

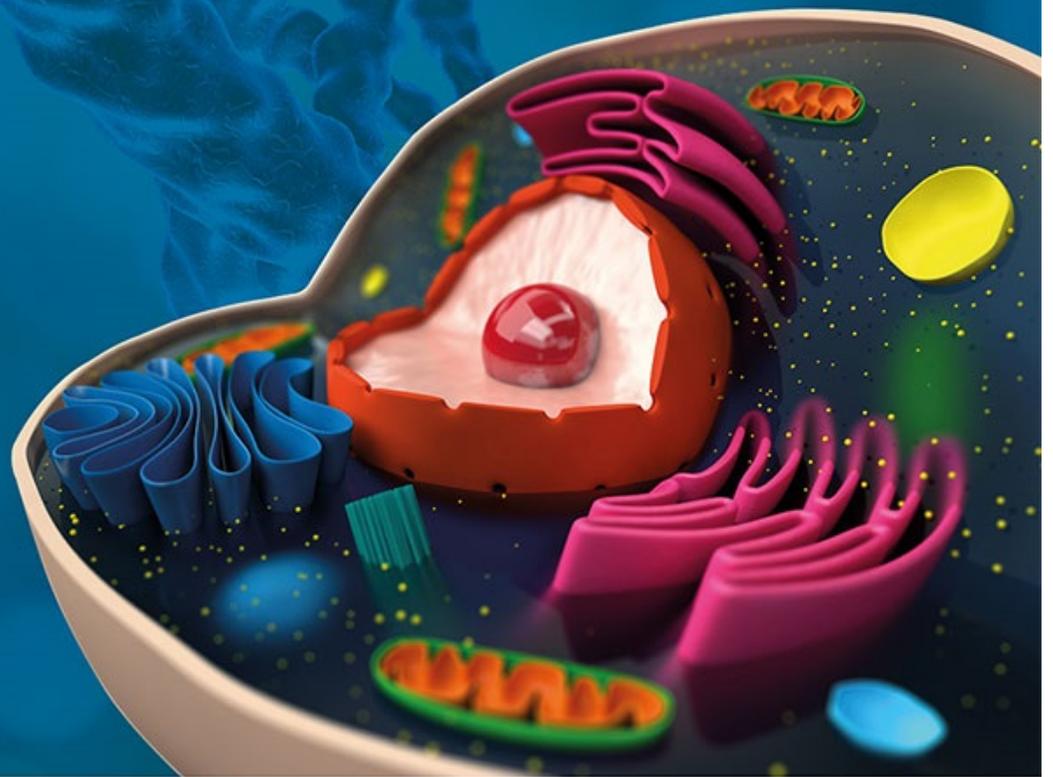


INCLUYE
VERSIÓN
DIGITAL

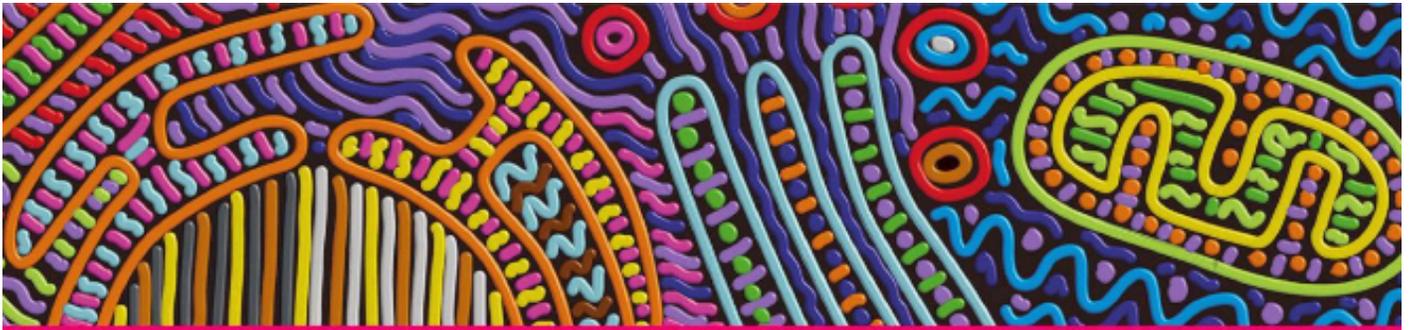
Alberts • Hopkin • Johnson • Morgan • Raff •
Roberts • Walter

Introducción a la Biología Celular

5a EDICIÓN



EDITORIAL MEDICA
panamericana



CAPÍTULO UNO

1

Células: las unidades básicas de la vida

¿Qué significa estar vivo? Las petunias, las personas y el verdín están vivos; las piedras, la arena y las brisas de verano, no. Pero ¿cuáles son las propiedades fundamentales que caracterizan a los seres vivos y los distinguen de la materia inanimada?

La respuesta depende de un hecho básico que ahora se da por sentado, pero que representó una revolución en el pensamiento cuando se lo estableció por primera vez hace más de 175 años. Todos los seres vivos (u *organismos*) están compuestos por **células**: pequeñas unidades delimitadas por membranas, que contienen una solución acuosa concentrada de sustancias químicas y están dotadas de la extraordinaria capacidad de crear copias de sí mismas por crecimiento y división en dos. Las formas más simples son células solitarias. Los organismos superiores, incluidos los seres humanos, son comunidades de células derivadas del crecimiento y la división de una única célula fundadora. Todo animal o planta es una vasta colonia de células individuales, cada una de las cuales desempeña una función especializada coordinada por sistemas complejos de comunicación intercelular.

