8 LA CÉLULA EUCARIOTA: ORGÁNULOS MEMBRANOSOS

Introducción

Para introducir la unidad se pueden proponer las cuestiones planteadas en el apartado *Comprueba lo que sabes,* ya que permiten hacer una planificación del desarrollo de la Unidad.

En esta unidad didáctica se pretende que el alumno comprenda la importancia de los sistemas internos de membrana en las células eucariotas, es decir, la utilidad de la compartimentalización y la distribución de funciones dentro de la célula.

La unidad comienza con el estudio de los orgánulos no implicados en el metabolismo energético de la célula y que cumplen funciones esenciales en la síntesis, distribución y secreción de sustancias. Estos orgánulos, el retículo endoplásmico y el complejo de Golgi, deben entenderse como estructuras en estrecha relación, pero con funciones diferentes, como lo demuestra el hecho de su desigual desarrollo en diversos tipos celulares.

Se tratan los lisosomas, orgánulos que contienen enzimas hidrolíticas y que desempeñan un papel esencial en los procesos de «digestión» celular y de eliminación de residuos y desechos celulares. Se comenta también la existencia en la célula de las vacuolas, que se caracterizan por estar rodeadas de una membrana y por su elevado contenido hídrico.

A continuación, se analizan las características estructurales y funcionales de los orgánulos que participan activamente en el metabolismo celular: mitocondrias y cloroplastos. Ambos presentan peculiaridades que recuerdan a la organización bacteriana, tal y como propone la teoría endosimbiótica. En esta unidad se analiza la estructura de dichos orgánulos y sus funciones principales, aunque estas se ampliarán en las unidades destinadas al estudio del metabolismo. Se contemplan también los peroxisomas, implicados en la oxidación y la detoxificación de sustancias.

A lo largo de los contenidos que se desarrollan en la unidad, el alumnado podrá relacionar la biología celular con los conocimientos de histología animal y vegetal que han sido adquiridos en cursos anteriores.

Objetivos

- Entender la interacción de los distintos componentes del sistema de endomembranas.
- Distinguir la naturaleza y función del retículo endoplásmico rugoso y liso.
- Comprender la importancia del complejo de Golgi en la secreción de sustancias hacia el exterior de la célula.
- Explicar la implicación de los lisosomas en los procesos de digestión, autofagia y en la formación de cuerpos multivesiculares.
- Conocer la función de la vacuola vegetal y la vacuola contráctil.
- Explicar la estructura de las mitocondrias y relacionarla con la función mitocondrial.
- Entender las funciones celulares de los peroxisomas.
- Definir los componentes de los cloroplastos y describir qué relación tienen con el metabolismo fotosintético.

Temporalización

El tiempo previsto para desarrollar esta unidad, teniendo en cuenta las modificaciones y peculiaridades de cada grupo concreto de alumnos, podría establecerse en unas seis sesiones para el desarrollo de contenidos y la realización de actividades y una para prácticas de laboratorio.

Esta unidad se dedica al estudio de los orgánulos membranosos en la célula eucariota, implicados en funciones celulares esenciales como la obtención de energía, la síntesis de proteínas, lípidos o carbohidratos, la secreción celular, la regulación osmótica o la digestión celular.

El sistema de endomembranas está compuesto por el retículo endoplásmico rugoso y liso, el complejo de Golgi y las vesículas. El retículo endoplásmico consiste en un sistema de sáculos o vesículas interconectados, con la membrana nuclear externa y con el complejo de Golgi. El retículo endoplásmico rugoso, asociado a ribosomas, se relaciona con la síntesis, la modificación y el plegamiento de determinadas proteínas, mientras que en el retículo endoplásmico liso se llevan a cabo funciones metabólicas fundamentales como la síntesis de lípidos y la hidrólisis de carbohidratos, se inactivan y eliminan los productos tóxicos para la célula, siendo además el compartimento en el que almacena el calcio (lo cúal es fundamental para el proceso de contracción muscular). El complejo de Golgi es un conjunto de cisternas membranosas, a través del cual se produce el tránsito de vesículas desde el RE hasta el exterior celular, siendo un elemento esencial para la secreción hacia el exterior de la célula. En este paso por el complejo de Golgi se produce la maduración y la modificación de proteínas sintetizadas en el RER.

Los lisosomas son pequeñas vesículas que contienen una variedad de enzimas hidrolíticas claves en el proceso de digestión celular, fusionándose con las vacuolas de fagocitosis, como también en la eliminación de los restos celulares. Otros elementos vacuolares como la vacuola vegetal o la vacuola contráctil, contribuyen a la turgencia y al almacenamiento de sustancias o al equilibrio osmótico, respectivamente.

Las células eucariotas obtienen su energía mediante procesos de respiración aerobia y fotosíntesis oxigénica (en algunos protistas y hongos también se pueden llevar a cabo procesos fermentativos). Estos procesos metabólicos tienen lugar en orgánulos especializados con una estructura compleja, como son las mitocondrias y los cloroplastos.

En las crestas de la membrana mitocondrial interna se localizan la cadena de transporte electrónico y la ATPasa que permiten el transporte de electrones hasta el oxígeno, la creación de un gradiente electroquímico y la síntesis de ATP. En la matriz mitocondrial se produce el ciclo de los ácidos tricarboxílicos, esencial para la obtención de intermediarios metabólicos y moléculas reducidas. Las mitocondrias contienen ADN mitocondrial, ribosomas 70 S y se dividen de forma independiente en la célula. En los peroxisomas se llevan también a cabo reacciones oxidativas, por lo que es un orgánulo importante para la detoxificación.

Los cloroplastos están presentes exclusivamente en las células de los organismos eucariotas fotosintéticos. Están rodeados de una doble membrana y en su interior se disponen apilados vesículas y sáculos aplanados, los tilacoides y los grana; los pigmentos fotosintéticos, las cadenas de transporte electrónico y la ATPasa están sintuados en la membrana tilacoidal, mientras que la fijación del CO_2 (ciclo de Calvin) tiene lugar en el estroma. También los cloroplastos contienen su propio ADN y ribosomas 70 S debido a su origen endosimbiótico.

Vídeo: ORIGEN DE LAS MITOCONDRIAS Y DE LA VIDA MULTICELULAR

Esta unidad se acompaña de un vídeo de presentación que sirve de introducción al contenido que se va a tratar y otros repartidos por diferentes epígrafes que se pueden utilizar para repasar y complementar la información de la unidad.

