

Biología

Unidad 4

De las moléculas informativas a los microorganismos

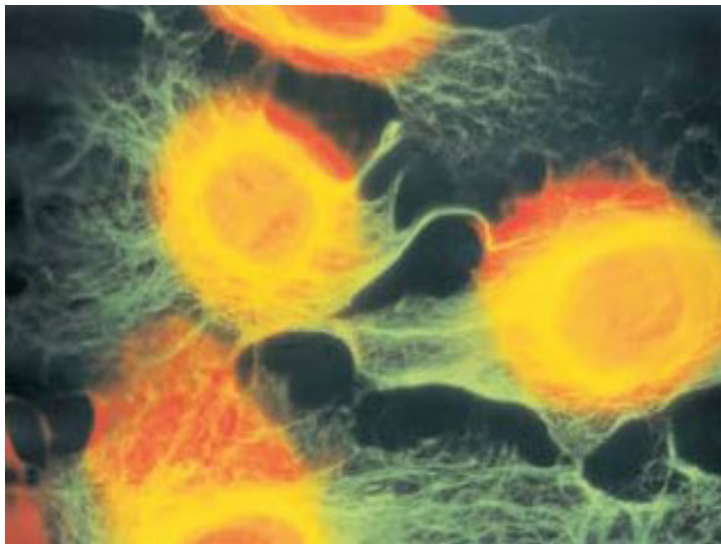


Ilustración 4.1. *Microscopía de fluorescencia de células troncales (stem cells) del endometrio humano. Se aprecia el núcleo de las células en rojo y una red profusa de microfilamentos de vimentina que lo circunda (Fuente: <http://www.educaciencias.gov.ar>).*

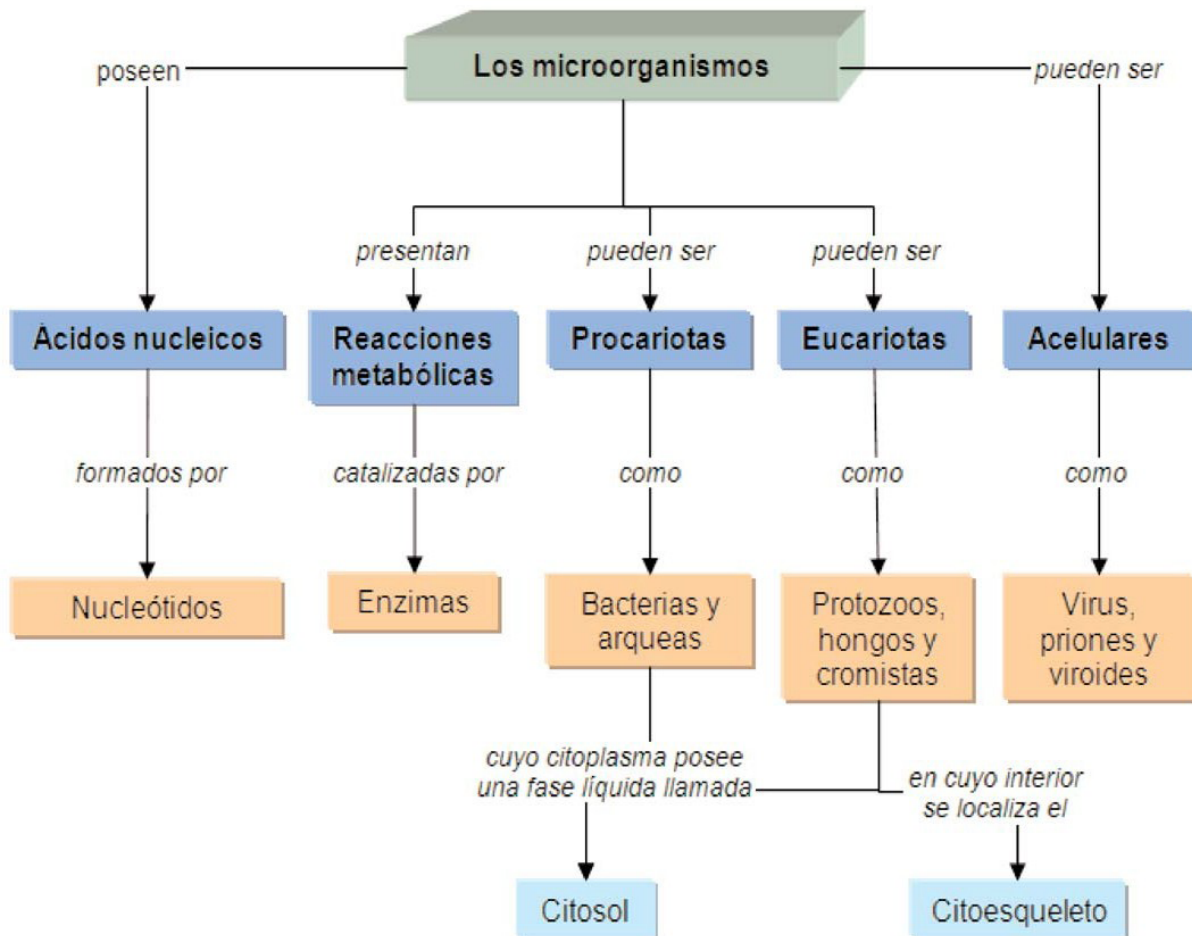
En esta Unidad concluiremos el estudio de las biomoléculas, analizando la estructura de los ácidos nucleicos. Asimismo, conoceremos con detalle cómo son y cómo actúan las enzimas, moléculas específicas que participan en todas las reacciones metabólicas que tienen lugar en las células.

Una vez conocidos todos los elementos estructurales y funcionales de los seres vivos, estudiaremos cómo se integran en los distintos tipos de microorganismos.

Como sabemos, una de las principales diferencias entre células procariontas y eucariotas es su tamaño. Las células eucariotas son mucho más grandes que las procariontas, por lo que es necesario que existan unas vías de comunicación entre los distintos compartimentos celulares; estas vías de comunicación están formadas por un gran número de fibras cuyo conjunto constituye el citoesqueleto. En esta Unidad, efectuaremos un estudio exhaustivo del citoesqueleto y examinaremos su participación en procesos tan importantes como el movimiento y la división celular.

Índice

1. Los ácidos nucleicos	142
1.1. Nucleósidos	143
1.2. Nucleótidos	144
Actividades	146
Recuerda	146
2. Las enzimas	147
2.1. Mecanismo de acción de las enzimas	148
2.2. Variaciones en la actividad enzimática	150
2.3. Los cofactores enzimáticos	151
2.4. Las fases del metabolismo	153
Recuerda	154
3. Los microorganismos	155
3.1. Dominio de los procariotas	157
3.2. Formas acelulares	161
3.3. Dominio de los eucariotas	163
Actividades	173
Recuerda	174
Glosario	178
Bibliografía	179



Con el estudio de esta Unidad nos proponemos alcanzar los siguientes objetivos:

1. Explicar la composición de los distintos tipos de ácidos nucleicos, sus monómeros y enlaces.
2. Diferenciar entre secuencias de nucleótidos de ADN y ARN, su escritura abreviada y su polaridad.
3. Reconocer la estructura de las enzimas y relacionarla con su función biológica.
4. Diferenciar y describir los distintos tipos de microorganismos.
5. Interpretar la estructura interna de una célula procariota y de los virus —tanto al microscopio óptico como al electrónico—, pudiendo identificar, representar y describir la función de sus componentes.
6. Diferenciar la estructura interna de la célula eucariótica animal y de la vegetal.
7. Distinguir los distintos componentes del citoesqueleto y las estructuras relacionadas con ellos describiendo su función biológica.

1. Los ácidos nucleicos

El bioquímico suizo Johan Friedrich Miescher (1844-1895) había descubierto en 1869 que el núcleo de las células de pus extraídas de vendajes apenas se alteraba al tratarlo con **pepsina**, una enzima que digiere las proteínas. Miescher analizó la sustancia que quedaba en el núcleo, a la que llamó **nucleína**, y comprobó que, al contrario que las proteínas, contenía fósforo, pero no azufre. Tres años más tarde aisló nucleína de espermatozoides del salmón, disociándola en dos componentes: una sustancia proteínica fuertemente básica y menos compleja que otras proteínas a la que llamó **protamina** y una porción no proteínica de carácter ácido que, en 1899, se designaría como **ácido nucleico**.

Entre 1882 y 1900, el médico alemán Ludwig Karl Martin Leonhard Albrecht Kossel (1853-1927) y sus colaboradores individualizaron, al hidrolizar la nucleína, un conjunto de componentes nitrogenados de carácter básico a los que llamaron **bases nitrogenadas**. Eran cinco: **adenina**, **guanina**, **citosa**, **timina** y **uracilo**. Se trataba de compuestos **heterocíclicos** y **aromáticos**; los dos primeros contenían un par de anillos fusionados que recordaba al de un compuesto conocido como *purina*, por lo que se les denominó **bases púricas**, mientras que la estructura de los otros tres solo incluía un anillo de *pirimidina*, y se les designó como bases **pirimidínicas** [véase la ilustración 4.2].

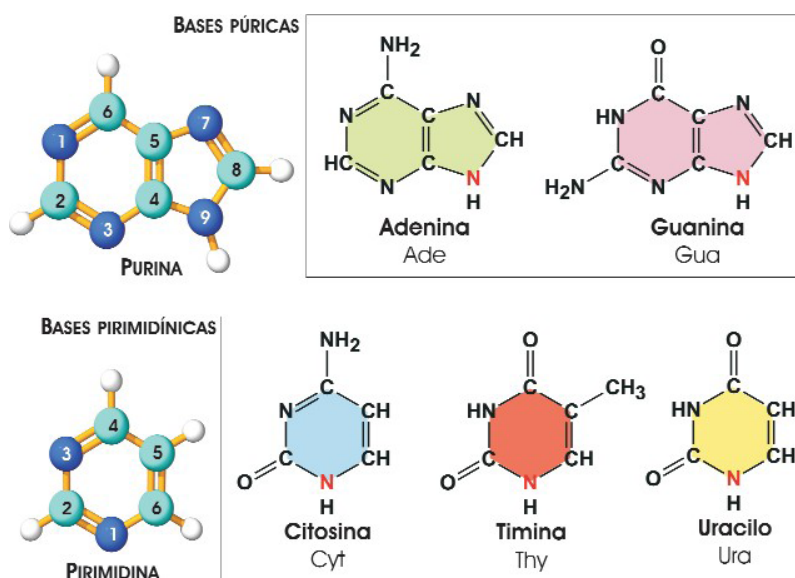


Ilustración 4.2. Estructuras de las principales bases nitrogenadas de los ácidos nucleicos, con sus nombres, sus símbolos y la numeración de sus átomos. El nitrógeno 9 de las bases púricas y el 1 de las pirimidínicas se destaca en rojo por ser el punto de unión a otros componentes de los ácidos nucleicos (Fuente: ASH).

1.1. Nucleósidos

En los años siguientes se advirtió que existían dos clases de ácidos nucleicos. Ambos se localizaban en todo tipo de células, pero uno de ellos se aislaba con facilidad a partir de la glándula del timo, por lo que fue conocido como *ácido timonucleico*; al otro, identificado inicialmente en la levadura, se le bautizó como *ácido zimonucleico* (del griego *zymé* -ζυμή-, “levadura”). El primero de ellos nunca contenía uracilo; el segundo sí poseía uracilo, pero, a cambio, apenas tenía timina.

El bioquímico ruso Phoebus Aaron Theodore Levene (1869-1940) registró una diferencia adicional entre ambos. En 1909 identificó en el ácido zimonucleico, además de las bases nitrogenadas, un azúcar de cinco carbonos, la **ribosa**. En 1929 comprobó que el ácido timonucleico también tenía una pentosa: la **desoxirribosa**, que difería de la ribosa en la ausencia de un grupo -OH en su carbono 2. Así, los ácidos zimonucleico y timonucleico pasarían a denominarse en lo sucesivo **ácido ribonucleico** (abreviadamente, ARN) y **ácido desoxirribonucleico** (ADN), respectivamente.

En los ácidos nucleicos la pentosa se une covalentemente a una base nitrogenada a través de un **enlace N-glucosídico**, cuya formación se muestra en la ilustración 4.3. El resultado es un **nucleósido**, que será un ribonucleósido o un desoxirribonucleósido.

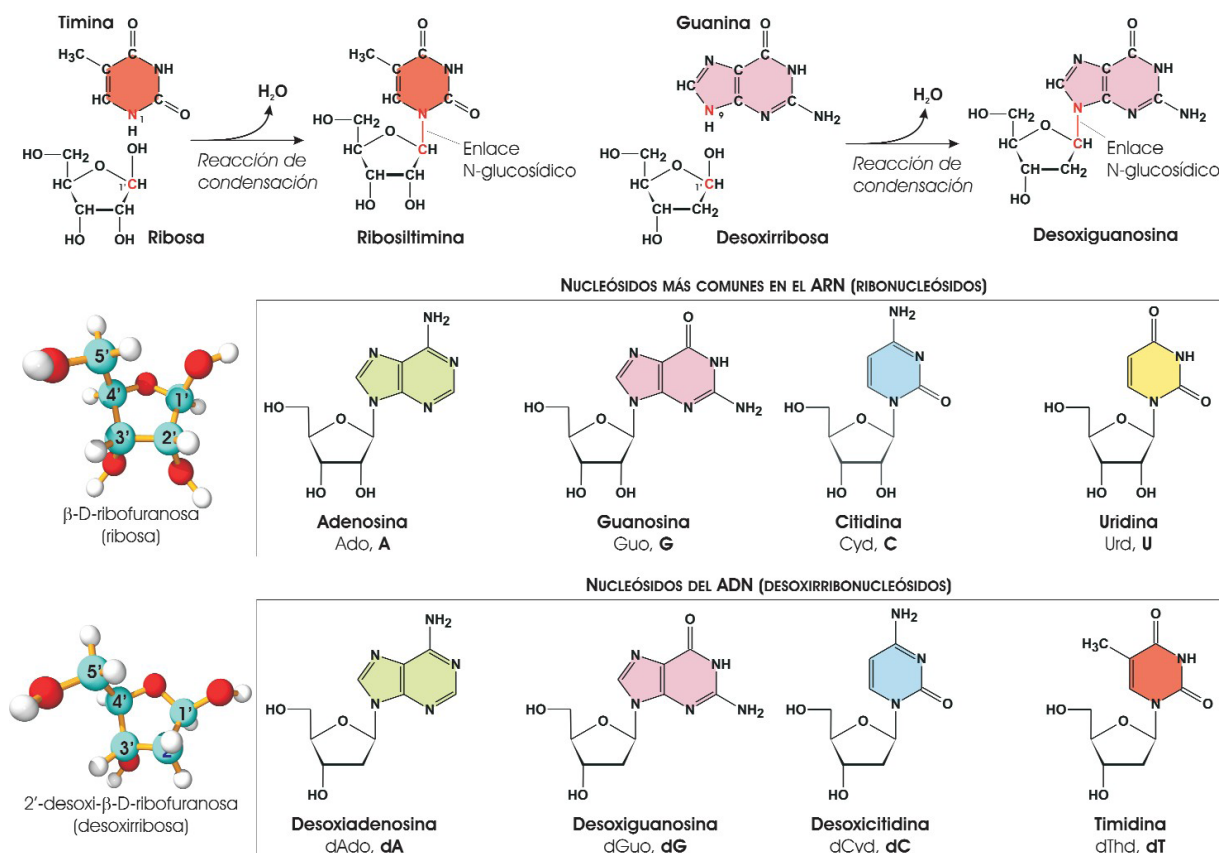


Ilustración 4.3. Los nucleósidos se forman al unirse el carbono 1' de un azúcar y el nitrógeno 9 de una base púrica o el 1 de una base pirimidínica (Fuente: ASH).

sido según el tipo de azúcar. Los ribonucleósidos se nombran añadiendo la terminación *-osina* al nombre de una base púrica o *-idina* al de una base pirimidínica, y los desoxirribonucleósidos se nombran igual, pero anteponiendo el prefijo *desoxi-*; la excepción es el ribonucleósido de timina, que se llama *ribosiltimina* en vez de *timidina*, reservándose este nombre para el correspondiente desoxirribonucleósido. Tradicionalmente, los nucleósidos se simbolizan con una letra (A, G, C, U...) a la que se antepone una d para el caso de los desoxirribonucleósidos, aunque la **IUPAC** recomienda un sistema de tres letras, como los aminoácidos [véase la ilustración 4.3].

