3. Retículo endoplasmático

El retículo endoplasmático es un sistema de canalículos y formaciones vesiculares interrelacionadas cuya morfología varía considerablemente según el estado funcional en que se encuentre la célula.

El nombre de retículo endoplasmático alude al aspecto de red que esta formación presenta al microscopio electrónico, y a su ubicación en la fracción más profunda del hialoplasma: el endoplasma.

Se describe al retículo endoplasmático como formado por un sistema de dobles membranas que encierran una serie de vacuolas continuas y discontinuas. Este sistema de dobles membranas presenta siempre una superficie que limita con el medio extracelular, a la que se denomina cara externa; y otra que limita con el hialoplasma o matriz citoplasmática y que es la cara interna.

El retículo endoplasmático recién fue descubierto como tal luego del advenimiento del microscopio electrónico. Sin embargo, también es posible reconocerlo en exámenes "in vivo" de células de varios mamíferos mediante el microscopio de contraste de fase.

Desde un punto de vista morfológico, el retículo endoplasmático presenta tres estructuras diferenciales que son:

a) Las cisternas: unidades largas y aplanadas ordenadas en forma paralela y que miden de 40 a 50 mμ de espesor;

b) Las vesículas: que presentan forma redondeada con un diámetro que varía entre 25 y 500 mμ.

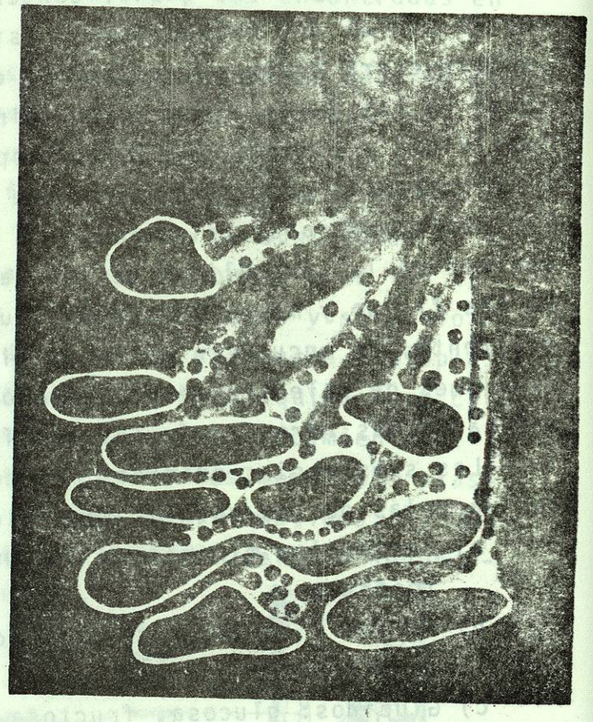
c) Los túbulos: que presentan formas muy diversas con diámetros que oscilan entre 50 y 100 mμ.

Aparte de las tres estructuras morfológicas antes citadas, existen otras variaciones que puede presentar el retículo endoplasmático. Una de las diferencias más significativas y fáciles de observar entre los elementos que conforman este retículo endoplasmático es que algunos poseen una superficie lisa, en tanto que otros la presentan rugosa. En el primer caso se habla de retículo endoplasmático liso, mientras que en el segundo caso se dice que el retículo endoplasmático es granuloso.

Gracias al microscopio electrónico se descubrió que el retículo endoplasmático granuloso presenta su cara externa tapizada por una infinidad de diminutas partículas llamadas ribosomas, a quienes se debe la apariencia pulverulenta que esta estructura presenta, y de ahí también deriva su denominación.

A fines del siglo pasado, varios citólogos descubrieron que ciertas porciones del citoplasma se teñían con colorantes básicos (basofilia) de la misma forma que el núcleo. Herdwig llamó a estas porciones citoplasma basófilo o cromidial, y en el año 1887 Garnier lo denominó ergatoplasma (del griego "ergasomai" = elaborar, transformar).

Algunos años más tarde, Capperson, Brachet y otros demostraron que la basofilia del ergatoplasma se debía a su riqueza en ribonucleoproteínas, y el microscopio electrónico reveló finalmente que el mismo consiste en una íntima asociación del retículo endoplasmático de los ribosomas los que, en conjunto, conforman el retículo endoplasmático granular.



