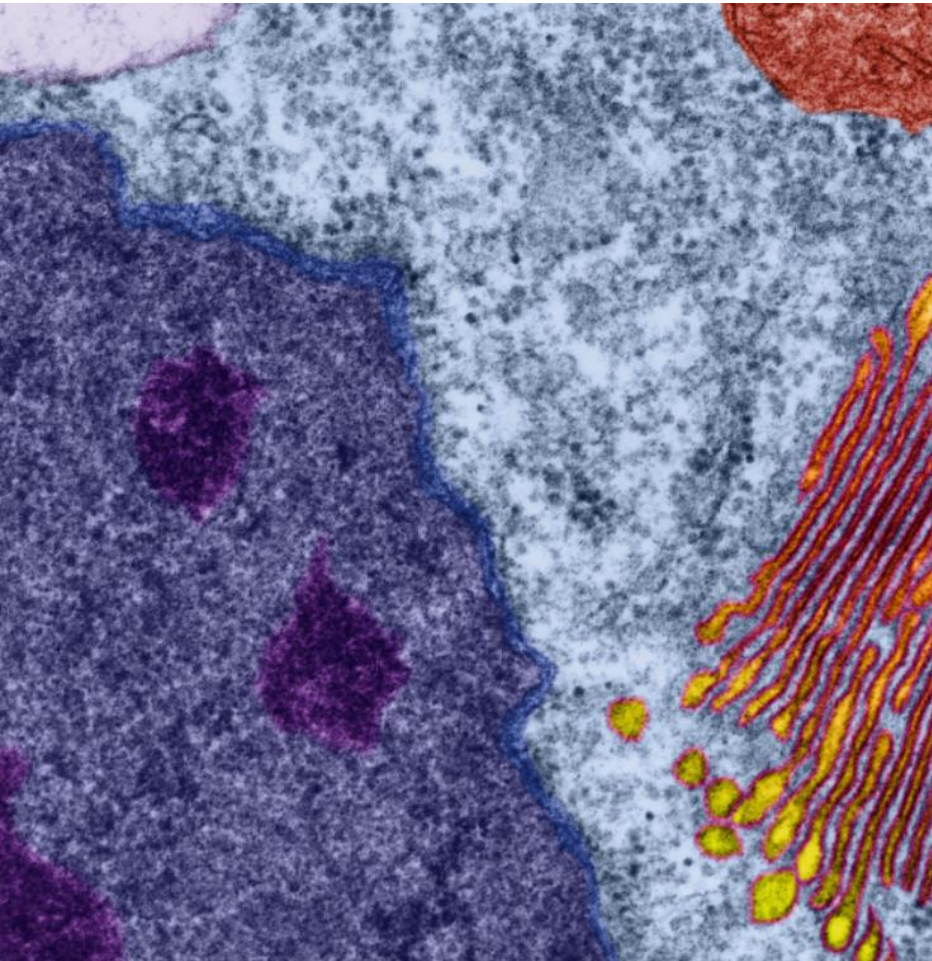


5.- LOS ORGÁNULOS CELULARES



¿POR QUÉ ESTUDIAR LA MAQUINARIA CELULAR?

Las células son complejas maquinarias biológicas capaces de completar las funciones vitales. Incluso las de los organismos procariontes más sencillos realizan con eficacia los innumerables procesos que les permiten desarrollarse y perdurar en el tiempo.

Pero son las células eucariotas las que han perfeccionado enormemente, tras millones de años de evolución, unas estructuras internas que llamamos orgánulos, que están especializadas en el desempeño de funciones específicas y que funcionan de manera coordinada para garantizar la supervivencia celular.

Estos orgánulos celulares son estructuras dinámicas, de gran complejidad, formadas por multitud de macromoléculas que interactúan entre ellas. La mayoría de ellos están rodeados por membranas que separan su contenido del resto de la célula, facilitando así la función que realizan.

Incluso en los seres pluricelulares más complejos, como el ser humano, el correcto funcionamiento de los orgánulos celulares es la clave de la supervivencia de todo el organismo.

ADA E. YONATH

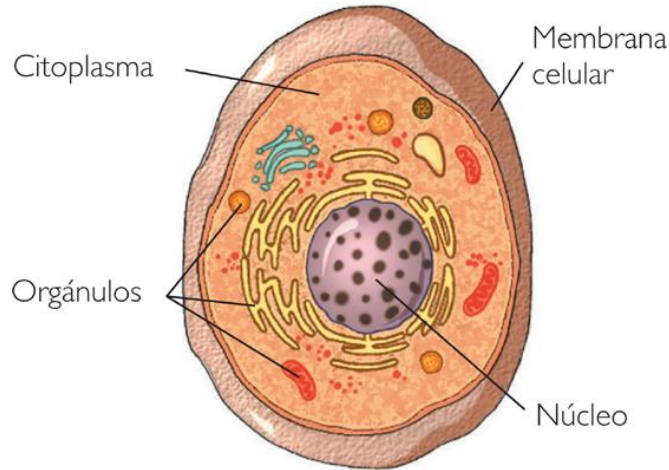
Ada nació en Jerusalén en 1939, en una familia humilde. Gracias al apoyo de su familia, que siempre fomentó su curiosidad científica, se licenció en Química y obtuvo un doctorado en el campo de la cristalografía de rayos X. Su experiencia en esta técnica le llevó a investigar la cristalografía de las proteínas. Durante la mayor parte de su carrera científica, Ada se ha centrado en conocer la estructura del ribosoma, orgánulo celular responsable de la síntesis de proteínas, y los mecanismos que permiten a los antibióticos alterar este proceso.

Precisamente, gracias a sus estudios sobre la estructura y función del ribosoma, Ada recibió (junto a sus compañeros Venkatraman Ramakrishnan y Thomas A. Steitz) el Premio Nobel de Química en 2009. Lograron descifrar, utilizando la cristalografía de rayos X, la base estructural de la selección de los antibióticos, demostrando su importante papel en aplicaciones clínicas y terapéuticas para mejorar el diseño de medicamentos. Asociado a sus estudios sobre los ribosomas, el trabajo de Ada ha contribuido a mejorar la comprensión de los mecanismos de resistencia a los antibióticos.



El interior de la célula, la parte que queda limitada por la membrana plasmática, es el llamado **citoplasma**. Es el medio en el que se disponen los orgánulos, en mayor o menor número y variedad según los tipos celulares. Pero ese medio es, en realidad, un conjunto de dos elementos:

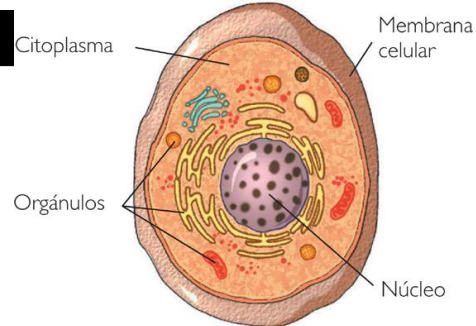
- **El citosol.** La solución acuosa pero gelatinosa que llena la célula y las inclusiones insolubles inmersas en ella.
- **El citoesqueleto.** Una red de estructuras filamentosas de naturaleza proteínica.



1. El citoplasma y el citosol

1.1

El citosol



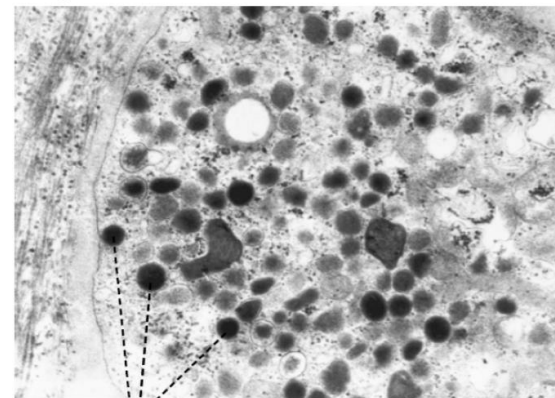
El **citosol**, también llamado **hialoplasma**, es un fluido acuoso que contiene biomoléculas disueltas o en suspensión, y que presenta una consistencia de gel o «sol» (más fluido), sin una forma definida

Se compone de alrededor de un 70 % de agua y un 30 % de biomoléculas grandes (glúcidos, lípidos, proteínas y ácidos nucleicos), y pequeñas (aminoácidos, monosacáridos, nucleótidos, sustancias inorgánicas e iones).

Además, el citosol tiene partículas llamadas **inclusiones** (gránulos, gotas o incluso cristales), no rodeadas por membrana y con composiciones y funciones diversas:

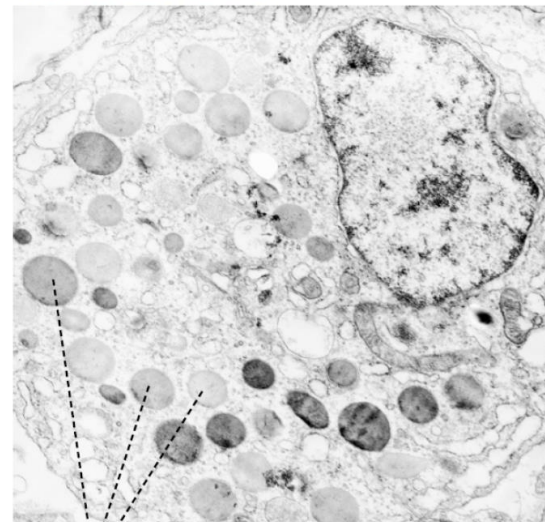
- **Sustancias de reserva.** En las células animales hay gránulos de **glucógeno** o gotas de **grasa**. En las células vegetales, hay gránulos de **almidón**, gotas de **aceites** y **látex**, que es una sustancia pegajosa que la planta segrega para taponar heridas o para dificultar que los herbívoros la devoren.
- **Pigmentos.** Son sustancias coloreadas, como la **melanina** presente en las células de la piel y que protege de la radiación ultravioleta de la luz solar.
- **Desechos.** Por ejemplo, proteínas precipitadas, cristales de ciertas sustancias como el oxalato, etc., producidas por el metabolismo celular.

Fotografía tomada con un MET.



Gránulos de glucógeno.

Fotografía tomada con un MET.

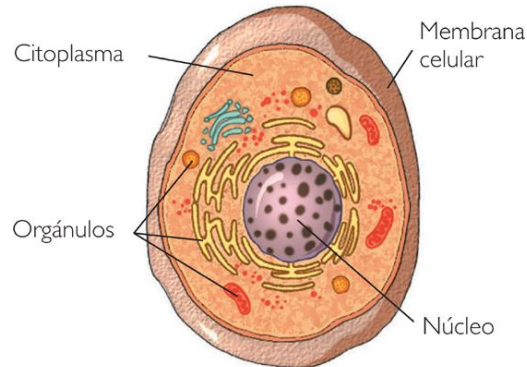


Gotas de grasa

Las funciones del citosol

El citosol es el medio en el que tienen lugar muchos de los procesos de la actividad celular. Por ejemplo:

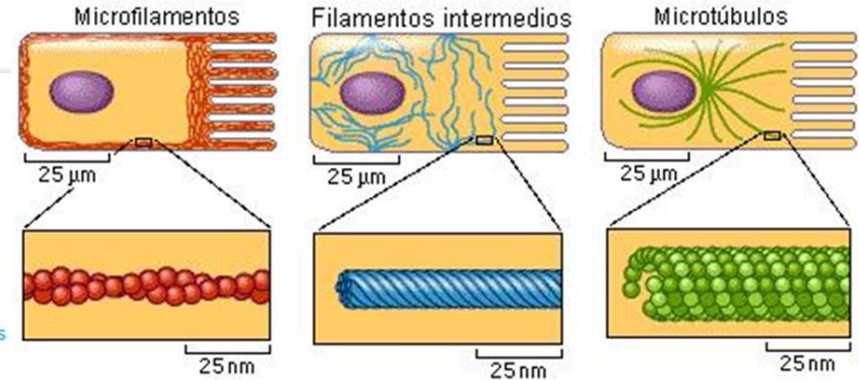
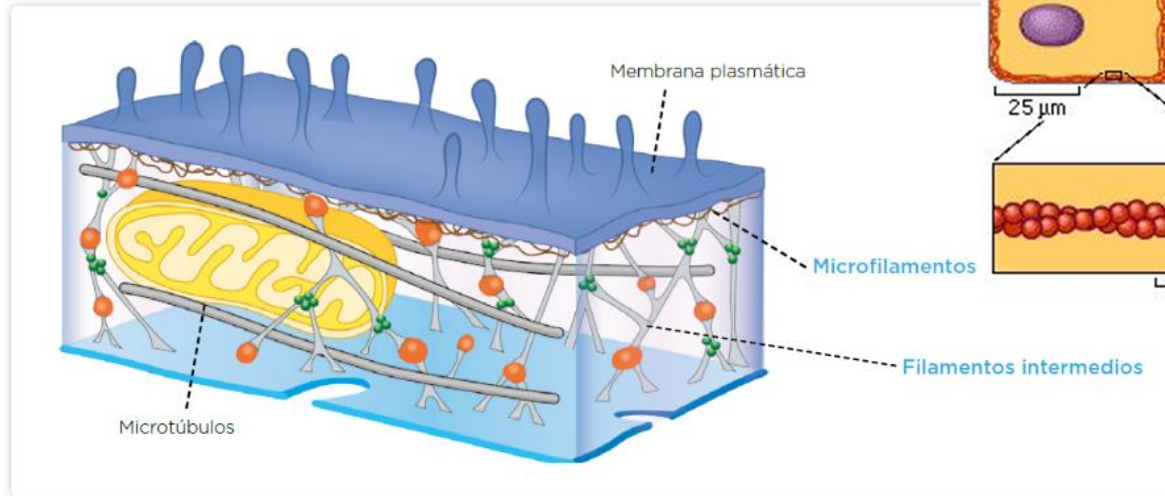
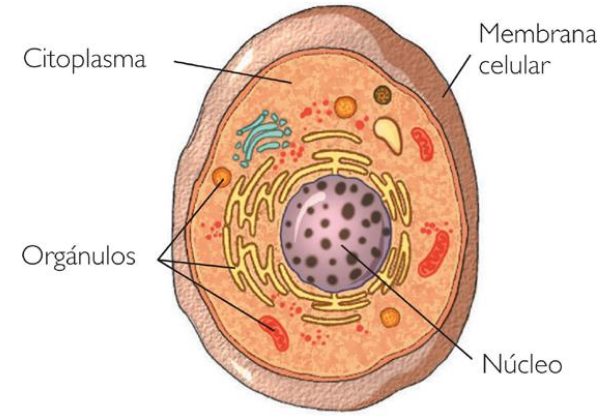
- Muchas reacciones químicas de las rutas metabólicas.
- El transporte de metabolitos desde su lugar de producción hasta donde se utilizan o hasta su eliminación en la membrana. También la transducción de señales desde la membrana hasta el núcleo o los orgánulos.
- El almacén, en forma de inclusiones, de sustancias de reserva o de desecho del metabolismo celular.
- Los movimientos de los orgánulos dentro de la célula o del material genético durante la división celular.

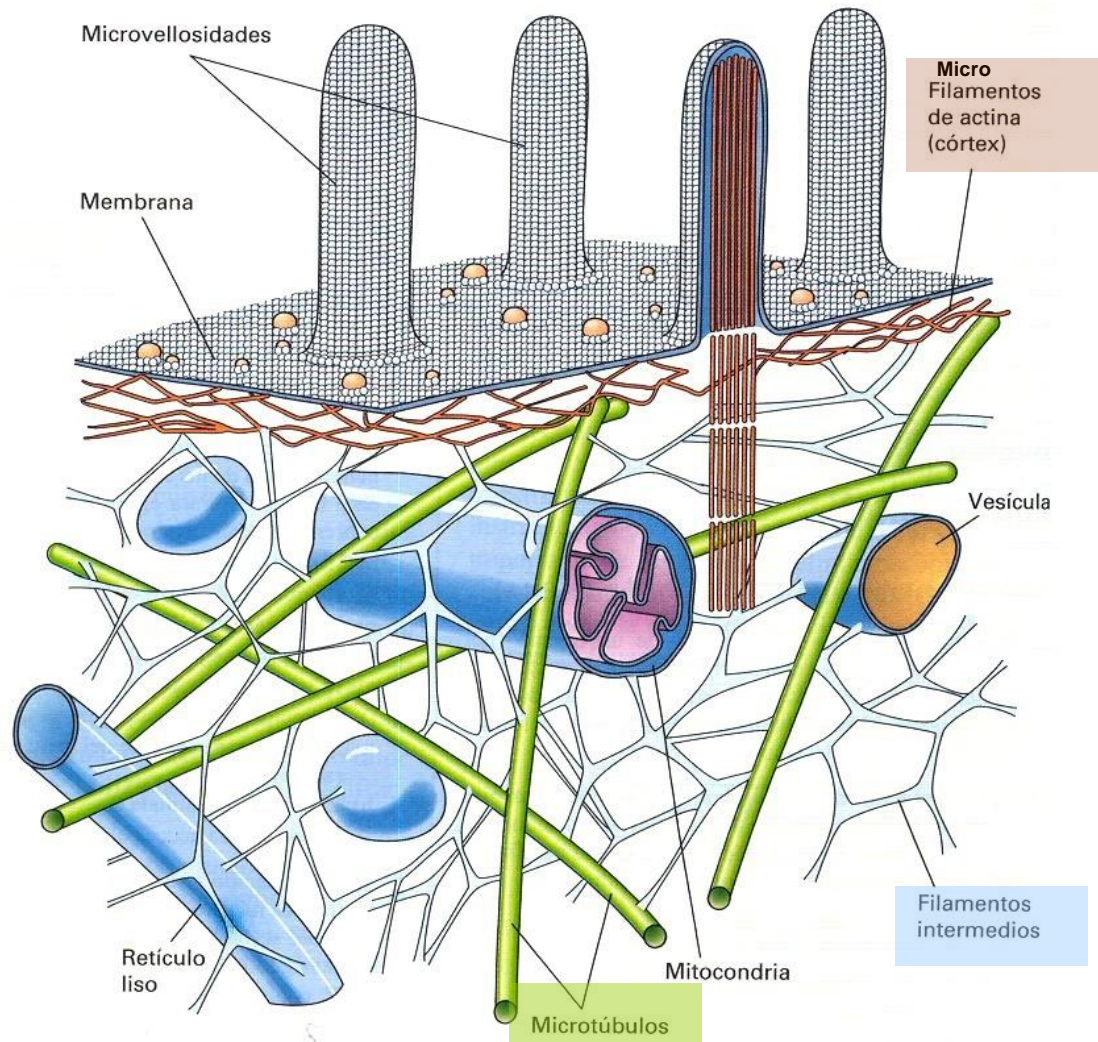


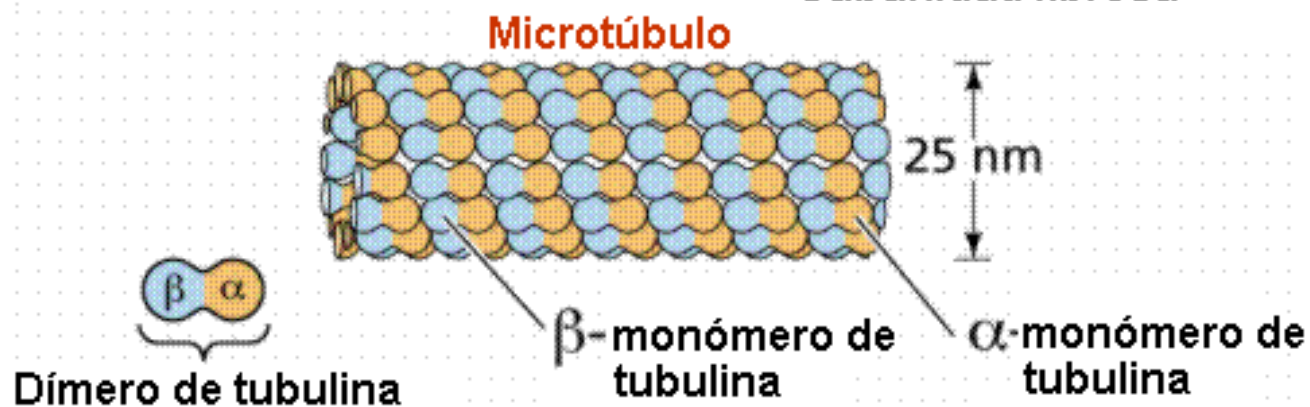
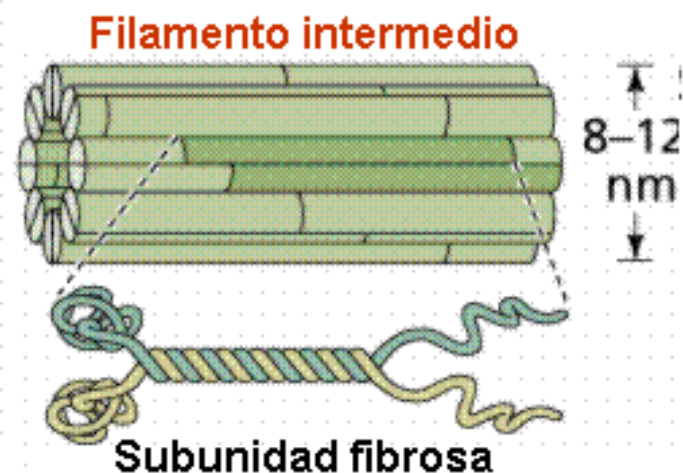
2. El citoesqueleto

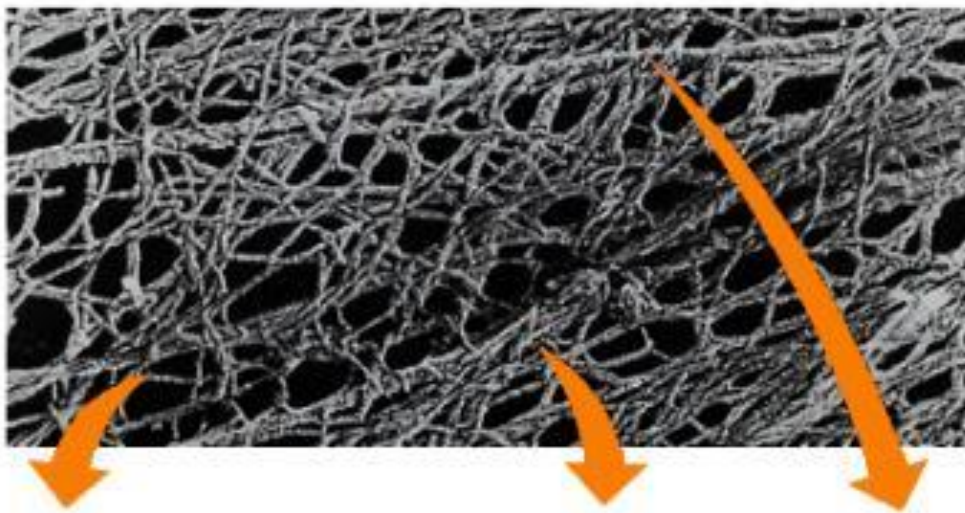
El **citoesqueleto** es un entramado tridimensional de estructuras filamentosas proteínicas que se extiende por todo el citoplasma

Las estructuras del citoesqueleto pueden partir de la membrana plasmática o de zonas cercanas al núcleo, están interconectadas y se reorganizan según las necesidades de la célula. Existen varios tipos de estructuras en el citoesqueleto, con composición, estructura y funciones diferentes: los **microfilamentos**, los **filamentos intermedios** y los **microtúbulos**.





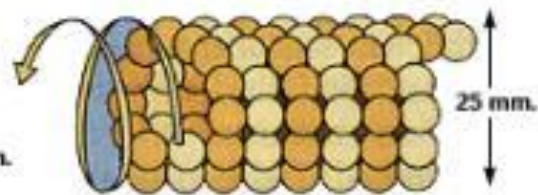




Microfilamento



Filamento intermedio



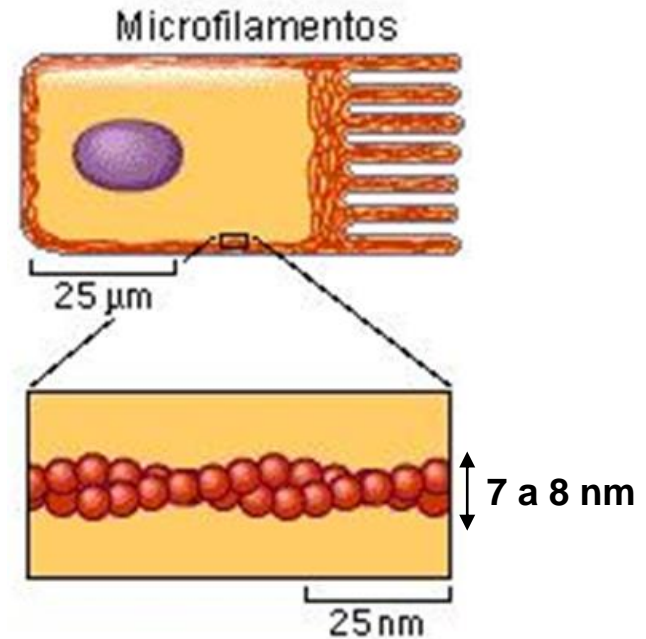
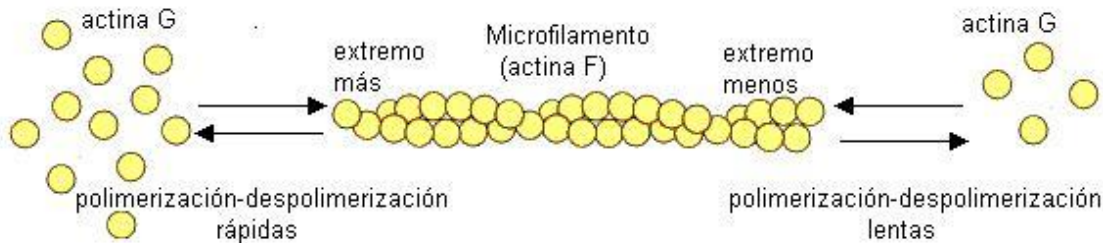
Microtubulo

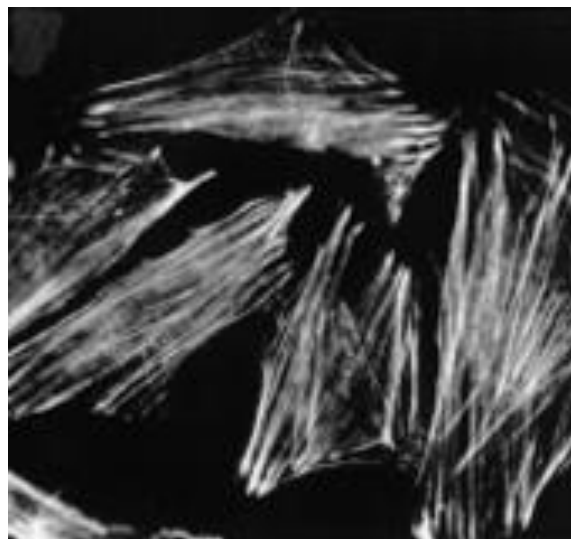
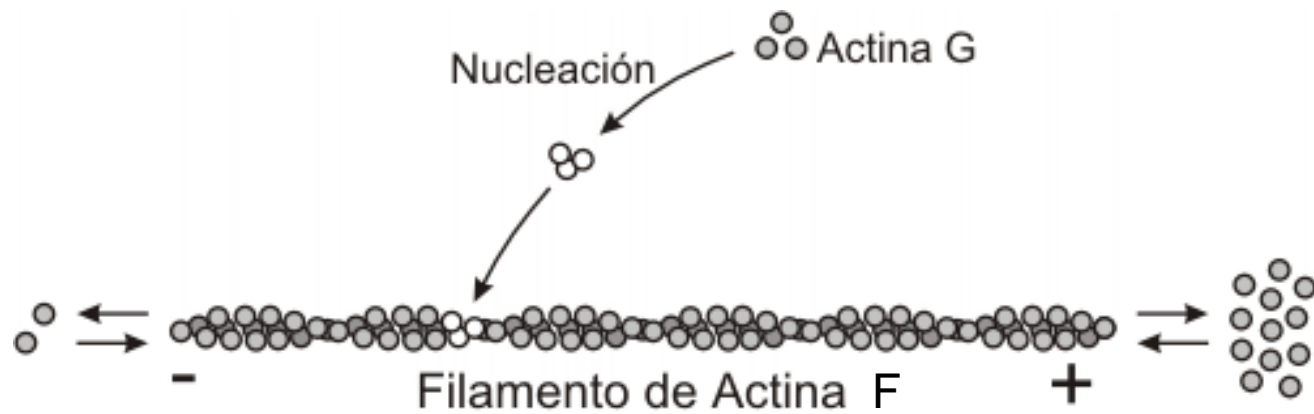
2.1

Los filamentos de actina o microfilamentos

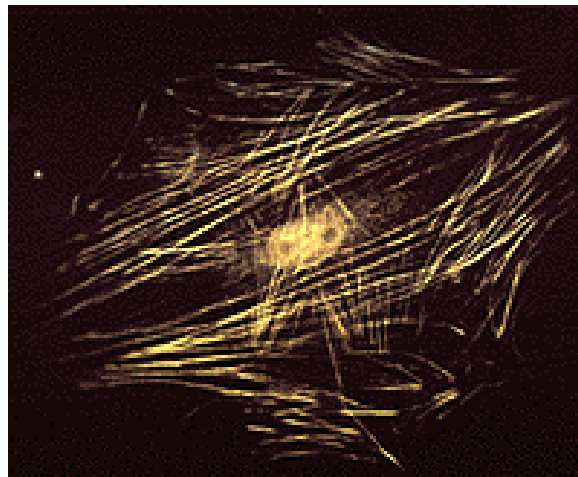
Son los filamentos más finos, con un diámetro de 7 a 8 nm. Están formados por dos cadenas enrolladas en forma de hélice, cada una de las cuales es un polímero de unidades de una proteína globular llamada **actina**.

