

22

CAPÍTULO

Citoesqueleto

El citoplasma se consideraba una fase soluble amorfa, y aunque desde hace un siglo se planteó por algunos investigadores la presencia de estructuras traveculares en él, estas estructuras se dieron por artefactos hasta que, aproximadamente 2 décadas atrás, mediante técnicas especiales de microscopía electrónica, quedó establecida la existencia de tal esqueleto celular. Entonces hoy, citosol es el término más usado para designar el medio interno acuoso, donde se hallan los organelos y las moléculas disueltas intracelularmente, lo que equivaldría a la antigua concepción del citoplasma amorfo.

El citoesqueleto es una compleja red de filamentos y microtúbulos que atraviesa el citoplasma y determina la forma de cada célula, así como su organización estructural interna. Diversos tipos de movimientos celulares están asociados con esta fina red tridimensional de estructuras proteínicas que conforman el citoesqueleto.

Los principales avances logrados en el conocimiento de esta dinámica estructura subcelular derivan de estudios realizados en músculos y en tejidos, cuyas células presentan cilios o flagelos, los cuales poseen funciones evidentemente asociadas al movimiento mecánico. Los componentes moleculares presentes en estas estructuras, están también en aquellas que conforman el citoesqueleto de todas las células. Los filamentos y microtúbulos que participan en los movimientos del músculo y de los cilios presentan propiedades muy semejantes a las observadas en el citoesqueleto, pero difieren en estabilidad. Los movimientos del citoesqueleto son muy lábiles y cambiantes, mientras que los del músculo y de los cilios son más estables.

En este capítulo trataremos las características de los diferentes componentes del citoesqueleto: los microfilamentos, los filamentos intermedios y los microtúbulos. Para ello se estudiarán las interacciones que algunas drogas establecen con algunos de sus componentes moleculares, las cuales han servido de insustituible instrumento para conocer su dinámica, y naturalmente se referirán las funciones que se hallan asociadas a estas organizaciones subcelulares.

Por último se tratará de los gránulos bien definidos que permanecen en el interior de algunos tipos de células especializadas y a los cuales se les conoce como inclusiones citoplasmáticas.

Citoplasma soluble

A la luz del microscopio óptico se denominó citoplasma al contenido delimitado por la membrana plasmática; algunos distinguieron una zona periférica que llamaron

exoplasma o plasmagel y una más fluida en el interior, el *endoplasma o plasmasol*. No hay dudas de que el endoplasma es una fase acuosa, pero estudios posteriores permitieron descubrir la trama de filamentos y microtúbulos que le proporcionan una armazón, por lo cual pasó a la historia la idea del citoplasma como un contenido amorfo. Ello no niega que, a pesar de la existencia de los organelos y el reconocido citoesqueleto, hay un medio interno representado por el citosol. El término, surgido del fraccionamiento celular por medio de la centrifugación, se aplica a la fracción soluble que se obtiene después de centrifugar un homogeneizado de tejido a elevadísimas velocidades. Este citosol es particularmente abundante en las células poco diferenciadas; en éste se hallan las proteínas y enzimas solubles de la matriz citoplasmática, entre estas últimas se encuentran las de la glucólisis y las encargadas de la activación de los aminoácidos, previo a la biosíntesis de las proteínas. Por supuesto que en esta fase acuosa también se hallan los distintos metabolitos que intervienen en las transformaciones químicas del metabolismo intermediario.

Microfilamentos

Los microfilamentos son estructuras que resultan de la polimerización de un tipo fundamental de proteína: la *actina*; existen, por lo menos, 6 tipos diferentes de actina en las células de los vertebrados. Estas proteínas homólogas son codificadas por genes diferentes, que determinan cadenas polipeptídicas con secuencias y propiedades muy semejantes. El lector debe remitirse al capítulo 66 para profundizar en los aspectos de estas proteínas descubiertas y estudiadas en detalle en el tejido muscular.

Por debajo de la membrana plasmática hay haces de filamentos que se continúan con una trama similar la cual atraviesa el citoplasma. Estos microfilamentos se relacionan durante su recorrido con vesículas del retículo endoplasmático, con microtúbulos y otros organitos (Fig. 22.1).

