



O esencial de
Bioloxía

 **SANTILLANA**
OBRADOIRO

2

BACHARELATO



2

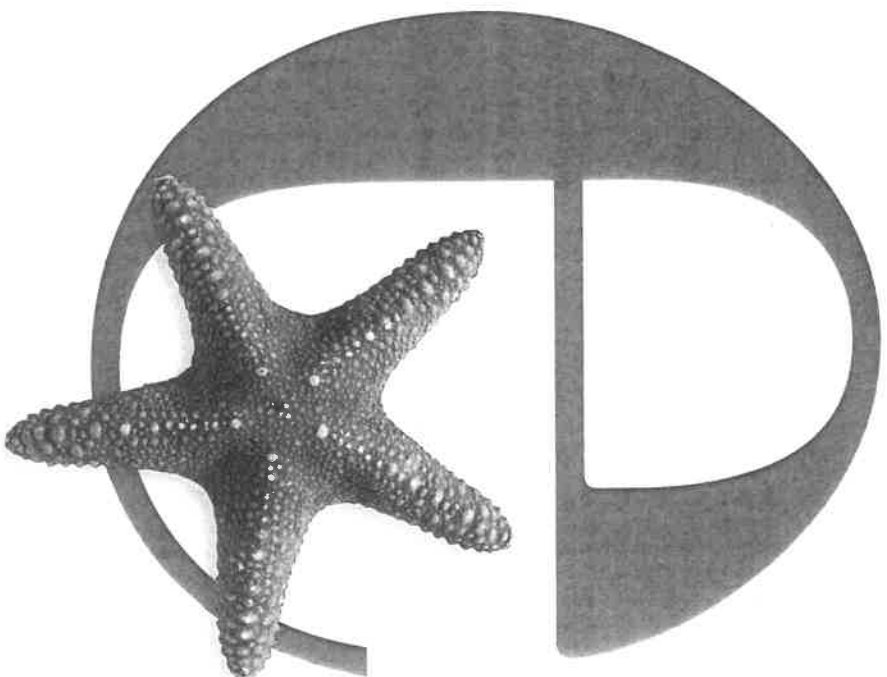
BACHARELATO

PROXECTO
**SABER
FACER**

PROXECTO
**SABER
FACER**

O esencial de **Bioloxía**

*Guía rápida para preparar
a proba de Bacharelato*



Acceso ao PORTAL DIGITAL portalb2.santillana.com
► Probas de avaluación ► Orientación profesional
► Notas de corte das distintas titulacións

 **SANTILLANA**
OBRADOIRO

1. Os bioelementos, a auga e os sales minerais	6
2. Os glicidos	10
3. Os lípidos	14
4. As proteínas	18
5. Os ácidos nucleicos	22
6. A célula, unidade estrutural e funcional	26
7. A membrana plasmática, o citosol e os orgánulos non membranosos	30
8. Os orgánulos celulares delimitados por membranas	34
9. O metabolismo, os enzimas e as vitaminas	38
10. O catabolismo	44
11. O anabolismo	50
12. A reprodución e relación da célula	54
13. A xenética mendeliana	58
14. O ADN, portador da mensaxe xenética	64
15. As mutacións e a enxeñaría xenética	70
16. A evolución e a xenética de poboacións	74
17. Os microorganismos	82
18. Microorganismos, enfermidades e biotecnoloxía	86
19. O proceso inmunitario	90
20. Anomalías do sistema inmunitario	94

As ilustracións sinaladas con esta icona poden consultarse a maior tamaño no anexo deste caderno.

13. A xenética mendeliana	58
Elaborar un mapa cromosómico	60
Problemas de xenética mendeliana dun só par de caracteres	62
Problemas de xenética mendeliana de dous caracteres	62
Problemas de herdanza ligada ao sexo	62
Problemas para analizar árbores xenealóxicas ou pedigrees	63
14. O ADN, portador da mensaxe xenética	64
Resolver problemas de rutas metabólicas	69
16. A evolución e a xenética de poboacións	74
Lei de Hardy-Weinberg para un locus con dous alelos	80
Problema de xenética de poboacións	80
Calcular a variación das frecuencias en diferentes casos	81
20. Anomalías do sistema inmunitario	94
Analizar o tratamento de transplantes	98
Anexo	99

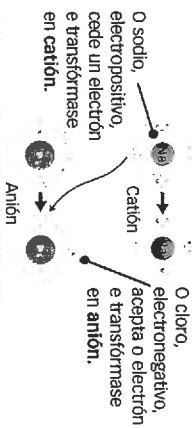
1. Os átomos e as moléculas únense mediante enlaces químicos

Os conceptos fundamentais para entender a composición da materia son os seguintes:

- Un **átomo** é a parte máis pequena dun elemento químico e está formado por protóns, neutróns e electróns.
- Unha **molécula** é a unión de dous ou máis átomos. Haiñas **homoxéneas**, se están formadas por átomos do mesmo tipo (O_2), e **heteroxéneas**, se o están por diferentes átomos (NaCl).

É a unión entre átomos en que un deles, o **electronegativo** ou **non metálico**, capta electróns do outro, o **electropositivo** ou **metálico**. Xéranse un anión e un catión, respectivamente; así completan o seu último orbital con oito electróns e forman unha molécula estable.

Enlace iónico



Enlace covalente

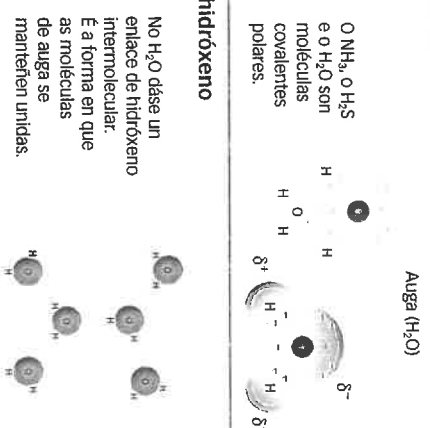
É un enlace moi forte entre átomos electronegativos que comparten electróns. Pode dar lugar a dous tipos de moléculas:

- Apolares**, sen carga eléctrica, cando os átomos teñen electronegatividades similares.
- Polares**, cun polo positivo e outro negativo, se as electronegatividades son diferentes.

Enlace de hidróxeno

Tamén se coñece como **ponte de hidróxeno**. É un enlace moi débil, electrostático. Establecese entre o hidróxeno, que ten un carácter moi electropositivo, e átomos moi electronegativos (O, N, F, etc.). Haiños de dous tipos:

- Intermolecular**. Como entre as moléculas de auga.
- Intramolecular**. Por exemplo, entre os grupos -NH- e -CO- dunha proteína.



Enlace por forzas de Van der Waals

A distribución electrónica ao azar, que se fai asimétrica nalgúns momentos, orixina atraccións electrostáticas entre moléculas apolares ou entre grupos polares dunha mesma molécula.

O dipolo instantáneo A (polo movemento da nube electrónica) induce un dipolo no átomo B, que tiña a nube de carga simétrica.



2. Os seres vivos están constituídos por bioelementos

Os elementos químicos que forman a materia viva son os **bioelementos** ou elementos bioxénicos. Clasifícanse en bioelementos primarios e secundarios.

Bioelementos primarios

Constitúen o 96,2 % do total da materia viva: O, C, H, N, P e S. Son indispensables para a formación das biomoléculas orgánicas ou **principios inmediatos**; os glúcidos, lípidos, proteínas e ácidos nucleicos.

Ao comparar a composición atómica da materia viva, **biomasa**, coas tres capas que ocupan os seres vivos (atmosfera, hidrosfera e litosfera), dedúcese isto:

- As altas porcentaxes de hidróxeno e oxíxeno na materia viva débense a que está formada sobre todo por auga: 65 % en organismos terrestres e 90 % en acuáticos.
- As porcentaxes dos outros bioelementos primarios (C, N, P e S) na materia viva son moi diferentes das que hai na atmosfera, na hidrosfera e na litosfera.

- Os bioelementos combínanse mediante enlaces covalentes estables.

Os elementos indispensables para formar a materia orgánica son o C e o H. Constrúense longas cadeas hidrocarbonadas moi estables. Poden presentar enlaces simples, dobres e tripos e dan lugar a unha enorme diversidade molecular. O N, o O, o S e o P son electronegativos e, ao unirse ao H, dan moléculas dipolares.

Bioelementos secundarios

Non son básicos para formar as biomoléculas orgánicas. Hai dous tipos:

- Indispensables**. Son imprescindibles para a vida celular e están en todos os seres vivos. Exemplos: Ca, Na, K, Fe e I.
- Variables**. Non están en todos os seres vivos. Exemplos: Br, Zn e Ti.

Os bioelementos, a auga e os sales minerais

O Na, o K e o Cl son os máximos responsables do mantemento do grao de salinidade e do equilibrio de cargas eléctricas a ambos os lados da membrana plasmática.

O Ca forma crunchas e esqueletos; o Mg forma parte de enzimas e da clorofila; o Fe, a hemoglobina; o Cu, a hemocianina; o Co, a vitamina B₁₂; o I, a tiroxina, e o F acumúlase nos ósos en forma de fluoruro, dándolles maior resistencia.

Os bioelementos tamén se clasifican en:

- Oligoelementos**. En proporcións inferiores ao 0,1 % en peso na materia viva.
- Bioelementos plásticos**. Constitúen máis do 99 % do peso da materia viva.

3. Principios inmediatos ou biomoléculas

Os principios inmediatos ou biomoléculas son cada unha das substancias que compoñen a materia viva, que se poden separar por métodos físicos sen que se alteren. Os tipos de biomoléculas son os seguintes:

Clasificación e exemplos de biomoléculas			
Simples	Exemplos de biomoléculas		
	Inorgánicas	Orgánicas	
	Osíxeno molecular (O_2), Nitróxeno molecular (N_2).	Auga (H_2O), Dióxido de carbono (CO_2), Sales minerais (NaCl, $CaCO_3$, etc.).	
		Glúcidos: constituídos por C, H e O.	
		Lípidos: constituídos principalmente por C, H e O.	
		Proteínas: constituídas por C, H, O, N e S.	
		Ácidos nucleicos: constituídos por C, H, O, N e P.	

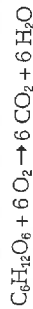
NOTAS

4. Auga

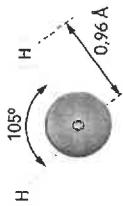
A substancia química máis abundante na materia viva é a **auga**. Encóntrase de tres formas na materia viva:

- **Auga circulante.** O sangue ou o zume das plantas son exemplos. Nos seres humanos representa o 8 % do seu peso.
- **Auga intersticial.** É a que se encontra entre as células. Nos seres humanos representa o 15 % do seu peso.
- **Auga intracelular.** Está no citosol e no interior de orgánulos celulares. Nos seres humanos representa o 40 % do seu peso.

A **auga metabólica** é a que os organismos obtéñen do exterior ou a partir douttras biomoléculas a través de reaccións bioquímicas. Exemplo: a partir da oxidación de glicosa.



A temperatura ambiente é líquida porque os dous electróns dos dous hidróxenos están desprazados cara ao átomo de osíxeno. Así, as moléculas de auga son **dipolos**. Entre eles establécense forzas de atracción que orixinan **enlaces de hidróxeno**, resultando polímeros de tres, catro e ata pouco máis de nove moléculas. Estas forzas intermoleculares fan que o H_2O se comporte coma un líquido.



Molécula de auga.

As súas **propiedades físico-químicas**:

- Elevada **forza de cohesión** entre as moléculas.
- Elevada **tensión superficial**.
- Elevada **calor específica**.
- Elevada **calor de vaporización**.
- **Densidade** máis alta en estado líquido ca en estado sólido.
- Elevado **poder disolvente**.
- Baixo **grao de ionización**.

Ademais, nos seres vivos exerce unha serie de funcións moi importantes: **disolvente** e de **transporte, bioquímica, estrutural, de amortecedor mecánico e termorreguladora**.

5. Sales minerais

Os **sales minerais** encóntranse nos seres vivos **precipitados** ou **disoltos**.

- **Precipitados.** Forman parte de estruturas sólidas, insolubles, con función esquelética. Exemplos: $CaCO_3$ e SiO_2 .
- **Disoltos.** Ao disolverse dan lugar a catións (Na^+ , Ca^{2+} e Mg^{2+}) e anións (Cl^- , SO_4^{2-} , PO_4^{3-} , CO_3^{2-} , HCO_3^- e NO_3^-). Utilízanos as células para manter constante o grao de salinidade e o grao de acidez (pH), este último grazas ao **efecto tampón das disolucións tampón** ou **amortecedoras**.

Existen tamén **ións antagonísticos**, Ca^{2+} e K^+ ; un diminúe a turxescencia da célula, e o outro a aumenta.

6. Disolucións verdadeiras

As **disolucións verdadeiras** están formadas por solutos de baixa masa molecular ou **coloides**. Exemplo: cloruro de sodio ou glicosa.

Teñen grande interese en bioloxía, con propiedades como a difusión e a osmose.

Difusión

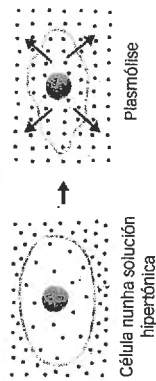
É a repartición homoxénea das partículas dun fluído (gas ou líquido) no seo doutro fluído ao poñelos en contacto.

Osmose

Consiste no paso do disolvente a través dunha membrana semipermeable que impide o paso dos solutos, entre dúas disolucións de concentración diferente, ata que se alcanza o equilibrio ou a igualdade de concentración. Aparece desta maneira un impulso de auga cara á disolución máis concentrada, que recibe o nome de **presión osmótica**.

Os bioelementos, a auga e os sales minerais

Exemplo de como actúa unha célula nun medio externo **hipertónico**:



A membrana plasmática, semipermeable, permite que a célula perda auga, polo que se engurra e pode acabar rompendo nun proceso denominado **plasmólise**.

Mantemento do pH

Todos os seres vivos manteñen constante o pH do seu medio interno grazas aos sales minerais disoltos, que forman as **disolucións tampón** ou **amortecedoras**.

Exemplos de disolucións tampón	
Sistema	Reacción
Tampón fosfato	$H_2PO_4^- \xrightleftharpoons[\text{Neutraliza}]{\text{Acidifica}} HPO_4^{2-} + H^+$
Tampón bicarbonato	$H^+ + HCO_3^- \xrightleftharpoons[\text{Acidifica}]{\text{Neutraliza}} H_2CO_3 \rightleftharpoons CO_2 + H_2O$

Se o pH variase, moitas reaccións químicas cambiarían o sentido de reacción, e moitas enzimas precipitarían.

7. Dispersións coloidais

As **disolucións** de solutos de masa molecular elevada ou **coloides** son as **dispersións coloidais**.

As súas principais propiedades son:

- **Capacidade de presentarse en estado de xel ou sol:**

Estado	Fase dispersa	Fase dispersante
Sol	sólido	líquido
Xel	líquido	fibras entrelazadas

Do estado sol pódese pasar ao estado xel, pero non sempre é reversible o proceso.

- Elevada **viscosidade**, debido ás grandes moléculas que conteñen. A viscosidade é a resistencia interna que presenta un líquido ao movemento relativo das súas moléculas.
- Elevado **poder adsorbente**. Adsorción é a atracción que exerce a superficie dun sólido sobre as moléculas dun líquido ou dun gas.
- **Efecto Tyndall**. Fenómeno físico que fai que, nunha disolución coloidal, as partículas da fase dispersa, debido ao seu tamaño, dispersen a luz cando esta as atravesa.

8. Técnicas bioquímicas

As principais **técnicas** utilizadas en laboratorios de bioquímica e que dan información sobre as biomoléculas orgánicas son:

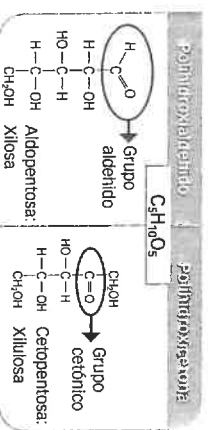
- **Centrifugación**. Permite separar por tamaños as estruturas mediante sedimentación ao sometelas a campos gravitatorios.
- **Diálise**. Para separar partículas de distinta masa molecular (coloides de cristaloides) a través dunha membrana semipermeable.
- **Cromatografía**. Unha mestura de substancias químicas sepárase debido ao distinto grao de retención sobre un medio fixo. Distínguese fase móbil e fase estacionaria. Hai varios tipos: **cromatografía en capa fina**, **cromatografía en columna** e **cromatografía de gases**.
- **Electroforese**. Mediante un campo eléctrico sepáranse partículas coloidais que se transportan a través dun xel. A velocidade depende do cociente carga/masa.
- **Espectrofotometría**. Cada substancia presenta un grao de absorción diferente segundo a lonxitude de onda utilizada (espectro de absorción), o que permite recoñecela.

1. Os glicídicos

Os **glicídicos** (ou azúcreos), denominados así porque moitos son doces, son biomoléculas formadas principalmente por **carbono** (C), **hidróxeno** (H) e **osíxeno** (O). Por este motivo, tamén se coñecen como hidratos de carbono ou carbohidratos (aínda que non é un nome moi correcto, xa que non son átomos de carbono hidratados).

Todos presentan un grupo **carbonilo**, que pode ser ou un grupo **aldehído** ou un grupo **cetonico**, o que definirá se son **polihidroaldehydos** ou **polihidroketonas**.

Principais grupos funcionais dos compostos orgánicos de biomoléculas		
Grupo alcohólico	Grupo cetonico	Grupo amino
-OH	-C=O	-NH ₂
Grupo aldehído	Grupo ácido	
-C=O H	-C=O OH	

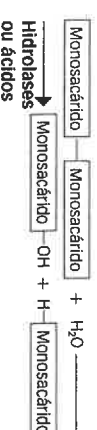


Clasificación dos glicídicos

Segundo o número de unidades polihidroaldehydicas ou polihidroketónicas:

- **Monosacáridos**: unha soa unidade.
- **Oligosacáridos**: de 2 a 10 unidades. Os máis importantes son os **disacáridos**.
- **Polisacáridos**: máis de 10 unidades, xeralmente centenaes.

Os **glicolípidos** e **glicoproteínas** son a unión de glicídicos con lípidos e proteínas.



2. Os monosacáridos

Están formados por unha soa unidade de polihidroaldehydo ou polihidroketona.

- **Propiedades físicas**. Son sólidos cristalinos, incolores ou brancos, hidrosolubles e teñen gusto doce.
- **Propiedades químicas**.

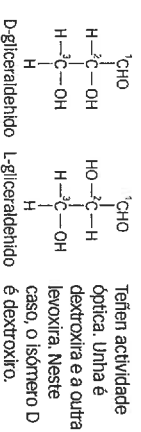
- Son **azúcreos redutores**, a fonte básica de enerxía nas células. A análise cualitativa para determinar a presenza dun azúcre redutor realízase coas reaccións de **Fehling** ou de **Benedict**.
- Son capaces de aminarse, de reaccionar con ácidos, de incorporar grupos fosfatos e sulfatos, e de unirse con outros monosacáridos.

Clasifícanse segundo o número de átomos de carbono, que pode variar de 3 a 7.

Trisíacos

Fórmula empírica: $C_3H_6O_3$. Poden ser:

- **Aldotrisíaca**. Coñécese como **gliceraldehído**. Ten un carbono asimétrico, polo que presenta dous **estereoisómeros**:

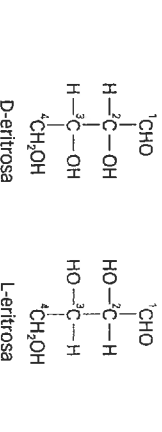


- **Cetotrisíaca**. Coñécese como **diidroxitacetona**. Non ten carbono asimétrico.

Tetrosíacos

Existen dúas aldotetrosíacas: **eritrosa** e **treosa**, e unha cetotetrosíaca: **eritrola**.

As aldotetrosíacas teñen dous carbonos asimétricos. O carbono 3 é o máis afastado do grupo carbonilo e o que determina a configuración D ou L.

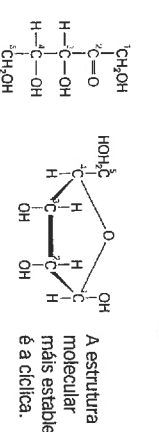


Pentosíacos

Pola súa importancia cabe mencionar:

- **Cetopentosíacos**. **D-ribulosa**, molécula sobre a que se fixa o CO_2 atmosférico durante a fotosíntese.

- **Aldopentosíacos**. **D-ribosa**, presente no ácido ribonucleico (ARN), e **D-2-desoxirribosa**, presente no ácido desoxiribonucleico (ADN). Estas dúas últimas tamén se coñecen como **ribofuranosa** e **desoxiribofuranosa**, xa que o pentágono que forman ao ciclarse a cadea se parece ao furano.



Hexosíacos

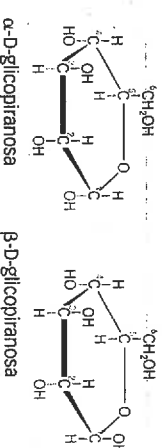
A aldohexosa de máis interese é a **glucosa** e a cetohexosa máis abundante é a **frutosa**. A cíclica é tamén a estrutura máis estable, coma nas pentosíacas.

- **Glucosa**. Achega ás células a maior parte da enerxía. É o glicídico máis importante. Tamén se lle chama **dextrosa**, xa que é dextrotróica. A unión de varias dá lugar a polisacáridos, como **amido** ou **glucógeno**, que teñen función de reserva enerxética, e outros como a **celulosa** das plantas, con función estrutural.

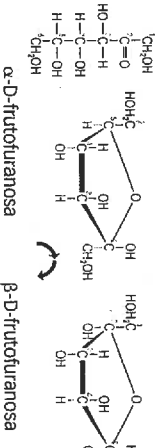
Ao ciclarse, o carbono 1 pasa a ser asimétrico (C anomérico) e haberá dous posibles isómeros con diferente posición do grupo hidroxilo hemiacetalico. Ao ser hexagonal, parécense ao pirano e tamén se chama **glicopiranos**.

- **Frutosa**. Tamén denominada levulosa, pois é levoxitroica. Está libre na froita, e cando se asocia coa glucosa forma a **sacarosa**, un disacárido.

Ciclación das hexosíacas



Ao ciclarse, o carbono 1, anomérico, pasa a ser asimétrico e hai dúas posibles estruturas con diferente posición do grupo hidroxilo (hidroxilo hemiacetalico). Estas dúas estruturas coñécese como **anómeros** (α ou β).

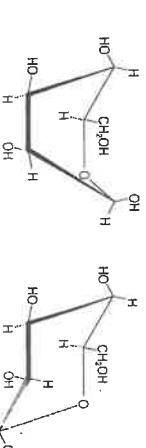


Ao encontrarse en forma cíclica pentagonal, recibe o nome de **D-frutofuranosa**.

- É α se o radical -OH do C2 está do outro lado do plano onde está o radical -CH₂OH do C6.

- É β se ambos os grupos están no mesmo plano (véxase imaxe).

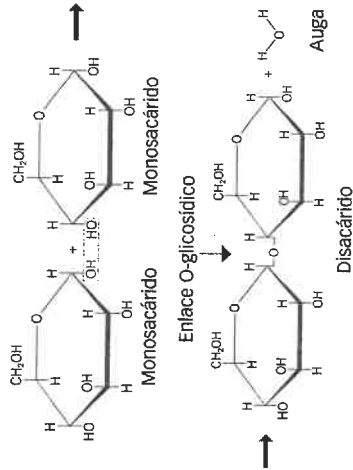
Conformacións da glucosa (β -D-glicopiranos)



A principal diferenza entre as conformacións e as formas anoméricas é que as piramidas son interconvertibles sen romper ningún enlace, e as segundas poden interconvertirse se rompe un enlace covalente entre o O e o C1.

3. Os enlaces O-glicosídico e N-glicosídico em monosacáridos

Enlace O-glicosídico

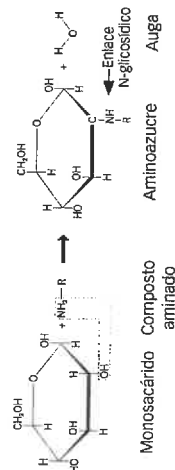


Se o carbono do segundo monosacárido que intervém no enlace é carbonílico, o enlace será **dicarbonílico**, e se é non carbonílico, o enlace é **monocarbonílico**. Este último mantería a súa capacidade redutora.

Se o primeiro monosacárido é α , o enlace é **α -glicosídico**, e se é β , é **β -glicosídico**.

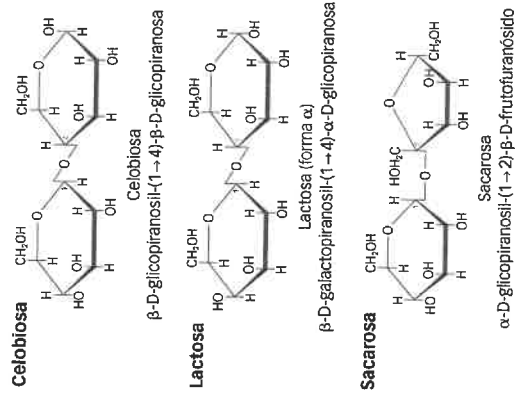
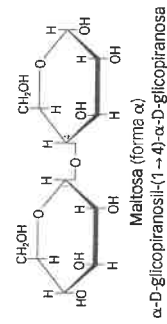
Enlace N-glicosídico

Xérase un **aminoazúcar** ao colocarse un grupo amino no lugar dun grupo $-OH$ dun dos carbonos do glicídido.



4. Os disacáridos

Os máis importantes son:



Noméanse engadindo a terminación **-osil** ao primeiro monosacárido. Mantense a terminación **-osa** do segundo se o enlace é monocarbonílico, ou engádesse a terminación **-ósido** se é dicarbonílico.

5. Os polisacáridos

Son glicídidos de masas moleculares moi elevadas en que os monosacáridos están unidos mediante enlaces **O-glicosídico**. Son amorfos, insolubles ou forman dispersións coloidais e non son doces. Ademais, non reducen o reactivo de Fehling.

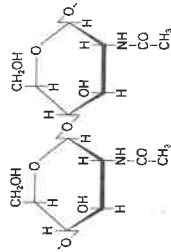
Segundo a súa composición, poden ser:

■ **Heteropolisacáridos**. Formados por varios tipos de monosacáridos. Presentan enlaces α . Entre eles están a pectina, o ágar-ágar e a goma arábica.

■ **Homopolisacáridos**. Formados por un só tipo de monosacáridos. Hai nos en enlaces β , que teñen función estrutural, ou con enlaces α , que almacenan enerxía, como se ve a continuación.

Quitina

Compoñente fundamental do esqueleto dos artrópodos e das paredes celulares de fungos. É un polímero de aminoazúcares.



Unha **N-acetil-glucosamina** únese mediante enlaces $\beta(1 \rightarrow 4)$ a outra, formando unha unidade de **quitobiosa**, que é o número da quitina.

Celulosa

Ten función esquelética nos vexetais. É un polímero de **β -D-glicosas** unidas mediante enlaces $\beta(1 \rightarrow 4)$. Cada parella de glicosas constitúe unha **celobiosa**. Cada polímero ten de 150 a 5000 moléculas de celobiosa.

Amidón

Polisacárido de reserva propio de células vexetais, formado pola unión de centenas a miles de glicosas. Presenta dous polímeros: un 30 % de amilosa e un 70 % de amilopectina.

■ **Amilosa**. Polímero de maltosas unidas mediante enlaces $\alpha(1 \rightarrow 4)$. Ten estrutura helicoidal, con seis moléculas de glicosas por volta, e chega a ter 300 glicosas.

■ **Amilopectina**. Polímero de maltosas unidas mediante enlaces $\alpha(1 \rightarrow 4)$, con ramificacións en posición $\alpha(1 \rightarrow 6)$ cada 25 a 30 glicosas, que constan de 12 glicosas unidas mediante enlaces $\alpha(1 \rightarrow 4)$. Ten ata 3000 glicosas.

Glicóxeno

Polisacárido de reserva propio dos animais. É un polímero de **maltosas** unidas mediante enlaces $\alpha(1 \rightarrow 4)$, con ramificacións en posición $\alpha(1 \rightarrow 6)$ en maior frecuencia ca na amilopectina. Chega a ter ata 15000 moléculas de maltosa.

6. Funcións dos glicídios

As principais funcións que desempeñan os glicídios son: **enerxética** (glicosa, amidón, glicóxeno), **estrutural** (celulosa, quitina, peptidoglicanos, condroitina, polímeros de ribosa e desoxirribosa), **xeradora de especificidade** na **membrana plasmática** (glicoproteínas e glicolípidos).

Tamén desempeñan funcións **especiais**, como antibiótica (estreptomicina) vitamínica (vitamina C), anticoagulante (heparina), hormonal (hormonas hipofisarias) e inmunitaria (imunoglobulinas ou anticorpos).

7. Glicídios asociados a outras moléculas

	Tipos de glicídido	Molécula asociada	Os máis importantes / Onde se encontran
Heterosídios	Monosacárido ou pequeno oligosacárido.	Moléculas de masa molecular baixa.	Antocianósidos (cor das flores), tanósidos (árbores) e algúns antibióticos .
Glicolípidos	Monosacárido ou oligosacárido.	Lípidos.	Cerebrósidos e gangliosídeos . Na membrana celular.
Peptidoglicanos	Cadeas de N-acetil-glicosamina e N-acetil-murámico.	Cadeas curtas de aminoácidos.	Na parede bacteriana.
Proteoglicanos	Gran fracción de polisacárido (80 %).	Pequena fracción proteica (20 %).	Ácido hialurónico e sulfatos de condroitina . En matriz extracelular de tecidos conxuntivo, óseo e cartilaxinoso. Heparina . Na substancia intercelular no ligamento e no pulmón.
Glicoproteínas	Pequena fracción glicídica (5 % - 40 %).	Gran fracción proteica.	Mucinas de secreción, glicoproteínas do sangue e da membrana plasmática.

2. Os ácidos graxos podem ser saturados e insaturados

■ **Son insolubles en agua.**

Están compostos por **carbono** e **hidróxeno**, **no**, e a maioría tamén presenta **osíxeno**, pero en proporcións moi baixas. Algúns conteñen fósforo, nitróxeno e xofre.

- Son os compoñentes estruturais das membranas celulares.

- Alguns têm uma grande atividade biológica, como certas hormonas e vitaminas.

Un dos criterios máis empregados para clasificar os lípidos é segundo a súa estrutura molecular, é dicir, segundo presenten ou non ácidos graxos.

Os ácidos graxos son ácidos carboxílicos con longas cadeas hidrocarbonadas que se diferencian pola lonxitude da súa cadea e pola posición dos dobres enlaces.

Segundo isto, pódense clasificar en:

■ **Lípidos saponificables.** Conteñen ácidos graxos unidos a outras moléculas e dan lugar a xabóns mediante reaccións de saponificación.

■ **Lípidos insaponificables.** Son derivados de hidrocarburos lineais ou cíclicos insaturados que forman asociacións moleculares diversas. Non dan lugar a xabóns nas reaccións de saponificación, xa que non teñen ácidos graxos.

2. Os ácidos graxos podem ser saturados e insaturados

Os ácidos graxos son moléculas formadas por unha cadea hidrocarbonada de tipo alifático, é dicir, lineal, cun número par e máis de oito carbonos, o último dos cales constitúe un **grupo carboxilo** ou **ácido**.

Son pouco abundantes en estado libre, pero constitúen un dos principais integrantes dos lípidos saponificables, como as grasas.

Clasifícanse en:

■ **Ácidos graxos saturados.** Só teñen enlaces simples entre os átomos de carbono. As súas cadeas hidrocarbonadas son rectilíneas.

■ **Ácidos graxos insaturados.** Tienen un o más dobles enlaces entre os carbonos da cadea hidrocarbonada e, por iso, as súas moléculas presentan cobados. Poden ser **monoinsaturados** ou **polinsaturados** en función de se teñen un ou máis dobles enlaces, respectivamente.

Propiedades dos ácidos graxos

■ **Punto de fusión.** Para fundir ácidos grasos cómpre suministrar enerxía calorífica que rompa os enlaces entre as súas moléculas. O punto de fusión depende da lonxitude da cadea e do seu grao de insaturación. Os ácidos grasos insaturados teñen puntos de fusión menores ca os ácidos grasos saturados con similar número de carbonos.

- **Solubilidade.** Os ácidos graxos apresentam uma **zona hidrofílica** que se corresponde ao grupo carboxilo e uma **zona hidrofoba** formada pela cadeia hidrocarbonada. Ao terem estas zonas, a molécula pode interaccionar coa auga e con outras moléculas lipídicas, simultaneamente. É o que se denomina **comportamento anfipático**. Ganto maior é a cadeia hidrocarbonada dun ácido orgánico, máis insoluble en auga e máis soluble é en disolventes apolares.

3. Os lípidos simples ou hololípidos son ésteres de ácidos graxos e alcohol

Os **lípidos saponificables** son ésteres, é dicir, moléculas compostas por ácidos grasos e un alcohol que se forman mediante a reacción de **esterificación**.

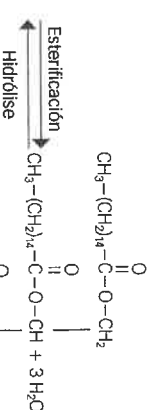
Os ésteres fórmanse ao reaccionar o grupo carboxilo dun ácido graxo cun grupo hidroxilo dun alcohol, quedando unidas ambas as moléculas mediante un enlace covalente denominado **enlace éster**.

Os ácidos graxos, se reaccionan cunha base forte, como o NaOH ou o KOH, dan lugar a un sal de ácido graxo, comunmente denominado **xabón**, e a auga. Esta reacción denomínase reacción de **saponificación**.

Os xabóns son un produto fabricado a partir de lípidos e presentan un forte carácter **anfipático**. Os xabóns non son solubles en auga, pero poden ser dispersables nela e dar lugar a dispersións coloidais opalescentes.

Acilglicéridos ou graxas

Son os ésteres formados pola esterificación de glicerina cunha, dúas ou tres moléculas de ácidos graxos, e denomínanse monoacilglicéridos, diacilglicéridos e triacilglicéridos ou triglicéridos, respectivamente.



Teñen función de reserva enerxética no organismo.

Os triglicéridos ou **graxas neutras** carecen de polaridade, polo que son insolubles en auga. Flotan sobre ela debido a que son me-

diacilglicéridos poseen una polaridad débil a causa de los radicales hidroxilos que quedan libres na glicerina.

Segundo o tipo de ácido graxo constituinte, as graxas podem ser:

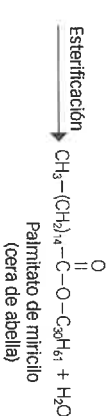
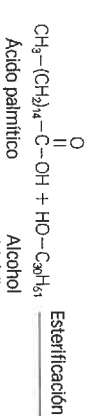
■ **Aceites.** Presentan ácidos graxos insaturados e, a temperatura ambiente, son líquidos.

- **Sebos.** Presentan ácidos graxos saturados e son sólidos a temperatura ambiente.
- **Manteigas.** Teñen ácidos graxos de cadea curta. Como estes teñen puntos de fusión baixos, a temperatura ambiente son semisólidos.

Céridos ou ceras

Son os ésteres formados por un alcohol monovalente de cadea longa e unha molécula de ácido graxo.

Orixinan láminas impermeables que prote xen a epiderme e as formacións dérmicas dos animais e a superficie de moitos órganos vexetais.



4. Os lípidos complexos poden ser fosfolípidos ou esfingolípidos

Os **lípidos complexos** son ésteres formados por un alcohol, ácidos graxos e outros tipos de moléculas.

Os lípidos complexos dividem-se em tres grupos: os fosfoglicéridos, os fosfoesfingolipídeos e os glicolípidos.

pídeos e os **glicoesfingolípidos**. Os grupos que contêm un grupo fosfato reciben o nome de **fosfolípidos**, mentres que os que posúen esfingosina se denominan **esfingolípidos**.

Fosfoglicéridos

Constan de dous ácidos graxos, unha glicerina, un ácido fosfórico e un alcohol. Xeralmente, o alcohol é un aminoalcohol, é dicir, un alcohol que ten un grupo amino, como por exemplo a serina. O ácido fosfórico e o grupo amino ionízanse formando o grupo polar da molécula.

Os máis abundantes son a **fosfatidiletanolamina** ou **cefalina** (na imaxe) e a **fosfatidilcolina** ou **lecitina**.



Fosfoesfingolípidos

Son ésteres formados pola unión dun ácido graxo, unha esfingosina, un grupo fosfato e un aminoalcohol como a colina.