Vídeo: EL RETÍCULO ENDOPLÁSMICO

Vídeo con una explicación clara y sencilla sobre el retículo endoplásmico, sobre su estructura y función.

Documento: CAMILO GOLGI

En este documento se relata la biografía de Camilo Golgi y los estudios que realizó a lo largo de su vida, centrados en el cerebro y en el funcionamiento del sistema nervioso.

Documento: SELECCIÓN DEL DESTINO DE LOS PRODUCTOS ELABORADOS EN LOS ORGÁNULOS MEMBRANOSOS

En este documento se explica el proceso de síntesis y distribución de sustancias desde el interior celular hacia el exterior.

Animación: COMPLEJO DE GOLGI

Para entender cómo se organiza y funciona el complejo de Golgi.

Documento: ORGÁNULOS MEMBRANOSOS DE LA CÉLULA EUCARIOTA

Ficha para que el alumno indique las estructuras señaladas en las ilustraciones que aparecen en relación a los orgánulos membranosos y describa su estructura y función.

Documento: ADN MITOCONDRIAL Y HERENCIA

Documento con un fragmento extraído del libro *ADN. El secreto de la vida*, en el que se explica la herencia del ADN mitocondrial.

Documento: CÉLULAS EUCARIOTAS DESPROVISTAS DE MITOCONDRIAS

El texto de este documento explica la existencia de ciertos organismos que no poseen mitocondrias y a qué es debido.

Comprueba lo que sabes

1. **¿Qué se entiende por orgánulos membranosos?**

   En la célula eucariota, los orgánulos membranosos son orgánulos rodeados por, al menos, una membrana. Algunos de los mismos, como el retículo endoplásmico o el complejo de Golgi constituyen el sistema de endomembranas o citomembranas e intervienen en diversas funciones celulares, como la síntesis de lípidos y proteínas o los procesos de endocitosis y exocitosis. Otros orgánulos membranosos como las mitocondrias, los peroxisomas y los cloroplastos se relacionan con el metabolismo energético de la célula.

2. **¿Dónde se procesan las proteínas una vez sintetizadas?**

   Las proteínas, una vez sintetizadas pueden procesarse directamente en el citoplasma o en el sistema retículo endoplásmico rugoso – complejo de Golgi.

3. **¿En qué orgánulos se lleva a cabo la respiración aeróbica?**

   La respiración aeróbica en las células eucariotas se lleva a cabo en las mitocondrias. Estos orgánulos poseen una membrana externa y una membrana interna con crestas mitocondriales. Las cadenas de transporte electrónico y la ATPasa mitocondrial se localizan en la membrana mitocondrial interna.

4. **¿Dónde tiene lugar la fotosíntesis en las células eucariotas?**

   En las células eucariotas, la fotosíntesis oxigénica tiene lugar en los cloroplastos. Estos orgánulos en algunos protistas y en los vegetales superiores, están rodeados de una doble membrana y contienen en su interior los tilacoides y los grana, donde se localizan los pigmentos fotosintéticos y las cadenas de transporte electrónico. La fijación del dióxido de carbono tiene lugar en el estroma.

5. **¿Cuál es el origen de las mitocondrias y los cloroplastos?**

   Las mitocondrias y los cloroplastos proceden de procesos de endosimbiosis con bacterias, en el origen evolutivo de las células eucariotas. Esta teoría, inicialmente propuesta por Margulis, se ha corroborado en los estudios de filogenia molecular.

Actividades

1. **Define el término retículo endoplásmico.**

   Endoplásmico significa «dentro del plasma» y retículo, procede del latín *reticulum,* que significa «red pequeña». El retículo endoplásmico es un complejo sistema de sáculos (también denominados cisternas) y túbulos aplanados conectados entre sí que delimitan un espacio interno denominado lumen o luz del retículo. Se halla distribuido por todo el citoplasma e interviene en la síntesis, el procesamiento y el transporte de proteínas en las células eucariotas.

2. **¿A qué se considera sistema de endomembranas de la célula?**

   Se trata de vesículas membranosas relacionadas entre sí y con la membrana nuclear. Comprende el retículo endoplásmico, el complejo de Golgi y los sistemas vesiculares, 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.

Investigia (página 144)

Busca la relación existente entre la fibrosis quística y una defectuosa degradación de proteínas en el RER.

La fibrosis quística está causada por un defecto en la secreción de iones cloruro por las células que revisten los pulmones, por lo que a consecuencia de ello reciben una hidratación insuficiente, lo que facilita las infecciones bacterianas. En 1989, investigadores de las universidades de Michigan y de Toronto aislaron el gen deficiente en los enfermos de fibrosis quística. El gen codifica una proteína denominada «regulador de la conductancia transmembrana en la fibrosis quística» (CFTR). Cuando todo funciona correctamente, la CFTR se sintetiza en el retículo endoplásmico rugoso, madura a través del complejo de Golgi y se inserta en la membrana plasmática. Sin embargo, cuando la CFTR es defectuosa queda retenida en el retículo endoplásmico rugoso, probablemente porque se pliega de forma incorrecta, y es reconocida como una proteína defectuosa, que será degradada. La CFTR no se incorporará a la membrana plasmática de las células y la secreción del ion cloruro no tendrá lugar, con lo cual se desarrollará la enfermedad.

3. **¿Es visible al microscopio óptico una vesícula aplanada del retículo endoplásmico con un lumen de 15 nm de espesor?**

   El límite de resolución en un microscopio óptico es de 0,2 µm. 1 µm equivale a 10^3 nm, por tanto no se observará una vesícula con un lumen de 15 nm con este tipo de microscopía.

4. **Busca ejemplos de células en las que el RER esté poco desarrollado.**

   El RER está poco desarrollado, por ejemplo, en células que producen hormonas esteroídicas (células del ovario o de los testículos que producen estrógenos o andrógenos, respectivamente) o en células especializadas en el metabolismo lipídico (hepatocitos del hígado).

Investigia (página 145)

Averigua qué hormonas regulan la movilización del glucógeno hepático.

Las hormonas adrenérgicas estimulan la hidrólisis del glucógeno hepático para proporcionar a las células musculares un aporte adecuado de glucosa.

5. **Señala las diferencias y semejanzas entre el REL y el RER.**

   Diferencias

   REL:

   - Los ribosomas están ausentes.
   - Las membranas tienen forma de túbulos.
   - Es abundante en ciertas células especializadas.
   - Sus funciones son: síntesis de lípidos y derivados lipídicos, detoxificación de muchos productos tóxicos liposolubles procedentes del exterior, almacén de calcio para la contracción muscular, metabolismo de los carbohidratos e hidrólisis de carbohidratos como el glucógeno.

