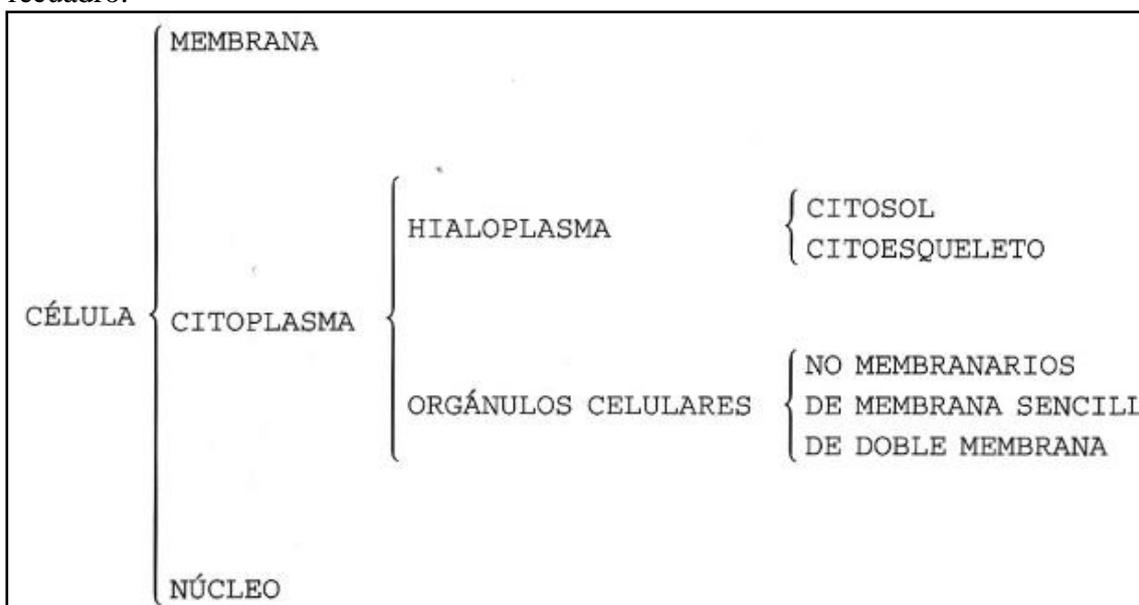


TEMA 11: ESTRUCTURA CELULAR.

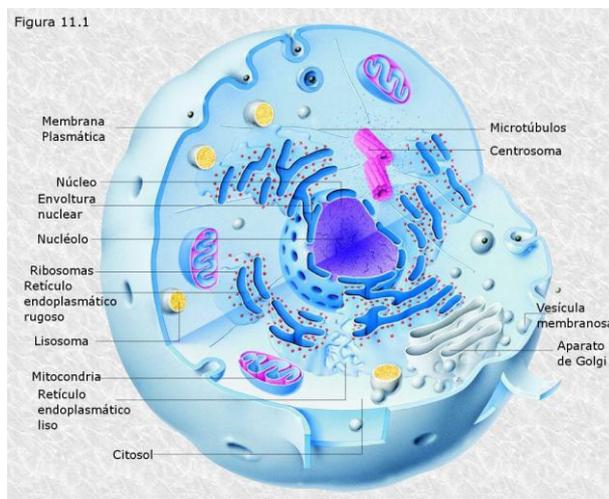
1.-ESQUEMA GENERAL DE LA CÉLULA EUCARIOTA.

Como ya sabemos, la célula eucariota tiene un mayor grado de organización estructural que la célula procariótica, presentando en su interior muchas y más complejas estructuras que ésta. Por ello abordaremos en este capítulo un estudio descriptivo completo de la célula eucariota con todos sus elementos estructurales, de manera que al final del mismo podamos comprender también la estructura de la célula procariota sin más que simplificar algunos de los aspectos estudiados.

A pesar de las muchas diferencias que existen entre ellas, todas las células eucariotas comparten ciertas características estructurales que se resumen en el siguiente recuadro.



La **membrana plasmática** es un complejo lipoproteico que define la frontera de la célula separando su contenido del medio que la rodea. El contenido celular comprende el citoplasma y el núcleo.



El **citoplasma** comprende a su vez el **hialoplasma**, que es el medio interno de la célula, y una serie de estructuras inmersas en él que se denominan **orgánulos celulares**. Los orgánulos celulares presentan aspectos muy variados: algunos son simples complejos supramoleculares carentes de membrana, como los ribosomas o los centriolos; otros son compartimentos celulares delimitados por membranas, que pueden ser sencillas (como en los lisosomas, retículo endoplasmático, aparato de Golgi, etc) o dobles (como en mitocondrias y cloroplastos). Todavía en el hialoplasma se pueden distinguir una fracción soluble, formada por agua y biomoléculas disueltas,

que se pueden distinguir una fracción soluble, formada por agua y biomoléculas disueltas,

denominada **citósol**, y un armazón proteico que proporciona a la célula sostén mecánico, el **citoesqueleto**. Por último, el **núcleo** es un compartimento rodeado de una doble membrana que alberga en su interior el genoma, es decir, el conjunto de genes de cuyas instrucciones depende el funcionamiento de la célula.

Existen dos tipos de células eucariotas que se diferencian en la posesión exclusiva de determinados orgánulos o estructuras celulares complementarias: la **célula eucariota animal** y la **célula eucariota vegetal**. La célula animal posee un orgánulo denominado *centrosoma* del que carece la célula vegetal, mientras que ésta presenta unos orgánulos denominados *cloroplastos*, que no aparecen en la célula animal, una *pared celular* celulósica que refuerza exteriormente a la membrana plasmática, y un sistema de *vacuolas* (enclaves citoplasmáticos rodeados de membrana) más desarrollado que las células animales. En las Figuras 11.1 y 11.2 se representan respectivamente ambos tipos celulares de manera esquemática.

A continuación se irán describiendo las distintas partes de la célula eucariota.

2.-MEMBRANA PLASMÁTICA.

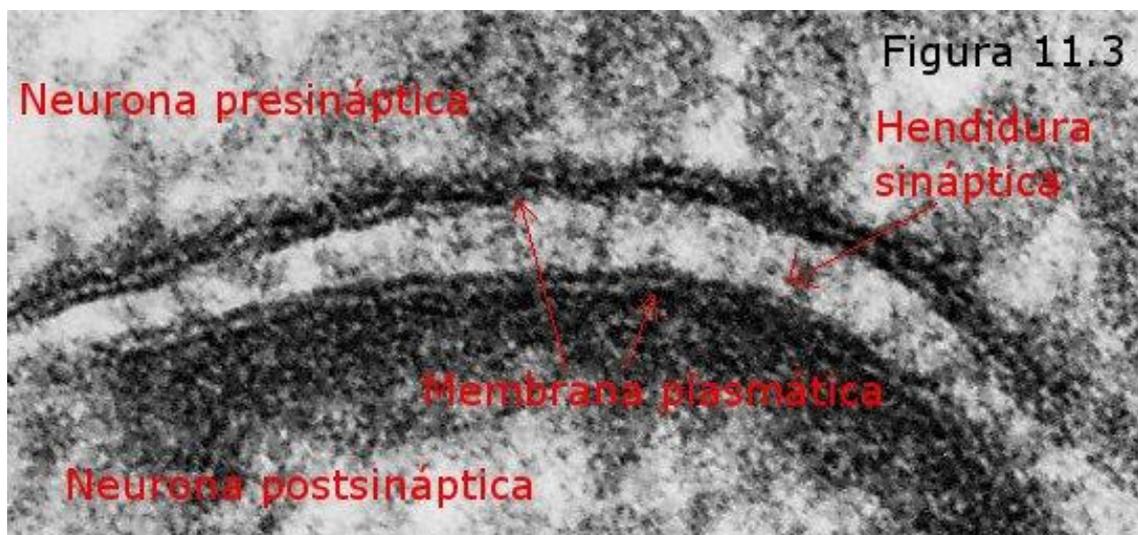


Figura 11.3

La **membrana plasmática** fue definida en 1967 por Palade como *un complejo molecular que delimita un territorio celular determinado*. Durante mucho tiempo sólo se pudo intuir su existencia ya que es una estructura tan delgada que escapaba a la observación mediante el microscopio óptico. Hoy sabemos que la membrana plasmática es una envoltura continua que rodea la célula estando una de sus caras en contacto con el medio extracelular y la otra con el hialoplasma. La observación al microscopio electrónico revela una estructura de unos 7 nm de grosor en la que se aprecian dos bandas oscuras separadas por una banda más clara (Figura 11.3).

La casi totalidad de la masa de la membrana plasmática está constituida por **proteínas** y **lípidos anfipáticos**; contiene además pequeñas cantidades de glúcidos en forma de oligosacáridos unidos covalentemente a las proteínas o a los lípidos. La

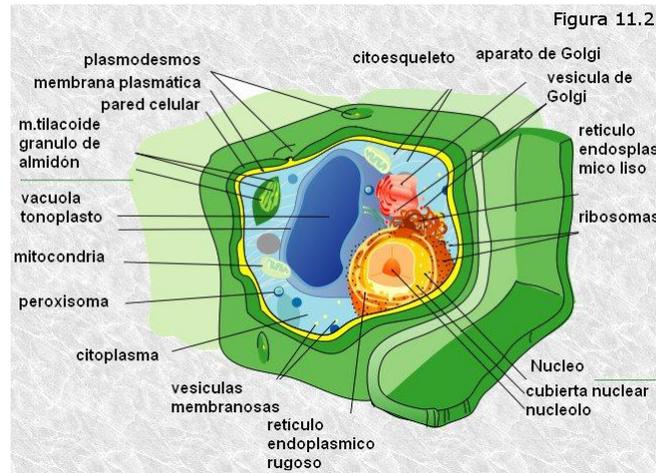


Figura 11.2

membrana plasmática del eritrocito humano (una de las mejor estudiadas) está formada por aproximadamente un 60% de proteínas y un 40% de lípidos. Estas proporciones pueden variar de acuerdo con el tipo de célula, pero en la mayor parte de los casos la masa total de proteínas supera a la de lípidos. Las membranas que constituyen el sistema membranario interno característico de la célula eucariota presentan una composición y estructura muy similares a las de la membrana plasmática.

Los lípidos que aparecen formando parte de las membranas biológicas son **fosfoglicéridos, esfingolípidos y colesterol** (u otros esteroides afines). Todos ellos tienen en común su carácter marcadamente anfipático que los hace idóneos para este cometido. Las proporciones relativas de los distintos tipos de lípidos varían según el tipo de célula; las membranas presentes en cada reino, especie, tejido y tipo celular poseen una composición lipídica característica, e incluso, dentro de un mismo tipo celular esta composición puede variar entre los diferentes orgánulos. Está claro que las células poseen mecanismos para regular la composición lipídica de sus membranas y que las diferencias existentes en este aspecto deben tener algún significado funcional, aunque en la mayor parte de los casos está por descubrir cual es.

La composición proteica de membranas biológicas de orígenes diferentes varía aún más ampliamente que su composición lipídica, lo que refleja que estas proteínas deben estar especializadas en determinadas funciones que son diferentes según el tipo de célula. Como regla general, una membrana biológica posee varios centenares de proteínas diferentes, la mayoría de las cuales están especializadas en el transporte de solutos específicos a su través.

Todas las membranas biológicas comparten ciertas propiedades fundamentales. Son poco permeables a los solutos cargados o polares pero permeables a las sustancias apolares; tienen un grosor de entre 5 y 8 nm y apariencia trilaminar (dos bandas oscuras separadas por una banda clara) cuando se las examina en sección transversal con el microscopio electrónico. La combinación de las pruebas obtenidas mediante microscopía electrónica, el análisis de la composición química, y los estudios físicos realizados acerca de la permeabilidad de las membranas biológicas y de la movilidad de las moléculas individuales de lípidos y proteínas que las constituyen, fructificaron a comienzos de los años 70 en el **modelo del mosaico fluido**, que explica la estructura de dichas membranas. Según este modelo, la estructura básica de la membrana es una bicapa lipídica formada por lípidos anfipáticos en la que las porciones apolares de dichos lípidos se encuentran encaradas unas con otras en el centro de la bicapa y sus grupos de cabeza polares encarados hacia el exterior a ambos lados de la misma. Las proteínas, que son de tipo globular, se encuentran incrustadas a intervalos irregulares en la bicapa manteniéndose unidas a ella mediante interacciones hidrofóbicas entre sus zonas apolares y las zonas apolares de los lípidos. La estructura es fluida, es decir, las moléculas individuales de lípidos y proteínas, debido a que se mantienen unidas por interacciones no covalentes, tienen libertad para moverse lateralmente en el plano de la membrana. La cara externa de la membrana plasmática, la que da al medio extracelular, presenta cadenas oligosacáridicas unidas covalentemente a lípidos o a proteínas; otras membranas celulares no presentan estos componentes glucídicos. En la Figura 11.4 se representa esquemáticamente el modelo del mosaico fluido para la estructura de la membrana plasmática.

El modelo del mosaico fluido explica la apariencia trilaminar de las membranas cuando se observan al microscopio electrónico: las dos bandas oscuras externas corresponderían a los grupos de cabeza polares (que contienen átomos más pesados y que por lo tanto retienen más los electrones), mientras que la banda clara correspondería a las colas no polares de los lípidos de membrana (formadas por átomos más ligeros y

por lo tanto más transparentes a los electrones). Por otra parte, un grosor de entre 5 y 8 nm es el que cabría esperar de una bicapa de lípidos anfipáticos con proteínas incrustadas en ella y sobresaliendo a ambos lados. Los experimentos llevados a cabo con diferentes tipos de lípidos anfipáticos indican que éstos en medio acuoso tienden espontáneamente a formar estructuras como las micelas, bicapas y liposomas, ya estudiadas anteriormente, lo que también apoya la idea de una bicapa lipídica como elemento básico estructural en las membranas celulares.

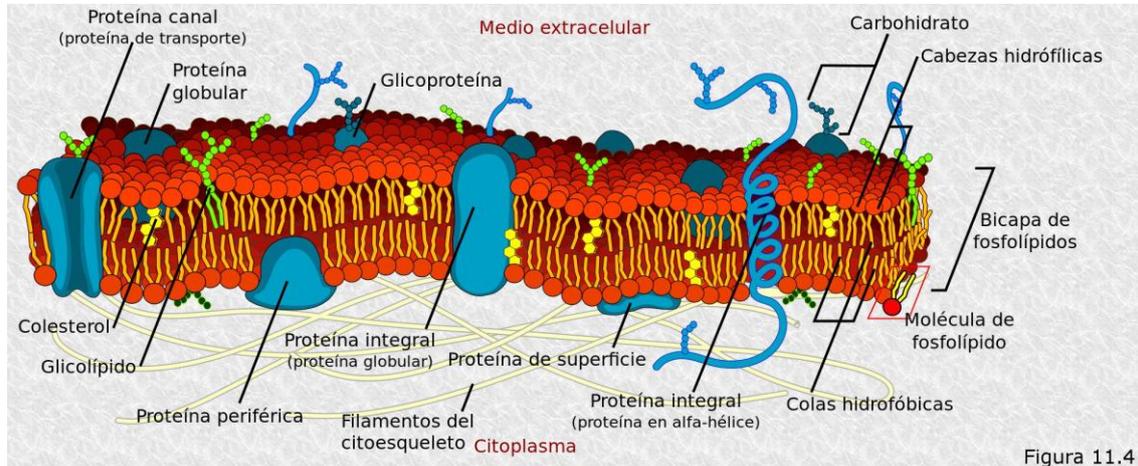
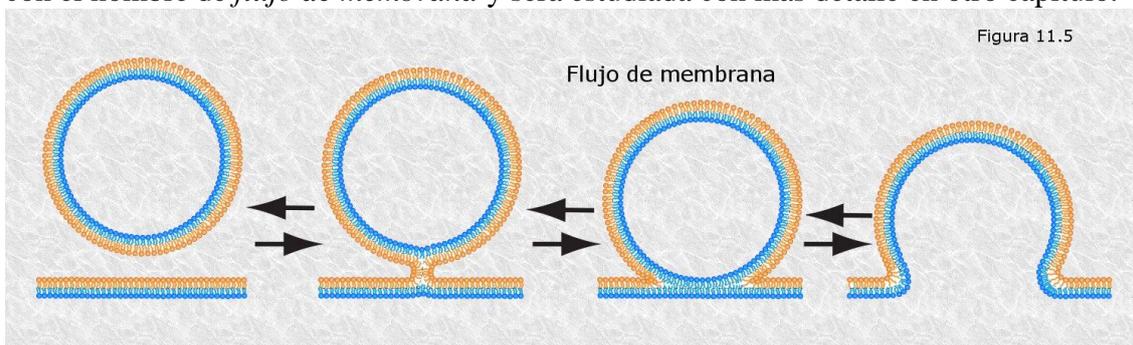


Figura 11.4

El carácter fluido de las membranas se estableció mediante el marcaje de moléculas individuales de lípidos y su posterior seguimiento en el seno de la bicapa. Así pudo comprobarse que los movimientos de los lípidos dentro de cada monocapa son muy frecuentes y rápidos, mientras que son mucho más raros los cambios de una a otra monocapa (difusión "flip-flop").