El retículo endoplasmático granular, se compone de un vasto sistema de cavidades que presentan siempre una cara interna y otra externa con partículas ribosomicas adosadas.

Se ha comprobado que los ribosomas tienen activa participación en la síntesis de las proteínas, y para explicar la asociación de éstos con el retículo endoplasmático, los citólogos suponen que la misma obedece a un principio de mecánica funcional. Esto es, la localización de los ribosomas en la cara externa del retículo endoplasmático permitiría que las proteínas recién sintetizadas puedan transitar con relativa facilidad hacia otras regiones celulares o bien hacia el medio ambiente extracelular.

A diferencia del retículo endoplasmático granular, el retículo endoplasmático liso o agranular presenta la superficie de su cara externa libre de ribosomas, lo que le da una apariencia lisa y uniforme.

El retículo endoplasmático liso mediante la disposición especial de sus estructuras acumula, almacena y facilita el transporte de materiales, productos del metabolismo intermedio, hacia otras regiones intracelulares o hacia el medio externo en forma de secreción celular.

Apoyan estos conceptos funcionales tanto del retículo endoplasmático liso como del granular:

a) La existencia de un retículo endoplasmático granular particularmente desarrollado en células de tejidos fundamentalmente secretores, tales como las células del páncreas.

b) La presencia del retículo endoplasmático liso en aquellas células en donde se realizan reacciones de síntesis de compuestos esteroides y glucógeno, gracias a la intervención activa de complejos enzimáticos especializados.

Existe una relación directa entre las membranas del retículo endoplasmático y otras estructuras celulares. Gracias a numerosas observaciones realizadas al microscopio electrónico durante la mitosis de células vegetales se descubrió que son los elementos del retículo endoplasmático los que, en esencia, originan las membranas nucleares y plasmáticas de las células hijas. De esto se deduce la existencia de una íntima relación entre estas estructuras, a tal punto que algunos citólogos opinan que el retículo endoplasmático no es más que una prolongación interna o invaginación de la membrana plasmática, de forma tal que la célula adquiera gracias a él una superficie de contacto muchísimo mayor con el medio externo. Esta teoría está sustentada en parte por la íntima asociación que el retículo endoplasmático presenta con otros organoides citoplasmáticos tales como los ribosomas y el complejo de Golgi.

4 El complejo de Golgi

El complejo de Golgi está constituido por cisternas, vacuolas y vesículas.

Se denomina así en honor a su descubridor, Camilo Golgi. En el año 1898, este microscopista italiano, utilizando un método de tinción con plata, descubrió elementos hasta entonces desconocidos, en el citoplasma de células nerviosas. El las denominó: aparato reticular interno. Luego fueron bautizadas como complejo de Golgi.

El complejo de Golgi tiene un índice de refracción semejante al del hialoplasma por lo que su observación "in vivo" al microscopio óptico es sumamente difícil. No obstante, mediante adecuadas técnicas de tinción (que exigen una previa fijación y un tratamiento posterior con tetróxido de osmio o tetróxido de plata y nitrato de uranio) es posible visualizar esta estructura al microscopio óptico.

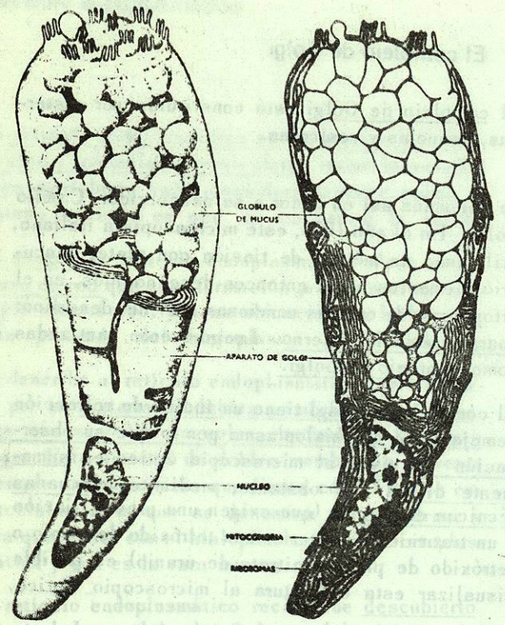
Hay que aclarar que desde los comienzos de este siglo y durante muchos años, los citólogos dudaron de la existencia real del complejo de Golgi, argumentando que su observación en células "post mortem" al microscopio óptico era un artificio producido como consecuencia de las técnicas empleadas para demostrar su presencia. Sin embargo, en la década de 1950, el microscopio electrónico dispersó todas las dudas y puso de manifiesto la existencia real del complejo de Golgi en el citoplasma de casi todas las células vivas.

