

La Célula. Estructura Y Función

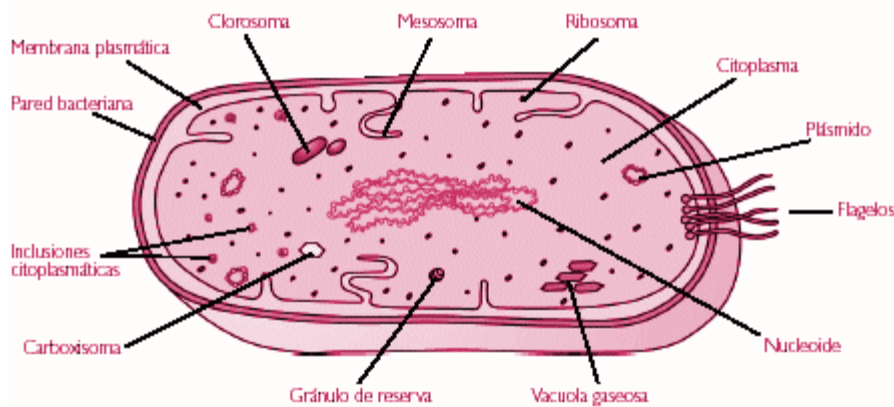
Hasta el final del s. XIX no se elaboró la teoría celular, que enuncia que la célula es la unidad morfológica, fisiológica y genética de todos los seres vivos, y que además toda célula proviene de otra. Todas las células tienen una estructura común: la membrana plasmática, el citoplasma y el material genético o ADN. Se distinguen dos clases de células: las células procariotas (sin núcleo) y las células eucariotas, mucho más evolucionadas y que presentan núcleo, citoesqueleto en el citoplasma y orgánulos membranosos con funciones diferenciadas.

Forma y tamaño de las células

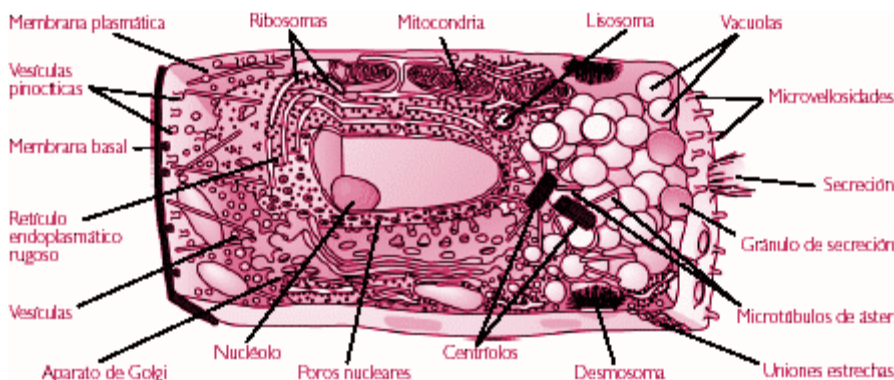
La **célula** es una estructura constituida por tres elementos básicos: **membrana plasmática**, **citoplasma** y **material genético** (ADN). Las células tienen la capacidad de realizar las tres funciones vitales: nutrición, relación y reproducción (ver t13).

- La forma de las células está determinada básicamente por su función. La forma puede variar en función de la ausencia de pared celular rígida, de las tensiones de uniones a células contiguas, de la viscosidad del citosol, de fenómenos osmóticos y de tipo de citoesqueleto interno.
- El tamaño de las células es también extremadamente variable. Los factores que limitan su tamaño son la capacidad de captación de nutrientes del medio que les rodea y la capacidad funcional del núcleo.

Cuando una célula aumenta de tamaño, aumenta mucho más su volumen (V) que su superficie (S) (debido a que $V = 4/3\pi r^3$ mientras que $S = 4\pi r^2$). Esto implica que la relación superficie/volumen disminuye, lo que es un gran inconveniente para la célula ya que la entrada de nutrientes está en función de su superficie y no del volumen. Por este motivo, la mayoría de las células maduras son aplanadas, prismáticas e irregulares, y pocas son esféricas, de forma que así mantienen la relación superficie/volumen constante. El aumento de volumen de la célula nunca va acompañado del aumento de volumen del núcleo, ni de su dotación cromosómica.



Célula procariota: bacteria Gram positiva.



Célula eucariota. Epitelial secretora.

Estructura de las células

La estructura común a todas las células comprende la membrana plasmática, el citoplasma y el material genético o ADN.

- **Membrana plasmática:** constituida por una bicapa lipídica en la que están englobadas ciertas proteínas. Los lípidos hacen de barrera aislante entre el medio acuoso interno y el medio acuoso externo.
- **El citoplasma:** abarca el medio líquido, o citosol, y el morfoplasma (nombre que recibe una serie de estructuras denominadas orgánulos celulares).
- **El material genético:** constituido por una o varias moléculas de ADN. Según esté o no rodeado por una membrana, formando el núcleo, se diferencian dos tipos de células: las **procariotas** (sin núcleo) y las **eucariotas** (con núcleo).

Las **células eucariotas**, además de la estructura básica de la célula (membrana, citoplasma y material genético) presentan una serie de estructuras fundamentales para sus funciones vitales (ver t27 y t28):

- **El sistema endomembranoso:** es el conjunto de estructuras membranosas (orgánulos) intercomunicadas que pueden ocupar casi la totalidad del citoplasma.
- **Orgánulos transductores de energía:** son las mitocondrias y los cloroplastos. Su función es la producción de energía a partir de la oxidación de la materia orgánica (mitocondrias) o de energía luminosa (cloroplastos).
- **Estructuras carentes de membranas:** están también en el citoplasma y son los **ribosomas**, cuya función es sintetizar proteínas; y el **citoesqueleto**, que da dureza, elasticidad y forma a las células, además de permitir el movimiento de las moléculas y orgánulos en el citoplasma.
- **El núcleo:** mantiene protegido al material genético y permite que las funciones de transcripción y traducción se produzcan de modo independiente en el espacio y en el tiempo.

En el exterior de la membrana plasmática de la **célula procariota** (ver t40) se encuentra la **pared celular**, que protege a la célula de los cambios externos. El interior celular es mucho más sencillo que en las eucariotas; en el citoplasma se encuentran los ribosomas, prácticamente con la misma función y estructura que las eucariotas pero con un coeficiente de sedimentación menor. También se encuentran los **mesosomas**, que son invaginaciones de la membrana. No hay, por tanto, citoesqueleto ni sistema endomembranoso. El material genético es una molécula de ADN circular que está condensada en una región denominada **nucleoide**. No está dentro de un núcleo con membrana y no se distinguen nucléolos.

La célula. Célula procariota y eucariota

Todos los seres vivos están formados por unidades muy pequeñas, generalmente invisibles a simple vista llamadas **células**. Este nombre fue dado por su descubridor Roberto Hooke, en 1665 y significa celda pequeña.

La **célula** es la unidad morfológica y funcional de todo ser vivo, es el elemento de menor tamaño que puede considerarse vivo. Cada célula es un **sistema** abierto que intercambia **materia** y energía con su medio. En una célula ocurren todas las **funciones** vitales, de manera que basta una sola de ellas para tener un ser vivo (que será un ser vivo unicelular).

La célula es una porción limitada de protoplasma, una sustancia constituida por 75% de **agua**, 5% de otras sustancias inorgánicas y 20% de **compuestos orgánicos**. Las partes del protoplasma tienen funciones coordinadas de tal manera que le otorgan a la célula un alto grado de especialización funcional, cualquiera sea el tipo de tejido al que pertenezcan.

Existen dos tipos de células fundamentales: **procariotas** y **eucariotas**.

Células procariotas

Se llama procariota a las células sin núcleo celular definido, es decir cuyo material genético se encuentra disperso en el citoplasma.

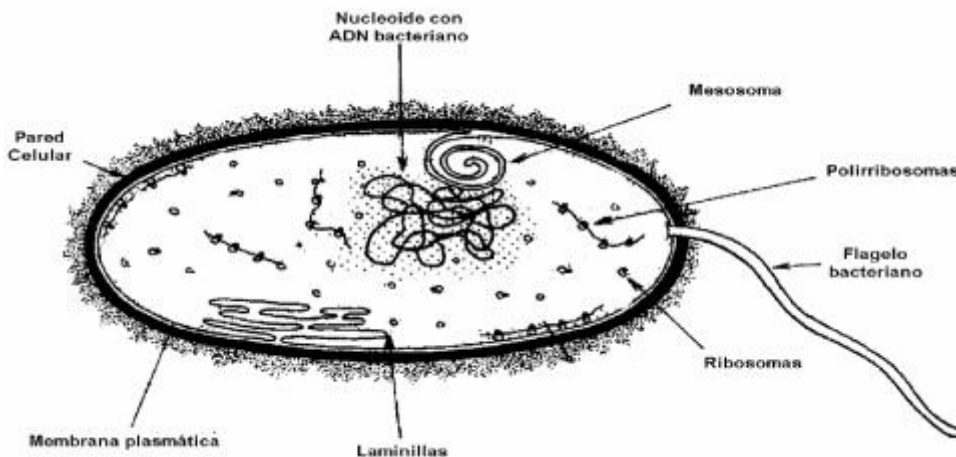
Las células procariotas estructuralmente son las más simples y pequeñas. Como toda célula, están delimitadas por una **membrana plasmática** que contiene pliegues hacia el interior (invaginaciones) algunos de los cuales son denominados **laminillas** y otro es denominado **mesosoma** y está relacionado con la división de la célula.

La célula procariota por fuera de la membrana está rodeada por una **pared celular** que le brinda protección.

El interior de [la célula](#) se denomina **citoplasma**. En el centro es posible hallar una región más densa, llamada **nucleoide**, donde se encuentra el material genético o **ADN**. Es decir que el **ADN** no está separado del resto del citoplasma y está asociado al mesosoma.

En el citoplasma también hay **ribosomas**, que son **estructuras** que tienen la **función** de fabricar **proteínas**. Pueden estar libres o formando **conjuntos** denominados **polirribosomas**.

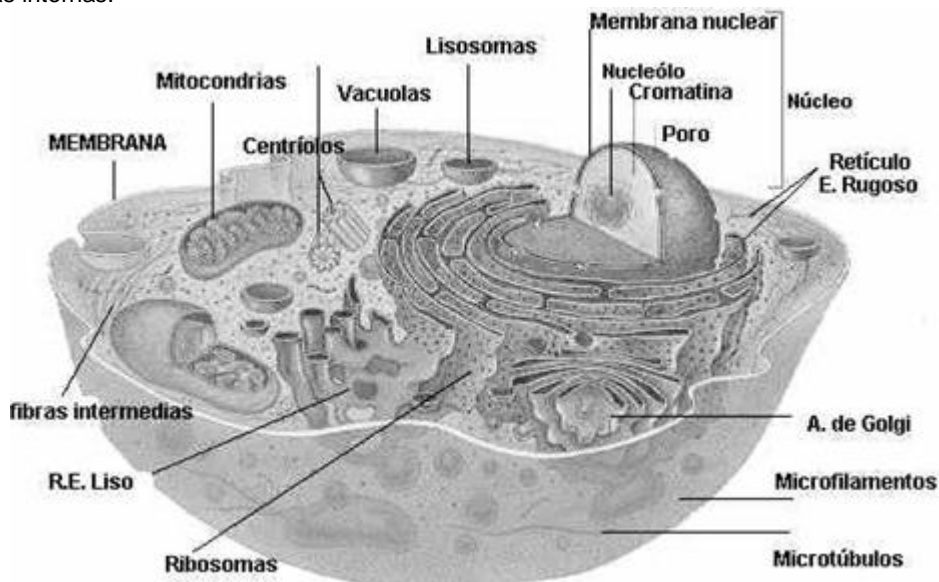
Las células procariotas pueden tener distintas estructuras que le permiten la locomoción, como por ejemplo las **cilias** (que parecen pelitos) o **flagelos** (filamentos más largos que las cilias).