O fosfoesfingolípidos máis frecuente é a **esfingomielina**. Trátase dunha molécula especialmente abundante nas vainas de mielina que protexen os axóns das neuronas.

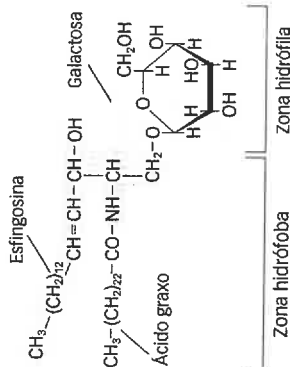


Glicoesfingolípidos

Están formados pola unión dun ácido graxo, unha esfingosina e un glicido. Non presentan grupo fosfato.

Encontranse na cara externa da bicapa lipídica da membrana plasmática de todas as células, onde actúan como receptores de moléculas externas. Diferéncianse:

■ **Cerebrósidos**. Presentan un único monosacárido ou un oligosacárido sinxelo de menos de quince monosacáridos.



■ **Gangliósidos**. Conteñen un oligosacárido complexo en que sempre hai unha molécula denominada ácido siálico.

5. Os lípidos insaponificables son derivados de hidrocarburos insaturados

Os lípidos insaponificables non conteñen ácidos graxos na súa composición. Distingúense tres tipos segundo a molécula de que deriven: prostaglandinas, isoprenoides e esteroides.

Prostaglandinas

Derivan do **ácido prostanoico**, o cal está constituído por un anel de ciclopentano e dúas cadeas alifáticas.

Sintetízanse continuamente pola acción dos enzimas cicloxixenases. Producense en cantidades moi baixas e actúan localmente. As súas funcións son moi diversas:

■ **Percepción da dor**. Estimulan os receptores da dor e a iniciación da vasodilatación dos capilares, o que orixina a inflamación tras os golpes, as feridas ou as infeccións.

■ **Funcionamento dos aparellos**. Diminúen a presión sanguínea ao favorecer a eliminación de substancias a través do riñ. Levan a cabo a modulación de certas actividades hormonais.

■ **Coagulación do sangue**. Os tromboxanos, derivados das prostaglandinas,

nas, provocan a agregación das plaquetas. Isto é prexudicial cando hai unha alta probabilidade de trombose, polo consecuente perigo de infarto de miocardio ou cerebral.

Isoprenoides ou terpenos

Son moléculas derivadas da polimerización dunha molécula de isopreno.

Poden formar cadeas lineais ou cíclicas.

Distingúense segundo o número de moléculas de isopreno que conteñen.

■ **Monoterpenos**. Conteñen dúas moléculas de isopreno.

■ **Diterpenos**. Conteñen catro moléculas de isopreno.

■ **Triterpenos**. Conteñen seis moléculas de isopreno.

■ **Tetraterpenos**. Conteñen oito moléculas de isopreno.

A este grupo pertencen os carotenoides, como as **carotinas** e as **xantofilas**.

■ **Politerpenos**. Conteñen máis de oito moléculas de isopreno.

Esteroides

Son derivados do **esterano**.

Diferéncianse dous tipos de esteroides en función dos radicais que posúen e da posición en que se encontran:

■ **Esteróis**. Posúen un grupo hidroxilo, no carbono 3, e unha cadea alifática no carbono 17.

Os principais son:

– **Colesterol**. Forma parte das membranas celulares dos animais, especialmente a plasmática, ás que confire estabilidade ao situarse entre os fosfolípidos e fixalos.

– **Ácidos biliares**. Son un grupo de moléculas producidas no fígado a partir do colesterol.

– **Grupo das vitaminas D**. Está formado por un conxunto de esteróis que regulan o metabolismo do calcio e a súa absorción intestinal.

– **Estradiol**. É a hormona encargada de regular a aparición dos caracteres sexuais secundarios femininos.

■ **Hormonas esteroideas**. Teñen un átomo de osíxeno unido ao carbono 3 por medio dun dobre enlace.

Diferéncianse dous grupos de hormonas:

– As **suprarrenais** (cortisol e aldosterona).

– As **sexuais** (proxesterona e testosterona).

6. Os lípidos desempeñan diversas funcións

■ **Reserva enerxética**. A maior parte da enerxía producida polas graxas obtense mediante a oxidación dos ácidos graxos nas mitocondrias.

■ **Estrutural**. Forman as bicapas lipídicas da membrana plasmática e das membranas dos orgánulos celulares.

■ **Protectora**. Recobren estruturas dos orgánulos e protéxenos mecanicamente de golpes.

■ **Biocatalizadora**. Os lípidos por si mesmos non son biocatalizadores, pero algúns interveñen na síntese destes ou actúan conxuntamente con eles.

■ **Mensaxeiro químico**. Realizan esta función as hormonas.

■ **Transportadora**. O transporte dos lípidos dos apolares desde o intestino ata o lugar onde se utilizan ou ata o tecido adiposo, onde se almacenan, faise mediante a súa emulsión, grazas aos lípidos anfipáticos e ás cadeas polipeptídicas das proteínas, que tamén son moléculas anfipáticas. Fórmase así as **lipoproteínas**.

NOTAS

1. As proteínas están constituídas por aminoácidos

As **proteínas** son biomoléculas orgánicas, compostas basicamente por catro elementos: carbono (C), hidróxeno (H), osíxeno (O) e nitróxeno (N).

Están formadas por **aminoácidos** que se unen entre si por enlaces **peptídicos**.

A unión dun pequeno número de aminoácidos dá lugar a un **péptido**.

Estes clasifícanse en:

▪ **Oligopéptidos.** Formados por menos de 10 aminoácidos.

▪ **Polipéptidos.** Formados por máis de 10 aminoácidos.

Características dos aminoácidos

Posúen un grupo carboxilo (-COOH) e un grupo amino (-NH_2).

Presentan o grupo amino unido ao mesmo carbono a que se une o grupo carboxilo, o chamado **carbono α** , polo que se denominan aminoácidos de tipo α .

Os outros dous enlaces deste carbono unen se cun átomo de H e cun grupo variable denominado radical (R).

Clasificación e estrutura dos aminoácidos proteicos

Os aminoácidos distínguense uns doutros segundo sexa o radical (R) que se enlaza co carbono α .

▪ **Aminoácidos non polares ou hidrofóbicos.** O radical é unha cadea hidrocarbonada.

▪ **Aminoácidos polares sen carga.** O radical é unha cadea con radicais que forman enlaces de hidróxeno coa auga. Son máis solubles ca os aminoácidos non polares.

▪ **Aminoácidos polares con carga negativa.** Son ácidos e o radical presenta un grupo ácido (-COOH).

▪ **Aminoácidos polares con carga positiva.** Son básicos e o radical presenta un grupo básico, como un amino (-NH_2).

2. Os aminoácidos teñen diferentes propiedades

Os aminoácidos presentan diferentes propiedades:

▪ **Actividade óptica.** A maioría presenta actividade óptica debida á asimetría do carbono α . Se desvía o plano de luz polarizada cara á dereita, denomínase **dextrorotario** ou (+), e se o fai cara á esquerda, **levorotario** ou (-).

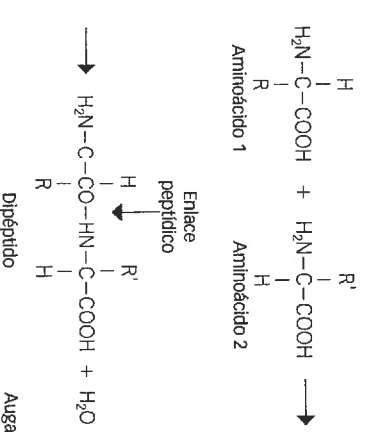
▪ **Comportamento anfótero.** Os aminoácidos en disolución acuosa comportanse á vez como ácidos e como bases. O grupo carboxilo (ácido) libera protóns mentres que o grupo amino (básico) os capta. Grazas a isto posúen un **efecto tampón**.

- Se se **acidifica** o medio (engádense protóns), o grupo carboxilo ionizado capta estes protóns ao comportarse como unha base.

- Se se **basifica** o medio (diminúe o número de protóns), o grupo amino ionizado libera protóns ao comportarse como un ácido.

3. Os aminoácidos únense mediante un enlace peptídico

O **enlace peptídico** é un enlace covalente que se establece entre o grupo carboxilo dun aminoácido e o grupo amino do seguinte, coa formación dunha molécula de auga.



4. As proteínas presentan catro niveis estruturais diferentes

A organización dunha proteína vén determinada por catro niveis estruturais: estrutura primaria, secundaria, terciaria e cuaternaria.

Estrutura primaria

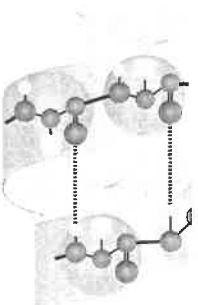
Corresponde á **secuencia de aminoácidos** da proteína. A función da proteína dependerá desta secuencia de aminoácidos e da forma que adopte.



O extremo inicial de todas considérase o que presenta o grupo amino libre, extremo **N-inicial**, e o extremo final é o que ten o grupo carboxilo libre, **extremo C-terminal**.

Estrutura secundaria

É a disposición da cadea de aminoácidos no espazo. O tipo de estrutura secundaria depende do número de **enlaces de hidróxeno** que se poden formar, é dicir, dos aminoácidos que a constitúen.



Tamén depende das condicións de tensión e temperatura en que se encontra. Existen dous tipos: α -hélice (na imaxe de abaixo) e conformación β .

Estrutura terciaria

Corresponde coa disposición que adopta no espazo a estrutura secundaria cando se prega sobre si mesma e orixina unha conformación global. Os radicais apolares sitúanse no interior e os polares no exterior. Isto facilita que moitas proteínas globulares sexan solubles en auga e en disolucións salinas.



Estes enlaces poden ser de varios tipos:

- **Enlaces covalentes fortes**, como os enlaces disulfuro que se dan entre dous restos de xofre (-S-S-).
- **Enlaces débiles**, como os enlaces de hidróxeno, as interaccións iónicas, as forzas de Van der Waals e as interaccións hidrofóbicas.

Estrutura cuaternaria

É a que presentan as proteínas constituídas por dúas ou máis cadeas polipeptídicas con estrutura terciaria, idénticas ou non, unidas entre si por enlaces débiles (non covalentes) e, en ocasións, por enlaces covalentes do tipo enlace disulfuro. Cada unha destas cadeas polipeptídicas recibe o nome de **protómero**.

Segundo o número de protómeros que se asocian, estas proteínas denomínanse dímeros, trímeros, tetrameros, pentámeros, etc. A hemoglobina é un exemplo de tetramero.



5. Os radicais libres determinan as propiedades das proteínas

Estas propiedades dependen dos seus radicais libres (R) e da capacidade que estes teñen de reaccionar con outras moléculas.

■ **Solubilidade.** Débese á elevada proporción de aminoácidos con radicais polares, sobre todo se teñen carga elevada. Estes radicais establecen enlaces de hidróxeno coas moléculas de auga e quedan recubertos dunha capa de moléculas de auga, que impide a súa precipitación.

■ **Desnaturalización.** É a perda da estrutura terciaria e cuaternaria. Pode ser provocada por cambios de pH, de temperatura, da concentración salina do medio ou por simple axitación molecular. A proteína adopta conformación filamentosa e precipita. Pode recuperar a súa conformación se volve ás condicións normais. Isto chámase **renaturalización**.

■ **Especificidade.** Cada tipo de proteína ten unha disposición única dos seus aminoácidos e unha estrutura tridimensional específica que permite distinguilos. Isto permite interaccións coas **proteínas enzimáticas**, reguladoras das reaccións bioquímicas entre outras.

■ As **proteínas homólogas** presentan unha estrutura moi similar, pero non idéntica. Pode deberse a cambios en aminoácidos que poden ser substituídos sen que se altere a funcionalidade da molécula. É parte dun mecanismo evolutivo que produce moitas moléculas proteicas, específicas dunha especie, e que ten consecuencias como os rexeitamentos nos transplantados de órganos.

■ **Capacidade amortecedora.** O comportamento anfótero dos aminoácidos fai que as proteínas disolvas nun medio tendan a neutralizar as variacións de pH dese medio. Son as disolucións tampón ou amortecedoras.

6. As proteínas desempeñan diversas funcións

A diversidade de estruturas das proteínas permítenles ter numerosas funcións:

■ **Estructural.** Tanto a nivel celular como histolóxico, as proteínas forman parte de diversas estruturas, tales como a membrana plasmática e o coláxeno.

■ **Reserva.** Exercent esta función a ovoalbúmina da clara de ovo, a caseína do leite, etc.

■ **Transporte.** As proteínas participan no transporte de diversas substancias, a través da membrana celular ou a nivel pluri celular.

■ **Enzimática.** Os enzimas son as proteínas que teñen acción biocatalizadora, é dicir, regulan as reaccións bioquímicas. Teñen un alto grao de especialización.

■ **Contráctil.** Permite a mobilidade. Isto ocorre na flaxelina do flaxelo bacteriano ou na actina e a miosina na contracción e relaxación do músculo.

■ **Hormonal.** As hormonas proteicas son transportadas polo medio interno do organismo e chegan a determinadas células, ás que estimulan para provocar o inicio de reaccións específicas.

■ **Defensa.** Lévana a cabo as γ -globulinas ou inmunoglobulinas que constitúen os anticorpos. Estas asóciase aos antíxenos, substancias estrañas que penetran no organismo, e neutralízanos. Tamén realizan esta función moitos antibióticos, que son péptidos segregados por bacterias e fungos. Impiden a reprodución ou provocan a morte de posibles organismos competidores.

■ **Homeostática.** Esta función impide que variables do medio interno, como a salinidade, a acidez ou a concentración de glicosa sufran demasiadas variacións. Un exemplo é a capacidade amortecedora das proteínas sanguíneas na regulación do pH.

7. As proteínas clasifícanse en holoproteínas e heteroproteínas

Se unha proteína está constituída exclusivamente por aminoácidos, denomínase **holoproteína**, e se presenta algún outro tipo de molécula, chámase **heteroproteína**.

Holoproteínas

■ **Proteínas filamentosas.** Son insolubles en auga. Están constituídas por varios polipéptidos que forman cadeas paralelas enroladas entre si formando fibras.

– **Coláxenos.** No tecido conxuntivo, cardilaxinoso, tegumentario e óseo. Posúen unha gran resistencia ao estiramento.

– **Queratinas.** Ricas en cisteína. Divídense en α -queratinas (no cabelo, uñas, cornos, etc.) e β -queratinas (fio de seda).

– **Elastinas.** Fibras e flexíbeis. En tendóns e vasos sanguíneos. A súa grande elasticidade permítenles recuperar a súa forma tras a aplicación dunha forza.

– **Miosinas.** Participan activamente na contracción de músculos.



■ **Proteínas globulares.** Con estrutura globular e complexa. Adoitan ser solubles en auga ou disolucións polares.

– **Protaminas.** Moi básicas e pequenas. Están no núcleo dos espermatozoides compactando ADN.

– **Histonas.** Básicas. Serven de soporte para empaquetar o ADN.

– **Prolaminas.** Insolubles en auga. Atópanse en sementes.

– **Gluteninas.** Insolubles en auga, pero solubles en ácidos e bases diluídas.

– **Albuminas.** Con función de reserva de aminoácidos ou de transporte doutras moléculas.

– **Globulinas.** Solubles en disolucións salinas. Un exemplo é a α -globulina.

Heteroproteínas

Divídense segundo a natureza do grupo prostético:

■ **Cromoproteínas.** O seu grupo prostético é unha substancia de cor, por iso se chaman tamén pigmentos.

– **Pigmentos porfirínicos.** O grupo prostético é unha porfirina. Un exemplo é a hemoglobina, transportadora de osíxeno no sangue.

– **Pigmentos non porfirínicos.** O grupo prostético é diferente da porfirina. Un exemplo é a hemocianina, pigmento que se encontra na hemolinfa dos animais.

■ **Glicoproteínas.** O grupo prostético é un glicido. Realizan moitas funcións. Os diferentes grupos sanguíneos débense ás diferentes cadeas glicídicas das glicoproteínas.

■ **Lipoproteínas.** O grupo prostético é un ácido graxo. Están nas membranas citoplasmáticas ou no plasma sanguíneo.

■ **Fosfoproteínas.** O grupo prostético é o ácido fosfórico.

NOTAS

1. Os ácidos nucleicos están formados pola unión de moitos nucleótidos

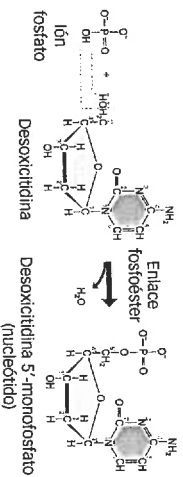
Os ácidos nucleicos chámanse así por teren carácter ácido e foron descubertos no interior do núcleo. Son polímeros formados por nucleótidos, que conteñen:

- **Ácido fosfórico.** Une os nucleótidos entre si.
- **Pentosa.** Pode ser de dous tipos:
 - **Ribosa.** Presente no ARN.
 - **2-desoxirribosa.** Presente no ADN.
- **Base nitroxenada.** Poden ser de dous tipos:
 - **Púricas.** Son adenina (A) e guanina (G).
 - **Pyrimidínicas.** Son citosina (C), timina (T), exclusiva do ADN, e uracilo (U), que é exclusiva do ARN.

Así, os nucleótidos fórmanse pola unión dun **nucleósido** (pentosa + base nitroxenada unidos por un enlace **N-glicosídico**) cun ácido fosfórico. O carácter ácido débese a que o grupo fosfato está ionizado.

Nucleótidos

O **nucleótido** fórmase ao unirse un nucleósido co ácido fosfórico mediante un enlace entre o grupo hidroxilo do carbono 5' da pentosa e o propio ácido fosfórico. Trátase dun **enlace fosfoéster**.



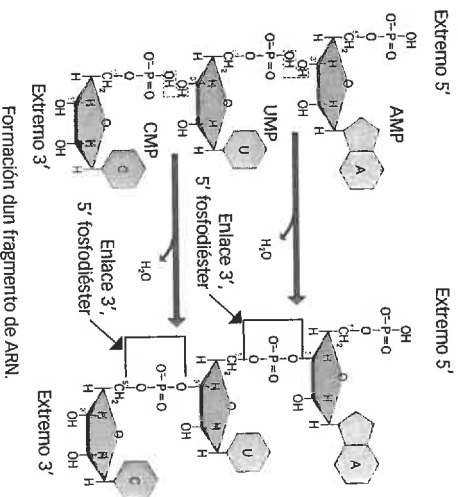
Unión de nucleótidos

A unión de varios nucleótidos dá lugar a cadeas de ácidos nucleicos. Estas cadeas presentan dous extremos:

- O **extremo 5'**, cun grupo fosfato unido ao carbono 5' do primeiro nucleótido.

- O **extremo 3'**, co radical hidroxilo do carbono 3' do último nucleótido libre.

Os ácidos nucleicos sintetízanse desde o extremo 5' cara ao seu extremo 3'. O enlace entre o radical hidroxilo (-OH) do carbono 3' do último nucleótido e o radical fosfato do carbono 5' do nucleótido que se engade recibe o nome de **enlace 3', 5' fosfodiéster**.



2. O ácido desoxirribonucleico ou ADN presenta moitos tipos

O **ácido desoxirribonucleico** ou **ADN** está formado, excepto nalgúns virus, por dúas cadeas de nucleótidos enroladas entre si formando unha dobre hélice. Cada cadea é un polímero de desoxirribonucleótidos de A, G, C e T.

A súa masa molecular é moi elevada. A súa principal función é conter a información xenética.

Segundo onde se encontre, existen diferentes tipos de ADN:

- **Células eucariotas.** Teñen:
 - **ADN nuclear.** É lineal e enrolase sobre as **histonas** (proteínas) formando **nucleosomas**. O conxunto é a **fibra de cromatina**.
 - **ADN de mitocondrias e cloroplastos.** Similar ao das bacterias.

- **Células bacterianas.** É circular e non asociado a histonas. Está asociado a proteínas non histónicas ou incluso a ARN. Dá lugar a unha condensación chamada **nucleóide**, non delimitado por ningunha membrana.

- **Células de arqueobacterias.** É circular e asóciase a histonas (diferentes das de eucariotas) formando nucleosomas.
- **ADN de virus.** Circular ou lineal e bicatenario ou monocatenario. Hai proteínas asociadas.

Clasificación das moléculas de ADN		
	Segundo a súa forma	
Número de cadeas	ADN lineal	ADN circular
	No núcleo de células eucariotas e nalgúns virus.	En bacterias, en arqueobacterias, en mitocondrias, en cloroplastos e nalgúns virus.
ADN monocatenario Nalgúns virus. É pouco frecuente.		
ADN bicatenario Na maioría de organismos. Pode ter superenrolamentos e enlazarse a outra cadea (concatenado).		

3. O ADN ten diferentes niveis estruturais

No ADN distínguense tres niveis estruturais:

- **Estrutura primaria** ou secuencia de nucleótidos.
- **Estrutura secundaria** ou dobre hélice.
- **Estrutura terciaria** ou ADN superenrolado.

Hai tres tipos de ADN segundo as moléculas sobre as que se soporta o empaquetamento:

- **ADN asociado a histonas formando nucleosomas.** No núcleo das células eucariotas (excepto espermatozoides) e nas arqueobacterias.

- **ADN asociado a protamínas.** Encóntrase no núcleo dos espermatozoides. O grao de empaquetamento é superior.

- **ADN asociado a outro tipo de proteínas.** Nas bacterias encóntrase asociado a

proteínas parecidas ás histonas, pero sen formar nucleosomas. Tamén pode asociarse con ARN e con proteínas non histónicas.

En xeral, a lonxitude do ADN é maior canto máis complexo é o organismo. Non obstante, nalgúns organismos, non garda relación: teñen moito máis ADN do necesario para codificar a súa estrutura e a súa fisioloxía.

Estrutura primaria

Trátase da **secuencia de nucleótidos** dunha soa cadea.

A través dela pódese almacenar a **información biolóxica** ou **xenética**.

O número de febras diferentes de ADN que se pode formar combinando de distinta forma os catro tipos de nucleótidos (G, C, A e T) é moi elevado.

A porenaxe de nucleótidos é a mesma para os individuos dunha mesma especie.

Estrutura secundaria: modelo da dobre hélice

No espazo dispónense as dúas febras ou cadeas de polinucleótidos que forman unha **dobre hélice**, en que as bases nitrogenadas están enfrontadas e unidas mediante enlaces de hidróxeno.

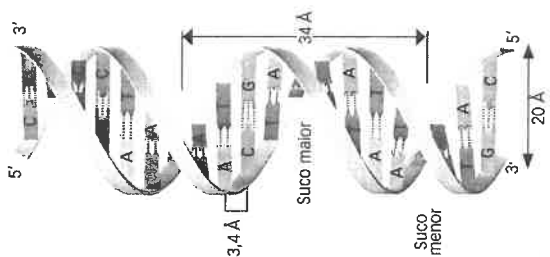
En 1953, James Watson e Francis Crick elaboraron o **modelo da dobre hélice**:

- Son dúas cadeas de polinucleótidos antiparalelas.
- As cadeas son complementarias. Se nunha cadea hai timina, na outra, ao mesmo nivel, hai adenina.
- Están enroladas de forma dextroxira.
- O enrolamento é plectonómico. Para separar as dúas cadeas cómpre xirar (desenrolar) unha respecto á outra.

A estabilidade débese aos enlaces de hidróxeno entre as bases nitrogenadas e a enlaces de Van der Waals entre grupos hidrófobos. As bases nitrogenadas dispónense cara ao interior e as pentosas e os grupos fosfato quedan no exterior.

A 100 °C **desnaturalízase**, pero manténdoo a 65 °C **renaturalízase**.

Na imaxe pódese observar un modelo con 10 pares de bases por volta.



Estrutura terciaria

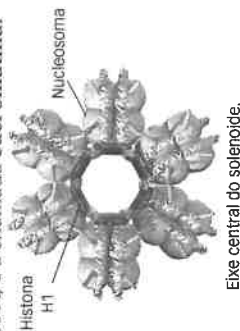
As moléculas de ADN circular, como o bacteriano ou o mitocondrial, presentan unha estrutura terciaria de **ADN superenrolado**. A dobre hélice xira sobre si mesma. As vantaxes son:

- Redúcese a lonxitude do ADN.
- Facilitase a duplicación.

4. A fibra de ADN empaquetase para reducir o seu tamaño

O ADN empaquetase sobre un grupo de proteínas: as histonas nas células eucariotas e as protaminas nos espermatozoides. Aínda que parece que pode haber niveis superiores de empaquetamento, reconéctense tres:

- **Fibra de cromatina de 100 Å ou «colar de perlas»**. Sucesión de partículas, denominadas **nucleosomas**, de 100 Å de diámetro, que parece un «colar de perlas». Está en todas as células eucariotas (excepción espermatozoides) e recibe o nome tamén de **filamento nucleosómico** ou **nucleofilamento**.
- **Fibra de cromatina de 300 Å ou «solenóide»**. As histonas H1 da fibra compacta



- **Terceiro nivel ou «dominios en forma de bucle»**. Entre 20000 e 70000 pares de bases. Ancóranse sobre o **andamio proteico**.

5. Existen moitos tipos de ARN segundo a súa función

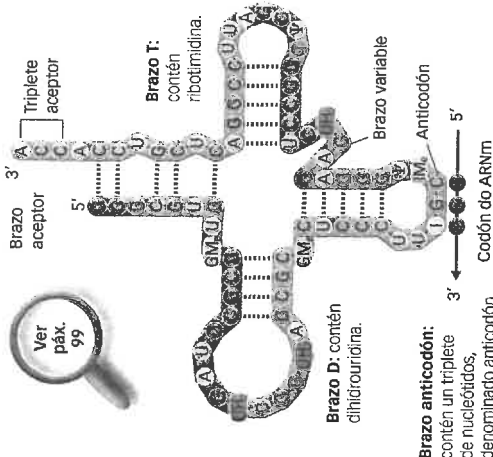
O **ácido ribonucleico (ARN)** está formado por nucleótidos de ribosa coas bases adenina (A), guanina (G), citosina (C) e uracilo (U).

A maioría son **monocatenarios**, como os das células eucariotas, pero hainos **bicatenarios**, como nos reovirus.

ARN soluble ou ARN de transferencia

No citoplasma en forma de molécula dispersa. Ten entre 70 e 90 nucleótidos. Transporta os aminoácidos específicos ata os ribosomas, onde se sintetizan as proteínas.

A súa estrutura tridimensional é en forma de L. Presenta zonas con estrutura secundaria en **dobre hélice** e outras con estrutura **monocatenaria**, formando **bucles**.



ARN mensaxeiro

É monocatenario e basicamente lineal. Contén a información contida no ADN e lévaa aos ribosomas.

- O **ARNm eucariótico** fórmase a partir dun **pre-ARNm**, tamén denominado **transcrito primario** ou **ARN heteroxéneo nuclear (ARNhn)**. Os segmentos con información,

exóns, están separados entre si por outros segmentos sen información, **intróns**. No proceso de maduración do pre-ARNm elimínanse os intróns e únense os exóns para formar o ARN maduro. Sucede no núcleo.

- O **ARNm procariótico** non adopta a estrutura do ARN eucariótico.

ARN ribosómico

É o que constitúe os ribosomas, uníndose a proteínas específicas dos ribosomas.

ARN nucleolar

É o que constitúe o **nucleólo**. Orixínase a partir de segmentos de ADN e é o precursor da síntese dos ribosomas.

Outros tipos de ARN

- **ARN pequeno nuclear (ARNpn)**. Encóntrase no núcleo das células eucariotas. Únese a proteínas do núcleo formando as **ribonucleoproteínas nucleares**.

- **ARN de interferencia (ARNi)**. É bicatenario. É utilizado por enzimas para recoñecer determinados ARNm, grazas á complementariedade de bases, e posteriormente degradalos, impedindo así que orxinen proteínas. Constitúen un mecanismo de autocontrol da célula.

Principais funcións do ARN

- **Transmisión da información xenética desde o ADN aos ribosomas**. Os enzimas ARN-polimerases sintetizan un ARNm, mediante a **transcrición**.
- **Maduración do ARNm**. O ARNpn asociado a proteínas actúa eliminando os intróns do pre-ARNm, orixinando así o ARNm eucariótico maduro.
- **Conversión da secuencia de ribonucleótidos do ARNm nunha secuencia de aminoácidos**. Este proceso chámase **tradución** e realízano os ribosomas.
- **Almacenamento da información xenética**. Algúns virus carecen de ADN e gardan a súa información biolóxica en moléculas de ARN.

1. O descubrimento da célula deu paso ao desenvolvemento da teoría celular

O descubrimento das células só foi posible tras a invención do **microscopio**. O estudo da célula dependeu do desenvolvemento dos microscopios ópticos e electrónicos.

O seu descubrimento ocorreu en 1665 da man de Robert **Hooke**. Este investigador construíu o seu propio microscopio de cincuena aumentos.

A célula está constituída por tres elementos básicos: **membrana plasmática, citoplasma e material xenético (ADN)**. É a estrutura máis simple coñecida con capacidade para realizar as tres **funcións vitais** por si mesma, é dicir, sen necesidade doutros seres vivos.

A teoría celular

A partir dos postulados enunciados polo botánico Jakob **Schleiden**, en 1838, e o zoólogo Theodor **Schwann**, en 1839, iniciouse o desenvolvemento da chamada **teoría celular**, cos seus dous primeiros principios:

1. **A célula é a unidade morfolóxica de todos os seres vivos.** Todos os organismos vivos están constituídos por unha ou máis células.
2. **A célula é a unidade fisiolóxica dos organismos.** A célula ten a capacidade de levar a cabo todos os procesos metabólicos necesarios para permanecer con vida.
3. **Toda célula provén, por división, doutra célula** (*Omnis cellula ex cellula*). As células só poden xurdir a partir doutras xa existentes.
4. **A célula é a unidade xenética autónoma dos seres vivos.** A célula contén toda a información sobre a síntese da súa estrutura e o control do seu funcionamento. A célula é capaz de transmitir esa información a todos os seus descendentes.

2. As células presentan distintos tamaños e formas

O tamaño das células é extremadamente variable. As bacterias adoitan medir entre 1 e 2 μm de lonxitude, e a maioría das células humanas, entre 5 e 20 μm .

Tamén son frecuentes células con tamaños por enriba destes valores, como é o caso dalgúns paramecios, que poden medir máis de 500 μm . As células que deben realizar funcións especiais precisan unhas dimensións concretas. As células de maior lonxitude son as neuronas. Tamén os espermatozoides e os ovocitos son de gran tamaño.

A forma das células

As células presentan unha gran variabilidade de formas e, incluso, algunhas non teñen unha forma fixa, senón que varían segundo a función que realizan.

- Moitas células libres teñen unha membrana plasmática deformable en lugar dunha membrana de secreción ríxida. Estas células cambian constantemente de forma ao emitir prolongacións citoplasmáticas que utilizan para desprazarse e para fagocitar partículas.

As células que se encontran unidas formando tecidos, se carecen dunha parede celular ríxida, teñen unha forma que depende, en gran parte, das tensións que xeran nelas as unións coas células contiguas.

As células provistas de parede de secreción ríxida presentan unha forma moi estable.

- A forma das células tamén está estreitamente relacionada coa función que desempeñan. Por exemplo, as células musculares adoitan ser alongadas e fusiformes, adaptadas á contracción e á relaxación.

En definitiva, se a célula carece de parede celular ríxida, a súa forma depende basicamente da función que desenvolve.

Relación entre tamaño, forma e estado de madurez da célula

Os factores que máis limitan o tamaño das células e que maior influencia teñen no seu cambio de forma son:

- **Difficuldade para captar suficientes nutrientes.** Ao aumentar o tamaño, a relación superficie/volume da célula diminúe, o que resulta un grande inconveniente para a súa supervivencia, pois a entrada de todos os nutrientes depende da súa superficie: se esta resulta insuficiente para absorber nutrientes, a célula morrerá. Co tempo, as células pasan de ser esféricas a ter outras formas que permitan manter constante a relación superficie/volume.
- **Incapacidade do ADN para gobernar un citoplasma excesivamente grande.** O aumento de volume das células non vai acompañado dun incremento do ADN, o que dificulta o control das funcións celulares por parte deste. É un indicativo da proximidade da célula á súa división.

- **Grao de madurez da cromatina.** Unha cromatina estendida supón que a célula está en plena actividade metabólica, mentres que unha cromatina fortemente empaquetada adoita ser indicio dunha pronta división celular.

Lonxevidade celular

En condicións óptimas, as células procariotas pódense dividir cada 20-60 minutos. En canto ás eucariotas, hai células no corpo humano que se dividen cada oito horas e outras que duran toda a vida do individuo.

3. Parte da estrutura das células é común a todas elas

Todas as células están formadas polo seguinte:

- **A membrana plasmática**, que está constituída basicamente por unha dobre capa lipídica en que hai certas proteínas. Os lipídicos fan que a membrana se comporte coma unha barreira liante entre o medio acuoso interno e o externo. As proteínas permiten a entrada e a saída de substancias hidrosolubles.
- O **citoplasma**, que abrangue o medio interno líquido e os orgánulos.
- O **material xenético**, que está formado por unha ou varias moléculas filamentosas de ADN e pode encontrarse dentro dun núcleo, en células eucariotas, que posúen núcleo; ou dentro dun nucleóide, en células procariotas, sen núcleo diferenciado.

Estrutura xeral das células eucariotas

Todas as células dos protistas, dos fungos, das plantas e dos animais (denominadas eucariotas) teñen unha membrana plasmática moi similar.

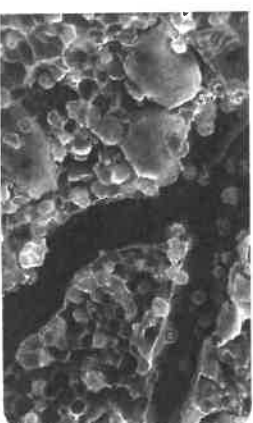
No seu interior distínguense catro tipos de estruturas:

- **As estruturas carentes de membrana: ribosomas, centrosomas** e o denominado **citoesqueleto**, formado por **microtúbulos, filamentos intermedios e microfilamentos**.

- O **sistema endomembranoso**, que é o conxunto de estruturas membranosas intercomunicadas e vesículas illadas que derivan delas.

- **Os orgánulos transdutores de enerxía**, que son as **mitocondrias** e os **cloroplastos**. A súa función é a produción de enerxía química (ATP) a partir da oxidación da materia orgánica.

- O **núcleo**, que só separa parcialmente o seu medio interno, o **nucleoplasma**, do citoplasma polos poros da súa cuberta.



Os eritrocitos humanos viven uns 100 días; despois, morren, dado que carecen de núcleo.

Estrutura xeral das células procariotas

Hai dous tipos: bacterias e arqueobacterias.

- **Estrutura bacteriana.** As bacterias presentan:

- Parede celular bacteriana.
- Membrana plasmática.
- O citoplasma bacteriano, que basicamente só contén ribosomas.
- O material xenético, que é unha molécula de ADN circular nunha rexión celular denominada **nucleoide**.

Algúns tipos de bacterias teñen unha capa rixida chamada **cápsula bacteriana**.

■ Estrutura das arqueobacterias.

- Parede celular formada por pseudopeptidoglicanos ou polisacáridos.

- Membrana plasmática con hidrocarburos ramificados unidos a glicerina con enlace tipo éter.
- Moléculas de ADN asociado a histonas, ARNm con intróns e varias ARN polimerases.

Diferenzas entre células eucariotas e células procariotas

Xeralmente, as eucariotas teñen un maior tamaño, maior variedade de formas, membranas con ácidos graxos e colesterol e máis orgánulos membranosos ca as células procariotas.

As células eucariotas posúen un núcleo diferenciado con envoltura nuclear e varias moléculas lineais para organizar o seu ADN, que non aparecen en células procariotas.

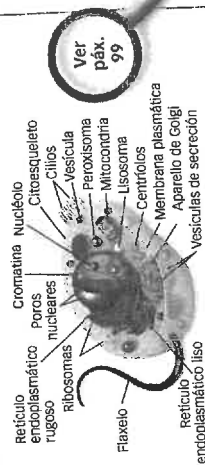
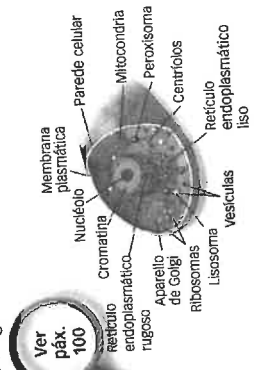
Particularidades dos distintos tipos de células eucariotas

Células animais:

Carecen de parede celular de celulosa. Segregan mucopolisacáridos e proteínas que forman a matriz extracelular. Presentan vacúolos chamados vesículas. Núcleo en posición central. Algunhas presentan cilios ou flagelos. O glicóxeno é o polisacárido que realiza a función de reserva.