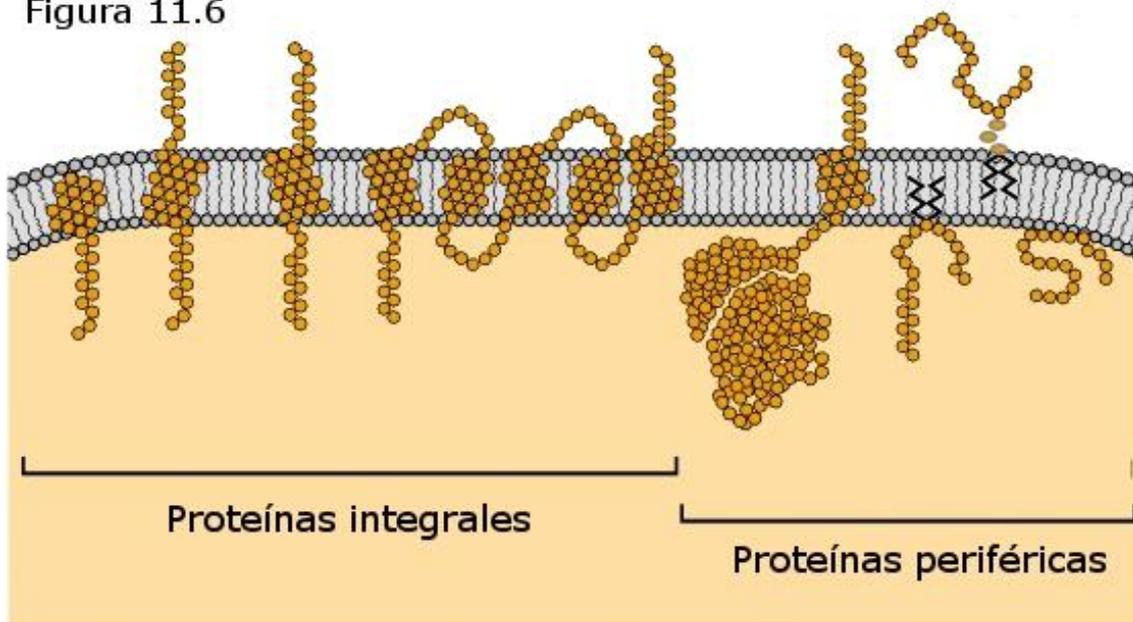
El grado de fluidez de las membranas depende de la temperatura y de la composición en ácidos grasos de sus lípidos constituyentes. A temperaturas muy bajas los lípidos de membrana tienden a adoptar un ordenamiento casi cristalino (paracristalino). Por encima de una temperatura que es característica de cada membrana las moléculas de los lípidos comienzan a moverse y la membrana pasa al estado fluido. La temperatura de transición del estado paracristalino al estado fluido depende de la composición lipídica; los ácidos grasos saturados favorecen un mayor empaquetamiento de los lípidos de membrana y por lo tanto la temperatura de transición será mayor cuanto mayor sea la proporción de éstos ácidos grasos en la membrana. Por el contrario, los cambios de orientación existentes en las cadenas de los ácidos grasos insaturados dificultan el empaquetamiento de los lípidos de membrana en un ordenamiento paracristalino, por lo tanto la temperatura de transición será menor cuanto más abundante sea este tipo de ácidos grasos. Esta es la razón por la que en los organismos homeotermos, que mantienen una temperatura corporal constante y elevada, abundan los lípidos de membrana ricos en ácidos grasos saturados, mientras que en los organismos poiquilotermos, incapaces de regular su temperatura corporal, son más abundantes los lípidos de membrana ricos en ácidos grasos insaturados. Se ha comprobado que distintos tipos de células mantenidos en cultivo son capaces de alterar la composición en ácidos grasos de sus lípidos de membrana respondiendo a las variaciones de la temperatura ambiente, todo ello con el objeto de mantener la fluidez de sus membranas celulares. Por otra parte, el colesterol y esteroides afines, debido a la rigidez del sistema de anillos condensados de su molécula, tienden a impedir, actuando a modo de cuña, la agregación de los demás lípidos de membrana en ordenamientos paracristalinos, con lo que también colaboran en el mantenimiento del estado fluido (Figura 11.4).

El carácter fluido de las membranas es de una gran importancia biológica. Por una parte este carácter fluido permite que la membrana, y con ella la célula, sufra deformaciones que son la base de muchos movimientos celulares. Por otra, posibilita que tanto la membrana plasmática, como las de diferentes orgánulos puedan sufrir fenómenos de fusión y escisión del tipo de los que se representan en la Figura 11.5; estos fenómenos, en los que porciones de membrana se desprenden en forma de vesículas para luego fundirse con otras membranas, constituyen la base la base de una compleja relación dinámica entre los distintos compartimentos celulares que se conoce con el nombre de *flujo de membrana* y será estudiada con más detalle en otro capítulo.



En cuanto a las proteínas que forman parte de la membrana se distinguen dos tipos según su mayor o menor grado de asociación con la bicapa lipídica (ver Figura 11.6):

Figura 11.6



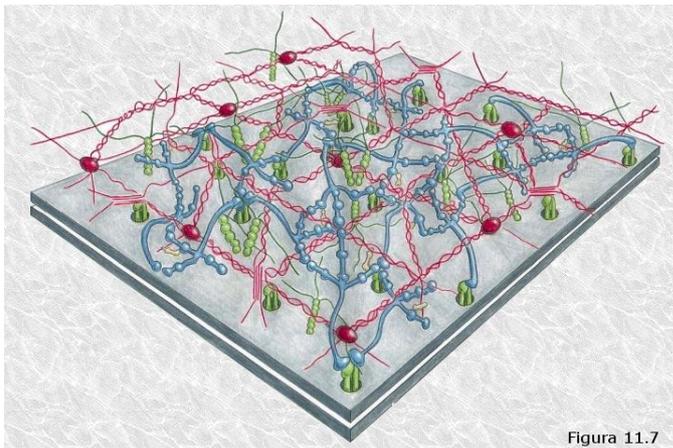
1) **Proteínas integrales** (o intrínsecas).- Se encuentran íntimamente asociadas a la bicapa por lo que resulten difíciles de extraer de la misma. Una parte sustancial de su molécula se encuentra sumergida en la bicapa lipídica estableciéndose interacciones hidrofóbicas entre los grupos R de los restos de aminoácidos no polares y las colas hidrocarbonadas de los lípidos. Se pueden extraer de la bicapa utilizando detergentes, que interfieren con dichas interacciones hidrofóbicas; cuando se realiza la extracción tienden a precipitar una vez eliminado el detergente, es decir, son poco solubles en agua. Algunas proteínas integrales atraviesan la membrana de lado a lado (*proteínas transmembrana*) y otras lo hacen sólo en parte.

En los últimos años se ha podido determinar la conformación tridimensional de unas cuantas proteínas integrales; todas ellas presentan dos dominios bien diferenciados: en uno de ellos, el que se encuentra sumergido en la bicapa, los restos de aminoácidos hidrofóbicos se sitúan exteriormente, de manera que puedan interactuar con las colas hidrocarbonadas de los lípidos; en el otro, formado por las zonas de la molécula que asoman a uno y otro lado de la bicapa, son los restos de aminoácidos polares los que se encuentran situados en superficie, de manera que quedan expuestos al agua. Este tipo de conformación tridimensional contrasta con el mucho más común que presentan las proteínas globulares solubles, las cuales tienen todos sus restos polares en superficie y los no polares sepultados en el núcleo proteico.

- 2) **Proteínas periféricas** (o extrínsecas).- Su grado de asociación con la bicapa es mucho más débil. Se encuentran unidas a las cabezas polares de los lípidos o bien a proteínas integrales mediante interacciones débiles. Pueden liberarse de la membrana con tratamientos relativamente suaves (cambios en el pH o fuerza iónica) que rompen estas interacciones; una vez liberadas son completamente hidrosolubles. Algunas proteínas periféricas están ancladas covalentemente a lípidos de la bicapa y pueden ser liberadas por acción de enzimas específicos. Las proteínas periféricas presentan conformaciones tridimensionales que en general no difieren de las de otras proteínas globulares.

La composición y estructura supramolecular de las membranas celulares, que acabamos de estudiar, hacen que éstas, lejos de constituir meras barreras pasivas, participen de una manera activa en la regulación del tráfico de sustancias entre la célula y su entorno y entre los distintos compartimentos celulares.

3.-MATRIZ EXTRACELULAR: LA PARED CELULAR VEGETAL.

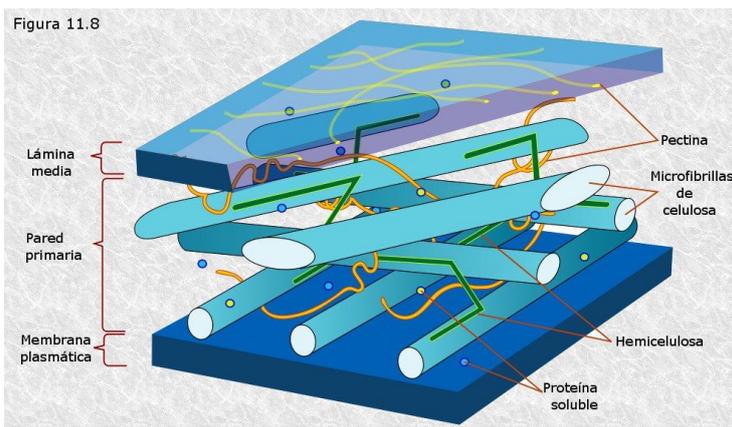


En los organismos pluricelulares la mayoría de las células están rodeadas por un entramado molecular, producto de su propia actividad secretora, que se denomina **matriz extracelular** (Figura 11.7). En los animales, la matriz extracelular está compuesta generalmente por proteínas y polisacáridos hidratados que forman una especie de cemento de unión entre las distintas

células. Diferentes especializaciones de la matriz extracelular dan lugar a los diferentes tipos de tejidos (conjuntivo, cartilaginoso, óseo, etc.).

En las células vegetales los componentes de la matriz extracelular están mucho más organizados, formando una estructura mucho más rígida y resistente que se denomina **pared celular vegetal**. Así pues, la pared celular, una estructura que se considera propia de las células vegetales y que es uno de los rasgos que las diferencia de los animales, no es más que una forma altamente especializada de la matriz extracelular.

Los componentes moleculares de la pared celular vegetal son **fibras de celulosa** y un **cemento de unión** constituido por otros polisacáridos no fibrilares (pectinas y hemicelulosas), proteínas, agua y sales minerales. La estructura de la pared celular recuerda a la del hormigón armado: las fibras de celulosa, largas y resistentes, se



corresponderían con las varillas de acero, y el cemento de unión con el hormigón propiamente dicho (ver Figura 11.8).

Estos componentes proceden de la actividad secretora de la célula y se disponen en capas sucesivas que se van depositando desde fuera hacia dentro, de manera que las más recientes son las que quedan en contacto con la membrana plasmática. La primera capa en depositarse es la llamada **lámina media**, constituida exclusivamente por cemento. A continuación, entre la lámina media y la membrana plasmática, se depositan las tres capas de la **pared primaria**, con moléculas de celulosa dispuestas en retículo y abundancia de cemento. Tanto la lámina media como la pared primaria pueden crecer en extensión a medida que crece la célula. Cuando la célula deja de crecer, pueden depositarse, aunque no siempre sucede, un número variable de capas que conforman la **pared secundaria**, con moléculas de celulosa muy abundantes dispuestas en haces paralelos y una cantidad menor de cemento. La pared secundaria queda depositada entre la pared primaria y la membrana plasmática. Una vez depositada la pared secundaria la célula ya no puede seguir creciendo.

La pared celular vegetal, dada su gran rigidez, cumple una doble función de naturaleza estructural. Por una parte, constituye un verdadero *exo esqueleto* que protege a la célula impidiendo que sea deformada o dañada por esfuerzos mecánicos procedentes del exterior. Por otra, dado que el medio en que viven las células vegetales suele ser hipotónico con respecto a su interior, la pared celular protege a dichas células frente a fenómenos osmóticos desfavorables, impidiendo que penetre un exceso de agua por ósmosis que podría provocar la lisis celular por rotura de la membrana plasmática, la cual, por ser mucho menos resistente, no soportaría la presión hidrostática.

Además de desempeñar estas funciones con carácter general, la pared celular puede sufrir modificaciones que conllevan una adaptación a funciones más específicas. La impregnación en lignina, (**lignificación**) o en sales minerales (**mineralización**) comunican a la pared una mayor resistencia mecánica sin que por ello pierda su permeabilidad; esto es lo que ocurre en tejidos conductores o de sostén que deben soportar grandes esfuerzos mecánicos. Por otra parte, determinados tejidos de la planta deben ser impermeables para evitar la desecación por exceso de transpiración en ambientes muy secos; esto se consigue mediante la impregnación de las paredes celulares de dichos tejidos en sustancias como la cutina (**cutinización**) o suberina (**suberificación**).

En muchos casos las paredes celulares presentan diferenciaciones que facilitan la comunicación entre células vecinas. Las **punteaduras** son zonas delgadas de la pared, formadas sólo por lámina media y una pared primaria muy fina, que permiten el paso a su través de agua y todo tipo de sustancias disueltas. Los **plasmodesmos** son conductos

citoplasmáticos muy finos que comunican células vecinas; la membrana de ambas células se continúa a través del plasmodesmo.

4.-HIALOPLASMA.

El **hialoplasma** constituye el medio interno de la célula. En él se encuentran inmersos el núcleo y todos los orgánulos celulares. Se compone de una fracción soluble, el **citósol**, y un complejo entramado molecular, el **citoesqueleto**.

4.1.-CITOSOL.

El **citósol** es una disolución acuosa compleja que incluye una gran variedad de solutos, algunos de ellos de tamaño molecular, otros de tamaño coloidal. El componente principal es el **agua**, que representa en torno al 85% del citósol. Los solutos son **proteínas** (la mayoría de ellas con función enzimática), **sillares estructurales** para la construcción de macromoléculas (aminoácidos, monosacáridos, nucleótidos, etc.), **intermediarios metabólicos** de bajo peso molecular e **iones inorgánicos**.