Células eucariotas

Se llama célula eucariota a las células que tienen un núcleo definido gracias a una membrana nuclear donde contiene su material hereditario. Las células eucariotas tienen un **modelo** de **organización** mucho más complejo que las procariotas. Su tamaño es mucho mayor y en el citoplasma es posible encontrar un conjunto de estructuras celulares que cumplen diversas funciones y en conjunto se denominan **organelas** celulares.

El siguiente esquema representa el corte de una célula a la mitad para **poder** observar todas sus organelas internas.



Entre las células eucariotas podemos distinguir dos tipos de células que presentan algunas diferencias: son **células animales** y **vegetales**.

A continuación describiremos las estructuras presentes en ambas células y mencionaremos aquellas que le son particulares sólo a alguno de estos tipos.

- **Membrana plasmática**

El límite externo de la célula es la **membrana plasmática**, encargada de controlar el paso de todas las sustancias y compuestos que ingresan o salen de la célula.

La membrana plasmática está formada por una doble capa de fosfolípidos que, cada tanto, está interrumpida por proteínas incrustadas en ella. Algunas proteínas atraviesan la doble capa de **lípidos** de lado a lado (proteínas de transmembrana) y otras sólo se encuentran asociadas a una de las capas, la interna o externa.

Las proteínas de la membrana tienen diversas funciones, como por ejemplo el **transporte** de sustancias y el reconocimiento de **señales** provenientes de otras células.

- **El núcleo celular**

El núcleo contiene el material genético de la célula o ADN. Es el lugar desde el cual se dirigen todas las funciones celulares. Está separado del citoplasma por una membrana nuclear que es doble. Cada tanto está interrumpida por orificios o poros nucleares que permiten el intercambio de moléculas entre el citoplasma y el interior nuclear. Una zona interna del núcleo, que se distingue del resto, se denomina nucleolo. Está asociado con la fabricación de los componentes que forman parte de los ribosomas.

- **Citoplasma**

Es la parte del protoplasma que se ubica entre las membranas nuclear y plasmática. Es un medio coloidal de aspecto viscoso en el cual se encuentran suspendidas distintas estructuras y organoides.

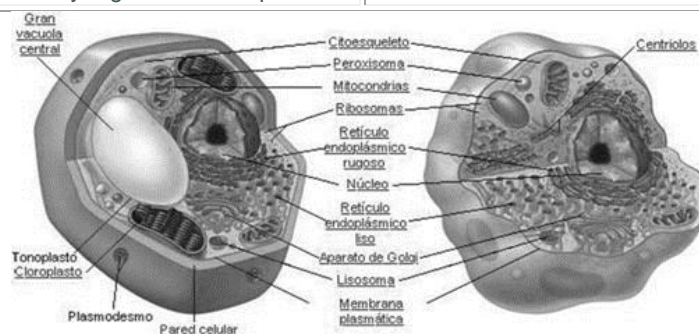
- **Retículo endoplasmático.** Está formado por un sistema complejo de membranas distribuidas por todo el citoplasma. Se distingue una zona del retículo asociada a los ribosomas que tiene la función de fabricar proteínas denominada **retículo endoplasmático rugoso** o **granular (RER o REG)**. La porción de retículo libre de ribosomas se denomina **retículo endoplasmático liso (REL)** y tiene, entre otras, la función de fabricar lípidos.
- **Complejo de Golgi.** Es otra organela que tiene forma de sacos membranosos apilados. Aquí llegan y se modifican algunas proteínas fabricadas en el RER. Los **productos** son dirigidos hacia diferentes destinos: Golgi es el director de tránsito de las proteínas que fabrica la célula. Algunas son dirigidas hacia la membrana plasmática, ciertas proteínas serán exportadas hacia otras células y otras serán empaquetadas en pequeñas bolsitas membranosas (llamadas vesículas).
- **Lisosomas.** Son un tipo especial de vesículas formadas en el complejo de Golgi que contiene en su interior **enzimas** que actúan en la degradación de las moléculas orgánicas que ingresan a la célula. A este **proceso** se lo denomina **digestión celular**.
- **Mitocondrias.** Estas organelas están rodeadas de una **doble membrana**. En las mitocondrias se realizan las **reacciones químicas** que permiten generar energía **química** a partir de moléculas orgánicas en presencia de **oxígeno**. Esta energía es la que mantiene todos los **procesos** vitales de la célula.
- **Cloroplastos.** Están presentes solamente en las células vegetales. Tiene una membrana externa, una interna y además un tercer tipo de membrana en forma de bolsitas achatadas, llamadas **tilacoides**, que contienen un pigmento verde, la clorofila, que permite realizar el proceso de **fotosíntesis**.
- **Vacuolas.** Son vesículas membranosas presentes en las células **animales** y vegetales. Sin embargo son mucho más importantes en las células vegetales y pueden ocupar hasta el 70-90% del citoplasma. En general, su función es la de **almacenamiento**.
- **Ribosomas.** Son organelas formadas por dos subunidades (mayor y menor) que se originan en el nucleolo y que, una vez en el citoplasma, se ensamblan para llevar a cabo su función. Los ribosomas están a cargo de la fabricación o **síntesis** de las proteínas. Los hacen libres en el citoplasma o asociados a la superficie del RER.
- **El citoesqueleto.** Es un conjunto variado de filamentos que forman un esqueleto celular, necesario para mantener la forma de la célula y sostener a las organelas en sus posiciones. Es una **estructura** muy **dinámica** pues constantemente se está organizando y desorganizando y esto le permite a la célula cambiar de forma (por ejemplo para aquellas células que deben desplazarse) o permitir el **movimiento** de las organelas en el interior del citoplasma.
- **Centriolos.** Son dos estructuras formadas por filamentos que pueden observarse en el citoplasma de las células animales. Participan durante la división de la célula. En las células vegetales no se encuentran.
- **Pared celular.** Las células vegetales, por fuera de la membrana plasmática, presentan una pared celular que le brinda protección. Tiene una composición distinta a las paredes que se encuentran en las células procariotas.

Diferenciación entre célula procariota y eucariota

CÉLULA PROCARIOTA	CÉLULA EUCARIOTA
Estructura sencilla. Tamaño: 1 a 5 micrones.	Estructura compleja. Tamaño: 10 a 50 micrones.
Tienen pocas formas: esféricas (cocos), de bastón (bacilos), de coma ortográfica (vibriones), o de espiral (espirilos). Siempre son unicelulares, aunque pueden formar colonias.	Tienen formas muy variadas. Pueden constituir organismos unicelulares o pluricelulares. En éstos hay células muy especializadas y, por ello, con formas muy diferentes.
Membrana de secreción gruesa y constituida de mureína. Algunas poseen además una cápsula mucosa que favorece que las células hijas se mantengan unidas formando colonias.	Las células vegetales tienen una pared gruesa de celulosa . Las células animales pueden presentar una membrana de secreción (matriz extracelular) o carecer de ella.
Los orgánulos membranosos son los mesosomas. Las cianobacterias presentan además, los tilacoides.	Los orgánulos membranosos son: el retículo endoplasmático, aparato de Golgi, vacuolas, lisosomas, mitocondrias, cloroplastos (solo algunas células) y peroxisomas.
Las estructuras no membranosas son los ribosomas. Algunos presentan vesículas de paredes proteicas.	Las estructuras no membranosas son los ribosomas, citoesqueleto y en las animales, además, centriolos.
No tienen núcleo. El ADN está condensado en una región del citoplasma denominada nucleóide. No se distinguen nucleólos.	Si tienen núcleo y dentro de él uno o más nucleólos.
ADN doble circular, con pocos genes. El ADN se empaqueta formando una estructura circular.	ADN doble helicoidal, con muchos genes. El ADN se empaqueta formando cromosomas .
Estructura celular típica de bacterias .	Estructura celular típica de protistas, hongos , plantas y animales.

Diferenciación entre célula vegetal y animal

CÉLULA VEGETAL	CÉLULA ANIMAL
Forma ligeramente hexagonal.	Forma esférica.
Tiene una gran vacuola con agua de reserva.	Contiene poros para el intercambio de nutrientes y desechos.
Cloroplasto que hace la fotosíntesis .	No tiene cloroplasto.
No posee centriolos.	Con centriolos, por lo que pueden presentar cilios y flagelos.
Núcleo, citoplasma y orgánulos en la periferia.	Núcleo central.



ORGANIZACIÓN DE LA CELULA EUCARIOTA

1. Introducción

Para estudiar la estructura de la célula eucariótica, cuyas características y diferencias respecto a la célula procariótica señalamos en el tema anterior, seguiremos el siguiente esquema:

- 1) La pared celular de las células vegetales.
- 2) Sistemas de membrana: membrana plasmática, retículo endoplasmático liso y rugoso, complejo de Golgi, vacuolas y lisosomas.
- 3) El citosol y los ribosomas.
- 4) Mitocondrias y cloroplastos.
- 5) Centriolos, cilios y flagelos y microtúbulos.
- 6) El núcleo.

2. La pared celular de las células vegetales

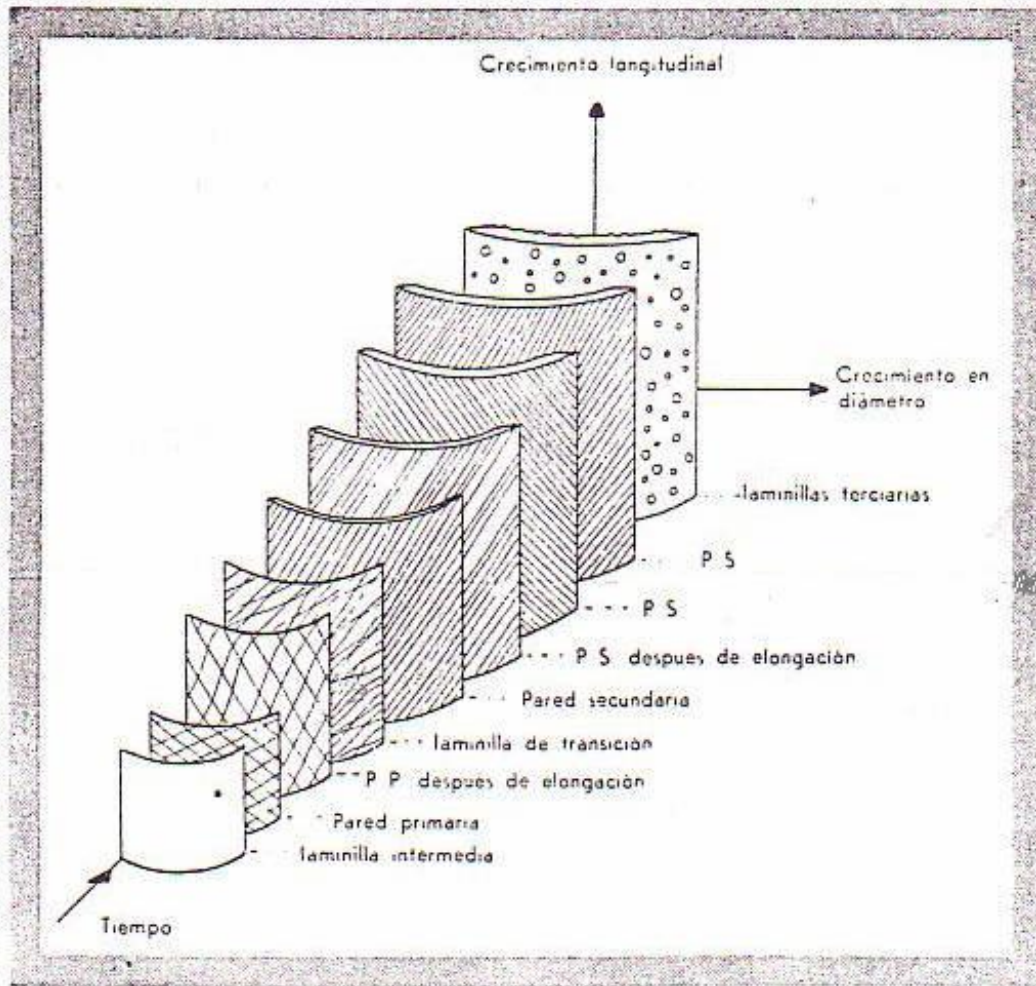
Veíamos en el tema anterior que una de las diferencias existentes entre la célula animal y la célula vegetal era la presencia en ésta de una cubierta exterior rígida que denominamos pared celular. La pared celular se sitúa por encima de la membrana plasmática. Por su rigidez actúa como sostén mecánico en los tejidos vegetales.