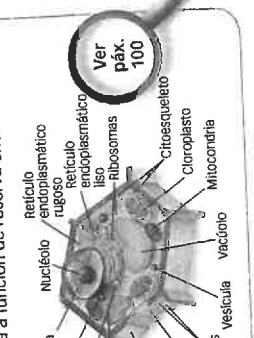
Células dos fungos:

Posúen parede celular de quitina sen plasmodesmos. Normalmente, entre as células da mesma hifa non existen membranas. Aínda que é pouco frecuente, algúns tipos de fungos teñen gametos flagelados.



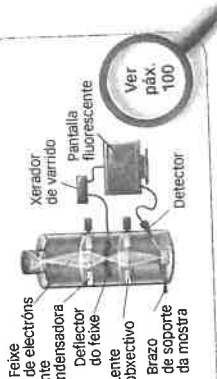
Célula vexetal:

Presentan parede celular de celulosa. Teñen plastos que se activan con luz e forman cloroplastos. Un gran vacúolo central mantén desprazado o núcleo. O seu centrosoma carece de centriolos. O amido realiza a función de reserva enerxética.



Microscopio electrónico de varrido ou «scanning» (MEV)

No MEV os electróns son reflectidos pola superficie da mostra, polo que proporciona imaxes en tres dimensións. Ten un poder de resolución menor ca o MET e permite un máximo duns 200 000 aumentos.



A resolución dos microscopios

O **poder de resolución** dun instrumento óptico é a capacidade de distinguir dous puntos que se encontran moi próximos entre si.

Cun microscopio óptico pódense discriminar (resolver) dous puntos distantes ata uns 0,2 µm, é dicir: o microscopio óptico ten un poder de resolución de 0,2 µm, suficiente para observar células e moitos orgánulos.

Os microscopios electrónicos teñen un poder de resolución de ata uns 4 Å. Así, pódense observar estruturas subcelulares, pero non a disposición espacial das moléculas. Para iso utilízase a denominada **difracción de raios X**.

O **número de aumentos** calcúlase como a relación entre a medida da imaxe ou medida aparente (MA) e a medida real do obxecto (MR).

$$N^{\circ} \text{ de aumentos} = \frac{\text{Medida aparente (MA)}}{\text{Medida real do obxecto (MR)}}$$

Un elevado número de aumentos non é suficiente se o poder de resolución é demasiado baixo.

O importante é que, ao aumentar a imaxe, os dous puntos se vexan máis separados, non que se vexan máis grandes.

4. A microscopia constítúe unha técnica fundamental para o estudo das células

Microscopia óptica

O microscopio óptico está formado por dúas lentes de aumento, o **ocular** e o **obxectivo**, que utiliza os fotóns da luz visible para observar mostras. Estes saen dunha fonte de iluminación e inciden sobre a preparación e atrávesana ata chegar á lente frontal do obxectivo do microscopio. Este recolle os raios luminosos, que sufriron varias refraccións, e proxéctaos ata o ocular, aumentando a imaxe. Ao alcanzar os raios o ocular, a imaxe do obxecto volve aumentar.

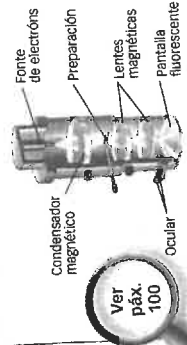
Microscopia electrónica

En lugar de luz visible, estes microscopios utilizan un feixe de electróns que sae dun filamento (cátodo) cunha diferenza de potencial duns 65 000 volts.

Non usa lentes de vidro, senón unhas bobinas cilíndricas que xeran un campo magnético que condensa o feixe de electróns que pasa polo seu eixe central. Cando os electróns chocan cos átomos da mostra biolóxica, dispersáanse. A continuación, as bobinas electromagnéticas volven condensar algúns dos feixes e, ao proxectalos, amplían o seu campo de dispersión, co que a imaxe se agranda.

Microscopio electrónico de transmisión (MET)

No MET os electróns atrávesan a mostra e van parar a un monitor de televisión. Ten un poder de resolución de 4 Å e permite ata un millón de aumentos, é dicir, mil veces máis ca o microscopio óptico.



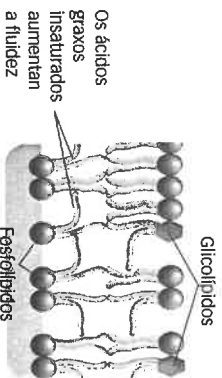
1. Estructura e propiedades da membrana plasmática

A membrana plasmática é unha fina película, facilmente modificable, que delimita a célula e a separa do medio externo.

Estructura e composición da membrana plasmática

Trátase dunha dobre capa de lípidos á que se asocian **moléculas proteicas**. A bicapa lipídica está formada por moléculas anfipáticas situadas nun medio polar externo e interno (a auga). En cada capa os radicais polares dispóñense cara ao medio acuoso e os lipófilos cara aos radicais lipófilos da outra capa. Orixínase por **autoacoplamento**. Os compoñentes son:

■ **Fosfolípidos e glicolípidos**. Xiran sobre si mesmos ou lateralmente pola súa monocapa e poden cambiar de capa. Isto orixina **fluidez na membrana**.



■ **Colesterol**. Nos espazos dos ángulos dos ácidos grasos insaturados diminúe a fluidez, mantén a estabilidade e impide que os lípidos se unan entre si.

■ **Proteínas**. Segundo a súa localización:

- **Periféricas ou extrínsecas**. Solúbles e acaroadas á bicapa.
- **Integrais ou intrínsecas**. Englobadas na bicapa. Un tipo son as **transmembranaís** ou **transmembranosas**. Atravesan a bicapa con sectores polares cara ao medio interno e externo.

Propiedades

■ **Estructura dinámica**. As moléculas de lípidos pódense desprazar en sentido lateral e establecer enlaces lipófilos.

■ **Estructura asimétrica**. O **glicocálix** (oligosacáridos de glicolípidos e glicoproteínas) só se encontra na cara externa das células animais.

Funcións

■ Por dobre capa lipídica: manter separados os medios acuosos exterior e interior e realizar endocitose e exocitose.

■ **Polas proteínas**: regular a entrada e saída de moléculas e ións, permitir o recoñecemento celular, constituir puntos de anclaxe para o citoesqueleto interno e para a matriz extracelular, intervir na transdución de sinais, formar unións intercelulares e realizar actividade enzimática.

Transporte pasivo a través de membrana

É un proceso espontáneo de difusión de substancias a través da membrana, sempre a favor do gradiente, que pode ser:

■ **Gradiente de concentración química**.

■ **Gradiente eléctrico**.

■ **Gradiente electroquímico**.

O transporte pasivo pode ser de dous tipos:

■ **Difusión simple**. Pequenas moléculas pasan a favor do gradiente e pode ser:

– **A través da bicapa**. Moléculas lipídicas como hormonas esteroides, éter, cloroformo, osíxeno, nitróxeno, auga, dióxido de carbono ou urea.

– **A través de canles proteicas**. Para o paso de ións. A apertura das canles régúase por variación de potencial eléctrico (voltaxe) ou por un ligando.

As **acuaporinas** son proteínas de canle, que permíten o tránsito da auga.

■ **Difusión facilitada**. Grazas a proteínas transmembranaís específicas para cada substrato, que son as proteínas transportadoras ou **permeases**. Presentan maior especificidade e permiten transportar moléculas de maior tamaño. Depende do grao de saturación das permeases, non só da diferenza de concentración do substrato.

Transporte activo a través de membrana

Lévese a cabo por determinados tipos de proteínas de membrana. A enerxía proporciónaa o ATP e permite transportar substancias en contra dun gradiente.

Están a **bomba de calcio** (Ca^{2+}), a **bomba de prótons** (H^+) e a **bomba de sodio e potasio** (Na^+/K^+).

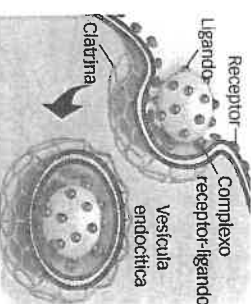
A bomba de sodio e potasio é unha proteína transmembranal de canle que bombea Na^+ cara ao exterior da célula e K^+ cara ao interior.

A súa actividade como ATP-ase permítille actuar contra gradiente. Por cada molécula de ATP que rompe, obtén a enerxía para bombear tres ións Na^+ cara ao exterior e dous K^+ cara ao interior. A diferenza de potencial así xerada denomínase **potencial de membrana**.

Exocitose e endocitose

Mecanismos para formar **vesículas membranosas** e introducir (**endocitose**) ou expulsar (**exocitose**) estruturas grandes (bacterias, virus, macromoléculas, etc.) da célula.

Na **endocitose**, unha proteína da membrana, a **clatrina**, induce a formación de vesículas.



Endocitose por receptor.

Na endocitose distínguense a **pinocitose**, un proceso en que a célula inxire líquidos e substancias disoltas, que almacena en pequenas vesículas, e a **fagocitose**, proceso en que a célula inxire grandes partículas no interior dunha vesícula denominada **fagossoma**.

Unións entre membranas

Hai catro tipos de unións entre as membranas de dúas células contiguas.

■ **Unións íntimas**. Sen espazo intercelular e formadas por proteínas transmembranaís, **claudinas** e **occludinas**.

■ **Unións adherentes**. Deixan un espazo pequeno entre as células. A súa proteína transmembranal é a **cadeína**.

■ **Desmosomas**. Unións puntuais que deixan un grande espazo intercelular.

■ **Unións de comunicación ou tipo gap**. Non permiten o paso intercelular, pero si un pequeno espazo de comunicación entre os citoplasmas das dúas células. Teñen dous **conexóns**; cada un é un tubo fino con seis proteínas transmembranaís. Únense a outro conexón na célula contigua.

2. Estructuras extracelulares

A matriz extracelular

É propia das células animais. A súa estrutura baséase en:

■ **Substancia fundamental amorfa**.

Constituída por **proteoglicanos**, moléculas de varios micrómetros de lonxitude formadas por unha longa cadea de **ácido hialurónico**, á que se unen moitas proteínas filamentosas coma se fosen ramas, e, á súa vez, a cada un destes filamentos asociáanse moitas cadeas glicídicas, os **sulfatos de condroitina**. Grazas á auga que retención, ofrece resistencia a accións de compresión.

■ **Rede de fibras proteicas**. Formada por **elastina**, unha proteína filamentosa que se comporta como unha goma elástica que proporciona elasticidade á matriz; **coláxeno**, unha proteína filamentosa formada por tres cadeas dispostas en tripla hélice que proporciona estrutura, resistencia á ruptura e consistencia, e a **fibronectina**, unha glicoproteína que forma unha trama de filamentos con función adherente.

A parede celular en células vexetais

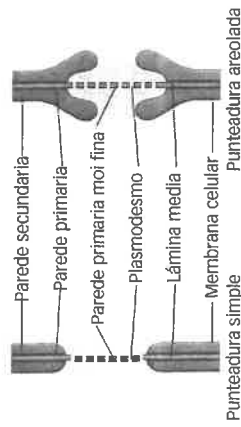
É unha cuberta grossa que rodea a membrana plasmática. Está constituída por unha **rede de fibras de celulosa** e unha **matriz** en que hai auga, sales minerais, hemicelulosa e pectina, e ademais pode impregnarse de:

- **Lignina**. Dá rixidez á parede celular. Abunda na madeira.
- **Suberina**. Protexe e illa do lume as árbores (encóntrase na casca).
- **Cutina**. Impermeabilizante da epiderme de follas e de talos.
- **Carbonato de calcio e sílice**. Dan rixidez á epiderme de moitas follas.

A estrutura da parede celular é:

- **Lámina media**. O seu principal compoñente é a pectina, achegada por moitas vesículas procedentes do aparello de Golgi.
- **Pared primaria**. Cuberta delgada, flexible e elástica que permite o alongamento da célula. Formada por unha matriz rica en pectina e microfibrilas de celulosa.
- **Pared secundaria**. Capa grossa e ríxida, o seu compoñente son as microfibrilas de celulosa. Perdura tras a morte celular.

A función principal da parede é **dar forma e rixidez** á célula. Tamén a parede permite o **intercambio de auga e solutos** coas células veciñas. Onde non hai lámina media existen canles, os **plasmodesmos**, por onde se comunican os citoplasmas de dúas células contiguas. A maior parte das células dunha planta comparten os seus citoplasmas. Denomínase **poros simples** onde só hai parede primaria, e **punteaduras** onde tamén hai parede secundaria.



A parede celular nos fungos

- **Esqueleto de fibrilas de polisacáridos**. A **quitina** encóntrase na base e os **glicanos** dispóñense enriba.
- **Material cementante**. Son polisacáridos, proteínas, lípidos e sales minerais.

A parede celular en procariontes

As bacterias gram positivas e gram negativas presentan unha parede celular ríxida de **peptidoglicano** ou **mureína**. É unha rede de longas cadeas, cada unha formada por moléculas alternas de N-acetilglucosamina (NAG) e ácido N-acetilmurámico (NAM). As cadeas únense por aminoácidos.

As arqueobacterias teñen **pseudopeptidoglicanos** en lugar de mureína.

3. O citoplasma celular

O **citoplasma** é o espazo celular entre a membrana plasmática e a envoltura nuclear formado polo **citosol**, o **citoesqueleto** e os **gánulos celulares**.

O citosol

É o medio interno líquido do citoplasma delimitado polo sistema membranosos celular.

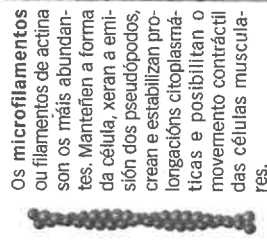
Ten un 85 % de auga e substancias disoltas formando unha dispersión coloidal: protóns, glicidos, nucleósidos, nucleótidos, ácidos nucleicos, produtos do metabolismo e sales minerais. Ademais, alberga o **citoesqueleto** fibroso (proteínas) e as **inclusiones** (gránulos sen membrana) que adoitan ter función de reserva enerxética. Háina de natureza **glícida** e de natureza **lipídica**.

O citosol cumpre varias funcións:

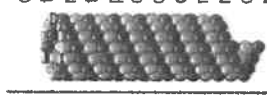
- É unha **disolución tampón** ou amortecedora.
- Permite a **emisión de pseudópodos** cando unha parte do citosol periférico pasa de estado xel a estado sol.
- Nel prodúcense gran número de **reaccións metabólicas** debido ao alto contido de enzimas.

O citoesqueleto

Está en todas as células eucariotas e é unha rede de filamentos proteicos que forman unha «estada» interna con función esquelética. Hai tres tipos, de menor a maior grosor:



Os **microfilamentos** ou filamentos de actina son os máis abundantes. Manteñen a forma da célula, xeran a emisión dos pseudópodos, crean e estabilizan prolongacións citoplasmáticas e posibilitan o movemento contráctil das células musculares.



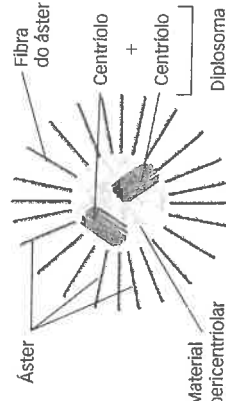
Os **microtúbulos** están constituídos por **tubulina**. Os dímeros de tubulina únense e constitúen protofilamentos. Trece protofilamentos forman un microtúbulo. Orixínanse a partir do **centro organizador de microtúbulos**, no centrosoma; nas células animais chámase **material pericentriolar**, e nas células vexetais, **material birrefringente**.

4. O centrosoma

O **centrosoma** ou **citocentro** é a zona do citoplasma onde se encontra o **centro organizador de microtúbulos (COM)**. É o responsable do citoesqueleto, posto que os microtúbulos son a base da súa estrutura. Hai dous tipos:

Centrosoma con centriolos

- **Material pericentriolar**. É o centro organizador de microtúbulos. É un material moi denso opticamente.
- **Áster**. Conxunto de microtúbulos radiais que parten do material pericentriolar.
- **Diplosoma**. Conxunto de dous centriolos dispostos de forma perpendicular entre si.



Centrosoma sen centriolos

En fungos, en anisópermas e nalgúns protozoos. Son zonas do citoplasma engrosadas e claras, sen límites ben definidos, sen áster. Na repartición dos cromosomas, reciben o nome de **casquetes polares**.

5. Cilios e flaxelos

Támén chamados **undulipodios**, son prolongacións citoplasmáticas móbiles situadas na superficie celular. Cunha estrutura interna con **nove dobretes de microtúbulos** e **dous microtúbulos centrais**, a denominada estrutura 9 + 2, que se atopa rodeada pola membrana.

Distingúense: **talo**, **zona de transición**, **corpúsculo basal** ou **cinetosoma** e **raíz**.

6. Ribosomas

Son estruturas globulares sen membrana, con proteínas asociadas a ácidos ribonucleicos ribosómicos (ARNr) do nucleólo.

En eucariotas poden estar dispersos no citosol ou adheridos á membrana do retículo endoplasmático rugoso, grazas a unhas proteínas, as riboforinas, que permiten a súa ancoraxe. Teñen dúas subunidades:

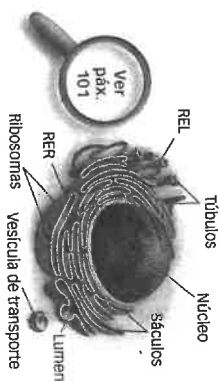
- **Subunidade pequena**, que sedimenta a valores de 40 S, en eucariotas, e de 30 S, en procariontes.
- **Subunidade grande**, cunha velocidade de sedimentación de 65 S, en eucariotas, e de 50 S, en procariontes.

No citoplasma, as dúas subunidades encontráanse separadas e só se unen para sintetizar proteínas. Son as estruturas responsables da **biosíntese de proteínas**.

Os orgánulos celulares delimitados por membranas

1. O retículo endoplasmático é un sistema de membranas

Está formado por **sáculos aplanados, sáculos globosos e túbulos sinuosos**, espárraxese polo citoplasma de células eucariotas. O seu espazo interno é a luz ou lumen.



As súas **funcións** son: síntese de proteínas e de lípidos, adición de glicídicos a lípidos e proteínas e desintoxicación.

Existen dúas clases: RER e REL.

Retículo endoplasmático rugoso (RER)

Ten ribosomas na súa cara externa, onde hai proteínas encargadas de fixalos: **riboforinas**. Formado por **cisternas**, comunicadas entre si, e por **vesículas de transporte**.

Retículo endoplasmático liso (REL)

Formado por unha rede de túbulos unidos ao RER. Carece de ribosomas, pero ten moitas enzimas que sintetizan lípidos.

2. O aparello de Golgi intervéen en procesos de síntese e transporte

Próximo ao núcleo e formado por un ou varios **dictiosomas**: agrupacións en paralelo de catro a oito **sáculos discoidais** ou **cisternas**, acompañados de **vesículas de secreción**.

Distínguense dúas caras no dictiosoma:

▪ **Caras cis ou de formación.** Próxima ao RER, de que recibe vesículas de transición, e de forma plana ou convexa.

▪ **Caras trans ou de maduración.** Orientada cara á membrana plasmática, cóncava

e con cisternas moi grandes. Dela saen **vesículas de secreción** e **lisosomas**.

Entre as súas principais funcións están: transporte, maduración, acumulación e secreción de proteínas procedentes do retículo endoplasmático, glicosilación de lípidos e proteínas e síntese de polisacáridos.

3. Os lisosomas almacenan enzimas dixestivos

Son as vesículas orixinadas no aparello de Golgi e que conteñen **enzimas dixestivos**; entre eles, as **hidrolases ácidas**. Para impedir que ataquen a membrana interna do lisosoma, nesa cara, as proteínas están glicosiladas. Entre os enzimas destaca a **fosfatase ácida**, que rompe enlaces fosfoesterícos e libera grupos fosfato.

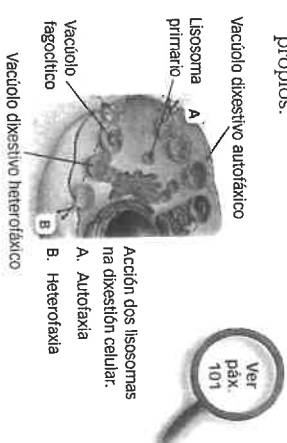
Hai dous tipos de lisosomas:

▪ **Lisosoma primario.** Só contén **enzimas dixestivos**.

▪ **Lisosoma secundario.** Resulta da unión dun lisosoma primario e un vacúolo con materia orgánica. Tamén se chaman **vacúolos dixestivos**. Hai dous tipos:

– **Heterofágicos.** O substrato procede do exterior por fagocitose ou pinocitose.

– **Autofágicos.** O substrato procede do interior, como moléculas ou orgánulos propios.



A dixestión é **extracelular** cando os lisosomas verten os enzimas á luz do tubo dixestivo e **intracelular** se se unen a un vacúolo que fagocitou as partículas alimentarias.

4. Os vacúolos son vesículas de orixe membranosas

Están formados por unha membrana como a plasmática e un interior acuoso.

▪ Os vacúolos das **células animais** son máis pequenos. Os de menor tamaño chámanse **vesículas**. Háenos de dous tipos:

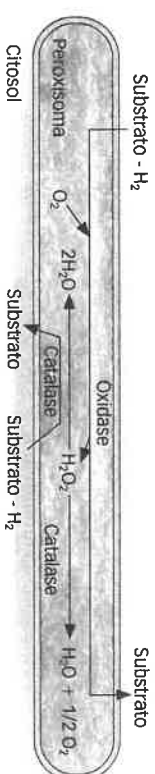
– Con **función nutritiva**: fagocíticas e pinocíticas.

– Con **función reguladora da presión osmótica**: se esta é grande, expulsan auga de maneira rápida, e se o medio é isotónico, fano de forma lenta.

▪ Nas **células vexetais** son grandes. Hai unha ou dúas por célula. A membrana chámase **tonoplasto**. Se pasa de ocupar o 5% ao 50-90%, chámase **vacuoma**.

As súas tres funcións principais son: acumular gran cantidade de auga, almacenar substancias específicas e transportar substancias entre orgánulos do sistema endomembranoso e entre estes e o exterior.

Actividade oxidativa dos peroxisomas



6. As mitocondrias son orgánulos polimorfos transdutores de enerxía

Orixínanse a partir de bacterias fagocitadas que non foron dixestidas e permanecen en simbiose no citosol.

Numerosas no citoplasma de todas as células eucariotas. O conxunto de mitocondrias dunha célula chámase **condrionoma**.

A función máis importante das mitocondrias é realizar a **respiración mitocondrial**. Combínase a materia orgánica co osíxeno do aire para obter enerxía.

5. Os peroxisomas e glioxisomas son orgánulos que interveñen en procesos oxidativos

Os peroxisomas son parecidos aos lisosomas, pero con **enzimas oxidativas** en lugar de hidrolases.

Os **glioxisomas** conteñen os enzimas do **ciclo do ácido glioxílico**, que permite sintetizar glicídicos a partir de lípidos.

Os **peroxisomas** poden proceder tanto do retículo endoplasmático coma de peroxisomas preexistentes. Os seus enzimas máis importantes son a **oxidase** e a **catalase** ou **peroxidase**. A enerxía producida nas reaccións de oxidación dispárase en forma de calor, en vez de utilizarse para a síntese de ATP, como nas mitocondrias.

As dúas principais funcións dos peroxisomas son: detoxificación e degradación dos ácidos graxos en moléculas máis pequenas.

Ten dúas etapas:

▪ **Ciclo de Krebs** ou **ciclo do ácido cítrico**. O carbono e o osíxeno da materia orgánica despréndense en forma de CO_2 .

▪ **Fosforilación oxidativa**. Os hidróxenos da materia orgánica únense co osíxeno, fórmase auga e libérase enerxía. A enerxía almacénase en moléculas de ATP grazas ás **ATP sintetases**.

Outras vías metabólicas importantes que se producen na matriz mitocondrial son: β -oxidación de ácidos graxos, biosíntese de proteínas e duplicación do ADN mitocondrial.

8. O núcleo é o principal orgânulo eucariota

mitochondrial interna, que

Membrana mitocondrial externa.
Trátase dunha dobre capa lipídica con proteínas asociadas; moitas transmembranais, que confiren impermeabilidade.

Espazo interior delimitado pola membrana interna, con gran cantidade de enzimas. Tamén presenta ribosomas, moléculas de ADN, ións calcio, fosfato, etc.



Espazo intermembranal.
O contido entre as dúas membranas é parecido ao do citosol.

Os seus numerosos repregamentos internos son as cristas mitocondriais, que aumentan a capacidade metabólica. A matriz é bastante impermeable.

Ribosomas mitocondriais ou mitorribosomas

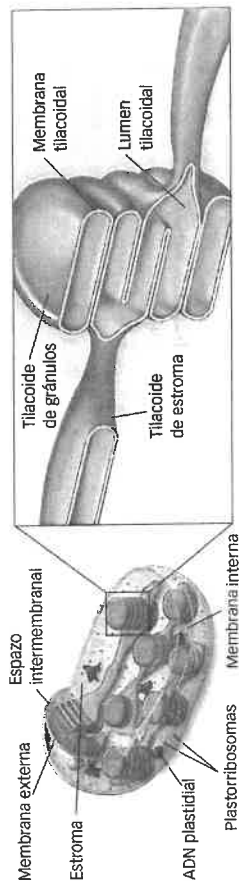
▪ **Tilacoides** ou **lamelas**. Sáculos aplanados onde estão os pigmentos fotosintéticos e outros enzimas. Podem ser **tilacoides de estroma**, alongados, ou **de grânulos**, peguenos, com forma de disco.

Na fotosíntese distinguem-se duas fases:

■ **Fase dependente da luz ou fase luminosa.** Na membrana do tilacoide cáptase energia luminosa que se usa para romper moléculas de água, obter hidróxeno e eliminar oxígeno. A síntese do ATP realiza-se mediante **fosforilação do ADP**.

■ **Fase independente da luz ou fase escura.** No estroma produz-se o **ciclo de Calvin**, em que se captam moléculas de CO_2 do ar e se engadam átomos de hidrógeno da fase luminosa. Graças á energia do ATP, xérase materia orgánica.

■ **Estroma.** É o medio interno. Posúe ADN plástidial, plastorribosomas, inclusións de grans de amidón e lipídicas, e enzimas.



8. O núcleo é o principal orgânulo eucariota

5. A envoltura nuclear está formada por unha dobre membrana con poros.

O **nucleoplasma** é o meio interno, unha dispersión coloidal en estado de xel, onde están as fibras de ADN, a cromatina, e un ou máis corpúsculos moi ricos en ARN denominados **nucleólos**.

No núcleo realízase a transcripción do ADN (síntese de ARN) e a propia duplicación de ADN.

Durante o ciclo celular pode estar en dúas fases:

► **En interfase** Fase larga co núcleo en reposo

■ En división. Fase corta.

O núcleo pode ser moi diferente en:

Número. As eucariotas adoitan ser unicelulares, pero existen pluri-nucleadas:

— **Sincitio.** Células uninucleadas en que desapareceu a membrana.

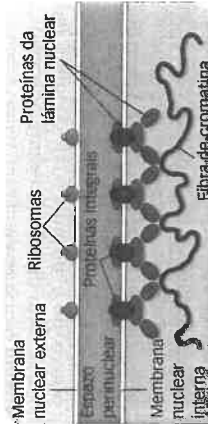
— **Plasmodio.** Hai varias divisões nucleares sen división do citoplasma.

Tamaño. Moi variable. Por célula, a RNP (relación nucleoplasmática) é constante.

Forma. En vexetais adoita ser discoloide e en posición lateral, mentres que en anímais adoita ser esférico e central, pero pode presentar outras formas.

A envoltura nuclear

Controla a separación dos procesos metabólicos do citosol dos do nucleoplasma. Os poros regulan a comunicación entre ambos. A estrutura é a seguinte:



Ao longo de toda a estrutura há muitos **poros nucleares**. Cada um é uma estrutura anular formada por proteínas que se denominam **complexo do poro nuclear**.

O nucléole

O **nucléolo** é um corpúsculo esférico e característico de membrana que se encontra no interior do núcleo.

A cromatina

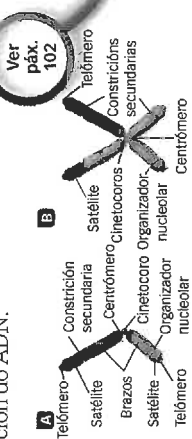
A **cromatina** é a substância do núcleo formada por filamentos de ADN en diferentes graos de condensación. Hai dous tipos:

■ **Eucromatina.** Filamentos de 100 ou de 300 Å.

Heterocromatina. Con empaquetamento de ADN similar ao dos cromosomas. Pode ser constitutiva ou facultativa.

Os cromosomas

Un **cromosoma** fórmase pola condensación dunha única molécula de ADN de dobre hélice, grazas á súa unión con histonas e outras proteínas. Representa a máxima compactación do ADN.



Na imaxe A vese a estrutura do cromosoma cunha cromátide e na B, con dúas cromátides.

Segundo a posição do centrómero, os cromossomas poden ser **metacéntricos (A)**, **submetacéntricos (B)**, **acrocéntricos (C)** ou **telocéntricos (D)**.



O centro activo dos enzimas

É a rexión do enzima que se une ao substrato:

- Constitúe unha **parte moi pequena** do volume total do enzima.
- Ten unha **estrutura tridimensional**, que facilita que o substrato encaixe e dificulta que o fagan outro tipo de moléculas.
- Está formado por **aminoácidos** que, aínda que estean distantes na secuencia polipeptídica, quedan próximos debido aos plegamentos da cadea e os seus radicais presentan **afinidade química polo substrato**.

No centro activo hai dous tipos de aminoácidos:

- **De fixación.** Establecen enlaces débiles co substrato e fíxano.
- **Catalizadores.** Establecen enlaces débiles ou fortes co substrato, provocan a ruptura dalgun dos seus enlaces e, así, transformano.

A especificidade dos enzimas

Entre enzima e substrato existe unha **alta especificidade**. Só se fixan aos enzimas os substratos que poden establecer enlace cos radicais dos aminoácidos do centro activo e só poden ser alterados os substratos con algún enlace susceptible de ruptura próximo aos radicais dos aminoácidos catalizadores do enzima.

Esta especificidade ten varios graos:

- **Especificidade absoluta.** O enzima tan só actúa sobre un substrato.
- **Especificidade de grupo.** O enzima reconece un determinando grupo de moléculas.
- **Especificidade de clase.** O enzima actúa sobre un tipo de enlace, independentemente da molécula en que se encontre.

A actividade enzimática

O enzima e o substrato únense mediante enlaces débiles, formando o **complexo enzima-substrato** (ES). Despois fórmase o

complexo activado, que é o estado de transición do ES. Ao acabar a transformación convértese en complexo **enzima-produto** (EP) e, finalmente, o produto (P) despréndese.

Os enzimas actúan de dúas formas:

- **Reaccións cun só substrato.** O enzima fixa o substrato á superficie mediante enlaces químicos cos aminoácidos do centro activo, provocando a rotura dalgun dos enlaces internos do substrato.
- **Reaccións con dous substratos á vez.** O enzima atrae as moléculas reaccionantes cara á súa superficie por adsorción, de forma que a posibilidade de encontro entre elas aumenta, así como a velocidade de reacción.
- **Reaccións con dous substratos sucesivos.** Ás veces, o enzima atrae primeiro un substrato que despois se desprende deixando unha parte no enzima. Despois, o enzima atrae un segundo substrato que se une a parte fixada do primeiro substrato. Este mecanismo denomínase «pimpón».

Cinética da actividade enzimática

A velocidade dunha reacción mídese como o cociente da concentración de produto (en número de moles) por unidade de tempo.

Defínese así a **constante de Michaelis-Menten** (K_M), que é a concentración do substrato á cal a velocidade de reacción é a metade de velocidade máxima. A constante K_M depende do grao de afinidade que hai entre o enzima e o seu substrato.

$$v = v_{\max} \cdot \frac{[S]}{K_M + [S]}$$

Factores que afectan a velocidade das reaccións catalizadas por enzimas

- **Temperatura.** Se a unha reacción enzimática se lle subministra enerxía calorífica, as moléculas aumentan a súa mobilidade, polo que aumenta a velocidade de

reacción. Cada enzima ten unha **temperatura óptima**.

- **pH.** Os enzimas presentan dous valores límite de pH entre os que son eficaces. Se se superan, deixan de actuar. Cada enzima ten un **pH óptimo**.

A inhibición enzimática

Os **inhibidores enzimáticos** son substancias que diminúen ou impiden a actividade dun enzima.

É o caso de moitos medicamentos, que actúan sobre enzimas bacterianos. Tamén é frecuente que o inhibidor sexa o propio produto da reacción, cando non se necesita máis. É a **inhibición por retroalimentación** ou **feed-back**.

- A inhibición é **irreversible** se a unión co enzima é permanente.
- É **reversible** se, eliminada a substancia inhibidora, o enzima ten actividade.

Os enzimas alostéricos

Son os que poden adoptar dúas formas estables diferentes. Unha é a conformación **activa**, e a outra, a **inactiva**. Ademais do centro activo, teñen outro lugar denominado **centro regulador**, ao que se pode unir un **ligando** ou **efector**. Normalmente, o ligando só se pode unir a unha das conformacións.

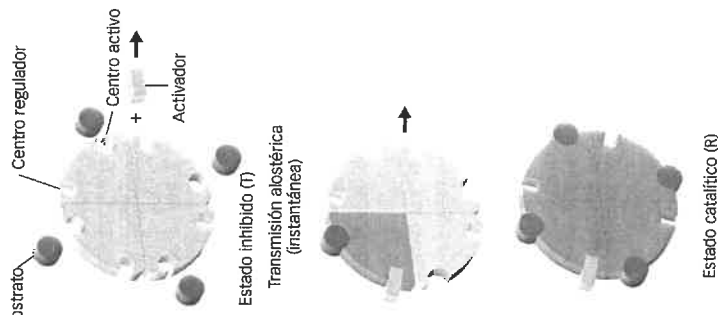
Hai dous tipos de ligandos segundo a conformación inducida que favorecen: os **activadores** e os **inhibidores**.

O cooperativismo entre subunidades alostéricas

Os enzimas alostéricos adoitan estar formados por varias subunidades moleculares denominadas **protómeros**. Cada un posúe un **centro activo** e, polo menos, un **centro regulador**. En moitos enzimas, cando ao centro regular se une un **ligando activador**, a conformación do protómero varía, o que fai funcional o centro activo, e inicia unha reacción en cadea entre protómeros. Este efecto denomínase **transmisión alo-**

térica. Desta forma, o enzima pasa do estado **inhibido** (T) ao estado activo ou **catalítico** (R).

Para que un enzima alostérico actúe, cómpre a unión dun ligando ou de máis e, despois, do substrato.



Regulación das vías metabólicas

En función das necesidades das células, régúlase a actuación das rutas metabólicas. Pódese facer de dúas formas:

- Aumentar ou diminuír a síntese de enzimas.
 - Regular a actividade dos enzimas. Mediante a síntese de formas inactivas que só se activan no momento en que se necesitan ou regulando a actividade enzimática por medio de interacción alostérica.
- Os enzimas alostéricos poden presentar dous mecanismos de autorregulación.

1. O metabolismo celular comprende as reaccións químicas que permiten a vida

O **metabolismo celular** é o conxunto de reaccións químicas que se producen no interior das células e que conducen á transformación dunhas biomoléculas noutras, co fin de obter **materia** e **enerxía** para levar a cabo as tres funcións vitais de nutrición, relación e reprodución.

A **materia** que obteñen os organismos utilízase non só para medrar, senón tamén para desenvolverse e poder renovar as estruturas propias de cada individuo.

A **enerxía** obtida polas células no metabolismo almacénase nos enlaces químicos das substancias de reserva enerxética ou transformase en diversos tipos de enerxía.

Dado que as células realizan o metabolismo por si mesmas, dise que son **autopoiéticas**.

As diferentes reaccións químicas denomínanse **rutas metabólicas**, e as moléculas que interveñen, **metabolitos**. As substancias finais son os **produtos**, e as vías metabólicas que enlazan entre si vías máis grandes denomínanse **metabolismo intermediario**.

Todas as reaccións do metabolismo están reguladas por unhas proteínas chamadas **enzimas**, que son específicas para cada metabolito inicial ou **substrato** e para cada tipo de transformación.