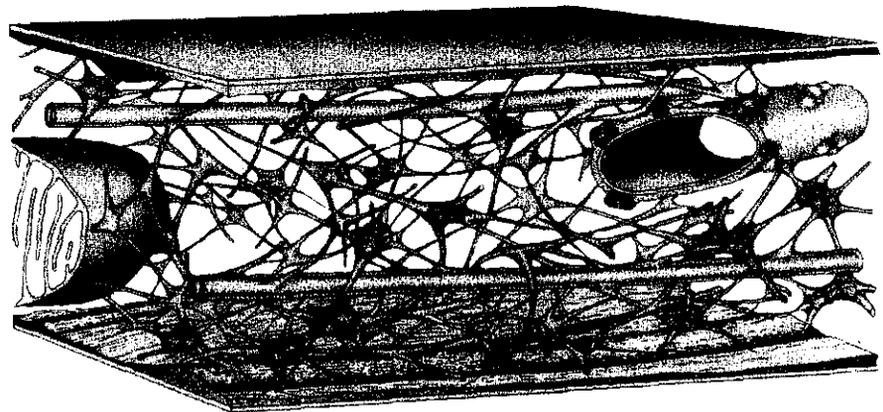


Fig. 22.1. Esquema de la trama del citoesqueleto. Se representan los microfilamentos, los microtúbulos, la membrana y otras estructuras del citoplasma. (Tomado de Principes de Biochimie. A.L. Lehninger, 1982).

Estos microfilamentos tienen una existencia muy dinámica, su polimerización y despolimerización permiten los movimientos de los organelos del citoesqueleto. Los microfilamentos de otras células que no sean las musculares son menos fáciles de localizar, tanto por su dinámica como por aparecer de ordinario menos agregados; existen excepciones como el caso de las microvellosidades de las células intestinales donde forman haces compactos (Fig. 22.2).

La actina globular o actina G, que se obtiene de los microfilamentos de las células musculares, tiene un peso molecular de 41 000 D y se asocia a un Ca^{2+} y a una molécula de ATP. El calcio contribuye a mantener la estructura globular de la molécula. La función del ATP es curiosa, ya que la polimerización de la actina en la formación de los

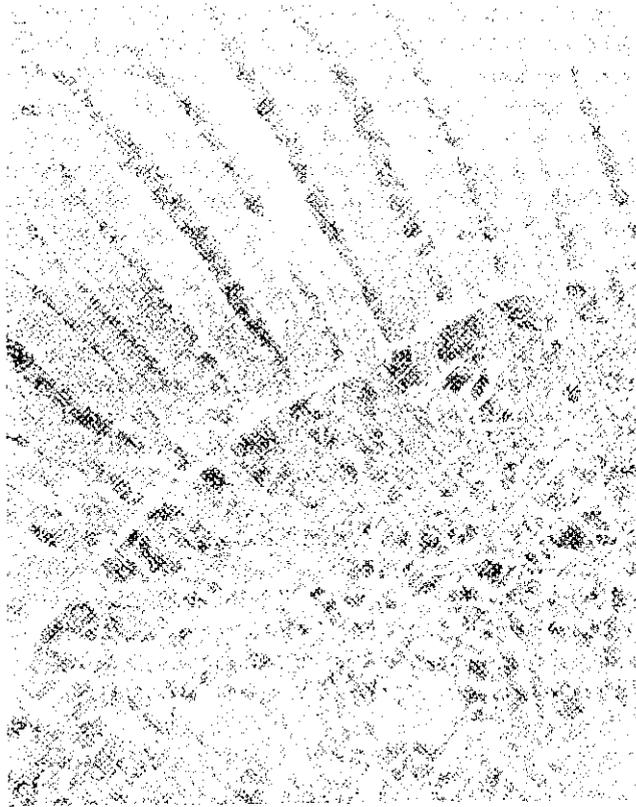


Fig. 22.2. Microfotografías de células epiteliales del intestino. Las microvellosidades se observan como extensiones digitales de la membrana plasmática. Cada microvellosidad contiene aproximadamente 40 microfilamentos. (Tomado de Molecular Biology of the cell. B. Alberts et al., 1983).

filamentos es un proceso espontáneo, pero resulta acelerado por la hidrólisis de aquél. Los CTP, GTP y TTP pueden sustituir al ATP *in vitro* sin afectar el proceso de polimerización. Los microfilamentos o filamentos de actina, observados al microscopio electrónico, presentan una doble hélice que se forma por la polimerización de moléculas de esta proteína con unas 13,5 moléculas por vuelta (Fig. 22.3).

En estos estudios se ha puesto de manifiesto que la velocidad de polimerización no es constante. La formación del núcleo de polimerización inicial es muy lenta y requiere de la participación de otras proteínas.

En el citoplasma existe una reserva de moléculas de actina libre en equilibrio con la actina polimerizada (actina F) y este equilibrio depende del control de factores celulares que permite la coordinación de los movimientos; por ejemplo, uno de estos factores es la proteína profilina, la cual se une a la actina e interfiere con la polimerización; se desconoce a través de qué mecanismos reguladores se debilita esta asociación.