El hecho de que el complejo de Golgi haya sido un organoide muy discutido, explica la gran cantidad de nombres con los que se lo ha tratado de describir. Los sinónimos empleados más frecuentemente son: aparato, sistema o sustancia de Golgi, Golgiosomas, dictiosomas, etc.

Ha sido demostrada, ya la presencia constante de estructuras citoplasmáticas, descritas en conjunto como complejo de Golgi, en todas las células animales y vegetales, con excepción de las bacterias, hongos y algas.

Al microscopio óptico el complejo de Golgi se presenta, una vez fijado y coloreado, en forma de retículos, canalículos anastosomados, bastones, placas o filamentos. Su morfología depende, fundamentalmente, del tipo de células consideradas. Es importante señalar que la forma suele ser constante para cada grupo celular y que varía sólo conforme a la función que dichas células desempeñan.

CAPILLA ALFONSINA



Célula en copa del intestino responsable de la segregación de mucus. En ellas se nota el gran desarrollo adquirido por el complejo de Golgi.

En el año 1952 se realizaron por vez primera los estudios ultraestructurales del complejo de Golgi al microscopio electrónico. Se lo describió como formado por tres constituyentes fundamentales:

a) Los sáculos, bolsas achatadas dispuestas en forma paralela que al corte aparecen como un sistema de membranas de 60 a 70 Å de espesor.

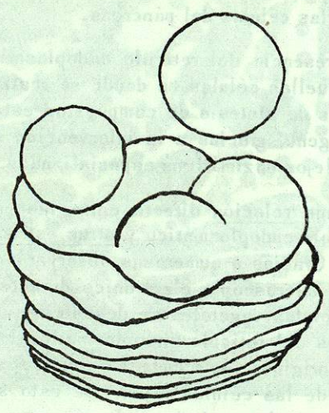
b) Las microvesículas, de forma aproximadamente esférica y de alrededor de 600 Å. Estas microestructuras aparentemente se originan por brotación a partir de los sáculos, con los que están íntimamente relacionados.

c) Las vacuolas, pueden llegar a ser del tamaño de una mitocondria y también se originan a partir de los sáculos aplanados.

Desde el punto de vista funcional, el complejo de Golgi está íntimamente relacionado con la secreción celular, y aunque se cree que no interviene directamente en actividad de síntesis alguna, tiene importante participación en la acumulación, acondicionamiento y eliminación de los productos de secreción externa.

En febrero de 1969, Marian Neuta y C.P. Leblond, realizaron en los laboratorios de la Universidad de McGill, una serie de experimentos mediante los cuales demostraron la función específica del complejo de Golgi en las células de secreción exocrina del intestino de la rata. Según ellos, en el complejo de Golgi se realiza la adición de los carbohidratos a la molécula de proteína, para formar las glicoproteínas (forma en que las proteínas son secretadas al medio ambiente celular).

El complejo de Golgi se relaciona con otras estructuras. La similitud que presentan ultraestructuralmente las membranas que forman el complejo de Golgi y el retículo endoplásmico, hace suponer que su origen sea común; y de hecho, muchos citólogos consideran al complejo de Golgi como derivado del retículo endoplásmico liso. Por otra parte,



En este esquema se demuestra como surgen los glóbulos de mucus a partir de los saculos aplanados del complejo de Golgi.

en el año 1961, Leblond, Warshawsky y Droz, mediante experimentos con isótopos radioactivos, demostraron la relación de funcionalidad existente entre el retículo endoplásmico granuloso con los ribosomas y el complejo de Golgi. Ellos comprobaron que las proteínas recién sintetizadas en los ribosomas, emigraban poco después al lugar en donde estaba localizado el complejo de Golgi, y que luego se transformaban en productos glicoproteicos de secreción.

