

TEMA 11 **La cèl·lula (IV): El citosquelet i el nucli**

1. Citoesquelet

1.1. Microfilaments

1.2. Microtúbuls. Orgànuls microtubulars

1.2.1. Centríol

1.2.2. Cilis i flagells

1.3. Filaments intermedis

2 El nucli Característiques generals del nucli interfàsic

1- Citosquelet

El citoplasma de la cèl·lula eucariota no és una massa amorfa on es troben dispersos els orgànuls i el nucli. El funcionament ordenat i harmoniós de tots els components cel·lulars no es podria donar sense l'existència d'una complexa organització interna, formada per xarxes de filaments proteics anomenada **citosquelet**.

El terme citosquelet pot induir a error, ja que no és una simple estructura rígida sinó una matriu organitzada que canvia d'aspecte ràpidament i proporciona a la cèl·lula, a més de consistència morfològica, una disposició ordenada i dinàmica del citoplasma. Aquest citosquelet dinàmic és responsable de la forma, del desplaçament i de la divisió de la cèl·lula, com també del desplaçament de vesícules i substàncies d'una part a altra del citoplasma.

Els diferents tipus de filaments que formen el citosquelet són:

- 1- **Microfilaments** o filaments d'actina, fibres primes típiques de les cèl·lules musculars
- 2- **Microtúbuls** o fibres més gruixudes i buides que poden presentar-se disperses a l'hialoplasma o formant estructures més complexes com el fus mitòtic.
- 3- **Filaments intermedis** , amb un diàmetre comprès entre els dos anteriors , com és el cas dels filaments de queratina , típics de les cèl·lules epidèrmiques

Microfilaments

Són un conjunt de filaments proteics relacionats amb l'arquitectura i moviment cel·lular. La proteïna més característica dels microfilaments és l'**actina** que s'associa amb altres components proteics segons el tipus de cèl·lula i la funció que hi realitze:

* En les fibres del múscul estriat, l'actina s'associa amb la miosina per construir els miofilaments (o miofibril·les) responsables de la contracció muscular. Recordem que el procés de contracció muscular es fa mitjançant la interacció entre els filaments d'actina i miosina: els filaments d'actina llisquen (es desplacen) sobre els de miosina i fan que el sarcòmer es faci més curt. Aquest procés de contracció requereix grans quantitats d'ATP. (repassar 3^{er} de BUP).

* Els **microfilaments** són responsables, juntament amb altres filaments del citoesquelet, de certs tipus de moviment com:

** ciclosi o corrents citoplasmàtics , responsables del moviments de substàncies i orgànuls per l'interior del hialoplasma. Aquest mecanisme es basa en la facilitat de l'actina per canviar d'estat **gel** (hialoplasma viscos) a estat **sol** (hialoplasma líquid) com a resposta a lleugeres variacions del medi . Aquests canvis originen corrents de materials a l'interior de la cèl·lula.

** Desplaçament de determinades cèl·lules ameboides (glòbuls blancs , protozous) per emissió de pseudòpodis.

* Els microfilaments també actuen en atorgar rigidesa a determinades prolongacions cel·lulars; a l'interior de les microvellositats de les cèl·lules de la mucosa intestinal ens trobem prop de 40 filaments d'actina que formen un feix de fibres paral·leles que estableixen la microvellositat.(Veure figura de la pàgina 17 al tema 8)

* Intervenien , finalment en la deformació de la membrana i permeten la formació de vesícules d'endo- i exocitosi.

Microtúbuls

Són estructures filamentoses i buides de 25 nm de diàmetre i formades a partir de subunitats proteiques globulars (**tubulina**) que s'associen per un procés de polimerització. La unitat de tubulina està formada per dues molècules: a-tubulina i b-tubulina. Cada microtúbul està format per 13 fileres de monòmers de tubulina disposats cilíndricament, com podem veure en la imatge. Només es troben en les cèl·lules eucariotes i, segons la teoria de l'endosimbiosi, provenen dels primitius microorganismes fragel·lats adaptats a viure en simbiosi amb l'endosimbiont ancestral comú de tots els eucariotes.

Hi trobem dos grans tipus : microtúbuls làbils i microtúbuls estables

* Microtúbuls làbils

La característica comuna d'aquests microtúbuls és la de formar estructures inestables que es dissocien i es tornen a recompondre segons les necessitats de la cèl·lula. Intervenien en nombrosos processos dels quals podem destacar:

+ El transport axònic dels neurotransmissors, des del soma cel·lular on són sintetitzats, fins als botons sinàptics on s'acumulen a les vesícules sinàptiques, des d'on seran alliberats posteriorment.

