles helicoidales alargadas dando lugar a los microfilamentos de actina (actina F) (**Fig. 10.2a**).

Los microfilamentos se extienden por todo el citoplasma, pero abundan sobre todo debajo de la membrana plasmática, formando una red dinámica y cambiante que modula la forma de la célula y le permite moverse. Entre las proteínas accesorias que se conectan con los microfilamentos de actina destaca la **miosina**, cuando se congregan en la zona del ecuador celular. Tras la citocinesis de células animales, forman un anillo contráctil donde la unión miosina-actina estrangula la célula y acaba dando lugar a dos células hijas (**Tema 12**); también el movimiento por **pseudópodos** (ej. amebas, macrófagos) depende de los filamentos de actina ayudados por la miosina.

Entre las estructuras fijas, actúa como soporte y mantenimiento de las **microvellosidades**, que son proyecciones digitiformes rígidas; por ejemplo, en el epitelio de la pared intestinal las microvellosidades están sujetas por microfilamentos de actina unidos a otras proteínas

accesorias. En las células musculares es la asociación miosina-actina la que permite la contracción al desplazarse las *cabezas* de los filamentos de miosina sobre los de actina.

Los filamentos intermedios tienen función estructural

Están formados por una red de proteínas fibrosas resistentes que varían según el tipo de células, por lo que los filamentos intermedios reciben nombres distintos según el tipo de célula de que se trate: **queratina** en las células del tejido epitelial, **neurofilamentos** en las neuronas...

Los filamentos intermedios ejercen principalmente funciones estructurales. Abundan en células que suelen estar sometidas a esfuerzos mecánicos, como por ejemplo las células epiteliales, recordar que participan en las uniones intercelulares tipo **desmosoma** (Uniones celulares, ver Tema 9). También se encuentran en células musculares y en los largos axones de las neuronas.

La distribución de filamentos intermedios constituye una huella de identidad de cada tejido, lo que es clínicamente útil utilizándose en el diagnóstico; en tumores metastásicos el patrón de filamentos intermedios expresado por las células cancerosas proporciona información sobre el tejido que originó el cáncer y permite orientar la intervención terapéutica.

La **lámina nuclear**, que sostiene la membrana nuclear, también está formada por filamentos intermedios. Parecen ser imprescindibles para reconstruir la membrana tras la división celular y en la organización de las fibras de cromatina y su expresión genética (ver Tema 11).

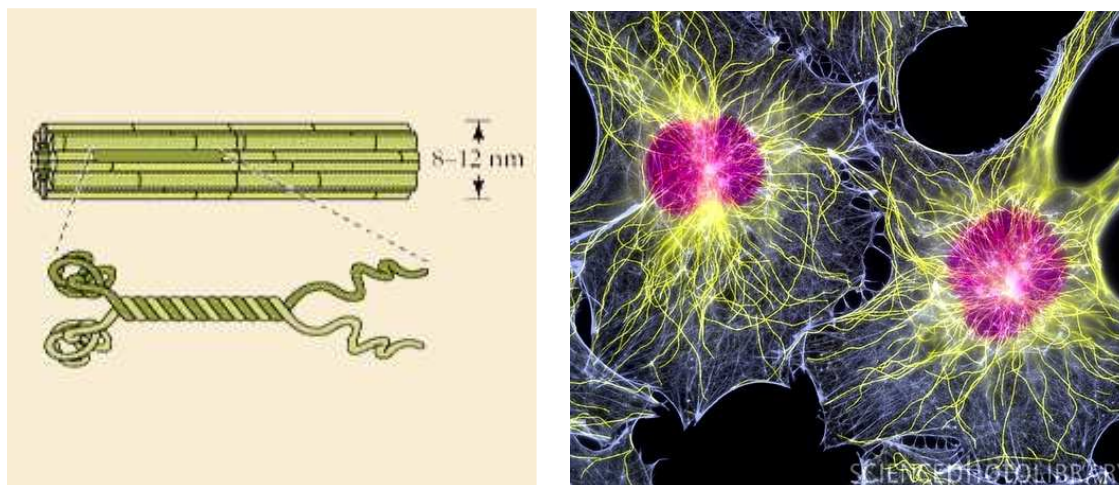


Figura 10.3. Filamentos intermedios. A la izquierda esquema de la estructura interna de un filamento.

A la derecha imagen del microscopio de fluorescencia del citoesqueleto de una célula. Fuente

<http://battleoftheorganelles.blogspot.com.es/2013/10/cytoskeleton.html>

10.2 EN EL CENTROSOMA SE ORGANIZAN MICROTÚBULOS

El **centrosoma** es una estructura que se localiza muy cerca del núcleo y es el centro organizador de microtúbulos (**COM**). Está constituido por un material amorfo que contiene **tubulina** que es el origen o extremo de crecimiento de los microtúbulos, que se extienden hacia la periferia celular, generando un sistema de guías a lo largo del cual pueden desplazarse vesículas, orgánulos y otros componentes celulares. En las células animales en el interior hay además un par de **centriolos**, denominado diplosoma, orientados perpendicularmente entre sí. La mayor parte de las células vegetales carecen de centriolos, de forma que el centrosoma sólo consiste en el COM.

Los microtúbulos pueden ser lábiles o fijos

Los microtúbulos son filamentos cilíndricos huecos, más rígidos y gruesos que el resto de los filamentos. Están constituidos por polímeros de tubulina, una proteína de la que hay 2 tipos, α -tubulina y β -tubulina, que se unen formando dímeros. Cada microtúbulo está formado por 13 filas (protofilamentos) de dímeros o cadenas lineales donde se alternan la α - y β -tubulina dispuestas de forma helicoidal (**Fig. 10.4**)

Se suele distinguir entre microtúbulos lábiles y fijos. Los lábiles, que se generan en el COM, contribuyen al mantenimiento de la forma celular, al desplazamiento de orgánulos por la célula, y también intervienen en la división, pues forman el **huso acromático** que desplaza los cromosomas desde la placa ecuatorial hacia los polos. Generalmente el retículo endoplasmático y el aparato de Golgi permanecen inmóviles debido a la acción de sujeción de los microtúbulos.