En la constitución de las paredes celulares interviene fundamentalmente la celulosa producida por la célula, pero las paredes adyacentes se encuentran cementadas con pectina.

Las paredes celulares son muy complejas y están altamente diferenciadas en algunos tejidos. Además, se disponen conforme a una secuencia especial. Hablamos de paredes primarias, secundarias y terciarias, que se depositan en capas superpuestas durante el crecimiento y la diferenciación celular. La disposición de las microfibrillas (elementos constitutivos de la mayoría de las paredes celulares) y la composición química diferencian esos tres tipos de paredes celulares.

Las paredes primarias y secundarias están compuestas principalmente por celulosa, a la que se pueden incorporar otros materiales (lignina o suberina, cutina, ceras, etc.).

La pared terciaria se deposita, en algunos tejidos, en el interior de la pared secundaria y posee una estructura especial así como diferentes propiedades químicas y de tinción. Está compuesta fundamentalmente por xilosa en lugar de celulosa.



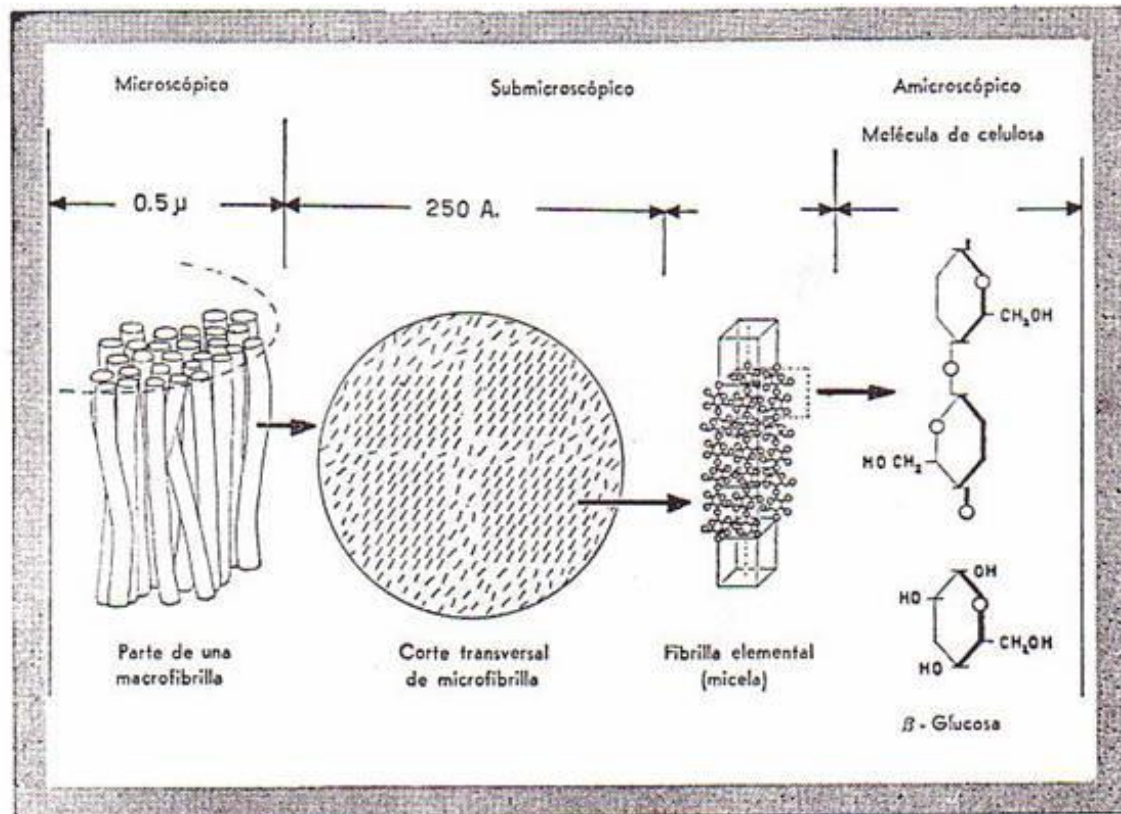
Esquema que ilustra la secuencia en la formación de los diversos tipos de capas de la pared celular. Véase la disposición de las fibrillas y demás estructuras en las diferentes membranas. (De D. K. Mühlethaler.)

La formación de las diversas paredes hay que considerarla dentro del proceso de crecimiento y diferenciación de la célula. Durante el crecimiento, las partes más externas y viejas de la pared celular están sujetas a estiramientos intensos por los procesos de reorientación y aun de ruptura que ocurren en las microfibrillas. Así se pueden producir los fenómenos de desgarramiento, inclinación, crecimiento en mosaico, etc.

La pared celular determina en gran medida la forma de la célula y se utiliza como un criterio para la clasificación de los tejidos vegetales en parénquima, colénquima, fibras, etc.

La pared celular primaria está formada esencialmente por microfibrillas de celulosa que pueden orientarse en todas las direcciones dentro del plano de la pared, formando un retículo laxo que contiene grandes cantidades de agua y componentes no celulósicos. Se admite que el crecimiento de la pared primaria y la secundaria tiene lugar por aposición. Sin embargo, en la pared secundaria las fibrillas son paralelas y se encuentran agrupadas más densamente.

En la siguiente figura aparecen representados los elementos estructurales de la celulosa en los distintos niveles de organización dentro de la pared celular. Las macrofibrillas, visibles con el microscopio óptico, están compuestas por microfibrillas de unos 250 Å de diámetro, las cuales a su vez se encuentran constituidas por cerca de 2.000 cadenas de celulosa. Alrededor de 100 de estas cadenas están unidas entre sí en fibrillas elementales o micelas, en las cuales existe una organización molecular cristalina.



Elementos estructurales de la celulosa en los distintos niveles de organización.
(De D. K. Mühlethaler.)

Queda decir por último que, si bien señalábamos al principio la importancia de la pared celular como estructura rígida para la misma estructura de la planta, es también importante su papel estructural para la célula considerada individualmente. No se trata sólo de conferirle la forma característica, como ya hemos dicho: hay que entender que las células vegetales están en contacto continuo con el agua -por la cual, a través de la raíz, toman del suelo diversos nutrientes-, que presenta en disolución una concentración de sales muy inferior a la que tiene la propia célula en su citoplasma. Esto, unido al carácter semipermeable de la membrana plasmática, hace que las células vegetales se encuentren sometidas a presiones osmóticas elevadas que, por entrada de agua, llegarían a reventar la célula, si ésta no se encontrase protegida por la "coraza" de la pared celular (en este caso la "coraza" sería para impedir que se reventase la célula por la presión que ejerce el agua desde dentro y no para defender a la célula de presiones externas).

3) Sistemas de membrana: membrana plasmática, retículo endoplásmico liso y rugoso, complejo de Golgi, vacuolas y lisosomas.

a) Estructura y función de la membrana plasmática

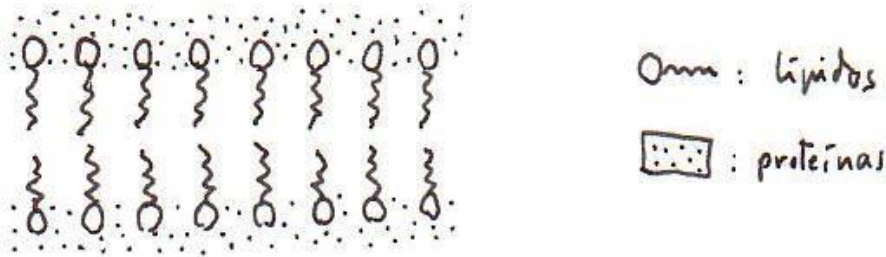
La membrana plasmática constituye el límite de la célula, a través del cual se realizan los intercambios con el medio extracelular. Funciona como una barrera selectiva que incorpora determinadas sustancias del medio e interviene en la eliminación de catabolitos o de sustancias elaboradas por la célula.

No es una estructura estática, con función de compartimentación, sino dinámica, cambiante, que además sirve de soporte de enzimas.

Tiene unos 8 nm de espesor. Al micro electrónico con muchos aumentos aparece como una estructura trilaminar con dos capas densas que delimitan una capa central clara. En células animales la capa densa externa es más gruesa que la interna.

***Composición química y estructura:** la membrana plasmática está constituida por lípidos y proteínas a las que se unen radicales glucídicos.

VERTON (1895) observó que la membrana era atravesada fácilmente por sustancias liposolubles. GORTER y GREDEL (1925) idearon un modelo en el que los lípidos formaban una bicapa. DAVSON y DANIELLI (1934) precisaron más aún el modelo anterior: en la bicapa lipídica los grupos no polares quedarían hacia dentro, limitados por los grupos polares de esos lípidos, que quedarían hacia fuera (en contacto con el medio extracelular o con el intracelular). Las proteínas constituirían una capa molecular a ambos lados de la membrana, emparedando los lípidos.



Este modelo se consideró válido durante muchos años.

