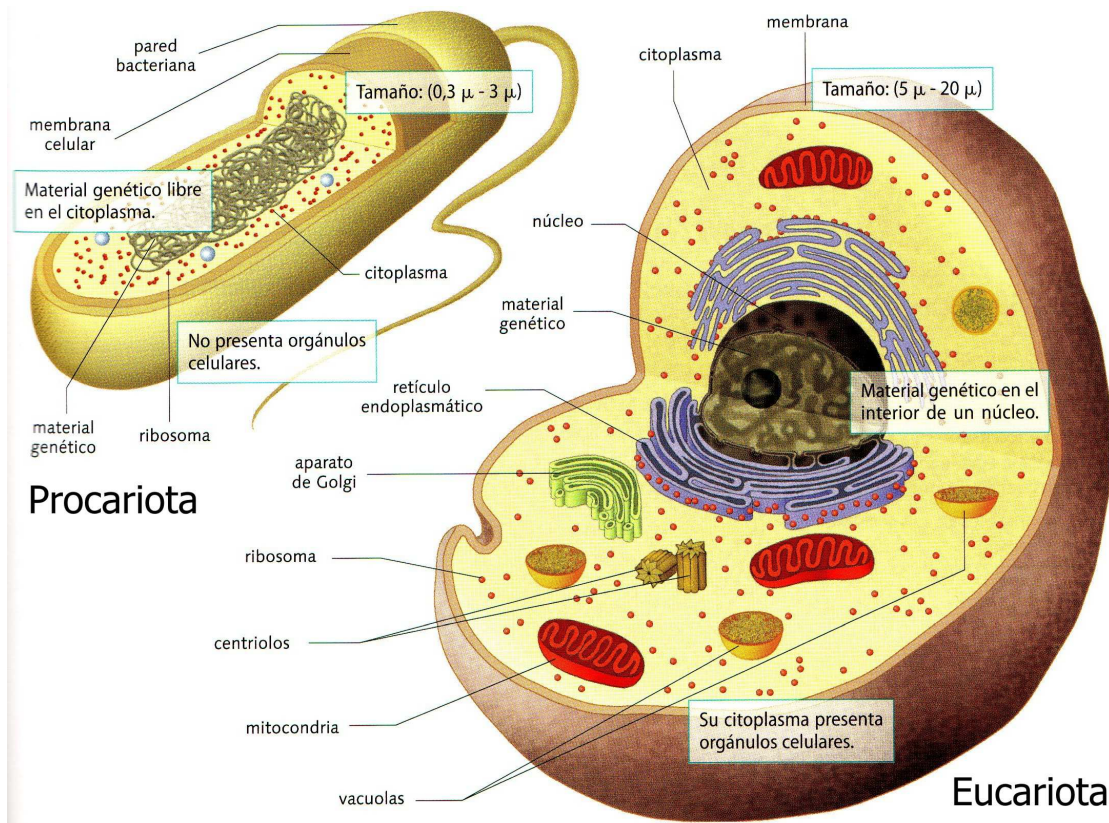


TEMA 2.- MORFOLOGÍA, ESTRUCTURA Y FUNCIONES CELULARES

1. LA CÉLULA

En los seres vivos existen **dos tipos de organización celular** claramente diferenciados: **procaríota y eucariota**.



Procaríota

Organización típica de las células más sencillas y primitivas. Su principal característica es que no poseen envoltura nuclear. Así mismo carecen de la mayoría de los orgánulos celulares, sólo poseen ribosomas. Son organismos unicelulares tales como **las bacterias, las cianobacterias (cianofíceas) y los micoplasmas**.

Eucariota

Estas células son más grandes y más complejas que las procaríotas.

Su material genético está dentro de un núcleo rodeado de una envoltura. También poseen diversos orgánulos limitados por membranas que dividen al citoplasma en compartimentos. Es propia de los organismos pluricelulares y de algunos unicelulares.

Se pueden distinguir **dos tipos de células eucarióticas: animales y vegetales**.

Las diferencias que hay entre ellas son escasas, por lo que las estudiaremos conjuntamente señalando las diferencias.

2. LA CÉLULA PROCARIOTA

- Son las células más primitivas y las de organización más sencilla. Son más pequeñas que las eucariotas, su tamaño oscila entre 1 y 10 μm .

- Tienen **membrana plasmática lipoproteica** en la que no hay esteroides (colesterol). La mayoría tienen además una **pared celular** en cuya composición no hay celulosa y en muchos casos hay peptidoglicanos.

- Presentan una **pared celular** bacteriana, envoltura rígida exterior a la membrana. Da forma a la bacteria y sobre todo soporta las fuertes presiones osmóticas de su interior.

Según la composición de esta pared las bacterias se dividen en dos grupos, Gram positivas (G+) y Gram negativas (G-). Las G- tienen una pared más compleja, lo que les confiere mayor resistencia a agentes bactericidas.

Cuando la bacteria no tiene pared se conoce como protoplasto, estado en que la bacteria es fácilmente atacable por cualquier agente.

- Además muchas bacterias presentan una **cápsula bacteriana**, estructura externa a la pared. Desempeñan funciones relacionadas con la resistencia a la desecación, la resistencia a la fagocitosis y a anticuerpos y con la fijación a células hospedadoras.

- Hay bacterias que cuentan con uno o más **flagelos**, prolongaciones en número y tamaño variable, y participan en la locomoción de la bacteria.

- También existen filamentos superficiales, denominados **pelos bacterianos, fimbrias o pili**, y su misión en las bacterias que las poseen es participar en la fijación a los sustratos, el intercambio de sustancias y de la conjugación bacteriana. No están presentes en las bacterias G+.

- El **citoplasma** tiene una estructura muy simple, no presenta membranas internas (salvo los mesosomas que son repliegues de la membrana plasmática) ni está compartimentado. Carece de citoesqueleto y de la mayoría de los orgánulos, sólo existen ribosomas (más pequeños que en las eucariotas) y algunas inclusiones citoplasmáticas.

- Carecen de núcleo** diferenciado, el material genético está formado por una molécula de ADN bicatenaria y circular, que constituye el único cromosoma que presentan. Se localiza en una región central llamada **nucleoide** no existiendo una membrana que lo separe del citoplasma. Los genes son continuos carecen de intrones.

Además del nucleoide, puede haber una o más moléculas pequeñas de ADN, llamadas plásmidos, que se replican independientemente del cromosoma bacteriano.

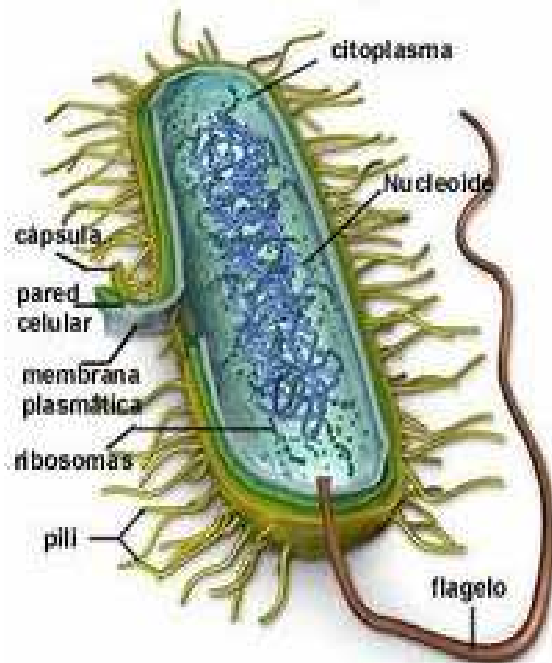
El ARN_m no presenta maduración y la transcripción y traducción se realizan simultáneamente en el mismo lugar.

- El **catabolismo** puede ser aerobio (**respiración aerobia**) y anaerobio (**fermentación y respiración anaerobia**).

Algunas son **fotosintéticas** y la fotosíntesis puede ser: **anoxigénica** (bacterias) y **oxigénica** (cianofíceas). Algunas son **quimiosintéticas**.

- La **división celular** es por división binaria.

- Estas células presentan un número reducido de formas, y siempre forman organismos unicelulares pertenecientes al reino Monera: bacterias, cianofíceas y micoplasmas.



3. LA CÉLULA EUCARIOTA

En una célula eucariótica podemos distinguir tres partes fundamentales: **membrana, citoplasma y núcleo.**

La membrana plasmática es una capa continua que rodea a la célula y la separa del medio. Algunas células poseen por encima de la membrana una cubierta de hidratos de carbono llamada **glicocáliz**, y las células vegetales tienen una gruesa pared de celulosa, que cubre a la membrana plasmática, llamada **pared celular.**

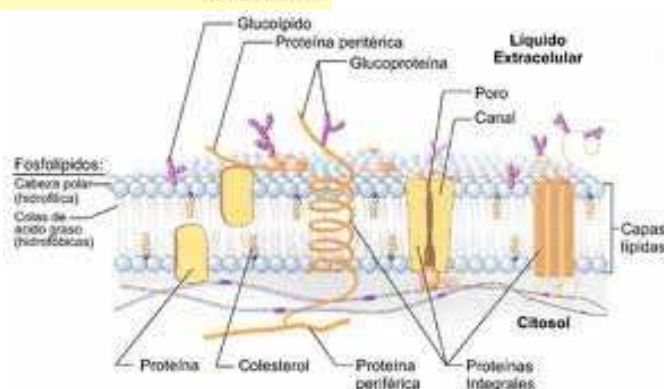
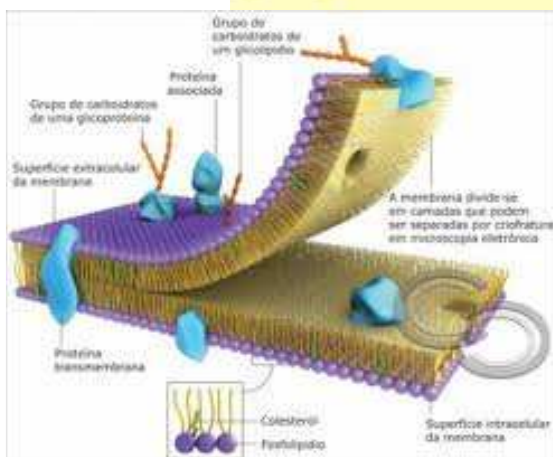
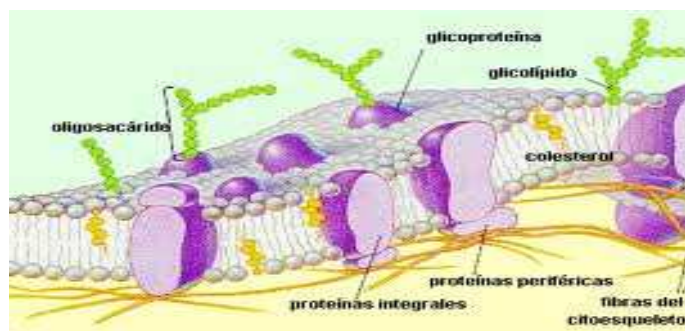
El citoplasma. Es la parte de la célula que está comprendida entre la membrana plasmática y la membrana nuclear. Está formada por un medio acuoso, el **citósol**, en el cual se encuentran inmersos **los orgánulos.** El citósol contiene también una gran variedad de filamentos proteicos que le proporcionan una compleja estructura interna, el conjunto de estos filamentos constituye el **citoesqueleto**. Los orgánulos citoplasmáticos (muchos de ellos formando el sistema de endomembranas) son los siguientes: **ribosomas, retículo endoplasmático, complejo de Golgi, vacuolas, lisosomas, peroxisomas, mitocondrias, cloroplastos y centriolos.**

El núcleo. Suele ocupar una posición central, aunque muchas (sobre todo las vegetales) lo tienen desplazado hacia un lado. El núcleo contiene la mayor parte del DNA celular o sea la información genética en el interior de una envoltura nuclear (doble membrana).

3.1. LA MEMBRANA PLASMÁTICA

La membrana plasmática es una envoltura que rodea a la célula y la separa de su entorno. Su aparición fue un paso crucial en el origen de las primeras formas de vida.

Todas las membranas biológicas ya sea la membrana plasmática o las membranas internas de las células eucarióticas, tienen una estructura general común: están formados por una bicapa lipídica en la que se incluyen proteínas y glúcidos.



Los lípidos de la membrana plasmática se encuentran dispuestos formando una bicapa. Esta bicapa es la estructura básica de todas las membranas biológicas.

Los tres tipos principales de lípidos de membrana son: **los fosfolípidos**, los más abundantes; **los glucolípidos** y **el colesterol**. Dichos lípidos son anfipáticos, es decir tienen un extremo hidrofílico y otro hidrofóbico; por ello en un medio acuoso forman espontáneamente bicapas. Estas bicapas tienen la propiedad de ser fluidas, por eso decimos que la membrana plasmática tiene una estructura de **mosaico fluido**.

La fluidez es una de las características más importantes de las membranas. Depende de factores como:

- **La temperatura**, la fluidez aumenta al aumentar la temperatura.
- **La naturaleza de los lípidos**, la presencia de lípidos insaturados y de cadena corta favorecen el aumento de fluidez.
- **La presencia de colesterol** endurece las membranas, reduciendo su fluidez y permeabilidad.

Otra **propiedad** de las bicapas lipídicas es que, debido a su interior hidrofóbico son **muy impermeables a los iones** y a la mayor parte de **las moléculas polares**.

Las moléculas que atraviesan la bicapa son:

- Moléculas no polares que se disuelven fácilmente en la bicapa.
- Moléculas polares de tamaño muy reducido, como por ejemplo el agua.

Las proteínas de la membrana. Las proteínas se pueden asociar a la bicapa lipídica de las siguientes formas.

Muchas proteínas de membrana atraviesan la bicapa de un extremo a otro, denominándose por ello **proteínas transmembrana**. Estas proteínas tienen una parte central hidrofóbica, que interacciona con la región hidrocarbonada de la bicapa; y dos extremos hidrofílicos que interaccionan con el exterior e interior de la célula.

Otras proteínas se encuentran en la superficie de la bicapa, ya sea en la cara externa o interna de la membrana.

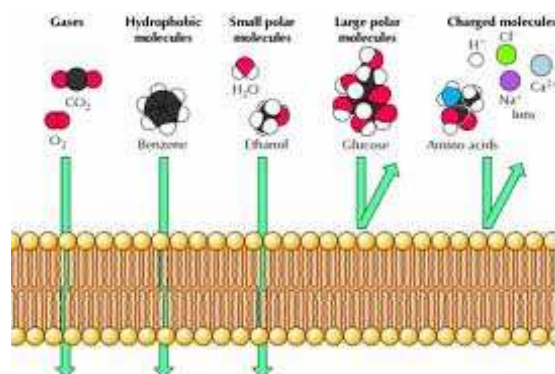
Las glicoproteínas y los glucolípidos . Los hidratos de carbono localizados en la parte externa unos se unen a las proteínas formando las **glicoproteínas** y otros a los lípidos formando los **glucolípidos**; estas glicoproteínas y glucolípidos forman una cubierta externa llamada **glicocáliz**

Funciones de la membrana

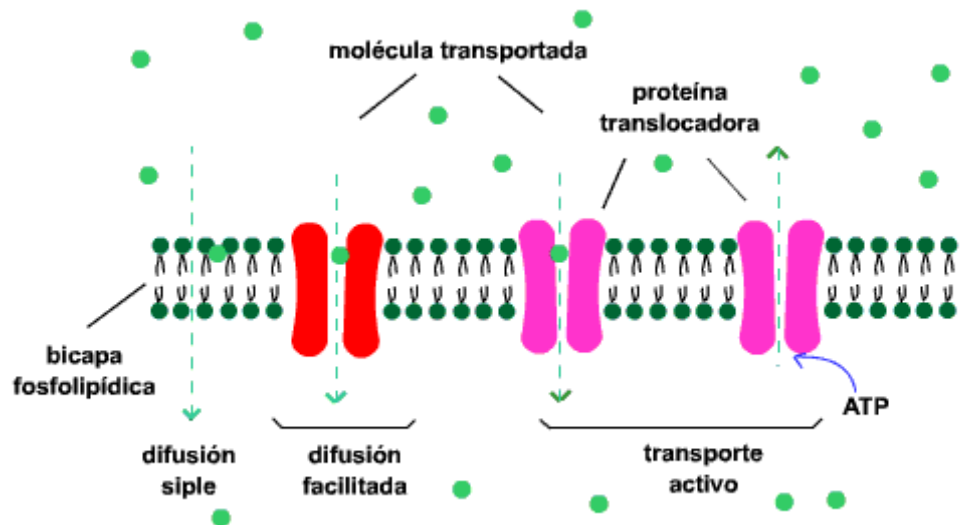
Las principales funciones son, **separar** a la célula de su entorno; **controlar** el intercambio de sustancias entre la célula y el medio; y el **reconocimiento** de ciertas sustancias.

INTERCAMBIO DE SUSTANCIAS ENTRE LA CÉLULA Y EL MEDIO

La permeabilidad de la membrana plasmática es extraordinariamente selectiva, ya que debe permitir que las **moléculas esenciales, tales como glucosa, aminoácidos y otras, penetren fácilmente** en la célula, y que los **productos de desechos salgan** de ella.



Transporte de pequeñas moléculas: Este transporte puede ser sin gasto de energía y se le llama **transporte pasivo**, o con gasto de energía y se le llama **transporte activo**.



1º Transporte pasivo

El transporte pasivo es un proceso de **difusión** a través de la membrana, que **no requiere energía**, ya que las moléculas se desplazan espontáneamente, **a favor de su gradiente**; es decir desde una zona de concentración elevada a una de concentración baja.

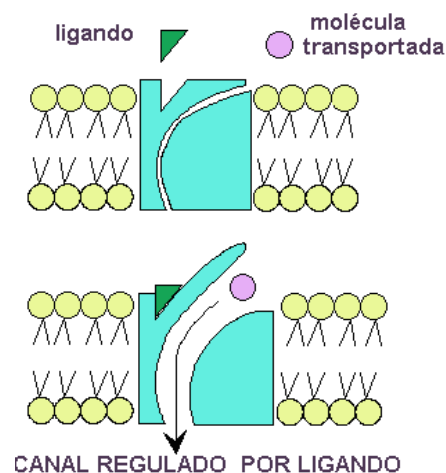
El transporte pasivo puede realizarse de dos formas:

A) Difusión simple. Es el paso a través de la membrana lipídica. Esta es atravesada por **las moléculas no polares**, tales como el oxígeno, hidrógeno, nitrógeno, benceno, éter, cloroformo, etc.; y **las moléculas polares sin carga**, como por ejemplo, el agua, el CO₂, la urea, el etanol etc.(moléculas de pequeño tamaño).

B) Difusión facilitada Los iones y la mayoría de las moléculas polares tales como la glucosa, aminoácidos etc. (moléculas más grandes que las anteriores), no pueden atravesar la bicapa y se transportan a través de las membranas biológicas mediante proteínas transmembrana que pueden ser **proteínas de canal y proteínas transportadoras específicas**.

Las proteínas de canal forman poros que atraviesan la bicapa y permiten el paso de iones de tamaño y carga adecuada.

Algunos de estos canales se abren mediante uniones con un ligando y se llaman **canales regulados por un ligando**.



Otros se abren en respuesta a un cambio del potencial y se denominan **canales regulados por voltaje**. Estos últimos son los responsables de la excitabilidad eléctrica de las células nerviosas y musculares.

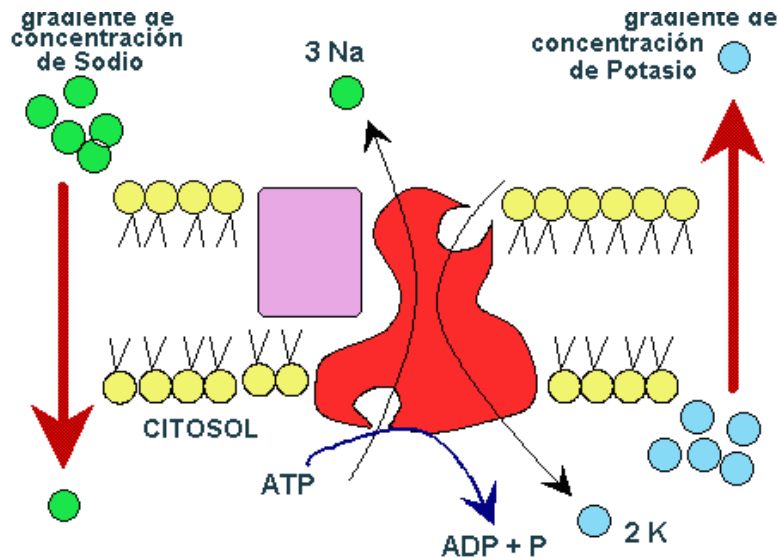
Las proteínas transportadoras específicas o permeasas se unen a la molécula a transportar y sufren un cambio de forma, que permiten el paso de la molécula a través de la membrana

2º Transporte activo

Es el que se realiza en contra del gradiente y con consumo de energía (ATP). Para que se lleve a cabo son imprescindibles dos condiciones:

- Las proteínas transportadoras llamadas **bombas**.
- El consumo de energía que, generalmente, proviene de la hidrólisis del **ATP**. Este ATP es producido en las mitocondrias.

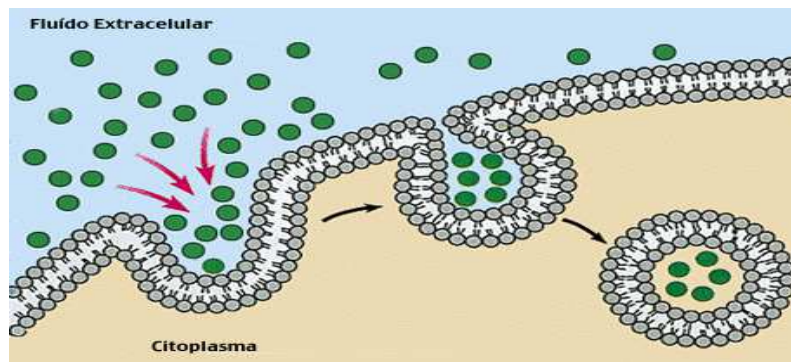
A continuación se estudia, como ejemplo la **Bomba de Na⁺ – K⁺**. La mayoría de las células animales tienen una alta concentración de **K⁺** y una baja concentración de **Na⁺** con respecto al medio externo. Estos gradientes se consiguen debido a dicha bomba, que bombea simultáneamente **Na⁺** hacia el exterior y **K⁺** hacia el interior; con gasto del ATP.