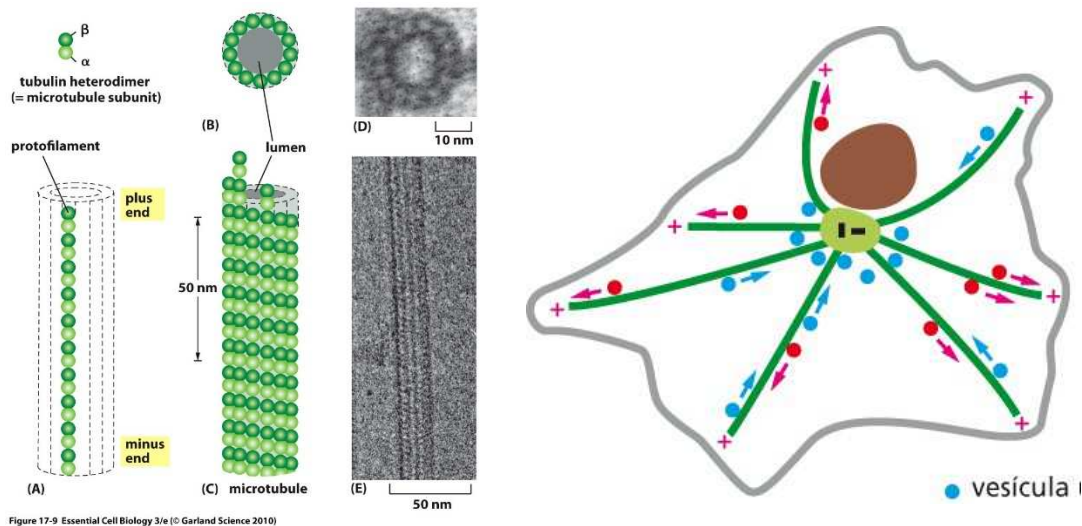


Figura 10.4. Microtúbulos, a) estructura interna. Fuente: <http://oregonstate.edu/instruction/bi314/fall12/cytoskel.html> y b) organización del centrosoma en una célula animal, los puntos azules y rojos representan distintas proteínas motoras. Fuente:

Los centriolos originan cilios y flagelos

Los microtúbulos no solo forman parte del citoesqueleto, sino que se pueden combinar como elementos o apéndices propulsores externos, encargado del **movimiento** celular, formando cilios y flagelos, constituyendo microtúbulos fijados. Los centriolos son los componentes básicos de los **cilios y flagelos**, son dos estructuras cilíndricas constituidas cada una por nueve tripletes de microtúbulos que forman una estructura tipo $9(3) + 0$, indicando el 0 la ausencia de microtúbulos centrales. En cada triplete, los microtúbulos se nombran con las letras A, B y C, siendo completo sólo el microtúbulo A, pues el B comparte parte del A y el C también se solapa con el B (**Fig. 10.5**). Los microtúbulos de tripletes adyacentes se unen entre sí por medio de una proteína accesoria llamada **nexina**.

La función de los cilios consiste en mover el líquido que rodea a la célula e impulsarla a través de un fluido. Por ejemplo, algunos protozoos utilizan los cilios para la captura de partículas nutritivas y la locomoción. Por su parte los flagelos son responsables de la locomoción de varios tipos de protozoos y de los espermatozoides mediante el desplazamiento de toda la célula. La función de los centriolos es asegurar la conservación de los microtúbulos para formar todos los cilios y flagelos que pueda necesitar la célula. Se encuentra un centriolo en la base de cada cilio y flagelo.

Los centriolos se duplican al final de la fase S (interfase) junto con el centrosoma, de modo que forman parte del huso mitótico, asegurando un par de centriolos en cada una de las células hijas.

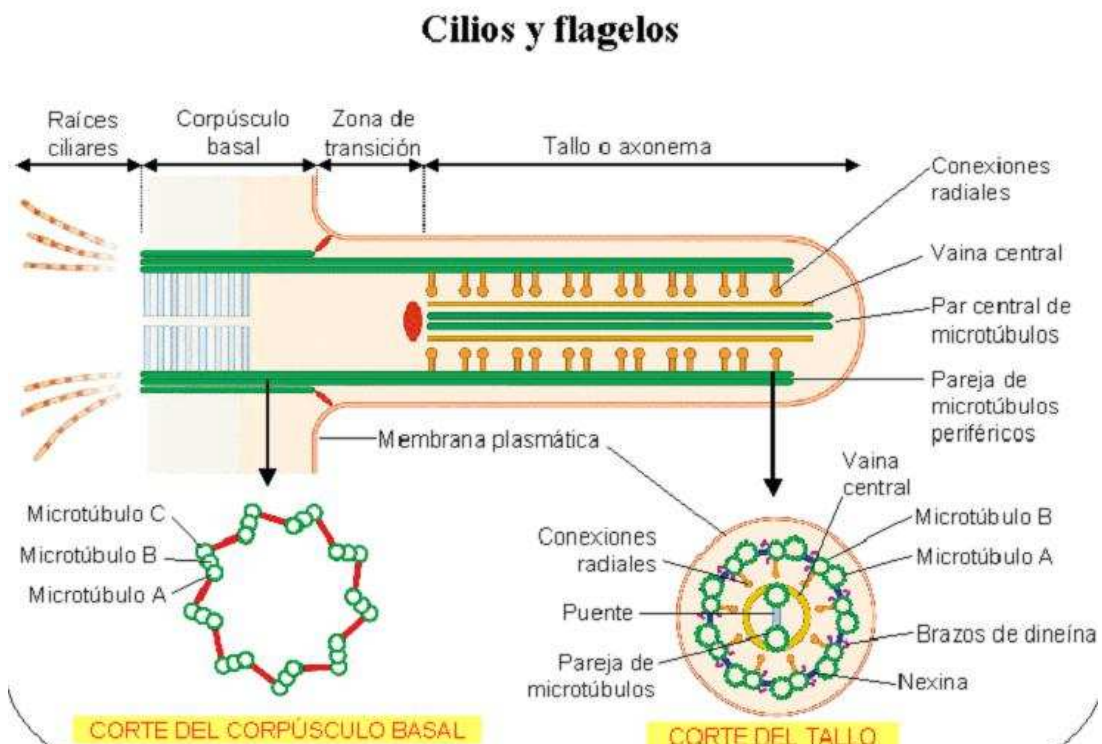


Figura 10.5. Estructura interna de un cilio o flagelo. Fuente: www.thinglink.com/scene/756204288643956737

En la estructura interna de un cilio o flagelo se distinguen cuatro zonas

○ El tallo o **axonema** presenta una estructura 9 (2) + 2, pues está constituido por nueve pares de microtúbulos (no tripletes) periféricos más un par de microtúbulos centrales, que están rodeados por una vaina. Los nueve pares de microtúbulos periféricos están orientados paralelamente al eje principal de la estructura, en la **Fig 10.5** se observa que los brazos de prolongación de cada par de microtúbulos periféricos están formados por una proteína motora llamada **dineína**, mientras que el nexo de unión interno entre dichos pares de microtúbulos es otra proteína llamada **nexina**.

○ La zona de transición marca el paso de la estructura 9(2) +2 del axonema a la estructura 9 (3) + 0 del corpúsculo basal. Los microtúbulos centrales y los radios que los unen a los tripletes periféricos desaparecen.

○ El **corpúsculo basal** o **kinetosoma** es un cilindro situado en la base del cilio o flagelo por debajo de la membrana plasmática, y es donde se origina, por prolongación de los microtúbulos, el cilio o flagelo. Presenta estructura 9 (3) + 0 al igual que los centriolos, por tener 9 tripletes de microtúbulos periféricos sin microtúbulo central.

