

# Atlas de histología vegetal y animal

[Célula](#) [Tipos celulares](#) [Tejidos animales](#) [Tejidos vegetales](#) [Órganos animales](#) [Órganos vegetales](#) [Técnicas histológicas](#) [Microscopía virtual](#) [Descargas](#)

Oscuro

[Inicio](#) / [La célula](#) / [Citosol](#) / [Citoesqueleto](#) / [Microtúbulos](#)



## La célula. 7. Citosol. Citoesqueleto.

### MICROTÚBULOS

Los microtúbulos son un componente del **citoesqueleto** con un papel crucial en la organización interna de todas las células eucariotas. Realizan numerosas y variadas **funciones**: establecer la disposición espacial de algunos orgánulos, formar un sistema de raíles para el tráfico vesicular o de macromoléculas entre compartimentos celulares, son imprescindibles para la división celular puesto que forman el huso mitótico, ayudan en el desplazamiento celular, permiten la polarización de ciertos tipos celulares y son esenciales para los cilios y de los flagelos.

#### 1. Estructura

Son **tubos** largos y relativamente rígidos (Figuras 1 y 3). Sus paredes están formadas por **dímeros** de proteínas globulares denominadas  **$\alpha$ -** y  **$\beta$ -tubulina** (Figura 2). Estas parejas se alinean mediante enlaces no covalentes en filas longitudinales denominadas **protofilamentos**. Un microtúbulo está formado normalmente por **13** protofilamentos. En los protofilamentos los dímeros se disponen en línea con la misma orientación. Así la  $\alpha$ -tubulina siempre formará un extremo del protofilamento y la  $\beta$  el otro. Todos los protofilamentos de un microtúbulo están orientados de la misma manera, y el microtúbulo es así una estructura **polarizada**. Se denomina extremo **menos** al formado por las  $\alpha$ -tubulinas y **más** al formado por las  $\beta$ -tubulinas. Los nuevos dímeros de tubulina se añaden con mayor probabilidad al extremo más, lugar preferente de crecimiento del microtúbulo. Sin embargo, es muy dinámico y en él se alternan polimerización y despolimerización. En el extremo menos predomina la despolimerización.

[Resumen](#) **Medio**

[Ampliación](#)

#### Índice de la página

1. Estructura
2. Inestabilidad
3. MAPs
4. Proteínas motoras
5. MTOCs
6. Funciones
  - Organización
  - Cilios, flagelos

#### ÍNDICE de la CÉLULA

##### 1. Introducción

[Diversidad](#)  
[Descubrimiento](#)  
[Teoría celular](#)  
[Origen de la célula](#)  
[Origen de los eucariotas](#)  
[Endosimbiosis](#)

##### 2. Matriz extracelular

[Proteínas estructurales](#)  
[Glúcidos, proteoglicanos](#)  
[Glicoproteínas](#)  
[Tipos de matrices extracelulares](#)

##### 3. Membrana celular

[Lípidos](#)  
[Proteínas](#)  
[Glúcidos](#)  
[Permeabilidad, fluidez](#)  
[Asimetría, reparación](#)  
[Síntesis](#)  
[Transporte](#)  
[Adhesión](#)  
[Complejos de unión](#)

##### 4. Núcleo

[Envuelta nuclear](#)  
[Poros nucleares](#)  
[Cromatina](#)  
[Nucléolo](#)

##### 5. Tráfico vesicular

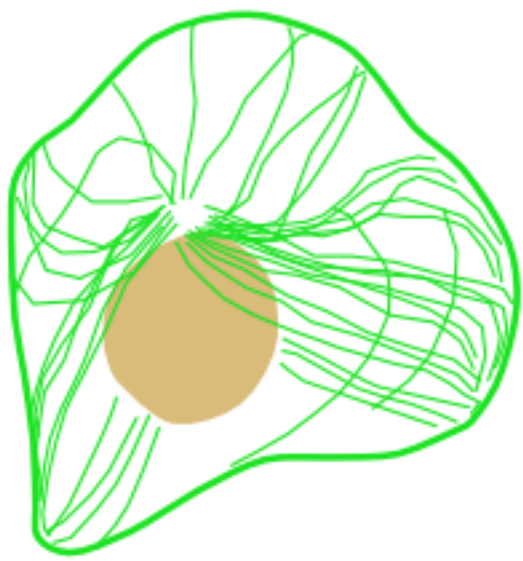


Figura 1. Esquema de la disposición de los microtúbulos en una célula animal en cultivo.