Cada molécula de profilina se une a una molécula de actina y de este modo interfiere con la polimerización. Hay algunas evidencias aisladas que sugieren la existencia de mecanismos reguladores, los cuales modulan la interacción actina-profilina, afortunadamente se establece un dispositivo de control capaz de disparar una rápida polimerización.

La mayor parte del conocimiento acerca del equilibrio dinámico entre la polimerización y la despolimerización de la actina, así como de los movimientos en los que participan los microfilamentos, proviene de estudios realizados con un tipo de drogas: las citocalasinas, obtenidas de algunas especies de moho (Fig. 22.4).

Estas sustancias interactúan con las moléculas de actina por uno de los extremos del filamento e impiden su polimerización. Se ha comprobado que el uso de estas drogas inhibe varios movimientos celulares, como la locomoción celular, la fagocitosis, la citocinesis y otros. Sin embargo, ellas no interfieren la mitosis ni la contracción

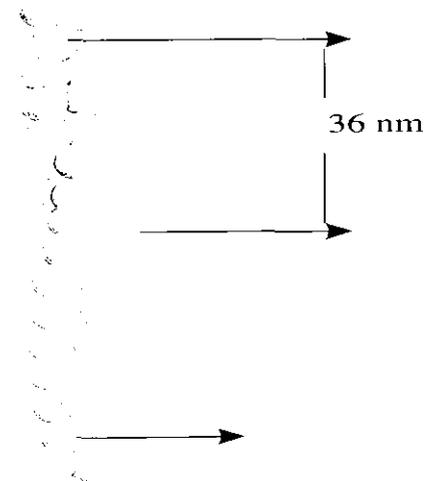


Fig. 22.3. Dibujo esquemático de un filamento de actina. Se señalan los 36 nm de longitud y las 13,5 unidades de actina que corresponden a una vuelta de la disposición helicoidal en la sucesión de monómeros.

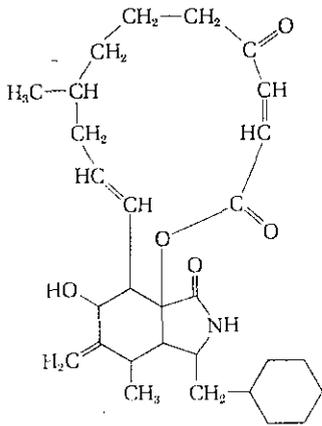


Fig. 22.4. Estructura química de la citocalasina B.

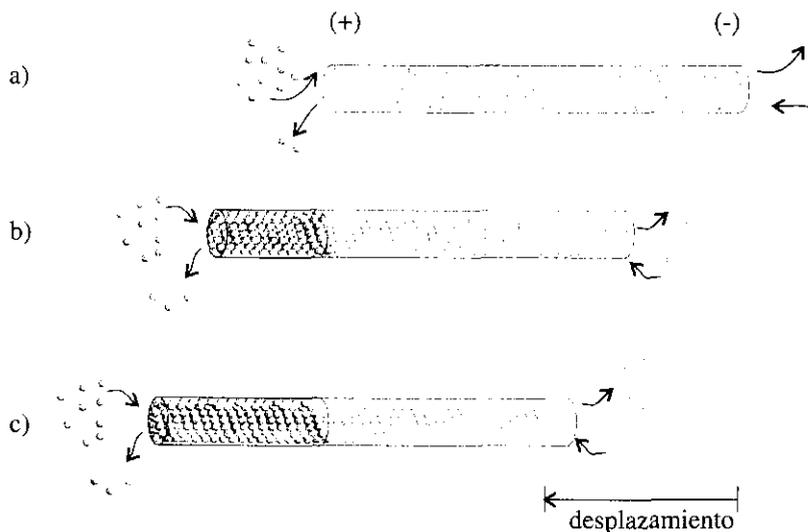
muscular, en la cual no intervienen la polimerización ni la despolimerización de filamentos lábiles.

Contrario a la acción de las citocalasinas, existe otro tipo de drogas del grupo de los alcaloides: la faloidina, que estabiliza los filamentos de actina, de manera que impide su desorganización; cuando esta sustancia se le inyecta a los protozoos, como la ameba (la faloidina no atraviesa la membrana), impide los movimientos ameboides. Parece claro que la dinámica de la formación y desagregación de los microfilamentos es esencial para la consecución de los diferentes movimientos que dependen de estas estructuras.

Cabe destacar que los filamentos de actina son estructuras que presentan polaridad, es decir, que sus extremos son diferentes, porque ésta es una propiedad que permite explicar cómo ocurren algunos de los movimientos en los que ellos participan.