○ La **raíz** (raíces ciliares) está formada por microfilamentos de actina con función contráctil que salen del extremo inferior del corpúsculo basal.

Ambos orgánulos presentan estructuras muy similares, que se diferencian en:

Tabla 10.1	Longitud	Número	Movimiento
Cilios	Cortos	Abundantes	Barrido
Flagelos	Largos	Escasos (uno o dos)	Ondulatorio

El movimiento de los microtúbulos se produce gracias a la **dineína** con hidrólisis de ATP. La dineína activada produce un desplazamiento de un par de microtúbulos respecto al otro. Las dineínas se activan de manera sincrónica pero no se conoce el mecanismo en detalle.

10.3 HAY ESTRUCTURAS CELULARES SIN MEMBRANA

Los ribosomas fabrican proteínas

Los **ribosomas** son orgánulos desprovistos de membrana, compuestos por un 50% de ARN ribosómico y un 50% de proteínas. Constan de 2 **subunidades**, una grande (60 S) y otra pequeña (40 S).

El **ARNr** se sintetiza en el nucléolo como ARNn (ver **Tema 7**), mientras que las proteínas lo hacen en el citoplasma y posteriormente migran hacia el nucléolo. Las dos subunidades se autoensamblan en el nucléolo donde se unen sus dos componentes: los fragmentos de ARNr y las proteínas ribosomales, en la subunidad grande hay 3 tipos de ARNr y en la subunidad

pequeña sólo uno. Las dos subunidades salen al citoplasma a través de los poros nucleares, y allí se encuentran separadas y únicamente se unen cuando son funcionales y construyen proteínas. En la subunidad pequeña se aparean los ARNt con el ARNm y en la subunidad grande encaja el ARNt y se cataliza la formación de enlaces peptídicos. Una vez acabada la síntesis de la proteína, las dos subunidades se separan.

Tabla 10.2	Completos	Subunidad grande	Subunidad pequeña
Procariotas	70 S	50 S	30 S
Eucariotas	80 S	60 S	40 S

Los ribosomas pueden encontrarse:

- o **Libres** en el citoplasma
- o **Adheridos** a la cara externa de la membrana del **retículo endoplasmático rugoso** (RER) o a la cara citoplásmica de la membrana nuclear externa.
- o Libres en la matriz de la **mitocondria** (mitorribosomas) y en el estroma de los **cloroplastos** (plastirribosomas), en ambos casos con características similares a los ribosomas de procariotas (menor tamaño y menores coeficiente de sedimentación, ver **Tabla 10.2**).

Los ribosomas son imprescindibles porque realizan la síntesis de proteínas, para ello se asocian en grupos formando **polirribosomas** o **polisomas**; cada molécula de ARNm es leída, generalmente, por una serie de 5 a 40 ribosomas distanciados entre sí unos 10 nm, de modo que trabajan en cadena y se fabrican varias copias de la misma proteína.

Según el lugar de síntesis las proteínas tienen diferentes destinos. Las proteínas sintetizadas en el RER son proteínas de membrana o de secreción y van del RER hacia el aparato de Golgi donde maduran y se empaquetan, mientras que las proteínas sintetizadas en polisomas del

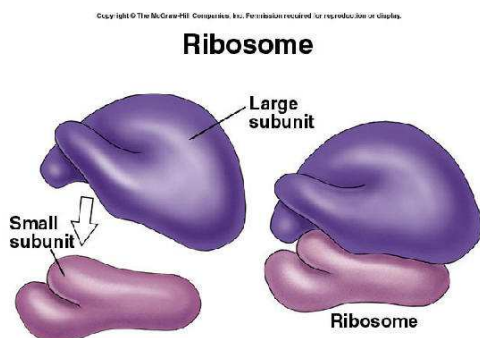


Figura 10.6. Modelo del ribosoma con las dos subunidades. Fuente: *Mac Graw Hill*

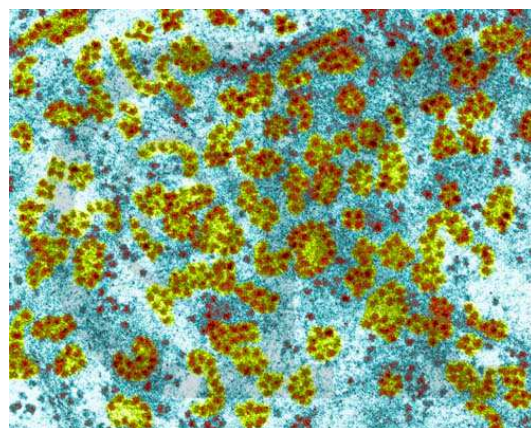


Figura 10.7. Polirribosomas vistos al m. electrónico de transmisión. Fuente: www2.estrellamountain.edu/

faculty/farabee/biobk/BioBookCELL2.html

citoplasma tienen otros destinos, van a los orgánulos de doble membrana, o permanecen en el citoplasma y se dirigen hacia el núcleo.

Las inclusiones acumulan sustancias de reserva

Las **inclusiones** son depósitos sin membrana en los que se acumulan sustancias de reserva producto de la actividad metabólica de la célula. Existen varios tipos de inclusiones:

- Gránulos de **carbohidratos**, que suelen ser de glucógeno en las células animales, y de almidón en las células vegetales. Se utilizan como almacén de energía (Tema 3).
- Las gotas de **lípidos**: en las células vegetales abundan en semillas y frutos; en las células animales se acumulan en el tejido adiposo triacilglicéridos (grasas) (ver Tema 4), que constituyen la principal reserva energética,
- **Cristales** de proteínas o pigmentos en células vegetales

También se puede considerar inclusión cualquier acumulo de sustancias, incluso de desecho que resulta del metabolismo celular o que ha sido incorporados del medio extracelular y que se alojan en el citosol.

