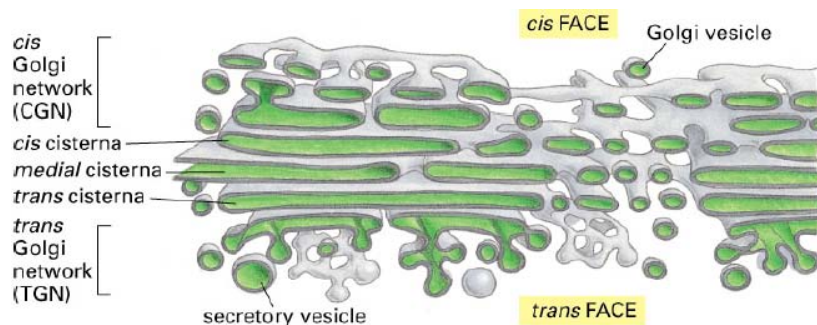


## Ultraestructura

- ⇒ Camilo Golgi descubrió en 1898 el aparato de Golgi.
  - ⇒ Impregnó células de un cerebelo de lechuza con tetraóxido de osmio.
  - ⇒ Vio que se habían formado unas redcillas alrededor del núcleo. Le nombró como **sistema reticular interno**.
- ⇒ En 1950, ya con el M.E.T. se vio que era un aparato formado por cisternas y vesículas laminares. Se le cambió el nombre a **aparato de Golgi**.
  - ⇒ Se perdió la idea de un único orgánulo. Se pensaba que eran dictiosomas sueltos.
- ⇒ Actualmente, con el microscopio electrónico de alto voltaje se ha descubierto que, efectivamente, es sólo un orgánulo, tal y como lo describió Golgi.
- ⇒ Las vesículas del retículo endoplásmico llegan al aparato de Golgi, donde son maduras y transformadas.
- ⇒ La proteína del retículo endoplásmico, generalmente, no es activa y tiene que ser transformada en el aparato de Golgi.
- ⇒ **DICTIOSOMAS**: cisternas colocadas de forma apilada con extremos dilatados y rodeadas de vesículas.
- ⇒ Hay células con un solo dictiosoma, otras poseen cientos de ellos, pero sólo tienen un aparato de Golgi.
- ⇒ Las vesículas que van al Golgi miden aproximadamente 50 nm de diámetro. Estas se fusionan entre sí formando una estructura irregular → **agregado túbulo-vesicular**.
  - ⇒ Este agregado recibe nuevas vesículas y entra en contacto con la primera cisterna del Golgi que se llama **red cis-Golgi**.
- ⇒ **NOTA: el aparato de Golgi está polarizado. Posee dos caras: una de formación o cis y otra de secreción o trans.**
- ⇒ La primera cisterna se conecta con la siguiente, la **cisterna cis**. Encontramos otras cisternas, en número variable, que son las llamadas **cisternas medianas**. Encontramos la **cisterna trans** que está unida a una cisterna muy heterogénea: **red trans-Golgi**.
- ⇒ El aparato de Golgi está rodeado de vesículas. Cerca de los extremos dilatados o entre las cisternas. Presenta grandes cisternas en su cara madura.