Transporte de macromoléculas: Las células también intercambian con el medio macromoléculas incluso partículas de varios micrómetros de tamaño.

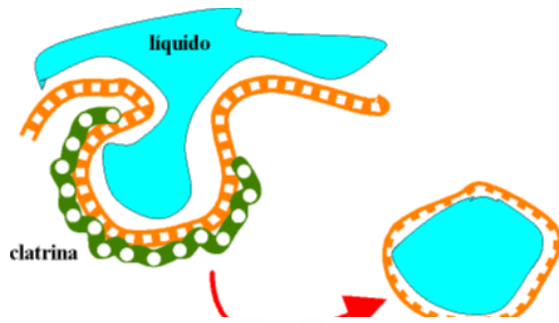
El proceso por el cual las células fijan e ingieren macromoléculas del medio recibe el nombre de **endocitosis**; y el proceso por el cual segregan partículas al exterior **exocitosis**.

Endocitosis: Consiste en la ingestión de macromoléculas y partículas mediante la invaginación de una pequeña región de la membrana que luego se estrangula formando una nueva vesícula intracelular.

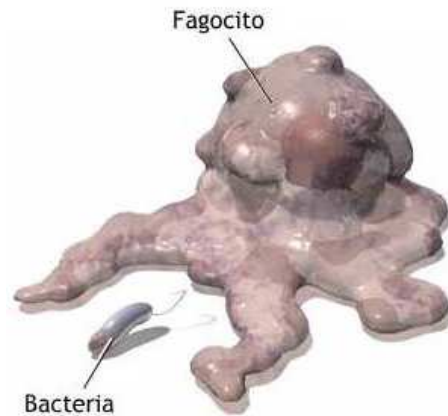


Distinguiremos dos tipos de endocitosis: la fagocitosis y la pinocitosis

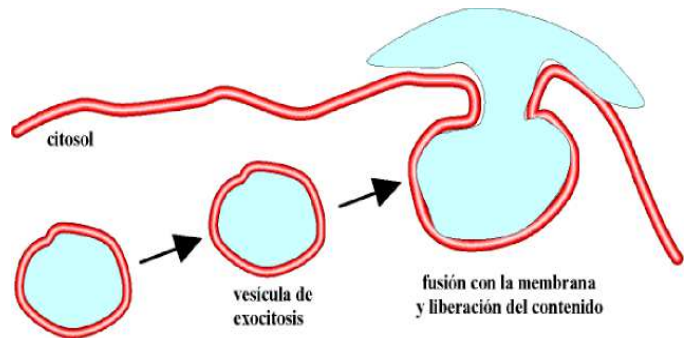
A) La pinocitosis implica la toma de pequeñas gotas de líquidos extracelular



B) Fagocitosis. Es un caso especial de la endocitosis, se llama así cuando las partículas a ingerir son muy grandes. La fagocitosis se da en muchos protozoos para ingerir partículas alimenticias y en ciertos leucocitos, como los macrófagos, para ingerir y destruir microorganismos. Para que se de la fagocitosis deben existir en la superficie celular receptores específicos para las sustancias a englobar.



Exocitosis: Consiste en la fusión de vesículas intracelulares con la membrana plasmática y la liberación de su contenido al medio extracelular. La membrana de las vesículas secretoras se incorpora a la membrana plasmática y luego se recupera por endocitosis. Es decir, existe continuamente un equilibrio entre exocitosis y endocitosis que asegura el volumen celular.



3.2. PARED CELULAR

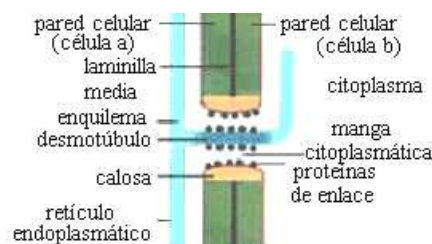
La pared celular es una gruesa cubierta situada sobre la superficie externa de la membrana. Está formada por **fibras de celulosa** unidas entre si por una matriz de polisacáridos y proteínas.

Recuérdese que la celulosa es un polisacárido lineal de unidades de glucosa unidas por enlace alfa (1 – 4) que forma una cadena muy larga y recta.

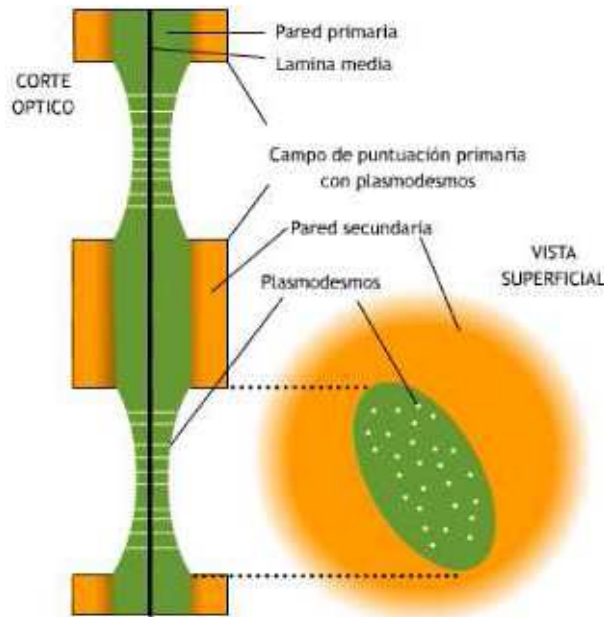
En células muy especializadas, la pared celular puede sufrir modificaciones debido a sustancias depositadas sobre ella, tales como lignina, suberina etc.

Plasmodesmos

Son conexiones citoplasmáticas que atraviesan la pared celular entre células contiguas.



Punteaduras: la pared secundaria se interrumpe bruscamente y en la lámina media y pared primaria aparecen unas perforaciones que reciben el nombre de punteaduras.



3.3. HIALOPLASMA O CITOSOL

En las células eucariotas se denomina **citoplasma** a la parte de la célula comprendida entre la membrana plasmática y la membrana nuclear (en las células procariotas es todo el contenido celular delimitado por la membrana plasmática). En él se diferencian dos partes: el **hialoplasma** y los **orgánulos citoplasmáticos**.

El **hialoplasma o citosol** es el medio intracelular, es decir el medio acuoso del citoplasma en el que se encuentran inmersos los orgánulos celulares. Representa entre el 50 y el 80 % del volumen celular. Esta comunicado con el nucleoplasma mediante los poros de la membrana nuclear.

Composición y estructura

El hialoplasma o citosol es un líquido acuoso que esta formado por:

- **Agua**, que es el componente más abundante representa el 85 %. En él hay disueltas una gran cantidad de moléculas de distintos tipos que forman una dispersión coloidal. Algunas de estas moléculas son:
 - **Proteínas**, la mayoría enzimáticas que catalizan un gran número de reacciones del metabolismo celular. También existen una gran variedad de filamentos proteicos que le proporcionan una compleja estructura interna, estos filamentos constituyen el citoesqueleto.
 - Distintos tipos de **ARN** tales como ARNm, ARNt.
 - **Lípidos, polisacáridos**, etc
 - **Moléculas precursoras de las macromoléculas** tales como: aminoácidos, monosacáridos, nucleótidos etc.
 - Nucleótidos especiales como: **ATP, ADP**.
 - Compuestos intermedios del metabolismo (metabolitos).
 - Distintos tipos de iones.

El hialoplasma puede presentar dos estados físicos de distinta consistencia: el **estado gel** que tiene consistencia viscosa y el **estado sol** de consistencia fluida. Los cambios de sol a gel o viceversa en el hialoplasma se producen según las necesidades metabólicas de la célula.

Funciones

En el hialoplasma se producen muchas de las **reacciones del metabolismo celular**, tanto degradativas (catabólicas) como de síntesis (anabólicas).

Algunas de las reacciones metabólicas del citosol son:

- **Glucólisis** que es la degradación de la glucosa.
- **Glucogenolisis** que es la degradación del glucógeno
- **Glucogenogénesis** es la biosíntesis del glucógeno.
- **Biosíntesis de ac.grasos, aminoácidos, nucleótidos** etc.
- **Fermentaciones láctica y alcohólica**, etc.

3.4. RIBOSOMAS

Los ribosomas son orgánulos muy pequeños, formados por una subunidad pequeña y una subunidad grande...

Un ribosoma está formado por **moléculas de RNA** asociadas a moléculas de **proteínas**.

Localización. Los ribosomas pueden encontrarse libres en el citoplasma o unidos a la cara externa de la membrana del RE.

También se encuentran ribosomas en el interior de las mitocondrias y de los cloroplastos (células vegetales).

Función. Los ribosomas unidos al RE sintetizan las proteínas del RE, aparato de Golgi, lisosomas, membrana plasmática y las destinadas a ser secretadas por la célula. (Esto lo veremos en las preguntas siguientes). En los ribosomas libres se sintetizan las demás proteínas.

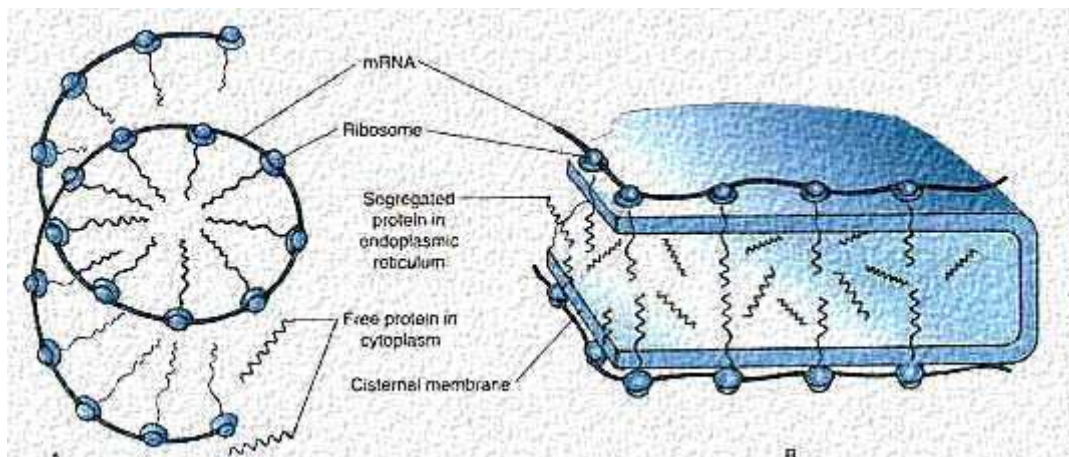
Origen. La formación de los ribosomas comprende la síntesis del RNA ribosómico, que tiene lugar en el nucleolo, así como el ensamblaje de rRNA con las correspondientes proteínas, éstas fueron sintetizadas en el citoplasma y entran en el núcleo por los poros. A continuación este ensamblaje se parte para dar lugar a las dos subunidades que constituyen a los ribosomas, y a continuación las dos subunidades salen al citoplasma por los poros.

3.5. RETÍCULO ENDOPLASMÁTICO

El retículo endoplasmático (RE) está formado por una serie de sáculos y tubos aplastados que recorren el citoplasma.

La membrana del RE puede tener ribosomas adheridos a la parte externa, o no tenerlos; lo que permite distinguir dos tipos de RE: el **RE rugoso** que posee ribosomas adheridos a su membrana, y el **RE liso** que no los posee.

Retículo endoplasmático rugoso. El RE rugoso está recubierto exteriormente por ribosomas dedicados a la síntesis de proteínas.



El RE rugoso está muy desarrollado en las células secretoras.

Funciones. Las principales funciones del RE rugoso son:

A) Síntesis de proteínas. Los ribosomas unidos a las membranas del RE se dedican a la síntesis de proteínas que son simultáneamente trasladadas al interior del RE.

Estas proteínas son de dos tipos:

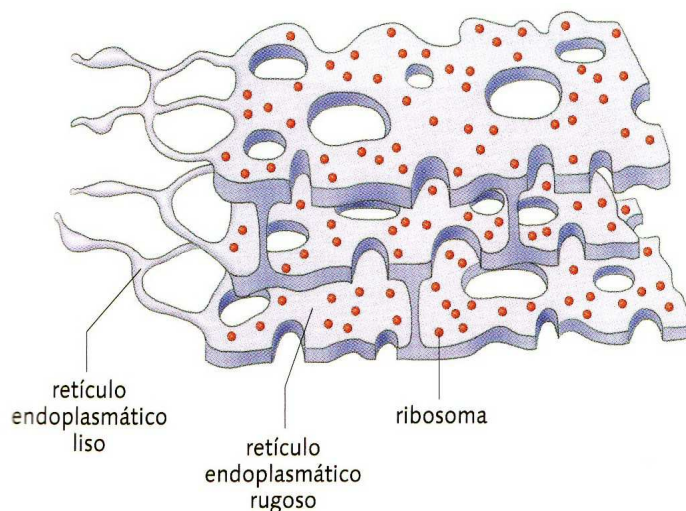
- 1) **Proteínas transmembrana**, que son llevadas a la membrana del RE manteniéndose en ella.
- 2) **Proteínas solubles** en agua, que son llevadas al interior del RE.

B) Glicosilación de proteínas. Es una de las funciones más importantes del RE rugoso y del aparato de Golgi, consiste en la incorporación de hidratos de carbono a las proteínas. La mayoría de las proteínas sintetizadas en el RE rugoso son glicosiladas

Retículo endoplasmático liso. Las regiones del retículo endoplasmático que carecen de ribosomas se denominan RE liso.

Funciones del RE liso:

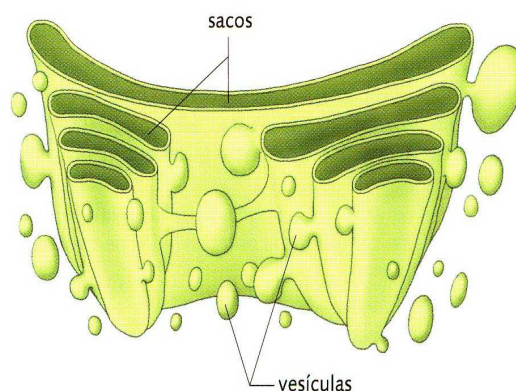
- **Síntesis de fosfolípidos y colesterol** necesarios para la formación de nuevas membranas celulares.
- **Interviene en procesos de detoxificación**, transformando sustancias tóxicas liposolubles (tales como pesticidas, cancerígenos...) en sustancias hidrosolubles que pueden ser eliminadas por la célula.



3.6. EL APARATO DE GOLGI

Descrito por primera vez por Camilo Golgi en 1898. Está formado por uno o más grupos de cisternas aplanadas y apiladas llamadas **dictiosomas**. Cada dictiosoma contiene normalmente entre cuatro a seis cisternas rodeadas de pequeñas vesículas

En un dictiosoma se distinguen dos caras diferentes: una **cara de entrada y otra de salida**. La cara de entrada está relacionada con el RE del que salen vesículas (vesículas de transición) que se dirigen a dicha cara; de la cara de salida surgen diferentes vesículas de transporte que se dirigen a sus destinos finales, las **vesículas de secreción y los lisosomas**.

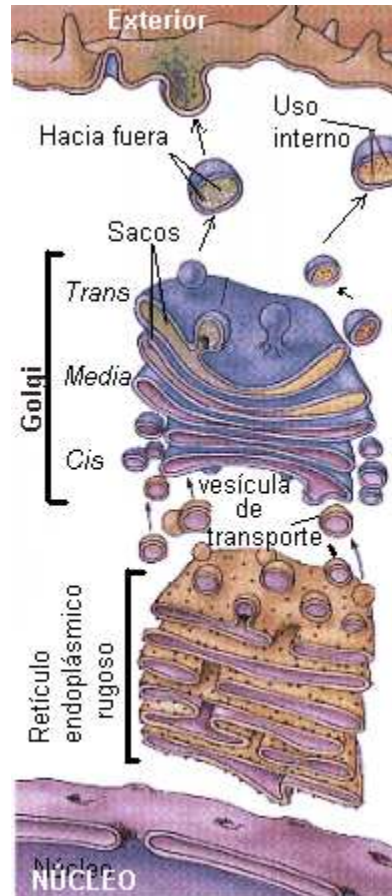


Funciones. El aparato de Golgi desempeña las siguientes funciones:

- **Procesos de secreción y reciclaje de la membrana plasmática** Las proteínas destinadas a ser secretadas al exterior son sintetizadas en el RE y posteriormente llevadas al aparato de Golgi, de donde salen en vesículas de secreción. Dichas vesículas se fusionan con la membrana plasmática a la vez que vierten su contenido al exterior por **exocitosis**.

Durante la exocitosis la membrana de la vesícula secretora se fusiona con la membrana plasmática. Esto permite reponer los componentes de la membrana que se pierden en la **endocitosis**, lo que constituye un reciclaje de la membrana plasmática.

- **Glicosidación** En el aparato de Golgi tiene lugar la glicosilación tanto de las proteínas como de los lípidos
- **Formación de lisosomas.**
- **Formación de vacuolas** en las células vegetales
- **Síntesis de celulosa y otros polisacáridos principales constituyentes de las pared celular**



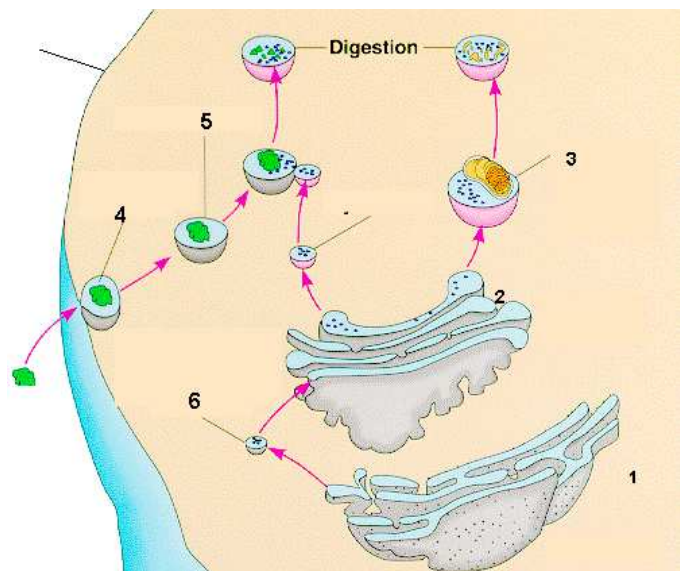
3.7. LISOSOMAS

Son vesículas rodeadas de membrana que contienen **enzimas hidrolíticas**.

Contienen muchas enzimas diferentes entre ellas están proteasas, lipasas, amilasas etc. (enzimas digestivos).

Los lisosomas se forman a partir de vesículas que se desprenden del aparato de Golgi.

Función. La función de los lisosomas es intervenir en la digestión intracelular de macromoléculas. Estos polímeros son hidrolizados y transformados en moléculas menores: monosacáridos, aminoácidos, etc., que se difunden a través de la membrana hacia el citoplasma, lo que no fue digerido sale al exterior.



Dependiendo de la procedencia del material implicado en la digestión se puede distinguir dos procesos diferentes: **Heterofagia y autofagia** (la explicación a estos dos procesos se da en el dibujo: Digestión de sustancias del exterior de la célula números (4 y 5) **heterofagia**; digestión de estructuras del interior de la célula (número 3), **autofagia**).

3.8. PEROXISOSOMAS

Son orgánulos membranosos que contienen **enzimas oxidativas**.

Están especializados en llevar a cabo reacciones que utilizan el oxígeno generando H_2O_2 que, por ser un agente oxidante muy tóxico, es destruido a continuación por la **catalasa**.

Poseen dos tipos de enzimas oxidativas: las llamadas **oxidasas** que generan el H_2O_2 y la **catalasa** que lo elimina.

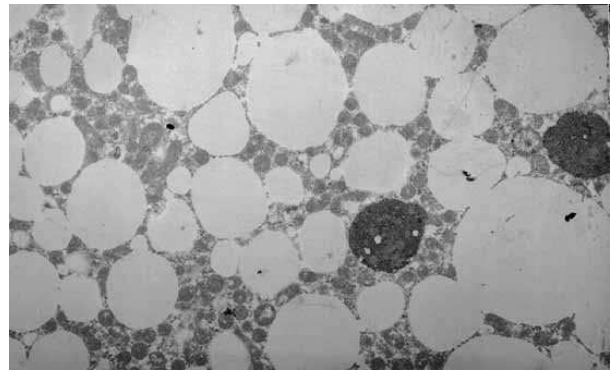
Si se acumula un exceso de H_2O_2 en la célula, la catalasa lo elimina. Como indica la reacción siguiente.



3.9. VACUOLAS

Una vacuola es una vesícula grande rodeada de una membrana llamada tonoplasto. Son orgánulos típicos de las células vegetales, su número es variable, puede haber una gran vacuola o varias de diferente tamaño.

Se origina por fusión de vesículas procedentes del aparato de Golgi.



