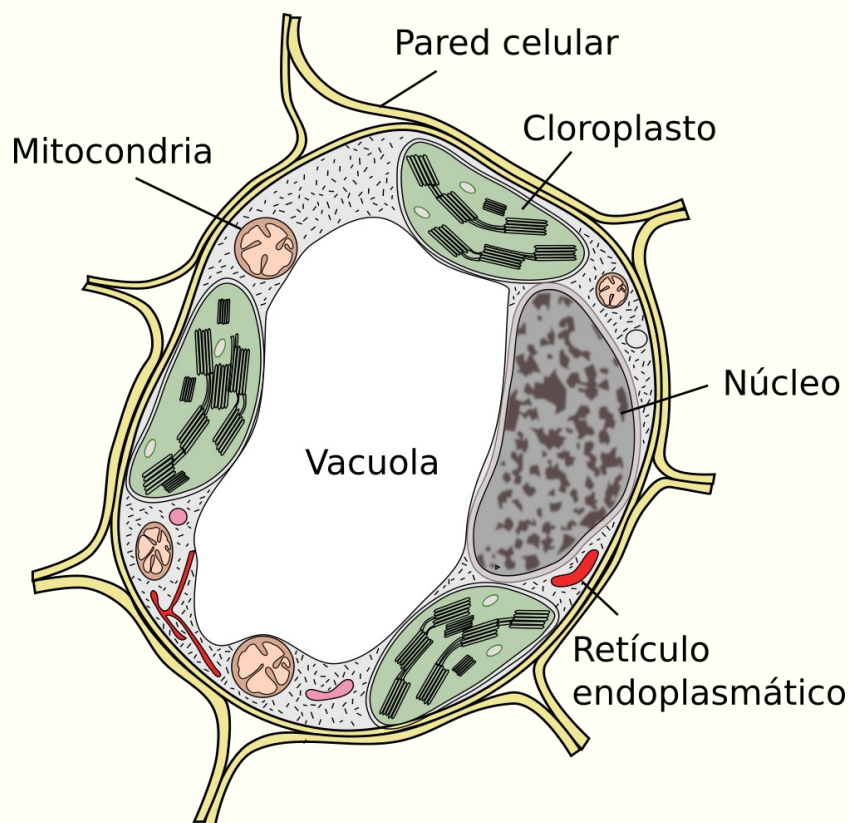


Atlas de Histología Animal y Vegetal

LA CÉLULA

TRÁFICO NO VESICULAR



Manuel Megías, Pilar Molist, Manuel A. Pombal

DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA FUNCIONAL Y CIENCIAS DE LA SALUD.
FACULTAD DE BIOLOGÍA. UNIVERSIDAD DE VIGO.
(VERSIÓN: OCTUBRE 2017)

Este documento es una edición en pdf del sitio
<http://webs.uvigo.es/mmegias/inicio.html>

y

ha sido creado con el programa Scribus

(<http://www.scribus.net/>)

Todo el contenido de este documento se distribuye bajo la licencia Creative Commons del tipo BY-NC-SA (Esta licencia permite modificar, ampliar, distribuir y usar sin restricción siempre que no se use para fines comerciales, que el resultado tenga la misma licencia y que se nombre a los autores).

LA CÉLULA

TRÁFICO VESICULAR

ÍNDICE

Introducción	4
Peroxisomas	6
Mitocondrias	8
Platos	12
Cloroplastos	15
Gotas de grasa	17
Bibliografía	19

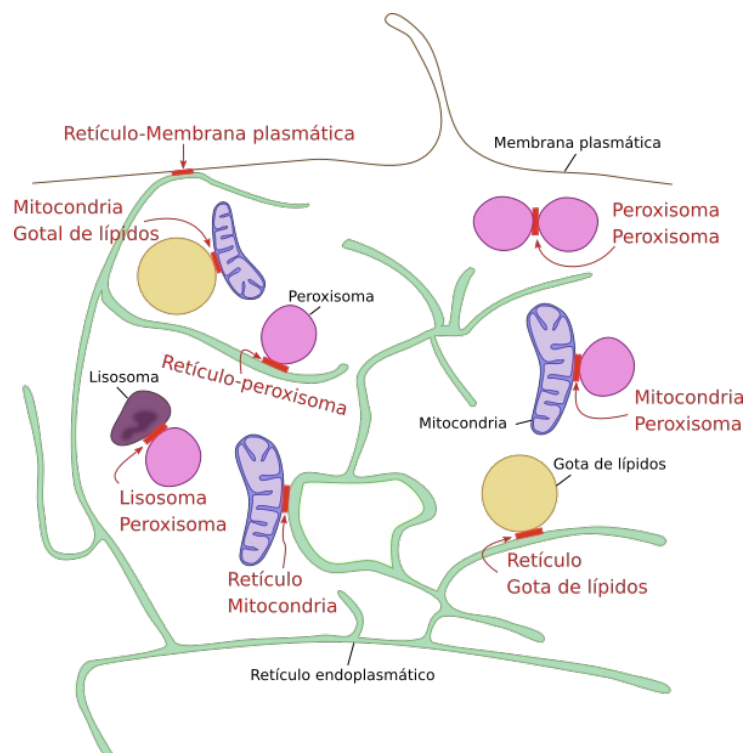
INTRODUCCIÓN

La comunicación entre los orgánulos y compartimentos de una célula son esenciales para las reacciones metabólicas, la señalización intracelular, la homeostasis celular, la regulación de la supervivencia o apoptosis y la defensa frente a patógenos. Como hemos visto en los apartados anteriores, una comunicación intensa entre orgánulos ocurre mediante vesículas. Sin embargo, en la célula hay otros orgánulos que aparentemente quedan fuera de esta vía de comunicación. Aparte del tráfico vesicular hay otras formas mediante las cuales los orgánulos pueden comunicarse entre sí, como el intercambio de metabolitos o moléculas mediante difusión por el citosol, o mediante contacto físico directo entre compartimentos.

Los contactos entre membranas de diferentes compartimentos celulares se proponen como una forma de comunicación entre orgánulos diferentes, y nuevos trabajos le dan una gran relevancia previamente no sospechada. Desde que se empleó el microscopio electrónico de transmisión para explorar la célula se ha observado que las membranas de compartimentos

diferentes pueden estar muy próximas. Los contactos suponen un acercamiento de las membranas de dos compartimentos a unos 30 nm de distancia, provocado por la interacción de proteínas de membrana. Esas zonas de membrana constituyen un microdominio y tienen juegos de proteínas y lípidos diferentes. En general las membranas próximas no se fusionan.

Una de las primeras observaciones de membranas de compartimentos diferentes en estrecha aposición son las triadas de las células musculares esqueléticas estriadas retículo-túbuloT-retículo. Esta interacción directa entre la membrana plasmática y el retículo endoplasmático se ha visto en otras células y es una manera de comunicación directa entre retículo y membrana plasmática, sin pasar por el aparato de Golgi. Esta interacción está mediada por unas proteínas llamadas tricalbinas, VAPs y Ist2, que son proteínas transmembrana en el retículo endoplasmático y que reconocen a los lípidos inositol fosfatos (PI(4,5)P2) en la cara citosólica de la membrana plasmática. Pero se han encontrado otros muchos. Así, hay contactos entre membranas del retículo endoplasmático y la



Esquema donde se indican algunos contactos directos entre membranas de diferentes compartimentos. Nótese cómo el retículo endoplasmático participa en muchos de ellos. (Modificado de Schrader et al., 2015)

membrana externa de las mitocondrias están relacionados con el metabolismo lipídico, regulación del calcio, mantenimiento y división mitocondrial y supervivencia/apoptosis. Se cree que en estos puntos se sintetiza mucha fosfatidil-serina que se transfiere a la mitocondria para producir fosfatidil-etanolamina. El retículo endoplasmático también envuelve a los peroxisomas en numerosas ocasiones. Las proteínas internas de los peroxisomas provienen del citosol, mientras los lípidos y proteínas de membrana vienen del retículo. De hecho, se plantea que el crecimiento y división de los peroxisomas se debe al flujo de lípidos y proteínas a través de estos contactos entre membranas. Se han encontrado otros contactos entre los peroxisomas y las mitocondrias, probablemente relacionadas con el metabolismo de lípidos, entre los endosomas y los peroxisomas, y entre cloroplastos y otros compartimentos celulares.

