

1

Introducción: Una Vista Panorámica sobre la Estructura, Funciones y Evolución de las Células

Temario

- Los virus están constituidos por un genoma de DNA o de RNA, protegido por monómeros proteicos, que forman el capsómero.
 - Los virus se multiplican sólo dentro de las células: son parásitos intracelulares obligatorios.
 - Las bacterias del grupo de las rikétsias y clamidias son células procariontes incompletas, que sólo se multiplican dentro de las células eucariontes.
 - Sólo existen dos tipos celulares básicos: las células procariontes y las células eucariontes.
 - Las células procariontes son las bacterias. No poseen núcleo, con un genoma separado del citoplasma por un envoltorio.
 - Las células eucariontes, de estructura mucho más compleja, constituyen todos los demás seres vivos.
 - Las células eucariontes son mayores, contienen mucho más DNA, sus cromosomas son complejos, contienen histonas y se encuentran separados del citoplasma por una envoltura nuclear.
 - El citoplasma de las células eucariontes está dividido por membranas en compartimentos que contienen distintas moléculas que ejecutan funciones especializadas en cada compartimento.
 - Las células eucariontes de las plantas tienen generalmente una gran vacuola citoplasmática, presentan plastos, pared de celulosa, almacenan almidón como reserva energética y se comunican por medio de plasmodesmos.
 - Aspectos de la evolución de las células; cloroplastos y mitocondrias probablemente se originaron de simbiontes.
 - Correlación de los grandes grupos de seres vivos (moneras, protistas, plantas, hongos y animales) y los tipos celulares básicos.
-

En este capítulo se presentará una visión panorámica, resumida, de la estructura, función y evolución de las células, que servirá de base para un estudio de la materia tratada con más profundidad en los capítulos siguientes.

La célula es la unidad que constituye a los seres vivos, pudiendo encontrarse aisladamente, en los **seres unicelulares**, o formando disposiciones ordenadas, los tejidos, que constituyen el cuerpo de los **seres pluricelulares**. En general, los tejidos presentan cantidades variables de **material extracelular**, producido por sus células.

Los virus son parásitos intracelulares obligatorios

Debido a sus relaciones con las células y sus efectos sobre éstas, pudiendo causar enfermedades de gravedad variable, los virus serán estudiados en este libro, aunque de un modo resumido (Cap. 16). Un virus no es capaz de multiplicarse, excepto cuando parasita una célula de cuyas enzimas se aprovecha para la síntesis de macromoléculas que van a formar nuevos virus. Los virus no poseen enzimas ni otros elementos estructurales necesarios para la fabricación de virus semejantes. Son, por tanto, parásitos intracelulares obligatorios. En realidad, los virus son parásitos a nivel molecular, pueden inducir a la maquinaria sintética de las células parasitadas a trabajar para formar nuevos virus, en vez de trabajar para formar sus propios componentes.

Los virus que atacan a las células animales no atacan a las vegetales y viceversa. Se distinguen pues, los **virus animales** y los **virus vegetales**. Existen algunos virus vegetales que invadiéndolas se multiplican en las células de insectos diseminadores de estos virus de una planta a otra. Los virus de las bacterias son llamados **bacteriófagos**, o simplemente **fagos**.

Cada virus está formado básicamente por dos partes: (1^a) una porción central que lleva la información genética, es decir, un tipo especial de ácido nucleico (ribonucleico o desoxirribonucleico) en el cual están contenidas, en código, todas las informaciones necesarias para la producción de otros virus iguales, y (2^a) una porción periférica, constituida de proteínas, que protege al ácido nucleico, posibilita al virus identificar a las células que él puede parasitar y, en ciertos virus, facilita la penetración a las células. Algunos virus contienen ácido ribonucleico (RNA), en tanto que otros contienen ácido desoxirribonucleico (DNA). Los dos tipos de ácido nucleico jamás están presentes en el mismo tipo de virus.

Ciertos virus más grandes y más complejos presentan una envoltura lipoproteica. La parte lipídica de esta envoltura se origina de las membranas celulares. Pero

las proteínas (glicoproteínas) son de naturaleza viral, es decir, son codificadas por el ácido nucleico del virus.

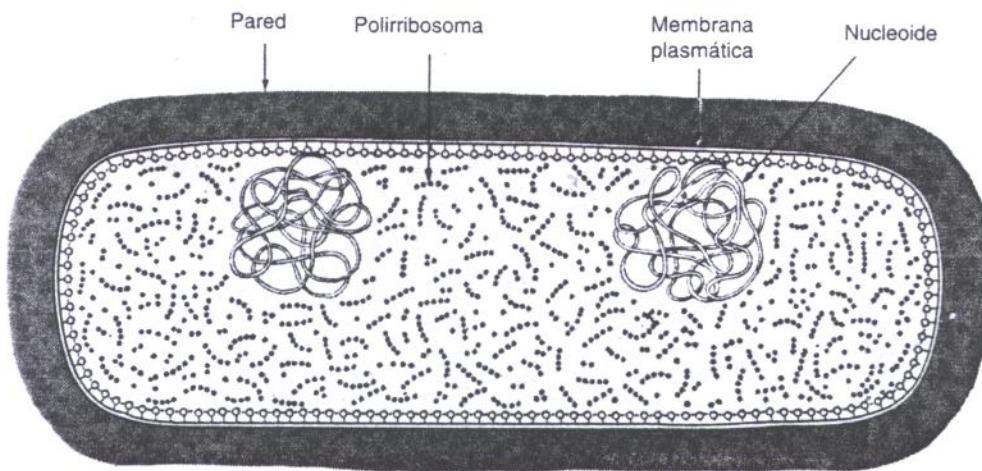
Rickétsias y clamidias son células incompletas

Las bacterias de los grupos de las rickétsias y las clamidias son mucho más pequeñas y constituyen **células incompletas**, que no poseen la capacidad de autoduplicación independiente de la colaboración de otras células. Como los virus, las rickétsias y las clamidias son parásitos celulares obligatorios, por eso sólo proliferan al interior de las células completas. Sin embargo, las células incompletas difieren de los virus en tres aspectos fundamentales. En primer lugar, los virus contienen sólo un tipo de ácido nucleico, que puede ser ácido ribonucleico (RNA) o desoxirribonucleico (DNA), en tanto que las células incompletas contienen al mismo tiempo DNA y RNA. En segundo lugar, los virus llevan codificada en su ácido nucleico la información genética para la formación de nuevos virus pero no poseen organelos y por eso utilizan la maquinaria de las células para multiplicarse. Las células incompletas, al contrario, tienen parte de la maquinaria de síntesis para reproducirse, pero necesitan de la suplementación provista por el medio intracelular. En tercer lugar, las células incompletas tienen una membrana semipermeable a través de la cual ocurren intercambios con el medio, lo que no acontece con los virus. La envoltura que algunos virus poseen y que en parte está constituida de moléculas celulares, se pierde cuando los virus penetran en las células, y no funciona como una barrera para la penetración o salida de moléculas.

Es probable que las células incompletas hayan tenido su origen en células "degeneradas", es decir, que con el correr de los años perdieron parte de su DNA, de sus enzimas y por lo tanto de su autonomía, transformándose en células dependientes de las que se conservaron completas.

Existen sólo dos tipos básicos de células: las procariontes y las eucariontes

La microscopia electrónica demostró que existen fundamentalmente dos clases de células: las **procariontes** (*pro*, primero y *cario*, núcleo), cuyos cromosomas no están separados del citoplasma por una membrana, y las **eucariontes** (*eu*, verdadero y *cario*, núcleo), con un núcleo bien individualizado y delimitado por la envoltura nuclear. Como se verá a continuación, a pesar de que la complejidad nuclear se ha utilizado para dar nombre a las dos clases de células, hay otras diferencias importantes entre procariontes y eucariontes.



▲ Fig. 1.1. Célula procariote (bacteria *Escherichia coli*). La célula está envuelta por una pared rígida unida a la membrana plasmática. En la cara interna de la membrana, se encuentran enzimas relacionadas con la respiración que están representadas, en el dibujo, por pequeñas raquetas. El citoplasma contiene numerosos polirribosomas, pero no presenta un sistema de membranas que existe en las células eucariontes. El dibujo muestra dos cromosomas, que son idénticos y se unen a la membrana plasmática. La región ocupada por el cromosoma se llama nucleoide.

Las células procariontes son pobres en membranas

Las células procariontes se caracterizan por la pobreza de membranas, que en ellas casi se reducen a la membrana plasmática. Al contrario de lo que ocurre en las células eucariontes, las procariontes no poseen membranas que separan los cromosomas del citoplasma. Los seres vivos que tienen células procariontes son denominados **procariotas**, y comprenden las **bacterias** (las **cianoficeas** o **algas azules** también son bacterias).

La célula procariante más bien estudiada es la bacteria *Escherichia coli* (Fig. 1.1), que por su simplicidad estructural y rapidez de multiplicación se reveló excelente para los estudios de biología molecular. La *Escherichia coli* tiene una forma de bastón, con cerca de 2 mm de largo, y está separada del medio externo por una **membrana plasmática** semejante a la que envuelve a las células eucariontes. Por fuera de esta membrana existe una **pared rígida**, con 20 nm de espesor, constituida por un complejo de proteínas y glicosaminoglicanos. La pared tiene sobre todo funciones de protección mecánica.

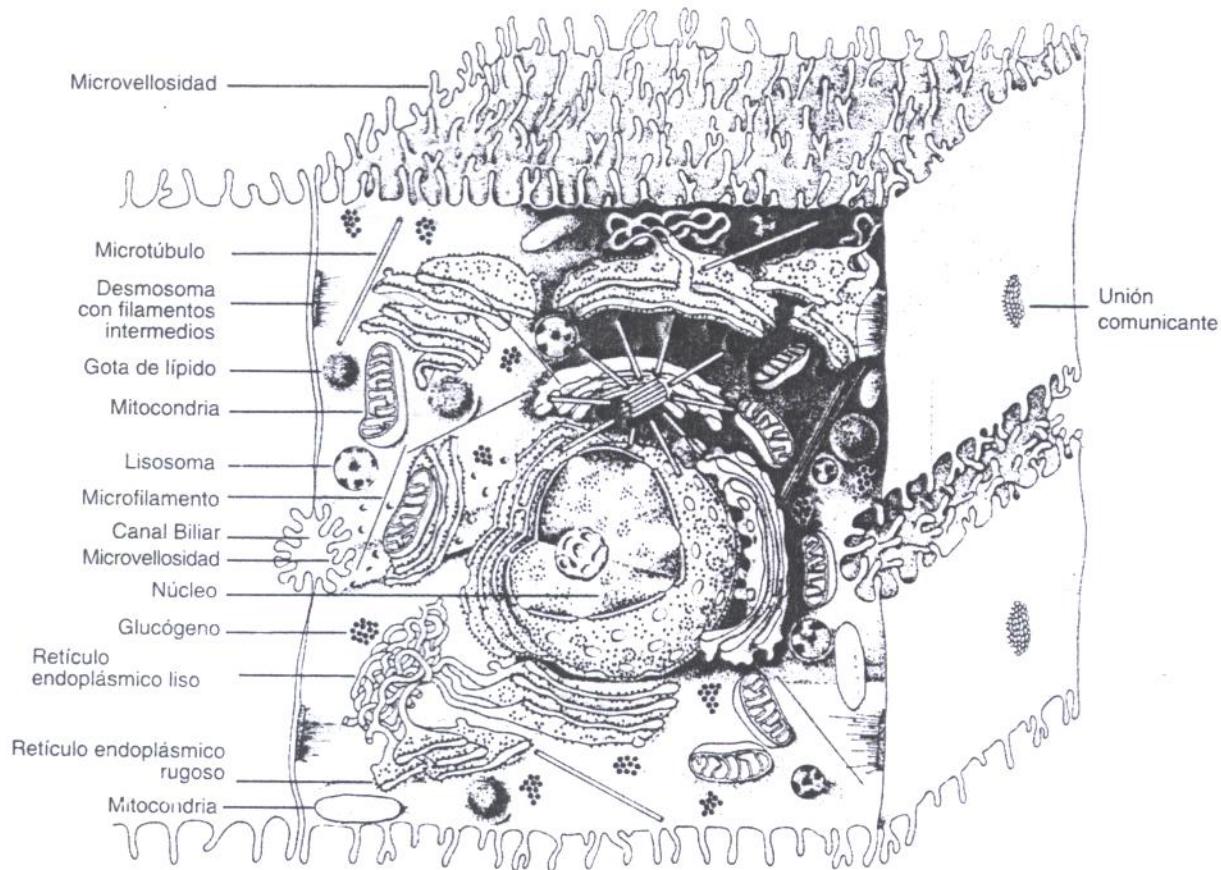
En el citoplasma de *Escherichia coli* existen ribosomas ligados a las moléculas de RNA mensajero, constituyendo **polirribosomas**. Se encuentran en general, dos cromosomas idénticos, circulares, ocupando regiones denominadas **nucleoides** y unidos a puntos diferentes de la membrana plasmática. Cada cromosoma, constituido de DNA no asociado a histonas, tiene un grosor de 2 nm y un largo de 1,2 mm. La *Escherichia coli* puede contener uno o más cromosomas, pero a pesar de esto en una misma célula, son siempre idénticos. Las células procariontes no se dividen por mitosis, y sus filamentos de DNA no sufren un proceso de

condensación que lleva a la formación de cromosomas visibles al microscopio óptico, durante la división celular.