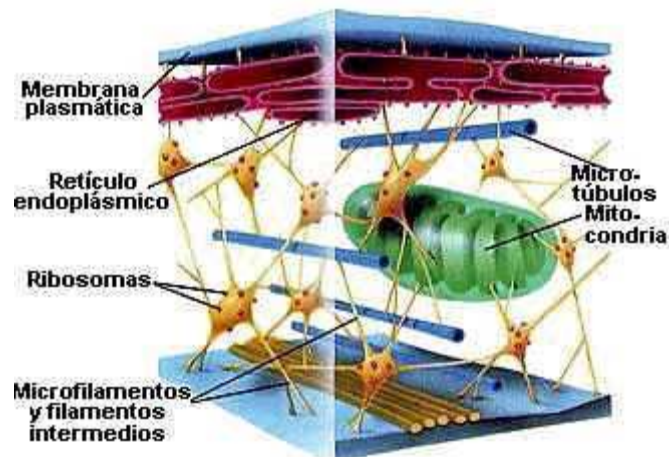
Función. Las vacuolas realizan entre otras las siguientes funciones:

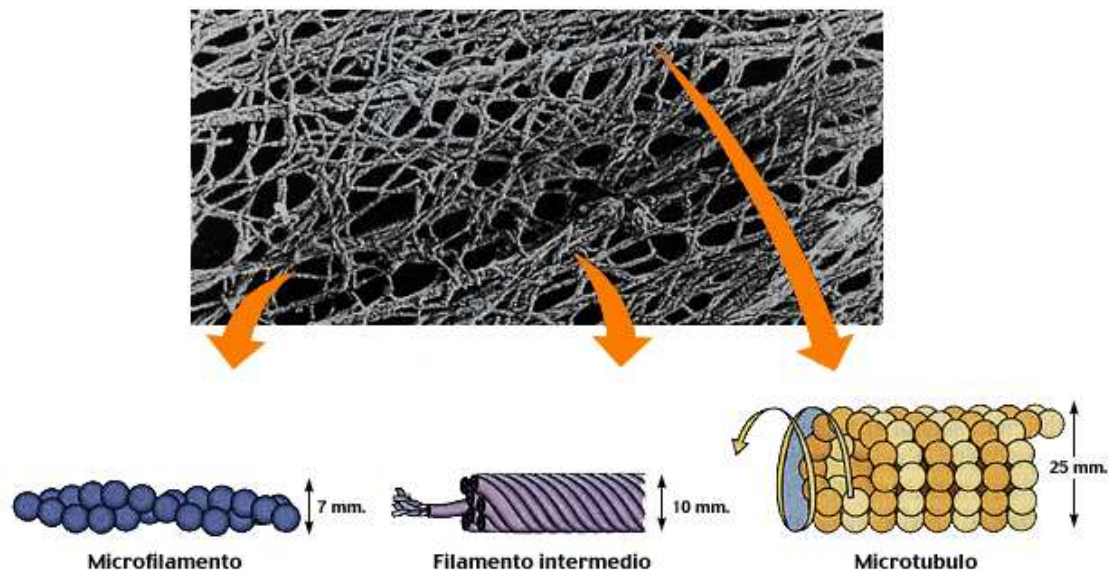
- **Almacenan sustancias** tales como nutrientes, por ejemplo, las proteínas de reserva de muchas semillas (guisantes, judías...); o productos de desecho tóxicos, como la nicotina o el opio.
- **Almacenan pigmentos** como los que les dan color a los pétalos de las flores.
- **El aumento de tamaño de las células vegetales se debe, en gran parte, a la acumulación de agua en sus vacuolas** lo que supone un sistema muy económico para el crecimiento de las células vegetales.

3.10. EL CITOESQUELETO

Es una especie de esqueleto interno que poseen todas las células eucariotas, falta en las procariontas. Esta formado por una compleja red de **filamentos proteicos** que se extienden por todo el hialoplasma. Estos filamentos son de tres tipos: **microfilamentos de actina, microtúbulos y filamentos intermedios**.

El citoesqueleto es el responsable de la **forma de la célula**, de su **organización interna** y de sus **movimientos**.





Microfilamentos de actina

Son los filamentos más delgados, tienen un diámetro de 8 nm. Estos filamentos están formados por moléculas de una proteína globular llamada **actina G** que se polimeriza y forma un filamento constituido por dos hebras enrolladas helicoidalmente que se llama **actina filamentosa o actina F**.

Los **microfilamentos de actina F** presentan **polaridad**, es decir dos extremos diferentes: un extremo con **polaridad positiva** por donde crece el microfilamento por polimerización de moléculas de actina G; el otro extremo con **polaridad negativa** por donde se va destruyendo el microfilamento porque se despolimerizan.

Estos microfilamentos de actina para realizar su función se asocian con otras proteínas como por ejemplo en las células musculares con la miosina.

Función

Las principales funciones de los microfilamentos de actina son las siguientes:

- **Intervienen en la contracción muscular.** En las células musculares los filamentos de actina se asocian con filamentos de miosina y forman las **miofibrillas** responsables de la contracción muscular.
- **Dan consistencia y estabilidad a muchas prolongaciones celulares.** Así las microvellosidades de las células del epitelio intestinal, mantienen su rigidez porque internamente presentan un haz de microfilamentos de actina asociados a otras moléculas proteicas.
- **Forman el anillo contráctil.** Asociados con filamentos de miosina forman, por debajo de la membrana y alrededor del ecuador de la célula, una estructura denominada **anillo contráctil**, se forma después de la división del núcleo y al contraerse divide al citoplasma y separa las dos células hijas.
- **Intervienen en la formación de pseudópodos que permiten la fagocitosis y el desplazamiento celular** (movimiento ameboide). Los pseudópodos son prolongaciones dinámicas de la superficie celular que contienen microfilamentos de actina; en ellos los filamentos de actina se disponen ordenados con los extremos en crecimiento dirigidos hacia el exterior
- **Son los responsables de las corrientes citoplasmáticas de materiales llamadas ciclosis.**

Microtúbulos

Son **formaciones cilíndricas** y huecas que tienen 25 nm de diámetro y varias micras de longitud. Pueden encontrarse dispersos por el citoplasma o bien pueden formar parte de estructuras estables como **cilios**, **flagelos** y **centriolos**.

La **pared** de cada microtúbulo está formado por **13 subunidades o protofilamentos**. Estos protofilamentos están constituidos por moléculas de **tubulina** que es una proteína globular. Existen dos tipos de tubulina: la **α -tubulina** y la **β -tubulina**, estas dos tubulinas se unen y forman dímeros y estos dímeros de tubulina se unen y forman los protofilamentos que forman el microtúbulo.

Los microtúbulos son estructuras **dinámicas** que pueden aumentar o disminuir su longitud por polimerización o despolimerización de las tubulinas. En las células animales crecen a partir del centrosoma que actúa como centro organizador de microtúbulos

Función

Las principales funciones de los microtúbulos son las siguientes:

- **Intervienen en el movimiento de la célula** ya que junto con los microfilamentos de actina participan en la formación de pseudópodos; asimismo forman parte de los cilios y los flagelos
- **Intervienen en el transporte de orgánulos y partículas por el citoplasma**, participan en el transporte de vesículas, mitocondrias, cloroplastos, etc igualmente intervienen en la localización del retículo, aparato de Golgi, etc.
- **Contribuyen a determinan la forma de la célula.**
- **Forman el huso mitótico o acromático** que dirige el movimiento de los cromosomas durante la mitosis.
- **Organización del citoesqueleto.** Son los principales componentes del citoesqueleto e intervienen en la organización de los filamentos que lo constituyen.

Filamentos intermedios

Se denominan así porque tienen un diámetro de 10 nm, intermedio entre los microtúbulos y los microfilamentos.

Son **fibras proteicas** resistentes que desempeñan una **función estructural** o mecánica. Hay muchos tipos de filamentos intermedios que son característicos de cada tipo de células, entre los más importantes destacan los siguientes:

- **Filamentos de queratina**, se denominan **tonofilamentos**, están presentes en las células epiteliales, donde forman una densa red.
- **Neurofilamentos** se encuentran en los axones y dendritas de las neuronas.
- **Filamentos de desmina** se encuentra en las fibras musculares.

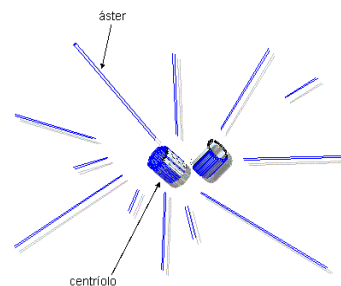
3.11. CENTROSOMA

También se le denomina **centro celular**. Es un orgánulo no membranoso, que está presente en todas las células animales, las células vegetales carecen de él. Se localiza cerca del núcleo, a veces está rodeado por los dictiosomas del aparato de Golgi. Se le considera como un **centro organizador de microtúbulos** porque de su periferia surgen los microtúbulos.

Función:

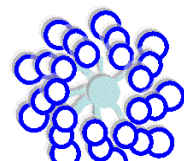
El centrosoma es el **centro organizador de los microtúbulos**. De él derivan todas las estructuras que están constituidas por microtúbulos: **undulipodios** (cilios y flagelos) que se encargan del desplazamiento celular y también el **huso acromático** que se encargan de la separación de los cromosomas durante la división celular.

En las células vegetales que no hay centrosoma, los microtúbulos se organizan a partir de unas zonas densas de material amorfo.



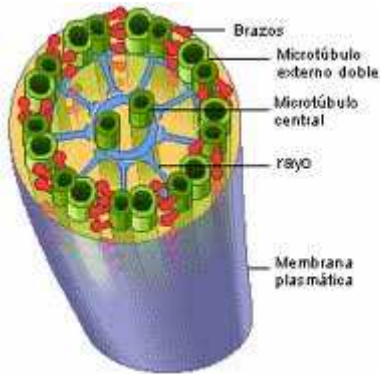
Estructura del centrosoma en una célula animal

Corte transversal de un centriolo



3.12. CILIOS Y FLAGELOS

Los cilios y los flagelos son prolongaciones filiformes de 0,2 μm de diámetro, móviles, que se localizan en la superficie libre de algunas células.



Los cilios y los flagelos tienen la misma estructura; se diferencian en la longitud, en el número en que se presentan y también en la forma de moverse.

Los **cilios** son **cortos**, su longitud oscila entre 2 y 10 μm ; son muy **numerosos** y tienen **movimiento pendular** doblándose hacia delante y hacia atrás. La vibración puede ser: **isocronal** si todos vibran a la vez, o **metacronal** cuando cada cilio vibra después del anterior y antes del que le sigue.

Los **flagelos** son **largos**, su longitud oscila entre 100 y 200 μm ; son **escasos** suele existir uno sólo. El movimiento de los flagelos es **ondulante**, la ondulación se inicia en la base y se propaga hacia el ápice.

Función:

El movimiento de los cilios y flagelos se produce al deslizarse unos dobletes periféricos respecto a otros, y en ello desempeña un papel importante la dineína que gracias a la función ATP-ásica que tiene aporta la energía necesaria.

El movimiento de los cilios y flagelos permite el desplazamiento de la célula en un medio líquido, si esta vive aislada, esto es lo que ocurre en muchos protozoos (paramecio) o en los gametos masculinos de los animales superiores. Si las células son fijas, forman parte de tejidos de organismos pluricelulares, como ocurre en las células epiteliales que revisten las vías respiratorias, el movimiento de estas formaciones sirve para mover los fluidos que las bañan con distintas finalidades.

3.13. LOS PLASTOS

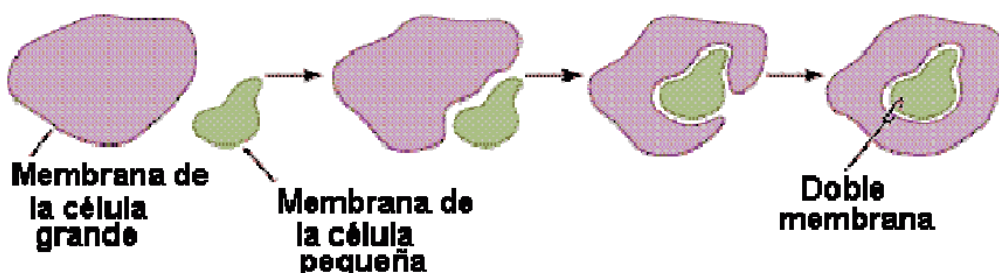
Son orgánulos característicos y exclusivos de las células vegetales.

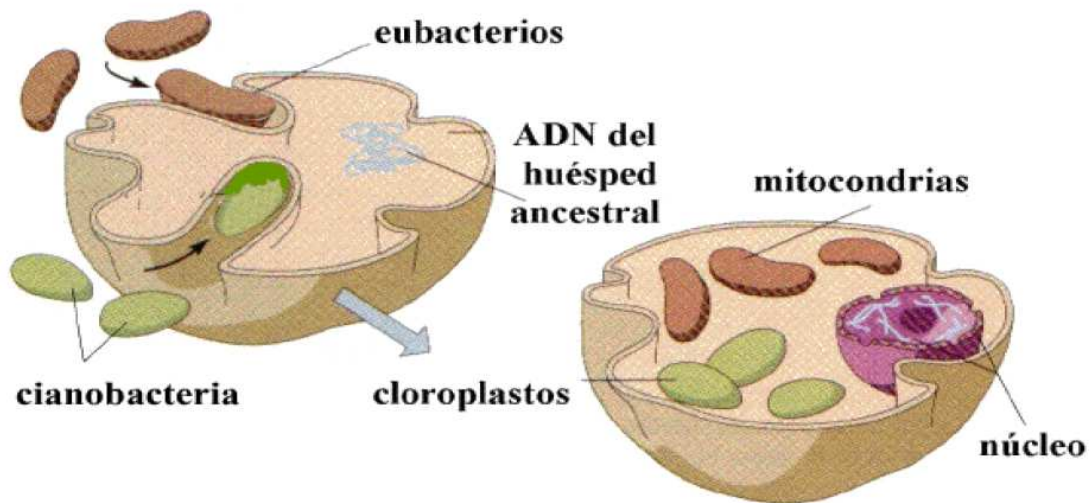
Existen diversos tipos de plastos: cloroplastos, cromoplastos, y leucoplastos.

Algunas de las características de las diferentes clases de plastos son:

- **Cloroplastos.** Plastos verdes ya que contienen, entre otros pigmentos fotosintéticos, clorofila. En ellos se realiza la fotosíntesis.
- **Cromoplastos.** Plastos de color amarillo o anaranjado, contienen pigmentos que son los responsables del color de algunos frutos, por ejemplo en el tomate.
- **Leucoplastos.** Plastos de color blanco. Se encuentran en las partes no verdes de la planta. Así por ejemplo, en las células de la patata.

Es de destacar, que los plastos tienen una estructura similar a la de los organismos procariotas. Según la “**Teoría endosimbiótica**” los eucariotas serían organismos constituidos **por simbiosis de varios organismos procariotas**. Los plastos serían por lo tanto procariotas que proporcionarían al organismo simbiote compuestos orgánicos que sintetizarían usando como fuente de energía la luz solar.



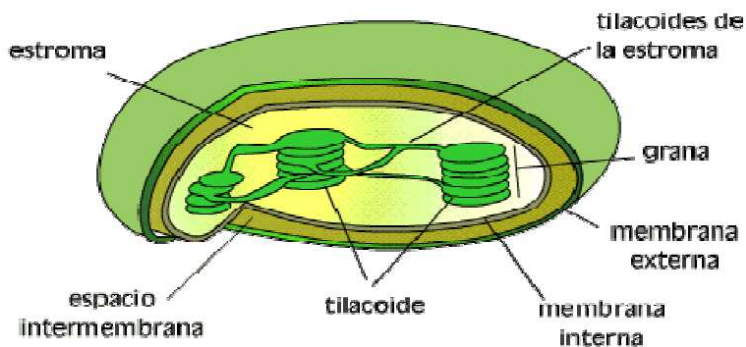


Los cloroplastos

Son orgánulos muy variables en cuanto número forma y tamaño.

Así por ejemplo las células de ciertas algas filamentosas tienen uno o dos únicos cloroplastos; otras como la elodea tienen numerosos cloroplastos. Su forma normalmente es biconvexa, pero pueden ser también estrellados o con forma de cinta enrollada en hélice.

Ultraestructura. Presenta una doble membrana (externa e interna) y entre ellas un espacio intermembranoso. El interior se rellena por un gel llamado estroma. Presenta ADN y ribosomas. Inmersos en el estroma existen unos sacos aplanados llamados tilacoides o lamelas. Los tilacoides pueden extenderse por todo el estroma o apilarse formando paquetes llamados grana. En la membrana de los grana o tilacoides se ubican los sistemas enzimáticos que captan la energía del sol y efectúan el transporte de electrones para formar ATP.



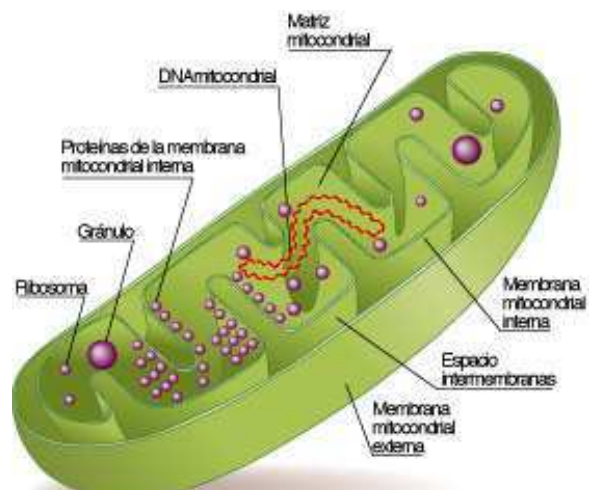
Función de los cloroplastos: En los cloroplastos se va a realizar **la fotosíntesis**.

3.14. MITOCONDRIAS

Son orgánulos muy pequeños, difíciles de observar al microscopio óptico, al que aparecen como palitos o bastoncitos alargados. Se originan a partir de otras mitocondrias preexistentes.

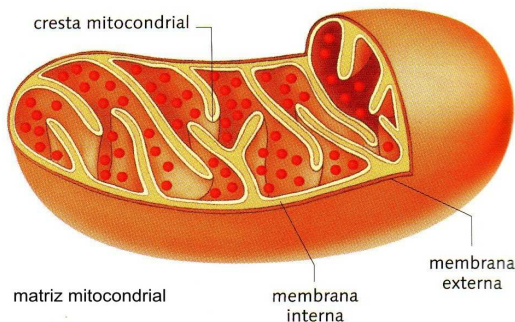
El número de mitocondrias en una célula puede llegar a ser muy elevado (hasta 2000).

Ultraestructura. Generalmente se observa la presencia de una **membrana externa** y una **membrana interna**, ambas similares a la membrana de la célula. La membrana interna se prolonga hacia el interior en una especie de láminas llamadas **crestas mitocondriales**.



Entre ambas membranas hay un espacio llamado **espacio intermembrana**. Dentro de la mitocondria entre las crestas, está **la matriz mitocondrial**.

Las proteínas de la membrana interna y las de las crestas son muy importantes, ya que algunas son las responsables de los procesos respiratorios. El interior de la matriz mitocondrial es una solución de proteínas, lípidos, RNA, DNA y ribosomas (ribosomas de pequeño tamaño).



Función de las mitocondrias: en el interior de las mitocondrias tienen lugar los procesos de respiración celular.

Origen evolutivo. Las mitocondrias igual que los plastos, tienen una estructura similar a los organismos a los organismos procarióticos. Según la **“Teoría endosimbiótica”** las células eucarióticas serían el resultado de una simbiosis de varios procariotas. Uno de estos procariotas

habrían sido los las mitocondrias que proporcionarían al organismo simbiote energía a partir de la degradación aerobia de sustancias orgánicas.

3.15. EL NÚCLEO

Una célula contiene una serie de instrucciones destinadas a asegurar su funcionamiento y su reproducción. Estas instrucciones están contenidas en genes, constituidos por DNA y localizados en los cromosomas. En los organismos eucariotas los cromosomas están protegidos por una envuelta que delimita el núcleo de la célula.

En el núcleo tienen lugar procesos tan importantes como la **replicación del DNA** y la **transcripción del RNA**.

Características generales. El núcleo es una estructura constante en la célula eucariótica, donde se alberga la información genética contenida en el DNA, de modo que dirige toda la actividad celular.

Su constitución varía a lo largo de la vida de la célula, distinguiéndose dos periodos: **periodo de división**, durante el cual la célula se divide para originar células hijas y **periodo de interfase** o de no división, durante el cual el DNA se transcribe y la célula realiza su actividad normal. A continuación nos vamos a referir al **núcleo interfásico**, mientras que el núcleo en división lo estudiaremos más adelante.

Núcleo interfásico

La forma del núcleo es muy variable aunque generalmente predomina la esférica.

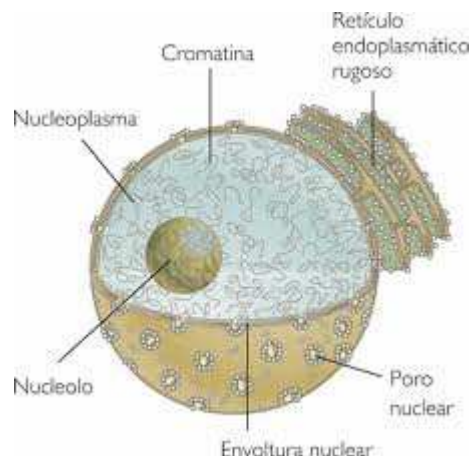
El tamaño del núcleo es variable, aunque existe una relación entre el tamaño del núcleo y el tamaño de la célula.

La posición del núcleo normalmente suele ser central, aunque en las células vegetales suele estar desplazado, debido al tamaño de las vacuolas.

Número de núcleos generalmente suele ser uno, aunque hay células que tienen varios núcleos.

Estructura del núcleo interfásico. En el núcleo interfásico se puede distinguir los siguientes componentes: **membrana nuclear, jugo nuclear, cromatina y nucleólos**.

Membrana nuclear está formada por dos membranas (**una externa y otra interna**) con la misma estructura que la membrana plasmática. La membrana nuclear presenta **poros**.



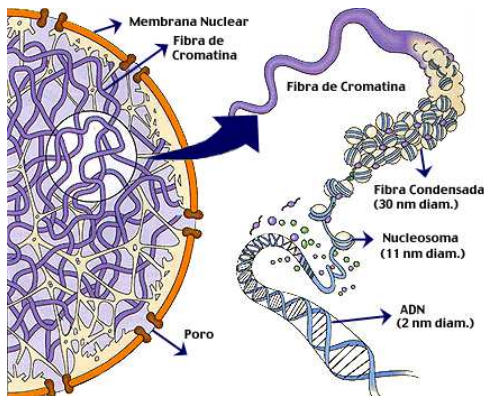
Debajo de la membrana interna se encuentra una capa de proteínas fibrilares de dominada **lámina nuclear**.

Los poros permiten el paso de sustancias del núcleo al citoplasma y viceversa.

La lámina nuclear induce la aparición y desaparición de la envoltura nuclear y es fundamental para la constitución de los cromosomas a partir de la cromatina.

Nucleoplasma. Es un **gel** formado fundamentalmente por proteínas, la mayoría enzimas implicados en la duplicación del DNA, la transcripción, etc. En el jugo nuclear se encuentra inmersa la cromatina.

Cromatina



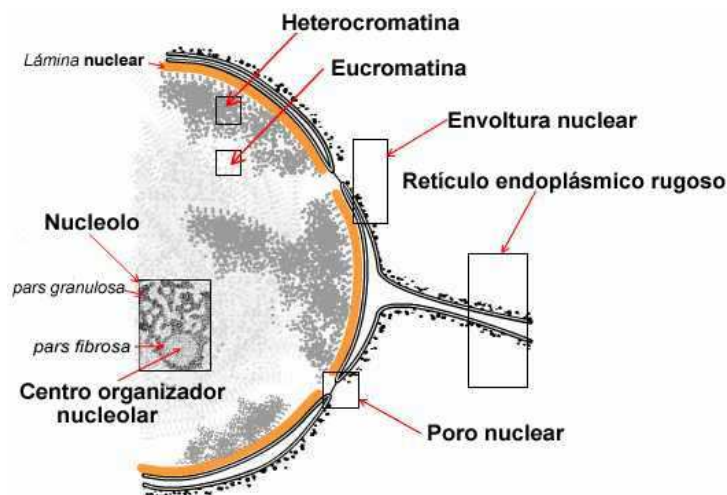
Se le llama así por teñirse fuertemente por ciertos colorantes.