1.2. Nucleótidos

¿Qué papel jugaba el fósforo que Miescher descubrió en la nucleína? En 1934, Levene mostró que los ácidos nucleicos podían dividirse en fragmentos formados por un nucleósido y un grupo fosforilo unido al carbono 5' (léase *cinco prima*) del azúcar¹. Llamó **nucleótido** a dicha combinación. El enlace que se forma entre el fósforo y el carbono recibe el nombre de **enlace fosfoéster** [véase la ilustración 4.4]. Puesto que varios grupos fosforilo pueden unirse entre sí, se distinguirán tres tipos de nucleótidos: los *monofosfatos de nucleósido*, con un único grupo fosforilo; los *difosfatos de nucleósido*, esterificados a un grupo pirofosforilo (dos grupos fosforilo unidos), y los *trifosfatos de nucleósido*, con un tercer fosforilo. Su nombre se abrevia como NMP, NDP o NTP, respectivamente, donde N representa el símbolo del nucleósido correspondiente (con una d delante si procede).

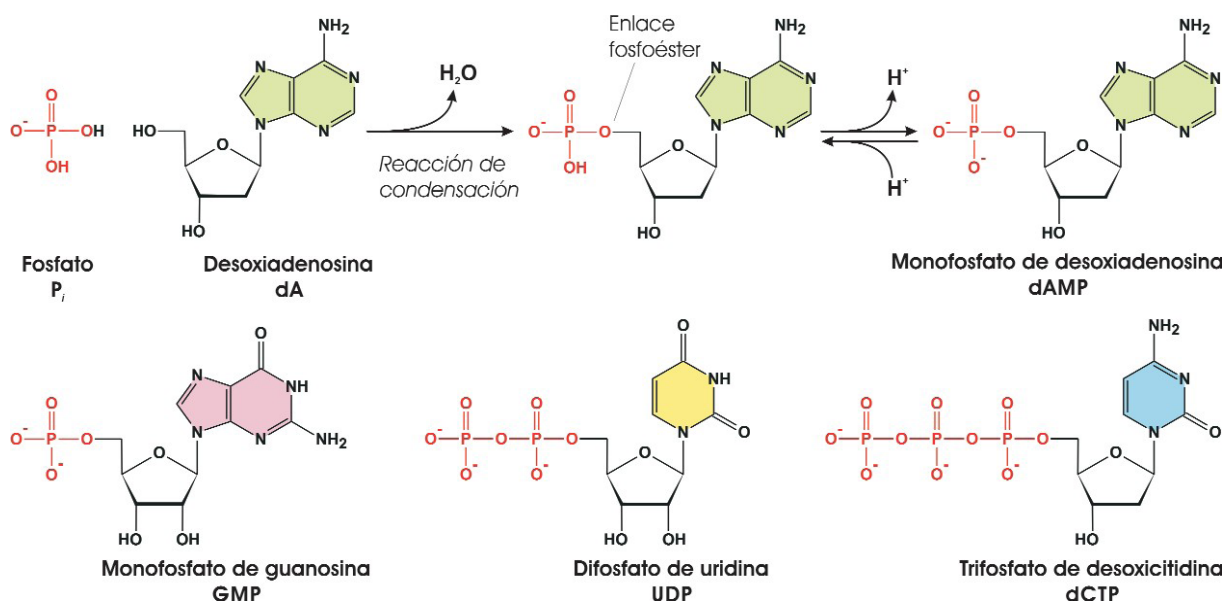


Ilustración 4.4. Arriba: Formación de un nucleótido a partir de un nucleósido y una molécula de fosfato (H_2PO_4^-). Abajo: Ejemplos de nucleótidos con su nomenclatura y sus símbolos (Fuente: ASH).

Así pues, del mismo modo que una proteína está formada por aminoácidos, un ácido nucleico estará integrado por nucleótidos. Los nucleótidos se unen entre sí mediante un **enlace fosfodiéster**

² El signo prima (') sirve para diferenciar los átomos de la pentosa de los de la base nitrogenada.

entre los carbonos 5' y 3' de dos nucleósidos, similar al de los glicerofosfolípidos [véase la Unidad 2]; como se advierte en la ilustración 4.5, dicho enlace permite la formación de polinucleótidos, es decir, polímeros de fosfatos y pentosas con bases nitrogenadas como grupos laterales.

Cada polinucleótido tiene una orientación química: el extremo 5' suele llevar un grupo fosforilo o trifosforilo, y el extremo 3' tiene un grupo -OH libre. Esta direccionalidad motiva la convención de escribir la secuencia de un polinucleótido en la dirección 5' → 3', representando el enlace fosfodiéster mediante un guión que une el carbono 3' a su izquierda con el carbono 5' a su derecha. Así, el polinucleótido que se forma en la ilustración 4.5 se escribirá: pppdG-dC-dA-dT, o d(pppG-C-A-T), lo que indica que en el extremo 5' hay un grupo trifosforilo unido al carbono 5' de una desoxiguanosina.

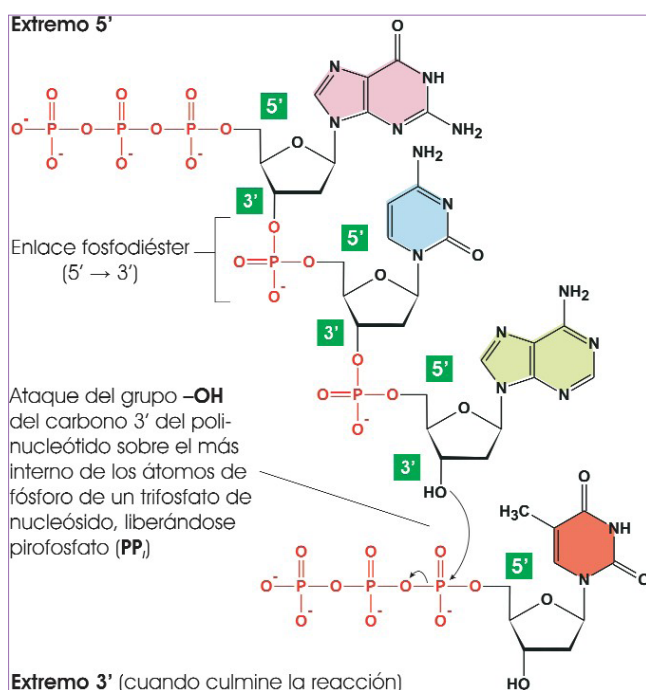


Ilustración 4.5. Unión de nucleótidos mediante la formación de enlaces fosfodiéster para dar un polinucleótido. Obsérvese que la reacción procede en la dirección de 5' a 3', de modo que el extremo de la cadena que crece es el que contiene el -OH en 3' (Fuente: ASH).

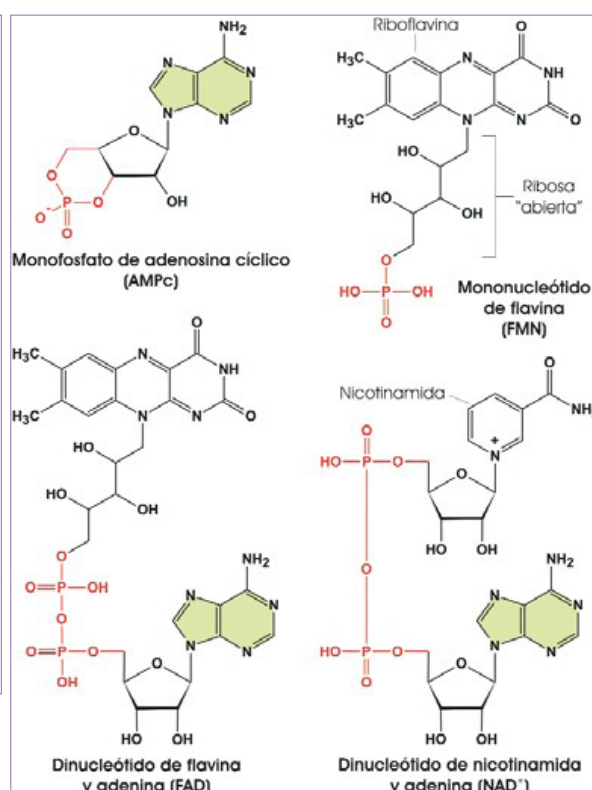


Ilustración 4.6. Algunos nucleótidos que no forman parte de los ácidos nucleicos (Fuente: ASH).

Nucleótidos que no forman ácidos nucleicos

En las siguientes unidades se estudiará el papel de los ácidos nucleicos en el almacenamiento y transmisión de la información genética.

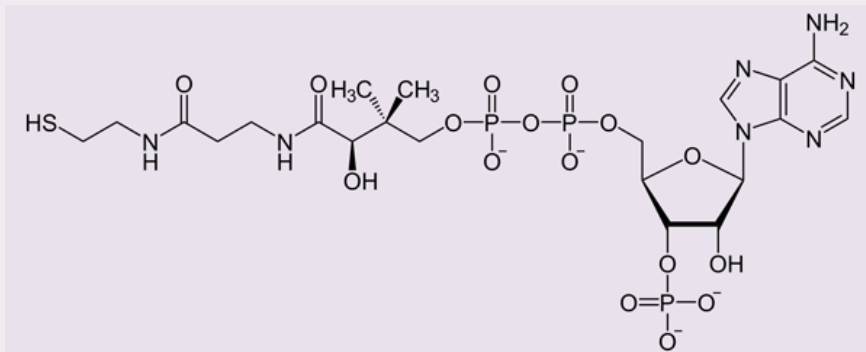
Pero los nucleótidos pueden desempeñar funciones distintas a la de ser los monómeros de los ácidos nucleicos. Como veremos, las enzimas requieren a menudo para su actividad moléculas llamadas **coenzimas**, muchas de las cuales son en realidad

nucleótidos o dinucleótidos (dos nucleótidos unidos por un enlace fosfodiéster o pirofosfato), en los que, en lugar de bases nitrogenadas, hay moléculas como la nicotinamida o la riboflavina [véase la ilustración 4.6].

Algunos nucleótidos, en particular el ATP y el GTP, juegan un papel clave en la transferencia de energía, como estudiaremos en la Unidad 8. Otros, como el AMP cíclico, actúan como mensajeros intracelulares.

Actividades

1. Utilizando los dibujos apropiados de la ilustración 4.2, 4.3 y 4.4, escribe la fórmula del ATP.
2. En la siguiente imagen se ha representado la coenzima A, cuyo papel estudiaremos más adelante. A partir de esta molécula se puede obtener un nucleótido. ¿Cuál?



3. Las bases nitrogenadas tienen, como su nombre indica, carácter básico, ¿cómo se puede entonces hablar de ácidos nucleicos?



Recuerda

- Los nucleótidos son moléculas orgánicas constituidas por carbono, hidrógeno, oxígeno, nitrógeno y fósforo. Se forman por la unión de tres moléculas diferentes; base nitrogenada (A, U, G y C en los ribonucleótidos y A, T, G y C en los desoxirribonucleótidos), pentosa (ribosa o desoxirribosa) y un grupo fosfato.
- Los nucleótidos se unen para formar polinucleótidos o ácidos nucleicos que pueden ser de dos tipos: el ADN (ácido desoxirribonucleico) y los ARN (ácidos ribonucleicos).
- Los nucleótidos libres o los dinucleótidos pueden actuar como mensajeros químicos (AMP cíclico), intervenir en la transferencia de energía (ATP) o formar parte de algunas enzimas.

2. Las enzimas

Todas las células necesitan obtener energía química a partir de la captación de energía solar o degradando nutrientes ricos en energía, convertir las moléculas nutrientes en las biomoléculas propias de la célula (proteínas, polisacáridos...) y sintetizar y degradar moléculas requeridas en funciones especializadas, como pigmentos o mensajeros celulares. En estos procesos participan miles de reacciones químicas que tienen lugar en las células, y cuyo conjunto se conoce como **metabolismo** (del griego *metá*, “más allá de”, *bol*, “lanzar”, e *-ismos*, “proceso”).

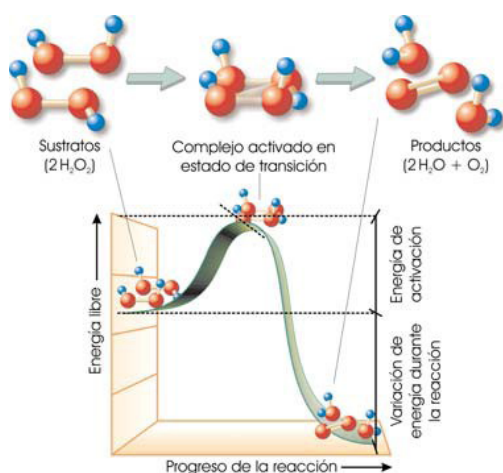


Ilustración 4.7. La descomposición de peróxido de hidrógeno (H_2O_2) para formar agua (H_2O) y oxígeno (O_2) está favorecida energéticamente, puesto que la reacción libera unos 117 kJ mol^{-1} de energía libre. Sin embargo, para ello los reactantes o sustratos han de “superar” una elevada barrera de energía (de unos 75 kJ mol^{-1}) necesaria para que se rompan los antiguos enlaces y se formen otros nuevos en el estado de transición (Fuente: ASH).

Una característica común a todas las reacciones metabólicas es que tienden a transcurrir con gran lentitud, incluso aunque estén termodinámicamente favorecidas —esto es, aunque los **productos** de la reacción (P) posean una energía libre inferior a la de los reactantes o **sustratos** (S)—. Ello se debe a que, para que la reacción culmine en cualquiera de los dos sentidos ($S \rightarrow P$ o $P \rightarrow S$), es necesario alinear grupos químicos, reordenar enlaces, formar cargas eléctricas efímeras y llevar a cabo otras transformaciones que demandan una cantidad de energía, conocida como **energía de activación**, usualmente muy superior a la energía libre de los reactantes o de los productos. Es como si entre unos y otros se interpusiese una “colina” de energía, a cuya cima deben “trepar” las moléculas y formar un **estado de transición** en el que la formación y ruptura de enlaces haya llegado a un punto tal que la “caída” hacia el estado estable S o P sea igualmente probable [véase la ilustración 4.7].

En una población de trillones o cuatrillones de moléculas de sustrato idénticas, solo unas pocas tendrán una energía superior a la energía de activación. En consecuencia, el número de moléculas que reaccionarán por unidad de tiempo será pequeño, y la velocidad de la reacción será baja. Gracias a ello, es improbable que la glucosa de nuestras células se combine con O_2 (aunque la reacción sea favorable energéticamente, ya que el CO_2 y el H_2O son productos más estables) y ardamos espontáneamente. Un incremento de la temperatura tiene por efecto aumentar la energía cinética media de las moléculas y, por consiguiente, elevar la fracción de ellas cuya energía excede a la de activación; por esta razón, la glucosa arde al aplicar una llama.

La célula debe acelerar *selectivamente* determinadas reacciones químicas necesarias para su supervivencia, por lo que no

puede depender de un método tan inespecífico como el cambio de temperatura. En su lugar, ha desarrollado moléculas capaces de buscar caminos alternativos de la reacción con menor energía de activación; es como si excavasen un “túnel” que atravesara la “colina” de energía, por el que pudieran transitar muchas moléculas de sustrato que carecen de la energía necesaria para ascender hasta la cima. Las moléculas que aumentan de este modo la velocidad de reacción, sin alterarse en el proceso, reciben el nombre de **catalizadores**.

El éxito de los seres vivos se puede atribuir a la capacidad de la célula para fabricar miles de catalizadores distintos, cada uno específico de determinada reacción química. En su mayoría tienen naturaleza proteínica y se conocen como **enzimas**, aunque también se han descubierto moléculas de ARN catalíticas denominadas **ribozimas**.

2.1. Mecanismo de acción de las enzimas

Para entender cómo se las arreglan las enzimas para reducir la energía de activación debemos fijarnos en sus peculiares características. Destacan dos de ellas:

- 1. Efectividad.** Las reacciones catalizadas por enzimas son de 10^5 a 10^{17} veces más rápidas que las correspondientes reacciones no catalizadas; de ahí que baste poca cantidad de enzima para realizar su función. Por ejemplo, la transformación del peróxido de hidrógeno (H_2O_2) en H_2O y O_2 ocurre espontáneamente, pero con suma lentitud: la semivida de una muestra de H_2O_2 —el tiempo necesario para que se descomponga la mitad de sus moléculas— es de 802 días. La enzima conocida como catalasa rebaja la semivida ¡a solo 0,7 nanosegundos! Es decir, la velocidad de la reacción química se incrementa en un factor de 10^{17} (cien mil billones).
- 2. Especificidad.** Las enzimas son muy específicas, en el sentido de que:
 - La enzima actúa exclusivamente sobre un determinado sustrato o sobre un grupo de ellos con algún común denominador estructural (así, la catalasa solo descompone H_2O_2 y ciertas moléculas orgánicas pequeñas como etanol o metanol). Por el contrario, los catalizadores inorgánicos—tales como las limaduras de hierro— pueden actuar sobre muchas sustancias diferentes.
 - Únicamente tiene lugar *una* reacción química, sin que se produzcan reacciones laterales o subproductos. Esto es, en las reacciones enzimáticas se da un rendimiento del cien por cien. En cambio, un catalizador artificial rara vez alcanza un rendimiento del 90 por ciento (lo que significa que 90 de cada 100 moléculas del sustrato se transformarían en el producto deseado, y solo 10 de cada 100 lo harán en productos diferentes).