El citoplasma de las células procariontes en general no presenta otra membrana aparte de aquella que la separa del medio externo (membrana plasmática). En algunos casos pueden existir invaginaciones de la membrana plasmática que penetran en el citoplasma, donde se enrollan originando estructuras denominadas **mesosomas**. Además, en el citoplasma de las células procariontes que realizan la fotosíntesis, existen algunas membranas paralelas entre sí y asociadas a la clorofila o a otros pigmentos responsables de la captación de energía luminosa.

Otra diferencia entre la célula procariante y la eucariante es la falta de un citoesqueleto en las células procariontes. En las eucariontes, el citoesqueleto es responsable de los movimientos y de la forma de las células, que muchas veces es compleja. La forma más simple de las células procariontes es en general esférica o en bastoncillo, es mantenida por la **pared extracelular**, sintetizada en el citoplasma y agregada a la superficie externa de la membrana celular. Esta pared es rígida y tiene también un papel importante en la protección de la célula bacteriana, frente a las variaciones del medio ambiente donde ella se encuentra en la naturaleza.

Sin embargo, la diferencia más marcada entre las células procariontes y las eucariontes es la pobreza de membranas en las procariontes. El citoplasma de las células procariontes no se presenta subdividido en compartimentos, al contrario de lo que ocurre en las células eucariontes, donde un extenso sistema de membrana crea en el citoplasma microrregiones (Fig. 1.2.), que contienen moléculas diferentes y ejecutan funciones especializadas.



▲ Fig. 1.2. Representación tridimensional de una célula eucariote animal (célula de hígado). El núcleo está separado del citoplasma por la envoltura nuclear, de doble membrana, con poros. El citoplasma de las células eucariotes posee un sistema de membranas muy desarrollado que por razones didácticas sólo está parcialmente representado en esta figura. Observar, arriba del núcleo, uno de los dos centriolos de la célula, de donde se irradian microtúbulos. Detrás de los centriolos está el aparato de Golgi. En el centro del núcleo aparece el nucleolo. (Reproducido, con permiso de Carneiro, J.: Bases Celulares para la Fisiopatología. In: Marcondes, M. et al. Clínica Médica, 3^a edición, Guanabara Koogan, 1984).

Las células eucariontes son compartimentalizadas

Estas células presentan dos partes morfológicamente bien distintas -el **citoplasma** y el **núcleo**- entre las cuales existe un tránsito constante de moléculas diversas en los dos sentidos. El citoplasma está envuelto por la **membrana plasmática** y el núcleo, por la **envoltura nuclear**.

Una característica importante de las células eucariontes es su riqueza en membranas, formando compartimentos que separan los diversos procesos metabólicos, gracias al direccionamiento de las moléculas absorbidas y a las diferencias enzimáticas entre las membranas de varios compartimentos. Una célula eucariote es como una fábrica organizada en secciones de montaje, pintura, embalaje, etc. Aparte de aumentar la eficiencia, la separación de las actividades permite que las células eucariontes adquieran un mayor tamaño sin perder sus funciones.

El citoplasma está constituido por la matriz, organelos y depósitos diversos

El citoplasma de las células eucariontes contiene organelos como las mitocondrias, retículo endoplásmico, aparato de Golgi, lisosomas y peroxisomas, y puede presentar depósitos de sustancias diversas como gránulos de glucógeno y gotas lipídicas. Llenando el espacio entre esas estructuras, se encuentra la **matriz citoplasmática**, **hialoplasma** o **citosol**. El citosol contiene moléculas de agua, iones diversos, aminoácidos, precursores de ácidos nucleicos, numerosas enzimas que participan en la degradación y síntesis de hidratos de carbono, de ácidos grasos, de aminoácidos y de otras moléculas producidas en las células. Además, contienen monómeros proteicos que se polimerizan para constituir diversas estructuras celulares como los microtúbulos y los filamentos de actina, que son componentes del citoesqueleto.

El estudio estructural de la matriz citoplasmática es técnicamente difícil. Sin embargo, parece cada vez más claro que ella está formada principalmente por componentes fibrilares y microtubulares que se pueden despolimerizar y polimerizar nuevamente, de modo reversible, lo que explica las modificaciones de sol a gel y viceversa, observadas en el citoplasma.

Membrana plasmática

Es la parte más externa del citoplasma y por ella se separa del medio extracelular. Tiene cerca de 7 a 10 nm de espesor y aparece en las microfotografías electrónicas como dos líneas oscuras separadas por una línea central clara. Esta estructura trilaminar es común a otras membranas encontradas en las células, siendo por ello llamada **unidad de membrana** o **membrana unitaria**.

Mitocondrias

Son corpúsculos esféricos o más frecuentemente, alargados (Fig. 1.2.). En las microfotografías electrónicas aparecen constituidas por dos unidades de membrana, siendo la interna plegada, originando pliegues en forma de tabiques o túbulos (Fig. 1.3.).

La principal función de las mitocondrias es liberar energía gradualmente de las moléculas de ácidos grasos y glucosa,

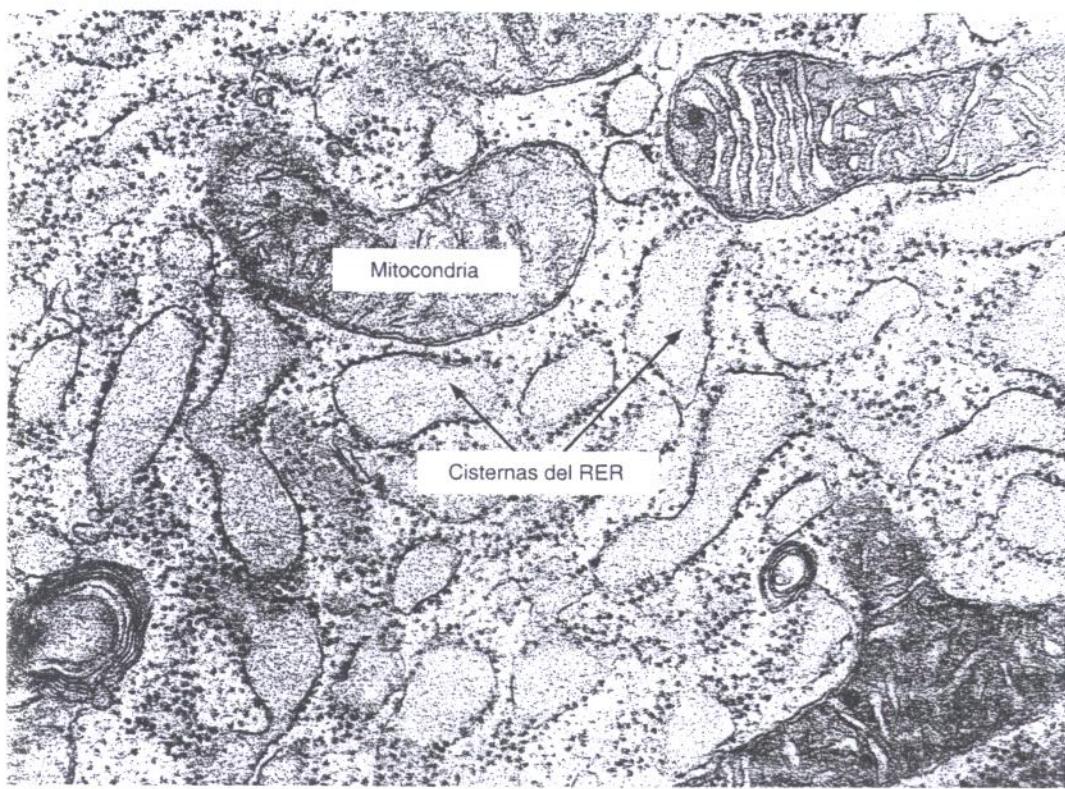
provenientes de los alimentos, produciendo calor y principalmente, moléculas de ATP (adenosin-trifosfato). La energía almacenada en el ATP es usada por las células para realizar sus diversas actividades, como movimiento, secreción, multiplicación, etc. Las mitocondrias participan también de otros procesos metabólicos muy variables conforme el tipo celular y que serán estudiados oportunamente.

Retículo endoplásmico

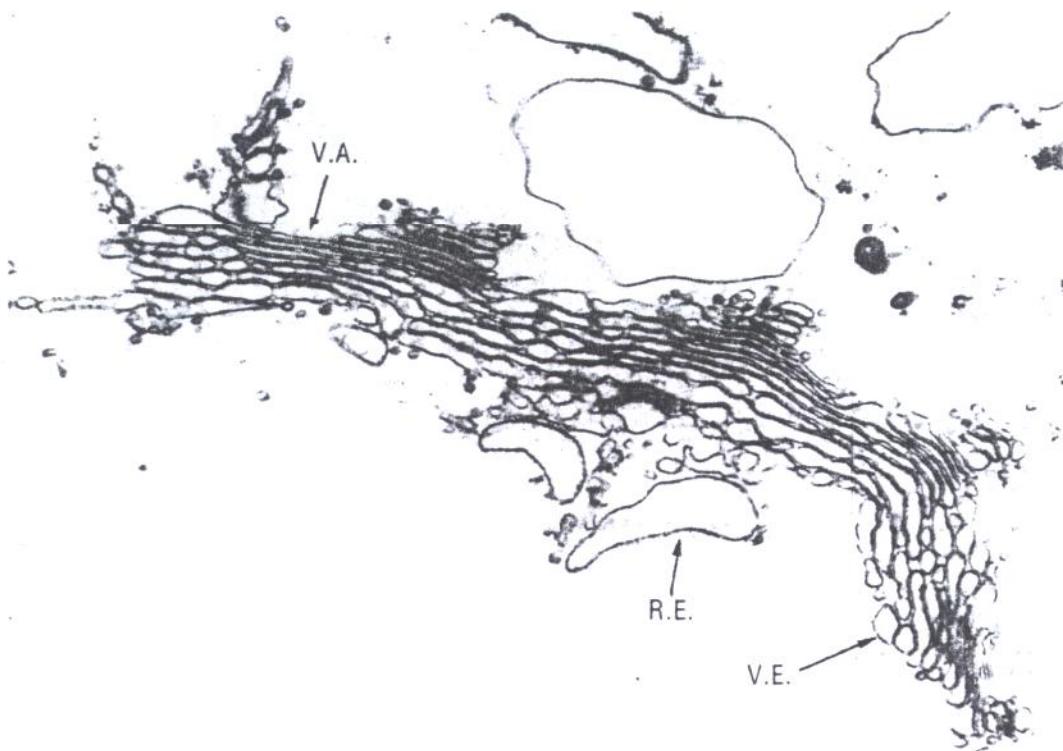
En el citoplasma de las células eucariotas existe una red de vesículas achabadas, vesículas esféricas y túbulos que se intercomunican. Estos elementos poseen una pared formada por una unidad de membrana que delimita cavidades, las **cisternas del retículo endoplásmico** (Fig. 1.3.). Las cisternas constituyen un sistema de túneles, de forma muy variable, que recorre el citoplasma. Se distinguen el retículo endoplásmico rugoso o granular, y liso (Fig. 1.2.).