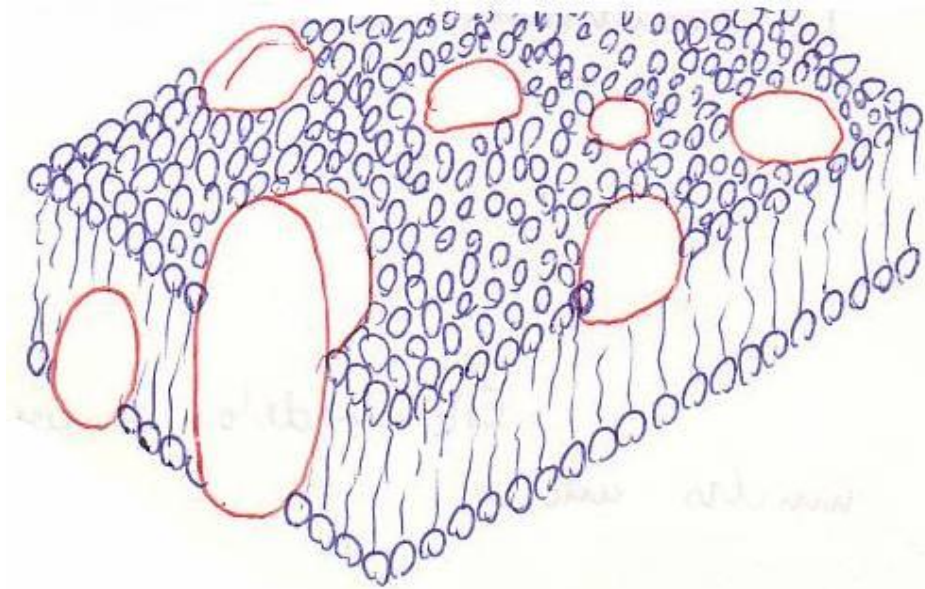
Actualmente se considera más probable que las proteínas de la membrana sean globulares y se distribuyan de manera discontinua, atravesando con frecuencia todo el espesor de la membrana. El modelo más aceptado hoy es el "mosaico fluido" de SINGER y NICOLSON (1972):

Según este modelo, las proteínas constituyen unidades separadas e independientes, y los fosfolípidos se ordenan en bicapas y forman una matriz de cristales líquidos. En esta bicapa las moléculas de lípidos pueden desplazarse lateralmente y así dotan a la bicapa de fluidez y flexibilidad. Además confieren una resistencia eléctrica muy elevada a la membrana y la hacen relativamente impermeable a las moléculas muy polares.

Las proteínas son globulares, según dice este modelo, para interpretar su elevado contenido en α hélice. Algunas proteínas se encuentran parcialmente empotradas en la fase lipídica y otras la atraviesan: esto dependerá de la localización de los grupos R no polares de los aminoácidos.

De esta manera las proteínas formarían una estructura de tipo mosaico en la fluida bicapa fosfolipídica. El mosaico no es fijo o estático, ya que las proteínas pueden difundirse lateralmente.

Este modelo interpreta satisfactoriamente muchas características y propiedades de las membranas biológicas: la diversidad en contenidos de proteína por unidad de superficie membranosa; la asimetría de las membranas naturales (por la distribución asimétrica de proteínas a ambos lados); las propiedades eléctricas y de permeabilidad; y la elevada velocidad a la que se mueven por la membrana algunas proteínas.



La membrana plasmática de las células eucarióticas posee a menudo una cubierta exterior o glucocálix formada por cadenas laterales oligosacáridas y por los oligosacáridos que constituyen los grupos de cabeza de los glucolípidos de la propia membrana.

***Función:** además de limitante celular, la membrana tiene un papel importante en el intercambio de sustancias entre la célula y el medio extracelular, y en la recepción de información.

El transporte de agua e iones se realiza por medio de canales hidrófilos cuya existencia se ha deducido indirectamente. En los axones de las neuronas la membrana plasmática presenta 2 tipos de canales: una "bomba" que transporta Na^+ y K^+ contra gradiente de concentración consumiendo energía procedente del ATP; y otro tipo de canales que permite el paso de iones a favor de gradiente de concentración y se abre en respuesta a los cambios de voltaje a través de la membrana.

La membrana plasmática es además un receptor de señales del medio extracelular. Presenta receptores específicos (probablemente proteínas integrantes de la membrana) para la mayor parte de hormonas proteicas y glicoproteicas que estimulan a las células.

***Diferenciaciones de la superficie celular:** en la superficie celular se encuentran con frecuencia estructuras especiales relacionadas con las funciones que desempeñan las células. Particularmente en las células epiteliales que revisten cavidades (intestino, acinos y conductos glandulares):

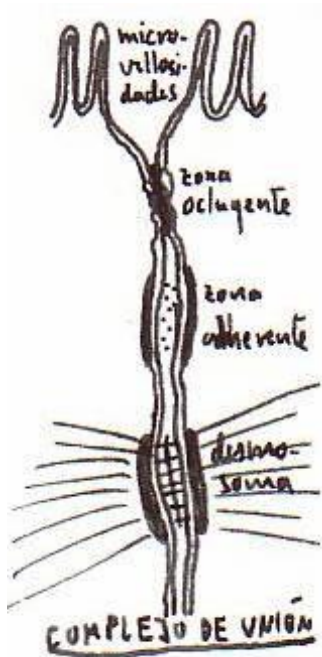
-Microvellosidades:

expansiones citoplasmáticas que aumentan mucho la superficie celular libre. Facilitan la absorción. Por ejemplo, en el epitelio intestinal.

-Pliegues basales: en la parte basal -es decir, la opuesta a la luz- de epitelios de revestimiento, con un

importante papel en el transporte de iones.

Se trata de profundos pliegues de la membrana, entre los que hay citoplasma con numerosas mitocondrias.



-Estructuras de unión entre células:

.Complejos de unión (con una zona ocluyente o unión estrecha; una zona adherente; y un desmosoma). Se dan en el epitelio cilíndrico del intestino.

.Nexos (o "gaps junction") en los que las membranas se aproximan mucho pero no se fusionan, y en los que existen canales que unen los citoplasmas de células adyacentes y por los que pueden pasar iones. Los nexos se observan con frecuencia en fibras musculares (lisas y cardiacas).

b) Retículo endoplasmático rugoso

Descrito por PORTER y PALADE en 1952 como unas membranas dispuestas en perfiles de dos membranas paralelas que entonces interpretaron como túbulos. Un año después PALADE descubrió los ribosomas. El RER está formado por cisternas con ribosomas en su cara citoplasmática.

Las membranas, lipoproteicas, forman bolsas aplanadas (cisternas) y túbulos, con frecuencia interconectados.

En células con intensa síntesis proteica (células plasmáticas, acinares del páncreas, etc.), el RER se dispone en forma de sacos aplanados y muy próximos, por lo que en los cortes que se estudian al microscopio electrónico se ven como "perfiles" de membranas paralelas.

El contenido de las cisternas depende de los polipéptidos sintetizados.

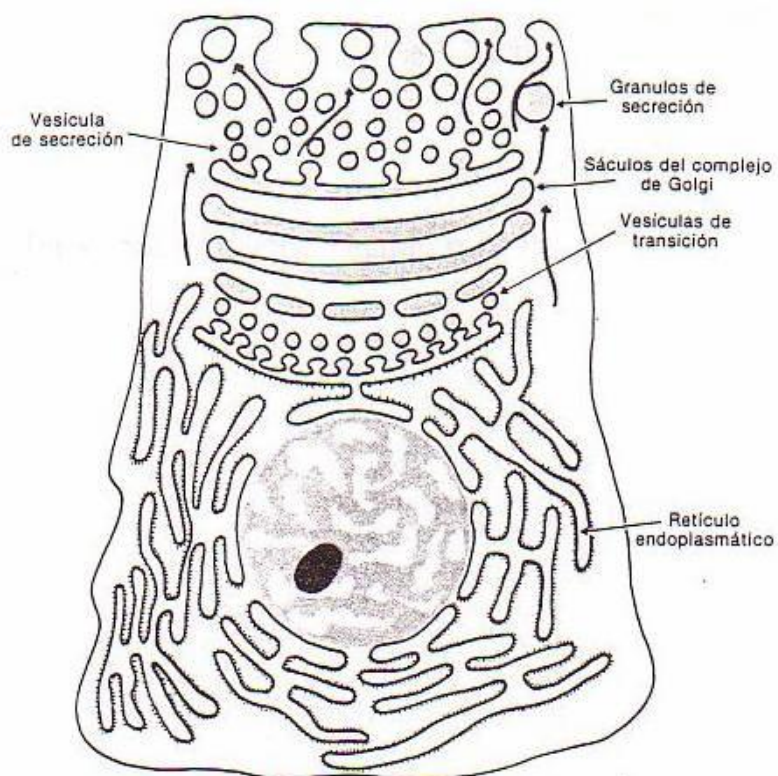


Fig. 2.15. Representación esquemática de la relación existente entre las funciones de retículo endoplasmático y el complejo de Golgi, en una célula secretora. Las flechas indican la trayectoria que siguen las proteínas elaboradas por los polirribosomas.

Los ribosomas, adosados a la cara externa (citoplasmática) se hallan dispuestos en polirribosomas. Se unen a la membrana por la subunidad mayor.

Función. En cuanto a la función del RER, ésta es la síntesis de proteínas que han de ser segregadas: al exterior (como las células plasmáticas que fabrican las inmunoglobulinas), o al interior (como ciertas enzimas líticas que son rodeadas por una membrana y constituyen los lisosomas).

Los polipéptidos son sintetizados en la cara citoplasmática (donde están los ribosomas) y deben pasar al interior de las cisternas. Es probable que este paso se dé a través de ventanas que se abren temporalmente en la membrana.

Para comprender cómo se completa la síntesis de proteínas hay que tener en cuenta el Complejo de Golgi.

c) Retículo endoplasmático liso

Muy desarrollado en algunos tipos celulares: células hepáticas, musculares, secretoras de hormonas esteroideas, secretoras de Cl⁻. Presenta forma de red de túbulos interconectados y vesículas. Sin ribosomas en la superficie citoplasmática.

En ocasiones RER y REL presentan conexiones. Pero ambos son funcionalmente diferentes. Además de por no tener ribosomas, el REL se diferencia del RER por estar constituido principalmente por túbulos, que al ser cortados muestran forma de vesículas redondeadas, y no la forma de perfiles alargados propia de las cisternas del RER.

Químicamente el REL está formado por proteínas y lípidos que constituyen las membranas, y por proteínas enzimáticas.

Funciones. Son variables, según los tipos celulares.

-En el hígado: guarda relación con el metabolismo del glucógeno. También tiene una función desintoxicadora de drogas y sustancias tóxicas (fármacos, carcinógenos, pesticidas) que son degradadas o convertidas en no tóxicas por el REL de los hepatocitos.

-También se desarrolla más el REL en las células que sintetizan esteroides (por ejemplo, las de la corteza suprarrenal).

-En el intestino: el REL de las células absorbentes de la mucosa es donde se sintetizan los triglicéridos a partir de los productos de digestión de las grasas.

-En el músculo estriado: el REL almacena Ca^{2+} y lo libera para que se produzca la contracción muscular.

d) Complejo de Golgi

Descubierto por CAMILO GOLGI (neurólogo italiano) en 1899, sirviéndose de la técnica de impregnación con una sal de plata con la que realizaba sus estudios en el tejido nervioso.

*Localización. En las neuronas, donde fue descubierto, se dispone preferentemente en torno al núcleo. En otros tipos celulares tiene una clara polarización (en el epitelio intestinal, en células musculares). En células plasmáticas se dispone en una zona central próxima al núcleo.

Con frecuencia el complejo de Golgi rodea la parte de citoplasma que contiene el centriolo y que se denomina citocentro.