10.3 HAY UN SISTEMA DE ENDOMEMBRANAS

Además de por la presencia de un núcleo, las células eucariotas se caracterizan por la existencia en su citoplasma de orgánulos rodeados de **membranas**. Estos orgánulos proporcionan a la célula compartimentos especializados en los que tienen lugar actividades específicas. Esta subdivisión del citoplasma permite a las células eucariotas funcionar eficientemente a pesar de su gran tamaño. Los orgánulos membranosos pueden dividirse en dos grupos atendiendo a su estructura y función:

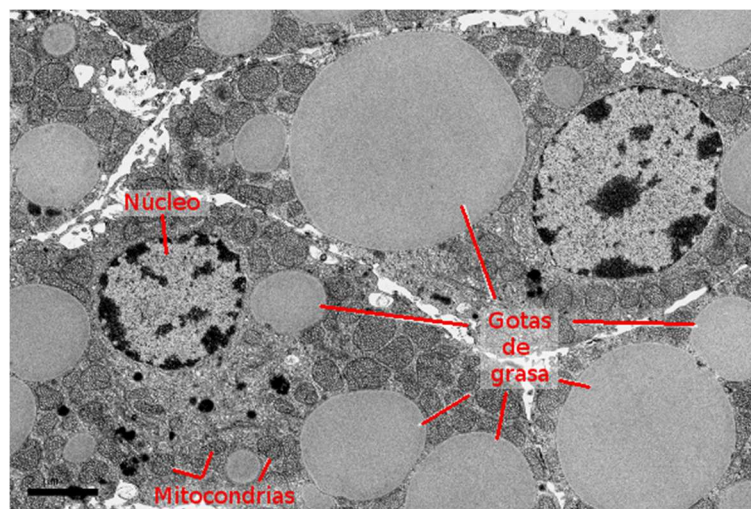


Figura 10.8. Gotas de grasa de aspecto homogéneo en células animales. Fuente:

<http://mmegias.webs.uvigo.es/5-celulas/6-gota-lipidos.php>

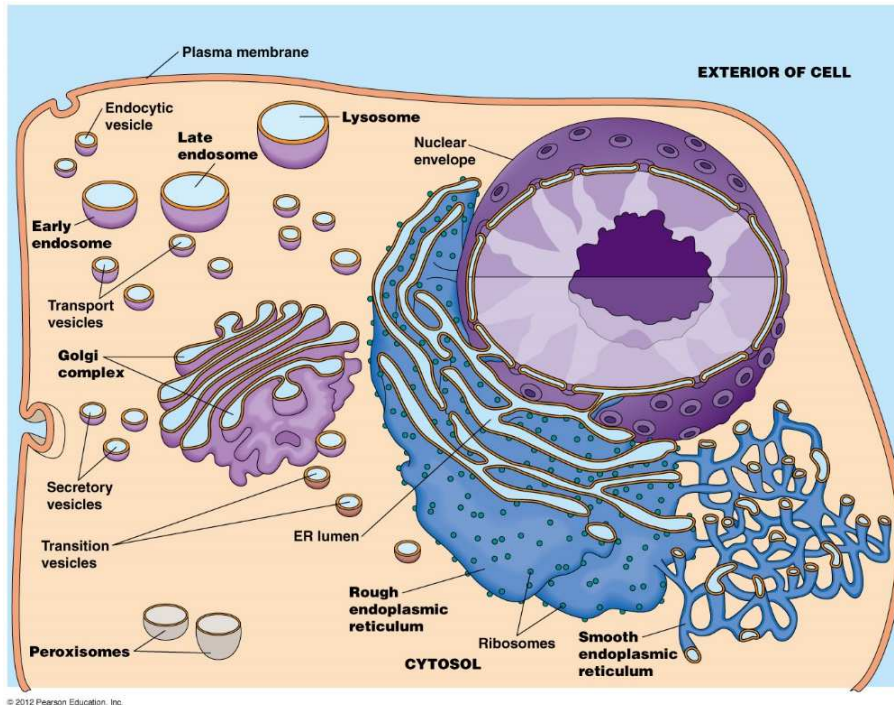


Figura 10.9.

Esquema de una típica célula eucariota con todos los elementos del sistema de endomembrana. Fuente: Pearson

✚ **Sistema de endomembranas:** Se trata de orgánulos y vesículas membranosas relacionadas entre sí y con las membranas nuclear y plasmática. Comprende el retículo endoplásmico, el aparato de Golgi y los sistemas vesiculares incluidos el lisosoma y la vacuola, que intervienen en la síntesis, la modificación y el intercambio celular de diversas sustancias, así como en la digestión celular y en la regulación osmótica de la célula.

✚ Orgánulos relacionados con el **metabolismo** energético de la célula. Son las mitocondrias, cloroplastos y peroxisomas.

El retículo endoplásmico sintetiza lípidos y proteínas

El citoplasma está surcado por una red de membranas conectadas entre sí que forman el **retículo endoplásmico**. El RE está compuesto de sáculos aplanados o cisternas (RE **rugoso** o **RER**) y de túbulos sinuosos (RE **liso** o **REL**) junto con vesículas (en ambos RE). Generalmente, el RE es el orgánulo más grande de la célula y se extienden por todo el citoplasma, comunicándose con la membrana nuclear externa. Al estar interconectados (excepto las vesículas que se desprenden) este sistema constituye un único compartimento con un espacio interno que recibe el nombre de luz o **lumen**.

Además de su aspecto tubular, el retículo endoplásmico liso (REL) se distingue del retículo endoplásmico rugoso (RER) porque carece de ribosomas adosados en la cara citosólica (o citoplasmática) de su membrana.

Las funciones del REL son sintetizar la mayoría de los lípidos de las membranas celulares, como los fosfolípidos y el colesterol. Estos lípidos se transportan a otros sistemas membranosos en forma de pequeñas vesículas. Otras funciones son:

Detoxificación de sustancias lipófilas, en el REL se produce la inactivación y eliminación de muchos productos tóxicos liposolubles procedentes del exterior (diversas drogas, medicamentos, insecticidas, conservantes...) o del metabolismo celular. Se convierten en sustancias hidrosolubles que pueden ser eliminadas en la orina.

Regular los niveles intracelulares de Ca^{2+} , pues el Ca^{2+} interviene procesos importantes como la contracción muscular en las células musculares estriadas, la secreción en tejidos glandulares y la liberación de neurotransmisores en el botón terminal del axón. Una concentración elevada de Ca^{2+} activa estos procesos, siendo el Ca^{2+} cofactor de los enzimas implicados en estas acciones, mientras que niveles bajos de Ca^{2+} conducen al cese de estas actividades. El REL regula los niveles intracelulares de Ca^{2+} porque tiene bombas de Ca^{2+} en la membrana para introducir Ca^{2+} en el lumen del retículo y proteínas canales que liberan rápidamente el Ca^{2+} al citoplasma cuando se requiere.

El REL también interviene en el proceso de **glucogenólisis**, que consiste en la ruptura del glucógeno almacenado en el hígado para liberar glucosa al torrente sanguíneo. Los enzimas de la membrana del REL ayudan a las moléculas de glucosas liberadas a atravesar la membrana celular y pasar a la sangre.

En general, el REL no es un orgánulo aparente en la mayoría de las células, pero está muy desarrollado en los siguientes casos:

- En las células hepáticas, porque el hígado es el órgano más importante en el proceso de detoxificación (riñones, piel, intestinos y pulmones son otros órganos que degradan tóxicos), además en el hígado está la principal reserva de glucógeno.
- En las células musculares estriadas el REL se llama **retículo sarcoplásmico**, y es imprescindible para la contracción muscular pues almacena calcio.
- En células que producen hormonas lipídicas o derivadas de lípidos, como las células de los ovarios y de los testículos, que producen hormonas esteroideas (estrógenos y progesterona los ovarios y testosterona los testículos).