Por lo tanto, las células son las unidades fundamentales de la vida. En consecuencia, buscamos una respuesta en la *biología celular* –el estudio de las células y su estructura, función y comportamiento– al interrogante de qué es la vida y cómo funciona. El conocimiento más profundo de las células puede permitir que comencemos a abordar los grandes problemas históricos de la vida en la Tierra: sus misteriosos orígenes, su extraordinaria diversidad generada por miles de millones de años de evolución y su invasión de todo hábitat concebible del planeta. Al mismo tiempo, la biología celular puede proporcionar respuestas a las preguntas sobre nosotros mismos: ¿de dónde venimos?, ¿cómo nos desarrollamos a partir de un solo óvulo fecundado?, ¿de qué manera cada uno de nosotros es semejante –y, aun así, diferente– de todos los demás sobre la Tierra?, ¿por qué nos enfermamos, envejecemos y morimos?

En este capítulo presentaremos el concepto de células: qué son, de dónde proceden y cómo hemos aprendido tanto acerca de ellas. Comenzaremos

UNIDAD Y DIVERSIDAD DE LAS CÉLULAS

LAS CÉLULAS BAJO EL MICROSCOPIO

LA CÉLULA PROCARIONTE

LA CÉLULA EUCARIONTE

ORGANISMOS MODELO

por considerar la gran variedad de formas que pueden adoptar las células y realizaremos un análisis preliminar de la maquinaria química que todas ellas tienen en común. Luego, consideraremos cómo se hacen visibles las células bajo el microscopio y qué observamos cuando miramos dentro de ellas. Por último, analizaremos de qué manera podemos aprovechar las similitudes de los seres vivos para lograr una comprensión coherente de todas las formas de vida sobre la Tierra: de la bacteria más diminuta al roble más grande.

UNIDAD Y DIVERSIDAD DE LAS CÉLULAS

Los biólogos estiman que puede haber hasta 100 millones distintas de especies de seres vivos en nuestro planeta: organismos tan diferentes como un delfín y una rosa, o una bacteria y una mariposa. Asimismo, las células difieren mucho en forma y función. Las células animales difieren de las de una planta e, incluso, las células de un organismo multicelular individual pueden diferir ampliamente en aspecto y actividad. Sin embargo, pese a estas diferencias, todas las células comparten una química fundamental y otras características comunes.

En esta sección hacemos un balance de algunas de las semejanzas y diferencias entre las células, y analizamos cómo las células actuales parecen haber evolucionado a partir de un antepasado común.

Las células varían enormemente en aspecto y función

Al comparar una célula con otra, una de las características más obvias para comenzar es el tamaño. Una célula bacteriana –por ejemplo, un *Lactobacillus* en un trozo de queso– mide unos pocos **micrómetros**, o μm , de longitud. Esto corresponde a un ancho alrededor de 25 veces menor que el de un pelo humano. En el otro extremo, un huevo de rana –que también es una célula individual– tiene un diámetro de alrededor de 1 milímetro (mm). Si los aumentamos en escala para que el *Lactobacillus* alcance el tamaño de una persona, el huevo de rana tendría una altura de media milla.

Las células muestran una variación igual de amplia en su forma (**fig. 1-1**). Por ejemplo, una célula nerviosa típica de su cerebro está enormemente extendida: envía sus señales eléctricas a lo largo de una protrusión delgada única (axón), que es 10000 veces más larga que gruesa, y recibe señales de otras células nerviosas a través de un grupo de extensiones más cortas, que brotan de su cuerpo como las ramas de un árbol (véase **fig. 1-1A**). Por otra parte, *Paramecium*, que reside en estanques, tiene la forma de un submarino y está cubierto de miles de *cilios*: proyecciones semejantes a pelos, cuyos movimientos ondulantes sinuosos y coordinados hacen avanzar a la célula mientras rota durante su desplazamiento (**fig. 1-1B**). Una célula de la capa superficial de una planta es rechoncha e inmóvil, está rodeada por una caja rígida de celulosa con una cobertura externa impermeable de cera (**fig. 1-1C**). En cambio, un macrófago del cuerpo de un animal se arrastra a través de los tejidos y adopta constantemente nuevas formas, a medida que busca y fagocita restos, microorganismos extraños y células muertas o agónicas (**fig. 1-1D**). La levadura de fisión tiene la forma de un bacilo (**fig. 1-1E**), mientras que una levadura en gemación es absolutamente esférica (véase **fig. 1-14**). Y así sucesivamente.

Asimismo, las células son muy diversas en sus requerimientos químicos. Algunas requieren oxígeno para vivir; para otras el gas es letal. Algunas células consumen poco más que dióxido de carbono (CO_2), luz solar y agua como materias primas; otras necesitan una mezcla compleja de moléculas producidas por otras células.

Estas diferencias de tamaño, forma y requerimientos químicos suelen reflejar diferencias en la función celular. Algunas células son fábricas especializadas para la producción de sustancias particulares, como hormonas, almidón, grasas, látex o pigmentos. Otras, como las células musculares, son

motores que queman combustible para el trabajo mecánico. Y otras son generadoras de electricidad, como las células musculares modificadas de la anguila eléctrica.

Algunas modificaciones especializan tanto a una célula que esta deja de proliferar y no produce descendientes. Este tipo de especialización no tendría sentido para una célula que lleva una vida solitaria. En cambio, en un organismo multicelular existe una división del trabajo entre las células, lo que permite que algunas presenten un grado extremo de especialización para determinadas tareas y dependan de sus compañeras para numerosos requerimientos básicos. Aun la necesidad más básica de todas, la de transmitir las instrucciones genéticas del organismo a la siguiente generación, es delegada a especialistas: el óvulo y el espermatozoide.

