

materia

Bioloxía Básica

unidade didáctica **3**

Estrutura e funcións celulares

Eva Candal Suárez

Departamento de Bioloxía Celular e Ecoloxía
Facultade de Bioloxía



VICERREITORÍA DE ESTUDANTES,
CULTURA E FORMACIÓN CONTINUA



unidade didáctica 3

Estrutura e funcións celulares

Eva Candal Suárez

Departamento de Bioloxía Celular e Ecoloxía
Facultade de Bioloxía



© Universidade de Santiago de Compostela, 2013



Esta obra atópase baixo unha licenza Creative Commons BY-NC-SA 3.0. Calquera forma de reprodución, distribución, comunicación pública ou transformación desta obra non incluída na licenza Creative Commons BY-NC-SA 3.0 só pode ser realizada coa autorización expresa dos titulares, salvo excepción prevista pola lei. Pode acceder Vde. ao texto completo da licenza nesta ligazón: <http://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/3.0/es/legalcode.g>

Deseño
Unidixital
Servizo de Edición Dixital
da Universidade de Santiago de Compostela

Edita
Vicerreitoría de Estudantes,
Cultura e Formación Continua
da Universidade de Santiago de Compostela
Servizo de Publicacións
da Universidade de Santiago de Compostela

Imprime
Unidixital
Dep. Legal: C 40 - 2013
ISBN 978-84-9887-974-2

ADVERTENCIA LEGAL: reservados todos os dereitos. Queda prohibida a duplicación, total ou parcial desta obra, en calquera forma ou por calquera medio (elec-trónico, mecánico, gravación, fotocopia ou outros) sen consentimento expreso por escrito dos editores.

MATERIA: Bioloxía Básica
TITULACIÓN: Grao de Matemáticas
PROGRAMA XERAL DO CURSO
Localización da presente unidade didáctica

Unidade I. Introducción á vida

Breve historia da Citoloxía e Histoloxía. A Teoría Celular. A Citoloxía e Histoloxía actual e a súa relación con outras ciencias. Unidade e diversidade das células. Concepto de sincitio e plasmodio. Multicelularidade. Concepto de tecido

Organización dos procariotas e eucariotas. A célula procariota. A célula eucariota: núcleo, orgánulos e as súas membranas. Evolución celular

Compoñentes químicos da célula. Auga. Biomoléculas: hidratos de carbono, lípidos, proteínas, ácidos nucleicos

Metabolismo celular. Catálise enzimática. Cinética de reaccións. Moléculas transportadoras activadas e síntese de polímeros

Unidade II. Fluxo da información xenética

ADN e cromosomas. Cromosomas. A dobre hélice e a herdanza. Replicación, reparación e recombinación do ADN

Do ADN ao ARN: Transcrición. Procesado e tipos de ARN. Exportación

Do ARN á proteína: Tradución. Código xenético. ARNs de transferencia e ARNt-aminoaciltransferases. Ribosomas e ciclo ribosómico

Control da expresión xénica. Regulación da tradución. Pregamento, modificación, regulación da función e degradación das proteínas

Unidade III. Estrutura e funcións celulares

Membrana plasmática. Organización da membrana. Lípidos e proteínas de membrana e as súas propiedades. Glicocálix. Movemento de moléculas a través da membrana. Difusión pasiva. Difusión facilitada. Transporte activo.

Sistema de endomembranas e transporte vesicular. Vía secretora e vía endocítica

Citoesqueleto e movemento celular. Filamentos de actina
Microtúbulos. Filamentos intermedios

Bioenerxética e metabolismo. Mitocondrias. Cloroplastos e outros plastos. Peroxisomas.

Unidade IV. División celular

Ciclo celular eucariota. Fases do ciclo celular. Regulación do ciclo celular. Mitose. Fases da mitose. Regulación da mitose. Citocinese en células animais e vexetais

Meiose. Fases da meiose: primeira e segunda división meióticas. Significado biolóxico da meiose. Comparación entre mitose e meiose

Unidade V. Ecoloxía

Ecoloxía evolutiva

Conceptos básicos en Ecoloxía
O organismo e o seu ambiente
Ecoloxía de poboacións
Interaccións entre especies
Estrutura e dinámica de comunidades
Funcionamento do ecosistema

Programa de Seminarios

A orixe da vida
Virus
Conceptos básicos de microscopía
Conceptos básicos de bioloxía molecular
Sinalización celular
Morte celular programada
Cancro

Programa de Prácticas

Tratamento de datos I
Tratamento de datos II
Crecemento xeométrico e exponencial
Modelos loxísticos exponenciais
Táboas de vida e curvas de supervivencia
Modelos matriciais poboacionais
Modelos de dinámica depredador-presa
Modelos de competencia
Índices de diversidade biolóxica
Modelos de bioxeografía insular
Modelos de sucesión
Circulación de nutrientes en ecosistemas terrestres e acuáticos
Modelo de dinámica de fitoplancto de Margalef

ÍNDICE

Contextualización	7
Xustificación	7
Obxectivos	8
Principios metodolóxicos e actividades	8
Os contidos	10
1. Membrana plasmática	11
1.1. Membrana plasmática e a súa organización	11
1.1.1. Lípidos de membrana.....	11
1.1.2. Proteínas de membrana	12
1.1.3. Glicocálix	13
1.2. Movemento de moléculas a través da membrana	14
1.2.1. Difusión pasiva	14
1.2.2. Difusión facilitada	14
1.2.3. Transporte activo.....	14
2. Sistema de endomembranas e transporte vesicular.....	15
2.1. Sistema de endomembranas	15
2.1.1. Retículo endoplásmico	15
2.1.2. Aparato de Golgi.....	16
2.1.3. Vesículas de secreción.....	17
2.1.4. Lisosoma	18
2.1.5. Endosoma	19
2.2. Transporte vesicular.....	19
2.2.1. Vía secretora	19
2.2.2. Vía endocítica.....	19
3. Citoesqueleto e movemento celular.....	21
3.1. Microfilamentos de actina	21
3.1.1. Estrutura: actina G e actina F.....	21
3.1.2. Polimerización	22
3.1.3. Intercambio rotatorio.....	22
3.1.4. Regulación da ensamblaxe/desensamblaxe.....	23
3.1.5. Organización dos filamentos de actina	23
3.1.6. Funcións dos filamentos de actina	24
3.2. Microtúbulos	25
3.2.1. Estrutura	25
3.2.2. Dinámica dos microtúbulos	25
3.2.3. Ensamblaxe dos microtúbulos	26
3.2.4. Proteínas de unión a microtúbulos.....	26
3.2.5. Funcións dos microtúbulos.....	26
3.3. Filamentos intermedios	27
3.3.1. Estrutura	27
3.3.2. Ensamblaxe dos filamentos intermedios.....	27
3.3.3. Proteínas de unión a filamentos intermedios	29
3.3.4. Funcións dos filamentos intermedios	29
4. Bioenerxética e metabolismo	29
4.1. Mitocondrias	30
4.1.1. Características.....	30

4.1.2. Estrutura	30
4.1.3. Funcións	31
4.1.4. División mitocondrial.....	33
4.2. Cloroplastos	34
4.2.1. Características.....	34
4.2.2. Estrutura	34
4.2.3. Funcións	35
4.3. Outros plastos	37
4.4. Peroxisomas.....	37
Avaliación da unidade didáctica.....	38
Bibliografía.....	39

CONTEXTUALIZACIÓN

Curso do que forma parte: Bioloxía Básica. Bloque de Formación Básica do Grao en Matemáticas.

Destinatarios: alumnos de primeiro curso do grao de Matemáticas.

Duración: a unidade didáctica (UD) está deseñada para ser desenvolvida en dez horas presenciais: oito sesións de 50 min de exposición maxistral e dúas sesións de 50 minutos adicadas a seminarios. O alumno adicará 30 minutos de traballo persoal por cada sesión presencial.

Localización da UD no programa xeral do curso: a materia está dividida en cinco unidades que tratan conceptos claves sobre evolución celular e bioloxía molecular (unidades 1 e 2), bioloxía celular e a súa regulación (unidades 3 e 4) e bioloxía de sistemas (unidade 5). A presente UD céntrase na estrutura e función celular e inclúe catro temas adicados á organización e á función que desenvolven a membrana plasmática, os distintos orgánulos celulares e o citoesqueleto.

XUSTIFICACIÓN

A célula é a unidade básica da vida. Todos e cada un dos organismos están formados por unha ou máis células. Todas estas células comparten características esenciais que se conservaron ao longo da evolución. Por exemplo, todas as células conteñen material xenético que dirixe todas as actividades celulares e se transmite ás células fillas. Todas están rodeadas por unha membrana plasmática que define a identidade da célula, xa que separa o seu contido interno (o citoplasma) do medio externo. Ademais, todas as células eucariotas conteñen varios orgánulos rodeados de membrana, que proporcionan compartimentos especializados con distintas funcións. Estas células posúen ademais unha rede de filamentos de proteínas que proporcionan un armazón que determina a forma celular, a posición dos orgánulos e os movementos da célula no seu conxunto.

Polo tanto, comprender a estrutura celular (como é) e como funcionan os seus compoñentes resulta fundamental para descifrar o comportamento celular. Así, poderemos coñecer como o conxunto das actividades da célula se realiza de forma controlada, eficaz e herdable.

Nesta unidade faise un estudo da membrana plasmática, dos distintos orgánulos da célula e do citoesqueleto. Estudárase a importancia biolóxica destas estruturas a nivel xeral e as súas funcións na comunicación entre a célula e o seu medio, a síntese, procesamento e transporte de proteínas e lípidos, os distintos tipos de movemento celular e a obtención de enerxía. Analizaremos como a regulación das actividades da célula permite acadar un equilibrio entre crecemento, maduración, división e morte celular.

Tamén estudaremos como a alteración dos mecanismos de regulación celular deriva no desenvolvemento do cancro.

OS OBXECTIVOS

Xerais da materia

- **1.** Comprender a importancia da aplicación dos coñecementos das matemáticas na bioloxía e como a bioloxía pode ofrecer aos matemáticos un inmenso campo de investigación en moitas facetas teóricas e aplicadas.
- **2.** Adquirir un conxunto de conceptos e ideas claves sobre bioloxía molecular, bioloxía celular e bioloxía de sistemas.
- **3.** Coñecer aspectos básicos sobre moléculas acelulares, sobre a evolución das células, sobre como estudalas (organismos modelo e instrumentos da bioloxía celular) e sobre regulación celular (sinalización e morte celular). Comprender as preguntas sen responder que aínda quedan neste campo.

Específicos da unidade didáctica

- **1.** Coñecer a estrutura e propiedades da membrana plasmática e a súa importancia no illamento e comunicación entre a célula e o medio.
- **2.** Diferenciar os distintos compoñentes do sistema de endomembranas (retículo endoplásmico, aparato de Golgi, vesículas de transporte, lisosomas) así como as súas funcións na síntese e procesamento de lípidos e proteínas e nos procesos de endocitose e exocitose.
- **3.** Diferenciar os distintos elementos do citoesqueleto, a súa estrutura, propiedades dinámicas e como estas inflúen na súas funcións.
- **4.** Relacionar a presenza de distintos elementos do citoesqueleto con distintas estruturas celulares e a súa función.
- **5.** Coñecer os conceptos principais sobre regulación celular, especialmente no que se refire á sinalización celular e á morte celular programada.

- **6.** Coñecer a estrutura e función das mitocondrias, cloroplastos e outros pástidos; coñecer qué características apoian a súa orixe endosimbionte e o seu papel no metabolismo celular.
- **7.** Coñecer a estrutura e a función dos peroxisomas no metabolismo celular.
- **8.** Coñecer os novos avances no campo da regulación celular, novas formas de análise cuantitativa das vías de sinalización e a relación destes coñecementos coas aplicacións clínicas.
- **9.** Ser capaz de buscar e ampliar información sobre os contidos tratados nos seminarios para responder, de forma persoal, crítica e razoada, ás cuestións formuladas polo profesor

PRINCIPIOS METODOLÓXICOS E ACTIVIDADES

Combinarase a exposición maxistral dos contidos teóricos con seminarios sobre temas relacionados coa unidade didáctica así como foros de debate e titorías en grupo reducido.