Son filamentos muy dinámicos, ya que continuamente polimerizan por un extremo y despolimerizan por otro. Suelen formar redes por debajo de la membrana plasmática y se asocian con frecuencia a otras proteínas. Por ejemplo, en las células musculares, los filamentos de actina se asocian a cadenas de una proteína llamada **miosina**.

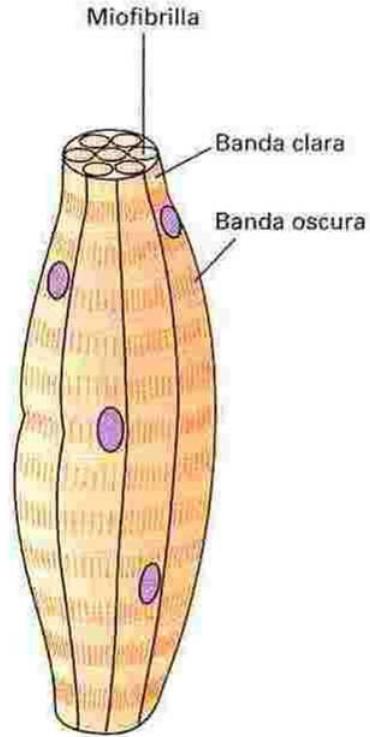




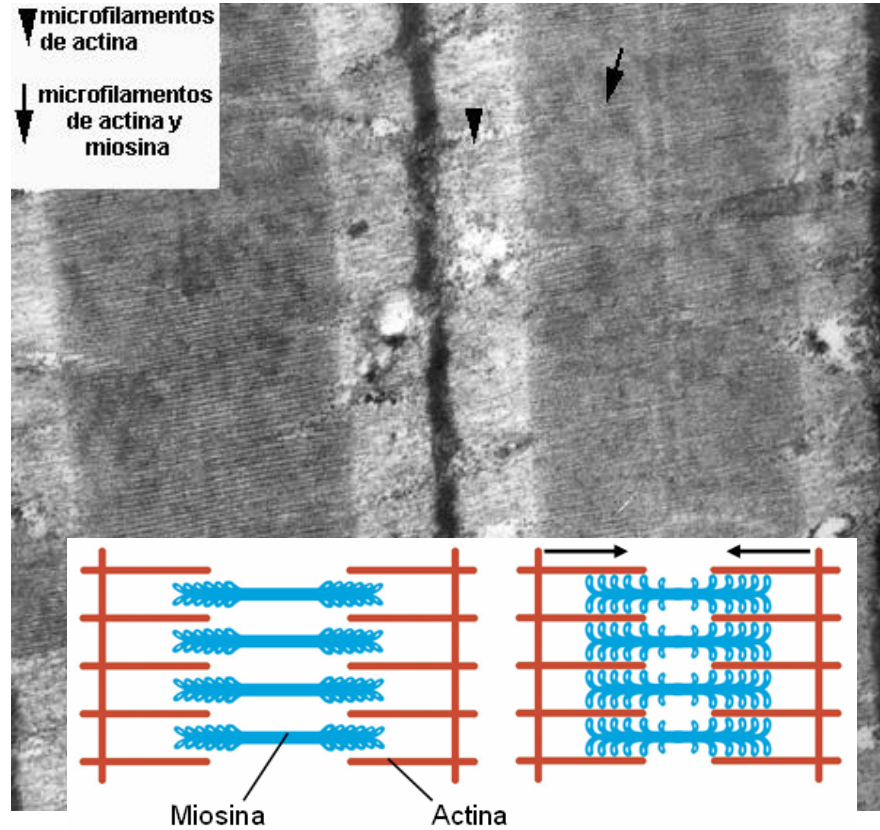
**Microfilamentos
con marcador fluorescente**



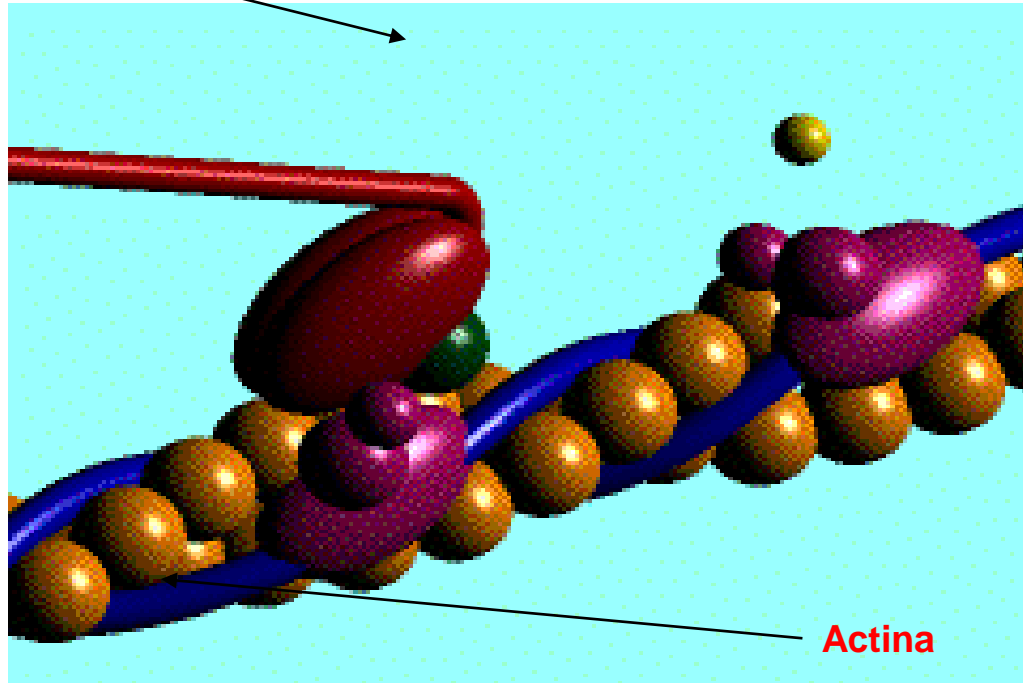
CÉLULA MUSCULAR



CÉLULA MUSCULAR

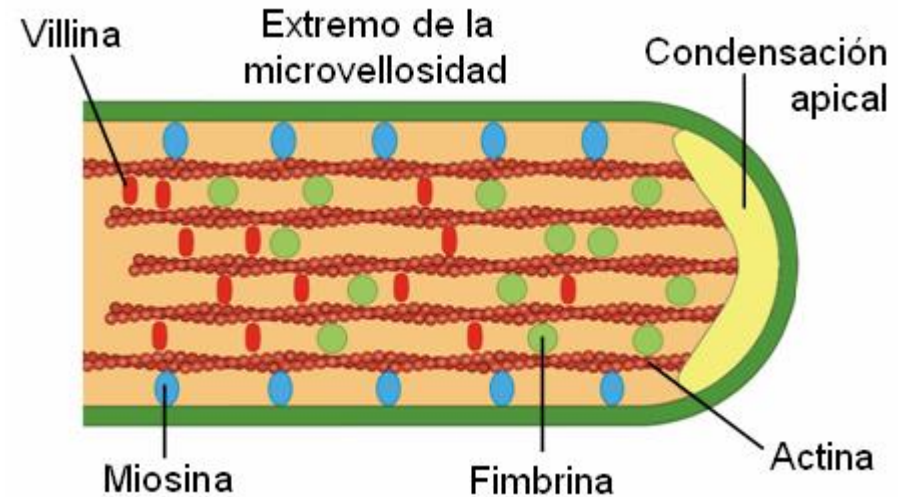
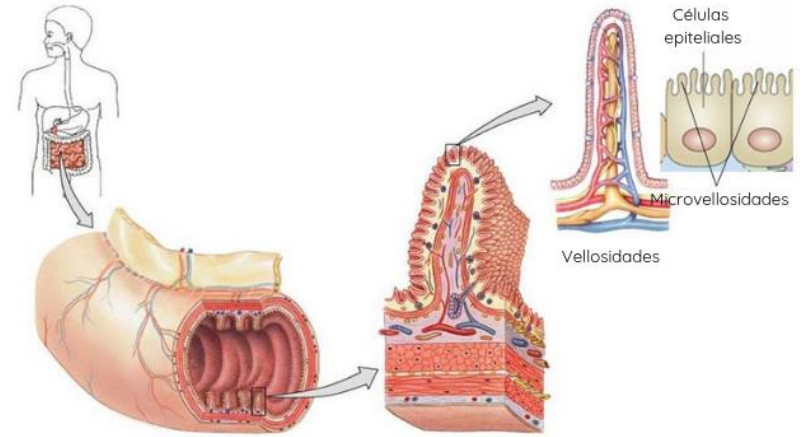
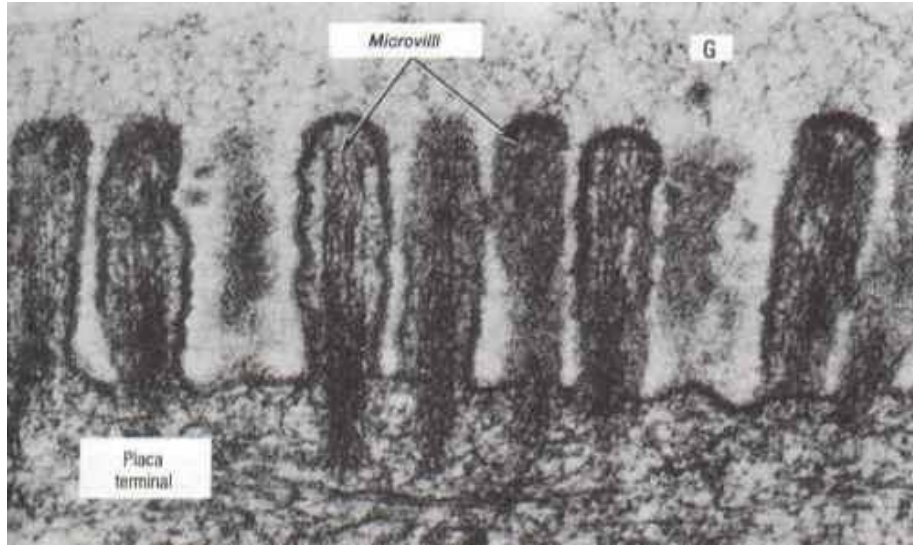


Miosina

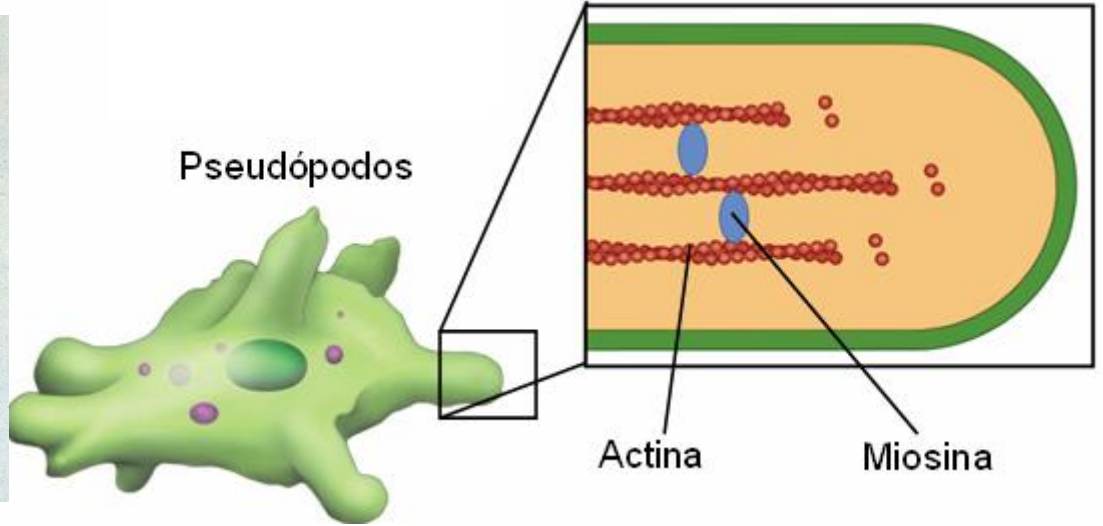
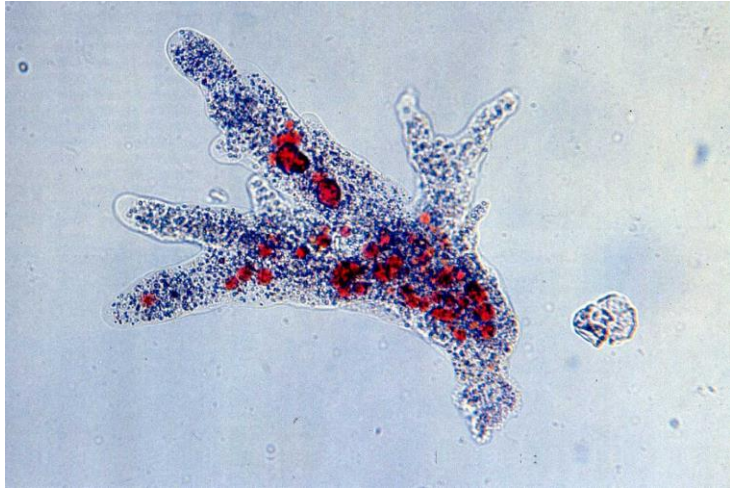


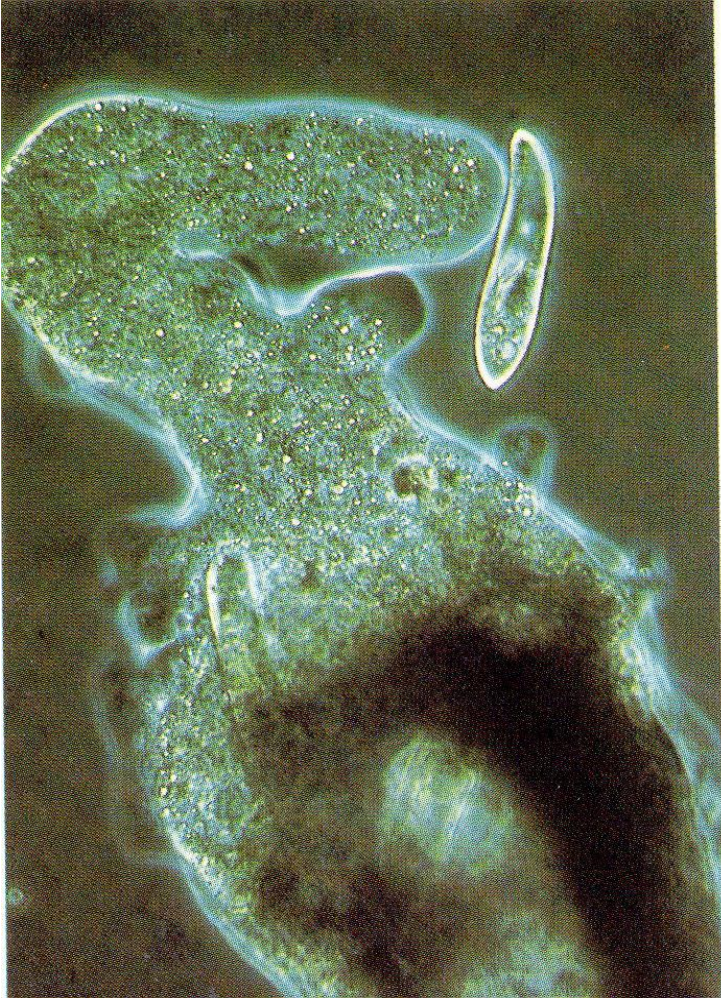
Las funciones principales de estos microfilamentos son las siguientes:

- Determinan la forma de la célula y estabilizan sus prolongaciones, como las microvellosidades de las células intestinales.



- Producen los movimientos de la membrana en la endocitosis y la exocitosis, en la citocinesis, en la formación de pseudópodos, etc. También facilitan el movimiento de vesículas y orgánulos por el citoplasma e incluso contracciones de la célula completa, como en las células musculares.





Fagocitosis

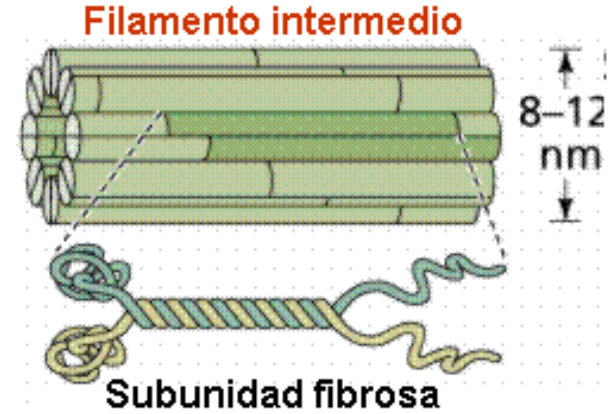


2.2

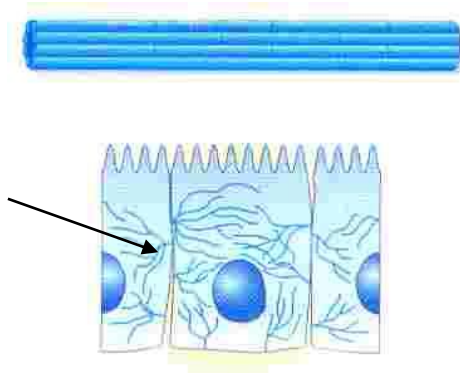
Los filamentos intermedios

Su diámetro es de 8 a 12 nm. Están formados por agrupaciones de unas subunidades que, a su vez, son tetrámeros de proteínas fibrosas con estructura de α -hélice. Esto les da una cierta rigidez.

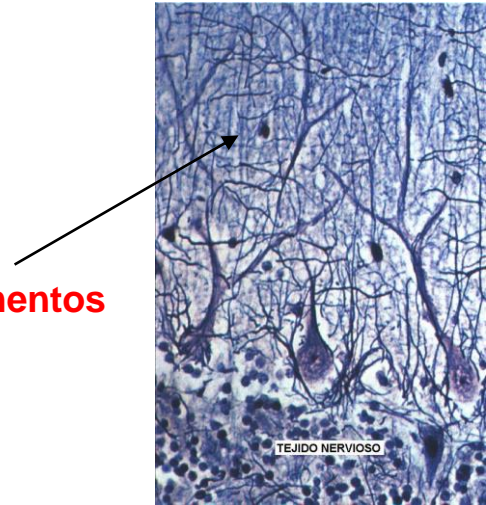
La función principal de los filamentos intermedios es aportar esa rigidez a las células que soportan grandes tensiones, como las células musculares o epiteliales. Destacan las **queratinas**, que refuerzan los desmosomas; las **láminas nucleares**, que dan rigidez al núcleo y regulan la transcripción del ADN, y los **neurofilamentos**, que mantienen la estructura de los axones y facilitan la conexión entre las neuronas.



Filamentos de queratina



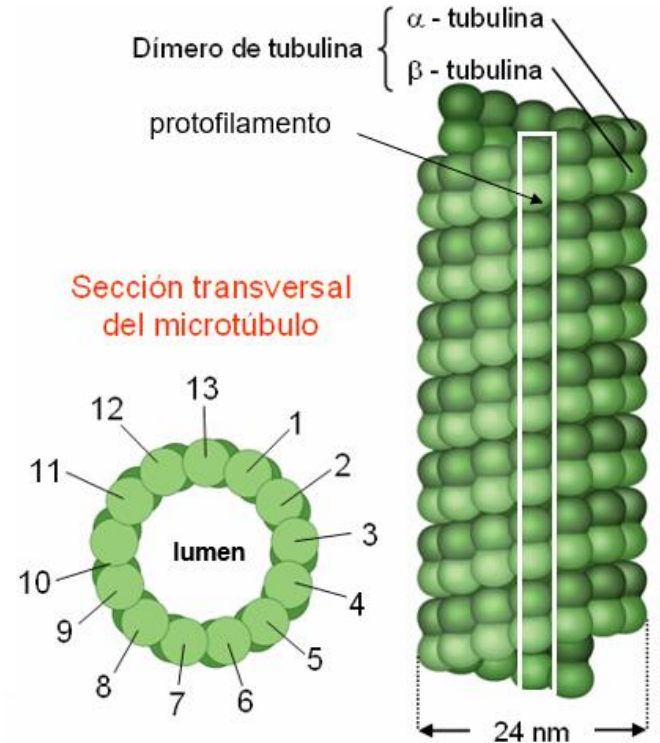
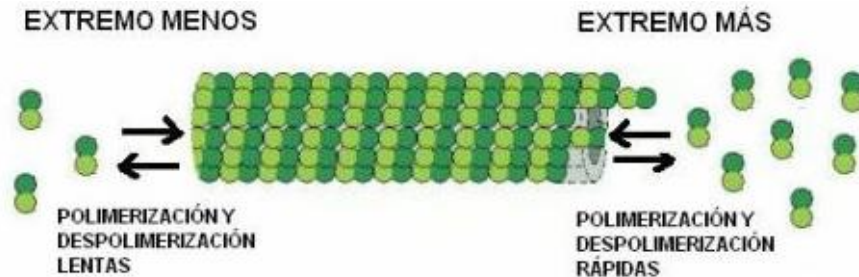
Neurofilamentos



2.3

Los microtúbulos y las estructuras microtubulares

Los microtúbulos son los filamentos más gruesos, con un diámetro de 25 nm. Están formados por conjuntos de dímeros de α y β -tubulina, dos proteínas globulares, que se disponen para formar cilindros huecos. Al igual que los microfilamentos, los microtúbulos polimerizan y despolimerizan por extremos opuestos.



Un microtúbulo está formado por 13 protofilamentos.



SUBUNIDAD: HETERODÍMERO DE
TUBULINAS α Y β



PROTOFILAMENTO

13 PROTOFILAMENTOS

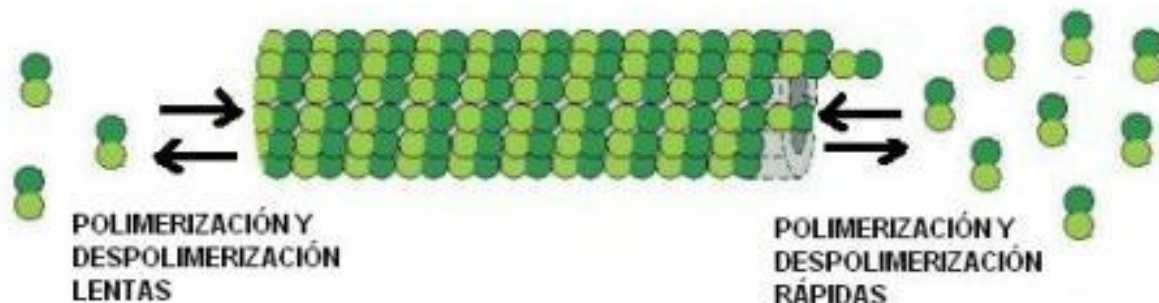


LUMEN

LA POLIMERIZACIÓN CONSUME GTP

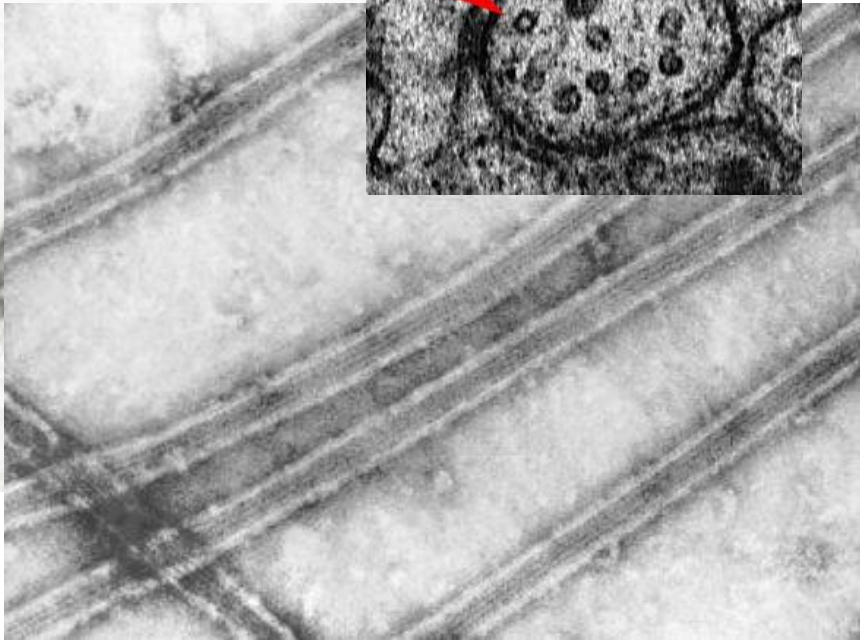
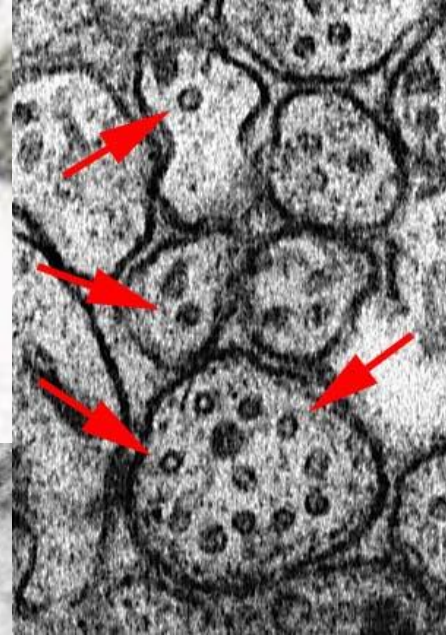
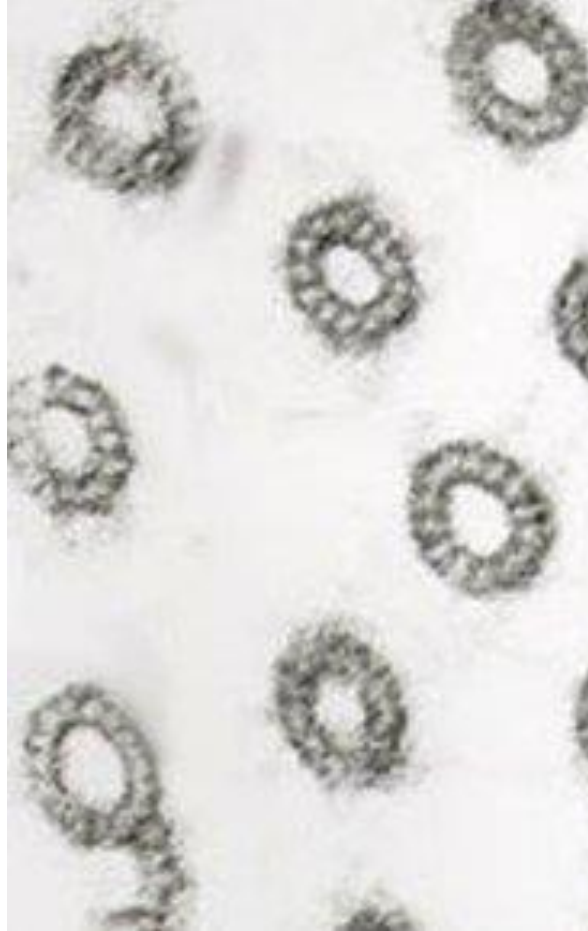
EXTREMO MENOS

EXTREMO MÁS



POLIMERIZACIÓN Y
DESPOLIMERIZACIÓN
LENTAS

POLIMERIZACIÓN Y
DESPOLIMERIZACIÓN
RÁPIDAS

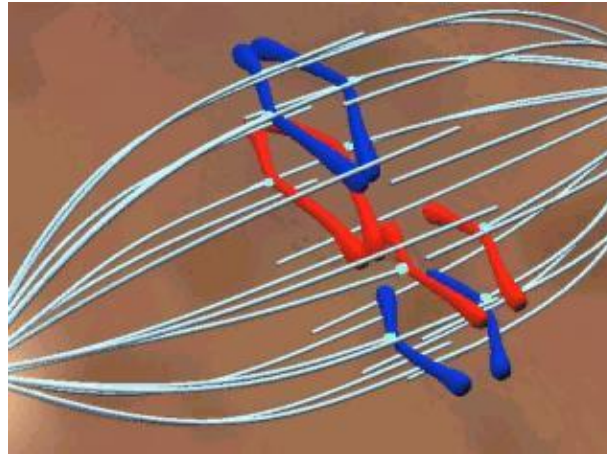


Los microtúbulos desarrollan estas funciones:

Facilitan el **transporte de vesículas y orgánulos** por el citoplasma, formando una especie de canales.

Forman parte esencial de estructuras como los **cilios y flagelos**.

Forman el **huso acromático** que mueve los cromosomas en la mitosis y la meiosis.



Los microtúbulos se organizan para formar complejas **estructuras microtubulares**, que son los **cilios**, los **flagelos** y el **centrosoma**.

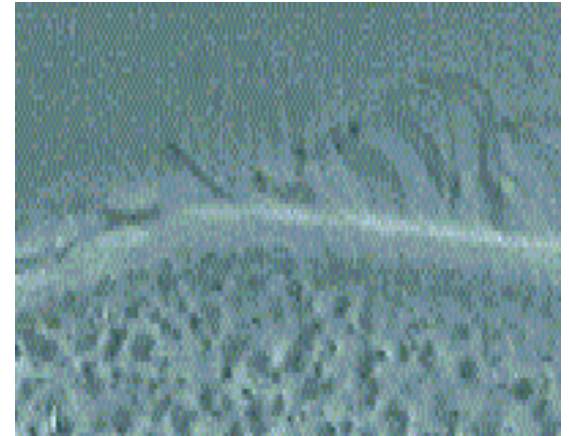
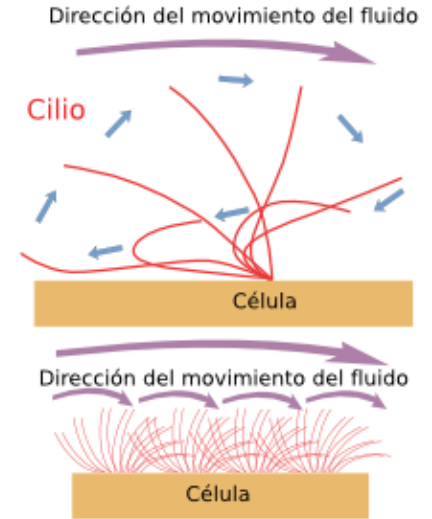
Los cilios y los flagelos

Los **cilios** y los **flagelos** son extensiones filiformes de la membrana plasmática, en cuyo interior se encuentran estructuras formadas por microtúbulos.