El retículo endoplásmico rugoso es así llamado por contener en su superficie partículas muy densas a los electrones: los ribosomas, ricos en ribonucleoproteínas. Los ribosomas tienen un diámetro de 15 a 20 nm. Cada uno de ellos está formado por dos subunidades de diferentes tamaños, solamente visibles en las microfotografías electrónicas de gran resolución.

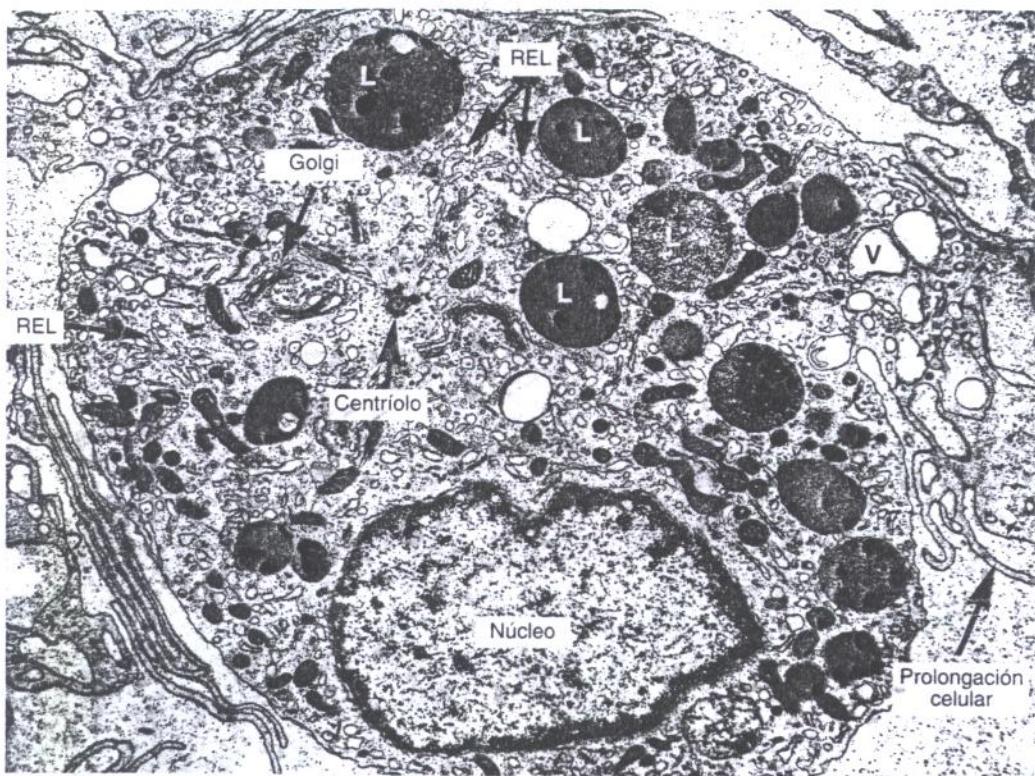
Los ribosomas se asocian a filamentos de RNA mensajero (mRNA), formando polirribosomas que están



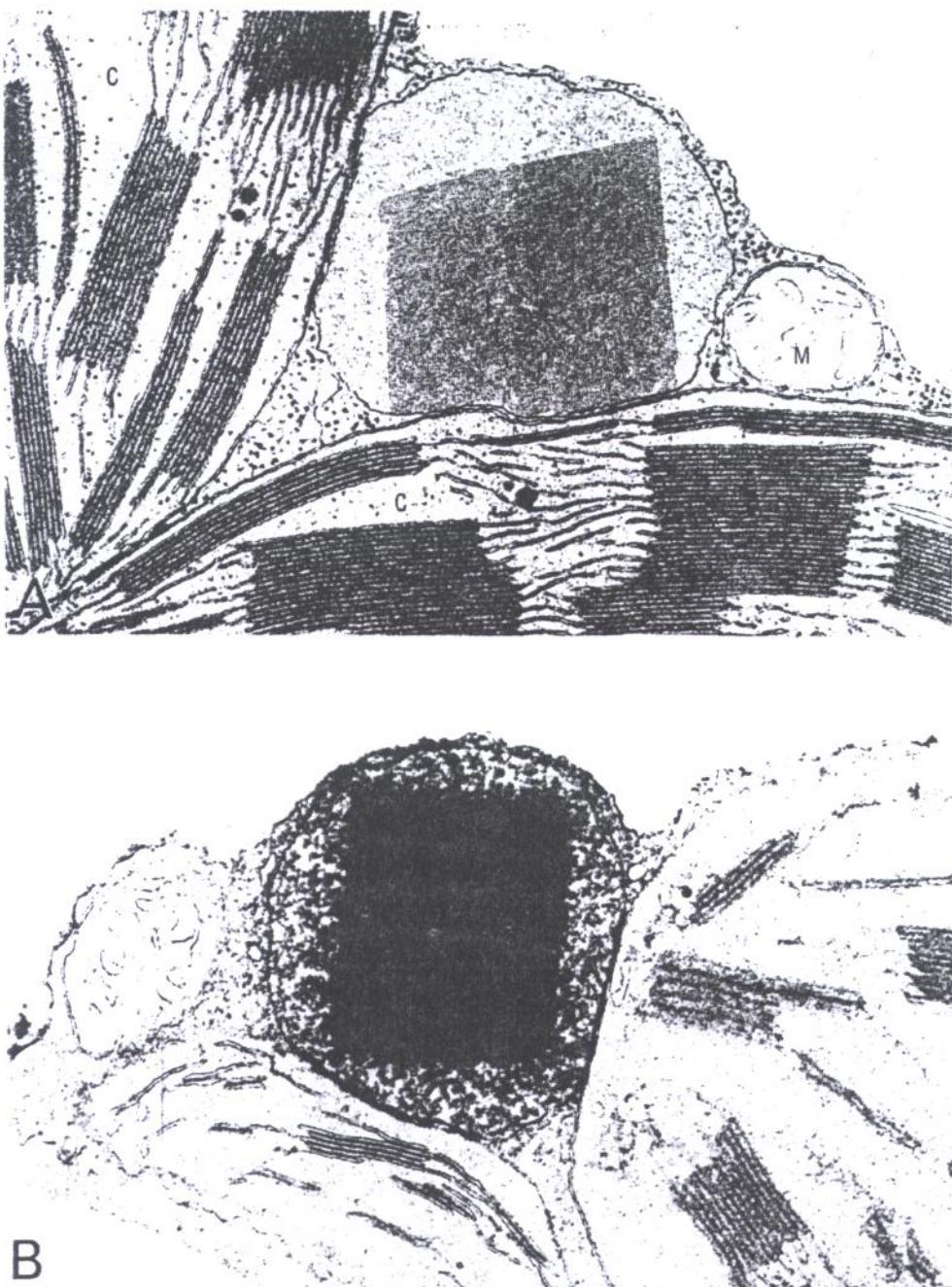
▲ Fig. 1.3. Microfotografía electrónica de parte del citoplasma de una célula del tejido conjuntivo (plasmocito). Los cuerpos más oscuros y alargados son mitocondrias. Esta célula, especializada en la síntesis de proteínas, es muy rica en retículo endoplásmico rugoso (RER). Las cisternas están dilatadas por proteínas que serán secretadas al medio extracelular. Las proteínas aparecen bajo la forma de un precipitado fino y claro, en el interior de las cisternas del retículo endoplásmico rugoso. Aumento: 60.000X.



▲ Fig. 1.4. Microfotografía electrónica del aparato de Golgi aislado de una célula del intestino. Este organelo está constituido por vesículas achatadas (VA) y vesículas esféricas (VE) que parecen brotar de aquéllas. Notar también algunos fragmentos del retículo endoplásmico liso, uno de los cuales está señalado (RE). Aumento: 25.000X.



▲ Fig. 1.5. Microfotografía electrónica de una célula del tejido conjuntivo (macrófago). En algunas partes, la superficie celular presenta irregularidades bajo la forma de prolongaciones. Observar el núcleo (el nucleolo no aparece en el corte), el aparato de Golgi, los lisosomas (L), el retículo endoplásmico liso (REL) y el centriolo. Aumento: 15.000X.



▲ Fig. 1.6.A. Microfotografía electrónica de una hoja de tabaco, mostrando un peroxisoma con su membrana y contenido una matriz amorfá, en cuyo interior se nota una inclusión cristalina (I). Observar también dos cloroplastos (C) y una mitocondria (M), 51.000X. B. Microfotografía electrónica de hoja de tabaco después de la realización de una técnica citoquímica para catalasa. Observar una reacción positiva para catalasa (depósito electrondense) en el peroxisoma. La catalasa se localiza en la matriz amorfá del peroxisoma y en la inclusión cristalina contenida en él. 44.000X (Frederick, S.E. and E.H. Newcomb. J. Cell Biol., 43:343, 1969. Reproducido con permiso.)

dispersos en el citoplasma o adheridos a la superficie externa del retículo endoplásmico rugoso. Los polirribosomas tienen un papel fundamental en la síntesis de proteínas.

El retículo endoplásmico liso se presenta principalmente como túbulos que se anastomosan (Fig. 1.2.). Es muy desarrollado en ciertos tipos de células, como por ejemplo, las que secretan hormonas esteroideas, las células hepáticas y el músculo estriado.

Aparato de Golgi

Este organelo es también conocido como **zona o complejo de Golgi**.

El aparato de Golgi está constituido por un número variable de vesículas circulares achatadas y por vesículas esféricas de diversos tamaños que parecen brotar de las primeras (Figs. 1.2. y 1.4.). En muchas células, el aparato de Golgi se localiza en posición constante que es casi siempre al lado del núcleo (Figs. 1.2. y 1.5.); en otras células se le encuentra disperso por el citoplasma.

Lisosomas

Son organelos de forma y tamaño muy variables, frecuentemente miden entre 0,5 y 3,0 μm de diámetro (Figs. 1.2. y 1.5.) y contienen diversas enzimas hidrolíticas, con actividad máxima en pH ácido. Estas enzimas son sintetizadas en el retículo endoplásmico rugoso. De este modo los lisosomas son depósitos de enzimas utilizadas por las células para digerir las partículas fagocitadas o sus propios organelos.

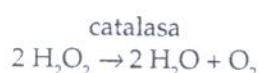
La destrucción y renovación de organelos es un proceso fisiológico que permite a la célula mantener sus componentes en buen estado funcional y en una cantidad adecuada a sus necesidades del momento.