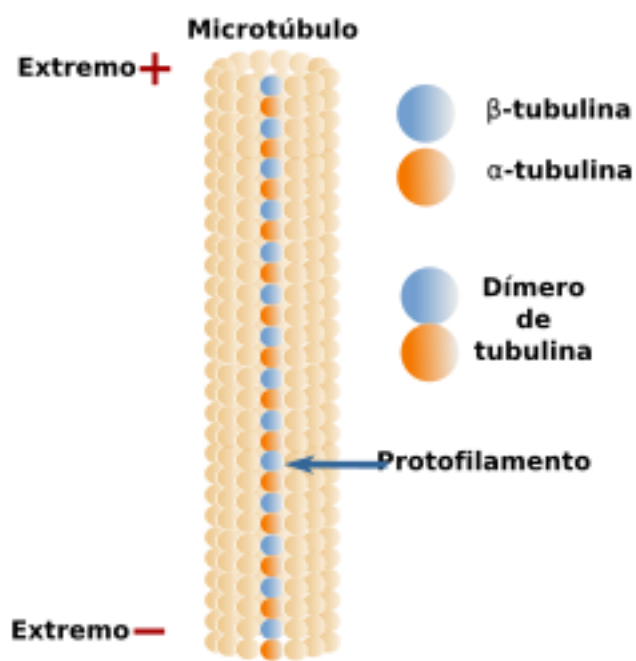


Figura 2. Esquema de la organización de los dímeros de tubulina en un protofilamento que forma parte de un microtúbulo. Nótese que la  $\alpha$ -tubulina está orientada hacia el extremo menos y la  $\beta$ -tubulina hacia el extremo más.

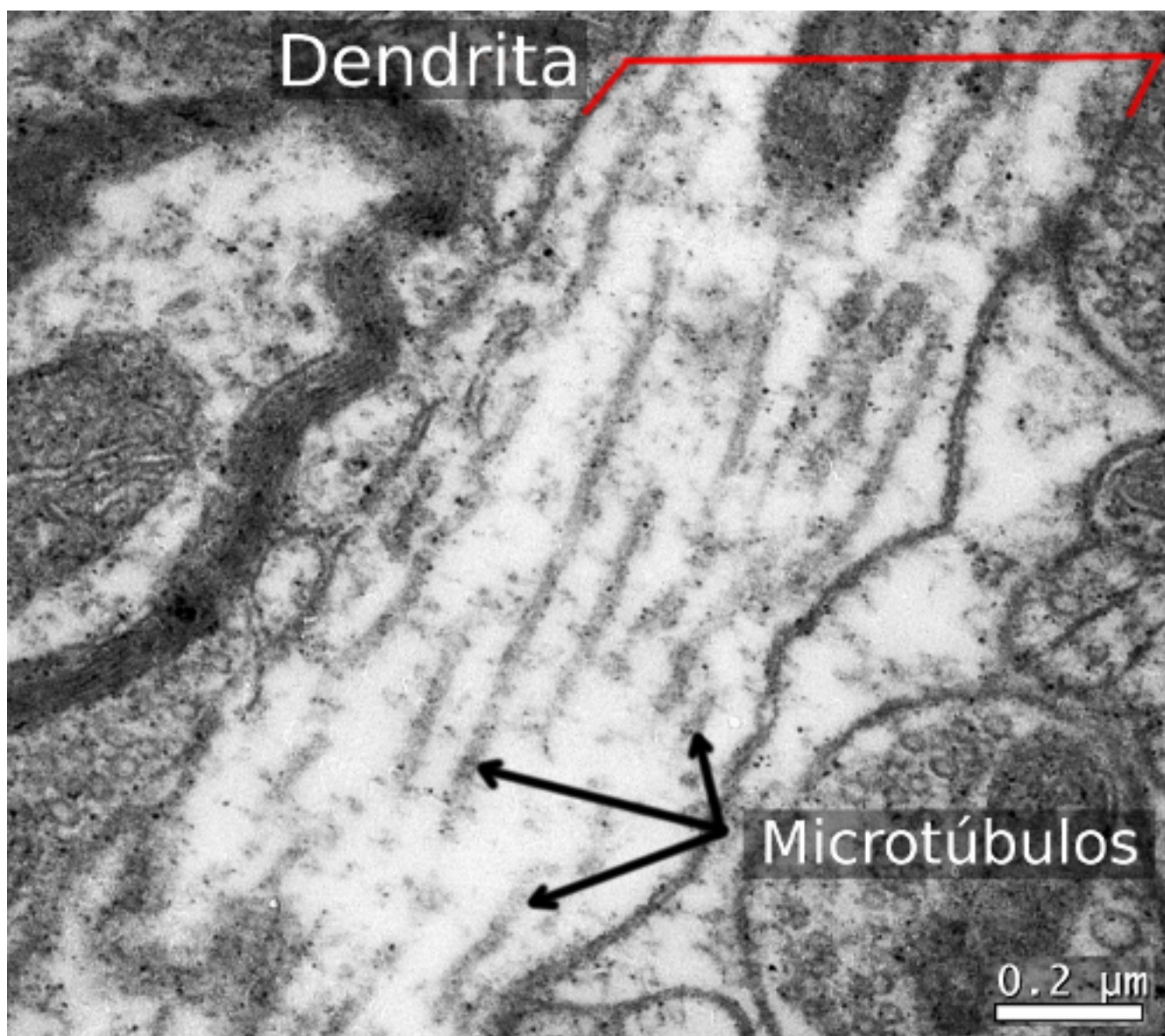


Figura 3. Imagen tomada con un microscopio electrónico de transmisión que muestra microtúbulos en el interior de una dendrita (prolongación de una neurona). Los microtúbulos se disponen paralelos al eje mayor de la dendrita.