1. Clases expositivas

Nas clases expositivas presentarase o contido teórico de cada tema, expoñendo os conceptos básicos a través da lección maxistral participativa. Estableceranse relacións de asociación ou comparación dos contidos de cada tema con respecto a outros temas da materia e farase unha síntese final dos conceptos máis relevantes. Preténdese que o alumno sexa un elemento activo no proceso de ensino-aprendizaxe. Fomentarase a participación a través da realización de preguntas relacionadas cos conceptos expostos. Como recursos didácticos empregaranse:

a) proxección dos temas en diapositivas Power Point, que se porán a disposición do alumnado a través da USC virtual con anterioridade á súa exposición. Para facilitar o seguimento da clase por parte do alumnado, en cada tema facilitarase un esquema dos contidos baseado en epígrafes, e en cada transparencia farase referencia á epígrafe que se está a tratar. Cada tema ilustrarase con imaxes procedentes de libros de referencia ou recursos en internet. Ao final da proxección proporcionarase bibliografía que permita ao alumnado ampliar ou asentir os coñecementos e afondar en cada un dos contidos abordados;

b) resumos dos contidos teóricos, que se poñerán a disposición do alumnado na USC virtual;

c) listaxe de preguntas tipo para cada tema da unidade que se poñerán a disposición do alumnado na USC virtual para facilitar a autoavaliación dos coñecementos.

2. Seminarios

Nos seminarios presentaranse temas relacionados cos contidos das unidades didácticas. A profesora fará unha exposición en forma de lección maxistral e iniciará un debate. A profesora elaborará un cuestionario breve sobre os contidos do seminario, que o alumnado deberá resolver no transcurso dunha semana mediante a busca de información en libros ou páxinas web especializadas. Traballarase fundamentalmente a capacidade de busca, análise e capacidade de emitir unha resposta crítica e razoada, polo que a profesora evitará, na medida do posible, que os alumnos poidan responder utilizando unicamente a información proporcionada na clase.

3. Foros de debate

Poñerase a disposición do alumnado un foro de debate no que cada estudante pode propoñer un tema ou contribuír coa súa opinión a temas propostos por outros alumnos ou alumnas. A profesora actuará como moderadora.

4. Titorías

As titorías representan unha ferramenta clave para que o alumnado consulte dúbidas sobre teoría e/ou seminarios ou formule as dificultades que lle xurdisen con respecto á materia.

OS CONTIDOS BÁSICOS

Este bloque inclúe os temas dedicados á estrutura e función das células, incluíndo a estrutura e función da membrana plasmática, dos orgánulos (que proporcionan compartimentos especializados onde teñen lugar diversas actividades) e do citoesqueleto (unha rede de proteínas que se estende polo citoplasma de todas as células eucariotas). Dado que unha actividade fundamental de todas as células é xerar enerxía metabólica, tamén trataremos outros orgánulos implicados no metabolismo celular: as mitocondrias, os cloroplastos e os peroxisomas.

1. Membrana plasmática

1.1. A membrana plasmática e a súa organización

A estrutura básica da membrana plasmática consiste nunha bicapa lipídica con proteínas asociadas. A maior parte das membranas está formada aproximadamente por un 50% de lípidos e un 50 % de proteínas (en peso). As fraccións hidrocarbonadas de glicolípidos e glicoproteínas poden chegar a constituír o 5-10% da masa da membrana. Esta estrutura determina unha dobre función: (1) illamento da célula, xa que a membrana define o límite da célula e polo tanto determina a composición do citoplasma; (2) interacción entre a célula e o seu medio. Trataremos en primeiro lugar a estrutura da membrana e as propiedades dos seus constituíntes (ver Figura 1).

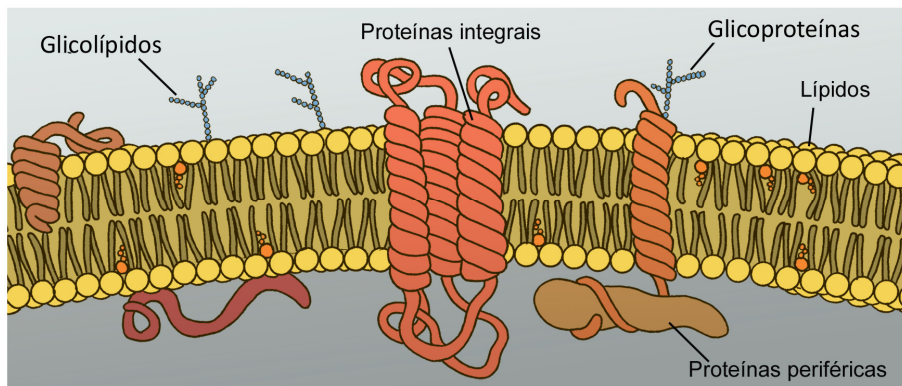


Figura 1. Estrutura da membrana plasmática

1.1.1. Lípidos de membrana

A membrana está formada por unha dobre capa de lípidos. Mais da metade destes lípidos son fosfolípidos, que consisten en dúas cadeas de ácidos graxos hidrófobos (apolares) ligados a un grupo de cabeza hidrófilo (polar) que contén fosfato (ver Figura 2). Na membrana plasmática, as cabezas polares dos lípidos dispóñense cara ao exterior da membrana, mentres que as cadeas apolares se dispoñen cara ao interior da mesma. A distribución dos distintos tipos de lípidos é responsable das propiedades da membrana plasmática que se citan a continuación.

(a) A membrana plasmática é asimétrica. A capa externa está constituída principalmente por glicolípidos e polos lípidos fosfatidilcolina e esfingomielina. A capa interna contén fosfatidiletanolamina, fosfatidilserina e fosfatidilinositol. As cabezas destes dous últimos están cargadas negativamente, de forma que a súa predominancia na cara interna resulta nunha carga neta negativa na cara citoplasmática da membrana. Ademais, desempeñan funcións importantes na sinalización e na morte celular. A

membrana plasmática tamén contén colesterol, que está distribuído en ambas as capas.

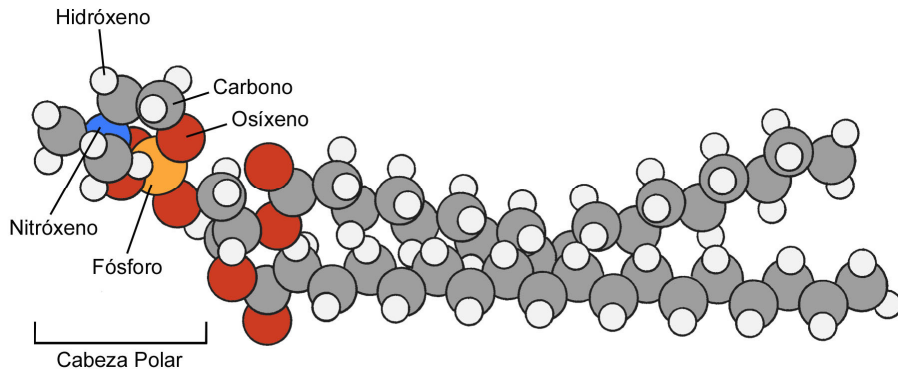


Figura 2. Representación dun fosfolípido

(b) A membrana constitúe unha barreira selectiva entre dous compartimentos acuosos. Polo tanto, a membrana é impermeable ás moléculas polares grandes e aos ións, pero permeable a moléculas pequenas non cargadas (polares ou non polares).

(c) A membrana é un fluído viscoso e flexible. Os ácidos graxos da maior parte dos fosfolípidos teñen un ou máis enlaces dobres que deforman as cadeas de ácidos graxos e dificultan que estean moi próximas entre si. Estas cadeas de ácidos graxos móvense libremente no interior da membrana, polo que esta é lixeira e flexible. Ademais os fosfolípidos son capaces de difundir lateralmente ou de rotar dentro da membrana. O movemento de flip-flop (xiro de 180° en dirección vertical, dende a hemimembrana externa á interna ou viceversa) ocorre raramente. O colesterol das células animais (e outros esteroides ou similares no caso dos procariotas e células vexetais) insírese dentro da membrana cos seus grupos polares próximos ás cabezas dos fosfolípidos. A temperaturas elevadas o colesterol interfere co movemento das cadeas de ácidos graxos dos fosfolípidos e así diminúe a fluidez da parte externa da membrana e reduce a súa permeabilidade ás moléculas pequenas; a baixas temperaturas o colesterol ten o efecto oposto.

1.1.2. Proteínas de membrana

Mentres que os lípidos son os elementos estruturais fundamentais das membranas, as proteínas son as responsables de realizar as funcións específicas da mesma: poden actuar como transportadoras de moléculas a través da membrana, como áncoras entre proteínas extracelulares e

proteínas do citoplasma, como receptoras e tamén como encimas. Segundo como se asocien á membrana plasmática (ver Figura 1), as proteínas poden ser:

Integrais: poden estar atravesando a membrana, ancoradas unicamente a unha das hemimembranas ou unidas covalentemente a moléculas de lípidos. Estas proteínas só se poden liberar da membrana se se tratan con deterxentes anfipáticos, que rompen as interaccións hidrófobas da bicapa fosfolipídica; é dicir, as proteínas quedan liberadas ao disgregarse a membrana.

Periféricas: son proteínas unidas a outras proteínas de membrana mediante enlaces covalentes débiles. Disóciáanse da membrana cando se tratan con axentes polares, como solucións de pH extremo ou altas concentracións salinas que non rompen a bicapa lipídica; é dicir, as proteínas poden liberarse sen ter que disgregar a membrana plasmática.

Igual que os lípidos, as proteínas tamén poden difundir libremente a través da membrana plasmática, salvo nos seguintes casos:

(a) cando están ancoradas porque interaccionan co citoesqueleto, con outras proteínas de membrana, con proteínas doutras células ou con proteínas do espazo extracelular;

(b) cando existen barreiras entre dominios celulares. Por exemplo, nas células epiteliais, unha rexión contén microvilosidades e está especializada na absorción de nutrientes mentres que a outra rexión está especializada na transferencia de nutrientes cara á circulación sanguínea. As proteínas da membrana difunden libremente dentro de cada rexión, pero non son capaces de cruzar dunha rexión á outra;

(c) cando están agrupadas en balsas lipídicas (pequenas placas semisólidas con alta concentración de colesterol e esfingolípidos), como é o caso das proteínas que interveñen na formación de vesículas de transporte.

1.1.2. Glicocálix

A superficie da célula está cuberta dun manto de carbohidratos coñecido como glicocálix, constituído polos glúcidos dos glicolípidos e das glicoproteínas transmembrana. O glicocálix realiza moitas funcións incluíndo: protección fronte a estrés iónico e mecánico, barreira fronte a microorganismos, interaccións específicas célula-célula, unión coas proteínas extracelulares, selectividade de moléculas de baixo peso molecular, ancoramento de encimas e cambios na carga eléctrica do medio extracelular.

1.2. Movemento das moléculas a través da membrana plasmática

A célula mantén a súa composición interna debido a que a membrana plasmática é permeable, selectivamente, a certas moléculas. A maioría das moléculas biolóxicas son incapaces de difundir a través da bicapa, polo que a membrana constitúe unha barreira que impide o libre intercambio de moléculas entre o citoplasma e o medio externo. Algunhas moléculas difunden pasivamente. Outras son transportadas coa axuda de proteínas que permiten, polo tanto, controlar a composición do citoplasma. Os tipos de movemento que poden darse a través da membrana plasmática son os seguintes (ver Figura 3):

1.2.1. Difusión pasiva

Consiste no tránsito de moléculas pequenas (apolares ou polares sen carga). É un movemento directo (sen mediación proteica), a favor do gradiente electroquímico (sen gasto enerxético).