Peroxisomas

Los peroxisomas (microcuerpos) son organelos caracterizados por la presencia de enzimas oxidativas que transfieren átomos de hidrógeno de diversos sustratos hacia el oxígeno, siguiendo la reacción:



Otra característica funcional de los peroxisomas es que contienen la mayor parte de la catalasa celular (Fig. 1.6.), enzima que convierte el peróxido de hidrógeno (H_2O_2) en agua y oxígeno:



La actividad de la catalasa es importante porque el peróxido de hidrógeno (H_2O_2) que se forma en los peroxisomas es un oxidante energético que perjudicaría a la célula si no fuese eliminado rápidamente.

Los peroxisomas presentan, al microscopio electrónico, una matriz granulosa envuelta por una membrana y su tamaño en general varía de 0,3 y 1 μm .

En muchos tipos celulares, los peroxisomas con estas dimensiones exhiben un cristaloide, electrón-denso y constituido de catalasa. Existen peroxisomas menores vastamente distribuidos en muchos tipos celulares que miden apenas 100 a 200 nm, denominados **microperoxisomas**. Aun cuando ahora han sido encontrados en menor número de tipos celulares, los peroxisomas mayores han sido mejor estudiados por ser más fáciles de aislar por la técnica de centrifugación fraccionada. Los peroxisomas en general, incluyendo a los microperoxisomas, son identificados con seguridad en el microscopio electrónico porque dan una reacción positiva para la enzima catalasa.

Los glioixisomas son peroxisomas especializados

Los **glioixisomas** son peroxisomas encontrados en ciertos protistas (*Euglena*, *Tetrahymena*) y semillas oleaginosas de vegetales superiores. Contienen principalmente las enzimas del ciclo del ácido glioixílico, que participan de la síntesis de hidratos de carbono a partir de triglicéridos acumulados en las semillas, o del acetato en el caso de los protistas. Básicamente, la función del ciclo del ácido glioixílico es producir, a partir de acetato, el metabolito succinato, utilizado por la célula para la síntesis de hidratos de carbono. Estos hidratos de carbono son usados como fuente de energía por la semilla durante la germinación y para las necesidades energéticas usuales de los protistas.

Los peroxisomas de las hojas de las plantas participan junto con los cloroplastos de la fotorrespiración

La fotorrespiración es un proceso de oxidación de compuestos resultantes de la actividad fotosintética de los cloroplastos, que forma principalmente hidratos de carbono como producto final. En la fotorrespiración hay consumo de oxígeno y producción de gas carbónico. Estos peroxisomas poseen, entre otras enzimas, catalasa, enzimas de la β -oxidación de ácidos grasos y ácido glicólico-oxidasa.

Peroxisomas animales

Están ampliamente distribuidos y han sido bien estudiados en las células de los riñones y del hígado de mamíferos. Entre otras enzimas, contienen catalasa, enzimas de la β -oxidación de los ácidos grasos, urato-oxidases y D-aminoácido-oxidases. Participan de la metabolización del ácido úrico, resultante de las bases

púricas, formando alantoína. La presencia de la enzima D-aminoácido-oxidasa está probablemente relacionada con la metabolización de los D-aminoácidos de las paredes de las bacterias que penetran al organismo, pues en los mamíferos existen sólo los L-aminoácidos. Los peroxisomas de los animales también tienen un papel en la desintoxicación. Por ejemplo, cerca de la mitad del etanol consumido por una persona es oxidado por los peroxisomas, principalmente los hepáticos y renales. Los peroxisomas participan, como las mitocondrias, de las β -oxidaciones de los ácidos grasos, así llamada porque los ácidos grasos son rotos en el carbono de posición dos o beta. Los peroxisomas catalizan la degradación de ácidos grasos, produciendo acetil-CoA, que puede penetrar en las mitocondrias, donde va a participar de la síntesis de ATP a través del ciclo de ácido cítrico, o será utilizado en otros compartimentos citoplasmáticos para la síntesis de moléculas diversas. Se calcula que el 30% de los ácidos grasos son oxidados a acetil-CoA en los peroxisomas.

Receptores de la membrana de los peroxisomas captan proteínas sintetizadas en el citosol y que contienen una señal específica.

Los peroxisomas crecen por la incorporación de proteínas sintetizadas en los polirribosomas libres del citosol, y que contienen una secuencia especial de tres aminoácidos próximos al extremo carboxilo de la molécula proteica. Esta secuencia es reconocida por receptores de la membrana y la proteína es transportada al interior de los peroxisomas. Así, los peroxisomas crecen y después que adquieran cierto tamaño, se dividen por fisión (Fig. 1.7.). El proceso ha sido bien estudiado tomando como modelo a la catalasa. Cada molécula de catalasa está constituida de cuatro polipéptidos idénticos, cada uno de ellos ligado a un grupo hem. La catalasa es liberada por los polirribosomas en el citosol en forma de polipéptidos, sin el grupo hem, denominados apocatalasa. Las moléculas de apocatalasa, que contienen una señal para los peroxisomas, son reconocidas por la membrana de los peroxisomas y penetran al organelo, donde se unen para formar los tetrámeros que enseguida reciben cuatro grupos hem.

Las moléculas receptoras, que se encuentran integradas en las membranas de los peroxisomas, se hacen salientes hacia la cara citoplasmática, también son sintetizadas en los polirribosomas libres y captadas -pero no introducidas- en los peroxisomas.

Citoesqueleto

Muchas células tienen forma irregular, existiendo algunas como las neuronas o células nerviosas, con prolongaciones muy largas. Además, el núcleo, los

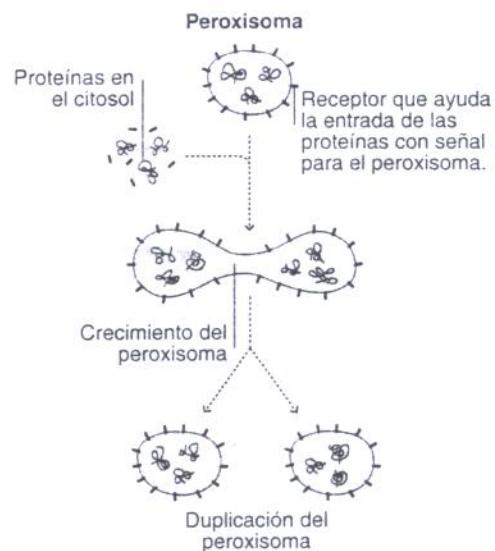
organelos, los gránulos de secreción y otros componentes celulares tienen localización definida, casi siempre constante, conforme al tipo celular. Estas observaciones llevaron a los citólogos a admitir la existencia de un **citoesqueleto**, que desempeñaría un papel mecánico, de soporte, manteniendo la forma celular y la posición de sus componentes.

Estudios posteriores, además de confirmar la existencia del citoesqueleto, mostraron que su papel funcional es mucho más amplio. El establece, modifica y mantiene la forma de las células. Es responsable también de los movimientos celulares como la contracción, formación de pseudópodos y desplazamientos intracelulares de organelos, cromosomas, vesículas y gránulos diversos. Los principales elementos del citoesqueleto son los **microtúbulos**, **microfilamentos de actina** y **filamentos intermedios**.

Depósitos citoplasmáticos

El citoplasma puede contener conforme el tipo celular estudiado y su estado funcional, acumulaciones de sustancias diversas.

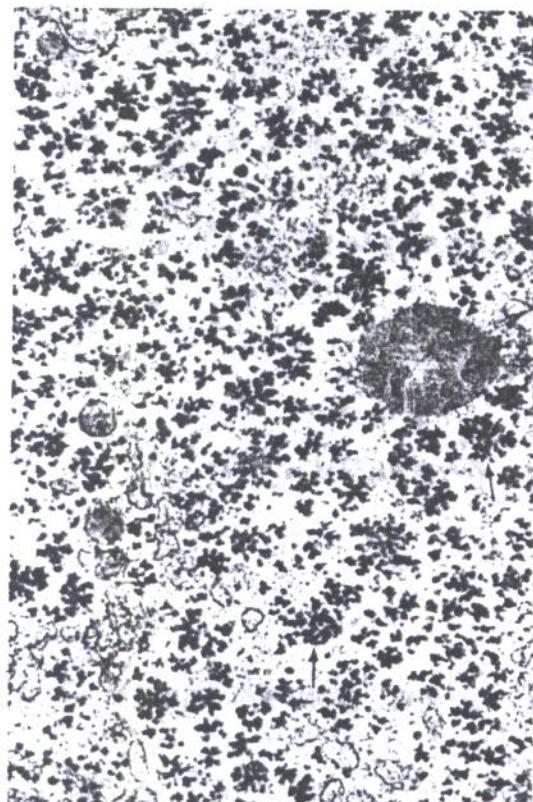
Son frecuentes los depósitos del polisacárido **glucógeno**, existente en las células bajo la forma de gránulos con 30 nm que pueden aparecer aisladamente o agrupados, constituyendo "rosetas" (Fig. 1.8.). El glucógeno, un polímero de glucosa, es una reserva energética para las células animales. Muchas células contienen **gotas lipídicas** (Fig. 1.9.) de constitución



▲ Fig. 1.7. Los peroxisomas se multiplican por un proceso todavía poco conocido de división binaria. El dibujo muestra que las proteínas de ese organelo son sintetizadas en el citosol. Algunas proteínas se quedan en la membrana del peroxisoma pero otras determinadas proteínas tienen una señal peptídica para ir al interior de los peroxisomas. Esas moléculas proteicas atraviesan la membrana y van a aumentar el tamaño del organelo que finalmente se divide en dos.

química y tamaños muy variables. Como ejemplos de células con muchas gotas de lípidos, podemos citar las células corticales de la glándula suprarrenal, las células adiposas y las células intersticiales del testículo.

Depósitos de pigmentos tampoco son raros. Un ejemplo es la **melanina**, encontrada en los cromatóforos y en otras células.

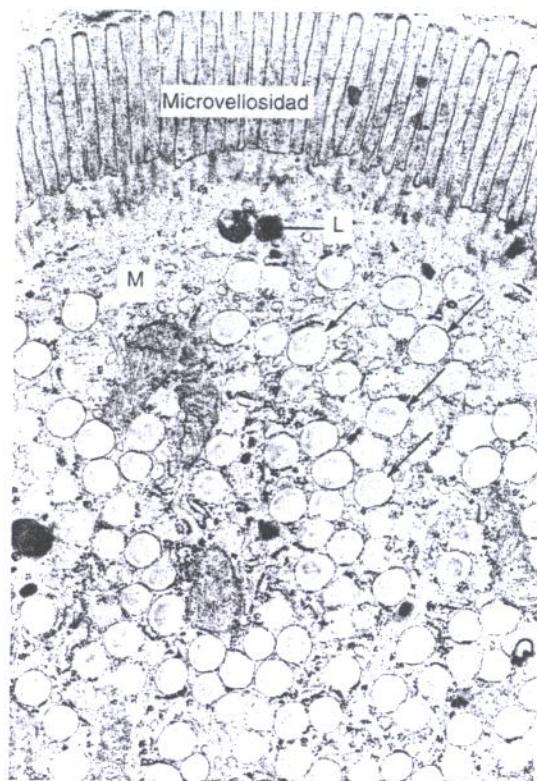


▲ Fig. 1.8. Microfotografía electrónica que muestra gránulos de glucógeno, la mayoría de los cuales aparece en la forma de aglomerados denominados "rosetas" (flechas). Células de hígado de ratón. Aumento: 62.000X.

Otro ejemplo que puede ser citado es la **lipofuscina**, pigmento pardo que se acumula en algunas células de larga vida, como neuronas y fibras musculares cardíacas, a medida que ellas envejecen.

Los depósitos que contienen pigmentos son, en parte, responsables por el color de los seres vivos con implicaciones en los procesos de mimetismo, en las actividades sexuales y en la protección contra las radiaciones ultravioleta. En esta última función, la melanina tiene un papel relevante, porque en los mamíferos ella se dispone como un capuchón sobre el núcleo de las células de la epidermis, protegiendo el DNA nuclear del efecto mutagénico de los rayos ultravioleta del sol.