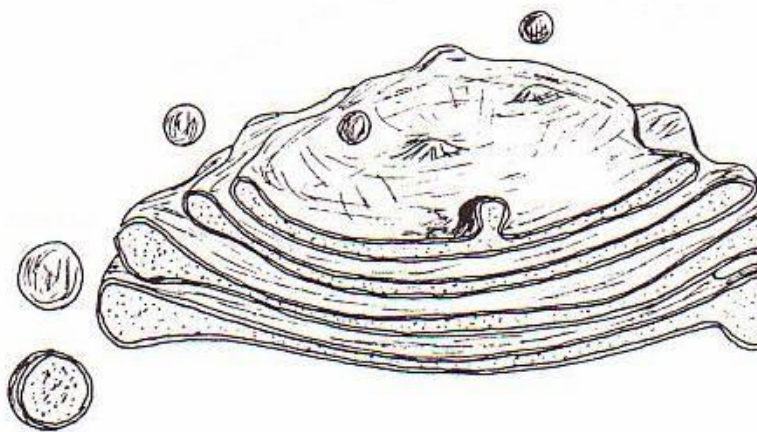
*Ultraestructura. Al micro electrónico se aprecian: cisternas aplanadas, vesículas y vacuolas.

En vertebrados las cisternas se apilan en número variable. Cada cisterna suele adoptar forma de plato: con una cara cóncava, y otra convexa y con el borde muy engrosado.

Rodeando el conjunto de cisternas existen vesículas redondeadas con un material flocular que se condensa hasta originar los gránulos de secreción.

El complejo de Golgi "crece" por su cara convexa, que recibe vesículas del RER con material elaborado en el retículo. Y esa membrana incorporada va desplazándose poco a poco a la cara cóncava de la que se

desprenden vacuolas y gránulos de secreción. Las membranas de la cara convexa son algo más



finas que las de la cara cóncava (5 y 7'5 nm respectivamente).

En invertebrados y en células vegetales el complejo de Golgi se dispone en "unidades" separadas, generalmente muy numerosas, diseminadas por todo el citoplasma y formadas por cisternas y vesículas. Cada unidad se llama dictiosoma.

***Función.** El complejo de Golgi juega un papel esencial en el proceso de secreción. Recibe el producto sintetizado en el RER, completa la síntesis de las moléculas añadiendo restos glicídicos, y concentra el material y constituye así los gránulos de secreción que almacena o segrega al exterior.

Secreción de proteínas. Por ejemplo en células acinares del páncreas: se sintetizan enzimas digestivas en el RER, de donde pasan al complejo de Golgi mediante vesículas de superficie lisa que se generan en los perfiles del RER. Se fusionan con las cisternas del Golgi y vierten su contenido. De las cisternas del Golgi salen vacuolas con el material para segregar, concentrado por un proceso de sustracción de agua a su paso por el complejo de Golgi. Las vacuolas segregan su material fuera de la célula.

Secreción de glicoproteínas. Por ejemplo las células plasmáticas: segregan inmunoglobulinas (anticuerpos). En este tipo de secreción, la fracción proteica es sintetizada por el RER y de aquí es transferida al Golgi, donde se completa la síntesis por adición de restos glicídicos.

En células que segregan mucopolisacáridos sulfatados (p. ej. las caliciformes del intestino) el complejo de Golgi, además de la síntesis glicídica, realiza la incorporación del Ca^{2+} .

En vegetales desempeña también la función de secreción de la pared celular.

e) Vacuolas

Son los espacios o cavidades dedicados en la célula a almacenar sustancias de reserva o de desecho. Mucho más desarrolladas en vegetales que en animales (aunque en células vegetales jóvenes son muy pequeñas).

En células vegetales. Almacenan sustancias de reserva (almidón, grasas, proteínas, etc.) o pigmentos como los que dan color a las flores. En muchos casos acumulan productos de desecho de su propio metabolismo, muchos de los cuales son venenos más o menos activos: resinas, cristales de oxalato cálcico, etc.

En células animales. Cuando las hay, pueden ser de dos clases: vacuolas digestivas, dedicadas a la función digestiva; y vacuolas pulsátiles, que regulan la cantidad de agua de la célula.

Además, en células animales se encuentran también diversas inclusiones de sustancias de reserva (glucógeno, grasas, etc.).

f) Lisosomas

Aislados por DE DUVE (1949). Por centrifugación se calculó que debían tener un diámetro de 0'2 a 0'8 μm . Tenían un contenido elevado en fosfatasa ácida y otras enzimas hidrolíticas. Por sus propiedades enzimáticas se les denominó lisosomas.

Tienen una función digestiva (digestión intracelular). En ellos se han reconocido más de una docena de enzimas hidrolíticas que, junto con la fosfatasa ácida, tienen la propiedad de fragmentar compuestos biológicos en un medio ligeramente ácido. Son característicos de células animales.

Tienen su origen en el complejo de Golgi, del que se desprenden como vesículas cargadas de enzimas que se forman por gemación de los sáculos de dicho orgánulo.

La membrana de los lisosomas no es atacada por las enzimas que encierra, debido a que se halla recubierta interiormente por una gruesa capa de glucoproteínas que impiden su autodigestión. Pero cuando las células se ven privadas bruscamente de oxígeno, se produce la rotura de los lisosomas con liberación de las enzimas y la consiguiente muerte de la célula por autodigestión. Por el contrario, ciertas sustancias hormonales, como la cortisona, estabilizan la membrana del lisosoma.

Se habla de lisosomas primarios cuando éstos se encuentran libres en la célula sin actuar. Los lisosomas secundarios son fruto de la fusión de lisosomas primarios con las vacuolas de fagocitosis o las vesículas pinocíticas que contiene materiales ingeridos. Por acción de las enzimas hidrolíticas el material englobado (en macrófagos, por numerosos lisosomas primarios) es digerido progresivamente.

4. El citosol y los ribosomas

a) El citosol

El espacio existente entre los orgánulos citoplasmáticos está lleno de un medio aparentemente amorfo que recibe el nombre de citoplasma fundamental, citosol o matriz citoplasmática. Debido a su aspecto hialino al microscopio óptico también se denomina hialoplasma. Es soluble y experimenta cambios entre una fase viscosa y otra fluida, probablemente debido a la distinta polimerización de las moléculas que lo componen. En las células en movimiento predomina la fase líquida. En las células fijas, la fase viscosa, aunque existen vías más fluidas por las que circulan sustancias.

En la matriz citoplasmática se hallan las enzimas que intervienen en el metabolismo de la glucosa. Además de proteínas, la matriz contiene agua, iones, aminoácidos, ARN-t y la mayor parte de los metabolitos resultantes del metabolismo.

Aquí se encuentran los orgánulos celulares y otros componentes como el glucógeno, gotitas de lípidos, microfilamentos y microtúbulos.

El glucógeno y las gotitas de lípidos aparecen como sustancias de depósito, para el uso de la célula o para ceder a otras. Los gránulos de glucógeno en el músculo son alargados y pequeños (15-30 nm), mientras que en el hígado presentan un tamaño mucho mayor (200-250 nm) y forma redondeada. Los lípidos en el hígado y en otros órganos se presentan en forma de pequeñas gotitas, mientras que en el tejido adiposo forman una gota gruesa que ocupa casi toda la célula y desplaza el núcleo hacia la periferia.

Los microfilamentos son de naturaleza proteica. Algunos formados por actina y miosina tienen función contráctil y son particularmente abundantes en el músculo estriado (aunque también aparecen en otros tipos celulares e intervienen en movimientos intracelulares).

b) Los ribosomas

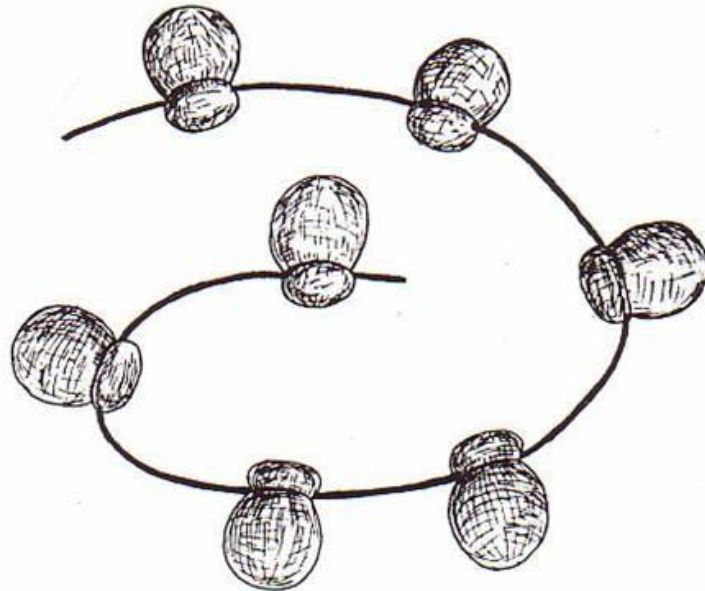
Descubiertos por PALADE (1953). Son pequeñas partículas con un diámetro comprendido entre 15 y 25 nm. Contienen ARN-r y proteínas en proporción diferente (vid. tema 6) según sean de procariota o de eucariota. Presentan dos subunidades que permanecen unidas en presencia de Mg^{2+} . El ARN-r se sintetiza esencialmente en el nucleolo.

Generalmente se establece el tamaño de los ribosomas y de sus subunidades en función de la velocidad a la que sedimentan en el tubo de la centrífuga. Esta velocidad se mide en unidades S (de Svedberg). Los ribosomas de células eucarióticas sedimentan a 80 S, y en ausencia de Mg^{2+} se desdoblán en dos subunidades de 60 S y 40 S. Los ribosomas de procariotas, mitocondrias y cloroplastos sedimentan a 70 S y están constituidos por dos subunidades de 50 S y 30 S.

Los ribosomas de eucariotas contienen un 45% de ARN-r y un 55% de proteínas. El ARN-r contenido en la subunidad mayor (de 60 S) tiene una constante de sedimentación de 28 S, mientras que el ARN-r de la subunidad menor (40 S) tiene una constante de sedimentación de 18 S. Los ribosomas de procariotas tienen un 65% de ARN-r, con una constante de sedimentación de 23 S y 16 S en la subunidad mayor y menor respectivamente. En la subunidad mayor existe además un ARN-r de 5 S que no guarda relación con el nucleolo.

		coef. sedi.	prot.	RNA
Eucar.	Ribosomas	80 S	55%	45%
	Subun. mayor	60 S		28 S, 5 S
	Subun. menor	40 S		18 S
Procar.	Ribosomas	70 S	35%	65%
	Subun. mayor	50 S		23 S, 5 S
	Subun. menor	30 S		16 S

La función de los ribosomas es la de sintetizar proteínas (vid. tema 6). Durante esta síntesis, en los ribosomas se lee el código genético contenido en el ARN-m. Varios ribosomas aparecen entonces unidos por una molécula de ARN-m formando los polirribosomas. El número de ribosomas en un polirribosoma depende de la longitud del ARN-m que se esté traduciendo: en el caso de los polipéptidos de la hemoglobina (con 150 aminoácidos por polipéptido) los polirribosomas están integrados por 5 ribosomas.



Esquema de un polirribosoma constituido por siete ribosomas y el RNAm que aparece uniéndolas.

5. Mitocondrias y cloroplastos

a) Mitocondrias

Son orgánulos presentes en todas las células tanto animales como vegetales, y cuya función es proporcionar a la célula la mayor parte de la energía para sus funciones vitales, en forma de ATP. Estos orgánulos pueden ser esféricos, ligeramente alargados o muy alargados con aspecto filamentosos.

Su tamaño oscila entre 1 y 3 μm . Esto hace que puedan ser observadas con el microscopio óptico, aunque el estudio de su estructura detallada exija la utilización del microscopio electrónico.