Catabolismo e anabolismo

■ **Catabolismo.** É a transformación de moléculas orgánicas complexas noutras máis sinxelas. Libérase enerxía almacenada nos enlaces fosfato do ATP.

■ **Anabolismo.** É a síntese de moléculas orgánicas complexas a partir doutras biomoléculas máis sinxelas, para o que utiliza enerxía do ATP.

Tipos de metabolismo

Os seres vivos necesitan incorporar ás súas células diferentes tipos de átomos,

aínda que os máis abundantes son os de carbono. Segundo a fonte de carbono, distínguense:

■ **Metabolismo autótrofo.** A fonte é o dióxido de carbono atmosférico, o **carbono inorgánico**.

■ **Metabolismo heterótrofo.** A fonte é **carbono orgánico**.

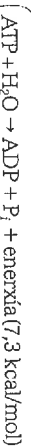
Respecto ás fontes de enerxía:

■ **Fotosíntese.** Procede da luz.

■ **Quimiosíntese.** A enerxía procede de reaccións químicas.

2. O ATP é unha molécula que almacena e cede enerxía

O **ATP** actúa como molécula enerxética. Almacena e cede enerxía, grazas aos seus enlaces. Hidrolícase ata dúas veces, liberando a enerxía dos seus enlaces mediante desforilación.



O ATP almacena a enerxía de uso inmediato, por iso se considera «moeda enerxética».

Se a enerxía non se necesita instantaneamente, a célula utiliza biomoléculas que son capaces de almacenar moita máis enerxía por gramo, como o **amido**n, o **glicóxeno** e os **triglicéridos**.

Síntese de ATP

Pode ocorrer de dúas formas distintas:

■ **Fosforilación a nivel de substrato.** Adición dun grupo fosfato a un ADP grazas á enerxía liberada ao romper algún dos enlaces dunha biomolécula.

■ **Fosforilación mediante enzimas ATP sintetases.** Nas mitocondrias e nos cloroplastos, os enzimas sintetizan ATP cando o seu interior é atravesado por un fluxo de protóns.

3. O control do metabolismo exérenno os enzimas e as hormonas

Para evitar o caos metabólico e para axudar as substancias que interveñen nas reaccións celulares, existen unhas substancias encargadas do **control bioquímico do metabolismo**, os **enzimas** ou **biocatalizadores**.

Nos organismos plurielulares existe, ademais, o **sistema hormonal** ou **endócrino**, con función a nivel de organismo.

A actividade dos catalizadores

Nas **reaccións exergónicas** as substancias químicas desprenden enerxía calorífica que provoca un aumento de temperatura.

É necesario chegar a **enerxía de activación** suficiente para debilitar os enlaces dos reactivos e posibilitar a súa ruptura. Os **enzimas** diminúen a cantidade desta enerxía necesaria para producir as reaccións.

4. Os enzimas son os catalizadores das reaccións metabólicas

Case todos os enzimas son **proteínas globulares**. Na cadea polipeptídica dun enzima distínguense tres tipos de aminoácidos: os **estruturais**, os de **fixación** e os **catalizadores**.

Os enzimas, solubles en auga, cumpren ben as dúas características propias dos catalizadores:

■ **Aceleran a reacción.** Grazas a elas, pódese conseguir a mesma cantidade de produto en menos tempo.

■ **Non se consumen** durante a reacción. Teñen algunhas diferenzas cos catalizadores non biolóxicos:

■ Actúan sempre á **temperatura** do ser vivo.

■ Posúen unha **alta actividade**.

■ Presentan unha **masa molecular moi elevada**.

■ Posúen unha **alta especificidade** na selección dos substratos sobre os que actúan.

Alguns enzimas dedícanse a activar outros enzimas, son os **proenzimas**. Os **isoenzimas** son os que poden presentar formas moleculares diferentes.

Estrutura dos enzimas

■ **Enzimas estritamente proteicos.** Están formados unicamente por proteínas.

■ **Holoenzimas.** Constituídos por unha fracción polipeptídica (**apoenzima**) e outra non polipeptídica (**cofactor**).

Os cofactores poden ser:

– **Cofactores inorgánicos.** Son ións metálicos que se encontran en pequenas cantidades.

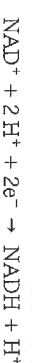
– **Cofactores orgánicos.** Se o cofactor é unha molécula orgánica, denomínase **coenzima**.

Cando os cofactores se encontran fortemente unidos ao apoenzima, denomínanse **grupos prostéticos**.

Os coenzimas

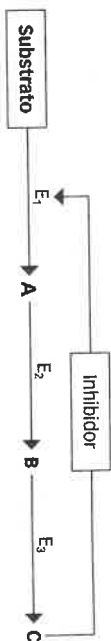
A unión coenzima-apoenzima é temporal e estas non adoitán ser específicas dun só tipo de apoenzima. Os coenzimas actúan como doadores ou receptores de grupos químicos, son **transportadores de grupos químicos**. Por tanto, o coenzima modifícase durante a reacción, acepta ou perde átomos. Segundo os grupos que transportan, hai dous:

■ **Coenzimas de oxidación e redución.** Transportan protóns (H^+) e electróns (e^-). Os máis importantes son o **NAD⁺**, o **NADP⁺**, a **FAD** e o **grupo hemo** da citocromo oxidase. Moitos coenzimas son vitaminas.

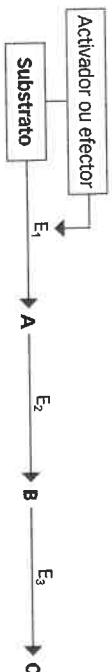


■ **Coenzimas de transferencia.** Transportan radicais. Os máis importantes son o **ATP** e a **acetil-CoA**.

Regulación por retroinhibición. É a que se dá cando a configuración inicial do encima é a activa. Neste caso, o produto final actúa como inhibidor, fíxase ao centro regulador e provoca a transición alostérica do encima á súa forma inactiva.



Regulación por indución enzimática. É a que se dá cando a configuración inicial do encima é a inactiva. Neste caso, o substrato inicial é o que se fixa ao centro regulador e provoca a transición alostérica do encima á súa forma activa e empeza a actuar sobre o substrato.



A disposición espacial dos enzimas aumenta a súa eficacia

Nas vías metabólicas, o produto xerado por un encima é o substrato da seguinte, por iso, pódese aumentar a eficiencia do sistema mediante:

- **Compartimentación celular.** Separación mediante membranas dos lugares onde ocorren vías metabólicas que non deben relacionarse.
- **Complexos multienzimáticos.** Mediantes asociación de varios enzimas. É máis eficaz ca os enzimas dispersos, xa que facilita a reacción en cadea.
- **Inclusión nas membranas.** Esta disposición ordenada facilita a unión entre os sucesivos produtos e enzimas.

Nomenclatura e clasificación dos enzimas

Para nomear os enzimas, primeiro menciónase o nome do substrato; despois, o nome do coenzima e, por último, a función que realiza.

De maneira xeral soamente se utiliza o nome do substrato acabado en -ase. Non obstante,

algúns enzimas aínda conservan a denominación antiga, como a tripsina ou a pepsina.

Os enzimas clasifícanse en seis grupos, segundo o tipo de reacción catalizada.

- **Oxidoreductases.** Catalizan reaccións de oxidación ou redución do substrato.
- **Transferases.** Transfíren radicaís dun substrato a outro sen que en ningún momento estes radicaís queden libres.
- **Hidrolases.** Rompen enlaces coa adición dunha molécula de auga que se escinde e achega un -OH a unha parte e un -H á outra.
- **Liases.** Separan grupos sen intervención de auga e xeralmente orixinan enlaces dobles na molécula ou ben engaden grupos a moléculas con enlaces dobres que adoitaban perdolos.
- **Isomerase.** Catalizan reaccións de isomerización, é dicir, o encima transforma un isómero noutro.
- **Ligases ou sintetases.** Catalizan a unión de moléculas ou grupos coa enerxía proporcionada pola desfosforilación do ATP.

5. As vitaminas teñen un papel fundamental no metabolismo

As **vitaminas** son substancias orgánicas que se precisan en moi pequenas cantidades para o funcionamento correcto do organismo, xa que adoitan ser precursores de coenzimas ou outras moléculas activas do metabolismo.

Os animais non podemos sintetizalas, polo que debemos obtelas a través dos alimentos. Nelles, ás veces, encontráanse en forma de **provitaminas** que necesitan transformacións posteriores para ser vitaminas, como ocorre coas vitaminas A e D.

Segundo a súa solubilidade en auga, clasifícanse en dous grupos.

Vitaminas hidrosolubles

Ao seren solubles en auga, difúndense moi ben polo sangue. Xeralmente, actúan como coenzimas ou precursoras de coenzimas.

▪ **Vitaminas do complexo B.** Actúan en moitas vías metabólicas e na formación de glóbulos vermello.

▪ **Vitamina C.** Intervén na síntese do coláxeno. Actúa como cofactor en certas reaccións de hidroxilación, como no paso da prolina a hidroxiprolina.

Vitaminas liposolubles

Son de natureza lipídica e, por tanto, solubles en disolventes orgánicos. Nos animais encontráanse no tecido adiposo.

▪ **Vitamina A.** Protexe os epiteliis e é necesaria para a percepción visual, xa que ao actuar como grupo prostético rexenera a rodopsina, molécula que estimula o nervio óptico coa súa rotura.

▪ **Vitamina D.** Regula a absorción do calcio. O seu déficit provoca deficiencias nos ósos e o seu exceso, calcificacións en ri, fígado e corazón. Para a súa síntese a partir da provitamina, é necesaria a insolación da pel.

▪ **Vitamina E.** Actúa como antioxidante ao impedir que o osíxeno destrúa os enlaces dobres de ácidos graxos insaturados.

O metabolismo, os enzimas e as vitaminas

▪ **Vitamina K.** Actúa na protrombina, molécula precursora da trombina, enzima necesario na coagulación do sangue.

NOTAS

1. No catabolismo celular libérase enerxía grazas a reaccións de transferencia de electróns

O **catabolismo** é a fase degradativa do metabolismo da célula, onde se libera enerxía.

As moléculas orgánicas son transformadas noutras máis sinxelas, para dar lugar aos produtos finais do catabolismo, moitos deles **produtos de excreción**.

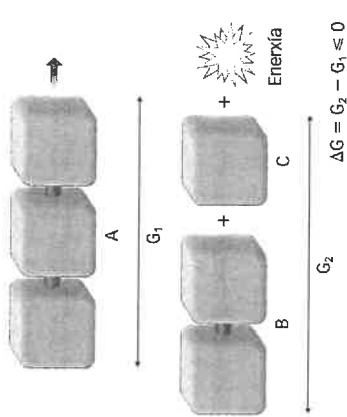
A enerxía liberada almacénase nos enlaces do ATP e despois utilízase para diversas funcións celulares.

A liberación de enerxía no catabolismo

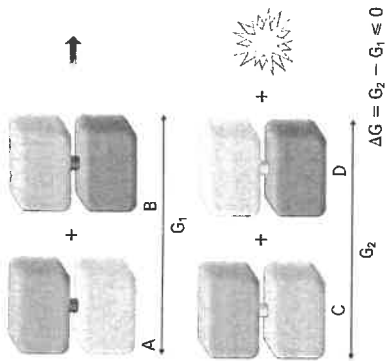
As substancias finais teñen menor **enerxía libre** ca as substancias iniciais, xa que esta enerxía é maior canta máis enerxía acumulen os enlaces químicos entre os seus átomos e menor sexa o grao de desorde das súas moléculas.

Hai dous tipos de reaccións catabólicas que se producen na célula:

- O substrato é unha molécula grande que se escinde en varias moléculas pequenas.



- O número de moléculas iniciais é o mesmo ca o número de moléculas resultantes e mantense tamén o número de enlaces internos.



As reaccións catabólicas son reaccións redox

Son reaccións de transferencia de electróns, en que a substancia que se oxida perde electróns (e^-) e a substancia que se reduce os acepta.

O **axente oxidante** acepta electróns e o **axente redutor** cedeos.

Liberación gradual de enerxía no catabolismo por respiración

A enerxía libérase **gradualmente** e en forma de **enerxía química**.

As características do catabolismo son:

- Reaccións sucesivas.
- Transporte de hidróxenos.
- Cadea transportadora de electróns.

Tipos de catabolismo

Respiración. Intervén a cadea transportadora de electróns, que os transfere dun composto orgánico inicial a un composto inorgánico final.

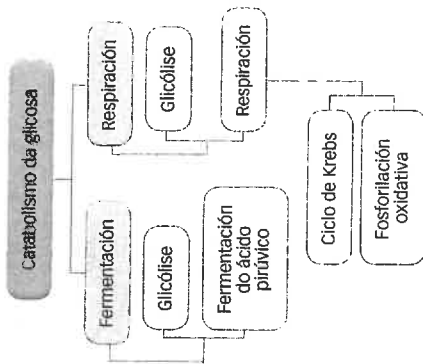
- **Respiración aeróbica.** O aceptor final é o osíxeno molecular.

- **Respiración anaeróbica.** O aceptor final non é o osíxeno.

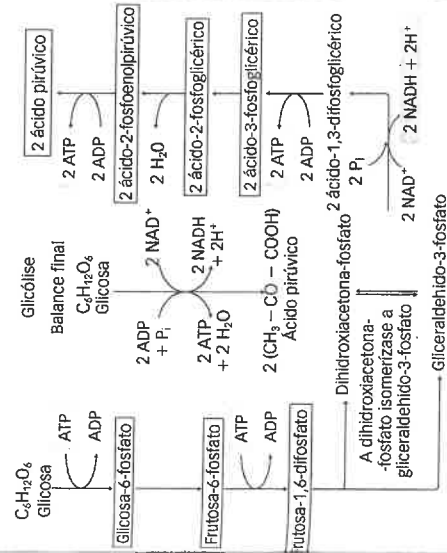
- **Fermentación.** Non intervén a cadea transportadora de electróns. O produto final é un composto orgánico.

2. O catabolismo dos glúcidos pode ocorrer por respiración ou por fermentación

No aparello dixestivo os polisacáridos degrádanse ata disacáridos e despois en monosacáridos. Tamén as reservas de glicóxeno do tecido muscular se poden hidrolizar en glicosa.



3. Na glicólise a célula obtén enerxía a partir da glicosa



4. Na respiración prodúcese ATP mediante as ATP sintetases da membrana

Durante a respiración aerobia, a célula utiliza como combustible moléculas orgánicas que se oxidan ata dióxido de carbono e auga en presenza de osíxeno. A respiración ocorre na mitocondria en dous procesos consecutivos e relacionados: o **ciclo de Krebs** e a **fosforilación oxidativa**.

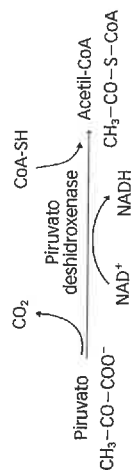
Os electróns que se obtéñen da glicosa son cedidos aos coenzimas NAD^+ e FAD, que ceden os electróns, á súa vez, a uns transportadores electrónicos e estes, ao final, ao osíxeno.

Pasos previos ao ciclo de Krebs

O ácido pirúvico da glicólise debe pasar do citosol ás mitocondrias para poder ser oxidado.

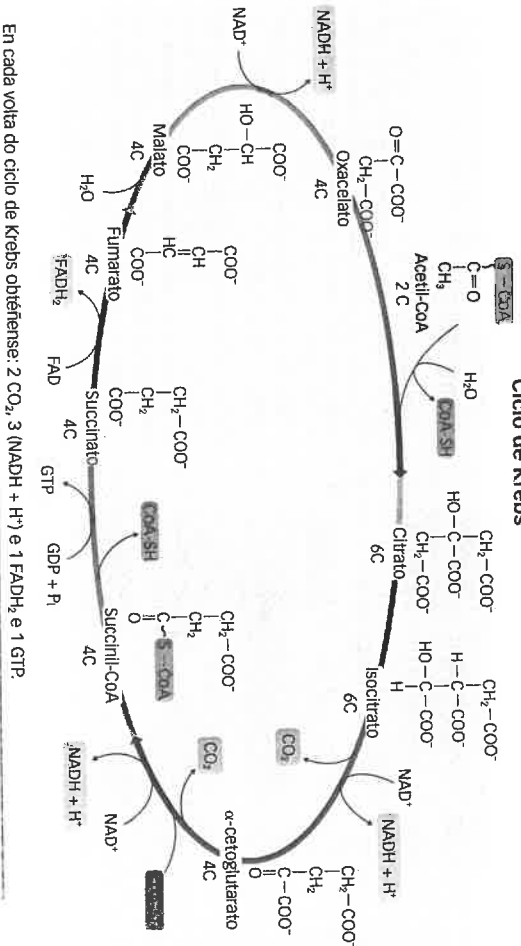
- **Entrada** do ácido pirúvico á mitocondria. O **ión piruvato** pasa mediante transporte activo.

- Descarboxilación oxidativa do piruvato. O ión piruvato transformase en **acetil-CoA** grazas ao sistema **piruvato-desidroxenase**.



NOTAS

Ciclo de Krebs



Em cada volta do ciclo de Krebs obtêm-se 2 CO₂, 3 (NADH + H⁺) e 1 FADH₂ e 1 GTP.

Balance da formação de acetil-coenzima A e da sua oxidação no ciclo de Krebs

Parece que hai dous átomos de H e un átomo de O de máis nos produtos; isto débese a que, ao unirse o GDP e o Pi, non só se forma un GTP, senón tamén unha molécula de auga que queda incorporada nos produtos.

Como na glicólise por cada glicosa se forman dúas moléculas de ácido pirúvico, cómpren dúas voltas do ciclo para a degradación dunha molécula de glicosa.

Fosforilación oxidativa

É a segunda e última etapa da respiración. Nela distínguense dous procesos: transporte de e⁻ e quimiosmose.

Transporte de electróns

A **cadea transportadora de electróns** ou **cadea respiratoria** está formada por moléculas englobadas de forma ordenada na membrana interna das mitocondrias. Cada molécula acepta electróns da anterior e transfíreos á seguinte. Os electróns proceden de NADH e FADH₂, que pasan a NAD⁺ e FAD.

Está formada por seis compoñentes: os **grandes complexos proteicos I, II, III e IV** dentro da membrana; o quinto compoñente é a **ubiquinona**, capaz de trasladarse pola dobre capa lipídica e transportar electróns do complexo I e II ao III. O sexto é o **citocromo c**, na cara interna da membrana, que transporta electróns do complexo III ao IV, que tamén contén citocromos. A enerxía perdida polos electróns utilízase en tres puntos concretos para bombear prótons ao exterior. No caso das mitocondrias, bombéanse da matriz mitocondrial ao espazo intermembranoso.

Quimiosmose

Se a cantidade de prótons no espazo intermembranoso é moi elevada, volven á matriz a través das canles internas das **ATP sintetases**.

Estas sintetases teñen unha parte móbil, formada por un rotor embutido na membrana do cal sae un eixe, e unha parte estática que sobresaí e soporta unha estrutura globosa formada por 3 subunidades α e 3 β. Os electróns moven o rotor ao pasar, o que provoca a unión dun ADP e un fosfato, para xerar ATP.

Sintetízanse 3 ATP cando o NADH chega ao complexo I, e 2 ATP cando FADH₂ se incorpora ao complexo II.

Balance enerxético do catabolismo por respiración da glicosa

■ Na **glicólise**, por cada glicosa que se degrada fórmanse dúas moléculas de ácido pirúvico, 2 NADH e 2 ATP.

■ No **sistema piruvato deshidroxenase** e no **ciclo de Krebs**, por cada ácido pirúvico prodúcense 1 GTP, 4 NADH e 1 FADH₂. Obtense o dobre, xa que entran dúas moléculas de ácido pirúvico.

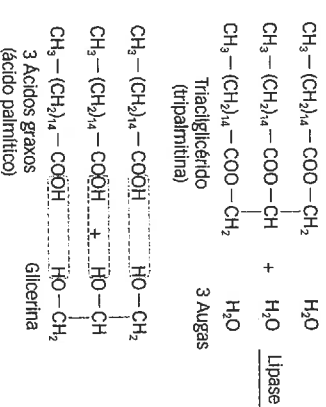
■ Na **fosforilación oxidativa** cada NADH xera 3 ATP, e cada FADH₂, 2 ATP.

O resultado final é a formación de 38 ATP. A reacción global é:



5. O catabolismo dos lípidos libera enerxía

A principal vía metabólica de obtención de enerxía a partir dos lípidos é a **oxidación dos ácidos graxos**. Proceden da hidrólise de triglicéridos. Estes compostos pódense acumular sen conter nada de auga. A hidrólise é catalizada por lipases que rompen os enlaces éster e separan os ácidos graxos da glicerina.



A glicerina obtida combínase cun grupo fosfato e perde dous hidróxenos, e transfórmase en dihidroacetona-3-fosfato. Este composto pode incorporarse á glicólise ou servir para sintetizar glicosa. En cambio, os ácidos graxos necesitan a β-oxidación.

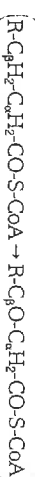
A β-oxidación dos ácidos graxos

Os ácidos graxos, para catabolizarse por respiración, deben entrar nas mitocondrias, que é onde están os enzimas necesarios.

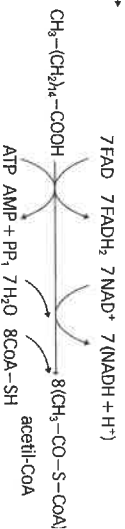
Como os ácidos graxos non poden atravesar a membrana externa mitocondrial, primeiro únense ao coenzima A. Esta reacción denomínase **activación do ácido graxo**.

O acli-coenzima A formado debe unirse á **carnitina** para atravesar a membrana interna mitocondrial.

O proceso iníciase na matriz mitocondrial, que provoca que o **carbono β** pase de estar formando un -CH₂- a formar un -CO-.



O **rendemento enerxético** da entrada dun ácido graxo nunha mitocondria e a súa β-oxidación asociada á respiración (ciclo de Krebs + cadea respiratoria) é moi elevado. Por exemplo, o **ácido palmítico**, que ten 16 carbonos, precisa **sete voltas de β-oxidación**. Son sete e non oito porque a sexta volta dá un composto de catro carbonos e a sétima rende dúas moléculas de dous carbonos (2 acetil-coenzima A).



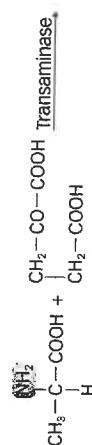
Os acetil-CoA incorpóranse ao ciclo de Krebs, e os FADH₂ e os NADH incorpóranse á cadea respiratoria, polo que o **balance enerxético** é de **129 ATP**.

6. O catabolismo das proteínas require separar e eliminar os grupos aminos

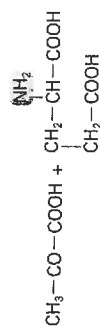
Os aminoácidos procedentes da dixestión dos alimentos proteicos utilízanse xeralmente para sintetizar proteínas propias, pero, se se encontran en exceso, como non se poden almacenar nin excretar, empréganse como fonte de enerxía. Ocorre en tres procesos:

■ **Separación dos grupos aminos.** Realízase mediante dúas reaccións sucesivas:

– **Transaminación.** Consiste na transferencia do grupo amino dun aminoácido a un α -cetobáido.

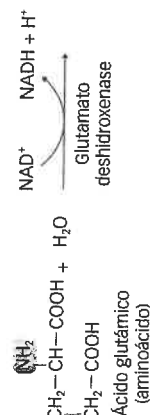


Alanina (aminoácido) Ácido α -cetoglutarico (α -cetobáido)



Ácido pirúvico (α -cetobáido) Ácido glutámico (aminoácido)

– **Desaminación oxidativa.** É a separación do grupo amino dun aminoácido e a súa liberación ao medio acuoso como amoniaco. Rexenérase deste xeito o ácido α -cetoglutarico.



Ácido α -cetoglutarico (α -cetobáido) Amoniaco

■ **Transformación do resto resultante en ácido pirúvico, acetil-coenzima A ou nalgún composto do ciclo de Krebs.** Así, a cadea hidrocarbonada será completamente degradada. Segundo o tipo de aminoácido, transformárase nun ou noutro dos compostos citados.

■ **A eliminación dos grupos aminos.** Os grupos aminos liberados forman amoniaco, que na auga dá lugar ao ión amonio (NH_4^+).

O NH_4^+ é moi tóxico, xa que aumenta o pH, polo que debe ser eliminado ou transformado noutras substancias:

■ **Animais amoniotélicos.** Poden excretar directamente o amoniaco.

■ **Animais ureotélicos.** O amoniaco é transformado en urea.

■ **Animais uricotélicos.** O nitróxeno excretase en forma de ácido úrico.

7. O catabolismo dos ácidos nucleicos comeza coa acción das nucleases

Os ácidos nucleicos son degradados ata nucleótidos no tubo dixestivo dos animais grazas aos enzimas **nucleases**, segregados nos vertébrados pola mucosa duodenal e o páncreas.

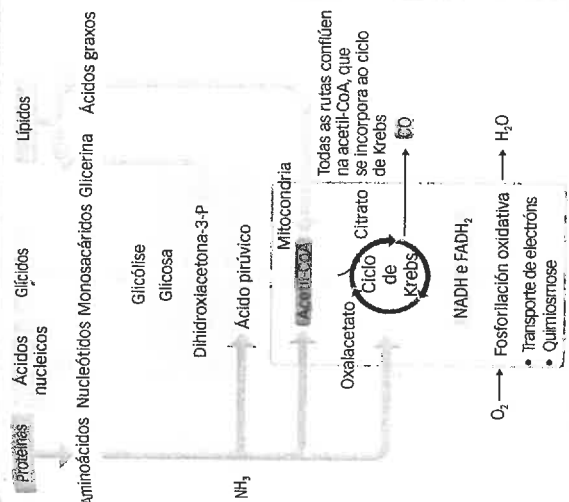
■ **As pentosas** seguen a vía dos glicidos na súa degradación.

■ **O ácido fosfórico** excretase como ión fosfato e, en parte, utilízase para a síntese de ATP e de novos nucleótidos.

■ **As bases nitroxenadas** utilízanse para sintetizar novos nucleótidos ou nun proceso degradativo ata ácido úrico, urea ou amoniaco, que despois son excretados.

O catabolismo das **bases púricas** conduce á formación de **ácido úrico**. As **bases pirimidínicas** son catabolizadas mediante un proceso algo diferente e dan lugar a **urea** ou **amoniaco**.

Relacións entre as vías catabólicas por respiración de glicidos, lípidos, proteínas e ácidos nucleicos



8. O catabolismo por fermentación permite obter enerxía en ausencia de osíxeno

A fermentación é un proceso catabólico en que, a diferenza da respiración, non intervéen a cadea respiratoria.

■ **É un proceso anaeróbico.** Non se pode utilizar o osíxeno do aire como aceptor de electróns, como sucede na respiración aeróbica.

■ **O aceptor final de electróns e produtos sempre é un composto orgánico.** Non é unha molécula inorgánica, como sucede na respiración. Por iso, entre os produtos finais sempre hai algún composto orgánico que caracteriza o tipo de fermentación.



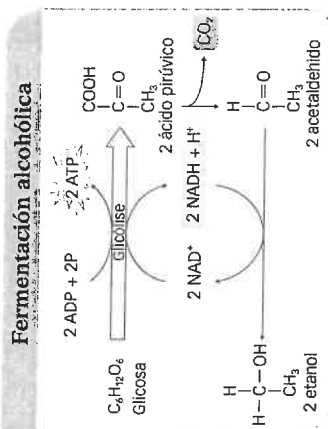
■ **Só hai síntese de ATP a nivel de substrato.** Dado que non interveñen as ATP-sintetases, iso explica a baixa produción enerxética das fermentacións.

Segundo sexa a natureza do produto final, distínguense varios tipos de fermentación. As principais son a fermentación **alcohólica**, a fermentación láctica, a fermentación **butírica** e a **putrefacción**.

A fermentación alcohólica

É a transformación de ácido pirúvico en etanol e dióxido de carbono. Prodúcese cando determinados fungos esgotan o osíxeno dispoñible e deben seguir o catabolismo mediante fermentación. Os fungos, que son fermentos do xénero *Saccharomyces*, son **anaerobias facultativas**, é dicir, que cando hai osíxeno respiran e, cando non o hai, fan a fermentación. Os **anaerobios estritos** son aqueles que non toleran o osíxeno e, por tanto, nunca levan a cabo respiración aeróbica.

Dependendo do substrato e da especie de fermento, pódense obter distintos tipos de alcohol.



A fermentación láctica

Fórmase **ácido láctico** a partir da degradación da glicosa.

1. O anabolismo é a vía construtiva do metabolismo

Aquí distínguense dúas etapas sucesivas:

- **Anabolismo autótrofo.** Dáse o paso de moléculas inorgánicas a moléculas orgánicas sinxelas.

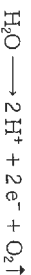
Segundo a fonte de enerxía do proceso:

- **Fotosíntese.** Úsase enerxía luminosa.
- **Quimiosíntese.** Úsase a enerxía que se libera en reaccións de oxidación de compostos inorgánicos.
- **Anabolismo heterótrofo.** Ocorre o paso de moléculas orgánicas sinxelas a moléculas orgánicas complexas con función estrutural ou de reserva enerxética.

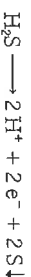
2. A fotosíntese transforma a enerxía da luz en enerxía química

Tipos de fotosíntese

- **Osixénica.** Descompóñense moléculas de auga grazas á enerxía luminosa para obter electróns.



- **Anosixénica.** Descompóñense moléculas de ácido sulfhídrico.



As estruturas fotosintetizadoras

As plantas e as algas posúen **cloroplastos** que realizan esta función. Posúen un líquido interno chamado **estroma**, que contén os **tilacoides** e nas súas membranas encontráanse os **fotosistemas**, onde está a clorofila.

Nas **cianobacterias**, os tilacoides están no citoplasma.

Os pigmentos fotosintéticos e a absorción de luz

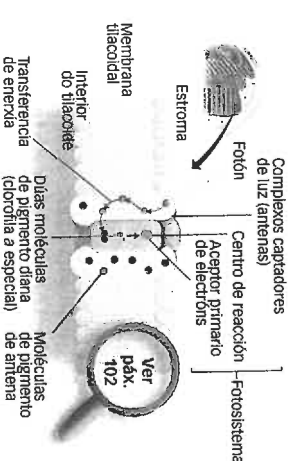
Nas plantas hai dous tipos: **clorofilas** e **carotenoides**.

Hai dous tipos de clorofila: **clorofila a** e **clorofila b**, que absorben a luz a diferentes lonxitudes de onda.

Hai dous tipos de **carotenoides**, **carotenos**, que son vermello, e **xantofilas**, que son amarelas.

Cando a luz incide sobre un pigmento, un electrón capta a súa enerxía e sobe a posicións afastadas do núcleo. Esta enerxía de excitación transmítese a outro pigmento ata chegar ao **pigmento fotosintético diana**, que é capaz de ceder electróns excitados a outras moléculas para comezar unha reacción química.

Os fotosistemas



Existen dous tipos:

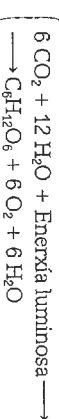
- **Fotosistema I, PSI.** O seu pigmento chamase **clorofila P700**, xa que capta luz a lonxitude de onda igual ou menor a 700 nm.
- **Fotosistema II, PSII.** Capta luz a lonxitude de onda menor ou igual a 680 nm, denominase **clorofila P680**.

No **aparato fotosintetizador** das membranas dos tilacoides, ademais dos fotosistemas hai unha **cadea de moléculas transportadoras de electróns** a continuación de cada fotosistema e **proteínas ATP sintetas** que sintetizan ATP a partir da diferenza de potencial a un lado e a outro da membrana tilacoideal.

Visión xeral da fotosíntese

- **Fase luminosa.** Nos tilacoides cóptase enerxía luminosa e xéranse ATP e NADPH + H⁺.

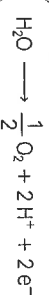
- **Fase escura.** No estroma empréganse os produtos anteriores para sintetizar moléculas orgánicas.



Fase luminosa acídica

Ocorren tres procesos:

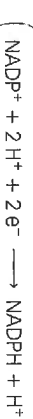
- **A fotólise da auga.**



Prodúcese para repoñer os electróns perdidos pola clorofila P680 do PSII. Os electróns van a unha cadea de transporte electrónico e dous prótons pasan desde o estroma ao interior do tilacoide. Cando a clorofila P700 do PSI recibe luz, cede dous electróns, os cales repón grazas á cadea do PSII.

- **A fotorredución do NADP.**

Interven en os electróns do PSI.



- **A fotofosforilación do ADP.**

Estabílese unha diferenza de potencial entre as dúas caras do tilacoide polos prótons que se introducen nel. Este gradiente fai que os prótons saian a través da ATP sintase e sintetízase ATP. Por cada tres prótons, unha molécula de ATP.

Fase luminosa cíclica

Só interveñen o fotosistema I, polo que unicamente hai **fotofosforilación de ADP**. Xérase un fluxo cíclico de electróns, introducíndose prótons no tilacoide e sintetízase ATP.

Iniciase ao incidir dous fotóns sobre o fotosistema I; a clorofila P700 libera dous electróns ao receptor primario e iníciase unha cadea de transporte de electróns. Estes ceden a ferredoxina e pasan ao citocromo b e deste á plastoquinona que capta dous prótons e se reduce a PqH₂. A PqH₂ cede os dous electróns ao citocromo f que introduce os dous prótons no interior do tilacoide. Estes saen a través das ATP sintetas e sintetízase ATP. A plastoquinona retorna os electróns á clorofila P700 para repoñer os que perdeu.

Balance da fase luminosa

Na **fase acídica**, por cada NADP⁺ que se reduce necesita dous prótons. O número de ATP sintetizados por cada molécula de auga hidrolizada é de 1,33.

Na **fase cíclica** só se produce ATP. É necesaria, xa que a fase escura require máis ATP do xerado durante a fase acídica.

Fase escura ou biosintética

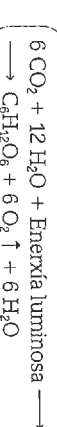
Utilízase a enerxía (ATP) e o NADPH⁺ da fase luminosa para sintetizar materia orgánica a partir de substancias inorgánicas.

A síntese de compostos de carbono durante a fotosíntese realízase mediante o **ciclo de Calvin**.

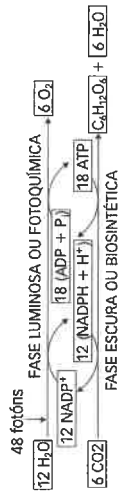
- **Fixación do dióxido de carbono (CO₂).** O CO₂ atmosférico entra no estroma do cloroplasto, onde dá lugar a un composto inestable de seis carbonos que se disocia en dúas moléculas de tres átomos de carbono.
- **Redución do CO₂ fixado.** Lévese a cabo en dúas reaccións diferentes: unha fosforilación, con consumo do ATP, e a redución grazas aos NADPH da fase luminosa.

Balance da fotosíntese osixénica dunha molécula de glicosa

Na fase luminosa:

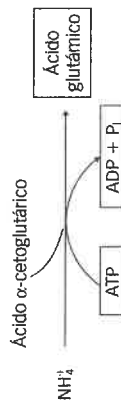
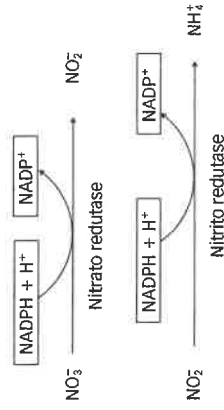


No ciclo de Calvin:

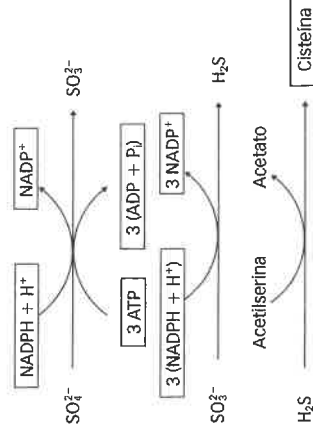


A fotossíntese dos compostos orgánicos nitróxenos e con xofre

A redución dos ións nitrato do solo realízase, grazas ao ATP e ao NADPH obtidos na fase luminosa, en tres etapas:



En compostos orgánicos con xofre:



A fotorrespiración

Cando o ambiente é cálido e seco, os estomas péchanse para evitar a perda de auga. Así, o osíxeno producido na fotosíntese alcanza grandes concentracións e a **ribulosa difosfato carboxilase oxidase** actúa

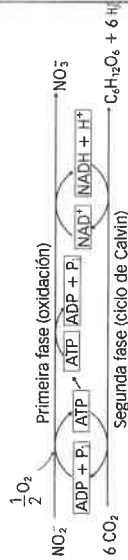
con función oxidase destruindo a ribulosa-1,5-difosfato (5C) que é necesaria para captar o CO_2 .

