

## CITOLOGÍA I

### **1. El origen de la vida. Teoría endosimbiótica**

#### **a. Historia del estudio celular:**

La historia del estudio celular está íntimamente ligada a los avances desarrollados en óptica y sus aplicaciones a la microscopía:

- a. En 1611 Johann **Kepler** sugirió la manera de desarrollar el primer microscopio
- b. En 1665, Robert **Hooke** describe el uso del microscopio compuesto que él mismo había inventado. Designó la palabra «célula» para describir los espacios angulares que había observado en una delgada sección de corcho. Desde entonces, el término ha pasado a denotar las unidades limitadas por una membrana características de los seres vivos.
- c. 1674 **Leeuwenhoek**, observa en un microscopio perfeccionado por él, protozoos. Nueve años más tarde observó por primera vez bacterias.

Durante el siglo XVIII el microscopio cayó en desuso, impidiendo que se produjeran nuevos avances. A principios de siglo XIX, y gracias a los avances de la microscopía, comienza la edad de oro en el estudio celular.

- d. En 1838 **Schleiden** y **Schwann** propusieron la teoría celular, afirmando que la célula nucleada es la unidad estructural y funcional de las plantas y los animales
- e. 1857 **Kolliker** describió las mitocondrias de las células musculares
- f. 1886 **Zeiss** hizo una serie de lentes, siguiendo las leyes de **Abbé**, que permitieron a los especialistas en microscopía la resolución de estructuras situadas en los límites teóricos de la luz visible
- g. 1898 **Golgi** observó por primera vez el aparato llamado "de Golgi", impregnando células con nitrato de plata
- h. 1914 Ramón y Cajal describe el sistema nervioso y su origen celular.

Como consecuencia de los últimos avances, a mediados del siglo XX se postula la teoría celular, basándose en los descubrimientos del último siglo:

1. La célula es la unidad estructural de los seres vivos.
2. La célula es la unidad funcional de los seres vivos
3. Toda célula proviene de una célula anterior.

Basándose en los postulados de la teoría celular, nos encontramos con un problema:

¿De donde se originó la primera célula?

#### 1- La generación espontánea:

La vida surge a partir de la no vida.

Fueron muchos los experimentos realizados para eliminar esta teoría.

En 1767 Lazzaro Spallanzani trató de desbancarla mediante una serie de experimentos, sin embargo los científicos más conservadores aludieron fallos a la hora de realizar sus experimentos, por lo que la teoría se mantuvo todavía durante más de un siglo.

Jean-Baptiste de Lamarck publica en 1809 su célebre Filosofía zoológica y coloca a la generación espontánea como el punto de partida de la evolución biológica.

No fue hasta mediados del siglo XIX, cuando Louis Pasteur, llegó a demostrar que a partir de materia orgánica estéril y aislada del medio externo no se originaban nunca otros organismos celulares, mientras que si estaba en contacto con el aire si se originaban. A su vez fue el científico inglés Charles Darwin, quien propuso que la vida es el resultado de un proceso evolutivo, lento y regido por la presión selectiva del ambiente.

Ambas teorías iban a contribuir desarrollar nuevas teorías y desterrar la idea de la generación espontánea.

## **b. La tierra primigenia**

Hace unos 4500 mill. de años se formó la tierra, como consecuencia del impacto y fusión de meteoritos (ley de atracción de masas) originarios de la explosión de la supernova.

En aquella época la atmósfera era muy distinta a la actual. El enfriamiento de las rocas emitía gases a la atmósfera ricos en compuestos de carbono y carentes de oxígeno (reductores). Esta atmósfera, estaba compuesta principalmente por H<sub>2</sub>, CH<sub>4</sub>, N<sub>2</sub>, CO<sub>2</sub>, NH<sub>3</sub>, CO... y como consecuencia de la actividad magmática H<sub>2</sub>S y otros compuestos de azufre que iban a reaccionar con el hierro para dar lugar a sulfuros y sulfatos de hierro.

La superficie terrestre era alcanzada por todo tipo de radiación, y principalmente por la radiación ultravioleta, altamente energética y dañina para la vida.

El agua contenida en los meteoritos, rápidamente se evaporaba como consecuencia de los impactos con la superficie terrestre, y al alejarse de la superficie se iba enfriando y condensando en torno a partículas atmosféricas diferentes. Gracias a la acción gravitatoria de la tierra, el agua empezó a precipitar de modo que al caer enfriaba la superficie terrestre de sus altas temperaturas y volvía a vaporizarse. Este ciclo duró cientos de millones de años, hasta que la temperatura de la superficie terrestre se moderó y permitió el almacenamiento del agua formando los océanos.

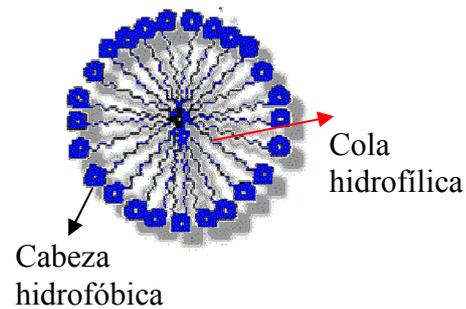
En el agua, los átomos de diferentes moléculas fueron reaccionando, siendo estas reacciones catalizadas en muchos de los casos por los rayos ultravioleta y energía de las tormentas. De este modo aparecen las primeras biomoléculas: Azúcares, aminoácidos, bases nitrogenadas, e incluso ATP.

Debido a la ausencia de competidores y la continua actividad sintética, en el llamado caldo prebiótico se empiezan a acumular biomoléculas cada vez más complejas: fosfolípidos (constituidos de la glicerina asociada a un grupo fosfato y a dos ácidos grasos, y un grupo polar) que se agrupan formando micelas

Algunas micelas englobaron ARN, originando la primera ventaja evolutiva. El hecho de que el ARN estuviera encerrado en una micela, permitía el uso exclusivo de las proteínas que sintetizaba, para su propia replicación, originando innumerables copias de sí misma.

Mientras que el ARN libre, se replicaba en menor cantidad ya que las proteínas que sintetizaba, se iban a desperdigar y replicar también a otras moléculas de ARN.

De este modo, las moléculas básicas que iban formándose pudieron hacerse más complejas al estar protegidas dentro de la burbuja de lípidos y absorbiendo ATP del exterior y otros componentes de nitrógeno y carbono.



### c. El origen de la célula procariótica

Pasados ya más de mil millones de años, aparecieron las primeras células procariotas con características diferentes a las actuales, aunque realizando las mismas funciones vitales. El ARN que estuvo encerrado en micelas, sintetizaba sus propias proteínas y permitía así fabricar más ARN. La membrana citoplasmática, se fue rodeando de proteínas facilitando la comunicación y el transporte de sustancias al interior celular. Algunos lípidos específicos como el colesterol u hopanoides, lograron introducirse en la membrana y darle estabilidad y la movilidad suficiente para aumentar su eficiencia. Todas aquellas modificaciones fueron ventajosas frente al resto de los organismos, actuando sobre dichas estructuras la presión selectiva del ambiente.

Uno de los mayores cambios que existía frente a la época actual, es a la composición atmosférica. En aquellos tiempos los primeros seres vivos, se alimentaban mediante procesos químicos relacionados con las moléculas atmosféricas del hidrógeno, metano, azufre y nitrógeno. A este mecanismo de crecimiento se le denominó, quimiosíntesis, propio de *Arqueobacterias*.

### d. Las Arqueobacterias

En la actualidad son procariotas, pertenecientes al reino moneras, aunque debido a sus características ancestrales y en muchos casos exclusivas, deberían ser introducidas en otro reino diferente.

El grupo más antiguo, las [arqueobacterias](#), constituyen un fascinante conjunto de organismos y por sus especiales características se considera que conforman un Dominio separado: **Archaea**.

Son muy parecidos a las bacterias con formas de bastones, cocos y espirilos y se reproducen por fisión, como la mayoría de las Bacterias aunque poseen características bioquímicas y genéticas que las alejan de ellas:

- No poseen paredes celulares con peptidoglucanos
- Presentan secuencias únicas en la unidad pequeña del ARNr
- Poseen lípidos de membrana diferentes tanto de las bacterias como de las eucariotas (incluyendo enlaces **éter** en lugar de enlaces éster).

Hoy se encuentran restringidas a hábitats marginales como fuentes termales, depósitos profundos de petróleo caliente, fumarolas marinas, lagos salinos; por eso se las conocen también con el nombre de **extremófilas**.

Se considera que las condiciones de crecimiento semejan a las existentes en los primeros tiempos de la historia de la Tierra por ello a estos organismos se los denominó arqueobacterias (del griego *arkhaios* = antiguo).

Características celulares:

**Pared celular:** Algunas arqueobacterias metanogénicas poseen la pared celular formada por un compuesto similar al peptidoglucano de las bacterias, por lo que denomina **pseudopeptidoglucano**, con enlaces glucosídicos 1,3 en lugar de los 1,4 de los peptidoglucano. En otras archaeas la pared se compone de **polisacáridos, glucoproteínas o proteínas**. El tipo de pared más común es la capa superficial paracrística (**capa S**) formada por proteína o glucoproteína, de simetría hexagonal. La pared celular impide la lisis celular y le confiere la forma a la célula. Las paredes de las Archaea son resistentes naturalmente a la lisozima, debido a la ausencia de peptidoglucano. La única arqueobacteria que carece de pared es *Thermoplasma*.

**Membrana:** Los lípidos presentes en las membranas son únicos desde el punto de vista químico, a diferencia de los eucariotas y las bacterias, en que los enlaces éster son los responsables de la unión entre los ác. grasos y glicerol, los lípidos de las Archaea poseen enlaces **ÉTER** para la unión del glicerol con cadenas laterales hidrofóbicas. En lugar de ac. grasos poseen cadenas laterales formadas por unidades repetitivas de una molécula hidrocarbonada como el *isopreno*.

Los principales tipos de lípidos son los diéteres de glicerol. En algunos éteres las cadenas laterales (fentanol) se unen entre sí por enlaces covalentes formando una **monocapa** en lugar de la bicapa característica de las membranas, siendo más estables y resistentes, siendo habituales por lo tanto en las hipertemófilas.