   RER:

   - Los ribosomas están asociados a la cara externa de la membrana

- Las membranas tienen forma de sacos aplanados.
- Es abundante en células con importante actividad de síntesis de proteínas.
- Sus funciones son: síntesis y/o modificación de proteínas sintetizadas en los ribosomas de la cara externa de su membrana, almacenamiento de proteínas (en este caso, unidas a proteínas estabilizantes, las chaperonas), transporte de las proteínas hasta otros orgánulos. Algunas proteínas sufren modificaciones postraduccionales como, por ejemplo, glucosilaciones.

Semejanzas: ambos son complejos sistemas de membranas, compuestos por elementos conectados entre sí, que delimitan un espacio interno denominado lumen.

6 Algunos productos tóxicos aumentan su toxicidad al ser hidroxilados en el hígado. Pon un ejemplo.

La hidroxilación de hidrocarburos policíclicos (moléculas orgánicas compuestas por dos o más anillos bencénicos) da lugar a productos oxidados más tóxicos que los compuestos de partida.

7 ¿Qué orgánulo se encuentra físicamente unido al núcleo de las células eucarióticas? Explica sus funciones.

Se trata del retículo endoplásmico, en concreto del retículo endoplásmico rugoso. La membrana nuclear externa se continúa con la membrana del retículo endoplásmico rugoso, por lo tanto existe una conexión entre el lumen del retículo y el espacio perinuclear.

Entre ambas membranas se localizan los poros nucleares, a través de los cuales se produce el intercambio y el transporte de moléculas grandes, como el ARN y las proteínas, entre el interior del núcleo y el citoplasma.

Funciones del RER:

- Síntesis y/o modificación de proteínas sintetizadas en los ribosomas de la cara externa de su membrana.
- Almacenamiento de proteínas (en este caso, unidas a proteínas estabilizantes, las chaperonas).
- Transporte de proteínas hasta otros orgánulos. Algunas proteínas sufren modificaciones postraduccionales, como por ejemplo, glucosilaciones.

8 ¿La adición de carbohidratos a las proteínas tiene lugar exclusivamente en el complejo de Golgi?

No, la glicosilación de las proteínas tiene lugar en la cara luminal de las membranas tanto del complejo de Golgi como del retículo endoplásmico.

9 ¿Cómo se asegura el reparto de las proteínas desde el complejo de Golgi hacia los destinos particulares intra o extracelulares?

Algunas de las proteínas poseen secuencias de aminoácidos que sirven como «etiquetas» para la retención o la recuperación, y otras pueden formar grandes complejos que quedan excluidos de las vesículas de transporte. La longitud de una proteína particular puede determinar, también, en qué cisterna se queda confinada y, por último, la selección la realizan las vesículas revestidas de clatrina que reconocen receptores específicos en la membrana del Golgi que, a su vez, están relacionados con las proteínas que tienen que ser transportadas.

10 Si el pH de las células tiene un valor en torno a 7, y en los lisosomas se mantiene un pH ácido, ¿en qué sentido tenderán a moverse los protones? ¿Cómo se consigue este pH interno ácido?

Los protones tenderán a dirigirse hacia el exterior de los lisosomas; sin embargo, el pH interno del lisosoma se mantiene en un valor medio de 5 gracias a una enzima ATPasa de membrana que bombea protones hacia el interior a expensas de la hidrólisis de ATP.

Investiga (página 149)

Averigua la relación existente entre la artritis reumatoide y la digestión extracelular anómala en las articulaciones.

La artritis reumatoide, enfermedad inflamatoria, puede ser consecuencia de una secreción anómala de enzimas lisosomales en las articulaciones por parte de los leucocitos. El tratamiento incluye el uso de hormonas esteroídicas, cortisona e hidrocortisona, que estabilizan las membranas lisosomales e inhiben, así, la liberación de enzimas.

11 Elabora una hipótesis sobre la desaparición de la cola del renacuajo durante la metamorfosis de las ranas.

La desaparición de la cola del renacuajo durante la metamorfosis se debe a la degradación lisosómica de las células que la constituyen; las enzimas lisosómicas son liberadas en la célula para degradar sus componentes (es una muerte celular programada o apoptosis).

12 En las células vegetales no existen mecanismos de excreción de los restos celulares. ¿Qué ocurriría si no existiera la vacuola vegetal?

Se produciría el acúmulo progresivo de solutos en el citoplasma de las células hasta alcanzar un nivel en el que se impedirían o restringirían los procesos metabólicos.

Investiga (página 150)

Investiga sobre el funcionamiento de la vacuola contráctil en *Paramecium*.

Se trata de un orgánulo membranoso de contenido acuoso cuya función es la regulación osmótica. *Paramecium* es un protista de agua dulce, es decir, vive en un medio hipoosmótico con respecto al interior celular. El agua que entra por ósmosis es expulsada de la célula a través de las vacuolas contráctiles, lo que evita el estallido de la célula. La vacuola se llena de líquido a través de unos canales colectores radiales denominados ampulas (diástole) y es periódicamente expulsado al exterior por un poro situado en el córtex (sístole).

13 Busca algún ejemplo de células eucariotas desprovistas de mitocondrias y relaciona esta característica con el tipo de ambiente que colonizan o la función que desempeñan.

Giardia sp. es un zooflagelado diplomonádido que carece de mitocondrias. Son organismos anaerobios, adaptados a la vida sin oxígeno. Además de los diplomonádidos, otros dos grupos de protistas carecen de mitocondrias: los tricomonádidos (zooflagelados) y los microsporidios (parásitos intracelulares).

14 ¿Por qué crees que las mitocondrias de las células del músculo o el corazón presentan un número muy elevado de crestas mitocondriales?

Porque son células con una enorme actividad metabólica y, por tanto, con mayores requerimientos de ATP. Las crestas mitocondriales aumentan enormemente la superficie de la membrana interna de las mitocondrias de estas células,

elevando el número de complejos proteicos necesarios para el transporte de electrones y para la síntesis de ATP que se pueden alojar en la misma; de esta manera incrementan la capacidad de la mitocondria para producir ATP.

15 Las mitocondrias tienen ADN y ribosomas 70 S. ¿Cómo relacionas estas características con la teoría de la endosimbiosis?