Factores que afectan a fotosíntese

Intensidade luminosa, temperatura, concentración de CO_2 , concentración de O_2 , escaseza de auga.

3. Na quimiosíntese utilízase enerxía química da oxidación de substancias inorgánicas

Consiste na síntese de ATP a partir da enerxía desprendida nas reaccións de oxidación de certas substancias inorgánicas. Moitos dos compostos reducidos proceden da descomposición de materia orgánica. Ao oxidalas, transformámanas en substancias minerais que poden ser absorbidas polas plantas.



4. No anabolismo heterótrofo fórmanse moléculas orgánicas complexas a partir de sinxelas

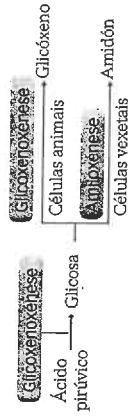
Distingue dúas fases: unha primeira de biosíntese de monómeros a partir dos seus precursores e unha segunda de biosíntese de polímeros a partir dos seus monómeros.

Existen vías interrelacionadas para a biosíntese de glicídicos, lípidos, proteínas e ácidos nucleicos. Grazas a isto, a partir dun tipo de biomoléculas pódese sintetizar outro.

O anabolismo heterótrofo é un **proceso de redución**. A partir de moléculas orgánicas pequenas obtéñense moléculas orgánicas grandes, moito máis reducidas.

As reaccións anabólicas son **endergónicas**, é dicir, almacenan enerxía nos enlaces das moléculas formadas.

5. Anabolismo heterótrofo dos glicídicos



Gliconeoxénese

É a síntese de glicosa a partir de precursores non glicídicos (ácido pirúvico). Difírese da glicólise en tres pasos irreversibles:

- Conversión de ácido pirúvico en ácido fosfoenolpirúvico.
- Conversión da frutosa-1,6-difosfato en frutosa-6-fosfato.
- Conversión de glicosa-6-fosfato en glicosa.

Glicoxenoxénese e amiloxénese

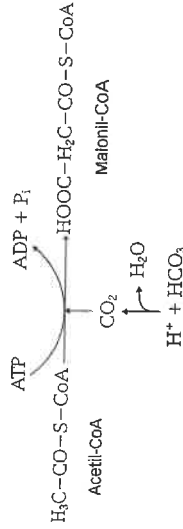
A **glicoxenoxénese** ou **glicoxénese** é a síntese de glicóxeno a partir de glicosa-6-fosfato.

A **amiloxénese** é a síntese de amidón. Dáse nos plastos das células vexetais. É similar á glicoxénese, pero con ATP.

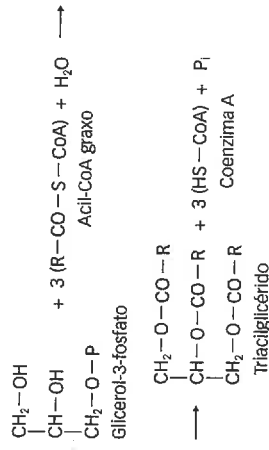
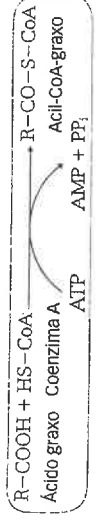
6. Anabolismo heterótrofo dos lípidos

Síntese de ácidos graxos

Prodúcese citosol, e queda separada da ruta catabólica que ocorre na mitocondria.

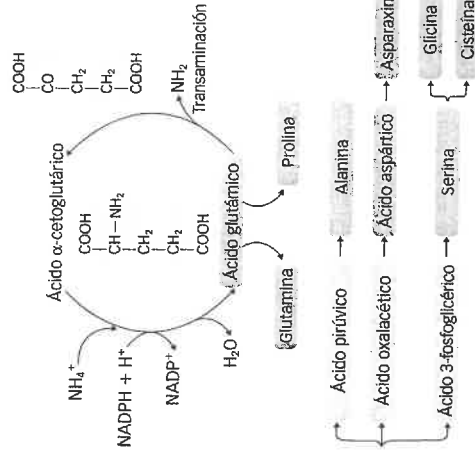


Síntese de triacilglicéridos



7. Síntese de aminoácidos non esenciais

Os aminoácidos que se poden sintetizar son **non esenciais**. Os animais poden sintetizar 12 dos 20. As plantas, todos.



8. Síntese de nucleótidos

Con **bases púricas**. Empeza cunha ribosa-5-fosfato. Constrúese un dobre anel púrico sobre o seu primeiro carbono. Obtense **ácido inosínico**, despois **AMP** e logo **GMP**.

Con **bases pirimidínicas**. En dúas fases: unha inicial; a partir de ácido aspártico fórmase o anel pirimidínico do **ácido orótico**, e unha final, en que se une a unha ribosa monofosfato e fórmase o **orotidin monofosfato**, do que se obtéñen **UMP**, **CMP** e **TMP**.

1. As células viven un tempo variable que acaba na súa reprodución ou na súa morte

Na vida celular pódense distinguir catro etapas: **nacemento, crecemento, diferenciación e reprodución** ou, se non se reproducen, **morte celular**.

Os orgánulos celulares renóvanse constantemente. A duración da vida celular é moi variable. En células animais oscila entre oito horas e douscentos días. Algunhas reproducense a gran velocidade e outras non se reproducen.

A morte celular prodúcese por **apoptose**, a autólise a partir da ruptura dos seus propios lisosomas. É unha morte natural, en que as células se autodestrúen.

2. O ritmo de reprodución depende de diversos factores

Aumento excesivo do tamaño do citoplasma. Se a relación entre o volume do núcleo e o do citoplasma diminúe por debaixo de certo valor, incíase a división.

Incremento do tamaño total da célula.

Se a relación entre a superficie e o volume celular é demasiado pequena, a superficie da membrana plasmática é insuficiente para alimentar a célula e esta divídese.

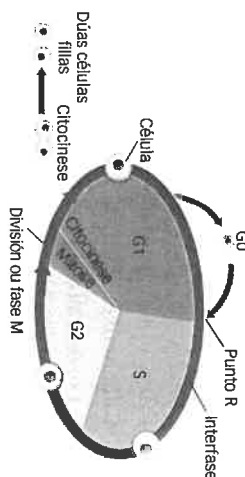
Dependencia de ancoraxe. A reprodución estímúlase se hai contacto cunha superficie.

Disponibilidade de espazo. O ritmo de reprodución aumenta nas células dos bordos dunha ferida ao non haber inhibición por contacto nin por densidade.

Presenza de factores de crecemento ou axentes mitóxenos. No medio pode haber substancias químicas que favorecen o ritmo de división celular.

Cando as células se divíden de forma incesante e sen control, prodúcese un **tumor**.

3. O ciclo celular comprende desde o nacemento da célula ata a súa división



Interfase

Comprende as fases G1, S e G2.

Fase G1. Prodúcese a síntese de ARNm e, por tanto, de proteínas. Ao final encontráase o **punto de control G1** ou **punto de non retorno**, a partir do cal xa é imposible impedir que se sucedan as fases S, G2 e M. Nos mamíferos é o **punto de restrición, R**.

Fase S. Naí duplicase o ADN. Os cromosomas teñen dúas cromátides unidas polo seu centrómero.

Fase G2. Incíase cando acaba a síntese do ADN e finaliza no momento en que se empezan a distinguir os cromosomas no interior do núcleo.

Fase M: Mitose

É o proceso do ciclo celular en que, a partir dunha célula nai, nacen dúas células filias con idéntica dotación cromosómica. Comprende a división do núcleo (**mitose**) e a do citoplasma (**citocinese**).

Non sempre se produce unha mitose típica, poden producirse outros procesos:

- **Pleuromitose.** Ocorre sen que haxa ruptura da envoltura nuclear.
- **Endomitose.** É a duplicación de ADN sen repartición posterior entre núcleos fillos. Pode xerar **poliploidía** ou **politenia** (formación de **cromosomas xigantes**).
- **Amitose.** O núcleo divídese por estrangulación sen separación previa dos cromosomas en dous grupos.

Mitose

- **Profase.** Constitúese o **cromosoma profásico**. No núcleo desaparece o ou os nucleólos. Formanse dous centrosomas que se alían un do outro polos **microtúbulos polares**. Formase o **cinetocoro** á altura do centrómero de cada cromátida, que serve de punto de ancoraxe dos **microtúbulos cinetocóricos**. Os cromosomas móvense cara ao centro da célula e as cromátides oríéntanse cada unha cara a un dos polos.
- **Metafase.** Estes microtúbulos cinetocóricos median ata situar todos os cromosomas no ecuador da célula formando a **placa metafásica** ou **ecuatorial**. Cada unha das cromátides oríéntase cara a un dos polos. Os microtúbulos polares e os cinetocóricos, xunto aos centrosomas, forman o **fuso mitótico**.
- **Anafase.** As cromátides irmás separamse. Formanse os **cromosomas anafásicos** cunha soa cromátide, que son desprazados aos polos e que se fixan ao cinetocoro. O fuso mitótico alóngase nas zonas en que as proteínas motoras están adheridas aos microtúbulos.
- **Telofase.** Os dous grupos de cromosomas anafásicos empezan a descondensarse. Desaparecen os cinetocoros. Comeza a construción dunha nova envoltura nuclear. Incíase a formación de nucleólos a partir das denominadas **rexións organizadoras de nucleólos** do ADN. A citocinese adoitá producirse de forma simultánea a esta fase.

Citocinese

É a división do citoplasma, que pode ocorrer de varias formas:

- **Bipartición.** A división produce dous citoplasmas fillos iguais. Pode ser por **estrangulación**, **fisuración** ou **separación**.
- **Xemación.** A división dá dúas partes desiguais, a pequena non ten núcleo e queda comunicada coa grande.
- **Pluripartición ou esquizogonía.** O citoplasma da célula nai, previamente convertida en plurinucleada, dá lugar a tantas células filias como núcleos posúe.

4. Os seres vivos reproducense de forma sexual ou asexual

Reprodución sexual. Dá lugar a descendentes xeneticamente diferentes do seu proxenitor. Isto é grazas ás **células reproductoras sexuais**. Poden ser de dous tipos:

- **Gametos.** En plantas e en animais. Masculinos e femininos deben unirse para xerar o cigoto.
- **Meiósporas.** Só en fungos e plantas. Cada unha delas pode dar lugar a un novo individuo por separado.

Reprodución asexual. Dá lugar a descendentes xeneticamente idénticos ao proxenitor, que é único.

NOTAS

- Nos animais, pode realizarse por **xemación**, como en poríferos e cnidarios, ou por **escisión** ou **fragmentación**, como en algúns cnidarios, anélidos, platelmintos e equinodermos.
- En fungos e plantas, moitas especies reproducense mediante este tipo de reprodución. Realízase por **esporas** en fungos ou por **multiplicación vexetativa** a partir de células somáticas en plantas.

5. A meiose reduce á metade o número de cromosomas

O paso dunha célula diploide ($2n$) a catro células haploides (n), mediante dúas divisións consecutivas. Na primeira división meiótica aparecen os cromosomas homólogos e prodúcese o intercambio de material hereditario.

Profase I. Nesta primeira fase, as moléculas de ADN enrólanse e condénsanse, constituíndo os cromosomas. Os dous cromosomas homólogos xúntanse e forman a **par bivalente** ou **tétrade**, entre os que se produce un intercambio de segmentos de ADN. Diferénciase cinco etapas:

- **Leptoteno.** Fórmanse os cromosomas con dúas cromátides.
- **Zigoteno.** Cada cromosoma recoñece o seu homólogo e xúntanse mediante **sinapse**.
- **Paquiteno.** Dáse a **recombinación xenética**.

- **Diplooteno.** Finaliza a **sinapse**, os cromosomas tenden a separarse. Evidénciase os **quiasmas**, puntos de unión de cromosomas.

- **Diadinese.** Os cromosomas aumentan a súa condensación.

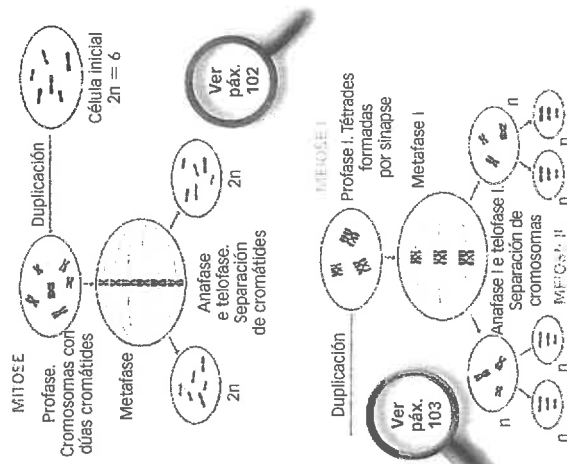
Metafase I. A envoltura nuclear e os nucleólos desaparecen. As tétrades forman a **placa metafásica**. Os dous cinetocoros orientáanse cara a un polo.

Anafase I. Os cromosomas homólogos separáanse e migran a polos opostos.

Telofase I. Nunhas especies fórmase unha envoltura nuclear de curta duración. Noutras non ocorre nada e iníciase directamente a segunda división meiótica.

Segunda división meiótica. Está precedida dunha breve interfase, denominada **intercinese**, en que non hai duplicación do ADN. É parecida a unha división mitótica, exceptuando que só hai un cromosoma homólogo de cada tipo en lugar de dous.

Comparación entre mitose e meiose



6. As especies presentan ciclos haplontes, diplohaplontes ou diplontes

Ciclo haplonte. O cigoto, diploide, experimenta meiose e xera catro células haploides de que se forman os adultos.

Ciclo diplohaplonte. Dáse **alternancia de xeracións**. O individuo diploide (esporofito) xera esporas por meiose que dan lugar a adultos haploides, os cales xeran gametos por mitose, que se unen na fecundación formando o cigoto, do que xorde o adulto diploide.

Ciclo diplonte. A meiose prodúcese para xerar os gametos haploides. Tras a fecundación, os gametos haploides orixinan un cigoto diploide que se multiplica por mitose e dá lugar ao adulto. Este ciclo ocorre en case todos os animais, en moitos protozoos e nungunhas algas e fungos.

7. A reprodución sexual é máis vantaxosa ca a asexual

Na reprodución sexual, os dous proxenitores achegan información xenética aos descendentes. Cantas máis combinacións de xenes distintas se xeran, maior é a variabilidade da descendencia e máis probabilidade hai de que algúns individuos poidan sobrevivir ao cambio ambiental. A variabilidade xenética débese ás seguintes causas:

- **Recombinación de xenes en cada cromosoma.** Durante a meiose, de modo fortuíto entre as cromátides dun cromosoma coas do seu homólogo.
- **Combinacións ao azar de cromosomas.** Cada célula produto da meiose posúe un só exemplar de cada tipo de cromosoma.
- **Influencia do azar na fecundación.** Os gametos únense ao azar cos que estean máis próximos.

Os seres diploides teñen dous xenes para cada carácter: os **alelos**. Permite conservar mutacións se os xenes que as posúen son recesivos. Isto permite que certos alelos, que poderían ser vantaxosos, se poidan conservar nas poboacións.

Pero a reprodución sexual tamén presenta algúns **inconvenientes**:

Nun ambiente que non presente cambios, a maior variabilidade dos descendentes diminuirá a súa capacidade de supervivencia.

Os procesos necesarios para que se produza a reprodución sexual presentan unha maior dificultade e un maior gasto enerxético ca a reprodución asexual.

8. Na función de relación dos organismos pluricelulares intervén un sistema de sinalización

Os estímulos defínense como variacións das condicións ambientais que afectan a célula e provocan unha resposta nela.

Receptores de sinais

Poden ser proteínas transmembranais ou proteínas dispersas no citosol. Son proteínas específicas para cada tipo de moléculas sinal. A célula que presenta estes receptores coñécese como **célula diana** deste mensaxeiro específico.

Sistemas de transdución de sinais

Transforman os sinais extracelulares ou primeiros mensaxeiros en sinais intracelulares. Trátase dunha soa reacción química ou dunha serie de reaccións consecutivas denominada **vía de transdución de sinais**. Os seus metabolitos reciben o nome de **moléculas transmisoras**. Estas moléculas non sempre son proteínas; en ocasións son moléculas de baixa masa molecular, como sucede co AMP cíclico (AMPc), e que reciben o nome de **segundos mensaxeiros**.

Respostas

Existen moitos tipos de respostas celulares. Por exemplo, os segundos mensaxeiros poden actuar sobre a membrana plasmática provocando a apertura de canles de difusión; poden activar enzimas que influirán no metabolismo, causando a contracción das fibras musculares se son células do tecido muscular, poden producir substancias de secreción se son células de tecido glandular ou reestruturar o citoesqueleto para emitir pseudópodos, etcétera.

Noutras ocasións, os segundos mensaxeiros activan a expresión de determinados xenes, que inducirán a síntese de certas substancias; por exemplo, para provocar o movemento ciliar se a célula posúe cilios, etcétera.

NOTAS

1. Os experimentos de Mendel e as leis da herdanza

A **herdanza biolóxica** é a transmisión dos trazos morfolóxicos e fisiolóxicos dunha xeración á seguinte.

En 1856, Mendel iniciou unha serie de experimentos coa planta do chícharo para intentar descubrir como se transmitían os caracteres dunha xeración a outra.

Os caracteres na planta do chícharo son facilmente observables. **Carácter** é cada unha das particularidades morfolóxicas, fisiolóxicas ou moleculares que se poden recoñecer, mentres que as **manifestacións** son os diferentes aspectos que se poden distinguir dentro dun mesmo carácter.

Carácter	cor da semente
Manifestacións	amarela / verde

Amarlelo e verde son **antagónicos**, só poden existir sementes amarelas ou verdes.

Primeiro experimento de Mendel

Ao cruzar unha raza pura de sementes lisas cunha raza pura de sementes rugosas (**xeración parental**, P) obtivo unha **primeira xeración filial** F₁, toda con sementes de aspecto liso.

Confírmase así a **lei da uniformidade**: ao cruzar dúas razas puras todos os descendentes son iguais entre si.

Terminoloxía actual e representación da lei

Os **alelos** son as diferentes variedades que existen do xene que controla un determinado carácter (correspondense cos «factores antagónicos» de Mendel).

O individuo que posúe os alelos iguais para un carácter dise que é **homocigótico** ou **raza pura** para ese carácter. Se os alelos son diferentes, é **heterocigótico** ou **hibrido**.

Cada alelo simbolízase cunha letra, maiúscula se é dominante e minúscula se é recesivo: L para a lisa e l para a rugosa. Os híbridos da F₁ serán todos Ll.

Lei da uniformidade



Segundo experimento de Mendel

Ao autopolinizarse as plantas da F₁, obtivo unha **segunda xeración filial** F₂, co triplo de individuos de sementes lisas ca de rugosas, de onde deduciu que cada carácter biolóxico ten a información por duplicado. A esta información deulle o nome de **factor hereditario**. Así, cada carácter ten dous factores hereditarios, un de cada proxenitor. Deduciu tamén que había dúas categorías: **factores dominantes**, que sempre se manifestan, e **factores recesivos**, que só se manifestan se non se acompañan dun factor dominante.

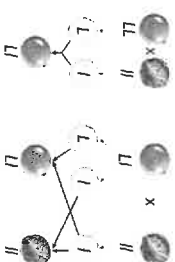
Terminoloxía actual e representación da lei

A partir dos resultados do segundo experimento chegábase á **lei da segregación**:

Os dous factores hereditarios que informan sobre un mesmo carácter non se mesturan, senón que permanecen diferenciados durante toda a vida do individuo e segregáanse no momento da formación dos gametos.

No cruzamento entre individuos da F₁, un proxenitor producirá gametos masculinos L e gametos femininos l e o outro producirá gametos femininos L e gametos masculinos l.

Lei da segregación



Mendel tamén deduciu a **lei da independencia** en relación coa herdanza de dous caracteres non antagónicos: os factores hereditarios non antagónicos, como a forma

ou a cor das sementes, manteñen a súa independencia a través das xeracións, agrupándose ao azar nos descendentes.

2. Algúns tipos de herdanza que non seguen o modelo da herdanza dominante completa

■ **Dominancia incompleta.** O alelo dominante non anula a información do recesivo. Os híbridos teñen un fenotipo intermedio.

■ **Codominancia.** Os dous alelos son equipotentes, así os híbridos presentan as características das dúas razas puras á vez.

■ **Alelismo múltiple.** Un mesmo xene ten máis de dous alelos diferentes. É o caso dos grupos sanguíneos do sistema AB0 humano. Como non é suficiente unha soa letra maiúscula ou minúscula para representar os alelos, empréganse superíndices.

Mendel tipo	I ^A I ^A	I ^A I ^B	I ^B I ^B	I ^A I ^O	I ^B I ^O	I ^O I ^O
Fenotipo	A	AB	B	A	B	O
Anticorpos na membrana dos glóbulos vermellos	Anti-B	Anti-A e Anti-B	Anti-A	Ningun	Ningun	Anti-A e Anti-B

■ **Herdanza polixénica.** Existen caracteres cuantitativos que dependen de varios xenes que contribúen en determinadas proporcións. A manifestación dun carácter débese á acción de máis dun xene.

■ **Pleiotropía.** Unha parella de xenes homólogos é responsable de diversos trazos.

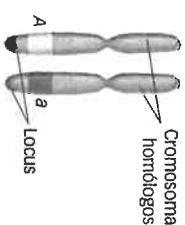
■ **Interacción xenética con epistase.** Dous ou máis xenes que ocupan diferentes locus interaccionan de forma xerárquica para definir un só carácter. Segundo a información do xene **epistático**, poderase manifestar ou non o xene **hipostático**.

Expressividade é o grao en que se manifesta un xene, e **penetración**, a proporción de individuos que manifestan esa información.

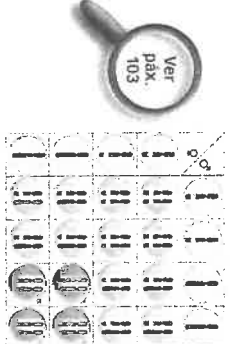
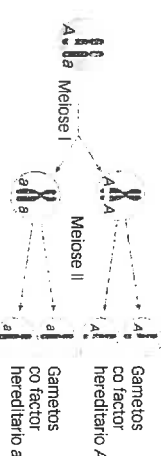
3. Teoría cromosómica da herdanza

Sutton e Boveri propuxeron que os factores debían encontrarse nos cromosomas. É a **teoría cromosómica da herdanza**.

O número de cromosomas dos organismos diploides é dobre. Cada parella de cromosomas denomínase **cromosomas homólogos**. Segundo esta teoría, un xene ocupa unha posición específica no cromosoma, denominado **locus**.



O comportamento dos cromosomas homólogos durante a meiose explica a segregación dos alelos de cada locus cara a gametos diferentes.



Herdanza dos xenes responsables da cor das sementes ao cruzarse consigo mesma unha planta de chícharos de sementes amarelas heterocigotas. Morgan, en 1910, descubriu un mutante da mosca do vinagre (*Drosophila melanogaster*) cos ollos brancos en vez de vermello e demostrou que o seu xene responsable reside no cromosoma X; isto serviu para confirmar a teoría cromosómica da herdanza.

4. Os xenes ligados

Son os xenes que están no mesmo cromosoma e que tenden a herdarse xuntos. Pero Morgan, a partir de numerosos experimentos con mutantes de *Drosophila*, demostrou que non sempre é así.

Segundo el, os xenes están nos cromosomas, a súa disposición é lineal, un detrás doutro, e mediante o entrecruzamento das cromátides homólogas prodúcese a **recombinación xenética**.

Cada xene debía estar nun sitio específico do cromosoma chamado locus (en plural, loci). Os xenes alelos ocupan un mesmo locus. Nun locus calquera dun ser haploide hai un só xene, e no dun diploide hai dous.

O QUE DEBES SABER FACER

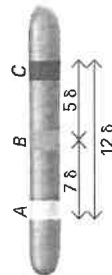
Elaborar un mapa cromosómico

Un **mapa cromosómico** mostra as localizacións relativas dos xenes ao longo dun cromosoma determinado.

A) Se hai tres caracteres que se herdán xuntos, cabe supoñer que están informados por tres xenes ligados. Realízanse os diferentes cruzamentos e obsérvase que hai:

- Un 12 % de individuos que non presentan xuntos o carácter A e o carácter C.
- Un 7 % que non presentan xuntos o carácter A e o carácter B.
- Un 5 % que non presentan xuntos os caracteres B e C.

Houbo un 12 %, un 7 % e un 5 % de recombinacións entre os dous xenes que os controlan. Cada 1 % de recombinacións entre xenes ligados equivale a unha unidade de distancia no mapa do cromosoma. A unidade denomínase **centimorgan** (cM). A distancia relativa entre os xenes A e C é 12 cM, entre A e B é 7 cM, e entre B e C é 5 cM. O mapa cromosómico destes xenes é:



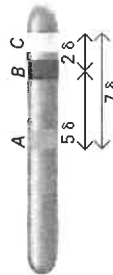
Os cromosomas homólogos son os que teñen os mesmos loci.

Ligamento

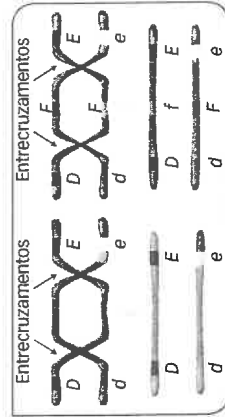
É a tendencia que teñen os xenes dun mesmo cromosoma a herdarse xuntos, e adóitase definir como a **desviación respecto da segregación independente**.

Cando dous xenes ligados se herdán por separado, dedúcese que hai un entrecruzamento durante a meiose e, ao ser maior a distancia entre os xenes ligados, a frecuencia de recombinación será maior e é máis probable que se herdén por separado. A porcentaxe de descendencia recombinante ou **frecuencia de recombinación** está relacionada coa distancia entre os xenes ligados.

Pero, se entre A e C tan só houbo un 2 % de recombinantes, a distancia relativa sería 2 cM e o mapa cromosómico sería distinto.



B) Se entre dous xenes (D e E) se producen dous entrecruzamentos, parece que non houbo ningún. Para detectalos, hai que considerar un xene intermedio (F). É dicir, que os cruzamentos dobres se poden detectar se se consideran tres xenes ligados en lugar de dous.



Os resultados non son completamente fiables para todos os xenes, xa que a frecuencia de recombinación nun segmento non é a mesma ca noutro.

5. O sexo dos individuos pode depender dos cromosomas ou doutras formas

O sexo dun individuo pode estar determinado polos **cromosomas sexuais** ou **heterocromosomas**, dos que hai dous tipos, o cromosoma X e o cromosoma Y. Por tanto, pódese obter o sexo homomático, con presenza dunha parella XX, ou o sexo heteromático, con presenza dunha parella XY.

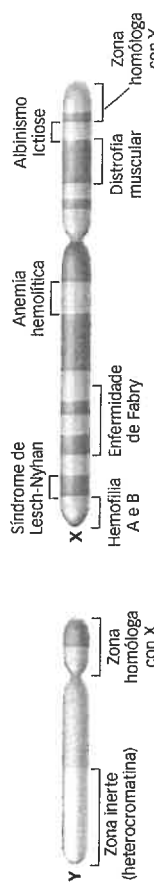
Nos humanos, o sexo non depende completamente do cromosoma Y, senón dun só xene situado no seu brazo curto: o xene **SRY** (*sex-determining region Y*), que codifica a proteína **TDF** (*testis-determining factor*) ou **SRY**.

Outras causas que determinan o sexo naturais animais son: haplodiploidía, unha soa parella de xenes, equilibrio xenético, ambiente ou inversión sexual.

6. Existen caracteres cunha herdanza ligada aos cromosomas sexuais

Hai caracteres que tan só aparecen nun dos dous sexos ou, se aparecen nos dous, son

Cromosomas sexuais humanos



O cromosoma Y é moito máis pequeno ca o X, e a súa maior parte é heterocromatina (ADN sen descodificar, xeneticamente inactivo).

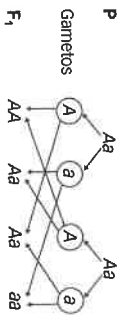
Cromosoma Y		Cromosoma X	
Segmento homólogo	Xene dun antixeno de superficie da membrana plasmática.	Só se coñece un xene.	
Segmento holándrico (Y) / xínandrico (X)	4 xenes; entre eles, o responsable da formación dos testículos (SRY) e o da histocompatibilidade (H-Y).	Máis de 120 xenes, entre os que destacan os responsables de hemofilia (enfermidade hereditaria, da que hai tres tipos porque a rexión tres xenes, en que o sangue non coagula) e o daltismo (cegueira parcial para as cores, que dificulta distinguir o verde do vermello).	

Problemas de xenética mendeliana dun só par de caracteres

1. Nos coellos, o albinismo segue o mesmo tipo de herdanza ca nos humanos. Cal é a probabilidade de que unha parella de coellos de aspecto normal e portadores ambos do xene do albinismo teñan descendentes albinos na F_2 se todos os descendentes da F_1 se cruzan ao azar entre si?

O albinismo é unha enfermidade hereditaria que se produce por un xene recesivo que só se manifesta en homocigose.

Se os coellos non son albinos pero si portadores do xene recesivo, obteráñase as seguintes proporcións nos seus descendentes:



$$P(Aa) = 1/4; P(Aa) = 1/2; P(aa) = 1/4$$

Para saber a probabilidade de que aparezan individuos albinos na F_2 , hai que multiplicar a probabilidade dos cruzamentos posibles entre os individuos da F_1 pola probabilidade de que neles aparezan individuos albinos.

A probabilidade de cada cruzamento obtense multiplicando entre si as proporcións na poboación de cada un dos dous proxenitores.

Na táboa, en cada cela, o primeiro número é a proporción en que se encontra o primeiro proxenitor; o segundo, a proporción do segundo proxenitor, e o terceiro, a probabilidade de que xeren albinos.

	Aa (1/2)	Aa (1/2)	aa (1/4)
Aa (1/2)	$1/4 \times 1/4 \times 0 = 0$	$1/4 \times 1/2 \times 0 = 0$	$1/4 \times 1/4 \times 0 = 0$
Aa (1/2)	$1/2 \times 1/4 \times 0 = 0$	$1/2 \times 1/2 \times 1/4 = 1/16$	$1/2 \times 1/4 \times 1/2 = 1/16$
aa (1/4)	$1/2 \times 1/4 \times 0 = 0$	$1/4 \times 1/2 \times 1/2 = 1/16$	$1/4 \times 1/4 \times 1 = 1/16$

A probabilidade de albinos na F_2 é:

$$1/16 + 1/16 + 1/16 + 1/16 = 4/16 = 1/4$$

Problemas de xenética mendeliana de dous caracteres

2. Crúzase tomates vermello e de tamaño normal dihíbridos con tomates amarelos e normais híbridos. Cal é a probabilidade de que na descendencia os tomates vermello e de tamaño normal sexan portadores dos alelos recesivos? O vermello domina sobre o amarelo e o normal sobre o anano.

Sendo R: vermello e r: amarelo e N: normal e n: anano, os proxenitores serán $RrNn$ e $rRnn$.

As proporcións xenotípicas da F_1 son:

$$P(RrNn) = 1/8; P(rRnN) = 1/8 + 1/8 = 1/4$$

$$P(Rrnn) = 1/8; P(rRnn) = 1/8 + 1/8 = 1/4$$

$$P(rrNn) = 1/8; P(rrnn) = 1/8$$

Regra da suma: a proporción de descendentes que son tomates vermello e de tamaño normal é a suma da proporción dos tomates $RrNn$, $1/8$, máis a proporción de $rRnN$, $1/4$, é dicir, $3/8$.

A probabilidade de que a descendencia porte os dous alelos recesivos sendo tomates vermello normais, ao ser unha probabilidade condicionada, calcúlase cunha división:

$$P = 1/4 : 3/8 = 2/3$$

Problemas de herdanza ligada ao sexo

3. En *Drosophila melanogaster* o carácter ás vestixiais é determinado por un xene mutante recesivo autosómico (vg). O alelo salvaxe (vg^+) determina ás normais. O xene que determina ollos de cor branca (w) é recesivo e ligado ao sexo. O alelo salvaxe (w^+) determina ollos de cor vermella. Crúzase unha femia homocigótica de ollos brancos e ás normais cun macho de ollos vermello e ás vestixiais.

a) Cal será o fenotipo dos individuos da F_1 ?
b) Cales serán as proporcións fenotípicas dos machos da F_2 ?

Para simbolizar os xenes que son exclusivos do cromosoma X ou do cromosoma Y, hai

que escribir un X ou un Y, como expoñente, a primeira letra en cursiva do nome do carácter (en minúscula, se é dominante, e en maiúscula, se é recesivo), ou un + para indicar que é o carácter normal, ou nada para indicar que ese cromosoma carece dese xene. Neste tipo de problemas é preferible dar as proporcións xenotípicas e fenotípicas das filias e dos fillos por separado.

a) Como os proxenitores son $X^wX^wvg^+vg^+$ e $X^{w+}Yvgvg$, o 100 % das femias terán os ollos vermello e as ás normais ($X^{w+}X^wvg^+vg$) e o 100 % dos machos terán os ollos brancos e as ás normais (X^wYvg^+vg).

b)

	X^wYvg^+	$X^{w+}Yvg$	X^wYvg	$X^{w+}Yvg^+$
$X^{w+}X^wvg^+vg$	$X^{w+}X^wvg^+vg^+$	$X^{w+}X^wvg^+vg$	$X^{w+}X^wvg^+vg$	$X^{w+}X^wvg^+vg^+$
$X^{w+}X^wvg^+vg$	$X^{w+}X^wvg^+vg^+$	$X^{w+}X^wvg^+vg$	$X^{w+}X^wvg^+vg$	$X^{w+}X^wvg^+vg^+$
$X^{w+}X^wvg^+vg$	$X^{w+}X^wvg^+vg^+$	$X^{w+}X^wvg^+vg$	$X^{w+}X^wvg^+vg$	$X^{w+}X^wvg^+vg^+$
$X^{w+}X^wvg^+vg$	$X^{w+}X^wvg^+vg^+$	$X^{w+}X^wvg^+vg$	$X^{w+}X^wvg^+vg$	$X^{w+}X^wvg^+vg^+$

Machos con ollos brancos e ás normais: $3/8$

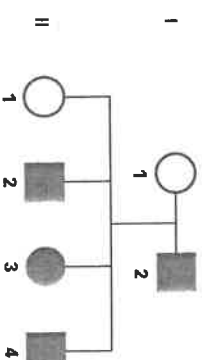
Machos con ollos vermello e ás normais: $3/8$

Machos con ollos brancos e ás vestixiais: $1/8$

Machos con ollos vermello e ás vestixiais: $1/8$

Problemas para analizar árbores xenealóxicas ou pedigrees

4. Un determinado carácter recesivo e ligado ao sexo preséntase na familia co pedigree que se mostra, onde os individuos afectados aparecen en azul.



a) Que xenotipos ten cada individuo?

b) Podería aparecer un fillo home non afectado?

c) Podería explicarse este pedigree por un carácter recesivo autosómico? Cales serían os xenotipos?

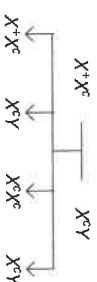
As árbores xenealóxicas ou pedigrees son esquemas que mostran a transmisión dun carácter a través de varias xeracións de individuos emparentados entre si.

Os círculos representan mulleres, os cadrados, homes, e os rombos, abortos. As unións indícanse mediante unha liña horizontal que une un cadrado e un círculo, e as liñas que parten do trazo horizontal representan os descendentes. Os xemelgos que proceden dun mesmo cigoto parten dunha liña que se bifurca. Para os xemelgos que proceden de dous cigotos bifúrcase directamente a partir da liña horizontal que conecta os irmáns. As unións consanguíneas indícanse con dobre liña.

Os números romanos representan as diferentes xeracións, e os arábigos, os individuos dunha mesma xeración.