Todas las células vivas tienen una química básica similar

Pese a la extraordinaria diversidad de plantas y animales, desde tiempos inmemoriales, las personas han reconocido que estos organismos tienen algo en común, algo que los habilita para que sean llamados seres vivos. Pero si bien parecía bastante fácil reconocer la vida, resultó sumamente difícil decir en qué sentido se asemejaban todos los seres vivos. Los libros de texto tuvieron que conformarse con definir a la vida en términos abstractos relacionados con el crecimiento, la reproducción y la capacidad de modificar en forma activa su comportamiento en respuesta al ambiente.

Los descubrimientos de bioquímicos y biólogos moleculares han aportado una solución elegante a esta incómoda situación. Si bien las células de todos los seres vivos son muy variadas cuando se las observa desde el exterior, son fundamentalmente similares en su interior. En la actualidad, sabemos que hay un grado asombroso de similitud entre las células en cuanto a los detalles de su química. Están compuestas por las mismas clases de moléculas que participan en los mismos tipos de reacciones químicas (analizados en el **cap. 2**). En todos los organismos, la información genética –en forma de genes– es transportada en las moléculas de DNA. Esta información está escrita en el mismo código químico, construida con los mismos componentes químicos, interpretada básicamente por la misma maquinaria química y

PREGUNTA 1-1

La "vida" es fácil de reconocer, pero difícil de definir. Según un texto de biología popular, los seres vivos:

1. Están altamente organizados, en comparación con los objetos inanimados naturales.
2. Presentan homeostasis, lo que mantiene un medio interno relativamente constante.
3. Se reproducen.
4. Crecen y se desarrollan a partir de comienzos simples.
5. Toman energía y materia del ambiente, y la transforman.
6. Responden a estímulos.
7. Muestran adaptación a su ambiente.

Clasifique a una persona, una aspiradora y una papa según estas características.

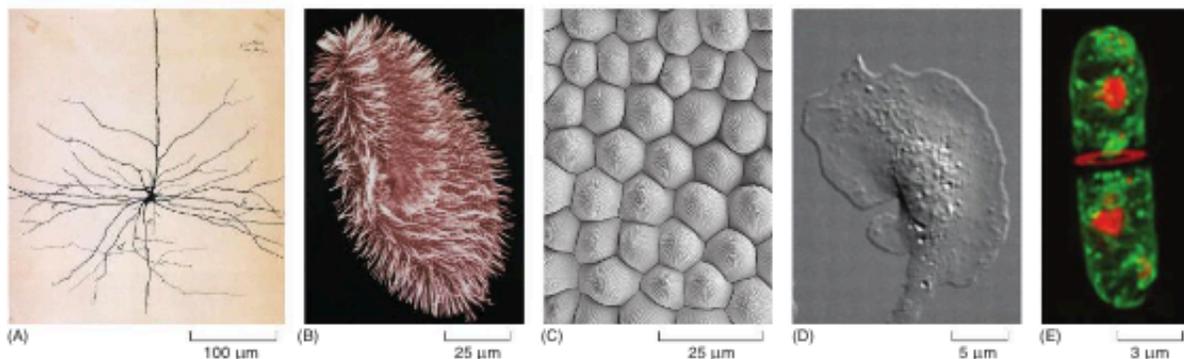


Figura 1-1 Las células tienen una variedad de formas y tamaños. Obsérvense las escalas muy diferentes de estas microfotografías. (A) Dibujo de una célula nerviosa individual de un cerebro de mamífero. Esta célula tiene una extensión única, no ramificada (axón), que se proyecta hacia la parte superior de la imagen, a través de la cual envía señales eléctricas a otras células nerviosas, y posee un enorme árbol ramificado de proyecciones (dendritas) a través de las cuales recibe señales de hasta otras 100 000 células nerviosas. (B) *Paramecium*. Este protozoo –una célula gigante única– nada por medio de los cilios ondulantes que cubren su superficie. (C) La superficie de un pétalo de la flor boca de dragón presenta una serie ordenada de células estrechamente empaquetadas. (D) Un macrófago se extiende, mientras patrulla los tejidos animales en busca de microorganismos invasores. (E) Una levadura de fisión capturada en el acto de división en dos. El tabique medial (teñido de rojo con un colorante fluorescente) está formando una pared entre los dos núcleos (también teñidos de rojo) que se han separado en las dos células hijas; en esta imagen, las membranas celulares están teñidas con un colorante fluorescente verde (A, Herederos de Santiago Ramón y Cajal, 1899; B, cortesía de Anne Aubusson Fleury, Michel Laurent y André Adoutte; C, cortesía de Kim Findlay; D, reproducida de P. J. Hanley et al., *Proc Natl Acad Sci. U.S.A.* 107:12145-12150, 2010. Con autorización de la *National Academy of Sciences*; E, cortesía de Janos Demeter y Shalley Sazer).

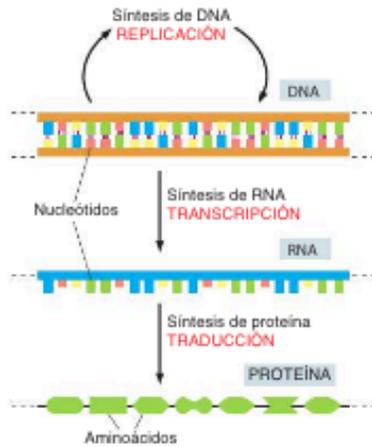


Figura 1-2 En todas las células vivas, la información fluye del DNA al RNA (transcripción), y del RNA a la proteína (traducción), un orden conocido como **dogma central**. La secuencia de nucleótidos de un segmento particular de DNA (un gen) se transcribe a una molécula de RNA, que luego puede ser traducida a la secuencia lineal de aminoácidos de una proteína. Solo se muestra una pequeña porción del gen, el RNA y la proteína.

replicada de la misma manera cuando se reproduce una célula o un organismo. Por consiguiente, en toda célula, las largas cadenas poliméricas de **DNA** están compuestas por el mismo grupo de cuatro monómeros, denominados *nucleótidos*, encadenados en diferentes secuencias como las letras de un alfabeto. La información codificada en estas moléculas de DNA es leída, o *transcrita*, en un grupo relacionado de polinucleótidos denominado **RNA**. Si bien algunas de estas moléculas de RNA tienen sus propias actividades reguladoras, estructurales o químicas, la mayoría es *traducida* a un tipo diferente de polímero denominado **proteína**. Este flujo de información –de DNA a RNA a proteína– es tan fundamental para la vida que se lo denomina *dogma central* (fig. 1-2).

