

El citoplasma 3

*Microtúbulos, centriolos,
cilios y flagelos*

Microtúbulos

Los microtúbulos son **polímeros de proteínas**, largos y rígidos. Forman parte del **citoesqueleto** de la célula. Están presentes en la mayoría de las células eucarióticas, pero **nunca aparecen en células procarióticas**.

■ Estructura al Microscopio Óptico

No se ven, pero pueden ponerse de manifiesto con la ayuda de técnicas inmunológicas, utilizando anticuerpos frente a la **tubulina**, que es la proteína constituyente de los microtúbulos.

■ Estructura al Microscopio Electrónico

Son **túbulos huecos y largos**, sin ramificaciones, con un diámetro de 25 nm. y varias micras de longitud. Están formados por moléculas de **tubulina** que poseen dos subunidades globulares fuertemente unidas entre sí llamadas **α -tubulina** y **β -tubulina**. Los microtúbulos se forman y se destruyen constantemente por **polimerización** y **despolimerización** de las subunidades de tubulina. Los microtúbulos se forman a partir de los **centros organizadores de los microtúbulos**, como son el **centrosoma** (dos centriolos dispuestos perpendicularmente), el **corpúsculo basal de cilios y flagelos** (semejante a un centriolo) y el **cinetocoro** (estructura de los cromosomas).

■ Función

Los microtúbulos son responsables de la **forma de las células** (neuronas, fibroblastos) o incluso del **núcleo celular** (leucocitos polimorfonucleares).

Dirigen la **localización de los orgánulos delimitados por membranas y de otros componentes celulares** (transporte a través de los axones neuronales)

Son constituyentes de los centriolos, cilios y flagelos y forman el huso mitótico, que dirige los cromosomas hacia polos opuestos. La **colchicina** es una droga antimitótica que detiene la mitosis en metafase porque se une a la **tubulina e impide que esta se polimerice** y forme el huso mitótico (esta droga y sus derivados son usados en quimioterapia del cáncer).

Nota.- Además de los microtúbulos, las células eucarióticas poseen otras proteínas constituyentes del citoesqueleto:

Los **filamentos intermedios**, de 10 nm de diámetro, presentes en la mayoría de las células eucarióticas superiores, abundantes en células sometidas a stress mecánico (ej.: queratina, neurofilamentos y otros).

Los **filamentos de actina** (llamados también microfilamentos o filamentos finos) de 8 nm de diámetro, muy abundantes junto con la **miosina** en el tejido muscular (los filamentos de miosina tienen 14 nm de diámetro).

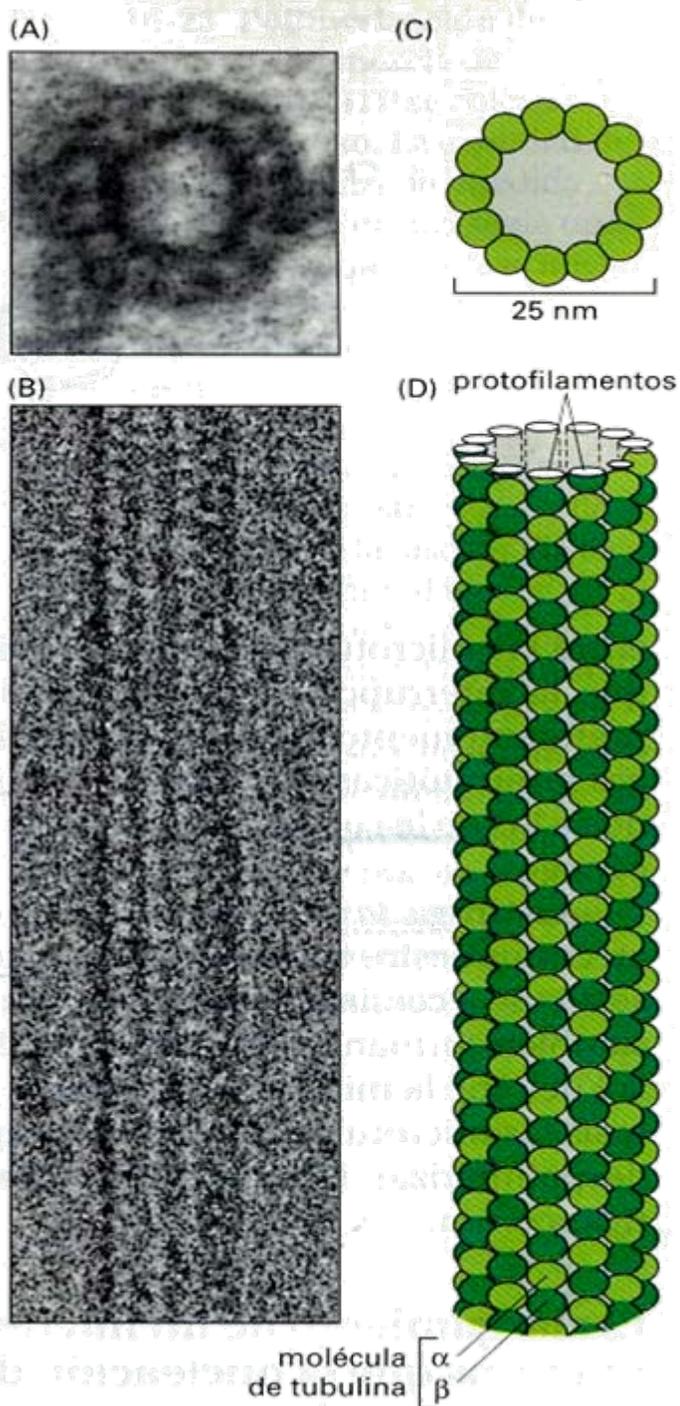
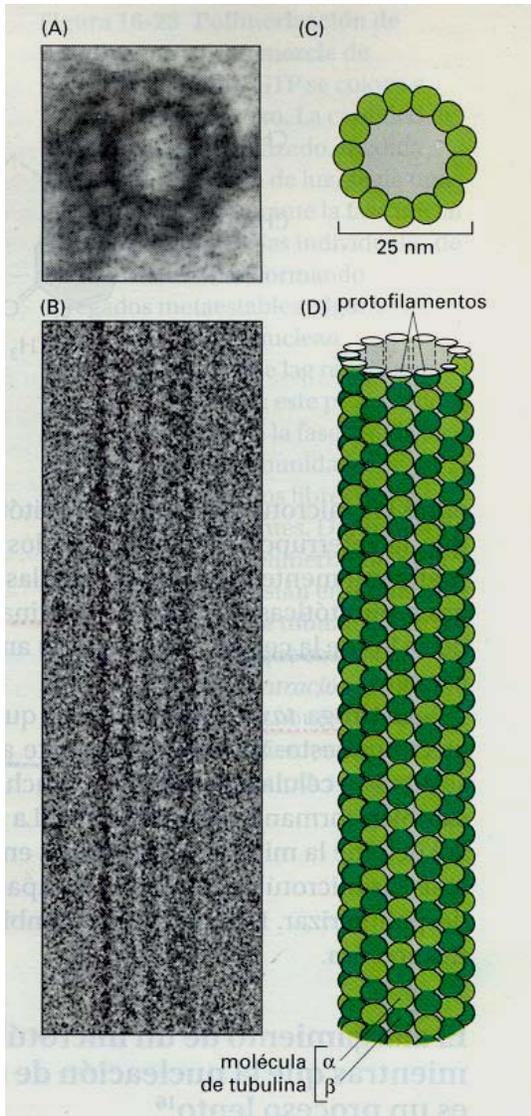


Figura 16-21 Microtúbulos. (A) Electronmicrografía de un microtúbulo en sección transversal. (B) En vista longitudinal. (C) y (D) Dibujos esquemáticos de un microtúbulo en visión transversal y lateral.

Resumen de los Microtúbulos



■ Función:

- Responsables de las formas celulares.
- Dirigen la localización de orgánulos celulares membranosos.
- Son constituyentes de centriolos, cilios y flagelos.

■ Otras características:

- Son sensibles a la colchicina.

Centriolos

Los centriolos son unas de las formaciones especializadas de los microtúbulos que constituyen el citoesqueleto.

Estructura al Microscopio Óptico

Se ven con dificultad porque se encuentran en el límite de su resolución (por su diámetro).

Estructura al Microscopio Electrónico

El centriolo se presenta como un orgánulo con un diámetro de $0,25\ \mu\text{m}$ y una longitud de $0,5$ a $0,75\ \mu\text{m}$ (se han medido algunos centriolos de hasta casi $2\ \mu\text{m}$). Aparece en todas las células animales y también existe en algunas células vegetales inferiores como algas y musgos. Durante la interfase (fase de reposo, en la que la célula no se divide) se presenta en nº de 2 con sus ejes perpendiculares constituyendo un **diplosoma o centrosoma** (pareja de centriolos). Se suelen localizar en la proximidad del complejo de Golgi, junto al núcleo.

Cada centriolo está constituido por **9 tripletes o filamentos periféricos** cada uno de los cuales está formado por **3 microtúbulos** de naturaleza proteica. La colocación de los filamentos es distinta en la zona basal, media o apical. En la **zona basal**, la más próxima al núcleo (o la parte más distante del cilio en los casos en que el centriolo es un cuerpo basal ciliar), los tripletes se disponen casi **radialmente**, mientras que en la **parte distal** (en la proximidad del nacimiento de los cilios) los tripletes son **casi perpendiculares a los radios**. En la zona media presentan posiciones intermedias.

Los **microtúbulos** de los tripletes se designan con las **letras A, B y C**, siendo el microtúbulo A el más interno. Cada microtúbulo está unido al anterior y al siguiente mediante una proteína llamada **nexina**. Existe además un material electrodenso que rodea a los tripletes y que actúa como armazón del centriolo, parece que este material está formado por ribonucleoproteínas. **Estructura $9_3 + 0$** .

El microtúbulo C es algo más corto que los otros, si se realiza un corte exactamente en la parte distal (nacimiento de los cilios) no aparece el microtúbulo C y solo se observan dobletes. Sería la **placa basal de los cilios**. Al mismo tiempo, en la zona proximal, el interior del centriolo está ocupado **por 9 radios** que dan una imagen en **rueda de carro**.

Función

- Intervienen en los **procesos de división celular**. Cuando la célula se divide, se duplican los centriolos, de modo que antes de iniciarse la profase ya hay dos parejas de centriolos (dos **diplosomas**) que se irán separando a medida que transcurre esta fase, dirigiéndose cada par de centriolos a cada polo de la célula. El diplosoma (o **centrosoma**) se rodea de una zona esférica clara, denominada **centrosfera** de la que parten filamentos radiales cuyo conjunto recibe el nombre de **áster (o astrosfera)**. El conjunto de diplosoma, centrosfera y áster recibe el nombre de **citocentro**. Los centriolos participan en la formación del huso acromático, que dirigirá el desplazamiento de los cromosomas durante la anafase.
- Guardan también relación **con la formación de cilios y flagelos**. Los centriolos son **centros rectores de la formación de microtúbulos**, entre ellos de los integrantes de los cilios y los flagelos.

Centriolos

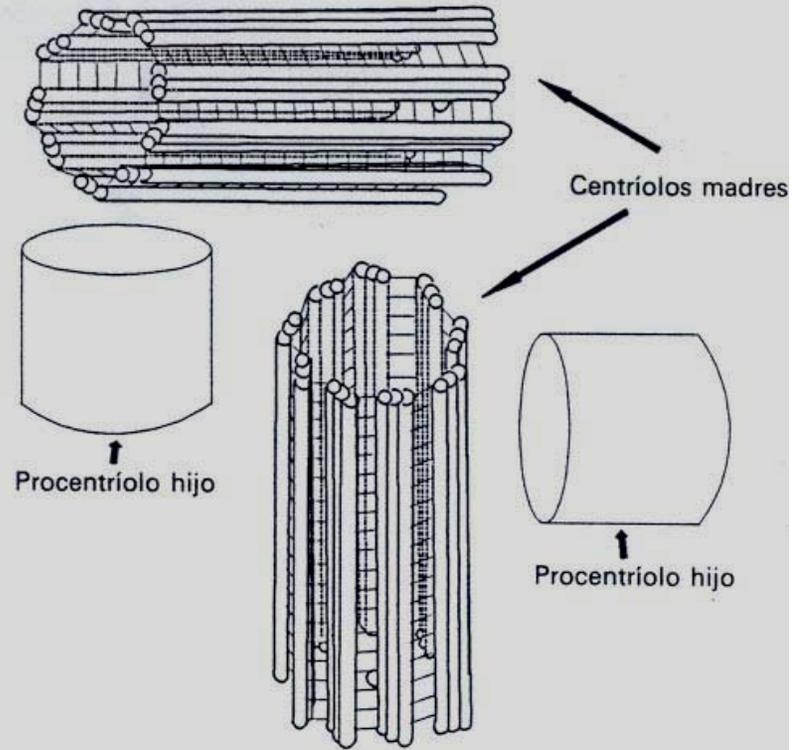
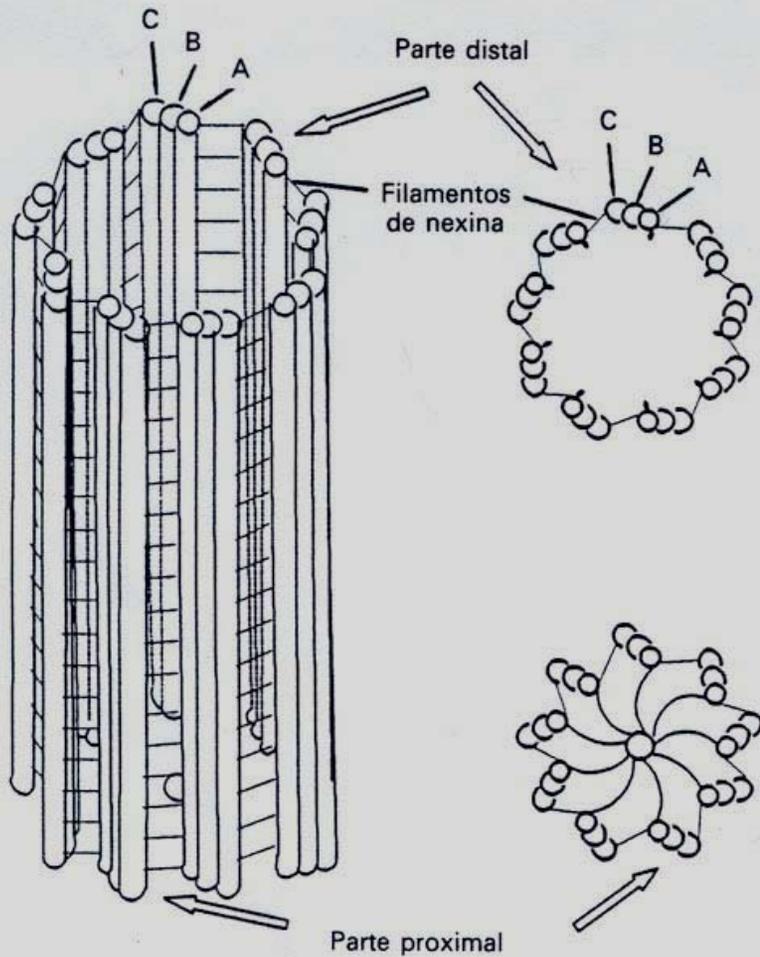
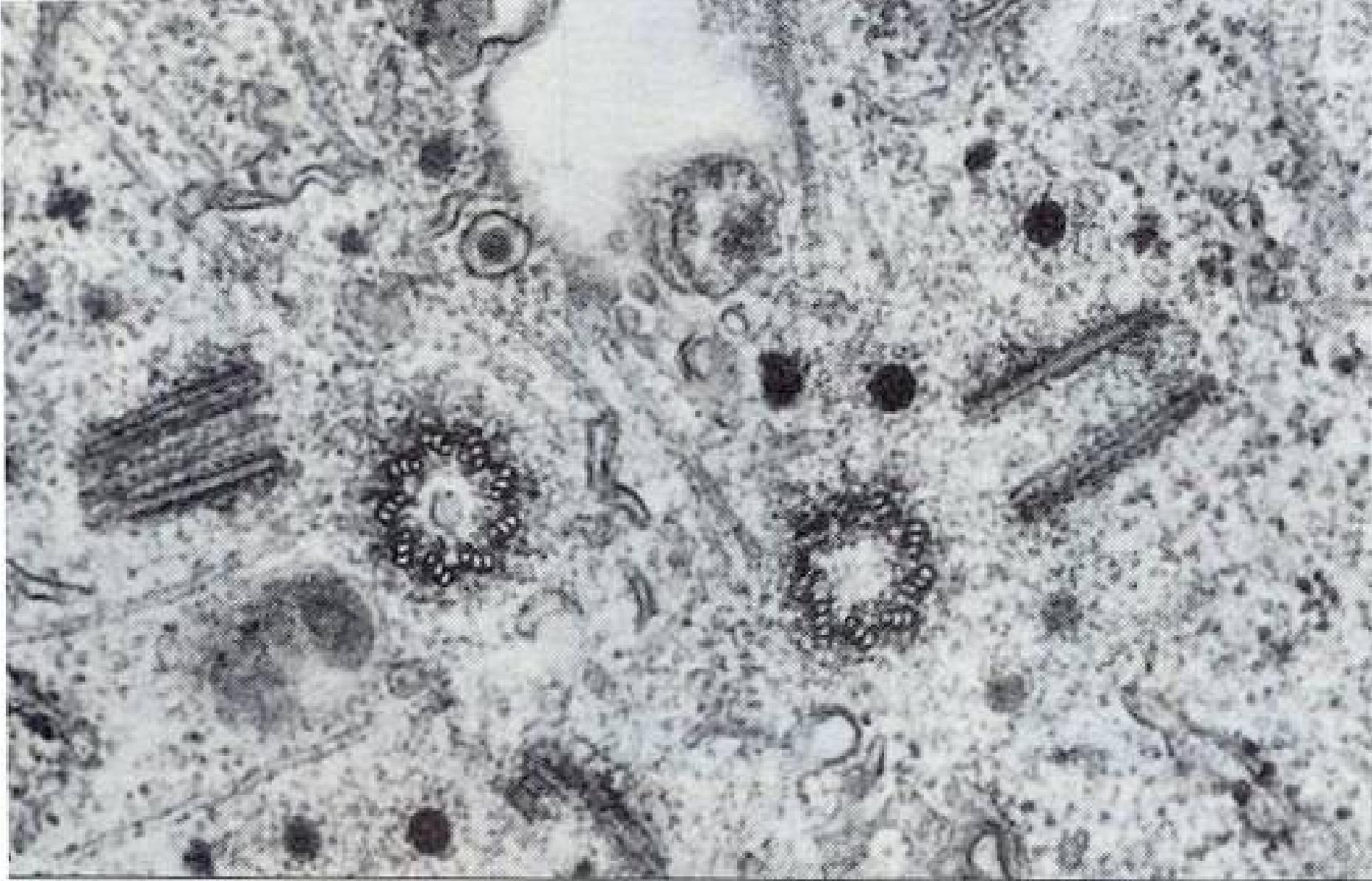


Fig. 4.31. Duplicación de la pareja de centriolos. Perpendicularmente a cada centriolo madre, pero sin establecer contacto con él, emerge un procentriolo hijo que va creciendo. Para mayor claridad se ha suprimido el material electrodensso que embebe las estructuras tubulares.

Fig. 4.30. Estructura del centriolo. Para mayor claridad se ha suprimido el material electrodensso que embebe las estructuras tubulares.



1 μm

Figura 17-47 Electronmicrografía mostrando un par de centriolos recién replicados. En cada par un centriolo está cortado transversalmente y otro en sentido longitudinal.

Cilios y flagelos

Son formaciones móviles que nacen de la superficie de muchos organismos eucariotas. Son muy frecuentes en organismos unicelulares y en algunos tipos celulares de organismos pluricelulares. En el hombre sólo presentan **flagelos** los **espermatozoides** y **cilios** en el epidídimo, **epitelio bronquial** y **endometrio**.

Los cilios y flagelos son **prolongaciones citoplasmáticas finas envueltas en membrana plasmática** que se distinguen de las microvellosidades no solo por su función sino también porque presentan un **esqueleto interno** proteico altamente organizado. En las células ciliadas aparecen numerosos cilios con un diámetro de 0,25 μm y una longitud de 1 a 10 μm .

■ Estructura al Microscopio Electrónico

En general, la estructura de un cilio es:

- * **corpúsculo (o cuerpo) basal** bajo la placa basal, y que es semejante a un centriolo.
- * **placa basal** de materia proteica, que marca la transición entre el centriolo y el cilio.
- * **tallo** del cilio con un esqueleto proteico en su interior.

El tallo se estrecha formando el cuello. En un corte transversal se observa la membrana plasmática y en el interior aparecen también **9 filamentos de túbulos dispuestos en forma cilíndrica** pero cada filamento está constituido por **2 microtúbulos (dobletes)**, uno de los cuales, el **microtúbulo A, posee brazos**. Además aparece en el centro del cilindro otro filamento formado por **2 microtúbulos**. A este conjunto se le denomina **axonema o complejo filamentoso axial**. La fórmula es por tanto **$9_2 + 2$** , a diferencia de la estructura del centriolo, que es $9_3 + 0$.

Cilios y flagelos

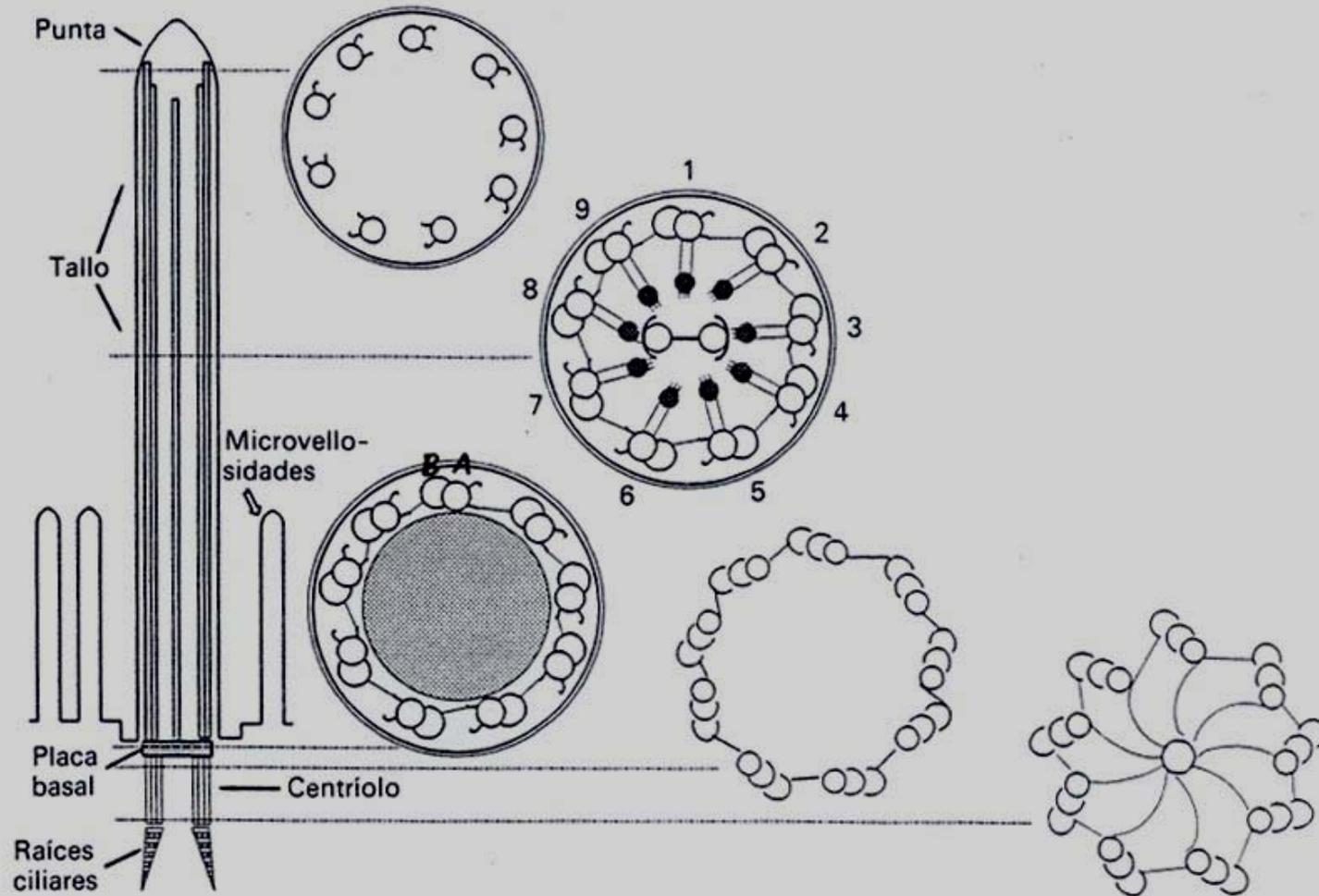


Fig. 4.34. Estructura del cilio.

Los microtúbulos de cada doblete periférico se denominan A y B. El brazo externo del microtúbulo A tiene forma de gancho, y el interno se conecta con el microtúbulo B del doblete siguiente por medio de la proteína **nexina**. Ambos microtúbulos presentan la misma disposición a lo largo de todo el tallo, la línea que los une es casi perpendicular (forma un ángulo de 100 °) a los radios. Los dos microtúbulos A y B son continuación de los microtúbulos A y B del centriolo que forma el cuerpo basal.

Si realizamos un corte transversal del cilio casi en la punta, generalmente aparecen sólo los microtúbulos A porque los microtúbulos B y el par central terminan un poco antes.