## 2. Inestabilidad dinámica

Los microtúbulos son muy **dinámicos** y están continuamente polimerizando y despolimerizando, fundamentalmente en su extremo más. Hay un ir y venir de dímeros de tubulina entre el citosol y los microtúbulos. En un fibroblasto típico la mitad de los dímeros de tubulina está libre en el citosol y la otra mitad formando los microtúbulos. La incorporación de

- Retículo endoplasmático
- Del retículo al Golgi
- Aparato de Golgi
- Exocitosis
- Endocitosis
- Endosomas
- Lisosomas
- En células vegetales
- Vacuolas

### 6. Tráfico no vesicular

- Peroxisomas
- Mitocondrias
- Plastos
- Cloroplastos
- Gota de lípidos

### 7. Citosol

- Citoesqueleto
- Filamentos de actina

### Microtúbulos

- Filamentos intermedios

### 8. Ciclo celular

- Fase G1
- Fase S
- Fase G2
- Fase M

### 9. Meiosis

◀ Ampliaciones

### Cuestionarios

- Bibliografía
- Glosario

nuevos dímeros de tubulina al extremo más hace que el microtúbulo crezca en longitud. Este crecimiento a veces se detiene repentinamente y el microtúbulo comienza a despolimerizarse, llegando a veces incluso a desaparecer, o más frecuentemente reinicia el proceso de polimerización. Estas alternancias entre polimerización y despolimerización se llaman **inestabilidad dinámica**.

Los dímeros de tubulina libres se encuentran unidos a dos moléculas de GTP (Figura 4). Cuando se unen a un microtúbulo se produce la **hidrólisis** de uno de los dos GTPs a GDP. Si la velocidad con la que se produce la unión de nuevos dímeros-GTP-GTP es mayor que la de hidrólisis de GTPs siempre habrá un conjunto de dímeros-GTP-GTP en el extremo más, en conjunto denominados **caperuza de GTPs**. Bajo estas condiciones el microtúbulo crecerá en longitud. Si la **velocidad** de polimerización disminuye la velocidad de hidrólisis de GTPs alcanza y supera a la de polimerización. Entonces llegará un momento en el que el extremo más tendrá dímeros de tubulina-GTP-GDP (uno de los GTP se ha convertido de GDP), lo que hace que los protofilamentos se adhieren **inestablemente** entre ellos. Esto provoca una despolimerización masiva. Si por cualquier motivo se estabiliza el extremo más y aumenta la unión de dímeros-GTP-GTP, el microtúbulo volverá a crecer (Figura 4). Los dímeros de tubulina-GTP-GDP que quedan libres son convertidos rápidamente en dímeros-GTP-GTP y por tanto pueden volver a unirse de nuevo.