Bacterias metanogénicas: Son anaerobias estrictas ya que no toleran nada de O<sub>2</sub>. En ambientes anaeróbicos son muy abundantes, incluyen sedimentos marinos y de agua dulce, pantanos y suelos profundos, tracto intestinal de animales y plantas depuradoras. Tienen un tipo increíble de metabolismo que puede usar el H<sub>2</sub> como fuente de energía y el CO<sub>2</sub> como fuente de carbono para su crecimiento. En el proceso de construcción de material celular desde H<sub>2</sub> y CO<sub>2</sub>, Las metanogénicas producen metano (CH<sub>4</sub>) en un único proceso generador de energía. El producto final, gas **metano**, se acumula en el ambiente, así se han creado la mayoría de las fuentes naturales de gas natural (combustible fósil) utilizado con fines industriales o domésticos.

- Halófitas: Viven en ambientes naturales como el mar Muerto o en ambientes donde la concentración de sal es muy alta (hasta 5 molar o 25 % de NaCl). Requieren la sal para el crecimiento, sus paredes celulares, ribosomas y enzimas se estabilizan con el ión Na<sup>+</sup>. *Halobacterium halobium*, posee una "membrana púrpura", que toma esta coloración por la presencia del pigmento del tipo de rodopsina llamado **bacteriorodopsina** que reacciona con la luz formando un gradiente de protones a lo largo de la membrana que permite la síntesis de ATP. Este es el único ejemplo en la naturaleza de una fotofosforilación sin clorofila. Estos organismos son heterótrofos y aerobios, la alta concentración de NaCl en el ambiente limita la disponibilidad de O<sub>2</sub> para la respiración, por lo que usando bacteriorhodopsina aumentan su capacidad de producir a ATP, convirtiéndolo a partir de la energía lumínica.

- **Termófilas:** Representan varias líneas filogenéticas de Archaea. Estos organismos requieren temperaturas muy altas (80° - 105° grados) para crecer. Sus membranas y enzimas son inusualmente estables a estas temperaturas. La mayoría de ellas requiere sulfuro para crecer, algunas son anaerobias y usan el sulfuro como aceptor de electrones en la respiración, en lugar del oxígeno. Otras son litotróficas y oxidan sulfuro como fuente de energía y crecen a bajo pH (< pH 2) dado que acidifican su ambiente oxidando S (sulfuro) a SO<sub>4</sub> (ác. sulfúrico). Estos hipertermófilos son habitantes de ambientes calientes, ricos en sulfuro asociados a los volcanes, como los manantiales calientes, géiseres, fumarolas y en fracturas del piso oceánico.

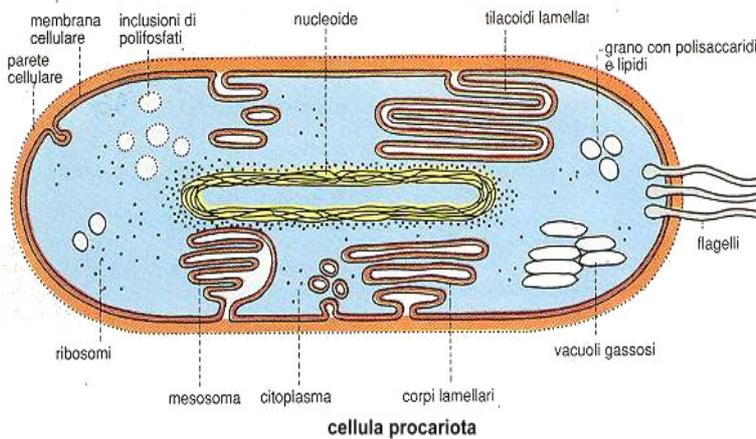
Cuando ya no quedaba en la atmósfera niveles adecuados de hidrógeno, y otros compuestos para ser utilizados por los organismos quimiosintéticos, se acudió al agua. Gracias a los rayos ultravioleta del sol y a la presencia de agua en la tierra, se produjo la hidrólisis del agua, pudiendo ser utilizado el hidrógeno por los organismos vivos, mientras que el oxígeno iba reaccionando en primer lugar con el hierro, y en segundo lugar iba acumulándose en la atmósfera. Esta acumulación fue la que permitió a lo largo del tiempo la formación de la capa de ozono y la filtración por esta de los rayos ultravioletas del sol.

En este período se produjo una extinción muy grande de formas vivas, debido a la presencia del oxígeno atmosférico. Algunos organismos fueron adaptándose a la nueva situación y otros modificaron su metabolismo y el aprovechamiento energético. Aparecieron los primeros organismos fotosintéticos (las cianobacterias), que cada vez expulsaban a la atmósfera mayor cantidad de oxígeno. El incremento del oxígeno atmosférico propició numerosas oxidaciones como la ribosa de los ARN a desoxiribosa ADN, siendo esta última molécula más fiel durante el proceso de replicación que su antecesora. Cada vez, y debido a la atmósfera cambiante se fueron diversificando más los diferentes organismos vivos, aunque todos ellos presentaban las mismas características:

1. Presencia de una membrana formada por una bicapa lipídica que les aísla del medio externo.
2. Un citoplasma constituido principalmente por agua, lípidos, proteínas, glúcidos y ácidos nucleicos junto con sales minerales y compuestos iónicos.
3. Complejos ribonucleo protéicos denominados ribosomas, cuya función era la síntesis protéica, codificada por el ADN.
4. Ácidos nucleicos, asociados a la desoxiribosa y a un grupo fosfato, en algún caso constituido por una sola cadena circular (monocatenario) o dos cadenas (bicatenario) sin asociarse a proteínas, que constituye su material hereditario: ADN
5. Fueron estas cuatro características las que determinaron el grupo celular procariota (bacterias).

El paso hacia el siguiente eslabón de la cadena se basó principalmente en la diversidad de formas y hábitat y la conservación de ciertas condiciones ambientales que permitieran su supervivencia. Apareció así la célula eucariota.

### e. Bacteria o Eubacteria



Constituyen el reino moneras y son las denominadas comúnmente procariotas. Su estructura es diferente a las arqueobacterias, aunque presentan numerosas similitudes, y junto con estas últimas determinan el grupo de las procariotas. Pueden ser heterótrofas o autótrofas. Su estructura se caracteriza por:

Capsula bacteriana: Se encuentra íntimamente ligada a la membrana

plasmática. Está constituida principalmente por glúcidos, otorgándole una consistencia viscosa o mucosa adquiriendo así algunas funciones:

1. Permite la formación de colonias por adherencia
2. Permite el anclaje a diferentes sustratos.
3. Aporta protección y permite la supervivencia frente a condiciones adversas.

Pared bacteriana: Está constituida por peptidoglucanos cuya función es la protección celular respecto al medio externo. El componente fundamental de la pared es el ácido N-acetil-murámico (mureina) similar a la pared celular del reino fungi.

La dureza y flexibilidad de la pared, depende de su composición relativa en polisacáridos y péptidos.

Membrana plasmática: Es una estructura constituida principalmente por proteínas extrínsecas (80%) sin glucocalix, y fosfolípidos ( casi 20%) derivados del ácido fosfatídico ( fosfatidil-etanolamina y fosfatidil-glicerina). Carece de colesterol y a cambio presenta hopanoides, que son triterpenos (cuyo precursor, es común a los dos). Algunos ácidos grasos de los que presenta son insaturados (otorgándole fluidez a la membrana), aunque principalmente son saturados y nunca poliinsaturados.

A partir de la membrana y hacia el exterior se desarrollan estructuras semejantes a los flagelos aunque de menor tamaño denominadas fimbrias, y relacionadas con la adherencia al sustrato. También desarrolla Pili (de mayor tamaño que las fimbrias pero menor que el flagelo) y en este caso no están relacionados ni con la motilidad ni la adherencia, sino el intercambio de ADN. Y finalmente flagelos , cuya estructura varía con respecto a las eucariotas ya que no presenta el esquema microtubular 9 + 2.

Hacia el medio interno la membrana se puede encontrar replegada formando mesosomas cuyas funciones principales son:

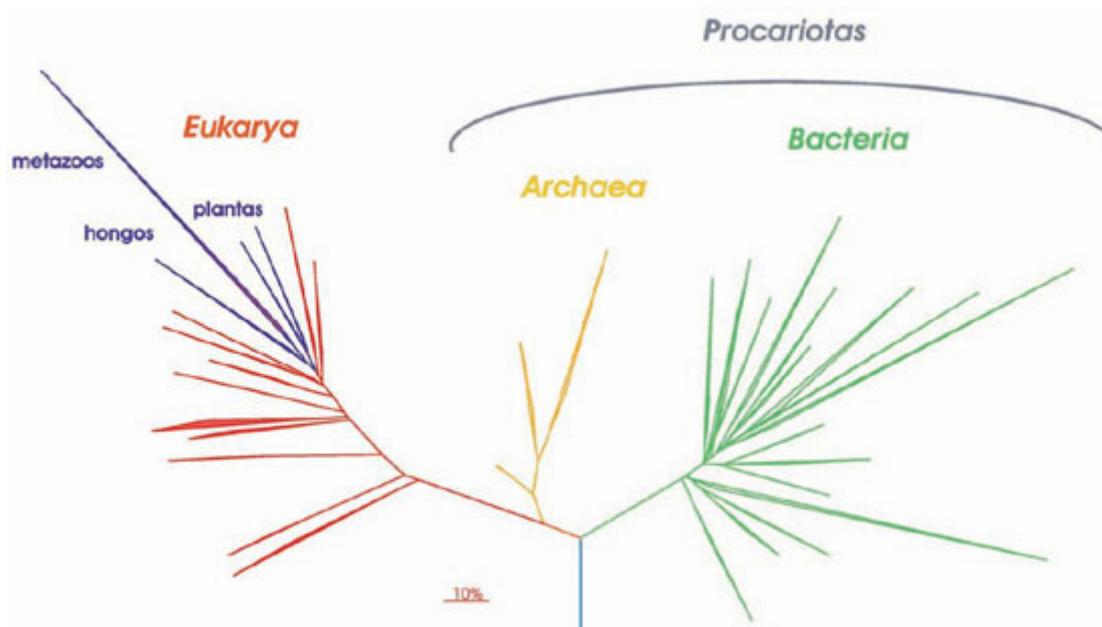
- a) La respiración celular
- b) La síntesis de lípidos
- c) Formación de vesículas de reserva tipo vacuolas.

Además la membrana permite el anclaje del ADN durante la replicación.

En las bacterias con actividad fotosintética (cianobacterias) la membrana también se repliega formando los tilacoides lamelares, sobre los que se deposita el fotosistema I que engloba algunas vesículas con pigmentos fotosintéticos (ficobilinas y clorofila a).