El aspecto y el comportamiento de una célula dependen, en gran medida, de sus moléculas proteicas, que actúan como soporte estructural, catalizadores químicos, motores moleculares y mucho más. Las proteínas están compuestas por *aminoácidos*, y todos los organismos utilizan el mismo grupo de 20 aminoácidos para sintetizar sus proteínas. Sin embargo, estos se encuentran unidos en diferentes secuencias, lo que le otorga a cada tipo de molécula proteica una forma tridimensional diferente, o *conformación*, así como diferentes secuencias de letras forman distintas palabras. De esta manera, la misma maquinaria bioquímica básica ha servido para generar toda la gama de vida en la Tierra (fig. 1-3).

Las células vivas son colecciones de catalizadores que se autorreplican

Una de las propiedades de los organismos vivos citadas con mayor frecuencia es su capacidad para reproducirse. En las células, el proceso implica la duplicación de su material genético y otros componentes, y luego la división en dos, lo que produce un par de células hijas que son, en sí mismas, capaces de presentar el mismo ciclo de replicación.

Lo que permite esta autorreplicación es la relación especial entre DNA, RNA y proteínas, como se resume en el dogma central (véase fig. 1-2). El DNA codifica información que, en última instancia, dirige el ensamblado de las proteínas: la secuencia de nucleótidos de una molécula de DNA impone la secuencia de aminoácidos de una proteína. A su vez, las proteínas catalizan la replicación del DNA y la transcripción del RNA, y ellas participan en la traducción del RNA a proteínas. Esta asa de retroalimentación entre proteínas y polinucleótidos es la base del comportamiento autorreproductor de los organismos vivos (fig. 1-4). En los **capítulos 5 a 8** analizaremos en detalle esta compleja interdependencia entre DNA, RNA y proteínas.

Además de sus funciones en la síntesis de polinucleótidos y proteínas, las proteínas también catalizan las muchas otras reacciones químicas que mantienen funcionando al sistema de autorreplicación mostrado en la **figura 1-4**.

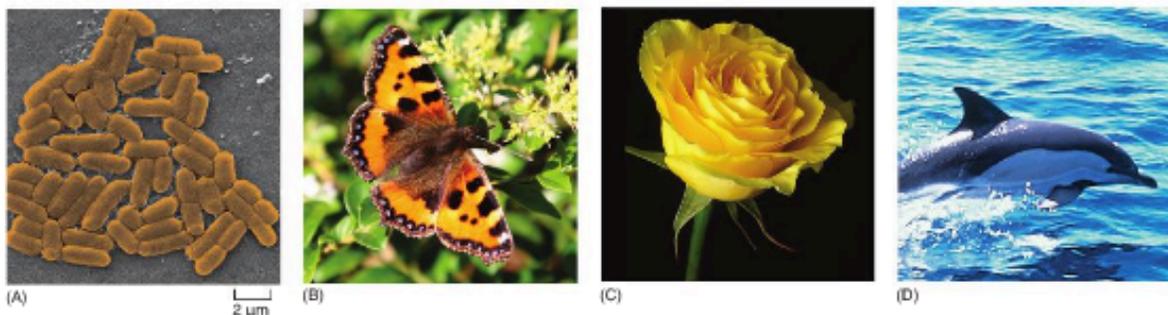


Figura 1-3 Todos los organismos vivos están compuestos por células. (A) Una colonia de bacterias, (B) una mariposa, (C) una rosa y (D) un delfín están formados por células que tienen una química esencialmente similar y operan según los mismos principios básicos. (A, cortesía de Janice Carr; D, cortesía de Jonathan Gordon, IFAW).

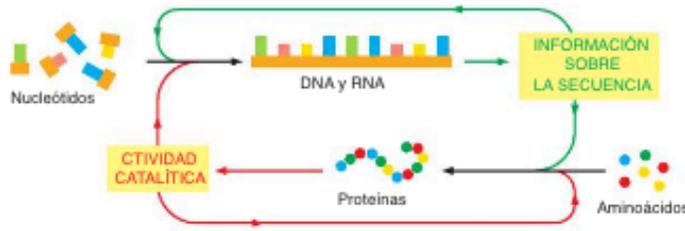


Figura 1-4 La vida es un proceso autocatalítico. El DNA y el RNA aportan la información sobre la secuencia (flechas verdes) que se utiliza para producir proteínas y para copiarse a sí mismos. A su vez, las proteínas proporcionan la actividad catalítica (flechas rojas) necesaria para sintetizar el DNA, el RNA y a ellas mismas. En conjunto, estas aspas de retroalimentación crean el sistema de autorreplicación que dota a las células vivas de su capacidad para reproducirse.

Una célula viva puede degradar nutrientes y utilizar los productos tanto para sintetizar los componentes necesarios para producir polinucleótidos, proteínas y otros elementos celulares como para generar la energía requerida para impulsar estos procesos biosintéticos. En los **capítulos 3 y 13** analizaremos en detalle estas reacciones metabólicas vitales.