A continuación vamos hablar de los peroxisomas, mitocondrias, platos, cloroplastos y gotas de lípidos. Estos orgánulos tienen en común que están fuera de la ruta vesicular, es decir, no se comunican entre ellos ni

con otros orgánulos mediante el envío o recepción de vesículas.

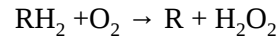
Los peroxisomas son orgánulos rodeados por una unidad de membrana que poseen una alta actividad metabólica relacionada con procesos de oxidación. Las mitocondrias y los plastos, incluidos los cloroplastos, son orgánulos rodeados por una doble unidad de membrana y son las principales centrales energéticas de las células eucariotas. Las mitocondrias realizan la fosforilación oxidativa para la producción de ATP, además de llevar a cabo ciertos procesos metabólicos. Los cloroplastos, que forman parte de un grupo de orgánulos denominados plastos, se encuentran en las células vegetales y realizan la fotosíntesis, proceso mediante el cual se consigue transformar la energía de la radiación electromagnética de la luz en la energía de enlaces químicos. Otros orgánulos como las gotas de lípidos y ciertos plastos son orgánulos encargados de almacenar lípidos, proteínas o carbohidratos. En los siguientes apartados vamos a ver cada uno de estos orgánulos.

PEROXISOMAS

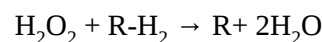
Los peroxisomas son orgánulos redondeados (aunque no siempre), delimitados por una membrana, con un diámetro de entre 0,1 y 1 μm . Están presentes en casi todas las células eucariotas y tienen una función eminentemente metabólica. A veces presentan inclusiones cristalinas en su interior debido a la gran cantidad de enzimas que llegan a contener.

Deben su nombre a que las primeras enzimas que se descubrieron en su interior fueron las peroxidasa, aunque pueden contener más de 50 enzimas diferentes. Los tipos de enzimas presentes y su concentración varían dependiendo del tipo celular y del estado fisiológico de la célula. Las rutas metabólicas principales que llevan a cabo los peroxisomas son la β -oxidación de los ácidos grasos y otras reacciones oxidativas, donde se consume mucho oxígeno. Dos enzimas son típicas de este orgánulo: la catalasa y la urato oxidasa. La catalasa está especializada en la

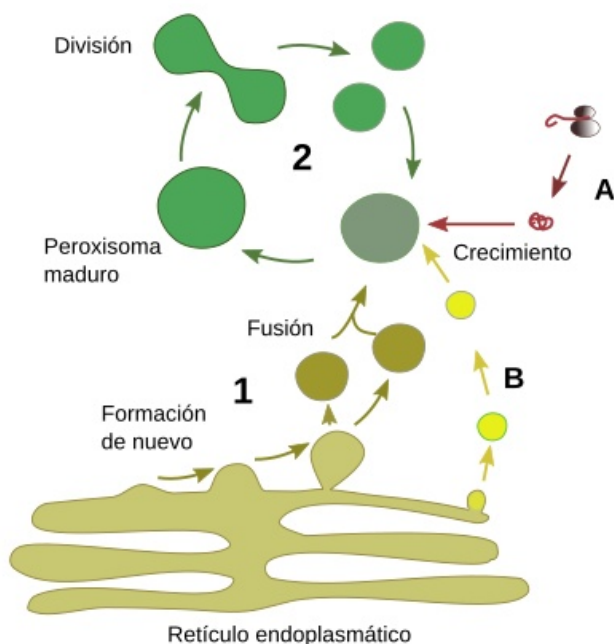
eliminación del peróxido de hidrógeno (H_2O_2), que resulta de procesos oxidativos. Las reacciones de oxidación siguen el patrón siguiente:



El peróxido de hidrógeno es una molécula altamente reactiva y por tanto muy tóxica. La catalasa permite su inactivación mediante la siguiente reacción:



Los peroxisomas suelen llevar a cabo numerosas y variadas funciones metabólicas, normalmente en cooperación con otros orgánulos celulares (ver tabla más abajo). En las plantas y en los hongos la β -oxidación se lleva a cabo exclusivamente en los peroxisomas, mientras que en las células animales también se realiza en las mitocondrias. En las plantas, los peroxisomas también oxidan productos residuales de la fijación de CO_2 . A este proceso se le denomina fotorrespiración porque usa oxígeno y libera CO_2 . En las semillas, sin embargo, su función es la de almacenar sustancias de reserva y durante la germinación transformarán los ácidos grasos en azúcares. A estos peroxisomas se les llama glioxisomas, que también aparecen en las células de los hongos filamentosos. Es interesante reseñar que cuando comienza la fotosíntesis, tras la aparición de las primeras hojas, los glioxisomas se transforman en peroxisomas de las hojas. En los tripanosomas, parásitos causantes de la malaria, existen unos peroxisomas especializados en llevar a cabo glucolisis y se denominan glucosomas. En conjunto, a los diferentes tipos o especializaciones de los peroxisomas se les llama microcuerpos.



Esquema donde se muestra el ciclo de vida de los peroxisomas en una célula. Vías de generación: 1. desde el retículo endoplasmático, 2. por crecimiento y estrangulación. Incorporación de moléculas para el crecimiento y la maduración: A, importe de moléculas desde el citosol, B, fusión de vesículas provenientes del retículo endoplasmático e independientes de COPII (modificado de Smith y Aitchison, 2013).

Los peroxisomas son orgánulos con una gran plasticidad, pueden incrementar su número y tamaño frente a estímulos fisiológicos y volver a su número normal cuando el estímulo ha desaparecido. Algunas células a las cuales se les eliminan los peroxisomas pueden volver a producirlos. La biogénesis o formación de nuevos peroxisomas en una célula se puede producir de dos formas: a) por crecimiento y división de los preexistentes, y b) por generación a partir del retículo endoplasmático.

a) Los peroxisomas, cuando están libres en el citosol, incorporan proteínas que se sintetizan en los ribosomas citosólicos. En las membranas de los peroxisomas hay unas proteínas que se denominan peroxinas, las cuales están implicadas en reconocer e incorporar proteínas desde el citosol, pero son también importantes durante el crecimiento y la división de estos orgánulos. Las proteínas citosólicas destinadas a los peroxisomas tienen una secuencia señal, PTS1 o PTS2 (peroxisome target sequence), que es reconocida por las peroxinas en la membrana del peroxisoma. Las enzimas que van dirigidas al interior del orgánulo son translocadas a través de la membrana, pero en las membranas de los peroxisomas también se integran proteínas gracias a las peroxinas. La incorporación de estas moléculas desde el citosol hace que los peroxisomas maduren y crezcan llegando un punto en que pueden estrangularse y formar dos peroxisomas hijos a partir de uno mayor.

b) El crecimiento y proliferación de los peroxisomas también puede darse por la participación del retículo endoplasmático. En concreto, desde las cisternas del retículo endoplasmático se pueden formar por evaginación y escisión estructuras membranosas de tipo vesicular con todas las moléculas típicas de los peroxisomas que por fusión irán creando peroxisomas maduros. Pero incluso, una vez formado el peroxisoma, las proteínas que formarán parte de la membrana, y algunas internas, además de desde el citosol, pueden llegar en vesículas producidas en el retículo, por una ruta vesicular independiente de COPII.

Los peroxisomas se distribuyen por el citoplasma celular gracias a sus interacciones con los microtúbulos y los filamentos de actina. Estas interacciones, además, le permiten cambiar de forma y ayudan a separar los peroxisomas hijos tras una división.

