

Fig. 21.1. Imagen de una célula eucariote vista por medio del microscopio electrónico. Obsérvese la presencia en el interior celular de numerosas estructuras de aspecto membranoso.
(Tomado de Principes de Biochimie. AL. Lehninger, 1985).

Estructura general de las endomembranas

Si bien la composición exacta de cada una de las membranas que integran los organelos membranosos intracelulares difiere de uno a otro, todos ellos presentan una estructura general común que responde al modelo de mosaico fluido. Esto significa que las membranas intracelulares presentan una doble capa de lípidos donde se encuentran diferentes proteínas; estos constituyentes se mantienen unidos mediante interacciones débiles. Las diferencias de composición se refieren al tipo y proporción de los diferentes lípidos de la bicapa y a las proteínas que están asociadas.

Los organelos membranosos internos de la célula se distinguen además por la forma de organizarse en el espacio intracelular.

Algunos organelos membranosos, como las mitocondrias, presentan en su estructura una doble membrana pero la mayoría posee una sola. Todas estas diferencias de los organelos membranosos se relacionan con la función que desempeñan en el metabolismo celular.

Funciones generales de los organelos membranosos

Cada organelo membranoso realiza funciones propias, que en conjunto posibilitan funciones como:

1. **Compartimentación.** El sistema de endomembranas divide el espacio celular en compartimientos, a su vez mantiene separadas diferentes sustancias que participan en el metabolismo, como las enzimas, los sustratos y los cofactores; esto hace que cada organelo membranoso constituya un reducto metabólico casi independiente del resto de la célula, lo que posibilita que en una célula puedan ocurrir, de manera

- simultánea, procesos metabólicos incompatibles de producirse en un mismo compartimiento.
2. Establecimiento de gradientes de concentración. El carácter semipermeable de las membranas biológicas posibilita que a través de ellas se establezcan gradientes de concentración de diferentes sustancias, estos gradientes de concentración representan determinada energía potencial que puede manifestarse durante varias funciones celulares.
 3. Disponibilidad de áreas de superficie. Muchas funciones celulares sólo pueden realizarse en las membranas o a través de ellas. Los organelos membranosos proveen extensas superficies donde se producen diferentes reacciones metabólicas, y a través de estas áreas se lleva a cabo el intercambio de sustancia entre compartimientos.
 4. Incremento de las velocidades de los procesos metabólicos. En relación con los 2 aspectos anteriores se encuentra la función general de las endomembranas de acelerar la velocidad con que pueden ocurrir, en el interior de las células, determinados procesos dependientes de la difusión de sustancias. La compartimentación reduce los espacios intracelulares, donde los sustratos deben difundir para interactuar con las enzimas que los transforman; por otra parte, muchos sustratos difunden en las 2 dimensiones determinadas por las membranas, lo cual incrementa de manera extraordinaria la velocidad para tener acceso a los sitios activos de enzimas localizadas en la propia membrana.
 5. Generación de nuevas membranas. Hasta donde se conoce, las membranas biológicas sólo se forman por crecimiento de membranas preexistentes. El sistema de endomembranas provee un soporte que posibilita el crecimiento de las propias membranas, lo cual resulta imprescindible para el crecimiento y la multiplicación celulares.

Relaciones entre los organelos membranosos

La diferenciación de los organelos membranosos y su delimitación de compartimentos celulares separados, no implican que los organelos son totalmente independientes. Los organelos membranosos establecen importantes relaciones estructurales y funcionales entre sí; éstas son un área de intensa investigación en la actualidad.

Retículo endoplasmático

El retículo endoplasmático es el organelo membranoso más abundante en la mayoría de las células eucariotas, gran parte del interior celular se encuentra ocupado por el conjunto de membranas que componen este organelo.

En las secciones celulares preparadas para obtener imágenes de microscopía electrónica, el retículo endoplasmático aparece como un conjunto de espacios muy aplanados rodeados por una membrana; se considera que este organelo es un enorme saco membranoso único, muy replegado y comprimido, conectado también por una serie de finos tubos (fig. 21.2).

El espacio encerrado dentro del retículo endoplasmático constituye un compartimento intracelular independiente y suele denominarse *lumen* o *espacio cisternal*. La separación entre las membranas del retículo endoplasmático es de 20 a 30 nm, éste también presenta continuidad con la membrana nuclear externa y en él se distinguen 2 porciones diferentes, tanto desde los puntos de vista estructural como funcional (fig. 21.3).

El *retículo endoplasmático rugoso* se caracteriza por presentar gran cantidad de ribosomas unidos a la cara externa de sus membranas, que le da el aspecto que origina

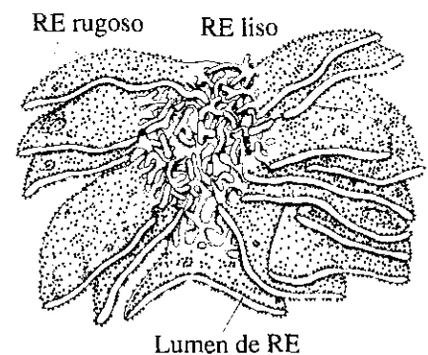


Fig. 21.2. Esquema del retículo endoplasmático. Nótese que se distinguen porciones con aspecto de sacos aplanados, mientras en otras zonas existen tubos membranosos finos que interconectan los anteriores. (Tomado de Molecular Biology of the cell. B. Alberts et al., 1983).