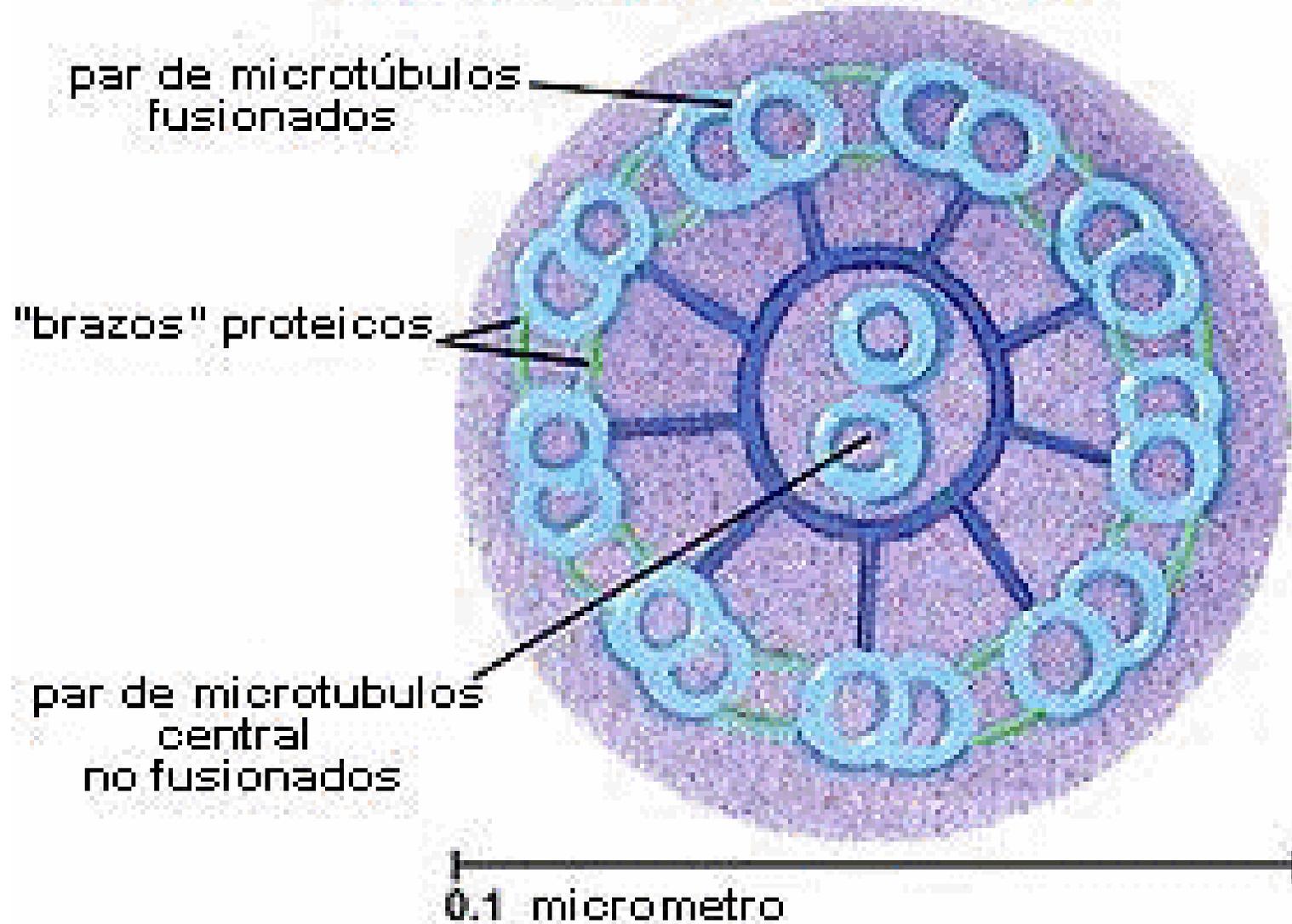
Los **flagelos** son semejantes a los cilios, fórmula **9₂ + 2**, pero se encuentran en menor cantidad y son **más gruesos y de mayor longitud**. Además, generalmente su estructura se complica con otras estructuras añadidas.

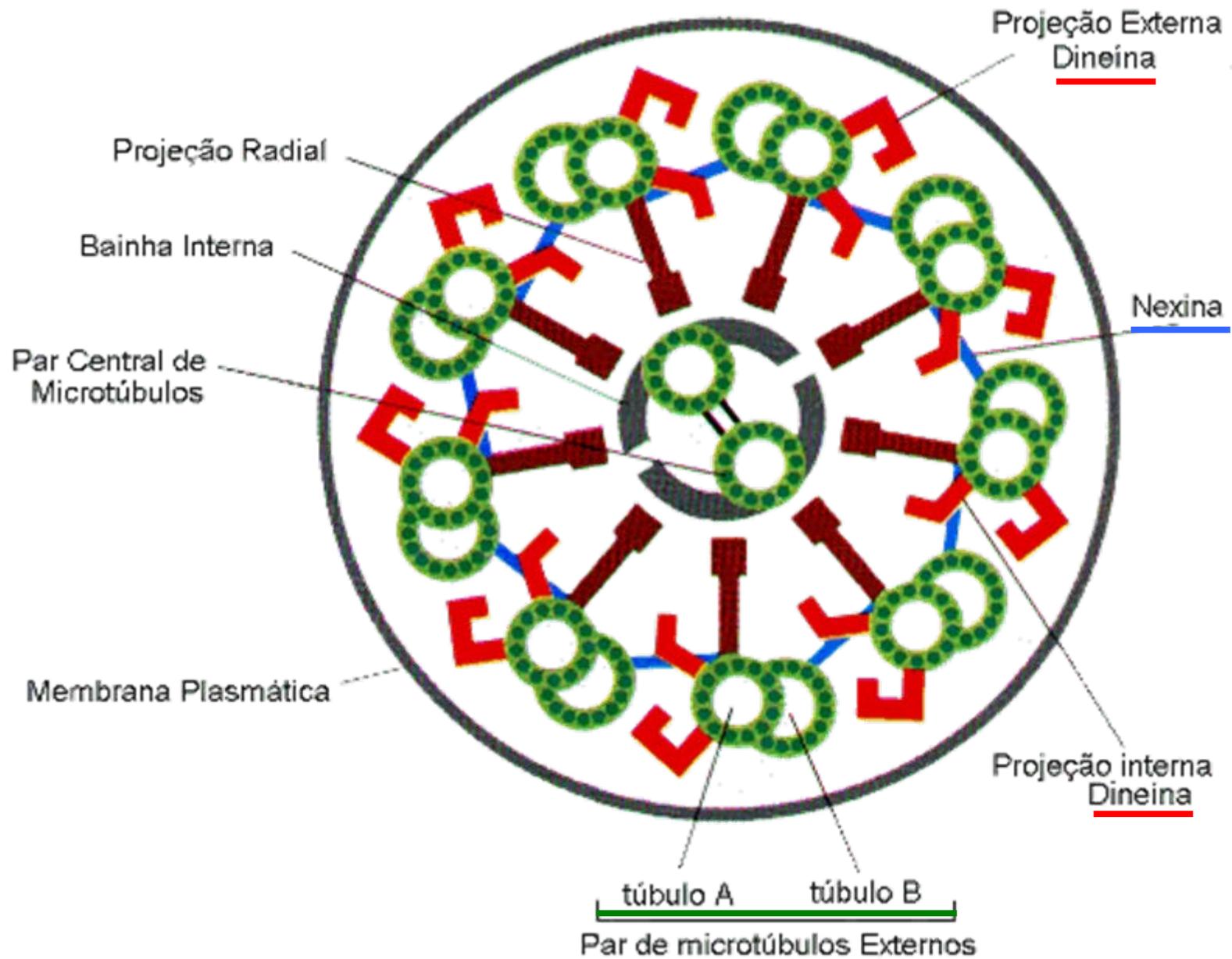
■ Función

- En **protozoos** (existen dos grupos de protozoos llamados ciliados y flagelados respectivamente) y **organismos unicelulares** es el **movimiento celular**. También el **flagelo del espermatozoide** cumple esta finalidad. **Los cilios** se mueven de forma **metacrónica**, cada cilio realiza el mismo movimiento que el anterior, pero **retrasado fracciones de segundo** (se suele comparar este movimiento al de las espigas de trigo mecidas por el viento). **A la vez** realizan un movimiento **sincrónico** todos los cilios que se encuentran en **el mismo plano** perpendicular al plano del movimiento. Cada cilio se mueve unas **30 veces por segundo**. El movimiento de los **flagelos** es más complicado, puesto que se mueven en tres dimensiones. Sería como el de un sacacorchos, que además girara sobre si mismo describiendo un cono, pero también existen otros tipos de movimientos. Los flagelos baten de **10-40 veces por seg.**
- En **organismos superiores**, los cilios provocan una **remoción del agua o aire circundante**, capturando alimentos o eliminando partículas de polvo y suciedad (**epitelio respiratorio, branquial** etc).
- Los cilios de **epitelio respiratorio degeneran por acción del tabaco**, dejando las vías respiratorias y pulmones desprotegidos y sensibles al desarrollo de múltiples enfermedades: bronquitis crónica y aguda, enfisema pulmonar, cáncer de pulmón, EPOC etc.

Por lo tanto es muy importante **no iniciarse en el hábito del tabaco**, porque puede irse en ello la vida (con un alta probabilidad) o la calidad de vida (con certeza). Es un riesgo totalmente innecesario que se añade a la propia existencia (y a la de los que rodean al fumador). Y ya hay bastantes peligros que no podemos controlar como para añadir uno de forma voluntaria... Reflexionad sobre ello.

Corte Transversal de una cilia





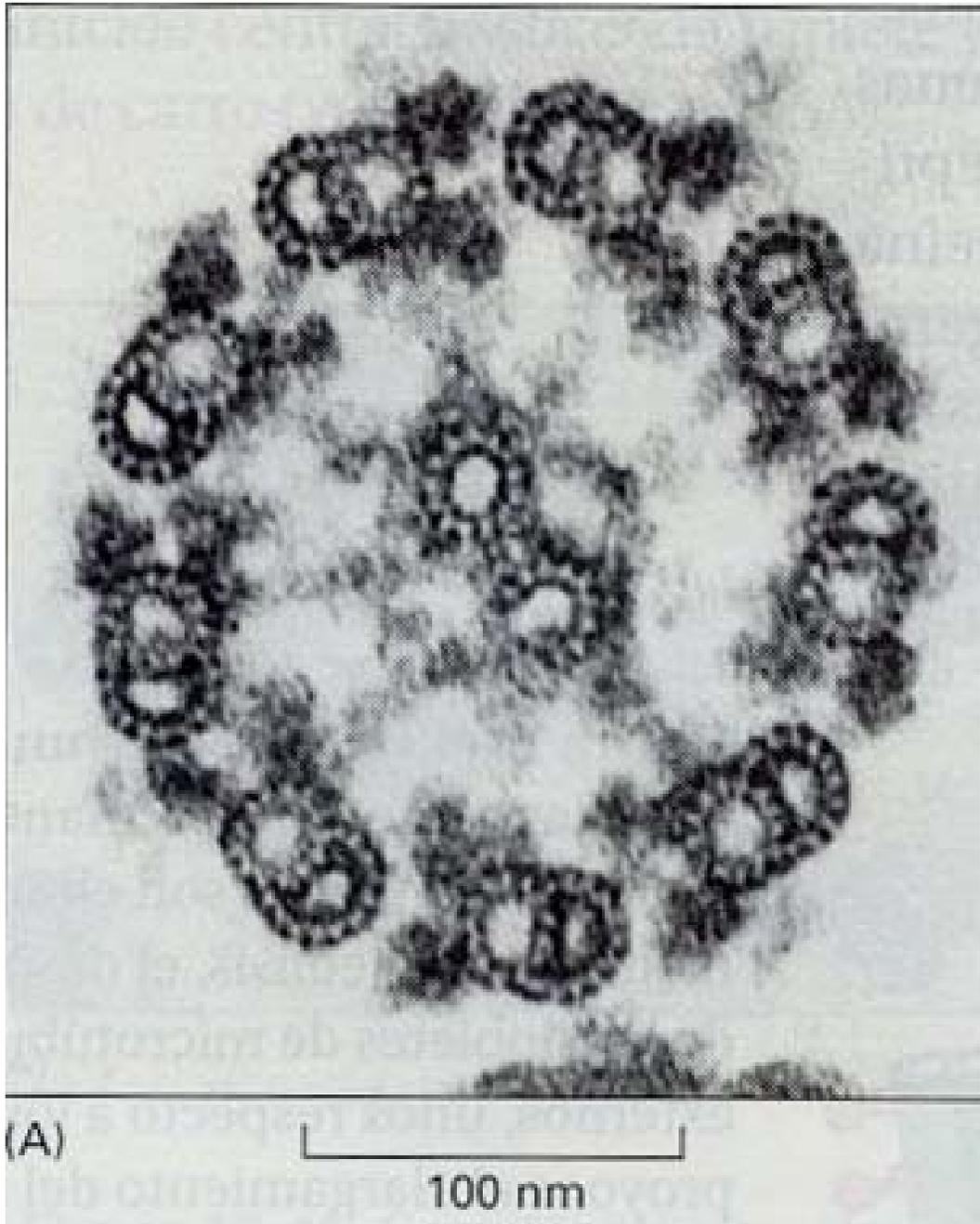
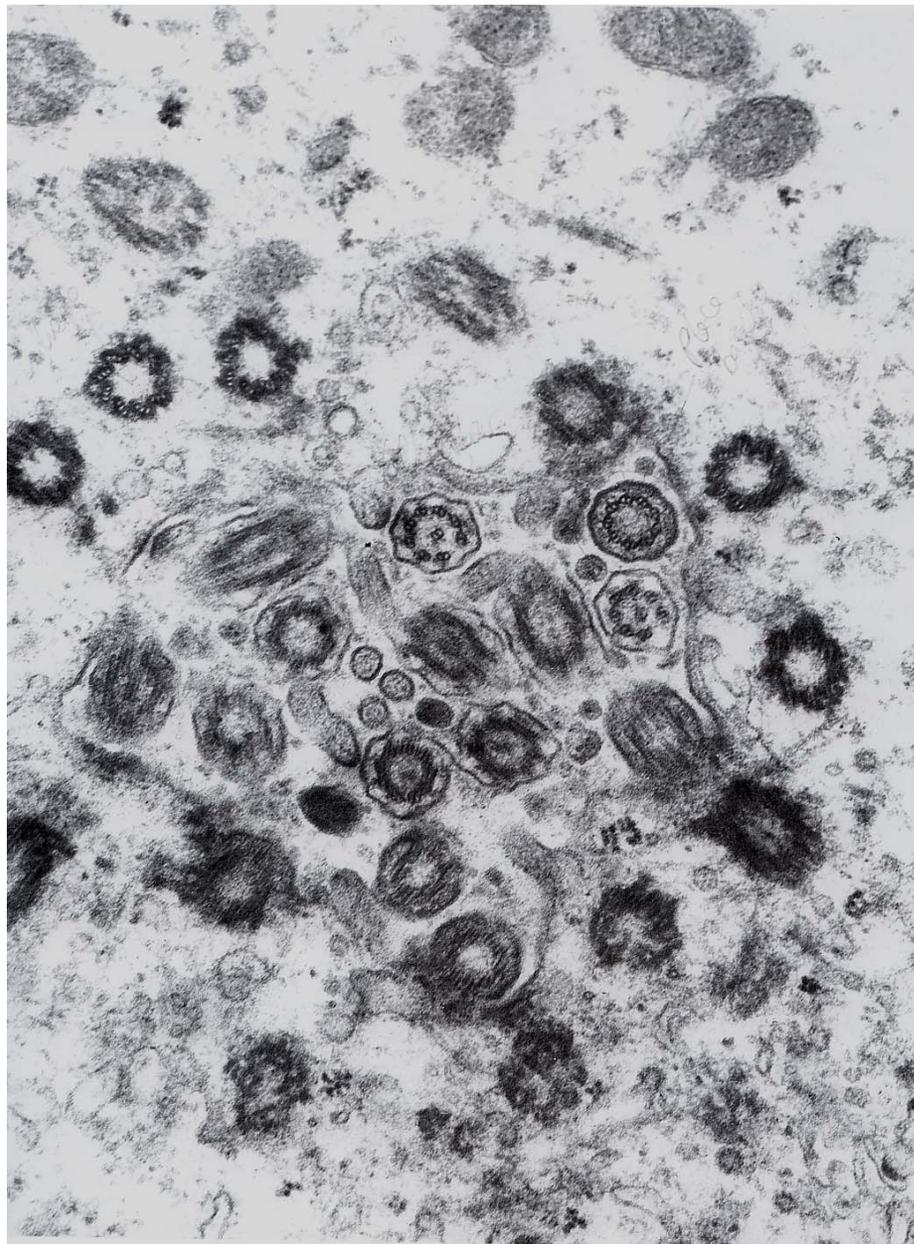


Figura 16-41.

Electronmicrografía de un flagelo de *Clamydomonas* (alga verde).

Se observa la disposición 9+2 de los microtúbulos.

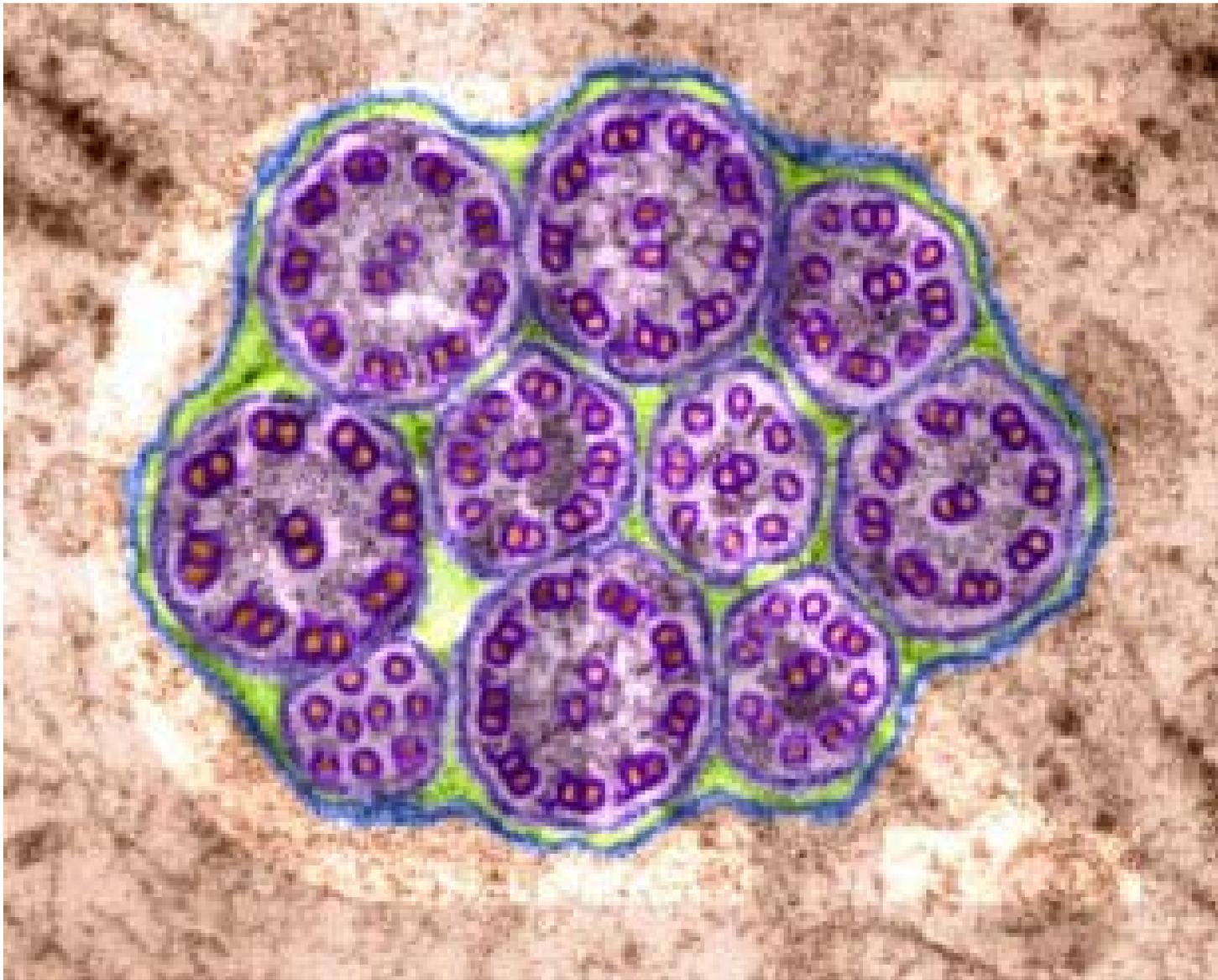


x70000

Endometrio humano



x100000

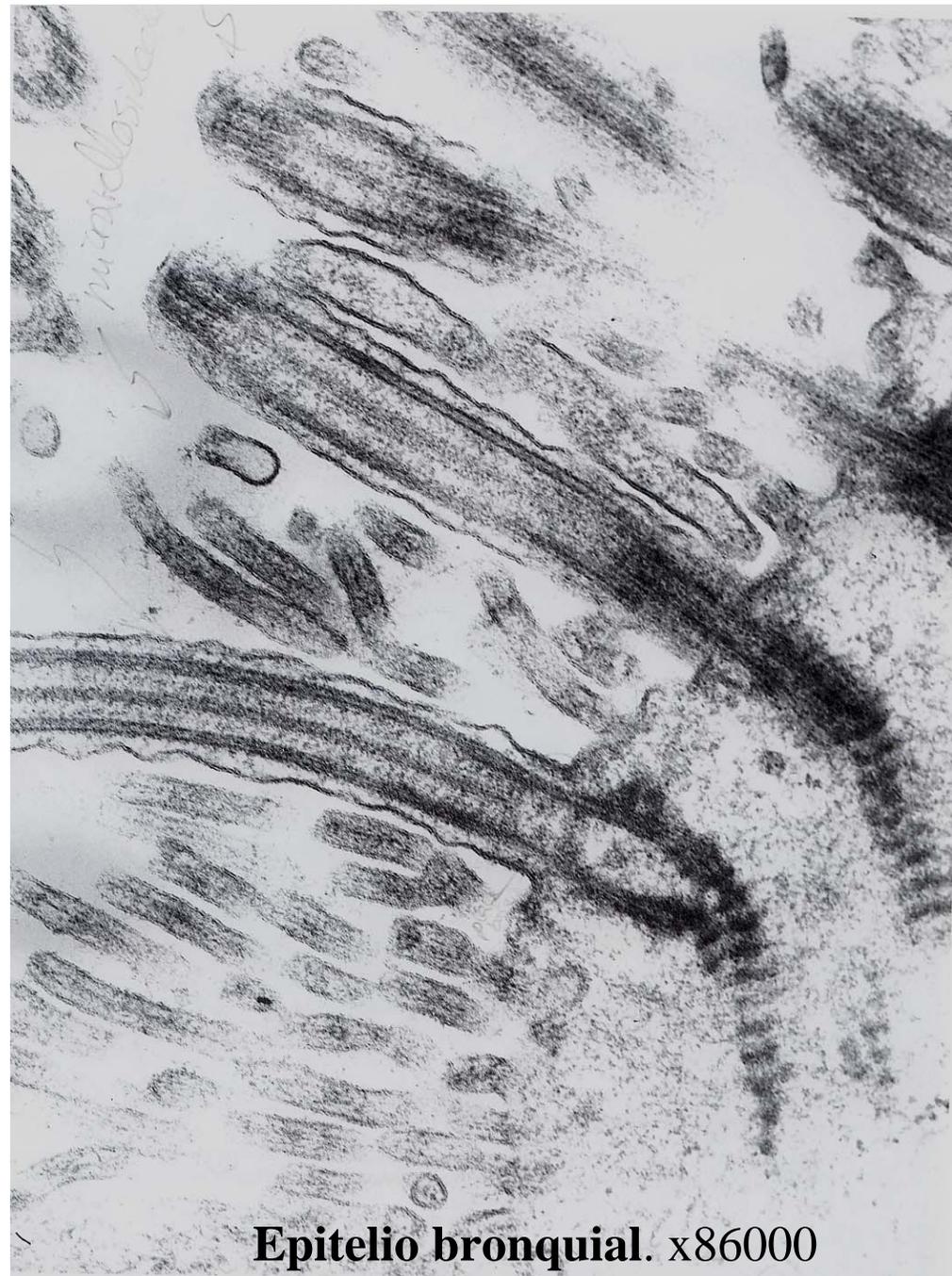


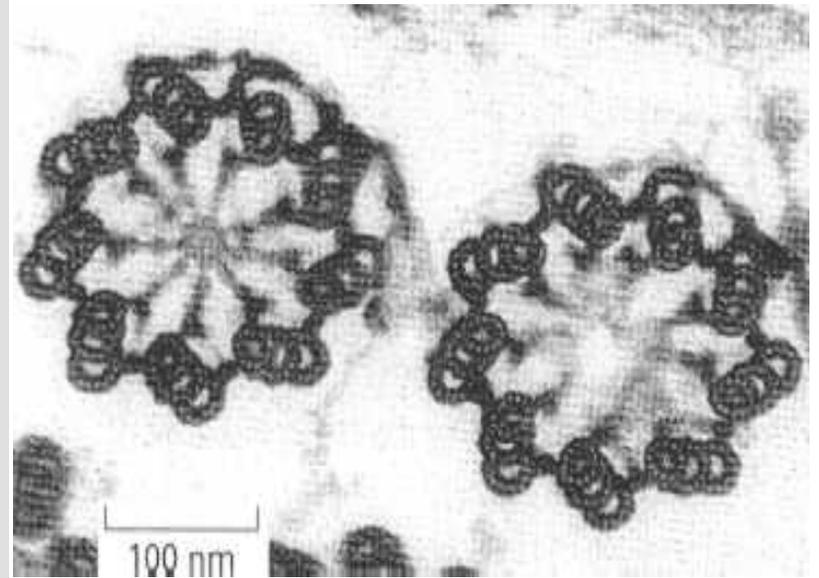
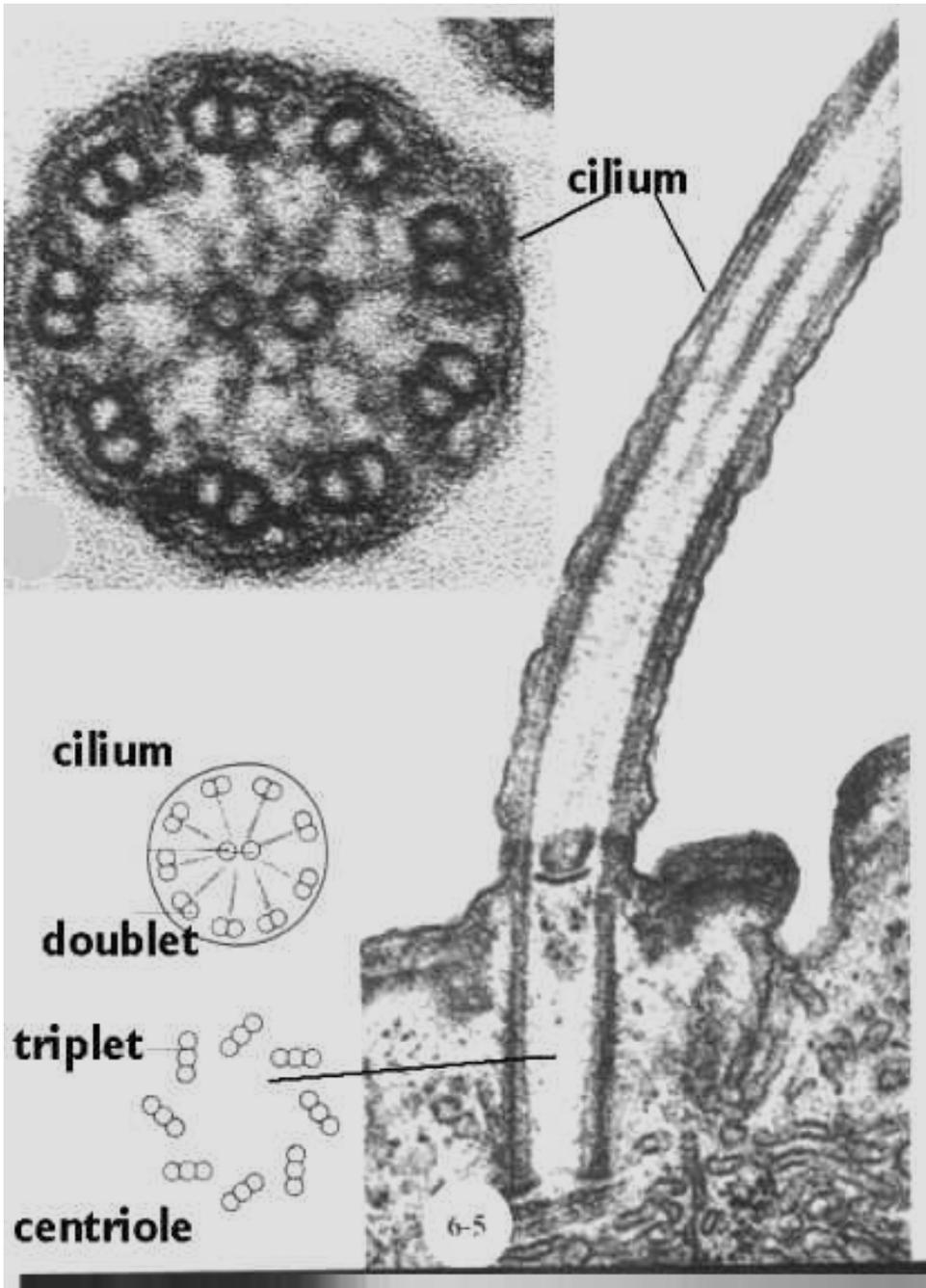
Corte transversal de cilios de células epiteliales