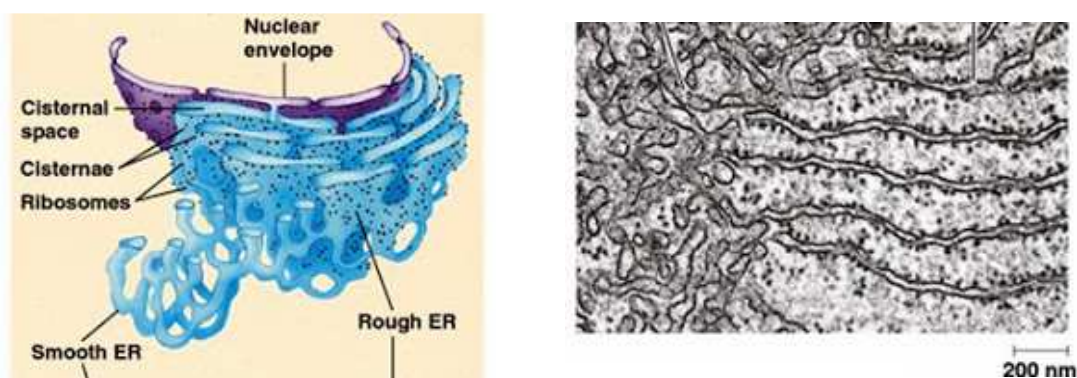


Figura 10.10. Relación entre membrana y RE. A la derecha imagen al microscopio electrónico del RER y REL. Fuente: morfoudec.blogspot.com.es/2008/07/reticulo-endoplasmico-liso-rel.html

El retículo endoplasmático rugoso (RER) está implicado en la síntesis y maduración de **proteínas**. Los ribosomas se unen a la membrana del RER con ayuda de proteínas receptoras específicas (riboporinas), de forma que las proteínas sintetizadas por estos ribosomas pasan a su interior a través de proteínas canales especiales.

Una vez en el lumen del RER se inicia la **glucosilación** de las proteínas, que consiste principalmente en la adición de oligosacáridos para formar glucoproteínas, este proceso se completará en el aparato de Golgi. Además, se facilita el correcto **plegamiento** de las proteínas y se produce el ensamblaje de las proteínas formadas de varias cadenas polipeptídicas (multiméricas) que se unen dando lugar a una proteína de estructura cuaternaria.

Los lípidos, proteínas y otras sustancias producidas en el RE se envuelven en estructuras rodeadas de membranas, llamadas vesículas de transición, se separan del RE y se desplazan hacia otros orgánulos, como el aparato de Golgi.

El aparato de Golgi completa y transporta productos celulares

El aparato de **Golgi**, cuyo nombre se debe a su descubridor, el científico italiano Camilo Golgi, está formado por una o varias agrupaciones de sáculos aplanados con los extremos dilatados, interrelacionados entre sí y localizados cerca del núcleo. Cada agrupación recibe el nombre de **dictiosoma** y comprende de 4 a 8 **sáculos** o **cisternas** independientes. Emergiendo de los extremos dilatados de los sáculos salen gran número de vesículas. Se supone que las sustancias que se encuentran en el dictiosoma van pasando de un sáculo a otro por medio de las vesículas, en cada sáculo las sustancias van sufriendo sucesivas modificaciones en un continuo proceso de maduración.

El dictiosoma presenta dos caras, la **cara cis o de formación** se encuentra próxima al RER y al núcleo y suele ser convexa mientras que la **cara trans o de maduración** está orientada hacia la membrana plasmática, suele ser cóncava y de sus bordes se desprenden muchas vesículas de secreción.

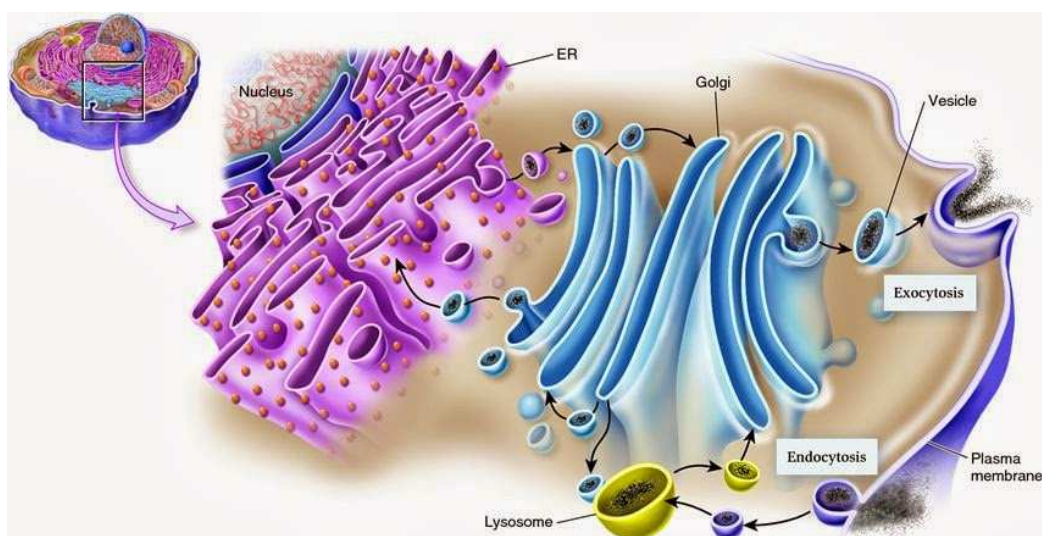


Figura 10.11. Transporte y maduración de sustancias a través del aparato de Golgi. Fuente: <http://cienciasdejoseleg.blogspot.com.es/2014/03/introduccion-al-aparato-de-golgi.html>

El transporte de las sustancias se realiza de la siguiente forma, las **vesículas de transición** con sustancias provenientes del retículo o de la envoltura nuclear se unen a la cara cis del dictiosoma, incorporando su contenido. En los extremos dilatados de los sáculos (o cisternas) se forman **vesículas de transporte** que pasan el contenido de sáculo a sáculo, y así van madurando hasta llegar a la cara trans, donde se concentran en **vesículas de secreción**. Estas vesículas transportarán el contenido a su destino final, que puede ser convertirse en un lisosoma, alcanzar la membrana plasmática o verter el contenido al exterior celular.

Hay dos vías para segregar vesículas: la constitutiva y regulada. La **exocitosis constitutiva** es el proceso más común, se produce en todas las células y se trata de sustancias que van a formar parte de la propia membrana celular o bien de la matriz extracelular; es un proceso constante de producción, con diferente intensidad según el estado fisiológico de la célula.

La **exocitosis regulada** se produce sólo en células secretoras especializadas, como por ejemplo las productoras de hormonas o las células glandulares, entre otras. En esta vía se liberan moléculas que realizan funciones determinadas en el organismo, como enzimas digestivos u hormonas. Las vesículas de secreción regulada no se fusionan espontáneamente con la membrana plasmática, necesitan ATP y una señal, que normalmente es un aumento de la concentración de calcio o la unión de un ligando.