As figuras sombreadas representan as persoas que manifestan un determinado carácter; por exemplo, os afectados por unha determinada enfermidade.

a) A partir do esquema dedúcese que, se é un carácter recesivo ligado ao sexo, como II-3 está afectada, debe ser un xene recesivo xinándrico, é dicir, situado no cromosoma X. Os xenotipos serán:



b) Si. Un individuo de xenotipo X^+Y .

c) Si podería explicarse mediante unha herdanza dun xene autosómico. Os xenotipos serían:



1. Experimentos que confirmaron o ADN como portador da información xenética

A confirmación de que os xenos se encontraban no ADN e non nas proteínas dérona distintos experimentos:

- **Observacións de Griffith.** Encontrou dúas cepas de bacterias causantes da pneumonía, unha patóxena (S) e outra non patóxena (R). As S mortas podían transmitir un «factor transformante», facendo que as R se convertesen en S.
- **Oswald Avery, Colin MacLeod e Maclyn McCarty.** Segund os experimentos de Griffith, demostraron que só os extractos de bacterias S mortas con ADN eran capaces de producir a transformación.
- **Hershey e Chase.** Confirmaron estas conclusións ao traballar co bacteriófago T2, un virus que infecta bacterias.

2. A duplicación ou replicación do ADN é semiconservativa

Tres hipóteses para a duplicación do ADN:

- **Semiconservativa.** Formulada por Watson e Crick. Cada febra serve de molde para formar unha nova mediante a complementariedade de bases, quedando dúas dobres hélices formadas cada unha por unha febra antiga (molde) e unha nova (copia).
- **Conservativa.** As dúas febras antigas quedan xuntas e as novas forman unha nova dobre hélice.
- **Dispersiva.** As febras novas están formadas por fragmentos en dobre hélice do ADN antigo e fragmentos do novo.

Experimento de Meselson e Stahl

Cultivaron *E. coli* nun medio con ^{15}N e para a replicación bacteriana pasáronas a un medio con ^{14}N . O ADN sintetizado con ^{15}N pesa máis ca o que se sintetiza en ^{14}N . Mediante centrifugación observaron que o ADN novo ocupaba unha posición intermedia entre o

ADN con ^{15}N e con ^{14}N , descartando a hipótese conservativa. Ao deixalo máis tempo en ^{14}N e con máis divisións, a proporción de ADN híbrido diminuíu, descartando tamén a hipótese dispersiva.

Cun último experimento, en que se conseguiu separar as dúas febras, comprobouse que unha era lixeira e a outra, pesada, confirmando así a hipótese semiconservativa.

3. Experimentos que demostraron como é a síntese do ADN

Síntese de ADN *in vitro*

Kornberg illou a ADN polimerase, como o encima regulador do proceso de síntese da febra complementaria de ADN. O seu papel consiste en engadir nucleótidos (desoxirribonucleótidos-5-trifosfato) ao extremo dunha cadea preexistente, o ADN cebador, e en presenza de ións Mg^{2+} . É incapaz de iniciar unha cadea *de novo*.



Ten varios lugares onde se fixan os substratos. Quedan ocupados polo ADN patrón, o ADN cebador e o nucleótido engadido.

Actúa engadindo nucleótidos ao extremo cun nucleótido no seu C3' libre, por iso a cadea de ADN soamente pode medrar en sentido $5' \rightarrow 3'$. A nova febra é antiparalela e complementaria á febra patrón.

Síntese de ADN *in vivo*

O experimento de Cairns mostra como se produce a duplicación do ADN en seres vivos: confirmou a hipótese semiconservativa e probou a existencia dun punto de inicio da replicación.

Reiji Okazaki descubriu uns fragmentos constituídos por uns cincuenta nucleótidos de ARN e uns mil ou dous mil nucleótidos de ADN, que se denominaron **fragmentos de Okazaki**.

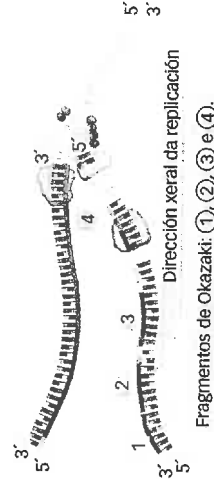
- Sintetizados pola **ARN polimerase**.
- Posteriormente, continuados pola ADN polimerase, en dirección $5' \rightarrow 3'$, sobre diferentes rexións da febra patrón.
- Despois, perden o seu ARN, que se substitúe por ADN, e permanecen unidos entre si, formando unha febra só de ADN.

4. A duplicación do ADN é similar en procariotas e eucariotas

Duplicación do ADN en procariotas

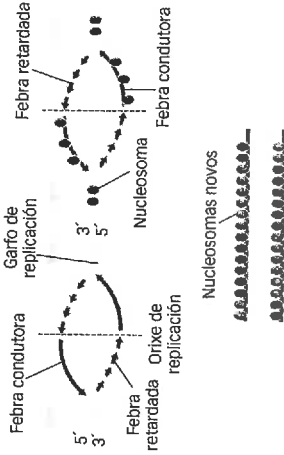
- **Fase de iniciación.** O sinal de inicio dá unha secuencia de nucleótidos (orixe de replicación). Intervenían a **helicase**, que separa as febras; as **topoisomerasas**, que eliminan tensións e superenrolamentos, por exemplo a **xirase**; as **proteínas estabilizadoras** manteñen as febras separadas e fórmase o **garfo de replicación**. É un proceso bidireccional e dous garfos enfrontados forman a **burbulla ou ollo de replicación**.

- **Fase de elongación.** Intervenían as ARN polimerases; a **primase** sintetiza un **primeiro** fragmento de ARN, que actúa como cebador. A **ADN polimerase III** sintetiza a febra condutora ou **adiantada** e forma un fragmento de Okazaki. A **ADN polimerase I** engade nucleótidos de ADN e retira os segmentos de ARN. Finalmente, a **ADN ligase** une os fragmentos de ADN sintetizados e fórmase a **febra retardada**.



Duplicación do ADN en eucariotas

- O ADN das células eucariotas está asociado a histonas, formando **nucleosomas**.



- A lonxitude do ADN dun cromosoma eucariótico é moito maior ca a do ADN bacteriano.
- No ADN dun cromosoma non hai unha soa orixe de replicación, senón aproximadamente un centenar. En xeral, fórmase unhas cen burbullas de replicación. Activadas, constitúen os denominados **replicóns**.
- Os fragmentos de Okazaki son máis pequenos en eucariotas.

5. O ADN transcríbese en ARNm para a expresión da mensaxe xenética

Para pasar dunha secuencia de nucleótidos de ADN a unha secuencia de aminoácidos dunha proteína, diferéncianse dous procesos:

- **Transcrición.** A partir da secuencia de nucleótidos dun xene (ADN), sintetízase un ARNm mediante a unión dos nucleótidos de ARN complementarios.
- En eucariotas é no núcleo, nas mitocondrias e nos cloroplastos.
- En procariotas é no citoplasma.
- **Tradución.** Síntese dunha proteína mediante a unión dos aminoácidos indicados na secuencia de ribonucleótidos do ARNm obtido na transcrición. Realízase nos ribosomas do citoplasma.

Transcrición en procariotas

Soamente existe un tipo de ARN polimerase. A transcrición desenvólvese en catro etapas:

- **Iniciación.** Antes da unidade de transcrición está o **promotor**, unha rexión de ADN que non se transcribe. Nas súas **secuencias de consenso** asóciase a ARN polimerase, que seguirá unha das dúas febras de ADN. O promotor determina cal das febras é a que se transcribe.

- **Elongación ou alongamento.** Sintetízase unha febra de ARN en dirección $5' \rightarrow 3'$.

- **Finalización.** A ARN polimerase chega a unha secuencia denominada **terminador**, formada por G e C seguidos de varios T, que orixina un bucle ao final do ARN.

- **Maduración.** Este proceso dáse ou non segundo o tipo de ARN sintetizado:

- Se é un ARNm, non hai maduración, pode ser traducido directamente.
- Se é un ARNr ou ARNt, o chamado **transcrito primario**, si que se cortará en fragmentos pequenos; algúns retráranse e o resto únense entre si.

Transcrición en eucariotas

Existen diferenzas:

- Existen tres tipos de ARN polimerases, segundo o tipo de ARN que se vai sintetizar. A que sintetiza o ARNm é a **ARN polimerase II**.

- Sempre fai falta un proceso de maduración do ARN transcrito, en que se eliminan as secuencias sen sentido ou **intróns** e se empalman as secuencias con sentido ou **exóns**.

- En xenes que se transcriben continuamente (como os do ARNr), o ADN sempre está estendido. Noutros, sempre está, aparentemente, formando nucleosomas. Noutros xenes hai transición á forma estendida tan só durante a transcrición.

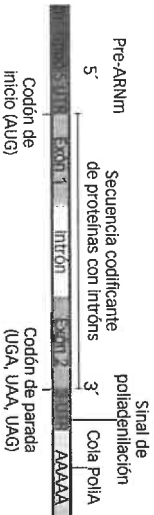
Son catro fases como en procariotas:

- **Iniciación.** No promotor fíxase a ARN polimerase II, para o que debe haber uns **factores**.

tores de transcrición xerais (proteínas). Todo o conxunto denomínase **complexo de iniciación da transcrición**. Ás veces, cómpren uns **factores de transcrición específicos**.

- **Elongación ou alongamento.** Sintetízase unha febra de ARN en dirección $5' \rightarrow 3'$. Cada 30 nucleótidos engádesse unha **caparucha** ou **casquete** (metil-guanosina-trifosfato invertida) no extremo $5'$, que evita a acción destrutiva das exonucleases.

- **Finalización.** A fin da síntese do **transcrito primario** ou **pre-ARNm**, tamén chamado **ARN heteroxéneo nuclear** (ARNhn), prodúcese cando se chega á secuencia TTAATT do ADN que orixina a secuencia AAUAAA no pre-ARNm, a **secuencia de sinalización de poliadenilación**. Despois intervéñen o encima **poliA polimerase** que engade ao extremo final $3'$ un segmento de 50 a 250 ribonucleótidos de adenina, a **cola de poliA** que retarda a acción destrutiva das exonucleases.



- **Maduración.** Prodúcese no núcleo e lévaa a cabo o encima **ribonucleoproteína pequena nuclear** (RNPpn). Varios enzimas RNPpn asóciase a proteínas e forman unha estrutura case do tamaño dun ribosoma chamada **esplíceosoma**, que separa os intróns ou secuencias de nucleótidos sen sentido. A continuación, as ARN ligases específicas empalman os exóns.

6. O código xenético é a correlación entre as secuencias de ARNm e as proteínas

A correspondencia entre os triplete de nucleótidos do ARNm e os aminoácidos que forman as proteínas recibe o nome de **código xenético**. Trátase dun código universal.

Existen en total 64 tripletes ou codóns posibles, dos cales:

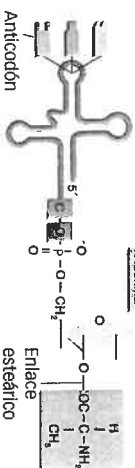
- Varios codifican para un mesmo aminoácido.
- Algúns, como UAA, UAG e UGA, marcan o final do proceso de tradución.
- O triplete AUG actúa como sinal de inicio para o comezo da tradución e, se o proceso comeza, codifica para o aminoácido metionina.

Algúns aminoácidos están codificados por varios tripletes distintos que difiren, xeralmente, nun só nucleótido. Por exemplo, UAU e UAC codifican para Tyr. Esta situación denomínase **dexeneración do código xenético**.

7. O ARNm tradúcese nunha secuencia de aminoácidos

A **tradución** é a síntese da secuencia de aminoácidos dunha proteína segundo a mensaxe contida no ARNm. Interven:

- **ARN mensaxeiro** (ARNm). Leva a información xenética, transcrita a partir do ADN, ata os ribosomas.
- **ARN ribosómico** (ARNr). Forma parte esencial do propio ribosoma.
- **ARN de transferencia** (ARNt). Transporta os aminoácidos aos ribosomas.



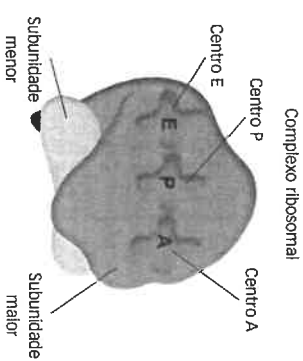
O anticodón é o triplete complementario ao codón (estrutura de tres nucleótidos) do ARNm.

As etapas do proceso de tradución son tres: activación, tradución e asociación.

- **Activación.** Os aminoácidos actívanse, en presenza da **aminoacil ARNt sintetase** e ATP, asóciase cun ARNt e dan lugar a un **aminoacil ARNt**. Libérase AMP, fósforo inorgánico e o encima queda libre.

- **Tradución.** Consta de tres fases: iniciación, elongación e terminación.

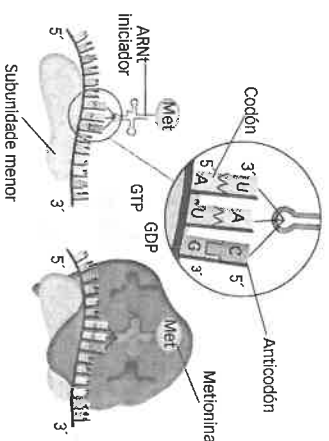
- **Iniciación.** No complexo ribosomal hai tres sitios de unión: **centro P**, sitíase o primeiro aminoacil ARNt; **centro A**, sitíase o aminoacil ARNt co seguinte aminoácido que vai engadir; **centro E**, sitíase o ARNt que vai saír do ribosoma.



O ARNm únese á subunidade menor dun ribosoma grazas á secuencia inicial **3' UTR** ou **rexión líder**.

Despois, a subunidade pequena móvese respecto ao ARNm ata que encontra o **codón de iniciación**, $5' \dots AUG \dots 3'$. A estes tres nucleótidos asóciase un aminoacil ARNt iniciador específico, que presenta o anticodón $3' \dots UAC \dots 5'$ e que transporta o aminoácido metionina nas células eucariotas e formilmetionina nas procariotas.

A este grupo de moléculas únese a subunidade ribosómica maior para formar o **complexo ribosomal** ou **complexo activo**.



– **Elongación.** Ao centro A chega o segundo aminoácil ARNt. A peptidil transferase cataliza a unión entre o primeiro e o segundo aminoácido. Así, o centro P queda ocupado por un ARNt sen aminoácido, prodúcese a translocación ribosomal e este ARNt pasa a ocupar o centro E para saír do ribosoma.

O dipeptidil ARNt pasa ao centro P e o centro aceptor A queda libre, en espera dun novo aminoácil ARNt. Este proceso precisa enerxía, que chega un GTP e unhas proteínas denominadas factores de elongación.

– **Finalización.** O final da síntese detémase a presenza dalgún triplete UAA, UAG ou UGA. Instálase sobre o centro A e provocan que a peptidil transferase faga interaccionar o grupo carboxilo-COOH do último aminoácido coa auga e se libere a cadea polipeptídica. O ARNm e as dúas subunidades ribosómicas sepáranse.

■ **Asociación.** Varias cadeas polipeptídicas asóciase para constituír as proteínas.

8. As células teñen sistemas de regulación da expresión xénica

A cantidade de proteínas sintetizadas depende da cantidade de ARNm no citoplasma.

O operón

En 1961, Jacob e Monod propuxeron un modelo, denominado **operón**, para explicar o control da biosíntese proteica. É un fragmento de ADN con dous tipos de xenes:

■ **Estruturais.** Codifican para proteínas estruturais e enzimáticas.

■ **Reguladores.** Codifican unhas proteínas denominadas **repressores**, que controlan os xenes estruturais.

Hai dúas zonas específicas diante do primeiro xene estrutural:

■ **Zona promotora**, onde se fixa a ARN polimerase.

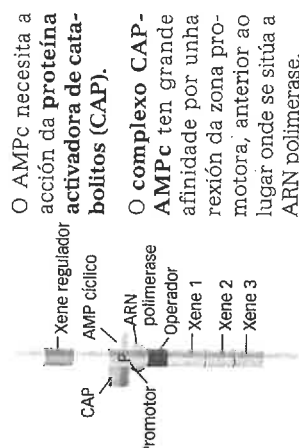
■ **Zona operadora**, onde se fixa o represor. Impide que a ARN polimerase transcriba os xenes estruturais.



Estrutura do operón lac de *Escherichia coli*.

Este operón funciona segundo un sistema de **indución enzimática**, en que unhas moléculas denominadas **indutores** (neste caso, a lactosa) se asocian aos represores e provocan alteracións na súa estrutura, polo que perden afinidade pola zona operadora.

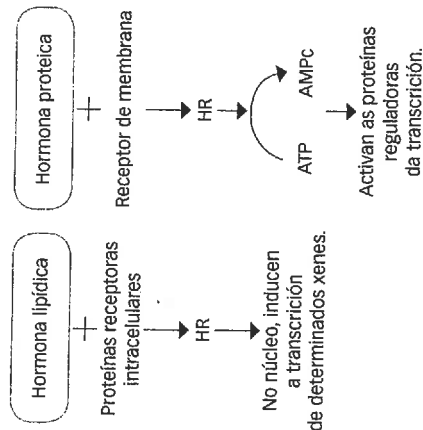
Control da biosíntese proteica por AMP cíclico



Control da expresión xénica en eucariotas

As células dos organismos eucarióticos pluricelulares con tecidos diferenciados responden ás variacións hormonais do medio interno.

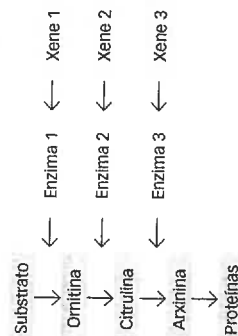
O control da expresión xénica debida a hormonas difire segundo o tipo de hormonas.



9. Os xenes controlan os enzimases que regulan a produción de substancias

George Beadle e Edward Tatum estudaron o fungo *Neurospora crassa*. Alteraron o seu ADN mediante radiación, orixinando mutantes que necesitaban arxinina no seu medio de cultivo para sobrevivir, xa que eran incapaces de sintetizala por si mesmos. Outros dos mutantes orixinados necesitaban arxinina ou citrulina; e outros precisaban de arxinina, citrulina ou ornitina.

Cada mutante tiña unha deficiencia nun xene diferente. A partir destes resultados deducíronse as rutas metabólicas da arxinina:



Os mutantes carecían de determinados enzimases, e en cada caso, aumentaba moito un dos compoñentes da vía da arxinina. Así, a falta dun enzimase bloquea o metabolismo da substancia sobre a que actúa. Ao alterar a

secuencia de nucleótidos dun xene, provocábase a deficiencia dun enzimase.

Estableceuse así unha relación entre xenes e enzimases: a teoría de «un xene-un enzimase».

En conclusión, os xenes son os responsables da produción de enzimases que controlan substancias, e mediante elas, as características dos organismos.

O QUE DEBES SABER FACER

Resolver problemas de rutas metabólicas

Os mutantes deficientes en enzimases sobreviven se se engade ao medio a substancia que non poden sintetizar, ou calquera das substancias derivadas desta. Por tanto, a partir das necesidades de cada mutante pódese deducir a ruta metabólica específica dunha substancia.

Na táboa indícanse cinco tipos de mutantes que necesitan a substancia R para sobrevivir. Algúns son capaces de producir R a partir doutras substancias A, B, C, D e E. O signo + indica que o mutante é capaz de vivir con esta substancia, e o signo -, que non.

O mutante 5 pode vivir con calquera substancia menos con E. Isto indica que carece do enzimase que transforma E na substancia seguinte. Por tanto, E é a primeira substancia da ruta.

Cantos máis mutantes medran cunha determinada substancia, máis ao final da ruta estará. Polo contrario, cantos menos mutantes sobreviven cunha substancia, máis ao principio da ruta estará.

Mutantes	Substancias				
	A	B	C	D	E
1	-	-	-	+	+
2	-	+	-	+	+
3	-	-	-	-	+
4	-	+	+	+	+
5	+	+	+	+	+

1. Mutacións naturais ou inducidas

As **mutacións** son alteracións ao azar do material xenético. Normalmente negativas: comportan deficiencias e poden ser letais. O aspecto positivo é que achegan variabilidade á poboación, o que posibilita a evolución.

Clasificación das mutacións

Segundo as células afectadas:

- **Somáticas.** Non se transmiten á descendencia. Poden xerar células cancerosas.
 - **Xerminais.** Afectan os gametos e poden transmitirse á descendencia.
- Segundo a cantidade de material xenético:
- **Xénicas.** Á secuencia de nucleótidos.
 - **Cromosómicas.** Á secuencia dos xenes dentro dos cromosomas.
 - **Xenómicas.** Ao número de cromosomas.

Orixe das mutacións

- **Naturais.** Son espontáneas. Adoita haber un xene mutado por cada dous gametos.
- **Inducidas.** Por exposición a determinados axentes mutaxénicos. Poden ser físicos, como radiacións ionizantes ou non ionizantes, ou químicos, que modifican as bases nitrogenadas, substitúen unha base por outra análoga ou intercalan moléculas.

2. As mutacións xénicas poden afectar a síntese de proteínas

Denomínanse **puntuais**.

Tipos de mutacións xénicas

- **Por substitución de bases.** Cámbiase unha base por outra. Altera un único triplete do xene, sen alterar a función proteica. É prexudicial se afecta o centro activo dun encima ou o triplete de finalización.
- **Por perda ou inserción.** Corre a orde de lectura dos tripletes e alteráanse os seguintes con consecuencias graves.

Tipos de mutacións xénicas

Por substitución de bases	Transición. Substitución dunha base purica por outra, ou dunha pirimidina por outra.
Por perda ou inserción	Transversión. Substitución dunha base purica por unha pirimidina, ou á inversa. Delección. Pérdese un nucleótido. Inserción. Engádesse un novo nucleótido.

Causas das mutacións xénicas

- **Erros de lectura.** Espontáneos por:
 - **Cambios tautoméricos.** Dan lugar a transicións.
 - **Cambios de fase.** Dan lugar a adicións e deleccións.
- **Lesións fortuitas.** Alteracións da estrutura dun nucleótido ou de varios.
 - **Despurinización.** Perda de bases puricas.
 - **Desaminización.** Perda de grupos amino nas bases nitrogenadas.
 - **Dimerización da timina.** Enlace covalente entre dúas timinas.
- **Transposicións.** Cambios de posición de segmentos de ADN chamados **elementos xenéticos transponíbles** ou **transposóns**.

Reparación das mutacións xénicas

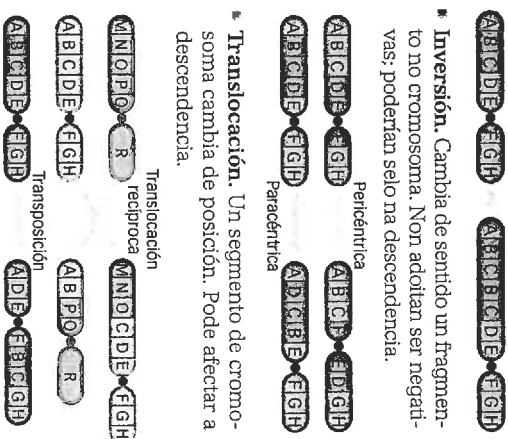
A replicación do ADN é moi precisa. A ADN polimerase realiza a **corrección de probas**. Como deixa un nucleótido erróneo cada 10⁷, hai **sistemas de reparación**.

- **Reparación con escisión.** Unha endonucleasa detecta o erro e corta a cada lado; unha exonucleasa elimínalo; a ADN polimerase sintetiza Den e unha ligase une o seu extremo.
- **Reparación sen escisión.** Existen **enzimas fotorreparativas** que rompen enlaces entre dúas pirimidinas contiguas.
- **Sistema SOS.** Os **enzimas correctores do sistema** introducen un nucleótido ao azar e a replicación continúa cun erro.

3. Mutacións cromosómicas

Tipos:

- **Delección.** Pérdese un fragmento do cromosoma. Se contén moitos xenes, a delección pode ser grave e incluso letal.
- **Duplicación.** Repítese un segmento do cromosoma. Poden aparecer novos xenes sen modificar os antigos, o que favorece a evolución.
- **Inversión.** Cambia de sentido un fragmento no cromosoma. Non adoitan ser negativas; poderían selo na descendencia.
- **Translocación.** Un segmento de cromosoma cambia de posición. Pode afectar a descendencia.



Detección das mutacións cromosómicas

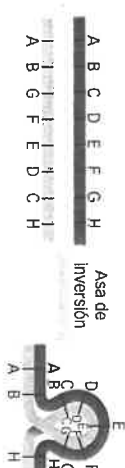
- **Por bando cromosómico.** Os cromosomas tingüense e obsérvanse ao microscopio de fluorescencia. Comparando os padróns de bandas dun cromosoma co padrón coñecido dese cromosoma.
- **Polo estudo dos emparellamentos dos cromosomas homólogos durante a meiose.** Cada mutación xera unhas estruturas características.
- As deleccións e duplicacións provocan **bucles e terminacións graduadas**.
- As inversións, **asas de inversión**.

4. As mutacións xénicas alteran o número de cromosomas das células

Aneuploidías

É a alteración no número normal de exemplares de cada tipo de cromosoma, sen que esa alteración chegue a afectar todo un xogo completo de cromosomas. Nos seres humanos, un xogo completo comprende 23 tipos de cromosomas nas mulleres e 24 nos homes. Existen varios tipos de aneuploidías:

- **Nulisomía.** Falta un par de cromosomas homólogos (2n–2 cromosomas).
 - **Monosomía.** Falta un só cromosoma (2n–1 cromosomas).
 - **Disomía.** Dáse en organismos haploides que teñen unha parella de cromosomas homólogos (n–1 cromosomas).
 - **Trisomía, tetrasomía, etc.** Existe un cromosoma de máis, ou dous, etc. (2n+1 cromosomas, 2n+2 cromosomas, etc.).
- As aneuploidías pódense producir por:
- **Fusión centrítrica.** Únense dous cromosomas non homólogos e pérdese o centromero dun cromosoma.
 - **Fisión centrítrica.** Un cromosoma divídese en dous e dá lugar a un novo centromero.
 - **Segregación errónea durante a meiose.** Repártense erroneamente os cromosomas entre as células fillos, é dicir, a unha van os dous cromosomas homólogos, e á outra, ningún.



Euploidías

Son alteracións no número de xogos completos de cromosomas dun organismo. Existen dous tipos:

- **Monoploidía** ou **haploidía**. Só está presente un xogo de cromosomas nas células. Distínguense:
 - **Monoploidía regular**. Na meiose.
 - **Monoploidía accidental**. Por mutación.
- **Poliploidía**. Hai máis xogos cromosómicos do normal nun determinado tipo de célula. É rara en animais pero frecuente nas plantas. Distínguense:
 - **Autopoliploidía**. Todos os xogos cromosómicos proceden dunha especie.
 - **Alopoliploidía**. Os xogos cromosómicos proceden de dúas especies.

5. As mutacións e o cancro

Un **tumor** é unha masa de células orixinada por procesos de proliferación celular incontrolada. Se as células tumorais son capaces de invadir outros tecidos e de emigrar, fálase de **tumor maligno** ou **cancro**.

Xenes relacionados co cancro

- **Protooncoxenes**. Se experimentan unha mutación producida por **axentes canceríxenos** (contaminantes atmosféricos ou aditivos alimentarios), converteranse en **oncoxenes**, que son os que provocan a transformación da célula normal en cancerosa.
- **Xenes supresores de tumores** ou **antioncoxenes**. Inhiben a división celular excesiva, equilibrando a acción dos oncoxenes.

6. Aplicacións da enxeñaría xenética

A **biotecnoloxía** é o conxunto de técnicas mediante as que se obtéñen produtos útiles para as persoas a partir de seres vivos ou dos seus produtos.

A **enxeñaría xenética** é unha rama da biotecnoloxía. Consiste en usar diversas técnicas para manipular o ADN dos organismos mediante a transferencia de ADN duns organismos a outros. Tamén se coñece como **técnica do ADN recombinante**. O fragmento de ADN que interesa, **pasaxeiro** ou **estrão**, insírese no ADN doutra célula que pode ser ou non doutra especie. Obtéñense así **organismos transxénicos**.

Enzimas de restrición

Son enzimas endonucleases de diversas especies de bacterias, que destrúen os ADN víricos que poidan entrar nestes organismos, para o que realizan cortes no ADN extraño. Cada un deles corta o ADN sempre nun mesmo punto da secuencia de nucleótidos, unha secuencia de 4 a 8 pares de nucleótidos denominada **síntio de restrición**.

Vectores de clonación para procariotas

Son os axentes biolóxicos empregados para introducir material xenético nunha célula.

- **Plásmidos**. Pequenos fragmentos de ADN circular bacteriano de dobre hélice coa súa propia orixe de replicación.
- **Virus bacteriófagos** ou **fagos**. Virus que infectan bacterias e se poden manipular.
- **Cósmidos**. Plásmidos sintéticos que combinan as características dos plásmidos coas dos fagos λ.

Tecnoloxía do ADN complementario

Un dos obxectivos da enxeñaría xenética é introducir nas bacterias xenes de interese para os humanos. O fin é cultivar esas bacterias e, así, conseguir que fabriquen a proteína codificada por ese xene en cantidades economicamente rendibles.

Vectores de clonación para eucariotas

Hai varias técnicas, como a microinxección, a electroporación, os plásmidos de fermentos ou os plásmidos da bacteria *Agrobacterium tumefaciens*.

Reacción en cadea da polimerase, PCR

Serve para replicar ADN *in vitro* en grandes cantidades. Emprégase cando se dispón de pouca cantidade de ADN para a obtención de copias (clonación de ADN), como alternativa moi vantaxosa á súa introdución en bacterias.

Produción de proteínas terapéuticas

A enxeñaría xenética comezouse a empregar na década de 1970 como unha ferramenta na investigación básica. Posteriormente, utilizouse na terapia xénica e na produción de proteínas con fins terapéuticos, de enzimas industriais, de vacinas, de anticorpos monoclonais, na agricultura e na ganadería.

7. Clonación e células nai

A clonación de seres vivos é a obtención de organismos xeneticamente idénticos. Pódese aplicar á enxeñaría xenética para obter a partir dun individuo transxénico moitos individuos idénticos.

Clonación de plantas

Nas plantas que se reproducen asexualmente, a clonación é un proceso natural que ocorre de forma continua na natureza.

Os agricultores realizan clonación artificial cando, por exemplo, propagan unha planta mediante esgallos, estacas, bulbos, tubérculos, etc.

Esta capacidade das plantas baséase na existencia, en diversos tecidos, de **células totipotentes**, é dicir, células coa capacidade de xerar todos os tipos celulares do adulto.

Clonación de animais

A partir de células embrionarias nas primeiras fases do desenvolvemento pódense extraer varias células dun embrión novo e facer que se desenvolvan para formar varios animais idénticos, é dicir, varios clons.

Clonación terapéutica: células nai embrionarias

Unha solución para o problema de encontrar un doador compatible sería tomar células do enfermo e clonalas no laboratorio, de modo que deran orixe aos órganos, tecidos ou células que se necesitasen. As células que se poden dividir e dar orixe a diversos tipos celulares denomínanse **células nai pluripotentes**. Un exemplo son as células nai embrionarias. O problema da compatibilidade entre doador e receptor non se soluciona. Preséntase ademais o problema ético da destrución dos embrións humanos. Outro inconveniente é que poden favorecer a aparición de tumores, pois teñen unha alta capacidade de proliferación.

Clonación terapéutica: células nai adultas

Existen células nai adultas **multipotentes** na medula ósea, é dicir, células adultas que no laboratorio podían diferenciarse en varios tipos de tecidos. Posteriormente, descubríronse noutros moitos órganos.

Son fáciles de conseguir a partir dunha simple punción, non presentan problemas de histoincompatibilidade ou de rexeitamento se se extraen do propio enfermo e non orixinan tumores, xa que se dividen menos ca as embrionarias.

En 2007 descubriuse a posibilidade de inducir o paso de células adultas a células nai mediante un retrovirus. Estas células reprogramadas chámanse **células nai pluripotentes inducidas** ou **células iPS**.

Células nai e terapia celular

Hai tres tipos de células nai:

- **Totipotentes**. Poden xerar por completo un novo individuo organizado e estruturado.
- **Pluripotentes**. Son capaces de diferenciarse en calquera tecido, pero non poden formar un individuo completo.
- **Multipotentes**. Só son capaces de xerar novas células do tecido de que proceden.

1. A evolución é a transformación dunhas especies noutras ao longo do tempo

A **evolución biolóxica** defínese como o proceso de transformación dunhas especies noutras. As ideas que dominaron ata principios do século XX foron:

Creacionismo e fixismo

Cada especie xurdiría por creación directa e mantíñase invariable ao longo do tempo. Defensores foron **Carl von Linné** e **George Cuvier**, que tamén apoiaba o catastrofismo; as especies fósiles desaparecían debido a sucesivas catástrofes naturais.

Primeiras ideas evolucionistas

- Non sempre os descendentes son iguais ca os proxenitores.
- Non todos os individuos dunha mesma especie son similares.

Non obstante, ningún dos autores como **Pierre Louis Maupertius**, **George Louis Leclerc** ou **Erasmus Darwin**, avó de Charles Darwin, propuxo un mecanismo coherente que o explicase.

O lamarkismo

Para **Jean-Baptiste de Monet**, cabaleiro de Lamarck, hai tres causas:

- **Tendencia á complexidade.** A evolución prodúcese desde as especies máis sinxelas ata as máis complexas.
- **Adaptacións ao medio debido ao uso ou desuso dos órganos.** Inflúen no seu desenvolvemento ou na súa atrofia.

- **Heranza dos caracteres adquiridos.** Os cambios que os organismos experimentan durante a súa vida transmítense aos descendentes.

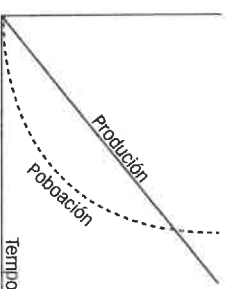
Hai alteracións na vida do individuo, relacións coas condicións ambientais, que son estables e poden pasar aos descendentes. Hoxe asúmese como **heranza epixenética**.

2. Darwin e Wallace presentaron a teoría da evolución por selección natural

Darwin e **Wallace** chegaron de forma independente ás mesmas conclusións. Darwin participou nunha expedición científica, a bordo do barco *Beagle*, que deu a volta ao mundo en cinco anos (1831-1836), e publicou en 1859 *A orixe das especies*.

Principais influencias

Tiveron en conta as ideas de **Thomas Malthus**, para quen a produción de alimentos aumenta máis amodo ca o crecemento das poboacións humanas, o que xera unha loita pola existencia:



Tamén consideraron as ideas do xeólogo **Charles Lyell**, en contra do catastrofismo.

A teoría da evolución por selección natural

- **Elevada capacidade reprodutora.** Unha poboación non medra indefinidamente; os recursos alimentarios son limitados.
- **Variabilidade da descendencia.** En organismos con reprodución sexual, con pais iguais, todos os irmáns, agás os xemelgos univitelinos, son diferentes entre si. Acumúlanse diferenzas en cada xeración, algunha pode ser relevante.
- **Selección natural.** Debido á loita pola supervivencia, especialmente en épocas de escaseza, uns morren sen deixar descendencia fértil, e outros déixana, e transmiten os seus caracteres á xeración seguinte. Así, o contexto ambiental módelo e transforma as especies.

3. Encontráronse probas da evolución en múltiples áreas da ciencia

Probas taxonómicas

Baséanse nas **semellanzas entre as especies**.



As semellanzas morfolóxicas entre o león (*Panthera leo*), o xaguar (*Panthera onca*) e o tigre (*Panthera tigris*) fan pensar nun antepasado común, pese a que vivan en tres continentes distintos. Por iso se clasifican dentro do mesmo xénero, *Panthera*.

Probas bioxeográficas

Baséanse no feito de que, **canto máis afastadas ou illadas están dúas zonas, máis diferenzas presentan a súa flora e a súa fauna**.

Probas paleontolóxicas

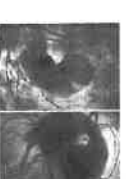
Baséanse no feito de que no rexistro fósil se observa que, desde as épocas máis antigas ata as máis modernas, **hai un aumento da complexidade estrutural dos organismos e un aumento da diversidade de especies**.



Outras probas son as especies fósiles con características anatómicas intermedias: *Archaeopteryx* presenta trazos de réptil e de paxaro.

Probas embriolóxicas

Baséase nas semellanzas entre os embrións de diferentes tipos de seres vivos, idea que foi proposta por **E. Haeckel** (1834-1919) e que se coñece como **lei bióxenética**.



Semellanzas entre os embrións humano e de galinha.

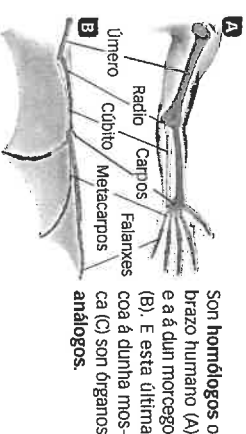
Probas anatómicas

Baséanse nos coñecementos anatómicos e fisiolóxicos.