El citoplasma: Presenta la misma estructura que en las células eucariotas, cuya composición fundamental son lípidos proteínas e iones metabólicos, aunque sólo presenta citosol y carece de citoesqueleto. Tampoco presenta ningún orgánulo membranoso independiente, salvo algunas vacuolas con material de reserva.

Repartidos por el citoplasma aparecen los ribosomas, encargados de la síntesis proteica pero con diferente estructura y menor peso molecular que el de las células eucariotas, aunque similar a plastos y mitocondrias. Los ribosomas mantienen su función y son los encargados de la traducción del ARN<sub>m</sub>.



El ADN se encuentra en una región más densa al microscópio electrónico denominada nucleoide y no se encuentra ni delimitado por una membrana ni asociado a proteínas tipo histonas. Tampoco se condensa dando lugar a cromosomas

### **f. El origen de la célula eucariota**

Una vez que la atmósfera fue cambiando y la diversidad biológica fue aumentando, los diferentes organismos empezaron a competir entre ellos por los recursos y el hábitat dando lugar a las diferentes relaciones sociales: Depredador, presa, parásito, mutualista, simbiótico...

De este modo comenzaron a originarse estructuras más complejas en la célula que fueron al igual que las células procariontas seleccionados por el ambiente. Algunas de estas estructuras desembocaron en la función motil, reproductora y de transporte (Undulipodios), otras dieron a la célula la capacidad de obtener energía mediante la captación de la luz solar (plastos) o bien mediante la oxidación de compuestos más complejos mediante un mecanismo denominado fosforilación oxidativa (mitocondrias).

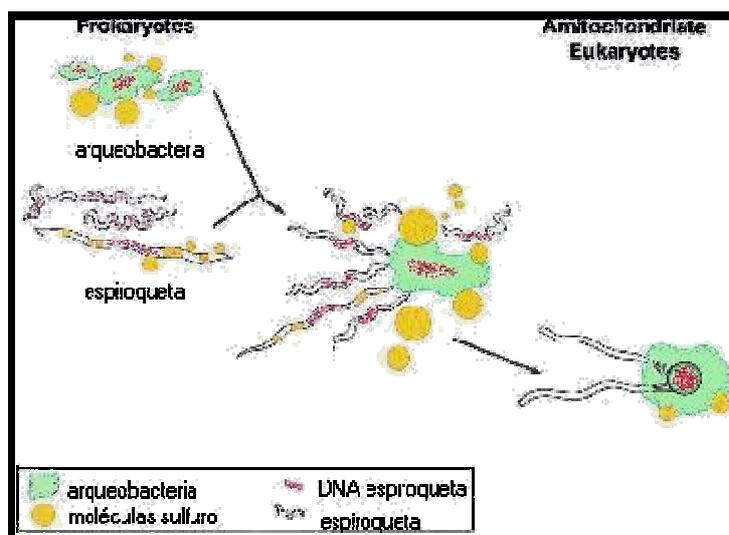
✓ Cilios y flagelos (menos probable)

Aproximadamente un poco antes de adquirir la capacidad de utilizar la luz y el oxígeno, hace unos 2000 millones de años, tuvo lugar un proceso que proporcionó a la célula motilidad. Esto fue un acontecimiento muy importante porque les dio muchas ventajas como las de eludir el peligro y poder buscar alimento y cobijo.

El hospedador original debió de ser una bacteria de gran tamaño parecida a las actuales *Thermoplasma* (Arqueobacteria), que aunque tolera el oxígeno, sólo puede hacerlo en pequeñas cantidades. Mientras que el huésped debió ser una bacteria del grupo de *espiroqueta*. Varias características apoyan esta idea:

En primer lugar, la homogeneidad estructural y bioquímica que se da entre plantas, animales y hongos. Este hecho determina la presencia de un ancestro común a todos los grupos de individuos eucariotas.

En segundo lugar es que sólo un tipo de bacteria como *Thermoplasma* pudo sobrevivir en aguas muy calientes y ácidas como las de aquella época. Su DNA, a diferencia de otras bacterias, se encuentra envuelto por determinadas proteínas parecidas a las histonas de casi todos los eucariotas, éstas tendrían la función de protegerlo del calor y la radiación. Tiene una proteína similar a la actina, generalmente ausente en bacterias.



Los hospedadores fueron bacterias espiroquetas en búsqueda de alimento, sin lograr devorar a sus víctimas y acabar estableciendo una relación de cooperación mutua con el *Thermoplasma*. Al introducirse en el huésped, llevaron con ellas sus proteínas de movilidad constitutivas, incluyendo a las tubulinas y a microtúbulos. Muchas acabaron desempeñando las funciones de cilios y flagelos y otras fueron asimiladas por la estructura del huésped para muchos otros propósitos

(Centriolos reguladores del citoesqueleto y del uso acromático durante la división celular). Las membranas se fusionaron y algunas se perdieron. Las proteínas de movilidad se dirigieron hacia distintas partes de la célula huésped. En algún momento, los microtúbulos, que habían entrado originalmente como parte del aparato de movilidad, pasaron a actuar en el proceso de la mitosis como microtúbulos mitóticos.

Los biólogos en general están de acuerdo en que la estructura de los cinetosomas (estructura basal de cilios y flagelos) y centriolos son idénticas. La única diferencia es que el cinetosoma está situado en la base de un cilio o flagelo y lleva presente un axonema (filamento alargado con movimiento ondulatorio), y el centriolo no, estando este encargado de dar estructura y funcionalidad a la célula mediante el citoesqueleto, así como el uso acromático durante la división. Además estas dos estructuras miden lo mismo en casi todas las especies estudiadas. Por estos motivos se postula que estas dos estructuras se originaron a partir de los sitios de unión de las espiroquetas.

Los datos a favor del origen procariótico de los undulipodios son la presencia de microtúbulos junto con las proteínas que lo conforman (tubulina), la presencia en la actualidad de numerosas especies de espiroqueta de vida simbiótica, el desarrollo y disposición de los cilios y flagelos con independencia de la información del ADN celular, la desaparición de los mismos durante la aparición de l uso acromático durante el proceso de división.

✓ Mitocondria

La teoría endosimbiótica propone que estos orgánulos evolucionaron a partir de bacterias que fueron endocitadas hace millones de años. Esto permitió a los huéspedes anaeróbicos sobrevivir a la creciente concentración de oxígeno atmosférico que había en ese momento.

Algunas similitudes con los organismos procarióticos de vida libre son:

- Aunque se encuentran en el exterior de la célula mantienen su aparato genético, incluyendo su propio DNA, mRNA, tRNA y ribosomas encerrados en las membranas mitocondriales.
- Como el DNA bacteriano, el suyo tampoco está compactado en forma de cromosomas, sino que es circular y carece de proteínas asociadas (histonas)
- Las mitocondrias ensamblan proteínas en ribosomas que son muy semejantes a los ribosomas de las bacterias.
- Como la mayor parte de las bacterias, y a diferencia de la complicada reproducción del resto de las células nucleadas, las mitocondrias se dividen en dos para reproducirse, normalmente en momentos distintos cada una e independientes de la reproducción del resto de la célula. Además también realizan transferencia genética no sistemática que caracteriza el sexo bacteriano.

Estos y otros indicios sugieren la explicación de que las mitocondrias fueron en un tiempo pasado bacterias que acabaron ocultándose de manera simbiótica en el interior de células bacterianas mayores.

Se cree que el ancestro debió de ser un feroz depredador capaz de respirar oxígeno o sobrevivir en ausencia de él. Los antepasados de las mitocondrias invadían otras bacterias y se reproducían en su interior. Al principio los huéspedes inválidos apenas podían mantenerse vivos pero con el tiempo, la hostilidad se convirtió en intercambio. Finalmente, algunas de las presas desarrollaron una tolerancia a sus depredadores aeróbicos, que entonces permanecieron vivos y en perfectas condiciones en el interior rico en nutrientes del hospedador. Los dos tipos de microorganismos utilizaban los productos del metabolismo del contrario.

El depredador, al encontrarse cómodo, perdió gradualmente algo de su DNA y RNA. La selección natural suele eliminar la redundancia de material genético, cuando la simbiosis evoluciona, así si ambos microorganismos sintetizan la misma sustancia, uno de los dos acabará perdiendo esta propiedad. En la actualidad, las mitocondrias dependen totalmente del resto de la célula para producir varios enzimas necesarios para la replicación de su genoma y la célula depende de ellas porque obtiene la energía necesaria.

✓ Plastos

Unos 100 millones de años después de que las mitocondrias quedasen establecidas, un nuevo tipo de organismo se unió a ellas en el citoplasma de ciertas células. Pero el origen de esta unión no fue la infección, sino la ingestión. Estos antepasados debieron ser las cianobacterias que se encuentran por todas partes. Algunas de estas resistieron la digestión en el interior de sus hospedadores con sus pigmentos aún activos.

Antes de esta adquisición, los eucariotas eran heterótrofos, todos ellos requerían compuestos orgánicos preformados u otros organismos enteros en solución acuosa. Bacterias fotosintéticas como por ejemplo *Prochloron* pudieron ser ingeridos y acabar convirtiéndose en los actuales plastos. Este último paso en la teoría endosimbiótica sobre el origen de los eucariotas algas y plantas es el más fácil de documentar ya que los plástidos han retenido la mayoría de las propiedades de sus ancestros de vida libre.

Los plástidos verdes, llamados cloroplastos, de las plantas y algas verdes son mayores e incluso más parecidos a bacterias que las mitocondrias. Esto es debido a que:

- Tienen también su propio DNA y mRNA.
- Sus ribosomas también son del mismo tamaño que los de las bacterias.
- Como en el caso de las mitocondrias, los plástidos se encuentran aislados del resto de la célula por una membrana.
- Su DNA, al igual que el DNA bacteriano, carece de histonas. y es semejantes a los de las bacterias, especialmente a los de las cianobacterias.
- También se dividen directamente en dos.

A pesar de haberse desprendido de la mayor parte de los utensilios necesario para su autosuficiencia, los plástidos pueden sintetizar muchas de sus proteínas. La mayoría, pero no todos, han conservado los sistemas fotosintéticos con pigmentos verdes, rojos o verde azulados. Si bien es cierto que todas las células vegetales contienen algún tipo de plástido, los hay también incoloros, no fotosintéticos aunque aun no se conoce su función

Aún quedan por resolver varias cuestiones como, por ejemplo, cómo se originó la membrana nuclear de la célula eucariótica. La teoría de Lynn Margulis propone que su formación estuvo asociada a la entrada de las espiroquetas en la célula huésped. La resistencia de la membrana a la entrada del microorganismo extraño, llevó a la proliferación de las membranas, incluyendo el retículo endoplasmático, lo que acabó desarrollando una membrana alrededor del material genético.

