

- BIOLOGÍA 2BAC -

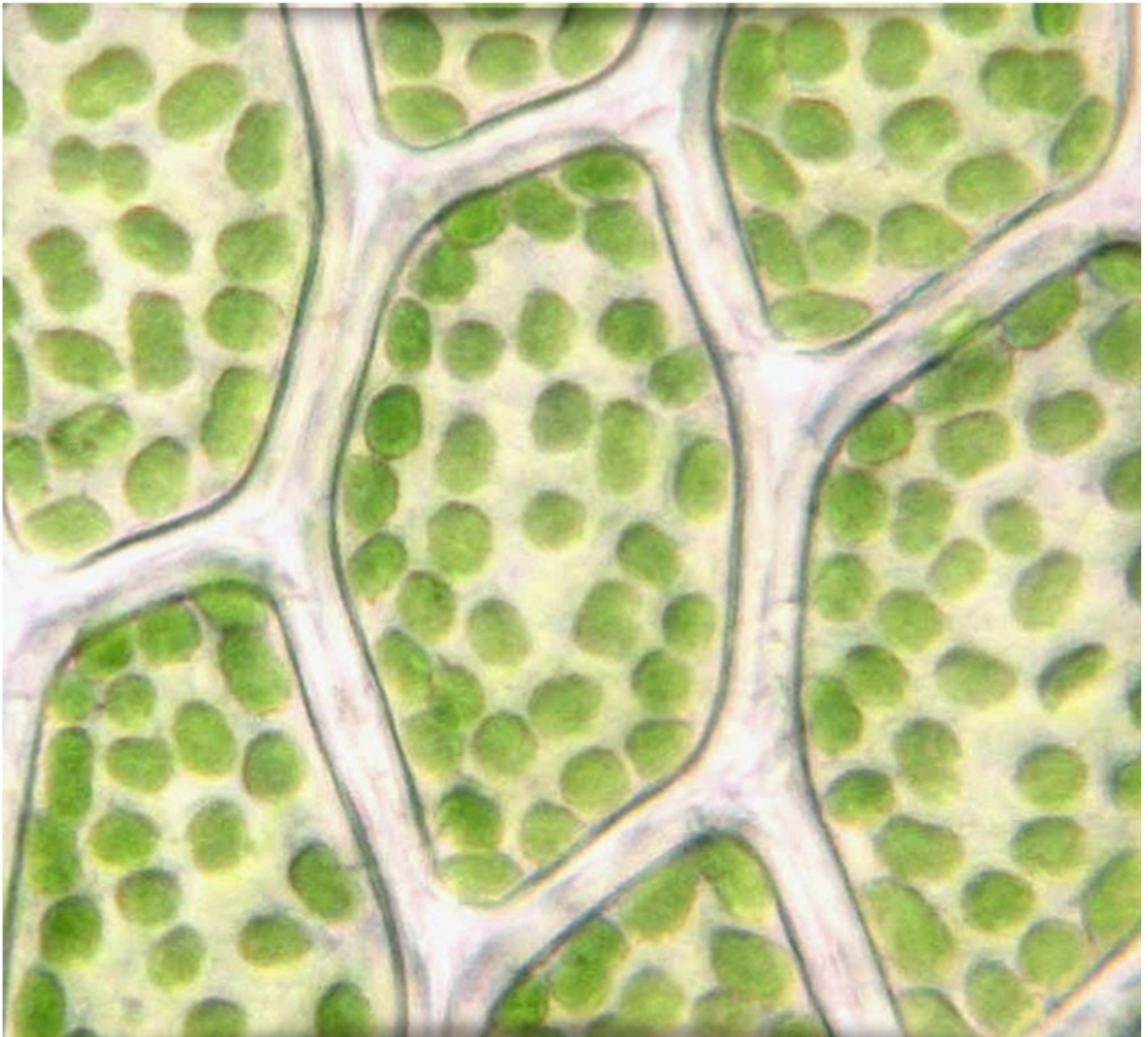


La RuBisCO  
es lo más



# Apuntes

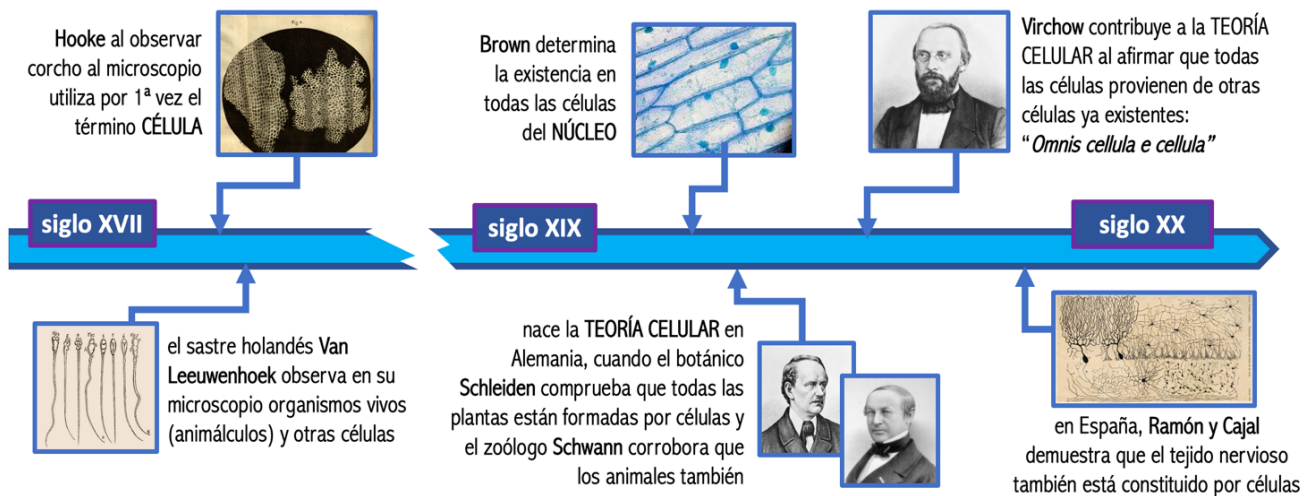
# TEMAS 6-11



**BLOQUE II: ESTRUCTURA Y  
FISIOLOGÍA CELULAR**



# TEMA 6: CÉLULAS PROCARIOTAS Y EUCARIOTAS: EL NÚCLEO



## TEORÍA CELULAR:

- La célula es la **unidad morfológica / estructural** de los seres vivos (todos están formados por una o más células).
- La célula es la **unidad fisiológica / funcional** de los seres vivos (intercambia materia y energía con el medio pues en la célula se producen las reacciones químicas, y es la unidad más pequeña capaz de realizar las funciones vitales).
- La célula es la **unidad reproductiva** (toda célula procede de otra ya existente) y la **unidad genética** de los seres vivos (contiene la información hereditaria para su desarrollo y funcionamiento y es capaz de transmitirla a sus células hijas).

## 1. Forma y tamaño de la CÉLULA:

La **forma** de las células es muy variable, de hecho, algunas células como las amebas o los leucocitos son capaces de cambiar constantemente de forma al emitir prolongaciones citoplasmáticas. Otras, al presentar pared celular rígida, presentan formas muy estables. La forma depende de la edad de la célula (las más jóvenes son más globulares), de si están libres o formando parte de tejidos y, sobre todo, de la función que realizan. Por ello, las células musculares son alargadas para facilitar la contracción, las neuronas presentan dendritas y axón para transmitir el impulso nervioso y las células del epitelio intestinal presentan pliegues para aumentar la superficie de absorción.

El **tamaño** de las células es extremadamente variable. El tamaño medio de una **célula procariota** oscila entre **2-5  $\mu\text{m}$** , mientras que las **células eucariotas** son de media unas 10 veces más grandes (**20-50  $\mu\text{m}$** ). Las hay más pequeñas y más grandes, como el óvulo (100-150  $\mu\text{m}$ ) que es la célula más grande del ser humano. En otras especies, hay células que pueden verse a simple vista como por ejemplo los ovocitos de las aves.

La **relación superficie/volumen** limita el tamaño de las células ya que un tamaño excesivo dificultaría la entrada de suficientes nutrientes y la salida de desechos. Además, el incremento de tamaño celular no va acompañado de un incremento de ADN, por lo que llegado cierto punto, el ADN del núcleo no podría sintetizar suficientes enzimas para controlar las reacciones metabólicas. Es por ello que en las células siempre debe existir una relación adecuada entre el volumen del núcleo y el volumen del citoplasma.

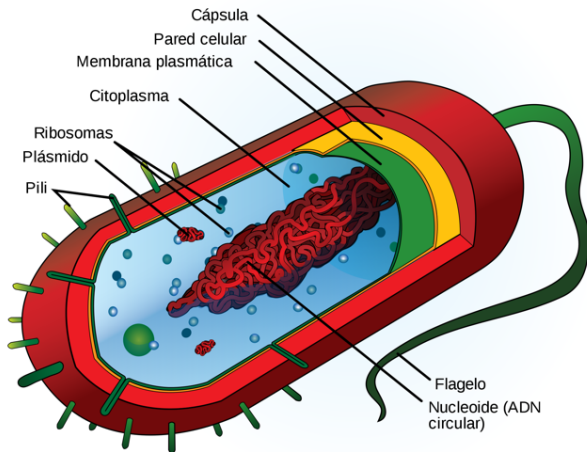
## 2. Tipos de ORGANIZACIÓN CELULAR:

Todas las células, procariotas y eucariotas, presentan estructuras comunes: la **membrana plasmática** (bicapa lipídica que envuelve a la célula y regula el intercambio de sustancias con el exterior), el **citoplasma** (contenido de la célula relleno de una matriz fluida llamada citosol) y el **material genético** (ácidos nucleicos).

	ORGANIZACIÓN PROCARIOTA	ORGANIZACIÓN EUCARIOTA
<b>Tamaño celular más frecuente</b>	2-5 $\mu\text{m}$	20-50 $\mu\text{m}$
<b>Forma de las células</b>	COCOS (esféricos), BACILOS (alargados), VIBRIOS (forma de coma) o ESPIRILOS (hélices)	muy variable
<b>Número de células</b>	unicelulares (una excepción son las colonias de cianobacterias)	unicelulares o pluricelulares
<b>Membrana plasmática</b>	no contienen colesterol	sí contiene colesterol (en animales) o moléculas similares (ESTEROLES).
<b>Pared celular</b>	formada por <b>peptidoglucano</b> (pseudopeptidoglucano en arqueobacterias)	constituida por <b>celulosa</b> en células vegetales y <b>quitina</b> en hongos
<b>Estructuras de locomoción</b>	flagelos formados por <i>flagelina</i> . Pueden poseer <b>fimbrias</b> (+cortas y abundantes) para adherirse a superficies y un <b>pili</b> para intercambiar material genético (conjugación).	cilios y flagelos formados por <b>tubulina</b> . Con <b>axonema 9+2</b> , zona de transición y una base llamada <b>corpúsculo basal o cinetosoma</b> (estructura similar a los centriolos)
<b>Orgánulos membranosos</b>	No (salvo excepciones como los <i>tilacoides</i> de las cianobacterias)	Sí (aparato de Golgi, RER y REL, vacuolas, lisosomas, glioxisomas...)
<b>Tipos de ribosomas</b>	<b>70S</b> : subunidad grande 50S + subunidad pequeña 30S)	<b>80S</b> : subunidad grande 60S + subunidad pequeña 40S
<b>Envoltura nuclear</b>	Ausente. El material genético está en una región llamada <b>NUCLEOIDE</b>	2 membranas nucleares, externa e interna, con presencia de poros
<b>Nucléolo</b>	No aparece	Presente en el núcleo
<b>Tipo de ADN</b>	Normalmente 1 sola molécula circular (cromosoma bacteriano) sin histonas (en arqueobacterias sí que hay). Pueden tener pequeños plásmidos (fragmentos circulares de ADN extracromosómicos).	Varias moléculas lineales de ADN (cromosomas) asociadas a histonas. Forman la cromatina en el interior del núcleo celular que se condensa en cromosomas.
<b>División celular</b>	fisión binaria (bipartición)	mitosis y meiosis
<b>Tipo de ARNm</b>	sin intrones (en arqueobacterias sí) y policistrónico (varias	con intrones (= regiones no codificantes) y exones.

	cadenas polipeptídicas en el mismo ARNm)	Monocistrónico (solo 1 cadena polipeptídica en un mismo ARNm)
<b>Tipo de ARN polimerasa</b>	1 solo tipo en bacterias y varias en arqueobacterias	varias ARN-polimerasas

**\*Otras estructuras propias de las células PROCARIOTAS:**



Algunas bacterias presentan, envolviendo a la pared, una **CÁPSULA BACTERIANA** (formada por polisacáridos, que a veces puede ser mucilaginoso, y relacionada en la virulencia).

Las células procariontas presentan, además, unas invaginaciones en la membrana plasmática llamados **MESOSOMAS** que, aunque se les había atribuido numerosas funciones, parece ser que son un artefacto de los métodos de microscopía utilizados para observar las células.

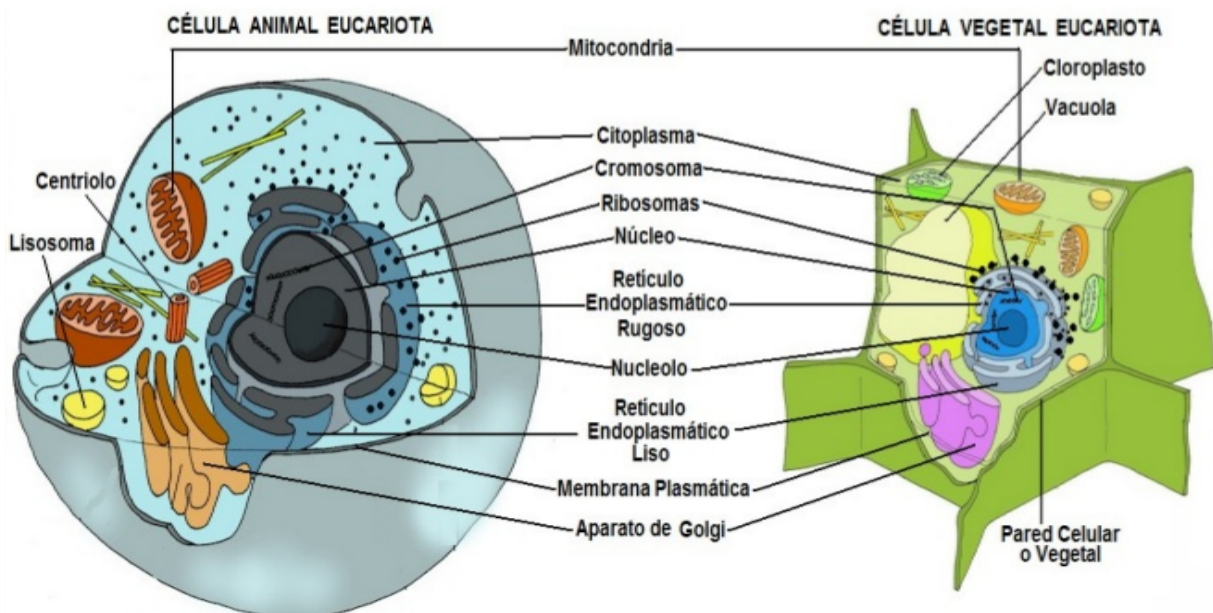
En su citoplasma, las células procariontas pueden presentar: **VACUOLAS DE GAS** (regulan flotabilidad), **CARBOXISOMAS** (con enzimas para incorporar CO<sub>2</sub>) o estructuras con pigmentos para realizar la fotosíntesis como los **CLOROSOMAS** o los **TILACOIDES** de las cianobacterias.

**3. Particularidades de los distintos tipos de CÉLULAS EUCARIOTAS:**

La presencia de una **pared celular con plasmodesmos**, plastos (entre los que destacan los **cloroplastos** cuyos pigmentos permiten la fotosíntesis) y una **gran vacuola central** que desplaza lateralmente al núcleo son las principales características que diferencian las células eucariotas vegetales de las animales.

Además, las células animales presentan un **centrosoma con centriolos** mientras que las vegetales tienen un **centro organizador de microtúbulos** donde no aparece el diplosoma (= los 2 centriolos) ni el áster.

Por último, en las células vegetales no existen lisosomas como tales, pero si **estructuras similares a lisosomas** que realizan la misma función.



En la tabla se resumen MÁS DIFERENCIAS / SEMEJANZAS entre células eucariotas animales y vegetales:

	EUCARIOTA ANIMAL	EUCARIOTA VEGETAL
<b>Capa externa a la membrana plasmática</b>	algunas se rodean de una matriz extracelular (tejido conectivo)	pared celular de celulosa con plasmodesmos (=comunicaciones)
<b>Posición del núcleo con nucléolo</b>	central	lateral (por la vacuola)
<b>Centrosoma/ Centro organizador de microtúbulos</b>	con centriolos	sin centriolos
<b>Estructuras de locomoción</b>	a veces, cilios y/o flagelos	ausentes (solo en anterozoides)
<b>Microtúbulos, filamentos intermedios y microfilamentos del CITOESQUELETO</b>	presentes	presentes
<b>Inclusiones citoplasmáticas</b>	gránulos de GLUCÓGENO	gránulos de ALMIDÓN
<b>Ribosomas 80S</b>	presentes (60 S + 40 S)	presentes (60 S + 40S)
<b>Orgánulos con doble membrana</b>	mitocondrias	mitocondrias y cloroplastos*
<b>Orgánulos con membrana simple</b>	RER y REL presentes	RER y REL presentes
	aparato de Golgi grande	aparato de Golgi pequeño
	vesículas de pequeño tamaño	una VACUOLA grande cuya membrana es el TONOPLASTO
	lisosomas	poseen estructuras similares
	con peroxisomas**	con peroxisomas**
	no hay glioxisomas***	con glioxisomas***

\* Se denominan **PLASTOS** en general a los orgánulos vegetales encargados de producir y almacenar sustancias. Cuando son estimulados por la luz y se enriquecen con clorofila, se denominan **CLOROPLASTOS**, solo presentes en las partes verdes de la planta.

\*\* Los **PEROXISOMAS** son vesículas con oxidasa y catalasas que se encargan de degradar ciertas sustancias tóxicas como el  $H_2O_2$ .

\*\*\* Los **GLIOXISOMAS** son orgánulos membranosos que se hallan en los tejidos que almacenan lípidos en semillas (y en algunos hongos).

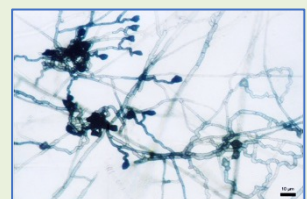
### ¿Y qué ocurre con las células eucariotas fúngicas?

Las células de **hongos**, muchas veces olvidadas, al tratarse de seres heterótrofos, son similares a las animales, pero tienen ciertas peculiaridades:

- Poseen una **pared celular**, pero a diferencia de la vegetal, está constituida por **quitina** y glucano y no tiene plasmodesmos (no hay comunicación entre ambos lados de la pared.)

- Como todas las eucariotas poseen esteroides en su membrana (pero nunca colesterol que está únicamente presente en células animales). A veces, especialmente cuando forman hifas, entre las células de la misma hifa no existen membranas y varios núcleos comparten el mismo citoplasma.

- Generalmente carecen de cilios y flagelos y su polisacárido de reserva es el **glucógeno**.

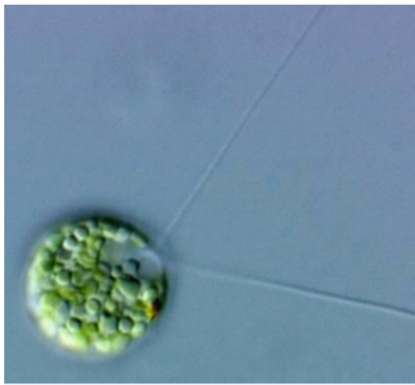


#### 4. Estudio de la CÉLULA: MICROSCOPIO ÓPTICO Y ELECTRÓNICO

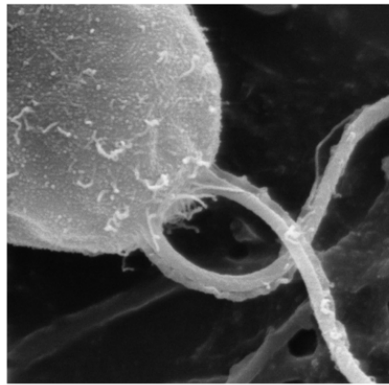
El **microscopio óptico** es un instrumento que utiliza los **fotones de la luz visible** y está constituido por 2 lentes de aumento: el **objetivo** y el **ocular**. Normalmente, las muestras biológicas vivas suelen ser incoloras o transparentes por lo que se usan diferentes tinciones que nos permiten ver los detalles. En el caso de preparaciones histológicas (de tejidos), las muestras deben ser lo suficientemente finas para que la luz las atraviese, así que previamente suelen cortarse finísimas capas con ayuda de **microtomos**.

No obstante, el **poder de resolución** (capacidad de distinguir 2 puntos muy próximos como separados entre sí) del microscopio óptico no permite observar detalles de orgánulos ni ultraestructuras celulares. Para ello se utiliza el **microscopio electrónico**, que utiliza **haces de electrones** ( $e^-$ ) en vez de luz visible.

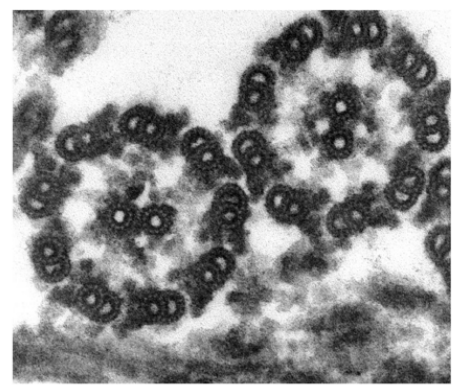
Existen **microscopios electrónicos de barrido** (MEB/ SEM en inglés) en los que los  $e^-$  se reflejan por la superficie de la muestra y rebotan, por lo que proporciona imágenes 3D de la superficie. En cambio, en los **microscopios electrónicos de transmisión** (MET/TEM en inglés) los  $e^-$  sí que atraviesan la muestra y se pueden distinguir detalles de los orgánulos y otras estructuras celulares. Las finas láminas que se utilizan en MET se obtienen con **ultramicrotomos** y la preparación de muestras es muy laboriosa.



MICROSCOPIO ÓPTICO



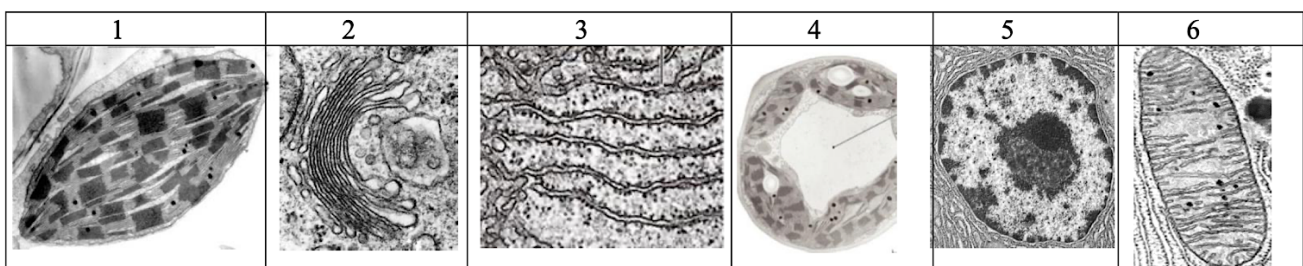
MICROSCOPIO ELECTRÓNICO DE BARRIDO



MICROSCOPIO ELECTRÓNICO DE TRANSMISIÓN

\* En las imágenes se observa un alga unicelular con sus 2 flagelos, incluida la estructura del axonema 9+2.

#### → Ejemplos de partes de la célula vistas con el microscopio electrónico de transmisión



Cloroplasto

Ap. Golgi

RER

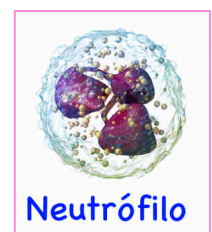
Vacuola

Núcleo

Mitocondria

#### 5. EL NÚCLEO:

El **núcleo** está delimitado por una doble membrana con numerosos poros nucleares, denominada **envoltura nuclear**. El medio interno se llama **nucleoplasma** donde se encuentra la **cromatina** formada por ADN con histonas más o menos condensado y se distingue una estructura más densa (a veces hay varios), llamada **nucléolo**, que contiene gran cantidad de ARN, ya que es donde se sintetiza el ARNr.



Neutrófilo

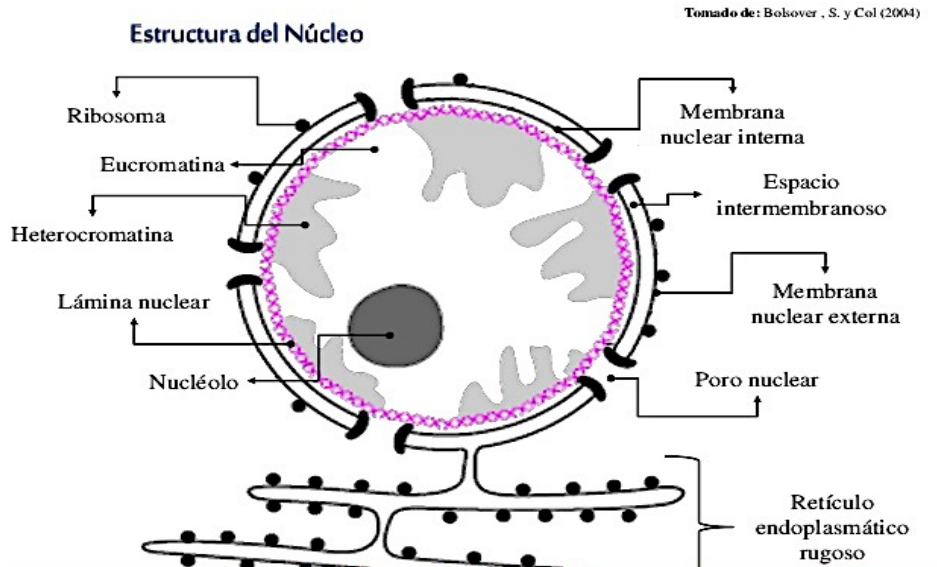
El núcleo como tal sólo es visible al microscopio durante la interfase (= fase del ciclo celular en el que la célula no se está dividiendo) y es al que llamamos **núcleo interfásico**. Normalmente, tiene forma esférica

y ocupa una posición central (en la célula vegetal, la vacuola lo desplaza a un lateral). A veces, aparecen núcleos con formas muy variadas como p.ej. los núcleos polilobulados de los granulocitos (son un tipo de leucocitos).

La relación entre el volumen del núcleo y del citoplasma es la llamada **relación nucleoplasmática (RNP)** que es constante para cada célula. Si el volumen celular aumenta demasiado el núcleo no puede controlar la célula, y entonces se inicia la división celular. Durante la división celular, en el **núcleo en división**, la envoltura nuclear se desintegra y la cromatina se condensa formando los cromosomas.

**\* Estructura de la envoltura nuclear:**

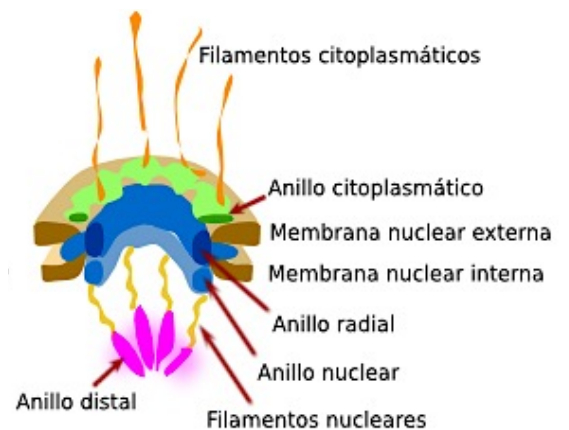
- **Membrana nuclear externa:** con ribosomas en su cara citoplasmática y que es continua con la membrana del RE (existe una conexión entre ellas, entre el espacio perinuclear y el lumen del RE).
- **Espacio intermembranoso o perinuclear:** entre las 2 membranas y parecido al citosol.
- **Membrana nuclear interna:** tiene la cara interna cubierta por una red de fibras proteicas donde se une la llamada lámina nuclear.
- **Lamina nuclear o fibrosa:** red de filamentos proteicos que sirve de anclaje a la cromatina, regula la organización y crecimiento de la envoltura nuclear, así como su desaparición al iniciarse la mitosis.



- **Poros nucleares:** lugares donde se fusionan las dos membranas. Cada poro es una estructura compleja, rodeado por una estructura en forma de anillo de ocho bloques de varias proteínas llamado **complejo del poro nuclear**, además hay proteínas transportadoras centrales y proteínas de anclaje a la membrana.

El espacio libre del poro es un canal central por el que, de forma pasiva, sólo pueden pasar pequeñas partículas. El tráfico de grandes moléculas es selectivo y requiere gasto energético:

- *Del interior del núcleo hacia citoplasma:* ARN<sub>m</sub> y las subunidades ya formadas de los ribosomas.
- *Del citoplasma pasan al núcleo:* nucleótidos, proteínas ribosómicas y enzimas implicadas en la duplicación/transcripción



## 5.1. Nucléolo

El **nucléolo** es una estructura casi esférica, densa y de contorno irregular (sin membrana), inmerso en el nucleoplasma, formado principalmente por ARNr y proteínas (también ADN). El nº de nucléolos varía, puede haber de uno a tres (incluso más). Durante la división del núcleo, el nucléolo desaparece.

En el nucléolo se distinguen dos regiones:

- **Zona fibrilar:** Está en el interior y se localiza alrededor de las fibras de cromatina donde se localizan los grupos de genes de ADN que codifican para el ARN<sub>n</sub> (ARN nucleolar) y ARN<sub>r</sub> (ARN ribosómico). Estos genes están en una parte del cromosoma llamada **región organizadora nucleolar (NOR)**.
- **Zona granular:** Está en la zona periférica y es donde las subunidades del ribosoma se están formando y madurando por separado (saldrán al citoplasma por un poro nuclear y, será fuera del núcleo, en el citosol, donde se unan ambas subunidades ribosómicas para acoplarse al ARN<sub>m</sub>).

### \* Funciones del nucléolo:

Su función se relaciona con la construcción de ribosomas, pues en el nucléolo se sintetizan y procesan primero los ARN<sub>n</sub> (ARN nucleolar), a partir de los cuales, por fragmentación se originarán los ARNr (ARN ribosómico) que darán lugar a las subunidades ribosómicas. Estas subunidades se unen ya en el citosol en el momento que se unen al ARN<sub>m</sub> (ARN mensajero). Tras la traducción, vuelven a soltarse.