Ilustración 4.8. El centro activo de la quimotripsina incluye solo tres residuos de aminoácidos (serina, en rojo en la figura; histidina, en verde; y ácido aspártico, en azul) que se hallan juntos en la estructura tridimensional de la enzima, pese a estar separados en la estructura primaria (incluso en cadenas polipeptídicas diferentes) (Fuente: ASH).

¿Por qué son tan llamativas la efectividad y la especificidad de las enzimas? La respuesta tiene que ver en parte con la formación de *enlaces covalentes* transitorios entre algunos restos de aminoácidos de la enzima y su sustrato, que elevan el nivel energético de este último y lo acercan al estado de transición; o con la transferencia de protones (o grupos funcionales) entre la enzima y el sustrato para estabilizar un **intermediario de reacción** cargado que, de otro modo, se descompondría a gran velocidad, formando los reactantes en lugar de los productos. Sorprendentemente, en estos procesos participan de forma directa solo unos pocos aminoácidos de la enzima — por lo general no más de 3 o 4—, que constituyen el llamado **centro activo** de la misma [véase la ilustración 4.8].

Sin embargo, gran parte de la efectividad de una enzima se basa en interacciones *no covalentes* con el sustrato. Cada vez que se forma, por ejemplo, un enlace iónico o uno de hidrógeno, se libera una pequeña cantidad de energía libre. Al alcanzar el estado de transición el sustrato adquiere una conformación que “encaja” óptimamente en el centro activo, y se forman entonces muchos enlaces no covalentes; la energía liberada por tales interacciones compensa en parte la requerida para llegar a la cima de la “colina” de energía y el resultado es una energía de activación neta menor.

Nomenclatura y clasificación de las enzimas

Muchas enzimas poseen un **nombre clásico** que, generalmente, se forma añadiendo el sufijo **-asa** al nombre del sustrato. Así, la *sacarasa* cataliza la hidrólisis de sacarosa con producción de glucosa y fructosa. Pero a veces el nombre clásico no sigue esta regla —por ejemplo, *tripsina* o *pepsina*—, y también se dan casos de enzimas diferentes que tienen el mismo nombre, o de una misma enzima a la que se conoce por dos o más nombres. A causa de estas ambigüedades se ha optado por un **nombre sistemático**, que identifica el sustrato y el tipo de reacción catalizada. En función de dicha reacción las enzimas se catalogan en seis clases:

- 1. Oxidorreductasas**, que intervienen en reacciones en las que se transfieren electrones.
- 2. Transferasas**, que catalizan la transferencia de grupos funcionales entre dos moléculas.
- 3. Hidrolasas**, que catalizan la ruptura de enlaces por acción del agua.
- 4. Liasas**, que rompen dobles enlaces adicionándoles grupos funcionales o, por el contrario, extraen grupos funcionales de determinados sustratos, originando en estos dobles enlaces o anillos.
- 5. Isomerasas**, que transfieren grupos *dentro* de una molécula para originar isómeros.
- 6. Ligasas o sintetasas**, que catalizan la formación de enlaces C-C, C-O, C-S y C-N entre dos moléculas mediante reacciones de condensación, gracias a la energía del ATP.

2.2. Variaciones en la actividad enzimática

La formación de enlaces entre la enzima (E) y el sustrato (S) da lugar al **complejo enzima-sustrato** (ES), que puede alcanzar el estado de transición y originar un **complejo enzima-producto** (EP); finalmente se libera el producto P formado, dejando a la enzima lista para comenzar un nuevo ciclo. Como señala la ilustración 4.9, estas tres etapas son reversibles, y en todo momento habrá moléculas de S que se transformen en P y moléculas de P que se conviertan en S (así como moléculas de S o de P que se unan a la enzima y se liberen antes de sufrir cambio alguno). El que predomine una u otra reacción dependerá de la proporción final de S y P que haga mínima la energía libre del sistema; la enzima simplemente acelera la consecución de dicho equilibrio.

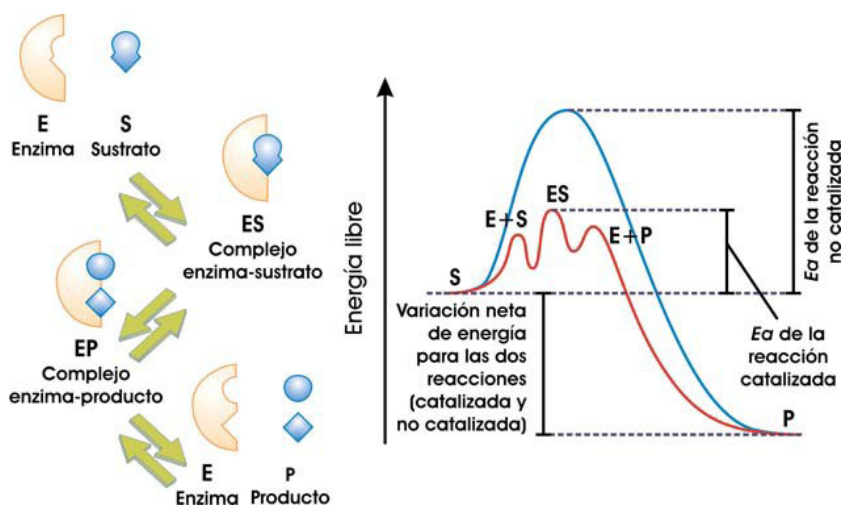


Ilustración 4.9. Las reacciones bioquímicas catalizadas por enzimas transcurren por regla general a través de tres etapas reversibles (izquierda), cada una de las cuales conlleva una energía de activación (E_a) sustancialmente menor que la de la reacción no catalizada (derecha). (Fuente: ASH).

Supongamos que disponemos de diversas preparaciones con la misma cantidad de enzima libre E, a las que añadimos cantidades progresivamente crecientes de su sustrato S. Sería de esperar que la velocidad inicial de la reacción de cada preparación (medida por la cantidad de producto P formado en los primeros instantes) aumentara también progresivamente, ya que el equilibrio de la reacción $E + S \rightleftharpoons ES$ se desplazará hacia la derecha, por la ley de acción de masas, a medida que crezca la concentración [S]. Sin embargo, cuando [S] es lo suficientemente alta, todas las moléculas de enzima forman rápidamente complejos ES, de modo que un aumento adicional de [S] no tiene efecto sobre la velocidad inicial: las moléculas de S extra tendrán que esperar a que los complejos ES se descompongan liberando el producto P y las enzimas queden libres para unirse a ellas. En dichas preparaciones, pues, se habrá alcanzado la **velocidad inicial máxima** de la reacción, y se dice que la enzima se ha **saturado con su sustrato**.

La concentración de sustrato que produce la saturación y la velocidad máxima son parámetros característicos de cada enzima que, sin embargo, pueden variar por la presencia de **inhibidores**. Se trata de moléculas que interfieren en la catálisis, ralentizando o deteniendo las reacciones. Muchos venenos y fármacos actúan como inhibidores, que pueden ser de dos tipos: irreversibles o reversibles.

1. Los **inhibidores irreversibles** se unen, casi siempre covalentemente, a un grupo de la enzima esencial para su actividad, al que inutilizan o simplemente destruyen.
2. Los **inhibidores reversibles**, en contraste, pueden disociarse rápidamente de la enzima. Con frecuencia pertenecen a una de las dos categorías siguientes:
 - **Inhibidores competitivos**, que se parecen al sustrato y compiten con él por unirse al centro activo, pero sin poder ser transformados por la enzima.
 - **Inhibidores no competitivos**, que no se unen al centro activo, sino a otro sitio de la enzima, provocando un cambio conformacional que impide su unión al sustrato.

Por último, la actividad enzimática también puede verse afectada por el pH o la temperatura. En efecto, un cambio de pH puede afectar a la carga eléctrica de cadenas laterales de aminoácidos que deben interactuar con el sustrato, por lo que toda enzima tiene un **pH óptimo** o un intervalo de pH en el que su actividad es máxima. Asimismo, la velocidad de una reacción enzimática aumenta con la temperatura, pero a partir de un punto (la **temperatura óptima**) la actividad enzimática decae rápidamente.

2.3. Los cofactores enzimáticos

A menudo, la actividad enzimática requiere la presencia de sustancias no proteínicas, por lo general de baja masa molecular, que se conocen como **cofactores**. En tal caso, la enzima *completa* recibe el nombre de holoenzima, y su parte proteínica —catalíticamente inactiva por sí sola— el de **apoenzima**. Un cofactor puede ser:

1. Uno o varios iones metálicos, como Fe^{2+} , Cu^+ , Mg^{2+} o Zn^{2+} , que solo se precisan en cantidades diarias de miligramos o de microgramos. Algunos pueden actuar como grupos puente, uniéndose simultáneamente al sustrato y al centro activo de la enzima. Otros atraen electrones de un sustrato —cambiando, por ejemplo, de ion Fe^{3+} a Fe^{2+} — para cederlos a otra molécula. Por último, algunos iones como el hierro o el cobre poseen de por sí cierta actividad catalítica, la cual, sin embargo, resulta muy amplificada por la proteína. Las enzimas que poseen iones metálicos se designan a menudo como **metaloenzimas**.

2. Una **molécula orgánica**. Además de (o en lugar de) iones metálicos, muchas enzimas necesitan compuestos orgánicos u organometálicos a los que habitualmente se conoce como **coenzimas**, si bien muchas veces se reserva este nombre para las moléculas que se unen débilmente a la apoenzima; si la unión es fuerte (covalente) se llaman **grupos prostéticos**. Por lo general, estas moléculas actúan como transportadores intermediarios entre enzimas que catalizan reacciones de transferencia de grupos funcionales o de electrones. Cada clase de reacción tiene su particular coenzima, que se consume gracias a un conjunto de enzimas y se regenera por un conjunto distinto. Así, ciertos tipos de **deshidrogenasas** separan de sus sustratos dos electrones (acompañados de un protón) con los que reducen una coenzima, el **dinucleótido de nicotinamida y adenina (NAD⁺)**; la coenzima reducida (NADH) es entonces sustrato de las oxidorreductasas, que utilizan los electrones y convierten el NADH en NAD⁺.

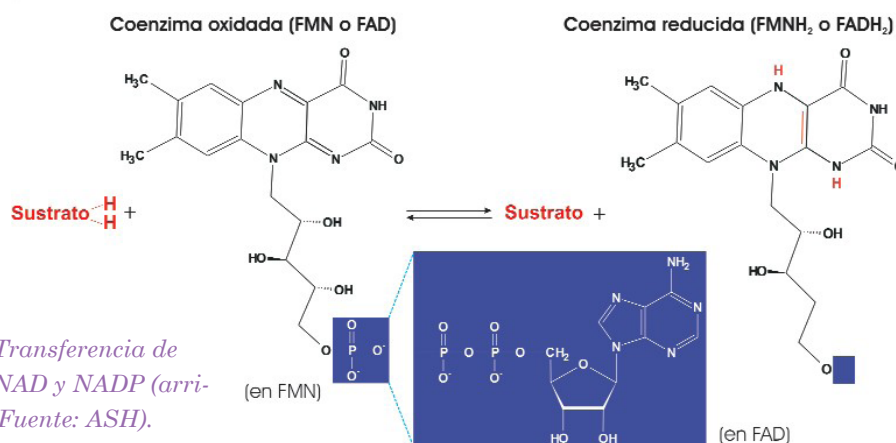
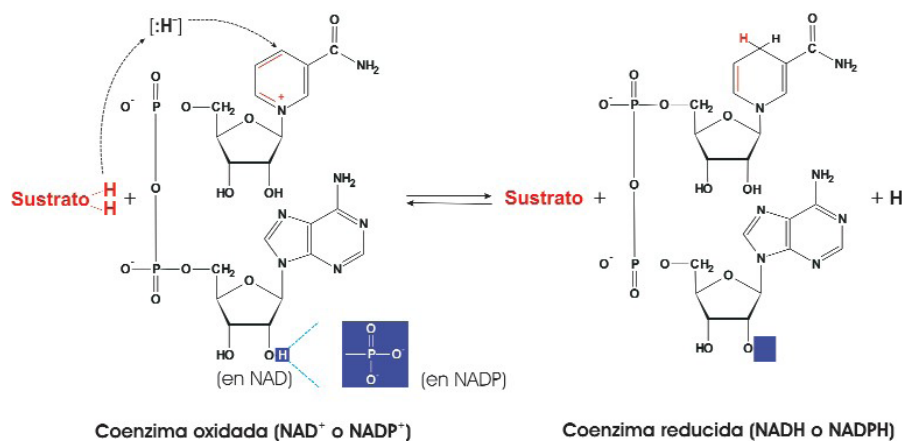


Ilustración 4.10 y 4.11. Transferencia de electrones por coenzimas: NAD y NADP (arriba); FAD y FMN (abajo). (Fuente: ASH).

Muchas coenzimas son **vitaminas hidrosolubles** [véase el recuadro Vitaminas en la Unidad 2] modificadas. Por ejemplo, el NAD⁺ y una molécula derivada de él, el **fosfato del dinucleótido de nicotinamida y adenina (NADP⁺)**, provienen de la vitamina conocida como **niacina** (cuya deficiencia provoca una enfermedad, la pelagra); de la **vitamina B₂ o riboflavina** proceden dos coenzimas, el **mononucleótido de flavina (FMN)** y el **dinucleótido de flavina y adenina (FAD)**, que transportan un par de átomos de hidrógeno [véanse las ilustraciones 4.10 y 4.11].

No obstante, también hay moléculas que no son vitaminas pero pueden ser coenzimas, tales como el **ATP**, el principal transportador de grupos fosforilo, o el **ácido lipoico**, que transporta tanto electrones como grupos acilo. La **coenzima Q** es atípica, ya que transporta electrones difundiendo por el interior de una bicapa lipídica; es decir, no es hidrosoluble.

2.4. Las fases del metabolismo

Las reacciones enzimáticas se disponen a menudo en forma de **rutas metabólicas**, secuencias de entre 2 y 20 pasos sucesivos en los que el producto de una enzima es el sustrato de la siguiente y cuyo estudio comenzaremos a partir de la Unidad 8. En cada paso tiene lugar un pequeño cambio químico, de modo que el sustrato inicial de la ruta termina transformándose en un producto final muy distinto. La mayoría de las rutas metabólicas son lineales, aunque algunas son cíclicas. Todas estas rutas se pueden agrupar en dos grandes fases del metabolismo:

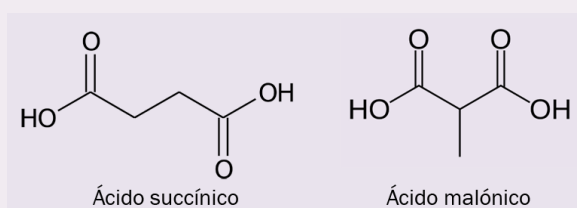
- **Catabolismo** o fase de degradación, en la que moléculas complejas como polisacáridos o proteínas se convierten mediante reacciones escalonadas en moléculas sencillas (etanol, CO_2 , NH_3 ...). **Las rutas catabólicas liberan energía**, parte de la cual se conserva en forma de coenzimas como ATP, NADPH o FADH_2 .
- **Anabolismo** o fase de biosíntesis, en la que se construyen biomoléculas complejas (proteínas, ácidos nucleicos...) a partir de moléculas sencillas y nutrientes. **Las rutas anabólicas requieren el aporte de la energía** recuperada durante el catabolismo.

Aunque los procesos anabólicos y catabólicos son opuestos, ambos suceden simultáneamente en las células y funcionan de forma coordinada. En las próximas unidades estudiaremos los más importantes y extendidos de ellos.

Actividades

- En una reacción química sin catalizador la sustancia A se transforma en la sustancia B liberándose 25 kilocalorías por mol de sustrato; si la reacción fuera catalizada por una enzima ¿cuánta energía se liberaría por mol de sustrato? Razona la respuesta.
- La mayoría de las bacterias aeróbicas, como *Staphylococcus*, poseen la enzima catalasa; la principal excepción es *Streptococcus*. Si se aplica agua oxigenada a un cultivo de una de las dos bacterias y se forman burbujas, ¿cuál de ellas habrá en el cultivo? Razona la respuesta.
- Si el rendimiento de las enzimas fuese del 90 %, ¿qué porcentaje del sustrato inicial se recuperaría como producto final a lo largo de una ruta metabólica de 10 etapas? ¿Qué consecuencias tendría para la célula ese rendimiento inferior al 100 %?

- La deshidrogenasa del ácido succínico cataliza la eliminación de dos átomos de H a partir de dicho ácido. La reacción no tiene lugar si en el medio se halla presente una sustancia muy parecida denominada ácido malónico. ¿Por qué?