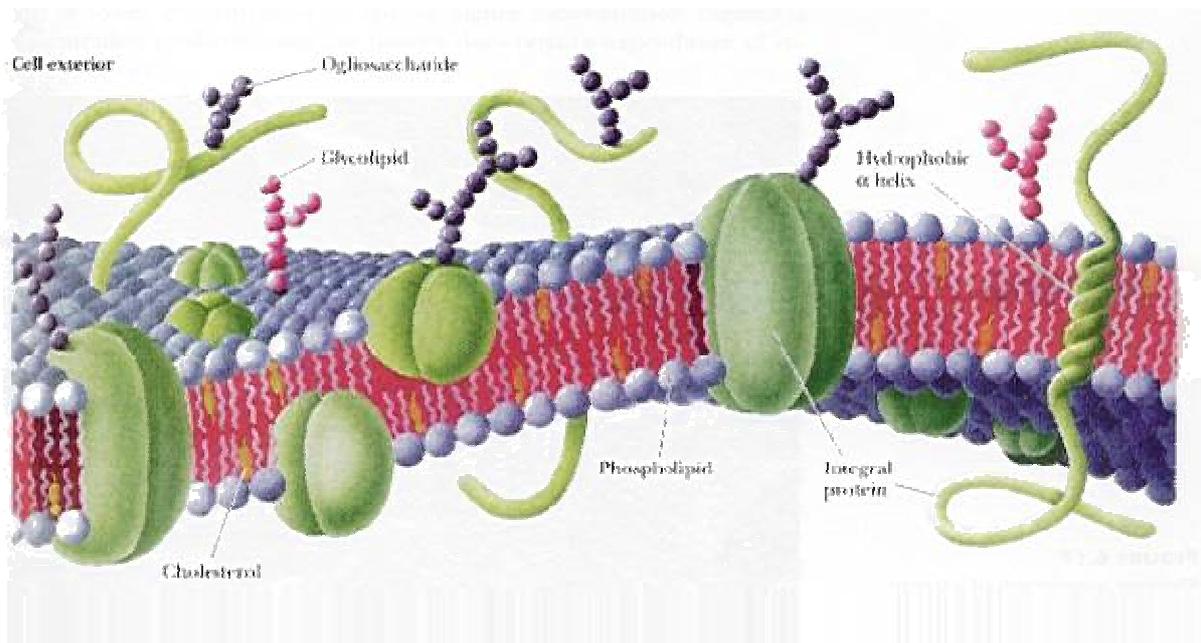
## 2. Los orgánulos de la célula eucariótica

Tras comprender el origen de la célula eucariota, hay que diferenciarla de la célula procariota por su complejidad y por lo tanto por la presencia de los siguientes orgánulos u organelas:

- a) Membrana citoplasmática compleja.
  - b) Citoplasma dividido en dos partes: citosol y citoesqueleto
  - c) Centriolos
  - d) Cilios y Flagelos
  - e) Núcleo celular constituido por el nucleoplasma, nucleolo y membrana nucleolar
  - f) Retículo endoplásmico dividido en dos regiones: Liso y Rugoso.
  - g) Aparato de Golgi
  - h) Lisosomas y Peroxisomas
  - i) Mitocondrias
  - j) Plastos
  - k) Vacuolas
  - l) Pared celular
- } Exclusivo de células vegetales

### a. La membrana plasmática.

Delimita el territorio de la célula y controla el contenido químico de la misma. Marca el límite entre el medio extracelular y el intracelular.



Presenta las siguientes características:

- Es una estructura continua que rodea a la célula. Por un lado está en contacto con el citoplasma (medio interno) y, por el otro, con el medio extracelular que representa el medio externo.
- Contiene receptores específicos que permiten a la célula interactuar con mensajeros químicos y emitir la respuesta adecuada.

Su composición química es la siguiente:

En la composición química de la membrana entran a formar parte lípidos, proteínas y glúcidos en proporciones aproximadas de 40%, 50% y 10%, respectivamente.

- Lípidos:

En la membrana de la célula eucariota encontramos tres tipos de lípidos: fosfolípidos, glucolípidos y colesterol. Todos tienen carácter anfipático; es decir que tienen un doble comportamiento, parte de la molécula es hidrófila y parte de la molécula es hidrófoba por lo que cuando se encuentran en un medio acuoso se orientan formando una bicapa lipídica o micelas. Tienen posibilidades de movimiento, lo que le proporciona una cierta fluidez. Dicho movimiento está facilitado por los lípidos de membrana y puede ser:

- *De rotación*: Permite el giro del lípido de membrana y es responsable de algún proceso.
- *Flip-flop*: Supone el salto de un lípido de una capa a la otra gracias a las enzimas flipasas. Supone gasto energético.
- *Difusión lateral*: Constituye el movimiento más frecuente y supone un cambio de posición dentro de la bicapa.

La fluidez que presenta una célula va a depender de la composición molecular de su membrana (los lípidos insaturados y el colesterol la favorecen, o la abundancia de proteínas que la disminuye), así como de otros factores como la temperatura.

- Proteínas

Son los componentes de la membrana que desempeñan las funciones específicas (transporte, comunicación, etc.).

Las proteínas de membrana se clasifican en:

- Proteínas integrales: Están unidas a los lípidos íntimamente, atraviesan la bicapa lipídica una o varias veces, por esta razón se les llama proteínas de transmembrana. 50-70%
- Proteínas periféricas: Se localizan a un lado u otro de la bicapa lipídica y están unidas débilmente a las cabezas polares de los lípidos de la membrana u a otras proteínas integrales por enlaces de hidrógeno.

- Glúcidos

Se sitúan en la superficie externa de la célula animal eucariota por lo que contribuyen a la asimetría de la membrana. Son oligosacáridos unidos a lípidos (glucolípidos), o a proteínas (glucoproteínas). Esta cubierta representa el carné de identidad celular y constituye la cubierta celular o glucocálix, a la que se atribuyen funciones fundamentales:

- Protege la superficie de las células de posibles lesiones
- Confiere viscosidad a las superficies celulares, permitiendo el deslizamiento de células en movimiento, como, por ejemplo, las sanguíneas
- Presenta propiedades inmunitarias, por ejemplo los glúcidos del glucocálix de los glóbulos rojos representan los antígenos propios de los grupos sanguíneos del sistema sanguíneo ABO.

- Interviene en los fenómenos de reconocimiento celular, particularmente importantes durante el desarrollo embrionario.
- En los procesos de adhesión entre óvulo y espermatozoide.

El mosaico fluido (modelo cinético de la membrana) Singer y Nicholson (1972), presenta las siguientes características:

- Considera que la membrana es como un mosaico fluido en el que la bicapa lipídica es la red cementante y las proteínas embebidas en ella, interaccionando unas con otras y con los lípidos. Tanto las proteínas como los lípidos pueden desplazarse lateralmente.
- Los lípidos y las proteínas integrales se hallan dispuestos en mosaico.
- Las membranas son estructuras asimétricas en cuanto a la distribución fundamentalmente de los glúcidos, que sólo se encuentran en la cara externa.

Las funciones de la membrana podrían resumirse en:

### 1. Transporte

El intercambio de materia entre el interior de la célula y su ambiente externo. Este puede ser de dos tipos:

a) Transporte de moléculas de bajo peso molecular. Se puede dividir en:

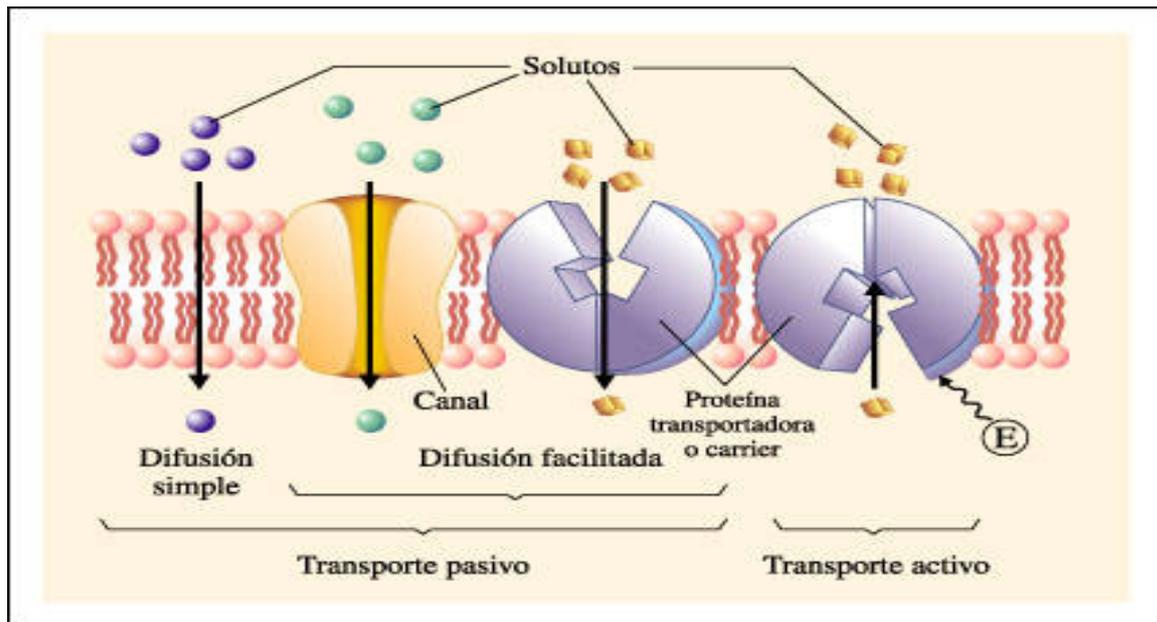
- *Transporte pasivo*: Donde la célula no requiere de energía para que se realice el transporte. El paso del medio extracelular al intracelular se realiza mediante difusión. Esta a su vez puede ser:

⇒ *Simple*: Cuando por ósmosis, difusión o diálisis se produce la entrada o salida de iones con carga neta cero en función de la permeabilidad de la membrana. Las moléculas con carga se desplazan a través de la membrana por la existencia de unas proteínas denominadas "proteínas canal", que forman canales acuosos y permiten la difusión de moléculas de bajo peso molecular.

⇒ *Facilitada*: Se produce a favor de gradiente iónico o electroquímico, en el que glúcidos, nucleótidos, aminoácidos y pequeños péptidos atraviesan la membrana gracias a la existencia de proteínas específicas, que al unirse a ellas son introducidas mediante un cambio conformacional. De ahí que se las denomine proteínas transportadoras o "carriers".