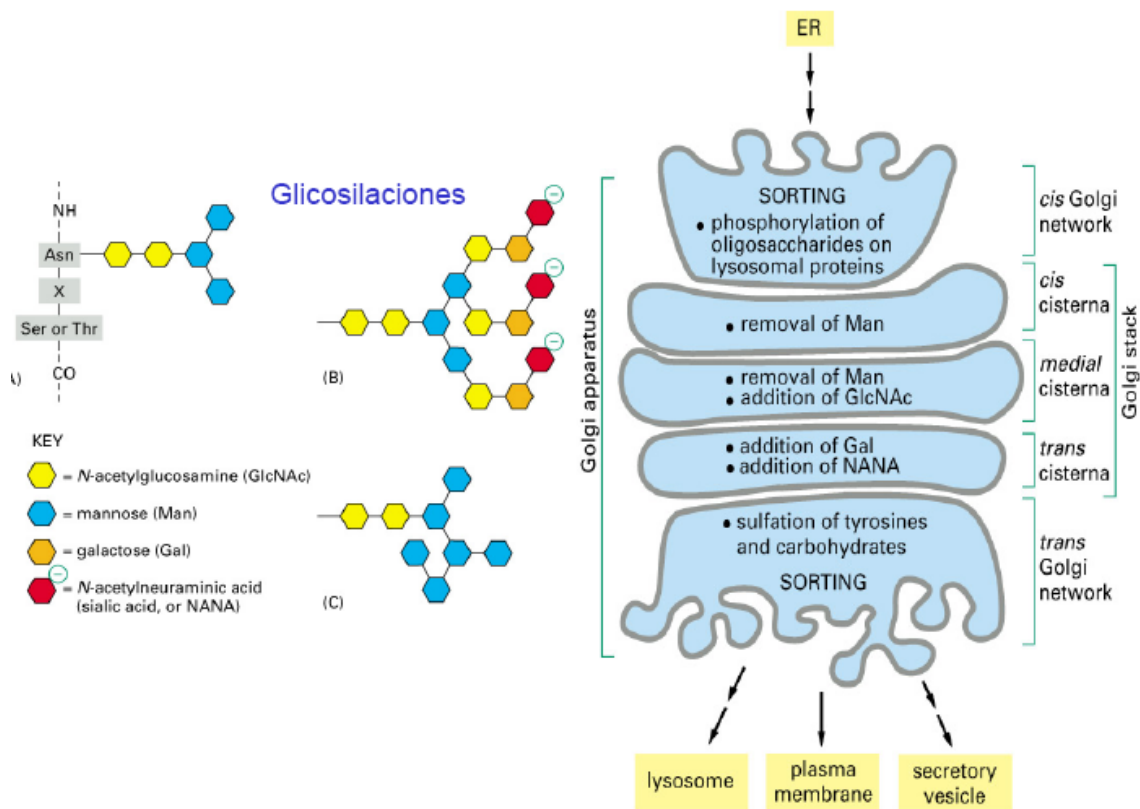


- ⇒ El Golgi se localiza generalmente cerca del núcleo celular, próximo al centrosoma. Algunas células como los hepatocitos pueden tener dictiosomas dispersos por el citosol.

## Funciones

- ⇒ Se pueden resumir en **dos**:
  - ⇒ **Modificación de proteínas** del retículo endoplásmico
  - ⇒ **Clasificación de los productos de secreción y envío** a sus destinos.
- ⇒ **Modificación de proteínas**
  - ⇒ **Glicosilaciones**
    - ⇒ La proteína reticular glicosilada llega al Golgi y sus aminoácidos glicosilados pueden sufrir modificaciones.
    - ⇒ Hay dos tipos de oligosacáridos en las proteínas modificadas
      - ⇒ **Ricos en manosa**: no se les modifica los azúcares en el Golgi.
      - ⇒ **Oligosacáridos complejos**: modificados en el Golgi.
      - ⇒ Una misma proteína puede tener varios tipos de oligosacáridos según la posición del oligosacárido en la proteína se modifica o no:
        - ⇒ En el interior de la proteína no se modifica
        - ⇒ En el exterior se modifica

- ⇒ En cada una de las cisternas se realizan reacciones. Estas reacciones y las modificaciones dependen de las enzimas del aparato de Golgi.
- ⇒ Cuando entran los oligosacáridos, el aparato de Golgi elimina manosas. La manosidasa tipo I las elimina en la cisterna cis.
- ⇒ En la cisterna mediana se añade a diferentes restos de manosa N-acetilglucosamina y se siguen eliminando manosas.
- ⇒ Esta proteína pasa a la siguiente cisterna y se añade galactosa y posteriormente ácido siálico (NANA).
- ⇒ Región principal: formada por 2 N-acetilglucosaminas y 3 manosas. TODAS las proteínas presentan esta región.
- ⇒ Cada cisterna tiene un conjunto de enzimas. Si no ocurre la primera reacción no pasa la siguiente.
- ⇒ Ocurre a veces que pueden eliminarse el NANA o galactosa y NANA, introduciendo variabilidad.
  - ⇒ Las proteínas de membrana, si es glucosilada, presentará el grupo azucarado en el interior de las vesículas liberadas.
- ⇒ **Funciones de los azúcares:**
  - ⇒ Protegen las proteínas
  - ⇒ Permiten la comunicación celular