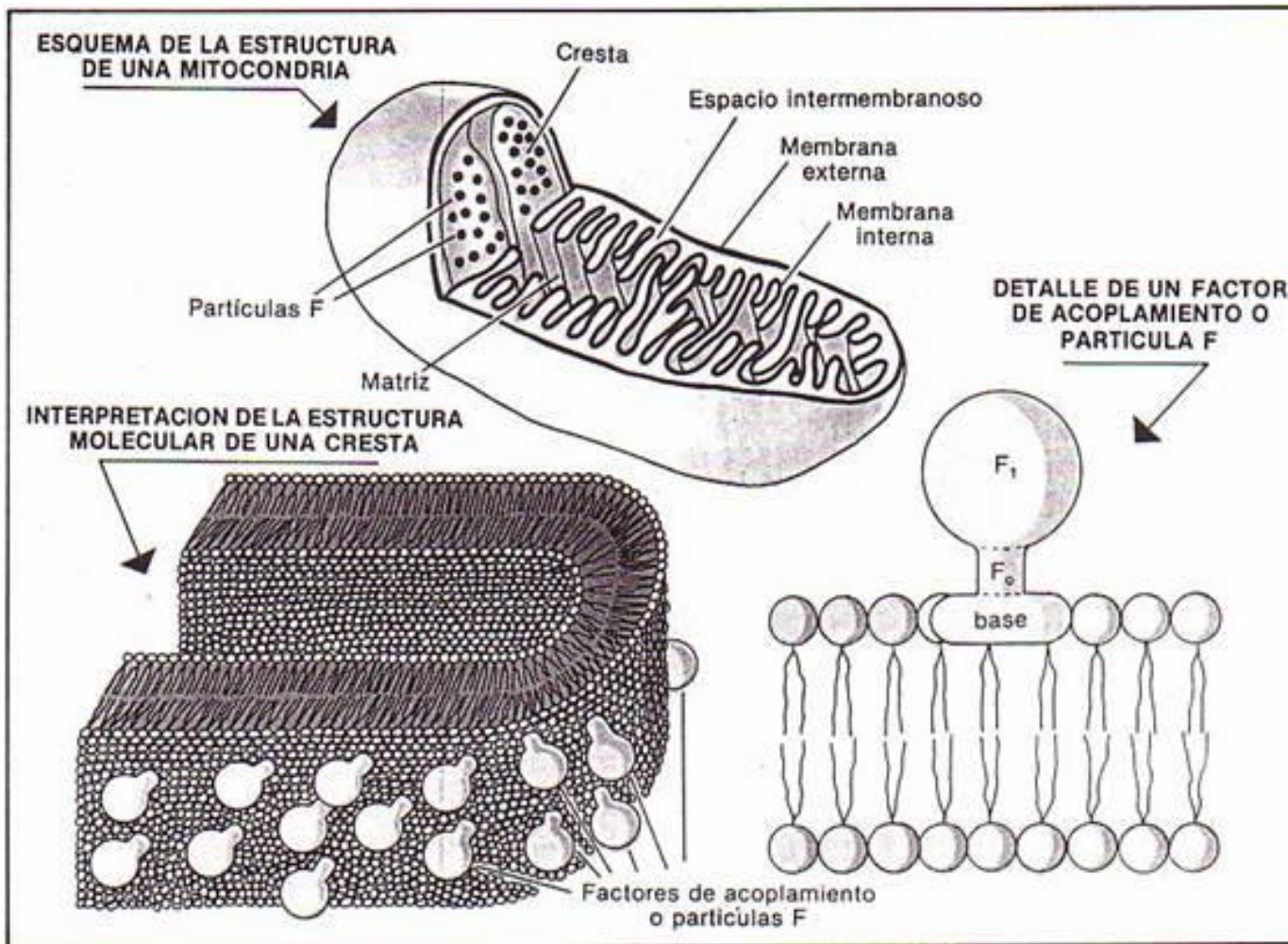
Son orgánulos huecos que constan de dos membranas con 60 Å de espesor cada una, separadas por un pequeño espacio llamado espacio intermembranoso. La membrana externa es lisa. La membrana interna forma una serie de invaginaciones o repliegues perpendiculares al eje longitudinal de la mitocondria que reciben el nombre de crestas mitocondriales. En las crestas se encuentran las enzimas necesarias para la respiración celular.

El espacio que queda envuelto por la membrana interna se denomina matriz mitocondrial y se encuentra ocupado por un líquido con abundantes sustancias: enzimas que intervienen en el ciclo de Krebs, diversas proteínas, y ácidos nucleicos (ADN y ARN). En ocasiones se observan densos granos formados por lipoproteínas y ribosomas (mitorribosomas). Al contener ADN, ARN y ribosomas, las mitocondrias sintetizan sus propias proteínas: se trata de proteínas destinadas a la formación de la membrana interna.

Al micro electrónico -y mediante la técnica de tinción de contraste negativo- se ha visto que la membrana interna, y por lo tanto las crestas mitocondriales, se halla recubierta por unas partículas esféricas de unos 90 Å de diámetro, unidas a la membrana por un pequeño pedúnculo de 35 Å de diámetro y 50 Å de longitud. Estas partículas reciben el nombre de factores de acoplamiento o partículas F y en cada mitocondria hay entre 10^4 y 10^5 .

En cuanto a su estructura, las membranas responden al tipo general de las membranas biológicas; pero carecen de colesterol y las proteínas que se incrustan en la bicapa lipídica son más abundantes en la membrana interna (constituyen el 80% de la membrana, mientras que los lípidos representan sólo el 20%). Entre estas proteínas destacan las enzimas de transporte electrónico de la cadena respiratoria.

En los factores de acoplamiento se pueden distinguir tres partes: la F_1 , de forma esférica; la F_0 , en forma de pequeño pedúnculo cilíndrico (ambas F_1 y F_0 sobresalen de la membrana); y una baselipófila integrada en la propia membrana.



Esquema de la estructura de una mitocondria (arriba) y detalle a nivel molecular de una cresta y de una partícula F (abajo).

En cuanto a su función, en las mitocondrias tienen lugar todas las reacciones del proceso de respiración celular. El proceso de degradación de glucosa, como veremos, consta de tres fases: la glucólisis, el ciclo de Krebs y la cadena de transporte electrónico asociada a la fosforilación oxidativa. Pues en la matriz de las mitocondrias se encuentran las enzimas que intervienen en el ciclo de Krebs, mientras que en las crestas se encuentran las que intervienen en el transporte electrónico y en la fosforilación oxidativa (en esta intervienen, como veremos, las partículas F). Precisamente para aumentar la superficie en la que se desarrollan las acciones enzimáticas de la tercera fase del proceso, es por lo que la membrana interna de las mitocondrias se encuentra replegada en forma de crestas.

Lógicamente, en las células de organismos con respiración anaerobia las mitocondrias son escasas o inexistentes.

El ADN mitocondrial está formado por una doble hélice que en la mayor parte de los organismos estudiados forma una molécula circular. La presencia de este ADN permite que las mitocondrias se reproduzcan por bipartición.

Por lo que se refiere al ARN, existen los tres tipos: ARN-r, ARN-m y ARN-t. Esto confiere cierta autonomía a las mitocondrias.

Los ribosomas se parecen (en sus coeficientes de sedimentación y en su constitución) a los de procariontes, como ya hemos estudiado.

b) Cloroplastos

Una de las características de las células vegetales es la presencia de unos orgánulos específicos denominados plastos. De ellos los más importantes son los cloroplastos, que contienen clorofila y son el asiento de la fotosíntesis. En las plantas superiores los cloroplastos son de forma ovalada, y su tamaño oscila entre 5 y 10 μm de diámetro (son más grandes que las mitocondrias). Su número varía bastante, pero en la mayoría de las células se pueden contar entre 50 y 100.

Debido al color verde de la clorofila los cloroplastos se pueden apreciar al microscopio óptico sin necesidad de tinción. Se perciben en su interior unos granos cuya coloración es más intensa, debido a un acúmulo mayor de clorofila. Fueron denominados grana.

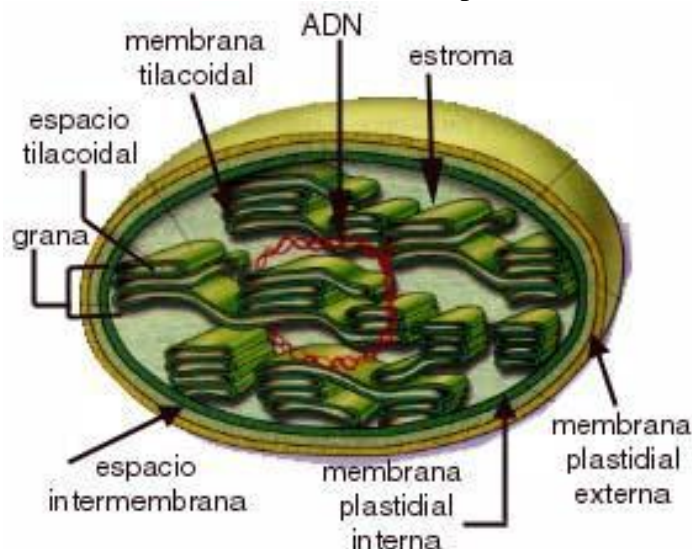
En los cloroplastos de muchas algas se observan gránulos esferoidales incoloros, denominados por SCHMITZ (1882) pirenoides. Son acúmulos de almidón susceptibles de crecer.

Ultraestructura de los cloroplastos. Al micro electrónico se observa que los cloroplastos están delimitados por dos membranas (interna y externa), separadas por el espacio periplástico.

La membrana interna rodea la matriz o estroma, que contiene un sistema de laminillas membranosas paralelas llamadas lamelas o tilacoides.

Las lamelas recorren longitudinalmente el estroma (recordemos que las crestas mitocondriales presentaban una disposición transversal) y presentan expansiones en forma de monedas apiladas, de forma que cada apilamiento constituye un granum (corresponde a uno de esos granos más intensamente verdes que apreciábamos con el micro óptico).

Actualmente se denomina a la porción lamelar de los grana lamelas o tilacoides de los grana, y a la porción rodeada de estroma lamelas o tilacoides estromales (éstas pueden presentar perforaciones). Pero, como veremos, la composición de ambas es diferente.



Las lamelas se originan, según la mayoría de los autores, como invaginaciones de la membrana interna, pero en los cloroplastos bien diferenciados las conexiones con ella se han perdido y sólo ocasionalmente se aprecian. En el sistema lamelar se encuentran los pigmentos y enzimas que intervienen en la fase luminosa de la fotosíntesis.

El desarrollo de tilacoides se ve favorecido por la intensidad luminosa.

El sistema lamelar está presente en prácticamente todos los cloroplastos. Sin embargo las algas tienen cloroplastos agranales. Y en plantas superiores hay un conjunto de plantas denominadas C_4 (que fijan más CO_2 que las demás) que contienen 2 tipos de cloroplastos: las células del mesófilo tienen cloroplastos con grana, y las del parénquima perivasculares agranales.

En las membranas tilacoides sobresalen unas partículas F semejantes en su estructura a las que hemos estudiado en mitocondrias

El estroma está ocupado por un líquido semejante al del citoplasma y en el que se encuentran granos de almidón, macrogotas lipídicas, una cierta cantidad de enzimas -las que intervienen en la fase oscura de la fotosíntesis, que tiene lugar precisamente en el estroma- y ADN, ARN y ribosomas (lo que hace que, igual que las mitocondrias, los cloroplastos presenten cierta autonomía y sean capaces de multiplicarse por bipartición).