Epitelio de la tráquea x1000

CÉLULAS CILIADAS Y CALICIFORMES

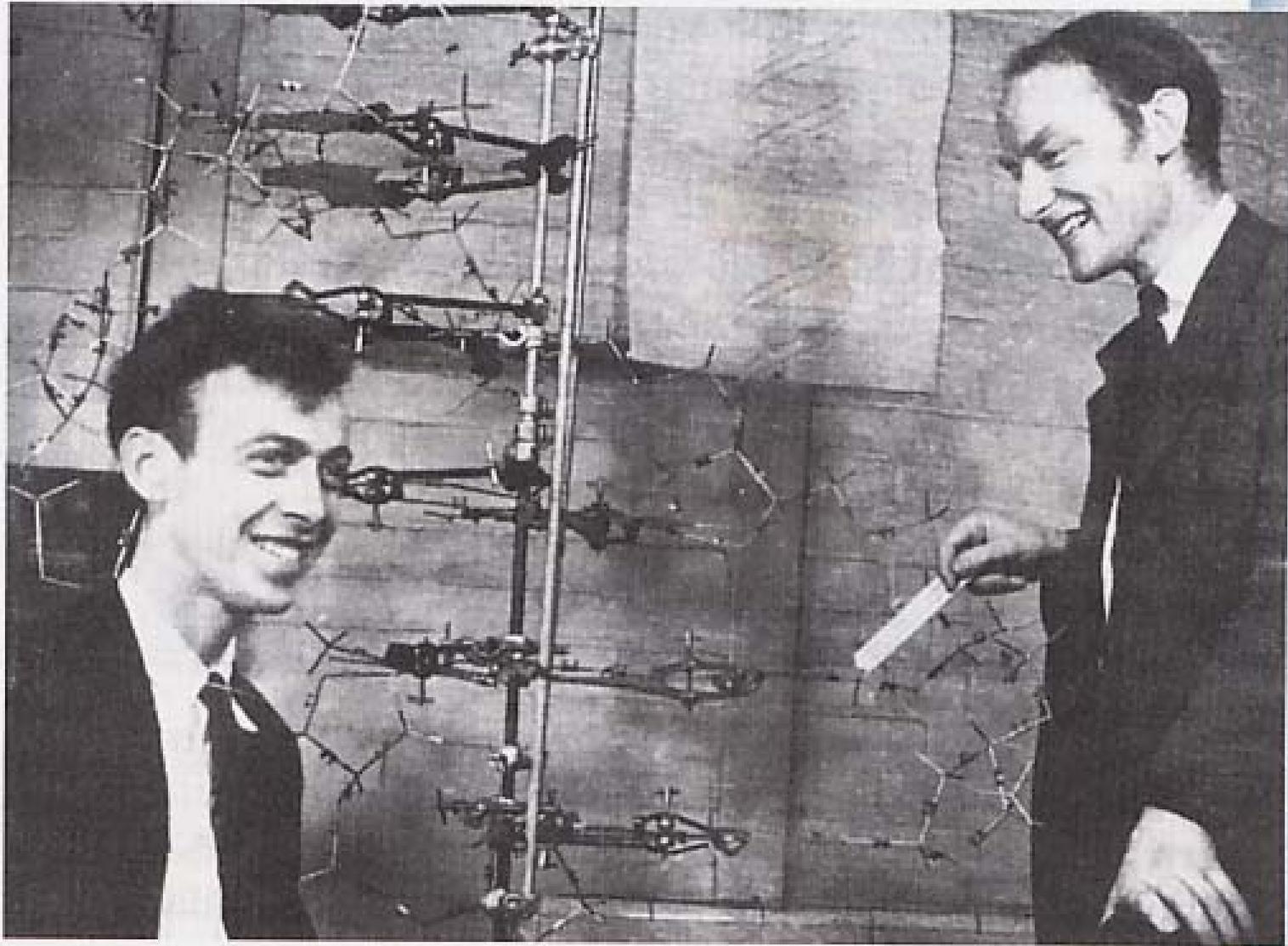
1. Células cilidas
2. Cilios
3. Células caliciformes positivas con P.A.S.





Dos corpúsculos basales de un protozoo

El núcleo



James Watson y Francis Crick junto a su modelo del DNA

Fué visto por primera vez por **Leeuwenhoek**, en 1700 en eritrocitos de salmón. Posteriormente fué descrito por **Fontana** (1781). Es el orgánulo más voluminoso de las células y destaca con claridad en ella. Las **únicas células sin núcleo en mamíferos son los glóbulos rojos** (excepto en los **camélidos**, camellos, llamas, alpacas etc, en los que los glóbulos rojos son nucleados, como en otros vertebrados), que apenas viven unos meses lo que demuestra que el núcleo es un orgánulo vital para la célula.

Es el orgánulo que preside y regula todas las funciones celulares, porque contiene la información necesaria para **sintetizar todas las proteínas celulares**. Estas proteínas mediante su **función enzimática** catalizan todas las reacciones celulares. En el núcleo se encuentra prácticamente todo el DNA celular, si exceptuamos el DNA mitocondrial y el DNA de cloroplastos.

■ Posición del núcleo

Generalmente se encuentra en **posición central**, de modo que se corta con facilidad para su observación al microscopio. En algunas células, como las **secretoras de moco o de otras sustancias o en células vegetales**, el núcleo se encuentra **rechazado hacia la periferia** de la célula, bien por la secreción que llena todo el citoplasma o por la presencia de la vacuola central típica de células vegetales adultas.

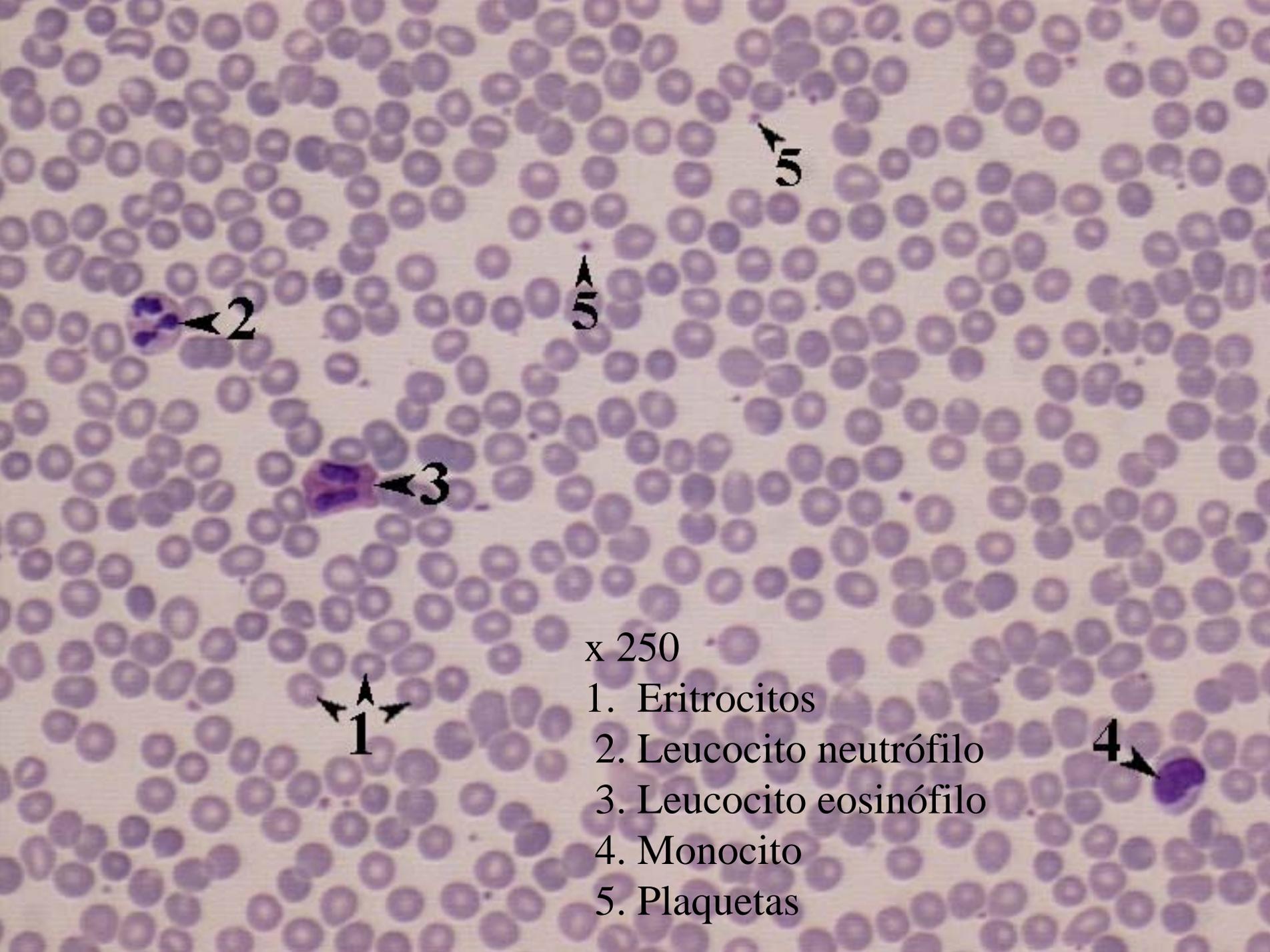
■ Forma del núcleo

Generalmente es **esférico**. En general la forma se adapta a la configuración (forma) de la propia célula. A veces los núcleos son **lobulados** (en los **polimorfonucleares o granulocitos** de la sangre), **arriñonados** como en los **monocitos** de la sangre, **alargados** como en los **fibroblastos** del tejido conjuntivo o **aplanados** en **epitelios planos y conjuntivo**.

■ Tamaño del núcleo

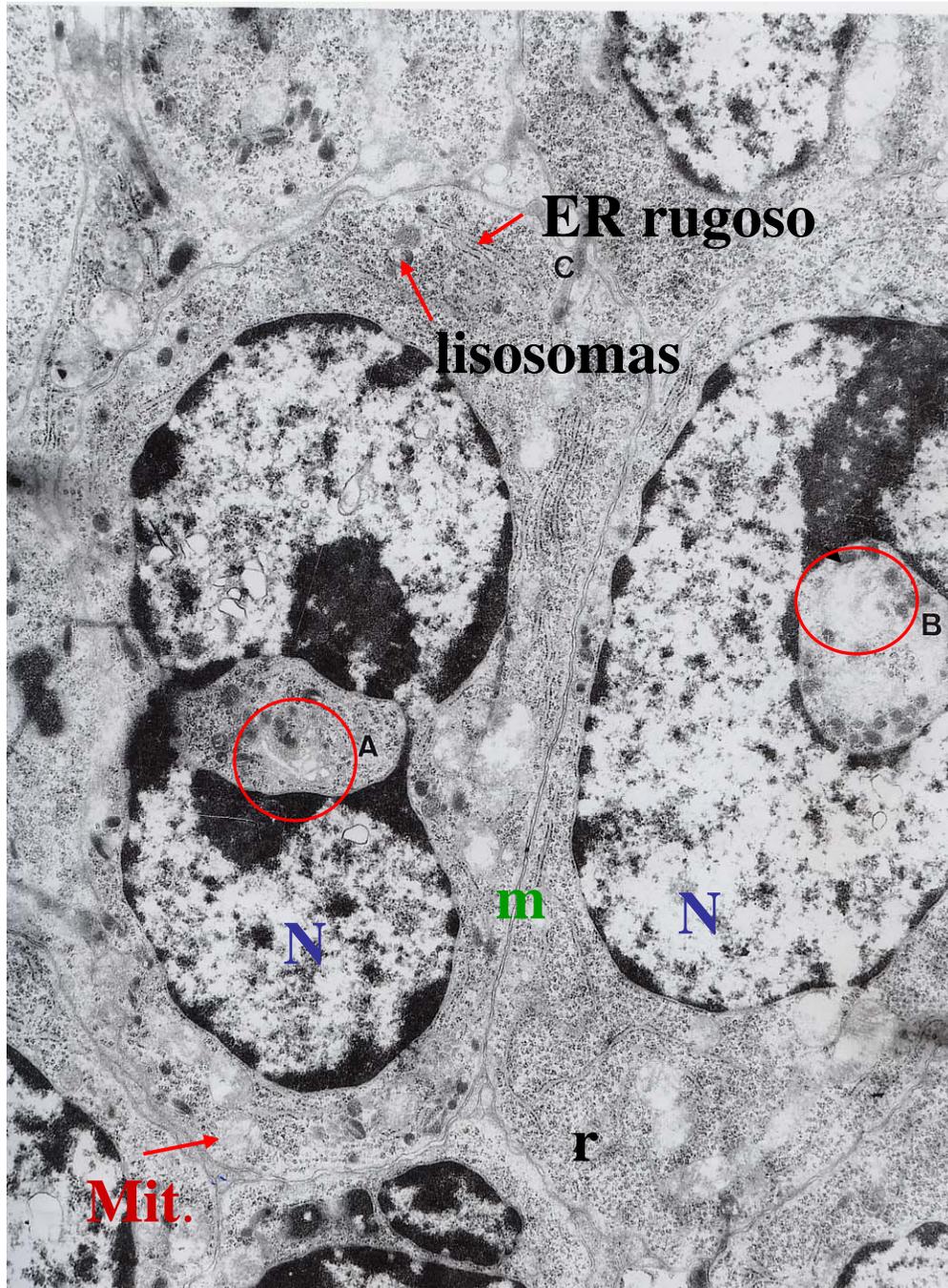
Es muy variable, pero oscila entre 5 y 15 μm , según la célula. Lo que sí es constante para cada tipo de célula es la relación entre el volumen celular y el volumen nuclear. En general el tamaño está relacionado con el trabajo que debe realizar la célula y con la cantidad de DNA de la especie o grupo biológico (por ej, los n. de los anfibios urodelos son mayores que los de otros vertebrados, porque contienen más DNA). Dentro de una misma especie, los núcleos **poliploides** (que poseen varios juegos de cromosomas), son más grandes que aquellos núcleos **diploides** (que poseen dos juegos de cromosomas) normales. La poliploidía es un fenómeno frecuente en vegetales, pero poco compatible con la vida en animales.

Incluso dentro de una misma especie varían los tamaños de los núcleos, a pesar de tener el mismo contenido de DNA. Si tomamos como **unidad de tamaño el núcleo de un hepatocito**, otras células como los linfocitos poseen un núcleo de tamaño $\frac{1}{4}$, las neuronas bipolares de la retina $\frac{1}{2}$ y en ganglios raquídeos (acumulaciones de neuronas fuera del sistema central) se pueden ver núcleos de tamaño 8, 16 y 32 veces el del núcleo del hepatocito.



x 250

1. Eritrocitos
2. Leucocito neutrófilo
3. Leucocito eosinófilo
4. Monocito
5. Plaquetas



Corte de bazo de ratón x 14000

A y B inclusiones citoplasmáticas aparentemente en el interior de los núcleos.

○ Aparato de Golgi

N, núcleo

m, membranas celulares

r, ribosomas libres

■ Número de núcleos

Generalmente, existe un único núcleo por célula, pero en determinadas células de determinados tejidos, pueden aparecer dos o más núcleos por dos procedimientos distintos

a) Se pueden **fusionar** los citoplasmas de varias células uninucleadas, es decir, se forma un **sincitio**. Ejemplo: las **células del tejido muscular estriado esquelético**, que son plurinucleadas.

b) Por división repetida del núcleo, no seguida de la separación del citoplasma. Así, se forma un **plasmodio**. Esto ocurre en algunas algas, hongos y protozoos.

Puede haber **dos núcleos** en algunos tipos celulares: **hepatocitos, glándula suprarrenal** (corteza y médula), **epitelio de vías urinarias** y **células de Purkinje** del corazón. Existen **varios** núcleos en **osteoclastos** y **músculo esquelético**.

Estructura del núcleo en interfase.

■ Estructura al Microscopio Óptico

Por su tamaño el núcleo es perfectamente visible **al microscopio óptico** siempre que se tiña con colorantes adecuados. Si no se tiñe se ve como una esfera refringente.

■ Estructura al Microscopio Electrónico

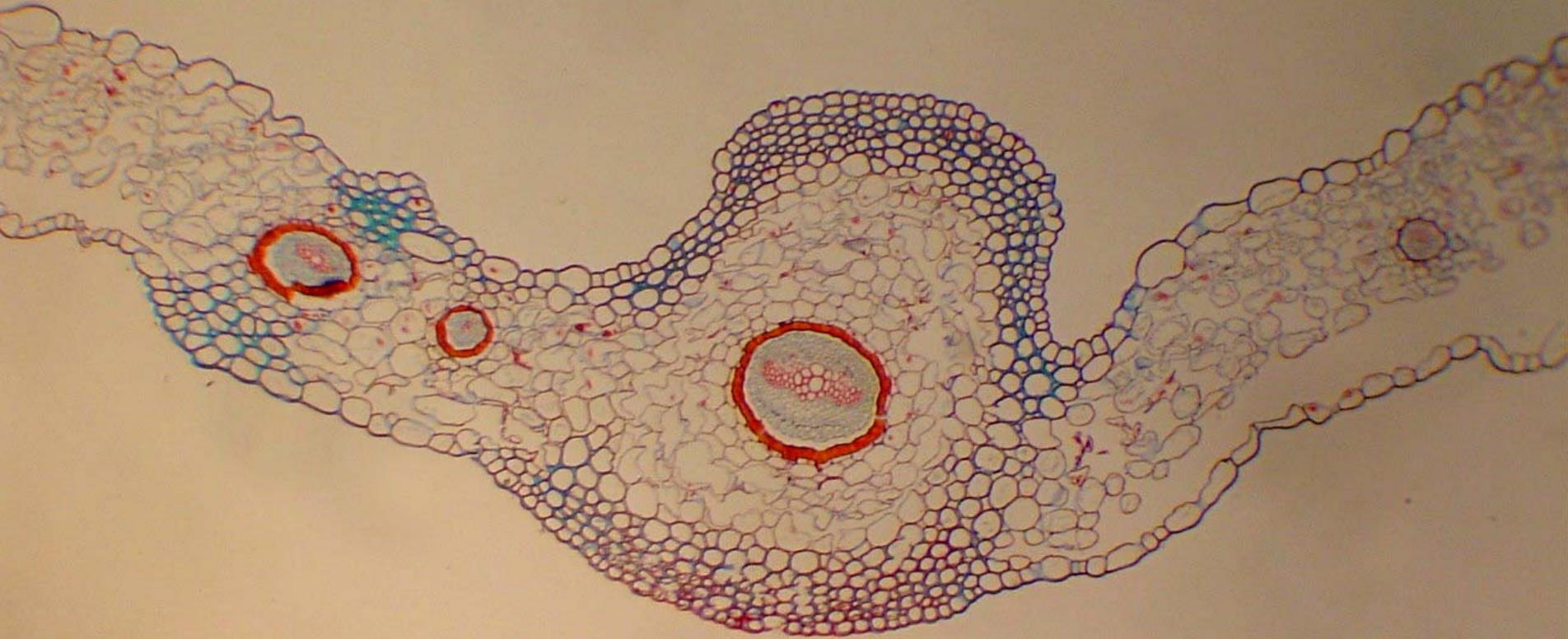
El núcleo interfásico está limitado por una **membrana nuclear doble**. En el interior se encuentra un conjunto heterogéneo de fibras que se organizan en unas zonas densas a los electrones y en otras poco densas. Ese material fibrilar, recibe el nombre de **cromatina**. Además, pueden aparecer uno o varios **nucleolos** y todo ello está inmerso en el jugo nuclear o **nucleoplasma**. Vamos a describir los componentes del núcleo en el orden siguiente: **a) Envoltura o membrana nuclear, b) Nucleoplasma, c) Cromatina, d) Nucleolo.**

Polypodium vulgare. Polypodiophyta (helecho)

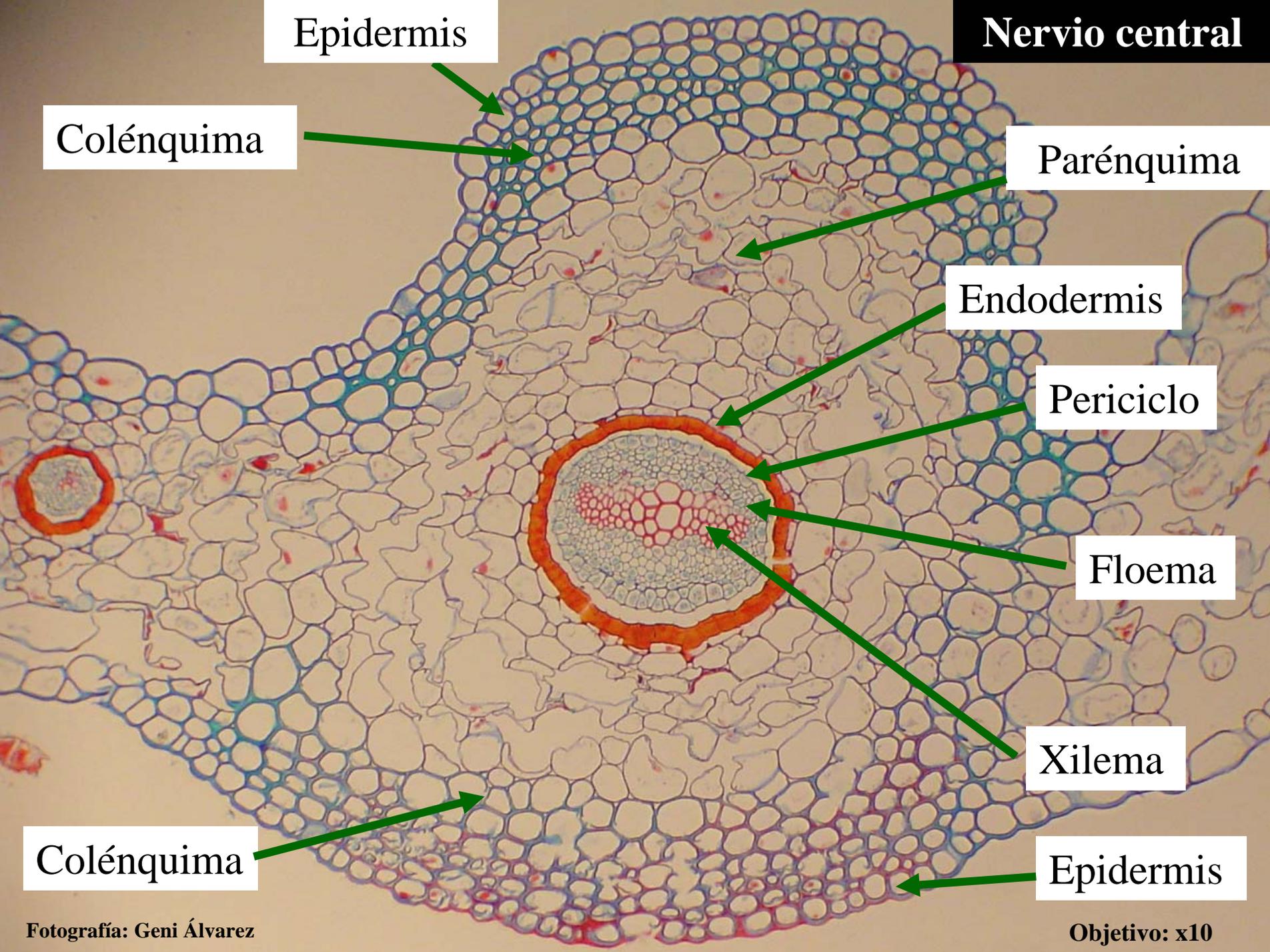


Fotografía: Geni Álvarez

Corte de fronde de *Polypodium vulgare* (helecho)