1.2.2. Difusión facilitada

Consiste no tránsito de moléculas polares grandes e moléculas cargadas. Está mediado por proteínas integrais, a favor de gradiente electroquímico (sen gasto enerxético). Dúas clases de proteínas integrais interveñen na difusión facilitada:

(a) as proteínas de canle, que forman poros que permiten a difusión de calquera molécula de tamaño e carga apropiados. As proteínas de canle mellor caracterizadas son as canles iónicas, que permiten o tránsito de ións a través da membrana plasmática. Este tránsito é rápido (transpórtanse máis de 1.000.000 ións/segundo), regulable (a apertura é transitoria e pode regularse mediante cambios de voltaxe, mediante a unión a un ligando ou mecanicamente), e selectivo (permite o paso de ións só se estes teñen o tamaño e a carga apropiados);

(b) as proteínas transportadoras. Estas proteínas únese dun lado da membrana á molécula que deben transportar, sofren un cambio conformacional e liberan a molécula no outro lado.

1.2.2. Transporte activo

Consiste no tránsito de moléculas polares grandes e moléculas cargadas. Está mediado por proteínas integrais, e sucede en contra de gradiente electroquímico (con gasto enerxético). Hai varias fontes de enerxía que permiten activar o transporte activo: os movementos de ións a favor de gradiente, o ATP e a luz.

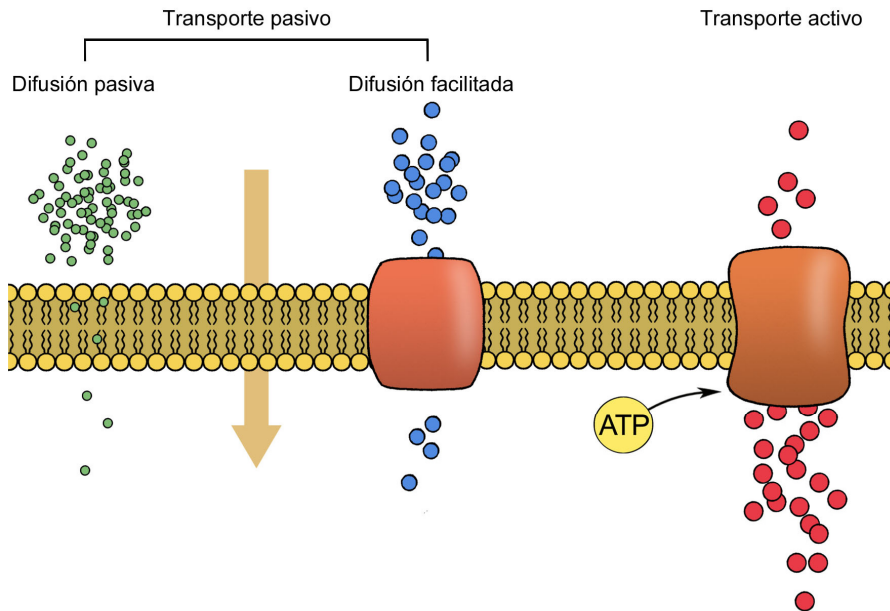


Figura 3. Movemento de moléculas a través da membrana

2. Sistema de endomembranas e transporte vesicular

A diferenza das células procariotas, as células eucariotas presentan orgánulos rodeados de membrana no seu citoplasma. Estes orgánulos representan compartimentos especializados que permiten realizar distintas funcións, incluída a síntese de lípidos e proteínas. Estas biomoléculas deben ser distribuídas correctamente dende o seu lugar de síntese ata o seu destino final. As vesículas de transporte desempeñan un papel fundamental no tráfico das moléculas entre os distintos orgánulos e tamén no transporte de moléculas cara ou dende o exterior da célula.

2.1. Sistema de endomembranas

O sistema de endomembranas inclúe os compartimentos rodeados dunha membrana simple e localizados no citoplasma celular. Estes compartimentos son:

2.1.1. Retículo endoplásmico

Consiste nunha rede extensa de túbulos e sacos (cisternas) rodeados de membrana (Figura 4). Está implicado na síntese de lípidos e das proteínas da membrana plasmática e daquelas que van ser exportadas ao exterior celular. Na mesma célula coexisten dous tipos de retículo endoplásmico con distinto aspecto: rugoso (RER) e liso (REL).

O RER recibe este nome debido a que presenta un elevado número de ribosomas asociados á súa membrana. A síntese das proteínas da vía secretora ocorre en ribosomas asociados a este retículo. Mentres se están traducindo, estas proteínas poden inserirse na membrana do retículo ou ben translocarse ao seu interior. Dentro do RER, as proteínas sofren procesos de maduración como o pregamento ou a eliminación de partes da molécula.

O REL está implicado na síntese de lípidos. Os fosfolípidos sintetízanse na membrana deste retículo a partir de moléculas precursoras localizadas no citoplasma. Posto que os fosfolípidos se sintetizan na cara citoplasmática da bicapa lipídica, só se engaden nesta cara. Posteriormente son translocados á cara interna coa axuda duns encimas chamados flipases fosfolipídicos. Isto permite un crecemento uniforme de ambas metades. Ademais, en moitas células o exceso de lípidos almacénase en forma de gotas lipídicas.

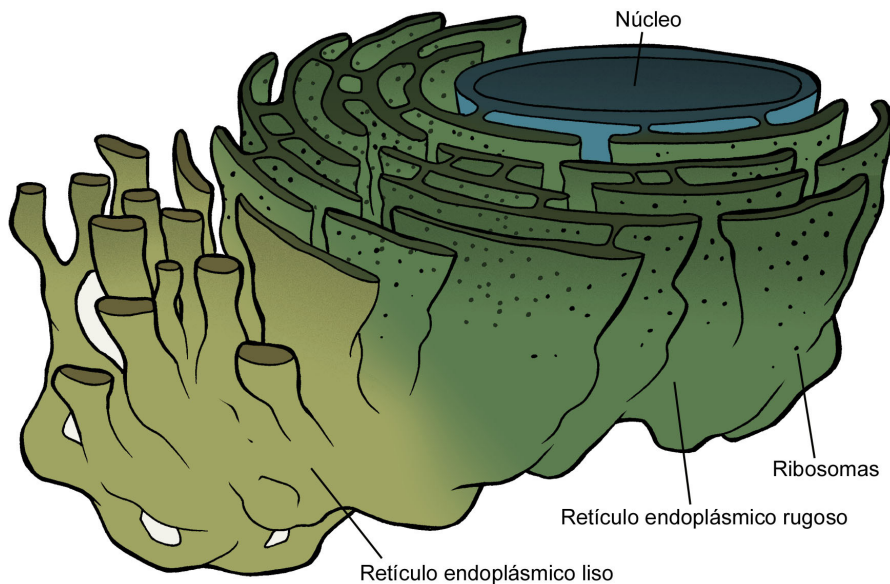


Figura 4. Retículo endoplásmico

2.1.2. Aparato de Golgi

Está formado por cisternas apiladas e por vesículas asociadas (Figura 5). Está formado por varias rexións: a rede *cis*, o apilamento do Golgi e a rede *trans*. As proteínas e lípidos atravesan o aparato de Golgi en dirección *cis-trans*. Segundo atravesan o Golgi, as proteínas sofren sucesivas modificacións adicionais. Na rede *trans* de Golgi as proteínas distribúense cara á membrana plasmática, os endosomas ou os lisosomas. Polo tanto, as funcións do aparato de Golgi son (1) reprocesar as proteínas recibidas dende o retículo endoplásmico e (2) distribuír as proteínas procesadas a outros destinos.

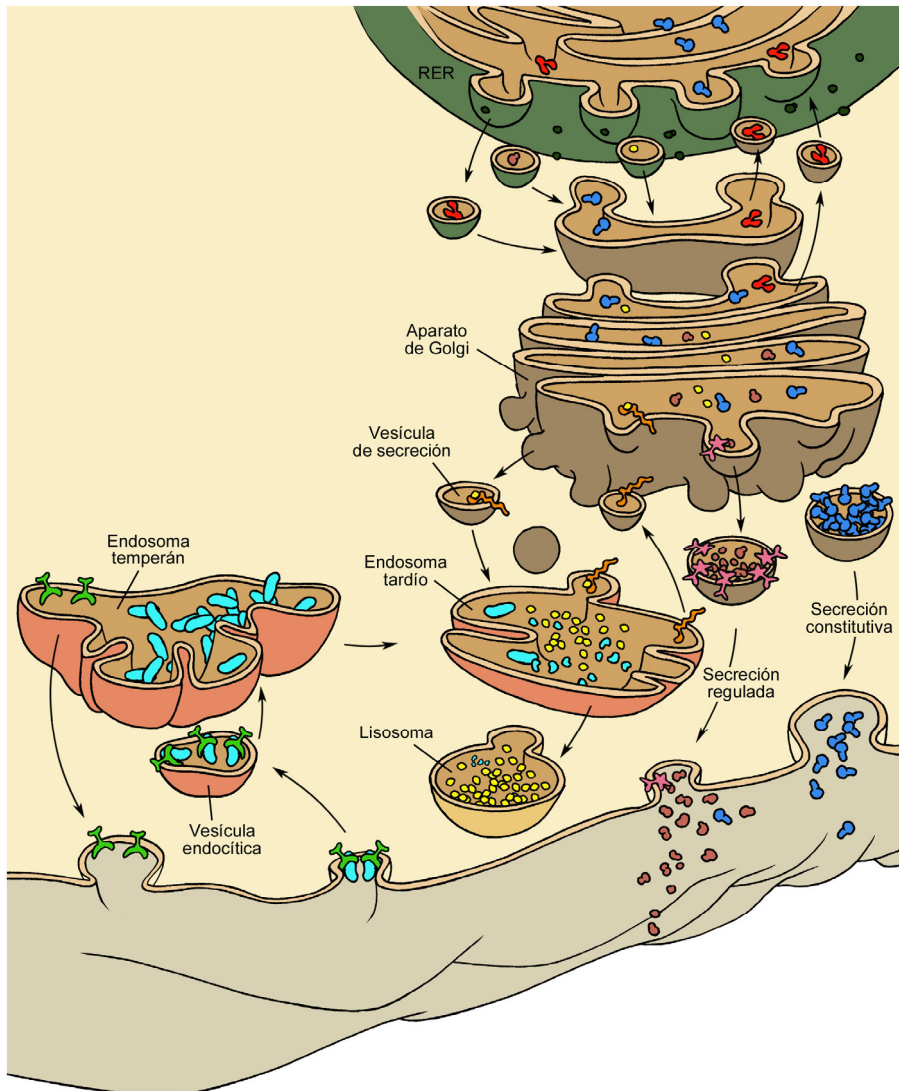


Figura 5. Esquema do sistema de endomembranas e o transporte vesicular

2.1.3. Vesículas de secreción

Unha vesícula é un órgano esférico pequeno, rodeado de membrana, situado no citoplasma dunha célula eucariota. As vesículas de secreción transportan proteínas dende o aparato de Golgi ata a superficie celular. Estas vesículas fórmanse mediante xemación e están revestidas con proteínas chamadas proteínas de cuberta (ver Figura 6). Estas proteínas ensámblanse sobre cada vesícula a medida que esta se separa da membrana doadora e xeralmente eliminanse da súa superficie antes de que se fusione coa membrana de destino. Entón, as vesículas fúsiónanse

co compartimento de destino coa axuda de varios complexos proteicos que poñen en contacto a membrana da vesícula coa do órgano de destino.