*\* Hay células determinadas que presentan nucléolos muy activos, p.ej. las células productoras de un gran nº de proteínas/enzimas como las pancreáticas. Esto se debe a que necesitan muchos ribosomas para sintetizar dichas proteínas y por tanto se necesita que el nucléolo sintetice sus componentes y los procese. También poseen nucléolos muy activos las células fagocíticas (=fagocitos), ya que, cuando se produce la fagocitosis, la célula necesita enzimas líticas para poder digerir los componentes fagocitados.*

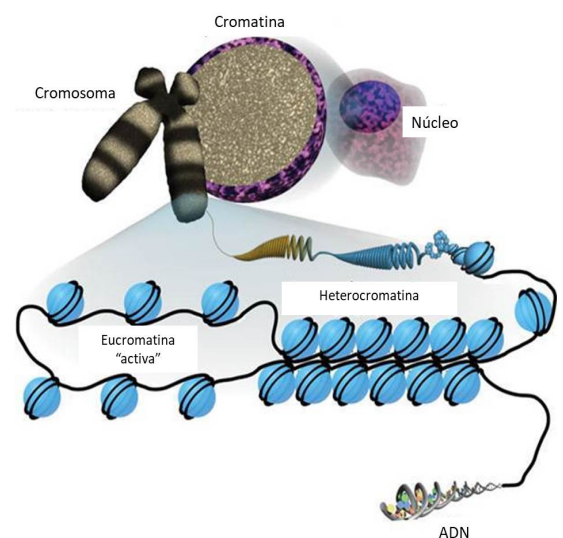
## 5.2. Nucleoplasma

Es el medio interno del núcleo, donde hay disueltos: iones, ARN, nucleótidos, proteínas...

## 5.3. Cromatina

En el nucleoplasma se hallan también las fibras de **cromatina**, es decir, los filamentos de ADN unidos a proteínas en diferentes grados de condensación.

*\*Recordad que el ADN se asocia a un octámero de histonas formando unos complejos denominados **nucleosomas**, que representaban las "perlas" del **collar de perlas**, cuyo hilo era el ADN espaciador. Cuando la H<sub>1</sub> se unía al nucleosoma, la fibra se acortaba y compactaba, dando lugar a la forma compacta en la que se encuentra la mayoría de la eucromatina. Luego, seguía enrollándose helicoidalmente hasta formar un **solenioide** o fibra de 30 nm, con 6 nucleosomas/ vuelta). Hasta este grado de empaquetamiento, podemos hablar de cromatina. Ya en niveles superiores de empaquetamiento, las fibras de 30 nm se pliegan todavía más formando dominios en bucle, que se van compactando y enrollando sucesivamente durante la división del núcleo, hasta formar los cromosomas metafásicos.*



En el núcleo interfásico las fibras de cromatina pueden presentar distinto grado de condensación:

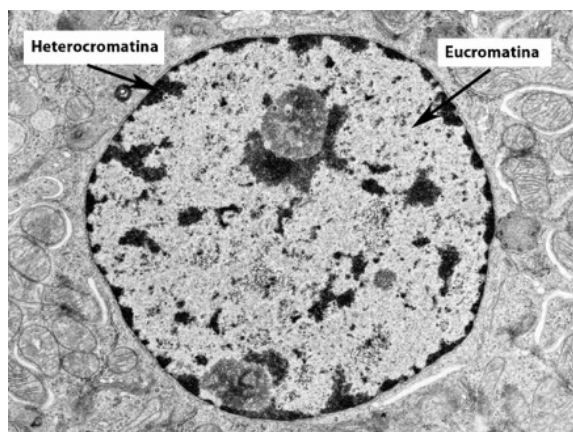
- **Eucromatina:** corresponde las zonas de cromatina activas, presenta un aspecto laxo, poco empaquetado y aparece como las zonas más claras del núcleo al microscopio electrónico de transmisión (MET). De



hecho, en la eucromatina el ADN está condensado como fibra nucleosómica, en la que un segmento de ADN bicatenario se enrolla alrededor de los octámeros de histonas (*dos de cada: H2A, H2B, H3, y H4*) formando nucleosomas que junto al ADN espaciador forman el "collar de perlas". La eucromatina activa es el ADN que se está leyendo, por tanto, debe estar lo suficientemente distendido para permitir el acceso de las enzimas implicadas en la transcripción. En algunas zonas de eucromatina (las que no se están transcribiendo) esta fibra se enrolla sobre sí misma gracias a las histonas H1 (fibra condensada).

- **Heterocromatina:** se visualiza como las zonas más oscuras del núcleo en el MET, pues corresponde al ADN con mayor grado de empaquetamiento. Son zonas inactivas, en las que el ADN no se transcribe y por tanto están mucho más condensadas que en la eucromatina.

- La heterocromatina puede ser **facultativa** si puede volver a descondensarse en algún momento. En este caso, se inactiva de manera específica y varía de un tipo celular a otro, p.ej. en los hepatocitos, los genes específicos relacionados con la función neuronal no se expresarán y estarán inactivos. Otro ejemplo es el **corpúsculo de Barr**, una región muy condensada, que aparece en los núcleos de las células somáticas femeninas y es uno de los dos cromosomas X presentes en la mujer que se inactiva.



- La heterocromatina **constitutiva** es estructural, es decir está permanentemente inactiva y nunca se transcribe (normalmente se modifica p.ej. con grupos metilo -CH<sub>3</sub>), como p.ej. el ADN que formará los centrómeros cuando se condensan los cromosomas.

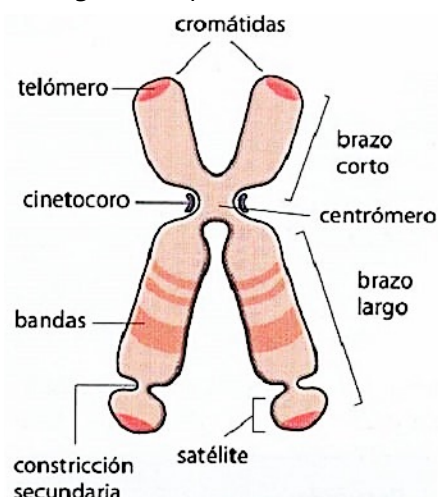
#### \* Funciones de la cromatina:

La cromatina contiene la información biológica sobre la estructura y funcionamiento del organismo, así como la información genética necesaria para efectuar, a través de la transcripción, la síntesis de varios ARN<sub>r</sub>. En las células eucariotas adultas, la fibra de cromatina se duplica durante la fase S de la interfase, donde la S hace referencia a la síntesis de ADN.

### 5.4. Cromosomas

Tras la fase S, en la mitosis, concretamente en la profase, comienza la condensación del material genético hasta formar unas estructuras altamente organizadas: los **cromosomas**. Los cromosomas se hacen más visibles en la metafase y son útiles para asegurar el reparto equitativo de información genética entre las células hijas. En cada cromosoma se puede distinguir las siguientes partes:

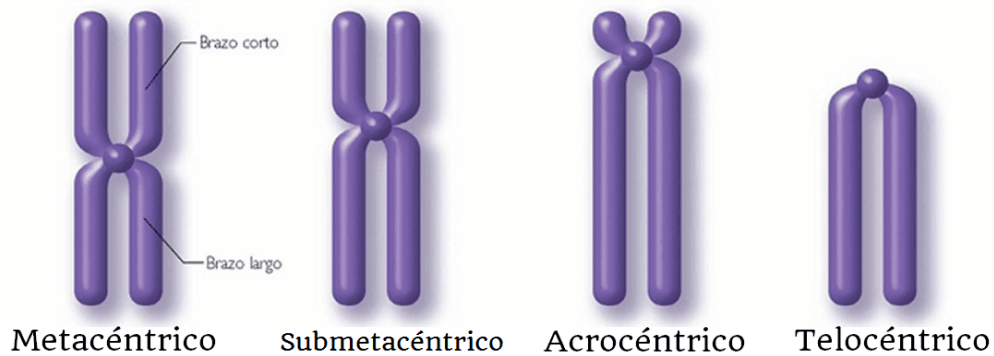
1. **Cromátida:** cada una de las mitades simétricas y genéticamente iguales de un cromosoma metafásico, formada cada una por el empaquetamiento de una fibra de cromatina.
2. **Centrómero:** estrechamiento o constricción primaria donde se unen las dos cromátidas hermanas, que las divide longitudinalmente en dos fragmentos o brazos.
3. **Brazos:** cada una de las porciones, en las que el centrómero divide al cromosoma o cromátida.
4. **Constricción secundaria:** estrechamiento cerca de su extremo que se encuentra en algunos cromosomas. En estas constricciones se distribuye la **región organizadora nucleolar (NOR)**.



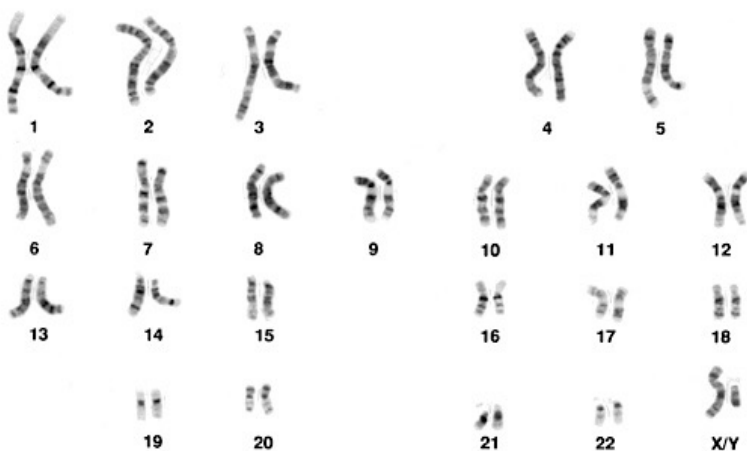
5. **Satélite:** pequeña porción de un brazo situada entre la constricción secundaria y el extremo del cromosoma. Normalmente, el ADN del satélite es NOR, formará parte del nucléolo.
6. **Cinetocoros:** discos proteicos que se sitúan a ambos lados del centrómero en cada cromátida. A ellos se enganchan los microtúbulos del huso acromático / mitótico.
7. **Telómeros:** extremos protectores del cromosoma. Corresponden a regiones de ADN no codificante que se van acortando a medida que la célula se va dividiendo, de modo que cuando el cromosoma pierde todo su telómero, la célula muere.
8. **Bandas:** segmentos del cromosoma que aparecen más oscuros, y que se tiñen con determinados colorantes. Cada banda contiene una serie de genes determinados.



Según la longitud de los brazos, se distinguen los siguientes tipos de cromosomas:



- ❖ **Metacéntricos:** el centrómero se encuentra en la mitad del cromosoma.
- ❖ **Submetacéntricos:** si la longitud de un brazo es algo mayor que el otro.
- ❖ **Acrocéntricos:** el centrómero se sitúa muy cerca de un extremo.
- ❖ **Telocéntricos:** el centrómero está situado en el extremo del cromosoma.



El **cariotipo** es el conjunto de cromosomas de cada especie ordenados en base a sus características físicas: tamaño, tipo, forma, etc.

Cada especie tiene un nº constante de cromosomas. Las **células diploides (2n)** poseen 2 juegos de cromosomas, uno aportado por cada progenitor, que se denominan **cromosomas homólogos**.

Los cromosomas se dividen en autosomas y los heterocromosomas o cromosomas sexuales.

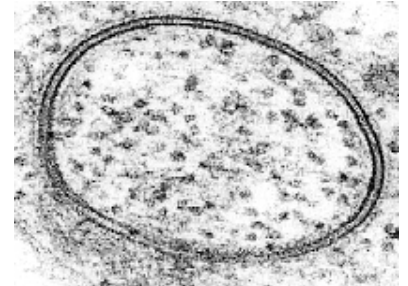
Los autosomas se designan con un número (ordenados por tamaño y tipo) y los cromosomas sexuales o heterocromosomas se denominan con las letras X e Y.

En la especie humana el cariotipo lo forman 23 cromosomas aportados por el padre y otros 23 por la madre, con un total de 46 cromosomas (44 autosomas + 2 cromosomas sexuales: XX / XY). Los gametos son **haploides** (n=23) y las células somáticas diploides (2n=46).

# TEMA 7: LA MEMBRANA Y LOS ORGÁNULOS NO MEMBRANOSOS

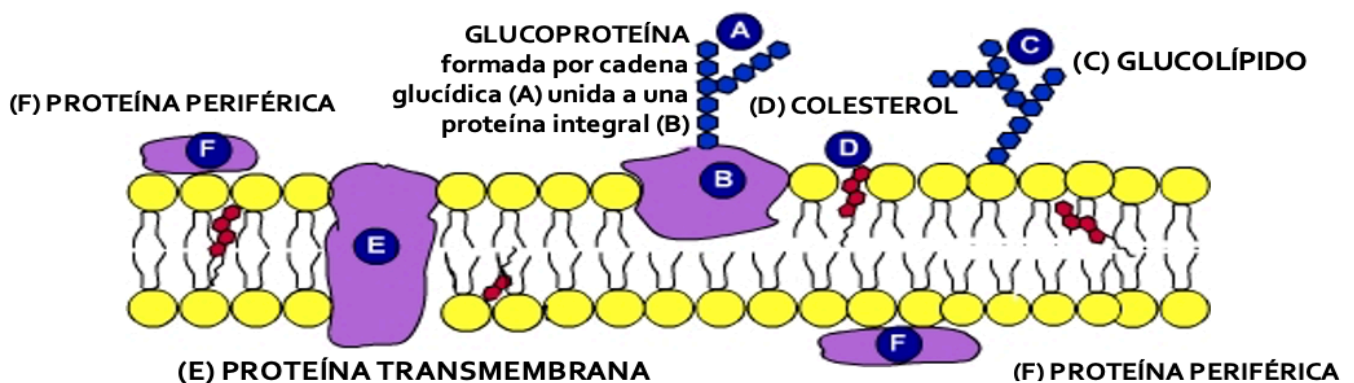
## 1. LA MEMBRANA PLASMÁTICA:

La membrana plasmática es una fina película de 75 Å de grosor que rodea a la célula, separándola de su medio externo y que controla el intercambio de sustancias entre el exterior y el interior celular. Se trata de una bicapa lipídica formada por lípidos (fosfolípidos, glucolípidos y esteroides, concretamente colesterol en las células animales), proteínas (periféricas o que atraviesan la membrana) y también glúcidos (oligosacáridos del glucocálix). En las células eucariotas también existen membranas intracelulares que delimitan a los orgánulos, separando el medio interno del orgánulo del citosol. Cada una de las dos capas de fosfolípidos que forman la bicapa se denominan hemimembranas. Al microscopio electrónico, las membranas aparecen como dos líneas oscuras (correspondientes a las cabezas polares: grupo fosfato y aminoalcohol) separadas por una banda clara (correspondientes a las colas apolares: glicerina y ácidos grasos).



### 1.1. Estructura y composición de la membrana plasmática

El modelo aceptado actualmente es el “**modelo del mosaico fluido**” que representa a la membrana como una bicapa lipídica dinámica en la que sus componentes, especialmente los fosfolípidos, no se quedan estáticos, sino que pueden desplazarse libremente, confiriendo fluidez a la membrana.



### \* **LÍPIDOS DE MEMBRANA:**

- ❖ Las cabezas polares (hidrofílicas) de los **fosfolípidos** se sitúan hacia el exterior, es decir, en contacto con el medio acuoso dentro y fuera de la célula, y las colas apolares (hidrofóbicas) formadas por ácidos grasos se disponen enfrentadas en el interior de la doble capa.
- ❖ Los **glucolípidos**, al ser también anfipáticos, se disponen de igual manera con sus partes glucídicas en contacto con el medio acuoso y los ácidos grasos huyendo del agua.
- ❖ En células animales el **colesterol** se intercala entre los fosfolípidos y tiende a mantener fijas y ordenadas sus colas aumentando la estabilidad y la resistencia de la membrana. El colesterol impide que las membranas se vuelvan rígidas con el frío o excesivamente fluidas con el calor. En células vegetales y fúngicas otros esteroides cumplen la misma función.

### \* **PROTEÍNAS DE MEMBRANA:**

- ❖ Las **proteínas integrales o intrínsecas** están englobadas total o parcialmente en la bicapa. Si atraviesan completamente la membrana se denominan **proteínas transmembrana**. Estas

proteínas tendrán sus aminoácidos hidrofóbicos en contacto con las colas apolares, mientras que los aminoácidos polares se dispondrán hacia el interior y exterior celular.

- ❖ Las **proteínas periféricas o extrínsecas** suelen ser solubles y se sitúan adosadas a cualquiera de las caras de la bicapa. En la capa externa, algunas de ellas están unidas a oligosacáridos.

### \* **GLÚCIDOS DE MEMBRANA:**

- ❖ Las **glucoproteínas y los glucolípidos de membrana** son proteínas y lípidos unidos mediante enlace covalente a cadenas glucídicas (oligosacáridos). Generalmente se encuentran en la cara externa de la bicapa, en contacto con otras células o el medio, formando el **glucocálix**.

#### ¿Qué se entiende por GLUCOCÁLIX y cuáles son sus funciones?

*El glucocálix es el conjunto de cadenas de oligosacáridos (bien formando parte de glucoproteínas o de glucolípidos) que aparece en la cara externa de la membrana de muchas células animales. Tiene funciones de **reconocimiento celular** indispensables para la fecundación, para la adhesión de células en la formación de tejidos y, además, juega un rol primordial en los rechazos a trasplantes y transfusiones sanguíneas. Ello se debe a que las células de nuestro sistema inmunitario van a reconocer las células que son del propio organismo diferenciándolas de las ajenas gracias al glucocálix de la membrana plasmática.*

#### 1.2. Propiedades de la membrana plasmática

- **Asimetría.** Tanto las funciones como la composición lipídica, proteica y especialmente glucídica de las dos caras de la bicapa son diferentes (debido, esencialmente, al glucocálix de la cara externa).
- **Permeabilidad selectiva.** Esta propiedad es consecuencia del ambiente hidrófobo interno de la membrana creado por las cadenas de ácidos grasos de los lípidos, difícil de cruzar por las moléculas polares o moléculas con carga eléctrica neta como los iones. Esto permite a las membranas crear compartimentos intracelulares o mantener separados el medio intracelular del extracelular. Sin embargo, la permeabilidad es selectiva. Las variables que más influyen son la polaridad y el tamaño de la molécula. Así, moléculas pequeñas sin carga, por ejemplo el CO<sub>2</sub>, O<sub>2</sub>, o moléculas con alta solubilidad en lípidos como el etanol cruzan por difusión pasiva las membranas prácticamente sin oposición, pero no las moléculas polares o iones que necesitan servirse de proteínas transmembrana para poder atravesar la membrana.
- **Fluidez.** Los fosfolípidos pueden desplazarse por la bicapa (lo más frecuente es que se desplacen lateralmente pero alguna vez también pueden realizar movimientos *flip-flop* y cambiar de monocapa, aunque el movimiento *flip-flop* lo suele realizar el colesterol). La composición química de las membranas influye en su fluidez. Generalmente, la menor longitud o la mayor cantidad de enlaces insaturados en las colas de ácidos grasos hacen que las membranas sean más fluidas. El colesterol también influye en la fluidez de la membrana, normalmente disminuyendo la fluidez, especialmente si aumenta la temperatura. En cambio, a bajas temperaturas, una concentración elevada de colesterol favorece la fluidez.
- **Especificidad funcional.** Dependiendo de su composición, las membranas de los diferentes tipos celulares desarrollarán funciones distintivas, p.ej. receptores de células dendríticas que reconocen virus. El glucocálix es el responsable de este reconocimiento celular (es como el DNI celular).
- **Reparación y renovación constante.** La membrana se renueva constantemente, los lípidos son fabricados en el REL, las proteínas en el RER o ribosomas y es el aparato de Golgi quien añade la parte glucídica a los glucolípidos y a las glucoproteínas y los transporta a la superficie externa de la membrana.

#### 1.3. Funciones de la membrana plasmática

- **Separa la célula del medio externo** y controla el **intercambio de sustancias** con el exterior (entrada de nutrientes y salida de desechos) gracias a su permeabilidad selectiva.

- Realiza los procesos de **endocitosis y exocitosis**. La membrana está relacionada con la captación de partículas de gran tamaño (endocitosis) y con la expulsión de sustancias al exterior (exocitosis).
- Controla y mantiene el gradiente electroquímico entre fuera y dentro de la célula. Al regular la salida y entrada de iones **genera y mantiene una diferencia de potencial** entre el exterior e interior de la célula, necesaria por ejemplo para la transmisión de los impulsos nerviosos.
- **Intercambio de señales** entre el medio externo y el medio celular. Esto se debe a que ciertas proteínas de la superficie externa de la membrana actúan como **receptores específicos que reconocen determinadas moléculas** (como hormonas, anticuerpos, partes de virus) que actúan como señales, provocando el desencadenamiento de una respuesta en el interior de la célula.
- **Inmunidad celular**. En la membrana se localizan moléculas con propiedades antigénicas relacionadas p.ej. con el rechazo en trasplantes de órganos o transfusiones sanguíneas de otros individuos.
- Otras funciones de la membrana son: constituir **puntos de anclaje para el citoesqueleto** interno o la matriz extracelular, realizar **actividades enzimáticas**, etc.

#### 1.4. Transporte a través de la membrana

La permeabilidad selectiva de la membrana plasmática le permite controlar el intercambio de sustancias entre el interior y exterior celular. La entrada y salida de agua a favor de gradiente a través de una membrana semipermeable es la ósmosis. Pero cuando son los solutos los que atraviesan la membrana, hablamos de:

##### **\* TRANSPORTE PASIVO:**

**No hay gasto de energía**, ya que es un proceso espontáneo de difusión de sustancias **a favor de gradiente**, es decir desde donde hay más sustancias hacia el medio donde hay menos.

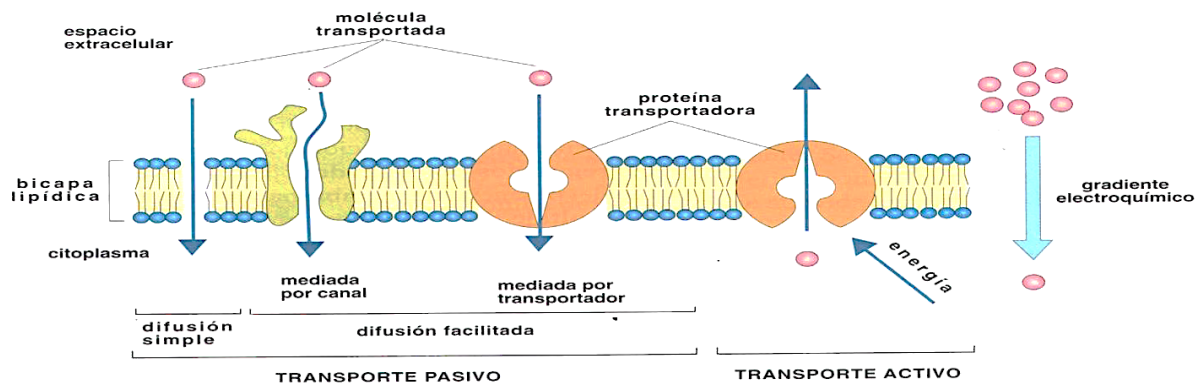
- **Difusión simple a través de la bicapa**. Moléculas hidrófobas (algunas hormonas) y moléculas y de bajo peso molecular, apolares o sin carga (gases como el  $O_2$ ,  $N_2$ , el  $CO_2$ , etc.) son capaces de atravesar la membrana atravesando las colas apolares de los fosfolípidos. *\* El  $H_2O$  puede atravesar la membrana, pero muy lentamente y por ello NO es su vía preferente.*
- **Difusión facilitada**. Es a favor de gradiente, pero favorecido por proteínas transmembrana específicas. Dependiendo de la proteína puede ser de dos tipos:
  - **a través de canales**: Los iones como el  $Na^+$ , el  $K^+$ , el  $Ca^{2+}$  o el  $Cl^-$  al estar cargados no pueden atravesar la bicapa y necesitan entrar por proteínas en forma de canal o canales iónicos. Estos canales pueden estar siempre abiertos o bien ser **dependientes del voltaje** existente o **dependientes de la unión de un ligando a un receptor** en el canal proteico. En este caso, los canales están cerrados y solamente se abren:
    - **Por voltaje**: ciertos estímulos varían el potencial eléctrico de membrana. Así entran iones como el  $Na^+$ ,  $K^+$ ,  $Ca^{2+}$ ,  $Cl^-$ ... (**canales iónicos**).
    - **Por ligando**: ciertas sustancias (neurotransmisores, hormonas...) se unen a la proteína de canal e inducen su apertura.

Existen unas proteínas de canal especiales, llamadas **acuaporinas**, que permiten el tránsito de  $H_2O$  de un modo más rápido y efectivo que a través de la membrana.

*\*Recordad que el  $H_2O$  al ser un disolvente y la membrana plasmática ser una membrana semipermeable, en el caso concreto del paso del  $H_2O$ , se habla de **ósmosis**. En la ósmosis, la*

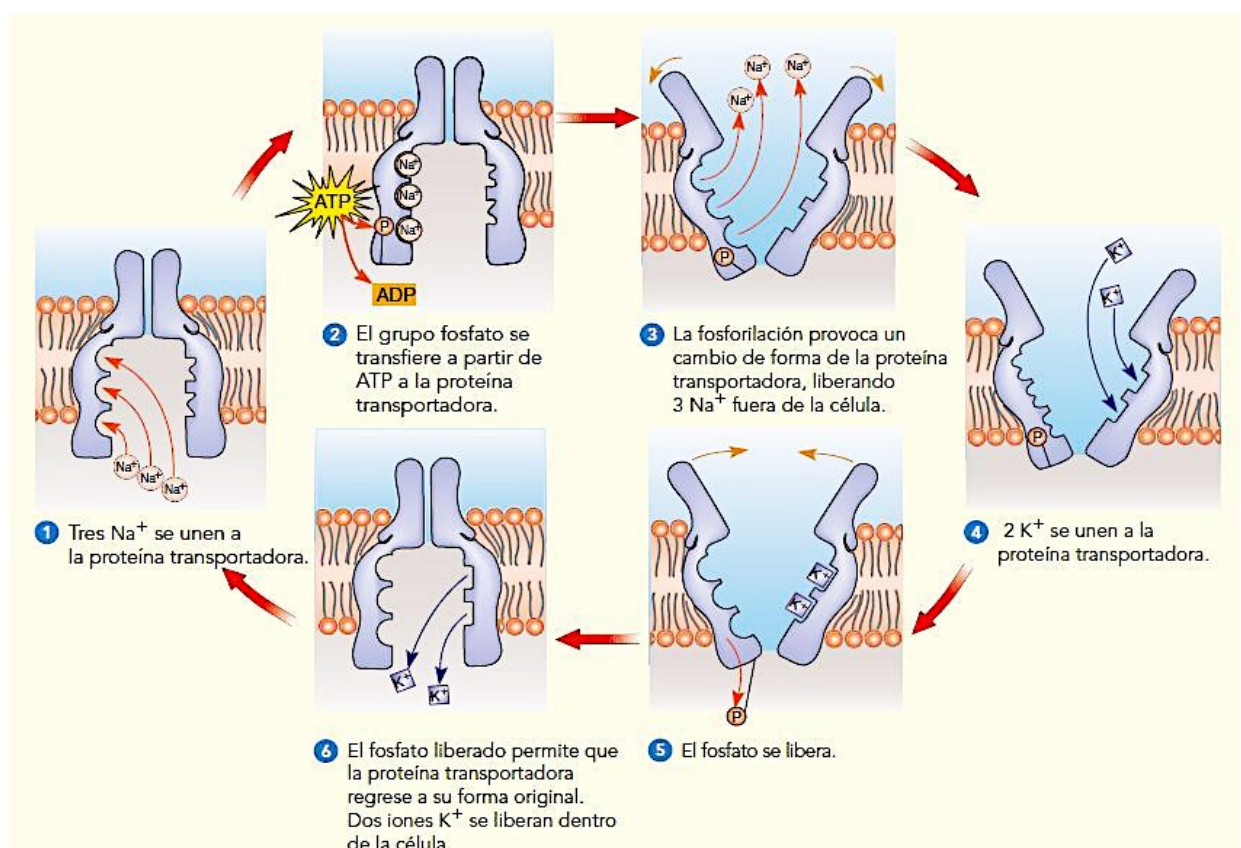
gran mayoría de moléculas de agua pasa a través de las acuaporinas y solo un pequeñísimo porcentaje consigue difundir con dificultad a través de las colas apolares de los fosfolípidos de membrana. Obviamente, el paso es siempre a favor de gradiente.

- **a través de permeasas o proteínas transportadoras:** Existen unas proteínas transmembrana específicas que permiten el paso de **moléculas polares** no demasiado grandes como **glucosa, sacarosa o aminoácidos**. Se diferencian de los canales en que las permeasas son **más específicas** para cada sustrato, ya que **sufren un cambio conformacional** al unirse al sustrato que permite el paso a su través.



### \* **TRANSPORTE ACTIVO:**

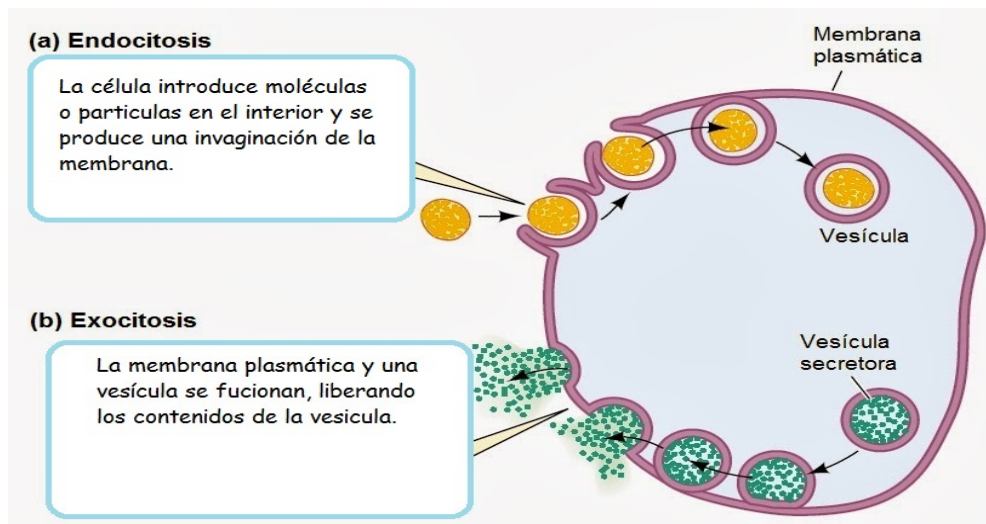
Es un transporte **en contra de gradiente** de concentración porque las sustancias pasan del lado menos concentrado al más concentrado. Por tanto, **requiere gasto de energía** que es proporcionada por la **hidrólisis de ATP en ADP + Pi** que libera la energía contenida en el enlace. Lo realizan proteínas transmembrana, gracias a cambios conformacionales controlados por la hidrólisis de ATP, que reciben el nombre de **bombas**. Ej: la bomba de  $\text{Na}^+/\text{K}^+$ , la bomba de  $\text{Ca}^{2+}$  o la bomba de  $\text{H}^+$ . En la imagen se resume el funcionamiento de la BOMBA de Sodio / Potasio:



\* En el interior de la célula hay mayor  $[K^+]$  y menor  $[Na^+]$  que en el exterior celular.