La afinidad de las moléculas de actina para asociarse es diferente en cada extremo. La concentración crítica de actina libre es aquella a la cual la velocidad de incorporación es igual a la de disociación del polímero. Parece que la hidrólisis del ATP provoca un cambio conformacional, de manera que la concentración crítica se hace menor en uno de los extremos que en el otro; por tanto, en determinadas concentraciones intermedias, el filamento se puede mantener en un estado estacionario, según el hecho de que las moléculas se separan predominantemente de un extremo (-) y se añaden de manera predominante al otro (+). En el estado estacionario la velocidad neta de incorporación al extremo (+) es igual a la de desagregación del extremo (-). La consecuencia de esto (Fig. 22.5) es que la longitud del filamento permanece constante, pero se va desplazando en el espacio desde el extremo (-) al (+).

Fig. 22.5. Dibujo esquemático que representa la progresión de un filamento por la cinética polimerización-despolimerización en extremos opuestos. Los monómeros de actina-G se representan por un color diferente. a) A partir de un instante arbitrario 0, b) Se comienza a alargar el extremo (+) en la misma medida que la estructura decrece por el extremo (-), c) Transcurrido un intervalo determinado se aprecia en la figura el desplazamiento del filamento.



Existen numerosos ejemplos donde la actina se polimeriza rápidamente; en los seres humanos tenemos el caso de las plaquetas; cuando éstas responden ante la lesión de un vaso sanguíneo se desarrollan múltiples prolongaciones finas que intervienen en la formación y contracción del coágulo. Estas proyecciones contienen grandes cantidades de filamentos que se han estructurado a partir del *pool* de actina G. Además de la profilina, ya mencionada, que une una buena proporción de la actina despolimerizada, otras proteínas capaces de unirse a la actina se han descrito en la mayoría de las células de vertebrados e invertebrados.

Principales funciones de los microfilamentos

Existen 2 tipos clásicos de movimientos celulares en que estas estructuras constituyen la fuerza motriz: las corrientes citoplasmáticas, conocidas como ciclosis,

y el movimiento ameboide, característico de las amebas y de muchas células libres; junto con los demás componentes del citoesqueleto contribuyen a las transformaciones sol-gel que experimentan las células. Los microfilamentos, mediante los mecanismos de su dinámica que hemos estudiado, participan en las funciones de endocitosis y exocitosis.

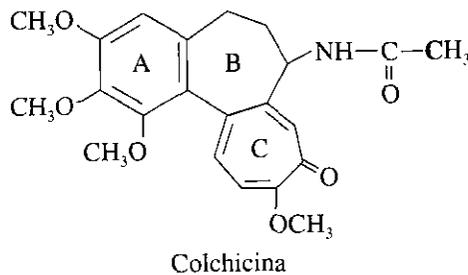
Microtúbulos

Son estructuras tubulares presentes en el citoplasma de las células eucariotas, se distribuyen preferentemente alrededor del núcleo y aparecen en el microscopio electrónico como si sus extremos se fijaran en la membrana o en formaciones cercanas a ella.

Como los microfilamentos, los microtúbulos son muy lábiles, sobre todo los que forman parte del citoesqueleto, pues los que se hallan en cilios y flagelos son más estables.

Los microtúbulos son el resultado de la polimerización de un tipo fundamental de proteína globular: la tubulina; esta proteína constituye un dímero formado por 2 monómeros que presentan estructuras primarias muy semejantes y peso molecular de 55 000 cada uno. Se distinguen como alfa-tubulina y beta-tubulina.

Un alcaloide, la colchicina, se une al dímero de tubulina e inhibe su polimerización, mientras que otra droga, el taxol, estabiliza la estructura de los microtúbulos, ya que favorece el proceso inverso.



El corte transversal de un microtúbulo permite observar 13 unidades dispuestas en forma circular alrededor de un eje imaginario central (Fig. 22.6), cada una de estas unidades corresponde a un componente de los 13 protofilamentos que integran el microtúbulo.

En cada protofilamento las unidades de alfa y beta tubulina se alternan a lo largo de éste, de modo que cada subunidad queda entre 2 subunidades distintas; además, cuando se estudia la disposición de los protofilamentos a lo largo del microtúbulo, las subunidades alfa y beta se disponen en forma escalonada e integran un retículo regular definido.

En la dinámica de la polimerización-despolimerización de los microtúbulos interviene el GTP, como lo hacía el ATP en los filamentos de actina; participan 2 moléculas de GTP en la adición de cada dímero, una de ellas está unida reversiblemente y se hidroliza de manera simultánea con el ensamblaje; la otra molécula de GTP se une de forma irreversible y no es hidrolizada.