Solo las células vivas pueden realizar estas asombrosas hazañas de autorreplicación. Los virus también contienen información en forma de DNA o RNA, pero no tienen la capacidad de reproducirse por sus propios medios. En cambio, parasitan la maquinaria reproductiva de las células que invaden para sintetizar copias de sí mismos. Por consiguiente, no se considera que los virus estén verdaderamente vivos, solo son zombis químicos: inertes e inactivos fuera de sus células huésped, pero capaces de ejercer un control maligno una vez que logran el ingreso. En el **capítulo 9**, estudiaremos el ciclo vital de los virus.

Todas las células vivas han evolucionado, aparentemente, de la misma célula ancestral

Cuando una célula replica su DNA en preparación para la división celular, la copia no siempre es perfecta. En ocasiones, las instrucciones son alteradas por *mutaciones* que cambian la secuencia de nucleótidos del DNA. Por esta razón, las células hijas no son necesariamente réplicas exactas de su progenitora.

Las mutaciones pueden generar descendientes que cambiaron para peor (porque presentan menor capacidad para sobrevivir y reproducirse), que cambiaron para mejor (porque tienen mejor capacidad para sobrevivir y reproducirse) o lo hicieron en forma neutra (porque son genéticamente diferentes, pero igual de viables). La batalla por la supervivencia elimina a los primeros, favorece a los segundos y tolera a los terceros. Los genes de la siguiente generación serán los genes de los sobrevivientes.

En muchos organismos, el patrón de herencia puede complicarse por la reproducción sexual, en la cual dos células de la misma especie se fusionan y combinan su DNA. Luego, las cartas genéticas son barajadas, repartidas otra vez y distribuidas en nuevas combinaciones a la siguiente generación, para volver a ser probadas respecto de su capacidad de promover la supervivencia y la reproducción.

Estos simples principios de cambio y selección genéticos, aplicados de manera reiterada durante miles de millones de generaciones de células, son la base de la **evolución**: el proceso por el cual las especies vivas presentan modificaciones y adaptaciones graduales a su ambiente de modos cada vez más sofisticados. La evolución ofrece una explicación asombrosa, pero convincente, de porqué las células actuales son tan similares en sus fundamentos: todas han heredado sus instrucciones genéticas de la misma célula ancestral común. Se estima que esta célula existió hace 3500 a 3800 millones de años, y debemos suponer que contenía un prototipo de la maquinaria universal de toda la vida sobre la Tierra de hoy en día. A través de un prolongado proceso de mutación y selección natural, los descendientes de esta célula ancestral han mostrado una divergencia gradual para ocupar todos los hábitats terrestres, con organismos que aprovechan el potencial de la maquinaria en una variedad, en apariencia, interminable de maneras.

PREGUNTA 1-2

Las mutaciones son errores del DNA que cambian el plan genético respecto del de la generación previa. Imagine una fábrica de calzado. ¿Esperaría que los errores (p. ej., cambios no deliberados) en la copia del diseño del calzado indujeran mejoras en el calzado producido? Explique su respuesta.

Los genes aportan instrucciones para la forma, la función y el comportamiento de las células y los organismos

El **genoma** de una célula –esto es, toda la secuencia de nucleótidos del DNA de un organismo– proporciona un programa genético que le indica a la célula cómo debe comportarse. En las células de embriones vegetales y animales, el genoma dirige el crecimiento y desarrollo de un organismo adulto con cientos de tipos celulares diferentes. Dentro de una planta o un animal individual, estas células pueden tener una extraordinaria variedad, como analizamos en detalle en el **capítulo 20**. Las células adiposas, las células óseas y las células nerviosas parecen tan diferentes como cualquier célula podría serlo. Aun así, todos estos *tipos celulares diferenciados* se generan durante el desarrollo embrionario a partir de un solo óvulo fecundado, y contienen copias idénticas del DNA de la especie. Sus caracteres variados derivan de la manera en la que cada célula utiliza sus instrucciones genéticas. Diferentes células *expresan* distintos genes: utilizan sus genes para producir algunos RNA y proteínas –y no otros–, lo que depende de su estado interno y de señales que ellas y sus células ancestrales han recibido de sus alrededores, sobre todo señales de otras células del organismo.

Por consiguiente, el DNA no es solo una lista de compras que especifica las moléculas que cada célula debe sintetizar, y una célula no es solo una reunión de todos los ítems de la lista. Cada una de ellas es capaz de llevar a cabo diversas tareas biológicas según su ambiente y sus antecedentes, y emplea selectivamente la información codificada en su DNA para guiar sus actividades. Más adelante en este libro observaremos en detalle de qué manera el DNA define tanto la lista de partes de la célula como las reglas que deciden cuándo y dónde deben sintetizarse estas partes.

LAS CÉLULAS BAJO EL MICROSCOPIO

Hoy en día, tenemos acceso a numerosas y poderosas tecnologías para descifrar los principios que rigen la estructura y la actividad de la célula. Pero la biología celular se inició sin estas herramientas modernas. Los primeros biólogos celulares comenzaron observando simplemente tejidos y células; y, más adelante, abriéndolos y cortándolos para intentar visualizar sus contenidos. Lo que observaron fue muy desconcertante: un grupo de pequeños objetos cuya relación respecto de las propiedades de la materia viva parecía un misterio impenetrable. No obstante, este tipo de investigación visual fue el primer paso hacia el conocimiento de tejidos y células y, en la actualidad, continúa siendo esencial en el estudio de la biología celular.