### ⇒ Sulfataciones

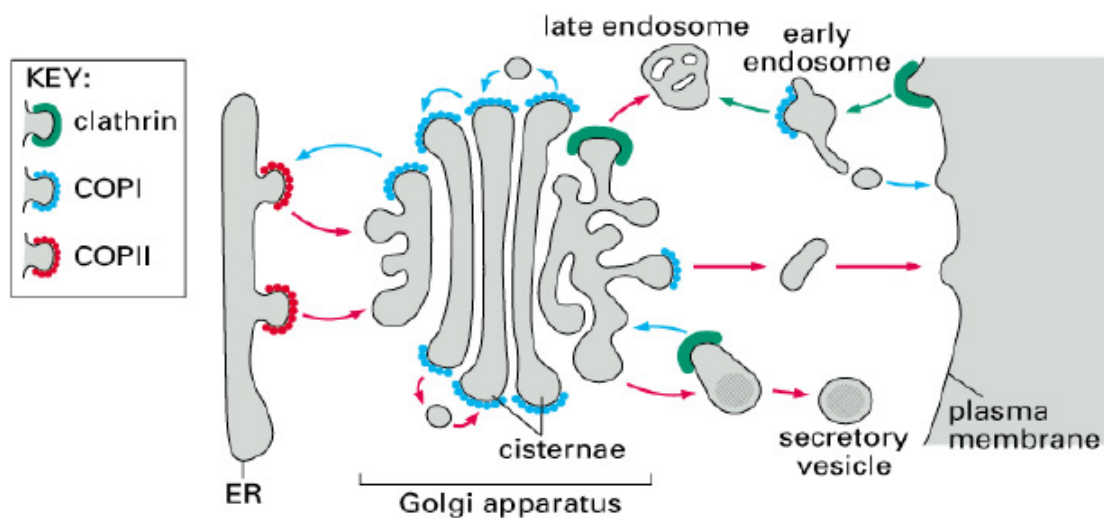
- ⇒ En las membranas del aparato de Golgi hay sulfotransferasas (enzimas que permiten la sulfatación de numerosos sustratos).
- ⇒ Lo más común es que se añadan sulfatos a los restos de **tirosina**. Frecuentemente se encuentran **tirosinas** sulfatadas en proteínas segregadas por la célula.
- ⇒ La sulfatación ocurre en la **red trans-Golgi**.
- ⇒ Este proceso ocurre, generalmente, en dos etapas:
  - ⇒ Activación del sulfato por el ATP.
  - ⇒ Transferencia del sulfato activo sobre el receptor.

### ⇒ Secreción de proteínas

- ⇒ En el aparato de Golgi se forman vesículas que salen de la red trans-Golgi y están destinadas a fusionarse con la membrana plasmática.