Los microtúbulos también presentan polaridad y sus extremos se denotan por (+) y (-); ellos se van “ensamblando” desde los denominados centros organizadores, los cuales protegen su extremo (-) como si estuviera encapsulado, presumiblemente estableciendo interacciones con proteínas específicas que inhiben el crecimiento de ese extremo. Este extremo encapsulado se encuentra en la región adyacente al núcleo (centro celular o citocentro) durante la interfase y la mitosis.

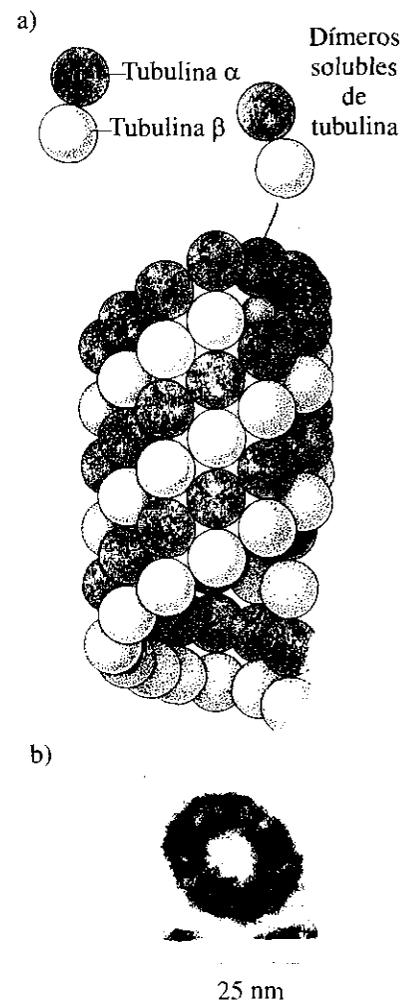


Fig. 22.6. Organización molecular de los microtúbulos. a) Dibujo esquemático de un microtúbulo en vista longitudinal. b) Microfotografía de un corte transversal de un microtúbulo. (Tomado de *Principes de Biochimie*. AL. Lehninger, 1982).

A partir de estos sitios precisamente es que se iniciará la organización de los microtúbulos, razón por la que estos centros se denominan centros organizadores, los cuales están relacionados con los centríolos.

De estas interacciones dependerá también la unión de los microtúbulos a los componentes membranales y a algunas proteínas enzimáticas que antes se creían libres en la fracción soluble del citoplasma. Se han descrito 2 tipos principales de proteínas accesorias: las tau y las MAP (*microtubules associated proteins*). Las primeras, de peso molecular entre 60 y 70 mil, se enlazan a la tubulina e incrementan la polimerización. Las MAP de peso molecular entre 200 y 300 mil parecen poseer 2 dominios, uno se enlaza al microtúbulo, mientras que el otro queda libre y puede estar involucrado en la unión a otros componentes celulares; las mejores conocidas son la dineína y la nexina. Para la comprensión del sentido de algunas de estas interacciones, es preciso antes esbozar las principales funciones en que intervienen los microtúbulos.

Principales funciones de los microtúbulos

La adopción de las formas características de algunos tipos celulares, así como de sus prolongaciones tienen que ver con la orientación y distribución de los microtúbulos. Los axones de las células nerviosas son un ejemplo típico de esta función.

Numerosos cambios que tienen lugar en la morfogénesis están relacionados con la función mecánica de los microtúbulos. La inducción de la placoda en la diferenciación del cristalino se acompaña de la aparición de numerosos microtúbulos, por citar solo un caso.

Todas las células eucariotas tienen una geometría espacial distintiva, dada por la posición de sus organelos; esta polaridad celular depende de la integridad de los microtúbulos. Cuando son destruidos, el desplazamiento celular se torna azaroso y pierde su carácter direccional.

No cabe duda que los microtúbulos se pueden constituir en una especie de sistema de transporte interno, lo que permitiría la circulación de macromoléculas, al delimitar canales en el citoplasma.

Se conoce que en algunos receptores sensoriales se hallan presentes conjuntos de microtúbulos, lo cual presume que intervengan de alguna manera en la transducción de diferentes formas de energía en esos neuroreceptores.

En el capítulo 23 se expone la participación en la mitosis de los microtúbulos.

Por último, los cilios, flagelos y centríolos son derivados de los microtúbulos.

De todo lo dicho, se comprende que los microtúbulos intervienen en muchos movimientos celulares guiando algunas corrientes citoplasmáticas, que pueden transportar gránulos de secreción hacia la superficie celular, donde descargan su contenido por exocitosis: movimientos que agrupan en un polo de la célula a las proteínas integrales de la membrana plasmática; movimiento de los cromosomas durante la división celular y otros.