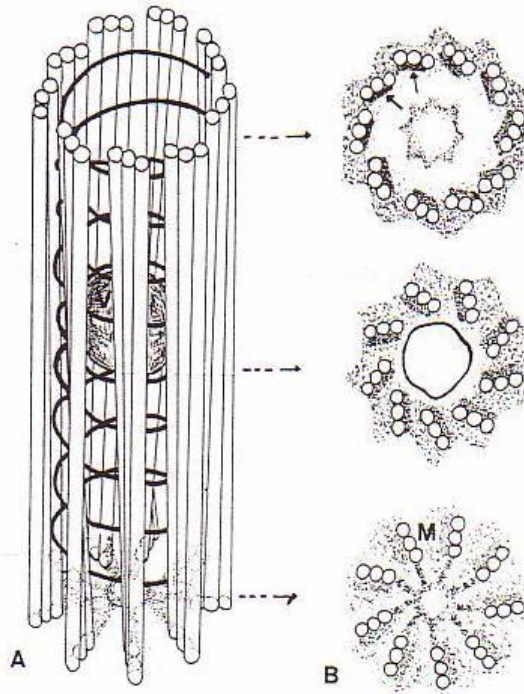
La función de los cloroplastos es llevar a cabo la función clorofílica o fotosíntesis. Ésta, como estudiaremos más adelante, consta de 2 fases: fase luminosa (en la que intervienen pigmentos y enzimas situados en el sistema lamelar) y fase oscura (en la que intervienen enzimas contenidas en el estroma).

6. Centriolos, cilios y flagelos y microtúbulos

a) El centriolo

El centriolo es un orgánulo presente en todas las células animales. Generalmente, al microscopio se aprecian dos gránulos (centriolos) que constituyen el llamado diplosoma. En el diplosoma los centriolos se disponen perpendicularmente. ALrededor del diplosoma se distingue una zona esférica clara denominada centrosfera. De esta zona irradian un conjunto de filamentos que, por su posición recuerdan a los rayos de un astro y reciben el nombre de áster. Estos tres elementos (diplosoma, centrosfera y áster) muy frecuentemente se sitúan en el centro de la célula y constituyen el citocentro centrosoma.

Con el microscopio electrónico se ha podido observar que cada centriolo es un cilindro hueco (con dimensiones de 0'5-0'7 μm de longitud por 0'25 μm de diámetro) cuya pared está constituida por nueve conjuntos idénticos de tres tubitos denominados microtúbulos, dispuestos tal y como representa la figura. También los filamentos radiales del áster están formados por microtúbulos.



A: Representación tridimensional de la estructura del centriolo. En su interior se observa la vesícula (V) y la espiral interna. En la zona basal puede apreciarse la "rueda de corredera".
 B: Cortes transversales del centriolo en la zona basal, media y distal. Los nueve tripletes están imbuidos en una matriz (M) que se condensa en cada triplete (flechas). En la zona apical se aprecia la estructura en estrella de ocho puntas. Dibujo, J. López, Departamento de Histología, inspirado en el original de Stubblefield y Brinkley, recogido en Warren.

En el interior del centriolo aparece una vesícula de 600 Å de diámetro cuya función y contenido nos resultan todavía desconocidos.

Por el interior del cilindro existe un filamento espiral que recorre el centriolo en toda su longitud. Podría tratarse de ADN o ARN, pero todavía no está claro.

Funciones. Una de las funciones del centriolo es inducir la formación del huso acromático. Esta función es clara en las células animales. En las vegetales -muchas de las cuales carecen de centriolos visibles- también se forma el huso acromático.

La segunda función está relacionada con los cilios y flagelos: inducen la formación de cilios y flagelos.

b) Cilios y flagelos

Aparecen en muchos seres unicelulares como órganos locomotores. También aparecen en algunas células fijas de organismos pluricelulares.

La diferencia entre cilios y flagelos obedece tan sólo a su número y tamaño, ya que desde el punto de vista estructural son semejantes. Los cilios son más cortos y en general más abundantes; los flagelos, más largos y escasos. Cada cilio o flagelo tiene en su base una pequeña granulación llamada gránulo basal o corpúsculo basal, de estructura similar a la de un centriolo. El corpúsculo basal de los flagelos suele ser más largo que el de los cilios. El flagelo o el cilio se encuentra formado en su estructura externa por una prolongación de la membrana plasmática. Tiene nueve pares de microtúbulos, continuación de los nueve grupos que forman el corpúsculo basal. Pero tiene además otros dos microtúbulos centrales que no tienen su equivalente en dicho corpúsculo.

Una vez más, los centriolos (en este caso constituyendo el corpúsculo basal) desempeñan una actividad motora: rigen los movimientos de cilios y flagelos (ya vimos que también dirigen los movimientos de los cromosomas durante la división celular).

El movimiento de los cilios y flagelos es también diferente. El movimiento de los cilios consta de dos etapas sucesivas. Primero experimentan un golpe brusco y rápido (batida del cilio o fase activa). A continuación ocurre la fase de recuperación, que es lenta, con la cual se alcanza la posición original.

El movimiento de los flagelos es ondulante. En el caso de los espermatozoides, ese movimiento, tridimensionalmente, describe un cono. Igual que el de los cilios, el movimiento de los flagelos requiere ATP.

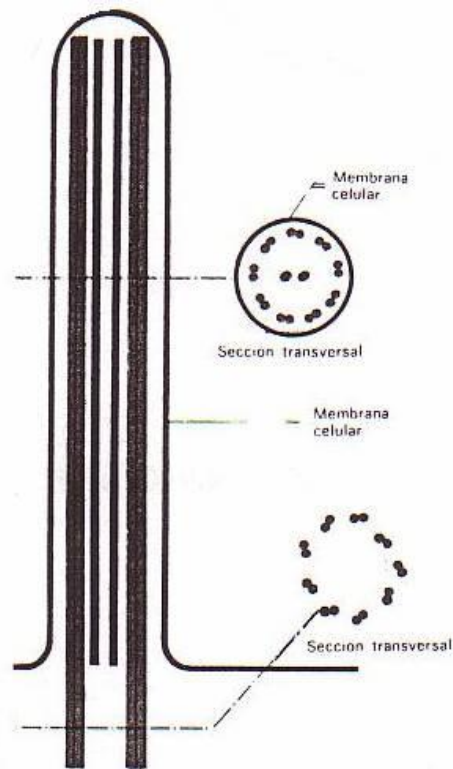
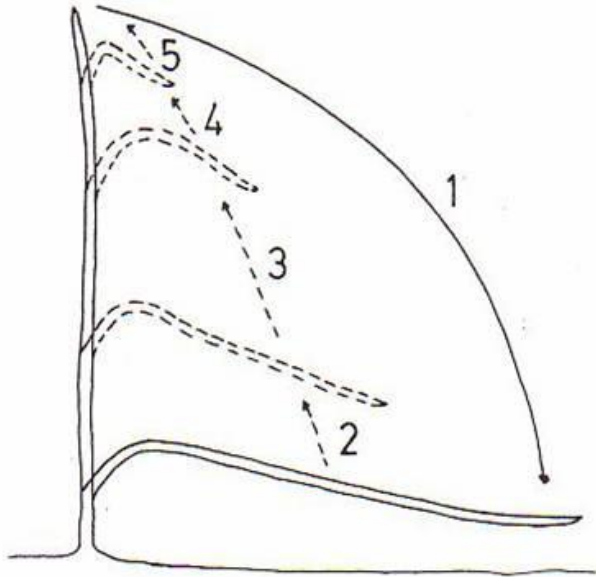
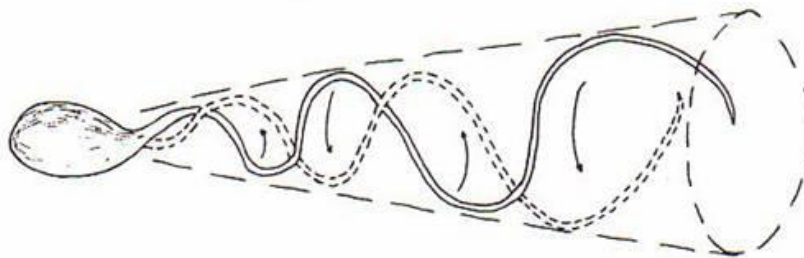


Fig. 2.23. Esquema de la imagen electrónica de un cilio con su gránulo basal y secciones transversales de ambos.



Dibujo esquemático del movimiento de un cilio. La flecha de trazo continuo (1) señala la batida del cilio y las flechas de trazo discontinuo (2, 3, 4 y 5) las fases sucesivas de la recuperación ciliar.



Dibujo de un espermatozoide que muestra el movimiento ondulante del flagelo.
Dibujo original de J. López. Departamento de Histología de la Universidad de Navarra.

c) Microtúbulos

Los microtúbulos tanto de los centriolos como de los orgánulos vibrátiles (cilios y flagelos) están constituidos por una proteína llamada tubulina, cuyas moléculas se agrupan helicoidalmente por polimerización y dan lugar a estas estructuras. Al ser polímeros de tubulina, los microtúbulos son lábiles y pueden desintegrarse y reconstruirse con facilidad a partir de las moléculas de tubulina que hay en el citoplasma. Esto explica por qué cuando una célula ciliada o flagelada se divide, regenera con facilidad los cilios y flagelos que les faltan a cada una de las células hijas, y también explica la duplicación del centriolo y la formación y desaparición del huso acromático en la división celular.

7. El núcleo

Es un corpúsculo bien definido que se halla inmerso en el citoplasma y destaca con claridad en todas las células. Generalmente ocupa una posición central, aunque en ocasiones se encuentra desplazado hacia la periferia (como ocurre en las células vegetales por la presencia de grandes vacuolas). Su forma suele ser esférica (no obstante aparecen núcleos arriñonados, elipsoidales, en bastón, lobolados, etc.). En cada tipo de células se mantiene constante la relación entre el volumen del núcleo y el del citoplasma: es la relación nucleocitoplasmática.

El número de núcleos suele ser uno, pero no faltan casos de células plurinucleadas que según su origen clasificamos como:

- a) Sincitio: célula plurinucleada formada por fusión de varias células uninucleadas.
- b) Plasmodio: célula plurinucleada formada por una repetida división nuclear que no ha sido acompañada de una división citoplasmática.

En el núcleo interfásico -cuando la célula no se encuentra en un proceso de división- distinguimos los siguientes componentes:

- membrana nuclear, que lo separa del citoplasma;
- jugo nuclear o nucleoplasma;
- cromatina;
- nucleolos.

a) Membrana nuclear

Es una doble membrana formada por dos finísimas hojas entre las que queda un espacio que se continúa con el del retículo endoplasmático (dicha membrana no es más que una prolongación del retículo endoplasmático que rodea el núcleo).