Objetivo: x4



Epidermis

Nervio central

Colénquima

Parénquima

Endodermis

Periciclo

Floema

Xilema

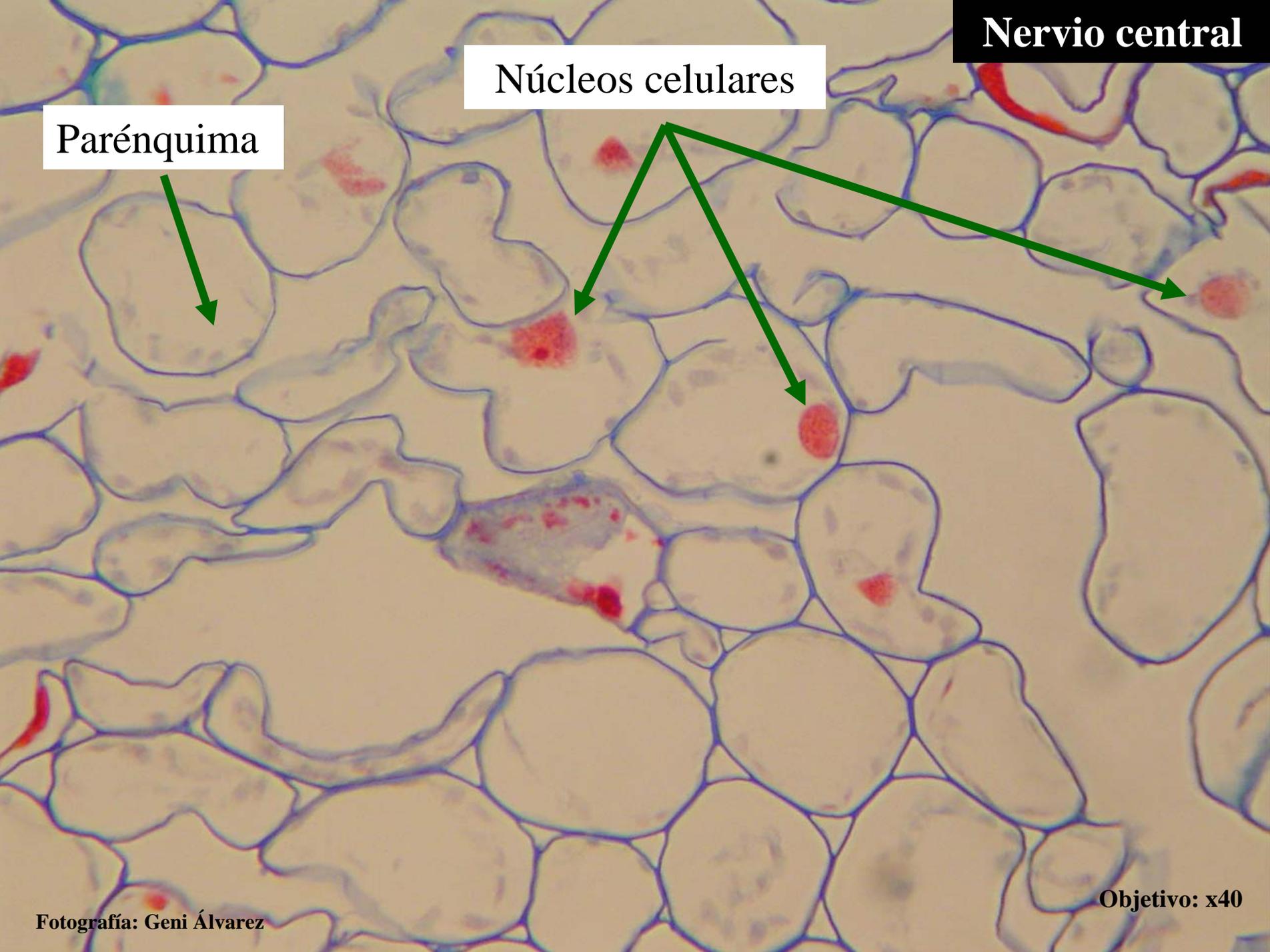
Colénquima

Epidermis

Nervio central

Núcleos celulares

Parénquima

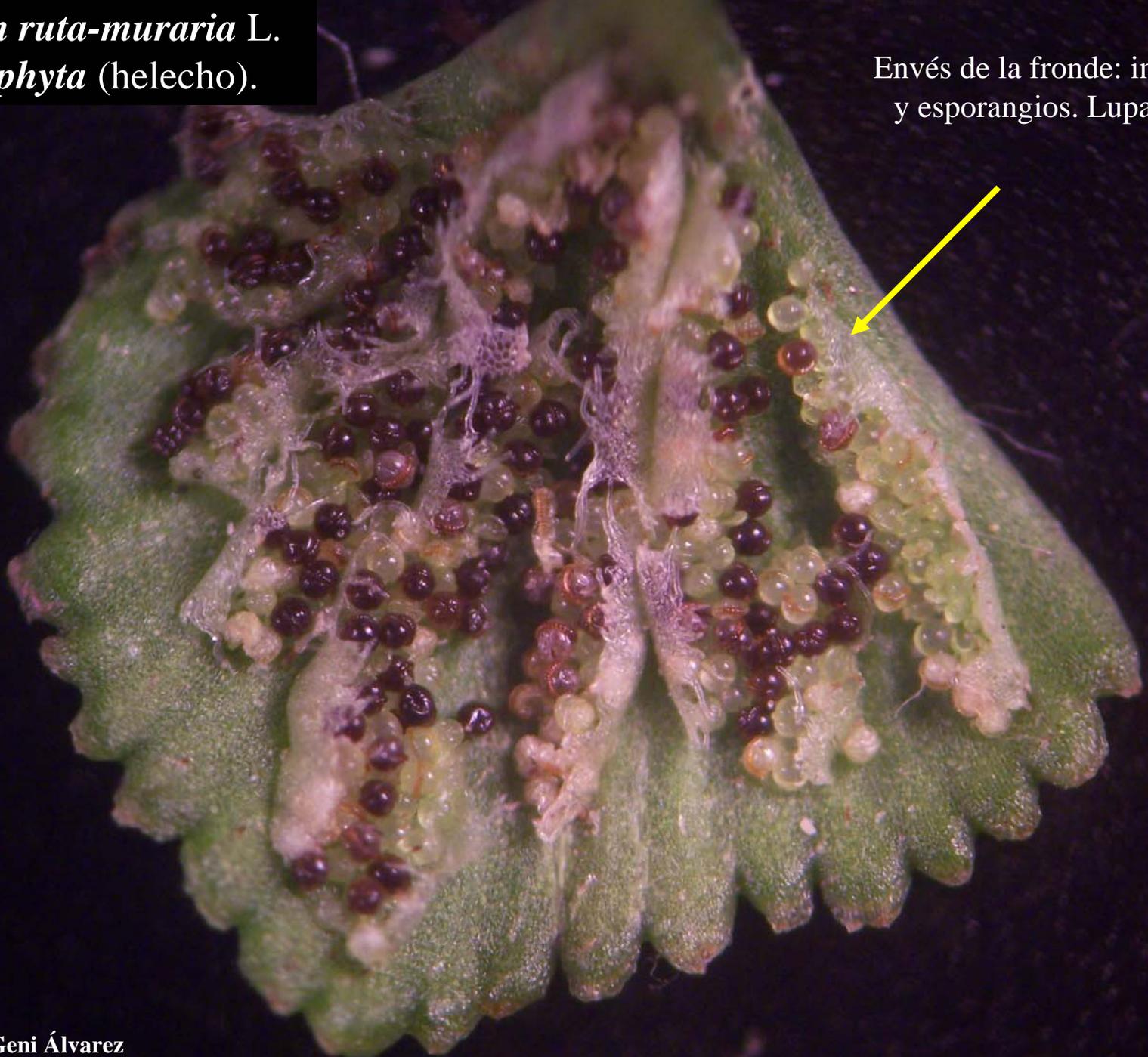


Asplenium ruta-muraria L. Polypodiophyta (helecho)

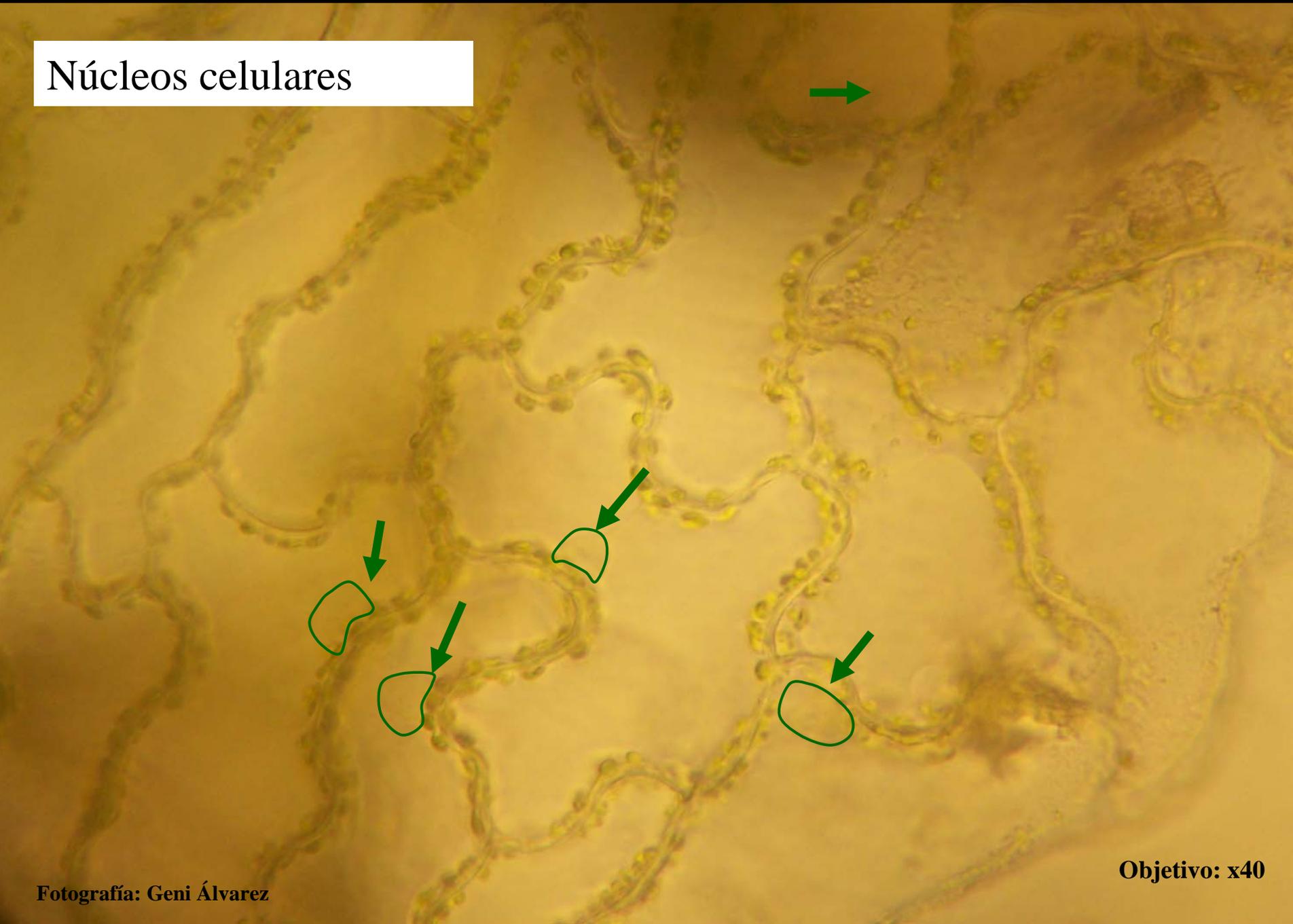


Asplenium ruta-muraria L.
Polypodiophyta (helecho).

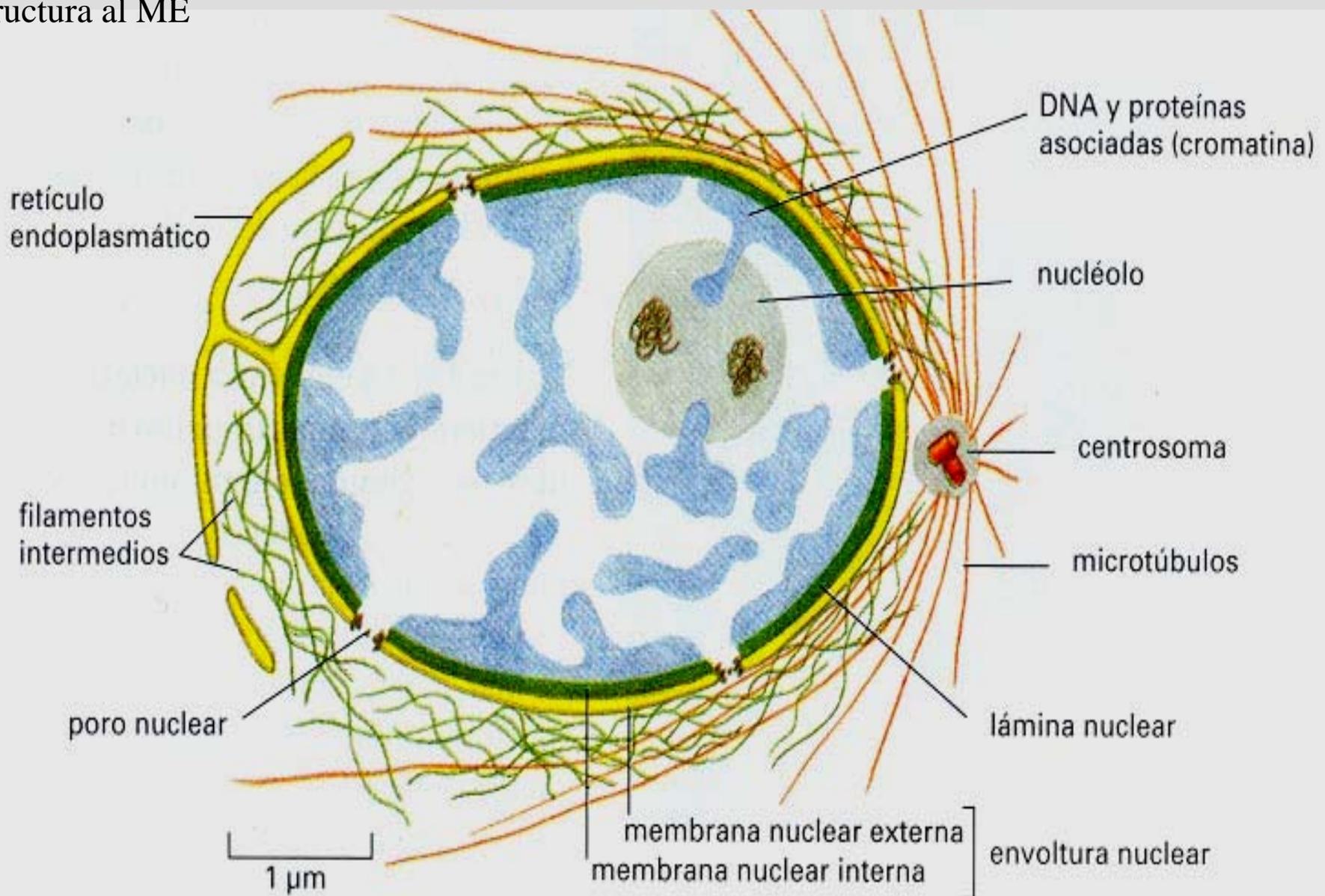
Envés de la fronde: indusios
y esporangios. Lupa x10.



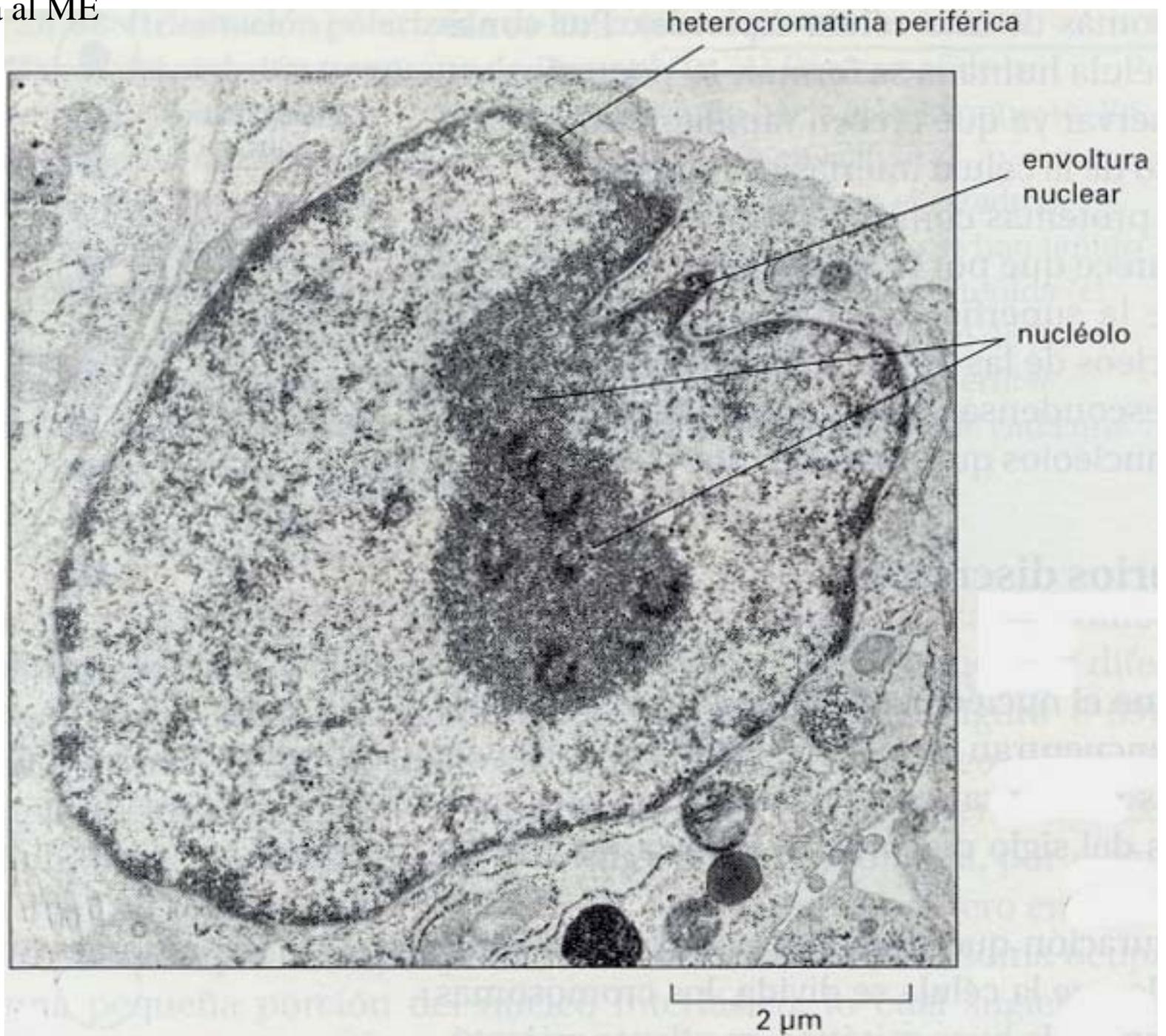
Núcleos celulares



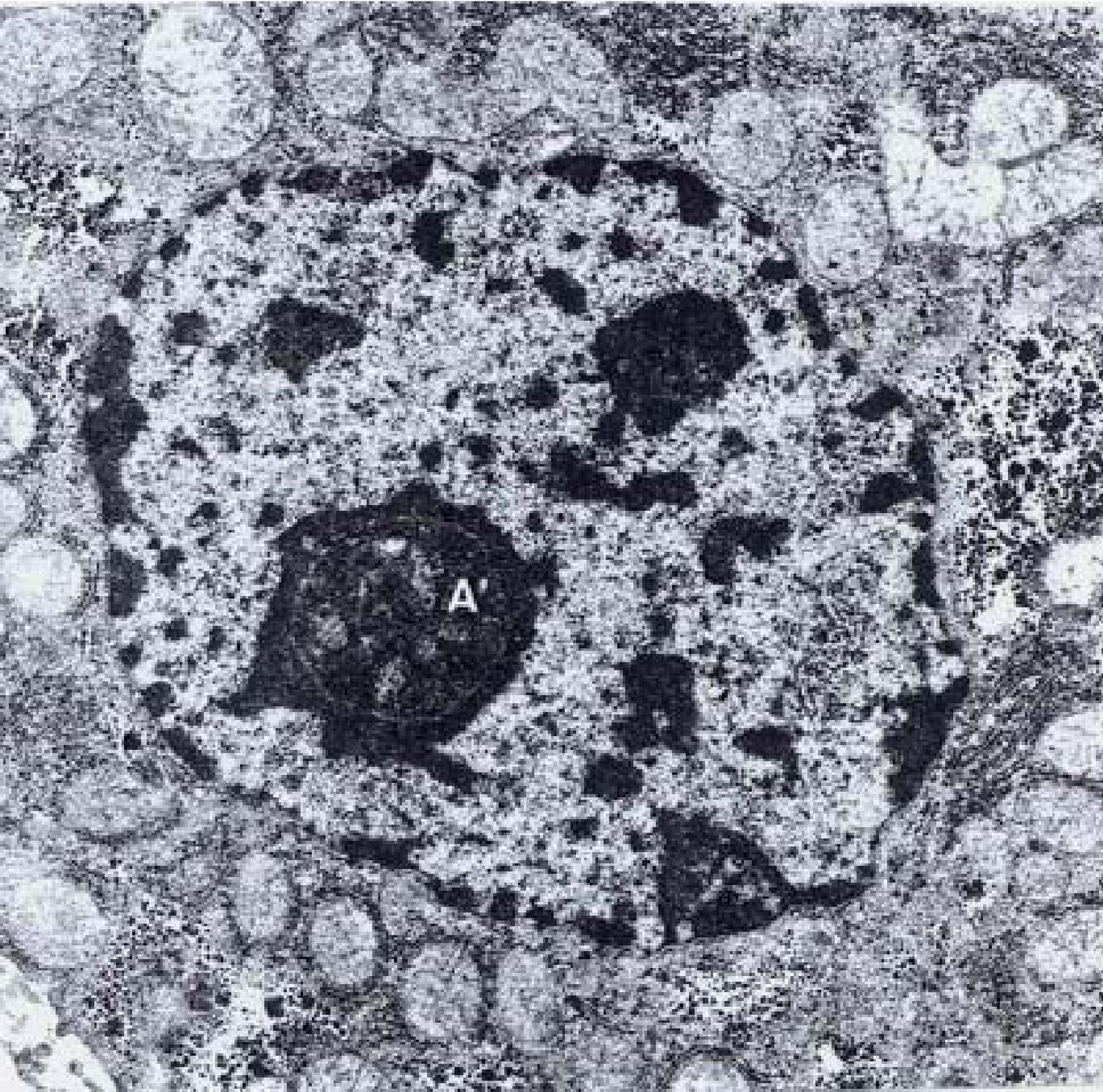
Estructura al ME



Estructura al ME



Estructura al ME



Electronmicrografía
de un núcleo de un
hepatocito humano

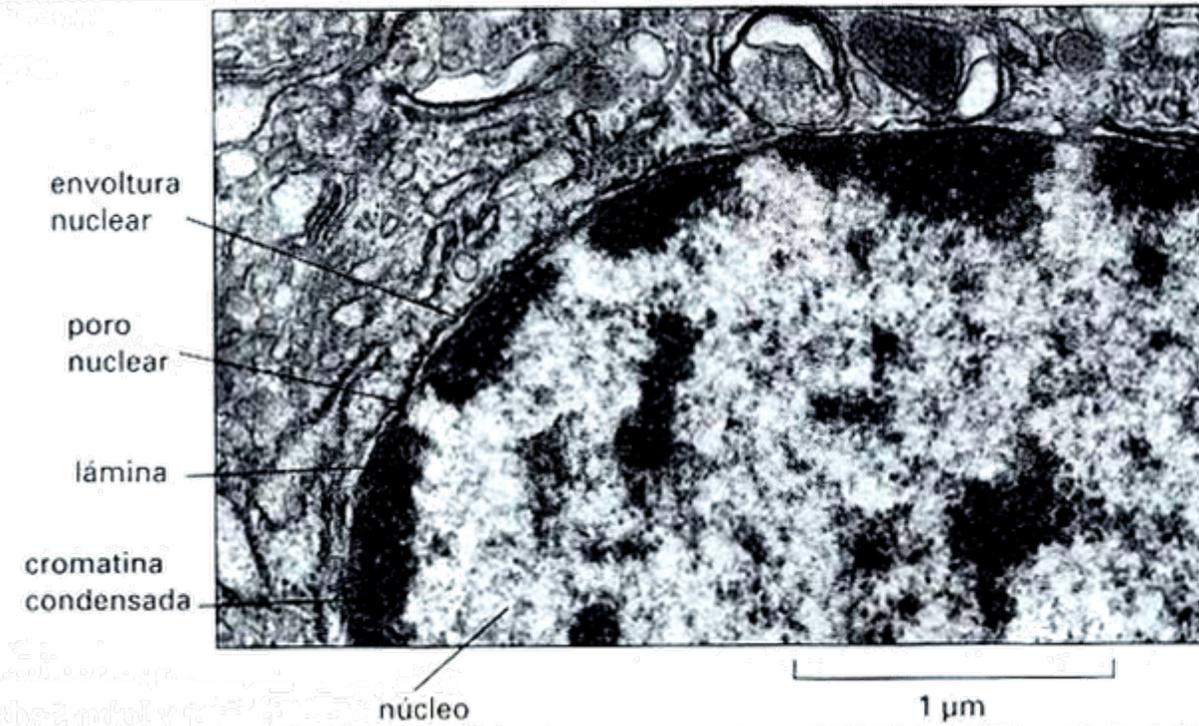


Figura 8-71 Electronmicrografía del núcleo de una célula de mamífero. Es de destacar que la cromatina condensada que rodea la envoltura nuclear está excluida de las regiones próximas a los poros nucleares. (Por cortesía de Larry Gerace.)



■ Envoltura nuclear

Separa el interior del núcleo del citoplasma. Está constituida por una doble membrana, externa e interna. Entre ambas membranas queda un espacio de 25-40 nm, llamado **cisterna perinuclear** cuyo interior se comunica con interior del RER.

La membrana exterior posee, al igual que el RER, **ribosomas adheridos**. Algunos autores sostienen que durante la telofase el **RER forma la envoltura nuclear** envolviendo a la cromatina procedente de la descondensación de los cromosomas, una vez finalizado su reparto entre las dos células hijas.

La membrana interior carece de ribosomas, pero en ocasiones tiene **cromatina fuertemente condensada (heterocromatina) asociada a ella**. Entre esta cromatina y la membrana interna, aparece un material muy denso que constituye la **lámina fibrosa o lámina nuclear**. Su estructura y espesor varían de una especie a otra y de un tipo celular a otro, pero se admite que existe en todas las células eucarióticas. Parece ser que esta formada por **tres polipéptidos** que interactúan junto con proteínas incluidas en la propia membrana interna.

Se cree que la lámina nuclear actúa como un **potente fijador de DNA**, capaz de unirse a ciertos puntos de la cromatina que quedarían fijados a la envoltura nuclear.

Esta doble membrana se encuentra interrumpida en algunas zonas en las que se produce una fusión entre la membrana interior y la exterior, originando una zona circular o poligonal que constituye el **poro**. Tiene una estructura compleja, con una elaborada estructura proteica de más de 100 proteínas, algunas de ellas todavía no bien conocidas. Por estudios de difusión realizados se cree que su parte central podría estar ocupada por un **diafragma** que podría regular la entrada y la salida de sustancias relativamente grandes dentro o fuera del núcleo.

El diámetro de los poros en cortes, al microscopio electrónico es relativamente grande, de **25 a 100 nm**, pero queda reducido por el diafragma y por alguna otra sustancia no visible al ME, de modo que el **espacio verdaderamente útil del poro queda reducido a 10 nm**.

Se sabe que del núcleo **salen** moléculas (**fundamentalmente de RNA**), con un tamaño que difícilmente les permitirá salir por una zona distinta a la de los poros. También se han hecho experimentos con partículas de oro, que son bastante grandes y se incorporan con bastante facilidad al núcleo. La superficie de los poros es importante porque puede ser del 15 al 25 % de la superficie total del núcleo.