Está formada por DNA asociado a proteínas. Las proteínas de la cromatina son de dos tipos, histonas y proteínas no histonas.

Por otro lado, en el núcleo eucariótico hay varias moléculas de DNA, cuyo número varía según las especies; **cada molécula de DNA, con sus proteínas asociadas, es un cromosoma.**

Se distingue dos tipos de cromatina

- La **euromatina** cuya mayor parte está en forma de **solenoides** y otra parte en forma de **collar de perlas**
- La **heterocromatina**, o cromatina altamente condensada que recuerda la cromatina de las células en fase de cromosomas.



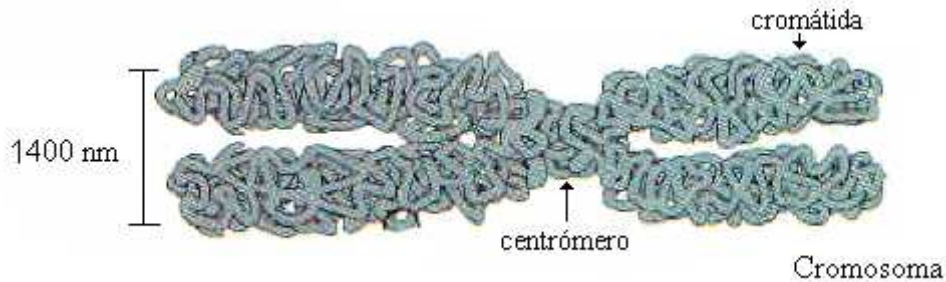
Cromosomas

Cuando la célula va a dividirse la cromatina se condensa mucho. Se cree que la fibra de **30 nm** (solenoides) se enrolla a un nuevo nivel de compactación de 300 nm de diámetro. **El último nivel de compactación representa el cromosoma**, en el que el ADN ha sido condensado unas 10.000 veces.

A lo largo de este proceso, los cromosomas se acortan y engruesan, con lo cual se hacen visibles al microscopio óptico. Su forma varía de unos a otros dentro de la misma especie y de una especie a otra.

En un **cromosoma** pueden distinguirse las siguientes partes:

- **Centrómero** estrechamiento que divide al cromosoma en dos partes, que pueden ser iguales o desiguales, denominadas **brazos**.
- **Cinetócoro** estructura del Centrómero a la que se pueden unir los microtúbulos.
- **Telómero** los extremos del cromosoma.
- **Satélite** Es una zona del cromosoma con aspecto redondeado que se une a una constricción secundaria de tamaño variable. Algunas de estas constricciones secundarias contienen el **organizador nucleolar** (nor). Se trata de una zona del cromosoma en la que están los genes que codifican los ARN ribosómicos.



Tipos de cromosomas Según la posición del centrómero se distinguen los siguientes tipos de cromosomas:

- **Metacéntricos** cuando el centrómero está más o menos centrado, con lo que los brazos del cromosoma son aproximadamente iguales.
- **Submetacéntricos** si la posición del centrómero hace que los brazos sean desiguales.
- **Acrocéntricos** si el centrómero es muy excéntrico y los brazos son muy desiguales.
- **Telocéntricos** en los que el centrómero está tan cerca de uno de los telómeros que prácticamente sólo existe un brazo.

Número de cromosomas

Respecto al número de cromosomas de las células, podemos hacer las siguientes generalizaciones:

- A) Las células** de los organismos de la **misma especie tiene el mismo número de cromosomas** y éstos tienen una forma y un tamaño característicos.
- B) Normalmente el número de cromosomas de las células** de los animales y vegetales **es par**, pues cada célula tiene dos copias de un mismo cromosoma (cromosomas homólogos); estas células se denominan **diploides**. Las células que tienen una sola copia se denominan **haploides**.

En las células diploides hay n parejas de cromosomas, los dos cromosomas que forman cada una de estas parejas se denominan **cromosomas homólogos**, son iguales morfológicamente y genéticamente.

Las parejas de cromosomas homólogos las podemos dividir en dos grupos:

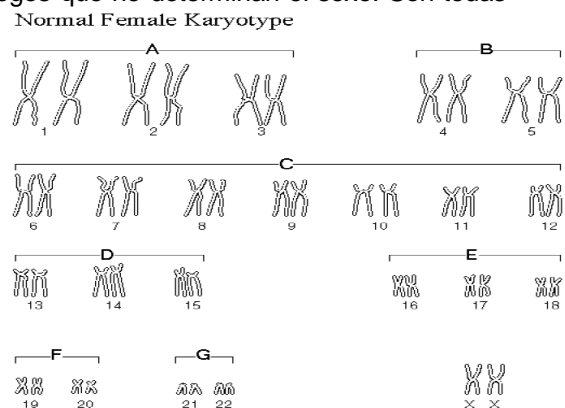
-Autosomas: Son las parejas de cromosomas homólogos que no determinan el sexo. Son todas menos una.

-Heterocromosomas o cromosomas sexuales:

Es la pareja de cromosomas homólogos que determina el sexo del individuo.

En el hombre: 46 cromosomas = 23 parejas de homólogos = 22 A + 1 H

Cariotipo: Es la representación gráfica del conjunto de parejas cromosomas homólogos de una célula que aparecen en la metafase, ordenados y numerados de mayor a menor. En último lugar siempre se ponen los heterocromosomas.



Nucléolo

En el nucléolo se concentran los **genes ribosomales**, es decir aquellos que codifican el RNA ribosomal. *El DNA correspondiente* a estos genes contiene una región denominada **organizador nucleolar**, que permite la reunión de todos los genes ribosomales aunque estén dispersos en varios cromosomas.

En el nucléolo se encuentra además del DNA, en forma de cromatina, que codifica al RNA ribosomal, las proteínas ribosomales que se unen con RNA ribosomal dando lugar a las partículas precursoras de los ribosomas que salen al citoplasma por los poros del núcleo y tras su maduración se transforman en ribosomas.

4. EL CICLO CELULAR

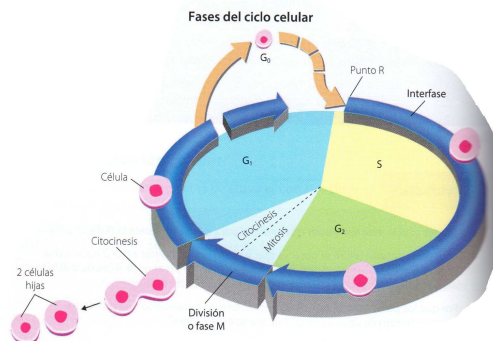
El ciclo celular o ciclo vital de una célula es el período de tiempo que abarca desde que se forma una célula hasta que se divide dando lugar a dos nuevas células. Comprende dos etapas muy diferentes:

1. La **división celular** o período en que se forman las dos células hijas a partir de la célula inicial.
2. La **interfase**, o período de crecimiento celular, que comprende el tiempo que transcurre entre dos divisiones sucesivas. En ella tienen lugar la mayoría de las actividades celulares, entre ellas la síntesis de proteínas, replicación del ADN, etc.

4.1. LA INTERFASE

Dividimos la interfase en tres subfases: **G₁**, **S** y **G₂**. La síntesis de proteínas y de ARN se produce a un ritmo constante a lo largo de toda la interfase pero la síntesis de ADN (duplicación) solamente se realiza durante la fase S (S de síntesis).

Durante G₁



El **período G₁** comienza inmediatamente después de la división anterior y es un período en el que tiene lugar una gran actividad metabólica, es la fase de crecimiento inicial. La célula aumenta de tamaño, se sintetizan proteínas, se forman orgánulos citoplasmáticos (por ejemplo microtúbulos, ribosomas) y estructuras membranosas a partir del retículo que se renueva... En G₁ se sintetizan sustancias que inhiben o estimulan la fase S y el resto del ciclo, determinando si habrá de ocurrir o no la división celular. Al final de la G₁ se distingue un momento de no retorno, denominado **punto de restricción o punto R**, a partir del cual ya es imposible detener que se sucedan las fases S, G₂ y M.

El **período S** es el de síntesis o duplicación del ADN. Se siguen transcribiendo los genes necesarios para sintetizar las proteínas que precise la célula. Durante esta fase comienza la duplicación de los centriolos: primero se separan un poco y a continuación, cerca de la base de cada centriolo y perpendicularmente, empiezan a polimerizarse los microtúbulos del nuevo centriolo hijo.

El **período G₂** es el que antecede a la mitosis. En este período las fibras cromatínicas (moléculas de ADN) ya están duplicadas, cada cromosoma estará formado por dos cromátidas (o moléculas de ADN) unidas a nivel del centrómero. En esta fase la célula contiene el doble de ADN que en la fase G₁. Se sintetizan las proteínas necesarias para la división de la célula, la tubulina del huso y otras estructuras que intervienen en la separación de los cromosomas y en la citocinesis. Al final de esta fase la célula ya contiene 2 diplosomas inmaduros.

4.2. LA DIVISIÓN CELULAR

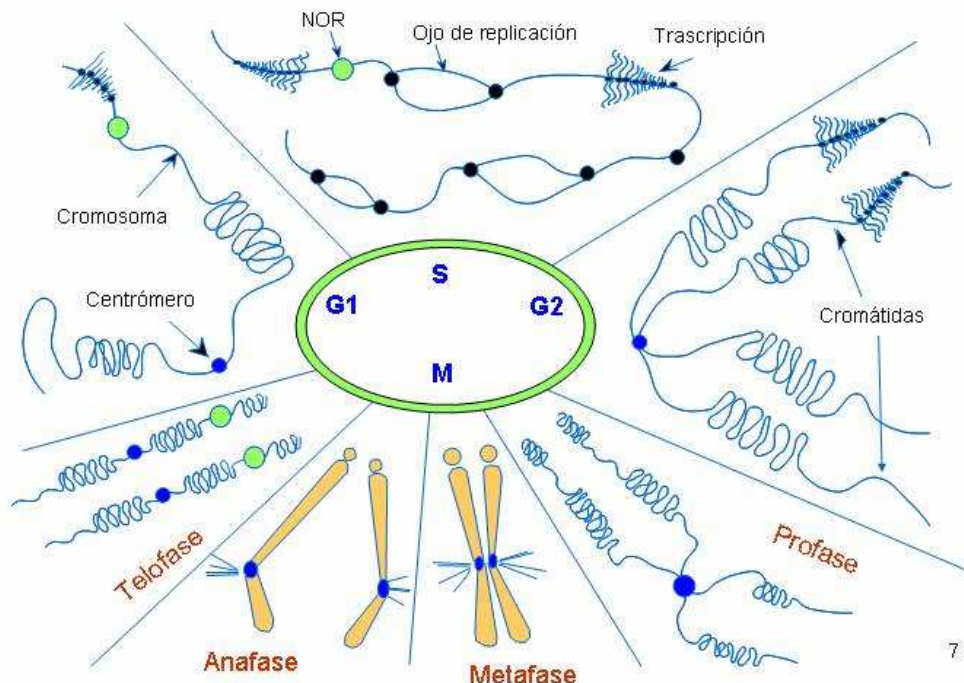
La división celular comprende dos procesos: la **cariocinesis o mitosis (fase M)**, que es la división del núcleo y la **citocinesis**, que es la división del citoplasma. Normalmente a cada mitosis le sigue una citocinesis pero a veces no ocurre esto y se forman células con dos o varios núcleos.

A partir de la fase M, la célula puede entrar de nuevo en la fase G₁ y dividirse otra vez o en la llamada **G₀** en la que sufre una serie de transformaciones que conducen a la diferenciación celular. Ejemplo, las células epiteliales se dividen continuamente, las neuronas no se dividen y otros tipos celulares como los hepatocitos, si son debidamente estimulados pueden recuperar la capacidad de división y pasar de G₀ a G₁.

En cuanto al tiempo que se requiere para completar el ciclo varía según el tipo de célula y los factores que puedan influir, como la temperatura o los nutrientes disponibles. El periodo más variable del ciclo es el de G₁ en el que algunas células permanecen incluso años.

Si consideramos que el ciclo vital de una célula son 24 horas: 11 horas estaría en G₁, 8 horas en S, 4 horas en G₂ y sólo 1 hora en M.

Transformaciones del cromosoma durante el ciclo celular.



4.3. MITOSIS

El ciclo celular se divide en interfase y mitosis, en interfase se duplica el material genético y por medio de la mitosis ese material se reparte por igual entre las dos células hijas. Así, a partir de una célula madre por mitosis se obtienen dos células hijas con igual dotación cromosómica que la progenitora.

Este mecanismo de división se utiliza en procesos de renovación de tejidos, regeneración, crecimiento, siempre que se necesite obtener células del mismo tipo.

El origen de las fuerzas que arrastran a los cromosomas así como el mecanismo general de la mitosis todavía no se conoce muy bien. No obstante se sabe que formando parte del huso se encuentran microfilamentos contráctiles constituidos por proteínas como la actina, la miosina y la dineína; también han sido aisladas en esta zona enzimas ATPásicas que proporcionarían la energía necesaria.

Los microtúbulos del huso harían el papel de guías sobre las que se desplazarían los cromosomas y las proteínas contráctiles que los arrastrarían; la polimerización y despolimerización de los microtúbulos controlaría el desplazamiento de los cromosomas durante la anafase.

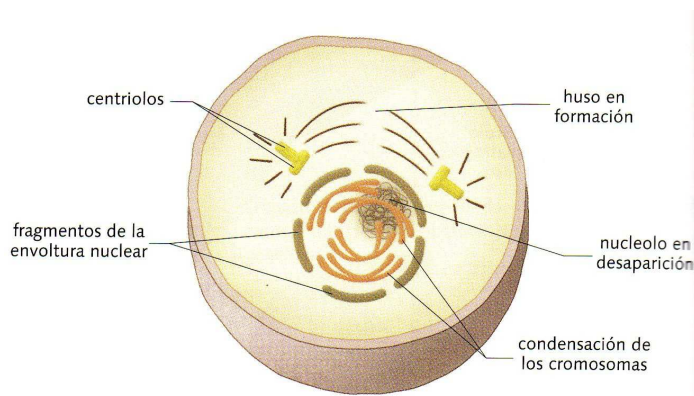
Dividimos la mitosis en una serie de etapas: cariocinesis (profase, metafase, anafase y telofase) y citocinesis, para facilitar su estudio, pero teniendo en cuenta que se trata de un proceso continuo.

CARIOCINESIS

PROFASE

Es la fase más larga y en ella tienen lugar los siguientes procesos:

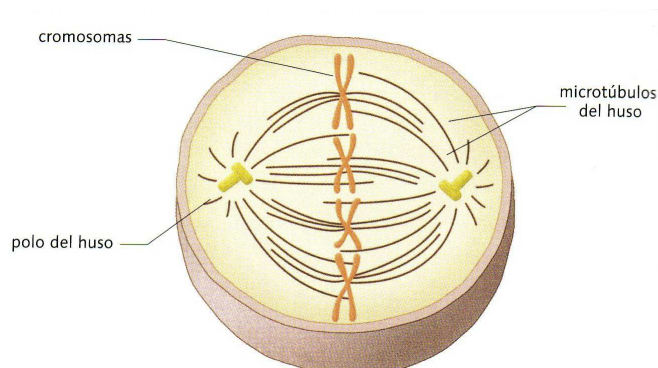
- Condensación del material genético: cromosomas.
- Desaparece el nucleolo.
- Formación del huso acromático.
- Desaparece la envoltura nuclear. Cromosomas libres en citoplasma.



METAFASE

Consideramos que la célula está en metafase cuando los cromosomas, desplazándose, se sitúan exactamente en el ecuador del huso. Es el momento más adecuado para la observación de los cromosomas.

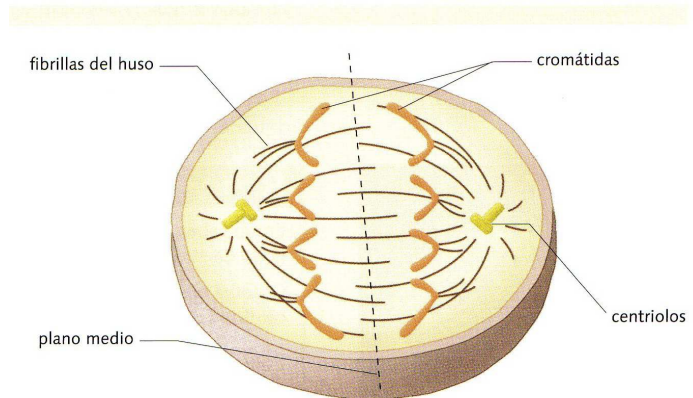
- Los cromosomas se sitúan en el centro de la célula, formando la placa metafásica o ecuatorial.



- Unidos al huso a través del centrómero.
- Cromátidas hermanas orientadas hacia los polos opuestos de la célula.

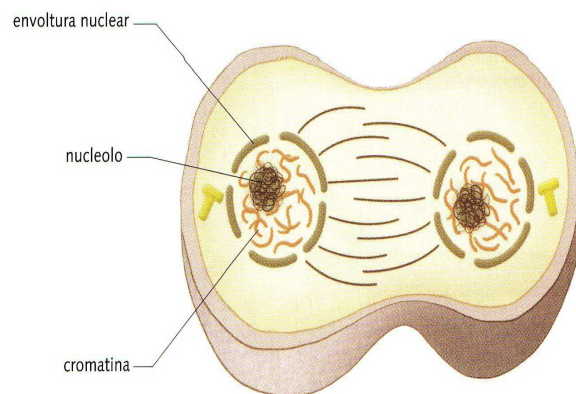
ANAFASE

- Se separan las cromátidas hermanas.
- El huso acromático tira de ellas hacia cada uno de los polos.
- Al final de la anafase se inicia la citocinesis.



TELOFASE

- Desaparece el huso acromático.
- Aparece una envoltura nuclear alrededor de cada grupo de cromátidas.
- Las cromátidas se descondensan, apareciendo la cromatina.
- Aparece el nucleolo.
- Se va solapando la citocinesis.

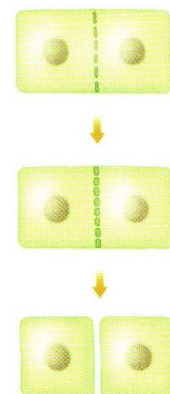
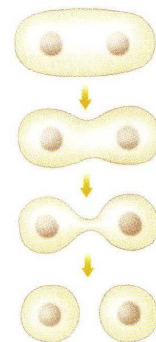


CITOCINESIS

La división del citoplasma normalmente se inicia ya al final de la anafase de tal manera que se solapa en parte con la telofase. El proceso es distinto según se trate de células animales o vegetales.

En las **células animales** consiste en una simple estrangulación de la célula a la altura del ecuador del huso acromático. Esta estrangulación se produce gracias a la acción de proteínas contráctiles (filamentos de actina y miosina) que, ligadas a la membrana plasmática, formarán un anillo contráctil formándose un anillo de segmentación.

En las **células vegetales** la citocinesis ocurre a partir de un tabique que aparece en la zona ecuatorial y que llamamos **fragmoplasto**. El fragmoplasto se forma por la agrupación y fusión de vesículas que provienen de los dictiosomas del aparato de Golgi, del retículo endoplasmático... que contienen los precursores de la pared primaria. La división no es completa, se mantienen algunos poros de comunicación entre ambas células hijas: los **plasmodesmos**, que permiten que las células vegetales vecinas puedan comunicarse a pesar de la pared de celulosa que cubre sus membranas plasmáticas.



4.4. MITOSIS EN BACTERIAS

La fisión binaria comienza con la replicación del ADN que en procariontes consta de una sola molécula circular. Esta tiene lugar desde el origen de replicación, que se abre formando una burbuja de replicación que separa el ADN doble hebra. Este nuevo ADN se va a anclar a la membrana plasmática en los polos de la célula a través de mesosomas.

El origen de replicación se ubica en un polo de la bacteria. Tras la replicación del primer fragmento, la secuencia migra hacia el polo opuesto de la célula, continuando el proceso de replicación del resto del cromosoma. Los cromosomas así ubicados en los polos celulares van a determinar la posición del plano de división celular, asegurando que se dé en el ecuador de la célula. La fisión binaria se produce gracias al citoesqueleto que forma filamentos similares a los de tubulina. Estos filamentos forman un anillo en el ecuador de la célula y reclutan a las demás proteínas que van a dar lugar a la división. Estas proteínas dirigen el crecimiento de la pared celular y de la membrana plasmática hacia el interior, formando un septo que divide a la célula en dos en un proceso llamado citocinesis. Otras proteínas se encargan de coordinar la separación de los cromosomas en la división celular. También se han encontrado hidrolasas de mureína que cumplen un importante papel en la separación de las células hijas.

4.5. MEIOSIS

La meiosis es un proceso de división que supone reducción cromosómica. A partir de una célula diploide ($2n$), que posee, por tanto, dos dotaciones cromosómicas (es decir, parejas de cromosomas), se obtienen cuatro células hijas, cada una de ellas con una sola dotación cromosómica (n). Así pues durante la meiosis, que también recibe el nombre de división reduccional, las parejas de cromosomas homólogos se separan, permaneciendo en cada una de las cuatro nuevas células solamente uno de los ejemplares de cada pareja.

La meiosis tiene una importancia biológica fundamental en los organismos que se reproducen sexualmente. Recuerda que en la reproducción sexual, dos células, los gametos haploides, se unen para dar lugar a una célula huevo o cigoto. Este proceso requiere que en algún momento de la vida del organismo se produzca en determinadas células la división reduccional, se formen células con la mitad del número de cromosomas y de esta manera se mantenga la constancia numérica de los cromosomas.

Además, en este proceso se produce variación genética debido a la distribución al azar de los homólogos y al sobrecruzamiento cuya consecuencia es la recombinación.

La meiosis está precedida de una interfase en la que se produce la duplicación del ADN.

- En los seres **diploides** la meiosis ocurre antes de la fecundación, para la formación de los gametos (meiosis gamética). Los gametos son las únicas células haploides.
- En los seres **haploides**, ocurre inmediatamente después de la fecundación (meiosis cigótica). El cigoto es la única célula diploide.
- En los seres **diplo-haploides**, tiene lugar en un momento determinado de la vida del organismo diploide o esporofito, para la formación de esporas sexuales (meioesporas), que originarán el ser haploide o gametofito, que producirá gametos para unirse en la fecundación y originar el cigoto que nuevamente dará paso al esporofito.