Se considera como muy probable la intervención directa de los microtúbulos en la generación de fuerzas en el caso de los movimientos ciliares o flagelares; estos movimientos provocan un desplazamiento del líquido extracelular respecto a las células, si ellas están fijadas, o de la propia célula, si es libre y suficientemente pequeña.

Filamentos intermedios

Si bien los 2 tipos más importantes de componentes del citoesqueleto son los microfilamentos y los microtúbulos, caracterizados por su dinámica labilidad, existe otro tipo de filamento, de diámetro intermedio entre aquéllos y que resulta ser mucho más estable. Esta propiedad se debe a que sus constituyentes moleculares son proteínas de naturaleza fibrosa y no globular, que los hace muy resistentes a la extracción con

soluciones de variadas concentraciones salinas y con detergentes no iónicos; sin embargo, esta insolubilidad hace posible su observación microscópica mucho más fácil que la de los restantes componentes del citoesqueleto. En la figura 22.7 se presentan microfotografías correspondientes a 2 tipos celulares diferentes.

Los filamentos intermedios tienen una disposición que también parece partir del centro de la célula, pero con recorridos menos sinuosos; se hallan relacionados con las zonas de las células que están bajo grandes tensiones.

Varios tipos de proteínas están presentes en los filamentos intermedios, tienen pesos moleculares que varían de 40 000 a 200 000 D y se polimerizan sin dar lugar a estructuras tan regulares como las de los microtúbulos y microfilamentos; el número de estas proteínas fibrosas varía según el tipo de célula y la especie.

Cada filamento parece presentar un trímero como unidad de polimerización, aunque ello no está confirmado, y todavía los factores que controlan estas estructuras y sus funciones son objeto de especulación. Lo que sí se puede afirmar es que cada tipo de célula presenta filamentos intermedios característicos, que están constituidos por proteínas diferentes que se asocian; ejemplo de ello son los filamentos de queratina en las células epiteliales, los de vimentina en los fibroblastos y los neurofilamentos de las neuronas.

Precisamente, su diversidad hace mucho más difícil su estudio y el de sus proteínas constituyentes. La asociación de estas proteínas fibrosas parece presentar características estructurales semejantes a la de la colágena (capítulo 68).

De acuerdo con lo expresado se comprende que la polimerización de los filamentos intermedios, hasta el momento, parece ser un proceso irreversible; de ello no deben deducirse que el número, tamaño y disposición de estas estructuras han de mantenerse constantes a lo largo de toda la vida celular. Se han descubierto enzimas proteolíticas que degradan específicamente un tipo u otro de filamentos intermedios, y se desconoce cómo es regulada la actividad de estas enzimas *in vivo*; *in vitro*, muchas de ellas son activadas por el Ca^{2+} ; lo cierto es que la única forma conocida en que pueden ser desagregados los filamentos de esta clase es, mediante la hidrólisis de sus proteínas, en péptidos más pequeños.

En tanto no se demuestre lo contrario, la función de los filamentos intermedios parece restringida a soporte mecánico de la estructura celular.

Inclusiones citoplasmáticas

Se denominan inclusiones a las estructuras que existen en el citoplasma, y no son más que verdaderos almacenes de sustancias específicas que se hallan disponibles para ser utilizadas en la célula o por el organismo. Estas sustancias incluyen desde compuestos de reserva energética -como la grasa y el glucógeno- hasta elementos simples -como el hierro y pigmentos como la melanina.

Glóbulos de grasa

Estas inclusiones se encuentran en las células del tejido adiposo de los mamíferos, son cúmulos de lípidos del tipo de los triacilglicérols (capítulo 13). Ellos son una reserva de energía muy eficiente, debido al elevado contenido calórico que posee esta clase de lípidos; en los adipocitos pueden llegar a ocupar más del 90 % del volumen celular (Fig. 22.8).

No obstante, estas inclusiones aparecen en otras células del organismo, como las musculares y en los hepatocitos; en estos últimos pueden acumularse excesivamente y causar daño hepático bajo determinadas circunstancias, es el denominado hígado graso que en algunos casos puede evolucionar hacia la cirrosis hepática. En la figura 22.9 aparece una microfotografía electrónica de un adipocito.