La presencia en las mitocondrias de un ADN circular semejante al de las bacterias y de ribosomas 70 S (con estructura y coeficiente de sedimentación típico de los procariotas) constituye una prueba de su origen endosimbiótico. La teoría de la endosimbiosis explicaría el origen de las mitocondrias del siguiente modo: un eucariota unicelular ancestral heterótrofo rodeado de una membrana flexible pudo alimentarse de distintos tipos de bacterias y establecer con algunas de ellas una simbiosis mutualista intracelular (en concreto, las mitocondrias parecen tener su origen en algún tipo de bacteria roja no sulfúrea). Posteriormente se produjo una pérdida progresiva de la autonomía del simbionte con desaparición de envueltas protectoras, disminución del tamaño del genoma, pérdida de funciones no esenciales y, por último, dependencia del hospedador, al que se habrían transferido genes esenciales.

16 ¿Qué función tienen las mitocondrias en los organismos? ¿Dónde se realiza en las células el ciclo de los ácidos tricarboxílicos?

En las mitocondrias de los organismos se realiza el metabolismo respiratorio aerobio, cuya finalidad es la obtención de la energía necesaria para que se lleven a cabo las funciones celulares. Esta función está compartimentalizada y se realiza, fundamentalmente, en la matriz mitocondrial y en la membrana mitocondrial interna. En la matriz mitocondrial tienen lugar la β-oxidación de los ácidos grasos, la descarboxilación oxidativa del ácido pirúvico, el ciclo de Krebs y la síntesis de proteínas mitocondriales, y se provee a la célula de intermediarios metabólicos y de moléculas reducidas. En la membrana mitocondrial interna se realizan el transporte de electrones a través de la cadena respiratoria hasta el oxígeno y la síntesis de ATP por fosforilación oxidativa.

El ciclo de los ácidos tricarboxílicos (TCA) tiene lugar en la matriz mitocondrial. Se trata de un conjunto de reacciones por las cuales el acetil-CoA originado a partir del piruvato o de la β-oxidación de los ácidos grasos es oxidado completamente hasta CO_2, con lo que se obtienen, además, diversos intermediarios metabólicos y compuestos reducidos ($NADH + H^+$ y $FADH_2$).

17 Dibuja un esquema del orgánulo donde se produce la cadena electrónica y la fosforilación oxidativa, indicando sus componentes principales y la localización de dicho proceso metabólico.

El orgánulo correspondería a una mitocondria. Ver esquema 8.16 del Libro del Alumno. El transporte de electrones a través de la cadena respiratoria hasta el oxígeno y la síntesis de ATP por fosforilación oxidativa tienen lugar en la membrana mitocondrial interna, en las invaginaciones denominadas crestas mitocondriales.

18 Las mitocondrias se dividen de forma independiente. ¿Corroboraría este hecho el origen endosimbiótico de las mismas? Razona tu respuesta.

Sí, corroboraría el origen endosimbiótico de estos orgánulos, que son semiautónomos y pueden dividirse por sí mismos. Los procesos de síntesis de ADN, ARN y proteínas que ocurren en las mitocondrias tienen más similitudes con los que ocurren en las células procariotas que con los que se producen en el núcleo o el citoplasma de las células eucariotas.

19 La diaminobencidina (DAB), un sustrato oxidable por la catalasa de los peroxisomas, da lugar a un polímero que se une al osmio. ¿Qué orgánulos podrían ponerse de manifiesto con la técnica de reacción con DAB?

Solo se pondrían de manifiesto los peroxisomas, puesto que el ensayo de la diaminobencidina depende de la capacidad de la catalasa de oxidar a la DAB, y la catalasa está presente en todos los peroxisomas y ausente en cualquier otro orgánulo.

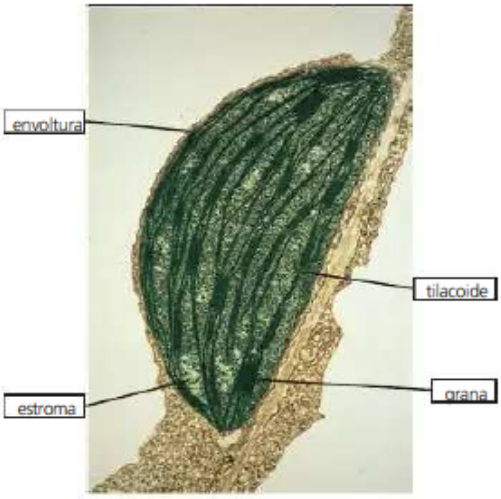
20 Las células de los tejidos de sostén de las plantas, ¿presentan un número elevado de cloroplastos? Razona tu respuesta.

No, los cloroplastos son poco numerosos puesto que la función fundamental de las células de los tejidos de sostén de las plantas no es la de llevar a cabo una fotosíntesis activa.

21 ¿Qué indica el hecho de que las hojas de una planta se tornen amarillentas o cloróticas?

El color verde intenso de las hojas se debe a la clorofila y refleja un correcto funcionamiento de los cloroplastos en las células; el que estas se tornen amarillentas o cloróticas es indicativo de una pérdida de clorofila y, por tanto, de la función fotosintética.

22 Identifica en la fotografía del margen los componentes que forman un cloroplasto.



23 Observa la figura 8.19, ¿hay algo en ella que te lleve a pensar en la teoría de la endosimbiosis como explicación del origen de los cloroplastos? Razona tu respuesta.

La presencia de una molécula de ADN circular, de una doble membrana y de ribosomas con un coeficiente de sedimentación semejante al de las bacterias (70 S) apoya la teoría de la endosimbiosis como explicación del origen de los cloroplastos. Estos orgánulos parecen proceder de la simbiosis de una célula eucariota ancestral con organismos procariotas (en concreto, una cianobacteria fotosintética). El ADN circular, la membrana interna y los ribosomas 70 S procederían del endosimbionte ancestral de origen bacteriano, y la membrana externa del hospedador.

Relaciona las estructuras del cloroplasto y de la mitocondria y describe las semejanzas y diferencias entre ambas.

Las principales analogías y diferencias entre las mitocondrias y los cloroplastos se destacan en el siguiente cuadro:

	Cloroplastos	Mitocondrias
Analogías	▮ Membrana plastidial doble. ▮ ADN circular. ▮ Ribosomas 70 S. ▮ ATPasas.	▮ Membrana mitocondrial doble. ▮ ADN circular. ▮ Ribosomas 70 S. ▮ ATPasas (partículas elementales F1).
Diferencias	▮ Estructuras membranosas: tilacoides y grana. ▮ Interior dividido en tres compartimentos.	▮ Invaginaciones de la membrana interna: crestas mitocondriales. ▮ Interior dividido en dos compartimentos.