Vías metabólicas	Plantas	Hongos	Protozoos	Animales
Biosíntesis				
Ácidos biliares	x	x	x	✓
Hormonas	✓	x	x	✓
Ácidos grasos poli-insaturados	x	x	x	✓
Fosfolípidos éter (plasmalógenos)	x	x	✓	✓
Pirimidinas	x	x	✓	✓
Purinas	x	x	x	✓
Vía purinas "salvage"	x	x	✓	x
Antibióticos (penicilina)	x	✓	x	x
Toxinas contra plantas	x	✓	x	x
Aminoácido lisina	x	✓	x	x
Biotina	✓	✓	x	x
Metabolitos secundarios	✓	✓	x	x
Isoprenoides y colesterol	✓	x	x	
Degradación				
Prostaglandina	x	x	x	✓
Aminoácidos	x	✓	x	✓
Poliaminas	✓	✓	x	✓
H ₂ O ₂ por catalasa	✓	✓	✓	✓
Oxidación de ácidos grasos	✓	✓	✓	✓
Purinas	✓	x	✓	✓
Superóxidos por superóxido bismutasa	✓	x	✓	✓
Metabolismo del glicerol	x	x	✓	x
Glicolisis	x	x	✓	x
Degradación de metanol	x	✓	x	x
Ciclo del glioxilato	✓	✓	x	x
Fotorrespiración	✓	x	x	x
Otras				
Mantenimiento de la integridad celular	x	✓	x	x
Bioluminiscencia	x	x	x	✓
Defensa contra virus	x	x	x	✓
Señalización en hipotálamo	x	x	x	✓

Tabla donde se indican diferentes funciones metabólicas de los peroxisomas y el grupo de eucariotas donde se realizan. Tomado de Smith y Aitchison, 2013.

MITOCONDRIAS

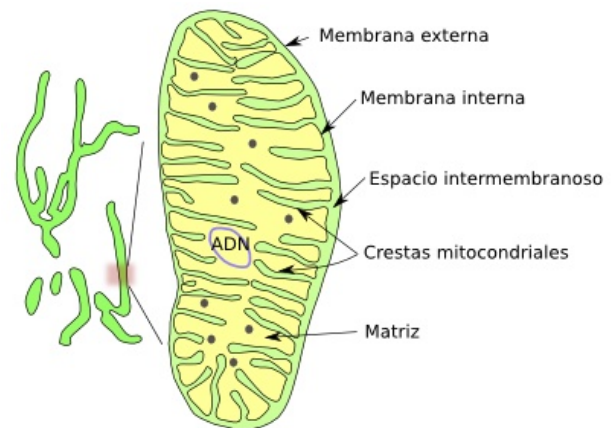
Las mitocondrias son orgánulos que aparecen en prácticamente todas las células eucariotas. Una excepción son los arqueozoos, eucariotas que no poseen mitocondrias, probablemente porque las perdieron durante la evolución. La mitocondria se reconoció como una parte elemental de las células a finales del siglo XIX. Altmann (1890) descubrió unas estructuras celulares que denominó bioblastos que se podían teñir con fucsina y que se observaban en todas las células eucariotas. En 1914 ya se sabía que las mitocondrias podían adoptar diferentes formas, como bastones, hilos o entramados. Con la llegada del microscopio electrónico se comprobó que estaban formadas por una doble membrana. En 1962 se propuso que las mitocondrias crecían en tamaño y posteriormente se dividían por fisión, con lo cual su morfología era cambiante. Actualmente hay sustancias fluorescentes que permiten estudiar la dinámica de las mitocondrias in vivo.

La morfología de las mitocondrias es muy cambiante y puede variar desde largas estructuras ramificadas a pequeños elipsoides. Se pueden dividir y fusionar entre sí con facilidad, con la consiguiente mezcla de sus ADNs. Si se fusionan dos células que tienen mitocondrias diferentes la población de mitocondrias es homogénea en 8 horas. Estos procesos de fusión y fisión es complejo puesto que han de hacerlos las dos membranas mitocondriales de forma correcta. El número de mitocondrias es difícil medirlo por la capacidad de fisión-fusión que poseen, pero en algunos tipos celulares se ha visto que el aumento del volumen mitocondrial está relacionado con el del volumen celular.

Las mitocondrias viajan desde unas partes de la célula a otra, tienen una extraordinaria movilidad y suelen localizarse donde existe más demanda de energía o de calcio (ver más abajo). Esto es especialmente importante en las neuronas, donde las mitocondrias se trasladan desde el soma hasta los lugares más distantes de las dendritas y axones, desde donde pueden volver al soma de nuevo. Los movimientos son saltatorios o discontinuos. Los de larga distancia están mediados por microtúbulos, mientras que los de corta distancia están mediados por los filamentos de actina. Aunque, a veces, tanto

microtúbulos como filamentos de actina sirven también para su anclaje. En los axones, las velocidades de las mitocondrias a lo largo de los microtúbulos son 0,1 a 1,4 $\mu\text{m/s}$. Parece haber también un movimiento lento de 50 $\mu\text{m/h}$ en axones en crecimiento.

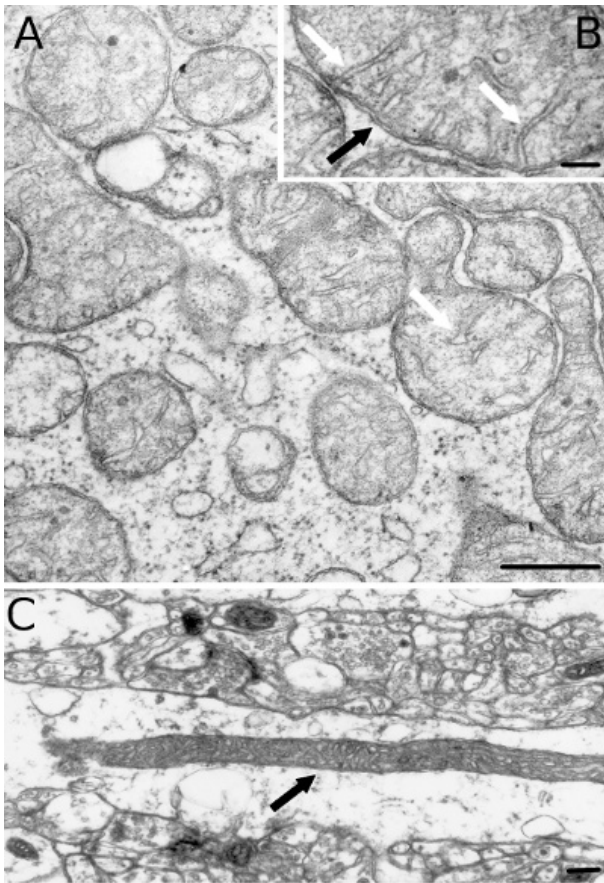
Las mitocondrias están formadas por una membrana externa, una membrana interna, un espacio intermembranoso y un espacio interno delimitado por la membrana interna denominado matriz mitocondrial.



Las mitocondrias muestran una morfología diversa, desde largas y ramificadas a cortas y no ramificadas. Ultraestructuralmente presentan la membrana externa, el espacio intermembranoso, la membrana interna, que forma las crestas mitocondriales, y la matriz, que contiene el ADN y las moléculas que llevan a cabo el metabolismo mitocondrial.

La membrana mitocondrial externa es altamente permeable y contiene muchas copias de una proteína denominada porina, la cual forma canales acuosos a través de la bicapa lipídica. Así, esta membrana se convierte en una especie de tamiz que es permeable a todas las moléculas menores de 5000 daltons, incluyendo proteínas pequeñas.