5. Membrana nuclear

La membrana nuclear es una diferenciación del sistema vacuolar citoplasmático que separa el nucleoplasma del cicloplasma, y que se caracteriza por la presencia de numerosos poros.

Con el advenimiento del microscopio electrónico se descubrió que esta membrana que rodea al núcleo está conectada directamente con elementos del retículo endoplasmático, y que durante la división celular se descompone y vuelve a formarse a partir de las vesículas, túbulos y cisternas de este componente citoplasmático. De ahí que se considera a la misma como un elemento del sistema vacuolar citoplasmático, en lugar de incluirla entre los elementos que conforman el núcleo.

Al microscopio óptico se observa a la membrana nuclear como formada por una línea continua y fina que es visualizada gracias a la acción de colorantes básicos. Esta coloración es posible debido a que se depositan contra la membrana partículas que fijan colorantes básicos. Estas partículas son los ribosomas, en la cara externa, y la cromatina, en la cara interna.

La membrana nuclear sólo está ausente en aquellas células con núcleo difuso o cromidial (bacterias y algas verde-azuladas), siendo un elemento indispensable de todas aquellas células que presentan un núcleo individualizado. No obstante, se la observa sólo durante los períodos de interfase, ya que durante la división celular se descompone y se integra a los elementos del retículo endoplasmático.

Así como muchas otras inclusiones celulares, la membrana nuclear también fue denominada de varias formas con el transcurrir de los años. Sin embargo, sólo dos nombres han perdurado hasta nuestros días, el de membrana nuclear, y el de carioteca. No obstante, es interesante mencionar aquí que actualmente se está tratando de reemplazar estas denominaciones por la de envoltura nuclear, que define con mayor claridad a este elemento celular.

Al microscopio electrónico es posible observar que la membrana nuclear está formada por dos láminas, una interna y otra externa, que encierran un espacio denominado cisterna perinuclear. También es posible observar que dicha membrana nuclear presenta numerosas interrupciones distribuidas regularmente en su superficie que son interpretadas como poros o aberturas de aproximadamente 100 Å de diámetro cada uno, y que en conjunto pueden ocupar hasta el 10 o el 25% de la superficie total del núcleo. Es a través de estos poros que se realiza el activo intercambio nucleocitoplasmático tan importante en la síntesis de las proteínas.

Se han realizado numerosas investigaciones tendientes a demostrar la naturaleza de los poros que atraviesan la membrana nuclear. En 1952, Bretschneider introdujo la idea de los anillos ("annulus") que rodean a los poros formando bordes salientes. Supuso que en el interior de los poros se encontraría un fino diafragma selectivo. En 1965, Feldherr demostró, mediante la inyección de partículas de oro coloidal de 25 a 170 Å de diámetro con polivinilpirrolidona (PVP) en el citoplasma de Amoeba proteus, que los poros de la membrana nuclear son de hecho minúsculas aberturas rodeadas de anillos con bordes salientes. El paso de substancias a través de los mismos se realiza mediante un complejo mecanismo que condiciona una entrada selectiva (determinada por el tamaño de la partícula) y un transporte a través del canal interno del poro.

Desde un punto de vista químico, la membrana nuclear es igual a todos los demás elementos que conforman el sistema vacuolar citoplasmático, es de naturaleza lipoproteica, con proteínas insolubles y de carga eléctrica positiva, lo que explica su poca afinidad por los iones positivos de Ca++, K++, Na++, etc. y su acción selectiva y semipermeable.