¿Qué tipos de organismos eucariotas realizan la fotosíntesis? Indica la localización subcelular concreta donde este proceso se lleva a cabo.

Las plantas verdes y algunos protistas realizan la fotosíntesis. Estos organismos llevan a cabo la fotosíntesis mediante un proceso en el que se libera oxígeno como producto final, y por esta razón se llama oxigénica. Los cloroplastos son los orgánulos en los que tiene lugar la fotosíntesis oxigénica. En la membrana tilacoidal se producen las reacciones de conversión de la energía lumínica en energía química (ATP) y se generan moléculas reducidas (NADPH + H^+), para lo cual son imprescindibles la luz y la presencia de pigmentos fotosintéticos, así como el agua, que dona electrones a las clorofilas en el centro de reacción (fase lumínica). En el estroma tiene lugar la fijación del CO_2 en moléculas orgánicas (ciclo reductor de las pentosas fosfato o ciclo de Calvin) y, posteriormente, su almacenamiento en forma de polisacáridos de reserva, por lo general almidón. Las reacciones del ciclo de las pentosas fosfato o ciclo de Calvin son independientes de la luz, de ahí la denominación de fase oscura.

¿Pueden llevarse a cabo las reacciones del ciclo de Calvin en presencia de luz? Razona tu respuesta.

Sí, las reacciones del ciclo de las pentosas fosfato o ciclo de Calvin son independientes de la luz. De hecho algunas plantas, denominadas C4, adaptadas a ambientes muy calurosos y con elevada insolación, captan el CO_2 durante la noche cuando pueden abrir los estomas sin peligro de pérdida de agua y lo almacenan en forma de ácido málico, compuesto que incorporarán al ciclo de Calvin durante el día. El ciclo de Calvin tiene lugar en la células que rodean los haces vasculares (células envolventes del haz) de estas plantas.

Solución para las actividades

Análisis

¿Qué tienen en común todas las ATPasas?

Todas ellas son proteínas que participan en el transporte activo de sustancias en la célula y están situadas en la membrana plasmática o la membrana de los orgánulos celulares. Llevan a cabo un transporte en contra de gradiente y está acoplado a la hidrólisis de ATP, si bien también pueden acoplar el transporte a la síntesis de ATP.

En los orgánulos relacionados con la producción de energía como mitocondrias y cloroplastos. ¿Qué papel tiene la ATPasa en la producción de un gradiente quimiosmótico?

En mitocondrias y cloroplastos la ATPasa utiliza la disipación del gradiente quimiosmótico de protones, producido por el transporte de protones y electrones a través de las cadenas transportadoras, para la síntesis de ATP.

Propuesta de investigación

Busca la importancia de las ATPasas de tipo ABC con respecto a la resistencia a antibióticos o a enfermedades como la fibrosis quística.

Las ATPasas ABC tienen relación con mecanismos de resistencia a antibióticos puesto que provocan un reflujo de estos medicamentos desde la bacteria patógena, impidiendo que se produzca la acción antibacteriana. También tienen relación con la falta de efectividad de algunos fármacos antitumorales, porque provocan su expulsión de la célula cancerígena.

Tipos de orgánulos membranosos

1 ¿A qué orgánulo membranoso aplicarías el calificativo de «director principal» del transporte de proteínas celular?

Al complejo de Golgi, pues es en este orgánulo donde las proteínas se «seleccionan» para sus diferentes destinos. Esta selección está controlada, en parte, por las vesículas revestidas de clatrina que reconocen en la membrana del Golgi receptores específicos los cuales, a su vez, están relacionados con las proteínas que tienen que ser transportadas.

2 Observa la fotografía de la página 142 y escribe qué orgánulos reconoces. Después, cita dos funciones de cada uno. ¿De qué tipo de microscopía se trata?

En la microfotografía se pueden observar orgánulos membranosos (falso color):

- Varias mitocondrias, en color morado. En ellas se observan la membrana mitocondrial interna y las crestas mitocondriales, así como la matriz mitocondrial.
- Retículo endoplásmico rugoso, vesículas aplanadas de color verde con ribosomas (en color azul).
- Retículo endoplásmico liso, vesículas de color verde no asociadas a ribosomas.
- Orgánulo membranoso con material granular que podría corresponder a un peroxisoma. Aunque el falso color verde podría llevar a confusión, no se trata de un cloroplasto.

Es una fotografía de una sección ultrafina de una célula eucariota observada con el microscopio electrónico de transmisión (TEM).

3 Indica en una tabla los dos tipos principales de orgánulos membranosos que hay, y pon al menos tres ejemplos de cada uno de ellos.

Tipos	Ejemplos		
Sistema de endomembranas	Retículo endoplásmico	Complejo de Golgi	Lisosomas
Orgánulos implicados en el metabolismo energético	Mitocondrias	Cloroplastos	Peroxisomas

4 Cita una función con la que esté relacionado cada uno de los siguientes orgánulos:

a) Retículo endoplásmico liso.

Retículo endoplásmico liso: interviene en la síntesis de lípidos y sus derivados.

b) Retículo endoplásmico rugoso.

Retículo endoplásmico rugoso: participa en la síntesis y/o modificación postraduccional de las proteínas.

c) Complejo de Golgi.

Complejo de Golgi: interviene en la modificación, maduración y secreción de proteínas.

d) Mitocondrias.

Mitocondrias: en ellas se encuentran las enzimas y cadenas de transporte necesarias para que se lleve a cabo la respiración aerobia.

5 ¿Qué ventaja supone la compartimentalización en orgánulos de células eucariotas con respecto a las células procariotas?

La existencia de orgánulos en las células eucariotas supone la separación de las funciones celulares en diferentes compartimentos, así como la separación del material genético del resto del citoplasma. Esto implica una mayor eficacia en el desarrollo de las funciones celulares.