Por el contrario la membrana mitocondrial interna es impermeable al paso de iones y pequeñas moléculas. Por tanto la matriz mitocondrial sólo contiene aquellas moléculas que puedan ser transportadas selectivamente por esta membrana, siendo su contenido altamente diferenciado del citosol. La membrana mitocondrial interna posee numerosos pliegues hacia el interior mitocondrial denominados crestas mitocondriales. Hay



Imágenes de microscopía electrónica de transmisión. A: Mitochondrias de un hepatocito. La flecha blanca señala una cresta mitocondrial. Se puede ver que la morfología externa de las mitocondrias, así como la de las crestas mitocondriales, es muy variable. B: Ampliación de una mitocondria en la que se puede observar la continuidad de la membrana mitocondrial interna con las crestas mitocondriales (flechas blancas). La flecha negra señala la membrana mitocondrial externa. C: la forma mitocondrial es muy variada. La flecha negra señala a una mitocondria muy alargada que se encuentra en el interior de una dendrita de una neurona. Barras: A y C: 0.4 μm ; B: 50 nm.

tres tipos morfológicos: discoidales, tubulares y aplanadas. las crestas forman un compartimento distinto del resto de la membrana interna puesto que su contenido en proteínas es muy diferente. El número y forma de las crestas mitocondriales se cree que es un reflejo de la actividad celular.

En la matriz mitocondrial se encuentra el ADN, los ribosomas y los enzimas para llevar a cabo procesos metabólicos como la β -oxidación. El ADN mitocondrial se encuentra en lugares denominados nucleoides y cada nucleoide puede tener más de una

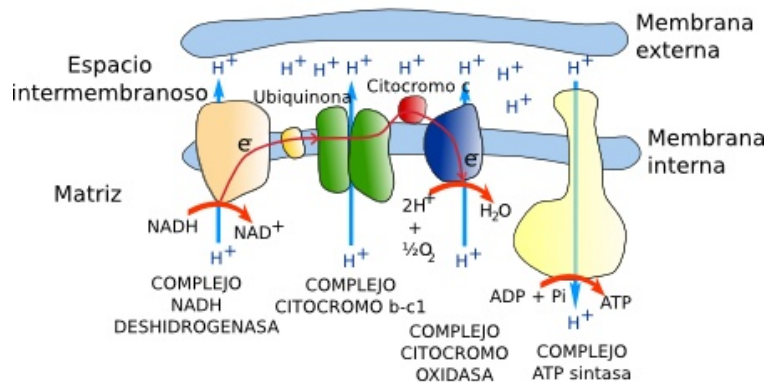
molécula de ADN. Una mitocondria puede tener varios nucleoides. El ADN mitocondrial suele tener unos 16500 pares de bases con unos 37 genes que codifican para 13 proteínas componentes de la cadena respiratoria, 2 ARN ribosómicos y ARN de transferencia suficientes para la síntesis de proteínas.

Una de las funciones más importantes de las mitocondrias es la producción de ATP, que es el combustible de la mayoría de los procesos celulares. Pero también llevan a cabo parte del metabolismo de los ácidos grasos mediante un proceso denominado β -oxidación y actúan como almacén de calcio. Recientemente se han relacionado a las mitocondrias con la apoptosis, el cáncer, el envejecimiento, y con enfermedades como el Parkinson o la diabetes. Además, el estudio comparativo del ADN mitocondrial tiene una gran utilidad en el establecimiento de genealogías y en la antropología, ya que los genes mitocondriales provienen directamente por línea materna y no están sometidas a recombinaciones génicas debido a la reproducción sexual.

Producción de ATP

En las mitocondrias se produce la mayor parte del ATP de las células eucariotas no fotosintéticas. Metabolizan el acetil coenzima A mediante el ciclo enzimático del ácido cítrico, dando como productos al CO_2 y al NADH. Es el NADH el que cede electrones a una cadena de transportadores de electrones que se encuentra en la membrana interna. Estos electrones pasan de un transportador a otro llegando como último paso al O_2 , resultando H_2O . Este transporte de electrones se acopla al transporte de protones desde la matriz hasta el espacio intermembranoso. Es este gradiente de protones el que permite la síntesis de ATP gracias a la ATP sintasa. Por unir fosfato al ADP y por usar el oxígeno como aceptor final de electrones, a este proceso se le llama fosforilación oxidativa. En las bacterias aeróbicas, que no poseen mitocondrias, este proceso ocurre en su única membrana celular.

Las proteínas que realizan el transporte de electrones y la ATP sintasa se encuentra en las crestas mitocondriales, los pliegues de la membrana interna. Precisamente la presencia de estos pliegues es una manera de incrementar la superficie en la que se asientan las proteínas de la fosforilación oxidativa. En una célula hepática la membrana mitocondrial interna



La producción de energía en las mitocondrias es un proceso de dos pasos: creación de un gradiente de protones en el espacio intermembranoso, producido por la cadena de transporte de electrones, y la síntesis de ATP por la ATP sintasa, que aprovecha dicho gradiente. Los dos procesos están asociados a las crestas mitocondriales, situadas en la membrana mitocondrial interna.

puede suponer 1/3 del total de las membranas celulares. Existen múltiples copias tanto de proteínas transportadoras como de ATP sintasas, pudiendo llegar hasta el 80% del peso de la membrana mitocondrial.

Cadena transportadora de electrones. La cadena que lleva a cabo el transporte de electrones se conoce como cadena respiratoria. Contiene unas 40 proteínas, de las cuales 15 participan directamente en el transporte de electrones. Todas estas proteínas se agrupan en tres complejos proteicos, cada uno de los cuales contiene varias proteínas. Se denominan: complejo de la NADH deshidrogenasa, complejo citocromo b-c1 y complejo de la citocromo oxidasa. Cada uno de ellos tiene grupos químicos que permiten el paso de protones a su través movidos por el transporte de electrones.

El recorrido de los electrones comienza cuando un ion hidruro es cedido por el NADH. De este ion se desprenden dos electrones y un protón. Esto se produce en el complejo de la NADH deshidrogenasa, el cual acepta los electrones. Tales electrones pasan al complejo b-c1 gracias a moléculas intermedias. Entre el primer complejo y el segundo actúa una proteína denominada ubiquinona. El paso de los electrones por el complejo NADH-deshidrogenasa y b-c1 produce la extrusión de dos protones, uno en cada complejo, desde la matriz hasta el espacio intermembranoso. Los electrones viajan entonces hasta el citocromo C que

transfiere electrones al complejo de la citocromo oxidasa. En este tercer complejo se transporta otro protón al espacio intermembranoso y los electrones son aceptados por el oxígeno.

El proceso de transferencia de electrones es como en las pilas eléctricas donde los electrones pasan de un material cargado de electrones y con poca afinidad por ellos a otro que tiene una mayor afinidad. Ese salto desprende energía que se utiliza para transportar protones en contra de su gradiente de concentración. Los electrones en el NADH, que están retenidos con poca fuerza, saltan al complejo NADH y así sucesivamente. Si no existiesen los complejos de la cadena respiratoria la energía, en vez de utilizarse para bombear protones, se perdería en forma de calor. El resultado es la creación de un gradiente de protones 10 veces menor en la matriz que en el espacio intermembranoso.

Además, se crea un espacio cargado más negativamente en la matriz como consecuencia de la salida neta de cargas positivas respecto al espacio intermembranoso, que se vuelve más positivo. Se crea un gradiente electroquímico que hace que los protones tiendan a entrar de nuevo en la matriz.

ATP sintasa. Este enzima crea una vía hidrofílica en la membrana mitocondrial interna que permite a los protones volver a favor de gradiente electroquímico desde el espacio intermembranoso hasta la matriz mitocondrial. Este cruce se acopla a la producción de energía en forma de ATP. La ATP sintasa es un enzima altamente conservada durante la evolución y aparece en bacterias, en los cloroplastos de las células fotosintéticas y en todas las mitocondrias. Es una proteína de gran tamaño formada por muchas subunidades. El mecanismo de generación de ATP no está claro pero se sabe que por cada molécula de ATP se deben desplazar 3 protones. Es capaz de producir más de 100 moléculas de ATP por segundo. Un hecho interesante es que la ATP sintasa puede realizar el proceso contrario, es decir, usar ATP para bombear protones al exterior. Esto dependerá de la concentración de protones a un lado y otro de la membrana.