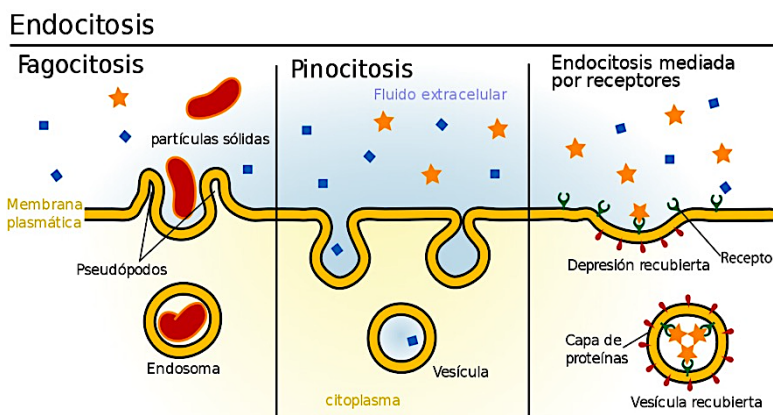
Entre las funciones de la bomba  $Na^+/K^+$  destaca el mantenimiento del equilibrio osmótico. Además, mantiene un gradiente de  $Na^+$  y una diferencia de potencial entre los medios intra y extracelular, necesario en la transmisión del impulso nervioso. Además, puede aprovecharse el gradiente generado por la bomba para transportar otras sustancias sin tener que gastar más ATP, transporte que se conoce como transporte activo secundario.

\* **ENDOCITOSIS Y EXOCITOSIS:**



Cuando se trata de partículas de gran tamaño (macromoléculas, restos de células o incluso bacterias) no es posible el paso a través de la bicapa lipídica ni caben a través de proteínas transportadoras. En ese caso, la membrana debe deformarse con el gasto energético consiguiente.

\* **ENDOCITOSIS:** Englobamiento de grandes partículas (**fagocitosis**) o gotitas de líquidos (**pinocitosis**) por medio de prolongaciones de la membrana plasmática llamadas pseudópodos. Generalmente, la endocitosis no es específica, pero en determinados casos intervienen receptores de membrana que hacen que el proceso sea muy selectivo; es



la conocida como **endocitosis mediada por receptor**. Tras el reconocimiento de lo que se necesita introducir, se forma un sistema reticular de **clatrina**, una proteína filamentosa que induce la formación de la vesícula. La endocitosis mediada por receptor suele darse en regiones de la membrana con alta concentración de clatrina. Las vesículas formadas se denominan **endosomas**.

\* En la pinocitosis, la pequeña vesícula formada se llama **vesícula pinocítica**. En la **fagocitosis**, la vesícula se denomina **fagosoma**, posteriormente y con objeto de que su interior sea digerido, se unirá a lisosomas con enzimas hidrolíticos formándose una **vacuola digestiva o fagolisosoma**.

\* **EXOCITOSIS:** Salida de sustancias de la célula envueltos por una porción de membrana plasmática. Permite expulsar materiales de gran tamaño que se envuelven en vesículas en el aparato de Golgi. Las vesículas se fusionan con la membrana plasmática y vierten su contenido al exterior.

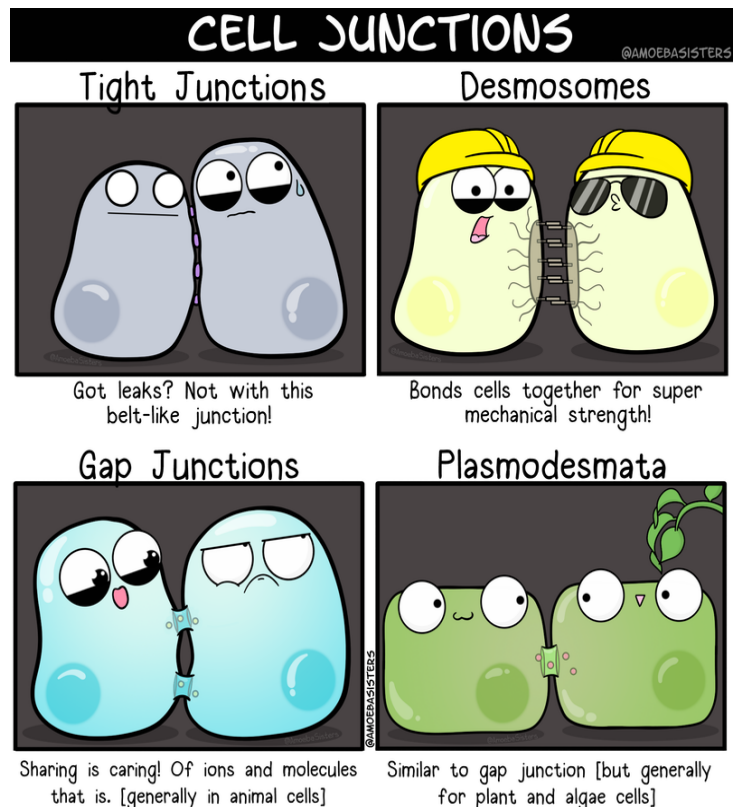
## 1.5. Uniones entre membranas de células contiguas

Se distinguen varios tipos de uniones entre las membranas plasmáticas de células contiguas (por ejemplo, aquellas células que forman un tejido).

- **Uniones íntimas o estrechas:** uniones herméticas y muy estrechas. No hay paso de sustancias por el espacio entre las células (intercelular) porque no hay espacio entre las membranas de las células. Su función es mantener las células fuertemente cohesionadas. Si existe un pequeño espacio intercelular se denominan **uniones adherentes**. Ambos tipos están presentes en muchos epitelios, pues mantienen cohesionadas sus células.

- **Desmosomas:** Su misión es unir células vecinas pero, a diferencia de las uniones íntimas, no impiden el paso por el espacio intercelular. Presentan una placa a cada lado y numerosos filamentos intermedios (proteicos) que van de célula a célula. Estos filamentos otorgan a los desmosomas gran resistencia mecánica. Mientras que los desmosomas unen células entre sí, se llaman **hemidesmosomas** a las uniones que ensamblan las células epiteliales a la superficie basal (al tejido conjuntivo que está debajo).

- **Uniones comunicantes (gap):** En este caso, sí que se comunican las células entre sí. Las uniones gap son canales proteicos intercelulares (formados por 2 conexones) que intercambian iones y pequeñas moléculas entre células animales que estén contiguas. En las células vegetales, el equivalente son los **plasmodesmos** de la pared celular, que también comunican las células contiguas, permitiendo el intercambio de sustancias entre los citoplasmas de las células vecinas.



## 2. ESTRUCTURAS EXTRACELULARES: MATRIZ EXTRACELULAR Y PARED CELULAR

Las células producen una serie de sustancias que se depositan capa por capa sobre la superficie externa de la membrana plasmática. Generalmente estas estructuras extracelulares les proporcionan protección y favorecen la conexión entre células contiguas. Se distinguen 2 tipos: la **matriz extracelular** en células de tejidos animales y la **pared celular** en células vegetales, de hongos y procariontas.

### 2.1. Matriz extracelular

Sirve como nexo entre las células que forman los tejidos animales y rellena los espacios entre las células manteniendo la cohesión entre ellas. Es especialmente abundante en los tejidos conectivos como el conjuntivo y el cartilaginoso. La matriz extracelular está compuesta por:

- **Sustancia fundamental amorfa:** especie de gelatina formada por proteoglicanos que son muy hidrófilos y retienen  $H_2O$  e iones. Gracias al agua retenida, ofrecen resistencia a la compresión.



- **Red de fibras proteicas:** fibras de elastina y de colágeno (proteína filamentososa formada por 3 hélices de colágeno) están inmersas en la sustancia fundamental amorfa. Mientras que las fibras de elastina confieren elasticidad a la matriz, las fibras de colágeno proporcionan consistencia y resistencia.

## 2.2. Pared celular

Se trata de una cubierta rígida que recubre la membrana plasmática de las células vegetales, la de los hongos, la de la mayoría de las algas y la de las bacterias.

**PARED CELULAR VEGETAL** --> Está formada por **fibras de celulosa**

**PARED CELULAR HONGOS** --> Está formada por **quitina** y **glucano**

**PARED CELULAR BACTERIAS** --> Está formada por **peptidoglucano** y puede ser *Gram (+)* o *Gram (-)*

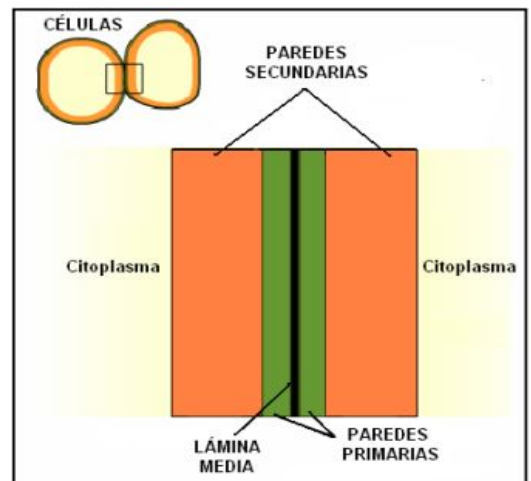
**PARED CELULAR ARQUEOBACTERIAS** --> Está formada por **pseudopeptidoglucano**

La rigidez de la **pared celular vegetal** condiciona la forma de las células vegetales, su crecimiento y otros muchos procesos biológicos como el transporte de sustancias entre células (nutrición) y la respuesta osmótica. En un medio hipotónico, por mucho H<sub>2</sub>O que entre en su interior, la célula turgente nunca llega a *lisarse* ("explotar") gracias a la existencia de la pared.

- **Composición de la pared vegetal:** Fibras de celulosa inmersas en una matriz de H<sub>2</sub>O, proteínas, hemicelulosa y pectina. En muchos casos aparecen otro tipo de moléculas como la **lignina** (endurece y da mayor soporte, presente en las partes leñosas, es decir en la madera), **suberina** (presente en la corteza), **cutina** y **ceras** (impermeabilizan), etc.

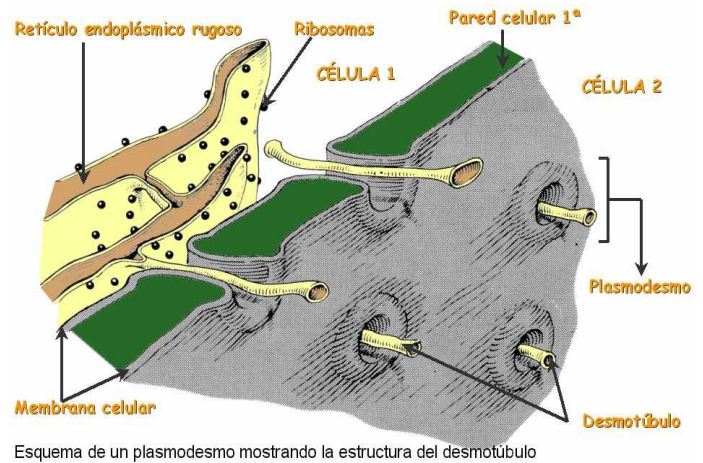
### ➤ Estructura de la pared vegetal:

- Al crearse una nueva célula vegetal a partir de la célula madre, lo 1º que se forma entre las 2 células adyacentes es la **lámina media**, gracias a la llegada de vesículas de pectina desde el aparato de Golgi.
- Posteriormente aparece la **pared primaria**, propia de las células en crecimiento que contiene fibras de celulosa inmersas en la matriz de hemicelulosa y pectina. En algunas células, puede constituir la pared definitiva de la célula.
- La **pared secundaria** aparece en las células cuando han alcanzado su madurez. Posee más celulosa y menos hemicelulosa que la pared primaria. No tiene pectinas. Proporciona gran resistencia porque está formada por varias capas de fibras de celulosa que se disponen en direcciones diferentes. paralelamente.



\*La pared celular no es continua, de hecho, existen zonas llamadas **plasmodesmos** que son puentes que sirven de comunicación entre dos células vecinas y las mantienen interconectadas ya que permiten la circulación directa de las sustancias del citoplasma entre célula y célula. Se denominan **punteaduras** cuando sólo poseen pared primaria. A veces, una estructura cilíndrica especializada del retículo endoplasmático atraviesa de lado a lado el plasmodesmo, esta estructura se llama **desmotúbulo**.

- **Funciones de la pared vegetal:** Da forma a las células y les proporciona una protección mecánica. Evita la lisis de las células vegetales frente a los procesos osmóticos. Sirve de barrera frente a infecciones por hongos y otros organismos.



### 3. CITOSOL:

El **citoplasma** es el espacio comprendido entre las membranas celular y nuclear.

Por otro lado, el **citósol** (también llamado *hialoplasma*) es el medio acuoso que rellena el citoplasma y en el que se estructura el citoesqueleto y en el que están dispuestos los orgánulos. En el interior de la célula está en estado de sol (más fluido) y en la parte externa en estado de gel (más viscoso). Cuando se emiten pseudópodos la zona alrededor de la membrana pasa del estado gel a sol. Se trata de un medio acuoso con un 85% de agua, y una gran cantidad de moléculas disueltas como proteínas (enzimáticas y estructurales), ARNm y ARNt, iones, metabolitos, etc.

El citósol puede contener **inclusiones citoplasmáticas** como **gotas lipídicas** o **gránulos de almidón** o **glucógeno**. Estas inclusiones citoplasmáticas sirven para acumular moléculas de reserva como triglicéridos o polisacáridos de reserva y pueden estar rodeadas de membrana o no estarlo.

#### \* Funciones del citósol:

- Actúa como una disolución tampón que amortigua los cambios de pH (que podrían desnaturar e inactivar los enzimas del citósol).
- Es un almacén de sustancias de reserva (gotas de grasa, glucógeno, almidón).
- Tiene un alto contenido en enzimas porque en el citósol se producen muchas de las reacciones metabólicas (glucólisis, fermentaciones, biosíntesis de proteínas, etc.).

### 4. CITOESQUELETO:

El **citoesqueleto** es una compleja red de filamentos proteicos que recorre el citoplasma.

#### \* Funciones del citoesqueleto:

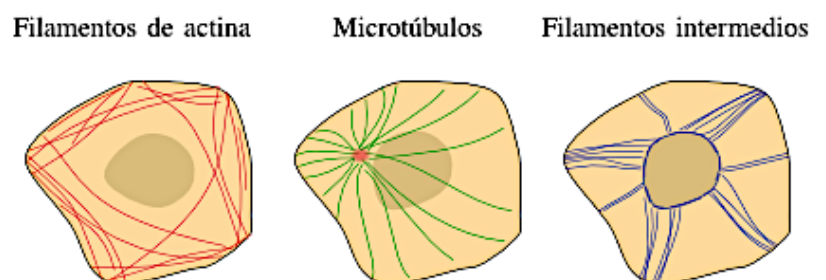
- Mantener la forma de la célula y posibilitar su desplazamiento mediante la emisión de pseudópodos u otras estructuras de locomoción como cilios y flagelos.
- Realizar la contracción de las células musculares.
- Organizar los orgánulos en la célula y transportarlos (especialmente las vesículas) por el citoplasma.
- Participa en el movimiento de los cromosomas durante la división celular (huso acromático).

El citoesqueleto está formado por 3 tipos de filamentos que se denominan, de menor a mayor grosor: **microfilamentos < filamentos intermedios < microtúbulos**.

\* ¡Recordad que los filamentos intermedios van en medio y que un filamento siempre será más pequeño que un tubo!

	Tamaño	Proteína que los forma	Funciones principales
<b>Microfilamentos</b>	7 nm	actina	<ul style="list-style-type: none"> <li>❖ <i>Mantienen la forma de la célula. p.ej. células cúbicas, redondeadas, con vellosidades, etc.</i></li> <li>❖ <i>Se asocian a los filamentos de miosina en la contracción de las fibras musculares.</i></li> <li>❖ <i>Intervienen en procesos de la motilidad celular como la emisión de pseudópodos, en la endocitosis y exocitosis, etc.</i></li> <li>❖ <i>Forman el anillo contráctil en la citocinesis.</i></li> </ul>
<b>Filamentos intermedios</b>	≈ 10 nm	proteínas fibrosas alargadas como la queratina	<ul style="list-style-type: none"> <li>❖ <i>Forman estructuras sometidas a esfuerzos mecánicos como los desmosomas y los hemidesmosomas.</i></li> <li>❖ <i>Proporcionan resistencia a la tracción.</i></li> <li>❖ <i>Axones de las neuronas.</i></li> </ul>
<b>Microtúbulos</b>	25 nm	α y β-tubulina	<ul style="list-style-type: none"> <li>❖ <i>Mantienen la forma de las células y la distribución del contenido celular.</i></li> <li>❖ <i>Transporte intracelular de sustancias, mediante proteínas motoras como la dineína.</i></li> <li>❖ <i>En interior de cilios, flagelos y centriolos.</i></li> <li>❖ <i>Huso acromático durante la mitosis</i></li> </ul>

En la imagen se muestra la distribución celular de cada componente del citoesqueleto en una célula animal (diferente a las células vegetales). Los microfilamentos (a veces llamados filamentos de actina) suelen disponerse próximos a la membrana. Los microtúbulos parten del centrosoma y suelen adoptar una disposición radial. Los filamentos intermedios suelen anclarse a la membrana y también en el núcleo, atravesando todo el citosol. No obstante, esta disposición es muy variable.



## 5. CENTROSOMA:

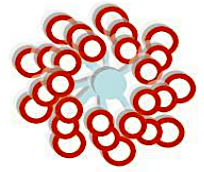
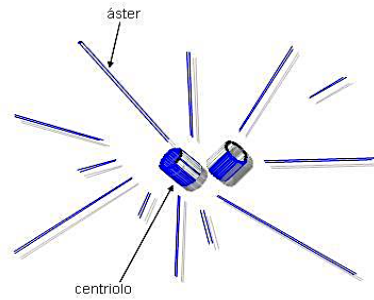
El **centrosoma**, estructura de las células animales que ejerce como **centro organizador de microtúbulos (COM)**, genera los microtúbulos y por tanto es responsable del citoesqueleto y de los movimientos celulares, tanto internos (p.ej. el movimiento de cromosomas en mitosis) como externos (movimiento de cilios y flagelos).

### 5.1. Centrosoma con centriolos en animales y mayoría de protozoos

En las células animales, dentro de los centrosomas se diferencian:

➤ **Material denso** que constituye el **centro organizados de microtúbulos (COM)**.

➤ **Diplosoma**: Conjunto de 2 **centriolos** dispuestos de forma perpendicular. Cada centriolo consta de 9 tripletes de microtúbulos (estabilizados por proteínas) formando un cilindro.



Corte transversal de un centriolo

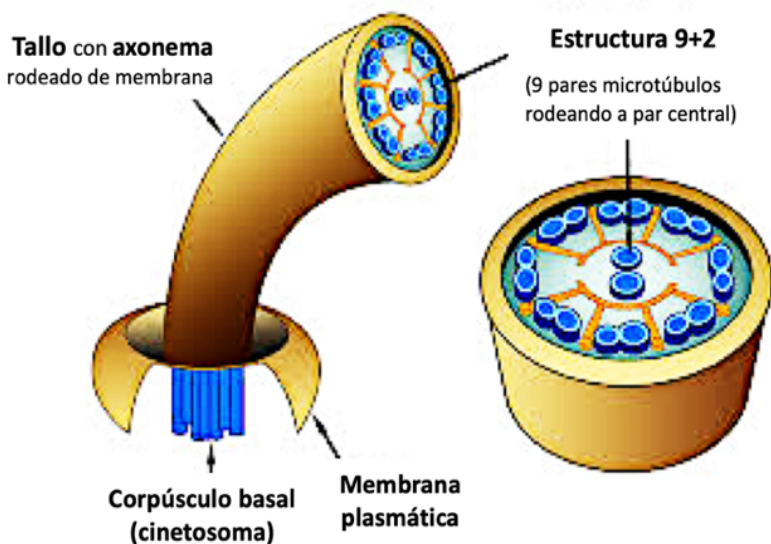
➤ **Áster**: Microtúbulos radiales (con forma de estrella) que parten del material denso en el que están inmersos los 2 centriolos (el diplosoma).

## 5.2. Centro organizador de microtúbulos en plantas y hongos

Las hongos y las plantas no tienen centrosoma ni centriolos por lo que utilizan otro tipo de estructuras para organizar sus microtúbulos. Por tanto, sí que poseen unas zonas (sin áster) que funcionan como un centro difuso organizador de microtúbulos. A partir de estas zonas se forman los microtúbulos del huso acromático (se llaman también **casquetes polares**) en la división celular.

## 6. CILIOS Y FLAGELOS:

Los **cilios y flagelos**, en conjunto llamados **undulipodios**, son prolongaciones citoplasmáticas (apéndices) móviles que presentan algunas células en la superficie celular. No hay que confundirlos con las fimbrias o pili procariontas ni con los flagelos bacterianos. El flagelo bacteriano tiene una estructura interna mucho más simple que los flagelos eucariotas. En las bacterias, el flagelo es un filamento proteico (formado por la proteína flagelina) y que no está rodeado de membrana. En cambio, los cilios y flagelos eucariotas tienen microtúbulos en su interior y además están rodeados por la membrana plasmática, ya que son prolongaciones del citoplasma. En eucariotas, tanto los cilios como los flagelos presentan la misma estructura interna y el mismo grosor, pero los cilios son cortos y numerosos y los flagelos son largos y escasos. Al estar formados por microtúbulos, las proteínas que los forman son la  **$\alpha$  y  $\beta$  tubulina**, aunque también presentan otras proteínas como la **dineína**, una proteína motora con actividad ATP-asa.



\* **Estructura**: Su tallo está formado por un **axonema** (eje interno con 9 dobletes de microtúbulos que rodean a un par central: **estructura 9+2**) rodeado de membrana plasmática. Entre los dobletes de microtúbulos se disponen otras proteínas, como la dineína. A continuación del axonema poseen una **zona de transición** que une el tallo al **corpúsculo basal o cinetosoma**, con estructura interna igual que la de un centriolo (**9 tripletes**) que lo conecta a la superficie celular y genera el movimiento.

## 7. RIBOSOMAS:

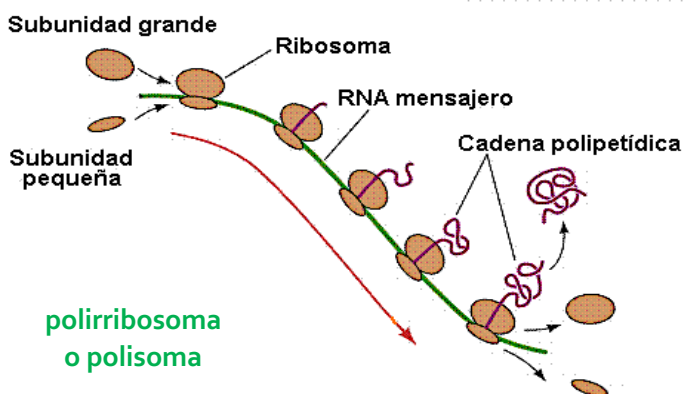
Los **ribosomas** son estructuras globulares sin membrana formados por ARN ribosómico (codificado en el nucléolo) asociado a varios tipos de proteínas. Están presentes en eucariotas y procariontes, con un tamaño de **80s** y **70s** respectivamente (S: unidad *Svedberg* que mide la velocidad de sedimentación).

En procariontes siempre están libres en el citoplasma, pero en eucariotas, los hay libres pero también aparecen en gran cantidad unidos a las membranas del retículo endoplasmático rugoso (RER), a través de unas proteínas llamadas **riboforinas**. Además, en eucariotas, también aparecen ribosomas propios, similares a los procariontes, en el interior de las mitocondrias y de los cloroplastos (una de las pruebas que avalan la teoría endosimbiótica).

\* **Estructura:** Cada ribosoma está formado por dos subunidades, una grande y una pequeña. En el citoplasma, las dos subunidades se encuentran separadas y solo se unen en el momento en el que van a sintetizar proteínas, cuando el ARNm se asocia a la subunidad pequeña. Luego se acopla la subunidad grande y comienza la traducción.

- **Subunidad grande o mayor:** En eucariotas es 60 S y en procariontes 50S.
- **Subunidad pequeña o menor:** En eucariotas es 40 S y en procariontes 30S.

*\*Las subunidades por separado sedimentan a una velocidad y el ribosoma o conjunto de las dos subunidades acopladas sedimenta a otra velocidad que no tiene por qué ser la suma exacta de ambas subunidades*

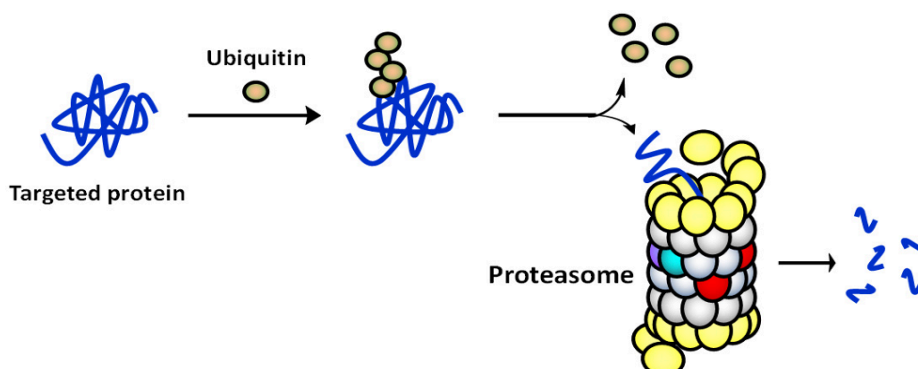


### \* **Función de los ribosomas:**

Los ribosomas sintetizan proteínas (con los aminoácidos transportados por los diferentes ARNt) a partir de la información contenida en el ARNm (traducción). Normalmente, son varios ribosomas los que van traduciendo un mismo ARNm, estos complejos son llamados **polirribosomas** o **polisomas**.

## 8. PROTEASOMA o PROTEOSOMA:

Son complejos proteicos presentes en todas las células eucariotas y arqueas, así como en algunas bacterias. Son grandes estructuras proteicas con forma de túnel, no están rodeados de membrana y suelen encontrarse en el citosol. Su función es degradar las proteínas defectuosas o sobrantes. Por tanto, tienen actividad proteolítica. En la proteólisis, las proteínas que deben ser degradadas son marcadas (se les une una pequeña molécula llamada ubiquitina) que les hace entrar por el túnel y allí son degradadas completamente en el interior del proteasoma.



# TEMA 8: LOS ORGÁNULOS MEMBRANOSOS

## 1. RETÍCULO ENDOPLASMÁTICO (RE):

El **RE**, junto a la envoltura nuclear y el aparato de Golgi, forma parte del conocido como sistema de endomembranas o sistema vacuolar. Junto a los lisosomas, también se les conoce por sus siglas en inglés "complejo GERL" (*Golgi- Endoplasmic Reticulum- Lysosomal complex*).

Se trata de conjunto de membranas, más delgadas que la membrana celular, que delimitan túbulos y sacos aplanados, comunicados entre sí por vesículas de transporte, formando una compleja red que atraviesa el citoplasma. Estas membranas presentan continuidad estructural con la membrana nuclear.

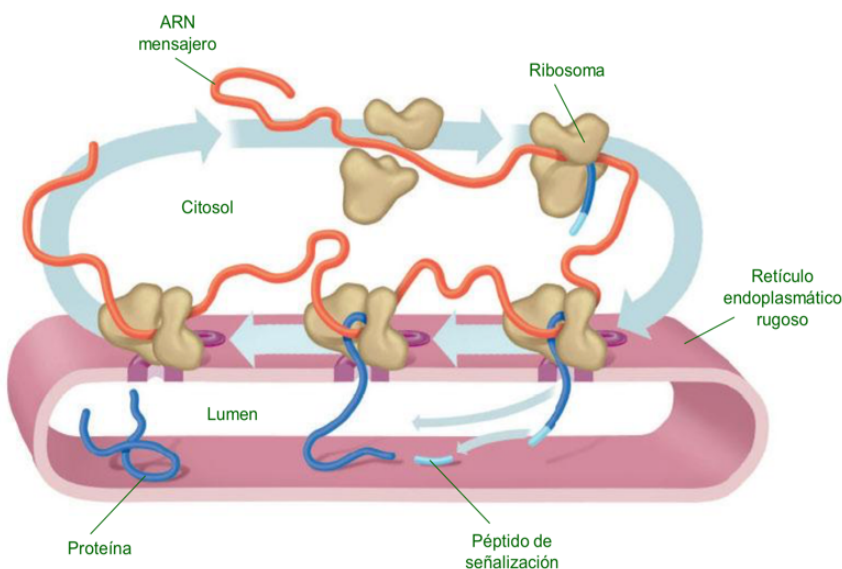
La función principal del RE es la síntesis y transporte de sustancias. El RE está en continua renovación debido a las constantes pérdidas de membrana provocadas por la formación de las vesículas de secreción y de transición. Se diferencian 2 tipos, dependiendo de si poseen ribosomas adheridos a su membrana (rugoso, RER) o no (liso, REL). Las proteínas son formadas en el RER y los lípidos en el REL (**REL: L de Lípidos**).

### 1.1. Retículo endoplasmático rugoso (RER)

El RER presenta **sáculos** con ribosomas adheridos a la cara de su membrana que está hacia el citoplasma, gracias a unas proteínas llamadas riboforinas. El RER se comunica con el retículo endoplasmático liso y con la cara externa de la envoltura nuclear. Aparece en todas las células eucariotas (excepto glóbulos rojos) pero es más abundante en las células con una intensa actividad de síntesis proteica como por ejemplo células pancreáticas encargadas de secretar enzimas digestivos.

#### \* Funciones del RER:

- ❖ **Síntesis, almacenamiento y modificación de proteínas.** En el citosol, las 2 subunidades de los ribosomas se unen acoplándose a un ARNm. Comienza la síntesis proteica y, si en el extremo inicial la proteína posee un **péptido de señalización**, este es reconocido por la membrana del RER y hace que ese ribosoma se una fuertemente al RER. Las proteínas sintetizadas se van almacenando en el lumen del RER (es decir, en el interior de los sáculos) y se transportarán hacia otros orgánulos en vesículas de transición. En el RER las proteínas se acaban de plegar, por ejemplo allí pueden unirse las diferentes subunidades proteicas en proteínas con estructura 4<sup>aria</sup>. Otras proteínas sufren modificaciones post-traduccionales en el RER, como la adición de glúcidos o **glucosilación** en el caso de glucoproteínas, que se completará en el aparato de Golgi.