Dividimos la meiosis, para su estudio, en las siguientes fases:

División I:

- Profase I (Leptoteno, Zigoteno, Paquiteno, Diploteno, Diacinesis)
- Metafase I
- Anafase I
- Telofase I

División II:

- Profase II
- Metafase II
- Anafase II
- Telofase II

Entre la División I y la División II no se produce duplicación del ADN.

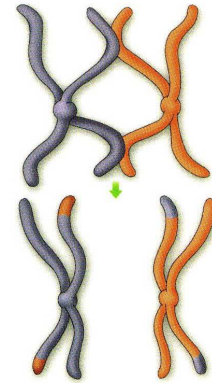
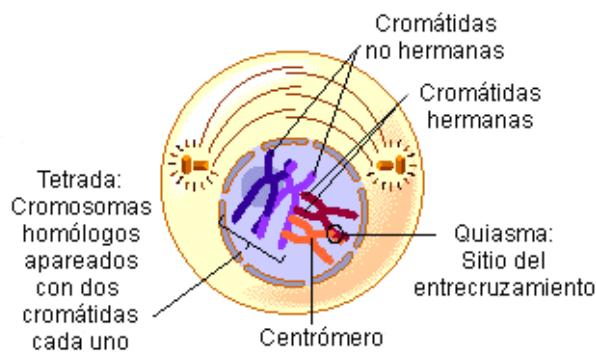
PRIMERA DIVISIÓN:

PROFASE I

Es la etapa más larga y compleja, la que va a determinar todo el proceso meiótico. La envoltura nuclear se conserva hasta el final de la fase que es cuando se desintegra, al mismo tiempo desaparece el nucleolo y se forma el huso.

Todo ello en cinco pasos:

- Leptoteno: condensación progresiva de los cromosomas.
- Zigoteno: apareamiento entre cromosomas homólogos.



- Paquiteno: se producen los sobrecruzamientos entre cromátidas no hermanas (intercambio de fragmentos homólogos apareados).
- Diploteno: los cromosomas homólogos se van separando, permaneciendo unidos a través de quiasmas (donde se produjo el sobrecruzamiento).
- Diacinesis: ha desaparecido la envoltura nuclear, aparecen los cromosomas homólogos unidos a través de los quiasmas, quedando dispuestas las cuatro cromátidas juntas.

La Profase acaba al desaparecer la membrana nuclear y terminar de formarse el huso.

METAFASE I

Las parejas de homólogos se disponen en el plano ecuatorial de la célula. Se forma una placa metafásica doble (imagen claramente diferente a la que observamos en la mitosis). Los homólogos se unen al huso, cada bivalente se dispone de forma que sus centrómeros estén situados a ambos lados del plano ecuatorial. Las fibras cinetocóricas de cada centrómero se orientan hacia los polos de la célula -**coorientación**-. Así, los homólogos irán a polos distintos.

La diferencia típica con la metafase mitótica radica en el apareamiento de los cromosomas homólogos que en aquella no existe.

ANAFASE I

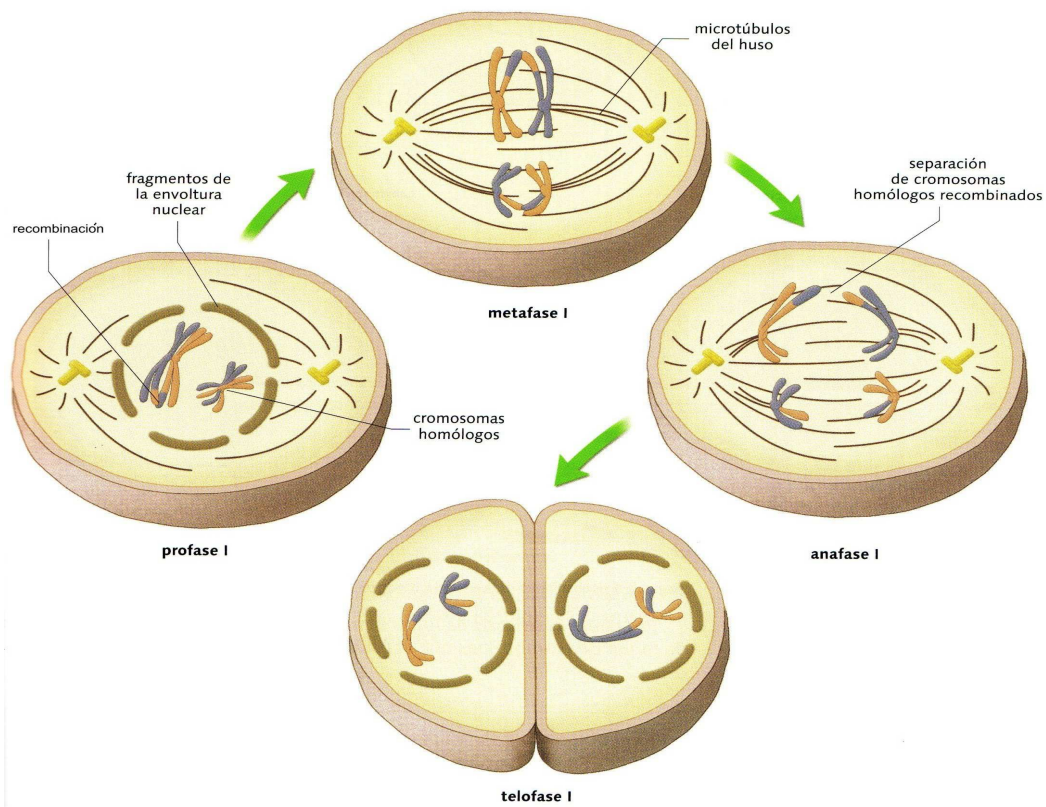
Los filamentos tractores del huso se van acortando. Se produce la rotura de los quiasmas, recogen los cromosomas por los centrómeros y los cromosomas homólogos se separan, y se

desplazan a polos opuestos. No se separan $2n$ cromátidas hermanas como ocurría en la anafase mitótica, sino n cromosomas homólogos, cada uno de ellos con sus dos cromátidas. La distribución al azar de los homólogos es una fuente de variabilidad.

Cada cromosoma lleva sus dos cromátidas y, si ha habido sobrecruzamiento, llevarán una cromátida pura y otra mixta. Al final, la mitad del total de cromosomas (de cada pareja, uno) se situarán en un polo y, la otra mitad en el otro.

TELOFASE I

Los cromosomas ya han llegado a los polos, se regenera la envoltura nuclear y desaparecen las fibras del huso. Los cromosomas experimentan una ligera descondensación y por lo general tiene lugar la citocinesis. Hay que indicar que en la mayoría de los casos esta fase no existe o es muy breve.



INTERFASE

Es muy variable en cuanto a duración e importancia, incluso puede faltar completamente y, en este caso tras la telofase I se inicia una profase II sin interrupción. En cualquier caso y aunque sí se pueda observar una breve interfase entre una división meiótica y la siguiente, nunca se duplica el ADN, de tal manera que en la división II se separarán las cromátidas "hermanas recombinadas". Se trata de interfase sin período S.

SEGUNDA DIVISIÓN:

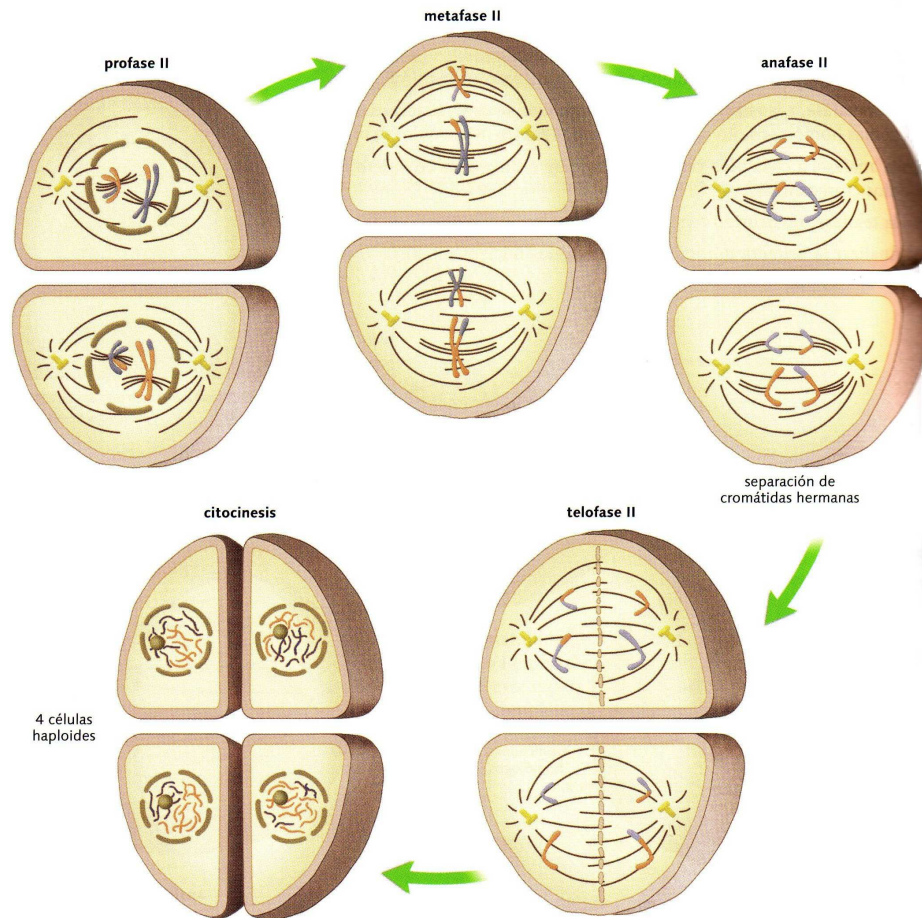
Las fases en que se divide se corresponden con las de una mitosis normal. La diferencia con las otras divisiones estudiadas es que en este caso se separan n cromátidas hermanas recombinadas mientras que en una mitosis normal se separan $2n$ cromátidas hermanas.

En la **Profase II** desaparecen las membranas nucleares (si las hay) y se forman dos nuevos husos.

En **Metafase II** los n cromosomas (con dos cromátidas cada uno) se disponen en la placa ecuatorial.

En la **Anafase II** las cromátidas se separan y cada una emigra a un polo distinto.

En **Telofase II** una vez que las cromátidas (n cromátidas) han llegado a los polos, desaparecen los husos, se forman las envolturas nucleares y se produce la citocinesis (similar a la que ocurre en la Mitosis).



Al final del proceso meiótico, se habrán obtenido cuatro células haploides y además se ha producido intercambio de material cromosómico.

4.6. DIFERENCIAS ENTRE LA MITOSIS Y LA MEIOSIS

MITOSIS	MEIOSIS
A NIVEL GENÉTICO	
Reparto exacto del material genético	Segregación al azar de los cromosomas homólogos y sobrecruzamiento como fuente de variabilidad genética.
A NIVEL CELULAR	
Como consecuencia de lo anterior se forman células genéticamente iguales (clones)	Reducción del juego de cromosomas a la mitad exacta de los cromosomas homólogos
A NIVEL DE ORGANISMO	
Se da este tipo de división en organismos unicelulares con reproducción asexual y en pluricelulares para el desarrollo, crecimiento y reparación de tejidos.	En la aparición de las células sexuales. Formación de los gametos para que sea posible la fecundación y el origen de un nuevo ser.

DIFERENCIAS FUNDAMENTALES ENTRE MITOSIS Y MEIOSIS	
MITOSIS	MEIOSIS
<ol style="list-style-type: none"> 1. Tiene lugar una sola división celular, sólo se forman dos células hijas. 2. En profase mitótica no ocurre apareamiento entre homólogos. 3. En metafase se forma una placa metafásica sencilla. 4. En anafase se separan cromátidas hermanas (cromosomas hijos para las células resultantes). Se divide el centrómero. 	<ol style="list-style-type: none"> 1. Tienen lugar dos divisiones sucesivas, por cada célula madre se forman cuatro células hijas (primera división, reduccional; segunda división, mitótica). 2. En profase I hay apareamiento de homólogos con posible sobrecruzamiento e intercambio génico. 3. En metafase I se forma una placa metafásica doble. 4. En anafase I se separan cromosomas con sus dos cromátidas. No se divide el centrómero.

4.7. CICLOS BIOLÓGICOS

El ciclo biológico de un organismo es el conjunto de etapas por las que pasa dicho organismo desde que nace, hasta que alcanza el estado adulto y se reproduce formando nuevos individuos. En todas las especies que presentan reproducción sexual en algún momento de su ciclo vital se produce la meiosis. Según el momento en el que se produzca se diferencian tres tipos de ciclos biológicos:

Ciclo diplonte

Es propio de aquellas especies en las que los adultos son **diploides** como los **animales**, entre ellos el hombre. La meiosis tiene lugar en el proceso de formación de los gametos o gametogénesis (**meiosis gametogénica**), como consecuencia los gametos serán haploides, y al producirse la fecundación darán un cigoto diploide que al desarrollarse originará un individuo adulto diploide. En este ciclo el individuo adulto es diploide y solo los gametos son haploides.

Ciclo haplonte

Es propio de especies en las que el adulto es **haploide** como algunas **algas** y algunos **hongos**. La meiosis la sufre el cigoto que es diploide (**meiosis zigótica**). En este caso en los adultos haploides por mitosis se formarán los gametos que serán haploides, tras la fecundación se originará el cigoto que será diploide, este cigoto se dividirá por meiosis y dará células haploides que se desarrollarán y darán lugar a adultos haploides

Ciclo diplohaplonte

Es propio de especies que presentan dos tipos de adultos que se suceden alternativamente: uno **diploide (esporofito)** y otro **haploide (gametofito)**. Se da en los **vegetales superiores**. La meiosis tiene lugar al formarse las esporas (**meiosis esporogénica**).

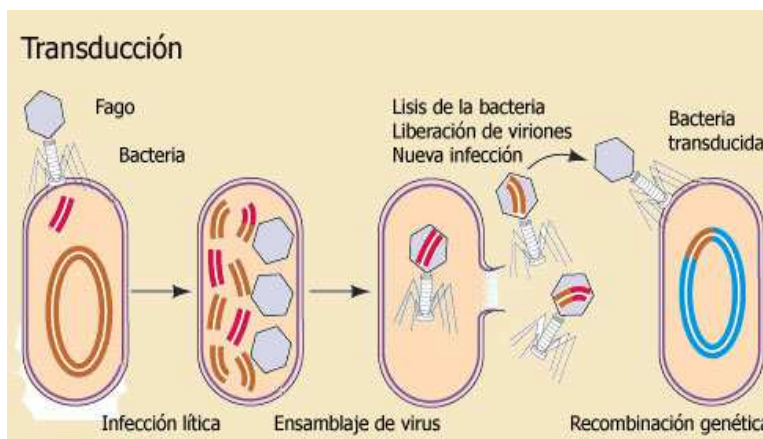
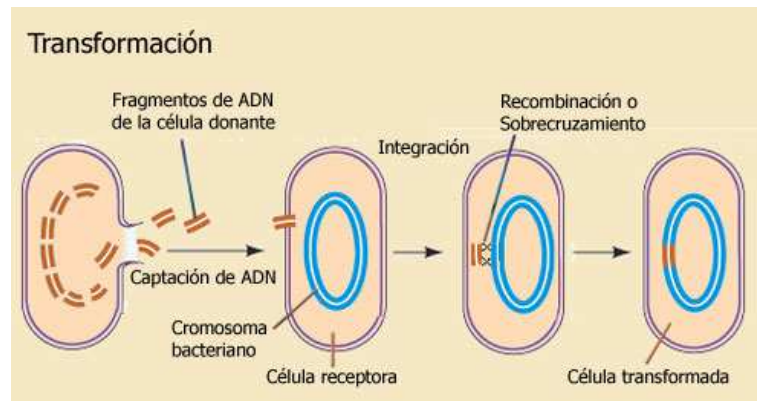
Se parte de una **planta adulta diploide** denominada **esporofito**, en ciertas estructuras de ella llamadas **esporangios**, a partir de células diploides por **meiosis** se forman **esporas haploides**. Estas esporas germinan y dan lugar a un **adulto haploide**, llamado **gametofito**, en él mediante mitosis se forman **gametos haploides**. Tras la fecundación se forma un **zigoto diploide** que dará lugar de nuevo al **esporofito diploide**.

4.8. REPRODUCCIÓN PARASEXUAL EN BACTERIAS

En ocasiones, la célula bacteriana tiene la oportunidad de intercambiar información genética por procesos de recombinación. Estos procesos son la **transformación**, la **transducción** y la **conjugación**. En estos procesos no hay formación de ningún tipo de gametos, por lo que no es reproducción sexual.

Transformación

Fragmentos de ADN que pertenecían a células lisadas (rotas) se introducen en células normales. El ADN fragmentado recombina con el ADN de la célula receptora, provocando cambios en la información genética de ésta.



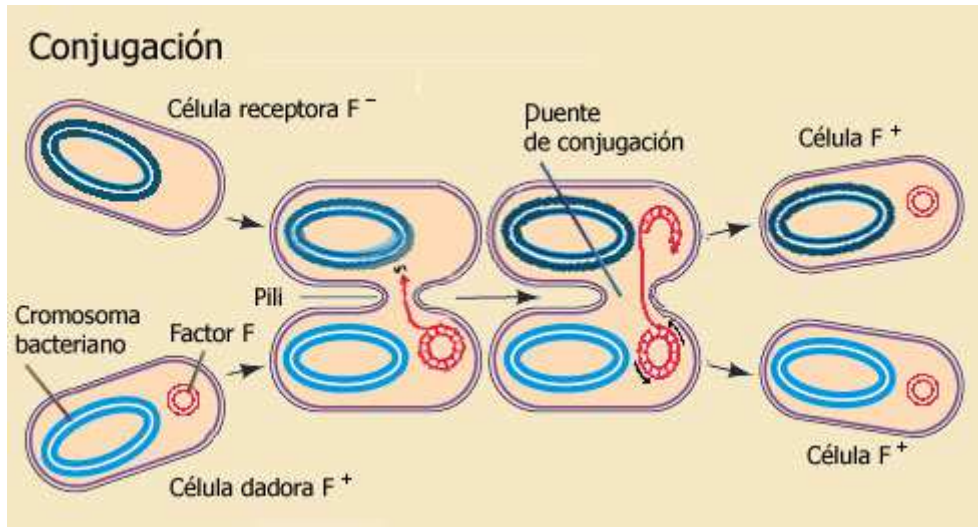
Transducción

Cuando una célula es atacada por un virus bacteriófago, la bacteria genera nuevas copias del ADN vírico. En la fase de ensamblaje se pueden introducir fragmentos de ADN bacteriano en la cápsida del virus. Los nuevos virus ensamblados infectarán nuevas células. Mediante este mecanismo, una célula podrá recibir ADN de otra bacteria e incorporar nueva información.

Conjugación

Este proceso se lleva a cabo si la célula presenta el **plásmido F**, que contiene la información genética para formar **pili**, puentes que sirven de unión citoplásmica entre dos bacterias. La

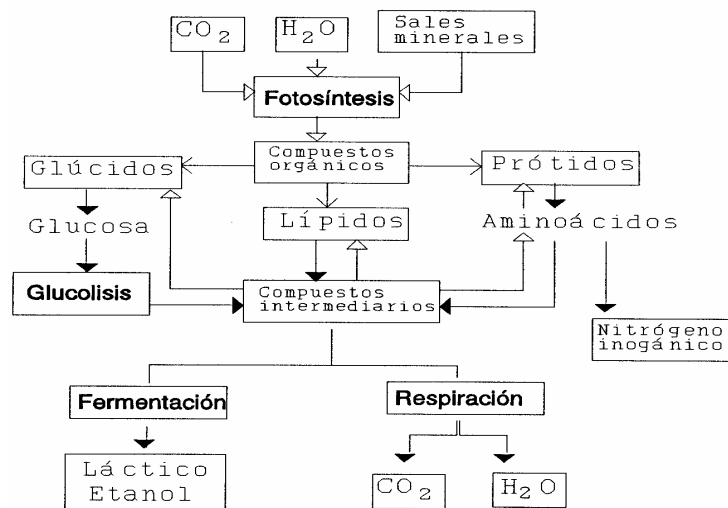
célula que presenta el plásmido se denomina F^+ ; la célula que no lo contiene se llama F^- . La bacteria F^+ (donadora de información) se une a una bacteria F^- (receptora) mediante uno de sus pili. A través de él introduce una hebra del plásmido F, de forma que la bacteria F^- se convierte en bacteria F^+ .



En ocasiones el plásmido se introduce en el anillo del ADN bacteriano. Entonces, la bacteria donadora se denomina **Hfr** (High frequency of recombination). De esta forma la bacteria Hfr puede donar a otras células cualquier gen de su ADN.

5. METABOLISMO CELULAR

La nutrición de las células supone una serie de complejos procesos químicos catalizados por enzimas que tienen como finalidad la obtención de materiales y/o energía. Este conjunto de procesos recibe el nombre de **metabolismo**.



RUTAS METABÓLICAS

En las células se producen una gran cantidad de reacciones metabólicas, éstas no son independientes sino que están asociadas formando las denominadas rutas metabólicas. Por consiguiente una **ruta o vía metabólica** es una secuencia ordenada de reacciones en las que el producto final de una reacción es el sustrato inicial de la siguiente.

En una ruta un sustrato inicial se transforma mediante las distintas reacciones que constituyen la ruta en un producto final, los compuestos intermedios de la ruta se denomina **metabolitos**.

Cada una de las reacciones de una ruta metabólica esta catalizada por un enzima específico. Para aumentar la eficacia de las rutas, las enzimas que participan se asocian y forman complejos multienzimáticos o se sitúan en un mismo compartimento celular.

TIPOS DE PROCESOS METABÓLICOS

Dentro del metabolismo se diferencian dos tipos de procesos: **catabolismo** y **anabolismo**

El catabolismo o fase destructiva.

Es el conjunto de reacciones metabólicas mediante las cuales las moléculas orgánicas más o menos complejas (glúcidos, lípidos etc), que proceden del medio externo o de reservas internas, se degradan total o parcialmente transformándose en otras moléculas más sencillas (CO_2 , H_2O , ac.láctico, amoniaco etc) y liberándose energía en mayor o menor cantidad que se almacena en forma de ATP. Esta energía será utilizada por la célula para realizar sus actividades vitales (transporte activo, contracción muscular, síntesis de moléculas, etc) .