6 El núcleo de las células eucariotas, ¿podría considerarse un compartimento celular o un orgánulo? Razona la respuesta.

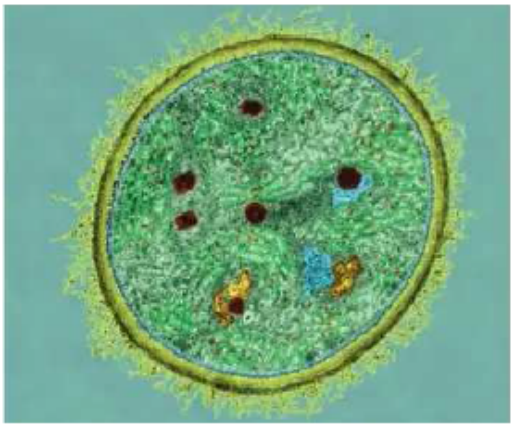
El núcleo de la célula se considera un orgánulo celular ya que contiene la información genética de la célula. Sin embargo, en el núcleo, rodeado de una doble membrana, existe una conexión entre la membrana externa y el retículo endoplasmático rugoso.

7 ¿Qué tipo de orgánulos son más fáciles de observar en vivo con microscopía óptica: cloroplastos o leucoplastos?

Utilizando técnicas de observación en vivo al microscopio óptico, sería más fácil observar los cloroplastos que los leucoplastos, puesto que los cloroplastos contienen los pigmentos fotosintéticos (clorofilas, carotenos, xantofilas, etc) que les dan una coloración verde, parda o incluso rojiza; esta característica hace que estos orgánulos se observen claramente. Además las clorofilas presentan autofluorescencia, por lo que también podrían observarse directamente en el microscopio óptico de fluorescencia.

Retículo endoplásmico

8 Las bacterias fotosintéticas oxigénicas o cianobacterias, como la de la imagen, ¿contienen cloroplastos? Razona la respuesta.



Las cianobacterias o bacterias fotosintéticas oxigénicas no contienen cloroplastos como las células eucariotas, si presentan clorofila a y otros pigmentos como las ficobiliproteínas, que le dan su color verde-azulado característico. Los pigmentos fotosintéticos se encuentran en sistemas internos

de membrana, los tilacoides. Según los estudios evolutivos y filogenéticos, los cloroplastos se originaron a partir de procesos de endosimbiosis con este tipo de bacterias.

¿Qué es el retículo endoplásmico? ¿Qué tipos de retículo endoplásmico existen? ¿Cuáles son sus diferencias?

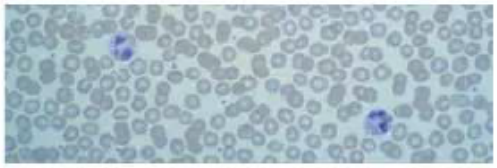
El retículo endoplásmico es un complejo sistema de sáculos (también denominados cisternas) y túbulos aplanados conectados entre sí que delimitan un espacio interno denominado lumen o luz del retículo. Se halla distribuido por todo el citoplasma en las células eucariotas. Desde el punto de vista estructural y funcional, se distinguen el retículo endoplásmico rugoso (RER) y el liso (REL). Las principales diferencias entre ambos son:

	REL	RER
Ribosomas	Ausentes	Asociados a la cara externa de la membrana
Morfología de las membranas	Túbulos	Sacos aplanados
Presencia	Abundante en ciertas células especializadas	Abundante en células con importante actividad de síntesis de proteínas
Funciones	▮ Síntesis de lípidos y derivados lipídicos ▮ Detoxificación de muchos productos tóxicos liposolubles procedentes del exterior ▮ Almacén de calcio para la contracción muscular ▮ Metabolismo de los carbohidratos. Hidrólisis de carbohidratos como el glucógeno	▮ Síntesis y/o modificación de proteínas sintetizadas en los ribosomas de la cara externa de su membrana ▮ Almacenamiento de proteínas (en este caso, unidas a proteínas estabilizantes, las chaperonas) ▮ Transporte de las proteínas hasta otros orgánulos. Algunas proteínas sufren modificaciones postraduccionales como, por ejemplo, glucosilaciones

¿Por qué cuando se suministra el barbitúrico fenobarbital a un animal de experimentación se observa un desarrollo del retículo endoplásmico liso?

El REL interviene en la eliminación de sustancias tóxicas. Una de las reacciones más comunes que tiene lugar durante los procesos de detoxificación es la hidroxilación (adición de grupos hidroxilo a moléculas orgánicas aceptoras). La hidroxilación depende de elementos de la familia de las proteínas citocromo P-450 que se encuentran en el REL de las células del hígado, pulmones e intestino. En el REL existe un sistema de transporte que transfiere electrones desde el NADPH o el NADH a una proteína citocromo P-450. La forma reducida de esta es capaz de donar un electrón al oxígeno molecular y permitir, así, la hidroxilación de la molécula. Por lo tanto, cuando el fenobarbital es suministrado a un animal de experimentación, aumentan, por un lado, las enzimas detoxificantes en el hígado y, por otro, se observa un desarrollo del REL, ya que las enzimas de este participan en la eliminación de barbitúricos mediante la hidroxilación de los mismos.

Explica por qué motivo los glóbulos rojos no presentan retículo endoplásmico rugoso.



Los glóbulos rojos no presentan RER ni tampoco otros orgánulos citoplasmáticos característicos de la mayoría de las células eucariotas, como el núcleo, si bien presentan un citoesqueleto muy desarrollado. La función de este tipo de células es realizar el transporte de oxígeno y dióxido de carbono en la sangre, para lo cual es esencial la hemoglobina, que representa el 95 % del peso seco total. En los precursores de los eritrocitos (eritroblastos) el RER sí está presente, aunque es escaso; son abundantes, sin embargo, los ribosomas implicados en la síntesis de la hemoglobina. A medida que el eritrocito madura y no se requiere más síntesis de proteínas, la mayor parte de los orgánulos, entre ellos el RER, desaparecen.

¿Cómo relacionarías la presencia de ribosomas adheridos a la cara externa del retículo endoplásmico con las funciones del mismo?

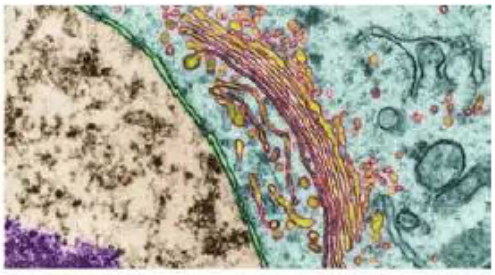
En el retículo endoplasmático rugoso hay ribosomas adheridos a la cara externa de su membrana, unidos a receptores específicos. Las proteínas que se sintetizan, se almacenan en la luz del retículo y después se transportan hacia su localización celular. Estas proteínas en el RER se pueden modificar postraduccionalmente y son estabilizadas por chaperonas, responsables de su correcto plegamiento.