*\* Hay proteínas que no siguen esta vía, es decir no poseen péptido señal en su extremo amino (inicio de la proteína codificada por el extremo 5' del ARNm) y por tanto los ribosomas que las traducen no se unen al RER. Esas proteínas sintetizadas por ribosomas libres son las que se quedan en el citosol, las enzimas que deben entrar de nuevo al núcleo por los poros nucleares, las proteínas de los peroxisomas, etc. En cambio, siguen la vía del RER-Golgi, las proteínas de dichos orgánulos, las proteínas/enzimas de los*

lisosomas, las proteínas de la membrana (p.ej. glucoproteínas del glucocálix) y las proteínas que se secretan al exterior.

## 1.2. Retículo endoplasmático liso (REL)

El **REL** no presenta ribosomas adheridos y posee unas cisternas tubulares o **túbulos**. Tiene gran importancia en las células que sintetizan hormonas esteroideas (son lípidos) como las de ovarios y testículos, las que se encargan de detoxificar como los hepatocitos y en las fibras musculares estriadas.

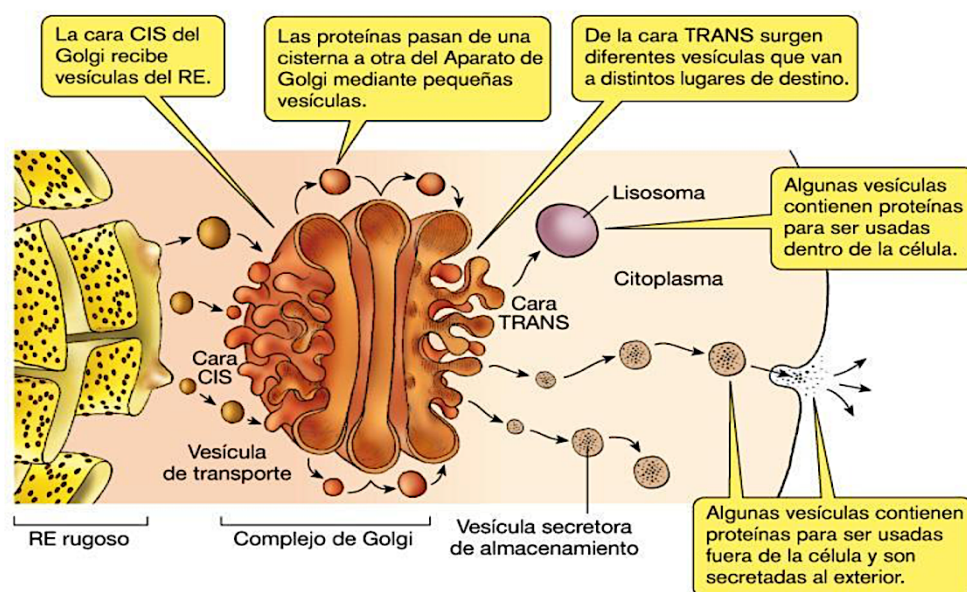
### \* Funciones del REL:

- ❖ Síntesis, almacén y transporte de lípidos y derivados: lípidos de membrana (fosfolípidos, glucolípidos y colesterol), hormonas lipídicas como las esteroideas a partir del colesterol, etc.
- ❖ Detoxificación: las sustancias tóxicas son transformadas en otras menos tóxicas y fácilmente eliminables, principalmente en los hepatocitos del hígado.
- ❖ Interviene en la contracción muscular bombeando iones  $\text{Ca}^{2+}$ , por ello es muy abundante en el músculo donde recibe el nombre específico de retículo sarcoplasmático o sarcoplásmico.

## 2. APARATO DE GOLGI:

El **aparato o complejo de Golgi** está formado por una serie de apilamientos de **cisternas** rodeadas de una gran cantidad de vesículas. Cada apilamiento de 5-10 cisternas y sus vesículas se denomina **dictiosoma**. Dependiendo de la célula, el ap. de Golgi puede contener una cantidad variable de dictiosomas. Es un orgánulo polarizado, pues presenta 2 caras, con diferente estructura y función:

- ❖ **Cara CIS o de formación:** más próxima al núcleo con cisternas convexas, recibe vesículas procedentes del RER (vesículas de transición o transferencia).
- ❖ **Cara TRANS o de maduración:** es la que se orienta hacia la membrana plasmática con cisternas más gruesas (cóncavas) a partir de las cuales se forman vesículas de secreción (de mayor tamaño).

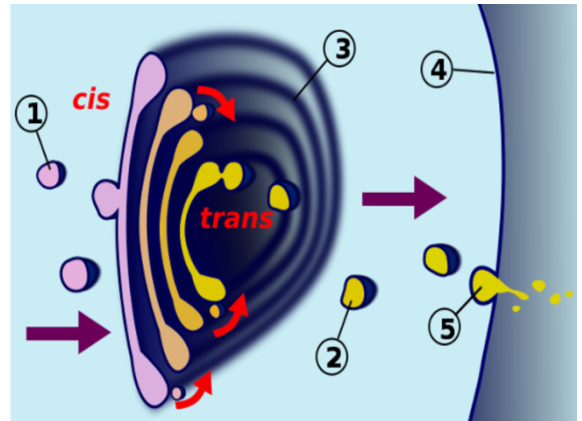


### \* Funciones del aparato de Golgi:

- ❖ Modificación de las proteínas sintetizadas en el RER (maduración y acumulación).
- ❖ Adición de oligosacáridos o **glucosilación** de lípidos y proteínas (que ya había empezado en el RER).
- ❖ Origina la pared vegetal (vesículas de pectina que formaban la lámina media) y el glucocálix (glucoproteínas y glucolípidos que viajan en vesículas a la cara externa de la membrana).

- ❖ Formación de lisosomas, que no son más que vesículas con proteínas dentro (enzimas hidrolíticas).
- ❖ Secreción de proteínas: las proteínas pasan, mediante vesículas *intercisterna*, desde la cara CIS, cisterna a cisterna, hasta la cara TRANS. Es en la cara TRANS donde, ya modificadas y acumuladas, las proteínas se dirigen en el interior de *vesículas de secreción* hacia su destino. Pueden dirigirse hacia la membrana, bien para integrarse y formar parte de ella o para liberar su contenido en el exterior celular mediante EXOCITOSIS al fusionarse con la membrana plasmática. En otros casos, están señalizadas para dirigirse a otros orgánulos celulares.

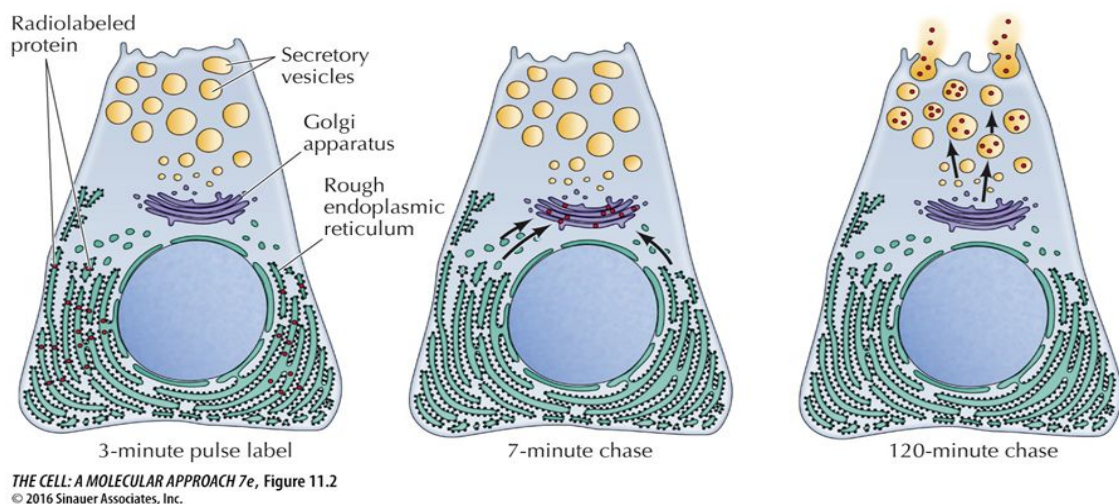
1. Vesículas de transición o de transferencia, llenas de proteínas o lípidos, y que vienen del RE, llegan a la cara CIS del ap. de Golgi y van de cisterna a cisterna mediante vesículas *intercisterna*, modificándose y acumulándose en la cara TRANS.
2. Las vesículas de secreción se dirigen a la membrana plasmática.
3. Las vesículas pueden dirigirse a otras partes de la célula, según como estén señalizadas. Si las proteínas que contienen son un tipo de enzimas hidrolíticos específicos, estas vesículas se denominan lisosomas y permanecen en el citosol



4. Las glucoproteínas y otros lípidos y proteínas de membrana, que han realizado todo el proceso a través del RE y del ap. de Golgi llegan a la membrana plasmática, donde se integran.
5. Una vesícula de secreción se fusiona con la membrana plasmática y libera su contenido al exterior (exocitosis).

**\* Resumen de vía de secreción de una glucoproteína mediante el sistema de endomembranas:**

*En el esquema se muestra una célula pancreática secretora de enzimas digestivos a la que se le ha añadido aminoácidos marcados radiactivamente. Después, se mide a distintos tiempos donde aparece la marca radiactiva*



1. Se transcribe el gen que codifica la glucoproteína y el ARNm obtenido madura en el núcleo
2. El ARNm maduro sale por un poro nuclear al citosol.
3. Ensamblaje de la subunidad menor y mayor del ribosoma al encontrarse al ARNm en el citosol.
4. Se inicia la traducción del péptido señal por el ribosoma en el citosol.
5. El péptido señal hace que el ribosoma se ancle al RER y siga traduciendo el resto de la proteína.



6. La proteína se va introduciendo en el RER, allí se elimina el péptido señal y la proteína comienza a modificarse: acumulándose y plegándose. Se puede incluso iniciar su glucosilación.
7. La proteína se transporta mediante vesículas a la cara CIS del Aparato de Golgi.
8. La glucoproteína acaba de glucosilarse y se acumula al ir pasando, a través de vesículas intercisterna, por las cisternas del dictiosoma hasta llegar a la cara TRANS.
9. La glucoproteína se transporta mediante una vesícula de secreción desde la cara TRANS del aparato de Golgi hacia la membrana plasmática.
10. La vesícula se fusiona con la membrana y por exocitosis la glucoproteína llega a la parte exterior de la membrana o se secreta al exterior celular, dependiendo de su función y destino.

### 3. LISOSOMAS:

Los **lisosomas** son pequeñas vesículas procedentes del aparato de Golgi que contienen enzimas hidrolíticos como las **hidrolasas ácidas** (proteínas formadas en el RER que pasan al aparato de Golgi y allí se modifican y activan). El pH en el interior de los lisosomas es de bastante menor que el del citosol (que es neutro) debido a que las enzimas proteolíticas funcionan mejor con un pH ácido. Entre todas estas enzimas digestivas destaca la **fosfatasa ácida**, capaz de liberar grupos fosfato. Los lisosomas están presentes en todas las células, pero son más abundantes en aquellas que tienen alta capacidad fagocitaria, como son las células del sistema inmunitario.

Para que los enzimas de su interior no actúen sobre el propio lisosoma, la cara interna de la membrana de los lisosomas tiene muchas glucoproteínas para evitar verse atacado por los enzimas que contiene.

Existen dos tipos de lisosomas:

- ❖ **Lisosomas primarios:** son lisosomas recién formados, en su interior solo contienen enzimas. Ej.: el lisosoma 1<sup>ario</sup> especial presente en el acrosoma del espermatozoide para poder penetrar en el óvulo.
- ❖ **Lisosomas secundarios:** resultan de la unión de un lisosoma primario con otro tipo de vesículas, normalmente con materia orgánica. Por tanto, su contenido es heterogéneo y es en los que se producirán procesos de digestión celular. Se llaman también **vacuolas digestivas** y pueden ser:
  - **Vacuolas digestivas heterofágicas:** proceden de la unión de un lisosoma primario con un fagosoma, formado por endocitosis (la membrana reconoce la partícula, se invagina y, al estrangularse, forma una vesícula que contiene partículas provenientes del exterior de la célula). En este caso, al ser un **fagosoma** + un **lisosoma**, los lisosomas 2<sup>arios</sup> se llaman **fagolisosomas**.
  - **Vacuolas digestivas autofágicas:** resultan de la unión de un lisosoma primario con una vesícula que contiene moléculas u orgánulos propios llamada **autofagosoma** (p.ej. una mitocondria que no funciona correctamente) que han sido rodeados por la membrana del RE. En este caso, al ser un **autofagosoma** + un **lisosoma**, los lisosomas 2<sup>arios</sup> se llaman **autofagolisosomas**.

Según se formen vacuolas digestivas heterofágicas o autofágicas se habla del proceso de **heterofagia** (en la que la célula incorpora material del exterior y lo digiere) o **autofagia** (la célula envuelve con membrana del RE los orgánulos defectuosos o estructuras propias que quiere digerir). También se puede hablar de **heterofagocitosis** o **autofagocitosis** respectivamente.

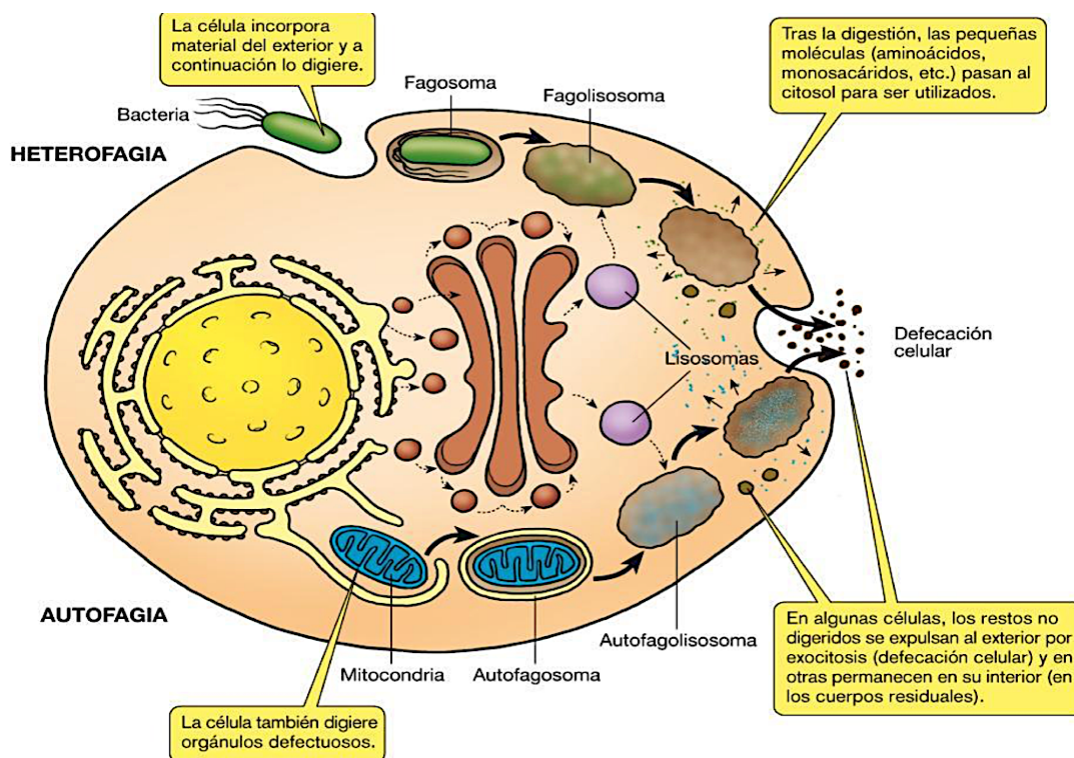
- ❖ Los restos no digeridos, procedan de un proceso de autofagia o de una heterofagia, se expulsan de la célula por **exocitosis**, al fusionarse la vesícula con los desechos no digeridos a la membrana plasmática. Otras veces, las vesículas con estos restos no se expulsan y permanecen en el interior celular formando **cuerpos residuales**.

#### \* Funciones de los lisosomas:

- ❖ **Digestión** de materia orgánica (por eso necesitan un pH ácido). La digestión puede ser **extracelular** si expulsan sus enzimas al citoplasma (p.ej. en hongos o en las células del tubo digestivo) o digestión

**intracelular** si se unen a la vacuola que contiene la sustancia a digerir (que puede ser tanto la autofagia de orgánulos defectuosos como la heterofagia de partículas fagocitadas e incluso patógenos).

*\*En vegetales, no existen lisosomas propiamente dichos pero si unas vacuolas vegetales que tienen una función equivalente de digestión intracelular.*



\* La digestión celular se refiere básicamente a la **proteólisis** (=degradación de las proteínas) con la finalidad de reciclar o degradar los aminoácidos resultantes. Esta proteólisis se da tanto en el interior de los lisosomas a pH ácido como en los proteosomas presentes en el citoplasma.

#### 4. PEROXISOMAS:

Los **peroxisomas** son orgánulos pequeños delimitados por una membrana sencilla y que presentan un núcleo cristalizado. En el interior de los peroxisomas existen enzimas oxidantes que se encargan de degradar ciertas bases nitrogenadas, ácidos grasos, aminoácidos y compuestos orgánicos perjudiciales. En los peroxisomas también se dan algunas reacciones metabólicas importantes como la  $\beta$ -oxidación de ácidos grasos. En definitiva, son vesículas con enzimas oxidativos en su interior, como la **oxidasa**. Algunas de las reacciones de oxidación que ocurren en su interior, como la oxidación de ácidos grasos de cadena larga, producen sustancias reactivas del  $O_2$  que deben eliminarse, como los peróxidos (p.ej. el agua oxigenada,  $H_2O_2$ ), que son muy tóxicos para la célula. Afortunadamente, los peroxisomas también poseen enzimas como la **catalasa** que los descomponen evitando cualquier daño.

*\* La catalasa es la que crea burbujitas cuando te pones agua oxigenada en una herida.*

#### 5. GLIOXISOMAS:

Los **glioxisomas** son un tipo de peroxisomas (es decir, vesículas con enzimas oxidativas en su interior) que permiten sintetizar glúcidos a partir de lípidos. Solo existen en hongos filamentosos y plantas, en las que permiten sintetizar glucosa para el embrión a partir de las reservas lipídicas de las semillas en germinación. Los enzimas de los glioxisomas son capaces de hidrolizar y oxidar los ácidos grasos y, mediante la llamada vía del glioxilato, se obtienen productos intermedios para la gluconeogénesis (= obtención de glucosa a partir de otros compuestos no glucídicos).

## 6. VACUOLAS / VESÍCULAS:

Las **vacuolas** son vesículas constituidas por una membrana que se forma a partir del RE, del aparato de Golgi o de invaginaciones de la membrana plasmática.

En **células animales**, las vacuolas suelen ser pequeñas y normalmente se denominan **vesículas**.

En **células vegetales** suelen ser muy grandes ocupando incluso el 90% del volumen celular. Suele haber solo una por célula (a veces hay dos) y su membrana recibe el nombre de **tonoplasto**.

### \* Funciones de las vesículas/vacuolas en general:

- ❖ Las vesículas en general almacenan y transportan sustancias entre el RER, el aparato de Golgi, y el medio externo (vesículas fagocíticas, pinocíticas, etc.). A veces, incluyen algún tipo de sustancia de forma predominante y entonces se habla de inclusiones citoplasmáticas.
- ❖ En cuanto a algunos protozoos, sus vacuolas pulsátiles expulsan continuamente H<sub>2</sub>O del citoplasma para solucionar el problema que sufren al vivir en un medio hipotónico.

### \* Funciones específicas de las vacuolas vegetales:

- ❖ Las vacuolas vegetales almacenan tanto productos de desecho, productos de reserva y otras sustancias, como los pigmentos que proporcionan color a los pétalos, sustancias tóxicas para protegerse de depredadores, etc.
- ❖ La gran vacuola central presente en células vegetales ayuda a mantener el equilibrio osmótico. El H<sub>2</sub>O entra a las vacuolas por ósmosis y contribuye a mantener la célula turgente. Esta turgencia proporciona soporte a las plantas herbáceas, complementando a la rigidez que da la pared celular.

---

(A PARTIR DE AQUÍ SON ORGÁNULOS CON DOBLE MEMBRANA)

## 7. MITOCONDRIAS:

Las **mitocondrias** aparecen en todas las células eucariotas. Intervienen en el metabolismo respiratorio aerobio (con O<sub>2</sub>) para la obtención de energía. Son más abundantes en células que necesitan un elevado aporte energético (como las fibras musculares o los espermatozoides).

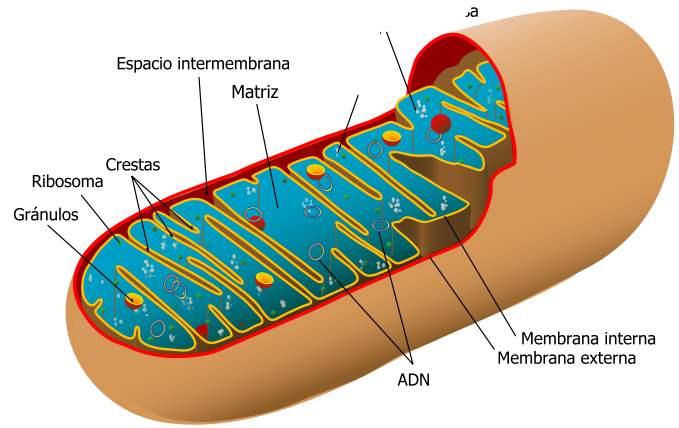
*\*Hasta hace poco tiempo, se pensaba que las mitocondrias se heredaban únicamente de la madre, pues provenían exclusivamente del óvulo en la fecundación (el espermatozoide no introducía sus mitocondrias, sólo su ADN). Sin embargo, estudios recientes han demostrado que esto puede no ser así, pues se han dado casos de transmisión de enfermedades mitocondriales (debidas al ADN mitocondrial) de padre a hijo. Aun así, la inmensa mayoría de mitocondrias se heredan de la madre pero la ciencia se va rehaciendo cada día.*

Su **origen** se explica según la **teoría endosimbiótica** (Lynn Margulis) que propone que provienen de procariontes aerobias que entraron en la célula eucariota primitiva mediante endocitosis, permaneciendo en su interior como mitocondrias al establecer una relación de simbiosis. Las pruebas que apoyan esta teoría son: la existencia de ADN mitocondrial (circular de doble cadena y sin histonas como el bacteriano), ribosomas propios similares a los bacterianos y la propia existencia de la doble membrana, con la membrana mitocondrial interna sin colesterol (como la de las bacterias).

### \* Estructura de la mitocondria (del exterior al interior):

- **Membrana mitocondrial externa:** parecida a la de otros orgánulos, muy permeable y contiene proteínas de transporte.
- **Espacio intermembranoso:** entre las 2 membranas y con composición parecida al citoplasma.

- **Membrana mitocondrial interna:** Presenta crestas o invaginaciones (aumenta la superficie en la que se darán las reacciones metabólicas). Carece de colesterol y es más impermeable. Contiene proteínas de transporte de electrones y enzimas, como la ATP sintasa (síntesis de ATP).



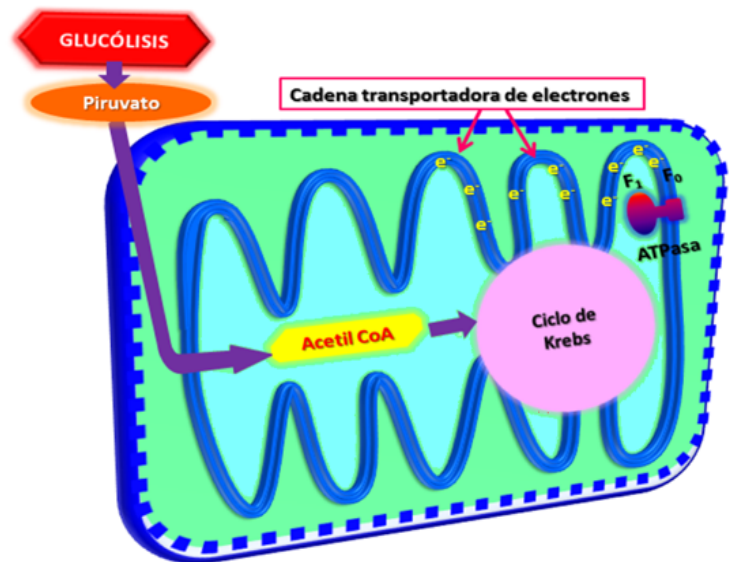
- **Matriz mitocondrial:** En ella, aparecen un gran número de enzimas (implicadas en reacciones metabólicas), **ribosomas mitocondriales** similares a los bacterianos (*mitorribosomas*) que sintetizarán las proteínas mitocondriales y el ADN mitocondrial.

El **ADN mitocondrial** es una molécula más pequeña y con menor nº de genes que el ADN del núcleo, además es **circular** cerrado. Es de doble cadena como el ADN nuclear pero que no está tan condensado **ni unido a histonas**. Al tener su propio ADN y sus propios ribosomas, dentro de las mitocondrias se dan los procesos de replicación, transcripción y traducción para sintetizar las proteínas propias de la mitocondria.

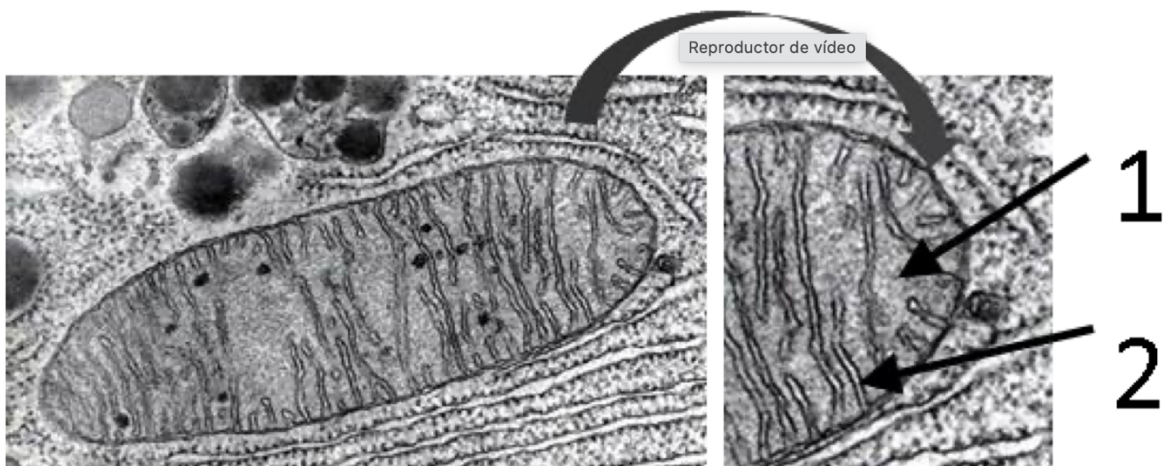
**\* Función de las mitocondrias:**

- ❖ Producen energía mediante la oxidación de la materia orgánica, principalmente monosacáridos y ácidos grasos, utilizando  $O_2$  y desprendiendo  $CO_2$  y  $H_2O$ . Este proceso se conoce como **respiración celular** y consta de varias reacciones entre las que destacan:

- **el ciclo de Krebs** y la  **$\beta$ -oxidación de los ácidos grasos** que transcurren en la **matriz mitocondrial**.
- Acumulación de  $H^+$  y, por tanto, **generación de un gradiente de  $H^+$**  que luego permitirá sintetizar ATP en el **espacio intermembranoso**.
- la cadena de transporte de electrones y **fosforilación oxidativa** que sucede en las crestas de la **membrana mitocondrial interna**.



**\* En la siguiente imagen aparece al detalle una mitocondria vista con el microscopio electrónico de transmisión:**



Las mitocondrias son cilíndricas pero dependiendo del corte realizado en la muestra, pueden aparecer ovaladas o incluso circulares (depende del ángulo con el que cortes el fuet, las secciones tendrán una forma u otra). En todos los casos, las mitocondrias no se tiñen tan oscuras como los lisosomas y en ellas se distingue la doble membrana, tanto la membrana mitocondrial externa como la membrana mitocondrial interna formando las crestas mitocondriales. En la imagen agrandada, el número 1 corresponde a la matriz mitocondrial (en la que, como veremos con detalle en el metabolismo, tiene lugar la descarboxilación oxidativa, el ciclo de Krebs, la  $\beta$ -oxidación y la síntesis de proteínas mitocondriales) y el número 2 corresponde a las crestas mitocondriales o membrana interna mitocondrial (donde se lleva a cabo la fosforilación oxidativa y donde se encuentra la cadena respiratoria).

## 8. CLOROPLASTOS:

Los **cloroplastos** forman parte de un conjunto de orgánulos vegetales denominados en general **plastos**. Se distinguen varios tipos:

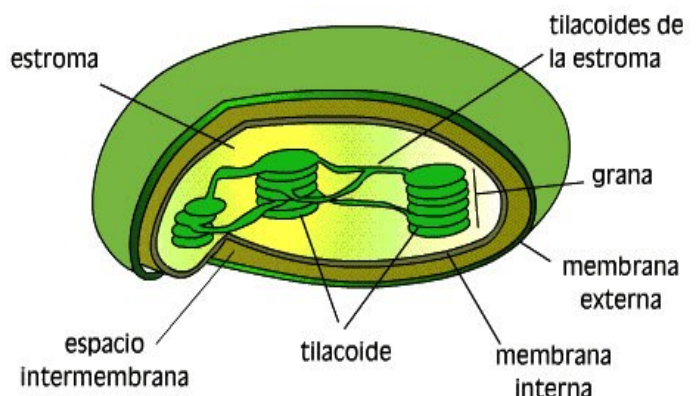
- **Cromoplastos:** contienen pigmentos como los cromoplastos del tomate.
- **Leucoplastos:** incoloros y almacenan sustancias de reserva. Los amiloplastos almacenan almidón.

Los cloroplastos son plastos que contienen clorofila, un pigmento de color verde, gracias al cual realizan la fotosíntesis. Se encuentran en las zonas verdes de las plantas (hojas y tallos verdes) y también en las algas.

Su **origen** se explica, al igual que el de las mitocondrias, mediante la **teoría endosimbiótica** (Lynn Margulis) que propone que los cloroplastos provienen de cianobacterias fotosintéticas que entraron en la célula eucariota primitiva mediante endocitosis, permaneciendo en su interior al establecer una relación de simbiosis. Las pruebas que apoyan esta teoría son: la existencia de ADN plastidial (circular de doble cadena y sin histonas como el bacteriano), ribosomas propios similares a los bacterianos y la propia existencia de la doble membrana, con la membrana plastidial interna sin colesterol (como en bacterias).

### \* Estructura del cloroplasto (desde el exterior al interior):

- **Membrana plastidial externa:** parecida a la de otros orgánulos, muy permeable y con proteínas de transporte.
- **Espacio intermembranoso:** entre las 2 membranas y con composición parecida al citosol.
- **Membrana plastidial interna:** Es mucho menos permeable pero permite el paso de determinadas moléculas a través de numerosas permeasas. No tiene crestas ni colesterol como la de las cianobacterias.
- **Estroma:** matriz interna del cloroplasto con un gran nº de enzimas (implicadas en reacciones metabólicas como el ciclo de Calvin), inclusiones de almidón, gotas lipídicas, ARN, **ADN plastidial** y **ribosomas** (son como los bacterianos y se denominan también *plastorribosomas*) que sintetizarán las proteínas del cloroplasto. Al tener su propio ADN y sus propios ribosomas, dentro de los cloroplastos se dan los procesos de replicación, transcripción y traducción.