- *Transporte activo*: Se realiza en contra de gradiente iónico o electroquímico, por lo que se produce un gasto energético en la célula.

⇒ *Bomba de  $Na^+$ - $K^+$*  : Es el sistema más común. Se realiza a través de proteínas intramembrana, que permiten el paso de iones  $K^+$  al medio intracelular y la salida de iones  $Na^+$ . El medio extracelular de la mayor parte de las células animales (en vegetales no) presenta mayor concentración de iones  $Na^+$  en el exterior y de iones  $K^+$  en el medio interno. Como consecuencia de esta diferencia existe un potencial de membrana positivo en el medio externo y negativo en el interno. Esta diferencia es debido a la actividad de la bomba, por lo que para mantenerlas, requiere el uso de energía a partir de ATP. La bomba está formada por dos subunidades, una mayor de transporte y una menor de anclaje a la membrana.



b) Transporte de moléculas de alto peso molecular: Puede ser:

- **Endocitosis:** Mediante la invaginación de la membrana plasmática y su transporte hasta los lisosomas. Si las partículas invaginadas son líquidas se denomina *pinocitosis*; si son sólidas *fagocitosis*. En ocasiones la fagocitosis está mediada por receptores de membrana formando un complejo receptor-ligando. Todas las vesículas están rodeadas por una red de filamentos proteicos de clatrina.
- **Exocitosis:** Los desechos del medio interno son expulsados al exterior a través de vesículas que al fusionarse con la membrana plasmática generan un poro por el que se libera su contenido. Para ello es necesaria la colaboración de iones calcio y algunas proteínas como la anexina.
- **Transcitosis:** Permite que una sustancia atraviese el citoplasma celular de un extremo a extremo opuesto sin utilizar ni modificar su contenido. Es típico de células endoteliales.

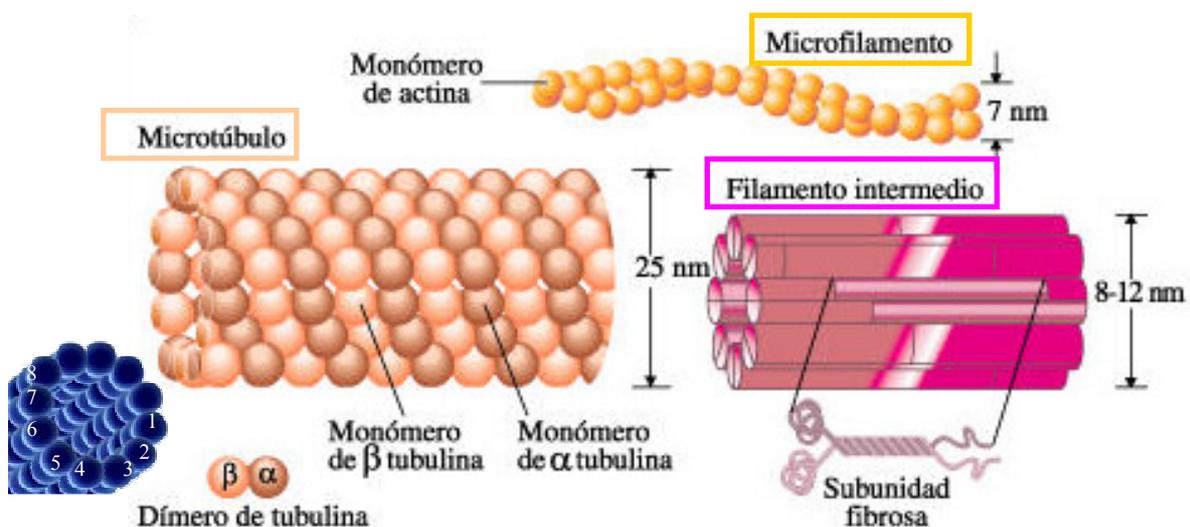
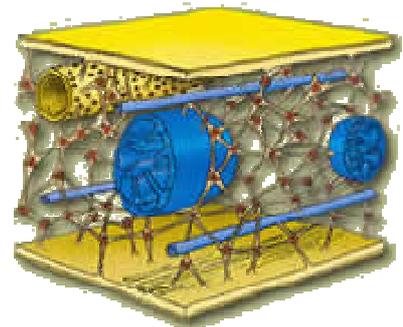
## 2. Reconocimiento y comunicación.

Se realiza por moléculas situadas en la parte externa de la membrana, que actúan como receptoras de sustancias, respondiendo frente a estímulos (glucocalix). Las moléculas que actúan como receptores son comúnmente proteínas, y las células que la presentan se denominan *células diana*. Las moléculas encargadas de desarrollar la respuesta se denominan moléculas-mensaje y son habitualmente neurotransmisores. Si se encargan de modificar y ensamblarse a una proteína externa de membrana se les reconoce como primer mensajero; mientras que si actúan como consecuencia de una modificación de una proteína de membrana se denominan segundo mensajero.

### a) El citoplasma

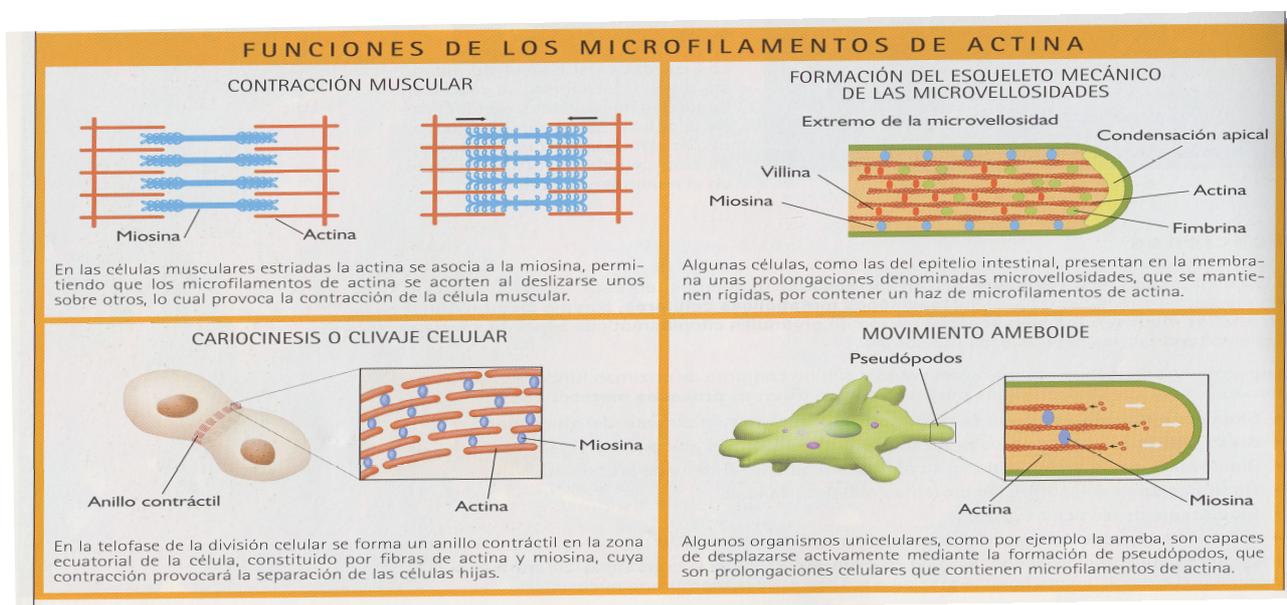
También se le conoce como la matriz citoplasmática, y presenta una apariencia viscosa. Está conformado por agua, proteínas, lípidos, carbohidratos, ARN (o ADN en muchas células procariontas), sales minerales y otros productos del metabolismo celular. En las células eucariotas presenta en su interior ciertos orgánulos como núcleo, mitocondrias, plastidios, lisosomas, vacuolas, ribosomas, centrosomas, retículo endoplasmático, aparatote Golgi, peroxisomas, proteosomas, incluyéndose en las células vegetales pared celular y plastos; que se desplazan y organizan según su estructura. En el se pueden apreciar dos partes:

- 1) El **citósol**: Es la porción semifluida del citoplasma, y constituye el compartimento más voluminoso de toda la célula. Está constituido fundamentalmente por agua (70-80%) y moléculas, principalmente de tipo proteico (20-30%). Atendiendo a la concentración proteica, el citoplasma puede encontrarse en dos estados diferentes: Sol y gel respectivamente. En el estado de sol, la concentración proteica es baja mientras que en el de gel, es alta. El cambio de los estados de sol a gel o viceversa se origina en la propia célula por pérdida de agua o por hidratación, hecho que le permite variar la consistencia de su fluido y por lo tanto su motilidad mediante movimiento ameboide en células animales (seudópodos). El citoplasma presente en células procariotas, es algo más sencillo que el eucariota y carece de movimiento. El fluido intracelular, está compuesto por nutrientes, iones, proteínas solubles y otras pequeñas moléculas que participan en las diferentes fases del metabolismo celular. En él se produce la síntesis (como las proteínas) y degradación (como la glucólisis) de moléculas que permiten la actividad celular; también permite regular la temperatura y pH celular debido a su alto contenido en agua.
- 2) El **citoesqueleto**. Es una estructura supramolecular o red tridimensional de filamentos proteicos que contribuye a la integridad de la célula. Sólo se encuentra presente en las células eucariotas. Determina la forma de la célula y su capacidad para generar movimientos coordinados. Está constituido por una completa red interna de proteínas filamentosas que se encuentran en el citoplasma que proporcionan el soporte estructural de la membrana plasmática y los orgánulos celulares.
  - Proporcionar el medio para el movimiento intracelular de organelas y otros componentes del citosol, e interviene en procesos de fagotrofía (endocitosis y exocitosis)
  - Proporcionar el soporte para las estructuras celulares móviles especializadas, como cilios y flagelos, responsables de la propiedad contráctil de las células en tejidos especializados como el músculo.
  - Interviene en los procesos de mitosis y en los procesos de modulación de receptores de superficie (define la conformación y función de los receptores), crea compartimientos (favorece la organización funcional); y participa en los procesos de interacciones intercelulares.