- **Los cilios**, con una longitud de 10 a 15 μm y un diámetro de unos 0,25 μm , son más cortos que los flagelos. Son numerosos y se disponen densamente, a modo de césped o cepillo, en el exterior de la membrana. Realizan un movimiento de bateo sincronizado para generar una ola que desplaza el fluido en una dirección paralela a la superficie de la célula.

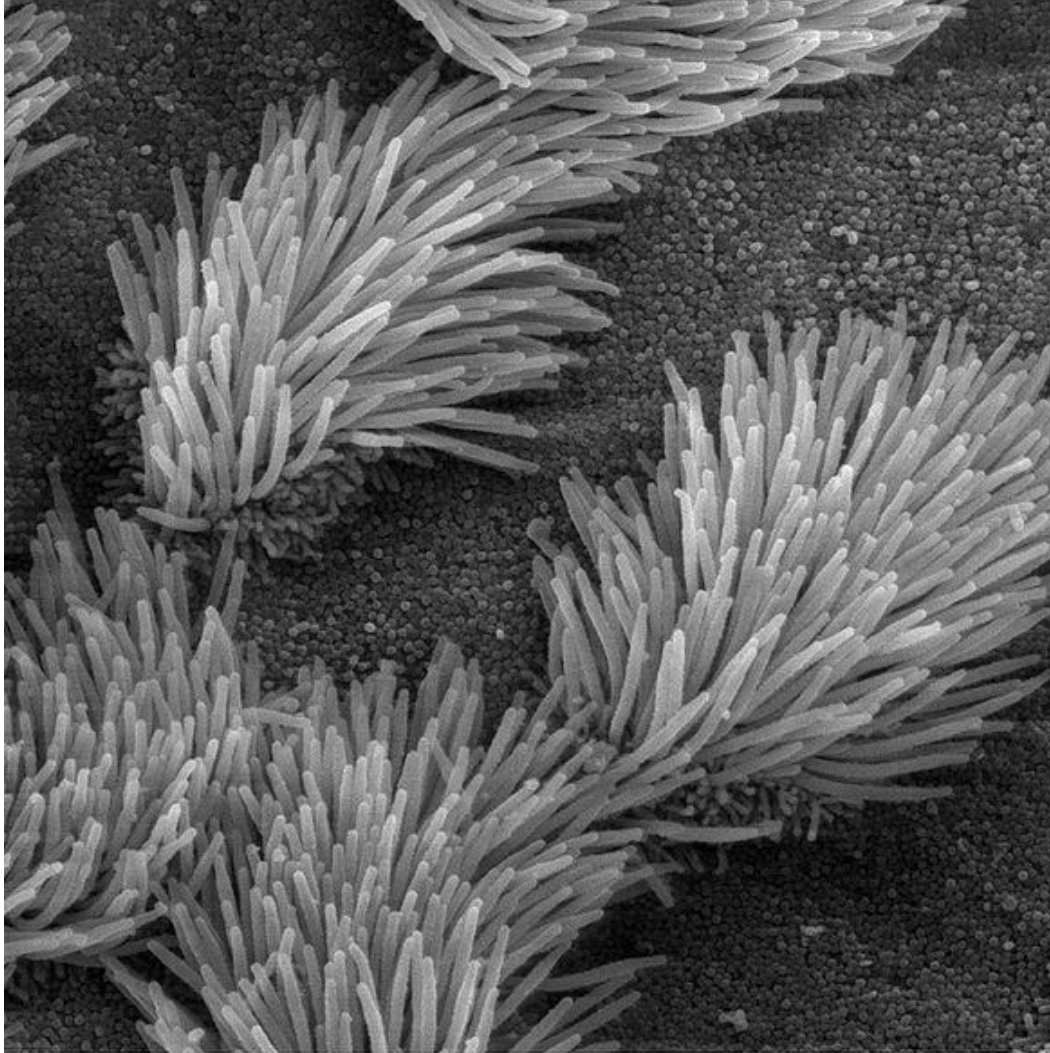
Gracias a este movimiento, los organismos unicelulares, como los protozoos, pueden desplazarse o generar corrientes que lleven el alimento hasta ellos.

Asimismo, las células animales de algunos tejidos pueden desplazar fluidos. Por ejemplo, las células de los epitelios de las vías respiratorias mueven el mucus que las recubre para expulsar cuerpos extraños y las células de las trompas de Falopio hacen lo propio para empujar al óvulo hasta el útero.





Células epiteliales ciliadas de los bronquios



5 µm

Lung.001

1/20/0 REMF 5000X

Imagen de [microscopía electrónica de barrido](#) de una muestra de [epitelio cúbico monoestratificado](#) de los [bronquiolos](#), en la que se observan algunas [células ciliadas](#) y otras no ciliadas con

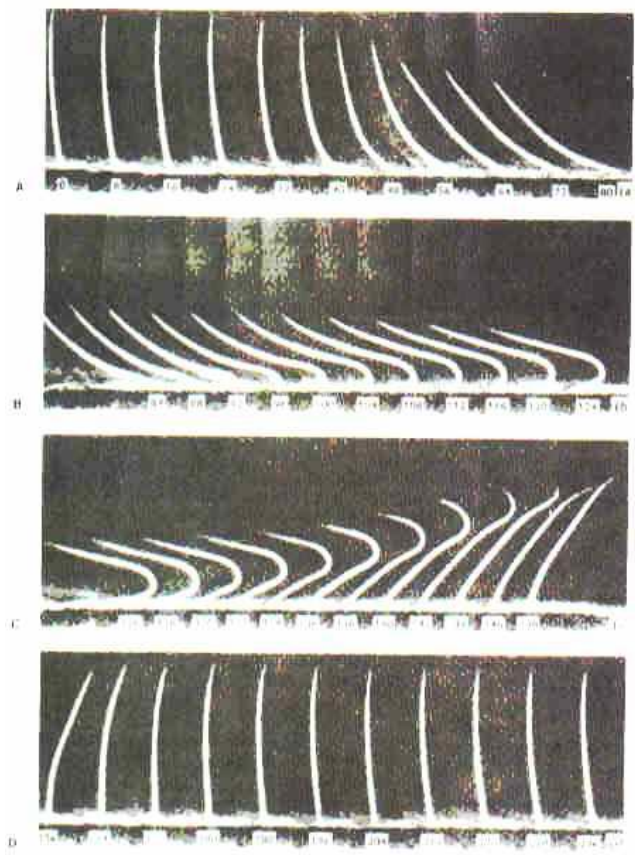
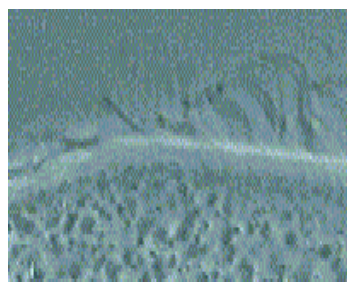
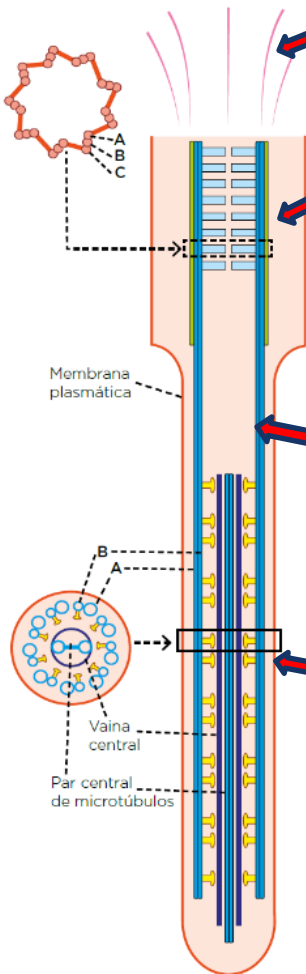


Figure 1



La estructura de los cilios y los flagelos



Las raíces ciliares

Están en el citoplasma, conectados con el citoesqueleto y son microfilamentos contráctiles.

El corpúsculo basal o cinetosoma.

Se dispone justo bajo la membrana. Es un cilindro formado por nueve tripletes de microtúbulos (A, B y C) unidos entre sí por la proteína nexina y por conexiones radiales. El conjunto delimita un tubo hueco llamado 9+0. Membrana plasmática

La zona de transición.

Atraviesa la membrana y es un cilindro formado por nueve dobletes de microtúbulos, sin unión central.

El tallo o axonema.

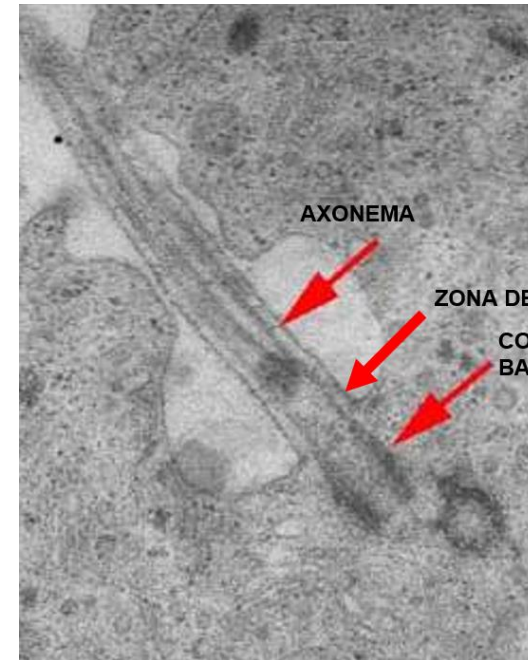
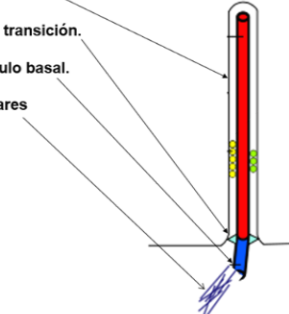
Es el extremo de la estructura y está rodeado por la membrana plasmática. Está constituido por un cilindro formado por nueve dobletes de microtúbulos (A y B) unidos entre sí por nexina y dineína. Se unen mediante radios a una vaina que protege a un doblete central. A esta estructura se la llama 9+2.

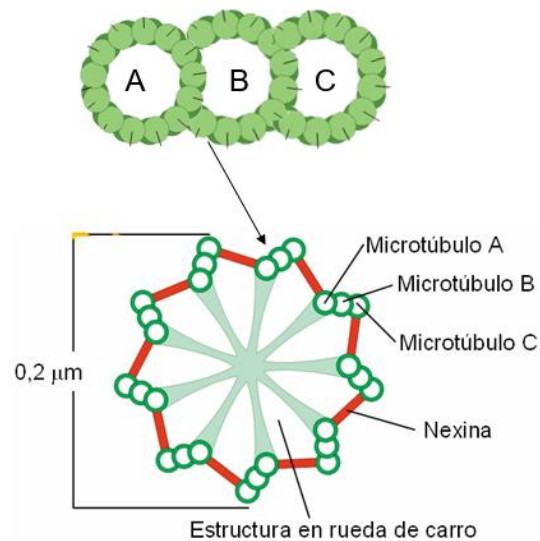
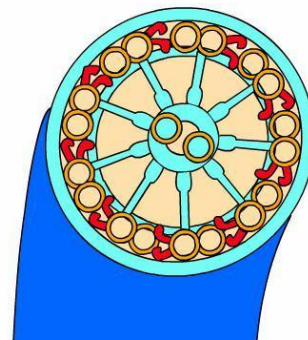
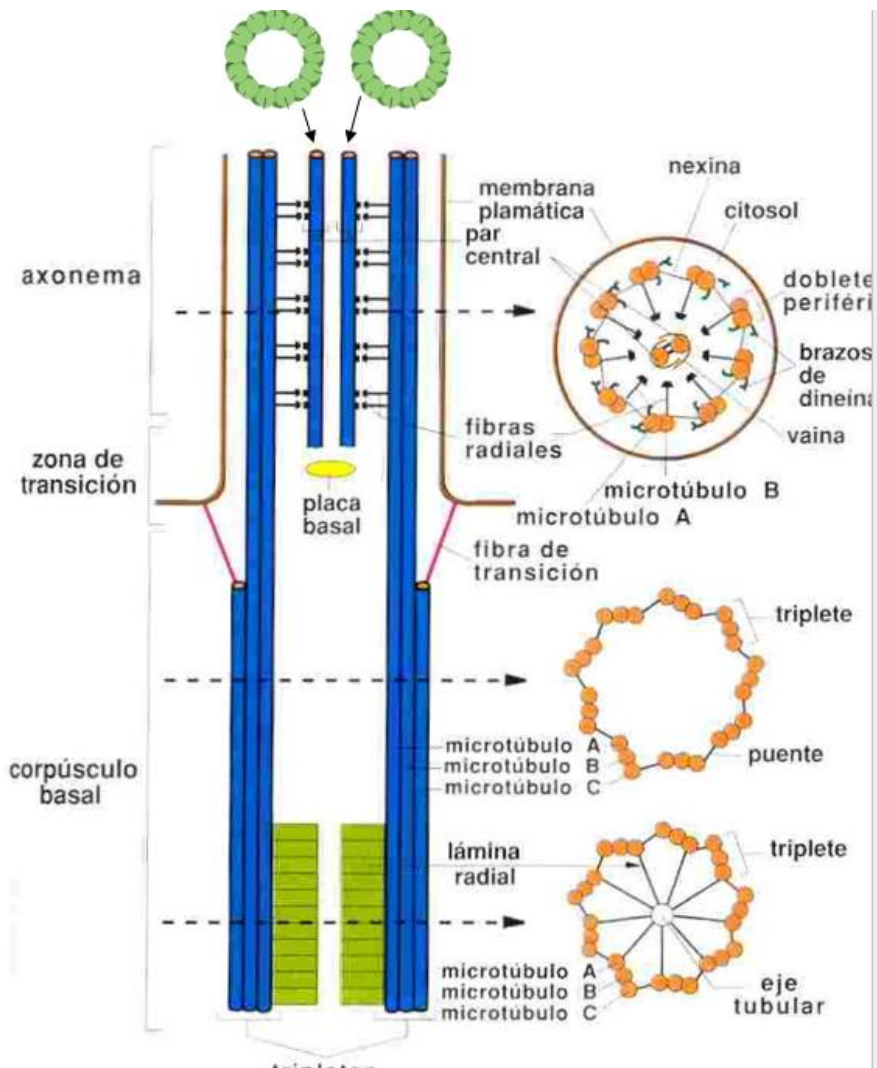
El eje, tallo o axonema cuya flexión produce el movimiento del cilio o flagelo.

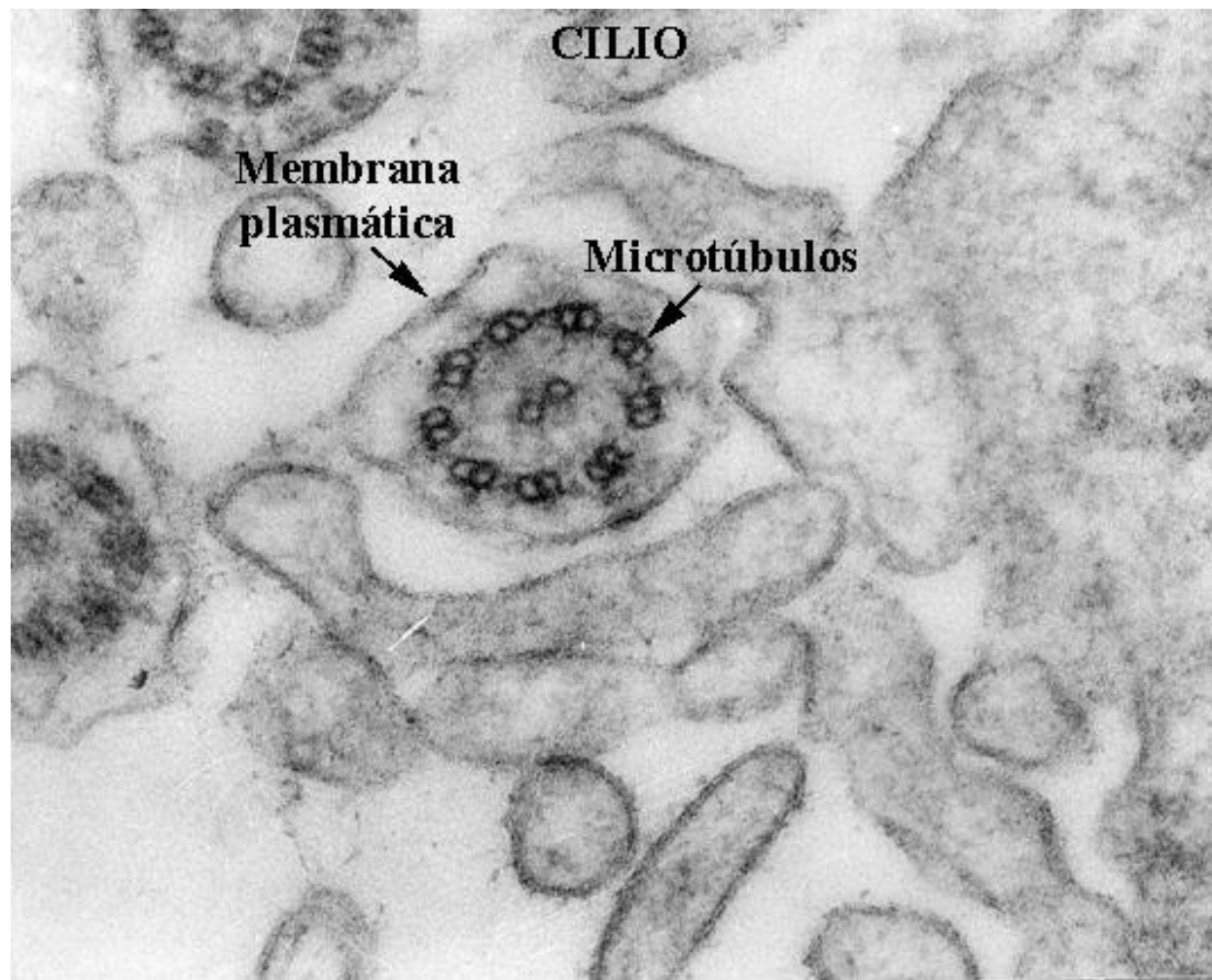
La zona de transición.

El corpúsculo basal.

Raíces ciliares









- **Los flagelos** miden unos 150 μm de longitud, y son más gruesos que los cilios. No suele haber más de uno o dos por célula. Su movimiento es en forma de onda y en dirección paralela al eje longitudinal del flagelo.

La principal función de los flagelos es el desplazamiento de la célula. Los flagelos son frecuentes en células móviles, como algunos organismos unicelulares y los gametos masculinos.



El centrosoma

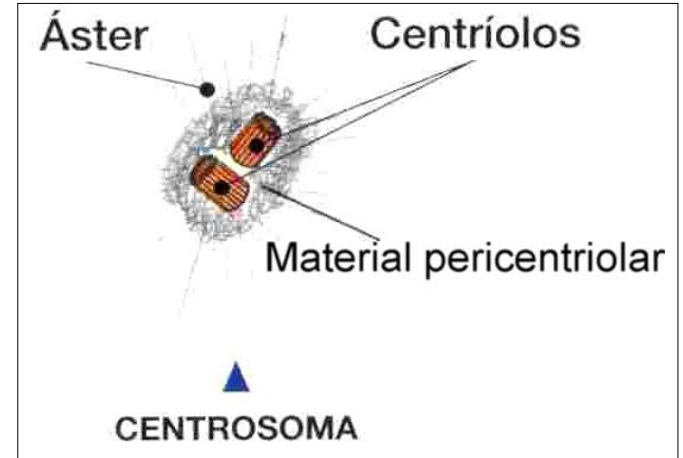
Las células eucariotas cuentan con estructuras que se encargan de organizar y dirigir la formación de los microtúbulos en la célula; sobre todo, cuando esta debe formar el huso que guía los movimientos de los cromosomas durante las divisiones celulares.

En la mayoría de las células animales, esta estructura es el **centrosoma**.

En los ovocitos, en las levaduras y en las células vegetales no existe un centrosoma, pero hay centros organizadores de microtúbulos con funciones similares a este.

El centrosoma es una estructura **propia de la mayoría de células eucariotas animales** que organiza los microtúbulos del citoesqueleto y forma el huso mitótico durante la mitosis.

En la célula existe un solo centrosoma, que se encuentra cerca del núcleo, y que se duplica durante la interfase como paso previo necesario para la mitosis. Un centrosoma está formado por:

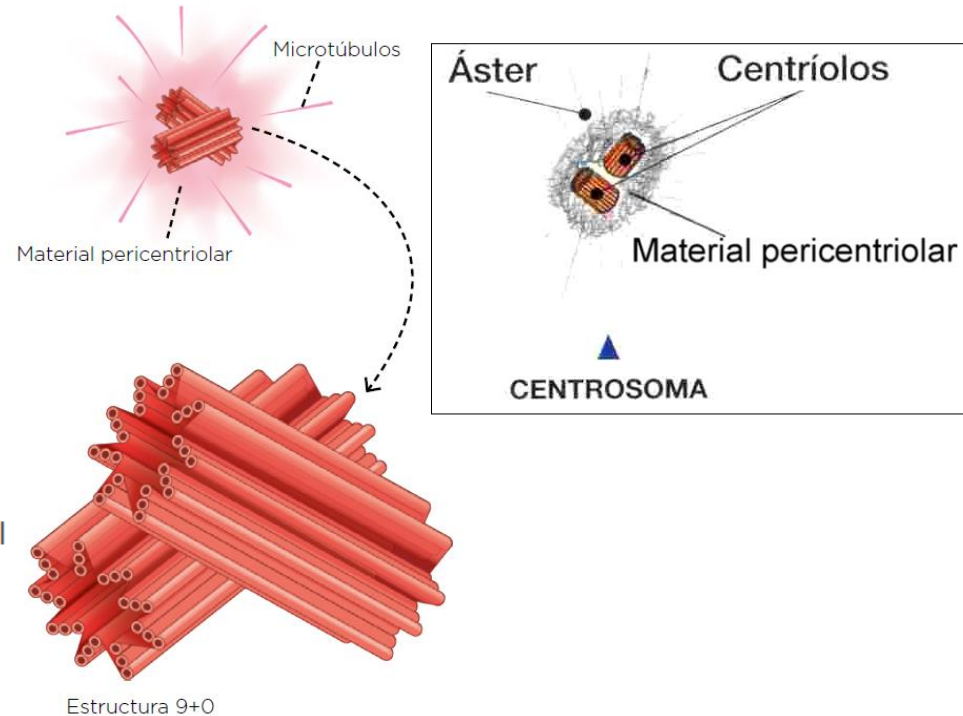


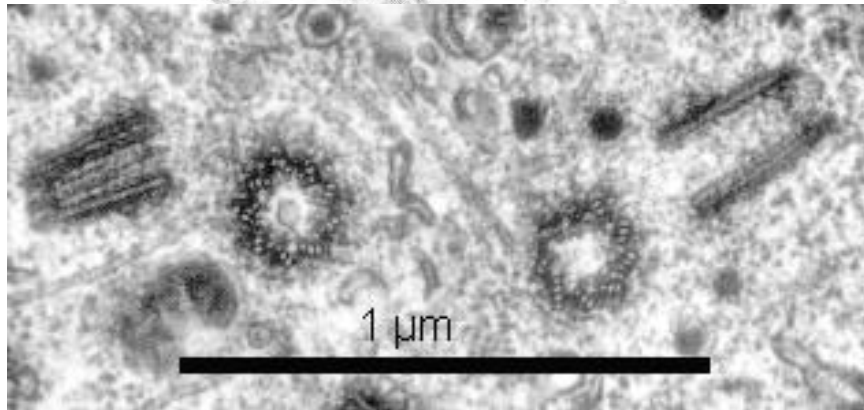
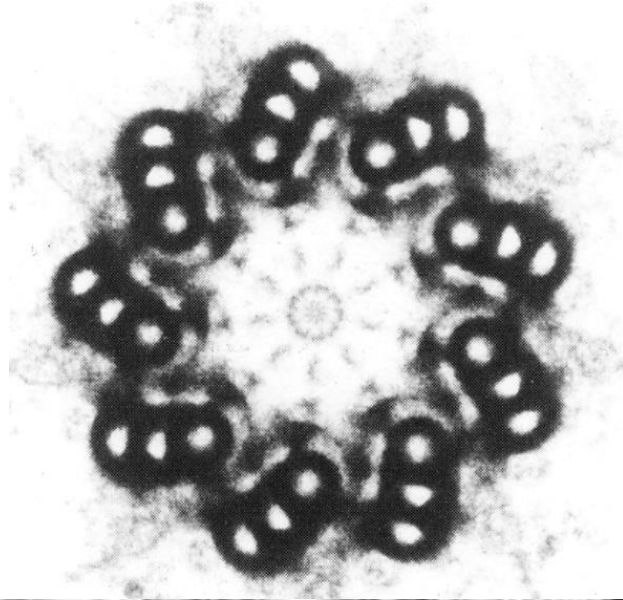
- Un **diplosoma**, que es un par de **centriolos** dispuestos perpendicularmente entre sí, con una zona proximal más cercana al núcleo y una zona distal más alejada de él.
- **El material pericentriolar amorfo**, que es un agregado de proteínas sin forma definida, desde el que se generan los microtúbulos y originan una estructura en forma de estrella llamada **áster**.

Las funciones del centrosoma son las siguientes:

- **Organizar los microtúbulos del citoesqueleto** que da forma a la célula.
- **Formar el corpúsculo basal de los cilios y los flagelos.**
- **Formar el huso acromático** que mueve los cromosomas durante las divisiones celulares y los reparte equitativamente entre las células hija. Para ello, se duplica durante la fase S de la interfase, de modo que cada centriolo original forma un nuevo centriolo perpendicular. Al separarse, queda un centrosoma en cada polo de la célula, con un centriolo «padre» y uno «hijo».

Un centriolo tiene forma de barril o cilindro corto formado por nueve tripletes de microtúbulos (tipos A, B y C) unidos entre sí por la proteína nexina, que rodean una zona vacía en el centro. A esta estructura se la denomina 9 + 0, y es similar al corpúsculo basal de un cilio o flagelo.

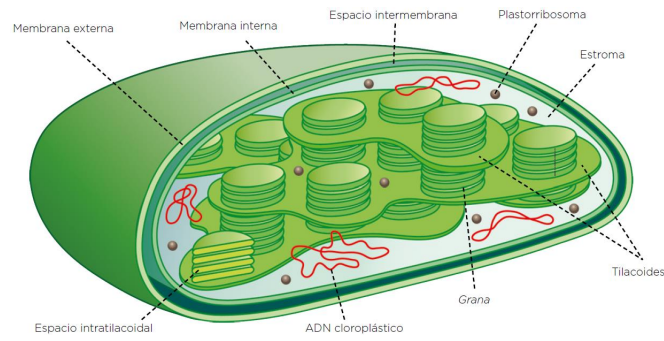
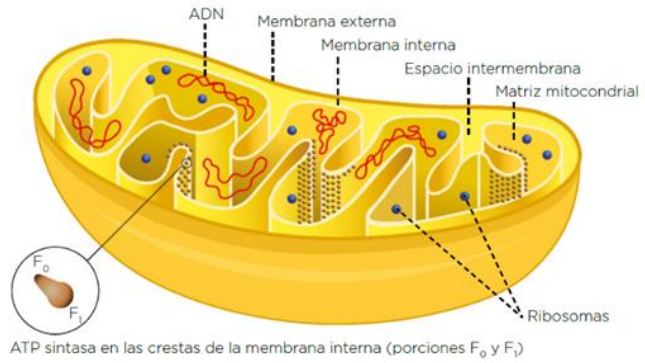
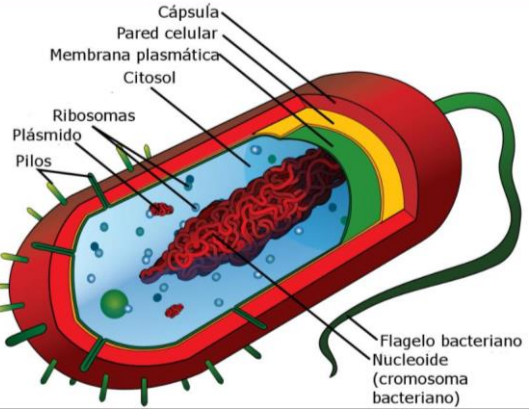
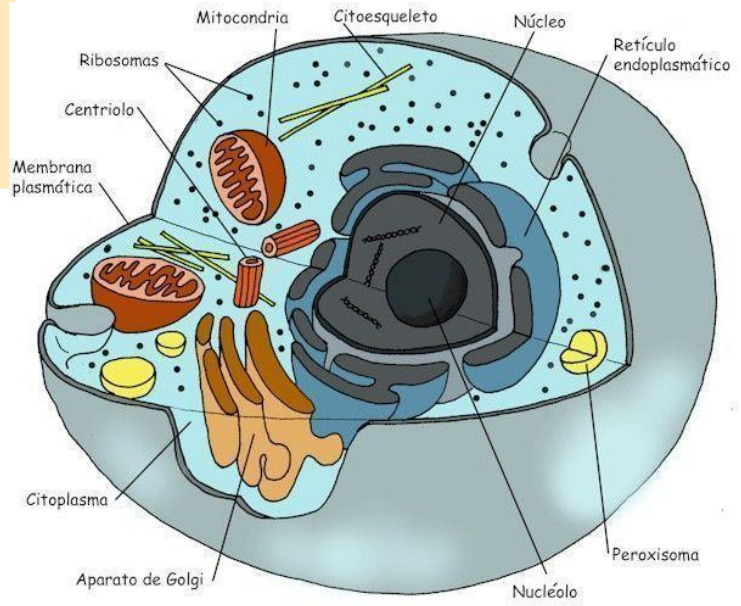




Los **ribosomas** son pequeños orgánulos no membranosos formados por proteínas y ARN ribosómico. Su función es la síntesis de proteínas mediante el proceso de la traducción.