Este efecto explica la alta incidencia de cánceres de epidermis en personas de piel muy clara, que contiene poca melanina y en los albinos, que están enteramente desprovistos de ella.



▲ Fig. 1.9. Microfotografía electrónica que muestra inclusiones lipídicas en células de revestimiento del intestino delgado. Estas células presentan en su superficie libre numerosas prolongaciones: las microvellosidades. Observar las mitocondrias (M) y los lisosomas (L). Las gotas conteniendo lípidos están envueltas por membranas del retículo endoplásmico liso (flechas). Aumento: 10.000X (Cortesía de H.I. Friedman.)

El núcleo contiene los cromosomas y está separado del citoplasma por una membrana doble, o envoltura nuclear

Una de las principales características de la célula eucariote es la presencia de un núcleo de forma variable, por lo tanto bien individualizado y separado del resto de la célula por dos membranas. Sin embargo, esa membrana doble, llamada **envoltura nuclear**, posee poros que regulan el intercambio de macromoléculas con el citoplasma.

La membrana externa de la envoltura nuclear contiene ribosomas y es continua con el retículo endoplásmico rugoso (Fig. 1.2.).

Cromatina

La observación microscópica de los preparados fijados muestra que el núcleo celular contiene gránulos de tamaño variable y forma irregular, que se tiñen intensamente por los colorantes básicos. El material que constituye a estos gránulos fue denominado **cromatina**, en una época en que nada se conocía sobre su constitución química. Ahora se sabe que la chromatina está constituida por ácido desoxirribonucleico (DNA)

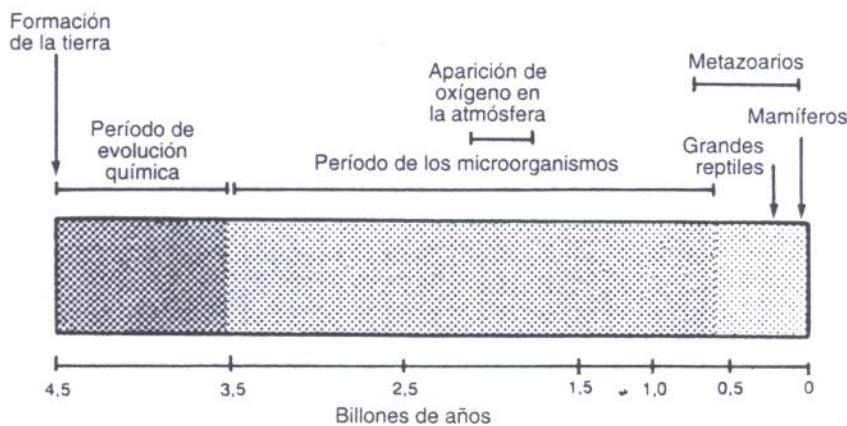


Fig. 1.10. Cronología del origen de la vida en la Tierra, mostrando las probables épocas del aparecimiento de las primeras células (microorganismos), precedido por el período de evolución química, cuando hubo síntesis prebiótica de moléculas conteniendo carbono. Observar también la época del aparecimiento del oxígeno en la atmósfera y el aparecimiento de los metazoarios y su evolución reciente.

asociado a proteínas. Las células eucariontes contienen una cantidad mucho mayor de DNA, que presenta una gran complejidad, y están asociadas a proteínas especiales, las histonas. Estas proteínas tienen un importante papel en la organización del DNA, tanto en el núcleo interfásico, es decir, que no está en mitosis, como en la condensación de los cromosomas durante la división celular.

Nucleolo

Los nucleolos son corpúsculos en general esféricos, fácilmente identificables, aunque su morfología y estructura interna son variables de acuerdo al tipo celular. Ellos son fácilmente visibles en las células vivas, examinadas al microscopio sin colorante.

Los nucleolos contienen cantidades variables de ácido ribonucleico (RNA) y de proteínas básicas. Generalmente, los nucleolos son basófilos debido al RNA, que se tiñe con colorantes básicos. Sin embargo, los que presentan más elevado contenido de proteínas básicas, que tienen afinidad por los colorantes ácidos, son acidófilos (el significado de **basofilia** y de **acidofilia** será explicado en el Cap. 2).

El nucleolo solamente es visible en el núcleo interfásico (núcleo que no está en mitosis), porque desaparece en la profase, reapareciendo solamente en la telofase.

Características que distinguen a las células eucariontes vegetales de las animales

Las células de los vegetales superiores (plantas) son eucariontes y se asemejan en su estructura básica a las células animales.

Las principales diferencias serán mencionadas a continuación, y para mayores detalles, debe ser consultado el Cap. 12.

1. Presencia de paredes. Además de la membrana plasmática, las células de las plantas contienen una o más paredes rígidas que les confiere una forma constante y protegen el citoplasma contra agresiones mecánicas, acción de parásitos, etc.

2. Presencia de plastidios. Una de las principales características de las células de las plantas es la presencia de plastos, que son organelos mayores que las mitocondrias y como ellas, delimitados por dos unidades de membrana. Cuando estos organelos no contienen pigmentos, son llamados **leucoplastos**. Los que contienen pigmentos son los **cromoplastos**, de los cuales los más frecuentes son los **cloroplastos**, ricos en clorofila, principal pigmento fotosintético.

3. Vacuolas citoplasmáticas. Las células de las plantas contienen con frecuencia vacuolas citoplasmáticas mucho mayores de las que existen en el citoplasma de las células animales. Las vacuolas de las células vegetales pueden ocupar la mayor parte del volumen celular, reduciendo el citoplasma funcional a una delgada franja en la periferia de la célula.

4. Presencia de almidón. Al contrario de las células eucariontes animales, que utilizan el polisacárido glucógeno como reserva energética, las células de las plantas tienen como polisacárido de reserva al almidón.

5. Presencia de plasmodesmos. Las células vegetales poseen tubos de 20 a 40 nm de diámetro que ligan a las células vecinas. Estas conexiones son llamadas **plasmodesmos** y establecen canales para el tránsito de moléculas. Las células animales no presentan plasmodesmos. Solamente células de ciertos tejidos se comunican por las **uniones comunicantes** (ver Cap. 5).

Origen y evolución de las células

Se acepta que el proceso evolutivo que originó las primeras células comenzó en la Tierra aproximadamente hace 4 billones de años (Fig. 1.10.). En aquella época, la

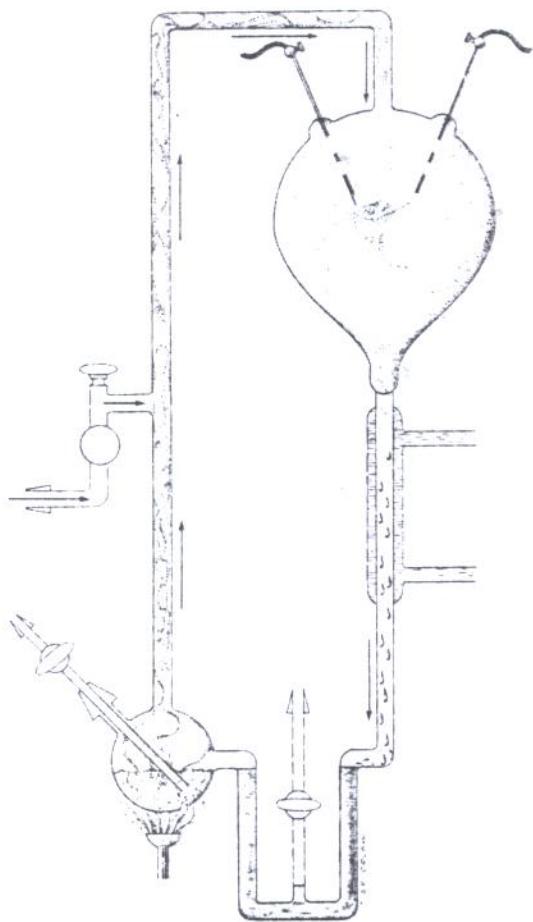


Fig. 1.11. Aparato creado por Stanley L. Miller para demostrar la síntesis de sustancias orgánicas, sin la participación de seres vivos (síntesis prebiótica), en las condiciones de la atmósfera terrestre de hace cerca de 4 billones de años. El aparato contenía vapor de agua, proveniente del calentamiento del balón inferior. Por la cañería superior izquierda se introducía en la columna metano, amonio, hidrógeno y gas carbónico. Al pasar por el balón superior derecho, la mezcla era sometida a descargas eléctricas. La mezcla se tornaba líquida en el condensador y era recogida por la cañería inferior. Obsérvese que ese líquido contenía sustancias orgánicas diversas, inclusive aminoácidos.

atmósfera probablemente contenía vapor de agua, amonio, metano, hidrógeno, ácido sulfídrico y gas carbónico. El oxígeno libre sólo apareció mucho después gracias a la actividad fotosintética de células autotróficas.

Hace 4 billones de años, la superficie de la Tierra estaba cubierta por grandes cantidades de agua, dispuesta en inmensos "océanos" y "lagunas". Esa masa líquida, llamada **caldo primordial**, era rica en moléculas inorgánicas y contenía en solución los gases que constituían la atmósfera. Por acción del calor y las radiaciones ultravioletas, venidas del sol y de las descargas eléctricas, originadas de las tempestades, entonces muy frecuentes, las moléculas disueltas en el caldo primordial se combinaron químicamente para constituir los primeros compuestos conteniendo carbono. Sustancias relativamente complejas como proteínas y ácidos nucleicos, que en las condiciones terrestres actuales sólo se forman por la acción de las células o por

la síntesis en los laboratorios químicos, habrían aparecido espontáneamente y al azar.

Ese tipo de síntesis, realizada sin la participación de seres vivos, es denominada **prebiótica** y ya fue demostrado experimentalmente que ella es posible (Fig. 1.11.). La acumulación gradual de los compuestos de carbono fue favorecida por tres circunstancias: (1) la enorme extensión de la Tierra, con una gran variedad de nichos, donde probablemente ocurrió la formación de moléculas que eran mantenidas próximas a las otras y seguramente, diferentes de las existentes en otros lugares; (2) un largo lapso de tiempo, cerca de 2 billones de años, período en que ocurrió la síntesis prebiótica en el caldo primordial; y (3) la ausencia de oxígeno en la atmósfera, ya mencionada, es importante porque las moléculas neoformadas no fueron destruidas luego por la oxidación. En la atmósfera actual de la Tierra la síntesis de tipo prebiótico es imposible.

Es probable que, en el caldo primordial, hayan surgido polímeros de aminoácidos y de nucleótidos, formando las primeras moléculas de proteínas y de ácidos nucleicos. Sin embargo, solamente los ácidos nucleicos son capaces de autoduplicación y la demostración experimental reciente de que en el laboratorio las moléculas de RNA simples son capaces de evolucionar a moléculas más complejas, sin el auxilio de proteínas enzimáticas, hace suponer que la evolución comenzó con moléculas de RNA. Como se verá más adelante en el Cap. 3, el RNA puede tener actividad enzimática, propiedad que se pensó era exclusiva de las proteínas. Aparecidas las primeras moléculas de RNA con capacidad de multiplicarse y de evolucionar estaba iniciado el camino para las primeras células. A pesar de eso era necesario que el sistema autocatalítico permaneciera aislado, para que las moléculas no se dispersaran en el líquido prebiótico. Probablemente por azar se formaron las moléculas de fosfolípidos que espontáneamente constituyeron las primeras bicapas fosfolipídicas y éstas podían envolver conjuntos de moléculas de ácidos ribonucleicos, nucleótidos, proteínas y otras moléculas. Estaba así constituida la primera célula con su membrana fosfolipídica. Los fosfolípidos son moléculas alargadas, con una cabeza hidrofílica y dos cadenas hidrofóbicas.