RE rugoso

RE liso

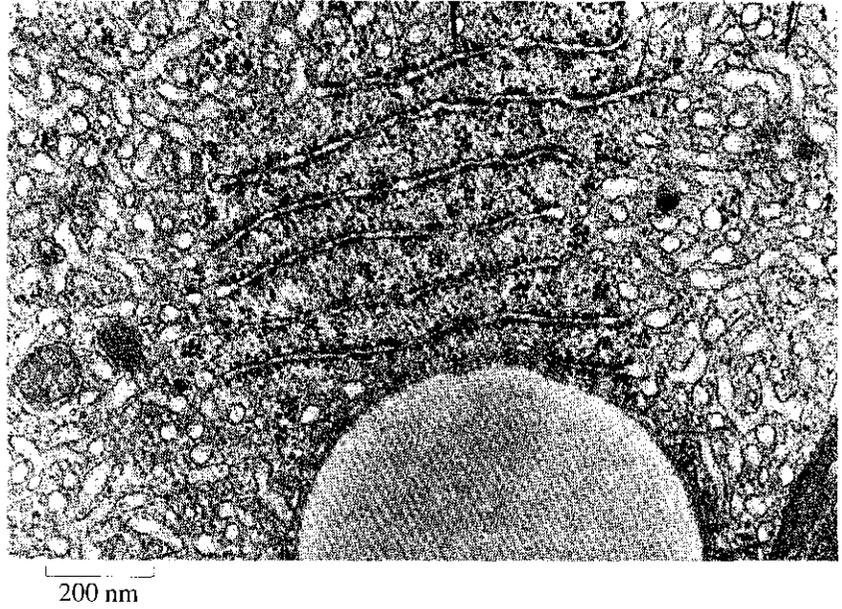


Fig. 21.3. Imagen al microscopio electrónico de una sección de célula, donde se observan porciones del retículo endoplasmático: retículo endoplasmático liso (RE liso) y retículo endoplasmático rugoso (RE rugoso). Puede apreciarse el aspecto diferente de ambas porciones del retículo. (Tomado de Molecular Biology of the cell. B. Alberts et al., 1983).

su denominación; su organización es en forma de sacos aplanados y apilados llamados cisternas (fig. 21.4).

El retículo endoplasmático rugoso está presente en todas las células nucleadas, pero es mucho más abundante en células secretoras que sintetizan proteínas las que luego son exportadas al exterior de la célula.

El *retículo endoplasmático liso* es continuación del rugoso y representa porciones del retículo endoplasmático desprovistas de ribosomas; se organiza en forma de finos tubos interconectados con las cisternas del retículo endoplasmático rugoso; además es muy abundante en las células que sintetizan lípidos de forma activa, aunque en general representa sólo una pequeña fracción del retículo endoplasmático (Fig. 21.3).

RE rugoso

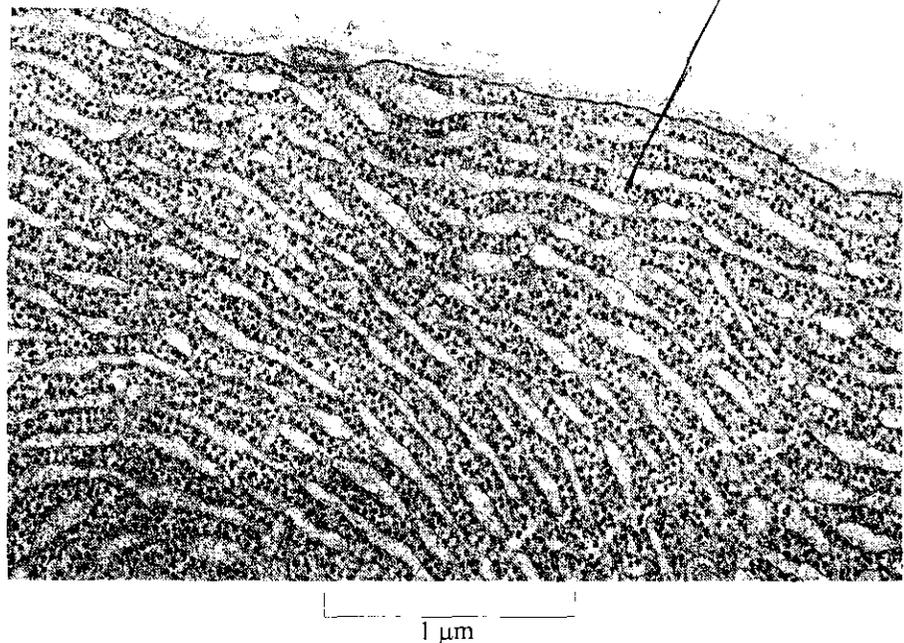


Fig. 21.4. Retículo endoplasmático rugoso (RE rugoso) en un corte de célula observado al microscopio electrónico. Las membranas del retículo endoplasmático rugoso forman cisternas con aspecto de sacos muy aplanados y apilados. (Tomado de Molecular Biology of the cell. B. Alberts et al., 1983).

El término "microsoma", que aparece con frecuencia en textos de bioquímica, se utiliza para denominar pequeñas vesículas que se originan por fragmentación y sellaje del retículo endoplasmático, al someter las células bajo técnicas de homogeneización. Según la porción del retículo endoplasmático donde se originan, se formarán microsomas rugosos o lisos que pueden ser separados mediante centrifugación; aunque estos microsomas no conservan toda la estructura del retículo endoplasmático, han resultado muy útiles en el estudio de algunas características de este organelo membranoso.

La función del retículo endoplasmático rugoso es fundamentalmente la síntesis de proteínas -en especial glicoproteínas. Las proteínas se sintetizan en los ribosomas que tapizan la superficie externa del retículo endoplasmático rugoso; hoy se sabe que estos ribosomas unidos a este retículo son idénticos a los que se encuentran libres en la célula.