Complejo de Golgi

El retículo endoplásmico liso es esencial para la contracción muscular. Explica esta afirmación.

El retículo endoplasmático liso es fundamental para que se produzca la contracción muscular, pues en su interior se acumula Ca^{2+}, que es liberado al recibir los estímulos nerviosos. El REL es abundante en las células del músculo estriado.

Describe la estructura del complejo de Golgi. ¿Qué función tiene en la célula? ¿Cuál es el origen de las vesículas de este orgánulo? Cita algún destino de las vesículas que se originan en él.



El complejo de Golgi está constituido por un conjunto de sáculos o cisternas apilados y relacionados entre sí, los dictiosomas, rodeados de pequeñas vesículas membranosas. Presenta polaridad, es decir, en los dictiosomas se diferencian dos caras con distinta estructura y función:

- La cara de formación (cara *cis*), por lo general más próxima al núcleo de la célula y constituida por cisternas convexas conectadas con el retículo endoplásmico rugoso (de hecho, la composición química de su membrana es muy semejante a la de este).
- La cara de maduración (cara *trans*), orientada hacia la membrana plasmática (a la que se asemeja en su composición química) y en la cual las cisternas presentan un grosor mayor; a partir de estas cisternas se originan numerosas vesículas y gránulos de secreción.

Entre una y otra cara se dispone un número variable de cisternas intermedias o de transición.

Las funciones biológicas más importantes del complejo de Golgi son las siguientes:

- Modificación de proteínas sintetizadas en el RER. En el complejo de Golgi se modifican las proteínas sintetizadas en el RER y, además, se completa su maduración con la adquisición de su estructura y composición definitivas.
- Transporte y secreción de proteínas y lípidos. Las proteínas y los lípidos son transportados a través del complejo desde la cara *cis* hasta la cara *trans*, al tiempo que tienen lugar los procesos de modificación necesarios para su maduración. Por último, en la cara *trans* se forman las vesículas de secreción, que liberan su contenido selectivamente hacia el exterior o interior celular.

Otras funciones importantes del complejo de Golgi son:

- Formación de la pared celular vegetal y del glicocálix en las células animales.
- Posiblemente se relaciona con el tránsito de lípidos y de la bilis.
- Interviene en la génesis de los lisosomas.
- Las vesículas provienen del retículo endoplásmico.
- Los lisosomas o la membrana plasmática son algunos de los destinos de las vesículas que se originan en el complejo de Golgi.

15 El complejo de Golgi, ¿está únicamente relacionado con los procesos de exocitosis?

El complejo de Golgi no solo tiene como función la exocitosis, sino que también modifica las proteínas sintetizadas en el RER para que adquieran su estructura definitiva y activa. Posteriormente, tanto proteínas como lípidos serán liberados en el interior o el exterior celular de forma selectiva.

16 ¿Cómo están relacionados el complejo de Golgi y los lisosomas?

El complejo de Golgi está implicado en la síntesis de los lisosomas primarios. Vesículas de transporte abandonan el aparato de Golgi para transformarse en lisosomas primarios.

Lisosomas

17 ¿Qué son los lisosomas? ¿Qué papel desempeñan en la célula?

Los lisosomas son pequeñas vesículas que contienen una gran variedad de enzimas hidrolíticas implicadas en los procesos de digestión celular. Las enzimas lisosómicas son hidrolasas, cuya actividad óptima tiene lugar a pH ácido. Se distinguen dos tipos de lisosomas:

- Lisosomas primarios. De reciente formación, proceden del complejo de Golgi y contienen diversas enzimas hidrolíticas.
- Lisosomas secundarios. Se forman tras la fusión de varios lisosomas primarios a una vesícula de endocitosis o fagocitosis y en ellos tienen lugar los procesos de digestión celular. Presentan un contenido heterogéneo que depende del tipo de nutrición de la célula. Dependiendo de la función que desempeñen se clasifican en fagolisosomas, autofagolisosomas y cuerpos multivesiculares.
  - Fagolisosomas (vacuolas digestivas o heterolisosomas). Se trata de orgánulos formados a partir de la unión de lisosomas primarios con una vacuola fagocítica. Contienen partículas o sustancias alimenticias de naturaleza muy variada, según sea el tipo de célula.
  - Autofagolisosomas. En este caso, los lisosomas se fusionan con vacuolas autofagocíticas para eliminar restos celulares, como orgánulos dañados por sustancias tóxicas o que deben ser reciclados.
  - Cuerpos multivesiculares. Son lisosomas que tienen en su interior numerosas vesículas. Puede tratarse de vesículas autofágicas o de endocitosis en el interior de lisosomas primarios, o de varios lisosomas primarios reunidos en una membrana común.

Una vez finalizada la digestión celular en los lisosomas secundarios quedan restos que no pueden ser aprovechados por la célula y son excretados, aunque en ciertos casos permanecen en la célula como cuerpos residuales o telolisomas.

18 ¿En qué se diferencian los lisosomas primarios de los secundarios?

Los lisosomas, orgánulos vesiculares con enzimas hidrolíticas, pueden ser de dos tipos: primarios y secundarios. Los lisosomas primarios provienen directamente del complejo de Golgi y son de reciente formación, mientras que los secundarios proceden de la fusión de varios lisosomas primarios y una vesícula de fagocitosis, por lo que en ellos se produce la digestión celular.

Vacuolas

19 ¿Están relacionados los lisosomas con los procesos de fagocitosis? Razona tu respuesta.

Los lisosomas sí están implicados en los procesos de fagocitosis, los fagolisosomas o lisosomas secundarios se forman tras la unión de varios lisosomas primarios a una vacuola de fagocitosis y en ellos se produce la digestión de las partículas alimenticias, que son de naturaleza variada dependiendo de la célula.

20 ¿Por qué es necesario para la célula expulsar el agua en un medio hipoosmótico?

En un medio hipoosmótico, la concentración de solutos es menor que la del interior de la célula, razón por la que el agua entra en ella por ósmosis. Si no existieran mecanismos de expulsión del agua, la célula acabaría estallando. Las células expulsan el agua que entra por ósmosis mediante, por ejemplo, la actividad de vacuolas contráctiles.

21 Además de la vacuola vegetal o las vacuolas contráctiles ¿conoces algún otro tipo de vacuolas en la célula eucariota?

Además de la vacuola vegetal y las vacuolas contráctiles, en las células eucariotas se presentan vacuolas de endocitosis

que se forman por invaginación de la membrana plasmática que engloba pequeñas partículas (vacuolas de pinocitosis) o grandes partículas (vacuolas de fagocitosis).