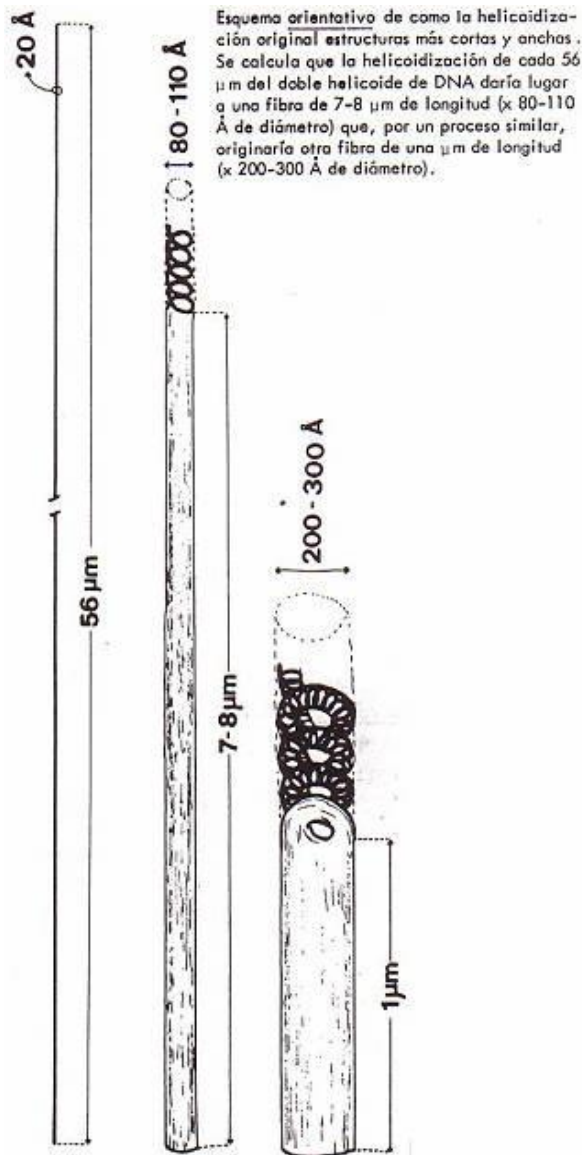
No forma una cubierta continua: en varios puntos de la membrana existen interrupciones por la presencia de unos poros que comunican el núcleo con el citoplasma. Bordeando cada poro de la membrana nuclear se encuentran ocho subunidades o piezas dispuestas en anillo que reciben el nombre de annulus y que, lógicamente, disminuyen el tamaño del poro.

Sobre la membrana nuclear interna se ha descubierto también una capa de material denominada lámina.

b) Nucleoplasma

Es la fase más o menos líquida, incoloreable, con proteínas y otras sustancias disueltas o en suspensión. En su seno se encuentran inmersos la cromatina y el o los nucleolos.

c) Cromatina



Es el componente más abundante de los núcleos. Se tiñe con los colorantes básicos. Las masas de cromatina muy teñidas (heterocromatina) aparecen al microscopio electrónico como zona muy densas a los electrones. Las regiones de cromatina que se tiñen menos (eucromatina) son poco densas a los electrones.

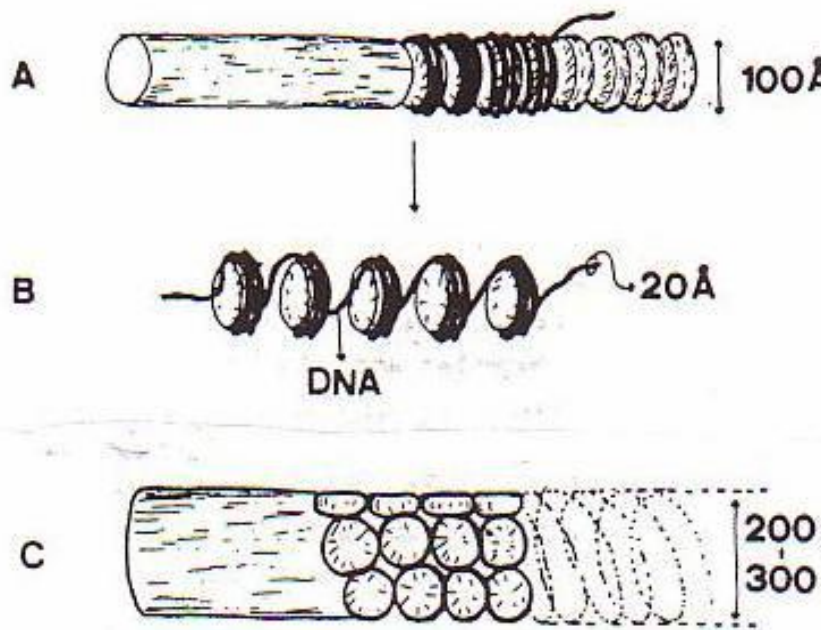
La cromatina es el constituyente básico de los cromosomas eucarióticos tanto en la interfase como durante la mitosis. Según parece, las fibrillas de cromatina están constituidas por la asociación entre moléculas lineales

de ADN y proteínas nucleares, fundamentalmente histonas; también pueden existir pequeñas cantidades de ARN. Así, la cromatina estaría formada por nucleoproteínas, cuyo grupo prostético sería el ADN. Las proteínas del grupo proteico pueden ser básicas o no básicas (ácidas). Las proteínas básicas son fundamentalmente las histonas (con bajo peso molecular y una elevada proporción de aminoácidos básicos, tales como la arginina y la lisina). Las histonas se unen al ADN por el ácido fosfórico, ya que mientras éste presenta cargas negativas, los aminoácidos de las histonas están cargados positivamente a pH fisiológico. Las proteínas no básicas parecen ser las responsables de que los cromosomas mantengan su estructura, y por eso se las denomina proteínas estructurales. Al microscopio electrónico se han podido observar las fibras de cromatina (microfibrillas). DU DRAW interpretó que cada fibrilla consta de un sólo ADN de

doble hélice (diámetro, 20 Å) asociado a histonas. La cadena de ADN (que da continuidad a la fibra), sufriría un proceso de helicoidización "enrollándose" sobre sí misma, y se originarían así estructuras cada vez más cortas y más anchas, estabilizadas por las proteínas asociadas al ADN.

Los estudios posteriores han llevado a afirmar que la cromatina, por lo menos en las zonas heterocromáticas, está formada por la asociación longitudinal de pequeños cuerpos semejantes a una píldora, denominados nucleosomas y cuyas dimensiones son: 10'5 x 5'5 nm. Cada nucleosoma consta de ocho moléculas de histona asociadas a la cadena de ADN (el cual "rodearía" a cada grupo de ocho histonas y conectaría cada nucleosoma con sus vecinos). Se calcula que cada grupo de histonas se asocia a doscientos pares de nucleótidos de la doble hélice de ADN.

El complejo ADN-nucleosomas da lugar a las distintas fibras de cromatina (de 100 ó de 200-300 Å) que se pueden observar al microscopio electrónico, según el modo de "empaquetarse" (en el nivel de "empaquetamiento" correspondiente a las fibras de 200-300 Å, cada vuelta del helicoide estaría formada por seis nucleosomas aproximadamente).



Esquema de la composición de las fibras de cromatina por nucleosomas.

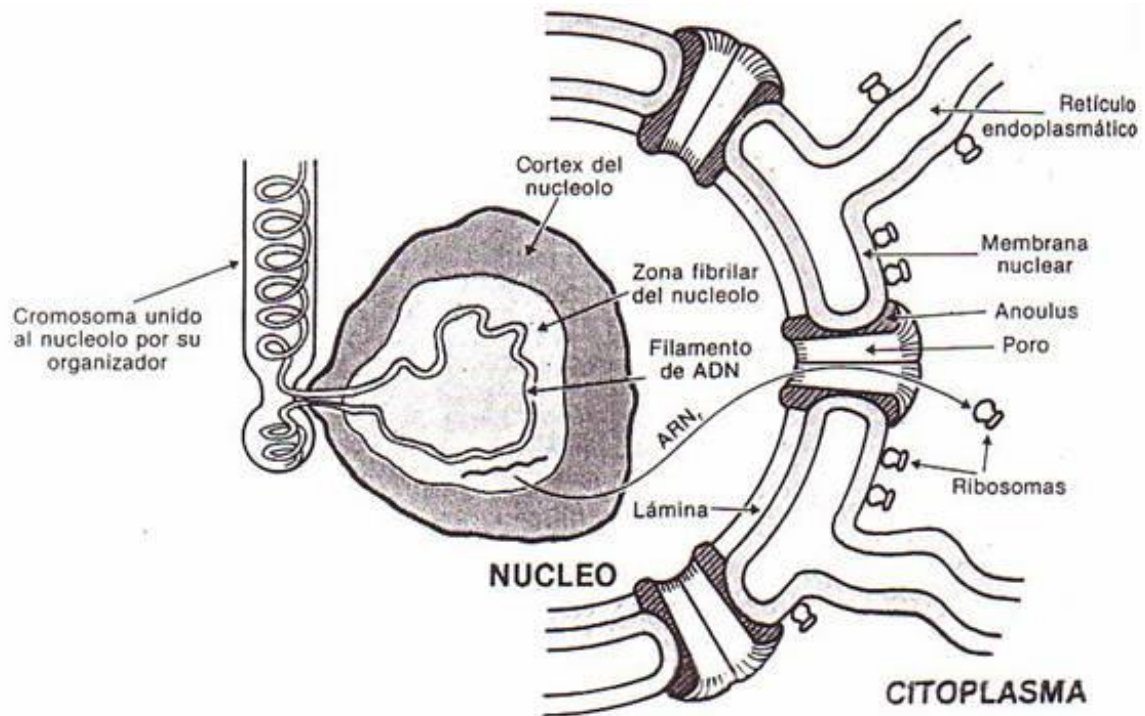
d) Nucleolos

El nucleolo es un corpúsculo más o menos esférico, visible fácilmente debido a su tamaño (de 1 a 7 μm) y a que su viscosidad y refringencia son mayores que las del resto del núcleo. Es frecuente que exista más de un nucleolo (dos o tres).

En el nucleolo se distinguen dos zonas: una de aspecto fibrilar que ocupa la parte central, y otra de aspecto granular (también llamada córtex) que rodea la anterior. Ambas zonas contienen ARN y proteínas (5-10% y 90% respectivamente).

Los nucleolos están unidos a unas zonas específicas del ADN cromosómico que se denominan organizadores nucleolares y que contienen los genes que codifican para el ARN-r. Contienen múltiples copias de estos genes: se trata de un ADN repetitivo. Los organizadores nucleolares se sitúan generalmente en las zonas correspondientes a constricciones secundarias dentro de los cromosomas.

En los nucleolos tiene lugar la síntesis del ARN ribosómico.



Representación esquemática de la membrana nuclear, de la estructura del nucleolo y de su función sintetizadora de ARN.

Enumeración de las funciones del núcleo en reposo

- 1) Almacenamiento de la información genética.
- 2) Transcripción de la información hereditaria: síntesis de ARN-m, ARN-t y ARN-r, y transporte al citoplasma.
- 3) Mecanismo de control que conduce a la expresión de determinados genes y a la represión de otros en cada célula particular en un momento concreto y que son de gran importancia en el proceso de diferenciación y especialización celular. Aunque los mecanismos de regulación de la expresión génica no están claros, las proteínas no histonas parecen tener una gran importancia en el control de la transcripción. También se piensa que otro factor importante en el control se da a nivel post-transcripcional, mediante el transporte selectivo de los ARN-m sintetizados al citoplasma.
- 4) Capacidad de responder a "informaciones" de cambios intra o extracelulares, que le llegan desde el citoplasma, mediante cambios en los mecanismos de control.
- 5) Replicación de la información hereditaria antes de cada división celular.