En la actualidad se considera que la mayoría o todas las proteínas sintetizadas en el retículo endoplasmático rugoso comienzan su síntesis en los ribosomas libres pero, una vez formado el péptido señal (capítulo 46), una "partícula reconocedora de señal" se une a éste e impide la continuación de la síntesis. Esta partícula interviene también en el reconocimiento de receptores específicos en la superficie externa del retículo endoplasmático rugoso. Una vez unido el ribosoma a la membrana, la unión se estabiliza y la síntesis proteínica continúa.

Esta síntesis de proteínas se produce de modo que la cadena polipeptídica en crecimiento surge hacia el espacio del lumen o bien queda incorporada a la membrana (incorporación cotraduccional) (Fig. 21.5).

Además del proceso biosintético descrito, se sabe que algunas proteínas sintetizadas en los ribosomas libres pueden ser incorporadas a las membranas del retículo endoplasmático rugoso y a otros organelos membranosos (incorporación posttraduccional); para estos casos hay evidencias muy claras de que existen secuencias señales específicas y de que, al menos en algunos de ellos, el proceso requiere el consumo de energía.

Se plantea que posiblemente todas las proteínas sintetizadas en el retículo endoplasmático rugoso experimentan un proceso de glicosilación; no existe acuerdo de que este proceso de glicosilación se inicie en el retículo endoplasmático rugoso o sea privativo del aparato de Golgi.

Se ha postulado que la glicosilación de las proteínas sintetizadas en el retículo endoplasmático rugoso puede ocurrir simultánea al crecimiento de la cadena poli-

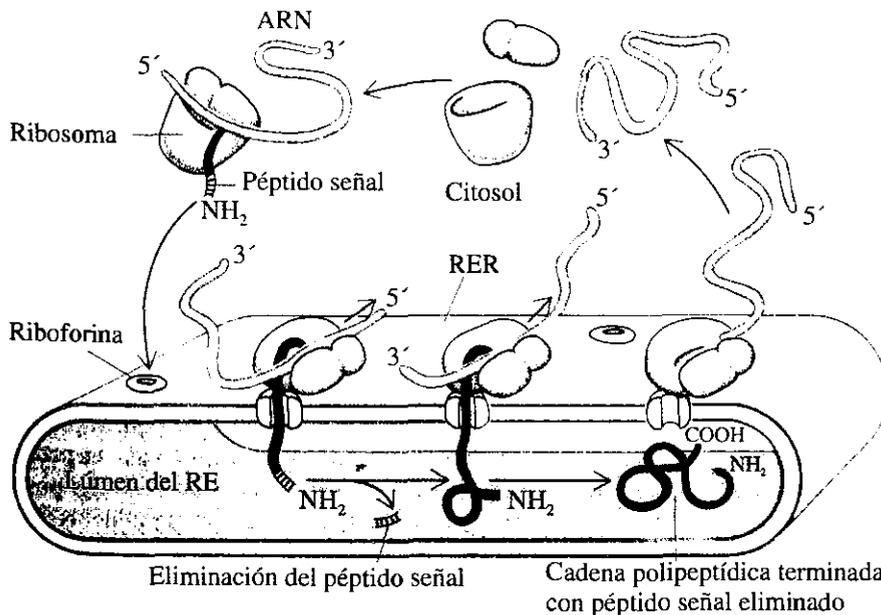


Fig. 21.5. Síntesis de proteínas en el retículo endoplasmático rugoso. La síntesis comienza en ribosomas libres, pero una vez formado el péptido señal el complejo se une a la superficie externa del retículo endoplasmático, y la unión se estabiliza por proteínas específicas, posteriormente la síntesis de proteínas continúa. (Tomado de Molecular Biology of the cell. B. Alberts et al., 1983).

peptídica en la cara luminal. Ella consiste en el traspaso de un oligosacárido desde un portador lipídico, localizado en la membrana, hasta ciertos residuos de aminoácidos de la proteína, principalmente hasta el nitrógeno amídico de la asparagina (capítulo 46). El oligosacárido incorporado a las proteínas, en este proceso de glicosilación, es modificado por eliminación de monosacáridos en el propio retículo endoplasmático rugoso y en el aparato de Golgi.

El retículo endoplasmático participa además en la síntesis de lípidos (esteroles, glicéridos, etcétera); en esta función están implicadas ambas porciones del retículo (sección VIII). Las enzimas que intervienen en la síntesis de lípidos se encuentran formando parte de la membrana del retículo endoplasmático, y sus sitios activos se ubican hacia el citosol de donde reciben sus sustratos; los lípidos sintetizados quedan incluidos en la membrana, lo que implica el crecimiento extendido de la bicapa lipídica.

Resulta sorprendente que este mecanismo sólo añade nuevos componentes lipídicos a una de las capas de la membrana; hoy se sabe que los lípidos sintetizados en una cara de la membrana son trasladados a la cara opuesta por un mecanismo denominado *flip-flop*. La velocidad que se produce en este proceso plantea la existencia de proteínas transferidoras, en la propia membrana del retículo endoplasmático.

El retículo endoplasmático liso de algunas células posee sistemas enzimáticos que participan en reacciones de detoxificación de sustancias potencialmente dañinas, que experimentan modificaciones y facilitan su excreción, ya que aumentan su solubilidad; el citocromo P_{450} es una enzima de este tipo que cataliza la hidroxilación de múltiples sustancias; la glucuronil transferasa es otra enzima que adiciona restos de ácido glucurónico y aumenta la solubilidad de diferentes compuestos.