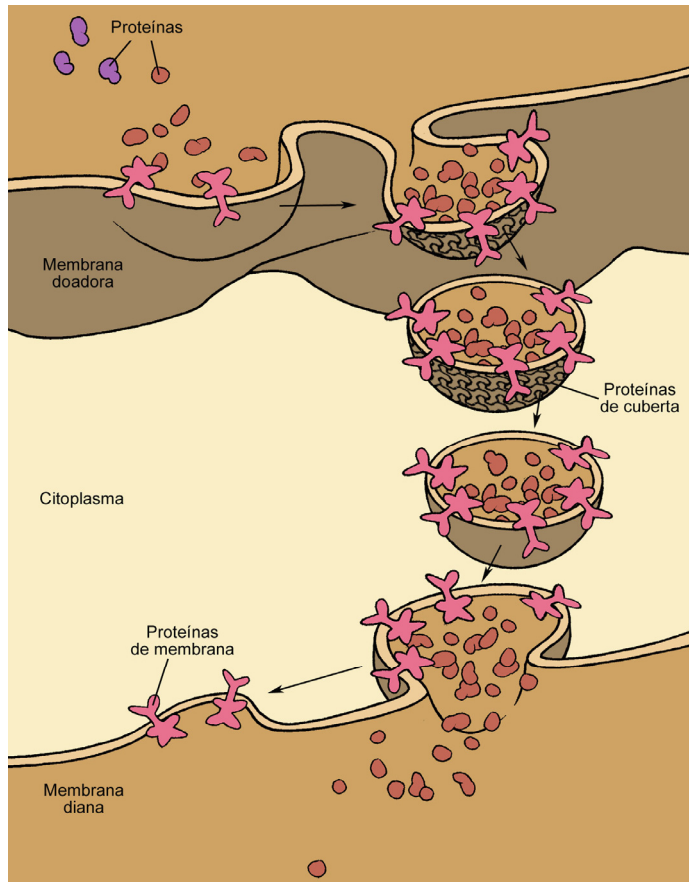


Figura 6. Formación das vesículas de secreción

2.1.4. Lisosoma

Orgánulo rodeado de membrana que contén encimas dixestivos que degradan distintos tipos de biomoléculas (ver Figura 5). Os lisosomas conteñen máis de 50 encimas que permiten degradar ADN, ARN, proteínas, polisacáridos e lípidos. Estes encimas só son activas a pH moi ácido (pH 5.0), como o que existe dentro do lisosoma, pero son inactivas ao pH neutro (aproximadamente 7,2) que existe no citoplasma. Isto evita que estes encimas poidan degradar incontroladamente os contidos do citoplasma aínda que se rompa a membrana do lisosoma. Ademais, a hemimembrana interna dos lisosomas está altamente glicosilada (ten moitos glúcidos) para evitar a autodixestión. Para lograr este pH tan ácido os lisosomas teñen bombas de protóns que permiten que a concentración de protóns sexa 100 veces maior no interior do lisosoma que no citoplasma.

2.1.5. Endosoma

Orgánulo rodeado de membrana implicado na distribución e transporte de material dende o exterior celular cara aos lisosomas (ver Figura 5).

2.2. Transporte vesicular

Podemos definir transporte vesicular como o transporte de macromoléculas en vesículas, seguindo rutas definidas entre distintos compartimentos celulares e entre estes e a membrana plasmática. Estas rutas son as que se citan a continuación.

2.2.1. Vía secretora ou exocitose

Proceso polo cal a maior parte das macromoléculas son secretadas ao exterior da célula eucariota. Estas moléculas sintetízanse no retículo endoplásmico, modifícanse e distribúense no aparato de Golgi e finalmente son empacotadas en vesículas de secreción que se fusionan coa membrana plasmática e liberan o seu contido ao exterior (ver Figura 5).

Podemos diferenciar dúas vías de secreción. A vía constitutiva funciona en todas as células e implica a secreción continua e non regulada de proteínas e lípidos ao exterior celular. Esta vía tamén suministra proteínas e lípidos novos á membrana plasmática. As células secretoras especializadas teñen ademais unha vía regulada de secreción pola que certas proteínas seleccionadas na rede *trans* Golgi se dirixen ás vesículas de secreción, onde se acumulan e almacenan ata que un sinal extracelular estimula a súa secreción.

2.2.2. Vía endocítica ou endocitose

Consiste no proceso de captación de material cara ao interior da célula mediante unha invasión da membrana plasmática seguida da internalización dese material en endosomas. Hai 3 tipos de endocitose:

(a) fagocitose: entrada de partículas grandes (por exemplo, bacterias) na célula (Figura 7). A fagocitose ten función de nutrición, defensa, e eliminación de células velhas ou danadas. A unión destas partículas grandes aos receptores da superficie celular dispara a formación de pseudópodos, que acaban rodeando á partícula para formar unha gran vesícula intracelular que recibe o nome de fagosoma. O fagosoma fúndese cun lisosoma dando lugar a un fagolisosoma. Os contidos do fagolisosoma son dixeados polos encima lisosómicos. O material non

dixerible forma un corpo residual que se fusionará coa membrana para expulsar ese material non dixerido ao exterior celular;

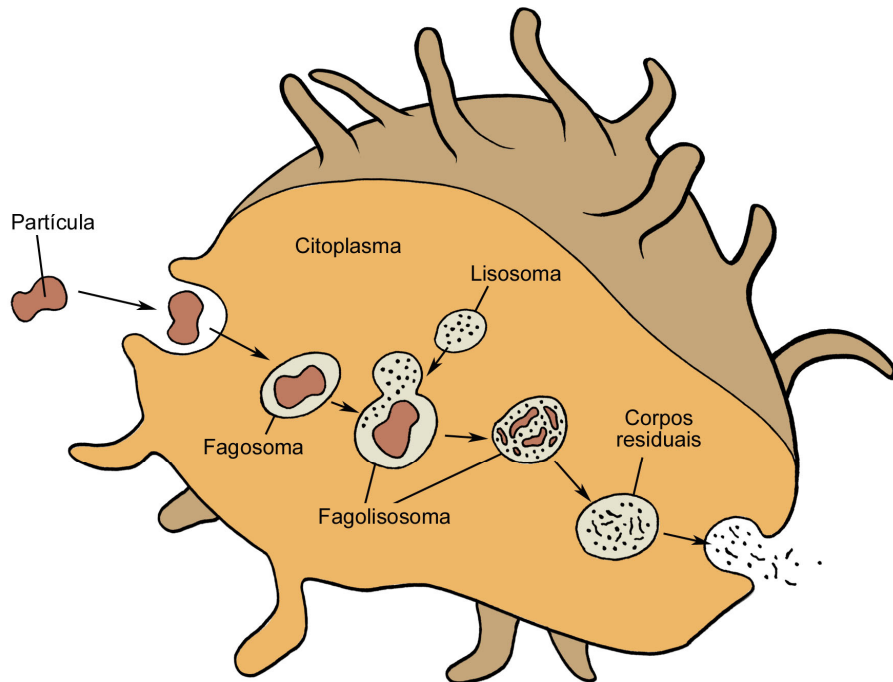


Figura 7. Fagocitose

(b) endocitose de fase líquida, que permite a entrada non selectiva de fluído extracelular e dos contidos dese fluído;

(c) endocitose mediada por receptor, que permite a entrada selectiva de macromoléculas específicas que se unen a receptores na superficie celular. Unha vez que a molécula se une ao seu receptor (que é unha proteína), estes receptores migran e concéntranse en concavidades da membrana plasmática revestidas de proteínas de cuberta. Entón fórmase, mediante xemación, unha vesícula recuberta. Unha vez no citoplasma a vesícula perde a cuberta e fúsiónanse cun endosoma temperán ou de separación (ver Figura 5). Os endosomas temperáns son compartimentos de clasificación cun pH ácido (6.0-6.2) que fai que moitas moléculas captadas se separen dos seus receptores. Os receptores recíclanse cara a membrana plasmática (vía endosomas de reciclaxe), o que permitirá captar novas moléculas. Pola súa parte, as moléculas endocitadas permanecen no endosoma conforme este madura e se transforma en endosoma tardío. As vesículas de transporte que levan encimas dixestivos dende a rede *trans* de Golgi fúsiónanse co endosoma tardío. Os endosomas tardíos convértense en lisosomas cando adquiren un complemento completo de encimas lisosómicos e o seu pH chega a 5,0.

Entón, os materiais endocitados degrádanse dentro dos lisosomas por acción destes encimas.

3. Citoesqueleto e movemento celular

O citoesqueleto é unha rede dinámica de filamentos de proteína que se atopa no citoplasma dos eucariotas. É moito menos ríxido e estable do que o seu nome dá a entender. É unha estrutura dinámica que se reorganiza continuamente conforme a célula se move e cambia de forma. O citoesqueleto proporciona un armazón estrutural que determina a forma da célula e a organización xeral do citoplasma. É responsable dos movementos da célula, incluíndo o transporte interno de orgánulos e outras estruturas.

Está constituído por 3 tipos principais de filamentos de proteína (Figura 8): microfilamentos ou filamentos de actina, microtúbulos e filamentos intermedios. Estas proteínas mantéñense xuntas e unidas a distintos orgánulos intracelulares a través de proteínas accesorias.

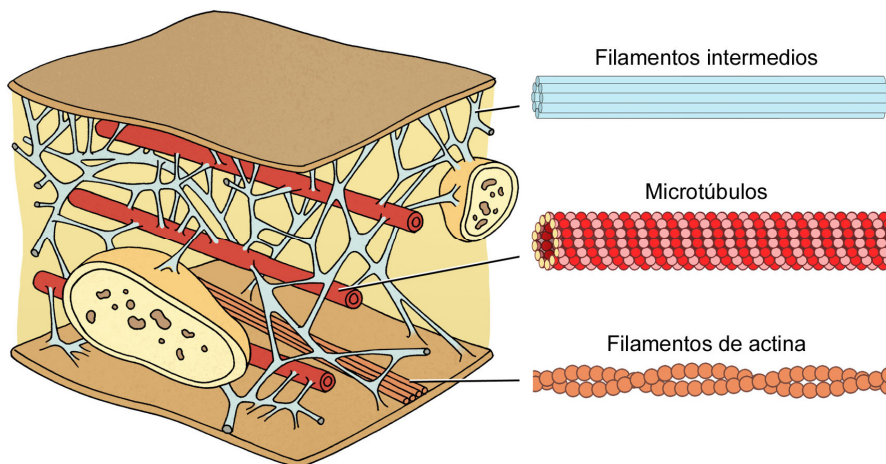


Figura 8. Elementos do citoesqueleto

3.1. Microfilamentos (filamentos de actina)

3.1.1. Estrutura: actina G e actina F

A proteína citoesquelética máis importante da maioría das células é a actina. É unha proteína moi abundante (5-10% da proteína total de calquera célula eucariota). Os monómeros de actina (actina globular G) son proteínas globulares de 375 aminoácidos. Cada monómero ten un sitio de unión en cada un dos extremos, chamados extremo protuberante e extremo puntiagudo, que media a interacción con outros monómeros de actina. Así, os monómeros poden unirse entre si para formar filamentos de actina (actina filamentosa F) duns 7 nm de diámetro e ata varias micras de

lonxitude. Cada monómero está xirado 166° con respecto ao anterior, polo que os filamentos teñen aspecto de hélice de dobre cadea.

Debido a que os monómeros se asocian sempre na mesma dirección, os filamentos de actina presentan unha polaridade evidente, cos seus extremos protuberante e puntiagudo diferenciados. Esta polaridade é importante para a ensamblaxe e tamén para determinar unha dirección única de crecemento do filamento.