Los ribosomas abundan tanto en las células procariotas como en las eucariotas (excepto en algunas células muy especializadas, como los espermatozoides maduros, en las que hay muy pocos o no están presentes).

En las células procariotas, los ribosomas se encuentran en el citosol, mientras que en las eucariotas pueden estar en el citosol, adheridos al exterior de la membrana del retículo endoplasmático rugoso, en la matriz o en la membrana interna de las mitocondrias o en el estroma de los cloroplastos.



3.1

La estructura de los ribosomas

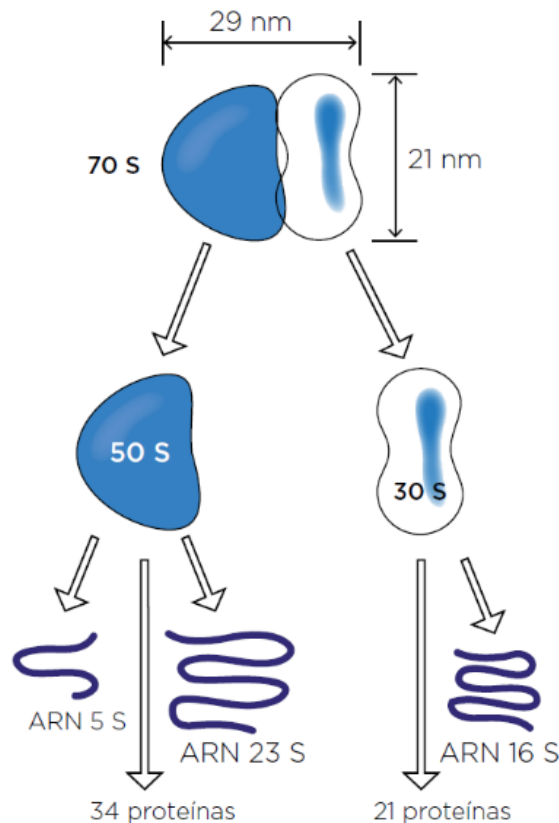
Los ribosomas miden unos 30 nm de diámetro. Están formados por **dos subunidades, mayor y menor**, separadas por una hendidura. Cada una de las subunidades del ribosoma está constituida por diferentes moléculas de **ARN ribosómico** y por **proteínas ribosomales**.

Aunque todos los ribosomas comparten esta estructura, se observan diferencias entre los ribosomas procariotas y los eucariotas que tienen que ver con el tamaño de sus subunidades. Para medir ese tamaño en el laboratorio, se recurre a unidades de coeficiente de sedimentación llamadas unidades Svedberg (S), que no son aditivas, de modo que un valor S alto corresponde a un tamaño mayor.

Los ribosomas procariotas

Tienen un **coeficiente de sedimentación de 70 S**. Se componen de:

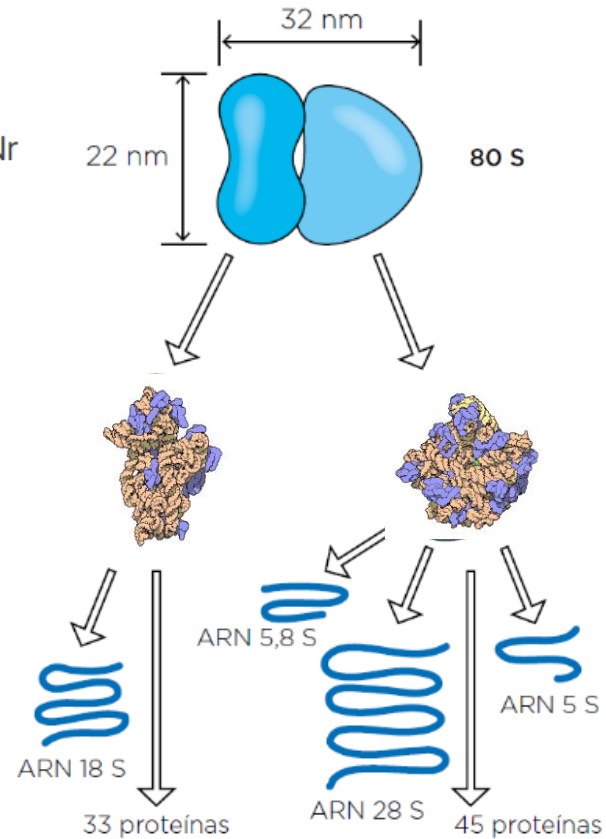
- **Una subunidad 50 S** formada por dos moléculas de ARN ribosómico, el ARNr 5 S y el ARNr 23 S, y más de 30 proteínas ribosomales.
- **Una subunidad 30 S** constituida por una molécula de ARN ribosómico, el ARNr 16 S, y unas 20 proteínas ribosomales.



Los ribosomas eucariotas

Son de mayor tamaño que los procariontas y tienen un **coeficiente de sedimentación total de 80 S**. Se componen de:

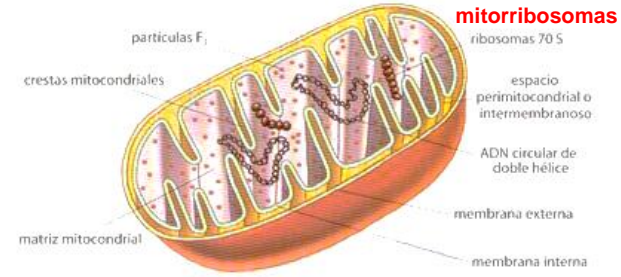
- **Una subunidad 60 S** con tres moléculas de ARN ribosómico, el ARNr 5 S, el ARNr 5.8 S y el ARNr 28 S y unas 45 proteínas ribosomales.
- **Una subunidad 40 S** constituida por una única molécula de ARN ribosómico, el ARNr 18 S y unas 30 proteínas ribosomales.



Los mitorribosomas y los plastorribosomas

Tanto los ribosomas presentes en las mitocondrias como los de los cloroplastos tienen la estructura característica de los ribosomas procariotas, aunque con pequeñas diferencias en el coeficiente de sedimentación tanto del ARN ribosómico como de sus subunidades.

Esta característica es favorable a la **teoría de la endosimbiosis** propuesta por Lynn Margulis, que afirma que tanto las mitocondrias como los cloroplastos proceden de organismos procariotas que vivieron como simbios de los organismos eucariotas ancestrales hasta que fueron incorporados por ellos y pasaron a funcionar como orgánulos.



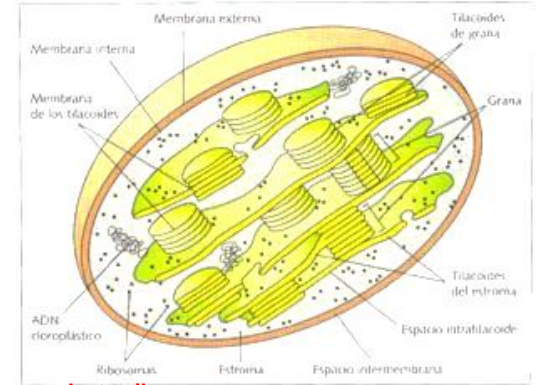
Eucariota ancestral

Procariota fotosintética

Cloroplasto

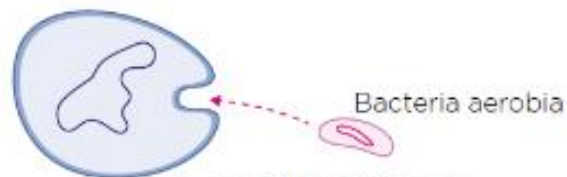


Mitocondria



plastorribosomas

Arqueobacteria ancestral anaerobia



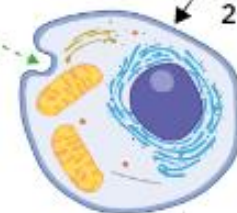
1.ª ENDOSIMBIOSIS

Simbiote ancestral
aerobio, precursor de los
eucariotas heterótrofos.



2.ª ENDOSIMBIOSIS

Cianobacteria



Eucariota aerobio
y heterótrofo,
con núcleo
y orgánulos
desarrollados.



Simbiote con cloroplastos
precursor de
las células vegetales.



Células animales

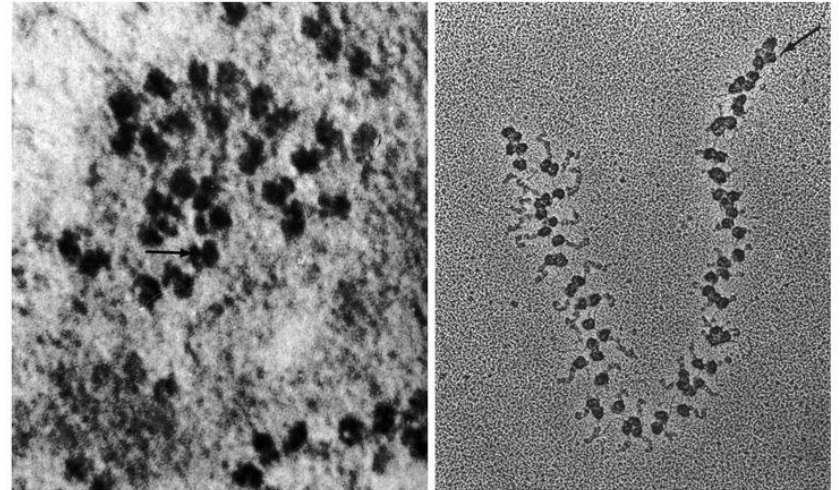
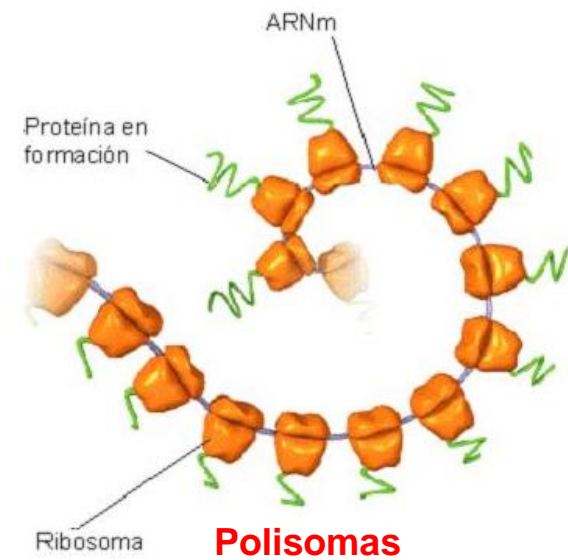
3.2

La biogénesis de los ribosomas

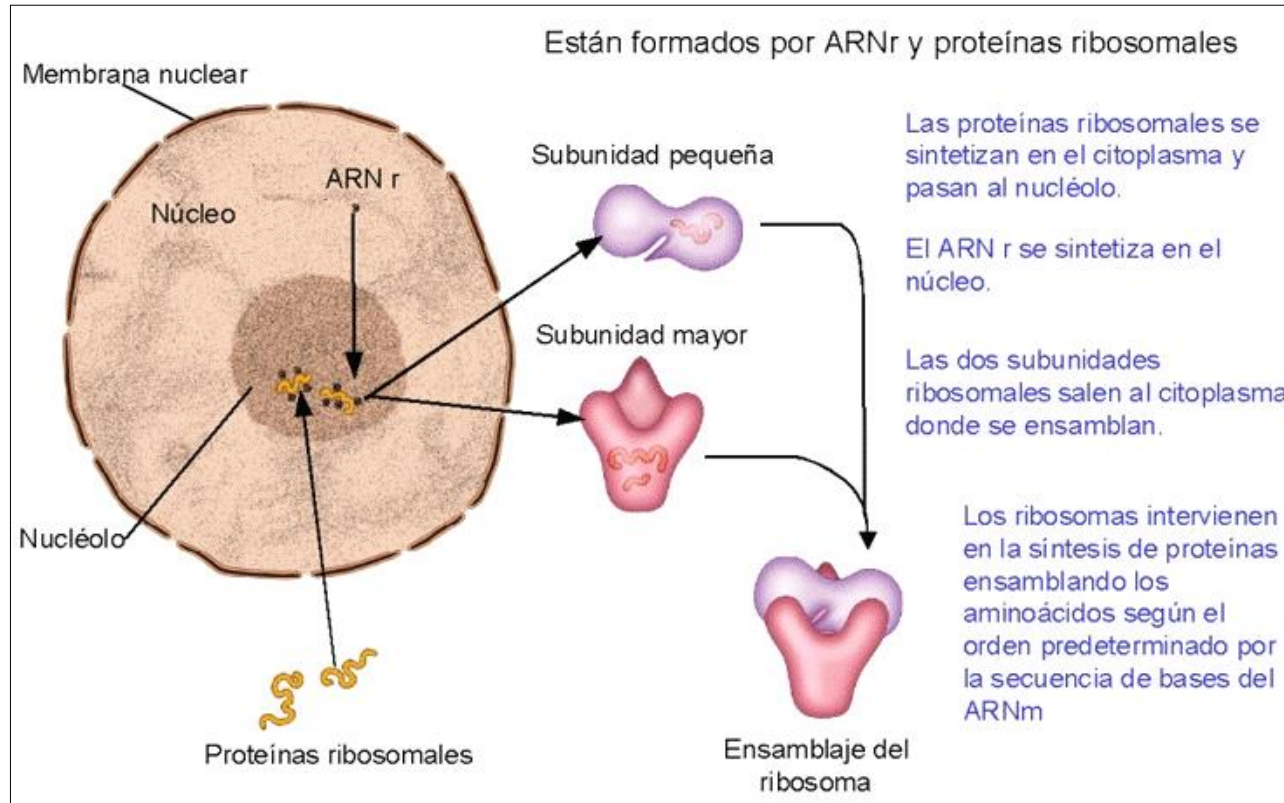
En las células, los ribosomas no están de forma permanente, sino que sus componentes se ensamblan para formar las dos subunidades del ribosoma maduro, y estas solo se asocian al inicio del proceso de traducción para formar ribosomas completos, que pueden estar aislados o formar grupos denominados **polisomas**.

Esto sucede de forma diferente dependiendo de los tipos de ribosomas que consideremos:

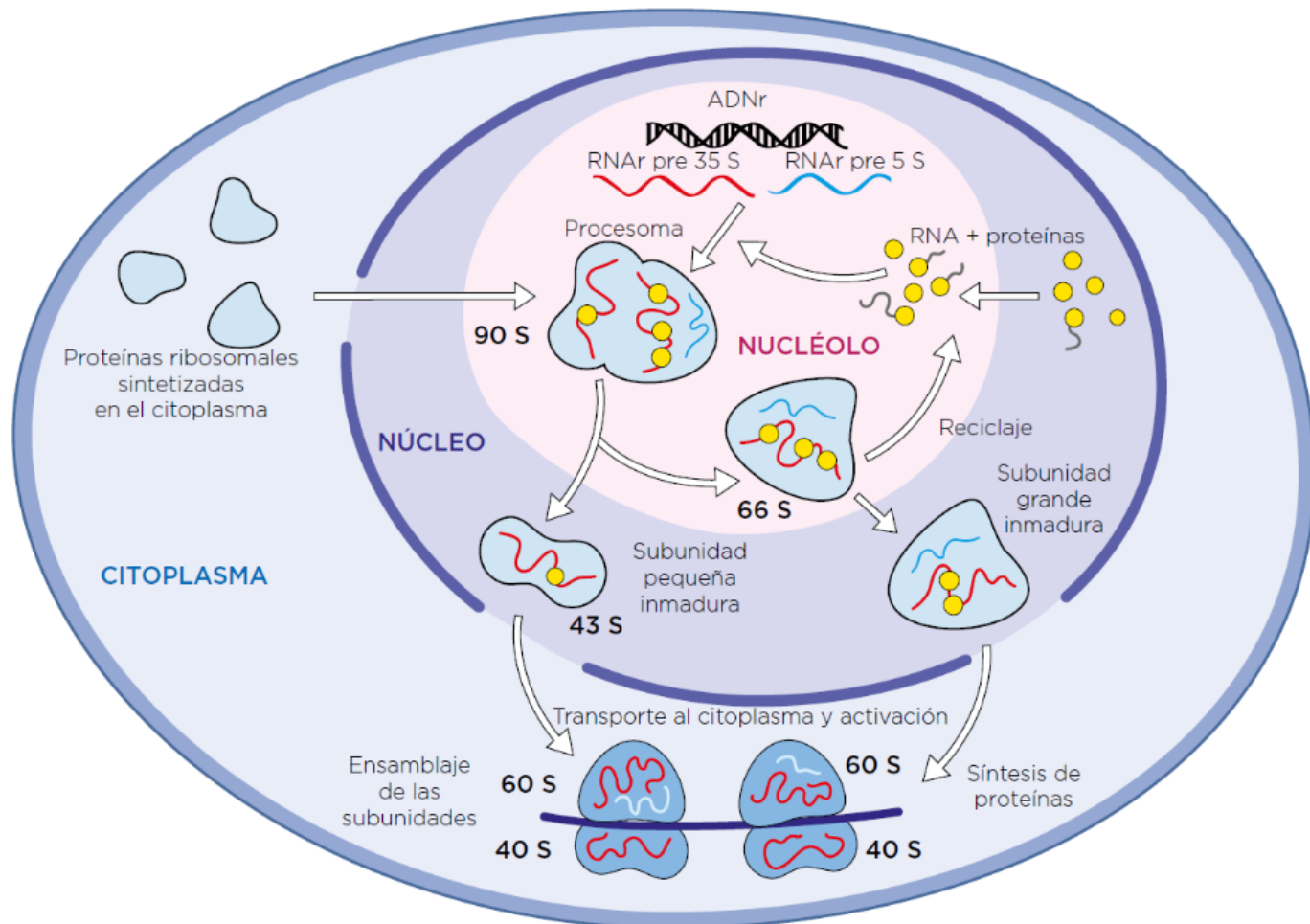
- En el caso de los ribosomas procariotas, tanto la síntesis de sus componentes como el ensamblaje de las subunidades ocurren en el citosol.



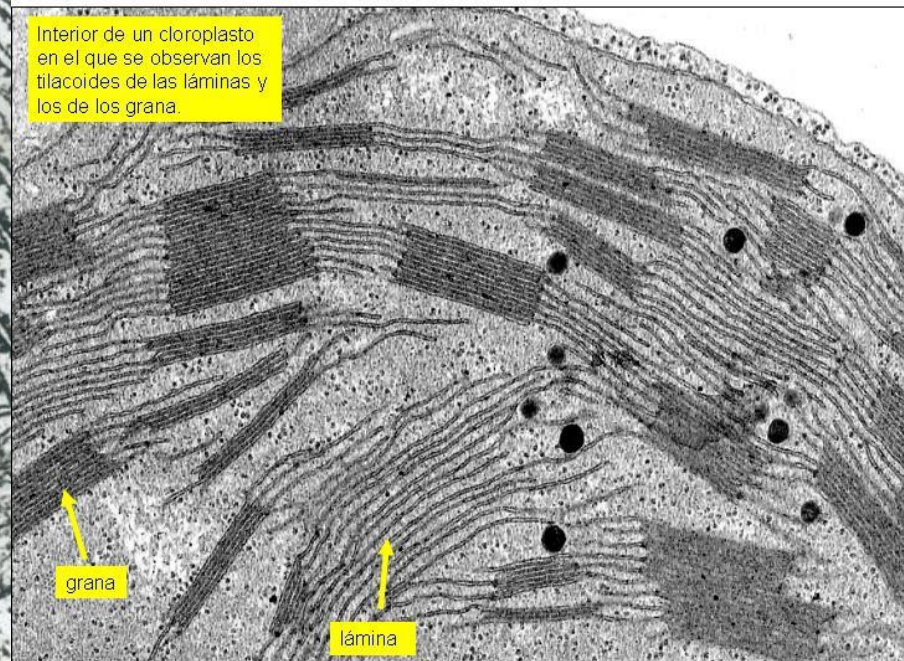
- En las células eucariotas, el ARN ribosómico se sintetiza en el núcleo. Las proteínas ribosomales se sintetizan en el citoplasma pero migran al núcleo y llegan al nucléolo, donde se ensamblan con el ARN ribosomal para formar las subunidades ribosomales. Estas son posteriormente exportadas del núcleo al citosol y allí se asociarán para la traducción.



Biogénesis y función de los ribosomas



- El caso más complejo es el de los mitorribosomas y los plastorribosomas, ya que algunos de sus componentes, como el ARN ribosómico y la mayor parte de las proteínas ribosomales, se sintetizan en el interior de otros orgánulos celulares y son transportados hasta las mitocondrias o los cloroplastos, donde se producirá su ensamblaje.



4. El retículo endoplasmático y el aparato de Golgi

Las células eucariotas se caracterizan por tener una serie de membranas internas que, además de formar el núcleo para proteger el material genético, crean diferentes compartimentos más o menos cerrados, los llamados **orgánulos membranosos**, en los que tienen lugar procesos celulares especializados. Dos de los más destacables son el **retículo endoplasmático** y el **aparato de Golgi**.

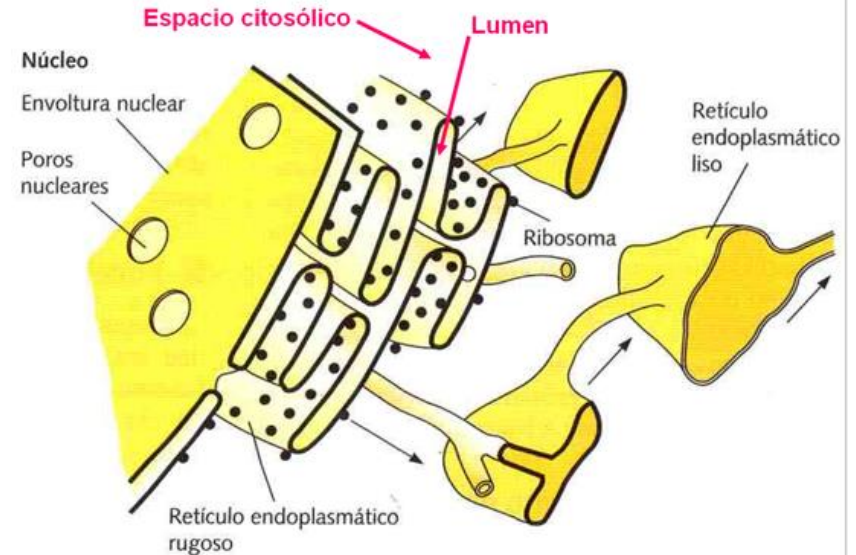
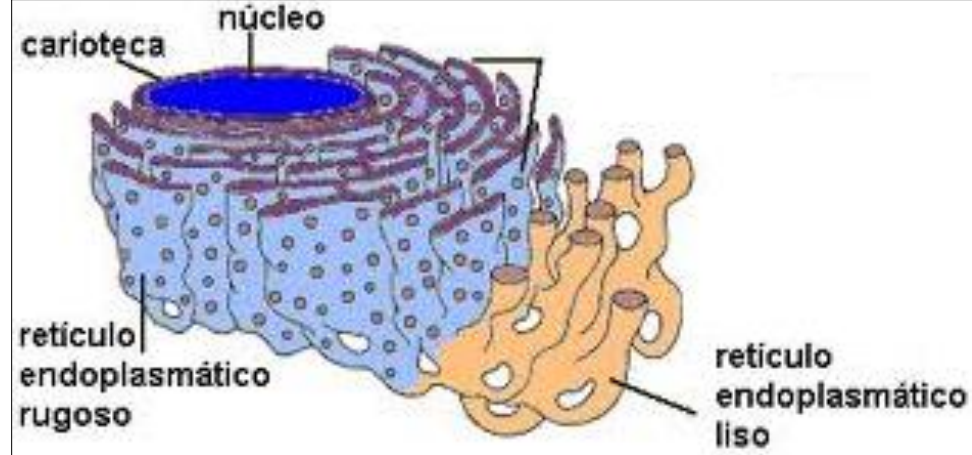
4.1

El retículo endoplasmático

El **retículo endoplasmático** (RE) es un conjunto de membranas muy replegadas que conforman una red interconectada de canales y cisternas aplanadas, que parten de la membrana nuclear y se extienden por el citoplasma.

El RE es un orgánulo que se encuentra presente y más o menos desarrollado en casi todas las células eucariotas, sobre todo en las que requieren una síntesis de proteínas muy activa, como, por ejemplo, las células secretoras del tubo digestivo. Por el contrario, el RE está ausente en células metabólicamente poco activas, como los glóbulos rojos.

Normalmente se pueden distinguir dos tipos de RE que aparecen unidos: el **retículo endoplasmático rugoso (RER)**, que tiene numerosos ribosomas adheridos, y el **retículo endoplasmático liso (REL)**, que carece de ribosomas.



Espacio citosólico

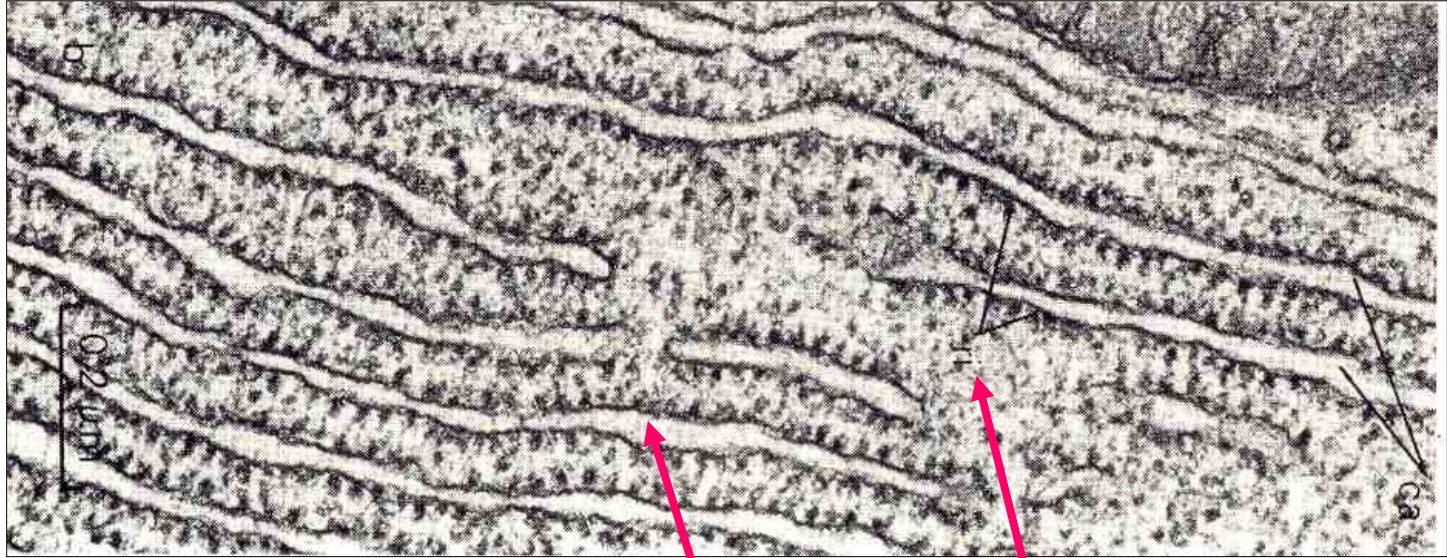


Lumen

Granulo

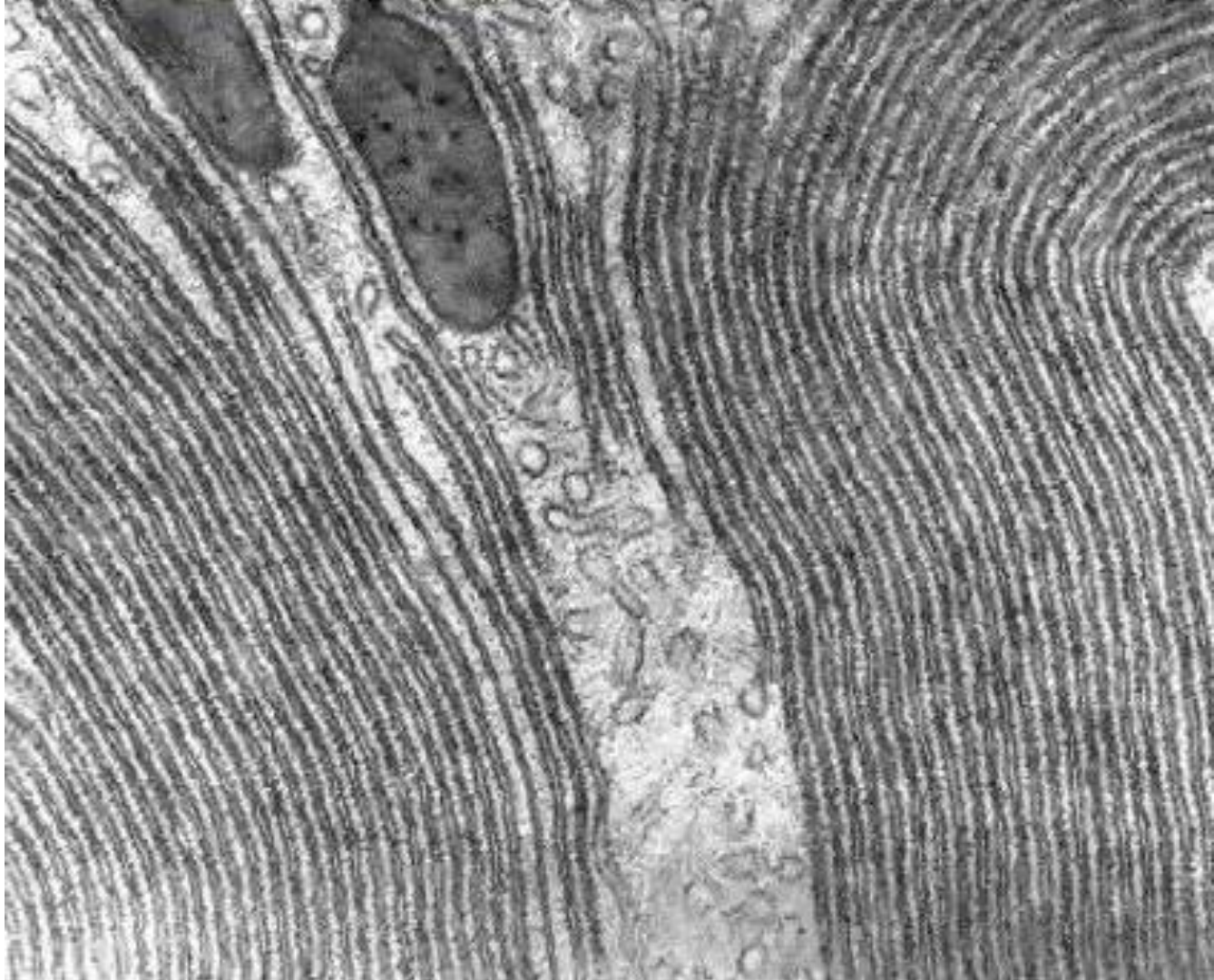
Crestas

RER



Lumen

Espacio citosólico



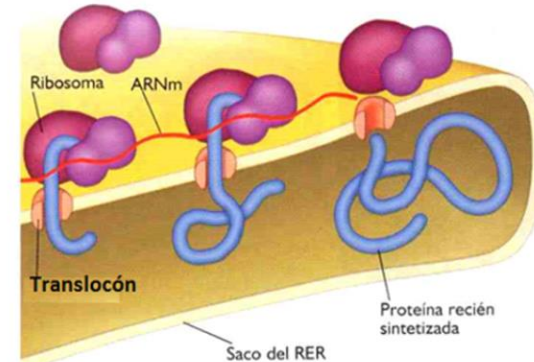
El retículo endoplasmático rugoso

Al microscopio electrónico, el RER aparece con un aspecto «rugoso» o granuloso, debido a los ribosomas que están adheridos a la cara de su membrana que está en contacto con el citosol. La unión de los ribosomas al RER no es definitiva, así que su cantidad es variable. Si aumenta su número, los canales del RER se expanden y forman cisternas aplanadas con más superficie disponible.