Principales rutas del metabolismo. Las flechas negras indican los procesos catabólicos y las claras los anabólicos.

Las reacciones catabólicas se caracterizan por lo siguiente:

- Son **reacciones degradativas**, mediante ellas compuestos complejos se transforman en otros más sencillos.
- Son **reacciones oxidativas**, mediante las cuales se oxidan los compuestos orgánicos más o menos reducidos, liberándose electrones que son captados por coenzimas oxidados que se reducen.
- Son **reacciones exergónicas** en las que se libera energía que se almacena en forma de ATP.
- Son **procesos convergentes** mediante los cuales a partir de compuestos muy diferentes se obtienen siempre los mismos compuestos (CO_2 , pirúvico, etanol, etc).

El anabolismo o fase constructiva.

Es el conjunto de reacciones metabólicas mediante las cuales a partir de compuestos sencillos (inorgánicos u orgánicos) se sintetizan moléculas más complejas. Mediante estas reacciones se crean nuevos enlaces por lo que se requiere un aporte de energía que provendrá del ATP.

Las moléculas sintetizadas se utilizaran por las células para formar sus componentes celulares y así poder crecer y renovarse o serán almacenadas como reserva para su posterior utilización como fuente de energía.

Las reacciones anabólicas se caracterizan por lo siguiente:

- Son **reacciones de síntesis**, mediante ellas a partir de compuestos sencillos se sintetizan otros más complejos.
- Son **reacciones de reducción**, mediante las cuales compuestos más oxidados se reducen, para ello se necesita electrones que se los ceden los coenzimas reducidos (NADH , FADH_2 etc) que al cederlos se oxidan.
- Son **reacciones endergónicas** que requieren un aporte de energía que procede de la hidrólisis del ATP.
- Son **procesos divergentes** debido a que, a partir de unos pocos compuestos se pueden obtener una gran variedad de productos.

TIPOS METABÓLICOS DE SERES VIVOS

No todos los seres vivos utilizan la misma fuente de carbono y de energía para obtener sus biomoléculas.

- Teniendo en cuenta la fuente de carbono que utilicen podemos distinguir dos tipos de seres:
 - Autótrofos**, utilizan como fuente de carbono el CO₂.
 - Heterótrofos**, utilizan como fuente de carbono los compuestos orgánicos.
- Teniendo en cuenta la fuente de energía que utilicen se diferencian dos grupos:
 - Fotosintéticos**, utilizan como fuente de energía la luz solar.
 - Quimiosintéticos**, utilizan como fuente de energía la que se libera en reacciones químicas oxidativas (exergónicas).
- Según cual sea la fuente de hidrógenos que utilicen pueden ser:
 - Litótrofos**, utilizan como fuente de hidrógenos compuestos inorgánicos, como H₂O, H₂S, etc.
 - Organótrofos**, utilizan como fuente de hidrógenos moléculas orgánicas.
- Según cual sea el aceptor último de los hidrógenos que se liberan en las oxidaciones que ocurren en ellos en las que se desprende energía, pueden ser:
 - Aerobios**, si el aceptor último es el oxígeno
 - Anaerobios**, si el aceptor último es otra sustancia orgánica o inorgánica diferente del oxígeno.

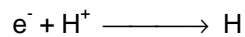
PROCESOS DE OXIDO-REDUCCIÓN EN EL METABOLISMO

Las reacciones metabólicas de los seres vivos **son reacciones de oxidación y reducción o reacciones de oxido-reducción** o también llamadas reacciones **redox**.

En general la **oxidación** consiste en la **perdida de electrones** y la **reducción** en la **ganancia de electrones**.

Para que un compuesto se oxide es necesario que otro se reduzca, es decir la oxidación de un compuesto siempre va acoplada a la reducción de otro.

Frecuentemente la pérdida o ganancia de electrones va acompañada de la pérdida o ganancia de hidrogeniones (H⁺), de forma que el efecto neto es la pérdida o ganancia de hidrógenos puesto que:



Por consiguiente las **oxidaciones son deshidrogenaciones** y las **reducciones son hidrogenaciones**, la mayoría de las oxidaciones y reducciones biológicas son de este tipo.

Las oxidaciones, también se denominan **combustiones** y en ellas se **desprende energía** mientras que en las **reducciones** se requiere un **aporte energético**

Los procesos de oxido-reducción tienen gran importancia en el metabolismo, porque muchas de las **reacciones del catabolismo son oxidaciones** en las que se liberan electrones; mientras que muchas de las **reacciones anabólicas son reducciones** en las que se requieren electrones.

Los electrones son transportados desde las reacciones catabólicas de oxidación en las que se libera, hasta las reacciones anabólicas de reducción en las que se necesitan. Este transporte lo realizan principalmente 3 coenzimas: **NAD⁺, NADP y FAD**. Estos coenzimas no se gastan, ya que actúan únicamente como intermediarios, cuando captan los electrones se reducen y al cederlos se oxidan regenerándose de nuevo.

INTERCAMBIOS DE ENERGÍA EN EL METABOLISMO

En el metabolismo hay procesos en los que se libera energía (**exergónicos**) como los catabólicos y otros en los que se consume (**endergónicos**) como los anabólicos. Estos procesos no tienen por qué ocurrir al mismo tiempo ni en el mismo lugar de la célula. Por lo tanto tiene que existir un mecanismo capaz de almacenar y transporta la energía desde los procesos en los que se libera hasta los procesos en los que se consume. Este mecanismo se basa en la **creación y destrucción de enlaces químicos de alta energía** en los que se acumula (cuando se forman) y se libera (cuando se rompen) gran cantidad de energía.

El **ATP** (adenosín trifosfato) es la molécula que más se utiliza para almacenar y transportar energía de unos procesos metabólicos a otros, aunque no la única existen otros nucleótidos UTP, GTP etc que hacen una función similar.

El ATP almacena la energía en los dos enlaces **éster fosfóricos** que unen entre sí a las moléculas de fosfórico.

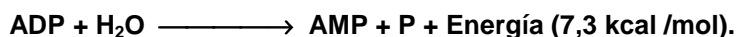
•Utilización de la energía almacenada en el ATP

El ATP se puede hidrolizar espontáneamente y liberar energía, esto permite que se pueda acoplar a procesos desfavorables energéticamente, es decir que no son posibles sin un aporte de energía, como ocurre en los procesos anabólicos o en otros trabajos celulares.

Al hidrolizarse el ATP se rompe el último enlaces éster fosfórico, formándose ADP y liberándose una molécula de fosfórico (**desfosforilación**) y energía



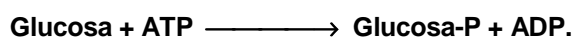
El ADP también puede hidrolizarse rompiéndose el otro enlace éster fosfórico y liberarse energía, aunque el enlace que más se utiliza para almacenar y transportar energía es el que une los fosfatos 2º y 3º.



Por consiguiente la hidrólisis del ATP se produce acoplada a procesos que requieren energía como los anabólicos.



En otros casos el ATP transfiere directamente un grupo fosfato a otra molécula, que se fosforila y adquiere parte de la energía del ATP.



5.1. ANABOLISMO AUTÓTROFO

5.1.1. LA FOTOSÍNTESIS OXIGÉNICA

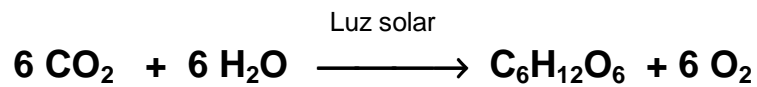
La fotosíntesis puede definirse como un proceso anabólico que se produce en los cloroplastos y en el que la energía luminosa es transformada en energía química que posteriormente será empleada para la fabricación de sustancias orgánicas a partir de sustancias inorgánicas.

PROCESOS QUE SE DAN EN LA FOTOSÍNTESIS

En la fotosíntesis se van a producir los siguientes procesos:

- 1º) Captación por las clorofilas y otros pigmentos fotosintéticos de la energía luminosa y su transformación en energía química contenida en el ATP.
- 2º) Obtención de electrones a partir del agua. Estos electrones, convenientemente activados por la energía luminosa servirán para reducir NADP^+ .
- 3º) Incorporación del carbono del CO_2 a las cadenas carbonadas.
- 4º) Reducción por el NADPH del carbono incorporado y síntesis de compuestos orgánicos.
- 5º) Reducción de otras sustancias inorgánicas (nitratos, nitritos, sulfatos, etc.) para su incorporación a las cadenas carbonadas.

ECUACIÓN GLOBAL DE LA FOTOSÍNTESIS



CONSECUENCIAS DE LA FOTOSÍNTESIS

Las consecuencias de la fotosíntesis son de gran importancia para los seres vivos. Así:

1ª) Todos o casi todos los seres vivos dependen, directa o indirectamente, de la fotosíntesis para la obtención de sustancias orgánicas y energía.

2ª) A partir de la fotosíntesis se obtiene O_2 . Este oxígeno, formado por los seres vivos, transformó la primitiva atmósfera de la Tierra e hizo posible la existencia de los organismos heterótrofos aeróbicos.

FASES DE LA FOTOSÍNTESIS

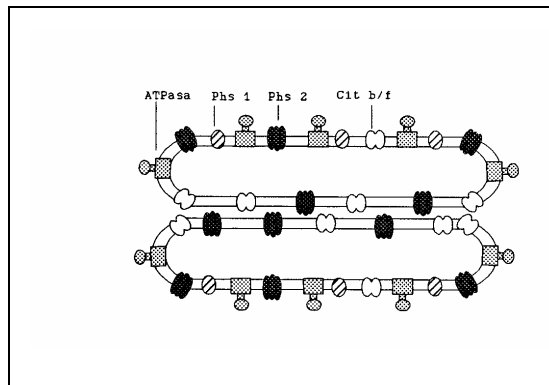
La fotosíntesis es un proceso muy complejo. Se ha demostrado que sólo una parte requiere energía luminosa, a esta parte se le llama **fase luminosa**; mientras que la síntesis de compuestos orgánicos no necesita la luz de una manera directa, es la **fase oscura**. Es de destacar que la fase oscura, a pesar de su nombre, se realiza también durante el día, pues precisa el ATP y el NADPH que se obtienen en la fase luminosa.

FASE LUMINOSA

Se realiza en los tilacoides. Consiste en un transporte de electrones, desencadenado por fotones, con síntesis de ATP y de $\text{NADPH} + \text{H}^+$.

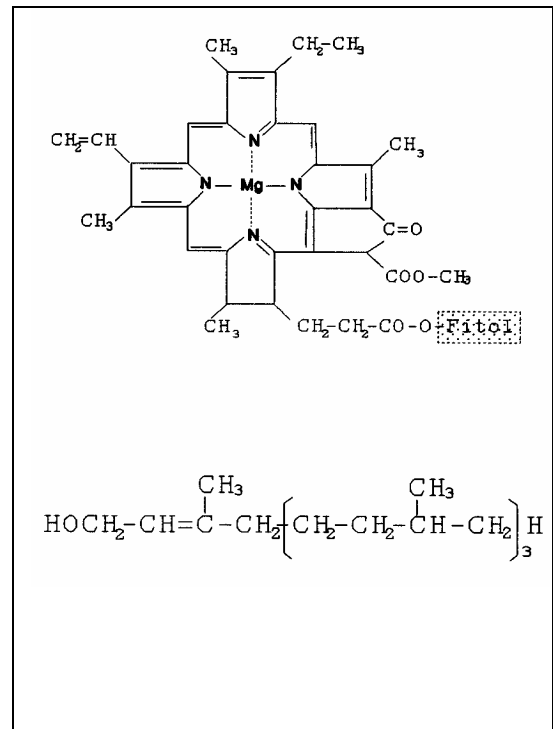
ESTRUCTURA DE LOS TILACOIDES

Los tilacoides tienen una estructura de doble capa o membrana unitaria. Integradas en la doble capa lipídica se encuentran determinadas sustancias de gran importancia en el proceso de la fotosíntesis y en particular los **fotosistemas I y II**.



Cada fotosistema contiene carotenos, clorofilas y proteínas. Estas moléculas captan la energía luminosa y la ceden a las moléculas vecinas presentes en cada fotosistema hasta que llega a una molécula de clorofila-a denominada **molécula diana**. Los diferentes carotenos y clorofilas captan fotones de unas determinadas longitudes de onda. De esta manera, el conjunto de las moléculas del fotosistema captan gran parte de la energía luminosa incidente, sólo determinadas longitudes de onda son reflejadas y, por lo tanto, no utilizadas. En particular, son reflejadas las radiaciones correspondientes a las longitudes de onda del verde y el amarillo.

En el **fotosistema II** (Phs II) la molécula diana es la **clorofila all** que tiene su máximo de absorción a 680 nm (P 680). Cuando esta clorofila capta un fotón pasa a un estado *excitado* (**P 680**) y su potencial redox se hace más negativo haciéndose muy reductora. En el **fotosistema I** (Phs I), la molécula diana es la **clorofila al**, cuyo máximo de absorción se encuentra a 700 nm (P 700), que también se *excita* (**P 700**) al captar un fotón.

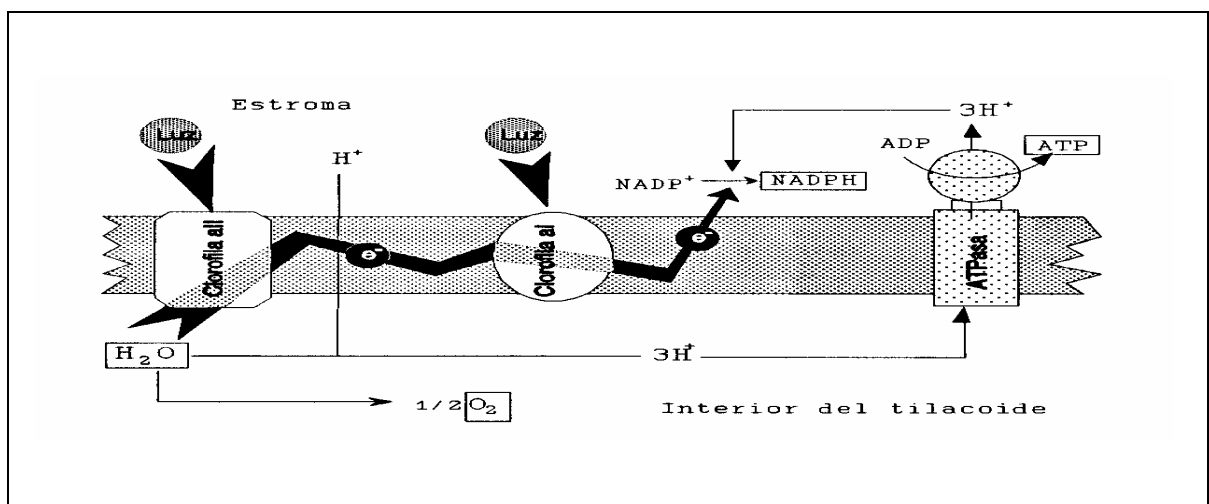


La disminución de los potenciales redox permite que se establezca un transporte de electrones. Estos pueden seguir dos vías:

- La fotofosforilación acíclica
- La fotofosforilación cíclica

A) LA FOTOFOSFORILACIÓN ACÍCLICA

La luz va a desencadenar un transporte de electrones a través de los tilacoides con producción de NADPH y ATP. Participan los dos fotosistemas y los electrones serán aportados por el agua.



En esta vía se pueden distinguir los siguientes procesos:

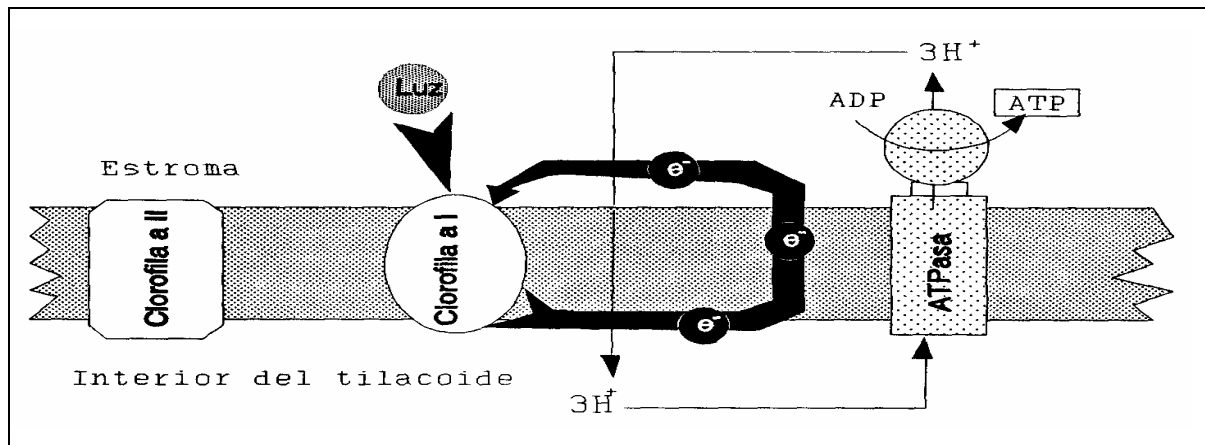
- En el estroma se produce la reducción del NADP^+ , transformándose en $\text{NADPH} + \text{H}^+$ al aceptar dos electrones y dos protones del medio, procedentes de la cadena de electrones.

- Fotólisis del agua y producción de O_2 : la clorofila-aII recupera los electrones perdidos al producirse la lisis del agua:

$$H_2O \longrightarrow 2H^+ + 2e^- + \frac{1}{2} O_2$$
- Obtención de energía; el transporte de electrones ha bombeado protones al interior del tilacoide, además la lisis del agua ha producido protones. Los protones salen al estroma a través de las ATPasas, llevando asociada la síntesis de ATP.
- Se obtiene 1 $NADPH+H^+$, 1 ATP Y $\frac{1}{2} O_2$.

B) LA FOTOFOSFORILACIÓN CÍCLICA

Participa exclusivamente el fotosistema I. En esta vía la luz va a desencadenar un transporte de electrones a través de los tilacoides con producción sólo de ATP.



- Los electrones que salen de la clorofila-aI retorna a la misma, con lo que no se produce $NADPH+H^+$ ni se necesita agua (tampoco libera O_2).
- Se forma ATP.

C) REGULACIÓN DE AMBOS PROCESOS

En el cloroplasto se emplean ambos procesos indistintamente en todo momento. El que se emplee uno más que otro va a depender de las necesidades de la célula o lo que en realidad es lo mismo, de la presencia o ausencia de los substratos y de los productos que se generan. Así, si consume mucho $NADPH+H^+$ en la síntesis de sustancias orgánicas, habrá mucho $NADP^+$, y será éste el que capte los electrones produciéndose la fotofosforilación acíclica. Si en el tilacoide hay mucho ADP y P_i y no hay $NADP^+$, entonces se dará la fotofosforilación cíclica. Será el consumo por la planta de ATP y de $NADPH+H^+$, o, lo que es lo mismo, la existencia de los substratos ADP y $NADP^+$, la que determinará uno u otro proceso.

FASE OSCURA o CICLO DE CALVIN

En el estroma de los cloroplastos, y como consecuencia de la fase luminosa, se van a obtener grandes cantidades de ATP y $NADPH+H^+$, metabolitos que se van a utilizar en la síntesis de compuestos orgánicos. Esta fase recibe el nombre de **fase oscura** porque en ella no se necesita directamente la luz, sino únicamente las sustancias que se producen en la fase luminosa.

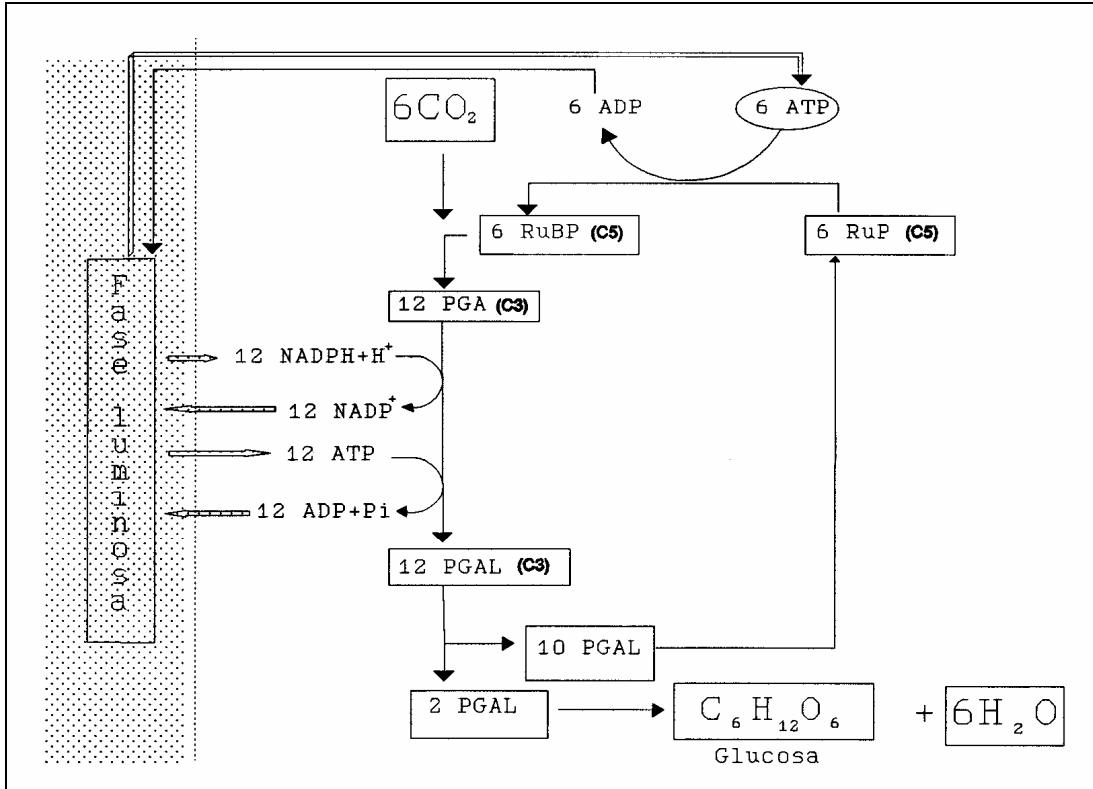
Durante la fase oscura se dan, fundamentalmente, dos procesos distintos:

- Incorporación del CO_2 a las cadenas carbonadas y su reducción: Ciclo de Calvin propiamente dicho.