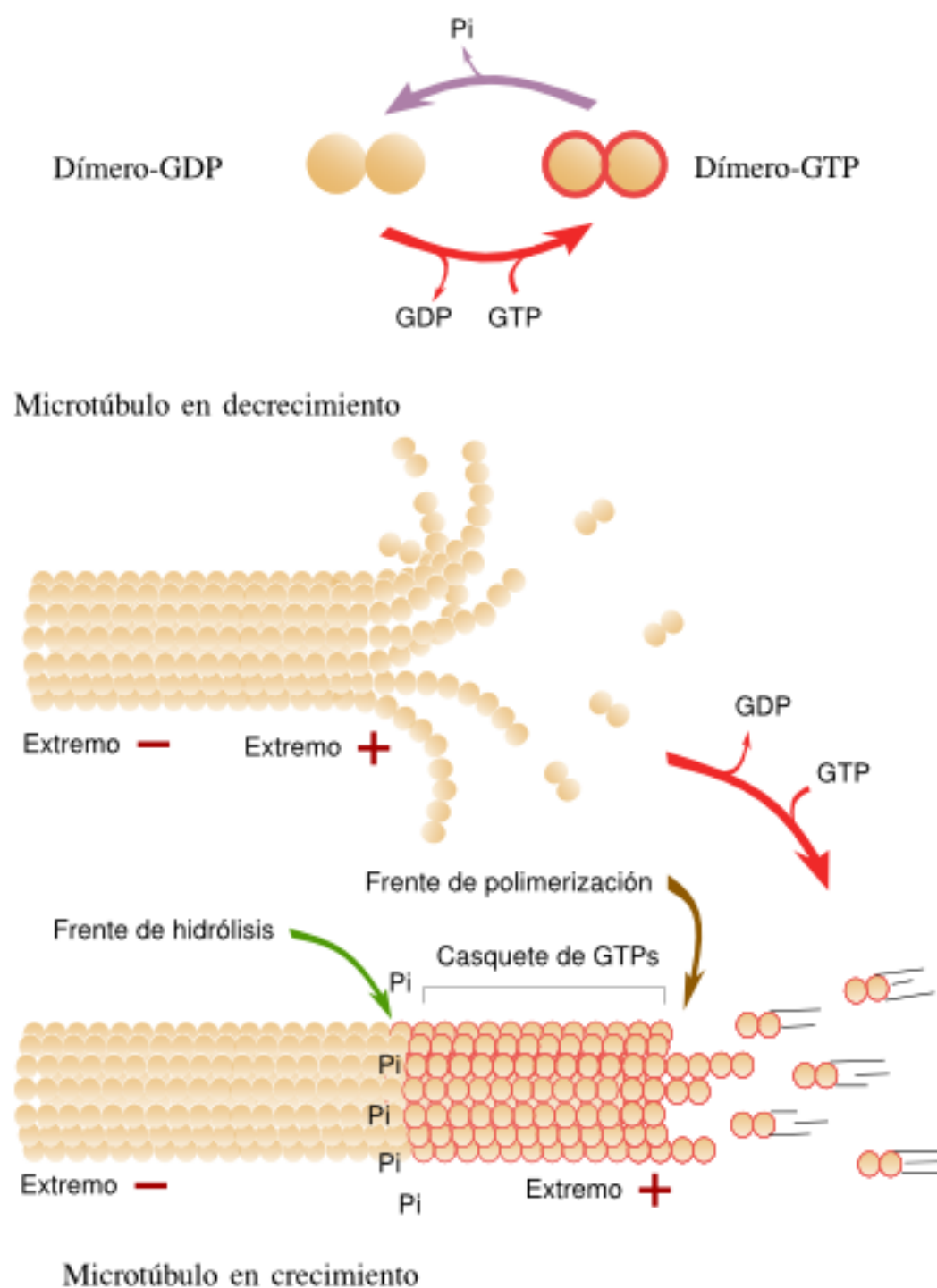


Figura 4. En este esquema se representan los dos estados en que

se encuentran los dímeros de tubulina en sus formas: unidas a GTP o unidas a GDP. En el citosol se da la conversión de dímero-GDP en dímero-GTP, mientras que en el micróbulo ocurre el proceso contrario en el denominado frente de hidrólisis. Un microtúbulo despolimeriza cuando los dímeros-GDP se encuentran ocupando el extremo más, mientras que polimeriza cuando en el extremo más está formado por los dímeros-GTP, formando el denominado casquete de GTPs.

### 3. MAPs

---

Los microtúbulos son relativamente inertes en cuanto que no interaccionan directamente con otras estructuras celulares. A ellos se asocian unas proteínas que controlan su crecimiento y organización generalmente conocidas como **proteínas asociadas a los microtúbulos o MAPs** (*microtubule associated proteins*). La mayoría de ellas interaccionan con el extremo más favoreciendo o inhibiendo el **crecimiento**. Hay otras más drásticas como la katanina que rompe los microtúbulos. Las MAPs también permiten a los microtúbulos **interactuar** con otros elementos celulares como los orgánulos u otros componentes del citoesqueleto. Existen sustancias que se han usado como medicamentos o como toxinas y que ejercen su acción afectando a la polimerización o despolimerización de los microtúbulos. Por ejemplo, la colchicina impide la polimerización, mientras que el taxol impide la despolimerización.

### 4. Proteínas motoras

---

Hay proteínas que se asocian a los microtúbulos y se desplazan por ellos hacia el extremo más o hacia el extremo menos, dependiendo de la proteína. Son las denominadas **proteínas motoras**. Hay dos familias: las **quinesinas** se desplazan hacia el extremo más y las **dineínas** hacia el extremo menos. Tanto unas como otras tienen dos estructuras globulares y una cola. Las zonas globulares unen **ATP** e interaccionan con los microtúbulos con una orientación determinada, mientras que las colas se unen a las cargas que han de transportar. La hidrólisis del ATP en las zonas globulares provoca el cambio estructural de la proteína y su desplazamiento a lo largo del microtúbulo.

### 5. MTOCs

---

La concentración de dímeros de tubulina que hay normalmente en el citosol no es suficiente para la formación espontánea de microtúbulos. Los MTOCs (*microtubule organizing centers*) son **centros organizadores de microtúbulos** donde comienza la polimerización de un nuevo microtúbulo y donde suelen quedar anclados sus extremos menos. Contienen complejos moleculares denominados anillos de  **$\gamma$ -tubulina**, estructuras circulares que actúan como moldes sobre los que se inician los nuevos microtúbulos. Pero también pueden existir otras proteínas nucleadoras como las TPX2 y XMAP125.

El principal MTOC en las células animales es el **centrosoma** (Figura 5), el cual determina el número, localización y orientación de los microtúbulos en el citoplasma. Suele haber un centrosoma por célula cerca del núcleo en la fase G1 o G0 del ciclo celular. Aunque no es así en todas las células. Por ejemplo, los megacariocitos tienen múltiples centrosomas y las células

musculares carecen de centrosomas. El centrosoma está formado por un par de **centriolos** dispuestos de forma ortogonal y por material proteico denominado **material pericentriolar**. Los centriolos son estructuras cilíndricas formadas por 9 tripletes de microtúbulos que forman sus paredes.