El citósol es el lugar en el que transcurre la mayor parte de las reacciones químicas que tienen lugar en la célula. Se ha dicho con razón que el citósol es una encrucijada metabólica, puesto que muchas rutas del metabolismo (secuencias ordenadas de reacciones químicas) confluyen en este lugar de la célula, o bien divergen a partir de él hacia diferentes orgánulos.

4.2.-CITOESQUELETO.

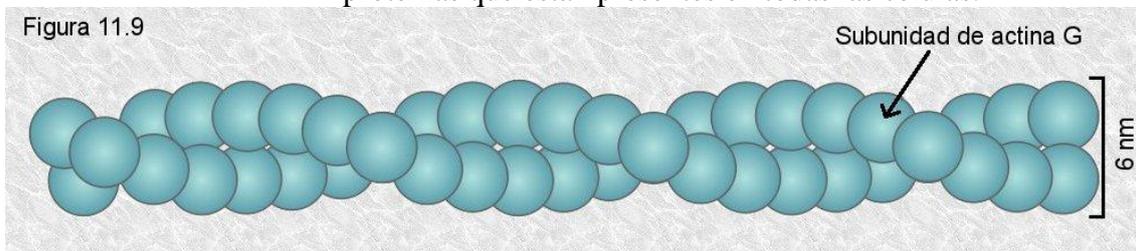
Varios tipos de filamentos proteicos, visibles al microscopio electrónico pero no al microscopio óptico, cruzan de un lado a otro el hialoplasma de la célula eucariota formando una malla tridimensional denominada **citoesqueleto**. Este armazón proteico no sólo da forma a la célula y le proporciona un sostén mecánico, sino que es el responsable de la organización interna del citoplasma y de los movimientos celulares.

Los distintos tipos de filamentos del citoesqueleto se componen de subunidades proteicas globulares que se polimerizan, a modo de cuentas de un collar, para dar lugar a estructuras filamentosas de grosor uniforme. No hay que imaginar al citoesqueleto como una estructura estática y pasiva, sino dotada de un alto grado de dinamismo: los filamentos que lo forman están en un continuo proceso de reorganización mediante polimerización y despolimerización de sus subunidades constituyentes, cambiando constantemente su estructura y localización para adaptarse a las necesidades de la célula.

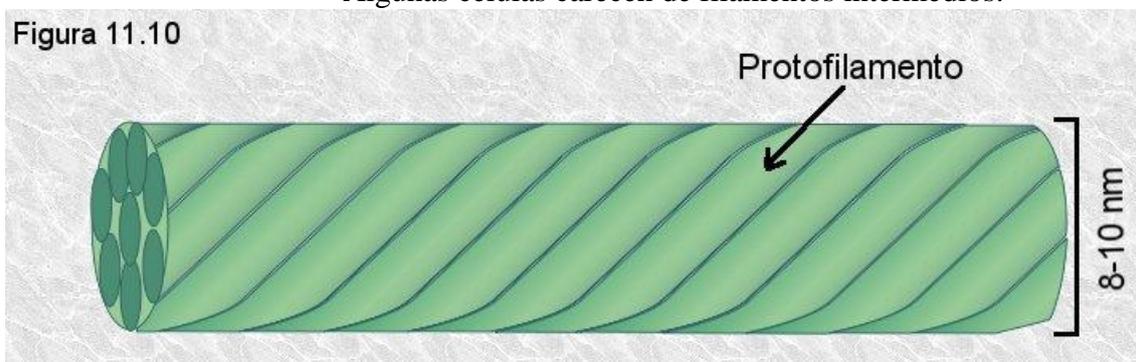
Existen tres tipos de filamentos del citoesqueleto que difieren en su composición y grosor característico:

- 1) **Filamentos de actina.**- Están presentes en todas las células eucariotas, aunque son especialmente abundantes en las células musculares. Están formados por la polimerización de una proteína globular, la **actina**, que da lugar a filamentos helicoidales de unos 6 nm de grosor. Estos filamentos, en presencia de otras proteínas, forman una red tridimensional (Figura 11.9) que recorre todo el citoplasma influyendo en su viscosidad y proporcionándole sostén mecánico. Los

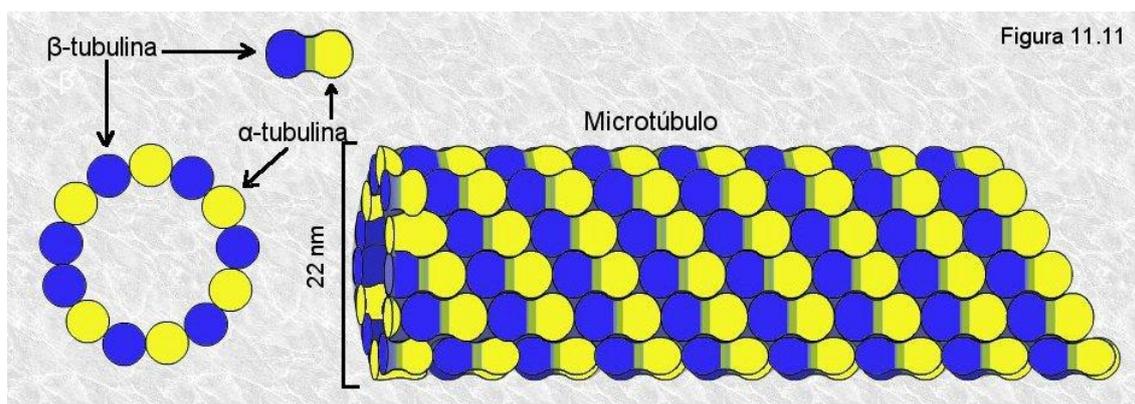
filamentos de actina, también llamados *microfilamentos*, interactúan con otra proteína presente en el citoplasma, la **miosina**, que utiliza la energía procedente de la hidrólisis del ATP para desplazarse a lo largo de dichos filamentos. De la interacción entre actina y miosina dependen muchos de los movimientos celulares, como son las corrientes cíclicas (movimientos de ciclosis) que se dan en el citoplasma de muchas células, la emisión de *pseudópodos* que algunas utilizan para desplazarse, las deformaciones de la membrana plasmática que dan lugar a la formación de vesículas, o la formación del anillo contráctil que separa las dos células hijas durante la división celular. Los *sarcómeros*, estructuras regulares formadas por actina y miosina responsables de la contracción de las fibras musculares, no son más que una forma altamente especializada de organización de estas dos proteínas que están presentes en todas las células.



- 2) **Filamentos intermedios.**- Reciben este nombre por tener un grosor (8-10 nm) intermedio entre el de los filamentos de actina y el de los microtúbulos (Figura 11.11). Las subunidades proteicas que los integran son diferentes según el tipo de célula. Tienen una función de naturaleza estructural que consiste en proporcionar soporte mecánico a la célula y probablemente también situar ciertos orgánulos en lugares concretos del citoplasma. Entre ellos cabe destacar los *neurofilamentos*, que proporcionan rigidez a los largos axones de las neuronas, y los filamentos de queratina, que comunican resistencia mecánica a la epidermis de los vertebrados. Algunas células carecen de filamentos intermedios.



- 3) **Microtúbulos.**- Son los componentes más abundantes del citoesqueleto. Se forman por polimerización de subunidades proteicas de **α** y **β -tubulina**, una proteína globular presente en el hialoplasma, para dar lugar a estructuras cilíndricas huecas de unos 22 nm de grosor (Figura 11.11).



Los microtúbulos forman una red tridimensional dispersa por todo el citoplasma que contribuye al sostén mecánico de la célula junto con los demás componentes del citoesqueleto, siendo además los responsables de la organización interna de éste. Por otra parte, por tratarse de estructuras huecas, intervienen en el transporte intracelular de sustancias, funcionando a modo de cañerías. Sin embargo, la principal función de los microtúbulos está relacionada con los **movimientos celulares**; su capacidad para polimerizarse y despolimerizarse por sus extremos, ensamblando o liberando moléculas de tubulina, les permite desplazarse longitudinalmente y arrastrar con ello a otras estructuras. Así sucede, por ejemplo, con los filamentos del *huso acromático*, formados por microtúbulos, que son los responsables de los desplazamientos de los cromosomas durante la mitosis y la meiosis. En ocasiones, los microtúbulos dispersos por el hialoplasma se organizan en determinados lugares de la célula para dar lugar a estructuras más concretas que en unos casos desaparecen tras haber cumplido una determinada función (como el *huso acromático*), y en otros son más estables en el tiempo, como sucede con los *centriolos*, *cilios* y *flagelos*, también relacionados con los movimientos de la célula.

5.-ORGÁNULOS CELULARES.

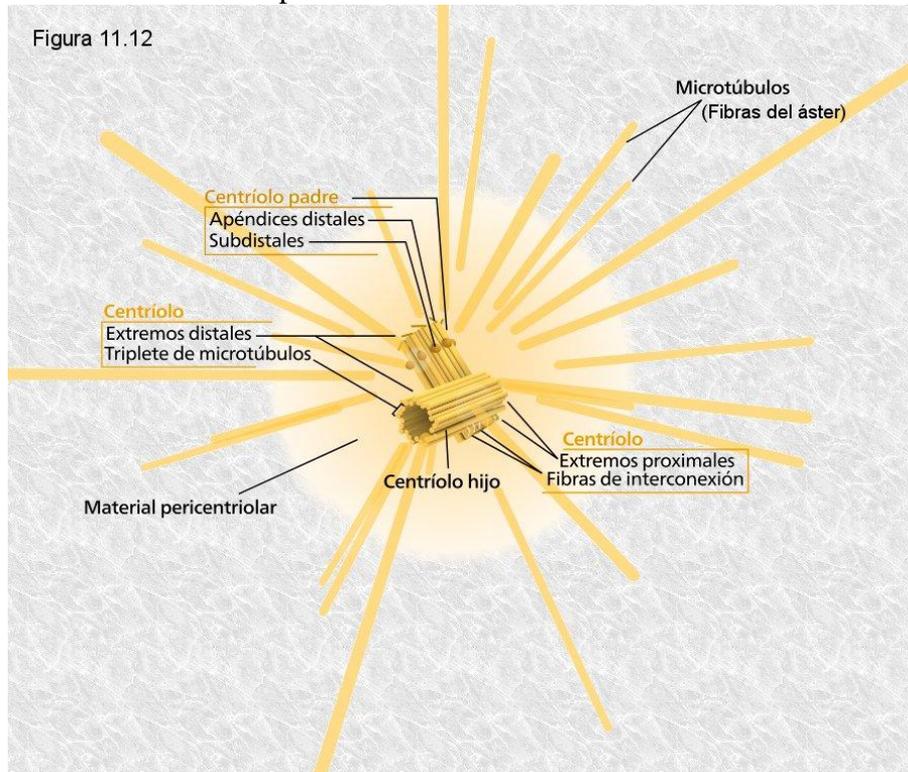
5.1.-CENTROSOMA.

Como se dijo anteriormente, los microtúbulos del citoesqueleto se organizan en determinados lugares de la célula para dar lugar a estructuras permanentes que arbitrariamente podemos incluir entre los orgánulos celulares. Tal es el caso del **centrosoma** (Figura 11.12), un orgánulo *no membranario* que aparece exclusivamente en las células animales. En estas células el centrosoma está localizado cerca del núcleo y en él se distinguen tres partes:

- 1) **Diplosoma.-** Está formado por un par de **centriolos**, estructuras con forma de cilindros huecos cuyas paredes están constituidas por *nueve tripletes de microtúbulos* (estructura "9×3"). Los dos centriolos están dispuestos en

posición perpendicular uno con respecto al otro ocupando el centro del centrosoma (Figura 11.13).

- 2) **Material pericentriolar.-** Se denomina también centrosfera. Es una zona del citosol amorfa y transparente que rodea al diplosoma.
- 3) **Fibras del áster.-** Se trata de una serie de microtúbulos que se proyectan radialmente a partir del material pericentriolar.



El centrosoma, y más concretamente los centriolos, son los *centros organizadores de los microtúbulos celulares*; su función consiste en organizar y dirigir muchos de los movimientos que tienen lugar en la célula. Por ejemplo, los microtúbulos del *huso acromático* se organizan durante la división celular a partir del centrosoma. Los centriolos también están estructuralmente relacionados con los cilios y flagelos, como veremos más adelante.

La célula vegetal carece de centriolos, pero poseen una *zona difusa* del hialoplasma, equivalente al material pericentriolar, a partir de la cual se organizan los microtúbulos. Así sucede por ejemplo durante la división celular, en la que, a pesar de no existir centriolos, se forma un *huso acromático* a partir de dicha zona difusa.



5.2.-CILIOS Y FLAGELOS.

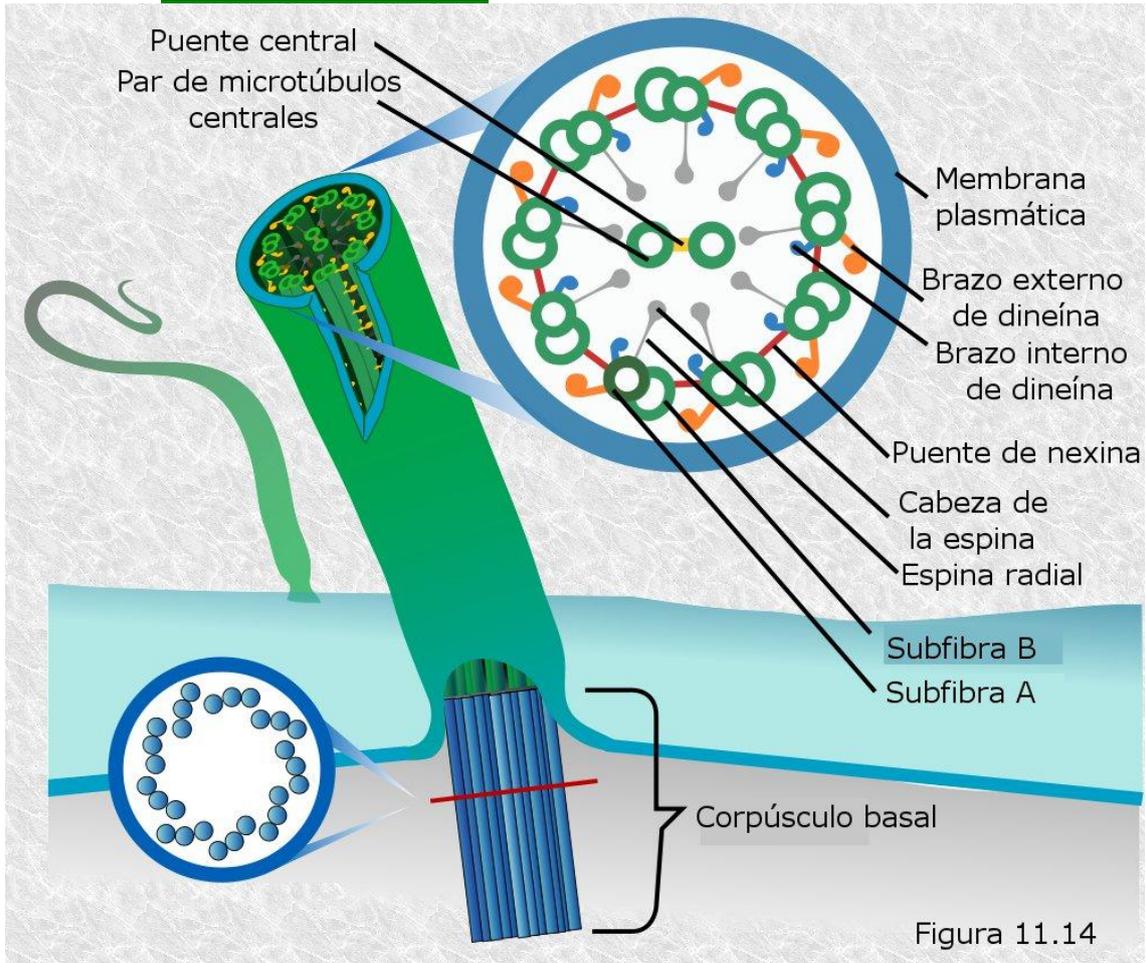


Figura 11.14

Algunas células tienen prolongaciones móviles localizadas en su superficie que les permiten desplazarse en el entorno acuoso en que viven. Estas prolongaciones se denominan **cilios** si existen en gran número y son de pequeño tamaño, o **flagelos** si tienen una longitud similar o superior a la de la propia célula, apareciendo en este caso sólo uno o a lo sumo algunos de ellos.