- **Os órganos homólogos.** Mesma orixe embriolóxica e, por tanto, a mesma estrutura interna, aínda que a forma e a función poden ser diferentes.

- **Os órganos análogos.** Malia teren unha orixe embriolóxica e unha estrutura interna diferentes, exercen a mesma función e incluso teñen a mesma forma. **Evolución converxente.**

- **Os órganos vestriciais.** Órganos herdados sen unha función específica, de xeito que a súa extirpación non implica unha diminución na aptitude do individuo.



Son **homólogos** o brazo humano (A) e a aleta de morcego (B). E esta última e a aleta de peixe (C) son **análogos**.



Os pequenos ósos que as baleas (D) teñen cerca do rabo son restos dunha *Archaeopteryx* antiga péixe.

Probas baseadas en ácidos nucleicos

Baséanse na comparación das **secuencias de nucleótidos do ADN e do ARN** entre especies. Tamén é interesante o ADN do cromosoma Y.

Probas serolóxicas

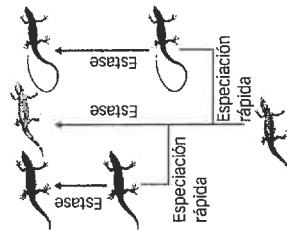
Comparaanse as **reaccións de aglutinación do sangue** nos diferentes organismos. Introdúcese sangue dunha especie nun individuo doutra especie para que faga un brinque anticorpos específicos.

4. A teoría da evolución actual sintetiza datos de varios campos de investigación

A teoría sintética ou neodarwinista sintetiza a teoría da evolución de Darwin e Wallace coa teoría cromosómica da herdanza de Morgan.

- O proceso evolutivo baséase nos principios darwinistas da **variabilidade da descendencia** e da **selección natural**.
- A variabilidade da descendencia débese á **mutación** e ao proceso de **recombinación** durante a meiose.
- **As poboacións cambian a medida que varían as súas frecuencias xénicas.**
- Os factores que fan variar as frecuencias xénicas dunha poboación son a **selección natural**, as **mutacións**, as **migracións** e a **deriva xenética**.
- Debe existir un **illamento reprodutivo** con respecto a outras poboacións.

O modelo coñécese como **gradualismo filético**: todas as formas sucesivas que darán lugar a unha nova especie forman unha soa liña evolutiva. É un proceso gradual, lento e continuo que se produce en toda a poboación.



A teoría neutralista

Nos aminoácidos dunha proteína apreciábanse diferenzas incluso entre individuos dunha mesma especie. Proposta por Kimura, a maior parte son **mutacións neutras**, e non se ven afectadas pola selección natural.

A teoría do equilibrio puntuado

Diferénciase do gradualismo filético nisto:

- As especies fórmanse seguindo dúas ou máis liñas evolutivas a partir da ancestral.

- Altréanse etapas moi lentas ou sen cambios, chamadas **estase**, con etapas de transformación moi rápida, **especiación**.
- A transformación prodúcese nunha área reducida onde quedou illada unha subpoboación pequena.

5. A xenética de poboacións explica o cambio evolutivo

Baséase nas **frecuencias xenotípicas** e **xénicas**.

As frecuencias xenotípicas

Son o tanto por un de cada xenotipo. Se para un carácter hai dous alelos (A e a), poden aparecer tres tipos de xenotipos (AA, Aa e aa). Se o número de individuos que hai de cada xenotipo é n_1 , n_2 e n_3 , o número total de individuos (N) será $N = n_1 + n_2 + n_3$.

$$f(AA) = \frac{n_1}{N} \quad f(Aa) = \frac{n_2}{N} \quad f(aa) = \frac{n_3}{N}$$

As frecuencias xénicas

Son o tanto por un de cada un dos alelos que hai para cada carácter e calcúlanse a partir das frecuencias xenotípicas.

$$f(A) = p = f(AA) + \frac{1}{2}f(Aa) \quad f(a) = q = f(aa) + \frac{1}{2}f(Aa)$$

A lei de Hardy-Weinberg

Nunha poboación en equilibrio non habería evolución porque as frecuencias xénicas e xenotípicas se manterían constantes de xeración en xeración. Nunca se dá na natureza, xa que ningunha poboación real cumpre coas condicións para o equilibrio xenético.

- Trátase dunha poboación grande de organismos con reprodución sexual.
- É unha poboación en que se dá a **panmixia**: os individuos crúzanse ao azar.
- Non hai mutacións nin migracións, nin deriva xenética nin selección natural.

6. Existen factores que favorecen a evolución

As mutacións

- **Mutacións recorrentes.** Repítense cunha frecuencia maior de 1 cada 100000 veces que se copia un xene.
- **Mutacións preadaptativas.** Crean a variabilidade con antelación.
- **Mutacións postadaptativas.** Resposta ás necesidades do medio (lamarckismo).

As migracións

Denomínase **fluxo xenético**. Depende do número de migrantes respecto do de residentes e da diferenza de frecuencias dos xenes na poboación de orixe e de destino.

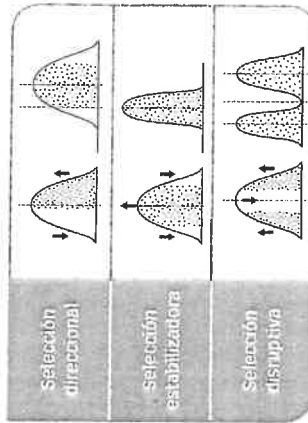
A deriva xenética

Cambio nas frecuencias xénicas cando o número de gametos é inferior ao imprescindible para que as frecuencias xénicas estean ben representadas. Casos especiais:

- **Efecto fundador.** Uns poucos individuos sepáranse da poboación inicial e eles sós dan lugar a unha nova poboación.
- **Efecto colo de botella.** Por secas, pragas ou incendios hai reducións drásticas de individuos. Gran deriva xenética.

A selección natural

Produce cambios nas frecuencias xénicas, reducindo a frecuencia do alelo responsable dun carácter prexudicial.



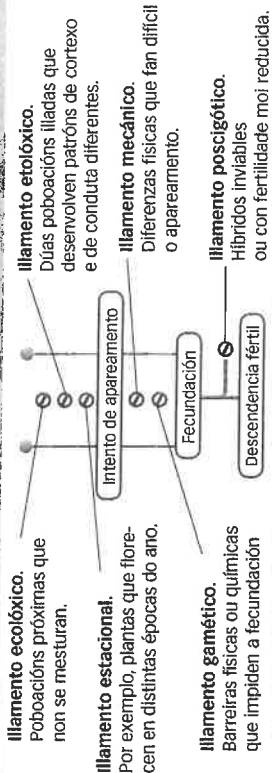
7. Para que haxa especiación, cómpre o illamento reprodutivo

Hai dous tipos de especiación, **especiación por illamento e cuántica ou rápida**.

Especiación por illamento ou gradual
Unha poboación queda reprodutivamente illada ata que chega a constituir unha especie diferente. Pode ser:

- **Especiación alopatrica.** A poboación queda dividida en dúas subpoboacións debido a unha **barreira xeográfica**, como un río, un glaciar, etc.
- **Especiación simpátrica.** As barreiras non son xeográficas, senón biolóxicas, **mecanismos de illamento reprodutivo**, que poden ser **precigóticos**, os que impiden a formación de cigotos, ou **poscigóticos**, como a súa inviabilidade ou a esterilidade dos híbridos.

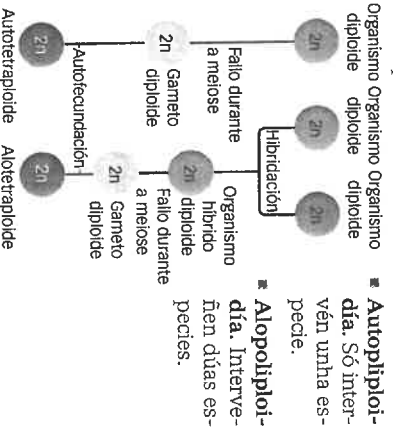
Tipos de mecanismos de illamento reprodutivo



Especiación cuántica ou rápida

Xérase unha nova especie de forma súbita, é dicir, nunha soa xeración.

O exemplo máis estudado son as mutacións xenómicas, por **poliploidía**, en que se altera o número de xogos completos de cromosomas dunha xeración á seguinte. É común nalgúnas plantas. Distínguense dous tipos:



- **Autopoliploidía.** Só intervén unha especie.
 - **Allopoliploidía.** Intervención dúas especies.
- Nun **cladograma** cada rama ou clado comprende todas as especies que comparten un mesmo antepasado e cada punto de ramificación representa a diverxencia cara a dúas especies ou grupos de especies diferentes.

8. Todas as especies actuais teñen un antecesor común

A **filoxenia** é a historia evolutiva dunha especie ou dun grupo de especies relacionadas. Distínguense dous tipos de evolución:

■ **Anaxénese ou gradualismo filético.** Actúanse cambios e fórmase unha soa liña.

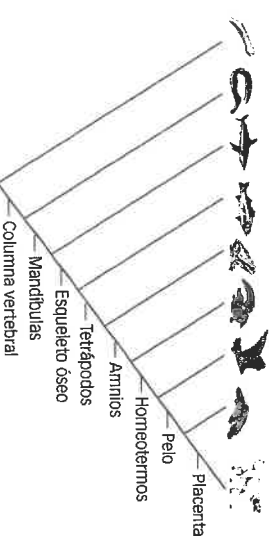
■ **Cladoxénese ou evolución ramificada.** Divídese o fondo xenético e cada liña se dá lugar a unha especie diferente.

Son necesarios dous pasos para establecer a filoxenia dunha especie:

- Detectar homoloxías e descartar anaxías.
- Detectar caracteres derivados compartidos e descartar caracteres primitivos compartidos.

Cladogramas

	Columna vertebral	Mandíbulas	Soquelao óseo	Pelo exteñíbelas	Embrion con amnios	Homotermos	Pelo Placenta
Procordados	0	0	0	0	0	0	0
Cnidarios	1	0	0	0	0	0	0
Conditarios	1	1	0	0	0	0	0
Osteos	1	1	1	0	0	0	0
Artibios	1	1	1	0	0	0	0
Reptiles	1	1	1	1	0	0	0
Aves	1	1	1	1	1	0	0
Mamíferos placentais	1	1	1	1	1	1	0
Mamíferos placentais	1	1	1	1	1	1	1



Cando hai dous ou máis cladogramas posibles, séguese o **principio da máxima parsimonia**, que é elixir sempre o modelo que implica o menor número de pasos ou cambios necesarios. Tamén se segue o **principio da máxima verosimilitude**, que é elixir o modelo máis probable, é dicir, o que implica menos situacións extraordinarias.

Árbores filoxenéticas

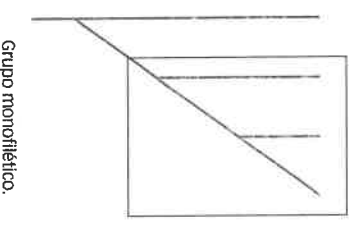
A partir dos cladogramas elabóranse as **árbores filoxenéticas**, que poden ser:

■ **Filogramas.** A lonxitude das ramas reflicte o grao de diferenza nunha determinada secuencia de ADN.

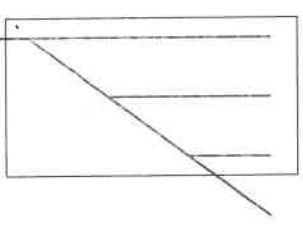
■ **Ultramétricas.** A lonxitude das ramas reflicte o tempo transcorrido desde que se separaron as liñas.

Nos estudos cladísticos só se deben considerar **clados** as agrupacións de especies que comprenden a especie ancestral e todas as súas especies descendentes, é dicir, as chamadas agrupacións **monofiléticas**.

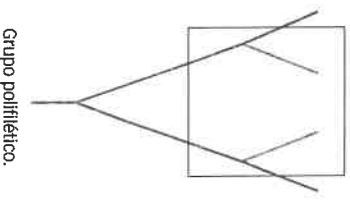
Cando no grupo faltan algunhas das especies descendentes, denomínase agrupación **paraifética**, e se se agrupan especies con diferentes antepasados, denomínase agrupación **polifilética**.



Grupo monofilético.



Grupo paraifético.



Grupo polifilético.

NOTAS

Lei de Hardy-Weinberg para un locus con dous alelos

Para demostrar a lei de Hardy-Weinberg, considérase unha poboación que cumpira as condicións ideais establecidas para o equilibrio.

Nunha poboación coma esta, a cantidade de alelos para cada variante conservarase de xeración en xeración, posto que os únicos cambios que se dan son consecuencia da recombinación entre cromosomas homólogos durante a meiose. En equilibrio Hardy-Weinberg poden variar as frecuencias xenotípicas, pero as xénicas mantéñense constantes.

A forma máis sinxela de comprobalo matematicamente é considerar un carácter regulado por un só xene localizado nun locus, con dúas variantes: o alelo A e o alelo a .

Estes alelos repartíranse entre os gametos segundo as súas frecuencias xénicas e, por tanto, as frecuencias xenotípicas da seguinte xeración serán as que se indican na táboa:

Frecuencias xenotípicas nos orgaos para $f(A) = p$ e $f(a) = q$			
	Espermatozoides portadores de A p	Espermatozoides portadores de a q	
Ovulos portadores de A p	AA p^2	Aa pq	
Ovulos portadores de a q	Aa pq	aa q^2	

A partir das frecuencias xénicas dunha xeración (p e q), podemos estimar as frecuencias xenotípicas que terá a seguinte:

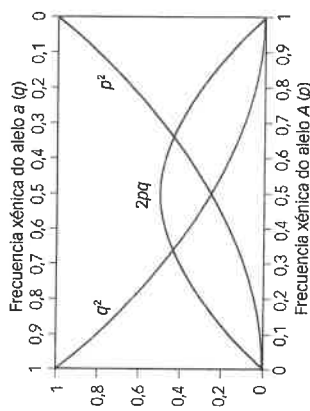
$$f(AA) = \frac{n_1}{N} \quad f(Aa) = \frac{n_2}{N} \quad f(aa) = \frac{n_3}{N}$$

Tendo presente que a suma das frecuencias debe ser igual a 1, o equilibrio Hardy-Wein-

berg pódese expresar da seguinte maneira:

$$p^2 + 2pq + q^2 = 1$$

O equilibrio Hardy-Weinberg para un locus con dous alelos pode representarse graficamente:



Problema de xenética de poboacións

Calcular as frecuencias xenotípicas e xénicas nunha poboación en que encontramos a seguinte distribución de xenotipos para un xene en concreto que ten soamente dous alelos:

- Xenotipo AA : presente en 14 individuos.
- Xenotipo Aa : presente en 12 individuos.
- Xenotipo aa : presente en 9 individuos.

Como $N = 25$, as frecuencias xenotípicas:

$$f(AA) = 4/25 = 0,16$$

$$f(Aa) = 12/25 = 0,48$$

$$f(aa) = 9/25 = 0,36$$

A suma de todas as frecuencias xenotípicas ten que ser igual a 1:

$$0,16 + 0,48 + 0,36 = 1$$

Para estimar as frecuencias xénicas:

$$f(A) = 4/25 + 1/2 \cdot 12/25 = 0,4;$$

$$f(a) = 9/25 + 1/2 \cdot 12/25 = 0,6$$

A suma das frecuencias xénicas ten que ser igual a 1 $\rightarrow 0,4 + 0,6 = 1$.

A relación entre a taxa de mutación e o coeficiente de selección exprésase mediante a seguinte fórmula:

$$f(a) \approx q \approx \sqrt{\frac{u}{s}}$$

Calcular a variación das frecuencias en diferentes casos

Calcular a variación das frecuencias por mutacións recíprocas

Un alelo A , que ten unha frecuencia p , muta ao alelo a cunha taxa de mutación u . Á súa vez, o alelo a , que ten unha frecuencia q , muta ao alelo A cunha taxa de mutación v . Entre os dous alelos establecerase un equilibrio:

$$\frac{u}{A \rightarrow a} = \frac{v}{a \rightarrow A}$$

A variación do alelo A será a mesma que se observe na variación do alelo a . Daquela:

$$up = vq \rightarrow up = v(1-p) \rightarrow up = v - vp$$

$$p = \frac{v}{u+v}$$

A conclusión é que as frecuencias xénicas dependen exclusivamente das taxas de mutación u e v .

Calcular a variación das frecuencias por fluxo xénico

As frecuencias do xene A no continente (p_c) e nunha illa (p_i) poden ser distintas.

Tendo en conta a taxa de migración (m) de individuos do continente á illa, a frecuencia do xene A na seguinte xeración insular cambiará (p_x).

Para estimar esta variación, pódese utilizar a seguinte fórmula:

$$p_x = (1 - m) p_i + m p_c$$

Calcular a variación das frecuencias influídas pola selección natural

O coeficiente de selección (s) representa a taxa de individuos con fenotipo aa que morren ou non deixan descendencia. Por tanto, é unha redución da frecuencia do alelo a na poboación.

1. Os microorganismos están presentes en todos os dominios

Ademais de ser moi pequenos, cada célula microbiana pode, por si mesma, realizar funcións vitais, como procesos metabólicos, crecer, relacionarse e reproducirse.

Hai representantes nos tres dominios da vida: Bacteria (as **eubacterias**), Archaea (as **arqueobacterias**) e Eukarya (algas **microscópicas**, fungos **microscópicos** e **protozoos**).

2. Os virus son axentes infecciosos acelulares

Os virus carecen da maioría das estruturas e funcións das células; non teñen metabolismo e só poden reproducirse dentro doutras células, polo que non se consideran organismos vivos.

■ **Fase extracelular.** Están fóra das células. Nesta fase denomínanse **virións** ou **partículas víricas**.

■ **Fase intracelular.** Adheridos á superficie de células en que introducen o seu xenoma e inician o proceso de replicación, usando a maquinaria celular.

Segundo o hospedeiro que parasiten, os virus clasifícanse en **virus bacterianos** ou **bacteriófagos**, **virus vexetais** e **virus animais**.

Orixe dos virus

■ **Teoría da regresión celular.** Células que perderon estruturas e funcións.

■ **Teoría da coevolución.** Asociación entre proteínas e ácidos nucleicos paralelamente á aparición das primeiras células.

■ **Teoría da orixe molecular-celular.** Fragmentos de material xenético escindido do xenoma celular.

Estrutura dos virus

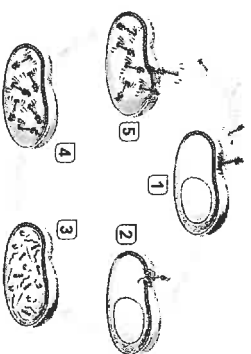
Compóñense dun **xenoma vírico** e unha **cápside**. Algúns presentan **capa membranosas**.

O xenoma vírico compónse dunha ou diversas moléculas de ADN ou ARN, nunca ambos á vez.

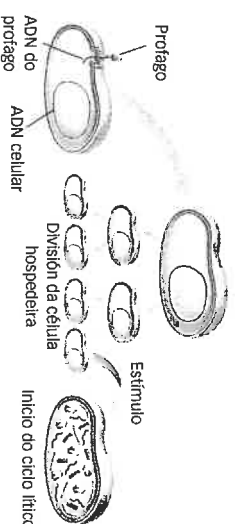
A cápside está formada por proteínas globulares, chamadas **capómeros**, e envolve o xenoma vírico. O conxunto de xenoma e cápside chámase **nucleocápside**. Está rodeada pola cuberta membranosa, unha dobre capa lipídica procedente das células parasitadas. Tamén posúe glicoproteínas incluídas que sobresaen lixeiramente e axudan a detectar a célula hospedeira e a inducir nela a penetración do virión.

Ciclo dos virus

Ciclo lítico. Provoca a lise da célula. Consta de cinco fases: **fixación** á célula, **penetración** do xenoma vírico, **eclipse** (nesta fase non se observa o virus, pero hai grande actividade enzimática), **ensamblaxe** das cápsides e **lise** da célula coa liberación dos virións.



Ciclo lisoxénico. O xenoma vírico incorpórase ao da célula hospedeira, durante varias xeracións, ata que un estímulo induce un ciclo lítico. Os virus denomínanse **profagos** ou **virus atenuados**, e a célula receptora, **célula lisoxénica**.



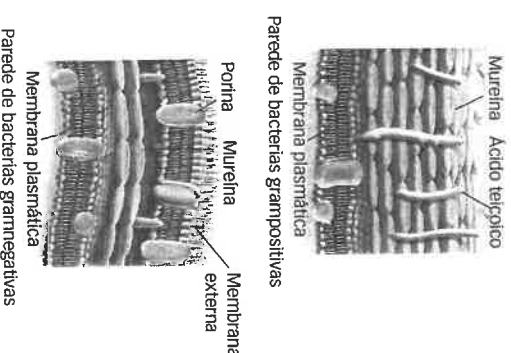
3. As bacterias asóciáanse formando agrupacións

As bacterias presentan diferentes morfoloxías, **bacilos**, **cocos**, **espirilos** e **vibrios**. Cando se agupan, os bacilos poden formar **cadeas lineais**. Os cocos poden dividirse en diferentes direccións. Poden ser **diplococos**, en parellas; **estreptococos**, en cadeas; **estafilococos**, se forman aros de individuos, e **sarcinas**, se son asociacións tridimensionais regulares.

Estrutura externa das bacterias

Cápsula bacteriana. Capa de glicoproteínas e polisacáridos que envolve a parede bacteriana. Se é muclaxinosa, chámase **capa mucosa**. A cápsula é exclusiva das poucas bacterias, como algunhas patóxenas. Dificulta o recoñecemento por parte de anticorpos e fagocitos e permite a adhesión das bacterias ás células do hospedeiro.

Paredes bacterianas. Cuberta ríxida que dá forma ás células e está constituída por unha capa de **mureína**. A tinguadura de Gram permite diferenciar dous tipos: **grampositivas** (paredes monoestratificadas) e **gramnegativas** (paredes biestratificadas).



Membrana plasmática. Envoltura que rodea o citoplasma e o separa do exterior. Regula o paso de substancias e contén moitos sistemas enzimáticos que dirixen a replicación do ADN bacteriano, a respiración, a fotosíntese...

Estruturas citoplasmáticas das bacterias

Cromosoma bacteriano. Dobre cadea circular de ADN situada no **nucleoide**. Algunhas posúen **plásmidos**, moléculas de ADN circular bicatenario autorreplicable.

Ademais: **ribosomas** ou **polirribosomas**, **inclusiones**, **clorosomas**, **vacuólos de gas**, **carboxisomas**, **magnetosomas**, **citomembranas**, **tilacoides**, **mesosomas**...

Flaxelos e pelos

Os **flaxelos** permiten a translación. Posúen unha **zona basal** e un **filamento**. A primeira dirixe o movemento do filamento, formado por flaxelina.

Os **pelos** serven para adherirse á superficie. Pertencen ás gramnegativas. Hai dous tipos: **de conxugación** ou **pelos sexuais** e **de adhesión** ou **fimbrias**.

4. As bacterias presentan diversos tipos de nutrición e mecanismos de relación

Posúen diversas formas de nutrición:

■ **Fotoautótrofas.** Bacterias verdes, purpuras sulfúreas e cianobacterias.

■ **Fotoheterótrofas.** Bacterias verdes e purpuras non sulfúreas.

■ **Quimioautótrofas.** Bacterias nitrificantes.

■ **Quimioheterótrofas.** Aliméntanse de materia orgánica morta. Son a maioría.

As bacterias desprázanse por **reptación**, mediante contracción e dilatación, ou por **flaxelos**. Tamén responden a estímulos lumínicos, **fototactismo**, ou químicos, **quimiotactismo**. Forman **esporas** fronte ás adversidades.

5. A reprodução incluí mecanismos parasexuais

A reprodução é de tipo asexual e realízase por **bipartição** ou **fição binaria**.

Conjugação

É a doazón de material xenético dunhas bacterias (F^+ ou Hfr) a outras (F^-) por medio dun pelo sexual.

- **Bacterias F^+** . Teñen plásmidos F con xenes para producir pelos sexuais.
- **Bacterias Hfr** . O plásmido está incluído no xenoma bacteriano.

Conjugación F^+ e F^- . Só se transmite unha das dúas cadeas do plásmido á outra bacteria, que se transforma en F^+ .

Conjugación Hfr e F^- . Só pasa unha parte do plásmido. A bacteria F^- segue como F^- .

Transdución

O axente transmisor é un virus que posúe segmentos de ADN da bacteria de que procede. Pode ser:

- **Xeneralizada**. O virus segue un **ciclo lítico** en que, durante a ensamblaxe, se introduce xenoma bacteriano nos futuros virións, as **partículas transdutoras**, que inxectarán estes fragmentos na seguinte bacteria que infecten.
- **Especializada**. O virus segue un **ciclo lisoxénico**. Ao iniciar o lítico, algúns xenes bacterianos vanse co xenoma vírico e incorpóranse á seguinte bacteria.

Transformación

Unha bacteria introduce no seu interior fragmentos de ADN que aparecen libres no medio por lise doutras bacterias.

6. As bacterias clasifícanse segundo diversos criterios

Bacterias púrpuras e verdes

Son fotosintéticas, con **bacterioclorofila**. As púrpuras deben a súa cor á combinación desta (verde) con carotenóides avermellados.

Denomínanse **sulfurosas** se utilizan o H_2S como fonte de hidróxeno, e **non sulfurosas** se usan moléculas orgánicas.

Cianobacterias

Son fotosintéticas, aerobias e posúen un pigmento azul, a **ficocianina**, ademais de clorofila *a*.

Bacterias nitrificantes

Son quimioautótrofas e forman compostos orgánicos grazas á enerxía obtida por oxidación de compostos nitróxenos inorgánicos.

Bacterias fixadoras de nitróxeno

Son bacterias aerobias gramnegativas capaces de fixar nitróxeno atmosférico.

Bacterias entéricas

Heterótrofas do intestino humano e animal.

Espiroquetas

Teñen fibrillas internas no seu citoplasma que proporcionan movemento á bacteria.

Bacterias do ácido láctico

Son anaerobias, tolerantes ao osíxeno e grampositivas. Oxidan glicóxeno e xeran ácido láctico como produto final.

Micoplasmas

Son moi pequenas, sen parede bacteriana e cunha membrana plasmática que contén esteroides.

7. As arqueobacterias colonizan ambientes de condicións extremas

As arqueobacterias forman o dominio Archaea. Xeralmente, son anaerobias. Posúen unha **membrana plasmática** con hidrocarburos isoprenóides en vez de ácidos grasos e unha **parede bacteriana** que carece de peptidoglicano.

O **xenoma** tamén é diferente, máis pequeno ca o de eubacterias e asociado a histonas.

Segundo o hábitat, distínguense:

- **Halófilas**. Viven en augas hipersalinas.
- **Termófilas**. Viven en augas termais ou en hábitats volcánicos ricos en xofre.
- **Metanóxenas**. Viven en anaerobiose e son capaces de producir metano a partir de diferentes substratos, como o CO_2 . Responsables do **gas dos pantanos**.



8. Os microbios eucariotas pertencen ao reino Protistas e ao reino Fungos

Todos os microorganismos eucariotas teñen núcleo, posúen diferentes orgánulos no seu citoplasma e inclúense dentro do dominio Eukarya. Trátase dos grupos de **algas microscópicas** e **protozoos**, do reino Protista, e o grupo dos **fungos microscópicos**, do reino dos Fungos.

Algas microscópicas

Teñen cloroplastos. Son unicelulares ou pluricelulares. Forman o **fitoplâncton** do mar.

Os principais grupos son: **algas euglenoides**, **diatomeas** e **dinoflaxeladas**.

Protozoos

Son unicelulares, eucariotas, heterótrofos e carecen de parede. Desprázanse e son sensíbeis a certos estímulos. Reprodúcense por **división binaria** ou por **división múltiple** ou **esporulación**.

Principais grupos de protozoos			
Grupo	Locomoción	Reprodución	
Wastogónidos ou flagelados	Flaxelos	Fisión lonxitudinal por gametos	
Rizopodos ou amebas	Pseudópodos	Fisión simple ou múltiple por gametos	
Alveolomplexos ou esporozoos	Contracción do corpo	Alternancia sexual e asexual. Esporulación	
Ciliários ou ciliados	Cilios	Conxugación	

Fungos microscópicos

O seu hábitat é a materia orgánica en descomposición. Posúen hifas e esporas. Hai cinco grupos: zigomicetos, ascomicetos, basidiomicetos, oomicetos e deuteromicetos.

9. Os microorganismos interveñen nos ciclos da materia

Realizan as funcións de **descomposición** e a **mineralización**.

Ciclo do carbono

Interveñen bacterias fotosintéticas e **algas microscópicas** que utilizan CO_2 atmosférico. As **arqueas metanóxenas** producen metano e as **bacterias oxidantes do metano**, no seu proceso de oxidación, liberan CO_2 á atmosfera.

Ciclo do nitróxeno

As **bacterias fixadoras de nitróxeno** utilizan o **nitróxeno atmosférico**.

As **bacterias descompoñedoras** contribúen a enriquecer de amoníaco (NH_3) o substrato en que viven.

As **bacterias nitrificantes** oxidan aerobicamente o amoníaco.

As **bacterias desnitrificantes** degradan os nitratos e producen N_2 en forma gasosa, que se incorpora novamente á atmosfera.

Ciclo do ferro

Interveñen bacterias que oxidan o ferro.

Ciclo do xofre

Interveñen descompoñedores, como as **bacterias reductoras de sulfato** ou as **sulfobacterias**, que transforman o xofre molecular en sulfatos.

Ciclo do fósforo

Interveñen **bacterias descompoñedoras fosfatizantes** e fungos que transforman moléculas orgánicas con fósforo en fosfatos inorgánicos.

1. Algúns microorganismos producen enfermidades

Os **microorganismos** que son inocuos e viven noutros seres vivos son a **flora bacteriana** ou **microbiota normal**.

Outros son **patóxenos** e poden producir enfermidades no interior de plantas e de animais.

Enfermidades infecciosas

Niveis de afectación segundo a distribución e a incidencia das enfermidades infecciosas	
Epidemia	Se se producen, á vez, moitos casos de individuos afectados da mesma enfermidade nunha determinada comunidade ou área xeográfica pequena.
Pandemia	É unha enfermidade infecciosa distribuída por unha zona moi ampla da terra.
Enfermidade endémica	A enfermidade infecciosa que afecta de maneira constante unha determinada comunidade, pero cunha incidencia non moi alta.

Os **hospedeiros definitivos** son os seres vivos aos que os microorganismos provocan a enfermidade, mentres que os **hospedeiros intermedios** actúan como transmisores e non teñen por que padecer a enfermidade.

Zoonose. Enfermidade infecciosa que aparece o gando, os cans, os morcegos e os coellos, que pode transmitirse aos humanos. Nela interveñen:

Reservorios	Vectores	Portadores
Lugares onde sobreviven e inician a infección	Seres vivos que permiten a transmisión ata o hospedeiro definitivo.	Persoas que poden transmitir o microorganismo.

Infección microbiana

Ocorre cando os microorganismos patóxenos invaden un ser vivo ou hospedeiro ao que poden, ou non, causar unha enfermidade. Prodúcese un **foco de infección** situado moi preto do lugar de entrada. Pode chegar a producirse unha **infección xeneralizada** ou **sistémica**.

Factores de virulencia

Un microorganismo é patóxeno polas **toxinas** e os **enzimas extracelulares** que producen os microorganismos.

2. Os viroides e príons son os axentes infecciosos máis simples

Viroides

Son moléculas de ARN circular, monocatenario, duns poucos centos de nucleótidos, sen cuberta e que infectan células vexetais. Fóra delas, son inertes. Non codifican proteínas como os virus.

Príons

Son **proteínas** coa mesma, ou case a mesma, secuencia de aminoácidos ca unha proteína normal, pero cun pregamento anormal. Xeralmente, son proteínas de membrana das neuronas, polo que adoitan causar enfermidades neurodegenerativas transmisibles e de evolución lenta. Exemplos de enfermidades producidas por príons son a síndrome de Creutzfeldt-Jakob, a encefalopatía espongiforme bovina ou «mal das vacas tolas» e o «mal das ovelas tolas» ou scrapie das ovelas.

3. As enfermidades infecciosas transmítense por diferentes vías

As enfermidades microbianas clasifícanse segundo o microorganismo que as produce ou o medio polo que se transmiten.

Exemplos de enfermidades infecciosas	
Virus	Febre amarela, gripe, herpes xenital, orellón, poliomielite, rabia, xarampón, sida, varicela.
Bacteriana	Botulismo, cólera, difteria, ínfrixite, gangrena gaseosa, gastroenterite, lepra, meningite, peste, pneumonía, sífilis, tétano, tifo, tuse ferina, tuberculose.
Protozoos	Difteria amebiana, enfermidade de Chagas, enfermidade do sono, kala-azar, malaría.
Fungos	Pé de atleta, candidase, tifo, blastomicose.

Enfermidades transmitidas por contacto directo

Os microorganismos aproveitan feridas ou incisións cirúrxicas. Algunhas enfermidades son:

- **Rabia.** Causada por un *Rhabdovirus*. Ataca o sistema nervioso e transmítese pola mordedura de cans, de gatos ou de morcegos.
- **Tétano.** Causada pola exotoxina que xera a bacteria *Clostridium tetani*. Afecta o sistema nervioso.
- **Dermatomíose.** Producidas por fungos que causan lesións na pel, por exemplo, a **tña do pelo** ou o **pé de atleta**.

Enfermidades transmitidas polo aire

As microgotas ou partículas en que van os microorganismos poden proceder da tose, do esbirro ou da expulsión a través da fala de persoas enfermas.

Destacan enfermidades producidas por virus, como o **arrefriado común**, a **gripe**, o **xarampón**, os **orellóns** e a **varicela**, e tamén as producidas por bacterias, como a **tuberculose**.

Enfermidades transmitidas pola auga e polos alimentos

Poden producirse pola ingestión do patóxeno e posterior proliferación no hospedeiro, ou pola aparición de toxinas nos alimentos.

A maioría de enfermidades así transmitidas afectan o aparello dixestivo, aínda que poden afectar outras partes.

Enfermidades transmitidas por vía sexual

A maioría das **ETS** curan con antibióticos e quimioterapia, pero outras, como a sida, orixinadas por virus, son máis difíciles de curar.

O mellor é usar métodos preventivos nas relacións sexuais.

Tipo de axente patóxeno	Enfermidade
Virus	Sida, herpes xenital, hepatitis B ou papiloma humano
Bacterias	Gonorrea e sífilis
Fungo	Candidíase vaginal
Protozoos	Tricomoníase

Tipo de axente patóxeno	Enfermidade	Características
Virus	Poliomielite. Afecta as neuronas motoras. Prevenise cunha vacina. Hepatitis A. Contáese por alimentos ou auga contaminada con feces. Afecta o fígado.	 Virus da hepatitis A
Bacterias	Botulismo. Afecta o sistema nervioso. Trátase cunha antitoxina. Salmonelose. Transmítese a través de ovos, de leite e dos seus derivados. Produce unha gastroenterite.	 Bacteria Salmonella
Protozoos	Difteria amebiana. Contáese por alimentos ou auga contaminada con feces. Trátase con antibiótico.	 Protozoos Entamoeba histolytica

Enfermedades transmitidas por animais

Existen animais que actúan como vectores de microorganismos patóxenos. Hai dous tipos:

- **Vectores mecánicos.** Transpórtanlos en patas ou apéndice bucais.
 - **Vectores biolóxicos.** Ademais de transportar microorganismos, estes desenvolven parte do seu ciclo vital neles.
- As principais enfermidades son:
- Virus. Febre amarela e dengue.
 - Bacterias. Peste e febre das Montañas Rochosas.
 - Protozoos. Enfermidade do sono e a malaria ou paludismo.

4. Illar e cultivar microorganismos

Para poder identificar os microorganismos, cómpre utilizar técnicas que permitan o seu **cultivo, illamento e estudo** baixo condicións controladas de laboratorio.

Cultivo de microorganismos

Un cultivo é un conxunto de células microbianas que medran nun medio con nutrientes. Os medios de cultivo, segundo o seu estado, poden ser **líquidos** ou **sólidos**. Segundo a finalidade, poden conter distintas substancias:

Medios de enriquecemento	O medio ágar-ágar permite o crecemento de bacterias grampositivas.
Medios selectivos	O medio ágar-ágar SS só permite o crecemento de bacilos entericos.
Medios indicadores	O medio ágar-ágar EAM permite diferenciar claramente as colonias dun organismo.