- La lisozima es una enzima que rompe los enlaces β -glucosídicos de la mureína de la pared bacteriana. Explica qué consecuencias tiene para la bacteria la presencia de esta enzima.
- Explica por qué en un principio la actividad enzimática aumenta con la temperatura hasta llegar a la temperatura óptima y después desciende.
- ¿Por qué el pH óptimo puede variar tanto de unas enzimas a otras?
- Explica por qué son las vitaminas hidrosolubles, y no las liposolubles, las que emplea la célula para construir muchas de las coenzimas.



Recuerda

- Las enzimas son sustancias, generalmente proteínas, cuya función consiste en aumentar la velocidad de las reacciones químicas celulares o rutas metabólicas.
- Además de enzimas, muchas reacciones precisan la asistencia de cofactores inorgánicos (iones metálicos) u orgánicos (las coenzimas, generalmente derivadas de vitaminas hidrosolubles).
- El conjunto de reacciones químicas celulares (rutas metabólicas) catalizadas por enzimas recibe el nombre de metabolismo. Algunas rutas se utilizan para degradar nutrientes (rutas catabólicas) y otras para sintetizar biomoléculas (rutas anabólicas).

3. Los microorganismos

Hasta el momento hemos analizado los bioelementos y biomoléculas que forman parte de los seres vivos y que participan activamente en su desarrollo vital. A partir de este epígrafe, comenzaremos a estudiar cómo funcionan los seres vivos; pero antes hemos de conocer cómo las moléculas mencionadas se integran en la unidad básica de los seres vivos, la **célula**, y para ello analizaremos la estructura de los microorganismos.

Los **microorganismos** son organismos de tamaño microscópico. Pueden existir como **células aisladas** o como **agrupaciones celulares** (coloniales o pluricelulares, pero sin formar tejidos), aunque en este último caso cada célula es capaz de llevar a cabo por sí mismos todas las funciones vitales, independientemente de otras células; también se consideran microorganismos las denominadas **formas acelulares** (virus, viroides...), pese a que, según comprobamos en la Unidad 1 (actividad 24), no son realmente seres vivos. En definitiva, los microorganismos no forman un grupo taxonómico definido. Antes bien, cinco de los seis reinos del sistema de clasificación propuesto por el biólogo británico Thomas Cavalier-Smith (n. 1942) incluyen —en dos casos exclusivamente— microorganismos; la excepción es el reino de los Animales, que siempre poseen tejidos [véase la ilustración 4.12].

Cavalier-Smith agrupa a sus seis reinos en dos grandes **dominios** (también llamados **imperios** o **superreinos**), que difieren fundamentalmente en las relaciones entre membranas, cromosomas (ADN) y ribosomas, así como en sus “esqueletos”:

Dominio de los procariotas	Dominio de los eucariotas
Tienen normalmente una <i>única</i> molécula de ADN circular (el cromosoma bacteriano) unida directamente a la membrana plasmática.	Tienen <i>varias</i> moléculas de ADN, unidas a un sistema de membranas internas (envoltura nuclear, RE) que está desconectado de la membrana plasmática
La membrana plasmática crece por inserción directa de lípidos y proteínas; los ribosomas que las fabrican se hallan unidos directamente a la membrana plasmática.	La membrana plasmática crece por fusión con vesículas derivadas de las membranas internas, a las que se unen los ribosomas que fabrican proteínas.
Poseen un exoesqueleto (la pared celular) formado por peptidoglucanos.	Poseen un endoesqueleto (el citoesqueleto) formado por actina, tubulina y otras proteínas..

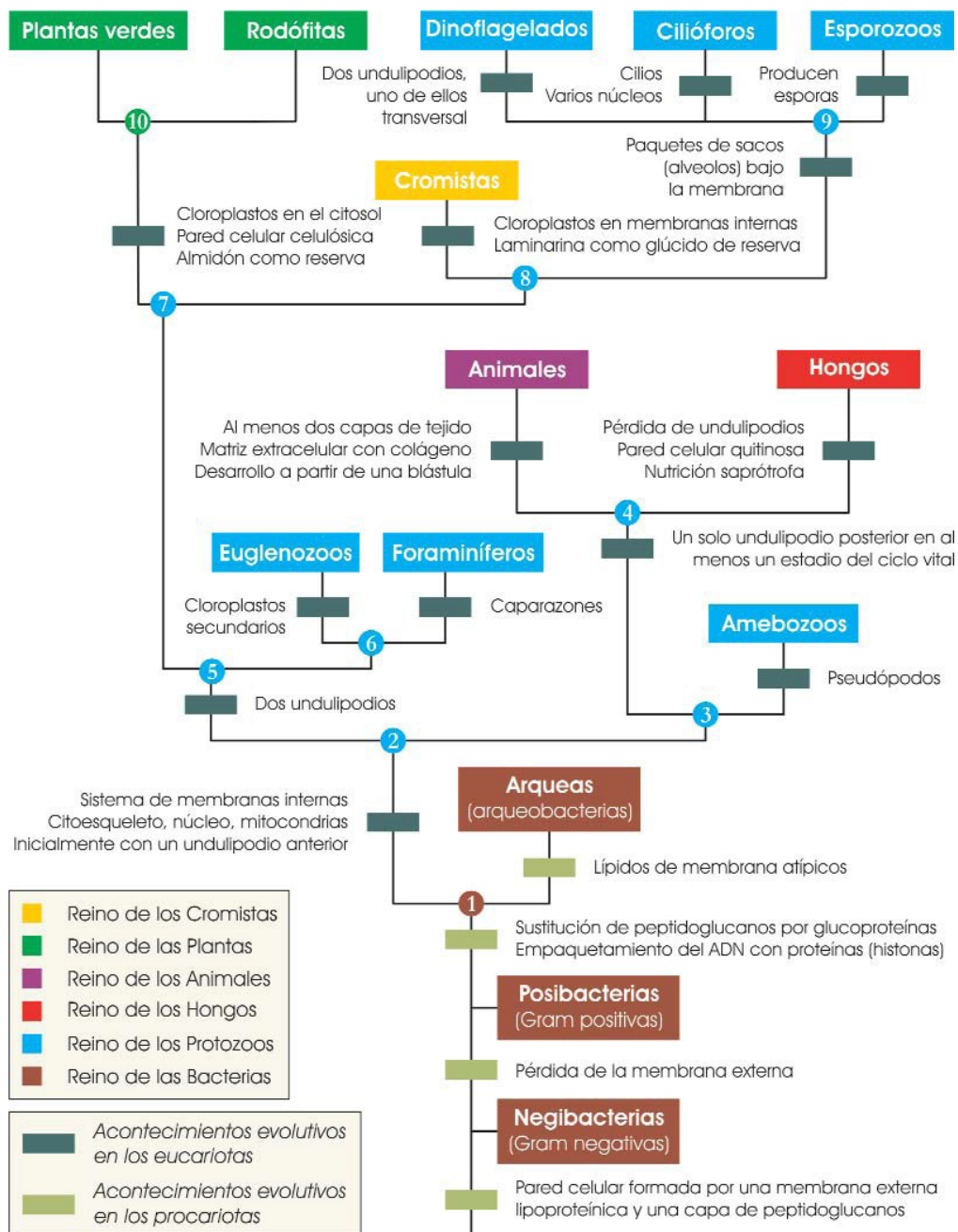


Ilustración 4.12. Relaciones filogenéticas entre los principales grupos de seres vivos, según Cavalier-Smith. Los recuadros y círculos representan grupos monofiléticos, es decir, grupos de seres vivos que incluyen a todos los descendientes de un antepasado común. El número que aparece en los círculos significa:

- 1. Neomuras.** El nombre significa "pared nueva", ya que sustituyeron su rígida pared celular por una cubierta más flexible.
 - 2. Eucariotas.** Células con núcleo.
 - 3. Unicontos.** Células con un solo undulipodio.
 - 4. Opistocontos.** Células con el undulipodio en posición posterior.
 - 5. Bicontos.** Células que han desarrollado un segundo undulipodio.
 - 6. Cabozoos.** Células que entraron en endosimbiosis secundaria con un alga verde, formando cloroplastos que en muchas especies se han perdido.
 - 7. Corticados.** Células con microtúbulos abundantes en la base de los undulipodios.
 - 8. Cromalveolados.** Células que entraron en endosimbiosis secundaria con un alga roja formando cloroplastos que a menudo se han perdido.
 - 9. Alveolados.** Presentan paquetes de sacos, o alvéolos, bajo la membrana plasmática.
 - 10. Plantas o arqueoplástidos.** Células que entraron en simbiosis primaria con una cianobacteria formando cloroplastos. Incluye las plantas terrestres y las algas verdes y rojas.
- Obsérvese que los protozoos no forman un grupo monofilético, ya que de distintas ramas de dicho reino derivan los demás reinos de eucariotas (Fuente: ASH).

3.1. Dominio de los procariotas

Este dominio incluye el reino de las bacterias (nombre derivado del griego *baktēr*, “bastón”, e *-ion*, “pequeño”). Son los organismos más abundantes: se calcula que hay, en total, unos cinco quintillones (5×10^{30}) de bacterias en toda la Tierra; solo en el cuerpo de una persona hay diez veces más bacterias (10^{15}) que células humanas (10^{14}). Son unicelulares, aunque en ocasiones forman colonias o filamentos sencillos. Sus dimensiones varían entre $0,2 \mu\text{m}$ (en bacterias del género *Mycoplasma*) y $750 \mu\text{m}$ (la bacteria *Thiomargarita namibiensis*), aunque el tamaño habitual es de $0,5$ a $2 \mu\text{m}$. La forma de las bacterias no es constante y, a menudo, una misma especie adopta distintos tipos morfológicos. Pueden ser esféricas (**cocos**), en forma más o menos alargada como los **bacilos**, en forma de coma (**vibrios**), largas y onduladas (**espirilos**) y alargadas en espiral como las **espiroquetas** [véase la ilustración 4.13].

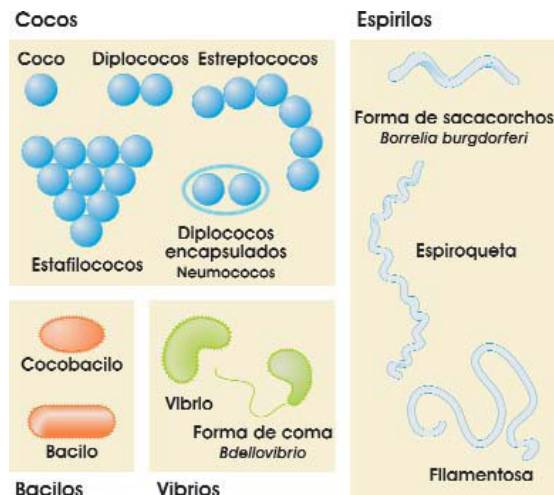


Ilustración 4.13. Distintos tipos de bacterias en función de su forma (Fuente: ASH).

Estructuras extracelulares

- **Pared celular.** Según vimos en la Unidad 2, todas las bacterias, excepto los micoplasmas, poseen una pared celular cuya estructura nos permite dividir a estos microorganismos en dos grandes grupos: las bacterias **Gram positivas** o G(+) y las **Gram negativas** o G(-) [véase la ilustración 2.19]; muchos antibióticos son específicos de las bacterias porque actúan inhibiendo la formación de esta pared.
- **Capa S o capa superficial.** Se trata de una capa que envuelve a la pared celular en muchas bacterias, sobre todo Gram positivas. Está formada por el ensamblaje regular de subunidades idénticas de proteínas o glucoproteínas. Sus funciones no se conocen bien, aunque se sabe que proporciona protección a la superficie bacteriana y actúa como barrera frente a la difusión; en muchas arqueobacterias es la única capa externa, y desempeña funciones de auténtica pared celular.
- **Cápsula.** Es una estructura superficial que presentan muchas bacterias exteriormente a la pared (o, en su caso, a la capa S). Consiste en la acumulación de material mucoso o viscoso, de tamaño y composición variable, que en muchos casos les confiere patogenicidad.
- **Flagelos** [véanse las ilustraciones 4.13, 4.14 y 4.15]. Son apéndices largos y finos observables en muchas bacterias al microscopio electrónico. Su localización es muy variable: en uno de los extremos de la célula, en ambos, concentrados en un penacho... El flagelo es una estructura helicoidal y está for-

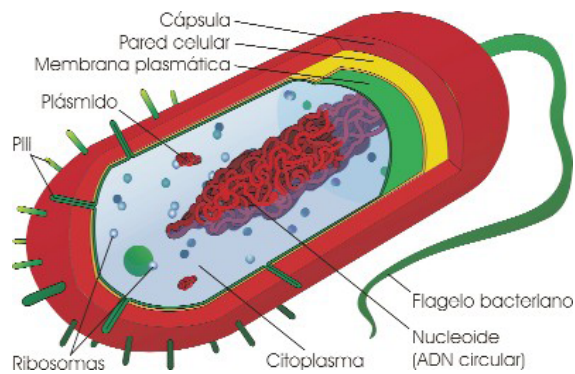


Ilustración 4.14. Esquema de una bacteria.

(Fuente: www.wikipedia.org).

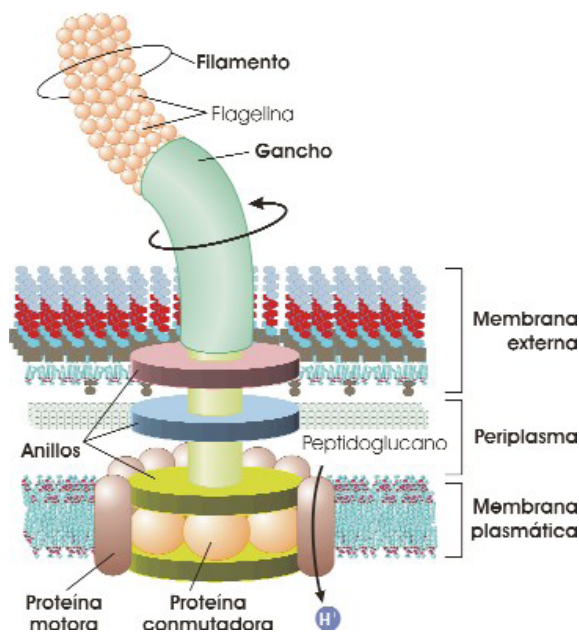


Ilustración 4.15. Estructura del flagelo en bacterias G(-). Recuérdese que la capa de peptidoglucano de estas bacterias está situada entre la membrana plasmática y la membrana externa [véase la ilustración 2.19]. (Fuente: ASH).

mado por un **filamento** compuesto, a su vez, por subunidades de una proteína denominada **flage-lina**. En la base del flagelo existe una región más ancha, el **codo** o **gancho**, que consta de un único tipo de proteína y cuya función es unir el filamento a la parte motora del flagelo, el **corpúsculo basal**, que está inmersa en la membrana plasmática y en la pared bacteriana.

El corpúsculo basal está constituido por un eje central que atraviesa un sistema de anillos. En las bacterias G(-) existe un anillo externo que está anclado en la membrana externa, otro en la capa de peptidoglucano y un tercer anillo interno está situado en la membrana plasmática; en las G(+) solo hay un par de anillos internos. Alrededor del anillo interno, y anclado también en la membrana plasmática, se halla un grupo de proteínas motoras que controlan la rotación del filamento; otro grupo de proteínas actúa como un conmutador, invirtiendo la rotación en respuesta a señales intracelulares. La fuerza motriz necesaria para la rotación proviene de la energía liberada en el flujo de H^+ a favor de gradiente de concentración [véase la ilustración 4.15].

- **Fimbrias.** Son estructuras móviles de naturaleza proteínica que presentan algunas bacterias. Son mucho más cortas que los flagelos, aunque suelen ser más numerosas. Al parecer, las fimbrias intervienen en la fijación de las bacterias a las superficies.
- **Pili.** Otras estructuras bacterianas típicas son los pelos o pili, similares a las fimbrias pero más largos y escasos. Los pili intervienen en la fijación de algunas bacterias patógenas a los tejidos, actúan como receptores específicos para algunos tipos de virus y participan en los procesos de conjugación bacteriana (que se detallarán en la Unidad 7).

Estructuras intracelulares

- **Membrana plasmática.** Tradicionalmente se destacaba como rasgo característico de la membrana plasmática bacteriana la presencia de invaginaciones y extensiones internas llamadas **mesosomas**, particularmente conspicuas en bacterias Gram positivas. Estos mesosomas parecían desempeñar un papel en varios procesos celulares, como la formación de la pared celular durante la división celular, la duplicación del material genético (**replicación**), o como sede de citocromos y de enzimas que intervienen en la respiración celular. Sin embargo, la

mayoría de los investigadores reconoce actualmente que los mesosomas son meros **artefactos**, esto es, alteraciones de la membrana que se producen como consecuencia de las técnicas de **fijación** utilizadas en la preparación de muestras en microscopía electrónica, ya que no se observan en las células que no han sido fijadas.