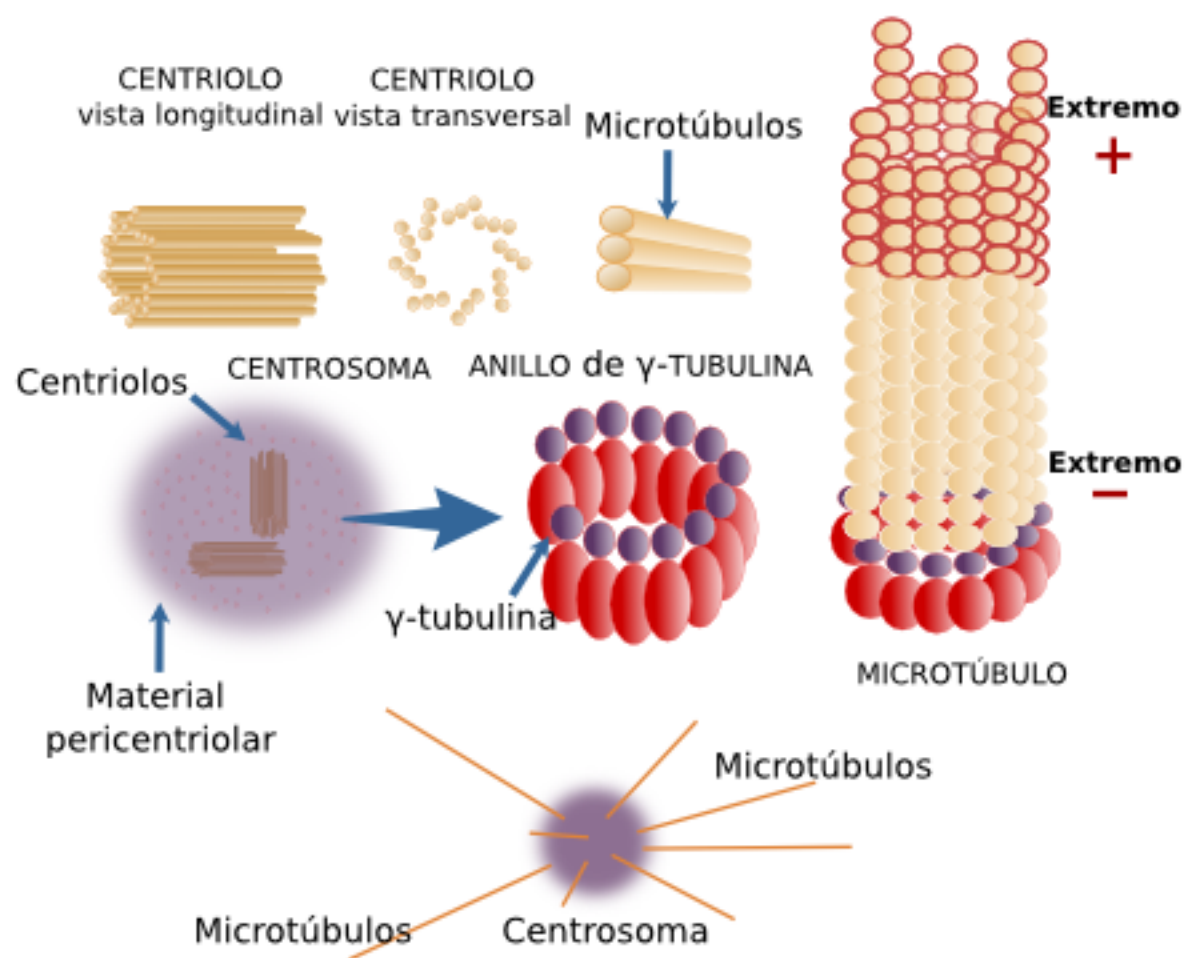


Figura 5. El sistema de microtúbulos de las células animales se forma principalmente a partir del centrosoma, que contiene un par de centriolos dispuestos perpendicularmente entre sí y rodeados por el material pericentriolar. En este material se encuentran los anillos de  $\gamma$ -tubulina a partir de los cuales polimerizan los microtúbulos.

En el material pericentriolar hay numerosas moléculas entre las que se encuentra la  **$\gamma$ -tubulina**, formando los **anillos de  $\gamma$ -tubulina**. Los centriolos, sin embargo, no desempeñan papel alguno en la polimerización y dirección de los microtúbulos, excepto en sus apéndices, distales y subdistales, que son prolongaciones proteicas ancladas a los centriolos. La misión de los centriolos se desconoce puesto que las células vegetales carecen de ellos y no por eso dejan de dividirse u orientar sus microtúbulos. Los centriolos son similares a los **cuerpos basales**, estructuras que están en la base de cilios y flagelos.

El **centrosoma** también es importante en la regulación del **ciclo celular** por la presencia en el material pericentriolar de numerosas proteínas que afectan al avance del ciclo celular y por la organización del huso mitótico. La **duplicación** del centrosoma antes de llegar a la mitosis es fundamental para producir dos células hijas con "buena salud".



Centrosoma y ciclo celular.