Funciones del aparato de Golgi

- **Maduración y transporte:** contiene gran cantidad de enzimas que transforman las sustancias de las vesículas de transición durante su recorrido por los sáculos. Generalmente se produce la **glucosilación** de lípidos y proteínas; los oligosacáridos sintetizados por el aparato de Golgi se unen a lípidos y proteínas formando glucolípidos y glucoproteínas, finaliza la glucosilación de proteínas iniciada en el RER.
- **Dirige la distribución y exportación de las proteínas:** en la cara trans las proteínas maduras son clasificadas y agrupadas según su destino final y se distribuyen en tres grupos principales (lisosomas, membrana plasmática o exterior de la célula).
- La formación de vesículas y su exocitosis contribuyen al reciclaje de la membrana plasmática.
- **Sintetiza glúcidos:** en las células vegetales fabrica componentes de la pared celular como hemicelulosas o pectinas y en células animales del tejido conectivo fabrica componentes del glucocalix y de la matriz extracelular. En particular, en la división de la célula vegetal las vesículas de secreción se unen para formar el **fragmoplasto** que dividirá las dos células hijas (ver [Tema 12](#)). No interviene en la formación de las capas de celulosa, que se forman en la superficie celular con ayuda de enzimas de la membrana plasmática.
- Forma los lisosomas

Los lisosomas contienen enzimas hidrolíticas

Los **lisosomas** son vesículas membranosas procedentes del aparato de Golgi que contienen un conjunto de enzimas **hidrolíticas** que se utilizan para la digestión intracelular. Estos enzimas producen reacciones de hidrólisis, en las cuales los enlaces covalentes de los polímeros orgánicos (glúcidos, lípidos, proteínas y ácidos nucleicos) se rompen con ayuda del agua, liberando monómeros útiles para la célula. Los enzimas se forman en el RER, pasan al aparato de Golgi donde se activan, maduran y se concentran y, después, se acumulan en el interior de los lisosomas.

Los lisosomas tienen una membrana plasmática especial, con la cara interna provista de proteínas muy glucosiladas, para impedir el ataque por las hidrolasas. Para el buen funcionamiento de los enzimas se requiere un pH entre 3 y 6, es decir un medio ácido, dado que estos enzimas son **hidrolasas** ácidas; para ello en la membrana del lisosoma hay bombas de protones que introducen H^+ al interior del lisosoma con gasto de ATP. Por otro lado, la membrana también tiene proteínas que transportan los monómeros resultantes de la digestión hacia el citoplasma.

Según su contenido se reconocen 3 tipos de lisosomas: primarios, secundarios y residuales.

Los lisosomas primarios o vírgenes son los recién formados en la cara *trans* del aparato de Golgi, sólo contienen enzimas digestivos y todavía no han intervenido en proceso hidrolítico.

Los lisosomas secundarios o activos se forman cuando los lisosomas primarios se fusionan con vesículas que contienen los materiales a digerir, que pueden proceder del exterior si son vesículas de endocitosis (**endosoma** o fagosoma ver Tema 9) o de la propia célula. En este caso pueden ser vesículas de componentes obsoletos de la propia célula, por ejemplo, orgánulos dañados por sustancias tóxicas o envejecidos, que no realizan bien su función; suelen quedar rodeados por una membrana procedente del retículo endoplásmico formándose un

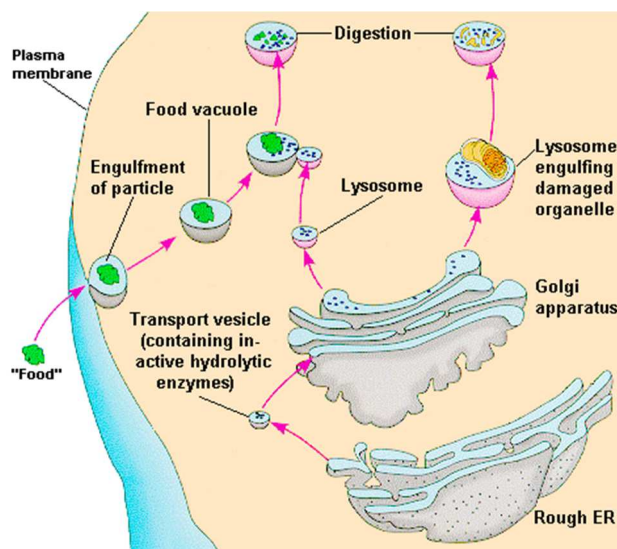


Figura 10.12. Origen de los lisosomas a partir del aparato de Golgi y diferencia entre autofagia y heterofagia. Fuente:

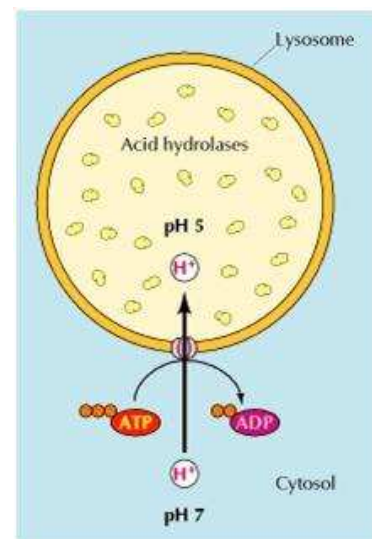


Figura 10.13. Estructura interna de un lisosoma Fuente:

autofagosoma que se fusionará con un lisosoma (Fig. 10.12). Cuando se digieren materiales captados del exterior se denomina **heterofagia** y cuando son de la propia célula **autofagia**, según esto los lisosomas secundarios pueden ser vesículas heterofágicas o autofágicas.

Los cuerpos residuales son lisosomas secundarios que han finalizado el proceso digestivo y que mantienen en su interior residuos. Los problemas en la eliminación de estos residuos se han relacionado con la aparición de enfermedades degenerativas.

El lisosoma juega un papel importante en el control del metabolismo celular. Los autofagosomas eliminan materiales inútiles y destruyen zonas lesionadas de la célula, asegurando el reciclaje y recambio de los componentes celulares y evitando la degeneración celular. Intervienen también en procesos de desarrollo embrionario, diferenciación celular y metamorfosis, en los que se producen transformaciones de tejidos. La autofagia forma parte de un mecanismo de control para contrarrestar las consecuencias negativas del envejecimiento o enfermedad.

Además, los lisosomas tienen capacidad para percibir el estado nutricional de la célula y asegurar su nutrición en condiciones de ayuno, consumiendo sus propios materiales. En cierto modo este orgánulo actúa como un interruptor, entre la degradación o la acumulación de moléculas (catabolismo y anabolismo). En las células fagocíticas del sistema inmune (Tema 22) los heterofagosomas se unen a los lisosomas para destruir los microorganismos patógenos, como virus y bacterias, participando en la defensa del organismo. En resumen, el lisosoma es un orgánulo fundamental en el control del crecimiento y de la supervivencia celular.