- **Vesículas y microcompartimentos.** En el citoplasma de las bacterias apenas se puede distinguir estructura alguna, por lo que se suele admitir que carecen de orgánulos. Sin embargo, recientes descubrimientos han revelado que al menos algunos procariontes poseen vesículas rodeadas por una membrana, como los **magnetosomas** (que poseen entre 15 y 20 cristales de magnetita, los cuales actúan como la aguja de una brújula y orientan a las bacterias magnetotácticas en un campo magnético) o los **clorosomas** de las bacterias verdes del azufre (que contienen pigmentos captadores de luz, necesaria para la fotosíntesis). Se han detectado también estructuras, llamadas **microcompartimentos**, rodeadas por una cubierta poliédrica de proteínas en lugar de una bicapa lipídica; destacan entre ellos los **carboxisomas**, que contienen enzimas necesarias para la fijación del CO_2 .
- **Nucleoide.** Las bacterias carecen de un núcleo rodeado por una envoltura nuclear, y el **cromosoma bacteriano**—que, como veremos en la Unidad 9, está formado habitualmente por una única molécula de ADN circular— se localiza en el citoplasma, en una zona más o menos central, irregular y transparente a los electrones llamada **nucleoide**. La excepción la constituyen las bacterias del filo *Planctomycetes*, que tienen a veces su ADN encerrado dentro de una doble membrana. Es frecuente hallar también pequeñas moléculas de ADN llamadas **plásmidos**, que no están integradas en el cromosoma bacteriano y que se replican independientemente de él.
- **Inclusiones.** Se pueden observar en el interior de la bacteria numerosos **ribosomas** (estructuras implicadas en la síntesis de proteínas, que estudiaremos en la Unidad 6), así como acúmulos de sustancias orgánicas (gotas de grasa, compuestos ricos en carbono y nitrógeno, polifosfatos...) o inorgánicas (gránulos de azufre) que se utilizan como fuente de energía y de materia.

Principales grupos de bacterias

- ▶ **Cianobacterias.** Son bacterias G(-), antiguamente conocidas como algas azules o cianofíceas e incluidas entre las plantas porque realizan una fotosíntesis similar a la de estas (con desprendimiento de O_2). Algunas pueden fijar el N_2 atmosférico, y suelen formar colonias. *Anabaena smithi* es una cianobacteria muy común en estanques y lagos de agua dulce.

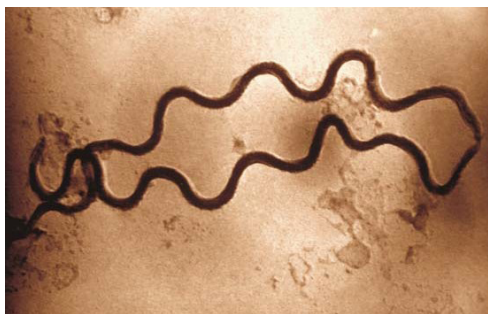


Ilustración 4.16. *Treponema pallidum*, una espiroqueta (en la imagen se observan 2 ejemplares) cuyo cuerpo presenta de 9 a 12 pequeñas espiras (Fuente: www.fam.br (Joyce Ayers)).

- ▶ **Espiroquetas.** Son bacterias G(-), alargadas y con numerosos flagelos que usan, junto con movimientos de torsión, para desplazarse. Entre ellas hay algunos parásitos, como *Treponema pallidum*, que causa la sífilis humana.
- ▶ **Proteobacterias.** Son bacterias G(-). Incluyen grupos tan importantes como las **bacterias fotosintéticas rojas** y las **bacterias quimiolitotrofas** [véase la Unidad 6], así como las **enterobacterias**, que obtienen la energía mediante la respiración usando oxígeno o compuestos como nitratos. A este grupo pertenecen las bacterias del género *Salmonella*, que causan gastroenteritis y fiebres tifoideas.
- ▶ **Endobacterias.** Son bacterias G(+) que forman **endosporas**. Incluye organismos anaeróbicos como *Lactobacillus bruceckii*, usado para hacer yogur mediante fermentaciones [véase la Unidad 8]. Géneros como *Clostridium* son patógenos (gangrena y botulismo).

Arqueobacterias

Son un grupo peculiar de procariontes, cuyo nombre (del griego *arkhē*, “primitivo”) hace referencia a que las pruebas genéticas iniciales sugerían que se trataba de un taxón muy antiguo y a que muchas de ellas crecen en condiciones que, según se suponía, prevalecieron en los comienzos de la vida sobre la Tierra. Existen, en efecto, *arqueobacterias termoacidófilas* (que viven a temperaturas superiores a 80 °C y pH inferior a 2), halófilas extremas (en ambientes de elevada salinidad) y metanógenas que producen metano en ausencia de O₂ [véase la ilustración 4.17].

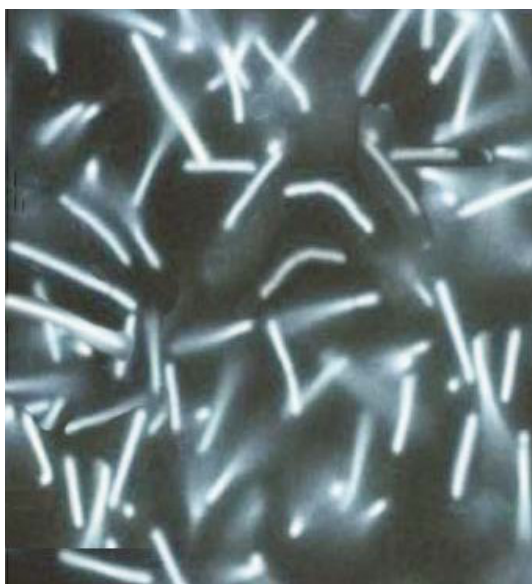


Ilustración 4.17. *Methanopyrus*, una arqueobacteria hipertermófila (se reproduce a temperaturas comprendidas entre 91 y 113 °C) y metanógena (Fuente: www.wikipedia.org).

Además, su estructura molecular difiere de la de los otros procariontes; por ejemplo, los lípidos de la membrana plasmática carecen de ácidos grasos y, en su lugar, poseen cadenas laterales compuestas de unidades de isopreno unidas al glicerol por enlaces éter. Por estas y otras razones, a menudo se las incluye en un tercer dominio, el de las **arqueas**, situado al mismo nivel que las eubacterias (los restantes procariontes) y los eucariotes. No obstante, un creciente número de biólogos opina que, en realidad, las arqueobacterias y los eucariotes evolucionaron al mismo tiempo a partir de bacterias G(+) que se adaptaron a la hipertermofilia, en las que la mureína de la rígida pared celular fue reemplazada por glucolípidos —que forman un glucocáliz flexible—. En tal caso, las arqueas habrían de ser reclassificadas como un tipo más de bacterias [véase la ilustración 4.12].

3.2. Formas acelulares

Antes de proceder al estudio de los microorganismos eucarióticos describiremos brevemente ciertas macromoléculas y organizaciones supramoleculares con mayor o menor grado de autonomía, que son capaces de producir enfermedades:

1. Virus (del latín *vīrus*, “veneno”). Estas formas acelulares —sin duda los microorganismos más abundantes, capaces de infectar todo tipo de seres vivos— usan, para multiplicarse, la maquinaria molecular de sus hospedadores, por lo que no abordaremos su replicación hasta la Unidad 7 (en la que se tratará en profundidad dicha maquinaria). Ahora estudiaremos la estructura que presentan cuando se encuentran fuera de las células, un estado inerte denominado **virión**.

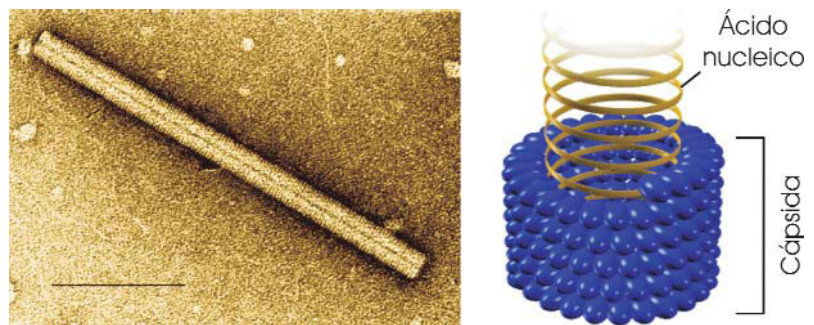


Ilustración 4.18. Micrografía electrónica y esquema del virus del mosaico del tabaco (Fuente: www.wikipedia.org).

El tamaño de un virión oscila, en general, entre 24 y 300 nm. Su estructura incluye una molécula de ácido nucleico (ADN o ARN), que puede ser monocatenario (una cadena, típica en virus con ARN) o bicatenario (dos cadenas, frecuente en virus con ADN). Protegiendo el ácido nucleico se halla una envoltura proteínica, la **cápsida**, formada por unas subunidades idénticas llamadas **capsómeros**, constituidos, a su vez, por proteínas globulares que se ensamblan originando una cubierta con forma geométrica. Según dicha forma, se pueden distinguir:

A. Virus cilíndricos o helicoidales, cuyos capsómeros son de un solo tipo y se disponen en forma de hélice en torno a un “tubo” hueco que contiene el ácido nucleico. El *virus del mosaico del tabaco* [véase la ilustración 4.18] es un ejemplo de virus helicoidal.

B. Virus icosaédricos, generalmente con capsómeros de varios tipos dispuestos en forma de icosaedro regular que deja un hueco central donde se aloja el ácido nucleico. Algunos forman poliedros con más caras que el icosaedro y otros presentan fibras proteínicas que sobresalen de la cápsida. Un ejemplo son los *adenovirus*, como los *virus del resfriado común*.

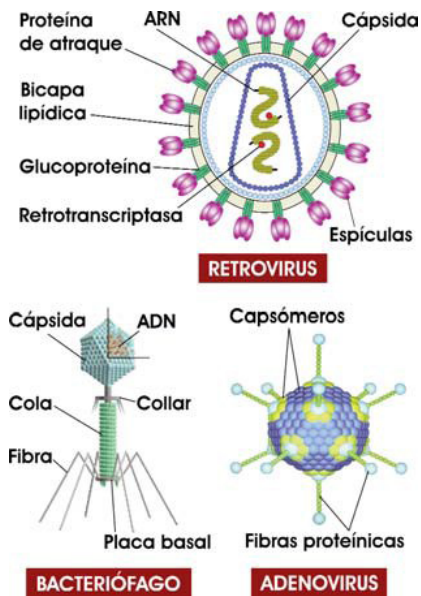


Ilustración 4.19. Estructura de algunos tipos de virus (Fuente: www.wikipedia.org).

C. Virus con envoltura, que presentan, exteriormente a la cápsida, una envoltura de características y composición similares a una membrana plasmática, con su doble capa lipídica y sus proteínas y glucoproteínas; estas últimas se proyectan hacia el exterior originando unos salientes llamados **espículas** [véase la ilustración 4.19]. La cápsida de estos virus suele ser icosaédrica, aunque también los hay con cápsida helicoidal. Como ejemplos se pueden citar el *virus de la gripe* y el *VIH* (virus del SIDA).

D. Virus complejos. Estos virus presentan la siguiente estructura general, típica de muchos *bacteriófagos* (virus que infectan bacterias) como el de la ilustración 4.19:

- Una **cabeza** con estructura icosaédrica que contiene el ácido nucleico.
- Una **cola** de estructura helicoidal que constituye un cilindro hueco.
- Un **collar** de capsómeros entre la cabeza y la cola.
- Una **placa basal**, al final de la cola, con unos puntos de anclaje y unas fibras proteínicas que sirven para fijar el virus a la membrana de la célula hospedadora.

Clasificación de los virus según el tipo de células infectadas

- **Virus que infectan células vegetales**. Casi todos contienen ARN monocatenario, cápsida helicoidal y carecen de envoltura lipoproteínica (a esta categoría pertenece el virus del mosaico del tabaco). Otros, como ciertos *reovirus* que producen tumores en las plantas, poseen ARN bicatenario y cápsida icosaédrica. Hay también virus con ADN y cápsida icosaédrica, como el del estriado del maíz o el del mosaico de la coliflor.
- **Virus que infectan células animales**. La mayoría presentan una envoltura, pero son muy variables en el resto de sus características. Podemos destacar:
 - ◆ Virus con ARN monocatenario, como los virus de la rabia y de la rubéola.
 - ◆ Los *retrovirus*, como el VIH, que poseen ARN monocatenario y una enzima específica, la *retrotranscriptasa*, cuyo papel en la replicación (duplicación) del virus estudiaremos en la Unidad 7.
 - ◆ Virus con ADN bicatenario, como los *herpesvirus* (herpes, varicela).
 - ◆ Existen también virus icosaédricos sin envoltura, con ARN monocatenario (virus de la polio), con ARN bicatenario (*reovirus*), o con ADN bicatenario (*adenovirus* de los resfriados).
- **Virus que infectan bacterias (bacteriófagos)**. La mayoría son virus complejos y contienen ADN bicatenario, como el virus T4, que infecta a la bacteria intestinal *Escherichia coli*.

2. **Viroides.** Son agentes infecciosos que, a diferencia de los virus, no poseen proteínas ni lípidos; solo tienen una corta cadena de ARN. El mecanismo causante de la infección es la **autocatálisis** del material genético del viroide.
3. **Priones.** Son partículas proteínicas infecciosas originadas a partir de proteínas “normales” del propio hospedador que sufren un cambio conformacional. La *encefalitis espongiforme*, o “enfermedad de las vacas locas”, se debe a un prión que pasa a la especie humana al comer carne infectada.

3.3. Dominio de los eucariotas

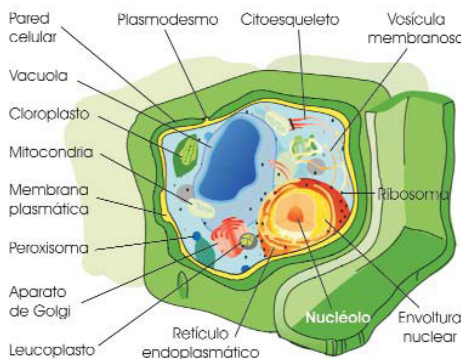
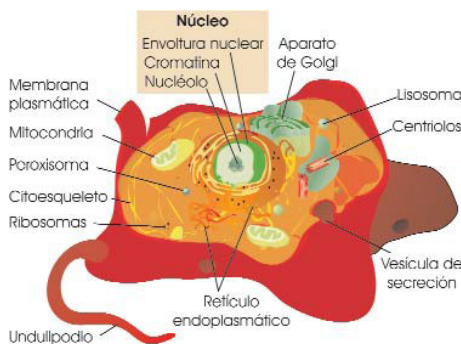


Ilustración 4.20. Estructura de una célula animal (arriba) y vegetal (abajo). (Fuente: www.wikipedia.org).

Además de las bacterias y las formas acelulares, existe un nutrido grupo de microorganismos que comparten con los seres pluricelulares la propiedad de que sus células poseen estructura eucariótica. Su rasgo distintivo es la presencia de cromosomas lineales situados en un compartimento —el núcleo— rodeado por una doble membrana que deriva del **retículo endoplasmático** y del **aparato de Golgi** que estudiamos en la Unidad 3. En próximas unidades iremos conociendo otros orgánulos², como los lisosomas, las mitocondrias, los cloroplastos...

Todas las estructuras mencionadas se sostienen y se desplazan gracias a una intrincada red de “andamios” y “cables” conocida como **citoesqueleto**, y se hallan inmersas en una matriz gelatinosa que forma la sustancia fundamental de la célula o **citósol**.

El citoesqueleto

Esta estructura consiste en un entramado de proteínas filamentosas que atraviesan el citoplasma de punta a cabo, formando un sistema de rodillos y entrecruzamientos que controla la forma de la célula y dirige sus movimientos. Observable gracias a técnicas como la **microscopía de inmunofluorescencia** [véase la ilustración 4.21], está integrado por filamentos que se forman a partir de subunidades más pequeñas que se unen mediante enlaces no covalentes, disponiéndose en forma de largas cuerdas lineales o **protofilamentos**; estos, a su vez, se enrollan unas alrededor de otras originando una hélice. De este modo, los filamentos son resistentes a la rotura accidental —sería necesario para ello romper simultáneamente muchos enlaces en distintos protofilamentos—, pero pueden fácilmente perder o ganar subunidades por sus extremos. Ello permite a la célula cambiar de forma, desensamblando filamentos en un sitio y ensamblándolos en otro, proceso regulado por numerosas **proteínas asociadas** que se unen a las subunidades libres o a los filamentos, e incluso a la membrana plasmática.

² Aunque, en rigor, el término orgánulo debería limitarse a estructuras rodeadas por membranas, a veces se extiende el concepto para abarcar estructuras no membranosas, como ribosomas y proteasomas.