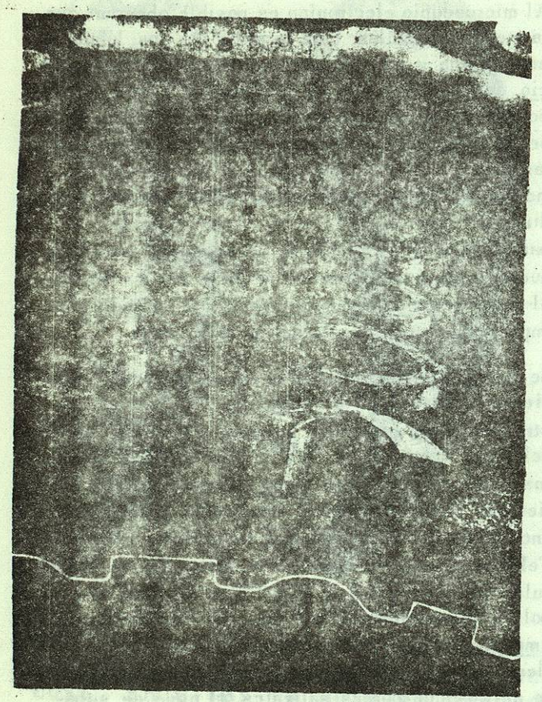
Cuando la membrana nuclear se lesiona, no puede volver a regenerarse y acarrea, por lo tanto, la muerte celular. El problema de la regeneración de la misma parece ser la no afinidad por los iones positivos y el rol fundamental que el proteinato de calcio cumple en este sentido.

El hecho de que las células que han perdido su membrana nuclear mueran, explica a las claras la gran importancia de este elemento dentro de la fisiología celular. La organización de la membrana nuclear:

a) permite un intercambio núcleo-citoplasmático selectivo.

b) aisla y garantiza la integridad de las complejas moléculas químicas que condicionan la herencia y la variación.

CAPILLA ALFONSINA



Representación esquemática de la membrana nuclear en donde se aprecia la distribución uniforme de los poros a través de los cuales se realiza el intercambio nucleo-citoplasmático.

X. Hialoplasma

El hialoplasma es un complejo sistema coloidal acuoso formado por micelas proteicas dispersas en solución. Su viscosidad es siempre superior a la del agua y varía desde la zona periférica, en donde se lo llama ectoplasma o plasmagel (de mayor densidad), a la zona interna, en donde es llamado endoplasma o plasma-sol (con una densidad apenas superior a la del agua).

Desde un punto de vista ultraestructural, se cree que el hialoplasma está formado por una red de proteínas fibrilares unidas entre sí por diversos tipos de enlaces químicos, formando una verdadera malla dentro de la cual se encontrarían las moléculas proteicas globulares.

Químicamente, el constituyente fundamental del hialoplasma es el agua que representa por término medio aproximadamente un 85% de su masa. Los compuestos que le siguen, en orden de abundancia, son las proteínas que pueden ser de dos tipos:

a) Las proteínas estructurales o insolubles (que son las que forman la red fibrilar).
b) Las proteínas solubles (entre las que figuran todas las enzimas que participan en el metabolismo intermedio).

Además, se han encontrado en el hialoplasma numerosos compuestos bioquímicos tales como moléculas de ácido ribonucleico, azúcares (mono, di, oligo y polisacáridos), aminoácidos varios y un gran y variado número de productos del metabolismo intermedio.

Desde un punto de vista funcional, el hialoplasma puede ser considerado como la porción del citoplasma que sirve de asiento a la mayor parte de las reacciones químicas de síntesis (anabolismo) y degradación (catabolismo). También se lo considera como una especie de bolsa encerrada por las membranas lipoproteicas de la membrana plasmática, del retículo endoplasmático, del complejo de Golgi de la membrana nuclear, en la que se realizan la mayor parte de las reacciones que caracterizan al metabolismo intermedio.

XI. Organoides e inclusiones

7. Los plástidos

Los plástidos son organoides citoplasmáticos que junto con las mitocondrias intervienen en los procesos energéticos que ocurren dentro de las células. La presencia de plástidos constituye una de las características fundamentales exclusivas de las células vegetales autotróficas.

En este sentido, las células vivas se clasifican de acuerdo al mecanismo que utilizan para obtener la energía indispensable para la vida en:

a) Células heterotróficas, que son aquellas que obtienen energía por medio de la combustión u oxidación de productos complejos, tales como los carbohidratos, las grasas o las proteínas; y

b) Células autotróficas, que obtienen energía a partir de la luz solar mediante un complejo proceso conocido con el nombre de fotosíntesis, que ocurre en los cloroplastos de la gran mayoría de las células vegetales.

Los cloroplastos son un tipo especial de plástidos caracterizados por la presencia de un pigmento llamado clorofila, responsable del color verde de la gran mayoría de las plantas y a partir del cual se inicia además, el proceso fotosintético.