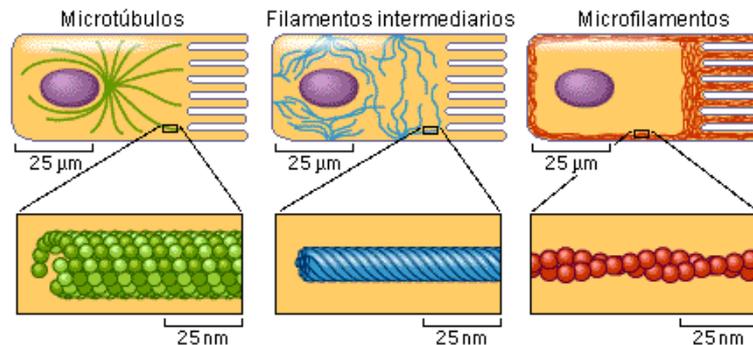


Los diferentes filamentos proteicos que constituyen el citoesqueleto, se hallan conectados entre sí y se pueden clasificar en:

- Los **microtúbulos** y sus proteínas asociadas. Son los filamentos más gruesos (25 nm) que están formados por la polimerización de una proteína llamada tubulina constituyendo formaciones cilíndricas y uniformes de longitud variable. Los microtúbulos están formados por 13 subunidades o protofilamentos en disposición circular con un orificio central. La tubulina que los constituye presenta dos formas diferentes las  $\alpha$ -tubulina  $\beta$ -tubulina que se asocian entre sí formando dímeros. A su vez, estos dímeros se unen formando cada uno de los trece protofilamentos que lo constituye. Los microtúbulos tienen una función de soporte dando forma a la célula, el desarrollo del uso mitótico y el movimiento de los cromosomas. También sirven para el transporte de sustancias y orgánulos a través del citosol y el movimiento de vesículas en los procesos de endocitosis y secreción. También asisten a la célula en sus movimientos como en la formación de pseudópodos, y en la estructura básica de cilios y flagelos.
- **Microfilamentos de actina** son polímeros proteicos y alargados que presentan polaridad. Los monómeros que los constituyen tienen la capacidad de polimerizarse y despolimerizarse fácilmente. De este modo se presentan en la célula de dos maneras:
  - **Actina G:** Constituye la actina despolimerizada y representa el 50% de la actina celular. Se encuentra asociada a una proteína, la profilina evitando así su polimerización.
  - **Actina F:** Constituye la forma polimerizada de la actina y representa la otra mitad de la actina celular. Está formada por dos hebras enrolladas que se asocian a diferentes proteínas de las que dependen sus propiedades:
    - **Proteínas estructurales:** Permiten la unión de los microfilamentos a la membrana plasmática, o a otras proteínas que permiten su disposición en red.
    - **Proteínas reguladoras:** Como la miosina que asociada a los microfilamentos de actina permite la contracción muscular, el desarrollo de pseudópodos junto con los microtúbulos. También el proceso de citocinesis con la formación de un anillo de contráctil en torno a las dos células hijas, que al contraerse permite el estrangulamiento celular y por tanto su separación. O la formación de microvellosidades como las de las células del intestino y esófago.



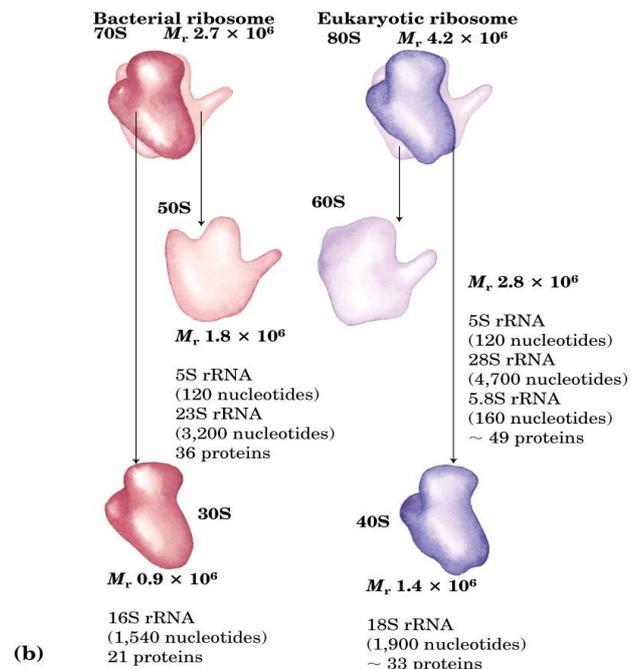
- **Filamentos intermedios.** su principal función es la de aumentar la resistencia celular evitando su rotura y manteniendo la arquitectura celular. Su diámetro es aproximadamente de 10nm que varían en función de su torsión. Presentan gran resistencia tensil, importante para proteger a las células contra las presiones y las tensiones. Hay filamentos intermedios de muchos tipos: de queratina, denominados tonofilamentos, que están presentes en las células epiteliales otorgándoles su gran resistencia; los filamentos de la lámina nuclear (que refuerzan la membrana nuclear), neurofilamentos, ubicados en células nerviosas formando parte del axón y las dendritas, etc.



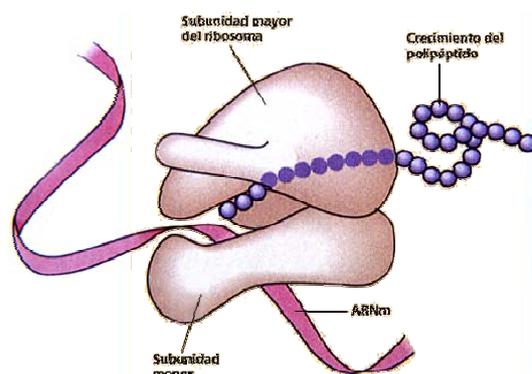
## b. Los ribosomas

Los ribosomas son complejos ribonucleoproteicos organizados en dos subunidades: pequeña y grande, separadas por una hendidura transversal; el conjunto forma una estructura de unos 21 nm. de diámetro y 29 de longitud.

En la célula eucariota, las subunidades que forman los ribosomas se sintetizan en el nucleolo. Una vez formados, estas subunidades atraviesan los poros nucleares y son funcionales sólo en el citoplasma cuando se unen las dos subunidades a una molécula de ARN. Los ribosomas son máquinas para la traducción y por lo tanto síntesis proteica.



En el citosol, es frecuente observar varios ribosomas agrupados en una organización casi circular a los que llamamos polisomas. Todas las células de los organismos vivos contienen ribosomas. Algunos ribosomas se encuentran libres en el citoplasma, mientras que otros se encuentran asociados al retículo endoplásmico.



Los primeros sintetizan proteínas que son utilizadas en el interior de la célula mientras que los segundos sintetizan proteínas que serán incorporadas a la membrana citoplasmática o exportadas.

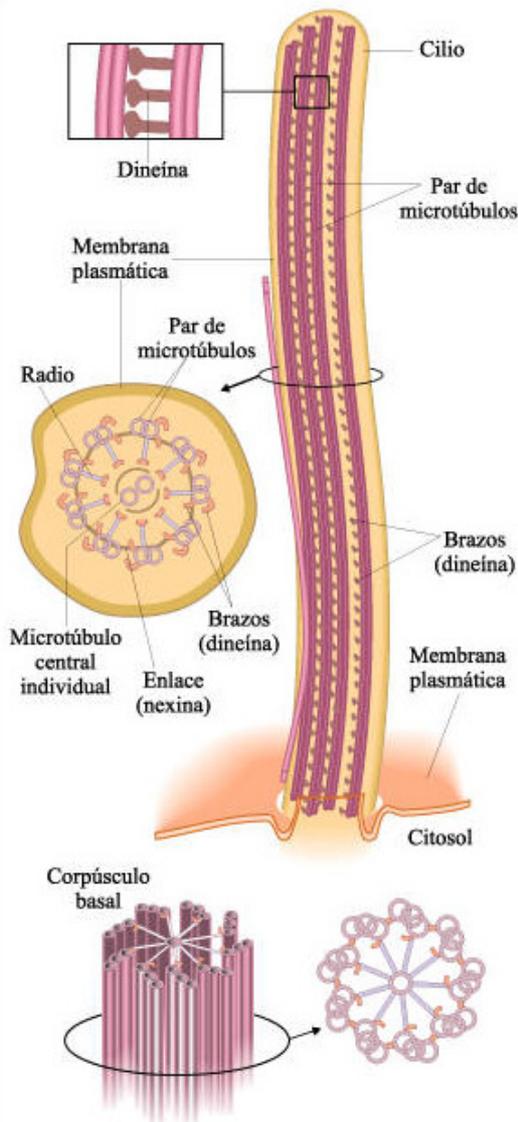
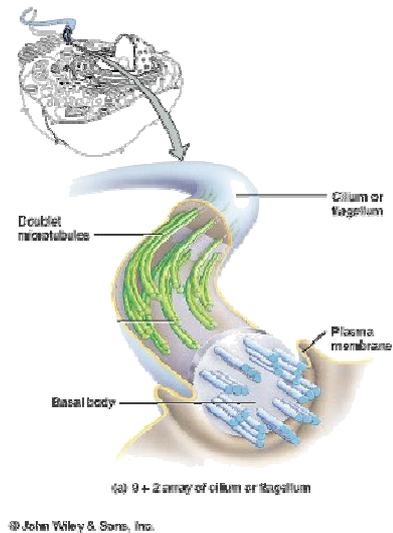
Entre las células procariontas y eucariotas, a pesar de conservar la estructura, el tamaño de los ribosomas es diferente siendo mayor (80s) en eucariotas, frente a (70s) el de las procariontas.

### c. Los cilios y flagelos

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

#### Estructura y composición

Los cilios y los flagelos responden a un mismo patrón estructural. Se puede dividir en cuatro partes:

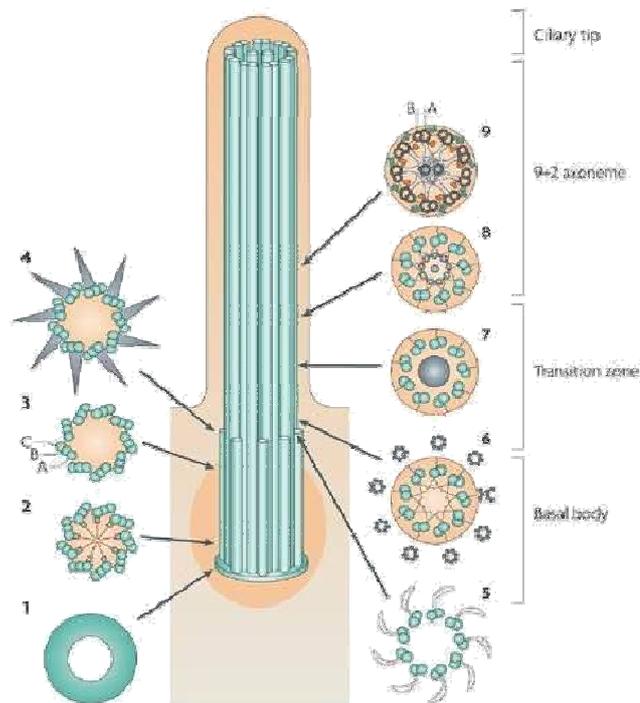


- 1- Axonema: contiene en su interior 9 pares de microtúbulos periféricos y un par de microtúbulos centrales formando una estructura 9 + 2. Tanto los centrales como los periféricos están formados por protofilamentos de tubulina, siendo de cada par los interiores completos e incompletos los exteriores.