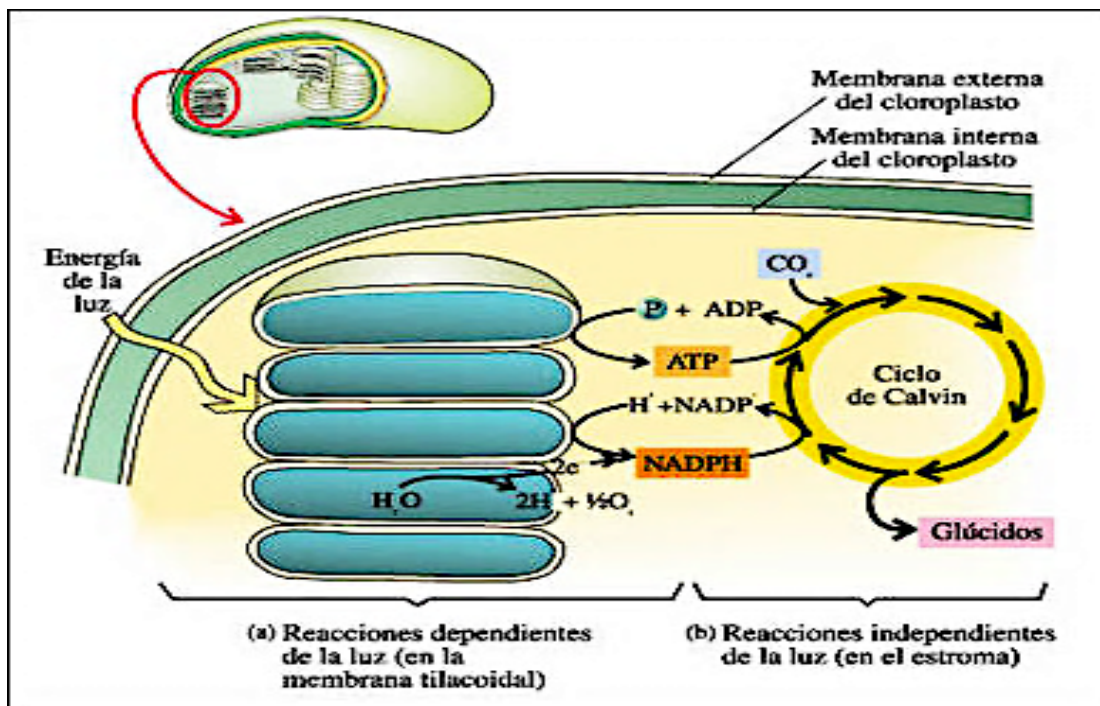
En el estroma están inmersos los tilacoides:

\* **Tilacoides:** Sáculos membranosos internos interconectados entre sí. Están rodeados de membrana tilacoidal y el espacio interno o **lumen** de los tilacoides es el espacio intratilacoidal. Existen dos tipos los tilacoides: los tilacoides que atraviesan longitudinalmente el estroma (tilacoides de estroma o lamelas) y los tilacoides de grana que se agrupan formando pilas denominadas **grana**. En la **membrana tilacoidal** están los pigmentos fotosintéticos (la clorofila) y las ATP sintasas, similares a las de las mitocondrias, implicadas en este caso en el proceso de **fotofosforilación**.

\* *El cloroplasto tiene 3 membranas (externa, interna y tilacoidal) y 3 espacios ≠ (intermembranoso, estroma y tilacoidal). El lumen de los tilacoides puede llamarse espacio intratilacoidal o tilacoidal.*

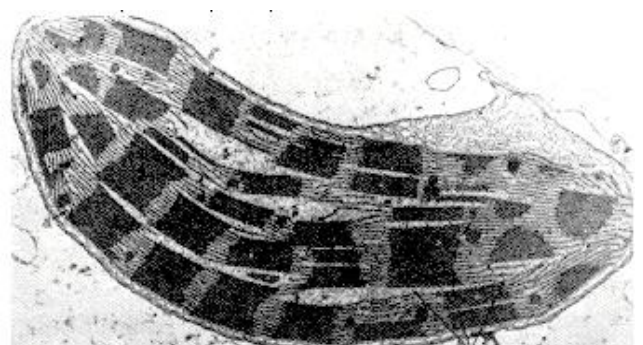
\* **Función de los cloroplastos:**

En los cloroplastos tiene lugar la **fotosíntesis**, que ocurre en dos etapas:



- ❖ **Fase lumínica:** se da en la **membrana tilacoidal** donde se encuentran la clorofila, los fotosistemas, así como las cadenas de transporte de electrones y las ATP sintasas implicadas en la **fotofosforilación**. En esta fase, se convierte la energía lumínica en energía química (ATP) y se genera poder reductor (NADPH). Además, también durante esta fase, en el lumen **de los tilacoides** o espacio intratilacoidal, **se acumulan H<sup>+</sup>** para generar el gradiente electroquímico y también se da la **fotólisis del H<sub>2</sub>O** que liberará O<sub>2</sub> como producto de desecho.
- ❖ **Fase oscura:** no necesita luz y tiene lugar en el **estroma**. Es el ciclo de Calvin, es decir, la fijación del CO<sub>2</sub> en moléculas orgánicas (glucosa y su posterior almacenamiento en forma de almidón).

\* *En la imagen aparece al detalle un cloroplasto visto con el microscopio electrónico de transmisión. Los cloroplastos son más grandes que las mitocondrias y tienen formas variadas, normalmente son ovalados o con forma de media luna. Se distingue la doble membrana y, en su interior, son muy visibles los tilacoides apilados (grana) de color más oscuro.*

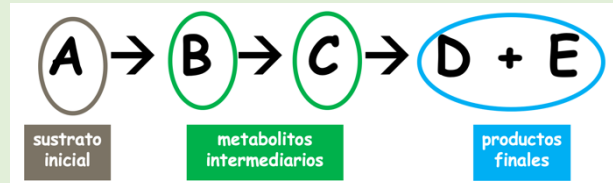


# TEMA 9: INTRODUCCIÓN AL METABOLISMO: ENZIMAS

El **metabolismo** comprende una serie de transformaciones químicas y procesos energéticos que ocurren en el ser vivo. Para que puedan ocurrir cada una de estas transformaciones, es necesario la actuación de enzimas que catalicen las reacciones.

Una **ruta metabólica** o vía metabólica es una sucesión de reacciones químicas, catalizadas por enzimas, que conducen de un sustrato inicial a uno o varios productos finales, a través de una serie de metabolitos intermediarios.

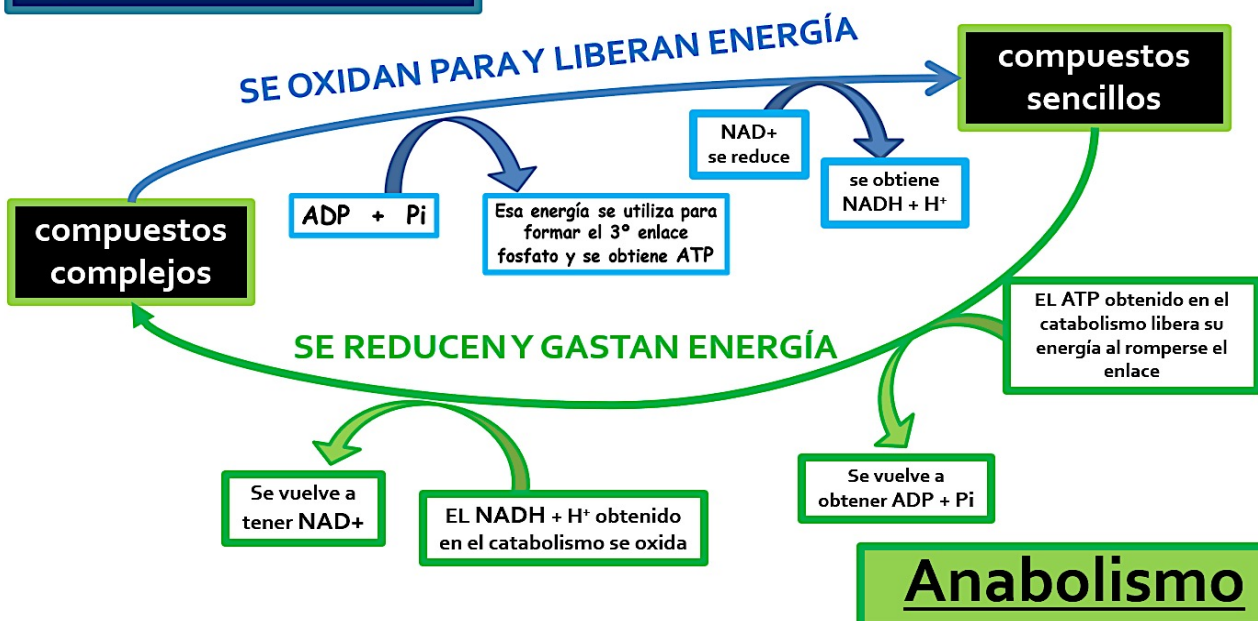
Por tanto, son **secuenciales** (el producto de una reacción es el sustrato de la siguiente) aunque pueden ramificarse.



## 1. Tipos de rutas metabólicas: CATABOLISMO y ANABOLISMO

CATABOLISMO	ANABOLISMO
<ul style="list-style-type: none"> <li>➤ Es un proceso destructivo. Son <b>reacciones de degradación</b> en las que, a partir de moléculas orgánicas complejas se obtienen moléculas más sencillas.</li> <li>➤ Suelen ser <b>reacciones de oxidación</b> en las que <b>se libera energía que se almacena en forma de ATP</b> y también se <b>generan coenzimas reducidas con poder reductor</b> (en el cuerpo se forma la molécula NADH + H<sup>+</sup> a partir de la reducción del NAD<sup>+</sup> y/o FADH<sub>2</sub> a partir de la reducción del FAD).</li> <li>➤ Ej: Glucolisis + ciclo de Krebs + cadena de transporte de e<sup>-</sup> / Fermentaciones láctica y alcohólica / β-Oxidación de ácidos grasos.</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>➤ Es un proceso constructivo. Son <b>reacciones de síntesis</b> en las que, a partir de moléculas sencillas se obtienen otras moléculas orgánicas más complejas.</li> <li>➤ Suelen ser <b>reacciones de reducción</b> en las que normalmente <b>se necesita energía, así que se gasta ATP</b>. Además, para reducirse <b>consumen los coenzimas reducidos con poder reductor</b> obtenidos en el catabolismo (el NADH + H<sup>+</sup> se oxida de nuevo a NAD<sup>+</sup> y el FADH<sub>2</sub> pierde 2 electrones y 2 H<sup>+</sup> oxidándose a FAD).</li> <li>➤ Ej: Fotosíntesis / Quimiosíntesis en bacterias / Gluconeogénesis / Glucogenogénesis.</li> </ul>

## Catabolismo



\* **Clasificación de los seres vivos según su tipo de metabolismo** (fuente de energía y de carbono):

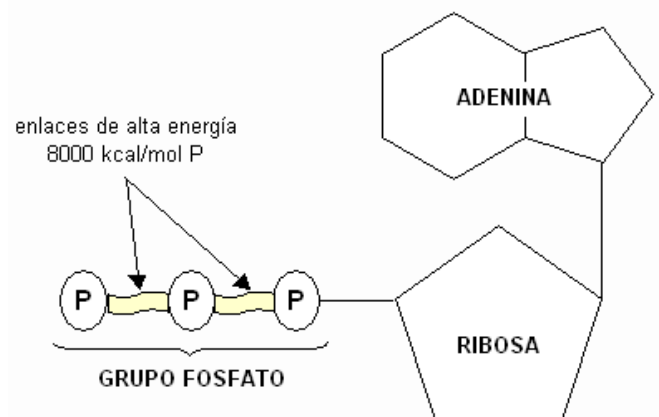
	<b>fuelle de Carbono:</b> CO <sub>2</sub> (inorgánico)	<b>fuelle de Carbono:</b> compuestos orgánicos
<b>fuelle de energía:</b> luz solar	<b>FOTOAUTÓTROFOS</b>	<b>FOTOHETERÓTROFOS</b>
	<p>Son las <b>plantas</b>, las <b>algas</b> y algunas bacterias como las <b>cianobacterias</b> (realizan <b>FOTOSÍNTESIS OXIGÉNICA</b>: tienen H<sub>2</sub>O como fuente de electrones por lo que liberan O<sub>2</sub>).</p> <p>Las <b>bacterias verdes y púrpuras del azufre</b> (realizan <b>FOTOSÍNTESIS ANOXIGÉNICA</b>: tienen el H<sub>2</sub>S como fuente de electrones por lo que liberan S que forma precipitados).</p>	<p>Son las <b>bacterias púrpuras no sulfuradas</b> (utilizan compuestos orgánicos o H<sub>2</sub> como donadores de electrones, pero nunca S. Viven en ambientes acuáticos ricos en materia orgánica y con bajos niveles de sulfuros).</p>
<b>fuelle de energía:</b> reacciones de oxidación de compuestos químicos	<b>QUIMIOAUTÓTROFOS</b>	<b>QUIMIOHETERÓTROFOS</b>
	<p>Son las <b>bacterias nitrificantes</b>, las <b>bacterias incoloras del azufre</b> y otras bacterias (realizan <b>QUIMIOSÍNTESIS</b>: usan la energía liberada en reacciones química redox).</p>	<p>Son los <b>animales</b>, los <b>protozoos</b>, los <b>hongos</b>, y la <b>mayoría de las bacterias</b> (obtienen materia orgánica al alimentarse de otros seres vivos y obtienen la energía de reacciones de oxidación de compuestos orgánicos).</p>

Según su tipo de metabolismo, los organismos pueden ser autótrofos (utilizan compuestos inorgánicos como fuente de C) que a su vez pueden ser fotosintéticos (utilizan la luz solar como fuente de energía) o quimiosintéticos (su fuente de energía son las reacciones de oxidación de compuestos químicos). Los organismos heterótrofos, en cambio, utilizan como fuente de C los compuestos orgánicos que contienen la energía disponible en sus enlaces. Suelen obtener la energía a partir de reacciones redox (quimioheterótrofos) pero hay determinadas bacterias heterótrofas que usan la luz como fuente de energía.

## 2. Adenosín Trifosfato (ATP)

El ATP es un ribonucleótido cuya base nitrogenada es la adenina y la pentosa una ribosa. Dependiendo de si posee 1, 2 o 3 grupos fosfatos, se denomina AMP (adenosín 5' monofosfato), ADP (adenosín 5' difosfato) o ATP (adenosín 5' trifosfato) respectivamente.

Los enlaces éster fosfóricos entre los grupos fosfato son covalentes, por tanto, fuertes y ricos en energía, y por eso, son capaces de almacenar la energía que se genera en las reacciones metabólicas. Al romperse los enlaces de alta energía, se libera dicha energía y el ATP se transforma en ADP y un grupo fosfato inorgánico.



**Esquema de la molécula de ATP**



## ATP ↔ ADP + Pi + Energía (7,3 kcal/mol)

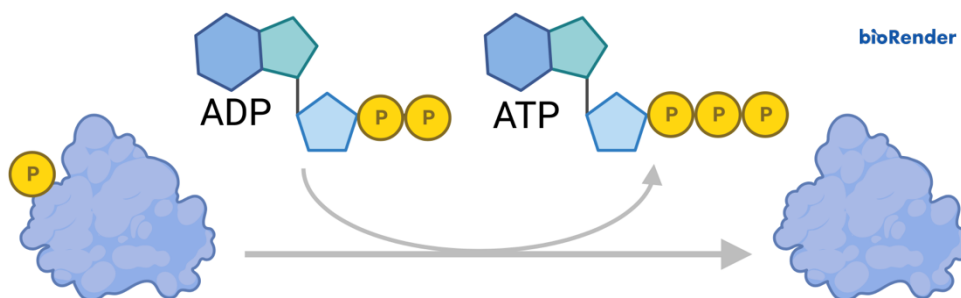
Esta energía la puede utilizar la célula cuando la necesite para transporte activo, reacciones anabólicas, transferencia de grupos P, activación de moléculas, etc.

El ATP se produce de forma continua y es de uso inmediato. Si la energía no se necesita inmediatamente, la célula usa otras biomoléculas capaces de almacenar más energía por gramo:

- **ATP** (uso inmediato)
- **POLISACÁRIDOS DE RESERVA** (4 Kcal/g): En vegetales, el almidón se almacena en gránulos citoplasmáticos o en amiloplastos. En animales, el glucógeno se almacena sobre todo en hepatocitos y células musculares.
- **TRIGLICÉRIDOS**: En adipocitos o algunos frutos y semillas. Es la molécula más eficiente para almacenar energía: 9 Kcal/g.

### 2.1. ¿Cómo se forma el ATP a partir del ADP?

- **FOSFORILACIÓN A NIVEL DE SUSTRATO**: se utiliza la energía que se libera de otra molécula al romperse alguno de sus enlaces ricos en energía para unir el 3<sup>a</sup> grupo fosfato al ADP y formar ATP. Ej: en ciertas reacciones de la glucólisis, del ciclo de Krebs, etc.



- **MEDIANTE ATP-SINTASAS**: son enzimas que sintetizan ATP en las crestas de la membrana mitocondrial interna (fosforilación oxidativa) o en las membranas de los tilacoides (fotofosforilación). En la cadena de transporte de e<sup>-</sup>, se generan también H<sup>+</sup> que se van acumulando a un lado de la membrana. Se genera un gradiente y posterior flujo de H<sup>+</sup> que sirve para sintetizar ATP mediante unas enzimas especiales llamadas ATP-sintasas.

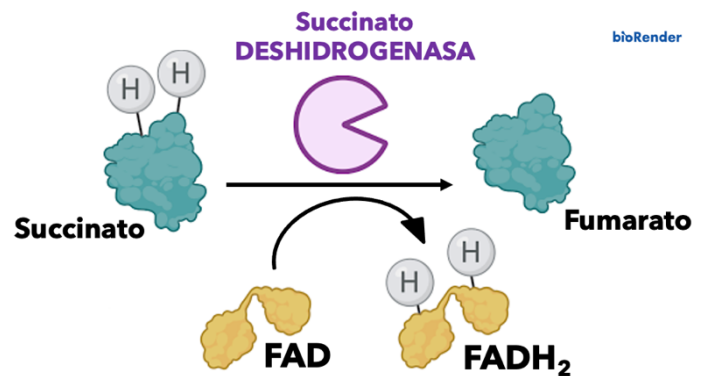
### 3. Coenzimas que intervienen en procesos de oxidación- reducción

Estas moléculas captan electrones (e<sup>-</sup>) de moléculas a las que oxidan y los ceden a otras moléculas a las que a su vez reducen. Así, se transportan e<sup>-</sup> de aquellas reacciones en las que se desprende a aquellas en las que se necesitan. Pueden aparecer en la forma oxidada (ha perdido 2 átomos de H, o lo que es lo mismo 2e<sup>-</sup> y 2 H<sup>+</sup>) o la forma reducida (ha ganado 2 átomos de H, o lo que es lo mismo 2e<sup>-</sup> y 2 H<sup>+</sup>).

COENZIMAS CON PODER REDUCTOR	FORMA OXIDADA	FORMA REDUCIDA (tras ganar 2 e <sup>-</sup> y 2 H <sup>+</sup> )
<i>Nicotinamida Adenina Dinucleótido</i>	NAD <sup>+</sup>	NADH + H <sup>+</sup>
<i>Nicotinamida Adenina Dinucleótido Fosfato</i>	NADP <sup>+</sup>	NADPH + H <sup>+</sup>
<i>Flavina Adenina Dinucleótido</i>	FAD	FADH <sub>2</sub>

\* Cuando algún elemento se oxida (pierde  $e^-$ ) siempre hay otro que tiene que reducirse (ganar esos  $e^-$ ) ya que los  $e^-$  "no se pueden quedar por ahí solos volando". Además, el intercambio nunca es de electrones aislados "por ahí solos volando" sino suele ser en forma de 2 átomos de H ( $2e^- + 2H^+$ ).

Por esta razón, p.ej. en las oxidaciones que catalizan las enzimas deshidrogenasas del catabolismo es necesario la acción de las coenzimas en su forma oxidada:  $NAD^+$  o  $FAD$ . Cuando el reactivo se oxida, esos 2 átomos de H que pierde los cogerá el coenzima reduciéndose (pasando p.ej. de la forma oxidada  $NAD^+ + 2e^- + 2H^+ \rightarrow NADH + H^+$  que es la forma reducida o tal como se ve en la imagen de la forma oxidada  $FAD$  a la forma reducida  $FADH_2$  en la oxidación del succinato).



Por el contrario, si en una reacción el reactivo se reduce como en la fermentación láctica, será el coenzima el que les dará los 2 átomos de H (pasará de la forma reducida p.ej.  $NADH + H^+$  a la forma oxidada  $NAD^+$ ) al piruvato y generando lactato.

También hay otras coenzimas que, en vez de transferir electrones, transfieren otros grupos como p.ej. el coenzima A (CoA) que transfiere grupos acilo. Cuando una molécula de coenzima A lleva un grupo acetilo se denomina acetil-CoA, molécula muy importante en el metabolismo p.ej. de ácidos grasos.

### 3.1. Vitaminas

Las vitaminas son un grupo muy heterogéneo de moléculas orgánicas que se consideran imprescindibles para la vida. Generalmente, los animales no podemos sintetizar este tipo de moléculas o lo hacemos en cantidad insuficiente, por lo que es necesario ingerir las vitaminas en la dieta. Tienen una enorme importancia por su participación como coenzimas en procesos metabólicos (al igual que los oligoelementos eran importantes como cofactores inorgánicos). Sin vitaminas y, por tanto, sin coenzimas, las enzimas correspondientes pueden dejar de funcionar y provocar alteraciones graves en el metabolismo.

El déficit de vitaminas se denomina **hipovitaminosis** mientras que el nivel excesivo de vitaminas se denomina **hipervitaminosis**. Si hay carencia total de la vitamina se habla de **avitaminosis**.

Dependiendo de su solubilidad en agua o en lípidos se clasifican en:

- **HIDROSOLUBLES:** son las vitaminas del **grupo B** que, además, son muy importantes en el metabolismo celular ya que tanto las coenzimas con poder reductor como el coenzima A (CoA) son derivados de vitaminas del grupo B. Por ejemplo la vitamina B2 o riboflavina es precursora del FAD, la vitamina B3 o niacina es precursora del  $NAD^+$  o  $NADP^+$  y la vitamina B9 o ácido fólico es muy importante durante el embarazo.

También es una vitamina hidrosoluble la vitamina **C** o ácido ascórbico, presente en cítricos, con gran poder antioxidante y cuya deficiencia provoca sangrado de encías y, en casos graves, escorbuto.

*\* En el siglo XVIII, se llevó a cabo el que se considera el 1º ensayo clínico de la historia que asoció el déficit de vitamina C con el gran número de muertes por escorbuto en la tripulación de las largas expediciones en barco que solían hacerse por aquel entonces.*

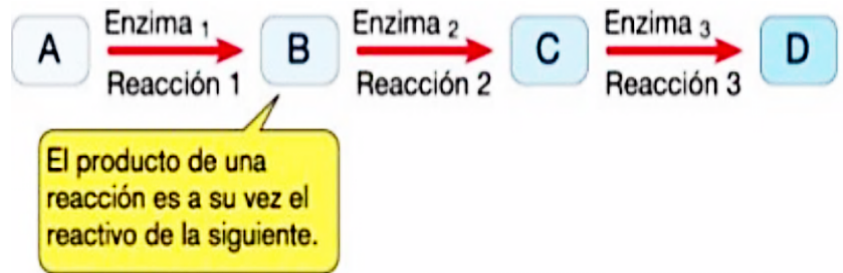
- **LIPOSOLUBLES:** son la vitamina **D** (perteneciente al grupo de los esteroides, esencial para el metabolismo del Ca y mineralización ósea, se sintetiza en la piel por la acción de la radiación solar) y las vitaminas que contienen isoprenoides (=terpenos) en su estructura como son: la vitamina **A** (presente en zanahorias, importante en el buen funcionamiento de la visión y utilizado en terapias

dermatológicas), la vitamina E (potente antioxidante, en aceite de oliva) y la vitamina K (interviene en la coagulación sanguínea).

Mientras que el exceso de vitaminas hidrosolubles no suele suponer problema (ya que, excepto la vitamina B12, al ser vitaminas hidrosolubles se eliminan fácilmente por la orina), el exceso de vitaminas liposolubles puede producir trastornos debido a su almacenamiento y acumulación en el hígado y en el tejido adiposo. Son especialmente problemáticas la hipervitaminosis A (por ejemplo en tratamientos para el acné) o la hipervitaminosis D (debida a consumo excesivo de suplementos).

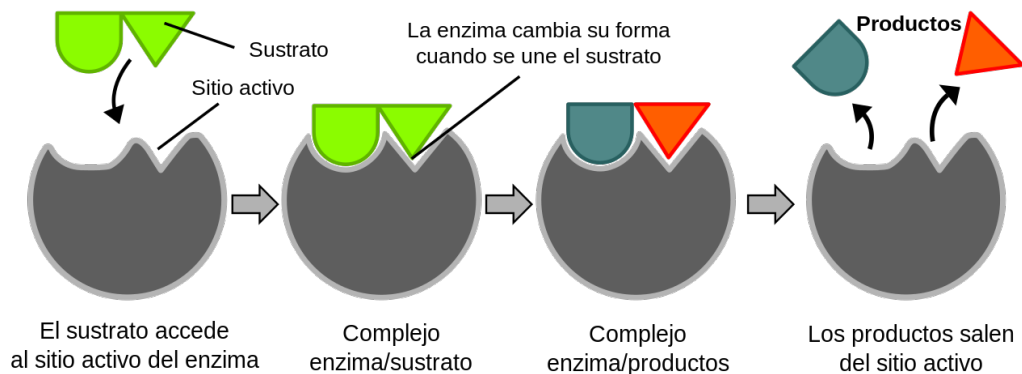
#### 4. ENZIMAS:

Volviendo al tema del metabolismo, las rutas metabólicas son una serie de reacciones químicas controladas por unas sustancias que posibilitan las reacciones biológicas: los enzimas. Las reacciones metabólicas se dan siempre en medio acuoso, como p.ej. en los distintos compartimentos celulares.



Los **enzimas** son biocatalizadores, es decir, aumentan la velocidad de las reacciones bioquímicas porque consiguen disminuir la energía de activación. Respecto a su estructura química, la gran mayoría son proteínas globulares aunque también existe un pequeño número de enzimas que están formados por ARN (se denominan ribozimas).

Los enzimas actúan sobre unas moléculas determinadas llamadas **SUSTRATOS**. Al unirse enzima y sustrato forman el complejo enzima-sustrato que luego dará lugar al enzima (listo para actuar otra vez) y al producto:  $E + S \rightarrow ES \rightarrow E + P$



*\*¡OJO! En el tema 4 aparecen detalladas las características y la clasificación de los enzimas.*

Las enzimas presentan gran especificidad respecto al sustrato. Normalmente, esta especificidad es muy elevada y, en este caso, un enzima reconoce un único sustrato y por tanto solo cataliza esa determinada reacción química. En ciertos casos, la especificidad de la enzima puede ser un poco menor y reconocer también otras moléculas que tengan una estructura muy similar a la del sustrato.

##### 4.1. Cinética enzimática

En una reacción enzimática con una concentración de enzima constante, si se incrementa la concentración del sustrato, se produce un aumento de la velocidad de reacción. Esto es debido a que, al

haber más moléculas de sustrato por unidad de volumen, aumenta la probabilidad de encuentro entre el sustrato y el enzima.

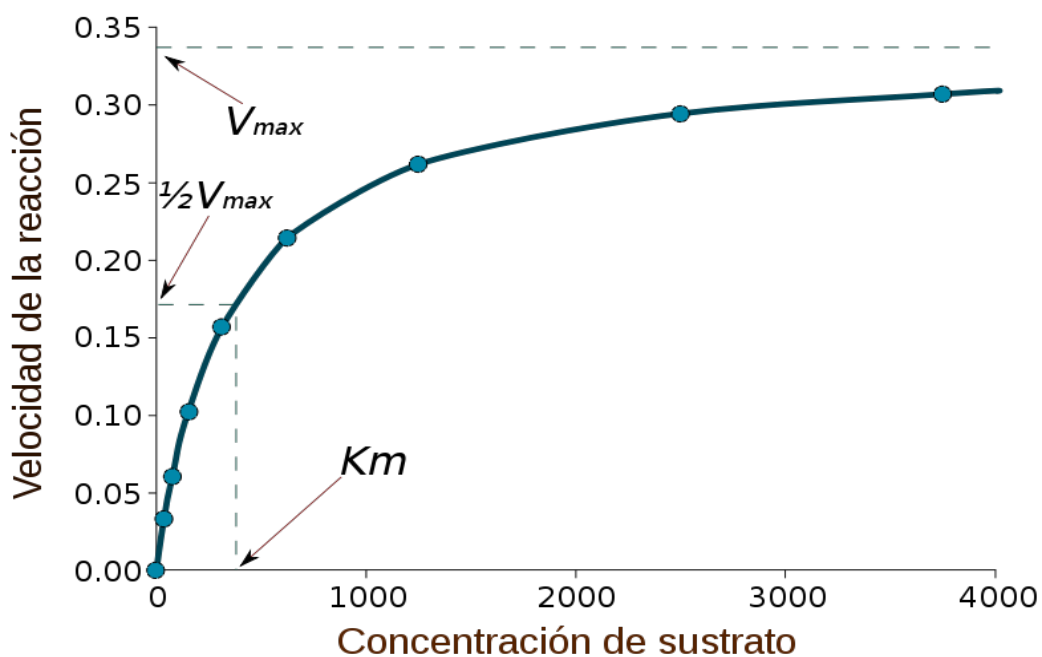
No obstante, si se sigue aumentando la concentración del sustrato, se llega a una velocidad máxima ( $V_{max}$ ) que ya se mantiene constante. Esto se debe a que todas las moléculas de la enzima ya están ocupadas por moléculas de sustrato, formando complejos enzima-sustrato (**saturación** del enzima).

Por tanto, en la mayoría de las enzimas, la representación gráfica de la velocidad de reacción en función de la concentración de sustrato corresponde a una hipérbola.

La constante de Michaelis-Menten ( $K_m$ ) es la concentración del sustrato a la cual la velocidad de reacción es la mitad de la velocidad máxima. La constante  $K_m$  depende del grado de afinidad que hay entre la enzima y su sustrato. De hecho, a mayor  $K_m$ , menor afinidad del enzima por el sustrato.