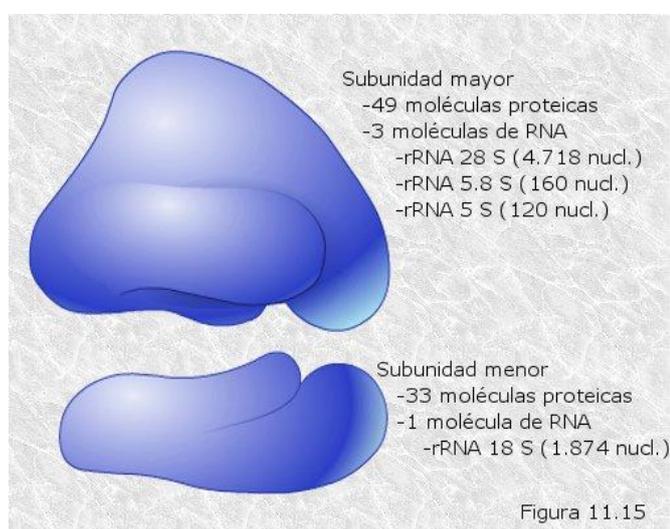
La estructura interna de cilios y flagelos es muy similar. Tanto unos como otros presentan dos zonas diferenciadas: el **corpúsculo basal** y el tallo o **axonema**. El corpúsculo basal, que se localiza bajo la superficie celular constituyendo la "raíz" del cilio o flagelo, tiene una estructura idéntica a la de los centriolos, es decir, se trata de un cilindro hueco cuyas paredes están formadas por *nueve tripletes de microtúbulos* (9×3). El axonema, que se proyecta fuera de la célula, está rodeado de membrana e interiormente presenta *nueve pares de microtúbulos periféricos* y *un par de microtúbulos centrales* [$(9 \times 2) + 2$]. En la Figura 11.14 se reproduce un esquema del corte transversal del corpúsculo basal y del axonema de un cilio.

La similitud existente entre la estructura de los centriolos y la del corpúsculo basal de cilios y flagelos no es casual. De hecho, se ha podido comprobar que dichos corpúsculos basales se forman a partir de los centriolos por duplicación de éstos, e incluso, que centriolos y corpúsculos basales pueden intercambiar sus posiciones a lo largo de la vida de la célula. De todo ello se puede obtener la impresión de que los centriolos, cilios y flagelos, junto con la red de microtúbulos del citoesqueleto forman en realidad parte de una misma unidad funcional.

Los cilios y los flagelos realizan respectivamente movimientos pendulares y ondulatorios que les permiten remover, a modo de remos, el líquido que rodea la célula provocando el desplazamiento de ésta; así sucede en muchos organismos unicelulares ciliados o flagelados y en células especializadas como los espermatozoides. El movimiento de cilios y flagelos se basa en el desplazamiento longitudinal de unos pares de microtúbulos periféricos del axonema con respecto a otros, circunstancia que, al estar cada par de microtúbulos firmemente anclado a un corpúsculo basal fijo, provoca la flexión del cilio o flagelo. En este desplazamiento interviene una proteína llamada *dineína*, que utiliza para ello la energía procedente de la hidrólisis del ATP. Resulta curioso que muchos de los movimientos celulares parecen responder a un mismo principio básico: la hidrólisis de ATP, mediante la acción enzimática de proteínas como la miosina o la dineína, provoca el desplazamiento longitudinal de microfilamentos de actina o de microtúbulos.

5.3.-RIBOSOMAS.

Los **ribosomas** son orgánulos *no membranarios* que por su pequeño tamaño (unos 30 nm) escapan a la observación mediante el microscopio óptico pero resultan visibles al microscopio electrónico. Más que como verdaderos orgánulos pueden ser considerados como *complejos supramoleculares* formados por RNA y proteínas.



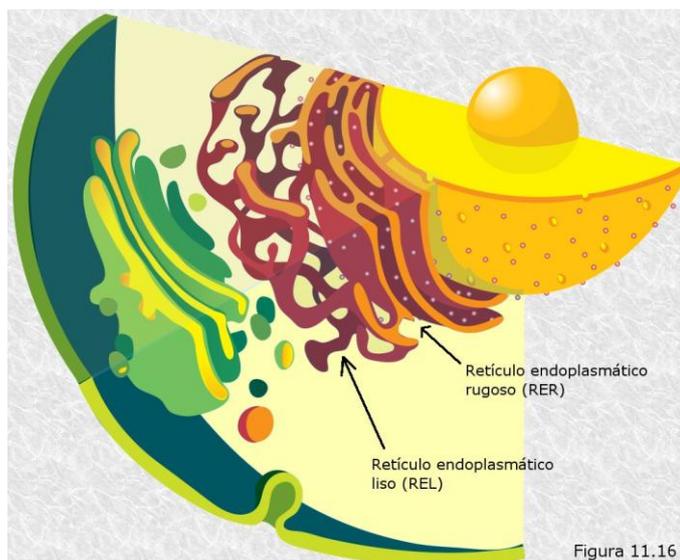
Cada ribosoma está formado por dos *subunidades* de diferente tamaño que pueden asociarse y disociarse de modo reversible (Figura 11.15). La *subunidad mayor* está constituida por tres moléculas de **RNA ribosómico** (uno de los cuatro tipos de RNA presentes en las células) y unas 45 moléculas proteicas diferentes; las tres moléculas de rRNA difieren en la longitud de su cadena polinucleotídica. La *subunidad menor* contiene una sola molécula de rRNA y unas 33 moléculas proteicas.

Los ribosomas están presentes en el hialoplasma de todas las células eucariotas. Pueden encontrarse en estado libre, formando asociaciones transitorias denominadas *polisomas*, o bien adheridos a la cara externa de las membranas del retículo endoplasmático rugoso. También aparecen ribosomas en el interior de algunos orgánulos como mitocondrias y cloroplastos.

La función de los ribosomas está relacionada con la **síntesis de proteínas**. Son el lugar donde se lleva a cabo el ensamblaje ordenado de los aminoácidos que integran las cadenas polipeptídicas. El papel concreto que juegan los ribosomas en este proceso no es todavía bien conocido.

5.4.-RETÍCULO ENDOPLASMÁTICO.

La expresión más patente del sistema membranoso interno que caracteriza a la célula eucariota es el **retículo endoplasmático**. Se trata de una red tridimensional de cavidades limitadas por membranas que se extiende por todo el citoplasma (Figura 11.16). Estas cavidades presentan formas muy variadas (*cisternas aplanadas, vesículas globulares y túbulos sinuosos*) y están todas



ellas interconectadas dando lugar a un compartimento subcelular único, la *luz* del retículo endoplasmático, separado del hialoplasma por la *membrana del retículo endoplasmático*. Una porción especializada de este sistema membranoso constituye la *envoltura nuclear*, que limita al núcleo y lo separa del citoplasma; la cavidad interna de dicha envoltura se continúa con la luz del retículo endoplasmático.

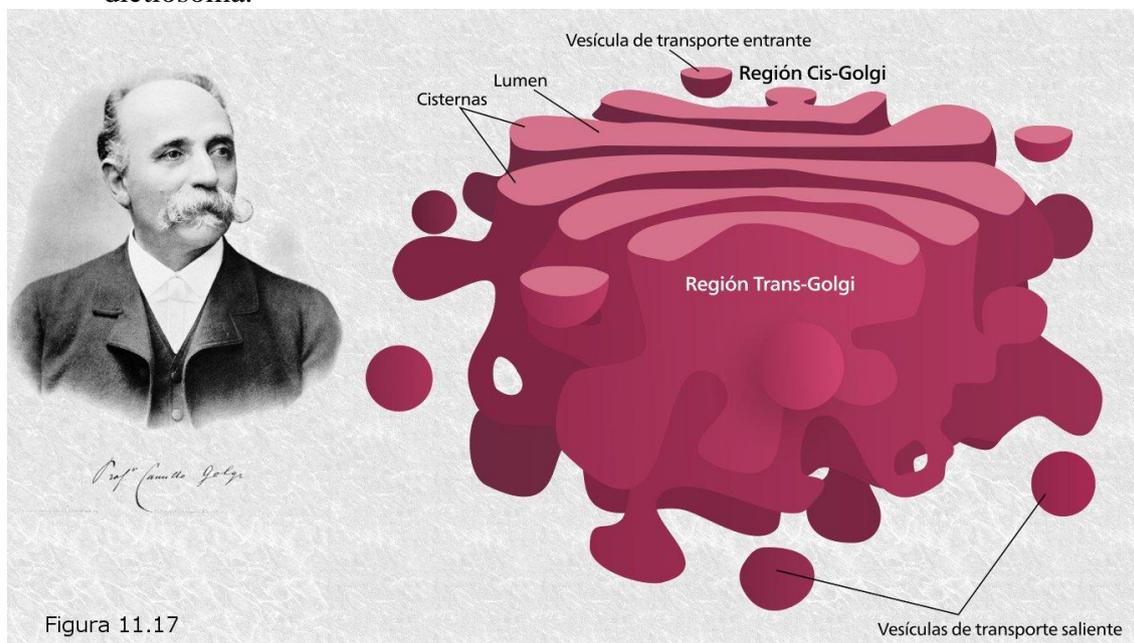
Se distinguen dos tipos, o mejor dos zonas del retículo endoplasmático: el **retículo endoplasmático rugoso**, que posee ribosomas adheridos a la cara externa de sus membranas, y el **retículo endoplasmático liso**, que carece de ellos.

El retículo endoplasmático desempeña una gran variedad de funciones celulares. Las proteínas sintetizadas en los ribosomas del retículo endoplasmático rugoso pasan a continuación a la cavidad interior del mismo, o bien quedan ancladas en sus membranas, para ser distribuidas seguidamente a distintos lugares de la célula o al medio extracelular dentro de pequeñas vesículas membranosas. La unión de estas proteínas a oligosacáridos (glicosilación) para formar glucoproteínas también comienza en el retículo endoplasmático rugoso para finalizar más tarde en el *aparato de Golgi*. En el retículo endoplasmático liso se sintetizan los fosfolípidos y el colesterol, que luego se incorporarán a las membranas de diferentes orgánulos o a la membrana plasmática; también en él se eliminan sustancias que puedan resultar tóxicas para la célula.

5.5.-APARATO DE GOLGI.

El **aparato de Golgi**, también llamado complejo de Golgi, es un orgánulo de *membrana sencilla* que está constituido por una o más pilas de vesículas membranosas aplastadas, denominadas *sáculas*, rodeadas de un enjambre de pequeñas vesículas esféricas (Figura 11.16). Se denomina así en honor a su descubridor, Camilo Golgi, que en 1898 puso a punto la técnica de tinción que permitió identificarlo.

Cada una de las pilas de sáculos que integran el aparato de Golgi recibe el nombre de *dictiosoma*; cada dictiosoma mide alrededor de 1 μm de diámetro y agrupa unas 6 sáculos. Una célula puede contener uno o más dictiosomas dependiendo de cual sea su función. Por ejemplo, las células secretoras, como las del páncreas, presentan aparatos de Golgi muy desarrollados, mientras que las células que no desarrollan actividad secretora suelen presentar un solo dictiosoma.



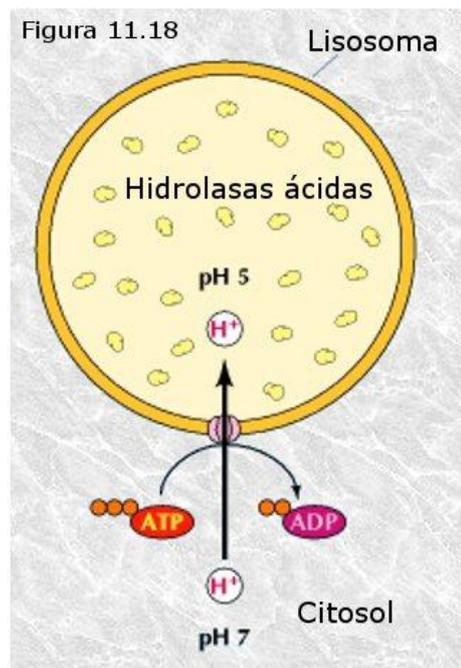
El aparato de Golgi se encuentra estructural y funcionalmente polarizado. Presenta dos caras bien diferenciadas: la cara *cis* se sitúa próxima a las membranas del retículo endoplasmático y está rodeada de pequeñas vesículas, denominadas *vesículas de transición*, que derivan de él; la cara *trans* se encuentra próxima a la membrana plasmática y de ella parten unas vesículas más grandes, las *vesículas secretoras* (ver Figura 11.17). Existe un intenso tráfico de sustancias a través del aparato de Golgi que va desde la cara *cis* hacia la cara *trans*. Estas sustancias proceden del retículo endoplasmático, llegan a la cara *cis* en forma de vesículas de transición, van pasando de sáculo en sáculo, y por último salen por la cara *trans* en forma de vesículas secretoras que se dirigen hacia diferentes destinos celulares.

La función del aparato de Golgi consiste en organizar y dirigir la circulación de las macromoléculas en la célula, constituyendo un verdadero *centro de clasificación y distribución* de diferentes tipos de productos que más tarde serán transportados bien a los lugares de la célula donde resultan necesarios o bien al exterior de la misma. Los productos que han de ser "exportados" fuera de la célula son seleccionados y embalados por el aparato de Golgi en forma de vesículas secretoras que luego vierten su contenido al medio extracelular en un proceso denominado *exocitosis*; el contenido de otras vesículas se incorpora a diferentes orgánulos celulares como *lisosomas* y *peroxisomas*. Por otra parte determinados procesos de modificación de macromoléculas, como la glicosilación de las proteínas, que comienzan en el retículo endoplasmático, culminan en las sáculos del aparato de Golgi.

5.6.-LISOSOMAS.

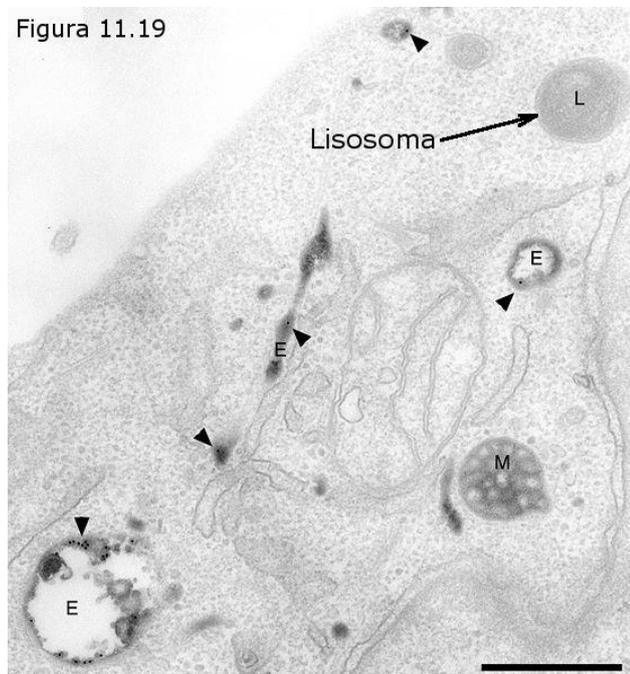
Los **lisosomas** (del griego *lysis* = destrucción) son orgánulos de *membrana sencilla* que albergan en su interior **enzimas hidrolíticas**. Se trata de vesículas esféricas rodeadas de membrana con un diámetro aproximado de 1 μm . Se originan a partir del aparato de Golgi: algunas de las vesículas emitidas por la cara *trans* de este orgánulo, tras un proceso de maduración, se transforman en lisosomas.