La unión entre los filamentos de microtúbulos de un mismo par, está mediado por una proteína fibrilar denominada tektina (del tipo de los filamentos intermedios), mientras que entre los diferentes pares de microtúbulos se realiza mediante otra proteína denominada nexina. A partir de cada par de microtúbulos se encuentran anclados brazos de dineína encargados del movimiento del axón.

- 2- Zona de transición: es la base del flagelo. En esta zona desaparecen el par de microtúbulos centrales y aparece la denominada placa basal que conecta la base del cilio o flagelo con la membrana plasmática
- 3- Corpúsculo basal: presenta una estructura idéntica al centriolo 9 + 0, constituida por 9 tripletes de microtúbulos periféricos y carece de microtúbulos centrales. Debido a la unión entre los tripletes se le denomina por su semejanza "rueda de carro". Su función principal es la de regular la coordinación del cilio o flagelo.

- 4- Raíces filiales: son unos microfilamentos estriados que salen del extremo inferior del corpúsculo basal, cuya función parece que está asociada al corpúsculo basal y la coordinación del cilio/flagelo.

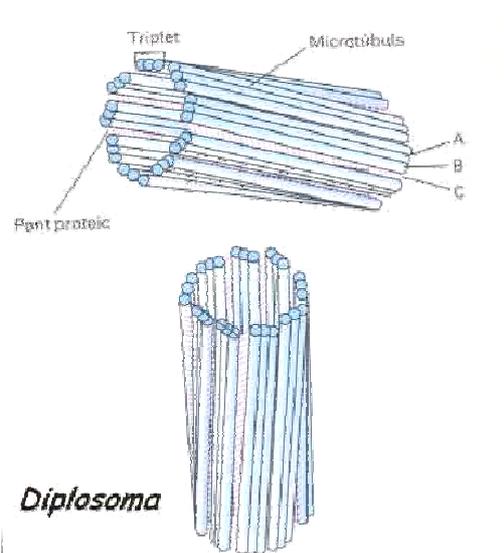


#### d. El centrosoma

Es una estructura no membranosa próxima al núcleo presente en células animales y ausente en las vegetales (salvo alguna excepción)

Está constituido por una sustancia de mayor densidad que el citoplasma denominada material pericentriolar, que rodea a dos estructuras cilíndricas perpendiculares entre sí denominadas diplosoma. El diplosoma también recibe el nombre de **centro organizador de microtúbulos (COMT)**

El diplosoma está formado por dos pequeños cuerpos huecos y cilíndricos de 0.2  $\mu\text{m}$  de color oscuro. Aparentemente desempeñan un papel de mucha importancia durante la división celular en la que físicamente ocupan posiciones perpendiculares entre sí pero en polos opuestos de la célula. A cada uno de los componentes del diplosoma se denomina centriolo.



Cada uno de los centriolos presenta una estructura de 9 triplete de microtúbulos (microtúbulos A, B y C). Los triplete se encuentran unidos mediante proteínas fibrosas denominadas nexina en disposición de "rueda de carro".

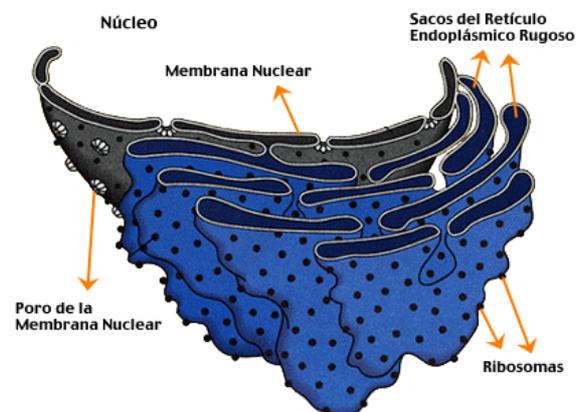
Dentro de cada centriolo se pueden distinguir los polos proximal y distal que se diferencian por encontrarse el polo proximal cercano al núcleo. A partir de este polo se pueden observar unas pequeñas fibrillas radiales que parten hacia la cara interna del microtúbulo A. Durante la división celular, en la citocinesis, cada uno de los centriolos se encuentra en uno de los polos celulares. A partir de él se formará el otro centriolo y por lo tanto el diplosoma.

El centrosoma es el encargado de coordinar el corpúsculo basal de los cilios y flagelos, y del desarrollo del huso mitótico durante la división celular. En las células vegetales que carecen de centrosoma, el huso mitótico se forma a partir de una región difusa del citoplasma en la que no se encuentran microtúbulos.

En los vegetales los microtúbulos parten de una zona difusa que actúa como centrosoma.

### **e. Retículo endoplásmico**

El retículo endoplásmico es un conjunto de canales membranosos intercomunicados que se extienden entre la membrana plasmática y la membrana nuclear. Constituye hasta el 50% del sistema de membranas celulares. Está formado por sáculos de distintos tamaños llamados cisternas. En el interior de las cisternas se encuentra un líquido denominado lumen, en el que se realiza numerosos procesos sintéticos (lípidos y proteínas).



En función de la presencia o ausencia de ribosomas ligados a la membrana, podemos hablar de retículo endoplásmico rugoso o liso.

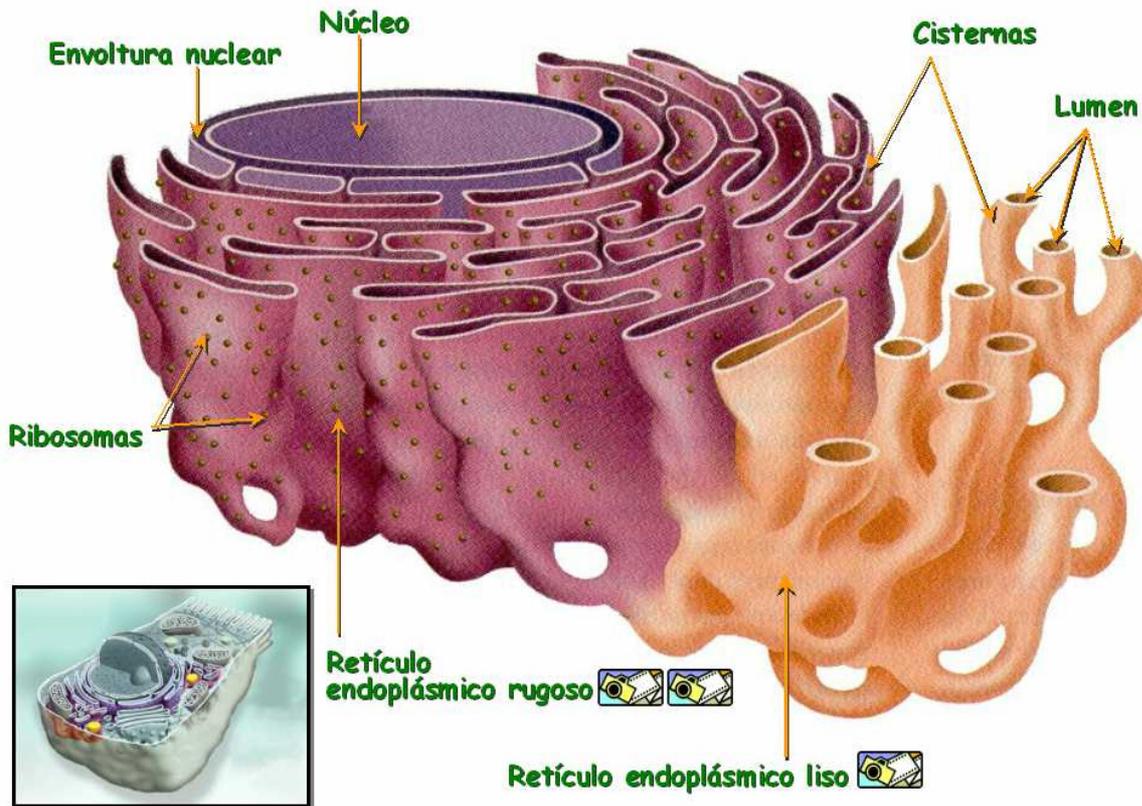
El retículo endoplásmico rugoso, se encuentra por lo general más próximo al núcleo celular que el liso. Su distribución se realiza gracias a los microtúbulos del citoesqueleto. En su cara citosólica, presenta adheridos numerosos ribosomas a través de su subunidad mayor que le otorgan su aspecto rugoso. Su lumen es acuoso aunque en ocasiones aumenta su densidad por la presencia de cristales. Se desarrolla de manera especial en aquellas células que sintetizan gran cantidad de proteínas, como las células del aparato digestivo. El RER se le asignan las siguientes funciones:

- Síntesis y almacenamiento de proteínas destinadas al RER, aparato de Golgi, lisosomas, membrana plasmática y exterior celular.
- Maduración y síntesis de glucoproteínas. Es el medio en el que se realiza la glucosilación de las mismas, para ser enviadas a la membrana.