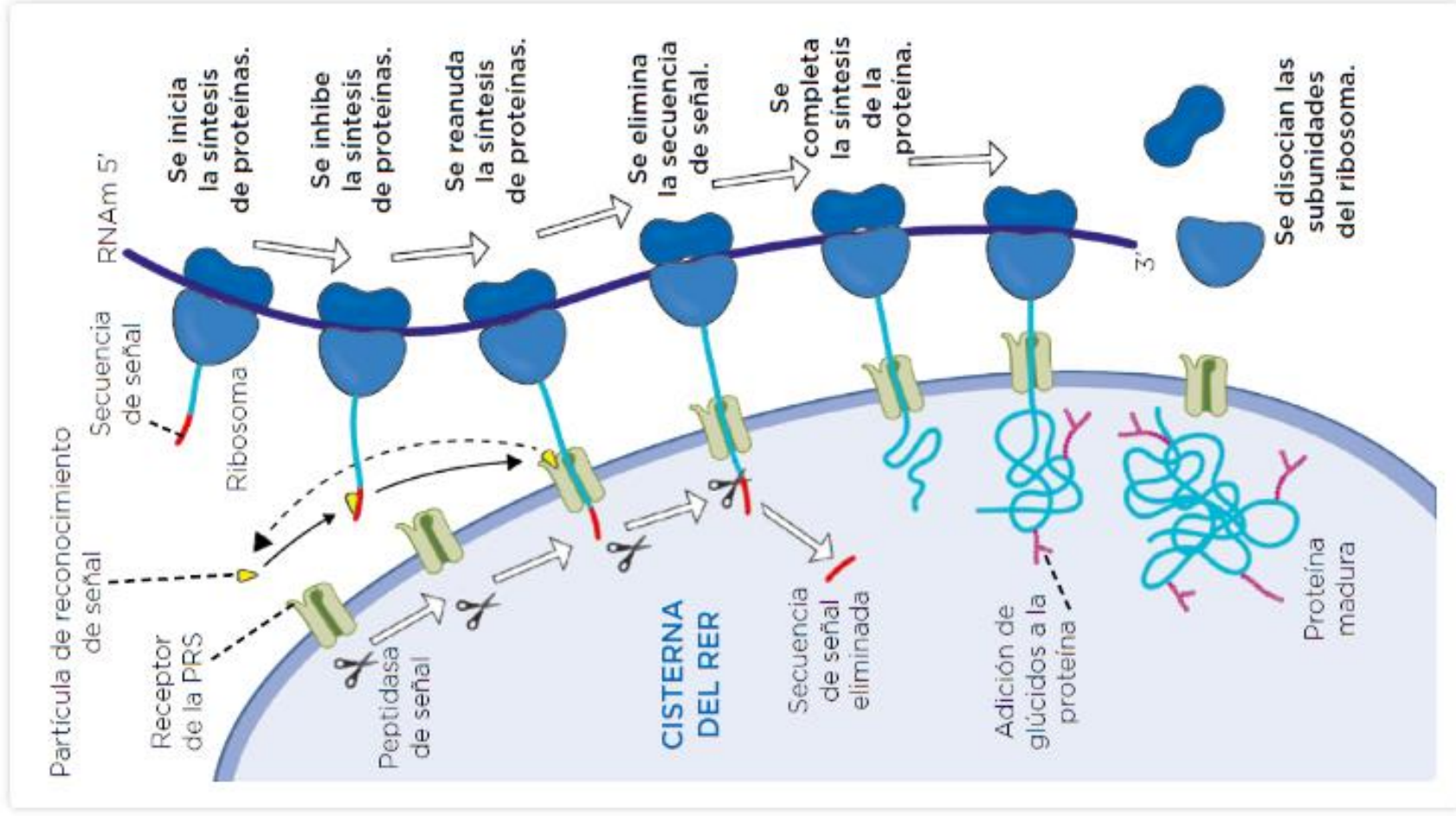
Como es de esperar, dada la cantidad de ribosomas presentes en este orgánulo, las funciones del RER están relacionadas con la generación de las proteínas que la célula requiere para su funcionamiento. Son las siguientes:

- **La biosíntesis de proteínas.** Gracias a sus ribosomas, en el RER se producen proteínas que, a medida que se sintetizan, atraviesan la membrana y entran en las cisternas.

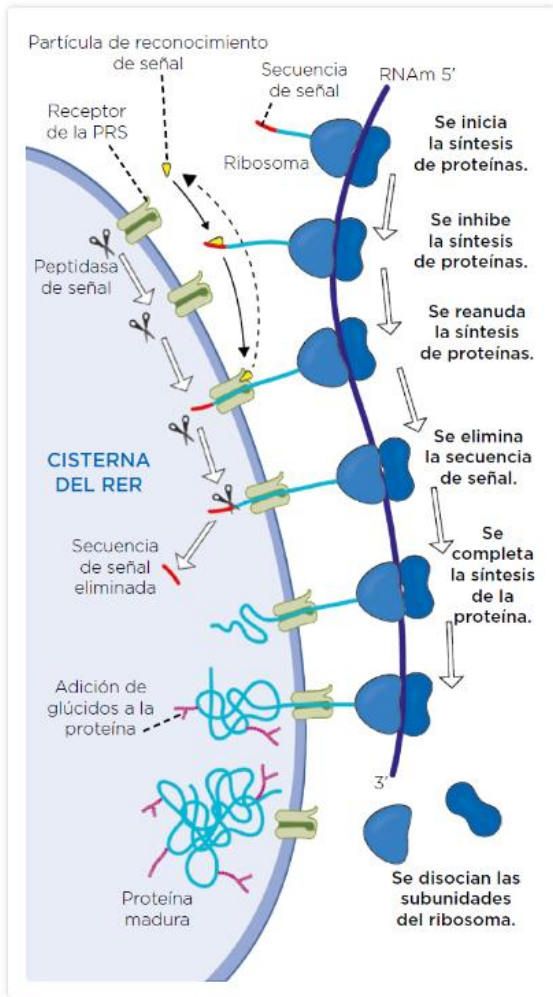
Sus membranas son algo más delgadas que las plasmáticas (50 a 60 Å), y presentan proteínas encargadas de fijar los ribosomas, las **riboforinas**, y otras (**translocónes**) que actúan como canales de penetración de las proteínas sintetizadas por estos ribosomas.



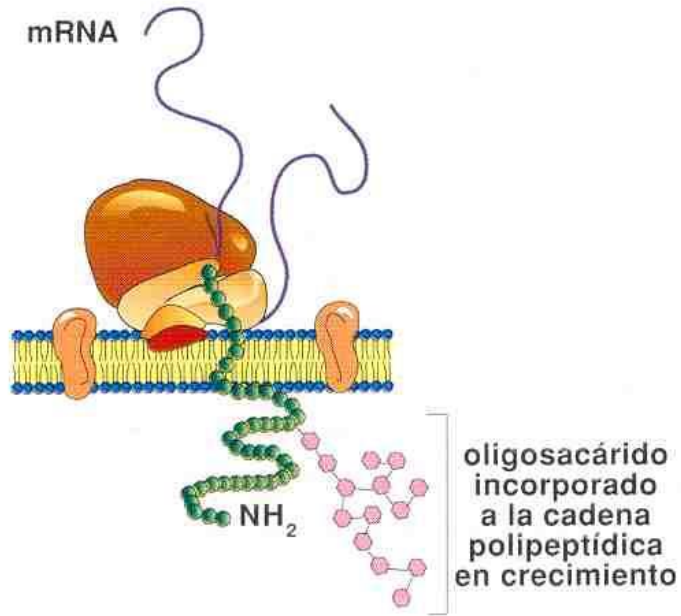
La síntesis de proteínas en el RER



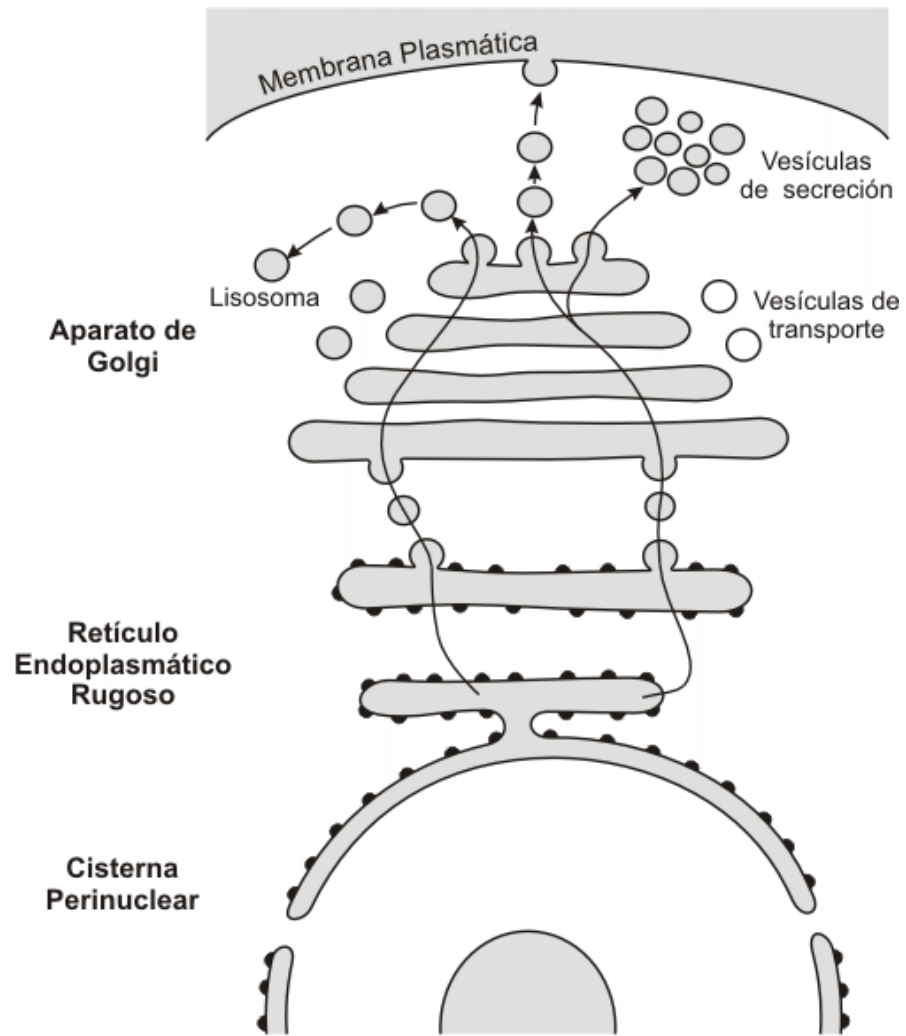
La síntesis de proteínas en el RER



- **La glucosilación de las proteínas.** En el interior del RER existen enzimas que catalizan la unión de oligosacáridos a algunas proteínas a medida que estas se sintetizan, transformándolas así en glicoproteínas.



- **La distribución de proteínas.** Una vez sintetizadas y glicosiladas dentro del RER, las proteínas pueden quedarse en ese orgánulo para formar parte de él, o pueden ser transportadas, en el interior de vesículas que se desprenden de las cisternas del RER, hasta el aparato de Golgi, los lisosomas, la membrana plasmática o al exterior de la célula

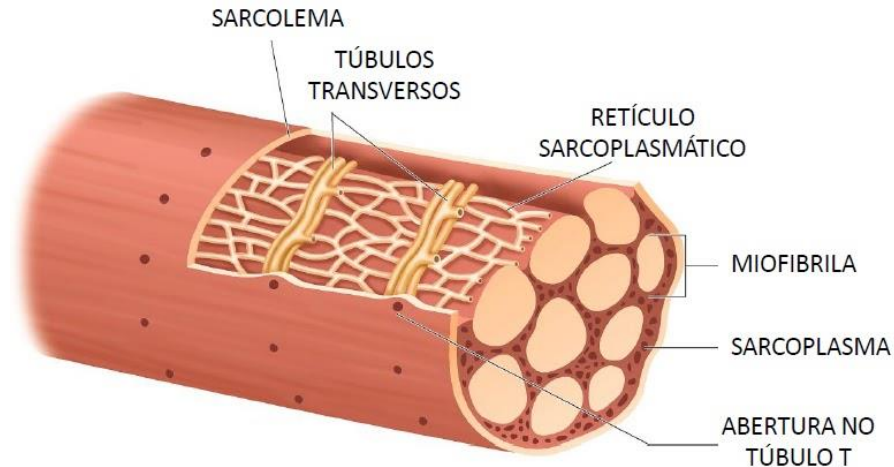
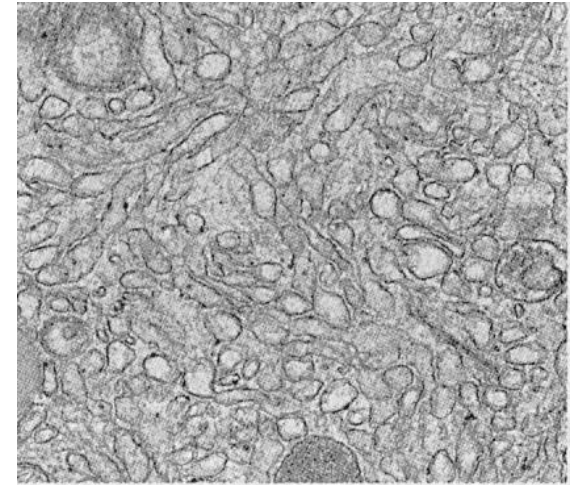


El retículo endoplasmático liso

Al microscopio electrónico, el REL aparece como un conjunto de canales finos e interconectados que se comunican con el RER, pero que no tienen ribosomas adheridos a su membrana.

Debido a la ausencia de ribosomas, las funciones del REL no se relacionan con la síntesis de proteínas. En cambio, este orgánulo está implicado en otros importantes procesos celulares entre los que destacan los siguientes:

- **La biosíntesis de lípidos.** En el REL se dan los procesos de síntesis de los fosfolípidos y el colesterol de las membranas, de los triacilgliceroles que son almacenados en el propio retículo o en gotas en el citoplasma, de los lípidos de las lipoproteínas, de las hormonas esteroideas y de los ácidos biliares.
- **El aislamiento, almacén y transporte** de lípidos y otras sustancias como toxinas o iones, para evitar que lleguen al citoplasma.
- **La detoxificación de sustancias nocivas**, tanto las procedentes del ambiente como las que genera la propia actividad celular. En las membranas del REL existen enzimas que catalizan la degradación de tóxicos liposolubles y su transformación en moléculas solubles que pueden ser eliminadas por la célula.
- **El almacenamiento y la liberación del calcio necesario para la contracción muscular**, gracias a las bombas de Ca^{+2} presentes en sus membranas, que lo liberan al citosol cuando la célula muscular recibe la señal nerviosa y lo sequestran y almacenan en los canales cuando cesa la demanda del ion. Por esto, el REL es especialmente abundante en las células del músculo estriado, donde recibe el nombre de **retículo sarcoplásmico**.
- **La degradación del glucógeno en los hepatocitos.** Lleva a cabo la desfosforilación de la glucosa-6 fosfato que resulta de la degradación del polisacárido, y la transforma en glucosa que puede ser transportada al exterior celular.



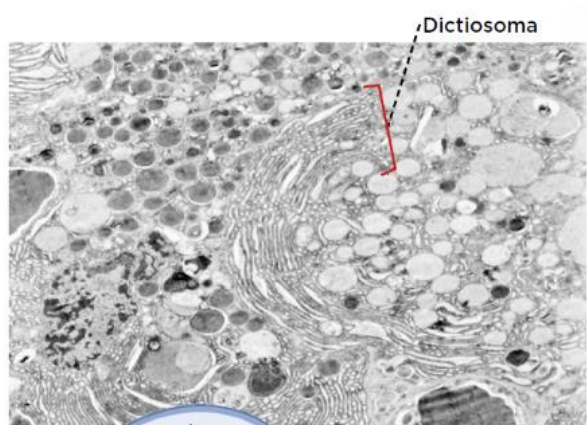
4.2

El aparato de Golgi

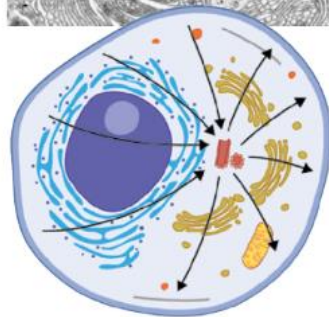
El **aparato de Golgi** lo forman varios **dictiosomas**, que son conjuntos de sáculos o cisternas con forma de disco y apiladas, así como las vesículas asociadas a estas cisternas.

Al igual que el retículo endoplasmático, el aparato de Golgi se encuentra en todas las células eucariotas, excepto en los hematíes de los mamíferos. Está más desarrollado en las células que presentan una mayor actividad celular, especialmente en las células secretoras.

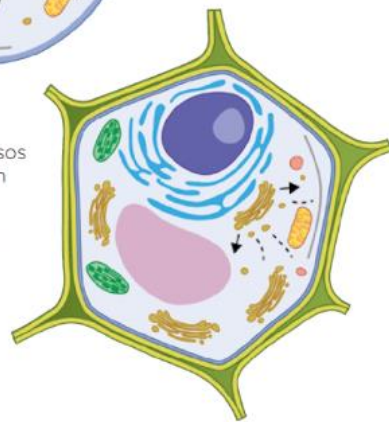
- Las células animales presentan pocos dictiosomas bien desarrollados, localizados cerca del núcleo y próximos al centrosoma.
- Las células vegetales tienen un aparato de Golgi con muchos dictiosomas, poco desarrollados y dispersos por el citoplasma.



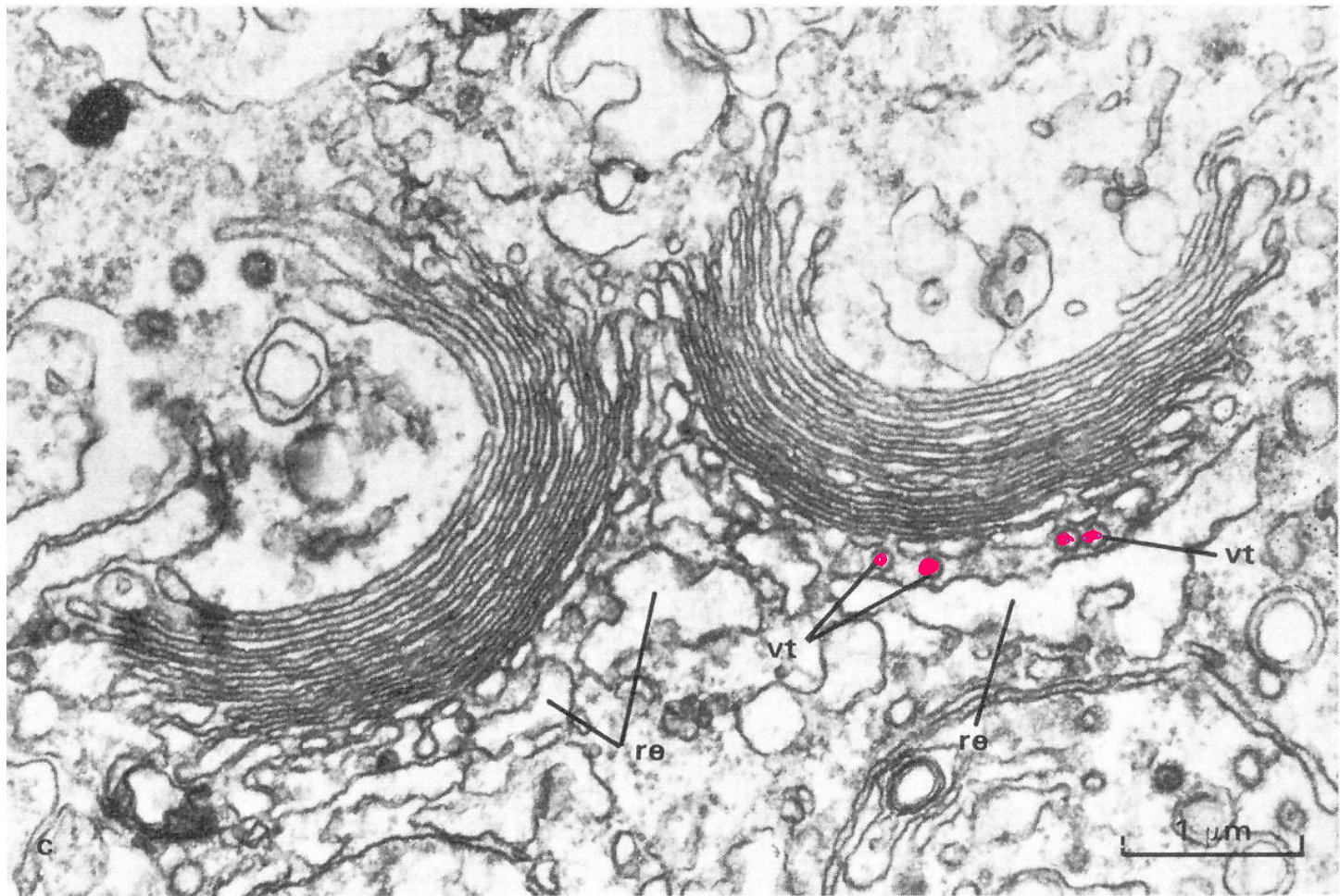
Fotografía de MET.



Dictiosomas cercanos al núcleo y al centrosoma en una célula animal. El tránsito de vesículas está muy dirigido.



Dictiosomas dispersos por el citoplasma en una célula vegetal. El tránsito de vesículas está más deslocalizado.



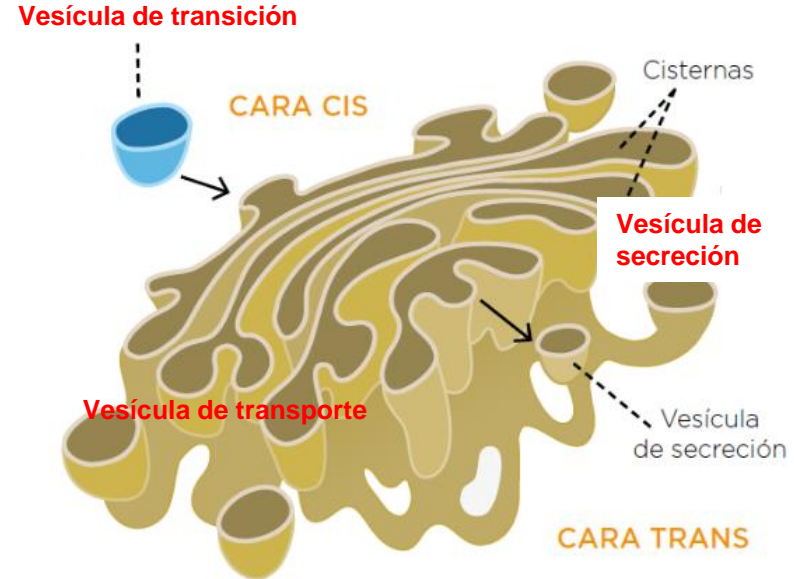
La estructura dinámica del aparato de Golgi

Generalmente, las cisternas del aparato de Golgi están curvadas y son más anchas en los bordes, de modo que cada dictiosoma es asimétrico y tiene una parte convexa o **cara cis** y una parte cóncava o **cara trans**. Entre ambas caras existen cisternas intermedias.

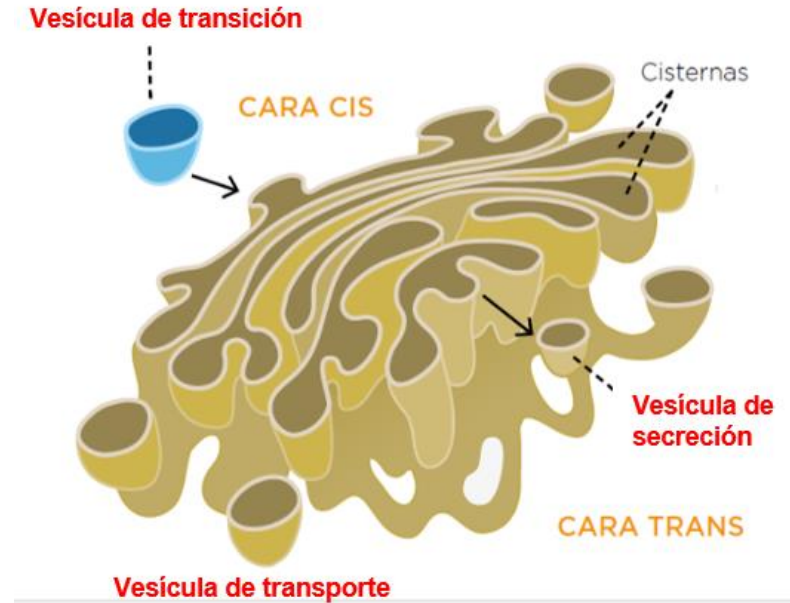
Además, los dictiosomas no son estructuras celulares fijas, sino dinámicas. Así, continuamente van generándose por un extremo y descomponiéndose por el otro, según el proceso siguiente:

- **Formación.** La cara cis del dictiosoma, o cara de formación, se encuentra próxima al RE y recibe de este orgánulo un trasiego continuo de sustancias dentro de **vesículas de transición** que se desprenden del RE y contienen fundamentalmente proteínas que han sintetizado los ribosomas del RER y cuyo destino es la secreción. Dichas vesículas llegan al dictiosoma, se fusionan con la primera cisterna de la cara cis o entre sí y crean una nueva cisterna.

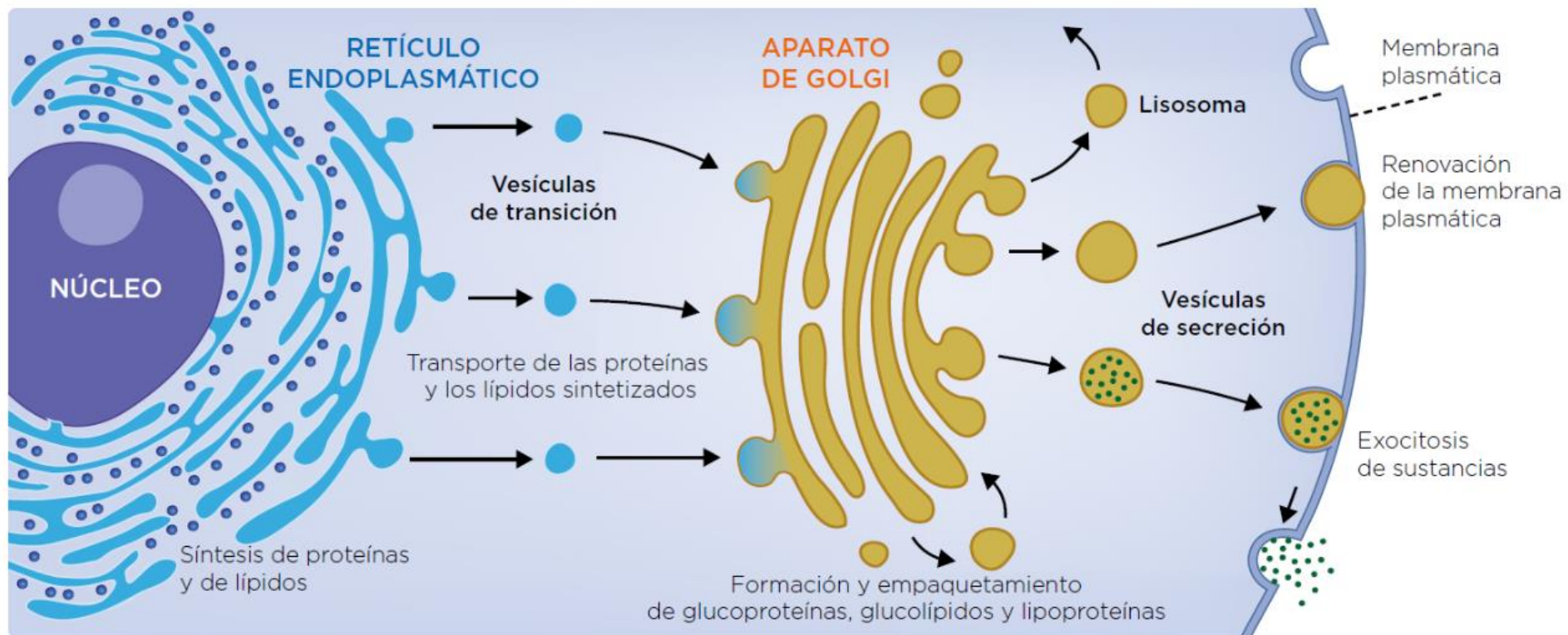
ESTRUCTURA DE UN DICTIOSOMA



- **Transporte.** Entre las cisternas centrales del dictiosoma van surgiendo **vesículas de transporte**, que se forman por gemación en una cisterna y después se fusionan con la siguiente, trasladando así moléculas en dirección cis-trans.
- **Maduración y secreción.** La cara trans o de maduración se encuentra más cercana a la membrana plasmática. Aquí, las cisternas, de membranas más gruesas que las de la cara cis, se fragmentan para formar vesículas cargadas de productos de secreción. Estas **vesículas de secreción** se dirigen a la membrana plasmática o a otros compartimentos celulares, donde se fusionan y liberan su contenido.