+ La formació dels filaments del fus mitòtic, que dirigeixen la migració de les cromàtides durant l'anafase de la mitosi (seran estudiats al tema següent)

* Microtúbuls estables

Estàn associats a estructures estables de la cèl·lula : els cilis i flagells o els centríols del centrosoma (o citocentre)

**Cilis i flagells

Cilis i flagells són prolongacions citoplasmàtiques localitzades a la superfície de nombroses cèl·lules mòbils. Els cilis, de 2-10 µm de longitud, es presenten en gran nombre, mentre que els flagells (fins 200 µm) són poc nombrosos (1-2 per regla general). L'estructura interna de cilis i flagells és prou semblant:

Els cilis presenten un eix central o **axonema** envoltat d'una membrana, prolongació de la membrana plasmàtica, i que continua amb un cos basal que ancla l'estructura al citoplasma. L'interior del cili està constituït per un feix de microtúbuls orientats longitudinalment i que presenten una disposició de 9+2, nou parells de microtúbuls a la perifèria i un parell de microtúbuls centrals. Els microtúbuls provoquen la inclinació del cili, tot lliscant els uns sobre els altres. De cada parell de microtúbuls eixen uns braços laterals compostos per la proteïna dineïna que interaccionen amb els microtúbuls veïns i són els responsables del moviment.

****Els centríols**

Són estructures semblants que es presenten per parelles localitzades a l'interior d'una zona del centre de la cèl·lula (**citocentre** o centrosoma) on es troben els centres organitzadors dels microtúbuls. El conjunt dels dos centríols forma el **diplosoma** i es troben orientats entre sí de forma perpendicular. Són orgànuls exclusius de les cèl·lules animals , ja que no es troben a les cèl·lules vegetals.

Als centríols, els microtúbuls es presenten en nou grups de tripletes, sense cap microtúbul central. Quan la cèl·lula es divideix, cadascun dels centríols origina, per duplicació, la seua parella.

Al centrosoma trobem també el **material pericentriolar** , amorf que envolta el diplosoma i les **fibres de l'àster** , formades per microtúbuls que creixen i s'organitzen en forma de radis a partir del material pericentriolar. Durant la divisió cel·lular els microtúbuls de l'àster originen el fus mitòtic. El material pericentriolar i les fibres de l'aster poden aparèixer , inclús , en absència de centríols (com passa a les cèl·lules vegetals).

Diplosoma

Fus mitòtic

Filaments intermedis

És un grup de filaments proteics de natura variable. Reben diferents noms : **ceratines** (a les cèl·lules epidèrmiques) **neurofilaments** (a les neurones) , **filaments glials** (a les cèl·lules glials que actuen de suport de les neurones) etc. En tots els casos formen un entramat intern , relacionat amb els altres elements del citosquelet , amb funció estructural. Els filaments de

ceratina de les cèl·lules epitelials dels vertebrats , anomenats **tonofilaments** , reforcen les unions intercel·lulars mitjançant els desmosomes (Veure unions cel·lulars. tema 8 , pàgina 17)

Els òrgans annexos del teixit epitelial com els pèls , ungles , banyes , etc, es formen a partir de cèl·lules epitelials que digereixen per autofàgia el seu propi contingut i posteriorment s'omplen de filaments de ceratina fins a quedar fortament unides les cèl·lules entre si.

2- Nucli

Les cèl·lules eucariotes separen el seu ADN de la resta del citoplasma mitjançant un **embolcall** o membrana **nuclear** que delimita un nou espai intern de la cèl·lula -el nucli-. Cada cèl·lula té un nucli , tot i que podem trobar cèl·lules multinucleades (fibres musculars estriades). La seua forma sol ser esfèrica o discoïdal; de vegades adopta d'altres com els nuclis dels glòbuls blancs amb forma de rosari.

Al llarg del cicle cel·lular el nucli pot trobar-se en estat d'aparent repós (**interfase**) o bé participar activament en la formació i repartiment dels cromosomes a les cèl·lules filles. (**mitosi**). Tanmateix l'activitat metabòlica essencial del nucli té lloc al període d'interfase on dirigeix el funcionament cel·lular. És en aquest període que té lloc la síntesi de proteïnes.

A l'interior del nucli es distingeix una o dos taques fosques , els **nuclèols** , i una matriu interna o **nucleoplasma** on es pot entreveure amb el microscopi òptic tota una sèrie de filaments embolicats i grumolls (**cromatina**) que es poden tenyir amb colorants bàsics i que atorguen un aspecte reticular al nucli . La cromatina , com ja van dir anteriorment , és l'associació d'ADN amb histones i als períodes de divisió cel·lular es condensarà i originarà unes estructures individualitzades , els **cromosomes**.

Embolcall ("envoltura ") nuclear

Està format per un parell de membranes disposades com dos esferes concèntriques i travessades per nombrosos porus. La seua funció és la de regular l'intercanvi de substàncies entre el nucleoplasma i l'hialoplasma. La **membrana externa** està connectada amb el reticle endoplàsmic, del qual és continuació i conté ribosomes adosats a la seua cara citosòlica. La **membrana interna** està separada de l'anterior per mitjà de l'espai intermembranós; la seua cara interna conté una sèrie de filaments proteics (làmina nuclear) relacionats amb el procés de formació dels porus, l'organització de la cromatina i la regeneració de l'embolcall nuclear després de la mitosi. Els **porus** són estructures proteiques de 800 Å que regulen el pas de molècules grosses entre el citoplasma i el nucli (com per exemple l' ARNm). Les bicapes lipídiques de les dos membranes nuclears es troben fusionades a nivell dels porus.