Cuando determinadas sustancias tóxicas, que son metabolizadas por enzimas del retículo endoplasmático liso, ingresan en cantidades apreciables al organismo, el volumen y actividad enzimática de este retículo se incrementa mucho en el hígado. Las células musculares poseen un tipo especial de este retículo liso denominado *retículo sarcoplasmático*, que posee funciones específicas relacionadas con la contracción muscular (capítulo 66).

Aparato de Golgi

El aparato de Golgi es un organelo membranoso que está localizado en las cercanías del núcleo celular y relacionado con los centriolos; su aspecto es una serie de sacos aplanados de superficie lisa apilados unos encima de otros, en grupos de 6 cisternas o más denominados *dictiosomas*. El aparato de Golgi puede ser un organelo único o múltiple según el tipo celular donde se localiza (fig. 21.6).

En las células secretoras la porción del aparato de Golgi más cercana al núcleo celular se denomina *cis* (formadora), y se asocia a porciones del retículo endoplasmático, mientras que la más cercana a la membrana plasmática se denomina *trans* (maduradora); esta disposición puede estar invertida en otros tipos celulares; entre ambas regiones del aparato de Golgi existen diferencias estructurales y funcionales, fundamentadas en variaciones de su aspecto y en la localización de sus componentes enzimáticos.

El aparato de Golgi se considera un centro de procesamiento y distribución de biomoléculas dentro de la célula, especialmente glicoproteínas y glicolípidos.

Se piensa, aunque no está totalmente probado, que las biomoléculas en proceso de síntesis, como las glicoproteínas, se incorporan al aparato de Golgi por su región *cis* mediante relaciones de continuidad de su lumen con el del retículo endoplasmático liso, o bien a través de vesículas transportadoras.

De una forma aún no conocida estas biomoléculas van trasladándose de una cisterna a otra aproximándose a la región *trans*, y durante dicho traslado sufren un

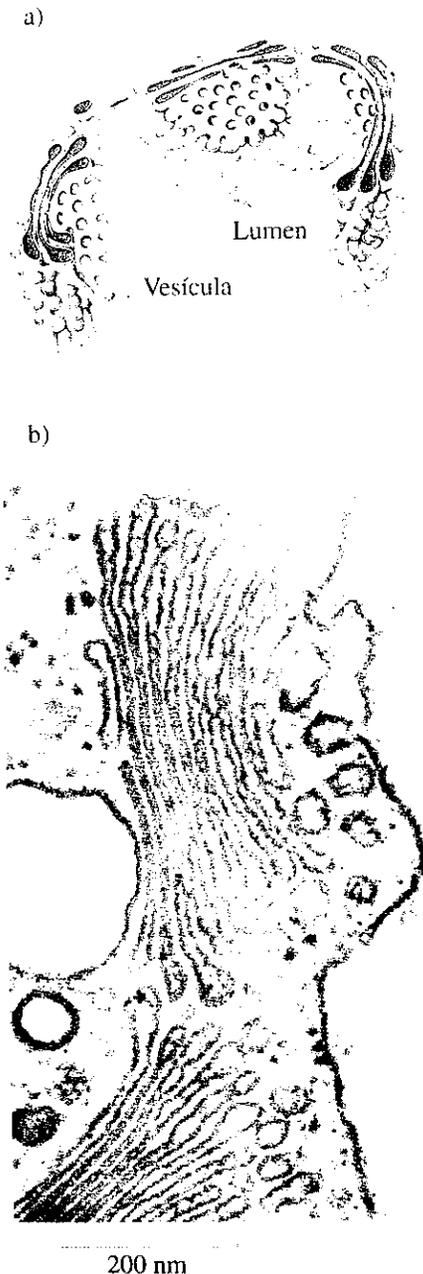


Fig. 21.6. Aparato de Golgi. a) Se muestra un esquema de la organización de este organelo. b) Puede observarse el aspecto de éste al microscopio electrónico. (Tomado de Molecular Biology of the cell. B. Alberts et al., 1983).

procesamiento de glicosilaciones -sobre todo en residuos de serina y treonina-, modificación de los oligosacáridos unidos a radicales de asparagina, proteólisis parcial, sulfatación y adición de ácidos grasos. Todos estos cambios son catalizados por enzimas localizadas en el sistema de cisternas del Golgi.

Las biomoléculas que maduran en el aparato de Golgi emergen a través de su región trans -aunque también de algunas cisternas intermedias- en forma de vesículas que siguen diferentes destinos dentro de la célula (fig. 21.7).