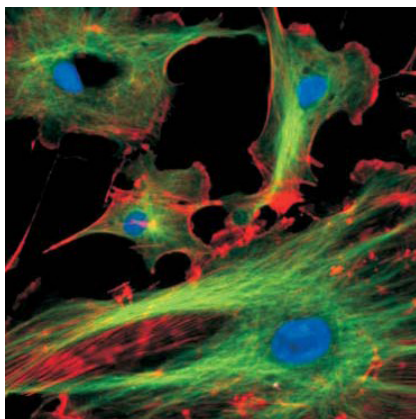


Ilustración 4.21. Para localizar las proteínas del citoesqueleto se utilizan anticuerpos dirigidos contra las mismas, marcados con colorantes fluorescentes; al iluminar la célula con luz ultravioleta, el armazón del citoesqueleto unido a los anticuerpos aparecerá brillando sobre un fondo oscuro (Fuente: www.wikipedia.org).

Entre las proteínas asociadas se incluyen las **proteínas motoras**, que usan la energía del ATP para desplazarse a lo largo de “carriles” formados por filamentos y remolcar orgánulos, o para promover el deslizamiento de unos filamentos respecto de otros. La acción conjunta de ambos mecanismos —proteínas motoras y desensamblaje-ensamblaje de filamentos— es la responsable de procesos como la separación de los cromosomas durante la mitosis, según se verá en la Unidad 5.

Los filamentos del citoesqueleto pueden ser de tres tipos: **microfilamentos**, **microtúbulos** y **filamentos intermedios**.

A. Microfilamentos. Los microfilamentos, o **filamentos de actina**, tienen un diámetro de 5 a 9 nm. Se organizan en haces y redes flexibles (sobre todo por debajo de la membrana plasmática), establecen la forma de la superficie de la célula y participan en su locomoción.

La actina es la proteína intracelular más abundante en los eucariotas, llegando a representar hasta el 10 por ciento en peso de las proteínas celulares. Las subunidades de los filamentos de actina reciben el nombre de **actina G** (o globular), y el producto de su polimerización es la **actina F** (fibrosa); la interconvertibilidad de ambas formas precisa del aporte de energía en forma de ATP.

Un microfilamento consta de dos **protofilamentos** de actina F enroscados entre sí siguiendo una hélice que gira hacia la derecha, y se caracteriza por su **polaridad**: añade subunidades por uno de sus extremos (**extremo más**) y las pierde por el opuesto (**extremo menos**).

Los microfilamentos forman una red que da forma a la célula, refuerza la membrana plasmática y sostiene proyecciones de la superficie celular, como las **microvellosidades** de la ilustración 3.29. También participa en la locomoción, ya que sus extensiones y acortamientos originan protrusiones transitorias del citoplasma (**seudópodos**) en células ameboides, como las fagocíticas [véase la ilustración 3.25]; algunos virus y bacterias “cabalgan” sobre microfilamentos en crecimiento para desplazarse por la célula a la que infectan.

La actividad de los microfilamentos está regida por unas proteínas motoras llamadas **miosinas**, porque se identificaron inicialmente en el músculo esquelético (el vocablo deriva del griego *myo*, “músculo”, e *-ina*, “sustancia”). Se trata de moléculas cuyo aspecto recuerda a un bastón de golf: sus cabezas pueden doblarse sobre sus tallos (proceso que requiere como fuente de energía ATP y también como cofactores iones Ca^{2+}), lo que les permite “caminar” hacia el extremo más de los filamentos de actina y hacer que éstos se deslicen entre sí [véase la ilustración 4.22]. Este proceso es responsable de la contracción muscular, así como de la contracción del anillo que,

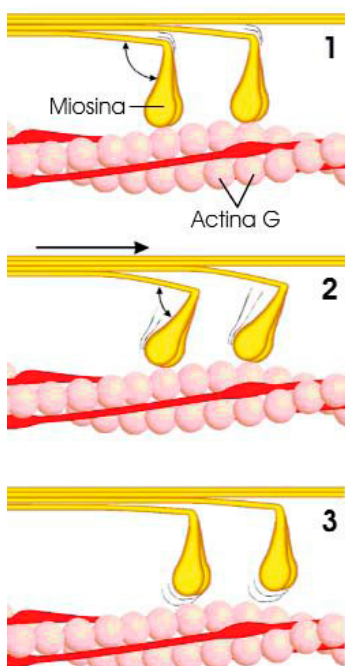


Ilustración 4.22. Etapas del deslizamiento de miosina sobre un filamento de actina (Fuente: www.wikipedia.org).

durante la **citocinesis** (división del citoplasma), dará lugar a las dos células hijas.

B. Microtúbulos. Son cilindros largos y huecos formados por la proteína **tubulina**, más rígidos y más grandes que los microfilamentos (su diámetro externo es de 25 nm). La subunidad básica de los microtúbulos es un dímero compuesto por dos proteínas globulares unidas mediante enlaces no covalentes: la **tubulina α** y la **tubulina β** . Los dímeros se asocian en hileras longitudinales formando **protofilamentos**, proceso dependiente de la energía aportada por una molécula similar al ATP, el trifosfato de guanosina o **GTP**; casi todos los microtúbulos constan de trece protofilamentos alineados en paralelo [véase la ilustración 4.23, abajo a la izquierda]. Los dímeros de los protofilamentos se orientan siempre en el mismo sentido, lo que confiere una **polaridad** al microtúbulo: el **extremo más** es el que “termina” en una tubulina β , y el **extremo menos** en una tubulina α .

Generalmente los microtúbulos se originan en una región denominada **centro organizador de microtúbulos** o **MTOC** (del inglés *microtubule-organizing center*), de forma tal que el extremo menos de cada microtúbulo formado queda próximo al MTOC y el extremo más crece alejándose de él. A diferencia de los microfilamentos, el funcionamiento de los microtúbulos no suele depender de la agregación de subunidades por el extremo más y de su disociación por el extremo menos, sino de la **inestabilidad dinámica**: un microtúbulo pasa por fases alternantes de alargamiento y de acortamiento en un mismo extremo (casi siempre el extremo más). La transición de una fase a otra es rápida; ocurre, por ejemplo, cuando la hidrólisis del GTP lo convierte en GDP.

En los hongos y en las diatomeas el MTOC es una pequeña placa inmersa en la envoltura nuclear, y parece que las plantas organizan microtúbulos en varios lugares distribuidos por toda la célula. En la mayoría de las células animales, en cambio, hay un único MTOC —el **centrosoma**— localizado cerca del núcleo, desde el que irradian microtúbulos hacia la periferia celular; de esta manera se forma, durante la división celular, el **huso mitótico** encargado de repartir los cromosomas hijos entre los dos polos de la célula, como se verá en la Unidad 5. El centrosoma incluye las siguientes estructuras:

- Una matriz fibrosa que contiene más de cincuenta complejos en forma de anillo de una proteína, la **tubulina γ** , directamente implicada en el ensamblaje de los microtúbulos. La matriz se conoce como material **pericentriolar**, porque rodea a:

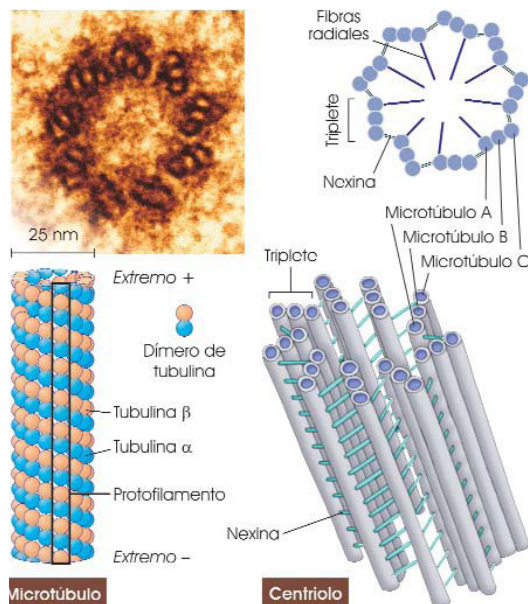


Ilustración 4.23. Arriba a la izquierda: imagen microscópica que muestra el corte transversal de un centriolo en el cerebro de un embrión de ratón. Abajo a la izquierda: estructura de un microtúbulo. Derecha: esquema de un centriolo en corte transversal (arriba) y de perfil (abajo). (Fuentes: remf.dartmouth.edu/images/index.html, www.cientific.com y ASH).

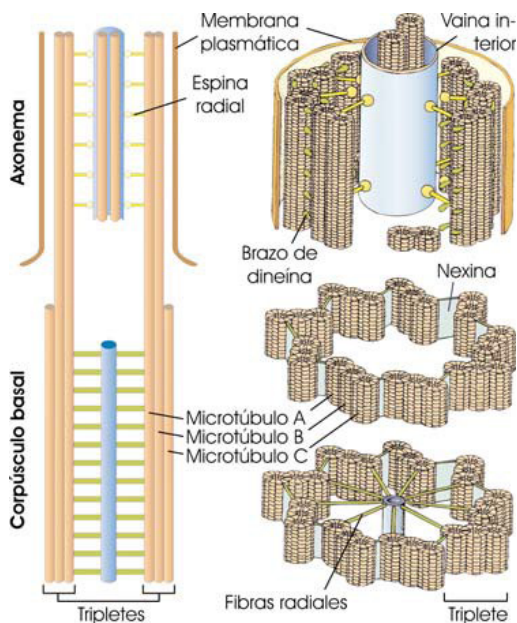


Ilustración 4.24. Izquierda: corte longitudinal de un undulipodio. Derecha: cortes transversales del axonema (arriba), de la zona de transición (centro) y del corpúsculo basal (abajo). (Fuente: CIDEAD y ASH).

• Dos estructuras cilíndricas llamadas **centriolos** que se disponen perpendicularmente en una configuración en forma de L conocida como **diplosoma**. Un centriolo [véase la ilustración 4.23] se compone de nueve tripletes de microtúbulos, cada uno de los cuales tiene un microtúbulo completo, esto es, con trece protofilamentos (el microtúbulo A), fusionado con dos microtúbulos (B y C) que solo poseen diez protofilamentos. Los tripletes adyacentes se unen entre sí mediante “puentes” de la proteína **nexina**. En el extremo del centriolo más próximo al núcleo se puede observar una zona central de la que parten **fibras radiales** hacia el microtúbulo A, lo que da a este extremo la apariencia de una rueda de carro.

Las proteínas motoras de los microtúbulos son de dos tipos: las cinesinas, estructuralmente semejantes a las miosinas de los microfilamentos, y las dineínas; las primeras se dirigen hacia el extremo más de los microtúbulos y las segundas hacia el extremo menos [véase la ilustración 4.25]. Son responsables del movimiento de orgánulos, cromosomas y vesículas; con su ayuda, los gránulos del pigmento marrón melanina se pueden dirigir, bien hacia la periferia de células especializadas de la piel (para oscurecerla), bien hacia el centrosoma (para aclararla), lo que permite a muchos animales cambiar de color.

C. El sistema tubulina-dineína de los undulipodios.

Muchos microorganismos eucarióticos y algunas células animales poseen estructuras superficiales móviles. Se trata de sistemas de proteínas motoras y microtúbulos estabilizados, designadas tradicionalmente como **cilios** si son cortas (entre 2 y 10 μm) y se hallan en gran número, o como **flagelos** si son largas (entre 100 y 200 μm) y solo hay una o dos. Ambas estructuras presentan la misma arquitectura molecular y, para diferenciarlas de los flagelos bacterianos, conviene referirse a ellas como **undulipodios** o, simplemente, como cilios.

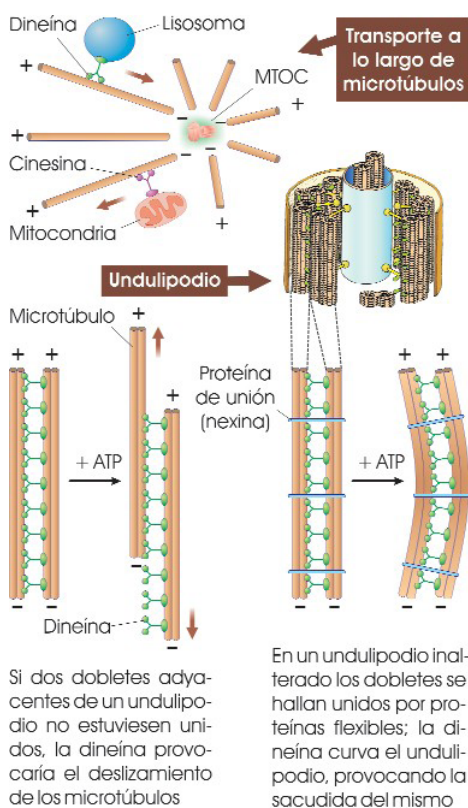


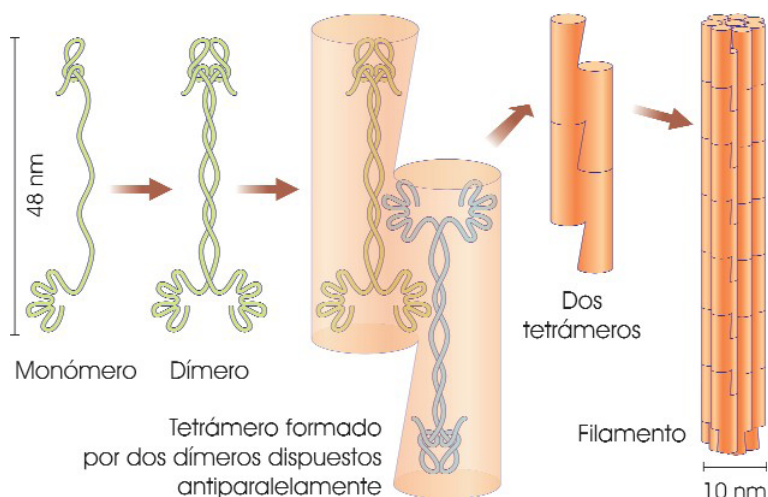
Ilustración 4.25. Arriba: transporte de orgánulos sobre microtúbulos que irradian hacia la periferia celular. Abajo: mecanismo de flexión de un undulipodio (Fuente: ASH).

Casi todos los undulipodios poseen un haz central de microtúbulos — el **axonema**— que están organizados en forma de un anillo de **nueve dobletes** —cada uno de los cuales consta de un microtúbulo A completo y de otro microtúbulo B incompleto, que comparten una pared tubular común— que rodea a un par sencillo de microtúbulos [véase la ilustración 4.24]. Esta característica disposición “9 + 2” se halla reforzada por proteínas accesorias que unen los dobletes entre sí y con los microtúbulos centrales; todo el conjunto está recubierto por la membrana plasmática. El axonema se ancla a la superficie ce-

lular a través de un corpúsculo basal, que presenta la estructura típica de un **centriolo** (de hecho, en algunos microorganismos, los centriolos y los corpúsculos basales son interconvertibles) y actúa como **centro organizador de microtúbulos** (si se pierde un cilio el corpúsculo basal se encarga de formar uno nuevo). Entre ambas regiones está la zona de transición, en la que termina el microtúbulo C del corpúsculo basal [véase la ilustración 4.24].

El movimiento de un flagelo se inicia en la base y se propaga como una onda hacia la punta, permitiendo a los espermatozoides y a muchos microorganismos nadar por medios líquidos desplazándose paralelamente a su eje. En cambio, el movimiento de los cilios recuerda al batir de unos remos, y empuja, por ejemplo, a protozoos como *Paramecium* a través de fluidos; de igual manera, los cilios que tapizan las vías respiratorias expulsan partículas que se acumulan en las secreciones mucosas, y los del oviducto ayudan a trasladar a los embriones hasta el útero. Todos estos movimientos dependen de dineínas, que forman puentes entre dobletes adyacentes y fuerzan al axonema a combarse, como explica la ilustración 4.25.

D. Filamentos intermedios. El diámetro de estos filamentos, semejantes a cuerdas, es de 10 nm; es decir, está comprendido entre el de los microfilamentos y el de los microtúbulos. Se hallan en casi todas las células de los organismos pluricelulares, pero es controvertida su presencia en hongos y eucariotas unicelulares.



Las proteínas de que constan se combinan en dímeros helicoidales que, a su vez, se unen y forman tetrámeros. Estos se asocian longitudinalmente originando los protofilamentos; ocho protofilamentos unidos lateralmente constituyen el filamento intermedio [véase la ilustración 4.26]. A diferencia de los microtúbulos y microfilamentos, los filamentos intermedios no presentan polarización. Actualmente tampoco se conocen proteínas motoras asociadas a estos filamentos.

Ilustración 4.26. Niveles de ensamblaje en un filamento intermedio (Fuente: ASH).

Hay filamentos intermedios de muchos tipos: **queratinas** en células epiteliales, **laminas** (sin tilde) en el núcleo de todas las células, **neurofilamentos** en células nerviosas, **filamentos de vimentina** en leucocitos, células de los vasos sanguíneos... [véase la ilustración 4.1]. Muchas células adultas poseen en su citoplasma un tipo particular de filamento intermedio, lo que resulta útil en oncología: en una metástasis se puede determinar el tejido donde se produjo el tumor original identificando el filamento intermedio de una célula cancerosa.