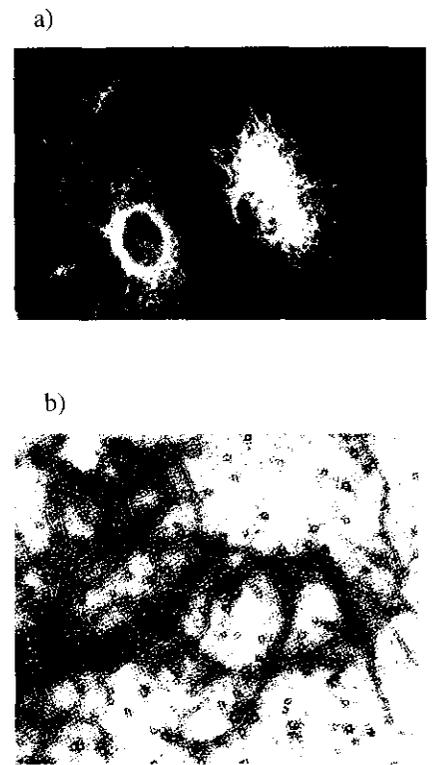


Fig. 22.7. Microfotografías de filamentos intermedios. a) Por técnicas de inmunofluorescencia se visualizan filamentos intermedios de vimentina. b) Neurofilamentos presentes en un sector de axoplasma en el axón gigante de una lombriz marina. (Tomado de Molecular Biology of the cell. B. Alberts et al., 1983).



Fig. 22.8. Microfotografía de un adipocito. Se observa el citoplasma reducido a un fino borde periférico y el núcleo prominente, desplazados por un gran glóbulo de grasa. (Tomado de Bioquímica. L. Stryer. Segunda edición, 1982).



Fig. 22.9. Microfotografía de barrido de un adipocito. (Tomado de Bioquímica. L. Stryer. Segunda edición, 1982).

Gránulos de glucógeno

El glucógeno es un polisacárido formado por unidades de glucosa, lo que le permite constituir, igual que los triacilgliceroles, una reserva energética para la célula o el organismo (capítulo 10). Los gránulos de glucógeno ofrecen un aspecto bien denso en las microfotografías (Fig. 22.10).

En el gránulo, además se encuentran las enzimas que participan en las síntesis y degradación del polisacárido, y otro conjunto de enzimas que tienen una función reguladora del metabolismo del glucógeno. Tanto el peso molecular del glucógeno, como la proporción en que se hallan las proteínas enzimáticas en el gránulo, son variables, de modo que estas inclusiones poseen diámetros que van desde los 1 000 a los 4 000 nm.

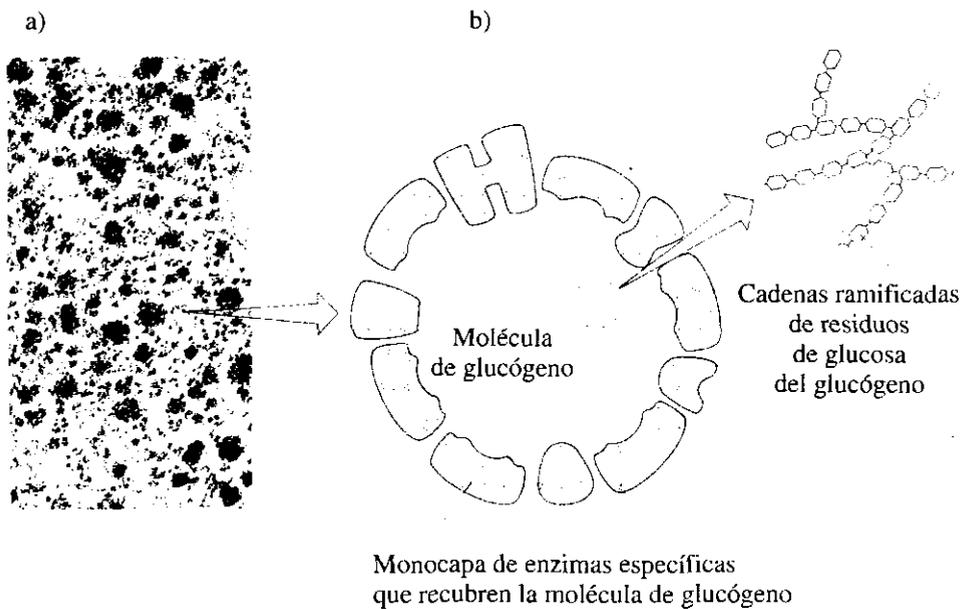


Fig. 22.10, Microfotografía de los gránulos de glucógeno. a) Las inclusiones citoplasmáticas, en este caso gránulos de glucógeno, se observan como múltiples zonas densamente oscurecidas. b) Representación esquemática de un gránulo de glucógeno. (Tomado de Molecular Biology of the cell. B. Alberts et al., 1983).