Las células no se visualizaron hasta el siglo **xvii**, cuando se inventó el **microscopio**. Durante cientos de años después todo lo que se supo acerca de las células se descubrió mediante el uso de este instrumento. Los *microscopios ópticos* utilizan luz visible para iluminar los especímenes y han permitido que los biólogos observaran por primera vez la intrincada estructura que sostiene a todos los organismos vivos.

Si bien ahora estos instrumentos incorporan muchos avances complejos, las propiedades de la luz –específicamente, su longitud de onda– limita la finura del detalle que revelan estos microscopios. Los *microscopios electrónicos*, inventados en la década de 1930, superan este límite a través del uso de haces de electrones, en lugar de haces de luz, como fuente de iluminación; como los electrones tienen una longitud de onda mucho más corta, estos instrumentos amplían mucho nuestra capacidad de visualizar los detalles de las células e, incluso, hacen visibles individualmente algunas de las moléculas de mayor tamaño.

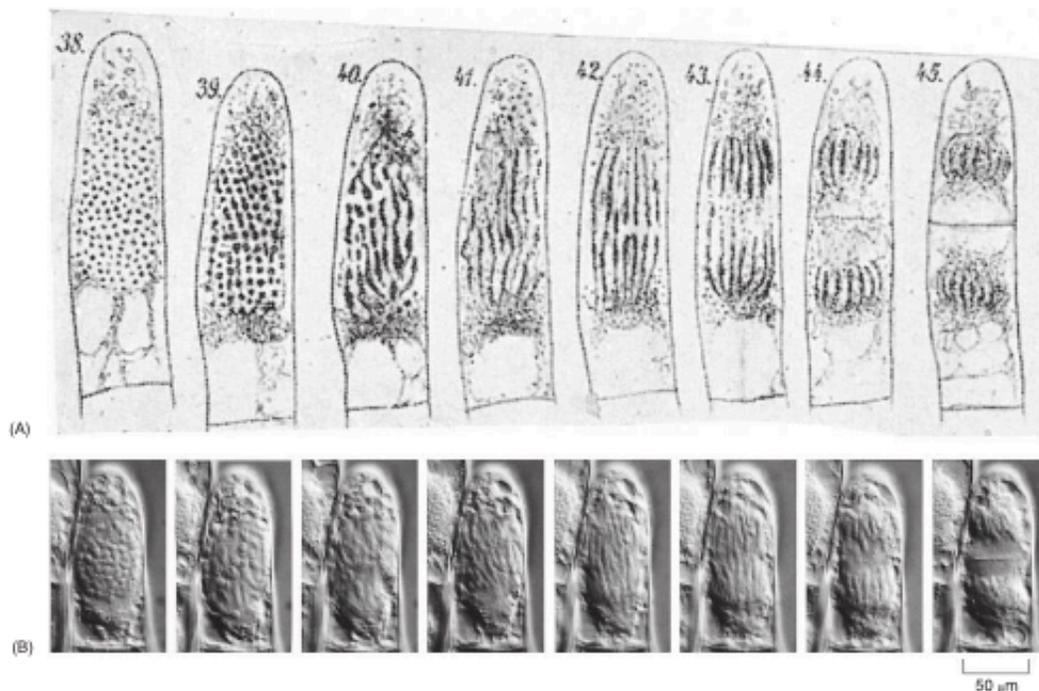
En esta sección describimos diversas formas de microscopía óptica y electrónica. Estas herramientas vitales en el laboratorio moderno de biología celular continúan mejorando, lo que revela nuevos detalles, a veces sorprendentes, acerca de la composición y el funcionamiento de las células.

La invención del microscopio óptico llevó al descubrimiento de las células

En el siglo xviii, las lentes de vidrio eran lo bastante potentes como para permitir la detección de estructuras invisibles a simple vista. Utilizando un instrumento equipado con una lente de este tipo, Robert Hooke examinó un fragmento de corcho y, en 1665, comunicó a la *Royal Society of London* que el corcho estaba compuesto por una masa de cámaras diminutas. Hooke denominó "celdas" a estas cámaras, por su semejanza con las habitaciones simples ocupadas por los monjes en un monasterio. El nombre se mantuvo, pese a que las estructuras que él describió eran, en realidad, las paredes celulares que persistían después de la muerte de las células. Más adelante, junto con su contemporáneo holandés Antoni van Leeuwenhoek pudieron observar células vivas y visualizaron, por primera vez, un mundo lleno de organismos microscópicos móviles.

Durante casi 200 años, estos instrumentos –los primeros microscopios ópticos– continuaron siendo dispositivos exóticos a los que solo accedían unos pocos individuos adinerados. Recién en el siglo xix se generalizó la utilización de microscopios para estudiar las células. El surgimiento de la biología celular como una ciencia independiente fue un proceso gradual al que contribuyeron muchos individuos, pero suele afirmarse que su nacimiento oficial fue señalado por dos publicaciones: una del botánico Matthias Schleiden en 1838 y otra del zoólogo Theodor Schwann en 1839. En estos artículos, Schleiden y Schwann documentaron los resultados de una investigación sistemática de tejidos vegetales y animales con el microscopio óptico y mostraron que las células eran los componentes universales de todos los tejidos vivos. Su estudio, y los de otros microscopistas del siglo xix, llevó lentamente a advertir que todas las células vivas se forman por crecimiento y división de células existentes: un principio denominado, a veces, *teoría celular* (fig. 1-5). La implicación de que los organismos vivos no surgen de forma espontánea, sino que solo pueden ser generados a partir de organismos existentes, fue acaloradamente resistida; pero, por último, fue confirmada en la década de

Figura 1-5 Las células nuevas se forman por crecimiento y división de células existentes. (A) En 1880, Eduard Strasburger dibujó una célula vegetal viva (una célula pilosa de una flor de *Tradescantia*), que observó dividirse en dos durante un período de 2,5 horas. En el interior de la célula se puede observar la condensación del DNA (negro) en cromosomas, que luego son segregados en dos células hijas. (B) Una célula vegetal viva comparable fotografiada mediante un microscopio óptico moderno. (B, reproducida de P. K. Hepler, *J Cell Biol.* 100:1363-1368, 1985. Con autorización de Rockefeller University Press).