3.1.2. Polimerización dos filamentos de actina

A polimerización dos filamentos de actina é un proceso reversible, no que os monómeros se asocian e disocian dos extremos do filamento. Os monómeros de actina poden engadirse a ambos extremos do filamento, pero o extremo protuberante medra 5-10 veces máis rápido có extremo puntiagudo. A velocidade de asociación é proporcional á concentración de monómeros libres, mentres que a velocidade de disociación non depende desta concentración. Existe unha concentración de monómeros á que a velocidade de asociación é igual á de disociación. A esa concentración, os filamentos están en equilibrio aparente.

3.1.3. Intercambio rotatorio

Os monómeros de actina tamén están unidos a ATP. A actina unida a ATP (ATP-actina) asóciase cos extremos protuberantes de crecemento rápido e, a continuación, o ATP hidrólízase a ADP (ver Figura 9). Aínda que o ATP non é necesario para a polimerización, a ATP-actina polimeriza máis rápido que a ADP-actina, polo que a concentración crítica de monómeros que se necesita para a polimerización do extremo protuberante será menor que a que se necesita no extremo puntiagudo. Da mesma maneira, a ADP-actina disóciase dos filamentos con máis facilidade que a ATP-actina, polo que no extremo puntiagudo se necesitan máis monómeros libres para evitar a disociación. O intercambio rotatorio ten lugar cando hai concentracións de monómeros intermedias entre as concentracións críticas de ambos extremos, é dicir, cando hai máis dos que se necesitan no extremo protuberante (polo que se asocian), pero menos dos que se necesitan para manter o equilibrio no extremo puntiagudo (polo que se disocian). Baixo estas condicións, existe unha disociación neta de actina-ADP do extremo puntiagudo, compensada por unha adición de actina-ATP no extremo protuberante.

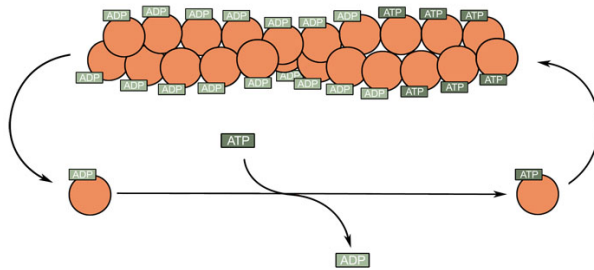


Figura 9. Intercambio rotatorio nos filamentos da actina

Non obstante, a taxa de intercambio rotatorio espontáneo é demasiado baixa como para que este fenómeno teña importancia fisiolóxica, polo que o control deste proceso depende de varias proteínas reguladoras.

3.1.4. Regulación da ensamblaxe e desensamblaxe

Este proceso está regulado por varios encimas que en conxunto se coñecen como proteínas de unión a actina. Inclúen proteínas capucha (situadas nos extremos, impiden a polimerización), proteínas estabilizadoras (sitúanse ao longo dos filamentos), proteínas de escisión, proteínas de entrecruzamento (que enlazan entre si filamentos de actina) e proteínas que interveñen directamente na polimerización e despolimerización.

3.1.5. Organización dos filamentos de actina

Os filamentos poden estar organizados en feixes ou redes tridimensionais que se unen a outras estruturas celulares mediante proteínas de unión a actina (Figura 10). O tamaño e a forma das proteínas de entrecruzamento determina que os filamentos de actina se organicen en feixes (paralelos ou contráctiles) ou en redes.

(a) Feixes paralelos. Os filamentos están estreitamente agrupados, aliñados en paralelo. Teñen todos a mesma polaridade (por exemplo, os que sosteñen as proxeccións da membrana plasmática teñen todos o extremo protuberante adxacente á parte basal da proxección). Un exemplo de proteína entrecruzadora nestes feixes é a fimbrina, que permite unha separación de 14 nm entre os filamentos.

(b) Feixes contráctiles. A estrutura é máis laxa debido á que a proteína entrecruzadora (α -actinina) ten un dominio espazador que separa os filamentos de actina uns 40 nm. Esta separación permite ás proteínas motoras (como a miosina II) interaccionar cos filamentos de actina, permitindo a contracción. Exemplos típicos de feixes contráctiles son os que se atopan no músculo esquelético ou o anel contráctil que divide ás células trala mitose.

(c) Redes. As proteínas formadoras de redes de actina son longas e flexibles, polo que poden establecer pontes de unión entre filamentos situados perpendicularmente un con respecto ao outro. Intervenien proteínas chamadas filaminas, que forman dímeros flexibles en forma de V e forman pontes cruzadas entre filamentos de actina ortogonais, creando unha malla tridimensional laxa. Esta rede atópase por debaixo da membrana plasmática e é un soporte estrutural da superficie celular.

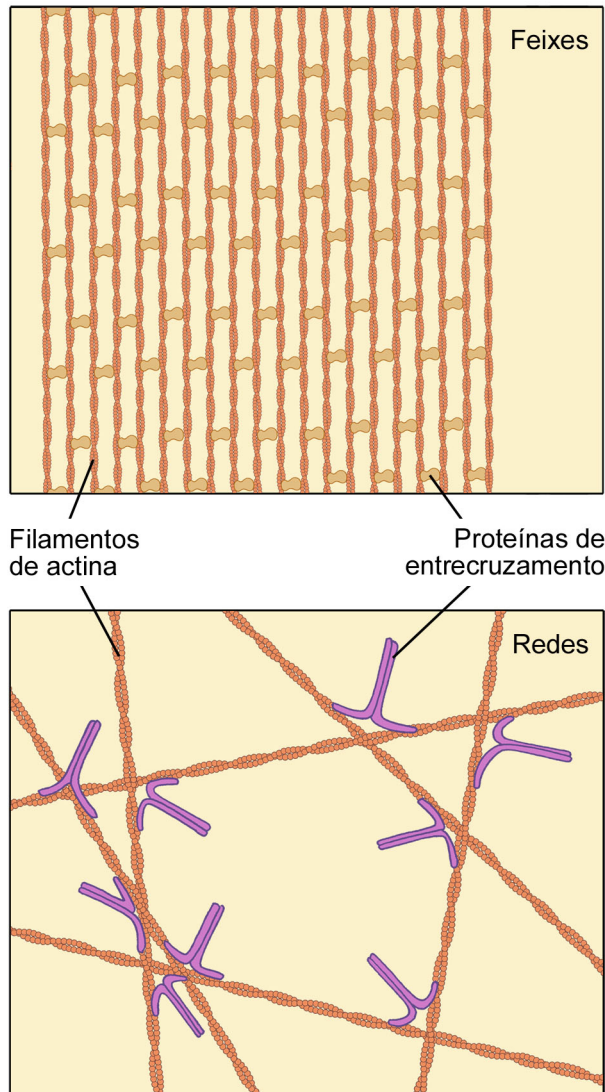


Figura 10. Organización dos filamentos da actina

3.1.6. Funcións dos filamentos de actina

Algunhas funcións da actina son: contracción muscular (polo deslizamento de filamentos de actina sobre filamentos de miosina II, con gasto de enerxía); contracción non muscular (o anel contráctil formado por actina e miosina II sitúase baixo a membrana plasmática e, ao contraerse, estrangula á célula por dentro dividíndoa en dúas); movementos de membrana (por exemplo, durante a fagocitose); formación de extensións (o crecemento dos extremos protuberantes dun grupo numeroso de filamentos de actina baixo a membrana plasmática exerce a forza suficiente como para extendela); e función estrutural (a rede de filamentos de actina e de proteínas asociadas, situada debaixo da membrana plasmática, determina a forma da célula).

3.2. Microtúbulos

Son filamentos de proteínas que forman varíñas ríxidas e ocas, duns 25 nm de diámetro. Igual cos microfilamentos, son estruturas dinámicas que están continuamente ensamblándose e desensamblándose. Intervenien na determinación da forma celular e en diversos movementos celulares, incluíndo algunhas formas de locomoción celular, transporte intracelular de orgánulos e a separación de cromosomas durante a mitose.

3.2.1. Estrutura

Están compostos por un só tipo de proteína globular, chamado tubulina. A tubulina é un dímero constituído por dous polipéptidos relacionados, chamados α -tubulina e β -tubulina. Ademais, hai un terceiro tipo (γ -tubulina) que se localiza especificamente nos centrosomas, onde desempeña un papel clave no inicio da ensamblaxe dos microtúbulos.

Os dímeros de tubulina polimerizan para formar microtúbulos, que consisten en 13 protofilamentos lineais ensamblados en torno a un centro oco (ver Figura 8). Cada protofilamento está formado por dímeros de tubulina ensamblados cabeza con cola. Como consecuencia, os microtúbulos son estruturas polares con dous extremos diferenciados (extremo *máis* de crecemento rápido; extremo *menos* de crecemento lento). Igual que sucede cos filamentos de actina, esta polaridade é importante para determinar a dirección de movemento ao longo dos microtúbulos.

3.2.2. Dinámica dos microtúbulos

Os microtúbulos poden sufrir ciclos de ensamblaxe e desensamblaxe rápidos. Tanto a α -tubulina como a β -tubulina están unidas a GTP, que actúa de forma similar ao ATP na actina. O GTP da β -tubulina hidrólízase a GDP durante ou xusto despois da polimerización. A hidrólise a GDP diminúe a afinidade da tubulina polas outras tubulinas, o que favorece

a despolimerización. Os filamentos sofren intercambio rotatorio, un comportamento dinámico no que as moléculas de tubulina unidas a GDP se liberan continuamente do lado *menos*, e son substituídas pola adición de moléculas unidas a GTP polo lado *máis*.

Nos microtúbulos, a hidrólise de GTP tamén conduce a un comportamento que se chama inestabilidade dinámica, no que microtúbulos individuais alternan entre ciclos de crecemento e acurtamento. Que medre ou se faga máis curto depende da velocidade de adición da tubulina respecto á velocidade de hidrólise do GTP. Se as tubulinas-GTP se engaden máis rápido do que se produce a hidrólise, mantense unha capucha de GTP no lado *máis*, e o crecemento do microtúbulo continúa. Pero se a velocidade de polimerización decrece, o GTP do lado *máis* hidrólízase e a tubulina-GDP disóciase, dando lugar a un acurtamento do microtúbulo neste lado. Isto permite a renovación rápida e continua da maior parte dos microtúbulos, que sofren ciclos de ensamblaxe e desensamblaxe e que presentan unha vida media de só uns minutos. Esta renovación rápida é especialmente importante para o remodelado do citoesqueleto que ten lugar durante a mitose.

3.2.3. Ensamblaxe dos microtúbulos

A ensamblaxe dos microtúbulos comeza nun centro organizador de microtúbulos. Nas células animais, o centro organizador de microtúbulos é o centrosoma, unha estrutura localizada xunto ao núcleo, cerca do centro das células. O centrosoma serve como lugar de inicio da ensamblaxe dos microtúbulos, que se unen aquí polos extremos *menos* e medran cara a periferia da célula engadindo tubulinas aos extremos *máis*. Isto establece a polaridade dos microtúbulos na célula.

O centrosoma está formado por dous centríolos orientados perpendicularmente entre si e rodeados dun material pericentriolar amorfo. Os centríolos non son necesarios para a organización do centrosoma e non están presentes en células vexetais, en moitos eucariotas unicelulares e nalgúns células animais (como os óvulos de rato). De feito, os microtúbulos que emanan do centrosoma parten do material pericentriolar, non dos centríolos. Non obstante, a eliminación dos centríolos das células animais resulta na dispersión dos contidos do centrosoma e nun declive na taxa de renovación dos microtúbulos.

Os centríolos son estruturas cilíndricas en forma de roda de carro nun extremo e numerosas extensións cara o interior do centrosoma (denominadas satélites e apéndice) no outro extremo. Cada centríolo está constituído por 9 tripletes de microtúbulos que conteñen α -tubulina e β -tubulina altamente modificadas e proteínas únicas como a δ -tubulina. Tamén hai γ -tubulina asociada coa luz do centríolo.