El contenido de los lisosomas es abundante en enzimas hidrolíticas. Estos enzimas catalizan reacciones de hidrólisis, es decir, reacciones en las que, mediante la intervención del agua, se rompen determinados enlaces covalentes, en particular, aquellos que mantienen unidos a los diferentes sillares estructurales que forman parte de las macromoléculas (enlaces éster, peptídicos, glucosídicos, etc.). Los enzimas hidrolíticos tienen un pH óptimo próximo a 5, más ácido que el del hialoplasma (alrededor de 7), por ello, en la membrana de los lisosomas existe una proteína transportadora que, consumiendo energía procedente de la hidrólisis del ATP, bombea iones hidrógeno desde el hialoplasma con el objeto



de que en el interior del lisosoma se alcance dicho pH óptimo (Figura 11.18).

La razón de que los enzimas hidrolíticos deban estar confinados dentro de los lisosomas estriba en el peligro potencial que estos enzimas suponen para la célula. De encontrarse libres en el hialoplasma podrían provocar la degradación, por rotura de enlaces, de importantes estructuras celulares, causando la muerte de la célula. De hecho, el mecanismo que desencadena algunas graves enfermedades, como la *gota* o la *silicosis*, es una liberación accidental de



estos enzimas hidrolíticos por rotura de la membrana de los lisosomas.

La función de los lisosomas consiste en llevar a cabo la **digestión celular**, un proceso en el que sustancias complejas que no son asimilables por la célula son degradadas a sustancias más sencillas que sí lo son (Figura 11.19).

5.7.-PEROXISOMAS.

Los **peroxisomas** son orgánulos de *membrana sencilla* que albergan en su interior **enzimas oxidativos** (Figura 11.20). Morfológicamente son muy semejantes a los lisosomas. Se diferencian de ellos en que, en lugar de enzimas hidrolíticas, contienen diversos enzimas oxidativos cuya misión es degradar sustancias que se forman como subproductos de algunas reacciones químicas y que pueden resultar perjudiciales para la célula. Entre estas sustancias se encuentra el peróxido de hidrógeno (agua oxigenada), que es degradado a agua y oxígeno por el enzima *catalasa*.

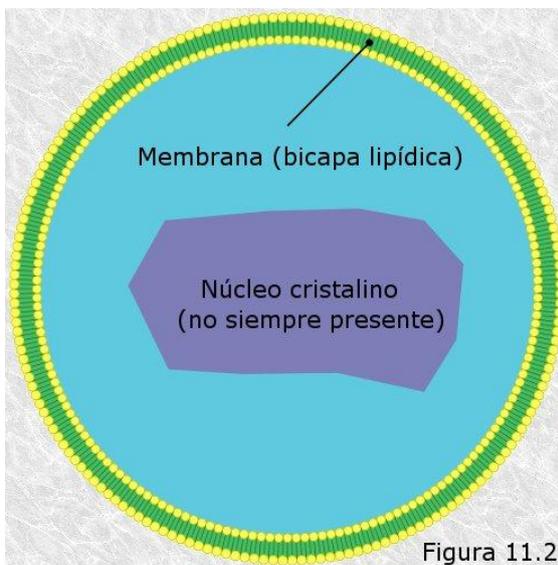


Figura 11.20

Un tipo especial de peroxisomas exclusivos de las células vegetales, los **glioxisomas**, contienen los enzimas necesarios para obtener azúcares a partir de ácidos grasos. Las células animales, al carecer de glioxisomas, no pueden realizar esta transformación.

5.8.-VACUOLAS E INCLUSIONES.

En las células eucariotas existen enclaves citoplasmáticos en los que se acumulan diferentes tipos de sustancias. Si estos enclaves están rodeados de membrana se denominan **vacuolas**, en caso contrario, **inclusiones**.

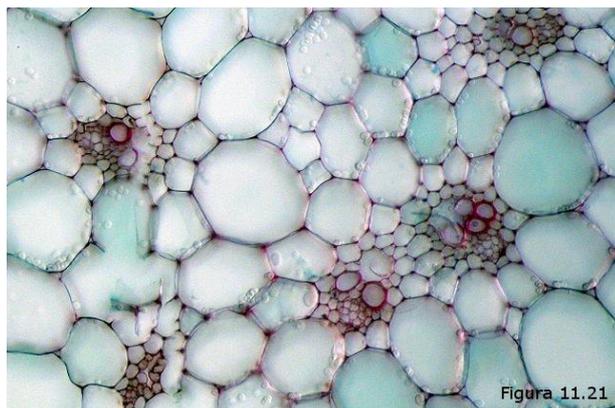


Figura 11.21

Las **vacuolas** tienen su origen en la fusión de vesículas procedentes del aparato de Golgi. Están presentes en todo tipo de células pero son especialmente abundantes en las células vegetales, en las que generalmente ocupan el 50% del volumen celular llegando en algunos casos al 95% (ver Figura 11.21). Las vacuolas de las células vegetales acumulan en su interior sustancias hidrosolubles que de no estar confinadas por una membrana se dispersarían por todo el citoplasma. Entre estas sustancias se encuentran productos de desecho del metabolismo celular, sustancias de reserva, pigmentos e incluso algunos alcaloides venenosos que la planta utiliza para alejar a los depredadores. Las vacuolas también ayudan a regular el equilibrio osmótico de las células vegetales. En las células animales también existen vacuolas; entre ellas destacan las vacuolas pulsátiles que

algunos protozoos que viven en medios hipotónicos utilizan para bombear hacia el exterior el exceso de agua.

Las **inclusiones** acumulan sustancias que por su escasa solubilidad en agua no se dispersan fácilmente en el hialoplasma, por lo que no resulta necesaria una membrana que las limite. Algunas inclusiones presentes en las células animales son los gránulos de glucógeno de las células hepáticas (Figura 11.22) y las gotas de grasa típicas de las células del tejido adiposo. En las células vegetales también existen inclusiones, como las que acumulan aceites esenciales de naturaleza terpenoide que desprenden aromas característicos.

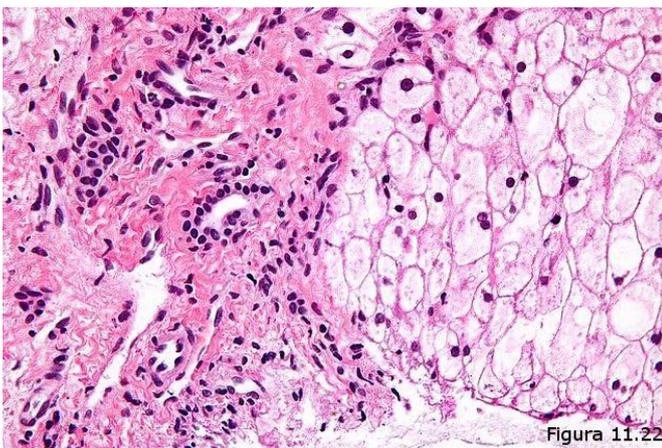


Figura 11.22

5.9.-MITOCONDRIAS.

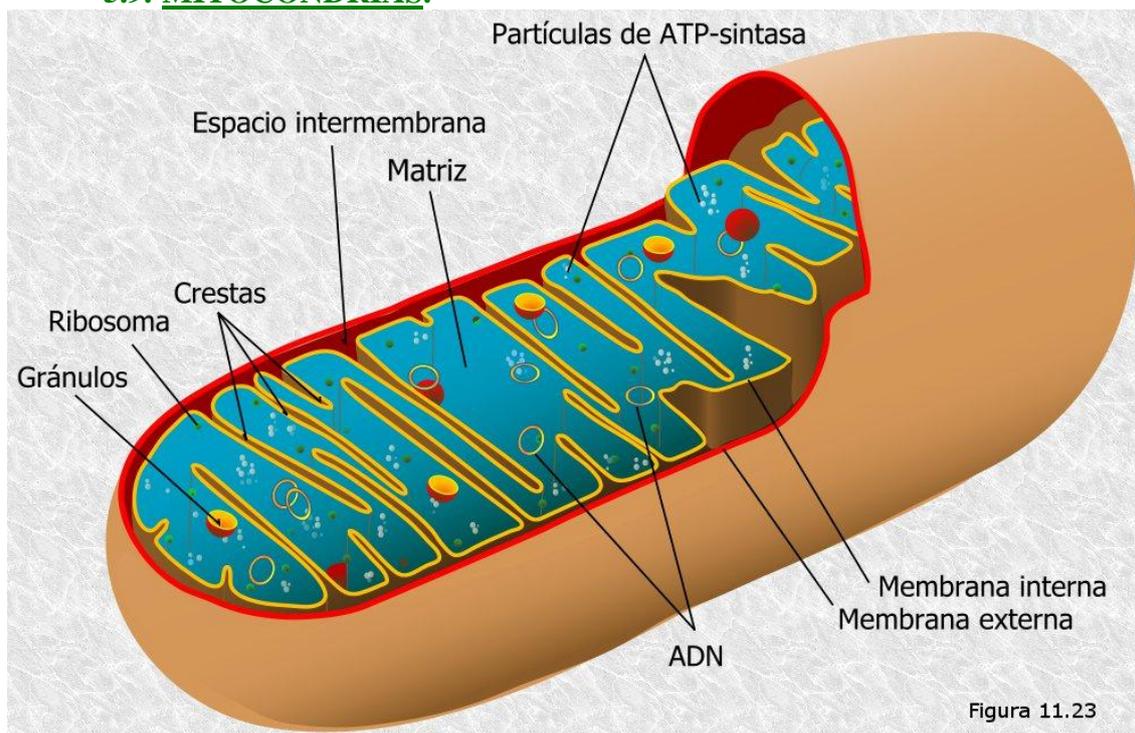


Figura 11.23

Las **mitocondrias** son orgánulos de *doble membrana* que están presentes en todas las células eucariotas. Dado que aparecen en elevado número (varios cientos o incluso miles por célula) ocupan un porcentaje significativo del volumen del citoplasma. El conjunto de las mitocondrias de una célula recibe el nombre de **condrioma**. Aunque pueden presentar formas variadas, la más común es la de un cilindro redondeado por sus extremos con 1 μm de diámetro y 2 μm de longitud aproximadamente. Esta forma y tamaño son muy similares a los de muchas bacterias.

La mitocondria está limitada por dos membranas: la **membrana mitocondrial externa** y la **membrana mitocondrial interna**. Estas membranas

definen dos compartimentos internos: el **espacio intermembrana**, situado entre ambas, y la **matriz mitocondrial**, que es el compartimento principal y se halla delimitado por la membrana mitocondrial interna. La membrana mitocondrial interna presenta una serie de repliegues o invaginaciones, denominados **crestas mitocondriales**, que aumentan considerablemente su superficie. En la Figura 11.23 aparece un dibujo esquemático de una mitocondria y en la Figura 11.24 una microfotografía electrónica de este orgánulo.



Figura 11.24

La **membrana mitocondrial externa** tiene una composición muy similar a la de otras membranas celulares, en particular a la de las membranas del retículo endoplasmático. Es una membrana muy permeable y por lo tanto poco selectiva. A consecuencia de ello, el **espacio intermembrana** tiene una composición muy semejante a la del citosol.

La **membrana mitocondrial interna** tiene una gran superficie, gracias a las *crestas*, y presenta una composición más peculiar. Es más rica en proteínas (alrededor de un 80%) que las demás membranas celulares. Entre estas proteínas se encuentran las que forman la *cadena de transporte electrónico*, responsable de la oxidación total de los combustibles metabólicos hasta CO_2 y H_2O para obtener energía, y un complejo enzimático, la *ATP-sintetasa*, encargado de la síntesis de ATP. La membrana mitocondrial interna constituye una barrera altamente selectiva debido a su relativa impermeabilidad; contiene proteínas específicas encargadas de transportar diferentes solutos a su través. La composición lipídica de la membrana mitocondrial interna es similar a la de otras membranas celulares pero no incluye *colesterol*. La ausencia de colesterol también es característica de la membrana bacteriana.

La **matriz mitocondrial**, gracias a la relativa impermeabilidad de la membrana mitocondrial interna, tiene una composición química sustancialmente diferente de la del citosol. Incluye una gran variedad de solutos moleculares de iónicos, pero sus rasgos diferenciales más relevantes son la presencia de ribosomas y de moléculas de DNA. Los ribosomas de la matriz mitocondrial, denominados **mitorribosomas**, son más pequeños que los del hialoplasma y

guardan un gran parecido con los que se encuentran en las células procariotas; en ellos se sintetizan algunas de las proteínas mitocondriales. El descubrimiento del **DNA mitocondrial** resultó en un principio muy sorprendente, pues durante muchos años se pensó que este tipo de ácido nucleico se encontraba exclusivamente en el núcleo celular. Se sabe actualmente que este DNA contiene la información genética necesaria para la síntesis de algunas proteínas mitocondriales, de manera que en este aspecto la mitocondria mantiene una cierta autonomía con respecto al resto de la célula. Las moléculas de DNA mitocondrial son, a diferencia de las que se encuentran en el núcleo, bicatenarias y circulares, guardando gran parecido con los cromosomas bacterianos.

Así como algunos orgánulos celulares se originan "ex novo" por agregación de sus componentes y otros lo hacen a partir de otros orgánulos, las mitocondrias se originan por *crecimiento y partición* de otras mitocondrias preexistentes. Cuando la célula crece el número de mitocondrias aumenta proporcionalmente mediante este mecanismo; cuando la célula se divide sus mitocondrias se reparten equitativamente entre las dos células hijas. Paralelamente al proceso de división de la mitocondria se produce la replicación de su DNA.

La mitocondria es la *central energética* de la célula. Es en ella donde se lleva a cabo la oxidación total de los combustibles metabólicos hasta CO_2 y H_2O con el consiguiente desprendimiento de energía que se recupera en forma de *trifosfato de adenosina* (ATP). También en la mitocondria transcurren en todo o en parte importantes rutas metabólicas destinadas a la obtención de precursores para los procesos de biosíntesis.

A lo largo de la discusión precedente se han destacado ciertas similitudes entre las mitocondrias y las bacterias. También se ha resaltado que la mitocondria se comporta en algunos aspectos de una manera autónoma, como si de una célula independiente se tratase. Estas observaciones apoyan la teoría del *origen endosimbionte* de las mitocondrias, según la cual estos orgánulos descienden de bacterias anaeróbicas que en un pasado remoto vivieron en simbiosis con las primitivas células eucariotas.

5.10.-CLOROPLASTOS.