PREGUNTA 1-3

Usted ha emprendido un proyecto de investigación ambicioso: crear vida en un tubo de ensayo. Hierve una mezcla rica en extracto de levadura y aminoácidos en un matraz, junto con un rociado de sales inorgánicas que se sabe que son esenciales para la vida. Sella el matraz y permite que se enfríe. Después de varios meses, el líquido está más claro que nunca, y no hay ningún signo de vida. Un amigo le sugiere que fue un error excluir el aire porque la mayor parte de la vida tal y como la conocemos requiere oxígeno. Usted repite el experimento, pero esta vez deja el matraz abierto en contacto con la atmósfera. Para su gran deleite, el líquido se torna turbio después de algunos días y, bajo el microscopio, usted observa unas bellas células pequeñas que, evidentemente, están creciendo y se están dividiendo. ¿Este experimento prueba que usted logró generar una nueva forma de vida? ¿Cómo podría volver a planear su experimento para permitir la presencia de aire dentro del matraz, pero eliminando, a la vez, la posibilidad de que la contaminación con microorganismos transportados por el aire explique los resultados? (Para una respuesta ya preparada, busque los experimentos clásicos de Louis Pasteur).

1860 por un elegante conjunto de experimentos llevados a cabo por Louis Pasteur (**pregunta 1-3**).

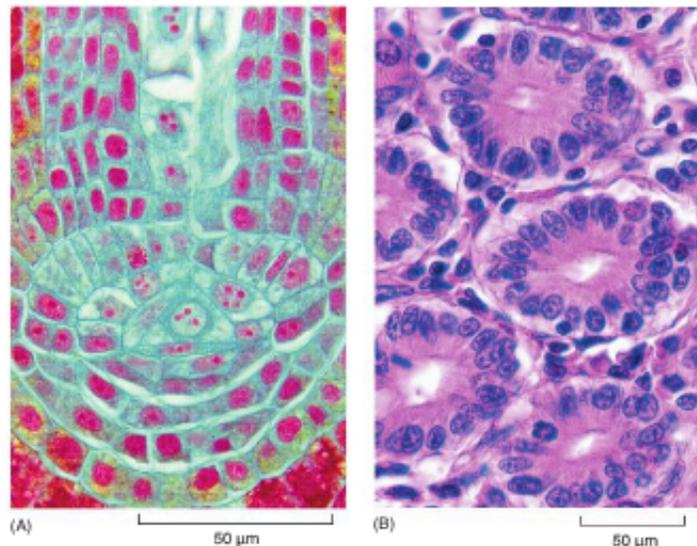
El principio de que las células solo se generan a partir de células preexistentes y heredan sus características de ellas es la base de la biología y le da al tema una cualidad única: en biología, las preguntas acerca del presente están inevitablemente vinculadas con condiciones del pasado. Para comprender por qué las células y los organismos actuales se comportan de la manera en la que lo hacen, debemos conocer su historia, remontándonos hasta los brumosos orígenes de las primeras células sobre la Tierra. Charles Darwin aportó el dato clave que torna comprensible esta historia. Su teoría de la evolución, publicada en 1859, explica cómo la variación aleatoria y la selección natural dieron origen a la diversidad entre organismos que comparten una ascendencia común. Cuando se combina con la teoría celular, la teoría de la evolución nos lleva a considerar la vida, desde sus inicios hasta la actualidad, como un vasto árbol genealógico de células individuales. Si bien este libro se ocupa principalmente de cómo funcionan las células hoy en día, el tema de la evolución aparecerá una y otra vez.

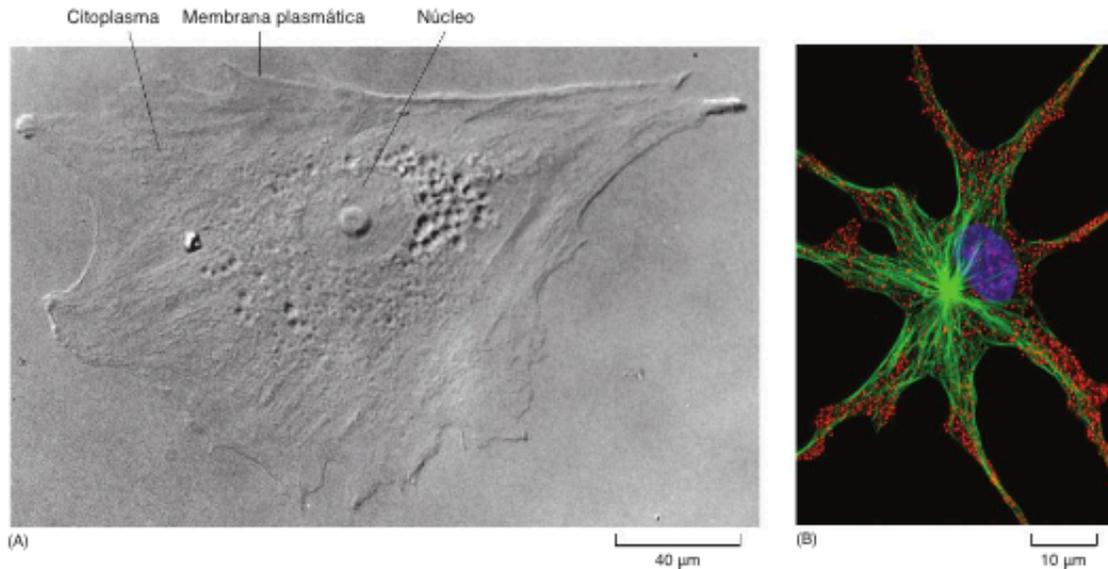
Los microscopios ópticos revelan algunos componentes de la célula