Existen otros lugares donde se pueden nuclear microtúbulos. Los blefaroplastos son agrupaciones moleculares que aparecen en células vegetales, y ocasionalmente en las animales, y a partir de las cuales se pueden producir microtúbulos, y también centriolos y centrosomas. **Las células vegetales**, al carecer de centriolos, **no forman centrosomas típicos**, pero sí tienen anillos de  $\gamma$ -tubulina dispersos por el citoplasma o asociados a la envuelta

nuclear. Así, las células de las plantas pueden nuclear microtúbulos a partir de la envuelta nuclear o de blefaroplastos localizados próximos a la superficie celular. En las levaduras el principal centro nucleador se denomina **cuerpo polar**, localizado en la envuelta nuclear. Existen otros centros nucleadores como son los propios cromosomas, los cuales son capaces de crear un huso mitótico en ausencia de centrosomas. Las cisternas del aparato de Golgi pueden nuclear microtúbulos que ayudan a mantener su organización.

## 6. Función

### *Organización intracelular*

Los microtúbulos se pueden clasificar en **estables**, presentes en los cilios y flagelos, y **dinámicos** o cambiantes, que se encuentran en el citosol (Figura 6). Aparte del papel de los microtúbulos dinámicos en el movimiento de los cromosomas, participan en el **movimiento de orgánulos** como las mitocondrias, lisosomas, pigmentos, gotas de lípidos, etcétera. Son también necesarios para dirigir el **tráfico vesicular**. Los orgánulos muestran movimientos rápidos en direcciones específicas alternos con periodos de inactividad. A estos movimientos se les llama **saltatorios**. Los microtúbulos también determinan la **forma** de orgánulos como el aparato de Golgi y retículo endoplasmático. Cuando se añade colchicina, que despolimeriza a los microtúbulos, ambos orgánulos colapsan y se transforman en pequeñas vesículas. Cuando se elimina la droga y vuelven a polimerizar los microtúbulos, ambos orgánulos vuelven a sus posiciones y formas características. Los desplazamientos de orgánulos a lo largo de los microtúbulos se deben a las **proteínas motoras**.

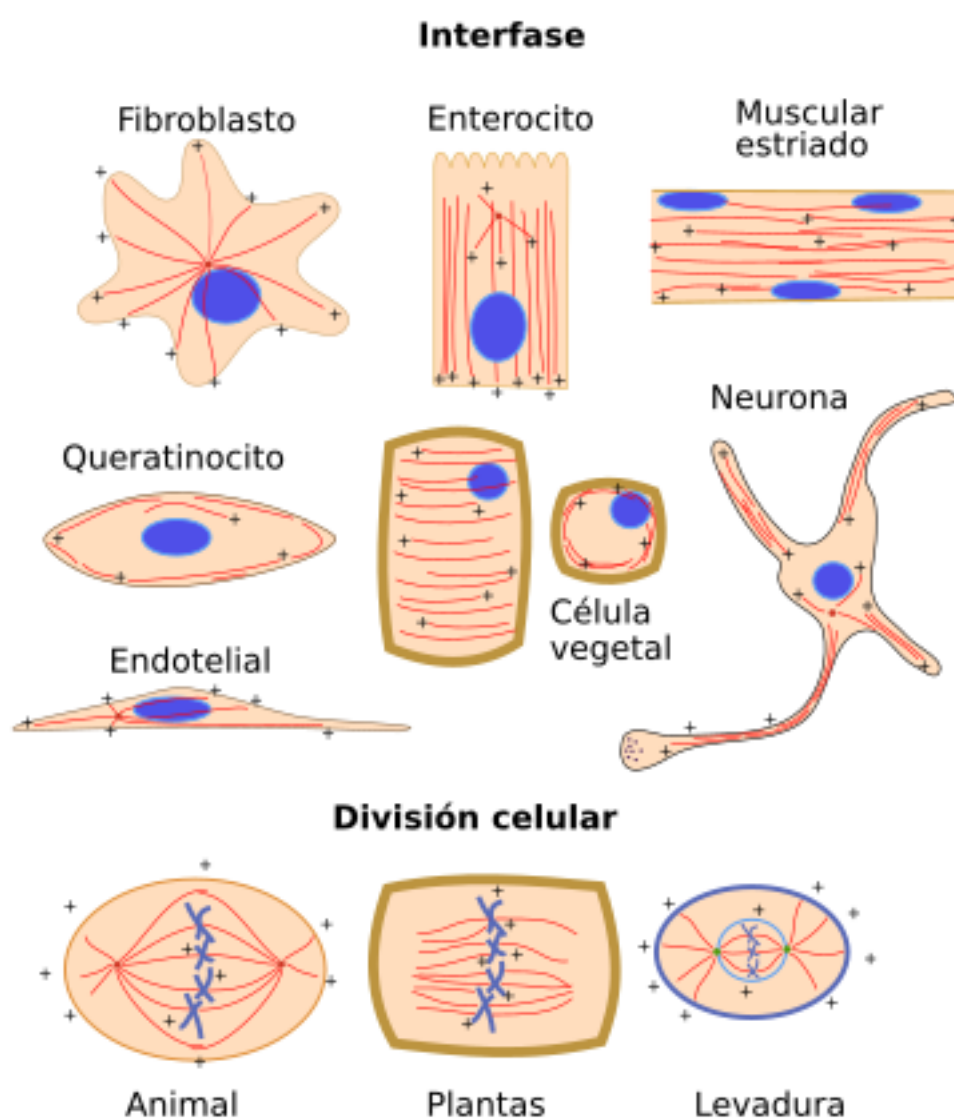


Figura 6. La distribución de los microtúbulos en el citosol celular varía según el tipo celular, lo que condiciona la organización celular interna de sus orgánulos y tráfico

vesicular. El signo más indica el extremo más de los microtúbulos.