Químicamente, la clorofila es una molécula caracterizada como una porfirina; es de estructura espacial asimétrica y está formada por cuatro núcleos pirrólicos dispuestos alrededor de un átomo de magnesio. Presenta, además, dos grupos ácidos esterificados y es de naturaleza bipolar con un polo hidrófilo y otro hidrófobo.

En las células de los vegetales superiores y en las de la mayoría de las Briophytas y Pteridóphytas, los cloroplastos tienen forma de gránulos óvoides, discoidales o lenticulares más o menos aplanados y de aproximadamente 4 a 6μ de diámetro por 1 a 3μ de espesor.

El número de cloroplastos por célula varía considerablemente y se extiende desde uno hasta centenares en las células de los vegetales superiores.

Se ha comprobado recientemente que los cloroplastos son más grandes, más numerosos y más ricos en clorofila en las plantas verdes que crecen bajo la sombra con relación a aquellas que se desarrollan bajo el sol. Esto comprueba una vez más la gran importancia que el factor externo, intensidad de luz, adquiere con relación a estos organoides citoplasmáticos. La intensidad de luz condiciona además la distribución más o menos homogénea de los cloroplastos en el citoplasma celular.

Al microscopio electrónico los cloroplastos se presentan como envueltos por una doble membrana de 80 a 120 Å de espesor, semipermeable y que funciona como límite externo del cloroplasto. La cavidad o matriz interna se denomina estroma.

Dentro de la misma es posible observar una gran cantidad de laminillas o lamelas que pueden presentarse aisladas o asociadas, constituyendo en conjunto los grana, de 0.3 a 1.7 μ de diámetro, muy ricos en clorofila. Dentro del estroma es posible hallar también gránulos de almidón y gotas lipídicas osmiófilas que disminuyen a medida que los cloroplastos envejecen.

En la mayor parte de las algas verdes monocelulares se ha logrado identificar dentro de la cavidad del estroma y además de las estructuras antes citadas, zonas claras de 1 a 2μ de diámetro, envueltas por gránulos de almidón. Dichas esferas se denominan pirenoides.

Estudios recientes realizados con técnicas especiales y mediante el empleo del microscopio electrónico, revelaron que las lamelas que forman los grana parecen estar constituidas por un doble pavimento de partículas de 100 a 200 Å de diámetro, que son las que corresponderían, en última instancia, a las unidades funcionales del cloroplasto. En 1963, Thomas denominó a estas unidades bioquímicas: cuantosomas.

Los cuantosomas son las subunidades que, en conjunto forman las lamelas de los grana de un cloroplasto, y es en ellos en donde se encuentran los pigmentos responsables de la actividad fotosintética de los mismos.

Los cuantosomas, que poseen aproximadamente 200 moléculas de clorofila cada uno, absorben la energía solar irradiada en forma de fotones o cuantos dentro de ciertos límites determinados de longitud de onda. Esta energía absorbida eleva un electrón de un átomo desde su nivel normal hasta un nivel energético superior. Estos átomos excitados son transportados a otras regiones intracelulares (mitocondrias) y cuando vuelven a su nivel normal liberan la energía almacenada que es entonces utilizada por la célula para formar ATP (Adenosín trifosfato) y otras moléculas con enlaces ricos en energía.

Los cromoplastos son plástidos que contienen pigmentos coloreados distintos de la clorofila y que químicamente son derivados del caroteno ($C_{40}H_{56}$).

En la gran mayoría de los vegetales superiores suelen ser de color rojo o amarillo.

Los cromoplastos de las plantas superiores se localizan normalmente en las hojas, viejas, en las flores y en los frutos. Se encuentran generalmente en el periantio y en las brácteas coloreadas de las flores y en el pericarpio y el mesocarpio de los frutos.

En la generalidad de los casos, los cromoplastos se originan a partir de los cloroplastos, por sustitución parcial o total de la clorofila por otros pigmentos no verdes.

En las hojas secas, la destrucción paulatina de la clorofila permite la manifestación de un color amarillo ocasionado por la xantófila u otros pigmentos carotenoides.

El color rojo del tomate y otros frutos maduros se debe a la sustitución de los cloroplastos verdes por cromoplastos con abundancia de licopeno.

CAPILLA ALFONSINA