Los filamentos intermedios se extienden por todo el citoplasma y se anclan a la membrana, proporcionando a la célula su estructura tridimensional y resistencia mecánica. Además, sostienen la envoltura nuclear y protegen a la célula contra las tensiones que, de otro modo, podrían romperla. También participan en la estabilización de algunas uniones intercelulares que se establecen entre células vecinas.

El citosol

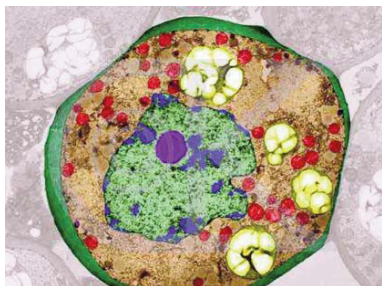


Ilustración 4.27. Micrografía de una célula de lirio coloreada para poder observar los detalles. En verde oscuro, la membrana plasmática; en rojo, las mitocondrias; en amarillo, los cloroplastos; en el interior de la célula y en verde más claro se aprecia el núcleo con el nucléolo (en azul); finalmente, en marrón, el citosol. (Fuente: <http://www.galeon.com>).

Si del citoplasma de una célula eucariota (toda la porción comprendida entre la membrana externa y el núcleo) excluyéramos los orgánulos, el citoesqueleto y las inclusiones, solo habríamos logrado eliminar la mitad del volumen celular total; el resto está ocupado por un fluido viscoso, del que entre un 70 y un 80 por ciento es agua, que penetra de modo bastante homogéneo hasta los más recónditos rincones de la célula. Es, pues, su verdadera *sustancia fundamental*. Conocida generalmente como **citosol** o, a veces, como **hialoplasma** (del griego *hyalos*, “material transparente”), contiene sustancias como las siguientes:

- Multitud de **enzimas**, así como otras proteínas que se utilizan para reconstruir membranas o para unir, almacenar o transportar bioelementos y oxígeno.
- Gran número de biomoléculas pequeñas; no solamente sillares, tales como aminoácidos y monosacáridos, sino también los llamados **metabolitos**, que representan los intermediarios de la síntesis o degradación de las macromoléculas.
- **Coenzimas** e **iones** tales como K^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+} , Cl^- , HCO_3^- y HPO_4^{2-} , que auxilian a muchas enzimas en su trabajo, tal como vimos en el epígrafe 2.
- **ADP y ATP**, componentes centrales del sistema de transferencia de energía celular.

Las concentraciones de estos componentes están reguladas por los procesos de transporte a través de la membrana plasmática que estudiamos en la Unidad 2. También existen mecanismos para regular su pH, como el sistema tampón de la ilustración 1.30; dicho pH es normalmente de 7,2 en las células humanas, mientras que el pH del líquido extracelular es de 7,6.

Como estudiaremos en próximas unidades, en el citosol tiene lugar un gran número de reacciones metabólicas implicadas en la biosíntesis de glúcidos, ácidos grasos, aminoácidos y nucleótidos. También, en muchas células el citosol almacena sustancias de reserva en forma de gránulos no rodeados por membranas (por ejemplo, glucógeno en los hepatocitos, grasa en los adipocitos...). Además gran parte de las proteínas sintetizadas en los ribosomas van a permanecer en el citosol.

Debido a la gran concentración de proteínas, la organización interna del citosol es la de una **dispersión coloidal** [véase el recuadro Físicoquímica de las dispersiones coloidales a continuación] que, en principio, puede encontrarse en dos estados: en forma de **sol** (si las partículas están dispersas en la fase continua) o de **gel** (si la fase dispersante y la dispersa forman una red tridimensional de aspecto gelatinoso).

Físicoquímica de las dispersiones coloidales

Una dispersión es un sistema físicoquímico formado por dos fases: una **fase dispersante** o **fase continua**, generalmente fluida, y una **fase dispersa** o **fase discontinua** en forma de partículas, mucho mayores que las moléculas de la fase continua. Cuando las partículas (sólidas, líquidas o gaseosas) tienen un tamaño entre 5 y 200 nm forman las llamadas **dispersiones coloidales**. El nombre de **coloide** (del griego *kólla*, “pegamento”, y *eidés* “que tiene el aspecto de”) hace referencia a una de las principales propiedades de los coloides: su tendencia espontánea a agregarse o formar **coágulos**. Entre las partículas que forman coloides se pueden citar macromoléculas (ácidos nucleicos, proteínas, polisacáridos), orgánulos (mitocondrias), células (bacterias), virus...

Las dispersiones coloidales presentan una serie de características:

- Un coloide puede presentarse en forma de **sol** (si las partículas están dispersas en la fase continua) o de **gel** (si tanto la fase discontinua como la continua forman una red tridimensional a través de todo el material, adquiriendo un aspecto gelatinoso).
- Las partículas coloidales no pueden separarse por un sistema de filtración común ni pueden atravesar las membranas semipermeables, como la membrana plasmática.
- **Propiedades ópticas.** Las partículas más pequeñas de una dispersión coloidal presentan el llamado **efecto Tyndall** [véase la ilustración 4.28], las medianas dan lugar a dispersiones opalescentes y las más grandes se pueden observar al microscopio.
- **Propiedades eléctricas.** Como hemos visto en unidades anteriores, las distintas partículas pueden presentar cargas eléctricas que participan activamente en la estabilidad de la dispersión. Esta característica permite separar las partículas coloidales de una dispersión por electroforesis [véase la ilustración 1.14].
- Las partículas presentan un movimiento desordenado, siguiendo complicadas trayectorias en forma de zigzag como las que se describen en la ilustración 3.16. Este es el llamado **movimiento browniano**, y se debe a los choques de las moléculas de disolvente con las partículas coloidales.
- Al añadir a una dispersión coloidal un electrolito con carga eléctrica opuesta a la de las partículas coloidales se produce la agregación y posterior precipitación de dichas partículas.

Las dispersiones coloidales se pueden clasificar atendiendo a su afinidad por las moléculas de agua:

- 1. Dispersiones coloidales hidrófobas.** En este caso las moléculas de agua no son atraídas por las partículas coloidales, o bien lo son en una medida muy pobre. Suelen ser poco viscosas —esto es, fluyen con facilidad—, por lo que corresponderían al estado de sol.
- 2. Dispersiones coloidales hidrofílicas.** En ellas, las moléculas de agua son atraídas con gran intensidad por las partículas coloidales. Tienen una gran viscosidad —es decir, no fluyen fácilmente— y difícilmente se puede separar el agua adsorbida. Presentan un estado de gel.



Ilustración 4.28. Un rayo de luz que atraviesa un coloide es dispersado debido al tamaño de las partículas. El reflejo de la luz sobre las partículas coloidales pone de manifiesto el recorrido de la luz; es lo que se conoce como efecto Tyndall (Fuente: www.cneq.unam.mx).

¿En cual de los dos estados se halla el hialoplasma? En algunos microorganismos puede distinguirse una zona próxima al núcleo en forma de sol y una zona periférica en forma de gel; en otros se registran **transiciones sol-gel** (en relación con el ensamblaje y desensamblaje de actina) que, probablemente, jueguen un papel significativo en la formación de pseudópodos. En general, no obstante, la desorganización (sol) parece predominar sobre la organización (gel); de ahí que se hable de *citósol*, no de *citogel*.

Varios citólogos afirmaron haber observado una red de finos filamentos o **microtrabéculas** que interconectaría orgánulos, filamentos del citoesqueleto, ribosomas y hasta proteínas solubles, formando un sistema altamente organizado; pero para la mayoría de los investigadores se trataría de simples artefactos generados al fijar las preparaciones microscópicas.

Principales grupos de microorganismos eucariotas

Los eucariotas, pese a su notable uniformidad en el plano molecular —todos presentan los mismos procesos celulares básicos, como la respiración, en contraste con la diversidad bioquímica de las bacterias que estudiaremos en la Unidad 9—, son un grupo muy variado en términos morfológicos y estructurales —aunque todos compartan el mismo esquema celular básico más arriba descrito—. Por tal razón, los microorganismos eucariotas se distribuyen en múltiples reinos³:

1. Reino de los protozoos. Son microorganismos unicelulares, coloniales o plasmodiales (esto es, masas de citoplasma con múltiples núcleos) que carecen de pared celular y se alimentan primariamente mediante **fagocitosis** —proceso cuyo origen supuso una auténtica revolución y condujo, de hecho, a la aparición del citoesqueleto y del sistema de membranas internas de los eucariotas—. Ciertos protozoos como *Euglena* han adquirido cloroplastos por simbiosis con un alga y pueden realizar la fotosíntesis; otros, como el agente de enfermedades venéreas *Trichomonas*, han perdido las mitocondrias (aunque algunos las han reemplazado por orgánulos afines llamados **hidrogenosomas**). Frecuentemente poseen undulipodios.

Los protozoos son acuáticos: algunos son marinos, otros viven en agua dulce, y unos terceros en tejidos hidratados de organismos a los que a menudo parasitan; otros, en cambio, son **saprótrofos**. Muchos reciben un aporte de nutrientes (vitaminas, por ejemplo) a partir de bacterias simbiotas que alojan en su interior. Los principales grupos de protozoos son:

- **Amebozoos.** Emiten pseudópodos variables, anchos y de extremos redondeados (*lobópodos*), que utilizan para desplazarse y para englobar partículas alimenticias. Muchos

³ En sistemas de clasificación diferentes al de Cavalier-Smith —que es el que aquí seguimos—, los reinos de los protozoos y de los cromistas se incluyen, junto con ciertos grupos de plantas, hongos y animales, en el reino de los **protocistas** (sistema de Margulis) o de los **protistas** (sistema de Whittaker).

amebozoos carecen de undulipodios. Algunos son desnudos, como la ameba *Entamoeba histolytica* (causante de la disentería), pero otros están recubiertos por caparazones.

- **Foraminíferos.** Poseen un caparazón orgánico reforzado con minerales, con aberturas por las que salen pseudópodos finos y ramificados (*filópodos*). Son exclusivamente marinos.
- **Euglenozoos.** Presentan dos flagelos insertados en un “bolsillo” apical. Cabe citar a *Trypanosoma brucei*, parásito que produce la enfermedad del sueño africana y cuyo vector es la mosca tsetse (*Glossina*), o a *Euglena*, autótrofo típico de aguas dulces ricas en nutrientes.
- **Dinoflagelados.** Tienen un núcleo celular atípico y dos undulipodios, uno de ellos transversal. Abundan en el plancton de los mares templados. Muchos son fotosintetizadores.
- **Esporozoos o Apicomplejos.** Se caracterizan por una aglomeración de microtúbulos y vesículas en el extremo de la célula llamada *complejo apical*. Carecen de estructuras móviles (undulipodios o pseudópodos), excepto en ciertos estadios gaméticos. Se nutren por absorción a través de las envueltas celulares. Casi todos son parásitos obligados con complejos ciclos vitales que involucran a varios huéspedes, entre los cuales se transmiten mediante **esporas**. Entre los esporozoos se cuentan los coccidios, parásitos de animales domésticos, y *Plasmodium falciparum*, causante de la malaria en los seres humanos.



Ilustración 4.29. Tres ejemplares de *Trypanosoma brucei* en una suspensión sanguínea (Fuente: <http://studentreader.com>).



Ilustración 4.30. *Stentor roeseli*, un cilióforo. A la izquierda, el organismo completo. En el centro, detalle del citostoma. Detalle del macronúcleo a la derecha (Fuente: www.wikipedia.org).

- **Cilióforos.** Distintivamente recubiertos de cilios, se caracterizan por poseer varios núcleos: un gran *macronúcleo* que carece de cromosomas típicos y está implicado en el crecimiento y la reproducción celulares, y al menos un *micronúcleo* del que dependen los procesos sexuales. Los cilióforos “tragan” a sus presas mediante una abertura o citostoma

que funciona como una boca y llega hasta una zona ciliada que asemeja un esófago; allí la partícula alimenticia es englobada en una vacuola digestiva en la que se vierten enzimas digestivas. No suelen ser patógenos. El género *Paramecium* agrupa a los cilióforos más conocidos.

2. Reino de los cromistas. La mayoría de los cromistas son algas⁴ con cloroplastos emplazados en el lumen del retículo endoplasmático y rodeados por tres o cuatro membranas; algunos, como los Oomicetes, han perdido secundariamente la capacidad de fotosintetizar. Como sustancia de reserva no usan almidón, sino el polisacárido **laminarina** o el lípido **leucosina**. Muchos cromistas poseen dos undulipodios, uno de los cuales presenta diminutos “pelillos” o **mastigonemas**. Los principales grupos de cromistas son:

- **Diatomeas.** Son algas unicelulares rodeadas por dos caparazones o *valvas*, impregnadas de sílice y muy “decoradas”. Son la base de las cadenas alimenticias de los océanos.
- **Crisófitas** o algas doradas, así llamadas por el color de los pigmentos de sus cloroplastos. Son principalmente dulceaúcolas. Frecuentemente poseen caparazones silíceos.
- **Oomicetes** o mohos acuáticos. Inicialmente se clasificaron como hongos por presentar **micelios** (estructuras formadas por filamentos cilíndricos o **hifas**) y nutrirse por absorción; pero, a diferencia de los hongos, sus paredes celulares son de celulosa (no de quitina). *Phytophthora infestans* causó la podredumbre de la patata [véase la ilustración 4.31], responsable de la hambruna habida en Irlanda a mediados del siglo XIX.



Ilustración 4.31. Patata afectada por el oomicete *Phytophthora infestans* (Fuente: www.wikipedia.org).

3. Reino de las plantas. En sentido amplio, este reino abarca organismos fotosintetizadores con cloroplastos de dos membranas que almacenan almidón, normalmente rodeados por una pared celular celulósica. Algunos grupos de plantas incluyen microorganismos; tal es el caso de las **clorófitas** o algas verdes, que siempre poseen undulipodios y constituyen uno de los principales componentes del plancton.

4. Reino de los hongos. Los hongos y los animales forman el grupo de los *opistocontos*, caracterizados por poseer en algún momento de su vida un único flagelo posterior sin mastigonemas (similar al de los espermatozoides); casi todos los hongos, sin embargo, han perdido secundariamente el flagelo. Los hongos son heterótrofos, como los animales, pero a diferencia de ellos no ingieren el alimento: secretan enzimas que lo digieren externamente, y absorben los nutrientes liberados.

⁴ El término alga, como el término microorganismo, carece de significado taxonómico, y designa a cualquier organismo fotosintético acuático, sea unicelular, colonial o pluricelular (pero sin verdaderos tejidos).

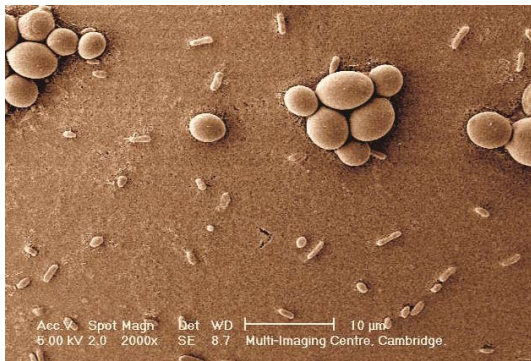


Ilustración 4.32. Grandes células de la levadura *Saccharomyces cerevisiae* en comparación con los pequeños bacilos de *Escherichia coli* (Fuente: <http://mckeogh.googlepages.com>).

Los hongos forman **esporas** que, tras germinar, producen hifas; la forma vegetativa de muchos hongos es una masa de hifas, es decir, un micelio. Una hifa puede estar dividida en “células” mediante tabiques o **septos** provistos de perforaciones que permiten el intercambio de orgánulos; a veces no hay septos, y la hifa forma un citoplasma continuo con múltiples núcleos. Los hongos son los únicos eucariotas que presentan una pared celular formada por β -glucanos y, casi siempre, por *quitina*, la cual rodea a las esporas y/o a las hifas. Los principales grupos de hongos son:

- **Ascomicetes.** Forman esporas llamadas ascosporas encerradas en unas cápsulas denominadas ascas. En este grupo se incluye el moho *Neurospora crassa*, utilizado en investigaciones genéticas, y al hongo filamentoso *Penicillium notatum*, del que se obtuvo la penicilina; también incluye a las levaduras, como *Saccharomyces cerevisiae*, que no forman hifas (son unicelulares). Pueden ser parásitos o saprótrofos; algunos se asocian simbióticamente con algas para formar líquenes.
- **Microsporidios.** Son parásitos obligados de los animales que hasta hace poco se consideraban como protozoos muy primitivos, debido a que han perdido las mitocondrias.
- **Zigomicetes.** Todos son terrestres, y sus hifas carecen de septos. Muchos son saprótrofos (por ejemplo, *Rhizopus stolonifer*, el moho del pan); otros son parásitos de artrópodos.