En las **plantas** la mayoría de estos movimientos celulares internos son provocados por los filamentos de actina. Sin embargo, los microtubulos que se disponen en la zona cortical del citoplasma (Figura 6) parecen importantes para determinar la **orientación de la fibras de celulosa** de la pared celular, lo que afecta al crecimiento celular.

## Cilios y flagelos

Los **cilios y flagelos** son estructuras que se proyectan desde las células, contienen microtúbulos y están limitados por membrana plasmática. Las células utilizan estos apéndices para desplazarse, para remover el medio que les rodea o como estructuras sensoriales. Los cilios son más cortos que los flagelos, más numerosos y se mueven de una manera en la que empujan al líquido en una dirección paralela a la superficie de la célula. Los flagelos mueven el líquido que les rodea en una dirección perpendicular a la superficie de la célula.

Los cilios y los flagelos son estructuras complejas con más de 250 proteínas diferentes (Figuras 7 y 8). Ambos contienen un andamiaje central de microtúbulos llamado **axonema** que consta de 9 pares de microtúbulos exteriores rodeando a un par central:  $9 \times 2 + 2$ . El axonema crece a partir del **cuerpo basal**, que tiene la misma estructura que los centriolos: 9 tripletes de microtúbulos formando un tubo hueco ( $9 \times 3 + 0$ ). Las parejas de microtúbulos externos del axonema están conectadas entre sí por las proteínas nexinas, y por radios proteicos a un anillo central que contiene al par central de microtúbulos. En los dobletes externos aparece la proteína motora **dineína**, implicada en el movimiento de los cilios y flagelos.



Cilios y flagelos.