- Reducción de los nitratos y de otras sustancias inorgánicas, base de la síntesis de los aminoácidos y de otros compuestos orgánicos.

DESCRIPCIÓN DEL CICLO DE CALVIN

Se consumen seis moléculas de CO₂, así como 18 de ATP y 12 de NADPH+H⁺, produciéndose una molécula de glucosa y seis de agua.



REDUCCIÓN DE NITRATOS Y SULFATOS

Las triosas obtenidas de la reducción del CO_2 pueden originar cualquier tipo de molécula orgánica mediante rutas metabólicas adecuadas. Pero algunas de ellas, como los aminoácidos, necesitan incorporar amoníaco (NH_3) o grupos tiol ($-\text{SH}$).

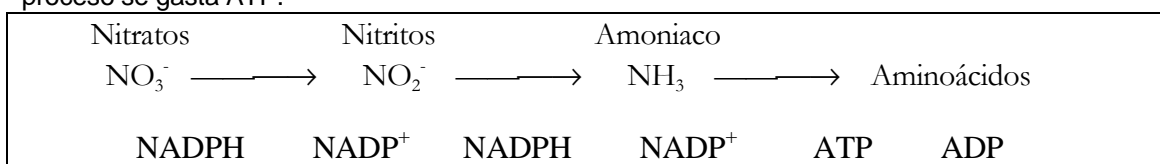
En condiciones naturales, el nitrógeno está a disposición de las plantas en forma de nitratos (NO_3^-) y el azufre se encuentra como sulfatos (SO_4^{2-}). Estas formas oxidadas tienen que ser reducidas para su incorporación a las moléculas orgánicas.

• **La reducción del nitrato en el cloroplasto** se realiza en dos etapas en las que se consumen NADPH y ATP procedentes de la fase luminosa.

-En la primera se produce la **reducción de nitratos a nitritos** con consumo de NADPH.

-En la segunda los **nitritos son reducidos a NH_3** .

El amoníaco se incorpora a los esqueletos carbonados para formar los aminoácidos, en este proceso se gasta ATP.

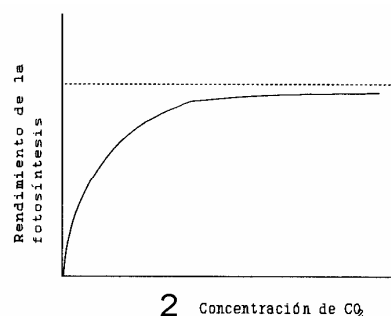
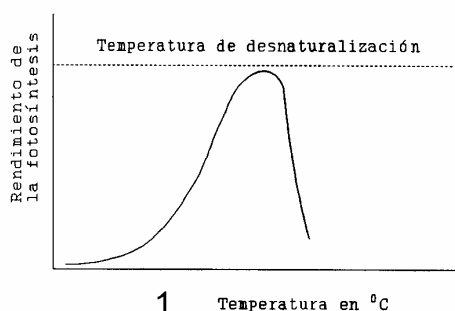


• En los cloroplastos se **reducen igualmente sulfatos** a grupos tiol ($-\text{SH}$) que son incorporados al esqueleto carbonado para formar el aminoácido cisteína. La reducción del sulfato requiere ATP y NADPH que son proporcionados por la fase luminosa.

FACTORES QUE INFLUYEN EN LA FOTOSÍNTESIS

La Intensidad y longitud de onda de la luz. Ya sabemos que los carotenos y las clorofilas de los fotosistemas absorben fotones de una determinada longitud de onda. Por lo tanto, si se ilumina una planta con luz de longitud de onda inadecuada o con una intensidad insuficiente, la fotosíntesis no podrá realizarse y la planta no se desarrollará.

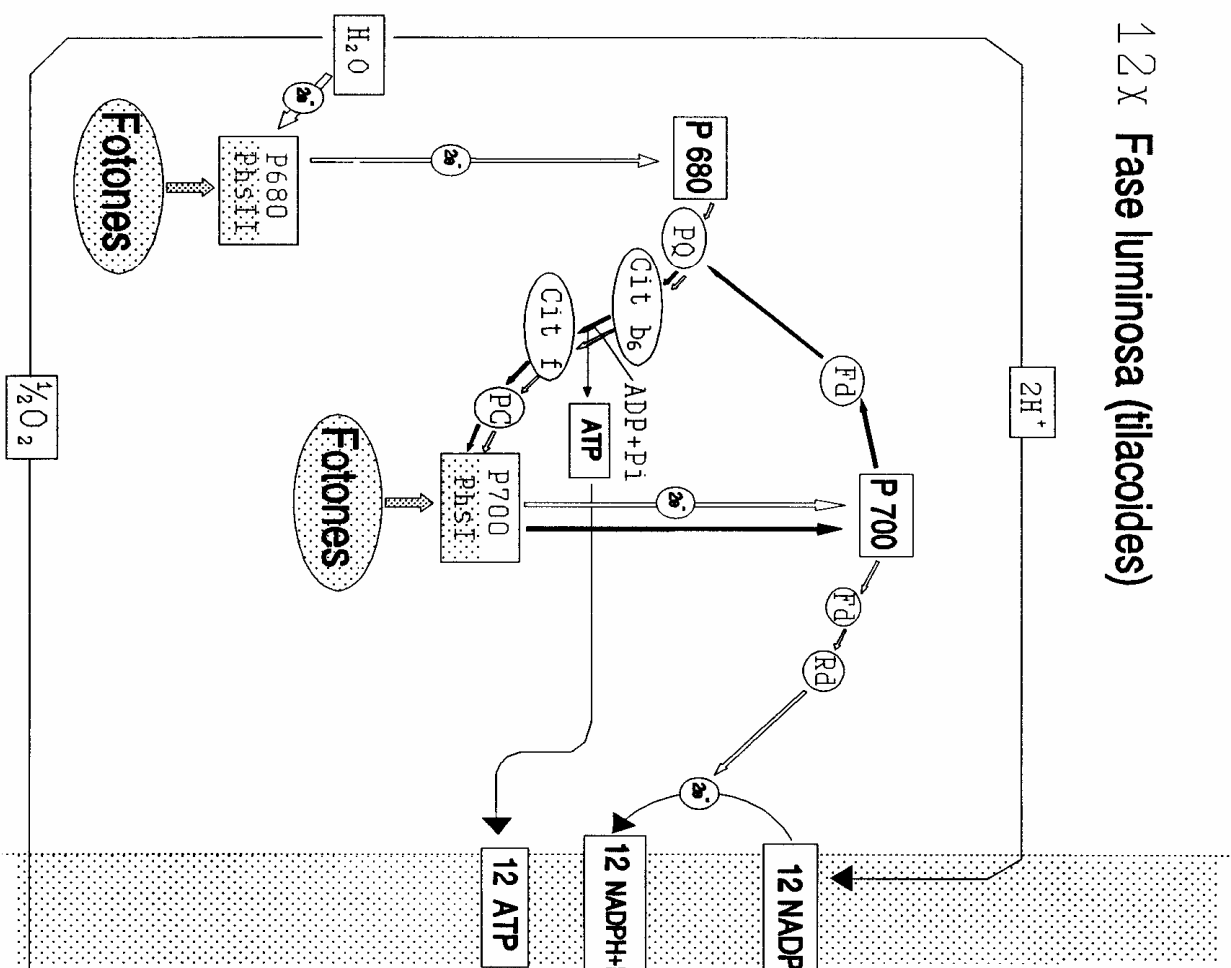
Temperatura. La fotosíntesis, como todo proceso químico, está influenciada por la temperatura, ya que por cada 10°C de aumento de temperatura, la velocidad se duplica. Ahora bien, un aumento excesivo de la temperatura desnaturará las enzimas que catalizan el proceso y se producirá un descenso del rendimiento fotosintético.



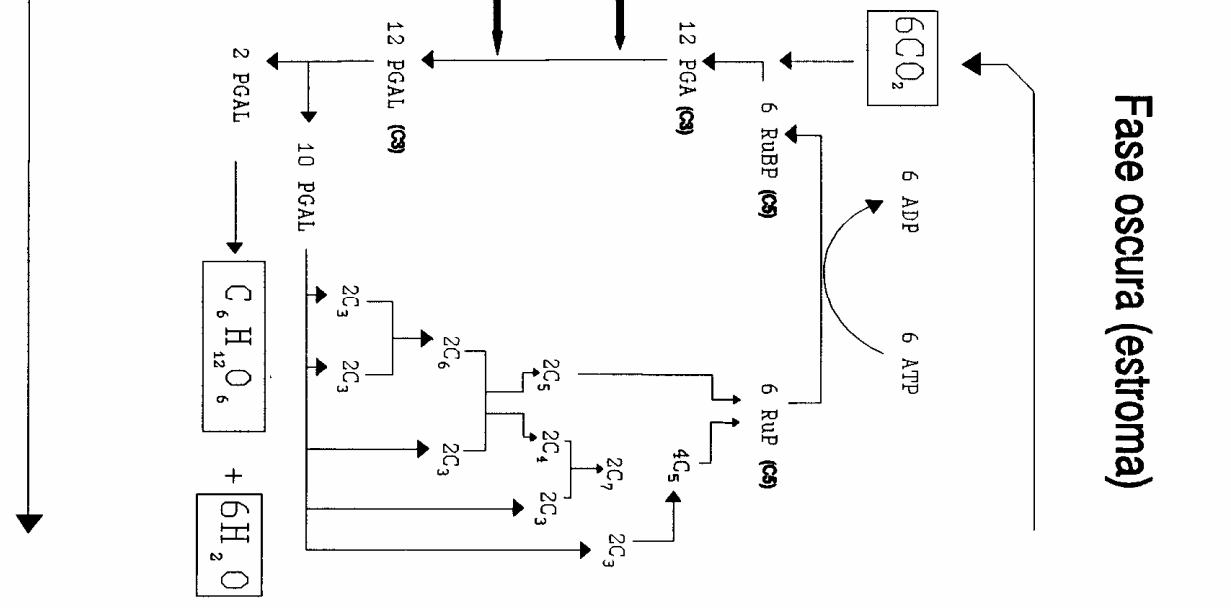
Concentración de CO_2 . Si el resto de los factores se mantiene constante, un aumento en la cantidad de CO_2 existente aumentará el rendimiento de la fotosíntesis hasta llegar a un valor máximo por encima del cual se estabilizará.

Concentración de O_2 . Un aumento en la concentración de O_2 inhibe la fotosíntesis, ya que el oxígeno inhibe la enzima que incorpora el CO_2 a la Ribulosa-1-5-difosfato (**RuBP**). Este proceso se conoce como **fotorrespiración**.

12X Fase luminosa (tilacooides)



Fase oscura (estroma)



5.1.2. QUIMIOSÍNTESIS

La quimiosíntesis es también una forma de nutrición autótrofa en la que, a diferencia de la fotosíntesis, la energía y los electrones (ATP y NADPH) necesarios para los procesos de anabolismo van a proceder de la oxidación de sustancias inorgánicas.

Se trata de una forma de nutrición típicamente bacteriana, en la que las diferentes especies se han especializado en la oxidación de distintos substratos. Según el substrato oxidado tendremos:

a) Bacterias nitrosificantes. Como las del género *Nitrosomonas* que obtienen energía en forma de ATP y coenzimas reducidas por medio de la oxidación de sales amoniacales (NH_4^+) presentes en los excrementos y en la materia orgánica en descomposición.

b) Bacterias nitrificantes. Como las del género *Nitrobacter* que oxidan los nitritos (NO_2^-) a nitratos (NO_3^-).

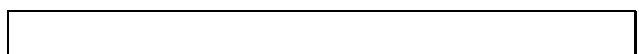
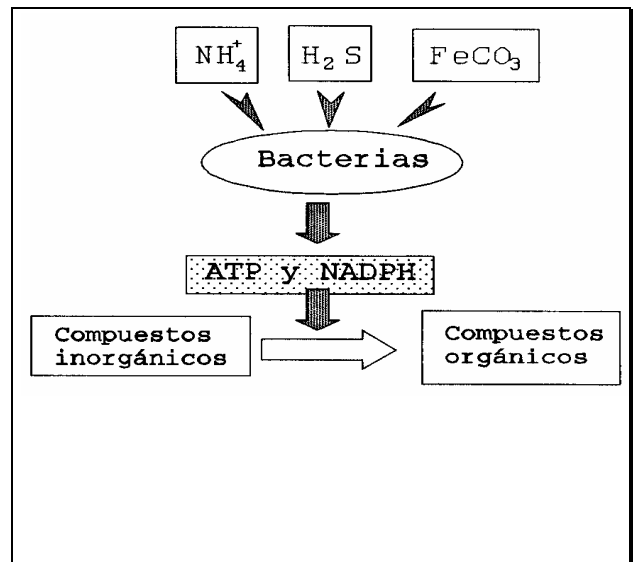
Entre las bacterias nitrosificantes y las nitrificantes, el nitrógeno incorporado en los compuestos orgánicos es transformado de nuevo en nitrógeno contenido en compuestos inorgánicos que van a parar a los suelos o las aguas. De aquí podrá ser absorbido nuevamente por las plantas, cerrándose así el ciclo del nitrógeno en la naturaleza.

c) Bacterias del azufre incoloras. Estas bacterias oxidan los sulfuros a azufre y el azufre a sulfitos o a sulfatos.

d) Bacterias del hierro. Oxidan los compuestos ferrosos a férricos.

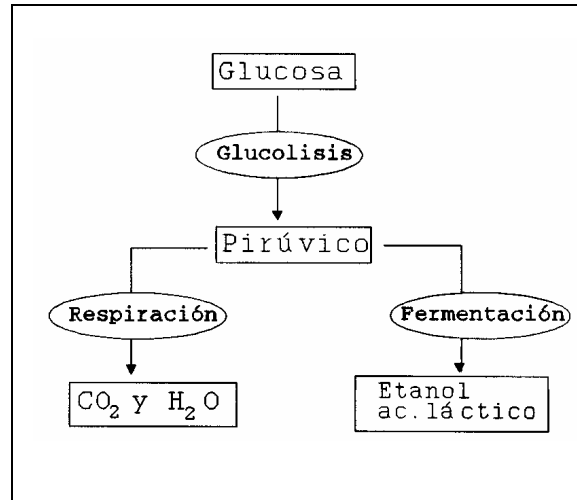
Estos dos últimos tipos de bacterias se encuentran, sobre todo, en los yacimientos de azufre y hierro de origen volcánico y en particular en los llamados *humeros negros*.

Es de destacar, que las bacterias quimiosintéticas son los únicos seres vivos no dependientes, ni directa ni indirectamente, de la luz solar.



5.2. CATABOLISMO

Los organismos autótrofos fijan la energía solar en forma de energía química contenida en los compuestos orgánicos, glucosa, en particular. Esta energía, convenientemente liberada, será utilizada posteriormente por las partes de la planta que no tienen cloroplastos, como suele ser el caso de las raíces y tallos no verdes, o por toda la planta cuando falta la energía solar. Es también esta energía la que permite la vida de los organismos heterótrofos. La **respiración celular** y las **fermentaciones** son las vías catabólicas más corrientes para la obtención de la energía contenida en las sustancias orgánicas. Ambas vías, no obstante, tienen una primera fase común: la **glucolisis**.

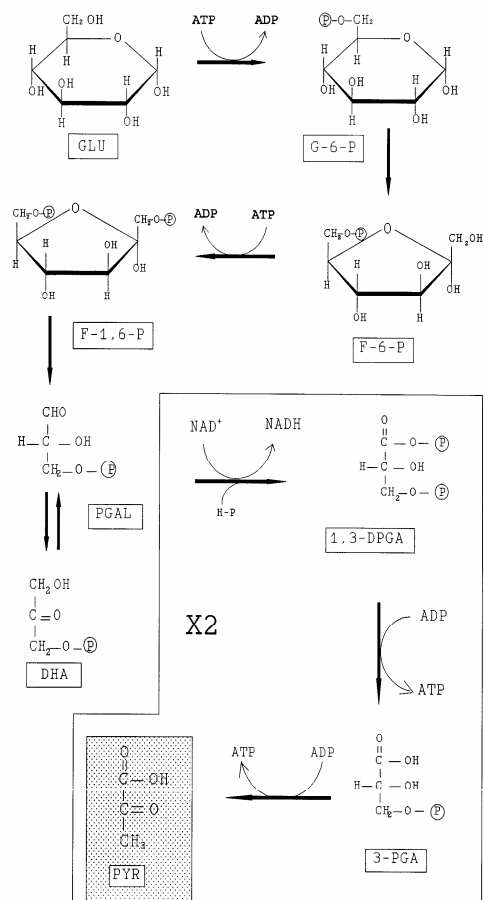


5.2.1. LA GLUCOLISIS

La definiremos como el conjunto de reacciones que degradan la **glucosa (C₆)** transformándola en dos moléculas de **ácido pirúvico (PYR) (C₃)**. Este conjunto de reacciones se realiza en el hialoplasma de la célula. Es un proceso anaerobio, que no necesita oxígeno, y en el que por cada molécula de **glucosa (GLU)** se obtienen **2ATP** y **2NADH+H⁺**.

CARACTERÍSTICAS Y SIGNIFICADO BIOLÓGICO DE LA GLUCOLISIS

- Se trata de una degradación **parcial** de la glucosa.
- Es un proceso anaerobio que permite la obtención de energía a partir de los compuestos orgánicos en ausencia de oxígeno.
- La cantidad de energía obtenida por mol de glucosa es escasa (2 ATP).
- La glucólisis fue, probablemente, uno de los primeros mecanismos para la obtención de energía a partir de sustancias orgánicas en la primitiva atmósfera sin oxígeno de la Tierra.



VÍAS DEL CATABOLISMO DEL PIRÚVICO

Para evitar que la glucólisis se detenga por un exceso de ácido pirúvico (**PYR**) y $\text{NADH}+\text{H}^+$ o por falta de NAD^+ , se necesitan otras vías que eliminen los productos obtenidos y recuperen los substratos imprescindibles. Esto va a poder realizarse de dos maneras:

1ª) **Respiración aerobia** (catabolismo aerobio). Cuando hay oxígeno, el pirúvico es degradado completamente obteniéndose dióxido de carbono (CO_2). El $\text{NADH}+\text{H}^+$ y otras coenzimas reductoras obtenidas son oxidadas y los electrones transportados hacia el **oxígeno (O_2)**, recuperándose el NAD^+ y obteniéndose H_2O . Este proceso se realiza en los eucariotas en las mitocondrias.

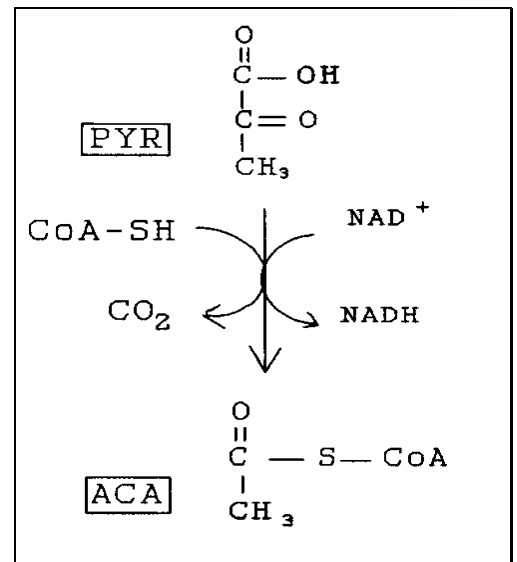
2ª) **Fermentación** (Catabolismo anaeróbico). Cuando no hay **oxígeno** el **ácido pirúvico** se transforma de diferentes maneras sin degradarse por completo a CO_2 y H_2O . Este proceso tiene como objetivo la recuperación del NAD^+ . En los eucariotas se realiza en el hialoplasma.

5.2.2. EL CATABOLISMO AERÓBICO (RESPIRACIÓN AEROBIA)

DESCARBOXILACIÓN OXIDATIVA DEL ÁCIDO PIRÚVICO

En condiciones aeróbicas el **ácido pirúvico (PYR)** obtenido en la glucólisis y en otros procesos catabólicos atraviesa la membrana de la mitocondria y en la matriz mitocondrial va a sufrir un proceso químico por el cual se pierde una molécula de CO_2 y se sintetiza una de $\text{NADH}+\text{H}^+$, formándose una molécula de **acetil-coenzima A (ACA)**.

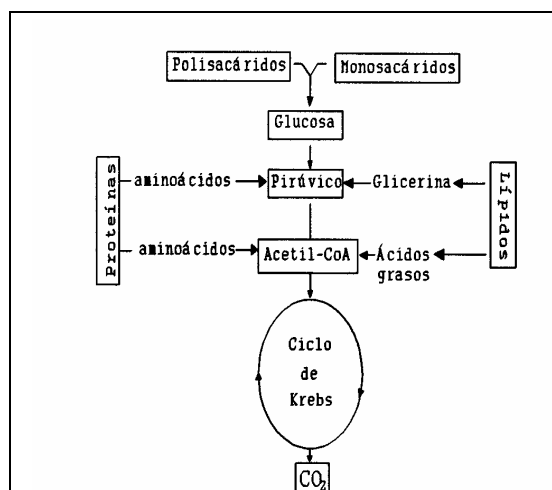
Como vemos, se van a formar **2** nuevas moléculas de $\text{NADH}+\text{H}^+$ por cada molécula de **glucosa (GLU)** y, al mismo tiempo, se originan las primeras 2 moléculas de CO_2 .



EL CICLO DEL CÍTRICO O CICLO DE KREBS

Krebs (1938), denominó **ciclo del ácido cítrico (citrato)**, y hoy se conoce también como **ciclo de Krebs**, a la ruta metabólica a través de la cual el ácido acético unido a la coenzima-A va a completar su oxidación en la matriz mitocondrial.

Este ciclo, no sólo va a ser la última etapa de la degradación de los azúcares, otros compuestos orgánicos (los ácidos grasos y determinados aminoácidos) van a ser también degradados a **acetil-CoA (ACA)** e integrados en el **ciclo de Krebs**. El **ciclo de Krebs** es, por lo tanto, la vía fundamental para la degradación de la mayoría de los compuestos orgánicos y para la obtención coenzimas reductoras. Es la vía más importante para el **catabolismo** de las sustancias orgánicas.