Resumen

La fase soluble que se obtiene como sobrenadante en una centrifugación de muy elevada velocidad se conoce como citosol. Las técnicas avanzadas de microscopia electrónica no niegan que el medio interno celular, donde se encuentran los organelos y el citoesqueleto, se halla bañado por una fase acuosa, el citosol. En éste se encuentran disueltos metabolitos, proteínas y enzimas solubles. El citoesqueleto es una compleja red de filamentos y microtúbulos que atraviesan el citoplasma, y determina la forma celular, así como la organización del hialoplasma.

Los microfilamentos son el resultado de la polimerización de monómeros de la proteína actina, una de las 2 proteínas fundamentales que participan en la propiedad contráctil de las fibras musculares. Estos polímeros, en el caso de los filamentos del citoesqueleto de una célula cualquiera, se agregan y despolimerizan de forma continua, lo cual les confiere una dinámica en su localización, tamaño y estabilidad, además, les permite intervenir en funciones relacionadas con algunos movimientos celulares.

Esta dinámica y su importancia en algunas propiedades celulares han podido ser estudiadas con la ayuda de drogas que, como la citocalasina, impiden la polimerización de las moléculas de actina. La profilina es una proteína que parece tener una función parecida en el control fisiológico del equilibrio polimerización-despolimerización de los microfilamentos.

Si se interfiere la mecánica normal de los microfilamentos se impide la locomoción celular, la fagocitosis, la citocinesis y el desarrollo de las digitaciones que ocurre en la respuesta fisiológica de las plaquetas, entre otros procesos.

Los microtúbulos poseen una dinámica similar, pero están constituidos de otra proteína, la tubulina.

Las 2 estructuras citadas presentan polaridad y generalmente en un extremo predomina la desagregación de los monómeros, y en el opuesto la polimerización, característica que hace posible la movilidad de ambos.

Los microtúbulos del citoesqueleto tienen una dinámica semejante a la de los *microfilamentos*, pero como los *polímeros* estables de actina se hallaron en los músculos, existen también microtúbulos más duraderos y menos cambiantes en los cilios y flagelos.

Los microtúbulos se originan de ordinario en regiones adyacentes al núcleo celular, denominadas centros organizadores, éstos están relacionados con los centriolos.

Las proteínas accesorias establecen nexos entre las moléculas de tubulina y de éstas con otros componentes celulares.

Los microtúbulos son determinantes en la especificidad de la forma de los diferentes tipos de células, intervienen en la morfogénesis, en la formación del huso mitótico, confieren polaridad a las células que la poseen, parece que desempeñan una función en algunos neurorreceptores y, por supuesto, forman parte importante del sistema circulatorio intracelular.

Por último, los filamentos intermedios los forman diferentes proteínas en las distintas células y son más estables que los microfilamentos y microtúbulos. También se diferencian de aquéllos en que las proteínas que los integran son fibrosas en vez de globulares. Su diversidad ha hecho más difícil el estudio y comprensión de sus estructuras y funciones: en las células epiteliales existen filamentos de queratina; en los fibroblastos y la mayoría de otras células suele estar presente la vimentina, entre las proteínas componentes de los filamentos intermedios.

Se presume que estos filamentos se destruyan por proteólisis y se han aislado enzimas específicas para sus diversas proteínas constituyentes.

Las 3 estructuras estudiadas conforman el citoesqueleto, que como su nombre indica constituye el soporte mecánico del conjunto de la arquitectura celular.

Las inclusiones citoplasmáticas son acumulaciones de sustancias que se almacenan durante algún tiempo en la célula. Los exponentes más comunes son los glóbulos de grasa y los gránulos de glucógeno, ambos tienen función de reserva energética para la célula o el organismo.

Ejercicios

1. Realice una comparación entre las proteínas que integran los microfilamentos y los microtúbulos.
2. ¿Qué característica especial presentan las proteínas de los filamentos intermedios que no la poseen las de los microfilamentos y microtúbulos?
3. ¿Cuál es el sentido del gran dinamismo que presentan las estructuras poliméricas fundamentales del citoesqueleto?
4. Trate de deslindar las funciones de los microfilamentos, los microtúbulos y los filamentos intermedios que les son propias y las que les son comunes a los 3.
5. La división celular no se afecta por la droga citocalasina, pero sí por la colchicina. ¿Qué conclusión puede usted inferir en cuanto a las estructuras del citoesqueleto que intervienen en la mitosis y las que no lo hacen?
6. De acuerdo con lo estudiado en el capítulo 18 y en éste, ¿cree usted que los gránulos de glucógeno constituyen sistemas multienzimáticos?
7. ¿Son los glóbulos de grasa inclusiones exclusivas del adipocito?