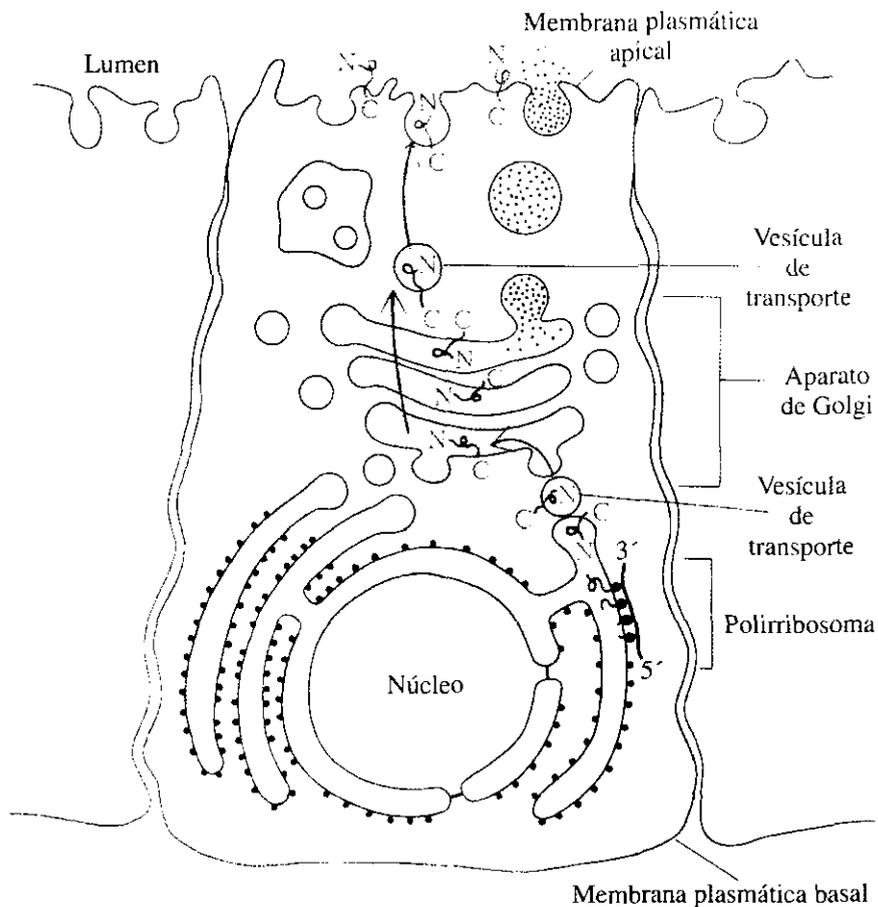


Fig. 21.7. Proceso de maduración de biomoléculas en el aparato de Golgi. Las biomoléculas ingresan al aparato de Golgi por su región cis y se van trasladando hacia la región trans, en cuyo tránsito sufren modificaciones de distinto tipo. Las biomoléculas maduras emergen en forma de vesículas que siguen diferentes destinos en la célula. (Tomado de Molecular Biology of the cell. B. Alberts et al., 1983).

El aparato de Golgi tiene una participación destacada en la preparación y concentración de proteínas que son secretadas por la célula; de hecho el aparato de Golgi está muy desarrollado en las células que realizan esta función secretora.

Los productos de secreción una vez maduros y concentrados se separan del aparato de Golgi en forma de vesículas, donde suele ocurrir una concentración ulterior. Las vesículas de secreción se adosan a la membrana plasmática y se fusionan con ésta y vierten su contenido al exterior de la célula, en un proceso denominado exocitosis, que se produce ante estímulos específicos.

Lisosomas

Los lisosomas son vesículas membranosas de tamaño y forma diversos, cuya heterogeneidad obedece a las distintas etapas evolutivas de su ciclo funcional; constituyen organelos que están implicados en la degradación de diferentes biomoléculas, por lo cual se les compara con un aparato digestivo intracelular. Esta

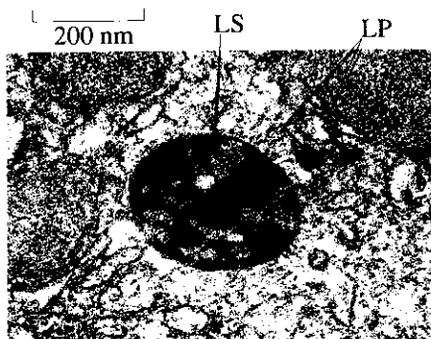


Fig. 21.8. Aspecto de los lisosomas primarios y secundarios en una imagen de microscopía electrónica. Lisosoma primario (LP) y lisosoma secundario (LS). (Tomado de Molecular Biology of the cell. B. Alberts et al., 1983).

función típica de los lisosomas se realiza gracias a las enzimas hidrolíticas que suman varias decenas de diferentes hidrolasas, capaces de actuar sobre los distintos sustratos.

Las enzimas lisosomales se sintetizan en el retículo endoplasmático, de donde pasan al aparato de Golgi. Las enzimas lisosomales se caracterizan por ser glicoproteínas y poseen un pH óptimo en la región ácida. El lisosoma, como organelo independiente, se origina por evaginaciones del aparato de Golgi en forma de pequeñas vesículas de 0,5 μm de diámetro, que se denominan *lisosomas primarios* (fig. 21.8).

La membrana de los lisosomas posee una bomba de protones (H^+) dependiente de ATP, que mantiene el interior de este organelo en un valor de pH cercano a 5,0, en correspondencia con el valor óptimo de pH para la acción de las hidrolasas que contiene. Las características de permeabilidad de esta membrana son tales que, mientras mantienen separadas sus potentes hidrolasas del resto de la célula, permiten la salida de los productos de degradación de las biomoléculas que son digeridas.

Los mecanismos, mediante los cuales las enzimas lisosomales son dirigidas hacia la formación de este organelo, no están del todo aclarados, pero se les ha atribuido un elevado significado a la presencia en las enzimas lisosomales de un oligosacárido que contiene manosa 6 fosfato, lo cual se considera un marcador específico de estas enzimas y que pudiera participar en interacciones con receptores vinculados a su transporte intracelular.

Los lisosomas participan en el recambio normal de los componentes celulares y en la digestión de materiales provenientes del exterior celular; también intervienen en la remodelación de tejidos durante la embriogénesis y el desarrollo, e incluso en mecanismos emergentes de supervivencia celular ante un inadecuado suministro de nutrientes.

En su funcionamiento los lisosomas primarios dan origen a diversos tipos de lisosomas secundarios de variada morfología, cuya nomenclatura diverge de un autor a otro. Resulta de interés referirse a 2 tipos de lisosomas secundarios, ya que sus denominaciones se basan en el origen del material en proceso de digestión localizado en su interior, los *autofagosomas* (lisosoma secundario autofágico) y los *heterofagosomas* (lisosoma secundario heterofágico).