Illamento de microorganismos

As dúas técnicas máis usadas para illar microorganismos nun cultivo de laboratorio son o **illamento mediante estritas** e o **illamento mediante dilución**.

Creecemento de microorganismos

A **velocidade de crecemento** dun microorganismo é o aumento do número de células por unidade de tempo; o **tempo de xeración** é o tempo que unha poboación tarda en duplicarse e a **taxa de crecemento** é o número de xeracións por hora.

Control microbiano

Existen axentes antimicrobianos que inhiben o crecemento, son os **microbiostáticos**, e os que provocan a súa morte son os **microbicidas**. Poden ser físicos ou químicos.

Axentes microbianos físicos	Axentes microbianos químicos
Radiacións electromagnéticas: ionizantes e non ionizantes.	Esterilizantes.
Filtración de fluído ou gas.	Desinfectantes.
Esterilización ou exposición a altas temperaturas (calor seco e calor húmida).	Antisépticos.
Pasteurización.	Antibióticos.
Tratamento con temperaturas por debaixo do punto de conxelación.	Axentes quimioterapéuticos sintéticos.

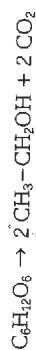
5. Os microorganismos empréganse para obter alimentos

A **biotecnoloxía microbiana** emprega técnicas industriais que usan microorganismos como base para a obtención de vacinas, antibióticos ou alimentos.

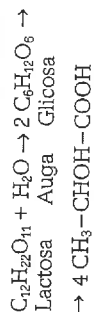
Na **industria alimentaria** emprégase a capacidade fermentativa de moitos microorganismos para conseguir alimentos.

As fermentacións a escala industrial lévanse a cabo nos **fermentadores**:

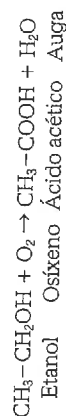
Os principais produtos das fermentacións son: etanol, ácido láctico e ácido acético ou vinagre, por medio de tres fermentacións:



Glicosa Etanol Dióxido de carbono
Fermentación alcohólica.



Lactosa Auga Glicosa
 $\rightarrow 4 CH_3-CHOH-COOH$
Ácido láctico
Fermentación láctica.



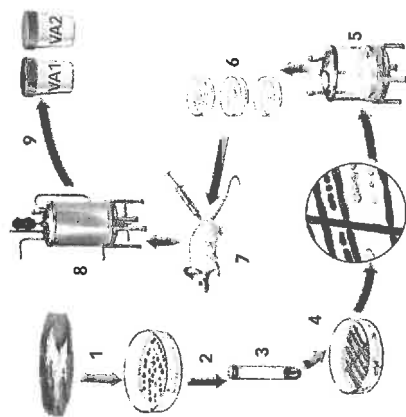
Etol Etanol Osxeno Ácido acético Auga
Fermentación acética.

Da fermentación alcohólica obtéñense o viño, a cervexa e o pan; da fermentación láctica, o queixo, e da acética, o vinagre.

6. A biotecnoloxía microbiana achega múltiples beneficios

Ten aplicacións na industria alimentaria, na farmacéutica e na mellora do medio ambiente.

- Son importantes para a produción a gran escala de **vitaminas, aminoácidos e enzimas extracelulares**.
- Na **industria alimentaria** controláanse os microorganismos. A súa proliferación evítase mediante manipulación aseptica, o tratamento con calor ou con baixas temperaturas, a deshidratación, a incorporación de aditivos químicos ou o tratamento con raios ultravioleta ou radiación ionizante.
- Concéñese preto de 800 **antibióticos** producidos por fungos *Penicillium* e bacterias dos xéneros *Bacillus* e *Streptomyces*.



As mostras bacterianas (1) seméntanse e selecciónanse as colonias (2) para proceder ao cultivo puro dunha colonia (3) e ao estudo posterior dunha bacteria sobre outras (4). A especie produtora do antibiótico cultívase nun tanque (5) e máis tarde determínase a concentración do antibiótico (6) e sométese a unha proba de toxicidade (7). Por último, prodúcese industrialmente (8) e obtéñense as diferentes solucións de antibiótico (9).

■ A **enxeñaría xenética microbiana** introduce o xene encargado de controlar a produción da molécula que se quere conseguir no material xenético dunha bacteria receptora. Obtéñense **plásmidos recombinantes** que se incorporan a bacterias.

■ Os microorganismos úsanse como **bioinsecticidas** para o control de pragas, para **eliminar substancias orgánicas indesexables da auga residual** e para **degradar hidrocarburos** ao usalos como fonte de materia orgánica no seu metabolismo.

NOTAS

1. A inmunidade innata baséase en mecanismos de defensa inespecíficos

A **inmunidade** é a capacidade de facer fronte a unha determinada enfermidade infecciosa. A que se obtén desde o momento do nacemento coñécese como **innata**, e a que se adquire tras un primeiro contacto co microorganismo, **adquirida**.

A inmunidade innata constitúena **mecanismos de defensa inespecíficos**, os que actúan sobre calquera tipo de microorganismo. Existen dous tipos de barreiras defensivas inespecíficas fronte aos microorganismos.

Barreiras primarias

Intentan evitar a entrada no organismo.

■ **A pel.** É unha barreira física case infranqueable, excepto se hai feridas, grazas ao seu **grosor**; os **procesos de queratinización e descamación** de capas celulares; as **secrecións** de glándulas sebáceas e suor, que producen un pH ácido; a **microbiota normal** da pel e a presenza de **escamas, plumas e pelos** que dificultan a invasión dos microorganismos.

■ **As secrecións.** Hai tres tipos: as **mucosas** das aberturas naturais; as que **contéñen enzimas**, como a lisozima, que está en saliva, lágrimas e nariz, e as **ácidas** do epitelio vaginal e os condutos dixestivos.

■ **A microbiota normal intestinal.** Evita a proliferación por antagonismo.

Barreiras secundarias

■ **Proteínas antimicrobianas.** Inespecíficas.

■ **Células asasinas ou natural killer (NK).** Detectan e provocan a lise de membrana de células cancerosas e infectadas.

■ **Células fagocíticas.** Son monocitos ou neutrófilos. Desencadean a resposta inflamatoria, que se activa cando un axente estrño entra no organismo. Prodúcese dilatación dos vasos sanguíneos locais e aumento da permeabilidade vascular.

2. A inmunidade adquirida xera unha resposta específica

Caracterízase por:

■ **Especificidade.** Os **linfocitos** recoñecen moléculas estrñas, os **antíxenos**, e fabrican **anticorpos**, proteínas específicas capaces de unirse aos antíxenos, bloqueándoos ou destruíndoos.

■ **Memoria.** O sistema inmunitario «membra» a resposta fronte a un determinado patóxeno, polo que, ante unha segunda infección do mesmo organismo, o sistema é capaz de responder rapidamente.

A inmunidade adquirida pode ser **natural** ou **artificial**, se se obtén mediante técnicas alleas ao organismo. Estas son a **vacinación** e a **soroterapia**.

3. O sistema inmunitario desencadea dous tipos de resposta: humoral e celular

A resposta celular está propiciada por células e a humoral, por anticorpos. Os linfocitos interveñen en ambas.

Órganos linfoides

Os **órganos linfoides** son aqueles onde se forman, se transforman ou se acumulan os linfocitos. Segundo a súa función, distínguense **órganos linfoides primarios**, en que se produce a maduración definitiva dos linfocitos, e **órganos linfoides secundarios**, onde desenvolven a súa actividade.



Linfocitos

Encóntranse no sangue e na linfa, teñen un núcleo grande e redondeado. Proceden das células nai hematopoiéticas.

■ **Linfocitos B.** Responsables da **inmunidade humoral**.



Presentan dous lugares de unión co antígeno e os seus receptores recoñecen antíxenos intactos.

■ **Linfocitos T.** Interven en **inmunidade celular**.

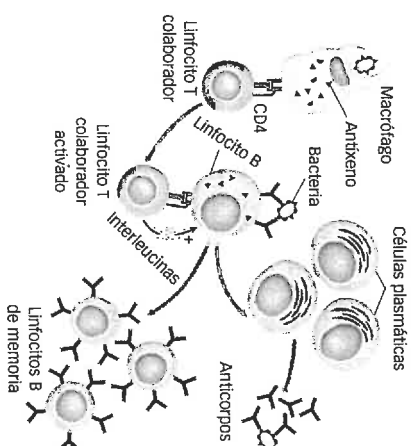


Presentan un só lugar de unión co antígeno. Hai nos de tipo citotóxico ou colaboradores.

Células presentadoras de antíxenos

Son células capaces de activar os linfocitos T ao «presentarles» moléculas de antíxenos unidas a macromoléculas da súa membrana. Tráíase dos macrófagos, das células dendríticas e das células de Langerhans.

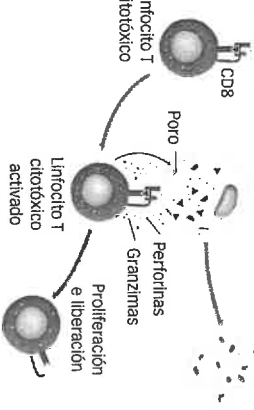
Inmunidade humoral e celular



Humoral. Resposta fronte a patóxenos extracelulares ou toxinas. Está mediada por anticorpos, segregados polos linfocitos B.

Célula diana

Antígeno e os microorganismos



Celular. Resposta fronte a patóxenos intracelulares. Está mediada por linfocitos T citotóxicos que atacan a células cancerosas ou infectadas.

4. Os antíxenos poden presentar zonas de unión para diferentes anticorpos

Un **antígeno** é toda substancia capaz de desencadear unha resposta inmunitaria.

■ **Heteroantíxenos.** Macromoléculas alleas ao organismo que produce a resposta.

■ **Isoantíxenos.** Moléculas doutro individuo da mesma especie.

■ **Autoantíxenos.** Moléculas do propio individuo. Xeran **autoinmunidade**.

Estrutura dos antíxenos

Teñen un **determinante antixénico** ou **epítipo**, a zona onde se unen os receptores de membrana de linfocitos e anticorpos. Segundo o número, é **univalente** ou **pivalente**.

Haptenos

Por si sós non favorecen resposta inmune. Poden adquirir propiedades antixénicas cando se unen a **moléculas transportadoras**.

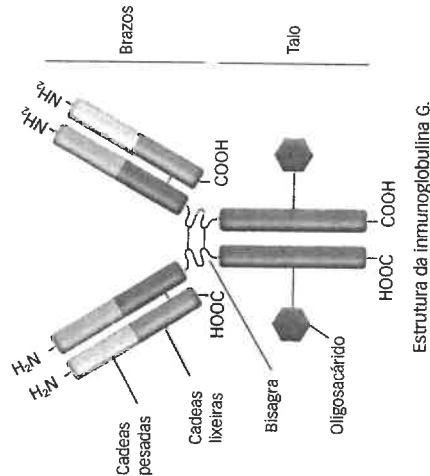
5. Os anticorpos

ou imunoglobulinas são específicos para cada antígeno

Os anticorpos unem-se especificamente a antígenos.

Podem ser anticorpos de membrana ou anticorpos livres.

Estrutura das imunoglobulinas



Tipos de imunoglobulinas

■ **IgG** ou **gammaglobulinas**. Estão compostas de duas cadeas L e duas cadeas H tipo **gamma**. Activam tanto o sistema do complemento como os fagócitos sanguíneos.

■ **IgM**. As cadeas H são de **tipo mu**. São os primeiros anticorpos que se produzem. Estão compostas por cinco monómeros de anticorpos.

■ **IgA**. Duas cadeas L e duas cadeas H de **tipo alfa** que podem unirse originando dímeros ou trímeros.

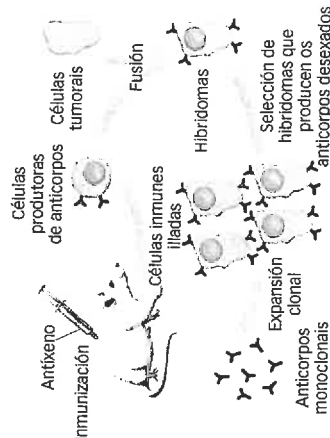
■ **IgE**. Compõem-se de duas cadeas L e duas cadeas H de **tipo epsilon**. São as principais causantes das alerxias.

■ **IgD**. Compõem-se de duas cadeas L e duas cadeas H de **tipo delta**. São anticorpos da superfície de linfócitos B.

Anticorpos monoclonais

São anticorpos obtidos mediante uma técnica consistente em fundir ou hibridar um clone de linfócitos B, descendentes dunha única célula nai da medula ósea vermella, com células tumorais que se reproduzem indefinidamente num cultivo celular.

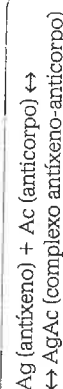
Grazas a esta técnica, consegue-se obter grandes cantidades de anticorpos idênticos (monoclonais) que reaccionan co antígeno que produce unha determinada enfermidade.



É unha técnica moi utilizada en medicina terapéutica para tratamentos contra cancro de colon, leucemia mieloide, asma, tratamento de rexeitamento de órganos transplantados, e en investigación biomédica.

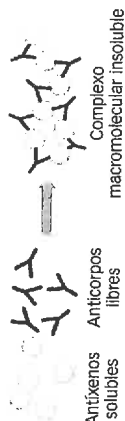
6. Existem diferentes tipos de reaccions antígeno-anticorpo

A unión entre estas moléculas lévase a cabo entre as porcións variábeis das cadeas H e L do anticorpo e os determinantes antixénicos.



A reacción desprázase cara a un ou outro lado segundo as concentracións de antíxenos e anticorpos e da intensidade da súa unión. A **afinidade** dun antígeno por un anticorpo está determinada pola intensidade de interaccións establecidas.

Reacción de precipitación



Reacción de aglutinación

A **aglutinação** prodúcese ao reaccionar os anticorpos con moléculas de antíxenos situados na superficie de bacterias ou outras células. Así, as células forman agregados que sedimentan con facilidade.

Os antíxenos denomináanse **aglutinógenos**, e os seus anticorpos, **aglutininas**. Pode ocorrer a **aglutinação pasiva** cando antíxenos solúbeis se adhíren á membrana de certas células. Os antíxenos únense aos anticorpos e, ao reaccionar con eles, prodúcese a aglutinação das células ligadas.



Reacción de neutralización

Ocorre principalmente cos virus. Consiste na diminución da capacidade infectante do virus ao unirse os anticorpos cos determinantes antixénicos da cápsula vírica. É unha reacción reversible; os virus poden activarse de novo.

Reacción de opsonización

A unión de anticorpos á superficie do microorganismo patógeno favorece a **fagocitose** deste. Chámáanse anticorpos **opsonizados**.

7. O sistema inmunitario lembra as respostas fronte aos patóxenos

■ **Resposta inmune primaria**. Prodúcese ante o primeiro contacto cun determinado

antígeno. Os anticorpos formados son do tipo **IgM** e **IgG**.

■ **Resposta inmune secundaria**. Se se resolve detectar o mesmo antígeno, hai menos atraso entre entrada e resposta, que é do tipo **IgG**, e a súa produción é moito máis rápida. Indica que hai **memoria inmunolóxica**.

Teoría da selección clonal

A formación de linfócitos B específicos débese a que os receptores xa están preformados no sistema inmunitario.

Ante a entrada de antíxenos, as células con receptores específicos son seleccionadas entre un inmenso repertorio de células con diferentes receptores, o que estimula a súa proliferación.

8. Outros mecanismos axudan o sistema inmunitario na defensa do organismo

Sistema do complemento

Estimula e axuda os mecanismos da resposta inmunitaria. Está formado por unha trintena de proteínas plasmáticas do tipo das globulinas, que reaccionan fronte á gran variedade de complexos antígeno-anticorpo. Fórmase un **enzima activo** e provocan a lise dos microorganismos destes complexos adheridos. Actúa tamén na liberación de **histamina**.

Interferón

O interferón é un conxunto de pequenas proteínas plasmáticas que interfiren na replicación dos virus no interior das células.

Os interferóns α e β prodúcense e libéranse se os leucócitos e fibroblastos son infectados por un virus.

O interferón γ é producido por linfócitos T e por células NK sas cando son sensibilizadas por antíxenos estraños de virus, bacterias ou células tumorais.

1. A autoinmunidade responde fronte a moléculas do propio organismo

Ás veces, o sistema inmunitario fabrica anticorpos contra elementos do propio organismo. Trátase do proceso de **autoinmunidade**. É un fallo do sistema inmunitario, a incapacidade de recoñecer certas moléculas como propias.

Resposta autoinmunitaria

As moléculas do organismo que desencadean unha resposta autoinmune denomínanse **autoantíxenos**, e adoitan estar en órganos concretos afectados dos órganos linfoides. Se se liberan á circulación sanguínea, son recoñecidas por linfocitos autorreactivos e desencadean unha resposta autoinmunitaria.

Mimetismo molecular

Moitos microorganismos forman complexos moleculares similares aos que existen no corpo do animal que van infectar.

2. As enfermidades de autoinmunidade débense a fallos no sistema inmunitario

Poden ocorrer por **hipersensibilidade** do sistema inmunitario ante certas moléculas.

As proteínas do **complexo maior de histocompatibilidade, MHC (HLA en humanos)** determinan as porcións das moléculas dos microorganismos que son «presentadas» aos linfocitos T para iniciar a resposta inmune. As enfermidades de autoinmunidade sófrenas persoas con proteínas **HLA anómalas** asociadas á membrana das súas células.

Principais enfermidades de autoinmunidade

A máis coñecida é a **esclerose múltiple**; non contagiosa, afecta a substancia branca do sistema nervioso central. Provoca cambios na transmisión do impulso nervioso e xera disfuncións neurolóxicas.

3. Existen dous tipos de reaccións de hipersensibilidade

Coñécese tamén como **alerxias** e o antígeno implicado nestas reaccións chámase **alerxeno**.

Hipersensibilidade inmediata

Os efectos nocivos aparecen aos poucos minutos de estar en contacto por segunda vez co alérxeno. O primeiro contacto entre o alérxeno e o sistema inmunitario non produce ningún sintoma externo, pero si induce mecanismos bioquímicos que permanecen en estado latente ata o segundo contacto, o que se coñece como **sensibilización**.

Choque anafilático

Caso grave de hipersensibilidade inmediata orixinada por mediadores alérxicos aos poucos minutos da segunda exposición ao alérxeno.

A hipersensibilidade do organismo ante determinadas substancias orgánicas nun segundo contacto coñécese como **anafilaxe**. Pode producir efectos graves e incluso a morte.

Hipersensibilidade retardada

Este tipo de hipersensibilidade está mediada por linfocitos T que, activados polo segundo contacto co alérxeno, segregan **interleucinas** e **interferón gamma**, que activan os macrófagos e atraen estes e outras células cara aos tecidos afectados.

Os macrófagos activados tenden a adherirse uns con outros na zona afectada, formando **nódulos granulados** e liberando enzimas hidrolíticas, que poden destruír os tecidos circundantes.

Unha das máis coñecidas é o **fenómeno de Koch**. Obsérvase ao inxectar bacilos da tuberculose a cobaias que padecesen a enfermidade e a cobaias sas. A inflamación da zona afectada é maior nas primeiras. Este fenómeno utilízase para o diagnóstico dunha infección tuberculosa, a **proba da tuberculina**.

4. A inmunodeficiencia

É a incapacidade do sistema inmunitario de actuar contra as infeccións microbianas. Os individuos con inmunodeficiencias presentan **síndromes de inmunodeficiencias**.

Inmunodeficiencia conxénita

É unha anomalía inmunitaria de tipo xenético; naceuse con ela e é hereditaria. Pode deberse a defectos nos linfocitos B, en T, na síntese das proteínas do complemento ou ao desenvolvemento anormal dos órganos linfoides.

Inmunodeficiencia adquirida

Adquírese con posterioridade ao nacemento por infección microbiana ou a partir de enfermidades de autoinmunidade.

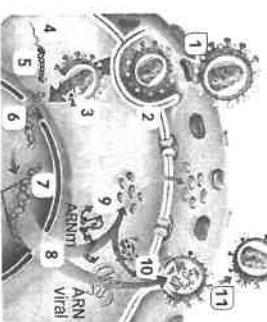
A leucemia linfóide crónica é un cancro debido á proliferación dun tipo de linfocitos B anormais que se acumulan nos vasos sanguíneos periféricos, na medula ósea e nos diferentes órganos linfoides. Estes linfocitos producen moi poucos anticorpos e as persoas con esta enfermidade están moi expostas a infeccións microbianas.

5. O virus da sida debilita a acción do sistema inmunitario

A **sida** ou **síndrome de inmunodeficiencia adquirida** é unha enfermidade producida polo virus da sida ou retrovirus VIH.

Virus da sida

Hai dúas cepas: **retrovirus VIH-1** e **VIH-2**.



ADN linfocito

1. Unión das proteínas gp 120 do virus aos receptores CD4 do linfocito.
2. Fusión da envoltura do virus coa membrana celular do linfocito e entrada da cápside.
3. Degradación das proteínas da cápside.
4. Acción da transcriptase inversa formando cadeas híbridas de ARN-ADN do virus.
5. Formación de dobre cadeas de ADN vírico.
6. Entrada das dobre cadeas de ADN no núcleo do linfocito.
7. Integración das dobre cadeas de ADN vírico no ADN do linfocito. Pode manterse inactivo en forma de provirus.
8. Formación do ARN viral e do ARNm que orixinará as proteínas da cápside. Migración de ARNm da cápside e do ARN do virus ao citoplasma do linfocito.
9. Formación de proteínas do virus polos ribosomas do linfocito.
10. Acoplamento das moléculas que formarán os novos virus.
11. Saída dos virus fillos ao exterior do linfocito.

Contaxio do virus da sida

Hai tres maneiras: vía sanguínea, mediante relacións sexuais e por vía materno-fetal.

Fases da sida

Entra no organismo, pasa á circulación sanguínea e distribúese por todo o corpo. Primeiro desenvólvese unha resposta inmunitaria intensa, xa que os linfocitos B producen anticorpos específicos contra o virus. **A fase de infección aguda** comporta síntomas parecidos aos gripais. Despois, unha **fase asintomática** que pode durar ata máis de dez anos. Pode levar á morte.

Síntomas da sida

Encefalopatía, caquexia (estado de extrema desnutrición acompañado de diarreas) e infeccións oportunistas e incidencia de cancro maligno oportunista, como o sarcoma de Kaposi.

Diagnóstico e tratamento da sida

O diagnóstico efectúase polo método **ELISA** (ensaio por inmunoabsorción ligada a enzimas). Úsanse **antiretrovirais (ARV)** no tratamento. Actualmente, existen vacinas terapéuticas contra o virus da sida.

6. As células cancerosas escapan do control do sistema inmunitario

O cancro aparece cando unha célula dun tecido se transforma nunha célula anormal que se divide sen control. O órgano onde se encontran queda afectado en morfoloxía, tamaño e fisioloxía. Denomínase **tumor** ou **neoplasia**. A especialidade que estuda o cancro chámase **oncología**.

As células cancerosas

Pode ter a súa orixe en:

- **Mutación do seu material xenético.** Mediante axentes químicos ou físicos. Son os axentes **cancerixenos** ou **carcinóxenos**.
- **Acción de certos virus.** O ADN dos virus intégrase no da célula hospedeira e induce a expresión dos xenes promotores de cancro, os **oncoxenes**.

As súas principais características son a orixe clonal (orixe dunha soa célula), a división continua e incontrolada, o citoesqueleto anormal e a actividade bioquímica alterada.

O cancro e a resposta inmunitaria

Os **antíxenos tumorais** son específicos de cada tipo de célula cancerosa e determinan a posta en marcha do sistema inmunitario. Pero esta resposta é pouco eficaz debido a que as células cancerosas teñen poucas moléculas HLA na súa membrana.

Diagnóstico precoz e tratamento

A loita baséase no diagnóstico precoz. Os principais métodos preventivos son:

- O control sanitario do medio ambiente para detectar substancias cancerixenas.
- As revisións periódicas a partir de certa idade.

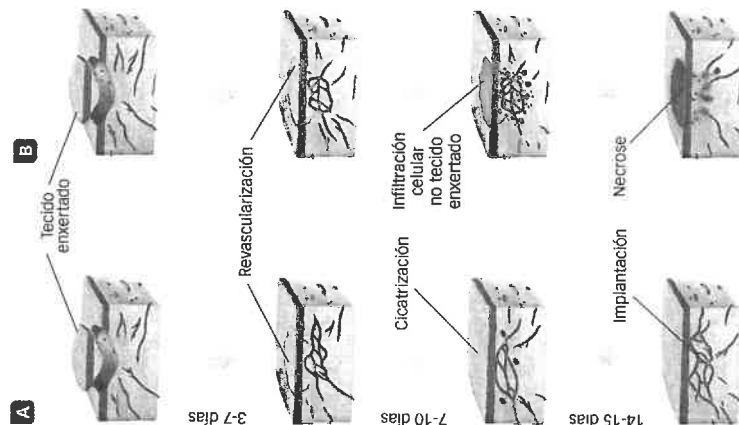
Hai substancias que son **anticancerixenos**; actúan en sistemas de reparación do ADN.

Tratamentos: cirurxía, radioterapia e quimioterapia.

7. O rexeitamento do transplante débese á resposta inmunitaria do receptor

É o procedemento médico para substituír determinados órganos, tecidos ou células enfermos dunha persoa polas doutras.

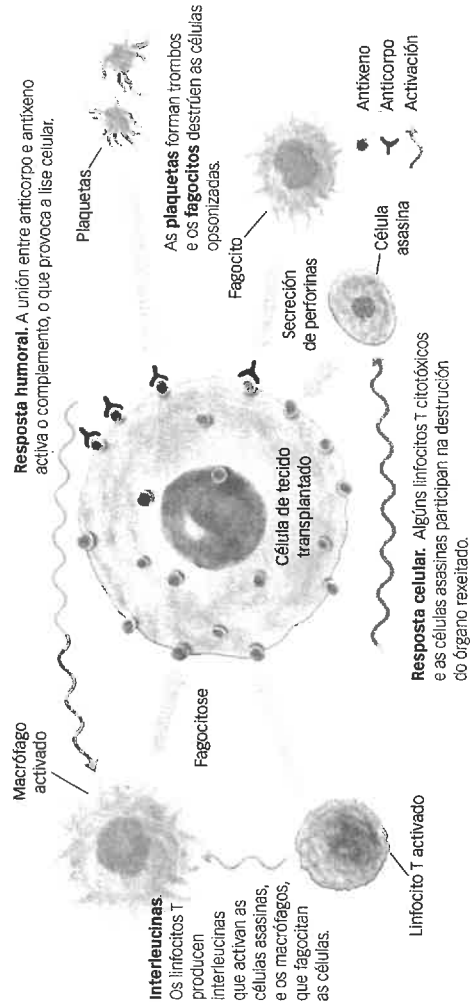
Rexeitamento dos transplantes



O grao de resposta inmunitaria por parte do receptor depende da procedencia do órgano: aumenta desde os autoenxertos ata os xenoenxertos, ao diminuír a compatibilidade de tecidos entre doador e receptor.

A principal causa destes rexeitamentos débese á estrutura do complexo maior de histocompatibilidade da membrana dos linfocitos e da maioría das células.

Mecanismo de rexeitamento



8. A inmunoterapia suple deficiencias do sistema inmunitario e evita rexeitamentos

Pretende suplir as deficiencias do sistema inmunitario e evitar os rexeitamentos nos transplantes.

Inmunoterapia das anomalías do sistema inmunitario

A inmunoterapia contra as **anomalías de autoinmunidade** céntrase na redución da resposta autoinmunitaria:

- Drogas inmunosupresoras.
 - Extirpación da tireoide e plasmaférese.
 - Substancias bloqueantes de autoantíxenos.
- Os tratamentos contra as **anomalías de sistema inmunitario** son:
- Antihistamínicos ou inxección de alérxenos específicos.
 - Inxeccións periódicas de anticorpos.

A loita contra o **rexeitamento de órganos** efectúase mediante inmunosupresores inespecíficos, e contra o cancro utilízase a **activación de macrófagos**, a **producción de interleucina** e a **terapia xenética**.

9. Os soros e as vacinas dotan de inmidade adquirida as persoas

Permiten a inmunización, tanto pasiva coma activa.

Soros

A **soroterapia** é un método curativo que consiste na inmunización pasiva con soros que levan anticorpos (IgG) preformados.

Vacinas

A **vacinación** é un método **preventivo** que trata de que o propio organismo dirixa a resposta inmunitaria contra os microorganismos patóxenos, á vez que se xera unha memoria inmunolóxica fronte a eles. Por iso se considera un método de inmunización activo.

As vacinas elabóranse mediante a utilización de diversos elementos:

- Microorganismos atenuados.
- Microorganismos mortos.
- Macromoléculas antixénicas de microorganismos.

Analizar o tratamento de transplantes

Para diminuir a probabilidade do rexeitamento, inténtase que haxa o máximo grao de histocompatibilidade entre doador e receptor.

Antes do transplante, sométese o receptor a tratamentos con fármacos **inmunosupresores** que diminúen a actividade do sistema inmunitario e o recoñecemento de moléculas estranhas. Despois dos transplantes, os receptores deben seguir con estes fármacos para evitar fenómenos de rexeitamento tardío.

O obxectivo é analizar a eficacia de distintos tratamentos. En 1985 publicouse un estudo sobre a supervivencia de corazóns transplantados a pacientes que recibiran un dos dous seguintes tratamentos:

■ **Tratamento A:** azatioprina e esteroides.

■ **Tratamento B:** ciclosporina por tres meses e o tratamento A.

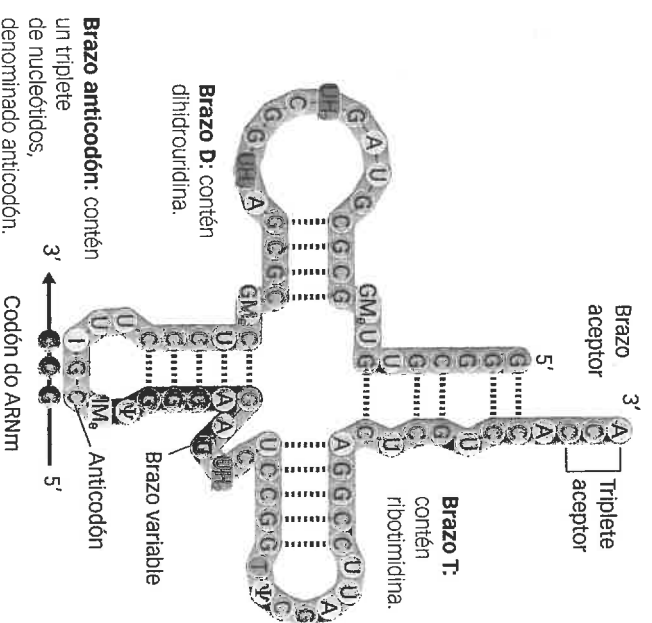
Na seguinte táboa móstranse as porcentaxes de supervivencia dos corazóns transplantados:

		Tempo despois do transplante (meses)							
	2	4	6	12	18	24			
Tratamento A	75	60	60	55	50	45			
Tratamento B	90	80	75	70	65	65			

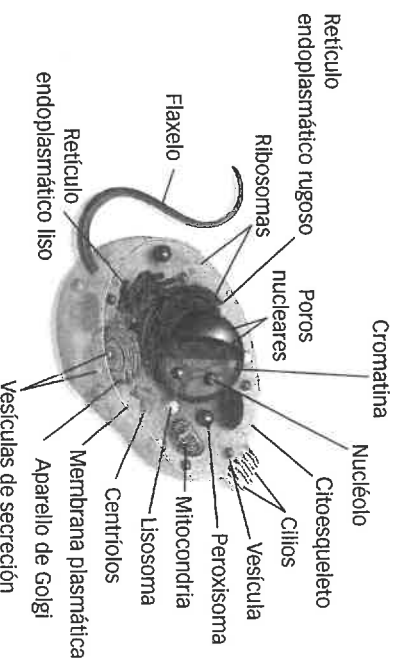
1. Representa e interpreta estes resultados nunha gráfica.
2. Que son os fármacos inmunosupresores?

NOTAS

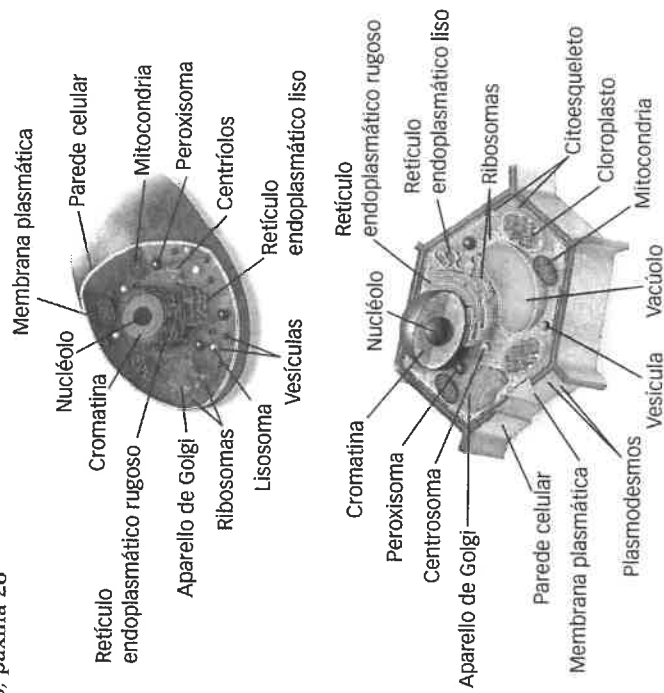
Unidade 5, páxina 25



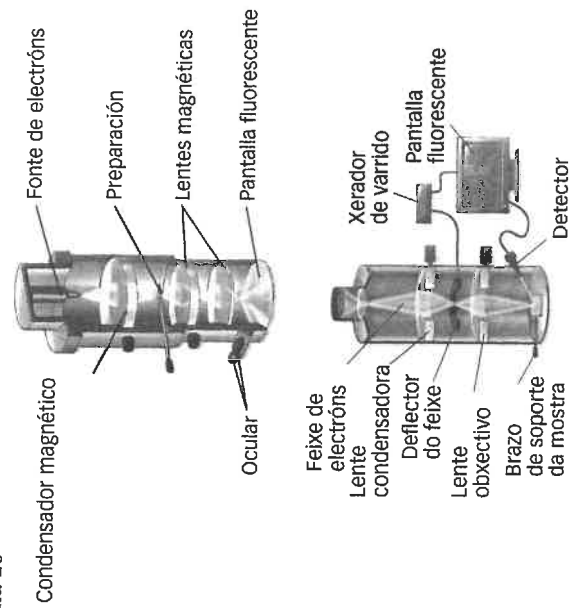
Unidade 6, páxina 28



Unidade 6, página 28

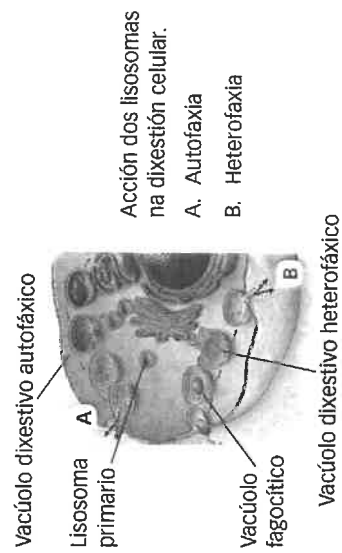
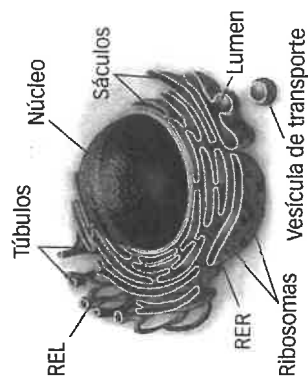


Unidade 6, página 29

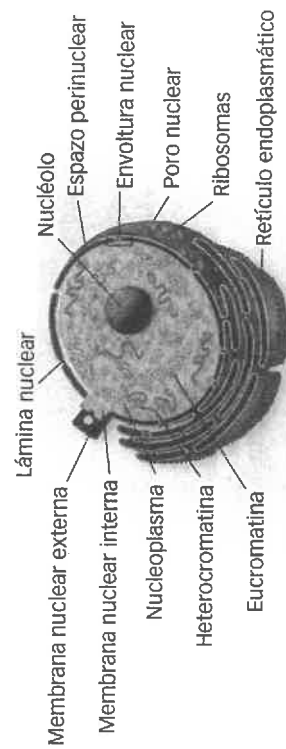


100

Unidade 8, página 34



Unidade 8, página 37



101

Esquemas ampliados

Unidade 12, páxina 56