La síntesis de ATP no es el único proceso en el cual

se usa el gradiente de protones. Otras moléculas cargadas como el piruvato, el ADP y el fósforo inorgánico son bombeados a la matriz desde el citosol, mientras que otras como el ATP, que se sintetiza en la matriz, deben ser transportados al citosol. El fósforo inorgánico y el piruvato son transportados acoplándose al flujo hacia el interior de los protones. En cambio el ADP se acopla en cotransporte de tipo antiporte con el ATP.

Metabolismo de lípidos

Una síntesis significativa de los lípidos de las células ocurre en las mitocondrias. Se produce el ácido lisofosfatídico, a partir del cual se sintetizan triacilglicerol. También se sintetiza en las mitocondrias el ácido fosfatídico y el fosfatidilglicerol, este último necesario para la producción de

cardiolipina y de la fosfatidil etanolamina.

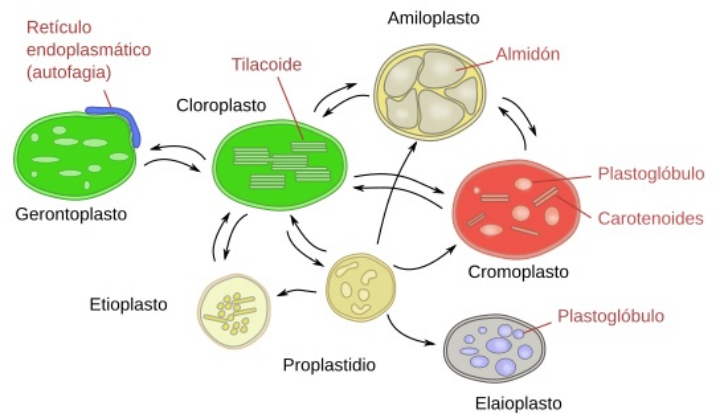
Importe de proteínas

Las mitocondrias tienen muy pocos genes comparado con la variedad de proteínas que poseen. Una mitocondria de levadura contiene aproximadamente unas 1000 proteínas diferentes, mientras que en humanos pueden ser unas 1500. Sólo una pequeña parte se sintetiza en la propia mitocondria. El resto han de ser sintetizadas en el citosol e importadas por la mitocondrias. Además, durante el proceso de importación han de dirigirse a su compartimento diana: membrana externa o interna, o matriz mitocondrial. Para ello las proteínas tienen secuencias que actúan como señales a modo de dirección postal, que indican a las moléculas importadoras a dónde deben dirigirlas.

PLASTOS

Los platos o plastidios son orgánulos presentes en las células de las plantas y de las algas, aunque también se pueden encontrar en algunos animales marinos. Evolutivamente son el resultado de procesos de endosimbiosis, es decir, una bacteria con capacidad de fotosíntesis, parecidas a las cianobacterias actuales, se fusiona o es engullida por otra célula y en vez de ser digerida se convierte en un simbiote (endosimbionte), lo que supone transferir la mayoría de los genes al núcleo de la célula hospedadora. A partir de ese proceso inicial se generaron los diferentes tipos de plastos que encontramos hoy en día. La función de los plastos es variada: fotosíntesis, síntesis de aminoácidos y lípidos, almacén de lípidos, azúcares y proteínas, dar color a diferentes partes de la planta, sensores de la gravedad, participan en el funcionamiento de los estomas, entre otras.

Son orgánulos con una doble membrana y un espacio intermembranoso entre ellas. Interiormente poseen más compartimentos membranosos como los tilacoides de los cloroplastos o los túbulos de los cromoplastos. Tienen ADN en su interior y la maquinaria para dividirse, al igual que ocurre con las mitocondrias, aunque están sometidos al control de los genes nucleares. Los plastos no se crean de nuevo, sino que provienen de otros que ya existen. Así, deben transmitirse en los gametos durante la fecundación y, por tanto, todos los plastos de una planta provienen de los plastos del embrión, que se denominan proplastidios. Los proplastidios también se encuentran en las células meristemáticas de las plantas adultas, los cuales se dividen antes de la división de la célula meristemática para asegurar que habrá proplastidios en las dos células hijas. Cuando la célula se diferencia también lo hacen los proplastidios, originando los diferentes tipos de plastos de la planta: leucoplastos (elaioplastos, amiloplastos, proteoplastos), cloroplastos y cromoplastos. Los cloroplastos pueden desdiferenciarse y convertirse en otros tipos de plastos, un proceso de diferenciación que puede ir en las dos direcciones (ver figura).



Distintos tipos de plastos y los caminos de diferenciación entre ellos (modificado de Jarvis y López-Juez, 2013)

Proplastidios

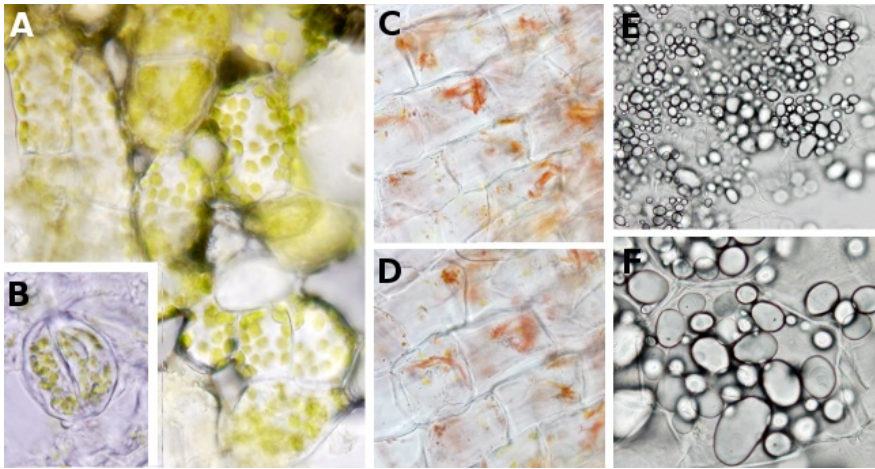
Son pequeños, aproximadamente 1 μm de diámetro, y estructuralmente son menos complejos que los demás plastos de la planta. Son incoloros y no tiene una morfología distintiva, puesto que puede variar en su forma y tener más o menos compartimentos membranosos internos en forma de túbulos, así como algunas inclusiones de almidón. Con estas características aparecen realmente dos tipos: los proplastidios germinales y los de los nódulos. Los proplastidios germinales se encuentran sobre todo en los embriones de las semillas y en los meristemos. Su misión principal es la de dar por división y diferenciación al resto de plastos de la planta. Aunque se les atribuyen también funciones metabólicas como la síntesis del ácido giberélico, el cual es importante para el metabolismo de los meristemos. Los proplastos de los nódulos, como su nombre indica, se encuentran en las raíces y están implicados en la fijación del nitrógeno.

Los etioplastos son plastos que se encuentran en los tallos, pero no en las raíces, y representan un estado intermedio de maduración de los proplastidios hasta cloroplastos cuando estos últimos se desarrollan en oscuridad o con muy poca luz. Los etioplastos reinician su diferenciación cuando vuelven a tener acceso a la luz.

Leucoplastos

Los leucoplastos son plastos sin color, sin pigmentos, cuya principal misión es la de almacén. Aquí se incluyen los amiloplastos, elaioplastos (u oleoplastos) y proteinoplastos, que almacenan almidón, lípidos y proteínas, respectivamente.

Los amiloplastos funcionan como almacenes de almidón, además de sensores de la gravedad en las raíces. La vía de síntesis de almidón en las plantas está completamente restringida a los plastos y todo el almidón que una planta pueda almacenar está contenido en los plastos. Los amiloplastos están especializados en esta función y contienen grandes depósitos de almidón. Los granos de almidón son más densos que el agua por lo que en las células de las raíces interactúan con el citoesqueleto provocando que las células meristemáticas se dividan perpendicularmente al vector de la gravedad (que apunta al centro de la Tierra). En algunas especies los amiloplastos también participan en el metabolismo del nitrógeno.