Los heterofagosomas son vesículas digestivas que se forman por la fusión de lisosomas primarios con vesículas heterofágicas, constituidas por invaginaciones de la membrana plasmática que incluyen en su interior material proveniente del exterior celular (fagocitosis y pinocitosis).

La fagocitosis y la pinocitosis son 2 variantes de un proceso general denominado endocitosis; como su nombre indica, la endocitosis consiste en la incorporación al interior celular de material proveniente del exterior. En el caso de la fagocitosis el material incorporado es relativamente voluminoso (virus, bacterias, fragmentos de otras células y complejos supramacromoleculares), mientras que la pinocitosis se refiere a la incorporación de moléculas o pequeñas porciones del medio extracelular.

El mecanismo general de la endocitosis consiste en la invaginación de la membrana plasmática, con formación de una vesícula donde queda incluido el material endocitado; por tanto, la membrana que rodea este material tiene su origen en la membrana plasmática. Al menos, en algunos casos el mecanismo de endocitosis se desencadena por la unión del material que será endocitado en los receptores específicos localizados en la propia membrana plasmática.

Los autofagosomas se forman por la fusión de lisosomas primarios con vesículas autofágicas, que contienen en su interior material procedente de la propia célula. El origen y formación de las vesículas autofágicas se desconoce. En la figura 21.9 se representan estos procesos de autofagia y heterofagia. Al lisosoma secundario que contiene en su interior material que no es digerible se le denomina cuerpo residual.

Se ha descrito un numeroso grupo de enfermedades hereditarias debidas a deficiencias de algunas de las enzimas lisosomales; estas enfermedades de "atesoramiento" con frecuencia afectan el normal desarrollo del sistema nervioso central y de otros órganos. Es común observar en células de pacientes con estas afecciones un gran número de lisosomas distendidos y "abarrotaados", con el sustrato no digerido de la enzima que está en déficit (fig. 21.10).

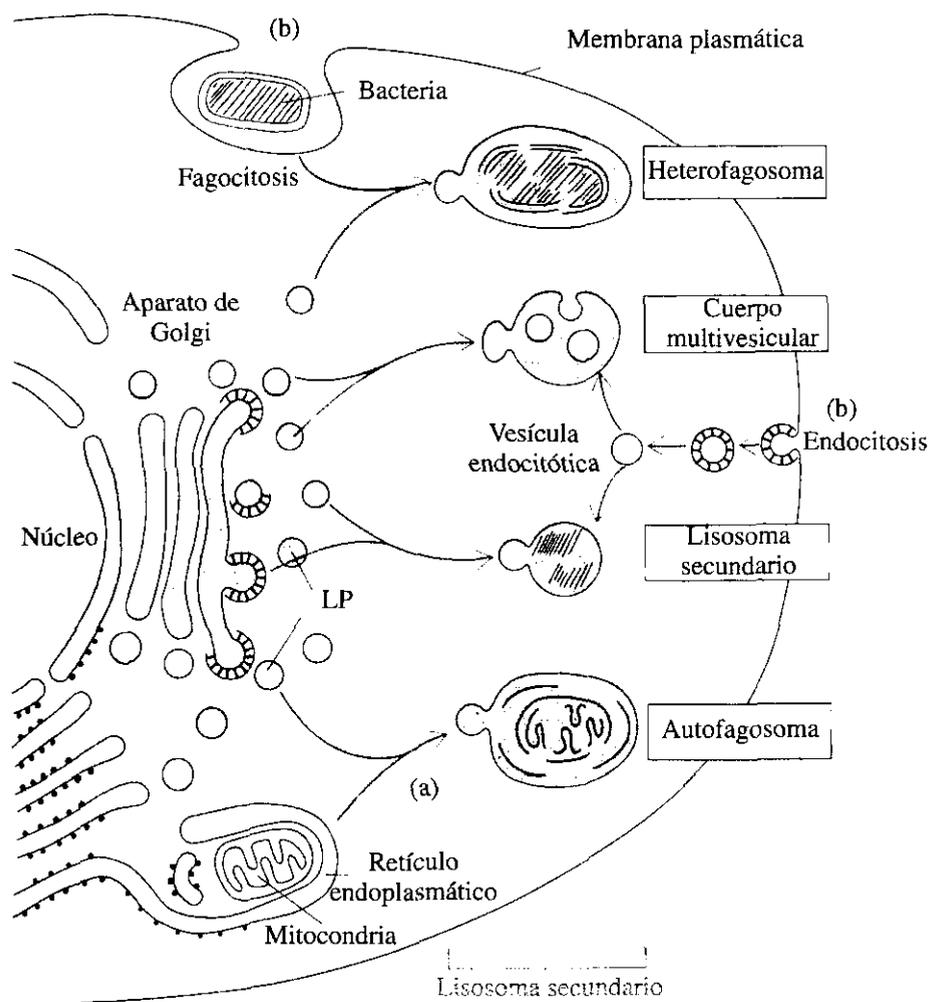


Fig. 21.9. Esquema representativo de los eventos que ocurren durante la autofagia (a) y durante la heterofagia (b). Lisosoma primario (LP). Autofagosoma y heterofagosoma. En ambos casos, una vez englobado en una vesícula el material a digerir, se produce la fusión con lisosomas primarios y se inicia la degradación de las biomoléculas secuestradas. (Tomado de Molecular Biology of the cell. B. Alberts et al., 1983).

Los lisosomas también están implicados en otro tipo de alteraciones, como los procesos inflamatorios y degenerativos. En otras partes del texto se hará referencia a algunas de estas enfermedades.