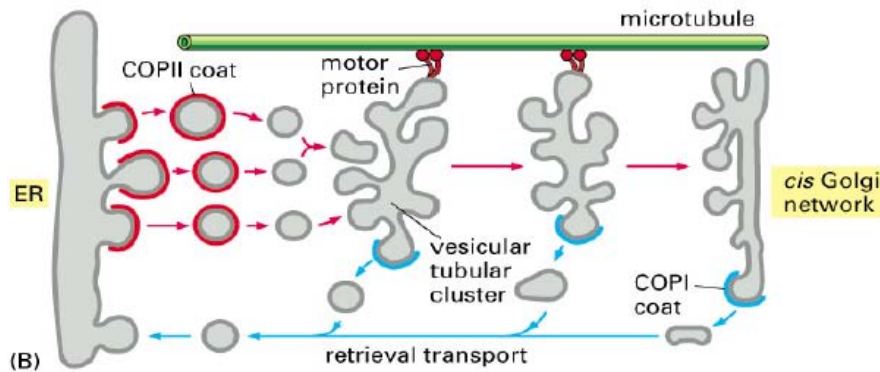
- ⇒ Existen dos tipos de secreción que reciben el nombre de **secreción regulada y constitutiva**.
- ⇒ **SECRECIÓN CONSTITUTIVA**: salen todas las proteínas que no están señalizadas. Secreción por defecto presente en todos los tipos celulares. Siempre se genera.
  - ⇒ Las vesículas están cubiertas por proteínas. Se conocen con el nombre **COP-I**.
  - ⇒ En células polarizadas (como las epiteliales) debe existir alguna señal que indique a las vesículas del Golgi que se dirijan al dominio apical o al basolateral. Este mecanismo es desconocido.
  - ⇒ Los *lipid raft* salen del aparato de Golgi por secreción constitutiva y se funden con la membrana plasmática.
- ⇒ **SECRECIÓN REGULADA**:
  - ⇒ Realizada por células especializadas, no por todas las células. Antes de salir al exterior las proteínas se acumulan en gránulos de secreción.
    - ⇒ En estos las proteínas quedan almacenadas.
    - ⇒ En respuesta a una señal extracelular se dirigen a la membrana plasmática, se fusionan y vierten su contenido al exterior.
    - ⇒ De esta forma se segregan la mayoría de proteoglicanos y glicoproteínas de la matriz extracelular. También muchas hormonas y proteínas como la histamina.
    - ⇒ La vesícula sale de la red trans-Golgi a través de vesículas cubiertas de clatrina. En cuanto se ha formado la vesícula, clatrina se despolimeriza y desaparece.
    - ⇒ Las proteínas son empaquetadas selectivamente en un proceso parecido a la fagocitosis.
    - ⇒ Estas proteínas quedan en gránulos de secreción inmaduros y sufren transformaciones.
    - ⇒ El interior vesicular se va acidificando porque la membrana de la vesícula tiene bombas de protones y porque fragmentos de la membrana vesicular vuelven a la red trans-Golgi y son recuperados.
    - ⇒ Por tanto, las proteínas se condensan hasta 200 veces.
    - ⇒ La proteína puede sufrir también otras modificaciones, dependiendo de la proteína, como la proteólisis.
- ⇒ **Clasificación de proteínas**
  - ⇒ Las proteínas se clasifican desde el aparato de Golgi a tres destinos diferentes:
    - ⇒ Enzimas lisosomales: a los **lisosomas**
    - ⇒ Fuera de la célula mediante vesículas (membrana nueva para la membrana plasmática).
      - ⇒ **Secreción constitutiva**
      - ⇒ **Secreción regulada**.
- ⇒ **Reciclaje de las membranas celulares**
  - ⇒ Las vesículas de secreción (ambos tipos de secreción) acaban fusionándose con la membrana plasmática y le aportan nuevos componentes.
  - ⇒ Lípidos nuevos y proteínas nuevas.
  - ⇒ Este aumento de la superficie membranaria es compensada por la disminución que se produce al formarse vesículas de endocitosis.
- ⇒ **Formación de lisosomas**
  - ⇒ *Ver biogénesis del Lisosoma. Tema 17.*
- ⇒ **Transporte vesicular**
  - ⇒ El aparato de Golgi es una estructura dinámica que constantemente forma y recibe vesículas.
  - ⇒ Las cisternas se observan rodeadas de vesículas.
  - ⇒ El transporte de vesículas está controlado:
  - ⇒ Una vesícula surge de una cisterna y va a fusionarse a otra.
  - ⇒ Normalmente, las vesículas salen de una cisterna rodeadas de una cubierta → **vesículas revestidas**.
    - ⇒ Se conocen tres tipos de cubiertas distintas.
      - ⇒ Las más conocidas son las cubiertas de **clatrina**:

- ⇒ La clatrina recubre vesículas que median entre el aparato de Golgi y la membrana plasmática, en ambas direcciones.
  - ⇒ También encontramos la clatrina en las vesículas que irán del aparato de Golgi al lisosoma.
  - ⇒ Se puede decir que la clatrina interviene en el transporte regulado.
  - ⇒ La clatrina es una estructura proteica. Se forma alrededor de una región y colabora en la generación y liberación de la vesícula.
  - ⇒ La cubierta se estructura a través de monómeros llamados triskelion (formado por 3 cadenas pesadas y 3 cadenas ligeras). Tres triskelion se unen para formar una estructura de hexágonos y pentágonos: la **clatrina**.
  - ⇒ Existen tres tipos de clatrina que parecen intervenir en transporte de moléculas distintas. En la envoltura se asocia a otras proteínas: la **adaptina** (interviene en la selectividad del transporte) y la **dinamina** (actúa de forma activa en la contracción y separación de la vesícula).
  - ⇒ Es un transporte selectivo porque la clatrina tiene una zona selectiva específica.
- ⇒ **Cubierta COP-I**
- ⇒ Vesículas cubiertas que se mueven entre cisternas del Golgi y también en vesículas que por secreción constitutiva van a fusionarse con la membrana plasmática.
  - ⇒ Intervienen también en el transporte retrógrado desde el aparato de Golgi al retículo endoplásmico.
- ⇒ **Cubierta COP-II**
- ⇒ Envoltura muy selectiva que se forma en las vesículas que emergen del elemento transicional del retículo endoplásmico cargados de vesículas y se fusionan en el agregado túbulo-vesicular y posteriormente a la red cis-Golgi.
  - ⇒ El transporte se realiza también en largos túbulos. Así pasan muchas proteínas de secreción que forman vesículas de secreción o vuelven del aparato del Golgi al retículo endoplásmico.
  - ⇒ Existe gran selectividad en las proteínas que captura.
  - ⇒ **Enfermedad** en el que uno de los factores de coagulación tiene un defecto de señalización, por lo que no sale en la concentración adecuada y existen alteraciones en la coagulación.



⇒ Transporte asociado a microtúbulos

- ⇒ Si se despolimerizan los microtúbulos (**colchicina**) el aparato de Golgi desaparece.
- ⇒ El transporte retrógrado no está asociado a los microtúbulos.



⇒ Recuperación de proteínas

- ⇒ Proteínas del retículo endoplásmico escapan y son recuperadas mediante receptores que reconocen la señal de captación y son devueltas al retículo endoplásmico en vesículas COP-I.
- ⇒ Estos receptores se encuentran también en gran cantidad en el agregado túbulo-vesicular y la red cis-Golgi, también en las vesículas medianas y la red trans-Golgi y concentración menor.

## Biogénesis

- ⇒ No está claro
- ⇒ Existen dos hipótesis
  - ⇒ 1 - Vesículas que surgen del retículo endoplásmico y forman el agregado túbulo-vesicular. Estas vesículas van a llevar proteínas de una cisterna a la siguiente.
    - ⇒ Las cisternas son estables, las moléculas viajan por vesículas.
  - ⇒ 2 - Se forma un agregado túbulo vesicular. Las cisternas se transformarán desde la red cis-Golgi a cisterna cis, medianas, trans y red trans-Golgi.
    - ⇒ La pérdida y el cambio de los enzimas de cada cisterna se justifica por el transporte retrógrado.
- ⇒ Existen unas proteínas que ayudan a mantener cada cisterna en su sitio (proteínas de la matriz de las cisternas del aparato de Golgi).
  - ⇒ Cuando la célula entra en división el aparato de Golgi desaparece porque las proteínas se fosforilan.
  - ⇒ Al acabar la división, la proteína se defosforila y vuelven a estabilizarse.
  - ⇒ El aparato de Golgi aumenta de tamaño por el aporte del retículo endoplásmico.