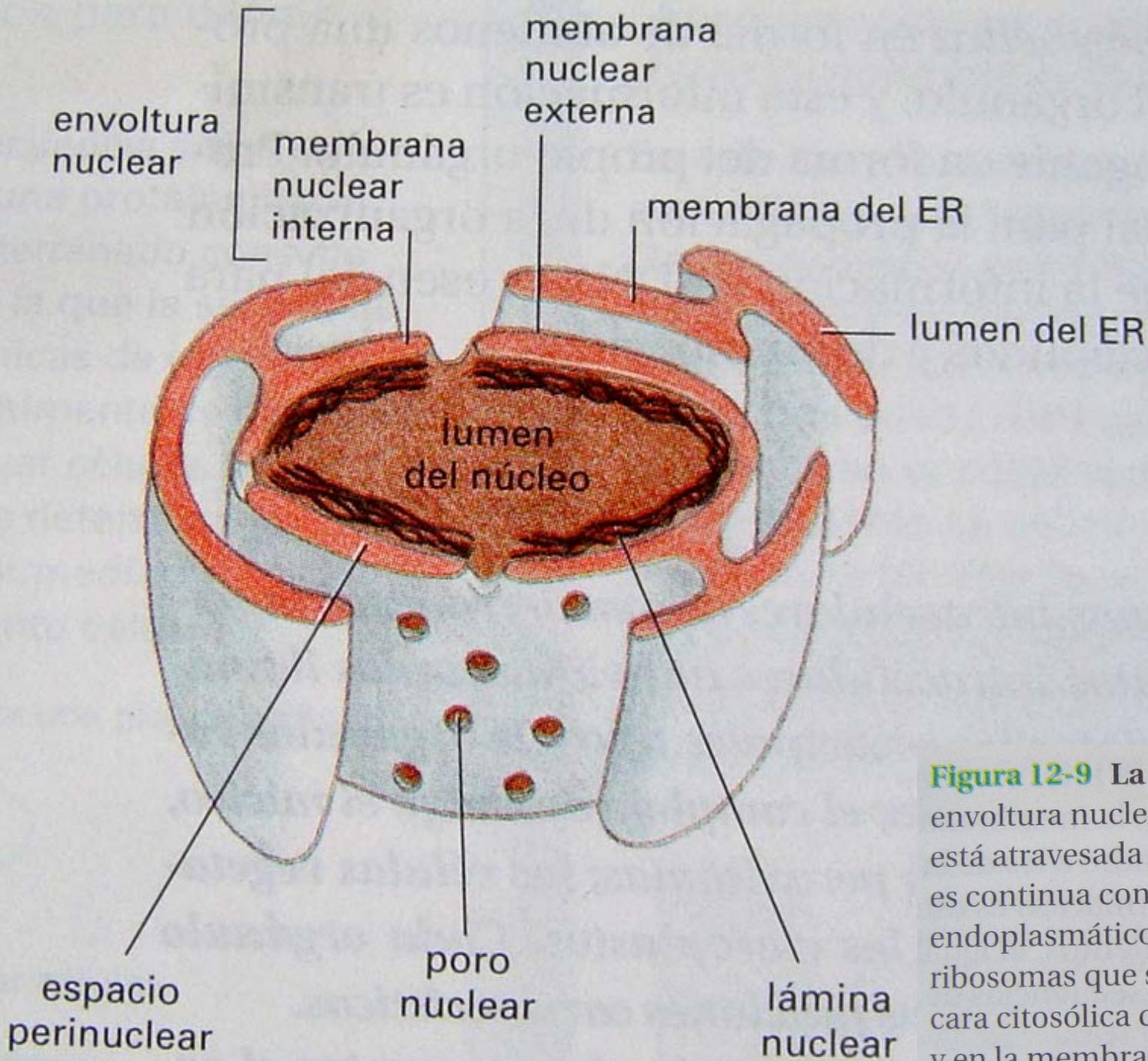


Figura 12-9 La envoltura nuclear. La envoltura nuclear de doble membrana está atravesada por poros nucleares y es continua con el retículo endoplasmático. No se muestran los ribosomas que se hallan unidos en la cara citosólica de la membrana del ER y en la membrana externa del núcleo.

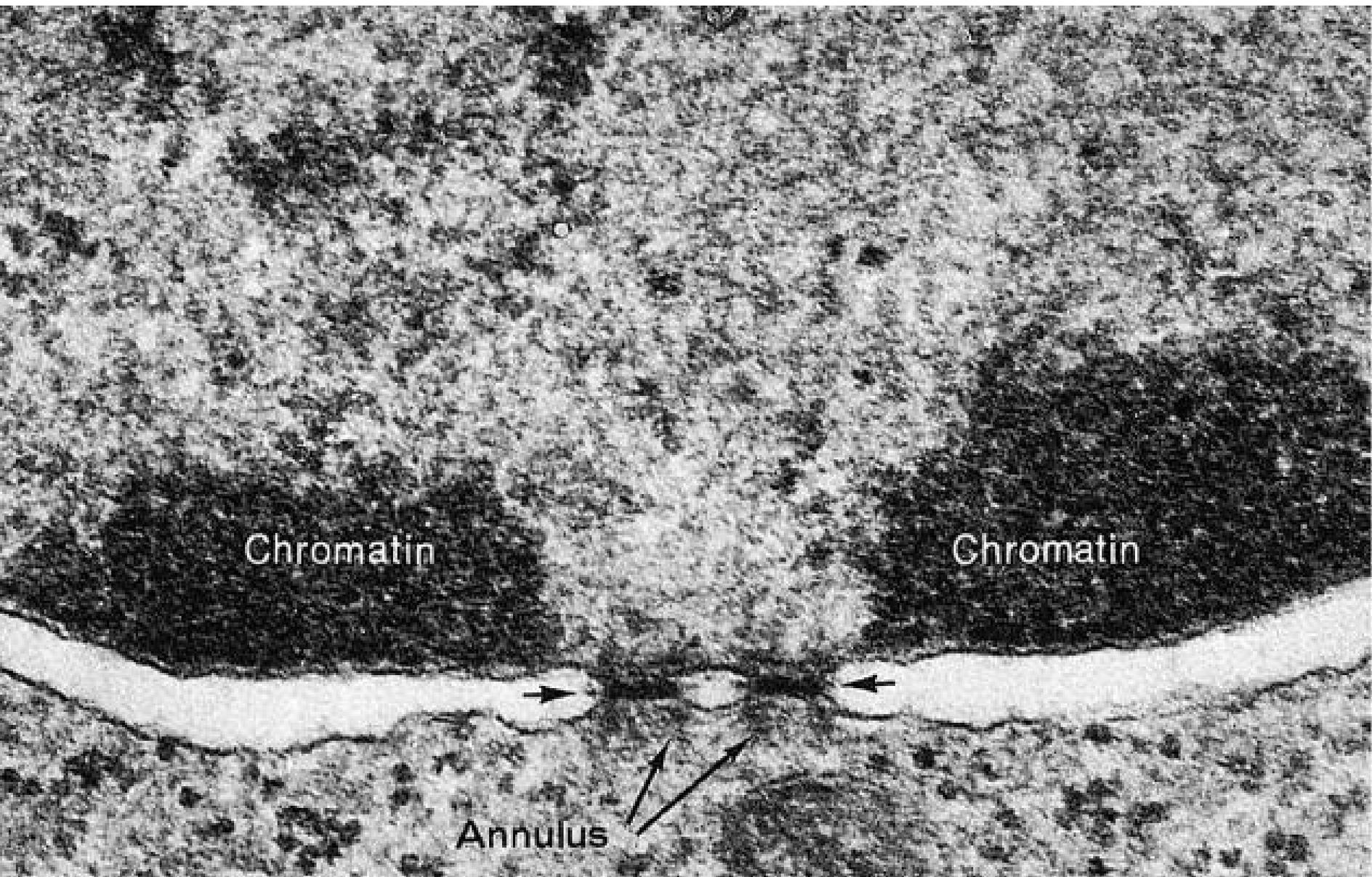
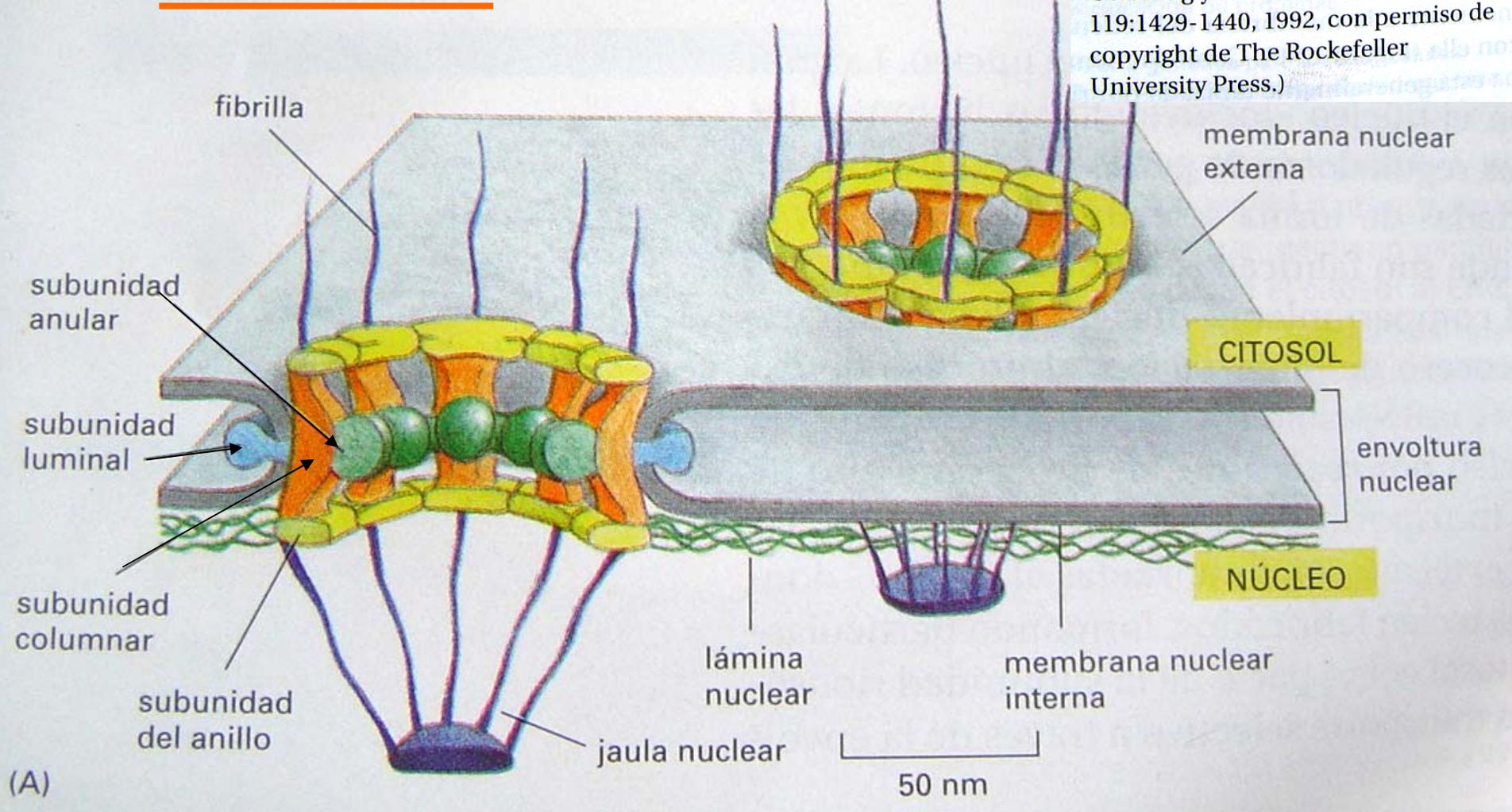
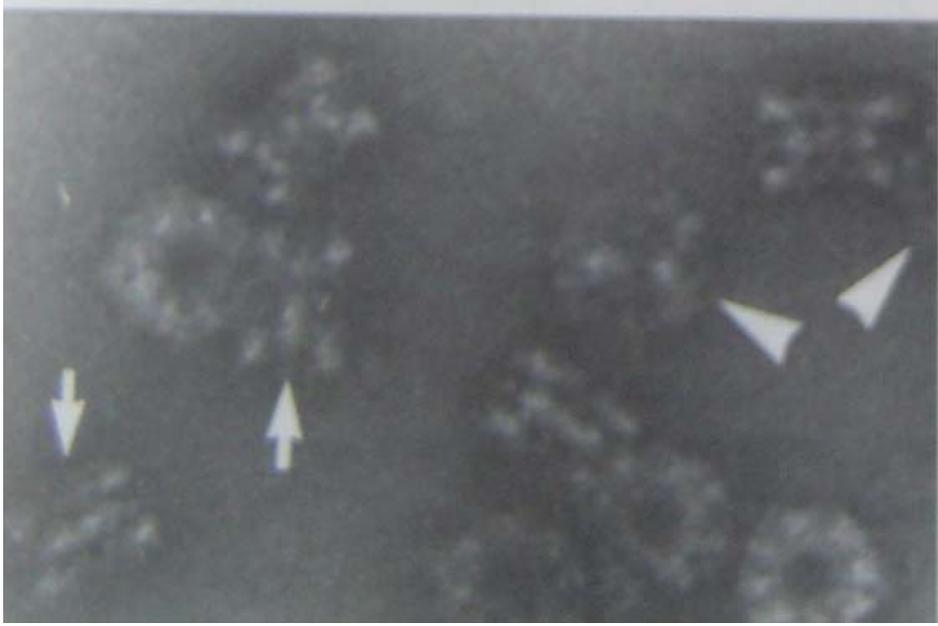


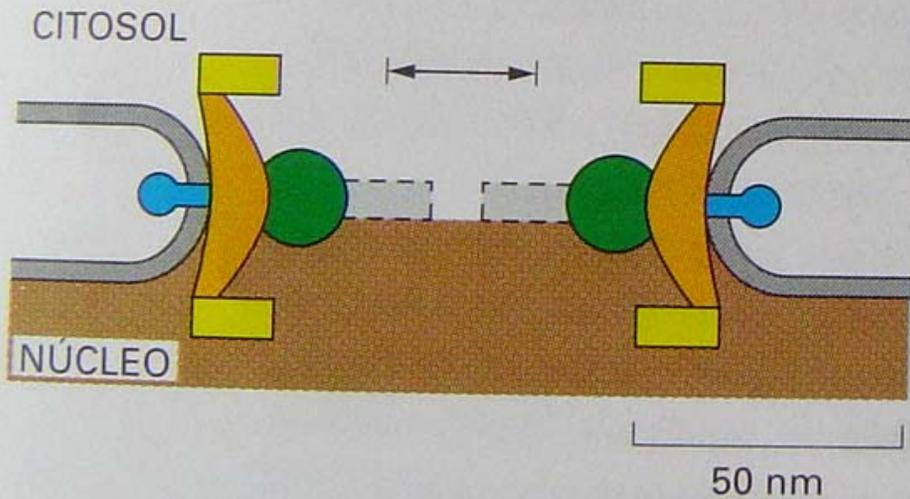
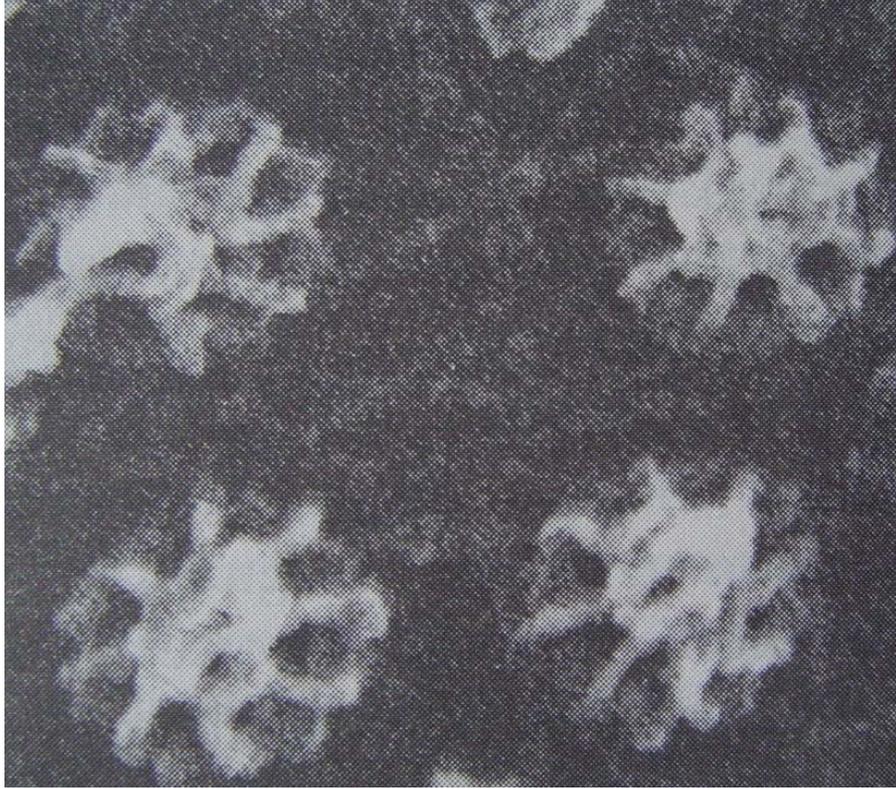
Figura 12-10 Disposición de los complejos de poro nucleares en la envoltura nuclear. (A) Esbozo que muestra una pequeña región de la envoltura nuclear. En una sección transversal el complejo de poro nuclear aparece compuesto de tres partes: (1) un componente columnar

que forma el grueso de la pared del poro; (2) un componente anular, que extiende "radios" hacia el centro del poro; y (3) un componente luminal, que está formado por una gran glucoproteína transmembrana que se cree que participa en el anclaje del complejo a la membrana nuclear.

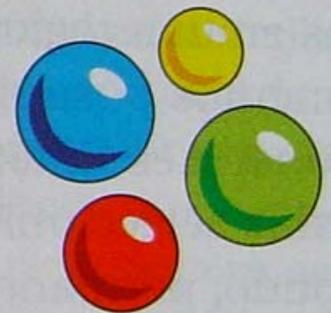
Además, existen fibrillas que sobresalen desde la cara citosólica o desde la cara nuclear del complejo. En la parte nuclear las fibrillas convergen formando estructuras en forma de jaula, las cuales se muestran en una fotografía de microscopía electrónica de la cara nuclear de la envoltura nuclear de un oocito (B). (B, de M.W. Goldberg y T.D. Allen. *J. Cell Biol.* 119:1429-1440, 1992, con permiso de copyright de The Rockefeller University Press.)







tamaño de las proteínas que entran en el núcleo por difusión libre



tamaño de las proteínas que entran en el núcleo mediante transporte activo

■ Nucleoplasma

También recibe el nombre de **carioplasma o jugo nuclear**. Es una **disolución de agua, sales y enzimas** que hace posible las funciones del núcleo. También presenta ribonucleoproteínas fuera del nucleolo (lugar de síntesis del RNA ribosomal) que forman diversas estructuras en forma de gránulos o fibras (gránulos y fibras pericromatínicas y gránulos intercromatínicos). No se colorea y aparece poco denso a los electrones al ME.

■ Cromatina

Es la forma en la que se presenta el material hereditario cuando la célula está en reposo (interfase). Aparece en forma de gruesos grumos o finamente dispersa. En 1928, **Heitz** propuso el término de **heterocromatina** para referirse a segmentos de cromosomas mitóticos que aparecían intensamente teñidos. Las restantes porciones del cromosoma correspondían a la cromatina menos teñida o **eucromatina**. Posteriormente con el ME, los términos eucromatina y heterocromatina se aplicaron al núcleo en interfase, para designar a la cromatina dispuesta laxamente (**eucromatina**, se supone que es una cromatina activa, que transcribe a RNA) y a la que se encuentra formando masas densas en la que no se pueden apreciar fibras (**heterocromatina**, fuertemente condensada y en principio inactiva). Además, desde el punto de vista funcional se distingue entre **heterocromatina constitutiva** (10-20 %) que nunca pasa a forma de eucromatina y **heterocromatina facultativa** que podría llegar a transcribirse dependiendo del tipo celular y del momento funcional (80 %)

Hoy en día se define la cromatina como el **conjunto complejo de DNA, proteínas básicas (histonas), proteínas no básicas y RNA presentes en los núcleos interfásicos**.

Algunos autores entienden por cromatina la asociación de **DNA más histonas** que forman una estructura regular, los **nucleosomas**, y no le dan al RNA ni a las proteínas no básicas un papel estructural. El RNA sería simplemente el resultado de la transcripción del DNA y las proteínas no básicas tendrían una función enzimática. Sin embargo, hay evidencias de que también el RNA y las proteínas pueden jugar cierto papel estructural.

Las **histonas** son proteínas básicas, ricas en aminoácidos básicos (como la lisina y la arginina), muy conservadas filogenéticamente, de bajo Mr (la más pequeña tiene un Mr de 11236 y la mayor de 21000), poseen relativamente pocos aminoácidos (de 102 a 135). Se conocen 5 tipos de proteínas histónicas, **H1, H2A, H2B, H3 y H4**. Las histonas se presentan en cantidades enormes, 60 millones de copias de cada tipo por célula, de hecho su masa total es más o menos igual a la del DNA celular.

Las **proteínas no básicas** tienen aminoácidos con anillos aromáticos y son de mayor Mr. En 1977, **Laemmli y Paulson** demostraron en cromosomas eucarióticos metafásicos que cuando se digerían las histonas y el DNA se conservaba, al ME se mantenía la morfología del cromosoma mediante un armazón de proteínas no básicas. Por esta razón, a estas proteínas no básicas, pero que mantienen la estructura del cromosoma, se les llama **proteínas estructurales**.

Ultraestructura de la cromatina.

Al ME la cromatina presenta una estructura fibrilar. El diámetro de las fibras de cromatina es variable. Varios autores han medido fibras de distinto diámetro en la cromatina (de 4 a 30 nm), pero las más frecuentes son:

Fibras B que presentan un diámetro de 20 a 30 nm. Esta fibra recibe el nombre de "**fibra nativa**" o **fibra de 30 nm**.

Fibras A que presentan un diámetro de 8 a 11 nm. Se obtienen mediante tratamientos que descompensan la estructura nativa.

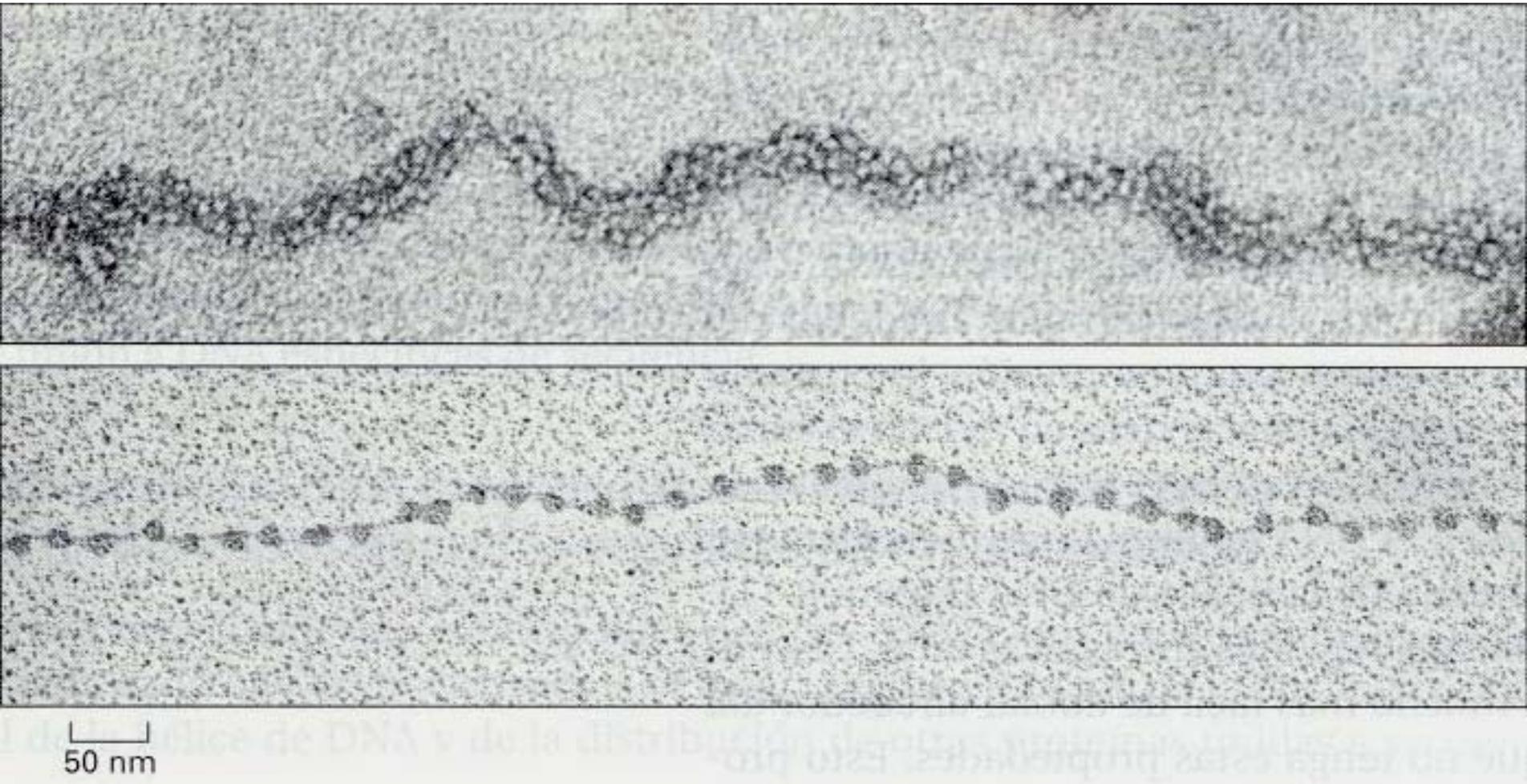


Figura 8-9. Cromatina. En la imagen **superior** se observa la **fibra nativa o fibra B** de 30 nm. En la imagen **inferior** aspecto de **la fibra A o estructura en collar de perlas** que se produce después de someter a la cromatina a tratamientos que descondensan la estructura nativa

Fibra A (de 11nm, estructura en collar de perlas):

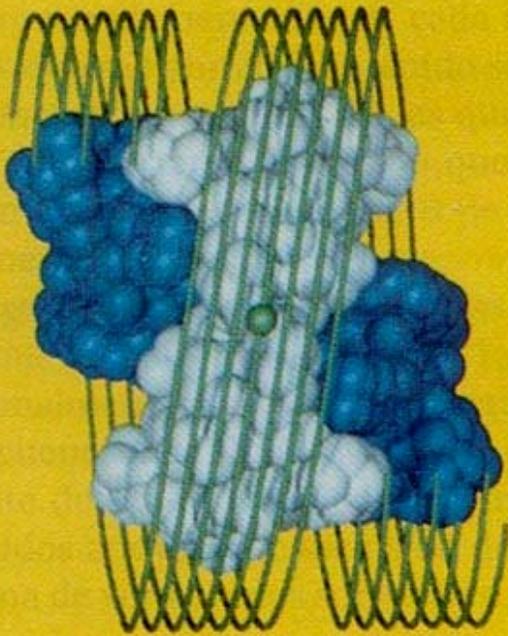
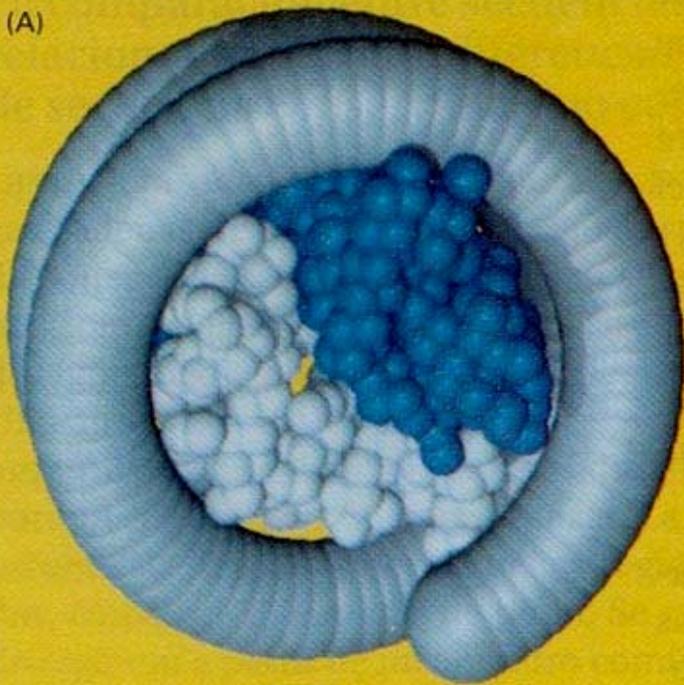
Actualmente se describe la cromatina como una repetición de estructuras globulares, llamadas **nucleosomas**. Fueron descubiertos en 1974 por **Olins y Olins**, se disponen regularmente como las cuentas de un collar sobre una fibra de 15 a 25 Å de diámetro, que desaparece cuando se trata con nucleasas (enzimas que destruyen al DNA); es por lo tanto una fibra de DNA. Esta estructura recibe el nombre de **estructura en collar de perlas**.