Nucleoplasma

El contingut intern del nucli - nucleoplasma a matriu nuclear- és anàleg al del citosol o a la matriu mitocondrial: és una solució col·loïdal formada per una gran varietat de biomolècules , especialment nucleòtids i d'enzims que participen en la transcripció i replicació de l'ADN. Immersos en aquesta matriu es troben el nuclèol i la cromatina

Nuclèol

És un corpuscle esfèric localitzat a l'interior del nucli tot i que en algunes cèl·lules se n'aprecien més d'un. A l'interior podem trobar una sèrie d'estructures plomoses que corresponen a fragment d'ADN que codifiquen ARN nucleolar.

El nuclèol està format , doncs , per una associació de seqüències d'ADN que participen en la codificació d'aquest ARN nucleolar que posteriorment hi madura i origina ARN ribosòmic. La funció del nuclèol és la de formar els ribosomes , formats per ARNr i proteïnes; les proteïnes sintetitzades al citoplasma travessen la membrana nuclear i passen al nuclèol on s'uniran amb els ARNm sintetitzats en aquests i formen les subunitats dels ribosomes que seran exportades, a través dels porus , cap al citoplasma

Cromatina

La cromatina és la substància fonamental del nucli , i rep aquest nom per la capacitat que té de tenyir-se amb diferents colorants bàsics. Tot i que al microscopi òptic s'observa com una massa grumollosa i aparentment amorfa , és una de les estructures cel·lulars dotades de més complexitat en la seua organització.

BIOLOGIA COU . TEMA 11

Les fibres de cromatina consten de diferents nivells d'organització: nucleosomes , collaret de perles i fibra de 300A que permeten empaquetar grans quantitats d'ADN , associat amb histones , a l'interior del reduït volum nuclear.(Veure tema 7 , pàgina 10)

Cada nucleosoma consta d'un nucli compost per un octàmer d'histones en forma de disc (hi intervenen dos molècules de 4 tipus diferents d'histones :H2A , H2B , H3 i H4) al voltant del qual s'enrotllen en superhèlix dos voltes d'ADN bicatenari.

Els diferents nucleosomes apareixen units per segment d'ADN bicatenari , cosa que atorga a la cromatina un aspecte de collaret de perles , considerant que els nucleosomes són les perles i els segments d'ADN el fil que les enfila.

A hores d'ara se sap se sap amb certesa que aquesta estructura sofreix un posterior grau d'empaquetament que pot ser visualitzat al microscopi electrònic en forma de fibres de 30nm. La hipòtesi del solenoide suposa que l'estructura del collaret de perles s'enrotlla sobre si mateixa fins adoptar la forma de solenoides (aproximadament sis nucleosomes per volta) en aquest plegament intervé un nou tipus d'histona : la H1.

Dominis estructurals en forma de bucles i cromosomes

La fibra de 30 nm es plega en forma de grans bucles que , pel que sembla , formen regions estables relacionades amb la transcripció; durant la interfase de la mitosi zones concretes d'aquests bucles es descondensen i esdevenen zones actives per a la transcripció; però es poden tornar a condensar , quedant inactivades. Quan la cèl·lula entra en mitosi , la cromatina s'organitza , i els bucles de cada fibra es compacten extraordinàriament , i s'enrotllen per formar un cromosoma

Els nuclis de les cèl·lules humanes contenen 46 fibres de cromatina , una per cada cromosoma. Al nucli interfàsic , però , formen un conjunt embolicat que no permet de veure cap tipus d'estructura; només s'aprecien unes zones on l'empaquetament és menys dens , anomenades **euromatina** , i unes altres , més empaquetades que reben el nom **d'heterocromatina**. Tots dos tipus de cromatina corresponen a regions gèniques diferents pel que fa a la seua estructura i funció. L'euromatina correspon a les zones de cromatina on té lloc la transcripció. L'heterocromatina conté material genètic funcionalment inactiu ja que no es transcriu. hi ha dos classes de heterocromatina: constitutiva i facultativa:

+ L'heterocromatina constitutiva és el conjunt de zones que es troben condensades a totes les cèl·lules i per tant el seu ADN no es transcriu mai. Es desconeix la seua estructura i funció tot i que se sap l'existència de seqüències repetitives d'ADN , riques en A i T.

+ L'heterocromatina facultativa comprén diferents zones a distintes cèl·lules , ja que representa el conjunt de gens que s'inactiven de manera específica en cada tipus cel·lular en el procés de **diferenciació cel·lular**.

Un exemple d'inactivació gènica és el que té lloc a un dels dos cromosomes X que contenen les cèl·lules de les femelles; com que els dos cromosomes X expressen els seus gens a la vegada , la doble dosi de productes gènics podria ser letals per a l'organisme. Per evitar aquesta situació un dels dos cromosomes s'inactiva i per fer-

BIOLOGIA COU . TEMA 11

ho , es condensa i queda reduït a una estructura compacta , el **corpuscle de Barr** , que es utilitzat per a la determinació genètica del sexe.