Ecuación de Michaelis-Menten

$$V_0 = \frac{V_{max}[S]}{K_m + [S]}$$



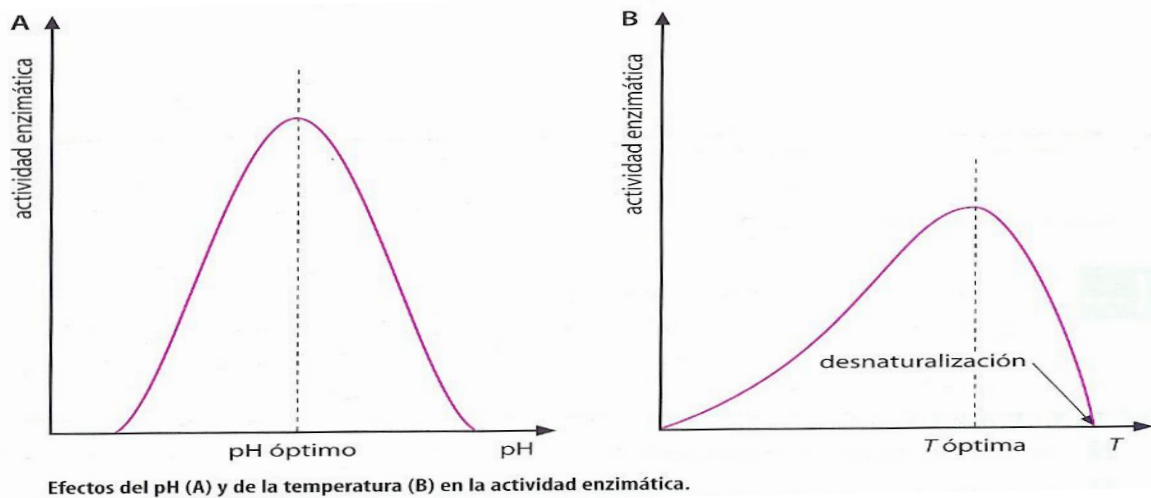
#### 4.2. Factores que influyen en la actividad enzimática

- **Temperatura:** La velocidad de las reacciones catalizadas por enzimas aumenta a medida que se eleva la  $T^a$  hasta llegar a una determinada  $T^a$ , llamada  **$T^a$  óptima**, donde alcanza su máxima actividad. Si sigue aumentando la  $T^a$ , la actividad caerá bruscamente ya que el enzima se desnaturaliza (ya que al aumentar la  $T^a$ , los puentes de H que mantienen estable la estructura de la proteína enzimática se rompen) perdiendo su estructura y, por tanto, su actividad.

La mayoría de las enzimas actúan a la temperatura de los seres vivos, en nuestro caso una  $T^a$  óptima de unos  $37^{\circ}\text{C}$ , inactivándose a  $T^a > 50-60^{\circ}\text{C}$ . A temperaturas muy bajas, disminuyen las reacciones químicas y la actividad de las enzimas se ralentiza llegando incluso a inhibirse por completo, pero no se desnaturalizan.

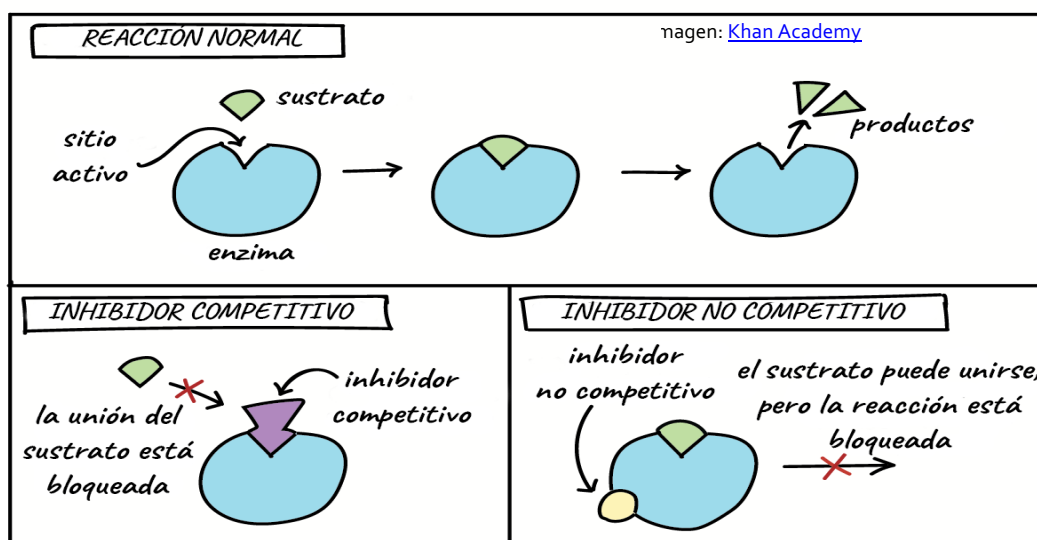
- **pH:** Cada enzima tiene un **pH óptimo** para el cual la actividad es máxima. Si el pH disminuye o aumenta, lo hace también gradualmente la actividad. Las variaciones de pH, tanto su disminución como su aumento, provocan cambios en las cargas eléctricas superficiales de las enzimas alterando la estructura terciaria y, por tanto, al desnaturalizarse, se pierde su actividad.

El pH óptimo depende de cada enzima, por ejemplo, la PEPSINA, enzima que participa en la digestión de proteínas, actúa al pH ácido del estómago y, en cambio, la TRIPSINA o QUIMOTRIPSINA actúan al pH alcalino del duodeno. Por otro lado, tienen pH óptimo neutro las DESHIDROGENASAS, enzimas que catalizan la oxidación o reducción de un sustrato por sustracción o adición de 2 átomos de H y necesitan siempre la participación de coenzimas.



➤ **Presencia de inhibidores:** Sustancias que impiden o reducen la actividad de un enzima. Pueden ser:

- **Irreversibles:** El inhibidor se une permanentemente al enzima por un enlace covalente. Ej: algunos venenos e insecticidas.
- **Reversibles:** Cuando el inhibidor desaparece, el enzima puede actuar de nuevo. Puede ser:
  - **Inhibición competitiva.** El inhibidor se une temporalmente al centro activo y entonces impide que se una el sustrato. Estos inhibidores tienen una estructura muy similar al sustrato. Al competir por el sitio activo, si aumenta mucho la concentración de sustrato [S], el efecto del inhibidor se minimiza, pudiéndose llegar a la  $V_{m\acute{a}x}$ .
  - **Inhibición no competitiva.** El inhibidor se une a un lugar distinto del centro activo (enzimas alostéricos). Esta unión modifica la estructura del enzima e impide que se pueda unir el sustrato. En este caso, por mucho que aumente la [S] nunca se llegará a alcanzar la  $V_{m\acute{a}x}$  de la reacción que se alcanza con el enzima sin inhibidor.
  - **Inhibición por bloqueo del complejo E-S (acompetitiva).** En este caso el inhibidor se fija al complejo enzima-sustrato e impide la formación de los productos.



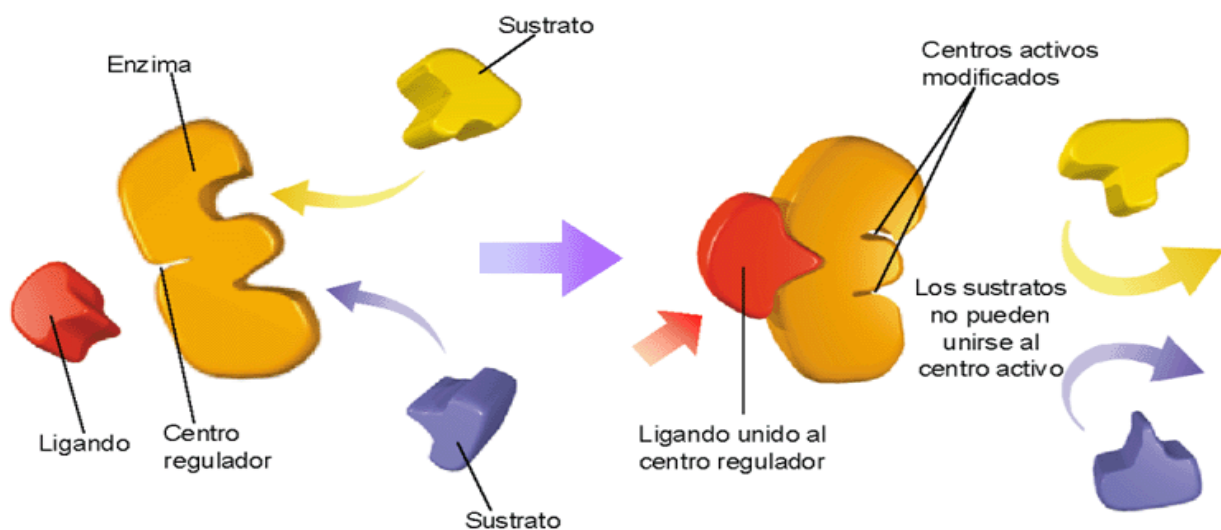
Como veremos en los temas del metabolismo, es súper importante regular la actividad de los enzimas para evitar su acción cuando no son necesarios los productos que generan.

Las vías metabólicas están sujetas a una regulación muy compleja, en el ser vivo "trabajar para nada es tontería" así que, normalmente, se aumenta o disminuye la síntesis de enzimas a partir de los genes correspondientes dependiendo de las necesidades de la célula. Además, las altas concentraciones de producto inhiben las reacciones (regulación por retroinhibición o inhibición feed back) y las altas concentraciones de sustrato inicial activan las reacciones (inducción enzimática).

### \* **ALOSTERISMO**

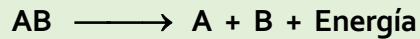
Además del centro activo, algunos enzimas, llamados **enzimas alostéricos**, presentan un punto de unión para un LIGANDO o modulador alostérico que al unirse modifica la conformación del enzima. El modulador puede ser un inhibidor (como ocurre en la inhibición reversible no competitiva) pero también puede ser un activador del enzima. De hecho, el término alosterismo casi siempre se reserva para la activación porque si lo que hace es inhibir, entonces se habla generalmente de inhibición no competitiva.

Los enzimas alostéricos suelen localizarse en puntos clave de las rutas metabólicas para así intervenir en la regulación. Son capaces de regular la actividad ya que al unirse el ligando a un lugar del enzima alostérico distinto al centro activo, hace que el enzima pase de una conformación inactiva a otra activa.



## TEMA 10: RUTAS CATABÓLICAS

El catabolismo comprende una serie de reacciones oxidativas mediante las cuales los compuestos orgánicos complejos (ricos en energía) se degradan transformándose en otros compuestos más sencillos (con menos energía). Por tanto, se libera energía.



Los procesos catabólicos son, por tanto, **exergónicos** (liberan energía que luego se almacenará en los enlaces entre fosfatos del ATP) y son también **oxidativos** (los sustratos se oxidan y los  $e^-$  que pierden se los ceden a coenzimas como el  $FAD^+$ ,  $NAD^+$  o  $NADP^+$  generando sus formas reducidas: poder reductor).

Los procesos catabólicos son similares en los seres autótrofos y en los heterótrofos.

### \* TIPOS DE PROCESOS CATABÓLICOS:

Según el **grado de oxidación del sustrato** y del **aceptor final de los electrones** que se desprenden en las oxidaciones, se diferencian dos tipos de procesos catabólicos:

En las rutas catabólicas obtengo ATP y poder reductor (NADH, NADPH,  $FADH_2$ )



- **La respiración celular** → el sustrato (compuesto orgánico) se **oxida completamente**, convirtiéndose en compuestos inorgánicos ( $CO_2$ ,  $H_2O$ , etc.) liberándose mucha energía que se almacena en forma de ATP. El ATP se obtiene o bien por **fosforilación a nivel de sustrato** o bien mediante la ATP-sintasa de la cadena de transporte de  $e^-$  (en este caso se llama **fosforilación oxidativa**).

El **aceptor final de los electrones** que se desprenden en estas oxidaciones es un **compuesto inorgánico**, según cuál sea podemos diferenciar:

-**Respiración aerobia**: El acepto final de los electrones es el **oxígeno ( $O_2$ )** que al aceptarlos se reduce a  $H_2O$ . Este es el proceso que más frecuentemente utilizan los seres vivos para obtener energía.

-**Respiración anaerobia**: El acepto final de los  $e^-$  no es el  $O_2$  sino otros **compuestos inorgánicos** tales como: el  $NO_3^-$ ,  $SO_4^{=}$ , etc., por ello no es necesario  $O_2$ . Sólo se da en algunos microorganismos.

- **Las fermentaciones** → La **oxidación** del sustrato (compuestos orgánicos) es **incompleta**, por ello como producto final se sigue obteniendo un compuesto orgánico y por lo tanto se libera menos cantidad de energía que en la respiración. Según cual sea el compuesto orgánico final puede ser: **láctica, alcohólica**, etc.

En este proceso el **aceptor final de los  $e^-$**  es un compuesto orgánico, así que no es necesario la presencia de  $O_2$ . Ciertas bacterias y las levaduras son anaerobias facultativas, es decir, en presencia de  $O_2$  respiran y, en ausencia de  $O_2$ , fermentan.

### 1. CATABOLISMO DE LOS GLÚCIDOS

Es el conjunto de reacciones oxidativas mediante las que los glúcidos se degradan, transformándose en otros compuestos más sencillos liberando la energía que contienen. Las vías catabólicas más importantes comienzan a partir de la **glucosa** y se diferencian varias etapas:

#### \* EN EL CITOSOL o HIALOPLASMA:

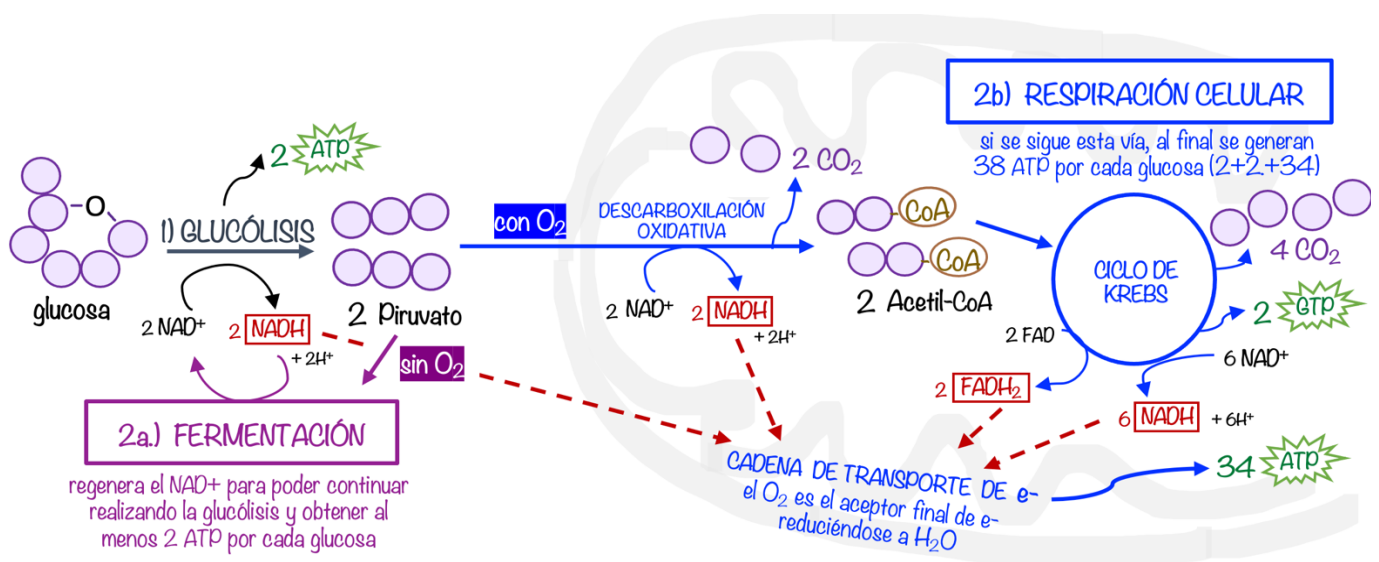
- 1) **Glucólisis**: la glucosa se degrada a 2 moléculas de **ácido pirúvico** o **piruvato**, generando un balance final de **2 ATP** (fosforilación a nivel de sustrato) y **2 NADH** (coenzimas reducidos con poder reductor).

2a) En **condiciones anaerobias**, es decir sin  $O_2$ , las 2 moléculas de ácido pirúvico siguen la **vía fermentativa** (dando lugar a lactato, a etanol, etc.) que tiene como objetivo regenerar el  $NAD^+$  para poder continuar obteniendo ATP a través de la glucólisis únicamente. (OXIDACIÓN INCOMPLETA)

\* **EN LAS MITOCONDRIAS:**

2b) En condiciones aerobias, se sigue la **vía de la respiración celular** (OXIDACIÓN COMPLETA). Por tanto, en presencia de  $O_2$ , después de la glucólisis, habrá 3 etapas en el interior de las mitocondrias:

- **Descarboxilación oxidativa** de las 2 moléculas de **ácido pirúvico** a **2 Acetil-CoA**
- Por cada **Acetil-CoA** que entra en el **ciclo de Krebs**, se forma **1 GTP** (fosforilación a nivel de sustrato), y **3 NADH** y **1 FADH<sub>2</sub>** que pasarán a la cadena de transporte de  $e^-$  (estos productos se generan x2).
- Todos los **NADH** y **FADH<sub>2</sub> generados** en todas las etapas, pasan a la **cadena de transporte de electrones** (donde el aceptor final de  $e^-$  es el  $O_2$ ) generando un gradiente electroquímico que será utilizado por la ATP-sintasa, para generar más **ATP** por fosforilación oxidativa. En concreto, se obtendrán **34 ATP** más, aparte de los 2 GTP del ciclo de Krebs y los 2 ATP obtenidos en la glucólisis.

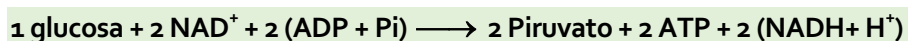


### 1.1. GLUCÓLISIS

En la glucólisis (10 reacciones) se parte de la glucosa y se obtienen 2 piruvatos. Se diferencian 2 etapas:

- **En la 1ª etapa** (etapa preparatoria o de activación) la glucosa se fosforila y fragmenta. Para ello, se necesita energía. De hecho, **se consumen 2 ATP** que ceden sus grupos fosfato.
- **En las reacciones posteriores**, se forman **2 NADH** y **4 ATP** mediante fosforilación a nivel de sustrato (si les restamos los 2 ATP anteriores, **el balance final son + 2 ATP**)

#### Balance total de la glucólisis:



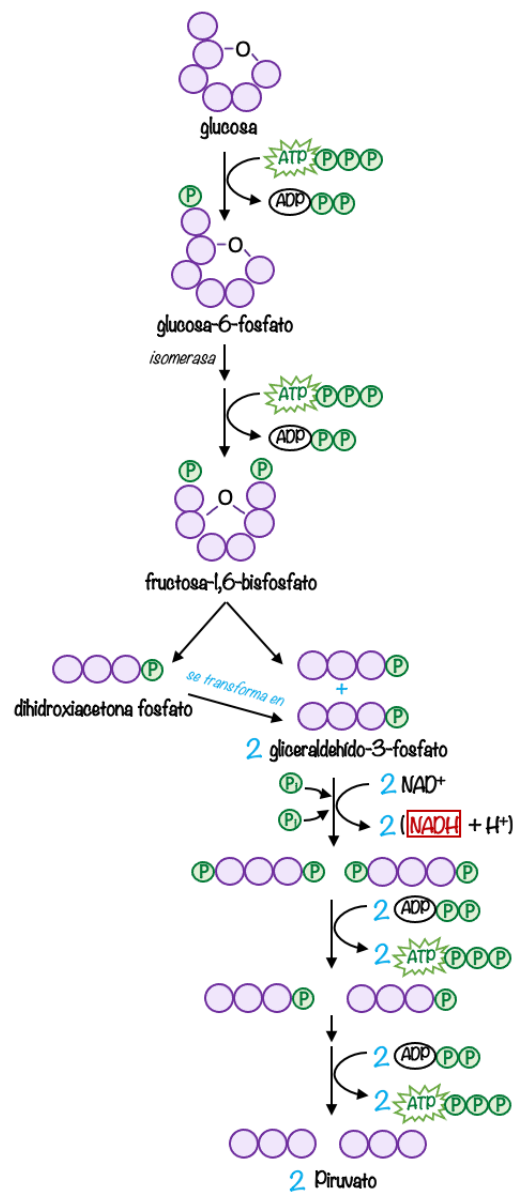


<b>Significado biológico</b>	Inicio de la oxidación de la glucosa para obtener energía
<b>Lugar en el que se realiza</b>	En el <b>citósol</b> de las células
<b>Tipo de metabolismo</b>	Se puede producir con o sin O <sub>2</sub> (la usaban microorganismos primitivos en ausencia de O <sub>2</sub> )
<b>Sustrato inicial</b>	<b>GLUCOSA</b> (también se necesita ADP, Pi y NAD <sup>+</sup> )
<b>Producto final</b>	<b>2 moléculas de ÁCIDO PIRÚVICO</b> (piruvato)
<b>Balance energético</b>	Al final, se obtienen <b>2 ATP</b> (fosforilación a nivel de sustrato) y <b>2 (NADH + H<sup>+</sup>)</b>

### Destino del ácido pirúvico y del NADH:

- El ácido pirúvico obtenido en la glucólisis puede seguir la vía de la respiración celular (con O<sub>2</sub>) o la vía de las fermentaciones (sin O<sub>2</sub>).
- Generalmente, el NADH obtenido en la glucólisis vuelve a oxidarse a NAD<sup>+</sup> cediendo sus e<sup>-</sup> o bien a la cadena respiratoria o bien a compuestos orgánicos en las fermentaciones.

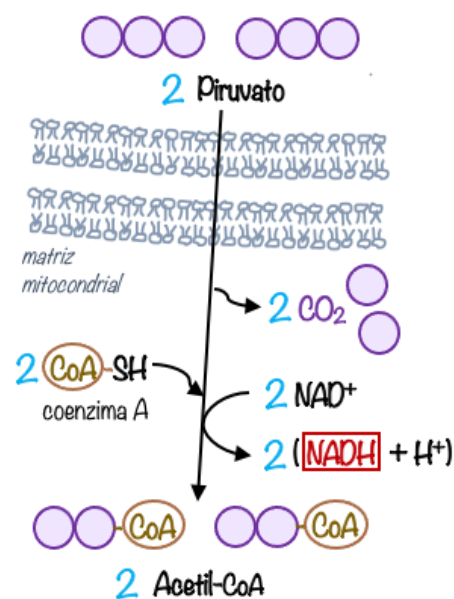
¡OJO! SIEMPRE CITAR LA IMPORTANCIA DE LAS ENZIMAS QUE INTERVIENEN EN LAS RUTAS Y CÓMO PUEDEN ACTIVARSE POR LA PRESENCIA DE ALTA [ ] DE SUSTRATO O INHIBIRSE POR ALTA [ ] DE PRODUCTO



### 1.2. OXIDACIÓN DEL ÁCIDO PIRÚVICO A ACETIL-COA (en presencia de O<sub>2</sub>)

En condiciones aerobias, el ácido pirúvico obtenido en la glucólisis sigue la vía de la respiración celular y penetra en las mitocondrias. Una vez en la matriz mitocondrial, el piruvato reacciona con el coenzima A generando Acetil-CoA que entrará en el ciclo de Krebs. Es una **DESCARBOXILACIÓN OXIDATIVA** ya que cada ácido pirúvico se *descarboxila* (pierde un CO<sub>2</sub>) a la vez que se oxida, cediendo sus e<sup>-</sup> a una molécula de NAD<sup>+</sup> que se reduce a (NADH + H<sup>+</sup>) y cuyo destino será la cadena de transporte de e<sup>-</sup>.

<b>Significado biológico</b>	Es el lazo entre la glucólisis y el ciclo de Krebs
<b>Lugar en el que se realiza</b>	En la <b>matriz mitocondrial</b>
<b>Tipo de metabolismo</b>	Se produce con O <sub>2</sub> (en condiciones aerobias)
<b>Sustratos que intervienen</b>	<b>ÁCIDO PIRÚVICO + Coenzima A</b> (también se utiliza NAD <sup>+</sup> )



<b>Producto final</b>	Por cada ácido pirúvico se libera CO <sub>2</sub> + Acetil-CoA (será x 2 ya que de una glucosa salían 2 piruvatos)
<b>Balance energético</b>	Como se parte de 2 ácidos pirúvicos, al final se obtienen 2 (NADH + H <sup>+</sup> )

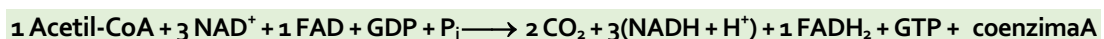
### 1.3. CICLO DE KREBS (en presencia de O<sub>2</sub>)

Se le denomina así en honor a su descubridor, también se le denomina ciclo del ácido cítrico o ciclo de los ácidos tricarboxílicos.

Es una **ruta catabólica cíclica** (ciclo con 8 reacciones) en las que **el acetil-CoA cede 2 C al oxalacetato que luego se eliminarán en forma de 2 CO<sub>2</sub>**, liberándose a su vez **e<sup>-</sup> y H<sup>+</sup>** que son captados por el **FAD** y por **3 NAD<sup>+</sup>** que se reducen a **1 FADH<sub>2</sub>** y a **3 (NADH + H<sup>+</sup>)**.

<b>Significado biológico</b>	Es un ciclo donde confluyen el catabolismo de glúcidos, ácidos grasos y aminoácidos con la finalidad de obtener CO <sub>2</sub> , poder reductor y GTP. Además, también es una vía anabólica porque proporciona precursores para muchas biomoléculas, p.ej. ciertos aminoácidos.
<b>Lugar en el que se realiza</b>	En la <b>matriz mitocondrial</b> eucariota
<b>Tipo de metabolismo</b>	Siempre va acoplado a la fosforilación oxidativa que sí necesita O <sub>2</sub>
<b>Sustratos que intervienen</b>	<b>Acetil-CoA</b> (también se utiliza GDP, NAD <sup>+</sup> y FAD)
<b>Balance energético</b>	Por cada Acetil-CoA se liberan <b>2 CO<sub>2</sub></b> y se <b>regenera el coenzima A</b> (que volverá a reaccionar con el ácido pirúvico en la descarboxilación oxidativa)
	A partir de 2 Acetil-CoA, se obtienen <b>2 GTP, 6 (NADH + H<sup>+</sup>) y 2 FADH<sub>2</sub></b>

- **Balance del ciclo de Krebs** (por cada glucosa se obtienen 2 Acetil-CoA → se conseguiría el doble)

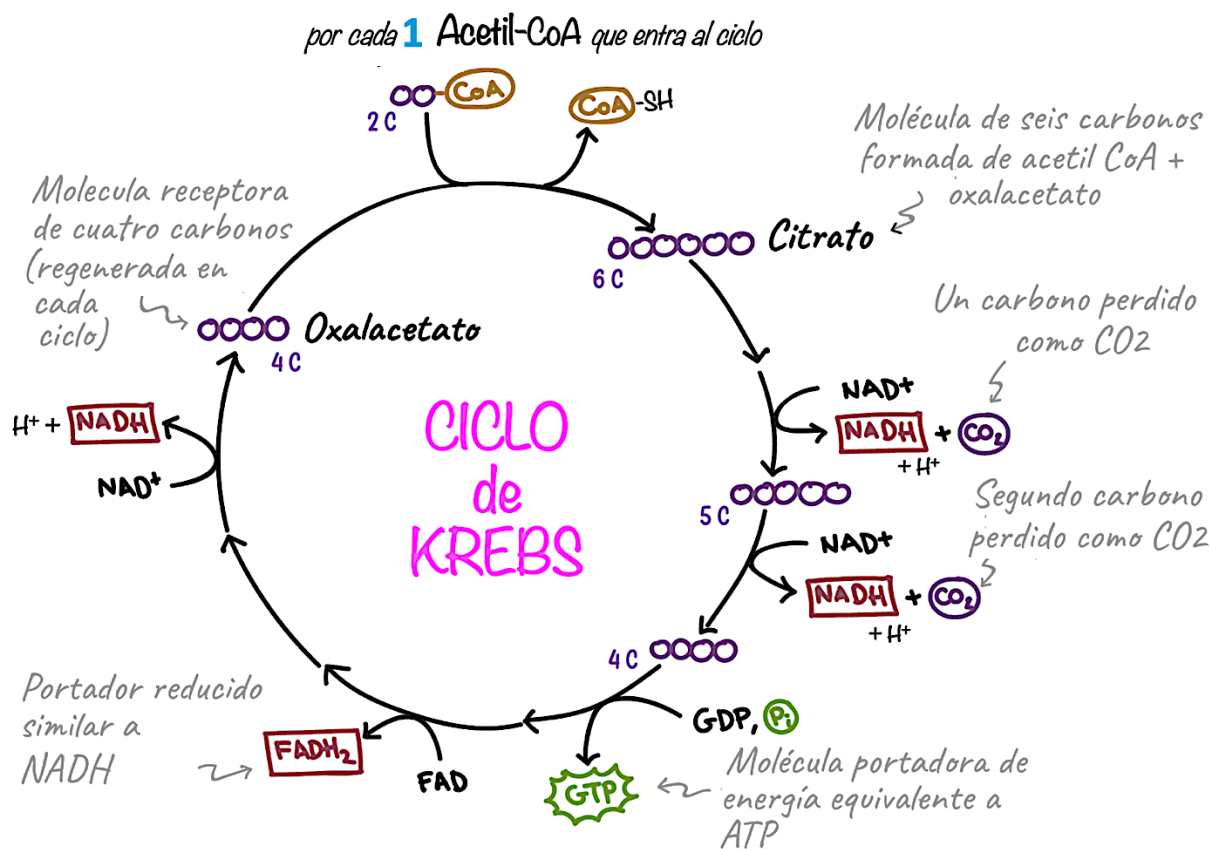


Los 6 (NADH+H<sup>+</sup>) y los 2 FADH<sub>2</sub> obtenidos en las oxidaciones del ciclo de Krebs, transferirán sus e<sup>-</sup> y H<sup>+</sup> a la cadena respiratoria que los transportará hasta el O<sub>2</sub>. En este transporte se generará un gradiente electroquímico que se aprovechará para sintetizar **ATP** (fosforilación oxidativa) a través de la ATP-sintasa.

Al **ciclo de Krebs** se le considera el **centro del metabolismo aerobio**, porque en el confluyen la mayoría de los procesos catabólicos e incluso algunas vías anabólicas. Por ejemplo, el **acetil-CoA**, puede proceder de la oxidación del ácido pirúvico o bien de la β-oxidación de ácidos grasos, de la degradación de aminoácidos, etc.

*Si todos los caminos llevan a Roma... En el metabolismo aerobio, Roma sería el ciclo de Krebs*

Además, el ciclo de Krebs también tiene función anabólica, ya que gracias a él se obtienen compuestos necesarios para la síntesis de otras biomoléculas. Por eso, se dice que es una **ruta anfibólica**, es decir, tanto catabólica como anabólica.