Cuando están disueltas en agua, las moléculas de fosfolípidos se unen por interacción hidrofóbica de sus cadenas y constituyen bicapas, espontáneamente, sin necesidad de energía (v. Cap. 5).

Los datos actualmente disponibles permiten suponer que, después del ácido ribonucleico (RNA), debe haber surgido el ácido desoxirribonucleico (DNA), formado por la polimerización de nucleótidos sobre un molde (*template*) de RNA, y los dos tipos de ácidos nucleicos pasaron a determinar los tipos de proteínas a ser sintetizadas. Considerando la enorme variedad de proteínas celulares, formadas por 20 monómeros diferentes (los 20 aminoácidos), es poco probable que

todas las proteínas se hayan formado por casualidad. La síntesis de proteínas debe haber sido dirigida por los ácidos nucleicos, con la eliminación de las proteínas innutiles por el propio proceso evolutivo.

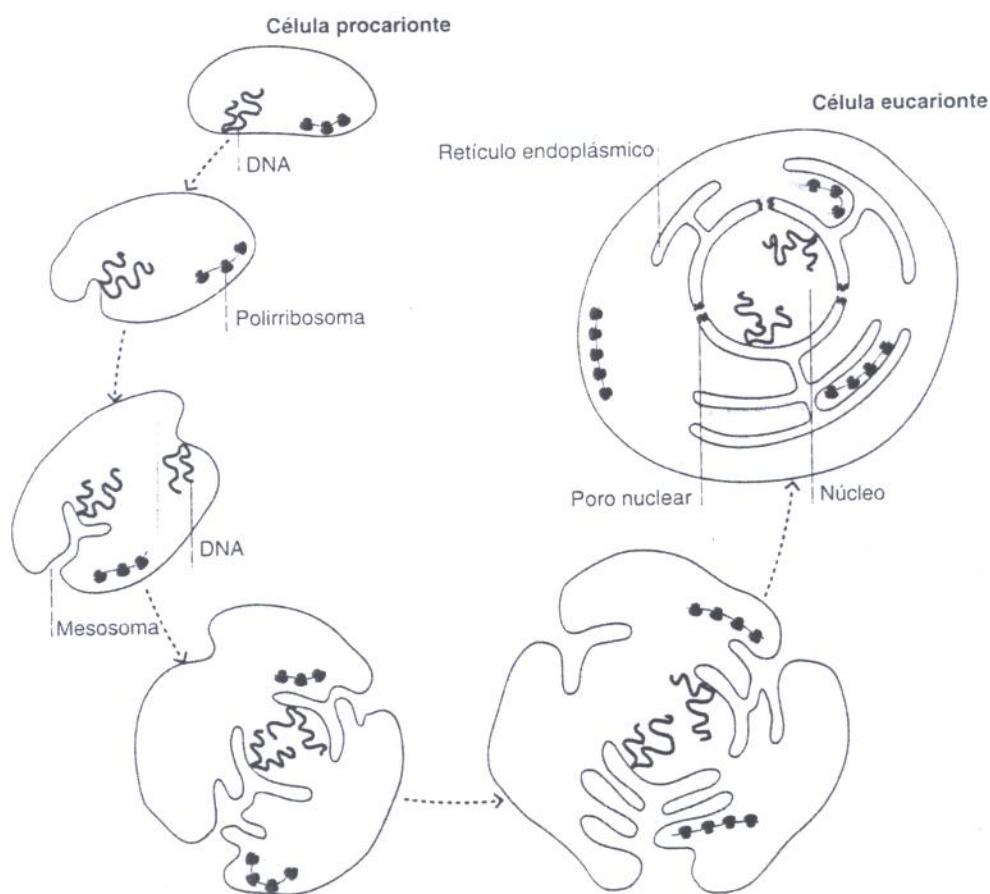
Es razonable suponer que la primera célula que surgió era estructuralmente simple, seguramente una procarionte heterotrófica y, también que esa célula fue precedida por agregados de RNA, DNA y proteínas, envueltos por bicapas de fosfolípidos. Esos agregados continuaron el proceso evolutivo iniciado por las moléculas de RNA y dieron origen a las primeras células que deben haber sido procariontes estructuralmente simples.

Como esas primeras células procariontes eran heterotróficas y por lo tanto, incapaces de sintetizar compuestos ricos en energía (alimentos), el proceso evolutivo habría sido interrumpido por el agotamiento de los compuestos de carbono formados por el proceso prebiótico, en los nichos donde surgieron las células primordiales. Esas primeras células además de procariontes y heterotróficas, eran también anaeróbias, pues no existía oxígeno en la atmósfera. Hubiese sido difícil sostener el proceso evolutivo de las células primitivas, si ellas hubiesen permanecido dependientes para su nutrición de las moléculas energéticas, formadas

por síntesis prebióticas en el caldo primordial.

La mantención de la vida en la Tierra dependió, entonces, de la aparición de las primeras células autotróficas, o sea, capaces de sintetizar moléculas complejas a partir de sustancias muy simples y de energía solar. Se admite que haya surgido en células procariontes, un sistema capaz de utilizar la energía del sol y almacenarla en enlaces químicos, sintetizando asimismo alimentos y liberando oxígeno. Ese nuevo tipo celular sería probablemente muy semejante o tal vez igual a las algas azules o cianofíceas que son bacterias actualmente existentes. Se inició así la fotosíntesis, que ocurrió gracias a la aparición, en las células, de ciertos pigmentos, de los cuales el más común es la clorofila (pigmento de color verde), que capta las radiaciones azul y roja de la luz del sol, utilizando esa energía para activar procesos sintéticos.

El oxígeno liberado por la fotosíntesis realizada por las bacterias autotróficas se fue acumulando en la atmósfera. Esto vino a producir grandes alteraciones en la atmósfera, pues las moléculas de oxígeno (O_2) formadas se difundieron por las alturas más elevadas, donde se rompían por la acción de la radiación ultravioleta, originando átomos de oxígeno (O), muchos de los cuales se recombinaban para formar ozono (O_3).



▲ Fig. 1.12. Dibujo mostrando como probablemente aparecen los compartimentos intracelulares, por invaginaciones de la membrana plasmática. Esta hipótesis está apoyada por la observación de que las membranas intracelulares tienen constitución molecular muy semejante a la membrana plasmática.

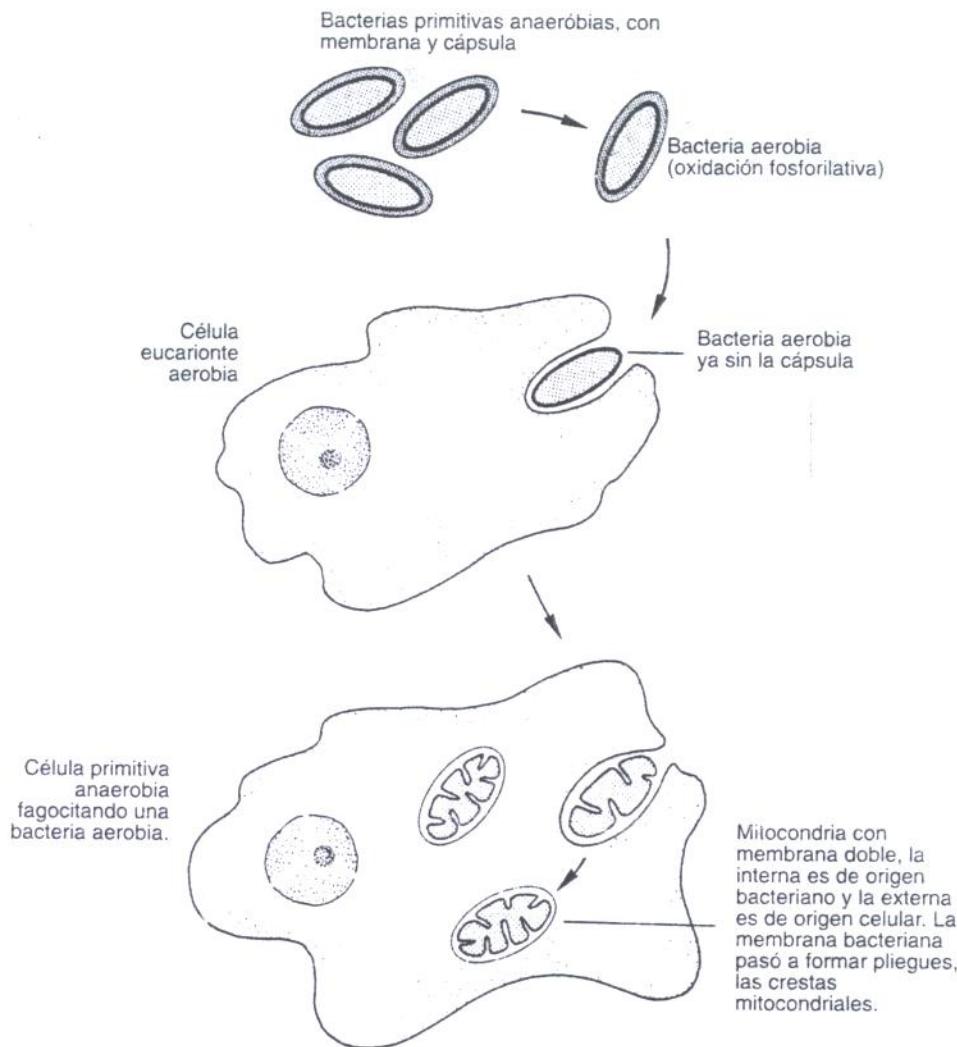


Fig. 1.13. Dibujo esquemático mostrando la teoría de origen bacteriano de las mitocondrias. Células eucariontes anaerobias, primitivas, habrían fagocitado bacterias aerobias. Estas, de algún modo, escaparon a la ingestión intracelular y establecieron interrelaciones mutuamente útiles con las células hospedadoras, que así se tornaron aerobias. Al mismo tiempo, las bacterias, entre otras ventajas, recibieron protección y alimentación en su nueva localización en el citoplasma de la célula hospedadora.

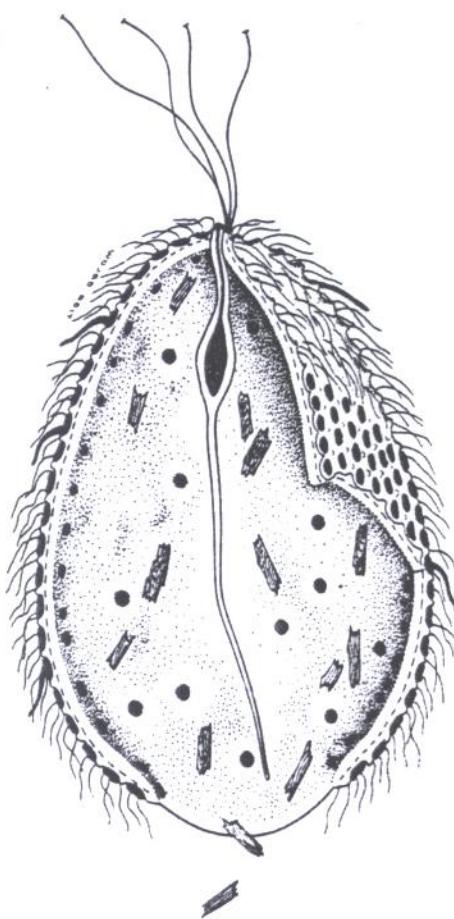
que tiene una gran capacidad de absorber la luz ultravioleta. De ese modo, se formó poco a poco una capa de ozono que protege la superficie de la Tierra contra las radiaciones ultravioleta, pero que es transparente a las longitudes de onda visibles.