Los **cloroplastos** pertenecen a una amplia familia de orgánulos que aparecen exclusivamente en las células vegetales y que reciben el nombre de **plastidios** (Figura 11.25). En las células meristemáticas de las plantas existen unos pequeños orgánulos, los *proplastidios*, que a medida que la planta crece se van diferenciando para dar lugar a los diferentes tipos de plastidios. Esta diferenciación se lleva a cabo de acuerdo con la función en la que estén especializadas las células de los diferentes tejidos. Así se forman

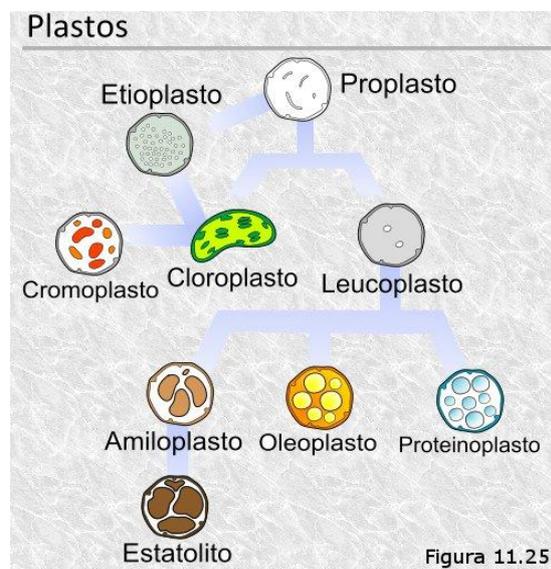


Figura 11.25

amiloplastos, que acumulan almidón, *proteoplastos*, que acumulan proteínas, *cromoplastos*, que albergan los pigmentos responsables de la coloración típica de muchas flores y frutos, *etioplastos*, que contienen pigmentos amarillos precursores de la clorofila y que se transforman en *cloroplastos* por exposición a la luz, etc.

En las células de las hojas y, en general, de todas las partes verdes de la planta, los proplastidios evolucionan para dar lugar a los **cloroplastos**, a los que, por ser los orgánulos responsables de un proceso tan importante como la *fotosíntesis*, prestaremos especial atención.

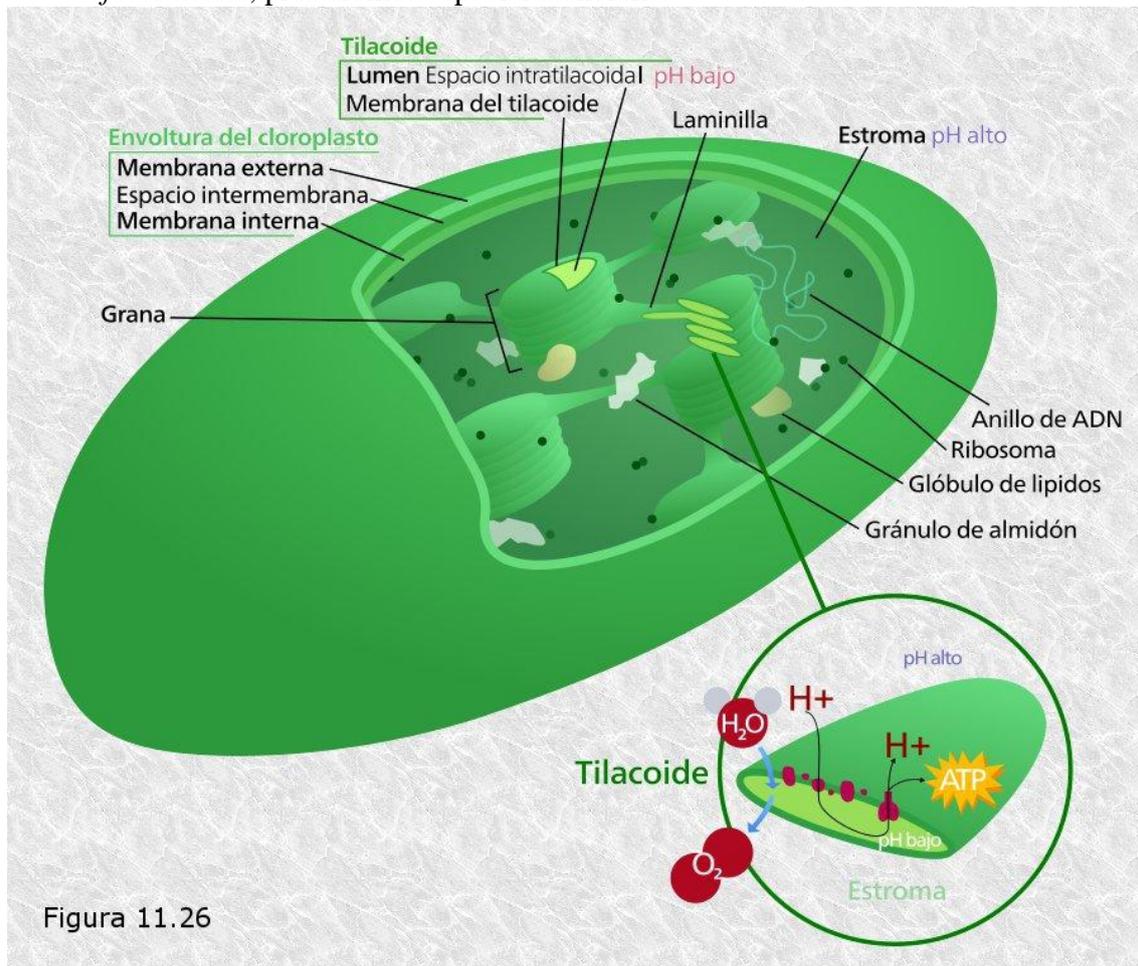


Figura 11.26

Los cloroplastos son orgánulos de *doble membrana* que se localizan en las células vegetales fotosintéticas. En la mayor parte de los casos tienen forma lenticular con un diámetro de entre 3 y 10 μm y un espesor de 1 a 2 μm . Suelen aparecer en número de alrededor de 40 por célula. En algunas células de vegetales inferiores los cloroplastos pueden presentar formas variables, como es el caso del alga *Spyrogyra*, con un único cloroplasto por célula, el cual presenta forma de cinta arrollada alrededor del núcleo.

El cloroplasto (Figuras 11.26 y 11.27) está limitado por una doble membrana constituida por la **membrana plastidial externa**, que limita con el hialoplasma, y la **membrana plastidial interna**. Entre ambas se sitúa el **espacio intermembrana**. La membrana plastidial interna, que, a diferencia de lo que ocurre en las mitocondrias, carece de crestas, encierra un gran compartimento interior, el **estroma**, que es equivalente a la matriz mitocondrial. En el estroma se encuentra suspendido un tercer tipo de membrana, la **membrana tilacoide**, que delimita a su vez el tercer espacio interior del cloroplasto, denominado

espacio tilacoidal. La membrana tilacoidal presenta numerosos pliegues y está repartida por todo el estroma formando a modo de láminas que están orientadas paralelamente al eje mayor del cloroplasto. En algunas zonas estas láminas membranosas adoptan el aspecto de discos apilados; cada una de estas pilas de discos recibe el nombre de **granum** (en plural, grana).

Las membranas plastidiales externa e interna presentan pocas peculiaridades químicas. La membrana externa, al igual que sucedía con la de la mitocondria, es muy permeable y por lo tanto poco selectiva. La membrana interna carece de colesterol, es más selectiva y contiene proteínas transportadoras que regulan el tráfico de solutos entre el hialoplasma y el estroma. El espacio intermembrana, dada la alta permeabilidad de la membrana plastidial externa, tiene una composición química similar a la del citosol.

El estroma del cloroplasto contiene una gran variedad de solutos iónicos y moleculares, gránulos de almidón, y diversos enzimas, algunos de los cuales están implicados en el proceso fotosintético. También incluye cierto número de ribosomas, denominados **plastorribosomas**, que, al igual que los de la matriz mitocondrial, se asemejan en tamaño y composición a los de las células procariotas. Asimismo se hallan presentes en el estroma una o más moléculas de **DNA cloroplástico**, que es bicatenario y circular, al igual que los DNAs mitocondrial y el bacteriano.

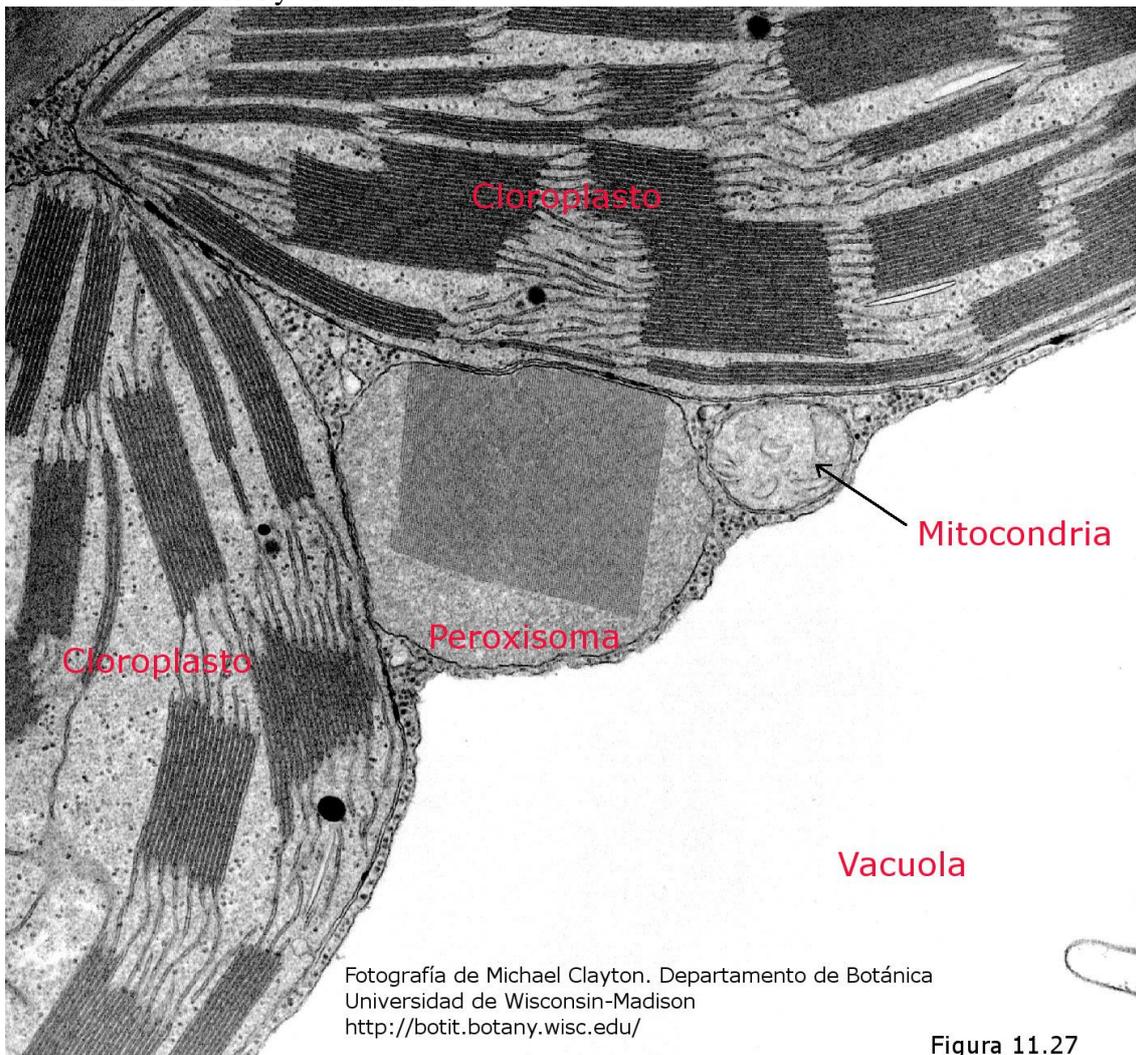
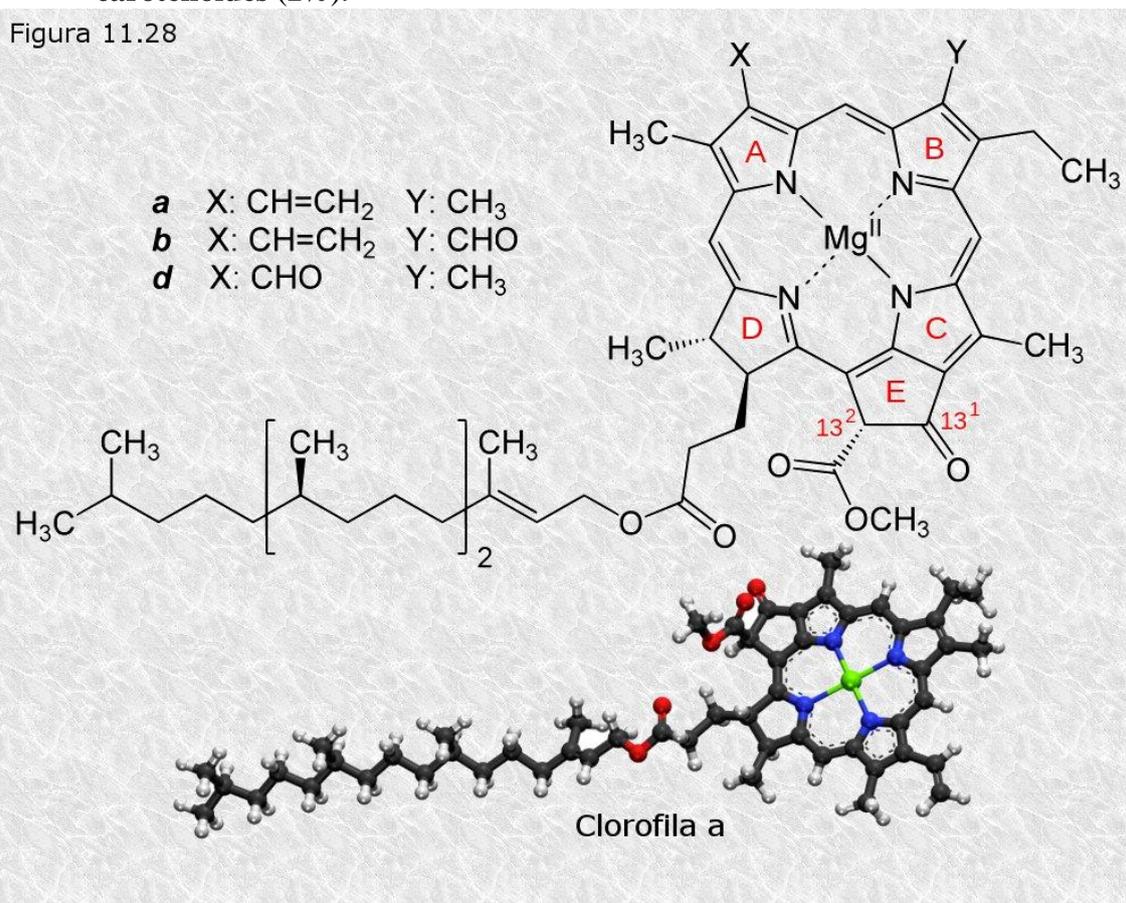


Figura 11.27

La membrana tilacoidal es, desde el punto de vista químico, la parte más peculiar del cloroplasto. Contiene un 38% de lípidos, un 50% de proteínas y un

12% de unas sustancias que llamaremos **pigmentos**. Los lípidos son semejantes a los de las membranas que forman la envoltura; tampoco entre ellos está presente el colesterol. Entre las proteínas cabe destacar una serie de enzimas transportadores de electrones que integran la *cadena de transporte electrónico fotosintético*, y una *ATP-sintetasa* análoga a la que hay en la membrana mitocondrial interna. Los pigmentos son sustancias de naturaleza lipídica que tienen como misión capturar la energía luminosa necesaria para el proceso de la *fotosíntesis*. Hay dos tipos de pigmentos: las **clorofilas** (10%) y los **carotenoides** (2%).