Cada **cuenta nucleosómica** está formada por un núcleo interno con forma de disco, constituido por un **octámero de histonas**. Posee 2 copias de cada una de estas **histonas: H2A, H2B, H3 y H4** (estas histonas son muy constantes en la evolución como hemos dicho anteriormente).

Este núcleo interno está rodeado por una **molécula de DNA de 146 pares de bases** (pb) que le da **dos vueltas**. El **nucleosoma** completo está formado por la **cuenta nucleosómica** más un **DNA espaciador de 54 pares** de bases que separa una cuenta nucleosómica de otra. (Otros autores le llaman nucleosoma únicamente a lo que aquí llamamos cuenta nucleosómica).

En total se repite una unidad de **200 pares de bases**, formada por el DNA de 146 pares de bases más el DNA espaciador de 54 pares de bases (en realidad es de longitud variable entre 0 y 80 pb). Así resulta una **fibra de cromatina de 10-11 nm** que se corresponde con la fibra tipo A. Es decir, las fibras tipo A de 10-11 nm coinciden con la estructura en collar de perlas. Esta fibra recibe también el nombre de **nucleofilamento** y es el equivalente al **cromonema** o filamento constituyente de la cromatina.

(A)



(B)

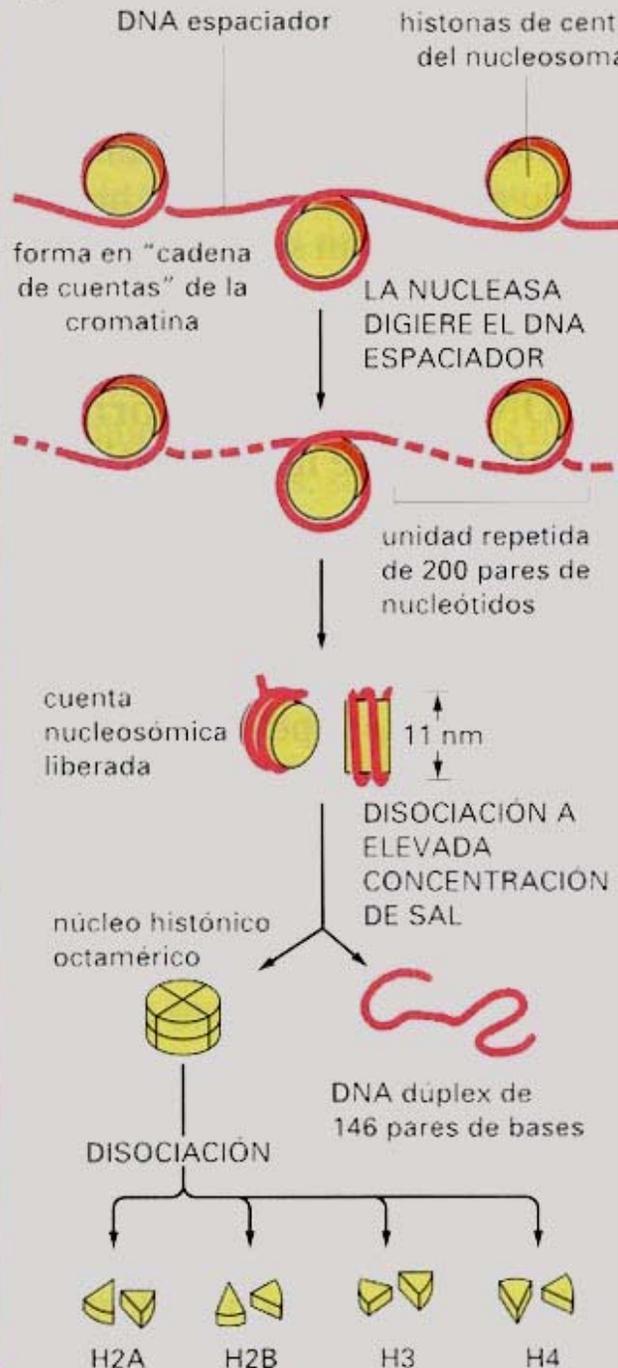


Figura 8.10

Naturaleza del nucleosoma.

En (A) se observan dos orientaciones del octámero de histonas rodeadas por el DNA (tubo azul).

En (B) estructura del nucleosoma.

Fibra B (de 30 nm, fibra nativa):

La estructura de la fibra tipo B de 30 nm está todavía en discusión. El modelo más aceptado es el del **solenóide**. Según este modelo, la fibra de 30 nm resultaría del empaquetamiento de la estructura en collar de perlas en una estructura helicoidal. Intervienen **6 nucleosomas** por cada vuelta de la hélice y se requiere la presencia de una molécula de **histona H1** por cada nucleosoma. No se conoce con certeza cómo se produce ese empaquetamiento, aunque si se conoce la posición en la que cada molécula de H1 se une a cada nucleosoma.

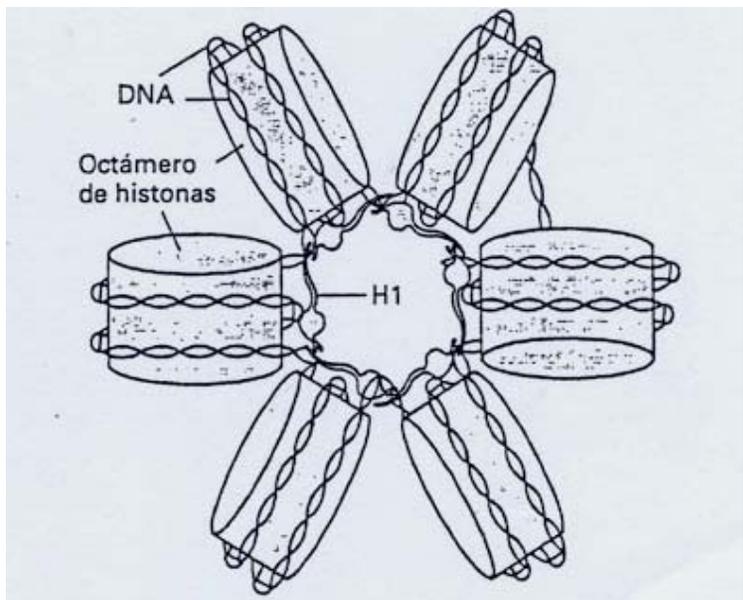
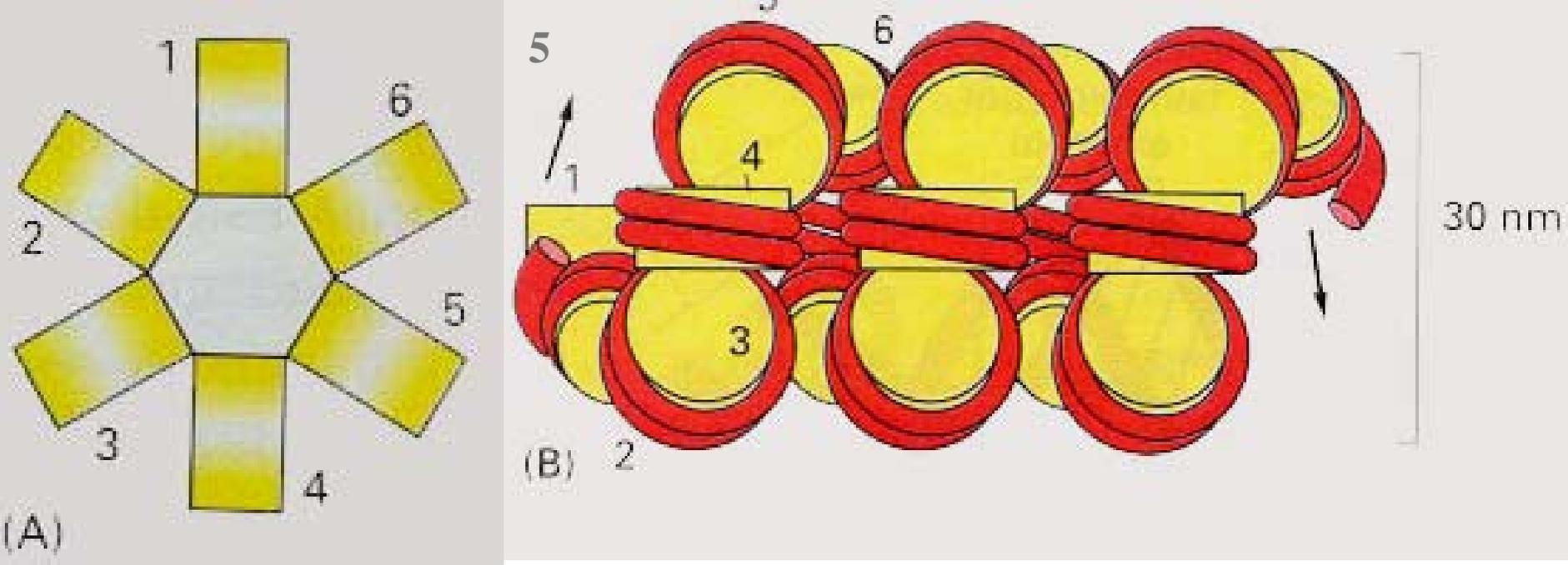


Fig. 3.11. Vista transversal de la fibra de cromatina de 25 nm mostrando la disposición atribuida a las histonas H1

Figura 8-13. Fibra de cromatina de 30 nm. (A) Vista superior. (B) Vista lateral

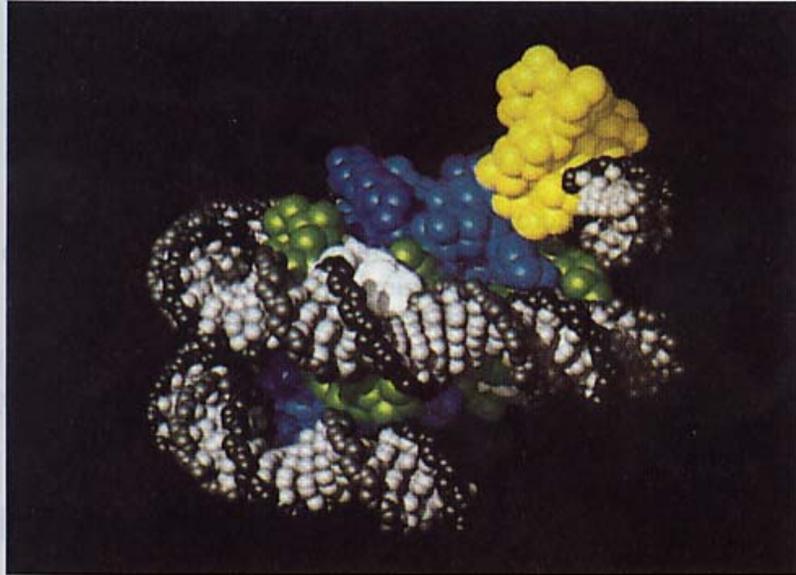
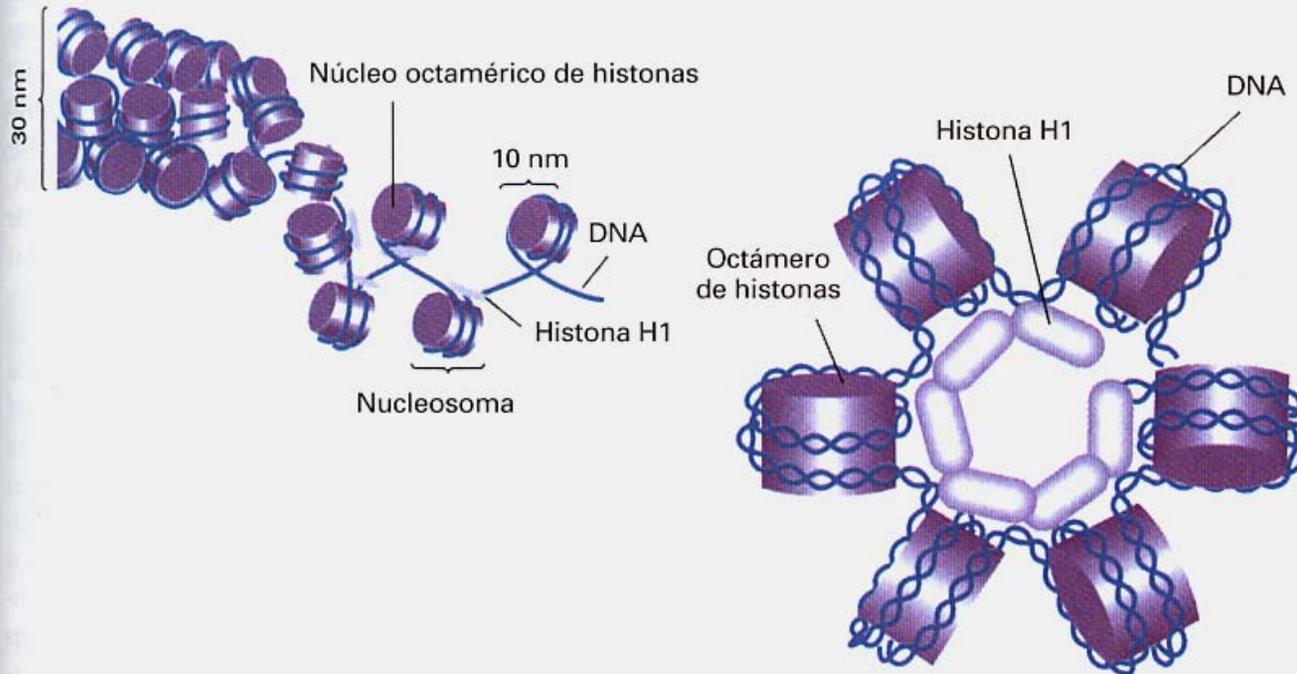


Figura 2-19. (a) Modelo de un nucleosoma que muestra al DNA enrollado dos veces alrededor de un octámero de histonas. (Alan Wolffe y Van Moudrianakis.) (b) Dos vistas de un modelo del solenoide de 30 nm con los octámeros de histonas representados como discos de color morado. (Izquierda) Vista lateral parcialmente desenrollada. (Derecha) Vista desde un extremo. Se muestra a la histona adicional H1 rodeando a la parte central de la espiral, donde probablemente actúa como estabilizador. Al ir aumentando la concentración de sales, los nucleosomas se organizan para formar el solenoide, con seis nucleosomas por vuelta. (De H. Lodish, D. Baltimore, A. Berk, S. L. Zipursky, P. Matsudaira y J. Darnell, *Molecular Cell Biology*, 3.^a ed. Copyright © 1995 por Scientific American Books.)

(a)



Las fibras A y B forman parte de la **eucromatina**, sobre todo esta última. La máxima condensación de la cromatina se encuentra en los cromosomas que veremos más adelante. Se define la **razón de empaquetamiento** como la longitud del DNA partido por la longitud del contenedor (nucleosoma, cromatina y cromosoma metafásico). Son las siguientes:

<u>Tipo de fibra</u>	<u>Diámetro de la fibra</u>	<u>Razón de empaquetamiento</u>
Molécula de DNA	2 nm	---
Nucleosoma	fibra de 11 nm	7/1
Cromatina interfásica	fibra de 30 nm	42/1
Cromosoma metafásico	300-700 nm (1 cromátida)	7000/1

Estructura del núcleo en división.

En realidad desaparece como tal al final de la profase. Nos referimos aquí al aspecto que presenta el material hereditario, la cromatina, cuando la célula se divide.

■ Descripción del cromosoma metafásico

Al iniciarse la mitosis, el núcleo tal como se observa en la interfase desaparece y el material hereditario, la cromatina, se condensa hasta formar unos cuerpos discretos, cuyo número y forma son característicos de cada especie: los **cromosomas**.

Desde el punto de vista químico, los componentes del cromosoma eucariótico son: **DNA**, **histonas**, **RNA** y **proteínas no histónicas**. Como componentes minoritarios aparecen **lípidos**, **iones Ca^{2+} y Mg^{2+}** y **enzimas**, como *polimerasas* y *transcriptasas* que no pueden considerarse componentes estructurales. Si tomamos como la unidad la cantidad de DNA, los otros componentes aparecen aproximadamente en las siguientes cantidades:

DNA = 1; proteínas = 1,5 - 2,5 (histonas = 1, no histonas = 0,5 - 1,5) , RNA = 0,05

El DNA más las histonas constituyen una nucleoproteína (**desoxirribonucleoproteína DNP**), cuyo núcleo prostético (no proteico) es el DNA y la parte proteica son fundamentalmente las histonas.

■ Tamaño de los cromosomas

Poseen una longitud que varía entre 0,2-50 μm de longitud y 0,2 a 2 μm de anchura. Dentro de una misma célula varía su longitud según el momento de la mitosis: son más largos en profase y más cortos en anafase. Generalmente los cromosomas se describen y se estudian durante la metafase mitótica.

Los **cromosomas humanos** tienen unas **5 μm de longitud** y los de la mosca del vinagre *Drosophila melanogaster* unas 3,5 μm .

■ Número de cromosomas.

El número de cromosomas para la **mayoría de las especies** (para todas las animales y para las vegetales diplontes o con alternancia de generaciones) es **un número par**, resultado de la unión de dos juegos de cromosomas, cada uno de ellos heredado de un progenitor. Este número de cromosomas se representa por ello mediante **2n** y se denomina **nº diploide**. También recibe el nombre de **dotación cromosómica** de la especie.

El valor de 2n depende de la especie y varía mucho de una especie a otra. En *Ascaris megalocephala* 2n=2, en el hombre 2n=46, en los chimpancés 2n=48, en el perro 2n=78, en la rata 2n=42, en *Drosophila melanogaster* (mosca del vinagre) 2n=8, en la mosca doméstica 2n=12 y en la cebolla *Allium cepa* 2n=16. Muchos lepidópteros (mariposas) tienen más de 200 cromosomas, por ej. en *Pygalia pedaria*, mariposa de la polilla 2n=224.

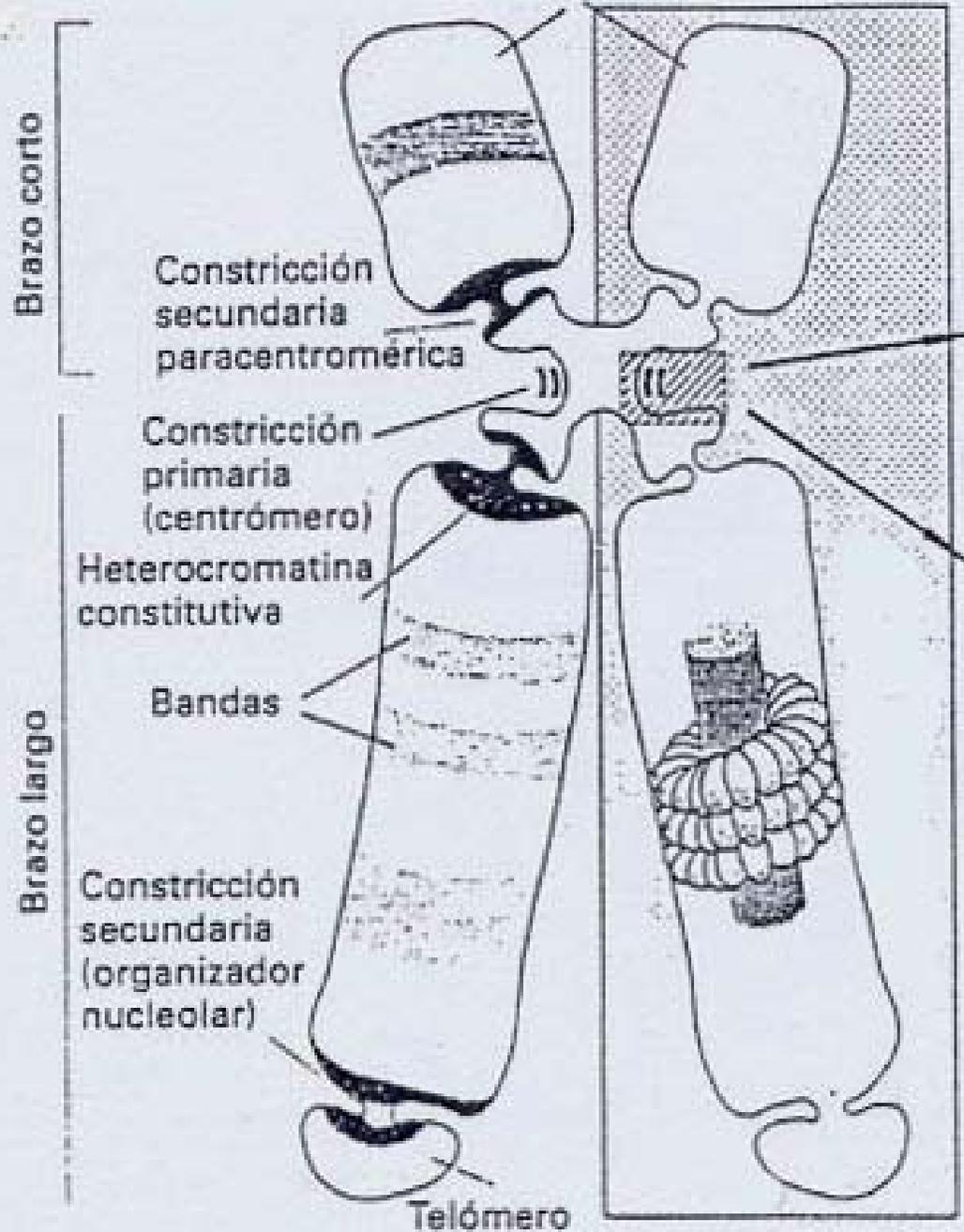
Las células reproductoras sexuales (=gametos, espermatozoides y óvulos en los animales, anterozoides y oosferas en los vegetales), tienen un solo juego de cromosomas, que se representa mediante **n** y se denomina **nº haploide**. También recibe el nombre de **guarnición cromosómica** (nombre poco utilizado).

■ Forma de los cromosomas

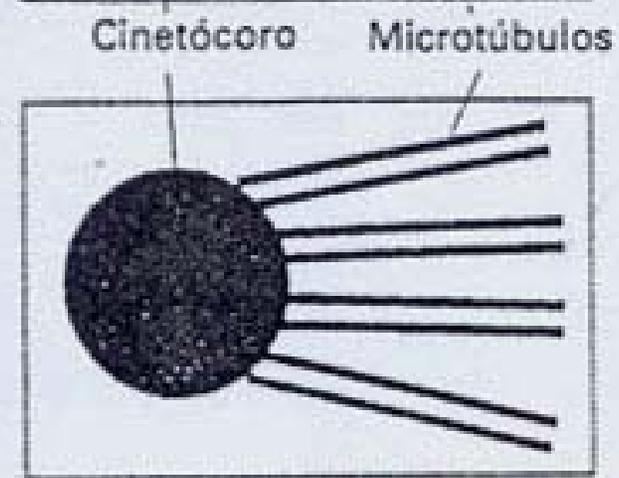
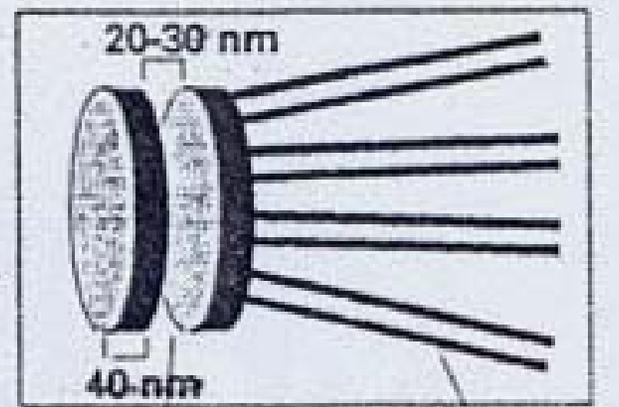
En la profase o metafase mitóticas, un cromosoma aparece constituido por 2 **cromatidios o cromátidas** idénticos que pueden aparecer enrollados uno sobre otro o bien paralelos. Los extremos del cromosoma se llaman **telómeros**. La forma del cromosoma viene dada por la posición de una **constricción primaria** llamada **centrómero**, que une las dos cromátidas.

El centrómero contiene el **cinetocoro**, porción del centrómero donde enganchan los microtúbulos del huso mitótico, favoreciendo la emigración de las cromátidas-anafase mitótica-, o de los cromosomas -anafase 1ª división meiótica. El cinetocoro en células animales tiene forma de disco trilaminar.