Mitocondrias

Si la mitocondria procede de la endosimbiosis con una bacteria ancestral, ¿podrías explicar el origen de las membranas mitocondriales, teniendo en cuenta la capacidad de fagocitosis de la célula eucariota primitiva?

Se cree que la membrana mitocondrial externa procede de la membrana de la vesícula de endocitosis formada durante la endosimbiosis que originó la mitocondria. Por otra parte, la composición de la membrana interna se asemeja a la de la membrana de las bacterias, por lo que se piensa que podría proceder de la membrana plasmática del procariota endosimbionte que dio lugar a estos orgánulos.

¿Por qué crees que en la zona central del espermatozoide existe un gran número de mitocondrias?

Esa zona central recibe el nombre de vaina mitocondrial, y su función consiste en proporcionar gran cantidad de energía necesaria para el movimiento del flagelo.

¿Por qué el espacio intermembranoso de las mitocondrias presenta una composición semejante a la del citosol?

La membrana externa de las mitocondrias dispone de unos canales proteicos transmembranosos llamados porinas que permiten el paso de iones y moléculas pequeñas a través de ellos, de modo que el espacio intermembrana es esencialmente una continuación del citosol.

¿Qué es la ATP sintasa? ¿Dónde se localiza? ¿Qué función tiene?

Son proteínas transmembranales que participan en el movimiento de protones a través de las membranas, y se cree que este movimiento impulsa la fosforilación oxidativa. Se encuentran en la membrana mitocondrial interna.

Durante el transporte electrónico, desde moléculas con potencial de oxidorreducción más electronegativo hasta otras con potencial redox menos electronegativo, se libera energía y, como consecuencia, se produce la salida de protones hacia la cara externa de la membrana. Por esta razón, entre ambas caras de la membrana se forma un gradiente de protones, así como un gradiente de carga eléctrica; es decir, entre ambas caras de la membrana aparece un potencial electroquímico.

La ATPsintasa permite que los protones acumulados en el espacio intermembrana vuelvan a entrar en la mitocondria; el paso de los protones disipa el gradiente electroquímico, como si la membrana «se descargase», y la energía almacenada en él se acopla a la fosforilación del ADP para formar ATP. El paso de los protones permite que las ATPsintasas actúen para formar ATP (hipótesis quimiosmótica-fosforilación oxidativa).

En las células procariotas, que carecen de mitocondrias, el proceso de fosforilación oxidativa tiene lugar en la membrana citoplasmática, donde se localizan también todas las moléculas componentes de las cadenas transportadoras de electrones, así como la ATPsintasa, que lleva a cabo la síntesis de ATP.

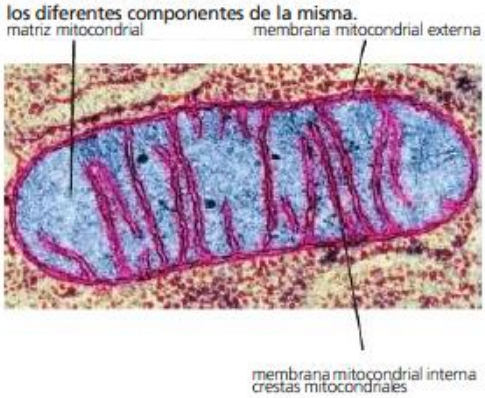
¿En qué compartimento o compartimentos celulares se realiza la β-oxidación de los ácidos grasos?

La β-oxidación de los ácidos grasos se realiza en la matriz mitocondrial.

Explica por qué el ADN mitocondrial se utiliza en la investigación sobre la evolución de los organismos vivos.

Se utiliza el ADN mitocondrial para la investigación sobre evolución ya que este se trasmite desde la madre a la descendencia.

En la siguiente microfotografía se muestra una mitocondria en una célula eucariota. Señala en tu cuaderno los diferentes componentes de la misma.



Peroxisomas

La catalasa es una enzima común en muchos tipos de bacterias y en las células de los animales:

a) ¿Qué función tiene esta enzima?

Este enzima está implicada en la descomposición del peróxido de hidrógeno en agua e hidrógeno, por lo que evita la acción tóxica de este compuesto sobre la célula.

b) ¿Dónde se localiza en las células procariotas y en las células eucariotas?

En las células procariotas en el citoplasma celular y en las células eucariotas en los peroxisomas.

c) ¿Por qué su actividad es muy importante en el hígado?

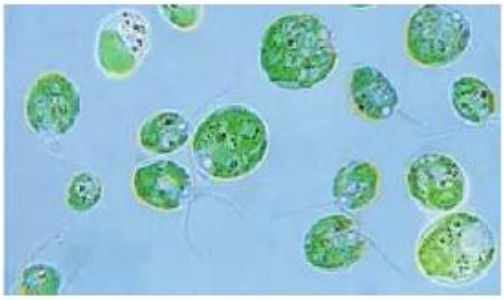
Este enzima es muy importante en el hígado porque una de las funciones fundamentales de este órgano es la detoxificación.

¿Tienen los peroxisomas el mismo origen que las mitocondrias en las células eucariotas?

Se piensa que los peroxisomas tienen, como los cloroplastos y las mitocondrias, un origen endosimbiótico. En su origen la función de este orgánulo era la detoxificación, al aumentar progresivamente el oxígeno en la atmósfera.

Cloroplastos

Los cloroplastos de las células eucariotas, al ser observados al microscopio óptico, presentan un color variable. Algunos grupos, como el de los volvócidos y los euglénidos, tienen cloroplastos de color verde intenso, otros como las diatomeas tienen color pardo-amarillento. ¿Podrías explicar por qué?



En *Chlamydomonas* se presenta un único cloroplasto de gran tamaño de un color verde brillante, esto es debido a que en este género predominan las clorofilas sobre el resto de los pigmentos fotosintéticos. En las diatomeas el pigmento predominante son las xantofilas de color anaranjado o rojizo (aunque también presentan clorofilas), por lo que sus plastos son de color pardo.

¿En qué se parecen el pirenoide del cloroplasto de las células de eucariotas fotosintéticas y el carboxisoma de las bacterias fotosintéticas?

En que en ambos, tanto en el pirenoide como en el carboxisoma, se acumula la ribulosa 1,5 bi-fosfato carboxilasa.