Figura 11.28



Las **clorofilas** son compuestos porfirínicos de un color verde característico. Poseen en su molécula dos zonas bien diferenciadas: a) un núcleo tetrapirrólico (anillo de *porfirina*) con un átomo de magnesio en el centro, y b) una cola hidrocarbonada que consiste en el alcohol terpenoide denominado *fitol* esterificado con un grupo carboxilo del anillo de porfirina. Son compuestos anfipáticos; su parte polar corresponde al anillo porfirínico y su parte no polar a la cola hidrocarbonada del fitol. Existen dos tipos de clorofilas (clorofila *a* y clorofila *b*) que difieren en la naturaleza de uno de los sustituyentes del anillo de porfirina (ver Figura 11.28).

Los **carotenoides** son pigmentos liposolubles de naturaleza terpenoide. Son de color amarillo o anaranjado. Se distinguen dos tipos de carotenoides: los **carotenos**, y sus derivados oxigenados, las **xantofilas**. Además de los pigmentos citados, en algunas algas aparecen otros accesorios, como la *ficoeritrina* y la *ficocianina*.

El rasgo estructural que todos estos pigmentos tienen en común es la posesión de un *sistema de dobles enlaces conjugados* (sucesión de enlaces simples y dobles que se alternan). Es esta característica la que les permite

capturar la energía radiante de la luz solar necesaria para el proceso de fotosíntesis.

Los cloroplastos, al igual que las mitocondrias, se originan por crecimiento y partición de otros cloroplastos preexistentes. La partición de un cloroplasto va precedida por la replicación de su DNA. Así, estos orgánulos también se comportan en algunos aspectos como si de células independientes se tratase. Este hecho, junto con las similitudes que presentan con determinadas células procariotas fotosintéticas (presencia de ribosomas y DNA, ausencia de esteroides, etc.) apoyan la hipótesis, análoga a la que se estableció en su momento para las mitocondrias, de un *origen endosimbionte* de los cloroplastos; según esta hipótesis estos orgánulos descienden de bacterias fotosintéticas ancestrales (probablemente cianobacterias) que vivían en simbiosis con una primitiva célula eucariota, antecesora de la actual célula eucariótica vegetal.

Los cloroplastos contienen la maquinaria bioquímica necesaria para capturar la energía luminosa, convertirla en energía química, y emplearla para transformar la materia inorgánica en materia orgánica en el proceso denominado *fotosíntesis*.

6.- ESTADO DINÁMICO DEL CITOPLASMA CELULAR: FLUJO DE MEMBRANA.

La descripción que hasta aquí hemos realizado del citoplasma de la célula eucariota puede transmitir la idea de se trata de una estructura estática, que no cambia sustancialmente en el transcurso del tiempo. Sin embargo, nada más lejos de la realidad: si en lugar de dibujar, como hemos hecho, una *fotografía* del citoplasma en un instante dado, lo hubiéramos filmado en *video*, constataríamos que se trata de un compartimento celular muy dinámico, que sufre constantes cambios de aspecto y profundas reorganizaciones internas que afectan tanto al hialoplasma como a los distintos orgánulos. Estos cambios tienen lugar mediante un conjunto de procesos que globalmente se denominan **flujo de membrana**.

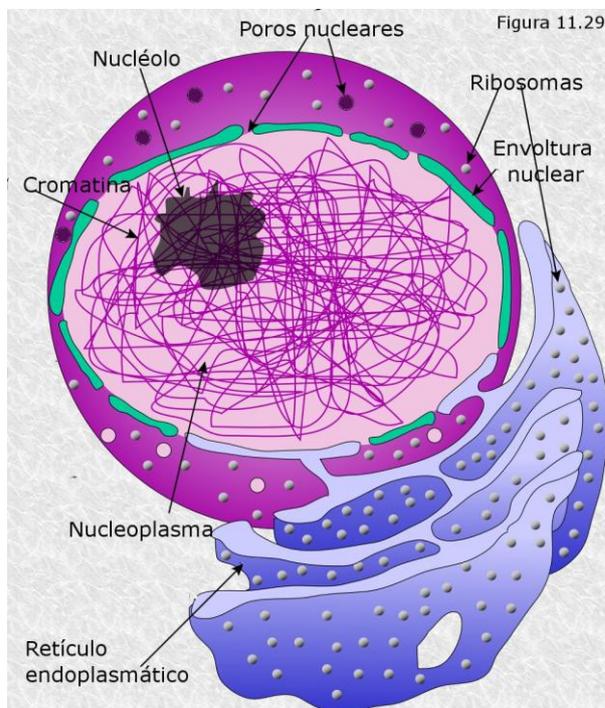
El carácter fluido de las membranas celulares permite que estas puedan deformarse e incluso escindirse liberando pequeñas vesículas membranosas de modo parecido a como se forman "pompas" al soplar sobre una película de agua jabonosa (ver Figura 11.6). Estas vesículas escindidas pueden a su vez fundirse entre sí o con otras membranas sirviendo de vehículos para el transporte de sustancias entre diferentes orgánulos celulares y entre éstos y el medio extracelular. Conviene resaltar que este tipo de transporte incluye dos modalidades: algunas sustancias viajan disueltas en el contenido de las vesículas, otras lo hacen formando parte de su membrana.

Cuando se estudia en detalle este *flujo de membrana* se comprueba que no es en absoluto caótico, sino que parece transcurrir en una determinada dirección. Las vesículas membranosas parten del retículo endoplasmático, se dirigen al aparato de Golgi, y desde aquí se distribuyen radialmente hacia los distintos destinos celulares (lisosomas, peroxisomas, membrana plasmática, etc.). También es interesante comprobar que las mitocondrias y en su caso los cloroplastos, en consonancia con su relativa autonomía respecto al resto de la célula, son relativamente ajenos a este proceso.

El proceso que acabamos de describir, en el que fragmentos de la membrana de un orgánulo pueden incorporarse a la de otro orgánulo o a la membrana plasmática, debe hacernos reflexionar sobre el hecho de que, si bien nos hemos esforzado en

enumerar y describir los diferentes orgánulos celulares tratándolos como entidades discretas, el conjunto de las membranas de la célula parecen formar parte de una única realidad dinámica.

7.-NÚCLEO.



La célula eucariota se caracteriza por tener su material genético encerrado en una estructura de aspecto globular que recibe el nombre de **núcleo**. La presencia constante de esta estructura en las células de tejidos animales y vegetales fue establecida ya desde los primeros tiempos de la teoría celular. Cada célula tiene normalmente un sólo núcleo, pero algunas pueden tener dos o más.

El núcleo suele ser un cuerpo esférico, sin embargo en ocasiones su forma guarda relación con la de la célula. Así, cuando la célula es alargada (como muchas células vegetales) el núcleo también se alarga orientándose según el eje mayor de la misma. También existen en algunas células núcleos de formas muy sofisticadas

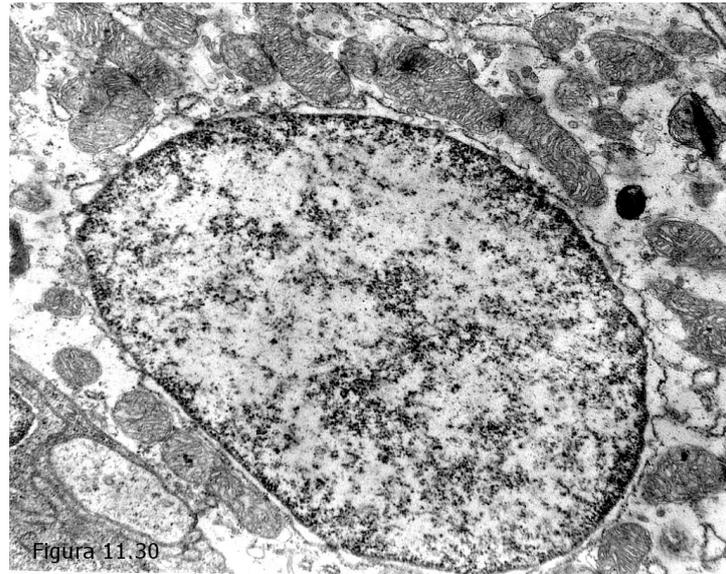
(lobulados, estrellados, etc.).

El tamaño del núcleo es variable, pero guarda relación con el tamaño celular. Cuando el cociente entre el volumen nuclear y el volumen del citoplasma (relación núcleo-citoplasmática) cae por debajo de un determinado umbral, se desencadena el mecanismo de la división celular.

El núcleo y el citoplasma se encuentran separados por la **envoltura nuclear**. Esta envoltura consiste en una doble membrana que, como hemos visto anteriormente, no es más que una porción especializada de las membranas del retículo endoplasmático; la cavidad interior definida por estas dos membranas, denominada *espacio perinuclear*, se continúa con la luz del retículo (ver Figura 11.29). Durante el proceso de *división celular* la envoltura nuclear se desgaja y sus membranas se "diluyen" entre las del retículo endoplasmático; cuando finaliza la división, una zona determinada de este retículo rodea a los núcleos hijos para formar las nuevas envolturas nucleares. Las dos membranas que forman la envoltura entran en mutuo contacto en algunos puntos dando lugar a unas aberturas denominadas **poros nucleares** que comunican el núcleo con el citoplasma (Figura 11.29). Los poros se hallan rodeados de una estructura formada por ocho gránulos proteicos, el **complejo del poro**, encargada de regular el tráfico de macromoléculas entre el núcleo y el citoplasma.

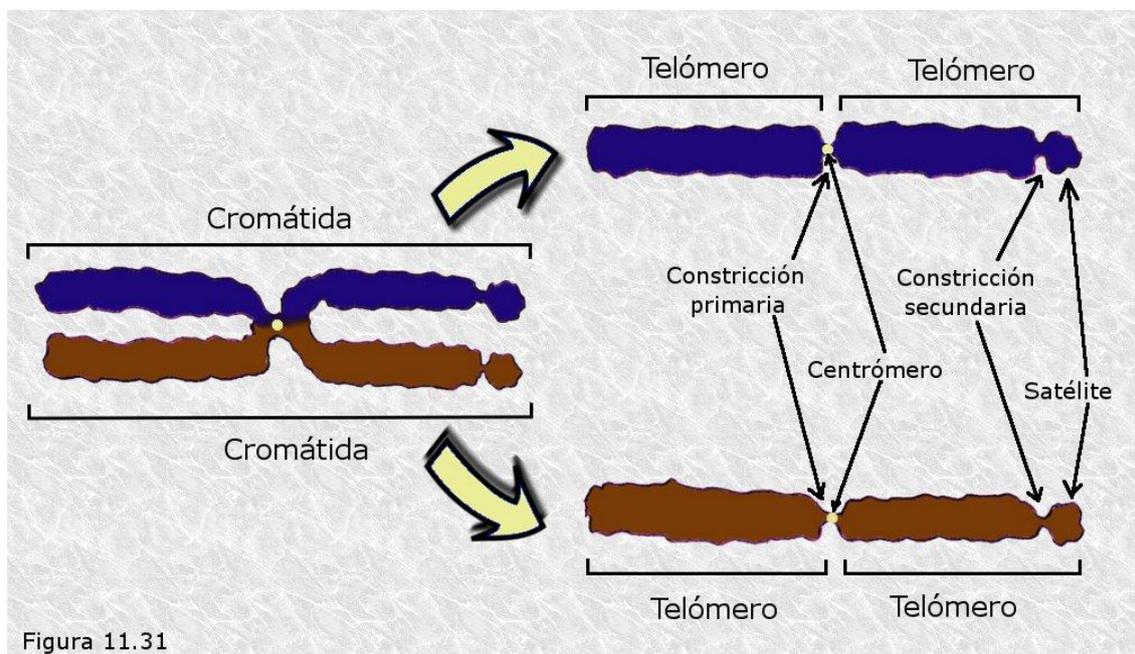
Debido a la presencia de estas discontinuidades (poros), la envoltura nuclear no constituye una barrera demasiado selectiva para la mayoría de las biomoléculas disueltas, por lo tanto, el medio interno del núcleo, denominado **jugo nuclear** o **nucleoplasma**, tiene una composición química bastante similar a la del citosol. En el jugo nuclear se hallan suspendidos los restantes componentes del núcleo, a saber, el **nucléolo** y la **cromatina** (Figura 11.29).

El **nucléolo** es un corpúsculo esférico, denso y de aspecto granular, con alto contenido en RNA y proteínas. En él se sintetiza el RNA ribosómico que se ensambla a continuación con las proteínas ribosómicas sintetizadas en el citoplasma para dar lugar a las subunidades mayor y menor de los ribosomas. Estas subunidades son exportadas al citoplasma donde a su vez se ensamblan para constituir los ribosomas.



La **cromatina** es una sustancia de aspecto fibroso que se encuentra dispersa por todo el nucleoplasma y se tiñe intensamente con colorantes básicos. Se compone de **DNA** y unas proteínas de carácter básico denominadas **histonas**. Es el componente principal del núcleo: en ella, en forma de secuencias de nucleótidos del DNA, se encuentra almacenada la información genética que gobierna todos los procesos celulares. En la Figura 11.30 se aprecia una microfotografía electrónica del núcleo de una célula eucariota, rodeado de varias mitocondrias.

8.-CROMOSOMAS.



Durante los períodos de división celular las fibras de cromatina se condensan, empaquetándose más y más sobre sí mismas, para dar lugar a unas estructuras individualizadas que se denominan **cromosomas**. Así pues, cromatina y cromosomas, aún presentando aspectos diferentes cuando se les observa al microscopio óptico, tienen idéntica composición, y sólo difieren en su mayor o menor grado de empaquetamiento.

Conviene resaltar que los cromosomas existen como tales entidades individuales aún cuando se encuentran en forma de cromatina, pero en tal estado aparecen tan extendidos y enredados que resultan indistinguibles.

Los cromosomas tienen forma de bastoncillos más o menos alargados cuya longitud oscila entre 1 y 5 μm (Figura 11.31). En algunas fases del ciclo celular aparecen divididos longitudinalmente en dos **cromátidas hermanas** unidas por el centrómero, mientras que en otras no se aprecia tal división. En muchos cromosomas se distinguen una o más **constricciones** (zonas en las que el cromosoma es más estrecho). Una de ellas, la **constricción primaria**, contiene un gránulo denso, el **centrómero**, a través del cual el cromosoma se engarza a las fibras del huso acromático durante la división celular. La constricción primaria divide al cromosoma en dos brazos o **telómeros** que pueden tener igual o diferente longitud. Se puede clasificar a los cromosomas en diferentes tipos morfológicos atendiendo a la posición más o menos centrada de la constricción primaria. Algunos cromosomas presentan una o varias constricciones adicionales denominadas **constricciones secundarias**, que generalmente delimitan

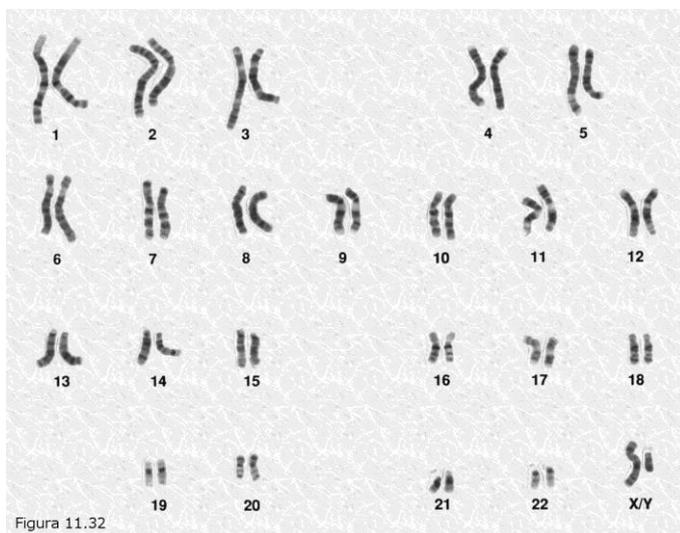


Figura 11.32

regiones terminales de los brazos cromosómicos denominadas **satélites**.