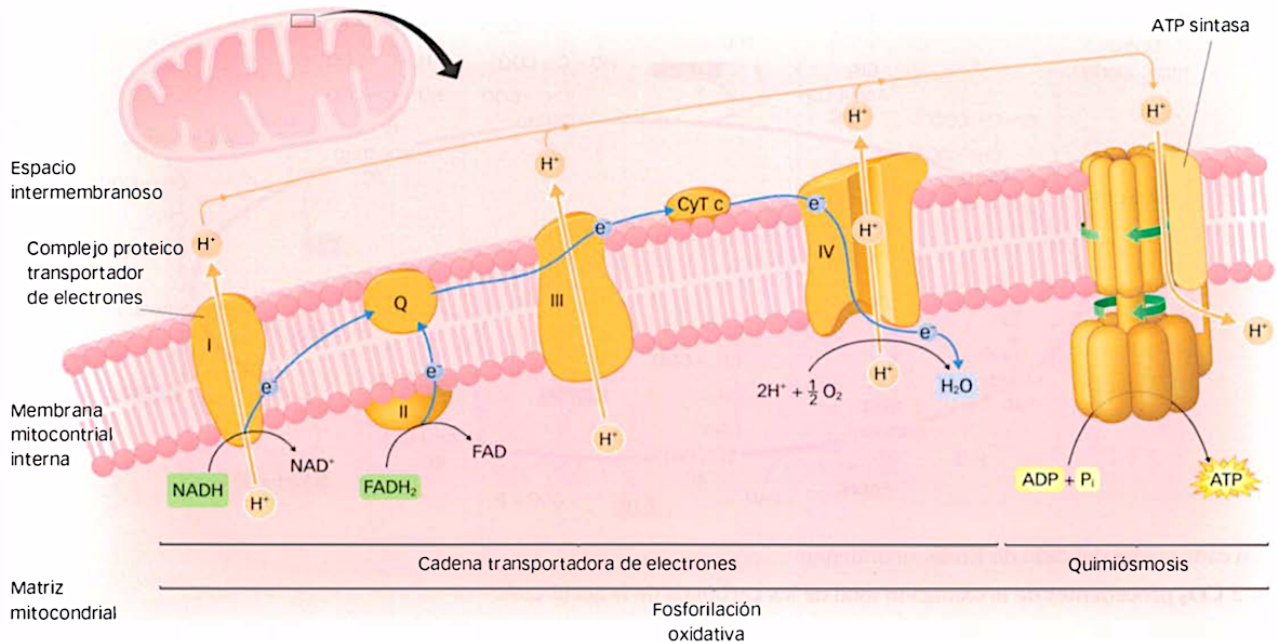
modificado de Khan Academy

#### 1.4. CADENA RESPIRATORIA y FOSFORILACION OXIDATIVA (en presencia de O<sub>2</sub>)

La cadena de transporte de e<sup>-</sup> (cadena respiratoria) está formada por una serie de proteínas ancladas a la membrana mitocondrial interna a través de las cuales son transportados los e<sup>-</sup> (que se han ido liberando en las oxidaciones del catabolismo y *almacenado* en el poder reductor) hasta el O<sub>2</sub> que es el aceptor final de los mismos.

<b>Significado biológico</b>	Las coenzimas con poder reductor (NADH y FADH <sub>2</sub> ) entran en la cadena de transporte de e <sup>-</sup> . Los e <sup>-</sup> llegan al O <sub>2</sub> (aceptor final) que se reduce a H <sub>2</sub> O. El flujo de e <sup>-</sup> genera un gradiente electroquímico de H <sup>+</sup> que, gracias a la fosforilación oxidativa, realizada por las ATP-sintasas, genera ATP.
<b>Lugar en el que se realiza</b>	En la membrana mitocondrial interna
<b>Tipo de metabolismo</b>	Se produce con O <sub>2</sub> (es el aceptor final de los e <sup>-</sup> )
<b>Sustratos que intervienen</b>	O <sub>2</sub> , FADH <sub>2</sub> y (NADH + H <sup>+</sup> ) (también se utiliza ADP y Pi)
<b>Producto final</b>	H <sub>2</sub> O, ATP (también se obtienen los coenzimas oxidados FAD y NAD <sup>+</sup> )
<b>Balance energético clásico</b>	Se obtienen 2 ATP por cada FADH <sub>2</sub> y 3 ATP por cada (NADH + H <sup>+</sup> ) mediante la fosforilación oxidativa llevada a cabo por ATP-sintasas

- ❖ Los  $e^-$  que entran en la cadena respiratoria proceden de coenzimas reducidos  $NADH (+ H^+)$  que al oxidarse, ceden sus  $e^-$  al complejo I. Cuando el complejo I recibe los  $e^-$  se reduce, y luego los transfiere a los complejos proteicos siguientes, oxidándose. El paso de  $e^-$  atrae a los  $H^+$  y provoca que se bombeen  $H^+$  al espacio intermembranoso.
- ❖ El  $FADH_2$  cede sus  $e^-$  directamente al complejo II. Por medio de la ubiquinona, los  $e^-$  procedentes del complejo I y II pasan al complejo III. Posteriormente, los  $e^-$  pasan al citocromo C y de ahí al complejo IV.
- ❖ El aceptor final de los  $e^-$  que vienen del complejo IV es el  $O_2$ , reduciéndose a  $H_2O$ .



En las sucesivas reacciones redox, se generan  $H^+$  que se van acumulando en el espacio intermembrana (entre la membrana interna y la externa mitocondriales). Se crea un doble desequilibrio (de cargas (+) y de pH entre el espacio intermembranoso y la matriz mitocondrial) que se denomina **gradiente electroquímico**. Cuando esta  $[H^+]$  es elevada, los  $H^+$  solo tienen una manera de volver a la matriz mitocondrial y es siendo bombeados a través de unos canales con enzimas acopladas llamados ATP-sintasas (para así lograr recuperar el equilibrio).

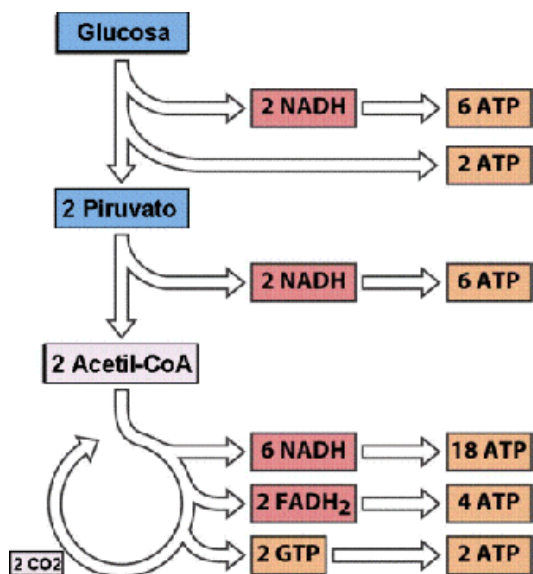
Este flujo de  $H^+$  pasando a favor de gradiente (**QUIMIÓSMOSIS** o **HIPÓTESIS QUIMIOSMÓTICA** de Mitchell) a través de las ATP-sintasas (similares a una turbina), libera energía que se aprovecha para fosforilar el ADP y sintetizar ATP. A este proceso se le denomina **fosforilación oxidativa**. Es decir, es el paso de  $H^+$  a favor de gradiente electroquímico, también llamado **fuerza protón-motriz**, el que provoca la síntesis de ATP.

Mediante el bombeo de  $H^+$  de las ATP-sintasas (FOSFORILACIÓN OXIDATIVA), por cada **NADH** se obtienen **3 ATP** y por cada **FADH<sub>2</sub>** se obtienen **2 ATP** (ya que el  $FADH_2$  entra directamente al complejo II). Pero esta cantidad de ATP es una aproximación y, además, se trata de una cifra máxima teórica.

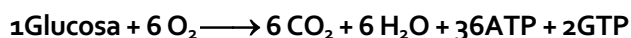
Por tanto, en el balance clásico, se obtendrán 4 ATP por fosforilación a nivel de sustrato (2 ATP de la glucólisis y 2 ATP/GTP el ciclo de Krebs) y unos 34 a partir del  $NADH$  y  $FADH_2$  que entra a la cadena de transporte electrónica. **No obstante, en la actualidad se sabe que en condiciones de células reales el rendimiento es menor. Se cree que, en realidad, a partir de una glucosa se obtienen unos 30 ATP aproximadamente (2,5 ATP por cada  $NADH+H^+$  y 1,5 ATP por cada  $FADH_2$ ).**

¡OJO! Al inhibirse/ bloquearse cualquiera de los componentes de la cadena de transporte, como p.ej. el complejo IV (citocromo C oxidasa) por falta de  $O_2$ , e impedirse que capte o ceda  $e^-$ , se bloquearán las reacciones redox previas en la cadena y dejará de haber gradiente de protones entre ambos lados de la membrana mitocondrial interna y, por tanto, la fosforilación oxidativa se detendrá.

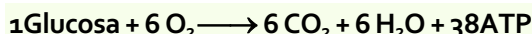
## BALANCE ENERGÉTICO DE LA RESPIRACIÓN DE 1 MOLÉCULA DE GLUCOSA:



Sumando miembro a miembro y simplificando:



Teniendo en cuenta que el GTP es equivalente a ATP:



### 1.5. FERMENTACIONES

En condiciones de anaerobiosis (o cuando las necesidades energéticas en las fibras musculares son elevadas), el ácido pirúvico, que se obtenía al final de la glucólisis, puede seguir degradándose por vía anaerobia dando lugar a las **fermentaciones**. Las fermentaciones reciben distintos nombres, según el compuesto orgánico que se obtiene al final. Las más importantes son: la láctica y la alcohólica.

Las fermentaciones son vías catabólicas que tienen las siguientes características:

- ❖ Son procesos **anaerobios** que ocurren en el **citósol**.
- ❖ Son procesos **catabólicos**, en los que los compuestos orgánicos **se oxidan de forma incompleta** (con la glucólisis) y, por tanto, los **productos finales** no son CO<sub>2</sub> y H<sub>2</sub>O, sino otros **compuestos orgánicos**. Por ejemplo, el ácido láctico en la fermentación láctica o el etanol en la fermentación alcohólica.
- ❖ El **aceptor final** de los e<sup>-</sup> y H<sup>+</sup> desprendidos no es el O<sub>2</sub> sino un **compuesto orgánico**. En la **fermentación láctica es el ácido pirúvico** que se reduce a ácido láctico. En la **fermentación alcohólica, el acepto final de los e<sup>-</sup> es el acetaldehído** que se reduce a etanol.
- ❖ Se **libera** mucha **menos energía** que en la respiración, pues la oxidación es incompleta. De hecho, los 2 ATP conseguidos proceden de la glucólisis. Lo único que se consigue con la fermentación láctica o alcohólica es **regenerar** coenzimas oxidados (**NAD<sup>+</sup>**) para que la glucólisis pueda seguir realizándose.

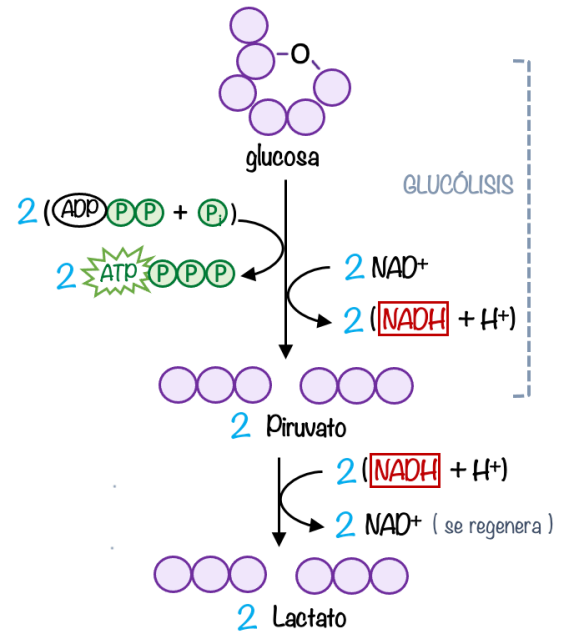
Los microorganismos **anaerobios estrictos**, utilizan esta vía metabólica como la única forma de obtener energía. Los **anaerobios facultativos** como las levaduras la utilizan durante períodos en los que no disponen de O<sub>2</sub>. En humanos, solo se da la fermentación láctica (nunca la alcohólica) en células musculares.

#### 1.5.1. Fermentación láctica

Esta fermentación es típica de las **bacterias ácido-lácticas**, como las del género *Lactobacillus*, que son las responsables de la obtención de muchos derivados lácteos: yogur, queso, kéfir, etc.). La lactosa es fermentada a ácido láctico que aumenta la acidez y precipita las proteínas de la leche.

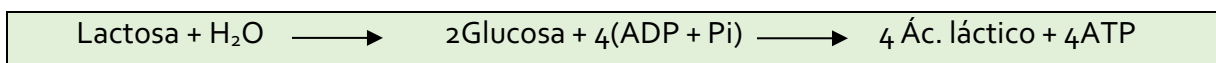
También, realizan este tipo de fermentación las **células musculares esqueléticas** cuando no reciben suficiente O<sub>2</sub> (sobreesfuerzo físico).

<b>Significado biológico</b>	Forma de obtener energía en ausencia de O <sub>2</sub> (más rápida que la respiración aerobia pero con mucho menor rendimiento energético)
<b>Lugar en el que se realiza</b>	En el <b>citósol</b>
<b>Tipo de metabolismo</b>	Se produce sin O <sub>2</sub> (ANAEROBIOSIS). El aceptor final de e <sup>-</sup> es el ÁCIDO PIRÚVICO.
<b>Sustratos que intervienen</b>	El <b>ÁCIDO PIRÚVICO</b> procedente de la glucólisis (también NADH + H <sup>+</sup> )
<b>Producto final</b>	<b>ÁCIDO LÁCTICO</b> o <b>LACTATO</b> (también se regenera el NAD <sup>+</sup> )
<b>Balance energético</b>	En la glucólisis (glucosa → 2 ác. pirúvico) se obtienen <b>2 ATP</b> y <b>2 (NADH + H<sup>+</sup>)</b> y después del paso de ác. pirúvico a ác. láctico se gastan esos <b>2 (NADH + H<sup>+</sup>)</b> oxidándose a <b>2 NAD<sup>+</sup></b> (se regenera y el proceso no se detiene)



El paso de ác. pirúvico a ác. láctico está catalizado por la **lactato-deshidrogenasa** (enzima que presenta **isoenzimas** diferentes en el músculo que en el corazón).

\* Los microorganismos de la leche como *Lactobacillus bulgaricus* o *Streptococcus casei* utilizan la lactosa de la leche, que **hidrolizan** en **glucosa y galactosa**. La **galactosa** a su vez se **isomeriza** dando **glucosa**. Estas 2 **glucosas** entrarán en la vía de la **glucólisis** (generando **2 ATP** cada una) y posterior **fermentación láctica**.



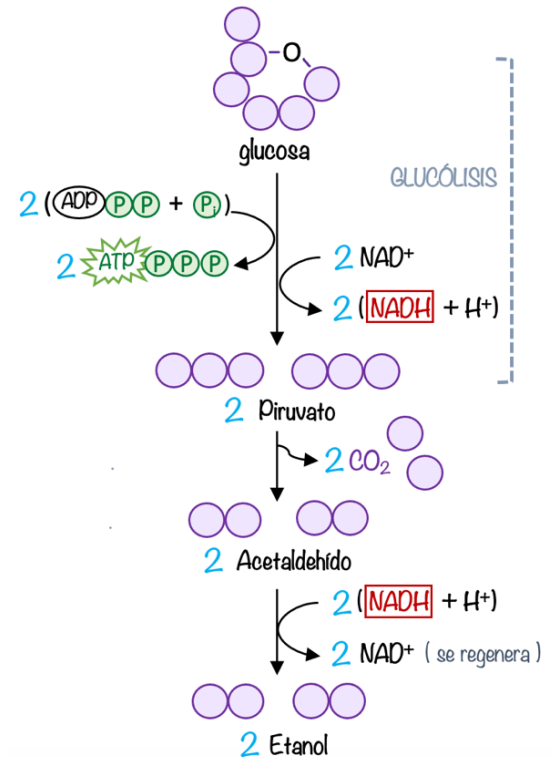
### 1.5.2. Fermentación alcohólica

La realizan, principalmente, **levaduras** del género **Saccharomyces** (anaerobias facultativas). Este proceso tiene lugar en la fabricación del vino y la cerveza en grandes fermentadores industriales. También ocurre en la fabricación del pan, en la que el etanol se evapora en el horno y las burbujas de CO<sub>2</sub> confieren al pan su textura esponjosa.

Se parte de la glucosa, de la que, gracias a la glucólisis, se obtienen 2 moléculas de **ácido pirúvico**, liberándose **2 ATP** y **2 NADH + H<sup>+</sup>**. El **ác. pirúvico** pierde CO<sub>2</sub> y se transforma en **acetaldehído**. Posteriormente, el **acetaldehído** se reduce por acción del **NADH + H<sup>+</sup>** que se obtuvo en la glucólisis y se transforma en **etanol** (y se regenera el NAD<sup>+</sup>).



<b>Significado biológico</b>	Forma de obtener energía en ausencia de O <sub>2</sub> (más rápida que la respiración aerobia pero con mucho menor rendimiento energético)
<b>Lugar en el que se realiza</b>	En el <b>citósol</b>
<b>Tipo de metabolismo</b>	Se produce sin O <sub>2</sub> (ANAEROBIOSIS)
<b>Sustratos que intervienen</b>	El ÁCIDO PIRÚVICO procedente de la glucólisis. En la 1ª reacción perderá un C en forma de CO <sub>2</sub> dando lugar a ACETALDEHÍDO. Luego el acetaldehído aceptará los e- del NADH + H <sup>+</sup> , reduciéndose a etanol.
<b>Producto final</b>	2 ETANOL y 2 CO <sub>2</sub> (y se regenera el NAD <sup>+</sup> )
<b>Balance energético</b>	En la glucólisis (glucosa → 2 ác. pirúvico) se obtienen <b>2 ATP</b> y <b>2 (NADH + H<sup>+</sup>)</b> . En el paso de acetaldehído a etanol se gastan esos <b>2 (NADH + H<sup>+</sup>)</b> oxidándose a <b>2 NAD<sup>+</sup></b> (se regenera y el proceso no se detiene)



## 2. CATABOLISMO DE LOS LÍPIDOS

La principal reserva energética de las células animales son los **triglicéridos**, que se acumulan en el tejido adiposo (proporciona 9 Kcal/g), concretamente en unas células llamadas adipocitos.

El 1º paso en el catabolismo de los triglicéridos es su hidrólisis, por acción de las lipasas, en **glicerol** y **ác. grasos**.

A la hidrólisis de los lípidos en ácidos grasos y glicerol (=glicerina), también se puede denominar **LIPÓLISIS**.



### 2.1. Catabolismo de los ácidos grasos → activación + β-oxidación

En 1º lugar, los ácidos grasos deben activarse en el citósol uniéndose a una molécula de coenzima **A**. Esta activación requiere energía y **consume 2 ATP** por cada ácido graso. Una vez activados, los ácidos grasos se introducen en las mitocondrias a través de una proteína llamada **carnitina** para el siguiente paso, la β-oxidación.





### 3. CATABOLISMO DE LAS PROTEÍNAS Y ÁCIDOS NUCLÉICOS

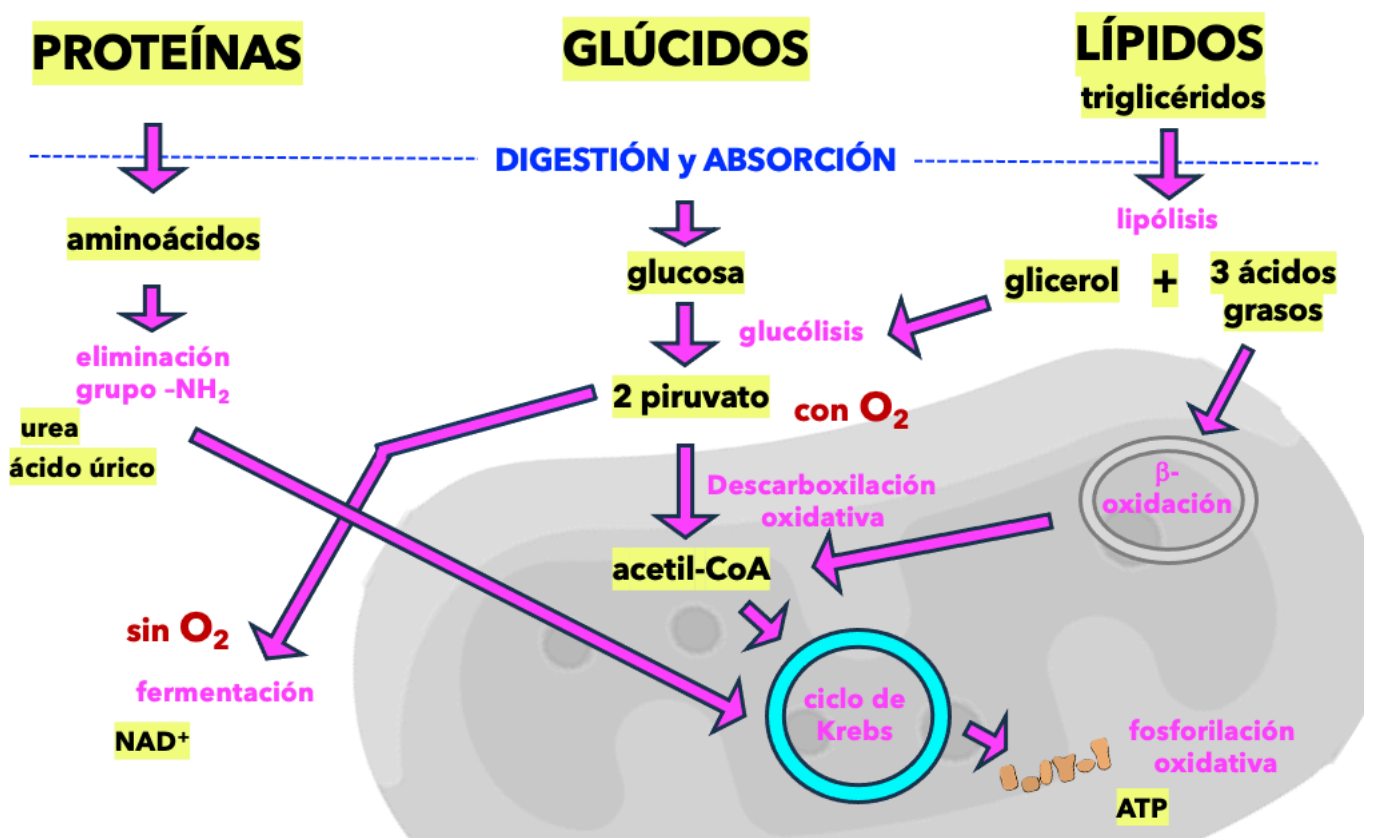
Si hay aminoácidos en exceso, como no se pueden almacenar ni excretar, son utilizados como fuente de energía (catabolismo). También en casos de ayuno prolongado, se pueden empezar a degradar proteínas para obtener energía (aunque puede peligrar la salud). En los lisosomas y proteasomas, las proteínas se hidrolizan en aminoácidos (proteólisis). En la degradación de los aminoácidos, en 1º lugar se **elimina el grupo amino** mediante una desaminación o una transaminación (transferirle el grupo amino a otra molécula).

Al perder el grupo amino, los compuestos resultantes pueden ir a parar al ciclo de Krebs (en el catabolismo muchas rutas son convergentes, p.ej. productos metabólicos procedentes tanto del catabolismo de glúcidos como del de lípidos y de proteínas van a converger en el ciclo de Krebs).

En sus etapas finales, el catabolismo de proteínas acaba generando restos nitrogenados que se excretan como urea y ácido úrico a través de la orina.

En cuanto al metabolismo de los ácidos nucleicos, comienza por la hidrólisis de los enlaces fosfodiéster y luego la separación de los nucleótidos en sus componentes. Las pentosas entrarán en el catabolismo de los glúcidos y las bases nitrogenadas se degradan a  $\text{CO}_2$ ,  $\text{NH}_3$  y ácido úrico.

## CATABOLISMO



## TEMA 11: RUTAS ANABÓLICAS

Es el conjunto de reacciones metabólicas mediante las cuales a partir de compuestos sencillos (orgánicos o inorgánicos), llamados metabolitos sencillos o **precursores**, se sintetizan moléculas más complejas.

En las rutas anabólicas se gasta el ATP obtenido gracias al catabolismo



Los procesos anabólicos son **endergónicos** (necesitan la energía almacenada en los enlaces del ATP que se libera cuando se rompen dando  $ADP + P_i$ ) y son también **reductores** (los  $e^-$  que ganan provienen de coenzimas reducidos como el  $FADH_2$ ,  $(NADH + H^+)$  o  $(NADPH + H^+)$ ).

A diferencia del catabolismo, el anabolismo no es igual en seres autótrofos y heterótrofos.

### \* Tipos de procesos anabólicos:

- **Anabolismo autótrofo** (plantas, algas y algunas bacterias): Consiste en sintetizar a partir de **moléculas inorgánicas** ( $CO_2$ ,  $H_2O$ ,  $NO_3^-$ ) **moléculas orgánicas sencillas** (monosacáridos, aminoácidos, etc.). Según la fuente de energía que se utilice se diferencia:
  - **Fotosíntesis**: Utiliza la energía solar (la realizan organismos fotoautótrofos como plantas, algas y algunas bacterias como las cianobacterias).
  - **Quimiosíntesis**: Utiliza la energía química que se desprende en reacciones de oxidación de compuestos inorgánicos (la realizan algunas bacterias quimioautótrofas como las bacterias nitrificantes o bacterias incoloras del S) para generar ATP.
- **Anabolismo heterótrofo** (en organismos heterótrofos como nosotros): Es el proceso mediante el cual a partir de **moléculas orgánicas sencillas** (más oxidadas) se sintetizan **moléculas orgánicas más complejas** (muy reducidas). La energía necesaria se obtiene de la hidrólisis del ATP que se obtuvo en el catabolismo. Este proceso es similar en organismos autótrofos, la diferencia radica en que los organismos **heterótrofos** obtienen las moléculas orgánicas sencillas (ya sintetizadas) a través de los alimentos ingeridos y no a partir de moléculas inorgánicas.  
La mayoría de las rutas del anabolismo heterótrofo tienen lugar en el **citósol**.

### 1. ANABOLISMO AUTÓTROFO: LA FOTOSÍNTESIS

La **fotosíntesis** es un proceso anabólico que permite que las células capturen la energía luminosa del sol y la transformen en energía química, la única energía útil para cualquier ruta metabólica. La energía es aprovechada para la biosíntesis de moléculas (glucosa y otras moléculas orgánicas) y la que no se utiliza se almacena en moléculas energéticas como el ATP.

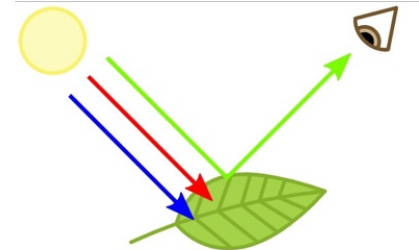
#### \* **IMPORTANCIA DE LA FOTOSÍNTESIS**

- ✓ La fotosíntesis es probablemente el **proceso bioquímico más importante de la Biosfera**, ya que constituye la **fuentes primaria de materia orgánica**. Además, la energía solar captada por los organismos fotosintéticos (**PRODUCTORES**) no sólo constituye su propia fuente de energía, sino que es además la fuente de energía de casi todos los organismos heterótrofos (**CONSUMIDORES**) y, por tanto, la **base de las cadenas tróficas**. La síntesis de moléculas orgánicas a partir de moléculas inorgánicas permite que, a partir de los organismos autótrofos, puedan subsistir los heterótrofos.
- ✓ La fotosíntesis (principalmente de las cianobacterias) fue la responsable del **cambio producido en la atmósfera primitiva**, que era anaerobia y reductora pero al llenarse de  $O_2$  se hizo oxidante, posibilitando el desarrollo de organismos aerobios.

- ✓ Es responsable de la **captación del CO<sub>2</sub> atmosférico**, principal gas causante del efecto invernadero (millones de toneladas de CO<sub>2</sub> son fijadas anualmente en compuestos orgánicos).
- ✓ A la fotosíntesis se debe también la **energía almacenada en los combustibles fósiles** como el carbón, petróleo y el gas natural, cuyo origen está directamente vinculado a seres vivos fotosintéticos que quedaron enterrados bajo pesadas capas de sedimentos hace millones de años (algas y plancton en el caso del petróleo y materia vegetal en el caso del carbón).

### 1.1. PIGMENTOS FOTOSINTÉTICOS

Las moléculas capaces de capturar los fotones se llaman pigmentos fotosintéticos y contienen un  **cromatóforo**  o grupo químico capaz de absorber la luz de distintas longitudes de onda del espectro visible.



Estos pigmentos pueden ser:

- **clorofilas (a y b)** son absorben luz de las regiones azul y el roja del espectro, por lo que las vemos de color verde. En su estructura aparece un anillo de porfirina con un átomo de Mg<sup>2+</sup>.
- **xantofilas y carotenoides**, que absorben el verde y azul, por lo que las vemos de color amarillo-naranja-rojizo. Están siempre presentes, y son los causantes de la coloración de las hojas en otoño.

En las células eucariotas (algas y plantas superiores), la fotosíntesis tiene lugar en los **cloroplastos**. En su estroma están los tilacoides, sáculos en los que se encuentran los pigmentos fotosintéticos (principalmente clorofila pero también carotenoides y xantofilas).

Las cianobacterias no tienen orgánulos pero sí tienen tilacoides en su citosol (*¡acordaos de la teoría endosimbiótica de Lynn Margulis!!*) que contienen también clorofila.

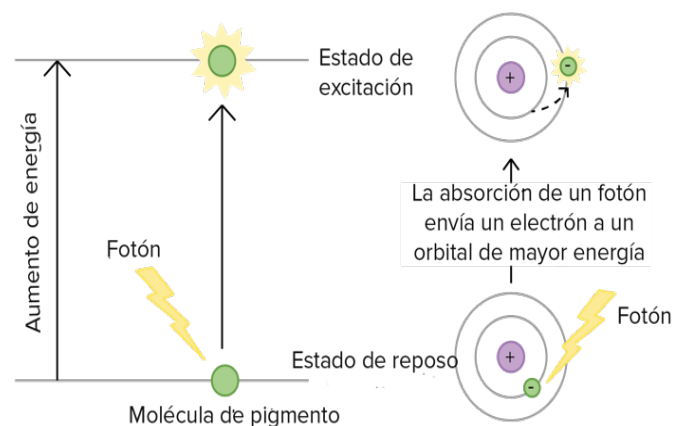
Las bacterias que realizan fotosíntesis anoxigénica tienen **CLOROSOMAS** cuyo pigmento fotosintético es la denominada bacterioclorofila.