El inicio de la fotosíntesis y sus modificaciones en la atmósfera fueron de gran importancia para la evolución de las células y para las formas de vida actualmente existentes en la Tierra. Gracias a la fotosíntesis surgió el oxígeno en la atmósfera, y esto permitió el aparecimiento de células aerobias, al mismo tiempo que creó una cubierta protectora de ozono en las capas superiores de la atmósfera. Las bacterias anaerobias quedaron restringidas a nichos especiales, en donde no existe oxígeno.

Se supone que el paso siguiente en el proceso evolutivo, después de las células procariontes autotróficas, haya sido el aparecimiento de las células

eucariontes. Todo indica que las células eucariontes, caracterizadas por su elaborado sistema de membranas, se hayan originado a partir de procariontes, por invaginaciones de la membrana plasmática, que fueron inducidas por proteínas contráctiles previamente aparecidas en el citoplasma (ver más adelante, en este capítulo). Esta hipótesis está apoyada por la observación de que las membranas intracelulares mantienen aproximadamente la misma asimetría que existe en la membrana plasmática. La cara interna de las membranas que está en contacto con el citosol (matriz citoplasmática) se asemeja a su equivalente en la membrana plasmática y lo mismo acontece con la cara que está orientada hacia el interior de los compartimentos intracelulares, que tienen semejanza con la cara externa de la membrana plasmática (Fig. 1.12).

Hay evidencias que sugieren que los organelos involucrados en las transformaciones energéticas,



▲ Fig. 1.14. Esta figura muestra que el tipo de simbiosis que habría originado a los cloroplastos y a las mitocondrias existe actualmente y por lo tanto podría haber ocurrido en el pasado. El dibujo muestra al protozoario *Myxotricha paradoxa*, un parásito intestinal de las termitas. Por sí mismo, este protozoario es casi inmóvil. Su movilidad es debida a miles de bacterias ciliadas de forma alargada que se insertan en la superficie del protozoario. Además de estas bacterias móviles simbiontes en la superficie, la *Myxotricha* posee otras bacterias simbiontes, tanto en la superficie como en su interior. (Basado en trabajos de L. Margulis.)

cloroplastos y mitocondrias derivan de bacterias que fueron fagocitadas, escaparon de los mecanismos de digestión intracelular y se establecieron como simbiontes en las células eucariontes hospedadoras, formándose una relación mutuamente benéfica y que se tornó irreversible con el pasar de los años (Fig. 1.13.), debido a mutaciones ocurridas en el simbionte. Dentro de las numerosas evidencias a favor de esta hipótesis, se puede mencionar el hecho de que las mitocondrias y cloroplastos poseen DNA cuya cadena es circular, como en las bacterias.

Estos organelos poseen membrana doble, siendo la membrana interna muy semejante en su composición a las membranas bacterianas, en tanto que la membrana externa, que sería la pared de la vacuola fagocítica, se asemeja a la membrana de las células eucariontes hospedadoras. Además de eso, la simbiosis entre las

bacterias y las células eucariontes sigue ocurriendo, siendo innumerables los casos actualmente existentes (Fig. 1.14.).

A lo largo de la evolución, tanto las mitocondrias como los cloroplastos fueron perdiendo su genoma hacia el núcleo de la célula hospedadora y se tornaron dependientes del DNA de los cromosomas de las células hospedadoras. La mayor parte de las proteínas de las mitocondrias y los cloroplastos son codificadas por RNA mensajero proveniente del núcleo celular, sintetizadas en los polirribosomas de la matriz citoplasmática y después transferidas al interior de las mitocondrias y cloroplastos.

¿Cómo habrían surgido las células eucariontes?

El aparecimiento de las células eucariontes, durante el lento proceso evolutivo, es un aspecto de difícil explicación, principalmente porque no existen actualmente células intermedias entre procariontes y eucariontes, lo que facilitaría la aclaración de esa modificación evolutiva.

Parece claro que, a pesar de que las mitocondrias y los cloroplastos son derivados de células procariontes, es difícil imaginar la formación de una célula eucariota por la simple unión entre dos células procariontes típicas. Una de las dos debe haber experimentado modificaciones evolutivas que no fueron conservadas en las células procariontes actuales. Es posible que las células eucariontes hayan evolucionado gradualmente, ver la secuencia expuesta a continuación (Fig. 1.15.).

Una célula procarionte heterotrófica y anaerobia, ya con el sistema DNA→RNA→Proteína funcionando (1), habría perdido la pared celular (2) y habría aumentado de tamaño presentando invaginaciones en su membrana plasmática. Se admite que en esas prolongaciones se acumularían enzimas digestivas que permitirían una mejor digestión de las partículas de alimentos (3).

Entonces, algunas invaginaciones se desprendieron de la membrana, formando vesículas membranosas que dieron origen al sistema lisosómico, a las vesículas precursoras del retículo endoplásmico y llevaron a la parte profunda de la célula el DNA que estaba unido a la membrana plasmática (4). Con el aparecimiento del oxígeno en la atmósfera, debido a las bacterias fotosintéticas, deben haber surgido los peroxisomas (5), defendiendo a las células contra la acción deletérea de radicales libres contenido oxígeno. Hubo un aumento de DNA, paralelo a la creciente complejidad celular y este DNA, constituido de largas hebras, fue concentrado en cromosomas, que fueron segregados dentro del núcleo delimitado por la envoltura nuclear formada a partir de material membranoso venido de la superficie celular. Hubo también un desarrollo del citoesqueleto, con el aparecimiento de microtúbulos y un aumento en la cantidad de microfilamentos. A medida que la concentración de oxígeno fue lentamente aumentando

en la atmósfera, las células que incorporaron procariontes aeróbicos predominaron, por selección natural, por dos razones: la respiración aeróbica es mucho más eficiente y además, gasta oxígeno, disminuyendo la formación intracelular de radicales libres contenido oxígeno. La **endobiosis** (simbiosis intracelular) de procariontes aeróbicos dio origen a las mitocondrias (6), organelos con dos membranas, una interna de la bacteria precursora y una externa de la célula eucariote que estaba en formación. Probablemente, los cloroplastos se originaron de manera semejante, también por endobiosis, pero de bacterias fotosintéticas. A lo largo de la evolución, hubo transferencia de parte del genoma de los cloroplastos y mitocondrias hacia los núcleos celulares. Pero los cloroplastos transfirieron menos DNA, en comparación con las mitocondrias. Es posible que la endobiosis de las mitocondrias haya ocurrido antes de la endobiosis que originó los cloroplastos.

Patrones celulares y los grandes grupos de seres vivos

El sistema más antiguo de clasificación de los seres vivos considera la existencia de sólo dos reinos: uno animal y uno vegetal. En el primero estaban incluidos los heterótrofos, que se alimentan por ingestión, excepto los parásitos que se nutren por osmosis. En el reino vegetal estaban incluidos los organismos fotosintetizantes, incluyendo a las bacterias, mixomicetos y hongos.

En virtud de los inconvenientes de la división de los seres vivos en dos reinos fueron creadas recientemente, otras divisiones, más coincidentes con el estado actual de los conocimientos. Uno de los sistemas actuales muy usado admite 5 reinos (Fig. 1.16.):

Monera. Formado por las bacterias, que son los únicos seres procariontes (las cianoficeas, o algas azules, también son bacterias).

Protista. Que comprende organismos eucariotes, primariamente unicelulares de vida libre o unicelulares coloniales (protozoarios y fitoflagelados).

Fungi. Comprende a todos los hongos.

Plantas. Que incluye a las algas cloroficeas y los vegetales superiores.

Animal. Incluyendo a todos los animales, es decir, los seres que pasan por el estado de gástrula.

El concepto actual de protista no es el mismo propuesto por Haeckel en el pasado. Actualmente, se incluyen en el reino protista solo los protozoarios y los organismos limítrofes, como los fitoflagelados, que siempre fueron objeto de disputa, pues eran incluidos por unos entre los animales y por otros entre los

vegetales, en la antigua clasificación en dos reinos.

Los hongos fueron removidos del concepto antiguo de plantas y colocados aparte. Ellos posiblemente derivan de ancestros que dieron origen a animales y no a vegetales. Es oportuno mencionar algunas características de los hongos:

1. No poseen clorofila ni cualquier otro pigmento fotosintetizante.
2. No forman tejidos verdaderos.
3. No poseen pared de celulosa (característica de los vegetales), por el contrario, la pared se encuentra fundamentalmente compuesta de quitina (característica de los animales).
4. No almacenan almidón (reserva nutritiva de los vegetales) como reserva energética, pero sí glucógeno (reserva nutritiva de los animales).
5. El huso de la división mitótica se forma en el interior de la envoltura nuclear.

Resumen

Los virus están formados de una parte central con la información genética codificada ya sea en DNA o en RNA, pero nunca los dos ácidos nucleicos están presentes en el mismo virus. Ese genoma está protegido por una estructura que lo envuelve, constituida por unidades proteicas denominadas capsómeros. Algunos virus presentan una envoltura lipoproteica, conteniendo lípidos de la célula parasitada y proteínas virales. Los virus sólo se multiplican en el interior de las células, cuya maquinaria utilizan para la síntesis de nuevos virus.

A pesar de la gran diversidad entre los seres vivos en general, todos constituidos por células, existen sólo dos tipos celulares básicos: las células procariontes y las eucariotes. Las primeras corresponden a las bacterias; las segundas constituyen los demás seres vivos.

Las células procariontes son de menor tamaño y se caracterizan por la ausencia de un sistema de membranas que divide a la célula en compartimentos funcionales. Su material genético consiste en un filamento doble de DNA, de forma circular, localizado en un espacio citoplasmático donde la matriz es menos electrón densa: el nucleoide. En estas células existe una membrana plasmática que puede presentar pliegues dirigidos hacia dentro de las células: los mesosomas. En las células procariontes fotosintéticas aparecen algunas membranas citoplasmáticas que, asociadas a la clorofila, son responsables de la fotosíntesis en esas células. Las células procariontes no tienen citoesqueletoto y son de forma simple. En estas células, la forma es mantenida por la presencia de una pared extracelular rígida que sirve también de protección.