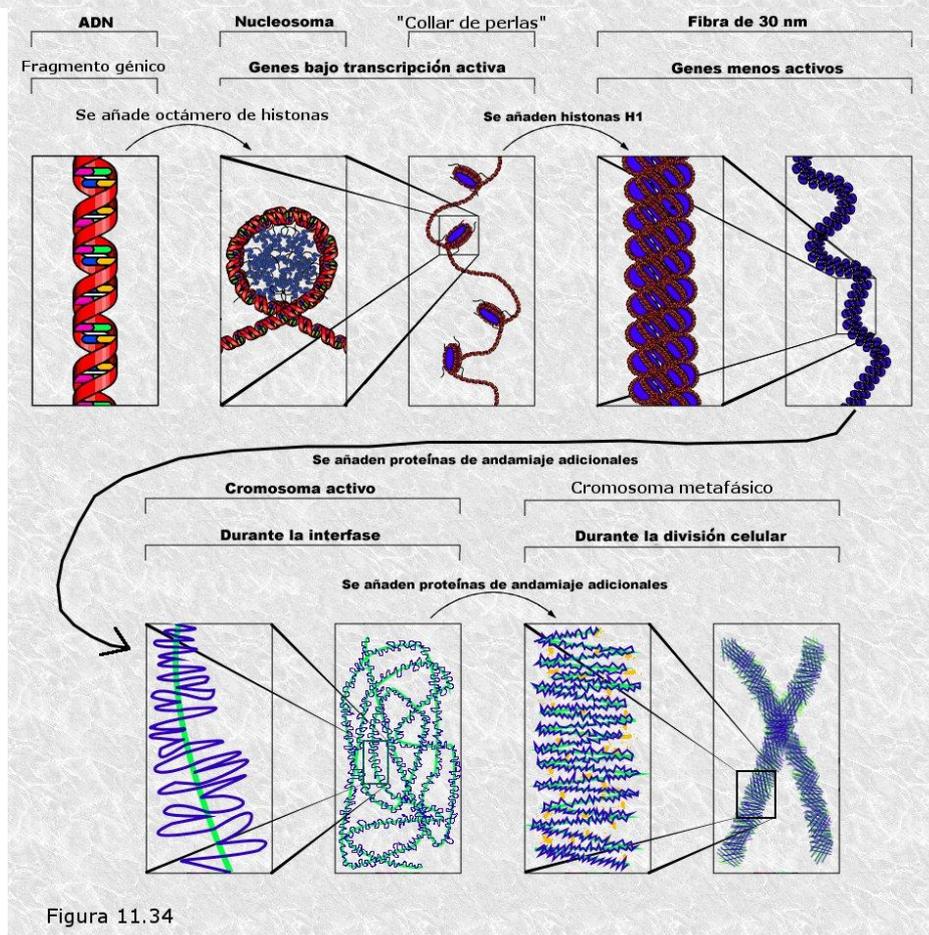
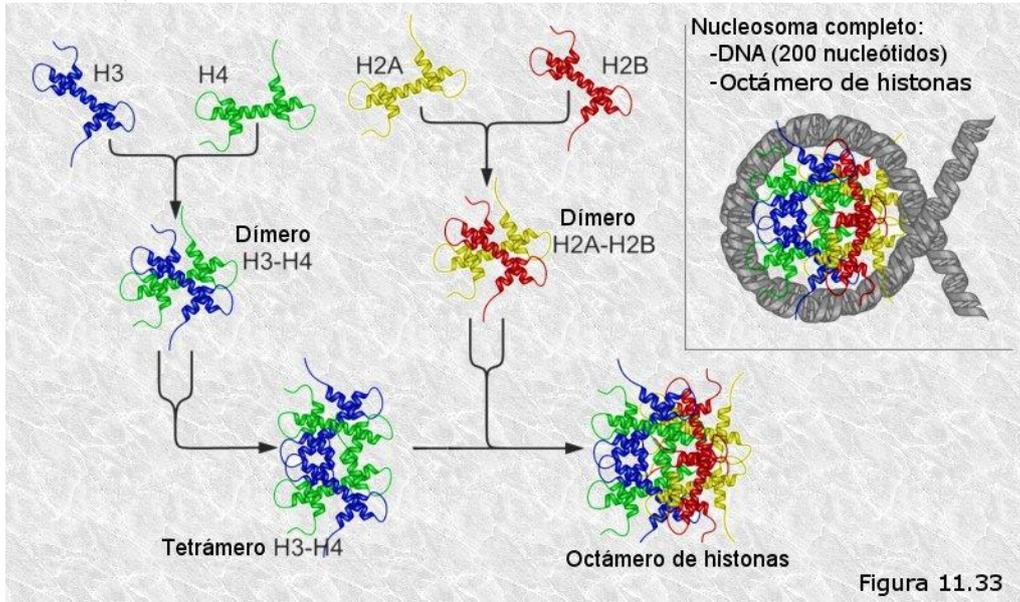
El número de cromosomas es constante para todos los individuos de una misma especie. El conjunto formado por todos los cromosomas presentes en las células de una especie dada constituye su **cariotipo** característico (Figura 11.32). Ello no impide que, aún dentro de una misma especie, puedan existir células **haploides** (con n cromosomas todos ellos

diferentes) y **diploides** (con n pares de cromosomas homólogos). El significado biológico de estos dos tipos de *dotación cromosómica* se entenderá mejor en relación con los procesos de reproducción sexual que estudiaremos más adelante. Aunque pueda parecer lo contrario, el número de cromosomas de una especie no guarda relación con su complejidad o posición en la escala evolutiva.

Los cromosomas, al igual que la cromatina están compuestos por **DNA** (bicatenario y lineal) e **histonas** en cantidades aproximadamente iguales. Las histonas son proteínas de bajo peso molecular ricas en aminoácidos cargados positivamente (lisina y arginina), lo que les confiere carácter básico. Su secuencia de aminoácidos varía muy poco de unas especies a otras, lo que indica que deben jugar algún papel importante en la determinación de la estructura del cromosoma. La afinidad entre DNA e histonas se basa en interacciones iónicas entre las cargas negativas presentes en los grupos fosfato del DNA y las cargas positivas de las histonas. Además de estos dos componentes los cromosomas contienen otras proteínas, denominadas **proteínas ácidas**, que se encuentran en cantidades menores.

La estructura del cromosoma eucariota, es decir, el modo en que el DNA y las histonas se asocian para constituirlo, es de una complejidad tal que sólo en los últimos años, y tras la combinación de enfoques experimentales muy diversos, pudo ser conocida con un grado razonable de aproximación. Dicha estructura está basada en la

repetición de unidades básicas denominadas **nucleosomas** que están constituidas por un *octámero de histonas* con un segmento de DNA de unos 200 nucleótidos de longitud arrollado sobre él (Figura 11.33). Una simple sucesión de nucleosomas da lugar a una *fibra de cromatina unitaria* de unos 10 nm de grosor, que al microscopio electrónico presenta el aspecto de un "collar de perlas". Sucesivos niveles de empaquetamiento, aún no muy bien comprendidos, de esta fibra de cromatina unitaria dan lugar a fibras más y más gruesas y terminan por configurar un cromosoma visible al microscopio óptico (Figura 11.34).



9.-ESTRUCTURA DE LA CÉLULA PROCARIOTA.

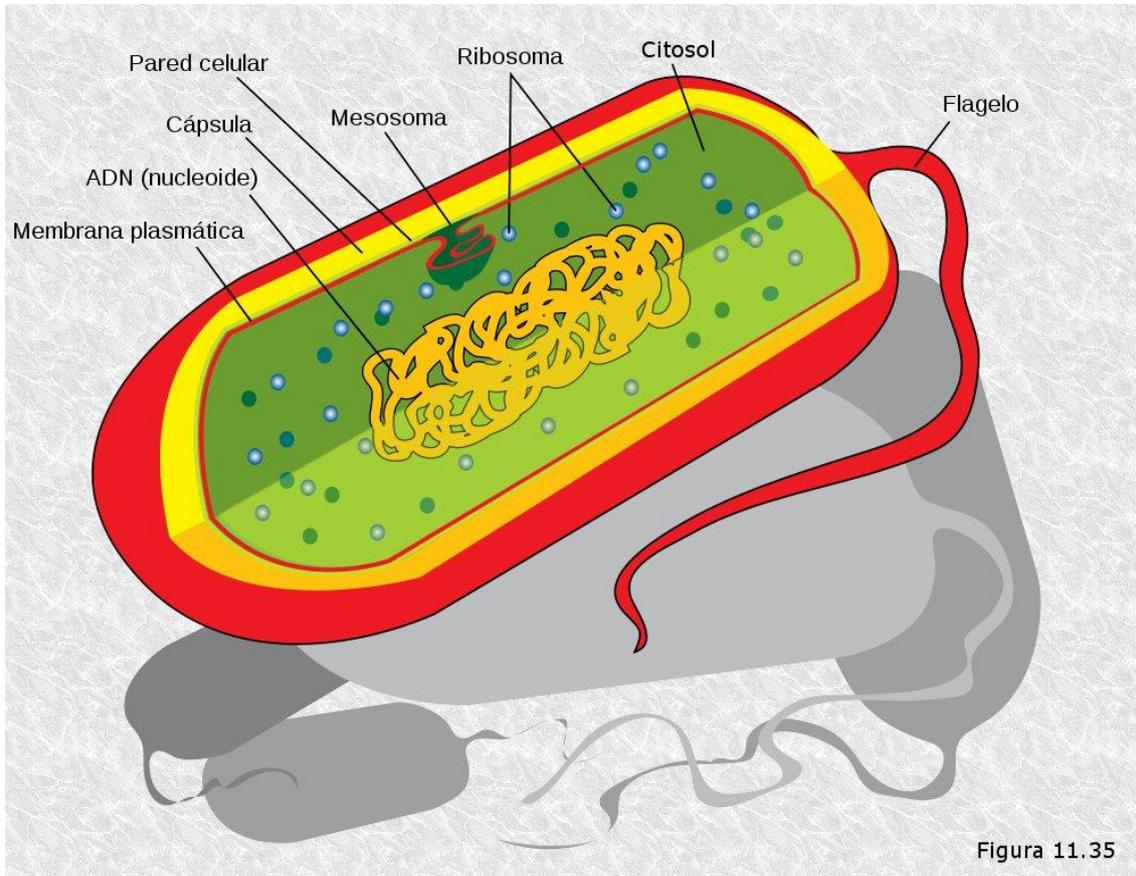


Figura 11.35

Como ya se apuntó anteriormente, la célula procariota tiene una organización interna mucho más simple que la célula eucariota. A continuación se expondrán algunos rasgos estructurales comunes a todas las células procariotas que aparecen esquematizados en la Figura 11.33.

La célula procariota está rodeada de una **membrana plasmática** muy similar en composición y estructura a la de la célula eucariota. Está formada por una bicapa lipídica fluida en la que se encuentran incrustadas diferentes clases de proteínas. Entre sus lípidos constituyentes no se encuentran los esteroides. La membrana de la célula procariota contiene una gran variedad de proteínas; entre ellas destacan las proteínas transportadoras, que se encargan de regular el tráfico de solutos entre el citosol y el medio extracelular. Las proteínas transportadoras de electrones y las encargadas de la síntesis de ATP, que en las células eucariotas se encuentran ancladas en las membranas de mitocondrias y cloroplastos, también aparecen formando parte de la membrana plasmática de las células procariotas, concretamente, en unos repliegues o invaginaciones de la misma que reciben el nombre de **mesosomas**. En las células procariotas fotosintéticas los pigmentos encargados de capturar la energía luminosa también están localizados en repliegues de la membrana plasmática denominados **chromatóforos**.

Adosada a la membrana plasmática por su cara externa se encuentra una **pared celular** que no es de naturaleza celulósica como la de la célula vegetal sino que está formada por una macromolécula compleja denominada **peptidoglucano**. El peptidoglucano es una macromolécula gigante que a modo de saco rodea a toda la célula; está formado por cadenas paralelas de un heteropolisacárido complejo unidas

transversalmente por cadenas de aminoácidos. Tal entramado molecular confiere una extraordinaria resistencia mecánica a la pared celular, que constituye un auténtico *exoesqueleto* cuya misión es proteger a la célula procariota frente a fenómenos osmóticos desfavorables a la par que mantener su forma y rigidez características. Algunas especies bacterianas presentan una envoltura lipídica adicional que rodea exteriormente a la pared celular.

El **citoplasma** de la célula procariota es un medio homogéneo que carece de estructuras membranosas (las que puedan aparecer son repliegues de la propia membrana plasmática). Consiste en una fase acuosa en la que se encuentran disueltas varios miles de enzimas diferentes, numerosas sustancias intermediarias del metabolismo celular y una gran variedad de iones inorgánicos. Además, se encuentran dispersos en él varios miles de **ribosomas** que, al igual que los de la célula eucariota, son los responsables de la síntesis de proteínas. Los ribosomas procariotas son más pequeños que los eucariotas y están formados por un número más reducido de proteínas y moléculas de RNA ribosómico. La célula procariota carece de citoesqueleto siendo la función de éste asumida por la pared celular.

El material genético de la célula procariota se encuentra en una región difusa del citoplasma, el **nucleoide**, que no presenta ningún tipo de envoltura membranosa. Consiste en una única molécula de DNA con estructura circular que contiene varios miles de genes. Este *cromosoma procariota* mide alrededor de 1cm de circunferencia, por lo que resulta evidente que sus cadenas polinucleotídicas tienen que estar densamente empaquetadas mediante enrollamientos y superenrollamientos si han de caber en un espacio de apenas $2 \mu\text{m}^3$. Sin embargo, el DNA del cromosoma procariota no se encuentra asociado a proteínas histónicas como lo está el de los cromosomas eucariotas. En algunas especies bacterianas, además del DNA cromosómico, se ha detectado la presencia adicional de una o más moléculas de DNA pequeñas y circulares denominadas **plásmidos**, cuya función consiste en dirigir las transferencias de material genético entre células distintas.

Muchas células procariotas poseen unas estructuras de naturaleza proteica y aspecto piloso, denominadas **pilos**, que surgen de la envoltura celular hacia el exterior. Estas estructuras a modo de túbulos permiten a las células procariotas intercambiar material genético con otras de su misma especie en lo que se interpreta como una forma primitiva de sexualidad. Por otra parte, algunas especies bacterianas presentan uno o más **flagelos** largos que les sirven de propulsión en el medio acuoso en el que viven. Estos flagelos tienen una estructura y composición completamente diferente a los de la célula eucariota; se encuentran anclados en una estructura rotatoria presente en la membrana de cuyo giro depende su movimiento.

Las células procariotas fueron con toda probabilidad los primeros organismos vivos que habitaron sobre la Tierra; todas las células actuales, incluidas las células eucariotas, descienden evolutivamente de estos procariontes ancestrales. Los representantes actuales de esta notable estirpe celular son las **bacterias**. Existe en nuestro planeta una enorme variedad de especies bacterianas que explotan con éxito todos los hábitats imaginables incluidos los que presentan condiciones extremas para la vida como los hielos polares o las aguas termales. Hay bacterias que habitan en el suelo, en las aguas oceánicas o continentales, o en la materia orgánica en putrefacción; otras viven en el interior de organismos pluricelulares a los que parasitan; muchos de los agentes infecciosos responsables de un gran número de enfermedades son asimismo bacterias. Hay que pensar que no tiene demasiado sentido tildar de "primitivos" a estos microorganismos que con tanto éxito han colonizado los distintos ambientes del planeta y han sobrevivido en ellos durante miles de millones de años.