Conoceremos en las próximas unidades muchos aspectos de la biología y de la importancia de los microorganismos que acabamos de citar.

Actividades

12. ¿Puede haber alguna célula viva en la que no tenga lugar el metabolismo? ¿Y cuyas reacciones no sean catalizadas por enzimas? Razona las respuestas.
13. El movimiento de un cilio, el ensamblaje de microtúbulos de dicho cilio, la liberación de toxinas y la formación de la pared celular, ¿son procesos anabólicos o catabólicos?
14. ¿Qué significa que los viriones son “metabólicamente inertes”?
15. ¿En qué se asemejan los virus y los viroides?
16. Algunos virus, como el de la gripe, presentan una envuelta lipoproteínica similar a la membrana plasmática. Sugiere alguna explicación a este hecho.
17. Apelando a tus conocimientos de cursos anteriores, indica las principales diferencias entre células vegetales y animales.

18. El citoesqueleto se encuentra en el interior de todas las células animales y vegetales, aunque adquiere una especial relevancia en las animales. ¿Por qué razón?
19. En ocasiones se observa que los brazos de dineína del flagelo de los espermatozoides están defectuosos. ¿Qué consecuencias puede tener este hecho?
20. El taxol (sustancia que se extrae del tejo, *Taxus brevifolia*) inhibe la dinámica de los microtúbulos y se utiliza en las células cancerosas del ovario que sufren rápidas divisiones celulares. Explica sobre qué proceso ejerce su acción.
21. Explica las principales diferencias existentes entre los flagelos bacterianos y los de la célula eucariota (undulipodios).
22. ¿Cuál es la diferencia fundamental entre una disolución y una dispersión coloidal?
23. ¿Qué método de los estudiados nos permitirá separar las micelas de la fase dispersante de una dispersión coloidal? Razona la respuesta.
24. Explica en qué estado se encontrará el citosol de una célula que sintetiza una gran cantidad de proteínas globulares.
25. En la imagen adjunta puede apreciarse una ameba (color azul) engullendo una diatomea (color marrón).

- a) Clasifica cada uno de los dos microorganismos mencionados.
- b) ¿Qué estructura característica de la ameba permite la ingestión de células del tamaño de la diatomea?
- c) ¿Cuál es la principal característica de una diatomea?



Recuerda

- Los microorganismos son seres vivos caracterizados por su tamaño microscópico. Comprenden organismos procariotas como las bacterias y arqueobacterias, estructuras acelulares (virus, viroides y priones) y microorganismos eucariotas.
- Entre los microorganismos eucariotas destacan los protozoos y los cromistas; también entre los hongos, las plantas, y los animales hay microorganismos.
- El citoplasma de las células eucariotas incluye, además de la sustancia fundamental o citosol, diversos orgánulos, inclusiones y un complejo entramado proteínico llamado citoesqueleto. Las fibras del citoesqueleto (microtúbulos, microfilamentos y filamentos intermedios) controlan la forma de la célula y dirigen el movimiento y la división celular.

Solucionario

1. El ATP es el **trifosfato de adenosina**, y su fórmula es la que se indica en la figura adjunta.
2. Eliminando el grupo fosforilo que hay en la parte inferior derecha y todo lo que hay a la izquierda del grupo fosforilo que ocupa una posición más o menos central se obtiene el difosfato de adenosina (ADP).
3. El carácter ácido se debe a la presencia de grupos fosforilo, que, como muestra la ilustración 4.3, se disocian a pH intracelular liberando H^+ .
4. Al añadir un catalizador, en este caso la enzima, se producen 25 kilocalorías por mol de sustrato, porque la enzima acelera la reacción pero no altera los productos de la misma.
5. El cultivo contendrá la bacteria *Staphylococcus*, cuya enzima catalasa habrá producido la descomposición del H_2O_2 (agua oxigenada) en H_2O y O_2 (este último es el que produce las burbujas).
6. Supongamos que hay 100 moléculas del primer sustrato de la ruta metabólica, al que llamaremos A; puesto que la enzima que lo transforma en B tiene un rendimiento del 90 %, solo 90 de las 100 moléculas de A se convertirán en B, y el resto lo hará en otros productos. A su vez, solo el 90 % de las 90 moléculas de B (es decir, 81) se transformarán en C; de las 81 moléculas de C se convertirán en D un 90 %, o sea, unas 73 moléculas, y así sucesivamente. Tras la secuencia de diez reacciones solo se habrá recuperado como producto final K aproximadamente el 35 % del sustrato inicial A. La célula quedaría inmersa en un mar de subproductos inútiles o incluso peligrosos, lo que ralentizaría el metabolismo y haría difícil su supervivencia.
7. La enzima es específica de su sustrato: el centro activo de la enzima tiene grupos funcionales ordenados de manera óptima para formar interacciones débiles con un sustrato determinado (para ser exactos, con su estado de transición), y no podrá interactuar bien con ninguna otra molécula. Sin embargo, el ácido malónico es lo suficientemente parecido al sustrato de la enzima (el ácido succínico) como para competir con este por el centro activo; pero también es lo suficientemente distinto como para que la enzima no lo lleve a la catálisis, lo que afecta negativamente a la eficiencia de la enzima.
8. La lisozima actúa rompiendo los enlaces β -glucosídicos de la mureína; destruye, por tanto, la pared bacteriana, de tal forma que las bacterias quedan rodeadas solo por la membrana plasmática; esto hace que sean muy sensibles a las condiciones del medio y, si este es hipotónico, el agua entrará en el citoplasma bacteriano y la célula estallará (dejando restos de la membrana plasmática denominados ghosts, es decir “fantasmas”).
9. Al aumentar la temperatura se incrementa la energía de las moléculas, por lo que estas pueden alcanzar más rápidamente el estado de transición. Sin embargo, si se aumenta mucho la temperatura, la enzima, que es una proteína, se desnaturizará y perderá su actividad.



- 10.** Como vimos en la Unidad 3, las cadenas laterales de algunos aminoácidos contienen grupos funcionales que, a determinado valor de pH, presentan carga eléctrica (aminoácidos ácidos y básicos). Estos aminoácidos establecen interacciones no covalentes con otros de la misma cadena dando lugar a la estructura tridimensional de la proteína. Algunos, también, forman parte del centro activo de la enzima. Si variamos el pH, la carga eléctrica de algunos aminoácidos se modifica y determinadas interacciones no se pueden establecer, con lo cual se altera la estructura tridimensional de la enzima, de su centro activo o incluso la unión con el sustrato.
- 11.** Porque las enzimas son, en general, moléculas solubles en agua y, además, las reacciones biológicas transcurren habitualmente en medio acuoso; las vitaminas liposolubles no son solubles en agua, lo que dificultaría enormemente la reactividad de las enzimas.
- 12.** Evidentemente no. La propia definición de metabolismo dice que es el conjunto de reacciones químicas de una célula. La ausencia de enzimas hace inviable la vida porque las reacciones transcurrirían tan lentamente que no sería posible que se produjese ninguna de las funciones vitales.
- 13.** El ensamblaje de microtúbulos y la formación de la pared celular son procesos anabólicos; la liberación de toxinas y el movimiento de cilios son procesos catabólicos.
- 14.** Los virus se han de replicar (multiplicarse) y para ello necesitan parasitar células, porque es dentro de ellas donde encuentran la maquinaria, los metabolitos y todas las enzimas requeridas.
- 15.** Se asemejan en que ambos, virus y viroides, son metabólicamente inactivos en el exterior de las células y, por el contrario, son activos en el interior de las células hospedadoras.
- 16.** El hecho de que algunos virus presenten una cubierta lipoproteínica muy semejante a la de las células a las que infectan se interpreta como que esta cubierta es un resto de la membrana plasmática de la célula en la que se ha formado el virus, y que ha sido arrastrada por los viriones liberados tras la lisis celular [véase la Unidad 7].
- 17.** La diferencia entre ambas radica en que las células vegetales poseen estructuras características, como los cloroplastos y una pared celular celulósica [véase la Unidad 2], mientras que las células animales carecen de ellas; en cambio, poseen centrosomas y lisosomas.
- 18.** Las células vegetales controlan su forma gracias, fundamentalmente, a la rígida pared celular que las envuelve. Las células animales carecen de pared celular o de una estructura análoga, por lo que la forma depende por entero del citoesqueleto.
- 19.** Si los brazos de dineína están defectuosos, el espermatozoide no podrá desplazarse y, en consecuencia, se producirá infertilidad.
- 20.** El taxol actúa sobre los microtúbulos en células que inicialmente sufren rápidas divisiones. En la división celular participan activamente los microtúbulos (formando el huso mitótico encargado de repartir, durante la mitosis, el material genético entre los núcleos hijos). Podemos deducir que el taxol inhibe la formación del huso mitótico y, en consecuencia, paraliza la mitosis; de esta manera, se impide la proliferación de células tumorales.

- 21.** Los flagelos de las bacterias no están rodeados de membrana plasmática y están formados por un filamento de una proteína llamada flagelina. El flagelo de la célula eucariota está rodeado de membrana plasmática y en su interior se encuentran microtúbulos constituidos por α y β tubulina, dispuestos en una estructura "9+2".
- 22.** En una disolución el tamaño de las partículas disueltas se equipara con las del disolvente mientras que en una dispersión coloidal las partículas son mucho mayores.
- 23.** Al ser una partícula coloidal una agrupación de moléculas, éstas forman aglomerados grandes, lo que impide su paso por los poros de la membrana semipermeable. El método más apropiado para aislarlas es la diálisis.
- 24.** Como vimos en la Unidad 2, las proteínas globulares presentan de forma característica sus grupos hidrofílicos hacia el exterior de la molécula; por esta razón establecen enlaces tipo puente de hidrógeno con el medio acuoso del citoplasma y en, consecuencia, el dispersante y las partículas coloidales forman una fase continua. El citosol presenta en este caso el estado de gel.
- 25. a)** La ameba pertenece al reino de protozoos y es concretamente un amebozoos. La diatomea es una cromista.
- b)** Los lobópodos que es un tipo especial deseudópodo.
- c)** Que presenta dos caparzones o valvas.

Glosario

Aromático

Compuesto que contiene uno o más anillos planos en los que alternan los enlaces sencillos y dobles (sistema conjugado) cuyos electrones son libres de circular a lo largo de toda la estructura, lo que le confiere especial estabilidad.

Autocatálisis

Proceso en el cual el producto de una reacción química es al mismo tiempo el catalizador de la misma.

Efecto Tyndall

Se produce cuando un haz de luz atraviesa una dispersión coloidal y las partículas que la forman dispersan la luz en forma perpendicular a la incidencia del rayo. Por efecto de esta dispersión las partículas coloidales pueden ser observadas en el microscopio como pequeños puntos brillantes.

Endosporas

Son estructuras producidas en el interior de algunas especies de bacterias que se caracterizan por ser inactivas y altamente resistentes a condiciones extremas. La función primaria de las endosporas es la supervivencia del organismo en tiempos de tensión ambiental.

Espora

Estructura reproductora, generalmente formada por una sola célula, preparada para dispersarse a grandes distancias y para sobrevivir durante largos períodos de tiempo en circunstancias desfavorables. Cuando las condiciones son adecuadas se desarrolla en un organismo completo por mitosis, sin haberse fusionado previamente con otra célula.

Heterocíclico

Compuesto orgánico cuya estructura incluye un anillo formado por átomos de carbono y de otro elemento más (por ejemplo, azufre, oxígeno o nitrógeno).

Intermediario de reacción

Molécula o ion que tiene un tiempo de vida limitado —pero apreciablemente mayor que el de una vibración molecular, equivalente a 10^{-13} segundos— y se forma (directa o indirectamente) a partir de los reactantes, reaccionando posteriormente para dar (también directa o indirectamente) los productos de una reacción química.

Saprótrofo

Del griego, *sapro*, “podrido” y, *troph*, “nutrición”, se refiere a un organismo heterótrofo que obtiene los compuestos orgánicos que requiere como nutrientes de la materia orgánica muerta o del detritus desechado por otros seres vivos.

Bibliografía

ASIMOV, I.: Fotosíntesis. Barcelona, Plaza & Janés, 1992.

Uno de los más conocidos divulgadores científicos, y también afamado escritor de ciencia-ficción, nos muestra con estilo claro y ameno el proceso del que depende la vida. Aunque se trata de un libro antiguo (fue escrito en 1968), su principal atractivo es que, partiendo de preguntas casi triviales (¿por qué no se agotan la comida ni el oxígeno?), logra introducirnos en la comprensión de los esfuerzos de tantos científicos por desentrañar el mecanismo de la fotosíntesis.

CAIRNS-SMITH, A. G.: Siete pistas sobre el origen de la vida. Madrid, Alianza, 1990.

El autor, emulando a Sherlock Holmes, va buscando “pistas” entre los seres vivos actuales para intentar averiguar su origen, lo que le permite explorar la estructura y funcionamiento de las células desde una perspectiva sorprendente, prescindiendo de tecnicismos.

DE DUVE, C.: La célula viva (2 tomos). Barcelona, Prensa Científica, 1988.

En este libro, su autor, premio Nobel de Medicina, nos introduce en un maravilloso viaje por el interior de una célula eucariótica viva, reduciéndonos con la imaginación al tamaño de bacterias y permitiéndonos nadar a nuestro gusto por su interior. Combina magistralmente la amenidad y el rigor científico, y constituye la mejor forma de adentrarse en los contenidos de la asignatura.

MAYNARD SMITH, J., Y SZATHMÁRY, E.: Ocho hitos de la evolución. Barcelona, Tusquets, 2001.

Obra que recorre de forma panorámica la evolución de los seres vivos, desde el origen de la vida hasta la aparición del lenguaje, jalonándola de una serie de “transiciones principales” (la aparición de las células, el surgimiento del sexo, la emergencia de la pluricelularidad...). Dirigido a un público no especializado, hace hincapié en los principales problemas que deben resolver los biólogos y trata muchos de los aspectos de la asignatura desde una perspectiva evolutiva.

SCHRÖDINGER, E.: ¿Qué es la vida? Barcelona, Tusquets, 1983.

Es uno de los textos más influyentes en la historia de la Biología, escrito en 1944 por uno de los físicos más prestigiosos. Schrödinger, presentándose a sí mismo como un “físico ingenuo”, intenta dilucidar —con prosa clara y argumentos persuasivos— los problemas de la herencia y la organización celular; parte únicamente de consideraciones físicas y predice la estructura de los genes antes del descubrimiento de la doble hélice.

SOL, C. Y OTROS: Selectividad Biología: pruebas de 2006. Madrid, Anaya, 2007.

Es un libro bastante económico en el que se plantean y se resuelven las cuestiones formuladas en pruebas de acceso a la Universidad de toda España.

TEIXIDÓ, F.: Biología. Schaum. Madrid, McGraw-Hill/Interamericana, 2005.

Adaptado al currículo vigente de segundo curso de bachillerato, en cada uno de sus capítulos se resumen de forma concisa los principales conceptos de Biología, se aportan instrucciones y consejos para no cometer errores en los exámenes y se proponen y resuelven multitud de ejercicios y problemas. Útil para preparar las pruebas de acceso a la Universidad.

VOGEL, G. Y ANGERMANN, H.: Atlas de biología. Barcelona, Omega, 1987.

Se trata de un libro que conserva plena vigencia en la presentación de los contenidos básicos de la Biología de forma esquemática y asociada siempre a ilustraciones claras y detalladas.

WATSON, J.: La doble hélice. Barcelona, Salvat, 1987.

Best-seller internacional desde su publicación, en 1968, narra de forma autobiográfica los acontecimientos que desembocaron en el descubrimiento de la estructura del ADN. Constituye una interesante descripción del modo en que trabajan los científicos, de sus anhelos y sus mezquindades; en suma, un relato de la naturaleza del éxito.

Aviso legal

El contenido de esta unidad es adaptación del existente en el libro de Biología para 2º de Bachillerato a distancia (NIPD: 660-09-096-2).

Adaptación: César Martínez Martínez
Asesor Técnico Docente Biología y Geología. CIDEAD, 2016.

La utilización de recursos de terceros se ha realizado respetando las licencias de distribución que son de aplicación, acogiéndonos igualmente a los artículos 32.3 y 32.4 de la Ley 21/2014 por la que se modifica el Texto Refundido de la Ley de Propiedad Intelectual. Si en algún momento existiera en los materiales algún elemento cuya utilización y difusión no estuviera permitida en los términos que aquí se hace, es debido a un error, omisión o cambio de licencia original.

Si el usuario detectara algún elemento en esta situación podrá comunicarlo al CIDEAD para que tal circunstancia sea corregida de manera inmediata.

En estos materiales se facilitan enlaces a páginas externas sobre las que el CIDEAD no tiene control alguno, y respecto de las cuales declinamos toda responsabilidad.



DIRECCIÓN GENERAL DE
FORMACIÓN PROFESIONAL