Le REL, se encuentra a continuación y en contacto directo (tanto interno como externo), del retículo endoplásmico rugoso. Carece de ribosomas adheridos, por lo que su apariencia es lisa. Se encuentra muy desarrollado en las células con gran síntesis lipídica, como las células secretoras de hormonas esteroideas, y hepatocitos. También se desarrollan en las células musculares para la liberación del  $\text{Ca}^{2+}$ . Presenta las siguientes funciones:

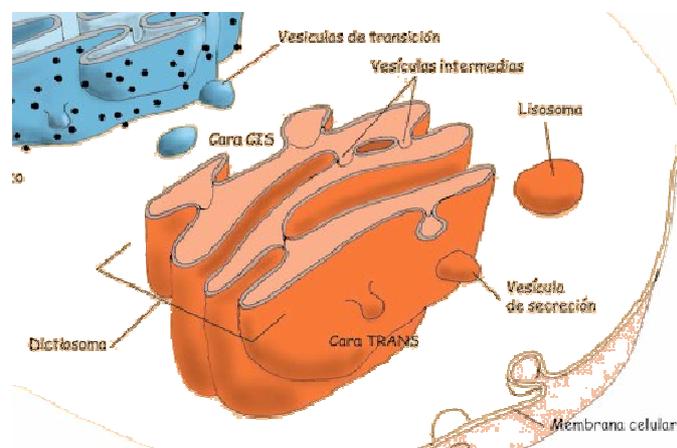
- Síntesis lipídica, de diferentes lípidos de membrana, ácidos grasos y hormonas lipídicas.
- Liberación de calcio para la contracción muscular

- Detoxificación como la metabolización de alcohol y otras sustancias químicas. La detoxificación de algunas drogas que las transforma en solubles para poder ser excretadas.
- Interviene en el metabolismo de los carbohidratos. El glucógeno presente en el hígado se encuentra asociado a las membranas del REL cuando se requiere se degrada formándose glucosa-6fosfato y el retículo libera el grupo fosfato para que la glucosa pase luego al torrente sanguíneo.



### f. Aparato de Golgi

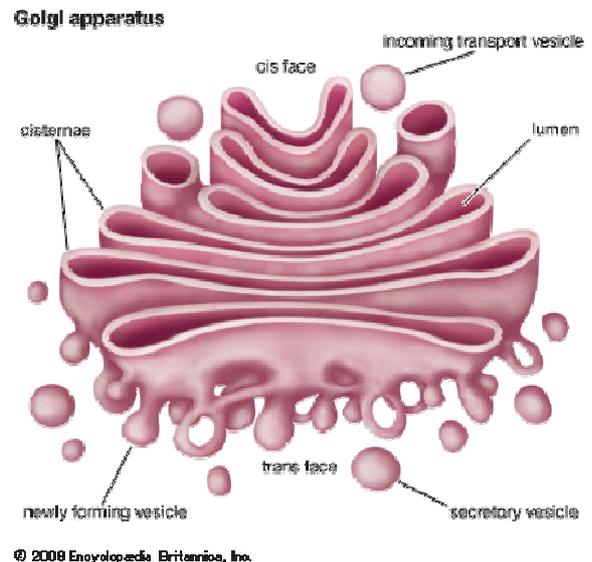
Es un complejo sistema compuesto de vesículas y sacos membranosos (de 4 a 6), *Cis*-el más próximo al núcleo- *medio* y *trans*- situado más próximo a la membrana denominados dictiosomas. Una de sus funciones principales es la secreción de productos celulares, como hormonas, enzimas digestivas, materiales para construir la pared, entre otros. Se encuentra muy desarrollado en células secretoras.



Mecanismo de acción: los ribosomas, desplazándose a lo largo del retículo endoplásmico rugoso (RER) van creando la proteína, adicionando los aminoácidos. La proteína sintetizada

es englobada en una vesícula de transporte que se libera en un extremo del RER y tomada por la *cisterna cis* del aparato de Golgi. La vesícula de transporte se fusiona con el aparato de Golgi y atraviesa las *cisternas medias*, en donde es procesada. Al llegar a la *cisterna trans*, se forma una vesícula secretora que es excretada de la célula por exocitosis o fusionada en un lisosoma.

El aparato de Golgi representa el principal centro de ensamblaje de las proteínas y lípidos a los azúcares (glicosilación). También es el lugar donde se realiza la fosforilación en caso de que las proteínas lleguen sin fosforilar, como las lipoproteínas VLDL. Además interviene en la distribución de proteínas a los lisosomas y la síntesis de polisacáridos de la matriz extracelular. Otra de sus funciones importantes es la de sintetizar vesículas de exocitosis como las que contienen proteoglicanos constituyentes de la matriz extracelular. Con el ensamblaje de las vesículas de exocitosis en la membrana plasmática se produce un incremento de esta, por lo que también desarrolla funciones de crecimiento en la membrana.

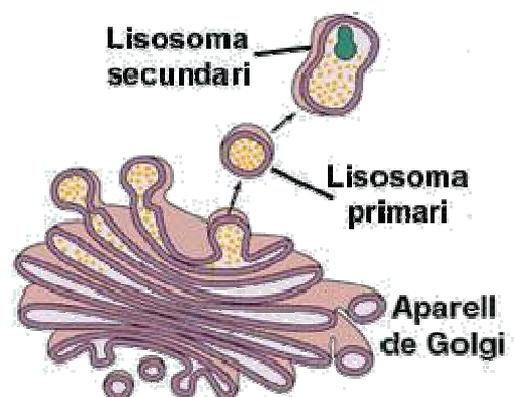


Constituye además los lisosomas primarios y complejos enzimáticos como el acrosoma del espermatozoide. No está presente en células como los glóbulos rojos o las células epidérmicas

### g. Lisosomas

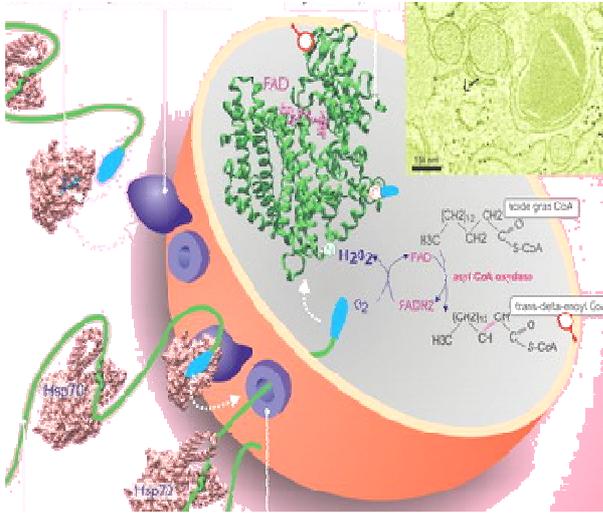
Los lisosomas tienen una estructura muy sencilla, aunque variada. Son semejantes a vacuolas, rodeados solamente por una membrana que contiene unos 50 tipos de enzimas digestivas (proteasas, nucleasas, glucosidasas, lipasas, fosfolipasas, fosfatasa y sulfatasas) encargadas de la degradación de moléculas inservibles para la célula. Funcionan como "estómagos" celulares y además de digerir cualquier sustancia que ingrese del exterior, ingieren restos celulares viejos para digerirlos también, son por tanto vacuolas digestivas, que cuando ingieren productos propios, son llamadas vacuolas autofágicas. Actúan a un pH, que ninguna otra estructura sería capaz (4,6), otro motivo por lo que son considerados los "estómagos" celulares. El pH ácido se mantiene debido a la presencia de proteínas en su membrana que en presencia de ATP mantienen un flujo de H<sup>+</sup> hacia el interior. El hecho de que la actividad enzimática de los lisosomas se tenga que realizar a dicho pH, protege a la célula de posibles fugas. En ocasiones llevan a cabo la muerte celular programada. Sus enzimas, se forman a partir del retículo endoplásmico rugoso y posteriormente son empaquetadas por el aparato de Golgi.

Dentro de los lisosomas, podemos distinguir dos tipos diferentes según su grado de maduración. Las vesículas recién salidas del aparato de Golgi, reciben el nombre de lisosomas primarios; mientras que en el momento en el que una vesícula de pinocitosis o fagocitosis se fusiona al



mismo es considerado lisosoma secundario; es decir en el momento en el que las enzimas hidrolíticas desempeñan su función.

### **h. Peroxisomas**

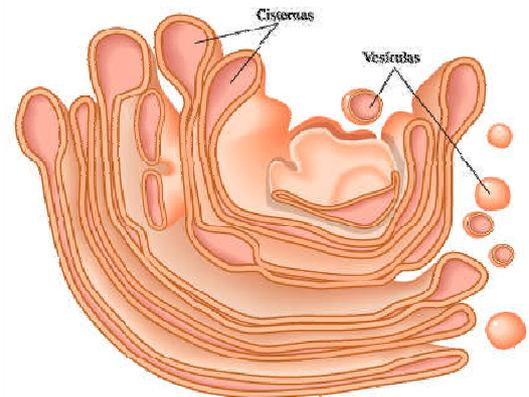


Los peroxisomas son orgánulos delimitados por una membrana, que a veces presentan inclusiones cristalinas en su interior debido a la gran cantidad de enzimas que llegan a contener. Deben su nombre a que las primeras enzimas que se descubrieron en su interior fueron las peroxidasa. Los tipos de enzimas presentes pueden variar dependiendo del tipo celular y del estado fisiológico de la célula. Las rutas metabólicas principales que llevan a cabo son la  $\beta$ -oxidación de los ácidos grasos el ciclo del glioxilato y la fotorespiración. Son un centro de alta utilización de oxígeno y por tanto de procesos oxidativos. Dos

enzimas son típicas de este orgánulo: la *catalasa* y la *urato oxidasa*.

En las plantas y en los hongos la  $\beta$ -oxidación se lleva a cabo exclusivamente en los peroxisomas, mientras que en las células animales también se realiza en las mitocondrias. En las plantas, los peroxisomas también oxidan productos residuales de la fijación de CO<sub>2</sub>. A este proceso se le denomina fotorespiración porque usa oxígeno y libera CO<sub>2</sub> en presencia de luz. En las semillas, sin embargo, su función es la de almacenar sustancias de reserva y durante la germinación transformarán los ácidos grasos en azúcares (Ciclo del glioxilato). A estos peroxisomas es a los que les llama *glioxisomas*, que también aparecen en las células de los hongos filamentosos. Cuando comienza la fotosíntesis tras la aparición de las primeras hojas, los glioxisomas se transforman en peroxisomas de las hojas.

La biogénesis o formación de nuevos peroxisomas se da en el retículo endoplasmático, de ahí son convertidos en lamelas, retículo preperoxisomal y finalmente, peroxisoma maduro (lamelas y retículo peroxisomal son compartimentos intermedios entre el retículo y el peroxisoma). Sin embargo, una vez que el peroxisoma está aislado incorpora las proteínas a partir de aquellas sintetizadas en los ribosomas citosólicos. Las enzimas que van dirigidas al interior del orgánulo son translocadas a través de la membrana.



Los peroxisomas, a pesar de que pueden formarse desde el retículo, tienen la capacidad de dividirse mediante su crecimiento y estrangulamiento. Esto ocurre fundamentalmente durante la división celular. El proceso es llevado a cabo por el citoesqueleto y por proteínas motoras, ayudados por puntos de anclaje a ciertos lugares de la célula.