Peroxisomas

Los peroxisomas son pequeños organelos membranosos de forma esférica, que en los cortes estudiados al microscopio electrónico, suelen presentar en su interior zonas de aspecto cristalino (fig. 21.11).

En la mayoría de las células los peroxisomas no rebasan los 0,25 μm de diámetro, pero en algunas, como las del hígado y el riñón, alcanzan 0,5 μm .

Los peroxisomas se originan por vesiculación del retículo endoplasmático que, en ocasiones, se les observa unidos por porciones tubulares. No obstante, la mayoría de las proteínas de los peroxisomas son importadas desde el citoplasma.

Si bien el contenido enzimático de los peroxisomas es variable de un tipo celular a otro, en todos los casos parecen estar presentes enzimas que intervienen en el metabolismo del peróxido de hidrógeno (H_2O_2). En efecto, la catalasa participa en la oxidación de algunas sustancias, utilizando directamente el oxígeno molecular según la reacción:

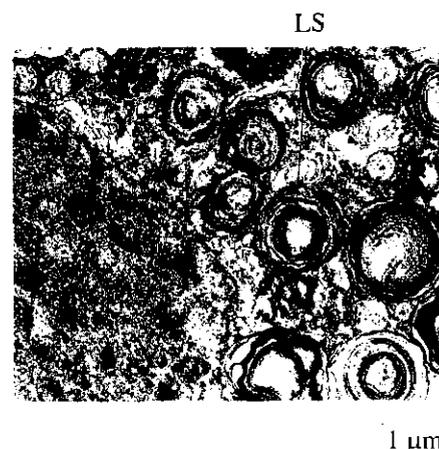


Fig. 21.10. Imagen de microscopía electrónica de células provenientes de un paciente afectado con la enfermedad de Tay-Sachs. Lisosomas secundarios (LS). Obsérvense los lisosomas secundarios dilatados por material de tipo lipídico (gangliósidos) no digerido. (Tomado de Principes de Biochimie. AL. Lehninger, 1982).

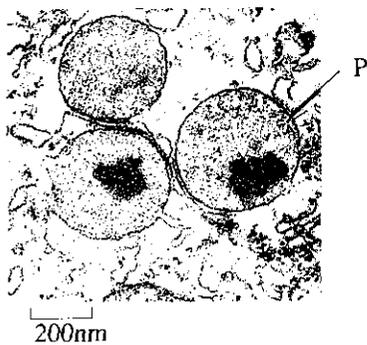


Fig. 21.11. Peroxisomas vistos por medio del microscopio electrónico. Peroxisomas (P) Obsérvense las zonas centrales de aspecto cristalino características de estos organelos. (Tomado de Molecular Biology of the cell. B. Alberts et al., 1983).

Por su parte la peroxidasa tiene a su cargo la descomposición del H_2O_2 , una sustancia potencialmente dañina para la célula:



Los peroxisomas intervienen en procesos de detoxificación, y en algunos tejidos pueden participar en la degradación de ácidos grasos. En las plantas estos organelos cumplen diversas funciones que incluyen procesos metabólicos que permiten a sus células convertir ácidos grasos en glúcidos, lo cual es imposible en las células animales.

Relaciones del sistema de endomembranas

Como se señaló inicialmente el sistema de endomembranas se encuentra relacionado de maneras estructural y funcional; ejemplo de estas relaciones son las que se establecen entre el retículo endoplasmático y el aparato de Golgi, así como entre los peroxisomas y los lisosomas. Sin embargo, hoy día se atribuye una función vital en las relaciones entre membranas y vesículas membranosas que establecen conexiones no sólo entre los organelos del sistema de endomembranas, sino de éstos con la propia membrana plasmática; estas vesículas constituirían verdaderas unidades para transportar componentes de membranas y proteínas específicas entre las diferentes membranas celulares.

Cuando las vesículas de secreción se fusionan con la membrana plasmática no sólo vierten su secreción al exterior, sino que su membrana se integra a la plasmática. También se ha observado que los componentes de estas vesículas son reciclados, de modo que también se forman vesículas por invaginación de la membrana plasmática, las cuales se integran de nuevo al sistema de endomembranas; esto explica que no se produce un crecimiento ilimitado de la membrana plasmática en las células secretoras, además, tiene un sentido económico dado por la reutilización de algunos componentes de las propias vesículas secretoras. Relaciones similares parecen establecerse entre otros organelos membranosos, aunque el retículo endoplasmático y el aparato de Golgi se encuentran en el centro de estos vínculos.

Las vesículas transportadoras explican el crecimiento de otras membranas a partir de la incorporación de algunos componentes al retículo endoplasmático. Con frecuencia estas vesículas se observan envueltas por una capa de aspecto poliédrico, a las cuales se les ha denominado vesículas cubiertas, y el componente fundamental de su envoltura es una proteína denominada *clatrina* (fig. 21.12). Probablemente la formación y separación de la cubierta de clatrina guarde relación con la orientación de estas vesículas hacia diferentes compartimientos celulares.

Además de estas vesículas de transporte, en el interior de las células existe una llamada proteína transferidora de fosfolípidos, que traslada moléculas de este tipo de lípidos entre diferentes organelos membranosos como pudieran ser el retículo endoplasmático y las mitocondrias. Sin dudas, el conocimiento sobre las complejidades estructural y funcional del sistema de endomembranas se encuentra en su inicio.