Las vacuolas desempeñan diversas funciones

Las **vacuolas** son vesículas constituidas por una membrana que se forma a partir del retículo endoplasmático, del aparato de Golgi o de invaginaciones de la membrana plasmática. En las células animales, las vacuolas suelen ser pequeñas -generalmente se denominan vesículas-, pero en las células vegetales suelen ser muy grandes ocupando incluso el 90% de la célula vegetal. En general solo hay una o dos por célula y su membrana recibe el nombre de **tonoplasto**.

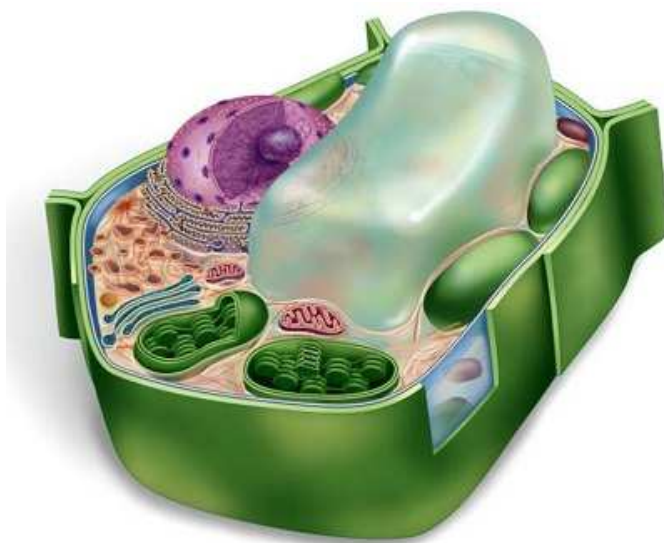


Figura 10.13. Modelo de célula vegetal con una gran vacuola central. Fuente: www.biologycorner.com/APbiology/cellular/notes_cells2.html

La palabra vacuola viene de *vacuus*, que significa vacío, puesto que parecen vacías vistas al microscopio, pero en realidad están llenas de agua u otros productos y realizan diversas funciones como:

- Mantenimiento de la **turgencia** celular; el agua que rellena las vacuolas contribuye a mantener la célula turgente, desarrollando una función estructural que complementa la realizada por la pared celular.
- Mantenimiento del volumen celular y de la **homeostasis**; las proteínas canales de la membrana de la vacuola permiten el paso de iones presentes en el citoplasma y ayudan a controlar los niveles de agua de la célula.
- **Almacenamiento** de sustancias diversas, como sustancias de reserva, productos de desecho, sustancias tóxicas que les sirve de defensa frente a depredadores, pigmentos que dan color a los pétalos...

Los peroxisomas participan en reacciones oxidativas

Los **peroxisomas** son pequeños orgánulos, similares a los lisosomas, rodeados por membrana y con forma esférica. Están implicados en reacciones de oxidación, que consumen mucho oxígeno, en las que participan diversas enzimas, siendo las más importantes las oxidasas y las catalasas. A veces presentan inclusiones cristalinas en su interior debido a la gran cantidad de enzimas que llegan a contener, lo que permite reconocerlos al microscopio electrónico (**Fig. 10.14**).

Los peroxisomas para oxidar diferentes sustratos (en algunos casos tóxicos) se valen de las **oxidadas**, y utilizan O_2 que acaban transformándolo en agua. Como producto intermedio se forma peróxido de hidrógeno (H_2O_2), es decir agua oxigenada. La acción de la oxidasa sobre una sustancia X responde a la siguiente reacción:

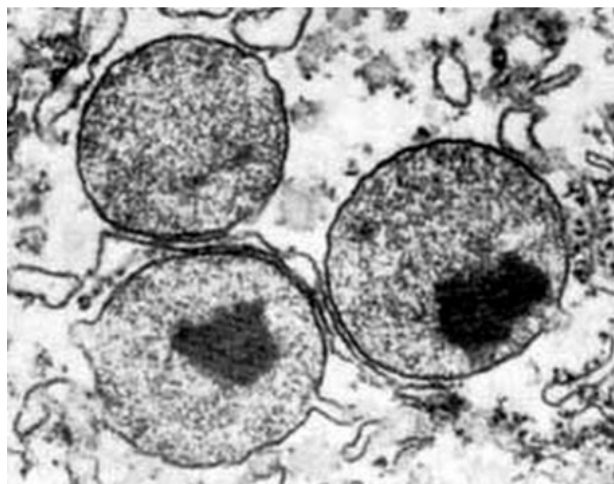
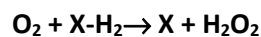


Figura 10.14. Imagen de peroxisoma al microscopio electrónico.

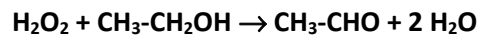
Fuente: <http://www.oocities.org/ar/biolcito/peroxi4.htm>

Como el H_2O_2 es una sustancia muy oxidante, que resulta muy tóxica para la célula, se elimina rápidamente con ayuda de la **catalasa** que utiliza el H_2O_2 a su vez para oxidar a otras sustancias. La acción de la catalasa sobre una sustancia Y se resume en la siguiente reacción:



De esta forma la sustancia Y queda oxidada por pérdida de hidrógenos y el peróxido de hidrógeno se elimina convirtiéndose en agua.

En el caso de humanos, los peroxisomas abundan en los hepatocitos del hígado, un órgano muy afectado por el consumo de alcohol. Cerca de la mitad del etanol ingerido es oxidado en los peroxisomas de la forma siguiente:



El alcohol pierde dos hidrógenos, se oxida a acetaldehído y el peróxido de hidrógeno se elimina como agua.