Cromátidas



Cinetócoro animal

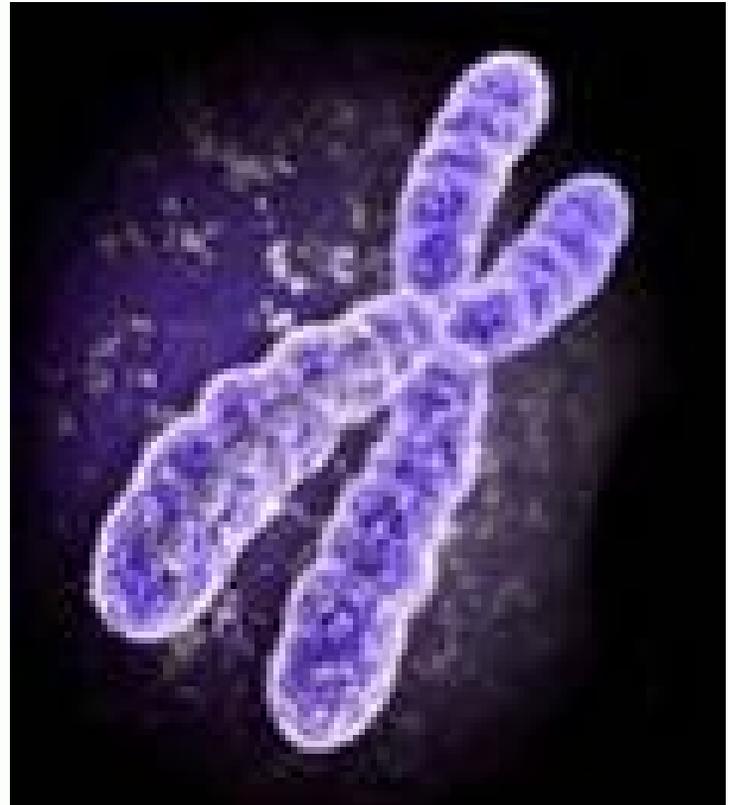
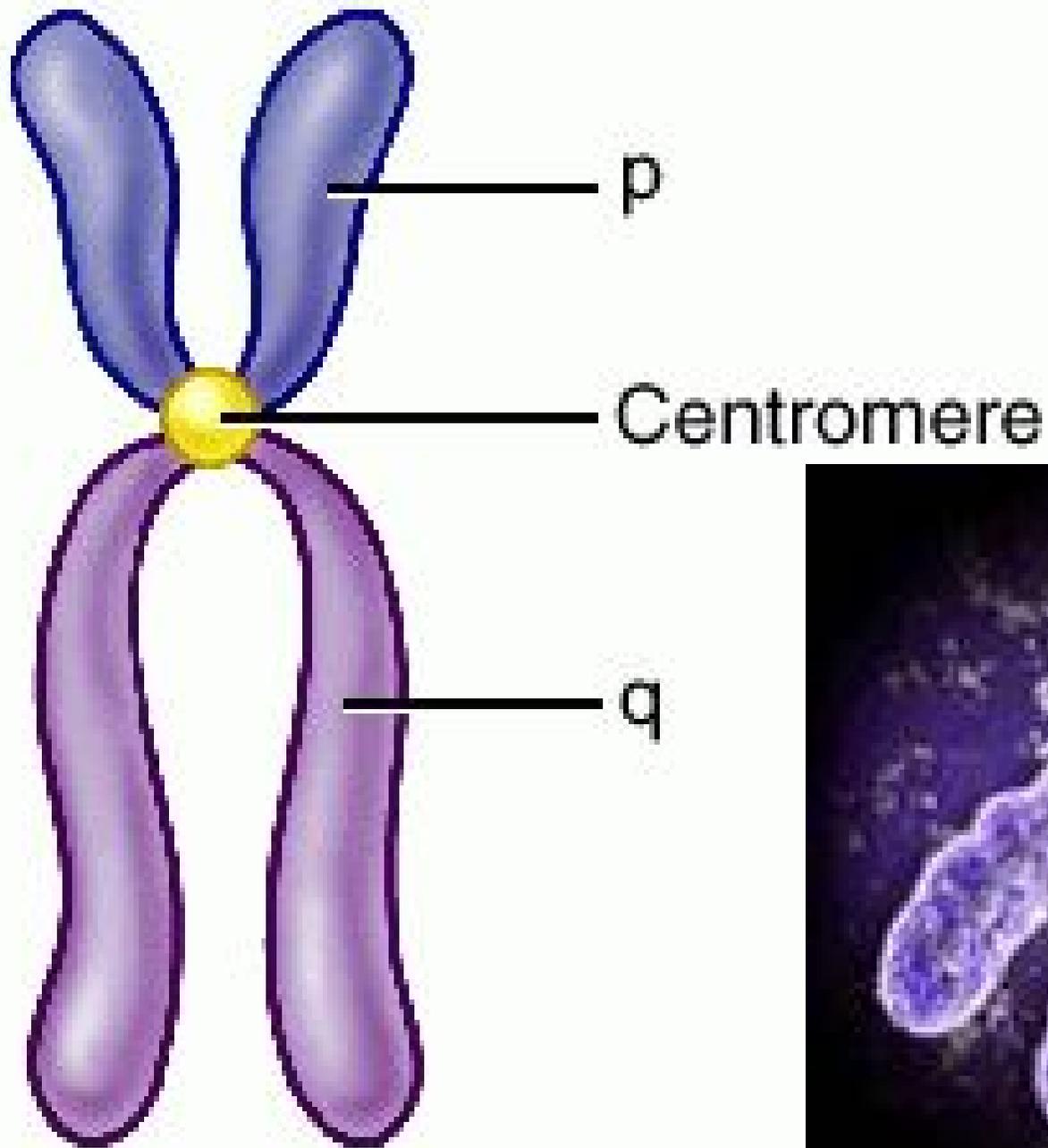


Además en algunos cromosomas existen **constricciones secundarias**, regiones en las que la cromátida se estrecha un poco, que originan **satélites** (parte de un brazo separado por una constricción secundaria). Muchas constricciones secundarias se corresponden con **organizadores del nucleolo**, es decir, contienen genes que codifican la síntesis de RNA ribosomal que luego formará los ribosomas. En otras ocasiones se desconoce la función de las constricciones secundarias.

Las dos cromátidas unidas por el centrómero reciben también el nombre de **cromosomas hermanos**, ya que se forma una a partir de un solo cromosoma (con una sola cromátida) por duplicación del DNA durante la interfase.

Cada cromátida está constituida por dos brazos de igual o diferente longitud (a veces uno de ellos casi inexistente). Si los dos brazos son iguales el cromosoma se denomina **metacéntrico** (o medial, o isobraquial). Si son algo desiguales se denominan **submetacéntricos** (o submedial, o heterobraquial). Si los brazos pequeños son muy pequeños, el cromosoma recibe el nombre de **acrocéntrico**. Por último, un cromosoma es **telocéntrico** si no tiene brazos pequeños (no existen en humanos). El brazo corto recibe el nombre de **p** (*petit*) y el largo recibe el nombre de **q** (*siguiente letra del abecedario*).

El **cariotipo de la especie humana** incluye cromosomas metacéntricos, submetacéntricos y acrocéntricos. No hay cromosomas telocéntricos





METACENTRICO



SUBMETACENTRICO



**SUBTELOCENTRICO
o ACROCÉNTRICO**



TELOCENTRICO

Al microscopio óptico la cromatina del cromosoma se observa como una cromatina densa, tipo heterocromatina, sin embargo existen algunas regiones especiales como los **cromómeros** que son **acumulaciones de cromatina más densas de los normal**, de tamaño y formas variables, ordenadas linealmente a lo largo de cada cromátida. Se observan con mucha frecuencia en la profase de la primera división meiótica (se dice que los cromosomas homólogos se emparejan en esta fase cromómero a cromómero). Se cree que en ellos se encuentra la heterocromatina constitutiva, que nunca se transcribe a RNA.

■ Cromosomas sexuales

En muchas especies se da una determinación cromosómica del sexo. Entre los cromosomas se distinguen además de los **cromosomas autosómicos** (que controlan los caracteres somáticos de individuo), un par de **cromosomas sexuales**, diferentes en ambos sexos. Hay diversas formas de determinación genética del sexo:

- Un sexo tiene dos cromosomas iguales XX y el otro dos desiguales XY (es el caso del hombre).
- Un sexo tiene dos cromosomas iguales XX y el otro solo un cromosoma X0.

Generalmente el **sexo heterogamético es el macho**, siendo la **hembra el sexo homogamético** (sus dos cromosomas sexuales son iguales). En Lepidópteros y aves el sexo heterogamético es la hembra.

■ Ultraestructura del cromosoma

Se cree que el DNA no condensado de un cromosoma eucariótico completo (de cada cromátida), está formado por **una sola molécula** lineal de **DNA (teoría monofibrilar o uninémica)**. Existe también la teoría polifibrilar o multinémica, según la cual cada cromátida estaría formada por varias fibras de DNA. Se acepta la primera.

Por lo tanto, **cada uno de los 23 cromosomas** del genoma humano haploide constará de una molécula de DNA de $1,3 \cdot 10^8$ nucleótidos ($3 \cdot 10^9 / 23$, ver ejercicios de nucleosomas para confirmar el contenido en pares de bases o nucleótidos del genoma haploide) de promedio, es decir, casi **5 cm de DNA enrollado**. (Recordad que una secuencia de 3 nucleótidos mide aproximadamente 1 nm; $1,3 \cdot 10^8 / 3 = 0,43 \cdot 10^8 \text{ nm} = 4,3 \text{ cm}$).

Esto significa que dentro de un núcleo con un promedio de 5 μm de diámetro tienen que empaquetarse unos 2 m ($4,3 \cdot 46 = 197,8 \text{ cm}$) de DNA.

El primer empaquetamiento que se produce es en **nucleosomas**, como vimos anteriormente, dando una fibra de **11 nm de diámetro**. Es la **fibra A o nucleofilamento**, formado por un doble helicoide de DNA unido a las histonas.

El segundo empaquetamiento se produce en **fibras de cromatina de 30 nm (fibra B o fibra nativa)**. Este empaquetamiento tan sólo reduce los 5 cm de longitud media de un cromosoma a algo más de **1 mm**. Por lo tanto, deben existir varios órdenes superiores de plegado.

El estudio de la cromatina, tanto el cromosoma interfásico como en el mitótico fue paralelo, sin embargo **no está totalmente aclarada la estructura del cromosoma**. Se han propuesto varios modelos de los que vamos a ver dos.

Modelo del almacén proteico (Laemmli y col, 1977)

Todavía no está claro como se produce el empaquetado de la fibra de 30 nm en el cromosoma. A partir de los experimentos de Laemmli (1977), en los que tras la extracción de las histonas permanecía el **almacén proteico** de ambas cromátidas unidas por el centrómero, del que salían **fibras de DNA de unas 25 μm de longitud**, se ha tratado de explicar la estructura del cromosoma metafásico suponiendo que existe una **matriz**, que podría corresponder a **proteínas no histónicas** (y a otros materiales de origen nucleolar), sobre la que se disponen las fibras de 30 nm.

Para Laemmli y col., que se basan en las imágenes de cromosomas enteros obtenidas en el microscopio de barrido (en las que el cromosoma aparece constituido a modo de mazorca de maíz), **un cromosoma grande del cariotipo humano estaría formado por unos 400 granos o microcónvulas.**

Cada microcónvula mide unos 52 nm de diámetro y representaría la unidad repetitiva de organización del cromosoma, es decir, aquella que desplegada (sin histonas) tendría 25 μm de longitud.

Alrededor del almacén proteico no histónico (que conserva la forma general y las dimensiones del cromosoma se dispone la fibra de 30 nm, que parte de determinados puntos y vuelve otra vez a los puntos de partida, describiendo un camino de ida y vuelta. El espesor total de la microcónvula (52 nm) se interpreta como el doble del espesor de la fibra B (25-30 nm).

Nota resumen.- Según el **modelo del armazón proteico** (Laemmli y col, 1977): el cromosoma estaría formado por un **armazón proteico no histónico**, que puede tener forma de cinta, cilindro hueco o entramado de fibras, alrededor del cual se dispone la **fibra de DNA formando lazos** o bucles de unas 25 μm si se han eliminado las histonas, o las microcónvulas formadas por fibras de 25-30 nm de diámetro (fibras B) constituidas a su vez por histonas asociadas al DNA.

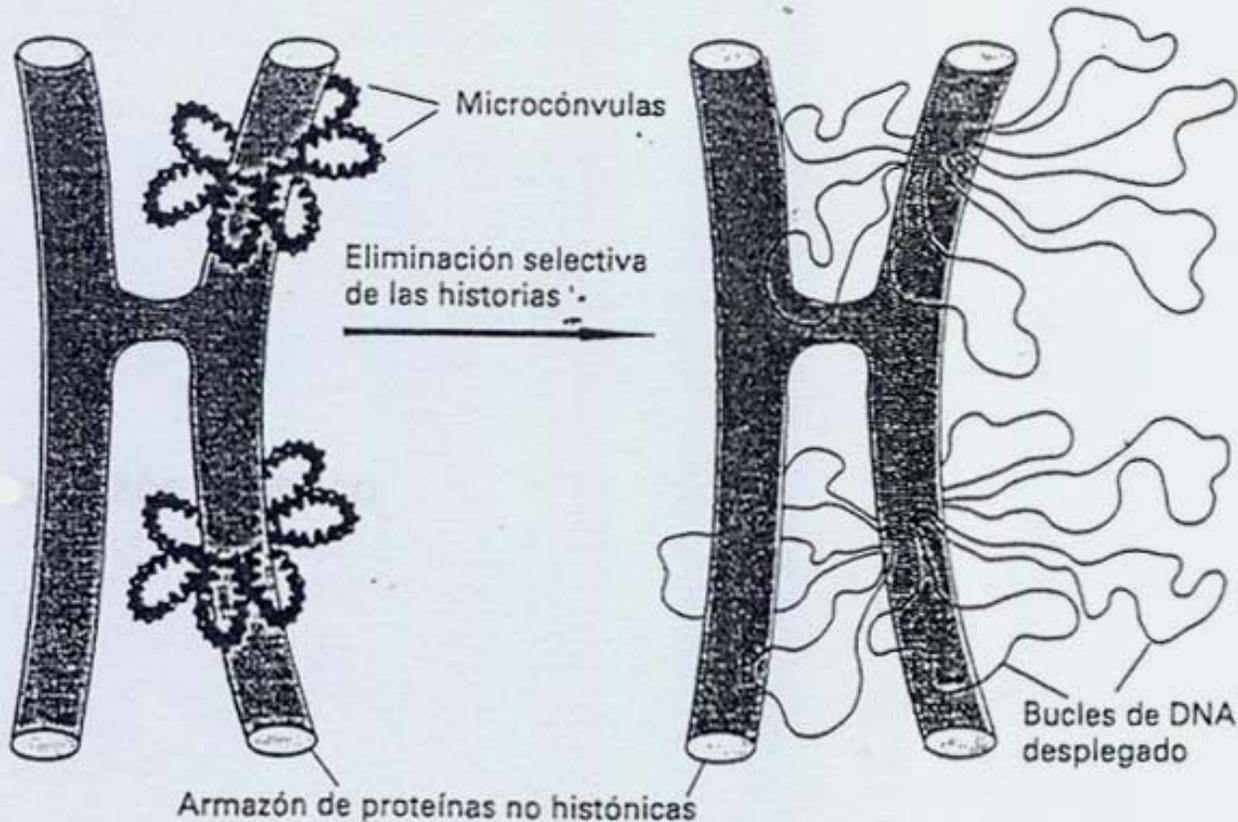


Fig. 3.17. Modelo de organización del DNA en el cromosoma. A la derecha se representa el DNA desplegado. A la izquierda, el DNA plegado formando cadenas de nucleosomas que, a su vez, se pliegan para formar las fibras de 25 nm. Estas fibras se alejan del eje del cromosoma para volver otra vez a él, describiendo un arco, lo que constituye la estructura de las microcónvulas (dominios del DNA).



Micrografía electrónica de un cromosoma humano al que se le extrajeron las histonas. Las proteínas no histónicas forman dos estructuras en armazón, uno por cada cromátida, que se unen en el centrómero. Este armazón mantiene intacta la forma del cromosoma, mientras las fibras de ADN forman un halo a su alrededor. El dibujo de arriba muestra la interpretación de estos y otros resultados. En este modelo los cromosomas están organizados en asas de ADN que emergen del armazón de proteínas no histónicas

Modelo actual (basado en el anterior, Alberts y col.)

Para estos autores, que se basan en el estudio de tipos de cromosomas especiales (cromosomas en escobillón de muchos oocitos y cromosomas politénicos -gigantes- de muchos insectos), **la fibra de 30 nm** se organizaría en una serie de **dominios estructurales en forma de bucle (o asas)**. Estos bucles se producirían por unión de dos regiones de la fibra de 30 nm mediante proteínas (serían equivalentes a las microcónvulas). Los bucles comprenden de **20000 a 80000 pares de bases**. Hay sospechas de que esta organización en bucles pueda estar generalizada a todos los tipos de cromosomas.

Un **cromosoma humano medio** podría contener **2600 dominios en forma de bucle**. Pero los bucles consiguen únicamente un espesor de **300 nm** (frente a los 1400 de un cromosoma o 700 nm de una cromátida) y además, una molécula de DNA de 5 cm de largo (longitud media) continuaría teniendo una longitud aproximada de 100 μm en forma de bucles. Por lo tanto, el **DNA todavía debe condensarse más** para reducir 5 cm aproximadamente a 5 μm .

La **estructura de 300 nm** de espesor que forman los bucles se **dispondría helicoidalmente** para dar la longitud y el espesor de una cromátida de un cromosoma metafásico, que, como acabamos de decir es de 700 nm.

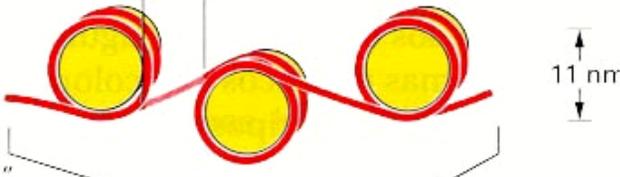
En resumen, respecto a la ultraestructura del cromosoma, **se acepta que cada cromátida tiene una sola molécula de DNA**, que los cromosomas tienen un esqueleto de proteínas no histónicas y que **el DNA se encuentra en el cromosoma formando asas o dominios**.

fragmento corto de una doble hélice de DNA



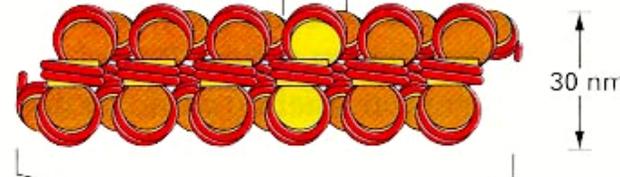
2 nm

cromatina en la forma de "cadena de cuentas" o "cuentas ensartadas"



11 nm

nucleosomas compactados en forma de fibra de cromatina de 30 nm



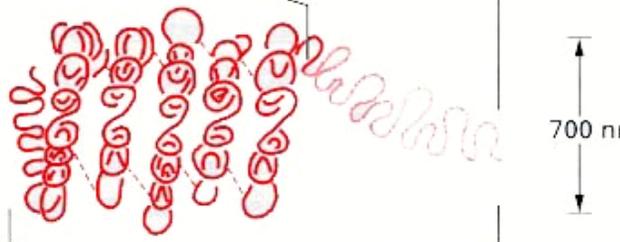
30 nm

sección del cromosoma en una forma extendida



300 nm

sección condensada de un cromosoma metafásico



700 nm

cromosoma metafásico completo



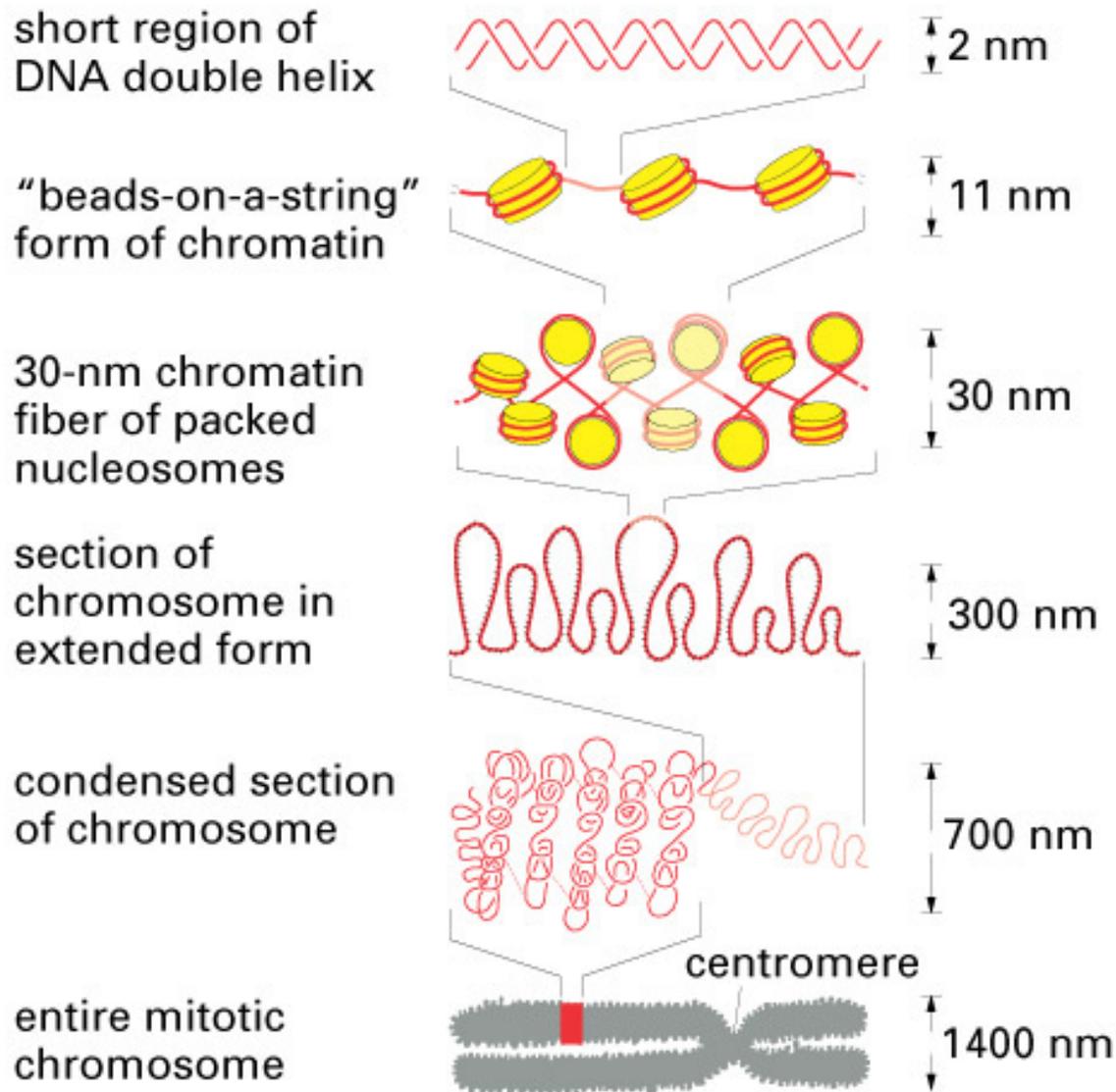
1400 nm

Fibra de 11 nm:
estructura en collar de perlas.

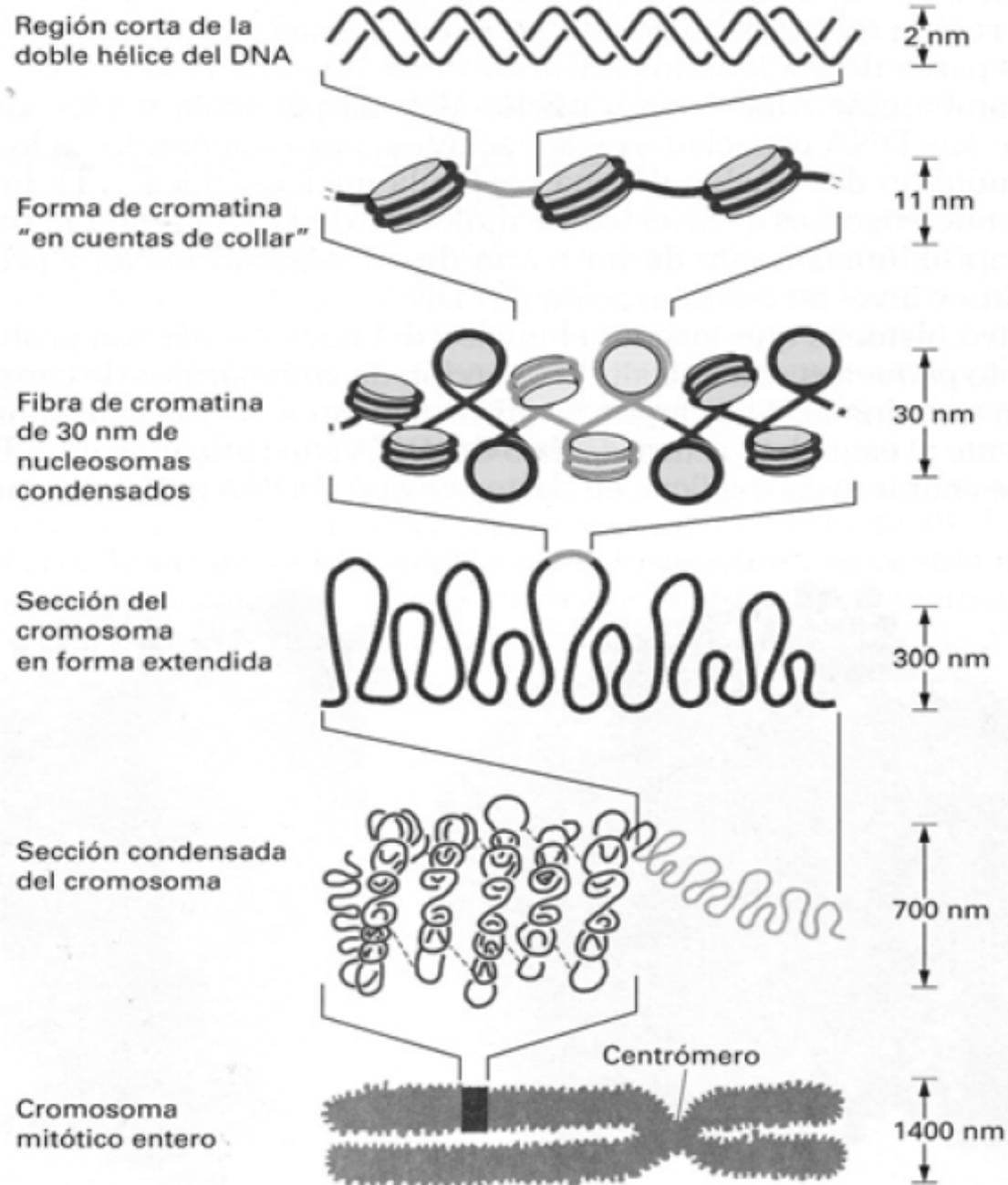
Fibra de 30 nm: solenoide

Dominios en forma de bucles
(fibra de 30 nm)

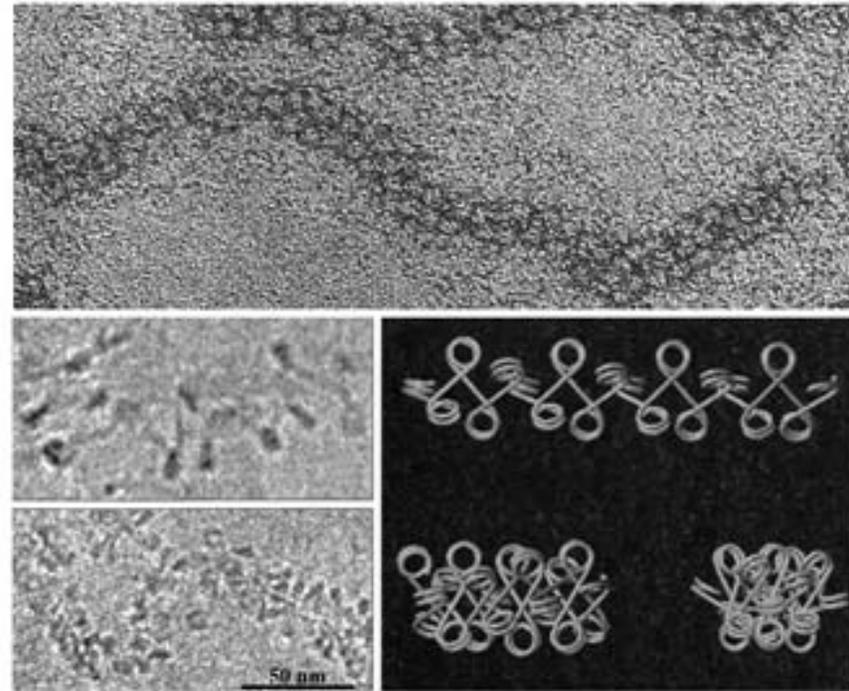
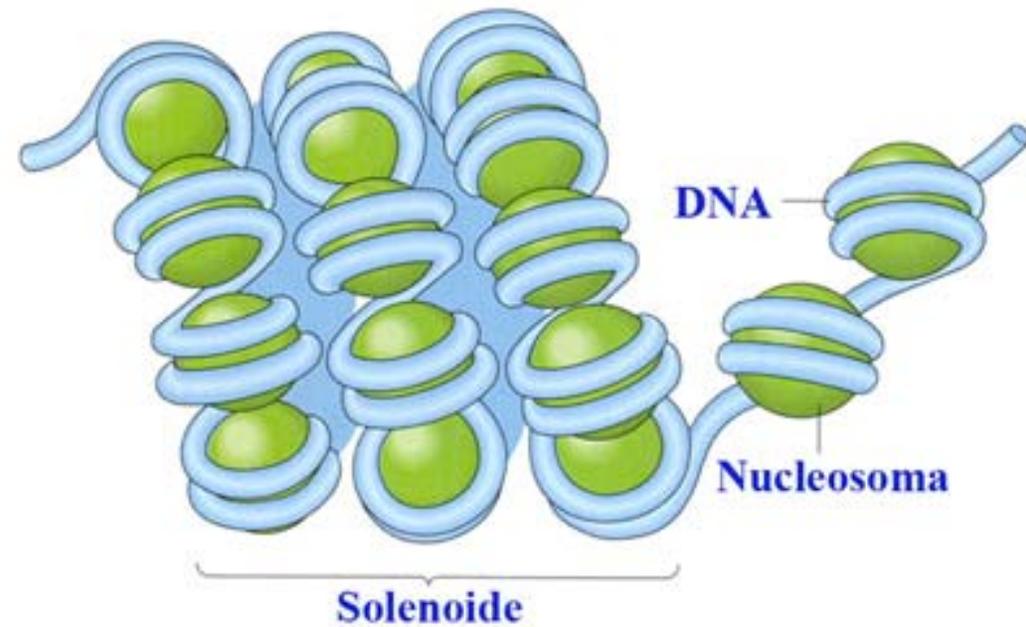
Figura 8-28 Modelo de empaquetamiento de la cromatina desde el DNA hasta el cromosoma metafásico.