INCORPORACIÓN DE OTRAS SUSTANCIAS

AL CICLO DE KREBS

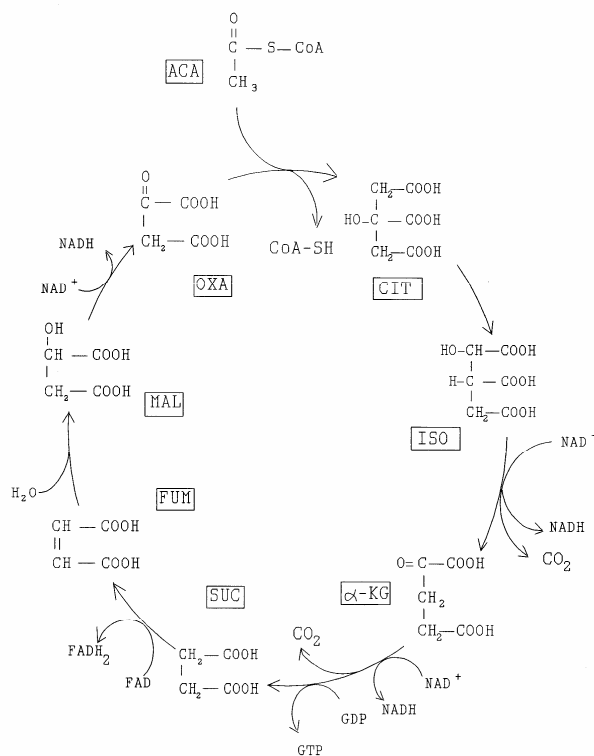
Al ciclo de Krebs van a incorporarse, además de las sustancias resultantes del catabolismo de los glúcidos, otras que provienen del catabolismo de otras las sustancias orgánicas. Así, por ejemplo, los ácidos grasos se degradan en las mitocondrias transformándose en acetil-CoA. Este proceso se realiza en la matriz mitocondrial y recibe el nombre de **β-oxidación**.

MECANISMO DEL CICLO DE KREBS

El **ciclo de Krebs**, como todo proceso cíclico, no tiene más principio o fin que el que nosotros queramos ponerle. Es alimentado continuamente en substratos y continuamente genera productos. Las sustancias intermediarias se recuperan para ser de nuevo integradas en él. Como una rueda girando sin fin, sólo se detendrá si faltan los substratos o si, por exceso de productos, se inhiben las enzimas que participan en él.

En el ciclo de Krebs se consume agua, y se libera CO_2 , mientras se obtiene poder reductor en forma de $\text{NADH}+\text{H}^+$ y FADH_2 .

La cantidad de **ATP** obtenida en la Glucolisis y en el Ciclo de Krebs es más bien escasa. Por el contrario, se van a obtener grandes cantidades de coenzimas reducidas: $\text{NADH}+\text{H}^+$ y FADH_2 que serán oxidadas en la cadena respiratoria.



LA CADENA RESPIRATORIA

Consiste en un transporte de electrones desde las coenzimas reducidas, $\text{NADH}+\text{H}^+$ o FADH_2 , hasta el oxígeno. Este transporte se realiza en la membrana de las crestas mitocondriales.

Es en este proceso donde se obtendrá la mayor parte de la energía contenida en la glucosa y otros compuestos orgánicos, que será almacenada en forma de **ATP**. Al mismo tiempo se recuperarán las coenzimas transportadoras de electrones en su forma oxidada, lo que permitirá la oxidación de nuevas moléculas de glucosa y de otras sustancias orgánicas. Como producto de desecho se obtendrá agua.

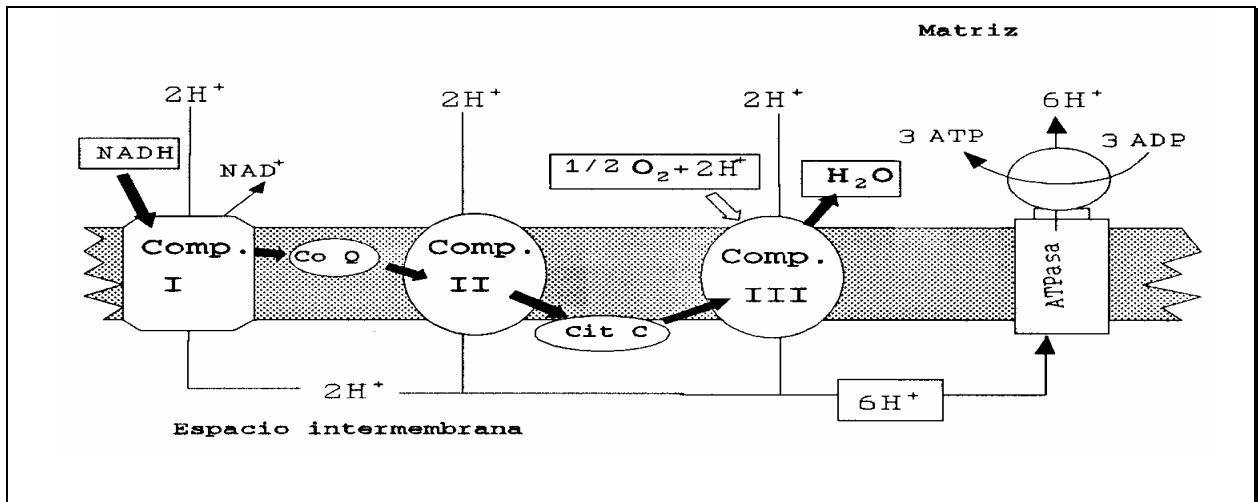
ESTRUCTURA DE LA MEMBRANA DE LAS CRESTAS MITOCONDRIALES

Las crestas mitocondriales tienen la estructura de toda membrana biológica. Empotradas en la doble capa lipídica se encuentran diferentes sustancias transportadoras de electrones. Estas están asociadas formando tres grandes complejos:

- Complejo I (NADH deshidrogenasa).
- Complejo II (Citocromo b-c₁).
- Complejo III (Citocromo oxidasa).

Existen, además, otros transportadores: la coenzima Q (Co-Q), el citocromo c (cit c) y la enzima ATP sintetasa.

MECANISMO DE LA CADENA RESPIRATORIA



- El NADH+H⁺ y el FADH₂ ceden los electrones a los complejos I y II respectivamente.
- El transporte de electrones provoca un bombeo de protones desde la matriz mitocondrial hasta el espacio intermembrana.
- Cada complejo es capaz de bombear dos protones.
- La salida de los protones por la ATPasas permite la síntesis de ATP, a razón de 1 ATP por cada dos protones (3 ATP por cada NADH+H⁺ y 2 ATP por cada FADH₂).
- Los electrones son cedidos finalmente al oxígeno, generándose agua.

$$2\text{H}^+ + \frac{1}{2} \text{O}_2 + 2\text{e}^- \longrightarrow \text{H}_2\text{O}$$

ECUACIÓN GLOBAL DE LA RESPIRACIÓN CELULAR:

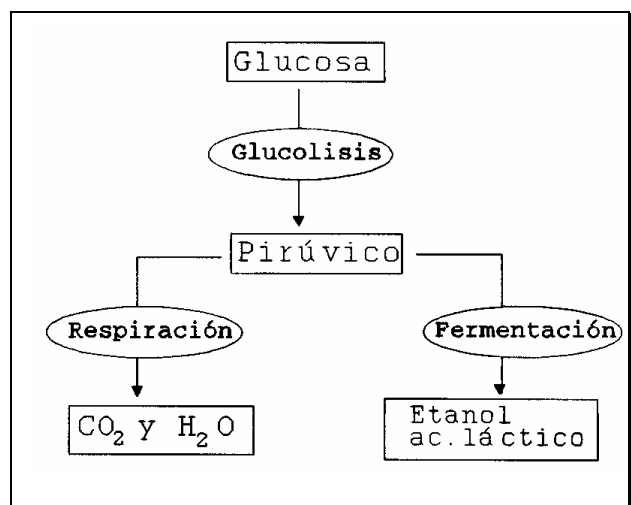
La respiración celular considerada en su conjunto puede resumirse en la siguiente ecuación global:



5.2.3. LAS FERMENTACIONES ANAERÓBICAS

La oxidación del NADH+H⁺ y del FADH₂ en la cadena respiratoria tiene como aceptor final de los electrones al oxígeno. De esta manera, el NAD⁺ se recupera y la glucólisis y el ciclo de Krebs pueden mantenerse.

Si no hay oxígeno, el NADH+H⁺ y el FADH₂ se acumulan y los procesos de obtención de energía se interrumpen. En estas condiciones, condiciones anaerobias o de falta de oxígeno, ciertos microorganismos y, por ejemplo, nuestras células musculares, recuperan las coenzimas oxidadas por diversas vías metabólicas conocidas bajo el nombre de **fermentaciones anaeróbicas**.



Es más, para algunos microorganismos, los **anaerobios estrictos**, las fermentaciones son su única fuente de energía. Se les llama anaerobios estrictos porque no pueden vivir en un medio que contenga oxígeno ya que éste les es letal. Otros, los **anaerobios facultativos**, utilizan estas vías como mecanismo de emergencia durante los períodos en los que no disponen de oxígeno.

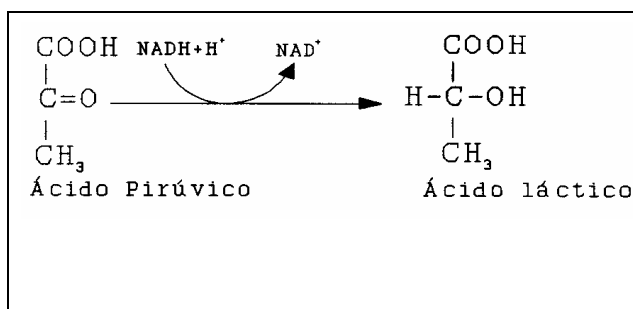
En las fermentaciones, la glucosa no se degrada totalmente a CO_2 y H_2O , sino que se produce una degradación incompleta de la cadena carbonada.

Según el producto obtenido, tendremos las siguientes fermentaciones:

- a) Fermentación láctica.
- b) Fermentación alcohólica.

A) FERMENTACIÓN LÁCTICA

La realizan las bacterias del yogur y, por ejemplo, las células musculares, cuando no reciben un aporte suficiente de oxígeno, lo que sucede cuando se lleva a cabo un ejercicio físico intenso.



En la fermentación láctica, el ácido pirúvico es reducido a ácido láctico por medio del $\text{NADH}+\text{H}^+$. De esta manera el NAD^+ se recupera y pueden ser degradadas nuevas moléculas de la glucosa.

ECUACIÓN GLOBAL DE LA FERMENTACIÓN LÁCTICA:

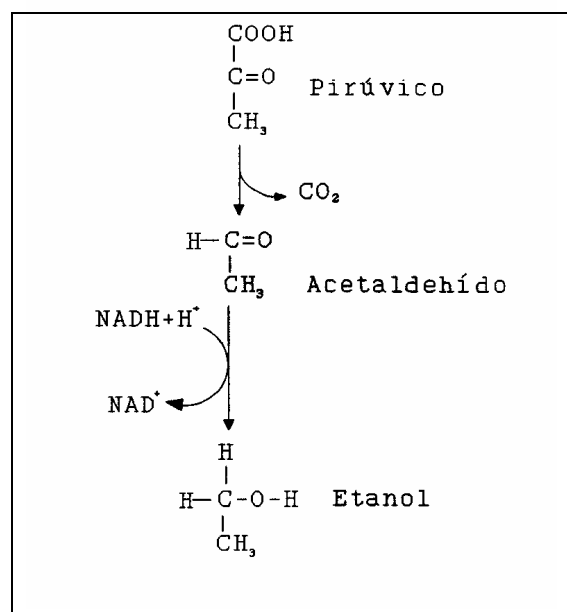
La fermentación láctica puede resumirse en la siguiente ecuación global:



B) FERMENTACIÓN ALCOHÓLICA

En la fermentación alcohólica el ácido pirúvico es transformado en alcohol etílico (etanol).

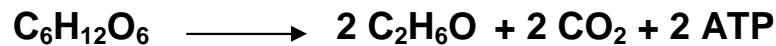
Esta fermentación la realizan, por ejemplo, las levaduras del género *Saccharomyces*. Se trata de un proceso de gran importancia industrial que, dependiendo del tipo de levadura, dará lugar a una gran variedad de bebidas alcohólicas: cerveza, vino, sidra, etc. En la fabricación del pan se le añade a la masa una cierta cantidad de levadura, la fermentación del almidón de la harina hará que el pan sea más esponjoso por las burbujas de CO_2 . En este último caso el alcohol producido desaparece durante el proceso de cocción. La fermentación alcohólica tiene el mismo objetivo que la fermentación láctica: la recuperación del NAD^+ en condiciones anaeróbicas.



En la fermentación alcohólica el ac. pirúvico se descarboxila transformándose en acetaldehído y este es reducido por el NADH a alcohol etílico.

ECUACIÓN GLOBAL DE LA FERMENTACIÓN ALCOHÓLICA:

La fermentación alcohólica puede resumirse en la siguiente ecuación global:



5.2.4. CATABOLISMO DE LOS LÍPIDOS

Las grasas tienen gran valor como combustibles metabólicos, especialmente en las células animales. De hecho la principal reserva energética en los animales son los triglicéridos que se acumulan formando pequeñas gotas inmersas en el citosol, sobre todo en el tejido adiposo, donde los adipositos están especializados en el almacenamiento de grasas.

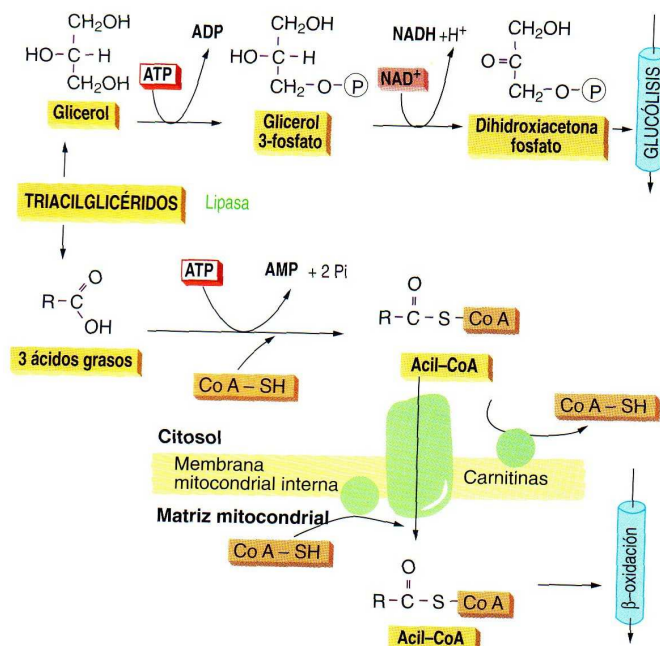
La principal razón por la que los animales almacenan más grasas que glucógeno es que, a igualdad de peso, las grasas proporcionan mucha más energía que el glucógeno. En efecto, por un lado, el rendimiento energético de los lípidos es de 9 kcal/g, mientras que el de los glúcidos es de 4 kcal/g; y por otro lado, los lípidos son hidrofóbicos, mientras que el glucógeno es hidrofílico, con lo que sus gránulos están hidratados y pesan más (supondrían hasta 30 kg para una persona).

En las plantas no suele ser tan importante el incremento de peso, por lo que bulbos y tubérculos almacenan almidón. Pero en el caso de las semillas (que si se deben dispersar) sí supone una ventaja aligerar el peso y por eso muchas especies (ricino, girasol, soja, cacahuete, colza...) almacenan aceites.

DESTINO DEL GLICEROL Y DE LOS ÁCIDOS GRASOS

Los acilglicéridos son hidrolizados por lipasas en ácidos grasos y glicerol. En algunas células esos productos se emplean directamente como combustible (músculo cardíaco), mientras que en otras son liberados al torrente sanguíneo (adipositos). Los ácidos grasos pasan a diversos tejidos para su combustión, mientras que el glicerol suele incorporarse al hígado, para formar glucosa (vía anabólica), si bien también puede seguir la vía de la glucólisis y la respiración celular.

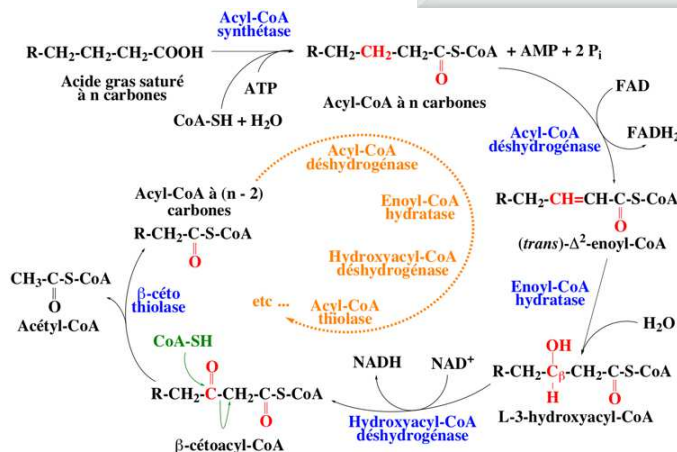
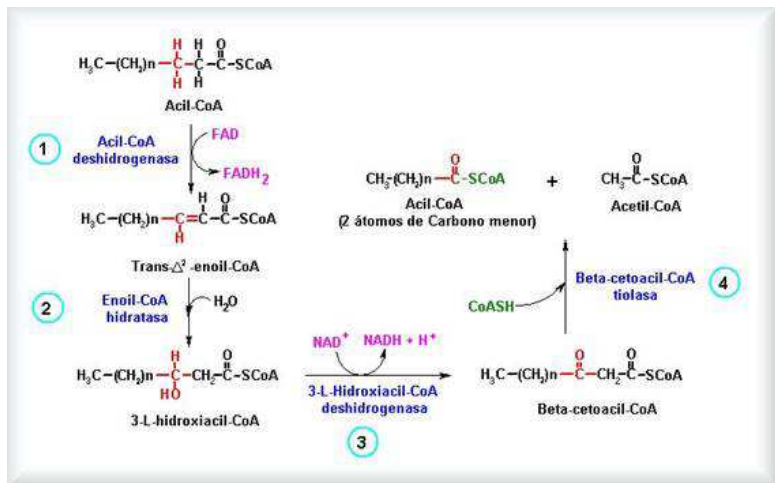
- El glicerol por la vía catabólica, se fosforila a glicerol 3-fosfato, con consumo de 1 ATP, y se reduce a dihidroxicetona fosfato, con formación de NADH+H⁺. La dihidroxicetona ya se incorpora a la glucólisis y sigue la vía de la respiración celular hasta el final.
- Los ácidos grasos deben atravesar la membrana de la mitocondria para degradarse en su interior. Para ello, primero se activan uniéndose al CoA, con consumo de una molécula de ATP, que se rompe a AMP y Pi (lo que equivale al consumo de 2 ATP). A continuación el ácido graso activado (acil-CoA) atraviesa la membrana mitocondrial interna donde será degradado mediante una ruta llamada β -oxidación (o hélice de Lynen).



β-OXIDACIÓN DE LOS ÁCIDO GRASOS

Los ácidos grasos se van oxidando en la matriz mitocondrial, diferenciándose cuatro etapas:

1. Oxidación del acil-CoA, formándose un doble enlace entre los carbonos α y β del ácido graso. En este paso se forma una molécula de FADH₂.
2. Hidratación del doble enlace.
3. Oxidación por deshidrogenación del carbono β, que adquiere un grupo cetónico. En esta reacción se forma NADH + H⁺.
4. Mediante otra molécula de CoA, se separa un acetil-CoA y queda un acil-CoA con dos átomos de carbonos menos que el que inició el ciclo.

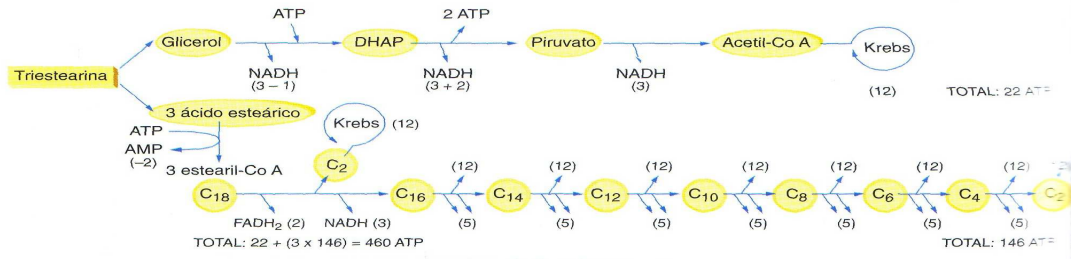


Estos pasos se repiten una y otra vez, liberándose en cada ciclo un acetil-CoA de dos carbonos, hasta la total degradación del ácido graso. Los acetil-CoA siguen la ruta del ciclo de Krebs, y todas las moléculas de NADH y FADH₂ ingresan en la cadena respiratoria produciendo una gran cantidad de ATP por fosforilación oxidativa.

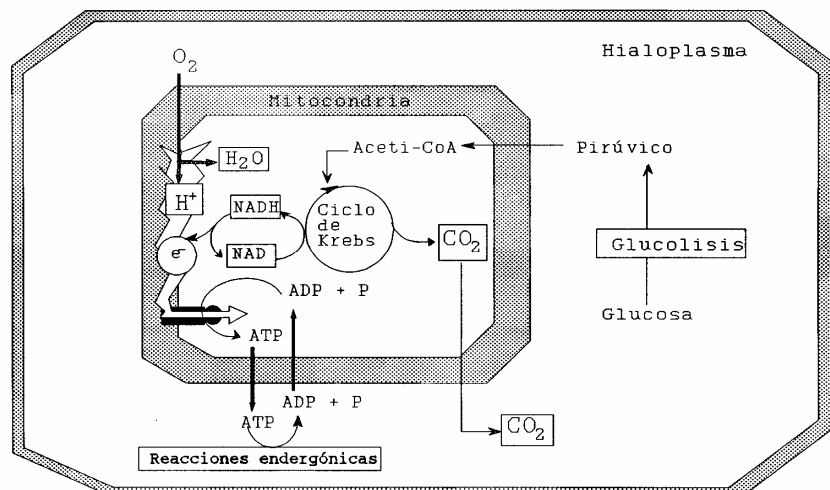
RENDIMIENTO ENERGÉTICO DE LOS LÍPIDOS

La oxidación completa de los lípidos, concretamente de los acilglicéridos, libera una gran cantidad de energía debido a que su cadena hidrocarbonada está muy reducida.

Por ejemplo un triglicérido formado por tres moléculas de ácidos grasos puede llegar a rendir hasta 460 moléculas de ATP.



ESQUEMA SIMPLIFICADO DE LA RESPIRACIÓN CELULAR



ESQUEMA GENERAL DE LA GLUCOLISIS Y DE LAS FERMENTACIONES