### 1.2. FOTOSISTEMAS I y II (PS I y PS II)

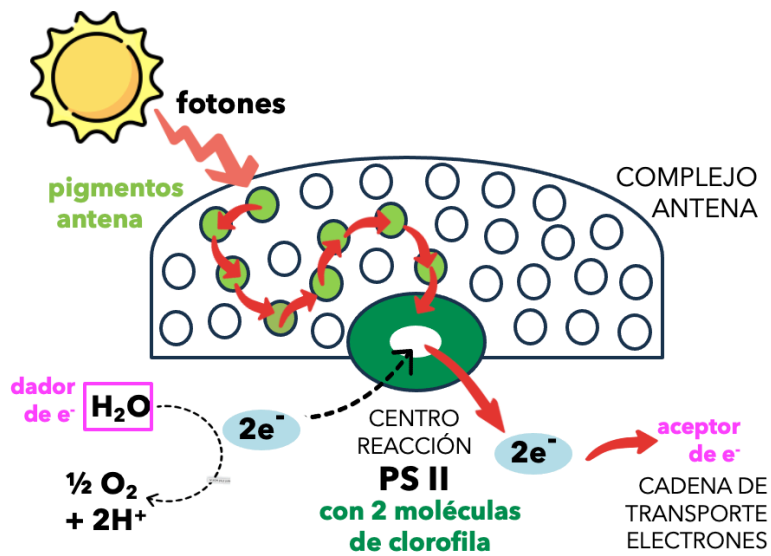
Los **fotosistemas** están formados por la agrupación de  **pigmentos fotosintéticos**  y algunas  **proteínas** . Se localizan en la membrana de los tilacoides. Los fotosistemas están constituidos por un  **complejo antena**  que absorbe la energía de la luz a diferentes  $\lambda$  y la transmite hacia el  **centro de reacción** , donde la  **clorofila a**  es capaz de oxidarse y ceder e<sup>-</sup>. Por tanto, también participan un dador y un aceptor de e<sup>-</sup>.

El  **complejo antena**  está formado por varios cientos de moléculas de clorofila y otros pigmentos como los carotenoides, unidos a proteínas de membrana.

Sobre estos pigmentos inciden fotones que hacen saltar sus e<sup>-</sup> hacia un orbital de mayor energía, provocando una reacción en cadena al ir transfiriéndose esa energía a las moléculas vecinas. De este modo, el complejo antena "amplifica la señal" y cuando la energía llega al  **centro de reacción** , que siempre es una molécula de  **clorofila a**  unida a una proteína transmembrana, ya hay suficiente energía para arrancarle e<sup>-</sup> de alta energía.



En los vegetales superiores, en la membrana tilacoidal existen dos clases de fotosistemas: el **fotosistema I (PS I)**, llamado  $P_{700}$  (capta fotones de  $\lambda \leq 700\text{nm}$ ) y el **fotosistema II (PS II)**, llamado  $P_{680}$  porque tiene su máximo de absorción a 680 nm.



Cuando los fotones inciden sobre el PS I o el PS II, finalmente los e<sup>-</sup> de la **clorofila a** se excitan y ésta sólo puede volver a su estado inicial **cediendo esos e<sup>-</sup>** al siguiente aceptor en la cadena fotosintética. Así, la energía luminosa se transforma en energía química. La **clorofila a** es el dador de e<sup>-</sup>, y al oxidarse deja un "hueco electrónico" que ha de ser rellenado. Como veremos en la siguiente etapa, es el H<sub>2</sub>O el que le repone esos electrones a la clorofila, oxidándose a O<sub>2</sub>.

### 1.3. FASES DE LA FOTOSÍNTESIS

La **fotosíntesis** se lleva a cabo por organismos autótrofos fotosintetizadores (fotoautótrofos) y consta de dos fases: la **fase luminosa o fotoquímica** y la **fase oscura o biosintetizadora** (ciclo de Calvin).

#### 1.3.1. Fase luminosa o fotoquímica

Se produce solo **en presencia de luz** y se realiza en la **membrana de los tilacoides**, donde se localizan los pigmentos fotosintéticos, la cadena fotosintética transportadora de e<sup>-</sup> y la ATP-sintasa.

Durante esta fase, los pigmentos fotosintéticos presentes en los fotosistemas captan **la energía de la luz y la transforman en energía química**: en forma de **poder reductor (12 NADPH + H<sup>+</sup>)** y **energía (18 ATP)**. En esta fase se **libera O<sub>2</sub>** a la atmósfera procedente de la hidrólisis de moléculas de H<sub>2</sub>O (fotólisis del H<sub>2</sub>O).

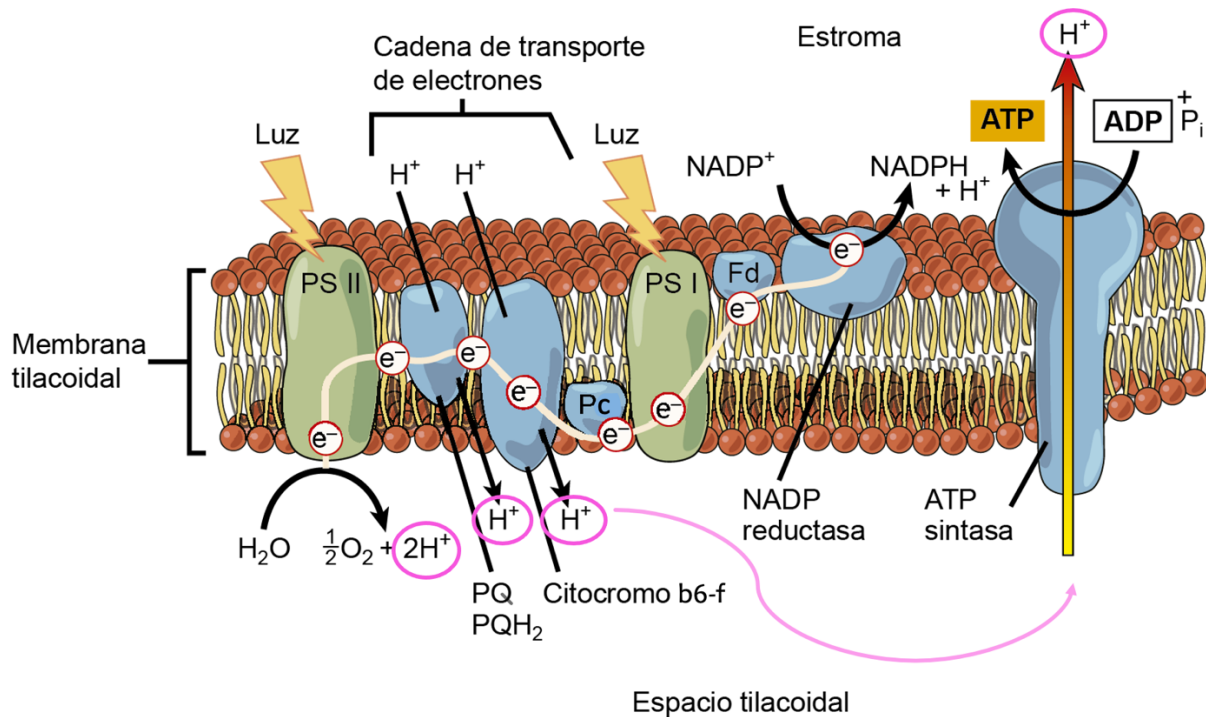
En la fase luminosa se distinguen dos procesos: una **fase acíclica** en la que se obtiene ATP, NADPH y se libera O<sub>2</sub> y una **fase cíclica** en la que únicamente se obtiene el ATP extra que hará falta para la fase oscura.

##### 1.3.1.1. Fotofosforilación no cíclica (oxigénica)

En la fase acíclica, la más importante, participan los fotosistemas I y II, se genera ATP, NADPH y O<sub>2</sub> y consta de las siguientes fases:

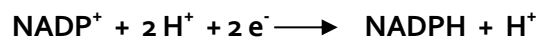
##### a) Captación de la luz por los fotosistemas:

Al incidir la luz sobre el **fotosistema II (PS II)**, los pigmentos del complejo antena transfieren la energía al centro de reacción y la **clorofila P<sub>680</sub>** desprende sus e<sup>-</sup> que son captados por otras moléculas de la cadena de transporte de e<sup>-</sup>. Los e<sup>-</sup> van pasando por distintas moléculas en el denominado **esquema en Z** o en zigzag, *entre ellas la feofitina*, la plastoquinona (PQ) que al reducirse (PQH<sub>2</sub>) consigue introducir 2 H<sup>+</sup> al lumen del tilacoide, el citocromo b6-f y la plastocianina (Pc). No obstante, al pasar de una molécula a otra, los e<sup>-</sup> van perdiendo parte de su energía así que al llegar al **fotosistema I (PS I)**, necesitarán de nuevo un nuevo aporte de energía que será de nuevo suministrada por la luz. Al incidir la luz sobre el **fotosistema I (PS I)**, los e<sup>-</sup> de la **clorofila P<sub>700</sub>** se desprenderán y volverán a ser transferidos a otras moléculas como la *ferredoxina* hasta llegar a la **NADP-reductasa** (*en realidad se denomina ferredoxina-NADP-reductasa*).



### b) Reducción del NADP<sup>+</sup> y fotólisis del H<sub>2</sub>O:

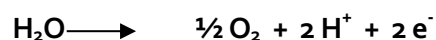
Los e<sup>-</sup> desprendidos por el **fotosistema I** (PS I) son captados por otras moléculas que finalmente los transfieren al NADP<sup>+</sup>, formando NADPH + H<sup>+</sup> (poder reductor):



La enzima que recibe los e<sup>-</sup> y los transfiere al NADP<sup>+</sup> reduciéndolo a NADPH es la **NADP-reductasa**. Ya sabemos que los e<sup>-</sup> que se desprenden al incidir la luz sobre el **fotosistema I** (PS I) al final se van a utilizar para reducir el NADP<sup>+</sup> a NADPH + H<sup>+</sup>.

Pero la **clorofila P<sub>700</sub>** del PS I ha perdido esos e<sup>-</sup>, dejando un "hueco electrónico" que necesita rellenar. ¿Cómo recupera la **clorofila P<sub>700</sub>** esos e<sup>-</sup>? Muy fácil, le llegan los e<sup>-</sup> que se habían desprendido de la **clorofila P<sub>680</sub>** del PS II por la cadena de transporte (la plastoquinina, Pc, se los transfiere). Recordad que cuando un fotón incide sobre el **PS II**, los e<sup>-</sup> desprendidos atraviesan una cadena de transportadores que van reduciéndose y oxidándose y el receptor final de los e<sup>-</sup> es el PS I que recupera así sus e<sup>-</sup> perdidos.

No obstante, el PS II sigue estando oxidado y necesita recuperar sus e<sup>-</sup>. ¿Cómo rellena ese hueco electrónico la **clorofila P<sub>680</sub>** del PS II? Una molécula de H<sub>2</sub>O es la que le da esos e<sup>-</sup>, oxidándose a O<sub>2</sub> que se libera como producto de esa reacción. Es la **fotólisis del H<sub>2</sub>O**, es decir la hidrólisis de una molécula de H<sub>2</sub>O por la acción de la luz, que genera los e<sup>-</sup> que requiere el PS II liberando 2 H<sup>+</sup> y 1/2 O<sub>2</sub>.



### c) Fotofosforilación

El paso de e<sup>-</sup> por la cadena, genera también un flujo de H<sup>+</sup> que van pasando del estroma al interior del tilacoide y se van acumulando. Se genera un gradiente electroquímico, ya que hay un exceso de H<sup>+</sup> (y de cargas positivas) en el interior del tilacoide. Según la hipótesis quimiosmótica de Mitchell (y al igual que ocurría en la fosforilación oxidativa de la mitocondria), el flujo de H<sup>+</sup> a favor de gradiente desde el espacio tilacoidal (o lumen del tilacoide) al estroma a través de la ATP-sintasa, genera ATP.

De hecho, por cada 2 e<sup>-</sup> que se mueven por la cadena, se acumulan 2 H<sup>+</sup> (que pasa la plastoquinona hacia el lumen) y 2 H<sup>+</sup> más procedentes de la fotólisis del H<sub>2</sub>O en el interior del tilacoide (4 H<sup>+</sup> en total).

Los  $H^+$  vuelven al estroma gracias a la ATP-sintasa que aprovecha ese flujo de  $H^+$  para mover una especie de turbina y utilizar la energía generada para sintetizar ATP.

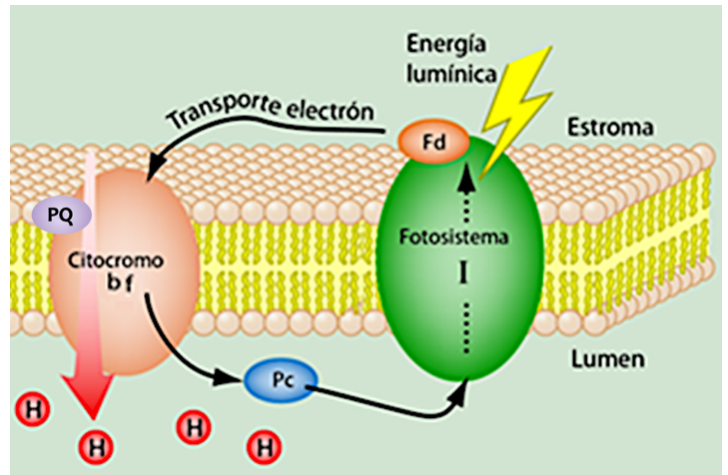


### 1.3.1.2. Fotofosforilación cíclica (anoxigénica)

Para fijar 6 moléculas de  $CO_2$  en una molécula de glucosa, en la fase oscura de la fotosíntesis se necesitan 18 ATP y 12  $NADPH + H^+$ .

Por tanto, se necesita una cantidad suplementaria de ATP que se consigue aumentando el gradiente electroquímico de  $H^+$  pero sin que se obtenga más  $O_2$  ni más  $NADPH$ .

En este caso, solo interviene el **fotosistema I** (PS I) sobre el que incide la luz desprendiendo los  $e^-$  de la **clorofila  $P_{700}$**  que pasan a la ferredoxina (Fd). No obstante, esos  $e^-$  en vez de ir hacia la NADP-reductasa vuelven al citocromo b6-f y la plastoquinona (PQ) que consigue transportar  $H^+$  al lumen del tilacoide. Luego la plastocianina devuelve los  $e^-$  que había perdido la **clorofila  $P_{700}$**  del PS I cerrándose el ciclo. Se consigue aumentar el gradiente de  $H^+$  y por tanto obtener ATP sin obtener  $O_2$  ni  $NADPH$ .



✓ En la fase luminosa acíclica se necesitan los dos fotosistemas, el PS I y el PS II.

✓ En la fase luminosa cíclica sólo interviene el fotosistema I, creándose un flujo cíclico de  $e^-$  que, en cada vuelta, da lugar a síntesis de ATP. No hay fotólisis del  $H_2O$  y tampoco se genera  $NADPH$ , ni se desprende  $O_2$ .

La finalidad de la fase cíclica es generar más ATP porque en la fase oscura posterior no es suficiente con el ATP generado en la fase acíclica, se necesita mayor cantidad para sintetizar la materia orgánica.

### 1.3.2. Fase oscura o biosintetizadora

Se produce en el **estroma** del cloroplasto y **es independiente de la luz** (puede darse de día o de noche). Consiste en la **reducción de moléculas inorgánicas** normalmente  $CO_2$  para obtener glucosa y otras moléculas orgánicas, utilizando la **energía producida en la fase luminosa** (12  $NADPH$  y 18 ATP).

El principal sustrato utilizado en la fase oscura es el  $CO_2$ , que es reducido a monosacáridos sencillos, precursores del resto de moléculas orgánicas. Sin embargo, los vegetales superiores son capaces de reducir otros sustratos inorgánicos, como los nitratos ( $NO_3^-$ ) a  $NH_3$  y los sulfatos ( $SO_4^{2-}$ ) a  $H_2S$ , que incorporan a sus aminoácidos.

#### \* Ciclo de Calvin

La reducción del  $CO_2$  en la fase oscura de la fotosíntesis se realiza a través de una ruta cíclica llamada **ciclo de Calvin**, en honor a su descubridor. El ciclo de Calvin es un proceso de reducción del  $CO_2$  atmosférico que se realiza en el **estroma del cloroplasto**.

En el ciclo de Calvin intervienen muchos metabolitos intermediarios que, al final, fijan el  $CO_2$  atmosférico (introducido en el vegetal por los estomas de las hojas) a compuestos existentes en el estroma del cloroplasto

y que conducen a la síntesis de materia orgánica compleja (pentosas, hexosas, disacáridos, almidón, ácidos grasos y aminoácidos).

En 1º lugar, el  $\text{CO}_2$  es fijado por una molécula orgánica de 5 átomos de carbono, una pentosa especial, la **ribulosa 1,5 bisfosfato**, dando un compuesto de 6 átomos de carbono, muy inestable, que se rompe en 2 moléculas de 3 átomos. de carbono. Esta 1ª reacción la cataliza la enzima **Ribulosa 1,5 Bisfosfato Carboxilasa Oxigenasa (RuBisCO)** que es la enzima más abundante de la naturaleza y la encargada de fijar el  $\text{CO}_2$ .

Posteriormente, tras una serie de reacciones que necesitan el poder reductor del **NADPH** y la energía del **ATP** procedentes de la fase luminosa, se obtienen 2 moléculas de **gliceraldehído 3- fosfato**, triosa que se considera el producto final del proceso. El ciclo se repite 6 veces, una por cada  $\text{CO}_2$  que interviene para formar una glucosa.

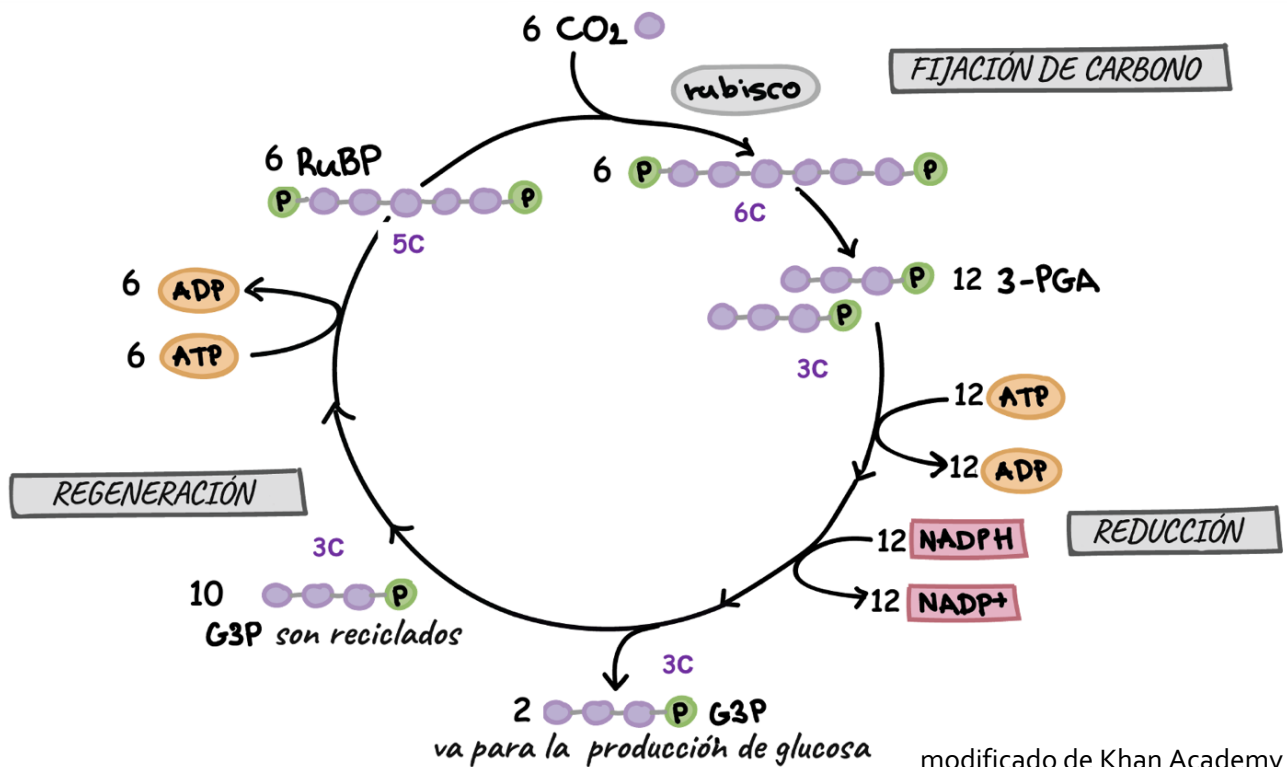
Por tanto, el ciclo de Calvin consta de 3 fases:

1. **Fijación del  $\text{CO}_2$  atmosférico a la ribulosa 1,5 bisfosfato** mediante la enzima **RuBisCO**.
2. **Reducción**, gracias a los e- del **NADPH** que pasa a  $\text{NADP}^+$ , hasta obtener **gliceraldehído 3- fosfato**.
3. **Regeneración de la ribulosa 1,5 bisfosfato utilizando la energía del ATP y, finalmente, síntesis de una hexosa**

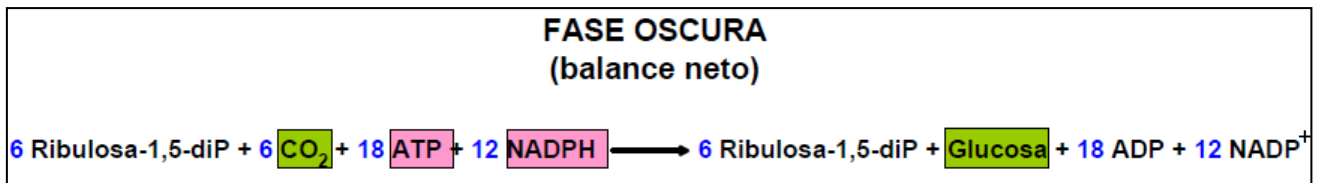
Las moléculas de **gliceraldehído-3-P** producidas en el ciclo de Calvin se incorporan a las distintas rutas del metabolismo celular donde:

- ✓ Frecuentemente se usan para fabricar **glucosa y fructosa**. Estas moléculas son utilizadas por las plantas para la síntesis de polisacáridos (**almidón y celulosa**).
- ✓ Se usan para regenerar las moléculas de **ribulosa 1,5 bisfosfato** y poder continuar fijando  $\text{CO}_2$  y seguir realizando el ciclo de Calvin.
- ✓ También se utilizan para la **síntesis de ácidos grasos y aminoácidos**.

\* *La síntesis de compuestos orgánicos nitrogenados y azufrados se realiza mediante la reducción de iones  $\text{NO}_3^-$  y  $\text{SO}_4^{2-}$  del suelo, gracias al ATP y al NADPH sintetizados en la fase luminosa.*



\*\* En definitiva, la ecuación general del ciclo de Calvin es la siguiente:



**\* Balance general de la fotosíntesis:**

En definitiva, el balance general de la fotosíntesis, teniendo en cuenta tanto la fase luminosa como la fase oscura es el siguiente:

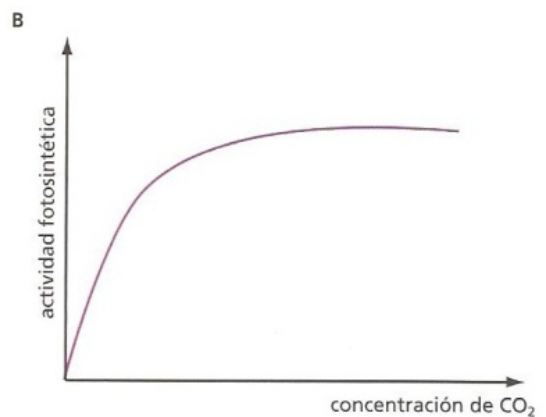


**1.4. Factores que influyen en la fotosíntesis**

El rendimiento de la fotosíntesis puede verse afectado por distintos factores como la concentración de CO<sub>2</sub> y/o de O<sub>2</sub> en el medio, la intensidad luminosa, la temperatura y la disponibilidad de H<sub>2</sub>O.

✓ **Concentración de CO<sub>2</sub> en el medio:**

Si la intensidad luminosa es constante y suficiente, la actividad fotosintética aumenta al aumentar la concentración de CO<sub>2</sub> en el medio, hasta llegar a un límite en que se hace constante (se satura).



✓ **Intensidad luminosa:**

En general la actividad fotosintética aumenta al aumentar la **intensidad luminosa**. Pero cada especie está adaptada a unas condiciones óptimas de iluminación, y superados ciertos límites se pueden deteriorar los pigmentos fotosintéticos. Así, hay especies heliófilas que precisan una fuerte iluminación mientras que otras especies, en cambio, prefieren zonas de penumbra.

✓ **Concentración de O<sub>2</sub>:**

El rendimiento de la fotosíntesis disminuye cuando aumenta la concentración de O<sub>2</sub> porque el O<sub>2</sub> activa la fotorrespiración. La **fotorrespiración** es un proceso dependiente de la luz en el que la RuBisCO (que es una enzima reversible), en vez de fijar CO<sub>2</sub>, cataliza la unión de O<sub>2</sub> a la **ribulosa 1,5 bisfosfato**, y, por tanto, en lugar de fijar el CO<sub>2</sub> lo desprende. Hay un tipo especial de plantas común en climas cálidos, las plantas C<sub>4</sub>, que evitan el problema de la "derrochadora" fotorrespiración (y la disminución de la eficacia de la fotosíntesis que conlleva) con otro sistema adicional para fijar CO<sub>2</sub>.

✓ **Temperatura:**

Las reacciones fotosintéticas, como todas las reacciones químicas catalizadas por un enzima, aumentan su velocidad con la temperatura hasta alcanzar un valor máximo que varía de unas especies a otras, por encima del cual las enzimas se desnaturalizan y el rendimiento disminuye drásticamente. La temperatura óptima es aquella a la que se alcance un valor máximo.

✓ **Escasez de H<sub>2</sub>O:**

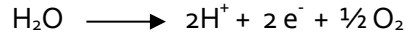
La humedad tanto en el suelo como en el ambiente influye de manera determinante en el rendimiento fotosintético. Si la humedad en el ambiente es escasa se cierran los estomas para evitar la pérdida de H<sub>2</sub>O y por tanto afecta al intercambio de gases y, como consecuencia, al rendimiento fotosintético.



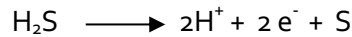
### 1.5. Tipos de fotosíntesis: oxigénica y anoxygenica

La fotosíntesis puede considerarse como un proceso de **oxido-reducción**, en el que un compuesto se oxida y cede e<sup>-</sup> (generalmente el H<sub>2</sub>O pero también otros como el H<sub>2</sub>S) y otro compuesto los acepta y se reduce (normalmente el CO<sub>2</sub> y otros como NO<sub>3</sub><sup>-</sup>, SO<sub>4</sub><sup>2-</sup>).

- ✓ **Fotosíntesis oxigénica:** Es propia de plantas superiores, algas y cianobacterias, donde el dador de e<sup>-</sup> es una molécula de H<sub>2</sub>O que se descompone y, como consecuencia, se desprende O<sub>2</sub>.



- ✓ **Fotosíntesis anoxygenica:** La realizan las bacterias purpúreas y verdes del azufre, en las que el dador de e<sup>-</sup> es el sulfuro de hidrógeno (H<sub>2</sub>S), y por tanto, no se liberará O<sub>2</sub> sino azufre, que puede ser acumulado en el interior de la bacteria o expulsado.



## 2. ANABOLISMO HETERÓTROFO: Glucogenogénesis y Gluconeogénesis

Aparte de la fotosíntesis y la quimiosíntesis, que son procesos anabólicos exclusivos de los organismos autótrofos, existen otras rutas anabólicas que son similares en autótrofos y en heterótrofos. Son rutas mediante las que a partir de moléculas orgánicas sencillas (generalmente obtenidas a partir del catabolismo) se sintetizan todas las moléculas orgánicas complejas (lípidos, ácidos nucleicos, glúcidos y proteínas).

Entre estas rutas hay que destacar: la gluconeogénesis y la glucogenogénesis (ambas se dan principalmente en el CITOSOL). Aunque existen otras como el ciclo de Cori (relacionado con el glucógeno del músculo e hígado) o la vía del glioxilato (paso de lípidos a glúcidos en glioxisomas de semillas vegetales).

### 2.1. Gluconeogénesis

Es una **ruta anabólica** mediante la que se sintetiza **glucosa** a partir de **compuestos orgánicos no glúcidos**, como el ácido láctico, los aminoácidos y el glicerol. En los vegetales también se genera glucosa "nueva" a partir de los ácidos grasos por la vía del glioxilato.

En los mamíferos la gluconeogénesis, ocurre principalmente en el citosol de las células del hígado y contribuye a mantener constante el nivel de glucosa en sangre incluso en periodos de ayuno.

### 2.2. Glucogenogénesis (síntesis de glucógeno)

La ruta anabólica mediante la cual se sintetiza glucógeno a partir de la glucosa se denomina **glucogenogénesis**. Se lleva a cabo principalmente en el citosol de las células del hígado, y en menor medida en el citosol de las células musculares. Se van añadiendo glucosas-6-P al glucógeno.

**\*\* En células vegetales, el almidón se origina de forma similar al glucógeno en un proceso llamado amilogénesis.**

### \* ANEXO: Diferencias y similitudes entre la fosforilación oxidativa y fotofosforilación:

	FOSFORILACIÓN OXIDATIVA	FOTOFOSFORILACIÓN
<b>LUGAR DÓNDE SE PRODUCE</b>	En la mitocondria	En el cloroplasto
<b>DADOR INICIAL DE ELECTRONES</b>	Los e <sup>-</sup> proceden del NADH y FADH <sub>2</sub>	Los e <sup>-</sup> proceden de la fotólisis del H <sub>2</sub> O que requiere energía de la luz solar
<b>ACEPTOR FINAL DE ELECTRONES</b>	Los e <sup>-</sup> van a parar al O <sub>2</sub> que se reduce a H <sub>2</sub> O (por eso solo se da en aerobiosis)	Los e <sup>-</sup> van finalmente a parar al NADP <sup>+</sup> que se reduce a NADPH + H <sup>+</sup>
<b>ACUMULACIÓN DE H<sup>+</sup> EN LA CADENA DE TRANSPORTE Y LOCALIZACIÓN ATP-SINTASA</b>	En el espacio intermembrana y al retornar a la matriz a través de la ATP sintasa (situada en la membrana mitocondrial interna) se genera ATP	En el espacio intratilacoidal y al retornar al estroma a través de la ATP sintasa (situada en membrana de los tilacoides) se genera ATP

En ambas se genera ATP a través de unas enzimas llamadas ATP-sintasas que fosforilan (añaden un fosfato inorgánico Pi) al ADP gracias al flujo de H<sup>+</sup> pasando a través de ellas debido a la creación previa de un gradiente electroquímico.