Plastos. Cloroplastos (A y B). La imagen A es parénquima clorofílico, la imagen B es un estoma. Cromoplastos (C y D) del tomate. Amiloplastos (E y F) de la patata.

Los elaioplastos contienen aceites y lípidos, son de tamaño reducido y contienen en su interior numerosas gotas de grasa. En las células vegetales hay dos vías de síntesis de lípidos, el retículo endoplasmático, denominada la vía eucariota, y en los elaioplastos, denominada la vía procariota. Los lípidos producidos por cada una de estas vías son diferentes. Algunas plantas, además de en los elaioplastos, almacenan lípidos en unos orgánulos denominados elaiosomas, derivados del retículo endoplasmático. Los elaioplastos

intervienen en la maduración del polen.

Los proteinoplastos contienen una alta concentración de proteínas en forma de cristales o como material amorfo. Sin embargo, no está totalmente claro si realmente existe un tipo de platos dedicado al almacén de proteínas en las plantas.

Cromoplastos

Los cromoplastos son aquellos que tienen pigmentos carotenoides en su interior que dan color amarillo, rojo o naranja a la estructura donde se encuentran. Son abundantes en flores, frutos, hojas viejas y algunas raíces. Se cree que una de sus principales misiones es atraer a animales polinizadores o aquellos que dispersan las semillas. Son activos metabólicamente, aunque tienen menos copias de ADN que los cloroplastos.

Los cromoplastos tienen en su interior gotas de lípidos con carotenoides y estructuras macromoleculares denominadas fibrillas, las cuales

tienen un núcleo de carotenoides. Los cromoplastos derivan de los cloroplastos, aunque también de los proplastidios. Durante este proceso de diferenciación se degrada el sistema fotosintético, fundamentalmente los tilacoides. Al mismo tiempo se sintetizan los carotenoides y los compartimentos que los contendrán. Estos compartimentos se denominan plastoglóbulos, que son gotas de lípidos, sobre todo triglicéridos, localizados en el estroma del plasto. En el interior del cromoplasto se localizan también los carotenoides, sobre todo xantofilas, que se van

acumulando en ellas hasta formar filamentos o cristales. Los plastoglóbulos, sin embargo, pueden también aparecer en otros plastos que no son cromoplastos. En los cromoplastos se desarrolla además un sistema de membranas organizadas en capas en una posición periférica. Estas membranas se generan de nuevo por invaginación de la membrana interna, y no de los tilacoides degradados. Estas membranas también pueden tener carotenoides, como las luteínas, beta-carotenos, y otros. Sólo en algunos

casos se desarrollan membranas internas que se disponen en forma de retículo.

Durante la maduración de los cromoplastos la concentración de pigmentos puede ser tal que se formen cristales, como ocurre en la raíz de la zanahoria con los beta-carotenos, o los licopenos en los tomates. También se forman agregados de carotenos en forma de túbulos. En los cromoplastos puede haber otras estructuras como los gránulos de almidón, o agregados de proteínas.

Aunque los cromoplastos se consideran como un estado de desarrollo avanzado de los cloroplastos, se ha observado que los cromoplastos, bajo ciertas circunstancias, se pueden convertir otra vez en cloroplastos. Por ejemplo, algunos tejidos en las raíces y las frutas pueden volverse verdes otra vez. Por ejemplo, los limones que se dejan en el árbol pueden pasar del color amarillo al verde, o las raíces de las zanahorias pueden volverse verdes cuando se exponen a la luz.

Cloroplastos

Los cloroplastos son los plastos más estudiados y más abundantes. Se tratarán en detalle en la siguiente página

Otros tipos de plastos

Las células en proceso de envejecimiento y muerte contienen gerontoplastos, descendientes de los cloroplastos. Otros tipos de plastos son los muroplastos de las algas glaucocistofitas, los cuales conservan una pared vestigial de peptidoglicano localizada entre las dos membranas del orgánulo. En las células cribosas del floema se han descrito plastos denominados tipos S y T, cuya función podría ser la respuesta a daños. Los rodoplastos son plastidios fotosintéticos que se encuentran en las algas rojas, los cuales tienen clorofila a, pero no b o c. Poseen tilacoides, aunque no forman pilas, y unos agregados denominados ficobilisomas que contienen pigmentos rojizos que captan luz con longitudes de onda que llegan a gran profundidad en el mar. Las algas rojas son los organismos que pueden hacer fotosíntesis a mayor profundidad en el mar. Por último, algunos animales pueden comer algas y no digerir los cloroplastos, sino incorporarlos en sus propios tejidos. Estos plastos son capaces de seguir haciendo fotosíntesis, y así alimentar al animal (por ejemplo, *Elysia chlorotica*), durante meses. A estos plastos se les denomina cleptoplastos. Los apicoplastos son plastos encontrados en algunos gusanos parásitos como *Plasmodium*.

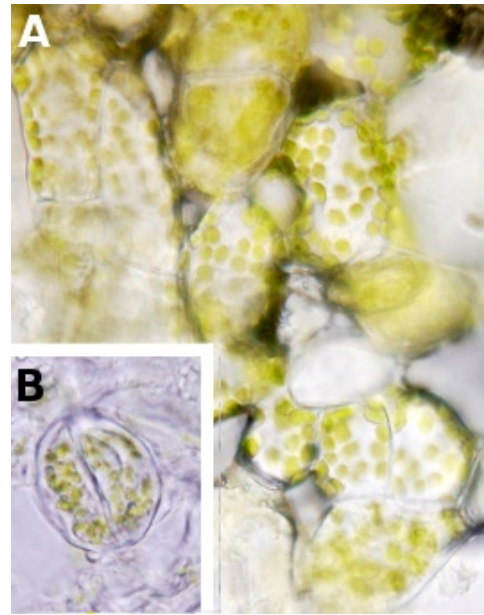
CLOROPLASTOS

Los cloroplastos son orgánulos generalmente grandes (1 a 10 micras) que están presentes en las células de las plantas. Una célula de una hoja puede tener de 20 a 100 cloroplastos. Su forma es variable, desde esférica o elíptica a mucho más compleja. Los cloroplastos forman parte de un conjunto de orgánulos denominados plastidios o plastos. Los plastidios poseen en su interior ADN con unos 250 genes, derivados de su ancestro bacteriano, los cuales codifican para ARN ribosómico, ARN de transferencia y para ARN mensajero. Este último se traducirá en el propio cloroplasto en proteínas para la división del orgánulo, y para la realización de la fotosíntesis en el caso de los cloroplastos. Los cloroplastos que producen clorofila responsable directa de captar la energía de la luz.

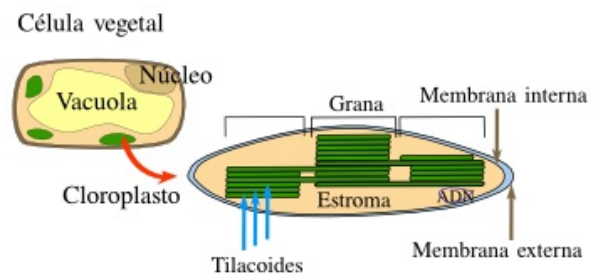
Los cloroplastos están formados por varios compartimentos. El más externo es la envuelta, formada por dos membranas, una externa y otra interna, más un espacio intermembranoso entre ambas. Al contrario que en la mitocondria, la membrana interna no posee pliegues. En el interior del cloroplasto se encuentran los tilacoides, que son sacos aplanados delimitados por una membrana y amontonados formando estructuras a modo de pilas de monedas denominadas granum. Estos apilamientos están conectados lateralmente entre sí mediante membranas. En las membranas de los tilacoides se sitúan las proteínas y moléculas responsables de realizar una parte de la fotosíntesis. El espacio interno del cloroplasto no ocupado por los tilacoides se denomina estroma, donde se encuentra el ADN y se llevan a cabo otros procesos de la fotosíntesis.