El tránsito de vesículas en el citoplasma celular



Las funciones del aparato de Golgi

Las funciones de aparato de Golgi son consecuencia de su estructura dinámica. Las principales son las siguientes:

- **La recogida y secreción de las vesículas llenas de lípidos y proteínas que produce el RE.** Estas vesículas se incorporan a la cara cis de los dictiosomas y se desplazan progresivamente hacia la cara trans, donde son empaquetadas en **vesículas de secreción**, que se desprenden, se aproximan a la membrana y, mediante exocitosis, vierten su contenido al medio extracelular. En ocasiones, las vesículas se acumulan cerca de la membrana y solo se fusionan y vierten su contenido al exterior como respuesta a una señal externa, en un proceso de exocitosis regulada.
- **El reciclaje de la membrana plasmática.** Cuando las vesículas de secreción se unen con la membrana plasmática para verter su contenido al exterior, compensan la pérdida de membrana debida a los mecanismos de endocitosis.
- **La formación de lisosomas.** No todos los productos empaquetados por el aparato de Golgi tienen como destino el exterior de la célula. Algunas vesículas, que contienen abundantes **enzimas hidrolíticas**, se transforman en lisosomas, que permanecen en el citoplasma celular hasta que son necesarios para procesos de digestión intracelular.

- **La síntesis de polisacáridos de secreción** en plantas, como la hemicelulosa, que forma la pared celular.
- **La glucosilación de proteínas y lípidos de membrana sintetizados en el RE.** Del retículo se desprenden vesículas que se incorporan a los dictiosomas del aparato de Golgi, donde sus componentes moleculares experimentan modificaciones por la eliminación o adición de oligosacáridos. Se forman así glucoproteínas y glucolípidos de membrana, anticuerpos y proteoglucanos.
- Otras funciones son el **almacenamiento de calcio**, el **control de los niveles de esteroides** o la **señalización intracelular** (transmisión de las señales químicas desde los orgánulos hasta la membrana).

5. Las mitocondrias

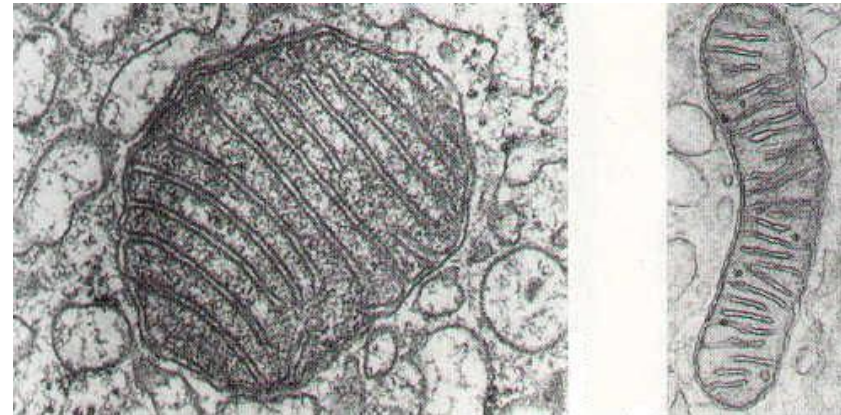
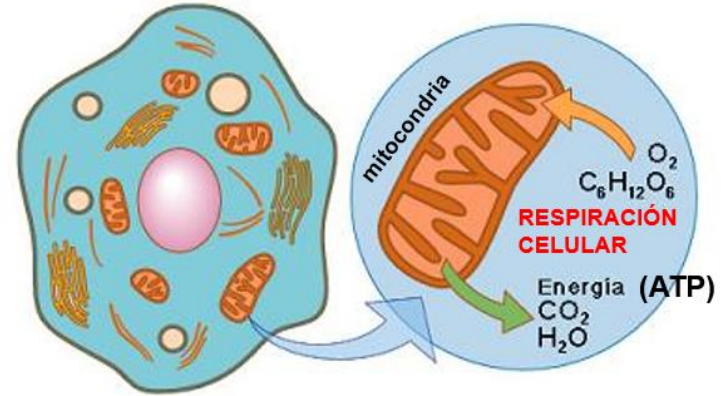
Las **mitocondrias** son orgánulos membranosos presentes en todas las células eucariotas. Tienen una doble membrana, ADN propio y ribosomas de tipo procariota. En ellas tiene lugar un proceso esencial para la vida, la **respiración celular**, que es el conjunto de reacciones químicas mediante las que la célula obtiene la energía almacenada en las biomoléculas.

5.1

La estructura de la mitocondria

Las mitocondrias son orgánulos de forma variable. Pueden ser esféricas, cilíndricas u ovaladas y tienen un diámetro de alrededor de $1\ \mu\text{m}$ y una longitud de hasta $7\ \mu\text{m}$. Se encuentran en mayor o menor número dependiendo de las necesidades energéticas de la célula.

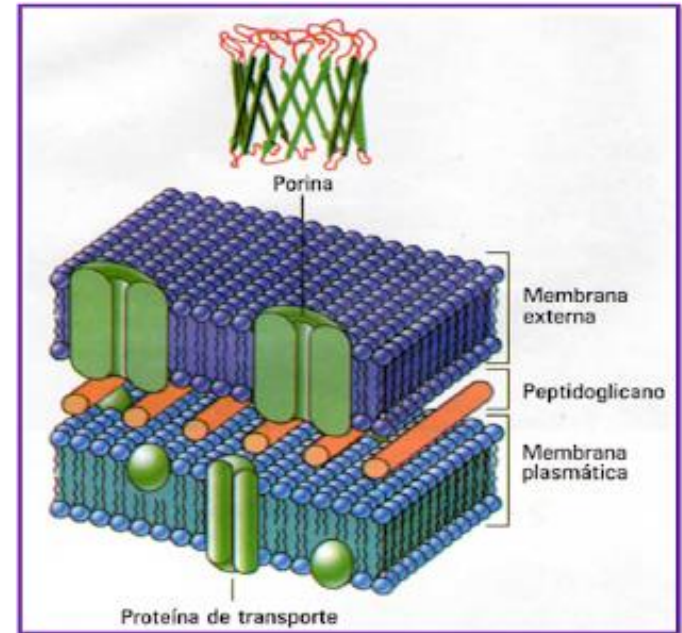
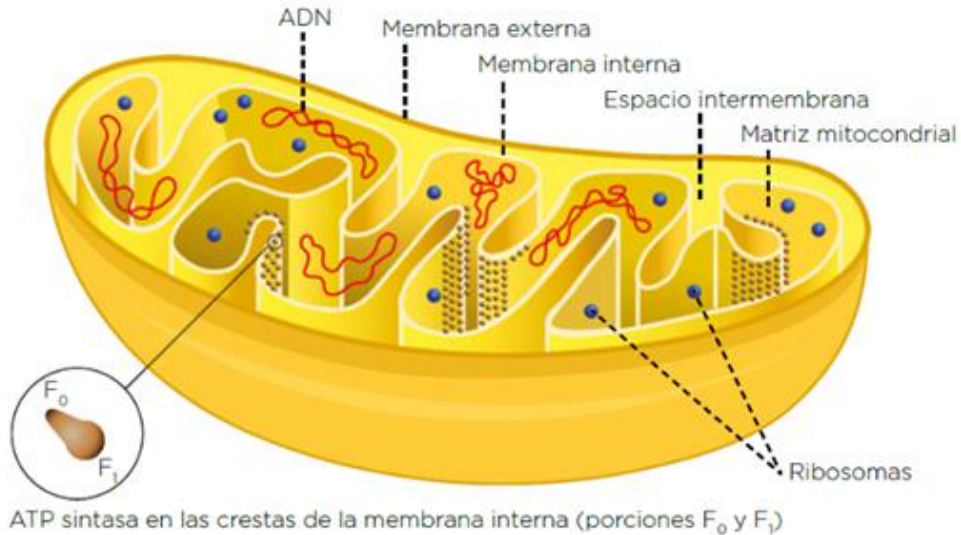
Generalmente, las mitocondrias aparecen aisladas, pero se pueden dividir y fusionar, formando redes de mitocondrias conectadas entre sí. Tanto si están aisladas como si forman redes, las mitocondrias se desplazan por el citoplasma como respuesta a las necesidades energéticas de la célula. Tanto en los procesos que fusionan las mitocondrias como en los que causan sus desplazamientos en el citoplasma, está implicado el citoesqueleto.



Las membranas mitocondriales

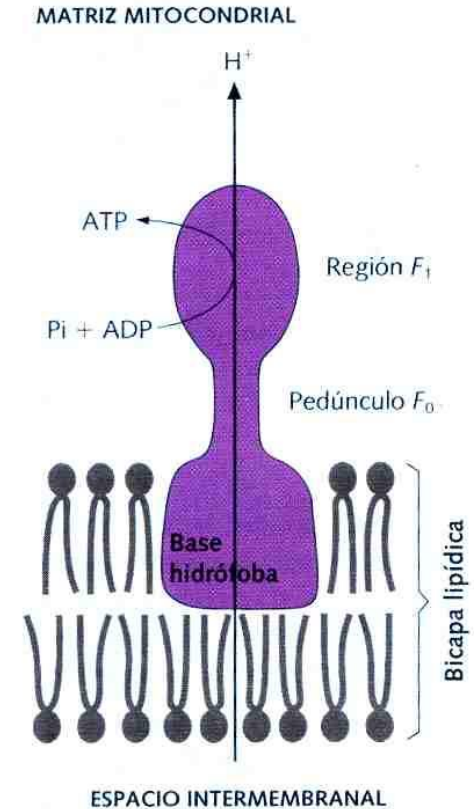
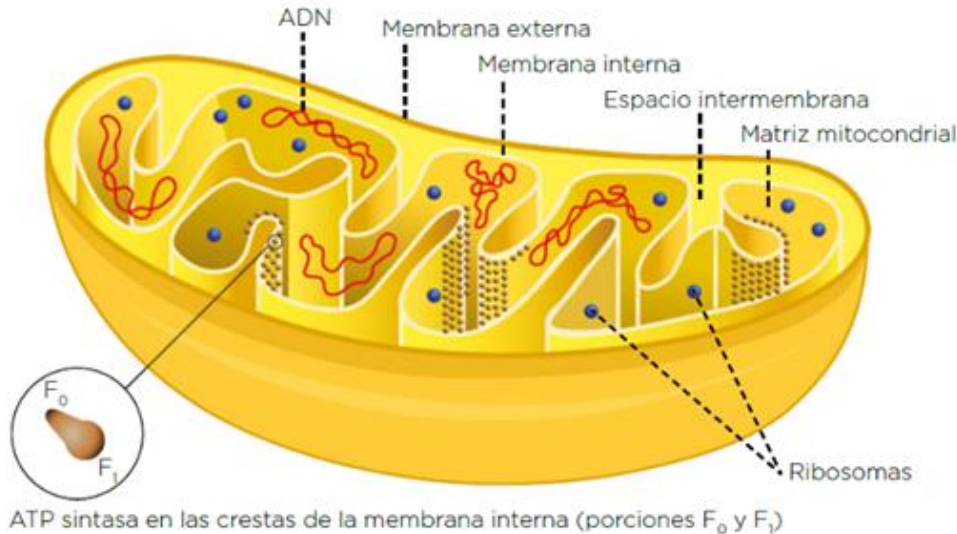
Las mitocondrias presentan dos membranas: una externa y otra interna.

- **La membrana externa** carece de repliegues y es muy permeable ya que tiene numerosas proteínas llamadas **porinas**, que forman canales acuosos. A través de estos canales se transportan agua, gran cantidad de iones y biomoléculas pequeñas.



- **La membrana interna** tiene una permeabilidad baja y muy selectiva y una gran cantidad de pliegues denominados **crestas mitocondriales**, que aumentan de forma considerable su superficie. En las crestas se concentran las proteínas que forman parte de la cadena de transporte electrónico necesarias para la respiración celular y las ATP sintasas, que son las enzimas capaces de sintetizar ATP durante este proceso.

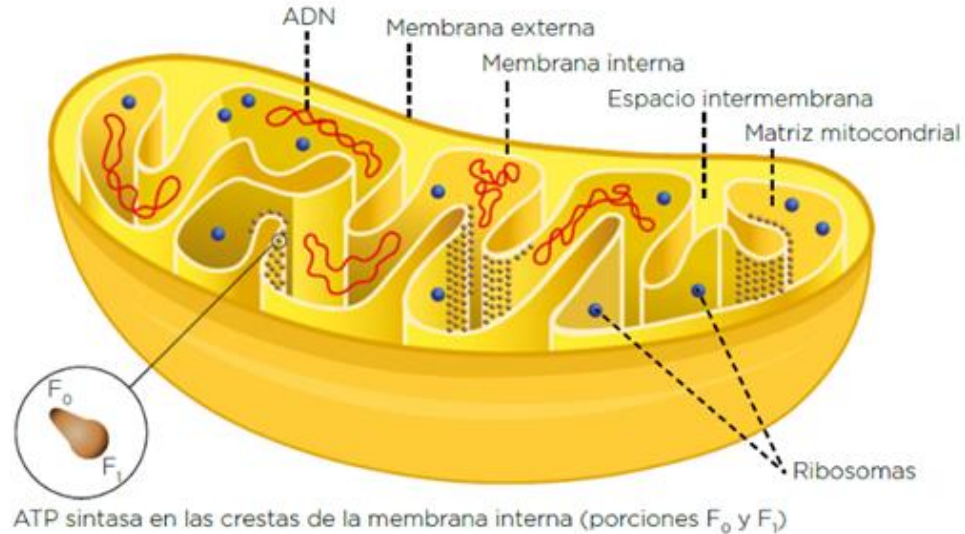
Entre ambas membranas existe un **espacio intermembrana**, de composición muy similar a la del citosol debido a la permeabilidad de la membrana externa.



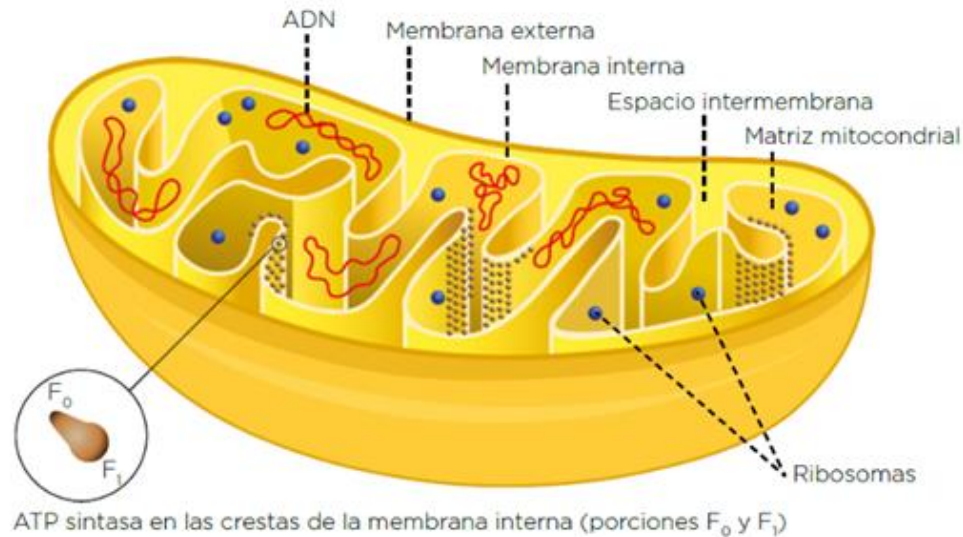
La matriz mitocondrial

Así se denomina al espacio del interior de la mitocondria que queda delimitado por la membrana interna. Tiene los siguientes componentes:

- **Un fluido de composición diferente del citosol** debido a la permeabilidad selectiva de la membrana interna.
- **El ADN mitocondrial.** Es una molécula de ADN circular de doble cadena que se replica de forma independiente al ADN nuclear, y que contiene genes necesarios para el funcionamiento del orgánulo. Otros genes mitocondriales están codificados en el ADN nuclear.



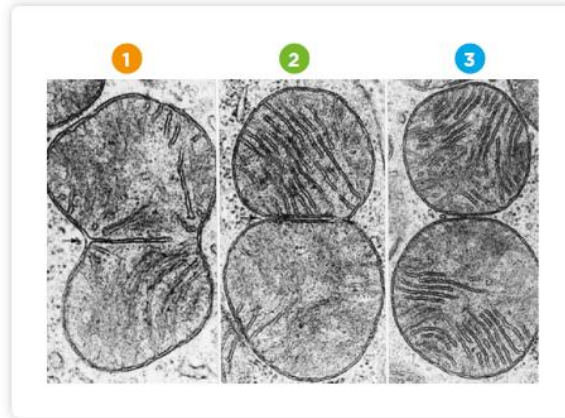
- **Los ribosomas mitocondriales o mitorribosomas.** Se encuentran en la matriz mitocondrial o adheridos a la membrana mitocondrial interna. Tienen características procariotas y son diferentes a los de la célula.
- **Enzimas.** Sobre todo las implicadas en la replicación, la transcripción y la traducción del ADN mitocondrial, y en la catálisis de algunas de las reacciones químicas de la respiración celular, como el ciclo de Krebs o la oxidación de los ácidos grasos.
- **Otras moléculas,** entre las que destacan una elevada concentración de iones calcio y fosfato, ATP y ADP.



5.2

La biogénesis de las mitocondrias

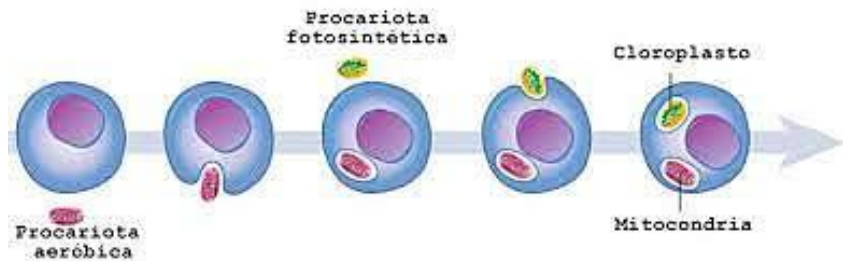
La biogénesis de las mitocondrias, es decir, su formación en las células, se produce por división de otras mitocondrias preexistentes. Al igual que en los procesos de fusión, en la división de las mitocondrias están implicados el retículo endoplasmático y el citoesqueleto.



Secuencia de división de una mitocondria. fotografía de MET.

5.3

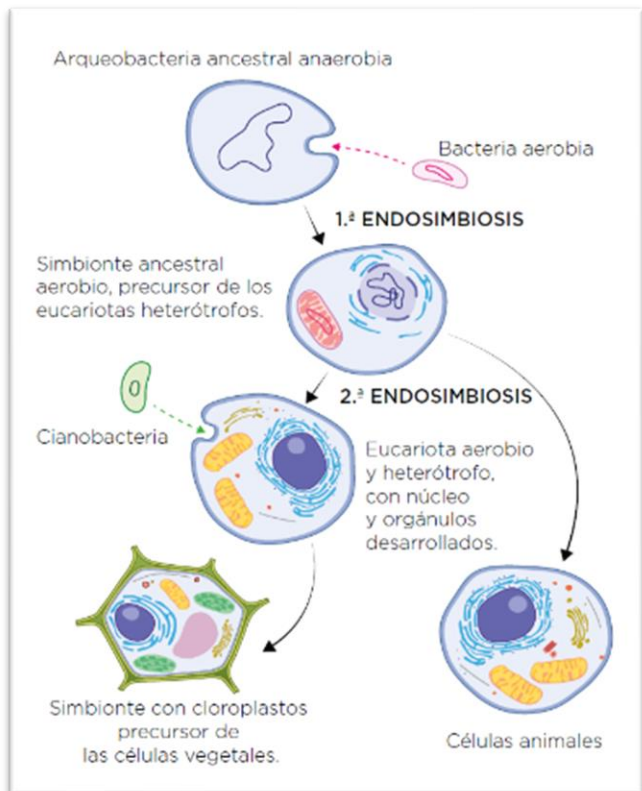
Origen de las mitocondrias



Actualmente, se acepta que las mitocondrias aparecieron en las células hace unos 2000 millones de años, a partir de organismos procariontes que fueron fagocitados por un microorganismo eucariota ancestral y quedaron en su citoplasma estableciendo una relación de simbiosis.

Esta simbiosis pudo surgir como una adaptación a la creciente presencia de oxígeno en la atmósfera primitiva, por la actividad de los procariontes fotosintéticos. Los eucariotas anaerobios ancestrales obtuvieron una ventaja evolutiva al incluir simbiontes procariontes aerobios capaces de utilizar el oxígeno para obtener energía, ya que les permitió obtener energía de la glucosa en presencia de oxígeno, que además es mucha más cantidad que la que se obtiene en condiciones anaerobias.

La presencia en las mitocondrias, tanto de ADN propio como de ribosomas con características procariontes, se considera una prueba de que estos orgánulos pudieron ser, en tiempos remotos, organismos procariontes independientes que se incorporaron a las células eucariotas.



6. Plastos y cloroplastos

Los **plastos** son orgánulos membranosos eucariotas **exclusivos de las células de tipo vegetal** de plantas y algas. Como las mitocondrias, tienen doble membrana, ADN propio y ribosomas de tipo procariota. Desempeñan importantes funciones metabólicas, entre las que se encuentran la **fotosíntesis** y la **síntesis y almacenamiento** de determinadas biomoléculas de gran importancia para la célula

Existen diferentes tipos de plastos, que se clasifican, según su contenido y función, en tres grandes grupos: los **leucoplastos**, los **cromoplastos** y los **cloroplastos**.

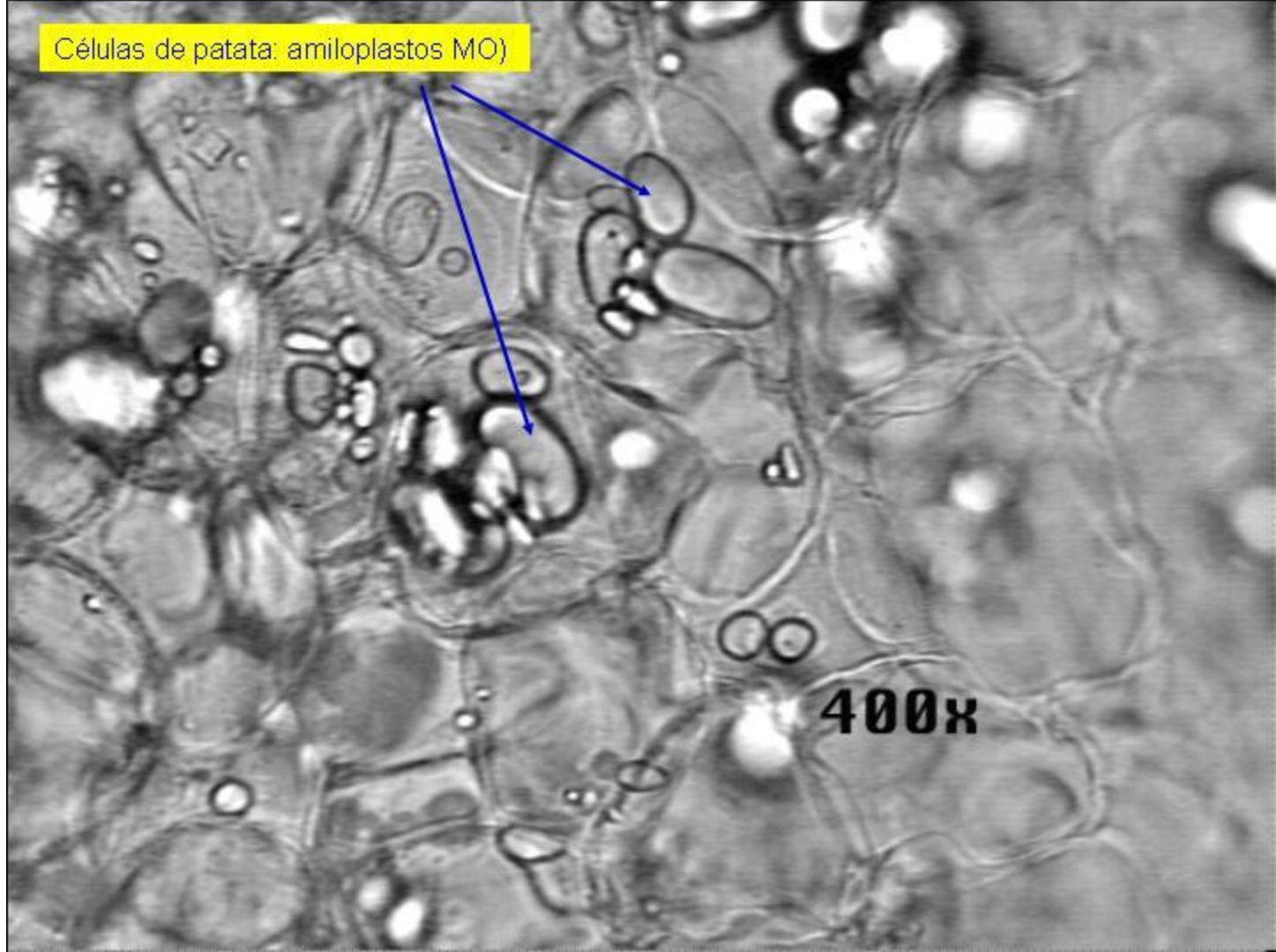
6.1

Los leucoplastos

Los leucoplastos son **plastos incoloros**, que carecen de pigmentos y que se encuentran presentes en las células de partes de la planta que acumulan sustancias de reserva, como los tubérculos, algunos frutos, los cotiledones de las semillas o algunas zonas de la raíz. La función principal de estos plastos es **almacenar sustancias**. Destacan los siguientes:

- Los **amiloplastos**, que almacenan almidón. Algunos de estos plastos que se acumulan en las células de la caliptra de la raíz se pueden desplazar por el citoplasma como respuesta a la gravedad y desencadenar en la célula procesos que contribuyen al crecimiento hacia abajo (gravitropismo) de este órgano de la planta.
- Los **oleoplastos**, que almacenan aceites.
- Los **proteinoplastos**, que almacenan proteínas.