3.2.4. Proteínas de unión a microtúbulos

Debido á súa inestabilidade inherente, os microtúbulos deberían desensamblarse de maneira frecuente na célula. Non obstante, a estabilidade dos microtúbulos modifícase a través de modificacións postraducionais da tubulina, e pola interacción dos microtúbulos con proteínas asociadas a microtúbulos (MAP).

3.2.5. Funcións dos microtúbulos

Algunhas das funcións dos microtúbulos son as seguintes: determinación da morfoloxía e polaridade das células (extensión de axóns nas neuronas); posicionamento dos orgánulos dentro da célula; desprazamento de orgánulos, vesículas e moléculas; movemento de cilios e flaxelos; e separación dos cromosomas durante a división celular.

Estes movementos prodúcense pola acción de dous procesos combinados: a polimerización e despolimerización dos microtúbulos e a acción de proteínas motoras (dineínas e quinesinas) que usan a enerxía derivada da hidrólise de ATP para producir forza e movemento.

3.3. Filamentos intermedios

Non se atopan en todos os organismos e tampouco están presentes en todos os tipos celulares. Reciben este nome porque o seu grosor (10 nm) está entre o dos filamentos de actina e o dos microtúbulos. Non parece que interveñan directamente no movemento celular, sendo a súa función máis ben de sostén e resistencia ao estiramento. Mentres que os filamentos de actina e os microtúbulos son polímeros constituídos por un só tipo de proteína (actina nos microfilamentos e tubulina nos microtúbulos), os filamentos intermedios están compostos por diversos tipos de proteínas que se expresan en distintos tipos de células.

Existen máis de 65 tipos de filamentos intermedios diferentes, clasificados en 6 grupos en función da similitude das súas secuencias de aminoácidos.

3.3.1. Estrutura

A pesar da diversidade en tamaño e secuencia de aminoácidos, todos as proteínas que forman parte do grupo dos filamentos intermedios teñen unha organización estrutural común: un dominio central en α -hélice como eixo central de aproximadamente 310 aminoácidos (350 nas láminas nucleares), flanqueado por dominios de cabeza (N-terminal) e cola (C-terminal) que varían entre os distintos filamentos intermedios en tamaño, secuencia de aminoácidos e estrutura secundaria. O dominio central en α -hélice xoga un papel fundamental na ensamblaxe dos filamentos, mentres

que os dominios variables da cabeza e cola determinan as funcións específicas dos diferentes filamentos intermedios.

3.3.2. Ensamblaxe dos filamentos intermedios

Dúas proteínas envólvense unha arredor da outra nunha espiral enrolada. Os dímeros asóciense de modo escalonado antiparalelo para formar tetrámeros, que se ensamblan lonxitudinalmente en protofilamentos (ver Figura 11). Xeralmente, oito protofilamentos envólvense a modo de corda para facer un filamento. A ensamblaxe/desensamblaxe dos filamentos intermedios regúlase mediante reaccións de fosforilación. A estrutura dos filamentos intermedios determina dúas das súas características fundamentais que os fai diferentes dos filamentos de actina e dos microtúbulos:

(1) os filamentos intermedios non teñen polaridade. Como a ensamblaxe se produce a partir de dímeros antiparalelos (de modo que, en cada tetrámero, as cabezas dun dímero están asociadas ás colas doutro dímero) ambos extremos son equivalentes e, polo tanto, apolares;

(2) os filamentos intermedios non teñen comportamento dinámico como o intercambio rotatorio da actina ou a inestabilidade dinámica dos microtúbulos. Non se unen a ATP e non teñen proteínas motoras asociadas, polo que non interveñen no movemento.

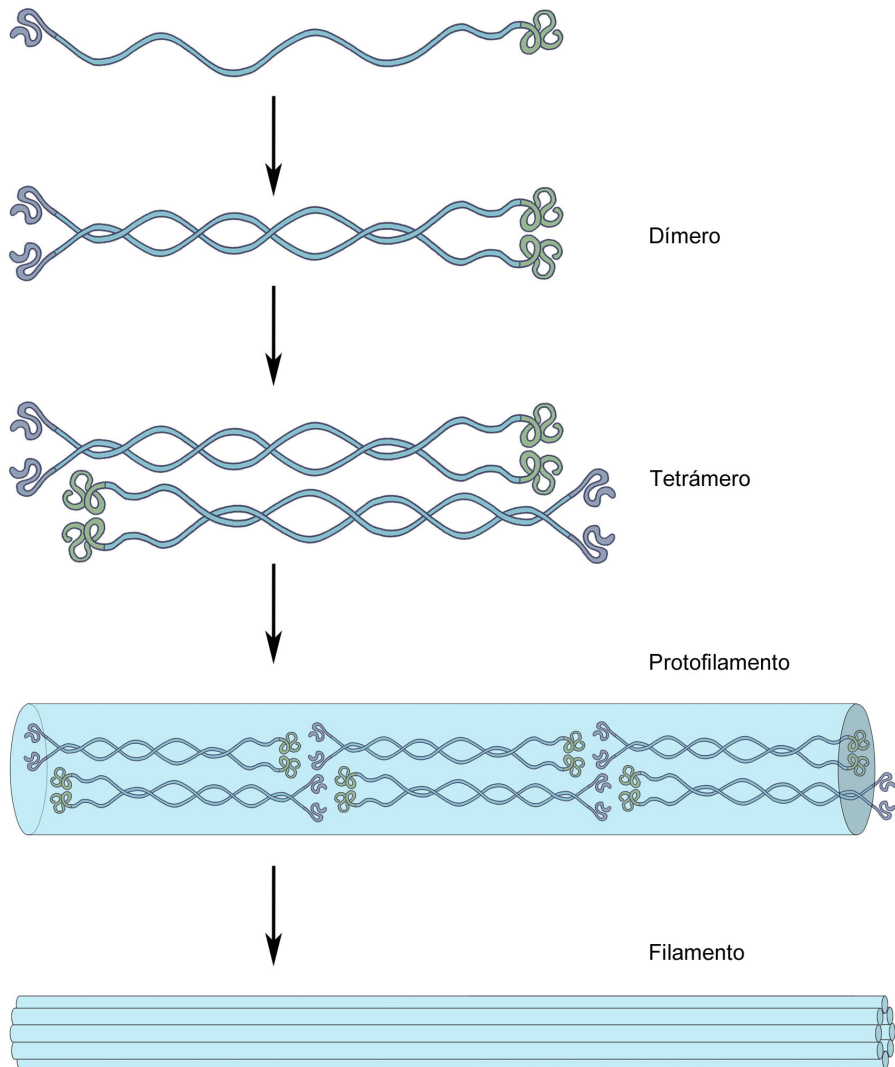


Figura 11. Ensamblaxe dos filamentos intermedios

3.3.3. Proteínas de unión a filamentos intermedios

A ensamblaxe entre monómeros, dímeros e tetrámeros ten lugar mediante proteínas específicas chamadas proteínas asociadas aos filamentos intermedios (IFAPs, *intermediate filament associated proteins*). A diferenza das proteínas de unión á actina ou das proteínas asociadas a microtúbulos, ningunha das IFAPs coñecidas secuestra as proteínas dos filamentos intermedios, corta, forma capuchóns ou actúa como proteína motora. As funcións destas proteínas son: organizar os filamentos intermedios en feixes ou redes; unir os filamentos intermedios ás

membranas plasmática e nuclear e a outros compoñentes do citoesqueleto; mediar unións célula-célula ou célula-matriz extracelular. Estas proteínas son fundamentais nas funcións que realizan os filamentos intermedios nas células.

3.3.4. Funcións dos filamentos intermedios

As funcións dos filamentos intermedios son: (a) fixar e posicionar orgánulos dentro das células, xa que forman unha rede elaborada que se estende a partir dun anel que rodea o núcleo ata a membrana plasmática; (b) organizar a estrutura interna da célula, xa que proporcionan un armazón que integra os compoñentes do citoesqueleto; (c) Intervir nas unións célula-célula e célula-matriz celular, coma os desmosomas e os hemidesmosomas; (d) proporcionar resistencia ás células animais.

4. Bioenerxética e metabolismo

Os orgánulos citoplasmáticos proporcionan compartimentos especializados nos que teñen lugar diversas actividades metabólicas. As mitocondrias son as responsables de xerar a maior parte da enerxía útil derivada da degradación de moléculas. Os cloroplastos usan a luz solar para xerar moléculas transportadoras activadas (como ATP e NADPH), que se usarán para a síntese de carbohidratos. Os peroxisomas conteñen encimas que interveñen en distintas rutas metabólicas.

Estes orgánulos difiren dos compoñentes do sistema de endomembranas non só na función, senón tamén no mecanismo de formación. As proteínas que compoñen as mitocondrias, cloroplastos e peroxisomas non se sintetizan no retículo endoplásmico rugoso senón que se sintetizan en ribosomas libres no citosol. Ademais, mitocondrias e cloroplastos conteñen os seus propios xenomas, que inclúen xenes que se transcriben e se traducen no propio orgánulo.

4.1. Mitocondrias

4.1.1. Características

As mitocondrias teñen un papel fundamental na obtención da enerxía metabólica. Hai varias evidencias que apoian a teoría de que as mitocondrias evolucionaron a partir de procariotas que vivían en células máis grandes:

(a) as mitocondrias teñen xenoma mitocondrial propio, distinto do xenoma do núcleo da célula na que están. O xenoma mitocondrial está constituído por moléculas lineais ou circulares, formadas por ADN de dobre hélice non unido a proteínas (como o de procariotas). A maioría dos xenomas mitocondriais actuais codifican: un número pequeno de proteínas que son compoñentes esenciais para a obtención da enerxía metabólica; todos os ARNr e a maioría dos ARNt necesarios para a tradución desas proteínas.

(b) as mitocondrias teñen dobre membrana (a interna é similar á membrana plasmática de procariotas; ver Figura 12).

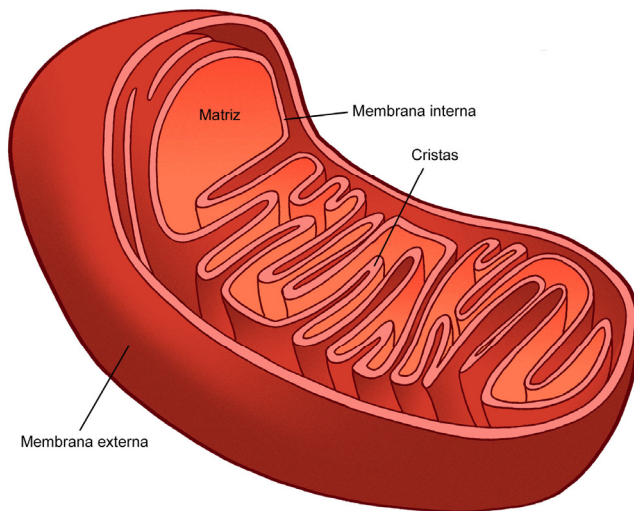


Figura 12. Mitocóndria

4.1.2. Estrutura

As mitocondrias están rodeadas dun sistema de dobre membrana (membrana mitocondrial externa e membrana mitocondrial interna) o que implica a existencia de dous compartimentos: o espazo intermembrana, que queda entre as dúas membranas, e a matriz (espazo máis interno da mitocondria).

A membrana mitocondrial externa é completamente permeable ás moléculas pequenas, debido a que contén porinas (proteínas que forman canles acuosas que permiten a difusión libre de moléculas pequenas). Ademais das porinas, as membranas externas conteñen complexos proteicos chamados translocóns que funcionan no transporte ou translocación de proteínas a través das membranas da mitocondria.

O espazo intermembrana presenta unha composición similar á do citoplasma (respecto aos ións e moléculas pequenas) debido precisamente á presenza de porinas na membrana externa.