Fotosíntesis

La principal misión de los cloroplastos es la conversión de la energía electromagnética de la luz en energía de enlaces químicos gracias principalmente a la clorofila, a la ATP sintasa y a la ribulosa bifosfato carboxilasa/oxigenasa (RUBISCO). La fotosíntesis consta de dos partes: una fase luminosa (necesita luz) en la que se transforma la energía luminosa en un gradiente de protones que se utilizará para la síntesis ATP y para la producción de NADPH, y una fase oscura (no necesita directamente a la luz, pero sí los productos generados en la fase luminosa de la



Cloroplastos de células de parénquima clorofílico (A) y en la células de un estoma (B)



Los cloroplastos presentan forma irregular, pero están formados invariablemente por una membrana externa, un espacio intermembranoso, una membrana interna, el estroma y los tilacoides, que se disponen apilados.

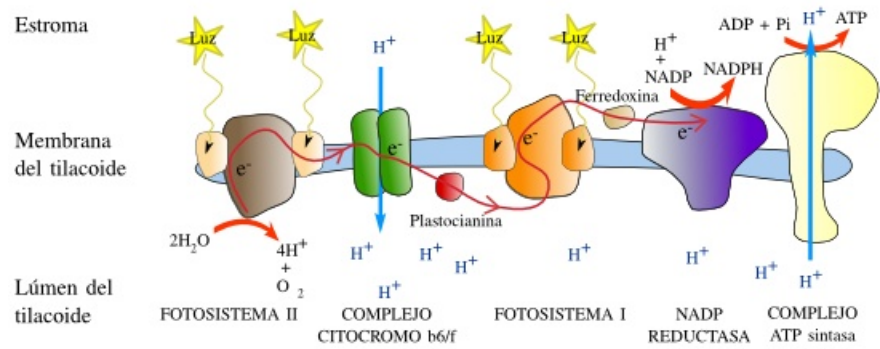
fotosíntesis) en la que se produce la fijación del CO_2 en forma de azúcares fosfatados con tres átomos de carbono. Esta reacción es llevada a cabo por la RUBISCO. La primera fase de la fotosíntesis ocurre en la membrana del tilacoide y la segunda en el estroma.

Brevemente podemos describir la fotosíntesis con los siguientes pasos. a) El complejo del fotosistema II rompe 2 moléculas de agua produciendo 1 molécula de O_2 y 4 protones. Esta reacción libera 4 electrones que al llegar, por una serie de pasos, hasta las clorofilas localizadas en este complejo, desplazan a otros electrones que habían sido previamente excitados por la luz y liberados desde el fotosistema II. b) Estos

electrones liberados pasan a una plastoquinona que los cederá al citocromo b6/f, el cual, con la energía de los electrones captados, introduce 4 protones en el interior del tilacoide. c) El complejo citocromo b6/f cede entonces los electrones a una plastocianina, y ésta al complejo fotosistema I, que gracias a la energía de la luz que captan sus clorofilas eleva de nuevo la energía de los electrones. Asociada a este complejo está la ferredoxina-NADP⁺ reductasa, la cual convierte NADP⁺ en NADPH, que queda en el estroma. Los protones incorporados en el interior del tilacoide y los del estroma forman un gradiente capaz de producir ATP gracias a la ATP sintasa, cuyo centro catalítico está orientado hacia el estroma. Tanto el NADPH como el ATP serán utilizados en el ciclo de Calvin, que es una ruta metabólica en la que se fija el CO₂ por la RUBISCO, la cual produce moléculas de fosfoglicerato a partir de ribulosa 1,5-bisfosfato y de CO₂.

Otras funciones

Además de la fotosíntesis, los cloroplastos realizan multitud de funciones. Destacan la síntesis de aminoácidos, nucleótidos y ácidos grasos, la producción de hormonas, de vitaminas y de otros metabolitos secundarios, y participan en la asimilación de nitrógeno y azufre. Algunos de los metabolitos que producen intervienen en la protección frente a



Esquema resumido de las moléculas que participan en la fase luminosa de la fotosíntesis. Todas están asociadas a la membrana de los tilacoides. Los protones se bombean al interior del tilacoide, mientras que el ATP y NADPH quedan en el estroma del cloroplasto. La rotura del agua contribuye al gradiente de protones al liberar 4 protones en el interior del tilacoide.

patógenos o en adaptaciones de la planta al estrés, exceso de agua o fuerte calor. Los cloroplastos, mediante la producción de hormonas, también influyen en células distantes.

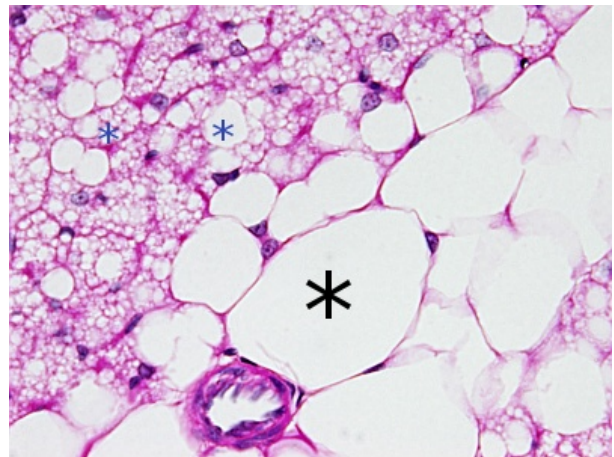
Los cloroplastos están en permanente comunicación con otros componentes celulares, bien mediante la emisión de señales moleculares o bien mediante contacto físico de sus membranas, como ocurre con el retículo endoplasmático y las mitocondrias. Pero quizá la comunicación más intensa se da con el núcleo, puesto que en éste residen muchos genes cuyas proteínas tienen que hacer su función en el propio cloroplasto, como algunas relacionadas con la fotosíntesis. Para que las proteínas resultantes de los genes localizados en el núcleo y las proteínas de los genes localizados en el ADN del cloroplasto actúen conjuntamente debe haber una fuerte coordinación entre el núcleo y el cloroplasto.

GOTAS DE LÍPIDOS

Las gotas de lípidos se descubrieron en el siglo XIX y durante muchos años se llamaron liposomas. Desde entonces se han llamado con otros nombres como cuerpos lipídicos, cuerpos grasos, cuerpos de aceite, esferosomas o adiposomas.

La mayoría de las células animales almacenan el exceso de lípidos en forma de gotas dispersas por el citosol. También aparecen en las células de las plantas, incluso en las levaduras y bacterias. Esta grasa se utiliza para fabricar lípidos de membrana y para obtener energía (es mucho mejor como fuente de energía que el glucógeno). Una función menos aparente es retirar de la circulación los ácidos grasos que podrían ir a vías de degradación que producen lípidos reactivos tóxicos para las células (lipotoxicidad). En algunas especies las gotas de lípidos se utilizan como aislante térmico cuando se acumulan en tejidos periféricos. Aunque muchos tipos celulares pueden contener gotas de lípidos, los adipocitos son las células especializadas en el almacenamiento de grasa. Los adipocitos de la grasa blanca tienen una gran gota de grasa que ocupa prácticamente todo el interior celular y su principal misión es ser almacén energético, mientras que los adipocitos de la grasa parda poseen en su interior numerosas gotas de grasa cuya misión es proporcionar energía en forma de calor. En los animales, después del tejido adiposo, el segundo lugar de almacenamiento de grasa en forma de gotas de lípidos es el hígado. En los enterocitos se forman muchas gotas de lípidos consecuencia de la digestión, cuyos triglicéridos serán luego exportados en forma de quilomicrones. También en las semillas de las plantas hay células especializadas en la producción de gotas de lípidos que sirven como almacén de material de reserva.