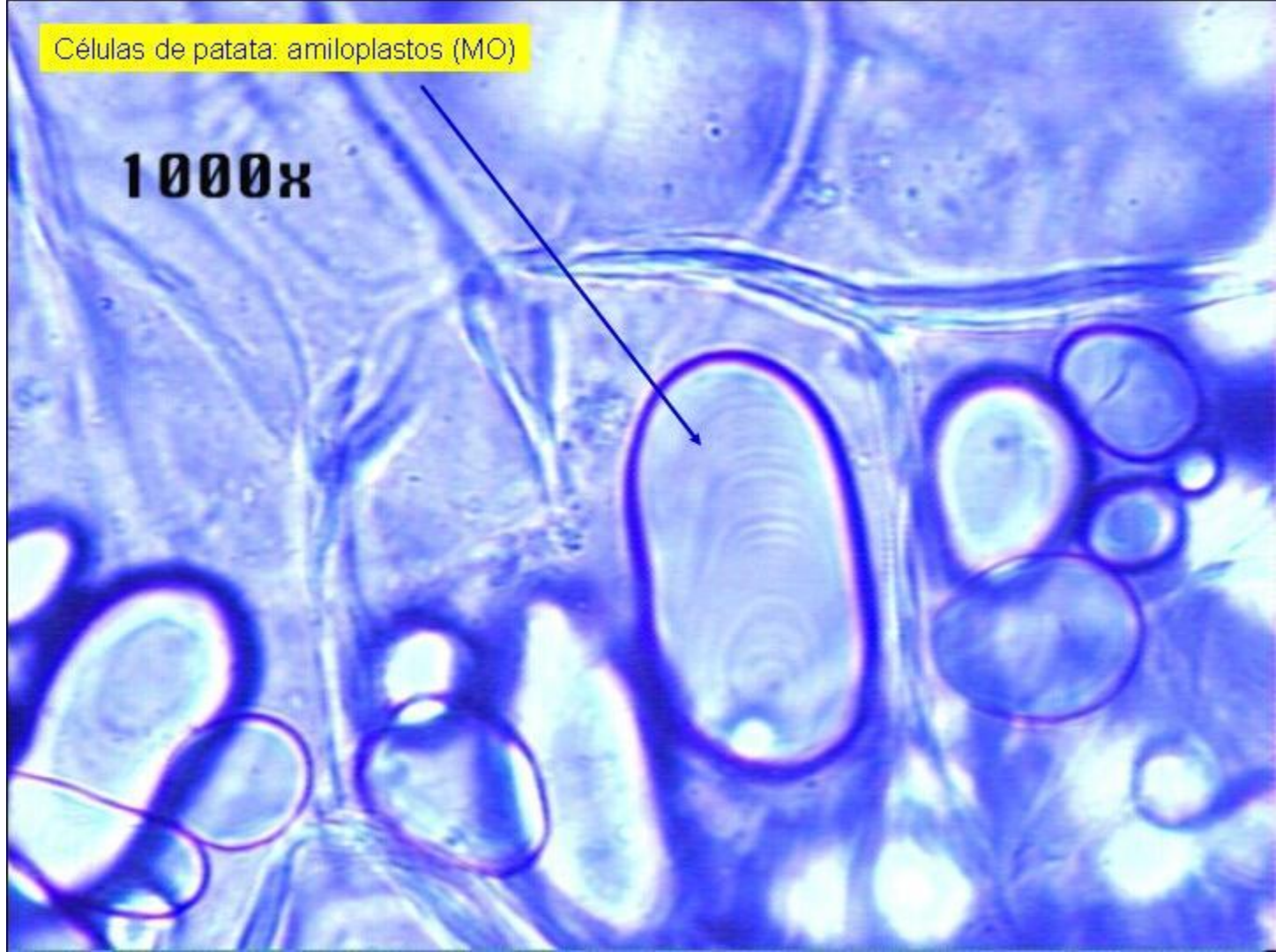
Células de patata: amiloplastos MO)



400x

Células de patata: amiloplastos (MO)

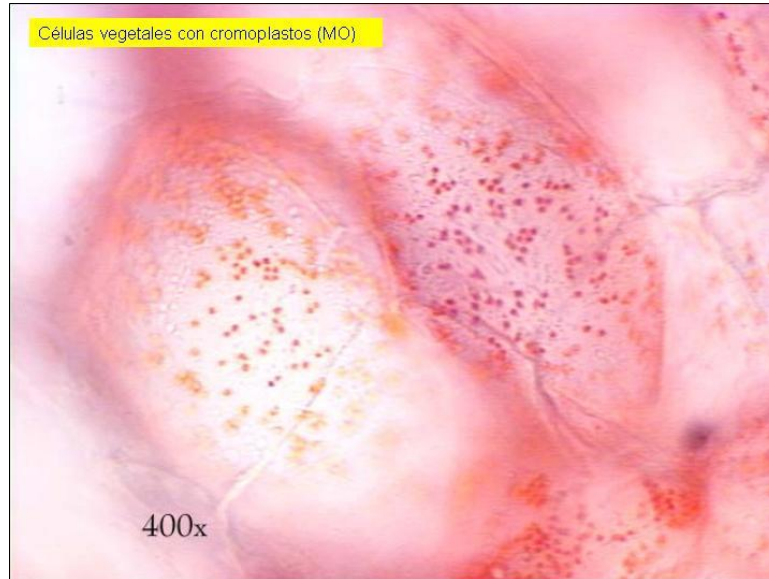
1000x



6.2

Los cromoplastos

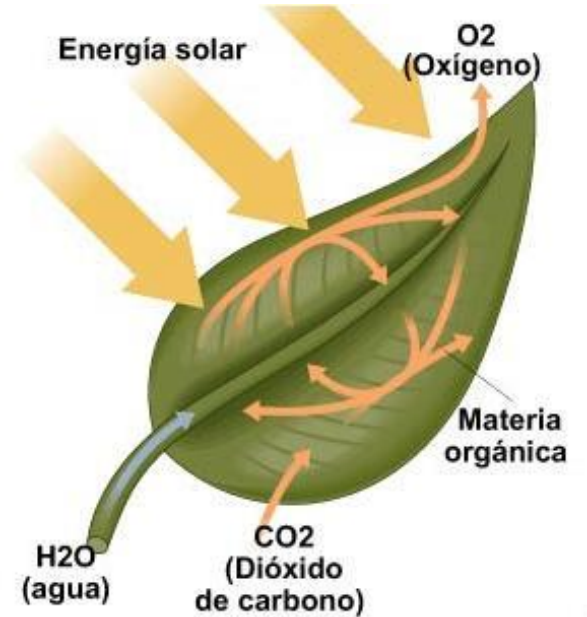
Los cromoplastos son **plastos que almacenan pigmentos** y, por tanto, tienen colores muy visibles. Los pigmentos más frecuentes son los **carotenos**, que pueden ser rojos, naranjas o amarillos y que dan su color a muchas flores, frutos, hojas marchitas, raíces como las zanahorias, talos de algunas algas pluricelulares o células de algas unicelulares.



6.3

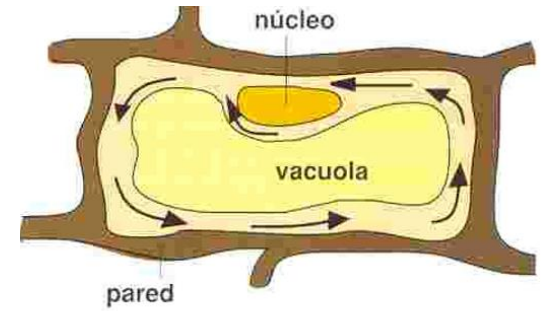
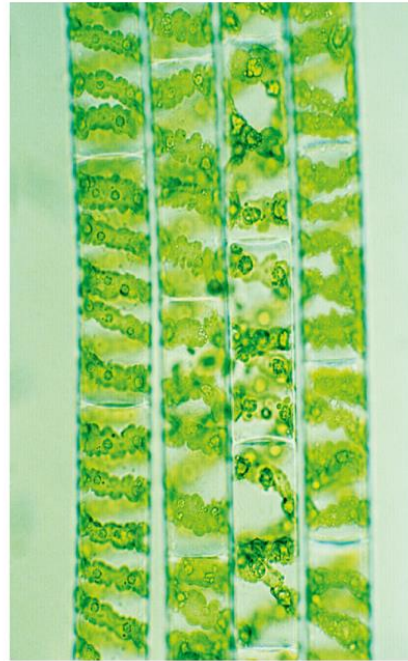
Los cloroplastos

Los cloroplastos son plastos de color verde, debido a su contenido en **clorofila**, que está presente en las células eucariotas fotosintéticas. Su función principal es realizar la **fotosíntesis**, que es el proceso en el que la célula sintetiza moléculas orgánicas de alto contenido energético, a partir de componentes inorgánicos y la energía de la luz solar



Los cloroplastos son orgánulos de forma ovalada o lenticular, con un tamaño de entre 3 y 10 μm de diámetro y entre 1 y 3 μm de grosor, aunque estas dimensiones pueden variar mucho.

Lo mismo ocurre con su número en las células: en las de las plantas suele haber una media de 40 cloroplastos pero en las de algunas algas hay muchos menos y son diferentes. Por ejemplo, el alga unicelular *Spirogyra* tiene un único cloroplasto en forma de hélice, enrollado alrededor del núcleo.



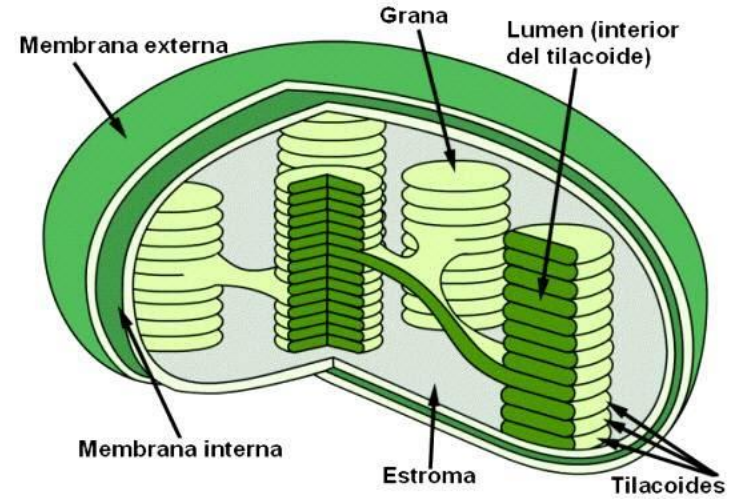
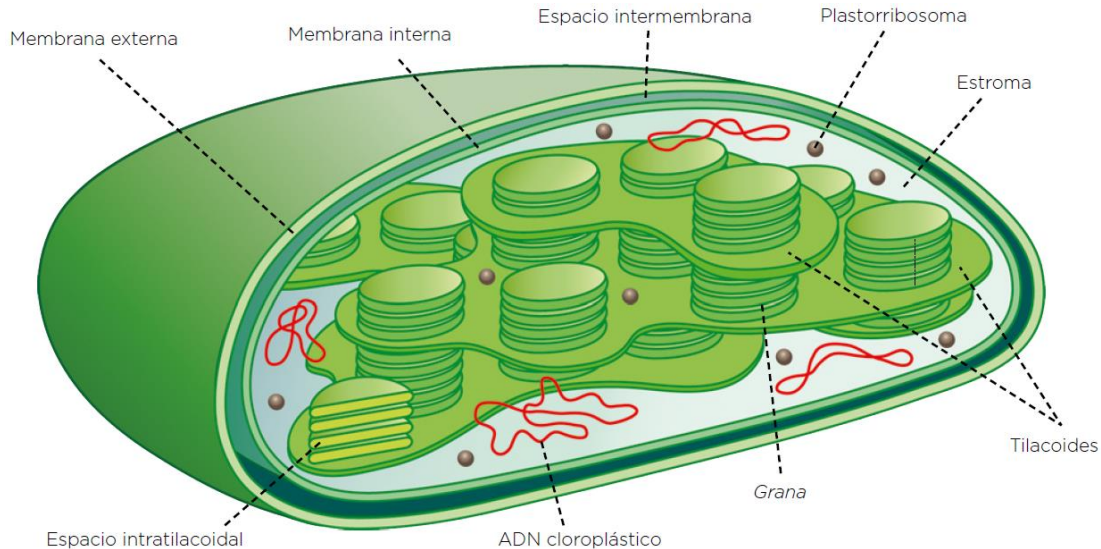
Movimientos de **ciclosis**

Los cloroplastos se mueven dentro de las células vegetales, para adaptarse a las condiciones de luminosidad, ya que tanto un exceso como un defecto de luz puede disminuir la eficiencia de la fotosíntesis. Este movimiento, llamado ciclosis, es lento, aproximadamente de 1 μm por minuto, y está mediado por fotorreceptores presentes en la membrana de estos orgánulos y por el citoesqueleto.

La estructura del cloroplasto

Los cloroplastos tienen una estructura compleja, con los siguientes elementos:

- Una **membrana externa** muy permeable y poco selectiva a la hora de dejar pasar sustancias.
- Un **espacio intermembrana** con un contenido muy parecido al del citosol debido a la gran permeabilidad de la membrana externa.
- Una **membrana interna** con permeabilidad muy selectiva, que regula el tráfico de sustancias al espacio interno que delimita.
- El **estroma**, el espacio delimitado por la membrana interna, que contiene un fluido de composición diferente a la del citosol y los siguientes componentes:

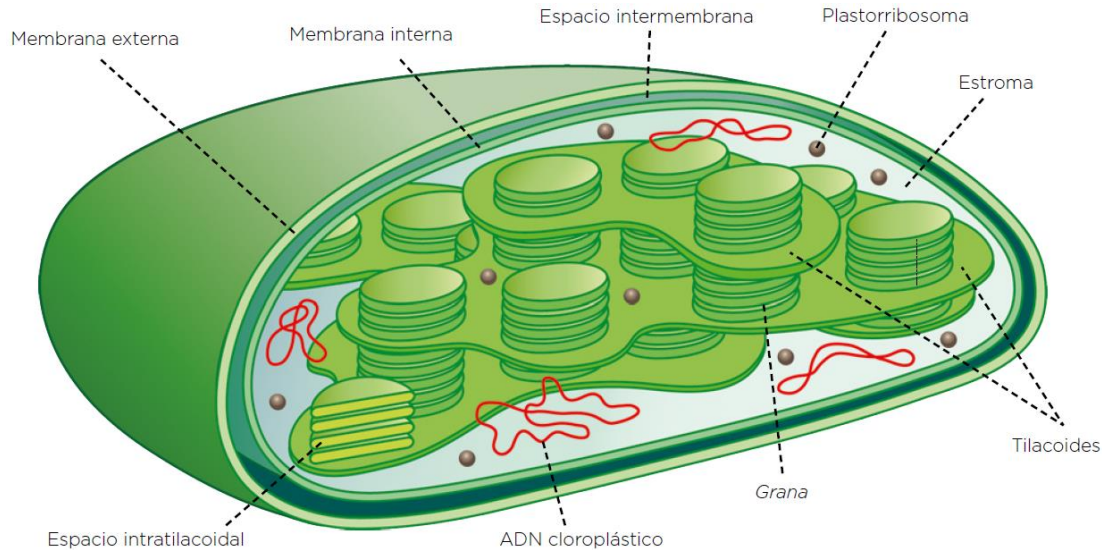


– El **ADN cloroplástico**. Es una doble cadena circular con los genes para la síntesis de los componentes fundamentales del cloroplasto. El resto son sintetizados en el citosol a partir de genes del ADN nuclear.

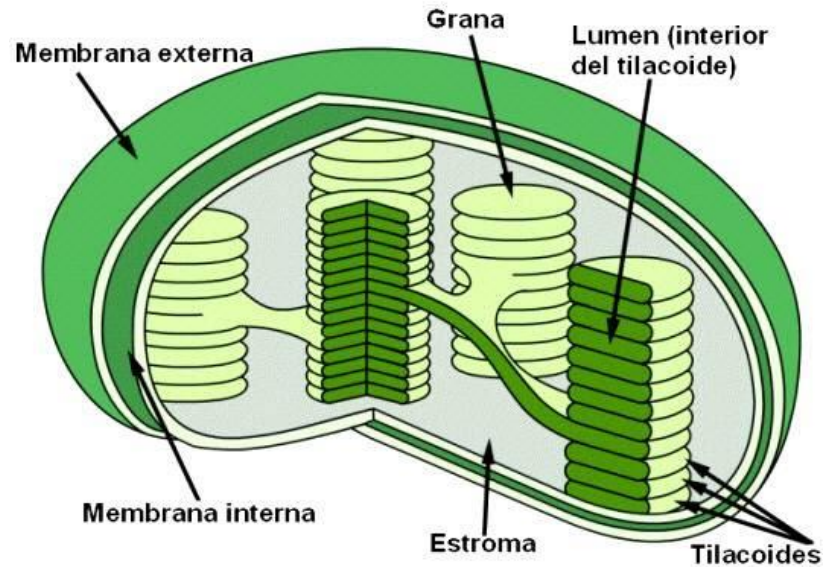
– Los **ribosomas cloroplásticos** o **plastorribosomas**. Son similares a los ribosomas procariotas.

– Inclusiones. Como **gránulos de almidón** y **esferas de lípidos**.

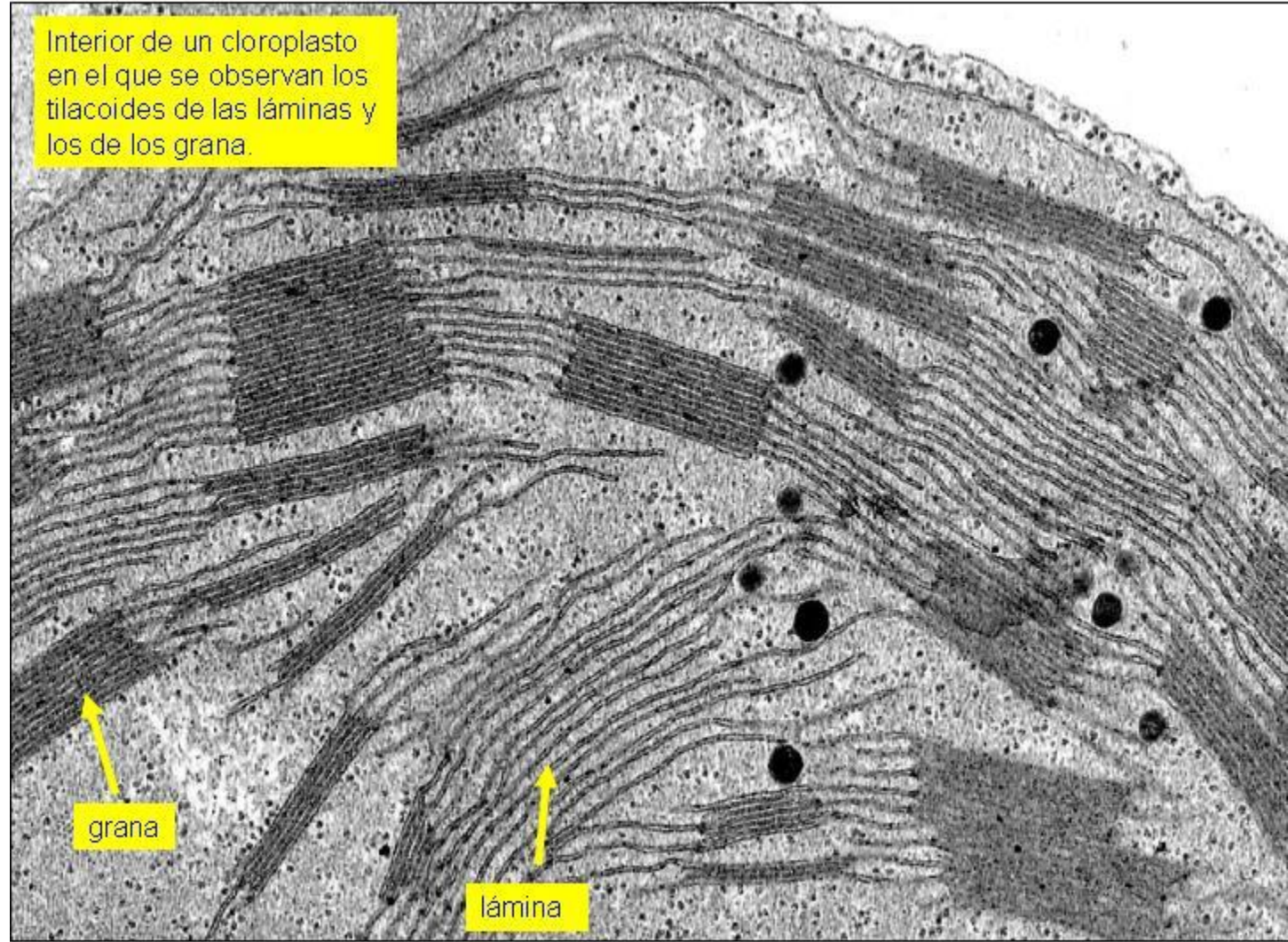
– Enzimas. Destacan las implicadas en la replicación, la transcripción y la traducción del ADN cloroplástico, así como las que intervienen en las reacciones químicas del proceso de la fotosíntesis, como el ciclo de Calvin.



– El **sistema de membranas tilacoidales**. Es una importante red de membranas en la que se encuentran componentes esenciales de la maquinaria fotosintética. Estas membranas forman una serie de sacos aplanados, los **tilacoides**, que se apilan formando estructuras denominadas granum (en plural, grana) y que están conectados entre sí. En la membrana de los tilacoides se encuentran tanto la clorofila como el resto de pigmentos presentes en el cloroplasto, así como las proteínas que forman parte de la cadena de transporte de electrones, que es esencial en la fotosíntesis, y las ATP sintasas, que sintetizan el ATP durante el proceso.



Interior de un cloroplasto en el que se observan los tilacoides de las láminas y los de los grana.



grana

lámina

La biogénesis de los plastos

Todos los plastos se originan en la célula por la división y la diferenciación de plastos preexistentes. Este proceso es muy variable, pues los plastos pueden cambiar de unos tipos a otros dependiendo de las necesidades de la célula.

El proceso biogénico se puede decir que comienza en las células meristemáticas en división activa, en las que se generan **proplastidios** poco diferenciados, con pocas membranas internas y sin pigmentos ni enzimas necesarias para la fotosíntesis. Esos proplastidios experimentan un proceso de diferenciación que los transforma en los distintos tipos de plastos según la exposición a la luz en los tejidos de la planta en los que se encuentren.

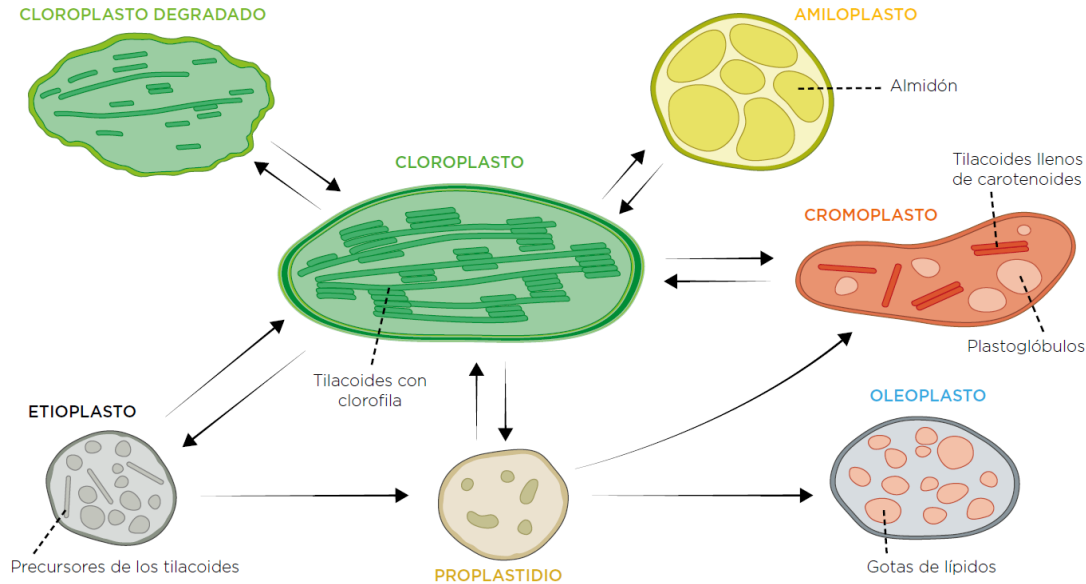
- **En tejidos que no reciben luz**, los proplastidios originan **etioplastos**. Estos contienen una estructura tubular de membranas, el **cuerpo prolamelar**, y un pigmento amarillo-verdoso, precursor de la clorofila, llamado **protoclorofila**.
- **En tejidos que reciben luz**, los proplastidios forman **cloroplastos**. Pero, además, si los etioplastos se exponen a la luz (por ejemplo, cuando los brotes de una planta salen de la tierra), también se transforman en **cloroplastos**. El cuerpo prolamelar forma los tilacoides y la protoclorofila forma clorofila.
- **En partes de la planta en las que se necesita almacenar almidón**, los proplastidios se transforman en amiloplastos.

- **Todos estos procesos son reversibles** si las condiciones cambian. Así:

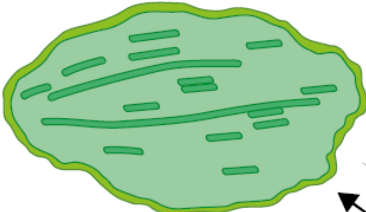
- Los amiloplastos se transforman en cloroplastos si reciben luz, como cuando las raíces de una planta quedan fuera del suelo.

- Los cloroplastos pueden transformarse de nuevo en etioplastos si se dan períodos largos de oscuridad.

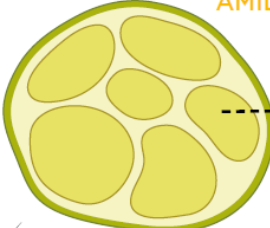
- Si los cloroplastos almacenan mucho almidón, se transforman en amiloplastos, y si almacenan pigmentos, se transforman en cromoplastos.



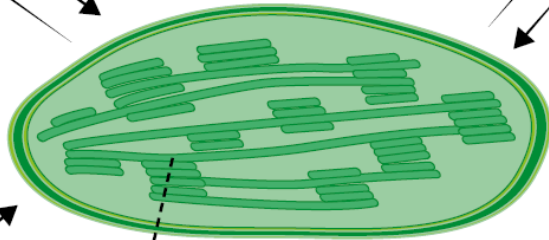
CLOROPLASTO DEGRADADO



AMILOPLASTO

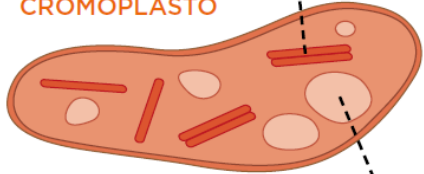


CLOROPLASTO



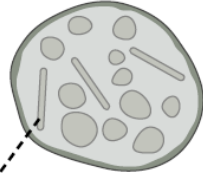
Tilacoides llenos de carotenoides

CROMOPLASTO



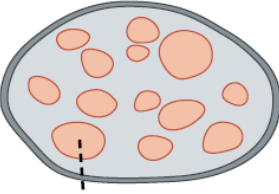
Plastoglóbulos

ETIOPLASTO



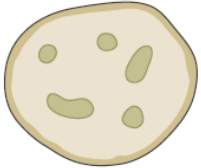
Tilacoides con clorofila

OLEOPLASTO

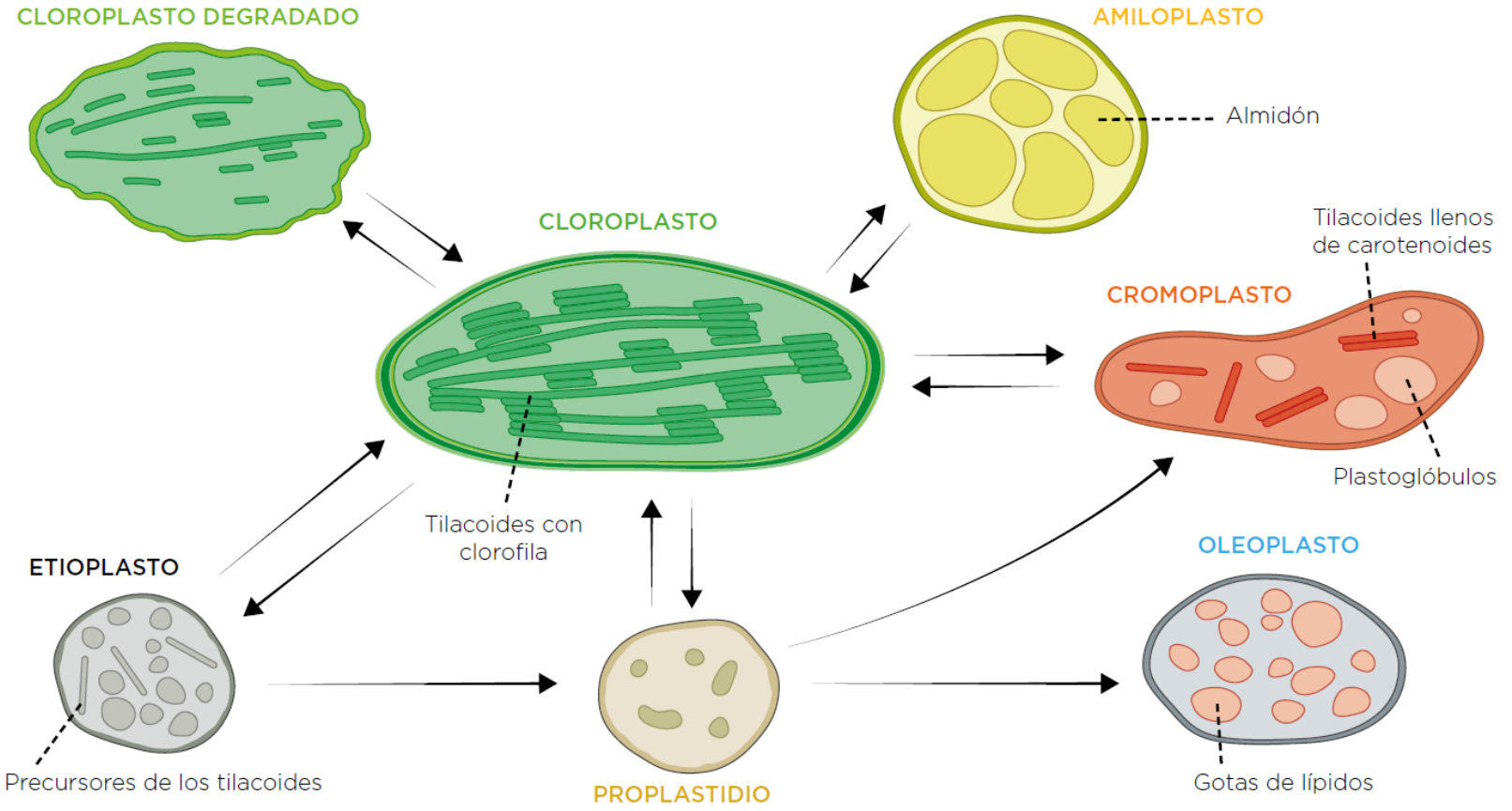


Gotas de lípidos

PROPLASTIDIO



Precursores de los tilacoides

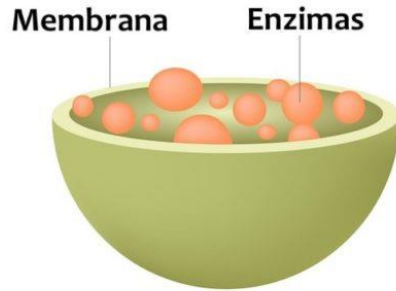


7. Otros orgánulos membranosos

Además de la membrana plasmática, el retículo endoplasmático y el aparato de Golgi, existen otros orgánulos formados por una envoltura de membrana que contiene sustancias: son los **lisosomas**, los **peroxisomas** y las **vacuolas**.