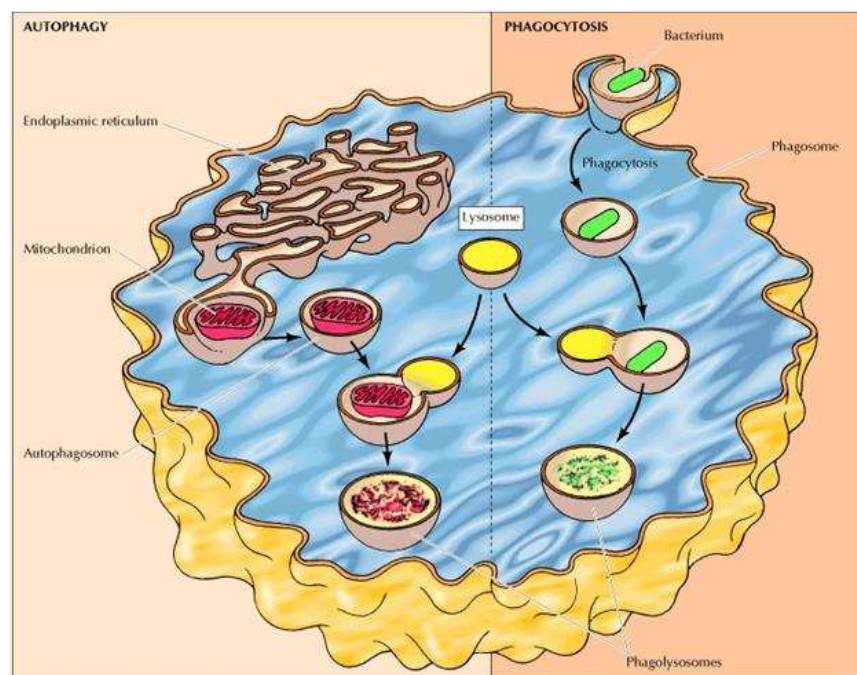
Otra función de los peroxisomas es catabolizar ácidos grasos de cadena larga, reacción conocida como **β -oxidación**. Este proceso también tiene lugar en las mitocondrias ([Tema 17](#)), donde genera bastante ATP; en cambio en los peroxisomas no es tan eficaz, no implica ninguna ganancia de ATP.

Los peroxisomas se forman a partir del RE pero tienen capacidad de dividirse por sí mismos para generar nuevos peroxisomas, lo que sugiere que podrían ser orgánulos endosimbióticos, junto con mitocondrias y cloroplastos ([Tema 8](#)). Su función original sería luchar contra los efectos tóxicos que provocaba el nuevo metabolismo aerobio, que produce accidentalmente cierta cantidad de radicales libres y peróxidos. Estos restos del metabolismo oxidativo pueden dañar elementos fundamentales como el ADN, de ahí que los peroxisomas tengan un papel crítico evitando el deterioro celular que desemboca en tumores y cáncer.

En las células de algunas semillas oleosas (ej. girasol) hay un tipo de peroxisomas llamados **glioxisomas**, capaces de convertir ácidos grasos en glúcidos. De esta forma, la semilla al germinar dispone de glucosa como forma de energía inmediata hasta que sea capaz de realizar la fotosíntesis. Para las semillas es más ventajoso almacenar lípidos que glúcidos, pues ocupan menos espacio; esta reacción sin embargo no la pueden realizar las células animales, aunque sí, al contrario, por eso los dulces engordan si son ingeridos en altas cantidades. En las células vegetales los peroxisomas también forman parte del proceso de **fotorrespiración** que veremos en el [Tema 18](#).

CUESTIONES Y EJERCICIOS

1. El acrosoma de los espermatozoides contiene enzimas hidrolíticas para destruir la cubierta del óvulo y así poder fecundarlo ¿En qué orgánulo se originará? ¿a qué orgánulo se parece?
2. ¿Qué ocurrirá en una célula sometida a ayuno? ¿qué orgánulo será el encargado de conseguir alimento? Describe el proceso.
3. Los espermatozoides de musgos y helechos constituyen una excepción, son las únicas células vegetales que tienen un orgánulo del que carecen prácticamente todas las demás. ¿De qué orgánulo estamos hablando?
4. Los cloroplastos se mueven en las células vegetales según la intensidad luminosa de la parte distal a la basal ¿qué estructuras celulares están implicadas en dicho movimiento?
5. Podríamos comparar el citoesqueleto y el esqueleto humano ¿en que se parecen y en qué se diferencian?
6. Interpreta los procesos que ocurren en la siguiente figura

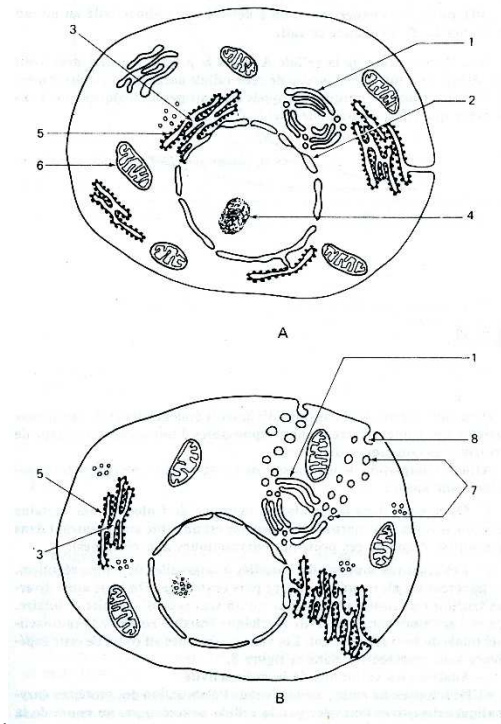


7. Para estudiar las células secretoras se utilizan precursores radiactivos. La célula A es de una rata que recibe uridina marcada, la radioactividad se manifiesta a nivel del orgánulo 5. La célula B, de otra rata, es del mismo tejido; este animal recibe alimento que contiene un aminoácido marcado.

Al paso del tiempo la radioactividad se detecta dentro de los siguientes orgánulos: 5 → lumen de 3 → 1 → 7 → 8

- a) poner los nombres de los orgánulos e interpretar las observaciones

b) ¿qué significado tiene la radiactividad a nivel del orgánulo 5?



c) si la experiencia de la célula A se hubiese realizado más pronto ¿a qué nivel encontraríamos la uridina marcada?

NOTA La uridina es una sustancia precursora del uracilo.

8. Completa el siguiente cuadro, indicando el tipo de fibra de citoesqueleto predominante:

	Microfilamento	Filamento intermedio	Microtúbulos
<i>Axón de una neurona</i>			
<i>Microvellosidades</i>			
<i>Célula epitelial</i>			
<i>Axonema de un cilio</i>			
<i>Huso mitótico</i>			
<i>Pseudópodos</i>			
<i>Célula muscular</i>			

9. Las mujeres que debido a un problema genético tienen defectuosa la dineína presentan una tos característica y son estériles. ¿Cuál es la base molecular para estos síntomas clínicos? Razónalo.

10. La faloidina es un alcaloide producido por el hongo *Amanita phalloides* que estabiliza los filamentos de actina evitando cualquier modificación. ¿Qué efectos tendrá sobre la salud la ingestión de este hongo? Razónalo a partir de sus efectos celulares.

11. Las células de las plantas superiores no tienen centriolos, ni cilios ni flagelos. *Chlamydomonas* es un alga unicelular eucariótica dotada de flagelos ¿esperarías que tuviera centriolos? ¿por qué?

12. La ricina es una potente toxina presente en las semillas de una planta llamada ricino (*Ricinus communis*). Hoy sabemos que actúa inactivando los ribosomas. Recientemente parece que se ha encontrado en laboratorios de un grupo terrorista ¿cuál será su efecto sobre la persona que la recibe? Explícalo a nivel celular