Las gotas de lípidos aparecen como estructuras claras y redondeadas en el interior de las células cuando se usan tinciones generales. Se pueden observar con el microscopio óptico tras aplicar colorantes liposolubles como el sudán negro. El número y tamaño de las gotas de lípidos que posee una célula depende del tipo celular y estado fisiológico en el que se encuentre. Los adipocitos poseen triacilglicéridos principalmente, mientras que en algunos macrófagos predominan los ésteres de colesterol. Muchas células



Adipocitos mostrando gotas de lípidos de diferente tamaño. El asterisco negro señala una única gota lipídica que ocupa casi todo el contenido intracelular. Los asteriscos azules indican gotas de lípidos pequeñas de diverso tamaño dispersas en el citoplasma de la célula.

tienen gotas de lípidos pequeñas, de 100 a 200 nm de diámetro, mientras que en los adipocitos de la grasa blanca pueden llegar hasta las 100 o 200 μm de diámetro. El tamaño y número puede variar rápidamente en una célula. Un aspecto importante de esa variación no es sólo el contenido graso sino la variación en la superficie de la gota de lípidos, donde se localizan muchas proteínas con actividad celular.

Las gotas de grasa están formadas por una masa de lípidos neutros rodeada por una monocapa de lípidos anfipáticos donde se encuentran proteínas asociadas. Es el único orgánulo de la célula que está formado por una

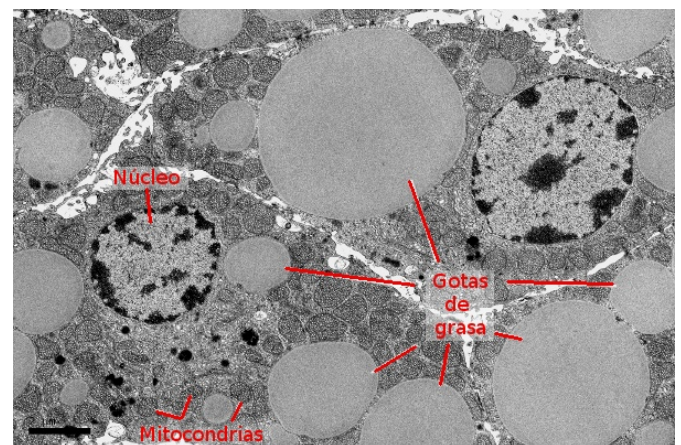
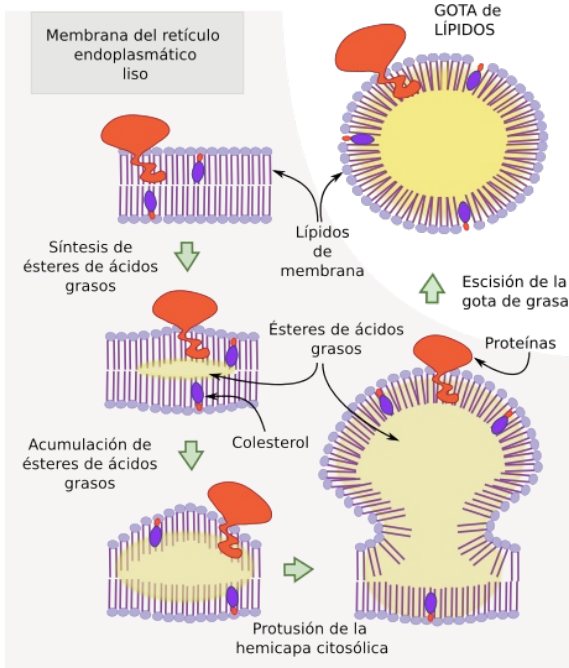


Imagen tomada con un microscopio electrónico de transmisión. Las gotas de grasa muestran en su interior un aspecto homogéneo.



Formación de las gotas de lípidos a partir del retículo endoplasmático liso (modificado de Fujimoto y Ohsaki, 2006.)

monocapa de membrana. El centro de lípidos neutros está formado sobre todo por triacilglicéridos y ésteres de colesterol. La proporción de cada uno de ellos depende del tipo celular. La monocapa de membrana está formada sobre todo por fosfolípidos (sobre todo fosfatidil colina, seguido por fosfatidil etanolamina y por fosfatidil inositol) y colesterol, y prácticamente no posee esfingolípidos. Esta monocapa tiene insertas numerosas proteínas que participan en el metabolismo lipídico. También se han encontrado otras proteínas asociadas como las caveolinas, chaperonas, perilipina, etcétera. Algunas de estas proteínas sirven para que las proteínas motoras asociadas a los microtúbulos muevan a las gotas de grasa de un lado a otro de la célula. En otras ocasiones, las gotas de grasa podrían actuar como

almacenes temporales de proteínas, como ocurre con las histonas.

Las gotas de lípidos se forman a partir de una acumulación creciente de lípidos esterificados entre las dos monocapas de la membrana del retículo endoplasmático. Estos lípidos se generan por proteínas residentes en el propio retículo. Cuando alcanzan un tamaño crítico, este cúmulo de lípidos se separa y queda libre en el citosol rodeado por la monocapa externa de la membrana del retículo. La gota de lípidos crecerá por la síntesis local de nuevos lípidos o por fusión con otras gotas preexistentes. Las proteínas que forman parte de su monocapa tienen dos orígenes, el retículo endoplasmático y el citosol. Las gotas de lípidos no parecen formarse siempre de nuevo sino que las más grandes podrían estrangularse y formar dos gotas a partir de una inicial.

Algunas vesículas quedan conectadas físicamente a cisternas del retículo endoplasmático pero otras permanecen libres en el citosol. Estos contactos entre gotas de lípidos y retículo tienen sentido puesto que hay enzimas en el retículo que participan en la degradación y en la síntesis de los ácidos grasos. A veces se observan cisternas de retículo envolviendo a las gotas de lípidos a modo de copa, lo que sugiere un fuerte intercambio de lípidos o proteínas. Sin embargo, las gotas de lípidos también hacen contacto directo con mitocondrias, lisosomas, peroxisomas, endosomas y envuelta nuclear. A veces los endosomas también envuelven a las gotas de lípidos, lo que puede propiciar su degradación posterior en lisosomas por autofagia. En las levaduras la conexión física entre las gotas de lípidos y el retículo parece permanente.

BIBLIOGRAFÍA

Introducción

Schrader M, Godinho LF, Costello JL, Islinger M. 2015. The different facets of organelle interplay—an overview of organelle interactions. 254: 151-213.

Peroxisomas

Smith JJ, Aitchison JD. 2013. Peroxisomes take shape. Nature reviews in molecular and cell biology. 14: 803-817.

Mitocondrias

Kiefel BR, Gilson PR, Beech PL. 2006. Cell biology of mitochondrial dynamics. International review of cytology. 254: 151-213.

MacAskill AF, Kittler JT. 2010. Control of mitochondrial transport and localization in neurons. Trends in cell biology. 20: 102-112 .

Plastos

Jarvis P, López-Juez E. 2013. Biogenesis and homeostasis of chloroplasts and other plastids. Nature reviews in molecular and cell biology. 14: 787-802.

Ljubescic N, Wrischer M, Devidé Z. 1991. Chromoplasts--the last stages in plastid development. International journal of development biology. 35: 251-258.

Wise RR. 2006. The diversity of plastid form and function. In The structure and function of plastids. Springer Netherlands. p. 3-26.

Gotas de lípidos

Beller M, Thiel K, Thul PJ, Jäckle H. (2010).Lipid droplets: A dynamic organelle moves into focus. FEBS letters 584: 2176-2182.

Fujimoto T, Ohsaki Y. (2006). Annals of the academy of sciences of New York. 1086: 104-115.

Gao Q, Goodman JM. (2015).The lipid droplet—a well-connected organelle. Frotiers in cell and development biology.

Walther TC, Farese Jr.RV. (2012).Lipid droplets and cellular lipid metabolism. Annual review of biochemistry. 81: 687–714.