7.1

Los lisosomas



Los **lisosomas** son vesículas membranosas globulares y llenas de sustancias, que se originan a partir del aparato de Golgi, y constituyen el «sistema digestivo» de la célula

Estructura y composición de los lisosomas

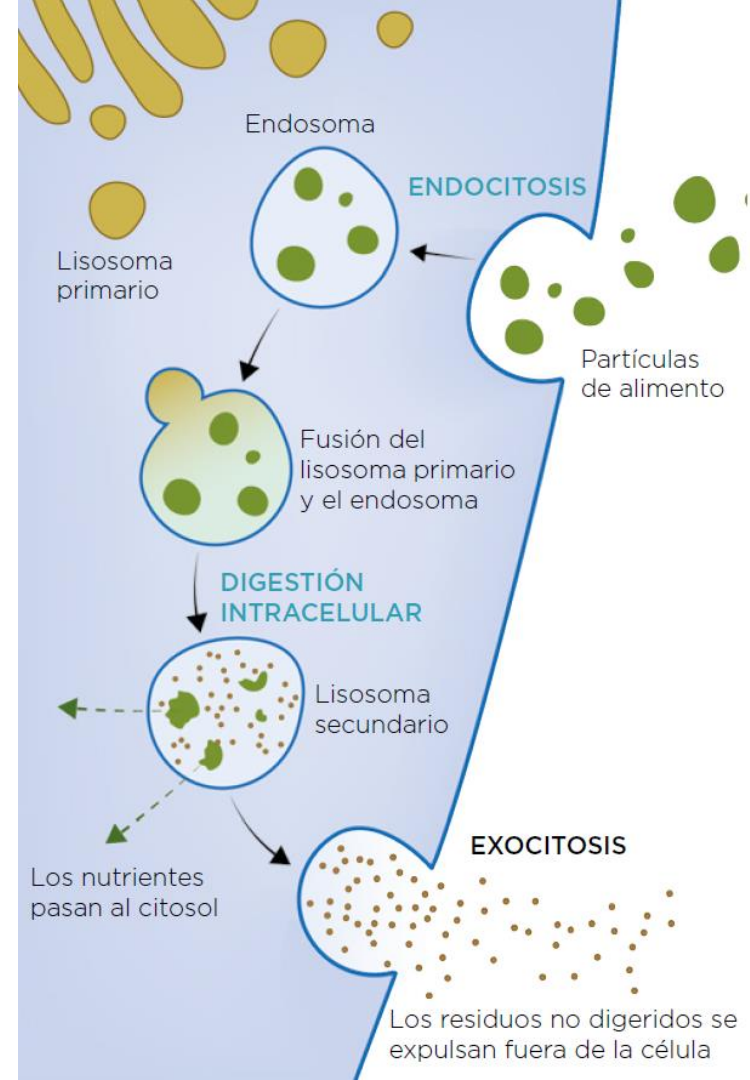
La estructura de los lisosomas no varía mucho de unas células a otras, pero sí las sustancias que contienen, que son enzimas que catalizan la hidrólisis o degradación de las macromoléculas, aunque pueden variar mucho de un tipo celular a otro o incluso dentro de una misma célula.

Debido a que las enzimas hidrolíticas que contienen los lisosomas podrían digerir los componentes celulares, estos orgánulos los mantienen encerradas en su membrana. Además, estas enzimas solo son activas en las condiciones ácidas del interior del lisosoma, cuyo pH es de cerca de 5, mientras que el citoplasma tiene un pH próximo a 7.

Las funciones de los lisosomas

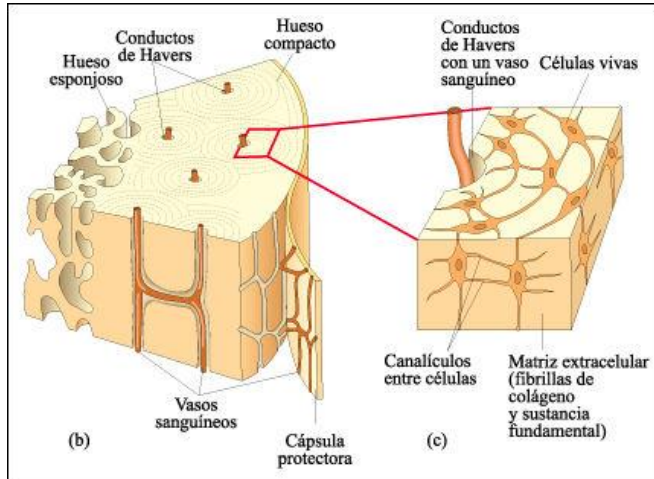
La principal función de los lisosomas es llevar a cabo la digestión de sustancias tanto en el interior de la célula (digestión intracelular) como en su exterior (digestión extracelular).

- **La digestión intracelular.** Para llevarla a cabo, los lisosomas recién producidos en el aparato de Golgi (**lisosomas primarios**) pueden hacer dos cosas:
 - Pueden fusionarse con las vesículas que la célula genera por fagocitosis o pinocitosis, para formar un **lisosoma secundario**, donde las enzimas hidrolíticas digieren los materiales incluidos por la célula. Tras esa digestión, las moléculas aprovechables se transportan al citoplasma, mientras que los residuos no digeribles son expulsados al exterior de la célula al fusionarse el lisosoma secundario con la membrana celular. Este mecanismo permite a la célula obtener nutrientes o eliminar agentes extraños.
 - Pueden verter sus enzimas y digerir componentes de la propia célula para su renovación o para recuperar nutrientes en condiciones desfavorables. Asimismo, los lisosomas primarios pueden participar en la muerte celular liberando sus enzimas en el citoplasma para desintegrar sus componentes.



- **La digestión extracelular.** En algunas células, como las de las glándulas digestivas de los animales, los lisosomas vierten su contenido al exterior celular para digerir moléculas que se encuentran en ese medio externo.

Este proceso es importante en las células del hueso y el cartílago, que digieren la matriz extracelular del tejido, para su remodelación, y también en los hongos, para digerir sustancias del medio y después incorporarlas.



7.2

Los peroxisomas

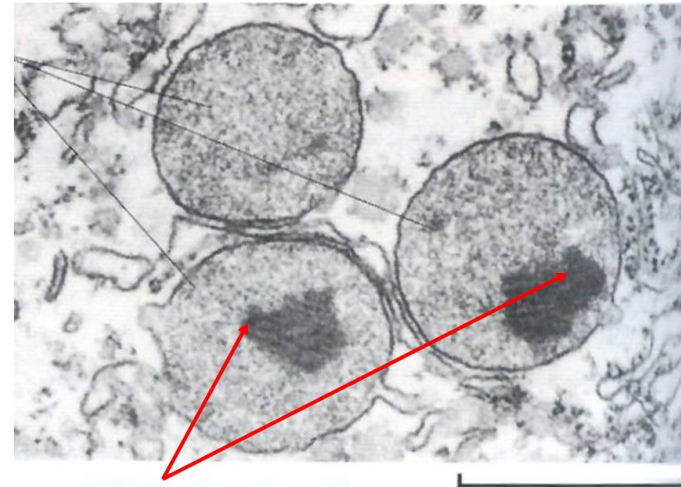
Los **peroxisomas** son pequeñas vesículas que contienen enzimas oxidativas. Su función es sobre todo metabólica.

La estructura de los peroxisomas

Los peroxisomas están presentes en casi todas las células eucariotas, aunque son más abundantes en las células que sintetizan, almacenan o descomponen lípidos.

Se forman a partir de la membrana del retículo endoplasmático y suelen localizarse junto a él. También pueden formarse por crecimiento y división de peroxisomas preexistentes.

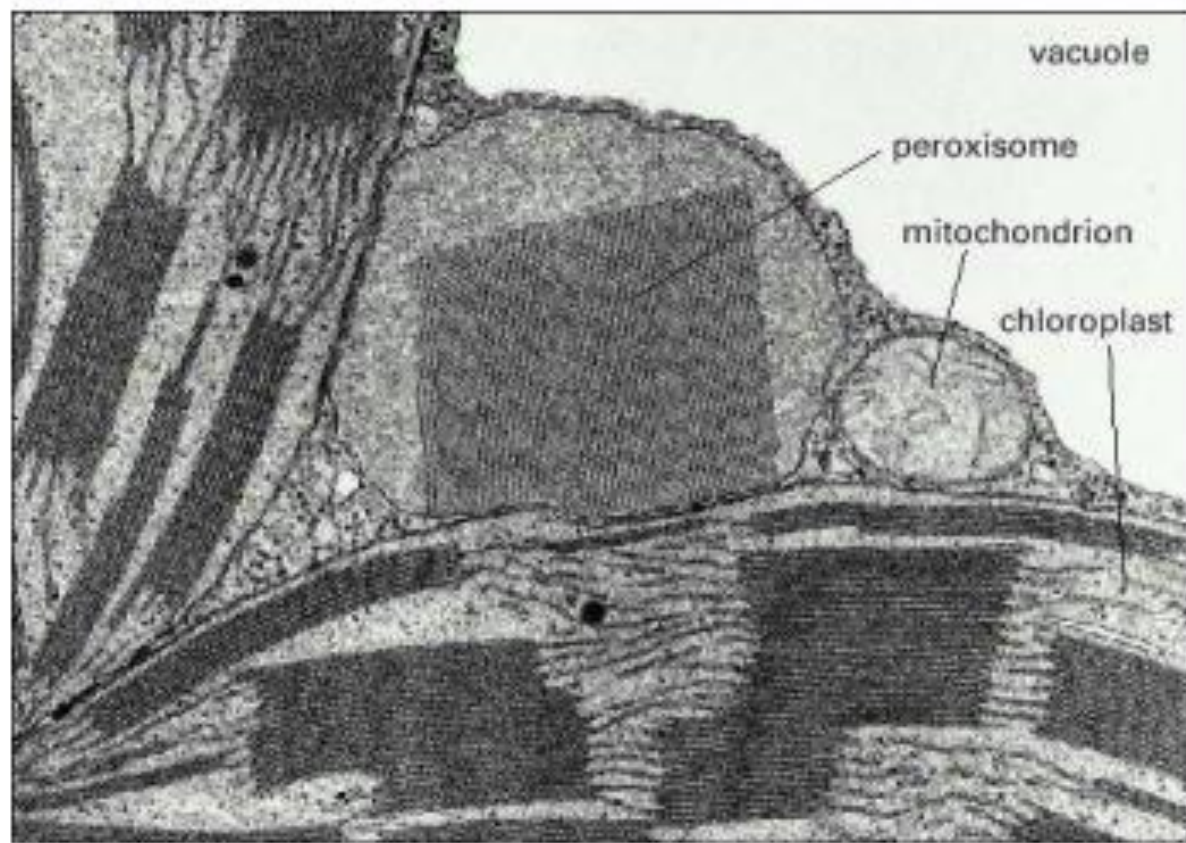
Contienen enzimas como la **peroxidasa** y la **catalasa**, que son sintetizadas en ribosomas libres en el citoplasma celular y posteriormente transportadas al interior de los peroxisomas.



Cristales de enzima oxidasa

0,5 μm

*Los peroxisomas poseen un contenido finamente granular, que a veces se condensa en la zona central formando un **núcleo cristalino**. Estas formaciones cristalinas aparecen por la acumulación de elevadas concentraciones de algunas enzimas, como la catalasa y la urato oxidasa, y le confieren una apariencia característica al microscopio electrónico.*



(A)

1 μm

Las funciones de los peroxisomas

Los peroxisomas llevan a cabo funciones metabólicas en cooperación con otros orgánulos. Las principales son:

- **La oxidación de moléculas y la protección de la célula frente a peróxidos y moléculas oxidativas perjudiciales.**

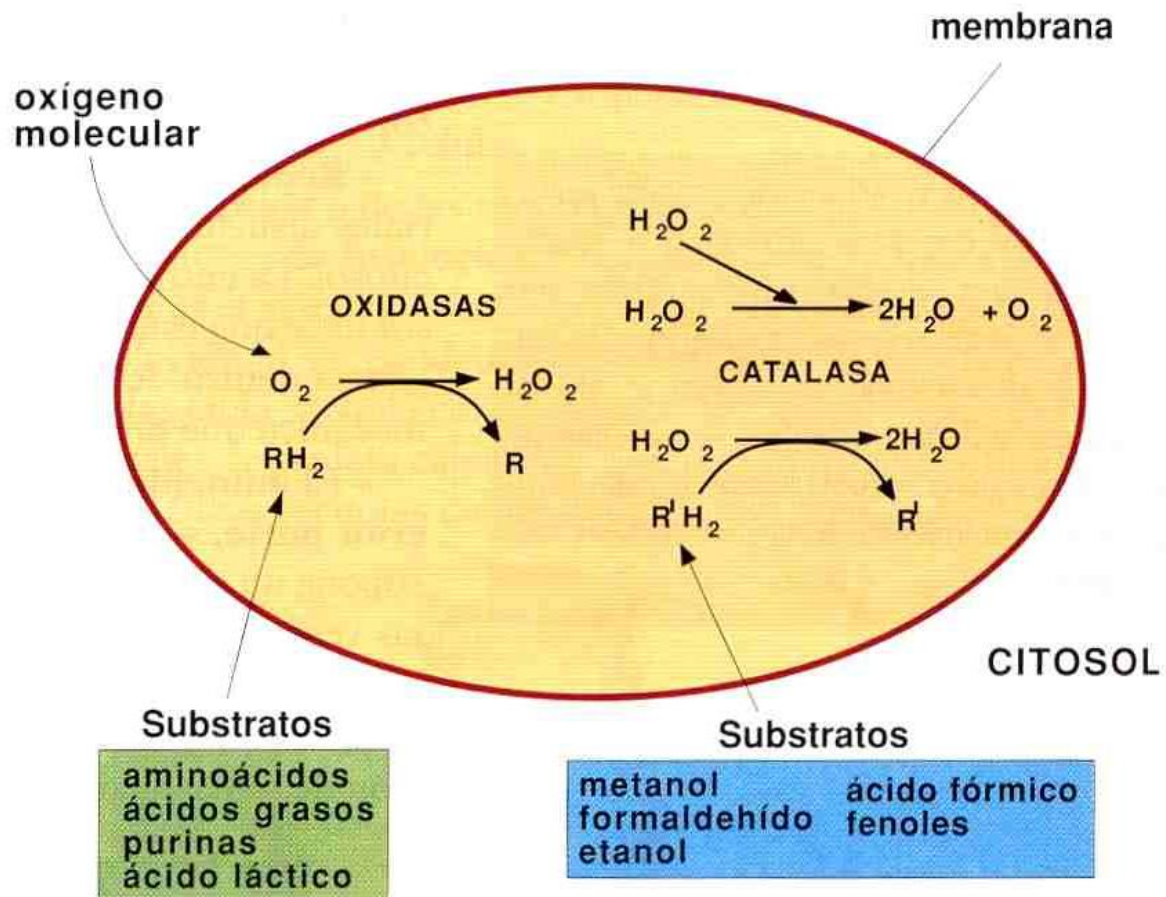
En los peroxisomas, las moléculas orgánicas (RH_2) se oxidan según la reacción siguiente:



Como producto, en el peroxisoma se forma peróxido de hidrógeno H_2O_2 (agua oxigenada), que es tóxico para la célula. Pero gracias a la catalasa de los peroxisomas:



Así desaparece el peróxido de hidrógeno en el mismo orgánulo en el que se ha producido, aislado del citoplasma.



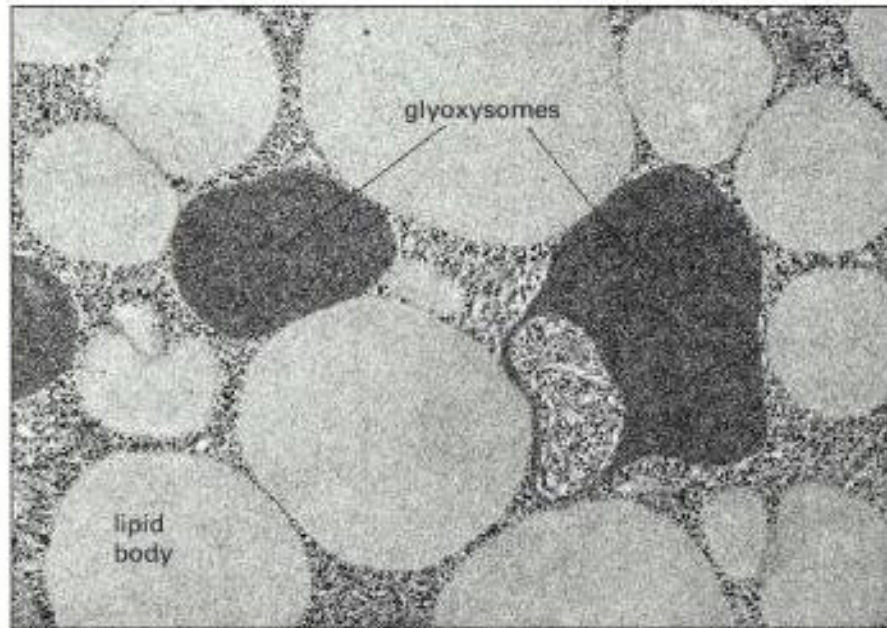
- **Intervienen en la síntesis de determinadas sustancias**, como colesterol, hormonas, ácidos biliares o antibióticos.
- **Intervienen en la β -oxidación (degradación) de los ácidos grasos**. En las plantas y en los hongos, esta ruta metabólica, que permite obtener energía, se lleva a cabo exclusivamente en los peroxisomas, mientras que en las células animales también se realiza en las mitocondrias.
- **La degradación de algunas sustancias**, aminoácidos, purinas o, en el caso de los hongos, el metanol.
- **En los animales, intervienen en la producción de bioluminiscencia** y participan en **la defensa frente a los virus**.

Las **luciferinas** son compuestos que se utilizan para la obtención de luz en organismos bioluminiscentes. Mediante la actividad catalítica de la enzima luciferasa correspondiente, reaccionan con oxígeno (oxidación). Por el cambio, la mayoría de los grupos funcionales eliminados de la luciferina liberan energía en forma de luz. Tanto las luciferinas como las luciferasas son taxón específica, es decir características de cada especie.



Un lampírido del grupo *Lampyrus noctiluca*. Gracias a una reacción bioquímica con luciferinas específicas de la especie obtiene luz.

- **En las plantas**, unos peroxisomas especiales llamados **glioxisomas** transforman en glúcidos los lípidos almacenados en las semillas, para que el embrión pueda utilizarlos en la germinación. Cuando salen las hojas de la nueva planta y comienza la fotosíntesis, los glioxisomas se transforman en peroxisomas normales y participan en la fotorrespiración.



(B)

1 μm

7.3

Las vacuolas

Las **vacuolas** son orgánulos celulares membranosos que se encuentran en las células vegetales, en las de los hongos y en algunos protozoos, que forman cisternas de aspecto globular y tamaño variable destinadas a almacenar agua y otras sustancias

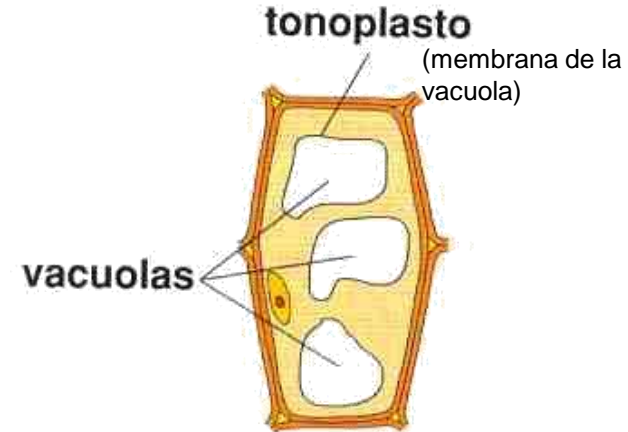
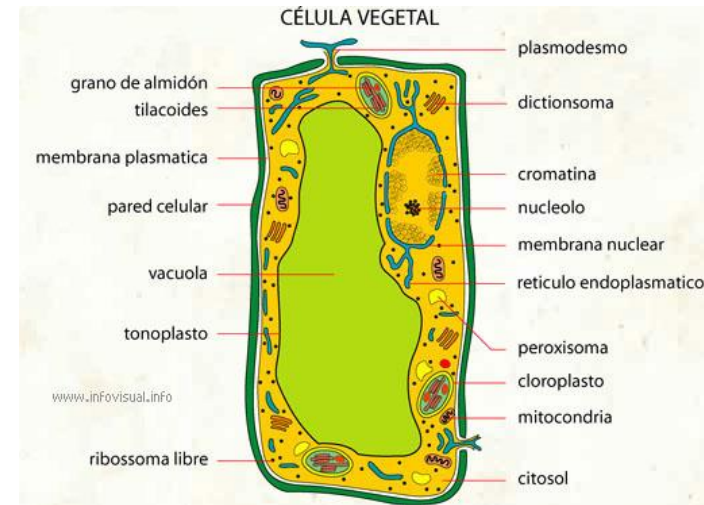
La estructura de las vacuolas

Las vacuolas se forman a partir de diferentes tipos de orgánulos membranosos, sobre todo del RE y del aparato de Golgi, o a partir de la membrana plasmática, tras un proceso de endocitosis.

Las vacuolas de las células vegetales suelen ser de gran tamaño y con frecuencia desplazan el núcleo y otros orgánulos del centro de la célula.

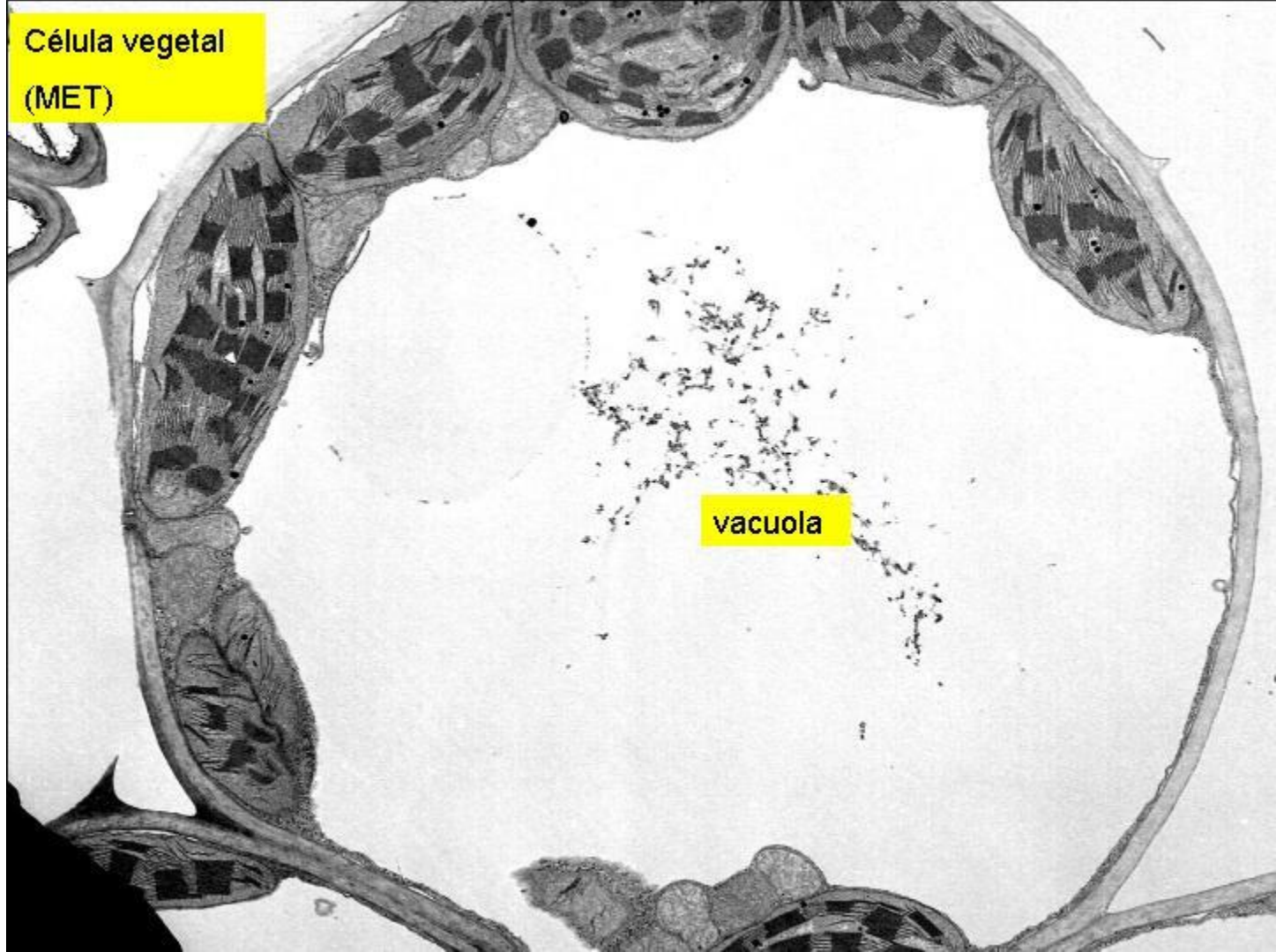
El contenido de estos orgánulos es una solución acuosa en la que hay sales, azúcares y proteínas. Su membrana es muy permeable al agua y, de hecho, estos orgánulos pueden llegar a variar mucho su tamaño debido a la entrada o la salida de agua que se produce en función de las necesidades de la célula.

Las vacuolas de las células animales suelen ser pequeñas, y actualmente se denominan **vesículas**.



Célula vegetal
(MET)

vacuola

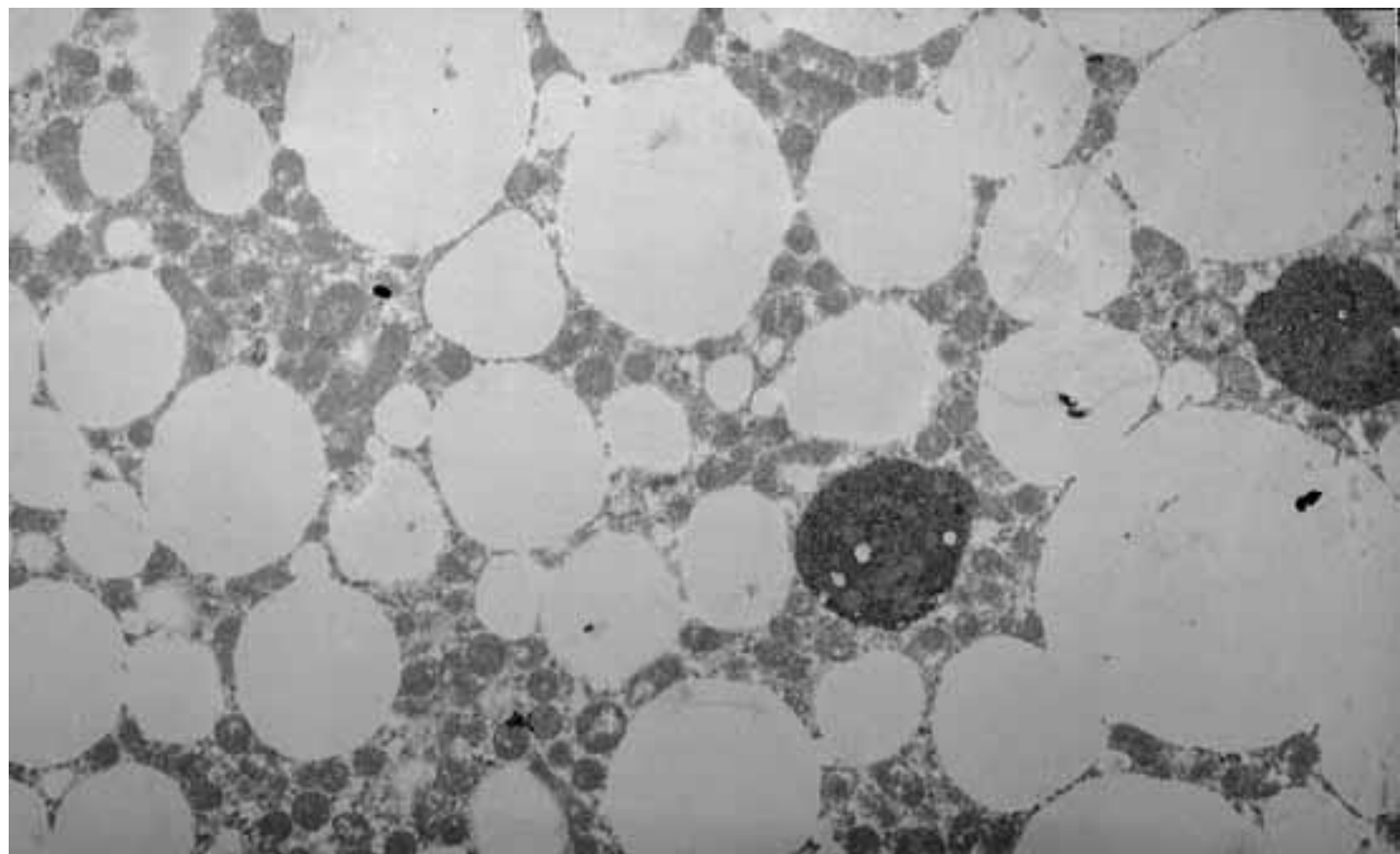


Las funciones de las vacuolas

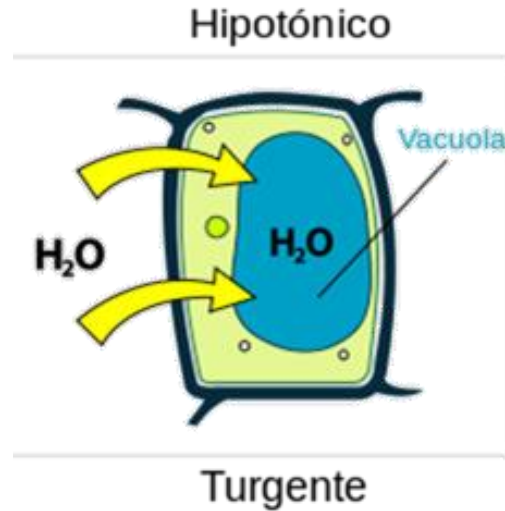
Las funciones de las vacuolas en la célula pueden resumirse en las siguientes:

- **Imacenan sustancias.** Aunque la sustancia más abundante en las vacuolas es el agua, también contienen:
 - Sustancias de reserva, como sales minerales, ácidos grasos, lípidos o proteínas, tanto solubles como precipitadas.
 - Pigmentos, sustancias tóxicas y productos de desecho, que así quedan aislados del citoplasma.





- **Intervienen en la digestión celular en las células vegetales y las levaduras**, que carecen de lisosomas. Por esa razón, estas vacuolas funcionan como lisosomas y contienen en su interior enzimas hidrolíticas.
- **Mantienen la turgencia celular**, al regular la presión osmótica. Las vacuolas, debido a la gran concentración de sustancias que almacenan, tienen una elevada presión osmótica interna. Para equilibrar esta presión, el agua tiende a penetrar en ellas por ósmosis, manteniendo así la célula turgente.



Células turgentes



- **Eliminan el exceso de agua citoplasmática en las células de los protozoos dulceacuícolas**, como el paramecio, cuyo citoplasma es hipertónico con respecto al medio externo y el agua tiende a entrar en ellos. Estas vacuolas especiales reciben el nombre de vacuolas pulsátiles y expulsan el exceso de agua al exterior mediante un mecanismo de transporte activo.