Si se corta una porción muy delgada de un tejido vegetal o animal adecuado y se la observa con un microscopio óptico, de inmediato se hace evidente que el tejido está dividido en miles de pequeñas células. En algunos casos, las células están estrechamente compactadas; en otros, están separadas entre sí por una *matriz extracelular*: un material denso compuesto, a menudo, por fibras proteicas incluidas en un gel de largas cadenas de azúcares. Cada célula suele medir 5-20 μm de diámetro. Si se ha tenido el cuidado de mantener vivo al espécimen, se observarán partículas que se mueven en el interior de sus células individuales. En ocasiones, se puede observar, incluso, una célula que cambia de forma con lentitud y se divide en dos (véase **fig. 1-5**).

Resulta difícil distinguir la estructura interna de una célula, no solo porque las partes son pequeñas, sino también porque son transparentes y, en su mayor parte, incoloras. Una manera de superar el problema es teñir las células con colorantes que confieren un color diferente a los componentes particulares (**fig. 1-6**). Alternativamente, se puede aprovechar el hecho de que los componentes celulares muestran ligeras diferencias entre sí del índice de refracción, al igual que el vidrio y el agua, lo que causa que los rayos de luz

Figura 1-6 Las células forman tejidos en plantas y animales. (A) Células del extremo de la raíz de un helecho. Los núcleos que contienen DNA están teñidos de rojo, y cada célula está rodeada de una delgada pared celular (celeste). Se observan los núcleos rojos de células densamente empaquetadas en los ángulos inferiores del preparado. (B) Células de las criptas del intestino delgado. Cada cripta aparece en este corte transversal como un anillo de células estrechamente empaquetadas (con núcleos teñidos de azul). El anillo está rodeado de matriz extracelular, que contiene las células dispersas que produjeron la mayoría de los componentes de la matriz. (A, cortesía de James Mauseth; B, cortesía de Luis Calvi/Shutterstock).





se desvíen al pasar de un medio al otro. Las pequeñas diferencias del índice de refracción se pueden visualizar mediante técnicas ópticas especializadas, y las imágenes resultantes pueden ser aumentadas aún más mediante el procesamiento electrónico (fig. 1-7A).

Como muestran las figuras 1-6B y 1-7A, las células animales típicas así visualizadas tienen una anatomía determinada. Presentan límites claramente definidos, que indican la presencia de una membrana delimitante: la **membrana plasmática**. Existe una estructura prominente, redonda y grande, el **núcleo**, cerca del medio de la célula. Alrededor del núcleo, y ocupando el interior de la célula, se encuentra el **citoplasma**, una sustancia transparente abarrotada de lo que parece, a primera vista, un revoltijo de objetos diversos. Con un buen microscopio óptico, se pueden comenzar a distinguir y clasificar algunos de los componentes específicos del citoplasma, pero en general no es posible resolver las estructuras menores de alrededor de 0,2 µm: aproximadamente la mitad de la longitud de onda de la luz visible; los puntos más cercanos que esto no son distinguibles y aparecen como una imagen borrosa única.

Sin embargo, en los últimos años, se han desarrollado nuevos tipos de microscopios ópticos denominados **microscopios de fluorescencia** que utilizan métodos complejos de iluminación y procesamiento electrónico de la imagen para visualizar componentes celulares marcados con fluorescencia con un detalle mucho más fino (fig. 1-7B). Por ejemplo, los microscopios de fluorescencia de superresolución más recientes pueden hacer descender aún más los límites de resolución hasta alrededor de 20 nanómetros (nm). Este es el tamaño de un **ribosoma** individual, un gran complejo macromolecular en el que se traducen a proteínas los RNA. Estas técnicas de superresolución se describen mejor en la **lámina 1-1** (pp. 12-13).

La microscopía electrónica revela la fina estructura de la célula

Para el máximo aumento y la resolución óptima se debe recurrir a un **microscopio electrónico**, que puede revelar detalles de hasta unos pocos nanómetros. La preparación de muestras celulares para el microscopio electrónico es laboriosa. Aun en el caso de la microscopía óptica, un tejido, a menudo, debe ser *fijado* (p. ej., preservado mediante conservación en una solución química reactiva), sostenido por *inclusión* en una cera o resina sólida, cortado o *seccionado* en rebanadas delgadas y teñido antes de que sea

Figura 1-7 Algunas de las estructuras internas de una célula pueden visualizarse con un microscopio óptico.

(A) Se fotografió una célula tomada de piel humana que creció en cultivo mediante un microscopio óptico, utilizando óptica de contraste de interferencia (descrita en la **lámina 1-1**, pp. 12-13). El núcleo es especialmente prominente, así como el nucléolo pequeño y redondo dentro de él (estudiado en el **cap. 5** y observado en la **lámina 1-2**, p. 25). (B) Célula pigmentaria de una rana, teñida con colorantes fluorescentes y visualizada con un microscopio de fluorescencia confocal (descrito en la **lámina 1-1**). Se muestra el núcleo en púrpura, los gránulos de pigmentos en rojo y los microtúbulos —una clase de filamentos proteicos del citoplasma— en verde. (A, cortesía de Casey Cunningham; B, cortesía de Stephen Rogers y el Imaging Technology Group del Beckman Institute, University of Illinois, Urbana).