A membrana mitocondrial interna representa o primeiro lugar de síntese de ATP, e este papel fundamental reflíctese na súa estrutura, que presenta as seguintes características: un incremento da superficie mediante o pregamento en cristas que se estenden cara ao interior da mitocondria; unha proporción inusualmente elevada de proteínas (80%) que interveñen na obtención de enerxía metabólica e no transporte de moléculas entre o citoplasma e a mitocondria; e unha composición lipídica que a fai impermeable a ións e moléculas pequenas (esta impermeabilidade é unha propiedade crítica no proceso de obtención de enerxía metabólica, como se describe a continuación).

4.1.3. Funcións das mitocondrias

4.1.3.1. *Síntese de constituíntes mitocondriais*

A mitocondria ten o seu propio ADN. Este ADN replícase e transcríbese para dar lugar a moléculas de ARN – incluíndo o ARNm, o ARNr e os distintos ARNt que se usarán na tradución de proteínas mitocondriais–. Así, o 5% das proteínas mitocondriais son sintetizadas na matriz mitocondrial a partir dun ADN propio. Estas proteínas son principalmente encimas da membrana mitocondrial interna esenciais para a propia función da mitocondria na obtención de enerxía metabólica.

4.1.3.2. Incorporación de proteínas na matriz, membrana interna, espazo intermembrana e membrana externa. Non obstante, o 95% das proteínas das mitocondrias son sintetizadas en ribosomas libres no citoplasma e son introducidas na mitocondria posteriormente. Estas proteínas son translocadas (é dicir, transportadas a través da membrana) ou ben inseridas nas membranas externa ou interna grazas a complexos proteicos situados na mesmas.

4.1.3.3. Transporte de metabolitos (intercambio de moléculas co citoplasma). A maioría das proteínas inseridas na membrana mitocondrial interna son transportadores específicos de moléculas necesarias para as distintas reaccións metabólicas.

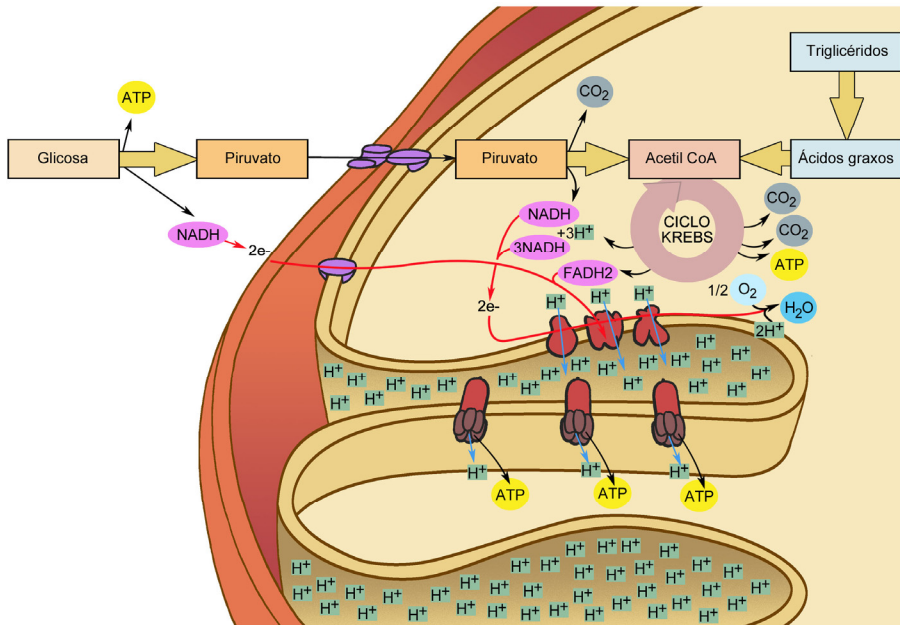


Figura 13. Síntese de ATP na mitocondria

4.1.3.4. Oxidações respiratorias (ver Figura 13). Inclúen:

(a) Degradación oxidativa de carbohidratos e ácidos graxos. A degradación conséguese mediante unha combinación gradual dos carbonos (C) e dos hidróxenos (H) dos carbohidratos e dos ácidos graxos con moléculas de osíxeno (O₂) para formar CO₂ e H₂O. O resultado destas reaccións de degradación é a síntese de enerxía química útil grazas a dúas rutas metabólicas coñecidas como glicólise e ciclo de Krebs.

A glicólise é a oxidación da glicosa que ocorre no citoplasma. Consiste en 10 reaccións enzimáticas consecutivas que convierten a glicosa (molécula con 6 carbonos) en 2 moléculas de piruvato (moléculas de 3 carbonos). Obtense enerxía (en forma de ATP) e moléculas transportadores de electróns (NADH).

O ciclo de Krebs (ou ciclo do ácido cítrico) é a ruta central do metabolismo oxidativo, que ocorre na matriz mitocondrial. Consiste nunha serie cíclica de reaccións que oxidan completamente unha molécula (Acetil-CoA) ata obter CO₂. O Acetil-CoA procede tanto da oxidación do piruvato (ver glicólise) coma da oxidación dos ácidos graxos. Obtense ATP e transportadores de electróns (NADH e FADH₂).

(b) Transporte de electróns e fosforilacións oxidativas (acoplamento do transporte de electróns á síntese de ATP, que ten lugar na membrana mitocondrial interna). O transporte de electróns consiste nun conxunto de reaccións redox (de oxidación-redución) nas que se produce a transferencia de electróns dende unha molécula que se oxida (perde electróns) a outra

que se reduce (gaña electróns). Os electróns derivados do NADH e do FADH₂ son transferidos a unha cadea de transporte de electróns, situada na membrana interna da mitocondria. Esta cadea está formada por un conxunto de transportadores que van pasando duns a outros os electróns obtidos no ciclo de Krebs. Os compoñentes da cadea inclúen un lípido (ubiquinona) e varios complexos proteicos (I, II, III e IV) asociados a outras proteínas. Os electróns son transferidos ata o osíxeno molecular, que reacciona co hidróxeno para formar auga (polo tanto diminúe a cantidade de osíxeno molecular libre). O conxunto de reaccións químicas que reducen a cantidade de osíxeno libre con produción de enerxía e auga tamén se coñece como *cadea respiratoria de transporte de electróns*.

O transporte de electróns leva asociado a translocación de protóns dende a matriz ao espazo intermembrana. Isto determina a aparición dun gradiente químico de protóns – haberá un pH 8,0 na matriz que contrasta co pH 7,0 do espazo intermembrana– e dun gradiente eléctrico, sendo a matriz máis negativa có espazo intermembrana. Este gradiente electroquímico provoca que os protóns tendan a entrar de novo dende o espazo intermembrana, a través da membrana interna, cara a matriz. Pois ben, como a membrana interna é altamente impermeable aos ións, os protóns só poden pasar a través de canles chamados ATP sintetases. As ATP sintetases son bombas de protóns constituídas por 2 subunidades (F₀ e F₁). A porción F₀ atravesa a membrana interna e proporciona unha canle a través da cal os protóns flúen de volta dende o espazo intermembrana cara á matriz. Este retorno, enerxeticamente favorable, está acoplado coa síntese de ATP, a partir de ADP e ións fosfato, que ocorre na subunidade F₁.

En conxunto, a degradación de glicosa mediante a glicólise e o ciclo de Krebs rende un total de 4 moléculas de ATP, dez de NADH e dúas de FADH₂. A transferencia de electróns do NADH e FADH₂ ao osíxeno está acoplado á síntese de 32 a 34 moléculas adicionais de ATP.

4.1.4. División das mitocondrial

As mitocondrias non son orgánulos estáticos senón que se fusionan continuamente entre si e se dividen en dous. Estes acontecementos continuos de fusión e fisión supoñen unha remodelación da rede celular de mitocondrias e inciden tanto no funcionamento como na morfoloxía destes orgánulos. Así, a forma, tamaño e número de mitocondrias nunha célula é variable. Dentro de cada mitocondria, o número de cristas tamén varía en función da produción enerxética da mitocondria. As mitocondrias orixínanse por división binaria. A división pódese producir por dous mecanismos: (1) partición: a división iníciase polo crecemento dunha crista que divide a matriz en dous compartimentos; (2) segmentación: estrangulamento simultáneo das membranas interna e externa nunha determinada zona ata formar as dúas mitocondrias fillas.

4.2. Cloroplastos

Chamamos plastidoma ao conxunto de plástidos dunha planta. Os plástidos son unha familia de orgánulos vexetais que inclúen aos cloroplastos, cromoplastos, leucoplastos, amiloplastos, elaioplastos e proteinoplastos. Falaremos en primeiro lugar dos cloroplastos pola súa implicación no metabolismo. Como xa vimos en temas anteriores, o metabolismo inclúe rutas catabólicas (como as que suceden na mitocondria) e rutas anabólicas. O anabolismo é o conxunto de reaccións nas que se usa enerxía para a síntese de grandes moléculas a partir doutras máis pequenas. Un exemplo típico de anabolismo é a fotosíntese, onde se utiliza a enerxía derivada da luz solar para sintetizar moléculas grandes (azucres e outras) a partir de CO_2 . Ao contrario que na respiración, consúmese auga e libérase osíxeno.

4.2.1. Características dos cloroplastos

Son orgánulos característicos das células vexetais (Figura 14). A pesar de ser máis grandes e máis complexos cás mitocondrias, os cloroplastos son similares ás mitocondrias en moitos aspectos: evolucionaron mediante endosimbiose; conteñen o seu propio ADN; teñen dobre membrana; replícanse por división e están implicados no metabolismo.

O xenoma dos cloroplastos consiste en moléculas de ADN circular presente en múltiples copias en cada cloroplasto. Este xenoma é máis grande e máis complexo có das mitocondrias. Codifica cerca de 30 proteínas, incluíndo compoñentes dunha cadea de transporte de electróns e compoñentes da ATP sintetase. Tamén codifica unha subunidade de Rubisco (ribulosa bifosfato carboxilase), o encima crítico na conversión fotosintética de CO_2 en carbohidratos. Rubisco é a proteína máis abundante da Terra e unha das súas subunidades está codificada polo xenoma do cloroplasto.

4.2.2. Estrutura dos cloroplastos

Os cloroplastos están rodeados dun sistema de dobre membrana (membrana plastidial interna e membrana plastidial externa), o que implica a existencia dun espazo intermembrana -que queda entre as dúas membranas- e dun espazo interno que recibe o nome de estroma. A membrana plastidial externa é similar á da mitocondria: ten porinas e é altamente permeable a moléculas pequenas. A alta permeabilidade da membrana externa determina que a composición do espazo intermembrana sexa moi similar á do citoplasma (igual que nas mitocondrias). A membrana plastidial interna é impermeable a ións e metabolitos, que só poderán entrar na membrana mediante transportadores específicos. Como na mitocondria,

esta membrana restrinxe o paso libre de moléculas entre o citoplasma e o estroma. O estroma do cloroplasto equivale funcionalmente á matriz mitocondrial (contén o xenoma do cloroplasto, moitos encimas necesarios para incorporar CO_2 nos azucres, moitas moléculas orgánicas e é o lugar onde se sintetiza o ATP).