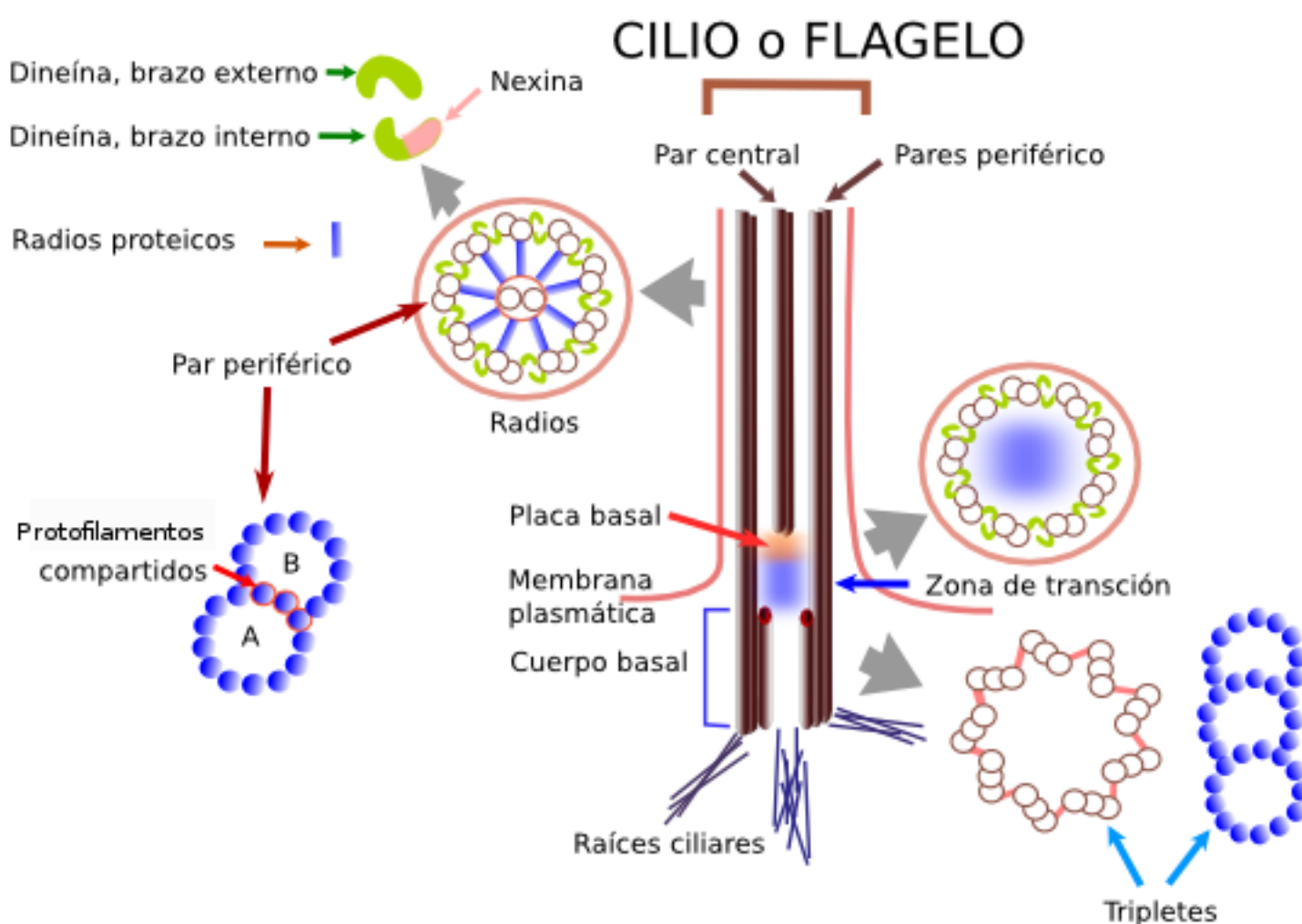


Figura 7. Esquema mostrando los principales componentes de la estructura de un cilio o

un flagelo. En los cilios primarios el par central de microtúbulos está ausente.

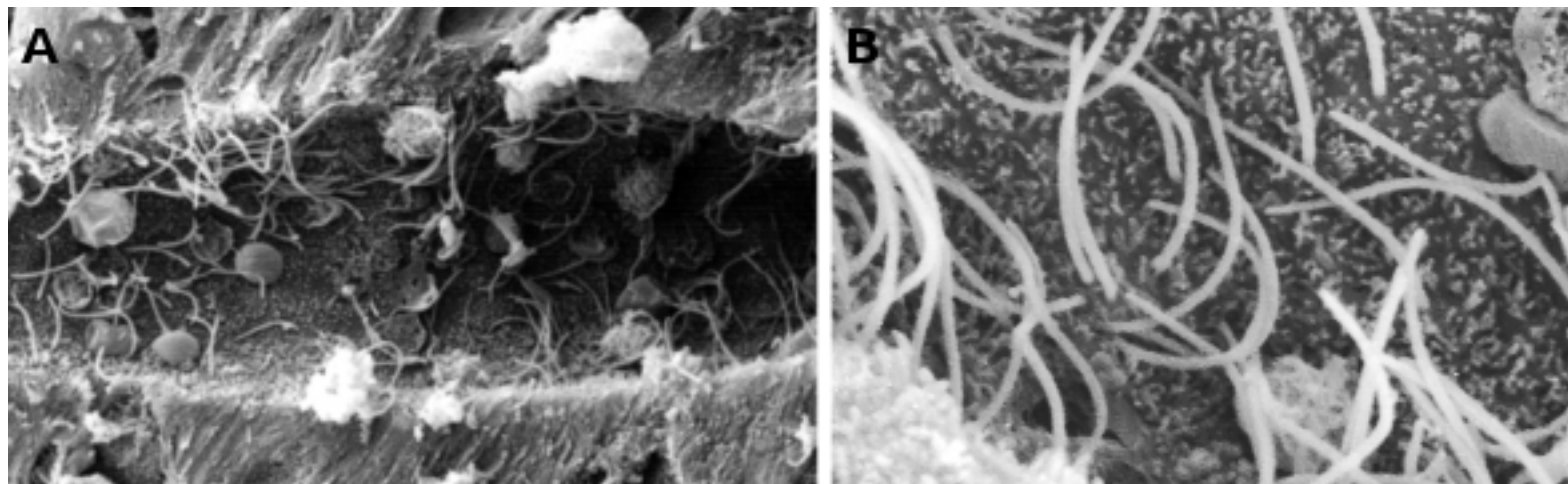


Figura 8. Imágenes de microscopía electrónica de barrido. Muestran el interior del canal central de una médula espinal de lamprea con numerosos cilios (con más detalle en B) y pequeñas microvellosidades en los dominios apicales de las células que forman las paredes de dicho canal.

Existen cilios, denominados **cilios primarios**, que suelen carecer del par de microtúbulos central, y que no funcionan como estructuras móviles. Éstos son poco numerosos, a veces solitarios, pero están en prácticamente todas las células estudiadas. Poseen en sus membranas numerosos receptores y canales iónicos, por lo que se ha propuesto un papel **sensorial**.

## Bibliografía

Goodson HV, Jonasson EM. 2018. Microtubules and microtubule-associated proteins. Cold Spring Harbor Perspective in Biology. 10:a022608.

Ohi R, Zanic M. 2016. Ahead of the curve: new insights into microtubule dynamics. F1000Research. 5:314.

Filamentos de actina

Filamentos intermedios

Inicio / La célula / Citosol / Citoesqueleto / Microtúbulos

Actualizado: 15-10-2019. 09:58

[¿Cómo citar esta página?](#)

Atlas de Histología Vegetal y Animal  
Depto. de Biología Funcional y Ciencias de la Salud.  
Facultad de Biología.  
Universidad de Vigo  
España

Inicio  
Mapa del sitio  
Novedades  
Descargas

La célula  
Tipos celulares  
Microscopio virtual  
Técnicas histológicas

Tejidos animales  
Tejidos vegetales  
Órganos vegetales  
Órganos animales

Agradecimientos