Las células eucariotes se presentan divididas en

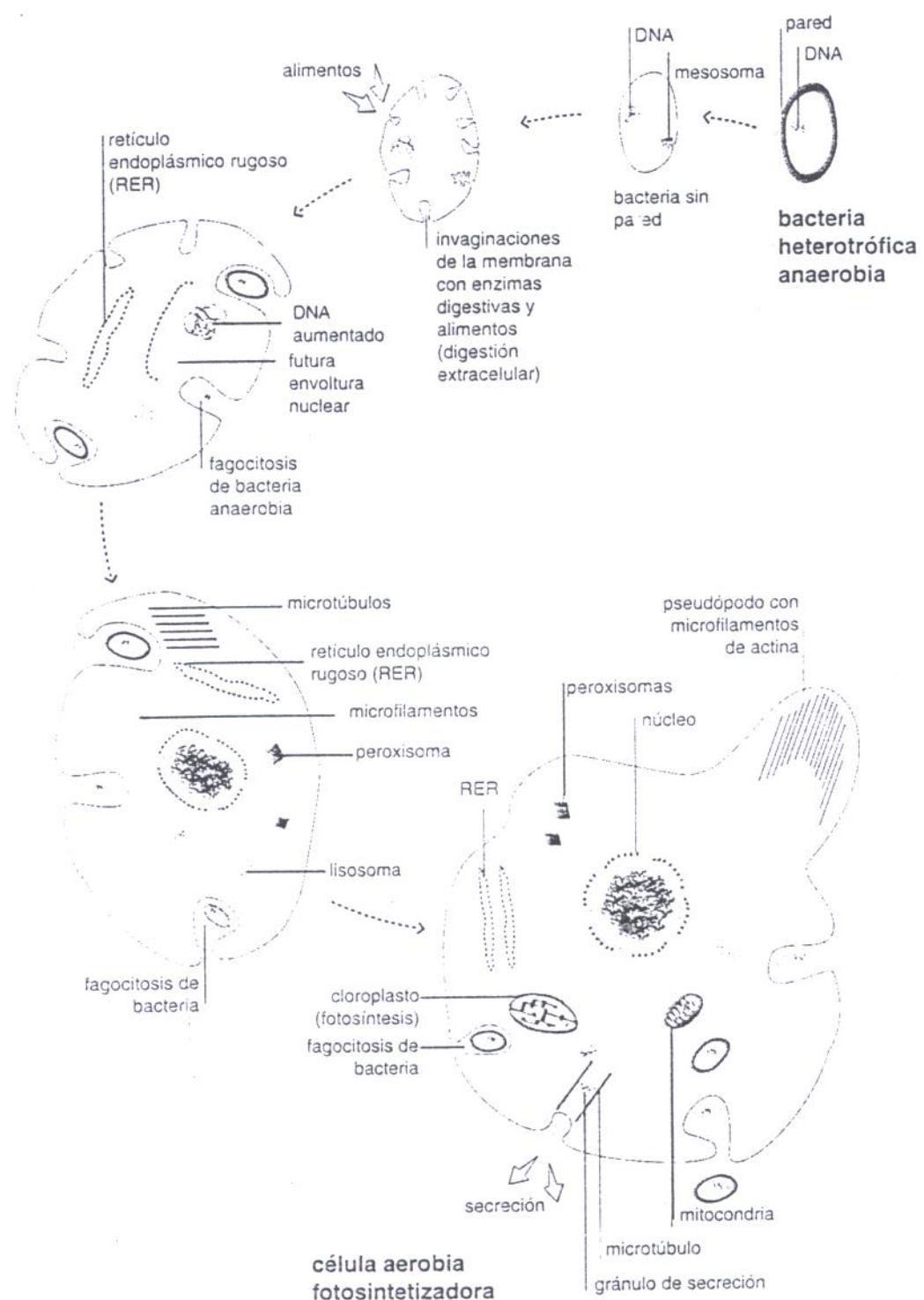


Fig. 1.15. Dibujo, basado principalmente en los trabajos de C. De Dice, mostrando la manera como, probablemente, se constituyeron las primeras células eucariontes, a lo largo del proceso evolutivo que precedió al aparecimiento de los seres pluricelulares. Para explicaciones, ver en el texto el subtítulo ¿Cómo habrían surgido las células eucariontes?

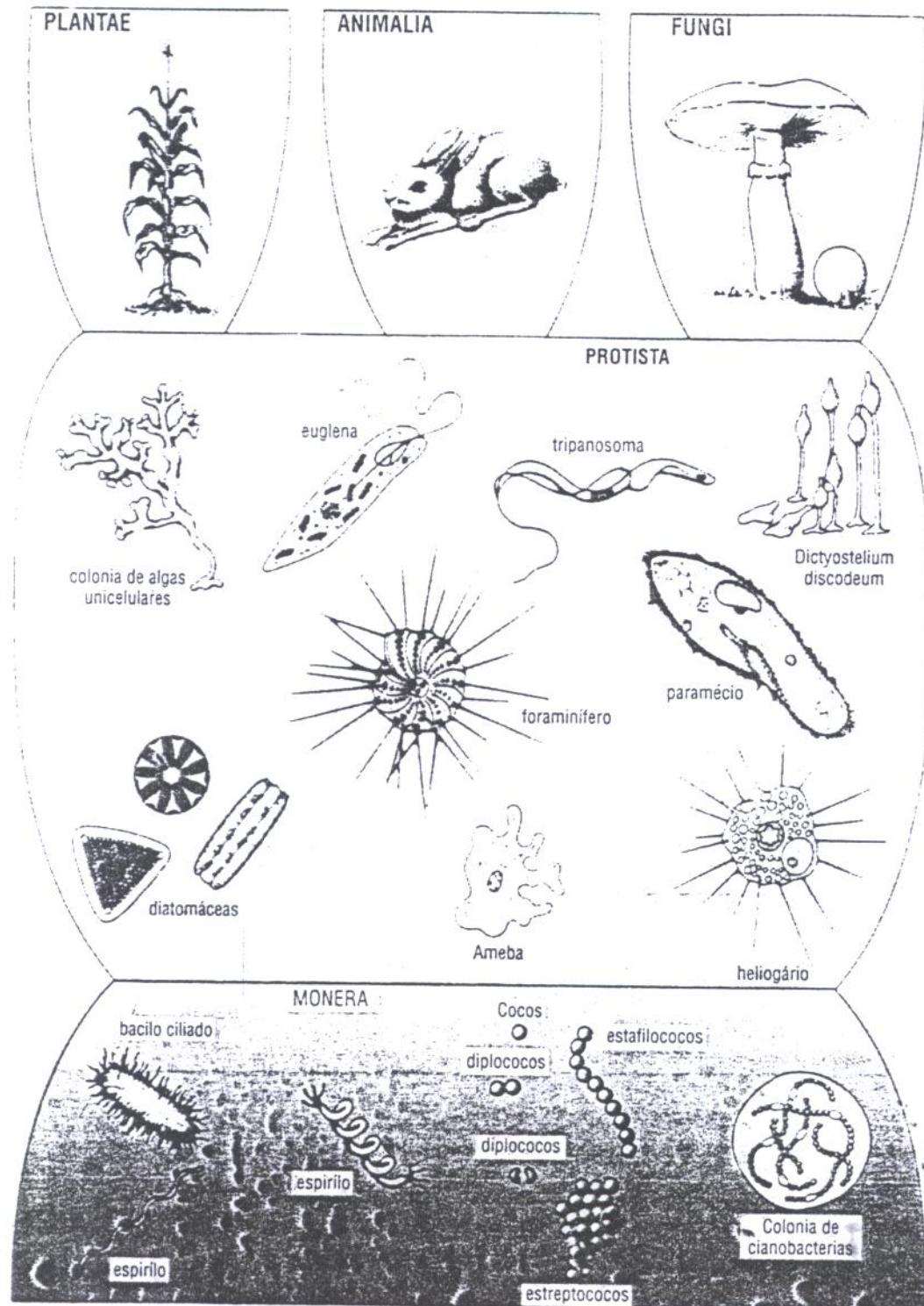


Fig. 1.16. Esquema de los cinco reinos a que pertenecen los seres vivos. El reino Monera, único cuyas células son procariotas, está constituido por las bacterias (incluyendo a las cianofíceas o "algas azules"). En los demás reinos, todas las células son eucariotas. El reino Protista está compuesto de formas unicelulares o unicelulares coloniales. El reino Fungi comprende a los hongos. El reino Plantae incluye a los vegetales superiores. En el reino Animalia están todos los animales.

compartimentos funcionales gracias a la presencia de un sistema complejo de membranas que forma microrregiones intracelulares especializadas, donde ciertas funciones pueden ser ejecutadas con más eficiencia. Además de ese papel de compartimentalización, el sistema de membranas crea una enorme superficie a la cual se unen, en secuencia predeterminada, moléculas enzimáticas y transportadoras. Así, los sustratos son procesados por los componentes de las cadenas enzimáticas sin que haya la necesidad de grandes desplazamientos, que disminuirían acentuadamente la rapidez y el rendimiento de los procesos metabólicos.

Entre los principales compartimentos de las células eucariontes están el núcleo, la envoltura nuclear, el retículo endoplásmico (liso y rugoso), el aparato de Golgi, los lisosomas, las mitocondrias y, en las células vegetales, los cloroplastos. Otra característica de las células eucariontes es poseer un citoesqueleto fibrilar, responsable de los movimientos celulares y de la mantención de la forma -muchas veces altamente compleja- de esas células. El citoesqueleto está constituido de microtúbulos (cerca de 24 nm de diámetro), filamentos intermedios (cerca de 10 nm de diámetro) y microfilamentos de actina (cerca de 6 nm de diámetro).

Bibliografía

- ALBERTS, B. et al. Molecular Biology of the Cell. Garland Press, 3rd ed., 1994.
- BARGHOORN, E. S. The oldest fossils. *Sci. Am.*, 224(5):30, 1971.
- BERKALOFF, A. et al. Biologie et Physiologie Cellulaires. 2eme ed., 4 vols., Hermann, 1981.
- BERSHADSKY, A.D. and VASILIEV , J.M. Cytoskeleton. Plenum Press, 1988.
- BRINKLEY, B.R. Microtubule organizing centers. *Ann. Rev. Cell Biol.*, 1:145, 1985.
- CECH, T.R. RNA as an enzyme. *Sci. Am.*, 255(5):64, 1986.
- COHEN, C. Protein assemblies and cell form. *Trends in Biochem. Sci.*, 2:51, 1978.
- DARNELL, J.E., LODISH, H.F. and BALTIMORE, D. Molecular Cell Biology. 2nd. ed. W.H. Freeman, 1990.
- DE BRABANDER (ed.) Microtubules and Microtubule Inhibitors. Elsevier, 1980.
- DE DUVE , C.A. Guided Tour of the Living Cell. 2 vols., Freeman, 1985.
- DE DUVE, C. Blueprint for a Cell; The Nature and Origin of Life. Neil Patterson Pub., 1991.
- DE DUVE, C. The birth of complex cells. *Sci. Am.*, 274(4):38, 1996.
- DUSTIN, P. Microtubules. 2nd. ed., Springer-Verlag, 1984.
- FAHIMI, H.D. and SIES, H. (eds.) Peroxisomes in Biology and Medicine Springer - Verlag, 1987.
- FAWCETT, D.W. The Cell. 2nd. ed., Saunders, 1981.
- FIELD, K.G. et.al. Molecular phylogeny of the animal kingdom. *Science*, 239:748, 1988.
- FUCHS, E. and HANUKOGLU, I. Unraveling the structure of the intermediate filaments. *Cell*, 34:332, 1983.
- GOODMAN, S.R. Medical Cell Biology. Lippincott, 1994.
- GOULD, S.J. KELLER, G.A. and SUBRAMANI, S. Identification of a peroxisomal targeting signal at the carboxy terminus of four peroxisomal proteins *J. Cell Biol.*, 107:897, 1988.
- GRAY, M.W. The evolutionary origins of organelles. *Trends Genetics* 5:294, 1989.
- KARP, G. Cell and Molecular Biology; Concepts and Experiments. John Wiley, 1996.
- LAZAROW, P.B. and FUJIKI, Y. Biogenesis of peroxisomes. *Ann. Rev. Cell Biol.*, 1:489, 1985.
- LAZAROW , P.B. Genetic approaches to studying peroxisome biogenesis. *Trends Biochem. Sci.* 3:89, 1993.
- MARGULIS, L. Symbiosis and evolution. *Sci. Am.*, 225:48, 1971.
- MARGULIS, L. Symbiosis in Cell Evolution. Freeman, 1981.
- PORTER, K.R. and TUCKER, J.B. The ground substance of the living cell, *Sci. Am.*, 244(3):56, 1981.
- SUBRAMANI, S. Protein import into peroxisomes and biogenesis of the organelle. *Ann. Rev. Cell Biol.* 9:445, 1993.
- VALE, R.D. Intracellular transport using microtubule based motors. *Ann. Rev. Cell Biol.*, 3:347, 1987.
- VIDAL, G. The oldest eukaryotic cells. *Sci. Am.*, 250(2):48, 1984.
- WEBER, K. and OSBORN, M. The molecules of the cell matrix. *Sci. Am.*, 253(10):110, 1985.
- WOLFE, S.L. Molecular and Cellular Biology. Wadsworth, 1993.