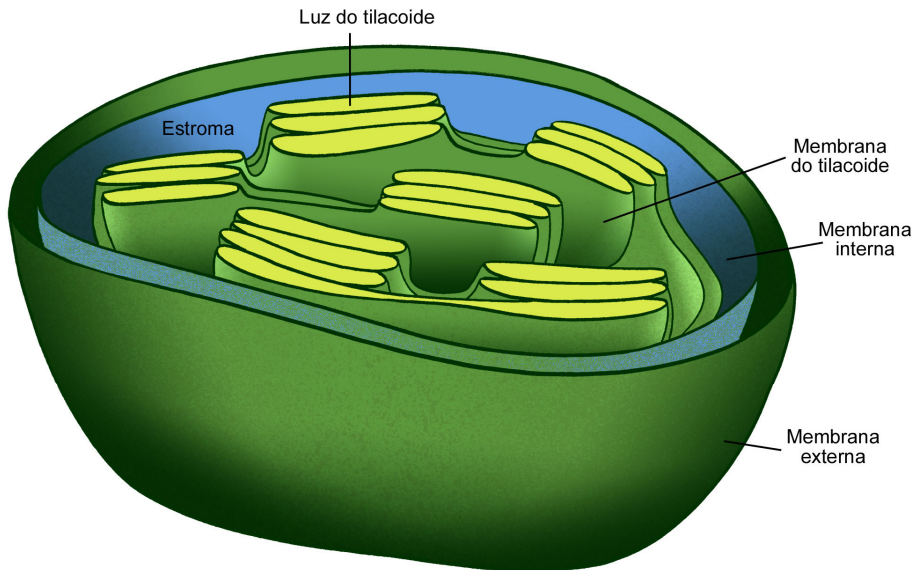


Figura 14. Cloroplasto

Os cloroplastos teñen no estroma un terceiro sistema de membranas, denominado membrana tilacoidal, que se organiza en forma de discos aplanados (denominados tilacoides), que soen estar organizados en apilamentos (denominados grana). Esta membrana delimita o chamado espazo tilacoidal. Polo tanto, o sistema de membranas dos cloroplastos implica a existencia de tres compartimentos internos ben diferenciados: o espazo intermembrana (pH 7,0); o estroma (pH 8,0); e o espazo tilacoidal (pH 5,0).

4.2.3. Funcións dos cloroplastos

Igual que as mitocondrias, os cloroplastos están implicados no metabolismo, incluíndo a obtención de ATP. Non obstante, os cloroplastos desempeñan funcións adicionais ademais da síntese de ATP: son os responsables da conversión fotosintética de CO_2 en carbohidratos; participan na incorporación de nitróxeno nos compostos orgánicos; sintetizan nucleótidos, aminoácidos, ácidos graxos e lípidos das súas membranas, e internalizan moitas das proteínas necesarias nas membranas ou no interior do cloroplasto. Falaremos fundamentalmente da fotosíntese.

Definimos fotosíntese como un proceso no que os cloroplastos aproveitan a enerxía derivada da luz solar para sintetizar moléculas grandes (carbohidratos e outras) a partir de CO_2 e H_2O . Este proceso realízase en dúas etapas, que se denominan fase luminosa e fase escura da fotosíntese.

A fase luminosa require luz solar e ten lugar na membrana dos tilacoides. Ao contrario que na respiración mitocondrial, úsase auga e libérase osíxeno. As reaccións de transferencia de electróns que ocorren na membrana tilacoidal interna permiten a síntese de ATP e tamén de NADPH cara o estroma (ver Figura 15). Non obstante, a función dos cloroplastos é usar esta enerxía en reaccións anabólicas nas que moléculas pequenas (CO_2 e H_2O) se usan para formar carbohidratos.

A fase escura non require luz solar e ten lugar no estroma. O ATP e o NADPH producido na fase luminosa úsanse no ciclo de Calvin para converter o CO_2 en carbohidratos. Podemos definir o ciclo de Calvin como unha serie de reaccións que ocorren durante a fase escura da fotosíntese, mediante as cales 6 moléculas de CO_2 se convierten nunha molécula de glicosa (6 carbonos), con gasto do ATP e NADPH obtido na fase luminosa.

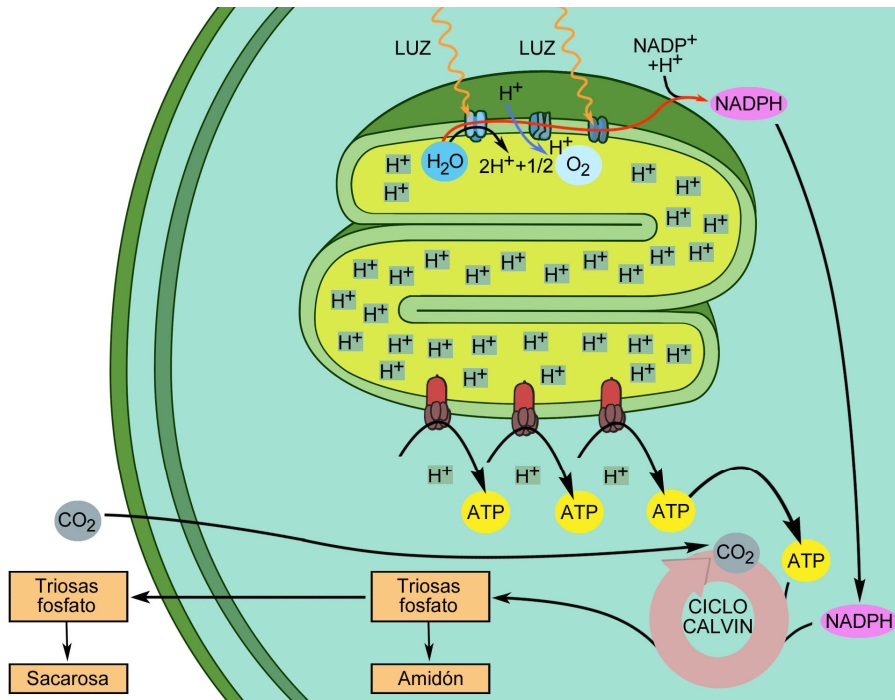


Figura 15. Metabolismo no cloroplasto

4.3 Outros plastos

Os cloroplastos son só un dos membros dunha familia máis ampla de orgánulos vexetais denominados plástidos. Todos os plástidos conteñen o mesmo xenoma cós cloroplastos, pero diferéncianse tanto na estrutura como na función. Estes plástidos, que interveñen en diversos aspectos do metabolismo da célula vexetal – como a síntese de aminoácidos, ácidos graxos, lípidos, hormonas vexetais, nucleótidos, vitaminas e metabolitos secundarios–, están delimitados pola dobre membrana pero non teñen as membranas tilacoides nin os compoñentes do aparato fotosintético.

Todos os plástidos proceden de proplástidos: orgánulos pequenos (0,5-1 μ m), indiferenciados, presentes nas células en división das raíces e brotes das plantas. Os proplástidos dan lugar aos distintos tipos de plástidos maduros en función das necesidades das células. O desenvolvemento dos plástidos está controlado por sinais ambientais e polos propios programas de maduración das células. Por exemplo, nas células das follas os proplástidos dan lugar a cloroplastos para a fotosíntese. Durante este proceso a membrana do tilacoide orixínase formando vesículas a partir da membrana plastidial interna, e vanse sintetizando e organizando os diversos compoñentes do sistema fotosintético. Non obstante, os cloroplastos só se desenvolven en presenza de luz. Se as plantas se manteñen na escuridade, o desenvolvemento dos proplástidos detense nun estado intermedio, chamado etioplasto, no que se forma unha estrutura de membranas internas tubulares, con proto-clorofila e sen grana. Se as plantas que creceron na escuridade se expoñen despois á luz, os etioplastos continúan o seu desenvolvemento ata converterse en cloroplastos. Os plástidos maduros clasifícanse en función dos tipos de pigmentos que conteñen.

Os cromoplastos son plástidos non fotosintéticos con pigmentos carotenoides (exclusivamente ou en cantidade suficiente para enmascarar a clorofila). Os cromoplastos amarelos acumulan xantofila, os de cor laranxa acumulan carotenos e os de cor vermella acumulan licopenos. Son responsables da coloración en pétalos e froitos. A súa función no metabolismo non está clara.

Os leucoplastos son plástidos non pigmentados. Son responsables do almacenamento de diversas fontes de enerxía nos tecidos non fotosintéticos. Por exemplo, os amiloplastos almacenan amidón e os elaioplastos almacenan lípidos.

Ademais, os plástidos maduros poden cambiar dun tipo a outro. Por exemplo, os cromoplastos desenvólvense a partir de cloroplastos durante a maduración da froita; durante este proceso descomponse a clorofila e a membrana do tilacoide mentres se sintetizan novos pigmentos.

4.4. Peroxisomas

Os peroxisomas son orgánulos pequenos rodeados dunha soa membrana, sen xenoma propio e que conteñen encimas – as peroxinas – implicadas en distintas reaccións metabólicas.

Levan a cabo a oxidación de ácidos graxos, que no peroxisoma se acompaña da produción de peróxido de hidróxeno. Por medio do encima catalase, o peróxido de hidróxeno descomponse en auga ou úsase para oxidar outros compostos orgánicos –coma o ácido úrico, por exemplo–. Xunto coas que se producen na mitocondria, estas reaccións de oxidación de ácido graxos son unha fonte importante de enerxía metabólica.

Tamén interveñen na síntese de lípidos, incluído o colesterol, os ácidos biliares e os plasmalóxenos –compoñentes importantes na membrana de células do corazón e o cerebro–.

Nas plantas, os peroxisomas das follas están implicados na fotorrespiración. Durante o ciclo de Calvin (ver arriba) sintetízanse carbohidratos mediante a adición de CO₂ a un azucre de cinco carbonos. Os peroxisomas permiten metabolizar un produto derivado – non útil– do ciclo de Calvin que se forma cando o encima responsable da reacción inicial – chamada Rubisco– engade O₂ en lugar de CO₂. Algunhas veces a cantidade de enerxía e de carbono que se perde a través da fotorrespiración é tan grande que as plantas usan estratexias adaptativas distintas. Unha solución xeral é limitar a presenza de Rubisco ás células onde haxa unha concentración de CO₂ elevada, o que reduce a posibilidade de combinar os azucres co O₂.

Os glioxisomas son peroxisomas que se atopan nas sementes das plantas e que se encargan de converter os ácidos graxos almacenados en carbohidratos, fundamentais para obter enerxía e materia prima para o desenvolvemento da planta.

AVALIACIÓN DA UNIDADE DIDÁCTICA

- **Inicial:** test de coñecementos previos para avaliar o nivel medio de coñecementos sobre cada tema da unidade didáctica.
- **Procesual:** a avaliación continua farase por medio de traballos entregados, que consistirán na realización dun cuestionario sobre cada un dos temas tratados nos seminarios. Tamén se terá en conta a participación individualizada do alumno nos seminarios e nos foros de debate a través da USC virtual. A cualificación media obtida na avaliación continua suporá o 40% da nota final.
- **Final:** A avaliación apoiarase principalmente na realización dunha proba escrita común para todo o alumnado. Os alumnos/as realizarán un exame final sobre os contidos de todas as unidades. A cualificación obtida suporá o 60% da nota final. A cualificación final do alumno poderá ser a do exame final se esta supera á que se obtén de ponderala coa cualificación da avaliación continua.

BIBLIOGRAFÍA

- ALBERTS, B. et al. (2005): *Introducción a la biología celular*, 2ª edición, editorial medica panamericana.
- COOPER, Geoffrey M.e Robert E. HAUSMAN (2010): *La célula*, 5ª edición, Marbán.
- LODISH et al., (2007): *Biología celular y molecular*, 5ª edición, editorial medica panamericana.
- RAVEN et al., (2008): *The science of biology*, 7ª edition, McGraw-Hill.
- STRYER et al., (2008): *Bioquímica*, 6ª edición, editorial Reverté.



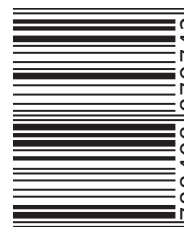
Unha colección orientada a editar materiais docentes de calidade e pensada para apoiar o traballo do profesorado e do alumnado de todas as materias e titulacións da universidade



Impreso en papel 100% reciclado e libre de cloro



SERVIZO DE NORMALIZACIÓN
LINGÜÍSTICA



9 788498 879742