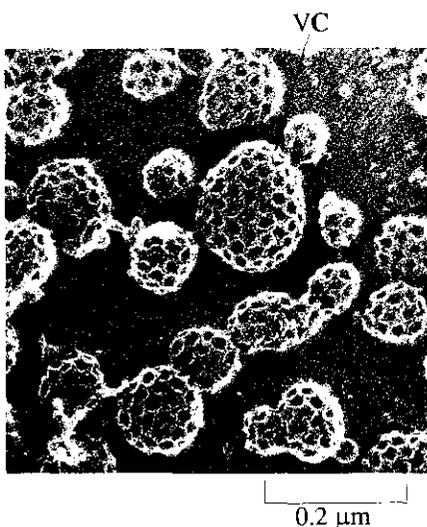


Fig. 21.12. Vesículas cubiertas observadas por medio del microscopio electrónico. Vesículas cubiertas (VC). Estas estructuras participan en el "trasiego" de distintos componentes entre diferentes membranas de las células. La cubierta de aspecto poliédrico está formada fundamentalmente por la proteína clatrina. (Tomado de Molecular Biology of the cell. B. Alberts et al., 1983).

Resumen

Las células eucariotas presentan en su interior un complejo sistema de membranas, las cuales componen un diverso conjunto de organelos membranosos intracelulares.

Los organelos membranosos intracelulares son: el retículo endoplasmático, el aparato de Golgi, los lisosomas, los peroxisomas, las mitocondrias, la membrana nuclear y los cloroplastos.

Los cloroplastos sólo se encuentran en células que llevan a cabo el proceso de fotosíntesis, el resto está presente con mayor o menor desarrollo en la mayoría de las células eucariotas.

La estructura general de las endomembranas se corresponde con el modelo de mosaico fluido, cada organelo membranosos se diferencia de los demás por las composiciones lipídica y proteica de sus membranas y el modo de organizarse éstas.

Las funciones generales que realizan los organelos membranosos son las siguientes:

1. Compartimentación.
2. Establecimiento de gradientes de concentración.
3. Disponibilidad de áreas de superficie.
4. Incremento de la velocidad de los procesos metabólicos.
5. Generación de nuevas membranas.

El retículo endoplasmático es el organelo membranosos más extenso; sus funciones se relacionan con la síntesis de proteínas que han de ser exportadas al exterior de la célula, la modificación estructural de estas proteínas y la síntesis de lípidos. En algunas células también realiza funciones de detoxificación.

En el retículo endoplasmático se distinguen 2 porciones denominadas retículos endoplasmáticos liso y rugoso, cuya diferencia fundamental es la presencia de ribosomas asociados a la superficie externa del segundo.

El aparato de Golgi es un centro procesador y distribuidor de macromoléculas en el interior de las células. Este aparato interviene en la modificación postraducción de numerosas proteínas. Estas modificaciones son glicosilaciones y modificaciones de los oligosacáridos unidos a las proteínas, proteólisis parcial, sulfatación y adición de ácidos grasos.

El aparato de Golgi adopta una estructura peculiar formada por una serie de sacos aplanados de superficie lisa, cuyos conjuntos se les denomina dictiosomas. Los productos madurados en el aparato de Golgi salen al exterior de las células o son distribuidos a otros compartimientos intracelulares a través de vesículas de transporte.

Los lisosomas constituyen centros de la digestión intracelular de numerosas biomoléculas; ellos se caracterizan por poseer numerosas hidrolasas cuyo pH óptimo se encuentra en la zona ácida. Se originan en el aparato de Golgi en forma de pequeñas vesículas denominadas lisosomas primarios; estos lisosomas primarios, por fusión con otras membranas, dan lugar a lisosomas secundarios de tipo autofágico o heterofágico según el origen del material que se digiere en su interior. La deficiencia hereditaria de enzimas lisosomales ocasiona diversas enfermedades. Los peroxisomas son pequeños organelos membranosos en forma de vesículas que suelen presentar en su interior un contenido de aspecto cristalino; debido a sus enzimas, intervienen en reacciones de oxidación de diferentes sustancias y, en especial, en la descomposición del H_2O_2 el cual se forma en estas reacciones y puede resultar dañino para la célula.

Todos los organelos membranosos intracelulares presentan relaciones estructurales y funcionales entre sí; estas relaciones pueden ser por continuidad física de sus membranas o, lo que es más común, por la comunicación que se establece entre

ellos y con la membrana plasmática por medio de las vesículas de transporte. También una proteína transferidora de fosfolípidos contribuye al intercambio de componentes entre los diferentes organelos membranosos.

Ejercicios

1. Enumere todos los organelos intracelulares que están formados por membranas.
2. ¿Cuál es la estructura general de las membranas que constituyen a los organelos membranosos intracelulares? ¿Cuáles características las distinguen?
3. Explique las funciones generales de los organelos membranosos.
4. ¿Cuáles son las características estructurales y funcionales de las 2 porciones del retículo endoplasmático?
5. Explique cuáles son los mecanismos que intervienen en la unión de los ribosomas con el retículo endoplasmático rugoso.
6. ¿Cuál es la participación del retículo endoplasmático en la formación de membranas intracelulares?
7. ¿Cuáles son las características estructurales y funcionales del aparato de Golgi?
8. ¿Mediante cuál mecanismo los productos madurados en el aparato de Golgi alcanzan otras localizaciones?
9. ¿Cuáles son las funciones generales de los lisosomas y cómo se asegura el cumplimiento de estas funciones?
10. ¿Cuáles son las diferencias entre un lisosoma primario, un autofagosoma y un heterofagosoma?
11. ¿Cuáles son las características estructurales y funcionales de los peroxisomas?
12. ¿Cómo se establecen las relaciones estructurales y funcionales entre los diferentes organelos membranosos?