NET RESULT: EACH DNA MOLECULE HAS BEEN PACKAGED INTO A MITOTIC CHROMOSOME THAT IS 10,000-FOLD SHORTER THAN ITS EXTENDED LENGTH



RESULTADO: CADA MOLÉCULA DE DNA SE CONDENSÓ EN UN CROMOSOMA MITÓTICO QUE ES 10 000 VECES MÁS CORTO QUE SU LONGITUD SI ESTUVIESE EXTENDIDO

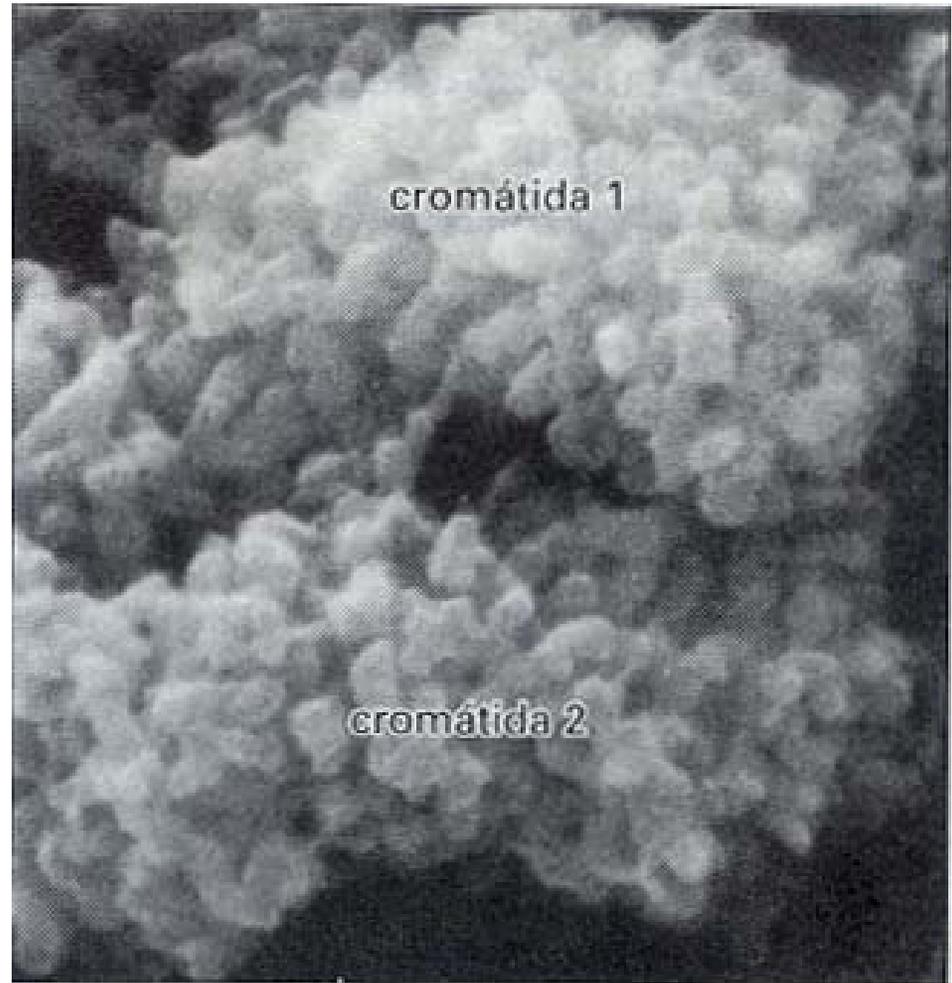


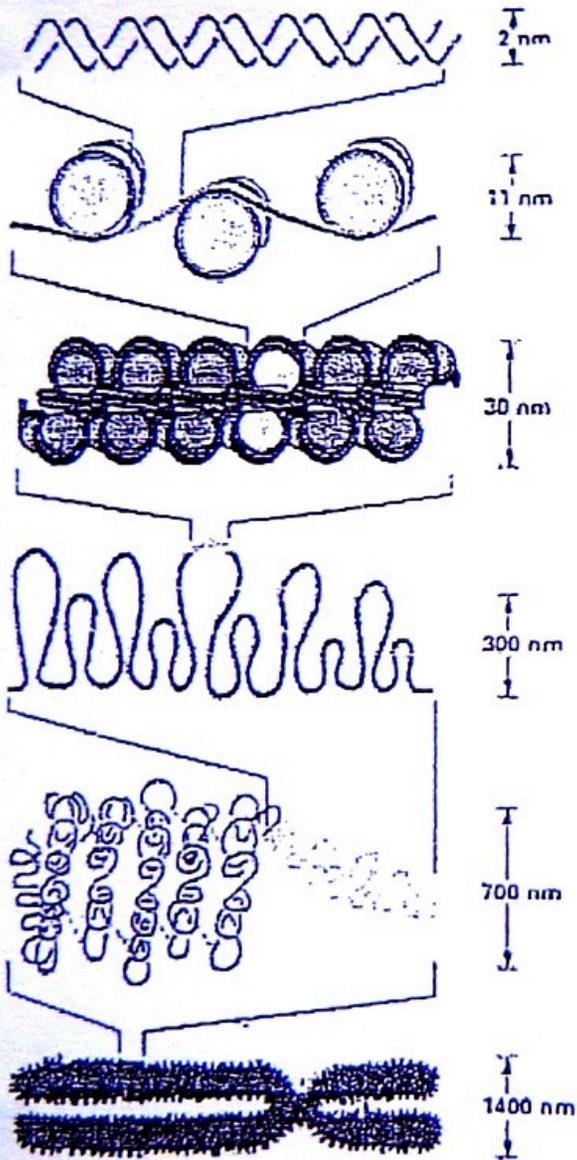
Izquierda. **Hélice de nucleosomas, o solenoide**, propuesto por Finch y cols. para la estructura de la fibra de cromatina de 30 nm.

Derecha superior. **Empaquetamiento de nucleosomas en fibras de cromatina aisladas de células de ratón.**

Derecha inferior. **Las fibras de cromatina pueden ser condensadas de acuerdo con un modelo en zigzag.** Las micrografías de microscopía electrónica (izquierda) sustentan las estructuras de los modelos mostrados a la derecha. La estructura de la fibra de cromatina de 30 nm puede ser una combinación de estas variaciones de zigzag. Puede producirse una interconversión entre las tres variantes mediante la expansión y la contracción en acordeón de la fibra. Los núcleos de histona no figuran en los modelos de la derecha.

Figura 8-28 Electronmicrografía de barrido de una región cercana a un extremo de un cromosoma mitótico típico. Se cree que cada protuberancia representa la parte superior de un dominio en forma de bucle. Es de destacar que es posible diferenciar claramente las dos cromátidas hermanas tal como se han representado en la Figura 8-27. (De M.P. Marsden y U.K. Laemmli, *Cell* 17: 849-858, 1979, © Cell Press.)





Cuestiones.

a. ¿Cuál es la estructura del cromosoma metafásico? Describe los niveles de empaquetamiento del ADN relacionándolos con los representados en la figura. (1,25 puntos)

**Respuesta del alumno:
(Septiembre 2006).**

Para formar un cromosoma se producen distintos niveles de empaquetamiento del ADN.

Primero se entrecruzan dos fragmentos de DNA formando una doble cadena larga de DNA. Después se enrollan formando círculos. Estos círculos se hacen cada vez más pequeños y se multiplican.

Estos círculos se vuelven a enrollarse formando una larga cadena. Esta cadena luego se va dividiendo en diferentes cadenas más sencillas. Estas cadenas se van entrelazando de dos en dos y esto es lo que forma un cromosoma.

■ Cariotipo e idiograma

Se llama **idiograma** al conjunto de cromosomas de una especie (**cariotipo**) convencionalmente ordenados. Muchas veces se emplea indistintamente el nombre de cariotipo para referirnos a los cromosomas de una especie sin ordenar u ordenados. Los cromosomas se clasifican según su tamaño y forma y **se distinguen por técnicas de bandeo**.

Los cromosomas mitóticos pueden teñirse en **bandas** que revelan un nivel de organización aún más elevado. A partir de 1970 se desarrollaron métodos citológicos que permiten identificar de forma inequívoca cada uno de los cromosomas del cariotipo humano o de cualquier otra especie. Se utilizan ciertos colorantes fluorescentes que tiñen únicamente ciertos tipos de secuencias de DNA. Parecen distinguir sobre todo entre DNA rico en pares A-T y DNA rico en bases G-C. Esta tinción origina que cada tipo de cromosoma presente un modelo único en bandas, más numerosas en la profase en la que los cromosomas están menos condensados, que en la metafase en la que los cromosomas están más condensados (ver fig. 8.26).

No se conoce el significado de esas bandas. Se sabe que incluso las más delgadas pueden contener hasta 30 o más dominios en forma de bucle.

Se sabe también que el patrón exacto de las bandas en cada cromosoma ha permanecido inalterado durante prolongados periodos de tiempo en el curso de la evolución.

Por ejemplo, **chimpancé, gorila y orangután** presentan **un patrón en bandas casi idéntico al de los cromosomas humanos**. El hombre tiene 46 cromosomas porque se ha producido una fusión cromosómica, en vez de los 48 de los simios. (Entre el chimpancé y el hombre también hay una coincidencia inmunológica del 99 %, lo que le hace ser un animal muy adecuado para la investigación humana con fines terapéuticos, por ej. el chimpancé es también sensible a ciertos virus humanos, aunque en el caso del virus del SIDA solo en un caso se ha conseguido su infección).

■ Cariotipo humano

El número de cromosomas de la especie humana fue determinado en 1956 por **TJIO y LEVAN**, en Aula Dei (Zaragoza).

From 1948 to 1959 he did plant chromosome research in [Zaragoza](#) in Spain and spent his summers and vacations in Sweden working with Professor [Albert Levan](#) in Lund. It was during one of his vacation stays in Lund that Tjio made his discovery of the correct human chromosome. For fully a half century it had been accepted that people have 48 chromosomes. Now Tjio knew "the chromosome number of man" was 46. Tjio's revolutionary finding was published (with Levan as his co-author) in the Scandinavian journal *Hereditas* on January 26, 1956, only a month and four days after the discovery.

En 1960, en la conferencia de Denver se establecieron 7 grupos de cromosomas en el cariotipo humano, clasificados de la A a la G.

En 1971, en la conferencia de París se ordenaron los cromosomas dentro de cada grupo, cuando se desarrollaron las técnicas de bandeado.

En la especie humana tenemos dos juegos de cromosomas, uno de origen paterno y otro de origen materno. Cada juego consta de 23 cromosomas. Por lo tanto nuestro **nº diploide o dotación cromosómica es $2n = 46$** . De los 46 cromosomas, 44 controlan los caracteres somáticos y se llaman **cromosomas autosómicos**, los otros dos se llaman **cromosomas sexuales** y controlan los caracteres sexuales (y algunos somáticos). En la mujer los cromosomas sexuales son iguales y se llaman **XX**, mientras que en el hombre son diferentes y se llaman **X e Y**.

Los gametos (espermatozoides y óvulos) tienen un solo juego de cromosomas, nuestro **número haploide es $n = 23$** .

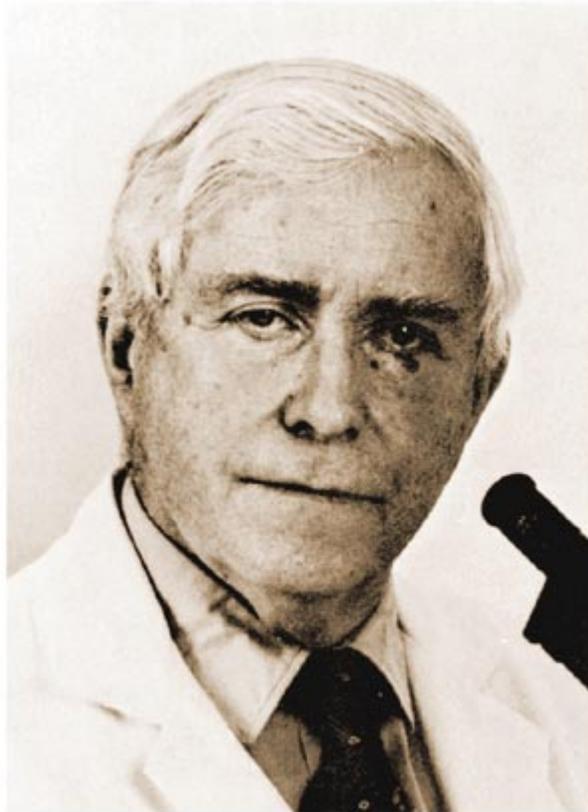
Historia sobre el número de cromosomas humanos:

http://www.nature.com/nrg/journal/v7/n8/fig_tab/nrg1917_ft.html



Copyright © 2006 Nature Publishing Group
Nature Reviews | **Genetics**

Joe Hin Tjio (1905-1998).



Copyright © 2006 Nature Publishing Group
Nature Reviews | **Genetics**

Albert Levan (1919-2001)



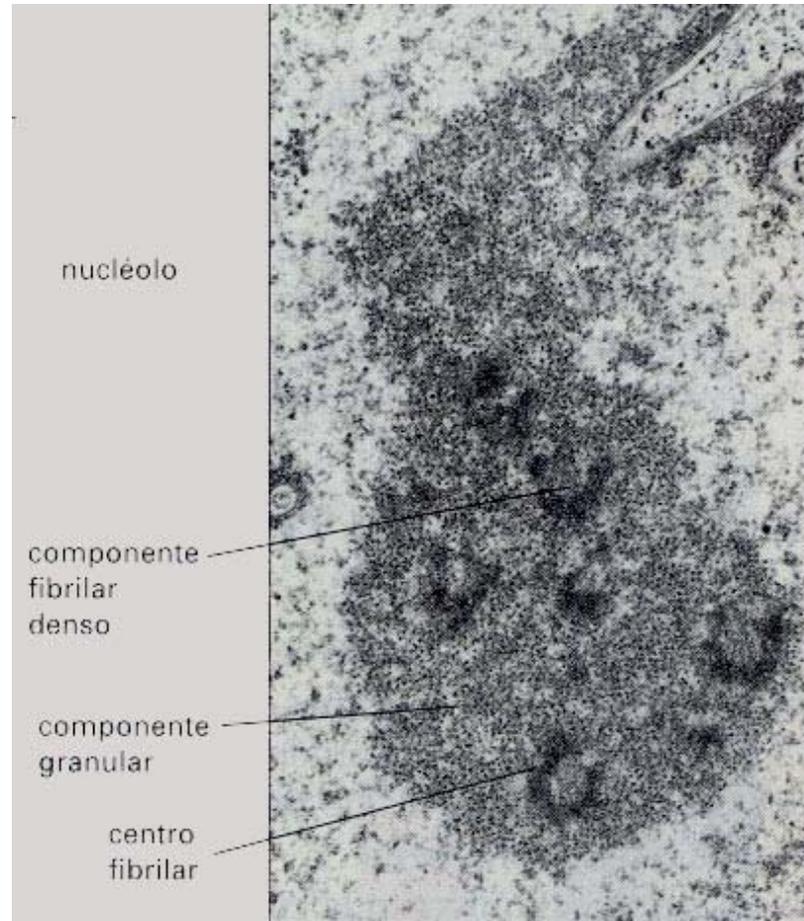
Copyright © 2006 Nature Publishing Group
Nature Reviews | **Genetics**

A human metaphase plate, from the original Tjio and Levan paper, showing 46 chromosomes.

Núcleo en interfase: El nucleolo.

■ Estructura al ME:

Organizadores nucleolares (regiones NOR): brazos cortos de los cromosomas acrocéntricos 13, 14, 15, 21 y 22.



Alberts 3º edición

Función: síntesis de RNA ribosomal y de otras riblonucleoproteínas.

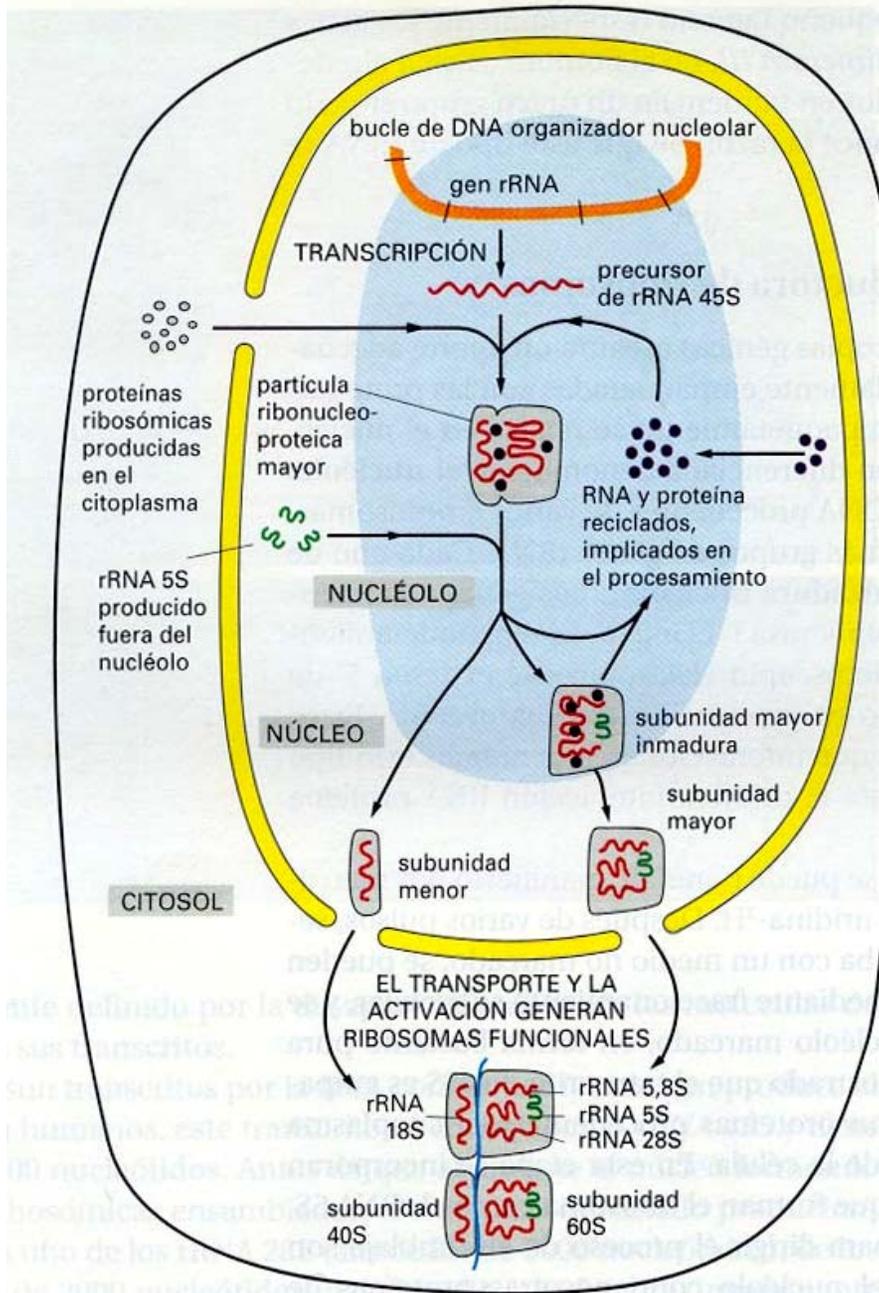


Figura 8-64 Función del nucléolo en la síntesis de los ribosomas. El transcrito rRNA 45S se empaqueta en una gran partícula ribonucleoproteica que contiene muchas proteínas ribosómicas procedentes del citoplasma. Mientras permanece en el nucléolo, ciertas regiones de esta partícula son eliminadas a medida que se transforma en las subunidades ribosómicas inmaduras mayor y menor. Se cree que estas dos subunidades sólo alcanzan su forma funcional final cuando son transportadas individualmente a través de los poros nucleares hacia el citoplasma celular.

Alberts 4^o edición

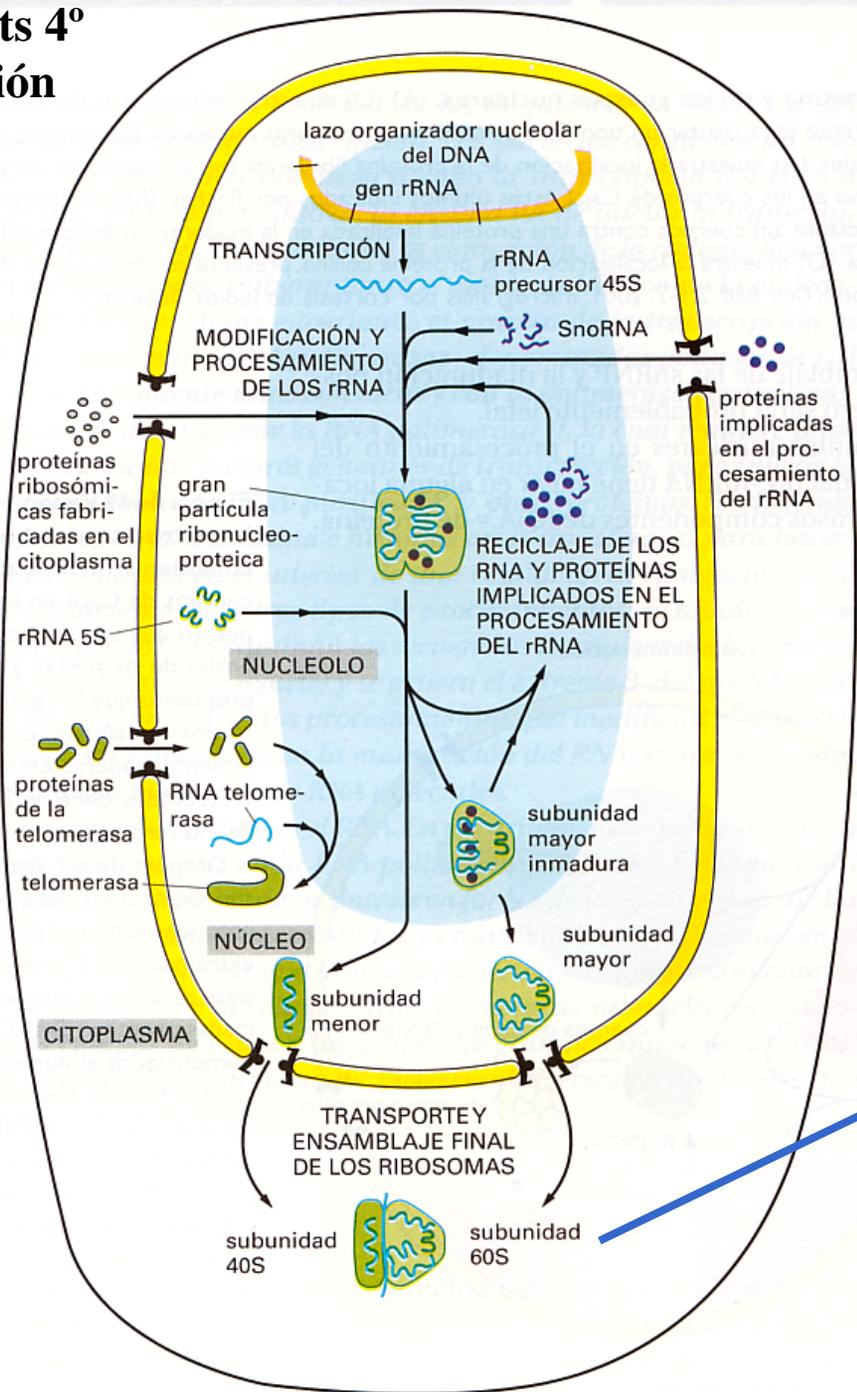


Figura 6-47 La función del nucleolo en la síntesis de los ribosomas y de otras ribonucleoproteínas. El rRNA precursor 45S es empaquetado en una gran partícula ribonucleoproteica que contiene muchas proteínas ribosómicas importadas del citoplasma. Mientras esta partícula está en el nucleolo, se le van añadiendo elementos seleccionados y otros se van eliminando, a medida que va siendo procesada hasta constituir las dos subunidades ribosómicas inmaduras, mayor y menor. Se cree que las dos subunidades ribosómicas sólo adquieren su forma funcional final cuando cada una de ellas es transportada individualmente a través de los poros nucleares hasta el citoplasma. Otros complejos ribonucleoproteicos, como el de la telomerasa que aquí se muestra, también son ensamblados en el nucleolo.

